オン・オフ視覚誘発電位の二元過程モデル¹

筑波大学 吉 田 茂²

A dual process model for on and off visual evoked potentials

Shigeru Yoshida (*Institute of Health and Sport Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba, Ibaraki 305*)

A model consisting of excitatory and inhibitory processes was proposed for visual evoked potentials (VEPs) from the midline occiput (Oz). On and off stimulation of circular lights subtending 2° and 5° in visual angle were presented with luminance contrast of 1.0, 2.2, and 3.4. The typical triphasic data from a well trained male subject were analysed and decomposed into the two monophasic processes by using the optimal model parameters (amplitude, delay, and peak latency). Then those parameters were predicted by the multiple regression method with the variables for the present experimental conditions. The shapes of the model VEPs were fairly well fitted for ones of the raw data. The model was discussed with its relation to other perceptual phenomena, especially, flickering, forward and backward masking, and spatio-temporal properties, as well as with the physiological aspects. Finally, it was suggested that the dual process model for VEPs would be useful to investigate as well as to explain the spatio-temporal characteristics of the human visual system.

Key words: dual process model, DOP (difference of Poisson process) function, excitatory and inhibitory processes, on and off VEPs (visual evoked potentials), spatio-temporal characteristics, human visual system.

英国の物理学者 Bidwell (1899) は、光と見えの不思議さを説いた本の中で、光の明暗に対する知覚の促進・抑制過程を示している。のちに、Ratcliff, Hartline, & Miller (1963) は、カプトガニの時空間的な抑制過程に関する研究の中で、光の明暗に対する神経活動の変化が、Bidwell の説いた知覚過程ときわめて類似していることに驚嘆している。このことは、視覚系には、種を越えた共通の機構が底在することをうかがわせるものである。この観点からみれば、人間の視覚誘発電位 (visual evoked potential: VEP) も基本的な波形は類似しており、同様の過程を示すものであると考えられる。

この VEP は、心理学においては多方面から研究されてきている。しかし、この VEP の波形解析法は、おもに周波数分析、主成分分析、ピークの潜時や振幅を中心にしたものであり、波形のパターンをモデル化して扱ったものは少ない。その第一の理由は、VEP の発生機序が特定されていないということである (Desmedt, 1977)。

したがって、モデルをたてるには、ある仮定を導入する必要があるが、問題も伴ってくる。たとえば、西田・中村・柴崎 (1986) は、VEP をいくつかの減衰振動の組合せとしてモデル化を試みている。しかし、個々の波形のパラメータが多すぎることと、単峰性の波形として順次切り出して接続していく方法は、成分の意味づけ等の点で困難があると思われる。

ここで、時空間的な抑制の考え方に立ち返ってみると、次のような生理学的知見が重要となる。Ratcliff et al. (1963) は、逆向側抑制のデータから、興奮と抑制の時定数の違いによる 2 峰性の過程を考えている。一方、Rodieck (1965) は、網膜の神経節細胞にみられる受容野の時空間的な特徴を見事にモデル化してみせ、3 峰性の過程を与えている。さらに、受容野の範囲が狭ければ、空間的な変化も時間的な変化も同等に処理されて、区別できなくなることを指摘している。この点は、視覚系の時空間相互特性に深く関わる重要な洞察である。

視知覚研究の分野においては、Kelly (1961) がフリッカーの知覚閾を詳細に検討して、これを 2 峰性の単位インパルス応答で説明し、網膜電図との対応を検討している。フリッカー研究によって導き出されたモデルは、一般に興奮・抑制の 2 峰性のインパルス応答である (Roufs, 1972; Sperling & Soodhi, 1968)。その後、Roufs (1974a) は、暗刺激に対するモデルを明刺激のモデルの

¹ 本研究の一部は、昭和 62 年度文部省科学研究費(総合研究 A, 課題番号 62301013)の補助を受けた。また、本実験の結果の一部は、日本心理学会第 53 回大会(平成元年)において発表した。

² 本研究をまとめるにあたり貴重な御助言をいただきました筑波大学金子隆芳教授、ならびに実験等の協力を得ました筑波大学篠田伸夫技官に感謝致します。

極性を反転したものとしてとらえ、その交互作用を検討している。さらに、Roufs (1974b) は、単一フラッシュについて検討し、初めて3峰性のモデルを提出した。また、Roufs & Blommaert (1981) は、刺激の大きさが小さいと抑制は弱く、その応答は単峰性になり、大きいと抑制が発達して3峰性になることを見いだした。これは、空間的な受容野と同様な性質である。また、この波形は VEP の波形と時間的にもほぼ対応している。

このように、生理、心理学的なモデルは、興奮・抑制の2峰性の過程から、抑制・興奮・抑制という3峰性の過程へと移行してきた。光刺激のオン・オフに対する典型的な VEP は3峰性の波形を示しており、このモデルを援用できると考えられる。つまり、ここで心理生理同型説の立場をとるのであるが、現在、これを直接証明する生理学的な証拠はみあたらない。しかし、ヒトの場合、時間差の大きな順向抑制経路が存在すれば、本モデルの生理学的な妥当性が裏付けられる。外側膝状体をはじめ中枢神経系では抑制系がきわめて発達しており、その可能性は十分考えられる。また、情報論的にも、この抑制・興奮・抑制の系列は、通信系の時間的エッジを強調する基本的な手続きとみなされる。

本研究では、光刺激のオン・オフに対する VEP は、それぞれオンとオフの独立したシステムの興奮・抑制の過程が重畳したものであり、抑制は興奮よりも早く発生し長く持続するという仮定を導入し、モデルを構成する。この興奮と抑制の二元過程をもとに VEP の最適パラメータを求め、さらにパラメータを刺激条件から全体的に構造化することによって波形の再現性を検討する。そして、このモデルから導きだされる性質を脳波の特性および知覚現象との関係から考察し、その妥当性を検討していく。

実 験

光刺激のオン・オフに対する典型的な VEP を記録する。脳波誘導は、視覚に優位な後頭中心部に限定する。実験要因としては、時間的な興奮・抑制過程をみるためにコントラスト条件を設け、また、空間的な興奮・抑制過程をみるために大きさの条件を設定した。

方 法

被験者 VEP の実験によく慣れた健康な成人男子1名。この被験者は、瞬目、眼球運動、体動などを統制でき VEP の波形も安定している。

視覚刺激 刺激光の形は円形であり、その中心部には黒い固視点がつけてある。刺激条件は、コントラスト3条件×大きさ2条件で、計6条件を設定した。コントラストは、順応光 (50 cd/m^2) に対する輝度増分の比 $((\text{刺激輝度} - \text{順応輝度}) / \text{順応輝度})$ として表し、L 条件 (Low: 比率=1.0), M 条件 (Medium: 2.2), H 条件

(High: 3.4) である。大きさの条件は、直径が視角で 2° と 5° である。光刺激の時間波形はパルス (矩形) 状であり、持続時間は1 s である。刺激提示法は、まず、CRT モニター (SONY-TEKTRONIX, 608 MONITOR, P32) の x, y 軸に、2台のファンクション・ジェネレータ (NF 回路設計ブロック, FG143) から3 MHz の三角波を入力し、モニター管面上にラスターを作った。次に、z 軸にファンクション・シンセサイザー (NF 回路設計ブロック, 1732) から信号を送り、輝度変調と提示時間調節を行なった。

VEP 記録 脳波は、銀-塩化銀皿電極を用いて、右耳朶を不関電極として後頭中心部 (Oz) から単極導出した。これを、高感度生体アンプ (日本電気三栄、直流ヘッドアンプ 1804, 生体電気直流増幅ユニット 1169) を通し、時定数 0.3 s で増幅した。この電位をマイクロ・コンピュータ (日本電気, PC9801VM21) に組み込んだ AD 変換ボード (カノープス, ADX-98E) により、サンプリング・タイム 2 ms で 1024 点 (2048 ms) をディジタル記録した。

手続き 基本的な VEP の波形を得るために、あらかじめ視覚刺激の中心部と Oz 付近の電極の対応位置を調整した。電極の位置がずれると単峰性波形となる場合があるからである。被験者は、シールド暗室の椅子に座り、順応光のもとで15分間の順応を行なった。次に、CRT 管面から57 cm の位置にある顔面固定器に頭部を固定し、両眼視によって刺激光を凝視した (人工瞳孔は用いていない)。被験者が固視点を凝視しスイッチを押すと、その200 ms 後に刺激が開始される。刺激間隔は、およそ10—15 s であった。1日1回のセッションで、各条件について、それぞれ50回のデータを記録し、日を変えて6回繰り返す。条件ごとに総計300回の記録を行なった。刺激提示順序は、セッションごとに変えてある。

VEP の算出 各条件について300回の実験データを加算平均し、15ポイントの重みづけ移動平均 (南, 1986) をかけた。これをもとに、オン刺激から400 ms までを ON-VEP、オフ刺激から600 ms までを OFF-VEP として切り出し、それぞれ刺激による波形変化開始点をベースラインとして調整した (以下、それぞれの VEP を ON, OFF と表す)。

結果と考察

実験で得られた ON と OFF の原 VEP は、Fig. 1 の左列に示されている (RAW VEP)。左側の英数字は、刺激の大きさ (2° , 5°) と、コントラスト (L, M, H) の条件を示している。このデータは、予備実験等で得られた他の被験者の波形と類似しており、典型的とみなされる。

まず、ON についてみると、 2° では、約150 ms の負

のピーク (Fig. 2 の最下段のように N_{150} とする) と, 約 200 ms の正のピーク (P_{200}) が顕著にみられる. 一方, 5° では, P_{100} が大きな電位を示しており, これが空間的な効果と考えられる. この P_{100} は, 2° でもわずかにみられ, コントラストが高くなると顕著になる. コントラストの効果は, 5° でも同様である. ここで, P_{100} と P_{200} とを接続して, 1つの大きな正の電位変化とみなす. こ

の正の電位に N_{150} の電位が重なり, P_{100} , N_{150} , P_{200} という3峰性の波形が出現したと考える. これは, 興奮・抑制過程の重ね合わせとみる空間的な受容野の考え方 (Rodieck, 1965) を, 時間的な領域で考えたものである.

同様に, OFF についても, およそ N_{120} , P_{200} , N_{300} のピークをもち, 3峰性の波形としてとらえることができる. これは, Roufs (1974a) のように極性を反転して考

Fig. 1. On and off wave forms of raw, curve fit, and model VEPs. Index on the left side shows stimulus size and contrast level. Upper or lower trace (thin curve) depicts an excitatory or inhibitory process. The number in each box indicates RMS.

えれば、ON と同様に、 N_{120} と N_{300} を接続して 1 つの大きな負の電位とみなし、そこに P_{200} が重畳したものとみることができる。また、ピーク潜時が ON よりも長くなっている点は、視覚系のオン・オフシステムの時定数の差によるものであろう。

モデル構成

前述した興奮・抑制過程を導入し、これを実験データと比較するためにカーブ・フィットを行ない、そのパラメータを推定する。次に、これらのパラメータの関係を刺激条件のみによる予測式で求めて構造化する。

方法

モデル式 まず、ニューロン活動の基本過程をポアソン過程とみなし (畠山, 1989),

$$P_N(t) = (\lambda^N t^N / N!) \exp(-\lambda t) \quad (1)$$

とする。ここで、 $\lambda=1$ とし、振幅項の $(1/N!)$ を省き、整数 N を実数 X とおいたものをポアソン型として、

$$v(t) = t^X \exp(-t) \quad (2)$$

$$(v(t)=0, t \leq 0)$$

と表現する。ここに、 v は電位変動、 t は時間、 X は形状を決定するパラメータである (以下、パラメータは英大文字で表わす)。

ここで、さらに 3 個のパラメータを導入する。つまり、Fig. 2 に示すように、ピークの振幅 (amplitude) を A (μV)、オン・オフ刺激後から電位発生までの遅延時間 (delay) を D (ms)、電位発生からのピーク潜時 (peak latency) を P (ms) とする。振幅 A は、正負の符号をもつ。式 (2) を、これらのパラメータで表現するため、 $t=(X/P)(t-D)$ とおき、振幅を $(e/X)^X A$ とすると、

$$v(t) = [(e/X)^X A] [(X/P)(t-D)]^X \times \exp[-(X/P)(t-D)] \quad (3)$$

$$(v(t)=0, t \leq D)$$

となる。式 (3) について、興奮には e 、抑制には i のサフィックスをつけたものを用いて、ON と OFF とを、

$$\text{ON}(t) \text{ or } \text{OFF}(t) = v_e(t) + v_i(t) \quad (4)$$

と表す。極性は、ON の場合は $v_e < 0, v_i > 0$ 、OFF の場合は $v_e > 0, v_i < 0$ である。式 (4) をポアソン過程の差として DOP 関数 (difference of Poisson process) と命名する。これは空間処理におけるガウス型の DOG 関数に対応するものである。

こうして、Fig. 2 に示すように、それぞれ、ON、OFF の興奮 (EXCIT) と抑制 (INHIB) が重畳して、モデル波形 (MODEL) が形成され、他の要因やノイズが加わって、原 VEP (RAW VEP) が発生するものと考える。

カーブ・フィット まず、実験で得られた原 VEP について、式 (4) の当てはめを行なった、形状 (X)、振幅 (A)、遅延 (D)、潜時 (P) のパラメータについて、原波形

からのおよその値を初期値として与え、非線形最適化法の一つであるフレッチャー・パウエル法 (南, 1986) を用いてパラメータを推定した (なお、 X_e, X_i などを一括して扱う場合には、サフィックスをつけないで X と

Fig. 2. Excitatory and inhibitory processes composing model VEPs. A : amplitude, D : delay, P : peak latency, e : excitation, i : inhibition.

表す). 解析にはパーソナル・コンピュータ (NEC, PC9801 VM2, 8087 付, Turbo C) を用い, 収束条件は, $RMS < 0.3$, または誤差比 > 0.99 とした.

モデル化 まず, 形状 (X) については次の重回帰式,

$$X = x_0 + x_1 \text{CONT} + x_2 \text{SIZE} + x_3 \text{PROC} + x_4 \text{STIM} \quad (5)$$

で推定値を求めた. さらに, 適合度を示す RMS (root mean square) が最小となるように推定値を求めた. ここで, 式 (5) の 4 個の独立した説明変数のとる値は, それぞれ, コントラスト (CONT: 1.0, 1.2, 2.2), 大きさ (SIZE: 2°, 5°), 興奮・抑制過程 (PROC: 1, -1), オン・オフ刺激 (STIM: 1, -1) である. こうして, ON, OFF について形状 (X) パラメータを固定した後, あらためて, 他の 6 個のパラメータを推定した.

つぎに, 振幅の絶対値 ($|A|$) について, 次式,

$$|A| = a_0 + a_1 \text{CONT} + a_2 \text{SIZE} + a_3 \text{PROC} + a_4 \text{STIM} \quad (6)$$

で推定した. 遅延 (D) とピーク潜時 (P) については, 振幅 (A) の極性を考慮して, 絶対振幅の推定値 ($|A|$) × 興奮・抑制過程 (PROC), および極性 (POLA: 1, -1) と オン・オフ刺激 (STIM) の説明変数を用いて, 次式,

$$D = d_0 + d_1 |A| \text{PROC} + d_2 \text{POLA} + d_3 \text{STIM} \quad (7)$$

$$P = p_0 + p_1 |A| \text{PROC} + p_2 \text{POLA} + p_3 \text{STIM} \quad (8)$$

で推定した. これらの構造化したパラメータを式 (6) にあてはめたものをモデル波形とした.

結果と考察

カーブ・フィット波形 形状パラメータ X は収束推定値 2.9 に固定した. こうして, 再度カーブ・フィットして得られた 6 個のパラメータによって再現した VEP 波形が, Fig. 1 の中央列 (CURVE FIT) である. 興奮, 抑制, およびその合成として再現された波形が重ね書きされている. カーブ・フィット波形からみると, 波形の変動の少ない 2° の ON も N_{150} の興奮のみでなく, 背後に抑制過程が寄与していることがうかがえる.

モデル波形 振幅の絶対値 ($|A|$) を前述の 4 個の説明変数から式 (6) で予測した. また, この推定した振幅と極性およびオン・オフ刺激条件を用いて, 遅延 (D) とピーク潜時 (P) を, 式 (7) (8) で予測した. その結果, Table 1 に示すような係数が得られた. この予測式から得られたパラメータによって再現した波形が, Fig. 1 の右列の波形である (MODEL). これらの波形は, 視察レベルにおいても原波形とほぼ適合している. モデル波形の ON では, P_{100} が強調されているが, 条件 2L の ON の原データにもわずかにその傾向がみられるので, その特徴を再現できたと考えられる.

Table 1
Multiple regression coefficients of parameters

Parameter	Coefficient	Variable	SRC ^a	R ^{*2} ^b
A	= 4.286** ^c			0.618
	+ 0.677**	PROC	0.513	
	+ 0.565**	CONT	0.420	
	+ 0.358**	SIZE	0.407	
	- 0.372*	STIM	-0.282	
D	= 75.285**			0.909
	+ 4.685**	A PROC	0.884	
	+ 11.901**	POLA	0.329	
	- 0.667	STIM	-0.018	
P	= 111.583**			0.963
	- 5.618**	A PROC	-0.724	
	- 13.807**	POLA	-0.260	
	+ 31.638**	STIM	0.596	

Notes. ^a standard regression coefficient.

^b coefficient of multiple determination adjusted for df.

^c * $p < .05$, ** $p < .01$ (t-test).

周波数ゲイン特性 本モデルの特性を探るために, 式 (2) をラプラス変換すると,

$$V(s) = [(e/X)^X A][6(P/X) / (1 + (P/X)s^4) \exp(-Ds)] \quad (9)$$

となる (s は複素数). ここでは特にゲイン特性をみるために, 振幅の定係数部と遅延部を除いたものの絶対値をとると,

$$|T(\omega)| = 1/[1 + ((P/X)\omega)^2]^2 \quad (10)$$

となる. この遮断周波数 (ω_c) は,

$$\omega_c = (10^{0.3} - 1)^{0.5} (X/P) \quad (11)$$

となり, 本実験の場合は, $X = 2.9$ としたので,

$$f_c \doteq 0.159(X/P) = 0.461/P \text{ (Hz)} \quad (12)$$

となる ($\omega = 2\pi f$ より. ここでは P の単位は秒).

式 (12) によって, ON と OFF の興奮 (E)・抑制 (I) 過程の, 遮断周波数 (およびその周期) を算出すると,

$$\text{ON} - E: 7.6 - 9.8 \text{ (Hz): } (102 - 132 \text{ ms})$$

$$\text{ON} - I: 4.4 - 5.0 \text{ (Hz): } (200 - 227 \text{ ms})$$

$$\text{OFF} - E: 5.0 - 5.8 \text{ (Hz): } (172 - 200 \text{ ms})$$

$$\text{OFF} - I: 2.3 - 2.5 \text{ (Hz): } (400 - 434 \text{ ms})$$

となる. これを, 昇べきに並べると,

$$\text{OFF} - I < \text{ON} - I < \text{OFF} - E < \text{ON} - E \quad (13)$$

となり, フリッカー刺激に対しては左から順に減衰していくと考えられる. 当然ながら, この順序は, Fig. 2 の興奮・抑制成分の時間幅に対応している.

全体的考察

波形の適合度 はじめに述べたように、原 VEP は空間的な受容野の成立過程を思わせるような時間的波形変化がみられ、カーブ・フィットした波形ともよく適合している。また、ON, OFF の関係については、極性を反転した形として認められる。さらに、モデル波形も、実験条件によって同一の式で近似できるので、これを基本的な構造式とみなすことができる。このように、3 峰性とみられた過程が、興奮と抑制という 2 つのポアソン型の過程として DOP 関数で表現できたことは、まず形状の面から、モデルの妥当性が示唆されたと考えられる。このモデルが妥当であるとするれば、その波形を用いて他の波形についても演繹的に検討できる。これらについては、現在、検討・準備中である。なお、以下の考察においては、本モデルのインパルス応答は、近似的に Fig. 2 の ON に小さな OFF が重畳したものと考えていただきたい。

パルス刺激 吉田・吉田 (1983) は、明暗 VEP はオン・オフの成分に分解でき、また順応過程を考慮すれば、パルス刺激に対する VEP を再現できることを示した。しかし、興奮・抑制の考えは入っておらず、今後、本モデルを導入していく必要がある。また、Ito, Sugishita, Ito, Miyake, & Tsuji (1981) は、パルス刺激に対する明るさの促進現象としてプルーカ効果を取りあげ、VEP のゆらぎの面積で検討しているが、その面積の意味づけが難しい。本モデルでは、ON, OFF の興奮が最大振幅を与えるような時間幅として説明できると考えられる。

トレイン刺激 光のトレイン刺激に対する VEP は、一般に、初期過程で単発刺激に対するような波形がみられ、その後定常波形に移行する。本モデルでいえば、定常 VEP は抑制過程が減衰した反応であり、ON, OFF の興奮が優勢になったものといえる。Yoshida (1983) は、刺激の周波数に対応した見えの様相と VEP の変化を、3 相に分けて検討した。本モデルの興奮過程のゲイン特性によれば、可算期は ON, OFF が、ちらつき期は ON のみが優勢になり、融合期は両者とも減衰した過程であると説明できる。Sato, Kitajima, Mimura, Hirota, Tagawa, & Ochi (1971) は、閃光に対する VEP のデータを重ね合わせて、脳波、特にアルファ波のモデルを提出した。これも、本モデルを適用すれば、ずらしながら加算することにより、数値計算的に抑制性の緩徐成分が除去されたものと考えられる。脳波の光駆動現象も同様に考えられる。また、パートレイ効果もこの線上にあり、ON, OFF の興奮過程が相互にトリガーしあって反響回路をつくると仮定すると、この回路は律動波を形成し、知覚的には ON, OFF のコントラストが極大とな

る時間間隔で促進効果が生まれる。特定の時間幅をもつパルス刺激に対しては、後期律動波を伴う VEP が観察されることから、その可能性は高いと考えられる。

マス킹 マス킹現象の生理学的なモデルを提唱している Breitmeyer & Ganz (1976) は、基本的には 2 峰性で、抑制と促進という順の過程を考えている。甘利 (1978) も、抑制、興奮の順序の 2 峰性の過程で逆向性のマス킹を説明している。両者とも抑制が先行するという点で、フリッカーのモデルとは順序が異なっている。この点で、本モデルは波形的に 3 峰性であり、抑制・興奮・抑制という順序になっており、これまでの考え方を包含したものといえる。吉田・吉田 (1984) は、二重光の弁別は、VEP 波形の位相に関係することを報告した。このデータを本モデルで見直すと、第 2 刺激の ON の興奮のピークが第 1 刺激の VEP のゆらぎを越えれば、つまりマス킹帯である抑制過程を越えれば、弁別可能となると考えられる。知覚研究において、Sperling (1965) は、マス킹刺激前にも抑制効果がみられることを報告している。これは、本モデルでは、大きなマス্ক刺激は興奮に先行して抑制過程が発生し、小さなテスト刺激を抑えたと考えられる。彼の示したマス킹曲線は、VEP の抑制時間とほぼ等しく、マス্ক刺激の輝度の増加によりその効果も増大している。したがって、この曲線は、本モデルにおける抑制過程を、知覚過程の面から示したものに他ならないといえる。

時空間特性 Rodieck (1965) の空間的な受容野の過渡成分でいえば、本モデルの ON は前方エッジに、OFF は後方エッジに対応するものである。また、彼の持続成分は VEP の直流成分として緩徐な変動となる。Kelly (1971) も、空間的に側抑制を抑えた場合、そのインパルス応答は単峰性となり、側抑制があると 2 峰性になると報告している。このことは、空間的な抑制機構が時間的な抑制を生みだしていることを示している。つまり、視覚系の空間と時間の処理特性は、類似した処理機構をもつと考えられる。また、視覚系は、定常系と過渡系として、空間的・時間的特性が密接に関連しあっていることも知られている (佐藤, 1986)。本モデルは、空間特性と同様な形式で扱うことができ、仮現運動など、運動視の知覚研究にも適用できると考えられる。

安田・樋渡 (1968) は時空間特性を同時に扱い、見通しのよいモデルを提出した。ただし、順向抑制の時間差が小さいために、時間的には 2 峰性のモデルとなっている。また、Kaneko & Obonai (1959) は、視覚系の興奮・抑制過程を網膜・皮質場の時空間特性として、感応理論によって説明している。このときも、時間的には 2 峰性であり、また抑制の持続は 10 s 程度におよんでいる。過渡過程を扱った本モデルでは、この抑制の持続を説明できず、より緩徐な過程を考慮していかなければならな

い。これに関して、吉田・篠田(1988)は VEP の直流成分を検討し、短期順応過程に対応した電位変化をとらえている。その緩徐な興奮・抑制過程はまだ不明であるが、このような時定数の長い過程も考慮していく必要がある。さらに、上述の 2 峰性、3 峰性の波形の違いについても、新しい生理学的知見をふまえながら検討を加えていく必要がある。

引用文献

- 甘利俊一 1978 神経回路網の数理 産業図書
- Bidwell, S. 1899 *Curiosities of light and sight*. London: Swann Sonnenschein and Company.
- Breitmeyer, B. G., & Ganz, L. 1976 Implications of sustained and transient channels for theories of visual pattern masking, saccadic suppression, and information processing. *Psychological Review*, **83**, 1-36.
- Desmedt, J. E. (Ed.) 1977 *Visual evoked potentials in man: New developments*. Oxford: Clarendon Press.
- 畠山一平 1989 生物サイバネティクス 朝倉書店
- Ito, M., Sugishita, M., Ito, H., Miyake, S., & Tsuji, K. 1981 A relationship between the Broca-Sulzer effect and visually evoked potentials. *Japanese Psychological Research*, **23**, 140-148.
- Kaneko, T., & Obonai, T. 1959 Spatio-temporal characteristics of excitation and inhibition in the retino-cerebral field. *Japanese Psychological Research*, **7**, 1-5.
- Kelly, D. H. 1961 Visual responses to time-dependent stimuli, II. Single-channel model of the photic visual system. *Journal of the Optical Society of America*, **51**, 747-754.
- Kelly, D. H. 1971 Theory of flicker and transient responses, II. Counterphase gratings. *Journal of the Optical Society of America*, **61**, 632-640.
- 南 茂夫 1986 科学計測のための波形データ処理 CQ 出版社
- 西田茂人・中村政俊・柴崎 浩 1986 むだ時間を含む二次要素による閃光誘発電位モデル 医用電子と生体工学, **24**, 517-523.
- Ratcliff, F., Hartline, H. K., & Miller, W. H. 1963 Spatial and temporal aspects of retinal inhibitory interaction. *Journal of the Optical Society of America*, **53**, 110-120.
- Rodieck, R. W. 1965 Quantitative analysis of cat retinal ganglion cell response to visual stimuli. *Vision Research*, **5**, 583-601.
- Roufs, J. A. J. 1972 Dynamic properties of vision—II. Theoretical relationships between flicker and flash thresholds. *Vision Research*, **12**, 279-292.
- Roufs, J. A. J. 1974a Dynamic properties of vision—IV. Thresholds of decremental flashes, incremental flashes and doublets in relation to flicker fusion. *Vision Research*, **14**, 831-851.
- Roufs, J. A. J. 1974b Dynamic properties of vision—VI. Stochastic threshold fluctuations and their effect on flash-to-flicker sensitivity ratio. *Vision Research*, **14**, 871-888.
- Roufs, J. A. J., & Blommaert, F. J. J. 1981 Temporal impulse and step responses of the human eye obtained psychophysically by means of a drift-correcting perturbation technique. *Vision Research*, **21**, 1203-1221.
- Sato, K., Kitajima, H., Mimura, K., Hirota, H., Tagawa, Y., & Ochi, N. 1971 Cerebral visual evoked potentials in relation to EEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, **30**, 123-138.
- 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.
- 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., & Sondhi, M. M. 1968 Model for visual luminance discrimination and flicker detection. *Journal of the Optical Society of America*, **58**, 1133-1145.
- 安田 稔・樋渡涓二 1968 網膜神経回路のモデルと時空間特性 医用電子と生体工学, **6**, 53-62.
- 吉田 茂・篠田伸夫 1988 視覚野直流電位による短期明暗順応の検討 生理心理学と精神生理学, **6**, 108 (抄録).
- 吉田 茂・吉田倫幸 1983 明暗刺激に対する視覚誘発電位の on, off 成分によるシミュレーション 筑波大学心理学研究, **5**, 11-16.
- Yoshida, T. 1983 Visually evoked potentials at different rates of flash stimulation and concomitant perceptual changes. *Japanese Psychological Research*, **25**, 86-94.
- 吉田倫幸・吉田 茂 1984 視覚誘発電位による二重光弁別閾の推定 筑波大学心理学研究, **6**, 9-14.

—1989. 11. 18. 受稿, 1990. 5. 19. 受理—