

初期暗順応時における時間的足し合わせ効率の変化

田村 徹・内川 恵二・池田 光男

「光学」 第17巻 第10号 (1988) 別刷

研究

初期暗順応時における時間的足し合わせ効率の変化

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

(1988年5月10日受理)

Change of Temporal Summation during Early 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

Temporal summation has been measured at 2 s before termination of the pre-adapting light of 74000 Td, and 100 ms, 500 ms, 2 s, 5 s, 10 s and 20 s after termination of the pre-adapting light by using the temporal double-stimuli method. Duration of the two stimuli was 10 ms. We varied inter-stimulus interval (ISI) between the two stimuli from 0 ms to 100 ms. Temporal summation characteristics did not change from 500 ms to 20 s after termination of the pre-adapting light, though thresholds for the single-stimulus changed very rapidly. We conclude that the receptive field does not change at least during this period.

1. 序論

視覚系は、明るい所から、暗い所へ移ると、自身の感度を変化させ常に外界に対して高感度に応答しうることが知られている。田村らは、この暗順応過程において、視覚系の時間的足し合わせ能力の変化を、時間的2刺激光法を用いて測定した。その結果、暗順応過程において視覚系の時間的足し合わせ特性は、暗順応の進行とともに変化し、抑制的足し合わせが消失することが明らかとなった¹⁾。また、視覚系の時間足し合わせ特性の変化は暗順応開始後、20 sより、180 s後程度まで徐々に進行していくこともわかった。しかし、暗順応過程において視覚系の単一刺激に対する知覚閾値の変化がもっとも急激なのは暗順応開始直後であり、この期間における視覚系の時間的足し合わせ特性の変化を知ることは、興味深い問題である。

この暗順応開始直後における視覚系の時間特性に関する研究は、これまでにいくつか報告されているが、いずれの報告も暗順応過程における臨界持続時間を測定したものであり^{2,3)}、時間的2刺激光法によるものは報告されていない。本研究の目的は、視覚系の時間特性を調べる有効な手法である時間的2刺激光法を用いて暗順応開

始直後における時間的足し合わせ特性の変化を測定することである。

2. 実験方法

2.1 実験装置

本実験で用いた光学系は、2光路のマックスウェル視光学系であり、光源には1kWキセノンランプを用いた。第1の光路をテスト光用として用い、第2の光路を順応光用として用いた。各光路には、中性濃度光学ウェッヂが設置されており、光量を独立に調整することができる。テスト光と順応光の呈示持続時間は、シャッターによって調整した。テスト光は視角にして50'の円形視野で、これが直径8.5°の円形の順応視野の中心に乗っている。両視野ともに網膜上で1°耳側に呈示される。

2.2 実験手順および条件

本実験では、テスト光としてFig. 1(a)に示すような時間的2刺激光を用いた。この時間的2刺激光とは、ある呈示持続時間 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) で呈示するものである。被験者は、刺激の強度 I を調整し、その閾値を求める。視覚系においてこの2刺激が時間的に足し合わされるならば、閾値に達するために必要な光強

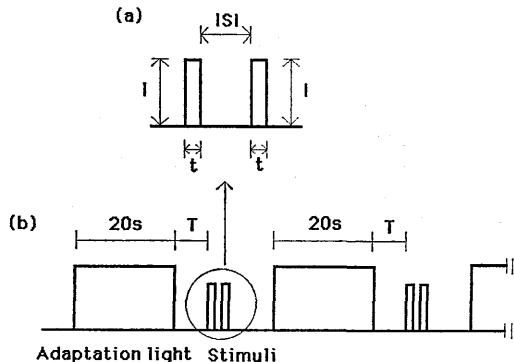


Fig. 1 (a) Temporal configuration of double stimuli. Duration t and intensity I of each stimulus are identical. They are presented with a given inter stimulus interval (ISI). (b) Time course of presentation of the adaptation light and test stimuli in the experiment.

度 I は、単一刺激を被験者に呈示し、その刺激がちょうど知覚できるために必要な光強度 I_{single} に比べて小さくことになる。2 刺激の時間間隔 ISI を変えて、そのときの知覚閾値を求めてることで視覚系の持つ時間的足し合わせ特性を知ることができる。このような測定を視覚系が暗順応していく過程で行なうことによって、視覚系の時間的足し合わせ特性の変化を知ることができる。各单一刺激の呈示持続時間 t は、10 ms に固定した。

実験の手順は、**Fig. 1(b)** に示すように、まず被験者に 74000 Td の白色順応光（色度座標 $x=0.36$, $y=0.41$ ）を 20 s 呈示する。この白色順応光が切れて T 秒後に **Fig. 1(a)** に示した時間的 2 刺激光がある時間間隔 (ISI) をもってテスト光として呈示される。被験者は、刺激強度 I を調整し、この刺激の知覚閾値を求める。白色順応光が切れてから 21 s 経つと、再び同じ白色順応光が 20 s 呈示され、順応光が切れると前回と同様に T 秒後にテスト光が呈示される。被験者がテスト光の知覚閾値を決定するまで、これが繰り返される。このとき視覚系は 20 s 明順応、21 s 暗順応を繰り返し、テスト光を呈示する時間 T は暗順応経過時間を表わすことになる。このテスト光に対して閾値が決定されると、 T はそのままで 2 刺激の時間間隔を変えて再び同様のことが繰り返される。

2 刺激の時間間隔 (ISI) は、0 ms, (この場合は t が 20 ms の単一刺激となる) から 100 ms まで 10 ms おきに 11 種類採用した。これに単一刺激を加え全部で 12 条件で 1 セッションとした。テスト光を呈示する時間 T

は、白色順応光が切れる 2 s 前 (この場合テスト光は順応光上に重なって呈示される、以後 -2 s と呼ぶ)、切れてから 100 ms, 500 ms, 2 s, 5 s, 10 s, 20 s の 7 条件とした。各セッション内で、各 ISI および単一刺激は、ランダムな順番に呈示した。 T に関しても 7 条件をランダムな順番に行ない、それぞれに対して 4 セッションの測定を行なった。

被験者は、TT (26 歳、男), JI (25 歳、男), KU (36 歳、男) の 3 人で、いずれも色覚正常者であり、心理物理学実験に習熟した者である。

3. 結果および考察

Fig. 2(a)～(c) に、それぞれ被験者 TT, JI, KU の結果を示す。横軸が 2 刺激の時間間隔 ISI であり、縦軸は、この 2 刺激を知覚するために必要な刺激強度 I を網膜照度 (Td) の対数値で示している。各シンボルが暗順応経過時間 T を表わしている。被験者 TT (**Fig. 2(a)**) の結果を見ると、 $T=100$ ms から $T=20$ s における ISI と閾値の関係はよく似たものとなっていることがわかる。2 刺激が時間的に並置された場合 (ISI=0) にもっとも閾値が低くなり、視覚系において大きな足し合わせが起こっている。ISI が長くなるにしたがって閾値の上昇が見られるが、ISI=20 ms から 30 ms のあたりで閾値がもっとも高くなっている。この ISI において視覚系内の時間的足し合わせの効率がもっとも低下することがわかる。さらに ISI が長くなると閾値は少し低くなり確率的足し合わせが生じていることがわかる。以上のような傾向は、他の 2 名の被験者 JI, KU にも見られる。ただし、被験者 KU の場合、閾値がとくに高くなる ISI が 30 ms から 40 ms と少し長くなっている。このような特徴に対して -2 s の条件では、ISI が 20 ms から 30 ms で閾値がとくに高くなることはなく、ISI の増加に伴って、閾値もほぼ単調に増加している。

次に、この暗順応過程における視覚系の単一刺激に対する知覚閾値の変化を見ることにする。**Fig. 3** にその結果を示す。横軸は暗順応経過時間 T であり、0 は白色順応光の呈示が終了した時刻を表わしている。縦軸は刺激光を単一刺激で呈示したときの知覚閾値を網膜照度 Td の対数で示したものである。各シンボルは 3 人の被験者の結果をそれぞれ示している。この結果を見ると、単一刺激に対する知覚閾値は暗順応経過時間とともに低くなり、単一刺激に対する知覚能力の向上が見られる。また、この知覚閾値の低下は $T=-2$ s から $T=500$ ms

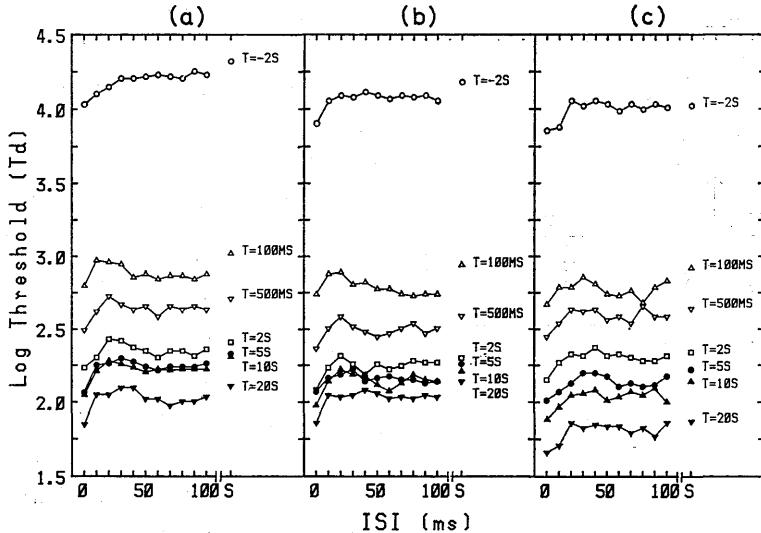


Fig. 2 Thresholds of double stimuli as a function of ISI. \square on the abscissa indicates the thresholds obtained with single stimulus. Each symbol represents the dark adaptation time T . (a) for subject TT, (b) for subject JI and (c) for subject KU.

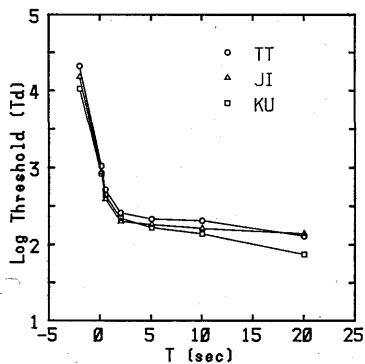


Fig. 3 Thresholds of single stimulus as a function of the dark adaptation time T . Each symbol represents the difference in subjects.

で最も急激である。

実験結果をさらに詳しく検討するために、Fig. 2 に示した結果を、次に定義する summation index σ を用いて書き換えることとする。すなわち

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

ここで ΔI_1 , ΔI_2 は Fig. 1(a) に示したような 2 刺激光を被験者に呈示し、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 は単一刺激を被験者に呈示したときの閾値である。視覚系内において 1 番目の刺激と 2 番目の刺激が完全に足し合われるすると

$$\Delta I_0 = \Delta I_1 + \Delta I_2 \quad (2)$$

となり $\sigma = 0.3$ となる。視覚系内部で時間的足し合わせがない場合は、

$$\Delta I_0 = \Delta I_1 = \Delta I_2 \quad (3)$$

となり σ の値は、ほぼゼロとなる。しかし、実際には確率的足し合わせが存在するので、2 刺激の時間間隔が十分に離れたときの σ の値を σ_p とすると $\sigma = \sigma_p$ となる。また、視覚系内部において抑制的足し合わせが生じると、 $\sigma < \sigma_p$ となる。

Fig. 2 の結果を式 (1) によって summation index に書き直したものを Fig. 4 に白丸で示す。Fig. 4 (a)～(c) はそれぞれ被験者 TT, JI, KU に対応し、各パネルは、暗順応経過時間 T に対応している。横軸に ISI, 縦軸に σ の値を示す。各パネルの右端の縦棒は、各暗順応経過時間 T においてすべての ISI の SD を平均し、 \pm SD の範囲を示したものである。Fig. 4(a) の被験者 TT の $T = 500$ ms について見ると、 $ISI = 0$ のとき、 $\sigma = 0.22$ であり、大きな興奮的足し合わせが見られる。しかし、 $ISI = 20$ ms で $\sigma = -0.01$ になり、 $ISI = 100$ ms では $\sigma = 0.08$ となっている。 $ISI = 100$ ms では 2 刺激が十分離れており、このときの σ の値は、 σ_p であると考えることができるので、 $ISI = 20$ ms では抑制的足し合わせが生じていることがわかる。このように興奮的足し合わせから抑制的足し合わせを経て確率的足し合わせへと移行する。 $T = 500$ ms 以外の T につい

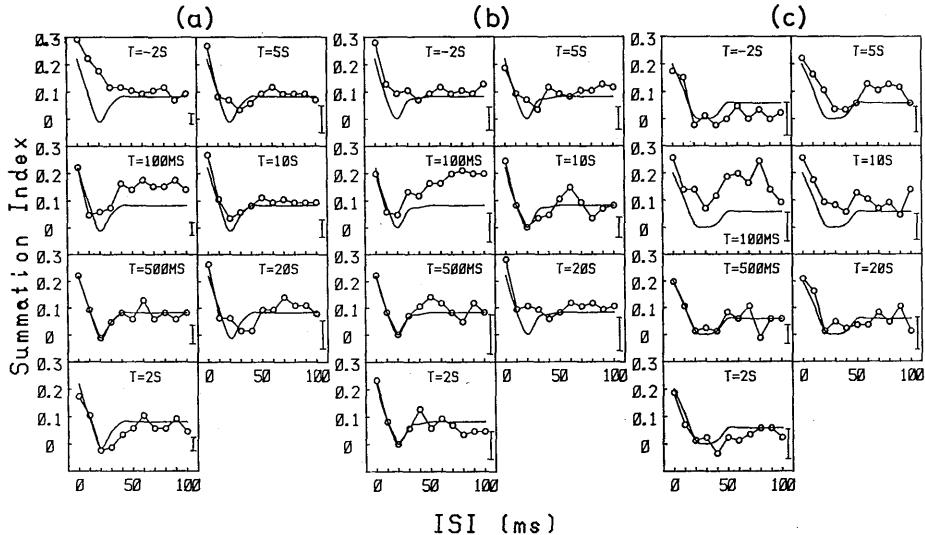


Fig. 4 Summation index calculated by Eq. (1) using the data of **Fig. 2**, open circles, as a function of ISI. Solid lines indicate the template drawn to fit the data at $T=500$ ms. Each panel represents the dark adaptation time T . The rightmost vertical bar in each panel shows the mean value of the standard deviations (SD) of the eleven ISIs. (a) for subject TT, (b) for subject JI and (c) for subject KU.

てみると、 $T=-2\text{ s}$ の条件を除いて同様の傾向が見られる。 $T=-2\text{ s}$ では σ の値が σ_p より小さくなる ISI ではなく、抑制的足し合わせが生じないことがわかる。被験者 JI(b), KU(c) に関しても同様の傾向が見られるが、被験者 KU の $T=-2\text{ s}$ では、 σ の値が σ_p より $ISI=30\text{ ms}$ あたりで小さくなり、抑制的足し合わせが見られる。

暗順応経過時間に対する視覚系の時間的足し合わせ特性の変化を検討するため、各暗順応経過時間 T におけるグラフの形状を比較する。各グラフの比較を行なうために、一つのテンプレートを作り比較を行なった。テンプレートは $T=500\text{ ms}$ の結果に良く合うようにした。テンプレートを作る際に視覚系の時間的足し合わせ特性が、興奮的足し合わせから抑制的足し合わせを経て確率的足し合わせへと変化することを考慮して、 $ISI=0$ から 40 ms まではデータをほぼそのままテンプレートにおける $ISI=0$ から 40 ms の値とし、 $ISI=50\text{ ms}$ 以上では確率的足し合わせが生じているものとして、 $ISI=100\text{ ms}$ のときの σ の値をテンプレートにおける各 ISI の値とした。**Fig. 4** の実線は、以上のようにして決めた値を滑らかに結んだものであり、この実線をテンプレートとした。各被験者の $T=500\text{ ms}$ を見ると、このテンプレートは確率的足し合わせ領域におけるデータのばらつきを取り除いただけで $T=500\text{ ms}$ における視覚系の時間的足し合わせ特性を良く表わしている。

各暗順応経過時間において白丸と実線の比較を被験者 TT について見てみることにする。 $T=2\text{ s}, 5\text{ s}, 10\text{ s}, 20\text{ s}$ についてみると両者の間に系統的な差は見られない。白丸と実線の間には多少のずれが存在するが、データの SD および暗順応過程において視覚系は滑らかに変化するであろうことを考慮すれば、この被験者 TT では $T=500\text{ ms}$ から 20 s において視覚系の時間的足し合わせ特性に大きな変化は見られない。しかし、 $T=-2\text{ s}$ および $T=100\text{ ms}$ では、白丸と実線の間に明らかな違いが見られる。また、両者の間の違いは、 $T=-2\text{ s}$ と 100 ms ではその特徴が異なっている。 $T=100\text{ ms}$ は、 ISI が 0 ms および 10 ms では白丸と実線が比較的良く合っているが、 ISI が長くなると白丸が実線より上になる。これは、 ISI が長くなるにつれて視覚系の時間的足し合わせ効率が良くなることを示している。しかし、**Fig. 3** に示したように $T=100\text{ ms}$ において単一刺激に対する閾値は急激に変化しており、一番目の刺激が呈示された時刻と二番目の刺激が呈示された時刻とでは、単一刺激に対する閾値がかなり変化しているものと考えられる。本実験では、単一刺激の閾値は一番目の刺激呈示時刻におけるものであり、二番目の刺激が呈示される時刻には、単一刺激の知覚閾値はもっと低くなっているものと考えられる。よって、(1)式は、 ΔI_{10} を一番目の刺激呈示時刻における単一刺激の知覚閾値、 ΔI_{20} を二番目の刺激呈示時刻における単一刺激の知覚閾値と

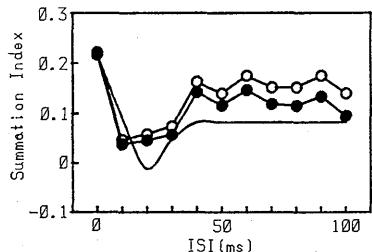


Fig. 5 Summation index calculated by Eq. (4), closed circles, as a function of ISI. The value of ΔI_{20} at each ISI was obtained by interpolation between the threshold of single-stimulus at $T=100$ ms of sub. TT and that at $T=500$ ms shown in Fig. 3. Open circles and solid curve are replotted from Fig. 4 (a) at $T=100$ ms.

すれば、

$$\sigma = 0.3 - \log(\Delta I_1 / \Delta I_{10} + \Delta I_2 / \Delta I_{20}) \quad (4)$$

と表現されるべきであり、 $\Delta I_{20} < \Delta I_{10}$ の関係から、summation index の値が実際より大きく計算されているものと考えられる。そこで、Fig. 3 に示した $T=100$ ms と 500 ms の単一刺激の閾値から線形補間により各 ISI における第二番目の刺激の知覚閾値 ΔI_{20} を求めその値を使って summation index を計算し直してみた。その結果を Fig. 5 に黒丸で示す。白丸と実線は、Fig. 4 (a) の $T=100$ ms を移したものである。 ΔI_{20} に補正を加えた黒丸の結果は、白丸よりもテンプレートに近づいたが、完全に一致するには至っておらず、とくに確率的足し合わせ領域において時間的足し合わせ特性が良くなっている。

$T=-2$ s では、 $ISI=20$ ms における抑制的足し合わせが見られない。この条件では刺激は順応光の上に重ねて呈示されており、視覚系は強く明順応されているはずである。このような状態ではこれまでの研究によれば、抑制的足し合わせが存在するといわれている^{1,4-7}。しかし、本実験で用いた順応光は、 74000 Td と以前の研究者のものよりはるかに強いものであり、このような状態では、抑制性の信号が飽和しているものと考えれば、この結果を説明することができる。つまり、抑制性信号の経路は存在するが、テスト光によって抑制性の信号は生じないのである。

他の2人の被験者 JI, KU についてみると、全体として被験者 TT の結果とよく似た傾向を示している。ただし、被験者 JI の $T=20$ s では、抑制的足し合わせが見られない。また、被験者 KU の $T=-2$ s では、抑制的足し合わせが見られ、 $T=5$ s, 10 s では、テン

レートとデータの間にズレが見られる。被験者 JI の $T=20$ s については、暗順応経過時間が 20 s 程度で視覚系の時間的足し合わせ特性に変化が生じ始めたものと考えられる。田村らの前報¹では、 $T=20\sim40$ s において時間的足し合わせ特性にはほとんど変化が見られなかった。しかし、前報の実験では前順応光の強度が 30000 Td と今回のものより低く、明順応時における視覚系の状態が異なっているものと考えられる。前報では、 $ISI=30$ ms で抑制的足し合わせが生じていたが、本実験では $ISI=20$ ms であったことからもこのことがわかる。視覚系は、強く明順応されるほど、暗順応過程における時間的足し合わせ特性の変化が早く開始されるものと考えられる。また、この時間的足し合わせ特性が変化し始める時間は、被験者 TT に比べて早いが、前報でも被験者 JI のほうが被験者 TT に比べて早く変化を始めており、今回の傾向と一致している。被験者 KU の $T=-2$ s については、抑制性応答がまだ飽和していないために、抑制的足し合わせが生じるものと考えられる。 $T=5$ s, 10 s でのズレに関しては、明確な理由が見当たらない。しかし、実線を縦軸に沿ってシフトすれば、データと一致し形状の変化はないことがわかる。また、 $T=20$ s で実線とデータが再び良く一致しているので、この被験者 KU において暗順応経過時間 10 s で、すでに視覚系に変化が起つたとは考えにくい。

4. 結 論

本研究では、暗順応初期過程において視覚系の時間的足し合わせ特性がいかに変化するのかを明らかにすることを目的として実験を行なった。順応光が切れて、視覚系が暗順応を開始すると、単一刺激に対する知覚閾値は急激に変化するにもかかわらず、 T が 500 ms~ 20 s の間において時間的足し合わせ特性には際だった変化が見られなかった。視覚系の時間的足し合わせ特性を、視覚系の受容野の構造変化として考えると¹、視覚系は、暗順応が開始されて 500 ms~ 20 s の間変化せず、しばらくそのままの状態を保持し、その後徐々にその構造を変化させるものと考えられる。 $T=100$ ms に関しては、おもに確率的足し合わせ領域において時間的足し合わせ特性に向上が見られた。この時間において受容野特性に変化が生じているようにも考えられるが、その差はおもに確率的足し合わせ領域におけるものであり、受容野特性に変化が生じているのか疑問が残る。なぜならば、もし受容野特性に変化が生じているならば、興奮的足し合わせ特性や、とくに抑制的足し合わせの特性に変化が生

じると考えられるからである。この前順応光が切れた直後における受容野特性の変化に関しては、さらに研究を続けていく必要があるものと思われる。

文 献

- 1) 田村 徹, 内川恵二, 池田光男: “暗順応過程における時間的足し合わせ特性の変化”, 光学, **16** (1987) 538-547.
- 2) B. R. Stewart: “Temporal summation during dark adaptation,” J. Opt. Soc. Am., **62** (1972) 449-457.
- 3) S. Montellese, L. T. Sharpe and J. B. Brown: “Changes in critical duration during dark-adaptation,” Vision Res., **19** (1979) 1147-1153.
- 4) M. Ikeda: “Temporal summation of positive and negative flashes in the visual system,” J. Opt. Soc. Am., **55** (1965) 1527-1534.
- 5) D. H. Kelly: “Visual responses to time-dependent stimuli. I. Amplitude sensitivity measurements,” J. Opt. Soc. Am., **51** (1961 a) 422-429.
- 6) H. B. Barlow: “Temporal and spatial summation in human vision at different background intensities,” J. Physiol., **141** (1958) 337-350.
- 7) K. Uchikawa and M. Ikeda: “Temporal integration of chromatic double pulses for detection of equal-luminance wavelength changes,” J. Opt. Soc. Am., **3** (1986) 2109-2115.