

〈研究ノート〉

中心窩での臨界持続時間に及ぼす 刺激の時間的波形の効果

滝 浦 孝 之

(受付 2006 年 10 月 10 日)

光刺激の持続時間が非常に短い場合、閾値はその刺激のエネルギー量により一義的に決定される。すなわち、閾値は刺激の輝度と持続時間の積により決定される。刺激に含まれる光束の総量により決まると表現してもよい。閾値に対する輝度と持続時間との互換関係を Bloch の法則といい、Bloch の法則の成立する最長の刺激持続時間を臨界持続時間と呼ぶ。臨界持続時間を越えると、閾値は刺激輝度のみにより決定されるようになる。Bloch の法則は、刺激エネルギーに対する視覚系の時間的統合が完全であることを示すものと考えられている。

時間的統合特性の研究を初めとして、ほとんどの視覚研究においては、刺激として矩形波刺激、すなわち急激な立ち上がりとしち下がり有する刺激が用いられてきた。これは、輝度の急激な立ち上がりないし立ち下がりに対して、視覚系内に大きな応答が生ずると考えられているためである (Broadbent, 1982; Titchener, 1908)。そして実際、輝度変化勾配の減少に伴い応答の振幅が減少することが、神経生理学的にも心理物理学的にも確かめられている (研究の概観は滝浦, 2005を参照)。しかし見方を変えれば、このことは、刺激の時間的波形、すなわち輝度の時間的分布が視覚研究における一つの重要な変数となりうることを示唆する。なお本稿で輝度の時間的分布あるいは刺激の時間的波形という場合、1 個の立ち上りを有する単発刺激に対するものを指し、複数のパルスからなる刺激パッケージは対象に含めない。

Long (1951) は、矩形波、三角波、あるいは台形波の時間的波形を持つ

直径 2' の刺激を、30 分間暗順応した網膜のこめかみ側 15° の位置に提示し、光覚閾を求めた。その結果、三角波および台形波刺激の最大の持続時間である 31 ms まで、刺激波形にかかわらず閾値において Bloch の法則が成立することが見出された。しかしこの刺激事態での矩形波刺激に対する臨界持続時間は約 100 ms であり、矩形波以外の時間的波形の刺激に対するエネルギー統合は矩形波刺激に対する臨界持続時間の全範囲にわたって調べられてはおらず、臨界持続時間に及ぼす刺激波形の効果が十分に明らかにされたとはいえない。また Long (1951) では、非常に小さな刺激が深い暗順応状態にある網膜の比較的杆体密度の高い領域に提示されていたが、この刺激事態での光覚閾は暗所視での網膜の感度をもっぱら反映すると考えられる。一方明所視では、矩形波以外の時間的波形の刺激に対する時間的統合の問題について検討した研究は見当たらない。

従って現段階では、閾における視覚系の時間的統合に及ぼす刺激の時間的波形の効果に関して十分明らかにされているとはいいがたい。そこで本研究では、明所視における時間的統合に刺激の時間的波形がどのような影響を及ぼすか、明るさ弁別閾を指標として検討した。

目 的

明所視における閾レベルでの時間的統合に刺激の時間的波形が及ぼす効果について検討した。中程度の輝度の順応野上に種々の時間的波形の刺激を輝度増分として提示し、その持続時間の関数として検出閾がどのように変化するか調べ、臨界持続時間に及ぼす刺激の時間的波形の効果について明らかにすることを本研究の目的とした。

方 法

実験参加者 裸眼視力および矯正視力の正常な成人男性 2 名が実験に参加した。

装置と刺激 刺激提示には緑色 LED (SHARP LT 9560E, 主波長 565 nm,

滝浦：中心窩での臨界持続時間に及ぼす刺激の時間的波形の効果

半値幅 12 nm) を光源とする 2 チャネルのマックスウェル視光学系が用いられた。

順応野は $3\mu\text{s}$ 幅の 20 kHz のパルス列からなる直径 1.72° のディスク光であり、その網膜照度は 30.9 td (9.8 cd/m^2) であった。ターゲットは直径 1.72° のディスク光であり、順応野に重畳して提示された。ターゲットは、パーソナルコンピュータ (EPSON PC-486SR) に装着されたパラレル入出力ボード (CONTEC PIO-16/16B(98)) の出力にラダー抵抗を接続して構成された D/A 変換装置の出力を電圧-周波数変換器 (NF 回路設計ブロック FG-113) に入力させ、順応野のパルス列の周波数を変化させることにより作成された。ターゲットの時間的波形は矩形波、下降鋸歯状波 (急激な立ち上がりと緩やかな立ち下がりからなる波形)、三角波、上昇鋸歯状波 (緩やかな立ち上がりと急激な立ち下がりを含む波形)¹⁾ の 4 種類であり、それらの持続時間は 8–104 ms であった。順応野とターゲットは単眼中心視で観察された。

自動運動の発生を防ぎ、刺激が提示される網膜上の領域の周囲の暗順応状態にある杆体からの抑制性信号の流入 (Coletta & Adams, 1986; Lange, Denny, & Frumkes, 1997) を防ぐため、順応野の周囲に、内径 1.72° 、外径 5.00° 、網膜照度 4.4 td の環状刺激が定常的に提示された。

手続き 実験は換気をした暗室で行われた。実験に先立ち、15 分間の暗順応期間が設けられ、実験参加者はその後 5 分間順応野とその周囲の環状刺激に明順応した。

ターゲットの検出閾は極限法により測定された。ターゲットは警告音の 2 秒後に提示され、実験参加者は順応野内に何らかの変化を感じたか否かをマウスのボタンを押すことにより報告した。1 つのセッションでは一種類の時間的波形の全ての持続時間に対する測定が行われた。各セッションでは、1 つの持続時間のターゲットに対して上昇系列での測定と下降系列での測定が交互に実施され、連続して 4 個の閾値が求められた。上昇系列、下降系列とも、輝度の初期値は試行毎に変化させられた。セッション内で

のターゲットの持続時間の順序はランダムであった。それぞれの時間的波形に対して、セッションは 2 回繰り返された。

結 果

結果を Figure 1 に示す。Figure 1 の横軸はターゲットの持続時間の対数値であり、縦軸はターゲットの検出閾の対数値である。上昇・下降鋸歯状波および三角波ターゲットに対するグラフは、縦軸に沿ってそれぞれ 0.3 log 単位分下方にシフトしてある。

刺激の持続時間が 48–56 ms までは、ターゲットの持続時間と明るさ弁別閾との間に完全な互換関係が成立し、閾におけるエネルギー量は全ての時間的波形で同一であった。すなわち、臨界持続時間はターゲットの時間的波形の影響を受けなかった。臨界持続時間における矩形波ターゲットの網膜照度は約 2.0–3.0 td であり、この値、および臨界持続時間の値は、本実験と同程度の輝度の順応野を用い、ターゲットを中心窩に収まる大きさ限定した他の研究でのものとおむね一致した (Matin, 1968; Roufs, 1972, 1974)。

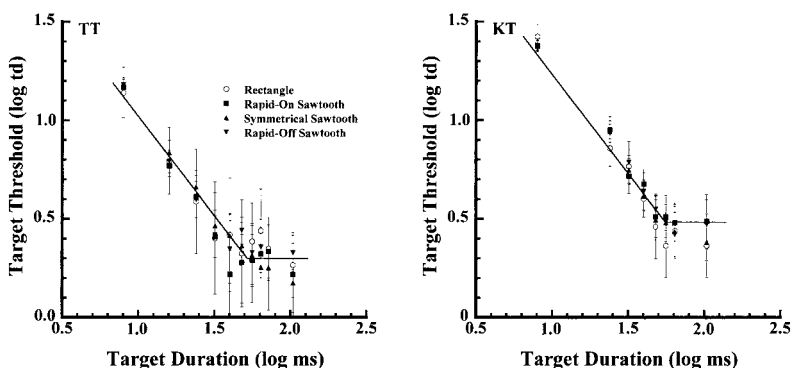


Figure 1. The threshold illuminance of light pulses of various temporal waveforms as a function of the pulse duration. Data for the rapid-on, rapid-off, and symmetrical sawteeth are shifted downwards by 0.3 log units.

滝浦：中心窩での臨界持続時間に及ぼす刺激の時間的波形の効果

臨界持続時間以上では、時間的波形の系統的な効果は認めにくく、明るさ弁別閾は持続時間から独立であるようにも思われる。しかし TT ではこの領域でのデータポイントの変動が大きいため、本実験のデータのみからはこの問題に関する結論を下すのは困難である。

考 察

ターゲットの時間的波形は臨界持続時間に影響せず、またこの場合、閾でのエネルギー量も時間的波形の影響を受けなかった。このことは、矩形波刺激に対する刺激エネルギーの完全な時間的加重の限界の値は、網膜の順応水準が一定であれば、矩形波以外の輝度分布を持つ刺激に対しても変化しないことを意味する。そしてこのことは、臨界持続時間以内では、エネルギー量が一定の刺激は、その時間的波形にかかわらず同一の応答を視覚系内に生じさせることを予測させる。

Takiura (2006) は、臨界持続時間よりわずかに短い刺激を用いて、この予測が正しいことを強く示唆する結果を得た。彼の実験では、閾上での臨界持続時間が 30 ms となる刺激事態の下では、12 ms の矩形波刺激と 24 ms の上昇鋸歯状波・三角波・下降鋸歯状波の 3 つの時間的波形の刺激の全てに対して、マスキング関数、すなわち心理物理学的に測定された視覚系末梢部でのオン応答の形状は一致した。またこれら 4 つの刺激は、互いに全く同じ見えを示した。また Ronchi (1958) は、25 ms の矩形波刺激と 50 ms の上昇鋸歯状波刺激に対するヒトの ERG の x 波、すなわち双極細胞に起源を有する明所視での網膜のオン応答の振幅が等しいことを報告しているが、これも上の予想を神経生理学的に支持する知見とみなすことができよう。

本実験でのターゲットの持続時間は最大で 104 ms であり、臨界持続時間以上でのデータポイントは数が少なく、またその変動も大きかった。従って本実験の結果だけからは、臨界持続時間を超える領域での視覚系の時間的統合特性が時間的波形によりどのような影響を受けるかについて、明確

な結論を引き出すのは難しい。中心視において、臨界持続時間をわずかに越える刺激に対する明るさ弁別閾を測定した松村 (1976) と Rashbass (1970) では、矩形波・上昇鋸歯状波・下降鋸歯状波の 3 種類の時間的波形で、閾値に目立った差は認められていない。しかし偏心度 60° までの網膜位置において矩形波と上昇鋸歯状波刺激に対する光覚閾を測定した Ronchi & Nováková (1971) では、部分統合領域においては刺激の時間的波形が閾値に影響し、またそれには個人差が存在することが示唆された。通常、中心窩に刺激を提示した場合には、時間的統合は臨界持続時間を境に完全統合から無統合へと急激に移行するとされている (Bartlett, 1965)。しかしそれは矩形波刺激を用いた場合であり、矩形波以外の時間的波形の刺激を用いた場合には、中心視であっても臨界持続時間を越えた直後に部分統合領域が出現し、そこでは刺激の時間的波形が時間的統合の程度に影響するという可能性は否定できない。

また、本実験と同様に順応野とターゲットのサイズが等しい場合に、臨界持続時間直後にターゲットの閾値が無統合領域での閾値より低くなる持続時間の領域が存在することを示唆するデータが存在する (Cogan, Clark, Chan, & Rossi, 1990; Herrick, 1956; Kelly & Savoie, 1978; Krauskopf, 1980; Rashbass, 1970; Roufs, 1974)。この現象には、二重積分器の存在を仮定した数理モデルによる説明が試みられているが (Gorea & Tyler, 1986)、より単純な説明、例えば閾上での明るさの増強現象である Broca-Sulzer 現象に対してなされている、視覚系内の興奮過程と抑制過程の発現の時間差に基づく説明 (Baumgardt & Segal, 1942–1943) も可能かもしれない。すなわち、刺激の持続時間が短ければ、実質的に興奮過程のみが応答するが、持続時間の増加に伴い抑制過程が成長し、臨界持続時間を越えたあたりから興奮過程を強力に抑制するようになり、その様子が閾値–持続時間のグラフの、傾きが -1 の直線部分 (完全統合) と傾きが 0 の直線部分 (無統合) との移行点付近でのディップとして現れたのかもしれない。この興奮過程と抑制過程としては、同心円的拮抗構造を持つ受容野の中心部と周辺部、ある

滝浦：中心窩での臨界持続時間に及ぼす刺激の時間的波形の効果

いはオン経路とオフ経路などが考えられる。

受容野中心部の応答と周辺部の応答のタイミング，あるいはオン経路の応答とオフ経路の応答のタイミングが，矩形波刺激と他の時間的波形の刺激とで異なり，それが視覚系のインパルス応答の興奮相とそれに続く抑制相 (Ikeda, 1965; Rashbass, 1970) の時間的な位置と形状とに影響を与えることが考えられ，さらにそのような影響は輝度変化の時間的勾配が増加するほど大きいと予想される (Bornschein, 1962)。また，相補的側抑制 (Singer & Creutzfeldt, 1970; Singer & Phillips, 1974)，すなわちオン経路の受容野とオフ経路の受容野が網膜上で様々に重なり合い，相互に抑制し合っていることを考えると，刺激の時間的波形が興奮過程と抑制過程の時間的關係に及ぼす影響は複雑なものであると推測される。

従って，臨界持続時間を越えた領域でターゲットの時間的波形が検出閾に及ぼす効果に関する詳細な検討を行う必要があると考えられる。またこの検討によって，無統合という現象の性質，例えば無統合領域では刺激の立ち上がりから何 ms までの部分に含まれるエネルギーが検出時に利用されるのかといった事柄について明らかにしうる可能性もある。この問題の解明が次の課題である。

引用文献

- Bartlett, N. R. (1965). Thresholds as dependent on some energy relations and characteristics of the subject. In C. H. Graham (Ed.), *Vision and visual perception* (pp. 154–184). New York: John Wiley & Sons.
- Baumgardt, E., & Segal, J. (1942–1943). Facilitation et inhibition. Paramètres de la fonction visuelle. *L'Année Psychologique*, 43–44, 54–102.
- Bornschein, H. (1962). 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.
- Broadbent, D. E. (1982). Task combination and selective intake of information. *Acta Psychologica*, 50, 253–290.
- Cogan, A. I., Clarke, M., Chan, H., & Rossi, A. (1990). Two-pulse monocular and

- binocular interactions at the differential luminance threshold. *Vision Research*, **30**, 1617–1630.
- Coletta, N. J., & Adams, A. J. (1986). Spatial extent of rod-cone and cone rod interactions for flicker detection. *Vision Research*, **26**, 917–925.
- Gorea, A., & Tyler, C. W. (1986). New look at Bloch's law for contrast. *Journal of the Optical Society of America, Series A*, **3**, 52–61.
- Herrick, R. M. (1956). Foveal luminance discrimination as a function of the duration of the decrement or increment in luminance. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **49**, 437–443.
- Ikeda, M. (1965). Temporal summation of positive and negative flashes in the visual system. *Journal of the Optical Society of America*, **55**, 1527–1534.
- Kelly, D. H., & Savoie, R. E. (1978). Theory of flicker and transient responses. III. An essential nonlinearity. *Journal of the Optical Society of America*, **68**, 1481–1490.
- Krauskopf, J. (1980). Discrimination and detection of changes in luminance. *Vision Research*, **20**, 671–677.
- Lange, G., Denny, N., & Frumkes, T. E. (1997). Suppressive rod-cone interactions: evidence for separate retinal (temporal) and extraretinal (spatial) mechanisms in achromatic vision. *Journal of the Optical Society of America, Series A*, **14**, 2487–2498.
- 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.
- Matin, L. (1968). Critical duration, the differential luminance threshold, critical flicker frequency, and visual adaptation: a theoretical treatment. *Journal of the Optical Society of America*, **58**, 404–415.
- 松村正美 (1976). 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.
- 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., & Nováková, O. (1971). Luminance-time relation at various eccentricities: individual differences. *Journal of the Optical Society of America*, **61**, 115–117.
- Rashbass, C. (1970). The visibility of transient changes of luminance. *Journal of Physiology*, **210**, 165–186.
- Roufs, J. A. J. (1972). Dynamic properties in vision - I. Experimental relationships

between flicker and flash threshold. *Vision Research*, **12**, 261–278.

Roufs, J. A. J. (1974). Dynamic properties in vision -IV. Thresholds of decremental flashes, incremental flashes and doublets in relation to flicker fusion. *Vision Research*, **14**, 831–851.

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.

滝浦孝之 (2005). 一様光によるマスキング —— オン効果, オフ効果に及ぼす刺激諸変数の効果 —— 広島修大論集 人文編, **46-1**, 131–214.

Takiura, T. (2006). Temporal integration for supraliminal brief light pulses with a variety of temporal waveform. *Tohoku Psychologica Folia*, **65**, in press.

Titchener, E. B. (1908). *Lectures on the elementary psychology of feeling, and attention*. New York: MacMillan.

注

- 1) rapid-on sawtooth と rapid-off sawtooth の定訳がないため、本稿ではこれらを下降鋸歯状波と上昇鋸歯状波とそれぞれ表記した。

Summary

Effects of the Temporal Waveform on the Critical Duration at Threshold

Takayuki Takiura

We found that the critical duration of temporal integration with the photopic vision was constant at threshold regardless of the stimulus temporal waveform, that is, the rectangle, rapid-on, symmetrical, or rapid-off sawteeth. This result shows that for the duration as short as several dozens of millisecond the visual response is determined solely by the luminous energy contained in the stimulus.