

増分閾と減分閾

滝浦孝之

(受付 2005年5月9日)

Abstract

The incremental and the decremental thresholds refer to the difference thresholds with brief luminance increment or decrement, respectively, added on the adapting background. Great inconsistency is noticed among the results of the study obtaining both the increment and decrement thresholds for the difference in the magnitude of these two kinds of thresholds. It was also pointed out, however, that some studies reported significantly lower threshold for luminance decrements than for the luminance increments. This difference in threshold seems to be larger than that expected to be caused by the different criteria for the detection of luminance increment and decrement. Models presented until now for the visual channel mediating the detection of the luminance increment and decrement were described.

はじめに

閾値測定の意義と視覚系のチャンネル

外的環境内の刺激の出現・消失の検出, また輝度変化の検出は, 運動などの他の時間的変化の検出と並んで, 生体の適応行動をトリガする重要な要因である。ここでいう検出とは, 視野内における何らかの変化の存在あるいはその種類を感知することであり, 変化の程度を評価することではない。感覚・知覚に関する心理学実験では, 検出感度の指標として多く閾値という測度が採用されてきた。

感覚・知覚心理学における閾値とは, 外界の刺激が特定の状態として感知される際の最小の刺激エネルギー量と定義される¹⁾。われわれが日常生活で目にする刺激のほとんど全てが

1) 心理学の概説書などでは, 閾を「特定の感覚が生じたという反応の生起確率が50%である場合の刺激強度」などと説明しているが, これは一般的には恒常法により求められた閾の操作的定義である。恒常法と同様に心理測定関数を求める段階法(上下法)では, 50%以外の正答率で閾を定義することも広く行われている(García-Pérez, 2000; Henning, Millar & Hill, 2000; King-Smith, Grigsby, Vingrys, Benes & Spowit, 1994; Levitt, 1970; Watson & Pelli, 1983; Wetherill & Levitt, 1965)。また, 調整法や極限法では, 心理測定関数に基づく閾の数学的推定を行う代わりに閾を直接測定しようとするが, これらの測定法により求められた閾に対してもこの定義を適用することは不適切である。

閾上レベルのものであるという事実を考えると、視覚系の機能に関して考察する場合に、この閾値データをどのように考えるべきかという問題が生ずる。視覚系には過渡系と定常系、輝度系と色度系、オン経路とオフ経路等、機能や時空間的特性の異なる多くのチャンネルが併存しており、日常場面においてはそれらが相互作用を及ぼし合いながら複雑な視覚情報処理を行っていると考えられている。この状態で特定のチャンネルの特性のみを取り出して研究することは極めて困難であるが、一般に心理物理学では、閾においては特定のチャンネル、すなわちその刺激事態において最も感度の高いチャンネルのみが視覚的に有意な応答を生じると仮定する。従って閾値は、その刺激条件において最も感度の高い視覚系内のチャンネルの応答特性の指標と考えられる。閾値は感度の指標であるといわれるが、この言葉はこの観点から理解されるべきものである。

中心小窩以外の網膜位置において求められた暗順応曲線を、Kohlrauschの屈曲点以前の部分が錐体の応答を反映し、それ以降の部分は杆体の応答を反映していると解釈することがこの考え方の代表的なものである。また、時空間周波数、運動、刺激波長など、刺激の特定の属性に対して応答する多くのチャンネルの感度を、適当な順応刺激により選択的に下げ、特定のチャンネルの感度が相対的に高くなる条件でその属性に関する閾値を求めるという選択的順応パラダイムは、この考えに基づく巧妙な実験法である。Frisby (1979) は、特定の空間周波数に対する選択的順応や、空間周波数あるいは運動に対する残効などの現象を、大脳皮質での視覚情報処理を心理物理学的に研究する上での強力な道具ととらえ、それらを“心理学者の微小電極”と呼んだ。

心理物理学的チャンネルと解剖学的・神経生理学的チャンネル

閾値測定実験により研究されるチャンネルは、解剖学的・神経生理学的に特定されたものではなく、心理物理学的に想定されたものである。心理物理学的チャンネルは、神経生理学的チャンネルと機能的に類似するものも少なくないが、一方で、現時点においては応答特性に関して両者間に明らかな相違がみられる場合もあり、単純に両者を同一とみなす考え方には問題が大きい。しかし心理過程は神経生理過程に基礎を持つと考えるのが自然であり、心理物理的データと神経生理学的データとが同型的関係にある必要はないとする主張 (Uttal, 1979) はあるものの、感覚・知覚心理学では、一般に結合命題 (Teller, 1984)、特に類似性に基づき、心理物理学的データの解釈の際にしばしば神経生理学的知見の援用が行われる。ここで注意すべきは、心理物理学的チャンネルはあくまでも主観的な知覚体験に基づく心理物理学実験のデータに基づいて推定されたものであり、全く異なる研究手法により決定された解剖学的・神経生理学的チャンネルとは慎重に区別されなければならないということである。従って、心理物理学的な説明が神経生理学的説明に置き換えられるような安易な還元は慎まなければならない

らない。視覚研究における心理物理学的知見と神経生理学的知見との関係について、Boynnton (1958) は、心理物理学的研究は、極めて微視的な神経生理学的研究によって得られた知見に行動的な枠組みを与えるものであると述べている。

オン経路とオフ経路

解剖学的・神経生理学的研究により、視覚系の中には、輝度の増加に対して応答するオン経路と、輝度の減少に対して応答するオフ経路とが存在することが明らかにされている (Fiorentini, Baumgartner, Magnussen, Schiller & Thomas, 1990; Jung, 1973; Schiller, 1992)。これら2つのチャンネルは、互いに拮抗的・相補的に働くことが確かめられている。またこれらと機能的に類似したチャンネルの存在が、心理物理学的研究によって推定されている (Fiorentini et al., 1990)。神経生理学的オン経路、またその心理物理学的対応物 (本稿では以後これを単にオン経路と表記する) は明るさの知覚に、また神経生理学的オフ経路およびその心理物理学的対応物 (以後本稿では単にオフ経路と表記する) は暗さの知覚にそれぞれ関与していると考えられている。視野内において生ずる変化のほとんどは輝度の変化を伴うため、輝度の変化の検出を行うチャンネルは、視覚系内に併存する多くのチャンネルの中でも最も基本的なものの一つと考えられる。

本稿の目的と本稿における増分閾・減分閾の定義

本稿では、増分閾と減分閾はそれぞれオン経路とオフ経路単独の感度の指標であるという仮説²⁾の下、輝度変化に対する視覚系の感度の心理物理学的指標である増分閾と減分閾に関する知見を整理し、あわせて関連事項について解説することを目標とする。従来、増分閾と減分閾の名称は、明るさ・暗さの弁別閾のうち、特に刺激の持続時間が比較的短いものについて与えられていた。しかし、閾近傍では刺激の輝度変化方向の知覚が不安定となり、輝度変化方向の判断が困難であったり (Roufs, 1974a)、また輝度減分を輝度増分と誤認する場合がある (Gildemeister, 1914; Wolfson & Graham, 2001)。明るさ・暗さの弁別閾という場合は、明るさ・暗さの増減という、変化の方向を含めた刺激の明るさ変化に対する弁別閾というニュアンスが含まれるため、明るさの変化方向の判断が不可能な刺激事態での閾は除外さ

2) これは Short (1966) により初めて明確な形で提出された考えである。この考えに対しては、Bowen (1995) による批判がある。Bowen は、輝度の増加と減少のいずれに対しても、オン中心型ニューロンとオフ中心型ニューロンはともに発火頻度の変化という形で応答するので、輝度の増減に対して心理物理学的オン経路とオフ経路の両方が機能すると考えるべきであると述べている。しかし筆者は、彼の指摘が妥当するのは、刺激が閾上レベルの場合であり、またチャンネルに内に惹起される応答の必ずしも全てが特定の心理物理学的課題において利用されるとは限らないと考える。本稿では、オン経路は輝度の増加に、またオフ経路は輝度の減少に対してそれぞれ視覚的に有意な応答を生ずるものと考えることとする。

れてしまうことになる。従って本稿では、増分閾と減分閾とを、輝度増分を短時間提示した事態での弁別閾と、輝度減分を提示した事態での弁別閾とそれぞれ定義する。

増分閾と減分閾

増分閾を求めている研究は膨大な数に上るが、減分閾を測定した研究は相対的に少ない。これは CRT ディスプレイや発光ダイオードが開発され、広く普及する以前は、増分光の提示に比べ減分光では刺激提示装置が格段に複雑であったためと思われる（例：Boynton, Ikeda & Stiles, 1964）。しかしそれでも、同一刺激条件でこれら 2 種類の閾を直接比較している研究は古くから散見される。

増分閾と減分閾の大小関係：2 通りの結果

空間的に一様な順応野を用い、同一刺激条件の下で測定された増分閾と減分閾との大小関係に関しては、従来、両者の間に差がないという結果と、減分閾の方がやや低いとする結果とが得られている。すなわち、増分閾と減分閾は等しいという結果が一貫して得られている研究と並んで、減分閾の方が低い場合があることを報告している研究も少なからず存在し、さらに後者のうちいくつかでは、かなりの閾値の差が見出されている（Aulhorn, 1964; Boynton et al., 1964; Dreyer, 1959a, 1959b, 1959c; Patel & Jones, 1968; Short, 1966）。しかし、増分閾の方が一貫して低いとする研究がないことに注意すべきである³⁾。

以下では、刺激及び実験手続きの要因が増分閾と減分閾の大小関係に及ぼす影響に関して知見の整理を試みるが、残念なことに、現段階ではいずれの要因もこの問題に関して決定的なものであるとはいえない。

順応野強度の影響

輝度変化に対する弁別閾は、刺激の時空間的な変数の効果を大きく受けることが知られている（Blackwell, 1963, 1972; Brown & Mueller, 1965）。Patel & Jones (1968) は、順応野が大きく、その強度が低い場合に減分閾の方が低くなると報告した。同様の結果は Aulhorn (1964), Blackwell (1946), Dreyer (1959a, 1959b, 1959c), Short (1966) によっても得られている。しかし Boynton et al. (1964) は、直径 10° で網膜照度が 10400 td で波長が 590 nm の順応野上に提示された 630 nm の刺激に対して、減分閾の方が低くなることを報告して

3) 刺激条件によっては増分閾の方がわずかに低い傾向を示す被験者がいるとする報告もまれにはあるが（Purkiss, Hughes & DeMarco, 2001; 高橋, 1977; Wolfson & Graham, 2001）、いずれもはっきりした結果ではない。

おり、また高橋（1977）は、順応野強度（3.1.6–3160 td）が低下すると、増分閾と減分閾の差はかえって減少あるいは消失することを報告しているなど、この結果に合致しない研究もみられる。また順応水準のみが決定的な要因ではないことは、2.96–296 td の順応野を用いながら、両閾の間に差を見出していない高橋（1976）の結果から示唆されよう。

持続時間の影響

刺激の持続時間が長いと減分閾の方が低くなる傾向がある（Aulhorn, 1964; Cogan, Clarke, Chan & Rossi, 1990; Patel & Jones, 1968; Whittle, 1986）が、Herrick（1956）、Roufs（1974a）⁴⁾ などでは必ずしもこの通りではない。Cogan et al.（1990）と Krauskopf（1980）は、中程度の順応野強度の場合、50 ms 前後までは増分閾も減分閾も刺激の持続時間とともに低下するが、それ以降は上昇に転ずることを示している。Krauskopf（1980）は、刺激の持続時間と順応野強度との間には増・減分閾に関して交互作用が存在することを示しているが、順応水準が極端に低ければ、閾値は刺激の持続時間の増加とともに単調に低下することを報告している。ただその場合でも、刺激の持続時間が非常に短い場合を除いては、減分閾の方が一貫して低いという結果が得られている。もっとも、刺激が長くなると刺激提示の瞬間に生じた過渡的变化以外の変化が視覚系内に生じ、結果に影響を与える場合があるかもしれないことは、Ehrenstein & Spillmann（1983）や Ikeda & Boynton（1965）の結果から示唆される。

刺激の大きさの影響

刺激の大きさの要因もまた決定的なものではない。直径 5° 以上の大きな刺激を用いて両閾に差がないことを示唆あるいは報告している研究がある（Cohn & Lasley, 1985; Rashbass, 1970; 高橋, 1978）一方で、同じような大きさの刺激を用いながらも減分閾の方が低いことを見出している研究もある（Cogan, 1992; Cogan et al., 1990; Krauskopf, 1980; Tyler, Chan & Liu, 1992）。刺激が大きければ、明るさ弁別閾近傍では明確な明るさの変化は知覚されず、刺激全体に何らかの変化が一瞬生じたとしても表現すべき視覚印象のみが生じることが報告されている（Watson, 1986 : Roufs, 1974a はこれを agitation という語で表現している）。また逆に、非常に小さな刺激を用いた場合でも、研究間で結果の矛盾がみられる（Aulhorn, 1964; Dreyer, 1959a, 1959b, 1959c; Takiura, 1996）。これらの結果は、刺激の空間周波数が高ければ増分閾と減分閾との間に差がなくなるという Bergen & Wilson（1985）の考えの一般性に疑問を投げかけるものである。

4) Roufs（1974a）自身は、自らの実験における増分閾と減分閾の差は、輝度の較正の誤差や実験装置に起因する誤差に含まれる程度のものであると述べているが、本稿では彼の研究を増分閾より減分閾の方が低いことを示した研究に含めた。

刺激の波長・分光分布の影響

刺激波長の効果、あるいは刺激の分光組成の効果も研究間で一致せず、またキンギョやサルの視覚系のオン応答とオフ応答の分光感度のデータ (DeMarco & Powers, 1991, 1994; de Monasterio, 1979; Wheeler, 1979) などから単純に予測できるようなものではない。例えば Bouman & Blokhuis (1952) は 525 nm, また Rashbass (1970) は 555 nm の波長の刺激を用いて増分閾と減分閾に差はみられないと報告しているが、同じような波長領域の刺激を用いた Cohn (1976), Patel & Jones (1968), および高橋 (1977) では、減分光の方が検出されやすいことが示されている。白色光を用いた研究の間でも結果の矛盾は著しい。もっとも一口に白色光といっても、その分光分布は様々であるが、光源の分光分布を可能な限り推定して結果を比較した場合でもこの矛盾は解決されない (古い研究の中には、光源の分光分布の特定が困難なものも存在する)。なお Walraven (1977) は、増分光に対しては輝度系・色度系の両方の経路で情報が伝達されるが、減分光に対しては、輝度系のみが情報を伝達することを示唆している。

Bird & Mowbray (1969, 1973) と Mowbray & Bird (1969) は、フリッカーの明暗比を 1/2 に保ちながら、その周波数を CFF よりはるかに高い 166.7–235.3 Hz と 1 kHz の間でステップ状に変調させた場合、フリッカーの周波数が増加した場合には輝度増分が知覚され、フリッカーの周波数が減少した場合には輝度減分が知覚されたが、後者の方が知覚確率が高かったと報告している。しかし彼らは光源として光変調放電管を用いており、フリッカー周波数の変化に伴う放電管の出力の持続時間の変化が、出力の輝度は一定に保ちながらも管内のガスのイオン化の程度を変化させ、それによって刺激の色の変化が生じ (滝浦, 2005a), それが増分・減分の判断の手がかりとなっていた可能性がある。Rashbass (1970) や高橋 (1976, 1977, 1978) の実験でも光変調放電管を高周波数でパルス発光させていたが、彼らは出力のパルスの持続時間を一定に保ちながら周波数変調させることで刺激を提示しており、周波数の変化に伴う分光組成の変化は、仮に生じたとしても視覚的に有意な効果を及ぼすレベルのものではなかったと推測される (Rashbass, 1970 と高橋, 1977 ではさらに狭帯域の干渉フィルタが使用されていた)。

刺激コントラストの定義の問題

矩形刺激や文字といったパタン刺激に対する空間的コントラスト感度を測定している研究では、コントラストを Michelson contrast (Rayleigh contrast) で定義するか、Weber contrast で定義するかによって輝度増分と輝度減分のどちらに対する感度がより高くなるかが若干変化することが示されているが、その変化の方向も研究間で一致していない (Alexander, Xie & Derlacki, 1993; Legge & Kersten, 1983)。Burkhardt, Gottesman, Kersten & Legge

(1984) は、閾上レベルの輝度増分と輝度減分に対するコントラスト判断も、コントラストの定義の仕方の影響を受けると述べている。なお、Michelson contrast (CM) は刺激の最大輝度を L_{max} 、最小輝度を L_{min} と表すことにすると、

$$CM = (L_{max} - L_{min}) / (L_{max} + L_{min})$$

と定義され、Weber contrast (CW) は、順応野の輝度を L 、刺激の輝度を ΔL と表すと、

$$CW = \Delta L / L$$

と定義される。

網膜位置の影響

刺激を提示する網膜位置の効果もまちまちである。1° 以下の広がり刺激を用いた研究に限っても、Aulhorn (1964)、Bowen (1995)、Dreyer (1959a, 1959b, 1959c)、Herrick (1956)、Roufs (1974a)、高橋 (1977) は中心窩で、また Patel & Jones (1968) と Short (1965) は鼻側 15° と鼻側 7° で、増分閾より減分閾の方が低いという結果を得ている一方で、中心窩に刺激を提示した Sperling (1962)、高橋 (1976, 1978)、および Whittle (1986, 1994)、および鼻側 7° の網膜位置に刺激を提示した Bouman & Blokhuis (1952) では、これら二つの閾の間に差は認められなかった。なお Vos, Lazet & Bouman (1956) は注視点を用いておらず、刺激の網膜上での位置が統制されていなかったと考えられるが、増分閾と減分閾の間に差を見出していない。

エッジの影響

刺激と順応野と同じ大きさの場合、大きな輪郭線効果 (Olzak & Thomas, 1986) が生ずる一方で、刺激の検出は時間的な手がかりのみによって行われるが (Foster, 1981; Rashbass, 1970)、刺激の周囲にも順応野の領域が存在する場合には、輪郭線効果は少ないものの、検出においては時間的手がかりと空間的手がかりの両者が利用可能である。このような刺激と順応野の空間的關係が増分閾と減分閾の大小関係に及ぼす効果についても、研究間で知見が一致しておらず (Cohn & Lasley, 1976; Herrick, 1956; Rashbass, 1970; Roufs, 1974a)。またこの要因と刺激の大きさとの交互作用についても、研究間で一定の傾向を見出すことはできない。

順応野が一様光の場合に増分閾が減分閾より一貫して低いことを示した研究は、われわれの知る限り皆無であるが、定常的に提示された明暗エッジ (空間的ステップパタン) 近傍に刺激を提示した場合、輝度の高い側で減分閾の方が高くなるという報告がある (畑田, 1980; Novak, 1969; 坂田, 1983)。しかし Henning et al. (2000) はこれら2種類の閾値の間に差を

認めておらず、また Limb & Tulunay-Keese (1981) では、逆に減分閾の方が低くなる場合があることが報告されている。また Henning et al. (2000) と Limb & Tulunay-Keese (1981) はエッジを短時間提示した条件での測定も行っているが、その場合、エッジの出現・消失により生じた応答と、閾値測定光に対する応答とが相互作用するために、増分閾、減分閾ともにエッジからの空間的距離やエッジとの提示時間差によって複雑な変化を示すことを見出している。もっとも、これらの研究の結果は一樣な輝度の順応野上で閾値を測定した他の研究の結果と区別して扱う必要があると思われる。

神経生理学的オン応答とオフ応答の大小関係

同一強度の刺激に対するオン中心型ニューロンのオン応答とオフ中心型ニューロンのオフ応答との大小関係もまた、研究間で結果の矛盾が大きい。

増分閾・減分閾の研究との関係で興味深いのは、刺激の強度が非常に低い場合のニューロンの応答ということになるが、Barlow, Fitzhugh & Kuffler (1957), Gordon & Graham (1973), また Hartline (1938) はネコの網膜神経節細胞について、de Valois, Jacobs & Jones (1962) はマカクザルの LGN のニューロンについて、さらに Bartlett & White (1968) はヒトの VECF (視覚皮質誘発電位) に関して、それぞれ刺激強度が高ければオン応答の方がオフ応答よりも大きくなるが、刺激がごく弱ければオフ応答の方が大きくなるという結果を得ている。また Burkhardt & Gottesman (1987) は、魚の一種である walleye の錐体電位に関して、設定された順応野強度の全ての範囲にわたって、暗順応状態での応答の10%の振幅の応答を生じさせるのに必要な刺激強度は減分閾の方で低くなることを報告している。これらは増分閾よりも減分閾のほうが低いとする結果に合致するように思われるが、同じくごく弱い刺激を用いた場合でも、ヒトの VECF を測定した Clynes, Kohn & Lifshitz (1964) では、両方の閾値に差はないとする知見と合致するような結果が得られており、また Granit (1944) は、明順応下でのネコのオン・オフ型神経節細胞には、閾近傍強度の刺激に対してオン応答が優勢となるユニットとオフ応答が優勢となるユニットとが存在することを見出している。刺激強度にかかわらずオン応答の方が大きいという結果は、ネコの網膜神経節細胞については、Fischer & Freund (1970), Fischer, Krause & May (1972), Grüsser & Snigula (1968), Krüger & Fischer (1974, 1975), Snigula & Grüsser (1968) により、またトラフサンショウウオの網膜神経節細胞については Burkhardt, Fahey & Sikora (1998) により得られており、Krüger & Fischer (1975) は同様の結果をネコの LGN の単一ニューロンの応答に関するでも得ている。また Jacobs (1965, 1966) は、リスザルの LGN のニューロンでは、順応水準が低ければオン応答の方がオフ応答より振幅が大きく、順応水準が高くなるとこの関係が逆転することを報告しているが、Zemon, Gordon, Siegfried & Lam (1992) は、

正弦波状に輝度変調された Hermann 格子類似のパタンに対するヒトの VECF の振幅について、これと逆の結果を得ている。このような結果の混乱は、刺激事態や順応野強度の絶対値、あるいは被験体の種の違いに帰せられる部分もあるだろうが、単純にそれだけとは考えにくい。また Zemon, Gordon & Welch (1988) は、Zemon et al. (1992) と同様なパタン刺激を用いてヒトの VECF を測定し、刺激の格子の大きさが $19'$ 以下では、VECF の基本波の振幅は、刺激コントラストにかかわらず輝度増分パタンよりも減分パタンの方で大きくなるが、刺激が大きい場合には両パタンで基本波振幅がほぼ等しくなることを見出し、神経生理学的なオフ経路は神経生理学的オン経路よりもコントラスト利得が大きいことを示唆している。Krüger & Fischer (1975) も、ネコの LGN ニューロンにおけるオン応答とオフ応答の大小関係は刺激の大きさに依存することを示している。

このように心理物理学的な閾値研究のみならず、神経生理学的研究においても個々の研究間での結果の整合性は高いとはいえず、むしろ混乱していると表現する方が妥当ですらある。従って現段階では全ての結果に共通の説明を与えることは極めて困難であると言わざるを得ない。

増分閾と減分閾の大小関係が安定さを欠くことの原因

これまでみてきたように、増分閾と減分閾という二つの閾値の差について研究間での矛盾は大きく、何ら統一的な説明ができないのが現状であるが、その原因の一つは Watson (1986) の指摘するように、同一条件での追試による知見の確認が全くなされていないということであろう。輝度の時間的変調に対するオフ経路の感度がオン経路のそれより高いとすれば、それは増分閾と減分閾の差となって現れると考えられる。しかし、増分閾と減分閾の間に差を認めている研究であっても、得られた閾値の差は一般にかなり小さい。また、閾値は刺激変数だけでなく被験者側の要因によっても大きく影響されることが古くから知られている (Bartlett, 1965)。増分閾と減分閾を測定した研究でも、これら 2 種類の閾値に差がみられるのは数名の被験者のうち一部の被験者のみである場合や、同一の実験に参加した熟練被験者の間でも増分閾と減分閾の大小関係が一致しない場合がみられる。例えば高橋 (1976, 1977, 1978) と DeMarco, Hughes & Purkiss (2000), Purkiss, Hughes & DeMarco (2001) では、同一の被験者から得られた結果が、幾分ではあるものの実験間で互いに異なった。従って、これら 2 つの閾値の差が特定の実験条件によりさらに縮小することは十分あり得ることである。

また閾値測定法の影響も検討する必要がある。Watson (1986) は、同一刺激条件で増分閾と減分閾を測定した従来の研究では、閾値の測定は yes/no 法、すなわち調整法、極限法、恒常法、段階法によるものが大部分であったが、これらの方法は、被験者に増分閾と減分閾で異なる判断基準の採用を許してしまう可能性があるとし、2AFC などの強制選択法により閾値を求めれば、この批判を免れることができると述べている。

一般に、強制選択法は yes/no 法よりも低い閾値をもたらしとされている。このことは、これら2種類の測定法により求められた閾値が、視覚系の応答の異なるレベルの反映であることを示唆するものである。例えば Henning et al. (2000) は、マッハパタンの各部で2AFCにより増分閾を測定し、マッハパタンの輝度が変化する方向における位置の関数としての増分閾の変化は、心理測定関数における閾のレベル（正答率60%、75%、90%）によって大きく異なり、正答率75%と90%で定義された閾は、yes/no 法によって求められる閾に相当すると述べている。また、Kietzman & Sutton (1968) は、強制選択法により求められた二重光弁別閾は、恒常法により求められた閾の半分以下の値となると報告しているが、滝浦 (1993, 2000a) は、強制選択法を用いて測定された二重光弁別閾においては、2つのパルス光に対してマスクング法により測定された心理物理学的応答 (滝浦, 2005b) の分離の程度が、恒常法により求められた二重光弁別閾におけるものよりもはるかに小さいことを示した。

しかし一方で、Legge & Kersten (1983) が強制選択法を用いて増分閾と減分閾の間に差を見出しており、また Cohn (1976), Cohn & Lasley (1975, 1976) が信号検出パラダイムを用いて減分の方が検出されやすいことを示していることもまた見逃すべきではない。知見の混乱のうち、ある部分は閾値測定時の増分光と減分光に対する判断基準の違いの問題に帰せられると考えるべきであるが、これらの研究の存在は、増分閾と減分閾の差には、刺激検出時の判断基準の相違を超えたもの、すなわちオン経路とオフ経路の感度の違いが反映されているという考えに合致する。増分閾と減分閾の差は一般にごく小さく、ほとんどの研究では 0.1 log 単位を超えることがないが、中には最大で 0.2–0.3 log 単位もの差を見出している研究がある (Boynton et al., 1964; Patel & Jones, 1968; Short, 1965) ことも、この説を強力に支持するものである⁵⁾。

また、特定の刺激条件の下では、減分閾がオフ経路の応答の大きさを反映していない可能性もないとは言えない。なぜなら、種々の心理物理学的課題において、刺激輝度の過渡的变化に対してオン経路とオフ経路との間に混線が生ずることが報告されており (Bowen, 1995, 1997; Bowen & de Ridder, 1998; Edwards & Badcock, 1994; Royer & Gilmore, 1985; Stelmach, Bourassa & Di Lollo, 1984, 1987), また、閾近傍では輝度減分が増分と誤認される場合があることも報告されているからである (Gildemeister, 1914; Wolfson & Graham 2001)。この問題は、増・減分閾測定によりオン経路とオフ経路の応答を心理物理学的に分離して調べることができるとする本稿の仮説の妥当性と直接的に関わるものであり、より詳細に検討される

5) 立ち上がりのごく緩やかな刺激や定常的に提示された刺激に対しても、減分閾の方が増分閾よりも低くなることが報告されており (千葉, 1918, 1919, Chiba, 1923; 本田, 1913; 高, 1938; Morris, McGuire & van Cott, 1955; Takiura, 1996; ただし van der Wildt & Rijdsdijk, 1979 は増分閾と減分閾の間に差を見出していない), 明るさ弁別閾レベルでは、応答の過渡的成分だけでなく定常的成分の振幅も、オン経路よりオフ経路の方が大きいと推測される。

必要がある。

オン・オフ経路間の感度差説以外の増分閾と減分閾の差の説明

本稿ではこれまで、増分閾と減分閾との差をオン経路とオフ経路との感度差に基づくものとする立場から研究の概観を行ってきたが、減分閾の方が増分閾に比べ低い場合があることに対して、異なる立場からの説明もいくつかなされている。次はそれについて述べる。

まず、Cohn (Cohn, 1974, 1976; Cohn, Weissman & Wasilewsky, 1972) によるゆらぎ説がある。これは Aulhorn (1964), Blackwell (1946), Dreyer (1959a, 1959b, 1959c), Patel & Jones (1968), Short (1966) などで、網膜の順応水準が低い場合に減分閾の方が低くなることを、光量子のゆらぎ (Barlow, 1957, 1958; Bouman, 1961; Cornsweet, 1970) が Poisson 分布に従うことと関連づけて説明しようというものである。しかしこの考えに従って実際のデータを説明するためには、光量子の吸収効率をはなはだしく低下させるような (吸収効率を1/104にするような) メカニズムが視覚系内に存在することを仮定しなければならない。これに関して Cohn (1974, 1976) は、光量子を吸収し、信号を送る光受容器の数が少ないこと、あるいは側抑制がそれに当たると述べている。

また Krauskopf (1980) や Roufs (1974a, 1974b) は、強度が閾レベルで持続時間の短い刺激に対しては、視覚系内に正負の相からなるインパルス応答が生じ、増分光に対しては正の相の振幅が、減分光に対しては負の相の振幅がより大きいと考えた。彼らはさらに、増分光の検出は応答の正の相を検出するメカニズムにより、また減分光の検出は応答の負の相を検出するメカニズムによって行われ、さらにこれら二つのメカニズムは互いに独立したものであるとした。この考え、特に Krauskopf のものは、視覚系の中に二つの異なる経路を想定している点で、オン経路とオフ経路という二つのシステムを考える立場と似ていると考えることができる。

輝度増分と輝度減分とが同じメカニズムによって検出され、同一経路内でその情報が伝達・処理されると考える立場として、Kelly & Savoie (1978) の asymmetric rectifier 説がある。このモデルでは、正負両相を持つ入力信号は全波整流され、全て正の相となるように変換された後でピーク検出器によって検出されると考えるが、その際全波整流は、負の相に対して感度の高い非線形変換であるとする。Rashbass (1970) も、同一経路内で輝度増分と輝度減分の両方が処理されるというモデルを提出しているが、入力信号の極性を失わせる変換を考えている点で彼のモデルはこのモデルと決定的に異なる。Rashbass のモデルに従えば、増分閾と減分閾とは常に等しいことになるが、この Kelly & Savoie のモデルでは、減分閾の方が低くなることを予測することが可能である。

また Cohn & Lasley (1985) は、増分閾と減分閾には差がないという結果と、減分閾の方が低いという結果の両方が得られていることから、視覚系内には入力信号の極性を保ちなが

ら信号伝達を行う遅いチャンネルと、入力信号の極性を失わせる速いチャンネルの二つが存在し、刺激条件、特に順応野の輝度によってどちらのチャンネルが刺激の検出に与るかが決定されるという推測を行っている。Kelly (1981) もこれに類似した説を唱えている。

マスキング法による検討

最後に、閾近傍強度の刺激に対する視覚系の応答を心理物理学的に測定した研究について述べる。この研究は、減分閾が増分閾より低いのは、オフ経路の感度がオン経路の感度より高いためであるという仮説を、心理物理学の枠の中で直接的に検証しようとしたものである。

Maruyama (1976) は、矩形波・正弦波・三角波・正鋸歯状波（輝度が緩やかに増加する相と、それに続く輝度が急激に減少する相よりなる波形）・負鋸歯状波（輝度が急激に増加する相と、それに続く輝度が緩やかに減少する相よりなる波形）の時間的波形を持つ、平均輝度が 1.4 cd/m^2 （網膜照度 4.4 td ）のフリッカーに対する時間的コントラスト感度を求めた。その結果、 10 Hz 以上では刺激のフーリエ基本波成分の閾振幅は刺激波形にかかわらず一定であったが、それより低い周波数の領域ではコントラスト感度に刺激の時間的波形による差がみられた。すなわち、 5 Hz 以下ではコントラスト感度が矩形波・正鋸歯状波の方で正弦波・三角波・負鋸歯状波よりも高くなり、さらに 2 Hz では矩形波と正鋸歯状波に対する感度が等しくなった。この、非常に低い周波数領域では急激な立ち下がりを持つ刺激に対するコントラスト感度が立ち上がりの急激な刺激に対するそれを上回るという結果は、Bowen, Pokorny & Smith (1989), Bowen, Pokorny, Smith & Fowler (1992), Frumkes, Lange, Denny & Beczkowska (1992), Kremers, Lee, Pokorny & Smith (1993), 滝浦 (2000b, 2001) によっても確認されている。

Kelly (1961) は、閾において視覚系は高時間周波数領域では線形応答を示すが、数 Hz といった低時間周波数領域では非線形性を示すと報告しているが、Maruyama (1976) の結果は、この低時間周波数領域での視覚系の非線形性が、この領域での時間的コントラスト感度が主として視覚系のオフ経路の応答により決定されることに起因するものであることを強く示唆している⁶⁾。

6) Bowen et al. (1992) と滝浦 (2000b) は、フリッカーの周囲に順応野を提示しない場合、フリッカーの平均輝度が低ければ (5 td など)、正負鋸歯状波フリッカー間でのコントラスト感度の差は小さいが、平均輝度が上がればその差が拡大することを報告している。平均輝度が低い場合には、刺激の領域からその周囲の網膜上の領域に落ちる散乱光の量が少なく、暗順応状態にある桿体が錐体の信号を抑制するという抑制性桿体-錐体間相互作用 (Coletta & Adams, 1984; Goldberg, Frumkes & Nygaard, 1983; Lange, Denny & Frumkes, 1998) が生ずるが、これはオン経路よりもオフ経路を強く抑制する (Frumkes et al., 1992; 滝浦, 2001)。Bowen et al. (1992) と滝浦 (2000b) の結果は、この抑制性桿体-錐体間相互作用により説明される。また彼らの研究で、平均輝度が高い場合にコントラスト感度の差が増加したのは、散乱光の量が増加し、刺激の周囲の網膜領域の桿体が明順応して錐体への抑制効果が減少ないし消失したためと説明できる。

オン経路とオフ経路の応答を心理物理学的に記録できると考えられている方法にマスクング法がある(滝浦, 2005b)。滝浦・高橋・丸山(1994)は、平均輝度が 10 cd/m^2 (網膜照度 31.4 td)の 2 Hz の正負鋸歯状波フリッカー刺激に対するマスクング関数を求めた。その結果、フリッカーの振幅が大きい場合には、負鋸歯状波フリッカーでは輝度の急激な増加に対してマスクング関数上にオーバーシュートが、また正鋸歯状波では輝度の急激な減少に対してマスクング関数にオーバーシュートがみられた。一方、フリッカーの振幅が閾近傍レベルでは、負鋸歯状波フリッカーに対するマスクング関数のオーバーシュートは消失したが、正鋸歯状波に対しては明らかなオーバーシュートが認められた。

持続時間の長い負鋸歯状波に対してはオン経路の応答が優勢となり、持続時間の長い正鋸歯状波に対してはオフ経路の応答が支配的となると考えられており(Russel & Wheeler, 1983; 宗宮, 1966, 1967; Stromeyer, Zeevi & Klein, 1979)、またこの考えは神経生理学的にも支持される(Frumkes & Wu, 1990)。従って、この滝浦他(1994)の結果は、時間周波数の低い刺激に対する視覚系の感度がオフ経路の応答により決定されるということ、心理物理学的に直接示したものと考えることができる。Takiura(1992)と滝浦他(1994)はさらに、閾レベルの強度で持続時間が 100 ms 以上の単発矩形波刺激に対しても、輝度の急激な増加時のマスクング関数にはオーバーシュートは認められないが、輝度の急激な減少に対しては、マスクング関数上にオーバーシュートが現れることを見出し、この現象が周期的刺激に特有のものでないことを示した。これらの結果は、減分閾が増分閾よりも低いのは、閾レベルではオフ経路の応答の振幅がオン経路の応答の振幅よりも大きいためであるという考えを強く支持するものである。

種々の波形のフリッカー刺激に対するマカクザルの網膜神経節細胞の応答を調べたKremers, Lee, Pokorny & Smith(1991a, 1991b, 1993)では、 2 Hz 以下の低時間周波数領域では、刺激の変調度が小さい場合において、負鋸歯状波フリッカー刺激に対するオン中心型ニューロンの応答の利得が、正鋸歯状波フリッカーに対するオフ中心型ニューロンの利得を上回るという結果が得られた。これは滝浦他(1994)の心理物理学的研究での知見と合致しない。この矛盾に関して、Kremers et al.は、心理物理学的研究においてみられる正負鋸歯状波に対する感度の差は、網膜よりも高次のレベルにおける視覚系のオン応答とオフ応答との非対称性を反映しているのではないかと述べている。しかし、マスクング法により求められた心理物理学的応答は、視覚系の比較的末梢のレベルでの応答を反映していると考えられていること(Boynton, 1972; Hood, 198; 滝浦, 2005b)、またKremers et al.の研究での利得の算出手続き(応答のピーク値のデータにNaka & Rushton, 1966のsaturation functionをあてはめている)の問題や、彼らの結果では変調度の低い領域でのデータのばらつきが大きいという事実を考えると、早急な結論は控えるべきではないかとも思われる。

引用文献

- Alexander, K. R., Xie, W., & Derlacki, D. J. (1993). The effect of contrast polarity on letter identification. *Vision Research*, **33**, 2491–2497.
- Aulhorn, E. (1964). Über die Beziehung zwischen Lichtsinn und Sehschärfe. *Albrecht von Graefes Archiv für Ophthalmologie*, **167**, 4–74.
- Barlow, H. B. (1957). Increment thresholds at low intensities considered as signal/noise discrimination. *Journal of Physiology*, **136**, 469–488.
- Barlow, H. B. (1958). Temporal and spatial summation in human vision at different background intensities. *Journal of Physiology*, **141**, 337–350.
- Barlow, H. B., Fitzhugh, R., & Kuffler, S. W. (1957). Dark adaptation, absolute threshold and Purkinje shift in single units of the cat's retina. *Journal of Physiology*, **137**, 327–337.
- Bartlett, N. R. (1965). Thresholds as dependent on some energy relations and characteristics of the subject. In C. H. Graham (Ed.), *Vision and visual perception* (pp. 154–184). New York: John Wiley & Sons.
- Bergen, J. R., & Wilson, H. R. (1985). Prediction of flicker sensitivities from temporal three-pulse data. *Vision Research*, **25**, 577–582.
- Bird, J. F., & Mowbray, H. (1969). Visual transient phenomenon: its polarity and a paradox. *Science*, **165**, 588–589.
- Bird, J. F., & Mowbray, H. (1973). Analysis of transient visual sensations above the flicker fusion frequency. *Vision Research*, **13**, 673–687.
- Blackwell, H. R. (1946). Contrast thresholds of the human eye. *Journal of the Optical Society of America*, **36**, 624–643.
- Bouman, M. A. (1961). History and present status of quantum theory in vision. In W. A. Rosenblith (Ed.), *Sensory communication* (pp. 377–401). New York: The M.I.T. Press and John Wiley & Sons.
- Bouman, M. A., & Blokhuis, E. W. M. (1952). The visibility of black objects against an illuminated background. *Journal of the Optical Society of America*, **42**, 525–528.
- Bowen, R. W. (1995). Isolation and interaction of ON and OFF pathways in human vision: pattern-polarity effects on contrast discrimination. *Vision Research*, **35**, 2479–2490.
- Bowen, R. W. (1997). Isolation and interaction of ON and OFF pathways in human vision: contrast discrimination at pattern offset. *Vision Research*, **37**, 185–198.
- Bowen, R. W., & de Ridder, H. (1998). Dynamic contrast perception assessed by pattern masking. *Journal of the Optical Society of America, Series A*, **15**, 570–578.
- Bowen, R. W., Pokorny, J., & Smith, V. C. (1989). Sawtooth contrast sensitivity: Decrements have the edge. *Vision Research*, **29**, 1501–1509.
- Bowen, R. W., Pokorny, J., Smith, V. C., & Fowler, M. A. (1992). Sawtooth contrast sensitivity: Effects of mean illuminance and low temporal frequencies. *Vision Research*, **32**, 1239–1247.
- Boynton, R. M. (1972). Discrimination of homogeneous double pulses of light. In D. Jameson & L. M. Hurvich (Eds.), *Handbook of sensory physiology. Volume VII/4. Visual psychophysics* (pp. 202–232). New York: Springer.
- Boynton, R. M. (1958). On-responses in the human visual system as inferred from psychophysical studies of rapid adaptation. *A.M.A. Archives of Ophthalmology*, **60**, 800–810.
- Boynton, R. M., Ikeda, M., & Stiles, W. S. (1964). Interactions among chromatic mechanisms as inferred from positive and negative increment thresholds. *Vision Research*, **4**, 87–117.
- Brown, J. L., & Mueller, C. G. (1965). Brightness discrimination and brightness contrast. In C. H. Graham (Ed.), *Vision and Visual Perception* (pp. 208–250). New York: John Wiley & Sons.
- Burkhardt, D. A., Fahey, P. K., & Sikora, M. (1998). Responses of ganglion cells to contrast steps in the light-adapted retina of the tiger salamander. *Visual Neuroscience*, **15**, 219–229.
- Burkhardt, D. A., & Gottesman, J. (1987). Light adaptation and responses to contrast flashes in cones of the

- walleye retina. *Vision Research*, **27**, 1409–1420.
- Burkhardt, D. A., Gottesman, J., Kersten, D., & Legge, G. E. (1984). Symmetry and constancy in the perception of negative and positive luminance contrast. *Journal of the Optical Society of America, Series A*, **1**, 309–316.
- 千葉胤成 (1918). 識別作用の非相称性に関する実験的研究 哲学研究, **3**, 694–709, 859–881, 1103–1128.
- 千葉胤成 (1919). 識別作用の非相称性に就いて 日本心理学雑誌, **1**, 1–31.
- Chiba, T. (1923). Über die Asymmetrie der Unterschiedsempfindlichkeit. *Zeitschrift für Psychologie*, **92**, 177–226.
- Clynes, M., Kohn, M., & Lifshitz, K. (1964). Dynamics and spatial behavior of light evoked potentials, their modification under hypnosis, and on-line correlation in relation to rhythmic components. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **112**, 468–509.
- Cogan, A. I. (1992). Anatomy of a flash. 2. The ‘width’ of a temporal edge. *Perception*, **21**, 167–176.
- Cogan, A. I., Clarke, M., Chan, H., & Rossi, A. (1990). Two-pulse monocular and binocular interactions at the differential luminance threshold. *Vision Research*, **30**, 1617–1630.
- Cohn, T. E. (1974). A new hypothesis to explain why the increment threshold exceeds the decrement threshold. *Vision Research*, **14**, 1277–1279.
- Cohn, T. E. (1976). Quantum fluctuation limit in foveal vision. *Vision Research*, **16**, 573–579.
- Cohn, T. E., & Lasley, D. J. (1975). Spatial summation of foveal increments and decrements. *Vision Research*, **15**, 389–399.
- Cohn, T. E., & Lasley, D. J. (1976). Binocular vision: two possible central interactions between signals from two eyes. *Science*, **192**, 561–563.
- Cohn, T. E., & Lasley, D. J. (1985). Discrimination of luminance increments and decrements. *Journal of the Optical Society of America, Series A*, **2**, 404–407.
- Cohn, T. E., Weissman, B., & Wasilewsky, P. (1972). Why the increment threshold exceeds the decrement threshold. *American Journal of Optometry and Archives of American Academy of Optometry*, **49**, 893.
- Coletta, N. J., & Adams (1984). Rod-cone interaction in flicker detection. *Vision Research*, **24**, 1333–1340.
- Cornsweet, T. N. (1970). *Visual perception*. New York: Academic Press.
- DeMarco, P. J., Jr., Hughes, A., & Purkiss, T. J. (2000). Increment and decrement detection on temporally modulated fields. *Vision Research*, **40**, 1907–1919.
- DeMarco, P. J., Jr. & Powers, M. K. (1991). Spectral sensitivity of ON and OFF responses from the optic nerve of goldfish. *Visual Neuroscience*, **6**, 207–217.
- DeMarco, P. J., Jr. & Powers, M. K. (1994). APB alters photopic spectral sensitivity of the goldfish retina. *Vision Research*, **34**, 1–9.
- de Monasterio, F. M. (1979). Asymmetry of on- and off-pathways of blue-sensitive cones of the retina of macaques. *Brain Research*, **166**, 39–48.
- de Valois, R. L., Jacobs, G. H., & Jones, A. E. (1962). Effects of increments and decrements of light on neural discharge rate. *Science*, **136**, 986–988.
- Dreyer, V. (1959a). On visual contrast thresholds. I. The influence of different areas of positive stimuli. *Acta Ophthalmologica*, **37**, 65–79.
- Dreyer, V. (1959b). On visual contrast thresholds. II. The influence of different areas of negative stimuli. *Acta Ophthalmologica*, **37**, 148–158.
- Dreyer, V. (1959c). On visual contrast thresholds. III. The just perceptible and the just imperceptible stimulus. *Acta Ophthalmologica*, **37**, 253–265.
- Edwards, M., & Badcock, D. R. (1994). Global motion perception: interaction of the ON and OFF pathways. *Vision Research*, **34**, 2849–2858.
- Ehrenstein, W. H., & Spillmann, L. (1983). Time thresholds for increments and decrements in luminance. *Journal of the Optical Society of America*, **73**, 419–426.
- Fiorentini, A., Baumgartner, G., Magnussen, S., Schiller, P. H., & Thomas, J. P. (1990). The perception of brightness and darkness. Relations to neuronal perceptive fields. In L. Spillmann & J. S. Werner (Eds.), *Visual perception: the neurophysiological foundations* (pp. 129–161). New York: Academic Press.

- Fischer, B., & Freund, H. -J. (1970). Eine mathematische Formlierung für Reiz-Reaktionsbeziehungen retinaler Ganglienzellen. *Kybernetik*, **7**, 160–166.
- Fischer, B., Krause, D., & May, H. U. (1972). Schwellenerregung, zeitliche Summation und Impulsreaktionsfunktion in der Retina der Katze: temporale rezeptive Felder retinaler Ganglienzellen. *Experimental Brain Research*, **15**, 212–224.
- Foster, D. H. (1981). Changes in field spectral sensitivities of red-, green- and blue-sensitive colour mechanisms obtained on small background fields. *Vision Research*, **21**, 1433–1455.
- Frisby, J. P. (1979). *Seeing: illusion, brain, and mind*. New York: Oxford University Press.
- Frumkes, T. E., Lange, G., Denny, N., & Beczkowska, I. (1992). Influence of rod adaptation upon cone responses to light offset in humans: I. Results in normal observers. *Visual Neuroscience*, **8**, 83–89.
- Frumkes, T. E., & Wu, S. M. (1990). Independent influences of rod adaptation on cone-mediated responses to light onset and offset in distal retinal neurons. *Journal of Neurophysiology*, **64**, 1043–1054.
- García-Pérez, M. A. (2000). Optimal setups for forced-choice staircases with fixed step sizes. *Spatial Vision*, **13**, 431–448.
- Gildemeister, M. (1914). Über die Wahrnehmbarkeit von Lichtlücken. *Zeitschrift für Sinnesphysiologie*, **48**, 256–267.
- Goldberg, S. H., Frumkes, T. E., & Nygaard, R. W. (1983). Inhibitory influence of unstimulated rods in the human retina: evidence provided examining cone flicker. *Science*, **221**, 180–182.
- Gordon, J., & Graham, N. (1973). Early light and dark adaptation in frog on-off retinal ganglion cells. *Vision Research*, **13**, 647–659.
- Granit, R. (1944). Stimulus intensity in relation to excitation and pre- and post-excitatory inhibition in isolated elements of mammalian retinae. *Journal of Physiology*, **103**, 103–118.
- Grüsser, O.-J., & Snigula, F. (1968). Vergleichende verhaltensphysiologische und neurophysiologische Untersuchungen am visuellen Systems von Katzen. II. Simultankontrast. *Psychologische Forschung*, **32**, 43–63.
- Hartline, H. K. (1938). The response of single optic nerve fibers of the vertebrate eye to illumination of the retina. *American Journal of Physiology*, **121**, 400–415.
- 畑田豊彦 (1980). 空間明暗強調効果の相互作用と処理機構. *応用物理*, **49**, 686–694.
- Henning, G. B., Millar, R. W., & Hill, N. J. (2000). Detection of incremental and decremental bars at different locations across Mach bands and related stimuli. *Journal of the Optical Society of America, Series A*, **17**, 1147–1159.
- Herrick, R. M. (1956). Foveal luminance discrimination as a function of the duration of the decrement or increment in luminance. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **49**, 437–443.
- Hood, D. C. (1998). Lower-level visual processing and models of light adaptation. *Annual Review of Psychology*, **49**, 503–535.
- 本田親二 (1913). 視覚に於ける光度の最小識別変化に関する実験. *心理学研究*, **3** (第13号), 191–209.
- Ikeda, M., & Boynton, R. M. (1965). Negative flashes, positive flashes, and flicker examined by increment threshold technique. *Journal of the Optical Society of America*, **55**, 560–566.
- Jacobs, G. H. (1965). Effects of adaptation on the lateral geniculate response to light increment and decrement. *Journal of the Optical Society of America*, **55**, 1535–1540.
- Jacobs, G. H. (1966). Responses of the lateral geniculate nucleus to light increment and decrement and the encoding of brightness. *Vision Research*, **6**, 83–87.
- Jung, R. (1973). Visual perception and neurophysiology. In R. Jung (Ed.), *Handbook of sensory physiology. Volume VIII/3. Central processing of visual information. Part A* (pp. 3–152). New York: Springer.
- Kelly, D. H. (1961). Visual responses to time-dependent stimuli. I. Amplitude sensitivity measurements. *Journal of the Optical Society of America*, **51**, 422–429.
- Kelly, D. H. (1981). Nonlinear visual responses to flickering sinusoidal gratings. *Journal of the Optical Society of America*, **71**, 1051–1055.
- Kelly, D. H., & Savoie, R. E. (1978). Theory of flicker and transient responses. III. An essential nonlinearity. *Journal of the Optical Society of America*, **68**, 1481–1490.

- Kietzman, M. L., & Sutton, S. (1968). The interpretation of two-pulse measures of temporal resolution in vision. *Vision Research*, **8**, 287–302.
- King-Smith, P. E., Grigsby, S., Vingrys, A. J., Benes, S. C., & Supowit, A. (1994). Efficient and unbiased modifications of the QUEST threshold method: theory, simulations, experimental evaluation and practical implementation. *Vision Research*, **34**, 885–912.
- 高 太郎 (1938). 視速度ニ関スル研究 (続) 色彩視標ノ場合 日本眼科学会雑誌, **42**, 705–718.
- Krauskopf, J. (1980). Discrimination and detection of changes in luminance. *Vision Research*, **20**, 671–677.
- Kremers, J., Lee, B. B., Pokorny, J., & Smith, V. C. (1991a). The response of macaque retinal ganglion cells to complex temporal waveforms. In A. Valberg, & B. B. Lee (Eds.), *From pigments to perception: advances in understanding the visual processes* (pp. 173–176). New York: Plenum Press.
- Kremers, J., Lee, B. B., Pokorny, J., & Smith, V. C. (1991b). Linear analysis of macaque ganglion cell responses to complex temporal waveforms. *Investigative Ophthalmology and Visual Neuroscience*, **32**, Supplement (ARVO), 1090.
- Kremers, J., Lee, B. B., Pokorny, J., & Smith, V. C. (1993). Responses of macaque ganglion cells and human observers to compound periodic waveforms. *Vision Research*, **33**, 1997–2011.
- Krüger, J., & Fischer, B. (1974). Light decrement and increment stimulation: comparison of center and surround responses from retinal on- and off-center neurons in the cat. *Pflügers Archiv*, **347**, R50.
- Krüger, J., & Fischer, B. (1975). Symmetry between the visual B- and D-systems and equivalence of center and surround: studies of light increment and decrement in retinal and geniculate neurons of the cat. *Biological Cybernetics*, **20**, 223–336.
- Lange, G., Denny, N., & Frumkes, T. E. (1997). Suppressive rod-cone interactions: evidence for separate retinal (temporal) and extraretinal (spatial) mechanisms in achromatic vision. *Journal of the Optical Society of America, Series A*, **14**, 2487–2498.
- Legge, G. E., & Kersten, D. (1983). Light and dark bars: contrast discrimination. *Vision Research*, **23**, 473–483.
- Levitt, H. (1970). Transformed up-down methods in psychoacoustics. *Journal of the Acoustical Society of America*, **49**, 466–477.
- Limb, J. O., & Tulunay-Keesey, U. (1981). Spatiotemporal characteristics of thresholds adjacent to a luminance edge. *Journal of the Optical Society of America*, **71**, 1209–1219.
- Maruyama, K. (1976). Stimulus wave form and modulation sensitivity curve. *Tohoku Psychologica Folia*, **35**, 122–1209.
- Morris, A., McGuire, F. L., & van Cott, H. P. (1955). Accuracy of the Macbeth illuminometer as a function of operator variability, calibration, and sensitivity. *Journal of the Optical Society of America*, **45**, 255–530.
- Mowbray, G. H., & Bird, J. F. (1969). The simple reaction time as an aid in determining the sign of a visual transient response. *Acta Psychologica*, **30**, 84–95.
- Naka, K.-I., & Rushton, W. A. H. (1966). S-potentials from luminosity units in the retina of fish (Cyprinidae). *Journal of Physiology*, **185**, 587–599.
- Novak, S. (1969). Comparison of increment and decrement thresholds near a light-dark boundary. *Journal of the Optical Society of America*, **59**, 1383–1384.
- Olzak, L. A., & Thomas, J. P. (1986). Seeing spatial patterns. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas. (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume I. Sensory process and perception* (pp. 7-1 – 7-56.). New York: John Wiley & Sons.
- Patel, A. S., & Jones, R. W. (1968). Increment and decrement visual thresholds. *Journal of the Optical Society of America*, **58**, 696–699.
- Purkiss, T. J., Hughes, A., & DeMarco, P. J., Jr. (2001). Processing of scotopic increments and decrements. *Visual Neuroscience*, **18**, 119–125.
- Rashbass, C. (1970). The visibility of transient changes of luminance. *Journal of Physiology*, **210**, 165–186.
- Roufs, J. A. J. (1974a). Dynamic properties in vision — IV. Thresholds of decremental flashes, incremental flashes and doublets in relation to flicker fusion. *Vision Research*, **14**, 831–851.

- Roufs, J. A. J. (1974b). Dynamic properties in vision — VI. Stochastic threshold fluctuations and their effect on flash-to flicker sensitivity ratio. *Vision Research*, **14**, 871–888.
- Royer, F. L., & Gilmore, G. C. (1985). Age and functions of the transient component of ON and OFF responses in visual processes. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **37A**, 147–170.
- Russel, P. W., & Wheeler, T. G. (1983). Scotopic sensitivity to ON and OFF stimulus transients. *Vision Research*, **23**, 525–528.
- 坂田晴夫 (1983). 光覚閾法による図形の明るさ測定の検討 電子通信学会論文誌, A, J66-A, **10**, 978–984.
- Schiller, P. H. (1992). The ON and OFF channels of the visual system. *Trends in Neuroscience*, **15**, 86–92.
- Short, A. D. (1966). Decremental and incremental visual thresholds. *Journal of Physiology*, **185**, 646–654.
- Snigula, F., & Grüsser, O.-J. (1968). Vergleichende verhaltensphysiologische und neurophysiologische Untersuchungen am visuellen System von Katzen. I. Die simultane Helligkeitsschwelle. *Psychologische Forschung*, **32**, 14–42.
- 宗宮 保 (1966). ヒトの中心窩の受容様式におよぼす赤色光背景の効果 心理学研究, **37**, 154–156.
- 宗宮 保 (1967). 精神物理学的方法によるヒトの中心窩の On・Off 反応の測定 —— 光覚閾と CFF で測定された光感性の矛盾の解明 —— 心理学研究, **38**, 1–13.
- Sperling, G. (1962). Visual masking of “flashes” of darkness by “flashes” of darkness. *Journal of the Optical Society of America*, **52**, 603.
- Stelmach, L. B., Bourassa, C. M., & Di Lollo, V. (1984). Detection of stimulus change: the hypothetical roles of visual transient responses. *Perception & Psychophysics*, **35**, 245–255.
- Stelmach, L. B., Bourassa, C. M., & Di Lollo, V. (1987). On and Off systems in human vision. *Vision Research*, **27**, 919–928.
- Stromeyer, C. F., III., Zeevi, Y. Y., & Kline, S. (1979). Response of visual mechanisms to stimulus onsets and offsets. *Journal of the Optical Society of America*, **69**, 1350–1354.
- 高橋 誠 (1976). Visual responses to time-dependent stimuli 増分閾法, および減分閾法による視覚マスキング 東北心理学研究, **26**, 34–35.
- 高橋 誠 (1977). 視覚系の閾応答機構 —— 増分閾と減分閾について —— 東北心理学研究, **27**, 6–7.
- 高橋 誠 (1978). 色光の増分閾と減分閾 東北心理学研究, **28**, 53–54.
- Takiura, T. (1992). On- and off-responses in visual masking functions: effects of intensity and duration of the conditioning flash. *Tohoku Psychologica Folia*, **51**, 10–21.
- 滝浦孝之 (1993). マスキング関数による二重光弁別閾の推定 東北心理学研究, **43**, 47.
- Takiura, T. (1996). Effects of rise and decay time of flash on brightness difference threshold. *Tohoku Psychologica Folia*, **55**, 19–33.
- 滝浦孝之 (2000a) 二重光の見えとマスキング関数に現れた応答との対応について 日本心理学会第64回大会発表論文集, 386.
- 滝浦孝之 (2000b). 正負鋸歯状波フリッカーに対するコントラスト感度差 —— 杆体-錐体相互作用による可能性 —— 基礎心理学研究, **19**, 131.
- 滝浦孝之 (2001). 中心視での時間的コントラスト感度に及ぼす杆体-錐体相互作用の効果 —— 視覚マスキング法による検討 —— 日本心理学会第65回大会発表論文集, 108.
- 滝浦孝之 (2005a). マックスウェル視光学系 広島修大論集, **45-2**, 203–227.
- 滝浦孝之 (2005b). 一様光によるマスキング —— オン効果, オフ効果に及ぼす刺激諸変数の効果 —— 広島修大論集, **46**, 131–214.
- 滝浦孝之・高橋 誠・丸山欣哉 (1994). 低周波数フリッカー刺激に対する視覚系の非線形応答についての研究 心理学研究, **65**, 190–196.
- Teller, D. Y. (1984). Linking propositions. *Vision Research*, **24**, 1233–1246.
- Tyler, C. W., Chan, H., & Liu, L. (1992). Different spatial tunings for ON and OFF pathway stimulation. *Ophthalmic & Physiological Optics*, **12**, 233–240.
- Uttal, W. R. (1979). Do central nonlinearities exist? *Behavioral and Brain Sciences*, **2**, 286.
- van der Wildt, G. J., & Rijdsdijk, J. P. (1979). Flicker sensitivity measured with intermittent stimuli: II. Comparison between temporal gradient detection and the “De Lange” curves. *Journal of the Optical Society of America*, **69**, 666–669.

- Vos, J. J., Lazet, A., & Bouman, M. A. (1956). Visual contrast thresholds in practical problems. *Journal of the Optical Society of America*, **46**, 1065–1068.
- Walraven, J. (1977). Colour signals from incremental and decremental light stimuli. *Vision Research*, **17**, 71–76.
- Watson, A. B. (1986). Temporal sensitivity. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance. Volume I. Sensory process and perception* (pp. 6–1-6–43). New York: John Wiley & Sons.
- Watson, A. B., & Pelli, D. G. (1983). QUEST: a Bayesian adaptive psychometric method. *Vision Research*, **33**, 113–120.
- Wetherill, G. B., & Levitt, H. (1965). Sequential estimation of points on a psychometric function. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology*, **18**, 1–10.
- Wheeler, T. G. (1979). Retinal ON and OFF responses convey different chromatic information to the CNS. *Brain Research*, **160**, 145–149.
- Whittle, P. (1986). Increments and decrements: luminance discrimination. *Vision Research*, **26**, 1677–1691.
- Whittle, P. (1994). The psychophysics of contrast brightness. In A. L. Gilchrist (Ed.), *Lightness, brightness, and transparency* (pp. 35–110). New Jersey: Lawrence Erlbaum.
- Wolfson, S. S., & Graham, N. (2001). Comparing increment and decrement probes in the probed-sinewave paradigm. *Vision Research*, **41**, 1119–1131.
- Zemon, V., Gordon, J., Siegfried, J., & Lam, C. (1992). The effects of light adaptation on luminance and chromatic channels in the human visual system measured electrophysiologically. *Investigative Ophthalmology and Visual Neuroscience*, **33**, Supplement (ARVO), 833.
- Zemon, V., Gordon, J., & Welch, J. (1988). Asymmetries in ON and OFF visual pathways of humans revealed using contrast-evoked cortical potentials. *Visual Neuroscience*, **1**, 145–150.