

## オン経路とオフ経路

——明暗情報の処理——

滝浦孝之

(受付 2005年10月4日)

### Abstract

In the visual system, there are many channels segregated anatomically or isolated by the electrophysiological and psychophysical studies from each other. These channels transmit information on one or some of attributes of the stimulus such as color, motion, brightness, or spatial frequency. In the natural scene, the stimulus change in the visual field is necessarily accompanied by the luminance change, and so the visual channels processing luminance information, the ON- and OFF-channels, seem to be the most basic ones in the visual system. In the present paper, electrophysiological and psychophysical findings on the responses of the ON- and OFF-channels are reviewed.

本稿の目的は、視覚系において明暗情報の処理を担うと考えられているオン経路とオフ経路の応答特性が、種々の視覚的現象中にどのように示されるかを文献を通じて検討することである。

視覚系内には機能的に異なるチャンネルが多数併存するが、そのうち明暗情報の検出・伝達・評価に関係するチャンネルをオン経路とオフ経路と呼ぶ。オン経路は、刺激輝度の増加に対する感度が高く、明るさあるいはより明るいという感覚の生起に関係するチャンネルであり、オフ経路は、刺激輝度の減少に対する感度が高く、暗さあるいはより暗いという感覚に与るチャンネルとされている。これら二つのチャンネルは、明暗情報の処理に関して互いに拮抗的・相補的に働くと考えられている。これらのチャンネルは心理物理学の実験の結果に基づき想定されたものであるが、解剖学的・神経生理学的には、視覚系の末梢から中枢に至るまでのオン中心型ニューロン、あるいはオフ中心型ニューロンからなる経路にそれぞれ相当する。自然界において視覚系内に生ずる変化のほとんどは輝度の変化を伴うため、オン経路とオフ経路は、視覚系内に併存する様々なチャンネルの中でも特に基本的なものと考えられる。

これら二つのチャンネルの働きに関して行われた研究の概観としては、R. Jung によるもの

がよく知られているが (Jung, 1961a, 1961b, 1973; Jung, Creutzfeldt, & Grüsser, 1957), 比較的最近のものでは, Fiorentini, Baumgartner, Magnussen, Schiller, & Thomas (1990) や Schiller (1992) などがある。

## 1. 二つの伝達経路の存在意義

明るさ・暗さの主観的感覚が生起するのは、視覚系内のオン中心型ニューロンにおいて、オン応答、すなわち輝度の増加に対する過渡的ないし定常的な応答が、あるいはオフ中心型ニューロンにおいて、オフ応答、すなわち輝度の減少に対する過渡的ないし定常的な応答がそれぞれ生じた場合と考えられている。この場合、単に視野内の輝度の時空間的变化を検出するだけでよいならば、輝度情報を処理するチャンネルは二本も必要ではなく、単一のチャンネルのみで十分効率的に情報の処理が可能と考えられる。しかしこのタイプの経路では、輝度の細かな弁別は困難である。網膜神経節細胞以降の視覚系のニューロンでは、大まかに言って、自発放電頻度が搬送波周波数としての意味を持っているため (de Valois, Jacobs, & Jones, 1962; Levick, 1973), オン経路では、輝度増分に対しては放電頻度の増加、また輝度減分に対しては放電頻度の減少という形で輝度情報の符号化が行われる。またオフ経路ではこの逆となる。従って Hebb (1966) が述べているように、単一の経路で二つの異なる情報の伝達を行うことは理論的には可能である。しかし実際には、視覚系の末梢レベルでのニューロンの自発放電頻度は、輝度の増加・減少両方向の細かな変化を符号化するには低すぎるものが指摘されている (Levick, 1973)。また光刺激が提示されていない場合に高い自発放電頻度を保っておくことは、代謝の観点からみても得策ではない (Fiorentini et al., 1990)。一方、輝度の増減に関する情報が別々の経路により伝達されるならば、増加・減少両方向の輝度変化をいずれも放電頻度の増加という形で符号化することができ、ニューロンの自発放電頻度をそれほど高く維持しなくても済むようになる (Schiller, 1992)。また情報処理の観点からも、明暗情報が別々に伝達された方が、情報処理、特に時空間的な変化の検出の効率が上がると考えられる (Casagrande & Norton, 1991)。

通常、明るさと暗さは単一の感覚強度の連続体上に位置づけられると考えられているが、視覚系内にオン経路とオフ経路という二つの異なる経路が並存するという事実は、明るさと暗さという感覚は互いに質的に異なっていることを示唆していると考えられることも可能である。これは「黒」は実在的 (positive) な感覚か否かという問題と関係する。これについては数多くの哲学的な議論が戦わされてきたが (Ward, 1905), Bergson (1889 服部訳 1937), Helmholtz (1896), および Hering (1874), また Ward (1905) によれば G. E. Müller や W. Wundt など、黒という感覚の実在性について肯定的な考えを持っていた。すなわち彼らは、

黒あるいは暗さの感覚というものは、感覚の欠如した状態ではなく、それ自体が一つの感覚であると考えたのである。Hering (1874) はさらに、視覚系内には明るさと暗さの感覚にそれぞれ関係する二つの拮抗的なメカニズムが存在すると主張してさえいる。もっとも、暗黒中では Eigengrau (固有灰) と呼ばれる灰色が知覚され、完全な暗黒の感覚は生じないとされている。オフ経路の自発放電頻度がオン経路のそれより高いことが、この Eigengrau の神経生理学的基礎として考えられている (Jung, 1961a, 1961b, 1973; Fiorentini et al., 1990)。しかし Eigengrau の場合でも、灰色の感覚はオフ経路の活動によって生じていると考えられるため、一つの実在的感覚と見なすことができよう。黒、あるいは暗さというものを、感覚の欠如、ないし弱められた感覚、あるいは刺激錯誤 (Titchener, 1915) として説明するのは不適切といえる。なお、完全な暗黒という感覚は、光刺激の消失直後にのみ生ずるとされるが (Bidwell, 1894; Cogan, 1989)、これはオフ経路の応答が最大となる時間帯と一致している (Jung, 1973)。

ところで、オン経路・オフ経路という二つの経路が効率よく機能するためには、これらが互いにかかなりの程度分離・絶縁されている必要がある。次にこの点についてみてゆくことにする。

## 2. 解剖学的・形態的な差異

### (1) 網膜レベル

光刺激の出現と消失、あるいは輝度の増減に対する網膜全体の応答が電気生理学的に記録されるようになったのは比較的早く、1865-1866年に既に F. Holmgren によりカエルの網膜電図 (ERG) に関する報告がなされているが (Riggs, 1986)、オン経路とオフ経路の働きに関するニューロンレベルにおける研究は、今からおよそ80年前の1927年に Adrian & Matthews がウナギの視神経束からオン放電とオフ放電とを記録したのに始まる (Adrian & Matthews, 1927a, 1927b, 1928)。しかしこれら2種類の応答が、異なるタイプのニューロンに起源を持つものであることは、1932年の Hartline & Graham のカプトガニの単一視神経の応答に関する研究 (Hartline & Graham, 1932)、さらに1938年の Hartline によるカエルの単一視神経の応答に関する報告 (Hartline, 1938) によって初めて明らかとなった。そしてこの Hartline の研究によって、視神経 (これは網膜神経節細胞から出る神経突起であるから、その性質はすなわち網膜神経節細胞の性質と考えられる) には光刺激の出現に対して応答するオン型、光刺激の消失に対して応答するオフ型、さらにその両方に応答するオン-オフ型の3種類が区別されることが見出されたのである。さらに1940年の Hartline の研究では受容野の存在が明らかにされている (Hartline, 1940a, 1940b, 1940c)。これにより、以後の神経生理学

的な研究は、もっぱら視覚系の各レベルにおいてニューロンの受容野の応答を調べることに  
なった(田崎, 1977)。ただし Hartline の発見した受容野は興奮領域のみを持つものであ  
つて、興奮性の中心領域と抑制性の周辺領域からなる同心円状の拮抗構造を持つ受容野の発見  
は、1953年の Kuffler のネコの網膜神経節細胞の応答に関する研究を待たねばならなかつた  
(Kuffler, 1953)。

ところで、オン経路とオフ経路が視覚系内において初めて現れるのは、網膜の双極細胞の  
レベルにおいてであり(Werblin & Dowling, 1969)、また同心円状の拮抗構造を持つ受容野が  
初めて出現するのもこのニューロンにおいてである。このうち、受容野中心部を照射すると  
脱分極(正方向への電位変化)し、周辺部を照射すると過分極応答(負方向への電位変  
化)を示すものをオン中心型双極細胞、またこれとは逆の応答パターンを示すものをオフ中  
心型双極細胞という。これら2種類のニューロンは、網膜における視覚系の主経路において、  
視細胞と神経節細胞との中間に位置しているが、互いに形態的・解剖学的にも異なっており、  
オン中心型は“invaginating”双極細胞、オフ中心型は“flat”双極細胞と呼ばれている(Famig  
lietti, Kaneko, & Tachibana, 1977; Famiglietti & Kolb, 1976; Nelson, Famiglietti, & Kolb,  
1978)。また神経節細胞への連結部にも差異があり、オン中心型双極細胞は内網状層近位部  
(sublamina b, すなわち内網状層の神経節細胞層側の層)において、またオフ中心型双極細  
胞は内網状層遠位部(sublamina a, すなわち内網状層の双極細胞・アマクリン細胞側の層)  
においてオン中心型神経節細胞、オフ中心型神経節細胞とそれぞれ排他的に連絡しているこ  
とが明らかとなっている(Famiglietti, Kaneko, & Tachibana, 1977; Famiglietti & Kolb,  
1976; Kageyama & Wong-Riley, 1984; Nelson, Famiglietti, & Kolb, 1978; Nelson & Kolb,  
1983; Saito, 1987; Stell, Ishida, & Lightfoot, 1977)。オン-オフ型神経節細胞は内網状層近位  
部と遠位部の両方に樹状突起を伸ばしている(Nelson, Famiglietti, & Kolb, 1978)。なおこ  
れらは主としてネコやコイの網膜において報告されてきた知見であるが、同じ脊椎動物でも  
カメではオン型とオフ型の双極細胞の形態の分化が見出されておらず、神経節細胞との連結  
構造の違いは確認されていない(Marchiafava & Weiler, 1980; Weiler, 1981)。またサルと  
ウサギの網膜では、視細胞から双極細胞への連絡の際、オン型とオフ型とで外網状層内での  
シナプス結合の形態が異なることも報告されている(Raviola & Gilula, 1975)。なお哺乳動  
物の双極細胞でオン中心型とオフ中心型との区別があるものは、錐体からの入力を受けてい  
るものであって、杆体と連結している双極細胞は全てオン中心型であり、オフ中心型の杆体  
双極細胞は存在しない(Dachex & Raviola, 1986; Dolan & Schiller, 1989; Müller, Wässle,  
& Voigt, 1988; Wässle, Yamashita, Greferath, Grünert, & Müller, 1991)。

網膜神経節細胞も、オン中心型とオフ中心型で形態を異にする。Peichl & Wässle (1981)  
は、電気生理学的に特定されたネコの神経節細胞のオン中心型 Y 細胞は、形態学・解剖学的

に同定された“inner  $\alpha$ -cell”と、またオフ中心型 Y 細胞は“outer  $\alpha$ -cell”とそれぞれ等しいことを示唆している。ただし Famiglietti & Kolb (1976) は、オン中心型、およびオフ中心型 X 細胞は  $\beta$ -cell (sustained cell) と同じものであるが、Y 細胞と  $\alpha$ -cell は相互に完全に対応するものではないとしている。またネコやサルの神経節細胞は、網膜上でランダムに分布しているわけではなく、オン中心型とオフ中心型は解剖学的にも互いに離れ、かつ独立に配列されており (Perry & Silveira, 1988; Wässle, Peichl, & Boycott, 1981, 1983), また同じタイプの細胞でも、受容野同士の重なりが小さくなるように分布している (Wässle et al., 1983) ことから、オン中心型、オフ中心型のいずれのタイプの神経節細胞も、それぞれ独立に網膜像のサンプリングが可能であると考えられる (Fiorentini et al., 1990)。なお X・Y, transient (過渡型)・sustained (定常型), type I・II, また  $\alpha$ ・ $\beta$  といった網膜神経節細胞の名称・分類については Lennie (1980) に詳しい。

## (2) 外側膝状核レベル

オン経路とオフ経路の解剖学的な分離は、網膜神経節細胞から LGN (外側膝状核) への投射においてもかなりの程度保たれるとする研究は多い。例えば Conway & Schiller (1983) は、ツパいの LGN の第 1 層にはオン型、オフ型、オンーオフ型のいずれのニューロンも存在するが (大部分が過渡型ニューロン)、第 2 - 第 4 層はほとんどオフ中心型ニューロンによって、また第 5・6 層はほとんど完全にオン中心型ニューロンによって占められることを見出した (いずれも大部分が定常型)。同様の結果は、白イタチ (Kageyama & Wong-Riley, 1984; Morgan & Thompson, 1993; Zahs & Stryker, 1988), ネコ (Bowling & Wieniawa-Narkiewicz, 1986), ミンク (LeVay & McConnel, 1980), サル (Schiller & Malpeli, 1978) などでも得られている。しかしこれらの研究では、結果が完全に一致しているわけではなく、また Casagrande & Norton (1991) によれば、LGN におけるこのようなオン経路とオフ経路の解剖学的な分離の証拠を見出していない研究も少なくないという。この点は網膜の場合と対照的である。ただし Casagrande & Norton (1991) は、両経路が解剖学的には分離されていなくても、機能的には分離している可能性が高いことを指摘している。なお皮質の有線野に関しては、少なくとも最初のシナプス結合部までは解剖学的に両チャネルの分離が保たれるとする研究 (Norton, Rager, & Kretz, 1985) と、分離の証拠を全く見出していない研究 (Zahs & Stryker, 1988) とがみられる。

## 3. 機能的な違い

ここではオン経路とオフ経路とが視覚系内において機能的に異なっていることを示した研

究について述べる。ただしこれらの研究では、両経路がかなりはっきりと分離されていることが示されていると同時に、これら二つの経路間に、ある程度の、しかし明らかな混線が存在し、両経路の独立性・絶縁性は完全ではないことも示唆されている。

### (1) 通電実験

古く Aubert (1865) と Helmholtz (1867) は、電極の一方をヒトのまぶたあるいは額に、もう一方を口、首、あるいは手に装着して直流を通電したところ、まぶた側が正で口側が負の場合には Eigengrau が前よりも明るくなったように見え、電流の方向を逆転させると、前より暗くなったように感じられることを報告している。この主観的現象に対応すると思われる神経生理学的知見は、ネコの単一視神経の応答に関する Granit の研究において得られている (Gernandt & Granit, 1947; Granit, 1946)。ただこの場合、神経生理学的閾近傍強度の電流では、極性の効果は電流の強度によって変化する可能性があることも報告されている。また Naka (1977) は、ナマズのオン中心型双極細胞を脱分極通電するとオン中心型網膜神経節細胞のみから応答が生じ、オフ中心型双極細胞を過分極通電するとオフ中心型神経節細胞だけが応答することを報告している。さらに Mangel & Miller (1987) は、ウサギの水平細胞に通電した際、電流の向きが逆転すると水平細胞の分極方向が反転し、神経節細胞の応答もそれに依じて変化することを見出している。

### (2) APB 注入実験

オン経路とオフ経路との間に機能的な差異が存在するという考えは、APB を用いた実験においても支持される。APB とは、“2-amino-4-phosphonobutyric acid” の略で、グルタミン酸類似体の一つである。Slaughter & Miller (1981) は、これをアメリカサンショウウオやウサギの網膜に作用させると、光照射に対する網膜内のオン中心型ニューロンの応答が抑制されることを見出した。その後の研究により、APB がオン中心型ニューロンの応答を選択的に抑制するのは、APB が細胞膜のコンダクタンスを低下させ、その結果としてオン中心型双極細胞内に長期にわたる過分極状態を生じさせ、光刺激に対する応答を阻害するためであることが明らかになっている (Schiller, 1984, 1992)。ERG の b 波は杆体からの入力を受けるオン中心型双極細胞に起源を持つと考えられているので (Gurevich & Slaughter, 1993; Hanitzsch, Lichtenberger, & Mättig, 1996), APB を作用させることで b 波が選択的に消失するという事実もこの知見と一致する (Knapp & Schiller, 1984)。また Schiller (1982) は、オン経路とオフ経路とのこのような分離は LGN レベルまでは保たれ、皮質の有線野では両者間に相互作用が存在することを示している。さらにサル の 行動課題においても、APB の視覚系への注入は、一般に減分光に比べ増分光の検出成績を大きく低下させることが報告され

ている (Dolan & Schiller, 1989, 1994; Merigan & Pasternak, 1983; Schiller, Sandell, & Maunsell, 1986)。

しかし実際には、APB がオン経路内の情報の伝達を阻害する作用は必ずしも完全ではない (Arkin & Miller, 1987; DeMarco, Bilotta, & Powers, 1991; Knapp & Schiller, 1984; Nawy & Copenhagen, 1987)。例えば DeMarco, Bilotta, & Powers (1991) は、キンギョの硝子体中に APB を注入したところ、ERG の b 波は振幅が顕著に減少するものの、視神経のオン応答とオフ応答はほとんど変化しないことを見出している (しかし Massey, Redburn, & Crawford (1983) は、ウサギでは APB は ERG の b 波とともに網膜神経節細胞のオン応答も抑制することを報告している)。さらに APB にはオン経路の応答を抑制する作用ばかりではなく、オフ経路、特にオフ中心型双極細胞の応答を増強する作用もあることが明らかになっている (Arkin & Miller, 1987; Massey, Redburn, & Crawford, 1983; Müller et al., 1988; Schiller, 1984)。APB の働きは細胞内に過分極応答を生じさせることであるから、これは当然の事と言えよう (ただし Miller & Slaughter (1986) はこれに否定的である)。また DeMarco & Powers (1994) は、キンギョの視神経のスペクトル感度は、APB によってオン応答のものばかりではなくオフ応答のものも大きく変化することを見出している。これらの事実は、オン経路とオフ経路を分離して研究する際の薬理的な道具としての APB の限界を示すものであろう。また、オフ中心型双極細胞と水平細胞の応答を選択的にブロックするが、オン中心型双極細胞と受容器細胞の応答への影響は少ないとされる PDA (cis-2,3-piperidine dicarboxylic acid) というアミノ酸類似体も発見されている (Bonaventure, Kim, Jardon, & Yücel, 1992; Miller & Slaughter, 1986) が、これもオン中心型網膜神経節細胞の応答を抑制する場合があることが知られている (Miller & Slaughter, 1986)。PDA は双極細胞とアマクリン細胞、神経節細胞とのシナプス結合部に作用する物質と考えられている。

オン-オフ両経路の機能的差異について検討した神経生理学的な研究としては、以上に挙げたものが特に重要なものであろう。その他の神経生理学的研究に関しては、以下において必要に応じて触れてゆくことにする。ただ、ここでは少し毛色の変った研究を一つ取り上げておきたい。それは Levine & Shefner (1977) の研究であり、彼らはキンギョの網膜神経節細胞の繰り返し刺激に対する応答パタンの変動に基づいてオン応答とオフ応答とは別々の過程により生ずるという推定を行っている。

以下ではオン経路とオフ経路の差異に関する心理物理学的・知覚心理学的研究について取り上げるが、これらの研究では、両経路が視覚系の中で互いに分離・独立しているということよりも、その働きが機能的・質的に異なっていることが示唆されている。以下においては便宜上、(3)–(7) では主として時間的な現象を、また (8)–(10) では主に空間的な現象を扱うが、視覚的現象には顕著な時空間的相互作用が存在する場合はしばしばみられ、ここで

扱う諸現象も、単純に時間的現象、空間的現象のいずれか一方に分類できるような性質のものでないことはもちろんである。

### (3) オン効果・オフ効果

オン効果とオフ効果とは、視野内の輝度の増加時あるいは減少時付近において観察される視覚系の感度の一次的な低下である。これは心理物理学的には、刺激の立ち上がり時あるいは立ち下がり時に生ずる増分閾の急激な上昇およびそれに続く急激な下降により示される。刺激の立ち上がり・立ち下がり増分光との提示時間差の関数としての増分閾の変化はマスキング曲線と呼ばれ、視覚系のニューロンの過渡的なオン応答、あるいはオフ応答の心理物理学的な記録と考えられている (Boynton & Siegfried, 1962; Hood, 1998)。

両者の差異のうち最も顕著なものは、その相対的な大きさであろう。刺激の輝度変化が十分大きければ、オン効果の方がオフ効果よりも大きくなる (Crawford, 1947; Ikeda & Boynton, 1965)。一方、輝度変化がごく小さい場合には、オン効果はほとんど消失してしまうが、オフ効果は明瞭に観察される (Takiura, 1992; 滝浦・高橋・丸山, 1994)。このことは、低時間周波数領域における視覚系の感度、すなわち検出可能な最小の輝度変化量はオフ経路の感度により決定されることを示唆するものである。

この他にも、持続時間の短い輝度増分はオン効果のみを生じさせ、逆に持続時間の短い輝度減分に対してはオフ効果のみが生ずる (Takiura, 1995, 1997) など、オン効果とオフ効果の間には、オン経路とオフ経路の応答特性の違いを反映すると思われる差異は数多く認められる。それらの詳細は滝浦 (2005a) に譲る。

### (4) 増分閾と減分閾

輝度増分に対する閾を増分閾、輝度減分に対する閾を減分閾とそれぞれ呼称する。これらはそれぞれオン経路とオフ経路の感度の指標と考えられている。

同一の背景上で増分閾と減分閾を測定した場合、減分閾の方がわずかながら低くなる傾向が認められる (Patel & Jones, 1968; Short, 1966)。このことは、オフ経路の感度がオン経路の感度よりも低いことを思わせるものであり、(3)で述べた、低時間周波数領域における視覚系の感度はオフ経路の感度により決定されるとする考えに合致する。しかし一方で、同一刺激条件の下で増分閾と減分閾との間に差を認めていない研究も多く、刺激事態や閾値測定手続きがこれらの明るさ弁別閾の値に大きな影響を与えている可能性がある。増分閾と減分閾の大小関係に関する知見の混乱、およびその原因に関する考察については、滝浦 (2005b) を参照されたい。



### (5) 反応時間

輝度増分と輝度減分に対する単純反応時間のデータの中にも、オン経路とオフ経路の応答特性の違いを反映していると考えられるものがある。

これら二つの反応時間の違いは、刺激の強度と網膜位置の影響を受け、かつこれらの要因の間には交互作用が存在する。すなわち、網膜周辺部では、輝度増分に対する反応時間の方が、輝度減分に対する反応時間より短くなるが、その差は輝度変化量の増大に伴い減少し、輝度変化量が非常に大きい場合には、ほとんど差がなくなるか、減分に対する反応時間の方がわずかに短くなる (Bartlett, Sticht, & Pease, 1968; Pease & Sticht, 1965)。中心窩ではこの逆となり、輝度変化量が大きい場合には、反応時間には差がないか、あるいは輝度増分に対する反応時間の方がやや短い (Briggs & Kinsbourne, 1972; Goldstone, 1968; Rains, 1961)、輝度変化量が減少するとこの関係は逆転し、輝度変化量が少ないほどその差は拡大する傾向がある (Bartlett et al., 1968; Pease & Sticht, 1965; Vicars & Lit, 1975)。滝浦 (2001) は、これらの結果に基づき、輝度増分と輝度減分に対する反応時間の差は、網膜周辺部ではオン経路とオフ経路の応答の振幅と潜時の両方の差を、また中心窩では両経路の応答潜時の差を主として反映しているとの推測を行っている。この問題に関する考察の詳細は滝浦 (2001) を参照されたい。

### (6) Broca-Sulzer 現象, Brücke-Bartley 効果

閾上強度の増分光の輝度を一定に保ちながらその提示時間を増加させてゆくと、その見かけの明るさは、提示時間とともにはじめ増加し、極大値を迎えた後下降に転じ、やがて一定水準となる場合があることが知られている。すなわち刺激の提示時間がごく短い場合には、刺激の見かけの明るさはそれと物理的な輝度の等しい定常光の明るさを下回り、また中程度の提示時間 (50–100 ms 程度) の刺激では、見かけの明るさが定常光のそれを上回る現象が報告されている (Blanc-Garin, 1972; Broca & Sulzer, 1902)。これを Broca-Sulzer 現象と呼ぶ。また輝度一定の断続光の明相の明るさは、断続光の周波数が中程度 (2–8 Hz 付近) の場合に最大となるという現象も古くから知られており (Bartley, 1938; Brücke, 1864)、Brücke-Bartley 効果と呼ばれている (Hurvich & Jameson, 1966)。また減分光の提示時間と見かけの暗さ、断続光の周波数と暗相の見かけの暗さの間にもそれぞれこれらの現象と同様の関係が存在することも見出されている (Bjöklund & Magnussen, 1979; Magnussen & Glad, 1975)。このうち、断続光に対する明るさあるいは暗さの増強効果に関しては、早くも網膜神経節細胞のレベルにおいて神経生理学的対件が見出されており (Fukada, Motokawa, Norton, & Tasaki, 1966)、オン経路とオフ経路の時間周波数応答特性を示すものと考えられているが、単発光に対する明るさ・暗さの増強効果については明瞭な生理学的対件は報告さ

れておらず、これがオン経路とオフ経路の時間的加重特性のどのような側面を反映する現象であるのか、いまだ不明な点が多い。これらの現象に関する実験事実、および理論的考察については、すでに滝浦（2000）において詳述しているので参照されたい。

#### （7）鋸歯状波フリッカーによる残効

視覚系内には種々の異なるチャンネルが並列的に存在しており、そのうちの一つの働きのみを心理物理学的に取り出して扱う方法はいくつか考えられる。それらのうち最もポピュラーなものは、他のチャンネルの感度を選択的に低下させることで、特定のチャンネルの感度が相対的に最大となる刺激事態を作り出すことである。このような手法は選択順応法と呼ばれ、Stiles (1939, 1946, 1959) や Wald (1964) による色メカニズムの心理物理学的研究が代表的なものである。Aguilar & Stiles (1954) は、選択順応法により、非常に高い輝度の刺激を用いて杆体の応答を研究することを可能にした。また、暗順応眼の網膜周辺部に小光点を提示して光覚閾を測定し、杆体の応答特性を調べようとするなど、このタイプの方法に含めうるであろう。

この選択順応法は、各チャンネルが互いに独立して機能することを前提としているが、チャンネル間の機能分化が完全でなくとも、それらの間にある程度の機能分化がみられるならば、この方法を特定のチャンネルの応答特性の研究に適用することが可能である。実際、Stiles の各  $\pi$  機構体も、今日では単一の錐体メカニズムではなく、しかもそれらの中に相互作用が存在する（すなわち、特定の波長の刺激に対する検出成績は、単一メカニズムの感度のみによっては決定されない）ことが明らかにされているが（Marriott, 1976; 三星, 1986a, 1986b, 1994; Pugh & Kirk, 1986）、それにもかかわらず、各  $\pi$  機構体はそれぞれの種類の錐体の働きと密接に関連しているとする考えの妥当性は現在でも失われていない。

オン経路とオフ経路にも時間的な選択順応効果が存在することが、Anstis とその共同研究者による鋸歯状波フリッカーに対する残効を扱った一連の研究において示唆されている。この残効とは、鋸歯状波フリッカーに一定時間順応した後に、輝度変調を伴わない定常光の検査刺激を観察すると、順応刺激が正鋸歯状波、すなわち緩やかな輝度増加とそれに続く急激な輝度減少という二つの相からなる鋸歯状波であれば、検査刺激の明るさが減少してゆくように見え、負鋸歯状波、すなわち急激な輝度増加とそれに続く緩やかな輝度減少という二つの相を持つ鋸歯状波であれば、検査刺激の明るさが増加してゆくように見えるというものである。ただしこの残効は、ゆるやかに一度だけ生じ、順応刺激のように繰り返し生じるのではない。この効果は、単発の鋸歯状波に順応した後も生じ（ただしこの場合、残効の強度は低く、その持続時間も短い）、順応刺激がフリッカー刺激の場合には、順応刺激の周波数が 1–2 Hz の場合に最も明瞭に観察される（Anstis, 1967; Arnold & Anstis, 1993; Walker,

1974)。ただし順応刺激が極端に小さい場合や、逆に Ganzfeld のように極端に大きい場合には、残効は非常に小さくなり、時にはほとんど認められなくなる (Anstis, 1986; Cavanagh & Anstis, 1986)。またこの残効は、順応刺激と検査刺激を別々の目に提示した場合には認められない (Anstis, 1967; Anstis & Harris, 1987; Walker, 1974) ことから、単眼性の経路内で生ずる現象と考えられる。さらに、このような残効が生じるためには順応刺激の輝度が物理的に変調している必要はなく、同時対比により空間的に誘導された見かけの明るさの変化も、実際の輝度変調同様に残効を生じさせることも報告されている (Anstis, 1979)。このことは、この残効が生起する視覚系内でのレベルが、側抑制や同時対比の生ずるレベルより後の段階であることを示唆する。また Anstis (1986) は、刺激波長の漸次的な変化はこの残効を生じさせないことから、この残効は輝度チャンネルに特有の現象であると考えている。

この残効に対しては、一般に正鋸歯状波刺激に対してはオフ経路が、また負鋸歯状波刺激に対してはオン経路の方がより大きな応答を生じる (Frumkes & Wu, 1990; Kremers, Lee, Pokorny, & Smith, 1993; Maruyama & Takahashi, 1977) ため、これらの刺激が提示されると、それぞれの種類の刺激に対してより感度の高いチャンネルは順応のために感度が低下するが、そのチャンネルと拮抗するチャンネルはほとんど順応しないため、順応後は物理的には輝度変化していない刺激の明るさが順応刺激の輝度変化方向と逆の方向に変化するように見えるという説明が与えられている<sup>1)</sup>。このような考えは、オン経路とオフ経路とは機能的にかなりの程度分離されているとの仮定に立っているが、Hanley & MacKay (1979) は、鋸歯状波フリッカー (順応刺激) への順応の前後での鋸歯状波フリッカー (テスト刺激) に対する変調感度を測定し、この考えを支持する結果を得た。すなわち、順応刺激とテスト刺激の時間的波形が等しい場合の方が、逆の波形の場合よりも、順応後の感度の低下が大きかった。また Krauskopf (1980) は、正鋸歯状波フリッカーに順応した後では、ステップ波状の輝度変化に対して、増分閾が減分閾よりも高くなり、負鋸歯状波フリッカーに順応した後では、減分閾の方が高くなるという、Hanley & MacKay (1979) の結果に類似した知見を得ている<sup>2)</sup>。ただし Hanley & MacKay (1979) が順応刺激の緩やかな輝度変化の相がテスト刺激の見えを低下させると考えたのに対して、Krauskopf (1980) は、輝度変化の急激な相がテスト刺激の見えに影響を与えると考えていた。またテスト刺激に単発の鋸歯状波を用いた Purkiss, Hughes, & DeMarco (2001) も、Hanley & MacKay (1979) や Krauskopf (1980) と同様の結果を報告している。しかし同時対比により視野内に鋸歯状波フリッカー状の明るさの変化

- 
- 1) Arnold & Anstis (1993) は、この現象を説明するため、オン経路とオフ経路の双方からの入力之和によって出力が決定される輝度チャンネルのモデルを提出している。
  - 2) Arnold & Anstis (1993) と Walker (1974) は、順応刺激が負鋸歯状波である場合よりも正鋸歯状波である場合の方が、より大きな残効が得られたと報告しているが、これは増分閾よりも減分閾の方が低くなる場合があることと関係した結果かもしれない。

を誘導し、それを順応刺激として用いた Krauskopf & Zaidi (1986) では逆の結果となっている。

Hanley & MacKay (1979) や Purkiss et al. (2001) の結果では、順応刺激とテスト刺激の輝度変化方向が逆の場合であっても、順応後の変調感度は低下しており、オン経路とオフ経路の独立性は完全でないことも示されている。順応刺激を誘導により提示した Krauskopf & Zaidi (1986) でも同様の結果となった。さらに Hanley & MacKay (1979) は、刺激にランダムノイズを用いた場合、順応刺激とテスト刺激を別々の眼に提示した場合であっても順応後の変調感度の低下が認められることを示したが、この場合、順応刺激とテスト刺激の輝度変化方向の関係は変調感度の低下に無関係であり、パターン刺激がちらついているということのみが残効の生起にとって重要であった。この結果は、両眼性の処理過程ではオン経路とオフ経路の分離性が失われることを示唆しているが、このことは、オン経路とオフ経路は皮質以前では互いに絶縁性が高いが、皮質では相互作用が存在するという Schiller (1982) の知見と矛盾しない。なお Roveri, DeMarco, & Celesia (1997) は、ヒトの VEP (視覚誘発電位) で Hanley & MacKay (1979) や Krauskopf (1980), および Purkiss et al. (2001) の結果と対応する変化を見出している。

低周波数領域の正鋸歯状波刺激に対しては、その急激な立ち下がりに対してオフ経路が、また同じく低周波数の負鋸歯状波刺激に対しては、その急激な立ち上がりに対してオン経路が強く応答するため、前者に対する知覚的課題の成績はオフ経路の応答により、また後者に対する課題の成績はオン経路の応答によりそのほとんどが規定されるとする考えには反証もある。Dolan & Schiller (1994) は、マカクザルを被験体としてステップ状の輝度増分とランプ状の輝度増分の検出成績に APB の及ぼす効果について調べ、APB によるオン経路に対するブロッキング効果は、ステップの検出よりランプの検出の方で小さいことを見出した。この結果は、鋸歯状波状の輝度変化は、オン経路とオフ経路の両方を順応させ、かつそのやり方は両経路で異なることを示唆するものである (Roveri et al., 1997)。

これらは明所視での結果であるが、暗所視において実験を行った Purkiss et al. (2001) では、鋸歯状波フリッカーに対する順応により、単発の鋸歯状波状の時間的波形を有するテスト刺激の閾はそのコントラスト極性にかかわらず上昇したが、順応刺激の時間的波形の効果は明瞭ではなかった。この結果は、暗所視で働く杆体の入力を受けている双極細胞は哺乳類ではオン中心型のものに限られるという解剖学的事実 (Dachex & Raviola, 1986; Dolan & Schiller, 1989; Müller et al., 1988; Wässle et al., 1991) により説明することが可能と思われる。Dolan & Schiller (1989) は、マカクザルの網膜に APB を作用させると、明所視では輝度増分の検出は阻害され、輝度減分の検出は阻害されなかったが、暗所視においては、輝度増分・輝度減分とも検出成績が大きく損なわれることを見出した。この結果も、哺乳類

の網膜では、暗所視レベルにおける輝度増加・輝度減少はともに共通の経路によって処理されることを示唆するものといえる。

以下ではオン経路とオフ経路とが機能的に異なっていることを示す現象のうち、主に空間的なものについて取り上げる。そこでは刺激の空間次元においても、時間的次元におけるものと同様に、両経路の応答特性の間に相補性、また非対称性が存在することが示されることになる。

#### (8) 格子パターンによる順応効果

(7)において述べた鋸歯状波フリッカー光による残効は、オン経路とオフ経路の主として時間的な選択順応効果に関する現象であったが、この項では空間的な選択順応効果を主に扱う。用いられる刺激は、特定の空間周波数と方位を有する矩形波格子パターンである。

de Valois (1977) は、順応格子パターの提示後に、 $0.2^\circ/s$  の速度で移動するテスト格子パターンを提示して、被験者にそのテストパターの明相の幅と暗相の幅とが等しく見えるように格子の幅を調整するよう求めた。その結果、順応格子の明相の幅が狭く、暗相の幅が広ければ、テスト格子の明相の幅は順応格子の明相の物理的な幅よりも広くなり、また暗相の幅は順応格子の暗相の物理的な幅よりも狭くなった。このことは、明相の幅が狭く暗相の幅の広い格子パターンに順応した後では、被験者には、順応格子と同じ格子パターンは実際よりも明相が広く、暗相が狭く知覚されたことを意味する。順応格子の明相と暗相の幅の大小関係が逆になれば、結果も逆となった。またこの残効の大きさは順応格子とテスト格子の方位に依存し、両者が一致した場合に最大となった。以上はパターの平均輝度が  $25.6 \text{ cd/m}^2$  でそのコントラストが0.99という条件での結果であるが、平均輝度が10000 td (約3200  $\text{cd/m}^2$ ) でコントラストが0.95以上という刺激条件でも同様の結果が報告されている (Burton, Naghshineh, & Ruddock, 1977)。これらの結果はよく知られている spatial frequency shift (Blakemore, Nachmias, & Sutton, 1970; Blakemore & Sutton, 1969) と類似している。spatial frequency shift とは、ある空間周波数の格子パターンに長期間順応した後で別のテスト格子パターンを観察すると、テスト格子の空間周波数が順応格子のそれより高い場合には、テスト格子のみかけの空間周波数は物理的な空間周波数より高くなり、逆にテスト格子が順応格子よりも空間周波数が低い場合には、テスト格子の空間周波数は実際よりも低く知覚されるというものである。一般にこの効果が最大となるのは、テスト格子の空間周波数が順応格子のそれよりも約3/4オクターブ高い、もしくは低い場合であるとされている (Blakemore et al., 1970)。この効果は多く空間周波数処理に関する多重チャネルモデルにより説明されている。すなわち、ある空間周波数のパターンに長時間順応すると、そのパターンに対して応答する一群の空間周波数チャネルの感度低下が生じるが、その際、順応刺激の空間周波数に対して最も感度の高い

チャンネルの感度低下が最大となる。従って順応後、順応パターンと空間周波数が幾分異なるテスト格子パターンが提示された場合には、空間周波数チャンネル間の感度分布が変化しているために、テストパタンの見かけの空間周波数と物理的な空間周波数との間に若干のずれが生ずると考えられている (Georgeson, 1979; Olzak & Thomas, 1986)。しかし上述の de Valois (1977) や Burton et al. (1977) の結果を、このような視覚系の空間周波数応答特性の観点から説明することには問題がある。なぜなら、これらの研究では、順応格子とテスト格子は明暗比は異なっているものの、空間周波数は等しいからである。また de Valois (1977) は、単一矩形刺激を用いた場合にも、格子パターンを用いた場合と同様な刺激の見かけの幅の変化が生じることを報告しているが、これもこの説明に対する反証となる。

de Valois (1977) と Burton et al. (1977) は、自分たちの結果を、特定の幅を持つ明暗刺激に対する選択的順応効果の現れと見なした。すなわち、視覚系内には刺激の特定の幅あるいは大きさに選択的に感度の高いメカニズムが二つ存在し、一方はより明るい刺激に、またもう一方はより暗い刺激に対して応答し、かつそれらは互いに独立に機能すると推測したのである。また Georgeson & Reddin (1981) は、順応刺激が格子パタンの場合では、順応刺激がパターンを持たない場合に比べ、順応刺激に順応した後のテスト格子パターンに対するコントラスト感度が低くなることを報告している。この場合、テスト格子と順応格子の暗相の幅が等しければテスト格子の明相の幅が、またテスト格子と順応格子の明相の幅が等しい場合には暗相の幅が、それぞれ順応格子の明相、暗相の幅と等しい場合にコントラスト感度の低下が最大となった。ただし同様な実験を行った Naghshineh & Ruddock (1978) では、テスト格子パタンの暗相の幅に関してはこのような効果は認められず、テスト格子に対するコントラスト感度は順応格子とテスト格子の暗相の幅の違いの影響を受けないという結果となった。この矛盾の原因として、Georgeson & Reddin (1981) は、実験条件の差（彼らの実験では、黄緑色の順応格子の平均輝度が  $6.3 \text{ cd/m}^2$  でコントラストが0.01であるのに対して、Naghshineh & Ruddock (1978) では、平均輝度約  $10000 \text{ cd/m}^2$ 、コントラスト0.98以上の赤色順応格子が用いられていた）や、Naghshineh & Ruddock (1978) では、順応格子のコントラストがきわめて高かったため、残像が生じていた可能性があることを指摘するとともに、特定の幅を持った暗い刺激に選択的に応答するチャンネルは、特定の幅の明るい刺激に選択的に応答するチャンネルよりも、応答の飽和するコントラストが低いという可能性を挙げている。

これらの研究は、オン経路とオフ経路とが時間的領域のみならず空間的次元においても相補性を有することを強く示唆するものではあるが、注意すべき点もある。それは格子パターンは空間的な繰り返しパターンであり、そのような複雑な刺激に対しては、オン経路とオフ経路の活性化が空間的に交互に生ずると考えられるため、格子パターンはこれら二つのチャンネルの応答を分離する刺激とはいえない、言いかえれば、両経路が格子パタンの明相と暗相とに対

して別々にかつ独立的に応答するということを主張するにはやや問題があるということである。もっとも de Valois (1977) は、単一矩形刺激を用いた場合にも格子パタンの場合と同様に順応により見かけの幅の変化が生じるとの報告も行っている。非周期的刺激に対して、オン経路とオフ経路とが空間的に非対称性を有することを示唆する現象については次節で述べる。

### (9) 知覚野の大きさ

(6) で取り上げた Broca-Sulzer 現象は、輝度一定の刺激の見かけの明るさは刺激の持続時間の関数として変化し、刺激の持続時間が約 50–100 ms の場合に最大となるというものであったが、これと類似した明るさの増強現象は刺激の大きさの変化に対しても観察される。すなわち、ディスク状の刺激の直径が増加すると、明るさははじめ増大し、あるところ（中心窩では視角にして数分程度）で極大を迎えた後下降に転じ、やがて一定水準となる (Drum, 1984; Higgins & Knoblauch, 1977; Higgins & Rinalducci, 1975a, 1975b; 三宅・内山, 1980)。このような明るさの変化は spatial Broca-Sulzer 現象と呼ばれる<sup>3)</sup>。減分刺激の見かけの暗さが刺激径の増加に伴い同様の変化を示すことも見出されている (Björklund & Magnussen, 1979)。この現象に固有の名称は付与されていないが、ここでは spatial darkness Broca-Sulzer 現象と呼んでおくことにする。見かけの明るさ・暗さが最大となる刺激の直径は同心円的受容野の中心部の直径に対応すると考えられ、また見かけの明るさ・暗さが刺激の直径から独立する最小の直径は、中心部と周辺部の両方を含んだ受容野全体の直径に対応すると推測される。なお本節で受容野という場合、特に断りのない限り網膜神経節細胞のものを指す。

心理物理学的に受容野の大きさを推定する方法は、この spatial (darkness) Broca-Sulzer 現象を利用した方法以外にもいくつかある。例えば、ディスク刺激に対する空間的加重を調べる方法である (Barlow, 1958; Glezer, 1965)。この方法では、刺激に対する閾値を測定し、完全加重が成立する限界の刺激の直径が受容野中心部の直径に対応すると考える。また Hermann 格子 (Hermann, 1870) を用いた方法もある (Baumgartner, 1960; Kornhuber & Spillmann, 1964; Sindermann & Pieper, 1965; Spillmann, 1971, 1994)。Hermann 格子とは、白地に黒い正方形を互いに少し離して碁盤の目状に配列した図形、あるいは黒い地の上に白い正方形を同様に配列した図形をいう。このパターンでは、線分の交差する部分に、線分が白ければ暗いスポットが、また線分が黒ければ明るいスポットが容易に知覚される。またパターンを注意深く観察すると、交差部以外でも線分の明るさは不均一であり、白線分の中央領域

3) Berman & Stewart (1978, 1979) は、Broca-Sulzer 現象と spatial Broca-Sulzer 現象の両者を統一的に説明する数理モデルを提出している。

は線分中の他の領域よりも暗く、また黒線分の中央領域はその周囲に比べ明るいことがわかる。Baumgartner (1960) 以来、この錯視的現象に対しては、Hermann 格子の線分の像と同心円的受容野との網膜上での位置関係に基づく説明がなされてきた。すなわち、この明るさの錯視が観察され、かつ線分が白い場合には、受容野中心部がその線分の網膜像の中央部と重なるオン中心型ニューロンは、受容野中心部が白線の網膜像の中心からずれているオン中心型ニューロンに比べ、拮抗的周辺部からの抑制効果が強いいため、前者は後者よりも興奮が弱まると推測される。また線分が黒い場合には、オフ中心型ニューロンに関して同様の考察が可能である。Baumgartner & Hakas (1962) は、ネコの視覚系の種々の段階のニューロンの応答について、この推測を支持する知見を得ている。Hermann 格子に対しては、格子の線分の幅が受容野中心部の直径と一致した場合に明るさ・暗さの錯視量が最大となると考えられている。

空間的 2 刺激光法とも呼ぶべき方法も報告されている (Fiorentini, 1972; Fiorentini, Bayly, & Maffei, 1972; Fiorentini & Maffei, 1968, 1970; Rentschler & Fiorentini, 1974)。これは二つの刺激（多くは線分だが、ディスク刺激やリング状刺激が用いられる場合もある）の空間的距離の関数としての閾値の変化を調べるという方法である。この場合、通常二つの刺激の空間的距離が増加するにつれ閾値は最初上昇し、最大値に達した後下降し、やがて一定となる。これを閾値の逆数の変化として表示したグラフは、受容野の感度分布を示すものと見なされる。

また Westheimer 関数、あるいは spatial sensitization function といった名称で呼ばれる増分閾の変化から受容野の大きさを推定しようという試みもある (Enoch, Sunga, & Bachmann, 1970a, 1970b; Ransom-Hogg & Spillmann, 1980; Saunders, 1974; Tulunay-Keeseey & Jones, 1977; Westheimer, 1965, 1967, 1970)。このパラダイムでは、円形あるいは矩形の背景の中央部に提示されたテスト光に対する閾値が測定される。通常、閾値は背景の直径あるいは幅が増加するにつれはじめ上昇し、最大値を迎えた後下降し、ついには一定レベルに達するという変化を示す。テスト光の閾値のこのような変化は次のように理解されている。すなわち、背景が大きくなると、はじめは受容野中心部への刺激効果が増加し、そのため増分閾は上昇を示す。しかし背景がさらに大きくなり、受容野中心部と周辺部との境界を越えると、抑制応答が生じ始め、ニューロンの応答は減少に転じ、増分閾が低下する。増分閾が一定水準となるのは、背景が受容野の抑制周辺部の直径以上の大きさとなった場合である。

これらの心理物理学的手法を用いた研究では、偏心度が増すにつれて受容野の直径が増大すること、また網膜の順応水準が上昇するにつれ受容野中心部が縮小することを示唆する結果も得られており (de Buf, 1992; Enoch, et al., 1970a; Glezer, 1965; Higgins & Rinalducci, 1975a; Westheimer, 1967), それに対応するような神経生理学的知見も報告されている (de



Monasterio & Gouras, 1975; Fischer & May, 1970; Peichl & Wässle, 1979)。しかし心理物理学的研究では、視覚系の特定のレベルの単一ニューロンの応答について調べているのではなく、視覚系の最終的な出力を指標としているのであるから、心理物理学的方法によって推定された受容野が、単一ニューロンから記録された応答に基づいて明らかにされた神経生理学的な受容野と同一のものであると即断するのは単純に過ぎるといわざるを得ない。また実際の神経生理学的な受容野は、幾何学的同心円とはかなり異なる形状をしている場合があり、さらに受容野同士多少なりとも互いに空間的な重なりをもっていることも知られている。この意味で、Jung (1973), Ransom-Hogg & Spillmann (1980), Spillmann, Ransom-Hogg, & Oehler (1987)などは、心理物理学的に推定された受容野を知覚野 (perceptive field) と呼ぶことを提案している。これは神経生理学的な受容野 (receptive field) の心理物理学的対応物ということになる。しかし一方で、心理物理学的手法により求められた知覚野の中心領域と、単一ニューロンの神経生理学的受容野の中心領域とで直径が一致するという結果も報告されており (乾・三村・可児, 1982), またサル知覚野の直径は解剖学的に明らかにされた網膜神経節細胞の樹状突起の大きさ (Perry, Oehler, & Cowey, 1984) とよく一致し (ただし Wässle et al. (1983) は、ネコの網膜神経細胞の受容野は樹状突起の広がりよりも若干大きいことを見出している), また Westheimer 関数に基づいて決定されたヒトの知覚野の直径とサルの受容野のそれとはほぼ等しいことも示されており (Fiorentini et al., 1990; Spillmann et al., 1987), 知覚野と受容野との間には密接な関係が存在することが推測される。ただ知覚野の直径、特に知覚野全体の直径の値は、心理物理学的研究のデータからは読み取りにくい場合があり、また知覚野にしる受容野にしる、その推定された大きさが研究間で大きく異なっている場合も時にみられる。例えば Fiorentini et al. (1990) は、spatial Broca-Sulzer 現象のグラフから推定された知覚野の直径は、ヒトやサルにおいて Hermann 格子や Westheimer 関数を用いて求められた知覚野の直径と一致を示すと述べているが、Higgins & Rinalducci (1975b) は、同一刺激条件下で求められた spatial Broca-Sulzer 現象のグラフから推定される知覚野径と、Westheimer 関数に基づいて推定されたそれとでは、後者の方がより大きいことを示した。この知覚野径の不一致の原因の一部は、spatial Broca-Sulzer 現象を用いた実験では刺激の見かけの明るさを指標としているのに対し、Westheimer 関数を求めた実験では閾値を指標としていることに求められるかもしれない。すなわち、前者のタイプの実験により得られたデータが閾上レベルの刺激の処理を行う知覚野の直径を示すのに対して、後者のタイプの実験では、閾レベルでの刺激の検出を行う場合の機能的単位としての知覚野の大きさがとらえられるのかもしれない。

知覚野の研究は主としてオン中心型の知覚野について行われており、オフ中心型知覚野の大きさに関する研究は少ない。Fiorentini et al. (1990) は、Higgins & Rinalducci (1975a)

と Björklund & Magnussen (1979) のデータから、spatial Broca-Sulzer 現象で刺激の見かけの明るさが最大となる場合の刺激径と、spatial darkness Broca-Sulzer 現象での見かけの暗さが最大となる刺激径とは一致せず、後者の方がより大きいことを指摘している。刺激の見かけの明るさ・暗さが最大となる場合の刺激の大きさが受容野の中心部の大きさと密接に関連しているのならば、Fiorentini et al. (1990) の指摘は、オン中心型ニューロンの受容野の中心部はオフ中心型細胞の受容野の中心部よりも小さいことを示唆するものといえる。この Fiorentini et al. (1990) の考察は、独立に行われ、また実験条件も異なる 2 つの研究のデータを比較したものであったが、その後 de Buf (1992) は、同一条件下（被験者が共通かどうかは不明である）で測定された spatial Broca-Sulzer 現象のピーク刺激径と spatial darkness Broca-Sulzer 現象でのそれとでは、やはり後者の方が大きくなることを示している。

また、知覚野を直接扱ってはいない研究においても、知覚野の大きさに関する上記の Fiorentini et al. (1990) の考察と同様の考察を可能とする知見がいくつか報告されている。例えばマッハバンドの研究を行った Remole (1977) は、空間的に急激な輝度勾配を持つパタンでは、 $10 \text{ cd/m}^2$  といった中程度の輝度水準では明るい帯よりも暗い帯の方が広く見えるが、輝度の増加に伴う帯の幅の減少の割合は、暗い帯よりも明るい帯の方でより大きいことを見出している。また Tyler, Chan, & Liu (1992) は、正の方向（増分方向）にコントラストのバイアスのかかったガボールパッチに対する検出閾は、 $1-3 \text{ c/deg}$  付近で、負の方向（減分方向）にバイアスのかかったガボールパッチに対する検出閾より低くなることを見出している。また小保内 (1955) によれば、H. Aubert により、黒い背景上の白点の大きさの絶対閾は、白背景上の黒点の大きさの絶対閾より低いことが報告されているという。また白い背景上の黒い正方形と黒い背景上の白い正方形とでは、両者の物理的な大きさが等しくとも後者の方が大きく見えるという現象は、古く Helmholtz (1896) によって光滲現象として定性的な記述がなされ、その後 Gelb & Wilson (1983), van Erning, Gerrits, & Eijkman (1988), Weale (1975) 等により定量的研究が行われ、また van Erning et al. (1988) によってオン中心型、及びオフ中心型受容野の中心部の直径の違いに基づいて説明できることが示された。しかし、Sinai, Essock, & McCarley (1999) は、同一条件の下で同一の被験者から得られた Westheimer 関数がピークとなる刺激径は、刺激のコントラスト極性の影響を受けないと報告しており、上記の諸研究の結果との間に矛盾がみられる。しかし Sinai et al. (1999) が閾値を指標としているのに対して、上記の諸研究のほとんどでは閾上レベルでの測度を指標としている点は注意を要する。また閾値を測度とした H. Aubert の報告は、あまりに古く、また実験条件に関しても不明な点が多いという問題がある。さらに Tyler et al. (1992) の研究は、特定の方角を有するパタンを刺激として用いているため、空間的に様な輝度分布を持つディスク刺激を用いている他の研究とは区別して扱うべきかもしれない。なぜなら、Tyler

et al. (1992) が扱っている知覚野が皮質の受容野と密接な関連を有すると考えられるものであるのに対して、他の研究で扱われている知覚野は、視覚系のより低次のレベル、恐らくは網膜神経節細胞の受容野との関連性が強い可能性があるからである。これらのことを考えると、少なくともディスク光を用い、心理物理学的研究法によって推定された閾上での知覚野の大きさに関しては、オン経路とオフ経路とは対称ではなく、オフ経路の知覚野の方がより大きい、閾レベルではオン経路の知覚野とオフ経路の知覚野の大きさには目立った差がないと考えてよいように思われる。

神経生理学的研究では、ネコの網膜神経節細胞について、オン中心型ニューロンの受容野の中心部の直径はオフ中心型ニューロンの受容野中心部の直径より小さいという知見が得られている一方 (Enroth-Cugell & Robson, 1966; Fischer & May, 1970; Hammond, 1974; Wiesel, 1960), 両者の間に差を認めていない研究も少なくない (Famiglietti et al., 1977; Famiglietti & Kolb, 1976; Peichl & Wässle, 1981; Rodieck, Binmoeller, & Dineen, 1985; Wässle et al., 1981, 1983)。また Zemon, Gordon, & Welch (1988) によって記録された Hermann 格子状のパタンに対するヒトの VEP のデータからは、オン中心型細胞の受容野中心部の方が大きいという結論が導けるなど、この問題に関する神経生理学的知見の間には矛盾が多い。

#### (10) 運動視

Wehrhahn & Rappf (1992) は、 $0.4' \times 20'$  の 2 本の線分間の距離が、線分の提示時間差の閾数としての  $\beta$ -運動の知覚閾の変化に及ぼす影響について調べ、刺激の輝度変化方向が異なると運動閾も異なることを見出した。すなわち、線分が輝度増分の場合には、閾値は線分間距離が  $2'-7'$  の間で低くなり、線分が輝度減分の場合には、閾値は  $3'$  付近でのみ低下を示し、さらに  $3'-4'$  以上では減分線分を用いた場合の閾値が増分線分を用いた場合の閾値よりも高くなった。彼らはこの結果に基づき、オン経路とオフ経路とは運動の知覚に関してそれぞれ別な情報を伝達・処理しているという推測を行った。同様の考察は Shechter & Hochstein (1990) によってもなされているが、彼らの実験では、運動知覚メカニズムがオン・オフ両経路からの情報を統合していることを示唆する結果も同時に得られており、運動の知覚に関してオン経路とオフ経路の間に相互作用が存在することが示唆される。また Anstis & Mather (1985) は、輝度変化方向の異なる二つの刺激の間でしばしば仮現運動が生じることを見出しており、この結果もオン経路とオフ経路の間の相互作用の存在を示唆するものと考えることができる。もっとも、コントラスト極性の異なる刺激間での仮現運動は何も新しい現象ではなく、例えば  $\varepsilon$ -運動などは古くから知られている。 $\varepsilon$ -運動とは、 $\beta$ -運動を生じさせる刺激条件のもとで、一方は黒地に白、他方は白地に黒という二つの刺激を継時的に提示した場

合に観察される、黒から白、あるいは白から黒への質的变化を伴う  $\beta$ -運動様の運動を指す (Pelzer, 1972)。

これらの研究では実験条件も互いに大きく異なっており、また必ずしも同じ運動知覚メカニズムの働きを扱っているとは限らない。さらに、データを詳細に検討すると、刺激の空間的な距離がいわゆる **short-range** の仮現運動を生起させるような範囲、あるいはそれに近い範囲にある場合には、二つの刺激の輝度変化方向が等しい場合の方がそうでない場合に比べ、格段に運動知覚の成績が高くなっていることが判明する。このことを考えると、少なくとも刺激の空間的な距離が短い場合には、輝度増分と輝度減分に対する応答の間に相互作用は存在するものの、運動知覚メカニズムは刺激の輝度変化方向に関する情報をかなりの程度独立的に利用しているという推測が可能となるかもしれない。

運動視におけるオン経路とオフ経路間での応答の相互作用の存在は、仮現運動だけでなく実運動においても確かめられている。Edwards & Badcock (1994) は、ランダムに運動する多くのドットの中で少数のドットのみが同一方向に運動し、それが大域的運動 (**global motion**) の知覚を生じさせる場合、その大域的運動の印象が損なわれる程度は、同一方向に運動するドット群と同じコントラスト極性のランダムに運動するドットを付加した場合と、コントラスト極性が逆でランダムに運動するドットを同数付加した場合とでほぼ等しいことを見出した。大域的運動の知覚がドットのコントラスト極性による影響を受けるという結果は Poom & Börjesson (2005) によっても報告されている。これらの結果は大域的運動の知覚において輝度増分と輝度減分とが独立して処理されるとする考えによっては説明できない。Edwards & Badcock (1994) はまた、コントラスト極性が互いに異なるドットの運動方向が等しい場合、大域的運動の知覚に対して、それらの間で閾下加重という形でのオン経路とオフ経路との相互作用の証拠が認められることも報告している。ただし、大域的運動を処理するメカニズムより前に位置する、運動するドットの検出を行う過程までは、輝度増分と輝度減分との処理はかなりの程度独立して行われることが明らかとなっている (Croner & Albright, 1997)。これは、運動情報処理の初期段階ではコントラスト極性の異なる刺激の処理が別々に行われるという上記の仮現運動の研究での知見 (Shechter & Hochstein, 1990; Wehrhahn & Rapp, 1992) と合致する。van der Smagt & van de Grind (1999) と van der Smagt, Breijl, & van de Grind (2000) は、視野内の局所的運動情報が統合される段階では、輝度増分と輝度減分に関する情報の一部は別々に保持され、一部は相互作用することを確認しているが、この結果は、運動情報の処理においてオン経路とオフ経路の間に相互作用が生起する視覚系内の位置について大きな示唆を与えるものである。なお Engelhaaf & Borst (1992) はハエの皮質の方向選択性を持つニューロンの応答を調べ、運動検出メカニズムにおいてはオン経路とオフ経路の機能的独立性は保たれず、運動の検出に際しては刺激の輝度

変化方向の情報は用いられないと報告している。

運動視に関する研究では、この他、鋸歯状波状の輝度分布を持つ格子パターンを順応刺激として用い、(7)で述べた明所視での鋸歯状波フリッカーによる残効と同様の運動残効が存在することを報告した Mather, Moulden, & O'Halloran (1991) の実験などがある。

### (11) その他の現象

オン経路とオフ経路とが視覚系の中で異なる機能を担っていることを示す研究としては、以上のものの他に、時間的次元を扱ったものでは、例えば刺激の輝度の増加あるいは減少を感知するのに必要な時間は、多発硬化症によって互いに異なる変化を示すという研究 (Regan, Milner, & Heron, 1976) などがある。また Hamada (1985) と Moulden & Kingdom (1990) は、 Craik-O'Brien 効果における明るさ・暗さの錯視量は、暗いエッジによるものの方が明るいエッジによるものよりも多いことを見出しているが、これは時間領域での Broca-Sulzer 現象や Brücke-Bartley 効果と類似した現象である。Moulden & Kingdom (1990) は、この明るさと暗さの錯視量における非対称性は、オフ中心型ニューロンの受容野がオン中心型ニューロンの受容野より大きいために生ずると推測したが、その考えは後に Kingdom (1996) 自身により否定された。

空間的次元に関しては、例えば立体視のメカニズムの最初の段階、すなわち右眼と左眼からの入力が初めて結合する皮質の領域まで明暗情報は独立的に用いられるとする知見がある (Parker & Harris, 1993; Haris & Parker, 1995)。また Hong & Shevell (2004) は、輝度増分と輝度減分とでは明るさ誘導の及ぶ空間的範囲が異なることを見出し、この結果は中心部一周辺部という拮抗構造を持つ受容野を考えるモデルでは説明できないことを示した。また Shechter & Hochstein (1990) や Zemon et al. (1988) は、脳性麻痺の子供のうちには、白地に黒で描かれた多くの図形のうち特定のものを選択する課題や、白い紙に黒い鉛筆で絵を描くといった課題に対する成績が、黒地に白で描かれた図形のうちの一つを選択したり、黒紙に白い線で絵を描く等の課題に対する成績に比べ低下する者がいるという結果 (Marozas & May, 1985; May, 1978; Uhlin & Dickson, 1970) を、オフ経路の機能が選択的に障害を受けたことによるものではないかと考えているが、これはやや飛躍しすぎの感がないでもない。

### 引用文献

- Adrian, E. D., & Matthews, R. (1927a). The action of light on the eye. Part I. The discharge of impulses in the optic nerve and its relation to the electric changes in the retina. *Journal of Physiology*, **63**, 378-414.
- Adrian, E. D., & Matthews, R. (1927b). The action of light on the eye. Part II. The processes involved in retinal excitation. *Journal of Physiology*, **64**, 279-301.
- Adrian, E. D., & Matthews, R. (1928). The action of light on the eye. Part III. The interaction of retinal neu-

- rones. *Journal of Physiology*, **65**, 273–298.
- Aguilar, M., & Stiles, W. S. (1954). Saturation of the rod mechanism of the retina at high level of stimulation. *Optica Acta*, **1**, 59–65.
- Anstis, S. (1986). Recovering motion information from luminance. *Vision Research*, **26**, 147–160.
- Anstis, S. M. (1967). Visual adaptation to gradual change of intensity. *Science*, **155**, 710–711.
- Anstis, S. M. (1979). Interactions between simultaneous contrast adaptation to gradual change of luminance. *Perception*, **8**, 487–495.
- Anstis, S. M., & Harris, J. (1987). Magnification factor for adaptation of a visual transient mechanism. *Journal of the Optical Society of America, Series A*, **4**, 1688–1699.
- Anstis, S. M., & Mather, G. (1985). Effects of luminance and contrast on direction of ambiguous apparent motion. *Perception*, **14**, 167–179.
- Arkin, M. S., & Miller, R. F. (1987). Subtle actions of 2-amino-4-phosphonobutyrate (APB) on the off-pathway in the mudpuppy retina. *Brain Research*, **426**, 142–148.
- Arnold, K., & Anstis, S. M. (1993). Properties of the visual channels that underlie adaptation to gradual change of luminance. *Vision Research*, **33**, 47–54.
- Aubert, H. (1865). *Physiologie der Netzhaut*. Breslau: Morgenstern.
- Barlow, H. B. (1958). Temporal and spatial summation in human vision at different background intensities. *Journal of Physiology*, **141**, 337–350.
- Bartlett, N. R., Sticht, T. G., & Pease, V. P. (1968). Effects of wavelength and retinal locus on the reaction time to onset and offset stimulation. *Journal of Experimental Psychology*, **78**, 699–701.
- Bartley, S. H. (1938). Subjective brightness in relation to flash rate and light-dark ratio. *Journal of Experimental Psychology*, **23**, 313–319.
- Baumgartner, G. (1960). Indirekte Größenbestimmung der rezeptiven Felder der Retina beim Menschen mittels der Hermannschen Gittertäuschung. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **272**, 21–22.
- Baumgartner, G., & Hakas, P. (1962). Die Neurophysiologie des simultanen Helligkeitskontrastes. Reziproke Reaktionen antagonistischer Neuronengruppen des visuellen Systems. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **274**, 489–510.
- Bergson, H. (1889). *Essai sur les données immédiates de la conscience*. Paris: Presses Universitaires de France.
- (服部 紀 (訳) (1937). 時間と自由 岩波書店)
- Berman, S. M., & Stewart, A. L. (1978). Laterally induced impedance effects in vision. *Journal of Mathematical Psychology*, **18**, 73–99.
- Berman, S. M., & Stewart, A. L. (1979). A unified model for the combined temporal and spatial Broca-Sulzer effect. *Biological Cybernetics*, **34**, 171–179.
- Bidwell, S. (1894). On the recurrent images following visual impressions. *Proceedings of the Royal Society of London*, **56**, 132–145.
- Björklund, R. A., & Magnussen, S. (1979). Decrement versions of the Broca-Sulzer effect and its spatial analogue. *Vision Research*, **19**, 155–157.
- Blakemore, C., Nachmias, J., & Sutton, P. (1970). The perceived spatial frequency shift: evidence for frequency-selective neurones in the human brain. *Journal of Physiology*, **210**, 727–750.
- Blakemore, C., & Sutton, P. (1969). Size adaptation: a new aftereffect. *Science*, **166**, 245–247.
- Blanc-Garin, J. (1972). Caractéristiques de la sommation temporelle pour deux dimensions sensorielles visuelles (intensité et netteté). *L'Année Psychologique*, **72**, 283–300.
- Bonaventure, N., Kim, M. S., Jardon, B., & Yücel, H. (1992). Pharmacological study of the chicken's monocular optokinetic nystagmus: involvement of the ON retinal channel evidenced by the glutamatergic separation of ON and OFF pathways. *Vision Research*, **32**, 601–609.
- Bowling, D. B., & Wieniawa-Narkiewicz, E. (1986). The distribution of on- and off-centre X- and Y-like cells in the A layers of the cat's lateral geniculate nucleus. *Journal of Physiology*, **375**, 561–572.
- Boynton, R. M., & Siegfried, J. B. (1962). Psychophysical estimates of on-responses to brief light flashes.

- Journal of the Optical Society of America*, **52**, 720–721.
- Briggs, G. G., & Kinsbourne, M. (1972). Visual persistence as measured by reaction time. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **24**, 318–325.
- Broca, A., & Sulzer, D. (1902). La sensation lumineuse en fonction du temps. *Journal de Physiologie et de Pathologie Générale*, **4**, 632–640.
- Brücke, E. (1864). Über den Nutzeffect intermittirender Netzhautreizungen. *Wiener Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, **49**, II Abtheilung, 128–153.
- Burton, G. J., Naghshineh, S., & Ruddock, K. H. (1977). Processing by the human visual system of the light and dark contrast components of the retinal image. *Biological Cybernetics*, **27**, 189–197.
- Casagrande, V. A., & Norton, T. T. (1991). Lateral geniculate nucleus: a review of its physiology and function. In A. G. Leventhal (Ed.), *Vision and visual dysfunction. Volume 4. The neural basis of visual function* (pp. 41–84). London: Macmillan Press.
- Cavanagh, P., & Anstis, S. M. (1986). Brightness shift in drifting ramp gratings isolates a transient mechanism. *Vision Research*, **26**, 899–908.
- Cogan, A. I. (1989). Anatomy of a flash. 1. Two-peak masking and a temporal filling-in. *Perception*, **18**, 243–256.
- Conway, J. L., & Schiller, P. H. (1983). Laminar organization of tree shrew dorsal lateral geniculate nucleus. *Journal of Neurophysiology*, **50**, 1330–1342.
- Crawford, B. H. (1947). Visual adaptation in relation to brief conditioning stimuli. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **134**, 283–302.
- Croner, L. J., & Albright, T. D. (1997). Image segmentation enhances discrimination of motion in visual noise. *Vision Research*, **37**, 1415–1427.
- Dachex, R. F., & Raviola, E. (1986). The rod pathway in the rabbit retina: a depolarizing bipolar rod amacrine cell. *Journal of Neuroscience*, **6**, 331–345.
- de Buf, J. M. H. (1992). Brightness versus apparent contrast 1: incremental and decremental disks with varying diameter. *Spatial Vision*, **6**, 159–182.
- de Monasterio, F. M., & Gouras, P. (1975). Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina. *Journal of Physiology*, **251**, 167–195.
- de Valois, K. K. (1977). Independence of black and white: phase-specific adaptation. *Vision Research*, **17**, 209–215.
- 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.
- DeMarco, P. J. Jr., Billotta, J., & Powers, M. K. (1991). DL-2-Amino-4-phosphonobutyric acid does not eliminate “ON” responses in the visual system of goldfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **88**, 3787–3791.
- DeMarco, P. J. Jr., & Powers, M. K. (1994). APB alters photopic spectral sensitivity of the goldfish retina. *Vision Research*, **34**, 1–9.
- Dolan, R. P., & Schiller, P. H. (1989). Evidence for only depolarizing rod bipolar cells in the primate retina. *Visual Neuroscience*, **2**, 421–424.
- Dolan, R. P., & Schiller, P. H. (1994). Effects of ON channel blockade with 2-amino-4-phosphonobutyrate (APB) on brightness and contrast perception in monkeys. *Visual Neuroscience*, **11**, 23–32.
- Drum, B. (1984). Flicker and suprathreshold spatial summation: evidence for a two-channel model of achromatic brightness. *Perception & Psychophysics*, **36**, 245–250.
- Edwards, M., & Badcock, D. R. (1994). Global motion perception: interaction of the ON and OFF pathways. *Vision Research*, **34**, 2849–2858.
- Engelhaaf, M., & Borst, A. (1992). Are there separate ON and OFF channels in fly motion vision? *Visual Neuroscience*, **8**, 151–164.
- Enoch, J. M., Sunga, R. N., & Bachmann, E. (1970a). Static perimetric technique believed to test receptive field properties. I. Extension of Westheimer’s experiments on spatial interaction. *American Journal of*

- Ophthalmology*, **70**, 113–126.
- Enoch, J. M., Sunga, R. N., & Bachmann, E. (1970b). Static perimetric technique believed to test receptive field properties. II. Adaptation of the method to the quantitative perimeter. *American Journal of Ophthalmology*, **70**, 126–137.
- Enroth-Cugell, C., & Robson, J. G. (1966). The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *Journal of Physiology*, **187**, 517–552.
- Famiglietti, E. V. Jr., Kaneko, A., & Tachibana, M. (1977). Neuronal architecture of on and off pathways to ganglion cells in carp retina. *Science*, **198**, 1267–1269.
- Famiglietti, E. V. Jr., & Kolb, H. (1976). Structural basis for ON- and OFF-center responses in retinal ganglion cells. *Science*, **194**, 193–195.
- Fiorentini, A. (1972). Mach band phenomena. In D. Jameson, & L. M. Hurvich (Eds.), *Handbook of sensory physiology, Volume VII/4. Visual psychophysics* (pp. 188–201). New York: Springer.
- 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.
- Fiorentini, A., Bayly, E. J., & Maffei, L. (1972). Peripheral and central contributions to psychophysical spatial interactions. *Vision Research*, **12**, 253–259.
- Fiorentini, A., & Maffei, L. (1968). Perceptual correlates of inhibitory and facilitatory spatial interactions in the visual system. *Vision Research*, **8**, 1195–1203.
- Fiorentini, A., & Maffei, L. (1970). Transfer characteristics of excitation and inhibition in the human visual system. *Journal of Neurophysiology*, **33**, 285–292.
- Fischer, B., & May, H. U. (1970). Invarianzen in der Katzenretina: gesetzmäßige Beziehungen zwischen Empfindlichkeit, Größe und Lage rezeptiver Felder von Ganglienzellen. *Experimental Brain Research*, **11**, 448–464.
- 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.
- Fukada, Y., Motokawa, K., Norton, A. C., & Tasaki, K. (1966). Functional significance of conduction velocity in the transfer of flicker information in the optic nerve of the cat. *Journal of Neurophysiology*, **29**, 698–714.
- Gelb, D. J., & Wilson, H. R. (1983). Shifts in perceived size as a function of contrast and temporal modulation. *Vision Research*, **23**, 71–82.
- Georgeson, M. (1979). Spatial Fourier analysis and human vision. In N. S. Sutherland (Ed.), *Tutorial essays in psychology: a guide to recent advances. Volume 2* (pp. 39–88). New Jersey: Lawrence Erlbaum.
- Georgeson, M., & Reddin, S. K. (1981). Adaptation to gratings: equal spatial selectivity for light and dark bar width variation. *Vision Research*, **21**, 419–421.
- Gernandt, B., & Granit, R. (1947). Single fibre analysis of inhibition and the polarity of the retinal elements. *Journal of Neurophysiology*, **10**, 295–301.
- Glezer, V. D. (1965). The receptive fields of the retina. *Vision Research*, **5**, 497–525.
- Goldstone, S. (1968). Reaction time to onset and termination of lights and sounds. *Perceptual and Motor Skills*, **27**, 1023–1029.
- Granit, R. (1946). The distribution of excitation and inhibition in single-fibre responses from a polarized retina. *Journal of Physiology*, **105**, 45–53.
- Gurevich, L., & Slaughter, M. M. (1993). Comparison of the waveforms of the ON bipolar neuron and the b-wave of the electroretinogram. *Vision Research*, **33**, 2431–2435.
- Hamada, J. (1985). Asymmetric lightness cancellation in Craik-O'Brien patterns of negative and positive contrast. *Biological Cybernetics*, **52**, 117–122.
- Hammond, P. (1974). Cat retinal ganglion cells: size and shape of receptive field centres. *Journal of Physiology*, **242**, 99–118.
- Hanitzsch, R., Lichtenberger, T., & Mättig, W.-U. (1996). The influence of MgCl<sub>2</sub> and APB on the light-induced potassium changes and the ERG b-wave of the isolated superfused rat retina. *Vision Research*,



- 36, 499–507.
- Hanley, M., & MacKay, D. M. (1979). Polarity-sensitive perceptual adaptation to temporal sawtooth modulation of luminance. *Experimental Brain Research*, **35**, 37–46.
- Harris, J. M., & Parker, A. J. (1995). Independent neural mechanisms for bright and dark information in binocular stereopsis. *Nature*, **374**, 808–811.
- 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.
- Hartline, H. K. (1940a). The receptive fields of optic nerve fibers. *American Journal of Physiology*, **130**, 690–699.
- Hartline, H. K. (1940b). The effects of spatial summation in the retina on the excitation of the fibers of the optic nerve. *American Journal of Physiology*, **130**, 700–711.
- Hartline, H. K. (1940c). The nerve messages in the fibers of the visual pathway. *Journal of the Optical Society of America*, **30**, 239–247.
- Hartline, H. K., & Graham, C. H. (1932). Nerve impulses from single receptors in the eye. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, **1**, 277–295.
- Hebb, D. O. (1966). *A textbook of psychology*. 2nd ed. Philadelphia: Saunders.
- Helmholtz, H. von (1867). *Handbuch der physiologischen Optik*. Leipzig: Leopold Voss.
- Helmholtz, H. von (1896). *Handbuch der physiologischen Optik*. Zweite Auflage. Leipzig: Leopold Voss.
- Hering, E. (1874). Zur Lehre vom Lichtsinn. Vierte Mittheilung. Über die sogenannte Intensität der Lichtempfindung und über die Empfindung des Schwarzen. *Wiener Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, **69**, III Abtheilung, 85–104.
- Hermann, L. (1870). Eine Erscheinung simultanen Contrastes. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **3**, 13–15.
- Higgins, K. H., & Knoblauch, K. (1977). Spatial Broca-Sulzer effect at brief stimulus durations. *Vision Research*, **17**, 332–334.
- Higgins, K. E., & Rinalducci, E. J. (1975a). Suprathreshold intensity-area relationships: a spatial Broca-Sulzer effect. *Vision Research*, **15**, 129–143.
- Higgins, K. E., & Rinalducci, E. J. (1975b). The spatial Broca-Sulzer and sensitization effects for foveal viewing. *Vision Research*, **15**, 423–425.
- Hood, D. C. (1998). Lower-level visual processing and models of light adaptation. *Annual Review of Psychology*, **49**, 503–535.
- Hong, S. W., & Shevell, S. K. (2004). Brightness induction: unequal spatial integration with increments and decrements. *Visual Neuroscience*, **21**, 353–357.
- Hurvich, L. M., & Jameson, D. (1966). *The perception of brightness and darkness*. Boston: Allyn and Bacon.
- 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.
- 乾 敏郎・三村 治・可児一孝 (1982). 点刺激による空間加重領域ならびに抑制領域の検討 基礎心理学研究, **1**, 77–84.
- Jung, R. (1961a). Neuronal integration in the visual cortex and its significance for visual information. In W. A. Rosenblith (Ed.), *Sensory communication* (pp. 627–674). New York: The M.I.T. Press and John Wiley & Sons.
- Jung, R. (1961b). Korrelationen von Neuronentätigkeit und Sehen. In R. Jung, & H. Kornhuber (Eds.), *Neurophysiologie und Psychophysik der visuellen Systems/ The visual system: neurophysiology and psychophysics* (pp. 410–435). Berlin: Springer.
- Jung, R. (1973). Visual perception and neurophysiology. In R. Jung (Ed.), *Handbook of sensory physiology. Volume VII/3. Central processing of visual information. Part A* (pp. 3–152). New York: Springer.
- Jung, R., Creutzfeldt, O., & Grüsser, O.-J. (1957). Die Mikrophysiologie kortikaler Neurone und ihre Bedeutung für die Sinnes- und Hirnfunktion. *Deutsche Medizinische Wochenschrift*, **82**, 1050–1059.
- Kageyama, G. H., & Wong-Riley, M. T. T. (1984). The histochemical localization of cytochrome oxidase in the retina and lateral geniculate nucleus of the ferret, cat, and monkey, with particular reference to retinal

- mosaics and on/off-center visual channels. *Journal of Neuroscience*, **4**, 2445–2459.
- Kingdom, F. A. A. (1996). Pattern discrimination with increment and decrement Craik-Cornsween-O'Brien stimuli. *Spatial Vision*, **10**, 285–297.
- Knapp, A. G., & Schiller, P. H. (1984). The contribution of ON-bipolar cells to the electroretinogram of rabbits and monkeys. A study using 2-amino-4-phosphonobutyrate (APB). *Vision Research*, **24**, 1841–1846.
- Kornhuber, H. H., & Spillmann, L. (1964). Zur visuellen Feldorganisation beim Menschen: die rezeptiven Felder im peripheren und zentralen Gesichtsfeld bei Simultankontrast, Flimmerfusion, Scheinbewegung und Blickfolgebewegung. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **279**, R5-R6.
- Krauskopf, J. (1980). Discrimination and detection of changes in luminance. *Vision Research*, **20**, 671–677.
- Krauskopf, J. K., & Zaidi, Q. (1986). Induced desensitization. *Vision Research*, **26**, 759–762.
- 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.
- Kuffler, S. W. (1953). Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *Journal of Neurophysiology*, **16**, 37–68.
- Lennie, P. (1980). Parallel visual pathways: a review. *Vision Research*, **20**, 561–594.
- LeVay, S., & McConnell, S. K. (1982). ON and OFF layers in the lateral geniculate nucleus of the mink. *Nature*, **300**, 350–351.
- Levick, W. R. (1973). Maintained discharge in the visual system and its role for information processing. In R. Jung (Ed.), *Handbook of Sensory Physiology. Volume VII/3. Central processing of visual information. Part A* (pp. 575–598). New York: Springer.
- Levine, M. W., & Shefner, J. M. (1977). Variability in ganglion cell firing patterns: implications for separate “ON” and “OFF” processes. *Vision Research*, **17**, 765–776.
- Magnussen, S., & Glad, A. (1975). Brightness and darkness enhancement during flicker: perceptual correlates of neuronal B- and D-systems in human vision. *Experimental Brain Research*, **22**, 399–413.
- Mangel, S. C., & Miller, R. F. (1987). Horizontal cells contribute to the receptive field surround of ganglion cells in the rabbit retina. *Brain Research*, **414**, 182–186.
- Marchiafava P. L., & Weiler, R. (1980). Intracellular analysis and structural correlates of the organization of inputs to ganglion cells in the retina of the turtle. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **208**, 103–113.
- Marozas, D. S., & May, D. C. (1985). Effects of figure-ground reversal on the visual-perceptual and visuo-motor performances of cerebral palsied and normal children. *Perceptual and Motor Skills*, **60**, 591–598.
- Marriott, F. H. C. (1976). The two-colour threshold technique of Stiles. In H. Davson (Ed.), *The eye. 2A. Visual function in man. 2nd ed.* (pp.509–531). New York: Academic Press.
- Maruyama, K., & Takahashi, M. (1977). Wave form of flickering stimulus and visual masking function. *Tohoku Psychologica Folia*, **36**, 120–133.
- Massey, S. C., Redburn, D. A., & Crawford, M. L. J. (1983). The effects of 2-amino-4-phosphonotutyric acid (APB) on the ERG and ganglion cell discharge of the rabbit retina. *Vision Research*, **23**, 1607–1613.
- Mather, G., Moulden, B., & O'Halloran, A. (1991). Polarity specific adaptation to motion in the human visual system. *Vision Research*, **31**, 1013–1019.
- May, D. (1978). The effects of color reversal of figure and ground drawing materials on drawing performance. *Exceptional Children*, **44**, 254–260.
- Merigan, W. H., & Pasternak, T. (1983). APB affects increment and decrement thresholds of macaques. *Investigative Ophthalmology and Visual Neuroscience*, **24**, Supplement (ARVO), 144.
- Miller, R. F., & Slaughter, M. M. (1986). Excitatory amino acid receptors of the retina: diversity of subtypes and conductance mechanisms. *Trends in Neuroscience*, **9**, 211–218.
- 三星宗雄 (1986a). Stiles の  $\pi$  メカニズム：複合システム 心理学評論, **29**, 391–410.
- 三星宗雄 (1986b). 「独立」それとも「相互作用」—— $\pi$  メカニズムの忘れられた問題—— 基礎心理学研究, **5**, 15–25.

- 三星宗雄 (1994). 二色閾法と $\pi$ メカニズム 大山 正・今井省吾・和気典二 (編) 新編感覚・知覚心理学ハンドブック 誠信書房 pp. 385–392.
- 三宅俊治・内山道明 (1980). Spatial Broca-Sulzer 効果について 日本心理学会第44回大会発表論文集, 160.
- Morgan, J., & Thompson, I. D. (1993). The segregation of ON- and OFF-center responses in the lateral geniculate nucleus of normal and monocularly enucleated ferrets. *Visual Neuroscience*, **10**, 303–311.
- Moulden, B., & Kingdom, F. (1990). Light-dark asymmetries in the Craik-Cornsweet-O'Brien illusion and a new model of brightness coding. *Spatial Vision*, **5**, 101–121.
- Müller, F., Wässle, H., & Voigt, T. (1988). Pharmacological modulation of the rod pathway in the cat retina. *Journal of Neurophysiology*, **59**, 1657–1672.
- Naghshineh, S., & Ruddock, K. H. (1978). Properties of length-selective and non-length-selective adaptation mechanisms in human vision. *Biological Cybernetics*, **31**, 37–47.
- Naka, K. -I. (1977). Functional organization of catfish retina. *Journal of Neurophysiology*, **40**, 26–43.
- Nawy, S., & Copenhagen, D. R. (1987). Multiple classes of glutamate receptor on depolarizing bipolar cells in retina. *Nature*, **325**, 56–57.
- Nelson, R., Famiglietti, E. V. Jr., & Kolb, H. (1978). Intracellular staining reveals different levels of stratification for on- and off-center ganglion cells in cat retina. *Journal of Neurophysiology*, **41**, 472–483.
- Nelson, R., & Kolb, H. (1983). Synaptic patterns and response properties of bipolar and ganglion cells in the cat retina. *Vision Research*, **23**, 1183–1195.
- Norton, T. T., Rager, G., & Kretz, R. (1985). ON and OFF regions in layer IV of striate cortex. *Brain Research*, **327**, 319–323.
- 小保内虎夫 (1955). 視知覚 ——感応学説研究—— 中山書店
- 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.
- Pease, V. P., & Sticht, T. G. (1965). Reaction time as a function of onset and offset stimulation of the fovea and periphery. *Perceptual and Motor Skills*, **20**, 549–554.
- Peichl, L., & Wässle, H. (1979). Size, scatter and coverage of ganglion cell receptive field centres in the cat retina. *Journal of Physiology*, **291**, 117–141.
- Peichl, L., & Wässle, H. (1981). Morphological identification of on- and off-centre brisk transient (Y) cells in the cat retina. With an appendix: Neurofibrillar staining of cat retinae. by B. B. Boycott & L. Peichl. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **212**, 139–156.
- Pelzer, K. E. (1972).  $\epsilon$ -movement. In H. J. Eysenck, W. Arnold, & R. Meili (Eds.), *Encyclopedia of psychology. Volume 1* (p. 332). London: Search Press.
- Perry, V. H., Oehler, R., & Cowey, A. (1984). Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. *Neuroscience*, **12**, 1101–1123.
- Perry, V. H., & Silveira, L. C. L. (1988). Functional lamination in the ganglion cell layer of the macaque's retina. *Neuroscience*, **25**, 217–223.
- Poom, L., & Börjesson, E. (2005). Colour, polarity, disparity, and texture contributions to motion segregation. *Perception*, **34**, 1193–1203.
- Pugh, E. N. Jr., & Kirk, D. B. (1986). The  $\pi$  mechanisms of W. S. Stiles: a historical review. *Perception*, **15**, 705–728.
- Purkiss, T. J., Gughes, A., & DeMarco, P. J. Jr. (2001). Processing of scotopic increments and decrements. *Visual Neuroscience*, **18**, 119–125.
- Rains, J. D. (1961). Reaction time to onset and cessation of a visual stimulus. *Psychological Record*, **11**, 265–268.
- Ransom-Hogg, A., & Spillmann, L. (1980). Perceptive field size in fovea and periphery of the light- and dark-adapted retina. *Vision Research*, **20**, 221–228.
- Raviola, E., & Gilula, N. B. (1975). Intramembrane organization of specialized contacts in the outer plexi-

- form layer of the retina. A freeze fracture study in monkeys and rabbits. *Journal of Cell Biology*, **65**, 192–222.
- Regan, D., Milner, B. A., & Heron, J. R. (1976). Delayed visual perception and delayed visual evoked potentials in the spinal form of multiple sclerosis and in retrobulbar neuritis. *Brain*, **99**, 43–66.
- Remole, A. (1977). Brightness enhancement and darkness enhancement at a border. *Vision Research*, **17**, 1095–1100.
- Rentschler, I., & Fiorentini, A. (1974). Meridional anisotropy of psychophysical spatial interactions. *Vision Research*, **14**, 1467–1473.
- Riggs, L. A. (1986). Electroretinography. *Vision Research*, **26**, 1443–1459.
- Rodieck, R. W., Binmoeller, K. F., & Dineen, J. (1985). Parasol and midget ganglion cells of the human retina. *Journal of Comparative Neurology*, **233**, 115–132.
- Roveri, L., DeMarco, P. J. Jr., & Celesia, G. G. (1997). An electrophysiological metric of activity within the ON- and OFF-pathways in humans. *Vision Research*, **37**, 669–674.
- Saito, T. (1987). Physiological and morphological differences between on- and off-center bipolar cells in the vertebrate retina. *Vision Research*, **27**, 135–142.
- Saunders, R. McD. (1974). The contribution of spatial and border interactions to the “Westheimer effect.” *Vision Research*, **14**, 379–381.
- Schiller, P. H. (1982). Central connections of the retinal ON and OFF pathways. *Nature*, **297**, 580–583.
- Schiller, P. H. (1984). The connections of the retinal ON and OFF pathways to the lateral geniculate nucleus of the monkeys. *Vision Research*, **24**, 923–932.
- Schiller, P. H. (1992). The ON and OFF channels of the visual system. *Trends in Neuroscience*, **15**, 86–92.
- Schiller, P. H., & Malpeli, J. G. (1978). Functional specificity of lateral geniculate nucleus laminae of the rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, **41**, 788–797.
- Schiller, P. H., Sandell, J. H., & Maunsell, J. H. R. (1986). Functions of the ON and OFF channels of the visual system. *Nature*, **322**, 824–825.
- Shechter, S., & Hochstein, S. (1990). On and off pathway contributions to apparent motion perception. *Vision Research*, **30**, 1189–1204.
- Short, A. D. (1966). Decremental and incremental visual thresholds. *Journal of Physiology*, **185**, 646–654.
- Sinai, M. J., Essock, E. A., & McCarley, J. S. (1999). Spatial sensitization of increments and decrements: a border-contrast process and a net-excitation process. *Vision Research*, **39**, 1847–1860.
- Sindermann, F., & Pieper, E. (1965). Größenschätzung von fovealen Projektionen receptorer Kontrastfelder (Zentrum und Umfeld) beim Menschen im psychophysischen Versuch. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **283**, R47-R48.
- Slaughter, M. M., & Miller, R. F. (1981). 2-amino-4-phosphonobutyric acid: a new pharmacological tool for retina research. *Science*, **211**, 182–185.
- Spillmann, L. (1971). Foveal receptive fields in the human visual system measured with simultaneous contrast in grids and bars. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **326**, 281–299.
- Spillmann, L. (1994). The Hermann grid illusion: a tool for studying human perceptive field organization. *Perception*, **23**, 691–708.
- Spillmann, L., Ransom-Hogg, A., & Oehler, R. (1987). A comparison of perceptive and receptive fields in man and monkey. *Human Neurobiology*, **6**, 51–62.
- Stell, W. K., Ishida, A. T., & Lightfoot, D. O. (1977). Structural basis for on- and off-center responses in retinal bipolar cells. *Science*, **198**, 1269–1271.
- Stiles, W. S. (1939). The directional sensitivity of the retina and the spectral sensitivities of the rods and cones. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **127**, 64–105.
- Stiles, W. S. (1946). Separation of the ‘blue’ and ‘green’ mechanisms of foveal vision by measurements of increment thresholds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **133**, 418–433.
- Stiles, W. S. (1959). Color vision: the approach through increment-threshold sensitivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **45**, 100–114.

- 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.
- Takiura, T. (1995). Temporal integration characteristics of the human visual system for the suprathreshold flashes: II. Time Thresholds for dark flashes and the estimation of them by visual masking technique. *Tohoku Psychologica Folia*, **54**, 11–21.
- Takiura, T. (1997). Temporal integration characteristics of the human visual system for the suprathreshold flashes: III. Effects of flash duration on the visual responses. *Tohoku Psychologica Folia*, **56**, 22–32.
- 滝浦孝之 (2000). 時間的明るさ増強現象 文化, **63-3・4**, 70–89.
- 滝浦孝之 (2001). 視覚刺激の立ち上がりと立ち下がりに対する単純反応時間 文化, **64-3・4**, 35–46.
- 滝浦孝之 (2005a). 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 人文編, **46-1**, 131–214.
- 滝浦孝之 (2005b). 増分閾と減分閾 人間環境学研究, **4-1**, 81–99.
- 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.
- 田崎京二 (1977). 視覚 応用情報学研究年報, **3**, 49–52.
- Titchener, E. B. (1915). *Experimental psychology. A manual of laboratory practice. Volume II. Quantitative experiments. Part II. Instructor's manual.* New York: Macmillan.
- Tulunay-Keesey, Ü., & Jones, R. M. (1977). Spatial sensitization as a function of delay. *Vision Research*, **17**, 1191–1199.
- Tyler, C. W., Chan, H., & Liu, L. (1992). Different spatial tunings for ON and OFF pathway stimulation. *Ophthalmic & Physiological Optics*, **12**, 233–240.
- Uhlin, D., & Dickson, J. (1970). The effect of figure-ground reversal in the H-T-P drawings of spastic cerebral palsied children. *Journal of Clinical Psychology*, **26**, 87–88.
- van der Smagt, M. J., & van de Grind, W. A. (1999). Integration and segregation of local motion signals: the role of contrast polarity. *Vision Research*, **39**, 811–822.
- van der Smagt, M. J., Breij, E. C. W., & van de Grind, W. A. (2000). Spatial structure, contrast polarity and motion integration. *Vision Research*, **40**, 2037–2045.
- van Erning, L. J. Th. O., Gerrits, H. J. M., & Eijkman, E. G. J. (1988). Apparent size and receptive field properties. *Vision Research*, **28**, 407–418.
- Vicars, W. M., & Lit, A. (1975). Reaction time to incremental and decremental target luminance changes at various photopic background levels. *Vision Research*, **15**, 261–265.
- Wald, G. (1964). The receptors of human color vision. *Science*, **145**, 1007–1017.
- Walker, J. T. (1974). A new rotating gradient disk: brightness, flicker, and brightness aftereffects. *Vision Research*, **14**, 223–228.
- Ward, J. (1905). Is 'black' a sensation? *British Journal of Psychology*, **1**, 407–427.
- Wässle, H., Peichl, L., & Boycott, B. B. (1981). Dendritic territories of cat retinal ganglion cells. *Nature*, **292**, 344–345.
- Wässle, H., Peichl, L., & Boycott, B. B. (1983). A spatial analysis of on- and off-ganglion cells in the cat retina. *Vision Research*, **23**, 1151–1160.
- Wässle, H., Yamashita, M., Greferath, U., Grünert, U., & Müller, F. (1991). The rod bipolar cell of the mammalian retina. *Visual Neuroscience*, **7**, 99–112.
- Weale, R. A. (1975). Apparent size and contrast. *Vision Research*, **15**, 949–955.
- Wehrhahn, C., & Rapf, D. (1992). ON- and OFF-pathways from separate neural substrates for motion perception: psychophysical evidence. *Journal of Neuroscience*, **12**, 2247–2250.
- Weiler, R. (1981). The distribution of center-depolarizing and center-hyperpolarizing bipolar cell ramifications within the inner plexiform layer of the turtle retina. *Journal of Comparative Physiology*, **144**, 459–464.
- Werblin, F. S., & Dowling, J. E. (1969). Organization of the retina of the mudpuppy, *Necturus maculosus*. II. Intracellular recording. *Journal of Neurophysiology*, **32**, 339–355.
- Westheimer, G. (1965). Spatial interaction in the human retina during scotopic vision. *Journal of Physiology*,

- 181**, 881–894.
- Westheimer, G. (1967). Spatial interaction in human cone vision. *Journal of Physiology*, **190**, 139–154.
- Westheimer, G. (1970). Rod-cone independence for sensitizing interaction in the human retina. *Journal of Physiology*, **206**, 109–116.
- Wiesel, T. N. (1960). Receptive field of ganglion cells in the cat's retina. *Journal of Physiology*, **153**, 583–594.
- Zahs, K. R., & Stryker, M. P. (1988). Segregation of ON and OFF afferents to ferret visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, **59**, 1410–1429.
- 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.