



暗順応過程における時間的足し合わせ特性の変化

田村 徹・内川 恵二・池田 光男

東京工業大学大学院総合理工学研究科 〒227 横浜市緑区長津田町 4259

(1987年7月6日受理)

Change of Temporal Summation during Dark Adaptation

Tohru TAMURA, Keiji UCHIKAWA and Mitsuo IKEDA

Department of Information Processing, Tokyo Institute of Technology Graduate School,
4259, Nagatsuta, Midori-ku, Yokohama 227

It is well known that temporal summation characteristics change depending on steady adaptation light intensity. But it has not completely investigated how temporal summation characteristics change during dark adaptation. We have measured threshold change during dark adaptation from 20 s to 6 min after termination of a pre-adapting stimulus by using the temporal double-stimuli method. Durations of the two stimuli were 10 ms, Inter Stimulus Interval (ISI) between the two stimuli was varied from 10 to 100 ms. We have also measured the temporal summation in the steady adaptation condition. In the dark adaptation experiment, we have found that the magnitude of inhibitory summation was getting smaller as dark adaptation progressed. While the results of steady adaptation experiment showed that ISI at which inhibitory summation occurred the most remarkably became longer when the intensity of adaptation light was reduced. We discuss that these changes of temporal summation characteristics may be caused by changes of the property of receptive field.

1. 序 論

視覚系には、外界の視覚刺激の明るさ、色、形、および動きといったさまざまな属性に対して、その系を最適に働かせる能力が備わっている。この能力は、順応機能と呼ばれ、これによって視覚系は、大きく変化する外界の状態に対して、常に高感度の反応を維持している。視覚系の順応状態が変わると、その特性も変化することが知られているが、そのような視覚系の重要な特性の一つに時間応答特性がある。Barlow¹⁾は、順応光強度をパラメータとして、刺激光の呈示持続時間に対する増分閾値の変化を求め、視覚系を暗い状態に順応させると臨界持続時間が長くなることを示した。Ikeda²⁾は、時間的2刺激光法^{*1}を用いて、順応光強度が小さくなると、時間応答関数において抑制が現われる時間が遅くなることを示

した。また、Kelly³⁾は、時間的 MTF を広範囲の順応光強度に対して測定し、順応光強度がある強度以下になると、抑制が消失することを明らかにした。このような時間応答特性の変化は、視覚系内部の構造がその順応レベルによって変化するためと考えることができる。

以上のようにこれまでの研究の多くは、視覚系をある定常順応レベルに固定させておいて、時間特性を測定したものである。しかし、暗順応過程のように視覚系の順応状態が時間とともに急激に変化していくようなときに、この定常順応レベルによる時間特性の変化をそのまま適用できるであろうか。暗順応過程において、視覚系の時間特性を調べた研究は、これまでで、いくつか報告されているが^{4,5)}、それらの研究は、暗順応開始後 20 s までという短い経過時間でしか測定を行なっておらず、20 s 以降の時間特性の変化は明らかになっていない。また、いずれの研究も暗順応過程における臨界持続時間の変化のみを求めたもので、視覚系の時間応答特性の変化が明確に示されていない。

*1 時間的に連続した2刺激を呈示し、その時間間隔をパラメータとして閾値を測定することにより視覚系の時間的足し合わせ特性を得る手法。

そこで本研究では、視覚系の時間特性を調べる有効な手法である時間的2刺激光法⁶⁾を用いて暗順応過程の長い経過時間にわたって視覚系の時間的足し合わせ能力の変化を調べた。さらに、定常順応レベルにおける時間的足し合わせ能力も測定し、暗順応過程のそれとの比較を行なった。

2. 実験方法

2.1 実験装置

本研究で用いた光学系は、Fig. 1 に示すような5光路マクスウェル視光学系であり、四つのテスト用光路 CH1~CH4 と一つの順応光用光路 CH5 から成っている。光源Sは、1kW のキセノンランプである。四つのテスト用光路のうち、任意の一つの光路がミラーMによって瞬時に選択できるようになっている。各光路には、中性濃度光学ウェッジ W1~W5 が設置されており、それぞれ独立に光量を調節することができる。テスト光および順応光の光路には、それぞれシャッター SH1, SH2 が入っており、これによってテスト光および順応光の呈示時間の調整を行なう。また、テスト光および順応光の視野は、アパーチャ AP1, AP2 によって決ま

り、本実験で用いた視野は、Fig. 1 の左下に示すように、順応光は視角にして 8.5° の円形視野、テスト光は 50° の円形視野で、両刺激ともに網膜上で 1° 耳側に呈示される。

実験遂行上必要なことは、各光路の光量を調整すること、四つのテスト用光路の一つをミラーMによって選択すること、各シャッターの開閉タイミングを制御し、各刺激の呈示持続時間と呈示時間間隔を調整すること、および被験者の応答を取ることである。さらに、必要があれば、各光学ウェッジ W1~W5, ミラーMなどへ被験者の応答をフィードバックして次の実験条件を設定することである。本実験では、これらのすべてをコンピュータコントロールで行なった。

2.2 実験手順および条件

本研究は二つの実験からなり、実験1で暗順応過程における時間的足し合わせ特性を調べ、実験2で定常順応光強度変化における時間的足し合わせ特性を調べた。実験1, 2ともに時間的2刺激光法を用いたが、この時間的2刺激光法とは、Fig. 2 (a)に示すように、ある一定の呈示持続時間 t と強度 I を持った二つの刺激を、ある時間間隔 (ISI; inter stimulus interval) をおいて被

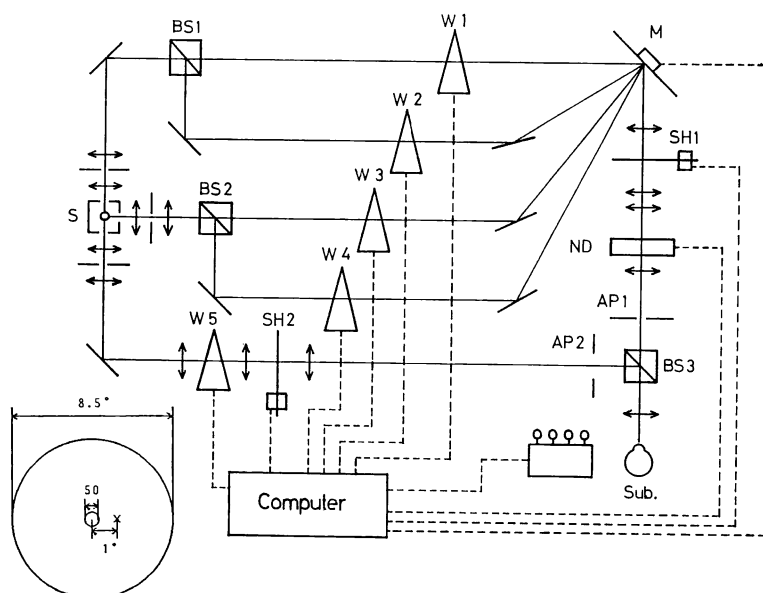


Fig. 1 Schematic diagram of the optical system used in the experiments and spatial configuration of the test stimulus and the adaptation field (inserted). This optical system is a conventional five-channel Maxwellian view system. One of four test channels is chosen by changing the angle of the mirror M to be presented to the subject. All neutral density wedges W1-W5, shutters SH1, SH2 and mirror M are controlled automatically by the computer. Adaptation field subtends 8.5° visual angle, and test stimulus field subtends 50° . These fields are presented at 1° nasal in the visual field.

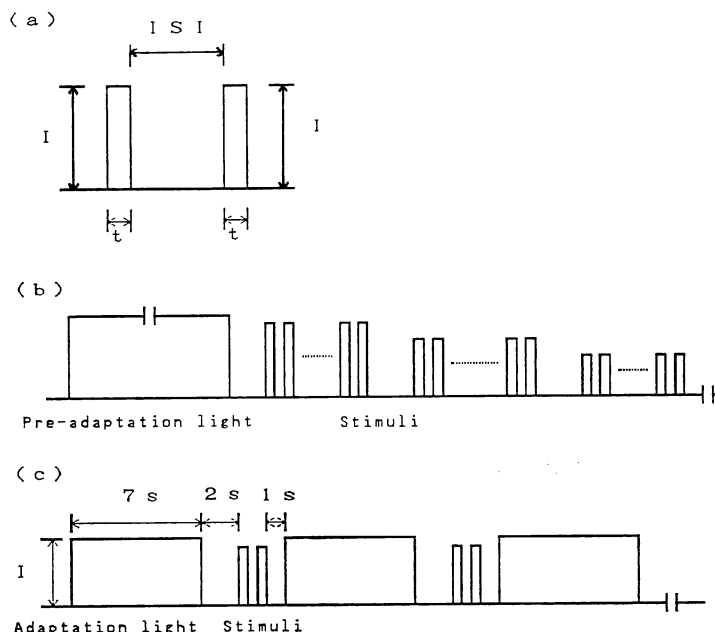


Fig. 2 (a) Temporal configuration of double stimuli. Duration t and intensity I of each stimulus are identical, and they are presented with a given interval ISI . (b) Time course of presentation of the pre-adaptation light and test stimuli in experiment 1. (c) Same as (b) but in experiment 2.

験者に呈示するものである。被験者は、この刺激が知覚できるように刺激強度 I を調整し閾値を求めるのであるが、もし、この2刺激が視覚系内部において足し合わされるならば、閾値に達するために必要な刺激強度 I は単一刺激を用いた場合よりも小さくてよいことになる。2刺激の時間間隔を変えて、そのときの閾値を測定することで、視覚系がもっている時間的足し合わせ能力の時間特性が求まる。本実験においては、それぞれの刺激の呈示持続時間 t は 10 ms 一定とした。

次に実験1および実験2の実験手順を述べる。実験1は、Fig. 2 (b)に示すように、まず被験者に 30,000 Td の白色前順応光 (CIE 1931 色度座標 $x=0.36, y=0.41$) を呈示する。その呈示持続時間は、被験者 TT の場合は、120 s、被験者 JI は、180 s とした。前順応光呈示後、被験者に Fig. 2 (a)で示した一対の白色テスト刺激 ($x=0.35, y=0.40$) が 2 s に1回の割合で呈示される。このとき、テスト刺激の強度 I は、準備実験に基づいてあらかじめ適当に設定されており、被験者は繰り返し呈示されるテスト刺激が検出できた時点で応答する。被験者の判断基準は刺激の検出であるため、2刺激が二つとも見える必要はなく、刺激視野内で何らかの変化があったときに応答すればよい。被験者から刺激検出の

応答があると、次のテスト刺激の強度 I が 0.1 log unit だけ小さくなる。本実験では、Fig. 1 に示した四つのテスト用光路のうち二つを用いてテスト刺激を呈示し、被験者からの応答があるとミラー M を切り換えて、あらかじめ用意しておいた次のテスト刺激を選択し被験者に呈示した。このような刺激呈示法を約 1 log unit の範囲のテスト刺激に対して繰り返す。この範囲の刺激呈示終了後は、被験者が、自分でテスト刺激の強度 I を調整し閾値を順次求める。前順応光呈示終了後、約6分後に1試行を終了する。1試行が終了すると再び前順応光が呈示され、テスト刺激の時間間隔 (ISI) を変えて次の試行が開始される。

ISI は 10 ms から 100 ms まで 10 ms おきに全部で 10 種類採用したが、それを 10, 30, 50, 70, 90 ms と、20, 40, 60, 80, 100 ms の2グループに分け、それぞれのグループにテスト刺激として単一刺激を加え、全部で1グループ6条件とした。1グループを1セッションとし、各 ISI および単一刺激は、各セッション内でランダムな順番で呈示される。また各セッションの開始時には、順応状態を一定に保つために、前順応光と同じ強度の光に3分間明順応、その後3分間の暗順応という前実験順応を2回繰り返した。

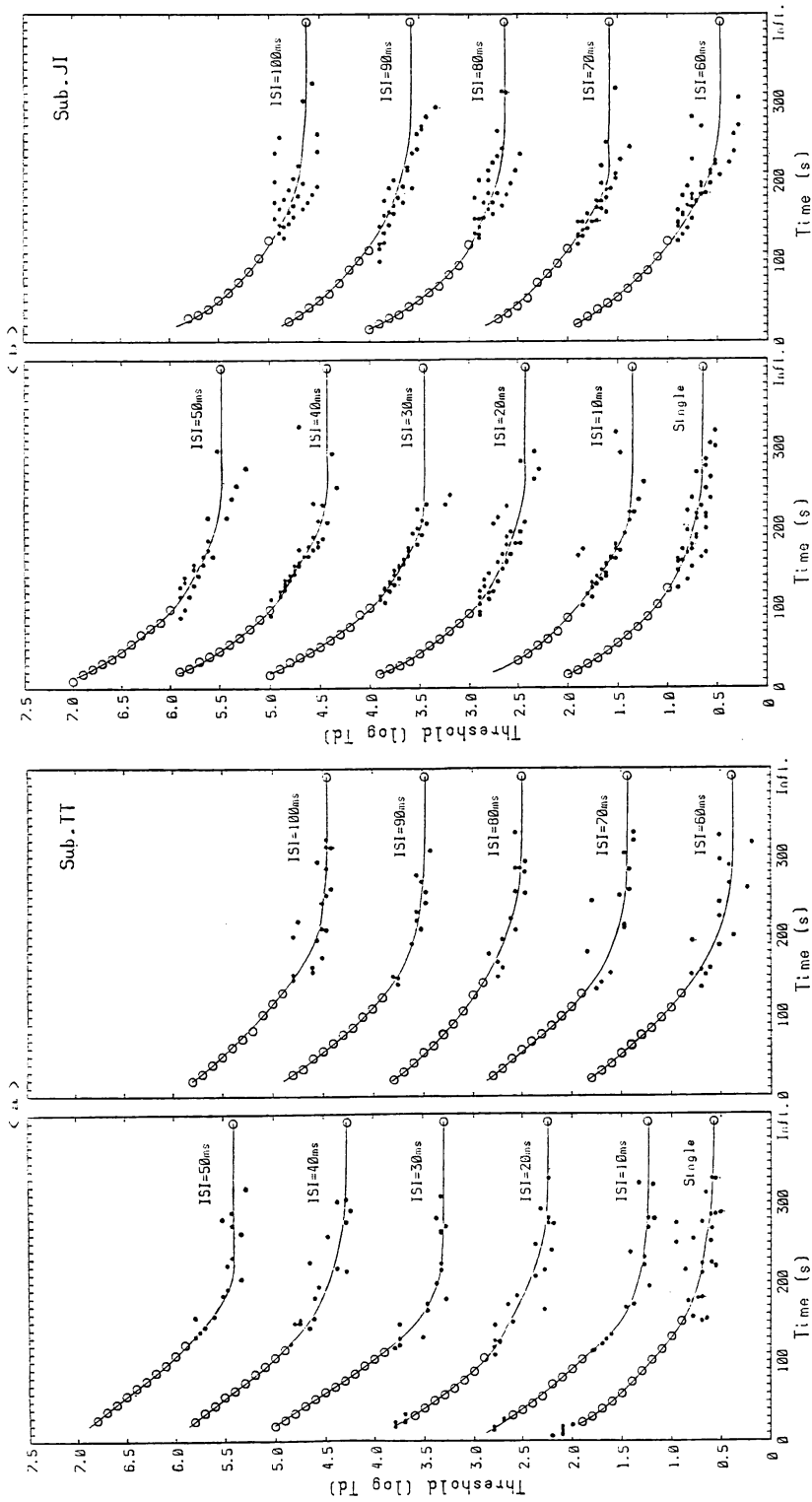


Fig. 3 (a) Thresholds as functions of dark adaptation time T obtained in experiment 1 for subject TT. \circ : mean data, \bullet : raw data. Infi. on the abscissa means times longer than 350 s after termination of the pre-adaptation light. Results of single, ISI=10, 20, 30, 40 and 50 ms condition are represented in the left panel, and ISI=60, 70, 80, 90 and 100 ms condition on the right panel, respectively. For the sake of clarity, each curve, except the lowest, is displaced one log unit upwards with respect to the curve below. Solid curves were drawn in order to represent the data best by eye. (b) Same as (a) but for subject JI.

実験2では、Fig. 2 (c)に示すような順応光およびテスト光の呈示を行なった。順応光は、7 s 間の呈示が、約 10 s の周期で繰り返され、その強度 I を変えることで、視覚系の順応レベルをさまざまに変化させた。テスト刺激は、順応光のオフ効果に伴う影響を避けるため順応光の呈示終了 2 s 後に呈示した。ここでは、調整法を用いて、テスト刺激の閾値を各 ISI に対して求めるようにした。実験1と同じ 10 種類の ISI と単一刺激の計 11 種類で 1 セッションとし、各 ISI と単一刺激の呈示順は各セッションでランダムにした。また順応光の強度 I は、20,000, 10,000, 2000 Td の 3 条件を用いた。

被験者は、TT (25 歳, 男), JI (25 歳, 男) の 2 人で、いずれも色覚正常者である。

3. 実験結果

Fig. 3 (a), (b)に、それぞれ被験者 TT, JI の実験1の結果を示す。横軸は、前順応光呈示終了後の暗順応経過時間 T を表わしており、縦軸は、閾値の対数値である。本実験では前順応光呈示終了後、暗順応初期段階の刺激強度にして約 1 log unit の間は、あらかじめ決められた強度のテスト刺激を被験者に呈示している。そのために、その間では、あるテスト刺激の強度に対して被験者が応答した時間の平均を取ることができる。図中、白丸(O)がセッション間の時間平均を表わしてい

る。一方、黒丸(●)は、被験者が各試行ごとに調整法によって求めた閾値をそのままプロットしたものである。横軸の右端 (infi.) は、暗順応開始後 6 分以上経過した後に測定された閾値の平均で、この点において閾値は錐体閾値の定常値 (cone plateau) に達しているものと考えられる。また図中の実線は、データ点を滑らかにつなぐように引かれた曲線であり、各 ISI、および単一刺激の暗順応曲線を表わしている。ただし、ISI=10, 20, 30, 40, 50 ms の各曲線は、それぞれ 1, 2, 3, 4, 5 log unit ずつ上方へずらして示してある。同様に ISI=70, 80, 90, 100 ms の曲線も 1, 2, 3, 4 log unit ずつ上方へずらして示してある。

いずれの条件のデータ点も、滑らかな曲線で表わすことができ、閾値の暗順応過程における変化をとらえていることがわかる。各暗順応曲線には、2 刺激の時間間隔 (ISI) の違いによって縦軸方向のずれ、および傾きの変化が生じている。たとえば、単一刺激では全体として閾値が大きく、その結果曲線が上方に移動している。また、ISI=30 ms では、他に比べて曲線の傾きが大きく、閾値が暗順応経過時間 T に対して急激に変化している。このような暗順応曲線の特徴は、両被験者に見られる。

次に、Fig. 3 の結果を基にして、閾値と 2 刺激の時間間隔 (ISI) との関係を求めるために、ある暗順応経過時間 T に対する閾値を読み取ることにする。ここで

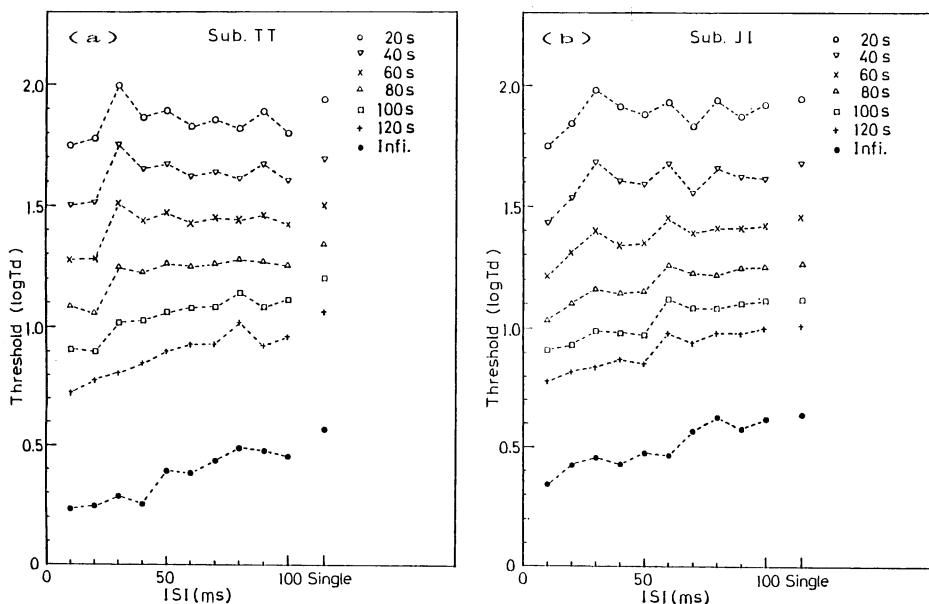


Fig. 4 (a) Thresholds as functions of ISI were replotted from those of Fig. 3 (a) for subject TT. Single on the abscissa indicates the results obtained with only one stimulus. Each symbol represents the dark adaptation time T after the pre-adaptation light is extinguished. (b) Same as (a) but from Fig. 3 (b) for subject JI.

は、 T を 20 s から 120 s まで 20 s ごとにとり、これに infi. の条件を加えて、そのおのおのの閾値を図中の実線を用いて読み取った。

Fig. 4 (a), (b) が被験者 TT, JI の閾値と ISI の関係である。暗順応経過時間 T をパラメータとして、各 ISI に対する閾値がプロットされている。横軸右端の single の位置には、テスト刺激として単一刺激を用いた場合の結果が示されている。**Fig. 4** (a) (被験者 TT) の結果を見ると、暗順応が始まって 20 s が経過したとき (白丸) と、十分暗順応が進んだとき (黒丸) とでは、グラフの形状に明らかな差がみられる。白丸の場合には、ISI=30 ms のところで閾値の急激な上昇があり、視覚系内部における時間的足し合わせ能力の低下が表われている。一方、黒丸のグラフには、このような現象はなく、ISI が大きくなるにつれて閾値が上昇し、しだいに時間的足し合わせ能力が低下する様子が見られる。このように暗順応経過時間によって視覚系における時間的足し合わせ能力は明らかに変化し、その変化は、白丸のような形状から黒丸へと徐々に進んでいく。もう一人の被験者 JI (**Fig. 4** (b)) にも同様の傾向が見られる。

実験 2 の被験者 TT, JI の結果を **Fig. 5** (a), (b) に示す。横軸と縦軸は、**Fig. 4** と同じで、各シンボルが順応光強度 I の違いを表わしている。順応光の強度 I が大きくなると、全体として閾値が高くなり、視覚系の順応レベルが変化していることがわかる。また両被験

者ともに、閾値の極大値を与える ISI が順応光強度 I が小さくなるほど大きくなっていく傾向が見られる。たとえば、**Fig. 5** (a) (被験者 TT) の場合は、 $I=20,000$ Td のとき ISI=20~40 ms で閾値の上昇が見られるが、 $I=2000$ Td になると閾値の上昇する ISI が 40~60 ms となっている。被験者 JI (**Fig. 5** (b)) にも同様の傾向が見られる。

実験 1, 2 で得られた結果をさらに詳しく検討するために、**Fig. 4**, **Fig. 5** に示した結果を summation index を用いて書き直してみる。Summation index σ とは、

$$\sigma = 0.3 - \log\{(\Delta I_1 + \Delta I_2)/\Delta I_0\} \quad (1)$$

と定義され、 ΔI_1 , ΔI_2 は、二つの刺激光を呈示し閾値に達したときの、1 番目の刺激光の強度と、2 番目の刺激光の強度をそれぞれ表わしている。 ΔI_0 は単一刺激を呈示したときの閾値である。いま、仮に視覚系内で完全な興奮の足し合わせが起こっているとすれば、

$$\Delta I_0 = \Delta I_1 + \Delta I_2$$

となって、式(1)に代入すると $\sigma = 0.3$ となる。また、視覚系内部で時間的足し合わせがなく 1 刺激のみで閾値が決定されるとすると、

$$\Delta I_0 = \Delta I_1 = \Delta I_2$$

となり、 $\sigma = 0$ であるが、実際には 2 刺激間に確率的足し合わせがあるため、 $\sigma = \sigma_p$ ($0.3 > \sigma_p > 0$) となる。この σ_p は、2 刺激の時間間隔が十分に長いときの値として

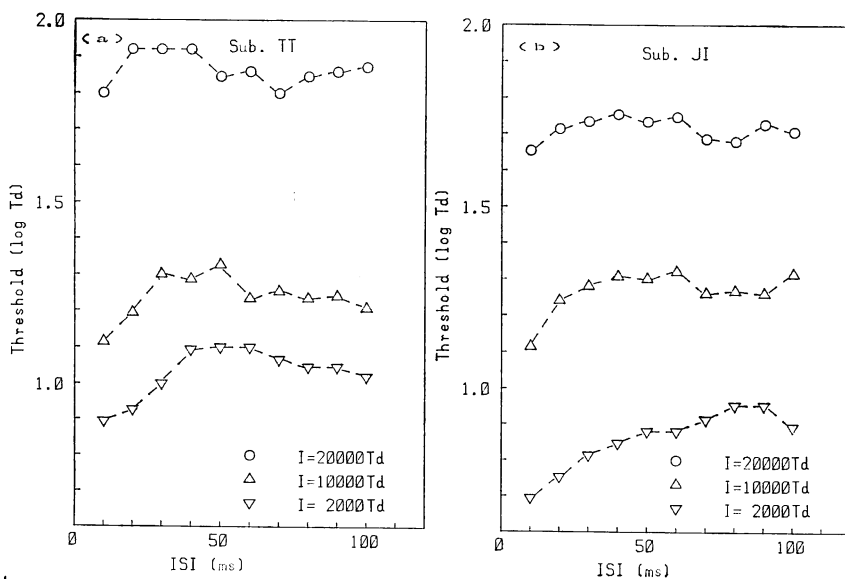


Fig. 5 (a) Threshold as functions of ISI obtained in experiment 2 for subject TT. Different symbols mean the different intensities of adaptation light. \circ : $I=20,000$ Td, \triangle : $I=10,000$ Td and ∇ : $I=2,000$ Td. (b) Same as (a) but for subject JI.

求めることができる。さらに、視覚系内部で抑制的な足し合わせが生じた場合には、 $\sigma < \sigma_p$ となる。

本実験においては、常に $\Delta I_1 = \Delta I_2$ であるため、式(1)は

$$\sigma = 0.3 - \log(2\Delta I/\Delta I_0) \doteq \log \Delta I_0 - \log \Delta I \quad (2)$$

$$(\Delta I = \Delta I_1 = \Delta I_2)$$

とした。

Fig. 6 (a), (b)は、実験1の結果 (Fig. 4) を summation index を用いて表わした結果である。横軸が ISI, 縦軸が summation index で各シンボルが暗順応経過時間 T を表わしている。ただし、ここでは $T = 20, 60, 100$ s, および infi. の結果のみプロットしてある。Summation index は、2刺激が足し合わされる効率を表わしていると考えられるが、Fig. 6 を見ると、その特性が暗順応経過時間とともに変化していることがより明確にわかる。 $T = 20$ s の結果を見ると、ISI = 30 ms において両被験者とも summation index の値が $\sigma < \sigma_p$ となっており、2刺激間に抑制的足し合わせが起こっていることを示している。ところが、infi. の結果では、ISI = 30 ms で $\sigma > \sigma_p$ となり2刺激間に興奮的な時

間的足し合わせが見られるようになる。 $T = 60, 100$ s の結果と照らし合わせて見ると、この2刺激間の抑制的足し合わせから興奮的足し合わせへの変化が暗順応過程において徐々に進行していくことがわかる。

次に実験2 (Fig. 5) の結果を同様に summation index で表わし、Fig. 7 (a), (b)に示す。図中の各シンボルが順応光強度 I を表わしている。この結果を見ると、順応光強度 I によって視覚系の時間的足し合わせ特性が変化し、たとえば、被験者 TT の結果を見ると、 $I = 20,000$ Td では $\sigma < \sigma_p$ となる ISI が 20~40 ms であるのに対して、 $I = 2000$ Td では ISI = 40~60 ms となり、 I が小さくなるにつれて抑制的足し合わせを生じる ISI が長くなっていくことがわかる。被験者 JI についても同様の傾向が見られる。

実験1と実験2で明らかになった視覚系の時間的足し合わせ特性を比べてみると、前述したように、抑制的足

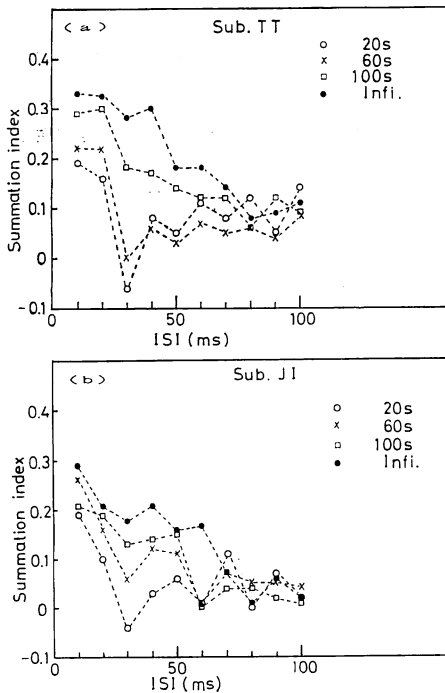


Fig. 6 (a) Summation index calculated by Eq. (2) using data in Fig. 4 (a) for subject TT. Each symbol shows the dark adaptation time. (b) Same as (a) but in Fig. 4 (b) for subject JI.

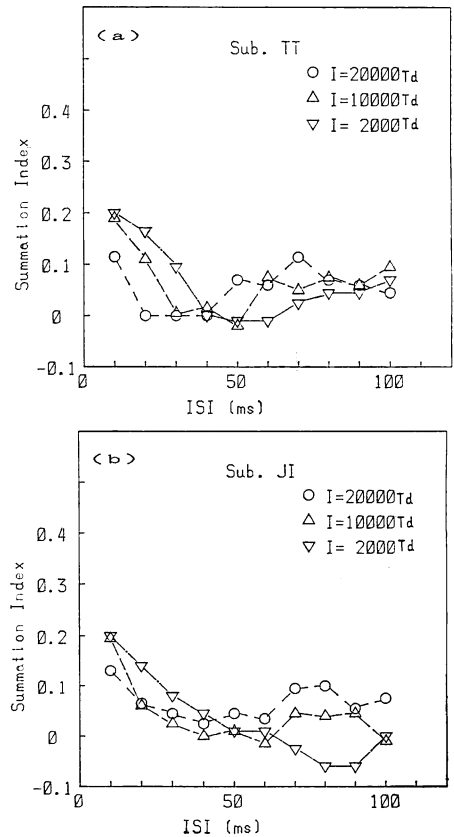


Fig. 7 (a) Summation index calculated by Eq. (2) using the data in Fig. 6 (a) for subject TT. Each symbol represents the intensity of adaptation light. (b) Same as (a) but in Fig. 6 (b) for subject JI.

し合わせの変化の特徴が、暗順応過程と定常順応光強度 I の減少とでは、明らかに異なっており、両者が、視覚系に異なった効果を及ぼすことがわかる。

4. 考 察

実験 1, 2 における視覚系の時間的足し合わせ特性の変化の大きな特徴は、抑制的足し合わせの変化である。そこでまず抑制的足し合わせが生じる原因について検討する。抑制的足し合わせとは、 $\sigma < \sigma_p$ となることで、とくに $\sigma = 0$ は、 $\Delta I = \Delta I_0$ を意味しており、これは 2 刺激が単一刺激と同じ効果しかもたないことを示している。 $\sigma < \sigma_p$ となる原因は、2 刺激が互いに抑制するためで、視覚系のインパルス応答が、Fig. 8 (a) に示すように 2 相性であるためと考えられる。つまり Fig. 8 (b) のように最初の刺激に対する応答の負の部分、次の刺激に対する応答の正の部分に重なると、そこで互いに打ち消し合って 2 刺激の効果がなくなってしまうのである。

実験 1 では、暗順応経過時間 T が 20 s のときには、 $ISI = 30$ ms のところで、大きな抑制的足し合わせが生じており、視覚系のインパルス応答が 2 相性であることが予想される。しかし、暗順応が十分に進み inf. の所では、抑制的足し合わせが現われなくなり、2 刺激の時間間隔 (ISI) が大きくなるにつれて summation index が小さくなる。これは、視覚系のインパルス応答が 2 相性から 1 相性へと変化したためと考えることができる (Fig. 9 (a))。つまり、インパルス応答が 1 相性にな

ると、抑制的足し合わせがなくなり、どの ISI でも興奮的足し合わせだけが生じるようになるからである。

次に実験 2 では、順応光強度 I が小さくなるにつれて抑制的足し合わせが生じる ISI が長くなった。このときのインパルス応答の変化は、実験 1 に見られたような 2 相性から 1 相性への変化ではなく、インパルス応答の負の部分、順応光強度 I が小さくなるにつれて、より時間的に遅れて現われるようになっていいると考えられる (Fig. 9 (b))。つまり、インパルス応答の負の部分が遅れるために、前の刺激に対する応答の負の部分と次

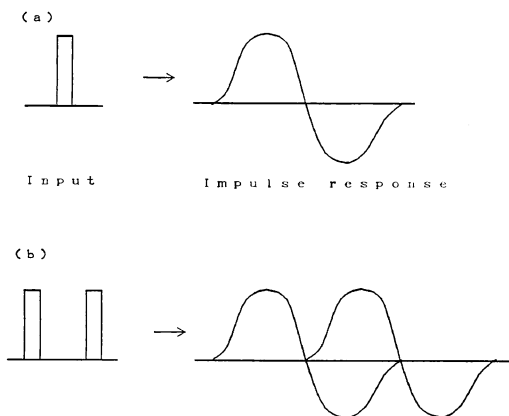


Fig. 8 (a) Impulse response which shows the biphasic characteristic. (b) Combination of two impulse responses showing the inhibitory summation. Inhibitory summation is shown the most remarkably when the negative response of the first stimulus coincides the positive one of the second stimulus.

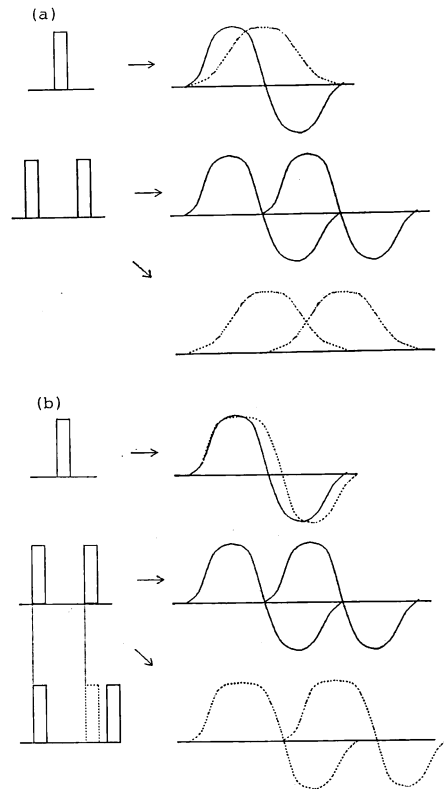


Fig. 9 (a) Schemes to explain the result obtained in the dark adaptation experiment (exp. 1). Top: The impulse response changes from biphasic (solid line) to monophasic (dashed line). Middle and bottom: The relationship between two responses when the impulse response changes as shown in the top figure. (b) Schemes to explain the results obtained with various adaptation light intensities (exp. 2). Top: The impulse response with strong adaptation (solid line) changes to that with weak adaptation (dashed line). Middle and bottom: The relationship between two responses obtained with strong adaptation (solid line) and that with weak adaptation (dashed line).

の刺激に対する応答の正の部分が重なる ISI が長くなるのである。

視覚系のインパルス応答が2相性を示す原因として網膜の2次元的構造(受容野)を考慮することができる。つまり、Fig. 10 に示すように受容野内の興奮性結合(実線)と抑制性結合(破線)からの信号が時間的にずれて伝達されるために視覚系のインパルス応答が2相性を示

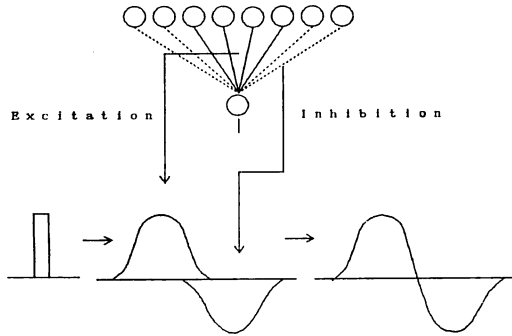


Fig. 10 Relationship between the structure of the receptive field and the impulse response.

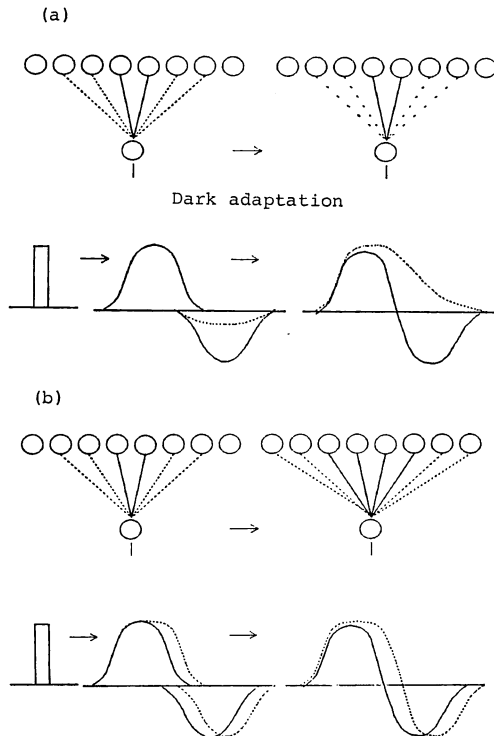


Fig. 11 (a) Changes in the structure of the receptive field (top), and corresponding changes of the impulse response suggested from the results in experiment 1 (bottom). (b) Same as (a) but for experiment 2.

すと考えるのである。

実験1の暗順応過程における抑制的足し合わせが暗順応経過時間とともに興奮的足し合わせへと変化した原因は、受容野の抑制性応答のゲインが暗順応が進むにつれて、小さくなるためと考えることができる。つまり、Fig. 11 (a) に示すように抑制性応答のゲインが小さくなることでインパルス応答における負の応答が小さくなり(点線)、インパルス応答が2相性から1相性へ変化すると考えるのである。実験2の場合は、Fig. 11 (b) に示すように、順応光強度 I の低下とともに受容野が広がっていくと考えられる。つまり、受容野が広がっていくにつれて、抑制性信号は、より速くから伝えられるために時間遅れが大きくなり、インパルス応答の負の部分がより時間的に遅れ、その結果として抑制的足し合わせの生じる2刺激の時間間隔が長くなったものと考えられる。

このように視覚系のインパルス応答が網膜の2次元的構造と関係しているということを示す他の例として、Meijer⁷⁾ らの報告がある。この実験は、時間的2刺激法を用い、テスト刺激の空間的サイズを変化させて視覚系の時間的足し合わせ能力を測定したものである。それによると、テスト刺激の空間サイズが小さいときには抑制的足し合わせが現われないが、テスト刺激の空間サイズが大きくなると抑制的足し合わせが現われる。これは、テスト刺激の空間サイズが小さいと、そのすべてが受容野の興奮領域に入ってしまう、その結果インパルス応答に負の部分が現われないが、テスト刺激の空間サイズが大きくなると受容野の周辺の抑制領域をも刺激するようになり、インパルス応答が2相性となって抑制的足し合わせが生じると考えることができる。このように視覚系のインパルス応答の形状変化を受容野の変化を用いて説明することができる。

5. 結 論

本研究では、時間的2刺激法を用いて視覚系の時間的足し合わせ特性を暗順応過程と定常順応状態とで調べた。結果は、受容野の構造変化で説明することができ、視覚系が定常状態にあるとき、その受容野の構造は順応光の強度によって決定され順応光強度が小さい場合には受容野が大きく、順応光強度が大きくなると受容野は小さくなると考えられる。

また、暗順応過程における受容野の変化は、以前の研究のように数秒の間で終了するものではなく、暗順応していく過程にわたって比較的ゆっくりと進行するもので

あることがわかった。その変化の特徴は、抑制性信号のゲインが暗順応がすすむにつれて小さくなるというものである。

文 献

- 1) H. B. Barlow: "Temporal and spatial summation in human vision at different background intensities," *J. Physiol.*, **141** (1958) 337-350.
- 2) M. Ikeda: "Temporal summation of positive and negative flashes in the visual system," *J. Opt. Soc. Am.*, **55** (1965) 1527-1534.
- 3) D. H. Kelly: "Visual responses to time-dependent stimuli. I. Amplitude sensitivity measurements," *J. Opt. Soc. Am.*, **51** (1961 a) 422-429.
- 4) B. R. Stewart: "Temporal summation during dark adaptation," *J. Opt. Soc. Am.*, **62** (1972) 449-457.
- 5) S. Montellese, L. T. Sharpe and J. L. Brown: "Changes in critical duration during dark-adaptation," *Vision Res.*, **19** (1979) 1147-1153.
- 6) R. M. Boynton: "Discrimination of homogeneous double pulses of light," *Handbook of Sensory Physiology* (Springer-Verlag, Berlin, 1972) pp. 202-232.
- 7) J. G. Meijer, V. D. Wildt and V. D. Brink: "Twin-flash response as a function of flash diameter," *Vision Res.*, **18** (1978) 1111-1116.