



Title	視知覚と視覚誘発電位 (I)
Author(s)	諸富, 隆
Citation	北海道大學教育學部紀要, 57, 29-116
Issue Date	1992-01
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/29376
Type	departmental bulletin paper
File Information	57_P29-116.pdf



視知覚と視覚誘発電位（I）

諸 富 隆

Visual Perception and Visual Evoked Potentials : A Psychophysiological Approach to Visual Perception

Takashi MOROTOMI

は じ め に

本論文の執筆に際しての北島先生の私への要請は、視覚誘発電位を指標として視知覚についての研究を始めようとする心理学研究者（特に学生や大学院生）に、人の視覚誘発電位に関する研究を概観することであった。しかし、人の視覚誘発電位（以下、「人の視覚誘発電位」は、「視覚誘発電位」とのみ記す）については、既に、Reganの詳細な概観論文（1984 a, 1984 b, 1988, 1989）がある。また、視覚誘発電位を研究しようとするものの必読文献で、今では古典的な位置を占めている、Desmedt 編「Visual evoked potentials in man: new developments, 1977」もある。この論文集の執筆者は、Spekreijse, Kulikowski, Regan, Jeffreys, Halliday, Arden, Harter など視覚誘発電位研究で一流の業績を上げている研究者達である。彼らは、この論文集において、視覚誘発電位による視覚機能の神経生理学的研究にとどまらず、視覚誘発電位を記録し分析する方法の問題からその臨床的応用までをも論じており、研究者の引用率が極めて高い刺激的な研究論文集となっている。視覚誘発電位が視覚機能との関係でどのくらいまで明らかになっているか、視覚誘発電位研究で残されている問題は何か、等については、上述した文献を読めば明白で、私が改めて視覚誘発電位について概観する必要はない。

私がここで視覚誘発電位について概観を行うことに意味があるとすれば、感覚性誘発電位の中で知覚との対応関係が比較的明確な視覚誘発電位を、心理学の対象としての視知覚機構を探索する道具として捉え、この観点から視知覚と視覚誘発電位との関係を追求したこれまでの研究を概観し、道具としての視覚誘発電位の有効性とその限界を明らかにすることであると思われる。これまでの視覚誘発電位についての概観が、視覚誘発電位による視覚機能の神経生理学的メカニズムの解明とその臨床的応用に重点を置いていることを考えると、このような観点から、視覚誘発電位研究の現代における到達点について吟味を行っておくことは、生理心理学という学問領域の中で視知覚機構についての研究を進めようとしているものにとって、必要のことと思われる。

論文の構成は、以下の通りである。

はじめに：視覚誘発電位研究を概観することの意味について（本文）

1 章：視覚誘発電位の分類

2 章：定常視覚誘発電位

3 章：明るさの知覚と輝度変化視覚誘発電位

1 節：輝度変化視覚誘発電位

2 節：光刺激の強さと輝度変化視覚誘発電位

3 節：光刺激の大きさ（面積）と輝度変化視覚誘発電位

4 節：光刺激の持続時間と輝度変化視覚誘発電位

4 章：パタン知覚とパタン視覚誘発電位

1 節：パタン視覚誘発電位

2 節：パタンに特異的成分として C1・C2・C3 成分とその基本的特性

3 節：C1・C2・C3 成分の発生源

4 節：パタンの形態とパタン視覚誘発電位

5 節：空間周波数とパタン視覚誘発電位

6 節：コントラストとパタン視覚誘発電位

7 節：チェックの大きさとパタン視覚誘発電位

8 節：輪郭（直接的輪郭と主観的輪郭）の知覚とパタン視覚誘発電位

9 節：最近の研究—顔の知覚と視覚誘発電位

5 章：奥行き知覚と視覚誘発電位

おわりに：臨床心理学実験室の研究について

1 章：視覚誘発電位の分類

視覚誘発電位は、事象関連電位（event related potentials）に関する従来の外因性誘発電位（物理的事象によって誘発される脳電位，exogenous evoked potentials）、内因性誘発電位（心理的事象に起因する脳電位，endogenous evoked potentials）という大まかな分類にあっては前者に当る。しかし、最近の研究は、心理的変数には全く関係がないと思われていた外因性誘発電位であっても、選択的注意の影響を明確に受けることを明らかにしつつあり（Mangun & Hillyard, 1987; Heize et al., 1990; 沖田・諸富, 1990; 沖田・諸富・田中・小西, 1990）。視覚誘発電位を外因性・内因性という用語によって分類することは意味を失いつつある。

視覚誘発電位が、刺激の特性の相違（閃光、パターン、色等）や、刺激の提示方法の相違（高頻度で刺激を反復して与えるか、あるいは、十分に刺激間隔をとって刺激を与えるか、刺激の持続時間をどのくらいに設定するか、視野における刺激の提示位置、すなわち、網膜のどの部位に刺激を投射するか等）および、それらの間の関係によって、その振舞（behaviour）と形態（morphology）を異にすることは、視覚誘発電位に関する多くの研究によって明らかされている。現在の研究段階においては、視覚誘発電位を刺激提示方法および刺激特性によって分類するのが適当であると思われる。

刺激を高頻度で反復し、視覚系が刺激前の状態に戻れないようにして刺激が与えられるか、十分に刺激間隔をとって、視覚系が先の刺激による影響を脱して一定の安定したレベルに回復してから刺激が与えられるかによって、視覚誘発電位は二つに分類される。前者の刺激提示方法によって導出される視覚誘発電位が、定常視覚誘発電位（steady-state VEPs）であり、後者が、一過性視覚誘発電位（transient VEP）である（Regan, 1977, 1982, 1984, 1988; Spekreijse, Estevez & Reits, 1977; MacKay & Jeffreys, 1973）。私達に馴染みがあるのは後者の一過性視覚誘発電位である。私達が一過性視覚誘発電位を誘導記録する際に行っている加算平均法は、数秒間の刺激間隔を取っているとはいえ、何らかの電氣的履歴を皮質中枢に残しているという意味において、厳密には一過性視覚誘発電位とは呼べないと思われる。一過性視覚誘発電位の誘導記録は、理想的には刺激の一回提示によるのが望ましい。

一過性視覚誘発電位は、刺激特性の相違から輝度変化視覚誘発電位（全体的な輝度変化 lumi-

nance change によって誘発される電位)・パタン視覚誘発電位(パタン知覚を可能にするコントラスト contrast によって誘発される電位)・色関連視覚誘発電位(色光によって誘発される電位)とに、現在の研究段階においては、分けることができる。

これら3電位の中で、成分の同定が割合と容易なのは、パタン視覚誘発電位である。輝度変化視覚誘発電位の波形は予想に反して複雑で、双極誘導においては、特に複雑であり(Cigánek, 1961, 1969; Goff et al., 1969), 活性電極間の電位差を増幅するために波形に歪みを生じ(Goff et al., 1969), 成分の同定は易しくはない。この波形の歪みは、単極導出の場合にも生じる。何故なら、実際には、0電位と仮定されている基準電極[reference: 通常、耳垂か乳様突起(mastoid)が用いられる]も脳電場の影響を相当に受けているからである。MacKay (1984a, 1984b) は、ラプラス方程式(laplacian derivatives)を視覚誘発電位の測定に導入し、reference freeの状態を作り、視覚誘発電位の波形の歪みを最小にしている。

色関連視覚誘発電位については、その実験的研究の多くが、刺激条件の統制に厳密さを欠いている。例えば、色光の視角度は、10~25°の範囲が多く、時には、Cigánek (1970) のように60°という広い視角度を設定している場合もあり、錐体細胞が高密度で等質に分布し、錐体細胞の反応を選択的に取り出すような視角度(4°以内)に限定されていない。また、明所視(photopic vision)条件の設定が不十分で、桿体細胞の反応の混入を許している場合も多い。多くの色関連視覚誘発電位研究によって見いだされた電位成分間の整合性は小さく、色関連電位成分の抽出に成功しているとは、必ずしも言いがたい。現在、赤・緑・青錐体に対応する視覚誘発電位成分の分離が色選択順応法や分光補償法等によって試みられている。色と視覚誘発電位との関係では、一過性視覚誘発電位より定常視覚誘発電位の方で、その関係の抽出に成功している(Regan, 1988)。

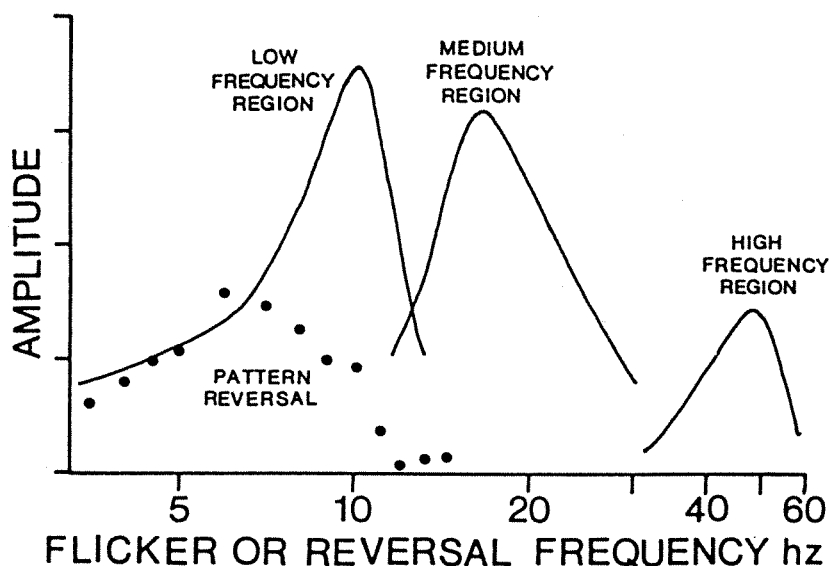
2章: 定常視覚誘発電位

定常視覚誘発電位(steady-state VEPs)を誘発するには、通常フリッカー刺激[正弦波状に変化するフリッカー光(sinewave modulated light flicker, SML)]が用いられる。定常視覚誘発電位は、フリッカー頻度、すなわち、時間周波数に調和して出現し、フリッカー頻度の整数倍にあたる数個の周波数(FHz, 2 FHz, 3 FHz……)で構成される。それ故、定常視覚誘発電位は、一過性視覚誘発電位の抽出に使用される時間変域(time domain)の平均加算器(averager)では、析出することが困難で、周波数変域(Frequency domain)のフーリエ分析器(Fourier analyzer)によって析出される。

それでは、定常視覚誘発電位から私達は何を知り得るのか。

Regan (1975, 1977a, 1982, 1988, 1989), Regan & Spekreijse (1986) および Spekreijse, Estevez & Reits (1977) は、視覚系が線形的性質(linearities)を持つとすれば、反復刺激に対する誘発電位は一過性視覚誘発電位と等価となり、非線形的性質(nonlinearities)を持つとすれば、一過性誘発電位とは異なる反復刺激に特異的な誘発電位成分が誘導されるだろう、という仮説から研究を始めている。

Regan (1975, 1988, 1989) は、フリッカー刺激によって産生される定常視覚誘発電位には、フリッカー頻度が10 Hz, 16 Hz, 40~50 Hz 付近のときに最大振幅となる3つの周波数領域に感度の高いタイプが存在することを見出している(図-1)。3つの時間周波数領域における定常視覚誘発電位は、それぞれ異なった特性を有している。



図一 1：フリッカー（ちらつき光）刺激への定常視覚誘発電位。

フリッカー頻度が10 Hz・16 Hz・40～50 Hz 付近のとき最大振幅となる3つの周波数領域に感度の高い定常視覚誘発電位が存在する。これらの定常視覚誘発電位に対応する視覚機能は、それぞれに異なっている。●印の曲線は、本文には直接関係ないが、チェッカーボードパターンをFHzで反転させたときのパターン反転視覚誘発電位の振幅である。6 Hz 付近で振幅は最大に達する。縦軸は、各定常視覚誘発電位の振幅。横軸は、フリッカー頻度。（Regan, 1975, 1988）

40～50 Hz のフリッカーによって生成される定常視覚誘発電位〔基本的成分（fundamental component）〕は、その約半分の周波数（16～20 Hz）によっても誘導される〔第2調和成分（second harmonic component）〕。同じく、16～20 Hz のフリッカーによる定常視覚誘発電位は、10 Hz のフリッカーによっても、第2調和成分として誘導される。10 Hz のフリッカーによって誘導された第2調和成分と16～20 Hz のフリッカーによる基本的成分の特性は異なるが（図一 2）、16～20 Hz のフリッカーによって40～50 Hz に出現する第2の調和成分と40～50 Hz に対応する基本的成分の特性は、共通している。

40～50 Hz に最大の共鳴を示す定常視覚誘発電位（steady-state high frequency VEPs, 定常高周波数 VEP）の潜時は、輝度によって多少異なるが、約55～65 msecである。16 Hz に最大感度を示す定常視覚誘発電位（steady-state intermediate frequency VEPs, 定常中間周波数 VEP）は、約90～120 msec で、10 Hz に最大振幅を示す定常視覚誘発電位（steady-state low frequency VEPs, 定常低周波数 VEP）は、輝度の影響を強く受けて、約120～220 msec の範囲に分布する。

定常高周波数 VEP は、輝度（luminance）に依存し、輝度の減衰に対して強い抵抗性を持ち、明るさの知覚と関係が深い。しかし、色には、ほとんど感度を示さない。定常中間周波数 VEP は、定常高周波数 VEP にほとんど影響を生じない光強度で、その反応を全く消失する。しかし、色に対する感度は高く、赤色順応定常光の上に重ねられた赤色フリッカーに対して、定常中間周波数 VEP は強い反応を示すが、赤色順応定常光と等輝度の青色順応定常光に重ねられた赤色フリッ

カーに対しては、定常中間周波数 VEP の反応は出現しない (図-2, Regan, 1968, 1988, 1989)。定常低周波数 VEP や定常高周波数 VEP には、上述した現象は生じない。この実験で興味あることは、青色定常光の上に重ねられた赤色フリッカーに対する定常中間周波数 VEP の消失にも係わらず、赤色フリッカーに対する精神物理学的感度はほとんど低下しないことである (MacKay, 1969)。また、黄色順応定常光上に重ねられた青色フリッカーに対して、基本的成分としての定常中間周波数 VEP と第2調和成分としての定常中間周波数 VEP とでは、反応が全く異なる。基本的成分の場合は、青色順応定常光上に重ねられた青色フリッカーより、反応が増強されるのに対して、第2調和成分の場合、著しく減衰する (図-2, Regan, 1968, 1988, 1989)。

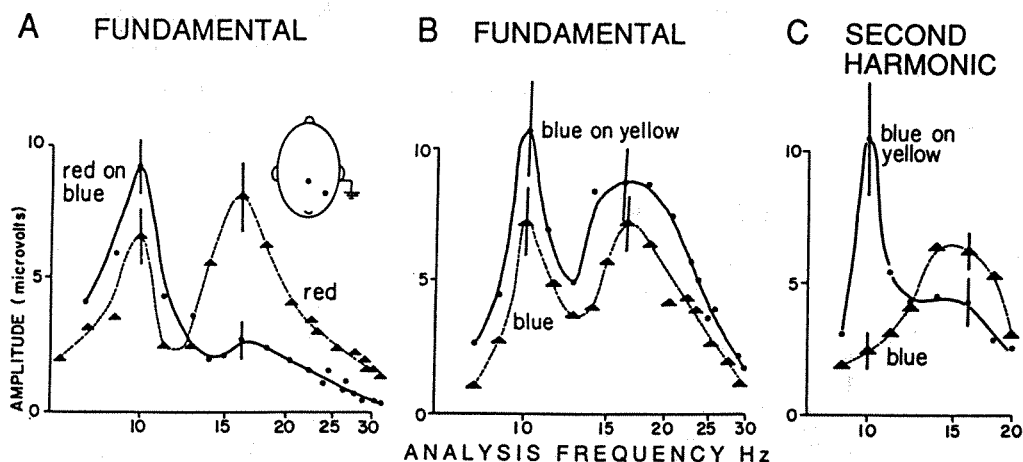


図-2: AとBは、FHzのフリッカー刺激を与えた場合の基本的周波数成分を表している。Cは、FHzのフリッカー刺激によって生じた2FHzの第2調和周波数成分である。Aは、青(460-nm)あるいは赤(639-nm)の定常光(2600-troland)上に、1300-trolandの赤色のフリッカー光を重ねて提示した場合の基本的周波数成分の振舞である。16 Hz付近の定常中間周波数視覚誘発電位は、赤色順応定常光の上に重ねられた赤色フリッカーに強い反応を示すが、青色順応定常光に重ねられた赤色フリッカーにほとんど反応しない。BとCは、青あるいは黄色(589-nm)の定常光の上に青色のフリッカー光を重ねて提示した場合の基本的周波数成分および第2調和周波数成分の振舞である。黄色の順応定常光の上に重ねられる青色のフリッカー光に対して、16 Hz付近の基本的成分としての定常中間周波数視覚誘発電位は、増強するのに対して、第2調和成分としての定常中間周波数視覚誘発電位は、著しく減衰する。(Regan, 1968, 1989)

定常中間周波数 VEP の振幅は、赤色光や緑色光の場合、フリッカーの Modulation depth (コントラストに同じ) が、0 から100%まで増大するにつれて、飽和することなく漸次増大するが、黄色光(赤色光と緑色光を混合したもの)では、定常中間周波数 VEP の振幅は、modulation depth が40%で飽和する (Regan, 1988, 1989)。色光にたいする定常中間周波数 VEP の反応の位相は、色光によって異なり、赤色では、 120° 、黄色では、 150° に変化する (Regan, 1988)。

このように、定常中間周波数 VEP は、色光(波長)に対する反応選択性を示す。定常高周波数 VEP の場合、3色光(赤、緑、黄)ともに、modulation depth が30%で、振幅は飽和に達し、

定常中間周波数 VEP と異なり、色光に対する反応選択性を示さない。

さらに、定常中間周波数 VEP と定常高周波数 VEP との間には臨床的にも際立った差異が認められる。

定常高周波数 VEP の潜時（刺激と反応間の位相差）は、脱髄性疾患（*demyelinating disease*）である多発性硬化症（*multiple sclerosis*）の患者（一側性球後視神経炎、*unilateral retrobulbar neuritis*）から記録した場合、遅延を示さないが、定常中間周波数 VEP の潜時は、明らかに遅延を示す（*Milner, Regan & Heron, 1974*）。

定常低周波数 VEP は、定常中間周波数 VEP や定常高周波数 VEP ほど、その特性は、明確でないが、色に対する選択性をほとんど示さず（*Regan, 1968, 1988*），その反応が視覚皮質領域にとどまらず、脳の広範な領域から出現することが際立った特徴である。片側の視覚皮質を剔除した人においても、定常低周波数 VEP は出現するのにたいして、定常中間周波数 VEP は出現しない（図-3、*Regan, 1984; Milner, Regan & Heron, 1972*）。もちろん、定常低周波数 VEP の出現にも係わらず、この患者は、9 Hz のフリッカーを知覚しない。

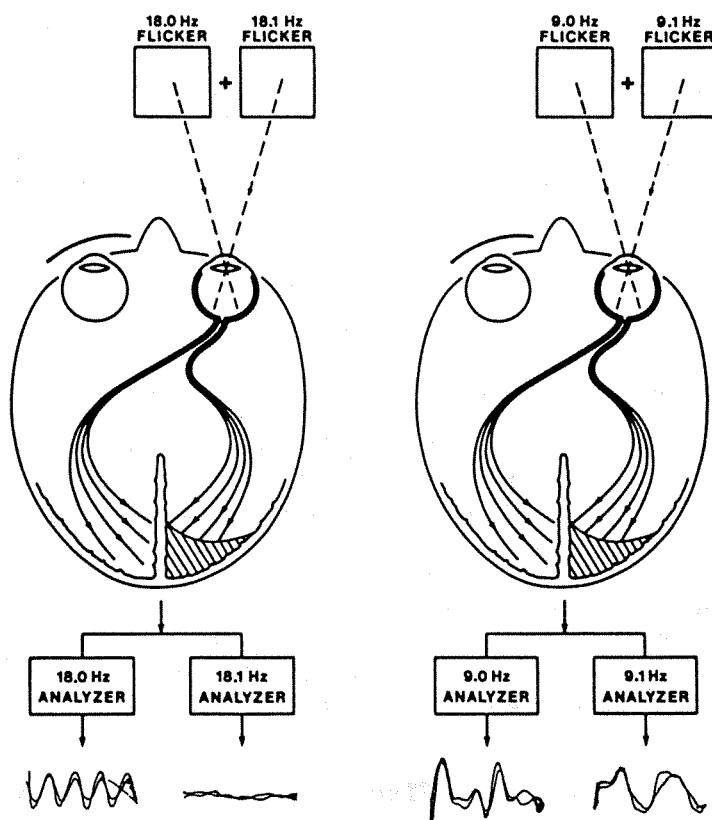


図-3：右半球の視覚第一次野（17野）を外科的に摘出された患者からフリッカー刺激によって誘導された定常視覚誘発電位。18 Hz のフリッカー刺激に対しては全く反応が生じないが、驚くべきことに、9 Hz のフリッカー刺激に対しては、反応が生じる。明らかに、患者は刺激を受け取っているが、知覚は全く生じない。（*Milner, Regan & Heron, 1972; Regan, 1984*）

上述してきたような諸事実から、Regan や Spekreijse 達は、異なった視覚情報の処理を並列的に行っている少なくとも3つの下位系列が視覚系に存在することを指摘している (Regan, 1988; Regan & Spekreijse, 1986)。そして、3つの定常視覚誘発電位の発生源を、それらの頭皮上分布の相違および臨床的知見から、定常高周波数 VEP は視覚皮質の17野に、定常中間周波数 VEP は18, 19野に、定常低周波数 VEP は視覚皮質のより広範な部位に存在すると考えている。

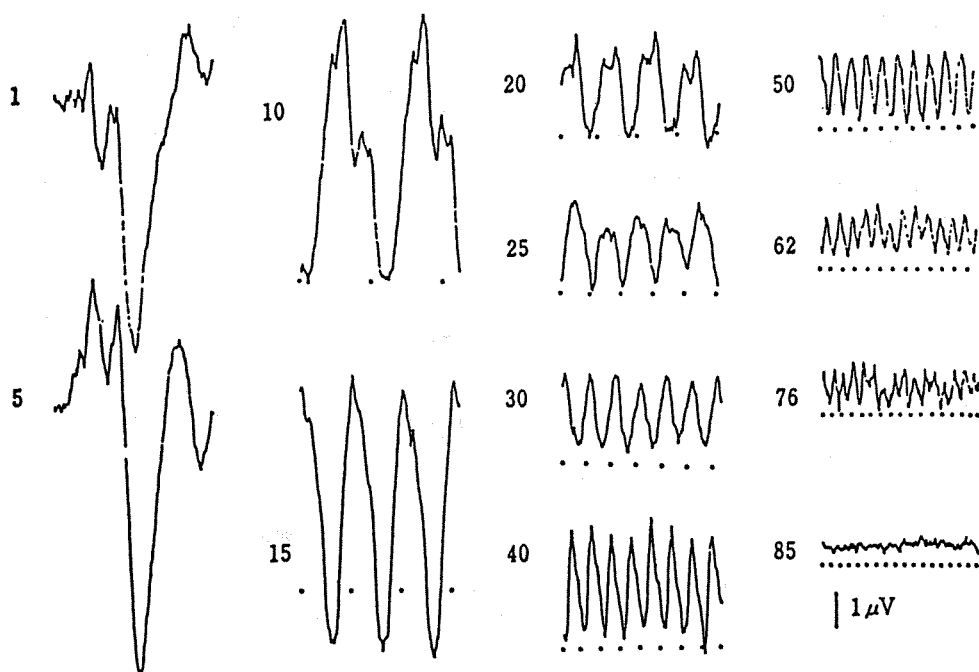
定常視覚誘発電位は、フリッカー刺激提示後10秒くらいで波形の振幅 (amplitude) と位相 (phase) は安定し、移動平均法によって表示された振幅は定常状態に達する (Regan, 1977, 1979)。この10秒間という時間はフリッカー刺激の入力によって脳内に生じた擾乱 (disturbance) が収束する時間、すなわち、フリッカー頻度感受性をもつニューロンが同期して反応するようになり、脳内に定常状態が成立する時間であり、 α 波が減衰し復活する時間 (慣れの成立) とも対応するように思われる。恐らくこの時間過程に対応する知覚過程の詳細な分析は一過性視覚誘発電位の担うところであろう。一過性視覚誘発電位は、視覚情報処理の初期過程、すなわち、視知覚が成立するまでの過程の分析に適し、定常視覚誘発電位は、視知覚が成立し、視覚系に形成された閉回路によって視覚世界との間に安定した関係に入った知覚過程の分析に適するのかもしれない。Regan や Spekreijse 達が定常視覚誘発電位によって、視覚系における三つの並列処理系の抽出に成功したのも、入力した刺激の処理に伴う複雑さがなくなり、視覚誘発電位に及ぼす要因が単純化したことがあげられるであろう。私達の日常の視知覚は、視覚世界の絶え間ない変動にもかかわらず、安定して経過する。定常視覚誘発電位は、視覚世界との関数的関係を単純化しえるが故に、この視知覚における安定化のメカニズムの解明に、有効な知見を提供するかもしれない。

周波数変域 (frequency domain) の定常視覚誘発電位のもたらす情報は、時間変域 (time domain) の一過性視覚誘発電位の与える情報を補完し、視知覚機構の解明に一過性視覚誘発電位とは異なった観点からの洞察を与える (Regan, 1977; Regan & Spekreijse, 1986) のものと思われる。

ところで、定常視覚誘発電位についての研究は、Celesia のグループによっても、積極的に行われている。国内において最近行われている定常視覚誘発電位の研究のほとんどは、Celesia の研究の流れを組むものである。Celesia 達 (Celesia & Dary, 1977; Celesia, 1982) は、視覚系の時間的分解能の分析に限定して定常視覚誘発電位を用い、これを指標として他覚的に皮質レベルにおける光駆動臨界周波数 (critical frequency of photic driving, cortical CFPD) を見出している (図-4)。

この cortical CFPD は、背景光の明るさ、光の強さ、瞳孔の大きさの影響を受け、加齢 (aging) に伴って減少する。20-30歳では1秒間に72フラッシュであったものが、60歳では62フラッシュに低下する (Celesia & Dary, 1977; Celesia, 1982)。Celesia (1982) は、cortical CFPD と網膜電図 (ERG) による網膜レベルにおける光駆動臨界周波数 (retinal CFPD) を同時に測定することによって、網膜段階と網膜以降の段階の視覚機能障害の弁別的診断や一側性の視交叉後障害 (unilateral retrochiasmatic lesions) や両側性の視覚皮質障害の診断を確実にしている。正常においては、cortical CFPD と retinal CFPD にほとんど差はなく、10フラッシュ以下であることも明らかにしている (Celesia, 1982)。

Celesia のグループは、眼科や神経学領域における診断との関係において、定常視覚誘発電位を研究の対象とし、定常視覚誘発電位から視覚系における視覚諸機能の解明を試みることを積極



図一 4 : 異なった閃光頻度 (誘発反応の左側の数字が Hz を示す) に対する誘発反応。掃引時間は, 204 msec, 加算回数は, 250回。76閃光では, 誘発反応を認めることができるが, 85閃光では, 認めることができない。光駆動臨界周波数 (CFPD, critical frequency of photic driving) は, 76 Hz である。被験者は, 23歳の正常成人。(Celesia, 1982)

的に意図しない。この点は, Spekreijse や Regan 達と大きく異なっている。Celesia の知見から, 視知覚機構について私達が学ぶべきものは必ずしも多くない。

3 章 : 明るさの知覚と輝度変化視覚誘発電位

1 節 : 輝度変化視覚誘発電位

輝度変化視覚誘発電位は, 輝度の増大及び減少によって誘発される一過性の電位である。前者を on response, 後者を off response と呼ぶ。

輝度変化視覚誘発電位の誘導には, 通常, 閃光刺激 (flash) が用いられる。厳密に輝度変化視覚誘発電位を導出するには, 刺激野に構造のないことが条件となるが, 実際には刺激視野は限定されており, 輝度変化視覚誘発電位を導出するのに, 開眼条件でキセノン (xenon) 放電管の放電によるパルス光 (約 $10 \mu \text{ sec}$) を照射するという方法が取られることが多い。この方法は, 出力エネルギーが大きく, 刺激の持続時間が極めて短いということから, 網膜電図 (Electroretinogram, ERG) と視覚誘発電位との同時記録に用いられるほかに, 振幅の小さい短潜時の視覚誘発電位の研究でもよく用いられる (Cracco & Cracco, 1978; Whittaker & Siegfried, 1983; 黒岩, 1986)。

しかし, 背景光から刺激光の輝度を段階的に増大・減少させるとか, 中心視野や周辺視野に選択的に光刺激を投射するとか, 光刺激の持続時間を変えて投射する等の光刺激の厳密な統制や調節が必要な場合や, 精神物理学的測定と結合させて実験を行う場合には, キセノン管放電による

閃光法は適さず, Maxwell 視光学系 (Maxwellian view optic system) やタキストスコープや半透明のスクリーン (translucent screen) へのプロジェクターによる投射などによって透過光を与えることが多い。光刺激装置としては, 光刺激操作を厳密に考えた場合, Maxwell 視光学系がもっとも適していると思われる。Maxwell 視光学系においては, 高輝度が, 光源によってではなく, 光学系によってたやすく保証できるだけでなく, 光刺激の強さの調節や網膜の狭い領域に焦点を結ぶことも容易である。また, 輝度変化視覚誘発電位に影響を与える瞳孔径の大きさを, 人口瞳孔によって簡単に調節しえることも利点であろう。問題は, 頭部を人工的に固定するために, 自然視がかなり妨げられることである。

閉眼条件で, 直接閃光刺激を与えるということも, 刺激野に構造のないことの条件には適するが, この場合, 眼瞼の果たす赤色フィルターの効果や拡散作用の要因を無視できない (高橋と青木, 1977) だけでなく, 閉眼であるために, 刺激条件が著しく限定されることが問題である。

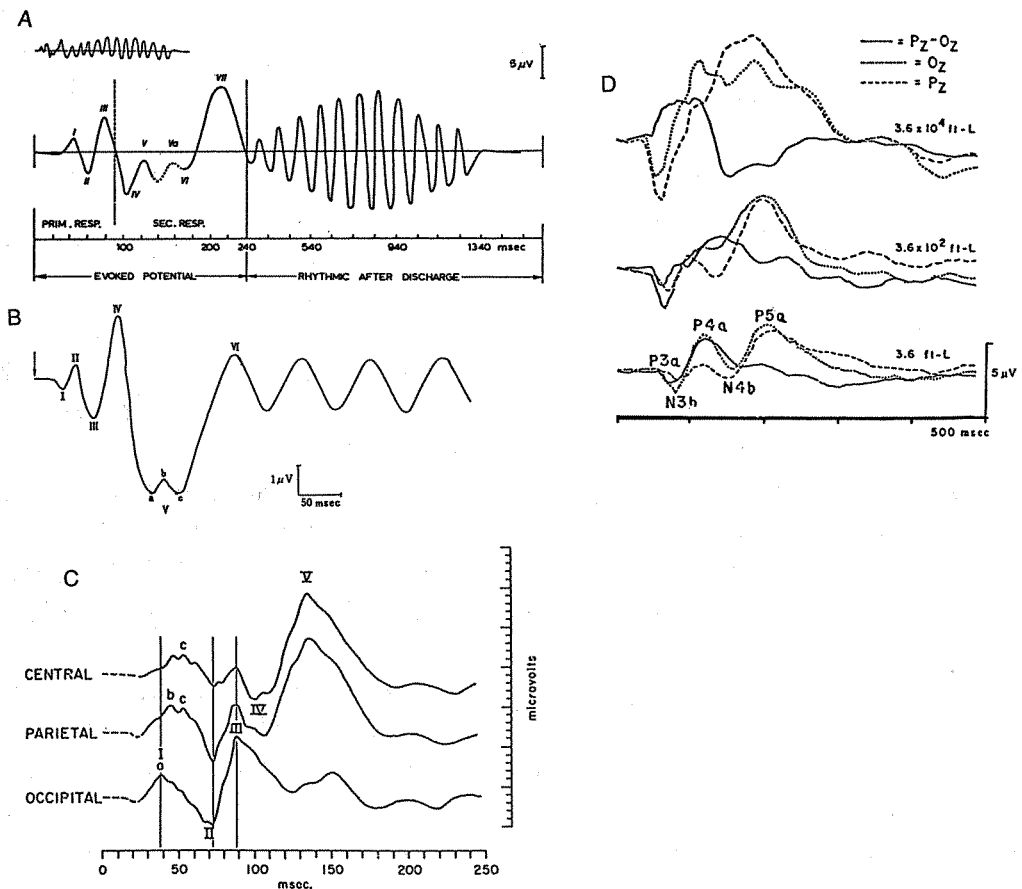
図-5 は, 閃光刺激に対する輝度変化視覚誘発電位である。単極導出か, 双極導出かによって, その波形 (waveform) を異にする (Gastaut, 1964; Cigánek, 1961, 1969; Kooi & Bagchi, 1964; Goff et al., 1969) が, 共通の成分を含む。後頭部 (occiput) 単極導出の輝度変化視覚誘発電位は, 潜時が40 msec 前後の陰性成分 (negative component, N), 60-70 msec の陽性成分 (positive component, P), 80-90 msec の陰性成分, 130-160 msec の陽性成分, 150-220 msec の陰性成分から構成されている。

図-5 の後頭-頭頂 (Oz - Pz) 双極導出の輝度変化視覚誘発電位は, Cigánek (1961) が, Dawson の重ね書き法 (Dawson's superimposition technique) によって得た, 45人の被験者の60記録の平均電位である。後頭-頭頂双極導出の輝度変化視覚誘発電位の I, II, III波は, 後頭部単極導出の40 msec 前後の陰性成分, 60-70 msec の陽性成分, 80-90 msec の陰性成分に当る。IV波以降を対応づけるのは, 単極・双極両導出波形の曖昧さ (標準偏差も大きい) から難しさを伴うが, IV波は130-160 msec の陽性成分, V波は, 150-220 msec の陰性成分に当るように思われる。

Cigánek (1961) は, I~VII波の中のIV~VII波は麻酔 (バルビツール酸系催眠薬で超短時間型作用剤のチオペンタールナトリウム, thiopental sodium $C_{11}H_{17}N_2NaO_2S$, を投与) の影響を受けて減衰・消失, あるいは, V波のように著しく増強するのに対して, I~III波は麻酔の影響を受けず, ほとんど不変のまま残り続けることから, I~III波とIV~VII波を異なった成分として区別し, I~III波を一次的反応, IV~VII波を二次的反応と呼んでいる。そして, 彼は, I~III波は視覚特殊投射系を経て視覚皮質に到達したことによって生じた反応であり, IV~VII波は上述した麻酔の影響のみでなく, 視覚刺激以外の他感覚刺激によっても生じる (Cigánek, 1965) ことから, より一般性の高い非特殊投射系からの投射によって産出された反応である, と推定している。この推定は, 私達心理学を研究しているものにとっては魅力的で, 視知覚における注意の問題等を考える際の強い手がかりを与えるものである。しかし, この考えは, Cigánek 自身の研究によって, その後変更され, I~III波にも視覚連合領域からの反応の混入と非特殊投射系からの関与を示唆している (Cigánek, 1965, 1967)。

輝度変化視覚誘発電位を構成する成分についての詳細な分析は, Allison, Matsumiya, Goff & Goff (1977) によって行われている。

Allison et al. (1977) は, 高輝度の閃光刺激 (3,900と12,000 mL の2種。1 mL = 3.183 cd/m²) を Maxwell 視によって中心視条件 (視角度10°) で短時間 (10 msec) 提示し, 10-20 system



図一五：閃光刺激に対する輝度変化視覚誘発電位。

A: Cigánek (1961) による双極導出による輝度変化視覚誘発電位 (45人の被験者の60記録の平均電位)。B: Gastáut (1964) の単極導出の輝度変化視覚誘発電位 (高橋・青木, 1977より引用)。ローマ数字は, Cigánek (1961) の数字に対応する。C: Kooi & Bagchi (1964) の3部位 (中心部, 頭頂部, 後頭部) から単極導出の輝度変化視覚誘発電位。ローマ数字は, Cigánek (1961) の数字に対応。D: Goff et al. (1969) による単極導出 (頭頂部, 後頭部) および双極導出による輝度変化視覚誘発電位。各記録に書き込まれている単位は, 輝度を示す。上段から下段へと輝度は低下している。

の電極位置及び右眼近傍から単極導出された輝度変化視覚誘発電位の22の成分について頭蓋上トポグラフィの分析を行い, それらの成分に3つの発生源があることを明らかにしている。1つは網膜電図, 2つは神経原性 (neurogenic), 3つは筋原性 (myogenic) である。22の成分の中, 6成分 (N 20, P 50, N 60, P 65, N 75, N 80) は網膜電図性で, 特に, 右眼近傍から単極導出された電位である N 20, P 50, P 65および N 80は, 網膜電図の a 波, x 波, b 波および後電位であり, 前頭極 (frontal pole) の電位である N 75は, 網膜電図の後電位であると推定している。これら網膜電図の影響は, 中心部 (central), 頭頂部 (parietal), 後頭部 (occipital) 導出の輝度変化視覚誘発電位には認められない。残りの16成分のうちの1成分, P 130は, 神経原

性と筋原性の混合した成分で、後頭部の電位にも見出される。残りの15成分は全て神経原性であり、後頭部導出の輝度変化視覚誘発電位の主要な成分は後頭葉に発生源があると彼等は結論している。Allison et al. (1977) が抽出した後頭部の電位成分である P 40, N 70, P 80 と P 95, N 145, P 190 は、先に述べた後頭部単極導出の輝度変化視覚誘発電位成分とよく一致している。

Simson, Vaughan & Ritter (1976) は、Allison et al. (1977) と異なり、弱い光刺激を用いて、正中線上に等間隔で配列された6個の電極と左頭蓋に限定して配列された7個の電極の計13個の電極から導出された輝度変化視覚誘発電位のトポグラフィ分析を行っている。

弱い光刺激(持続時間: 10 msec)によって惹起される輝度変化視覚誘発電位は、強い光によって誘発された電位に見られる初期成分を欠き、頂潜時が80 msec (SD: 12.1 msec) の P1 成分と151 msec (SD 12.8 msec) の N1 成分および235 msec (SD: 26.3 msec) の P2 成分から構成される。P1 - N1 振幅の等電位マップは、後頭極 (occipital pole) で最大となり、前後頭領域にも広がるが、その広がり小さいことを示し、P2 成分のそれは、P2 成分が頭頂と中心で最大となる鞍状の形をした分布を行うことを示した。

Simson et al. (1976) は、これらの結果から、P1 と N1 成分は視覚投射領域 (visual projection area) に、P2 成分は視覚連合領域 (visual association area) に発生源 (source) があると結論している。

ところで、本節の当初で述べたように輝度変化視覚誘発電位は、一定の輝度水準から極めて短時間輝度が増大する陽性パルス (positive pulse) や一定の持続光の提示による輝度の段階的増大 (stepwise increase) によっても惹起される on response と一定の輝度水準から極めて短時間輝度が減少する陰性パルス (negative pulse) や一定の持続光による輝度の段階的減少 (stepwise decrease) によって生起する off response とに分類することができる。これらの輝度変化視覚誘発電位は、明るさの知覚 (perception of brightness) と、ある一定の範囲で相関する。

明るさの知覚に影響を及ぼす刺激変数としては、光刺激の強さ、光刺激の大きさ(網膜に刺激光の占める面積)、隣接する光刺激の強さの相違、光刺激の持続時間、点滅光の場合は点滅光間の時間間隔等が考えられる。次節以降、これらの刺激変数の中、光刺激の強さ、光刺激の大きさ(面積)および光刺激の持続時間が、輝度変化視覚誘発電位の on response と off response にどのような影響を及ぼすか、明るさの知覚との対応関係も考慮しながら概観する。

2 節: 光刺激の強さと輝度変化視覚誘発電位 (on response と off response)

光刺激の強さと on response との関係を対象にした組織的研究は、まず、Clynes, Kohn & Lifshitz (1964) によって行われている。Clynes et al. (1964) は、一定の光度水準 (0.06 candles) から、光度を段階的に増加 (0.0625 ~ 0.30 candles) させ、それに伴って生起する on response (特に、後頭部双極導出の on response) の振舞を分析し、次のような諸事実を見出している。

光度、すなわち、光刺激の強さが増大するに伴い、on response を構成する P 90 (頂潜時が90 msec の陽性成分) と N 140 (頂潜時が140 msec の陰性成分) の振幅は増大し、ある一定の段階で飽和に達する。光刺激の強さと on response の振幅の間には、対数的関係がある。また、P 90 及び N 140 の反応潜時 (response latency) は、光度が増大するにつれて規則的に減少し、頂潜時 (peak latency) も減少の傾向を示す。明るさの弁別閾と on response の出現閾とは、よく対応する (図-6)。光刺激の増大に伴う on response の振幅の増大と反応潜時や頂潜時の減少という事実は、Cigánék (1970) や Dinges & Tepas (1976) によっても見出されている。

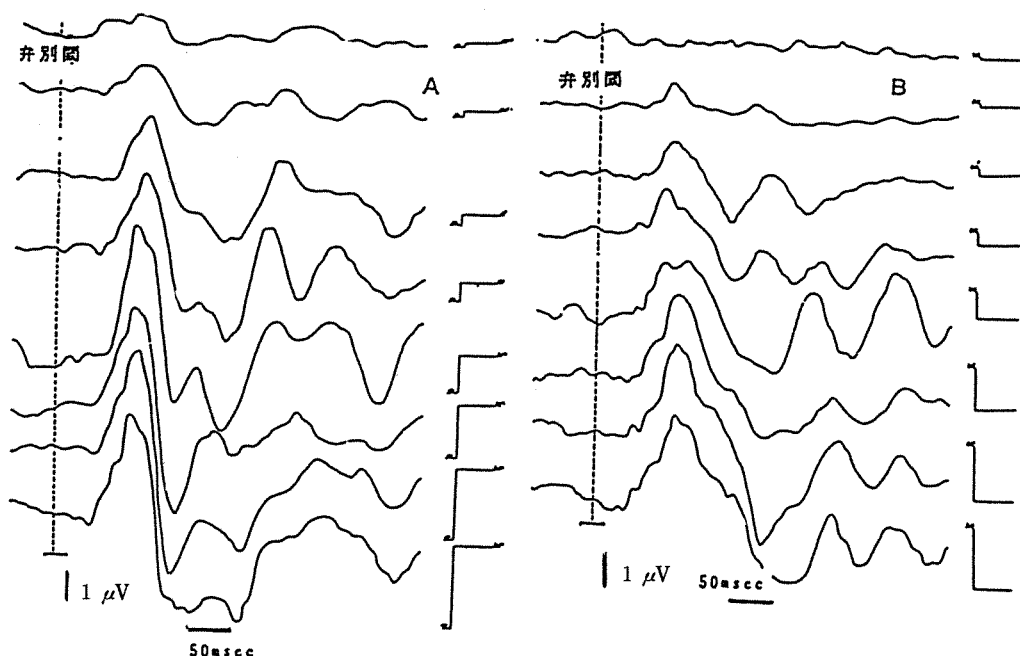


図-6：光刺激の強さと輝度変化視覚誘発電位（on response と off response）。A：on response. B：off response. 両反応とも光刺激の強さの関数として振幅は増大する。両反応の出現閾と明るさの弁別閾とがよく対応している。(Clynes, Kohn & Lifshitz, 1964)

また、Cigánek (1970) は、強い光刺激（明るい光）と弱い光刺激（暗い光）では、輝度変化視覚誘発電位の形態が異なり、弱い光刺激においては、明るい光刺激で見られたⅠ～Ⅶ波は消失し、それに代わって、250 msec の頂潜時を持つ陰性波（実際の波形は、P 190と N 250の2相性の波形）が出現してくるとしている。

Wicke, Donchin & Lindsley (1964) は、Clynes et al. (1964) の見出した諸事実とは、一部異なった結果を提出している。Wicke et al. (1964) は、輝度の増大と減少とでは、on response を構成する成分の振舞が異なってくることを報告している。

Wicke et al. (1964) は、on response を構成する第1の2相性の成分（N 80と P 120から構成されている）の頂-谷間振幅（peak to trough amplitude）は、輝度が対数単位で増大するに伴って増大するが、第2の2相性の成分（N 175と P 210から構成されている）の頂-谷間振幅は、輝度が増大するに伴って減少する、すなわち、輝度が減少するに従って増大し、第1の2相性の成分が消失する低輝度で最大に達する、という第1の2相性の振舞とは逆の現象を呈するという興味ある結果を得ている。この事実は、Vaughan & Arezzo (1988) によって支持されている。Wicke et al. (1964) も、Clynes et al. (1964) と同様に、明るさの弁別閾と on response の出現閾とが、よく一致することを見出している。

光刺激の強さと off response との関係の分析も、まず、Clynes et al. (1964) によって行われている。Clynes et al. (1964) は、一定の光度（0.14 candles）から段階的に光度を低下させ、光度の低下が大きいほど、off response の振幅は増大し、反応潜時は減少することを明らかにし

ている。off response の出現も、光度の低下に伴う明るさの弁別閾と対応する。

これらの傾向は、on response と類似している。しかし、陽性と陰性成分の頂潜時は、on response に比較して、それぞれ約10 msec と50 msec 遅延する。さらに、on response の振幅 (P 90 と N 140) は、ある一定の光度で飽和に達するが、off response の場合、on response と同じ光度変化で飽和に達せず、増大傾向を続ける。

これに対して、Dinges & Tepas (1976) は、off response の振幅が on response のそれよりも小さいことを除けば、on response, off response とともに、輝度の対数的増大と両反応の振幅および頂潜時との間には、線形の関係があり、両反応の傾向に相違は認められないという結果を提出している。

3 節：光刺激の大きさと輝度変化視覚誘発電位 (on response と off response)

光刺激の大きさ (面積) と網膜電図 (ERG) との関係は、詳細に研究されている (Boynton & Riggs, 1951; Armington & Thiede, 1954; Crampton & Armington, 1955; Armington et al., 1961; Brindley & Westheimer, 1965) が、光刺激の大きさ (面積) と輝度変化視覚誘発電位の on response との関係の解明を目指した研究は、2, 3 にとどまる。

DeVoe, Ripps & Vaughan (1968) は、中心窩に刺激を限定して、光刺激の大きさ (網膜上において光刺激の占める面積、視角度 $10'$ を網膜上では 0.005mm として計算) と on response (inion 上 3cm の電極から導出) との関係を明らかにしている。

on response は、P1, N2, P2 の3成分から構成されるが、光刺激の視角度が $10'$ から $2^\circ 40'$ と増大するに伴い、P1 成分の潜時は速やかに減少し、振幅は増大する。DeVoe et al. (1968) は、同時に光覚についての精神物理学的測定を行い、その結果から、光覚における光の面積と強度との間の相互補完的關係、すなわち、Ricco の法則として知られる面積(A)×強度(I)=一定 (但し、Piper は、 $I\sqrt{A}$ =一定とし、Piéron は、 $I A^m$ =一定に修正している) の関係が、on response においても成立するとしている。しかし、光に対する主観的感度は、中心窩より周辺領域で優れているが、on response の感度は、中心窩に比較して周辺領域で著しく低下する、すなわち、潜時は増大し、振幅は減少するという主観的感度と矛盾する関係があることも同時に見出している。

Armington (1968) は、光の面積と輝度との間の相互補完的關係が網膜電図と輝度変化視覚誘発電位 (inion 上 2.5cm の電極から導出) において成立するかどうかの検討を行っている。彼は、視角度が 2° から 12° の縦縞のはいった円光 (白黒の縦縞パターンが 250msec 毎に反転する) を用い、極めて鮮明な頂潜時が $90-100\text{msec}$ の陽性成分 (P 100) を記録している。視角度を一定にした場合、輝度の増大とともに P 100 の振幅は著しく増大し、輝度を一定にした場合、視角度の一次関数として P 100 の振幅は増大する。

このように、Armington は、網膜の周辺領域においても、光の面積と輝度との間の相互補完的關係が視覚誘発電位上で成立することを明かにしている。しかし、Armington の場合、構造を持たない光刺激ではなく、パターン反転刺激を用いており、パターンの輝度視覚誘発電位への影響を無視し得ない点が、問題として残るかもしれない。

吉田 (1990) と Yoshida (in press) は、on response のシミュレーションを行うための実験の1条件として、視角度が 2° と 5° の円光を比較し、 2° では僅かな出現しか認められなかった P 100 の振幅が、 5° の円光で著しく増大することから、この P 100 が光の空間的加重と係わりを持つ成分であろうと予測している。この結果は、前述の Armington (1968) の知見を支持してい

る。

光刺激の大きさ(面積)と off response との関係についての組織的研究は、全くといってよいほどなされていない。

吉田(1990)と Yoshida (in press) は、off response のモデル化を行うための一実験として、視角度が 2° と 5° の円光の off response を記録しているが、on response の P 100の反転したものと吉田(1990)が考えている N 100に光刺激の大きさの効果は明確に生じず、P 200及び300 msec 以降の緩徐な陰性電位にその影響が現れている。

Bartlett & White (1968) は、視角度が $30'$ の赤色光($1\text{ ft-L. } 1\text{ ft-L}=3.426\text{ cd/m}^2$)および青色光(0.1 ft-L)を網膜の中心窩に0.5 sec 以上の持続時間で提示し、輝度変化視覚誘発電位を後頭部の2部位(inion 上2.5cmと正中線から右2.5cmの位置)から導出している。この条件では、on response はほとんど出現せず、頂潜時150-200 msec の陰性成分と250 msec の陽性成分から構成される off response が著しく優位に生ずるという極めて興味ある結果を見出している。

しかし、網膜に占める光刺激の面積との関係では、Bartlett & White (1968)の研究は不十分である。中心窩を越えて面積を拡大した場合の off response や、周辺領域の面積が優位になった場合の off response や、中心窩を除いて網膜周辺部に光刺激を限定した場合の off response の振舞等には、全く触れられていない。

On response において成立した光の面積と強度との間の相互補完的關係が、off response においても成立するかどうかは、今後に残された課題である。

4 節：光刺激の持続時間と輝度変化視覚誘発電位 (on response と off response)

光刺激の持続時間と on response の関係についても、Clynes et al. (1964)の実験に触れなくてはならない。Clynes et al. (1964)は、論文の中では光刺激の持続時間との関係について直接言及していない。しかし、Clynes et al. (1964)の示したデータからこれを読み取ることができる。Clynes et al. (1964)のデータは、on response の振幅(P 90)が、光刺激の持続時間の関数として100 msec まで増大し、それ以降安定することを示している。

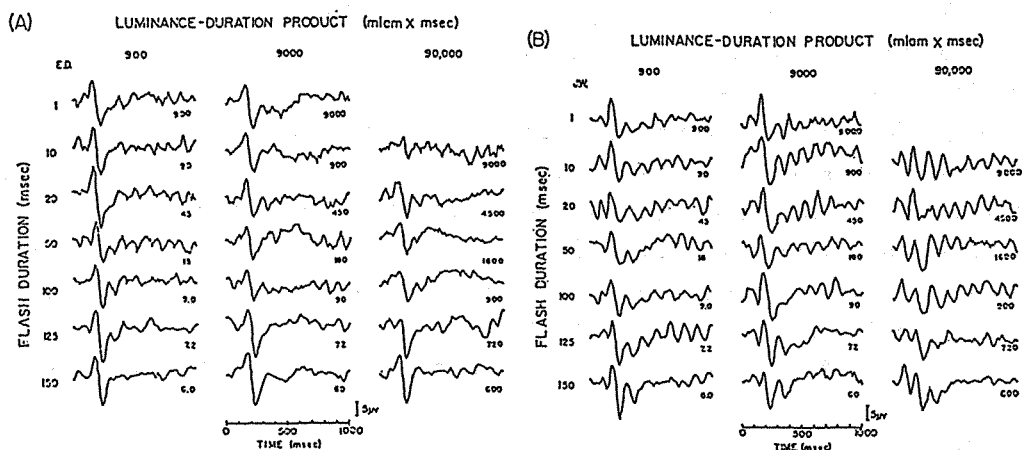
同様の結果は、Wicke, Donchin & Lindsley (1964)や諸富達(諸富・北島, 1974; Morotomi & Kitajima, 1975; 諸富, 1975)や Ito et al. (1981)においても見出されている。

Wicke, Donchin & Lindsley (1964)は、ある臨界時間(約100 msec)内で、明るさの知覚において成立する光の強さと持続時間との間に見られる相互補完的な関係、すなわち、輝度(I)×持続時間(t)=一定(Blochの法則)の關係が、on response においても成立するかどうかの検討を行っている。

Wicke et al. (1964)は、on response の振幅が、輝度と持続時間との間で、相互補完的關係を明確に示すことを明らかにし、輝度変化視覚誘発電位の on response において、Blochの法則が成立することを見出している(図-7)。

Ito et al. (1981)は、Broca-Sulzer 効果(持続時間が30-300 msec の間の刺激光の明るさは、定常光より明るく知覚されること)と on response との關係を追求している。

Ito et al. (1981)は、P1-P2およびN1-N2の頂間面積を求め、それらの面積が、マグニチュード評定法において、明るさの増強が生じる50-100 msec の持続時間で、著しく増大することを見だし、on response と Broca-Sulzer 効果との間に正の相関があることを明らかにしている。Yoshida (in press)も、Ito et al. (1981)の結果を振幅のレベルにおいて支持する結果



図一七：異なった輝度と持続時間の積に対する2人の被験者の輝度変化視覚誘発電位 (on response)。但し、輝度と持続時間の積 (luminance-duration product, $\text{mlam} \times \text{msec}$) が一定になるように設定してある。on response は、輝度の大きさに係わりなく、輝度と持続時間の積が一定であれば、同様の振幅の on response が出現し、明るさの知覚において成立する輝度と持続時間との間の相互補完的關係 (Bloch の法則) が、on response にも成立することを示している。(Wicke, Donchin & Lindsay, 1964)

を得ている。

光刺激の持続時間の off response に及ぼす影響についてはいくつかの興味ある研究が行われている。

まず、Clynes et al. (1964) は、光刺激の持続時間が 5 msec という短さでも off response を認め得るが、それが十分に発達して出現するためには 500 msec の持続時間が必要であると主張している。Efron (1964) も、on response と off response を分離して導出するためには、閃光刺激の持続時間を一定程度以上 (25 msec 以上) に設定することが必要であり、明確に分離した off response を得るには、200 msec 以上の持続時間が必要であることを、on response と off response の合成波 (synthesized wave) と実際の波形 (real wave) との比較において示している。諸富達 (諸富・北島, 1974; Morotomi & Kitajima, 1975; Kitajima, Morotomi & Kanoh, 1975; 諸富, 1975) は、 0.003 mL ($1 \text{ mL} = 3.183 \text{ cd/m}^2$) という低輝度の円光刺激を用いて、光刺激の持続時間と off response との関係の分析を行い、100 msec の持続時間でも off response を認めず、500 msec でその出現を明瞭に認めている。

このように、off response の出現する持続時間は、上述した3者の研究者間でよく一致している。

また、諸富 (1975) は、off response を構成している主要な成分である N 200 の振幅は、持続時間が9秒近くまで増大し続けるが、on response の N 200 振幅は、持続時間が100 msec 以降ほとんど変動がないことを見出している。さらに、諸富達 (諸富・北島, 1974; Morotomi & Kitajima, 1975; Kitajima, Morotomi & Kanoh, 1975; 諸富, 1975) は、円光刺激の消失後、300 msec の時間間隔で小光点を瞬間提示し、その on response を測定しているが、on response の振幅の増大傾向は、off response の振幅の増大傾向と非常によく対応するという興味ある結果を見だし、両者の現象を発現させる共通のメカニズムの存在を示唆している。

以上述べてきたことは、次のように簡単にまとめることができるであろう。

on response, off response とともに、光刺激の強さ、光刺激の大きさ（面積）、光刺激の持続時間の影響を受ける。on response と off response との間で際だった相違を見せる刺激変数は、光刺激の持続時間である。on response は、主観的な明るさの増大や減少とよく対応し、明るさの時間的加重や主観的な明るさの増強の生じる Bloch の法則や Broca-sulzer 効果などの精神物理学的諸法則の成立する時間と一致して、on response の振幅の増大が生じる。また、明るさの弁別閾と on response と off response の出現閾は、よく一致する。これらの事実は、一過性の輝度変化視覚誘発電位による明るさの他覚的測定が、定常視覚誘発電位と同様に可能であることを示している。輝度変化視覚誘発電位については、パタン視覚誘発電位とは比較にならない研究の長い歴史をもちながら、輝度変化視覚誘発電位の振舞に洗練された精神物理学的測定との対応を持たない。

今後、残された課題の一つとして、on response と off response を視覚系における共通の神経系に媒介された活動と見るか、異なった神経系の活動と見るか、すなわち、on response と off response の発生源についての検討がある。

既に、Clynes et al. (1964) は、on response と off response の頭蓋上の分布の相違、および後発射（after discharge）が off response にのみ特異的に生じることから、両者の発生源が異なっていることを主張している。

諸富（1975）は、on response と off response の機能面の相違から、off response の発生源について推論を行い、off response が、知覚的準備態（perceptual readiness）の神経的表象（neural representation）であり、on response とは区別されると考えている。

吉田（1990）と Yoshida（in press）の興奮と抑制過程による二元過程モデルは、on response と off response の発生源に対して重要な示唆を与えるだけでなく、視覚系の時空間的特性に依る知覚現象の説明に極めて有効である。このモデルの実験による検証の進展が、on response と off response の発生源の推論にとって有効な知見を提供するであろうことは確実であると思われる。

4 章：パタン知覚とパタン視覚誘発電位

1 節：パタン視覚誘発電位

パタン視覚誘発電位（pattern visual evoked potentials）は、パタン刺激（コントラストの出現・消失・反転）によって誘発される一過性の電位である。どのようなパタン刺激を用いるかは、研究目的及び検証しようとする仮説によって異なるが、使用頻度の高いパタンは、チェッカーボードパタン（checkerboard pattern）、縞パタン（grating pattern）、矩形列パタン（isolated square pattern）の3種である。例えば、縞パタン（正弦波状に変容されている sine wave grating pattern）を用いる場合も多い）刺激は、パタン視覚誘発電位と空間周波数（spatial frequency）や視能力（visual acuity）との関係などを析出する場合に用いられることが多く、矩形列パタン（isolated square pattern）刺激は、輪郭（輪郭の長さや輪郭の量など）との関係の分析に適している。チェッカーボードパタン（checkerboard pattern）刺激は、縞パタン刺激や矩形列パタン刺激を使用することの目的を達するほかに、コントラストやパタンの空間的加重（spatial summation）などパタン知覚に係わる多くの研究に用いられている。

パタンに特異的な視覚誘発電位を抽出するためには、パタン刺激提示に伴う輝度変化の影響を最小にすることが望ましく、パタン刺激としてしばしば用いられるパタン閃光（pattern flash）

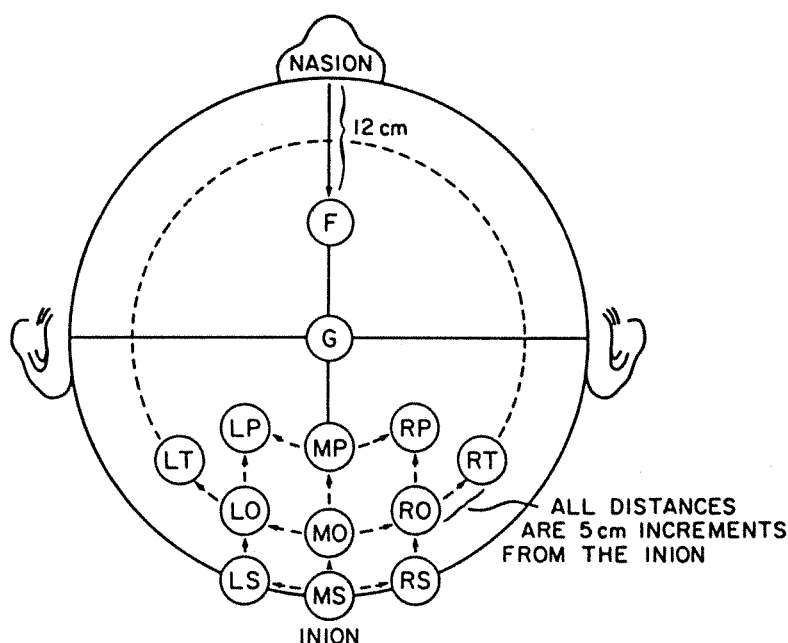
刺激は、パタンの出現とともに刺激全体の輝度の大きな変化をもたらし、輝度変化に伴う電位（輝度変化視覚誘発電位）が混入するという意味においては適切ではない。もしも、ボタンと輝度に対する視覚系の反応が非線形的に相互作用を行うとしたら、ボタン閃光視覚誘発電位についての解釈は、ボタンが出現しているときと消失しているときの輝度を一定にして誘発されたボタン視覚誘発電位についての解釈よりずっと難しいものになるであろう（Regan, 1988）。装置の関係からどうしてもボタン閃光刺激を用いざるを得ない場合は、ボタン閃光刺激によって生じた電位から同一輝度の閃光刺激によって生じた電位を引いてやる等の操作が必要となろう（White's comment on article of Goff et al. in 1969; MacKay & Jeffreys, 1973; Jeffreys, 1977）。

ボタン刺激は、タキストスコープ、Maxwell 視光学系、スライドプロジェクター、ボタンミラーの回転（Spekreijse が用いている）などを使用して反射光や透過光によって与える。また、最近では、コンピュータの制御によってブラウン管面上にボタンをディスプレイすることも多い。しかし、ディスプレイ装置を使用する場合、自然視に近い状態を作れるという利点と共に、ブラウン管面の走査に一定の時間（20 msec）がかかり、静止画面の提示に問題があること、上記の機器に比較してパタンの明瞭さ（コントラスト）が劣ることなどに留意しておくことが必要であろう。

ボタン視覚誘発電位を記録する場合、電極は10—20法に従って、後頭部を中心に、中心部、頭頂部、側頭部に配置することが多いが、研究者によっては独自の電極配置を行う。例えば、Halliday 達のグループによって行われている Queen Square system（Halliday 達の所属している the National Hospital for Nervous Diseases が London の Queen Square にあるのでこの名前がある。図-8）においては、全ての電極間の距離を 5 cm とし、後頭隆起点（inion, MS）及び inion から正中線に沿って 2 ケ所（MO, MP）、MO から左右側方に 2 ケ所ずつ（LO, LT, RO, RT）配置する。さらに inion から左右側方に 2 ケ所（LS, RS）、MP から左右側方に 2 ケ所（LP, RP）に配置する。基準電極（reference）は、鼻根点（nasion）上 12 cm の位置（F）に、アース電極は、中心（vertex）に置く。通常は、MO, LO, LT, RO, RT の 5 電極によってボタン視覚誘発電位を記録する。ボタン反転視覚誘発電位を臨床的診断に用いる場合、この Queen Square system が世界中で広く採用されている。また、Jeffreys 達は、後頭隆起点（inion）及び inion から正中線に沿って 5 cm 上の位置、その電極位置から左右側方に 2.5 cm の間隔で配置する。さらに、inion 上 5 cm の電極位置から正中線に沿って 3 cm ずつ上に電極を配置する。電極数は、実験目的によって増減する。

ボタン視覚誘発電位の後頭部を中心とする時空間的分布を測定する場合は、10—20法の電極配置に全く従わない。例えば、MacKay（1984）は、1.5 cm の電極間間隔を採用して、後頭部を中心に 3 電極で正三角形の格子縞ができるように 12 個の中心電極を 2 個の六角形を接合させた電極配列を行い、電荷密度分布（source density mapping）を測定している。Srebro（1987）は、2.0 cm の電極間間隔で 20 個の中心電極を後頭部から側頭部にかけて配列し、ラプラス誘発電位（Laplacian evoked potential）のトポグラフィの測定を行っている（図-18 参照）。Lesèvre（1982）は、4.0 cm の電極間間隔で、十字形の電極配列によって、ボタン視覚誘発電位の時間トポグラフィ（chronotopography）の分析を行っている（図-15 参照）。電極間の距離の設定は、ボタン視覚誘発電位の空間的分解能に依存する。

基準電極（reference）をどこに設定するかも、単極導出によってボタン視覚誘発電位を記録する時には重要である。その設置部位と電極配列との関係によっては、ボタン視覚誘発電位の波



図－８：Queen Square 法による電極配置。電極配置は、通常、国際式10－20法によって行うが、研究者によって独自の配置を行っていることも多い。Queen Square 法は、その代表である。この方法は、パタン反転視覚誘発電位を記録する場合に、Halliday 達によって使用された方法であるが、現在では、パタン反転視覚誘発電位を診断に用いる場合には、この方法によっている。各電極間の距離は、5 cmに設定されている。

形や空間分布に大きな影響を与える（Michael & Halliday, 1971; Halliday, 1977; Regan, 1989）。基準電極は、基本的には、頭部電極（cephalic electrode：耳垂、乳様突起、鼻、両耳垂結合、正中線にそって鼻根点上12cmの位置等）と頭部外電極（non-cephalic electrode：鎖骨上点等）が考えられる。しかし、それぞれに問題を含み、基準電極の選択は難しい。最も多く用いられるのは、両耳垂結合であるが、研究者各自が、基準電極の差異のパタン視覚誘発電位に与える影響を実際の計測において擱んでおくことが必要であろう。

パタン視覚誘発電位は、パタン（コントラスト）の出現（pattern onset）、パタン（コントラスト）の消失（pattern offset）およびパタン（コントラスト）の反転（pattern reversal）によって誘発される電位に分けることができる。それぞれをパタン出現視覚誘発電位（pattern onset visual evoked potentials）、パタン消失視覚誘発電位（pattern offset visual evoked potentials）、パタン反転視覚誘発電位（pattern reversal visual evoked potentials）と呼ぶ。パタン消失視覚誘発電位とパタン反転視覚誘発電位は、波形、頭皮上分布とも類似性が高く（Estevez & Spekreijse, 1974; Jeffreys, 1977; Kulikowski, 1977; Kriss & Halliday, 1980; 諸富, 1986）、パタンの相違にほとんど感度を持たない（Spekreijse, Van der Tweel & Zuidema, 1973）。パタン消失視覚誘発電位とチェックサイズが40～60'とかなり大きいパタン反転視覚誘発電位の場合、局所的輝度変化に伴う電位の影響が強いと考えられる。また、パタン反転視覚誘発電位は、パタンの反転に伴って生起するパタンの運動の開始と停止に伴う電位である（Spekreijse et al., 1985）との研究も提出されている。パタン知覚と関係が深いのは、パタン出現視覚誘発電位である。

そこで本章では、最初にボタン出現視覚誘発電位を構成する成分 (component) とその基本的特性、および、他の概説論文ではほとんど触れられないことのない、ボタン出現視覚誘発電位成分の脳皮質 (特に、視覚皮質) における発生源 (origin, source, generator) について述べ、その後にボタン出現視覚誘発電位とボタン知覚との関係を中心に概観を進める。ボタン消失視覚誘発電位とボタン反転視覚誘発電位については、章や節を新たに設けることをしないで、ボタン出現視覚誘発電位との関係で、そのときどきに触れていくことにする。

2 節：ボタンに特異的成分としての C1・C2・C3 成分とその基本的特性

ボタン出現視覚誘発電位についての研究は、MacKay, Jeffreys, Spekreijse, Regan, Harter, そして、ボタン反転視覚誘発電位との関係で Halliday のグループによって詳細に行われてきた (MacKay & Jeffreys, 1973; Jeffreys, 1977; Spekreijse, Van der Tweel & Zuidema, 1973; Spekreijse, Estevez & Reits, 1977; Regan, 1984, 1988 等の文献を参照のこと)。特に、MacKay と Jeffreys 達のグループ、および、Spekreijse を中心とするアムステルダムグループ (Spekreijse の所属する大学が、アムステルダム大学であるから、彼の研究グループをこの名前で呼ぶ) の貢献は著しい。

Jeffreys (1977, 1980) は、ボタン出現視覚誘発電位を導出する際に、2つの条件を設定する。第1は、ボタンが出現しているときと消失しているときの全体的輝度を一定にするという条件であり、第2は、ボタンの網膜への投射部位を厳密に限定する (上・下・左・右の半側視野、あるいは、さらに視野を分割して4分視野にボタンを提示する) という条件である。第1の条件を設定する理由は、全体的な輝度変化に伴う電位の混入をなるべく少なくし、ボタンに特異的な成分の析出を容易にするためである。第2の条件を設定する理由は、retinotopic cortical projection に従って、網膜の各部位が視覚皮質のどこに投射されるかが明確に決まっている、すなわち、網膜-皮質地図 (retino-cortical map) があり (Creutzfeld & Kuhnt, 1973; Brooks & Jung, 1973; Zeki, 1978)、網膜の投射部位が限定されない場合、視覚皮質の様々な領域に反応を生じさせ、視覚誘発電位の波形を複雑にする可能性があり、それを避けるためである。

Jeffreys と彼の共同研究者達は、上述の2つの条件のもとに、矩形列ボタン、チェッカーボードボタン、編ボタンなどをタキストスコープの透過光で短時間 (25 msec の場合が多い) 提示し、頭蓋後部から導出されるボタン出現視覚誘発電位は、頂潜時が65-85 msec の C1 成分、90-110 msec の C2 成分、130-150 msec の C3 成分の3成分から構成される (Jeffreys & Axford, 1972a, 1972b; Jeffreys, 1977, 図-9) という事実を見いだしている。そして、彼等は、これら C1・C2・C3 成分が次のような特性を持っていることを明らかにしている。

第1は、C1・C2・C3 成分は、上・下半側視野刺激提示間で極性 (polarity) の反転が生じる、すなわち、上半側視野刺激提示では、陰性-陽性-陰性 (N-P-N) の3相の波形として出現し、下半側視野刺激提示では、陽性-陰性-陽性 (P-N-P) の波形として出現する (Jeffreys, 1971, 1977; Jeffreys & Axford, 1972a, 1972b, 図-10)。

第2は、C2・C3 の頭皮上分布は、上・下半側視野刺激提示間で異なり、上半側視野刺激提示では、頭蓋後部前方に、下半側視野刺激提示では上半側視野刺激提示に比較してより後方に分布するが、C1 にこの傾向は明確ではない (Jeffreys, 1971, 1977, 1980, 図-10)。

第3は、左・右半側視野刺激提示においては、刺激提示視野と対側半球に優勢な陽性の C1 成分が出現し、同側半球にその反転した陰性の C1 成分が出現する双極性の空間分布を示す。それ

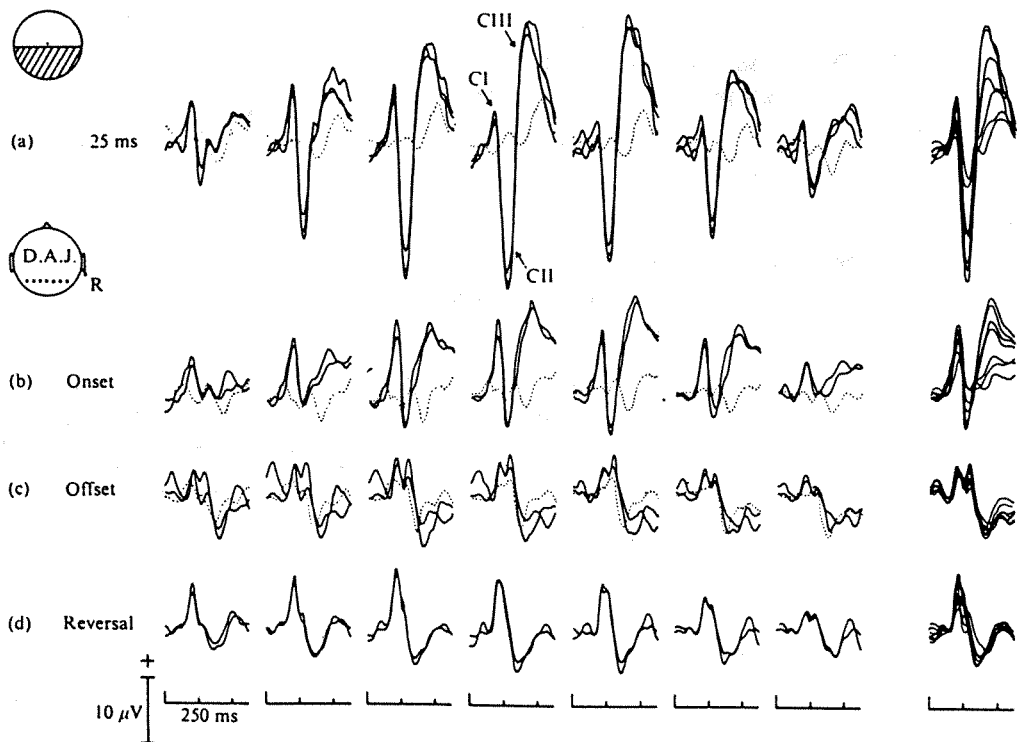


図-9：パタン出現（pattern onset）・消失（pattern offset）・反転（pattern reversal）視覚誘発電位の比較。最上段の（a）は、25 msecの持続時間のチェッカーボードパタンを下半側視野に提示した場合のパタン視覚誘発電位である。明瞭にC1・C2・C3成分が出現している。2段（b）と3段（c）は、300 msecの持続時間でチェッカーボードパタンを提示した場合のパタン出現視覚誘発電位とパタン消失視覚誘発電位である。パタン出現視覚誘発電位には、C1・C2・C3成分が、パタン消失視覚誘発電位には、C1成分と頂潜時が110 msec付近に陽性成分が出現している。（d）は、300 msecチェッカーボードパタンを反転させたときのパタン反転視覚誘発電位である。パタン消失視覚誘発電位と類似の成分が出現している。C1・C2・C3が揃って出現するのは、パタン出現視覚誘発電位のみである。（Jeffreys, 1977）

に対してC2成分は、振幅は上・下半側視野刺激提示に比べて著しく減衰するが、正中線上やや優勢に出現する単極性の分布を示す（図-10）。このC1・C2の分布傾向の違いは、右上・右下・左上・左下の4分視野に提示した場合に明確に現れる（Jeffreys & Axford, 1972a, 1972b; Jeffreys, 1977, 1980）。

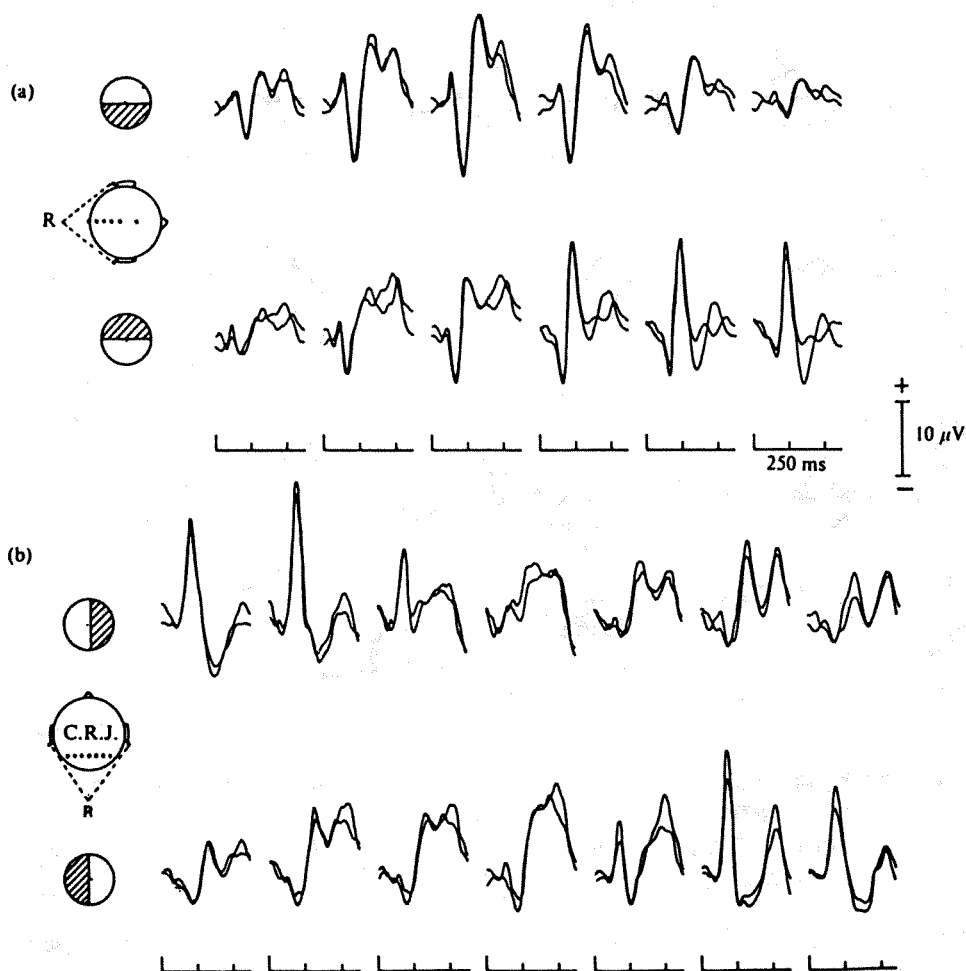


図-10：パタン出現視覚誘発電位に対する網膜投射部位の影響。

(a) は、上・下半側視野刺激において、頭蓋後部を中心に正中線上に配列された電極から導出されたパタン出現視覚誘発電位である。C1・C2・C3の極性の反転が、上・下半側視野刺激間で明瞭に生じている。C2・C3の頭皮上の分布は、上・下半側視野刺激間で異なり、上半側視野刺激では、頭蓋後部前方に、下半側視野刺激では、頭蓋後部後方に分布する。また、左・右半側視野刺激では、C1が強調されて生じる。C1は刺激視野と対側半球に優勢に陽性として出現し、同側半球でその極性が反転する双極性の分布を行う。(Jeffreys, 1977)

第4は、中心視(視角度が $0 \sim 1^\circ$)条件において、C1成分は、ほとんど生じないが、C2成分は、中心視条件において、もっともよく生じ、中心視部分を除外($1 \sim 6^\circ$)してパタン刺激を与えると、C2成分は著しく減衰する(Jeffreys & Axford, 1972a, 1972b; Jeffreys, 1989; 図-11)。この傾向は、上・下半側視野刺激提示に共通にみられる(Jeffreys & Axford, 1972b)。

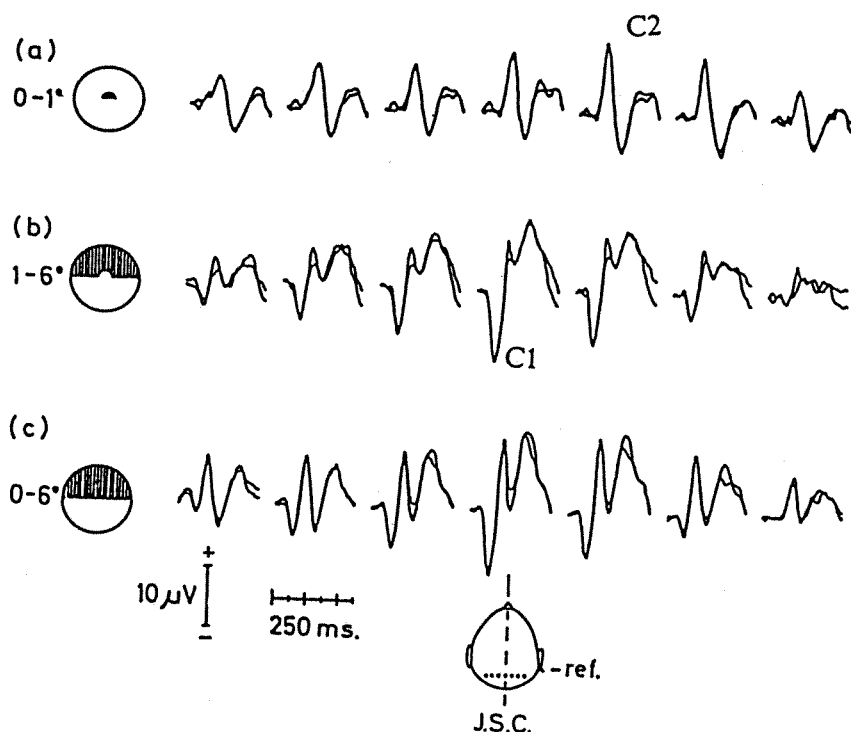


図-11：中心窩および中心窩を除外してパタン刺激を与えた場合のパタン出現視覚誘発電位。
中心視（視角度 $0 \sim 1^\circ$ ）条件では、C1は生じず、C2がよく出現する。中心視部分を除外して刺激を与えるとC2は著しく減衰し、C1が優勢に生起する。（Jeffreys & Axford, 1972a）

パタン刺激によってC1・C2・C3の3成分が導出されるという事実は、Spekreijse et al. (1977), Shagass Amadeo & Roemer (1976), 諸富 (1982, 1983, 1986a, 1987a), Barber (1984) など多くの研究者によって確認されている。

上・下半側視野刺激提示におけるC1・C2・C3の極性の反転やそれらの頭皮上分布の相違は、諸富 (1983, 1986a, 1987a) によって支持されている。しかし、諸富 (1986b) は、左・右半側視野刺激提示におけるC1成分の頭皮上分布について、Jeffreys達と多少異なる結果を得ている。

諸富 (1986b) の結果は、左半側視野刺激提示におけるC1成分の頭皮上分布は、Jeffreys達と同様に双極性を示すが、右半側視野刺激提示においては、同側半球に極性の反転は生じず、対側半球に優勢な単極性の分布を示している。

Darcey, Ary & Fender (1980) は、40の電極を頭蓋上に配置し、その時空的等電位マップ（spatio-temporal equipotential map）の地勢学的な分析（topographical analysis）によって、Jeffreys達が明らかにした事実とは異なって、パタン視覚誘発電位の第2峰（彼らは、C2成分と同定している）においても左・右半球間で極性の反転が生じ、正中線を中心とする単極性の分布を示さないという結果を提出している。

このような不一致が生じた理由として、彼等は電極の配置数の違いを挙げている。すなわち、Jeffreys達の電極配置では、頭皮上の電位分布を分析するには不十分で、左・右半球間の極性の

反転を検知し得なかったのであろうと推測している。しかし、Darcey et al. (1980) が、C2 成分と同定しているパタン視覚誘発電位の第 2 峰が、C2 成分であるとするには問題を残している。後述するように、Jeffreys 達は、C2 成分であると同定する基準の一つに、その電位が、それを誘発した検査パタン刺激に先行して与えられる検査パタン刺激の輪郭図形刺激の影響強く受けることを挙げている。もしも、その電位が輪郭図形の影響を余り受けない場合は C2 成分とは見なさないのである。Darcey et al. (1980) は、この検討を行っていない。

また、Lehman, Meles & Mir (1977) は、上・下半側視野に提示されたチェッカーボードパタン反転刺激によって誘発された両電位の時間トポグラム (chronotopograms) が、43 msec の時間のずれがあることを除けば、著しく類似していることから、視覚誘発電位を構成する成分の極性が一見反転して見えるのは、異なった成分の潜時のズレによって生じたものであるとし、上・下半側視野刺激提示 (上・下半側網膜刺激) 間でパタン視覚誘発電位成分の極性に反転が生じることに疑問を呈している。

この Lehman et al. (1977) の疑問に答えて、Jeffreys & Smith (1979) は、極性の反転という現象に対して、C1・C2・C3 の 3 成分の頭皮上分布の特徴からのみでなく、これら 3 成分の刺激変数への反応の相違 (輪郭図形の前提示に伴う順応の効果) からも検討を加え、極性の反転が異なった成分の潜時のズレによって見掛け上生じたものではなく、同一成分の極性の反転であることを説得的に明らかにしている。

Jeffreys 達の結果と大きく異なる結果を提出しているのは、Kriss & Halliday (1980) である。彼らは、上・下半側視野にチェッカーボードパタン刺激を提示し、チェッカーボードパタンの出現・消失・反転に伴う視覚誘発電位を記録している。パタンの消失と反転に伴う電位は、Jeffreys 達と類似の波形が生じているが、パタン出現視覚誘発電位の波形は、Jeffreys (1977, 1980) と異なり、上半側視野刺激提示では陽性-陰性-陽性 (P-N-P) の 3 相の波形として、下半側視野刺激提示では陰性-陽性-陰性 (N-P-N) の波形として出現し、Jeffreys (1977, 1980) の波形と極性が反転している (図-12)。主要な成分が両者で異なるのである。

何故このような差異が生じたのか。Kriss & Halliday (1980) は、両者の実験条件を検討し、両者の間にみられるチェックの大きさと刺激野の大きさの差に原因を見いだしている。すなわち、Jeffreys 達は、15' から 20' という小さなチェックに、6~9° という刺激野を用いているのに対して、Kriss & Halliday (1980) は、50' という大きなチェックを採用し、刺激野も 32° と非常に大きいことが、両者の反応の差異を作り出したと考えるのである。しかし、何故にチェックの大きさと刺激野の大きさの相違が、両者間に主要な成分の相違をもたらしたかについての説明は行なわれていない。

ところで、Jeffreys 達は、前述の諸事実を、パタン刺激の短時間提示 (25 msec 前後) によって生じた電位によって明かにしてきた。輝度変化視覚誘発電位の場合と同様にパタン消失視覚誘発電位からの影響がないかどうかが問題となる。Jeffreys 達は、パタン出現視覚誘発電位の C1・C2 成分に、パタンの消失による電位成分の混入はほとんどないと述べている (Jeffreys & Axford, 1972a, 1972b; Jeffreys, 1977, 1980)。

諸富 (1987 d) は、パタンの出現している持続時間を変数とする場合と、パタンの消失している持続時間を変数とする場合とのパタン出現視覚誘発電位及びパタン消失視覚誘発電位を記録している (図-13)。Jeffreys 達が述べているように、確かに、パタン出現視覚誘発電位の C1・C2 成分にパタンの消失による電位の影響は小さい。しかし、パタン刺激の提示時間が短い場合、

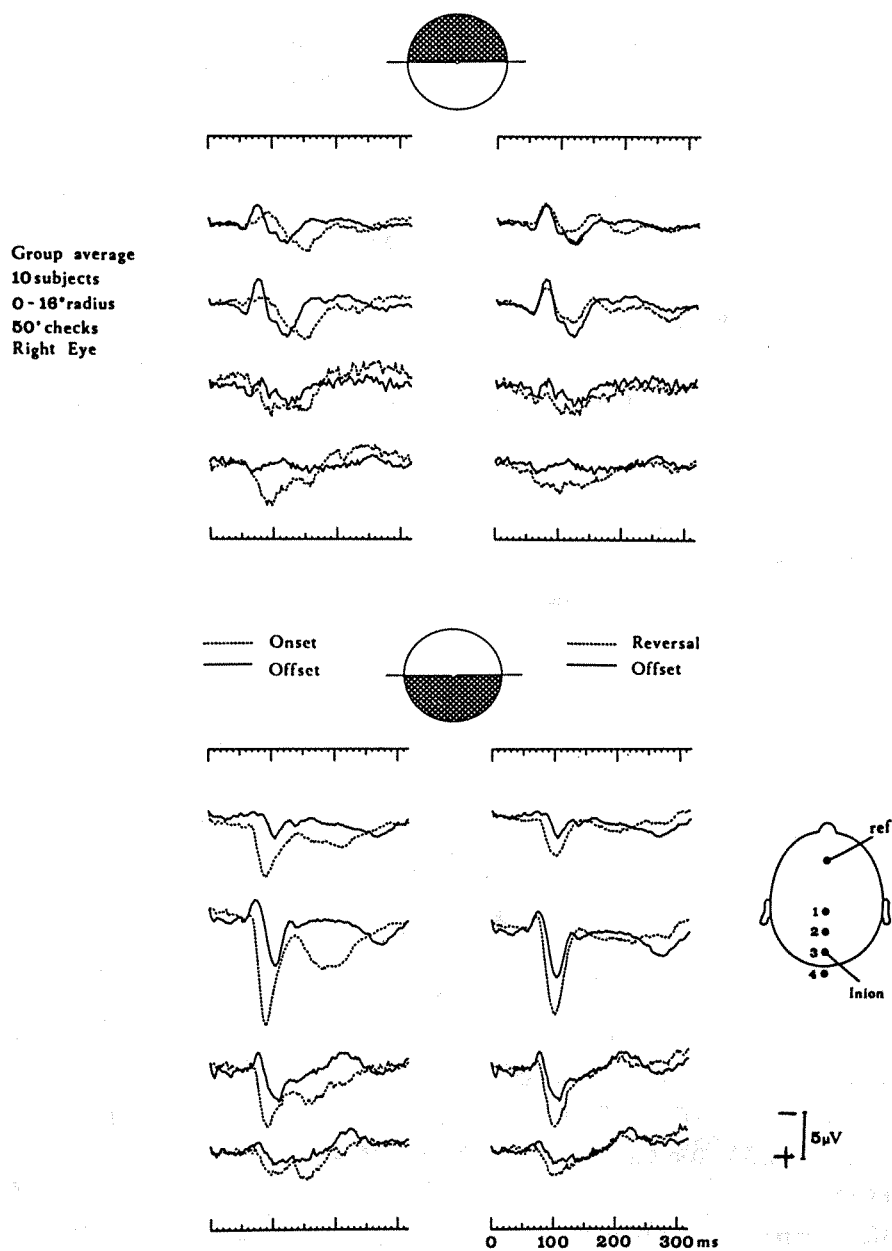


図-12: Kriss & Halliday (1980) によって得られた上・下半側視野刺激によるパタン出現・消失・反転視覚誘発電位。パタン反転・消失視覚誘発電位の波形は, Jeffreys (1977) と類似しているが, パタン出現視覚誘発電位の波形は, Jeffreys (1977) と全く異なり, 波形の極性が逆転している。詳しくは, 本文。(Kriss & Halliday, 1980)

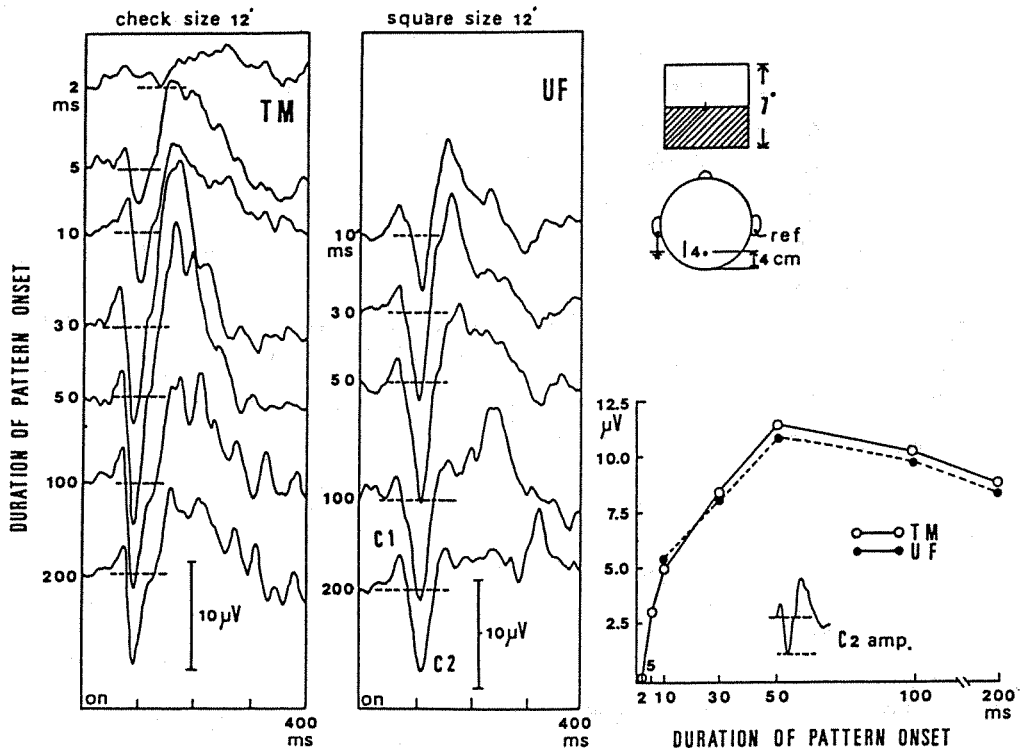


図-13：パタン刺激の持続時間の関数としてのパタン視覚誘発電位

パタン刺激の持続時間が50 msec までは、持続時間の増加に伴って C2 振幅は、対数関数的に増大する。C2 の頂潜時に持続時間の影響は、認められない。C3 には、持続時間が短い場合に、パタンの消失による電位の混入がみられる。(諸富, 1987 d)

C3 成分にパタンの消失によって生じた C1 成分が重畳し、C3 成分の一過的な増強となって現れる傾向がある。C3 成分には、パタンの消失による電位の影響が生じるのである。

C1・C2・C3 成分は、上述してきたように、従来の視覚誘発電位の各成分と異なり、刺激の提示方法と頭皮上分布の相違から、成分の同定が容易であるというだけでなく、次節に述べるように、それらの皮質における発生源が、17・18・19野に限定されているということは、パタン知覚の成立機構を追求してゆく場合の有力な指標であることを示唆している。しかし、これら3成分を指標としたパタン知覚成立機構についての生理心理学的研究は、ほとんどなされていない。

3 節：C1・C2・C3 成分の発生源

視覚誘発電位成分の発生源については、その研究の多くが頭蓋上の視覚誘発電位の空間的分布のあり方と視覚皮質の幾何学的構造の特異性を推論の根拠にしてきた。

Jeffreys (1971, 1977, 1989) と Jeffreys & Axford (1972 a, 1972 b) による C1・C2 成分の発生源についての推論も、C1・C2 成分の頭蓋上の空間的分布の特徴と網膜局所的 (retino-topic)

に規定される視覚皮質の幾何学的構造に基づいている。前節で述べたように、C1成分は、左・右半側視野提示において、対側半球優位で、左・右半球間で極性の反転する双極性の分布を行い、上下半側視野提示間で極性が反転する。C2成分は、上・下半側視野提示において、上半側視野刺激提示では、頭蓋後部前方に、下半側視野刺激提示では上半側視野刺激提示に比較してより後方に分布し、かつ上・下半側視野提示間で極性の反転が生じる。Jeffreys 達は、この両成分の頭蓋上空間分布の特徴は、視覚皮質に表面陰性の双極子シート (surface-negative dipole sheets) を想定し、retino-topic な視覚皮質構造に規定されるこの双極子シートの位置 (特に、表面電位場の広がりには、双極子の脳内における深さが重要である) と方向によって生じる電位場 (potential field) でよく説明される (図-14) とし、C1成分は有線皮質 (striate cortex, 17野) に、C2成分は、C1成分との機能的相違も加味して、外有線皮質 (extrastriate cortex, 18野) に発生源があると推定している。また、Jeffreys (1977) は、C3成分をC2様成分 (C2-like component) として処理し、その発生源を外有線皮質の19野に求めている。

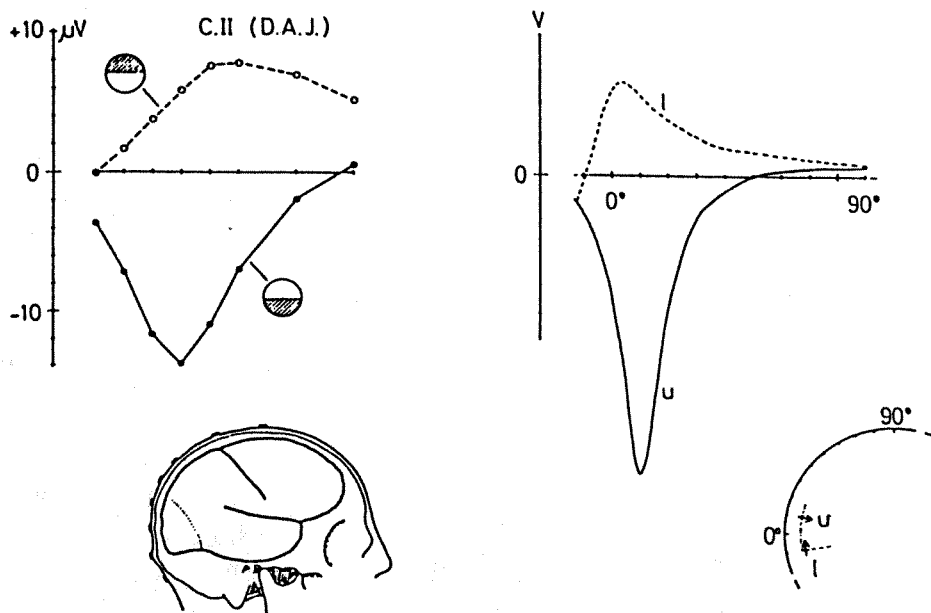


図-14：上・下半側視野刺激に伴うC2成分の頭蓋上分布と外有線皮質に双極子を設定した場合の理論上の分布との比較。上段左側は、上下半側視野刺激による頭蓋上分布。下段は脳の模式図と電極位置。視覚皮質の境界は、図中で点描してある。下段右側は、上半側視野刺激の場合の視覚皮質 (破線で表してある) における双極子の位置と方向 (図の「I」) と下半側刺激の場合の双極子の位置と方向 (図の「U」) が、示されている。双極子の深さは、 $0.75R$ (R :半径) と $0.80R$ に想定されている。上段右側は、双極子の位置と方向に基づき、Shaw & Roth (1956) の公式によって計算された理論上の頭蓋上分布。実際のC2成分の頭蓋上分布とよく対応する。(Jeffrey & Axford, 1972b)

Lesèvre & Joseph (1979) および Lesèvre (1982) は、十字形電極配列 (cross montage) によって導出したパタン視覚誘発電位 (パタン出現・消失・反転視覚誘発電位) の時空的マップの分析 (chronotopographical analysis, 図-15) によってパタン視覚誘発電位を構成している成分の発生源の推定を行っている。

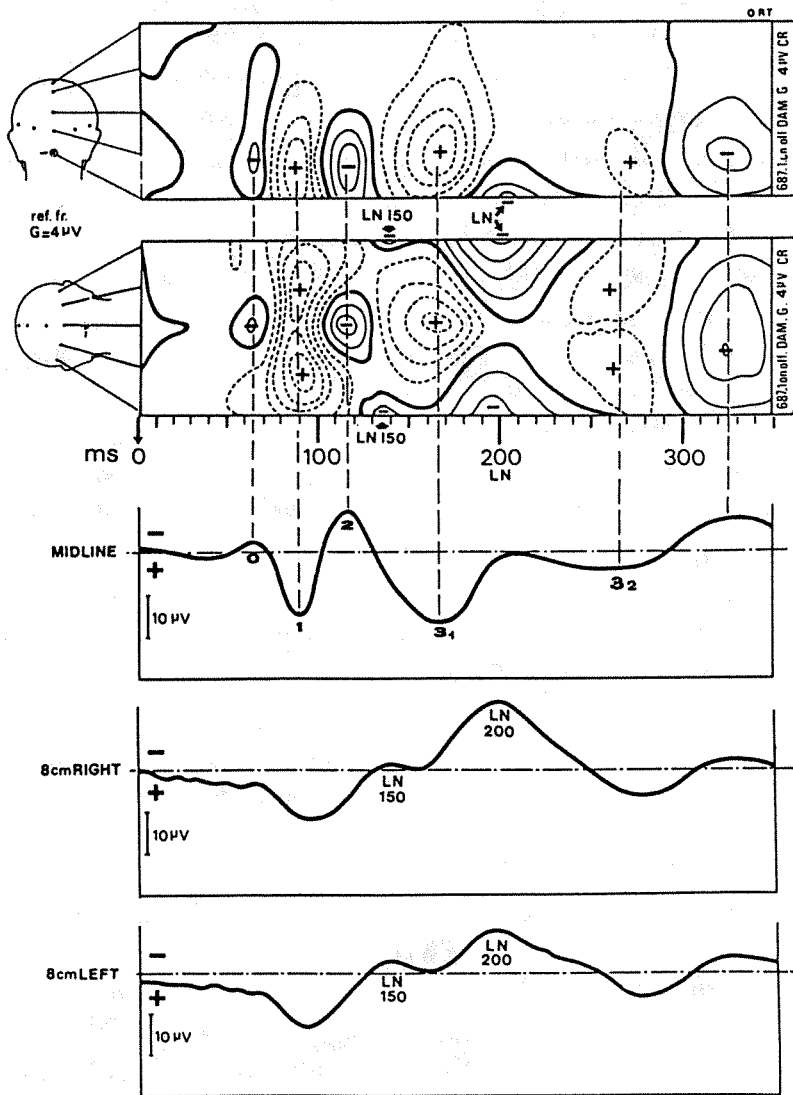


図-15: 20°のチェッカーボードパタンの提示 (中央凝視条件) によって導出された視覚誘発電位。チェックサイズは、20'で、輝度は、60 cd/m²である。上段二つは、十字型の電極配列 (電極間間隔は、4 cm) によって同時に記録された電位の時空的マップ (spatio-temporal map)。破線は陽性電位で、実線は陰性電位である。太線は、0 電位を示している。陽性・陰性のピーク電位は、+あるいは-のサインが付けてある。等電位線間は、4 µVである。下段3段は、上述のデータから導出されたクロノグラム (chronogram) である。下段の最初は、十字の中心の正中線電極からのクロノグラムで、残り2段は、左右側方8 cmの電極からのクロノグラムである。(Lesèvre & Joseph, 1979)

Lesèvre & Joseph (1979) は、視角度が 20° のチェッカーボードパタン (check-size : $20'$, 輝度 : 60 cd/m^2) の全体視野刺激と部分視野刺激 (半側視野, 4分視野, 中心窩視野, 黄斑視野, 黄斑外視野) によって導出されたパタン出現視覚誘発電位の諸成分の潜時・極性・頂トポグラフィ (peak topography) の相違から, 3つのタイプの成分を分類している。

第1は, 正中線の両側 (4 cmよりやや正中線より) に頂 (等電位マップの頂) があるタイプで, 頂潜時が $90-120 \text{ msec}$ の陽性成分 (P 90) である。第2は, 後頭部後方に出現し, 正中線上に頂を持つタイプで, N 60, N 140, P 200がこれに当たる。第3は, 正中線の両側の8 cmの位置に置かれた電極付近に頂がある後期陰性波 (LN 210) である。

P 90は, 上・下視野刺激間では極性の反転を生じ, 左・右視野刺激間では, 対側半球に優位に陽性として出現し, C1成分の要件を満たすが, Jeffreys (1977, 1980) が指摘するC1成分の特徴である同側半球に陰性として出現しない。Lesèvre & Joseph (1979) は, P 90をC1成分と考え, その発生源を, 視覚皮質の双極子シートモデルに基づいて, P 90の時空的マップから推論している。P 90の発生源を, C1成分と同じ17野とした場合, P 90の時空的マップは, それに有利な空間的構造を持たない。Lesèvre & Joseph (1979) は, 時空的マップの構造分析から P 90の発生源を19野にあると推定している。

17野に発生源を持つものは, N 60である。N 60は, 黄斑外刺激 (視野中心に 5° あるいは 10° の暗黒マスクを作り, 黄斑が刺激されないようにする) で出現せず, 中心窩刺激においてのみ出現する。Lesèvre & Joseph (1979) は, N 60の発生源が17野であることの根拠をそこに求めている。

また, Lesèvre & Joseph (1979) のデータには, C2成分に相当するものがない。N 140が, 潜時としてはC2に対応するが, N 140の振舞は, C2成分の要件を満たさない。因みに, Lesèvre & Joseph (1979) は, N 140とP 200の発生源を18野とし, LN 210のそれを下側頭部と推定している。

さらに, Lesèvre (1982) は, N 60に継続する第2成分であるP 90は, 100 msec と 120 msec の2つの下位成分から構成されていることを見出し, 100 msec 成分は18野から, 120 msec 成分は19野から生じると推論している。

Lesèvre 達と Jeffreys 達との間に, 何故このような差異が生じたのか。

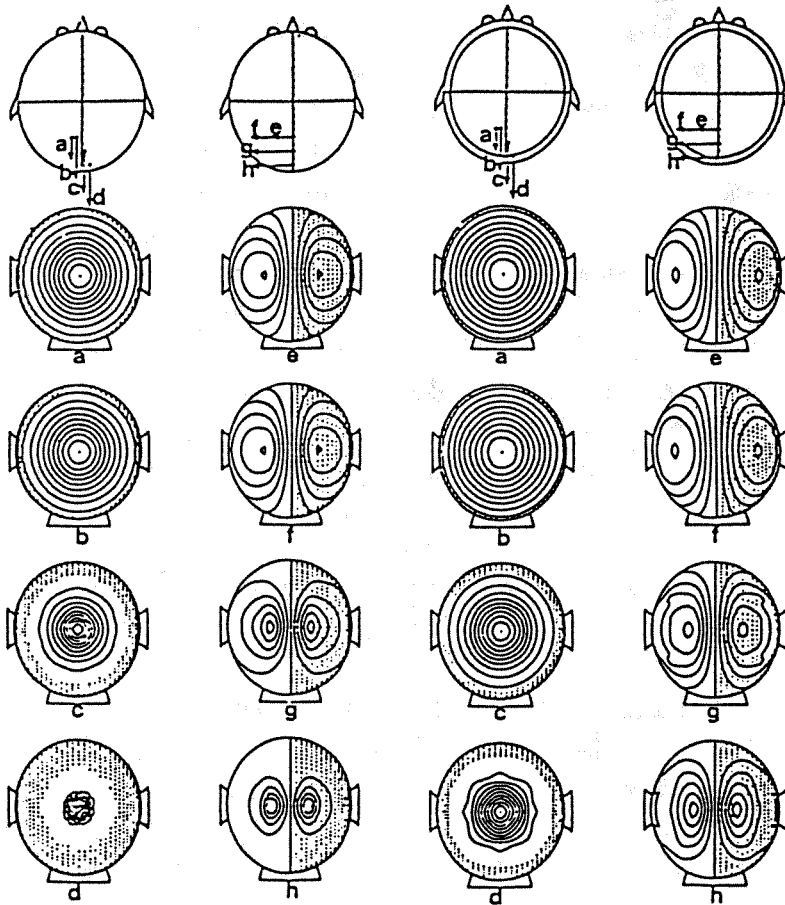
両者の実験条件を吟味したとき, 両者に差異があるのは, 両者の刺激提示条件のみである。Lesèvre 達の場合, パタンの出現している時と等質なブランク面に変わっている時の輝度差が大きいものに対して, Jeffreys 達の場合, パタンの出現面とブランク面に輝度差がないということである。Lesèvre 達の記録したパタン出現視覚誘発電位は, パタンのコントラストの変化と輝度の変化によって生じた電位との間の相互作用を示し, それが両者の空間的分布の相違となって現れたのかもしれない。

Darcey, Ary & Fender (1980) は, Lesèvre & Joseph (1979) と同じく, 頭蓋上に配置された40の電極から導出されたパタン視覚誘発電位の等電位マップの地勢学的な分析から, 双極子モデル (図-16) に基づいて, 発生源を推測している。Darcey et al. (1980) は, チェッカーボードパタンの明るさが, Jeffreys & Axford (1972 a, 1972 b) の10分の1であることを除けば, Jeffreys 達とほとんど同じ刺激提示条件で, 頂潜時が $80-100 \text{ msec}$ の第1峰と $120-130 \text{ msec}$ の第2峰を析出している。Darcey et al. (1980) は, Jeffreys & Axford (1972 a, 1972 b) が提出した知見と齟齬する次のような事実を見出したとしている。一つは, 前に述べたように, 第2峰

(彼らは、C2成分と同定している)が、Jeffreys 達の事実に相違して、左・右半側視野刺激の場合、左・右半球間で極性の反転が明瞭に生じるということであり、二つは、4分視野刺激の全てに一貫したトポグラフィの相違が見られるということである。Darcey et al. (1980)は、これらの違いが、従来から言われているような基準電極やパタン刺激や処理方法の相違にあるのではなくて、頭蓋上の電位分布の差異を視覚化して検知し得るだけの電極が配置されていないことによって生じたと考えている。

One-Sphere Model

Three-Sphere Model



図一16：頭部を等質な1層の球体とした場合と3層の球体とした場合の双極子局在モデルによって仮定された頭蓋表面の電位分布。

各列の最上段に双極子の位置と方向が示されている。左側2列が、1層球の場合を、右側2列が、3層球の場合を表している。各段のアルファベットは、双極子の位置と方向に基づく頭蓋上の電位分布を示している。双極子の位置が深い方が、頭蓋上における電位分布は大きく、1層球より3層球を仮定した方が、頭蓋上の電位の広がり大きい。(Darceyの双極子モデルをWood (1982)より引用)

Darcey et al. (1980) は、第1峰 (C1成分に当る) の発生源を、その等電位マップの特徴が有線皮質の十字型モデルの枠組とよく適合していることから、有線皮質 (17野) であるとし、Jeffreys & Axford (1972 a, 1972 b) の推論を支持している。第2峰の発生源については、第1峰と異なっていることを示唆するに留めている。

Maier, Dagnelie, Spekrijse & van Dijk (1987) は、パタンの出現と消失、パタンの反転、パタンの運動の開始と停止、及び高頻度 (40 Hz) フリッカー刺激によって、頭蓋上24電極 (電極間距離: 3 cm) から導出された視覚誘発電位の成分の抽出と等電位マップの分類に主成分分析 (Principal components analysis, PCA) を適用し、それら主成分 (principal component, PC) の等電位マップの特徴と視覚皮質領域 (17, 18, 19野) の網膜局所的な幾何学的構造とから、各視覚誘発電位成分の発生源を推定している。Maier et al. (1987) も、前述した研究者たちと同じく、視覚皮質源における活動を単一双極子と等価であると仮定し、頭部を表すのに3層の球体コンダクタンスモデル (図-16参照) を採用している。Maier et al. (1987) は、全ての刺激を、左半側視野刺激条件で、半径が2°の左半円 (中心と呼ぶ) 及び2°と4°の半径を持つ左半環形 (周辺と呼ぶ) として提示している。チェッカーボードパタンのチェックの大きさは、皮質拡大 (cortical magnification) に一致させるために、左半円の場合12' を、左半環形の場合32' を使用している。

Maier et al. (1987) と Jeffreys 達との間の根本的な違いは、Jeffreys 達が1峰としている C2成分が、Maier et al. (1987) にあっては、対側半球の C2 と同側半球の C2 の潜時に30 msec の差があることから、C2成分は2つの陰性ピークから成り立っているとする点である。主成分分析の結果も、C2成分がPC1 (第1の陰性ピーク) とPC2 (第2のより緩やかな陰性ピーク) の2つの主成分から構成されていることを、明らかにしている (図-17)。中心と周辺視野刺激に伴うPC1とPC2の等電位マップの特徴は、PC1が18野あるいは19野から、PC2が17野から生じることを示し、Maier et al. (1987) は、この事実から、C2成分の発生源が17野と18野の2領域にあると結論している。

また、Maier et al. (1987) は、C1成分に対応するPC1 (第1の陽性ピーク) の等電位マップも18野あるいは19野から生じる電位分布の特徴を示すことを見出し、C1成分の発生源は18野あるいは19野にあると推定している。

このように、Maier et al. (1987) は、C1・C2両成分の発生源について、Jeffreys 達の提案を否定している。さらに、Maier et al. (1987) は、使用した全ての刺激、すなわち、パタンの出現と消失、パタンの反転、パタンの運動の開始と停止、および高頻度 (40 Hz) フリッカー刺激が、視覚投射領域 (17野) に反応を生起させるが、より高次の視覚領域 (18野, 19野) にはパタンの出現と消失およびパタンの反転に限って反応が生じ、特にパタンの出現に対する高次視覚領域の反応が大きいことを、主成分分析の結果として明らかにしている (図-17)。

Maier et al. (1987) は、論文においてC3成分の発生源について触れていない。しかし、同じ研究グループのOssenblok, Reits & Spekrijse (1990) は、主成分分析を用いて、C3成分の発生源を、Jeffreys (1977) と同じく、19野と同定している。

Srebro (1987) は、研究者間で発生源について必ずしも一致を見ず、問題を複雑にさせている要因として二つのことをあげる。

一つは、視覚皮質のトポロジーの個人間の変異について、すなわち、従来の発生源についての推論が、有線皮質のトポグラフィの古典的な解釈に依拠し、後頭葉の有線皮質のトポグラフィの個人差の問題を考慮していないことである。二つは、従来の研究のほとんどが、視覚皮質の電気

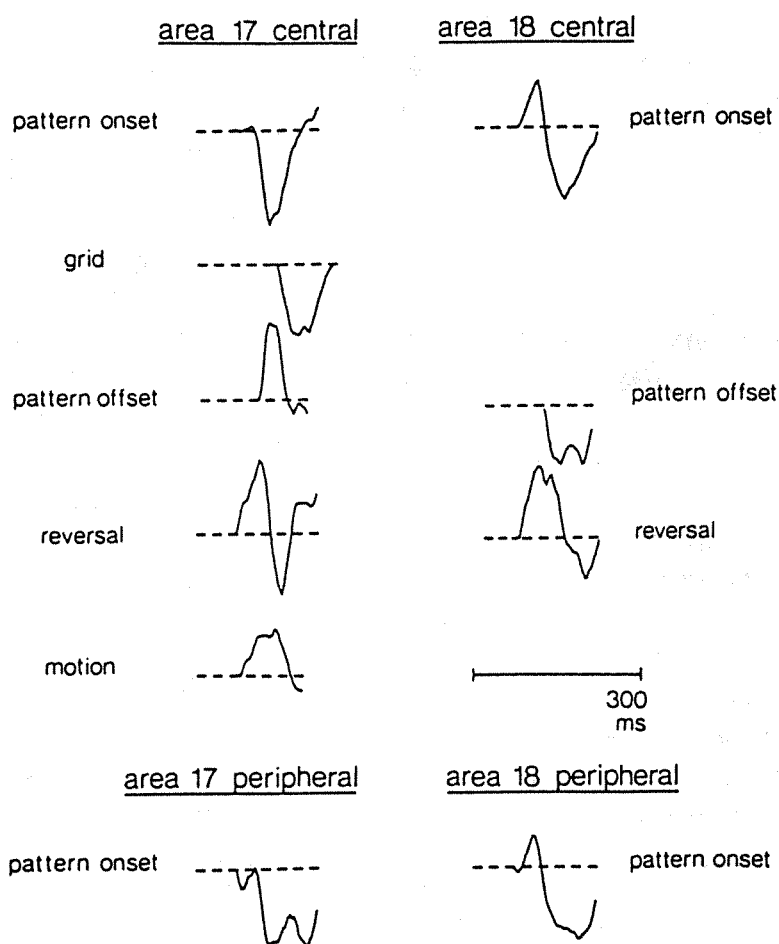


図-17: バタンの出現と消失, バタンの反転, バタンの運動および格子縞によって導出された視覚誘発電位の主成分。

左側の列には, 視覚皮質の17野の活動に起因する成分を, 右側の列には, 18あるいは19野から生じると推定できる成分を表している。C2成分が, PC1とPC2の2つの主成分(第1と第2の陰性ピーク)から成っていることを示している。また, 視覚皮質の18・19野には, バタンの出現・消失・反転に限って反応が生じることを示している。

(Maier et al., 1987)

的活動に関係がない(0電位)と仮定された基準電極に依存(reference-dependent)して, 活性電極との間で視覚誘発電位を導出しているということである。また, 従来の電極配置では, 電極間の距離が4~5cm離れており, バタン刺激によって誘発された皮質活動諸領域を分離して取り出すに十分な分解能を持たないということである。

Srebro (1987)は, 視覚誘発電位の頭蓋上の空間分布に歪みを生じさせる第2の要因を克服するために, すなわち, reference-dependentではなく, reference-freeで視覚誘発電位を測定するという目的を達成するために, MacKay (1984)に従って, ラプラス方程式を視覚誘発電位の空間的分布に適用し, 中心電極を中心に十字架状に配列された5個の活性電極によって頭蓋電位

場の空間的ラプラシアン（ラプラス誘発電位 *laplasian evoked potential* あるいはラプラス反応 *laplasian response*）を計算している。ラプラス反応は、*reference-free* であるために、それが計算される頭蓋領域の直下に横たわる皮質領域の直接の活動を特殊的に表わす（Srebro, 1985）という有利さを持っている。ラプラス反応の大きさ（*magnitude*）は、頭蓋を通して外向きの電流（皮質から頭蓋表面へ）、あるいは内向きの電流（頭蓋表面から皮質へ）の放射状成分の大きさに比例している。1 μV は、約40 nA に対応する（Srebro, 1987）。

視覚誘発電位のラプラス分析（*laplasian analysis*）については、MacKay（1984）および Srebro（1985）に詳しい。

また、電極間の距離は、ラプラス反応の空間的分解能に合わせて、2 cmに設定され、中心電極は右後頭葉から一部右側頭葉にかけて20個配置されている（図-18参照）。中心電極の外側の電極を電極数に入れれば、36個である。すなわち、パタン刺激に対して20の部位からラプラス反応を測定し、そのトポロジーから、発生源を推定するのである。

Srebro（1987）は、16% msecの持続時間のチェッカーボードパタン（*check-size*; 14', *contrast*; 92%）を視野のいろいろの位置（図-18参照）にランダムに提示し、視覚皮質の二つの区別される領域の時間的に連続する活動を表す潜時が平均して93 msecと131 msecにピークがあるラプラス反応を記録している（図-18）。彼は、93 msecにピークを持つラプラス反応を生じさせる皮質領域をR1、131 msecのそれをR2と呼び、成分と区別している。R1は、Ozに近接する正中線上の近くの比較的小きな皮質領域であり、R2は、R1と一部重なりながら境界を接し、R1より側方の比較的大きな皮質領域である（図-19）。R1のトポグラフィは、視野における刺激位置に感度が高く、R2の視野の刺激位置に対する感度は、R1に比較して遥かに低い。R1・R2ともに対側視野刺激優位に反応するが、同側視野刺激に対してR1は記録不可能であり、R2は弱い測定可能である。R2は、2°以内に提示される刺激に対してよく反応し、2～6°の範囲の刺激に対する反応は減少する。R1の反応の大きさは、2°以内の刺激でも、2～6°の範囲の刺激でもほとんど変わらない。

以上のような諸結果から、Srebro（1987）は、R1は、有線皮質、すなわち、V1であり、R2は、V2などの視覚皮質の1領域ではなく、V2、V3、V3A、V4の複合体としての外有線皮質であると結論し、R1・R2の時間的・空間的特性は、Jeffreys達が推定したC1・C2の発生源に対して、強い支持を与えるものであるとしている。

上述した諸研究においてすぐに気が付くことは、C1・C2成分の発生源について、研究者間で必ずしも一致を見ていないということである。

この要因は何か。一つは、視覚誘発電位の2次元の頭蓋上分布から、3次元的に定まる発生源を求めようとするところにある、と思われる。これは、数学的には逆問題を解くことであり（Wood, 1982）、唯一の解を求めることはできない。解を求めるには適当な拘束条件が必要になる。拘束条件〔例えば双極子の位置（深さ）や方向、頭部を1層の球体と見るか、あるいは3層の球体と見るか、脳の電気伝導の方向性等〕は、研究者によって多少異なる。このことが研究者間でC1・C2成分の発生源の同定に相違をもたらした要因であると考えるのである。他の要因としては、何人かの研究者が指摘しているように、基準電極の設置部位の違い、電極配置の仕方、電極数、刺激条件（チェックサイズ、刺激野とブランク面の順応野との輝度差）等が上げられるかもしれない。

しかし、いずれにしても、C1・C2・C3成分が、V1（17野）、V2（18野）、V3（19野）、

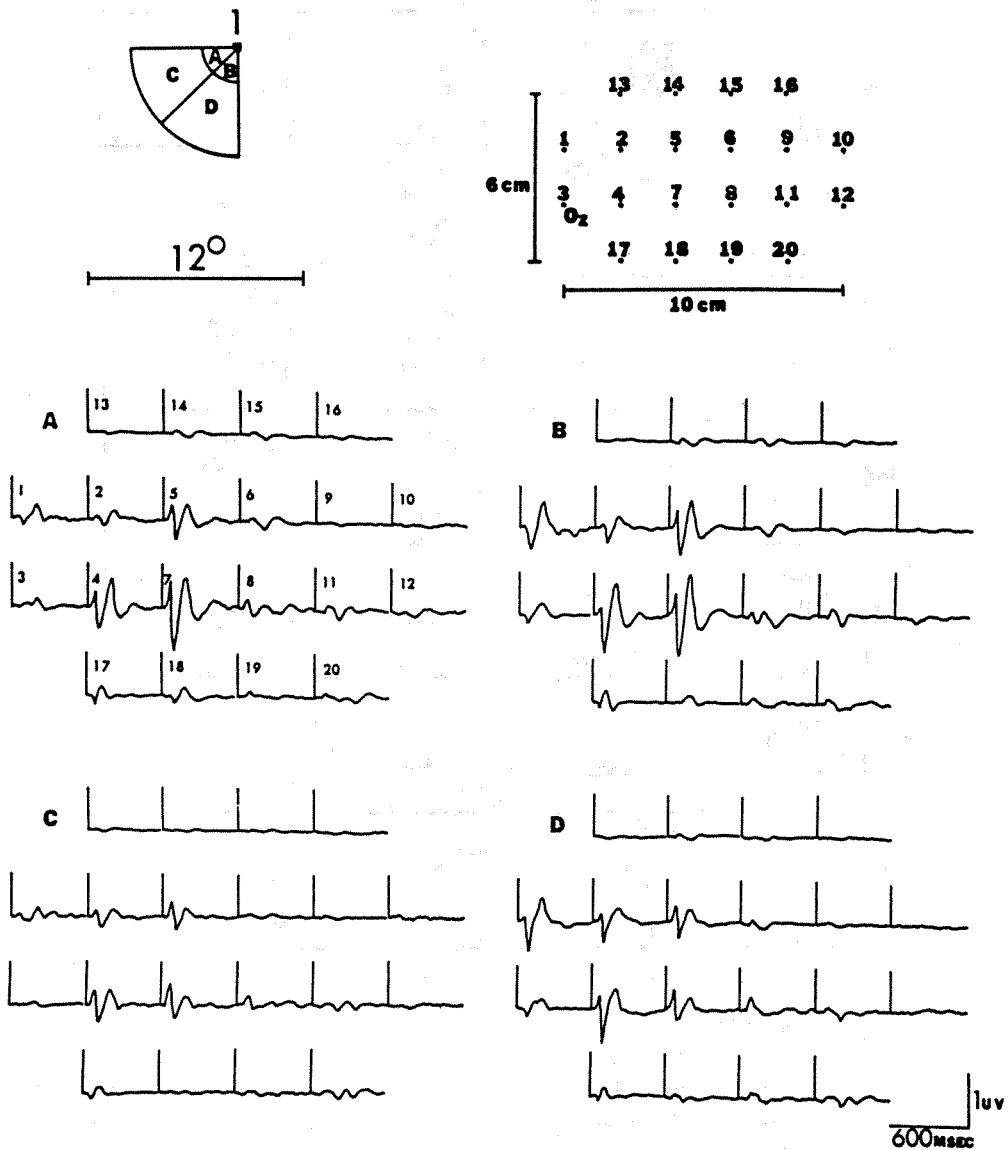


図-18: 左下4分視野の刺激部位から誘導されたラプラス反応。

上段の左側は、刺激部位を、右側は、中心電極配置を示す。刺激はチェッカーボードボタンで、チェックサイズは14'である。コントラストは、92%。文字A, B, C, Dは、各刺激部位に対応するラプラス反応である。93 msec および131 msec にピークを持つラプラス反応が記録される。外向きの電流を下方へ振らしてある。ラプラス反応は、電圧 (μV) で表示されているが、頭蓋を通しての外向き、あるいは、内向きの電流の放射成分と対応する。詳しくは、本文。(Srebro, 1987)

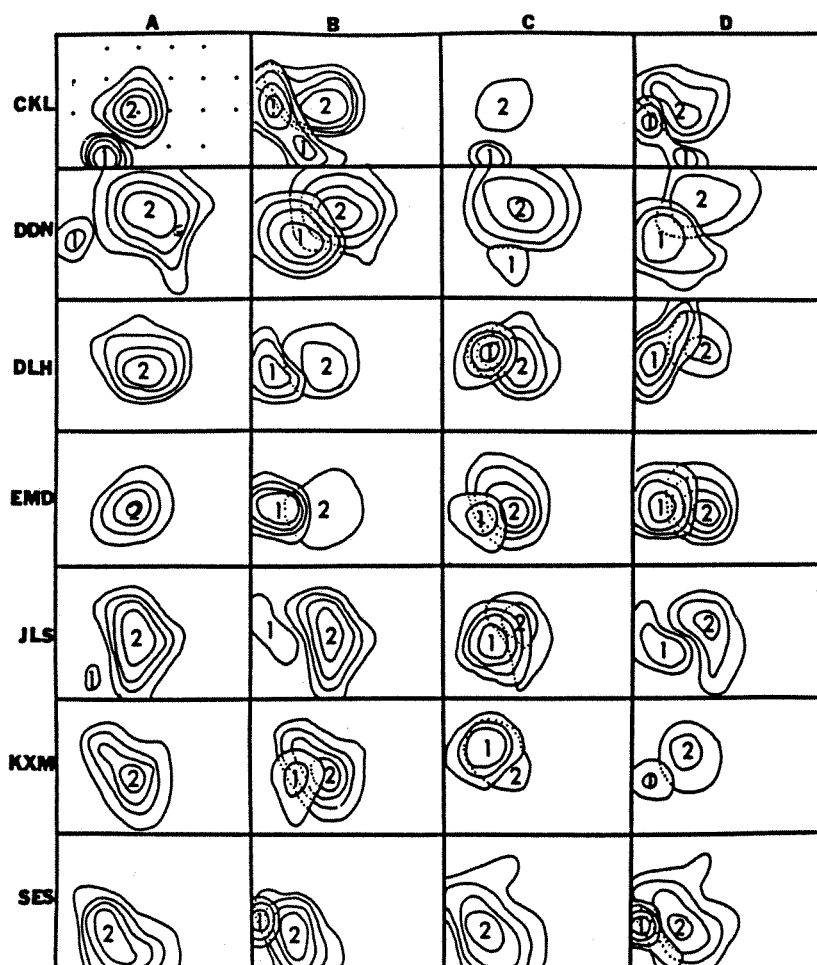


図-19：図-18に対応する皮質活動のトポグラフィ。93 msec にピークを持つラプラス反応を生じさせる皮質領域がR1（図中の1）で、131 msec にピークを持つラプラス反応を生じさせる皮質領域がR2（図中の2）で表されている。両反応が、異なった皮質領域から生じていることをよく示している。上段左側の点々は、電極位置を示す。（Srebro, 1987）

V3A, V4のどれかに、あるいはそれらの複合体に発生源があることでは、研究者間で一致を見ている。このように成分の発生源を限定し得ることは、私達の行うパタン知覚成立機構の推論とモデル化を著しく容易にするだけでなく、パタン知覚成立過程を追求する新たな実験の構成にとっても極めて有利であろう。

今後、視覚誘発電位成分の発生源の特定は、基準電極を必要とせず、脳内における電荷の流れを直接に測定し得る誘発神経磁場（evoked neuromagnetic field）の研究（Kaufman, Okada, Tripp & Weinberg, 1984；Kaufman & Williamson, 1987）の発展によって著しく促進されると思われる。しかし、研究の現段階においては、誘発神経磁場の空間的分解能は視覚誘発電位に遥かに及ばない。

4 節：パタンの形態とパタン視覚誘発電位

Spekreijse, Van der Tweel & Zuidema (1973) は、視覚誘発電位との間の規則性を析出するのが困難なパタンの形態 (pattern configuration) について興味ある知見を提出している。Spekreijse et al. (1973) は、縞の幅が10' の縦縞と横縞、およびそれら縦縞と横縞の重ね合わせによってパタンの形態を構成する。重ね合わせられる縦縞と横縞の交差角度は、30°, 45°, 90° の3種である (図-20参照)。縦縞や横縞のパタンには、次に述べる MacKay & Jeffreys (1973) の結果と同じく不明瞭な視覚誘発電位しか出現しない。しかし、これらを重ね合わせた場合、パタン視覚誘発電位の形態は著しく変化し、交差角度の相違は、パタン出現視覚誘発電位の形態とパタン消失視覚誘発電位の振幅に大きな影響を与える。パタン消失視覚誘発電位の場合、交差角度が減少するにつれて、その形態を変えることなく、頂潜時が約130 msec の陽性成分の振幅は著しく増大する (図-20)。パタン出現視覚誘発電位の場合、交差角度が90° では、チェッカーボードパタンに対する視覚誘発電位と同様の形態を持つ視覚誘発電位が出現し、その電位は C1・C2・C3 の3成分から構成されるが、交差角度の減少に伴い、その形態は大きく変化し、C1・C2・C3 の3成分は消失し、後期陰性波が出現する (図-20)。また、コントラストが反転しても、パタンに変化がなければ、パタン出現視覚誘発電位の形態には変化は生じない。パタンの形態の変化には、パタン出現視覚誘発電位のみが関係することを、これらの事実は示している。

MacKay & Jeffreys (1973) は、縦縞パタン、破線パタン、矩形列パタン、チェッカーボードパタン、格子縞 (grid) パタン等を提示し、これらのパタンの相違が、パタン出現視覚誘発電位に及ぼす影響を分析している。パタン出現視覚誘発電位は、パタンが非連続の多くの輪郭から構成されている (例えば、矩形列パタン) 場合に、最大振幅で出現し、パタンが連続した並行線である (縦縞パタン) 場合に、最小となり (MacKay & Jeffreys, 1973; Jeffreys, 1977; Jeffreys, 1989a, 図-21)、パタン出現視覚誘発電位の出現に、パタンの非連続性 (discontinuity) が重要であることを明瞭に示している。特に、パタンの非連続性の影響は、C2 成分に著しく、パタン知覚に対する C2 成分の密接な関与を示唆している。

MacKay (1980) は、Jeffreys の協力のもとに、図-22にみられるような様々のパタンを下半側視野に提示し、パタン出現視覚誘発電位を左・右後頭部から導出している。分離された矩形列パタン (f) へのパタン出現視覚誘発電位の C2 振幅は、明らかにチェッカーボードパタン (g) より大きく、横縞パタン (b) のように断続性がない場合には、C2 振幅は、極端に減衰するが、横縞が断続される (d) と、C2 成分は著しく増強される (図-22)。MacKay (1980) は、視覚誘発電位は、17野の神経細胞レベルの反応に見られるような刺激パタンを構成する部分的な特徴に対して反応するのではなく、刺激パタンの全体的な特徴、例えば、断続性 (brokenness) とでも呼び得るような刺激野の大局的特徴に反応するのであろうと考えている。この視覚誘発電位の反応特性は、明るい輝度コントラストを持つ棒 (bar) や縁 (edge) のような刺激要素ではなく、視覚ノイズと視覚テクスチャーとの間の全体的関係によって成立する傾きや方向に選択的に反応する17野の単純細胞や複雑細胞が存在することを見出した Hammond & MacKay (1975, 1977) の知見との整合性もあり、視覚系は、生物学的に意味のある目的を実現するために、きめの密度 (texture density) やきめの密度勾配 (gradients of texture density) のような視野の全体的な特徴に感度が高い (Gibson, 1950, 1979) とする生態学的事実とも結合しやすい。MacKay (1980) は、視覚誘発電位を指標として採用することの意味を、このような刺激パタンを全体的に特徴づける性質に協応的に反応する視覚誘発電位の特性に求めている。

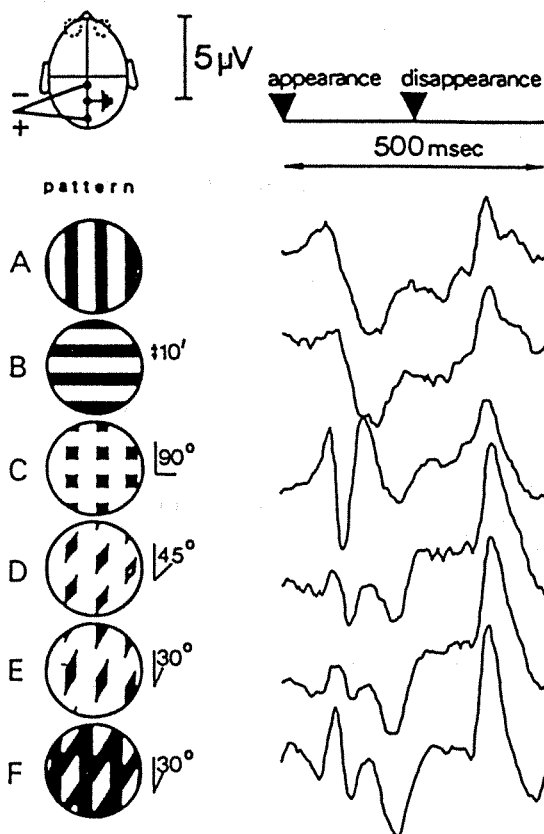


図-20：パタンの形態の相違に対するパタン出現視覚誘発電位。

パタンの形態の相違は、縞の幅が $10'$ の縦縞と横縞を重ね合わせることによって作られている。交差角度は、 30° ・ 45° ・ 60° である。交差角度が減少するにつれて、パタン消失電位の振幅は増大するが、その波形は変わらない。しかし、パタン出現視覚誘発電位は、交差角度の減少に伴い、C1・C2・C3成分は消失し、後期陰性成分が出現する。明らかにパタンの形態の変化には、パタン出現視覚誘発電位のみが関与する。

(Spekreijse, Van der Tweel & Zuidema, 1973)

最近、Jeffreys, Murphy & Musselwhite (1986) と Jeffreys (1989 a) は、パタン出現視覚誘発電位の後期陰性および陽性成分の特性についての研究を進め、視覚誘発電位を指標としてパタン知覚を研究しているものにとって興味ある結果を明らかにしている。Jeffreys 達 (1986, 1989 a) は、穀粒状の視覚テクスチャー (grain visual texture) を背景に、矩形列パタンを下半側視野 (視角度： 9°) に提示すると、空白面 (blank field) を背景に、矩形列パタンを提示した場合に比較して、パタン出現視覚誘発電位の後期過程に際立った相違が生じることを見出している。すなわち、視覚テクスチャーを背景にした場合、C1・C2成分には、全く変化は生じないが、空白面の場合には、必ず出現するC3成分と250 msec前後の陽性成分の複合体が著しく抑制され、それに代わって165 msec前後に頂をもつ陰性成分 (late negativity, LN) が出現する (図-23)。このLNは、視覚テクスチャーの手前に、奥行きを持たせて、矩形列パタンを提示した場合、さらに増強される (図-23)。LNは、図-地関係の知覚に係わりをもった成分であることを推定さ

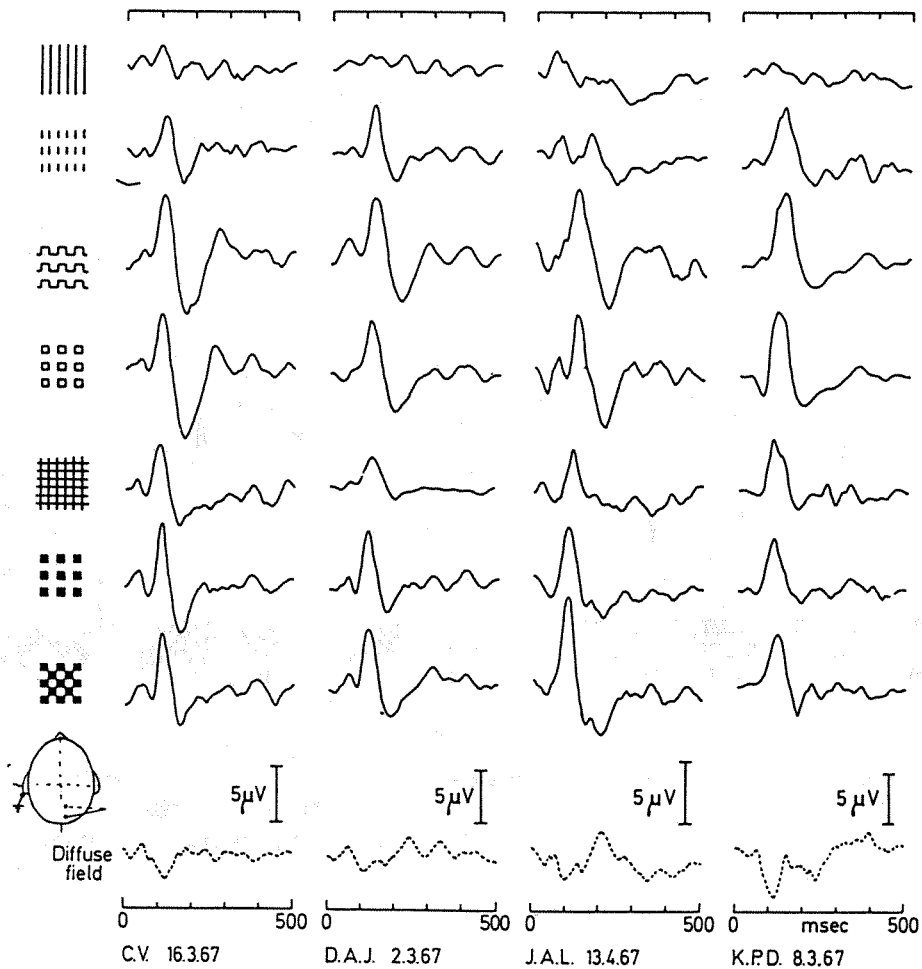


図-21：左側に示されたパタン刺激に対するパタン出現視覚誘発電位。

パタン出現視覚誘発電位は、パタンが、非連続（discontinuity）から構成される（例えば、矩形列パタン）ときに、最大振幅で出現し、連続した並行線（縦縞パタン）の場合に、最小となる。パタン出現視覚誘発電位は双極誘導で、上向きに大きな陽性の振れがC2であることに注意。（MacKay & Jeffreys, 1973）

せる。

次に、Jeffreys, Murphy & Musselwhite (1987) と Jeffreys (1989 a) は、矩形列パタン、チェッカーボードパタン、分離した不規則図形（図-24参照）を、下半側視野（視角度：9°）に提示し、これら3刺激図形のパタン出現視覚誘発電位に与える影響を分析している。結果は明瞭で、矩形列パタン、チェッカーボードパタン、分離した不規則図形の3パタンによって出現するC1・C2成分に大きな相違はないが、不規則図形に特殊的に頂潜時が240 msec 前後の後期陽性成分（late positivity, LP）がC3成分に続いて出現する（図-24）。格子縞パタンを提示しても、LPは生じない。明らかに、LPは、C1・C2成分に比較して、著しくパタンの不規則性に感度が

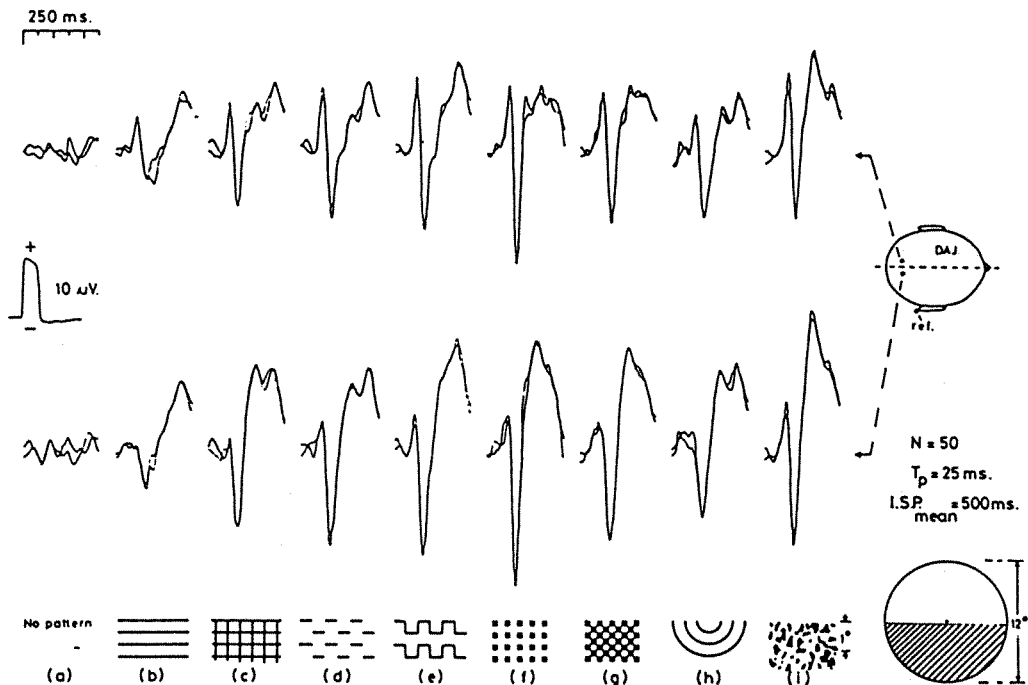


図-22：各種刺激パターンに対するパターン視覚誘発電位。図-21と同様に，図形に断続がないとC2振幅は，著しく減衰し，断続があると，同様の図形でも振幅は増強される。パターン視覚誘発電位は，断続性のような，刺激パターの全体的特徴に反応する。(MacKay, 1980)

高い。さらに，LPは，パターンを構成する要素の大きさにほとんど影響されない。これらの事実は，LPが形(form, shape)の知覚と関係が深い成分であることを示唆しているように思われる。

パターン出現視覚誘発電位の後期過程が，初期過程に比較してパターン知覚の成立に強い関係を持つであろうことは，パターン知覚の成立時間に係わる多くの研究からも予測することができる。

Jeffreys 達(1986, 1987, 1989 a)の研究は，パターン知覚の成立が，網膜局所的(retino-topic)な視覚皮質段階ではなくて，それより高次の皮質段階で生じる可能性を示唆している。パターン出現視覚誘発電位の後期過程(C3成分も含む)の研究が，形や関係の知覚などのパターン知覚の成立機構の解明のために，生産的な成果を上げるであろうことは間違いないと思われる。

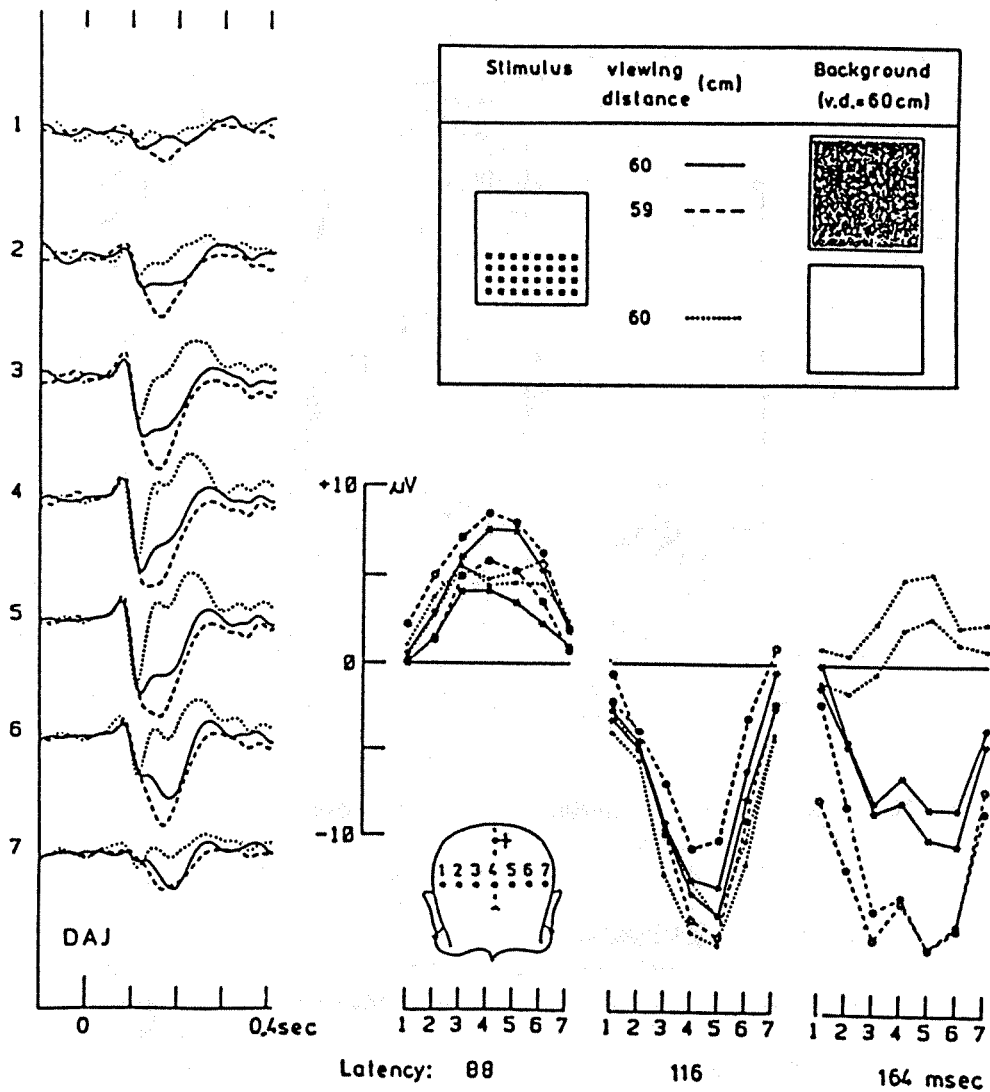


図-23：空白面を背景として、矩形列パタンを提示した場合と、穀粒状の視覚テクスチャーを背景に矩形列パタンを提示した場合の視覚誘発電位。C1・C2 振幅には、両者の刺激提示条件による差は認められないが、165 msec 前後（図中では、164 msec）の陰性成分（LN）が、穀粒状の視覚テクスチャーを背景にした場合に現れる。特に、穀粒状の視覚テクスチャーを背景に、矩形列パタンを、1 cm 手前に提示した場合に、さらに、LN は、増強される。（Jeffreys, 1989a）

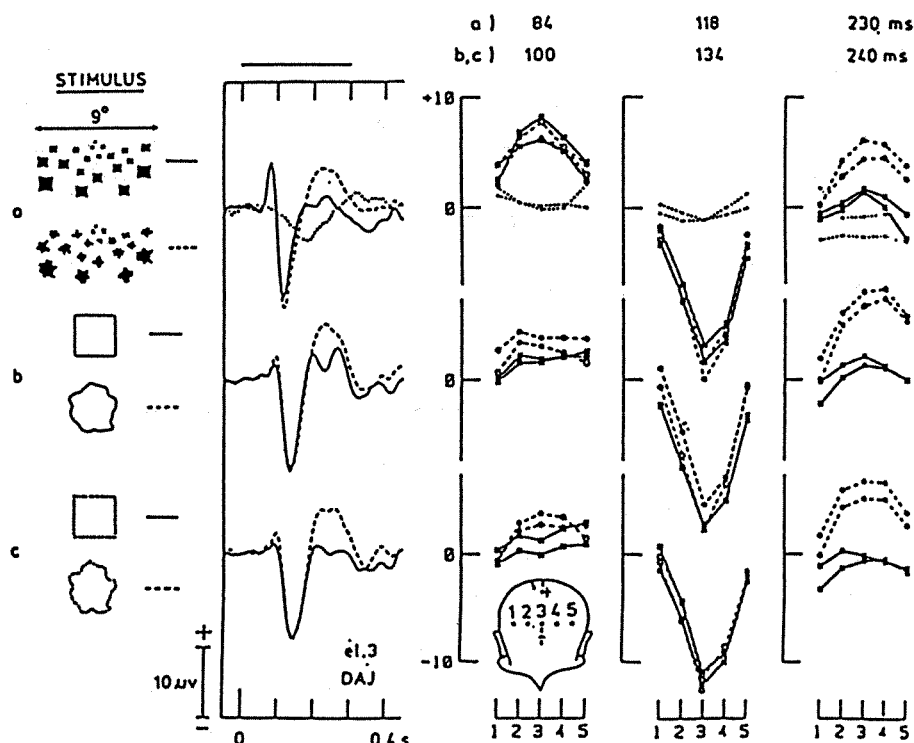


図-24：正方形の配列で構成された規則的パタンと不規則図形で構成された不規則パタンに対するパタン出現視覚誘発電位。

(a)の実線は、規則的パタンの視覚誘発電位、破線は、不規則パタンに対する視覚誘発電位。点線は、パタンと平均輝度の等しい灰色面への視覚誘発電位。(b)と(c)は、規則的及び不規則の実線輪郭図形パタンと点線輪郭図形パタンへの視覚誘発電位。C2成分[118(a)–134 msec(b, c)]には、両パタンへの反応の差は認められないが、230(a)–240(b, c) msecの後期陽性成分(LP)には、両パタンに対する反応差が明確に現れる。このように、LPは、パタンの不規則性に強く反応する。(Jeffreys, 1989a)

5 節：空間周波数とパタン視覚誘発電位

空間周波数 (spatial frequency) とパタン視覚誘発電位との間の関係を明らかにするための研究は、視覚像 (形やパタン) はそれを構成する要素の大きさと関係する明暗 (輝度) の正弦波状の変化に分解する (フーリエ分析, Fourier analysis) ことが可能であり、分解した正弦波状の変化を総合すればもとの視覚像が得られる、という基本的事実に基づいている。すなわち、視覚像の大局的な特徴は、空間周波数によって記述できるということに依拠している。

空間周波数とパタン視覚誘発電位との間の関係を追求するために使用される頻度の高いパタンは、正弦波格子縞 (sinusoidal grating) と矩形波格子縞 (rectangular grating) である。Padmos, Haaijman & Spekreijse (1973) や Sokol, Jones & Nadler (1983) のように、チェッカーボードパタンを用いている場合もある。空間周波数は、視覚 1° 当りの明暗の繰返し数、すなわち、明あるいは暗のピーク間隔によって表され、単位はサイクル/度 (c/deg) である。

パタン視覚誘発電位の空間周波数応答特性は、従来の研究においては、二つの方法によって得られている。一つは、特定の時間周波数で格子縞の位相を 180° ずらせる、すなわち、格子縞の反転を生じさせる方法(交替型)であり、二つは、一定の刺激間隔で格子縞を、その平均輝度と等しい等質光と交替させる方法(on-off型)である。前者においては、パタン反転視覚誘発電位が生じ、後者においては、パタン出現視覚誘発電位とパタン消失視覚誘発電位が生起する。

Parker & Salzen (1977a) は、on-off型によって、 0.5 から 10 c/deg の正弦波格子縞を提示し、空間周波数の増大に伴うパタン出現視覚誘発電位を正中線に沿って、後頭隆起点(inion)から頭蓋頂(vertex)までの6ヶ所の部位から記録している。刺激視野は、 6° の円形で、平均輝度は、 2.02 cd/m^2 、コントラスト $[m = (L_{\max} - L_{\min}) / (L_{\max} + L_{\min})]$ 、 $L_{\max}$: 格子縞の最大輝度、 $L_{\min}$: 最小輝度]は、 0.5 で、時間周波数は 0.8 Hz である。Parker と Salzen (1977a) は、正弦波格子縞パタンの全視野提示において、空間周波数が増大するに伴い、パタン出現視覚誘発電位の全ての陽性および陰性波の頂潜時の増大が生じることを見出している。さらに、上半側視野提示条件(コントラスト: 0.33 , 空間周波数: $0.5 \sim 12\text{ c/deg}$ であることを除けば、記録条件は同じ)において、パタン出現視覚誘発電位の初期の陰性波(N 90-140)と陽性波(P 140-180)の頂潜時は、空間周波数の増加に伴って増大するが、特に、空間周波数が 3 c/deg を境にして急激に増大し、その増大傾向は、後期の陰性波(N 180-200)と陽性波(P 255-275)のそれに比較して著しく大きいことを明らかにしている(図-25)。

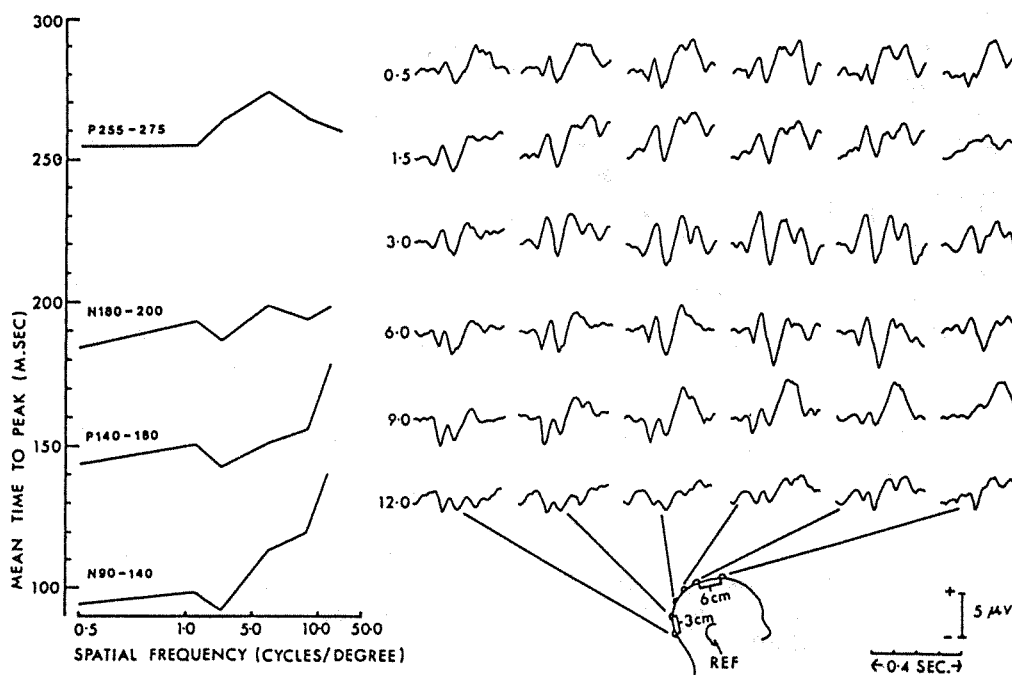


図-25: 左図は、N 90-140, P 140-180, N 180-200, P 255-275の頂潜時の空間周波数の増加に伴う変化。右図は、1人の被験者の正弦波格子縞の空間周波数の増大に伴う視覚誘発電位の頭蓋上分布。刺激は上半側視野に提示。コントラストは、 0.33 で、空間周波数は、 $0.5 \sim 12\text{ c/deg}$ である。説明は、本文。(Parker & Salzen, 1977a)

この Parker & Salzen (1977 a) によって見出されたパタン出現視覚誘発電位の初期陰性波 (N 90-140) と陽性波 (P 140-180) の頂潜時の空間周波数に伴う増大傾向は, Parker, Salzen & Lishman (1982 a, 1982 b) や Plant, Zimmern & Durden (1983) によって確認されている。

Plant et al. (1983) は, N1 (70-100 msec の陰性波) の頂潜時は, パタン出現・反転視覚誘発電位とともに, 空間周波数が 2 c/deg で最小となり, それ以降急激に増加すること, P1 (90-120 msec の陽性波) の頂潜時は, パタン反転視覚誘発電位の場合, N1 と同様の傾向を示すが, パタン出現視覚誘発電位においては, N1 と異なり, 4 c/deg までほとんど頂潜時に変化がなく, 6 c/deg 以降著しい延長を示すこと, を見出している (図-26)。また, P2 (200 msec 前後の陽性波) の頂潜時には, 空間周波数との間に一貫した傾向は見られないことを明らかにしている (図-26)。

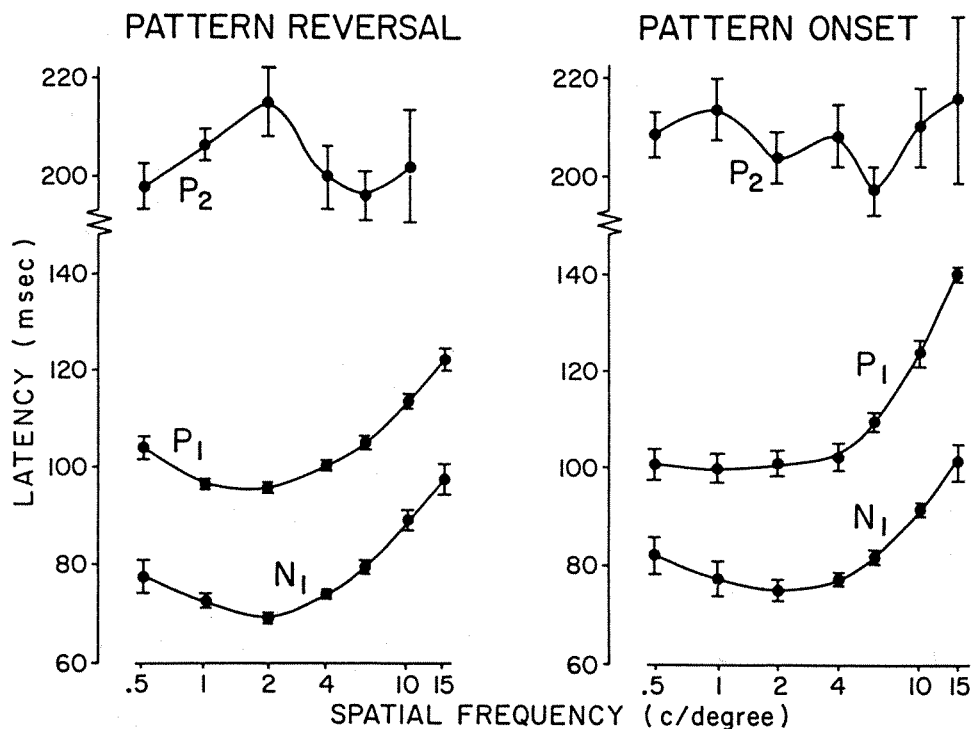


図-26 : 0.5~15 c/deg の空間周波数の正弦波格子縞パタンの出現・反転に伴う N1・P1・P2 の3成分の頂潜時の変化。パタン反転視覚誘発電位と N1・P1 の頂潜時は, 2 c/deg で最小となり, 以降増大する。パタン出現視覚誘発電位の場合, N1 は, 同様の傾向を示すが, P1 は, 4 c/deg 以降増加する。P2 には, 両者とも, 一貫した傾向を認められない。(Plant, Zimmern & Durden, 1983)

Russell, Kulikowski & Murray (1987) は, Parker et al. (1977, 1982 a) や Plant et al. (1983) が指摘するように, 空間周波数が増加するに伴って, パタン出現視覚誘発電位の N1 の頂潜時の増大が生じるが, その増大傾向は, Parker & Salzen (1977 a) や Parker et al. (1982 a) や Plant et al. (1983) と異なり, 空間周波数の増加とともに, 線形に増大することを明らかにしている (図-27)。

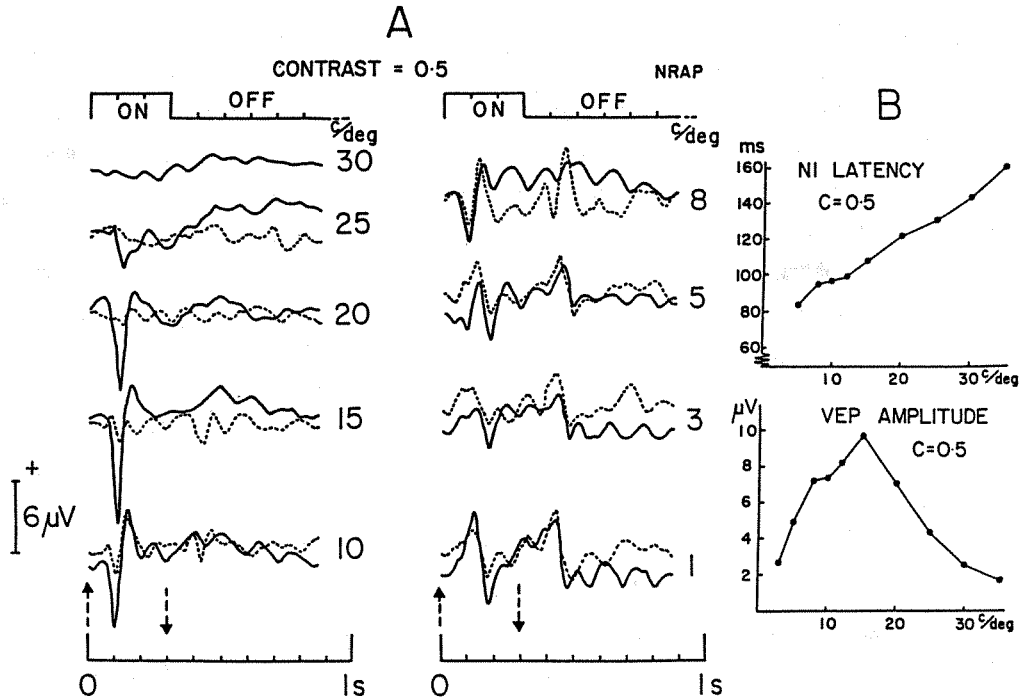


図-27: 正弦波格子縞の空間周波数の関数としてのN1の頂潜時とN1-P1振幅の変動。Aは, パタン出現視覚誘発電位(実線)とパタン反転視覚誘発電位(破線)の空間周波数の増大に伴う変化。Bは, 空間周波数の増大に伴う4人の被験者の平均N1頂潜時とN1-P1振幅の変化。(Russell, Kulikowski & Murray, 1987)

Kulikowski (1977) は, 空間周波数の増加に伴うパタン出現視覚誘発電位の頂潜時の延長は, 空間周波数の処理と直接に関係するのではなく, 空間周波数の増加に伴う主観的コントラストの低下(物理的コントラストは一定)に原因があるとして, コントラスト閾の5倍のコントラストで格子縞を50 msec 提示し, 空間周波数の増加に伴うパタン出現視覚誘発電位のN 70-120, P 100-150, P 200の頂潜時に有意な増大傾向は見られないという結果を提出している。

これに対して, Vassilev & Strausimirov (1979) は, Kulikowski (1977) と同じくコントラスト閾の5倍のコントラストで1-15 c/degの正弦波格子縞を200 msec 提示し, Kulikowski (1977) と異なって, 空間周波数の増加に伴ってパタン出現視覚誘発電位のP1成分(頂潜時; 約100 msec)が線形に増大するという結果を見出している。

これらのパタン視覚誘発電位に見られる空間周波数の増加に伴う頂潜時の増大傾向は, 空間周波数を変数とする反応時間の測定結果にも見出される(Breitmeier, 1975; Vassilev & Mitov,

1976; Lupp, Hauske & Wolf, 1976)。単純反応時間は、空間周波数の関数として増大するが、その勾配は、Breitmeyer (1975) においては 7 c/deg 以上で、Vassilev & Mitov (1976) においては $4 \sim 6 \text{ c/deg}$ 以上で、著しく大きくなる。さらに、この単純反応時間の増大は、主観的コントラストを等しくして測定した場合にも生じし (Breitmeyer, 1975)、コントラスト閾の $3 \sim 6$ 倍で提示した場合、倍率が上がるに従って、単純反応時間が短縮すると同時に、空間周波数の増加によって単純反応時間は線形に増大する (Lupp, Hauske & Wolf, 1976)。

それでは、空間周波数の増加に伴う反応時間の延長やパタン視覚誘発電位の頂潜時の増大をどのように説明するか。Breitmeyer (1975) や Lupp et al. (1976) や Vassilev & Mitov (1976) は、この空間周波数の増大に伴う反応時間の延長を、視覚経路の前皮質段階 (網膜-外側膝状体レベル) から初期皮質段階 (有線皮質レベル) における一過型チャンネル (transient channel, Y細胞系, I型) と持続型チャンネル (sustained channel, X細胞系, II型) の機能および伝導速度の相違 (Enroth-Cugell & Robson, 1966; Fukada, 1971; Kulikowski & Tolhurst, 1973) によって説明する。すなわち、単純反応時間の延長は、受容野が大きく、早い伝導速度を持ち、低空間周波数によく応答する一過型チャンネルから、比較的高い空間周波数に感度が高く、一過型チャンネルに比較して受容野が小さく、遅い伝導速度をもつ持続型のチャンネルへの変換の結果であると推論するのである。Vassilev & Mitov (1976) は、(持続型チャンネルが発動されるのは、空間周波数が $5 \sim 8 \text{ c/deg}$ からである) とする Kulikowski & Tolhurst (1973) の結論も、この推論の妥当性を支持しているとしている。

Parker & Salzen (1977a, 1982a) は、(反応時間の延長を説明するために採用された一過型チャンネルから持続型チャンネルへの変換が妥当なものであるとしたら、反応時間のデータに非連続が観測されなくてはならないし、空間周波数の増大に伴うパタン視覚誘発電位の頂潜時の増大曲線にも、非連続が生じなくてはならない。しかし、実際には、非連続は生じていない。) として、二つのチャンネル間の転換による説明を避けて、頂潜時の延長を、空間周波数の増加に伴う単一チャンネル (特に、一過型チャンネル) 内における受容野の大きさの減衰によって説明する。

Musselwhite & Jeffreys (1985) は、従来の実験的研究の不十分さを補うために、水平の正弦波格子縞および矩形波格子縞の出現と反転に伴うパタン視覚誘発電位の C1 成分と反応時間を直接比較する実験を行い、両者が空間周波数に類似の影響を受けるかどうかの検討を行っている。また、C1 成分の発生源を手がかりに、空間周波数の増加に伴う反応時間の増大と頂潜時の延長が視覚皮質のどの段階で生じるのかを推測し、一過型チャンネルと持続型チャンネルとによる説明の妥当性を検討している。

Musselwhite & Jeffreys (1985) は、単純反応時間は、物理的コントラストを一定にした場合も、一定の閾上コントラスト (閾の 4 倍) に設定した場合も、空間周波数 ($0.5 \sim 10 \text{ c/deg}$) の関数として著しく増大するという事実を見出している。これは、単純反応時間に関する従来の研究結果を支持するものである。しかし、空間周波数とパタン出現視覚誘発電位とパタン反転視覚誘発電位の C1 成分の頂潜時との間の関係については、従来の知見を統合する結果を明らかにしている。すなわち、Musselwhite & Jeffreys (1985) は、C1 成分の頂潜時は、一定の物理的コントラストの場合には、空間周波数が 4 c/deg 以降延長するが、単純反応時間ほど明確ではなく、一定の閾上コントラスト (閾の 4 倍と 8 倍) の場合には、全く延長は生じないという興味ある事実を見出している (図-28)。

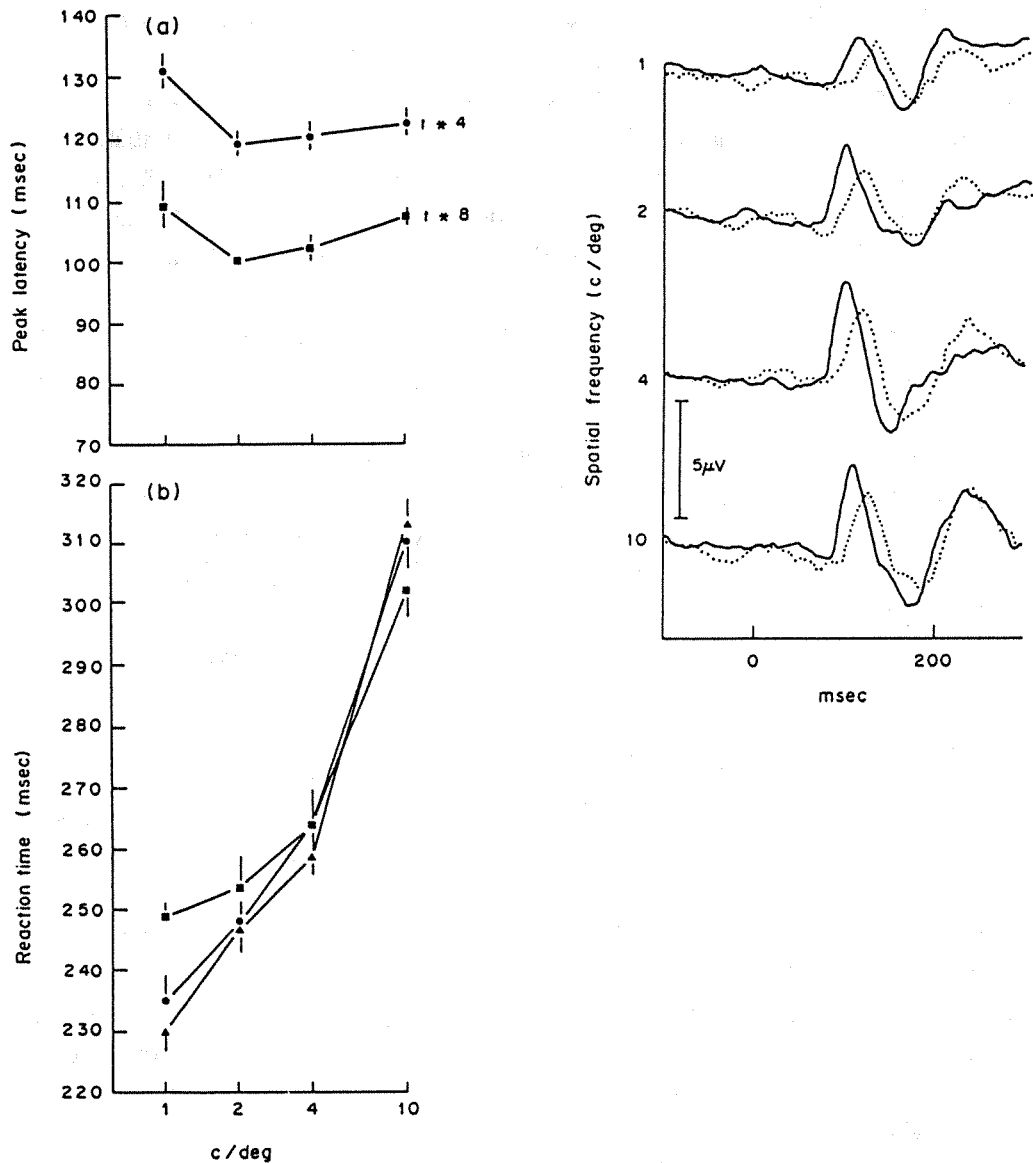


図-28：左図の (a) は、コントラスト閾の4倍 (●印) と8倍 (■印) の格子縞パタンの空間周波数の関数としてプロットされた C1 の平均頂潜時。被験者：M. J. M. (a) と同条件で測定された平均反応時間。被験者：M. J. M. (■), R. S. S. (●), N. L. (▲)。右図は (a) の実際の記録波形。点線がコントラスト閾の4倍、実線が8倍。刺激の持続時間：64 msec。C1 の振舞と反応時間との間に一致が見られない。(Musselwhite & Jeffreys, 1985)

このように、反応時間と C1 成分の反応傾向は、必ずしも一致しない。

Musselwhite & Jeffreys (1985) は、C1 成分の発生源が視覚皮質の17野にあるとすれば、単純反応時間に現れた空間周波数の増大に伴う大きな延長傾向は、網膜から有線皮質に至る一次的視覚路における神経反応によるものではないと結論する。すなわち、X 細胞と Y 細胞の関与を否定するのである。しかし、前節で述べたように、C1 成分の発生源について、Maier et al. (1987) は、17野ではなく、18野であることを示唆している。C1 成分の発生源が18野であるとする、Y 細胞は18野と神経連絡をもっている (Stone & Dreher, 1973) ことが知られているから、C1 成分は Y 細胞の活動を表していることになり、Musselwhite & Jeffreys (1985) の結論は、17野へ線維を送っている X 細胞 (Stone & Dreher, 1973; Hammond & MacKay, 1977) の関与もないことが実証されるまで保留せざるを得ないこととなる。すでに、Vassilev & Stomonyakov (1987) は、Musselwhite & Jeffreys (1985) とほとんど同じ条件で追実験を行い、C1 成分の頂潜時が、コントラスト閾の4倍と6倍のコントラスト条件でも、空間周波数の関数として増大することを見出し、Musselwhite & Jeffreys (1985) の結論を事実の面から否定している。

Musselwhite & Jeffreys (1985) の結論が支持されるには、当面、Maier et al. (1987) が17野と18野の2領域に発生源があるとした C2 成分と空間周波数との間の関係の検討が必要であろう。また、反応時間の測定においては、単純反応時間ではなく、空間周波数間の弁別を求める弁別反応時間の測定が必要のように思われる。

次に、空間周波数とパタン視覚誘発電位の振幅との間には、どのような関係があるだろうか。矩形波格子縞や正弦波格子縞を用いて、空間周波数とパタン視覚誘発電位の振幅との関係を正面から取り上げた研究は少ない。しかし、上述した頂潜時の研究に見られるパタン視覚誘発電位は、振幅と空間周波数との間に逆 U 字型の関係があることを明瞭に示している。

Plant, Zimmern & Durden (1983) は、空間周波数が $0.25 \sim 15 \text{ c/deg}$ の正弦波格子縞を on-off 型および交替型で提示し、空間周波数のパタン出現視覚誘発電位とパタン反転視覚誘発電位の振幅と頂潜時に与える影響を分析し、振幅との関係について興味ある結果を提出している。コントラストは55%で、輝度は 200 cd/m^2 である。刺激視野は 10° 、時間周波数は 1 Hz である。パタン出現視覚誘発電位とパタン反転視覚誘発電位の形態 (morphology) は、かなり異なっているが、Plant et al. (1983) は、N1 (70–100 msec の陰性波)、P1 (90–120 msec の陽性波)、P2 (200 msec 前後の陽性波) の3成分を分析の対象としている。空間周波数と頂潜時との関係については、上述したのでここでは触れない。

3成分の振幅と空間周波数との関係は、パタン出現視覚誘発電位とパタン反転視覚誘発電位との間で、際立った相違を示す (図-29)。N1 振幅 (N1 に先んじて出現する陽性波の頂から N1 の頂まで) は、パタン反転視覚誘発電位では、 $4 \sim 6 \text{ c/deg}$ で最大に達するのに対して、パタン出現視覚誘発電位では、 2 c/deg まで振幅の増加はなく、 4 c/deg から、著しい増大を示し、 10 c/deg で最大振幅に達する。P1 振幅 (N1 の頂から P1 の頂まで、N1 – P1 で表す) も、N1 振幅と同じ傾向を示す。P2 振幅 (N2 の頂から P2 の頂まで、N2 – P2 で表す) は、パタン反転視覚誘発電位では、空間選択性を示さず、パタン出現視覚誘発電位では、 2 c/deg で、最大振幅となる。明らかに、パタン反転視覚誘発電位の N1・P1 振幅は、低空間周波数に空間選択性を示し、パタン出現視覚誘発電位の N1・P1 振幅は、高空間周波数に空間選択性を示すのである。

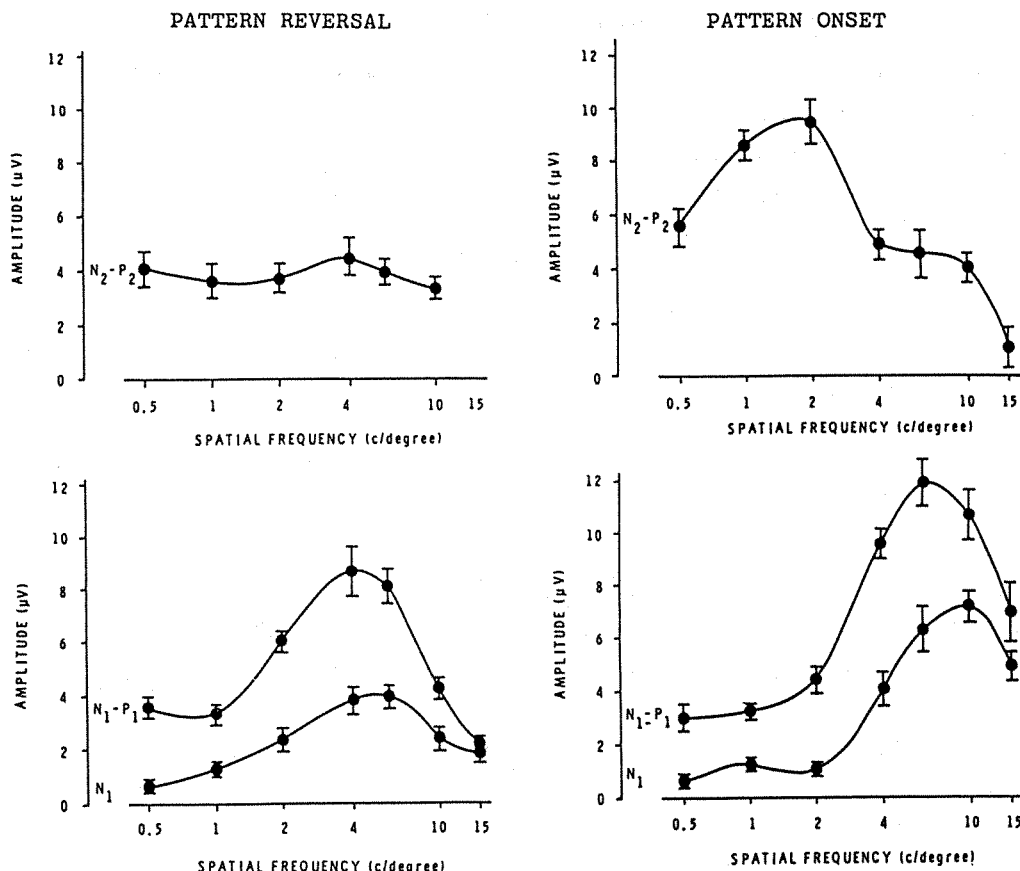


図-29: N1振幅 (N1に先じる陽性波の頂からN1の頂まで, N1), P1振幅 (N1の頂からP1の頂まで, N1-P1), およびP2振幅 (N2の頂からP2の頂まで, N2-P2)の空間周波数の増加に伴う変化。パタン反転視覚誘発電位とパタン出現視覚誘発電位ともに, N1振幅とP1振幅の場合は, パタン反転とパタン出現に, 空間選択性を示すが, P2振幅の場合は, パタン出現視覚誘発電位に対してのみ空間選択性を示す。
(Plant, Zimmern & Durden, 1983)

Plant et al. (1983) は, パタン反転視覚誘発電位とパタン出現視覚誘発電位との間に生じた $N1 \cdot P1$ の最大振幅値の差異を, Kulikowski (1977) が, 実験結果の巧みな処理によって見出した, 3 c/deg 以上, 10 c/deg 以下では, パタン反転視覚誘発電位の主要な構成因は, 運動電位であり, パタン出現視覚誘発電位においては, パタン関連電位が支配的であるという事実に依拠して, パタン反転視覚誘発電位においては, 一過型チャネル (Y細胞系) が関与し, パタン出現視覚誘発電位においては, 持続型チャネル (X細胞系) が関係した結果である, と推定している。

Parker & Salzen (1977b) は, 正弦波格子縞へのパタン出現視覚誘発電位の振幅に与える網膜偏心度 (retinal eccentricity) の影響を, 直径が 2° と 6° の刺激視野および $2^\circ \sim 6^\circ$ の環形の刺激視野の3条件で分析している。 $N2-P2$ 振幅は, 2° の刺激視野では 6 c/deg で, 6° のそれでは 3 c/deg で, $2^\circ \sim 6^\circ$ の環形の刺激視野では 1 c/deg で最大振幅となる。この結果に基づいて, Parker & Salzen (1977b) は, $N2 \cdot P2$ 複合体は, 持続型チャネル (X細胞系) の活

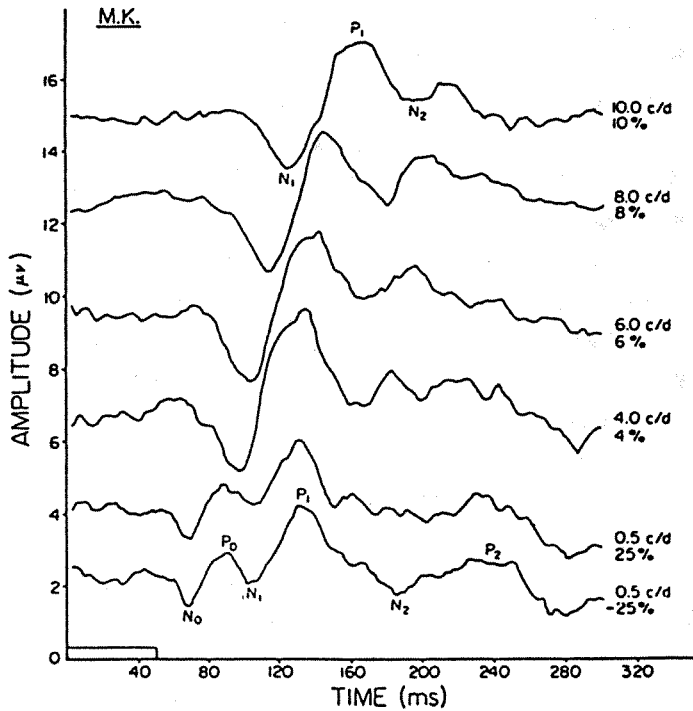
動を反映し、パタン知覚と関係する電位であると結論している。

Russell, Kulikowski & Murray (1987) は、正弦波格子縞を on-off 型で提示し、パタン出現視覚誘発電位の N1 頂潜時および N1 - P1 振幅と空間周波数との関係を探究している。コントラストが 0.5 で、刺激野の大きさが 3.3° の場合、N1 頂潜時は、先に述べたように、空間周波数の関数として線形に増大する。N1 - P1 振幅と空間周波数との間には、上述した諸研究と同じく、逆 U 字型の関係があり、最大振幅をもたらす空間周波数は 15 c/deg で、反応の限界は 30 c/deg である (図-27)。また、パタン消失視覚誘発電位においては、 8 c/deg 以下の空間周波数で P1 が生じ、正弦波格子縞の交替型提示によるパタン反転視覚誘発電位においては、 8 c/deg で最大振幅の P1 が生起し、P1 は 15 c/deg でほとんど消失する (図-27)。N1 は、高空間周波数 (12 c/deg 以上) の中心視刺激 (1.3° に設定) に著しく感度が高い。Russell et al. (1987) は、上記の諸結果に加えて、視覚皮質の V1 野の神経細胞が、高空間周波数によく反応し同調することから、N1 は V1 野の神経細胞の活動を示すものであろう、と推定している。

ところで、上述してきた諸研究は、空間周波数の増大あるいは減少に伴うパタン視覚誘発電位の同一成分の潜時や振幅の変化を取り扱い、それらの変化を、視覚系における一過型チャンネル (Y 細胞系) や持続型チャンネル (X 細胞系) の機能や伝導速度の相違から説明してきた。しかし、前述したように、一過型チャンネル (Y 細胞系) や持続型チャンネル (X 細胞系) が、視覚皮質の異なった領域と線維連絡をもっている (Stone & Dreher, 1973; Hammond & MacKay, 1977) とすると、空間周波数のある時点で異なった電位成分が生じる可能性を十分に推測し得る。この推測に有利な結果を得ているのは、Jones & Keck (1978) である。Jones & Keck (1978) は、空間周波数が 3 c/deg 以下になると、新たな電位成分が誘発されることを見出している (図-30)。空間周波数が 4 c/deg 以上では、N1・P1 が主要な成分であるのに対して、 3 c/deg 以下になると、N1・P1 より潜時が短い N0・P0 成分が出現する。N1・P1 は、コントラストに依存して、潜時や振幅が変化するのに対して、N0・P0 は、コントラストに感度が低く、コントラストが 5% で潜時・振幅ともに飽和に達する。この事実、N0・P0 が、N1・P1 と異なった成分であることを示している。N1 の頂潜時と空間周波数との間には、 4 c/deg を最小潜時とする U 字型の関数関係があり、N0 の頂潜時は、空間周波数が 4 c/deg 間で増加するに伴い線形に延長する。Jones & Keck (1978) は、これらの結果に依拠して、N0・P0 は、Y 細胞系 (一過型チャンネル) の活動を反映し、N1・P1 は、X 細胞系 (持続型チャンネル) の活動を反映していると考えている。

ところで、Maffei & Fiorentini (1973) は、ネコを被験体として、網膜の神経節細胞-外側膝状体の細胞-視覚皮質の単純細胞・複雑細胞と皮質中枢へ上行するに伴い、細胞の空間周波数帯域は相当に狭くなり、有線皮質 (striate cortex) の単純細胞と複雑細胞では、複雑細胞の方が空間周波数帯域が広いことを明らかにしている。また、視覚皮質には、種々の狭帯域の空間周波数に同調する単純細胞や複雑細胞が多数存在することを見出している。人の場合も、ネコの視覚系と同様の傾向を示すとしたら、頭蓋上から誘導したパタン視覚誘発電位の空間周波数応答特性は、視覚皮質における単純・複雑両細胞の空間周波数応答特性の平均値を示していることと見られるから、空間周波数とパタン視覚誘発電位の振幅との間で見られる逆 U 字型の関数関係は、空間周波数の関数としての精神物理学的コントラスト感度曲線と整合することが期待される。De Valois, Morgan & Snodderly (1974) は、空間周波数とコントラスト感度との間に、 $4 \sim 5 \text{ c/deg}$

deg を最高感度とする逆 U 字型の関数関係と示すことを明らかにしている。確かに、パタン視覚誘発電位の振幅の振舞とコントラスト感度曲線は、その傾向において一致するのである。



図一30：50 msec の正弦波格子縞の出現に伴う視覚誘発電位。誘発電位の末尾に書かれている数字が与えられた刺激の空間周波数とコントラストを表している。0.5 c/deg の空間周波数の視覚誘発電位に、新たな成分 (N0, P0) が現れている。詳しくは、本文。
(Jones & Keck, 1978)

6 節：コントラストとパタン視覚誘発電位

パタン視覚誘発電位がコントラスト（輝度コントラスト）の影響を大きく受けることは、多くの研究の完全に一致しているところである。一般に、パタン視覚誘発電位の潜時は、コントラストの増大に伴い、指数関数的に減少し、その振幅は、対数関数的に増大する。

ここでは、コントラストとパタン視覚誘発電位との関係を探求した代表的な研究として、視覚誘発電位によるコントラスト閾の推定に見事に成功した Campbell & Maffei (1970) の研究、パタン出現視覚誘発電位の出現に静止コントラスト (standing or steady contrast) が重要であることを巧妙な実験によって実証した Spekreijse, Van der Tweel & Zuidema (1973) の研究、パタン出現視覚誘発電位の頂潜時は、刺激の持続時間の影響をほとんど受けず、コントラストのみによって決まり、その振幅は、50 msec 以下の持続時間では、コントラストと持続時間の積の対数関数となっていることを明らかにした Musselwhite & Jeffreys (1982) の研究を見ていくことにしよう。

なお、視覚皮質におけるコントラストの処理をパタン出現視覚誘発電位の C1 成分が反映していることを見出した Jeffreys (1977) の研究については、輪郭とパタン視覚誘発電位のところで述べることにする。

Campbell & Maffei (1970) は、3.5, 9, 18 c/deg の 3 種の空間周波数の正弦波格子縞を、交替型 (8 Hz で位相を 180° 逆転させる) でオシロスコープ上に提示し、この 3 種の正弦波格子縞のコントラストの増大に伴うパタン反転視覚誘発電位の振幅を測定し、同じコントラスト条件で測定した精神物理学的コントラスト閾との比較を行っている。パタン反転視覚誘発電位は、後頭隆起点 (inion) とそれから側方へ 2.5 cm の部位の双極導出によって記録している。

図-31 は、正弦波格子縞に対するパタン反転視覚誘発電位の振幅が、コントラストの対数値の関数として線形に増大し、振幅の回帰直線の傾きは、空間周波数に影響されないことを示している。図-31 で最も興味あることは、各コントラストに対する振幅のデータから得られた回帰直線によって外挿された 0 V (zero voltage) 振幅を生じさせるコントラスト (視覚誘発電位上のコントラスト閾) が、精神物理学的測定法によって見出されたコントラスト閾と見事に一致することである。Campbell & Kulikowski (1972) は、この外挿された 0 V (zero voltage) 振幅のコントラスト閾の厳密な精神物理学的測定を行い、それが 50% のコントラスト閾であることを明らかにしている。さらに、Campbell & Maffei (1970) は、視覚誘発電位上のコントラスト閾と精神物理学的 (主観的) コントラスト閾との一致を、広い範囲の空間周波数に対して得ている。

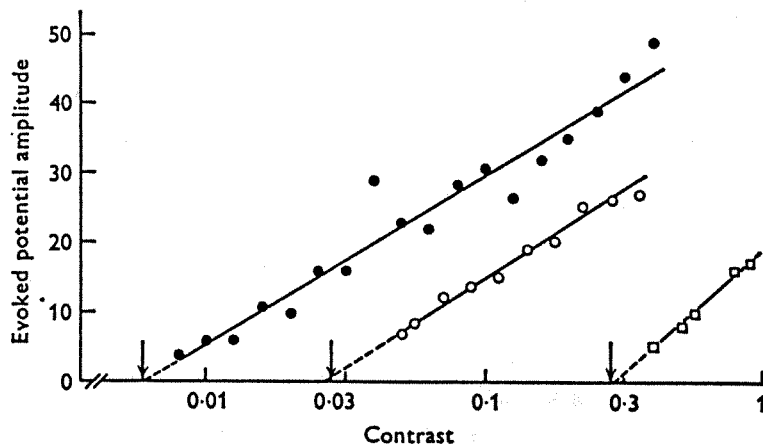


図-31：3種の正弦波格子縞のコントラストの増大に伴う視覚誘発電位。

●印は、3.5 c/deg, ○印は、9 c/deg, □印は、18 c/deg である。矢印は、精神物理学的測定によるコントラスト閾。視覚誘発電位の振幅のデータから回帰直線を求めて、振幅が 0 V になるコントラストを外挿すると、精神物理学的コントラスト閾と見事に一致する。(Campbell & Maffei, 1970)

この Campbell & Maffei (1970) の研究は、主観的事象を誘発電位という電気生理学的な事象から推論することが可能であることを示した、もっとも成功した研究例の一つである。しかし、Regan & Spekreijse (1986) も指摘するように、主観的なフリッカー閾と視覚誘発電位との間の関係のように、精神物理学的測定結果と視覚誘発電位の振舞との間に、全く対応がみられない例も少なくない。両者をつなぐには、なお多くの実験条件の吟味が必要であると思われる。

Spekreijse, Van der Tweel & Zuidema (1973) は、パタン出現視覚誘発電位出現の生理的基準 (physiological baseline) を決めるのは、パタンのコントラストが変化する際の静止コントラストの水準であることを巧みな実験によって実証している。

図-32は、最初のコントラスト水準 (initial contrast level) を 0% に設定し、0% からチェッカーボードパタンのコントラストを 20% 増大させた場合と、最初のコントラスト水準を 10% に設定し、10% からチェッカーボードパタンのコントラストを 20% 増大させた場合のパタン出現視覚誘発電位とパタン消失視覚誘発電位の振舞を示している。

チェッカーボードパタンのコントラストの増加は、両者とも、同じ 20% であるが、最初のコントラスト水準が 0% の場合は、C1・C2・C3 成分から構成される 3 相性の高振幅のパタン出現視覚誘発電位が生起するのに対して、最初のコントラスト水準が 10% の場合、パタン出現視覚誘発電位は、著しく減衰して出現する。しかし、パタン消失視覚誘発電位の場合には、最初のコントラストの影響を全く受けず、両者とも同様に、パタン消失視覚誘発電位に特徴的な高振幅の陽性成分が出現する。

このパタン出現視覚誘発電位に見られる現象を、いかに説明したらよいか。

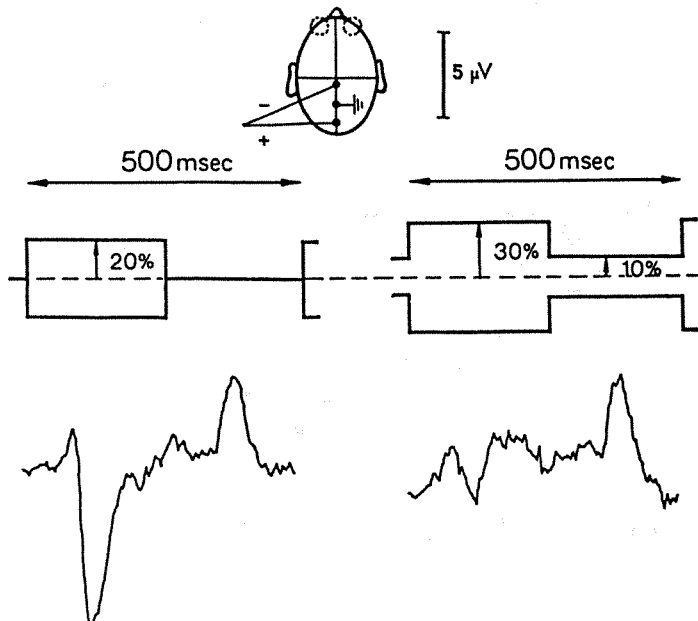


図-32: 20%のコントラストのチェッカーボードパタンの出現と消失、および最初のコントラスト水準を10%に設定し、その水準から30%へチェッカーボードパタンのコントラストを増大させた場合のパタン出現・消失視覚誘発電位。コントラストの増大は、20%と同じであるにもかかわらず、パタン出現視覚誘発電位は、最初のコントラスト水準を10%にした場合に、0%と比較して著しく減衰するのに対して、パタン消失視覚誘発電位には、最初のコントラスト水準は全く影響しない。(Spekreijse, van der Tweel & Zuidema, 1973)

図-33は、最初のコントラスト水準が0%のときのチェッカーボードパタンのコントラストの増大に伴うパタン出現視覚誘発電位の振幅の増加曲線を示している。コントラストの増大に伴って、振幅は対数関数的に増加し、コントラストが約25%で、振幅は飽和する。最初のコントラスト水準を5%にした場合、もちろん、0%に比較して、振幅はずっと小さい。しかし、コントラストが5%で生じる振幅の水準に基準を移して、データをプロットすると、最初のコントラストが0%の場合の振幅の増加曲線に一致する。最初のコントラスト水準が10%の場合も全く同様である。すなわち、パタン出現視覚誘発電位の振幅の減少は、確かに、最初のコントラスト（静止コントラスト）への順応の結果であるが、その順応は極めて機械的で、最初のコントラスト水準の程度が、パタン出現視覚誘発電位出現の生理的ゼロ水準をセットするのである（Spekreijse et al., 1973）。

パタン出現視覚誘発電位は、コントラストの相対値に依存し、パタン消失視覚誘発電位は、コントラストの絶対値によって決定されるのである。

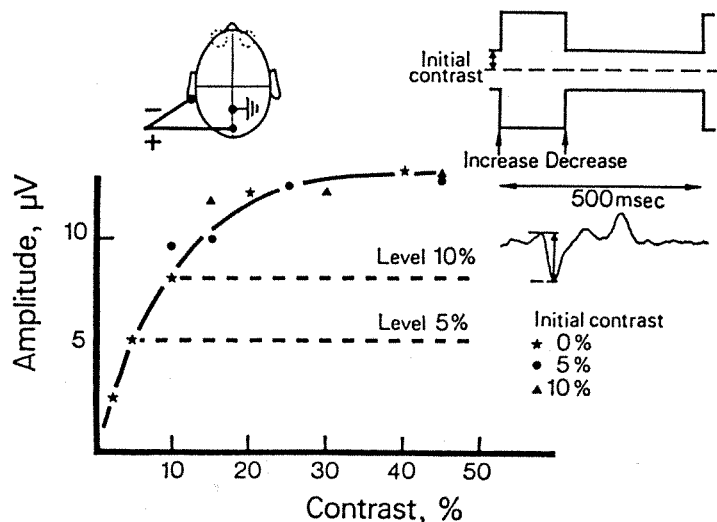


図-33：最初のコントラスト水準が、0、5、10%に設定した場合のコントラストの関数としてのパタン出現視覚誘発電位のC1-C2振幅。

最初のコントラスト水準が5%と10%の場合、基準を5%と10%に移して、データがプロットされている。3水準とも、C1-C2振幅は、ぴったりと一致する。（Spekreijse, van der Tweel & Zuidema, 1973）

Musselwhite & Jeffreys (1982) は、パタン出現視覚誘発電位のC1・C2成分の頂潜時と振幅が、Blochの法則（3章参照）における光の強さ（輝度）をコントラストにした場合においても、Blochの法則に従うかどうかの検討を行っている。

図-34は、パタンのコントラストおよび持続時間を変数とした場合のC1・C2の振舞である。C1の振幅は、コントラストおよび持続時間の増加に伴って増大するが、C1の頂潜時は、コントラストにのみ影響を受けて、その増大とともに減少する。C2の振幅も、C1と同様に、持続時間の関数として増大するが、頂潜時には、持続時間の影響は全く生じない。

諸富（1987d）は、同様の結果を、C2振幅において得ている（図-13参照）。

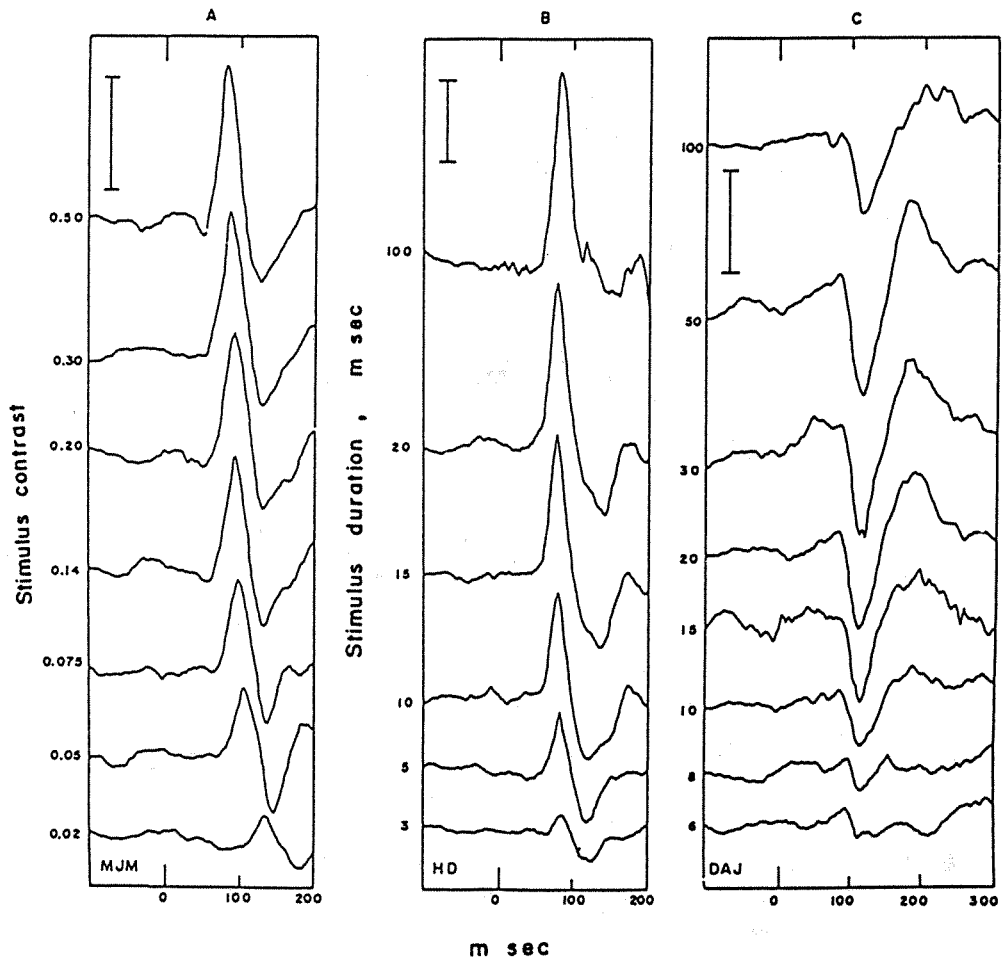


図-34：パタンのコントラストおよび持続時間を変数とした場合のパタン出現視覚誘発電位の C1・C2 成分の振舞。C1 振幅は、持続時間およびコントラストの増加に伴い、増大するが、頂潜時には、コントラストのみが影響する。C2 成分の場合も、持続時間の関数として、振幅は増大するが、頂潜時には、持続時間は全く影響しない。(Musselwhite & Jeffreys, 1982)

図-35は、コントラストが0.30, 0.15, 0.075の場合の、コントラストと持続時間の積の対数としての C1・C2 振幅の振舞を表している。いずれの輝度水準でも、C1・C2 振幅は、持続時間が50 msec までは、コントラストと持続時間の積の対数として線形に増大するが、70 msec あるいはそれ以上になると、この関係は成立しない。Bloch の法則が成立する臨界時間は、パタン出現視覚誘発電位の振幅においては、50 msec であることを示している。

このように、パタン出現視覚誘発電位の振幅は、輝度をコントラスト等価とした場合においても、Bloch の法則に従うが、頂潜時は、Bloch の法則に従わないことを、明確に示している。

パタン出現視覚誘発電位の C1・C2 振幅において、Bloch の法則が成立する50 msec という臨界時間は、ネコにおける網膜や外側膝状体における神経細胞の発射 (discharge) が刺激の持続時間とコントラストの積として一定である時間に一致する (Baker et al., 1969; Levick & Zacks,

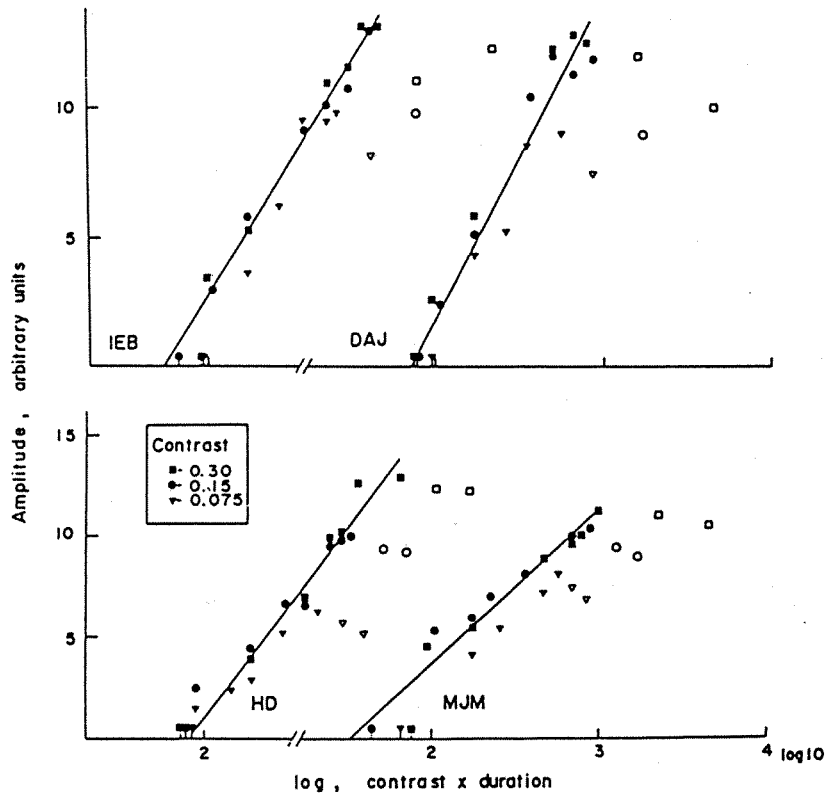


図-35：パタンのコントラストと持続時間の積（コントラスト×持続時間）の関数としての C1・C2 振幅。コントラストは、0.3 (■), 0.15 (●), 0.075 (▼) である。持続時間が、50 msec までは、中が埋められたシンボルが、70 msec あるいはそれ以上の場合、中が埋められていないシンボルが用いられている。C1・C2 振幅は、50 msec までは、コントラストと持続時間の積の対数として線形に増大するが、70 msec 以上には、この関係は見られない。(Musselwhite & Jeffreys, 1982)

1970)。しかし、この臨界時間は、人の反応時間を指標とした場合の結果とは時間的な齟齬が大きく、両者には、50 msec、あるいは、それ以上の差が認められる (Harwerth & Levi, 1978)。

7 節：チェックの大きさとパタン視覚誘発電位

チェックの大きさとパタン視覚誘発電位との関係に関する研究は、歴史的には、視覚皮質における単純細胞や複雑細胞などの単一神経細胞レベルについての研究結果を受けて、パタン視覚誘発電位が、刺激パタンを構成する輪郭の全体の長さや密度を反映しているという仮説にもとづいている。しかし、最近では、視覚世界を大局的に記述し得る可能性を持つ空間周波数との関係で研究が進められている。

チェックの大きさとパタン視覚誘発電位との間の組織的な研究は、Harter & White (1968, 1970) と Harter (1970) によって、チェッカーボードパタン閃光刺激を用いて行われている。

Harter & White (1968, 1970) は、チェックの大きさとパタン閃光出現視覚誘発電位の振幅との間には、15~30' の視角度を最高振幅とする、逆 U 字型の関数関係が成立することを、まず明らかにしている。この最大振幅をもたらす視角度は、それ以降の多くの研究者の結果と凡そのところ一致している。

Harter (1970) は、パタン出現視覚誘発電位に与えるチェックの大きさの効果を、網膜刺激の偏心率の関数として研究している。この研究において、Harter (1970) は、パタン閃光出現視覚誘発電位に最高振幅を誘発するチェックの大きさは、パタン閃光出現視覚誘発電位を構成する成分によって異なることを明かにしている。偏心率が 0~7.5 の条件の場合、頂潜時が 95~110 msec の陰性成分は、チェックの大きさが 30' で、頂潜時が 170~220 msec の陽性成分は、チェックの大きさが 7.5~15' で最高振幅となる。さらに興味あることは、網膜の偏心率によって、両成分に最高振幅をもたらすチェックの大きさが異なるという事実である。すなわち、網膜の中心（偏心率：0~1.5°）を刺激した場合は、比較的小さなチェック（7.5~30'）で、近中心窩視に近い条件（偏心率：4.5~7.5°）では、30~60' というより大きなチェックで、最高振幅となる（図-36）。さらに、網膜の周辺部（偏心率：12.5~27.5°）になると、振幅にチェックの効果は現れない（図-36）。この結果を、Harter (1970) は、網膜の中心部と周辺部における受容野の大きさの相違（Wiesel & Hubel, 1966）から説明を行っている。しかし、受容野が小さく高空間周波数に感度の高い X 細胞は、網膜の中心部に多く分布し、低空間周波数によく反応する Y 細胞は、網膜の周辺部に多く存在することを考えると、上述の結果は、視覚系における X 細胞系と Y 細胞系の相互作用による説明の方がより説得的であると思われる。

Harter (1970) の見出した結果は、パタン知覚の研究者にとって刺激的な示唆を与えるものである。しかし、Harter (1970) の研究で問題となるのは、全体的に大きな輝度変化をもたらすパタン閃光刺激を、刺激に用いていることである。すなわち、上述の諸傾向を、パタン処理に特殊な反応の結果として、単純に処理しえないということである。

Spekreijse, Van der Tweel & Zuidema (1973) は、順応野と刺激野の平均輝度を一定にして、全体的輝度変化による電位成分の混入を小さくするという刺激提示条件を設定し、チェックの大きさと視覚誘発電位との関係を明らかにしている。Spekreijse et al. (1973) は、刺激野の中心に凝視点を置いて、チェックの大きさが 5' から 80' までのチェッカーボードパタンを、3.80% と 15% の 2 コントラスト条件で提示し、それらのチェッカーボードパタンの出現と消失に伴う電位を測定している。

Jeffreys 達の結果と同じく、パタン出現視覚誘発電位は、極性が交替する C1 (65~80 msec)・C2 (90~110 msec)・C3 (約 160 msec) の 3 峰 (three peaks) から構成されるのに対して、パタン消失視覚誘発電位では 1 峰 (one peak) しか生じないという、パタン出現視覚誘発電位

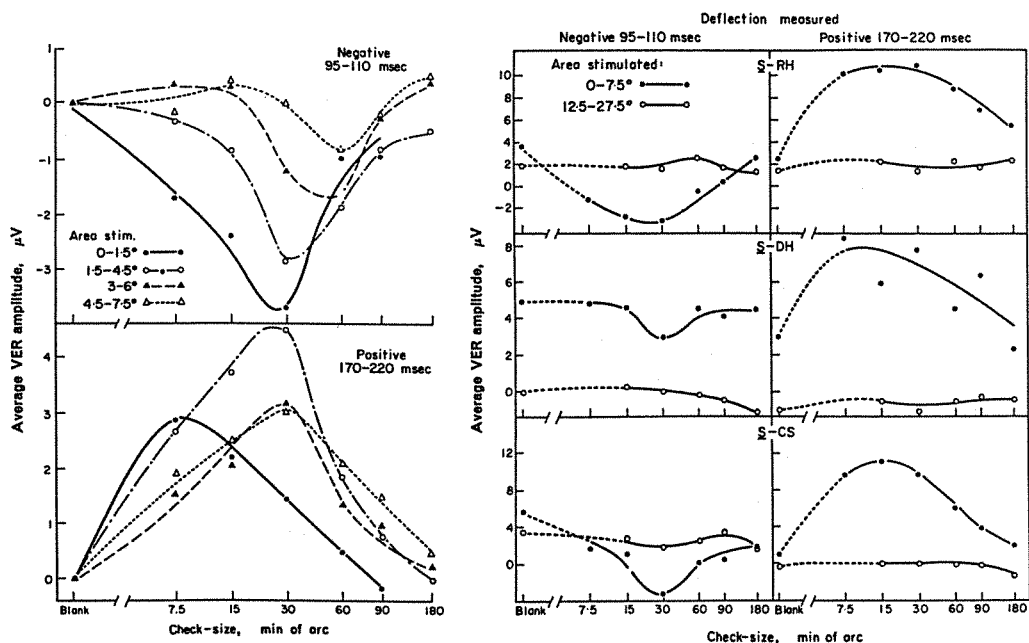


図-36：左図は、パタン閃光出現視覚誘発電位の95-110 msecの陰性成分と170-220 msecの陽性成分の振幅に与えるチェックの大きさおよび網膜偏心率の影響を表したものである。成分によって、チェックの大きさおよび網膜偏心率の影響の仕方は、異なっている。詳しくは、本文。右図は、刺激される網膜の領域によってチェックの大きさの効果が異なり、近中心窩視（0-7.5°）では、チェックの大きさに感度を示すが、網膜の周辺部（12.5-27.5°）では、チェックの効果が全く生じないことを示している。（Harter, 1970）

とパタン消失視覚誘発電位とを明確に区別する結果を明らかにしている（図-37）。

パタン出現視覚誘発電位のC2成分の振幅は、チェックの大きさととの間に逆U字型の関数関係が見出され、最高振幅となるチェックの大きさは、コントラストにより異なり、3.80%のコントラストでは、20'の視角度で、15%のコントラストでは15'である。また、パタン消失視覚誘発電位は、パタン出現視覚誘発電位に比較して、より小さいチェックの影響を受ける（図-37）。このパタン消失視覚誘発電位の結果は、パタン消失視覚誘発電位がパタン出現視覚誘発電位よりも一過性の強い電位であることを考えるとき、説明の難しい現象である。実験条件の厳密な吟味による実験的再検討が必要と思われる。

チェックの大きさとC1・C2成分との関係は、諸富（1986b, 1987a）によって、さらに徹底して研究されている。

諸富（1986b, 1987a）は、上・下・左・右半側視野にチェックの大きさが7'～2°16'のチェッカーボードパタンを提示し、各半側視野におけるチェックの大きさとC1・C2成分の頂潜時と振幅との間の関係を求めている。順応野と刺激野の平均輝度は一定で、コントラストは約76%である。

C1成分は、下半側視野刺激において、チェックの大きさが、17-34'を最大振幅とする逆U字型の関数関係を示すが、上半側視野刺激においては、その傾向を示さない（図-38）。C2成

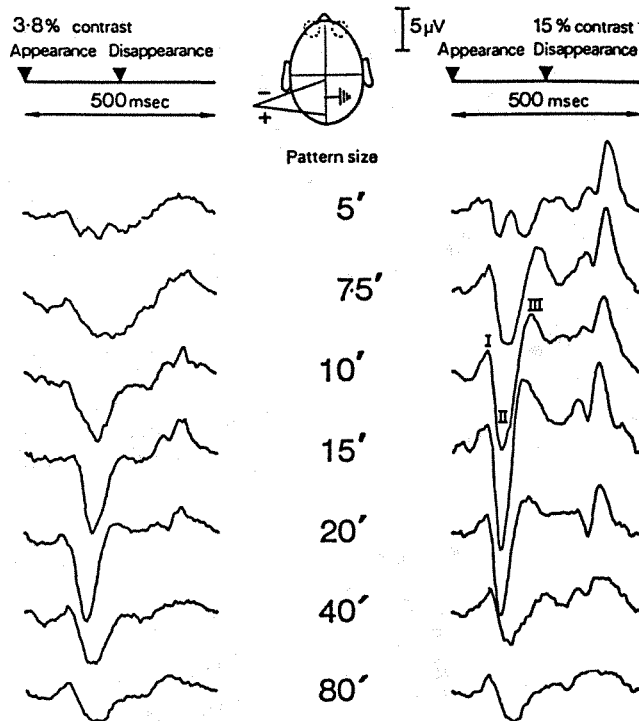


図-37：異なったコントラスト条件で提示されるチェッカーボードパタンのチェックの大きさのパタン出現視覚誘発電位に与える影響。

チェッカーボードパタンを2コントラスト条件(3.8%と15%)で提示。チェッカーボードパタンの出現に対してはC1・C2・C3の3峰が生起するが、消失に対しては1峰しか生じない。C2が最大振幅となるチェックの大きさは、コントラストによって異なり、3.8%のコントラストでは、20'、15%では15'である。(Spekreijse, Van der Tweel & Zuidema, 1973)

分の場合は、上・下半側視野刺激ともに、34' (被験者によっては、17') を最大振幅とする、非常に明瞭な逆U字型の関数関係が生起する(図-38)。左・右半側視野刺激条件においては、右半側視野刺激において、左後頭から誘発されるP115 (C1成分) が、34' を最大振幅とする逆U字型の応答を示すが、N165とP230の両振幅に、この傾向は生じない。N165とP230の振幅の場合、視角度が34' でプラトーに達し、それ以降、定常状態を維持する。

C1・C2成分が、共に逆U字型の空間周波数同調曲線を表すのは、下半側視野刺激のみである。これは、視空間の分節密度が下視野に高いことと関係するのかもしれない。C2振幅についての結果は、上述のSpekreijse et al. (1973) の結果を支持する。

上・下半側視野刺激におけるC1・C2成分の頂潜時は、7' から17' あるいは34' にかけて有意に短縮し、それ以降、やや延長傾向を示す(図-39)。17' と34' という視角度は、空間周波数に換算すると、1.76 c/deg と0.88 c/deg であり、C1・C2成分の頂潜時に見られる傾向は、前節で述べた正弦波格子縞によって見出された空間周波数と頂潜時との間の関係と整合する。

Sokol, Jones & Nadler (1983) は、0.94・3.75・7.5 Hz で反転するチェッカーボードパタンへの網膜電図(ERG)と視覚誘発電位を同時に記録し、両者に与えるチェックの大きさの影響を

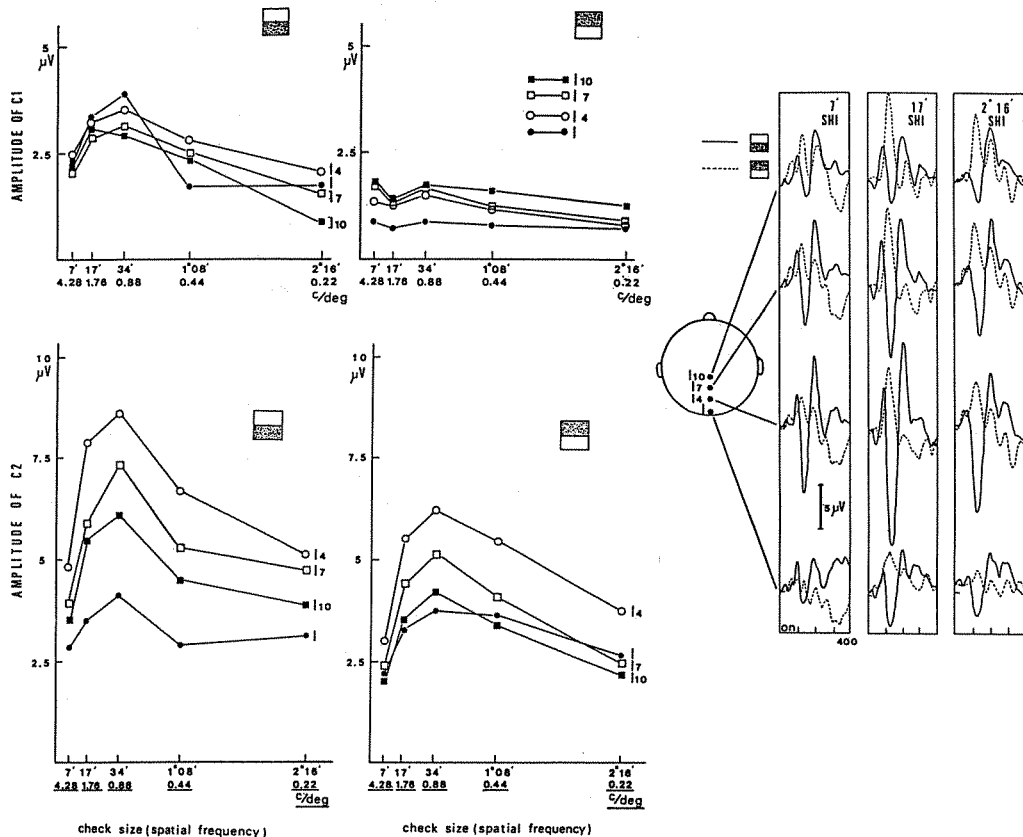
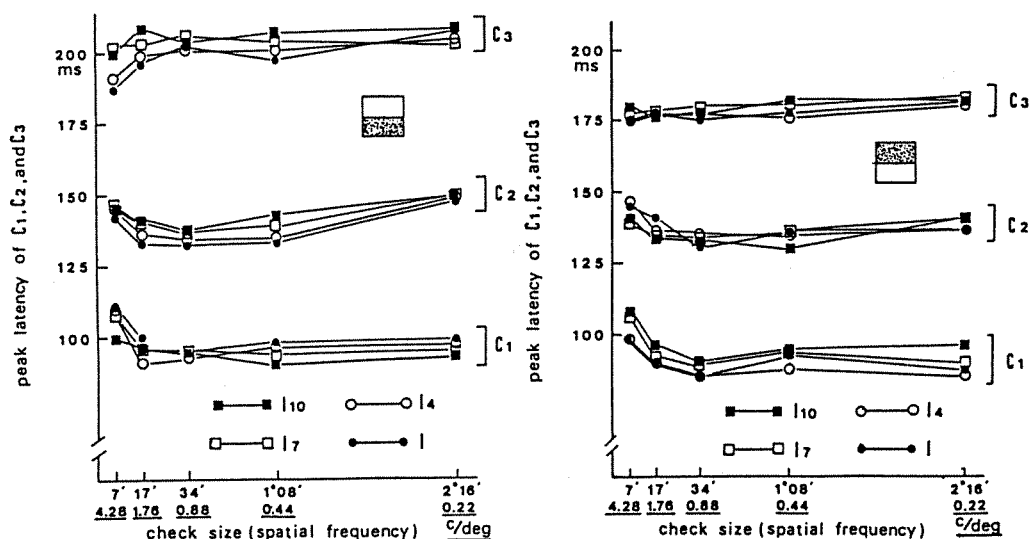


図-38：上・下半側視野刺激によって導出されたボタン出現視覚誘発電位のC1・C2振幅（被験者11人の平均）に与えるチェックの大きさの影響。右図は、上・下半側視野刺激によって、正中線上の4電極から導出されたボタン出現視覚誘発電位。チェックの大きさとC1・C2振幅との間に逆U字型の関係があることを波形から容易に読み取ることができる。左図の上段は、上・下半側視野刺激によって誘導されたC1振幅に与えるチェックの大きさの効果。下段は、同じく、C2振幅に与えるチェックの大きさの影響。

I：inion（後頭隆起点）。I4：正中線に沿ってinion上4 cmの部位。I7：正中線に沿ってinion上7 cmの部位。I10：正中線に沿ってinion上10 cmの部位。上・下半側視野刺激とともに、チェックの大きさとC2振幅との間に、34'を最高振幅とする、逆U字型の関数関係を示す。（諸冨，1987 a）



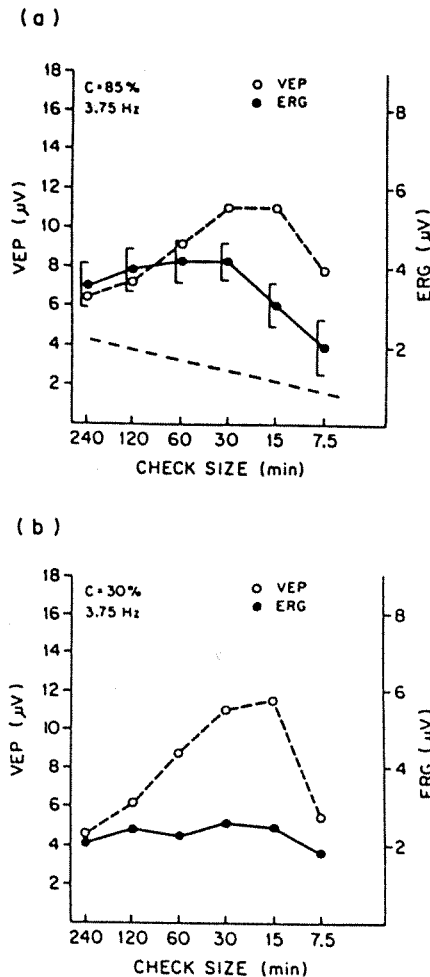
図一三九：C1・C2・C3の頂潜時に与えるチェックの大きさの影響。

左図は、下半側視野刺激の場合。右図は、上半側視野刺激の場合。

I：inion。I4：正中線に沿ってinion上4cmの部位。I7：正中線に沿ってinion上7cmの部位。I10：正中線に沿ってinion上10cmの部位。上・下半側視野刺激におけるC1・C2の頂潜時は、7'から17'あるいは34'にかけて、減少し、それ以降、多少増加傾向を示す。C3の頂潜時は、下半側視野刺激においては、7'から34'にかけて、C1・C2と異なり、増大傾向を示すが、上半側視野刺激の場合は、チェックの大きさの影響を全く受けない。(諸富, 1987a)

比較している。コントラスト水準は、30と85%である。0.94と3.75 Hzにおいては、網膜電図の振幅は、a波の谷からb波の頂を測定し、パタン反転視覚誘発電位の振幅は、P1（頂潜時：110 msec）の谷からN2（頂潜時：140 msec）の頂（peak to trough amplitude）を測定している。0.75 Hzにおいては、網膜電図・パタン反転視覚誘発電位の振幅ともに、6サイクルで上下する波の谷から頂を測定している。

パタン反転視覚誘発電位の場合は、2つのコントラスト水準、3つの時間周波数の全てに、チェックの大きさが15'あるいは30'を最大振幅とする帯域通過型の空間周波数特性を示す。しかし、網膜電図の場合、0.94 Hzでは、全く空間周波数同調曲線を示さず、3.75・7.5 Hzにおいて、高いコントラスト水準でのみ、チェックの大きさが30'を最大振幅とする広域通過型の空間周波数特性を示す（図一四〇）。従来、網膜電図は、輝度の変化による反応が加重されたものとして取り扱われてきた（豊永・安達, 1989）が、Sokol et al. (1983)の結果は、網膜電図にパタンに特有の反応が含まれている可能性を示唆した先駆的研究である。現在、輝度変化に伴う網膜電図と区別されて、パタン網膜電図として、その発生源の同定とともに、研究が進められている（豊永・安達, 1989）。



図—40：2コントラスト水準（85と30％）における、チェックの大きさのボタン反転視覚誘発電位および網膜電位の振幅に与える影響。

チェッカーボードパターンは、3.75 Hz で反転。高コントラストでは、網膜電図においても、広域通過型の空間周波数特性を示すが、低コントラストでは、この特性を示さない。ボタン反転視覚誘発電位の場合は、両コントラストともに、明確な空間周波数特性を示す。（Sokol, Jones & Nadler, 1983）

また、ボタン反転視覚誘発電位が、網膜電図に比較して、より狭域の帯域通過型の明瞭な空間周波数特性を示すことは、前節で述べた網膜の神経節細胞—外側膝状体の細胞—視覚皮質における単純細胞と中枢へ上行するに従って、細胞の応答する空間周波数の幅は狭くなるとする細胞レベルの知見（Maffei & Fiorentini, 1973）とも対応するものである。

上述してきた諸研究の全ては、チェックの大きさとボタン視覚誘発電位の振幅との間に逆U字型の関数関係が成立することを示している。

この逆U字型の関数関係は、正弦波格子縞に対する視覚誘発電位の空間周波数応答曲線と対応し、最大振幅をもたらすチェックの大きさ（空間周波数に換算して、1 から 2 c/deg）は、

輝度比感度の最も高い空間周波数 (de Palma & Lowrey, 1962 ; Brown & Mueller, 1965 ; Campbell & Robson, 1968) とよく一致する。

ボタン視覚誘発電位の振幅がチェックの大きさの関数として帯域通過型の明瞭な空間周波数特性を示すという結果は、ボタン知覚の成立過程を、視覚皮質における空間周波数チャネルによる刺激ボタンの分解とその統合の過程として把握し、分析し得ることを、前節の正弦波格子縞に対する空間周波数特性の結果とともに、示唆するものであるかもしれない。

8 節：輪郭（直接的輪郭と主観的輪郭）の知覚とボタン視覚誘発電位

輪郭は、単なる図一地の境界線ではなく、図となる側の一部を形成し、形の知覚と深い係わりを持っている。輪郭は、通常、空間的に隣接する領域間に明度や色相や彩度に差がある場合、すなわち、刺激に勾配がある場合に生じる。しかし、図形の配置のされかたによっては、空間的に不連続がない場合でも、すなわち刺激に勾配がない場合でも、輪郭が生じる場合がある。前者を直接的輪郭 (directly activated or real contour , 以下、輪郭) と呼び、後者を主観的輪郭 (subjective, illusory, amodal or cognitive contour) と呼ぶ。主観的輪郭は、よく知られた古典的な知覚現象であるが、現在、形の知覚の成立過程を理論化する上で、最も注目されている現象である。

輪郭の知覚とボタン出現視覚誘発電位との関係は、Jeffreys (1977, 1989 a) , Harter & White (1968) , 諸富達 (狩野他, 1983 a ; 諸富, 1984, 1985 a , 1987 b , 1987 c , 1988) によって詳しく研究されている。

Jeffreys (1977, 1989 a) は、輪郭およびコントラストの処理に特異的に関係する成分を析出するために、次の3つの実験を行っている。

第1の実験は、静止コントラスト (resting contrast) を段階的に変化 (0 ~ 1.0) させるという刺激条件で、コントラストの相違のボタン出現視覚誘発電位の C1 · C2 · C3 成分に及ぼす影響を分析することである。

第2の実験は、コントラストを一定に保ち、0から10ジオプター (diopter) の凸レンズを用い、ボタンの輪郭の鮮明さを操作 (defocused patterns, blurred patterns) し、それに伴って惹起される C1 · C2 · C3 成分の反応の相違を分析することである。

第3の実験は、この実験方法がJeffreysにもっとも特殊であるが、刺激野に提示されるボタンの輪郭図形を順応野に提示し、刺激野に提示されるボタンによって誘発される C1 · C2 · C3 成分に与える順応の効果、すなわち検査刺激として提示されるボタンの輪郭と順応刺激として提示される輪郭間の相互作用の強さ、を分析することである。

これらの実験に使用された検査刺激ボタンは、矩形列ボタンで、1矩形の大きさは、15' である。刺激ボタンの提示時間は、25 msec で、刺激間隔は、ランダムに設定されているが、平均刺激間隔は、600 msec である。刺激野 (検査刺激ボタン) と順応野 (等質の空白面) の平均輝度は、一定に保たれている。検査刺激ボタンは、上・下・左・右半側視野に提示される。

これらの実験によって明かになったことの第1は、C2 · C3 成分の振幅は、静止コントラストの増大、すなわち、ボタンのコントラストの減少に伴って急激に減衰するのに対して、C1 成分は、コントラストの減少に対して抵抗が強く、漸進的に振幅は減衰し、C2 と C3 成分が完全に消失した段階においてもなお残り続けるということである。第2は、C2 · C3 成分の振幅は、ボタンの輪郭の鮮明さの低下に伴い、急速に減衰するのに対して、C1 は、C2 · C3 に比較して、ボタンの輪郭の不鮮明さに対する影響を受けることが著しく小さい (図-41) ということである。

第3は、順応パタン刺激の輪郭が検査パタン刺激の輪郭に重畳する場合に、検査パタン刺激によって惹起される C2・C3 成分は、もっとも強い影響を受けて、振幅は著しく減衰するのに対して、C1 成分には、ほとんどその影響が現れない (図-42) ということである。

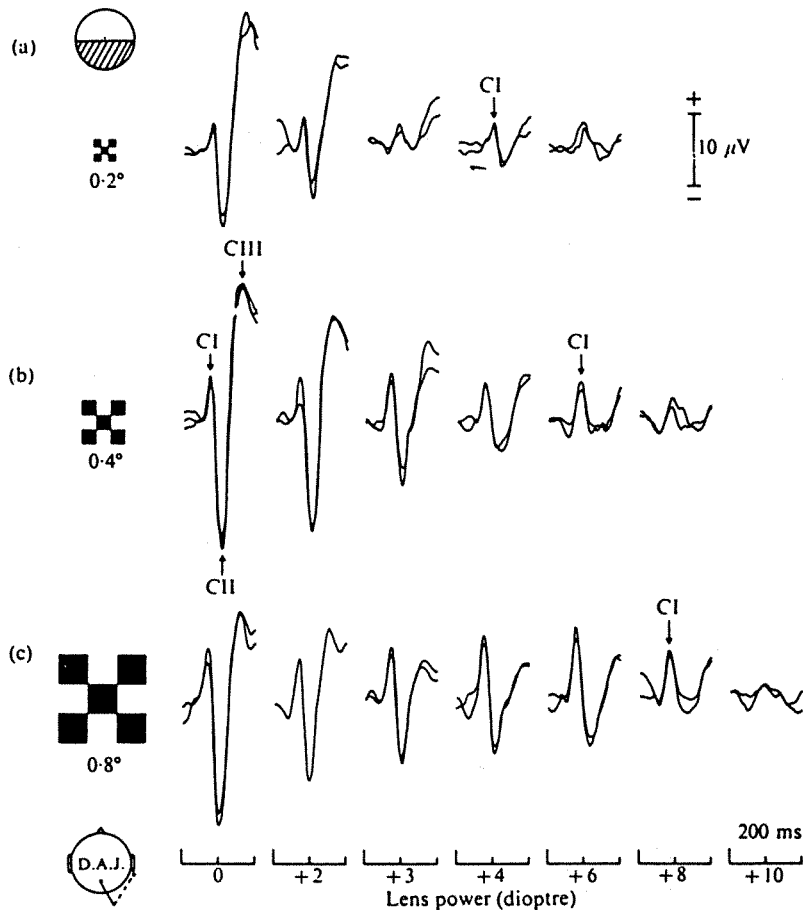


図-41：パタンの鮮明さの低下 (de-focused) に伴うパタン出現視覚誘発電位。チェッカーボードパタンを下半側視野に提示。コントラストを一定に保ち、0, +2, +3, +4, +6, +8, +10ジオプターの凸レンズによってチェッカーボードパタンの鮮明さを低下させる。C1 成分は、パタンの鮮明さの低下の影響をほとんど受けない。大きなチェックの場合には、パタンの鮮明さの低下に伴い、C1 振幅の増大傾向が見られる。C2・C3 成分はパタンの鮮明さの低下の影響を強く受け、パタンの鮮明さの低下に伴い、その振幅は著しく減衰する。(Jeffreys, 1977)

これらの結果から、Jeffreys (1977, 1989a) は、C1 は、パタンのコントラストに特殊的に関係する成分であり、C2・C3 成分は、輪郭に特殊的に関係する成分であると推定している。

Harter & White (1968) は、チェックの大きさが20'のチェッカーボードパタンを、中央視野に提示し、そのチェッカーボードパタンの輪郭の鮮明さ (contour sharpness) を、二つの方法 (スクリーン上の焦点を操作してパタンを不鮮明にする方法と、被験者に+6 D (diopter) から-6

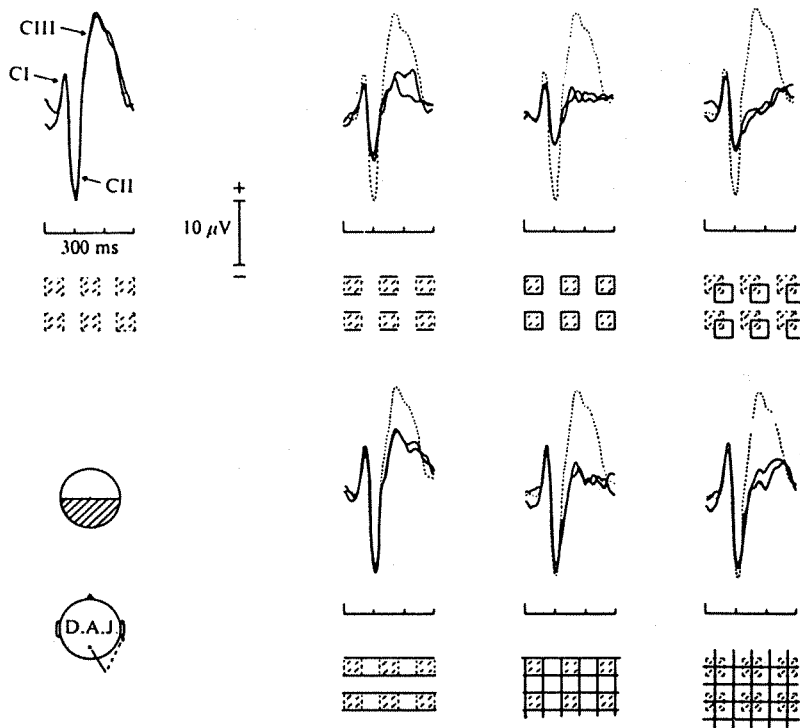


図-42：パタン出現視覚誘発電位に及ぼす輪郭の影響。

矩形列パタン刺激を下半側視野に提示。図に見られるような矩形の輪郭図形や格子縞パタン等を矩形列パタン刺激に先行して順応刺激として与えると、非連続の輪郭図形にのみ C2・C3 振幅の著しい減衰が生じる。しかし、輪郭図形と同じ境界を持つ連続した格子縞パタンは、C2 に殆ど影響を及ぼさない。(Jeffreys, 1977)

D までの検眼用の凹凸レンズを掛けさせることによって、パタンの鮮明さを操作する方法)によって操作し、輪郭の鮮明さの程度が、パタン閃光視覚誘発電位に与える影響を分析している。

Harter & White (1968) は、輪郭の鮮明さに感度の高い成分は、N 90-100 と P 180-200 の 2 成分であり、これらの成分の振幅は、輪郭の鮮明さの低下に伴い、著しく減衰することを見出している。しかし、Harter & White (1968) がデータとして提出している波形を検討すると、N 90-100 が、ジオプターの増大に伴い、すなわち、輪郭の鮮明さの低下に伴って、フラッシュ提示の際に優勢に生じる P 100 に変わっていることがわかる。Harter & White (1968) が用いている輝度変化の大きいパタン閃光は、パタンの不鮮明さが増加すればするほど、閃光としての機能に変化するであろうことは容易に想像がつく。Harter & White (1968) の実験結果は、輪郭に最も感度の高い成分が N 90-100 であること、を示しているように思われる。この N 90-100 は、Jeffreys (1977) の C2 成分である可能性が高い。

諸富達 (狩野他, 1983 a; 諸富, 1984, 1985 a, 1987 b, 1987 c, 1988 b) は、輪郭の知覚とパタン出現視覚誘発電位の C1・C2・C3 成分との間の関係を、主に順応パラダイムの方法によって分析している。

図-43 は、下半側視野刺激条件において、順応刺激として提示される輪郭図形 (contours fi-

gures) と検査刺激として提示される面図形 (filled figures) との輪郭間距離 [-7, -3, -1, +1, +3, +7 (mm), 視角度にして, -30' から +30'] を変数とした場合の, 検査刺激図形によって誘発された電位を示している。C1・C2 振幅は, 輪郭間距離の関数として増大するが, その増大傾向は, C2 より C1 成分に著しく, C2 の方が強く輪郭の影響を受けることを示している (諸富, 1985 a)。同様の結果が, 順応刺激として提示される順応刺激を一定にし, 検査刺激の大きさを変えることによって輪郭間距離を操作した場合にも生じることを, 諸富 (1988 b) は見出している。

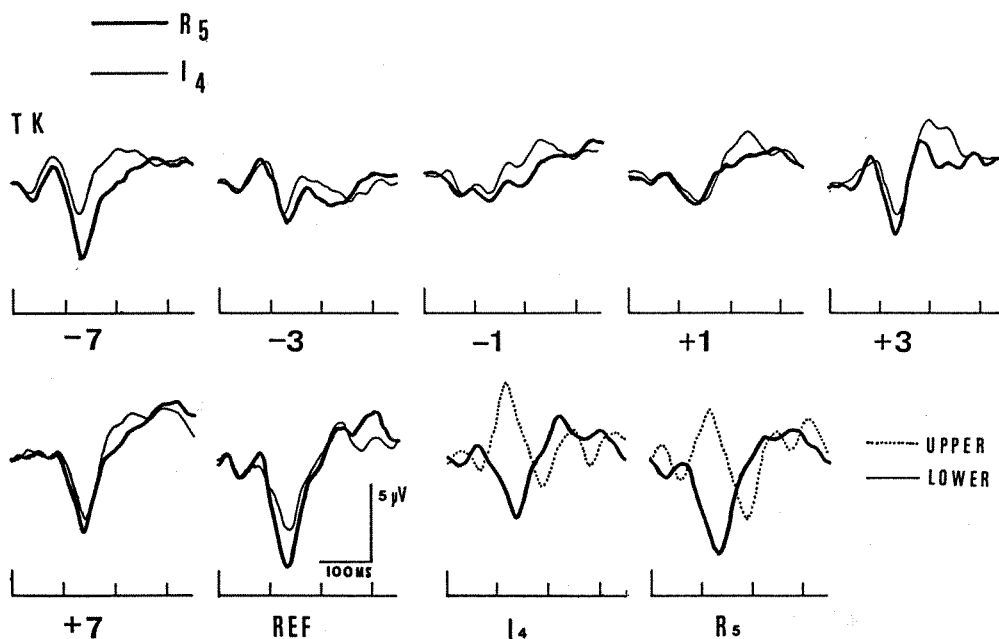


図-43: 輪郭間の距離のパターン出現視覚誘発電位の C2 に及ぼす影響。

太線は, 右後頭 (R5) 導出パターン出現視覚誘発電位。細線は, inion 上 4 cm (I4) から導出のパターン出現視覚誘発電位。-7, -3, -1, +1, +3, +7 (mm) は, 順応刺激として提示される輪郭図形と検査刺激として提示される面図形との輪郭間の距離 (視角度にして, -30' から +30') を表す。- の符号は, 順応刺激としての輪郭図形が, 検査刺激としての面図形の内に提示された場合であり, + の符号は, 輪郭図形が面図形の外側に提示された場合である。REF は, 順応刺激としての輪郭図形が提示されずブランク面が提示される場合で参照条件である。下段右側 2 図 (I4 と R5) は, 頂潜時 130 msec 前後の成分が C2 成分であることを確認するために, 本成分が上下半側視野提示で反転することを示してある。検査刺激によって誘発された C2 振幅が, 輪郭間の関数として増大することを明確に示す。(諸富, 1985 a)

さらに, 諸富 (1984, 1987 b) は, 順応刺激として点線輪郭図形 (dotted contours figures) を用い, その図形を構成する点線の密度が高まり, 輪郭が明瞭になるにしたがって, 検査輪郭図形によって誘発された C1・C2 とともに振幅は減衰するが, その減衰は C2 成分の方に大きいことを見出している。また, 図形を構成する点密度は, 順応刺激群中もっとも高いが, 輪郭が存在しないランダム図形を, 順応刺激として用いた場合, C1・C2 成分はほとんど減衰しないという

結果を明らかにしている (図-44)。また、検査輪郭図形の提示時間を 30 msec から 200 msec に延長すると、C1・C2 成分ともに振幅は回復するが、その回復傾向は、遥かに C1 成分のほうが大きいという興味ある結果を提出している。

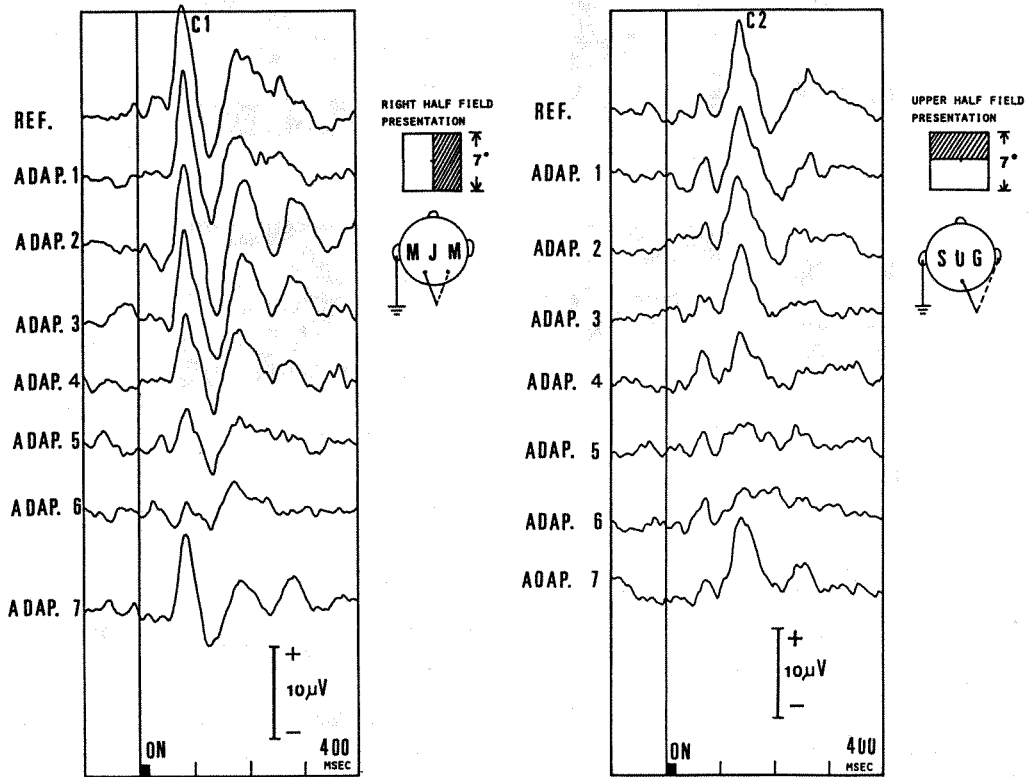


図-44：順応刺激として点線輪郭図形を、検査刺激として点線輪郭図形と同じ形をした輪郭図形を用い、輪郭図形によって導出されたパタン出現視覚誘発電位に点線輪郭図形の与える影響。点の密度が高まり、輪郭が明瞭になるに伴い、輪郭図形によって誘発される C1・C2 振幅は、減衰する。特に、C2 振幅の減衰は著しい。しかし、点密度が一番高いが輪郭がない場合は、輪郭図形にほとんど影響を及ぼさない。ADAP 1 から ADAP 7 へ数字が高くなる程、点密度は大きい。しかし、ADAP 7 は、輪郭が生じない。C1 成分の場合、左右後頭から双極で導出していることに注意。この導出法は、C2 を相殺し、C1 を増強して導出する方法である。ADAP は、adaptation pattern の略である。(諸富, 1987 b)

主観的輪郭とパタン視覚誘発電位との関係も、Jeffreys (1989 a) や諸富達 (狩野他, 1983 a, 1983 b; 諸富, 1987 c; 諸富・昆, 1987 f; 諸富, 1988 b; Sugawara & Morotomi, in press) によって研究が進められている。

Sugawara & Morotomi (in press) は、主観的輪郭図形 (Ehrenstein 型と Kanizsa 型の 2 種, 図-45) の提示に伴う主観的輪郭の出現が、後頭部導出パタン閃光出現視覚誘発電位を構成するどの成分に影響を及ぼすかを、主観的輪郭図形と構成する図形要素は等しいが、主観的輪郭の生じない図形に対するパタン閃光出現視覚誘発電位との比較において分析している。

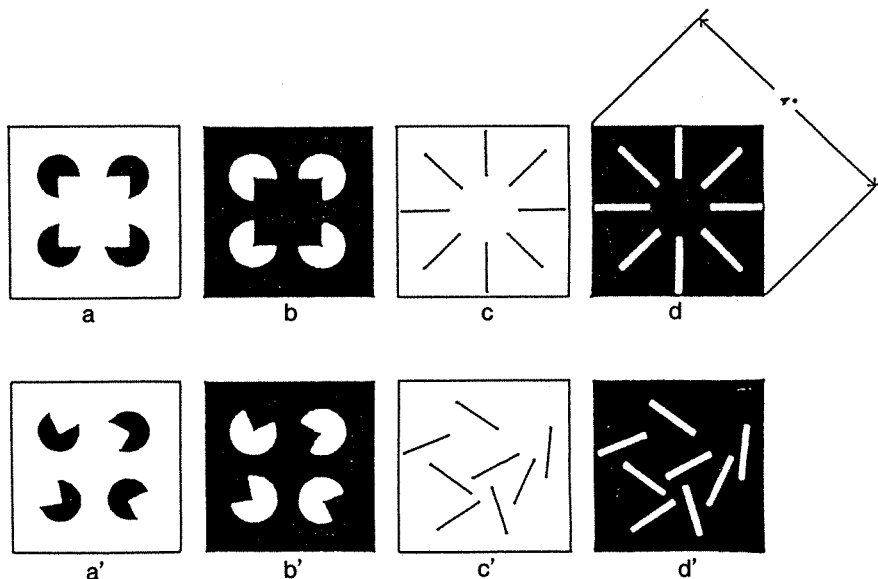


図-45： Kanizsa 型と Ehrenstein 型の主観的輪郭図形。

a, b, c, d は、正方形か円形を生じさせるが、パターンを構成する要素の等しい a', b', c', d' は、主観的な正方形や円形を生じさせない。(Sugawara & Morotomi, in press)

両刺激図形に対するパタン閃光出現視覚誘発電位は、P 120, N 180, P 280から構成されるが、主観的輪郭の出現する刺激図形に感度が高いのは、N 180であることを明らかにしている。すなわち、主観的輪郭図形に対する N 180は、非主観的輪郭図形に比較して著しく増強されるのである(図-46)。この N 180の増強は、パタンの極性を反転させた主観的輪郭図形(黒色の図形に白地の関係を、白色の図形に黒地の関係に替える)にも生じる。このパタンの極性の反転の効果は、P 120・P 280には生じない。

しかし、Sugawara & Morotomi (in press) の研究は、方法上で基本的な問題をもっている。すなわち、この研究においては、主観的輪郭図形と非主観的輪郭図形との視覚誘発電位を直接比較するという方法が取られているために、N 180の増強が、主観的輪郭の出現によるのか、主観的輪郭の出現による刺激図形への注意が増大したためなのか、あるいは、主観的輪郭図形の持っているゲシュタルト性の高さ等のパタンの特性によるのか、等を決定しえないという論理上の弱さを持っている。

諸富(1988b)は、この点を克服するために、上述の順応パラダイムの方法を、主観的輪郭と視覚誘発電位との間の関係を探索する実験に採用している。諸富(1988b)は、主観的輪郭への順応と後続する輪郭間で生じる相互作用の強さに分析を限定することによって、説明の多様さを避けたのである。諸富(1988b)は、順応刺激に Ehrenstein 図形を用い、その図形を構成する脚の長さを変数として、主観的明るさや主観的輪郭の明瞭さ(強さ)を調節し(図-47)、主観的輪郭の強さが後続する検査輪郭図形によって誘発されるパタン出現視覚誘発電位に与える影響を分析している。

諸富(1988b)は、後続する輪郭図形によって誘発された C2・C3 の振幅は、主観的輪郭の

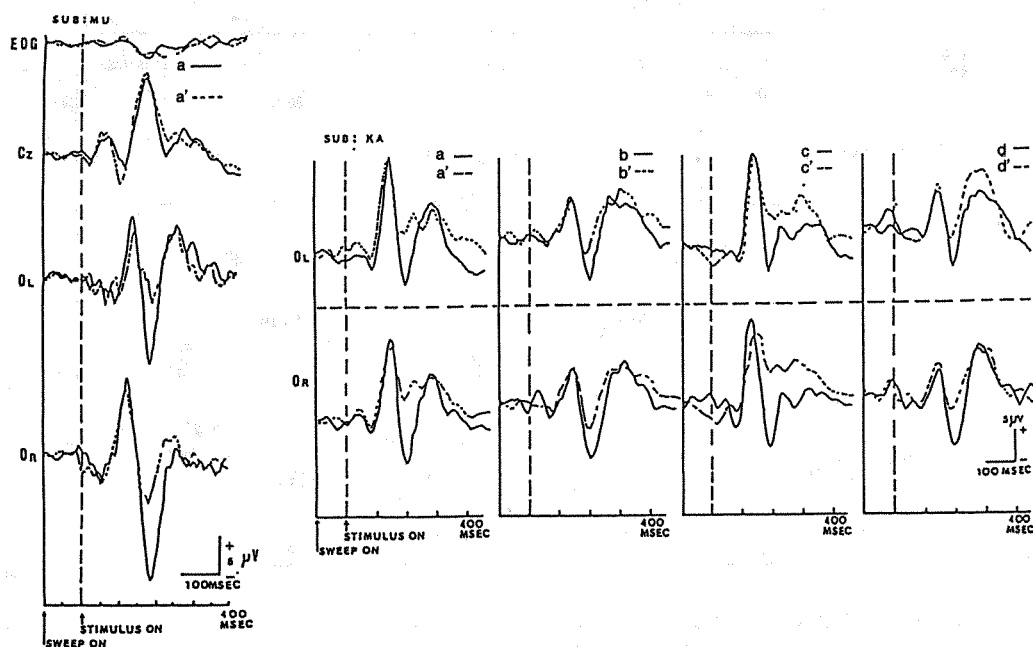


図-46：主観的輪郭図形の提示によって中心部及び後頭部から導出されたパタン出現視覚誘発電位。

主観的輪郭を生じさせる図形の提示によって、後頭部導出パタン出現視覚誘発電位のN180成分の著しい増強が生じる。中心部（Cz）導出の視覚誘発電位には、両図形間に差は認められない。（Sugawara & Morotomi, in press）

強さの関数として著しく減衰する、という明瞭な結果を得ている（図-48）。主観的輪郭は、輪郭と同じく、C1成分にではなく、C2・C3成分に強い影響力を持つのである。

Jeffreys (1989 a) は、諸富 (1988 b) と同様に順応パラダイムの方法を用いて、菱形の主観的輪郭が生じる“line gap”と“line offset” contours 図形を順応刺激として、検査刺激としての菱形の面図形によって誘発されるC1・C2・C3成分に与える主観的輪郭の影響を分析し、諸富 (1988 b) と全く同じ結果を得ている。主観的輪郭図形は、非主観的輪郭図形に比較して、後続する輪郭図形によって誘発されるC2・C3の振幅を著しく減衰させるのである。

さらに、諸富 (1987 c) は、Kanizsa 型的主観的輪郭図形の黒地と白地を反転させ、主観的輪郭を持続して出現させた場合のパタン反転視覚誘発電位と、主観的輪郭図形を構成している図形要素を組み替えて、主観的輪郭が生じないようにして黒地と白地を反転させた図形に誘発されるパタン反転視覚誘発電位との比較を行い、主観的輪郭が持続する場合のパタン反転視覚誘発電位には、後期成分であるP300が明確に出現することを見出している。

Jeffreys 達や諸富達が見出した諸結果は、C2・C3が輪郭に特異的に誘発される成分であるとするJeffreys (1977, 1989 a) とMacKay (1980) の推定を支持すると思われる。2節で述べたように、C2・C3成分の発生源が、外有線領域（extrastriate cortex）の18（V2）・19（V3）野にあるとすれば、上述の諸結果は、形（輪郭）の知覚の成立機構の推論とモデル化に有効な手がかりを与えるものであろう。

最近、von der Heydt のグループ（von der Heydt, Peterhans & Baumgartner, 1984；von der

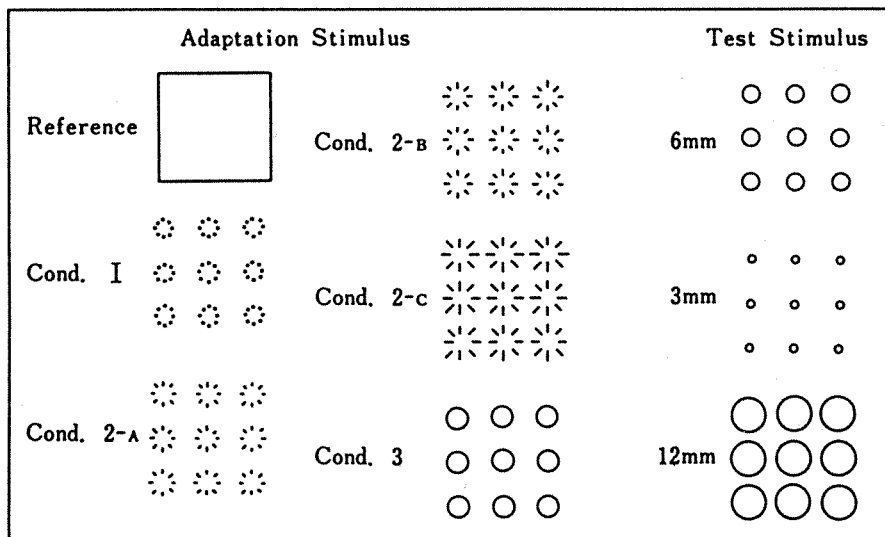


図-47：主観的輪郭のボタン出現視覚誘発電位に及ぼす影響を分析するために用いられた順応刺激図形（AS）と検査刺激図形（TS）。AS：参照条件（reference）は、 $7^{\circ} \times 7^{\circ}$ のブランク面，条件1（Cond. 1）は，点線輪郭円，条件2-A（Cond. 2-A）は，弱い主観的輪郭円を生じる Ehrenstein 型の主観的輪郭図形，条件2-B（Cond. 2-B）は，中程度の主観的輪郭円，条件2-C（Cond. 2-C）は，強い主観的輪郭円を生じる Ehrenstein 型の主観的輪郭図形である。条件3（Cond. 3）は，輝度勾配のある実際の輪郭円である。TS は，AS に内接する6mmの円，内側に提示される3mmの円，外側に提示される12mmの円である。ASとTSの平均輝度は，等しく設定されている。（諸富，1988b）

Heydt & Peterhans, 1989; Peterhans & von der Heydt, 1989) は，マカク属サルを被験体にして，主観的輪郭に反応する神経細胞が，17野（V1）ではなくて，18野（V2）に存在することを，明らかにしている。主観的輪郭が18野の神経細胞のみを興奮させるという事実は，主観的輪郭の順応の効果がC2・C3成分に強く現れるという事実を，C2・C3成分の視覚皮質における発生源の推定とも係わって，神経細胞レベルにおいて支持するものであるかもしれない。

また，主観的輪郭が，C2・C3成分に関係するだけでなく，視覚誘発電位の後期成分のN180を増強させ，P300を出現させることは，主観的輪郭の成立に，注意等の認知（皮質）過程が関与する可能性を示唆するものかもしれない。

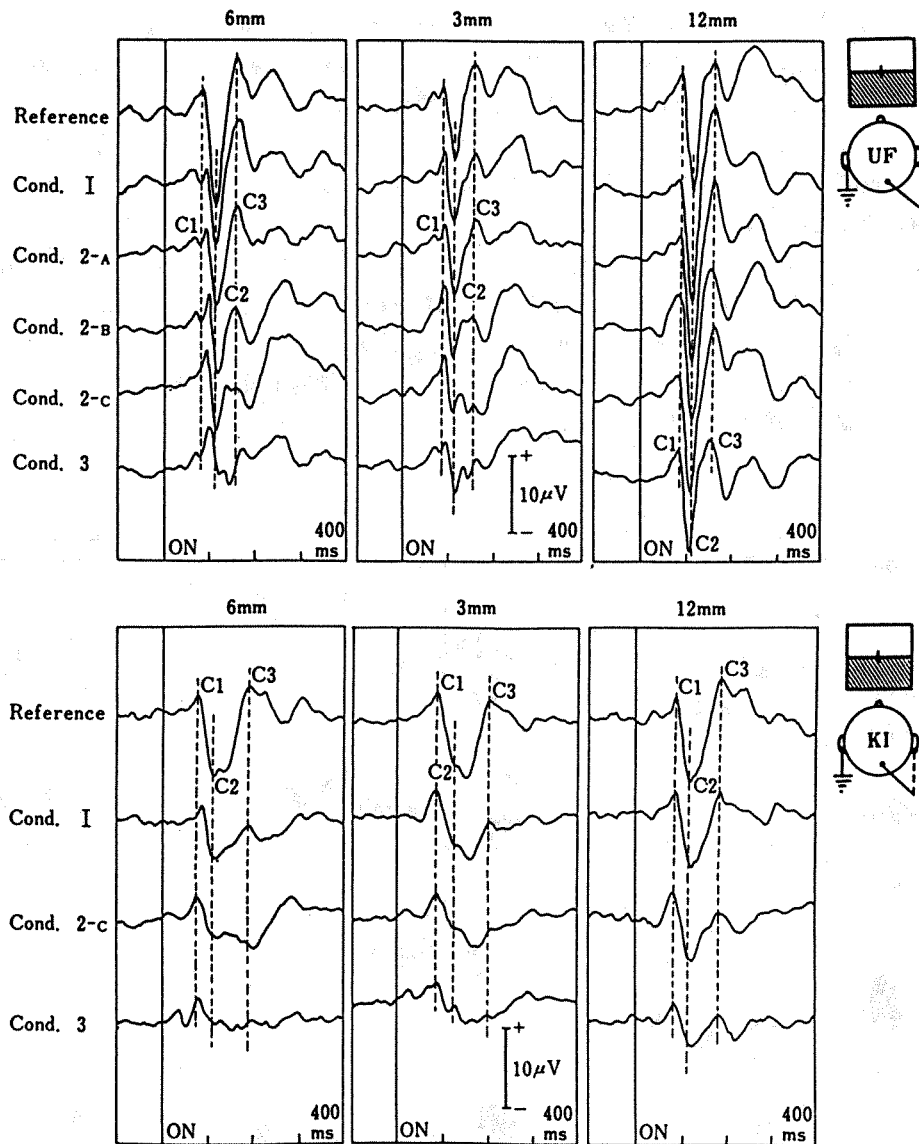


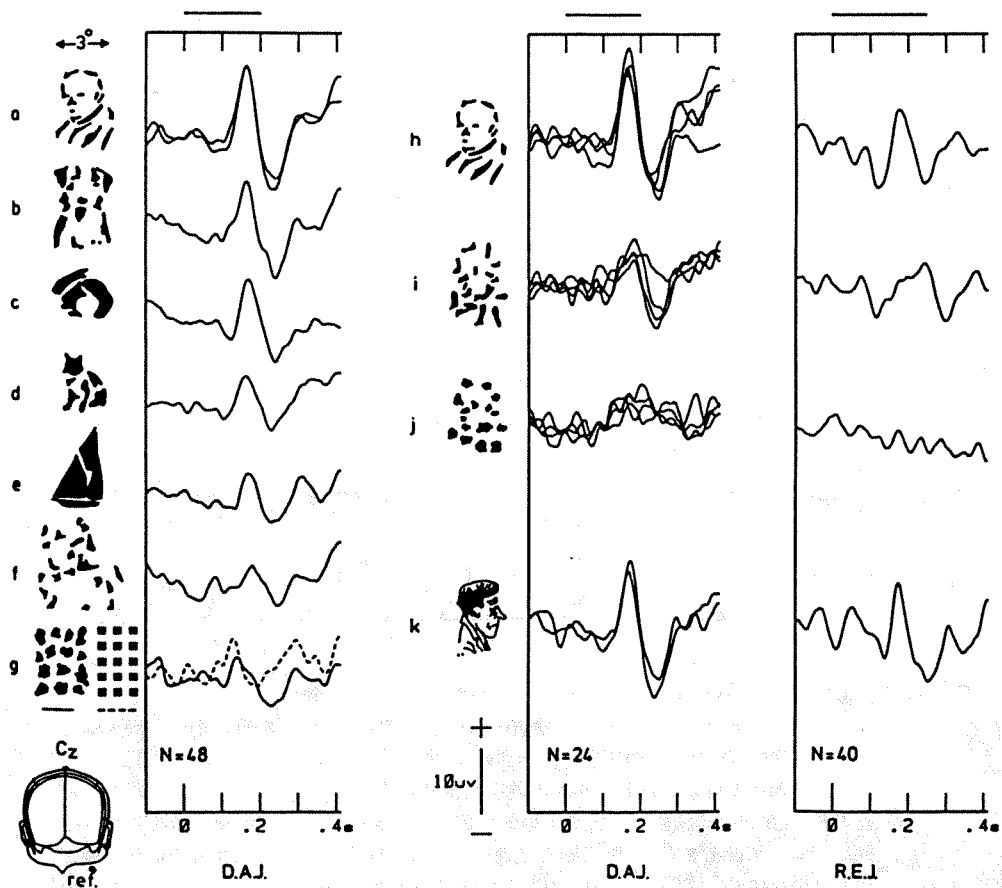
図-48：主観的輪郭への順応のボタン出現視覚誘発電位に与える影響。

図-47の順応刺激図形 (AS) と検査刺激図形 (TS) を下視視野に提示。両被験者とも、左列は TS が 6 mm の場合の、中列は TS が 3 mm の場合の、右列は TS が 12 mm の場合の、各順応条件におけるボタン出現視覚誘発電位である。TS によって、誘発された C2・C3 成分の振幅は、各種主観的輪郭図形 [条件 2-A (Cond. 2-A) から条件 2-C (Cond. 2-C)] の影響を受ける。特に主観的輪郭が明瞭な場合にその減衰は著しい。また、TS の輪郭が、主観的輪郭に一致する場合や、内部に提示される場合に、主観的輪郭の順応の効果が最も強く現れ、外部に提示される場合は、その順応の効果はかなり減衰する。この振舞は、実際の輪郭の場合と一致する。(諸富, 1988 b)

9 節：最近の研究—顔の知覚と視覚誘発電位

マカク属サルの大脳皮質の上側頭溝（superior temporal sulcus）前半部の底部には、顔のパターンに選択的に反応する視覚性細胞が高密度に存在する（Bruce, Desimone & Gross, 1981; Perrett, Rolls & Caan, 1982）。顔のパターの大きさを変えても、前額平行面で回転しても、反応に影響は生じない。しかし、顔の正面像、横顔、斜め上から見た像、斜め下から見た像では、異なった細胞が反応する。この細胞は、光スリット、光スポット、縞パターン、複雑な幾何学的パターンなどには、全く反応しない。

Jeffreys (1989 a, 1989 b) は、神経細胞レベルで見られた顔に対する選択的反応が、頭皮上から誘導された電位活動に生じないかどうかの検討を行っている。Jeffreys (1989 a, 1989 b) は、タキストスコープで、いろいろの顔のパターン（正面像、横顔、倒立像、顔写真、線画による顔等）、手や時計等の具象物のパターン、矩形列パターン、幾何学的不規則パターンなどを提示し、頭蓋上から視覚誘発電位を導出している。



図—49：顔パターン刺激及び非顔パターン刺激によって誘導された視覚誘発電位。顔パターン刺激の提示によって、頭頂部導出視覚誘発電位に頂潜時が150—200 msecの陽性成分が出現する。非顔パターン刺激には、そのような成分は出現しない。（Jeffreys, 1989b）

図-49に明確に見られるように、中心部 (Cz) 導出の頂潜時が150-200 msec の陽性電位が、顔のパタンにのみ選択的に出現する。この顔反応性電位 (face-responsive potential) は、正中線上では中心部 (Cz) を最高振幅として前頭部から頭頂部にかけて出現し、後頭部では全く生じない (図-50)。この分布のあり方は、矩形列やチェッカーボードパタンなどの幾何学的パタンによって生じた電位の頭蓋上分布 (後頭部を中心として、頭蓋後部に分布) とは全く異なっている (図-50)。

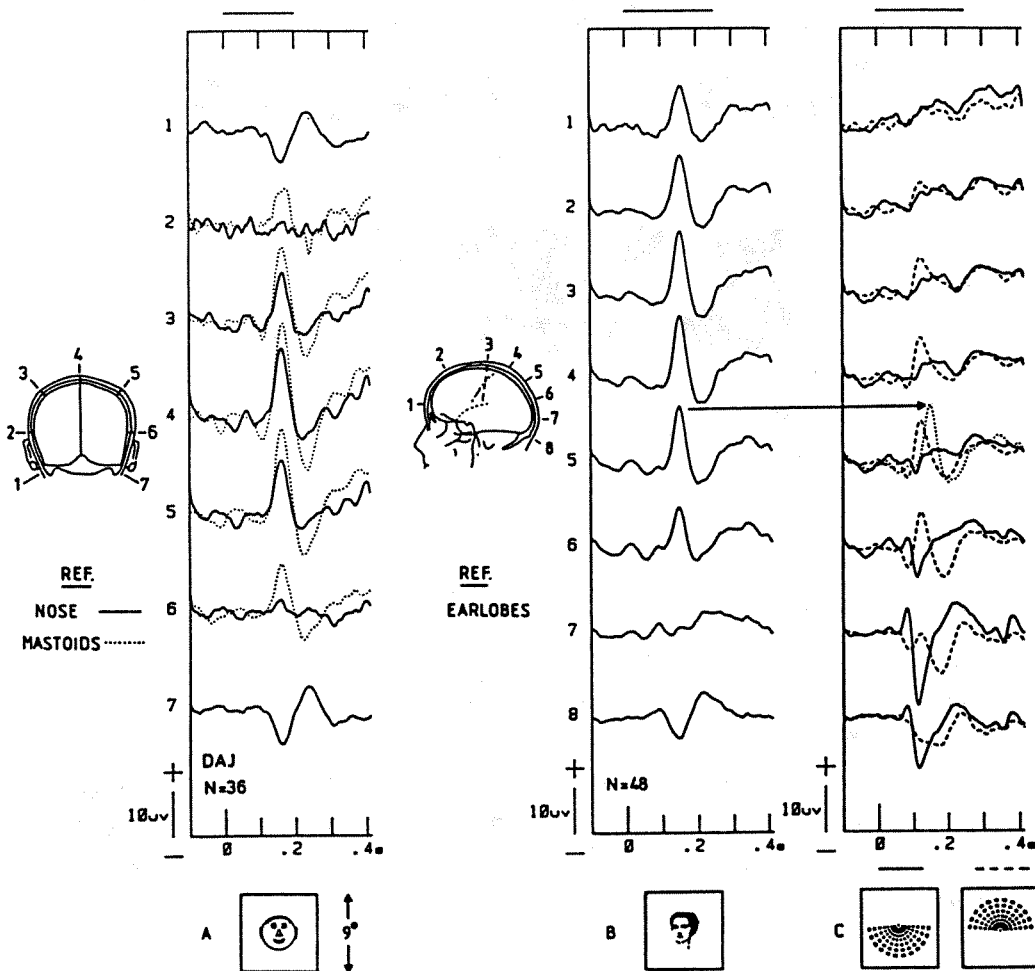
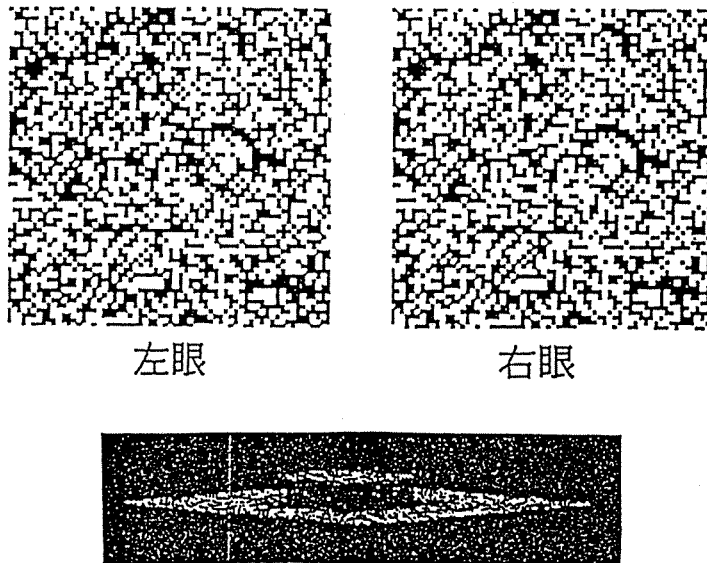


図-50：顔パタン刺激および幾何学的図形パタン刺激に対する視覚誘発電位の頭皮上分布。幾何学的パタン刺激（放射状半円）は、上・下半視野に提示。顔パタン刺激は中央視野に提示。明らかに、両パタン刺激によって生起する視覚誘発電位の分布は異なっている。顔パタン刺激によって誘発される頂潜時が150-200 msec の陽性成分は、正中線上では、中心部 (Cz、図中の3) を最高振幅として前頭部から頭頂部にかけて出現し、後頭部では全く出現しない (B)。この分布のあり方に対して、放射状半円パタン刺激の場合は、後頭部を中心に頭蓋後部に分布する (C)。A は、顔刺激に対する中心部に横断的に配列された電極から導出された視覚誘発電位である。実線は、基準電極を鼻にした場合、点線は、乳様突起にした場合の視覚誘発電位である。Cz を最高振幅とする単極性の分布を示す。(Jeffreys, 1989b)



刺激：ランダムドットステレオグラム

図一51：Julesz, Bによるランダムドット・ステレオグラム。一方の画像の中央部の正方形領域がわずかに水平にずれている点を除けば、左右の画像は同一である。両眼で融合すれば、下図のように、中央の正方形が背景から浮き出ているような印象が得られる。中央の正方形領域のずれを大きくすれば、奥行き感も大きくなる。

Jeffreys (1989 b) は、顔反応性電位の正中線上の電位分布に加えて、中心部 (Cz) を中心とする横断的電位分布を考慮すると、この電位の発生源は、ヒトの場合も、サルと一致して上側頭溝領域にあると推定している。

Jeffreys (1989 a, 1989 b) のこの発見は、神経細胞の集合電位としての視覚誘発電位に、それも頭蓋上導出の加算平均された視覚誘発電位に、特定のボタンに特殊化された反応を記録することが可能であることを、明確に示している。現在、私のところで追実験を行っているが、Jeffreys (1989 b) が発表している (9 人の被験者中 8 名に顔反応性電位が見られる) ほど、結果は明瞭ではない。

Jeffreys (1989 a, 1989 b) が見出した顔反応性電位が、多くの研究者によって実証されれば、視覚誘発電位による今後の視知覚研究のあり方・方法に、そして、視覚誘発電位の解釈の仕方に、新たな問題を提起することになると思われる。

5章：奥行き知覚（立体視）と視覚誘発電位

網膜上に投影された外的世界は2次元の画像でありながら、私達はそこに3次元の視覚的世界（奥行き）を見る。これは心理学や生理学における古典的な問題でありながら、その成立過程については、未だ明らかになっていない。最近では、Marr (1982) や Poggio, Torre & Koch (1985 b) の視覚的再構成を中心とする計算理論による奥行き知覚（立体視）成立の説明が、視知覚研究者の注目を集めている。

奥行き知覚（立体視）は、Gibson (1950, 1959) の「きめの勾配」に代表されるような単眼視による手がかりと両眼視による手がかりとによって成立するが、基本的には両眼視による手がかり、すなわち、両眼視差（binocular parallax）と輻輳（convergence）によって成立すると考えられている。

奥行き知覚（立体視）と視覚誘発電位との間の関係を探索した研究のほとんどは、両眼視差の大きさを変数とするものである。すなわち、両眼奥行き知覚（両眼立体視）についてである。

Regan & Spekreijse (1970) は、Julesz (1963) のランダムドット・ステレオグラム（図-51）を用いて、両眼奥行き知覚（両眼立体視）に伴う視覚誘発電位を測定している。奥行き知覚（立体視）の生じるランダムパターン（左・右眼に提示されるランダムパタンの一部に水平に網膜的ズレが生じる）が提示された場合、図-52に見られるように、後頭部導出視覚誘発電位の P 170 成分が著しく増強されて出現する。しかし、統制刺激として提示される奥行き知覚（立体視）の生じないランダムパターン〔左・右眼に提示されるランダムパタンの一部に垂直にズレが生じる。ズレの大きさは、奥行き知覚（立体視）の生じる水平のズレと同じ視角度である〕に対する P 170 は、奥行き知覚（立体視）の生じるランダムパターンに比較して遥かに小さい。

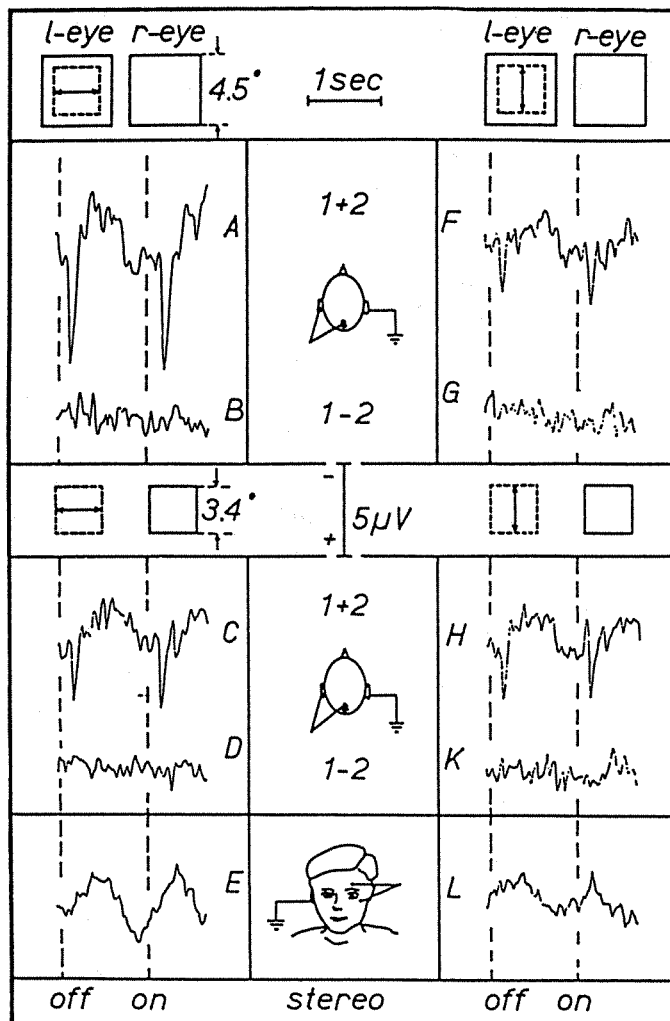
この非常に明瞭な Regan & Spekreijse (1970) の結果も、奥行き知覚（立体視）が生じているときも、そうでないときも、同じ P 170 が出現していることを考えると、P 170 が奥行き知覚（立体視）に関係しているということは言えたとしても、Regan & Spekreijse (1970) が主張するように、P 170 が奥行き知覚（立体視）に特殊に関係する成分であるとは言えないという問題を残している。

また、Regan & Beverley (1973) は、交差および非交差条件において、前方（toward）と後方（away）にターゲットの奥行き運動を起こさせ、この奥行き運動に伴う視覚誘発電位を記録し、視覚誘発電位の P 120 と N 220 が増強されて出現することを見出している。また、奥行き運動の方向の相違（前方あるいは後方）によって、P 120 と N 220 の振舞が異なることを報告している（図-53）。Regan & Beverley (1973) は、単眼で左右運動を知覚させた場合、P 120 と N 220 成分がほとんど生じないことから、P 120 と N 220 成分の出現と増強が両眼視で生じる奥行き運動によるものであると結論している。

諸富 (1987 e, 1988 a, 1989) は、Regan 達と同じくランダムドット・ステレオグラムを用い、両眼奥行き知覚（両眼立体視）の成立時間の測定とほとんど同じ刺激条件で視覚誘発電位を記録している。

図-54は、両眼奥行き知覚（両眼立体視）の成立時間を示している。

統制条件として提示された、左右眼でランダムドットパタンの変化としてしか知覚されないランダムドットパタンの組合わせと、奥行きを全く知覚しないが左右眼で明瞭な四角形を知覚するランダムドットパタンの組合わせに対する反応時間に対して、左右眼で視差を構成し、奥行き知

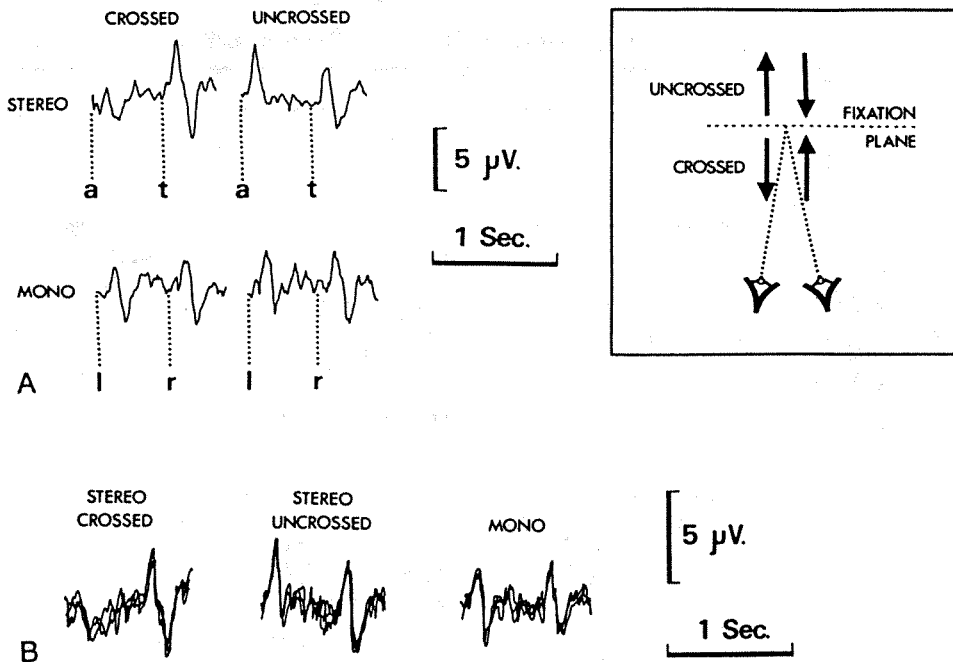


図—52：ランダムドット・ステレオグラムによって、両眼奥行き知覚（立体視）が生じたときの視覚誘発電位。Aは、奥行き知覚（立体視）が出現したときの視覚誘発電位。Fは、垂直にずれを作り奥行き知覚（立体視）が生じなかった場合の視覚誘発電位。AとFの視覚誘発電位の比較から明らかなように、奥行き知覚（立体視）に伴ってP170成分の著しい増強が生じる。（Regan & Spekreijse, 1970）

覚（立体視）を生じさせた場合の成立時間は、大きく遅延する。この奥行き知覚（立体視）の成立時間は、両眼視差の増大（13.5'～1°075'）に応じて直線的に増大する。

それでは、両眼奥行き知覚（両眼立体視）の成立に伴って視覚誘発電位はどのように振る舞うか。

両眼視差を融合して奥行き知覚（立体視）が成立した場合の視覚誘発電位は、約400 msec以降陰性から陽性に発達する緩電位が出現し、その緩電位は両眼視差が増大するほど持続する傾向がある。この傾向は、中心部から左右後頭部まで広範に見られるが、特に、頭頂部、左右後頭部に著しい。奥行き知覚（立体視）の消失に伴う視覚誘発電位もほぼ同様の傾向を示すが、左右後



図一53：上段右図は、奥行き運動の模式図。交差（crossed）・非交差（uncrossed）条件において、両眼凝視面を中心に、前方（toward, t）と後方（away, a）の両方向にターゲットの奥行き運動を起こしている。Aは、奥行き運動の際の実際の誘発電位の波形である。統制実験として、単眼で左右にターゲットの運動を起こした場合の視覚誘発電位が表示されている。l: leftward。r: rightward。Bは、視覚誘発電位の3試行の記録の重ね書き。（Regan & Beverley, 1973）

頭部に優勢で、特に右後頭部に特徴的に現れる。time window を設けて、奥行き知覚（立体視）の成立に伴う視覚誘発電位の面積（area）を測定すると、その振舞に明解な規則性が見出される。視覚誘発電位の初期過程においては、面積と両眼視差の大きさとに一定の関係を見出せないが、視覚誘発電位の後期過程（300—400 msec以降）が参入してくると、両眼視差の大きさとに逆U字型の関数関係を示し始め、後期過程が支配的になると、面積と両眼視差の大きさとに、27'の両眼視差を最大面積とする明瞭な逆U字型の関数関係が出現する（図一55）。

この27'という数値は、パヌームの融合域（眼球運動や複視（binocular diplopia）を生じることなく、立体融合が生じる視差の範囲。5°の偏心率で約30'である。Panum's fusion area）に対応し、Julesz & Chang（1976）が、6'の大きさの点からなる視角度5°のランダムドット・ステレオグラムで見出した立体融合の生じる18'という両眼視差に近い。この事実は、諸富（1989）の見いだした陰性から陽性に発達する緩電位が、奥行き知覚（立体視）の成立に関係する電位であることを示唆するように思われる。

このように、諸富（1989）の結果は、Regan et al.（1970, 1973）が見出した成分ではなく、視覚誘発電位の後期成分に奥行き知覚（立体視）の成立に伴う電位活動の特徴が現れることを示

ランダムドットステレオグラムによる
両眼立体視の成立時間 1987/10-1988/02

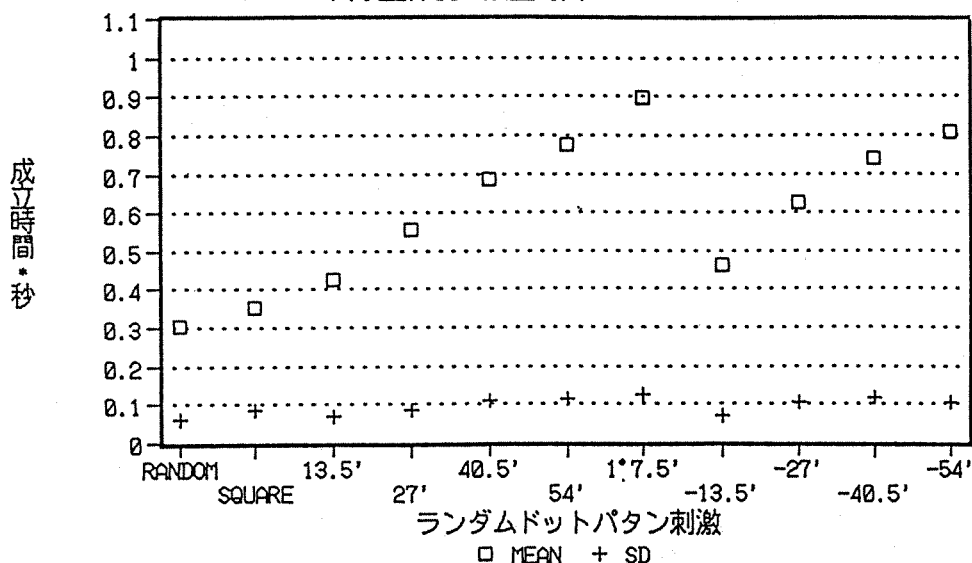


図-54：ランダムドット・ステレオグラムによる両眼奥行き知覚（立体視）の成立時間。縦軸は成立時間、横軸は両眼視差である。横軸のマイナス（-）の符号がない場合は、交差（輻輳）視差で、中央部の正方形が突出する。マイナス（-）の符号のある場合は、非交差（開散）視差で正方形は後方に退いて知覚される。RANDOM は、正方形は知覚されず、ランダムパターンの変化を知覚したときの成立時間を表し、SQUARE は、奥行き知覚（立体視）が生じず、中央部に正方形が現れる場合の成立時間を表している。明確に、交差（輻輳）視差、非交差（開散）視差ともに、両眼視差の一次関数として、奥行き知覚（立体視）の成立時間の増大が生じる。（諸富，1989）

している。

微小電極による神経細胞レベルの研究は、視覚皮質のV1・V2野に左・右眼視差に選択性を持った細胞が集まっている（Poggio & Fischer, 1977; Poggio et al., 1985）ことを明らかにし、両眼視差に伴う奥行き知覚（立体視）の成立を視覚系の初期段階に求めてきた。しかし、諸富（1989）の見出した持続性の高い電位変動は、ランダムドット・ステレオグラムによる奥行き知覚（立体視）の成立に関して、皮質中枢の高次の処理系の関与も想定せざるを得ないことを示唆しているように思われる。

また、諸富（1989）の結果で興味あることは、奥行き知覚（立体視）の成立時間が、視覚誘発電位の後期成分の面積が最大に達した後も増大し続けることである。この視覚誘発電位による測定と精神物理学的測定との間の齟齬は、奥行き知覚（立体視）の成立機構に従来と異なった分析視点（例えば、構成性の高い活動として捉えるなど）を提供するように思われる。

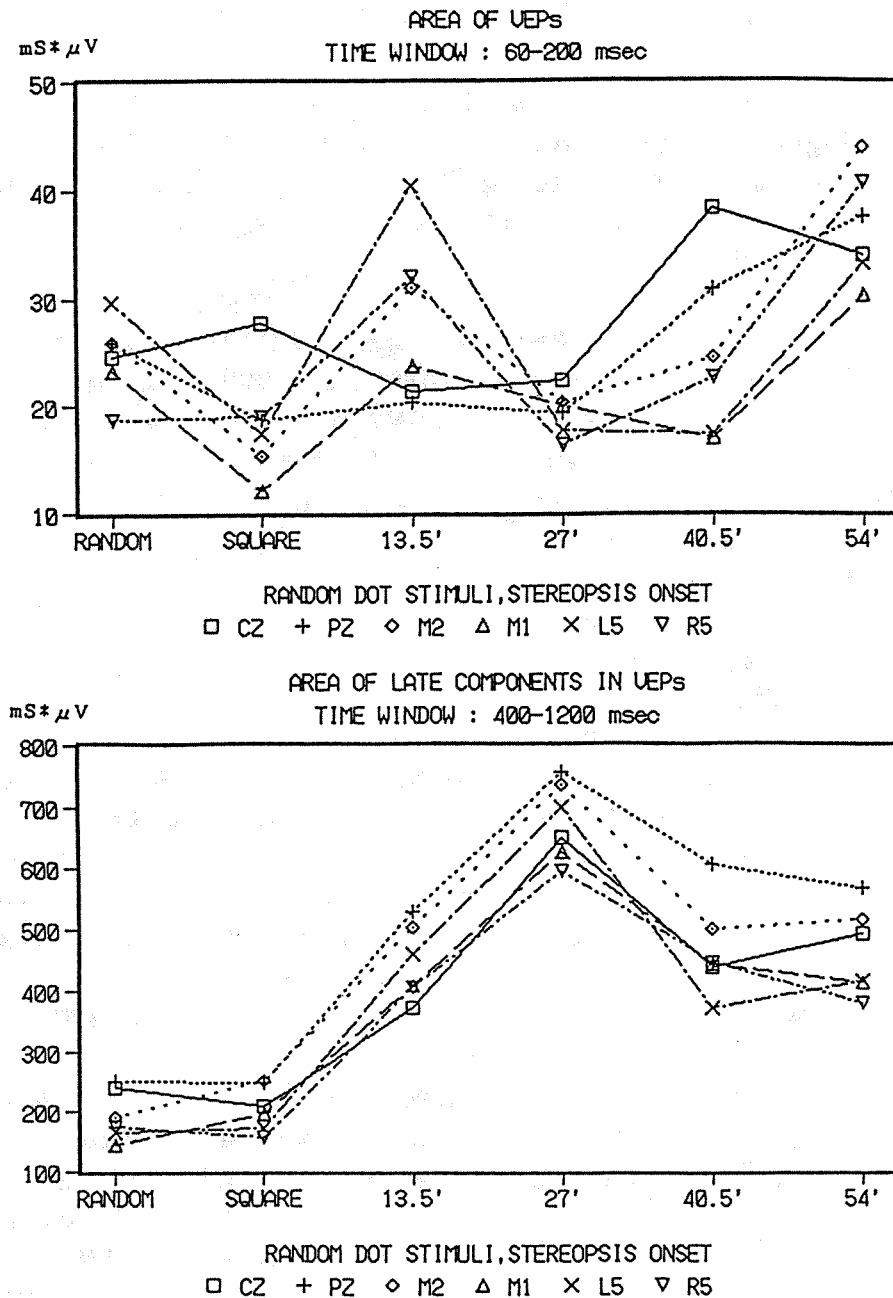


図-55：両眼奥行き知覚（立体視）の生じるランダムドット・ステレオグラムによって生起する視覚誘発電位の面積（AREA）の両眼視差の増大に伴う変動。上段は，time window を60-200 msec に設定，その間の面積を示す。下段は，time window を400-1200 msec に設定，その間の面積の変動を示す。縦軸は面積（AREA），横軸は，両眼視差である。この2つの図から明らかなように，視覚誘発電位の初期過程には，面積と両眼視差との間に，規則性を見ることはできない。しかし，視覚誘発電位の後期成分が参入してくると，明確な規則性が出現し，両眼視差と面積との間には，両眼視差が27'のとき最大面積となる逆U字型の関数関係を示す。Cz：中心部，Pz：頭頂部，M2：inion上7cm，M1：inion上4cm，L5：左後頭部，R5：右後頭部。（諸富，1989）

お わ り に

以上、視覚誘発電位の分類から始まり、定常視覚誘発電位、パタン視覚誘発電位を構成する諸成分の発生源、そして、視知覚と視覚誘発電位との間の関係等について、なるべく刺激条件や手続きなど実験方法も記述し、実験の追試も可能なように概観を行ってきた。しかし、執筆期間が短いこともあって、視覚誘発電位による視知覚研究のほんの一部の紹介に留まった。

本論文では、次の内容に触れていない。

第1は、色の知覚と視覚誘発電位との間の関係について、第2は、視覚的マスキングや視覚的持続など、パタン知覚における時空的情報の分解-統合過程と視覚誘発電位との間の関係について、第3は、空間的変位の時間的統合としての運動の知覚と視覚誘発電位との間の関係について、第4は、視知覚における選択的注意や期待や慣れなど視覚系の行う能動的活動・学習と視覚誘発電位との間の関係について、第5は、視知覚の発達と視覚誘発電位との間の関係についてである。また、両眼間相互作用の一つとしての奥行き知覚（立体視）と視覚誘発電位との間の関係については、本論文でも一応触れたが、その記述は不十分である。

これらの内容については、北島先生の退官に際して、論文にまとめる予定である。

ここで、本論文の当初において提起した課題、すなわち、心理学の対象とする視知覚機構の解明にとって、視覚誘発電位を道具とすることの有効性とその限界について、私は取り上げる予定でいた。実際に原稿も用意していた。しかし、この課題を検討する場合の重要な事実を提供すると思われる、パタンマスキングや視覚的持続などの視知覚における時間的側面と視覚誘発電位との間の関係や、視知覚における選択的注意や期待や慣れなど視覚系の行う積極的活動と視覚誘発電位との間の関係について、本論文で概観していない。これらの内容を考慮に入れない場合、視覚誘発電位による視知覚研究の有効性と限界についての検討は、極めて不十分なものになるであろう。私は、この課題についての検討を次回の論文に譲りたい。

最後に、狩野先生の退官に際して、北海道大学教育学部臨床心理学実験室（以下、臨床心理学実験室）の研究について簡単に触れておきたい。

狩野先生が、脳波を指標として、「視知覚の形成と衰退」についての実験的研究を開始したのは1962年であった（狩野・北島，1971）

狩野先生が脳波に求めたことはただ一つ、脳波は刺激との係わり合いの強さの時間的な推移・活動の時系列を反映するのではないかということであった。環境との相互交渉の過程を脳波は示すはずだという確信であった。頭皮上に置かれた電極から導出された脳波は、それが記録されるかぎり、脳の局所的な電気活動ではなく、脳の集成的な電気活動であり、それは環境との係わりにおける人の体制化された活動を示し、適応としての活動でなければならない。狩野先生は理論を構築するための領域を視知覚に限定し、対象把握から視知覚の成立に至る過程の生理学的、心理学的知見を丹念に洗い、視知覚を課題解決として捉え、「学習の基礎機構（1967）」を著した。狩野先生は視知覚という一見非可逆的過程に人が環境との間に行う相互交渉の基本的あり方・学習を見たのである。従来、行動主義の心理学においては、環境との間の相互交渉は、反応のレベルにおいて行われるものであった。実際に、分析はそこに集中していた。狩野先生は、「学習の基礎機構」において、私達に心理学におけるものの考え方（あるいは、発想）の転換を促し、それに基づく方法論の転換を求めた。狩野先生が提起した視知覚における課題解決機構についての理論は、現代の認知論的考え方に貫かれていた。

1965年、北島先生は、「知覚情報処理系としてはたらく心理学的機構の分析的研究」を著し、視知覚を、認知的枠組としての図式との整合・不整合を基本的特性とする情報処理の過程であることを主張し、図式に基づく知覚情報処理のモデルを提案した。狩野先生はこの論文を高く評価し、北島先生の主張を強く支持した。しかし、この情報処理の過程が、当時の情報処理モデルのほとんどが仮説した直列的に行われるという考え方には、2つの理由から疑義を呈した。1つは、刺激の処理が直列的であるとすると、刺激処理に要する時間は、刺激により大きくばらつかざるを得ず、これは心理学実験が明らかにしてきた知覚的諸時間とも矛盾するということであり、2つは、神経系の結合の構造が直列的処理に有利ではないということである。狩野先生は、視覚系における刺激の処理は分散して並列的に行われると考えていた。狩野先生の考えは、次のように簡単にまとめることができるであろう。《刺激の入力によって生じた興奮は、脳全体に拡散し、その過程で図式群に興奮は収束し、閉回路を形成して視知覚は成立する。脳における興奮の広がり の程度は課題性の高さに対応し、この課題性の高さは、物理的刺激構造と知覚者の内的過程との関係によって決まる。知覚者の内的過程は、巨視的には、知覚者の欲求に、微視的には、先行刺激によって生じた予期(知覚的準備性)に規定される。》

このように、入力刺激と図式との整合・不整合を基本的特性とする課題解決として視知覚を捉えることによって、視知覚を課題解決に伴う活動の時間的変容として分析することが可能となり、多くの生理学的な指標から選ばれた脳波はこの視知覚活動とよく適合し、狩野・北島両先生の実験構成の巧みさ・作業仮説の明晰さと相まって、臨床心理学実験室において、脳波の α 波の減衰と復活を指標とする視知覚の課題解決に関する多くの実験を産み出した(狩野・北島, 1971)。ここで明らかにされた諸事実は、心理学のみならず、脳波学的に見ても未知の発見で、現在においても、一級の知見に属するものである。

1973年、古塚助手(現在助教授)の努力もあって、視覚誘発電位の記録・分析が可能となり、臨床心理学実験室は、在外研究から帰られた北島先生を中心に、「視知覚における課題解決機構の解明にとって必須(狩野・北島, 1971)」と考えられた視覚誘発電位を指標とする研究へと歩みを進めた。視覚誘発電位は、 α 波では分析し得なかった視覚情報処理の初期過程(α 波の減衰にいたるまでの時間におおよそ対応する)の活動の分析に、指標としての威力を発揮し、視覚誘発電位による実験は、「視知覚機構の発動を解明する(狩野・北島, 1971)」ための興味ある知見を提供した。これらの知見は、Vision Research, Electroencephalography and clinical Neurophysiology, Biological Psychology, Japanese Psychological Researchなどの国内外の学会誌に相継いで発表された。

現在、臨床心理学実験室は、N 200, P 300, N 400等の誘発電位の後期成分を指標として、記憶系や意味系や概念系などの関与する高次な心的機構の解明を直接目指した研究に活発さを見せている。しかし、臨床心理学実験室の研究の主要な柱であった「視知覚における課題解決機構の解明」との係わりにおいて、記憶系等の高次な心的過程を脳波・誘発電位を指標として研究するという観点は後退している。これは、方法論上、吟味を要する問題である。

Berger が、人の心的活動の物質的基盤を求めて、人の脳の電気活動の記録に成功したのは1924年であった。それから66年が経過し、脳波・誘発電位についての莫大な研究が積み重ねられたにも拘わらず、脳波・誘発電位は、人の心的活動の機序について、多くを明らかにし得ていない。その原因は何か。第1は、脳波・誘発電位が、多くの研究者の当初の期待に相違して、人の

心的活動を直接に表すことはなく、人の心的活動と結び付くためには多くの媒介概念が必要であったことが挙げられるであろう。第2は、方法論上の問題である。脳波・誘発電位研究の多くは、心的活動と脳波・誘発電位の振舞との間に相関を求める研究であり、因果的關係・法則連関を求めた研究は少なく、脳波・誘発電位から心について何を知り得るかという観点が希薄であったことである。臨床心理学実験室の諸研究も、この方法論上の問題を克服し得ていない。行動レベルで実証可能なことを、脳波・誘発電位に求めても余り意味はない。狩野先生が脳波に求めたことは、初めに述べたように、極めて単純なことであった。脳波は、心の内容ではなく、心の強さを表す。脳波の変動、すなわち、心の強さの変容から、心の内容を概念的に構成することであった。ここには、上述の方法論上の問題を克服する手がかりがあり、臨床へつなげる視点があるように思う。

臨床心理学実験室は、当面、解決しなければならない2つの問題があるように思われる。1つは、脳波の α 波を指標とする研究の諸成果と一過性誘発電位を指標とする研究の諸成果とを統一的に説明する理論(狩野・北島, 1971)をどう構築するか、そして、その検証をどう進めるかという問題である。2つは、28年に渡って遂行されてきた脳波・誘発電位を中心とする精神生理・生理心理学的諸研究を、臨床心理学における科学的診断と治療方法の確立という問題にどのようにつなげ、それへの寄与をいかに行っていくかという問題である。両者ともに、すぐには解決の難しい問題であろう。何故なら、両者ともに、研究の一貫性や研究水準の高さのみでなく、研究の広がりや要求するからである。臨床心理学実験室の諸研究は、発表された論文や学会発表を見る限り、未だ面としての広がりを持たない。多くの生産的な共同研究が、臨床心理学実験室や臨床の場において、意識的に追求され、2つの問題に応える成果が確実に産み出されることを期待したい。

北海道大学教育学部特殊教育研究室の演習や臨床心理学実験室の実験に参加し、狩野先生との出会いを通して、多少なりとも学問することの意味を知り、科学的精神を身につけることができたことを心から感謝して、本論文を終わります。

文 献

- Allison, T., Matsumiya, Y., Goff, G. D. and Goff, W. R. : The scalp topography of human visual evoked potentials. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1977, 42: 185-197.
- Armington, J. C. : The electroretinogram, the visual evoked potential, and the area-luminance relation. *Vision Res.*, 1968, 8: 263-276.
- Armington, J. C. and Thiede, F. C. : Effect of stimulus area and intensity upon the light-adapted electroretinogram. *J. exp. Psychol.*, 1954, 47: 72-87.
- Armington, J. C., Tepas, D. I., Kropfl, W. J. and Hengst, W. H. : Summation of retinal potentials. *J. Opt. Soc. Am.*, 51: 877-886.
- Baker, F. H., Sanseverino, E. R., Lamarre, Y. and Poggio, G. F. : Excitatory responses of geniculate neurones of the cat. *J. Neurophysiol.*, 1969, 32: 916-929.
- Barber, C. : Convergent features in visual evoked potentials to pattern onset, offset, and reversal. In: Noder, R. H. and Barber, C. (Eds): *Evoked potentials II*, Butterworths, 1984: 244-250.
- Bartlett, N. R. and White C. T. : Cortical potentials evoked by the onset and the termination of foveal stimulation. *Psychon. Sci.*, 1968, 11: 357p.
- Boynton, R. M. and Riggs, L. A. : The effect of stimulus area and intensity upon the human retinal response.

- J. exp. Psychol.*, 1951, 42 : 217-226.
- Breitmeier, B. G. : Simple reaction time as a measure of the temporal response properties of transient and sustained channels. *Vision Res.*, 1975, 15 : 1411-1412.
- Brindley, G. S. and Westheimer, G. : The spatial properties of the human electroretinogram. *J. Physiol.*, 1965, 179 : 518-537.
- Brooks, B. and Jung, R. : Neuronal physiology of the visual cortex. In : Jung, R. (Ed.) : *Handbook of sensory-physiology*, Vol. VII/3 : *Central processing of visual information Part B*, 1973 : 325-440.
- Brown, J. L. and Mueller, C. G. : Brightness discrimination and brightness contrast. In : Graham, C. H. (Ed.) : *Vision and visual perception*, John Wiley & Sons, 1965 : 208-250.
- Bruce, C. Desimone, R. and Gross, C. G. : Visual properties of neurones in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque, *J. Neurophysiol.*, 1981, 46 : 369-384.
- Campbell, F. W. and Kulikowski : The visual evoked potentials as a function of contrast of a grating pattern. *J. Physiol.*, 1972, 222 : 345-356.
- Campbell, F. W. and Maffei, L. : Electrophysiological evidence for the existence of orientation and size detectors in the human visual system. *J. Physiol.*, 1970, 207 : 635-652.
- Campbell, F. W. and Robson, J. G. : Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *J. Physiol.*, 1968, 197 : 551-566.
- Celesia, G. G. : Steady-state and transient visual evoked potentials in clinical practice. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1982, 388 : 290-305.
- Celesia, G. G. and Dary, R. F. : Effects of aging on visual evoked responses. *Arch. Neurol.*, 1977, 34 : 403-407.
- Cigánek, L. : The EEG response to light stimulus in man. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1961, 13 : 165-172.
- Cigánek, L. : A comparative study of visual and auditory EEG responses in man. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1965, 18 : 625-629.
- Cigánek, L. : The effects of attention and distraction on the visual evoked potential in man : a preliminary report. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1967, suppl., 26 : 70-73.
- Cigánek, L. : Variability of the human visual evoked potential : normative data. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1969, 27 : 35-42.
- Cigánek, L. : Binocular addition of the visually evoked response with different stimulus intensities in man. *Vision Res.*, 1970, 10 : 479-487.
- Clynes, M., Kohn, M. and Lifshitz, K. : Dynamics and spatial behavior of light evoked potentials, their modification under hypnosis, and on-line correlation in relation to rhythmic components. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1964, 112, 468-509.
- Cracco, R. Q. and Cracco, J. B. : Visual evoked potential in man : early oscillatory potentials. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1978, 45 : 731-739.
- Crampton, G. H. and Armington, J. C. : Area-intensity relation and retinal location in the human electroretinogram. *Am. J. Physiol.*, 1955, 181 : 47-53.
- Creutzfeldt, O. D. and Kuhnt, U. : Electrophysiology and topographical distribution of visual evoked potentials in animals. In : Jung, R. (Ed.) : *Handbook of sensoryphysiology*, Vol. VII/3 : *Central processing of visual in-*

- formation Part B, 1973 : 647-678.
- Darcey, T. M., Ary, J. P. and Fender, D. H. : Spatio-temporal visually evoked scalp-field patterned stimulation. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1980, 50 : 348-355.
- DeVoe, R. G., Ripps H. and Vaughan, Jr. H. G. : Cortical responses to stimulation of the human fovea. *Vision Res.*, 1968, 8 : 135-147.
- De Valois, R. L., Morgan, H. and Snodderly, D. M. : Psychophysical studies of monkey vision : III. Spatial luminance contrast sensitivity tests of macaque and human observers. *Vision Res.*, 1974, 14 : 75-81.
- Dinges, D. and Tepas, D. I. : Luminance effects on visual evoked brain responses to flash onset and offset. *Bull., Psychon., Soc.*, 1976, 8 : 105-108.
- Efron, R. : Artificial synthesis of evoked potentials to light flash. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1964, 112 : 292-304.
- Enroth-Cugell, C., and Robson, J. G. : The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *J. Physiol.*, 1966, 187 : 517-552.
- Estevez, O. and Spekreijse, H. : Relationship between pattern appearance-disappearance and pattern reversal responses. *Exp. Brain Res.*, 1974, 19 : 233-238.
- Fukada, Y. : Receptive field organization of cat optic nerve fibers with special reference to conduction velocity. *Vision Res.*, 1971, 11 : 209-226.
- Gibson, J. J. : *The perception of the visual world*. Boston : Houghton Mifflin, 1950.
- Gibson, J. J. : Perception as a function of stimulation. In Koch, S. (Ed.) : *Psychology : A study of a science*, Vol. I. McGraw-Hill, 1959.
- Gibson, J. J. : *The ecological approach to visual perception*. Houghton Mifflin Company, 1979. (生態学的視覚論 : ヒトの知覚世界を探る。古崎 敬・古崎愛子・辻敬一郎・村瀬 旻共訳, サイエンス社)
- Goff, W. R., Matsumiya, Y., Allison, T. and Goff, G. D. : Cross modality comparisons of averaged evoked potentials. In Donchin, E. and Lindsley, D. B. (Eds.) : *Averaged evoked potentials*, SP-191, Washington, DC, NASA, 1969 : 95-141.
- Halliday, A. M., Barrett, G., Halliday, E. and Michael, W. F. : The topography of the pattern-evoked potential. In : Desmedt, J. E. (Ed.) : *Visual evoked potentials in man : new developments*, Oxford University Press, 1977 : 121-133.
- Hammond, P. and Mackay, D. M. : Differential responses of cat visual cortical cells to textured stimuli. *Exp. Brain Res.*, 1975, 22 : 427-430.
- Hammond, P. and MacKay, D. M. : Differential responsiveness of simple and complex cells in cat striate cortex to visual texture. *Exp. Brain Res.*, 1977, 30 : 275-296.
- Harter, M. R. and White, C. T. : Evoked cortical responses to checkerboard patterns : Effect of check-size as a function of visual acuity. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1970, 28 : 48-54.
- Harter, M. R. : Evoked cortical response to checkerboard patterns : Effect of check size as a function of retinal eccentricities. *Vision Res.*, 1970, 10 : 1365-1376.
- Harter, M. R. and White, C. T. : Effects of contours sharpness and check-size on visually evoked cortical potentials. *Vision Res.*, 1968, 8 : 701-711.
- Harwerth, R. S. and Levi, D. M. : Reaction time as a measure of suprathreshold grating detection. *Vision Res.*, 1978, 18 : 1579-1586.
- Heinze, H. J., Luck, S. J., Mangun, G. R. and Hillyard, S. A. : Visual event-related potentials index focused

- attention within bilateral stimulus arrays. I. Evidence for early selection. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1990, 75 : 511-527.
- Ito, M., Sugishita, M., Ito, H., Miyake, S. and Tsuji, K. : A relationship between the Broca-Sulzer effect and visually evoked potentials. *Jpn. Psychol. Res.*, 1981, 23 : 140-148.
- Jeffreys, D. A. : Cortical source locations of pattern-related visual evoked potentials recorded from the human scalp. *Nature*, 1971, 229 : 502-504.
- Jeffreys, D. A. and Axford J. G. : Source locations of pattern specific components of human visual evoked potentials. I. Components of striate cortex origin. *Exp. Brain Res.*, 1972a, 16 : 1-21.
- Jeffreys, D. A. and Axford J. G. : Source locations of pattern specific components of human visual evoked potentials. II. Components of extrastriate cortex origin. *Exp. Brain Res.*, 1972b, 16 : 22-40.
- Jeffreys, D. A. : The physiological significance of pattern visual evoked potentials. In : Desmedt, J. E. (Ed.) : *Visual evoked potentials in man : new developments*, Oxford University Press. 1977 : 134-167.
- Jeffreys, D. A. and Smith, A. T. : The polarity inversion of scalp potentials evoked by upper and lower half-field stimulus patterns : latency or surface distribution differences ? *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1979, 46 : 409-415.
- Jeffreys, D. A. : The nature of pattern VEPs. In : Barber, C. (Ed.) : *Evoked Potentials*, MIT Press, 1980 : 149-157.
- Jeffreys, D. A., Murphy, F. and Musselwhite, M. J. : Human pattern-evoked potentials recorded with textured backgrounds. *J. Physiol.*, 1986, 382 : 97p.
- Jeffreys, D. A., Musselwhite, M. J. and Murphy, F. : A study of the late components of the pattern-onset VEP. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1987, 67 : 51p.
- Jeffreys, D. A. : Evoked potential studies of contour processing in human visual cortex. In : Kulikowski, J. J. and Dickinson, C. M. (Eds.) : *Seeing contour and colour*, Pergamon press, 1989a.
- Jeffreys, D. A. : A face-responsive potential recorded from the human scalp. *Exp. Brain Res.*, 1989b, 78 : 193-202.
- Jones, R. and Keck, M. J. : Visual evoked response as a function of grating spatial frequency. *Invest. Ophthalm. Vis. Sci.*, 1978, 17 : 652-659.
- Julesz, B. : Binocular depth perception of computer generated patterns. *Bell. Syst. Tech. J.*, 1960, 39 : 1125-1162.
- Julesz, B. and Chang, J. J. : Interaction between pools of binocular disparity detectors tuned to different disparities. *Biol. Cybernetics*, 1976, 22 : 107-120.
- 狩野 陽 : 学習の基礎機構. 北海道大学教育学部紀要, 1967, 13 : 43-73.
- 狩野 陽・北島象司 : 視知覚の形成と衰退. 北海道大学教育学部紀要, 1971, 18 : 1-52.
- 狩野 陽・北島象司・古塚 孝・室橋春光・田村卓哉・諸富 隆・菅原正和 : 脳波・誘発電位に照応する認知の時間特性—主観的輪郭と誘発電位—. 日本心理学会第47回大会発表論文集, 1983 a : 27 p.
- 狩野 陽・北島象司・古塚 孝・室橋春光・田村卓哉・諸富 隆・菅原正和 : 脳波・誘発電位に照応する認知の時間特性—視覚パターンと VEP N180 —. 日本心理学会第47回大会発表論文集, 1983 b : 28 p.
- Kaufman, L., Okada, Y., Tripp, J. and Weinberg, H. : Evoked neuromagnetic fields. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1984, 425 : 722-742.
- Kaufman, L. and Williamson, S. J. : Recent developments in neuromagnetism. In : Barber, C. and Blum, T. (Eds.) : *Evoked potentials III*. Butterworths, 1987 : 100-113.

- 北島象司：知覚情報処理系としてはたらく心理学的機構の分析的研究。北海道大学教育学部紀要，1965，11：171—189.
- Kitajima, S., Morotomi, T. and Kanoh, M. : Enhancement of averaged evoked responses to brief flashes after offset of preexposed light stimulation : a critical moment. *Vision Res.*, 1975, 15 : 1213—1216.
- Kooi, K. A. and Bagchi, B. K. : Visual evoked responses in man : normative data. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1964, 112 : 254—269.
- Kriss, A. and Halliday, A. M. : A comparison of occipital potentials evoked by pattern onset, offset and reversal by movement. In : Barber, C. (Ed.) : *Evoked Potentials*, MIT Press, 1980 : 205—212.
- Kulikowski, J. J. : Visual evoked potentials as a measure of visibility. In : Desmedt, J. E. (Ed.) : *Visual evoked potentials in man : new developments*, Oxford University Press, 1977 : 168—183.
- Kulikowski, J. J. : Separation of occipital potentials related to the detection of pattern and movement. In : Desmedt, J. E. (Ed.) : *Visual evoked potentials in man : new developments*, Oxford University Press, 1977 : 184—196.
- Kulikowski, J. J. and Tolhurst, D. J. : Psychophysical evidence for sustained and transient detectors in human vision. *J. Physiol.*, 1973, 232 : 149—162.
- 黒岩義之：視覚誘発電位。中西孝雄編：脳脊髄誘発電位，朝倉書店，1986：130—161.
- Lehman, D., Meles, H. P. and Mir, Z. : Average multichannel EEG potential fields evoked from upper and lower hemi-retina : latency differences. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1977, 43 : 725—731.
- Lesèvre, N. and Joseph, J. P. : Modification of the pattern evoked potential in relation to the stimulated part of the visual field (clues for the most probable origin of each component). *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1979, 47 : 183—203.
- Lesèvre, N. : Chronotopographical analysis of the human evoked potentials in relation to the visual field (data from normal individuals and hemianopic patients). *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1982 : 156—182.
- Levick, W. R. and Zacks, J. L. : Responses of cat retinal ganglion cells to brief flashes of light. *J. Physiol.*, 206 : 677—700.
- Lupp, U., Hauske, G. and Werner, W. : Perceptual latencies to sinusoidal gratings. *Vision Res.*, 1976, 16 : 969—972.
- MacKay, D. M. : Evoked brain potentials as indicators of sensory information processing. *Neurosci. Res. Progm.*, 1969, 7 : 181—276.
- MacKay, D. M. : Sensory processing in the brain and evoked potentials. In : Kornhuber, H. H. and Deecke, L. (Eds.) : *Motivation, motor and sensory process of the brain : Electrical potential, behavior and clinical use. Progress in Brain Research*, 1980, 54 : 245—259.
- MacKay, D. M. : Source-density mapping of human visual receptive fields using scalp electrodes. *Exp. Brain Res.*, 1984, 54 : 579—581.
- MacKay, D. M. and Jeffrey, D. A. : Visually evoked potentials and visual perception in man. In : Jung, R. (Ed.) : *Handbook of sensory physiology, Vol. VII/3 : Central processing of visual information Part B*, 1973 : 647—678.
- Maffei, L. and Fiorentini, A. : The visual cortex as a spatial frequency. *Vision Res.*, 1973, 13 : 1255—1267.
- Maier, J., Dagnelie, G., Spekreijse, H. and van Dijk, B. W. : Principal components analysis for source localization of VEPs in man. *Vision Res.*, 1987, 27 : 165—177.

- Mangun, G. R. R. and Hillyard, S. A. : The spatial allocation of visual attention as indexed by event-related brain potentials. *Human factors*, 1987, 29 : 195-211.
- Marr, D. : *Vision*. Freeman, 1982. (乾 敏郎・安藤広志訳: ビジョンー視覚の計算理論と脳内表現ー, 産業図書, 1987)
- Michael, W. F. and Halliday, A. M. : Differences between the occipital distribution of upper and lower field pattern-evoked responses in man. *Brain Res.*, 1971, 32 : 311-324.
- Milner, B. A., Regan, D. and Heron, J. R. : Theoretical models of the generation of steady-state evoked potentials, their relation to neuroanatomy and their relevance to certain clinical problems. *Adv. Med. Biol.*, 1972, 24 : 157-169.
- Milner, B. A., Regan, D. and Heron, J. R. : Differential diagnosis of multiple sclerosis by visual evoked potential recordings. *Brain*, 1974, 97 : 755-772.
- 諸富 隆・北島象司: 光パターン刺激の消失による視覚誘発反応の分析ーTracer 刺激による off 反応の分析ー. 日本心理学会第38回大会発表論文集. 1974 : 366-367.
- 諸富 隆: 光刺激の消失にともなう視覚誘発反応 (off 反応) の分析ー off 反応とそれに後続する視覚誘発反応 (on 反応) との相関ー. 岩手大学教育学部研究年報, 1975, 35 : 51-72.
- Morotomi, T. and Kitajima, S. : Enhancement of evoked responses to brief flashes and its correlation with off responses to pre-exposed light stimulation. *Vision Res.*, 1975, 15 : 267-272.
- 諸富 隆: 認知に対応する誘発電位の後期成分 (その 5) ーパターンマスキングー. 日本心理学会第46回大会発表論文集. 1982 : 32 p.
- 諸富 隆: 視覚パターンに特異的に誘発される視覚誘発電位の分析. 脳波と筋電図, 1984, 12 : 26 p.
- 諸富 隆: 図形残光条件における視覚誘発電位. 脳波と筋電図, 1985 a, 13 : 33 p.
- 諸富 隆: VEPs に及ぼす刺激の時間的・空間的要因. 生理心理学と精神生理学, 1985 b, 3 : 46-48.
- 諸富 隆: 上・下・左・右視野刺激誘導のパターン出現・消失・反転視覚誘発電位. 臨床脳波, 1986 a, 28 : 171-181.
- 諸富 隆: 上・下・左・右半視野誘導 VEPs の空間周波数応答特性. 脳波と筋電図, 1986 b, 14 : 44 p.
- 諸富 隆: 上・下・左・右半視野誘導視覚誘発電位の空間周波数応答特性. 昭和61年度科学研究費補助金 (一般研究 C) 研究成果報告書, 1987 a : 19-24.
- 諸富 隆: 輪郭に特異的に反応する電位成分の順応パラダイムによる分析. 昭和61年度科学研究費補助金 (一般研究 C) 研究成果報告書, 1987 b : 25-28.
- 諸富 隆: 主観的輪郭を伴うパターン・リバーサルへの視覚誘発電位. 昭和61年度科学研究費補助金 (一般研究 C) 研究成果報告書, 1987 c : 29-34.
- 諸富 隆: パターン刺激の持続時間のパターン出現及び消失視覚誘発電位に及ぼす影響. 昭和61年度科学研究費補助金 (一般研究 C) 研究成果報告書, 1987 d : 15-17.
- 諸富 隆: 奥行き知覚と視覚誘発電位ー Julesz の random dot stereogram による検討ー. 生理心理学と精神心理学, 1987 e, 5 : 150-151.
- 諸富 隆・昆 保典: 主観的輪郭を伴うパターン反転刺激への視覚誘発電位. 脳波と筋電図, 1987 f, 15 : 137 p.
- 諸富 隆: 奥行き知覚と視覚誘発電位. 脳波と筋電図, 1988 a, 16 : 159.
- 諸富 隆: 輪郭の知覚と視覚誘発電位. 臨床脳波, 1988 b, 30 : 487-495.
- 諸富 隆: 立体視成立と消失に伴う ERP 後期成分の変動. 生理心理学と精神生理学, 1989, 7 : 101-102.

- Musselwhite, M. J. and Jeffreys, D. A. : The influence of spatial frequency on the reaction times and evoked potentials recorded to grating pattern stimuli. *Vision Res.*, 1985, 25 : 1545-1555.
- Musselwhite, M. J. and Jeffreys, D. A. : Pattern evoked potentials and Bloch's law. *Vision Res.*, 1982, 22 : 897-903.
- 沖田庸嵩・諸富 隆 : 視覚誘発電位 (VEP) の C2 成分に生じる上・下視野刺激への選択的注意効果. 生理心理学と精神生理学, 1990, 8 : 115 P.
- 沖田庸嵩・諸富 隆・田中春美・小西賢三 : 上下視野パタン刺激への選択的注意が事象関連電位に及ぼす効果. 生理心理学と精神生理学, 1990, 8 : 81-93.
- Ossenblok, P., Reits, D. and Spekreijse, H. : *The origin of the pattern onset EP, a dipole source localization approach*. Paper presented at the fourth international evoked potentials symposium, Tronto, Sep. 30-Oct. 3, 1990.
- Padmos, P., Haaijman, J. J. and Spekreijse, H. : Visually evoked cortical potentials to patterned stimuli in monkey and man. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1973, 35 : 153-163.
- de Palma, J. J. and Lowrey, E. M. : Sine-wave response of the visual system. II. Sine-wave and square-wave contrast sensitivity. *J. opt. Soc. Amer.*, 1962, 52 : 329-335.
- Parker, D. M. and Salzen, E. A. : Latency changes in the human visual evoked response to sinusoidal gratings. *Vision Res.*, 1977a, 17 : 1201-1204.
- Parker, D. M. and Salzen, E. A. : The spatial selectivity of early and late waves within the human visual evoked potentials. *Perception*, 1977b, 6 : 85-95.
- Parker, D. M. and Salzen, E. A. : Evoked potentials and reaction times to the offset and contrast reversal of sinusoidal gratings. *Vision Res.*, 1982a, 22 : 205-207.
- Parker, D. M., Salzen, E. A. and Lishman, J. R. : Visual-evoked responses elicited by the onset and offset of sinusoidal gratings : latency, waveform, and topographic characteristics. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 1982b, 22 : 675-680.
- Plant, G. T., Zimmern, R. L. and Durden, K. : Transient visually evoked potentials to the pattern reversal and onset of sinusoidal gratings. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1983, 56 : 147-158.
- Perret, D. I., Rolls, E. T. and Caan, W. : Visual neurones responsive to faces in the monkey temporal cortex. *Exp. Brain Res.*, 1982, 47 : 329-342.
- Peterhans, E. and von der Heydt, R. : Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. II. Contours bridging gaps. *J. Neurosci.*, 1989, 9 : 1749-1763.
- Poggio, G. F. and Fischer, B. : Binocular interaction and depth sensitivity in striate and prestriate cortex of behaving rhesus monkey. *J. Neurophysiol.*, 1977, 40 : 1392-1405.
- Poggio, G. F., Motter, B. C., Squatrito, S., and Trotter, Y. : Responses of neurons in visual cortex (V1 and V2) of the alert macaque to random-dot stereograms. *Vision Res.*, 1985a, 25 : 397-406.
- Poggio, T., Torre, V., and Koch, C. : Computational vision and regularization theory. *Nature*, 1985b, 317 : 314-319.
- Regan, D. : Chromatic adaptation and steady-state evoked potentials. *Vision Res.*, 1968, 8 : 149-158.
- Regan, D. : Steady state evoked potentials. *J. Opt. Soc. Am.*, 1977a, 67 : 1475-1489.
- Regan, D. : Fourier analysis of evoked potentials ; some methods based on Fourier analysis. In : Desmedt, J. E. (Ed.). *Visual evoked potentials in man : new developments*, Oxford University Press, 1977b : 110-117.

- Regan, D. : Comparison of transient and steady-state methods. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1982, 388 : 45-71.
- Regan, D. : ERPs and Psychophysics. In : Donchin, E. (Ed.), *Cognitive psychophysiology*, Lawrence Erlbaum Associates, 1984 : 303-315.
- Regan, D. : Human visual evoked potentials. In : Picton, T. W. (Ed.), *Human event-related potentials. Handbook of Electroencephalography and clinical neurophysiology, revised series, Vol. 3*, Elsevier, 1988 : 159-243.
- Regan, D. : *Human brain electrophysiology : evoked potentials and evoked magnetic fields in science and medicine*. Elsevier. 1989.
- Regan, D. and Spekreijse, H. : Electrophysiological correlate of binocular depth perception in man. *Nature*, 1970, 225 : 92-94.
- Regan, D. and Beverly, K. I. : Electrophysiological evidence for existence of neurones sensitive to direction of depth movement. *Nature*, 1973, 246 : 504-506.
- Regan, D., Milner, B. A. and Heron, J. R. : Delayed visual perception and delayed evoked potentials in the spinal form of multiple sclerosis and in retrobulbar neuritis. *Brain*, 1976, 99 : 43-66.
- Regan, D. and Spekreijse, H. : Evoked potentials in vision research 1961-86. *Vision Res.*, 1986, 26 : 1461-1480.
- Russell, M. H. A., Kulikowski, J. J. and Murray, I. J. : Spatial frequency dependence of the human visual evoked potential. In : Barber, C. and Blum, T. (Eds.) : *Evoked potentials III*. Butterworths, 1987 : 231-239.
- Shagass, C., Amadeo, M. and Roemer, R. A. : Spatial distribution of potentials evoked by half-field pattern-reversal and pattern-onset stimuli. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1976, 41 : 609-622.
- Simson, R., Vaughan, H. G. and Ritter, W. : The scalp topography of potentials associated with missing visual or auditory stimuli. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1976, 40 : 33-42.
- Sokol, M., Jones, K. and Nadler, D. : Comparison of the spatial response properties of the human retina and cortex as measured by simultaneously recorded pattern ERGs and VEPs. *Vision Res.*, 1983, 23 : 723-727.
- Spekreijse, H., Van der Tweel, L. H. and Zuidema, T. : Contrast evoked responses in man. *Vision Res.*, 1973, 13 : 1577-1601.
- Spekreijse, H., Estevez, O. and Reits, D. : Visual evoked potentials and the physiological analysis of visual processes in man. In : Desmedt, T. E. (Ed.), *Visual evoked potentials in man : new developments*, Oxford University Press, 1977 : 16-89.
- Spekreijse, H., Dagnelie, G., Maier, J. and Regan, D. : Flicker and movement constituents of the pattern reversal response. *Vision Res.*, 1985, 25 : 1297-1304.
- Srebro, R. : Localization of visually evoked cortical activity in humans. *J. Physiol.*, 1985, 360 : 233-246.
- Srebro, R. : The topography of scalp potentials evoked by pattern pulse stimuli. *Vision Res.*, 1987, 22 : 901-914.
- Stone, J. and Dreher, B. : Projection of X- and Y-cells of the cat's lateral geniculate nucleus to areas 17 and 18 of visual cortex. *J. Neurophysiol.*, 1973, 36, 551-567.
- Sugawara, M. and Morotomi, T. : Visual evoked potentials elicited by subjective contour figures. *Scand. J. Psychol.*, 1991 : in press.

- 高橋剛夫・青木恭規：誘発電位。稲永和豊編，現代精神医学体系 20 B：神経生理学Ⅱ，1977：245-263。
- 豊永直人・安達恵美子：パターン ERG。眼科 MOOK，No. 41，視覚電気生理最新の知識，1989：124-137。
- Vassilev, A. and Mitov, D. : Perception time and spatial frequency. *Vision Res.*, 1976, 16 : 89-92.
- Vassilev, A. and Strashimirov, D. : On the latency of human visually evoked response to sinusoidal gratings. *Vision Res.*, 1979, 19 : 843-845.
- Vassilev, A. and Stomonyakov : The effect of grating spatial frequency on the early VEP-component C1. *Vision Res.*, 27 : 727-729.
- Vaughan, H. G. Jr. and Arezzo, J. C. : The neural basis of event-related potentials. In : Picton, T. W. (Ed.), *Human event-related potentials. Handbook of Electroencephalography and clinical neurophysiology, revised series, Vol. 3*, Elsevier, 1988 : 45-96.
- Von der Heydt, R., Peterhans, E. and Baumgartner : Illusory contours and cortical neuron responses. *Science*, 1984, 224 : 1260-1262.
- Von der Heydt, R. and Peterhans, E. : Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. I. Lines of pattern discontinuity. *J. Neurosci.*, 1989, 9 : 1731-1748.
- Wicke, J. D., Donchin E. and Lindsley, D. B. : Visual evoked potentials as a function of flash luminance and duration. *Science*, 1964, 146 : 83-85.
- Whittaker, S. G. and Siegfried, J. B. : Origin of wavelets in the visual evoked potential. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1983, 55 : 91-101.
- Wood, C. C. : Application of dipole localization methods to source identification of human evoked potentials. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1982, 388, 139-155.
- Yoshida, S. : Dual process model for pulse-light visual evoked potentials. *Jpn. Psychol. Res.*, 1991 (in press).
- 吉田 茂：オン・オフ視覚誘発電位の二元過程モデル。心理学研究，1990，61：322-328。
- Zeki, S. M. : Functional specialisation in the visual cortex of the rhesus monkey. *Nature*, 1978, 274 : 423-428.