



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	速度知覚をめぐる近年の運動知覚研究
Author(s)	田山, 忠行; 川崎, 健一郎
Citation	北海道大學文學部紀要, 43(1), 155-200
Issue Date	1994-10-21
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/33638
Type	departmental bulletin paper
File Information	43(1)_PL155-200.pdf



速度知覚をめぐる近年の運動知覚研究¹⁾

田 山 忠 行・川 崎 健一郎

近年の運動知覚研究はめざましい進歩を遂げている。伝統的な心理物理学的手法に基づいた運動閾の測定や仮現運動の研究などを土台として、周期性刺激やランダムドットなどの刺激を用いた新しい心理物理学的研究が盛んになり、動物を用いた神経生理学的研究、コンピュータを用いた人工知能研究など、隣接諸科学の発展によって運動知覚研究は加速し、いまや運動視のメカニズムは徐々に解明されつつある。運動視の基本は、その質的側面としての方向の知覚と量的側面としての速度の知覚である。これまでの研究は、主として前者の運動方向の知覚（あるいは単に運動の検出）に研究の精力が注がれてきた。しかし、本研究では、後者の速度知覚に興味の焦点を置く。むしろ、速度知覚研究における主要な課題である速度符号化プロセスの解明には、運動方向の知覚に関する基礎的知見を考慮しなければならないし、様々な条件下で求められた運動閾やコントラスト閾、仮現運動、運動残効、運動順応の速度知覚に及ぼす影響等、異なる側面から運動知覚にアプローチした諸知見を総合的にみていく必要がある。そこで、本稿では、速度知覚を中心として、最近までに報告された運動知覚研究の諸知見を、なるべく広範囲にわたって概観していくことにする。

1. 運 動 閾

(1) 運動刺激閾

運動速度を一定にして、運動対象の位置の変化を知覚するのに必要な最小移動距離を運動距離閾 (displacement threshold) という。古典的研究ではそ

の値は視角にして8~20 sである(Basler, 1906)。Graham(1968)によれば、この値は速度や輝度と共に変化し、一般に速度が増加すると閾値は減少し、その限界は対象速度2 deg/s以上の場合、1 minである。(この値は、Baslerの測定結果と明らかに異なる)。また、運動距離閾は空間弁別閾よりも小さいが、低照明下で両者は等しいといわれている。もう1つの運動刺激閾として**運動速度閾**(velocity threshold)がある。これは移動距離を一定にしておいて運動対象の位置の変化を知覚するのに必要な最小移動速度である。その値は不等質な視野内で1~2 min/s、等質性を増すとその値は10倍から20倍になるといわれている(Aubert, 1886)。速度閾は、輝度の増加に伴って減少し(Graham & Hunter, 1931)、呈示時間によって減少する(Dismick & Kerl, 1930)。また、中心視は周辺視より閾値が低く(Warden & Brown, 1944)、近隣に静止対象が存在している場合に閾値は下がる。また、水平方向より垂直方向の方が閾値が低い(Pollock, 1953)。中心視が周辺視より閾値が低いのは、中心視のほうが周辺視より運動に対して感受性が高いことを意味するが、追視(中心視に対応する)は背景凝視(周辺視に対応する)より遅くみえる(1/2程度にみえる)(Aubert, 1886)。これは感受性の観点からみると矛盾している。なぜなら、運動閾からみると、運動対象を追跡した中心視の方が目が固定されて動かない周辺視よりも感受性が高いはずであるが、中心視の方が遅くみえるからである。これを**アウベルト・フライシュル(Aubert-Fleischl)の逆説**という。なお、1秒以下の呈示時間では、速度閾(V)と呈示時間(T)の間に、 $V \times T = \text{一定}$ という補償関係が成立し(Johnson & Leibowitz, 1976)、輝度閾と呈示時間の関係に関するBlochの法則と類似した法則がある。

これら単一運動対象を用いた運動閾の測定では、位置の変化が伴われるので、位置検出感度(position sensitivity)の要因が混入する。近年では、この位置検出要因の混入を除去するためにランダム・ドット・パターンを適用し、運動が知覚されるのに必要な最小あるいは最大の移動距離閾である $D_{\min}$ や $D_{\max}$ が測定されている。Nakayama & Tyler(1981)は、ランダム・ドット・パターンによるずれ運動(shearing motion)を作成した。運動が検

出できるずれ運動の最小の振幅を D_{min} と呼び、これを低水準明所視条件下で、位置の手掛りなしで測定したところ、時間周波数が 2 Hz で振幅は最小値を示した(図 1 a 参照)。時間周波数を 2 Hz に固定した場合、 D_{min} は低空間周波数条件下ではほぼ一定の視角 5 s であり (図 1 b 参照)、これは静止刺激の位置感度である副尺視力 (vernier acuity) に匹敵する。ただし、副尺視力は空間周波数が 2~3 c/deg で最大であるが、運動検出は 0.6 c/deg 以下において最大感度を示す (Nakayama, 1985, Pp.634)。同様、Golomb, Anderson, Nakayama, MacLeod, & Wong (1985) は、低空間周波数における D_{min} の上昇を報告した。 D_{min} に関するその他の報告としては、どの視野においても運動閾は縞の解像度よりも低く、運動閾は離心度に伴って増加する (McKee & Nakayama, 1984)、視野周辺では刺激の大きさや輝度の増加によって運動閾は減少する (Johnson & Scobey, 1980)、などがある。

Julesz (1971) は、ランダム・ドット・パターンの特定領域に対応をつけて移動させると仮現運動が生じることを見出し、これをランダム・ドット・キネマトグラム (Random Dot Kinematogram, RDK) と命名した。Braddick (1974) は、RDK が見られる最大移動距離閾 (D_{max}) を測定し、ドットの大

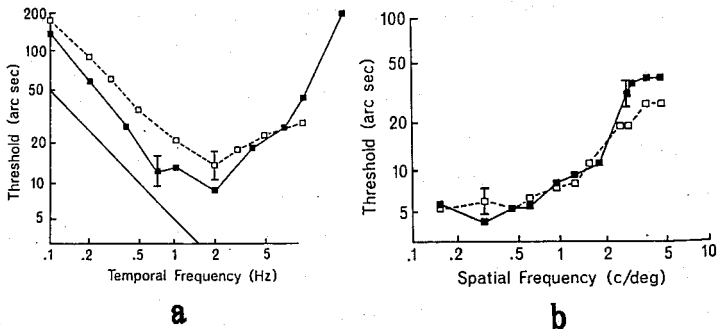


図 1

a. 時間周波数に対するランダム・ドット・パターンの運動閾 (振幅閾)。0.1 Hz と 1 Hz の間では、閾値は、運動の感受性を示し、時間周波数と相補的な関係をもつ。白黒印は被験者の違いを、斜線は傾き -1 を示す。b. 空間周波数に対するランダム・ドット・パターンの運動閾 (振幅閾)。時間周波数は 2 Hz で固定。閾値は感受性が最も低い空間周波数でも低下しない。(Nakayama & Tyler, 1981)

きさとは無関係に、 D_{max} = 約 15 min という値を得た（この値を Braddick limit ともいう）。この仮現運動は両眼分離呈示では生ぜず、短い SOA や短い移動距離においてのみ見られるもので、古典的な仮現運動と区別して、**短域過程**（short range process）の仮現運動と呼ばれている。それに対して、古典的な仮現運動は**長域過程**（long range process）の仮現運動と呼ばれている。 D_{max} は、当初、ほぼ 15 min で固定していると考えられ、それが受容野の大きさとも結びついて大きな関心が寄せられた。しかしその後、 D_{max} がドット領域の大きさ（Baker & Braddick, 1982）、ドット密度の低下（Bell & Lappin, 1973; Lappin & Bell, 1976）、離心度（Petersik, Pofahl & Krasnoff, 1983; Nakayama & Silverman, 1984）、フレーム数（Snowden & Braddick, 1989）と共に増大し、またドットの空間周波数（Chang & Julesz, 1983; Nakayama & Silverman, 1984）によって影響を受けることが指摘され（Nakayama, 1985; Anstis, 1986; Burr, Ross & Morrone, 1986; 佐藤, 1991 参照）、短域（short range）と長域（long range）の区別に疑問が投げかけられている。また、 D_{max} は空間的特性よりも時間的特性によって特徴づけられ、RDK では、離心度や空間周波数の大きさと無関係に、100 msec 以上の ISI では運動方向を同定できなくなるという見解もある（Sekuler, Anstis, Braddick, Brandt, Movshon, & Orban, 1990 参照）。

(2) 刺激速度頂

速度閾の正反対である**速度頂**に関しても様々な研究者によって調べられているが、閾値は明確に定まっていない。古典的研究としては、白地に黒の矩形を並べたベルトを移動させた Brown (1931) による実験がある。これによれば、2~6 min/s の速度でようやく運動が認められ、3~9 deg/s の速度で上端から下端への仮現運動がみられる段階から逆向きに動いてみえる段階へ移行し、7~15 deg/s では矩形の個数が実際より多くみられ、更に帯状の移動体となる。更に 12~32 deg/s では運動が認められなくなり、これが刺激頂に対応する値である。また、刺激頂と輝度の関係を調べた Brown (1958) によると、刺激頂は輝度の増加とともに増大するが、35 deg/s に達するとそれ以上

の増加は認められないとしている。また、De Silva (1926) や Pollock (1953) は、刺激頂は 50 deg/s であり、この値を越えると光の帯はみえるが方向が分からなくなると報告している。その他、15 deg/s 以上では形がみえなくなる (Smith & Gulick, 1956), 8~10 deg/s 以上では筋を引くようになる (Kaufman, Cyrulnick, Kaplowitz, Melnick & Stof, 1971), 30 deg/s を越えると眼の追跡速度は対象の速度より遅れる (Westheimer, 1954) などの報告がある。眼の追跡速度に関しては、Barmack (1970) の測定では 100 deg/s まで追跡が可能であったが、Schalen (1980) の測定では 60 deg/s であった。最近の Meyer, Lasker & Robinson (1985) の研究では、90~100 deg/s であった。

(3) 速度弁別閾

速度弁別閾の測定には様々な方法があるが、古典的には、刺激の呈示方法の違いで、分離呈示法、隣接呈示法、同時呈示法という3つの区別がある。Brown (1961) の速度弁別の研究では、ウェーバー比は、分離呈示法で 0.138, 隣接呈示法で 0.0769, 同時呈示法で 0.00128 であった。これら古典的な速度弁別閾の測定で問題になるのは、速度変化と共に移動距離や持続時間の変化が判断の手掛りとなることである。この点を考慮して、Mandriota, Mints & Notterman (1962) は、標準刺激と比較刺激を対呈示する際に、移動距離と持続時間をランダムに変化させた。彼らの測定では、0.33~8.55 deg/s の速度に対し、ウェーバー比は 0.2 であった。Mckee (1981) は、熟練被験者を用いて、単一刺激法 (Single Stimulus Method) によって CRT 上の線分刺激の速度弁別閾を測定した。結果は、1.5 deg/s 以上のテスト速度で、ウェーバー比は 0.05 であった。同じく Mckee & Nakayama (1984) は、線分刺激を用いて異なる離心度において速度弁別閾を測定したが、網膜中心では 5 deg/s 以上、また離心度 40 deg では 30 deg/s 以上のテスト速度において、いずれもウェーバー比 0.06 という値を得た。また、McKee, Silverman & Nakayama (1986) の測定では、ウェーバー比はコントラストや空間周波数のランダムな変動に関わりなく 0.06 であった。Orban, Dewolf & Maes

(1984) の測定では, McKee らの報告と異なり, 速度弁別閾が $0.25 \sim 256 \text{ deg/s}$ の範囲で U 字型関数を形成し, ウェーバー比が速度の大きさに依存することを示した。

2. 視覚系の時空間特性

(1) 視覚系の 2 つのチャンネルに関する生理学的研究

神経生理学的研究においては, 30 年ほど前から, 視覚系に 2 つの情報処理系が存在することが唱えられてきた。Enroth-Cugell & Robson (1966) は, ネコの神経節細胞において, X 細胞と Y 細胞という受容野の特性が異なる 2 種類の細胞を発見した。X 細胞は受容野全体に線形的に加重し, Y 細胞は受容野全体に非線形的に加重する。静止縞を X 細胞の受容野に呈示すると, その位相が受容野に最適ならば反応は定常的な発火の増加を伴い, Y 細胞は静止静激のオンセットとオフセット時に発火頻度は増加し, 反応は位相と独立である。また, X 細胞は, Y 細胞よりも受容野が小さく, コントラストに対する感受性は高空間周波数においてピークを有する。近年の計算論的アプローチによる視覚研究では, この X 細胞と Y 細胞の作用が, それぞれ $\nabla^2 G * I$ と $\delta(\nabla^2 G * I) / \delta t$ という計算過程に対応することが提案されている (Marr & Ullman, 1981; Marr, 1982)。ところで, Enroth-Cugell & Robson が, X 細胞と Y 細胞の分類の基盤を受容野の線形性に置いたのに対し, Cleland, Dubin & Levick (1971) は, 反応の時間特性に基づいて, 神経節細胞を定常性細胞 (sustained cell) と過渡性細胞 (transient cell) に分類した。Cleland らは, これらの区別を, 神経節細胞のみならず, 外側膝状体神経細胞 (LGN) の分類にまで拡張した。これら定常系と過渡系の区別は, X 細胞と Y 細胞のそれとは必ずしも対応しない。例えば, 明順応下ではおおよその対応があるが暗順応下では Y 細胞は過渡的反應から定常的反應へ移行する (Zacks, 1975), LGN レベルでは過渡的な X 細胞や定常的な Y 細胞が存在する (Shapley & Hochstein, 1975), などの報告がある。Cleland ら (1971) や Stone & Hoffman (1971) は, 過渡性細胞は定常性細胞よりも軸索伝導速度が大き

いことを示したが、この軸索伝導速度の違いに着目すると、過渡系と定常系の分類は皮質水準にまで達する。Hoffman & Stone (1971) は、軸索伝導速度が大きい LGN からの遠心性信号と結合する多くの複雑細胞を発見したが、単純細胞ではそのような結合は発見されていない。これらは、単純細胞が定常系に、複雑細胞が過渡系に属するという見解を生じさせる (Stone, 1972)。また、単純細胞はしばしば線形的、複雑細胞は非線形的な空間加重特性をもつため (Maffei & Fiorentini, 1973)、定常性細胞と過渡性細胞の分類は、皮質水準において X 細胞と Y 細胞の分類と比較されることになるが、定常系と過渡系のいずれのタイプも単純細胞と複雑細胞の双方で見いだされるという見解があり (Ikeda & Wright, 1974)、対応関係は必ずしも成立しない。

これらは、主にネコの網膜や視神経、LGN に関する神経生理学的研究であるが、他方、サルの研究においては、LGN の形態上の違いに基づいて、そこから大脳視覚野にいたる 2 つの主要経路が発見されている²⁾。1 つは LGN の大細胞層 (Magno Cellular Layer) から視覚 17 野 (V1 の $4C\alpha$ と 4β)、18 野 (V2 の thick stripe)、MT 野 (V5) に至る経路で、他の 1 つは LGN の小細胞層 (Parvo Cellular Layer) から視覚 17 野 (V1 の $4C\beta$ と interblobs)、18 野 (V2 の pale stripe)、V3 または V4 に至る経路である。これら 2 つの経路の存在は以前から知られていたが、それらの経路に伴う機能上の違いについては比較的最近になって注目されてきた。大細胞層系は主として運動情報の処理に関わり、小細胞層系は色や形態の情報処理に関わるといわれている (Livingston & Hubel, 1987)。これら 2 つの視覚経路と、定常系、過渡系との関係については、小細胞層系は定常的反応を示し、軸索伝導速度が遅く、大細胞層系は過渡的反応を示し、軸索伝導速度が速いことから、ほぼ対応しているといえるが、X 細胞、Y 細胞との関係については対応関係が成立しない。なぜなら、大細胞層と小細胞層それぞれの中に X 細胞と Y 細胞が混在し、大細胞層と小細胞層間で認められる色の符号化やコントラスト感受性の違いが、X 細胞と Y 細胞の間では認められないからである (Livingston & Hubel, 1987)。

(2) 視覚系の2つのチャンネルに関する心理物理学的研究

Campbell & Robson (1968) がチャンネル理論を主張して以来、人間を対象とする心理物理学的研究においても、視覚系の空間周波数チャンネルの特性が時間次元において調べられ、上述の定常系と過渡系、X細胞とY細胞の区別に呼応するように、2つのチャンネルの存在が仮定されている。Kulikowski & Tolhurst (1973) は、時間変調した縞において、パターンを検出するコントラスト閾とフリッカーを検出するコントラスト閾を独立に見い出した。これをパターン閾とフリッカー閾（運動印象の消失の場合は運動閾）とすると、前者は定常系を、後者は過渡系を反映する独立した2つのチャンネルの活動性が示唆される。両チャンネルの感度は、図2に示すように、空間周波数と時間周波数に依存して変化する。高空間周波数ではパターン・チャンネルの感受性はフリッカー・チャンネルの感受性よりも高く、逆に低空間周波数ではフリッカー・チャンネルの感受性が高い。また、パターン・チャンネルは空間周波数が中程度で低時間周波数において感受性が最大となり、

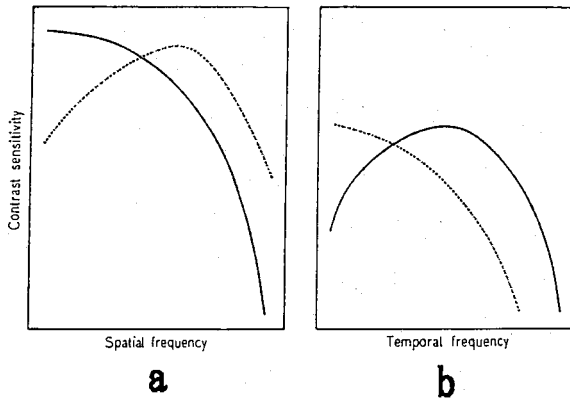


図2 パターン・システムとフリッカー・システムの仮想的なコントラスト感受性

実線は縞のフリッカー、破線は縞パターンを検出する感受性を示す。a は、時間周波数を固定した場合、b は、空間周波数を固定した場合を示す。縦軸、横軸の尺度は任意で、曲線の位置は、空間周波数や時間周波数の値に依存する。(Sekuler, et al., 1978)

表 1 視覚系における 2 種類のチャンネル

2 種類 の チャンネル		備 考
X細胞	Y細胞	Enroth-Cugel & Robson (1966)
定常的細胞 (sustained cell)	過渡的細胞 (transient cell)	Cleland, Dubin & Levick (1971)
∇^2GI	$\delta(\nabla^2GI)/\delta t$	Marr & Ullman (1981)
小細胞層系 (ParvoCellular Layer)	大細胞層系 (MagnoCellular Layer)	
Pattern system	Flicker system (Motion system)	Kulikowski & Tolhurst (1973) Harris (1980)
Static system	Motion system	Watson & Ahmada (1985)

フリッカー・チャンネルは低空間周波数で中程度の時間周波数において感受性が最大となる (Van Nes, Koenderink, Nas & Bouman, 1967 ; Watanabe, Mori, Nagata & Hiwatashi, 1968 ; Kulikowski, 1971 ; Tolhurst, 1973 ; Tolhurst, Sharpe & Hart, 1973 ; Levinson & Sekuler, 1973)。また、パターン・チャンネルでは、低空間周波数や中空間周波数における低時間周波数に対する感受性の低下はみられないが、フリッカー・チャンネルではその低下がみられる。

これら 2 つのチャンネルは、定常系と過渡系や X 細胞と Y 細胞の区別と比較検討されているが、大細胞層系と小細胞層系の分類との対応関係についてはあまり論じられていない。大細胞層系と小細胞層系の分類と心理物理学的知見との関係については、色、コントラスト、時空間分解能、運動、方位、立体視などの反応特性について、主として等輝度条件を用いた実験によって検討されているが (Livingston & Hubel, 1987), その他の実験結果や現象観察との対応関係については今後の課題である。

以上の内容を総合すると、大雑把な分類であるが、表 1 の対応表ができる。

(3) 運動縞の検出感度と速度、時間・空間周波数特性の関係

Watanabe ら (1968) は、運動縞のコントラスト閾の測定における空間周波

数と速度の要因の関係を調べた。彼らは上述2種類のコントラスト感度を測定したが、それら感度が最大になる際の実速度と空間周波数では、図3に示すように、逆数関係が成立する。図示したフリッカー感度から推定すると、時間周波数はほぼ5 Hzで一定である。

Pantle (1970) は、静止縞に順応した後の運動縞の輝度閾と空間周波数の関係を調べた。測定したのは、空間周波数を 0.38 c/deg に固定して様々な速度 (0~22 deg/s) で動かした時のテスト縞の検出輝度閾で、順応刺激は 0~23 c/deg の空間周波数をもつ静止縞であった。これによると、高速度の縞の検出は低空間周波数の静止縞の順応によって、逆に、低速度の縞の検出は高空間周波数の静止縞の順応によって最大に減少した。Breitmeyer (1973) は、

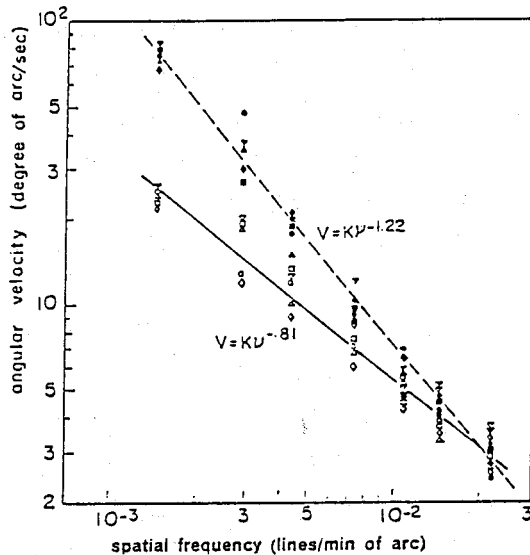


図3 正弦波縞における最大コントラスト感度をもつ速度と空間周波数の関係

低空間周波数の高速条件では、パターン感度のレベルより下がっても、フリッカーの印象は残る。パターンとフリッカーのそれぞれに感度の高い特定速度がある。△○▽◇ (パターン閾), ▼●▲◆ (フリッカー閾) の印は異なる被験者を示す。平均輝度は 10 ft-L。観察される縞の高さ、観察距離は、それぞれ 14 cm と 56 cm。(Watanabe, Mori, Nagata, & Hiwatashi, 1968)

Pantle とは逆に、運動縞に順応した後の静止縞の検出閾と空間周波数の関係を調べた。それによると、低空間周波数の静止縞の閾値は高速度の順応によって、高空間周波数の閾値は低速度の順応によって最大になった。すなわち、6.5 deg/s の速度で順応した場合、1.5 c/deg という低空間周波数の閾値が最大で、2.5 deg/s の順応では、4 c/deg という高空間周波数の閾値が最大であった。それら速度と空間周波数をかけあわせると、ほぼ 10 Hz という時間周波数が得られる。これは、最大に応答する速度と空間周波数の相補的關係を示し、低速に運動する縞に最大に応答する機構は高空間周波数に選好的に反応し、高速に運動する縞に最大に応答する機構は低空間周波数の刺激に選好的に反応することを示すものである。

Kelly (1979 a, b) は、Watanabe ら (1968) と同様、空間周波数と速度の要因の関係を調べるため、静止網膜条件下でコントラスト閾を測定した。このコントラスト閾は、上述 2 種類のコントラスト閾の内のパターン閾に相当すると思われる (Nakayama, 1985, Pp.636 参照)。結果は図 4 に示されている。図 4 a は、空間周波数に対するコントラスト感度を示し、速度条件が同じものは線で結ばれている。0.1 deg/s 以上の速度では感度曲線は同じ形をしていて、この速度範囲では、速度の減少と共に感度のピークは高い空間周波数の方へずれている。これは、Watanabe ら (1968), Pantle (1970), Breimeyer (1973) と同様、速度と空間周波数の相補關係を示すものである。しかし、0.1 deg/s 以下では、静止条件にいたるまで感度曲線の下降が見られる。図 4 a の感度曲線を、横軸を空間周波数、縦軸を時間周波数として書き直すと図 4 b が得られる。図の右上にあるマイナス 45 度の傾斜を持つ直線軸は速度を表わし、max と記された曲線は、各速度の最大感度の位置である。これらの感度曲線は 2 deg/s の速度を軸として対称形をなし、速度 2 deg/s 以上では、空間周波数とは独立にほぼ 8 Hz の時間周波数で最大感度を示し、速度 2 deg/s 以下では、時間周波数とは独立にほぼ 3 c/deg の空間周波数で最大感度を示している。また全体的に、感度は、2 deg/s を中心とする 0.1 ~ 3 deg/s の中間速度で最大である。

Burr & Ross (1982) は、運動の方向が弁別できる運動縞のコントラスト

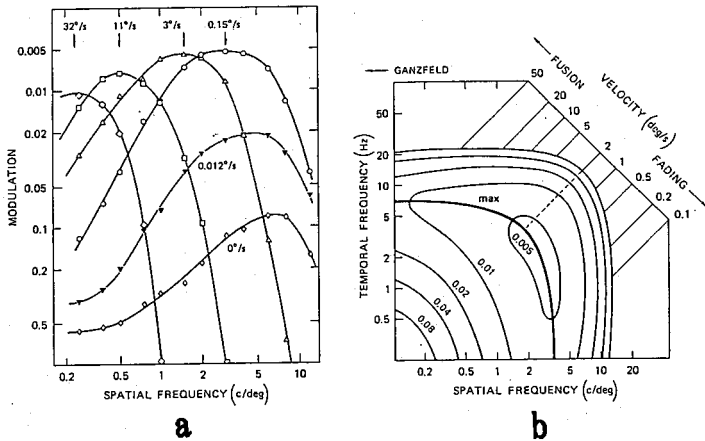


図 4

a. 静止網膜条件下で一定の速度で測定されたコントラスト感度曲線。0~32 deg/s の範囲で 6 種類の速度条件下で測定。0.1 deg/s 以上の速度では、曲線は同じ形をしている。0.012 deg/s の速度は、1 秒当り 2 個の錐体細胞を横切る網膜速度に相当する。b. コントラスト感度を時間周波数と空間周波数の関係で示した等高線図。図の右上は速度の尺度を示し、太実線 (max) は各速度での最大感度を示す。曲線間隔は、感度の増加を対数表現している。曲線は、2 deg/s の速度を軸(破線)としておおよそ対称形をなす。(Kelly, 1979a)

閾を低空間周波数に関してのみ詳細に測定し、図 5 の結果を得た。速度が異なっても感度曲線の形はかわらないが、速度が大きくなるにつれて、曲線が低空間周波数の方へずれており、ピークはほぼ 3~10 Hz の範囲内にある。100 deg/s におけるピークは 0.1 c/deg で、これは運動が低空間周波数の要素をめだたせることを意味する。0.01 c/deg の静止した正弦波縞では 0.3 という高いコントラストでやっとみえる程度であるが、それが 800 deg/s の速度で動くと 0.01 以下のコントラストでも縞がみえる。これらは、正弦波縞や対象が運動する時にみえやすさを決定しているのが時間周波数であることを意味する (Burr & Ross, 1987)。Burr & Ross (1982) は、対象が大きい時には、それが最もよくみえる速度も大きくなり、コントラストの増加によっては 10000 deg/s の速度ですら対象をみることができると述べている。

Green (1983) は、検出・弁別法 (detection-discrimination method) を用

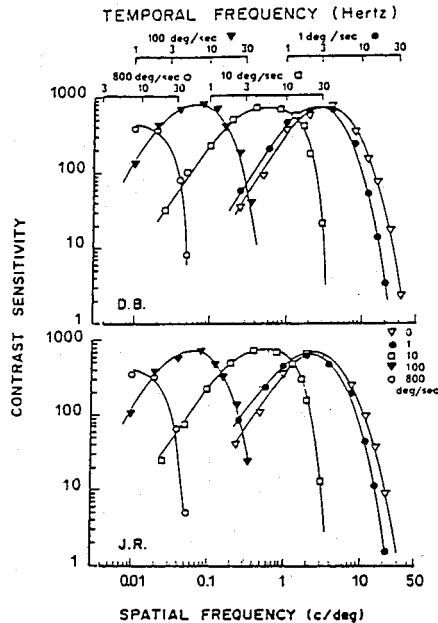


図5 正弦波縞のコントラスト感度曲線

上下の図は異なる2名の被験者の結果を示す。下の横軸は空間周波数、上の横軸は各速度に対応する時間周波数を示す。すべての速度条件で、曲線は、同じ高さと幅をもち、同じ形をしている。(Burr & Ross, 1982)

いて、運動縞のコントラストの検出と方向の弁別が、時間・空間周波数、方位、網膜位置によってどのような違いを示すかを実験的に検討した。それによると、運動に対する感受性は低空間周波数において（時間周波数を固定した場合には速度が大きい場合に）高くなり、弁別対検出の比率は速度に依存したが、検出自体は時間周波数に依存した。弁別対検出の比率は速度と時間の相補性を示すものである。方位に関する実験では、斜めの縞パターンは、垂直縞パターンに比べて感度が減少し、それは時間周波数を0.6 Hzに固定した時、空間周波数が大きくなるほど顕著であった。また、網膜位置に関する実験では、離心度が大きくなるにつれて感度が減少した。

3. 方向選択性³⁾

Sekuler & Ganz (1963) は、静止網膜条件で、垂直縞を視野の左右いずれかの方向に動かす順応縞を呈示し、その後同じ縞の輝度閾を測定した。順応縞とテスト縞が同じ方向に動く時、閾値は反対方向の2倍であった。これは、閾値における方向の選択性を示すもので、彼らはこれを**方向特異性順応** (direction specific adaptation, 略して **DSA**) と命名した。閾値の上昇は3～6 deg/sec の領域で最大であった。Sekuler らによると、DSA や**運動残効** (motion adaptation effect, 略して **MAE**) は、Barlow & Hill (1963) が述べるように運動感受性細胞の反応の抑制で解釈され、運動順応によって知覚速度が減少するのも DSA や MAE をつくり出すのと同じ原理である。また、MAE の持続時間は順応速度の二次関数で、閾値の関数と同じである。また、Sekuler (1975) は、DSA や MAE をつくり出す操作は似ているが、その違いは閾値と閾上の神経基礎の相違を反映するかもしれないと述べている。

方向選択性機構の存在は、反相縞⁴⁾ や運動順応の影響に関する研究からも得られている。Levinson & Sekuler (1973) は反相縞が方向選択性の機構によって検出されるという考えを支持する観察を得た。これは、右方向に動く正弦波縞に順応した後に反相縞を観察すると、それは左方向に動く単一の正弦波縞として見られ、順応から回復するにつれて次第に正常な反相縞が見られるというものである。また、知覚速度に及ぼす運動順応の影響に関する研究では、テスト刺激の知覚速度は、順応刺激がテスト刺激と同じ方向の場合と逆の方向の場合で異なり、速度の減少は同方向ではテスト速度より大きい順応速度でプラトーに達するが、逆方向ではプラトーは存在せず、また、逆方向は同方向の半分程度しか速度減少を導かないことが示されている (Smith, 1985)。これは部分的な方向の選択性を示すものである。

4. 運動残効と知覚速度

(1) 運動残効

運動残効 (MAE) のデモンストレーションとして、**滝の錯視**がある。この錯視の説明として眼球振盪 (optokinetic nystagmas, OKN) による説明などがあるが (Kaufman, 1974, Pp.401), 未だどのような説明が妥当かは明らかではない。MAE を実験によって定量的に測定する方法としては、残効の持続時間を測定する方法、残効と逆方向の実際運動を呈示して打ち消し速度を測定する方法、残効によって知覚速度を測定する方法、コントラスト閾を測定する方法などがある。

Taylor (1963) は2つのディスクを用いて反対方向に知覚される回転速度を測定した。また、Ross & Taylor (1964) は明るいテスト縞と薄暗いテスト縞で MAE の減衰時間を測定し、前者よりも後者の方が減衰時間が長いことを見出した。Keck, Palella & Pantle (1976) は、MAE が縞のコントラストに影響を受けることを示した。また、Pantle (1974) は MAE の速度と空間周波数の相補性を例示した。順応刺激とテスト刺激で同じ正弦波縞 (3 c/deg, 6 c/deg) を用いて MAE の持続時間と知覚される最初の速度を求めたところ、MAE の初速度は時間周波数の2次関数で、ピーク (5 Hz) は速度を横軸にとるとずれた。MAE の持続時間についても同様であった。Keck & Pentz (1977) は、正弦波縞を用いて短い MAE について検討し、MAE の時間的減衰は順応状態の自発的回復とテスト縞のコントラストに依存することを示した。また、Wright & Johnston (1985) は、MAE の打ち消し速度が、順応刺激の時間周波数に依存し、空間周波数 (2~16 c/deg) とは独立で、M-scale 化された速度とおおよそ一致することを示した。彼らの実験では、コントラストを 1.0 から 0.1 に減少させると、高時間周波数では MAE の効果は減少したが、低時間周波数、中時間周波数でほとんど効果はなかった。奥行方向の運動残効、あるいはそれと関連する拡大縮小運動に対する残効の研究は、Denton (1977), Regan & Beverley (1978, 1980), 須佐見・古賀・

間野 (1988) らによって行われている。それによると、我々の視覚系には平面上の特定方向に運動を検出するプロセスがあり、奥行運動では、更にその後大きさの変化と奥行を検出するプロセスがあるということである。

(2) 運動順応の知覚速度に及ぼす影響

古くは、Gibson (1959) の順応に関する見解などを契機として、Carlson (1962), Scott, Jordan & Powell (1963), Rapoport (1964) などが知覚速度に及ぼす運動順応の影響を検討した。比較的最近では、Thompson (1981) や Smith (1985) が縞パターンを用いて知覚速度に及ぼす運動順応の影響に関する実験を行っている。彼らの方法は、左右の視野に刺激を呈示し、一方の視野には順応刺激とテスト刺激を、もう一方の視野には変化刺激を呈示して、変化速度をテスト速度と同じになるように調整するという方法である。これによって Thompson (1981) は、順応刺激とテスト刺激の運動方向が逆の場合でも、ほとんどの条件で知覚速度が減少すること、またテスト速度が非常に小さい条件では知覚速度が増加することを示した。これは、Carlson (1962) や Rapoport (1964) とは異なる結果であり、Thompson は、その違いをテスト刺激の知覚されるコントラストの減少に帰した。Smith (1985) も Thompson (1981) と同様の実験を行ったが、それによると、(1)知覚速度は順応によって減少するか、もしくは変化しないかであり、増加することはない。(2)速度の減少は、順応刺激がテスト刺激と同じかそれより大きい速度の場合に生じ、その境界となる明確な順応速度はなく、それはテスト速度によって変化する。(3)順応刺激に対するテスト刺激の知覚速度の関数は同方向と逆方向で異なり、同方向では速度減少はテスト速度より大きい順応速度でプラトーに達するが、逆方向ではプラトーは存在しない。(4)逆方向は同方向の半分程度しか速度減少を導かず、これは部分的な方向の選択性を示す (図 6 参照)。最近、Smith & Edgar (1994) は、(1)に関して、低速度で順応した後では同方向に高速で動くテスト刺激の速度は増加して見えることを示した。

速度知覚をめぐる近年の運動知覚研究

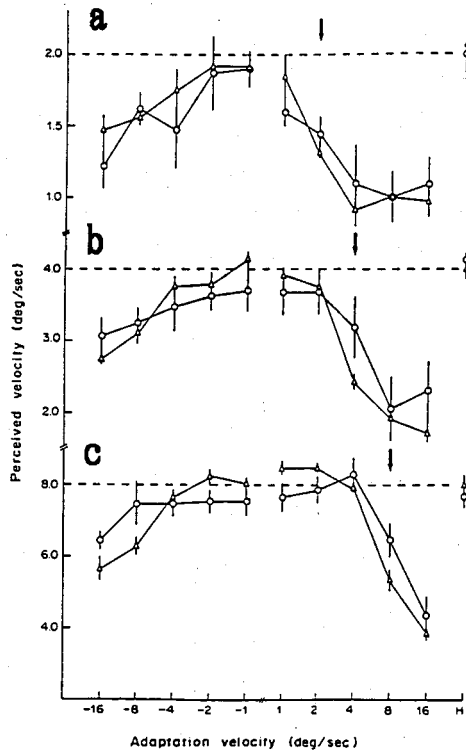


図6 順応速度に対するテスト刺激の知覚速度

テスト速度は2, 4, 8 deg/sで、矢印の位置によって示されている。正の値を示す横軸の順応速度は、テスト刺激と同方向、負の値の順応速度は逆方向に順応刺激が動いたことを意味する。Hは順応刺激が均一パターンの条件を意味する。○印、△印は被験者の違いを示す。(Smith, 1985)

5. 運動感受性機構——速度か時間周波数か？

正弦波縞など周期性の刺激を用いた実験では、空間周波数を固定すると、輝度変調の時間的頻度は速度に比例するため、運動感受性機構の反応を制御するのは速度ではなく、時間周波数であるとも考えられる。しかしこれについては過去に様々な議論があった。

Ganz & Lange (1973) はネコの視覚皮質において方向選択性細胞の活動を記録した。運動縞に対する単一細胞の反応は運動の頻度の逆U型関数であった。更に、細胞を刺激する最適速度は縞の空間周波数に反比例したが、最適な時間周波数は同じであった。これは、運動の量が、速度ではなく、時間周波数によって分析されることを意味している (Sekuler, Pantle & Levinson, 1978, Pp.77 参照)。人間を対象とする心理物理学的研究においても同様の結論が見い出され、例えば、Watanabe ら (1968) の実験では、空間周波数 3 c/deg 以下の正弦波縞に対するコントラスト感受性は縞の速度のU字型関数で、最大の感受性を導く縞の速度は空間周波数に反比例したが、最適な時間周波数は約 5 Hz でほぼ一定であった。また、Burr & Ross (1982) は、正弦波縞や対象が運動する時にみえやすさを決定するのが時間周波数であることを示唆した。Pantle (1970) もまた、複合的な運動縞⁹⁾を用いて、時間周波数が重要な変数であることを示した。また、Pantle (1974) は、MAE の研究において、MAE の大きさは、順応縞の時間周波数が一定である限り、空間周波数や順応速度の変化には影響されないことを示した。Wright & Johnston (1985) も同様、MAE の打ち消し速度が順応刺激の時間周波数に依存することから、MAE は広範囲にわたって時間周波数に同調し、それは空間周波数と独立であると主張している。

これらの研究は、縞の輝度閾、コントラスト閾、MAE の大きさを測定したもので、運動感受性機構の反応を制御するのは速度ではなく、時間周波数であるという見解を支持するものである。しかし、DSA や速度弁別閾、順応による知覚速度の変容に関する研究は、これらと異なる見解を支持する。例えば、Pantle & Sekuler (1968) は、被験者に様々な速度で動く縞に順応させ、2, 5, 9 deg/s で動く縞に対する閾値を測定したが、様々な順応速度とテスト速度の組み合わせによる DSA の測定では、順応刺激の速度を一定 (5 deg/s) にした時に DSA は順応刺激の時間周波数と共に増加したが、時間周波数を固定した時に、DSA は速度の大きさと共に増加した。彼らは、順応の効果には、速度に依存した効果と時間周波数に依存した効果があると解釈した。また、McKee, Silverman & Nakayama (1986) の速度弁別閾に関する研究

では、コントラストや空間周波数のランダムな変化に関わりなくウェーバー比がほぼ0.06で一定という結果を得た。彼らは、同じ条件下で時間周波数の弁別閾を測定すると、ウェーバー比がかなり大きくなるため、速度は時間周波数に依存せずに直接的に検出されると主張した。また、同様の見解は、運動順応の知覚速度に及ぼす影響に関する研究においてもみられ、Thompson (1981) は、知覚速度の大きさが、順応刺激の時間周波数ではなく速度によって決定されると主張した。

これら運動の感受性に影響を与えるのが、時間周波数なのか、それとも速度なのかという見解の不一致は、運動感受性という概念が曖昧なためであると考えられる。例えば、Green (1983) は、運動検出自体は時間周波数に依存するが、弁別対検出の比率は速度に依存することを示したように、運動感受性とは、運動する縞の見えの何を意味するのか、運動自体の見えを意味するのか、それとも運動方向の判断で定義されるのか明確ではない。これらはすべて閾値の問題であるが、更に速度がどれほどの精度でどれほどの大きさとして知覚されるかという閾上の問題としてとらえると、異なる解釈が生じてきても不思議ではない。これまでの研究では、運動縞の輝度閾やコントラスト閾、また MAE の大きさなど、運動検出や運動残効を対象とする研究では、運動感受性が時間周波数に依存することが示され、他方、速度弁別閾や順応による知覚速度に及ぼす影響など、速度の大きさを直接的に問題とする研究では、その感受性が速度に依存することが示されている（表2参照）。

6. 速度の符号化

Sekuler ら (1975, 1978) によると、運動感受性機構は、運動方向のみならず、速度に対しても感受性があり、広範囲の速度において運動を知覚する我々の能力は次の2つのモデルのいずれかで説明できる。1つは**加算モデル** (additive model) で、ある方向に感受性の高いすべての機構は、あらゆる速度範囲に対して反応し、速度に対して単調関数的に比例的に反応する。つまり速度の大きい刺激ほど高頻度のインパルスを発生し、速度は1つの方向分

表 2 運動知覚研究における様々な測定値に及ぼす時間周波数 (TF), 空間周波数 (SF), 速度, コントラスト (CON) の効果

測定内容	研究者名	TF	SF	速度	CON	備考
Dmin	Nakayama & Tyler (1981)	○				
Dmax	Chang & Julesz (1983) Nakayama & Silverman (1984)		○ ○			
輝度閾	Sekuler & Gantz (1963) Pantle & Sekuler (1968) Pantle (1970) Breitmeyer (1973)	○ ○ ○		○	adpt ○	DSA DSA 運動縞の検出 静止縞の検出
Contrast 閾	Watanabe, et al., (1968) Kelly (1979) Burr & Ross (1982) Green (1983)	○ ○ ○ ○		低 SF ○		低 SF
MAE	Wright & Johnston (1985) Pantle (1974) Keck & Pentz (1977) Sekuler & Gantz (1963) Keck, Palella & Pantle (1976)	○ ○ adpt ○	× ×	Msc1 ○ ×	高 TF △ test ○ ○	打消速度 時間的減衰 持続時間
速度弁別閾	Mckee, et al (1986)	×	×	○	×	Weber ratio 6%
知覚速度に 及ぼす運動 順応の影響	Thompson (1981) Smith (1985) Smith (1987)	 △		○ ○ ○	△	

(○印, ×印, △印はそれぞれ, 効果有り, 効果無し, 不明を意味する。TF: temporal frequency, SF: spatial frequency, CON: contrast, adpt: adaptation, Msc1: M-scaled)

析器の中で統合された反応によって符号化されると考える。その生理学的証拠として、カエルの網膜では、発火頻度が対象の速度と共に増大することが挙げられる (Grüsser & Grüsser-Cornehls, 1973)。もう 1 つのモデルは代替モデル (substituted model) である。これは、1 つの方向に感受性の高い機構では、異なる速度に同調するサブセットをもっていて、それらは同じ速度

に対して反応が異なる。そして、速度は、このサブセットの中で最大の応答を示すものによって符号化されると考える。その生理学的証拠として、ウサギ (Barlow, Hill & Levick, 1964), ネコ (Hubel & Wiesel, 1965; Movshon, 1974; Orban, Kennedy & Maes, 1981 a) が狭い範囲の速度に反応する細胞をもち、細胞によって最大に応答する速度が異なることが挙げられる。このモデルからは、知覚速度が速度同調細胞間の相対的活動性に依存することが示唆される。Pantle & Sekuler (1968) は、DSA の実験によって代替モデルが支持されることを示したが、DSA の最大の効果が速度に依存するのか時間周波数に依存するのかは明確にできなかった。

最近の心理物理学的研究では、運動に関わる2つの視覚系チャンネルの存在に関する仮定が提出されている。例えば、Tolhurst, Sharpe & Hart (1973) は狭く同調した時間周波数チャンネルの所在を確認した。Moulden, Renshaw & Mather (1984) は、フリッカーの感受性が2つの時間周波数チャンネルを仮定することによって説明されることを示した。Thompson (1983) は、閾値で、4 Hz の時間周波数で動く縞は、それより速い縞と弁別できず、これらと閾上の速度弁別実験などから、速度は2つの広く同調したチャンネルによって符号化されると述べた。また、Kulikowski & Tolhurst (1973) は、速度はパターンと運動における活動性の比率で符号化されると述べた。また、Harris (1980) は、知覚速度は空間・時間チャンネルに最大に応答する機構によって符号化され、それはフリッカーとパターン機構の相対的感受性に依存すると主張した。Smith (1985) は Harris (1980) の考えを発展させて、速度がパターン (low-pass) とフリッカー (high-pass) の活動性の比率で符号化されるというモデルを提出した。Smith (1985) のモデルでは、速度がパターンとフリッカーという2種類のシステムによって符号化され、各システムの中に異なる速度に同調する細胞が仮定されている (8 節 2 項参照)。

7. 速度の符号化に関する生理学的知見

知覚される速度毎に神経細胞群が存在するという考え方は生理学的研究に

負うところが大きい。ここでは、Orban とその協力者達のネコやサルの大脳皮質における運動感受性細胞の神経生理学的知見を概観してみる。

Orban, Kennedy & Maes (1981 a) は、ネコの視覚皮質 17 野 (V1) と 18 野 (V2) の細胞の運動速度に対する反応を調べた。それによると、(1) 17 野の細胞は低速度の刺激に対して、18 野の細胞は高速度の刺激に対して大きな反応を与え、中心視では、17 野の多くの細胞は 100 deg/s 以下で上限速度に達するが、18 野では 100 deg/s を越えたところに上限速度が存在する。(2) 17 野、18 野の神経細胞は、低速度に同調する細胞 (VLP)、広い範囲の速度に同調する細胞 (VBB)、特定速度に同調する細胞 (VT)、高速度に同調する細胞 (VHP) という 4 種類の範疇に分類される。ほとんどの VLP は 17 野、VT と VHP は 18 野においてみられる。VLP は 17 野 4 層において顕著で、VBB は 18 野 6 層と 17 野 3 層と 5 層、VT は 18 野 5 層と 17 野のすべての層、VHP は 17 野 2 層と 3 層及び 18 野 2～4 層にみられる。VLP と VBB は低速度に対して強い反応を示すが、VT と VHP は低速度に反応しない。選好方向に速い速度で刺激すると、VLP の抑制の影響が顕著になる。(3) 17 野、18 野共に、速度感受性は視野の離心度と共に変化する。全体的に、17 野では VLP の比率は離心度と共に減少するが VBB の比率は増加し、18 野では VT の比率は離心度と共に減少するが VHP の比率は増加する。更に、VLP は、17 野中心に集中して離心度と共に減少するが、18 野では存在しない。VBB は、17 野中心のわずかな部位に集中して離心度と共に増加するが、18 野ではその比率は離心度によって変化しない。VT は、17 野ではすべての離心度でみられるが、18 野では中心視に集中して離心度と共に減少する。VHP は、17 野ではわずかに周辺に集まり、18 野では中心視に存在せずに離心度と共に増加する。VT と VLP の違いは、中心視において著しい。(4) 17 野では、VLP と VT は小さい受容野 (S-family, B-family) と連合し、VBB は大きい受容野 (A-family, C-family) と連合する。18 野では、VBB は S-family, VHP は A-family や C-family と連合する。VBB は、17 野ではほとんどが両眼視において、18 野では単眼視において作用する。(5) 17 野と 18 野は、上限速度と受容野の大きさの間に相関がある、などである。Orban, Kennedy & Maes はもう 1 つの

論文で (1981 b), ネコの 17 野と 18 野の細胞の運動方向の選択性について報告している。それによると, (1)測定した神経細胞の 56%は, 方向選択性が刺激速度に依存し, それは 17 野より 18 野の方が顕著である。また, 方向選択性は, 選好方向に強い反応を生み出す速度に対して最大である。(2)方向選択性細胞の比率は 17 野よりも 18 野の方が大きく, 18 野ではその比率が離心度と共に減少する。よって, 17 野と 18 野の違いは, 中心視において明確である。(3) 18 野の方向選択細胞は中心から離れる方向を好み, 17 野の細胞は中心に向う方向を好むということである。これらはすべて両野の機能的差異を示すものである。最近, Duysens, Maes & Orban (1987) は, ネコの視覚皮質細胞の方向選択性が刺激速度にどの程度依存しているかを検討したが, それによると, $0.6 \sim 900 \text{ deg/s}$ のテスト速度範囲において, 測定した細胞の 11% が方向選択性を有し, そのほとんどの細胞 (66%) は低速度に反応したが, 高速度には反応しなかった。また, 残りの細胞は広い速度範囲にわたって反応し, 方向選択性は高速度 (18%) または中速度 (5%) に限定されていた。

以上はネコの研究であるが, Orban, Kennedy & Bullier (1986) は, 最近, マカクザルに関して同様の内容を検討している。彼らは, 速度と方向の選択性に関して中心視 (凝視点 2 deg 以内) と周辺視 ($15 \sim 25 \text{ deg}$) の V1 細胞, 及び中心視の V2 細胞を調べた。それによると, (1) V1 の速度感受性は離心度と共に速度の大きい方向へずれる (V1 中心視で上限速度は 9 deg/s , V1 周辺視で上限速度は 49 deg/s)。V1, V2 は, 中心視では, 共に遅い速度に対して感受性が高い。(2)すべての細胞は VLP, VBB, VT の 3 種類の範疇に分類される。ネコにおいて認められた VHP は, サルでは認められない。V1, V2 の中心視では VLP が顕著に認められ (71%), V1 では, VLP の細胞は離心度と共に減少するが, VBB は逆に増加する。(3) V1 の上限速度は, ネコと異なり受容野の型と単純な相関はないが, 受容野の時間特性と空間特性をかけあわせた内容と相関がある。(4) V1 のほとんどの細胞は, 方向選択性が刺激速度に依存し, 中心視の V1 の細胞は, 周辺視に比べて, 低速度に対して方向選択性を有する。(5) V1, V2 のいずれも, 方向選択性細胞の比率は低く, V1 では, 方向選択性は離心度と共に減少する。(6) V1 では, 上限速度と

方向選択性は、層の位置と深い関係をもつ。中心視において、MT 野と直結する V1 の 4B 層と 6 層の細胞は、他の層の細胞に比べて VLP が少なく、高速度に反応し、強い方向選択性を有する。なお、マカクザルの V1 と V2 の時間・空間周波数特性の違いについては、Foster, Gaska, Nagler & Pollen (1985) が、2 節(2)項に示した心理物理学的知見を裏づける結果を報告している。彼らによると、V1 の 68% は低時間周波数パスの性質をもち、32% は比較的広い時間周波数帯域に反応する。他方、V2 の 70% は広い時間周波数帯域に反応し、残り 30% は低時間周波数に選択性を有する。また、空間周波数に対する感受性も V1 と V2 では異なり、V1 は中間の空間周波数から高空間周波数にかけて、V2 は低空間周波数から中間の空間周波数にかけて選択性をもつので、異なる大きさの受容野による 2 段階の分析が行われていると考えられる。

最近のサル of 生理学的研究では、V1 や V2 よりもむしろ MT (V5) の方が注目されている (Zeki, 1990 参照)。Maunsell & Van Essen (1983) は、マカクザルから以下のことを記録した。(1) MT は高度な方向選択性を有し、ある細胞の選好方向に対する反応は逆方向の 10.9 倍の反応を示す。(2) 多くの細胞は刺激速度に鋭く同調する。これは Orban ら (1981) のネコの細胞と異なり、選好速度をもつ細胞は群として分類されるのではなく、速度に従って連続的に存在している。ある細胞では、最適速度の 2 倍の速度で反応が最大反応の半分以下に減少した。異なる細胞に対する選好速度の分布は unimodal で、ピークは 32 deg/s (測定範囲 2~256 deg/s)。離心度の影響は顕著ではないが、0 deg から 20 deg へと離心度が増加すると、選好速度は 3 倍程度に増加する。(3) MT の多くの細胞は、静止刺激の方位に対しても選択性を有する。しかし、静止刺激は運動刺激に比べてわずかしこ反応しない。一般に、選好方位は運動方向に垂直な方位である。これらは、マカクザルの MT において速度と方向の選択性が存在し、MT が運動分析に特殊化されていることを意味している。

Maunsell & Van Essen (1983) が示したマカクザルの MT の速度選択性細胞の比率は 82% であったが、Lagae, Gulyas, Raiguel & Orban (1989)

の研究では、51%であった。Orban (1991) は、この違いが反応基準に依拠していることを指摘している。彼は、Van Essen のグループでは、平均発火頻度を反応基準とするので、MT のみならず、V1、V2、VP、V3 などの細胞もほとんどが速度選択性を有し V1 と MT で差は生じないが、Orban のグループでは、最高発火頻度を反応基準としているので、V1 (10%) と MT (50%) に違いが生じてくると述べている。生理学的研究では、この反応基準の選択をめぐる現在も議論が続いている。方向選択性に関しても同様に、方向選択性の指標として何を基準とするか、V1 や V2 に関してどの層を測定するかなど、方向選択性細胞の比率が明確には求められないという問題が残されている。

サルの生理学的研究では、MT から更に投射を受けている MST や 7a に関する運動情報処理についても多くのことが明らかになっている (深田芳郎 (1991) を参照)。MST 背側部は、受容野が大きく、大きな視覚パターンの動きに反応することから、MT での局所的な運動情報を統合し、視空間中を移動する対象より自己の運動によってもたらされる視野の運動の検出を分析していると考えられている。この部位では、通常の上面上の直線運動の他に、回転運動、拡大縮小運動に対して反応する細胞が発見されている。また、MST 腹側部は、小さな運動対象が背景との関係で反応し、相対運動や誘導運動の責任を担っているといわれている。また、7a では、視覚情報と眼球制御情報の統合が行われているといわれている。

以上より、サルの V1 と V2 をネコの 17 野 18 野と比較すると大脳内での運動情報の処理機構が種によって若干異なることがわかる。Orban ら (1986) が述べるように、サルの V1 とネコの 17 野は類似しているが、サルの V2 とネコの 18 野は似ていない。ネコの 18 野は、サルの MT に類似した傾向をもっていると考えられる。しかし、ネコとサルのいずれにも共通して、V1 (17 野) の水準では、中心視では低速度に反応する細胞が多く、方位には選択性があるが運動方向に選択性をもつ細胞が少ない。ただし、離心度と共に高速度に反応する細胞が増加し、更に高次の大脳水準に向かうにつれて (例えば、ネコでは 18 野、サルでは MT)、高速度に同調する細胞が多くなり、特定の

速度や方向に強い選択性をもつように特殊化されている。サルの MT では局所的な運動情報処理が行われ、MST や 7a では更にそれら局所情報が統合されていると考えられる。

8. 運動知覚のモデル

ここでは、最近までに報告された運動知覚の代表的なモデルの幾つかを紹介する。冒頭に示したように、運動視の基本は、その質的側面としての方向の知覚と量的側面としての速度の知覚の 2 つであり、モデルもそれに即して大きく 2 種類に分けることができる。しかし、それらはそもそも全体として 1 つの運動情報処理機構の一部であり、本来まとめられるべきはずのものである。その試みとして、最近、計算論的アプローチに従った運動知覚の総合的なモデルが幾つか提出されている。ここでは、それら方向検出のモデルや総合的なモデルも、速度の知覚との関わりでみていくことにする。

(1) 方向検出のモデル

運動知覚の基礎として、運動検出（もしくは運動方向検出）のモデルが古くから知られている。その代表的モデルは、Barlow & Levick (1965) や Hassenstein & Reichardt (1956) の古典的モデルである。もっと最近では、Marr & Ullman (1981) の数学的モデルがその代表である。

Barlow & Levick (1965) のモデルは、図 7a に示すような単純なモデルで、R1 と R2 は光受容器を示し、左方向に動いた時、R1 と R2 の信号が各々直接的に出力されると考える。左方向に動いた時、R1 からの信号が Δt の時間だけ遅れて伝達され、R1 からの信号と同時にゲートに達する。この時、R2 からの信号はゲートの出力を抑制するため、ゲートは発火しない。Hassenstein & Reichardt (1956) のモデルは、図 7b に示した様に、遅延が low-pass-filter に置き換えられていることを除き、Barlow & Levick のモデルとほとんど同じである。これらのモデルの問題点は、2 つの R を同時に刺激するよう大きな静止刺激を呈示したり、不感方向にゆっくり動く刺激を呈示すると

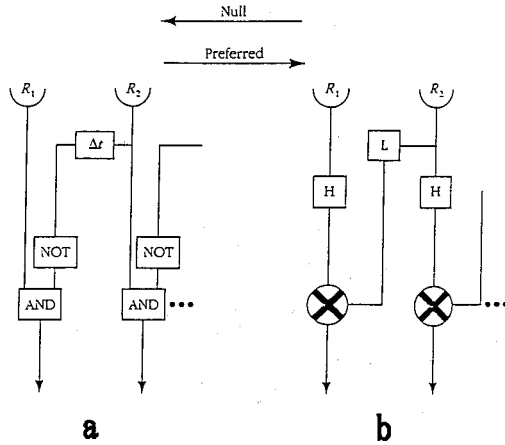


図 7

a. Barlow & Levick (1965) の方向検出のモデル。b. Hassenstein & Reichardt (1956) の方向検出のモデル。(Marr, 1982)

ゲートが応答してしまうことである。

Marr & Ullman (1981) のモデルは、受容野におけるゼロ交差の検出を運動方向の検出と結びつけたものである。受容野の感度分布はガウス関数の差 (Difference of Gaussian, DOG) で記述できる。DOG は $\nabla^2 G$ (画像をガウス関数でぼかした後に、2 階微分をとること) で近似できる。 $\nabla^2 G = 0$ はゼロ交差である。生理学的には、網膜や外側膝状体の X 細胞を仮定する。図 8 a の分布を時間で微分すると、結果は $Y = \delta(\nabla^2 G * I) / \delta t$ であり、その分布は図 8 b と図 8 c である。これがゼロ交差において正であればゼロ交差は右に動き (図 8 b)、負であれば左に動くのみならず (図 8 c)。エッジが反対のコントラストをもつと方向は逆になる。 $X^+ Y^+ X^-$ のユニットが同時に活動して右方向へ、 $X^+ Y^- X^-$ のユニットが同時に活動して左方向への運動が検出される。このモデルの特徴は、局所的に測定すればよいということ、時間遅れは導関数を計算することに要する時間であること、また検出器が高感度であることである。Barlow & Levick (1965) のモデルとの相違点は、ゼロ交差が最初の検出器から次の検出器を通過するまで待つ必要がなく、即座に応答して非常

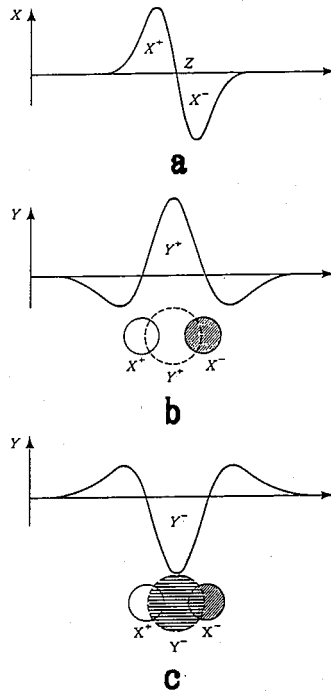


図 8 エッジ近傍の $X = \nabla^2 G * I$ と $Y = \delta(\nabla^2 G * I) / \delta t$ の値

a. 距離の関数としての X 信号。信号内のゼロ交差はエッジの位置に対応する。b. エッジが右方向に動く時の Y 信号の空間分布。c. エッジが左方向に動く時の Y 信号の空間分布。右方向へのゼロ交差の運動は、b に示された配列による $X^+ Y^+ X^-$ の同時的活動によって検出され、右方向へのゼロ交差の運動は、c に示された配列による $X^- Y^- X^+$ の同時的活動によって検出される。(Marr, 1982)

に小さい変位に対しても敏感であるということである。また、左右の検出器が同じであるという推測は必要がないので対応の問題を回避することができる。

このモデルの生理学的実現は次のように考える。ゼロ交差のセグメントの検出は、外側膝状体の X 細胞がオン中心型細胞とオフ中心型細胞を経由して $\nabla^2 G$ の正と負の部分を伝える。ゼロ交差セグメントの検出は、論理 AND ゲートを通して、オンオフ中心型の X 細胞と結合することである。時間微分

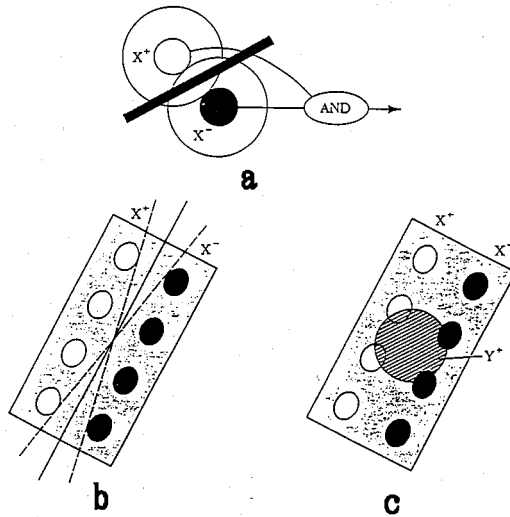


図9 運動するゼロ交差の検出

a では、 X^+ と X^- のサブユニットが、論理的 AND の操作を通じて結合する。結合したユニットは、2つのサブユニットによる特別な信号のゼロ交差の存在の信号を送る。論理的 AND を通じて結合した同じようなユニットの配列は、b 図の破線で与えられる傾きの境界内で、傾いたゼロ交差の存在を検出する。c では、Y ユニットが b の検出器に加えられている。それが Y^+ であれば、ゼロ交差セグメントは X^+ から X^- に向う方向へ動く時に反応し、それが Y^- であれば、逆方向へ動く時に反応する。(Marr, 1982)

は過渡的チャンネルが対応し、外側膝状体の Y 細胞が対応している。要するに X 細胞は $\nabla^2 G$ を送信し、Y 細胞はそれを時間で微分した結果を送信するということである (図9 参照)。

以上のモデルは、いずれも速度符号化のプロセスを説明するものではない⁶⁾。

(2) 速度符号化のモデル

Sekuler (1975, 1978) が指摘したように、人間には、異なる速度に同調する幾つかの神経細胞群が存在し、知覚速度はそれら異なる速度同調細胞群間の相対的活動性に依存していると考えられる。この考えに則った速度の符号

化のモデルとして Smith (1985) のモデルがある。このモデルは、知覚速度が運動順応によってどのように変容するかを説明するものであるが、様々な心理物理学的研究の知見に基づき (Moulden, Renshaw & Mather, 1984; Thompson, 1983; Kulikowski & Tolhurst, 1973, 6 節参照), Harris (1980) のモデルを精緻化したものである。このモデルでは、速度はパターンとフリッカーにおける活動性の比率で符号化されると仮定する。従来の 2 つのチャンネルのモデルでは、単一の実体としてチャンネルが順応すると仮定するが、これは生理学的には妥当でない。このモデルでは異なる速度に同調する細胞を仮定し、それらの順応に対して感受性が異なると仮定する (図 10 参照)。モデルは、以下の 2 つの基本的仮定からなっている。(1) フリッカー・チャンネルはパターン・チャンネルより順応に対して敏感である。フリッカー・チャンネルの順応は知覚速度を減少させ、パターン・チャンネルの順応は知覚速度を増加させる。フリッカー・チャンネルとパターン・チャンネルの相対的な重要度はテスト速度によって変化する。低速パターンは検出のためにパターン・チャンネルに依存する。フリッカーとパターンの比率は、パターン・チャンネルの順応によって変化する。高速パターンは、フリッカーの順応によって影響を受ける。(2) パターン・チャンネルは低速度に同調し、フリッカー・チャンネルは高速度に同調する細胞からなる。個々の細胞は速度限界点において変化する。静止パターンはパターン・チャンネルのすべての細胞を活性化する。しかし、速度が上昇すると活性化する細胞が減り、ある速度に達すると全く活性化しなくなる。高速パターンはフリッカー・チャンネルのすべての細胞を活性化する。速度が遅くなると活性化する細胞の数が減少する。

このモデルは、運動順応による知覚速度の変容をよく説明するが、方向の選択性に関してはまだ不問のままである。Smith 自らが実験で示した部分的な方向の選択性については、単に、逆方向でも同方向と同様の原理が適用できるという説明にとどまっている。すなわち、パターン・チャンネルとフリッカー・チャンネルのそれぞれにおいて方向選択性がどのように異なるのか、また逆方向の順応によって感受性がどのように変化するかについて理論的な

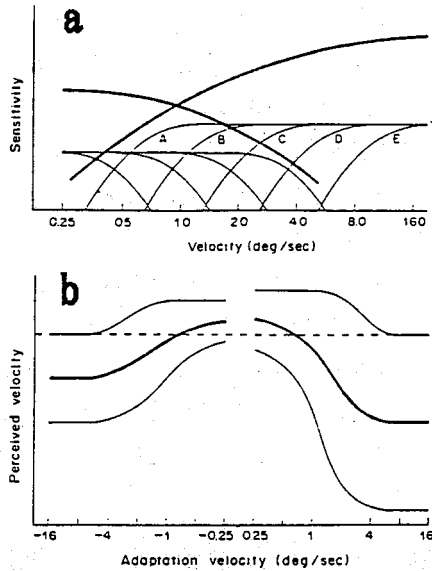


図 10

a. 高速度と低速度に感受性をもつ仮想的なシステム。細線は、特定の細胞の速度感受性曲線を示す。太線は、2種類の細胞セットの速度感受性を示す。感受性のプロフィールは、精密ではなく、原理のみを示す。b. 2 deg/s の速度で動くテスト刺激が、a で示すシステムによって検出された場合の知覚速度に及ぼす順応の理論的な効果 (図 6 参照)。細線は、各システム (高速システムと低速システム) に及ぼす順応の効果、太線は、その 2 つの影響の結果を示す。(Smith, 1985)

説明は組み込まれていない⁷⁾。

(3) 総合的モデル

運動知覚の総合的モデルにもいろいろあるが、ここではしばしば引用されている Adelson & Bergen (1985) と Watson & Ahumada (1985) のモデルを取り上げる。

Adelson & Bergen (1985) の運動知覚モデルは、時空間エネルギーモデルともいわれ、空間的なインパルスの反応と時間的なインパルスの反応を単純に結びつけた時空間エネルギーを想定する。この基本部分は、Burr, Ross &

Morrone (1986) のモデル (Spatial-Temporal Receptive Field のモデル) とも類似している。Burr らは、運動検出器は空間周波数と時間周波数の双方に同調し、適当な速度で動く適当な対象からエネルギーを集めると仮定した。Adelson & Bergen のモデルでは、時空間インパルスの反応は、空間的なインパルスの反応である x の関数 $Hs_{(x)}$ と時間的なインパルスの反応である t の関数 $Ht_{(t)}$ をかけあわせた、 $Hst_{(x,t)} = Hs_{(x)} \times Ht_{(t)}$ によって表現される。時間軸上のある単位の出力は、その単位のインパルスの反応を時空間入力パターンによって合成積 (convolution) を求めた結果であり、空間内の様々な位置にある似たような単位の配列は、空間入力と時間入力の合成積を算出すると考える。チャンネルはフィルターとして作用し、それは刺激の時空間エネルギーをいくつか通過させる。たとえば、右へ動いて次に左へ動く図 11 a のパ

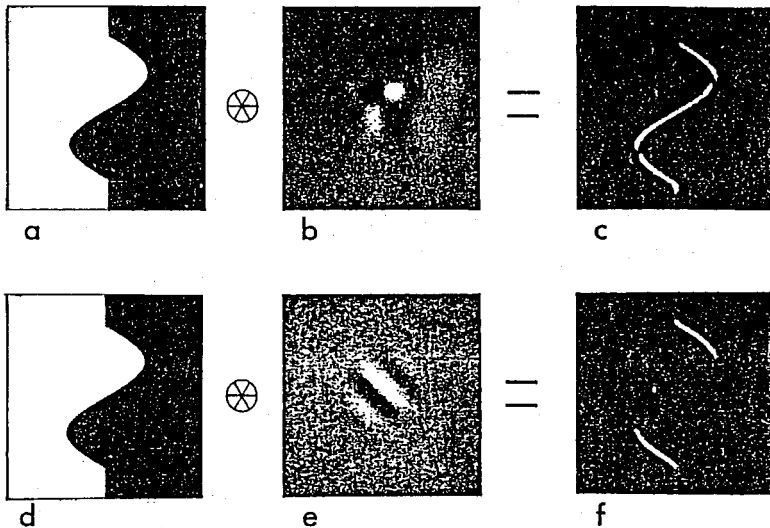


図 11

a. 静止したエッジが、正弦波的に動き、そして再び静止する (縦軸と横軸は時間と空間を表す)。b. 分離された時空間インパルス反応。c. a と b の合成積 ($\otimes$)。運動方向の選択性はない。d. a と同じ。e. 時空間的に傾いたガボール関数。f. d と e の合成積。右方向の運動のみに強い選択性をもつ。(Adelson & Bergen, 1985)

ターンが呈示されると、図 11 b のようなインパルス反応との合成積を求め、図 11 c のような出力が得られる。図 11 c において、動いている部分は強い反応を示すが、静止している部分は空白である。しかしこのユニットでは方向を特定化できないという欠点がある。そこで、ユニットの出力インパルスとして、傾いたガボール (Gabor) 関数を用いる (図 12 e 参照)。結果は、図 11 f のように、出力は右方向のみに強い反応を示す。このような時空間的フィルターには、位相の問題、すなわち、白-黒エッジと黒-白エッジではプラス

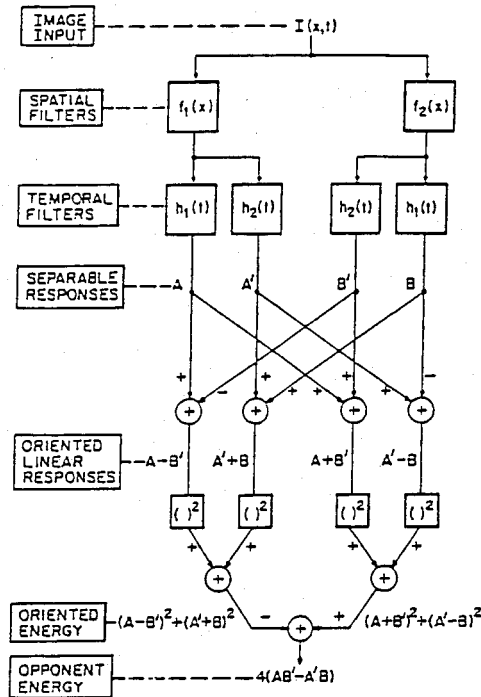


図 12 時空間エネルギーモデル

イメージ入力が入空間フィルターと時間フィルターを通過して、4つの分離された反応を生成する。それら出力の和と差が方向選択性をもつフィルターを構成する。四分位相差ペアが各運動方向に対する運動エネルギーを与える。右方向と左方向の信号の差が最終的な出力を与える。(Adelson & Bergen, 1985)

とマイナスが反対の出力結果となるという問題点がある。そこで四分位相差ペア (quadrature pair) をフィルターとして用い、正弦波の位相と余弦波の位相を通過した出力を2乗して合計をとる。合計は $\sin^2 + \cos^2 = 1$ となり、コントラストの信号が無視できる。生理学的には、空間的フィルターと時間的フィルターは図 12 のように組み合わせられると仮定する。

速度知覚に関してのみ着目すれば、このモデルでは左右の運動チャンネルは拮抗するようにホックされ、右方向に動いた時は正、左方向に動いた時は負、静止や反相縞フリッカーに対してはゼロの出力を与える (図 13 参照)。コントラストは検出器の反応に影響を与え、速度の大きさはコントラストに依存する。運動縞は3つのチャンネル(例えば、左右のチャンネルと静止チャンネル)を刺激し、速度の知覚は、これら複数のチャンネルの相対的反応に依存する。コントラストを変化させると反応の絶対値は変化するが、比率が変化するとは限らない。比率がくずれると、知覚速度はコントラストと共に変化する。速い速度や小さいコントラストでは、比率を算出する時の分母が小さくなり、速度評価は信頼できなくなる。

彼らは、このモデルに従ってシミュレーションを行い、仮現運動、脱基本波運動 (fluted square wave illusion)⁸⁾、逆ファイ現象 (reversed phi) などの運動錯視が説明できることを例示した。このモデルは、後述する Watson & Ahumada (1985) のモデルと同様、方向の検出、位相の問題を解決し、仮現

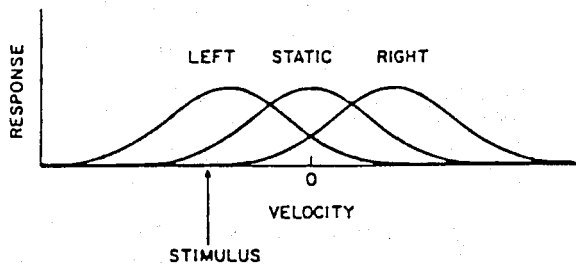


図 13 速度の関数としてプロットされた3つの運動ユニットの反応曲線
どのユニットの反応も刺激の速度とコントラストの関数で、それらユニットの相対的反応に基づいて、速度評価が計算される。(Adelson & Bergen, 1985)

運動など、運動知覚の基礎的問題に対処しているが、速度知覚のプロセスにのみ限定すれば、このモデルでは、速度が空間周波数と時間周波数の双方によって符号化されると仮定するが、これまでに示した心理物理学的研究や生理学的研究からみて(第5節～第7節参照)、すべての速度範囲や離心度において、この仮定が成立するとは考えにくい。また、彼らのモデルでは、速度知覚は複数チャンネルの相対的反応に依存するという仮定を含むが、この仮定に従うと、運動残効における単純な加算的モデル(例えば、Frisby, 1979, Pp.101)と同様、逆方向の順応によってテスト刺激の知覚速度は増加することになるが、この予測は実際の観察とは相反している(Thompson, 1981; Smith, 1985)。

Watson & Ahumada (1985) の運動知覚モデルは2段階のセンサーからなっている。1つは、スカラセンサーであり、もう1つはベクトルセンサーである。スカラセンサーは、個々の運動検出器に相当し、各センサーは方向や傾き、空間周波数に選択性をもつ。しかし個々のスカラセンサーの出力からは、知覚される方向や速度に関して曖昧な判断しかできない。その曖昧性は多くのスカラセンサーの反応を統合することによって解決される。この統合を実現するのがベクトルセンサーである。個々のスカラセンサーは、図14のように、垂直フィルター、水平フィルター、時間フィルターなどから成っている。時間フィルターは、比較的低い空間周波数に対して時間的な感受性をもつ。水平フィルターは余弦関数とガウス関数、垂直フィルターはガウス関数で、これらは2次元のガボール関数で、ネコやサルの皮質の単純細胞の受容野に近似する。時間フィルターと空間フィルターは各々2つの葉部(lobe)をもち、それらを組み合わせると4つの葉部になるが、方向検出のためにそれらはヒルベルト(Hilbert)変換によって2つに絞り込まれる。ヒルベルト変換された2つの関数は、四分位相差ペアを形成する。時間遅れは遅延したインパルス $\delta(t-\tau)$ によって合成積を求めた結果によって表現される。ここで信号は主経路と四分位相差経路に分岐し、四分位相差経路では時間次元と空間次元のヒルベルト変換が施される。最後はこれら2つの経路からの出力を合計し、これが時空間周波数次元のどこに位置するかによって運動方

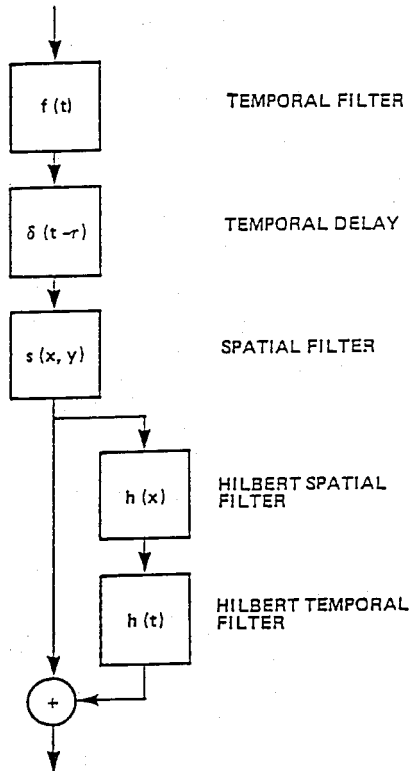


図 14 スカラーセンサーの数学的構造
(Watson & Ahumada, 1985)

向が特定化される。各スカラセンサーは、特定の空間周波数と方向に選択性を持ち、センサーの反応の時間周波数はそのセンサーの方向におけるイメージ要素の速度に近似する。つまり、その時間周波数はイメージ速度の要素の1つを符号化したものと仮定する。

各センサーの標本密度は空間周波数に比例し、高空間周波数に対して多くのセンサーがある。また、各センサーは、速度について曖昧な情報しか提供せず、図 15 のように特定方向における速度ベクトルの1つの要素のみを伝達する。しかし、方向グループ (direction group) と呼ばれる複数センサーの

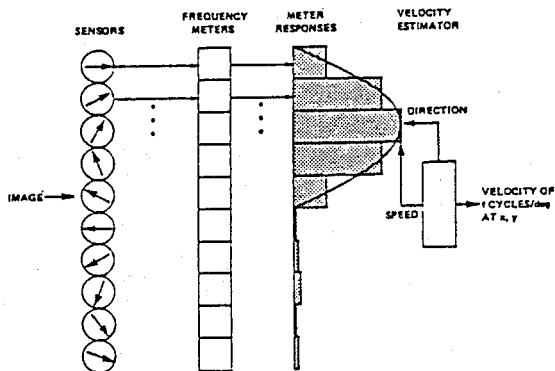


図 15 ベクトルセンサーの構造
(Watson & Ahumada, 1985)

反応が速度ベクトルの幾つかの線形的に独立した要素を提供し、それらから単一のイメージ速度の評価への変換がベクトルセンサーによってなされる。

Watson & Ahumada (1985) もまた、Adelson & Bergen (1985) と同様、シミュレーションによって、仮現運動や人間の手の動きのパターンなどを入力とした場合のスカラーセンサーとベクトルセンサーの反応を調べ、モデルの妥当性を検証した。彼らのモデルは、大脳視覚皮質には、特定の空間周波数と方位に選択的に反応する細胞が存在し（方位は 10 種類程度）、離心度と共に、低空間周波数に同調しやすくなって標本密度が粗くなるなど、最近の生理学的知見と合致する仮定を多く含んでいる。彼らのモデルでは、刺激速度は、それぞれのユニット⁹⁾に付着した速度要素（時間周波数）を総合して評価されると仮定する。これは、17 野 (V1) や 18 野 (V2) における方位に選択的な細胞がそれぞれ速度情報を持ち、それらが更に高次の中枢において統合されるという可能性を考慮すれば、生理学的観点とも矛盾しない。しかし、速度知覚に関わる部分については、Adelson & Bergen (1985) のモデルと同様の問題点を指摘できる¹⁰⁾。

9. おわりに

速度知覚を中心とする最近の運動知覚研究を概観した。初めに、 D_{min} , D_{max} などの運動閾, 刺激速度頂, 速度弁別閾などの基礎的研究を概観し, 続いて, 定常系と過渡系, X細胞とY細胞など視覚系の2つの異なる経路とその役割に関する事実, 更にそれらと関連して運動縞の検出感度と速度, 時間周波数と空間周波数の関係, 方向選択性, 運動残効, 運動順応の知覚速度に及ぼす影響などの心理物理学的諸研究を概観した。更に, それら心理物理学的事実相互の比較から, 運動感受性という概念の曖昧性を指摘すると共に, 心理物理学的観点からの運動速度の符号化に関する考え方, 速度の符号化に関する生理学的知見を概観した。最後に, 速度知覚を中心とする最近の代表的な運動知覚モデルの幾つかを紹介した。本稿では, 速度知覚を中心とした運動知覚の問題を, 速度知覚研究という微視的な観点から扱わず, 閾値測定などの基礎研究を始め, 速度知覚以外の様々な運動知覚研究, 視覚研究一般の事実とも結びつけて, 広い観点から扱った。そのため, 速度知覚研究の枠組から逸脱したレビューと受け取られるかもしれない。しかし逆説的ではあるが, それは速度の符号化という問題に焦点を絞ったためである。この問題の解決のためには, 基礎的事実を踏まえながら, 急速に蓄積されつつある運動知覚研究の諸知見を, より広い観点からみていく必要があると考えたからである。

注

- ¹⁾ 本研究は, 日産科学振興財団の平成5年度奨励研究助成による補助を受けた。
- ²⁾ より正確には, 外側膝状体中間核からV4に至る第3の経路があるが, ここでは省略した。
- ³⁾ ここで用いる方向選択性 (direction selectivity) という言葉は, Sekuler (1975) などが用いる方向特異性 (direction specificity) とほとんど同義である。
- ⁴⁾ 反相縞の輝度は位置(x)と時間(τ)の関数で $I=1+m(\cos \alpha x)(\cos \omega \tau)$ という式で表

現される。ここで $\alpha/2\pi$ は視角 1 deg あたりの周波数, $\omega/2\pi$ は時間周波数, m は変調の深さを表す。

- 5) 2つの正弦波要素 (f , $3f$) をもつ複合的な運動縞の各々の要素は普通は独立に検出されるが (Graham & Nachmias, 1971), もしも運動感受性機構の反応を制御する変数が速度ならば同じ空間要素は同じ最適速度で最もよく見えるはずであり, 逆にもしも時間周波数とその重要な変数であるなら, 1つの空間要素は1つの速度で最もよく見え, 他の1つは異なる速度で最もよく見えるはずである。
- 6) Marr & Ullman (1981) のモデルの速度の符号化に関係した展開については, Nakayama (1985), 森 (1986, Pp.341) を参照されたい。
- 7) その説明は, 最近, 田山 (1993) が試みている。
- 8) 正弦波縞が位相角 90 度だけ右側へ連続してジャンプした時に, それは右方向への運動にみえる。しかし, この正弦波縞の内, 基本周波数成分を取り除いた時にできる波形縞 (これを fluted square wave という) が, 右側へ連続してジャンプした時には, 左方向への運動にみえる。これを脱基本波運動 (fluted square wave illusion) と呼ぶ。
- 9) 彼らはスカラーセンサーと呼ぶが, これは, 生理学的には, 細胞や受容野などの単位に相当すると思われる。
- 10) このモデルにおける他の問題点の指摘, 速度推定のアルゴリズムの組み込みによる発展については, 緒方・佐藤 (1988) が試みている。

引用文献

- Adelson, E.H., & Bergen, J.R. 1985 Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *Journal of the Optical Society of America*, **A2**, 284-299.
- Anstis, S. 1986 Motion perception in the frontal plane: Sensory aspects. In K.R. Boff, L. Kaufman, & J.P. Thomas (Eds.), 1986 *Handbook of Human Perception and performance*. Vol.II. New York: Academic Press, Chapter 16, Pp.1-27.
- Aubert, H. 1886 Die Bewegungsempfindung. *Archiv für die Physiologie*, **39**, 347-370.
- Baker, C.L., & Braddick, O.J. 1982 The basis of area and dot number effects in random dot motion perception. *Vision Research*, **22**, 1253-1259.
- Barlow, H.B., & Hill, R.M. 1963 Selective sensitivity to direction of motion in ganglion cells of the rabbits retina. *Science*, **139**, 412-414.
- Barlow, H.B., Hill, R.M., & Levick, W.R. 1964 Retinal ganglion cells responding selectively to direction and speed of image motion in the rabbit. *Journal of Physiology*, **173**, 371-407.
- Barlow, H.B., & Levick, W.R. 1965 The mechanism of directionally selective units in

- rabbit's retina. *Journal of Physiology*, **178**, 477-504.
- Barmack, N.H. 1970 Dynamic visual acuity as an index of eye movement control. *Vision Research*, **10**, 1377-1391.
- Basler, A. 1906 Über das Sehen von Bewegungen. I. Die Wahrnehmung kleinster Bewegungen. *Archiv für die Gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **115**, 582-601.
- Bell, H.H., & Lappin, J.S. 1973 The detection of rotation in random dot patterns. *Perception & Psychophysics*, **26**, 415-417.
- Braddick, O.J. 1974 A short-range process in apparent motion. *Vision Research*, **14**, 519-527.
- Breitmeyer, B.G. 1973 A relationship between the detection of size, rate, orientation and direction of motion in the human visual system. *Vision Research*, **13**, 41-58.
- Brown, J.F. 1931 The thresholds for visual movements. *Psychological Forschung*, **14**, 249-268.
- Brown, R.H. 1958 Influence of stimulus luminance upon the upper speed threshold for the visual discrimination of movement. *Journal of the Optical Society of America*, **48**, 125-128.
- Brown, R.H. 1961 Visual sensitivity of differences in velocity. *Psychological Bulletin*, **58**, 89-103.
- Burr, D.C., & Ross, J. 1982 Contrast sensitivity at high velocities. *Vision Research*, **22**, 479-484.
- Burr, D.C., & Ross, J. 1987 Visual analysis during motion. In M.A. Arbib, & A.R. Hanson (Eds.), *Vision, Brain, and Cooperative Computation*. Cambridge: MIT Press. Chapter 5, Pp.187-207.
- Burr, D.C., Ross, J., & Morrone, M.C. 1986 Seeing object in motion. *Proceeding of Royal Society of London*. **B227**, 249-265.
- Campbell, F.W., & Robson, J.G. 1968 Application of fourier analysis to the visibility of gratings. *Journal of Physiology*, **197**, 551-566.
- Carlson, V.R. 1962 Adaptation in the perception of visual velocity. *Journal of Experimental Psychology*, **64**, 192-197.
- Chang, J.J., & Julesz, B. 1983 Displacement limits for spatial frequency filtered random-dot cinematograms in apparent motion. *Vision Research*, **23**, 1379-1385.
- Cleland, B.G., Dubin, M.W., & Levick, W.R. 1971 Sustained and transient neurones in the cat's retina and lateral geniculate nucleus. *Journal of Physiology*, **217**, 473-496.
- Denton, G.G. 1977 Visual motion aftereffect induced by simulated rectilinear motion.

- Perception*, **6**, 711-718.
- De Silva, H.R. 1926 An experimental investigation of the determinants of apparent visual movement. *American Journal of Psychology*, **37**, 469-501.
- Dismick, F.L., & Kerl, T.C. 1930 The effect of exposure time upon the R.L. of visible motion. *Journal of Experimental Psychology*, **13**, 365-369.
- Duysens, J., Maes, H., & Orban, G.A. 1987 The velocity dependence of direction selectivity of visual cortical neurones in the cat. *Journal of Physiology*, **387**, 95-113.
- Enroth-Cugell, C., & Robson, J.G. 1966 The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *Journal of Physiology*, **187**, 517-522.
- Foster, K.H., Gaska, J.P., Nagler, M., & Pollen, D.A. 1985 Spatial and temporal frequency selectivity of neurones in visual cortical areas V1 and V2 of the macaque monkey. *Journal of Physiology*, **365**, 331-363.
- Frisby, J.P. 1979 *Seeing: Illusion, Brain and Mind*. Oxford University Press.
- 深田芳郎 1991 視覚皮質における運動情報の処理 心理学評論, **34**, 282-295.
- Ganz, L., & Lange, A. 1973 Changes in motion sensitivity of cat visual cortex neurones during the course of dark adaptation. *Paper presented at meetings of Association of Research in Vision and Ophthalmology*, Sarasota, Florida.
- Gibson, J.J. 1959 Perception as a function of stimulation. In S. Koch, (Eds.), *Psychology: A Study of a Science*. Vol. 1. New York: McGraw-Hill, Pp.456-501.
- Golomb, B., Anderson, R.A., Nakayama, K., MacLeod, D.I.A., & Wong, A. 1985 Visual thresholds for shearing motion in monkey and man. *Vision Research*, **25**, 813-820.
- Graham, C.H. 1968 Depth and movement. *American Psychologist*, **23**, 18-26.
- Graham, C.H., & Hunter, W.S. 1931 Thresholds of illumination for the visual discrimination of direction of movement and for the discrimination of discreteness. *Journal of General Psychology*, **5**, 178-190.
- Graham, C.N., & Nachmias, J. 1971 Detection of grating patterns containing two spatial frequencies: A comparison of single-channel and multiple-channel models. *Vision Research*, **11**, 251-259.
- Green, M. 1983 Contrast detection and direction discrimination of drifting gratings. *Vision Research*, **23**, 281-289.
- Grüsser, O.J., & Grüsser-Cornehls, U. 1973 Neuronal mechanisms of visual movement perception and some psychophysical and behavioral correlations. In R. Jung (Eds.), *Handbook of Sensory Physiology*, Vol.7-3A. Berlin: Springer Verlag. Pp.333-429.

- Harris, M.G. 1980 Velocity specificity of the flicker to pattern sensitivity ratio in human vision. *Vision Research*, **20**, 687-691.
- Hassenstein, B., & Reichardt, W. 1956 Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolgen- und Vorzeichenbewertung bei der Bewegungsperzeption des Rüsselkäfers. *Chlorophanus. Z. Naturf*, **11b**, 513-524.
- Hoffman, K.P., & Stone, J. 1971 Conduction velocity of afferents to cat visual cortex: A correlation with cortical receptive field properties. *Brain Research*, **32**, 460-466.
- Hubel, D.H., & Wiesel, T.N. 1965 Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat. *Journal of Neurophysiology*, **28**, 229-289.
- Ikeda, H., & Wright, M.J. 1974 Evidence for "sustained" and "transient" neurones in the cat's visual cortex. *Vision Research*, **14**, 133-136.
- Johnson, C.A., & Leibowitz, H.W. 1976 Velocity-time reciprocity in the perception of motion: foveal and peripheral determinations. *Vision Research*, **16**, 177-180.
- Johnson, C.A., & Scobey, R.P. 1980 Foveal and peripheral displacement thresholds as a function of stimulus luminance, line length and duration of movement. *Vision Research*, **20**, 709-715.
- Julesz, B. 1971 *Foundation of Cyclopean Perception*. Chicago: University of Chicago Press.
- Kaufman, L. 1974 *Sight and Mind*. Oxford University Press.
- Kaufman, L., Cyrulnick, I., Kaplowitz, L., Melnick, G., & Stof, D. 1971 The complementarity of apparent and real motion. *Psychologische Forschung*, **34**, 343-348.
- Keck, M.J., Palella, T.D., & Pantle, A. 1976 Motion aftereffect as a function of the contrast of sinusoidal gratings. *Vision Research*, **16**, 187-191.
- Keck, M.J., & Pentz, B. 1977 Recovery from adaptation to moving gratings. *Perception*, **6**, 719-725.
- Kelly, D.H. 1979a Motion and vision. I. Stabilized images of stationary gratings. *Journal of the Optical Society of America*, **69**, 1266-1274.
- Kelly, D.H. 1979b Motion and vision. II. Stabilized spatio-temporal threshold surface. *Journal of the Optical Society of America*, **69**, 1340-1349.
- Kulikowski, J.J. 1971 Effect of eye movements on the contrast sensitivity of spatio-temporal patterns. *Vision Research*, **11**, 261-273.
- Kulikowski, J.J., & Tolhurst, D.J. 1973 Psychophysical evidence for sustained and transient detectors in human vision. *Journal of Physiology*, **232**, 149-162.
- Lagae, L., Gulyás, B., Raiguel, S., & Orban, G.A. 1989 Laminar analysis of motion

- information processing in macaque V5. *Brain Research*, **496**, 361-367.
- Lappin, J.S., & Bell, H.H. 1976 The detection of coherence in moving random-dots patterns. *Vision Research*, **16**, 161-168.
- Levinson, E., & Sekuler, R. 1973 Spatio-temporal contrast sensitivities for moving and flickering stimuli. *Paper presented at meetings of the Optical Society of America*, Rochester, New York.
- Livingstone, M.S., & Hubel, D.H. 1987 Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience*, **7**, 3416-3468.
- Maffei, L., Fiorentini, A. 1973 The visual cortex as a spatial frequency analyser. *Vision Research*, **13**, 1255-1267.
- Mandriota, F.J., Mintz, D.E., & Notterman, J.M. 1962 Visual velocity discrimination: Effects of spatial temporal cues. *Science*, **138**, 437-438.
- Marr, D. 1982 *Vision*. W.H. Freeman.
- Marr, D., & Ullman, S. 1981 Directional selectivity and its use in early visual processing. *Proceeding of Royal Society of London*, **B211**, 151-180.
- Maunsell, J.H.R., & Van Essen, D.C. 1983 Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed and orientation. *Journal of Neurophysiology*, **49**, 1127-1147.
- Mckee, S.P. 1981 A local mechanism for differential velocity detection. *Vision Research*, **21**, 491-500.
- Mckee, S.P., & Nakayama, K. 1984 The detection of motion in the peripheral visual field. *Vision Research*, **24**, 25-32.
- Mckee, S.P., Silverman, G.H., & Nakayama, K. 1986 Precise velocity discrimination despite random variations in temporal frequency and contrast. *Vision Research*, **26**, 609-619.
- Meyer, C.H., Lasker, A.G., & Robinson, D.A. 1985 The upper limit of human smooth pursuit velocity. *Vision Research*, **25**, 561-563.
- 森晃徳 1986 特徴抽出器と運動視機能 心理学評論, **29**, 337-349.
- Moulden, B., Renshaw, J., & Mather, G. 1984 Two channels for flicker in the human visual system. *Perception*, **13**, 387-400.
- Movshon, J.A. 1974 Velocity preferences of simple and complex cells in the cat's striate cortex. *Journal of Physiology*, **242**, 121-123.
- Nakayama, K. 1985 Biological image motion processing: A review. *Vision Research*, **25**, 625-660.
- Nakayama, K., & Silverman, G.H. 1984 Temporal and spatial characteristics of the

- upper displacement limit for motion in random dots. *Vision Research*, **24**, 293-299.
- Nakayama, K., & Tyler, C.W. 1981 Psychological isolation of movement sensitivity by removal of familiar position cues. *Vision Research*, **21**, 427-433.
- 緒方昌美・佐藤隆夫 1990 空間周波数チャンネル間の相互作用を考慮した運動視知覚モデル 電子情報通信学会論文誌 Vol.J73-D-II, No.2, Pp.207-214.
- Orban, G.A. 1991 Quantitative electrophysiology of visual cortical neurones. In A. G. Leventhal (Eds.), *Vision and Visual Dysfunction 4*, Chapter 8, Pp.173-222.
- Orban, G.A., Dewolf, J., & Maes, H. 1984 Factors influencing velocity coding in the human visual system. *Vision Research*, **24**, 33-39.
- Orban, G.A., Kennedy, H., & Bullier, J. 1986 Velocity sensitivity and direction selectivity of neurons in areas V1 and V2 of the monkey: Influence of eccentricity. *Journal of Neurophysiology*, **56**, 462-480.
- Orban, G.A., Kennedy, H., & Maes, H. 1981a Velocity sensitivity of areas 17 and 18 of the cat. *Acta Psychologica*, **48**, 303-309.
- Orban, G.A., Kennedy, H., & Maes, H. 1981b Response to movement of neurons in areas 17 and 18 of the cat: Velocity sensitivity. *Journal of Neurophysiology*, **45**, 1043-1058.
- Pantle, A. 1970 Adaptation to pattern spatial frequency: Effects on visual movement sensitivity in humans. *Journal of the Optical Society of America*, **60**, 1120-1124.
- Pantle, A. 1974 Motion aftereffect magnitude as a measure of the spatio-temporal response properties of direction sensitive analyzers. *Vision Research*, **14**, 1229-1236.
- Pantle, A., & Sekuler, R. 1968 Velocity sensitive elements in human vision: Initial psychophysical evidence. *Vision Research*, **8**, 445-450.
- Petersik, J.T., Pofahl, R., & Krasnoff, E. 1983 Failure to find an absolute retinal limit of a putative short range process in apparent motion. *Vision Research*, **23**, 1663-1670.
- Pollock, W.T. 1953 The visibility of target as a function of its speed of movement. *Journal of Experimental Psychology*, **45**, 449-454.
- Rapoport, J. 1964 Adaptation in the perception of rotary motion. *Journal of Experimental Psychology*, **67**, 263-267.
- Regan, D., & Beverley, K.I. 1978 Illusory motion in depth: Aftereffect of adaptation to changing size. *Vision Research*, **18**, 209-212.
- Regan, D., & Beverley, K.I. 1980 Visual responses to changing size and to sideways motion for different directions of motion in depth: Linearization of visual responses. *Journal of the Optical Society of America*, **70**, 1289-1296.

- Ross, P.L., & Taylor, M.M. 1964 Tracking rotary motion after-effect with different illuminations of inspection and test fields. *Perceptual and Motor Skills*, **18**, 885-888.
- 佐藤隆夫 1991 仮現運動と運動知覚のメカニズム 心理学評論, **34**, 259-278.
- Schalén, L. 1980 Quantification of tracking eye movements in normal subjects. *Acta Oto-Laryngologica*. **90**, 404-413.
- Scott, T.R., Jordan, A.E., & Powell, D.A. 1963 Does visual aftereffect of motion add algebraically to objective motion of the test stimulus? *Journal of Experimental Psychology*, **66**, 500-505.
- Sekuler, R. 1975 Visual motion perception. In E.C. Carterette, & M.P. Friedman (Eds.), *Handbook of Perception*. Vol.5. New York: Academic Press, Pp.387-430.
- Sekuler, R., Anstis, S., Braddick, O.J., Brandt, T., Movshon, J.A., & Orban, G. 1990 The perception of motion. In L. Spillman, & J.S. Werner (Eds.), *Visual Perception: The Neurophysiological Foundations*. Chapter 9, Pp.205-230.
- Sekuler, R. & Ganz, L. 1963 A new aftereffect of seen motion with a stabilized retinal image. *Science*, **139**, 419-420.
- Sekuler, R., Pantle, A., & Levinson, E. 1978 Physiological basis of motion perception. In R.H.H.W. Leibowitz, & H.L. Teuber (Eds.), *Handbook of Sensory Physiology*, Vol.VIII, Berlin: Springer-Verlag. Chapter 3, Pp.67-96.
- Shapley, R., & Hochstein, S. 1975 Visual spatial summation in two classes of geniculate cells. *Nature*, **256**, 411-413.
- Smith, A.T. 1985 Velocity coding: Evidence from perceived velocity shifts. *Vision Research*, **25**, 1969-1976.
- Smith, A.T. 1987 Velocity perception and discrimination: Relation to temporal mechanisms. *Vision Research*, **27**, 1491-1500.
- Smith, A.T., & Edgar, G.K. 1994 Antagonistic comparison of temporal frequency filter outputs as a basis for speed perception. *Vision Research*, **34**, 253-265.
- Smith, W.M., & Gulick, W.L. 1956 Visual contour and movement perception. *Science*, **124**, 316-317.
- Snowden, R.J., & Braddick, O.J. 1989 Extension of displacement limits in multiple-exposure sequences of apparent motion. *Vision Research*, **29**, 1777-1787.
- Stone, J. 1972 Morphology and physiology of the geniculocortical synapse in the cat: The question of parallel input to the striate cortex. *Investigative Handbook of Perception Ophthalmology*, **11**, 338-344.
- Stone, J., & Hoffman, K.P. 1971 Conduction velocity as a parameter in the organisation of the afferent relay in the cat's lateral geniculate nucleus. *Brain Research*,

- 32, 454-459.
- 須佐見憲史・古賀一男・間野忠明 1988 2本の運動線分によって生じる奥行運動残効 名古屋大学環境医学研究所年報 XXXIX, 301-305.
- 田山忠行 1993 運動知覚における速度符号化のプロセスに関する研究 日産科学振興財団研究報告書, 16, 293-298.
- Taylor, M.M. 1963 Visual discrimination and orientation. *Journal of the Optical Society of America*, 53, 763-765.
- Thompson, P. 1981 Velocity after-effects: The effects of adaptation to moving stimuli on the perception of subsequently seen moving stimuli. *Vision Research*, 21, 337-345.
- Thompson, P. 1983 Discrimination of moving gratings at and above detection thresholds. *Vision Research*, 23, 1533-1538.
- Tolhurst, D.J. 1973 Separate channels for the analysis of the shape and the movement of a moving visual stimulus. *Journal of Physiology*, 231, 385-402.
- Tolhurst, D.J., Sharpe, C.R., & Hart, G. 1973 The analysis of the drift rate moving sinusoidal gratings. *Vision Research*, 13, 2545-2555.
- Van Nes, F.L., Koenderink, J.J., Nas, H., & Bouman, M.A. 1967 Spatio-temporal modulation transfer in the human eye. *Journal of the Optical Society of America*, 57, 1082-1088.
- Warden, C.J., & Brown, H.C. 1944 A preliminary investigation of form and motion acuity at low levels of illumination. *Journal of Experimental Psychology*, 34, 437-449.
- Watanabe, A., Mori, T., Nagata, S., & Hiwatashi, K. 1968 Spatial sine-wave responses of the human visual system. *Vision Research*, 8, 1245-1263.
- Watson, A.B., & Ahumada, A.Jr. 1985 Model of human visual-motion sensing. *Journal of the Optical Society of America*, A2, 322-342.
- Westheimer, G. 1954 Eye movement responses to a horizontally moving visual stimulus. *A.M.A. Archives of Ophthalmology*, 52, 932-941.
- Wright, M.J., & Johnston, A. 1985 Invariant tuning of motion aftereffect. *Vision Research*, 25, 1947-1955.
- Zacks, J.L. 1975 Changes in responses of X and Y type cat retinal ganglion cells produced by changes in background illumination. *Presented at the Spring Meeting of the Association for Research in Vision and Ophthalmology, Florida: Sarasota.*
- Zeki, S. 1990 The motion pathways of the visual cortex. In C. Blakemore (Eds.), *Vision: Coding and Efficiency*, Chapter 30, Pp.319-345.