

〈研究ノート〉

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——

滝 浦 孝 之

(受付 2005年5月9日)

本稿の目的は、ディスク光に対するマスキングに関する知見を整理し、またマスキング関数を視覚系の神経生理学的な応答の時間的経過の心理物理学の記録とする考えの妥当性について考察することである。

マスキングとは

二つの視覚刺激を時空間的に接近あるいは重畳させて提示すると、一方の刺激の見えがもう一方の刺激によって低下するという現象がみられる場合がある。このような現象をマスキングといい、妨害刺激をマスク刺激（あるいはマスク、マスク、条件光）、マスク刺激によって見えの低下する刺激をテスト刺激（あるいはターゲット、またはプローブ）とそれぞれ呼ぶ。この場合、マスク刺激が提示されなければ、すなわちテスト刺激が単独で提示された場合には、テスト刺激は容易に検出される。またマスキング事態におけるマスク刺激は閾上刺激であるが、この点で、マスキングにおけるテスト刺激に対する抑制は、二つの刺激がともに閾下刺激である2刺激光法事態での抑制（Ikeda, 1965）と区別される。またマスキングの語は、この抑制の効果がほとんど光化学的要因によらず、主として神経レベルでの相互作用によるものと考えられる場合に限って用いられる（Boynton & Kandel, 1957）。

マスキングには、大きく分けて、masking by light と masking by pattern（masking by noise を加える場合もある）とが区別されるが（Felsten & Wasserman, 1980; Kahneman, 1968; Schiller, 1965; Sperling, 1964）, mask-

ing of light と masking of pattern の二つを区別する場合もある (Breitmeyer, 1984)。前者では主としてマスク刺激の種類によって、また後者では主にテスト刺激の形状 (ディスク刺激かパターン刺激か) によって視覚マスキングの分類が試みられているが、実際にはこれらを組み合わせた事態のもとで実験が行われている。例えばパターンマスキングという名で呼ばれているものやメタコントラストは、masking of pattern by pattern ということになろう。これらのうち本稿で扱うのは、主として masking of light by light と分類される、テスト刺激・マスク刺激ともパターンを持たないディスク光の場合のマスキングである。ただし、刺激の空間周波数がマスキング効果に及ぼす影響についてみた研究に関して述べる場合などには、テスト刺激やマスク刺激として格子パターンを用いたマスキングの研究も取り上げることにする。以下マスキングという語を用いる場合には、特に断りのない限り masking of light by light を指す。また以下ではテスト刺激を TS、マスク刺激を MS とそれぞれ略記する。

マスキング研究の概観としては、Breitmeyer (1984) の驚くべき著作の他、Bachmann (1994), Blanc-Garin (1967), Boynton (1961, 1972), Felsten & Wasserman (1980), Fox (1978), Ganz (1975), 御領 (1975a), Haber & Hershenson (1973), Kahneman (1968), 菊地 (1994), Raab (1963) 等がある。

Crawford 型マスキング関数

マスキングには、MS の立ち上がり (輝度増加) に対して生ずるものと、立ち下がり (輝度減少) に対して生ずるものがある。すなわち MS に空間的に重畳して提示された TS に対する増分閾は、MS の立ち上がり時あるいは立ち下がり時付近で急激に上昇し、次いで急激な下降を示す。MS の立ち上がりあるいは立ち下がり と TS の立ち上がりとの提示時間差の関数として TS の増分閾の変化をプロットしたグラフをマスキング関数あるいは増分閾曲線と呼ぶ。従属変数である TS の閾値は、多くの場合対数値

で示される。独立変数である MS と TS の提示時間差は、MS の立ち上がり、または立ち下がり と TS の立ち上がり とが同期する場合に 0 を、TS が MS に先行する場合に負の値を、また逆の場合には正の値をそれぞれ取るよう表記される。

TS が増分 MS に先行して提示された場合、TS を MS に時間的に接近させてゆくと、両者の提示時間差が 100–200 ms 付近でマスクング関数は上昇を始める。この上昇ははじめ緩やかであるが、MS の立ち上がり直前で急激となり、グラフは MS の立ち上がり時あるいはその直後にピークとなる。MS の持続時間がごく短い場合には、マスクング関数のピークは MS の立ち上がりのわずかに前に位置することがある (Sperling, 1965; 滝浦, 1999a)。その後グラフは急激に下降し、提示時間差が 100–200 ms を超えると緩やかに下降し、やがて一定水準に近づく。MS の持続時間がある程度長い場合には、MS の立ち下がりの約 100 ms 前からグラフは再び上昇し始め、MS の立ち下がり時あるいはその直後にピークに達し、その後はじめ急激に、のち緩やかに下降し、一定水準 (MS なしでの TS の閾値のレベル) に達する。このような形状のマスクング関数を初めて明確な形で報告した B. H. Crawford (1947) の名にちなみ、この種のマスクング関数は Crawford 型と呼ばれる。以下でマスクング関数という場合は、全てこの Crawford 型のものを指す。

MS の立ち上がり・立ち下がりに先行して TS の閾値が上昇する現象を逆向マスクングという。なお、逆向マスクングが生ずる直前の提示時間差において、TS の閾値の一時的低下がみられることがある (Boynton & Miller, 1963; Matsumura, 1976a; Sperling, 1965; Takiura, 2002, 2003a)。

マスクング研究の意義

MS の立ち上がり時における TS の閾値の変化は、ヒトや動物の ERG (網膜電図) の b 波 (杆体からの入力を受ける網膜の双極細胞のオン応答: Brown, 1968; Hanitzsch, Lichtenberger & Mättig, 1996; Riggs, 1986; Tian &

Slaughter, 1995) の時間的経過やカプトガニの単一視神経の放電パターンと質的によく似ていることから, H. D. Baker や R. M. Boynton といった研究者は, マスキング関数は視覚系のオン応答の間接的・心理物理学的な記録と見なせると述べている (Baker, 1963; Boynton, 1958; Boynton & Kandel, 1957; Boynton & Siegfried, 1962)。さらに Boynton は, このマスキングのメカニズムに関して, MS の提示により生じた応答の振幅が小さな時間帯では, MS に重畳して提示された TS が検出されるのに必要な TS の強度は低くて済むが, MS に対する応答振幅が大きいところでは, MS に対する応答から TS に対する応答が区別されるためには, TS の強度を上げねばならないので, 結果的に TS に対する閾値は MS に対して生じた応答の経過を時間的になぞった形で変動すると説明している (Boynton & Siegfried, 1962)。またこれらの研究者は, MS の立ち下がりに対するマスキング関数には, 視覚系のオフ応答の時間的経過が反映されていることも示唆している (Baker, 1953, 1963; Baker, Doran, & Miller, 1959; Boynton & Kandel, 1957; Ikeda & Boynton, 1965) が, これは恐らくもっぱら神経生理学的な応答の波形とマスキング関数との形状の類似性に基づいての推測であって, そのメカニズムに関しての理論的考察はほとんどなされてこなかった。しかしここでは, この Baker と Boynton の考えに従い, MS の立ち上がり時と立ち下がり時付近でのマスキング関数のオーバーシュートは, それぞれ視覚系のオン応答とオフ応答とが間接的にとらえられたもの, すなわちそれらの心理物理学的な対応物であると見なす立場をとり, マスキング法という心理物理学的手法により得られたデータに基づいて, 視覚系のニューロンの時間的応答の性質についてかなりの程度考察することが可能であると考えて記述を進める。この考えの妥当性については, 本稿の最後で改めて考察する。

本稿では, MS の立ち上がり時にマスキング関数上に現れたオーバーシュートと立ち下がり時のそれとを, 神経生理学的なオン応答やオフ応答から区別する意味で, それぞれオン効果, オフ効果 (池田, 1975) と呼ぶ

ことにする。なお本稿で用いられるオン応答という語は、オン経路内のニューロンのオン応答を、またオフ応答とはオフ経路内のニューロンのオフ応答をそれぞれ指す。

オン効果に関する他の説明

本稿では、オン効果とオフ効果をそれぞれ神経生理学的なオン応答とオフ応答との間接的な記録と見なす立場をとるが、オン効果に関しては、この説以外に二つばかり説明がなされている。一つは Sperling (1965) による説明である。これは、MS と TS とが同時に提示された場合には、TS の検出に際して時間的な情報が利用できず、空間的なコントラスト情報しか用いることができないために増分閾は上昇するが、時間的な情報が利用できる状態になれば閾値は低下する、という現象がオン効果に他ならないとする考えである。この説は、オン効果を、MS の立ち上がりに対して視覚系内に生ずる応答によるものではなく、MS と TS の SOA (stimulus onset asynchrony: 立ち上がり時間差) が 0 ms 付近とそれ以外の SOA で TS の検出の際の時間的な手がかりが異なることに起因するものとしているところが特徴的である。この考えには、Green (1984) や Kahneman (1968) が好意的であって、Boynton (1972) もこのような考え方も一応可能であると評価している。しかし Geisler (1978) も指摘するように、Sperling 自身、輝度やコントラストの過渡的な変化の検出に関する自らの研究 (Sperling, 1970; Sperling & Sondhi, 1968) の中で、その後はこの説について言及していない。また MS と同じ大きさの pedestal (順応野中の局所的な輝度増分) を TS とともに MS に重ねて提示する刺激事態 (Geisler, 1978) や、MS と TS とが同じ大きさの事態 (Cogan, 1989; Battersby & Wagman, 1962, 1964; Stecher, 1971) では、被験者は TS の検出に際して純粋に時間的な手がかりしか用いることができないにもかかわらず、マスキング関数上に明瞭なオン効果が認められたことから、この説は否定されると言わざるを得ない。さらに Battersby & Wagman (1962) や Takiura (1999b) のグラフ、また

Sperling (1965) 自身のグラフにおいて、オン効果のピークが MS の立ち上がりより時間的に前に位置している場合があるが、これが単なる測定誤差でないとするれば、このことも Sperling の説に対する反証となる。

オン効果に関するもう一つの説は、オン効果は、刺激の立ち上がり直後の、初期明順応メカニズムの活動と関係しているというものである (Geisler, 1978; Graham & Hood, 1992; Hayhoe, 1990; Hayhoe, Benimoff & Hood, 1987; Hood, 1998; Kortum & Geisler, 1995; von Wiegand, Hood & Graham, 1995; Wilson, 1997)。MS が提示されると視細胞の応答が飽和する (Alpern, Rushton & Torii, 1970) ために、それに重畳して提示される TS に対する応答振幅の変化幅が狭くなる。これは応答圧縮と呼ばれ、MS の強度が高いほどその程度は大きくなる (Boynton & Whitten, 1970) が、これは光に対する眼の感度が顕著に低下した状態であり、生体には望ましくない状態であるから、感度を回復させるようなプロセスが機能する必要がある。そしてこの説ではそのような過程として、眼に提示された光刺激の効率を一律に低下させる *multiplicative adaptation* と、定常的あるいはそれに近い信号の強度は低下させるが、過渡的な信号は比較的損わない *subtractive adaptation* を仮定する。従ってこの説に従えば、MS の立ち上がり時には応答圧縮が生ずるため、TS の閾値は急激に上昇するが、その後ある潜時においてこれらの二つの過程が働くようになると、TS の閾値は下降に転じ、やがて一定水準に達すると予測できる。このような TS の閾値の変化がオン効果に他ならない。しかしこの説は、オン効果をオン応答の心理物理学的記録とする説と相容れないものではない。どちらの説も、MS に対する応答が TS の増分閾の変化によってとらえられると考える点では一致している。オン効果をオン応答の心理物理学的記録とする立場では、TS の閾値の変化を MS に対する過渡的応答の振幅の指標と見なすのに対して、オン効果を初期明順応メカニズムの時間的経過を示すものとする立場では、TS の閾値を MS 提示直後における視覚系の輝度増分に対する感度の指標と見なしているが、これらは心理物理学的には同じものと考えることが可

能である。オン効果をオン応答の心理物理学的記録と考えた Baker (1953, 1963, 1973) も、オン効果に初期明順応 (early light adaptation) という呼称を与えていた。

マスクングの古典的研究

マスクングの古典的研究としては、Crawford (1937, 1946, 1947) の名前が挙げられることが多く、特に1947年の研究は今日でも引用されるが、実際にはマスクング研究の歴史は意外に古く、MS の立ち上がり時付近での逆向マスクングを直接・間接に扱った研究は、19世紀の終わり頃から20世紀前半にかけて相当数のものがみられる (Baade, 1918a, 1918b; Baxt, 1871; Becher, 1904; Cattell, 1886a, 1886b; Ebbecke, 1920; Ehrenstein, 1930; Exner, 1868; Kunkel, 1874; Monjé, 1928, 1929; Piéron, 1923a, 1923b, 1923c, 1925; Schumann, 1899; Tigerstedt & Bergqvist, 1883)。ここで注意すべきは、これらの大半は感覚化時間の研究として行われており、テスト刺激（それはディスク刺激の場合も文字などのパタン刺激の場合もあった）に対する処理時間が研究の主要な関心事であったということである。これは現在、マスクング法が TS に対する視覚系の応答よりも、むしろ MS に対する応答を調べる手段として用いられていることと対照的である。またこれらの研究のあるものでは、Crawford の研究以前に、定性的であるとはいえずに逆向マスクングの時間的経過が一部記述されていた (Baxt, 1871; Monjé, 1928) ことも注目すべきである。さらに、装置や手続きの点で問題はあるものの、MS の急激な輝度変化に際して、TS の見えが大きく低下した後での TS に対する視覚系の感度の回復過程の時間的経過を定量的にとらえようとする試みが、MS の立ち上がりに対しては Lohmann (1907) によって、また MS の立ち下がりに対しては Blanchard (1918) によりなされていた。また Schouten & Ornstein (1939) は、光刺激の提示後 100 ms 以内に眼の感度が大きく低下すること（彼らの用語では α -adaptation）を両眼間での明るさマッチング法により見出している。なおマスクングという表現も、実

際には Crawford は用いてはならず、この Crawford の研究をマスキング研究として位置づけたのは Boynton & Kandel (1957) である。マスキングという言葉は、Boynton & Kandel (1957) や Raab (1963) によれば、聴覚や嗅覚の研究では伝統的に用いられていたということであり、この語（フランス語では *masquage*）を視覚研究の文脈の中で初めて用いたのは Pieron (1923a, 1925) のようである。

マスキングが光化学的要因による現象ではないことについて

オン効果とオフ効果とがマスキングとして論じられるためには、それらが感光物質の退色といった光化学的要因によるのではなく、そのほとんどが神経系の活動によるものであることをまず示しておく必要がある。オン効果に関してこれを試みたのが Boynton & Kandel (1957) である。彼らは定常的に提示されている順応野（直径 13° ）の輝度を 0.00048 cd/m^2 から 9549 cd/m^2 の間で変化させ、直径 10° 、持続時間 580 ms、輝度 121 cd/m^2 の MS を提示した場合の直径 1° 、持続時間 40 ms の TS の閾値と、TS が単独で提示された場合の閾値とを測定した。この場合、順応野と TS との輪郭線が十分に離れており、両者間でエッジ効果（輝度差のある面の間の境界の近傍で測定された小光点の閾は、輝度一様の面において求められた閾より高くなる現象：Olzack & Thomas, 1986）等の輪郭線相互作用は生じていないと考えられるため、MS が提示されない条件では、順応水準が変化した場合の TS の閾値の変化は、網膜の感光物質の退色の程度のみ依存すると考えられる。一方、MS が提示された場合には、TS の閾値は光化学的要因の影響の他に、MS の提示によって生じた神経系の活動による妨害効果も受ける。MS の輝度は一定であるので、MS の提示によって生ずる感光物質の退色の量は常に一定であると考えられる。従ってこれら二つの要因が TS の閾値に対して独立的・加算的に働くとすれば、MS を提示した場合の TS の閾値から MS を提示しない場合の TS の閾値を単純に減算することにより、神経的な要因による TS の閾値の変化分を取り出すこと

ができると考えられる。彼らはこのような仮定のもとにデータの分析を行ったところ、順応水準が上昇するにつれ、神経的要因による TS の閾値の上昇分は減少し、この刺激条件では順応水準が非常に高い場合には TS の閾値はそのほとんどが光化学的要因によって決定されるのに対して（この場合、実際に MS の立ち上がり時付近での TS の閾値の上昇はほとんど観察されない）、順応水準が低い場合には、MS の立ち上がり時付近での閾値の上昇分は、そのほとんどが MS の提示によって誘発された神経系の応答に帰せられ、光化学的要因による閾値の上昇は取るに足りないものであることを示すような結果となった。これは、MS の急激な輝度の増加に対して生ずる TS の増分閾の急激な上昇をマスキングとして扱うことが妥当であるという結論を導くものである。同様な検討は Battersby & Wagman (1962), Wagman & Battersby (1959) によってもなされている。また後述するように、オン効果は刺激の大きさといった空間的な要因の影響も大きく受けることが明らかにされており、またマスキング関数が MS の立ち上がり時以前から急激に上昇を始め、立ち上がり時付近において最大値に達した後急激に下降し、やがて一定水準に達するといった複雑な変化を示すことを光化学的要因が支配的であるとして説明するのは不可能であろう。一方オフ効果に対して同様の観点からなされた検討は見あたらないが、マスキング関数の上昇が始まるのが MS の立ち下がり時より前の時点であることや、ピークに達した後のマスキング関数の低下の割合が極めて大きいことなどから、オフ効果も主として神経系の働きによるものであることがうかがわれる。またオン効果同様、オフ効果にも刺激の空間的な要因が大きく影響することが示されている。

Baker (1953, 1963, 1973) はオン効果とオフ効果とをそれぞれ初期明順応、初期暗順応 (early dark adaptation) と呼んだが、それはこの現象を一般的な明順応や暗順応 (Baker, 1949, 1955; Hattwick, 1954) から切り離して扱う必要を感じたからであろう (初期暗順応には early mesopic adaptation をも含めうる: Howard, Tregear & Werner, 2000)。ただし初期暗順応という言葉

葉は、オフ効果の時間的経過のうち、マスキング関数の急激な下降部に力点を置いている感が強い。例えば Baker et al. (1959) では、MS の強度が高い場合には、MS の立ち下がり後わずか 500 ms の間に TS の閾値は MS の立ち下がり時よりも約 3 log 単位分も低下することが示されているが、感光物質の再生（再び光を吸収できる状態に戻る）の速度はこれよりずっと遅いと考えられている（池田，1975）。

マスキング関数に影響する要因および関連事項

以下ではオン効果とオフ効果とに影響を及ぼす要因について個別にみてゆくことにするが、ここで扱われる要因は相互に独立しているのではなく、しばしば互いに強い関連を持っていることは言うまでもない。このような取り上げ方をするのは、ひとえに煩雑さを少しでも減らしたいという便宜的な理由による。

(1) 順応水準

Boynton & Kandel (1957) は、MS の強度が一定 (121 cd/m^2) の場合、順応水準の上昇 (0.00048 cd/m^2 から 9549 cd/m^2 まで) に伴いオン効果の大きさは減少することを示した。一方、Sperling (1965) は、 $40 \mu\text{s}$ 中に全エネルギー量の90%が含まれるような MS に対するマスキング関数を求め、順応水準 ($0-140.5 \text{ cd/m}^2$) と MS のエネルギー量 ($0.139-544734 \text{ cd/m}^2 \times \text{ms}$) の両方を変化させた場合、MS のエネルギーが小さければ TS の閾値は順応水準の影響を受けるが、MS のエネルギー量が増加するにつれ順応水準の影響は小さくなり、やがて順応水準にかかわりなく TS の閾値は MS のエネルギー量に比例して決定されるようになると報告している。さらに Sperling はこの結果から、TS の閾値を規定する要因としての順応野の強度と MS の強度とは切り離して考えることができ、結局 TS の閾値の上昇分は MS の強度に比例し、両者の間には修正 Weber 則が成立することを見出している。同様の結論は、輝度 $318.3-3183 \text{ cd/m}^2$ 、持続時間 10

ms の MS を用いた Stecher (1971) によっても得られている。Boynton et al. の結果と Sperling や Stecher の結果とは互いに矛盾するものではなく、2つの研究での結果の違いは、用いられた刺激の強度範囲の違いにより説明できるかもしれない。また Onley & Boynton (1962) は、物理的な輝度は異なるものの、眼の順応水準も異なるために見かけの明るさが等しいと判断されるような刺激群に対して生ずるオン効果の大きさはほぼ等しくなると報告しているが、彼女らのデータを再分析した Sperling (1965) は、明順応の違いにより見かけの明るさが異なっているような刺激でもその物理的な輝度が等しいならばオン効果の大きさもやはり等しくなることを示している。

一方、オフ効果に関しては、MS の輝度変化分 (2 log 単位) が等しければ、順応水準 (10, 100, 260 td) にかかわらずオフ効果の大きさはほぼ等しくなるといふ Rinalducci (1967) の結果がある。なお順応水準の効果を吟味する場合、MS を提示する間隔が短すぎる場合には反復提示により累積的に眼の順応水準が上昇してゆく場合があることに注意しなければならない (Boynton, Bush, & Enoch, 1954)。

(2) 刺激強度

(1) でみたように、MS の強度が高いほどオン効果は大きくなる。これは網膜位置にかかわらず可言える (Baker, 1959; Battersby & Wagman, 1959; Crawford, 1947; Sperling, 1965)。これに対応するような神経生理学的現象は、カブトガニやネコの単一視神経や網膜神経節細胞 (Granit, 1944; Hartline, 1938)、ヒトの ERG における暗所視レベルのオン応答である b 波や明所視レベルでのオン応答の X 波 (Crampton & Armington, 1955; Johnson, 1958; Riggs & Johnson, 1949) などの研究において見出せる。

MS の強度が低下するにつれ、オン効果のピーク位置はわずかに遅れる (Boynton et al., 1954; Brooks, Impelman, & Lum, 1981; 滝浦・高橋・丸山, 1994) ことが見出されており、またヒトの b 波、および VECF (視覚皮質

誘発電位) のオン応答成分も同様な変化を示すことが報告されている (Boynton & Trieman, 1953; Clynes, Kohn & Lifshitz, 1964; Riggs & Johnson, 1949)。X波では刺激の強度が変化してもピーク潜時のずれはb波に比べ小さい (Johnson, 1958)。ただし非常に短い MS を用いた Sperling (1965) では、MS の強度が低下してもマスキング関数のピークの遅延は認められなかった。

Boynton & Siegfried (1962) は、物理的な輝度と持続時間 (2.5 ms と 16.7 ms) は異なるが見かけの明るさは等しい二つの MS に対するオン効果は同一形状となるが、16.7 ms の MS に対するオン効果は 2.5 ms の MS に対するオン効果よりも、全体の時間的経過が 5 ms ほど遅れることを見出している。このことは、閾におけるブロックの法則 (Bloch, 1885) と同様に、閾上でもある持続時間の範囲内では、MS のエネルギー総量が一定であれば、持続時間にかかわらず視覚系のエネルギーの時間的加重は完全であることを示唆する。同様の結果は Hallett (1969a, 1969b, 1971a, 1971b) と Takiura (1994) によっても報告されている。また Baker, Sanseverino, Lamarre & Poggio (1969) は、エネルギー総量一定の 10–40 ms の刺激に対するネコの LGN のオン中心型ニューロンの応答波形は同一であり、刺激の持続時間が増加すれば応答のピーク潜時も増加するという結果を報告している、この知見はマスキング関数における時間的加重現象が神経生理学的な基礎を持つことの強力な証拠となる。また滝浦 (1999a) は、閾上臨界持続時間は MS のエネルギー量が増加するにつれ短縮することを報告している。

滝浦 (1996a, 2004a) は、閾上臨界持続時間内での MS の持続時間の増加に伴うオン効果のピーク位置の変化は、MS 単独に対する単純反応時間の変化とよく対応することを見出している。しかし滝浦 (2004a) は同時に、持続時間一定の MS の強度を変化させた場合のオン効果のピーク位置の変化と RT の変化との間には明確な対応がみられないことも報告している。

一方、オフ効果も MS の強度の影響を受ける。Crawford (1947) では、

MS の強度が最も低い場合 (107.6 cd/m^2) にはオフ効果は消失したが、Boynton & Bush (1953) ではそれより強度の低い刺激を用いた場合でも明瞭なオフ効果が観察された。この違いの原因の一つは、前者よりも後者の方で MS と TS の輪郭線が接近していたことかもしれない（前者では MS が 12° で TS が 0.5° であったのに対して、後者では MS は 7° で TS は 3.5° であった）。すなわち、Boynton らの刺激布置では Crawford の刺激布置におけるよりも大きな輪郭線相互作用が生じ、それが MS の立ち下がりによって生じた TS の閾値の上昇に加算されたのかもしれない。あるいはある程度 TS が大きい方が、空間的加重によりオフ応答をとらえやすくなるということも考えられる。

Crawford (1947) の結果からは、同一強度の MS に対して、オン効果はオフ効果よりも大きい、MS の強度の低下に伴う TS の閾値の変化の割合はオフ効果よりもオン効果の方で大きい、すなわち MS の輝度が低下しても、オフ効果の大きさはあまり減少しないことが示唆されている。これは Baker et al. (1959) によっても確かめられているが、滝浦他 (1994) が詳しく調べている。彼らは直径 1.72° の MS をそれと同じ大きさの 31.4 td の定常的に提示された順応野に重ねて 250 ms の間提示し、それに対するマスキング関数を求めたが、その場合、MS の強度が 15.7 td と高ければ、オン効果の方がオフ効果よりも大きい、その強度を 4.7 td ないし 6.3 td に下げると、両者はほぼ等しい大きさとなり、MS の強度を順応野に対して明るさ弁別閾近傍のレベルである 2.4 td にまで下げた状態では、オフ効果の方がオン効果よりも大きくなるという結果が得られた。これが MS の輝度変化前の順応時間の違いによるものでないことは、 2 Hz の矩形波フリッカー刺激に対しても同様の変化が認められていることから言える。これに類した結果は、TS として 1.0 c/deg の正弦波格子パターンを用いた Green (1981) でも得られている。滝浦他 (1994) では、MS の輝度の低下に伴い、オフ効果のピークの位置が遅れてゆくことも見出されている。

閾近傍強度の MS に対するオフ効果はオン効果よりも大きくなるという

事実と比較できる知見は、同一順応野上で測定された増分閾と減分閾では後者の方が低いことを示した研究 (Aulhorn, 1964; Patel & Jones, 1968; Short, 1966) や、低時間周波数領域での変調感受性は、急激な立ち上がりをも有する刺激よりも立ち下がりの急な刺激に対してより高いことを示した研究 (Bowen, Pokorny, Smith & Fowler, 1992; Kremers, Lee, Pokorny & Smith, 1993; Maruyama, 1976) においても得られている。

これらの結果は、刺激の強度が高ければ視覚系のオン応答の方がオフ応答よりも大きく、刺激の強度が非常に低い場合には逆にオフ応答の方が大きくなることを思わせるものである。しかし神経生理学的研究において、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は研究間での矛盾が大きい。

Barlow, Fitzhugh & Kuffler (1957), Gordon & Graham (1973), および Hartline (1938) はネコの網膜神経節細胞について、また de Valois, Jacobs & Jones (1962) はマカクザルの LGN の細胞について、さらに Bartlett & White (1968) はヒトの VECF 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振幅が大きくなるが、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た。しかし一方で、ヒトの VECF を測定した Clynes et al. (1964) では、閾近傍レベルの刺激に対してオン応答とオフ応答の振幅に差がないことが報告されている。また刺激強度にかかわらずオン応答の方がオフ応答より振幅が大きいという結果は、ネコの網膜神経節細胞について、Fischer & Freund (1970), Fischer, Krause & May (1972), Grüsser & Snigula (1968), Krüger & Fischer (1974, 1975), Snigula & Grüsser (1968) などにより得られている。また 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しても見出している。また Jacobs (1965, 1966) は、リスザルの LGN の細胞では、順応水準が低ければオン応答の方がオフ応答より大きい、順応水準が高くなるとこの関係は逆転することを報告しているが、Zemon, Gordon, Siegfried & Lam (1992) は、時間的に正弦波状の輝度変調がか

かったヘルマン格子類似のパタン刺激に対するヒトの VECF の振幅についてこれとは逆の結果を見出している。なお Burkhardt & Gottesman (1987) は、魚類の一種である walleye の錐体の応答に関して、設定された順応水準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、減分光の方で低くなることを報告している。このような結果の混乱は刺激事態や順応水準の絶対値、あるいは被験体の種の違いに帰せられる部分もあろうが、単純にそれだけではないことは明白である。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、格子の大きさが19' 以下では、コントラストにかかわらず増分パタンよりも減分パタンに対して VECF の基本波の振幅が大きくなるが、刺激が大きくなると基本波振幅がほぼ等しくなることを見出し、オフ経路は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。同様に 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、刺激強度と神経生理学的なオン応答とオフ応答の大小関係は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。

これらの知見とは別に、刺激強度が非常に低い場合の心理物理学の実験での結果との比較に際し、非常に興味深い神経生理学的知見が二つ報告されている。一つは Gordon & Graham (1973) のカエルのオン・オフ型網膜神経節細胞の応答に関する研究である。彼らはマスキングに類似した刺激事態において、一方の刺激の強度が極めて低く、その刺激自体に対する応答がほとんどあるいは全く生じない場合に、刺激の消失時にそれと空間的に重畳して提示された別の刺激に対する応答の振幅がが激減することを見出している。またもう一つは Brooks & Huber (1972) のネコの LGN のオフ中心型ニューロンの応答に関する研究である。それはオフ応答が最大となる刺激強度が存在し（生理学的閾より約 2 log 単位上）、刺激強度がそれ

以上でもそれ以下でも応答は減少するというものである。しかし例えば Bornschein (1962) では、ネコのオフ中心型網膜神経細胞では刺激強度を約 830 cd/m^2 から約 0.8 cd/m^2 へと下げた場合でも応答の最大値はあまり変化しないという結果が得られているなど、これとは矛盾する研究もみられる。

MS の輝度のレベルもマスキング関数の形状を決定する一つの要因となる。オン効果は明所視のみならず暗所視においてもはっきりと認められている (Boynton & Tiedman, 1953) が、これは ERG の b 波が主に杆体の応答を反映していると考えられている (Brown, 1968; Johnson, 1958) ことから予測されることである。また Hallett (1969a, 1969b, 1971a, 1971b) や White, Kelly & Sturr (1978) は、Aguilar & Stiles (1954) の方法を用いて杆体の応答を心理物理学的に分離し、杆体視において明瞭なオン効果を見出している。一方 ERG のオフ応答である d 波は錐体視に特徴的であり、杆体視でははっきりしない (Heck, 1957; Tansley, Copenhaver & Gunkel, 1961) が、これと対応するマスキング研究としては、明所視でははっきりとしたオフ効果が生ずるが、暗所視ではオフ効果らしきものは極めて小さくなり、またマスキング関数の形状が明所視の場合と大きく異なるということを見出した Baker et al. (1959) の研究がある。しかし Baker & Donovan (1982) は網膜に杆体のみを持ち、錐体を欠いている人は、杆体を飽和させない程度の強度の刺激であれば暗所視レベルでもオフ効果を示すことを報告している。

(3) 刺激の持続時間

MS の持続時間の影響はどうであろうか。Takiura (1997) は、中心視でのオン効果の大きさは暗順応眼では 50 ms まで、150 td の順応野を提示した場合には 30 ms まで MS の持続時間とともに増大し、それ以上では一定となることを見出している。これは 5 ms, 50 ms, 500 ms の MS を用いた Battersby & Wagman (1959) の結果からも示唆される。これらのことは、

輝度一定の刺激の明るさは、中程度の持続時間の刺激に対して最大となるという Broca-Sulzer 現象（滝浦, 2000a）は、刺激の持続時間の変化に伴うオン効果の大きさの変化からは予測できないことを示唆する。Takiura (1998) は、同一刺激条件で刺激の明るさとマスキング関数の測定を行い、直接このことを確かめている。

Battersby & Wagman (1959) は、直径 20° 、輝度 31.83 cd/m^2 の順応野に、直径 3° （輝度 3, 183, 31.83, 318.3 cd/m^2 、持続時間 5, 50, 500 ms）の MS と直径 $40'$ 、持続時間 5 ms の TS を重畳し、こめかみ側 7° の網膜位置におけるマスキング関数を求めたところ、MS の持続時間が 50 ms 以下であれば、その輝度にかかわらずマスキング関数はオン効果のみからなることを見出した。同様の結果は鼻側 18° の網膜位置に刺激を提示した Hallet (1969, 1971) によっても得られている。また Sperling (1965) は、中心視において持続時間の極めて短い MS を用いてこれと同様な結果を得ている。さらに Frumkes & Sturr (1968) は、持続時間 25 ms の明所視レベルの輝度の MS を用い、このことは網膜位置にかかわらず（中心窩、鼻側 7° 、および 15° ）言えることを報告している。

MS の持続時間が増加すれば、マスキング関数には最初の過渡的なオン効果に続く定常的な部分が現れるようになるが、Sperling (1965) は Battersby & Wagman (1959) のグラフを再分析し、ステップ波状の MS に対するオン効果の主要な部分は MS の最初の約 60 ms の部分に対して生ずるのであって、この定常的な成分が現れるのは、MS の持続時間が 60 ms より長くなった場合であることを示した。また Cogan (1992) は二段ステップ状の輝度変化と一段ステップ状の輝度変化とを弁別させるという実験により、オン応答の時間的な幅を約 70 ms、オフ応答のそれを約 50 ms と見積っている。

ヒトや動物の電気生理学的研究でも、視覚系の様々なレベルにおいて、持続時間の短い刺激に対してはオン応答が優勢となるという知見 (Efron, 1973; Jung, 1961a, 1961b, 1973; Scheich & Korn, 1971; Serviere, Miceli &

Galifret, 1977; Singer & Phillips, 1974) や、刺激の持続時間を増加させると、50 ms までは応答の振幅が増大 (応答のピーク潜時は増加) するが、それ以上では応答の過渡的な部分は変化せず、次第に定常的な部分が現れてくるという知見 (Baker et al., 1969; Galletti, Squatrito, Maioli & Sanseverino, 1979; Johnson, 1958; Scheich & Korn, 1971; Wasserman & Kong, 1974) が得られている。また Singer & Phillips (1974) や Winters & Walters (1970) は、ネコの網膜神経節細胞の応答の主要な部分は 60–75 ms であると述べている。

TS の持続時間に関しては、Donchin (1967) と Stecher (1971) が、逆向マスクングでは MS と TS との時間間隔を SOA で表示する限り、TS の持続時間はマスクングに本質的な影響は与えないということを報告している。また高橋 (1976) は、 6.73° 、514 td の順応野に重畳して提示された、順応野と同じ大きさの 75 td、200 ms の MS に対するマスクング関数を求め、直径 2.73° の TS の持続時間が 10 ms であれば、オン効果のピークは SOA が -25 ms の時点で位置するが、TS が 1 ms であれば、オン効果は SOA = 0 ms でピークを迎えることを見出している。

一方、マスクング関数において、増分 MS の立ち下がりに対してオフ効果が現れるのは、MS の持続時間がかなり長い場合である。MS が短ければオン効果しか生じないが、MS が長くなるにつれ次第にオフ効果が現れてくるようになる。Takiura (1992a) は、オフ効果がオン効果から分離されるためには、MS の持続時間が 50 ms 以上である必要があることを示した。しかし Takiura (1997) では 100 ms の MS に対してオフ効果が認められず、オフ効果がマスクング関数上に現れるのに必要な MS の持続時間は、順応野の輝度や MS の輝度の影響を受けると考えられる。さらに明瞭なオフ効果が観察されるのに必要な MS の持続時間は網膜位置による影響も受け、中心視の方が周辺視よりもこの時間が短い (Battersby & Wagman, 1959, 1962, 1964; Takiura, 1997)。また MS を減分光とすると、MS を増分光とした場合に比べ、オン効果とオフ効果との分離がより明瞭となる (Ban-

deret & Payne, 1971; Ikeda & Boynton, 1965; Takiura, 1995)。同様の結果は、テスト刺激を低周波数正弦波格子パターンとした場合にも認められる (Kitterle, Beasley & Berta, 1984)。これらの結果は、二重光弁別閾 (滝浦, 2003b) は、刺激の持続時間が非常に長い場合には刺激が短い場合よりもかなり低くなるという知見 (Gildemeister, 1914; Rutenburg, 1914, Zipkin, 1916) と合致するように思われる。Ikeda & Boynton (1965) は、減分 MS の方が増分 MS に比べてオン効果とオフ効果とが分離されやすいのは、オン効果では TS の増分閾ははじめ急激に上昇し、ピークに達した後比較的緩やかに下降するのに対して、オフ効果はこれとは反対の時間経過をとるためと説明している。なお減分 MS の持続時間が非常に短い場合には、オフ効果のみが認められ、オン効果は生じない (Takiura, 1995)。ヒトの ERG (Hanitzsch, 1970) や VECF (Cornu & Blanc-Garin, 1980) でも、減分刺激の持続時間が非常に短い場合にはオフ応答が優勢となることが明らかとなっている。

増分光の持続時間が長くなるにつれ次第にオフ効果が現れるようになることは、ヒトの ERG (Howarth, 1961) やネコの LGN のニューロン (Brooks & Huber, 1972)、ネコの皮質のニューロン (Brooks & Huber, 1971)、さらにヒトの VECF (Clynes et al., 1964; Servière et al., 1977) においても見出されている (ただし ERG の場合には問題が複雑なので注意が必要である : Best & Bohnen, 1957)。また Brooks & Huber (1972) は、増分刺激の立ち下がりに対する感度は刺激の持続時間に依存し、刺激が長くなるにつれ感度は上昇し、500 ms 付近の場合に最も感度が高く、それを過ぎるとわずかに低下することを見出しているが、彼らは同じ研究の中で神経生理学的な検討も行っており、刺激の持続時間がネコの LGN のオフ中心型ニューロンの応答に影響を与えるのは、刺激の強度が一定のレベルを越えている場合であることを示している。すなわち刺激強度が生理学的閾よりも 0.5 log 単位だけ高いような場合には、オフ応答の大きさは刺激の持続時間の影響を受けないが、その強度が生理学的閾より 2.0 log 単位高

くなればオフ応答は刺激の持続時間がやはり 500 ms 付近で最大となり、その前後では減少した。しかしネコの網膜神経節細胞の応答を研究した Enroth-Cugell & Jones (1963) の結果からは、刺激の持続時間が長いほどオフ応答が大きくなることが示唆されている。もっともこの二つの研究では刺激の持続時間の範囲は大分異なっており、後者では秒単位である。

(4) 刺激の大きさ

この要因は (5) で述べる空間周波数の要因と関連が深いと思われるが、ここではディスク光の直径の効果に限ってみてゆくことにする。まず Battey & Wagman (1962, 1964) は、刺激をこめかみ側 7° の網膜位置に提示し、MS の直径が減少するにつれオン効果は増大し、MS と TS が同径 (40') の場合にオン効果が最大となることを見出した。同様の結果は刺激を中心窩、鼻側 7°、および 15° に提示した Frumkes & Sturr (1968) や、刺激を中心窩に提示した Cogan (1989) でも得られている。

MS の大きさの効果は、MS の直径の絶対値ばかりでなく TS 径との相対的關係によっても決定されると考えられる。従って、MS の直径を一定に保った場合、逆向マスキング量は TS の直径の増加に伴い増大するという Dodwell & Standing (1970) の結果は十分に予想されるものである。また Hallett (1971a) は、杆体視で MS が 17° とかなり大きい場合 (持続時間は 1.5 ms ないし 100 ms)、TS が 13' から 8°40' まで変化してもオン効果の大きさや時間的経過はほとんど変化せず、TS が大きくなるにつれてマスキング関数は少しずつ下に移動することを報告している。しかし彼のデータを検討すると、TS が小さい場合には TS が大きい場合に比べ、オン効果の時間的経過は若干緩やかになってきているようである。これと同様のことは、Sturr, Kelly, Kobus & Taub (1982) によっても示唆されている。

また、大きな MS の直線上のエッジ付近に小さなディスク状の TS、あるいは細い線分状の TS を提示した場合、SOA が 0 ms 付近では、MS の持続時間が 10-20 ms 以下であればマスキング関数にオーバーシュートが現

れない (Matthews, 1966; Wildman, 1974)。しかしこの場合、マスキング関数の形状は、MS のエッジと TS との時空間的距離によって変化し (Matthews, 1968), SOA が 50 ms 付近では、MS が 20 ms 程度であってもマスキング関数上にオン効果様のオーバーシュートが観察される (Petry, Hood & Goodkin, 1973)。ただし Limb & Tulunay-Keesey (1981) では、16.7 ms の MS のエッジ付近で測定されたマスキング関数は SOA=0 ms でピークとなった。MS の持続時間が十分長ければ、MS のエッジ近傍で測定されたマスキング関数のピークは SOA=0 ms に位置した (Burkhardt, 1966; Henning, Millar & Hill, 2000)。以上の事実は、抑制メカニズムが刺激のエッジ付近で機能するためには、刺激提示後に数十 ms 程度の時間を要することを意味する。

これらの結果は、側抑制と関係した輪郭線相互作用がオン効果の大きさに影響を与えていることを強く示唆しているが、一方でそれらがほとんどあるいは全く生じないような事態でもオン効果は認められることも明らかとなっている (Boynton & Kandel, 1957; Buck, 1985; Crawford, 1947; ただし Frumkes & Holstein, 1979 では、MS と TF に輪郭線間距離が大きい場合にはオン効果は消失した)。また、MS の直径の絶対値の効果に関しては Matthews (1971) と Teller (1971) の研究がある。彼らはそれぞれ錐体視あるいは杆体視で、Westheimer 関数 (Westheimer, 1967) がピークとなる刺激 (直径約 $10'$) を MS とした場合、有意なオン効果が生じないことを見出した。これは同心円的拮抗構造をした受容野の抑制周辺領域への刺激効果が弱いためかもしれない。

オフ効果も MS と TS との大きさが接近するにつれ大きくなり、両者が同じ大きさの場合にオフ効果の上昇分も下降分も最大となることは、Kitterle & Leguire (1975, 1980) によって示されている。MS と TS とが同じ大きさの場合にオフ効果が突出するという結果は、Battersby & Wagman (1962, 1964) や Cogan (1989) でも得られている。また Kitterle & Leguire (1980) は、MS の直径が TS の直径のおよそ 2 倍以上ではマスキング関数

の形状はほとんど変化しなくなることも見出している。さらに Novak & Sperling (1963) は、減分エッジ近傍に提示された TS の閾は、エッジの提示時間が 50 ms 未満では上昇しないことを報告している (しかし Limb & Tulunay-Keeseey, 1981 は、16.7 ms の MS のエッジ近傍での TS の閾が上昇することを報告している)。これらのことから、オフ効果、およびその後の急激な閾値の低下に側抑制が関係しているのではないかという推測がなされた。Baker (1973) は、TS の直径を 10' に保った場合、MS の直径を 17° から 10' へと変化させてもオフ効果は目立った変化を示さないという結果を得、側抑制の影響はないと結論したが、Kitterle & Leguire (1975, 1980) は側抑制の影響を指摘しており、さらに Kitterle & Leguire (1975) では、MS と TS とが同じ直径の場合、その絶対値が小さいほどオフ効果は大きくなることが見出されている。また Kitterle & Leguire (1975) は、Baker (1973) で側抑制の影響が検出されなかったのは、Baker 自身も指摘するように、MS が 10' と極端に小さく、微細な眼球運動のために明順応が不十分であったことが一つの原因ではないかと述べている。しかしオフ効果の全てが側抑制の効果に帰せられないことは、MS と TS との輪郭線が十分に離れているような刺激事態でも明瞭なオフ効果が観察される (Baker, 1953, 1973; Baker et al., 1959; Baker & Donovan, 1982; Boynton & Miller, 1963) ことにより示されるであろう。なお Kitterle & Leguire (1975, 1980) は、MS-TS がともに 12.7' あるいは 15.8' といった直径の場合にも明瞭なオフ効果を見出している。

TS が極端に小さい場合、オフ効果は消失する。Matthews (1968) は、直径 1' の TS を 5°×7° の MS の中央に提示した場合に、また Matthews (1971) は、直径が 2.5' の TS を 6°×9° あるいは直径 8' の MS の中央部に重畳して提示した場合、それぞれオフ効果を認めることができなかった。

(5) 空間周波数

ここではテスト刺激、マスク刺激ともに正弦波格子パターンを用いている

研究を扱う。従ってここで扱うマスクングはパタンマスクングに分類される。

Mitov, Vassilev & Manahilov (1981) は, MS の空間周波数が低ければ (2 c/deg と 6 c/deg), TS の空間周波数にかかわらず (2, 6, 18 c/deg) オン効果とオフ効果とが認められることを示した。市原 (1989, 1990) も同様の結果を得ており, さらに市原 (1990) では, MS の空間周波数を一定 (1 c/deg) に保ちながら TS の空間周波数を変化 (3, 5, 7 c/deg) した場合, オン効果は TS の空間周波数が低いほど大きくなることを見出されている。マスク刺激としてディスク光を用いた Green (1981), Kitterle et al. (1984), また Kitterle & Leguire (1975) では, オン効果, オフ効果とも TS の空間周波数が低くなければ認められないことを報告しており, Kitterle et al. (1984) はさらに, TS の空間周波数が低いほどオン効果もオフ効果も大きくなることを示している。しかし Vassilev & Strashimirov (1979) は, 空間周波数の比較的高い正弦波格子パタンに対するヒトの VECP にはオン応答のみが現れるが, 空間周波数が低くなればオン効果とオフ効果とがともに現れるようになることを報告している。また Mitov et al. (1981) は, 提示時間の十分に長い低空間周波数の MS のコントラストが高ければ, マスクング関数は定常的な部分を有するが, MS のコントラストが非常に低くなれば, マスクング関数はそのほとんどがオン効果とオフ効果のみからなることを報告している。

これらの結果は, 視覚系内に時空間的情報処理特性を異にする過渡系 (transient channel) と定常系 (sustained channel) という2つの経路を考える, いわゆるチャンネルモデル (チャンネル理論) に関する研究の中で得られたものである。過渡系は一般に時間的変調に対する感度が高く, また低空間周波数成分に対して感度が高いと考えられており, 定常系は時間的な変化に対する感度は過渡系に劣るものの, 高空間周波数成分に対する感度は高いとされている (しかし Merigan & Maunsell (1993) は, 過渡系と定常系の感度の幅は大部分が両者間で重なっており, 従来の報告では両者の

感度差を強調しすぎていたきらいがあると指摘している)。このモデルに従えば、TS の空間周波数が低く、それが過渡系によって検出されるような場合に、低空間周波数の MS の出現あるいは消失によって過渡系内に生じた応答が、TS の提示の際に過渡系内に生じた応答をマスクし、その結果 TS の検出閾が上昇したものがオン効果とオフ効果に他ならないということになる。過渡系や定常系、またはそれらと神経生理学的研究との関係については、Breitmeyer (1984), Breitmeyer & Ganz (1976), 江島 (1986), Lennie (1980), Livingstone & Hubel (1987, 1988), Marigan & Maunsell (1993), 佐藤 (1982, 1986) などに詳しい。

格子パターンを用いて求められたマスクング関数に特徴的なのは、masking of light by light に対するものとは違って、オン効果とオフ効果の大きさに目立った差がないことである。また格子パターンは空間的な繰り返しパターンであり、masking of light by light 事態で用いられるディスク光とはかなり異質な刺激であることも強調しておく必要がある。

(6) 網膜位置

オン効果・オフ効果に影響を与える空間的な要因としては、刺激の大きさの他にこの網膜位置を挙げることができる。

オン効果は 15-20° 程度以内の偏心度では網膜位置にかかわらず報告されているが、オン効果は偏心度が増すにつれ増大する (Blanc-Garin, 1967; Markoff & Sturr, 1971)。オン効果が網膜周辺部より中心窩で小さいのは、中心視では周辺視よりも時間分解能が高いという事実と合致する。偏心度の効果には網膜上での錐体と杆体の分布 (Curcio, Sloan, Kalina & Hendrickson, 1990) が関係している可能性があるが、直接的な検討はなされていない。

Frumkes & Sturr (1968) は、暗所視レベルにおいては中心視ではオン効果が認められないかわりに、MS と TS との加重を思わせるような現象が観察され、網膜位置がこめかみ側 7° や 15° ではオン効果が認められ、また

7°では暗所視条件で、明所視条件のMSの輝度が低い場合よりもオン効果が大きく、その時間経過もより急激になることを見出した。これは網膜位置の効果はMSの輝度といった他の要因と交互作用することを示唆している。

網膜周辺部でオフ効果が認められるには、中心視の場合に比べ、MSの持続時間をかなり長くする必要がある（Baker, 1953; Battersby & Wagman, 1959; 1962, 1964）。もっとも、MSが500 ms程度であっても、MSとTSとが同じ大きさであれば、オン効果と同程度の大きさのオフ効果が観察されるが（Battersby & Wagman, 1962, 1964）、この刺激布置でのオフ効果には側抑制が大きく関与している可能性が高く、神経生理学的なオフ応答の心理物理学的対応物としてのオフ効果とは質的に異なるものと考えられる。またBaker（1953）は、偏心度5°ではオフ効果のピーク位置が中心視の場合よりも幾分早まると述べているが、彼のデータを検討すると、一概にそうともいい切れないように思われる。

(7) 単眼提示と両眼分離提示

両眼分離提示（異眼間提示）とは、MSとTSとをそれぞれ別な眼に提示する刺激事態である。一般に単眼提示事態のみならず、この両眼分離提示条件においてもマスキングが生ずるならば、マスキングには視覚系の末梢レベルのメカニズムばかりでなく、視交叉以降の中枢レベルのメカニズムも関与していると考えられている。

両眼分離提示下でのマスキング量は、単眼提示下でのマスキング量に比べ非常に少ない（Battersby, Oesterreich & Sturr, 1964; Battersby & Sturr, 1970; Battersby & Wagman, 1962; Battersby, Wagman, Karp & Bender, 1960; Markoff & Sturr, 1971; Wagman & Battersby, 1959; Wolfson & Graham, 2001a）。Battersby et al.（1964）およびBattersby & Wagman（1962）はこめかみ側7°に、またBouman（1955）は鼻側5°の網膜上にそれぞれ刺激を提示して、両眼分離提示条件下でのオン効果を観察した。その結果、

MS と TS の大きさが接近するにつれオン効果は大きくなったが、両者の輪郭線との距離が十分離れているような場合には、オン効果は極めて小さくなった。両眼分離提示下で大きさの等しい ($2^{\circ} \times 2^{\circ}$) MS と TS を網膜中心窩に提示した Stecher (1971) でも、大きな逆向マスクングが観察されている。また Boynton (1961) に引用されている Kandel (1958) のグラフや、Boynton & Wisowaty (1984) のデータを見ると、両眼分離提示条件下では MS の強度が大きく変化してもオン効果の大きさはほとんど変わらないことがわかる。ただし Boynton & Wisowaty (1984) は、MS-TS ともゼラチンフィルタによる青色光を用い、かつ色度チャネルの応答を分離する条件の下では、両眼分離提示条件でのオン効果は他の条件に比べ大きく、その大きさは MS の強度に依存することも同時に報告している。これらのことから、Boynton & Wisowaty (1984) は、青錐体の興奮および MS と TS との輪郭線の接近という二つの条件が満たされなければ、両眼分離提示条件下ではマスクングはほとんど生じないと結論している。なお Kietzman, Boyle & Lindsley (1971) と Schiller (1965) は、TS に文字を用いた場合のマスクングも、MS がディスク光であれば単眼性のものであると述べている。

Boynton & Wisowaty (1984) の結果に基づき、刺激を単眼で観察した場合に、MS と TS との輪郭線が大きく離れている刺激布置の下で観察されるオン効果は、そのほとんどが視覚系の末梢レベルに起源を持つものであると推測することができるかもしれない。例えば Battersby & Wagman (1962) と Wagman & Battersby (1959) は、単眼提示での TS に対する閾の上昇分から両眼分離提示条件での閾の上昇分を単純に減算することにより、視覚系の末梢レベルでの応答によって決定される閾の上昇分を推定する試みを行った。しかし得られた結果はかなり複雑なものであり、それは特に MS と TS との輪郭線が接近している場合において著しかった。

オフ効果に関して両眼分離提示条件の下で行われた検討には Bouman (1955) のものがあり、そこでは MS と TS との輪郭線が大きく離れてい

る場合にも明瞭なオフ効果が見出された。しかし Battersby & Wagman (1962) では、両眼分離提示条件下では、MS と TS とが同じ大きさの場合にすらオフ効果を確認できなかった。これらの研究での結果の矛盾の理由は明らかではないが、この二つの研究では、網膜位置（前者では鼻側 5°、後者ではこめかみ側 7°）、刺激の色（前者では赤ないし緑、後者では白色）の違いの他に、MS の持続時間（前者では 1500 ms、後者では 500 ms）と TS の大きさ（前者では 5°、後者では 40'）という二つの変数も大きく異なっており、これらが結果に影響している可能性がある。

Kitterle & Leguire (1975) は、テスト刺激としてディスク光と矩形波格子パタン (5.9 c/deg と 11.8 c/deg の 2 種類) とを用いた場合では、オフ効果の大きさが異なり、テスト刺激がディスク光の場合にオフ効果が最も大きく、次いで 5.9 c/deg の格子パタンの順となり、11.8 c/deg のパタンの場合にはオフ効果は極めて小さくなるか、消失することを見出した。また Kitterle, Leguire & Riley (1975) は、やはり 5.9 c/deg と 11.8 c/deg の矩形波格子パタンをテスト刺激とした場合、オフ効果の大きさは格子の方位に依存することを示した。これらの実験結果は、皮質の空間周波数チャネルや方向選択性を示すメカニズムがオフ効果に関与していることを示唆するものではあるが、これらの研究では格子パタンの空間周波数が比較的高く、結果を比較する場合には、一様光であるディスク光と格子パタンに対して応答するメカニズムの同一性について注意する必要がある。

両眼分離提示事態では単眼提示事態に比べマスキング量が大きく減少することの神経生理学的基礎となるような知見も得られている。Hoffman & Stone (1971) はネコの皮質で、また Hubel & Wiesel (1968) と Wurtz (1969) はサル の皮質において、過渡的応答を示す両眼性細胞（両眼の経路から等しく入力を受けている細胞）は、時間的に変調している大きなディスク光に対しては応答性が低く、強い応答が生ずるためには刺激に空間的な変調も加える必要があるとを報告している。またオン経路とオフ経路との両眼間での抑制的相互作用はすでに LGN のレベルにおいて生ずるが、

その効果は単眼性経路での効果に比して弱いということを示している研究もある (Hubel & Wiesel, 1968; Sanderson, Bishop & Darian-Smith, 1971; Sanderson, Darian-Smith & Bishop, 1969; Singer, 1970; Sturr & Battersby, 1966; Suzuki & Kato, 1966)。

Boynton (1972) は、(単眼視で観察される) オン効果やオフ効果は主として視覚系の末梢レベルでの応答を反映していると考えられると述べているが、その根拠として、マスキング関数の時間的経過と視覚系の末梢部での神経生理学的な応答波形との質的類似性と、現象の再現性の高さ、すなわち異なる研究機関の異なる研究者により求められたマスキング関数が互いによく似たものとなるということを挙げている。マスキング関数に反映される応答が、網膜等の視覚系の末梢レベルに起源を持つものであることは、Hood (1998) によっても主張されている。Boynton et al. (1961), Battersby & Sturr (1970), それに滝浦 (1993a, 2000b) は、融合して知覚される矩形波フリッカー刺激や二重光に対するマスキング関数に、刺激中の個々のパルス光と同相で起伏が現れる場合があることを報告しているが、網膜上の同一領域に継時的に提示された複数の刺激の主観的な融合が視覚系の中枢部で決定されるならば、これらの結果は Boynton (1972) や Hood (1998) の考えを強力に支持するものと言える。また、パタンを持たない一様な光刺激に対して積極的に応答するニューロンが皮質の視覚領には存在しないこと、早くも網膜の視細胞電位のレベルでマスキング様の現象が観察されること (詳しくは後述)、マスキング関数は刺激径、網膜位置、MS の輝度などの刺激諸変数の効果を大きく受けることなども、オン効果・オフ効果が末梢性の応答の反映であるとする考えを支持するものであろう。

しかし Battersby & Wagman (1964) は、単眼視でも空間的変数がマスキング関数に及ぼす効果は極めて長く持続することを指摘しており、オン効果やオフ効果には皮質での応答が一部反映されている可能性は否定できない。また、視覚系の末梢レベルでの応答により、心理物理学的な指標の変化を説明する、あるいは末梢での応答が行動の直接的な生理学的基礎をな

すという考えに対して慎重な、あるいは否定的な見解も存在する。例えば Harber (1979) は、視覚系の末梢のニューロンは、行動にとって何が有意義な情報であるのか選択することはできず、従って末梢レベルでの応答の全てが意味のあるあるいは有用な情報を含んでいるとは限らないと指摘している。

単眼提示条件下でのオン効果が末梢性のものであり、両眼分離提示下でのオン効果が中枢性のものであるとする考えには問題もある。例えば Matthews (1971) は、このような単純な二分法は、特定の型の情報処理が視覚系の複数の段階において行われている可能性を無視していると指摘している。また皮質での単眼性細胞と両眼性細胞とは機能的に異なっていることにも注意する必要がある。

(8) 色あるいは波長

Sperling (1965) はゼラチンフィルタにより赤色光と緑色光を得、MS と TS の色がオン効果の大きさと時間経過とに影響を与えることを示唆してはいるが、MS を等輝度ないし等エネルギーに調整しておらず、強度の効果と色の効果とが明確に分離されていない点でこの研究には難がある。Dodwell & Standing (1970) はゼラチンフィルタ (刺激の色は白、青、緑、黄、赤) を使用し、交照法を用いて MS を等輝度 (28 cd/m^2) に調整した上で実験を行い、逆向マスキング事態で刺激の色の効果は認めにくいとする結果を得ている。

オン効果に刺激の波長あるいは色の及ぼす効果を最も組織的に調べたのは Bush (1955) である。彼は交照法により網膜照度を約 160 td に揃えた青 (心理物理学的主波長 472 nm)、緑 (同 527 nm)、赤 (同 656 nm) の 3 種類の MS (青色光はゼラチンフィルタにより、また緑色光と赤色光は干渉フィルタによって得た) に対するマスキング関数を求めた。その結果、MS と TS の色が等しい場合には、オン効果は MS と TS との色が異なる場合よりも大きくなり、ピーク後の下降も大きかったが、色別の効果ははっき

りしなかった。MS と TS の色が異なる場合には、オン効果のピーク後のマスクング関数の下降分はごく少なかった。彼は暗順応眼に刺激を提示し、それを中心視で観察させたため、この結果は輝度チャンネルの応答を分離する条件下で得られたものと考えられるが、同じく広帯域のゼラチンフィルタを用いて色光を得た Boynton & Wisowaty (1984) も、オン効果に及ぼす刺激光の色別の効果は極めて小さいことを報告している。また主波長が 441 nm, 541 nm, 703 nm の干渉フィルタにより刺激光を得た Takiura (1993b) でも、これらの波長の MS と白色光 MS とでオン効果に目立った差は認められなかった。しかし主波長が 531nm と 647nm の干渉フィルタを用いた御領 (1975b) では、MS と TS の色が同じ場合と違う場合でのオン効果の大小関係は、2名の被験者の間で一致しなかった。また彼の研究では色別の効果が認められたというが、それも被験者によって異なっていた。これらは明所視での結果であるが、暗所視でのオン効果に及ぼす MS と TS の波長の効果は、杆体と錐体の間に抑制性の相互作用が存在すると考えればよく説明できるような性質のものであるとされている (Frumkes & Holstein, 1979; Frumkes, Sekuler, Barris, Reiss & Chalupa, 1973)。

Bouman (1955) は、両眼分離提示条件で、MS と TS の色が等しければ両者の色が異なる場合よりもオン効果が大きくなることを報告しているが、Boynton & Wisowaty (1984) では、2名の被験者の一方で MS - TS とともに青色光の場合に小さなオン効果が認められたが、他の色の組合せおよび他方の被験者ではオン効果はほとんどあるいは全く生じなかった。

一方、色度チャンネルの応答を分離した条件 (1000 td の白色順応野の提示により輝度チャンネルの感度を相対的に低下させ、TS に 1°, 200 ms という、検出が色度チャンネルに有利となる刺激を用いた事態 : King-Smith & Carden, 1976) でオン効果に関して実験を行った Boynton & Wisowaty (1984) では、単眼視では MS - TS とともに青の場合にオン効果が最大となり、次いで MS と TS がともに赤の場合か MS が青で TS が赤の場合という順であり (これは被験者により異なった)、MS が赤で TS が青の場合にオン効果が最も

小さくなるという結果が得られた。また彼らの研究では、両眼分離提示では MS と TS がともに青の場合にオン効果が突出し、それは MS の網膜照度が 100 td 未満で最大となるが、他の色の組合せではオン効果は非常に小さくなることも見出された。

オフ効果に刺激の色が及ぼす効果を見た研究もいくつかある。Rinalducci (1967) はゼラチンフィルタにより得た青色光と赤色光を刺激光として使用し、MS と TS の色にかかわりなくオフ効果は明瞭に観察されるが、色に特有の効果というものは認めにくいとした。しかし彼のデータを見る限りでは、MS - TS とともに青の場合に、他の色の組合せの場合よりもオフ効果のピーク位置が幾分遅れているように思われる。また Bouman (1955) は、両眼分離提示条件において、MS と TS が同色である方が異色の場合よりもオフ効果が大きくなることを報告している。これらの結果は、オフ効果は刺激の色による影響を若干ながら受けることを示唆しているようにも思われるが、Takiura (1993b) では刺激の波長の効果はほとんど認められず、また Schwartz & Godwin (1996) では、オフ効果は輝度チャンネルの応答によるものであることが示されている。このようにオン効果・オフ効果とも、刺激の色ないし波長による効果は研究間での矛盾が大きい。

ここで一つ注意しておかなければならないのは、一過性第三色覚異常 (transient tritanopia: Augenstein & Pugh, 1977; Mollon & Polden, 1975, 1976, 1977) はオフ効果とは異質な現象ということである。これは数分間にわたって提示されていた中波長光の順応野の消失直後に、短波長光の TS に対する閾値が著しく上昇し、その後長期間にわたり順応野提示中のレベルに復帰しないという現象である。これは中波長光の順応野の立ち下がりに対して生じたオフ応答の反映というよりも、青錐体メカニズム (π_1 機構体: Stiles, 1959) の順応にはスペクトルの長波長領域に感度の高い別の錐体メカニズムが関与していることの現れと解されている。また短波長のテスト刺激の閾値が、約 $5.3 \log \text{td}$ の中波長の順応光の出現時に大きく上昇し始め、その後数秒にわたって上昇を続け、のち緩やかに下降するという

オン効果に似た現象も見出されているが (Mollon, Stockman & Polden, 1987), これは第二種一過性第三色覚異常と名付けられており, やはり青錐体メカニズムが複数の種類の錐体からの経路を含んでいることを示すものと考えられている。もちろんこの現象も通常のオン効果とは区別して考えられるべきものである。

ところで, MS の輝度を変化させずに波長のみを変化させる色相置換事態において, 色相置換時点で MS に重畳して提示された TS の増分閾が大きく上昇することが Glass & Sternheim (1973) によって報告されている。これは一般的なオン効果, オフ効果とは異質な増分閾の変化である。彼らは交照法ではなく, 波長毎に直接刺激の輝度を測定し, 干渉ウェッジによって単色光を得ている。ただこの実験では, 光学系の光路をシャッタにより開閉することで刺激を提示しているため, 各 MS が等輝度かつ等波長になるように調整されていても, 像が切り替わる際に不連続感が生ずるといふ難点がある。しかし色相置換前後の MS の波長差の増大に従い, 増分閾の上昇およびその後の下降が増大する傾向が強く認められるなど, 波長の効果を示す現象がいくつか認められ, 増分閾の変化はアーティファクトのみに帰せられるものではないことがわかる。マスキング事態での TS の増分閾の変化が過渡系の応答によるものならば, Glass & Sternheim (1973) の結果は, 過渡系は輝度変化を伴わない波長変化でも活性化することを示唆するものと言える。Reeves (1981) が色相置換事態でもメタコントラストが生ずることを示したことはこの考えを支持するものである (しかし Bowen, Pokorny & Cacciato (1977) は Reeves の結果に否定的である)。

色相置換法により輝度チャンネルを活性化させずに色度チャンネルの応答だけを分離できるという仮定に対しては批判もある。例えば長波長の刺激がそれと等輝度の白色刺激と置換される場合, 赤錐体には増分が提示され, 逆に緑錐体には減分が提示されることになり, 結局両方の錐体から過渡的な応答が生ずることになると考えることができる (Mollon, 1982)。つまり全体としてみれば輝度変化を伴わない波長のみの変化であっても, 受容器

のレベルでみれば入力の変動が変化するというのである。また波長の異なる刺激の輝度を等しくする際によく用いられる交照法に対する批判もある。池田（1982）は、交照法によって等輝度の二つの刺激面を作成することには問題はないが（比視感度曲線の決定にあたっては交照法により得られたデータも用いられたのであるから、これは当然のことである）、色相置換時にはそれら二つの刺激面の飽和度の違いが視覚系内に何らかの過渡的な応答を生じさせる可能性があることを示唆している（池田は比視感度曲線は輝度チャンネルのみの分光感度を示すものと考えている）。

Evers & Gouras（1986）と Mills & Sperling（1990）はサル（*Macaca mulatta*）の ERG を、de Monasterio（1979）と Zrenner & Gouras（1981）はサルの網膜神経節細胞の応答を、また DeMarco & Powers（1991, 1994）と Wheeler（1979）はキンギョの視神経の応答を、さらに Malpeli & Schiller（1978）はサルの LGN のニューロンの応答についてそれぞれ調べ、短波長光に対する感度はオン中心型ニューロンの方が高いが、逆に長波長光に対する感度はオフ中心型ニューロンの方が高いことを示した。また彼らは、スペクトルの平坦な順応野に刺激を重ねて提示した場合の分光感度曲線は、オン中心型ニューロンでは短波長領域と長波長領域にそれぞれピークを持つ双峰性のものとなるのに対して、オフ中心型ニューロンでは長波長領域にのみピークを持つ単峰性のものとなることを見出している。このように、神経生理学的研究により得られた結果は、上述の心理物理学的なオン効果とオフ効果に関する知見と単純に対応づけられる性質のものではない。これがどこまで種の違いに帰せられるものなのかも不明である。

(9) 時間的波形

視覚実験において用いられる単発刺激の時間的な波形は矩形波である場合がほとんどである。しかも一般にそれが最も望ましい刺激であると考えられ、それを実現しようと様々な工夫がなされてきた（秋田, 1973; Boynton, 1966）。これは、急激な輝度変化をする刺激が緩やかな輝度変化をする

刺激より大きな応答を生じさせると考えられているためである (Broadbent, 1982; Ikeda & Wright, 1972; Titchener, 1908)。見方を変えれば、刺激の時間的波形、すなわち輝度の時間的分布も、視覚の研究における一つの重要な変数と考えられるわけであるが、実際にはこの変数の効果は等閑視されてきた感が強い。

しかし、この種の研究が全く行われてこなかったわけではなく、例えばヒトや動物の ERG の b 波や d 波に刺激の立ち上がり時間や立ち下がり時間が及ぼす効果についてみた研究は古くから散見される (Bartley & Bishop, 1942; Bornschein, 1961, 1962a; Bornschein & Gunkel, 1956; Bornschein & Schubert, 1953; Burian, 1970; Hopp & Penzlin, 1984; Ishihara, 1906; Kühne & Steiner, 1880; Penzlin & Hopp, 1985; Ronchi, 1958; Ronchi & Grazi, 1956; Ronchi & Moreland, 1957; Troelstra & Schweitzer, 1963; Wang, 1937)。また心理物理学的研究においても、古くから明るさ弁別閾に刺激の立ち上がり・立ち下がり時間の及ぼす効果についての研究がなされており (Drew, 1937; Metzger, 1930; Stern, 1894; Takiura, 1996b; van der Wildt & Rijdsdijk, 1979)、刺激の立ち上がり・立ち下がり時間が長くなるにつれ閾値は上昇するが、刺激が極端に小さい場合 (直径 0.03°) には、閾値は立ち上がり・立ち下がり時間から独立となることが示されている。またチャンネルモデルに関する研究の中で、この変数が格子パタンに対する応答に及ぼす効果を調べたものもいくつかみられる (後述)。マスキングの研究において刺激の時間的波形の効果を調べたものには、松村 (1974)、Matsumura (1975, 1976a, 1977)、Poot, Snippe & van Hateren (1997)、滝浦 (1996)、Takiura (2002, 2003a, 2004b) がある。なお、種々の視覚的現象に刺激の時間的波形の及ぼす効果について特にまとめたものは、われわれの知る限り松村 (1979) があるだけである。

Matsumura (1976a) は、 6.73° , 628 td の順応野と同じ大きさの 2512 td の MS の輝度をランプ状に変化させてマスキング関数を求め (TS は 1.72° , 2 ms)、MS の立ち上がり時間が増加するにつれ、オン効果の大き

さが減少し、同時にピーク位置も少しずつ遅れることを見出した。MS の立ち上がり時間が 0, 50, 100, 200 ms と増加するにつれ、マスクング関数がピークに達する SOA はそれぞれ 5-10 ms, 30-40 ms, 40-50 ms, 50-60 ms となった。しかしオン効果がピークに達するのに必要な MS のエネルギー変化量は、20000 td×ms 前後でおおよそ一定であった (Matsumura は約 7000 td×ms としたが、この数値の算出根拠は不明である)。ただし 3 名の被験者のうち 1 名では、MS の立ち上がり時間が長くなってもマスクング関数のピーク位置の遅れは認められなかった。またピーク後の関数形も MS の立ち上がり時間に依存し、立ち上がり時間が長くなるにつれ関数形は次第に緩やかさを増し、第 2 の、あるいはそれ以上のサブピークも現れるようになった。この結果は、順応野強度を 1884 td に、また MS の強度を 1256 td にそれぞれ設定して実験を行った Matsumura (1977) や、順応野の輝度とともに MS の輝度と大きさを組織的に変化させて実験を行った Takiura (2002, 2003a) でもおおむね確認された。また Cogan (1992) は、二段階にランプ状に輝度の変化する刺激が一段のランプ状に輝度変化しているように見える条件について調べたが、その結果も Matsumura (1976a) のデータから説明することが可能である (Takiura, 2002)。なお刺激の立ち上がり時間が増加すると応答のピークが遅れることは、単純反応時間のデータからも示唆される (Jaśkowski, 1993; Matsumura, 1977; 佐藤, 1983, 1984)。

滝浦 (2004a) は、矩形波、正弦波 1 周期相当分 ($-90^\circ \leq \theta < +270^\circ$)、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 100 ms と 250 ms の MS に対するマスクング関数を求め、それぞれの波形に特有のマスクング関数が得られることを報告している。同様の結果は、矩形波、三角波、正負鋸歯状波の時間的波形を持つ 100 ms の MS に対するマスクング関数を求めた松村 (1974) によっても報告されているが、これらの研

究では MS の持続時間が比較的短く、マスキング関数はオン効果とオフ効果との相互作用によって関数形が決定されていると考えられる。

Matsumura (1975) は、持続時間の非常に短い MS の時間的波形を変化させた場合のマスキング関数を求めた。彼は 628 td の順応野上に、強度が 2512 td で持続時間が 15 ms の矩形波 MS と、同じ強度で底辺の持続時間が 30 ms の正負鋸歯状波 MS を重ねて提示し、これら 3 つの MS でマスキング関数の形状は同一となり、正鋸歯状波 MS に対するマスキング関数は、他の 2 種類の波形の MS に対するものより全体的に 10–15 ms 遅れることを見出した (Matsumura は指摘していないが、負鋸歯状波 MS に対するマスキング関数も矩形波 MS に対するものより 2 ms 程度遅れている)。これは閾レベル (Davy, 1952; Herrick, 1973a, 1973b; Long, 1951) と同様に、閾上レベルでも、臨界持続時間内であれば刺激の輝度の時間的分布にかかわらず刺激エネルギーの加重は完全であることを示すものと解することができる。ただ Matsumura (1975) の実験に関しては、30 ms という鋸歯状波 MS の持続時間は、実際には閾上臨界持続時間をわずかに超えていたと考えられる。彼のデータでは、正鋸歯状波 MS に対するマスキング関数が他の 2 種類の MS に対するものに比べ、関数形がやや広がっており、正鋸歯状波 MS に対しては完全加重がわずかに崩れていたものと思われる。628 td の順応野に対する明るさ弁別閾を測定した松村 (1976b) のデータで、15 ms の矩形波刺激に対する閾が 30 ms の正負鋸歯状波刺激に対する閾より低い値となっていることも、この推測を支持する。Ronchi & Nováková (1971) も、刺激の持続時間が部分加重領域にある場合には、光覚閾に刺激波形 (矩形波、鋸歯状波) による差異が認められることを報告している。滝浦 (1996c) は、矩形波刺激に対する閾上臨界持続時間内にある矩形波 (持続時間 12 ms) 正負鋸歯状波、三角波 (いずれも底辺の持続時間 24 ms) に対するマスキング関数の関数形は互いに等しくなること、矩形波 MS と負鋸歯状波 MS に対するマスキング関数は完全に重なり、三角波 MS、正鋸歯状波 MS の順にマスキング関数の時間的な位置が遅れてゆくことを

報告している（順応野は 200 td, MS は 1400 td）。また彼はこのマスキング関数の遅れは、MS 単独に対する RT の増分に一致することも見出している。

刺激の立ち上がり時間の影響に関する生理学的な研究には、ヒトや動物の ERG の b 波を扱ったものが多いが、そこでは 1 つの興味深い結果が得られている。それは刺激の立ち上がり時間が 0 ms と約 200 ms の間で変化しても、ピーク値とグラウンドレベルとの差で定義された b 波の振幅は変化しない（ピーク潜時は刺激の立ち上がり時間とともに増加する）という事実である（Bartley & Bishop, 1942; Bornschein, 1962a; Bornschein & Gunkel, 1956; Bornschein & Schubert, 1953; Hopp & Penzlin, 1984; Ronchi & Grazi, 1956; Ronchi & Grazi (1956) 自身は、自らのデータは刺激の立ち上がり時間が長くなるにつれ b 波の振幅が小さくなり、やがて消失することを示すものとしたが、Bornschein, (1961) によれば、この結果は彼らの用いたアンプの応答が歪んでいたことに帰せられるアーティファクトであるということなので、ここでは Bornschein (1961) に倣い、Ronchi & Grazi の研究もここに含めた）。しかしこれらの知見を、上述の Matsumura (1976a, 1977) と Takiura (2002, 2003a) の心理物理学的研究の結果と直接比較することは難しい。ERG の b 波は杆体の応答と密接に関連していると考えられているのに対して、マスキング実験では中心視であるのに加え、中程度の輝度の順応野を用いており、明所視で刺激を観察させていたと考えられるからである。

Matsumura (1976a) の結果はむしろ、ヒトの ERG の b 波を抑制する条件で、明所視性の x 波を分離した Bornschein (1962b) の結果と比較できよう。そこでは、刺激の立ち上がり時間が増加するにつれ、a 波のピークと x 波のピークとの差で定義された x 波の振幅は顕著に減少するが、ピーク潜時は比較的变化しないという結果が得られていた。また Bornschein (1961) は、視細胞として錐体のみを含む網膜を持つリスの b 波の振幅を a 波のピークから b 波のピークまでと定義すると、刺激の立ち上がり時間が

長くなるにつれ b 波振幅が減少することを報告しているが、これは Bornschein (1962b) のヒトの x 波での結果と類似している。ERG の a 波は明順応状態にある網膜に特徴的な電位であり、錐体電位の立ち上がりと強く関連していることが確かめられている (Brown, 1968)。

Clynes et al. (1964) は、ステップ波状および 500 ms の正鋸歯状波状に輝度が増加する刺激に対するヒトの VECF を記録しているが、そこでも刺激の立ち上がり時間が長くなればオン応答の振幅が減少し、ピーク位置が若干遅れることが見出されている。同様の結果は、0.5–8.0 c/deg の空間周波数の正弦波格子パタンの立ち上がり時間 (0–400 ms であり、立ち上がりにおける時間的波形は余弦波半周期分に等しい) がヒトの VECF に及ぼす効果を調べた佐藤 (1983) でも得られている。またこれらのマクロな電位の研究の他に、単一ニューロンの応答を調べている研究もある。Bornschein (1962a) は、ネコのオン中心型視神経の受容野全体に拡散光を照射し、刺激の輝度が低い場合 (0.025 cd/m^2 から 0.83 cd/m^2 まで輝度が増加する場合)、刺激の立ち上がり時間が長くなるにつれ (最長 260 ms)、第 1 放電期の潜時が増加し、同時に放電頻度も低下するという結果を得た。刺激強度が高い場合には (0.025 cd/m^2 から 830 cd/m^2 まで輝度が増加する場合)、立ち上がり時間が増加しても応答には全体として目立った変化はなかったが、それでも第 1 放電期の持続時間が増加するとともに放電頻度が減少し、さらに第 2 放電期までの間隔が増加することも認められた。この結果は 7 ms と 100 ms という二つの立ち上がり時間に対して、刺激輝度が高くなるにつれヒトの弁別成績は低下するという Bornschein (1962c) の心理物理学の実験での結果と対応するものであろう。

また Enroth-Cugell & Jones (1961, 1963) は、Bornschein (1962a) よりも立ち上がり時間が長く (50–5000 ms 以上)、指数関数的な立ち上がりを持つ拡散光を用いてネコのオン中心型網膜神経節細胞の応答を調べた。彼女らは、刺激の立ち上がり時間が長くなるにつれて応答のピーク値は減少すること、ピーク潜時が幾分増加すること、応答の時間的経過が緩やかに

なり、応答が広い時間的範囲にわたって生ずるようになることを見出した。同様の結果は、受容野中心部のみを照射してネコの視神経と LGN の過渡型ニューロンの応答を記録した Heggelund, Karlson, Frugsrud & Nordtug (1989) でも確認されている。ただし、Enroth-Cugell & Jones (1963) では、比率としては少ないものの、ニューロンによっては、立ち上がりの期間は応答が抑制され、立ち上がり終了時に最大の応答を生ずるものや、立ち上がり時間が 500 ms から 1500 ms の場合に立ち上がりの開始直後に応答がピークとなるものも認められた。

Matsumura (1976a) は、3140 td の順応水準から 628 td まで立ち下がる MS に対するマスキング関数を求め、立ち下がり時間が 0 ms, 50 ms, 100 ms, 200 ms と増加するにつれ、オフ効果の大きさは幾分低下し、かつそのピークの時間的な位置はやや遅れ、関数形が全体的に緩やかさを増すという結果を得た。ただしオフ効果のピーク値の低下はオン効果の場合に比べてはるかに小さく、筆者が彼のデータを再検討したところ、MS の立ち下がり開始時の 100 ms 前での TS の閾値を基準とした場合のオフ効果のピーク値は、MS の立ち下がり時間が 100 ms までにはほとんど低下しないという結果となった。これらの結果は、順応野の輝度、MS の輝度レベル、MS の大きさを組織的に変化させた Takiura (2002, 2003a) でも確認されている。オフ効果の大きさを減少させ、そのピーク位置を遅らせるという点で、MS の立ち下がり時間の効果は輝度の効果と似たところがあるが、同一刺激条件下で MS の立ち下がり時間の効果と輝度の効果を比較すると、両者は質的にも量的にも異なることが明らかとなっている (Takiura, 2003a)。また Matsumura (1977) は、Matsumura (1976a) よりも強度の低い、1884 td から 628 td まで立ち下がる MS に対するマスキング関数を求めたが、この場合にはオフ効果は MS の立ち下がり時間が 50 ms の場合に最大となり、そのピーク位置の ISI (inter-stimulus interval: 先行刺激の立ち下がりから後続刺激の立ち上がりまでの時間) は、立ち下がり時間が 0 ms の場合には 0 ms, また立ち下がり時間が 50–200 ms ではいずれも 20 ms 付近という、

Matsumura (1976a) とは若干異なった結果となった。しかし Matsumura (1977) では、MS の立ち下がり時間が 0 ms の場合と 50 ms の場合とで、マスクング関数のピーク値の差は 0.06 log 単位程度であり、立ち下がり時間が 0 ms と 50 ms で (さらにはピーク値の差が同程度である立ち下がり時間 100 ms でも) マスクング関数のピーク値は有意に変化しなかったと考えることもできるかもしれない。Takiura (2002) では、Matsumura (1977) よりも強度の低い MS に対しても、Matsumura (1976a) と同様の結果が得られた。

Bornschein (1962a) は、拡散光に対するネコのオフ中心型網膜神経節細胞の放電頻度の最大値は、刺激の立ち下がり時間が増加しても (最大 260 ms) 目立った低下を示さないことを見出しており、同様の知見は Bornschein よりも立ち下がり時間の長い刺激を用いた Enroth-Cugell & Jones (1963) によっても得られている (Spitzer, Almon & Sandler (1993) は、Enroth-Cugell & Jones (1963) のデータに基づいた網膜神経節細胞の応答のモデルを提出している)。ここで興味深いのは、これらの研究ではいずれも、刺激の立ち下がり時間にかかわらず応答のピークが刺激の輝度変化終了時に位置しているという事実である。これはオン経路よりオフ経路の方が時定数が長いという知見 (Fischer et al., 1972) と合致するものであろう。Bornschein (1962c) 自身はこの結果を、オフ経路はオン経路に比べ、刺激の時間的な輝度変化の割合により応じた反応を示すものと解している。

Matsumura (1976a, 1977) と Takiura (2002, 2003a) によるマスクング関数の研究では、オフ効果のピークは刺激の立ち下がり開始直後に位置している。これは上で述べた神経生理学的なオフ応答の知見と合致しない。一方、刺激の立ち上がり時間が変化した場合の視覚系の応答に関する研究は、心理物理学的なものとの神経生理学的なものとの間で互いに対応が比較的良好である。これらのことから松村 (1979) は、刺激の立ち上がりに対する応答は比較的単純な過程を経て中枢へと伝達されるのに対し、刺激

の立ち下がりに対する応答はより複雑な過程を経て伝達されるのではないかという推論を行っている。

しかし、Matsumura (1976a, 1977) と Takiura (2002, 2003a) では、いずれもランプ状の MS の立ち下がりに対するマスキング関数を求める際に、TS として 2 ms の増分刺激が用いられていたという点は注意を要する。MS の立ち下がり時近辺での TS の閾が、MS の立ち下がりにより惹起されたオフ応答と TS により生じた応答との相互作用により決定されるのなら、持続時間の短い刺激に対してはオン応答が優勢となるため、彼らの記録したオフ効果は、オフ経路の応答とオン経路の応答との相互作用により決定されていたと考えられる。オン経路とオフ経路の相互作用は、刺激の過渡的变化によって生ずることが心理物理学的研究により示されている (Bowen, 1995, 1997; Bowen & de Ridder, 1998; Edwards & Badcock, 1994; Royer & Gilmore, 1985; Stelmach, Bourassa & Di Lollo, 1984, 1987)。このチャンネル間相互作用のメカニズムには不明な点が多いが (滝浦他, 1994 は、ネコの LGN において認められる reciprocal lateral inhibition (Singer & Creutzfeldt, 1970; Singer & Phillips, 1974) と同様なメカニズムを考えている)、一般に、同一のチャンネル内で生じた複数の応答同士の相互作用は、異なるチャンネル間で生じた応答の相互作用に比べ、より単純なものであると考えられる。オン経路とオフ経路が機能的に異なるばかりでなく、解剖学的・電気生理学的にも異なり、皮質以前ではかなりの独立性を保っていることはよく知られている (Norton, Rager & Kretz, 1985; Peichl & Wässle, 1981; Schiller, 1984, 1992; Schiller & Malpeli, 1978)。従って、マスキング法によりオフ応答を心理物理学的にとらえようとする場合、TS として用いる刺激は増分光よりも減分光の方が適当と考えられる。

Takiura (2004b) はランプ状の立ち下がりをもつ直径 1.43° の MS に同じ大きさの 16 ms の減分 TS を重畳してマスキング関数を求めた。その結果、MS の立ち下がり時間が 50, 125, 250, 500 ms では、グラフは MS の立ち下がり開始時に第 1 のピークを迎え、その後急激に低下し、再び上

昇して立ち下がりの中間時点付近で第 2 のピークをなし、立ち下がり終了直前ないし直後に第 3 のピークを形成した。MS の立ち下がり時間が 0 ms の場合、すなわちステップ状の MS に対するマスキング関数は、ピーク位置が幾分早まった点を除けば、増分 TS を用いて求めたものとよく似た形状となった。ステップ状の MS に対する同様の結果は、高橋 (1976) によっても報告されている。オフ経路は暗さの感覚の生起に関わり、刺激輝度の減少の検出・評価を行う視覚系内の経路と考えられているが (Fiorentini, Baumgartner, Magnussen, Schiller & Thomas, 1990; Jung, 1973), この考えに従えば、この結果は、人の視覚系のオフ経路は、輝度変化の開始と終了を検出し、かつ輝度変化中にも応答することで、輝度の緩やかな減少を検出・評価することを示唆するものと考えられる。またこの推測が正しければ、この結果は、ヒトとネコや魚類などのヒト以外の種とでは、緩やかな輝度減少に関する情報処理の仕方が異なっていることを示唆するものと言える。Clynes et al. (1964) によるヒトの VECP の研究では、オフ応答は 500 ms の減分ランプの中央付近でのみ生じていた。しかし、マスキング関数によって心理物理学的に記録される応答が視覚系の比較的末梢レベルのものであるならば、応答の生起する視覚系内でのレベルの違いを考えれば、Clynes et al. (1964) の結果と Takiura (2004) の結果とは互いに矛盾するものではないかもしれない。TS の極性の効果に関しては (11) で詳しく述べる。

刺激の立ち上がり時間と立ち下がり時間とが視覚系の応答に及ぼす効果を、チャンネル理論の観点から検討している研究もある。Tolhurst (1975) は、ランプ状に輝度の変化する 0.2 c/deg の閾近傍コントラストの正弦波格子パターンに対する反応時間の分布から、300 ms といった緩やかなコントラストの増減に対して過渡系は応答しないと推測したが、Bergen & Wilson (1985) も刺激の立ち上がり、立ち下がり時間が 250 ms にもなれば、有意な過渡的応答が生じなくなると述べている。しかし時間的輝度勾配という刺激変数に対しては、過渡系の応答に関して明らかな時空間的相互作用が

存在する。Breitmeyer & Julesz (1975) は、正弦波格子パタンの空間周波数が 5 c/deg 以下であれば、立ち上がり時間の長い (200 ms) パタンはステップ波状の立ち上がりを持つパタンよりも検出されにくいだが、空間周波数がそれ以上になると、コントラスト感度はパタンのコントラストの時間的な変化の割合から独立であることを見出した。また Budrikis & Lukas (1979) も同様な結果を得た。ただし Budrikis & Lukas の研究では、コントラスト感度が刺激の立ち上がり時間の影響を受けるか否かの分岐点の空間周波数は 16 c/deg であった。また Stromeyer, Zeevi & Klein (1979) は、 $0.2\text{--}1.0 \text{ c/deg}$ といった低空間周波数の正弦波格子パタンでは、鋸歯状波動的なコントラストの変化（緩やかなコントラスト変化の相は 1000 ms ）がコントラスト感度に影響を及ぼすことを報告している。ただし Stromeyer et al. ではパタンの立ち下がり時間の効果も認められているのに対し、Breitmeyer & Julesz と Budrikis & Lukas では立ち上がり時間の効果のみが認められている（Watson, 1986 によれば、この違いは順応野輝度などの全ての変数が過渡的応答の程度に影響を与えているためという）。また Tulunay-Keesey & Bennis (1979) も、 $0.5\text{--}9.0 \text{ c/deg}$ の正弦波格子パタンでは、矩形波状のコントラストの変化を示すパタンの 2 方が、立ち上がり時間と立ち下がり時間がともに 2500 ms の台形波状のパタンよりもコントラスト感度が高いという知見を得ている。ステップ波はランプ波よりも高時間周波数成分を多く含むため、これらの結果は、刺激の時間的な変化に感度の高い過渡系は低空間周波数成分に対しても感度が高いが、高空間周波数に対する感度の高い定常系は刺激の時間的な変化に対しては感受性が低いという考えと合致するものである。佐藤 (1984) は、立ち上がり時間が 200 ms の正弦波格子パタンに対する反応時間とパタンの空間周波数との関係を示したグラフには、 2.0 c/deg 付近に不連続点が現れるとし、 2.0 c/deg 付近を境にパタンの検出が別々のメカニズムによって行われていると推測しているが、この結果はそうはっきりしたものでもないように思われる。また Green (1984) は、ステップ波状の強度変化に対して過渡系が応答する空間

周波数は 4 c/deg 以下であると述べているが、この値が刺激条件などによってかなり変動するものらしいことは、上に挙げた諸研究の結果からも推測される。なお Parker & Salzen (1982) によれば、高コントラストのパタンの立ち上がりは過渡系と定常系の両方のメカニズムをトリガするが、その立ち下がりには通常過渡系の応答のみを生じさせると考えられているという。

(10) 時間周波数

これまで述べてきた研究は、全て MS として非周期的刺激、すなわち単発刺激が用いられていた。しかし周期的刺激であるフリッカーに対するマスキング関数を求めた研究も少なくない (Bone & Chen, 1995; Boynton et al. 1961; Chase, von Wiegand, Hood & Graham, 1993; DeMarco, Hughes & Purkiss, 2000; He & MacLeod, 2000; Hood & Graham, 1998; Hood, Graham, von Wiegand & Chase, 1997; Ikeda & Boynton, 1965; Maruyama & Takahashi, 1977; Shickman, 1970; Powers & Robson, 1987; Snippe, Poot & van Hateren, 1998, 2000; Takahashi & Maruyama, 1977; Takiura, 1999b; 滝浦他, 1994; Wolfson & Graham, 2000, 2001a, 2001b; Wolfson & Graham & Chowdhury, 2000; Wu, Burns, Elsner, Eskew & He, 1997)。これらの研究の多くは、初期明順応のダイナミクスを調べる目的で行われたため、用いられたフリッカー MS の時間的波形は正弦波が多いが、矩形波や鋸歯状波等の他の時間的波形を用いているものもある。

MS の変調度が大きく、平均輝度が中程度以上で時間周波数が高ければ (20–50 Hz)、結果は研究間で相互にかなりの一致がみられる。すなわち、MS の時間的波形にかかわらず、マスキング関数は MS とほぼ同位相で正弦波状の変化を示す。これは高周波数領域では視覚系は線形応答を示す (Kelly, 1961, 1972) ことのあらわれであると解釈されている。

一方、1–十数 Hz 程度の低・中周波数領域でのマスキング関数の形状は、唯一、MS が正弦波であっても MS と同位相の正弦波状にならないという点を除き、研究間での一致度が低い。これは特に中程度の周波数領域で著

しい。例えば正弦波 MS の場合、マスキング関数は、周波数にかかわらず MS の輝度が増加する期間においてピークに達するとする研究が多いが、周波数が増えると輝度が減少する期間にピークが移動するという研究もみられる (Hood et al., 1997)。このマスキング関数のピークはオン効果と考えられるが、オフ効果を観察している研究は少ない (Maruyama & Takahashi, 1977; Shickman, 1970; Takahashi & Maruyama, 1997; 滝浦他, 1994)。またいくつかの研究では、マスキング関数の最大値と最小値の差で定義されたオン効果の大きさは、8 Hz 前後で最大になった (Hood et al., 1997; Powers & Robson, 1987; Shickman, 1970)。これに対しては、フリッカーの平均輝度が中程度の場合の時間的コントラスト感度曲線のピークが 8 Hz 付近に位置するという事実 (de Lange, 1958; Kelly, 1961) との類似性が指摘された (Hood et al., 1997)。またこれは、輝度一定のフリッカーの見かけの明るさは、2–8 Hz の周波数で最大となるという Brücke-Bartley 効果 (滝浦, 2000a) とも似ている。Takiura (1999b) は、フリッカー MS の周波数の変化に伴うオン効果のこのような大きさの変化は、MS の見かけの明るさの変化とよく対応することを報告している。このようなオン効果の変化に対応するような神経生理学的対件も、ネコの網膜のオン中心型神経節細胞や LGN のオン中心型ニューロンの応答に関して報告されている (Cleland & Enroth-Cugell, 1966; Fukada, Motokawa, Norton & Tasaki, 1966; Rabelo & Grüsser, 1961; Reidemeister & Grüsser, 1959)。しかし同様の刺激事態において、オン効果の大きさのこのような変化を認めていない研究もある (Snippe et al, 2000; Wolfson & Graham, 2001a; Wolfson, Graham & Showdbury, 2000)。中程度の周波数の MS に対する研究間での結果の違いは、Hood et al. (1997) の指摘するように、測定法の違いや TS の持続時間、刺激の分光分布などの刺激諸変数の違いに帰せられる部分もあると思われるが、この周波数領域では視覚系の応答が比較的不安定であるためである可能性もある。

フリッカー刺激は単発刺激が連続したものと考えることができる。矩形

波フリッカーMSの周波数が高い場合、MSの時間的波形にかかわらずマスティング関数は正弦波状となり、そのMSの1周期分と等しい単発MSに対して生ずる、オーバーシュートを含んだマスティング関数とは異なるものとなる。これは上述のように、刺激の周期性ないし繰り返しによる何らかの効果（それには網膜の累積的な順応水準の上昇も含まれるかもしれない）により、時間的な輝度変化に対する視覚系の応答が線形となっていることのあらわれと解されているが、フリッカーMSの周波数が低い場合にはこの効果が減少するため、MSに対するマスティング関数は、その1周期分に相当する単発MSに対するものから予測できる可能性がある。しかし、矩形波・正弦波1周期分相当・正鋸歯状波・負鋸歯状波の4つの時間的波形を持つ100msと250msの単発増分刺激に対するマスティング関数を求めた滝浦(2004a)の結果は、必ずしもこの考えに肯定的なものではなかった。確かに、矩形波の場合にこそフリッカーMSに対するマスティング関数は単発MSに対するマスティング関数からよく予測することができたが、緩やかな輝度変化の相を持つ他の時間的波形の場合にはこの予測は必ずしも容易ではなく、特に正弦波の場合にそれは著しかった。また滝浦(1993b)は、例えば正弦波MSの場合、単発MSを $-90^{\circ} \leq \theta < +270^{\circ}$ 相当分(増分MS)とするか $-270^{\circ} \leq \theta < +90^{\circ}$ 相当分(減分MS)とするかで、マスティング関数の形状が大きく変化することを指摘しており、緩やかな輝度変化を含む変調度の高いフリッカーに対しては、その周波数が低い場合でさえ、視覚系の出力はオン応答とオフ応答の複雑な相互作用によって決定されると推測している。

(II) TSの極性

(9)で述べたように、TSが増分光の場合ばかりでなく減分光の場合にも、マスティングは認められる。Sturr & Frumkes (1968)とSturr, Frumkes & Veneruso (1965)は、MS, TSともに減分光を用い、提示時間差を一定に保った条件で、網膜位置(偏心度 $0-7^{\circ}$)にかかわらずマスティング効

果が認められることを示した。また高橋（1976）は、200 ms の増分 MS に対するマスキング関数は TS の極性にかかわらずほぼ等しくなり、またこれは減分 MS に対しても同様であることを報告した。MS と TS の極性が等しい場合にも異なる場合にもマスキングの大きさやその時間的経過には差がない場合もあり得ることは、Bowen & Wilson（1994）の結果からも示唆される。しかし Sperling（1962）は、増分 MS の立ち下がりに対して減分 TS の閾値の方が増分 TS の閾値よりも高くなること、またこの場合、減分閾が MS の立ち下がりの直前で常に急激な上昇を示すのに対して、増分閾の上昇は常にみられるわけではないことを報告している。彼はまた、持続時間の短い減分 MS に対するマスキング関数は、TS の極性にかわりなくピーク値は等しくなり、TS が減分光の場合にピーク位置が若干遅れることも見出している。しかし彼の実験では実験条件の詳細は明らかではない。

正弦波フリッカー MS に対するマスキング関数においても、TS の極性による差異が、小さいながらも系統的に認められる場合がある。Wolfson & Graham（2001a）は、9.4 Hz 以下の周波数では、MS の輝度が増加する位相（ -270° - $+90^{\circ}$ ）において、増分 TS の閾が減分 TS の閾よりも高くなり、マスキング関数はおおむね U 字型となるが、18.8 Hz では、TS の閾の差に規則性がみられなくなることを報告している。Snippe et al.（1998）や Wolfson & Graham（2000）でもほぼこれと同様の結果が得られているが、DeMarco et al.（2000）は、MS の位相が 270° で減分 TS の閾の方が高く、 225° と 315° で逆に増分閾の方が高くなると報告している。これらの結果の差の原因について Wolfson & Graham（2001）は、刺激条件の違いによるものではないかと述べている。また Takiura（2004b）は、単発の減分 MS の輝度変化勾配を変化させた場合、TS の極性によりマスキング関数には顕著な差異が生ずることを見出している。これらのことから、MS の輝度変化勾配が緩やかとなれば、MS の輝度の減少により惹起されたオフ応答が、オン経路とオフ経路の時定数の違いにより複雑な変化を示すため

(Bornschein, 1962; Enroth-Cugell & Jones 1963), この応答と増分 TS に対するオン応答, あるいは減分 TS に対するオフ応答との相互作用の違いがマスキング関数上に反映されやすくなるのではないかと考えられる。一方, MS の輝度変化が急激であれば, オフ効果に及ぼす TS の極性の効果は比較的小さいのかもしれない。

(12) 被験者側の要因

これまでマスキング関数に及ぼす刺激側の効果についてみてきたが, 被験者側の要因もマスキング関数に影響を与えることが明らかとなっている。

Sturr, Church, van Orden & Taub (1984) と Sturr et al. (1982) は, 被験者の年齢が上がればオン効果の大きさが減少することを報告している。ただし Sturr, Church & Taub (1985) では, 40歳代の被験者では20歳代の被験者に比べオン効果のピークが低下し, その位置も遅れるのに対して, 60代の被験者では40代の被験者に比べオン効果の時間的経過が緩やかとなるものの, そのピークは高くなることを見出されている。加齢は, オン効果の他にも, 時間的変調感受性 (Fiorentini, Porciatti, Morrone & Burr, 1996; Spear, 1993), 文字 TS に対するパタン MS あるいはノイズ MS による逆向マスキング (Walsh, 1976), 臨界持続時間 (Coppinger, 1955; Dorney, 1964), 二重光弁別閾 (Pearson & Tong, 1968), 時間的加重 (Eriksen, Hamlin, & Breitmeyer, 1970), 視覚的持続 (Kline & Orme-Rogers, 1978), 視覚的唸り (Karrer, 1968), さらに感覚化時間 (van der Horst & van Essen, 1933) 等の時間的な視覚的現象に影響を与えることが報告されている。Kline & Schieber (1981) は加齢による視覚系の時間的な面での応答性の低下は, 過渡系の機能が低下して視覚系が定常系優勢となるためではないかと考えている。

認知課題や多くの知覚課題に比べ, いわゆる感覚領域での課題では, 単純反応時間課題などを除くと, 一般に練習効果は少なく, それは特に熟練した被験者を用いた場合に顕著であると言われている。しかし視感覚の領

域に限っても、例えば心理物理学的課題一般に習熟した被験者であっても、時間順序弁別閾は数ヶ月にわたる測定期間中に大きく低下する (Westheimer & McKee, 1977), 短い刺激の持続時間弁別閾は試行セッションの反復により顕著な低下を示す (Westheimer, 1999), コントラストマスキングの効果は試行セッションの反復により減少する (Dorais & Sagi, 1997) など、新たな課題における練習効果ないし知覚学習の存在を示す報告がいくつか見られる。マスキング研究においても、Battersby & Wagman (1959) が、実験を続けていくうちに MS なしでの TS の閾が 0.1 log 単位程度低下することを報告している。このような事実は、それ自体が研究者の興味の対象でない限り報告されることはほとんどないと思われるが、結果の細部の考察にあたっては無視されるべきではない。筆者自身も、同一条件で測定された TS の閾が、セッションの反復により多少の低下を示す場合があることを繰り返し経験している。

また、MS の立ち上がり・立ち下がり中にサッカードが生ずると、オン効果・オフ効果は消失する (Richards, 1969; Volkman, Riggs, White & Moore, 1978)。これは、サッカードが定常系の応答を選択的に抑制するという Burr, Holt, Johnstone & Ross (1982) の主張と合致する。しかし Brooks et al. (1981) は、マスキング関数の形状は、輝度や TS - MS 間の提示時間差などの刺激側の変数の影響は受けるが、振幅・速度・方向といったサッカードの変数によっては影響されないことを示している。

マスキングの神経生理学的対件

ここでは、マスキングと同様の刺激事態で、一方の刺激に対する応答がもう一方の刺激に対する応答によって抑制される現象が存在することを示した電気生理学的研究について取り上げる。この現象は神経生理学的マスキングとでも呼ぶべきもので、心理物理学的な現象であるマスキングの神経生理学的対件ということになる。

オン効果に類似した神経生理学的現象は、視細胞電位のレベルからす

に報告されている。Felsten & Wasserman (1978, 1979), Hartline & McDonald (1947), それに Wasserman, Lo & Easland (1976) は、カプトガニの視細胞電位でマスキングに似た現象を見出している。特に Felsten & Wasserman (1978) は、神経生理学的なマスキング関数の形状は、MS によって誘発された応答の時間的な経過とは同一ではないものの、前者は後者のかなりよい近似であることを報告している。またこれらの研究での視細胞電位の変化の様子は、マスキングが妨害的・中絶的 (interruptive) な性質のものというよりも、むしろ統合的 (integrative) なものであることを思わせる。これらの研究では逆向マスキング様の現象も見出されている。

ヒトの ERG の b 波に関しても、マスキングと似た現象がみられることが明らかにされており (Boynton & Tiedman, 1953), さらにカプトガニの視神経 (Riggs, 1940; Riggs & Graham, 1940), アメリカサンショウウオのオン・オフ型網膜神経節細胞 (Copenhagen, 1975; Werblin & Copenhagen, 1974), カエルのオン・オフ型網膜神経節細胞 (Gordon & Graham, 1973), それにネコのオン中心型網膜神経節細胞 (Enroth-Cugell & Shapley, 1973a, 1973b; 深田, 1979; Nakayama, 1968; 斎藤, 1977; Saito & Fukada, 1975, 1986) でも、それぞれ刺激条件はかなり異なるが、同様の応答が記録されている。このように網膜という視覚系の末梢部においてすでにマスキング類似の応答が多数報告されていることは、マスキング関数は主として視覚系の末梢部での MS と TS との相互作用により決定されるという Boynton (1972) の説を強く支持するように思われる。

視覚系のより高次の段階に位置するネコの LGN のニューロン (Nakayama, 1968; Schiller, 1968; Sturr & Battersby, 1966) や皮質のニューロンの応答 (Sturr & Battersby, 1966), またヒトの VECP (Donchin & Lindsley, 1965; Donchin, Wicke & Lindsley, 1963; Lindsley & Emmons, 1958a, 1958b) においても、やはり同じような現象が報告されている。Sturr & Battersby (1966) はさらに、両眼分離提示条件下でのマスキング

に対応するような現象も見出している。また、フリッカー刺激の最初のパルス光に対して非常に大きな応答が生じ、それに続くパルス光列に対する応答が長期間抑制される S-R 効果 (suppressive-recovery effect) も、順向マスキングの神経生理学的の一つと考えられるが、この現象も、視細胞電位 (Toyoda, Hashimoto, Anno & Tomita, 1970), ERG (Armington, 1964; White, Cheatham & Armington, 1953), S- 電位 (網膜水平細胞の応答: Miller & Dowling, 1970), 網膜神経節細胞 (Salinger & Lindsley, 1973), LGN のニューロン (Bartley, 1958), VECP (Fleming & Canter, 1967; Yoshida, 1983) 等、視覚系の様々なレベルでの応答において認められている。

一方、オフ効果の生理学的な対応物はオン効果の場合に比べて報告数が少ない。Copenhagen (1975) はアメリカサンショウウオのオン・オフ型網膜神経節細胞で、また Gordon & Graham (1973) はカエルのオン・オフ型網膜神経節細胞の応答に関して、それぞれオフ効果に類似した現象を報告している。また Granit & Riddell (1934) のカエルの ERG の研究では、MS の消失後に 40 ms の TS に対する b 波の振幅が減少することが見出されているが、ヒトの ERG を扱った Kawabata (1963) では b 波のこのような変化は認められなかった。

また、心理物理学的な測定と神経生理学的な応答の記録とを同一刺激条件の下で行い、両者の対応をみようとした研究もある。Fehmi, Adkins & Lindsley (1969) と Lindsley, Fehmi & Adkins (1967) は、逆向マスキングの生ずる刺激事態でのサルの図形弁別成績と、視神経, LGN のニューロン, および皮質のニューロンの誘発電位の変化との対応を報告している。また Coenen & Eijkman (1972) は、同一の刺激条件下でのネコの視神経と LGN のニューロンの応答と、ヒトの心理物理学的なマスキング量との対応について検討し、逆向マスキングと順向マスキングの時間的経過の違い (この両方の時間的経過がオン効果の時間的経過に相当する) も神経生理学的データと対応づけることが可能であることを示した。これらの結果は、マ

スキングが主として網膜を中心とする視覚系の末梢レベルに起源を有する現象であることを示唆する。

Lindsley et al. (1967) は、逆向マスクング事態でのテストパタンに対する再認率の変化とヒトの VECF の変化との間に関連性を見出しており、御領 (1975b) は、オン効果の大きさとヒトの VECF の振幅は対応することを示唆している。しかし御領・大山 (1973) の研究では、逆向マスクングを生起させる刺激事態の下での TS に対する主観的印象についての言語報告内容と、VECF の変化との間に明確な対応は見出されなかった。ただし彼らの研究では、Vaughan & Silverman (1968) に倣い、VECF の N_1 - P_2 - N_2 によって囲まれる領域の面積を VECF の振幅の指標としているが、この指標の意味づけには注意が必要であろう。なおここでも、Coenen & Eijkman (1972) や Fehmi et al. (1969) によって、マスクングというものは主に視覚系の末梢レベルに起源を持つ現象であることが推測されている。

オン効果・オフ効果を神経生理学的なオン応答とオフ応答の 間接的な記録とする考えについて

心理物理学的研究での知見の説明に際し、神経生理学的研究により得られたデータを援用することが広く行われている。Uttal (1979) などは、神経生理学的応答と心理物理学的反応との間に同型的関係が存在しなければいけないということはないと主張しているが、一般に両者の間に類似性が認められれば、前者が後者の基礎をなすと考えられている (Barlow, 1972, 1985, 1995; Parker & Newstone, 1998)。心理過程と神経過程との関連性に関して考察する際の仮定を結合命題 (linking propositions) と呼ぶ。結合命題はいくつか提出されているが (Teller, 1984, 1990; Teller & Pugh, 1983)、最も広く受け入れられているものは、この素朴な還元論、すなわち類似性である。

マスクング関数を神経生理学的な応答の心理物理学的な記録と考える場合に、筆者が採用した結合命題もまたこの類似性である。これは、刺激諸

変数がマスキング関数に及ぼす効果は、いくつかの明らかな例外はあるものの、同じ変数が神経生理学的応答に及ぼす効果と少なくとも質的にはかなりよく似ているという事実に基づくものである。また神経生理学的応答においてマスキング様の現象が存在することも、オン効果やオフ効果が生理学的なオン応答、オフ応答と密接に関連していることを強く示唆するものである。

増分 MS と増分 TS の SOA が 0 ms 付近では、MS により視覚系のオン経路内に惹起された過渡的なオン応答が、TS によりオン経路内に生じた過渡的なオン応答を強力にマスクする。従って、TS が検出されるためには、MS と TS の提示時間差が大きい場合に比べ、その輝度を高くする必要がある。従って SOA の関数としての TS の閾値は、MS に対するオン応答の波形をなぞる形で変動すると考えられる。これがオン効果である。一方オフ効果の場合には事情が多少複雑である。増分 MS の立ち下がり（あるいは減分 MS の“立ち上がり”）に対するオフ応答と増分 TS に対するオン応答とは、視覚系内の異なる経路内で生起するため、直接相互作用しない。Singer & Creutzfeldt (1970) と Singer & Phillips (1974) は、ネコの LGN のレベルにおいて、受容野が重畳あるいは隣接するオン中心型ニューロンとオフ中心型ニューロンとは相互作用することを見出しているが、これと同様の現象がヒトの視覚系においても生起するのであれば、増分 TS に対するオン応答が、増分 MS の立ち下がりによって活性化したオフ経路からの抑制を受け、結果的に生じた TS の閾値の上昇がオフ効果に他ならないという推測が可能となる。すなわち、オフ効果の反映しているものは、オフ経路のオフ応答そのものというよりは、オン経路のオン応答に対するオフ経路の抑制効果であるということになるが、その時間的経過はオフ応答のそれと対応すると考えられるため、結果的にはオフ応答の時間的経過を間接的に反映していると推測される。従って、オフ効果は TS を減分光とした場合のものとよく似たものとなっても不思議ではない（高橋, 1976; Takiura, 2004b)。これは MS の立ち下がりが急峻な場合であるが、これが

緩やかとなれば、(9) でみたように、TS の極性によりマスキング関数の形状に大きな差異が現れる。これはオン経路とオフ経路の時定数の違いによって、オン経路からオフ経路への抑制が生ずる等、オン経路とオフ経路の間の相互作用が複雑となるために、オフ経路のオフ応答の時間的経過とオン経路に及ぼすオフ経路の抑制効果のそれとの違いが拡大するためかもしれない。

しかし、MS に対する応答と TS に対する応答との相互作用は線形とは限らず、オン効果やオフ効果を、オン応答・オフ応答の時間的経過を細部まで忠実に記録したものと考えるのは限界がある。例えば Felsten & Wasserman (1978, 1979) は、カプトガニの視細胞電位の時間的経過は、心理物理学的マスキング関数の形状とやや異なっていることを指摘している。また Takiura (1997) は、オン効果のピーク値は MS の持続時間の関数として増加するが、MS の輝度が高ければそのグラフの傾きは 1 を超えることを示した。閾レベルなど、刺激の輝度が非常に低い場合に視覚系の時間的加重は最大となると考えられているため、この結果もマスキング事態における MS と TS との相互作用が非線形であることを示唆するものと考えることができる。また Kelly (1972) は、マスキング事態における TS の閾値は、MS 単独に対する視覚系の応答により決定されるのではなく、MS に対する応答に TS に対するインパルス応答が時間的遅れをもって重畳した複合応答の振幅によって決定されるとし、マスキング関数を視覚系の出力波形と見なすことについて疑問を呈している。

マスキング関数の形状を、神経生理学的なオン応答やオフ応答の時間的経過の心理物理学的な記録と見なす考えは、これらの問題を含むことを認めなければならない。しかし本稿で取り上げてきた諸研究の結果から、前者を後者のよい近似であると考えことは十分に可能である。特に、MS の強度が低い場合には、マスキング関数は神経生理学的な過渡的応答の特性をよく反映すると考えられる (例：滝浦他, 1994)。MS の強度が高い場合には MS - TS 間相互作用の非線形性の程度が増大するので、この非線

形性の存在とその性質（例：Felsten & Wasserman, 1978, 1979; Takiura, 1997）をよく把握した上で、心理物理学的にとらえられた視覚系の応答であるマスキング関数を利用する必要があるだろう。

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、視覚系の中枢レベルの応答を心理物理学的に研究する際に利用される現象を“心理学者の微小電極”と呼んだ。本稿では、マスキング法が視覚系の過渡的な応答を心理物理学的に調べる上で、いわば“心理学者のマクロ電極”とも呼べるような、高感度の手法であることを示し、パタンを持たない光刺激に対する ms 台の視覚的現象のメカニズムの解明にあたり、この手法を用いたアプローチが有効であることを論じた。

筆者は、ヒトの感覚の研究法として、マスキング法をはじめとする心理物理学的手法が、神経生理学的研究と比較して明らかに有利な点を有しているということを指摘しておきたい。それは、前者がわれわれの主観的体験である感覚に基づいて行われるものであるという点である。神経生理学的応答は、感覚を基礎づけているものではあるが、感覚それ自体ではない。特定の刺激に対するニューロンの応答パターンを見ただけでは、その刺激がどのような主観的感覚を惹起しているのか推測することは困難である。一方、心理物理学的研究では、われわれの主観的感覚に基づいて課題に対する判断が行われる。従って、心理物理学的研究において弁別や言語報告により把握されたものも、感覚そのものではないかもしれないが（柿崎, 1993）、神経生理学的応答よりもわれわれの感覚に一步近いものであると言うことは許される。従って、マスキング法により測定された心理物理学的応答は、動物を被験体とした神経生理学的研究で記録された応答以上に、われわれの感覚を生じさせている応答に近いものとも考えることも可能であるかもしれない。もっとも、ここでいう感覚は、日常場面において体験されるものというよりは、厳密に統制された実験条件の下で主観的に体験されるものを指すと考えるべきである。この意味で、感覚に関する心理物理

学的データは、視覚系の特定のチャンネルの動作特性の反映という点では神経生理学的データと同様のものであるが、主観的に有意な効果を生じさせるという点で、神経生理学的データよりも、主観的な感覚の研究において有利である場合が多いと考えることができる。

従ってヒトの感覚の研究においては、心理物理学の知見を基準として神経生理学的知見を意味づけるという作業が必要であろう。Boynton (1958) も、心理物理学の研究は、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いう意味のことを述べている。また Hebb (1966) は、心的活動を記述するには、解剖学や神経生理学の用語を用いるだけでは不十分であり、よりスケールの大きな単位である心理学的構成概念を用いることが必要であるという意味のことを述べているが、これもこの Boynton の見解に通ずるものであろう。

引用文献

- Aguilar, M. & Stiles, W. S. (1954). Saturation of the rod mechanism of the retina at high level of stimulation. *Optica Acta*, **1**, 59-65.
- 秋田宗平 (1973). 視感覚実験法 続 有恒・八木 晃 (監) 大山 正 (編) 心理学研究法 2 実験 I 東京大学出版会 pp. 97-149.
- Alpern, M., Rushton, W. A. H., & Torii, S. (1970). Signals from cones. *Journal of Physiology*, **207**, 463-475.
- Armington, J. C. (1964). Adaptational changes in the human electroretinogram and occipital response. *Vision Research*, **4**, 179-192.
- Augenstein, E. J., & Pugh, E. N. (1977). The dynamics of the Π colour mechanism: further evidence for two sites of adaptation. *Journal of Physiology*, **272**, 247-281.
- Aulhorn, E. (1964). Über die Beziehung zwischen Lichtsinn und Sehschärfe. *Albrecht von Graefes Archiv für Ophthalmologie*, **167**, 4-74.
- Baade, W. (1918a). Selbstbeobachtung und Introvokation. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane*, **79**, 68-96.
- Baade, W. (1918b). Experimentelle Untersuchungen zur darstellenden Psychologie des Wahrnehmungsprozesses. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane*, **79**, 97-127.

- Bachmann, T. (1994). *Psychophysiology of Visual masking. The fine structure of conscious experience*. New York: Nova Science Publishers.
- Baker, F. H., Sanseverino, E. R., Lamarre, Y., & Poggio, G. F. (1969). Excitatory responses of geniculate neurons of the cat. *Journal of Neurophysiology*, **32**, 916–929.
- Baker, H. D. (1949). The course of foveal light adaptation measured by the threshold intensity increment. *Journal of the Optical Society of America*, **39**, 172–179.
- Baker, H. D. (1953). The instantaneous threshold and early dark adaptation. *Journal of the Optical Society of America*, **43**, 798–803.
- Baker, H. D. (1955). Some direct comparisons between light and dark adaptation. *Journal of the Optical Society of America*, **45**, 839–844.
- Baker, H. D. (1963). Initial stages of dark and light adaptation. *Journal of the Optical Society of America*, **53**, 98–103.
- Baker, H. D. (1973). Area effects and the rapid threshold decrease in early dark adaptation. *Journal of the Optical Society of America*, **63**, 749–754.
- Baker, H. D., & Donovan, W. J. (1982). Early dark adaptation, the receptor potential and lateral effects on the retina. *Vision Research*, **22**, 645–651.
- Baker, H. D., Doran, M. D., & Miller, K. E. (1959). Early dark adaptation to dim luminances. *Journal of the Optical Society of America*, **49**, 1065–1070.
- Banderet, L. E., & Payne, W. H. (1971). Visual masking following transient adaptation. *Journal of the Optical Society of America*, **61**, 955–958.
- Barlow, H. B. (1972). Single units and sensation: a neuron doctrine for perceptual psychology? *Perception*, **1**, 371–394.
- Barlow, H. B. (1985). The twelfth Bartlett memorial lecture: the role of single neurons in the psychology of perception. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **37A**, 121–145.
- Barlow, H. B. (1995). The neurone doctrine in perception. In M. S. Gazzaniga (Ed.), *The cognitive neurosciences* (pp. 415–435). Cambridge: MIT Press.
- Barlow, H. B., Fitzhugh, R., & Kuffler, S. W. (1957). Change of organization in the receptive fields of the cat's retina during dark adaptation. *Journal of Physiology*, **137**, 338–354.
- Bartlett, N. R., & White, C. T. (1968). Cortical potentials evoked by the onset and the termination of foveal stimulation. *Psychonomic Science*, **11**, 357.
- Bartley, S. H. (1958). Some factors and concepts regarding the neurophysiology of the optic pathway. *A. M. A. Archives of Ophthalmology*, **60**, 775–795.
- Bartley, S. H., & Bishop, G. E. (1942). Some features of the optic-nerve discharge

- in the rabbit and cat. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, **19**, 79–93.
- Battersby, W. S., Oesterreich, R. E., & Sturr, J. F. (1964). Neural limitations of visual excitability. VII. Nonhomonymous retrochiasmal interaction. *American Journal of Physiology*, **206**, 1181–1188.
- Battersby, W. S., & Sturr, J. F. (1970). Neural limitations of visual excitability. IX. Monocular and interocular changes of sensitivity during flicker stimulation. *Journal of the Optical Society of America*, **60**, 121–126.
- Battersby, W. S., & Wagman, I. H. (1959). Neural limitations of visual excitability. I. The time course of monocular light adaptation. *Journal of the Optical Society of America*, **49**, 752–759.
- Battersby, W. S., & Wagman, I. H. (1962). Neural limitations of visual excitability. IV. Spatial determinants of retrochiasmal interaction. *American Journal of Physiology*, **203**, 359–365.
- Battersby, W. S., & Wagman, I. H. (1964). Light adaptation kinetics: the influence of spatial factors. *Science*, **143**, 1029–1031.
- Battersby, W. S. & Wagman, I. H., Karp, E., & Bender, M. B. (1960). Neural limitations of visual excitability: alterations produced by cerebral lesions. *Archives of Neurology*, **3**, 24–42.
- Baxt, N. (1871). Ueber die Zeit, welche nöthig ist, damit ein Gesichtseindruck zum Bewusstsein kommt und über die Grösse (Extension) der bewussten Wahrnehmung bei einem Gesichtseindrucke von gegebenen Dauer. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **4**, 325–336.
- Becher, E. (1904). Experimentelle und kritische Beiträge zur Psychologie des Lesens bei kurzen Expositionszeiten. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane*, **36**, 19–73.
- Bergen, J. R., & Wilson, H. R. (1985). Prediction of flicker sensitivities from temporal three-pulse data. *Vision Research*, **25**, 577–582.
- Best, W., & Bohnen, K. (1957). Über dem off-Effekt im Elektroretinogramm des Menschen. *Albrecht von Graefes Archiv für Ophthalmologie*, **158**, 568–577.
- Blanc-Garin, J. (1967). Le masquage visuel rétroactif. *L'Année Psychologique*, **67**, 153–193.
- Blanchard, J. (1918). The brightness sensibility of the retina. *Physical Review, Series 2*, **11**, 81–99.
- Bloch, A. M. (1885). Experiences sur la vision. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de la Société de Biologie et de ses Filiales et Associées*, **37**, 493–495.
- Bone, R. A., & Chen, Y. O. (1995). Improved temporal gain and phase measure-

- ments (5–45Hz) leading to a triphasic impulse response. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, **36**, Supplement (ARVO), S906.
- Bornschein, H. (1961). Der Einfluß der Reizanstiegszeit auf die Belichtungssantwort der reinen Zapfennetzhaut. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **272**, 528–536.
- Bornschein, H. (1962a). Der Einfluß zeitlicher Reizgradienten auf die Impulsaktivität retinaler Neurone der Katze. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **275**, 478–494.
- Bornschein, H. (1962b). The response of the human eye to red stimuli with different temporal gradients of luminance. *Acta Ophthalmologica, Supplementum*, **70**, 142–146.
- Bornschein, H. (1962c). Die subjektive Unterscheidung zeitlicher Gradienten optischer Reize. *Vision Research*, **2**, 463–467.
- Bornschein, H., & Gunkel, R. D. (1956). The effect of rate of rise of photic stimuli on the human electroretinogram. *American Journal of Ophthalmology, third Series*, **42/2**, 239–243.
- Bornschein, H., & Schubert, G. (1953). Das photopische Flimmer-Elektroretinogramm des Menschen. *Zeitschrift für Biologie*, **106**, 229–238.
- Bouman, M. A. (1955). On foveal and peripheral interaction in binocular vision. *Optica Acta*, **1**, 177–183.
- 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., & Cacciato, D. (1977). Metacontrast masking depends on luminance transients. *Vision Research*, **17**, 971–975.
- 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.
- Bowen, R. W., & Wilson, H. R. (1994). A two-process analysis of pattern masking. *Vision Research*, **34**, 645–657.
- Boynnton, 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. (1961). Some temporal factors in vision. In W. Rosenblith (Ed.), *Sensory communication* (pp. 739–756). New York: The M. I. T. Press and John Wiley & Sons.
- Boynton, R. M. (1966). Vision. In J. B. Sidowski (Ed.), *Experimental methods and instrumentation in psychology* (pp. 273–330). New York: McGraw-Hill.
- 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., & Bush, W. R. (1953). Dark adaptation and the instantaneous threshold. *American Psychologist*, **8**, 324.
- Boynton, R. M., Bush, W. R., & Enoch, J. M. (1954). Rapid changes in foveal sensitivity resulting from direct and indirect adapting stimuli. *Journal of the Optical Society of America*, **44**, 56–60.
- Boynton, R. M., & Kandel, G. (1957). On responses in the human visual system as a function of adaptation level. *Journal of the Optical Society of America*, **47**, 275–286.
- Boynton, R. M., & Miller, N. D. (1963). Visual performance under conditions of transient adaptation. *Illuminating Engineering*, **58**, 541–550.
- 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.
- Boynton, R. M., Sturr, J. F., & Ikeda, M. (1961). Study of flicker by increment threshold technique. *Journal of the Optical Society of America*, **51**, 196–201.
- Boynton, R. M., & Triedman, M. H. (1953). A psychophysical and electrophysiological study of light adaptation. *Journal of Experimental Psychology*, **46**, 125–134.
- Boynton, R. M., & Whitten, D. N. (1970). Visual adaptation in monkey cones: recordings of late receptor potentials. *Science*, **170**, 1423–1426.
- Boynton, R. M., & Wisowaty, J. J. (1984). Selective color effects in dichoptic masking. *Vision Research*, **24**, 667–675.
- Breitmeyer, B. G. (1984). *Visual masking: an integrative approach*. New York: Oxford University Press.
- Breitmeyer, B. G., & Ganz, L. (1976). Implications of sustained and transient channels for theories of visual pattern masking, saccadic suppression, and informa-

- tion processing. *Psychological Review*, **83**, 1–36.
- Breitmeyer, B., & Julesz, B. (1975). The role of on and off transients in determining the psychophysical spatial frequency response. *Vision Research*, **15**, 411–415.
- Broadbent, D. E. (1982). Task combination and selective intake of information. *Acta Psychologica*, **50**, 253–290.
- Brooks, B., & Huber, C. (1971). Influence of incremental light duration on the off-response of the dark adapted cat. *Vision Research*, **11**, 1015–1018.
- Brooks, B., & Huber, C. (1972). Evidence for the role of the transient neural “off-responses” in perception of light: a psychophysical test derived from neuronal data in the cat. *Vision Research*, **12**, 1291–1296.
- Brooks, B. A., Impelman, M. K., & Lum, J. T. (1981). Backward and forward masking associated with saccadic eye movement. *Perception & Psychophysics*, **30**, 62–70.
- Brown, K. T. (1968). The electroretinogram: its components and their origins. *Vision Research*, **8**, 633–677.
- Buck, S. L. (1985). Cone-rod interaction over time and space. *Vision Research*, **25**, 907–916.
- Budrikis, Z. L., & Lukas, F. X. J. (1979). Phase response of the visual system. *Investigative Ophthalmology and Visual Neuroscience*, **18**, Supplement (ARVO), 92.
- Burian, H. M. (1970). The effect of variations of the stimulus rise time on the human electroretinogram. *Investigative Ophthalmology*, **9**, 410–417.
- Burkhardt, D. A. (1966). Brightness and the increment threshold. *Journal of the Optical Society of America*, **56**, 979–981.
- Burkhardt, D. A., & Gottesman, J. (1987). Light adaptation and responses to contrast flashes in cones of the walleye retina. *Vision Research*, **27**, 1409–1420.
- Burr, D. C., Holt, J., Johnstone, J. R., & Ross, J. (1982). Selective depression of motion sensitivity during saccades. *Journal of Physiology*, **333**, 1–15.
- Bush, W. R. (1955). Foveal light adaptation as affected by the spectral composition of the test and adapting stimuli. *Journal of the Optical Society of America*, **45**, 1047–1057.
- Cattell, J. M. (1886a). The inertia of the eye and brain. *Brain*, **8**, 295–312.
- Cattell, J. M. (1886b). Ueber die Trägheit der Netzhaut und des Sehcentrums. *Philosophische Studien*, **3**, 94–127.
- Chase, V. M., von Wiegand, T. E., Hood, D. C., & Graham, N. (1993). Exploring

- the dynamics of light adaptation using a sinusoidally modulated background and a probe. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 341, Supplement (ARVO), 1036.
- Cleland, C., & Enroth-Cugell, C. (1966). Cat retinal ganglion cell responses to changing light intensities: sinusoidal modulation in the time domain. *Acta Physiologica Scandinavica*, 68, 365–381.
- 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.
- Coenen, A. M., & Eijkman, E. G. J. (1972). Cat optic tract and geniculate unit responses corresponding to human visual masking effects. *Experimental Brain Research*, 15, 441–451.
- Cogan, A. I. (1989). Anatomy of a flash. 1. Two-peak masking and a temporal filling-in. *Perception*, 18, 243–256.
- Cogan, A. I. (1992). Anatomy of a flash. 2. The ‘width’ of a temporal edge. *Perception*, 21, 167–176.
- Copenhagen, D. R. (1975). Time course of threshold elevation in on-off ganglion cells of Nectrus retina: effects of lateral interactions. *Vision Research*, 15, 573–581.
- Coppinger, N. W. (1955). The relationship between critical flicker frequency and chronologic age for varying levels of stimulus brightness. *Journal of Gerontology*, 10, 48–52.
- Cornu, L., & Blanc-Garin, J. (1980). Visual evoked potentials and sensory dimensions. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 48, 43–51.
- Crampton, G. H., & Armington, J. C. (1955). Area-intensity relation and retinal location in the human electroretinogram. *American Journal of Physiology*, 181, 47–53.
- Crawford, B. H. (1937). The change of visual sensitivity with time. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 123, 69–89.
- Crawford, B. H. (1946). Photochemical laws and visual phenomena. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 133, 63–785.
- Crawford, B. H. (1947). Visual adaptation in relation to brief conditioning stimuli. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 134, 283–302.
- Curcio, C. A., Sloan, K. R., Kalina, R. E., & Hendrickson, A. E. (1990). Human photoreceptor topography. *Journal of Comparative Neurology*, 292, 497–523.

- Davy, E. (1952). The intensity-time relation for multiple flashes of light in the peripheral retina. *Journal of the Optical Society of America*, **42**, 937–941.
- de Lange, H. (1958). Research into the dynamic nature of the human fovea → cortex systems with intermittent and modulated light. I. Attenuation characteristics with white and colored light. *Journal of the Optical Society of America*, **48**, 777–784.
- 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.
- Dodwell, P. C., & Standing, L. G. (1970). Studies of visual backward masking and a model for the Crawford effect. *Acta Psychologica*, **32**, 31–47.
- Domey, R. G. (1964). Statistical properties of foveal CFF as function of age, light/dark ratio, and surround. *Journal of the Optical Society of America*, **54**, 394–398.
- Donchin, E. (1967). Retroactive visual masking: effects of test flash duration on the masking interval. *Vision Research*, **7**, 79–87.
- Donchin, E., & Lindsley, D. B. (1965). Visually evoked response correlates of perceptual masking and enhancement. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, **19**, 325–335.
- Donchin, E., Wicke, J. D., & Lindsley, D. B. (1963). Cortical evoked potentials and perception of paired flashes. *Science*, **141**, 1285–1286.
- Dorais, A., & Sagi, D. (1997). Contrast masking effects change with practice. *Vision Research*, **37**, 1725–1733.
- Drew, G. C. (1937). The variation of sensory thresholds with the rate of application of the stimulus. III. The differential threshold for intensity of light. *British Journal of Psychology*, **27**, 297–302.
- Ebbecke, U. (1920). Über das Augenblicksehen. Mit einer Bemerkung über rückwirkende Hemmung. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **185**, 181–195.

- Edwards, M., & Badcock, D. R. (1994). Global motion perception: interaction of the ON and OFF pathways. *Vision Research*, **34**, 2849–2858.
- Efron, R. (1973). An invariant characteristic of perceptual systems in the time domain. In S. Kornblum (Ed.), *Attention and performance, IV* (pp. 713–736). New York: Academic Press.
- Ehrenstein, W. (1930). Untersuchungen über Figur-Grund-Fragen. *Zeitschrift für Psychologie*, **117**, 339–412.
- 江島義道 (1986). 空間周波数特性による視覚現象の解析 心理学評論, **29**, 257–277.
- Enroth-Cugell, C., & Jones, R. W. (1961). Responses of retinal ganglion cells to exponentially increasing light stimuli. *Science*, **134**, 1884–1885.
- Enroth-Cugell, C., & Jones, R. W. (1963). Responses of cat retinal ganglion cells to exponentially changing light intensities. *Journal of Neurophysiology*, **26**, 894–907.
- Enroth-Cugell, C., & Shapley, R. M. (1973a). Adaptation and dynamics of cat retinal ganglion cells. *Journal of Physiology*, **233**, 271–309.
- Enroth-Cugell, C., & Shapley, R. M. (1973b). Flux, not retinal illumination, is what cat retinal ganglion cells really care about. *Journal of Physiology*, **223**, 311–326.
- Eriksen, C. W., Hamlin, R. W., & Breitmeyer, R. G. (1970). Temporal factors in visual perception related to aging. *Perception & Psychophysics*, **7**, 354–356.
- Evers, H. U., & Gouras, P. (1986). Three cone mechanisms in the primate electroretinogram: two with, one without off-center bipolar responses. *Vision Research*, **26**, 245–254.
- Exner, S. (1868). Über die zu einer Gesichtswahrnehmung nöthige Zeit. *Wiener Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, **58**, II Abtheilung, 601–632.
- Fehmi, L. G., Adkins, J. W., & Lindsley, D. B. (1969). Electrophysiological correlates of visual perceptual masking in monkeys. *Experimental Brain Research*, **7**, 299–316.
- Felsten, G., & Wasserman, G. S. (1978). Masking by light in Limulus receptors. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **92**, 778–784.
- Felsten, G., & Wasserman, G. S. (1979). Masking-induced sensitivity changes in Limulus photoreceptors. *Vision Research*, **19**, 943–945.
- Felsten, G., & Wasserman, G. S. (1980). Visual masking: mechanisms and theories. *Psychological Bulletin*, **88**, 329–353.
- Fiorntini, 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.
- Florentini, A., Porciatti, V., Morrone, M. C., & Burr, D. C. (1996). Visual aging: unspecific decline of the responses to luminance and colour. *Vision Research*, **36**, 3667–3566.
- 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.
- Fleming, D. E., & Canter, M. B. (1967). Perceptual responses and cortical potentials evoked in man by pulse trains of varied numbers and frequencies of presentation. *Vision Research*, **7**, 611–617.
- Fox, R. (1978). Visual masking. In R. Held, H. W. Leibowitz, & H. -L. Teuber (Eds.), *Handbook of sensory physiology. Volume VIII. Perception* (pp. 629–653). New York: Springer.
- Frisby, J. P. (1979). Seeing: illusion, brain, and mind. New York: Oxford University Press.
- Frumkes, T. E., & Holstein, G. R. (1979). Rod-cone interrelationships at light onset and offset. *Journal of the Optical Society of America*, **69**, 1727–1730.
- Frumkes, T. E., Sekuler, M. D., Barris, M. C., Reiss, E. H., & Chalupa, L. M. (1973). Rod-cone interaction in human scotopic vision —I. Temporal analysis. *Vision Research*, **13**, 1269–1282.
- Frumkes, T. E., & Sturr, J. F. (1968). Spatial and luminance factors determining visual excitability. *Journal of the Optical Society of America*, **58**, 1657–1662.
- 深田芳郎 (1979). 網膜神経節細胞の受容野内での抑制過程の研究 昭和52・53・54年度科学研究費補助金総合研究 (A) 研究成果報告書 (課題番号231025) 研究課題：行動の抑制過程に関する研究 研究代表者：梅岡義貴 pp. 6–18.
- 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.
- Galletti, C., Squatrito, S., Maioli, M. G., & Sanseverino, E. R. (1979). Single unit responses to visual stimuli in cat cortical areas 17 and 18. II. — Responses to stationary stimuli of variable duration. *Archives Italiennes de Biologie*, **117**, 231–247.

- Ganz, L. (1975). Temporal factors in visual perception. In E. C. Carterette, & M. P. Friedman (Eds.), *Handbook of perception. Volume 5. Seeing* (pp. 169–231). New York: Academic Press.
- Geisler, W. S. (1978). Adaptation, afterimages and cone saturation. *Vision Research*, **18**, 279–289.
- Gildemeister, M. (1914). Über die Wahrnehmbarkeit von Lichtlücken. *Zeitschrift für Sinnesphysiologie*, **48**, 256–267.
- Glass, R. A., & Sternheim, C. E. (1973). Visual sensitivity in the presence of alternating monochromatic fields of light. *Vision Research*, **13**, 689–699.
- Gordon, J., & Graham, N. (1973). Early light and dark adaptation in frog on-off retinal ganglion cells. *Vision Research*, **13**, 647–659.
- 御領 謙 (1975a). 視覚マスキング (I) 千葉大学人文研究, **4**, 25–56.
- 御領 謙 (1975b). 色光刺激による視覚マスキングと視覚誘発電位 日本心理学会第39回大会発表論文集, 109.
- 御領 謙・大山 正 (1973). 継時的視覚刺激に対するヒトの皮質誘発電位 日本心理学会第37回大会発表論文集, 486–487.
- Graham, N. & Hood, D. C. (1992). Modeling the dynamics of light adaptation: the merging of two traditions. *Vision Research*, **32**, 1373–1393.
- 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.
- Granit, R., & Riddell, L. A. (1934). The electrical responses of light- and dark-adapted frogs' eyes to rhythmic and continuous stimuli. *Journal of Physiology*, **81**, 1–28.
- Green, M. (1981). Spatial frequency effects in masking by light. *Vision Research*, **21**, 861–866.
- Green, M. (1984). Masking by light and sustained-transient dichotomy. *Perception & Psychophysics*, **35**, 519–535.
- Grusser, O. -J., & Snigula, F. (1968). Vergleichende verhaltensphysiologische und neurophysiologische Untersuchungen am visuellen Systems von Katzen. II. Simultankontrast. *Psychologische Forschung*, **32**, 43–63.
- Hanitzsch, R. (1970). Vergleichende Untersuchungen an isolierten umströmten Warmbluternetzhäuten über das Verhalten intraretinaler langsamer Belichtungspotentiale und des Elektoretinogramms – II. Einfluß der Reizparameter an der helladaptierten Netzhaut. *Vision Research*, **10**, 1011–1023.
- Hanitzsch, R., Lichtenberger, T., & Mättig, W. -U. (1996). The influence of $MgCl_2$

- and APB on the light-induced potassium changes and the ERG *b*-wave of the isolated superfused rat retina. *Vision Research*, **36**, 499–507.
- Harber, R. N. (1979). Are we ready to bootstrap neurophysiology into an understanding of perception? Commentary on Wasserman, G. S. & Kong, K. -L. Absolute timing of mental activities. *Behavioral and Brain Sciences*, **2**, 263–264.
- Harber, R. N., & Hershenson, M. (1973). *The psychology of visual perception*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
- Hallett, P. E. (1969a). Rod increment thresholds on steady and flashed backgrounds. *Journal of Physiology*, **202**, 355–377.
- Hallett, P. E. (1969b). Impulse functions for human rod vision. *Journal of Physiology*, **202**, 379–402.
- Hallett, P. E. (1971a). Rapid changes of hysteresis in spatial integration for human rod vision. *Journal of Physiology*, **215**, 433–447.
- Hallett, P. E. (1971b). Disturbances of rod threshold forced by briefly exposed luminous lines, edges, disks and annuli. *Journal of Physiology*, **215**, 449–476.
- 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., & McDonald, P. R. (1947). Light and dark adaptation of single photoreceptor elements in the eye of *Limulus*. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, **30**, 225–253.
- Hattwick, R. G. (1954). Dark adaptation to intermediate levels and to complete darkness. *Journal of the Optical Society of America*, **44**, 223–228.
- Hayhoe, M. M. (1990). Spatial interactions and models of adaptation. *Vision Research*, **30**, 957–965.
- Hayhoe, M. M., Benimoff, N. I., & Hood, D. C. (1987). The time-course of multiplicative and subtractive adaptation process. *Vision Research*, **27**, 1981–1996.
- He, S., & MacLeod, D. I. A. (2000). Spatial and temporal properties of light adaptation in rod system. *Vision Research*, **40**, 3073–3081.
- Hebb, D. O. (1966). *A textbook of psychology*. 2nd edition. Philadelphia: Saunders.
- Heck, J. (1957). The flicker electroretinogram of the human eye. *Acta Physiologica Scandinavica*, **39**, 158–166.
- Heggelund, P., Karlsen, H. E., Flugsrud, G., & Nordtug, T. (1989). Response to rates of luminance change of sustained and transient cells in the cat lateral geniculate nucleus and optic tract. *Experimental Brain Research*, **74**, 116–130.
- 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. (1973a). Foveal increment thresholds for multiple flashes. *Journal of the Optical Society of America*, **63**, 870–878.
- Herrick, R. M. (1973b). Increment thresholds for multiple identical flashes in the peripheral retina. *Journal of the Optical Society of America*, **63**, 1261–1265.
- Hoffman, K. -P., & Stone, J. (1971). Conduction velocity of afferents to cat visual cortex: a correlation with cortical receptive field properties. *Brain Research*, **32**, 460–466.
- Hood, D. C. (1998). Lower-level visual processing and models of light adaptation. *Annual Review of Psychology*, **49**, 503–535.
- Hood, D. C., & Graham, N. (1998). Threshold fluctuation on temporally modulated backgrounds: a possible physiological explanation based upon a recent computational model. *Visual Neuroscience*, **15**, 957–967.
- Hood, D. C., Graham, N, von Wiegand, T. E., & Chase, V. M. (1997). Probed-sine-wave paradigm: a test of models of light-adaptation dynamics. *Vision Research*, **37**, 1177–1191.
- Hopp, H. H., & Penzlin, H. (1984). The dependence of trout's electroretinographic response on temporal gradient of luminance. I. The on-response. *Zoologische Jahrbücher: Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere*, **88**, 327–336.
- Howard, C. M., & Tregear, S. J., & Werner, J. S. (2000). Time course of early mesopic adaptation to luminance decrements and recovery of spatial resolution. *Vision Research*, **40**, 3059–3064.
- Howarth, C. I. (1961). On-off interaction in the human electroretinogram. *Journal of the Optical Society of America*, **51**, 345–352.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *Journal of Physiology*, **195**, 215–243.
- 市原 茂 (1989). 縞パターンを用いた temporal visual masking について 日本心理学会第53回大会発表論文集, 576.
- 市原 茂 (1990). 縞パターンを用いた temporal visual masking について (その2) 日本心理学会第54回大会発表論文集, 500.
- Ikeda, H., & Wright, M. J. (1972). Receptive field organization of “sustained” and “transient” retinal ganglion cells which subserve differential functional roles. *Journal of Physiology*, **227**, 769–800.
- Ikeda, M. (1965). Temporal summation of positive and negative flashes in the vis-

- ual system. *Journal of the Optical Society of America*, **55**, 1527–1534.
- 池田光男 (1975). 視覚の心理物理学 森北出版
- 池田光男 (1982). 光覚と色覚 八木 冕 (監) 相場 覚 (編) 現代基礎心理学
2 知覚 I 東京大学出版会 pp. 47–74.
- 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.
- Ishihara, M. (1906). Versuch einer Deutung der photoelektrischen Schwankungen am Froschauge. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **114**, 569–618.
- 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.
- Jaśkowski, P. (1993). Temporal-order judgment and reaction time to stimuli of different rise times. *Perception*, **22**, 963–970.
- Johnson, E. P. (1958). The character of the b-wave in the human electroretinogram. *A.M.A. Archives of Ophthalmology*, **60**, 565–591.
- 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.
- Kahneman, D. (1968). Method, findings, and theory in studies of visual masking. *Psychological Bulletin*, **70**, 404–424.
- 柿崎祐一 (1993). 心理学的知覚論序説 培風館
- Karrer, R. (1968). Visual beats: phenomenology and preliminary data as a function of age. *Perception & Psychophysics*, **11**, 269–270.
- Kawabata, H. (1963). Changes in the human electroretinogram during early dark

- adaptation. *Journal of the Optical Society of America*, **53**, 386–390.
- 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. (1972). Flicker. In D. Jameson, & L. M. Hurvich (Eds.), *Handbook of sensory physiology. Volume VII/A. Visual psychophysics* (pp. 273–302). New York: Springer.
- Kietzman, M. L., & Boyle, R. C., & Lindsley, D. B. (1971). Perceptual masking: peripheral vs central factors. *Perception & Psychophysics*, **9**, 350–352.
- 菊地 正 (1994). 視覚マスキング 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. 657–680.
- King-Smith, P. E., & Carden, D. (1976). Luminance and opponent-color contributions to visual detection and adaptation and to temporal and spatial integration. *Journal of the Optical Society of America*, **66**, 709–717.
- Kitterle, F. L., Beasley, E. M., & Berta, J. (1984). The effect of luminance decrements upon the detection of sinusoidal gratings. *Perception & Psychophysics*, **35**, 221–228.
- Kitterle, F. L., & Leguire, L. E. (1975). The effect of borders and contours on threshold during early dark adaptation. *Vision Research*, **15**, 1217–1224.
- Kitterle, F. L., & Leguire, L. E. (1980). The effect of adapting and test field size upon threshold during early dark adaptation. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **16**, 394–396.
- Kitterle, F. L., Leguire, L. E., & Riley, J. A. (1975). The effects of target orientation on threshold during early dark adaptation. *Vision Research*, **15**, 1294–1296.
- Kline, D. W., & Schieber, F. (1981). Visual aging: a transient/sustained shift? *Perception & Psychophysics*, **29**, 181–182.
- Kline, D. W., & Orme-Rogers, C. (1978). Examination of stimulus persistence as a basis for superior visual identification performance among older adults. *Journal of Gerontology*, **33**, 76–81.
- Kortum, P. T., & Geisler, W. S. (1995). Adaptation mechanisms in spatial vision. — II. Flash thresholds and background adaptation. *Vision Research*, **35**, 1595–1609.
- 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 neu-

- rons 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.
- Kühne, W., & Steiner, J. (1880). Ueber das electromotorische Verhalten der Netzhaut. *Untersuchungen aus den Physiologischen Institute der Universität Heidelberg*, **3**, 327–377.
- Kunkel, A. (1874). Ueber die Abhängigkeit der Farbenempfindung von der Zeit. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **9**, 197–220.
- Lennie, P. (1980). Parallel visual pathways: a review. *Vision Research*, **20**, 561–594.
- Limb, J. O., & Tulunay-Keeseey, U. (1980). Spatiotemporal characteristics of thresholds adjacent to a luminance edge. *Journal of the optical Society of America*, **71**, 1209–1219.
- Lindsley, D. B., & Emmons, W. H. (1958a). Perceptual blanking, evoked potentials and perception time. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, **10**, 359.
- Lindsley, D. B., & Emmons, W. H. (1958b). Perception time and evoked potentials. *Science*, **127**, 1061.
- Lindsley, D. B., Fehmi, L. G., & Adkins, J. W. (1967). Visually evoked potentials during perceptual masking in man and monkey. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, **23**, 79.
- Livingstone, M., & Hubel, D. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience*, **7**, 3416–3468.
- Livingstone, M., & Hubel, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, **240**, 740–749.
- Lohmann, W. (1907). Über Helladaptation. *Zeitschrift für Sinnesphysiologie*, **41**, 290–311.
- Long, G. E. (1951). The effect of duration of onset and cessation of light flashes on the intensity-time relation in the peripheral retina. *Journal of the Optical Society of America*, **41**, 743–747.
- Malpeli, J. G., & Schiller, P. H. (1978). Lack of blue OFF-center cells in the visual system of the monkey. *Brain Research*, **141**, 385–389.

- Markoff, J. I., & Sturr, J. F. (1971). Spatial and luminance determinants of the increment threshold under monoptic and dichoptic viewing. *Journal of the Optical Society of America*, **61**, 1530–1537.
- Maruyama, K. (1976). Stimulus wave form and modulation sensitivity curve. *Tohoku Psychologica Folia*, **35**, 122–1209.
- Maruyama, K., & Takahashi, M. (1977). Wave form of flickering stimulus and visual masking function. *Tohoku Psychologica Folia*, **36**, 120–133.
- 松村正美 (1974). 刺激波形と視覚マスキング 東北心理学研究, **24**, 63–64.
- Matsumura, M. (1975). Visual responses to brief flashes of different temporal stimulus wave forms. *Tohoku Psychologica Folia*, **34**, 95–102.
- Matsumura, M. (1976a). Visual masking by luminance increment and decrement: effects of rise time and decay time. *Tohoku Psychologica Folia*, **35**, 104–114.
- 松村正美 (1976b). 刺激波形と Bloch の法則 ——弁別閾を指標として—— 東北心理学研究, **25**, 61–62.
- Matsumura, M. (1977). Visual responses to luminance increment and decrement of temporal ramp stimuli with different rise and decay time. *Tohoku Psychologica Folia*, **36**, 111–119.
- 松村正美 (1979). 視覚諸現象における刺激の時間的波形の役割 岐阜大学教育学部研究報告 人文科学, **27**, 103–113.
- Matthews, M. L. (1966). Appearance of Mach bands for short durations and at sharply focused contours. *Journal of the Optical Society of America*, **56**, 1401–1402.
- Matthews, M. L. (1968). Some temporal aspects of visual spatial interactions associated with illumination gradients. *Nature*, **218**, 1061–1063.
- Matthews, M. L. (1971). Spatial and temporal factors in masking by edges and disks. *Perception & Psychophysics*, **9**, 15–22.
- Merigan, W. H., & Maunsell, H. R. (1993). How parallel are the primate visual pathways? *Annual Review of Neuroscience*, **16**, 369–402.
- Metzger, W. (1930). Optische Untersuchungen am Ganzfeld. III. Mitteilung: die Schwelle für plötzliche Helligkeitsänderungen. *Psychologische Forschung*, **13**, 30–54.
- Miller, R. F., & Dowling, J. E. (1970). Intracellular responses of the Muller (glial) cells of muddpuppy retina: their relations to b-wave of the electroretinogram. *Journal of Neurophysiology*, **33**, 323–341.
- Mills, S. L., & Sperling, H. G. (1990). Red/green opponency in the rhesus macaque ERG spectral sensitivity is reduced by bicuculline. *Visual Neurosci-*

- ence*, **5**, 217–221.
- Mitov, D. Vassilev, A., & Manahilov, V. (1981). Transient and sustained masking. *Perception & Psychophysics*, **30**, 205–210.
- Mollon, J. D. (1982). Color vision. *Annual Review of Psychology*, **33**, 41–85.
- Mollon, J. D., & Polden, P. G. (1975). Colour illusion and evidence for interaction between cone mechanisms. *Nature*, **258**, 421–422.
- Mollon, J. D., & Polden, P. G. (1976). Absence of transient tritanopia after adaptation to very intense yellow light. *Nature*, **259**, 570–571.
- Mollon, J. D., & Polden, P. G. (1977). An anomaly in the response of the eye to light of short wavelengths. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London, Series B*, **278**, 207–240.
- Mollon, J. D., Stockman, A., & Polden, P. G. (1987). Transient tritanopia of a second kind. *Vision Research*, **27**, 437–450.
- Movjé, M. (1928). Die Empfindungszeitmessung mit der Methode des Löschreizes. *Zeitschrift für Biologie*, **87**, 23–40.
- Movjé, M. (1929). Die gegenseitige Beeinflussung der durch zwei kurzdauernde Lichtreize hervorgerufenen Empfindungen. *Americal Journal of Physiology*, **90**, 453–454.
- Nakayama, K. (1968). An analysis of visual masking in terms of unit responses in the optic nerve and lateral geniculate body of the cat. *Dissertation Abstracts, Series B*, **29**, 791–792.
- Norton, T. T., Rager, G., & Kretz, R. (1985). ON and OFF regions in layer IV of striate cortex. *Brain Research*, **327**, 319–323.
- Novak, S., & Sperling, G. (1963). Visual thresholds near a continuously visible or a briefly presented light-dark boundary. *Optica Acta*, **10**, 187–191.
- 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.
- Onley, J. W., & Boynton, R. M. (1962). Visual responses to equally bright stimuli of unequal luminance. *Journal of the Optical Society of America*, **52**, 934–940.
- Parker, A. J., & Newsome, W. T. (1998). Sense and the single neuron: probing the physiology of perception. *Annual Review of Neuroscience*, **21**, 227–277.
- Parker, D. M., & Salzen, E. A. (1982). Evoked potentials and reaction times to the offset and contrast reversal of sinusoidal gratings. *Vision Research*, **22**, 205–207.

- Patel, A. S., & Jones, R. W. (1968). Increment and decrement visual thresholds. *Journal of the Optical Society of America*, **58**, 696–699.
- Pearson, L. A., & Tong, J. E. (1968). Two-flash fusion threshold: the influence of age, psychophysical method, instructions, viewing conditions, sex and subject variability. *British Journal of Psychology*, **59**, 407–414.
- 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.
- Penzlin, H., & Hopp, H. H. (1985). The dependence of trout's electroretinographic response on temporal gradient of luminance. II. The off-response. *Bio-medica Biochimica Acta*, **44**, 449–454.
- Petry, S., Hood, D. C., & Goodkin, F. (1973). Time course of lateral inhibition in the human visual system. *Journal of the Optical Society of America*, **63**, 385–386.
- Piéron, H. (1923a). Du retard réductible de franchissement des synapses dans la propagation de l'excitation lumineuse de la rétine à l'écorce cérébrale. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, **176**, 711–714.
- Piéron, H. (1923b). Détermination du retard de l'excitation nerveuse par les produits de la réaction photo-chimique rétinienne au moyen d'une méthode de mesure des intervalles limites de masquage d'une excitation lumineuse variable par une excitation très intense. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances et Mémoires de la Société de Biologie et de ses Filiales*, **88**, 689–692.
- Piéron, H. (1923c). De la variation des intervalles limites de masquage d'une excitation lumineuse par une excitation consécutive très intense en fonction de l'intensité de la première. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances et Mémoires de la Société de Biologie et de ses Filiales*, **88**, 736–739.
- Piéron, H. (1925). Recherches expérimentales sur la marge de variation du temps de latence de la sensation lumineuse (par une méthode de masquage). *L'Année Psychologique*, **26**, 1–30.
- Poot, L., Snippe, H. P., & van Hateren, J. H. (1997). Dynamics of adaptation at high luminances: Adaptation is faster after luminance decrements than after luminance increments. *Journal of the Optical Society of America, Series A*, **14**, 2499–2508.
- Powers, M. K., & Robson, J. G. (1987). Sensitivity changes induced by temporal

- modulation of a background. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, **28**, Supplement (ARVO), 357.
- Raab, D. H. (1963). Backward masking. *Psychological Bulletin*, **60**, 118–129.
- Rabelo, C., & Grüsser, O. -J. (1961). Die Abhängigkeit der subjektiven Helligkeit intermittierender Lichtreize von der Flimmerfrequenz (Brücke-Effekt, brightness enhancement): Untersuchungen bei verschiedener Leuchtdichte und Feldgröße. *Psychologische Forschung*, **26**, 299–312.
- Reeves, A. (1981). Metacontrast in hue substitution. *Vision Research*, **21**, 907–912.
- Reidemeister, C., & Grüsser, O. -J. (1959). Flimmerlichtuntersuchungen an der Katzenretina. I. On-Neurone und on-off-Neurone. *Zeitschrift für Biologie*, **111**, 241–253.
- Richards, W. (1969). Saccadic suppression. *Journal of the Optical Society of America*, **59**, 617–623.
- Riggs, L. A. (1940). Recovery from the discharge of an impulse in a single visual receptor unit. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, **15**, 273–283.
- Riggs, L. A. (1986). Electrorretinography. *Vision Research*, **26**, 1443–1459.
- Riggs, L. A., & Graham, C. H. (1940). Some aspects of light adaptation in a single photoreceptor unit. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, **16**, 15–23.
- Riggs, L. A., & Johnson, E. P. (1949). Electrical responses of the human retina. *Journal of Experimental Psychology*, **39**, 415–424.
- Rinalducci, E. J. (1967). Early dark adaptation as a function of wavelength and pre-adapting level. *Journal of the Optical Society of America*, **57**, 1270–1271.
- Ronchi, L. (1958). On the electrical response of the human eye to red stimuli of different time distribution of luminance. *Journal of the Optical Society of America*, **48**, 437–438.
- Ronchi, L., & di Francia, T. (1957). On the response of the human eye to light stimuli presenting a spatial or temporal gradients of luminance. *Journal of the Optical Society of America*, **47**, 639–642.
- Ronchi, L., & Grazi, S. (1956). The dependence of the human electroretinogram on the shape of the stimulus as a function of time. *Optica Acta*, **3**, 188–195.
- Ronchi, L., & Moreland, J. D. (1957). The effect on the human electroretinogram of the distribution of flux in a light stimulus of finite duration. *Optica Acta*, **4**, 31–40.
- Ronchi, L., & Nováková, O. (1971). Luminance-time relation at various eccentricities: individual differences. *Journal of the optical Society of America*, **61**, 115–118.

- 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.
- Rutenburg, D. (1914). Über die Netzhautreizung durch kurzdauernde Lichtblitze und Lichtlicken. *Zeitschrift für Sinnesphysiologie*, **48**, 268-284.
- 斎藤秀昭 (1977). 網膜神経節細胞の受容野における抑制機構 応用情報学研究年報, **3**, 53-65.
- Saito, H. -A., & Fukada, Y. (1975). Gain control mechanisms within the receptive field center of cat's retinal ganglion cells. *Vision Research*, **15**, 1407-1410.
- Saito, H. -A., & Fukada, Y. (1986). Gain control mechanisms in X- and Y-type retinal ganglion cells of the cat. *Vision Research*, **26**, 391-408.
- Salinger, W. L., & Lindsley, D. B. (1973). Patterns of unit activity in optic tract of cat during suppression-recovery effect: relationship to high intensity effect. *Vision Research*, **13**, 2121-2127.
- Sanderson, K. J., Bishop, P. O., & Darian-Smith, I. (1971). The properties of the binocular receptive fields of lateral geniculate neurons. *Experimental Brain Research*, **13**, 178-207.
- Sanderson, K. J., Darian-Smith, I., & Bishop, P. O. (1969). Binocular corresponding receptive fields of single units in the cat dorsal lateral geniculate nucleus. *Vision Research*, **9**, 1297-1303.
- 佐藤隆夫 (1982). 視覚系のパタン処理機能の発達とその生理学的基礎——X・Y細胞によるモデルの可能性——基礎心理学研究, **1**, 101-113.
- 佐藤隆夫 (1983). パタン検出の時間的特性 日本心理学会第47回大会発表論文集, 119.
- 佐藤隆夫 (1984). 空間正弦波パターンに対する反応時間 日本心理学会第48回大会発表論文集, 140.
- 佐藤隆夫 (1986). 時・空間視のパラレルモデルとX・Y細胞 心理学評論, **29**, 312-322.
- Scheich, H., & Korn, A. (1971). Timing properties and temporal summation in the retina. *Pflügers Archiv*, **327**, 16-36.
- Schiller, P. H. (1965). Monoptic and dichoptic visual masking by patterns and flashes. *Journal of Experimental Psychology*, **69**, 193-199.
- Schiller, P. H. (1968). Single unit analysis of backward visual masking and metac-contrast in the cat lateral geniculate nucleus. *Vision Research*, **8**, 855-866.
- 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.
- Schouten, J. F., & Ornstein, L. S. (1939). Measurements on direct and indirect adaptation by means of a binocular method. *Journal of the Optical Society of America*, **29**, 168–182.
- Schumann, F. (1899). Sitzungsberichte zu Psychologische Verein zu Berlin. *Zeitschrift für Pädagogische Psychologie*, **1**, 96–100.
- Schwartz, S. H., & Godwin, L. D. (1996). Masking of the achromatic system: implications for saccadic suppression. *Vision Research*, **36**, 1551–1559.
- Servièrè, J., Miceli, D., & Galifret, Y. (1977). Electrophysiological correlates of the visual perception of “instantaneous” and “durable.” *Vision Research*, **17**, 65–69.
- Shickman, G. M. (1970). Visual masking by low-frequency sinusoidally modulated light. *Journal of the Optical Society of America*, **60**, 107–117.
- Short, A. D. (1966). Decremental and incremental visual thresholds. *Journal of Physiology*, **185**, 646–654.
- Singer, W. (1970). Inhibitory binocular interaction in the lateral geniculate body of the cat. *Brain Research*, **18**, 165–170.
- Singer, W., & Creutzfeldt, O. D. (1970). Reciprocal lateral inhibition of On- and Off-center neurones in the lateral geniculate body of the cat. *Experimental Brain Research*, **10**, 311–330.
- Singer, W., & Phillips, W. A. (1974). Function and interaction of On and Off transients in vision. II. Neurophysiology. *Experimental Brain Research*, **19**, 507–521.
- 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.
- Snippe, H. P., Poot, L., & van Hateren, J. H. (1998). Pulse detection on flickering backgrounds: effects of test pulse polarity. *Perception*, **27**, Supplement, 52.
- Snippe, H. P., Poot, L., & van Hateren, J. H. (2000). A temporal model for early vision that explains detection thresholds for light pulses on flickering backgrounds. *Visual Neuroscience*, **17**, 449–462.
- Spear, P. D. (1993). Neural bases of visual deficits during aging. *Vision Research*, **33**, 2589–2609.

- Sperling, G. (1962). Visual masking of "flashes" of darkness by "flashes" of darkness. *Journal of the Optical Society of America*, **52**, 603.
- Sperling, G. (1964). What visual masking can tell us about temporal factors in perception. *Acta Psychologica*, **23**, 199–200.
- Sperling, G. (1965). Temporal and spatial visual masking. I. Masking by impulse flashes. *Journal of the Optical Society of America*, **55**, 541–559.
- Sperling, G. (1970). Model of visual adaptation and contrast detection. *Perception & Psychophysics*, **8**, 143–157.
- Sperling, G., & Sondhi, M. M. (1968). Model of visual luminance discrimination and flicker detection. *Journal of the Optical Society of America*, **58**, 1133–1145.
- Spitzer, H., Almon, M., & Sandler, V. M. (1993). A model for detection of spatial and temporal edges by a single X cell. *Vision Research*, **33**, 1871–1880.
- Stecker, S. (1971). Retroactive masking without spatial transients. *Journal of Experimental Psychology*, **91**, 34–42.
- 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.
- Stern, L. W. (1894). Die Wahrnehmung von Helligkeitsänderungen. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane*, **7**, 249–278.
- 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.
- 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.
- Sturr, J. F., & Battersby, W. S. (1966). Neural limitations of visual excitability. VIII: binocular convergence in cat geniculate and cortex. *Vision Research*, **6**, 401–418.
- Sturr, J. F., Church, K. L., & Taub, H. A. (1985). Early light adaptation in young, middle-aged, and older observers. *Perception & Psychophysics*, **37**, 455–458.
- Sturr, J. F., Church, K. L., van Orden, K., & Taub, H. A. (1984). Older observers have attenuated increment thresholds to flashed backgrounds. *Journal of the Optical Society of America, Series A*, **1**, 1328.
- Sturr, J. F., & Frumkes, T. E. (1968). Spatial factors in masking with black or white

- targets. *Perception & Psychophysics*, **4**, 282–284.
- Sturr, J. F., Frumkes, T. E., & Veneruso, D. M. (1965). Spatial determinants of visual masking: effects of mask size and retinal position. *Psychonomic Science*, **3**, 327–328.
- Sturr, J. F., Kelly, S. A., & Kobus, D. A. (1982). Age-dependent magnitude and time course of early light adaptation. *Perception & Psychophysics*, **31**, 402–404.
- Suzuki, H., & Kato, E. (1966). Binocular interactions at cat's lateral geniculate body. *Journal of Neurophysiology*, **29**, 909–920.
- 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.
- Takahashi, M., & Maruyama, K. (1977). Visual masking function to flickering stimulus in “blank-flick” experiment. *Tohoku Psychologica Folia*, **36**, 134–137.
- Takiura, T. (1992a). 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 (1992b). 条件光の強度と時間的波形が Crawford 型マスキング関数に及ぼす影響 東北心理学研究, **42**, 9–11.
- 滝浦孝之 (1993a). 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. (1993b). On- and off-responses to chromatic flashes. *Tohoku Psychologica Folia*, **52**, 1–8.
- Takiura, T. (1994). Temporal integration characteristics of the human visual system for the suprathreshold flashes: I. Suprathreshold analogue of Bloch's law. *Tohoku Psychologica Folia*, **53**, 27–39.
- 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.
- 滝浦孝之 (1996a). 閾上刺激に対する視覚系の時間的統合特性——単純反応時間測定による検討—— 基礎心理学研究, **15**, 57.
- Takiura, T. (1996b). Effects of rise and decay time of flash on brightness difference threshold. *Tohoku Psychologica Folia*, **55**, 19–33.
- 滝浦孝之 (1996c). 視覚系の応答潜時と単純反応時間との関係 東北心理学研究, **46**, 12.
- 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.
- Takiura, T. (1998). A relationship between the brightness enhancement in extrafovea and the on-responses estimated by the visual masking technique. *Tohoku Psychologica Folia*, **57**, 58–74.
- 滝浦孝之 (1999a). 閾上での時間的加重 電子情報通信学会技術研究報告, HIP **99**, No. 185, 7–12.
- Takiura, T. (1999b). Brightness enhancement for flicker is due to both flash duration and frequency. *Tohoku Psychologica Folia*, **58**, 78–90.
- 滝浦孝之 (2000a). 時間的明るさ増強現象 文化, **63-3・4**, 70–89.
- 滝浦孝之 (2000b). 二重光の見えとマスク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.
- Takiura, T. (2002). Dependence of the visual response estimated by the masking technique on the stimulus temporal luminance gradient. I. Effects of the stimulus spatial extent and luminance. *Tohoku Psychologica Folia*, **61**, 29–47.
- Takiura, T. (2003a). Dependence of the visual response estimated by the masking technique on the stimulus temporal luminance gradient. II. Effects of the background luminance and direct comparison of the effects between the temporal luminance gradient and the luminance. *Tohoku Psychologica Folia*, **62**, 24–47.
- 滝浦孝之 (2003b). 二重光に対する時間的弁別——閾上刺激に対する視覚系の時間分解能について—— 文化, **55-3・4**, 99–361.
- 滝浦孝之 (2004a). 非周期的輝度変化に対する視覚系の順応の時間的経過 広島修大論集, **45-1**, 541–556.
- Takiura, T. (2004b). Visual response to decremental luminance ramp estimated by the masking technique with the decremental probe. *Tohoku Psychologica Folia*, **63**, 103–111.
- 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.
- Tansley, K., Copenhaver, R. M., & Gunkel, R. D. (1961). Some observations of the off-effect on the mammalian cone electroretinogram. *Journal of the Optical Society of America*, **51**, 207–213.
- Teller, D. Y. (1971). Sensitization by annular surrounds: temporal (masking) properties. *Vision Research*, **11**, 1325–1335.
- Teller, D. Y. (1984). Linking propositions. *Vision Research*, **24**, 1233–1246.
- Teller, D. Y. (1990). The domain of visual Science. In L. Spillmann, & J. S. Werner (Eds.), *Visual perception: the neurophysiological foundations* (pp. 11–21).

New York: Academic Press.

- Teller, D. Y., & Pugh, E. N. Jr. (1983). Linking propositions in color vision. In J. D. Mollon, & L. T. Sharpe (Eds.), *Colour vision. Physiology and psychophysics* (pp. 577–589). New York: Academic Press.
- Tian, M., & Slaughter, M. M. (1995). Correlation of dynamic responses in the ON bipolar neuron and the b-wave of the electroretinogram. *Vision Research*, **35**, 1359–1364.
- Tigerstedt, R., & Bergqvist, J. (1883). Zur Kenntnis der Apperceptionsdauer zusammengesetzter Gesichtsvorstellungen. *Zeitschrift für Biologie*, **19**, 5–44.
- Titchener, E. B. (1908). *Lectures on the elementary psychology of feeling, and attention*. New York: MacMillian.
- Tolhurst, D. J. (1975). Reaction times in the detection of gratings by human observers: a probabilistic mechanisms. *Vision Research*, **15**, 1143–1149.
- Toyoda, J., Hashimoto, H., Anno, N., & Tomita, T. (1970). The rod response in the frog as studied by intracellular recordings. *Vision Research*, **10**, 1093–1100.
- Troelstra, A., & Schweitzer, N. M. J. (1963). An analysis of the b-wave in the human ERG. *Vision Research*, **3**, 213–226.
- Tulunay-Keesey, U., & Bennis, B. J. (1979). Effects of stimulus onset and image motion on contrast sensitivity. *Vision Research*, **19**, 767–774.
- Uttal, W. R. (1979). Do central nonlinearities exist? *Behavioral and Brain Sciences*, **2**, 286.
- van der Horst, L., & van Essen, J. (1933). Über eine neue Methode zur Messung der Wahrnehmungszeit. *Archiv für die gesamte Psychologie*, **87**, 287–298.
- 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.
- Vassilev, A., & Strashimirov, D. (1979). On the latency of human visually evoked responses to sinusoidal gratings. *Vision Research*, **19**, 843–845.
- Vaughan, H. G., & Silverstein, L. (1968). Metacontrast and evoked potentials: a reappraisal. *Science*, **160**, 207–208.
- Volkman, F. C., Riggs, L. A., White, K. D., & Moore, R. K. (1978). Contrast sensitivity during saccadic eye movements. *Vision Research*, **18**, 1193–1199.
- von Wiegand, T. E., Hood, D. C., & Graham, N. (1995). Testing a computational model of light-adaptation dynamics. *Vision Research*, **35**, 3037–3051.
- Wagman, I. H., & Battersby, W. S. (1959). Neural limitations of visual excitability. II. Retrochiasmatal interactions. *American Journal of Physiology*, **197**, 1237–1241.

- Walsh, D. A. (1976). Age differences in central perceptual processing. A dichoptic backward masking investigation. *Journal of Gerontology*, **31**, 178–185.
- Wang, G. -S. (1937). Latency of cortical and retinal action potentials induced by illumination of the eye. *Archives of Neurology and Psychiatry*, **37**, 772–775.
- Wasserman, G. S., & Kong, K. -L. (1974). Illusory correlation of brightness enhancement and transients in the nervous system. *Science*, **184**, 911–913.
- Wasserman, G. S., Lo, J., & Easland, G. S. (1976). A modified multiplicative rule describes backward masking in a photoreceptor. *Vision Research*, **16**, 785–788.
- 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.
- Werblin, F. S., & Copenhagen, D. R. (1974). Control of retinal sensitivity. III. Lateral interactions at the inner plexiform layer. *Journal of General Physiology*, **63**, 88–110.
- Westheimer, G. (1967). Spatial interaction in human cone vision. *Journal of Physiology*, **190**, 139–154.
- Westheimer, G. (1999). Discrimination of short time intervals by the human observer. *Experimental Brain Research*, **129**, 121–126.
- Westheimer, G., & McKee, S. P. (1977). Perception of temporal order in adjacent visual stimuli. *Vision Research*, **17**, 887–892.
- Wheeler, T. G. (1979). Retinal ON and OFF responses convey different chromatic information to the CNS. *Brain Research*, **160**, 145–149.
- White, C. T. & Cheatham, P. G., & Armington, J. C. (1953). Temporal numerosity: II. Evidence for central factors influencing perceived number. *Journal of Experimental Psychology*, **46**, 283–287.
- White, T. W., Kelly, S. A., & Sturr, J. F. (1978). Large field early light adaptation. *Vision Research*, **18**, 1679–1684.
- Wildman, K. N. (1974). Visual sensitivity at an edge. *Vision Research*, **14**, 749–755.
- Wilson, H. R. (1997). A neural model of foveal light adaptation and afterimage formation. *Visual Neuroscience*, **14**, 403–423.
- Winters, R. W., & Walters, J. W. (1970). Transient and steady state stimulus-response relations for cat retinal ganglion cells. *Vision Research*, **10**, 461–477.
- Wolfson, S. S., & Graham, N. (2000). Exploring the dynamics of light adaptation: the effects of varying the flickering background's duration in the probed-sine-wave paradigm. *Vision Research*, **40**, 2277–2289.

- Wolfson, S. S., & Graham, N. (2001a). Comparing increment and decrement probes in the probed-sinewave paradigm. *Vision Research*, **41**, 1119–1131.
- Wolfson, S. S., & Graham, N. (2001b). Processing in the probed-sinewave paradigm is likely retinal. *Visual Neuroscience*, **18**, 1003–1010.
- Wolfson, S. S., & Graham, N., & Chowdhury, J. (2000). Increment and decrement probes in the probed-sinewave paradigm. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, **41**, Supplement (ARVO), S712.
- Wu, S., Burns, S. A., Elsner, A. E., Eskew, R. T. Jr., & He, J. (1997). Rapid sensitivity changes on flickering backgrounds: tests of models of light adaptation. *Journal of the Optical Society of America, Series A*, **14**, 2367–2378.
- Wurtz, R. H. (1969). Visual receptive fields of striate cortex neurons in awake monkeys. *Journal of Neurophysiology*, **32**, 727–742.
- Yoshida, T. (1983). Visually evoked potentials at different rates of flash stimulation and concomitant perceptual changes. *Japanese Psychological Research*, **25**, 86–94.
- 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.
- Zipkin, D. (1916). Über die Wirkung von Lichtlücken auf grossere Netzhautbezirke. *Zeitschrift für Sinnesphysiologie*, **49**, 89–98.
- Zrenner, E., & Gouras, P. (1981). Characteristics of the blue sensitive cone mechanism in primate retinal ganglion cells. *Vision Research*, **21**, 1605–1609.

Summary

Masking of light by light:
Effects of stimulus parameter upon the on- and off-responses

Takayuki Takiura

The masking of light by light is the visual masking observed with the small and brief test spot presented at and around the onset or the offset of the spatially-uniform mask. In the present paper, the bibliographical study on the effects of the stimulus parameters on the shape of the masking curve was reported. The validity of the idea that the masking curve is the psychophysical record of the neurophysiological response at the relatively peripheral stage of the visual system was also discussed.