

論文の内容の要旨

論文題目 視覚系における時間加重現象に関する
心理物理学的研究
—反対色システムの寄与—

氏名 三星 宗雄

我々の視覚系には光刺激に対する神経的反応を時間的に寄せ集める（加重する）という、いわゆる時間加重(temporal summation)の機能がある。完全時間加重の場合には、ある一定の視覚的な反応（明るさ感覚あるいは閾値）に達した時の光刺激の強度（ I ）と持続時間（ t ）との間には下のような逆数関係が成立する（Blochの法則と呼ばれる）。

$$I \cdot t = c \quad (t < t_0) \quad (1)$$

（ここで、 c ：定数、 t_0 ：臨界持続時間）

時間加重に関する研究では、(1)式で表される刺激の強度と持続時間の逆数関係が成立する限界の持続時間（臨界持続時間：以下特別な場合を除き t_0 と略す）が問題にされ、多くのパラメトリックな研究がなされてきた。しかしその根底にあるメカニズムについてはあまり言及されてこなかった。その中で、背景刺激の輝度の増大と共に t_0 が減少することを示したBarlow(1954)の研究やその他の研究から、 t_0 の発現サイトはいわゆる単一変数の原理に従う受容

器 (= 錐体及び杆体) のレベルであることが示唆されてきた。

一方Stilesの π メカニズム ($\pi 1$) が色の基本メカニズム (受容器) であるか否かを心理物理学的に検討したPugh(1976)およびその他の研究結果は、視覚系における順応が受容器レベルだけでなく、より中枢に近い反対色システムのレベルにおいても生じることを示した。もしそうであるならば、閾値という (視覚系全体の処理を受けた、最終的な出力と考えられる) 心理物理学的な測度を用いて求められる時間加重の π は、必ずしも単一変数的な順応の関数とはならないことが予想される。

本実験では上のような仮説のもとに研究を進め、時間加重の臨界持続時間の決定には明らかに、単一変数的な順応サイト (受容器) だけでなく、より高次の順応サイト (反対色システム) が関与していることを示した。またそれと関連していくつかの実験を行い、全体的なメカニズムについて考察を行った。

本研究の主な実験では、互いに反対色の関係にある2つの色を空間的に重ねて1つのフィールド (背景) 刺激とするフィールド混合 (field mixture) の手法を用いた。具体的には、赤色の第1フィールド (波長660nm, 網膜照度3.38 log td) に緑色 (波長510nm, 強度: 可変) の第2フィールドを重ねて提示し (定常提示), その中央部に提示されるテスト刺激 (赤色, $\phi: 0.67^\circ$) の閾値をさまざまな持続時間で求めた。臨界持続時間は客観性を保持するためにコンピュータを用いた最小誤差法によって求めた。また比較のために第2フィールドとして赤 (波長610nm), 黄色 (580nm), 青 (460nm) の条件も併せて検討した。

図1は重ねた第2フィールド (○: 緑, ●: 赤) の強度の関数として π をプロットしたものである。(a)と(b)の違いは被験者の違いである。図から明らかなように、第2フィールドが緑の場合、その強度が増大するに伴って π もまた増大した。こうした結果はこれまで決して報告されなかったものである。もし π が視覚系の順応の関数であるとすれば、上の結果は順応は吸収した光刺激の光子の数にのみ依存する (その波長あるいは分光分布には依存しない) とする単一変数の原理に従う順応サイト (受容器) からは決して予想されない結果である。従って π の決定には単一変数の原理に従わない順応サイト、特にフィールド刺激が赤と緑という反対色の関係にある色から成っている時に生じ

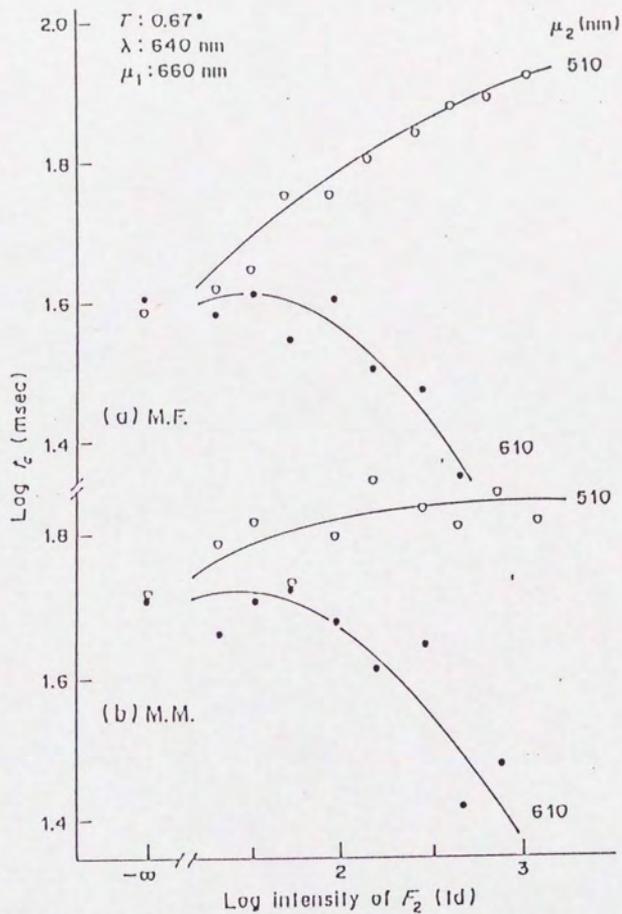


図1 第2フィールド(F_2)の強度の関数としての l_c 。(a)が被験者HFの、(b)が被験者HHの、いずれも○印が660/510混合条件、●印が660/610混合条件の結果である。

た結果であることから、いわゆる反対色システム（の順応）が関与していることは明らかである。

上の結果は以下のように考えれば説明がつく。すなわち赤色の第1フィールドによって $r-g$ （赤-緑）反対色システムが強く順応している（感度が低下している）。今その上に緑の第2フィールドを重ね、その強度を増大していくと、赤色は緑色によって次第に打ち消され黄色に近づく。黄色は $r-g$ 反対色システムに対しては中性的であり（感度が低い）、従って $r-g$ 反対色システムは順応が解除される（感度が上昇する）。その結果 t_0 が増大する。

一方第2フィールドが赤の場合には、（同色なので） $r-g$ 反対色システムはさらに順応すると仮定すれば、上の結果は説明されよう。ちなみに小さいテスト刺激（ $\phi: 0.08^\circ$ ）を用いた時も基本的には同じ結果となった。また第2フィールドが黄色及び青の場合には、その強度が増大しても t_0 に組織的な変化は見られなかった。この結果もそうした黄色及び青色は $r-g$ 反対色システムに対して中性的であるという、上の仮定によって説明されよう。

本研究では互いに反対色の関係にある2つの色を重ねてテスト刺激とするテスト混合 (test mixture) の手法を用いた実験も行った。それによると、テスト刺激が赤と緑から成る場合だけでなく、もう1つの反対色の関係である黄色と青の2色から成る場合でも同じ結果が得られた。すなわち黄色と青の成分が丁度均衡した強度の時（閾上ではほぼ白に見える）、 t_0 は最小となった（フィールド混合の場合とは逆になる）。これは明らかに t_0 の決定に $y-b$ （黄-青）反対色システムが関与していることを示すものである。

その生理学的なメカニズムに関しては、反対色システム（細胞）の1つである網膜神経節細胞を仮定した。空間的な加重の限界（臨界面積）がその同心円的な受容野の中心部の大きさと関係づけられているように、ここでは1つの仮説として時間加重の臨界持続時間は受容野中心部と周辺部の応答潜時 (latency) の差と関連づけて説明を試みた。

視覚系における時間加重現象
に関する心理物理学的研究

—反対色システムの寄与—

三 星 宗 雄

②

視覚系における時間加重現象
に関する心理物理学的研究
- 反対色システムの寄与 -

三星 宗雄

目 次

内 容 頁

序	1
第 1 章 本研究の背景	8
第 1 節 人間の視覚系の時間特性	8
§ 1. c f f	8
§ 2. 錐体メカニズムの時間周波数特性	12
§ 3. 時間加重 (temporal summation)	16
3. 1 Blochの法則 (Bloch's law)	16
3. 2 臨界持続時間 (critical duration)	17
第 2 節 色覚メカニズム	22
§ 1. 色覚のメカニズム (1):	
W. S. Stiles の π メカニズム	22
§ 2. 色覚のメカニズム (2):	
Hurvich & Jameson の反対色及び	
非反対色システム	26
第 3 節 π メカニズムの順応異常現象と	

反対色システム	33
§ 1. 単一変数の原理とフィールド加算性	33
§ 2. Pugh(1976)の研究	34
第4節 問題提起及び実験の構成	38
§ 1. 従来の研究のまとめ	38
A. 時間加重	38
B. π メカニズムの順応異常	39
§ 2. 問題提起	39
第2章 実験的研究	42
第1節 実験1 閾値における時間加重: 臨界持続	
時間の刺激の色及び輝度への依存性	42
§ 1. 目的	42
§ 2. 方法	43
§ 3. 臨界持続時間(t_c)の定義	52
§ 4. 結果	55
§ 5. 考察	65
§ 6. 要約	70
第2節 実験2 時間加重に於ける反対色システム	
の役割(1): フィールド混合	
(field mixture) 実験	71
§ 1. 目的	71
§ 2. 方法	72
§ 3. 結果	76
§ 4. 考察	86
§ 5. 要約	92

第3節 実験3 時間加重に於ける反対色システム の役割(2): テスト混合(test mixture) 実験	94
§ 1. 目的	94
§ 2. 方法	95
§ 3. 結果	100
§ 4. 考察	104
§ 5. 要約	110

第3章 検証的実験 112

第1節 実験4 刺激の持続時間と反対色システム / Summation indexによる分析	112
§ 1. 目的	112
§ 2. 方法	117
§ 3. 結果	121
§ 4. 考察	123
§ 5. 要約	130
付録	131

第2節 実験5 反対色システムの順応の時間的側面 : 閾上事態 -transient hue cancellation 法を用いて	134
---	-----

§ 1. 目的	134
§ 2. 方法	136
§ 3. 結果	141

§ 4. 考察	151
§ 5. 要約	158
第3節 実験6 刺激の持続時間の関数としての飽和 度の変化	160
§ 1. 目的	160
§ 2. 方法	160
§ 3. 結果と考察	165
§ 4. 要約	167
第4節 実験7 閾値事態に見られる反対色システム の順応 -変形Co-termination法を を用いて-	168
§ 1. 目的	168
§ 2. 方法	169
§ 3. 結果	173
§ 4. 考察	186
§ 5. 要約	193
第4章 全体的な考察	195
第5章 結論	223
引用文献	224
参考文献	241

謝辭 ····· 244

付錄 ····· 245

序

生物が自己を取り巻く環境を正しく認知することは適応上の第一歩である。その中でも事物の発見(object detection)は特に重要である。自然環境における危険を事前に察知できなければ生存は難しいであろう。また生物世界の食物連鎖の中で捕食者はいかに素早く被食者を発見するかが被食者を捕える鍵であるし、一方、被食者の方ではいかに素早く捕食者の存在に気付くかがそれから逃げ延びるための鍵でもある。

動物によっては事物の発見を視覚(vision)以外の感覚、例えば聴覚(コウモリ、イルカ)、嗅覚(イヌ)あるいは皮膚感覚(魚類)に主に依存している場合もあるが、我々人間を含めたいわゆる昼行性動物は視覚を優勢感覚(dominant sense)としている場合が多い。

さて我々は一般に月のない星夜の状態から日中の太陽光の下に至る様々な照度レベルで外界を認知することができる。それは我々の視覚系(visual system)が照度レベルに応じて感度の調節を行っているからである。感度が高い状態では(例えば星夜)視覚系は弱い光を検出できるし、感度が低い状態(日中)では光の強度を上げないと検出できない。これは換言すれば、視覚系が破壊されることなく、強い光でも検出できることを意味する。この機能は順応(adaptation)と呼ばれる。順応(感度調節)が生じる範囲(ダイナミックレンジ)は我々人間の視覚系の場合実に8log単位(0.0003lx-10万lx)にも及ぶ。もし順応の機能がなければ、我々の外界の認知は重大な支障をきたすことになる(映画館に入った直後及び映画館から出た直後の体験を思い出せば良い)。

順応には2種類ある。眼(視覚系)が明所(照度レベルの高い環境)に

曝される時に働く感度調節（感度を下げる機能）を明順応（light-adaptation）、逆に暗所（照度レベルの低い環境）に曝される時の感度調節（感度を上げる機能）を暗順応（dark adaptation）と呼ぶ。

良く知られているように、我々が暗所にいる時と明所にいる時とで視覚系の中で働く視細胞が異なる。前者の場合には杆体細胞（rod cell）が主に機能し、後者に於いては錐体細胞（cone cell）が主に機能していると考えられている。従って暗所から明所に移る時（又はその逆）に生ずる順応では、杆体から錐体へ（又はその逆）と「レンジ」の切り換えが行われ、さらにそれぞれのレンジの中で連続的に感度の調節が行われると考えられる。

さて今暗闇の中で弱い閃光が発せられたとしよう。昼行性動物としての人間がその生存のために最も必要なことは、その光自体を、危険をもたらす可能性があるものとして、検出することであろう。もし人間の視覚系が弱い閃光に対する反応（単独では「見えた」という意識には至らない）を何等かの方法で寄せ集めることができたなら、それはその光を検出する確率を高めることになる。その方法は1つは空間的な加重（spatial summation）である。これは空間的に広がりを持つ光、又は空間的に離れた部位に存在する光に対する反応を「空間的に」寄せ集める方法である。もう一つは時間的な加重（temporal summation）である。これは時間的に広がりを持つ光、又は時間的に離れて入射する光に対する反応を「時間的に」寄せ集める方法である。いずれの場合にも光に対する反応をプールし、結果的に大きな反応としてその信号を大脳に送ることになる。暗所で働く杆体が大きい空間的・時間的加重機能をもっていることはこの意味で非常に合目的的であると言える。

しかし空間的・時間的加重機能が大きいと言うことは、個々の信号（反応）がプールされてしまうこと、従ってその限り大脳は個々の信号を区別することができないことを意味する。例えば空間的に離れた部位に発せられた2つの光、又はある時間間隔を置いて発せられた2つの閃光を2つの光として識別できず、1つの光として感ずるのである。これを空間的又は時間的分解能が悪いと言う。従って分解能は光の「存在」ではなく、光の「内容」（当該の光が事物に関してどのような情報を含んでいるか）を知るのに重要な機能であると言える。このように視覚系の加重機能と分解機能は互いに trade-off の関係にある。暗所に於いて人間の視覚系が第一になすべきことが光の検出であるならば、杆体の空間的・時間的加重機能が優れ、一方分解機能は劣る事実は容易に納得できる。

一方明所で機能する錐体は、杆体と丁度逆に、空間的・時間的加重機能は小さいが、他方その分解機能は優れている。視覚機能の目的が光の発見から（入射する光量は十分である）、それが運ぶ情報の分析に移るのである。ちなみに錐体視による視力は杆体視の視力にくらべはるかに良い。又錐体の順応レベルに応じてその加重及び分解機能も変化することは想像に難くない（杆体の場合も同様である）。

本研究では我々人間の視覚系の持つこうした加重・分解機能のうち、特に時間的な側面を扱う。又比較的高い輝度レベルにおける変化を問題にするので（また刺激は錐体細胞しか存在していないと考えられる中心窩に提示されるので）、関与する視細胞は主に錐体であると考えられる。

ところで我々には3種類の錐体がある。錐体が働く時には一般に色

の知覚（色覚）が生ずるが、その錐体が最も強く反応する光の波長に対応する色相によって、赤錐体（R錐体）、緑錐体（G錐体）及び青錐体（B錐体）に分けられる。光刺激を吸収したそれぞれの錐体は、後述するいわゆる単一変数の原理（Principle of Univariance）（Naka & Rushton, 1966）に従って信号を中枢に送る。古典的な三色説では各錐体からの信号がそのまま大脳に到り、色覚を生ずることになるが、現在広く受け入れられている段階説では、各錐体からの信号は大脳に達する以前に（恐らく早くも網膜の段階で）反対色的な変換を受けるものと、非反対色的な変換を受けるものに分けられ、それぞれの出力が大脳に到ると考えられる。そうした錐体からの信号の変換が生ずる場所（サイト）は、前者は反対色システム（opponent-color system）と呼ばれ、後者は非反対色システムと呼ばれる。前者は刺激の色と輝度の変化の情報を、また後者は輝度の変化の情報だけを上方に送ると考えられている。

これまでは我々の視覚系の時間加重・分解機能は視細胞である錐体（及び杆体）の働き、特にその順応と関連付けられて説明されてきた。しかし本研究では、従来の仮説とは異なり、視覚系の時間加重・分解機能が決して錐体レベルだけで決定されるのではなく、視細胞以後（post-receptorial）のメカニズム、特に反対色メカニズムが強く関与していることを示し、視覚系全体としての時間加重・分解機能がいかなる過程に基づいているかを分析しようとするものである。

こうした時間加重・分解に関する研究が現実の場面において、いかに重要であるかに関しては、空間的な側面の研究に比べて必ずしも明確ではない。しかし交流電源による照明の場合（例えば蛍光

灯), その周波数とちらつき(フリッカー)感の関係(特にある周波数(例えば50Hz)に於いてちらつきが感じられない輝度の値や色光を用いた時の周波数, 輝度, 面積等の要因とちらつき感との関係に関する研究は重要である。又信号灯を点滅させる必要がある場合に, 1回の点滅時間をどの程度にすればその認識に十分であるかは時間的加重の問題そのものである。さらにCRTディスプレイ等の各種視覚的表示装置や映画などでは, 我々の視覚系の時間的分解能に関する知識が必要不可欠である。本研究はこうした日常生活に於ける問題を直接対象とはしておらず, むしろ理論的あるいはきわめて基礎的なものである。しかし上述のような応用的な問題と直ちに結び付く。

本研究は人間の視覚系の時間特性に関する心理物理学的な研究である。従って, 細胞レベルでの応答を直接問題にしているわけではない。光刺激が視覚系の中に入り, その中でいくつかの細胞レベルでの応答を経た後に, 最終的に得られる我々の意識, 例えば「見えた, 見えない」あるいは「赤, 青, 黄, . . .」等, を手がかりとしてその間の過程を類推しようとするものである。その類推の段階で, 他の方法によって得られた知見(例えば生理学的方法によって明らかにされた細胞の応答)を最大限利用していくのが一般的である。そうした知見とどの程度対応関係があるかは研究の性質によって異なるが, 本研究は生理学的な結果との対応関係が比較的はっきりしている部類に入ろう。上では「細胞の応答」という観点から説明が試みられたが, 厳密にはそれは結果を説明する「有力な材料」に過ぎず, 心理物理学的なアプローチによる結果と1対1の対応があるという保証はない。本論文では生理学的な意味に於けるメカニズ

ムである「細胞」と細胞に対応し、それに限りなく近い心理物理学的なメカニズムとを一応区別することにする。心理物理学的メカニズムの呼び方は研究者によって、また文脈によってもさまざまであるが、そのおおよその対応関係は表1.1の通りである。本論文では他の研究者の論文を引用する時にはその論文で用いられている呼び方に従うことにするが、文脈によって多少変わることになるのはやむを得ない。

表1.1 生理学と心理物理学に於ける用語の対応関係

生理学的メカニズム (細胞)	心理物理学的メカニズム
錐体視細胞 (cone photoreceptor cell)	錐体メカニズム (cone mechanism) π メカニズム (π mechanism)
杆体視細胞 (rod photoreceptor cell)	杆体メカニズム (rod mechanism) ¹⁾
反対色細胞 ²⁾ (opponent color cell)	反対色システム (opponent color system) 反対色経路 (chromatically-opponent pathway)
持続性細胞 (tonic cell)	色チャンネル (chromatic channel)
非反対色細胞 ²⁾ (non-opponent color cell)	輝度システム (luminance system) 加算的経路 (additive pathway)
一過性細胞 (phasic cell)	輝度チャンネル (luminance channel) 明るさチャンネル (brightness channel)

1) π メカニズムとしては π_0 メカニズムになる (Stiles, 1978)。

2) いずれも網膜神経節細胞 (retinal ganglion cell) である。これらはそのスペクトル応答特性による分類である。最近では tonic cell 及び phasic cell (Gouras, 1968) のように、他の基準 (この場合には時間応答特性) による分類も行われている。しかし波長特性に関してはかなり共通している場合が多い。

第1章 本研究の背景

第1節 人間の視覚系の時間特性

§ 1. c f f

我々の一日は朝目覚めてからの時間の関数である。視覚系にとっては朝初めて光刺激が入力されて以来、時間の関数として光に露出され続ける。実験として実験室内にいる時にせよ、通常の生活事態にせよ、夜ベッドで目を閉じるまで、視覚系に与えられる光刺激の変化は例外なく時間の関数である。従って視覚系の持っている順応の機能も、明順応（視覚系が明所に露出された時の感度低下）及び暗順応（視覚系が暗所に露出された時の感度上昇）を問わず、いずれもそれ自体が時間の関数となる。またいわゆる色順応（chromatic adaptation）も時間と共に成立する。我々には非常に馴染み深い残像（after-image）の現象も時間的な現象である。しかし本研究がその対象とするのは、こうした巨視的な意味に於ける視覚系の時間特性ではない。本研究で問題とするのは微視的な意味における視覚系の時間特性、つまりある短時間（例えば1秒）の間に光刺激がon-offを生ずるような刺激に対する視覚系の応答である。

視覚系のそうした時間的特性に関する研究はさまざまな方法を用いて行われて来た。その中でよく知られているのは、古典的なc f f（critical flicker frequency：臨界ちらつき頻度）の研究である。

c f fは視覚系の時間的分解能（temporal resolution）を示す

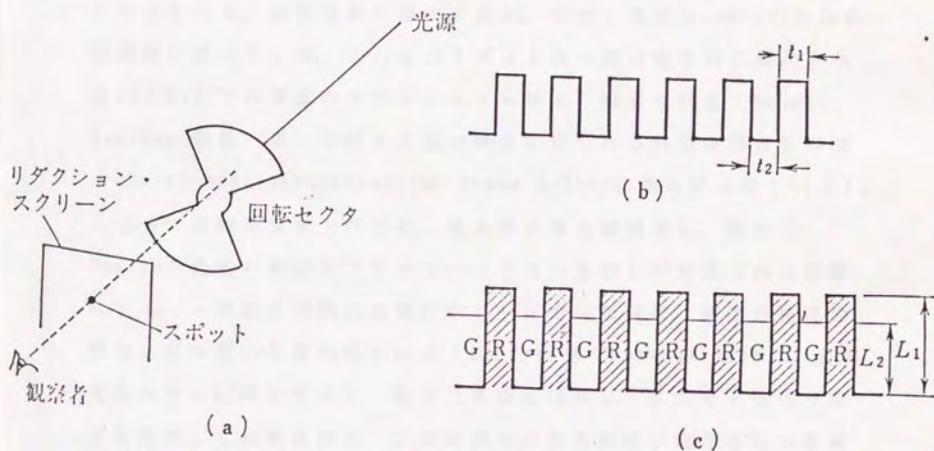


図1.1.1 (a) のような方法で得られる光の時系列的なパターン (b) および異なる波長 (λ_1, λ_2) を交互に交代させたときの時系列的なパターン (c)
 (三星・長谷川, 1987)

1つの指標として用いられる(疲労の指標とされることも多い)。今図1.1.1(a)のように光源と目の間に不透明なセクタを置いて回転させると、目に到達する光の時系列的なパターンは(b)のようになる。この時セクタの回転速度が遅ければ、 t_1 と t_2 (ここでは $t_1 = t_2$)が十分長くなり、観察者には光のスポットの点滅(on-off)が容易に知覚される。回転速度が増大すると、やがて完全なon-offの知覚が困難になってくる。この時のスポットは一般に定常的に提示される L_1 と L_2 の平均輝度のスポットよりも明るく感じられる(Brücke-Bartley効果。単一のパルス光の場合に見られる同様な明るさの増大(brightness enhancement)はBroca-Sulzer効果と呼ばれている)。

さらに回転速度を上げると、明るさの増大は消失し、融合(fusion)直前の微妙なフリッカー(ちらつき感)が知覚される段階になる。一般にこの時の主観的なフリッカー頻度は、実際の物理的頻度よりも低いと言われている(Forsyth & Chapanis, 1958)。回転速度がさらに増大すると、ちらつき感は消失し、スポットは均一な定常光として知覚される。この時の光の交代頻度が臨界ちらつき頻度(cff)又はちらつき融合頻度(flicker fusion frequency, fff)であり、一般にcps(cycle per second)又はHzで表される。

cffはさまざまな刺激条件に依存する。その中で本研究との関連で重要なのは、異なった波長の刺激を用いて、その網膜照度の関数としてcffを求めた時の結果である(図1.1.2 刺激の大きさ: 19° , 中心視)(Hecht & Schlaer, 1936)。照度レベルによって2つの曲線群に分かれており、下(約10td以下)が杆体の結果、上(10td以上)が錐体の結果を表している。図からわかるようにcffの上限値は杆体では約16Hz、錐体では60Hzとなっている。錐体の曲線群に

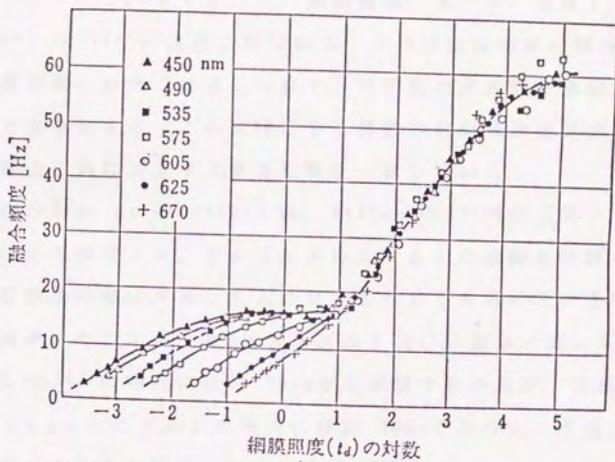


図1.1.2 刺激の強度（網膜照度）の関数としてのCFF. パラメータは波長 (nm)
 (Hecht & Schlaer, 1936)

みられる直線部は一般に以下の式で表される。

$$f = a \log I + b \quad (1.1)$$

(ここで f : c f f, I : 刺激強度, a , b : 定数)。これは Ferry-Porter の法則と呼ばれる。この法則は刺激の強度(輝度又は網膜照度)が高くなるにつれて、視覚系の時間的分解能が上昇することを意味する。これは後述する視覚系の時間加重能が背景の強度の増大と共に減少する事実と軌を一にしている。

Brindley et al.(1966) は, Stiles の2色閾法(第2節参照)を用いて各錐体メカニズム(π メカニズム)の活動を分離し、それぞれの種類の錐体メカニズムに対する c f f を求めた。それによると、R 錐体メカニズム($\pi 5$ メカニズム)及び G 錐体メカニズム($\pi 4$ メカニズム)の場合には約 55Hz が上限値であったが、B 錐体メカニズム($\pi 1$ メカニズム)の場合には約 18Hz であった。このように杆体及び B 錐体の時間的分解能は非常に低い。

c f f は一般に刺激の面積と共に増大する(Granit & Harper, 1930)。c f f と刺激の面積(対数)との間の直線関係は Granit-Harper の法則と呼ばれる。刺激の面積が大きくなると時間分解能が良くなることは、逆にそれだけ時間加重能は低下することを意味する。このように視覚系は加重が空間的に行われる場合、時間的には(加重を犠牲にし)分解能を高めるように機能するようである。

§ 2. 錐体メカニズムの時間周波数特性

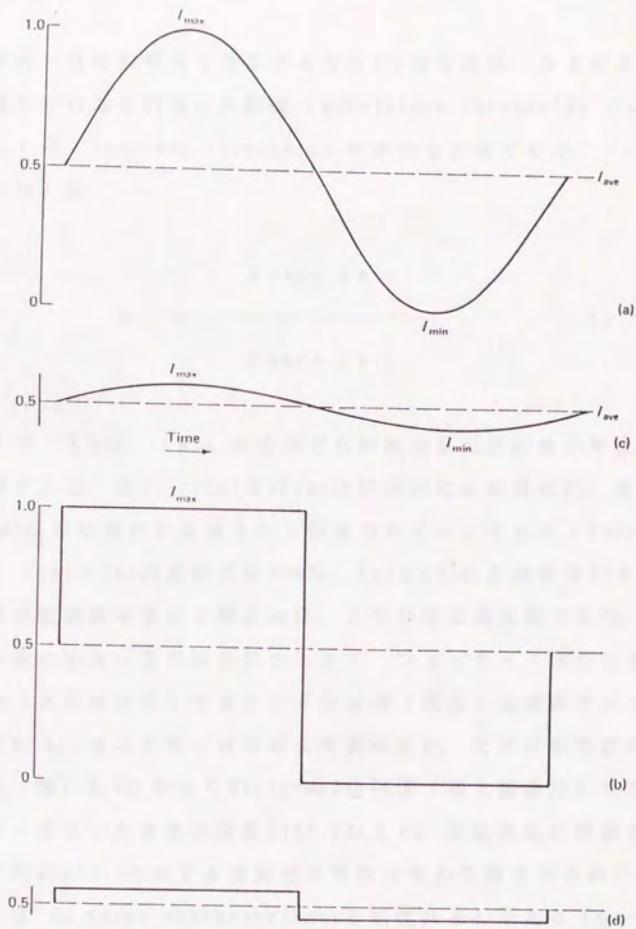


図1.1.3 時間的に正弦波状(a, c)及び矩形波状(b, d)に変調されたパターン。(a), (b)はコントラスト100%, (c), (d)はコントラスト10%である(Boynton, 1979).

視覚系の時間的特性を把握するもう1つの方法は、さまざまな周波数で提示される光刺激の変調閾 (modulation threshold) 又はコントラスト閾 (contrast threshold) を求める方法である。ここで変調度 (M) は、

$$M = \frac{I_{\max} - I_{\min}}{I_{\max} + I_{\min}} \quad (1.2)$$

(ここで I_{\max} , I_{\min} はそれぞれ刺激の最大及び最小輝度を示す) で定義される。図1.1.3(a)及び(c)は時間的に正弦波状に、又(b)および(d)は矩形波状に変調された刺激のパターンである (Boynton, 1979)。 (a)と(b)の変調度は100%, (c)と(d)の変調度は10%である。

上述の変調閾を求める場合には、このMは従属変数であり、被験者は一般にある一定の周波数のもとで、フリッカー (ちらつき感) が消失 (または出現) するまでその振幅 (輝度) を調節することが求められる。そのときのMの値を変調閾とし、その逆数を変調感度とする。図1.1.4はやはりStilesの2色閾法 (第2節参照) を利用し、それぞれ異なった波長の背景 (12°) の上で、正弦波状に変調されたテスト刺激 (2°) に対する変調感度特性 (その先駆者の名前に因んでしばしば de Lange characteristic と呼ばれる) である (Green, 1969)。△-▲がRメカニズム、□-■がGメカニズム、○-●がBメカニズムの結果である (シンボルの相違はテスト刺激の輝度の相違を示すが、ここでは各メカニズムの結果を直接的に比較できるように縦軸に沿って補正が施されている)。Gメカニズムの結果が

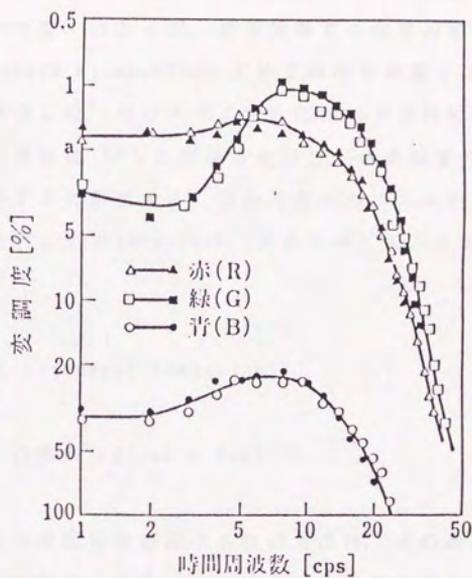


図1.1.4 各錐体メカニズムの時間周波数 (de Lange)特性 (D.G. Green, 1969)

一般によく得られる曲線であり、10cps付近にピークをもつ所謂バンドパス (band-pass) 型の周波数特性である。R及びBメカニズムの結果もバンドパス型ではあるが、低周波部での感度の減少 (低周波減衰 low-frequency attenuation) はそれほど顕著ではない。又Bメカニズムの場合には、他のメカニズムに比べて絶対的な感度が著しく低い。図の横軸は100%の変調度を示し、各直線を外挿した時の交点が前出のc f fに相当する。図から各メカニズムのc f fは、G及びRメカニズムが約50cps(11z)、又Bメカニズムは約25cps(11z)となる。

§ 3 時間加重 (temporal summation)

3. 1 Bloch の法則 (Bloch's law)

我々の視覚系の時間特性を調べる他の方法は、その時間加重の限界を求める方法である。今単一のフラッシュ光を与えられる時、一般にはその提示時間 (持続時間) が長い程明るく感じられる。つまり、「序」で述べたように、光刺激に対する微視的な明るさの反応が時間的に加重され、結果的に大きな明るさの反応が得られるのである。これを明るさの時間加重と言う。同じ現象は、(閾上の) 明るさ感覚ではなく、閾値の事態でも見られる。もし光に対する明るさ感覚が時間的に加算されるのであれば、(ある一定の明るさ感覚に達するのに必要な光の強度を求める) 閾値事態では、光の持続時間が長い程閾値強度は低下することが予想される (より少ない光の強度で済む)。場合によっては、例えば光の持続時間が2倍になれば、

閾値強度は半分で済むことも起こり得る。この閾値強度と持続時間との完全な逆数関係を Bloch の法則と言い、一般に以下の式で表されている (Bloch, 1885)。

$$I \cdot t = c \quad (t < t_c) \quad (1.3)$$

(ここで、 I : 閾値強度, t : 持続時間, t_c : 臨界持続時間, c : 定数)。図 1.1.5 はこれを模式的に表したものである。もし完全に Bloch の法則が成り立つとすれば、閾値は、刺激の持続時間に係わりなく、ある時間内に入射した光の総エネルギー ($I \cdot t$) によって決まることを意味する。

3. 2 臨界持続時間 (critical duration)

Bloch の法則が成立するのはある一定の時間範囲内であり、その限界の持続時間は臨界持続時間と呼ばれる。上の式 (1.3) の t_c がそれにあたる。大部分の時間加重に関する研究ではこの臨界持続時間 (t_c) が求められ、それに及ぼす刺激条件の効果が検討される。これまでの報告では、白色光による、中心視に於ける t_c は約 100 msec である (Herrick, 1956; Barlow, 1958; Blackwell, 1963)。

しかしながら t_c はさまざまな要因に依存する。一般に刺激の面積が大きいと t_c は小さくなる (Graham & Margaria, 1935; Barlow, 1958)。この関係は空間的加重 (spatial summation) の場合にも見られ、完全空間加重 (Ricco の法則と呼ばれる) が生じる空間的限界は、短い持続時間の刺激に対して大きい (Barlow, 1958)。このように、

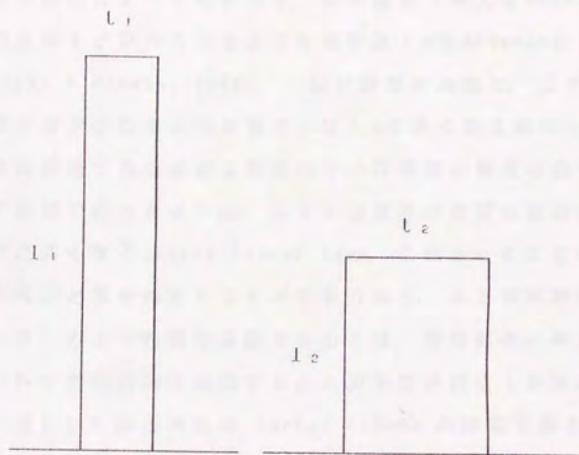


図1.1.5 完全時間加重 (Bloch の法則) が成立するなら、
 刺激の持続時間が2倍になれば ($t_2=2 \cdot t_1$),
 その分強度は半分で閾値に達する ($I_2=I_1/2$).

視覚系は時間加重及び空間加重の（両方ではなく）どちらか一方を利用してはいるようである（Brindley, 1970）。

又被験者の課題によっても異なり、形の認知（例えばrandoldt環の切れ目の方向）が求められるような時には t_c は400msecにも増大する（Kahneman & Norman, 1964）。一般に課題の処理に、より高次の認知的活動が要求されるような場合には t_c は長くなる傾向にある。

本研究との関連で最も重要な要因の1つは背景の輝度の効果である。c f fの項で述べたように、我々の視覚系の時間分解能は刺激の輝度と共に高くなる（Ferry-Porter Law）。これをc f fと視覚系の明順応の関係と置き換えることができるなら、ある背景刺激（順応フィールド）の上で時間加重能を求める時、背景刺激の輝度が高くなるにつれて加重時間は短縮することが予想される（分解能が高くなる）。図1.1.6は古典的なBarlow（1958）の結果である。図から明らかなように、背景強度の増大と共に加重時間は減少している。この結果は網膜周辺 6.5° の部位で得られたものであるから、暗黒背景を含めいくつかの結果は杆体の結果であり、他の（背景輝度の高い条件に於ける）結果は錐体の結果であると考えることができる。

もう1つの重要な要因は刺激の色（又は波長）の効果である。上記のc f f及び時間周波数特性の項で触れたように、杆体メカニズムの時間分解能は錐体メカニズムに較べて悪く、又錐体メカニズムの中でもR及びG錐体メカニズムに較べて、B錐体メカニズムの分解能は悪い。時間加重に及ぼす刺激の色の効果を考える時、当該刺激の波長と各メカニズムの感度との関係を見ればおおよその見当をつけることができる。青色光（短波長光）に対する加重時間は中波長光及び長波長光に対するそれよりも長いことは十分予想できよう。

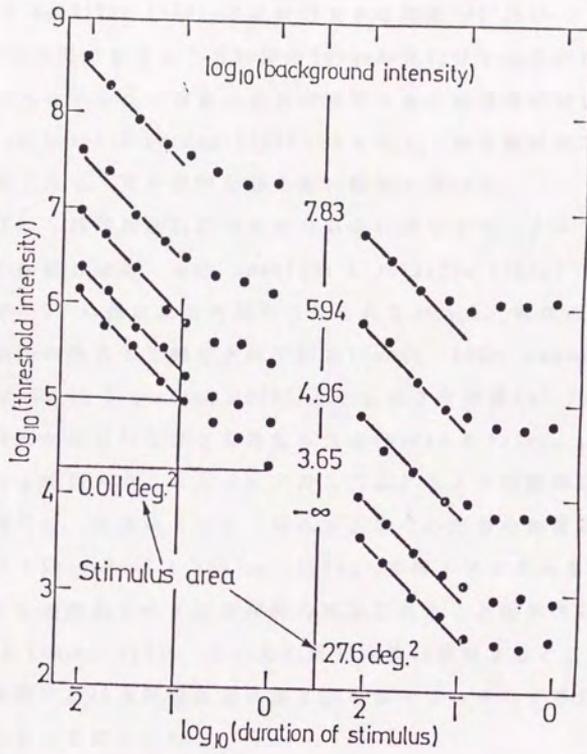


図1.1.6 背景強度の関数としての時間加重 背景強度が高くなるにつれて閾値データが傾き-1の直線（完全加重を示す）から、より短い持続時間で離れ始める。左右はそれぞれ大きさの異なった刺激によるデータである (Barlow, 1958)。

Sperling & Jolliffe (1965)は比較的大きな刺激(45'及び 3°)を用いて、450nmの光に対する加重時間が650nmの光に対する加重時間よりも長いことを示した。刺激の波長の効果を多くの波長に対して検討した King-Smith & Carden (1976)によると、加重時間はスペクトルの両端で長く、黄色領域で最も短い結果となった。

このように、時間加重に於ける色の効果に関しては、テスト刺激の大きさが重要となる。上の Sperling & Jolliffe (1965)でもテスト刺激が4.5'の時には色の効果は見られなかった。同様の結果は他のいくつかの研究でも報告されている(Rouse, 1952; Saunders, 1975; King-Smith & Carden, 1976)。しかし大きな刺激(2°)を用いても色の効果が得られなかった報告もある(Regan & Tyler, 1971)。

根底にある錐体メカニズム(πメカニズム)とより積極的に関連づけた研究では、各錐体(π)メカニズムはそれぞれ特有の加重時間を有しており(Krauskopf & Mollon, 1971)、又青メカニズムを除き、加重時間はその順応レベルと逆相関の関係にあることが示された(Uetsuki & Ikeda, 1971)。これらの研究結果の意味するところについては本研究に於ける問題提起と深く結び付いているのでその項で改めて触れることにしたい。

第2節 色覚メカニズム

前述したように本研究の「色覚メカニズム」には Stiles の π メカニズム、反対色システム及び輝度システムが含まれる。これらは生理学的研究における「錐体細胞」(又は光受容器)、「反対色細胞」及び「非反対色細胞」に対応する心理物理学的構成体である(表1.1参照)。

この節では §1 で Stiles の π メカニズムについて、そして §2 で Jameson & Hurvich の反対色及び非反対色システムについて考察した後、§3 で本研究の中心テーマである時間加重と色覚メカニズムとの関係及び問題提起を行う。

§1 色覚メカニズム(1): W. S. Stiles の π メカニズム

彼が用いた方法は特に2色閾法(two-color threshold technique)と呼ばれている。それはある色の順応フィールドの上で、通常異なった色のテスト刺激の閾値を求める方法である。その原理は、両刺激に適当な色(波長)を選ぶことによって、視覚系に想定されている複数の色メカニズムのうち、他のメカニズムの感度を選択的に減じ、求めたい単一のメカニズムを分離する(isolate)、という点にある。

いまテスト刺激の波長を λ 、順応フィールドの波長及び強度をそれぞれ μ 、 $M\mu$ とすると、テスト刺激の閾値 $N(\lambda)$ は一般に

$$N(\lambda) = (M\mu, \lambda, \mu) \quad (1.4)$$

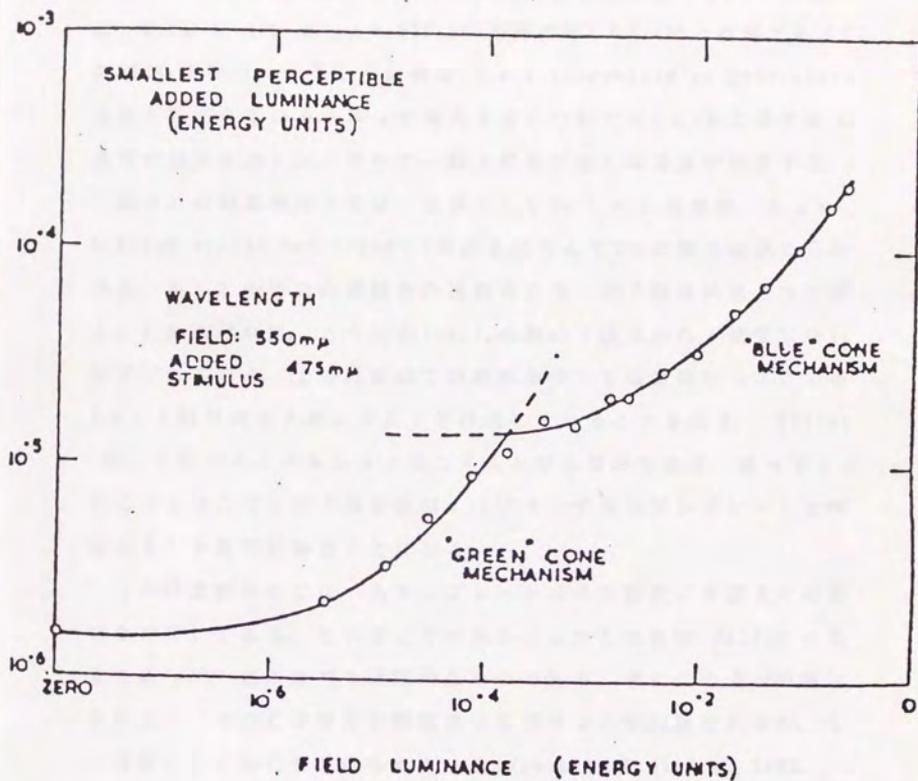


図1.2.1 T.v.i曲線に見られる2つのテンプレート ($\lambda=475\text{ nm}$, $\mu=550\text{ nm}$, 中心視) 下のテンプレートはG錐体メカニズム ($\pi 4$), 上はB錐体メカニズム ($\pi 1$)を表す(Stiles, 1961).

である。ここで最も重要なのは $M\mu$ の関数としての $N(\lambda)$ である。図 1.2.1 は $\lambda = 475 \text{ nm}$, $\mu = 550 \text{ nm}$ の時の $N(\lambda) - M\mu$ 曲線である (Stiles, 1961)。こうした曲線は t.v.i. (threshold vs intensity) 曲線と呼ばれている。 $M\mu$ が増大するにつれて $N(\lambda)$ も上昇する (感度が減少する) が、途中で一時上昇率が鈍くなる点が存在する。

結局この刺激条件下では、全体としての t.v.i. 曲線は、 $M\mu = 4.0 (\log \text{ quanta sec}^{-1} \cdot \text{deg}^{-1})$ 付近をはさんで 2 つの部分曲線に分かれる。もしこの時この被験者の視覚系に唯一の「閾値決定メカニズム」しかなければ、こうした t.v.i. 曲線の「枝分かれ」は生じないはずであるから、上の結果はこの刺激条件下では複数の (ここでは 2 つ) 「閾値決定メカニズム」が機能していることを示す。Stiles は、このメカニズムを π メカニズムと呼んだのである。従って π メカニズムはこうした「部分曲線」(ブランチ又はテンプレートと呼ばれる) の数だけあることになる。

この時重要なことは、各テンプレートはその位置こそ違えその形は全て同じである、ということである (しかしこれは Stiles の仮定であって、どこまでも近似的なものである。後にこの点が問題にされる)。その形は特定の関数式で表現するのは困難であるが、 ξ - 関数として表にまとめられている (Wyszecki & Stiles, 1982, p. 532, 表 1(7.4.3))。この ξ - 関数 (実際にはその逆数) をそれぞれ π メカニズムの順応 (感度の減少即ち閾値の上昇) の過程を数量的に記述する関数なのである。 ξ - 関数を用いれば各 (i 番目の) テンプレートは以下のように統一的に記述できる。

$$\frac{1}{N_i(\lambda)} = \pi_i(\lambda) \cdot \xi(M\mu \cdot \Pi_i\mu) \quad (1.5)$$

又は

$$N_i(\lambda) \cdot \pi_i(\lambda) = \xi(M\mu \cdot \Pi_i\mu)^{-1} \quad (1.6)$$

(ここで、 $N_i(\lambda)$ 、 $\pi_i(\lambda)$ 、 $\Pi_i\mu$ はそれぞれ*i*番目のテンプレートのテスト閾、テスト感度(test sensitivity)及びフィールド感度(field sensitivity)を表す)。 ξ -関数は、

$$x = 0 \text{ の時 } \xi(x) = 1.0$$

$$x = 1 \text{ の時 } \xi(x) = 0.1$$

を与えるので、 $\pi_i(\lambda)$ ($x = 0$ 即ち $M\mu = 0$ の時、 $\pi_i(\lambda) = N_i(\lambda)^{-1}$) は *i*番目のテンプレートの絶対閾を表し、一方 $\Pi_i\mu = M\mu^{-1}$ の時、 $N_i(\lambda) = 10 \cdot \pi_i(\lambda)$ (絶対閾の10倍)となる。今 λ を変えれば、式(1.5)より各テンプレートは、その形を変えずに当該メカニズムの λ に対する感度 ($\pi_i(\lambda)$) だけに従って上下に移動し、一方 μ を変えれば、その絶対閾 ($\pi_i(\lambda)$) を保ったまま、今度は水平方向に平行移動することが予想される。この各テンプレートの、形を変えずに上下左右に平行移動する仮定を移動則(Displacement Law)(Enoch, 1972)、テスト及びフィールド不変性(test-and field invariance)(Pugh, 1976)、形の不变性(shape invariance)(Sigel & Pugh, 1980)又はスペクトル不変性(spectral invariance)(Sigel & Brousseau, 1982)と呼ぶ。これは各 π メカニズムが「独立に」順

応する、という Stiles の仮定を示している (Mollon, 1982 は「順応の独立 adaptive invariance」と呼んでいる)。

各メカニズムの分光感度は、(1.5)式から $\pi_i(\lambda)$ (テスト感度) は $N_i(\lambda)^{-1}$ によって、又 $\Pi_i(\mu)$ (フィールド感度) は $M_i(\mu)^{-1}$ によって与えられるが、一般には後者が用いられている。 $\Pi_i(\mu) = M_i(\lambda)^{-1}$ の時 $N_i(\lambda)$ はその絶対閾 ($\pi_i(\lambda)$) の10倍となる。換言すれば $\Pi_i(\mu)$ はその絶対閾を10倍引き上げるのに必要な $M_i(\mu)$ (の逆数) で定義される。図1.2.2は得られた各 π メカニズムのフィールド分光感度曲線 (field sensitivity function) である (Enoch, 1972)。このように、Stiles の π メカニズムは $\pi_1, \pi_2, \pi_3, \pi_4, \pi_4', \pi_5$ 及び π_5' の計7種類存在する。それ等は主に最大感度を与える波長から、 $(\pi_1, \pi_2, \pi_3), (\pi_4, \pi_4'), (\pi_5, \pi_5')$ の3つのクラスターに分けることができる。各クラスターの最大感度はスペクトルのそれぞれ青、緑、黄領域にあり、これが π メカニズムをして限りなく錐体 (基本メカニズム) に近い存在と考えられている所似である。

表1.2.1は Stiles の π メカニズムと異なった心理物理学的方法による Wald(1964)の結果及び心理物理学以外の方法による結果をまとめたものである。

§ 2. 色覚メカニズム (2) : Hurvich & Jamesonの反対色及び非反対色システム

Stilesの π メカニズムが閾値を用いて得られた「物理的」な性格の強い仮説構成体であるのに対し、Hurvich & Jamesonに代表される

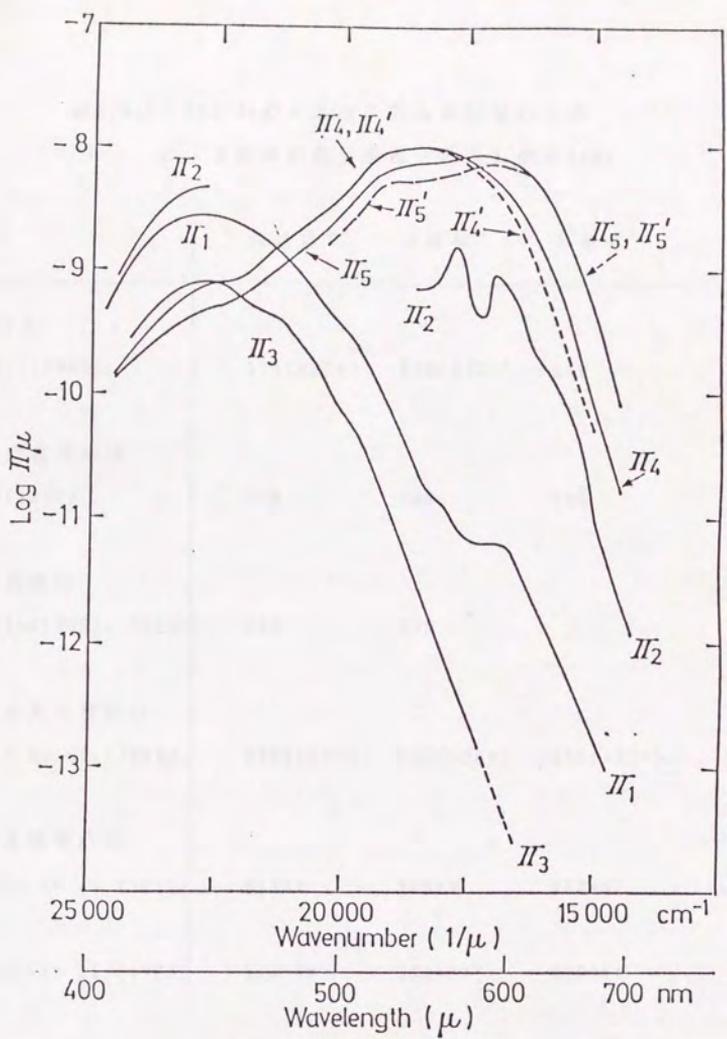


図1.2.2 π メカニズムのフィールド分光感度曲線 (Enoch, 1972).

表1.2.1 Stilesの π メカニズム及び他の方法

による錐体の最大感度(吸収)波長(nm)

	" R 錐体 "	" G 錐体 "	" B 錐体 "
2色閾法			
Stiles(1949)	575(587+)	540(540+)	440
選択的色順応法			
Wald(1964)	580	548	440
網膜濃度法			
Rushton(1963; 1965)	575	540	-
微小分光光度計法			
Marks et al.(1964)	570(625*)	535(530*)	445(455*)
電気生理学的法			
Tomita et al.(1967)	611**	529**	462**
Baylor et al.(1987)	561***	531***	430***

+: $\pi 5'$ 及び $\pi 4'$

被験体: *金魚 **コイ ***サル 無印はヒト

「反対色及び非反対色システム」は色の現象的な「見え」に基礎を置いた「心理学的」な仮説構成体と言える。

彼らは Hering にならって、あらゆる色相の中で混じり気の無い、純粹な色を4色認める。それらの色（ユニーク色相と呼ばれる）は、青、緑、黄（以上スペクトル色）及び赤（一般には最長波長光と青色光の混色によって得られる）である。そのうち黄と青及び赤と緑は互いに反対色であり、混色することによって互いに相手の色相を打ち消す（cancel）ことができる。さらに黄と青及び赤と緑は互いに両立しない色である（例えば「赤っぽい緑」などという色は存在しない）。従って赤と緑の感覚及び黄と青の感覚は互いに応答の方向性が反対の過程によってもたらされる（Hering は「同化作用 assimilation」及び「異化作用 dissimilation」と呼んだ）。

これら「黄-青過程」（以下y-bシステムと呼ぶ、Hering の黄青物質）と「赤-緑過程」（r-gシステム、Hering の赤緑物質）は我々の「色見え」に関与するシステムである（反対色システム）。これとは別に我々の「明るさの感覚」に関与するシステム（w-bkシステム、Hering の白黒物質）が仮定される（非反対色システム）。

さて Hurvich & Jameson(1955) は反対色システム（y-bシステム及びr-gシステム）の分光感度を所謂「打ち消し法」（cancellation method）によって求めた。それは例えばy-bシステムの中の黄成分については、510~700 nmの光（輝度一定）に、青色光（b：例えばユニーク青を与える 475 nm）を重ね、フィールドに黄色味も青味も感じられなくなったとき（黄色味が丁度打ち消されたとき）のbのエネルギー量で定義される。青成分及び赤-緑システムの赤、緑成分についても同様の方法で求められる。又非反対色システムについては

最小フリッカ法による視感度関数を適用している。図1.2.3は上の方法によって得られた各システムの分光感度曲線（彼らは色反応曲線 chromatic response function及び明るさ反応曲線 achromatic response functionと呼んでいる）である。この中で色反応曲線は Judd (1951)の式とほぼ同じであり、下のように表されることもある。

$$(y-b) = 0.4 Y - 0.4 Z \quad (1.7)$$

$$(r-g) = 1.0 X - 1.0 Y$$

（ここで、 X, Y, Z はそれぞれCIEのスペクトル3刺激値、 x, y, z に対応する。ちなみに y は $V(\lambda)$ 曲線と同一である。）

図1.2.3に示された2対の色反応曲線($y-b$, $r-g$)の正負の符号は意味がない。いずれもその絶対値が大きいほど、その色の感覚（青、緑、黄、赤）が強いと考える。図から、 $y-b$ 曲線は2相性であり、一方 $r-g$ 曲線は3相性（ r の反応が短波長領域に於いても見られる）となっていて、赤と緑及び黄と青の感覚は並存しないことがわかる。しかしこれら2対のシステム自体は同時に働き、全ての色はこれらのシステムの応答の加算の結果として知覚される。例えば550 nmの光に対しては $y-b$ システムは「黄色」の応答を示し、一方 $r-g$ システムは「緑」の応答を示し、結果的に「黄緑」として感じられる。各曲線と反応値0.0の横軸との交点を与える波長（そこでは一方のシステムの応答が0となる）はユニーク色相を与える波長である。

一方 $w-bk$ (white-black)システム（非反対色システム）は555 nm

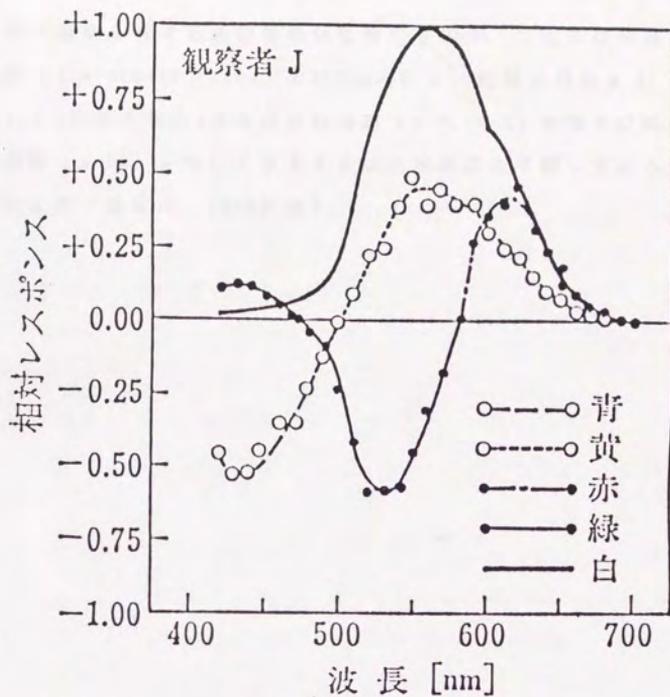


図1.2.3 Hurvich and Jameson の反対色モデルで仮定されている2組の色反応および明るさ反応曲線 (Hurvich & Jameson, 1955).

近辺に最大感度を有する単相性の分光感度を示す。これらは所謂視感度曲線 (luminosity curve) 又はCIEの $V(\lambda)$ 曲線に相当する。彼らは図1.2.3に示された2対の色反応曲線 (y-b, r-g) 曲線及び明るさ反応曲線 (w-bk) を用いてさまざまな色覚現象を予測している。(詳細は三星・長谷川, 1987参照)。

第3節 π メカニズムの順応異常現象と反対色システム

§ 1. 単一変数の原理とフィールド加算性

Stilesの π メカニズムが色覚の「基本メカニズム」、即ち錐体としての必要条件を必ずしも満たしていないことは、既に「独立-相互作用問題」として指摘されていた(例えば Boynton, 1963)。しかしその問題に対して、より明確な方向づけを行ったのは Pugh (1976)である。

色覚の三色説の基礎となっている現象の1つに混色がある。特に色光による混色は加法混色と呼ばれる。それは互いに独立な(他の2色から作れない)3つの色光を混色させ、それぞれの強度を適当に調節すれば、原則としてどのような色とも合わせることができるといものである。加法混色については、Grassmann(1853)によっていくつかの原理にまとめられている(「Grassmann の法則」)。

この加法混色は、受容器(感光色素)のレベルで成立していると考えられている(例えば Brindley, 1970)。その中の三色性に関する第1法則(Law of Trichromacy: 色の印象は、互いに独立な3つの要素、すなわち主波長、純度、輝度で規定できる)、及び加算性に関する第3法則(Law of Additivity: 等色している光は、その分光分布と関係なく、加法混色においては同一の効果を与える)が受容器レベルで成立するためには、互いに独立な受容器が3種類必要(かつ十分)で、受容器の反応は入射光(特にその分光分布)に対して加算的(additive)でなければならない。

Pugh(1976)は特にGrassmannの第3法則を問題とし、もしStilesの

π メカニズムがGrassmannの法則を成立させている「基本メカニズム」(受容器又は錐体)であるならば、 π メカニズムの反応は入射光(特に分光分布)に対して加算的でなければならない、と仮定した。従ってその加算性が成立するかどうかを検討することによって、Stilesの π メカニズムが「基本メカニズム」であるかどうかを決めることができる。

このGrassmannの法則の第3法則から導かれる受容器の加算性は、生理学的にはいわゆる単一変数の原理(Principle of Univariance: Naka & Rushton, 1966)として知られている。それによると、全ての受容器は入射光の波長(分光分布)に関わりなく、その出力は単一変数の情報(即ち有効光量子吸収率: effective quantum catch rate)しか送らない。これは強度(放射輝度)及び分光分布の異なる2つの入射光は、もし有効光量子吸収率が等しければ、強度及び分光分布の違いにも拘らず、当該受容器に対して同じ大きさの反応を生じさせることを意味する。このように単一変数の原理はGrassmannの法則のまさに生理学的な基礎となっている。従って、Stilesの π メカニズムが受容器であるならば、単一変数的(univariant)でなければならない、それは又入射光の分光分布に対して加算的でなければならないことを意味する。

§ 2. Pugh (1976)の研究

Pugh (1976)が用いた方法は波長の異なった2つのフィールドを重ねて提示し、分離されている π ($\pi 1$)メカニズムの順応(閾値の上昇)に及ぼす加算的効果をみる、というものである(フィールド1の波長

は430 nmに固定), それによると, $\mu 2 < 500$ nm では加算的な結果となっているが, $\mu 2 \geq 500$ nm に於いては明らかに加算性から予想される以上の閾値の上昇が見られた(超加算性).

Pugh (1976)の結果では $\pi 1$ メカニズムに見られるフィールド非加算性は超加算性だけであったが, その後の研究では, 条件によっては非加算性(sub-additivity), 又は打ち消しの反加算性(cancellative sub-additivity)が生じることが示された(Polden & Mollon, 1980). 後者はフィールド1とフィールド2とを重ねた時のテスト閾がフィールド1単独の時の閾値より低下する現象で, しばしばフィールド促進現象(field facilitation)(Sternheim et al., 1979)あるいは結合的感度促進現象(combinative euchromatopsia)(Mollon, 1982)と呼ばれる. 本研究と関連するのはこのフィールドの打ち消しの反加算性である.

これらの結果から, Pugh(1976)はStilesの $\pi 1$ メカニズムを錐体そのものと同視することはできず, 錐体レベル(彼は $\pi 3$ を仮定している)だけでなく, いわゆる反対色レベル(ここではy-bシステム)においても順応が生じる複合的なシステムであると結論づけている(2サイト順応モデル).

その後 $\pi 5$ (Ingling & Martinez, 1981), $\pi 5'$ (Wandell & Pugh, 1980 a;b), あるいは $\pi 4$ 及び $\pi 4'$ (Sigel & Brousseau, 1982; Kirk, 1985)に関しても同様に, その順応に異なった種類の錐体が, 反対色システムという形で関与している複合的なシステムであることを示す結果が報告されている. 又最近の報告では, フィールド加算性が得られるかどうかを用いられたテスト刺激の時間・空間的特性に依存するという結果も報告されている(Wandell & Pugh, 1980 a; b

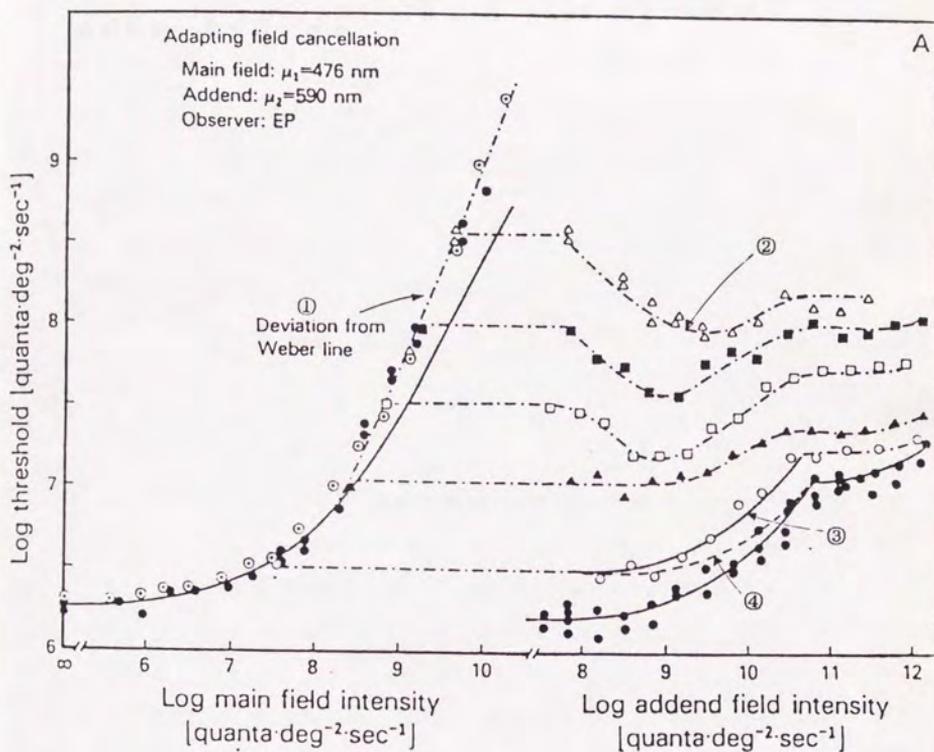


図1.3.1 π メカニズムのさまざまな順応異常現象 ①: Weber直線からの逸脱, ②: 打ち消しの反加算性, ③: 超加算性, ④: 加算性 (Pugh & Larimer, 1980).

) (詳細は三星, 1986 a; b を参照のこと).

図 1.3.1 は l.v.i. 曲線に見られるさまざまな順応異常現象を模式的に表したものである.

第4節 問題提起及び実験の構成

§ 1. 従来の研究のまとめ

これまで本研究の背景となっている視覚的現象及びそれに関する研究について触れてきた。本研究の背景は、視覚系の時間加重と視覚系を構成する色覚メカニズム (π メカニズム) の順応の問題に分けることができる。そのうち時間加重については、本研究に深く関連する研究結果及びそれらが持つ意味をまとめると以下のようになる。

A. 時間加重

① 時間加重の臨界持続時間は背景刺激の輝度が高い程短くなる (Barlow, 1958; Sperling & Jolliffe, 1965)。逆に c f f は刺激の輝度と共に増大する (Hecht & Schlaer, 1936)。刺激 (背景・テストのいずれにしても) の輝度と視覚系の明順応の程度とは 一般には 正の相関があると考えられ、それは又順応が吸収した光量子数にのみ依存する過程 (単一変数的な過程: 受容器) のレベルで生じていることを示唆する。一方視覚系の時間分解能はその順応レベルの関数であると考えられるから、結局時間的分解能は受容器レベルで決定されることを意味する。

② 杆体及び錐体、さらに各錐体メカニズム (π メカニズム) は固有の加重時間を持っている (Uetsuki & Ikeda, 1971; Krauskopf & Mollon, 1971)。又固有の c f f 値 (Hecht & Schlaer, 1936;

Brindley et al., 1966)及び時間周波数特性(Green, 1969)を持っている。これも視覚系の時間的分解能の「受容器発生説」に有利な結果である。

③ 錐体電位(cone potential)の立ち下がり時間が背景刺激の強度と共に短くなる(時定数が小さくなる)(Whitten & Brown, 1973)。これも①と同じように、背景輝度が高くなるにつれて時間分解能が向上することを意味する

B. π メカニズムの順応異常

① Stilesの π メカニズム(π_1 , π_4 , π_4' , π_5 , π_5')に関して、異なった波長のフィールドを2つ重ね、その順応(テスト閾)に及ぼす効果をみると、波長の組合せによっては加算性を示さず、超加算性、非加算性及び打ち消しの反加算性が得られる(Pugh, 1976ほか)。

② 視覚系の順応という点からすれば、あるテスト刺激を用いてその閾値を求める時、受容器レベルだけではなく、(受容器以降の)反対色システムのレベルに於ける順応(テスト刺激に対する視覚的信号の減衰)が影響を及ぼすことを意味する。

§ 2 問題提起

もし閾値測定という心理物理学的手法によるStilesの π メカニズムが単一変数の原理に従わない順応異常を示すのであれば、又同じように心理物理学的方法によって示される視覚系の時間特性

(c f f, 加重時間, 周波数特性)がその順応の関数であるとすれば, その順応の異常はさまざまな時間特性の「異常」となって現れてくると考えられる. 特にπメカニズムが内包していると考えられる反対色システムの活動が視覚系の時間的特性にも反映されることが予想される.

本研究ではその中で特に時間加重の問題を取り上げ, 時間加重の臨界持続時間に反対色システムがいかなる役割を果しているのかを明らかにしようとするものである. 換言すれば, 視覚系の臨界持続時間が, 少なくとも心理物理学的に定義される限り, 受容器レベルに於いてのみ決定されるのではなく, 受容器以後の過程に強く依存していることを立証し, 時間加重のメカニズムを分析しようとするものである.

本実験では, 背景刺激の輝度が増大するにつれて時間加重の臨界持続時間が短縮することを示した Barlow(1958)の古典的研究を出発点とし(実験1), 背景刺激の波長(分光分布)によっては, たとえその輝度が増大しても臨界持続時間が短縮されず, むしろ延長されることを証明した. その際背景刺激の分光分布に関しては反対色システムの役割が明白になるように, 互いに反対色の関係にある2色を重ね合わせるフィールド混合(field mixture)の手法を用いた(実験2). 又反対色の関係にある2色を重ねてテスト刺激とするテスト混合(test mixture)の手法も利用した(実験3). さらに主テーマに関連する他のいくつかの視覚的現象を取り上げ, 主実験の中で構築され, 結果の説明に用いられた仮説の妥当性の検証を試みた(実験4, 5, 6, 7).

また参考文献において, 本研究のテーマとは直接関連しないが,

本論文の中で取り上げられた仮説（輝度システムによる刺激の検出）の妥当性（その非妥当性）を検討した。

第2章 実験的研究

第1節 実験1 閾値における時間加重：臨界持続時間の刺激の色及び強度への依存性

§ 1. 目的

閾値の時間加重現象に対する反対色システムの寄与を吟味する実験に先立ち、背景刺激の強度と波長（色）が単色光のテスト刺激に対する時間加重の臨界持続時間（ t_c ）にいかなる効果を与えるかを検討した。

上述したように、 t_c に与える背景刺激の輝度の効果に関しては、一般に背景の強度が増大するにつれて t_c が短くなることが知られている（Barlow, 1958. 図1.1.6参照）。さらに、テスト刺激及び背景刺激の波長も t_c に影響を与えると報告されている。例えば、テスト刺激が比較的大きい場合には t_c はスペクトルの黄色領域で最も短く、スペクトルの両端では長くなる（King-Smith & Carden, 1976）が、テスト刺激が小さくなると t_c にはスペクトルの差が出てこない（Rouse, 1952, Sperling & Jolliffe, 1965, King-Smith & Carden, 1976）。しかし、比較的大きいテスト刺激を用いても差はなかったという矛盾した報告もある（Regan & Tyler, 1971）。背景刺激にさまざまな波長を用いた時の t_c の変化、特にテスト波長との相互作用においてどのように変化するかという問題は次の主実験（実験2）を行う際に重要である。上記に述べたような矛盾は実験条件の差（背景光の色、輝度、大きさ等）によるものと考えられるので、

実験1では背景光及びテスト光の条件を厳密に統制して、時間加重に関する基本的なデータを収集することを目的とした。

§ 2: 方法

2. 1 装置

図2.1.1に本実験で用いられた光学系装置を示す。光源(s)は300Wキセノンランプ(東芝KL-300)を用いた。 M_i ($i=1,4$)はレンズ(焦点距離はレンズによって異なる)を示す。被験者(Sub)に最も近いレンズ(M_1)はマックスウェリアンレンズ(Maxwellian lens)であり、入光した平行光線を最終的に被験者の右眼の瞳孔(実際には人工瞳孔, AP)中心に焦点を結ばせる役目を持つ(焦点距離200 mm)。

光路1はテスト刺激用の光路である。ダブルモノクロメータ(M, ナルミ社製, 半値幅 < 8 nm)でさまざまな波長の単色光を得た。レンズ(L_1)の焦点距離の位置に電磁石式光学シャッター(SH, SANSO社製)を置き、光刺激の持続時間を制御した。 ND_1 , NW_1 はそれぞれ中性濃度光学フィルター(neutral density filter, 以下NDフィルターと略す)及び中性濃度光学ウェッジ(neutral density optical wedge, 以下ウェッジと略す)で、いずれも被験者自身が手元のボタンを操作して光路の輝度を調節した。 FS_1 はフィールドストップ(field stop)でテスト刺激の形及び大きさを決めるのに用いた。

光路2は背景刺激用の光路である。ここでは干渉フィルター(IF, 半値幅 < 15 nm)によって単色光を得た。 ND_2 , NW_2 はそれぞれNDフィルター及びウェッジである。フィールドストップ FS_2 によって背景の

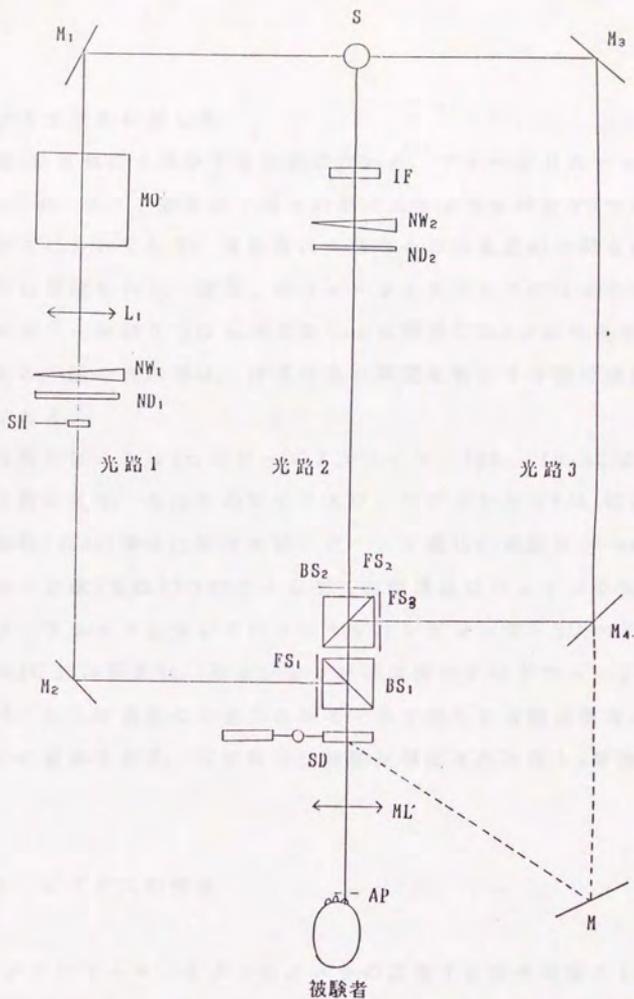


図2.1.1 実験1で用いられた装置の模式図 S:光源, M_i ($i=1,4$):ミラー, MO:モノクロメータ, L_1 :レンズ, NW_i ($i=1,2$):中性密度ウェッジ, ND_i ($i=1,2$):中性密度フィルタ, FS_i ($i=1,2,3$):フィールドストップ, BS_i ($i=1,2$):ビームスプリッタ, M:較正用ミラー, SD:回転セクタ, AP:人工瞳孔

形及び大きさを決定した。

光路3は注視点を提示するために用いた。フィールドストップ(FS₃)には、テスト刺激が丁度その間に入るような間隔で2つの小さな孔があげられており、被験者は実験中その小光点の中間を注視するように指示された。なおこのフィールドストップには赤のゼラチンフィルターが貼りつけられており、被験者には2つの赤色光点として見える。図中点線部は、背景刺激の輝度を較正する際に使用した光路である。

各光路のビームは2つのビームスプリッター(BS₁, BS₂)によって同一の光路に入り、先ほどのマックスウェリアンレンズ(ML)によって人工瞳孔(AP)の中央に焦点を結んだ。人工瞳孔の直径は2 mmとした。

テスト光路(光路1)のNDフィルターの種類及びウェッジの目盛りはインターフェースを介してパーソナルコンピュータ(ソード社製mk 223)に読み込まれ、セッション終了後別のプログラムによって濃度値に、さらに光源の分光エネルギー値を用いて当該波長のエネルギー値に変換された。又平均及び分散が算出された後もを計算した。

2-2 システムの較正

1)モノクロメータ: モノクロメータの波長(と表示目盛り)の較正はナトリウムランプと較正されたラジオメータ(MODEL 11A, United Detector社製)を用いて行った。

2)光源の相対分光エネルギー: 上の方法で較正されたモノクロメー

タを用いて分光し、キセノンランプのエネルギーを10 nmごとに上記のラジオメータによって測定した(巻末付録参照)。

3)NDフィルターの分光透過率(濃度): 較正されたモノクロメータとラジオメータを用いて、450, 550, 650 nmの波長に対する透過率(濃度)を測定した。実験結果の処理には400~500 nmの波長に対しては450 nmの濃度値を、500~600 nmの波長に対しては550 nmの濃度値を、600~700 nmの波長に対しては650 nm濃度値をそれぞれ使用した。

4)ウェッジの分光透過率(濃度): ウェッジの目盛りとその時の分光透過率(濃度)の較正は、5目盛りごとに450, 550, 650 nmの3波長を用いて行った(目盛りの範囲は0~200)。目盛りと濃度の関係はどの波長に対してもほぼ直線的であった。実験結果の処理(マイコンのプログラム)では、各波長のデータごとに直線を当てはめ、得られた目盛りに対応する濃度値を算出した。これら3波長がカバーする波長範囲はNDフィルターと同じである。

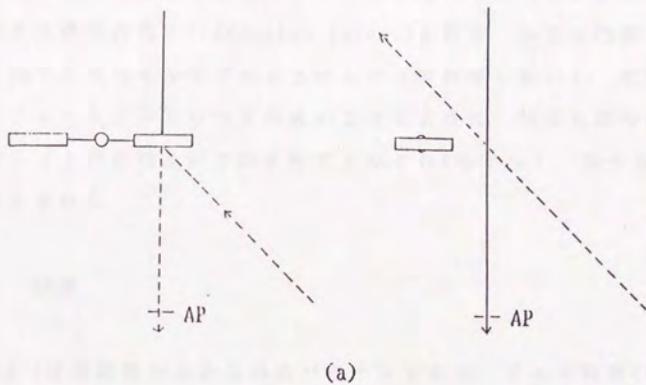
5)シャッタ: 本実験で用いたシャッタの開閉時間を色彩輝度計(PRICHARD Model 1980 A, PHOTO RESEARCH社製)とシンクロスコープ(ss-6200 A, 岩通社製)を用いて測定した。それによると、立ち上がり及び立ち下がり時間のいずれも2msec以下であった。

2. 3 輝度の較正

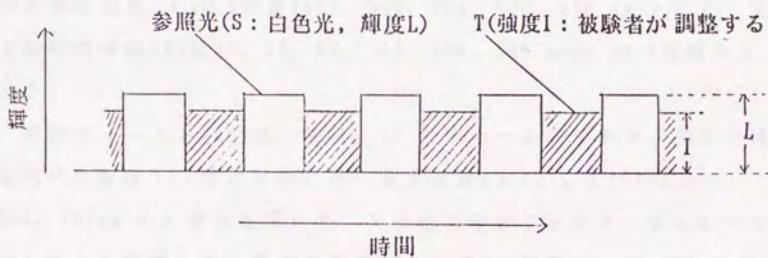
本実験では背景に数種類の単波長光及び白色光（フィルターなしのキセノン光）を用いたが、最小フリッカー法（minimum flicker）によってそれらの輝度の較正を行った。最小フリッカー法は、輝度を知りたい光（T: そのエネルギーを $e \lambda$ とする）と輝度が既にわかっている参照光（S: その輝度を L とする。通常は白色光）とを交互に提示し（数～10 Hzの周波数、被験者には通常明暗のちらつき＝フリッカーが感じられる）、周波数は一定に保ったまま $e \lambda$ を調節し、主観的にちらつきがゼロまたは最小となった時、Tの輝度はSの輝度（ L ）と等価であると仮定した。参照光の輝度（従って主実験で背景の輝度となる）は10, 100, 1000 cd/m²の3段階に設定した。

較正は以下の要領で行った。図2.1.1に示したように（点線部）、 M_1 のミラーをMの位置に移動し、その反射光（白色の参照光となる）と背景光路（光路2）との交点に白色の回転セクターを置く^{2.1.1}。このセクターが光路を遮る時はM及びセクター面に反射した参照光が眼に入り、一方遮らない時には背景光が眼に入射することになる（図2.1.2a）。従って眼に入射するビームの時系列的なパターンは図2.1.2bのようになる。参照光（白色セクター）の輝度（ L ）を被験者の方向から輝度計（前出）でモニターしながら、光路3内のNDフィルター及びウェッジ（図には示されていない）を調節して、所定の値に

2.1.1) このセクターの白色面は完全拡散面（全ての方向に対して等しい視感反射率を持つ）であるのが理想だが、本実験ではそれに近いものとして白色高級画用紙で代用した。



(a)



(b)

図2.1.2 (a)測光時における回転セクタの位置と入射光との関係 (b)測光時における入射光の輝度分布の時系列的パターン

設定した。実際の測光ではセクターと人工瞳孔との間に小さなホールを備えた還元衝立て(reduction screen)を置き、小さな円形フィールド内でちらつきが生ずるようにした(判断がし易い)。被験者は円形フィールドのちらつきが最小となるように、背景光路の強度を調節し(上昇系列及び下降系列でそれぞれ6回ずつ)、得られた値の平均を求めた。

2. 4 刺激

図2.1.3は被験者からみた刺激パターンである。テスト刺激(T)は直径 0.67° ($40'$)で、2つの赤色注視点(FP)の中心部に提示した。テスト刺激の波長(λ)は5波長(450, 500, 550, 600, 650 nm)とした。又その持続時間(t)は10, 30, 50, 100, 200, 500 msecの6段階であった。

背景フィールド(BG)は、直径 2.5° のフィールドでテスト刺激と同中心円状に配置し、常に提示した。背景波長(μ)としては440, 520, 580, 640nmの4波長を用いた。又白色(干渉フィルターなしのキセノン光)も使用した。背景の輝度(L_{bg})は0(暗黒)、10, 100及び $1000\text{cd}/\text{m}^2$ の4レベルとした。表2.1.1に被験者ごとの実験条件を示す。なお被験者YKの440nm条件では光源のエネルギー不足のため、 $1000\text{cd}/\text{m}^2$ の輝度を得ることができず、止むを得ず $100\text{cd}/\text{m}^2$ とした。

刺激は全てマックスウェル視で提示され、被験者の右眼による中心視で観察された。被験者はかみ板(bite bar)に固定された歯科用ワックス(歯形を取るための)をかみ、眼の位置を固定した。

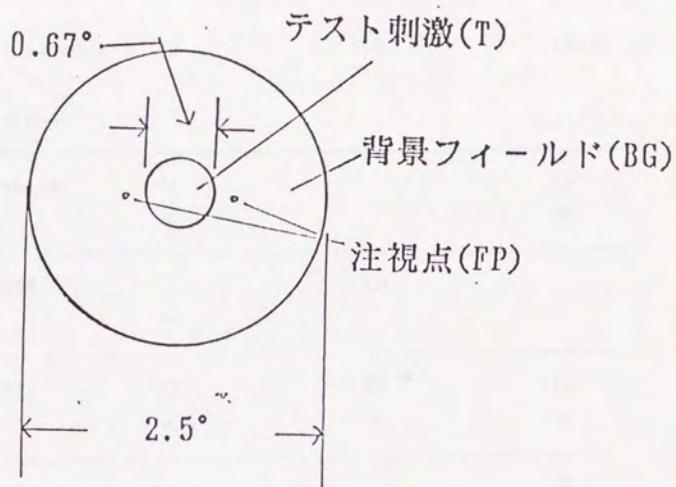


図2.1.3 被験者から見た刺激パターン

表 2.1.1 本実験で用いられた輝度条件 ○印は被験者 YK, ×印は被験者 MM に用いられた条件を示す。

L_{80} (cd/m ²)	10	100	1000
μ (nm)			
white	○ ×		○ ×
440		○ ×	
520	○ ×	○ ×	○ ×
580		×	○
640			○ ×

2. 5 被験者

MH (音者, 男, 実験当時35才) 及びYK (男, 当時24才) の2名が参加した。両被験者とも視力は正常で, 又石原式仮性同色表及び日置式アノマロスコープ (Nagel型) による色覚検査で色覚正常であった。

2. 6 手続き

被験者は各セッションを始める前に約10分間暗順応した。背景フィールドを用いた場合にはさらに3分間そのフィールドに順応した。その後テスト刺激が提示され, 被験者は調整法によりテスト刺激の検出閾 (絶対閾あるいは増分閾) を求めた。

各背景 (暗黒背景を含む) ごとに, ある波長のテスト刺激に対する閾値をさまざまな持続時間のもとで6回づつ測定した。持続時間は当該波長の中でランダムに変えた。6種類の持続時間条件での測定が終了した後, 次のテスト波長に変えた。テスト波長も当該背景の中でランダムに設定した。5種類のテスト波長で測定し, それをもって1セッションとした。各セッションは後日もう一回繰り返されたので, 以下に示される結果の各点は計12回の測定値の平均である。

§ 3. 臨界持続時間 (t_c) の定義

臨界持続時間 (以下 t_c と略す) を決める時, 一般には閾値 (I) - 持続時間 (t) 又は閾値・持続時間 ($I \cdot t$) - 持続時間 (t) のグラフから求めることが多い。しかしいずれにしても t_c の関数としての I

又は $I \cdot t$ の値は完全加重を示す部分と完全無加重を示す部分に明確に分かれるわけではなく、過渡的な変化（部分加重を示す）を示す部分を含むことが多い。従って数多くの持続時間を用いている場合を除き、通常は完全加重を示す直線と完全無加重を示す直線との交点を与えるテスト刺激の持続時間を持って暫定的に定義されることが多い (Rouse, 1952; Barlow, 1958; Sperling & Jolliffe, 1965; Krauskopf & Mollon, 1971; Regan & Tyler, 1971; Friedman et al., 1984)。従ってこのように定義された t_0 は厳密には完全加重 (Blochの法則) の限界を示す持続時間よりやや長い持続時間になる。

本実験ではこれら2本の直線の、データへのあてはめをコンピュータを用いて行った。図2.1.4はその手順を模式的に示したものである。図には t ($\log \text{ msec}$) の関数として6コの仮想的なデータ ($\log I \cdot t$) がプロットされている。

まず完全加重 ($I \cdot t = c$; $\log I \cdot t = c'$) を示す傾き0 (水平) の直線 (L_0) と完全無加重 ($I = k$; $\log I \cdot t = \log t + k'$) を示す傾き1の直線 (L_1) を最初のデータポイント、 $D_1(1, c_1)$ から $0.3 \log$ 単位上方の点 $A_0(1, c_1 + 0.3)$ で交わるように設定する。この $0.3 \log$ 単位というのは全く任意の値で、データのバラツキによって変えることができる。

いま直線 L_1 を右方向に水平に移動させると、その交点 $A(t, c)$ も又直線 L_0 上を右方向に移動し、一方直線 L_0 を下方に移動させると、交点 $A(t, c)$ は直線 L_1 に沿って斜下方に移動する。この時交点 A より左のデータポイントに対しては直線 L_0 との、又交点 A より右のデータポイントに対しては直線 L_1 とのそれぞれ y 軸上の差を計算し、こ

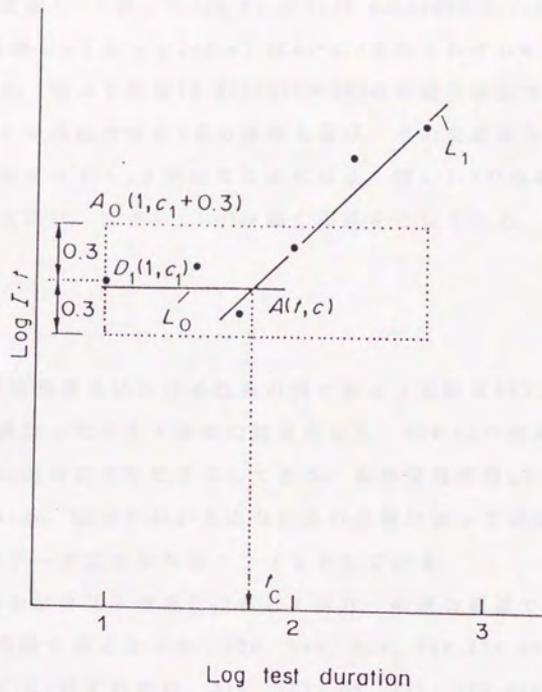


図 2.1.4 臨界持続時間 (t_c) の導出法

の差（の平方和）が最小となるときの t をもって t_0 と定義した。

ここでは直線 L_1 （従って $\log t$ ）は $1(10 \text{ msec})$ から $2.7(500 \text{ msec})$ まで、又直線 L_0 （従って $\log c$ ）は $c_1 - 0.3$ までそれぞれ 0.01 ステップで動かした。従って結局 $10,200(170 \times 60)$ の可能な組合せの中から誤差が最小となる組合せの2本の直線を選び、その交点を与える t （持続時間）によつて t_0 を求めたことになる。図 2.1.4 の点線で囲まれた四角い領域は、交点 $A(t, c)$ が動く範囲を示している。

§ 4 結果

図 2.1.5 は暗黒背景における結果の例である（被験者 MM）。それぞれの曲線は異なったテスト波長の結果を示し、 450 nm の結果を除き、見易いように適当に下方にずらしてある。臨界持続時間 (t_0) は点線で結ばれている。図からわかるように上の方法によつて求められた2本の直線はデータにかなり良くフィットしている。

t_0 は明らかにテスト波長に依存しており、中波長領域で短く、スペクトルの両端で長くなった。 $450, 500, 550, 600, 650 \text{ nm}$ のテスト波長に対して t_0 はそれぞれ $316, 123, 89, 135, 195 \text{ msec}$ であった。このように短波長光（青色光）に対する t_0 が特に長かった。

図 2.1.6 は白色背景（暗黒背景を含む）のもとにおける t_0 をテスト波長に対してプロットしたものである（被験者 MM）。曲線のパラメータは背景の輝度 (cd/m^2) である。また D は暗黒背景のもとにおける結果であり、前図（図 2.1.4）の t_0 をそのままプロットし直したものである。

白色の背景上における傾向は暗黒上における傾向と本質的に同じ

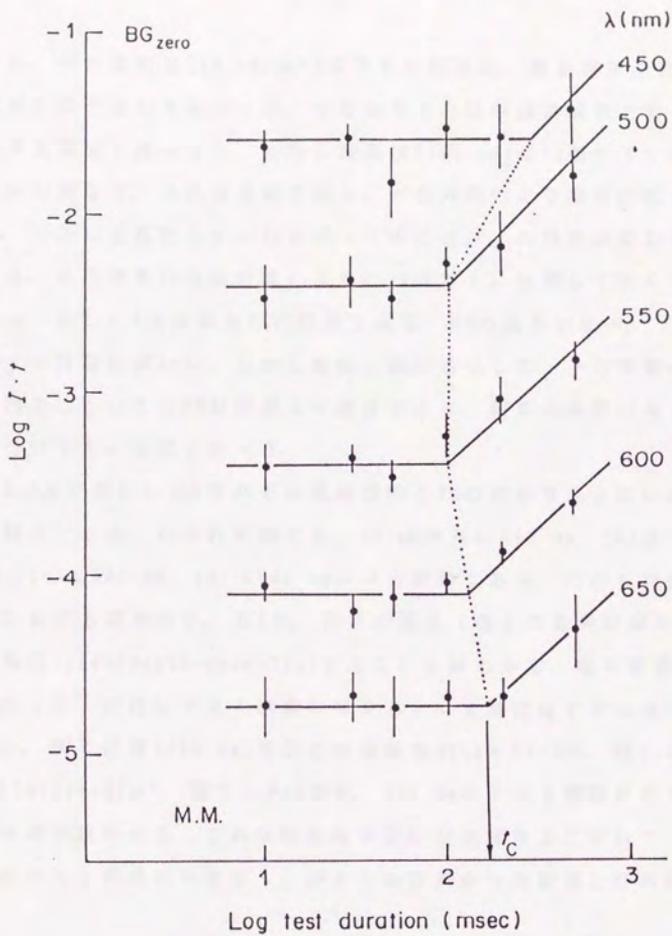


図2.1.5 暗黒背景における $\log t - \log I \cdot t$ 曲線
(被験者MM)

であった。特に低輝度(10 cd/m^2)条件での結果は、暗黒背景上における結果と殆ど変わりなかった。すなわち t は中波長領域で短く、短・長波長領域で長かった。しかし高輝度(100 cd/m^2)条件下では多少傾向が異なり、長波長領域での t が相対的により顕著に短くなった。しかしそれにもかかわらず、「中だるみ」の特性は変わらなかった。また背景の輝度が高くなるにつれて t は概して短くなっている。図 2.1.7 は被験者 YK の結果である。MM の結果に比べ、「中だるみ」の特徴は弱い。しかし類似の傾向を示した。一方背景の輝度の効果については MM の結果より顕著であり、背景の輝度が高くなるにつれて t は短くなった。

図 2.1.8 及び図 2.1.9 はそれぞれ被験者 MM と YK の有色背景を用いたときの結果である。いずれの図でも、(a) は背景が 440 nm 、(b) は 520 nm 、(c) は 580 nm 、(d) は 640 nm の時の結果である。これら有色背景上における結果から、第 1 に、背景の波長(色)の効果は波長(色)特異的(wavelength-specific)であることがわかる。即ち背景はその波長(色)に近いテスト刺激に対する t を特に短くする傾向にあった。例えば青(440 nm)背景では被験者 MM (10 cd/m^2 、図 2.1.8a) 及び YK (100 cd/m^2 、図 2.1.9a) とも、 450 nm のテスト刺激に対する t が最も短かった。これは暗黒背景及び白色背景上において 450 nm のテスト刺激に対する t がとりわけ長かった事実と好対照である。

第 2 に、有色背景の輝度の効果は、白色背景の場合と同様に、 t を短くした。しかもその際その波長特異性(曲線の形)は変わらないようである。最も典型的な例は、図 2.1.8b の 520 nm 背景の結果にみられる。背景輝度が、 10 、 100 、 1000 cd/m^2 と高くなるにつれて、

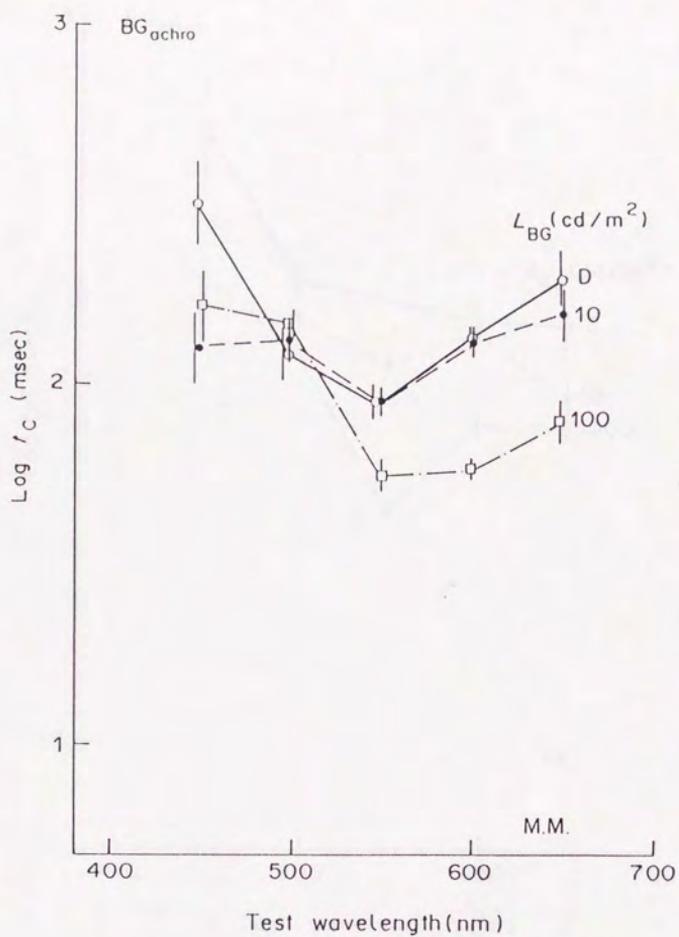


図2.1.5 暗黒背景における $\log t - \log I \cdot t$ 曲線 各点のたて棒は12回の測定値の $\pm 1\sigma$ (標準偏差) の大きさを示す. 被験者MM

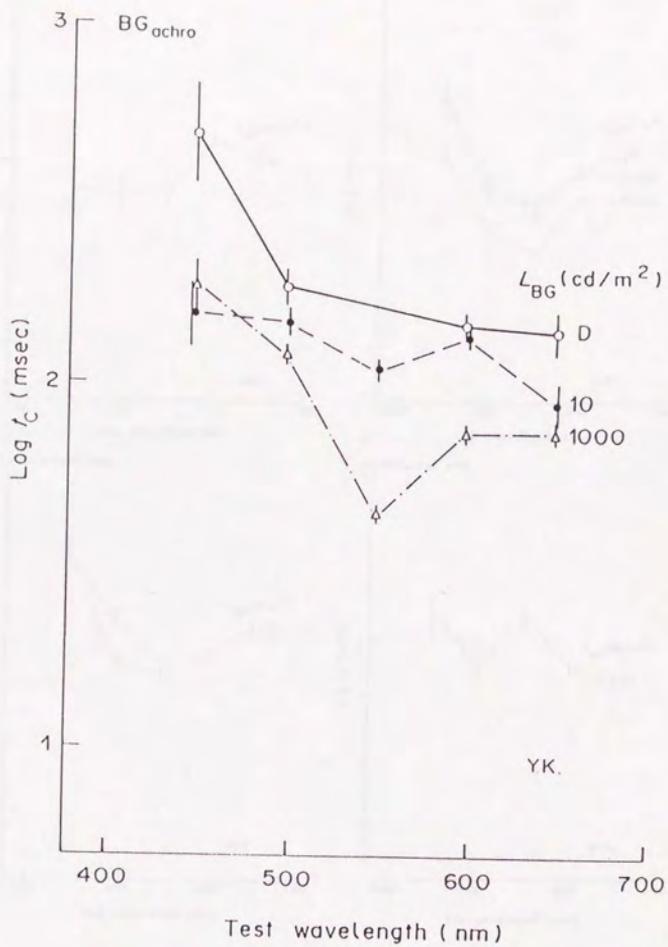


図2.1.6 テスト波長の関数としての t_c 。各点のたて棒は $\pm 1\sigma$ の大きさを示す。白色背景, 被験者MM

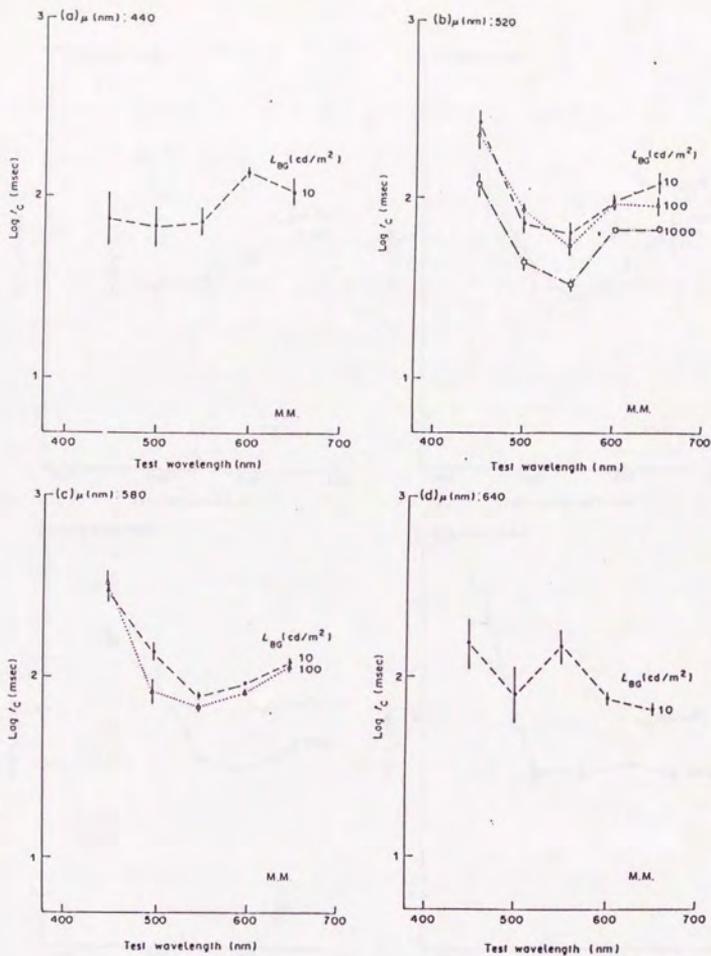


図2.1.8 有色背景上における t_c
(被験者MM)

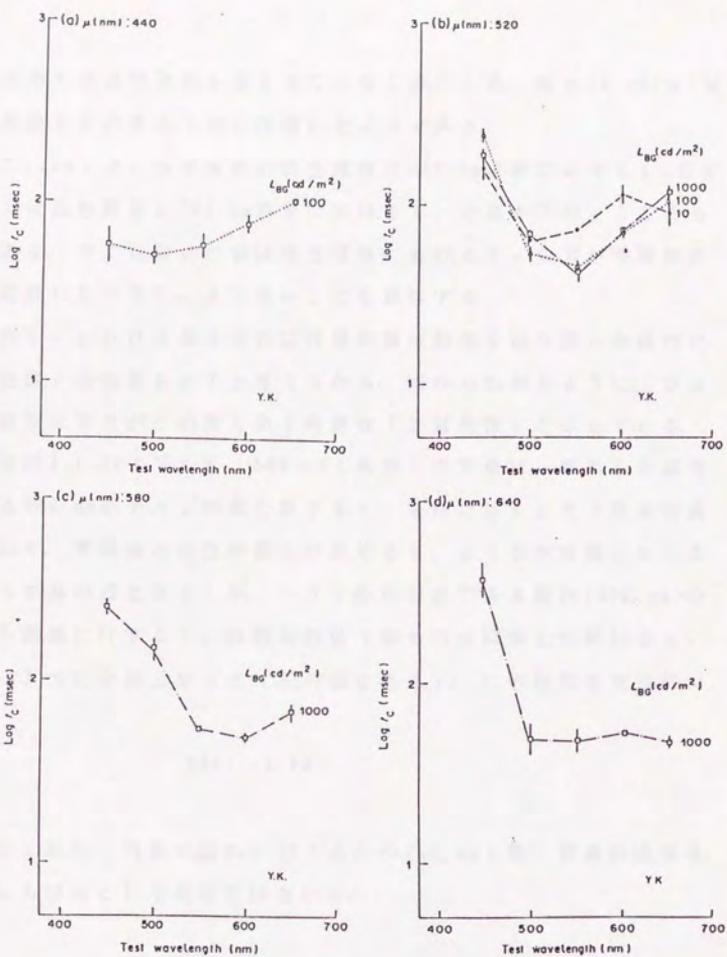


図2.1.9 有色背景上における t_c
(被験者YK)

t。はその波長依存性を変えずに減少した。即ち 10 cd/m^2 背景の曲線をそのまま下方に移動したようである。

図 2.1.10 (上) は等輝度の白色背景と 440 nm 背景における t。の差、(下) は白色背景と 580 nm 背景における t。の差をプロットしたものである。たて軸の正の値は有色背景における t。の方が等輝度の白色背景における t。より長いことを意味する。

この t。における差は言わば背景の輝度効果を取り除いた純粋に色(色度)の効果を示すと考えられる。図からわかるように、多少不規則ではあるがこの差を示す曲線は「反対色性」を示している。例えば図 2.1.10 (下) で、 580 nm (黄色) の背景は、類似した波長である 600 nm のテスト刺激に対する t。を特に短くした(波長特異性)ので、等輝度の白色背景上における t。より小さな値となった(従って負の値となる)が、一方その反対色である青色(450 nm)のテスト刺激に対する t。は相対的に(即ち白色背景上に於ける t。に比べ)大きな値となった(正の値を取る)。この特性を便宜的に

$$580: -Y + B$$

と表しておく。同様に図 2.1.10 (上) の 440 nm (青) 背景の結果は、必ずしも完全というわけではないが、

$$440: -B + Y$$

と丁度逆の「分光特性」を示した。

図 2.1.11 は緑 (520 nm , 上) 及び赤 (640 nm , 下) 背景と等輝度

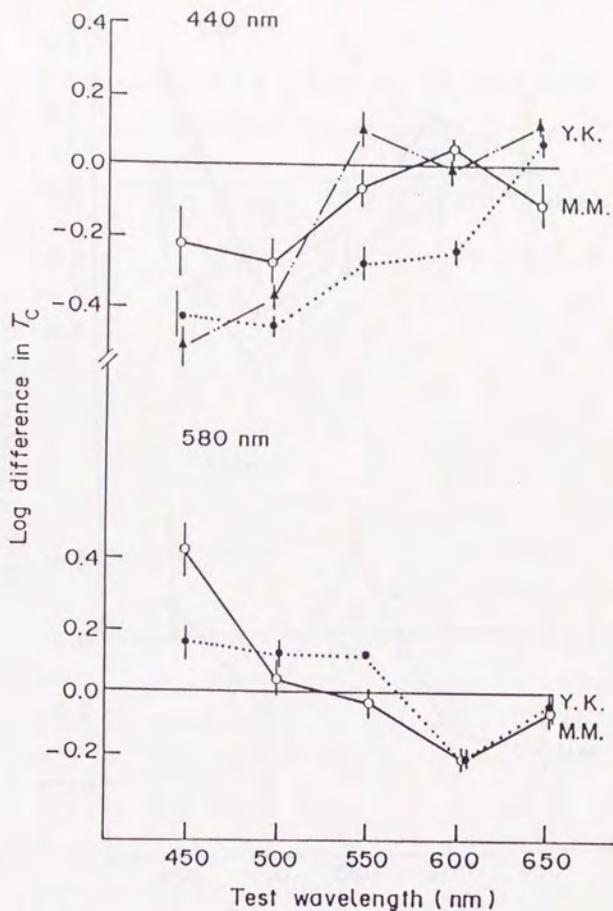


図2.1.10 有色背景上におけるし.と白色背景上におけるし.との差
 上: 440 nm背景, 下: 580 nm背景 いずれも○印が被験者M.M.
 の結果 (背景輝度 10cd/m^2) を示し, ●印 (580 nm背景) がY.K.
 の結果 (背景輝度 1000cd/m^2) を示す, Y.K.の440 nm背景の (100
 cd/m^2)の結果については対応する輝度の白色背景が存在しない
 ため, 10cd/m^2 の白色背景上におけるし.との差 (●印) 及び
 1000cd/m^2 の白色背景上におけるし.との差 (▲印) の両方を
 示した, 各点に記された縦棒は95%の信頼区間を示す.

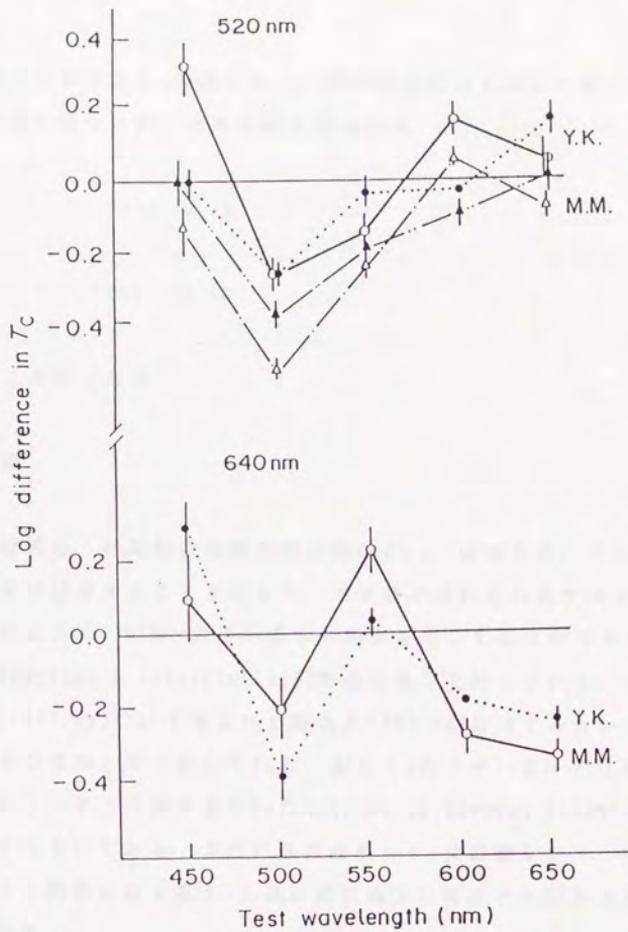


図2.1.11 有色背景上における l と白色背景上における l との差
 上: 520 nm背景, 下: 640 nm背景 520 nm背景の時, 新たに
 被験者MMに対しては 1000 cd/m^2 条件の結果 (Δ 印) 及びYKに
 対しては 10 cd/m^2 条件の結果 (\blacktriangle 印) がプロットされている.

の白色背景上に於ける t 。の差である。輝度条件は前と同じである。必ずしも完全ではないが、その反対色的な特性、

520: -G +R

640: -R +G

は見て取ることができる。

§ 5. 考察

本実験の結果は、時間加重の臨界持続時間(t 。)は明らかにテスト刺激の波長に依存することを示した。本実験で用いられたテスト刺激は比較的大きく(40'), 大きいテスト刺激を用いて波長の効果を見出したSperling & Jolliffe(1965)等の結果を支持している。又 t 。は赤色光(450 nm)に対するよりも青色光(650 nm)に対する方が長いという彼らの傾向とも一致している。また t 。の「ナベ底」的な波長特性は、多くのテスト波長を用いたKing-Smith & Carden (1976)の結果を支持するものである。また背景の波長も t 。に影響を与え、近い波長のテスト刺激に対する t 。を選択的に減少させることが示された(波長特異性)。

背景強度の効果については、多くの研究結果(Barlow, 1958; Sperling & Jolliffe, 1965; Uetsuki & Ikeda, 1971; Regan & Tyler, 1971; Saunders, 1975)と同様に、背景の強度と t 。とは逆相関の関係にあることが示された。上述したように t 。はテスト波長と

背景波長の組み合わせに依存するが、背景の波長を固定したままその強度を増大させると、どのテスト波長に対してもほぼ一定の割合で t_0 は減少した。

第1章で述べたように、 t_0 と背景強度との逆相関関係は、 t_0 が視覚系の単一変数的な過程、即ち受容器（錐体）レベルで決定されることを示唆している。

t_0 は視覚系の順応レベルと逆相関関係にあるということはほぼ確立された事実である、即ち

$$t_0 = \text{dec}(A) \quad (2.1)$$

である（ここで、 dec : 単調減少関数、 A : 順応レベル）。

また本実験のように単色の背景条件においては、

$$A = \text{inc}_1(IB) \quad (2.2)$$

または

$$A = \text{inc}_2(Nq) \quad (2.3)$$

である（ここで、 $\text{inc}_i (i=1,2)$: 単調増加関数、 IB : 背景強度、 Nq : 背景刺激により吸収された光量子数）。

結局

$$t_0 = \text{dec}(Nq) \quad (2.4)$$

である。

順応が吸収された光量子数の単調増加関数となる過程の第1の候補は受容器（錐体）である。従って、背景刺激の強度が増大するにつれて t_0 が減少するという結果は、 t_0 が受容器（錐体）の順応の関数であることを示している。

また t_0 の波長特異性も、 t_0 の錐体発生仮説に有利な結果である。ある波長のテスト光を検出している錐体メカニズムは、テスト波長に近い波長の背景によって最も効果的に順応させられる、というのはそうした波長に対して当該メカニズムは感度が高いので、より多くの光量子を吸収するからである。従ってそのとき最も t_0 は短くなる。

さらに、短波長(450 nm)のテスト刺激に対する t_0 が特に長いという結果も t_0 の錐体発生仮説に沿うものである。これはStilesの緑($\pi 4$)及び赤($\pi 5$)メカニズムに対して、青($\pi 1$)メカニズムの時間応答特性が特異的に悪い事実(Brindley et al., 1966; Green, 1969)や各 π メカニズムに特有の加重時間があることを示したUetsuki & Ikeda (1971), Krauskopf & Mollon(1971)及びSaunders(1975)の結果と軌を一にするものである。

しかし一方、各単色光の背景に対する t_0 と、等輝度の白色背景上における t_0 との差を求めるとスペクトル的に二相性の曲線が得られること(反対色特性)が示された。

この反対色特性と波長特異性とは一見相容れないように見える。前者は錐体メカニズムの応答特性(順応の独立性)を示唆し、一方後者は反対色メカニズムの応答特性を示唆している。謂わば前者は「三色説」的な結果であり、後者は「反対色説」的な結果である。

反対色の結果を錐体レベルでの順応という点から説明することは可能である。これを錐体モデルと呼んでおく。前述したように、Stilesの π メカニズムはそれぞれのメカニズムは独立に順応するという仮定の上に構築された。従ってある波長の背景刺激が与えられた時、各メカニズムはその波長に対する感度（だけ）に応じて独立に順応する。例えば520 nm（緑）の背景のもとでは、G錐体（ $\pi 4$ ）が最も順応しているが、一方R錐体（ $\pi 5$ ）とB錐体（ここでは $\pi 1$ としておく）も少なからず順応していると考えられる。この時、G錐体によって検出されると考えられる500 nmに対する t は最も短くなり（波長特異性）、R錐体によって検出されると考えられる650 nmに対する t はそれほど短くならない。一方白色の背景はG錐体とR錐体を「中程度に」順応させると考えられるので、 t も「中程度に」短縮される。従って520 nm背景における t と白色背景における t との差を求めれば、500 nmテスト刺激に対しては負となり、650 nmテスト刺激に対しては正となる。即ち二相性の、520: -G + Rの特性となる。B錐体によって検出されると考えられる450 nmテスト刺激の場合は、B錐体が白色背景よりも520 nm背景によってより強く順応すると仮定すれば、 t 差はやはり負となろう。他の波長の背景の場合も同じように考えることができる。

ただしこれほどこまでも500 nm, 650 nm, 450 nmのテスト刺激がそれぞれG, R, B錐体によって検出されていると仮定してのことである。もし520 nm背景の強度が非常に強い場合には、G錐体はかなり順応してしまい、もはや500 nmテスト刺激がG錐体によって検出される保証はなくなる（検出は恐らくR錐体によるだろう）。しかしその時には、 t の波長特性も本実験の結果とは異なることが予

想され、基本的には同じ論理で説明することができると思われる。

この錐体モデルは極めて妥当性が高いように見える。光は必ず受容器に吸収され、光を吸収した受容器は多かれ少なかれ順応するならば、視覚系の順応の関数である t が多かれ少なかれ受容器の順応の影響を受けると考えるのは自然である。しかし、もし視覚系の順応が受容器レベルだけではなく、受容器以降のレベルにおいても生じるなら、 t はその影響をも受けるに違いない。もしそうなら、単純な錐体モデルだけでは不十分である。

第1章で述べたように、Stiles の $\pi(1)$ メカニズムの順応において加算性が成立しないことを示した Pugh (1976) は、その結果を説明するために、いわゆる2サイト順応モデルを提起した。詳細は次の「実験2」及び「全体的な考察」で触れるが、そのモデルによれば、 $\pi(1)$ の順応は錐体レベル（彼は $\pi(3)$ を想定）とその後続く反対色システムレベル（ここでは $y-b$ システム）の2段階で生じると仮定される。

いま Pugh (1976) の2サイト順応モデルを援用して本実験の結果を説明すれば以下になるよう。

例えば440 nm背景はB錐体を順応させるだけでなく、 $y-b$ 反対色システムをも b 方向に順応させる。また白色背景は反対色システムを順応させない。従ってB錐体に検出される450 nmのテスト刺激はこれら2段階の順応の影響を受け、それ故に t は短くなる（波長特異性）。一方 G（又はR）錐体によって検出される580 nmテスト刺激は錐体レベルだけの順応しか影響を受けないので t はそれほど短縮されない。白色背景は440 nm背景よりも、G（又はR）錐体を順応させるから、その t の差をとれば正となる。即ち440: $-B + Y$ の反

対色特性である。

このモデルは本実験の結果に関する限り、必ずしも必然性を持たないように見える。しかし、 t_0 が、その分光組成によっては背景の強度が高くなるにつれて、逆に増大することを示した次の実験2の結果を説明する時に必要となってくるのである。

§ 6 要約

(1) 閾値における時間加重の臨界持続時間 (t_0) に及ぼすテスト刺激と背景刺激の色 (波長) 及び強度の効果について検討した。

(2) 暗黒背景及び白色背景においては、短波長及び長波長のテスト刺激の時長く、中波長領域の時短かった。特に青色光に対しては長い t_0 が得られた。

(3) 単色の背景は、それに近い波長のテスト刺激に対する t_0 を選択的に減少させた (波長特異性)。

(4) 等輝度の白色背景と単色背景上における t_0 の差を求めると、単色背景の波長に近い波長のテスト刺激の時正の値となり、その反対色に近いテスト刺激の時負の値となった (反対色特性)。

(5) 背景の輝度が高くなるにつれて t_0 は減少した。

(6) 以上の結果は、時間加重の t_0 が受容器だけの順応に従って決定されると仮定する「錐体モデル」でも受容器レベルと反対色過程のレベルの両方の順応に従うと仮定する「2サイトモデル」によっても説明が可能であった。

第2節 実験2 時間加重に於ける反対色システムの役割(1):
フィールド混合実験(field mixture)

§ 1. 目的

実験1では、時間加重の限界を示す臨界持続時間(t_c)に及ぼすテスト刺激及び背景刺激の波長(色)及び背景刺激の輝度の効果を検討した。実験2と実験3では、反対色システムが t_c の決定に寄与しているか否かを明らかにすることが目的である。実験2ではフィールド混合(field mixture)の方法を、また実験3ではテスト混合(test mixture)の方法を用いた。

受容器モデルに従えば、単一変数の原理に従う限り、背景の強度が増大するにつれて受容器はより順応し、従って t_c は短くなることが予測される。一方、背景の強度の増大と共に t_c が増大するのであれば、 t_c の決定に視覚系の受容器以降の過程(恐らく反対色システム)が関与していると仮定できる。つまり、 t_c の決定に、その順応が背景光によって吸収された光量子数だけに依存しない過程(分光分布(spectral distribution)に依存する過程)が関与していると予想できる。

本実験では、異なった2つの波長(色)の背景(ここではフィールドと呼ぶ)を重ねて提示するフィールド混合の方法を用いた。特に互いに反対色の関係にある2波長からなるフィールドでは、たとえフィールド全体の強度(吸収された光量子数)が増大しても、それら2つのフィールドの強度が適度なバランスをとる時むしろ反対色システムの順応は低下し、従って t_c は長くなることが予想される。実験

2では、赤($\pi 5$)錐体及び赤-緑(r-g)反対色システムについて検討した。

§ 2 方法

2. 1 装置

実験1で用いた装置を一部改変して用いた(図2.2.1)。第1光路は実験1同様、テスト光路である。本実験では2つのフィールドを重ねて提示する必要があるため、第2光路を第1フィールド(F_1)用とし、第3光路を第2フィールド(F_2)用として使用した。第1フィールドの単色光は干渉フィルター(前出)を通して得、第2フィールドの単色光は新たに挿入されたモノクロメータ(図中M':Ivon-Jobin 25, 半値幅 8 nm)を通して得た。それぞれの光路の光はビームスプリッタ(BS_2)で混合し、各光路に挿入してあるフィールドストップ(FS_1 , FS_2)を微動調整して、被験者が人工瞳孔をのぞいた時2つのフィールドが丁度重なり合うようにした。

第2光路と第3光路との間に第4光路を設け、ダイヤモンド状に配列された小さな4個の赤色LEDを提示し、被験者の注視の助けとした(図2.2.2 参照)。その他は実験1と同じである。

2. 2 刺激

図2.2.2は刺激の空間的パターン(a)及び「断面図」(b)である。テスト刺激(T)は波長(λ)が 640 nm (赤色)で、その大きさは

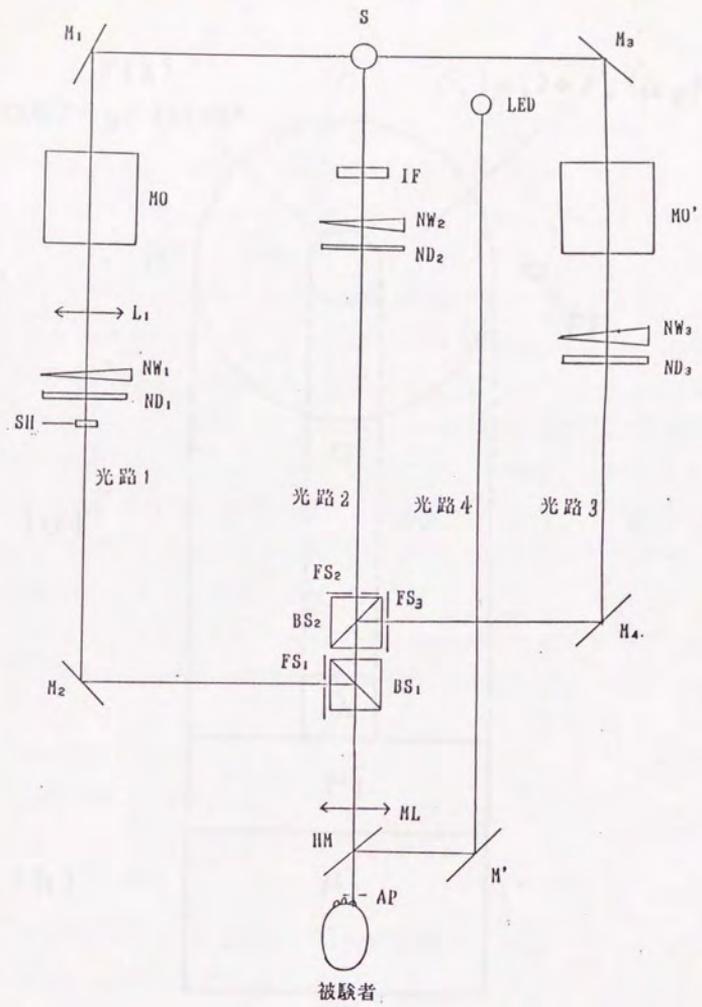


図2.2.1 本実験で用いられた装置の模式図 HO': モノクロメータ, LED: 赤色発
光ダイオード, H': ミラー, HM: ハーフミラー その他の記号は実験1と同じ

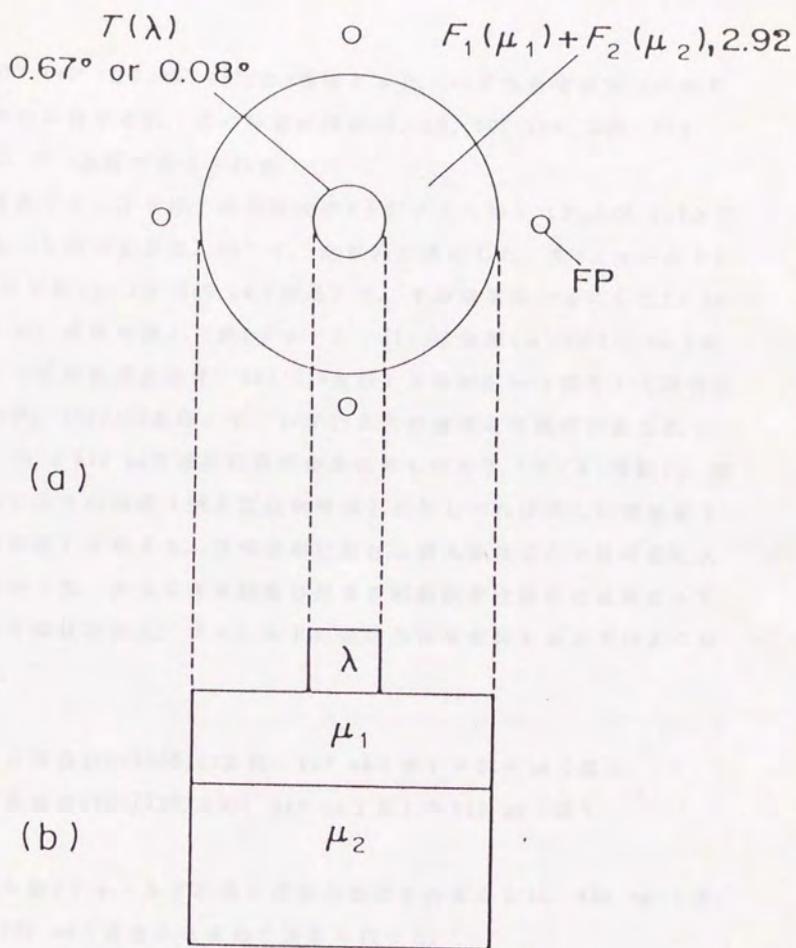


図2.2.2 被験者から見た刺激パターン(上)と「断面図」(下)

0.67° (40')と0.08° (5')の2種類とした。いずれも背景フィールドの中心に提示され、その持続時間は10, 30, 50, 100, 200, 500 msec の6段階で変えられた。

背景フィールドは、同形同大の2つのフィールド (F_1 及び F_2)から成る。その大きさは2.92°で、定常的に提示した。第1フィールド (F_1)は波長(μ_1)が660 nm (赤色)で、その強度は一定にした(3.38 log td: 網膜照度)。第2フィールド (F_2)は波長(μ_2)が510 nm (緑色) (反対色混合条件: 660/510条件)又は610 nm (橙色) (同色混合条件: 660/610条件)で、いずれもその強度を組織的に変えた。510 nm と610 nmの波長の視感効率は等しいので ($V(\lambda)$, 関数), 理論的にはその強度 (例えば放射輝度) が等しければ等しい測光量 (網膜照度) を与える。視感効率に於ける個人差はここでは考慮に入れなかった。従って各被験者に対する網膜照度は厳密には異なっていた可能性がある。フィールドの混合条件を要約すると下のようになる。

反対色混合(660/510)条件: 660 nm (赤) + 510 nm (緑)

同色混合(660/610)条件: 660 nm (赤) + 610 nm (橙)

なお第2フィールドの他の波長の効果をみるために、460 nm (青)及び580 nm (黄色)を含めた実験も行った。

2. 3 被験者

MH (著者), YK (前出) と新たにMF (男, 29才) の3名が参加した。

MFは視力、色覚とも正常である。又過去にこの種の検出閾を求めた経験は少ないが、その他の心理物理実験はかなり多く経験しており、測定値のバラツキも非常に少なかった。

2. 4 手続き

被験者は約10分間暗順応し、さらに赤色の第1フィールドに3分間順応した。最初に第1フィールド上で、上記の5種類の持続時間のもとにテスト刺激を提示し、調整法を用いて各6回その閾値を求めた。持続時間はランダムに変化させた。次に最も弱い第2フィールドを第1フィールドに重ねて提示し、同様の方法でテスト刺激の閾値を求めた。以下次第に強い強度の第2フィールドを提示していった。第2フィールドの強度を変えた時には、閾値測定を始める前に必ずその強度に3分間順応させた。最も強い第2フィールドの検討が終了した後再び第1フィールド上だけで閾値の測定を行った。各条件で得られた閾値の平均値からそれぞれ臨界持続時間(t_c)を求めた。臨界持続時間(t_c)の定義は実験1と同じである。後日セッションを繰り返したので、以下に示すデータはさらにそれらの平均である。

§ 3 結果

図2.2.3(a)は 0.67° のテスト刺激を用いた時の660/510条件の結果である(被験者MF)。 $\log I \cdot t$ (I : 閾値強度, t : 持続時間)の値を $\log t$ (msec)に対してプロットした。各曲線は第2フィールド(510 nm)の強度(網膜照度)ごとの結果を表し、見やすいように最

上位の曲線を除きそれぞれ0.3log 単位ずつ下にずらしてある。

図から明らかなように、510 nmフィールドの強度($I F_2$)が高くなるにつれて t_0 も増大した。例えば660 nmフィールドのみにおける t_0 は約38 msecであったのに対し、最も強い510 nmフィールド(3.1log td)を重ねた時の t_0 は約81 msecであった。全体としての背景フィールドの強度が約1.45倍増大しているにもかかわらず t_0 は2倍以上に延びた。

図2.2.3(b)は同じ 0.67° のテスト刺激を用いた660/610混合条件の結果である(被験者MF)。点線で示されている t_0 は、610 nmフィールドの強度が増大するにつれて減少していることがわかる。なお610 nmフィールドの最大強度が2.7 log tdなのは、光源のエネルギー不足のため、それ以上の強度では閾値が測定できなかったことによる。

上記の結果はlog t_0 (msec)を第2フィールドの強度に対してプロットするとより一層明瞭になる(図2.2.4)。被験者MF、被験者MMとも660/510混合条件(○印)では t_0 がやや増加し、一方660/610混合条件(●印)では減少する傾向を示した。両者の結果を比較してみると、 t_0 の増大の傾向はMFの方が顕著であり、個人差が少なからず存在していることを示している。

図2.2.5は被験者MFの閾値データである。各持続時間ごとにテスト閾値を第2フィールドの強度に対してプロットした(以後この曲線をt.v.i.曲線と呼ぶ)。

ここでは重要な点が3つある。1つは660/510条件で、510 nmフィールドの強度が増大するにつれて(従ってフィールド全体の強度も増大する)、テスト閾が上昇しないばかりかむしろ左端の値よりも低

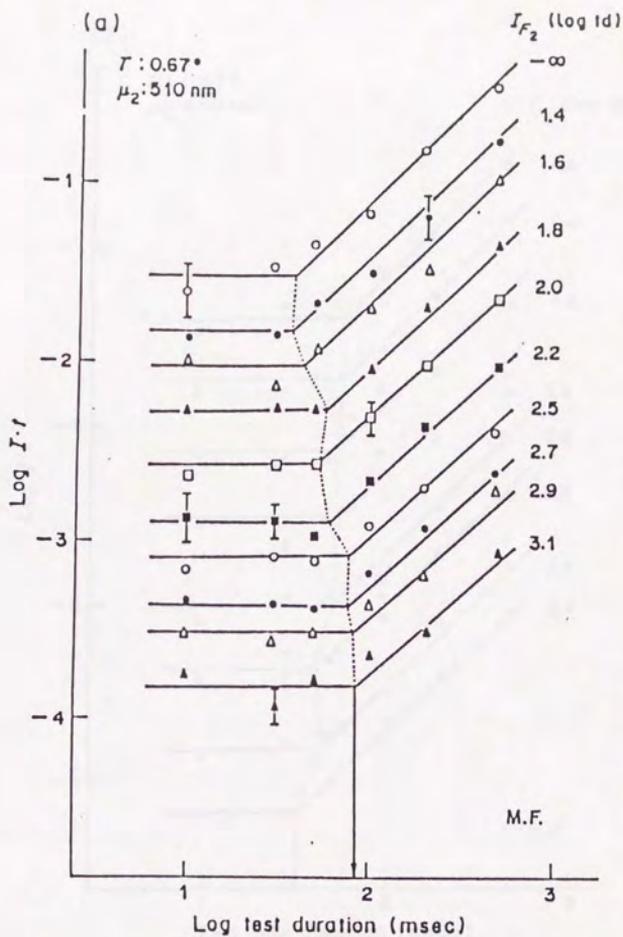


図2.2.3 (a) $\text{Log } I \cdot t - \text{Log } I \cdot t$ 曲線 $\mu_2: 510 \text{ nm}$ (被験者MF)

いくつかのデータ点に見られる縦棒は、測定値の標準偏差(σ)である(ただし $\sigma > 0.1 \text{ log}$ 単位の場合のみ表示)。点線で結ばれている持続時間が t_c である。

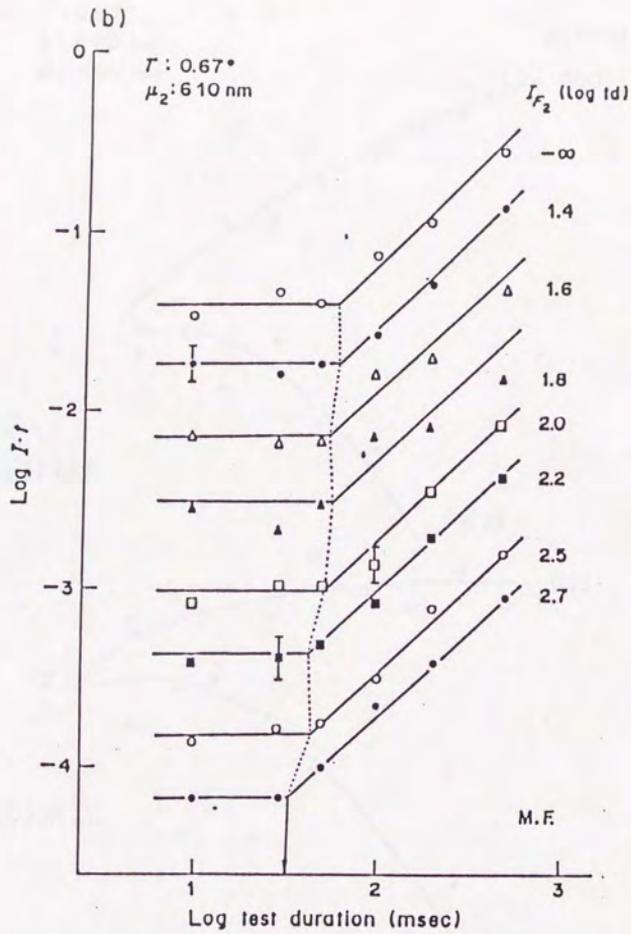


図 2.2.3 (b) Log 1-log I·t 曲線 $\mu_2: 610 \text{ nm}$ (被験者 MF)

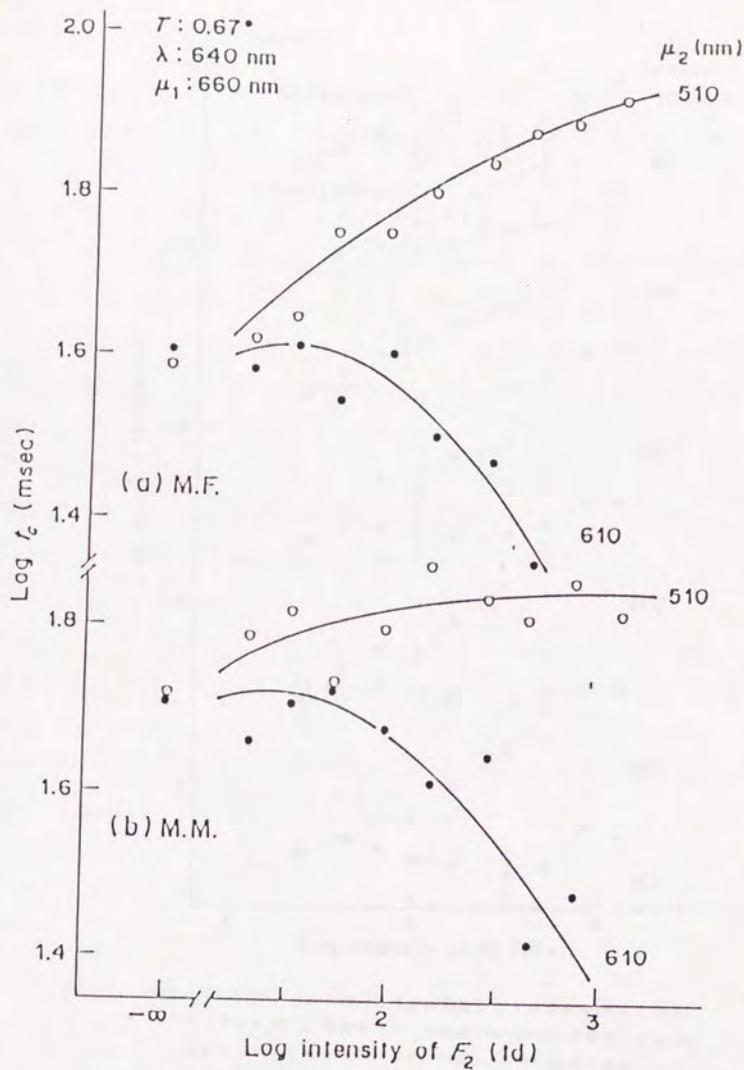


図2.2.4 第2フィールド(F_2)の強度の関数としての t_c 。(a)が被験者MFの、(b)が被験者MMの、いずれも○印が660/510混合条件、●印が660/610混合条件の結果である。

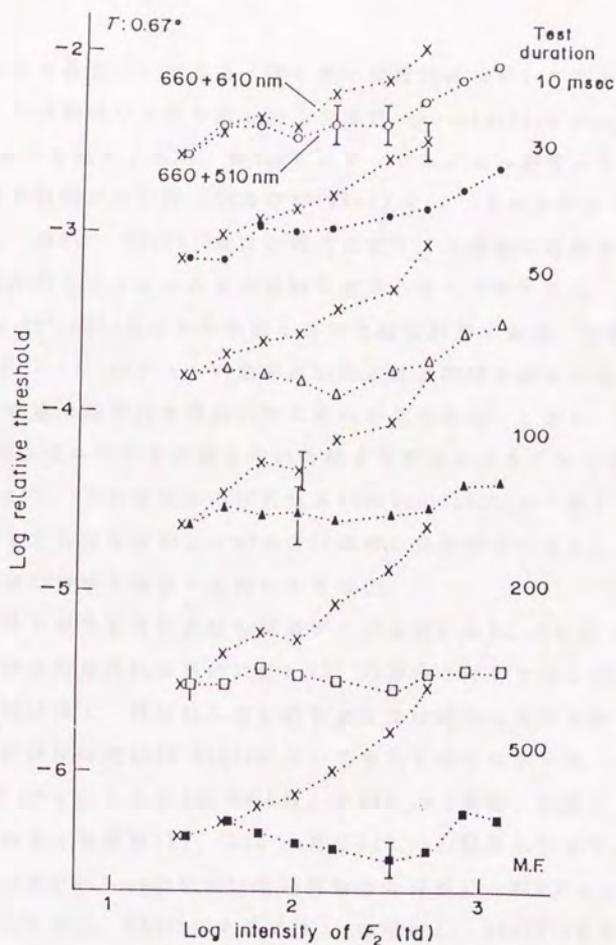


図2.2.5 第2フィールド(F_2)の強度の関数としての増分閾(t.v.1 曲線)
 テスト: 0.67° , 被験者 MF ×印が660/610条件の結果, さまざまなシンボルで表されているのが660/510条件の結果である. いくつかのデータ点に記されている縦棒は0.1 log単位以上の, 測定値の標準偏差($\pm 1\sigma$)を示す. 各ペアの中で, 660/610条件の結果を示す曲線はいずれも最も弱い第2フィールド強度上におけるテスト閾値が660/510条件の閾値と一致するように上下にずらしてある. 又全体としては, 上の2つペアを除き, 見やすくするためにそれぞれ0.51 log単位ずつ下にずらしてある.

下する傾向が見られたことである（特に長い持続時間において顕著である）。これは前述した打ち消しの半加算性(cancellative sub-additivity)を示す結果である。第2はこのフィールド非加算性がテスト刺激の持続時間が短い時（10及び30 msec）には、見られなかったことである。第3に、660/610条件の場合にはテスト刺激の持続時間の長短にかかわらずフィールド加算的な結果となった点である。

図2.2.6は 0.08° ($5'$)のテスト刺激を用いた時の結果である。被験者MF, MHとも、 0.67° のテスト刺激を用いた時ほど顕著ではないが、大きいテスト刺激の結果と本質的に同じ傾向が見られた。しかし t の絶対値は大きいテスト刺激を用いた時より明らかに長くなった（特に被験者MF）。これは従来の研究結果(Barlow, 1958)と一致していた。又ここでも被験者MHよりMFの方が結果の傾向がはっきりしており、個人差の特徴も実験1と同じであった。

0.08° のテスト刺激を用いた時の閾値データを図2.2.7に示した（被験者MH）。結果の傾向は本質的には 0.67° の場合と同じであるが、半加算性の傾向は弱く、特に打ち消しの半加算性は用いられたテスト刺激の最長の持続時間(500 msec)においても生じていなかった。

図2.2.8は第2フィールドに460 nm（青）と580 nm（黄色）を用いた時の結果である（被験者YK）。510 nm及び610 nmの結果も併せて示した。510 nm及び610 nmの結果は他の被験者と同様に、第2フィールドの強度を上げると、660/510条件では t は増加し、660/610条件では t は顕著に減少した。図中↓印は、混色したフィールドが最も純粋な黄色として感じられた時（その時r-gシステムは丁度均衡状態にあると考えられる）の510nmフィールドの強度を示す。510 nmフィールドがそれ以上の強度になると、 t は逆に減少した。一方460

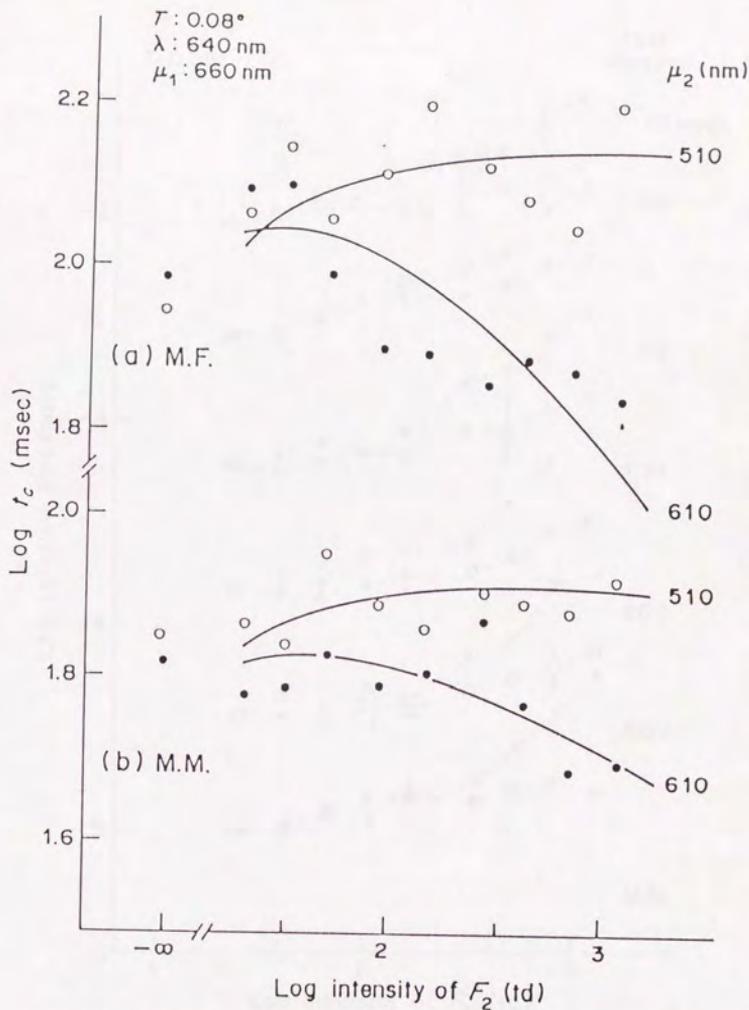


図2.2.6 第2フィールド(F_2)の強度の関数としての t_c (テスト: 0.08°)
 (a)被験者MF, (b)被験者MM いずれも○印が660/510条件, ●印が660/610条件の結果である.

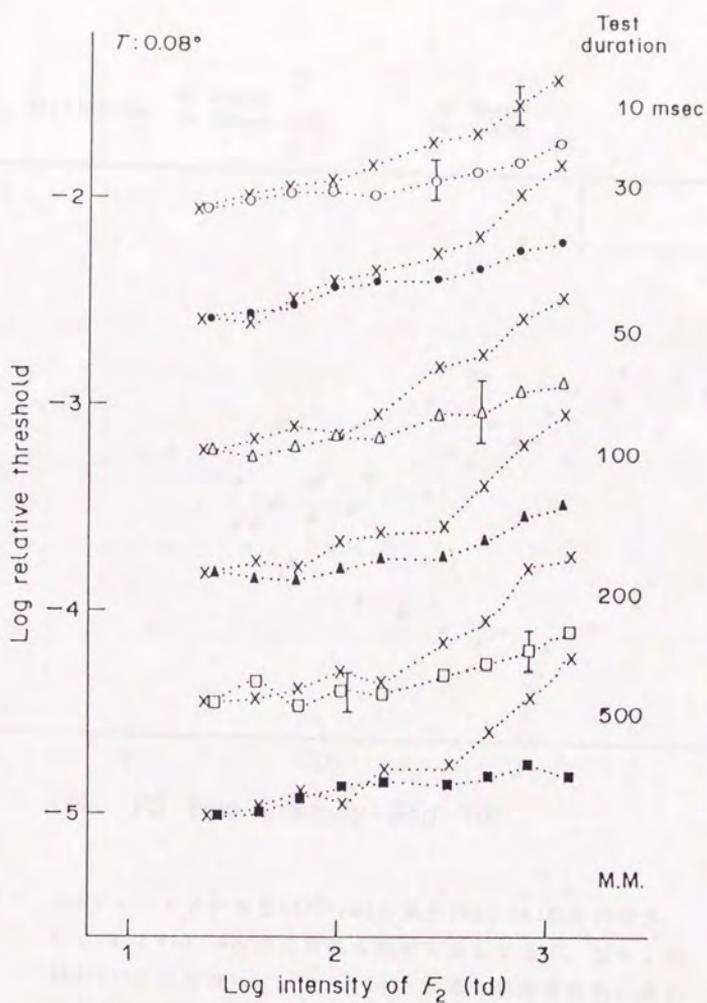


図2.2.7 第2フィールド(F_2)の強度の関数としての増分閾(t.v.i 曲線)
 テスト: 0.08° , (被験者 MM)

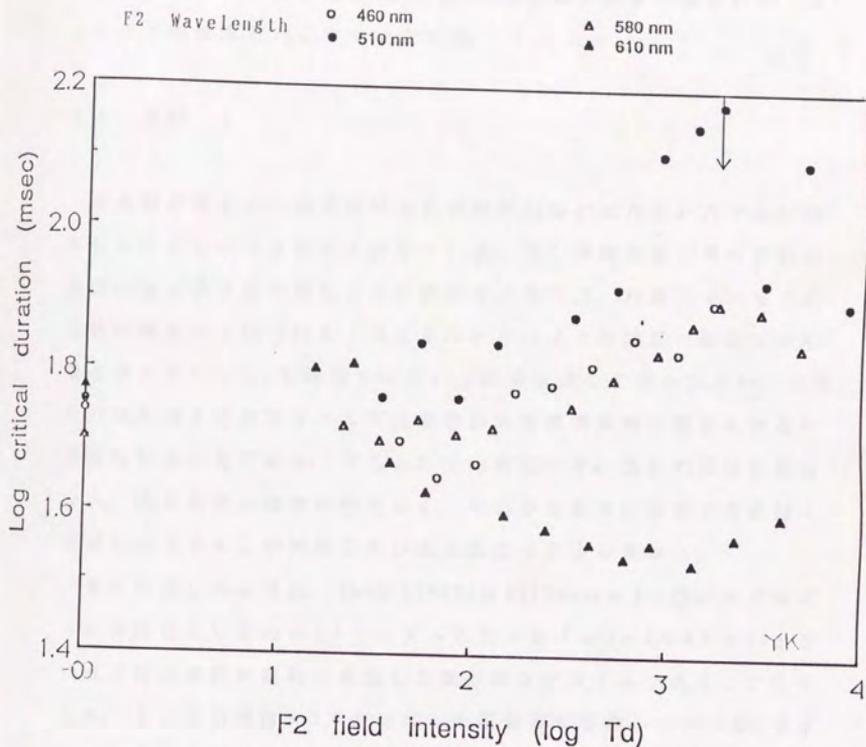


図2.2.8 第2フィールドが青色(460 nm)と黄色(580 nm)の時の結果. 510 nm と610 nmの時の結果も併せて示してある. 图中↓は660/510条件において, フィールドが最も純粋な黄色に感じられた時の510 nmフィールドの強度を表す.

nmと580 nm条件における t_0 は、他の2波長ほど顕著ではないが、フィールドの強度と共にやや増大した。

§ 4 考察

本実験で得られた結果は視覚系の時間加重に反対色システムが関与しているという仮説を支持している。もし時間加重が単一変数の原理に従う受容器の順応のみに依存するならば、背景フィールドの強度が増大するにつれて（例えばそれがどのような波長の組合せから成ろうとも）、 t_0 も増加するという結果は決して得られない。と言うのはそのようなフィールドは受容器を単調増加的に順応させると考えられるからである。明らかにその順応が単一変数の原理に従わない、即ち刺激の強度だけでなく、その分光分布に依存する過程（反対色システム）が関与していると仮定せざるを得ない。

さて前述したように、Pugh (1976)はStilesの $\pi 1$ （青）メカニズムが青錐体としての $\pi 3$ メカニズムと青-黄「 $\pi 3 - (\pi 4 + \pi 5)$ 」という反対色過程が直列に連結した複合的なシステムであることを示した。そこから彼は $\pi 1$ メカニズムの順応は受容器レベル（第1サイト）と青-黄(y-b)反対色レベル（第2サイト）の両方で生じると言う2サイト順応モデルを提案した。その後その他の種類の π メカニズムについてもそうした複合的なシステムであることが示された（第1章第3節）。

もしPugh (1976)の2サイト順応モデルが $\pi 1$ 以外の他のメカニズムにも適用でき、かつ当該システムの t_0 はシステム全体の順応の関数であると考えられることができるならば、 t_0 はシステムを構成する

反対色システムの順応に強く依存することが予想される。

本実験結果を2サイト順応モデルから説明すると以下のようになる。赤色(660 nm)の第1フィールドによって、R錐体は順応し、さらに反対色システム(ここではr-gシステム)が強くr方向に「分極」(polarization: Mollon, 1982, 一般には順応又は感度低下 de-sensitizationと考えることができる)している。従ってR錐体及びそれに続く過程によって検出される赤色のテスト刺激の閾値はある程度高い状態にある。従ってtは短くなっている。

今緑色(510 nm)のフィールドを付け加えると、第1フィールドの赤色と混色し、赤味が次第に薄れ、黄色味がかってくる。このフィールドの付加によってR錐体はさらに順応するが(単一変数の原理)、一方黄色はr-g反対色システムに対して中性的(neutral)であり、システムは「脱分極」(depolarization: Mollon, 1982)する。このことはシステムの順応の解除あるいは感度の上昇(sensitization)を意味する。R錐体の順応より、r-g反対色システムの順応解除の方が大きいと仮定すれば、赤色のテスト刺激に対する閾値は低下し(フィ

2.2.1) (次頁) 510 nmフィールドを付け加えた時、その強度と共に(R錐体以上に)G錐体も順応する。従って、例えば緑色のテスト刺激を用いればその閾値はより上昇しよう。しかし緑色のテスト刺激は、660 nmフィールドによるr-gシステムの順応(分極)に対しては感度が悪い。従って、緑色のテスト刺激に対してはr-gシステムの順応解除(脱分極)は生じないか生じてもわずかであると予想される。むしろG錐体の順応による閾値の上昇が優勢となろう。

ールド非加算性あるいは打ち消しの半加算性), 結果的にも。の延長が予想される^{2, 2, 11}。

一方660/610(同色混合)条件では, 背景フィールドの強度の増大と共に t_0 も減少した。これは過去の多くの研究で報告されてきた結果と同じである。この結果を, 上に示した反対色システムの順応という点から分析するなら次のようにならう。赤色の第1フィールドによってr方向に分極(順応又は感度低下)していたr-gシステムは, 610 nm(橙色)の第2フィールドが付加されると, さらにr方向に「分極」するため, 順応(感度低下)は一層進行し, その結果 t_0 はさらに短縮した。

第2フィールドが460 nmと580 nmの場合には t_0 に余り大きな変化は生じなかった。それら2波長はいわゆるユニーク色相(ユニーク青及びユニーク黄)を与える波長に近い。ユニーク青及びユニーク黄はどちらも赤味も緑味も含まれていない色相であるから, r-gシステムに対しては中性的であり, 従ってr-gシステムの順応には無関係であると考えられる。ただそうした波長の光でもR錐体は順応すると考えられるから, t_0 は, 多かれ少なかれ, 減少することが予想される。この予想に反して本実験の結果は若干の増大を示した。今回の結果だけからは何とも言えないが, 460 nmの場合には, その中に緑味の成分が多少含まれており(ユニーク色相には幅がある), 多かれ少なかれ打ち消しが生じたと考えられる。一方580 nmの場合は, 打ち消しではなく, 物理的に黄色光の成分が増大したために(t_0 の増大はF₂フィールドの強度が高い時見られる), r-gシステムの感度レンジが低い方に移行した(順応が低下した)と仮定すれば説明される。いずれにしても今回の実験では, 第2フィールドが460 nmと

580 nm の場合の t_e は、510 nm フィールドと 610 nm フィールドに対する t_e のほぼ中間の値となったことが重要であると思われる。

図 2.2.8 の 510 nm の曲線で、フィールドが最も純粋な黄色に感じられた F_2 強度を示す ↓ 印以降で t_e は減少した。これはフィールドの赤味が打ち消されただけでなく、今度は緑味の成分が強くなったことを意味する。従って r-g システムが (r 方向ではなく) g 方向に再び順応し始め、その結果 t_e が減少したものと思われる。

これまでの分析は比較的大きい (0.67°) テスト刺激を用いて得られた結果に対するものである。小さなテスト刺激 (0.08°) を用いた時の結果は本質的には同じであるが、その傾向は弱かった。上のモデルでいえば、小さいテスト刺激は、第 2 サイト (反対色システム) の順応の影響を受けにくいということになろう。

しかしテスト刺激が 0.08° の時の t_e の絶対値は、 0.67° のテスト刺激の時に比べ明らかに大きかった。こうした t_e と刺激の大きさとの逆相関関係は過去にも報告されている (Graham & Margaria, 1935; Barlow, 1958; King-Smith & Carden, 1976, 第 1 章第 1 節参照)。また時間加重と密接な関係にある c f f の研究においても、同じ関係が見られる (Granit & Harper, 1930; Hecht & Smith, 1936)。

0.67° の閾値データは、過去の報告に沿うものである (Wandell & Pugh, 1980a; b)。660/610 条件では持続時間の長短にかかわらず加算的な結果が得られたが、660/510 条件では、長いテスト刺激に対しては打ち消しの半加算性が見られ、一方持続時間の短いテスト刺激に対しては概して加算的となった。これは例えば反対色混合条件であっても、反対色システムの順応の影響を受けるのはテスト刺激の

持続時間が長い場合であり、持続時間の短いテスト刺激はその影響を受けないことを意味する。

この結果は時間加重のメカニズムを考える際に重要である。

図2.2.9は 0.67° のテスト刺激を用いた時の閾値データから予測される $\log I \cdot t - \log t$ 曲線の変化を模式的に示したものである。(a)の曲線は、660 nmフィールドのみにおける $I \cdot t - t$ 曲線である。その臨界持続時間は t_{c1} で示されている。本実験の660/510(反対色混合)条件では(b)のような結果となろう。510 nm(緑)のフィールドを付加することにより、単一変数の原理に従いR錐体(第1サイト)はさらに順応が進む。従って第1サイトの順応だけに影響を受ける持続時間(t)の短いテスト刺激に対する閾値(I)は上昇し、結果的に $I \cdot t$ の値を増大させる。しかし長い t においては、第2サイト(反対色システム)の順応の影響も受け、順応レベルは低下すると考えられるので、 I の値はむしろ低下し、結果的に $I \cdot t$ の値も減少する。従って、定義上、臨界持続時間は増大する(t_{c2})。一方660/610(同色混合)条件では、第1サイトだけでなく、第2サイトの順応もさらに進むと考えられる。従って、それだけ長い t における $I \cdot t$ の値は増大し、結果的に臨界持続時間はさらに短くなる(曲線c)。

それに対して 0.08° の小さいテスト刺激ではフィールドの混合条件及び持続時間の長短にかかわらず概して加算的となった。これはテスト刺激が小さい場合には、例え持続時間の長い刺激であっても、反対色システムの順応の影響が弱いことを意味する。従って t_c は専ら第1サイト(錐体)の順応レベルに依存することを意味しよう。もし t_c が完全に第1サイトのレベルだけで決定されるとすれば、上述したように、F2フィールド(従ってフィールド全体の)強

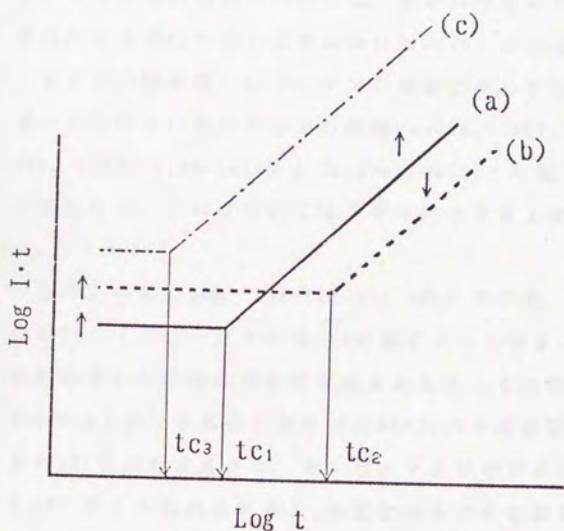


図2.2.9 $\text{Log } t - \text{log } I \cdot t$ 曲線に見られる順応の効果を示す模式図
 (a):660 nmフィールドのみ (b):660 + 510 nm (c):660 + 610 nm

度が増大するにつれて減少しなければならない。本実験の結果で多少とも増大傾向が見られるのは、 0.08° という小さいテスト刺激であつても持続時間が長い時には、多かれ少なかれ、フィールド非加算的になる（打ち消しは生じないものの）ことを意味する。

またこの結果は、小さいテスト刺激に対しては t_0 はその波長の影響が見られないという過去の結果(Rouse, 1952; Spering & Jolliffe, 1965; King-Smith & Carden, 1976)とも軌を一にしているように思われる。これについては「全体的な考察」で触れることにしたい。

このように t_0 は、 $\log I \cdot t - \log t$ のグラフで、短い持続時間における $I \cdot t$ (t は一定だから、 I の値によって決まる)と長い持続時間における $I \cdot t$ の値の相対的な大きさによって決定される。しかし660/510 (反対色混合)条件及び660/610 (同色混合)条件に見られた t_0 の変化の大きさと、第1サイトだけの順応によると考えられる 0.08° テストに見られた t_0 の変化の小ささを勘案するなら、 t_0 の決定に反対色システムが主要な役割を果していると言わなければならない。即ち t_0 は主に反対色システムの順応(感度の変化)によって決定されるのである。

§ 5 要約

本実験では以下のような結果が得られた。

(1)フィールドの反対色混合(660/510)条件では、赤フィールドと緑フィールドの強度が適度なバランスを取るようになるに従い(そうした時フィールドは黄色に見える)、フィールド全体の強度は増

大しても、 t_0 は増大した。

(2)同色混合(660/610)条件では、フィールド全体の強度が増大するにつれて t_0 は減少した。

(3)テスト刺激が 0.08° の時には、上の大きいテスト刺激の結果と本質的には同じ結果が得られた。しかしその傾向は小さかった。

(4)閾値データにおいては、反対色混合条件の時、持続時間の長いテスト刺激に対して打ち消しの半加算的な結果が見られたが、持続時間が短い場合には概して加算的な結果となった。

(5)同色混合条件の閾値データでは、テスト刺激の持続時間の長短に拘らず概して加算的となった。

(6) 0.08° テスト刺激の閾値データにおいては、持続時間が長い時多かれ少なかれ非加算的な結果となったが、本実験で用いられた最長の持続時間(500 msec)でも打ち消しの半加算性は生じなかった。

(7)これらの結果は受容器モデルではなく、2サイト順応モデルによって统一的に解釈することができたことから、 t_0 の決定には反対色システムの順応(感度の変化)が主要な役割を果たしていると結論づけられた。

第3節 実験3：時間加重における反対色システムの役割（2）：

テスト混合(test mixture)実験

§ 1. 目的

t_c に対する反対色システムの関与を示すもう1つの方法は、テスト混合法(test mixture)である。このテスト混合法も、フィールド混合法と同様に、決して新しいものではない。いわゆる加重インデックス(summation index)を用いた研究(Ikeda, 1963; 1964; 1965; Boynton et al., 1964→本論文第3章実験4参照)や輝度の非加算性(luminance non-additivity)に関する研究(Guth, 1965; 1967; Guth et al., 1968; 1969)はこの先駆的な存在である。

実験2では時間加重の臨界持続時間 t_c に対してフィールド光による色順応が与える影響について調べた。本実験では、反対色システム自体の、刺激(その波長及び飽和度)に対する感度の違いが、 t_c にどのような影響を与えるかを検討した。

ここでは、互いに反対色から成るテスト刺激を時・空間的に重ね、全体として1つのテスト刺激として提示するテスト混合法(test mixture)を用いた。暗黒背景のもとで、赤色のテスト刺激を提示する時、2サイト順応モデルに従えば、第1サイト(R錐体)+第2サイト(r-gシステム)の検出経路がこれを検出すると考えられる。ただしこの時、2つのサイトはどちらも順応はしていないので、テスト刺激の検出に結び付く一定の光子数または一定の大きさの生理的応答を得るのに必要なテスト刺激の強度は専ら2つのサイトの、テスト波長に対する感度に依存すると考えられる。赤色のテスト刺激に対

してはr-gシステムは高い感度を有しているので、一定の光量子を吸収するのに弱いテスト刺激ですむ、これは低い閾値を意味し、結果的に長い t_0 が得られると予測される。

この赤色のテスト刺激に緑色のテスト刺激を重ねて提示すれば、混色によって一般に黄色光が得られる。そうした黄色光に対する第1及び第2サイトの感度は変わるから、その検出に必要なテスト刺激の強度も変わるであろう。実験2で仮定したように、r-g反対色システムは黄色光に対しては最小の感度しか持たないので、黄色光を検出するためにはより多くのテスト強度が必要となろう。これは必然的に閾値の上昇と t_0 の短縮をもたらすと予想される。

一方テスト刺激が緑色光成分だけの場合には、G錐体+r-gシステムという経路が刺激を検出すると考えられる。r-gシステムは、赤色光成分だけの場合と同様に、そうした緑色光に対しても高い感度を有しているので、再び閾値は低下し、 t_0 は長くなるであろう。このように t_0 はテスト刺激の赤色成分と緑色成分の混合比(mixing ratio)の関数として変化することが予想される。本実験では赤色光+緑色光以外に、黄色光+青色光の場合も検討した。後者の条件でも同様なことが予想される。

§ 2. 方法

2. 1 装置

テスト刺激の各成分光の強度を単独で、又混色光全体の強度を独立に変化させ、かつその持続時間をも変える必要があるために、光

路1で T_1 (波長 λ_1) を, 光路3で T_2 (波長 λ_2) を得, ビームスプリッタ(BS_1)で混色した後, ウェッジ(NW_2)及びシャッタ(SH)を挿入した(図2.3.1). 2つのフィールドストップ(FS_1, FS_2)はそれぞれ上下左右方向の微動調整装置を備えており, 被験者はこれを用いて, 2つのテスト刺激の位置が空間的に一致するよう調整した. T_1 又は T_2 光を単独で提示する時は, FS_1 又は FS_2 を遮蔽した. 光路2は背景フィールド用とした(白色: フィルターなしのキセノン光).

なお赤色光+緑色光条件(以後RG条件と略す)では $\lambda_1 = 660 \text{ nm}$, $\lambda_2 = 500 \text{ nm}$ の波長を, 又黄色光+青色光(以後YB条件と略す)では $\lambda_1 = 577 \text{ nm}$, $\lambda_2 = 461 \text{ nm}$ の波長を用いた.

2-2 刺激

テスト刺激(T)は T_1 (波長 λ_1)と T_2 (波長 λ_2)の2色から成り, 直径は 1.4° とし, 暗黒背景又は白色の背景フィールド(直径 6.9°)の中央部に提示した(図2.3.2). 白色背景の強度(網膜照度)はRG条件の時は 33 Td , YB条件の時は 65 Td であった. 暗黒背景の場合にはテスト刺激の丁度両端の位置に2つの赤色小光点を提示し注視の助けとした. 一方白色背景の場合には注視点は設けておらず, 被験者に背景の中心部を注視するように教示した.

テスト刺激は T_1 あるいは T_2 のいずれか単独でまたはその混合光として提示された. その混合の強度比は以下のようにして決めた. 先ず T_1 の強度を閾上 $1.0 \log$ 単位に保ち(定常光を用いて決定した), その時の強度を I_1 とした. その後やはり定常光の T_2 を T_1 に重ね, その強度を調節して, 丁度テストフィールドに赤味も緑味も(RG条件)

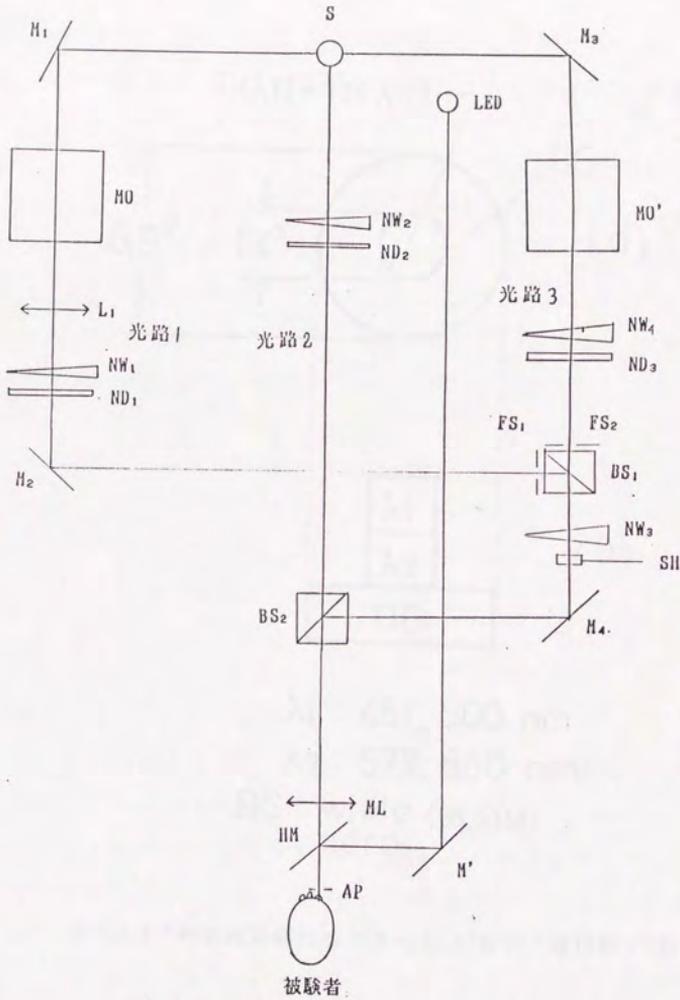
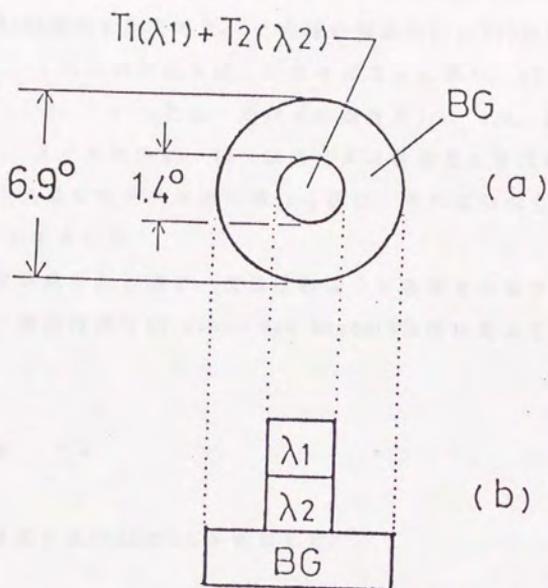


図 2.3.1 実験 3 で用いた装置の模式図



λ_1 : 461, 500 nm
 λ_2 : 577, 660 nm
 BG : white (65,33td)
 zero

図 2.3.2 刺激の空間的なパターン(a)及び「断面図」(b)

又は黄色味も青味（YB条件）も認められなくなる強度を求めた^{2,3}。
1) その時のT2の強度を I_2 とした。この時の強度比(I_2/I_1)を混合率1.0と定義した。それ以外の比率は、 I_1 をそのままに保ち、T2の強度を $I_2/4$ 、 $I_2/2$ 、 $2 \cdot I_2$ 、 $4 \cdot I_2$ とし、それぞれ混合率1/4、1/2、2.0、4.0と定義した。又それ以外に、T1（緑色光又は青色光）単独の場合と、T2（赤色光又は黄色光）単独の場合を設け、それぞれ混合比0.0及び $+\infty$ として表した。

テスト刺激は各成分光単独で、又は上のように定義されたさまざまな混合比で、持続時間を20 msec～640 msecの6段階に変えて提示した。

2-3 被験者

前出のMM（著者）及びYKの2名が参加した。

2-4 手続き

大部分は前の実験2と同じである。被験者はテスト刺激の各混合比条件（0及び $+\infty$ 条件も含む）の中で、6種類の持続時間（ランダムに提示される）に対して調整法を用いて閾値を得るように求められた。混合光の閾値を求める時、各成分光の強度（ I_1 又は I_2 ）の絶対値は変わるが、その強度比(I_1/I_2)は各混合比条件内で不変であった。

2.3.1) そうした色相の打ち消しが生ずる時、フィールドは混色によりRG条件では一般に黄色に、又YB条件では白色に近い色に見える。

各持続時間で6回ずつ測定をおこなった。後日セッションを1~2回繰り返したので、以下に示すデータ点は計12又は18回の測定値の平均である。

§ 3. 結果

図2.3.3はRG条件下での白色背景上に於ける $\log I \cdot t - \log t$ のグラフである(被験者YK)。パラメータはテスト刺激のT1とT2の混合率である。又点線で示されている持続時間が臨界持続時間(t_c)である。混合率が1.0の時、 t_c は最小になった。テスト刺激の混合比に対して t_c (対数)をプロットしたものが図2.3.4である。テスト刺激が混合比0.0(赤色単独光)及び $+\infty$ (緑色単独光)の時 t_c は長く、混合比が1.0に近づくにつれて減少し、1.0の時最小となった。このように混合比による t_c の変化が赤色光及び緑色光単独の時の t_c を結ぶ直線とはならないこと、換言すれば最小値が存在するということは重要である。この条件では赤色単独光と緑色単独光とで t_c に大きな差は見られなかった。

YB混合条件の結果を図2.3.5に示した。RG条件の結果と同様に、テスト刺激の混合比が1.0に近い時 t_c は最小になった。この被験者では厳密に混合比が1.0の時 t_c が最小になっていないが、被験者MMの結果では丁度1.0の時 t_c が最小となった。

いずれにせよ、RG条件と同様に、単色の黄色刺激(577nm)に対する t_c よりも混合比が1.0に近い混合光に対する t_c の方が小さい結果となった。このYB条件の結果が上のRG条件の結果と異なるのは、その曲線が混合比1.0に対して対称ではない点である。単独の青色光(混合

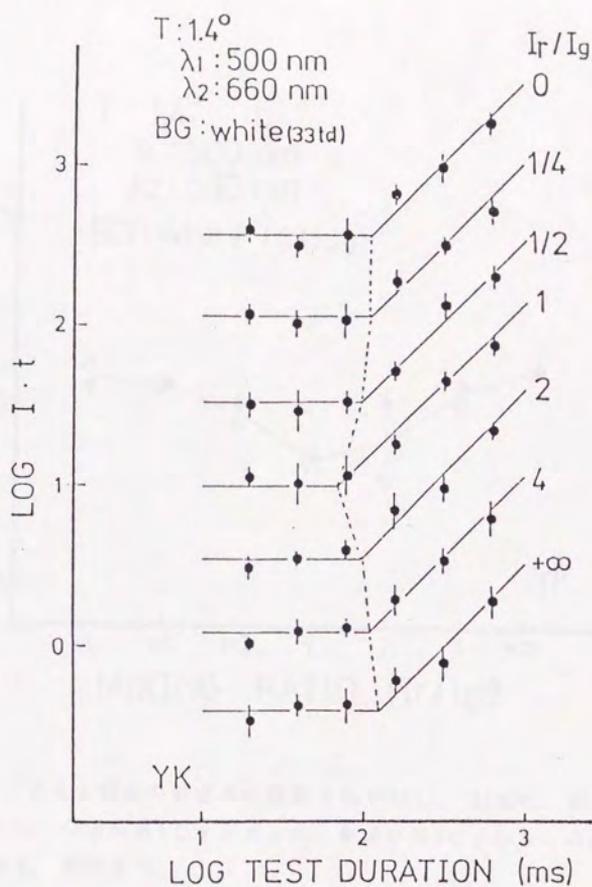


図2.3.3 $\log I \cdot t - \log t$ 曲線 パラメータはテスト刺激の混合率
 RG条件, 被験者YK

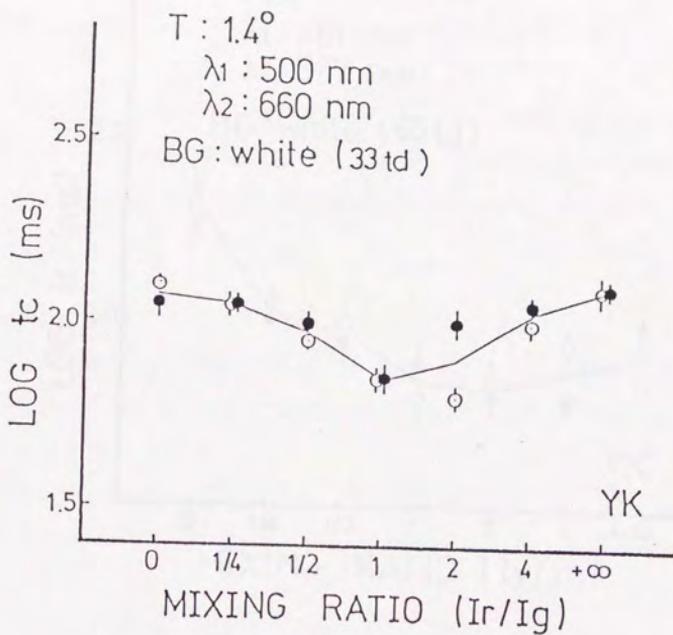


図2.3.4 テスト刺激の混合率の関数としての t_c 。RG条件，白色背景あり，○印が第1セッションの，●印が第2セッションの結果である。被験者YK

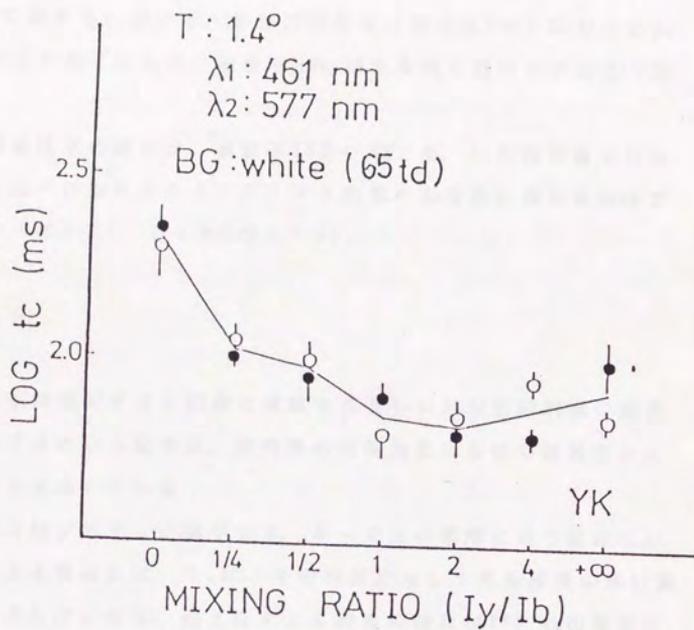


図2.3.5 テスト刺激の混合率の関数としての t_c 。yb条件，白色背景あり，○印が第1セッションの，●印が第2セッションの結果である。被験者YK

比0.0)に対する t_0 の方が、単独の黄色光(混合比 $+\infty$)に対する t_0 よりもかなり長くなった。被験者MMの結果も同じ傾向を示した(図2.3.6)。

一方暗黒背景の時には、被験者YK及びMMとも、 t_0 の絶対値は白色背景時に比べかなり大きく、又テスト刺激の混合比の効果は明確でなかった(図2.3.7, 2.3.8及び2.3.9)。

§ 4. 考察

臨界持続時間がテスト刺激を構成する互いに反対色の刺激の混合比に依存するという結果は、視覚系の時間加重における反対色システムの関与を示している。

もし反対色システムが関与せず、単一変数の原理に従う錐体だけの働きによる場合には、 t_0 は、その波長に対して最も感度の高い錐体に対するものとなる。例えばテスト刺激の波長が660 nmの場合にはR錐体の、また500 nmの場合にはG錐体の t_0 となろう。それらの波長の光を混合して提示した時、もし各錐体が完全に独立ならば、 t_0 は(混合された)テスト刺激を検出している錐体の感度だけに従って変化すると考えられる。従ってテスト刺激に対して最も感度の高い錐体と同じである限り t_0 は一定の値をとり、他方最も感度の高い錐体が変わる時 t_0 に大きなギャップが生じることが予想される^{2, 3, 21}。このギャップ(増大または減少)は本実験ではそうしたギャ

2.3.2) ギャップの特性(増大または減少)は当該の2つの錐体の時間加重特性に依存しよう。緑色光(G錐体)→次ページへ

ップは見られなかった。またR錐体は560~580 nm付近に最大感度を持っており(表1.2.1, p27), 混合比が1.0の時(この時混合光は560~580 nmの光と似た黄色に見える) t_c が最小になるとは予想しにくい。

又各錐体の反応が線形的に(加算的に)プールされて t_c が決定されるとするならば, t_c は混合比が変化するにつれて, 各単独刺激に対する t_c を結ぶ直線の上にあるはずである。これも本実験の結果に反する。

さらに多くの複雑な仮定を行い, 「錐体モデル」によって結果を説明することは可能であろう。しかしそれよりは, 黄色(RG条件)及び白色(YB条件)に対して感度が最も低くなるようなシステムを仮定した方がはるかに現実的である。即ちテスト刺激の混合比がr-g反対色システムの感度が最も低下する黄色に近づくにつれて t_c は短くなるのである。y-bシステムの場合も同じである。

さて, 暗黒背景の時には t_c の絶対値は大きいものの, テスト刺激の混合比への依存性は殆ど認められなかった。逆に言えば, 白色背景を用いることによって, t_c は短縮し, かつ混合比の効果が顕著になった。これはKing-Smith & Carden (1976)においても報告されている(ただし, 彼らの白色背景は1000Tdというかなり強い背景である)。またさまざまな輝度の背景を用いた川端らの実験では, 白色背景の輝度が増大するにつれて, t_c のテスト混合比への依存性が顕

2.3.2) (続き)と赤色光(R錐体)は時間特性が似ているので余り明瞭には現れないが, 青色光(B錐体)と黄色光(G+R錐体)の場合には顕著なギャップが予想される。

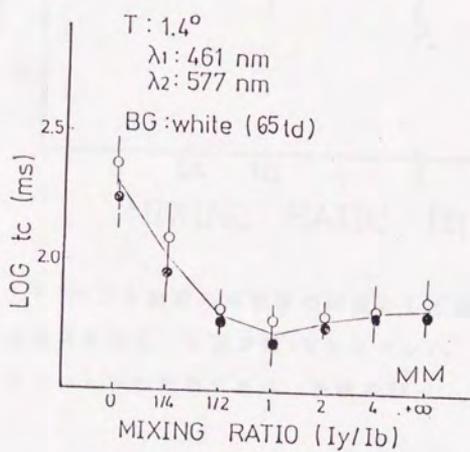
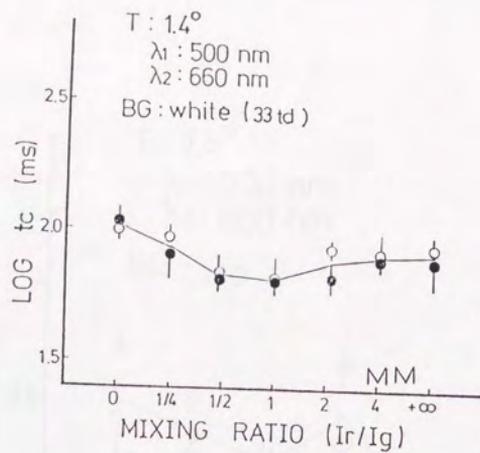


図2.3.6 テスト刺激の混合率の関数としての t 。(a)RG条件,
 (b)yb条件, 白色背景あり, ○印が第1セッションの,
 ●印が第2セッションの結果である, 被験者MM

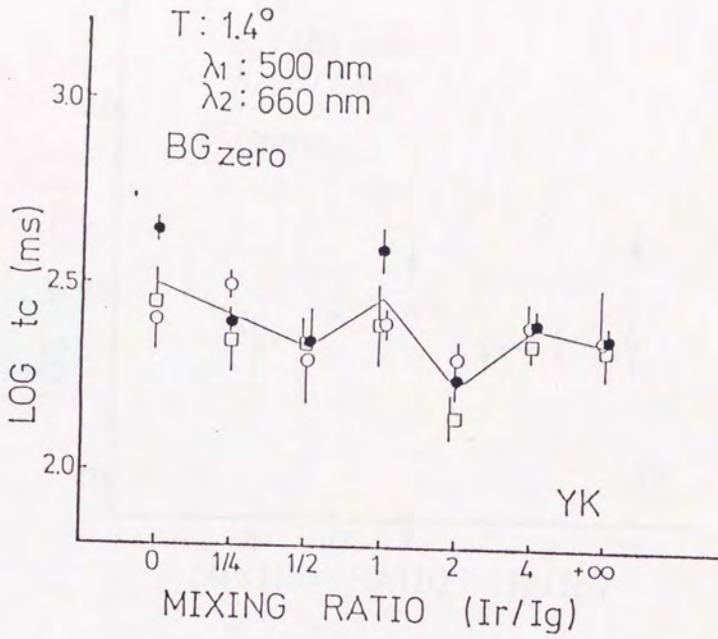


図2.3.7 テスト刺激の混合率の関数としての t_c 。RG条件、
 白色背景なし、○印が第1セッションの、●印が第2
 セッションの結果である。被験者YK

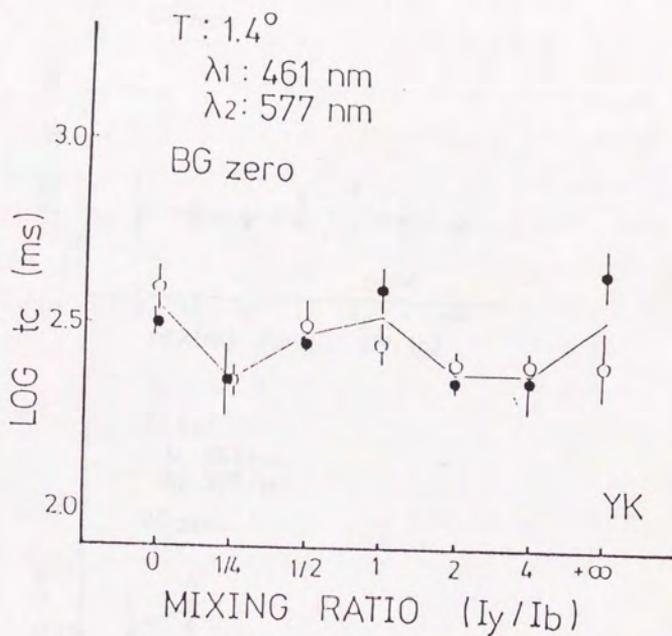


図2.3.8 テスト刺激の混合率の関数としての t 。yb条件,
 白色背景なし, ○印が第1セッションの, ●印が第2
 セッションの結果である。被験者YK

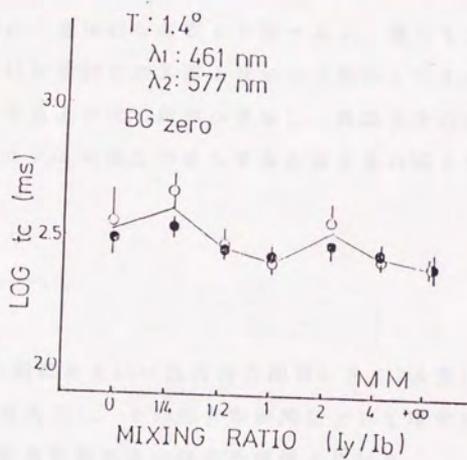
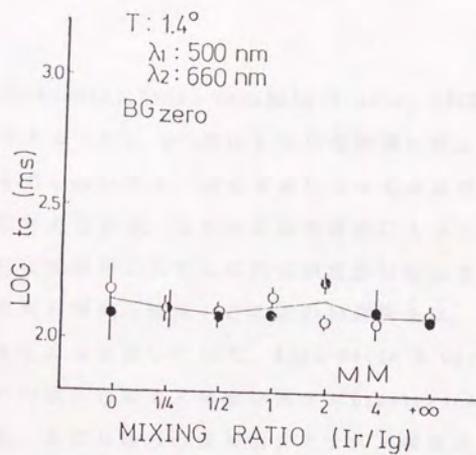


図 2.3.9 テスト刺激の混合率の関数としての t_c 。(a)RG条件,
 (b)yb条件, 白色背景なし, ○印が第1セッションの, ●印
 が第2セッションの結果である。被験者MM

著になった(Kawabata, 1990; Kawabata & Aiba, 1990).

反対色システム(r-g, y-b共に)は白色刺激に対しては「理論的には」感度を有しないので、白色背景によっては反対色システムは順応しないと考えられる。とすると白色背景によって「何か」が順応し、相対的に反対色システムの反応が優勢になってきたと考えられる。また背景の輝度(強度)との正の相関関係は、それが加算的な過程であることを示唆している。King-Smith & Carden (1976)では、順応するのはいわゆる「輝度システム(luminance system)」であるとされる。ただし彼らの反対色システム/輝度システムというモデルには、少なくとも時間加重に関しては、いくつかの問題点がある(詳細は「全体的な考察」で述べる)。従ってここでは、もう1つの加算的な過程である第1サイト(錐体)であると仮定する。つまり白色背景上では、錐体が順応し、経路全体の順応の中に占める反対色システムの割合が増大すると仮定すればうまく説明することができる。

§ 5 要約

(1)テスト刺激を互いに反対色の関係にある2波長(λ_1 , λ_2)の光から成る混合光とし、その混合率の関数として時間加重の t を求めた。その際暗黒背景あるいは白色背景を用いた。

(2)RG混合条件(500 + 660 nm)及びYB混合条件(461 + 577 nm)のいずれの場合にも、混合率がほぼ1.0の時、即ちそれぞれの波長の光が丁度互いの色相を打ち消し合う強度関係の時、 t は最小となった。

(3)しかし暗黒背景の時にはその傾向は殆ど認められなかった。

(4)結果はテスト刺激の混合率が変わるにつれて、反対色システムの感度が変化するためであると解釈できる。

(5)白色背景を用いるとも。の混合率への依存性が高まったことは、白色背景によって第1サイト(錐体)が順応し、反対色システムの感度の変化が占める割合が増大したためであると考えられる。

第3章 検証の実験

第1節 実験4：刺激の持続時間と反対色システム/ Summation indexによる分析

§ 1. 目的

これまでの実験で、視覚系の時間加重に反対色システムが重要な役割を果たしていることを明らかにした。フィールドの打ち消しの非加算性は、用いられたテスト刺激の持続時間に依存した（実験2：閾値データ）、即ち互いに反対色のフィールドを混合させた場合でもテスト刺激の持続時間が短い場合には概して加算的な結果となった。それは当然テスト刺激自体が互いに反対色の2色から成るテスト混合の場合にも生じていることが予想される。しかし実験3ではそれを示すことが目的ではなかった。ここではこの反対色システムの、刺激の持続時間への依存性を検証するために少し異なった観点からアプローチを行った。

反対色システムは種類の異なる錐体の間に存在する抑制的(inhibitory)なシステムである。例えば典型的なr-gシステムでは、R錐体（またはG錐体）による神経反応がG錐体（またはR錐体）による神経反応によって抑制されると考えられる。そうした抑制の程度を量的に示す方法にSummation index（加重インデックス）がある（Van der Velde & Bouman, 1948; Ikeda, 1963; 1964; 1965; Boynton et al., 1964）。

Summation indexの基本的な考え方は以下の通りである（図3.1.1）

. 今あるテスト刺激(T1)を用いて閾値を求め、その閾値強度を M_{10} とする。又もう1つのテスト刺激(T2)を用いて独立に閾値を求め、その時の閾値強度を M_{20} とする。今T1の強度(M_1 とする)を単独閾の半分($M_{10}/2$)とし(従って、その時T1は一般には見えない)、その上にT2を重ねて提示する。T2のみの強度(M_2 とする)を調節して、テスト刺激全体が閾値に達した時、もしT1とT2とが閾値に達するのに完全加重(線形加重)するのであれば、T2の強度(M_2)はその単独閾(M_{20})の半分で済むはずである。もし $M_1 = M_{10}/3$ であれば、T1とT2を重ねた時、 $M_2 = 2/3 \cdot M_{20}$ となるであろう(強度を1/3だけ節約できる)。一般に2つの刺激T1とT2とが全体として閾値に達する時、(T1とT2とによって惹起された視覚系の反応が)完全に加重するなら、

$$\frac{M_1}{M_{10}} + \frac{M_2}{M_{20}} = 1 \quad (3.1)$$

が成立する。もし全く独立(無関係)ならば、

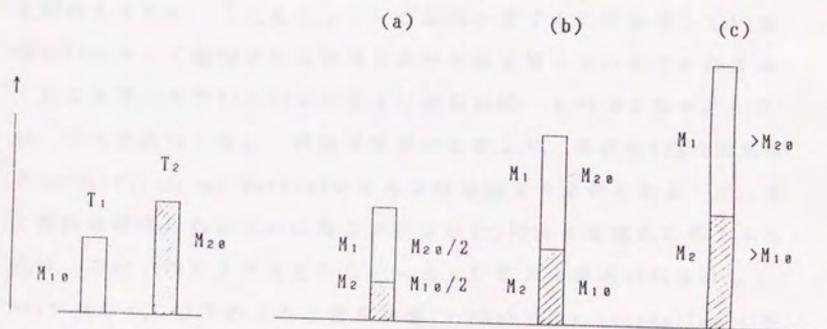
$$\frac{M_1}{M_{10}} + \frac{M_2}{M_{20}} = 2 \quad (3.2)$$

となろう。

今ここで改めて

単独閥

混合閥 ($T_1 + T_2$)



$$M_{1e} / M_1 + M_{2e} / M_2 = 1$$

$$M_{1e} / M_1 + M_{2e} / M_2 = 2$$

$$M_{1e} / M_1 + M_{2e} / M_2 > 2$$

図3.1.1 Summation index の概念を示す模式図 (例)

(a): 完全加重 (b): 独立 (詳細は本文参照) (c): 抑制

$$\rho = 0.3 - \log \left[\frac{M_1}{M_{10}} + \frac{M_2}{M_{20}} \right] \quad (3.3)$$

と定義すれば、 ρ は加重の程度に応じて、0.0~0.3の間の値を取る。この ρ を summation indexと呼ぶ。 $\rho = 0.3$ の時 T1とT2の間には完全加重が成立することを意味する。即ちT1によって惹起された神経反応の大きさが、「見えた」という意識が生ずるには不足している分をT2によって惹起された神経反応が完全に補っていることになる。

ところで、上でT1とT2とが完全に独立の時、 $\rho = 0.0$ となるとしたが、これは正しくない。閾値は確率的な概念で、通常は50%の知覚確率(probability-of-seeing)を与える刺激強度で定義される。従って、丁度閾値強度にある互いに独立な刺激が2つ同時に視覚系に与えられた時、その「両方またはどちらか一方」が見える確率(PM)は決して50%ではなく、以下のような確率加重(probability summation)が生じる。

$$PM = 1 - (1-P_1) \cdot (1-P_2) \quad (3.4)$$

(PM: 知覚確率, P1: T1が見える確率, P2: T2が見える確率)。ここで $P_1 = P_2 = 0.5$ とすれば、 $PM = 0.75$ となり、0.5よりかなり大きい値となる。PM=0.5(混合光が確率50%で見える)であるためには、

$$(1-P_1) \cdot (1-P_2) = 0.5 \quad (3.5)$$

を満たさなければならない。今仮に $P_1=P_2$ とすれば、

$$(1-P_1)^2 = (1-P_2)^2 = 0.5$$

$$P_1 = P_2 \doteq 0.3$$

となる。ここで T_1 及び T_2 の知覚確率曲線から知覚確率 0.3 なる M_1 及び M_2 を求め、(3.3)式より ρ を算出するとほぼ 0.12 となる。即ち 2 つの刺激 T_1 と T_2 とが閾値に達する時、完全に独立（無関係）ならば（全く独立な知覚システムが検出するならば）、 ρ の値は 0.0 ではなく 0.12 なのである。従って、 $\rho < 0.12$ の場合には、2 つの刺激（または 2 つの検出システム）は独立ではなく、むしろ抑制的な関係（inhibition）にあることを示している。換言すれば T_1 によって惹起された神経反応が何らかの方法で T_2 によって惹起された神経反応によって抑えられることを意味する。結局 summation index (ρ) の持つ意味は以下のようなだろう。

$\rho = 0.3$ 完全（線形）加重

$0.12 < \rho < 0.3$ 部分加重

$\rho = 0.12$ 確率加重（独立） （但し $P_1=P_2$ の場合）

$\rho < 0.12$ 抑制

確率加重を示す ρ の値は P_1 と P_2 の値によって変化する。 $P_1 \neq P_2$ の場合にはそれぞれに対応する M_1 及び M_2 を知覚確率曲線から求め、

(3.3)式から ρ の値を算出すれば良い。

本実験では互いに反対色の関係にある2色から成るテスト刺激を用い、 ρ の値がテスト刺激の持続時間によってどのように変化するかを検討した。

§ 2 方法

2. 1 装置及び刺激

Summation indexの研究で用いられる刺激事態はテスト混合(test mixture)であるから、前の実験と本質的に同じ装置をこの実験でも用いた。図3.1.2は被験者から見た刺激パターンである。ここでテスト刺激を構成する T_1 と T_2 の波長は、赤色 + 緑色条件(以後RG条件と略す)では660 nmと500 nm、黄色 + 青色(以後YB条件と略す)では580 nmと460 nmとした。660 nmを除き、それぞれほぼユニーク色相を与える波長である。本実験では上のような「反対色混合条件」以外に、「同色混合条件」として、(630 nm, 660 nm)及び(440 nm, 460 nm)の組合せ、さらに「同波長混合条件」として、(660 nm, 660 nm)の組合せを付け加えた(表3.1.1)。テスト刺激の持続時間は20~500 msecの5ステップとした。いずれの条件でも、白色(フィルターなしのキセノン光)の背景フィールド(網膜照度31Td)の中央にテスト刺激を提示した。

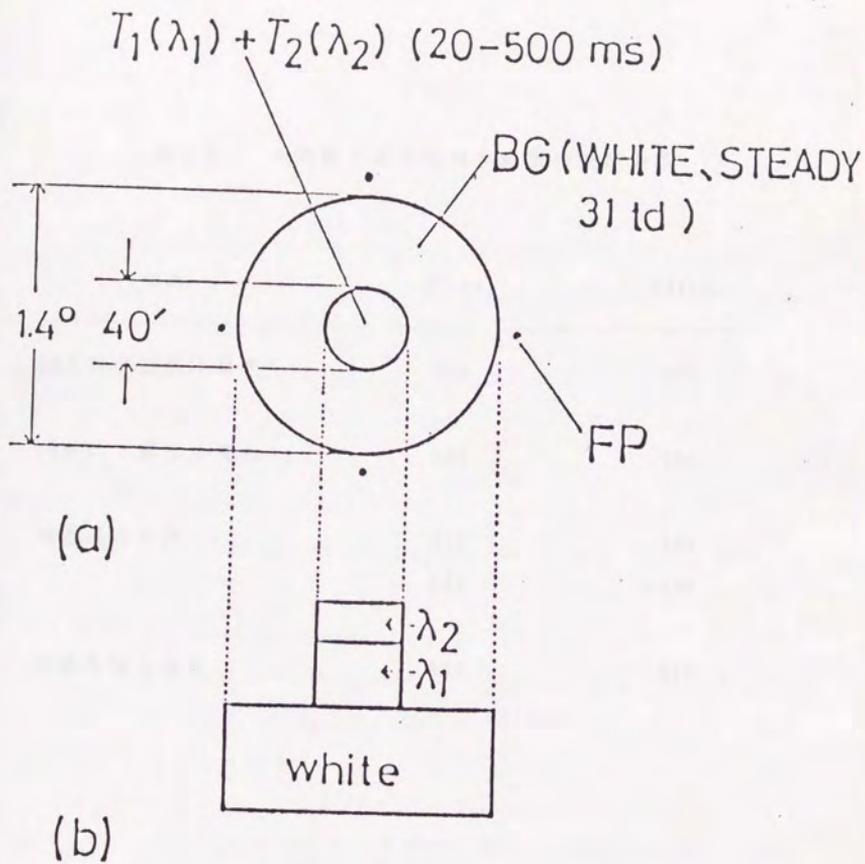


図3.1.2 刺激の空間的パターン及びその断面図

表3.1.1 本実験で用いられた刺激の波長条件

条件	T1(nm)	T2(nm)
RG条件 (赤色 + 緑色)	660	500
YB条件 (黄色 + 青色)	580	460
同色混合条件	630	660
	440	460
同波長混合条件	660	660

2. 2 被験者

MM (著者) 及び YK (前出) の2名が参加した。

2. 3 手続き

基本的な手続きは実験3と同じであった。被験者は調整法を用いて、単独のテスト刺激 (T1またはT2) あるいは混合光 (T1+T2) の検出閾を求めた。その手順は以下の通りであった。

まず被験者はT1のみの単独閾を各持続時間において求め、その強度をそれぞれ $N_{10}(t)$ ($t=20\sim 500$ msec) とした。T1光路の光学ウェッジを変化させることによって、各 $N_{10}(t)$ の強度を $0.2 \log$ 単位のステップで5段階に減少させた [それを $N_1(t)$ とした]。従って、 $N_{10}(t)$ に対する $N_1(t)$ の割合 $r [=N_1(t)/N_{10}(t)]$ は、0.63, 0.40, 0.25, 0.16, 0.10となった。これらの強度ではT1の持続時間を変えても単独で提示された時には、閾下刺激となって通常は見えない。

次にT1の強度を上5種類の中の1つに設定し (即ち1つの r 条件が決まる)、その上にT2を重ねて、同じ持続時間で提示した。今度は被験者はT2の強度を調節し、刺激全体 (T1+T2) が再び閾値に達するのに必要なT2の強度を各持続時間で求めた。その時のT2の強度を $N_{20}(t)$ とした。全ての持続時間 (t) で測定が終了するまで r の値は一定にした。持続時間の順序は各 r 条件でランダム化されており、一方 r の順序は各セッション内でランダム化された。当該セッションで全ての r 条件について終了した後、最後にT2のみの単独閾を各持続時間において求めた。その強度を $N_{20}(t)$ ($t=20\sim 500$ msec) とした。測定は各

持続時間で6回ずつ行い、その平均値をデータとして用いた。

§ 3. 結果

図3.1.3は被験者MMの反対色条件の結果である^{3.1.1)}。(a)はRG条件、(b)はYB条件の結果で、いずれもsummation index(ρ)をテスト刺激の持続時間の関数としてプロットした。パラメータは r [$=N_{10}(t)/N_{10}(t)$]である。各図に記されている2本の点線は上が完全加重($\rho=0.3$)、下が確率加重または独立($\rho=0.12$ 、ただしこの値は $r=0.5$ の場合で、他の r 条件では値が若干異なる)を示している。又曲線は各 r 条件を通した平均である。

これらのグラフから、RG条件とYB条件を問わず、 ρ の値は明らかにテスト刺激の持続時間に依存していることがわかる。例えば $r=0.5$ に最も近い $r=0.40$ の結果(●印で示されている)を見ると、持続時間が20 msecの時の ρ は部分加重領域にあり、50 msecの時ほぼ確率加重、100 msec以上の持続時間では抑制関係を示している。他の r 条件の結果も傾向は同じであった。

一方YB条件の結果は、RG条件に比べ ρ の値が全般的に高かった^{3.1.2)}。平均の曲線を見ると、 ρ はテスト刺激の持続時間が短い時には完全加重を示し、長い持続時間でも部分加重の領域にとどまって

3.1.1) 実際の閾値データのバラツキはほぼ8割が $0.11 \log$ 単位(SD)以内に入った。そこで(3.3)式の〔 〕内のバラツキを最大 $0.1 \log$ 単位(SD)と仮定すると、 ρ のバラツキは最大 ± 0.05 (SD)となる。

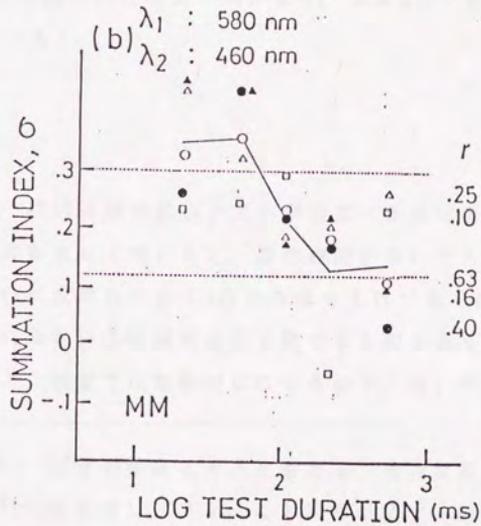
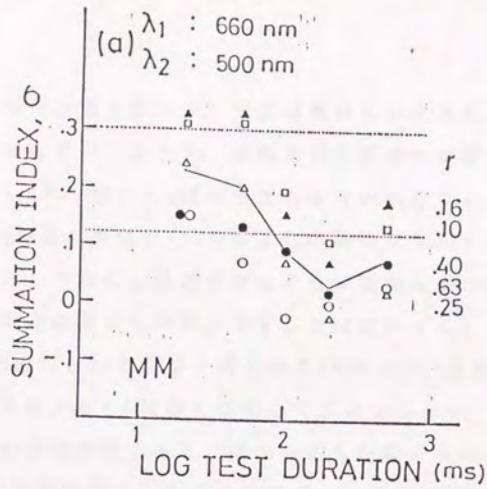


図3.1.3 持続時間の関数としての ρ (a)RG条件 (b)YB条件

○: $r=.63$, ●: $r=.40$, △: $r=.25$, ▲: $r=.16$, □: $r=.10$

被験者MM

いた。 $r=0.4$ の時に抑制が見られたが、それは用いられた最も長い持続時間の500 msecの時だけであった。被験者YKの結果もほぼ似た傾向を示した(図3.1.4)。図3.1.5は同色混合条件の結果である(被験者YK)。赤混合(a)及び青混合(b)のいずれの場合にも、テスト刺激の持続時間にかかわらず ρ は部分加重または完全加重の領域にとどまり、最長の持続時間でも抑制を示すことはなかった。

図3.1.6は被験者MMのT1とT2とが全く同じ波長(660 nm)の条件の結果である。ここでは ρ を r (対数)に対してプロットした。パラメータはテスト刺激の持続時間である。図から明らかなように、 ρ は r にもテスト刺激の持続時間にも全く依存せず、ほぼ0.3であった(完全加重を示している)。

§ 4. 考察

上に示した結果は、持続時間の長いテスト刺激だけが反対色システムの影響を受け(抑制として現れる)、持続時間の短いテスト刺激は、例えそれが互いに反対色である2色から成っていても、反対色システムの影響を免れるという仮説をほぼ支持するものであった。

持続時間の短いテスト刺激では加算的になったので、短いテスト

3.1.2) (前頁) ρ が0.3以上の値をとることもある。それは超加算性(super-additivity)を意味し、フィールド加算に関するPugh (1976)の研究(前出)でも報告されている。特にYB条件で見られることから、テスト混合における超加算性を思わせるが、ここだけのデータからは断定できない。

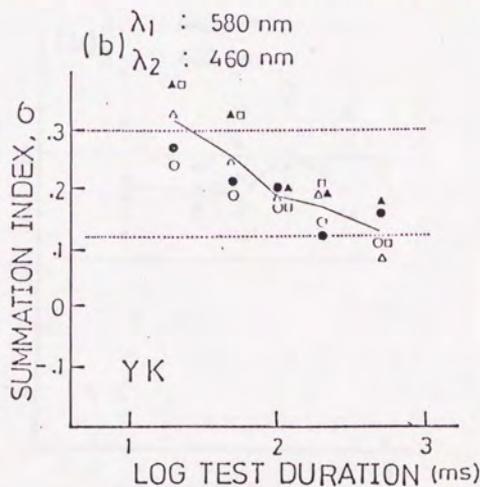
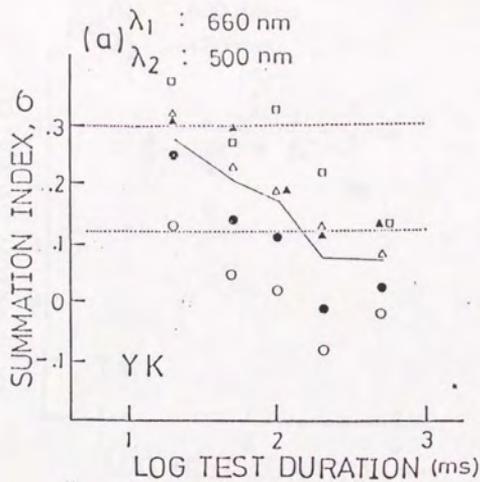


図3.1.4 持続時間の関数としての ρ (a)RG条件 (b)YB条件

O: $r=.63$, ●: $r=.40$, △: $r=.25$, ▲: $r=.16$,

□: $r=.10$ 被験者YK

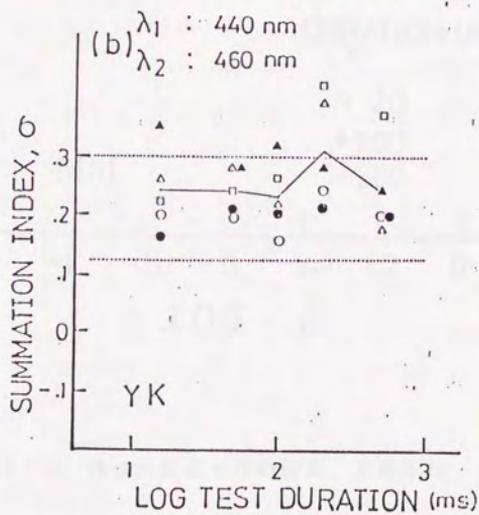
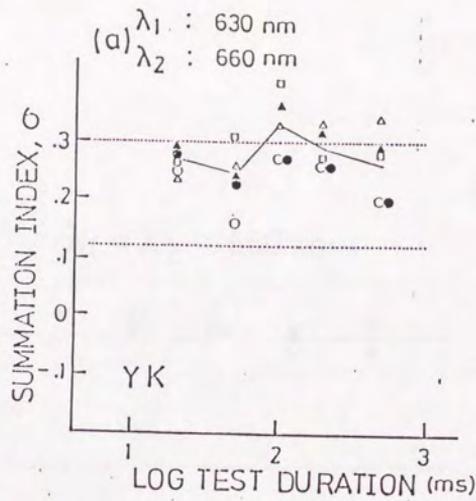


図3.1.5 同色混合条件の結果 (a)R/R条件 (b) B/B条件

O: $r = .63$, ●: $r = .40$, Δ : $r = .25$, \blacktriangle : $r = .16$,

\square : $r = .10$ 被験者YK

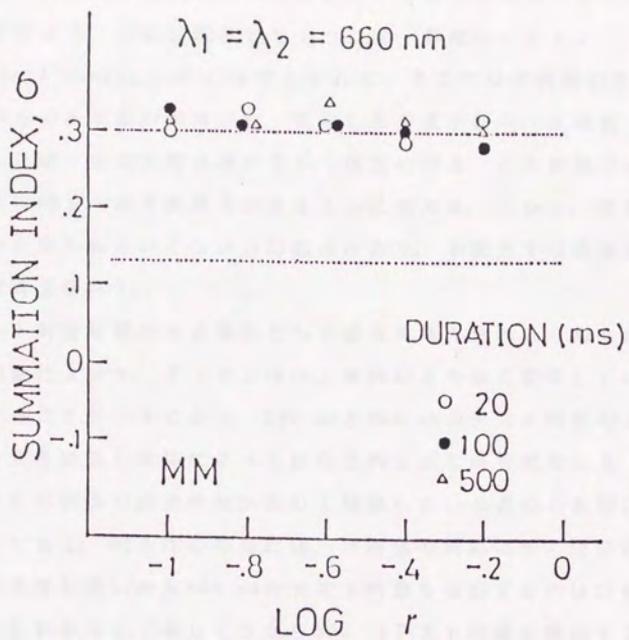


図3.1.6 同波長混合条件の結果 被験者MM

刺激はR錐体とG錐体の反応が加算される過程によって検出されることを示唆している(RG条件)。YB条件の場合にも恐らくB錐体と(R+G)錐体の反応が加算される過程によって検出されていると考えて良いであろう。加算過程として1つには「輝度システム」(King-Smith & Carden, 1976)が考えられる。そこでは3種類の錐体^{3.1.3)}からの各反応が加算され、吸収した光量子数が一定の値(N)に達した時一定の神経反応が生じ、検出に到る。この仮説は本実験の結果に関する限り説得力があるように見える。しかし、著者には致命的と思われるいくつかの問題点があり、本論文では採用し難い(参考論文参照)。

短いテスト刺激を検出する場所として錐体も考えられる。即ち白色の背景刺激によって、R(またはG)錐体がより強く順応していると仮定することができるなら、500 nmと660 nmのテスト刺激のどちらもG(またはR)錐体によって検出されることが可能である。これはそれらの錐体の分光感度が極めて類似している点からも起こりうることである。YB条件の場合には、B錐体の順応いかに係わらず、その感度と違いから460 nmのテスト刺激を検出するのはG錐体であると思われるし、もしそうなら580 nmテスト刺激を検出するのもG錐体ということになる。いずれにしても推測の域を出ないが、本研究の直接の目的ではないのでこれ以上触れないことにする。

一方テスト刺激の持続時間が長い場合には、 $r=0.4$ 付近の時、660 nm+500 nmの混合光が提示されると、 ρ の値が0.12以下となった。これは混合光の場合には、660 nm単独のテスト刺激を検出するのに

3.1.3) (R+G)錐体だけという報告もある(Boynton, 1979)。

必要な光量子数より多くの光量子数を必要としたことを意味する。

これを説明するためには、明らかにR錐体とG錐体との間に非加算的な関係、特に抑制的な関係を仮定しなければならない。R錐体による光量子吸収がG錐体の光量子吸収率を低下させる（又はその逆）とは考えにくいから、R錐体によって惹起された神経的な反応がG錐体によって惹起された神経的な反応を抑制する（又はその逆）と考えるべきであろう。これはr-g反対色システムそのものである。

テスト刺激が同一波長の2刺激から成る時は、rの値及びテスト刺激の持続時間にかかわらず完全加重的な結果が得られた。これはいわば「物理的完全加重」であり、当然と言えよう。

同色混合条件(660+630 nm)で必ずしも完全加重となっていないのは、加える光の波長が660 nmより少しでも短波長側にずれると(630 nm)、G錐体による光量子吸収率が高まるため、r-g反対色システムの役割がより顕著になったためであると考えられる。440+460 nm条件の結果も同じように考えることができる。

一方YB混合条件では概して ρ の値が高く、用いられた最長の持続時間でも抑制を示さない傾向にあった(図3.1.5)。y-bシステムはr-gシステムに比べ、抑制関係が弱いのかも知れない。

このsummation indexを用いて π メカニズムの相互作用問題を最も組織的に研究したのはStiles自身を含むBoynton et al.,(1964)である。彼らは λ_1 (T1の波長)を640 nm(赤色)に固定し、 λ_2 (T2の波長)をさまざまに変えて ρ を求めた。それによると、 λ_2 が赤色の領域にとどまっている限り加重インデックス ρ は完全加重を示した

が、黄色領域に入ると独立的となり、緑領域にある時抑制を示し、その後青領域に入ると再び独立を示す結果となった。彼らはこの結果からStilesの π メカニズムは互いに独立ではなく、相互作用（ここでは $\pi 5$ [赤]と $\pi 4$ [緑]メカニズムの間の抑制関係）があると結論づけた。彼らの論文ではこの関係はどこまでも「 $\pi 4$ と $\pi 5$ の抑制関係」として扱われているが、現在ではr-g反対色システムの応答と考えることができる。

ところでBoynton et al., (1964)では、直径 $10'$ 、持続時間250 msecのテスト刺激が用いられた。この250 msecという持続時間は十分に長い時間である。本研究では反対色システムの影響は持続時間の長いテスト刺激を用いた時にのみ現れると仮定している。従って、彼らの実験で赤色光と緑色光との間に抑制関係が見られたのは、用いられたテスト刺激の持続時間が長かったからであると考えることができる。逆にもし持続時間の短いテスト刺激を用いるなら、例えばそれが反対色から成る場合でも、 ρ は抑制関係を示さないことが予想される。

Ikeda (1963)は12.5 msecと100 msecの持続時間のテスト刺激を用い、 ρ の値に及ぼす効果を検討し(ただしRG混合かつ $r=0.5$ 条件のみ)、本実験と本質的には似た結果を得た。彼はテスト刺激の持続時間が短い時、赤色光と緑色光との間に抑制関係が見られないのは、短い持続時間の緑色光に対して最も感度が高いのはG錐体ではなくYメカニズム(Boynton et al., 1964. 彼自身は y メカニズムと呼んでいる)であり、YメカニズムはR錐体と独立であるためと結論付けている。彼のYメカニズムは今日の観点からすれば、上述した輝度システムに相当しよう(ちなみに彼のYシステムは555 nmに感度

のピークがある。これは輝度システムの大きな特性である)。

§ 5. 要約

(1)互いに反対色の関係にある2刺激から成るテスト刺激を用い、その検出閾における summation index に及ぼすテスト刺激の持続時間の効果について検討した。

(2)RG混合条件では、持続時間が短い時には加重(部分加重又は完全加重)が生じ、ほぼ100 msec以上の持続時間の時抑制を示した。

(3)一方YB混合条件では ρ の値は概して高く、長い持続時間においても抑制を示した結果は少なかった。しかしテスト刺激の持続時間が長くなるにつれて ρ の値が減少する傾向は認められた。

(4)同色混合条件ではテスト刺激の持続時間及び混合率(r)に拘らず、完全加重あるいは部分加重を示した。

(5)同波長混合条件ではテスト刺激の持続時間及び混合率に拘らず、ほぼ完全加重を示した。

(6)上記の結果は、持続時間の短い刺激は反対色システムの影響を免れ、持続時間の長い刺激のみその影響を受ける、というこれまでの本論文の仮説を強く支持するものである。

付録

実験1～4においては調整法を用いて閾値データを求めた。過去に調整法によって得られた閾値データが信頼性に欠けるという具体的な報告は、著者の知る範囲内では見あたらない。むしろ他の測定法によって得られたデータと何ら変わりがないという報告が多い(c.f. Stromeyer & Sternheim, 1981)。しかし閾値実験に於いて、調整法が何らかの望ましくない影響を与える可能性(例えば、ある種の予測あるいは誤った手がかりに基づいた反応等)がありうる。そこで本研究の実験結果の信頼性を確かめるために以下の実験を行った。この実験では閾値測定に階段法(staircase method)を用いた。条件は $\lambda_1=660\text{nm}$, $\lambda_2=500\text{nm}$ の赤色+緑色(RG)混合条件, $r [=N_{i(\text{off})}/N_{i(\text{on})}] = 0.63, 0.25, 0.1$ の3段階で、それぞれ3種類の持続時間(20, 100, 500 msec)に対してsummation index (ρ)を求めた。

閾値測定に関する具体的な手続きは以下の通りである。先ず刺激強度を閾上 $0.5\log$ 単位の強度とする(この時の閾値強度は予め簡単に決めておく)。その後刺激強度を実験者が $0.1\log$ 単位ずつ減じていき、その都度被験者に「まだ見える(Y反応)」または「見えない(N反応)」を合図させていく。初めてN反応が生じたら今度は逆に $0.05\log$ 単位ずつ刺激強度を増していき、その都度「まだ見えない」または「見えた」を合図させる。Y反応が生じたら、再び $0.05\log$ 単位ずつ強度を減じていく。このようにして階段の最初のリバーサルを除き、計10リバーサルが生じるまで続け、最後の6回のリバーサルの平均値を閾値とした。なお階段のステップの大きさは最初のリバーサルまでは $0.1\log$ 単位、以後は $0.05\log$ 単位とした。図3.1.7はこ

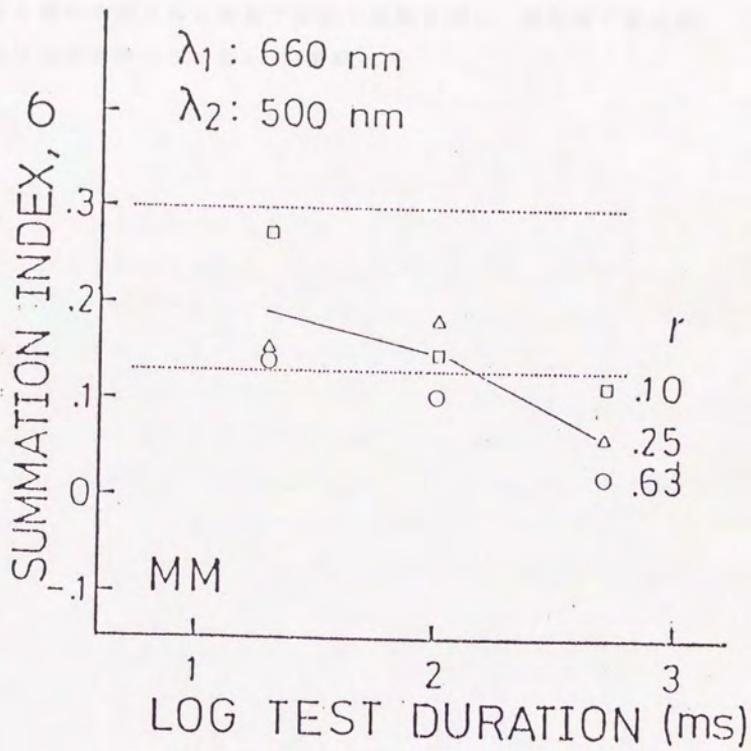


図3.1.7 段階法(staircase method)による結果

の方法を用いて得られた結果である（被験者MM）。調整法で得られた結果と差はなかった（図3.1.3参照）。