慶應義塾大学学術情報リポジトリ
Keio Associated Repository of Academic resouces

Title	視覚系の空間周波特性
Sub Title	Spatial frequency response of the visual system
Author	芝本, 耿(Shibamoto, Akira)
Publisher	慶應義塾大学大学院社会学研究科
Publication year	1969
Jtitle	慶応義塾大学大学院社会学研究科紀要 : 社会学心理学教育学 (Studies in sociology, psychology and education). No.9 (1969.) ,p.49- 62
JaLC DOI	
Abstract	
Notes	論文
Genre	Departmental Bulletin Paper
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN00069 57X-00000009-0049

慶應義塾大学学術情報リポジトリ(KOARA)に掲載されているコンテンツの著作権は、それぞれの著作者、学会または出版社/発行者に帰属し、その権利は著作権法によって保護されています。引用にあたっては、著作権法を遵守してご利用ください。

The copyrights of content available on the KeiO Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

視覚系の空間周波数特性

Spatial Frequency Response of the Visual System

芝　本　　耿
Akira Shibamoto

I　はじめに

近年，様々な空間領域における視覚現象の内，特に明るさの弁別に着目し，その現象や機構を明らかにするために視覚系を一つの情報伝送系とみなし，通信工学において発展した伝達関数理論の下に視覚系の空間周波数特性を求める試みがなされている。この様な考え方の視覚の問題への適用はすでに時間領域については，Ives (1922)[1] らによるフリッカーの問題の取扱いにみられるが，いずれも刺激と反応についての記述を周波数の関数（周波数スペクトル）として示し，入力の周波数スペクトルがどの様な伝達特性をもった系を経て出力にあらわれるかを明らかにしようとするものである。視覚系の解像の性能を示すものとして視力があるが，視力は視覚系の解像力限界を示すものであり，この限界値だけをもって視覚系の特性を記述するのは不充分である。又，人間の視覚系を一つの大きな情報伝送系の最終末端要素と考え，物理的伝送系の特性を示すのと同じ様な方法が適用されるならば，一貫した思想で系全体を考えることができるし，同時に視覚系の特性を論じるにもはるかに明確な結論が下されると思われる。一般に物理的伝送系の特性を示すには周波数特性という方法が良く使われる。すなわち，様々に変化する入力周波数の関数として出力がどの様な状態で出て行くかを明らかにするものである。この様な表示方法に直接対応する視覚系の特性の表示方法を次の様に考える。我々は視覚系の特性を記述する空間周波数特性を求めるわけであるが，この視覚系の伝達関数は先述した如く，フリッカーの様な刺激の時間的変化を扱う時間領域[2)~5)]や明るさの対比などの刺激の空間的変化を扱う空間領域，更には刺激の時空間的変化を扱う時空間領域[6)] の三つの領域で考えられる。ここでは空間領域の場合に問題を限定して論じるが，この場合に周波数分析の周波数とは，先の物理的伝送系の周波数が時間周波数であるのに対し，白黒の縞が網膜上 1 mm 又は視角 1 分あたりに何周期（何本）繰り返すかを表わす空間周波数（ν）というものである。この様な表示方法によって視覚系の特性を測定することにより，他の物理的伝送系の特性と直接対応させることが可能となる。視覚系の特性を記述する伝達関数は空間周波数による表示に基くことから，視覚系の空間周波数応答（spatial frequency response）とも云われるし，又周波数分析という数学的手法の取扱いを容易にするために，白黒の縞が正弦波状に一次元の距離 x 軸上を輝度変化させてあることから，視覚系の空間正弦波応答（spatial sine-wave response）ともよばれる。この様な空間正弦波パターン $B(x)$ は，

$$B(x)=\bar{B}(1+m_0 \cos 2\pi\nu x)$$

で示すことができ，$\bar{B}$ を平均輝度，m_0 (modulation：変調度) $=\Delta B_0/\bar{B}$，ΔB_0 を輝度振幅とすると，この式は m_0 によって輝度振幅が変化する。求める視覚系の空間周波数特性は視覚系を通った時に m_0 がどの様に変化するかを空間周波数の関数として記述することから，変調度伝達関数（modulation transfer function：MTF）ともよばれている。視覚系の伝達関数についての具体的

な説明は次章にゆずるとして，この様な特性の記述方法を取り入れることにより，明るさの弁別，視力，輪廓線強調効果などの刺激強度の空間的な分布に基く視覚現象を周波数分析の手法で解析的に記述しそれらの相互の関連性を明らかにし，更に予測する上で一つの有力な方法となると思われるが，一方，伝達関数自体はその基本に系の線形性 (linearity) を仮定しており，この仮定のために視覚系を伝達関数でとり扱う時に大きな制約を受けることも同時に銘記されねばならない。したがって，刺激の輝度 I に対して，感覚的な明るさ S が直線関数的な対応（線形性）がある場合なら，ある任意の輝度レベルで空間周波数特性を求めれば視覚系の特性は一義的に決まってしまう。しかし周知の通り感覚的な明るさ S は刺激の輝度 I の直線関数ではなく，Stevens, S.S. によれば冪関数 ($S=KI^{0.33}$) であり，はっきりとした非線形である。この様な非線形的な要素を含む人間の視覚系を線形モデルで扱うこと自体に大きな制約を受けるが，それ故に，この伝達関数理論の視覚系への適用をやめてしまうのは余りにも早急すぎると思われる。実際には線形性を仮定した場合にどの範囲にわたって，どの程度，我々の視覚系について語ることができるかを考えてみなければならない。非線形の視覚系の空間周波数特性を線形モデルの周波数分析を用いて解析しようとするならば，いくつかの輝度レベルをとって夫々のレベル近傍の微小範囲でその空間周波数特性を求めれば，系全体の特性が近似的に解析できると思われる。

以上の点を考慮に入れ，ここでは空間領域における視覚系の空間周波数特性について論ずることにする。

II　空間領域に於ける伝達関数

ここでは視覚系の特性を記述する伝達関数の理論を特に本論文と関係あることがらを中心として説明する。

今，図1に示す如く入力画像空間（刺激空間）での距離 x の関数として任意の一次元の入力画像 $O(x)$（すなわち，x 軸方向でのみ輝度変化のある場合）を考え，この入力画像が無限のインパルスで構成されているとする。この様々に変化するインパルスの強度に対応する反応として，インパルス・レスポンス $A(x)$（線ひろがり関数）が生ずる。したがって，入力画像 $O(x)$ がこの様な多数のインパルスの集りであると考えれば，それに対する出力画像 $I(x')$ は各インパルスが $A(x)$ にひろがったものの集りと考えることが出来る。すなわち出力画像空間での距離を x' とすると，x' 軸上の出力画像 $I(x')$ を求めるには，$A(x)$ の総和をとれば良いがこの場合 A

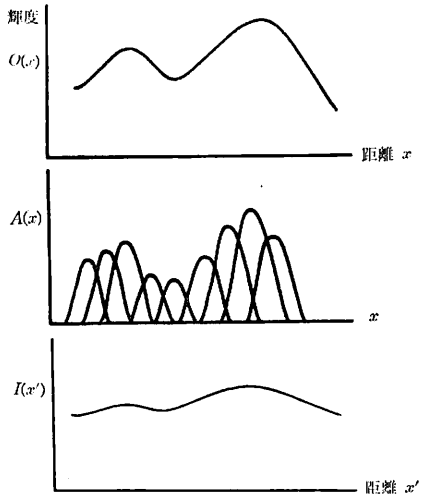


図1　入力空間波形 $O(x)$ と出力空間波形 $I(x')$ との関係（たたみこみ積分：$I(x')=\int_{\infty}^{+\infty}A(x'-x)O(x)dx$）

(x) はそれぞれのインパルスに応じて高さが異なる。そこで，各々の $A(x)$ に入力波形の高さ $O(x\text{-}x')$ を掛けて重みづけをする必要があり，このことから $A(x)$ を weighting function とも云う。ここで $A(x)$ の関数形は視覚系のみで独立に決まり，その高さだけが入力の $O(x)$ に比例すると仮定する。すなわち，ここでは出力波形 $I(x')$ は単位インパルスレスポンスの加重として求められる重ね合わせの原理 (superposition theorem) が成立する線形性を仮定している訳である。したがって出力画像空間の距離 x' に於ける出力波形 $I(x')$ は，

$$I(x')=\int_{-\infty}^{+\infty}A(x)O(x-x')dx \cdots\cdots\cdots\cdots (1)$$

これは数学的には $A(x)$ と $O(x)$ とのたたみこみ積分 (convolution product) である。このたたみこみ積分の性質から（1）式は

$$I(x')=\int_{-\infty}^{+\infty}A(x'-x)O(x)dx \cdots\cdots\cdots\cdots (2)$$

とも等価である。

以上は空間領域で出力画像 $I(x')$ を求めた訳であり，すなわち空間波形のままで扱っている。これに一定の数学的変換を与えて任意の空間波形を周波数の異なる正弦波成分の集合として表現し，周波数スペクトルの形で表示することが可能で，この数学的手法の一つとしてフーリェ変換があり，この手法を用いることにより任意の空間波形を空間領域の表示から空間周波数領域の表示へ移すことが出来る。今，（2）式の両辺の各項をフーリェ

変換 (#) すると，

$$I^{\#}(\nu)=|I^{\#}(\nu)|e^{i\theta(\nu)}$$
$$=\int_{-\infty}^{+\infty}I(x')\exp(-2\pi i\nu x')dx' \cdots\cdots(3)$$
$$A^{\#}(\nu)=|A^{\#}(\nu)|e^{i\theta(\nu)}$$
$$=\int_{-\infty}^{+\infty}A(x)\exp(-2\pi i\nu x)dx \cdots\cdots\cdots(4)$$
$$O^{\#}(\nu)=|O^{\#}(\nu)|e^{i\theta(\nu)}$$
$$=\int_{-\infty}^{+\infty}O(x)\exp(-2\pi i\nu x)dx \cdots\cdots\cdots(5)$$

但し，i は虚数単位，θ は位相角，ν は空間周波数。したがって，(2) 式は

$$I^{\#}(\nu)=A^{\#}(\nu)\cdot O^{\#}(\nu) \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots(6)$$

(6) 式を入出力の比で示すと，

$$A^{\#}(\nu)=\frac{I^{\#}(\nu)}{O^{\#}(\nu)}=\frac{|I^{\#}(\nu)|}{|O^{\#}(\nu)|}\exp$$
$$[i\{\theta_i(\nu)-\theta_0(\nu)\}] \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots(7)$$

$A^{\#}(\nu)$ をこの系の伝達関数又は空間周波数特性といい，(4) 式に示す如く線ひろがり関数 $A(x)$ のフーリェ変換したものである。今，線ひろがり関数 $A(x)$ は左右対称であると仮定[7] すると，位相角 $\theta=0$ となり，先の (4) 式はフーリェ余弦変換 (#c) により，

$$A^{\#c}(\nu)=\int_{-\infty}^{+\infty}A(x)\cos 2\pi\nu x dx \cdots\cdots\cdots(8)$$

すなわち実数部だけで扱える。したがって，この様な場合には，

$$A^{\#c}(\nu)=|A^{\#}(\nu)|=\frac{|I^{\#}(\nu)|}{|O^{\#}(\nu)|}\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots(9)$$

逆に空間周波数領域の表示から空間領域への表示へもどして考える場合には，フーリェ逆変換をもちいれば良い。伝達関数 $A^{\#}(\nu)$ が求まっていれば，線ひろがり関数 $A(x)$ は，

$$A(x)=\int_{-\infty}^{+\infty}A^{\#}(\nu)\exp(2\pi i\nu x)d\nu \cdots\cdots(10)$$

又もし，$A(x)$ が左右対称，すなわち偶関数なら，余弦逆変換により，

$$A(x)=2\int_{0}^{+\infty}A^{\#}(\nu)\cos 2\pi\nu x d\nu \cdots\cdots\cdots(11)$$

今，n ケの伝達要素の伝達関数がそれぞれ $A_j^{\#}(\nu)$ である様な系を順次とおって行く，カスケード結合の伝送系の全体の特性 $A^{\#}(\nu)$ は，

$$A^{\#}(\nu)=\prod_{j=1}^{n}A_j^{\#}(\nu)\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots(12)$$

次に図 2 に示す如く輝度が正弦波状に変化している空間波形の場合を考えてみる。一般にこの様な空間正弦波パターン $O(x)$ は，

$$O(x)=\bar{B}(1+m_0\cos 2\pi\nu x) \cdots\cdots\cdots\cdots(13)$$

$$B(x)=\bar{B}_0(1+m_0\cos 2\pi\nu x)$$
$$m_0=\frac{\Delta B_0}{\bar{B}}=\frac{B_{max}-B_{min}}{B_{max}+B_{min}}$$
$$\nu=\text{spatial frequency}$$

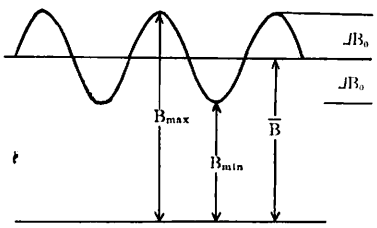


図 2　空間正弦波パターン

但し，$\bar{B}$ は平均輝度，m_0 は変調度 (modulation)

$$m_0=\frac{\Delta B_0}{\bar{B}}=\frac{B_{max}-B_{min}}{B_{max}+B_{min}}$$

(Michelson contrast)

ΔB_0 は輝度振幅を示す。ν は空間周波数で単位は，単位距離又は単位視角あたりの周期 (本数) であり，Lines/mm on Retina 又は Lines/min of arc. などで示される。

(13) 式で示される空間正弦波パターンをある線ひろがり関数 $A(x)$ をもつ系に与えた時，得られる出力波形 $I(x')$ は，先の (1) 式の場合と同様に，たたみこみ積分により，

$$I(x')=\bar{B}\int_{-\infty}^{+\infty}A(x)\{1+m_0\cos 2\pi\nu(x'-x)\}dx \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots(15)$$

で示され，更に (15) 式は，

$$I(x')=\bar{B}\int_{-\infty}^{+\infty}A(x)dx[1+m_0|A^{\#}(\nu)|\{2\pi\nu x-\phi(\nu)\}]$$

今，$\int_{-\infty}^{+\infty}A(x)dx=1$ と基準化して考えると，

$$I(x')=\bar{B}[1+m_0|A^{\#}(\nu)|\cos\{2\pi\nu x-\phi(\nu)\}] \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots(16)$$

となり，出力波形もやはり正弦波であり，(13) 式に比べて，出力の変調度が $|A^{\#}(\nu)|$ 倍になり，位相が $\phi(\nu)$ だけずれたことになる。

今，(16) 式を

$$I(x')=\bar{B}\{1+m\cos(2\pi\nu x-\phi)\} \cdots\cdots(17)$$

とおくと，

$$\frac{m}{m_0}=|A^{\#}(\nu)| \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots(18)$$

但し，m は出力画像の変調度である。

したがって，種々の空間周波数の正弦波パターンを入力として与え，出力画像を測定し，その変調度比を求めれば，変調度伝達関数を得る。そこで，$A^{\#}(\nu)$ を空間正弦

波応答ともいう。この様なパターンを用いて、コントラスト閾値を測定する場合には、出力は常に一定であるから、$m=\text{constant}\,(K)$、すなわち、先の (18) 式は、

$$\frac{K}{m_0}=|A^*(\nu)| \quad \cdots\cdots(19)$$

よって、コントラスト閾値を与える入力波形の変調度 $m_0=\frac{\Delta B_0}{\bar{B}}$ を測定しその逆数、コントラスト感度を求めることにより、伝達関数 $|A^*(\nu)|$ に比例した値を得ることができる。

III　問題の歴史的背景

視覚系の空間周波数特性を実際に測定する試みは1950年代から始まったが，その研究方向はまず，視覚系への情報の最初の受け止め口に相当する眼の特性を明らかにすることから始まり，更に，我々の感覚像の成立に到るまでの過程を明らかにしようというのが研究の流れとなった。したがって，前者は我々の眼が刺激を網膜の上でどのように受けとめているかを問題にするもので，眼の生理光学的伝送系としての特性、いわゆる眼光学系の特性を求めようとするものであり，網膜像のボケということが大きな問題となる。後者はこれらの眼光学系の特性を含めての全視覚系の特性を問題にするもので，網膜での情報処理、網膜以後の神経過程、更に感覚まで含めた生理学的又は心理学的レベルでの特性を求めることを目指している。ここで用いられた線形モデルに従えば，(12) 式に示した如く、視覚系全体の特性 $A^*(\nu)$ はそれを構成する要素の特性の積で示されるから、実験で直接に得られる全視覚系の反応を基に視覚系全体の特性 $A^*(\nu)$ は数学的に又は直接に求めることが可能であり，又眼光学系の特性 $A_1^*(\nu)$ が求められていれば、網膜以後の感覚像の成立過程の特性 $A_2^*(\nu)$ が，$A_2^*(\nu)=A^*(\nu)/A_1^*(\nu)$ として求められる。この様な視覚系の特性についての二つの大きな方向の研究内容を分類して表 1 に示し、各項について説明する。

(眼光学系の研究)

刺激側	測定方法	結　果
スリット像 (輝度 / 距離 x)	(III-1) 網膜像の写真測光 (III-2) 網膜反射像の測光 (III-3) 摘出動物眼の直接測光	$A_1^*(\nu)$ 低域通過形 (感度 / 空間周波数 ν)

(視覚系全体の研究)

刺激側	測定方法	結　果
過渡的波形 (輝度 / 距離 x) 定常的波形 (輝度 / 距離 x)	(III-4) Photometric matching (Mach pheonomena) (III-5) Threshold (コントラスト閾値) (III-6) Point of subjective equality (III-7) Contrast ratio (III-8) Scaling	帯域通過形 ($A^*(\nu)$ 感度 / 空間周波数 ν)

表 1　視覚系の空間周波数特性の研究方法と結果

(眼光学系の研究)

(III-1) 網膜像の写真測光

Flamant (1955)[7] はスリット像を用いて眼底部の反射像を写真にとり，線ひろがり関数 $A_1(x)$ を求めた。刺激スリットの両端の輝度比は 1,000 : 1 のスリットで、肉眼の線ひろがり関数 $A_1(x)$ は

$$A_1(x)=e^{-0.7(x)} \quad \text{但し} \quad x\text{は視角（分）}$$

で近似可能であるとした。

一般にこの様な写真測光の場合に一度にはシャープな像は得られず，何度もコピーを重ねているので，各段階毎にフィルムの伝達特性と撮影機の光学的特性等の複雑な写真系の伝達特性 ($P^*(\nu)$) を考慮しなければならず、又、(III-2) で述べる網膜反射像の測光の場合も同じであるが，網膜の反射像を写真測光するのであるから，得られた結果は同じ肉眼を二度通過してきたものであり，この点についても考慮がなされなければならぬ。写真系の伝達関数については本論と直接関係ないので省略するが，同じ肉眼を二度通ることについて考えてみる。図 3 に示す如く、写真測光の場合には $I''(x'')$ を撮影することになる。今、$O(x)$、$I'(x')$、$I''(x'')$ をフーリェ変換して空間周波数領域で考えると，網膜に到達する迄の左側半分の系の場合、網膜像 $I'(x')$ は，

$$I'^*(\nu)=O^*(\nu)\cdot A_{1a}^*(\nu) \quad \cdots\cdots(20)$$

又、最終的な反射像 $I''(x'')$ は、

$$I''^*(\nu)=O^*(\nu)\cdot A_{1a}^*(\nu)\cdot A_{1b}^*(\nu) \quad \cdots\cdots(21)$$

ところが同じレンズとしての肉眼を通って網膜で反射して $I''(x'')$ となるから、

$$A_{1a}^*(\nu)=A_{1b}^*(\nu) \quad \cdots\cdots(22)$$

したがって、(21) 式は

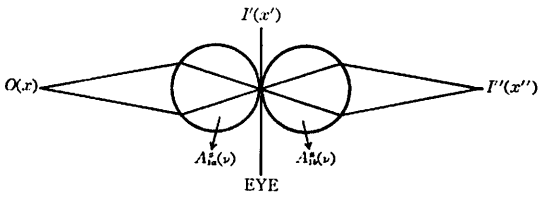


図 3　網膜反射像の経路

$$I''^{*}(\nu)=O^{*}(\nu)\cdot[A^{*}_{1a\ \mathrm{or}\ 1b}(\nu)]^{2}\cdots\cdots\cdots\cdots(23)$$

眼光学系の特性 $A^{*}_{1}(\nu)$ は

$$A^{*}_{1}(\nu)=\sqrt{\frac{I^{*}(\nu)}{O^{*}(\nu)}}\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots(24)$$

この様にして，肉眼の特性 $A^{*}_{1}(\nu)$ が求められ，先の (11) 式のフーリェ逆変換により，肉眼の線ひろがり関数 $A_1(x)$ を求めることが出来る。その結果を図 4a に示す。しかし，網膜反射像を求めるには更に写真測光の際の伝送系の特性 $P^{*}(\nu)$ を補正しなければならず，したがって先の (24) 式で示される眼光学系の特性 $A_1(\nu)$ は

$$A_1(\nu)=\sqrt{\frac{I^{*}(\nu)}{O^{*}(\nu)\cdot P^{*}(\nu)}}\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots(25)$$

で与えられる。この様に補正を加えた結果を図 4b に示す。当然のことながら，写真測光の特性を補正した図 4b の方が補正を行なわない図 4a よりもボケ(広がり)の少ない像になっている。しかし DeMott (1958)[9] は肉眼の眼光学は光に対して可逆性がないことを見い出し，先の図 3 に示した如き可逆的な経路の仮定を否定し，(22) 式は成立しないとして，図 4c に示す如く Flamant の結果 (図 4b) に更に補正を加えたものを発表した。

この様な写真測光は上述の様な複雑な写真系の伝達特性 $P^{*}(\nu)$ の補正計算という問題があるので，より直接的に網膜反射像をとらえる方法が望ましい。しかし最近，感度の良い光電変換素子が作られ，これによって網膜反射像を測定することが可能となった。

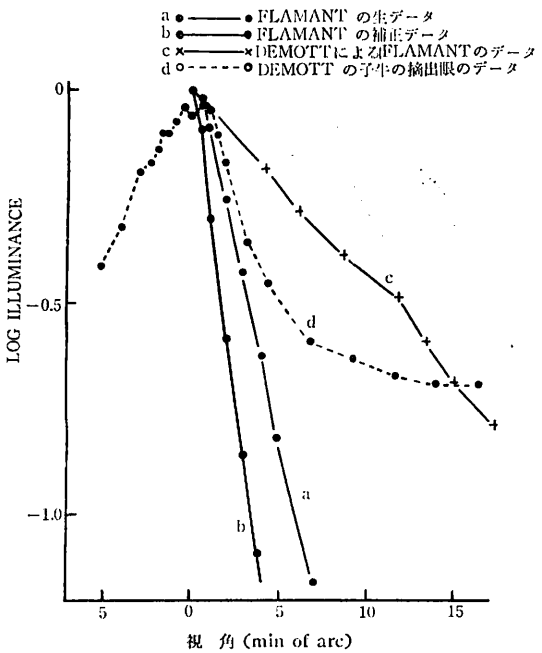


図 4　肉眼及び動物眼 (摘出眼) の線ひろがり関数 $A_1(x)$

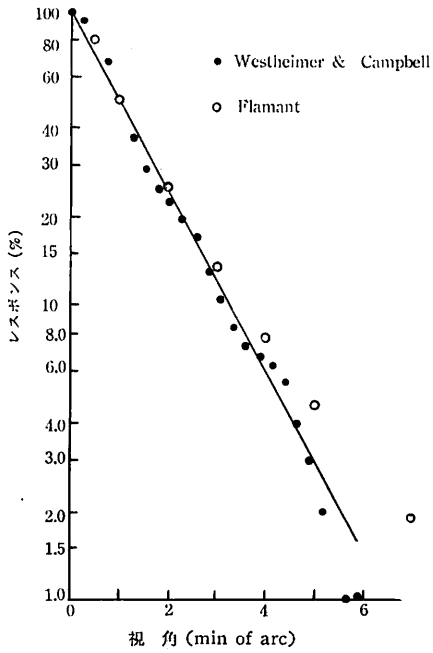


図 5　眼光学系の線ひろがり関数 $A_1(x)$ 肉眼の場合測定方法が異なっても結果は良く一致している (視覚 1 分は網膜上で約 5μ に相当する)

(III-2) 網膜反射像の測光

Krauskopf (1962)[10], Westheimer & Campbell (1962)[11] 等は網膜反射像を微弱な光をとらえる光電変換素子を用いて測定しており，この様にして求められた肉眼の線ひろがり関数 $A_1(x)$ は図 5 に示す如く先の Flamant の結果 (図 4b) と良く一致している。又，この様な測定法方によって求められた他の結果を図 6 に示す。図 5 及び図 6 から測定法は異なってもその結果は良く一致していることが解る。但し DeMott の結果は測定法が上記の測定法と更は異なった場合の結果である。しかし，これら (III-1)，(III-2) の測定法はいずれも網膜の反射像を扱っており，眼球内を二度通過する際に図 3 に示した如く，可逆的な経路の仮定していること，又フォトマルティプライヤーの感度が充分高く，反射像を正確に記録したとしても，眼球内の散乱光 (entopic stray light) によるボケという様なものも得られた記録に含まれてしまい，反射像を直ちに網膜像に等しいと

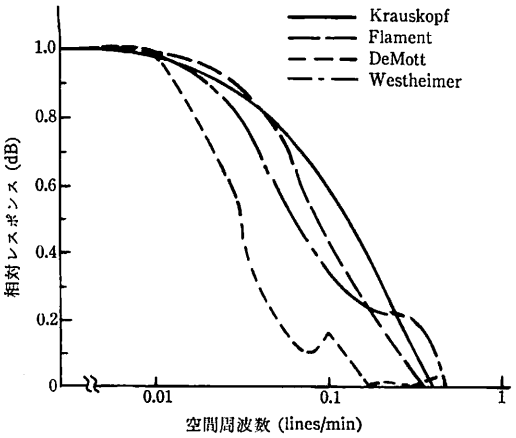


図6 眼光学系の空間周波数特性 $A_1(\nu)$
(DeMott の曲線は小牛の摘出眼のもの，他は人間の眼)

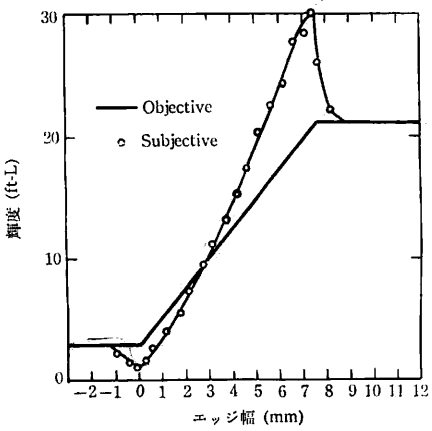


図7 Lowry & DePalma の測定した Mach 現象

すると，実際の網膜像より幅の広いボケたものを網膜像としてしまうことになる。

(III-3) 摘出動物眼の直接測光

Boynton, Enoch, & Bush (1954)[12], DeMott & Boynton (1958)[9], DeMott (1959)[13] 等の Rochester 大学のグループは哺乳類動物（ヒツジ，コウシ，ネコ）の死後摘出眼を用いて眼球の背後の網膜の位置でスリット像を直接測光し，線ひろがり関数 $A_1(x)$ を求めている。彼等は種差，瞳孔径，死後の経過時間などの要因を調べており，結果の一部を図4d，$A_1(x)$ をフーリェ変換した伝達特性 $A_1(\nu)$ を図6に示す。結果は先の (III-1)，(III-2) に比べ，線ひろがり関数 $A_1(x)$ はかなり幅の広いボケたものであり，この違いは，人間の眼球ではないこと，又生体の眼球でないことが大きな原因と思われる。この様に眼光学系の空間周波数特性 $A_1(\nu)$ は図6に示す如く低周波数領域で感度が低下しない低域通過形の特性を示している。

(視覚系全体の研究)

(III-4) Photometric matching (Mach Phenomena)

視覚系の特性を求める場合に重要なことは，その反応が視覚系は特有なものであること，又刺激と反応がそれぞれはっきりと規定できることである。Lowry & DePalma (1961)[14]，藤村・山本 (1966)[15]，江森，仲田 (1966)[16] らは Mach 現象として良く知られている視覚系特有の反応を利用して視覚系の特性を求めている。刺激波形としては図7に示す如き過渡的波形（パターン輝度 $O(x)$）を用い，その photometric matching の結果（反応輝度 $I(x)$）も同図に示す。この様にして求められた $O(x)$，$I(x)$ を先の（3）式（5）式によりフーリェ変換し，それぞれ空間領域から空間周波数領域へ変換された $O^*(\nu)$，$I^*(\nu)$ を更に（7）式に基いて，図8に示す如き視覚系の空間周波数特性 $A^*(\nu)$ を求めている。この様にして求めた空間周波数特性は空間周波数 0.1 Lines/min of arc の近辺で最大感度を示し，それより低い周波数側でも又高い周波数側でも感度が低下する帯域通過形 (band pass filter) の特性を示している。

この様な Mach 現象は視覚の問題に伝達関数の理論を適用することの有効性を検証する好適な問題である。云うまでもなく，視覚系は一般に輝度に対して線形に応答するのではなく，図 11 に示した様に photometric matching で得られた反応輝度の undershoot と overshoot が相称の形をしているのではなく，overshoot の方が大きくあらわれている。したがって両者の間には線形関係は存在しないものであるが，ここでは一応，線形関係が狭い範囲内では成立するとして解析を進めている。この様な視覚系の線形性の検討という意味でも Mach 現象から視覚系の特性を求めるだけでなく，逆に Mach 現象の様な閾上での何らかの方法，例えば PSE を用いて視覚系の特性 $A^*(\nu)$ を求め，更に Mach pattern $O(x)$ をフーリェ変換した $O^*(\nu)$ を求めて，先の（6）式 $I(\nu)^*=A^*(\nu)\cdot O^*(\nu)$ に基き，$I^*(\nu)$ を求め更に $I^*(\nu)$ フーリェ逆変換して得られる $I(x)$ が果して図7に示す様な overshoot と undershoot のある反応輝度が求められるかが検討されねばならない。

(III-5) Threshold (コントラスト閾値)による測定

ここから以下では用いられる刺激は全て図2に示す如き定常的波形（空間正弦波パターン）である。この様な

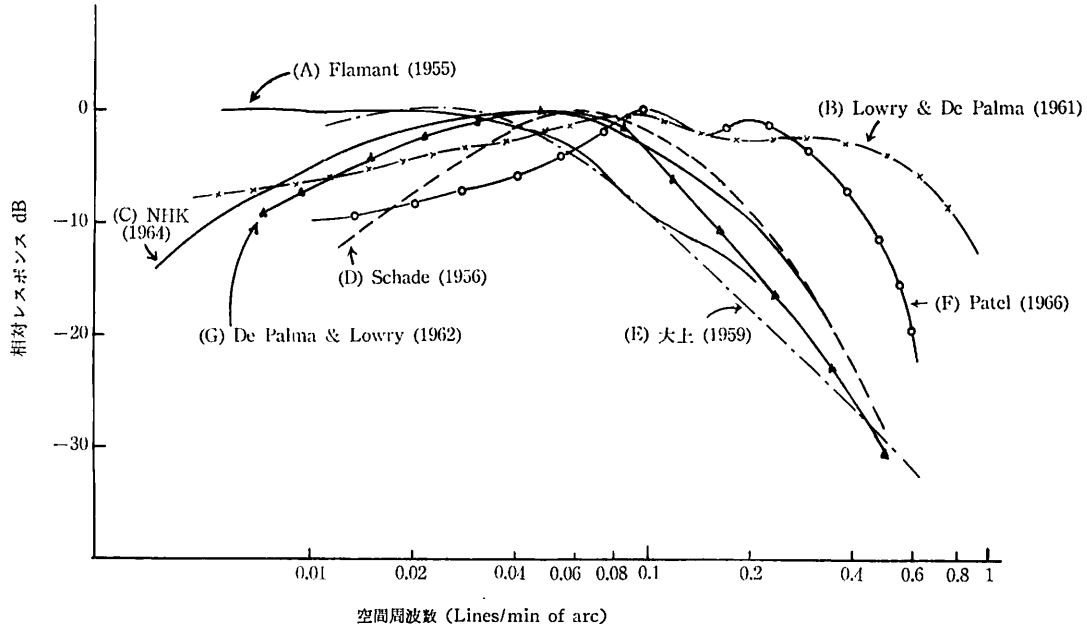


図8　視覚系の空間周波数特性 $A^*(\nu)$

(A) 眼光学系のみの特性　(B) Mach 現象から求めた特性
(C) コントラスト閾値による特性(平均輝度 10ft-L)　(D) コントラスト閾値による特性(平均輝度 4ft-L)
(E) コントラスト閾値による特性(平均輝度 18ft-L)　(F) コントラスト閾値による特性(平均輝度 100ft-L)
(G) コントラスト閾値による特性(平均輝度 20ft-L)

輝度が正弦波状に変化する様々な空間周波数のパターンについて，それぞれの輝度振幅 ΔB_0 を変化させ，すなわちコントラストを変化させ，丁度，正弦波形の縞模様が消えてしまう輝度振幅 ΔB（弁別閾）を求めることにより，コントラスト知覚に於ける閾レベルでの空間周波数特性を直接に求めることが出来る。この様なパターン消失のコントラスト閾値を測定した報告は非常に多く，刺激パターンをテレビ装置又はオシログラフによって提示し測定した例では，Schade (1956)[17]，Goussout (1959)[18]，Patel (1966)[19]，樋渡，渡部，森らの NHK グループ (1964)[20] などがあり，光学装置により測定した例としては，大上 (1959)[21]，DePalma & Lowry (1962)[22]，Schober & Hilz (1965)[23]，Nachmias (1967)[24] らの結果がある。代表的な測定例を図 8 に示す。この様なコントラスト閾値を測度として視覚系全体の特性を求めることの問題点は前述した様に直接的に視覚系の特性 $A^*(\nu)$ が求められることと，測定自体が Mach 現象等を利用する場合より容易であることが利点として挙げられるが，逆に対象が見えるか否かという極めて極限された状況の場面であって，これらの結果を直ちに視覚系の特性の全体像であるとすることは出来ない。しかしながら，線形性の立場から考えてみると，閾値を測定するということは輝度の振幅 ΔB_0 が極めて小さい入力（刺激）波形を用いることになるから，この範囲内では視覚系は入力に対して線形的に作用すると考えることはそれ程難しい仮定ではないと思われる。ちなみに Lowry & DePalma (1961)[16] の Mach bands のコントラストは $\frac{\Delta B_0}{B}=0.75$ であるのに対して閾値測定の場合のコントラストは最高感度で 10^{-2} のオーダーである。

次に実験条件として (1) 観察距離 (2) 平均輝度 (3) 提示時間を変化させた場合についてそれぞれ考察してみる。

(1) 観察距離の影響

一般に観察距離が変化すると，網膜上での近刺激の条件を変えることになるから注意を要する。観察距離が増大すると，眼球の調節作用や瞳孔径の縮小など視器の条件に影響を与え，DePalma & Lowry (1962)[22] は常に刺激の視角が一定に保たれる装置を使用し，視覚系の特性へ与えるこれらの影響を明らかにし図 9 に示す結果を得た。観察距離が増大すると特性曲線は高周波数側へ移行するが，これは眼球の曲率が小さくなり，球面収差が

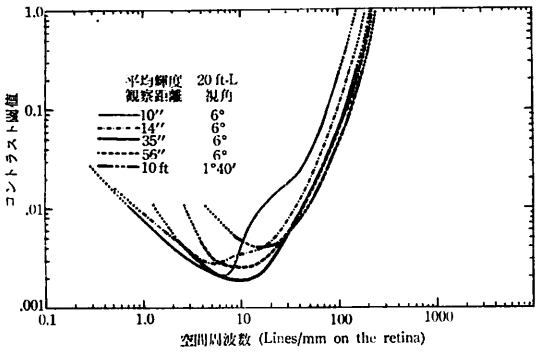


図 9　観察距離による視覚系の
空間周波数特性の変化
(DePalma & Lowry, 1961; コントラスト閾値)

起りにくくなること，及び瞳孔径が小さくなり網膜上でよりシャープな像が得られるためと思われる。又，刺激の視角が縮小すると周囲からの影響が入りこみ，特に低周波数領域に大きな影響を与えることを樋渡ら(1964)[20]は明らかにしている。特にテレビジョンを用いる時には走査線構造の妨害的影響を受けることにも注意せねばならない。

(2)　平均輝度の影響

Patel (1966)[19] の図10及び芝本・森(1967)[26] の図11が示す如く，平均輝度が高くなると空間周波数特性は帯域通過形の特性を示し，感度は全体的に良くなり，最大感度を与える空間周波数も高周波側に移動する。高周波数領域での限界周波数が平均輝度の増加と共に高周波数に移行するのは，平均輝度が高くなると瞳孔径が小さくなるため球面収差も小さくなり，又焦点深度が増加しこのために像のボケが少なくなる。この説明により一応高周

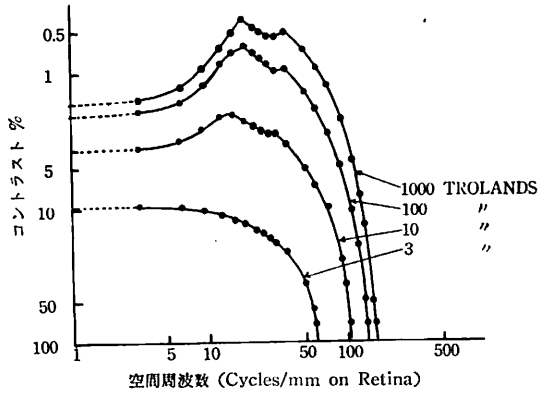


図10　平均輝度による視覚系の
空間周波数特性の変化
(Patel, 1966; コントラスト閾値)

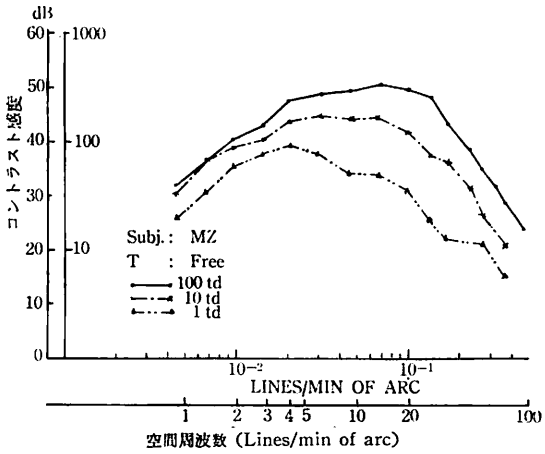


図11　平均輝度による視覚系の空間周波数特性の
変化（芝本・森1967; コントラスト閾値）

波数領域での感度の増加は説明できるが，一方，低周波数領域での感度については図10，11に示す如く，平均輝度が低い場合でも感度低下が見られる場合と逆に見られぬ場合があり，いずれにしても低周波数領域での感度低下は眼光学系の特性からだけでは説明することは不可能で，視覚系の高次の段階での作用の影響と思われる。又平均輝度が低下すると視覚系は帯域通過形から低域通過形の特性を示す様になり，特に図10において顕著に示されている。

(3)　提示時間の影響

提示時間の影響についての実験は極く最近（1965年以

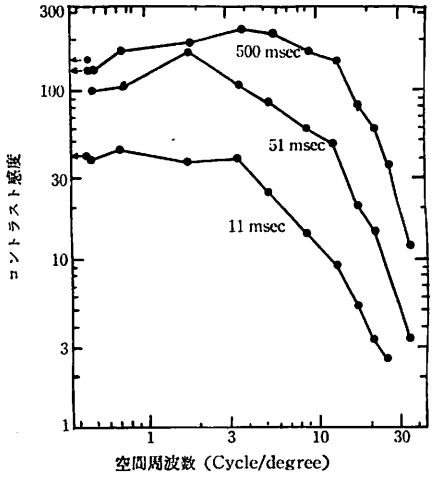


図12　提示時間による視覚系の
空間周波数特性の変化
(Nachmias, 1967; コントラスト閾値)

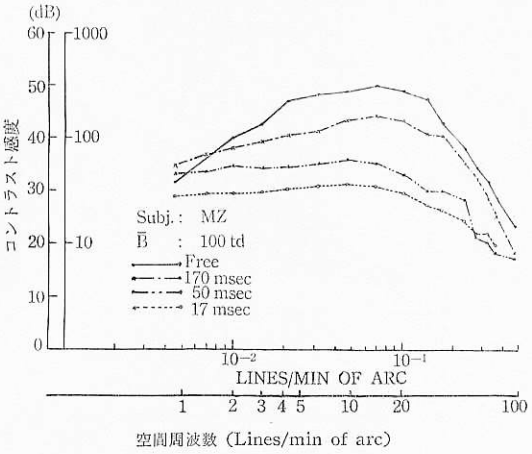


図13　提示時間による視覚系の空間周波数特性の変化
（芝本・森，1967；コントラスト閾値）

降）になって始められ，また充分に比較検討するだけの資料は報告されていない。図 12 に示す Nachmias (1967)[24]の結果によると，提示時間が長くなると全体の感度は上昇し帯域通過形の特性を示し，逆に提示時間が短かくなると，感度は低下し低域通過形の特性を示す様になる。このことは図13に示す芝本・森 (1967)[25] の結果にも明らかに示されている。これらの結果は眼光学系の時間的変化からだけで説明することはできず，視覚系の線ひろがり関数 $A(x)$ の時間的成長と密接な関係があるものと思われる。

(III-6) PSE による測定

先の (III-5) のコントラスト閾値を測定して得られた特性が我々のごく限定された場面での視覚系の特性であるのに反して，PSE を測度として行なう測定は (III-4) の Mach 現象の場合と同様に閾上での反応であり，この点から見れば我々の日常の視覚系の特性を問題にする訳であり，得られた特性の持つ意義は極めて大きい。又先述した如く，Mach 現象から線形性を仮定して求められた視覚系の特性と，この様な PSE で求めた視覚系の特性との対応関係を見ることにより，視覚系のモデルとして線形モデルを導入することの良否を検討する資料を与えてくれる。森ら (1966)[26] は図14に示す様に，空間正弦波の刺激パターンを上下に同時に提示し，上側のパターンを標準刺激とし平均輝度，空間周波数，及びコントラストを一定としている。下側のパターンは変化刺激で平均輝度は標準刺激と等しく，任意の空間周波数に於いて標準刺激のコントラストと等しくなる様に変化刺激

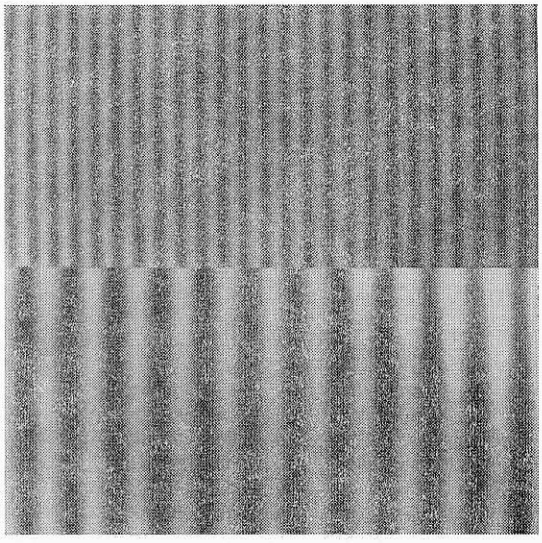


図14　PSE 測定に使用したパターン
（森ら，1964）
〔上側は標準刺激，下側は変化刺激〕

のコントラストを調整し，標準刺激に対して種々の空間周波数に於けるコントラストの主観的等価値 (PSE) を求めた。森らの実験結果の一部を図 15 に示す。標準刺激は 0.048 L/min of arc., パラメータは標準刺激のコントラストである。標準刺激のコントラトス $\left(\frac{\Delta B_0}{\bar{B}}\right)$ が高くなると，視覚系の空間周波数特性は帯域通過形の特

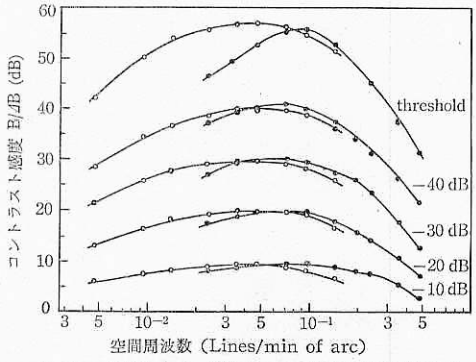


図15　PSE による視覚系の空間周波数特性
（森ら，1964：PSE）

〔標準刺激は 0.048 Lines/min of arc，パラメータは標準刺激のコントラスト $-10dB=\Delta B/\bar{B}_0=0.3$，$-20dB=\Delta B/\bar{B}_0=0.1$，$-30dB=\Delta B/\bar{B}_0=0.03$，$-40dB=\Delta B/\bar{B}_0=0.01$
F：コントラスト閾
-●-：画面高の４倍の視距離で測定
-○-：画面高の20倍の視距離で測定〕

性から，低域及び高域での感度低下が相対的に僅かとなり，空間周波数に関して，より平坦な感度特性を示している。一方 Mach 現象の様な高いコントラストのパターンを基に，線形性を仮定して求めた視覚系の特性は高周波数領域でも低周波数領域でも感度が顕著に低下する帯域通過形の特性を示し，PSE で求めた高いコントラストの標準刺激に対する特性と非常に異なっており，視覚系の線形性の仮定は相当に難しい様に思われる。

(III-7) Contrast ratio による測定

この測定法は Bryngdahl (1964)[27] によってもたらされたもので，一種の PSE の測定である。方法としては図 16 に示す如く下側の様々な空間周波数と object contrast (Co) に変化する標準野 (standard field) に対して，最も明るく感じる明るさ (B_{max}) を上側の比較野 (comparison field) に作り，又逆に最も暗く感じる明るさ (B_{min}) を同様に交互に比較野に作ることにより Subjective contrast (Sc) $=(B_{max}-B_{min})/(B_{max}+B_{min})$ を求めている。図 17 にこの様な matching の結果[27] を示す。同図の縦軸は matching の結果の明るさ (cd/m²) を示し，図中の二本の破線はそれぞれの Object contrast の時の物理的な最大 (I_{max}) 及び最小 (I_{min}) の明るさを示す。この Subjective contrast を基に，contrast ratio＝Cs/Co を求め，これを視覚系の特性の index にするという考えである。この様にして求めた

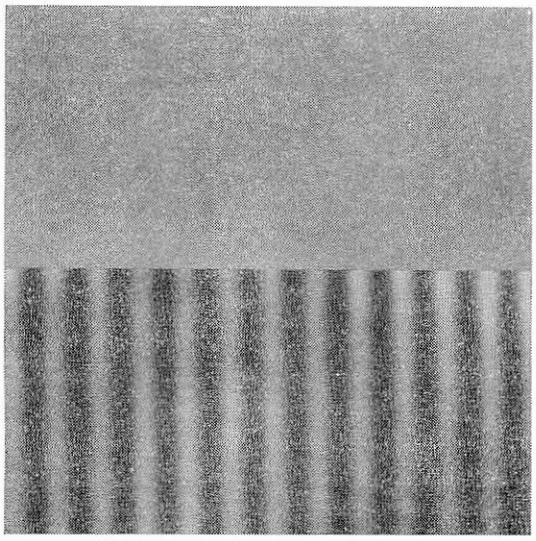


図16　Contrast ratio 測定に使用したパターン (Bryngdahl, 1964 & 1966)

[上側は比較野 (comparison field)
下側は標準野 (standard field)]

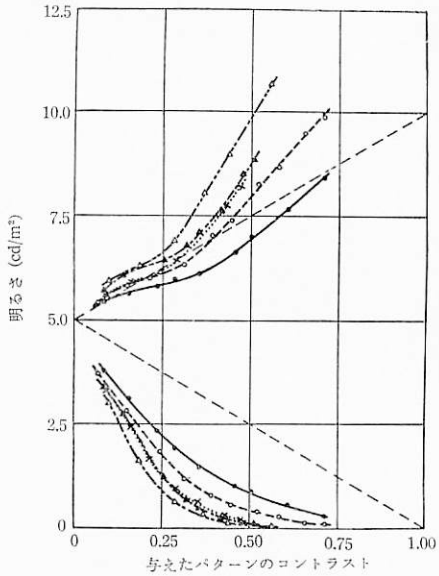
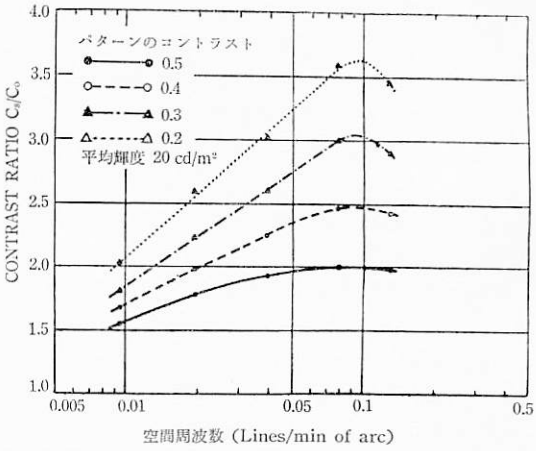


図17　空間正弦波パターンの正負ピーク輝度を matching した値 (Bryngdahl, 1966)

[与えた正弦波パターンの平均の明るさは 5.0 cd/m²，空間周波数は
—●— 0.00945 lines/min
—○— 0.0195 〃
—▲— 0.0390 〃
—△— 0.0775 〃
—×— 0.129 〃
人工瞳孔 2mmφ 使用，破線はパターンの正負ピーク値の明るさを物理的に測定した値。上部及び下部曲線群は，それぞれパターンの正ピーク，負ピークに対する主観的な明るさの測定値である。]



18図　Contrast ratio による視覚系の特性 (Photopic region) (Bryngdahl, 1966)

contrast ratio を図18に示す。定性的には他の視覚系全体の特性と同様に帯域通過形の特性を示しているが，先の (III-6) の PSE の結果と同様に Objective contrast が大となると，空間周波数に対して感度が平坦となり，相対的に感度の低下が減少する結果を得ている。又視覚系は正弦波状に輝度変化をするパターンを見る時には，そのコントラストを常に強調して受けとめていることが解る (contrast ratio>1)。

Bryngdahl は図17からも明らかな様に空間正弦波パターンに対する視覚系の特性は非線形的であり，伝達関数の概念を適用するのは無理で，むしろ図18に示す様に Objective contrast をパラメータにして contrast ratio で表示し，これを discribing function (記述関数) と称する方が妥当であるとしている。この記述関数とは非線形の系の伝達特性を記述するものであるが，Bryngdahl の測定によって求められた Subjective contrast は正弦波の基本波成分そのものだけでなく，同時に高調波成分の応答も含まれており，純粋な意味での記述関数とは云えぬ様に思われる。尚，Bryngdahl はここで引用した photopic region (明所視) の場合だけでなく，錐体と桿体が複雑に作用する mesopic region (中間視) の場合にも同様に contrast ratio を求めて報告 (1964)[27] しており，先の明所視での図18の結果に比べてかなり複雑な特性を示していることが注目される。

(III-8) Scaling による測定

視覚系の空間周波数特性を求めるのに，これまでは全て心理物理量として特性が求められてきたが，藤村・山本 (1967)[29] は心理量として特性を次の様に求めた。正弦波パターンに対して intermodal matching によりパターン全体の印象の強さを比率判断させたものであり，空間周波数の関数としての印象の強さを図19に示す。同図は先の心理物理量で求められた特性と同様な帯域通過形の特性を示している。この様に心理量によって空間周波数特性を求めることにより，様々な空間周波数に対して直接感覚的にどの様な印象を受けるかが解るが，心理物理量との対応関係が明確でないと，従来のデータとの比較検討ができない。

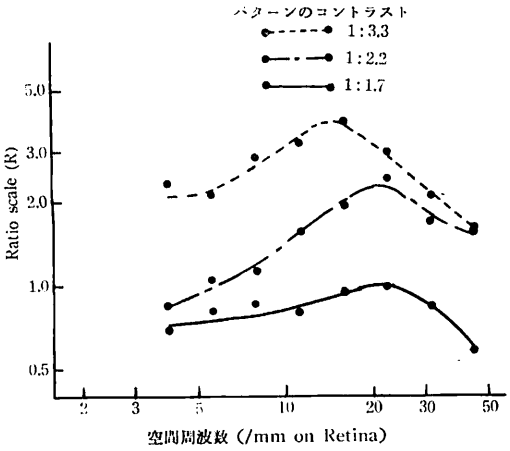


図19　Scaling による視覚系の特性
(藤村，山本，1967)

IV　視覚系の線ひろがり関数

既に求められてきた空間周波数領域での我々の視覚系の特性 $A^*(\nu)$ は帯域通過形又は低域通過形の如き特性を示しているが，これらの特性の持つ意味を理解するために空間領域に逆変換して線ひろがり関数 $A(x)$ としてとらえてみる。ところで，視覚系の特性を考える時に問題となった Mach 現象やコントラスト強調効果などを説明するために Békésy (1960)[30] は neural inhibitory unit というモデルを構成した。このモデルに従えば上述の現象や我々の測定結果を一応説明することができるので彼のモデルを紹介する。但し，彼の用いている用語は多分に生理学のレベルの用語として受け止められがちであるが，はっきりとした対応づけがなされていないので注意が必要である。Békésy (1960)[30] は皮膚触二点閾の実験から二点の刺激間の距離が大きくなるにつれ，最初は圧覚は増大するが，ある距離に達すると一点で刺激された時よりも圧覚が小さくなるという結果を得た。こ

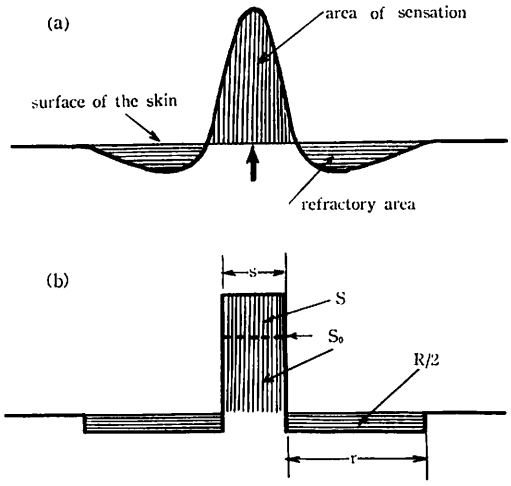


図20　Békésy の neural inhibitory unit
(Békésy, 1960)
[S は興奮量，s は興奮幅，R は抑制量，r は抑制の幅
S_0 は閾値 ($S_0=S$) の時の興奮量]

の結果を基に彼は二点で生ずる感覚がある距離で隔てられている時には，感覚は互に抑制し合っていると考え，刺激が感覚器に働きかける時には興奮の領域を中心に周囲に抑制の領域が広い範囲にわたって生ずるとし，図20(a)に示す様な三相性の neural inhibitory unit を考えた。更に同図の(b)に示す様な左右対称な矩形波状の unit を模型化して考え，この neural inhibitory unit を単位として任意の刺激波形を走査 (scanning) して行き，たたみこみ積分 (convolution) の結果として生ずる波形，すなわちここで仮定されている感覚を求めると図21及び図22の如くなる。図22から明らかな様に刺激強度が急激に変化する場合には定性的に Mach 現象に同様な結果をこの neural inhibitory unit を基に予測することができる。我々が彼の model に注目するのは，視覚系の特性として求められた帯域通過形の空間周波数特性 $A^2(\nu)$ を先の (11) 式に基き逆フーリェ変換して得られる線ひろがり関数 $A(x)$ は三相性の分布をなし，丁度 Békésy の neural inhibitory unit と良く対応するからである。先の (III-5) で紹介した Patel (1966)[19] の結果 (図 10) 及び芝本・森(1967)[25] の結果 (図11) を線形性を仮定し(10) 式及び(11)式によりフーリェ逆変換し，空間周波数領域から空間領域へ変換し求めた線ひろがり関数 $A(x)$ を図 23-1 及び図 24 に示す。これらの平均輝度をパラメータにした線ひろがり関数はいずれも平均輝度の増加に伴い，線ひろがり関数の興奮を示す正極部の幅 ($A(x)=0$) が約半分位に狭くなり，全体としては尖った形を示す様になり，又抑制を示す負極部においても抑制の最大点が中心側に向い，しかも興奮と抑制の量は共に増大の傾向を示している。尚 Patel は図23-1からカスケード結合を仮定し，すでに得られた眼光学系の線ひろがり関数 $A_1(x)$ (図23-1 R) を基に，図23-2に示す様な心理・生理学的な線ひろがり関数 $A_2(x)$ を求めている。一方，Patel の図23-1及び芝本の図24の結果は眼光学系も含めた視覚系全体の線ひろがり関

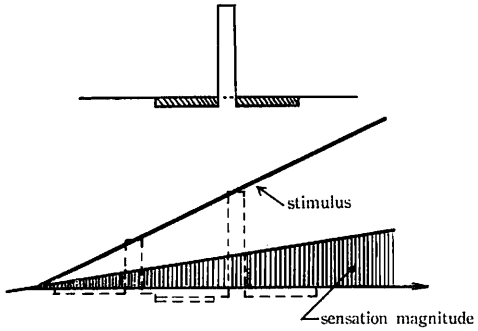


図21　neural inhibitory unit による刺激が単調増加する時の感覚 (Békésy, 1960)

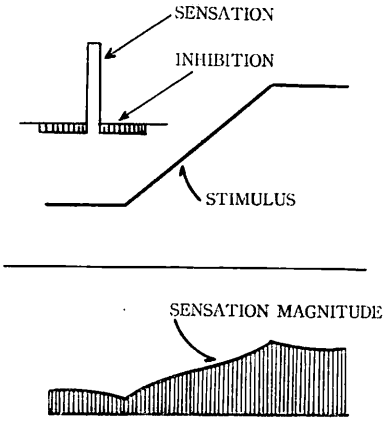


図22　neural inhibitory unit による刺激が急激に変化する時の感覚(Békésy, 1960)

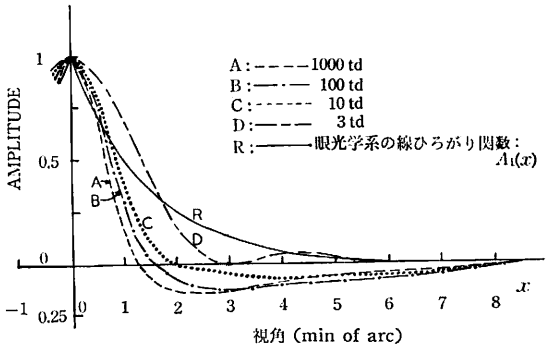


図23-1　平均輝度による視覚系の線ひろがり関数 $A(x)$ の変化 (Patel, 1966)
〔同図は図 7 をフーリェ逆変換したもの〕

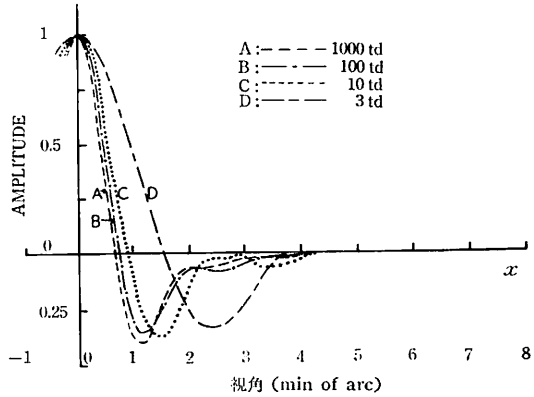


図23-2　平均輝度による心理・生理学的な線ひろがり関数 $A_2(x)$ の変化 (Patel, 1966)

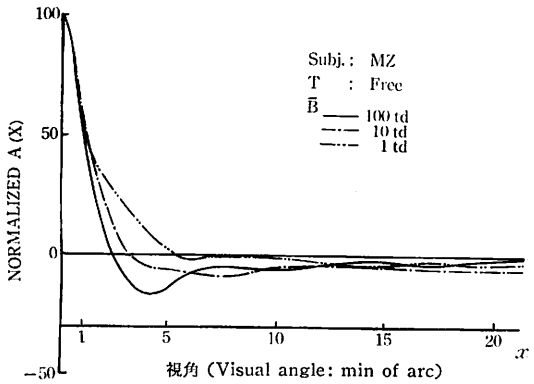


図24 平均輝度による視覚系の線ひろがり関数の変化（芝本・森，1967）
（同図は図18をフーリェ逆変換したもの）

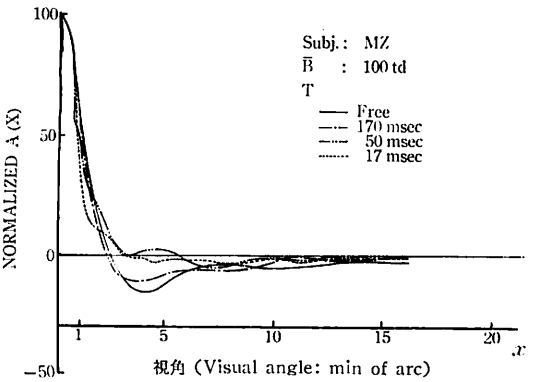


図25 提示時間による視覚系の線ひろがり関数の変化（芝本・森，1967）
（同図は図20をフーリェ逆変換したもの）

数 $A(x)$ で図 23-2 の $A_2(x)$ と比較すると全体的に幅の広いものとなっている。これらの結果から心理生理学的な線ひろがり関数 $A_2(x)$ が負極部を持たない眼光学系の幅の広い線ひろがり関数 $A_1(x)$ を抑制成分でもって整形し輪廓づけしていると考えられる。更に，提示時間をパラメータにした図25においても先の平均輝度を変化させた場合と同様な傾向が見られ，提示時間が長くなるにつれて抑制が成長して大きくなり，又抑制の最大点も中心側に向かっている。一方，空間周波数領域で求めた帯域通過形の視覚系の特性 $A^*(\nu)$ は，その高周波数領域での感度低下は主に眼光学系の特性で説明可能であるが，低周波数領域での感度低下は線ひろがり関数の抑制成分の成長と密接な関係があると思われる。すなわち，抑制のまだ充分成長していない過程では低周波数領域での感度低下はさほど顕著ではないが，平均輝度の高い場合や提示時間の充分に長い場合には，抑制成分は成長しきってしまい，低周波領域での感度下低がはっきりと示されるものと思われる。この様な考え方を支持するものとして，金子・小保内 (1959)[31] の光覚閾法による興奮と抑制の時間的成長の研究や生理学の分野では抑制の時間的な遅れについての Rodieck & Stone (1965)[32] の猫の retinal ganglion cell の受容域の報告などがある。更に Békésy のモデルの考え方の出発点となった，Ratliff & Hartline[33] のカブトガニの側抑制についての一連の実験も極めて重要な意義を持つものと思われる。

V むすび

視覚系の空間周波数特性について，その考え方と，従来発表されてきた多数の測定結果及び，その結果を説明するモデルの基本となるべき生理学的な背景について，総括的に述べた。

この様な明るさ弁別における視覚系の空間周波数特性を興奮と抑制の相互作用に基くとする仮説と生理学的事実としての lateral inhibition 及び抑制の時間的な遅れとにより，少なくとも定性的にではあるが説明することが可能と思われた。すなわち，伝達関数理論の数学的変換により空間周波数領域での特性をフーリェ逆変換し線ひろがり関数として空間領域でその特性をみてみると，各時点における抑制と興奮の成長過程に対する結果が得られ，上記の仮説の妥当性を示すものと思われた。この様に伝達関数理論を導入することにより，視覚系の線形性という厳しい制約を受けることになるが，求められた線ひろがり関数という一つの仲介変数は生理学的事実と全く矛盾するものではなく，又全く別な方法，たとえば光覚閾法でとらえた結果ともかなり良く一致し，視覚系というブラック・ボックスの内にはなにか同じメカニズムが作用していることを示唆する様に思われた。

本稿は筆者の修士論文の一部をまとめたものであるが，この機会に，懇切なる御指導を承わった日本放送協会放送科学基礎研究所視聴科学研究室の森孝行氏に心から謝意を表わさせていただく。

引用文献

1) Ives, H. E. Critical frequency relations in scotopic vision, *J.O.S.A.*, & *Rev. Sci. Instr.*, 1922, 6, 254-268.
2) Kelly, D. H. 1961 a Visual response to time-dependent stimuli. I. Amplitude sensitiuity measurements. *J .O.S.A.*, **51**, 422-429
3) Kelly, D. H. 1961 b Visual response to time-dependent stimuli. II. Single channel model

of the photopic visual system. *J.O.S.A.*, **51**, 747-754.

4) Kelly, D.H. 1962 a Visual response to time-dependent stimuli. III. Individual variations. *J.O.S.A.*, **52**, 89-95.

5) Kelly, D.H. 1962 b Visual response to time-dependent stimuli. IV. Effects of chromatic adaptation. *J.O.S.A.*, **52**, 940-947.

6) Bryngdahl, O. 1962 Effects of spatiotemparal sinusoidally varying stimuli on brightness perception. *J.O.S.A.*, **52**, 706-707.

7) Johannes, J. Vos & Pieter L. Walraven. 1965 Phase shift in the perception of sinusoidally modulated light at an low luminances. *Exceptra Media International Congress Series*, No. **125**, 91-103.

8) Flamant, F. 1955 Étude de la répartition de lumliére dans l'image retinienne d'une fente. *Rev. de Opt.*, **34**, 9-459.

9) DeMott, D.W. & Boynton, R.M. 1958 Retinal distribution of entopic stray light. *J.O.S.A.*, **48**, 13-21.

10) Krauskopf, J. 1962 Light distribution in human retinal images. *J.O.S.A.*, **52**, 1046-1050.

11) Westheimer, G., & Campbell, F.W. 1962 Light distribution in the image formed by the living human eye. *J.O.S.A.*, **52**, 46-469.

12) Boynton, R.M., Bush, W.R., & Enoch, W.R. J.M. 1954 Rapid changes in foveal sensitivity resulting from direct and indirect adapting stimuli. *J.O.S.A.*, **44**, 56-60.

13) DeMott, D.W. 1959 Direct measurement of the retinal image. *J.O.S.A.*, **49**, 571-579.

14) Lowry, E. M., & DePalma, J. J. 1961 Sine-wave response of the visual system. 1 The Mach phenomenon. *J.O.S.A.*, **51**, 740-746.

15) 藤村郁夫、山本勝昭 1966 Mach 現象と視覚系のレスポンス関数. 臨床眼科, **20**, 1142-1143.

16) 江森康文, 仲田光雄 1966 網膜像の解析. 臨床眼科, **20**, 1133-1139.

17) Schade, O.H. 1956 Optical and photo electric analog of the eye. *J.O.S.A.*, **46**, 721-739.

18) Goussout, L. 1959 Le brouillage des images de television par les signaux parasites. *L'onde electrique*,, **386**, 352-361.

19) Patel, A.S. 1966 Spatial resolution by the human visual system. The effect of mean retinal illuminance. *J.O.S.A.*, **56**, 689-694.

20) 樋渡、渡部、森、長田 1964 視覚の空間正弦波レスポンス (I). NHK 技術研究, **16**, 38-60.

21) 大上進吾 1959 内眼のレスポンス関数. 応用物理, **28**, 531-534.

22) DePalma, J. J., & Lowry, E. M. 1962 Sine-wave response of the visual system. II Sine-wave and square-wave contrastsensitivity. *J.O.S.A.*, **52**, 328-335.

23) Schober, H.A.W., & Hilz, R. 1965 Contrast sensitivity of the human eye for square-wave gratings. *J.O.S.A.*, **55**, 1086-1091.

24) Nachmias, J. 1967 Effect of exposure duration upon contrast sensitivity for square-wave gratings. *J.O.S.A.*, **57**, 421-427.

25) 芝本耿, 森孝行 1967 視覚系の空間周波数応答に及ぼす提示時間及び平均輝度の影響. 第32回日本心理学大会発表論文集

26) 森, 渡部, 山口 1966 視覚の空間正弦波レスポンス (2). NHK 技術研究, **18**, 5-20.

27) Bryngdahl, O. 1964 Characteristics of the visual system: Psychophysical measurement of the response to spatial sine-wave stimuli in the mesopic region. *J.O.S.A.*, **54**, 1152-1160.

28) Bryngdahl, O. 1966 Characteristics of the visual system: Psychophysical measurement of the response to spatial sine-wave stimuli in the photopic region. *J.O.S.A.*, **56**, 811-821.

29) 藤村郁夫, 山本勝昭 1967 写真学会昭42年秋大会予, No. 28.

30) Békésy, G.V. 1960 Neural inhibitory units of the eye and skin: Quantitative description of contrast phenomena. *J.O.S.A.*, **50**, 1060-1070.

31) Kaneko, T., & Obonai, T. 1959 Spatio-temporal characteristics of excitation and inhibition in the retino-cerebral field. *Jap. Psychol. Res.* **7**, 1-5.

32) Rodieck, R.W., & Stone, J. 1965 Analysis of recepive fields of cat retinal ganglion cells. *J. neurophysiol.* **28**, 833-849.

33) Ratliff, F. 1965 *Mach bands: Quantitative studies on neural networks in the retina.* Holden Day.