



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	視覚の時空間情報処理の初期過程に関する心理物理学的研究
Author(s)	舟川, 政美
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(文学)
Dissertation Number	甲第2839号
Issue Date	1991-03-25
DOI	https://doi.org/10.11501/3052767
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/49566
Type	doctoral thesis
File Information	000000237855.pdf



視覚の時空間情報処理の初期過程に関する

心理物理学的研究

舟 川 政 美

①

視覚の時空間情報処理の初期過程に関する
心理物理学的研究

舟 川 政 美

- 目 次 -

『視覚の時空間情報処理の初期過程に関する心理物理学的研究』

I 部. 視覚の初期過程に関する心理物理学的モデル	1
1 章. 視覚の計算的アプローチ	2
2 章. 多重チャネル・モデルと線形システム解析	5
2-1. 線形システム解析	5
2-2. 標本化定理	6
2-3. 多重チャネル・モデル	6
2-4. 視覚への適用	8
3 章. 原始スケッチと位置検出	10
3-1. 原始スケッチ	10
3-2. 空間的位置付け	12
4 章. 視覚の初期過程の生理学的基礎	14
4-1. 眼の光学系	14
4-2. 網膜と外側膝状体	16
4-3. 有線皮質	18
5 章. 静止場面における空間的情報処理	22
5-1. 静止場面における副尺視力	23
5-2. 副尺視力とコントラスト、空間周波数	25
5-3. 位相に対する感度	26
6 章. 空間的情報処理モデル	28
6-1. 強度変化とフィルタリング	28
6-2. ゼロ交差の検出	30
6-3. MIRAGE	31
6-4. 傾きに対する選択性	33
6-5. 位相差の検出	34
7 章. 運動場面における空間的情報処理	37
7-1. 運動場面における副尺視力	37
7-2. 副尺視力のための機構	40
7-3. 位置情報の時空間的統合	41
7-4. 視覚経路の時空間特性	42

8章. 時空間的情報処理モデル	47
8-1. 時空間情報処理モデルの要件	47
8-2. Marr & Ullman(1981)のモデル	48
8-3. Adelson & Bergen(1985)のモデル	49
8-4. Watson & Ahumada(1985)のモデル	50
9章. 初期視覚の残された諸問題	52
II部. 視覚の初期過程に関する心理物理学的研究	57
10章. 位置情報の時空間的統合に関する実験	58
10-1. 一般的方法論	58
10-2. 実験 I 仮現運動知覚の短距離過程の位置知覚	65
10-3. 実験 II 仮現運動知覚の長距離過程の位置知覚	75
10-4. 実験 III 周期的な位置変動	83
10-5. 実験 IV 明るさと色の効果	101
10-6. 一般的考察	111
11章. 位置検出機構の時間・空間周波数特性に関する実験	113
11-1. 実験 V 正弦格子による副尺視力の測定	113
11-2. 一般的考察	127
12章. 位相差検出に関する実験	130
12-1. 実験 VI 正弦格子における位相弁別	130
12-2. 実験 VII 複合格子における位相弁別	136
12-3. 一般的考察	143
13章. 初期視覚過程における時空間情報処理モデルの概略	146
III部. 要旨と結論	162
14章. 全体的結論	162
15章. 要旨	165
謝辞	166
引用文献	167

I 部．視覚の初期過程に関する心理物理学的モデル

本論文の主題は、視覚の初期過程における空間的情報処理、即ち、網膜像から有用な特徴を効率的かつ高速に抽出し、内的表現を構成すること、である。I 部においては、本論文の背景、これまでの研究成果、これまでに提出されている心理物理学的・計算的モデルに関して概観し、議論・考察する。

1 章から 3 章では、本研究の理論的枠組みについて述べる。4 章では、視覚の初期過程の生理学的基礎について簡潔に説明する。5 章と 6 章では、静止場面における空間的情報処理に関して、これまで成されてきた心理物理学的研究とモデル化の試みを概観する。また、副尺視力(vernier acuity)及び副尺調整課題(vernier alignment task)が有効な研究方法として、紹介される。7 章と 8 章では、運動場面における空間的情報処理に関する心理物理学的研究と、幾つかの運動知覚モデルを概観する。9 章では、今後に残された問題の幾つかを明らかにする。

また、I 部において展開される議論は、全て、II 部において報告される心理物理学的研究の意義を理解するための基礎となり得るものである。

1 章. 視覚の計算的アプローチ

D. Marrは、1982年に著書「視覚 - 視覚の内的表現と処理過程に関する計算的研究 -」によって、現在の視覚研究の主要な枠組みとなっている計算的アプローチを提唱した。Marrは、“視覚は何が外界のどこに存在するかを画像から発見する処理過程(process)である。そして、もし我々が外界のどこに何があるかを知ることができるなら、我々の脳は何らかの方法でこの情報を表現することができるだろう。従って、視覚とは1つの情報処理作業であり、網膜像の強度変化から外界の3次元構造を復元するため、合理的に作られているはずである。”と述べ、このような認識に基づき、視覚がいかなるものか、いかに機能しているか、を理解するためには、(1) 計算理論 (2) アルゴリズムと内的表現 (3) ハードウェアによる実行 の3つの水準における説明が必要であると主張した(表1参照)。また、これまでの研究においては、特に、計算理論の研究が欠けていること、視覚研究は内的表現(representation)と処理過程(process)の両面からの研究を含むものであることを指摘した。

計算理論は、ある機能を実現する特定のアルゴリズムや内的表現が、正しいか否かを評価する上での基準である。計算理論を定式化する上で重要なことは、画像から適切な外界の特性を復元できるように、物理世界の振舞い方に関する付加的な情報を与える拘束条件(constraints)を発見することである。結像過程(imaging process)と物理世界との相互作用を調べ、処理過程の設計に組み込まれ1つの解だけを導くような拘束条件を見つけることである。

Marr は、また、視覚情報処理過程を(1) 初期視覚 (2) 中間視覚 (3) 高次視覚 の3つの階層に分けた(表2参照)。本論文で扱う問題は、初期視覚に関するものである。Marrによれば、初期視覚の目的は、画像を構成する形状や表面の標準的記述を発展させること、即ち、画像における強度変化を検出し、表面の局所的な幾何学的構造の表現である原始スケッチ(primal sketch)を構成することである。観察される物体の性質や用途や機能についての特定の仮説を必要としない、純粹にデータ駆動型の処理過程によって、表面に関する情報が復元され、原始スケッチとして表現される。

さらに中間視覚では、原始スケッチを入力として、表面の幾何学的構造や反射率に関する情報が、ほぼ独立な処理過程(モジュール構造)によって復元され $2 \cdot (1/2)$ 次元スケッ

表 1. 説明の 3 つの水準(Marr, 1982)

(1) 計算理論(computational theory)

問題: 何がどのような目的で計算されなければならないか. 系の入出力の関係の記述と拘束条件(constraints)を明らかにする.

研究分野: ゲシュタルト心理学・J. J. Gibson の ecological approach など

(2) アルゴリズムと内的表現(algorithm and representation)

問題: どのような手順で計算され、入出力にどのような表現形式が採用されているか.

関連研究: 神経生理学・心理物理学など

← しなやかな性能低下の原理(principle of graceful degradation)

← 最小実行の原理(principle of least commitment)

(3) ハードウェアによる実行

問題: アルゴリズムがどのような神経回路で実現されているか.

関連研究: 神経解剖学・神経生理学など

表 2. 視覚の階層的情報処理過程

初期視覚(early vision)

画像における強度変化の検出と

局所的な幾何学的構造の表現である原始スケッチ(primal sketch)の構成

中間視覚(middle vision)

多数のモジュールによる可視表面の奥行きと向きの情報の計算と

それらの出力の統合による、視線方向によらない安定した可視表面の記述である 2・(1/2)次元スケッチの構成

高次視覚(high-level vision)

対象中心座標系における 3 次元の構造表現

チとして統合され表現される。2・(1/2)次元スケッチの機能は、表面の奥行きや向きやそれらの不連続に関する情報を明示し、さらに3次元の整合性をもった奥行きの大局的表現を生成・維持することである。そして、2・(1/2)次元スケッチは、画像から表面の性質を発見するというデータ駆動的な純粋知覚の目標であり、そこには初期視覚の全ての処理過程の結果が可視表面の観察者中心の表現として表示され結合される。

知覚過程に適した形状表現である2・(1/2)次元スケッチは、認識に適した形状表現に変換されなければならない。即ち、形状認識に必要な形状の安定した記述を得るため、観察者中心座標系を捨て、形状自体に基づく座標系が必要となる。高次視覚においては、そのような観察点に依存しない物体中心座標系において、立体表現素(volumetric primitive)により記述された階層的モジュール構造の3次元表現を作り出す。

このように、Marrが示した視覚系の全体像は、画像から3次元構造を復元するための合理性に貫かれている。以前の研究が、ある種の還元世界(mini-world)から出発し、複雑な実世界に一般化できない、限られた環境に特有な条件を利用した演算子を作り出しただけであるのに対し、Marrの計算的アプローチでは、初めから実世界を扱っており、さらに、なぜアルゴリズムAがアルゴリズムBより適切なのか、なぜ表現 α が表現 β より正しいのか、評価することが可能である。

本論文は、初期視覚に関するものであり、従って中間視覚及び高次視覚については、これ以上言及しない。しかし、初期視覚は、画像の潜在情報を抽出し明示的にせよ暗示的にせよ、それらを原始スケッチに表現しなければならないが、後の過程で未処理のまま必要となるものをそれ以前に処理してしまわないようにするなど、以後の処理過程と原始スケッチは、相互に規定し合っている。原始スケッチを構成する階層的な表現素やそのパラメータの種類、パラメータの精度は、表面の幾何学的構造の復元という最終的な目標に向けて決められている。即ち、初期視覚における処理と表現の妥当性は、画像の性質とその後の処理過程への入力要件に基づいて評価されるのである。本論文の主題は、画像から有用な情報を抽出し原始スケッチを構成することにある。特に、画像の強度変化の検出という問題は、心理物理学の実験によって検討される。

2章. 多重チャネルモデルと線形システム解析

現在、視覚系の初期過程は、空間周波数や方向に選択的なチャネルの集合として考えられている(多重チャネル・モデル, Campbell & Robson, 1968)。本章では、この大まかな視覚系のモデルと、そのような系の分析に有効な研究方法として、線形システム解析の手法を、紹介する。

2-1. 線形システム解析(linear system analysis)

線形システム解析は、フランスの物理学者 B. J. Fourierの数学的発見に端を発している。後に、フーリエ解析と呼ばれるが、その要旨は、どんな複雑な周期的波形も特定の周波数・振幅・位相を持つ倍音的に(harmonically)関連した正弦波の和に分析される、周期的ではない波形についても、倍音的に関連のない周波数も含めて正弦波の和として記述できるということである。ハーモニクス(harmonics)とは、基本波の周波数の整数倍の周波数をもつ波形のことである。

フーリエ分析の有用性は、複雑な波形や形を数量的に記述し扱う方法を与えることである。これによって、複雑な波形を要素に分解し、数量的に特定し、適切な精度で波形を比較したり特定したりできる。複雑な波形は、正弦波によって統一的な表現を与えられるのである。たとえば、矩形波はその矩形波と周波数・位相が等しく $4/\pi$ 倍の振幅を持つ正弦波である基本波 f とそのハーモニクスに分解される。即ち、周波数 f 振幅 1 の矩形波は、

$$4/\pi [\sin(f) + \sin(3f)/3 + \sin(5f)/5 + \sin(7f)/7 + \cdots + \sin(nf)/n]$$

となる。また、周波数領域で最も単純なパターンは、空間領域において全ての方向に無限に広がる正弦波である。他方、空間領域において最も単純なパターンである 1 つの無限に小さな点は、2次元空間周波数スペクトラム全体に広がっている。そのような点は、全ての方向、全ての空間周波数においてパワーを持っているからである。パワーとは、振幅の2乗で、パワー・スペクトラムとは、位相とは無関係な様々な周波数毎のパワーである。位相とは、ある参照点に対する正弦波の位置であり、厳密に云えば全ての位相は相対的であるが、絶対位相と相対位相を区別することができる。絶対位相は、ある特定の固定された位置に対するもので、相対位相は、複数の周波数間の相対的位相角である。

正弦波は、視覚研究にとって有利な性質を持っている。たとえばヒトの眼のような不完

全な光学系を通過しても、振幅や位相が変化してもその波形は変化しないで、正弦波のままであり、通過によって新たな成分が生じるようなことはないからである。

2-2. 標本化定理(sampling theorem)

情報理論におけるWhittaker-Shannonの標本化定理によれば、信号が空間周波数 W c/degまでの成分で構成されているならば、視角1 deg 当り等間隔で $2W$ 個以上の標本によってその信号は完全に保存される。 $2W$ という値は、Nyquist Rate と呼ばれ、これ以下の標本数では情報の損失が生じる。言い換えるならば、等間隔の $2W$ 個の点における標本により、 W 以下の全ての周波数が特定化される。複雑なパターンに含まれる全ての正弦波の周波数・振幅・位相を特定するには、最も高い空間周波数成分の1 サイクル当り 2 個の標本があればよいのである。

標本化定理は、視覚系の空間的解像度との関係で、光受容器や他の神経要素の数や間隔を考える上で重要である。もし眼の光学系が 60 c/deg 以下の解像度しか持たなければ、1 deg 当り120個以上の光受容器は必要ないし、逆にもし受容器が1 deg 当り120個あれば、60 c/deg以上の解像度をもつ光学系は必要ないのである。そして、事実、人間の眼の光学系の空間的解像度は、約60 c/degまでであり(Nyquist rate=120)、中心窩における錐体の中心間の平均距離は $2.5 \mu\text{m}$ 、視角1 deg は網膜上では約 $300 \mu\text{m}$ に相当するから(Polyak, 1957)、視角1 deg 当りの錐体の数は、 $300/2.5=120$ 個となり、完全に一致している。

2-3. 多重チャネル・モデル(multiple spatial frequency channels model)

Campbell & Robson(1968)は、視覚系が複数の独立な帯域通過フィルタ(band-pass filters)を含んでいることを示唆した。CSF (コントラスト感度関数, contrast sensitivity function)は、単一のチャネルの感度ではなく複数のチャネルの感度の包絡線(envelope)を表わしている。この考えに基づいて、視覚系が空間的なパターンをいかに分析しているのかに関して、まったく新しいモデルが提出された。このモデルは、視覚系は画像の様々な位置において光の量を分析し、純粹に空間領域でのみ働いているのではなく、少なくとも部分的には画像に対しその空間周波数成分に基づいて、周波数領域において働いていること、視覚系が問題の解決にフーリエ分析のようなものを利用していることを示唆している。

チャネルという概念は、ある種のフィルタ機構を指しており、視覚系全体は、異なる周波数帯域に感度を有する幾つかの帯域通過フィルタと、おそらくその両端をカバーする低

帯域通過フィルタ(low-pass filter)と高帯域通過フィルタ(high-pass filter)を持っている。各チャンネルは、並列的に働き、それらの感度が複合して CSFの形を構成している。この心理物理学的チャンネルを具体化しているのが、受容野を持つ細胞であると広く考えられている。ただし、あらゆる状況下で少数のパラメータで特定できる静的で個別的な構造物としてチャンネルを把握するのは、多くの生理学的・心理物理学的研究から見て不適当である。

多重チャンネルモデル自体は、多くの心理物理学的研究によって支持されている。

- (1) コントラスト閾は、パタンのコントラストではなく、その空間周波数成分のコントラストによって決定される(Campbell & Robson, 1968; Graham & Nachmias, 1971)。即ち、コントラスト感度関数は、空間周波数に従属している。
- (2) 空間周波数に選択的な順応(閾の上昇や見かけのコントラストの減少)が起こる(Pantle & Sekuler, 1968; Blakemore & Campbell, 1969; Blakemore, et al., 1971, 1973)。
- (3) 空間周波数に選択的な残効(見かけの周波数の変化)が起こる(Blakemore & Sutton, 1969; Blakemore, et al., 1970; Blakemore & Nachmias, 1971; Klein, et al., 1974)。
- (4) 空間周波数に選択的なマスキングが起こる(Carter & Henning, 1971; Stromeyer & Julesz, 1972; Pantle, 1973; Legge & Foley, 1980; Henning, et al., 1981; De Valois & Switkes, 1983; Switkes & De Valois, 1983; Wilson, et al., 1983)。
- (5) 類似の空間周波数成分間でのみ、閾下加重が生じる(Sachs, et al., 1971)。
- (6) 中心窩からの離心率にしたがって、最も感度がよい空間周波数は変化する傾向にあるが、可視周波数帯域の全てが中心窩で、周辺視においても高空間周波数を除いてほとんどが検出される(Robson, 1975; Graham, et al., 1978; Rovamo et al., 1978; Watson, 1982; Kelly, 1984)。

これらの研究は、視覚の初期過程に空間周波数(と方向)に選択的な感度を持つチャンネルが存在していることを明確に示している。ただし、チャンネルの特質の詳細に関しては、なお不明瞭な点が多い。帯域幅やチャンネルの種類、そして、本当に局所的な周波数分析が行なわれているのかどうかという問題である。また、チャンネル間に相互抑制が起こることも示されている(Nachmias, et al., 1973; Stecher, et al., 1973; Tolhurst, 1972; De Valois, 1977; Tolhurst & Barfield, 1978; De Valois & Switkes, 1980)。

2-4. 視覚への適用

線形システム解析を視覚に適用する際、幾つかの問題点が存在する。

フーリエ分析は、複雑な波形を空間的あるいは時間的に無限に広がった正弦波に分解する。しかし、現実の場面では、時空間的に位置付けられた波形を、時空間的に位置付けられたフィルタ(受容野)によって扱うため、その適用は近似的なものになる。視覚系は、空間的及び時間的变化を分析するにあたって、分節化を行っており、従って、視覚においてフーリエ分析を適用する際には、完全なフーリエ分析と、厳密に位置付けられた点毎の分析との中間的なもの、時間・空間的なある範囲においてフーリエ分析に近似するものを、考えなければならない。

サイクル数が無限な正弦格子は単一の周波数を持ち、そのスペクトラムは点である。サイクル数が小さいほどスペクトラムは幅広くなる。その広がりには帯域幅 bandwidth として記述される。帯域幅は、通常、振幅がピークの半分になる2点の距離を octave 単位で表わす。厳密にサイクル数が無限な正弦波と入力パタンとの相関をとるフィルタは、絶対的に正確な空間周波数情報を得るが、帯域幅が広いとその出力の解釈に不確実性が生じる。また、サイクル数が無限なフィルタは、空間的に限定されたパタンの空間的位置に関してかなりの不確実性を持ち、フィルタが限定された広がりしか持たないなら、空間的位置に関する不確実性は軽減される。即ち、空間周波数と空間的位置との間には trade-off が存在するのである。

Gabor(1946) は、感度関数の包絡線がガウス関数型をしているフィルタは、空間周波数と空間的位置、あるいは時間周波数と時間的位置による不確実性の積を最小にすることを示した。ガウス関数は、時間・空間領域でも周波数領域でもそれ自身のフーリエ変換である。もちろん、ガウス関数型の包絡線内のサイクル数が多ければ、周波数に関する不確実性は小さく、位置に関する不確実性は大きくなる。サイクル数が少なければ、周波数に関する不確実性は大きく、位置に関する不確実性は小さくなる。しかし、全体としての不確実性は一定である。

ガボール関数のもう1つの特徴は、純粋な正弦波や余弦波と同じように、複雑な波形の完璧な記述を可能にすることである(Helstrom, 1966)。この関数は“空間的に位置付けられた空間周波数分析”を可能にする。もともと Gabor は1次元の時間周波数分析を想定していたが、空間周波数領域への適用も、2次元への拡張も可能である(Daugman, 1980)。もし心理物理学的に定義された空間周波数チャネルが、2次元のガボール関数によって記

述されるような感度プロファイルをもつならば、空間周波数と空間位置情報の組合せを最適に特定でき、刺激の複雑な特徴付けも可能になる。また、Young(1986)は、様々な大きさのガウス関数の導関数でも同じことが可能であることを指摘した。

線形システム解析を視覚に適用する際、満たされなければならない仮定が存在する。1つは加算の線形性(linearity of summation, superposition)、もう1つは等質性もしくは空間的不変性(homogeneity, spatial invariance)である。前者に関しては、Weber's law が示唆するように視覚系には当てはまらない。しかし、実際の、比較的狭い輝度の範囲に限るならば、視覚系を近似的な線形システムと見なすことができる。後者についても、明らかに網膜は中心と周辺で性質が異なる。しかし、視覚の初期過程において重要なのは局所的な処理であり、実際局所的に見て網膜は等質である。

最後に、視覚的問題の研究にフーリエ分析を適用することと視覚系自体刺激の処理にこの技術を用いていることは、区別しなければならない。フーリエ分析は、波形を数量的に特徴付ける手段を提供し、視覚系が線形である限りにおいて、複雑な光の波形に対する生理学的心理物理学的反応を数量化するために同じ手続きが合理的に適用される。しかし、ある機械にフーリエ分析を実行させるためには、どのように設計すればよいのかという問題や、あるいは多重チャネル・モデルが示唆するように、視覚機構が空間のある領域の光の分布を周波数分析するように作られているか否か検証することとは、まったく別の問題である。多重チャネル・モデルを検証するためには、空間の各領域からの情報を処理している細胞間に様々な空間周波数のそれぞれに同調した細胞が存在していなければならない。

3 章．原始スケッチと位置検出

網膜像から検出された特徴は、原始スケッチに表現される。本章では、Marrの理論に従って、原始スケッチの概念を説明する。また、原始スケッチの構成に際し、解決しなければならない問題として、視覚系が、何を検出しているのか、検出した特徴の位置を計算するとき、何が問題となるのかを、簡単に述べておこう。

3-1. 原始スケッチ(primal sketch)

視覚の初期過程は、画像の特徴を高速かつ効率的に抽出し、原始スケッチを構成することである。原始スケッチとは如何なるものか。Marr(1982)によれば、原始スケッチは表現素から構成され、表現素は様々な空間尺度において同種のものがあり、段階的構成的である。画像の基本要素である強度変化には、物理世界によって多様な空間的構造が様々な空間尺度でほぼ独立に付与されており、従って、初期表現は様々な空間尺度における空間的構造を捉えるものでなければならないからである。画像の強度変化から、方向を持ったエッジや境界、その不連続点、線分やその端点や染み(blob)のトークンが構成され、さらに選択・群化・識別の作用により、より大きな空間尺度の構造を反映する、より大きな空間尺度のトークンが構成される。トークンには、幾つかのパラメータが付属している。トークンやパラメータの種類やパラメータの精度は、表面の幾何学的構造の復元を促進するように決められる。原始スケッチは、画像を構成する形状や表面の標準的記述なのである。

原始スケッチの形成に関するMarrの構想を表3に、原始スケッチを構成するための外界に対する基本仮定を表4に示す。視覚の初期過程の役割を、画像の特徴を高速かつ効率的に抽出し、原始スケッチを構成することとする認識は、現在、一般的である。しかし、原始スケッチの具体的な中身については、なお議論が続いている。

Marr は、画像に強度変化を引き起こす環境の要因として、(F1) 可視表面の幾何学的構造(geometry)、(F3) 照明(illumination)、(F2) 可視表面の反射率(reflectance)、(F4) 観察点(viewpoint) の4つを挙げている。これらの要因は、原始スケッチにおいて別個に表現されなければならない。そして、強度変化の検出は、画像にフィルタをかけ、その出力のゼロ交差を見つけることであると提案している。そうして得たゼロ交差は、ある空間尺度のガウス関数を通して見た強度変化の位置を示し、ゼロ交差の勾配は、間接的に強度

表 3 原始スケッチの形成(Marr, 1982)

(A) ゼロ交差の検出

演算子 $\nabla^2 G$ を用い画像にフィルタをかけ、その出力のゼロ交差を見つけることにより、強度変化を検出する。得られたゼロ交差は、方向性のある表現素、ゼロ交差セグメントにより表現される。

(B) 素原始スケッチ(raw primal sketch)の形成

空間的一致の仮定(spatial coincidence assumption) “大きさが近接した独立な $\nabla^2 G$ チャンネルの集合にゼロ交差セグメントが存在し、その位置と方向が同じであるならば、そのゼロ交差セグメントの集合は、単一の物理現象(反射率、輝度、奥行き、表面方向の変化等)により生じた強度変化である。”に基づき、異なるチャンネルからの情報が結合される。

その表現素は、向き・コントラスト・長さ・幅・位置などの属性を持つエッジ・線分・染み・端点などである。

(C) 完全原始スケッチ(full primal sketch)の形成

素原始スケッチから類似の要素を選択し、群化し、より抽象化された直線・曲線・染みなどを形成する。これを再帰的に繰り返し、様々なスケールの空間的構造を捉えるトークンを構成する。

表面の幾何学を推定するという目的から、局所的な平均強度や類似したトークンの大きさの平均・局所的な密度・局所的な向き、類似したトークン間の距離やそれらを結ぶ線の向きなどが表現される。そして、観察者からの距離や表面の向きの変化を検出するため、それらトークンの属性値の変化点を検出する。

変化のコントラストを示している。また、画像の2次元強度分布からゼロ交差への変換において、情報の損失がほとんど起こらない(Logan の定理: 1 octave 帯域の信号はゼロ交差から完全に再構成できる)と主張した。強度変化の検出が、ゼロ交差の検出によってのみ可能であるというわけではもちろんない。この点に関しては、後に議論する。重要なことは、このような符号化によって、どのような情報が保持されどのような情報が失われるか、符号化という処理によって偽の情報が生じる可能性はないか、という問題である。

表 4 初期表現を構成するための外界に対する基本仮定

- (P1) 表面の存在(existence of surface) : 視覚世界は滑らかな表面から構成される
その表面は、反射率関数を持ち、精緻な空間的構造をもっている。
- (P2) 階層的構造(hierarchical organization) : ある表面の反射率関数の空間的構造
は、様々な空間尺度で作用する様々な物理過程によって生成される。
- (P3) 類似性(similarity) : ある空間尺度で作用する反射率生成過程(物理過程)によ
り表面に作り出された項目は、その大きさ・局所的コントラスト・色・空間的
構造において、その表面の他の項目より、互いに類似している。
- (P4) 空間的連続性(spatial continuity) : 単一の物理過程によって表面に生成され
た特徴は、しばしば空間的に構造化されている。
- (P5) 不連続の連続性(continuity of discontinuity) : 奥行きや表面の向きにおける
不連続点の軌跡は、ほぼあらゆるところで滑らかである。
- (P6) 流れの連続性(continuity of flow) : 運動方向が 1 つ以上の点で不連続であれ
ば、そこに対象物の境界が存在する。

3-2. 空間的位置付け

視覚系は如何に対象がどこにあるのかを知るのか。視覚系は如何に空間座標に関する情報を獲得し処理するのか。この情報は、様々な方向からの光によって刺激されている受容器レベルには存在している。フィルタリングによる強度変化の検出には、強度変化の大きさ(振幅)や空間的広がりと同時に、位置が測定されなければならない。しかし、画像の基本的要素は強度変化であるというのは、Marrの定式化である。画像が2次元の輝度分布であることにはかわりはないが、多重チャネルモデル、あるいは、局所的な周波数分析という観点から、その基本要素はさまざまな周波数・振幅・位相の空間周波数成分(正弦波)であると見なすこともできる。強度変化、即ちエッジが、外界の3次元構造に対して持っている意味は明らかである。可視表面の凸凹や縁、影や色の違いに直接的に関連している。他方、ある小さな領域にある空間周波数成分が存在しているとはどういうことであろうか。

画像の基本要素が強度変化か空間周波数成分かという問題は、位置検出に関して言えば、強度変化の位置が測定されるのか、空間周波数成分の位相が測定されるのかという問題で

ある。この問題は、本論文で議論される重要な問題の1つである。

ここで、画像にフィルタを適用することの意味を考えてみよう。まず、フィルタの大きさ(空間定数)以下の強度変化がフィルタリングにより取り除かれる。これは、画像中でランダム変動しているノイズを取り除き、S/N比(signal to noise ratio)を上昇させるという利点を持っている。表面に肌理(texture)が存在する時には、肌理が表面の不連続と解釈される可能性を軽減するために有効である。このような平均化は、平均化される強度変化の位置情報が失われることを意味している。この平均化の過程は、視覚経路の空間的加重(spatial summation)として、あるいはRicco's lawとして古くから知られており、コントラストの低い対象を知覚するために必要であると考えられている。

そして、空間周波数に選択的なフィルタは、云うまでもなく、特定の帯域の空間周波数成分を測定できる。その周波数の特定の精度は、フィルタの帯域幅に依存するが、位置検出の精度に対する制約は特にない。この点、空間的解像度あるいは視力とは異なっている。

これまで空間的なフィルタリングのみ議論してきたが、時間的なフィルタリングに関しても同様のことが云える。時間的フィルタを刻々と変化する画像に適用することは、S/N比を上昇させる。位置検出の精度に関して言えば、もし対象が静止しているならS/N比の上昇によりそれは向上する。Bloch's lawとして知られている時間的加重という側面から、低コントラストの対象の検出にも役立つだろう。しかし、対象が運動している場合、時間的フィルタリングは、位置情報の平均化を意味している。

4 章．視覚の初期過程の生理学的基礎

本章において、視覚系の初期過程を、生理学的・解剖学的に簡潔に素描しておこう。視覚の初期過程は、解剖学的に、眼から有線皮質までを指すと考えられる。この間の主要な情報処理組織として、眼の光学系、網膜、外側膝状体がある。

視覚系が外界の内的表現を構成するための材料は、外界の様々な位置から眼に達する光エネルギーの変化である。人間は、強度と波長における変化を利用しているが、本論文では、波長の変化は主要な問題ではない。

強度の変化は、たとえ安定した光源であっても、変動しており、poisson 分布または正規分布によって記述される。単位時間あたりの光量子量は、統計的な値である。単位時間あたりの光量子量のランダムな変動をノイズと見なすと、視覚系によって検出される強度変化は、ノイズの中に埋め込まれた信号であり、S/N比が基本要因となる。S/N比は、標本数の大きさの平方根、また、強度レベルに比例する。空間的・時間的加重あるいは平均化は、従って、測定をより正確にするのに役立つ。しかし、同時に、その代償として空間的解像度と時間的分解能の損失を引き起こす。視覚系は、強度や波長の正確な特定化と時空間的分解能間のtrade-offに直面している。

4-1. 眼の光学系

外界から眼にとどいた光は、角膜及びレンズによる屈折により、網膜上に像を結ぶ。外界の点Aからの光は全て網膜上の点A'に焦点を結ぶことはなく、ぼけが生じる。眼の光学系における球面収差、色収差、色素上皮や硝子体内部に浮遊している組織の破片など眼球内の面や物体による光の散乱、瞳孔における回折、不完全な結像、眼球の位置の不安定さなどが原因である。網膜像を劣化させるこれらの要因に対し、視覚系は多くの補正あるいは改善のための機構を備えている。

瞳孔は収縮・拡大するが、瞳孔を大きくすると光の量は増すが球面収差や色収差も増し、また、瞳孔が小さいほど回折による光の散乱が増すから、ある照明レベルにおいて光の量と回折と収差との最適なバランスが存在する。収差や回折の影響は、高空間周波数に対してより大きい。また、照明レベルが高い時には、潜在的に網膜上に高空間周波数情報が存在するが、低い時には、S/N比の低下により高空間周波数情報が十分にあるとはいえない。

従って、高い照明レベルでは、高空間周波数に対し最適な小さな瞳孔が、照明レベルが低い時は、低空間周波数に最適な大きな瞳孔が有利となる。Stiles-Crawford 効果として知られる錐体の方向性の効果(Stiles & Crawford, 1933) も、収差や回折、眼球内における光の散乱による像のぼけを打ち消すのに役立つ。杆体及び錐体全体の90~95 %を占めるL錐体とM錐体の感度のピークが分光可視範囲の中央にあること、分光可視範囲の端に感度のピークを持つS錐体が強度変化の検出機構へ入力していないこと(Mollon, 1977; Boynton, 1979)、レンズや黄斑による短波長光の吸収(Wald, 1949)、中心窩にS錐体がほぼ存在しないこと(Wald, 1967; Marc & Sperling, 1977; De Monasterio, et al., 1981)などは、すべて色収差の克服のために役立っている。さらに、色素上皮は光の散乱を最小にし、中心窩の窪みでは血管が周囲に移動している(Polyak, 1957)。

Campbell & Gubisch(1966)は、眼の光学系を2度通過して反射してきた光の分布を測定し、眼の光学系が約60 c/deg以上の成分を通さないことを示した。Campbell & Green (1965) も、レーザー光の干渉パターンによって網膜上に直接結像させた格子と眼の光学系により結像した格子のコントラスト閾を比較し、同様の結論を得た。即ち、眼の光学系による網膜像の劣質化は、実際起こっており、ある光景の網膜上の輝度分布は、その光景を点像強度分布関数(point spread function)により畳み込み積分することによって知ることができる。

多重チャネル・モデルの観点から注目すべきことは、これら画像のぼけの影響は、高空間周波数成分には大きいですが、中・低空間周波数成分には非常に小さいことである。視覚系は、これらの損なわれていない情報を利用できるのである。

ところで、標本化定理の成立には、最大サンプリング・レートの $1/2$ より高い空間周波数が刺激に存在しないという条件が必要である。即ち、1 deg 当り 120個のサンプリングは、60 c/deg以下の空間周波数を完全に特定化するが、60 c/deg以上の空間周波数成分が存在すると、にせの成分を副産物として生み出す。その空間周波数が f なら $120-f$ の成分を(80 c/degなら40 c/deg成分を)副産物として生み出す。従って、中心窩で1 deg 当り 120 個以上のサンプリングは有利であるどころか不利なのである。即ち、眼は、光学系によって与えられる最も詳細な空間情報を抽出するために、最適な間隔の受容器配列を持っているのである。そして、眼の光学系は、受容器配列によるサンプリングが抽出できる空間周波数よりも、高い成分を効果的に取り除いている(De Valois & De Valois, 1988)。

4-2. 網膜と外側膝状体

光受容器(photo receptor)・水平細胞(horizontal cell)・双極細胞(bipolar cell)・アマクリン細胞(amacrine cell)・神経節細胞(ganglion cell)による網膜の複雑な神経回路において、強度変化もしくは空間周波数の検出に関して重要なことは、時間的・空間的な加重、平均化が起こることである。

光受容器は、光エネルギーを神経活動に変換する、視覚情報の最初の分析が行なわれる神経構造である。Baylor, et al.(1971)は、亀の錐体に関して、網膜における受容器間の電気的な結合の存在、単一の錐体が網膜上の $40\mu\text{m}$ はなれた光に対し加重を示すことを生理学的に実証した。Smith, et al.(1965)は無脊椎動物Limulus(カブトガニ)で同様のことを実証した。同様に、亀の杆体で、より顕著なより広い範囲にわたる加重が見いだされた(Schwarz, 1975; Copenhagen & Owen, 1976)。Baylor & Hodgkin(1973)は、この結合が同じ光色素を持つ錐体間で起こっていることを見いだした。Fain, et al.(1976)は、杆体の反応の90%ほどがそれ自身の光量子吸収ではなく、隣接する杆体からの入力によると評定した。また、この受容器間の結合の重要な特徴は、結合範囲が順応レベルの関数として変化することである。locust(バッタ)の場合、暗順応下では受容器は電気的に結合しているが、輝度レベルが上がるとほとんどあるいは全くその結合がなくなることが報告されている(Lillywhite, 1978)。この受容器間結合は、網膜像に対し低帯域通過フィルタとして機能する。

受容器外節部内の構造、受容器外節部におけるゆっくりした時間のかかる伝達の重要な帰結として、時間的な情報の平均化も生じる。ある瞬間の膜電位は数 ms 間にわたる吸収の重み付けられた平均である。この時間的な平均化は高時間周波数を弱め低時間周波数を強調する。従って、光量子変動や吸収の確率論的性質によって生じる高時間周波数成分はこのような過程により取り除かれる。視覚世界は基本的にゆっくり変化し、急激な変化はノイズであり無視されるべきものである。この時間的フィルタリングも、照明レベルの関数として変化し、特に低照明レベルにおいて高時間周波数を取り除くように働く。

大抵の有用な視覚情報は、低い時間・空間周波数領域にあり、高い時間・空間周波数情報は、照明レベルが高い時や中心窩を除いて、大抵ノイズを多く含んでいる。低輝度レベルや網膜周辺において、このような時間・空間周波数の低帯域通過フィルタが働くことは、S/N 比を高め有用な情報の質を改善する。視覚系は、点毎(point by point)の、あるいは瞬間毎(instant by instant)の分析を、受容器レベルにおいてさえ行っていないのであ

る。

時空間的な平均化は、受容器以降もさらに効果的に行なわれる。双極細胞は、受容器と神経節細胞の仲介を行なうのであるが、受容器から直接的に入力を受ける他(R-B経路)、水平細胞を介して間接入力を受ける(R-H-B 経路)。重要な事実、双極細胞は、これら直接入力と間接入力に対し反対の反応をすることである。これは、双極細胞が受容野を持っていることを意味している。受容野を構成する相互に拮抗する下位領域は、空間的に区別されるだけでなく、直接経路と間接経路の伝達時間の差により、時間的にも区別される。受容野は、同心円型で、電位変化が減衰しながら伝達されるため中央から離れるにつれ反応が小さくなる。従って、感度プロファイルはガウス型となる(De Valois & De Valois, 1988)。中心の円形領域の光の増加に対し脱分極、より大きな円形領域の光の増加に対し過分極するものと、逆に、中心領域の光の減少に対し脱分極、より大きな円形領域の光の減少に対し過分極するものがある。視覚情報の一連の処理の過程で起こる、多数の並列するチャンネルへの分岐の最初のものである。

双極細胞と神経節細胞間の結合においても、アマクリン細胞が水平細胞に似た横方向の連絡を担っている。新しい型の神経節細胞(Y細胞, Enroth-Cugell & Robson, 1966)が見いだされるが、このシナプス結合レベルにおける相互作用の結果であることは明かである。

2種の双極細胞に対応して、2種の神経節細胞があり、まとめてX細胞と呼ばれる(Enroth-Cugell & Robson, 1966)。さらに、光の増加・減少に対し一時的な(transient)な分極化をするY細胞がある。猫を使ってKuffler(1953)が、兎を使ってBarlow(1953)が、受容野の中央と周辺間の反対性を発見し、さらに、Kuffler によってオン中心型とオフ中心型の2種に分類されたのは、X細胞である。X細胞とY細胞は、位相に対する選択性により区別される。最適な空間周波数の格子パタンの明るい縞と受容野の中央が一致している時、最大の脱分極が生じ、もし 90 degどちらかにずれると反応はゼロになり180 degずれると最大の過分極が生じるということである。反応がゼロになる位相が存在するということは、受容野内での加重の線形性を示しており、これが成立するか否かが、Enroth-Cugell & Robson(1966)によるX細胞の分類基準であった。

Cleland et al.(1971)は、神経節細胞が時間的な反応特性に基づいてsustainedとtransientの2つのグループに分けられると提案し、X/Yの空間的反応特性による分類と一致すると述べた。'sustained' 細胞は長く持続する刺激によく反応し、低時間周波数に感度を持つ。'transient' 細胞は急激に変化する刺激、即ち、高時間周波数に感度を持つ。こ

の生理学的分類は、現在も大きな影響力を持って(sustained channel/transient channelあるいは shape system/motion systemとして) 流布している。しかし、sustained/transientの区別は、網膜神経節細胞と外側膝状体の細胞ではX/Yの空間的性質に基づく分類と相関があるが、皮質細胞ではそうではない。Albrecht(1978)は、皮質細胞の時間周波数に対する選択性は、空間的性質に基づいて分類される単純細胞と複雑細胞間に有意な差異は見いだされないこと、その帯域幅は空間周波数の場合に較べ広く、細胞毎に選択的な周波数が異なることを報告した。

外側膝状体の細胞は、様々な刺激に対する反応において神経節細胞ときわだって区別されない。外側膝状体の細胞の機能は、あいまいであるが、脳の他の中枢からの入力との相互作用の場として機能している可能性がある。

4-3. 有線皮質

網膜像は、最終的に、有線皮質と呼ばれる脳の後部にある無数の細胞層に、系統的に投影されている。有線皮質は、両眼性・方向選択性・空間周波数選択性など、それ以前に較べ、きわだった特徴を持っている。

Hubel & Wiesel(1959, 1962)は、猫及びマカク猿の皮質細胞を単純細胞(simple cell)と複雑細胞(complex cell)に分類した。両者は、方向選択性を共通の性質とし、受容野内の空間的加重の線形性において異なっている。単純細胞は、互いに拮抗する興奮領域と抑制領域からなる受容野を持つが、複雑細胞では、興奮領域と抑制領域が別個に存在しない。このような単純細胞と複雑細胞の区別は、Enroth-Cugell & Robson(1966)による網膜神経節細胞のX細胞とY細胞の区別と、機能的に同一である(しかし、この一致はX細胞は単純細胞へY細胞は複雑細胞へ並列的に入力していることを意味していない)。空間的加重の線形性は、空間的位相に対して感度をもつことを意味するが、単純細胞だけがこの位相選択性を示す。この時、位相とは、絶対位相であり相対位相ではない。複雑細胞が方向に対し選択的であることは相対位相に感度を持っていることを示している。また、超複雑細胞(hypercomplex cell)の存在も示唆されているが、単純細胞や複雑細胞の中の受容野周りの抑制が特に強いものと見なせる(De Valois, Thorell & Albrecht, 1985)。

Hubel & Wiesel(1962)の研究とその後の研究(Henry, et al., 1974; Schiller et al., 1976; De Valois, et al., 1982)は、大抵の皮質細胞が方向の選択性を持つこと、選択性の程度は細胞毎に異なっており、ほとんど選択性のないものから非常に帯域幅の狭いもの

まであることを報告した。帯域幅の分布を網膜部位及び単純細胞と複雑細胞で比較すると (macaque monkey)、全体的な帯域幅の中央値は 45 deg 当りであり中心窩領域と傍中心窩領域で差はないが、複雑細胞よりも単純細胞の方が、平均して帯域幅は狭い (De Valois, et al., 1982)。あらゆる方向に選択的感度を有する細胞が存在するがそれらは皮質上で体系的に配置されている。

皮質細胞は、また、空間周波数にも選択的であり、その帯域幅は網膜神経節細胞や外側膝状体の細胞より一般に狭い (Campbell, et al., 1969; Maffei & Fiorentini, 1973; De Valois, et al., 1975; Schiller, et al., 1976; De Valois, et al., 1977; Albrecht, 1978)。様々な空間周波数に選択的な細胞があり、その帯域幅は空間周波数の対数に対しほぼ一定、即ち、最大反応の半分を示す低い方と高い方の空間周波数の比はピーク周波数にかかわらず 2 : 1 になる。これは受容野の大きさにかかわらず受容野の形が一定であることから期待されることである。皮質細胞が感度を有する空間周波数の範囲は広いが、どのように分布しているのだろうか。中心窩からの離心率につれてピーク周波数が低くなること、もしくは、広範囲の空間周波数の各々に感度を持つ細胞の受容野が網膜の各位置に存在することが考えられる。Hubel & Wiesel (1974), De Valois, et al. (1982) は、その両方が起こっていることを示した。また、皮質細胞の空間周波数帯域幅は、そのピーク空間周波数に関係がある (Kulikowski & Bishop, 1981)。高空間周波数に感度を持つ細胞の帯域幅は、低空間周波数に感度を持つ細胞より幾分狭い。単純細胞と複雑細胞を比較すると、平均して単純細胞の方が幾分狭く、ピーク周波数の分布については、全体的には複雑細胞の方が僅かに高い (De Valois, et al., 1982)。

方向と空間周波数に対する選択性に関して、多数の細胞を調べた研究 (Movshon et al., 1978; De Valois, et al., 1982) から、両者に強い正の相関が認めらる。方向に対する帯域幅が狭い細胞は、空間周波数に対する帯域幅も狭く、空間周波数に対して 2 octave 以上の広い帯域幅を示す細胞は、方向に対する選択性がない。方向と空間周波数に対する選択性は、併せて 2 次元的な空間周波数に対する選択性である。

単純細胞の受容野には、1.5 サイクル以上の余弦波にガウスを乗じたものに形が似ている、対称的な構造をしたものと (even-symmetric)、1.5 サイクル以上の正弦波にガウスを乗じたものに形が似ている非対称な構造をしたもの (odd-symmetric) がある (Hubel & Wiesel, 1962)。2 次元空間周波数フィルタにおいては、局所的な刺激のある範囲内の空間周波数の存在を正しく符号化するために、空間周波数と方向に対する選択性にある程度

の独立性が必要であるが、このような2次元ガボール関数型の受容野は、方向に無関係にほぼ一定の空間周波数選択性を示す。広範に空間周波数や方向に対する反応を調べると、実際、有線皮質の細胞が2次元ガボール関数型の受容野から期待される振舞いをするが見いだされている(Webster & De Valois, 1985)。周波数領域における詳細な反応特性から、逆フーリエ変換によって、空間領域における受容野を決定すると、典型的な細胞の受容野が2次元ガボール関数に近似する。受容野の大きさと、その細胞にとっての最適な空間周波数とは直接の関係はなく、受容野全体の大きさは空間周波数に対する選択性と帯域幅との結合関数、即ち、受容野中央の幅と興奮・抑制のサイクルの数との結合関数である。

Hubel & Wiesel(1959, 1962)は、単純細胞の出力が複雑細胞への入力となり、両者の階層的関係を示唆したが、位相選択的な単純細胞とそうではない複雑細胞は、ある程度並列的であると考えられる。また、X細胞から単純細胞へという結び付きは理解できるが、Y細胞は網膜では約3%(猫)とまれな存在であるが複雑細胞は皮質で50%余りを占めていること、平均して複雑細胞は単純細胞より高い空間周波数に選択的であるがY細胞はX細胞より低い空間周波数に選択的であること、複雑細胞の両眼視差や2次元フーリエ成分に対する感度などから、Y細胞から複雑細胞という図式は、疑問視されよう。

網膜像の強度変化の検出やフーリエ成分の検出の観点から、有線皮質に位相に感度を持つ系と持たない系の2つが存在する事が重要である。さらに、位相選択的な単純細胞の受容野は、ガボール関数によって記述され得る可能性がある。Pollack & Ronner(1981)は一对の単純細胞から同じ電極で同時に反応を記録し、その対が対称的な受容野を持つ細胞と非対称な受容野を持つ細胞からなり、運動格子に対し90 deg位相がずれた反応を示すことを見いだした。90 degの位相のずれは、刺激の空間周波数を変化させても変わらないことから、単に2つの類似した細胞の受容野がずれて位置しているのではなく、ともに同じ位置を占めていることを意味している。このように同じ位置に異なる構造の受容野を持つ細胞が存在することや、受容野周りの抑制の存在は、位置づけられた空間周波数フィルタの存在、及び、局所領域における周波数分析の可能性を示唆している。また、少なくとも、方向や空間周波数や両眼性に基づく皮質の体制から見て、皮質の隣接部位が網膜の隣接部位を表象するという retinotopic mappingが、相対的に大ざっぱな位置情報しか与えないだろうと予測できる。より詳細な位置付けは、位相など、他の方法によって符号化されているのかも知れない。

有線皮質以降の領域については、機能的な特殊化、及び、系列的というよりも並列的な情報処理が示唆されている (Zeki, 1973; Allman et al., 1981; Van Essen & Maunsell, 1983)。マカク猿の MT 野は運動の分析に特に関与しているらしく、MT 野の細胞は全て前額平行面及び奥行きにおいて運動方向に選択性を示す。さらに、様々な空間周波数成分からの運動方向に関する情報をまとめたパタンの運動方向に統合する細胞も示唆されている。V2 の細胞は奥行きに選択的であるという報告がある (Hubel & Wiesel, 1970; Poggio & Fischer, 1977)。また、V4 は色の処理に関係していると報告されている (Zeki, 1973)。

5 章. 静止場面における空間的情報処理

これまで概観・解説してきた計算的アプローチ、線形システム解析、多重チャネル・モデルが、本論文の3つの支柱である。そして、視覚の初期過程の生理学は、多重チャネル・モデルを十分に裏付けているし、網膜上に局在するチャネルによる局所的な周波数分析の実現の可能性を、決して否定してはいない。

視覚の初期過程は、網膜像の特徴を高速かつ効率的に抽出し、原始スケッチを構成することである。まず、何が検出されるのか？ 強度変化であろうか、フーリエ成分であろうか？ 網膜像により表現されるのは、輝度分布であり、時空間的な強度変化、あるいは、時空間的にさまざまな位相関係にある空間周波数成分である。強度変化の検出には、その振幅や空間的な広がり、位置に関する情報の符号化が伴っていないといけない。空間周波数の分析においては、位置検出は、位相差の検出である。また、何が検出されるとしても、S/N 比が基本要因である。S/N 比を上昇させると考えられ、かつ、実際、視覚系のさまざまなレベルで働いている時空間的平均化の過程は、測定の正確さに貢献するが、空間的解像力や時間的分解能を損なわせるという負の側面も持っている。

本論文においては、検出されるのが強度変化であれフーリエ成分であれ、その位置の測定に注目してみよう。視覚系の位置検出の様々な側面を研究することによって、何が検出されるのかという問題、原始スケッチにおいて位置という属性を持って表現されるのは何かという問題に関して、多くの示唆が得られると考えられる。なぜなら、我々の視覚世界は、時間と空間の各次元に展開しており、位置は、検出し表現しなければならない不可欠な測度である。したがって、本研究の第4の支柱として、副尺視力(vernier acuity)を挙げることができる。副尺視力とは、典型的には、2本の線分が、その線分の方に垂直な次元において、整列しているかずれているかを検出する知覚精度である(図 5-1 参照)。副尺視力は、非常に高く、Wulffing(1892)により初めて記述され、高度視力(hyperacuity)の1つに数えられている(Westheimer, 1975)。本論文において副尺視力は、1つの方法論を提供している。

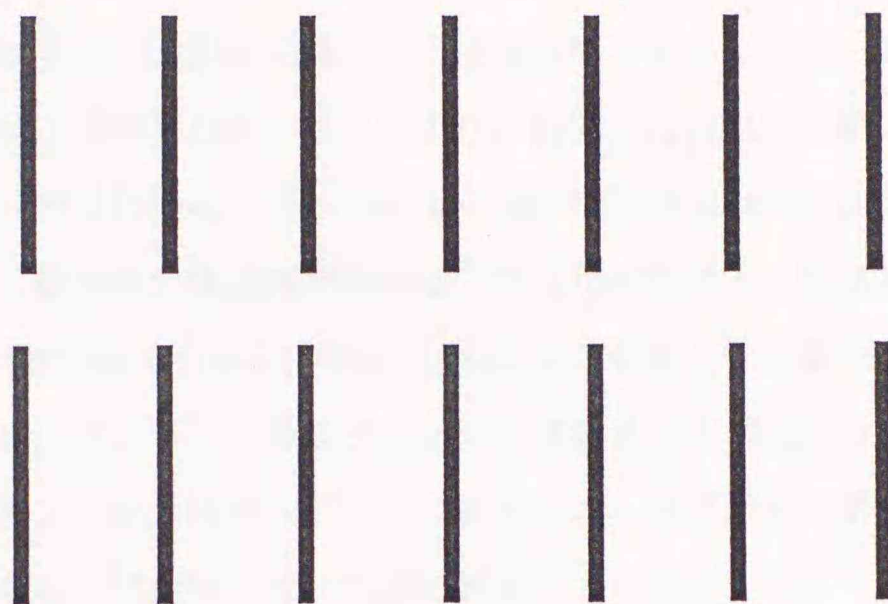


図 5-1 副尺視力(vernier acuity). 副尺視力とは、2本の線分がその軸と垂直な次元において、整列しているかずれているかを検出する視覚精度である。中央の上下1対の線分は整列しているが、その他は外側の線分の対ほどずれている。副尺閾(vernier threshold)の最適値は視角で 2~5 secである。

5-1. 副尺視力(vernier acuity)

副尺視力、即ち、ある次元に沿って1つの対象がもう1つの対象に対し直線的に整列しているかずれているかを弁別する知覚精度は、それ自身、高度視力として視的対象の相対位置の検出の重要な性質を反映しているばかりではなく、副尺調整課題(vernier alignment task)として、色々な形で適用され、その範囲も広く、単純かつ強力な実験方法を提供している。この種の課題において、被験者に要求されるのは、2つの副尺刺激(vernier targets)が整列しているか否かを判断すること、あるいは、2つの副尺刺激が直線的に整列して見えるようにそれらの位置を調節することである。副尺調整課題によって、我々は、ある対象に関して視覚系が測定した位置を評価することができ、その測定の精度を評価することができる。

副尺閾(vernier threshold)の最適値は、視角で 2~5 secである(Westheimer & McKee, 1977a)。これに対して、網膜における錐体細胞の直径が約30 sec、網膜神経節細胞の直径にしても錐体と同程度、その受容野の中心の直径は 1 min以上である。即ち、錐体の直径の 1/6程度の2本の線分の相対位置を、人間の視覚系は弁別できるのである。副尺視力が、網膜上の光受容器モザイクに基づいて単純に説明できないのは明らかである。また、人間

の眼の光学系は、小さな瞳孔、正確な調節という最適条件下であっても、角膜やレンズの球面収差や色収差などによる結像の不完全さにより、約60 c/deg以上の成分を削除してしまう低帯域通過フィルタ的な特性を、持っている (Campbell & Green, 1965; Campbell & Gubisch, 1966)。即ち、網膜像の空間的解像度は、60 c/deg程度までであり、副尺視力は、眼の光学系の MTF(modulation transfer function)による制限を受けないとも考えられる。このように、副尺視力は、ランドルト環などによって測定される‘視力(visual acuity)’とは、区別される。‘視力’が、空間的解像度、あるいは、検出可能な最も高い空間周波数に関連しているのに対し、副尺視力は、位置に関連している。

また、標本化定理は、網膜像の輝度分布が、中心窩における光受容器による空間的なサンプリングによって、完全に保存されることを保証している。即ち、抽出された情報に基づいて、視覚経路のどこかのより緻密な細胞層に像が再構成されることを仮定すれば、少なくとも網膜上に存在する相対位置に関する情報は、視覚系にとって利用可能なのである (Barlow, 1979)。

副尺視力は、典型的には線分を刺激として測定されるが、Westheimer & McKee(1977a)は、副尺刺激(vernier target)が、ドットや逆V字型やエッジであっても、高度視力が保持されることを報告した。また、彼らは、副尺刺激としての線分の長さや2つの副尺刺激間の距離の効果を調べた。線分の長さは、視角で約 5 minまで副尺刺激を改善するが、それ以上の影響は、ほとんどなかった。そして、副尺刺激間の距離の関数として副尺閾を表わすと、U字型となった(2~4 minが最適)。即ち、高度視力が保持されるためには、2つの対象が知覚される必要があり、かつ、高度視力は絶対的な位置ではなくあくまで相対位置に関するものである。

さらに、Morgan & Watt(1982)は、あらかじめ空間的にサンプリングを施した正弦格子について、副尺視力を測定し、サンプリング間隔 150~200 sec まで高度視力が保持されることを示した。即ち、人間の視覚系は、Nyquist Rate以上に不連続なサンプルに対しても、効果的に補間(interpolation)を行なうことができるのである。これは、高度視力の基礎として空間的な情報収集過程の存在を、示唆している。

5-2. 副尺視力とコントラスト、空間周波数

網膜像の有用な特徴の検出と、その位置の測定の基礎に、空間的な情報収集過程が存在することは、Watt & Morgan(1983)によっても、示唆されている。彼らは、強度の異なる2つか3つの線分を空間的に解像されない距離で併置し、様々な波形の輝度分布によって実現される線分を使って、副尺視力を測定した。結果は、合成された1つの線分の知覚される位置は、波形のピークなど、局在する特徴の位置ではなく、解像されない範囲内で統合され計算された位置、たとえば、網膜の輝度分布をDOG(difference of Gaussian)型関数のような2階微分フィルタで畳み込み積分し得られるゼロ交差の位置によって説明されることを示した。また、コントラストの減少が副尺刺激を損なうことを示唆した。Bradley & Freeman(1985)は正弦格子を、Wilson(1987)は線分を、それぞれ副尺刺激として、コントラストの低下が実際に副尺視力を低下させることを示した。これはFoley-Fischer(1977)によっても報告されている。Fahle & Poggio(1981)は、副尺刺激(線分)をすりガラスを越しに観察することによってぼかすと、副尺閾が上昇することを見いだしたが、これはコントラストの低下か、高空間周波数成分の減少のためと考えられる。

Bradley & Skottun(1987)は、静止場面における副尺視力に対するコントラストと空間周波数の効果を体系的に調べた。空間周波数 0.5~10.0 c/degの範囲の正弦格子を副尺刺激とし、コントラストの効果を調べた結果では、副尺閾はコントラスト低下とともに上昇し、コントラスト閾のレベルで位相差 180 degに近似した。ただし、高空間周波数領域では、正弦格子は検出できるが180 degの位相差は検出できない領域(vernier-blind)が存在した。傾きや空間周波数の弁別(Regan et al., 1982; Regan & Beverley, 1985)、速度弁別(McKee, 1981; McKee et al., 1986)など、閾上(閾の2~3倍)のコントラスト変化の影響を受けないと報告されているものと対照的に、副尺視力が直接的に網膜像によって規定されていること、視覚の最も初期に検出され計算される測度に基づいていることは、視覚の初期過程を推定する上で重要な性質であろう。

空間周波数の効果について、Bradley & Skottun(1987)は、副尺刺激である正弦格子のコントラストが50 %の時、空間周波数 0.25~4.0 c/degで副尺閾は最も低く(9~13 sec)、それより高くても低くても閾は上昇することを報告した。しかしこの場合、視覚系のCSFが示唆するように、様々な空間周波数を通じて視認性(visibility)が等しいわけではない。また、Westheimer & Hauske(1975)は、副尺刺激の線分の近傍にさらに線分を呈示すると、空間的干渉が起こり副尺刺激が損なわれると報告した。この効果は、距離が視角 4 minの

とき最大で、より近くても遠くてもこの効果は減少した。Bradley & Skottun が用いた周期的な正弦格子と類似の状況であると考えられる。視認性が等しく、周期的ではない場合の副尺視力に対する空間周波数の効果については、II 部において、心理物理学的研究が報告される。Bradley & Skottun(1987)の結果は、コントラストが一定の時、空間周波数の関数としての副尺視力がCSFと類似した形となることである。CSFは、視覚系の空間的解像度を表わしており、空間的解像度と副尺視力が、同じように網膜の輝度分布に基づいた別々の処理過程の結果であることを示唆している。

5-3. 位相に対する感度

日常場面におけるどんな複雑な光景でも様々な位相関係の様々な大きさの正弦波に分析することができる。多重チャンネル・モデル、局在する空間周波数チャンネルという考えは、フーリエ成分の検出の可能性を示唆する。もしフーリエ成分が検出されるなら、位置情報として位相情報を利用するのが合理的であろう。矩形波と三角波は、それらを構成する全ての空間周波数成分が等しくそれらの位相関係のみが異なっているが、実際我々は両者を区別できる。本節では、視覚系が位相をどの程度検出できるのかに関する心理物理学的研究を概観する。位相に対する感度はその基礎過程を特定する上で重要な意味を持っている。

Burr(1980a)は、空間周波数 f と $3f$ 、コントラスト比 3:1 の2つの正弦格子を成分とする複合格子を刺激とし、 f と $3f$ との相対位相について弁別閾を測定した。2つの複合格子が継時的に呈示され、被験者はどちらが矩形波により似ているかを判断した。その結果、平均輝度及びコントラストが十分であれば、空間周波数 1~10 c/deg の範囲で、弁別閾は、位相角約 30 deg であった。そして、位相差 180 deg の検出に必要なコントラストは、複合格子の $3f$ 成分に対するコントラスト閾と同じであった。位相差の検出がコントラストに依存することは、Nachmias & Weber(1975), Badcock(1984a, b) も報告している。

また、Holt & Ross(1980), Ross & Johnstone(1980), Sagi & Hochstein(1983)は、高空間周波数より低空間周波数領域において、位相に対する感度が優れていることを示した。その他、Stromeyer, et al.(1973)はマッカロウ効果、De Valois(1977)は順応によって見かけの空間周波数が変化する現象(Blakemore & Sutton, 1969)が、位相選択的であることを示した。

では、視覚系はどのように位相情報を処理しているのだろうか？ 異なる空間周波数成分間のコントラスト閾に対する加算性に関する研究(Sachs, et al., 1971; Kulikowski &

King-Smith, 1973; Quick & Reichert, 1974; Lange, et al., 1973; Graham & Nachmias, 1971; Graham, 1977; Graham, et al., 1978)や見かけのコントラストに関する研究(Arend & Lange, 1979)、空間周波数選択的な順応に関する研究(Blakemore & Campbell, 1969; Tolhurst, 1972)から、比較的帯域幅の狭い(1 octave以下)相互に独立した空間周波数チャンネルの存在が、示唆されている。しかし、比較的隔たった空間周波数間の抑制的な相互作用の存在は、多くの研究が示唆している(Nachmias & Weber, 1975; Nachmias, et al., 1973; Tolhurst, 1972; Stecher, et al., 1973; Klein & Stromeyer, 1980)。Atkinson & Campbell(1974)は、Burr(1980a)と同様の複合格子(基本波 1 c/deg)を用い、位相差が 75~135 deg, 235~300 deg の範囲で、2つの成分間に単眼性視野闘争が頻繁に起きるが、位相差が約0 degの時は、ほとんど視野闘争は起きず、正弦波的な見えとなり、約180 degの時は少ししか起きず、三角波的な見えとなることを報告した。このような視野闘争は、約15 deg以上向きが異なり、同じ空間周波数で同じ振幅の正弦格子を重ねたときにも生じる(Campbell & Howell, 1972)。Sansbury, et al.(1978)も、同様の複合格子(基本波 3 c/deg)を刺激とし、 f のコントラストを閾上レベルに固定し、正弦格子と三角波格子に対する順応が $3f$ のコントラスト閾に与える効果を測定した。前者への順応は、 f と $3f$ の位相差が0 degの刺激に対し、後者への順応は、位相差180 degの刺激に対し順応効果を持つこと、即ち、 $3f$ のコントラスト閾の上昇が認められた。これらの結果は、比較的隔たった空間周波数成分間で抑制的な相互作用が起こり、かつ、それらが位相関係に特異なものであることを示している。以上の研究を総合すると、帯域幅の広いチャンネルと狭いチャンネルが並列的に存在し(Arend & Lange, 1979)、位相選択性を有するのは前者であると推測できる(Lawden, 1983)。

ここで概観した諸研究は、視覚系がある程度、特に低空間周波数に対し、位相に対する感度を持っていることを示している。また、位相関係の検出がコントラストに影響されることは、副尺視力と共通である。ただし、Westheimer(1978)は、閾上レベルのコントラストの正弦格子を呈示し、突然位相を変化させ、その方向を判断させた。これは、考えられる最も単純な位相弁別実験である。結果は、閾を視角で表わすと空間周波数にかかわらずほぼ一定で、即ち、ピークなどの特徴の位置の変化が検出されていることを示唆した。従って、位相情報は、視覚系が利用できる情報の1つではあるが、主要なものであるかどうか、なぜ低空間周波数領域でのみ位相選択性が現れやすいのかといった問題が残される。これに関しては、II部において心理物理学的研究が報告される。

6章. 空間的情報処理モデル

副尺視力は、視覚の初期過程における位置の検出とそれに基づく計算の結果であると理解できる。以下に、視的対象の位置検出機構に対する3つのアプローチについて概観する。これらは、相互に排除し合うものではないし、同列に扱えないものもある。最初に、画像の強度変化を検出し位置を計算するという Marr & Hildreth(1980)のアプローチを紹介する。いわば、原始スケッチの構成に対するアプローチの最初のものであり、主流でもある。また、同じアプローチをとっている最新のモデルとして、Watt & Morgan(1985), Watt(1988)の MIRAGEについて述べ、次に、副尺視力を特に説明対象としているが一般性をも備えているモデルとして、Wilson & Regan(1984), Wilson(1987)のパタン弁別モデルを紹介する。そして最後に、位相情報を利用し位置を計算する De Valois & De Valois (1986, 1988)の考え方、Morrone & Burr(1988)のモデルを紹介する。

6-1. 強度変化とフィルタリング

光源の強度・物理的配置、表面の反射率・奥行き・向き、表面間の相互の照明が既知であれば、網膜像のある特定の場所における強度を計算できる。視覚の問題は、この過程を逆にたどれないこと、強度がわかってもらした要因を分離できないことにある。強度変化の検出に関しては、Marr の理論の一部として3-1節において大筋は述べたので、本章での説明は、より詳細なものとなる。

原始スケッチへの入力である網膜像の中で重要なのは、表面が遮蔽される位置や遮蔽されないが表面が折れ曲がっている位置である。光の性質が突然変化する場所は、遮蔽エッジ(occluding edge)に対応する。陰影は、大きな輝度変化を引き起こすが、色や肌理などの性質は影響されない。そして、外界の表面は、表面毎に反射光の性質はほぼ等質であると見なすことができるが、全ての光にはランダムな光量子変動があり、画像の隣接点では強度の突然の変化が常に存在する。画像に光量子ノイズが付加されていることは、画像のあらゆる点における強度に、乱数が加えられていることと同じである。従って、画像の強度変化を検出することは、十分ではない。ある表面上の強度変化は、突然であり、かつ、平均すれば変化がない(sudden and consistent on average)のである。

普通、表面の不連続や折り目は、画像の2階微分において山や谷になる。強度変化には、

輝度の不連続と輝度勾配の不連続がある。輝度の不連続は、山と谷を生み出すが、輝度勾配の不連続はどちらか一方だけを生み出す。そのため、ある特定の鋭い山が輝度の不連続によるのか輝度勾配の不連続によるのか区別することができる。輝度勾配の不連続により生じる山や谷を輝度線分、輝度の不連続による山と谷の対を、輝度エッジと呼ぶ。2 次導関数の解釈に、このような異なる特徴が役に立つ(Watt, 1988)。

外界の表面は、それぞれ特有の肌理(texture)をもっており、強度変化を検出する機構にとって、表面の不連続であると解釈する可能性がある。しかし、肌理の模様は一般にその表面よりも小さいという制約条件から、輝度の値を重み付け平均によって、局所的な平均と置き換えれば(平滑化)、部分的な問題の解決が得られる。ただ、肌理を取り除くのに十分な平均化というのは前もって知ることはできないし、同じ場所に異なる空間尺度で異なる種類の情報が存在していることもある。従って、平均化には最適条件があり、最適条件は表面によって異なっているため、複数の空間尺度が必要であり、異なる尺度で得られた情報をいかに結び付けるのかという問題が生じる。

輝度や輝度勾配の不連続点を捜すための微分、肌理を取り除くための平均化の2つの演算は、平滑化関数の2次導関数による畳み込み積分(convolution)により、1つの合成関数により行なうことができる(Watt, 1988)。この平滑化関数の2次導関数を、線形空間フィルタと呼ぶ。線形的とは、2つの入力の和に対する出力が入力1つずつに対する出力の和に等しいことを意味する。

フィルタとして優れた特性を備えたものとして、ガウス関数とその導関数がある。ガウス関数は、ガウス関数同志で畳み込み積分をしてもその結果はガウス関数であり、また、空間領域でも周波数領域でも局在している。ガウス関数の大きさを徐々に連続的に大きくしていくと、画像の畳み込み積分の結果において、必ず山や谷の数は減少していく。さらに、ガウス関数のラプラシアン $\nabla^2 G$ は、正負が均衡しており、輝度変化のない領域ではフィルタ出力はゼロになり、明暗エッジと暗明エッジで符号が逆になる。また、等方性演算子であり、特定の方向のエッジや線分に選択的に反応しない。前述のガボール関数は、ガウス関数とサイン関数の積である。

6-2. ゼロ交差の検出(Marr & Hildreth のモデル)

視覚は、網膜像の強度変化から外界の3次元構造を復元するために合理的に作られているという認識から、Marr(1982)は、まず強度変化が検出されなければならないと述べている。Marrのモデル(Marr & Hildreth, 1980; Marr, 1982)は、副尺視力を必ずしも考慮に入れているわけではないが、視覚の初期過程を考える上でそれは有益な枠組みを与えるものである。

Marr(1982), Marr & Hildreth(1980) は、画像の強度変化、即ち、エッジの検出を、画像を2階微分して得られるゼロ交差(1次導関数の山に等しく、2次導関数の山と谷 - 輝度エッジ-の間にある出力がゼロの点)の検出であると定式化し、そのための効果的なフィルタとして、 $\nabla^2 G$ フィルタを提案した。 $\nabla^2 G$ フィルタの感度プロファイルは、中心の興奮性領域とその周辺の抑制性領域(あるいはその逆)からなる同心円型で、空間定数が1:1.6のDOGによって近似できる。いわば、 $\nabla^2 G$ フィルタは、X細胞(Enroth-Cugell & Robson, 1966)のモデルと見なすことができる。

演算子 $\nabla^2 G$ を用い画像にフィルタをかけて得られたゼロ交差は、ある空間尺度のガウス関数を通して見た強度変化の位置を示し、その勾配は強度変化のコントラストを間接的に示している。Marr & Hildreth(1980)は、オン中心型X細胞とオフ中心型X細胞をANDゲートで結合したような機構によってゼロ交差が検出できると提案した。

異なるチャンネルの出力をいかに結び付けるかという問題は、次の様に解決される。反射率、輝度、奥行き、表面の向きの変化など画像に強度変化を引き起こす要因は、さまざまな大きさで空間的に局在している。もし、大きさが近い独立したチャンネルからのゼロ交差セグメント間で位置と方向が一致したならば、それらは単一の物理現象により生じた強度変化であることを示している(空間的一致の仮定, spatial coincidence assumption)。大きなチャンネルのゼロ交差は平均化によって変化している可能性があり、従って、小さなチャンネルのゼロ交差と一致しているか、小さなチャンネルの近接したゼロ交差が平均化されたものとして説明される。大きなチャンネルのゼロ交差が小さなチャンネルによって説明されない場合、ぼんやりした陰影など小さなチャンネルが見ていない新しい物理現象を記録している。このようにして、物理的に意味のあるエッジが検出され、原始スケッチに表現される。

網膜像の強度変化の検出のアルゴリズムは、Marr & Hildreth(1980)によって初めて、視覚系による情報処理全体の枠組みの中で、合理的に定式化されたが、複数の空間周波数チャンネルによるフィルタリングや平均化、ガウス関数もしくはその導関数型のフィルタな

どは、今や、多くの研究者とそのモデルが共有する基本的な特徴となっている。このような状況の中、Marrのモデルは、「強度変化の検出はゼロ交差の検出である」という定式化と、空間的一致の仮定によって、特徴付けられるかもしれない。

6-3. MIRAGE(Watt & Morgan のモデル)

Watt & Morgan(1985), Watt(1988)のモデル MIRAGEは、画像の輝度分布から始まり、様々な空間尺度における平均化及び2階微分を行い、その結果得られた関数の山や谷の特徴を調べ、最後に山と谷の並びが輝度の不連続によるのか輝度勾配の不連続によるのか調べる。Marrのモデルに基づいた上、さらに幾つかの工夫・発展が成されている。

Marrのモデル同様、MIRAGEは、大きさの異なる複数の空間フィルタにより、独立に網膜像に畳み込み積分を行なう。フィルタは、 $\nabla^2 G$ で、その出力は、画像の各点で正負別々に(half-wave rectification) 加算され、正信号の合計(S^+)と負信号の合計(S^-)となる。フィルタ出力の結合に加算が用いられるが、その結果、フィルタ間で相関のない固有ノイズは減少する。S信号は、均一な輝度に対するゼロ反応領域と輝度変化に対する正か負の反応分布に分けられる。ゼロ反応領域と反応分布の分析は、 S^+ と S^- で全く独立になされ、反応分布は、重心(centroid)・体積(mass)・標準偏差(standard deviation)という中心積率により特徴付けられる。これらの測度は、分布の大きさ・広がり・形が未知の時、最も信頼できるものであり、ノイズの影響も少ない。

S信号のゼロ反応領域と反応分布は、輝度エッジによるのか、輝度線分によるのか。その決定は、空間的な配置と、ゼロ規則(S^+ , S^- 両信号がゼロなら画像の輝度変化はない)、エッジ規則(一方の信号の反応分布が、両信号のゼロ領域により片側のみ境界付けられている場所には、輝度エッジが存在する)、線分規則(一方の信号の反応分布が、両信号のゼロ領域か他の信号の反応分布によって両側を境界付けられている場所には、輝度線分が存在する)の3つの規則によって成される。これらの規則により表現素の型が同定されると、次にその属性が解釈できる。輝度エッジの場合、体積は輝度の最大変化率に、重心は輝度変化率自体が最も急激に変化している点に、標準偏差は重心とエッジの中心(輝度変化が最大の点)との距離に対応している。体積と標準偏差から、輝度変化の振幅が得られ、標準偏差もしくは2つの重心間の距離からぼけ(blur)の程度が得られる。輝度線分の場合、重心は線分の中心に対応し、標準偏差から線分の幅が得られ、体積は折り目における輝度変化率の変化の程度を、体積と標準偏差の積は輝度振幅を与える。

MIRAGEにおいては、強度変化の位置はゼロ交差ではなく反応分布の重心により決定される。また、群化(grouping)が、位置計算の効率化のために利用される。Marrのモデルにおいて群化は、同じ表現素を捜したり、表現素の不連続や表現素の属性の不連続を捜したりする、より高次の処理であるが、MIRAGEでは、処理の目標ではなく手段として積極的に利用される。最大フィルタの働きにより群化が実現され、群化は、計算過程への入力数を制限することによって、画像の大まかに定義された領域に対する空間的位置が速やかに計算されるのを促す。群化と同時により細かな構造の幾らかもS信号に保持されるので、並列的に、群の形状などの属性に関する測定や、群を構成する特徴の数や配置など非空間的分析が行なわれるならば、不完全ではあるが、速やかに計算される有用な表象が得られる。さらに、群化は、階層的に‘いれこ構造’となり、空間的位置の計算もまた漸次的な空間尺度に従って階層的になる。即ち、最大フィルタ出力を順次切ってゆくと（最大フィルタの空間定数を順次小さくすると）、大きな群はより多くの小さな群に置き替わってゆき、最後には個々の特徴毎の群となる。1段階大きな空間尺度における群に対して、同じ場所にあるより細分化された群の位置が計算され、空間的位置の表象は、順次、洗練されていく。Watt & Morgan(1984)のデータは、位置は小さいフィルタより大きなフィルタの方が正確に測定されることを示している。

このようにMIRAGEは、ノイズが存在する、より実際の場面を想定している点、群化により不完全ながらも有用な内的表現を生成できるなど、優れた特徴を備えている。フィルタ出力が正負に分離されることは、実際の神経細胞に負の反応がない点から、不自然なことでは決してない。むしろ、Watt & Morgan は言及していないが、輝度分布の包絡線やビート(Badcock & Derrington, 1985)など、存在していない低空間周波数成分の知覚を説明できるかもしれない。また、彼らは、副尺視力にコントラストが影響する点、コントラストが減少するにつれ S/N比が低下し、位置づけの不安定性が増すことに関して、1次導関数のピークや2次導関数のゼロ交差や重心にそれぞれ基づいた位置付けの誤差を予測すると、重心に基づく予測だけが副尺視力のデータ(Watt & Morgan, 1984)と一致すると指摘している。Marrのモデルが想定している高次の群化に関しては、今後の問題である。

6-4. 傾きに対する選択性

副尺視力の高い精度は、相対位置に関するものであると述べた。また、副尺刺激の向きとずれの方向が直交している必要があるなど、刺激布置が副尺視力に与える影響を示した多くの研究(Westheimer & McKee, 1977a; Welch & McKee, 1985)は、少なくとも部分的に、傾きの弁別が、ずれの検出の手がかりになり得ることを示唆している。即ち、傾きに対して選択性を持つ機構は、相対位相によって異なる反応をすると考えられる。そして、傾きに対する選択性は、有線皮質の細胞に広く認められる特徴である(Hubel & Wiesel, 1959, 1962)。

Wilson(1987), Wilson & Regan(1984)は、傾きに対する選択性などを利用し、副尺視力を含めた空間的パターン弁別のモデルを提案した。モデルは、空間周波数と傾きに選択的な並列に働く6つの機構で構成され、各機構は、2次元の線形空間フィルタとそれに続く非線形的なコントラスト伝達関数(contrast transfer function)から成る。2次元フィルタは興奮領域とそれを挟む抑制領域、さらに外側の弱い興奮領域をもっている。フィルタの帯域幅は2.5~1.3 octaves、傾きの選択性の半値幅は、30~15 degであり、これらは空間周波数が上昇するにつれ減少した。反応は、さまざまな空間周波数、さまざまな傾きに選択的な、ある領域に局在する全ての機構について、2つの副尺刺激に対する出力差の合計を計算することによってなされた。

このモデルにおいて副尺刺激間のずれの検出は以下のようになされる。もし副尺刺激と同じ傾きを持ち、副尺刺激をその中央の興奮領域に捕らえている機構があるならば、同時に、傾きが僅かにずれている機構、傾きは一致しても位置が僅かにずれている機構も存在するはずである。副尺刺激間にずれが生じた時、その反応が大きく変化するのは最適に刺激された機構ではなく、位置や傾きが少しずれた機構である。位置や傾きが少しずれた機構では、僅かなずれの存在によって副尺刺激はもはや興奮領域だけではなく抑制領域までも刺激することになる。ずれの有無によって差異のある反応を生み出すこれらの機構の出力は、ずれの検出の有効な手がかりとなる。実際、このモデルが、副尺刺激の長さや副尺刺激間の距離の効果(Westheimer & McKee, 1977a)、正弦格子の副尺視力(Morgan & Watt, 1984; Bradley & Freeman, 1985)、three line bisection acuity(Klein & Levi, 1985)、コントラストの効果等を予測できることが示されている。

このモデルは、受容野の構造などから皮質の単純細胞を想定しており、傾きに対する選択性だけでなく、受容野の位相選択的な構造に基づいている。また、空間周波数弁別など、

広く空間的パタンの弁別に適用できる(Wilson & Gelb, 1984; Wilson & Regan, 1984)。モデルを構成する機構も、生理学的・心理物理学的な妥当性を備えている。しかし、現在明らかにされている単純細胞の受容野構造に基づいて、高度視力を含むパターン弁別能力が、ある程度説明できることを示した功績は大きい。しかし、視的対象の位置づけという問題には、踏み込んでいない。

6-5. 位相差の検出

De Valois & De Valois(1986, 1988) は、もし視覚系が位相に感受性を持つ神経要素によって局所的な周波数分析を行なっているならば、位置情報を得る方法が2つ考えられると述べている。局所領域における様々な周波数成分の位相を解読する位相検出機構と、局所領域のどれが興奮したかを分析する位置検出機構である。位相検出機構は、感度プロファイルがガボール関数によって記述され(Daugman, 1980)、かつ、位相が互いに 90 degずれている2つの受容野の対(quadrature pair)を仮定することにより実現できる(Adelson & Bergen, 1985; Watson & Ahumada, 1985; van Santen & Sperling, 1985)。この2つの型の受容野が正確に重なり合っているならば、その相対的な興奮の割合に基づいて、位相の符号化が可能である。このような受容野の存在を示唆するものとして、Hubel & Wiesel(1962)は、単純細胞に関して対称的構造を持つ受容野と非対称的構造をもつ受容野を報告している。また、Pollen & Ronner(1981) は、猫の視覚皮質で、このような対を成す細胞を発見し、これらの細胞が運動格子に対し90 deg位相がずれた反応を示すことを示した。

Field & Nachmias(1984)は、上述のような位相検出機構、即ち、対称構造の受容野を持ち、互いに感度プロファイルの位相が 180 degずれている2つの線検出器と、非対称構造の受容野を持ち、互いに感度プロファイルの位相が 180 degずれている2つのエッジ検出器(four channel model)を仮定した。コントラスト比 1:1 の空間周波数 $f(2 \text{ c/deg})$ と $2f$ からなる複合格子を用い、180 degの位相差の弁別を行なった(基準位相が 0 degの時、明るい線と暗い線の弁別、基準位相が90 degの時、左向きエッジと右向きエッジの弁別となる)。明るい線と暗い線(0-180)の弁別の際は、各々の線検出器の出力を比較すればよい。45-225 や 135-315 の弁別の際は、線検出器とエッジ検出器の出力のどちらか2通りの方法がある。しかし、45-225, 135-315 の弁別を混ぜて行なわせると、どちらかの検出器に頼らざる得なくなる。もし視覚系に、たった4種の位相検出機構だけ存在するならば、 $90 \pm \theta$ と $270 \pm \theta$ の弁別を行なわせることによってエッジ検出器の働きを分離でき、 $0 \pm \theta$ と

180 ± θ の弁別を行なわせることによって線検出器の働きを分離することができる。実験結果は、このような仮説を支持し、彼らは、視覚系には4種の帯域幅の広い検出器が存在し、対を成す検出器間に十分な出力の差が存在する時、弁別が可能となると、結論した。Tolhurst & Dealy(1975)も同様のモデルを支持する証拠を報告している。彼らは、明るい線と暗い線、左向きエッジと右向きエッジについて検出率と同定率を比較すると、検出率が僅かに高いだけであり、閾において単一の検出器のみ活性化しているとすれば、少なくとも4種の検出器が存在するという仮説が支持されるとした。

これらの証拠に基づいて、Morrone & Burr(1988)は、位相関係の検出を基礎とする本格的なモデル(phase-dependent energy model)を提案した。フーリエ空間において線分は、一連の余弦波成分に展開され、エッジは、一連の正弦波成分に展開される。従って、その線分やエッジを原点とするとフェイズ・スペクトラムは一定で、線分では全ての周波数で0、エッジでは $\pi/2$ である。フーリエ成分間の位相(arrival phase)が最大限に類似した点において、線分やエッジなどの特徴が生じているのである。故に、このモデルにおいて、位相の平均の値が0であることによって線分が、 $\pi/2$ であることによってエッジが、定義される。この定義により、マッハの帯をうまく予測できることが報告されている(Morrone et al., 1986; Ross, et al. 1988)。帯が見える位置の輝度分布に、帯に対応する不連続はないが、その位置において位相は、最大限に類似し0に近い値を持つのである。

モデルの基本演算子は、前出の振幅は等しく位相が90 deg ずれたフィルタ対(quadrature pair, 一方のフェイズ・スペクトラムが0で他方が $\pi/2$)である。対称構造と非対称構造の2つのフィルタの感度プロファイルを $F_e(x)$, $F_o(x)$ 、画像 $I(x)$ に対する反応を $O_e(x)$, $O_o(x)$ とすると、

$$\int F_e(x)F_o(x)dx=0 \quad \int O_e(x)O_o(x)dx=0$$

が、成立する。フィルタ対の反応は、局所エネルギー関数(local energy function) E と偏角 A によって記述される。

$$E(x)=\sqrt{[O_e(x)]^2+[O_o(x)]^2} \quad A(x)=\arctan[O_o(x)/O_e(x)]$$

$E(x)$ は、点 x における1対のフィルタの反応のベクトル長を表わしている。 $E(x)$ の極大値(local maxima)は、画像を構成する周波数成分の偏角 $A_n(x)$ (arrival phase) が最も類似している点で起こるため、極大値を捜すことによって特徴を位置付けることができる。そして、その点における平均した $A(x)$ によって、特徴の型を同定できる。

原則的に1対の広帯域フィルタによりモデルは実行される。生理学・心理物理学的研究

から、モデルでは4対のフィルタが用意された。フィルタの形や幅は、マスキングと加重研究(Anderson & Burr, 1985, 1987) から決められた。しかし、フィルタ対の数は、モデルの性能にとって重要ではないし、フィルタの感度などは CSFを反映していない。入力の波形は4対のフィルタにより変換され、各フィルタ対の間で、反応の二乗が合計され4つの局所エネルギー関数が得られる。そのピークは、エッジや線分に一致している。局所エネルギー関数は、特徴を位置付けるが、特徴が何かについての情報は与えない。特徴の性質を評価するために、二乗する前にフィルタ対の最大値における出力を測定することによって、偏角が評価される。対称構造のフィルタの反応は線分の、非対称構造のフィルタの反応はエッジの信号である。反応の符号は、線分やエッジの極性の信号である。画像の中の線分やエッジなど知覚的意味のある点は、フーリエ成分が相互に位相が揃う点である。これらの点は、フィルタ対の局所エネルギーの最大点に一致するのである。

7 章. 運動場面における空間的情報処理

画像の特徴を効率的に抽出し、後の処理に必要な情報を原始スケッチに表現するという視覚の初期過程の機能を考える上で、これまでは、時間的に切り取られたある瞬間の画像を入力と見なしてきた。しかし、視覚は、空間だけではなく、時間の次元においても広がっている。そもそも、視覚系で行なわれている情報処理自体、時間がかかる。視覚の初期過程が高速でなければならないという拘束条件は、視覚の初期過程の情報処理の内容やアルゴリズム、実現の仕方の、隅々まで行きわたっているはずである。

本章では、網膜像の特徴の位置付けが、時間周波数、速度、時間的なサンプリング・レートなどの時間要因によって、どのような影響を受けるのか、副尺調整課題を用いた多くの心理物理学的研究を概観する。そして、空間フィルタを導入することによって、S/N 比や計算効率や空間周波数の利用などで、多くの問題の解決が得られたように、時間フィルタを導入することによって、視覚の初期過程のより妥当なモデル化が達成されるだろう。また、空間的な位置は、たとえば網膜上の1つの錐体の興奮によって符号化されるわけではないのと同じように、ある瞬間における位置によってではないのである。

7-1. 運動場面における副尺視力

副尺刺激が運動している場合、副尺視力は損なわれるだろうか？ Westheimer & McKee (1975)は、4 deg/sec の速度まで損なわれないことを報告した。この時、副尺刺激は、呈示時間150 msの間に約70個の錐体上を横切ることになる。そして、さらに興味深いことに、Burr(1979)と Morgan(1976)は、一定速度の運動感覚を引き起こすならば、副尺刺激が仮現運動として呈示されても、副尺視力が保持されることを報告した。ここでも、視覚系は離散的なサンプルから連続的な空間的パターンを再構成することによって、非常に正確な時空間的補間を行なっているように見える。

Burr(1979)は、一定速度で仮現運動する副尺刺激を呈示し、2つの副尺刺激間の空間的ずれ(spatial offset, S_0)と時間的ずれ(temporal offset, T_0)に対する検出閾を測定した(図 7-1 A, B 参照)。この場合、副尺刺激は、等しい距離隔たった複数の位置に継時的にごく短時間呈示され、運動して見える。同期して呈示される2つの副尺刺激間の位置のずれ(S_0)に対して、2人の観察者の測定結果は、それぞれ視角で 6.6 secと10.3 secであ

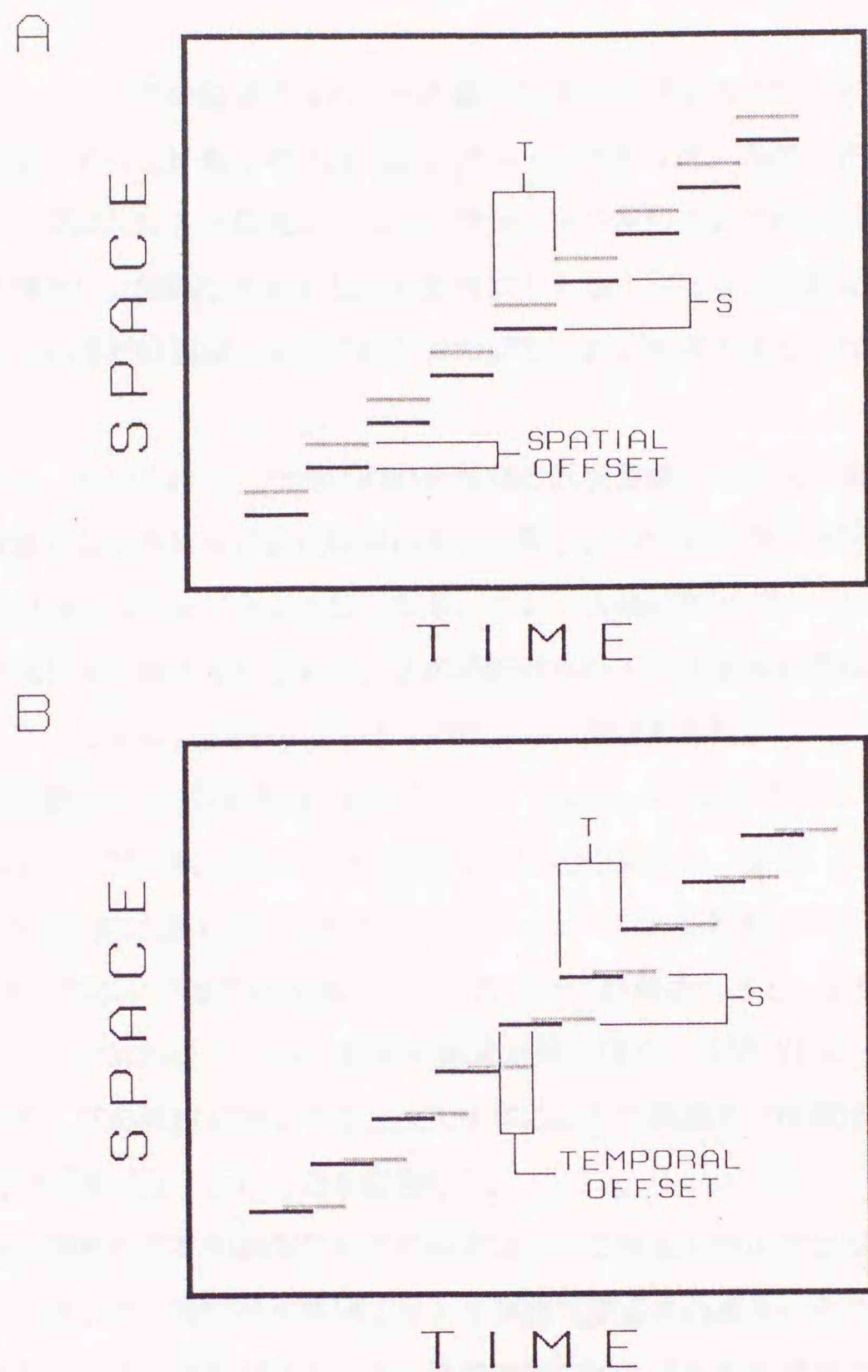


図 7-1 Burr(1979), Morgan(1976, 1979, 1980) の刺激条件. 仮現運動する副尺刺激は等距離(S)の複数の位置に継時的に一定時間(T)呈示される, 一連の静止刺激から構成される. (A) 仮現運動する副尺刺激は時間を横軸, 空間の1次元を縦軸とする平面で記述すると階段状になる(staircase). 2つの副尺刺激間の空間的ずれ(spatial offset)は空間軸に沿ったずれとして表わされる. (B) 2つの副尺刺激間の時間的ずれ(temporal offset)とは, 時間軸に沿ったずれとして表わされる. この場合2つの副尺刺激の仮現運動を構成する静止刺激の各々は同じ位置に時間的に一方が他方に遅れて呈示される.

た。これに対し、同位置に呈示される2つの副尺刺激間の時間的ずれ(T_0)に対する閾は、それぞれ空間的なずれに換算して11.0 secと12.8 secであった。 T_0 が存在する場合、2つの副尺刺激は、空間的には同位置に、しかし僅かに一方が他方より時間的に遅れて呈示され、それが現象的に空間的なずれとして観察者に見える。 T_0 に対する閾は、 S_0 に対する閾に較べ高いが、前者では網膜上にはずれの情報がないことを考えると、驚くべき精度である。

Morgan(1979, 1980)もまた、Burr(1979)と同様の仮現運動する副尺刺激を使って、継時的に異なる位置に呈示される各副尺刺激の呈示時間(T)の効果を調べた(図 7-1 a, b 参照)。そして、 T が40~30 ms以下ならば、即ち、フレーム周波数が25~30 Hz以上ならば、 S_0 と T_0 は相互に置き換え可能であり、この範囲において仮現運動と連続運動は区別されないと主張した。さらに、Morgan & Watt(1983)は、異なる位置に継時的に呈示される各副尺刺激間の距離(S)の効果を調べた(図 7-1 a, b 参照)。 S の大きさにより S_0 の検出閾は影響を受けないが、 T_0 の検出閾は S が大きくなるほど上昇した。また、 T_0 と S_0 は、 S が3 min以下の時のみ相互に置き換え可能であった。Westheimer & McKee(1977b)も、位置情報が4 min程度の範囲にわたり収集され、ずれの方向が評価されると、主張した。Fahle & Poggio(1981)は、 S の効果について、同様の結果を得たほか、速度(V)は、 S_0 の検出とは比較的独立であり、 T_0 の検出に関しては S の大きさによって最適な V の範囲が存在し、 S が大きいくほどその範囲が高くなることを報告した。

仮現運動する副尺刺激を用いたこれらの研究は、 S_0 の検出と T_0 の検出の違いを明確に示している。 T_0 の検出は、時空間的補間によって初めて達成されるが、 S_0 の検出には、複数の機構が関与している可能性がある。ある時空間的に限定された範囲内において、位置情報が統合されるということは、視覚系の基本的特性であり、両者に関与していると考えられるが、 S_0 の場合、網膜上にずれの情報が存在しており、時空間的統合は必ずしも必要ではない。事実、Funakawa(1990a)は、網膜上に存在している S_0 が時空間的統合によって失われてしまう場合を報告している。また、 T が30~40 ms以下、 S が3 min以下の時、完全な補間が達成されるが、 V によってその範囲が変化する可能性が認められる。

仮現運動する副尺刺激における S_0 と T_0 の検出に関する研究は(Burr, 1979; Morgan, 1979a, b, 1980; Fahle & Poggio, 1981)、視覚系がある範囲内の位置情報の時空間分布に基づいて、平均化した位置に視的対象を位置づけていること(その意味で補間という用語は、仮現運動の場合にしか適用できない)を示している。また、2つの副尺刺激の運動

軌道間の角度や、副尺刺激とその運動軌道との角度の効果を調べた Welch & McKee(1985) など、運動システムの関与を指摘する研究が多い。

7-2. 副尺視力のための機構

ここで、これまで概観した副尺視力及び副尺調整課題に関連した心理物理学的研究(5-1, 2, 7-1 節)を、整理しておこう。視覚の初期過程において、画像の特徴の空間的位置付けがいかにか達成されているか、画像の強度変化の検出でも、フーリエ成分の検出でも、以下の知見を説明できなければならないだろう。

- (1) 副尺視力は、高度視力である。即ち、網膜の光受容器モザイクや眼の光学系の MTFによって説明できない。
- (2) 副尺視力の高い精度は、相対位置に関するものである。また、副尺刺激の向きとずれの方向が直交している必要がある。
- (3) (副尺刺激が線分である場合) 副尺視力は、運動速度が約 4 deg/sec まで副尺刺激の運動の影響を受けない。
- (4) 視的対象は、位置情報の時空間的統合によって、平均化された位置に位置付けられる。その時間的臨界値は約40~50 ms、空間的臨界値は視角で約 3~4 minである。仮現運動刺激間の T0の検出には、この時空間的統合過程が不可欠である。
- (5) 副尺視力はコントラストの低下によって損なわれる。コントラスト閾において、位相で表わした副尺閾は、180 degに近似する。

以上の知見に基づいて、副尺視力を含めた、視的対象の位置検出の基礎過程について考えてみよう。副尺視力の性質(1)と(5)は、視覚の最も初期段階における空間的フィルタリングと時間的フィルタリングの存在を示唆している。(2)は、傾き(orientation)の弁別が、副尺調整課題を行なう上で、手がかりになり得ることを示唆している。実際、副尺視力を傾きの弁別によって説明しようという試みがなされ、部分的に成功している(Andrews et al., 1973; Westheimer & McKee, 1977a; Watt & Andrews, 1982; Watt et al., 1983)。また、Wilsonらのモデル(Wilson & Regan, 1984; Wilson, 1987)を、6-4 節において紹介した。(4), (5)は、副尺視力の媒介機構への入力、符号化されたものではなく、時空間的な輝度分布といった比較的未処理のものであることを、示唆している。

7-3. 位置情報の時空間的統合

本節では、仮現運動場面における副尺視力の研究などで明らかにされた補間が、フィルタリングによって、どのように説明されるか考えてみよう。

仮現運動は、実際運動に対し時空間的なサンプリングを施したものと見なせる。周波数領域においてサンプリングは、元の実運動が持っていなかった周波数成分を、副産物として生み出す。フィルタリングとは、そのような入力に対し、適切な周波数帯域を持つ関数によって、畳み込み積分を行なうことであった。その結果、サンプリングが原因で生じた周波数成分が取り除かれたならば、サンプリング前の元の状態が復元されたことになる。このように、視覚系の低帯域通過フィルタ的な性質によって、余分に付加された周波数成分が排除されるならば、視覚系にとって実際運動と仮現運動は等価であり、仮現運動の離散的な位置情報は、視覚系によって効果的に補間されたとみなすことができる (Fahle & Poggio, 1981)。

ところで、ある時空間的分布の位置情報をもつ対象がある時刻にどこに見えるかという観点から、周波数領域ではなく、時間・空間領域において補間を考えてみよう。周波数領域における分析は、位置に関しては何も教えてくれない。仮現運動の場合、実際には呈示されていない位置においても運動している対象が見えるというのが、補間の現象的な現れである(もちろん、補間と呼ばれる広範な現象の中には、見えない補間も存在する)。視覚系においてある時刻の活動の空間的分布は、{サンプルの配列 $\times$ 時間フィルタ(temporal impulse function)}であり、Morgan & Watt(1983)は、これに空間フィルタを適用し、その2次導関数のゼロ交差からエッジの位置を評定した。この時、時間・空間フィルタからの出力は、位置情報の時空間的平均である。即ち、サンプリングがもたらす余分な周波数成分が視覚系によって検出されるか否かという問題、あるいは、補間が正確であるか否かという問題とは別に、運動対象の知覚される位置とは、位置情報の時空間的分布に基づいて平均化された位置である。サンプリングがもたらす余分な周波数成分が、運動の見えに影響を与えるか否かにかかわらず、位置情報の時空間分布が異なれば、その違いは、時空間的統合過程を通して、知覚される位置に反映されるのである。したがって、運動知覚に関するモデル (Adelson & Bergen, 1985; Watson & Ahumada, 1985; van Santen & Sperling, 1985) がそうであるように、視的対象の位置検出を考える際には、空間フィルタと時間フィルタの両方を想定する必要がある。

7-4. 視覚チャネルの時空間特性

本節では、副尺調整課題を利用した研究以外の最近の心理物理学的研究のいくつかを概観する。なぜなら、運動場面をも含めて、原始スケッチの構成を考える際に、視覚チャネルの時空間特性、特に運動に対する感度など、よりいっそうの理解が要請されるからである。これまで、選択的順応、マスキング、加重特性などの研究から、2-3 節でまとめたように、視覚系が、空間周波数や方向に選択的で、おおよそ独立に作用するチャネルから構成されることが示唆されているが(Campbell & Robson, 1968; Blakemore & Campbell, 1969; Graham, et al., 1978; Levinson & Sekuler, 1975; Wilson & Bergen, 1979)、その詳細については、なお不明の点が多い。空間的感度と時間的感度の関係、心理物理学的仮説としての運動チャネル、あるいは、速度チャネルの可能性など、検討してみよう。

閾下加重の臨界持続時間:

運動対象に対する加重特性(正確には時空間加重 -spatiotemporal summation-)は、コントラストの低い対象を知覚するために必要であろうが、運動対象の位置の検出の正確さに対して、決定的な影響を与えるだろう。この二律背反の状況を、視覚系はいかに解決しているのだろうか。Burr(1981)は、運動対象の検出閾を測定し、その閾下加重の臨界持続時間 T_c を評定した。運動光点を刺激とした場合、速度 0(静止)から 8 deg/sec まで、感度は変わらず、その後、速度が高くなるにつれ低下した。 T_c は 16 deg/sec まで 100 ms で、完全加重が成立したが、32 deg/sec では部分加重しか起こらなかった。16 deg/sec の時、光点は呈示時間 100 ms の間に視角 1.6 deg 進み、Barlow(1958)の空間加重の範囲 0.5 deg と大きく隔たっており、運動知覚に特殊化した神経機構の存在が示唆された。次に、正弦格子を使って空間周波数の T_c に対する影響が調べられた。静止格子の場合、 T_c は、空間周波数が高い(16 c/deg)時 200 ms、低い(3.0 or 0.5 c/deg)時 50 ms であった。空間周波数が高いほど、 T_c が長くなることは、Tolhurst(1975), Breitmeyer & Ganz(1977), Marx & May(1983) も報告している。運動格子の場合、空間周波数が高い時、速度が大きくなるにつれて T_c は短くなり、空間周波数が低い時、逆に長くなった。即ち、 T_c は、空間周波数と時間周波数の両方に依存している。また、高空間周波数は、静止条件で、低空間周波数は、高速度条件で、加重特性が優れていることは、空間的な構造(形)と運動の分析に別々の視覚チャネルを想定する Kulikowski & Tolhurst(1973), Tolhurst(1973)らの立場に対して、運動チャネルは運動に対する感度を高めるばかりでなく、運動対象の空間的構造の分析にとっても理想的な機構であることを示唆している。

閾下加重の臨界面積(サイクル数):

正弦格子のような周期的な刺激を用いて、コントラスト閾を測定した場合、呈示サイクル数の増加につれて閾の低下が起こるが(Howell & Hess, 1978)、この場合の臨界面積 A_c の評価は、受容野に関する情報を与えてくれる。Robson & Graham(1981) は、さまざまな空間周波数の静止正弦格子を用い、中心視においてコントラスト閾は、呈示 cycle数の増加につれて約 8 cycleまで低下し、それ以降64 cycleまでは僅かな低下しか起こらない、また、周辺視においては、64 cycleまで連続的な閾の低下がみられることを見いだした。彼らは、初期の感度上昇(完全加重)を受容野内で生じる生理学的加重(受容野内加重)、その後の上昇(部分加重)を確率加重(probability summation across space)により説明し、前者は、受容野の大きさを表わしているとし、高空間周波数チャンネルの受容野の大きさは 1.5~2.5 cycleであろうと示唆した。

しかし、低空間周波数に感度のピークを持ち、transient な反応特性を持つチャンネルに関しては、そのように大きな加重領域は、edge及びその位置に関する情報、空間的解像度の損失を招くだろう。Anderson & Burr(1987) は、運動正弦格子にガウスを乗じたもの(Gabor packet)を刺激とし、その大きさを変化させて運動場面におけるコントラスト閾の変化を測定した。結果は、空間周波数0.01~30.0 c/degの範囲で、刺激が大きくなるにつれ感度は上昇した。Robson & Graham(1981) と同様に、受容野内での空間的加重と検出器間の確率加重という仮定に基づき受容野サイズを評価した結果、空間周波数の増加にともない 2~420 minまで漸進的に増加した。サイクル数で表わすと、1.0 c/deg以上では 1.0 サイクルで一定、1 c/deg以下で減少し、0.01 c/degの時 0.07サイクルであった。これは、低空間周波数成分が、複数の独立した受容野によって検出されていることを示唆している。コントラスト感度(contrast sensitivity function):

十分な照明下で眼が静止している時の空間周波数に対するCSFは、空間周波数約3 c/degでピークとなる帯域通過フィルタの特性を示す(Campbell & Robson, 1968; Blakemore & Campbell, 1969; Tolhurst, 1973; Braddick, et al., 1978)。周期的に点滅する(on/off)正弦格子や、位相が 180 deg 変化する(alternating)正弦格子を使って、CSF を評定した研究(Kulikowski, 1971; Kulikowski & Tolhurst, 1973) から、空間的構造と運動の分析に別々の視覚チャンネルを想定し、それぞれX細胞とY細胞(Enroth-Cugell & Robson, 1966)に対応するという考えが生じた。しかし、4-2, 4-3 節で述べたように、この仮説の根拠は、目下のところ乏しい。Robson(1966)は、正弦格子の位相が周期的に正弦波に従って

逆転する刺激(counterphase gratings)を用いてCSFを測定し、空間周波数の関数としてのCSFは、時間周波数が低い時(1 Hz)には帯域通過型(band-pass)、高い時(6, 16, 22 Hz)には低帯域通過型(low-pass)の性質を示し、時間周波数の関数としてのCSFは、空間周波数が低い時(0.5 c/deg)には帯域通過型、高い時(4, 16, 22 c/deg)には低帯域通過型の性質を示すことを見いだした。そして、低空間周波数の場合、10 Hz まで、時間周波数とともに感度が上昇した。

Burr & Ross(1982)は、CSFに対する速度の影響を0~800 deg/secの範囲にわたり調べた。空間周波数の関数としてのCSFは、全ての速度で帯域通過型で、そのピークは 3 log unit の範囲に散らばり、速度が大きいほど、低空間周波数方向へ移動した(800 deg/secの時のピークは 0.01 c/deg、0 deg/sec の時のピークは 3.0 c/deg)。時間周波数の関数としてのCSFも、帯域通過型であるが、そのピーク周波数は、最も低い速度(1 deg/sec)とそれ以外の2種に限られた。即ち、運動知覚の上限を決定しているのは速度自体ではなく、時間周波数である。そして、時間フィルタは2種類しかなく、それに結び付いた空間フィルタは、数種類に及んでいる。Watson & Robson(1981)もまた、弁別課題を用いた研究から、たった2つの時間周波数チャンネルの存在を示唆した。空間周波数によって、最も感度の良い速度範囲が異なることは、パターンと運動を別々に解析するという考えに一致しない。また、特定の速度に対して感度のピークを持つ速度チャンネルの存在が示唆される。

帯域幅:

Blakemore & Campbell(1969)以来、数多くの研究が、選択的順応あるいはマスキングの手法によって、視覚チャンネルの向きや空間・時間周波数に対する帯域幅の評価を試みているが、用いた刺激や測定方法によって微妙に変化している。また、確率加重やチャンネル間の相互作用の可能性から、チャンネルの独立性の限界も示唆されている。これらの手法が、単一のチャンネルの感度を分離できたとは考えられないが、視覚チャンネルの時空間特性に関して、多くの価値ある情報を提供している。

Anderson & Burr(1985)は、マスキングの手法を使って、視覚チャンネルの空間周波数・時間周波数・運動方向に対する選択性を調べた。マスク刺激は、たとえば、空間周波数に対する選択性を調べる際には、他の2つの変数、時間周波数や運動方向の効果がなく、あっても相殺するように、適切に選択された。空間周波数に対する選択性を調べた結果、テストとマスクの空間周波数が同じ時、最もマスク効果が大きく、違いが増すにつれて徐々に小さくなった。また、テストが低・中空間周波数の時より高空間周波数の時の方が、

マスク効果は小さかった。そして、0.06 c/degという低い空間周波数領域まで、空間周波数に選択的なチャンネルが存在していることが示唆された。帯域幅は、0.06 c/degの時の 3 octave から12 c/degの時の 1 octaveまで、空間周波数が高くなるにつれ狭まった。運動方向に対する選択性を調べた結果では、マスクとテストの運動方向が一致している時、最もマスク効果が大きく、違いが増すにつれ小さくなるが、差が 180 degで第二のピークが現れた。帯域幅は、高空間周波数の時の方が狭かった。反対方向の運動によるマスク効果は、チャンネルの独立性に対し疑問を投げかけるものであり、互いに反対方向の運動に最も高い感度を有するチャンネル間の、抑制的な相互作用の可能性を示唆している (Stromeyer, et al., 1984)。時間周波数に対する選択性については、テストの時間周波数が 1 Hz以上の時は、常にピークは、約 10 Hzで帯域通過型の特性を示した。帯域幅は、空間周波数や運動方向に対する場合と逆に、空間周波数が増すとわずかに広がった。1 Hz以下の時間周波数では、ピークはなく、低帯域通過型の特性を示した。しかし、この時間周波数に対する2つの型の関数の高周波数側の限界は、ほぼ等しかった(約 10 Hz)。また、空間周波数が高いと低帯域通過型、低いと帯域通過型の方がマスク効果が大きかった。時間周波数チャンネルの種類について、時間周波数の弁別閾の測定から、Mandler(1984)も、少なくとも2つの異なる時間周波数に感度のピークを持つチャンネルが存在すると結論した。

運動閾と速度弁別閾:

従来、運動検出閾は、速度閾(velocity threshold)と運動閾(displacement threshold)に分けて測定されてきたが、一見、両者の間に明瞭な関係は認められない。そもそも、いわゆる運動検出機構によらなくとも、運動は、位置の変位から間接的に推論されうるものである。また、背景や参照枠(reference frame)の存在が大きな要因となる。一般に、運動閾に関しては、視覚系の空間的解像度の限界に近い値が(Johnson & Leibowitz, 1976)、さらに参照枠がある場合には高度視力に属する値が、報告されている(Westheimer, 1978; Legge & Campbell, 1981)。

Mather(1987)は、空間的輝度勾配(contrast/edge blur)と時間的輝度勾配(空間的輝度勾配/移動距離)の運動方向の弁別閾に対する効果を調べた。空間的輝度勾配が大きいほど弁別閾(移動量)は低くなった。即ち、コントラストが高いほど、エッジのボケの幅が狭いほど、閾は低くなり、両者の効果は相補的であった。また、閾において、空間的輝度勾配が大きいほど、時間的輝度勾配も大きくなければならなかった。周期性のある刺激、例えば正弦格子や矩形格子を使った研究では、速度が時間周波数と空間周波数から間接的に導

かれるのか、それとも直接検出されるのかが、調べられている。そして、運動残効の大きさは、速度ではなく時間周波数に依存すること(Pantle, 1974)、順応による知覚速度の変化の大きさは、時間周波数ではなく速度に依存すること(Thompson, 1981)などが報告されており、明確な答えは出ていない。

McKee(1981), McKee et al.(1986) は、速度弁別閾を測定することによって、速度検出機構の存在の有無、及び速度のコード化の問題を調べた。試行毎に時間周波数(したがって空間周波数も)やコントラストがランダムに変化する刺激を使って、速度弁別閾を測定した。結果は、コントラストのランダム変動は、速度弁別の感度に影響を与えなかった。これは、閾上(閾の2~3倍)のコントラストの変化は、方向や空間周波数の弁別に影響を与えないというRegan et al.(1982), Regan & Beverley(1985)の知見と一致する。速度弁別の最適空間周波数帯域は、速度が高くなるにつれ、より低空間周波数方向に移動した。空間周波数2 c/deg以上では閾は上昇し、運動チャンネルが空間的に粗いことを示唆した。時間周波数の最適帯域はほとんどの速度でほぼ重なり、ピークは5 Hzとなり、速度3 deg/secの時のみより低くなった。速度弁別のWeber比は、空間周波数3~70 deg/secの範囲で0.05であり、別に測定した時間周波数弁別のWeber比が、0.15程度である。したがって、速度が直接コード化されるのか、時間周波数から間接的に導かれるのかという問題に関して言えば、少なくとも短い呈示時間の時、時間周波数は、運動システムを通じて間接的に導かれていることが示唆される。また、人間の視覚システムは、速度の変化と時間・空間周波数の変化を混同しないことが示されたが、これは、同じ速度でかつ異なる時間・空間周波数の組合せに感度を持つ複数の下位要素から、速度チャンネルが構成されていることを示唆する。

8章. 時空間的情報処理モデル

6章において、空間的情報処理モデルとして、網膜像の特徴を検出するモデルを幾つか紹介した。しかし、それらは、どれも時間フィルタを含まない、いわゆる空間知覚のモデルであった。本章では、運動対象の位置付け、前章で述べた位置情報の時空間的統合という問題を処理できるという基準で、幾つかの運動知覚モデルを紹介する。運動の知覚において、7-3節から、速度は、空間周波数と時間周波数から間接的に導かれるのではなく、原始スケッチのどこかの段階で直接、速度として表現されている可能性が示唆されたが、本論文では、それ以上の議論は行なわない。運動場面における空間的情報処理が、本論文の主題であり、また、有線皮質までの、いわゆる視覚の初期過程では、速度の処理が行なわれていない可能性も大きい。速度に対し選択的に感度を有する細胞は、脳のV2やMT野で発見されているが、有線皮質の細胞にとって重要なのは、速度ではなく時間周波数である。速度に対する選択性が、有線皮質以降に特徴的な処理の結果なのか、並列的に働く別の視覚経路の処理の結果なのかといった問題は、本論文の範囲を超えた問題である。

8-1. 時空間情報処理モデルの要件

運動場面において網膜像の特徴を検出し原始スケッチに表現するという作業は、有線皮質までの視覚経路で明らかになっている諸機能で実現可能であろう。これまで概観した心理物理学的・生理学的研究から、モデルが満たすべき要件を以下のように挙げることができる。

- (1) 入力は、時間・空間的な輝度分布である。
- (2) 網膜上に局在している。即ち、視野内の位置に選択的である。
- (3) 空間周波数に選択的である。
- (4) 向き(orientation)に選択的である。
- (5) フィルタ的構造を持つ。即ち、時空間的補間の機能がある。
- (6) 少なくとも低空間周波数において位相情報を利用できる。
- (7) 時間的周波数に対する選択性として、2通り 'sustained=low-pass(低帯域通過型)' と 'transient=band-pass(帯域通過型)' がある。
- (8) 高度視力(副尺視力や参照枠に対する運動閾)を説明できる。

- (9) 静止場面と運動場面における CSF や加重特性の違いを説明できる。
- (10) 運動検出過程と整合する。

8-2. Marr & Ullman(1981)のモデル

Marr & Ullman(1981) が提案したモデルは、もともとランダムドット・シネマトグラム(仮現運動知覚の短距離過程 short range process, Braddick, 1974, 1980)による運動知覚、もしくは、運動方向の選択性を説明するために、提案された。従って、運動対象の位置付けという問題は説明しない。しかし、6-2 節で紹介した Marr & Hildreth(1980)のモデルと共に、網膜像の輝度分布から実世界の3次元空間を推定することを目的とした視覚情報処理モデルの一部を構成している。

彼らのモデルは、空間ユニットと時間ユニットの2つの要素から構成されるチャンネルである。6-2節で詳述したように、空間ユニットは、 $\nabla^2 G$ フィルタである。空間ユニットはゼロ交差の検出を行い、隣接する要素からの出力と AND結合することによって、輝度の不連続が存在する位置、その極性(明暗か暗明か)、空間的大きさと方向を信号化する。時間ユニットは、受容野を横切るエッジに対する $\nabla^2 G$ フィルタの反応の時間微分を計算し、空間ユニットの出力と AND結合することによって、輝度の不連続の方向に対し 180 degの範囲の方向の運動を信号化する(aperture problem)。時間ユニットは、 $\nabla^2 G$ フィルタの反応の時間的变化が運動方向の逆転により符号が変わることを利用している。Bischof & Groner(1985)は、ランダムドット・シネマトグラムの見えの変化を、このモデルが予測できることを示した。ちなみに、Marr らは、網膜・外側膝状体のX細胞が、 $\nabla^2 G$ フィルタとしてY細胞が時間微分を計算するように働いていると主張した(Marr & Ullman, 1981; Marr, 1982)。

Harris(1986)は、Marr & Ullman のモデルが速度をコード化しない点に注目し、その修正及び拡張を試みている。彼のモデルは、基本ユニット・pユニット・fユニットの3要素から構成されている。基本ユニットは、Marr & Ullmanが採用した $\nabla^2 G$ フィルタの時空間的拡張版である(Marr & Ullman では時空間的に固定されていた)。pユニットとfユニットは、基本ユニットの出力に対し独立に空間微分と時間微分を計算し、各々、空間的構造と時間的構造のコード化の基礎を与える。pユニットとfユニットの出力比は、速度によってのみ規定され、時空間的構造の違いによる影響を受けない速度信号を与える(その大きさが速さを、符号が運動方向を表す)。このように、ある位置における速度を、その

点における時間微分を空間微分で割ることによって得る方法を、勾配法と呼ぶ。空間的構造は、異なるチャンネルのpユニットにまたがる反応分布により信号化される。各チャンネルは、Wilson & Bergen(1979)に準拠する4種が仮定された。この速度コード化のアイディアは、しかし、運動格子に対する順応によって生じる、知覚速度に対する効果を必ずしも説明できないことがSmith(1985)によって示されている。

8-3. Adelson & Bergenのモデル(1985, spatiotemporal energy model)

Adelson & Bergen(1985)は、{ sampled motion=continuous motion+sampling artifacts }という Fahle & Poggio(1981)の定式化に基づいて、仮現運動と連続運動が現象的に区別されようとなかろうと、両者が多くの時空間エネルギーを共有しているのは明かであり、運動検出器はその共有エネルギーに反応していると主張した。彼らは、運動を X-Y-T の3次元空間(X, Yは空間軸、Tは時間軸)において記述すると、運動検出は、その表現の時空間的方向を検出するという問題であると、定式化した。そのためには、空間領域(X-Y 平面)において、方向に選択的な単純細胞の受容野のような、時空間において方向選択的な受容野、言い換えるならば、X-T (or Y-T)平面上でガボール関数型の感度プロファイルを持つ受容野を想定する必要がある。

この時空間的方向選択性を実現するため、彼らは、ガウス関数の2次導関数と3次導関数である2つの空間フィルタと、初め興奮が、後に抑制が起こり(multistage low-pass filter)、その位相にずれがある2つの時間フィルタを仮定した。これらの組合せによって、4つの時空間フィルタが得られる。さらに、これら4つのフィルタ出力を適切に加減算することによって、4つの時空間的に方向選択的なフィルタを得ることができる。そのうちの2つは右向き、残りの2つは左向きの運動に感度を持ち、各々のフィルタ対は、近似的に位相が90 degずれている。このフィルタ対の出力の2乗和が、運動方向に選択的で、かつ、時間的な位相に対して非選択的な測度を与え、それ故、ある一定の時空間帯域内のエネルギーを抽出できる。

このように、彼らは、より単純なフィルタを組み合わせることによって、時空間的方向選択性の実現可能であることを示した。反対方向の運動に対し独立に検出器が存在することは、Levinson & Sekuler(1975), Watson, et al.(1980)によって支持されている。また、反対方向の運動に感度を有する検出器の反応の差を取ることによって、運動検出の反対性(motion opponency, Stromeyer, et al., 1984)も、実現できる。さらに、空間周波数に

対し同じ帯域を持ち、右方向の運動・静止・左方向の運動の各々に感度を持つ3つのチャネルを仮定すれば、それらの反応比によって、速度の検出が可能である。

このモデルは、van Santen & Sperling(1985)のモデルと密接な関係にある。彼らのモデルは、昆虫の運動検出器のモデルであり、同時に、生理学的な運動検出モデルの基本型である Hassenstein & Reichardt(1956), Reichardt(1961)のモデルに、空間フィルタを導入し、人間の運動知覚のモデルへ改良したものである。van Santen & Sperlingのモデルと、Adelson & Bergenのモデルは、同じものを異なる仕方で計算しているにすぎない。van Santen & Sperlingのモデルについてここでは触れないが、Adelson & Bergenのモデルもまた、古典的な運動検出モデルと同じように、時空間的な相関を計算しているのである。実際、彼らは、運動の計算に、位置自体が検出される必要はないと主張している。本節で紹介したのは、このモデルが6-5節で紹介した Morrone & Burr(1988)の phase-dependent energy modelへ影響を与えており、6章で紹介した幾つかの空間的情報処理モデルとの整合性のためである。

2-5. Watson & Ahumada(1985)のモデル

Watson & Ahumada(1985)のモデルは、2次元の速度を推定できる本格的な運動知覚モデルである。彼らのモデルは、スカラ・センサ部とベクトル・センサ部からなる2段階モデルであり、運動の分析は、複数の空間周波数帯域で並列的に行なわれる。本論文の主題から、彼らが、画像を構成する特徴を、向きを持った正弦格子のパッチ(2次元ガボール関数のようなもの)であると仮定した点は興味深い。

モデルの第1段階は、2次元の位置、2次元の空間周波数、方向に選択的で線形なセンサの配列、スカラ・センサ部である。各センサは、時間フィルタと2つの空間フィルタであるHフィルタ(horizontal filter)とVフィルタ(vertical filter)の3つ組であり、各々別個に扱うことができる。時間フィルタの感度特性は、Robson(1966)に従って決められた。Hフィルタは、2次元ガボール関数型、Vフィルタは、ガウス関数型である。Hフィルタの帯域幅は、1 octaveであり、1/4, 1/2, 1, 2, 4, 8, 16, 32 c/degの各々に感度のピークを持つ8種が、向きに対する帯域幅は38 deg 隔たりは36 degとし、10種が仮定された。次に、運動方向への選択性を得るため、時間フィルタと空間フィルタはヒルベルト変換を受ける。この際、因果律を保つため時間的遅れが導入される。この時点で、信号経路は、ヒルベルト変換を受ける経路と受けない経路に分かれ、結果として、両経路間で

90 degの位相差が生じる。即ち、入力は、90 deg位相がずれた空間フィルタ対と時間フィルタ対により変換され、2つの経路の出力の和は、ある適切な方向への運動に対しては、正弦波的な変化を示し、反対方向への運動に対しては、ゼロになる。この正弦波的な出力変動の時間周波数は、空間周波数とその空間周波数成分の方向での速度の積である。スカラ・センサは、画像の速度ベクトルの1成分のみ信号化するのである。このようなスカラ・センサは、位相が90 deg相互にずれたガボール関数型の受容野をもつ2つの細胞を仮定し、さらに、それらの出力を単純加算する第3の細胞を仮定することによって生物学的に実現できる。そのような細胞の出力の時間周波数は、その細胞が選択性を有する方向における画像の速度と空間周波数の積であり、速度を信号化している。

各スカラ・センサは、速度ベクトルの1成分のみ信号化しているにすぎないため、網膜上の各位置に、空間周波数選択性が等しく、方向選択性が異なる10種のスカラ・センサ群が仮定された。モデルの第2段階であるベクトル・センサは、これら複数成分の反応から、2次元での速度を計算(aperture problem の解決)する。

このWatson & Ahumada(1985)のモデルの際だった特徴は、スカラ・センサの反応の時間周波数を、速度検出に利用していることである。また、Adelson & Bergen(1985)やMarr & Ullman(1981)のモデル同様に、6章で紹介した幾つかの空間的情報処理モデルと、よく整合している。画像を構成する特徴を、向きを持った正弦格子のパッチであると仮定し、そのような局所領域を処理の単位としている点は、6-5節で紹介したDe Valois & De Valois(1986, 1988)の位相検出機構を想起させる。

9. 初期視覚の残された諸問題

8章において、我々は、現在の運動知覚モデルの3つの型を、概観した。1つは、現在の視覚研究の主流を成す Marr の計算的アプローチから生まれたモデルである。速度情報は、ある位置における時間微分を空間微分で割る勾配法によって計算された。2つめは、古典的な Reichardtモデルの流れをくむもので、相関もしくは運動エネルギーを計算する。3つめは、計算的アプローチから生まれたもう1つのモデルであり、時空間フィルタの出力の時間変化を利用し、速度を計算する。これらのモデルは、運動知覚、特に、速度の符号化に力点を置いており、運動場面における空間的情報処理を、必ずしも説明しようとはしない。しかし、それにも関わらず、相互に位相が 90 deg ずれたガボール関数型の空間フィルタ対や transient/sustainedの2種の時間フィルタなど、空間情報処理に必要な要件を満たしている。

運動場面における空間的情報処理:

7章で明らかにされたように、運動場面における空間的情報処理には、空間フィルタだけではなく時間フィルタが不可欠である。そして、人間の視覚系には、時間フィルタとして、高時間周波数と低時間周波数に感度を持つ2種類が存在している。時間フィルタの存在は、視覚情報の時間的統合を意味しており、画像が静止している限り、この時間的統合は視覚の明晰さの妨げにはならないが、画像が運動する場合には、解像度が損なわれる。ここで注意すべき点は、解像度が損なわれるとは、高空間周波数成分が失われることであり、低空間周波数に関して言えば、運動によってほとんど影響は受けないことである。眼の光学系による画像の劣化も、高空間周波数のコントラスト低下のためであるし、中心窩からの離心率によって失われるのも高空間周波数成分だけである。即ち、空間的情報処理に関して、低空間周波数は、安定した信頼性の高い情報源であり、運動場面において、このような低空間周波数に対する空間的情報処理が効果的に行なわれているはずである。

そして、さらに興味深いことに、7-1 節で述べたように、運動場面において副尺視力、相対的な位置の検出も、損なわれないのである。特に、仮現運動をする副尺刺激の場合の時間的ずれ(T_0 , temporal offset)の検出において、時間的統合は、みごとに機能している。そもそも、仮現運動対象が、滑らかに運動して見えること(補間)や、連続運動している対象が、‘ぶれて’見えないことは、運動場面においても適切な空間的情報処理が行な

われていることを、より明確に云えば、時間フィルタが効果的に働いていることを、証明している。

運動検出と位置検出:

心理物理学的研究は、4つ以上の空間フィルタ(Wilson & Bergen, 1979; Burr & Ross, 1982) 2つの時間フィルタ(Watson & Robson, 1981; Burr & Ross, 1982; Burr, et al., 1986) の存在を示唆している。8章で概観したモデルにおいて、空間フィルタと時間フィルタは独立に適用されたが、空間フィルタと時間フィルタの組合せは、人間の視覚系において任意ではない。静止場面や中心視において、高空間周波数を利用するのは理にかなっているが、運動場面や周辺視において、空間的情報処理の主役は、低空間周波数である。即ち、静止場面では、高空間周波数フィルタと低帯域通過型の時間フィルタが、運動場面では、低空間周波数フィルタと高時間周波数に感度を持つ帯域通過型の時間フィルタが、働いていると考えるのが妥当であろう。実際、高空間周波数は静止条件で、低空間周波数は高速度条件で、加重特性が優れていること(Tolhurst, 1975; Breitmeyer & Ganz, 1977; Burr, 1981; Marx & May, 1983)、マスキング関数が、空間周波数と時間周波数の両方に依存すること(Burr et al., 1986)が報告されている。

ある空間周波数チャンネルには、ある特定の時間フィルタが結合しているという考えは、速度チャンネルの概念を導くものである。空間周波数と時間周波数が決まれば、そのチャンネルが感度を持つ速度を計算できる(速度 = 時間周波数 / 空間周波数)。しかし、有線皮質の細胞にとって重要なのは、速度ではなく、時間周波数である。そして、ある速度を実現する空間周波数と時間周波数の組合せは、無限に存在する。もし、複数の空間周波数成分から構成されるパタンが、一定の速度で移動したら、空間周波数毎に時間周波数は異なっているだろう。従って、速度チャンネルが存在するならば、有線皮質以降の段階で、構成されると考えられる。Adelson & Bergen(1985)は、速度の計算に位置自体が検出される必要はないと主張した。本論文 7-3節においては、仮現運動が連続運動と知覚的に区別されようとなかろうと、運動対象は、位置情報の時空間分布に基づいて、平均化された位置に見えると、主張した。即ち、速度の符号化と位置の検出とは、異なる別個のモジュールによってなされると、考えられる。

視覚チャンネルの結合:

視覚の初期過程が、複数の視覚チャンネルによって構成されていることは、多くの心理物理学的研究によって支持されている。しかし、そのような複数のチャンネルの出力を、いか

に統合するののかという問題が、残されている。Marrのモデル(6-2 節)では、各チャンネルの出力のゼロ交差セグメントの対応が調べられた。MIRAGEでは、全てのチャンネルの出力が正反応と負反応に分離された後、加算された。Morrone & Burrのモデルでは、全チャンネルにわたって位相関係が調べられた。結論を下すことはできないが、MIRAGEにおいて、低空間周波数チャンネルを利用して群化を行い、階層的に位置を計算するという考えは、魅力的である。ただし、Morrone & Burrのモデルにも、このような機構を組み込むことは可能であると考えられる。

Morrone & Burr のモデルでは、対を成す空間フィルタ(quadrature pair)間の出力の2乗和である局所エネルギー関数において、極大値が、特徴の位置を、その位置における偏角が、特徴の型を指示する。そして、空間フィルタ対は、4つ用意された。しかし、特徴の存在やその種類を判定するために、4対のフィルタが必要なわけではない。たとえば、大きさが近い2つのフィルタ対を使っても、同じことが可能である。むしろ、画像の重要な特徴が、全て、最小から最大までのあらゆる空間周波数フィルタの出力に反映されるとは限らない。ぼんやりした陰影のように、大きなフィルタの出力にしか現われない特徴もある。従って、最初に最大のフィルタと次に大きなフィルタを使って、特徴を検出し特定し、位置を計算する。次に、2番目と3番目に大きなフィルタを使って、特徴を検出・特定し、あらたに見いだされた特徴についてのみ位置を計算する。このように考えると、階層的な位置計算が可能であり、さしあたっての仕事に必要な程度の解像度を持った、内的表現を得ることができるだろう。

肌理(きめ、texture):

6-3 節において、画像の特徴の検出・位置付けという問題と、肌理の問題が、密接に関係していることを示唆した。肌理は、常に、表面の不連続として解釈される危険性を持っている。こう述べているとき、肌理は表面の模様であるという暗黙の仮定がある。しかし、肌理は、小さな空間尺度における表面の不連続を、大きなフィルタで見ているときにも用いる。即ち、肌理とは、微細構造なのである。視覚系にとって、ある肌理が、表面の模様なのか小さな表面の不連続の集合なのかは、3次元的处理を含めた全ての処理の結果、わかることであろう。

MIRAGEでは、肌理は一般にその表面より小さいという拘束条件を利用し、複数の大きさのフィルタを用意することと、平均化(平滑化)によって、問題の解決をはかっている。大きなフィルタを使って群化を行い、その群については位置計算を行なうが、群の成員につ

いては統計的処理しかしないのである。統計的処理は、平均輝度や密度などで、肌理を記述するに十分なものである。ただし、肌理の勾配 (texture gradient, Gibson, 1950, 1966, 1979) など、統計的処理の結果の積極的な利用という可能性が、残されている。

位置検出と位相検出:

強度変化の位置検出か位相差検出かという問題は、すでに 5-3 節で概観したように、明確ではない。視覚系の初期過程を、局在する空間周波数フィルタによる局所的な周波数分析であるという観点からすれば、位相検出機構 (De Valois & De Valois, 1986, 1988) の考えが最も良く調和していると考えられるし、X 細胞 - 単純細胞という視覚経路は、位相に感度を持つと見なすことができる。さらに、Morrone & Burr のモデルは、位相関係から、エッジや線分といった画像の特徴を特定できることを示した。しかし、心理物理学的研究は、低空間周波数領域においてのみ、位相に感度を持つ機構の存在を、示唆しているにすぎない (Westheimer, 1978; Holt & Ross, 1980; Ross & Johnstone, 1980; De Valois & De Valois, 1986)。

De Valois, Albrecht & Thorell (1982) は、マカク猿の有線皮質において、位相に感度を有する単純細胞よりも、複雑細胞の方が、より高い空間周波数に感度のピークを示す傾向があり、8 c/deg 以上の高い周波数に選択的な細胞の大部分が、複雑細胞であったと報告した。複雑細胞は、その受容野内における空間加重に線形性が認められず、絶対位相に対する選択性がないと考えられており、これは、低空間周波数においてのみ位相選択的であるという心理物理学的研究の結果を説明するかもしれない。この問題に関しては、II 部において、心理物理学的研究を示した後、さらに、議論を進めることにする。

視覚の初期過程の計算理論:

Marr の提唱した計算的アプローチにおいては、計算理論は、同じ機能を実現できる複数のアルゴリズムが存在する時、どれが最も正しいかの判断を可能にすると述べた。しかし、6 章と 8 章において、複数のモデルが紹介されなければならなかった。これは、現在提出されているどのアルゴリズム (モデル) も、程度の差こそあれ、不完全であるからである。その理由は、計算理論自体が不完全であり、複数の計算理論が存在し得る状況にあるからである。たとえば、位置検出か位相検出かという問題にとって重要なのは、我々は明らかにある程度位相に感受性を持っているのだから、視覚系のどの要素が位相選択的であるのか、どんな場面で位相が重要な働きをするのか、ということである。また、肌理の勾配は、実際場面において、有効に利用されているのだろうか。これらの問題は、なお不明瞭な答

しか与えられていない。それらの答えを得るためにも、心理物理学的研究が、必要なのである。計算理論とアルゴリズム、そして、神経系による実行の3つの水準の研究は、最初に完全な計算理論が定式化されるわけではなく、相互に規定し合い、検証し合って、ともに発展するものである。

最後に、副尺視力および視的対象の空間的位置付けに関して、今後とも、より明確に、より数量化される必要があると思われる事柄を列挙しよう。II部において報告される心理物理学的研究は、これらの問題に関係しており、部分的にせよ、何らかの解答が与えられるだろう。

- (1) 高空間周波数における位相選択性の欠如。
- (2) 異なる空間周波数間、及び異なる空間周波数チャンネル間の相互作用の範囲。
- (3) 位置情報の時空間的統合の臨界時間と臨界面積に対する、空間周波数と時間周波数の効果。
- (4) 副尺視力に対する速度と時間周波数の効果。
- (5) 単純細胞と複雑細胞の機能的差異、及び 複雑細胞が空間的位置付けに果たし得る役割。
- (6) 空間的位置付けに関する色情報の役割。

II 部．視覚の初期過程に関する心理物理学的研究

I 部において、本論文の理論的背景、これまでの研究成果、これまでに提出されている心理物理学的・計算的モデルを概観し、いくつかの議論を行った。II 部では、I 部において明らかにされた問題に関する心理物理学的な実験を報告する。

10章では、位置情報の時空間的統合に関する実験を、11章では、位置検出機構の時間・空間周波数特性に関する実験を、12章では、位相差検出に関する実験を報告する。これらの実験の多くは、5章と7章で概観した研究の多くと同じように、副尺視力の測定及び副尺調整課題を利用している。そして、その多くが、運動場面における空間的情報処理を扱っている。最後に、13章において、これらの実験的研究の総括として、本研究が提案するモデルの概略が示される。

10章. 位置情報の時空間的統合に関する実験

視覚系は、その初期過程に、複数の方向と空間周波数に選択的なフィルタの集合を含んでいる。また、閾下加重やコントラスト感度についての多くの研究が示唆するように、時間フィルタもまた含んでいる。このことは、運動対象の知覚される位置に関して言えば、ある時刻の運動対象の物理的位置は、決してそのまま知覚されるわけではなく、空間的にも時間的にも重み付けられた、ある種の平均の位置が、視覚系によって運動対象に割り当てられることを意味している。

多くの心理物理学的研究によって、時間フィルタとして低帯域通過型(low-pass, 'sustained')と高時間周波数に対する帯域通過型(band-pass, 'transient')の2つが、分離されている。このような時間フィルタによって、刻々変化する網膜像を変換することの必然の帰結として、ランダムな光量子ノイズを取り除く効果が挙げられる。言い換えると、ある程度以上の高い時間周波数で起こる強度変化は、ノイズとして取り除かれるのである。ここで、注意すべきことは、ノイズは周波数領域で取り除かれるのであって、時間・空間領域においては、平均値に置き換えられると云った方が、適切である。なぜなら、それは平均値の計算には、入っているからである。このことに関して、本章において、心理物理学の証拠が、報告される。

10-1. 一般的方法論

本節では、II部で報告される心理物理学の実験の全てに共通している、一般的方法について述べる。

[刺激の呈示方法]

仮現運動刺激の利用:

実験で使用される刺激は、全て、オシロスコープかカラー・ディスプレイの画面に呈示される。そのような視覚パターンは、時間的にも空間的にも量子化されている。空間的には画素(pixel)が、時間的にはフレーム(frame)が、その単位となる。従って、そのような画面上に実現される運動は、必然的に仮現運動(apparent motion)である。実験の刺激として仮現運動パターンを用いることは、決して、不利なことではない。むしろ、仮現運動刺激

の利用には多くの利点がある。まず、刺激を数量的に明確に定義し、適切に制御することが可能である。そして、人間の視覚系が仮現運動を知覚することができること自体、視覚系のモデルに対する拘束条件となる。視覚モデルは人間と同じように実際運動 (real motion) だけでなく、仮現運動にも反応しなければならないし、人間の知覚と同じ速度、同じ方向の運動を検出しなければならない。また、仮現運動は、実際運動に対して時空間的なサンプリングを施したものであると、見なすことができる。即ち、{ sampled motion = continuous motion + sampling artifacts } という Fahle & Poggio(1981), Adelson & Bergen(1985)の定式化は、視覚モデルの構成に、多くの示唆を与える。もし、仮現運動と実際の連続的な運動とが、人間の視覚系にとって等価であるならば、サンプリングによって生じた‘にせ’の時間・空間周波数成分は、視覚系にとって効果がない、おそらく、時空間的なフィルタリングによって取り除かれたか、閾値以下に弱められたか、あるいは、それらの成分が、視覚系が感度を持つ時間・空間周波数の範囲の外にあると、推測できる。それによって、視覚系の時間的・空間的フィルタリングの特性を調べ、空間領域における受容野の形を推定することができる。

ラスト・スキャン型カラー・ディスプレイへの刺激呈示:

一般にコンピュータの端末に用いられている、ラスト・スキャン型ディスプレイへ、刺激を呈示する場合、注意しなければならない点がある (Funakawa & Aiba, 1985; Funakawa, 1988)。ラスト・スキャン型(ノンインタレース)において、1 フレームは、左上角の画素から右下角の画素まで、左から右へ、上から下へ、継時的に順次走査される。即ち、画面の上方の刺激パターンの方が、下方の刺激パターンより、時間的に先に呈示される。もし、同じ画素の行にあるなら、左側の方が右側より先に呈示される。そして、このように継時的に表示されるフレームは、ディスプレイの機種によって多少異なるが、1 秒間に50~60枚、周期的に描き換えられる。このフレームの描き換えは、垂直同期信号とタイミングを取りながら、コンピュータのフレーム・バッファの内容がディスプレイに一括転送されることによってなされる。1 秒間に呈示されるフレーム数を、フレーム周波数(単位 Hz) と呼び、本実験で使用された機種(NEC PC-8853n)の場合、56.4 Hz である。ラスト・スキャン型の意味は、フレーム・バッファに何も描き込まれていなくても、変更が何もなくても、周期的に画面全体が走査され、更新されることである。

このような装置に、刺激パターンをある時間だけ呈示した後、消去する場合を考えてみよう。一般に、フレーム・バッファのメモリの 1 bit が、画面上の 1 画素に対応しており

(ビット・マップ)、bitの状態が 1 なら、それに対応した画素が発光し、0 なら発光しない。刺激パタンの呈示とは、フレーム・バッファ内のメモリの適切な位置にある bit を 1 にすることであり、消去とは、同じ bit を 0 にすることである。ここで、フレーム・バッファの内容を変化させても、即、ディスプレイに表示されている内容が変化することにはならない点に、注意しなければならない。ラスタ・スキャン型のディスプレイの画面の更新はフレーム・バッファの内容の変更とは無関係に、周期的に行なわれるからである。従って、ラスタ・スキャン型ディスプレイへの刺激呈示の際に、次の 2 点を考慮しておく必要がある。

- (1) フレーム・バッファへの刺激パタンの書き込みと消去は、ディスプレイ画面の更新に、同期させ行なう。
- (2) 呈示時間は、フレーム・バッファへ刺激パターンを書き込んでから、消去するまでの時間ではなく、その間に更新されたフレーム数によって決まる。

運動パターンを呈示する場合は、以下の通りである。画面の 1 フレームの更新のたびに 1 画素分パターンを移動させると、そのディスプレイで実現できる最も連続した滑らかな運動を呈示できる。この時、パタンの移動を、画面の更新と同期させなければ、予期した運動を呈示できないのは、前述の通りである。画面のフレーム毎の移動量か、何フレーム毎にある一定距離移動させるか、を制御することによって運動速度を変化させることができる。ただし、同じ速度であっても、1 フレーム毎に 1 画素分移動させる場合と、2 フレーム毎に 2 画素分移動させる場合が知覚的に等価であるか否かは、心理学的実験により決定される問題である。

オシロスコープへのパタンの呈示:

ラスタ・スキャン型ディスプレイの場合、フレーム周波数も空間的解像度も、装置によって決定されてしまうが、オシロスコープでは、実験の目的に合わせて設定することができる。空間的解像度は、オシロスコープの水平掃引速度やラスタ信号、ソフトウェアにより制御される電圧変化の単位などによって決定される。また、フレーム周波数は、ハードウェア割り込みを利用して、ソフトウェア的に確実に設定することができる。

オシロスコープを刺激呈示に使用する際、注意しなければならないのは、輝度及びコントラストの調整である。画面の輝度を決める要因として、蛍光体の種類、輝度変調入力、走査線(ラスタ)の数、フレーム周波数、水平掃引の速度、オシロスコープの輝度調節ツマミ、がある。そして、これらの条件によって、輝度変調入力のためにコンピュータがディ

デジタル／アナログ変換ボードへ与える数値と画面上での輝度値との関係は、大きく変動する。本実験では、蛍光体は、黄緑色の P31であり、走査線の数、フレーム周波数、水平掃引の速度は、実験毎に適切に選択され、一定に保たれた。そして、デジタル／アナログ変換ボードへ与える数値と輝度との対応が、実験毎に測定された。この方法は、輝度入力電圧と輝度との直線的な関係を利用する方法などに比べ、スマートで賢明な方法とはいえないが、確実に目的の輝度を得ることができる。

蛍光体 P31は、残効特性や輝度特性や分光特性など、総合的に評価して、最も視覚研究に適したものである。残効特性に関して米国 EIAの JEDEC規格によると、最大輝度から最大輝度の 10 %までの立ち下がり時間は、 $38\mu\text{sec}$ 、最大輝度の 1 %までは、 $250\mu\text{sec}$ である。分光分布は、約 4000～6500 Angstrome の範囲に、広がっている（ピークは 約 5250 Angstrome）。

[仮現運動刺激の記述法]

仮現運動は、静止パターンを異なる位置に継時的に短時間呈示することによって、実現される。仮現運動を実験に使用する利点として、幾つかの変数によって、明確に定義・記述できることが挙げられる(Funakawa, 1987)。

- (1) 使用しているディスプレイのフレーム周波数を $F\text{ Hz}$ とすると、フレームの更新は、 F の逆数($1000/F$) ms毎に行なわれる。
- (2) 1つの静止パタンの呈示時間(duration)を t 、時間的に隣接する静止パターン呈示の時間間隔(SOA, stimulus onset asynchrony)を T とすると、 t , T は共に $1000/F\text{ ms}$ の倍数となる（精確に云えばフレームのデューティー比を考慮しなければならないが、視覚系の時間加重特性から無視できるものとする）。 t/T をデューティー比(duty cycle)と呼ぶ。
- (3) 連続する静止パタンの距離 S とすると、速度 V は、 S/T である。距離は、視角(deg)で表わし、速度の単位は、deg/secを用いるのが一般的である。
- (4) その他、仮現運動パターンを構成する静止パタンの数 n や、総運動距離 $S(n-1)$ 、総運動時間 $T(n-1)$ など、随時、目的に合わせて使用できる。

このように、前額平行面上の直線軌道を一定速度で運動する仮現運動刺激は、 F , t , T , S , n の5つの変数によって、記述できる。 F は、Hz、 t , T は、ms かフレーム数、 S は視角(sec, min, deg)で、表記される。たとえば、古典的な仮現運動研究では、ほとんど、 $n=2$

の刺激を用いている。 $T=1000/F$ で S が1画素分に相当する刺激が、そのディスプレイで実現できる最も滑らかな運動である。視覚パタンの見かけの明るさは、1画素当りの輝度だけではなく、 F , t , T , S など、多くの要因の影響を受けると考えられる。また、普通の仮現運動では、 $t/T \leq 1$ である。 F , t , T は、仮現運動に限らず、ラスタ・スキャン方式によって呈示される視覚刺激一般を規定する要因である。

この記述法には、視覚パタンの空間的な性質の記述は、含まれていない。当然、大きさや輝度や色などが、仮現運動知覚に影響を及ぼす要因として考えられる。しかし、このような時間・空間領域における記述は、必ずしも有益であるとは限らないことを、銘記すべきである。なぜなら、この記述には、空間周波数や時間周波数など、周波数領域における性質が、明示されていないからである。他の条件を一定に保ち、 t を体系的に変化させ、何らかの知覚属性の測定を行い、仮現運動知覚を解明するという可能性もあるし、実際、そのような多くの研究が行なわれてきたが、現在、必ずしも成功をおさめているとは見なし難い。もし、視覚系のある処理過程にとって、時間・空間領域における性質よりも、周波数領域における性質の方が重要であるなら、このような記述は、むしろ足かせとなってしまう可能性もある。

たとえば、Ullman(1979)は、仮現運動知覚の媒介過程は、運動対象の知覚的同一性を維持するため、異なるフレームの要素を、異なる時刻の同じ対象を表わしているものとして同定しなければならないと述べた。即ち、媒介過程は、フレーム1のある要素が、フレーム2のどの要素に対応するのかという対応問題(correspondence problem)を解決しなければならない。この考えは、時間・空間領域における発想であり、誤った定式化ではない。いわゆる、仮現運動知覚の長距離過程(long-range process)の研究に対して、有益な指針を与えている。しかし、8章で紹介した Adelson & Bergenと Watson & Ahumadaの運動知覚モデルにおいては、このような問題は生じない。

[副尺閾の測定、あるいは、副尺調整課題]

副尺視力については、すでにI部5章、7章で十分に説明し議論したので、ここでは、簡単に、次のような指摘をしておこう。

副尺視力、即ち、相対的な位置判断の能力は、高度視力の中に数えられており、人間は、副尺刺激の軸に垂直な方向における、視角で5~10 secのずれが、検出できる。従って、その測定値の誤差や分散は、相対的に小さいと考えられる。そのため、もし実験において

何らかの条件を変化させ、副尺閾が変化したら、変化した分のほとんどは、実験条件の違いのためと考えてよいだろう。さらに、2つの対象が整列して見えるという判断基準の下、副尺刺激の相対位置の調整を行なわせる副尺調整課題において、その結果得られる測定値の信頼性は、相対的に高いと考えてよいだろう。視覚系が相対的な位置をどのように計算しているのかを理解するため、心理物理学の実験によってデータを収集する場合、2つの対象が整列して見えるか否かという判断を被験者に行なわせることは、理想的な方法であると考えられる。被験者にとって、その判断は、簡単で、明確で透明性を有している。

[装置]

視覚刺激は時空間的な輝度分布であるといえるが、本研究では、適切な輝度分布の作成は、コンピュータ(NEC PC-9801 VX/VF, CPU: 8086/80286, Clock: 8/10 MHz)によって行なわれる。コンピュータには、デジタル I/O ボード(CONTEC PIO-24/24)とデジタル/アナログ変換ボード(CONTEC DA12-4)が搭載されている。被験者の反応は、デジタル I/O ボードとマイクロ・スイッチを介して、コンピュータに入力されるか、コンピュータに接続されているマウス(NEC PC-9871)上の2つのボタンやキー・ボードの特定のキーによって、行なわれる。

視覚刺激は、コンピュータに接続された、高解像度デジタル・カラー・ディスプレイ(NEC PC-8853n)か、デジタル/アナログ変換ボードを介して、オシロスコープ(IWATSU SS-6200A)の画面に呈示される。オシロスコープの画面は、2枚の偏光フィルタに覆われ、2枚のフィルタの重なり角度によって、大まかな輝度レベルの調整が行なわれる。オシロスコープへ1次元パターンを呈示する場合(後述)、垂直入力にラスタ信号を供給するため、ファンクション・ジェネレータが使用された。

[オシロスコープへのパターン呈示技法]

1次元パターン:

1次元パターンとは、水平方向か垂直方向か、どちらか一方における輝度変調によって、定義されるパターンである。たとえば、垂直な正弦格子(vertical sinusoidal grating)や矩形格子(vertical square grating)が、そうである。このようなパターンをオシロスコープへ呈示するには、いろいろな方法があるが、本実験では、以下のような方法を採用した。コンピュータによって作成した1次元の輝度データ配列を、デジタル/アナログ変換ボ

ードを介して、オシロスコープの輝度変調入力へ与え、それと同時に、デジタル/アナログ変換ボードかデジタル I/Oボードを介して、外部同期入力へ水平掃引のトリガ信号を与える。垂直入力には、走査線として高周波の3角波を与える。この時、走査線と格子パターンは、平行になるようにするのが普通である。垂直入力と水平掃引速度によって、空間的解像度が、外部同期入力によって、時間的分解能、フレーム周波数が、決まる。これらは実験の目的に合わせて、適切に設定された。フレーム周波数は、コンピュータ内臓のタイマによるハードウェア割り込みを利用して、ソフトウェア的に確実に設定することができる。

輝度測定には、Prichard model 1980 A-PL Photometer が、使用された。さらに、実験の開始直前に、平均輝度の測定が行なわれ、オシロスコープの輝度調節つまみか、画面を覆っている偏光フィルタによって、微調整が行なわれた。また、垂直入力と水平掃引速度によって、空間的解像が決まると、述べたが、実際の画面制御の面から見て、(制御可能な)空間的解像度は、コンピュータからデジタル/アナログ変換ボードへ輝度データを送る速度と、水平掃引速度によって決まる。

2 次元パタンの呈示:

X-Y座標系において定義される2次元パターンを呈示する場合、オシロスコープは、X-Yスコープとして使用された。即ち、X座標とY座標の値は、デジタル/アナログ変換ボードを介して、電圧としてオシロスコープのチャンネル1・2へ、輝度信号は、輝度変調入力(Z軸)へ、コンピュータによって供給された。フレーム周波数は、コンピュータ内臓のタイマによるハードウェア割り込みを利用して、プログラムによって、確実に設定された。刺激の輝度は、輝度変調入力、走査線の数、フレーム周波数、水平掃引の速度、オシロスコープの輝度調節つまみによって、一定に保たれた。本実験における2次元パタンの呈示では、輝度は、2値化され、コントラストも一定に保たれた。

[プログラミング]

実験制御のためのプログラミングには、著者が中心となり開発した NEC PC-9801用実験制御ライブラリ 'PET(Psychological Experimental Tools)' が、使用された (Funakawa, 1988)。

10-2. 実験 I - 仮現運動知覚の短距離過程(short-range process)の位置知覚-

2つの静止像(例えば、光点)を一定距離隔てて配置し、継時的に呈示すると、距離及び時間条件が適切であれば、1つの像が、滑らかに運動したような印象を与える。仮現運動(apparent motion, stroboscopic motion)は、心理学の古典的問題であり、M. Wertheimer 以来数多くの研究がなされてきた(Kolers, 1972; Anstis, 1978; Ullman, 1979)。この現象が最もよく観察できる条件は、Korte の法則として、次のようにまとめられている。

$$\psi = f(S/(I \cdot T)) \quad S: \text{空間的間隔} \quad T: \text{時間的間隔} \quad I: \text{光点の強度}$$

ただし、この法則は、大ざっぱなものであり、あてはまらない例はいくらでもある。

異なる位置に継時的に呈示された静止像から、運動を知覚するには、どのような機構が必要であろうか。Ullman(1979)は、仮現運動知覚を媒介している機構が解決しなければならない問題として、“対応問題”を定式化した。仮現運動知覚における対応問題とは、「フレーム1に含まれる対象aは、フレーム2に含まれるどの対象に対応するのか」という問題である。言い換えると、フレーム1とフレーム2のどの対象同士の間には運動が起こるかという問題である。I部において我々は、対応付けられる対象とは何か 強度変化であろうか、フーリエ成分であろうか という問題が先に存在していることを、認識したが、従来の研究は、距離が近いもの同士(近接性)、大きさ・形・色などが似ているもの同士(類似性)の間に、運動が知覚されやすいことを示している。

対応問題に関連して Braddick(1974)は、ランダムドットパターンを用いた仮現運動(RDC, random-dot cinematogram)の詳細な研究から、仮現運動知覚を媒介している機構のひとつを分離し特徴付けることができた。RDC とは、中央の領域に関しては全く同一で、背景領域に関しては無相関であるようなランダムドット・パターンの対を用意し、パターン全体における中央領域の位置を左右または上下にずらしておき、継時的に呈示すると、中央領域のドットは、まとまった1つの面として運動しているように見え、背景領域には、ホワイト・ノイズのような各ドットの無秩序な運動が見える現象である。古典的仮現運動場面においては、対応付けが成される形態(運動するもの)が明示されているが、RDC の場合は、運動が知覚されて初めて形態(何が運動したか)が判るのである。Braddickは、古典的仮現運動には認められない RDCの特徴として、以下の3点を挙げた。

- (1) 運動が生起する時間的・空間的範囲がきわめて狭い。時間的には、2つのフレームの呈示の間隔時間(ISI, Interstimulus Interval)約 80~100 ms 以下(各フレームの呈示時間 100 ms の時)。空間的には、15 min 程度以下。

(2) 2つのフレームの間に均一な明るいフレームを挿入すると、運動の生起が、著しく妨げられる。

(3) Dichoptic な呈示(2つのフレームをそれぞれ別々の眼に呈示する)では、運動が生じない。

Braddickは、これら RDCの特徴から、RDC を媒介している短距離過程と古典的仮現運動を媒介している長距離過程を区別し、両者は互いに異なった独立の過程であり、前者は実際運動の知覚を媒介している過程と同一であるという仮説を提出した。

[目的]

Morgan(1976)やBurr(1979)は、副尺調整課題や副尺視力の測定を行なうことによって、Braddickの短距離過程によって媒介される仮現運動知覚において、位置情報が時空間的に収集され、平均化されることを示した(7-1 節)。本実験においては、2つの同じ速度で仮現運動する線分を副尺刺激として、 T , t , S の値を様々に変化させることによって、2つの副尺刺激間に周期的に一時的な空間的ずれを導入し、その位置情報の時空間的統合過程の線形性を検証する。

[方法]

装置

刺激パターン及び凝視点はオシロスコープ上に提示され、コンピュータにより生成、制御された。フレーム周波数は200 Hzである。反応は、I/O ボードを介してコンピュータに接続した反応キーによって、収集された。

刺激

画面中央の凝視点(光点)の両側に 4.0 degの範囲を上あるいは下方向に同速度で運動する2つの水平の線分が提示され、被験者からは直径 3.5 degの領域のみ観察できた。線分は、12.0 x 0.6 minの大きさで、左右の線分間の距離は 5.5 minである(図 10-1 参照)。運動速度は、2 deg/sec, 3 deg/secの2種類であった(移動距離の単位を0.6 minあるいは0.9 min に固定することによって実現された)。

次の3種類の仮現運動が用意された(図 10-2 参照)。これらは、仮現運動が2重の入れ子構造になっているため、より小さな時間・空間尺度の仮現運動の変数は、0 の添え字で区別した。

RAMP 型: t の期間中、副尺刺激は 2 deg/secか3 deg/secで運動する。即ち、 $T_0=5$ ms, t_0

=5 msで、速度 2 deg/secの時 $S_0=0.6$ min、3 deg/secの時 $S_0=0.9$ minの仮現運動をする。
 $T=5, 10, 15, 25, 35, 50$ ms、 $t/T < 1$ の範囲で、 t は、1~5 段階用意された。 t の期間中の運動は、連続運動に相当する。 (t, T, S) の記号については 10-1 節 pp.61-62 参照)
STAIRCASE 型: t の期間、副尺刺激は静止している(即ち、 $T_0=t_0=5$ ms, $S_0=0$)。 $T=5, 10, 15, 25, 35, 50$ ms、 $t/T \leq 1$ の範囲で、 t は、1~5 段階用意された。速度 2 deg/secの時 $S=120 \cdot T/1000$ min、3 deg/sec の時 $S=180 \cdot T/1000$ minである。 $T=5$, $t=5$ の時は、RAMP 型に等しい。

SAWTOOTH 型: t の期間、副尺刺激は、平均速度(2 deg/secか3 deg/sec)の2倍の速度で運動している。即ち $T_0=5$ ms, $t_0=5$ msで、平均速度2 deg/secの時 $S_0=1.2$ min、3 deg/secの時、 $S_0=1.8$ minの仮現運動をしている。そして、 T 時間の経過のたびに、平均速度に見合った位置から運動する。 $T=5, 10, 15, 25, 35, 50$ ms、 $t/T \leq 1$ の範囲で、 t は、1~5段階用意された。 $T=5$, $t=5$ の時は、RAMP 型に等しい。

これら3種の仮現運動の3種の組合せにおいて、2つの副尺刺激間に知覚される空間的ずれの大きさが測定された(図 10-2 参照)。

RAMP-RAMP: 凝視点の左側の副尺刺激(RAMP)は、常に $t/T=1$ 、即ち、連続運動である。右側の副尺刺激(RAMP)は、 $t/T < 1$ の範囲で、 t が、1~5段階にわたり変化する。 $T-t$ の期間、副尺刺激は呈示されない。

RAMP-STAIRCASE: 凝視点の左側の副尺刺激(RAMP)は、常に $t/T=1$ 、即ち、連続運動である。右側の副尺刺激(STAIRCASE)は、 $t/T \leq 1$ の範囲で、 t が 1~5段階にわたり変化する。 $t > 5$ ms の期間、2つの副尺刺激間に、空間的ずれが生じる。

SAWTOOTH-STAIRCASE: 凝視点の左側の副尺刺激(SAWTOOTH)と右側の副尺刺激(STAIRCASE)は、常に t が等しく、 $t/T \leq 1$ の範囲で、 t は、1~5 段階にわたり変化する。 $t > 5$ msの期間、2つの副尺刺激間に、空間的ずれが生じるが、RAMP-STAIRCASEの組合せと比較すると、空間的ずれの大きさは、2倍である。

また、RAMP-STAIRCASEと SAWTOOTH-STAIRCASE の組合せでは、速度が 2 deg/secより 3 deg/sec の時、1.5倍の空間的ずれが生じる。RAMP-RAMPでは、空間的ずれは、生じない。

被験者

本実験には、6名の被験者が参加した。全員、正常な視力(一部は矯正視力)を有する北海道大学文学部行動科学科の学部生及び大学院生である。

手続

被験者は、暗室において観察距離 114 cm から単眼視(右)により、同速度で上あるいは下方向に運動する2つの水平線分に対し、調整法に従って、副尺調整課題を行なう。左眼は、眼帯によって覆われ、眼及び頭部は、顎台によって固定された。右側の運動線分の位置が、2つのキー操作によって 9 secステップで上下に変化し、被験者は、2つの線分が一線に並んで、運動して見えるように調節した。各試行において、運動方向が下上下上の順で変化し、4回の測定が行われた。運動パターンは、被験者が決定キーを押すまで、繰り返して提示された。1セッションは2ブロックから成り、1ブロックは 22 試行から成る。セッション内で、仮現運動の組合せは一定であり、ブロック内で速度は一定である。各被験者全員、仮現運動の3つの組合せについて4セッションの測定が、繰り返された。

[結果]

左右の仮現運動パタンの構成刺激、RAMPや SAWTOOTHでは仮現運動刺激、STAIRCASEでは静止刺激、の呈示開始時において物理的に整列している時(図 10-2 に描かれている状態)を 0として、被験者が調節した相対的な位置を測定した。左側の線分に対する右側の線分の位置のずれが、運動方向と一致している時を、正(+)、反対方向の時、負(-)とする。

結果を、速度条件毎に、図 10-3, 4に示す。縦軸は、知覚された空間的ずれの大きさを、横軸は、 t 値を表わす。プロットされた各シンボルは、被験者全員の平均値である。3つの折れ線の集合は、3つの仮現運動の組合せに一致し、各折れ線毎に、 T 値は一定である。 T 値が一定の時、 t 値の大きさは、周期的に起こる空間的ずれの大きさに比例している。結果は、次のようにまとめることができる。

- (1) 知覚される空間的ずれの大きさは、 t 値、仮現運動の組合せおよび速度に規定されるが、 T 値の効果は認められない。
- (2) RAMP-STAIRCASEとSAWTOOTH-STAIRCASEでは、 t 値の増加につれて直線的に知覚されるずれの大きさも増加する。即ち、物理的に導入される周期的な空間的ずれと、知覚されるずれとの間に、直線的な比例関係が成立する。
- (3) RAMP-STAIRCASEとSAWTOOTH-STAIRCASEとの間では、同じ t 値でも、導入される物理的なずれの大きさは、後者の方が2倍大きい。知覚されるずれの大きさも、それに比例している(知覚された空間的ずれを t 値に対しプロットした図 10-3及び10-4に見られるように傾きが2倍になっている)。
- (4) RAMP-STAIRCASEとSAWTOOTH-STAIRCASEでは、速度の上昇によって、同じ t 値でも、導

入される物理的なずれの大きさは変化するが、知覚されるずれの大きさも、それに比例している(図 10-3と 10-4と比較すると傾きが 1.5 倍になっている)。

(5) RAMP-RAMP では、全ての条件で、周期的な物理的なずれは起こらないが、実際、ずれはほとんど知覚されない。ただし $t=5\text{ ms}$ の時、 $t/T < 1$ の断続的に呈示される副尺刺激が僅かに遅れて知覚されている徴候が、認められる。

(6) 上述の t 値、仮現運動の組合せ、速度の知覚されるずれの大きさへの効果から、物理的に導入される周期的な空間的ずれのフレーム毎の平均を計算し、それに対して、知覚されたずれの大きさをプロットすると(図 10-5)、全てのデータは、傾き 1 の直線上に並ぶ。

[考察]

結果は、Morgan(1979a, b, 1980)の、 T が 40~30 ms 以下の場合時間的ずれと空間的ずれは相互に置き換え可能であるという報告と併せて、視覚系の、位置情報の時空間的統合過程の線形性と精確さを、明らかに示している(図 10-5 参照)。これは、縦軸が空間の 1 次元を、横軸が時間を表わす図を考えると、一定速度の運動は、斜めの直線によって表わされ、その傾きが速度を表わすことになるが、たとえば、その図で運動軌道に沿って線形的な細長い受容野をもった検出器を仮定すれば、説明できるかもしれない。そのような受容野は、X 細胞や単純細胞の受容野を、時空間的に組み合わせることによって、可能であろう。Burr, et al.(1986)は、心理物理学の実験(マスキング)によって、幾つかの運動検出機構の時間・空間周波数特性を測定し、それを逆フーリエ変換することによって、そのような受容野特性を見いだしている。

RAMP-RAMPで見いだされた、 $t=5\text{ ms}$ の時に知覚される僅かな空間的ずれは、 T が相対的に大きな場合、そのため、2つの刺激は現象的に異なる明るさに見える時に、起こっている。疎らな刺激によって起こる仮現運動刺激は、暗く見え、暗いということはより長い知覚的持続性(visible persistence)、即ち、より長い統合時間をもたらす(Marx & May, 1983)。したがって、暗い対象は、明るい対象より、後方に位置付けられることになる。この点は、実験IVにおいて、さらに検証されるだろう。

ある速度の仮現運動は、さまざまなデューティ比(t/T)で実現できる。本実験の結果は、それら t/T 値の異なる仮現運動から知覚される速度は、等しいが、知覚される位置は、必ずしも同じではないことを示している。即ち、位置の計算は、網膜上の時空間的な輝度分布に基づいて行なわれるが、速度は、同じ網膜上の時空間的な輝度分布を基礎にしてい

るとしても、位置計算の場合とはまったく別の情報に基づいて、あるいは、より抽象された高次の変数に基づいて計算されていることを、示唆している。

Morgan(1979a, b, 1980)の時空間的補間の臨界時間 40~30 msに較べ、本実験では、 $T=50$ msまで、線形性が成立している。しかし、被験者の多くは、 T 値が大きい条件で見える仮現運動が、特にSAWTOOTH型の場合、ぎくしゃくした印象を与えることを、指摘した。滑らかな運動が見えていなければ、副尺調整課題の測定値に、高度視力において期待されるような信頼性は、望めないだろう。本実験で得られた線形性には、多分に推量(guessing)的な要素が、含まれているかもしれない。

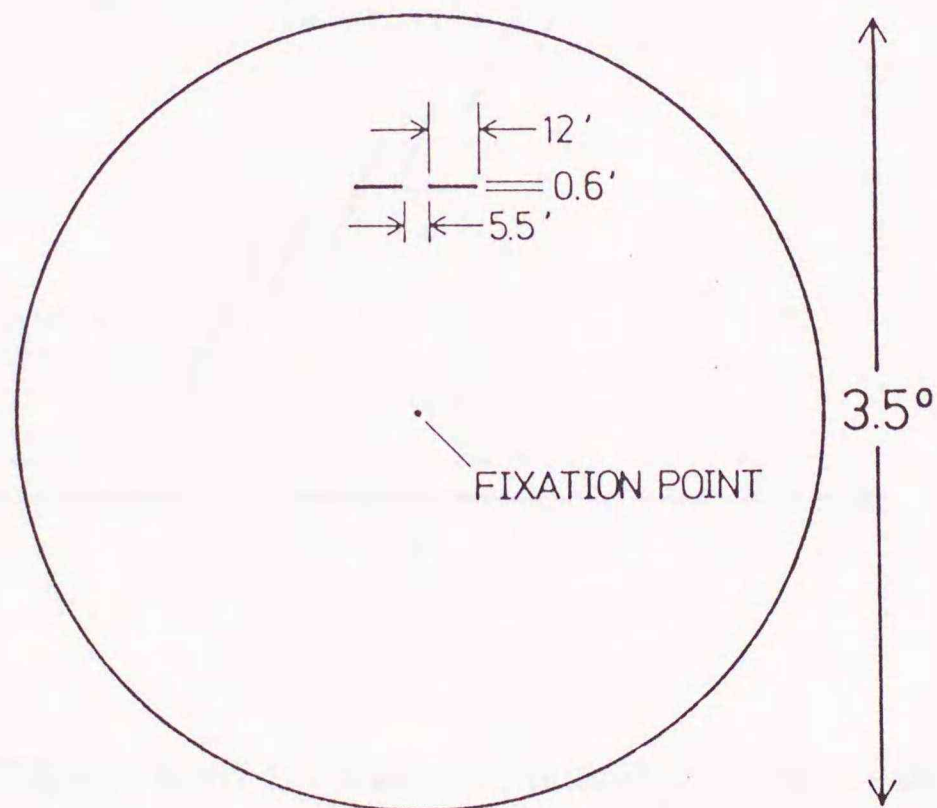


図 10-1 実験 I の刺激画面。画面中央の光点を挟んで左右に、上から下へ運動する2つの明るい水平線分が呈示された。

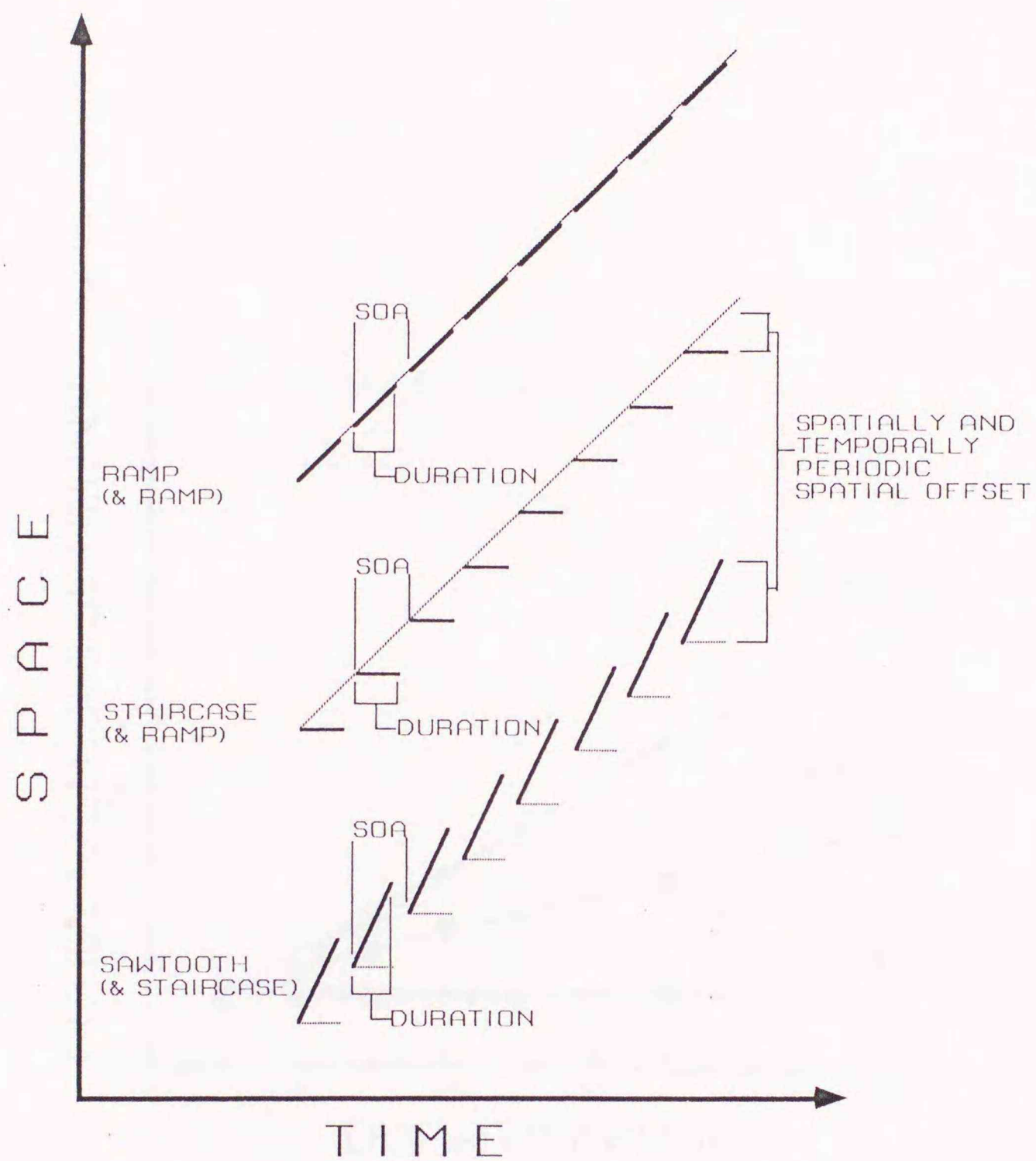


図 10-2 3 種類の仮現運動, RAMP(上・太線), STAIRCASE(中・太線), SAWTOOTH(下・太線)が用いられた。各々は, RAMP-RAMP(上), STAIRCASE-RAMP(中), SAWTOOTH-STAIRCASE(下)の組合せで呈示された。STAIRCASE-RAMP, SAWTOOTH-STAIRCASE の組合せでは周期的に2つの運動線分間に空間的ずれ(spatial offset)が生じる。その大きさは, $T(\text{SOA})$ が一定の時, $t(\text{duration})$ が長くなるほど大きくなる。

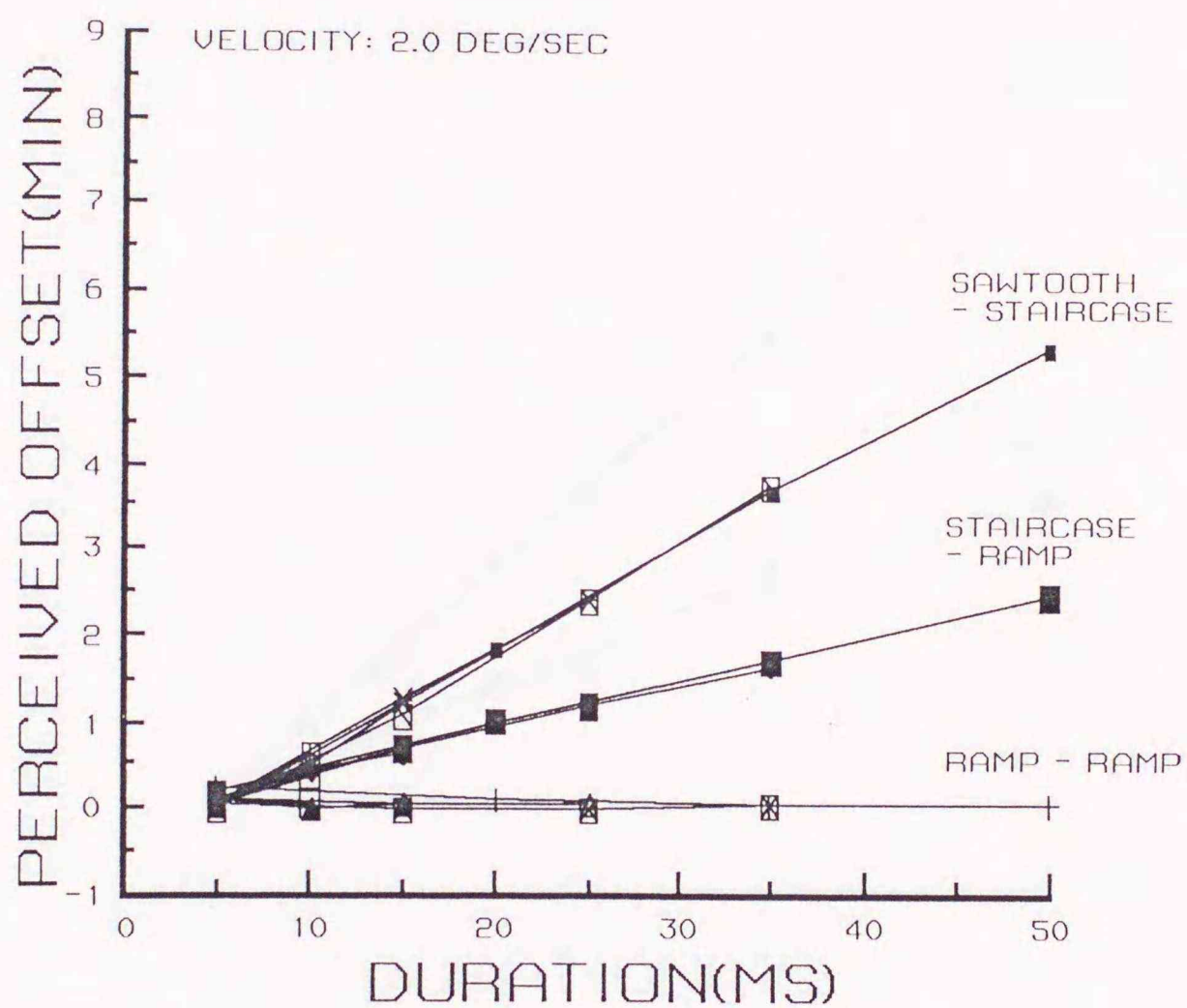


図 10-3 実験 I 速度 2 deg/secの結果. RAMP-RAMP, STAIRCASE-RAMP, SAWTOOTH-STAIRCASE条件毎に, $T(SOA)$, $t(duration)$ にかかわらず1本の直線に重なる. T 値にかかわらず t 値が増すにつれ, 知覚される空間的ずれも直線的に大きくなる. RAMP-RAMP, STAIRCASE-RAMP, SAWTOOTH-STAIRCASE 条件間で, 直線の傾きの比は, 周期的に生じる空間的ずれの大きさの比に一致している. プロットされた値は, 被験者6名の平均値である.

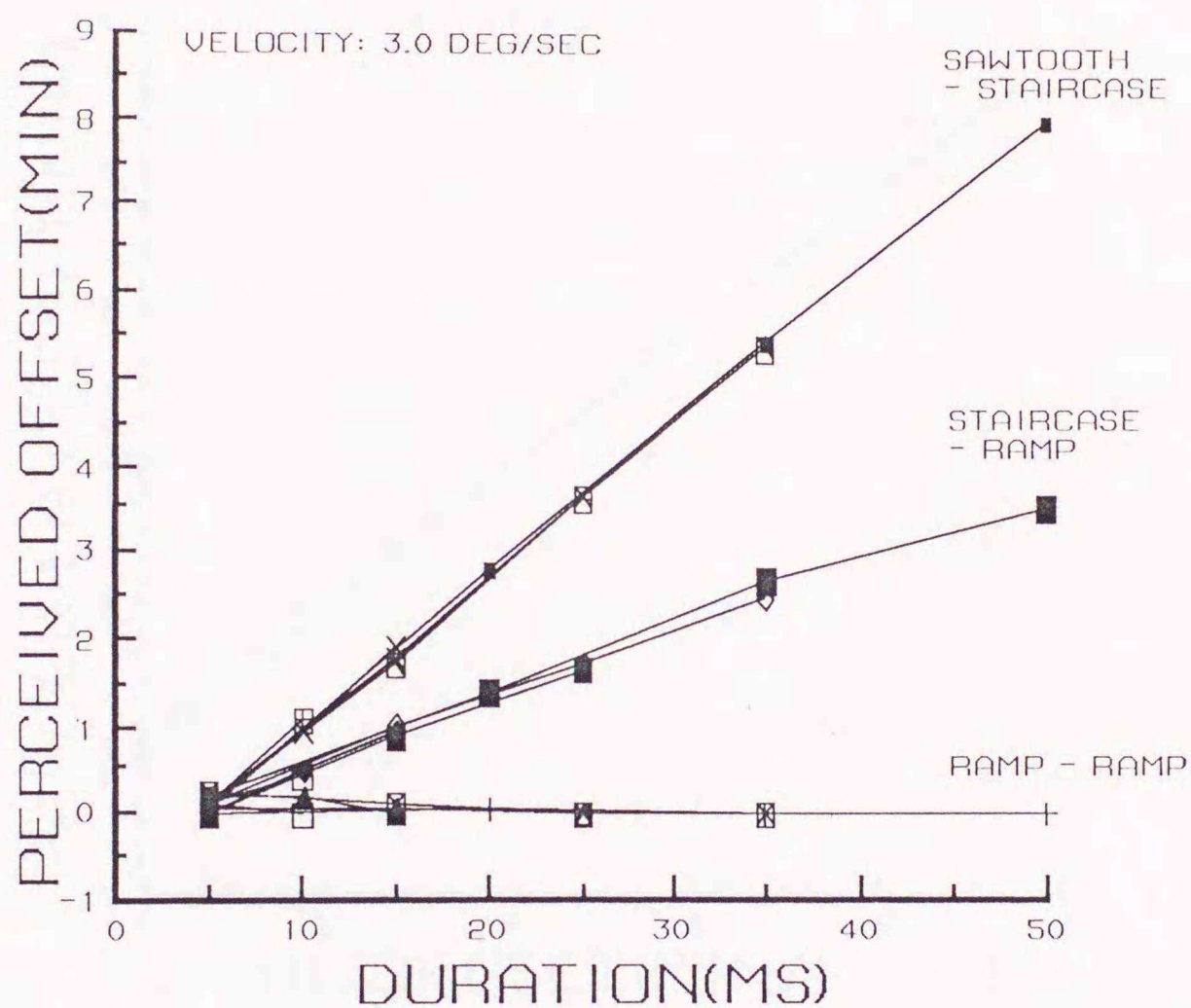


図 10-4 実験 I 速度 3 deg/sec の結果. 速度 2 deg/sec の結果と同様に, RAMP-RAMP, STAIRCASE-RAMP, SAWTOOTH-STAIRCASE 条件毎に, T 値にかかわらず t 値が増すにつれ知覚される空間的ずれも直線的に大きくなり, RAMP-RAMP, STAIRCASE-RAMP, SAWTOOTH-STAIRCASE 条件間で, 直線の傾きの比は, 周期的に生じる空間的ずれの大きさの比に一致している. 速度 2 deg/sec の結果との比較においても, 傾きの比は, 周期的に生じる空間的ずれの大きさの比に一致している.

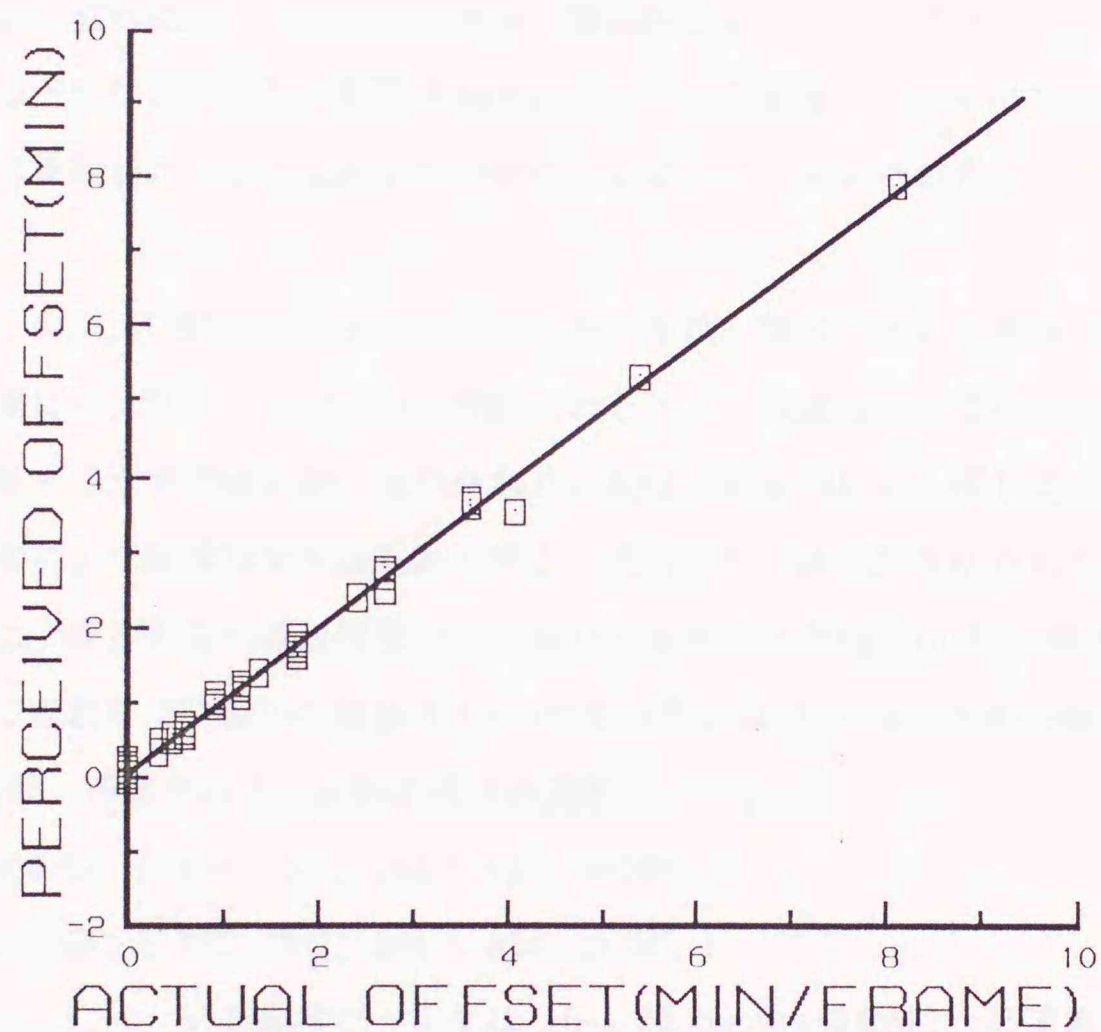


図 10-5 実験 I の全ての結果から，速度条件・RAMP-RAMP，STAIRCASE-RAMP，SAWTOOTH-STAIRCASE条件・T，t 値条件毎に周期的に生じる空間的ずれのフレーム毎の平均を計算し，その関数として知覚された空間的ずれを表わすと，傾き 1 の直線上に並ぶ．これは，基礎にある過程の線形性を示唆している．

10-3. 実験 II - 仮現運動知覚の長距離過程(long-range process)の位置知覚-

[目的]

実験 I に続いて、Braddickの長距離過程により媒介される仮現運動、いわゆる、古典的仮現運動において、位置情報の時空間的統合過程の線形性を検証する。また、連続運動している線分に対し、瞬間的にさまざまなタイミングで静止した線分を呈示し、2つの線分に対し副尺調整課題を行なわせ、位置情報の時空間的統合を、例証する。

[方法]

装置

刺激パタン及び凝視点は、ラスタ・スキャン型高解像度カラー・ディスプレイ上に提示され、コンピュータにより生成、制御された。フレーム周波数は 56.4 Hzである。反応は、コンピュータに接続したマウス上の2つのボタンによって、収集された。

刺激

画面中央に、小光点(直径 2.2 min, 白色)が呈示され、凝視点として使用された。凝視点を挟んで右側には、常に、13.2 degの範囲にわたり、一定速度で下方へ、主観的に連続的な仮現運動をする水平の線分が、呈示された。凝視点の左側には、同じ速度で右側の線分に較べ相対的により断続的な仮現運動をする、同型の水平線分が呈示されるか、特定の位置に瞬間的に、静止したやはり同型の水平線分が呈示された(図 10-6 a 参照)。水平な線分は、すべて赤色で 36(幅)x4.4(高さ) minであった。速度(V)は、2.07 deg/secと4.15 deg/secの2種類、用意された。右側の線分の運動は、

V=2.07 deg/secの時、{ T=1, t=1, S=2.2 min, n=360 }

V=4.15 deg/secの時、{ T=1, t=1, S=4.4 min, n=180 }

と記述される(t, T, S, n の記号については 10-1 節 pp.61-62参照)。各速度において、この装置で実現できるもっとも連続的な運動であり、実験 I でも用いられた RAMP 型の仮現運動である(図 10-6b 参照)。T, t 値は、フレーム数で表記した。フレームは、17.72 ms 毎に更新された。

仮現運動条件：左側に呈示される水平線分の運動は、

V=2.07 deg/secの時、{ T=60, t=2~59, S=2.2 deg, n=6 }

{ T=30, t=2~29, S=1.1 deg, n=11 }

V=4.15 deg/secの時、{ T=30, t=2~29, S=2.2 deg, n=6 }

{ T=15, t=2~14, S=1.1 deg, n=11 }

と記述される4種類が用意された。実験Iで用いられたSTAIRCASE型の仮現運動であるが、時間尺度、空間尺度とも単位が大きくなっている。同じように、 t 値が $t/T \leq 1$ の範囲で、変化した。画面の上から下への運動に要する時間は、 $V=2.07$ deg/secの時 6364 ms、 $V=4.15$ deg/secの時 3174 msであった。

フラッシュ条件：RAMP型の仮現運動をする水平線分に対し、瞬間的に静止した線分を呈示する場合には、4種類の仕方がある(図 10-8 参照)。

TYPE1: 凝視点の右側の連続運動は、 $n_1, n_2, n_3, \dots, n_{360}$ (or n_{180})まで、静止線分を継時的に呈示することによって、実現されるが、 $V=2.07$ deg/secの時には n_{120} 、 $V=4.15$ deg/secの時には n_{60} と同時に、静止線分が呈示された。即ち、運動線分が、凝視点の上方 1.1 degの位置まで達した時、静止線分が呈示された。画面の上から下への運動に要する時間は、 $V=2.07$ deg/secの時には 6364 ms、 $V=4.15$ deg/secの時には 3174 msであった。

TYPE2: 凝視点の右側の連続運動は、 $V=2.07$ deg/secの時には n_{120} 、 $V=4.15$ deg/secの時には、 n_{60} から呈示が始まり、それ以前は呈示されなかった。即ち、凝視点の上方 1.1 deg の位置から、運動が開始された。静止線分は、その運動開始と同時に呈示された。画面の上から下への運動に要する時間は、 $V=2.07$ deg/secの時 4237 ms、 $V=4.15$ deg/secの時 2110 ms であった。

TYPE3: 凝視点の右側の連続運動は、 $V=2.07$ deg/secの時には n_{180} 、 $V=4.15$ deg/secの時には、 n_{90} まで呈示され、それ以降は呈示されなかった。即ち、凝視点の下方 1.1 deg の位置まで運動が呈示された。静止線分は、 $V=2.07$ deg/secの時 n_{180} 、 $V=4.15$ deg/secの時 n_{90} と同時に呈示された。画面の上から下への運動に要する時間は、 $V=2.07$ deg/secの時には $3173+t$ msであり、 $V=4.15$ deg/secの時には $1579+t$ msであった。

TYPE4: TYPE3 と同じように、凝視点の右側の連続運動は、 $V=2.07$ deg/secの時には n_{180} 、 $V=4.15$ deg/secの時には n_{90} まで呈示され、それ以降は呈示されなかった。静止線分は、 $V=2.07$ deg/secの時には n_{180} 、 $V=4.15$ deg/secの時には n_{90} と同時に呈示が終了するように、呈示された。画面の上から下への運動に要する時間は、 $V=2.07$ deg/secの時 3173 ms、 $V=4.15$ deg/secの時、1579 msであった。

TYPE1~4 において、静止線分の呈示時間 t が、仮現運動条件の場合と同じ範囲で変化した。

被験者

本実験には、8名の被験者が参加した。全員、正常な視力(一部は矯正視力)を有する北海道大学文学部行動科学科の学部生及び大学院生である。

手続

暗室において被験者は、57 cmの距離から右眼で画面中央の凝視点を見る。左眼は、眼帯によって覆われ、眼及び頭部は、顎台によって固定された。被験者は、マウス上のボタン操作によって、凝視点の右側で、上から下へ運動する水平な線分に対し、左側の線分の位置を上下させ(2.2 min単位)、2つの線分が整列して見えるように調整した(調整法)。凝視点の左側に、より断続的な運動をする線分が呈示された時には、2つの線分が一線に並んで運動して見えるように、瞬間的に静止した線分が呈示される時には、TYPE1~3では、静止線分が呈示された瞬間において、TYPE4では、静止線分の消去の瞬間において、右の運動線分と整列しているように調整した。

1 試行の開始と終了は、被験者が、キー・ボード上の特定のキーを押すことによって行なわれる。各被験者は、2セッションの実験を行なった。1セッションは、3ブロックに分かれ、各ブロックにおいて、仮現運動条件なら、 S , n は一定で t 及び速度が試行毎に変化した。フラッシュ条件なら、TYPE は一定で t (静止線分の呈示時間) 及び速度が変化した。

[結果]

実験 I と同じように、 t 値の増加は、2つの線分間に空間的なずれを生じさせる。知覚されたずれの大きさは、実験 I と同じような方法で評価された(図 10-6 c 参照)。仮現運動条件の結果を、図 10-7 に、フラッシュ条件の結果を、図 10-8に示す。図 10-7b を除いて、縦軸は、知覚された空間的ずれの大きさを、横軸は t 値を表わす。

仮現運動条件の結果は、以下のようにまとめることができる。

- (1) 4種類の、より断続的な STAIRCASE型の仮現運動の各々において、 t 値の増加につれて、知覚される空間的ずれも大きくなる。即ち、知覚されるずれの大きさは、 t 値の増加につれて周期的に導入される物理的な空間的ずれの大きさに比例している。(図 10-7a)
- (2) $S=2.2$ deg で特徴付けられる2種の仮現運動を比較すると、速度が2倍になり、周期的な物理的ずれが2倍になると、知覚されるずれはほぼ2倍になる。しかし、 $S=1.1$ degで特徴付けられる2種の仮現運動間では、 t 値が小さい時を除いて、速度の効果は、

線形的に現われていない。さらに $V=2.07$ deg/secの条件下で $S=2.2$ degと $S=1.1$ degの仮現運動の結果は、ほぼ重なるが、 $V=4.15$ deg/sec の条件では重ならない(図 10-7a)。これは、 $V=4.15$ deg/sec, $S=1.1$ degの仮現運動知覚において、位置情報の時空間的統合が破綻しているためと考えられる。

- (3) 位置情報の時空間的統合の程度を、比率で評価すると(図 10-7b)、4種類の断続的仮現運動の全てにおいて、線形性や精確さが様々な程度に損なわれている。4種の仮現運動における t 値や速度の、知覚される空間的ずれに対する効果を総合的に評価すると、短距離過程に比較して、長距離過程によって媒介される仮現運動における位置情報の統合過程の線形性は、部分的であるか、あるいは、不完全であると云える。

フラッシュ条件の結果は、以下のようにまとめることができる(図 10-8 参照)。

- (1) TYPE1~4の全ての条件で、知覚される空間的ずれに対する t 値の効果は認められない。
- (2) 知覚されるずれに対する速度の効果は、TYPE1 でのみ、認められる。これは、静止線分の位置検出に要する時間と、連続運動する線分に対する位置情報の時空間的統合過程の線形性を反映していると考えられる。単純に、知覚された空間的ずれが、静止線分の位置検出に要した時間中に運動線分が移動した距離と見なすならば、静止線分の位置検出に要する時間は、約 80 msと見積ることができる。
- (3) TYPE2とTYPE4は、時間軸に対して対称な条件である。両条件の結果は、仮現運動の軌道の短縮という現象を、現わしている。
- (4) TYPE3 では、ほとんど、ずれは知覚されない。しかし、一貫して負のずれが認められる。これも、仮現運動の軌道の短縮という現象に、一致している。TYPE3 を観察すると、連続運動をしている線分と静止線分の間に、右から左へ仮現運動が知覚される。この運動方向は、明らかに、2つの線分の相対位置判断の手がかりになっている。

[考察]

本実験は、仮現運動知覚の長距離過程においても、位置情報の時空間的統合がおこっていることを示唆する証拠を、提示した。しかし、短距離過程に比べ、その線形性は、部分的で不完全なものであった。一方、ここで見いだされた統合過程は、仮現運動の長距離過程に独自のものではなく、網膜像から特徴を検出し、位置を計算する、より一般的で基本的な処理過程の現れであり、統合過程は、時間的にも空間的にも限定されている局所的な処理過程の1つと見なすことができよう。なお、観察された長距離過程の仮現運動は、 t 値が小さい時を除いて、程度の差こそあれ、ぎくしゃくした印象を与える傾向があり、若

干推量的な判断が含まれていた可能性もある。

位置情報の時空間的統合過程の性質をよく表わしているのは、静止刺激との副尺調整課題であろう。TYPE2とTYPE4は、連続的な仮現運動の軌道が、物理的軌道よりも、短縮して知覚されることを示した。2種類の連続運動は、共に $T=1$, $t=1$ であり、呈示の開始から終了まで常に運動している。前節で述べた時空間的受容野を想定すると、その出力は、運動軌道の両端付近では小さくなるだろう。もし、ここに閾値を仮定すれば、視空間的受容野の出力がその閾値を超える範囲は、物理的な軌道より、短くなると考えられる。この時空間的受容野の概念は、すでに、8-3 節で概観した Adelson & Bergen(1985) のモデルに具体化されている。

実験 I と II で行なった副尺調整課題において、 T 値が大きく、かつ、 t 値も大きい時、知覚される仮現運動は、ぎくしゃくしたものであって、若干の推量的な判断が行なわれた可能性がある、と指摘した。しかし、特に実験 I で得られた線形性などから、{ sampled motion = continuous motion + sampling artifacts } という計算を、人間が自発的・意識的に行なうことができるという可能性はないだろうか。被験者が、自発的にサンプリングによる‘ぎくしゃくしたもの’を無視できるという可能性を指摘できる。しかし、実験 II の結果が、それにも限界があることを示している。

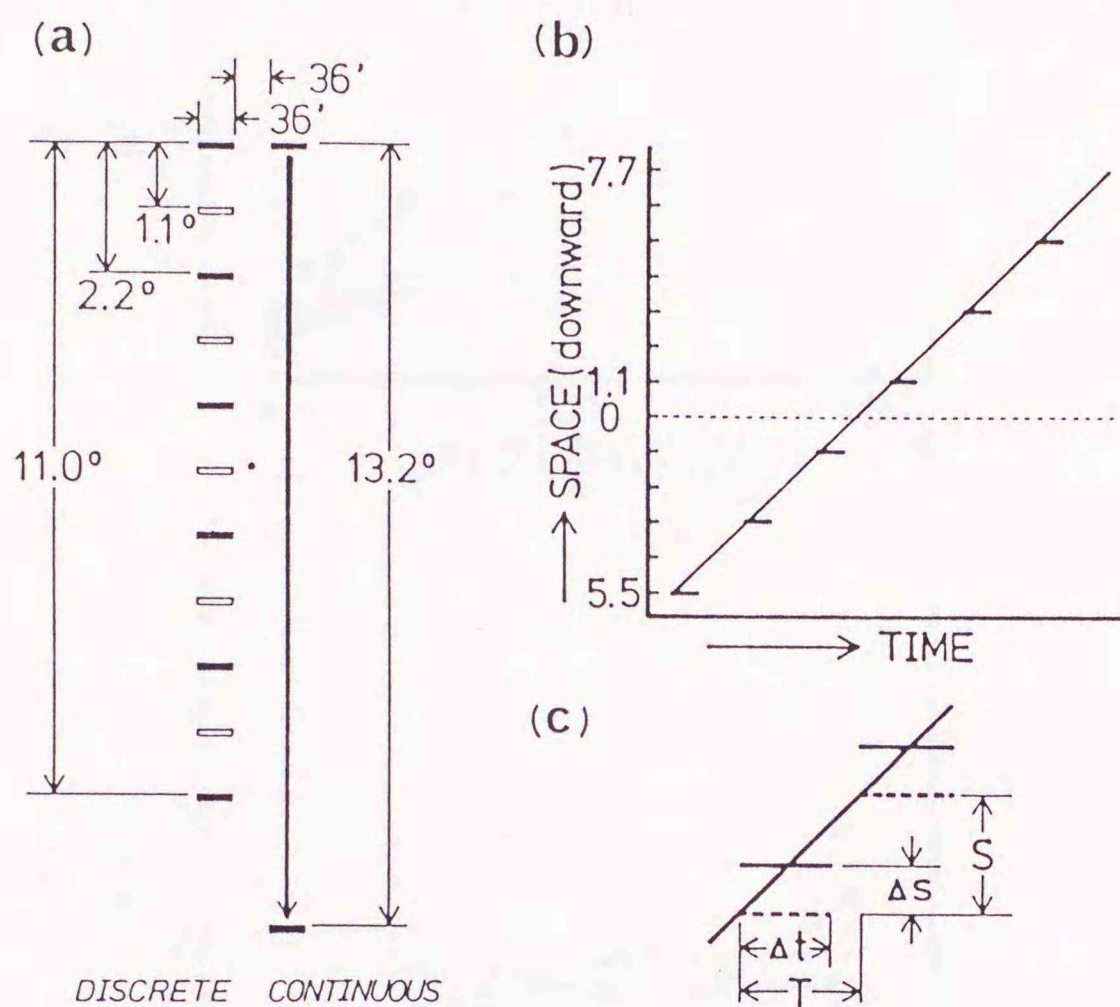


図 10-6 実験 II の刺激条件。(a) 刺激画面。画面中央の光点を挟んで左右に、上から下へ運動する 2 つの明るい水平線分が呈示された。(b) 左の線分は断続的な仮現運動(STAIRCASE)、右の線分は連続的な仮現運動(RAMP)をする。(c) T 値が一定の時 $t(\Delta t = \text{duration})$ 値が増すにつれ周期的に生じる空間的ずれは大きくなる。仮現運動のため継時的に呈示される各静止刺激の点灯時において同位置にある場合(破線)を基準にして、2 つの線分が直線的に整列して見える位置 Δs (実線)を測定した。知覚された空間的ずれ(Δs)は、断続運動線分が連続運動線分の後方に遅れて知覚される場合、正の値をとる。

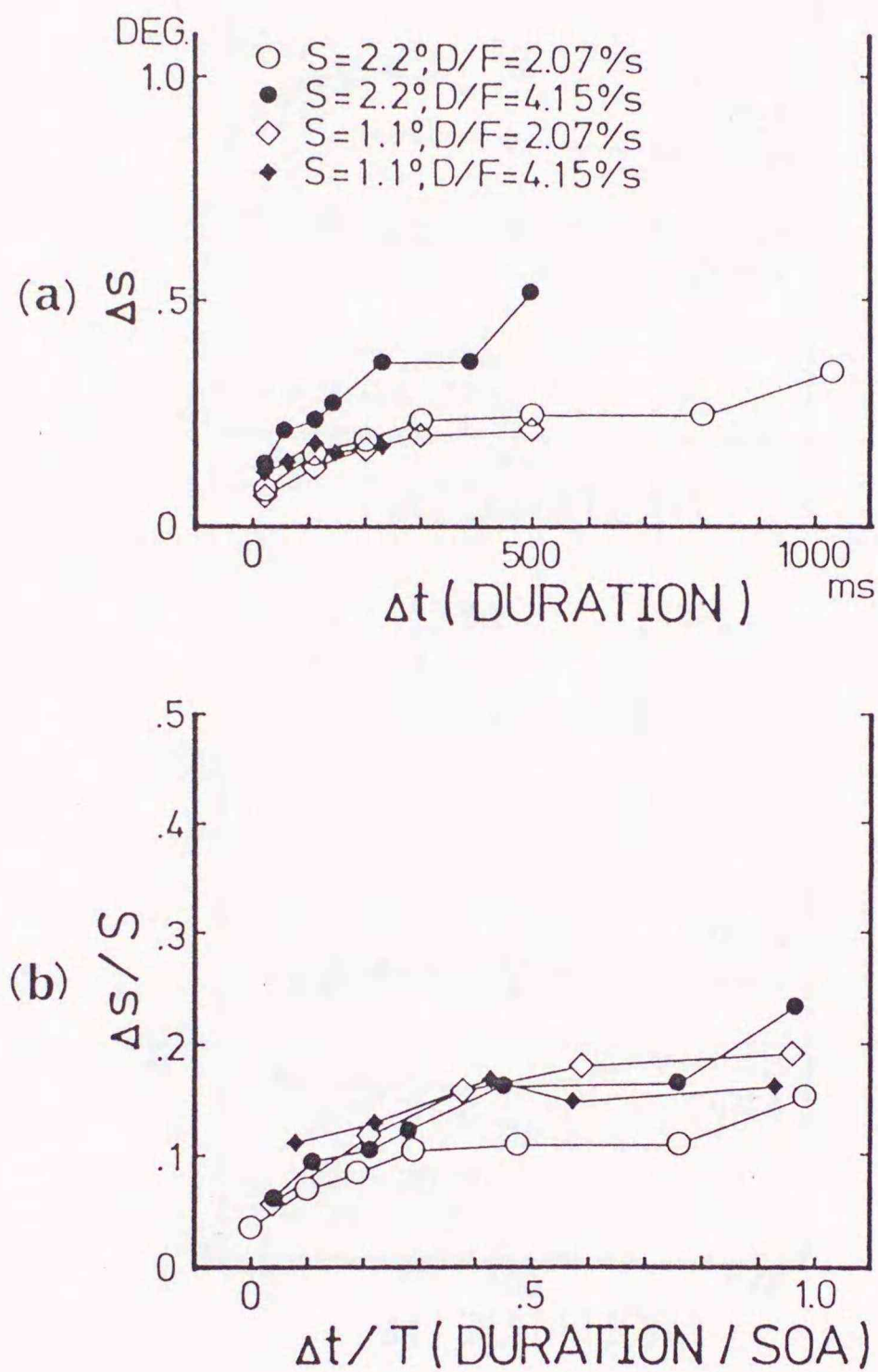


図 10-7 実験 II 仮現運動条件の結果。知覚された空間的ずれ(Δs)は、断続運動線分が連続運動線分の後方に遅れて知覚される場合、正の値をとる。(a) S 値条件・速度(D/F)条件毎に、 t 値が増すほど知覚される空間的ずれ(Δs)も大きくなる。 t 値の増加につれ生じる周期的な空間的ずれに、知覚される空間的ずれは比例している。(b) 知覚される空間的ずれ(Δs)と t 値を、各々 S 値と T 値に対する比率で表わすと、各 S 値条件・速度(D/F)条件はあまり良く重ならない。

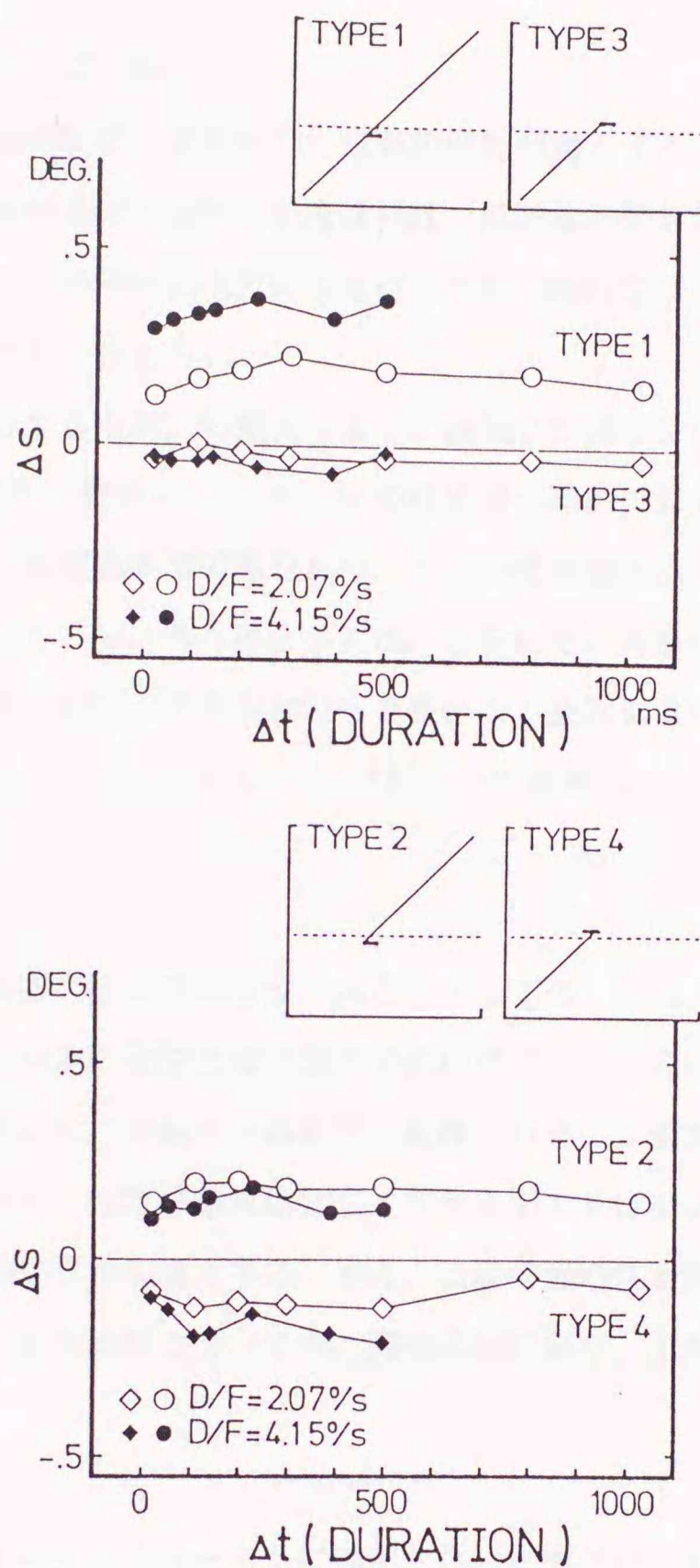


図 10-8 実験 II フラッシュ条件とその結果. 知覚された空間的ずれ(Δs)は, 静止線分が運動線分の後方に遅れて知覚される場合, 正の値をとる. 全ての条件において知覚される空間的ずれ(Δs)に対する t 値の効果は認められない. TYPE1 の結果には速度の効果が認められる. これは, 連続運動線分に対する位置情報の統合過程の線形性を反映している. TYPE2とTYPE4の結果は併せて仮現運動軌道の短縮現象を表わしている. TYPE3 の結果は仮現運動軌道の短縮現象に一致しているが, 運動線分と静止線分間に見える仮現運動のため, 知覚される空間的ずれは非常に小さい.

10-4. 実験Ⅲ -周期的な位置変動-

実験Ⅰ・Ⅱは、仮現運動の媒介過程として短距離過程が働くような時間条件、即ち T 値が十分に小さい時、位置情報の時空間的統合過程は、ほぼ線形的な位置計算を行なっていることを示した。さらに、時空間的な方向性を持った時空間的な受容野を考えると、一応の説明が可能であることも、示した。

時空間的受容野の概念をさらに、明確にしよう。縦軸が空間の1次元を、横軸が時間を表わす座標系($x-t$ 座標系と呼ぶ)において、その検出器の速度に対する感度を表わす、ある傾きを持った、細長い有限の興奮領域があり、その興奮領域に沿って両側に、同じように細長い抑制領域が接している。場合によっては、さらにその外側に、興奮領域があるかもしれない。このような受容野の空間軸に沿った長さは、空間加重の大きさを、時間軸に沿った長さは、時間加重の長さを表わしている(図 10-9 参照)。

[目的]

2つの対象が、同じ速度の仮現運動をする場合であっても、 T , t , t/T 値が異なれば、両者の間に $1000/T$ Hzの周期で物理的な空間的ずれが生じ、それらは、位置情報の時空間的統合によって、平均化され、知覚される位置に反映される。‘補間’と従来呼ばれていたこの処理過程は、しかし、仮現運動対象に限定されるものではない。本実験では、連続運動に、そのような空間的ずれを導入する。また、位置情報の時空間的統合過程の臨界時間を、直接的に評価し、臨界面積についても、間接的な評価を、試みる。

[方法]

装置

刺激パターン、凝視点はオシロスコープ上に提示され、ともにコンピュータにより生成・制御された。フレーム周波数は、連続運動条件の時 500 Hz、仮現運動条件の時 1000 Hzであった。反応は、I/O ボードを介してコンピュータに接続した反応キーによって、収集された。

刺激

<連続運動条件>

画面中央の凝視点の下方 14.6~70.2 minの範囲に、左右方向 17.6~52.7 minの範囲にわたって運動する、上下2つの垂直な線分(長さ25.5 min)が提示された(図 10-10)。2つの線分は、4.7 min離れている。各線分の運動は、RAMP成分とSINE成分から構成された(図

10-11)。

RAMP成分は、上下の副尺刺激に共通で、一定速度の運動を表わしている。したがって、2つの副尺刺激のRAMP成分に関する限り、両者の間にいかなる時も時間的・空間的ずれは存在しない。RAMPの傾きは、速度を表わし、0, 0.97, 1.94, 3.89 deg/secの4種類が、用意された。

SINE成分は、RAMP成分によって決定される速度で運動する対象の、運動方向に沿った周期的な位置変動を、表わしている。SINE成分の振幅は、2つの副尺刺激間に、SINE成分の周波数に従って生じる、空間的な位置のずれの大きさを表わす指標である。周期的かつ一時的に生じる空間的ずれの大きさと、各副尺刺激の位置変動の大きさを、分離するため、3種類のSINE成分が用意された。

TYPE1: 2つの副尺刺激の一方は、正弦波の正位相 0~180 degの範囲、他方は、正弦波の負位相 180~360 degの範囲から、SINE成分が構成される。両副尺刺激間の空間的ずれの最大値は、振幅の2倍に等しい。各副尺刺激の位置変動の大きさは、振幅に等しい。

TYPE2: 2つの副尺刺激のSINE成分は、共に、普通の正弦波である。ただし、位相が相互に 180 degずれている。両副尺刺激間の空間的ずれの最大値は振幅の2倍に等しいが、周期的にその符号は反転する。各副尺刺激の位置変動の大きさは、振幅の2倍である。

TYPE3: 2つの副尺刺激の一方のSINE成分は、正位相の振幅が負位相の振幅の3倍である。他方のSINE成分は、負位相の振幅が正位相の振幅の3倍である。両副尺刺激間の空間的ずれの最大値は、小さい方の振幅の2倍に等しい。各副尺刺激の位置変動の大きさは、振幅の4倍である。

<仮現運動条件>

画面中央の凝視点の下方 7.5~35.1 minの範囲に、左右方向 11.64~23.3 minの範囲にわたって運動する、上下2つの垂直な線分(長さ12.7 min)が提示された。2つの線分は、2.2 min離れている。連続運動条件のTYPE1, TYPE2に相当する2種類のSTAIRCASE型の仮現運動が用意された(図 10-12)。1つは、実験IのSTAIRCASE型に等しく、TYPE1に相当する。もう1つは、TYPE2に相当し、S値が、静止刺激の提示毎に2つの副尺刺激間の空間的ずれの分だけ、変動した(ANOMALOUS STAIRCASE)。この時、2つの副尺刺激におけるS値の増減サイクルは、逆位相となる。従って、空間的ずれの符号は、周期的に交替した。

速度は、0.97, 1.94 deg/secの2種、提示時間は、200 ms、T値は、2~100 msで、t/T値は、常に 1/2であった。

被験者

本実験には、3名の被験者が参加した。全員、正常な視力(一部は矯正視力)を有する北海道大学文学部行動科学科の学部生及び大学院生である。

手続

被験者は、暗室において両眼で、画面中央の光点を凝視し、約3秒毎に提示される2つの運動線分が、整列しているか否か、判断する(強制選択法)。観察距離は、連続運動条件では、57 cm、仮現運動条件では、114 cmであった。提示時間は、240 ms、SINE成分の周波数は、4.17~125.0 Hzの範囲から6~7種、用意された。副尺閾は、仮現運動条件では、上下法によって、連続運動条件では、2つの上下法を並列的に行なって(two-interleaved staircase method)測定された。並列的に行われる2つの測定において、空間的ずれの方向と上昇系列か下降系列かが異なった。YES/NOの反応に従って、連続運動条件ではSINE成分の振幅が、仮現運動条件では仮現運動を構成する同時に呈示される静止刺激間のずれの大きさが変化した。運動方向は、試行毎にランダムに選択された。

副尺閾は、被験者のYES/NO判断が安定した時点で、10個の反応の変化時点(YES→NO, NO→YES)における両副尺刺激間の空間的ずれの値(連続運動条件では空間的ずれの最大値)が収集され、それらに最小二乗法により傾き0の直線を回帰させ決定された。なお、連続運動条件の場合の副尺閾は、従属変数であるSINE成分の振幅の2倍(TYPE3では小さい方の振幅の2倍)で表わされ、これは検知可能な周期的に変動する空間的ずれの最小値である。空間的ずれが安定して存在する場合の古典的な副尺閾とも、また、実験IIまでのずれの方向が一定している場合の副尺閾とも異なっている。

連続運動条件では、3種のSINE成分、仮現運動条件では、2つの速度条件毎に、セッションが、行なわれた。

[結果]

<連続運動条件>

連続運動条件の結果は、以下のようにまとめられる。測定した副尺閾は、SINE成分の周波数の関数として、図 10-13, 14, 15, 16 に、被験者・速度別に示す。

- (1) TYPE2では、SINE成分の周波数が、約20 Hzを超えると、副尺閾の測定は不可能であった。これは以下に述べる理由のためであろう。TYPE2において、周期的に導入される物理的な空間的ずれの方向は、周期的に反転する。即ち、2つの副尺刺激が、追いついたり追いつかれたりしながら、同じ平均速度で運動している。もし、SINE成分の

1 サイクルにわたって、位置情報の時空間的統合が起これば、周期的に生成・消去する空間的ずれは、平均化によって解消されてしまうだろう。実際、約 20 Hz以上では、SINE成分の振幅が大きくなっても、2つの副尺刺激の幅が同じように太く見えるだけである。この結果から、時空間的統合の臨界持続時間は約 50 ms (SINE成分の周波数の逆数)と評価できる。これは、Morgan(1980)に一致する。

- (2) TYPE2の結果を、速度別に回帰曲線と共に、図 10-17 に示す。データ数が十分ではないが、時空間的統合の臨界持続時間は、速度が高くなるほど、短くなる傾向が認められる。これは、sustained/transientの二分法に一致している。
- (3) TYPE1とTYPE3では、位置変動の周波数や速度の副尺閾の大きさに対する影響は、認め難い(速度が高くなることによって、副尺閾が上昇する徴候が、被験者 HKで認められたが、この種の課題に熟練している被験者 MF では、認められなかった)。しかし、TYPE2の結果から見て、約20 Hz以上の範囲では、時空間的に平均化された空間的ずれが、約 20 Hz以下の範囲では、平均化されない物理的な空間的ずれが、検出されていると、解釈できる。そして、速度の影響がないばかりか、移動しながら振動している対象と、静止したまま振動している対象でも、副尺視力に有意な差は認められなかった。
- (4) 副尺閾は、TYPE1で約 60 sec、TYPE3で約 30 secである。この時、各副尺刺激の位置は、TYPE1で約 30 sec、TYPE3で約 60 secの範囲で変動している。さらに、測定可能な範囲内の TYPE2の副尺閾は、約 45 secで、この時、副尺刺激は、約 45 secの範囲にわたって変動している。即ち、位置情報の分布が広いほど、副尺閾は、小さい。

<仮現運動条件>

仮現運動条件の結果は、以下のようにまとめられる。測定した副尺閾は、T値(SOA)の関数として、図 10-18, 19, 20 に、被験者別に示す。

- (1) 2つの副尺刺激間に周期的に導入される空間的ずれの方向が、 $1000/2 \cdot T$ Hz の周期で反転する条件(ANOMALOUS STAIRCASE)では、T 値が約20 msより短くなると、即ち、空間的ずれの方向の反転の周期が約 25 Hzを超えると、副尺閾の測定は、不可能であった。連続運動条件の TYPE2と同じように、T 値の2倍よりも、時空間的統合の臨界時間が長ければ、周期的に符号が変わる空間的ずれは、平均化され、解消されるだろう。結果は、臨界時間が、約 40 ms(空間的ずれの符号が変化する周波数の逆数)であることを示しているが、この値は、連続運動を使って得られた値に、近似する。

- (2) 位置情報の時空間的統合の臨界時間に対する速度の効果は、被験者MF, HKにおいて、認められる。速度が速いほど、臨界時間が短くなるのは、連続運動条件と同じである。
- (3) 通常の STAIRCASE型の仮現運動の場合、副尺閾は、T 値が小さいほど、低くなった。最も感度が高い条件では、15 sec程度のずれが検出された。速度が高くなることによって、副尺視力が損なわれる徴候が、被験者YK, HKで認められたが、この種の課題に熟練している被験者 MFでは、認められなかった。

[考察]

本実験は、連続運動であっても、仮現運動であっても、位置情報の時空間的分布が、その知覚される位置に反映されることを示した。その統合時間は 40~50 msであり、Morgan (1979a, b, 1980)が、空間的ずれと時間的ずれが相互に置き換え可能な範囲、即ち、仮現運動の補間の臨界時間について得た評価値と、一致している(7-1 節)。また、Westheimer & McKee(1977b), Fahle & Poggio(1981), Morgan & Watt(1983)らは、臨界距離に関して、約3~4 minという評価をしている。これに対し、本実験の結果は、ずれの情報が広範囲に分布していた方が、ずれが検出され易いことを示している。このことは、これまでの研究が、副尺刺激だけでなく、ずれの生じる空間的範囲をも一定速度で運動させていたことを再認識させる。

この問題は、時空間的受容野の概念を使って考えると、理解し易いかもしれない。本実験の副尺刺激の運動を、x-t座標系で記述すると、図10-21のようになる。時空間的受容野が、RAMP成分を表わす直線に沿って、細長く広がっているなら、SINE成分をRAMP成分に付加することは、運動軌道が興奮領域から逸脱する確率を増大させる。興奮領域に沿って存在する抑制領域によって、この検出器は、軌道の逸脱に敏感に反応するだろう。これは、物理的に存在している空間的ずれが時空間的統合を受けないことを意味する。時間的ずれの検出の場合と異なり、空間的ずれの検出では、ずれの情報が網膜上に存在しているため、時空間的統合は必要条件ではない。むしろ、連続運動条件のTYPE2や仮現運動条件のANOMALOUS STAIRCASE は、網膜上に存在している空間的ずれが、統合過程によって失われてしまう場合を示している。このように、本実験の条件は、時空間的受容野の空間軸に沿った大きさを評価するには、不適切であったかもしれない。しかし、そのかわりに、ずれの情報が一定速度で運動することが、時空間的統合に重要であることを示した。

空間的ずれの情報が広範囲に分布していた方が、検出され易いことは、閾下加重に関連した確率加重の概念によっても、説明できるかもしれない。空間的ずれの情報は網膜上に

存在しているから、その分布が広範囲であれば、時空間的統合によって、その情報が弱められたり、失われたりする確率は、減少するだろう。言い換えると、ずれの情報が、局在する検出器のどれかに保存される確率は、分布が広範な方が、増すだろう。本実験においては、物理的なずれの最大値に較べ、平均化されたずれは小さくなるのである。

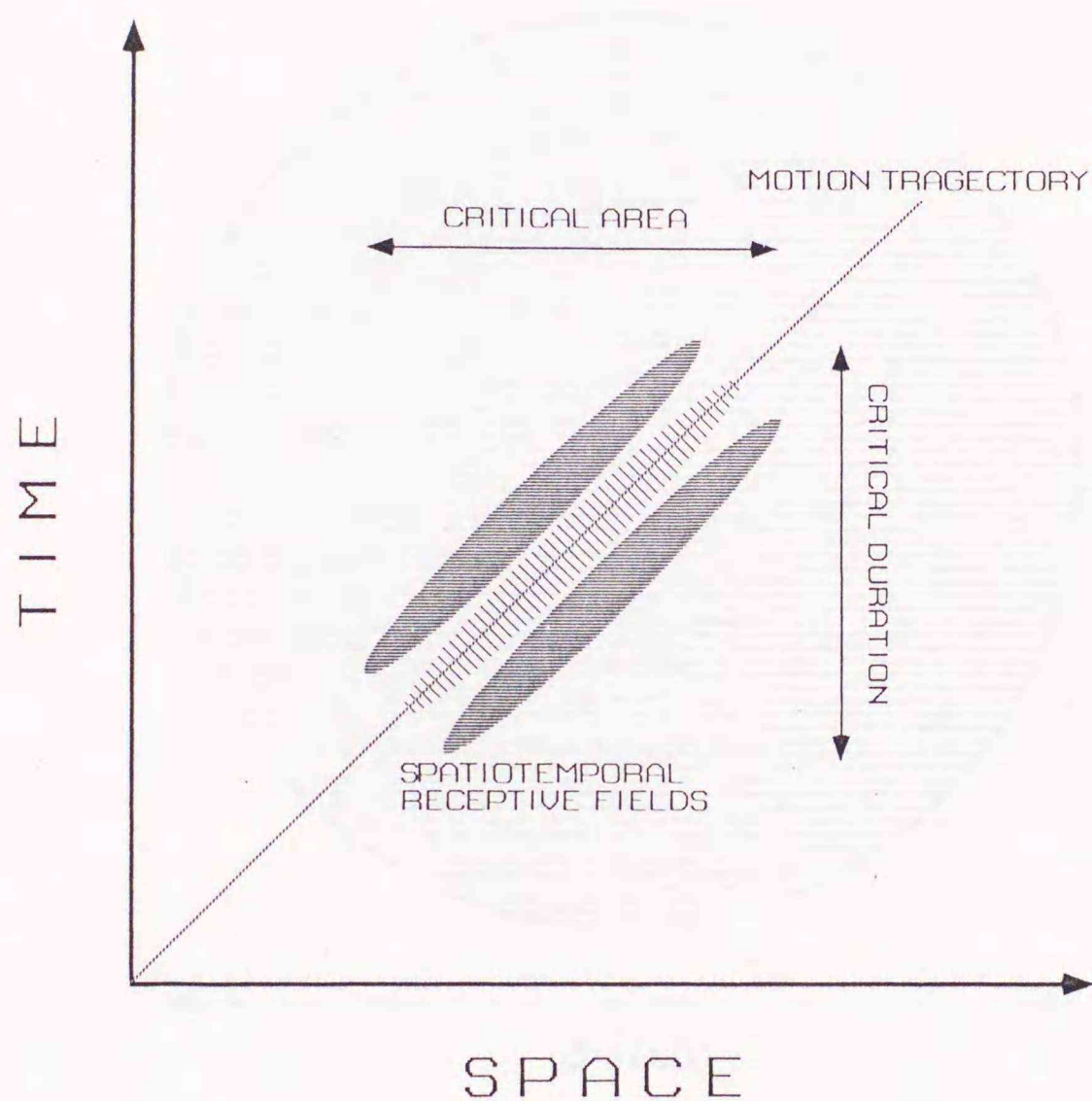


図 10-9 時空間的受容野。時空間的受容野は x - t 平面において原点を通る直線に沿って並ぶいくつかの長楕円によって表わされる。興奮領域と抑制領域を示す長楕円が交互に並んでいる。原点を通る直線の傾きと長楕円の幅はそれぞれその時空間的受容野が選択的感度をもつ速度と空間周波数を表わす。時空間的受容野全体の t 軸に沿った長さ x 軸に沿った長さはそれぞれ閾下加重の時間的臨界値と空間的臨界値を表わす。興奮・抑制のサイクル数は帯域幅を規定する。

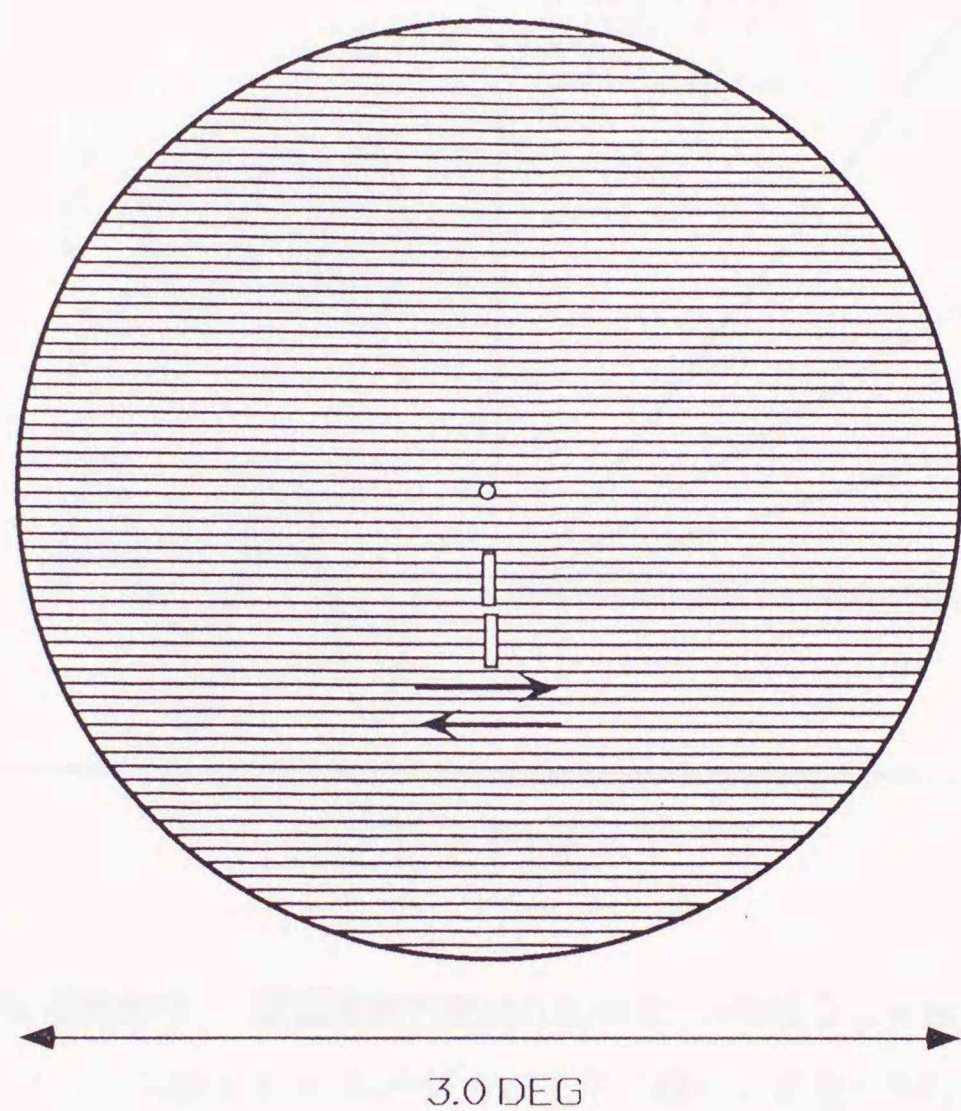


図 10-10 実験Ⅲ刺激画面。画面中央の光点の下方に，上下に並んで左右に運動する2つ
明るい垂直線分が呈示された。

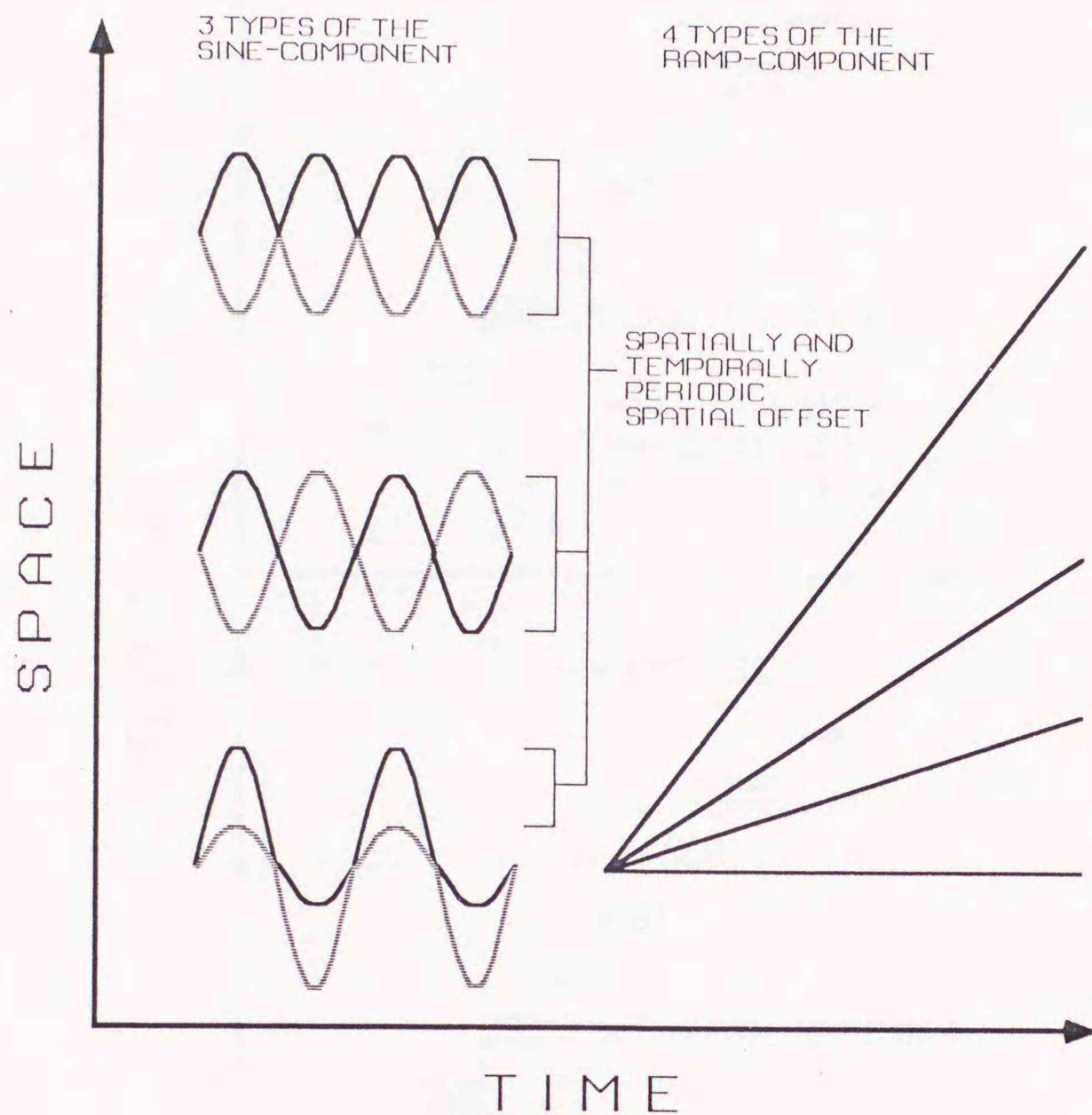


図 10-11 実験Ⅲ連続運動条件. 連続運動刺激は3種類の SINE成分と4種類の RAMP成分の組合せによって実現された. RAMP成分は上下の線分で共通で平均速度を表わす. SINE成分 TYPE1(左上)では上下の線分(実線と破線)はそれぞれ正弦波の正位相と負位相に従って位置変動する. TYPE2(左中)では上下の線分はそれぞれ互いに180 deg位相がずれた正弦波に従って位置変動する. TYPE3(左下)では上下の線分はそれぞれ負位相の振幅に対し正位相の振幅が3倍ある変則的な正弦波と正位相の振幅に対し負位相の振幅が3倍ある変則的な正弦波に従って位置変動する. SINE成分によって上下の線分間に周期的な空間的ずれが生じる. ただし, TYPE2 においてそのような空間的ずれの方向は周期的に反転する. 位置変動の周期は4.17~125.0 Hzの範囲から選択された.

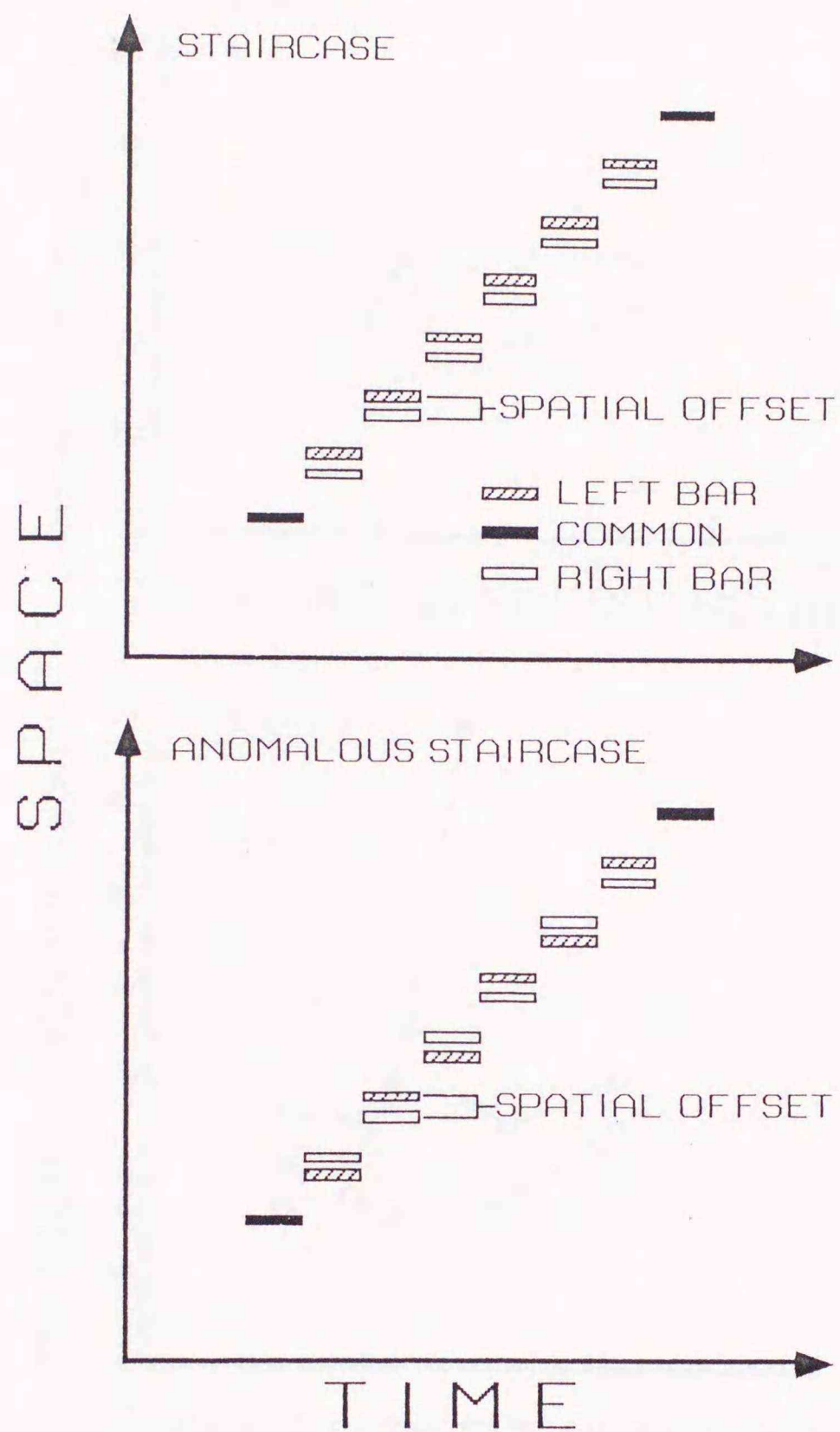


図 10-12 実験Ⅲ仮現運動条件. 仮現運動刺激は2種類の STAIRCASE によって, 実現された. 1つは連続運動条件 SINE成分のTYPE1に対応するもの(上)で, 仮現運動のため継時的に呈示される静止刺激において上下の線分間に(最初と最後に呈示される静止刺激を除いて)空間的ずれが存在する. もう1つは同じように空間的ずれが存在するが, 静止刺激の呈示毎にその方向が反転する(下, ANOMALOUS STAIRCASE). これは連続運動条件 SINE成分 TYPE2に対応する.

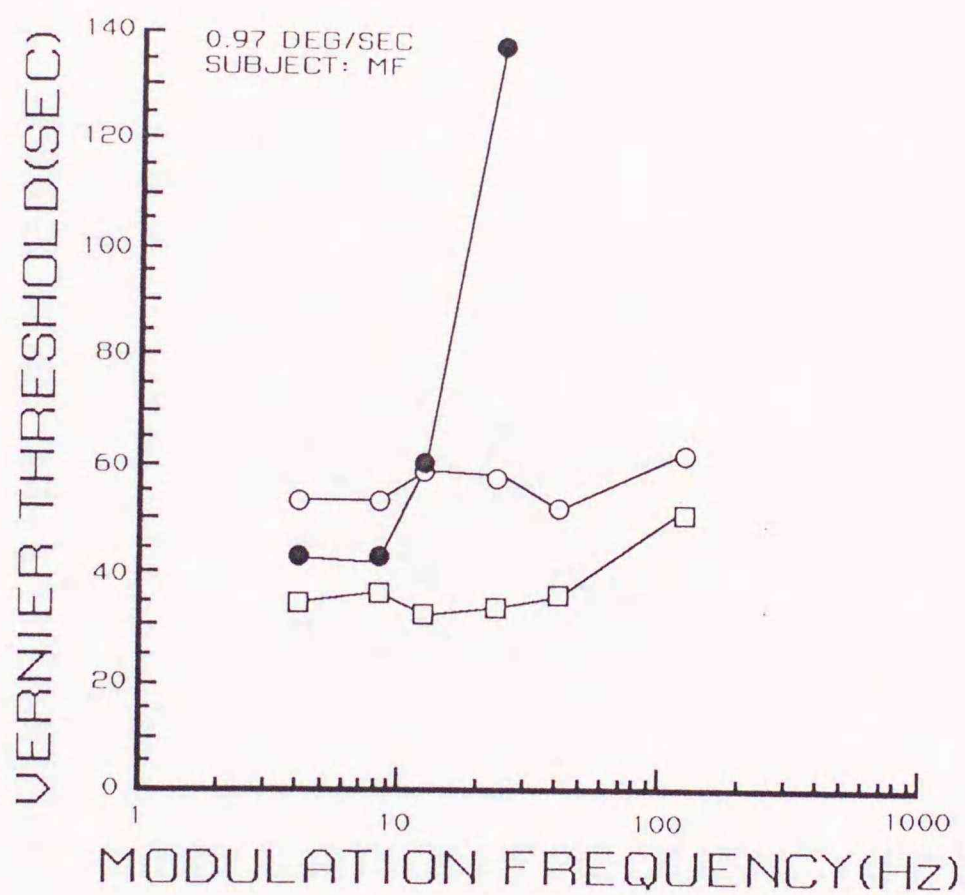
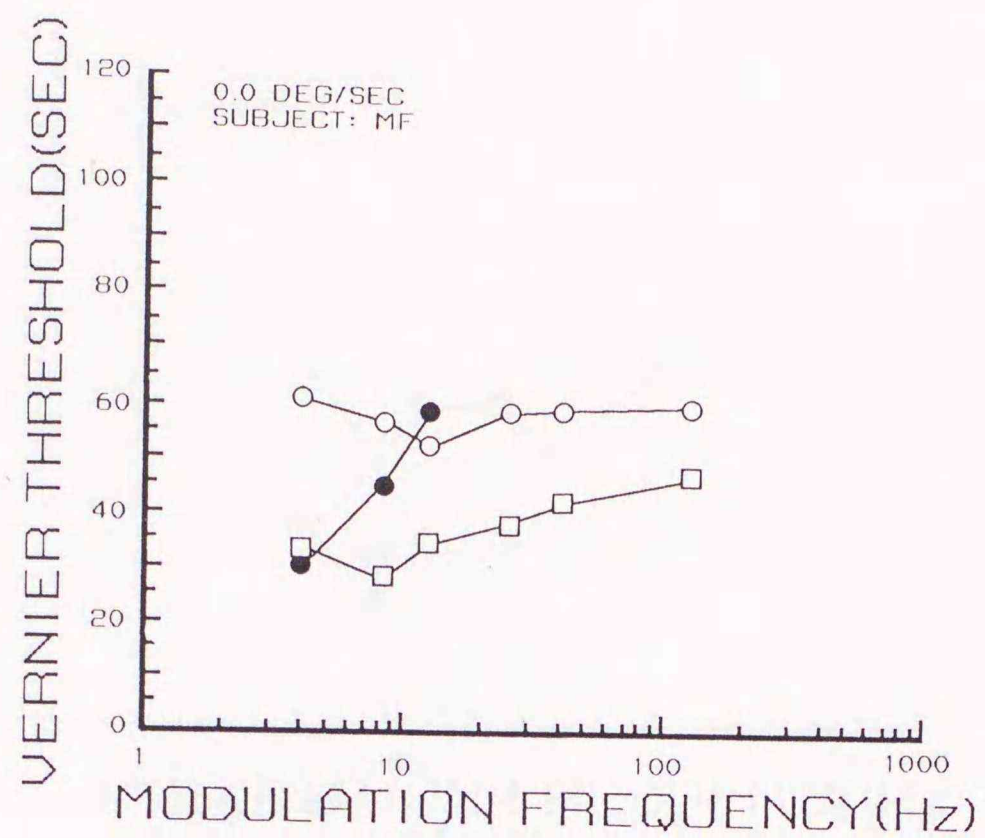


図 10-13 実験Ⅲ連続運動条件・速度(RAMP成分)条件 0.0 deg/sec (上), 0.97 deg/sec (下)・被験者MFの結果. SINE成分の周波数(modulation frequency)の関数として副尺閾をプロットした. 副尺閾はSINE成分によって周期的に生じる空間的ずれの最大値で表わされた. 3つの関数はそれぞれSINE成分の種類, TYPE1(O), TYPE2(●), TYPE3(□)に対応している. SINE成分の周波数が高い時 TYPE2の条件では副尺閾の測定が不可能であった.

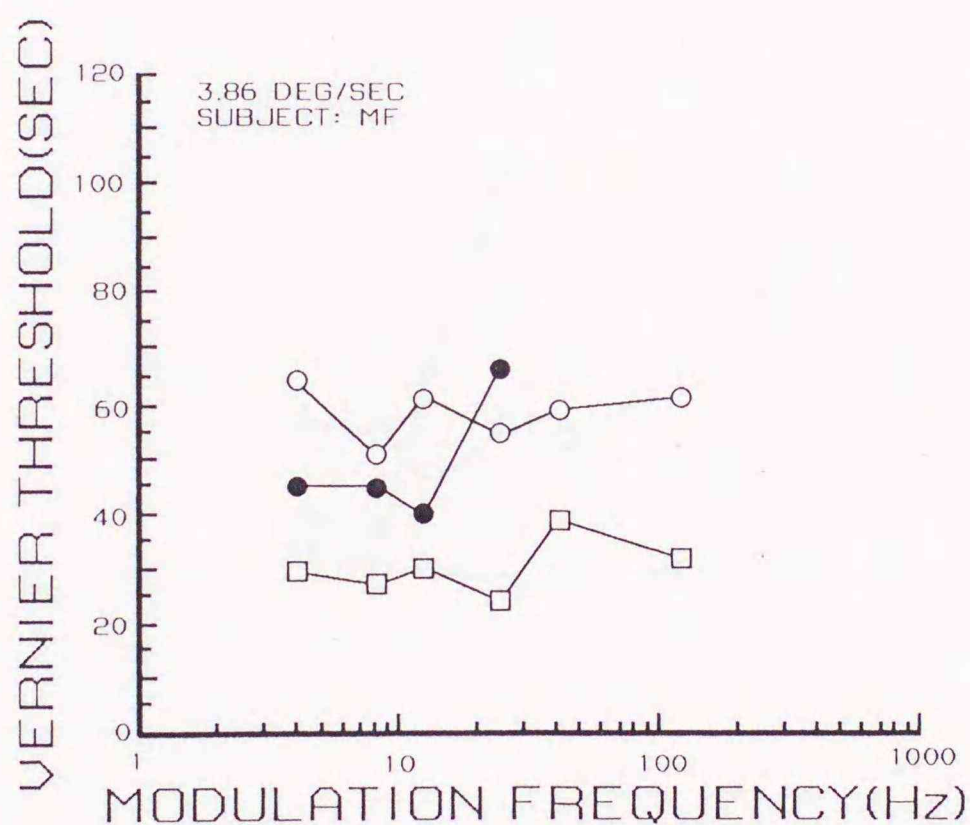
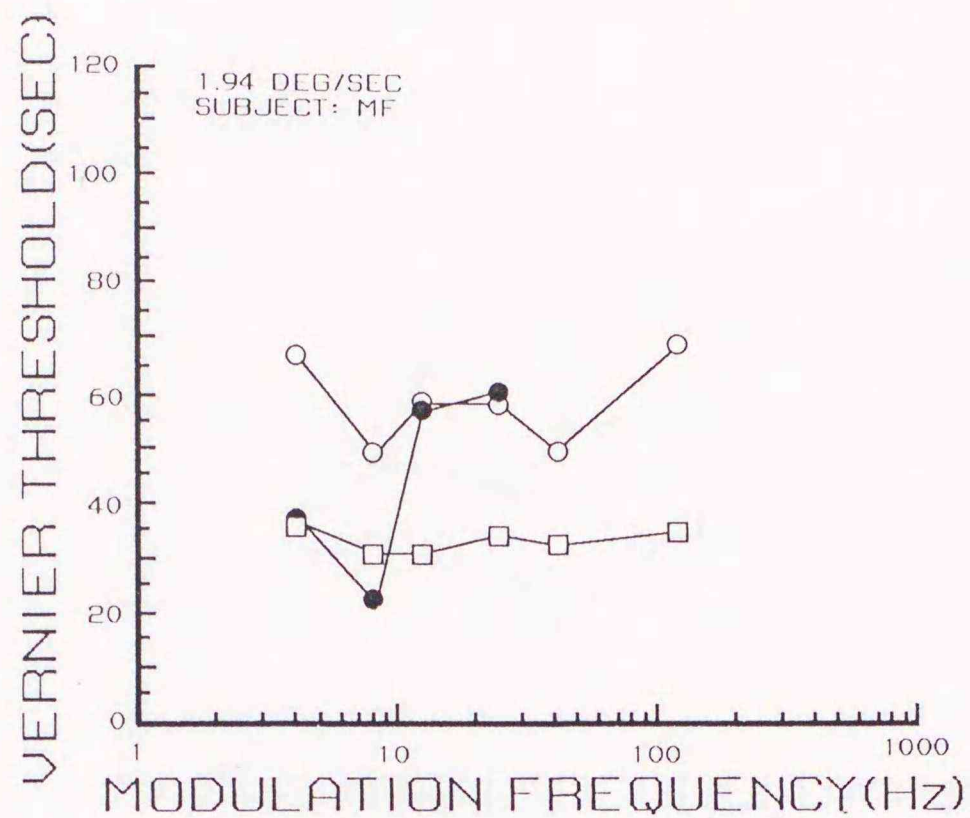


図 10-14 実験Ⅲ連続運動条件・速度(RAMP成分)条件 1.94 deg/sec (上), 3.86 deg/sec (下)・被験者MFの結果. SINE成分の周波数(modulation frequency)の関数として副尺閾をプロットした. 副尺閾はSINE成分によって周期的に生じる空間的ずれの最大値で表わされた. 3つの関数はそれぞれSINE成分の種類, TYPE1(○), TYPE2(●), TYPE3(□)に対応している.

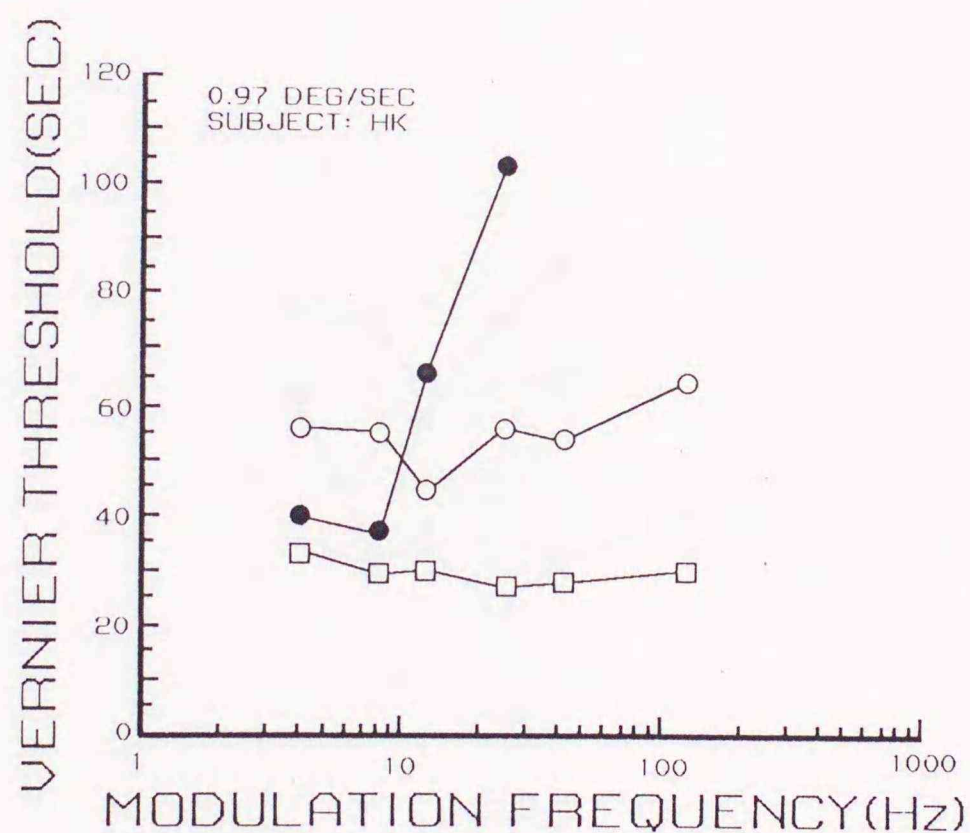
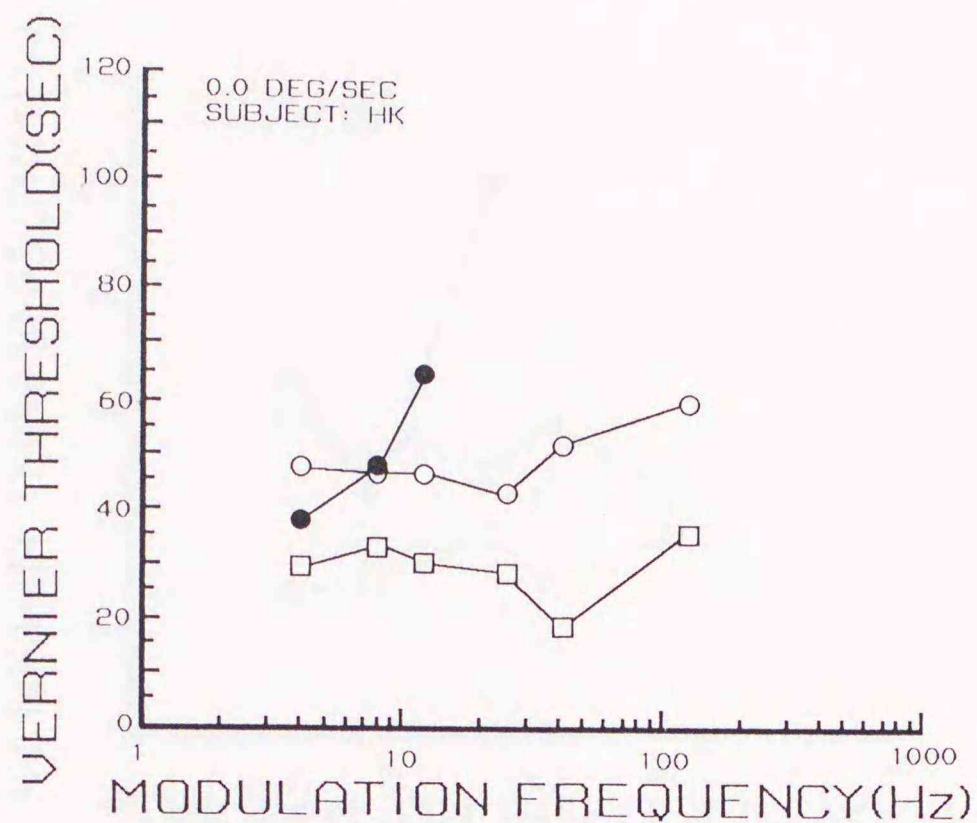


図 10-15 実験Ⅲ連続運動条件・速度(RAMP成分)条件 0.0 deg/sec (上), 0.97 deg/sec (下)・被験者HKの結果. SINE成分の周波数(modulation frequency)の関数として副尺閾をプロットした. 副尺閾はSINE成分によって周期的に生じる空間的ずれの最大値で表わされた. 3つの関数はそれぞれSINE成分の種類, TYPE1(O), TYPE2(●), TYPE3(□)に対応している.

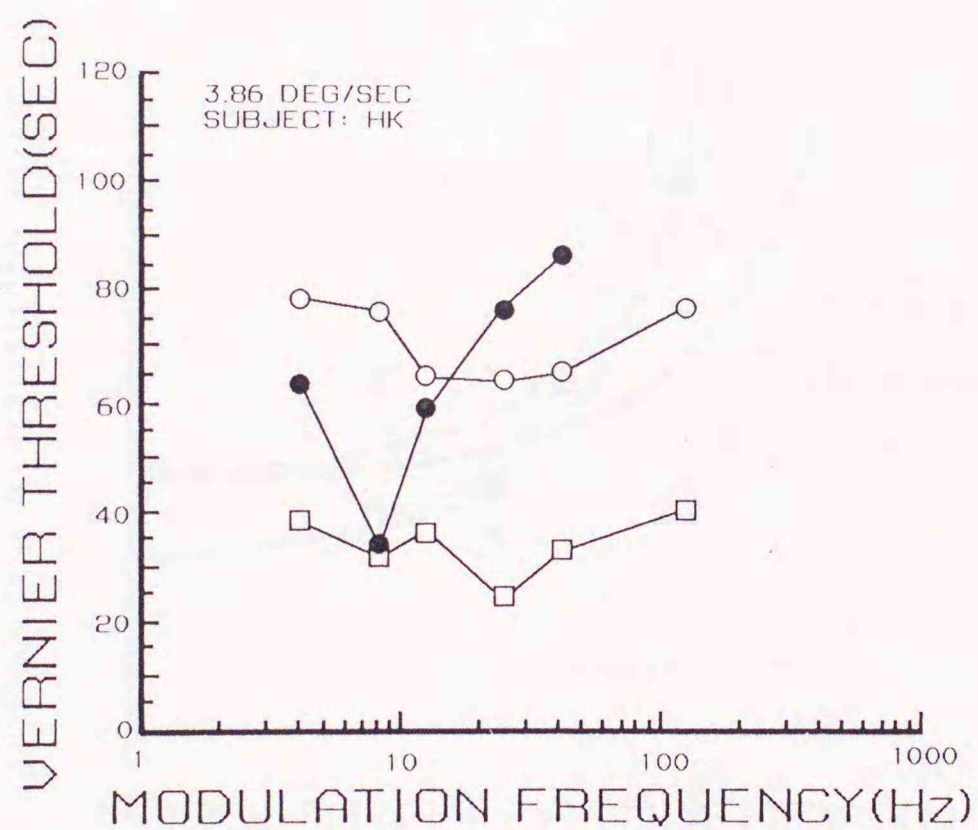
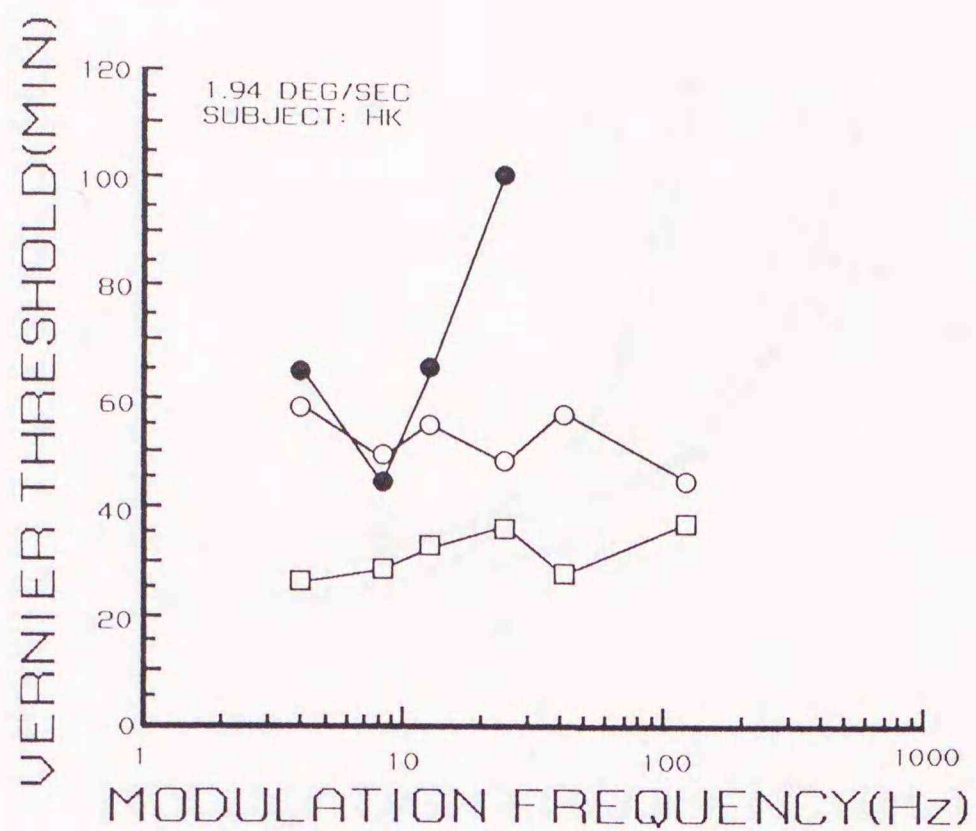


図 10-16 実験Ⅲ連続運動条件・速度(RAMP成分)条件 1.94 deg/sec(上), 3.86 deg/sec (下)・被験者HKの結果. SINE成分の周波数(modulation frequency)の関数として副尺閾をプロットした. 副尺閾はSINE成分によって周期的に生じる空間的ずれの最大値で表わされた. 3つの関数はそれぞれSINE成分の種類, TYPE1(O), TYPE2(●), TYPE3(□)に対応している.

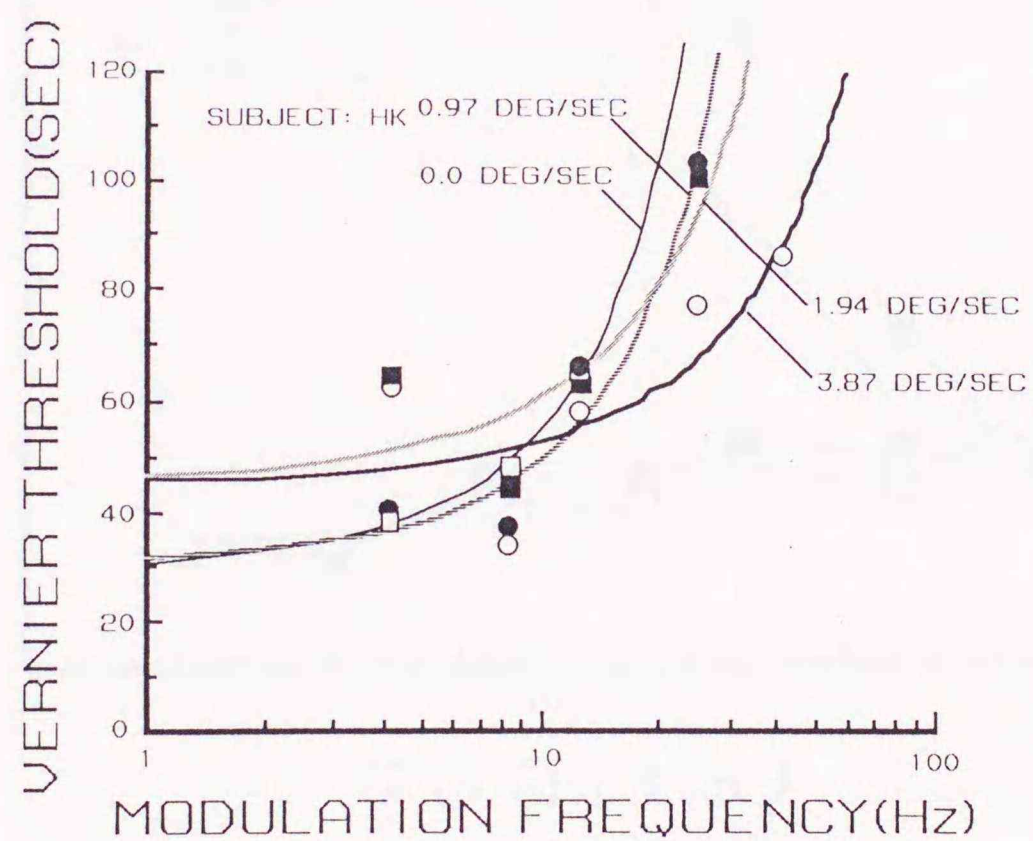
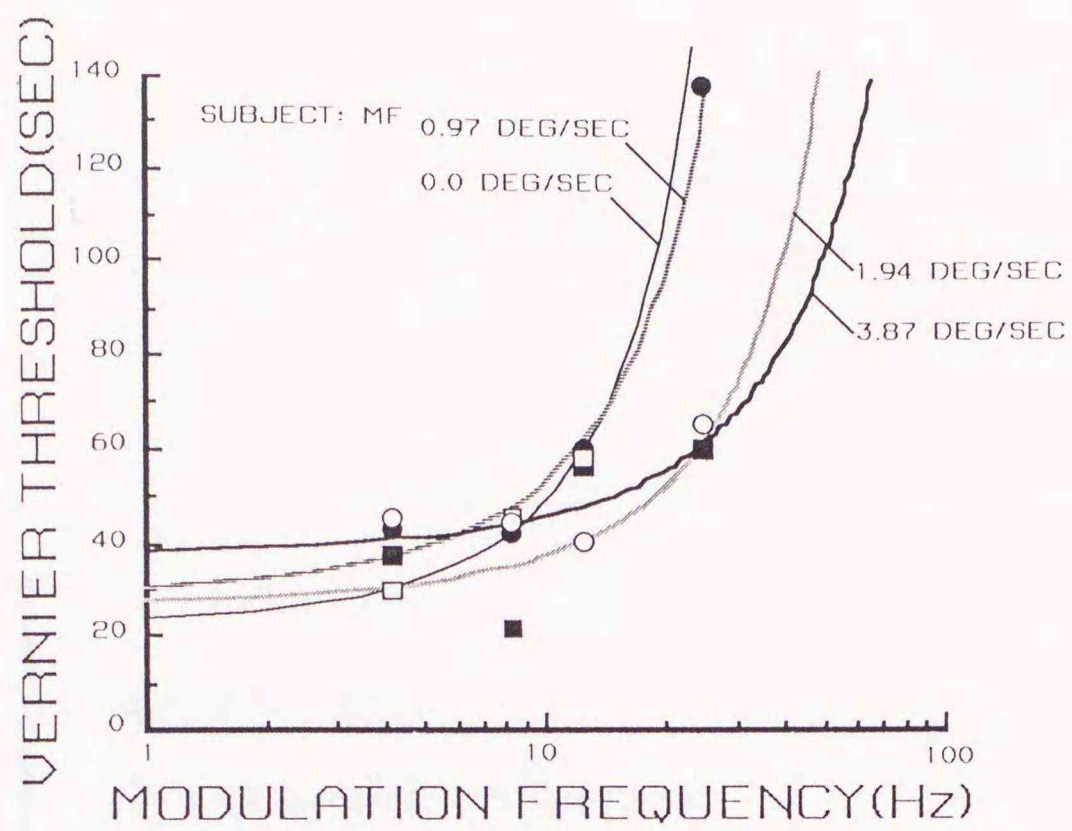


図 10-17 実験Ⅲ連続運動条件・SINE成分TYPE2の結果と回帰曲線。被験者(MF:上, HK:下)
 ・速度(RAMP成分)条件毎に曲線を当てはめた。速度が高いほどSINE成分の周波数がより高い範囲まで副尺閾の測定が可能である傾向が認められる。

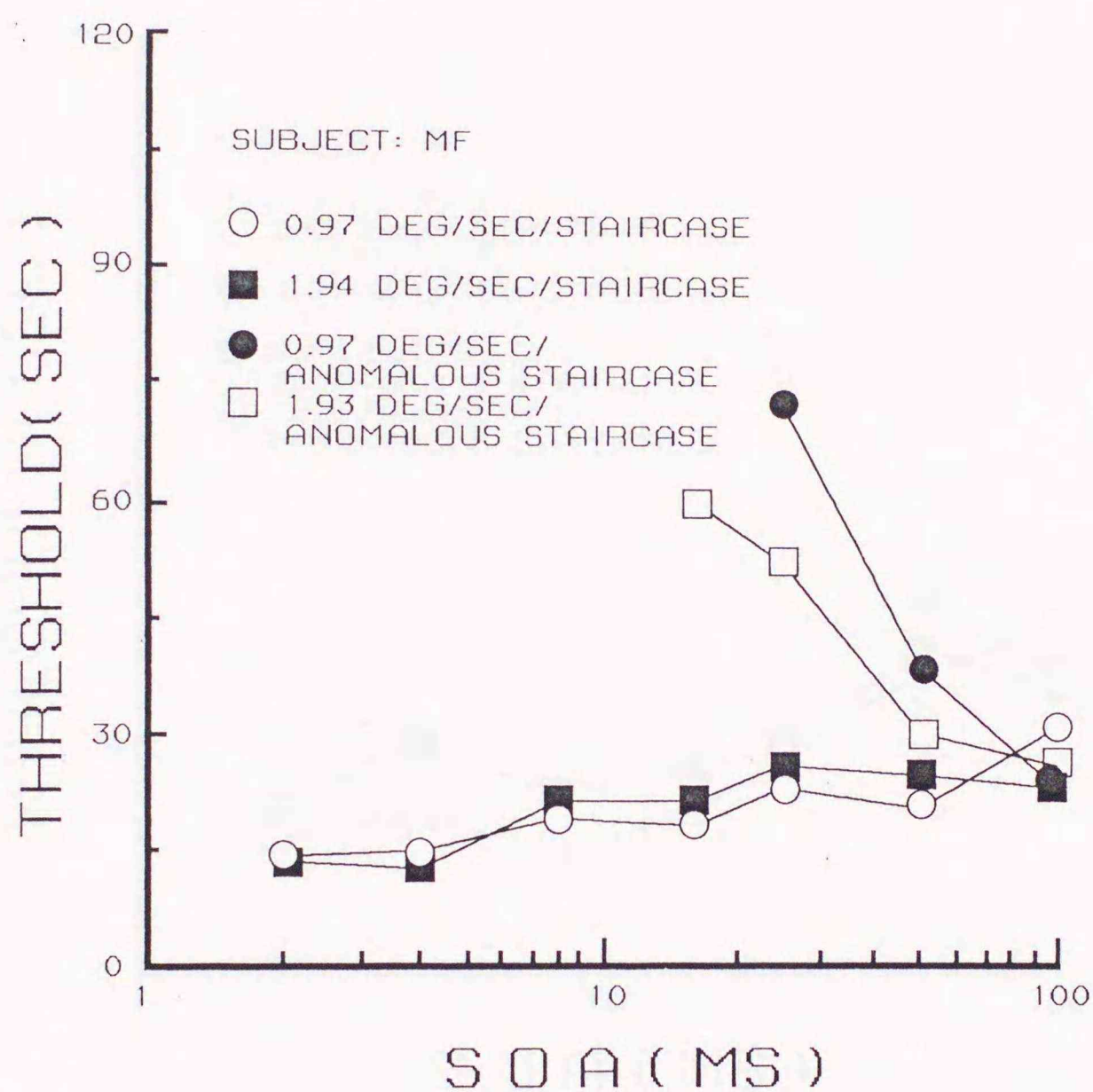


図 10-18 実験Ⅲ仮現運動条件・被験者MFの結果. $T(SOA)$ 値の関数として副尺閾をプロットした. 4つの関数はそれぞれ速度 0.97 deg/sec, STAIRCASE型(○), 速度1.94 deg/sec, STAIRCASE型(■), 速度 0.97 deg/sec, ANOMALOUS STAIRCASE型(●), 速度 1.94 deg/sec, ANOMALOUS STAIRCASE 型(□)に対応している. ANOMALOUS STAIRCASE型の時 $T(SOA)$ 値が短い条件では副尺閾の測定が不可能であった.

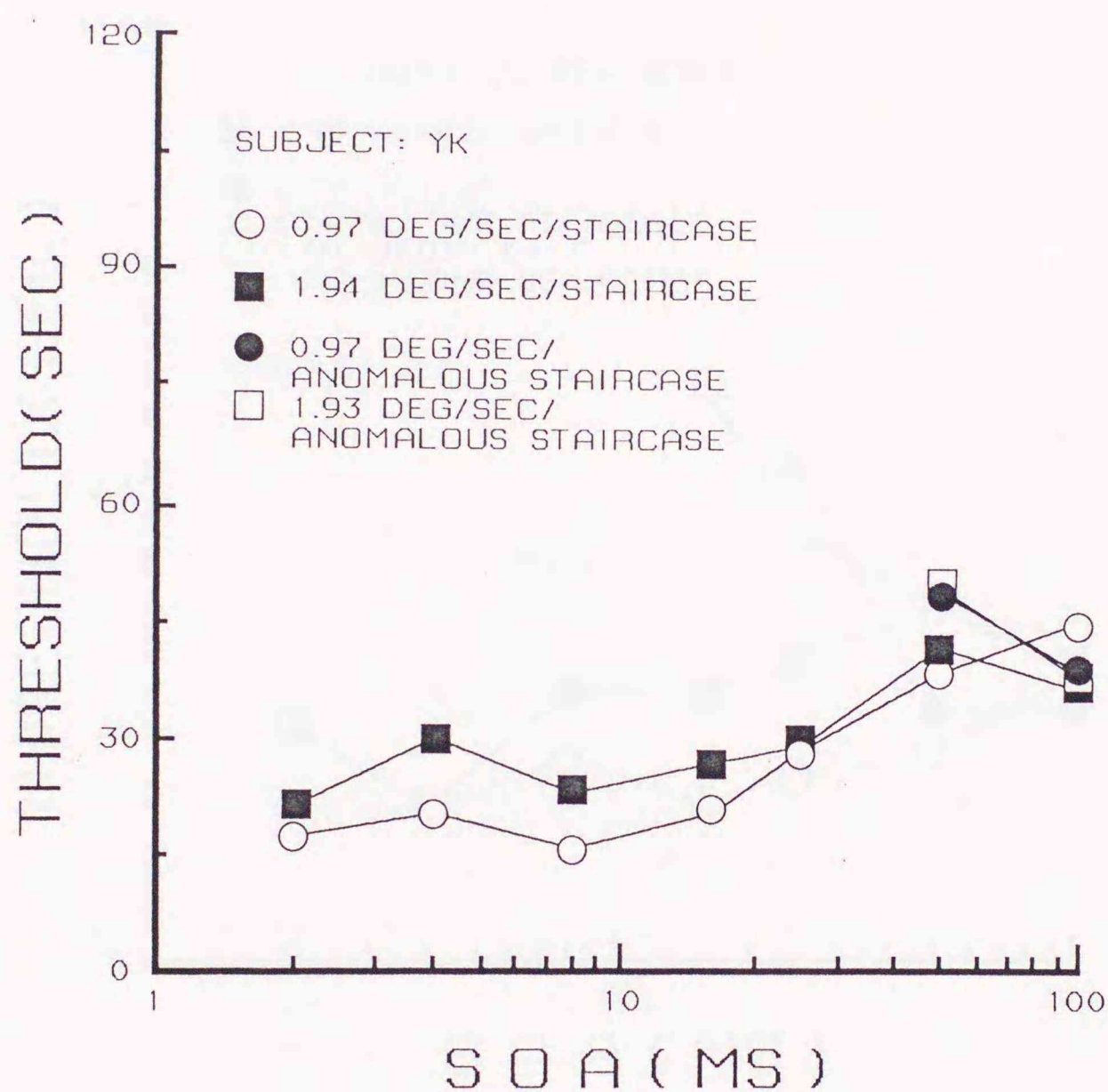


図 10-19 実験Ⅲ仮現運動条件・被験者YKの結果。T(SOA)値の関数として副尺閾をプロットした。4つの関数はそれぞれ 速度0.97 deg/sec, STAIRCASE型(○), 速度1.94 deg/sec, STAIRCASE型(■), 速度 0.97 deg/sec, ANOMALOUS STAIRCASE型(●), 速度 1.94 deg/sec, ANOMALOUS STAIRCASE型(□)に対応している。

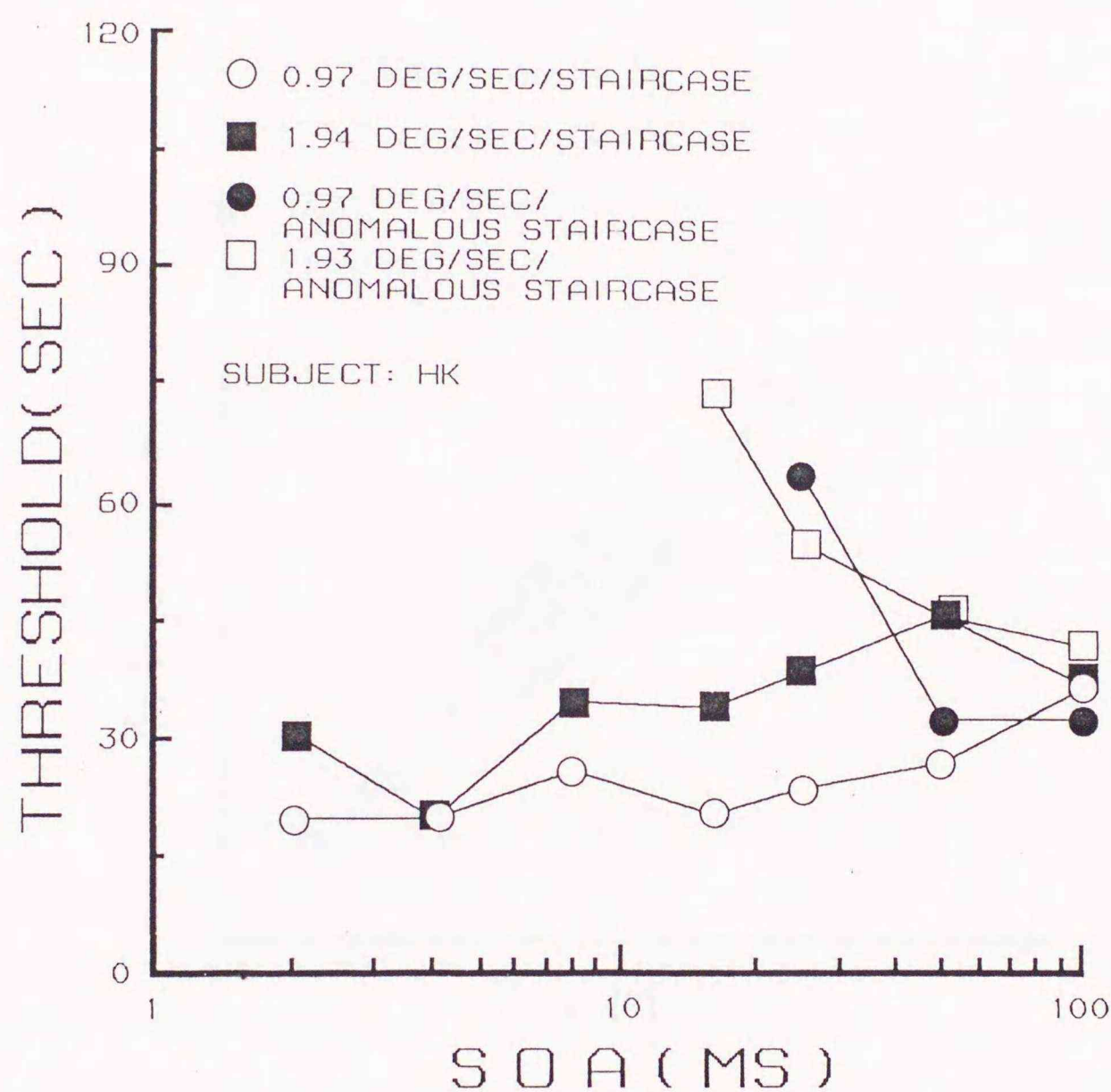


図 10-20 実験Ⅲ仮現運動条件・被験者HKの結果．T(SOA) 値の関数として副尺閾をプロットした．4つの関数はそれぞれ速度 0.97 deg/sec, STAIRCASE型(○), 速度1.94 deg/sec, STAIRCASE型(■), 速度 0.97 deg/sec, ANOMALOUS STAIRCASE型(●), 速度 1.94 deg/sec, ANOMALOUS STAIRCASE型(□)に対応している．

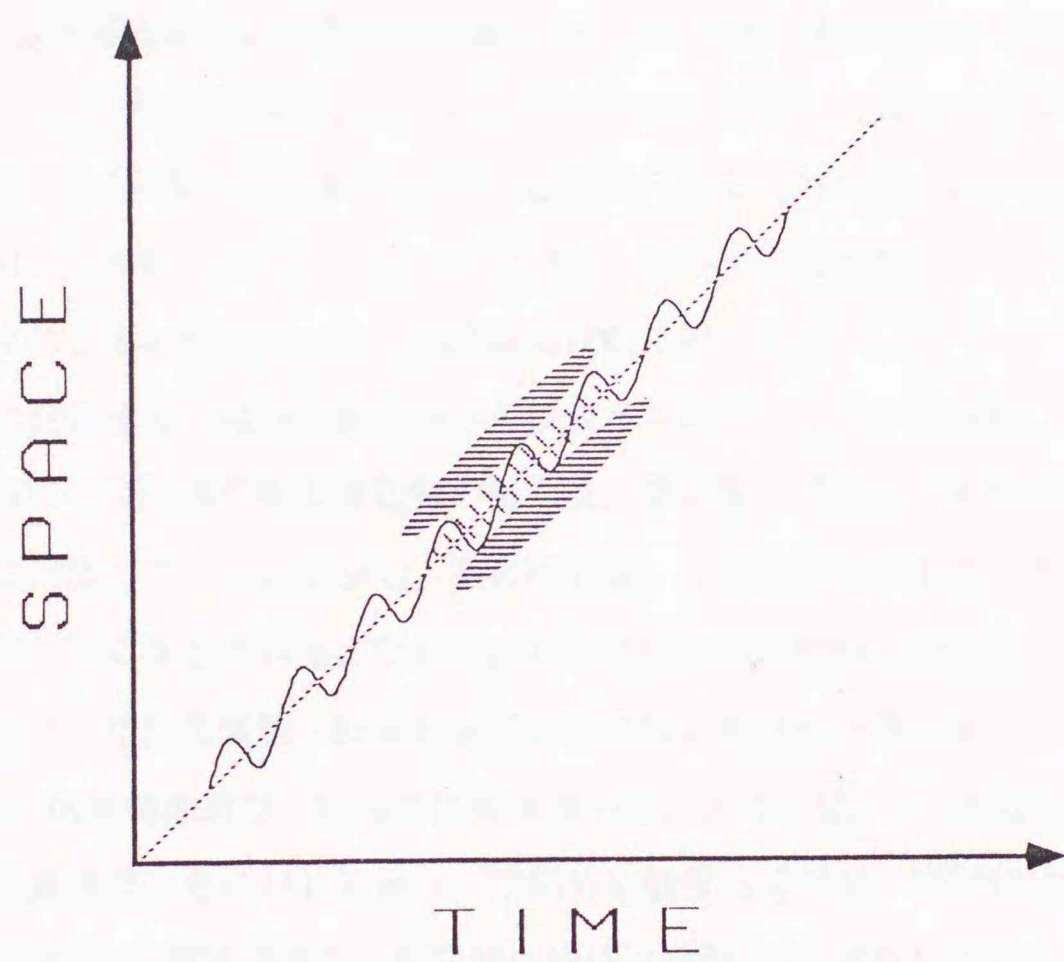


図 10-21 時空間的受容野と副尺刺激の運動軌道．時空間的受容野に重ねて正弦波に従って位置変動しながら，ある平均速度で運動する副尺刺激の軌道を描くと，そのような対象は位置変動の振幅によっては時空間的受容野の興奮領域から抑制領域へ逸脱することがわかる．この受容野は，逸脱の有無によって差異のある反応をするだろう．

10-5. 実験Ⅳ -明るさと色の効果-

視覚系は、光の属性のうちの強度と波長、即ち、輝度と色の情報を利用している。陰影の存在など考えると、輝度変化の空間的分布より波長変化の空間的分布の方が、より安定した外界の表現を与えるかもしれない。

色覚は、空間的情報処理に関して、興味深い性質を示す。輝度・空間周波数・振幅・コントラストが等しく180 deg位相がずれた異なる色の正弦格子(普通、赤と緑か、青と黄)を重ねることによって作られる色格子(chromatic grating)を使って、CSFを測定すると、輝度のCSFに比べ、高空間周波数側での感度低下が、より低い空間周波数で起こり、低空間周波数側での感度低下は、ほとんどない。輝度のCSFは、帯域通過型であるのに対し、色のCSFは、低帯域通過型となるのである(van der Horst & Bouman, 1969; Granger & Heurtley, 1973)。この色のCSFも、単一のチャンネルではなく、複数のチャンネルの感度の包絡線を表わしている(多重チャンネル・モデル)と考えられる(De Valois & Switkes, 1983; Bradley, et al., 1985; Switkes, et al, 1988)。さらに、時間特性でも、色のCSFは、低時間周波数に対し高い感度を示し、高時間周波数に対して低い。

網膜に優勢に分布する赤錐体と緑錐体から構成される同心円型の受容野(X細胞)を考えると、輝度のCSFの高空間周波数側の限界は、受容野中央に1サイクル分が収まってしまう周波数に対応している。しかし、色の場合は、受容野全体であり、高空間周波数側の限界は、当然、低くなるだろう。Ingling & Martinez-Uriegas(1985)は、このR-G受容野において、波長・空間周波数・時間周波数の各特性の組合せを考えると、輝度に対しては、a. 空間的に低帯域通過型、時間的に帯域通過型、あるいは、b. 空間的に帯域通過型、時間的に低帯域通過型、色に対しては c. 空間的に低帯域通過型、時間的に低帯域通過型、あるいは、d. 空間的に帯域通過型、時間的に帯域通過型 の4通りに機能できることを示唆した。現実には、人間の視覚系において、時間フィルタと空間フィルタの組合せは、任意ではなく、実際、d型は、今のところまだ分離・確認されていない。また、色選択性は、X細胞や単純細胞にはあるが、Y細胞や複雑細胞にはない。色選択性を有する細胞は、たとえばR-G受容野の中央に赤い光が周辺に緑の光が与えられた時、最も活性化し、逆に受容野の中央に緑の光が周辺に赤い光が与えられた時、最も抑制され、これら2つの状況の中間に興奮も抑制もされない場合がある。即ち、色選択性とは、この場合、位相選択性である。これらの心理物理学的・生理学的知見は、色覚における空間的情報処理が、低空間周波数・低時間周波数において、適切に働くことを示唆している。

[目的]

本実験は、Morgan(1979a, b, 1980)の手法、即ち、時間的遅れによって知覚される副尺刺激間の空間的ずれを、物理的な相対位置の調節によって打ち消すという方法によって、赤・緑・青の副尺刺激を使って、位置情報の時空間的統合の臨界時間を、測定する。また、実験 I で、暗い運動対象は、明るい運動対象に較べ遅れる傾向が見いだされたが、この点を、さらに、確認する。

[方法]

装置

刺激パターン及び凝視点は、コンピュータにより生成・制御され、モニタ・ディスプレイ上に呈示された。反応は、I/O ボードを介してコンピュータに接続した反応キーによって収集された。〈色光を使った副尺調整課題〉のためには、被験者とディスプレイとの間には干渉フィルタが置かれ、その中心波長は、460(青), 520(緑), 640 nm(赤)の3種、半値幅は、8 nmである。フレーム周波数は、〈色光を使った副尺調整課題〉では 333.3 Hz、〈副尺刺激の整列判断〉では 200 Hzであった。

刺激

〈色光を使った副尺調整課題〉

凝視点の両側に上から下へ運動する2つの線分(長さ 13.75 min)が呈示された(図 10-22)。運動は、STAIRCASE型の仮現運動で、 $T=6\sim60$ msで、常に $t=T$ であった。左右2つの副尺刺激間の時間的ずれ(T_0)は、常に $T/2$ であった(図 10-23, 記号 t , T に関しては 10-1 節参照)。被験者の押すキーによって、2つの線分間の物理的な相対位置(空間的ずれ)が変化した。副尺刺激の運動速度は 3.8 deg/sec。刺激輝度は、干渉フィルタ毎に、等しく設定された(2 cd/m^2)。

〈副尺刺激の整列判断(alignment judgement)〉

凝視点の両側に上から下へ運動する2つの線分(長さ 12 min)が呈示された。両副尺刺激共に、連続運動(RAMP型の仮現運動)をするが、一方は常に上から下への運動の期間、呈示され続け、他方は、点滅する(実験 I RAMP-RAMP条件に等しい)。点灯時間 t は、5, 15, 25, 50, 100 ms の5通り、消去時間 $T-t$ (inter-stimulus interval) は、5, 10, 30, 50, 100 ms の5通りであった。2つの副尺刺激は、常に物理的に(即ち、空間的に)整列して呈示された。

被験者

実験〈色光を使った副尺調整課題〉には、3名の被験者が、〈副尺刺激の整列判断〉には、8名の被験者が参加した。全員、正常な視力(一部は矯正視力)を有する北海道大学文学部行動科学科の学部生及び大学院生である。

手続

〈色光を使った副尺調整課題〉

被験者は、暗室において、観察距離100 cmから、干渉フィルタを通して、単眼でディスプレイ中央の凝視点を見る。凝視点の両側を上から下へ運動する2つの線分が、一線に並んで見えるように、その相対位置を調節する(調整法)。

〈副尺刺激の整列判断(alignment judgement)〉

被験者は、暗室において、観察距離114 cmから、単眼でディスプレイ中央の凝視点を見る。凝視点の両側を上から下へ運動する2つの線分が、一線に並んで見えるか否かを判断する。この場合の副尺刺激の色は黄緑で、干渉フィルタ等を通さない蛍光体 P31の色である(P31 に関しては 10-1 節参照)。

〔 結果 〕

〈色光を使った副尺調整課題〉の結果を、図 10-24に示す。縦軸は、時間的遅れによって知覚される見かけの空間的ずれの補償に要した、物理的な空間的ずれの大きさを、横軸は、 T 値を表わしている。斜線は、完全な補間、即ち、時空間的な線形性が成立した場合の予測値を、示している。時間的なずれが空間的なずれとして知覚され、その見かけの空間的ずれがそれに見合った物理的な空間的ずれによって補償可能な補間、即ち、時空間的な位置情報の統合の臨界時間は、赤と緑が約 20 ms、青が約 25 msである。運動場面において、位置情報の時空間的統合の臨界時間が、青で相対的に長いことは、検出閾における時間加重の臨界持続時間の場合と共通である(Mollon, 1977)。

〈副尺刺激の整列判断〉の結果は、縦軸を、2つの副尺刺激が整列しているという判断の確率、横軸を $T-t$ 値(ISI)として、プロットした(図 10-25 参照)。実験 I RAMP-RAMP条件で t 値が小さい時に知覚された空間的ずれは、相対的に小さいが、確実に存在していることがわかる。図中の左端の黒丸(●)は、まったく同じ連続運動の場合の結果で、ほぼ 1.0 になる。それに対し、 t 値に関わらず、 t/T 値が 0.5以下になると、整列判断の確率は、0.5 以下に低下した。

[考察]

まず、〈色光を使った副尺調整課題〉の結果、見いだされた青色光の特殊性について、考えてみよう。現在の色覚モデルは、図 10-26 に示すように、輝度情報と色情報は、別々のチャンネルを構成していると、考えられている (Mitsuboshi, et al., 1987; Kawabata, et al., 1987)。さらに、波長選択性のない輝度チャンネルは、空間的に低帯域通過型、時間的に帯域通過型、あるいは、空間的に帯域通過型、時間的に低帯域通過型、に分けられる。色チャンネルは、空間的に低帯域通過型、時間的に低帯域通過型 (sustained) である。また、青錐体は、分布が疎であり (全錐体の約 10 % 以下)、反対色過程 (色チャンネル) へのみ入力しており、その結果、黄色入力と青入力の差によって弱められると特徴付けられている。従って、青色の刺激に対する時空間的統合時間が長いという結果は、色チャンネルの一般的特性に、一致している。しかし、本研究では、暗い背景に明るい副尺刺激を呈示しており、色チャンネルを分離できる条件を満たしてはいない。

本実験の状況では、輝度チャンネルも効果的に機能していると考えられる。青の刺激光は、相対的に青錐体をより効果的に活性化するだろうが、青錐体の出力が、我々の明るさ感覚に貢献していないことの根拠は多い。しかし、このことは青い光が明るさ感覚に貢献しないことを意味しているのではない。また、色情報の運動知覚に対する貢献は、相対的に小さい (Anstis & Cavanagh, 1983; Cavanagh, et al., 1984)。以上の点から、2通りの説明が可能かもしれない。

まず、青錐体の分布が疎であり、標本化定理 (2-2 節) から、青錐体は主に低空間周波数チャンネルを構成している (図 10-27 参照)。そして、運動場面における位置情報の時空間的統合の臨界時間は、低空間周波数チャンネルにおいて相対的に長い。その証拠はまだ乏しいが、閾において、時間加重が、運動場面・低空間周波数、もしくは静止場面・高空間周波数の条件でより効率的であるという報告がある (Burr, 1981)。もう 1 つの解釈は、青色の結果は、暗い刺激を使った場合に等価であるというものである。色毎の輝度は等しく設定されたため、この解釈は、輝度という測光量が人間の輝度チャンネルの出力を必ずしも精確に反映していないこと、あるいは、少なくとも運動場面における位置情報の時空間的統合過程への入力を精確に反映していないことを暗示している。

〈副尺刺激の整列判断〉の結果は、運動刺激の呈示中の輝度は一定であるが時空間的に平均した輝度が低下すると、位置情報の統合の臨界時間が長くなる、時空間的受容野は、運動軌道に沿ってより長くなるためと考えられる。これは、閾下加重の臨界持続時間や知覚

の持続性(visible persistence) などに見られる一般的性質である。臨界時間が長いと云うことは、ある時刻の対象の位置が、位置情報の時空間分布の、より以前までさかのぼって、計算されることを意味する。

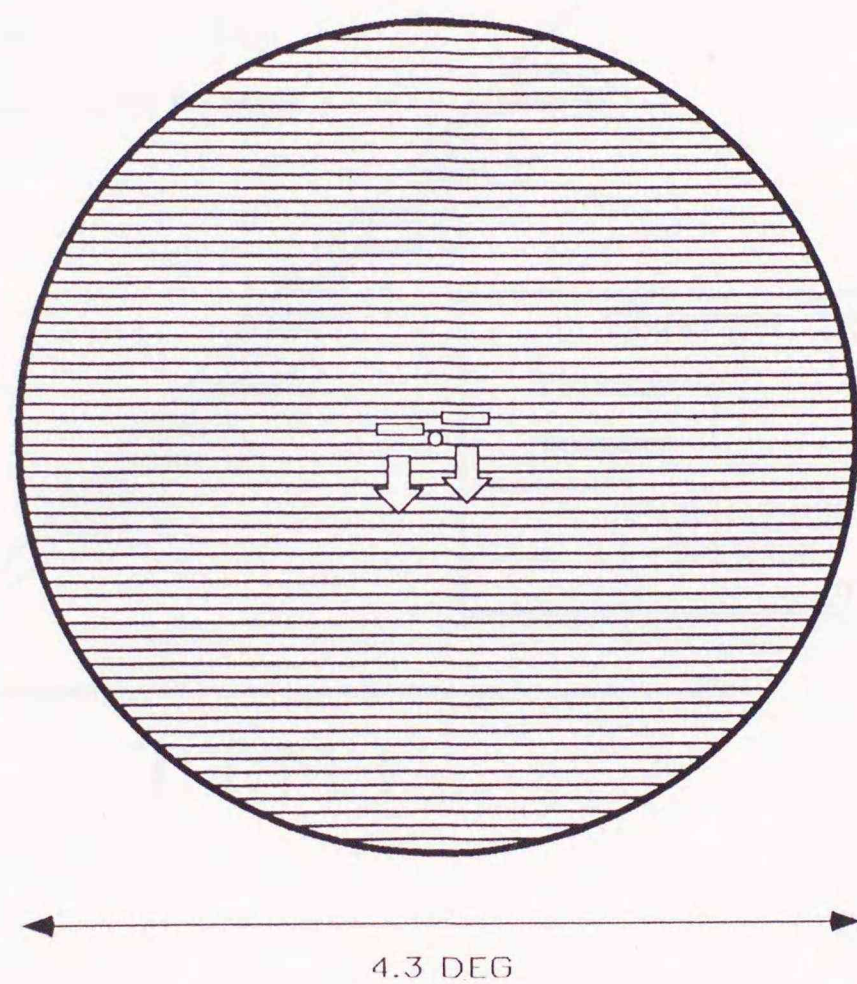


図 10-22 実験Ⅳ刺激画面．画面中央の光点を挟んで左右に，上から下へ運動する 2 つの明るい水平線分が呈示された．

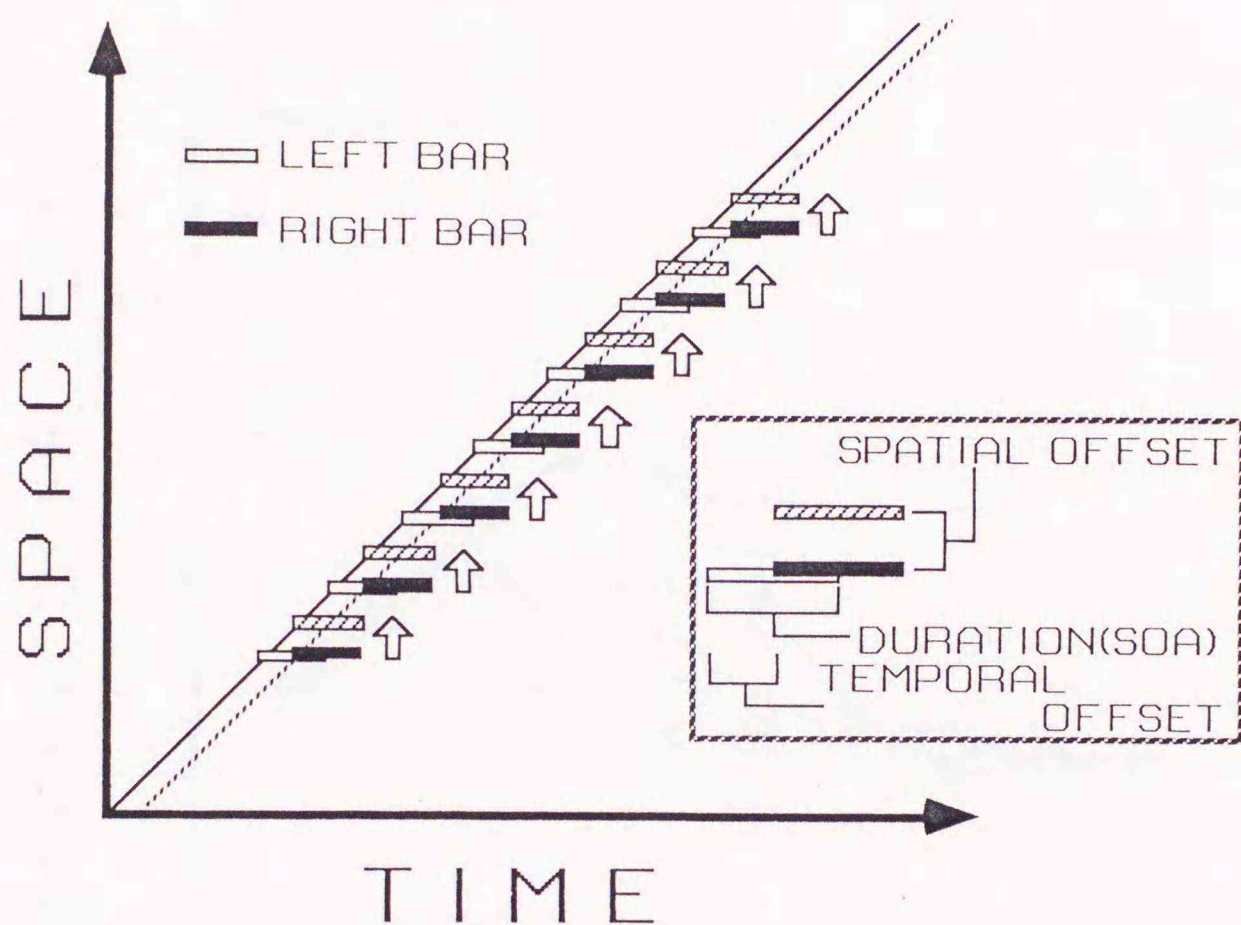


図 10-23 実験Ⅳ色光を使った副尺調整課題の刺激条件. 2つの副尺刺激は STAIRCASE 型の仮現運動をする($T=t$ 即ち $SOA=duration$). ただし, 継時的に呈示される静止刺激は2つの副尺刺激間で同じ位置に, しかし一方が他方より時間的に遅れて呈示される. この時間的遅れ(temporal offset)は, 常に T 値の $1/2$ であり, 観察者には空間的遅れとして見える. 従って2つの副尺刺激が整列して運動して見えるためには, 一方の副尺刺激(白色)に対し他方の副尺刺激(黒色)の呈示位置を運動の方向へずらせる(灰色)必要がある. 即ち, 時間的遅れによって生じる見せかけの空間的ずれを実際の空間的ずれによって補償する必要がある.

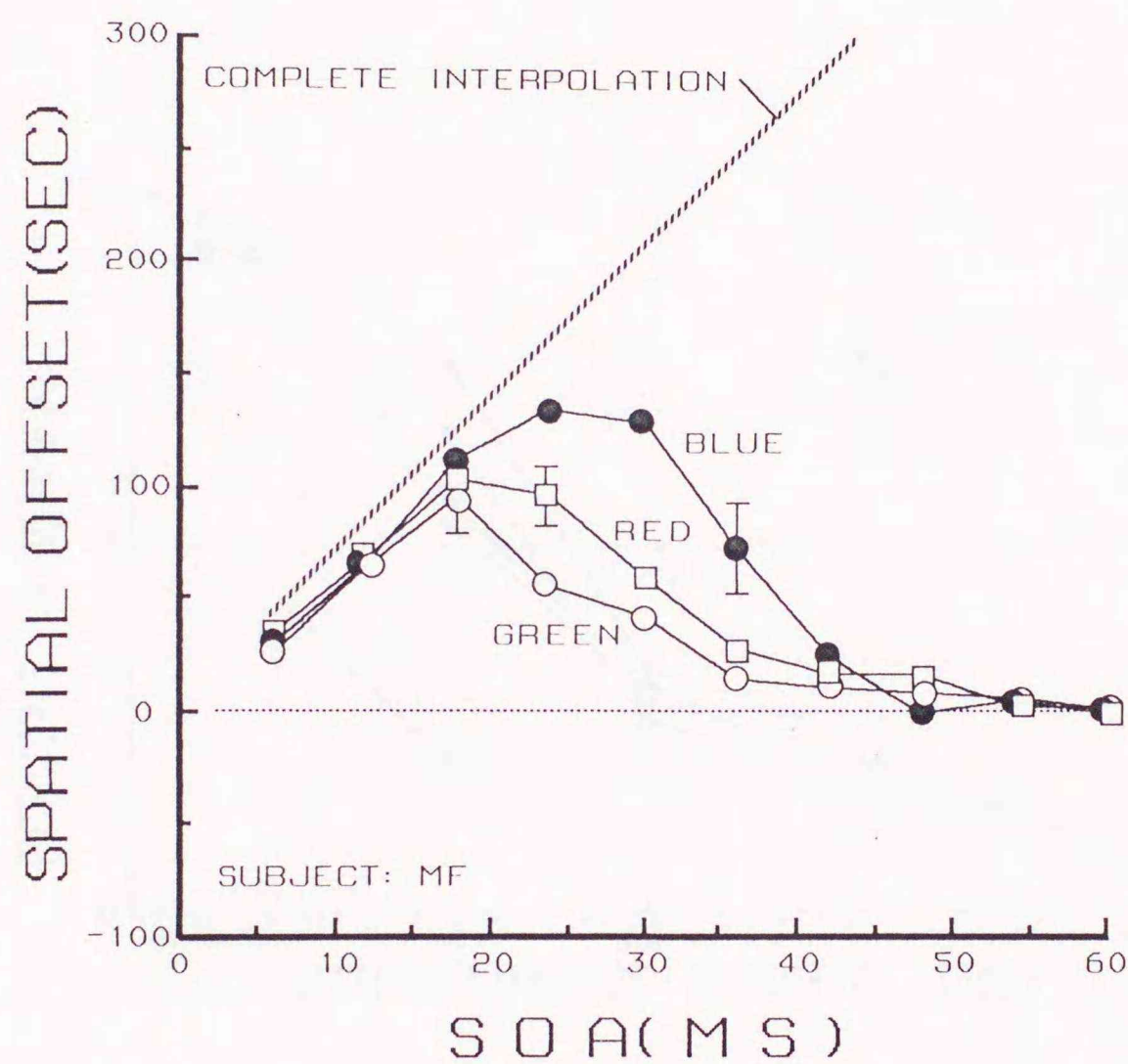


図 10-24 実験Ⅳ色光を使った副尺調整課題・被験者MFの結果。T(SOA)値の関数として時間的遅れを補償するために要した空間的ずれを示す。図中の斜線は時間的遅れが完全に空間的ずれとして知覚された場合を示す。時空間的統合の臨界時間は赤と緑が約 20 ms, 青が約 25 msである。

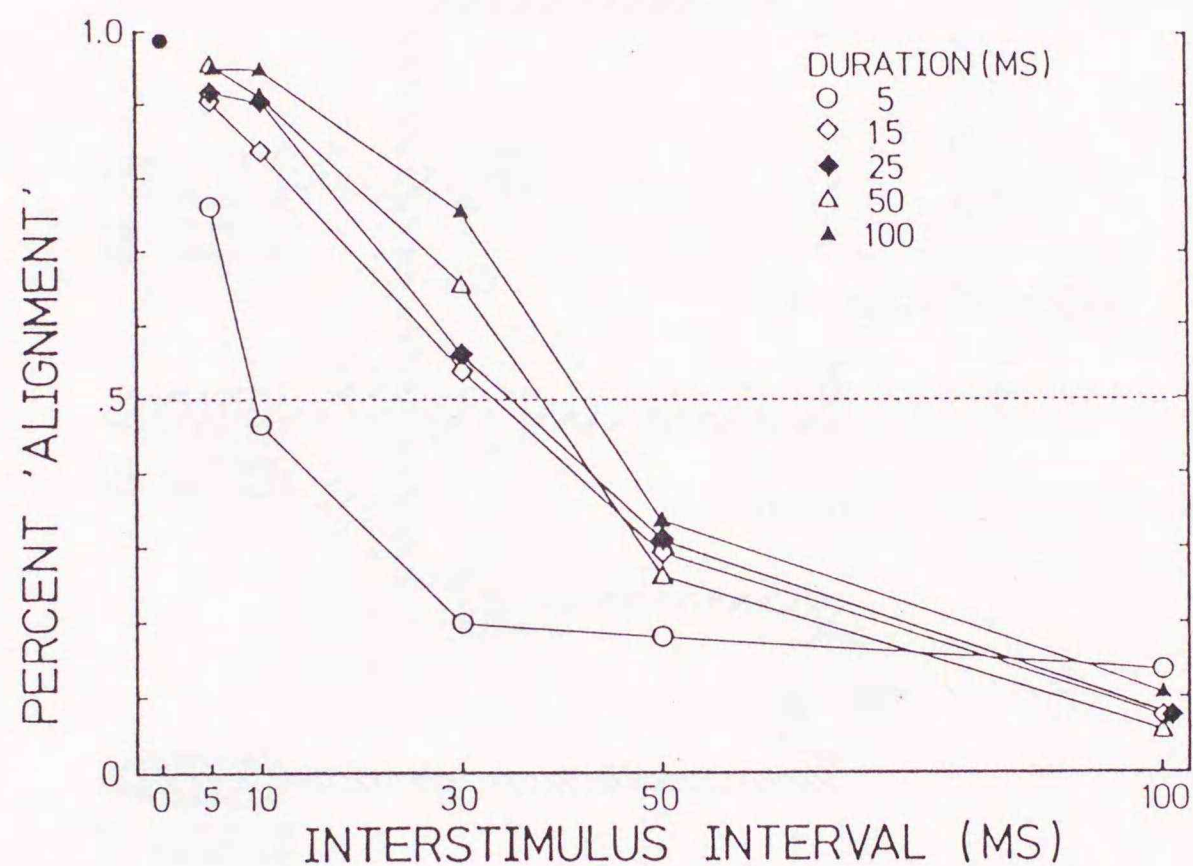


図 10-25 実験Ⅳ副尺刺激の整列判断の結果. $t(\text{duration})$ 値条件毎に $T-t(\text{SOA-duration})$ 値の関数として 2 つの副尺刺激が整列して見えた反応確率を示す. 反応確率は被験者 8 名から得られた全てのデータから計算された. 図中, 左端の黒丸(●)は, まったく同じ連続運動する副尺刺激を呈示した場合を示す. t 値にかかわらず t/T 値が 0.5 以下になると整列判断率は 0.5 以下に低下する.

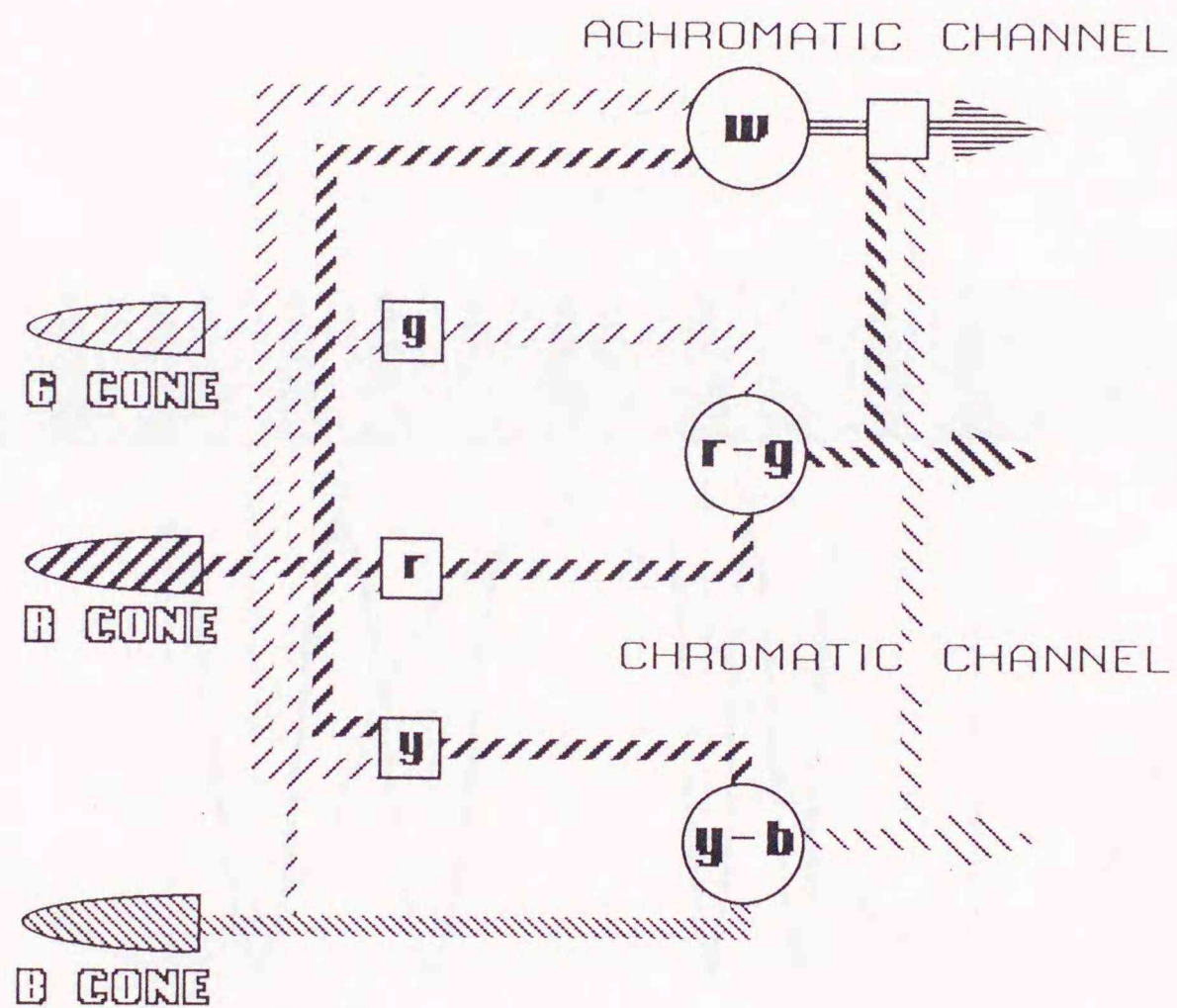


図 10-26 現在の色覚モデル．3種類の錐体の出力に基づいて輝度チャネル(W)と2つの反対色過程(r-g, y-b)からなる色チャネルが構成される．短波長に感度を有する青錐体(S 錐体)の出力は y-b 反対色過程に主に入力し、輝度チャネルには入力しない．

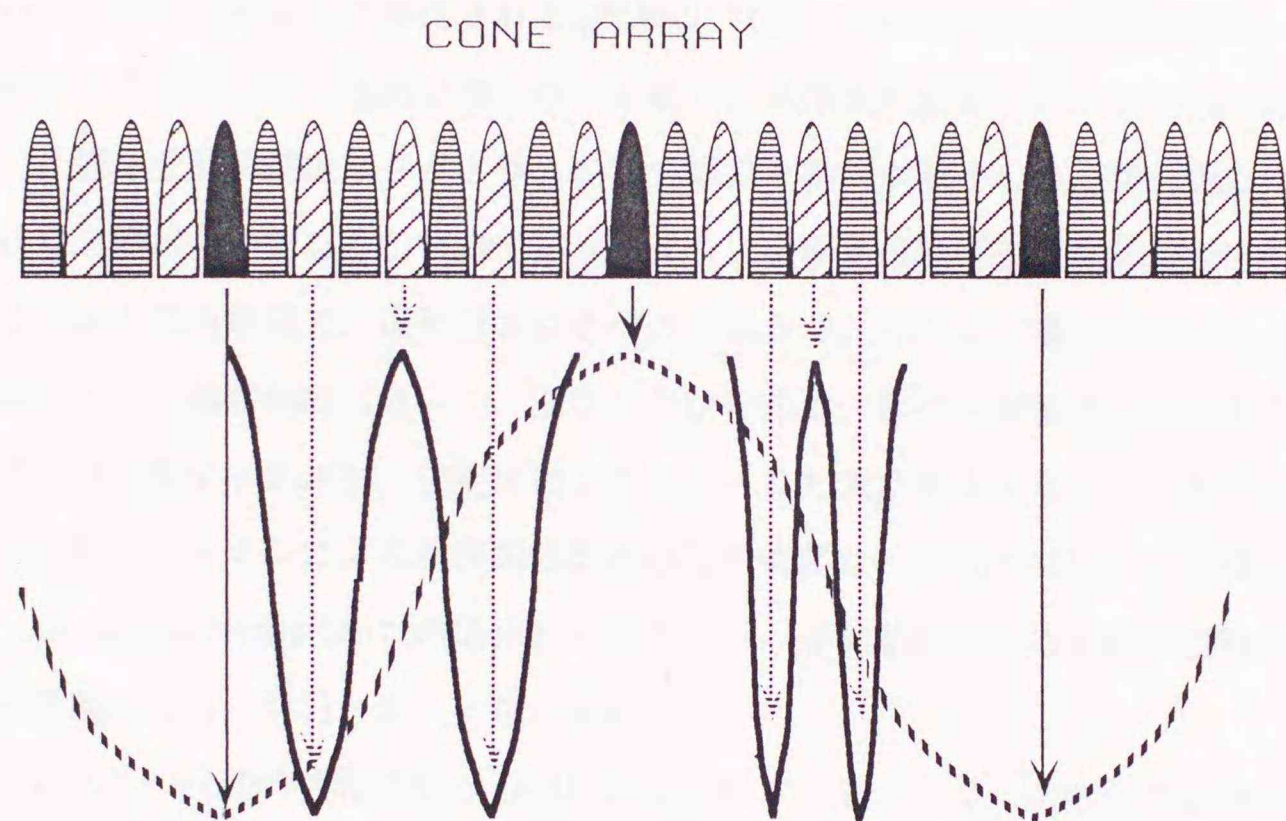


図 10-27 1次元網膜光受容器モザイク. L, M, S 錐体の密度を 4:4:1 として1次元の配列を作ると, 標本化定理から L, M 両錐体の反応に基づくなら W c/degまで, L 錐体かM錐体のどちらかの反応のみに基づくなら $W/2$ c/degまで, S錐体の反応のみでは $W/8$ c/degまでの空間周波数を符号化できると考えられる.

10-6. 一般的考察

位置情報の時空間的統合過程は、視覚系の初期過程に組み込まれたさまざまな時間・空間フィルタの多様な相互作用によって、説明されるであろう。本章で報告した4つの実験から、この時空間的なフィルタリング特性の概略を、述べよう。

時空間的統合過程は、約40 msの臨界時間内に生じる(そして、おそらく4 min程度の臨界距離内に生じる)位置の変動に対し、時空間的な平均位置を計算し、運動対象に割り当てる(実験I・II)。そして、この計算過程には、線形性が成り立つ(実験I)。位置変動は、仮現運動刺激など、時空間的なサンプリングによって生じるものであっても(実験I)、連続運動の周期的な速度変化(運動方向は変化しない)によって生じるものであっても(実験III)、同様に、平均化される。場合によっては、物理的に存在している2つの副尺刺激間の空間的ずれが、平均化によって解消される(実験III TYPE2や ANOMALOUS STAIRCASE)。

時空間的統合の臨界時間は、速度が高くなると短くなる傾向が認められたが(実験III)、この問題は、広範な空間周波数スペクトラムを持つ線分を副尺刺激として、副尺視力に対する速度の効果を調べるのではなく、9章で述べたように空間周波数毎の時間周波数の影響を調べるような副尺視力研究で、再検討されるべきであろう。しかし、適切な時間フィルタが有効に働いている運動場面において、安定した情報源は、低空間周波数成分である。従って、低空間周波数チャンネルが、主要な働きをしていると仮定するならば、運動場面における低空間周波数チャンネルによる時空間的統合の臨界時間は、相対的に短いと推測できる。これは、sustained/transient の区分と一致するが、運動場面における閾下加重の臨界時間の測定結果(Burr, 1981)とは、一致しない。

運動場面において、空間的情報処理が適切に行なわれていることは、次のような例からでも容易に理解できる。ラスト・スキャン型のディスプレイにおいて、1 フレームは、左上角から右下角まで、継時的に走査されているが、我々がその継時性に気づくことはほとんどない。Ross & Hogben(1974) は、オシロスコープ画面のランダムな位置に、次々光点を呈示することによって(dynamic random dot pattern)、約120 ms間に呈示された光点のすべてが、同時に見えると報告した。これは、知覚的持続(visible persistence) と呼ばれる現象である。物理的な刺激の呈示後も、神経系における興奮は、なお120 ms間続くことを示している。運動場面における空間的情報処理という観点から、この知覚的持続性は、好ましくない影響を与えるかもしれない。それは、比較的遅いシャッター速度で、運動対象を写真撮影した時に見られる‘ふれ’の問題(motion smear)である。Burr(1980b)は、

人間の視覚系における‘ふれ’の程度を、様々な速度で運動する光点を使って、様々な呈示時間で測定した。その結果、20~30 ms まで、呈示時間と共に‘ふれ’も増加するが、呈示時間がもっと長くなると、減少した。視的対象は、より長い期間、より長い距離にわたって運動するほど、鮮明に見えるのである。

x-t 座標系において定義される時空間的受容野の概念は、運動場面における空間的情報処理を理解する上で重要である。空間的ずれの情報が、広範囲に存在した方が検出されやすいことは(実験Ⅲ)、時空間的受容野の興奮領域から抑制領域への逸脱として理解できる。運動軌道の現象的短縮は(実験Ⅱ)、運動軌道の両端において、時空間的受容野の出力が小さくなることによって、理解できる。運動対象の検出における時間加重や、時間加重によって運動対象が‘ふれて’見えないことは、時空間的受容野の細長い形によって理解できる。仮現運動の観察で、滑らかな運動が知覚されている時ほど、運動対象自体が、鮮明に見えることは、時空間的受容野がより効果的に働いていることを意味する。暗い刺激に対し、時空間的受容野が、より長くなると仮定すれば、暗い運動対象が明るい運動対象に遅れて見えることが(実験Ⅰ・Ⅳ)理解できる。受容野の大きさが、照明光の変化や順応水準によって変化するという事実は、中心と周辺からの信号の伝達速度の違いを仮定すれば、容易に理解できる(実際、信号の伝達経路の長さが違う)。

また、時空間的受容野は、速度の平均化という側面もある。実際、臨界時間内で生じる速度の変動は、知覚されず、平均速度が知覚されるのみである(実験Ⅲ)。しかし、速度を計算するモジュールが位置測定をする必要は必ずしもないし、位置計算を行なうモジュールが速度を測定する必要もないことはすでに述べた。時空間的受容野が示唆する速度の平均化は、ある空間周波数成分の速度であって、運動対象の速度ではない。

位置情報の時空間的統合にみられる線形的な位置計算は、その基礎にある要素の線形性の現れであろう。受容野内の線形性が成立するのは、網膜及び外側膝状体のX細胞と有線皮質の単純細胞である(Enroth-Cugell & Robson, 1966; Hubel & Wiesel, 1959, 1962)。時空間的受容野は、時空間的方向性を持っているから、その神経的基礎としては、単純細胞を考えるのが妥当であろう。X細胞から単純細胞、単純細胞から時空間的方向性を持った細胞という、線形的で位相選択的な視覚経路の段階的な構造化が考えられる。ガボール関数型の単純細胞の受容野によって、この時空間的受容野が、どのように構成されるかは、最終章で述べよう。

11章. 位置検出機構の時間・空間周波数特性に関する研究

視覚系が、フーリエ分析もしくは類似の分析を行なっているか否かの分析はさておき、網膜像に対し、局在する空間フィルタ(受容野)によって、空間周波数選択的なフィルタリングを行なっていることは、まず確実であろう。それには、データを圧縮すること、環境のさまざまな条件による網膜像の劣化の影響を最小にすること、神経系による計算の効率化など色々な利点がある。位置の計算に関しては、どうだろうか。副尺視力の心理物理学的研究が、視覚系による視的対象の位置検出過程に対して与える、最も重要な洞察は、副尺視力の測定場面において、視覚系は、相対位置の計算しか行なっていない、ということかもしれない。実際、高度視力としての副尺視力には、同時に、2つの副尺刺激が存在している必要がある(Westheimer & Hauske, 1975; Westheimer & McKee, 1977a)。

11-1. 実験V -正弦格子による副尺視力の測定-

Westheimer & McKee(1975)は、線分を副尺刺激として、副尺視力が速度約 4 deg/secまで、運動の影響を受けないと報告した。実験I・IIIにおいても、有意な速度の効果は、認められなかった。時空間的受容野の概念は、ある空間周波数成分の対象がある速度で運動する時、適切な空間的情報処理が行なわれることを説明するが、空間周波数と時間周波数のさまざまな組合せによって実現される速度に関しては、何も説明しない。

他方、正弦格子を使った副尺視力の測定は、静止場面においてであったが、Bradley & Skottun(1987)が包括的に行ない、コントラストが一定の時、副尺視力は、CSFに類似した空間周波数の関数となることを報告した。また、副尺視力は、コントラストと共に低下し、コントラスト閾において位相表記の副尺閾は 180 degに近似した。副尺視力は、決して高次の抽象化された変数に規定されているのではなく、網膜像に対し最も初期になされる処理の結果なのである。そして、網膜像から特徴を検出し位置を割り当てる処理過程は、線形性を特徴とし、X細胞-単純細胞という視覚経路によって媒介されていると考えられる。従って、運動する副尺視力を規定する要因としては、速度よりも、時間周波数ではないかと考えられる。本章では、この問題を心理物理学の実験によって、検討する。

[目的]

空間周波数と副尺視力の関係を調べるため、正弦格子を使って、副尺閾を測定する。また、速度と時間周波数の効果も、調べる。この時、副尺視力は、コントラストの関数であるから、コントラストの効果を排除するため、空間周波数毎に、視認性(visibility)を等しくする必要がある。これは、空間周波数毎に、コントラスト閾の10倍のコントラストの正弦格子を使用することによってなされた。

また、Bradley & Skottun(1987)は、高空間周波数において、格子は検出されるが、180 deg の位相差は検出できないコントラストの範囲があることを見いだした。正弦格子を副尺刺激とした場合、180 deg の位相差以上の空間的ずれを呈示できない。これを改善するため、また、従来の線分を副尺刺激とした副尺視力との比較のため、本実験では、垂直の正弦波 1.5波長分をガウス分布で重み付けたものを副尺刺激とした。即ち、そのような刺激は、1次元ガボール関数型の輝度プロファイルとなり、明るい縦の縞の両側に暗い縞があり、なだらかに背景に連続して見える。

[方法]

装置

刺激画面は、コンピュータ及びファンクション・ジェネレータにより生成・制御され、オシロスコープ画面上に呈示された。2つの副尺刺激は、1フレームおきに呈示され、各々のフレーム周波数は、100 Hzであった。

刺激

画面は、直径 3 degの円形で、上下に分かれ(2分視野)、間に細く暗い水平の境界線が見える。平均輝度は、 2.5 cd/m^2 で、2分円のそれぞれの中央付近に副尺刺激が 150 ms間呈示された(図 11-1)。本実験の後、低空間周波数・高時間周波数条件で補足実験を行なった際には、画面の直径は、4 degに拡大された。副尺刺激は、垂直な正弦格子 1.5 波長分にガウス関数($\pm 3\sigma$)を乗じたものである(図 11-2)。コントラストは、上述したようにコントラスト閾の 10倍に設定された。

150 msの呈示時間に、上下の副尺刺激は、静止したままか、左か右か運動した。その間、2つの副尺刺激の相対位置は一定であった。運動は $T=10 \text{ ms}$ の仮現運動で、その速度は、0(静止), 2.0, 4.0, 8.0 deg/secの4種。空間周波数は、1.67, 2.5, 3.33, 5.0, 6.67, 10.0 c/degの6種であった。時間周波数は、0, 6.67, 10.0, 13.36, 20.0 Hzの5種で、空間周波数と速度の組合せによって、実現された。時間周波数 0は、静止条件を表わして

いる。運動方向は、呈示毎にランダムに、右か左か選択された。副尺刺激間の空間的ずれは、空間周波数毎に、適切な範囲から6つが選択され、その符号も、呈示毎にランダムに変化した。

被験者

2名の被験者が実験に参加した。2名とも正常視力を有する、北海道大学文学部の大学院生である。

手続

被験者は、10分の暗順応の後、暗室において観察距離 57 cmから両眼でディスプレイ中央を見る。頭の位置は、顎台によって固定された。全ての測定に先立って、被験者毎に、使用される最も高い空間周波数の刺激を用いて、2つの副尺刺激が主観的に整列して見える位置が決定された。この位置が、以後の測定の基準値として利用された。これは、上下の2分円が交互に呈示されるため、物理的に整列していても、視覚系の補間機能によって、ずれて見える可能性があるからである。

1回の副尺視力の測定は、i) 調整法によるコントラスト閾の測定、ii) 恒常法による副尺閾の測定、の2つのブロックから成る。コントラスト閾は4回の測定が行なわれた。2つのキー操作によって、副尺刺激のコントラストが上下し、被験者が決定キーを押すまで、繰り返し刺激が呈示された。コンピュータにより、4回のコントラスト閾の測定値の平均が計算され、次にその10倍のコントラストで呈示される副尺刺激に対し、整列しているか否かの判断が(強制選択)が求められ、空間的ずれの適切な範囲にわたって、整列判断の確率が計算された。得られた反応率は、Z得点に変換され、最小二乗法により直線を回帰させ、50 %の点を、副尺閾とした。

[結果]

コントラスト感度(コントラスト閾の逆数)の測定結果は、被験者別に、速度条件毎の空間周波数の関数として、図 11-3, 4に示した。2~4 c/degに感度のピークがあり、従来の測定結果と、基本的に同じである。運動条件では、静止条件より、低空間周波数では感度が上昇し、高空間周波数では低下している。即ち、静止している時には見えない格子が、運動すると見えることになる。従来の結果と異なる点は、全体的に感度が低いことである。これは、1.5波長分の正弦格子しか呈示されないことと、呈示時間が 150 msと短いことによって、説明されるだろう。普通、コントラスト感度の測定は、画面全体に正弦格子を呈示し、より長い呈示時間が採用されている。そのような条件に比較して、本実験の条件で

は、空間加重や確率加重が有効に働かない。

副尺閾測定の結果は、視角(visual angle)と位相角(phase angle)の2通りに表記できる。視角表記の結果を、被験者別に、速度条件毎の空間周波数の関数として、図 11-5, 6 に示した。位相角で表記した結果も、同様に、図 11-7, 8 に示した。さらに、位相角表記の副尺閾を、時間周波数毎に、空間周波数の関数として、図 11-9, 10 に示した。各空間周波数と時間周波数(あるいは、速度)の組合せ毎に、コントラスト閾が測定され、その10倍のコントラストを用いて、副尺閾の測定を行なったことにより、これらの結果の規定要因としてコントラスト、もしくは、視認性の要因は、排除できる。結果は、次のようにまとめることができる。

- (1) 視角表記の副尺閾は、空間周波数が低いほど、高くなる(図 11-5, 6)。これは、線分を副尺刺激とし、ぼやけ(blur)の効果を調べた研究(Stigmar, 1971)の結果を、必ずしも説明しない。
- (2) 視角表記の副尺閾は、速度と共に、高くなる(図 11-5, 6)。これは、線分を副尺刺激とした時、速度 4 deg/secまでは運動の効果はないというWestheimer & McKee(1975)の結果と一致しない。また、速度の効果は、測定した空間周波数の範囲において、一様に20 sec程度、閾を上昇させているが、これは、これまで議論してきた運動の空間周波数成分に対する影響から見て、理解し難い。
- (3) 位相角表示の副尺閾は、静止条件の時、約 20 deg 付近で安定している(図 11-7, 8)。運動条件では、空間周波数と速度と共に、上昇した。特に運動の効果は、高空間周波数にたいして大きく、副尺視力が、空間周波数の関数であることを示している。そして、静止条件の結果は、位相差の検出という可能性を示唆している。
- (4) 位相角表記の副尺閾は、時間周波数が一定ならば、少なくとも 5 c/deg以下の空間周波数において、一定となる(図 11-9, 10)。そして、時間周波数と共に、徐々に上昇する。これは、副尺視力が、位相差の検出に基づいていること、さらに、sustained な特性をもつ、時間周波数に対し低帯域通過型の特性を持つ機構によって、媒介されていることを示唆している。

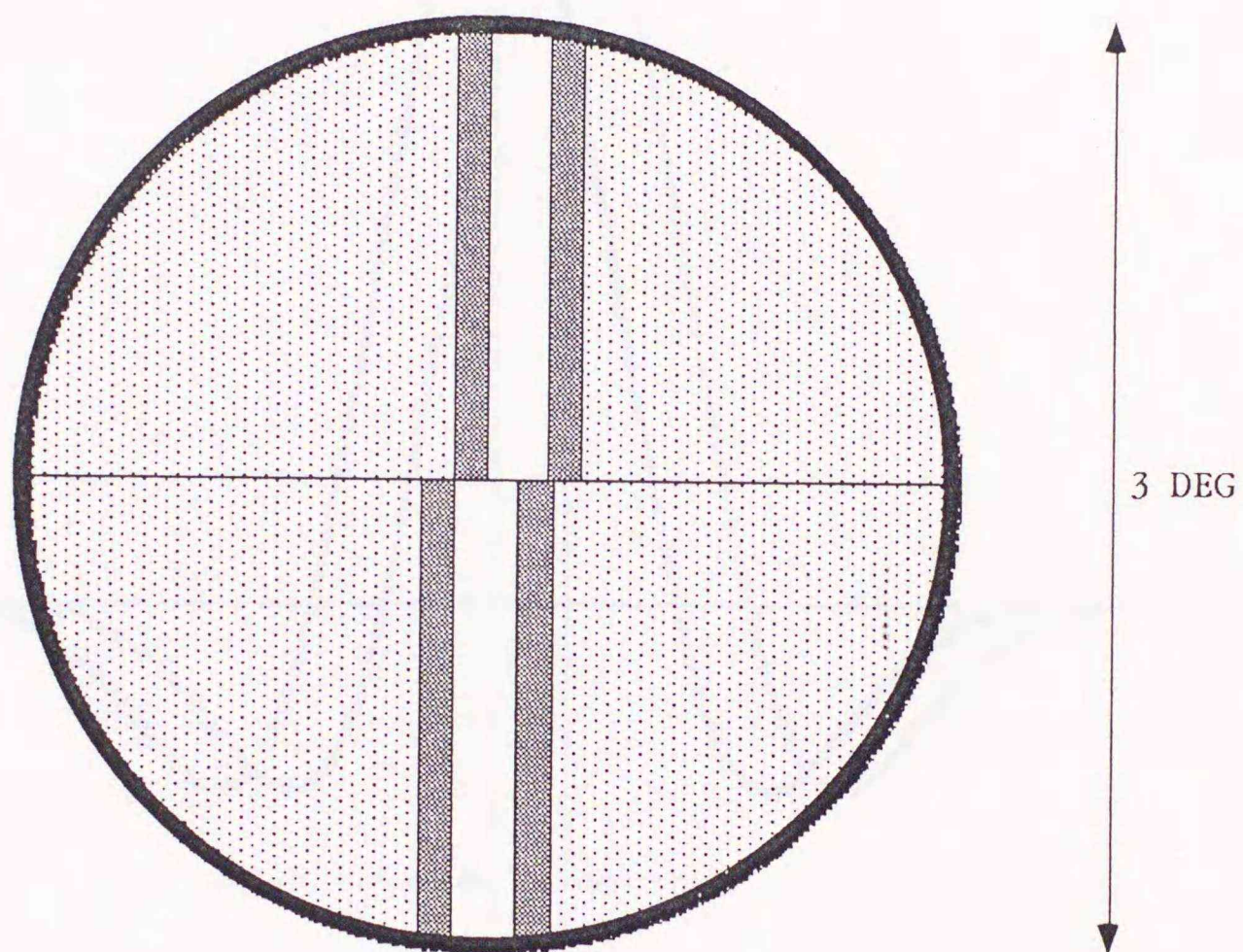


図 11-1 実験 V 刺激画面．表示領域の上下 1/2 円の領域 (2 分視野) にそれぞれ 1.5 波長分の正弦格子が呈示された．背景の輝度レベルから正弦格子にはなだらかに連続しており，1 本の明るい垂直な縞とその両側に暗い縞が見え，上下の境界には暗く細い線が見える．平均輝度 2.5 cd/m^2 ．

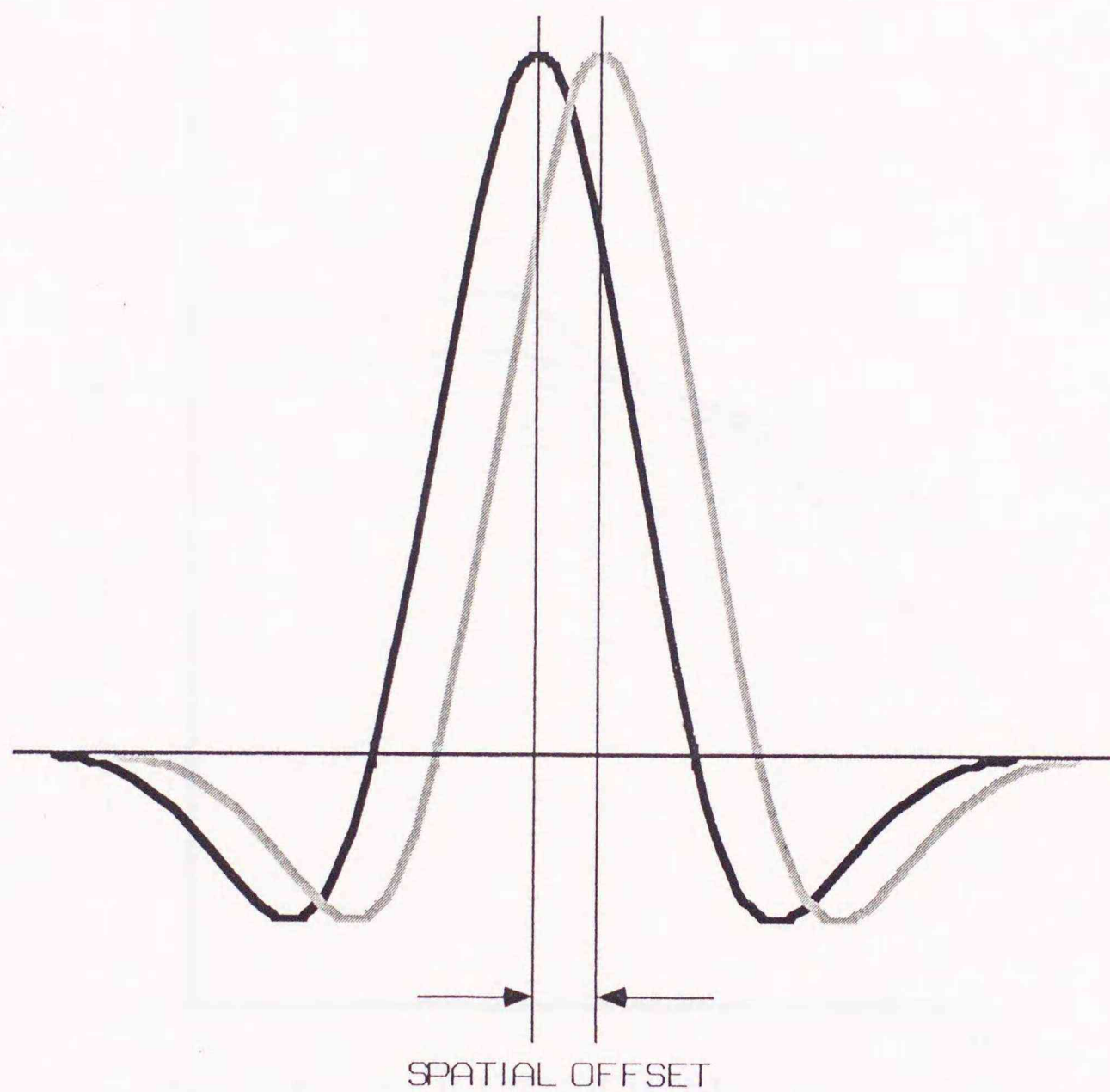


図 11-2 実験 V 刺激画面の輝度プロファイル．1.5 波長分の正弦格子はガウス関数により空間的に重み付けられている．上下の格子間に左右方向に空間的ずれが存在する場合，正弦格子だけでなくガウス関数型の包絡線の位置もずれている．150 ms の呈示時間に上下の格子は静止しているか，右か左に一定速度で運動する．その際にも空間的ずれは一定に保たれる．

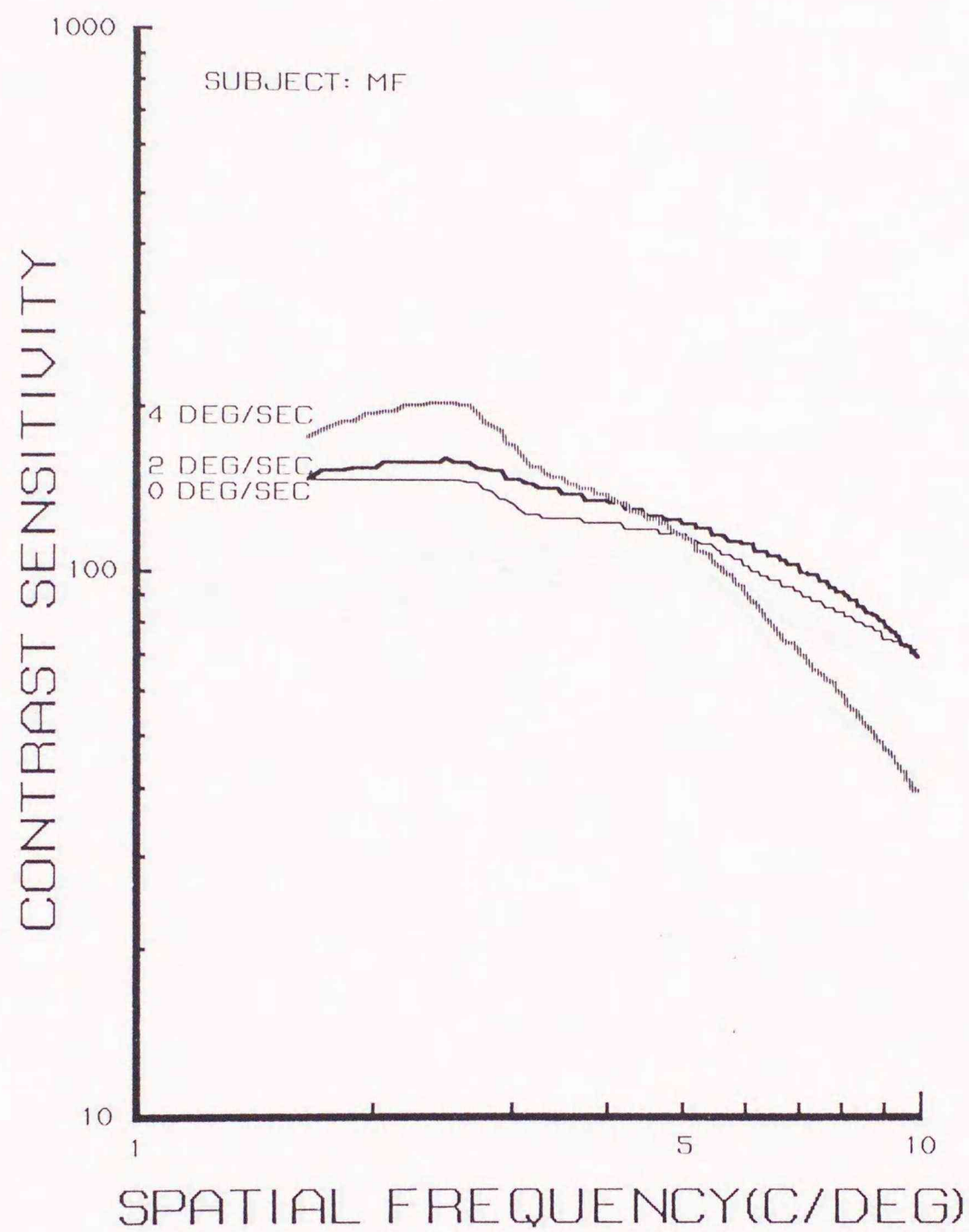


図 11-3 実験Vコントラスト感度の測定・被験者 MFの結果. 空間周波数の関数としてのコントラスト感度を速度条件毎に示す. 運動は高空間周波数側の感度を低下させ低空間周波数側の感度を上昇させた. プロットされた値は4回の測定の平均値である.

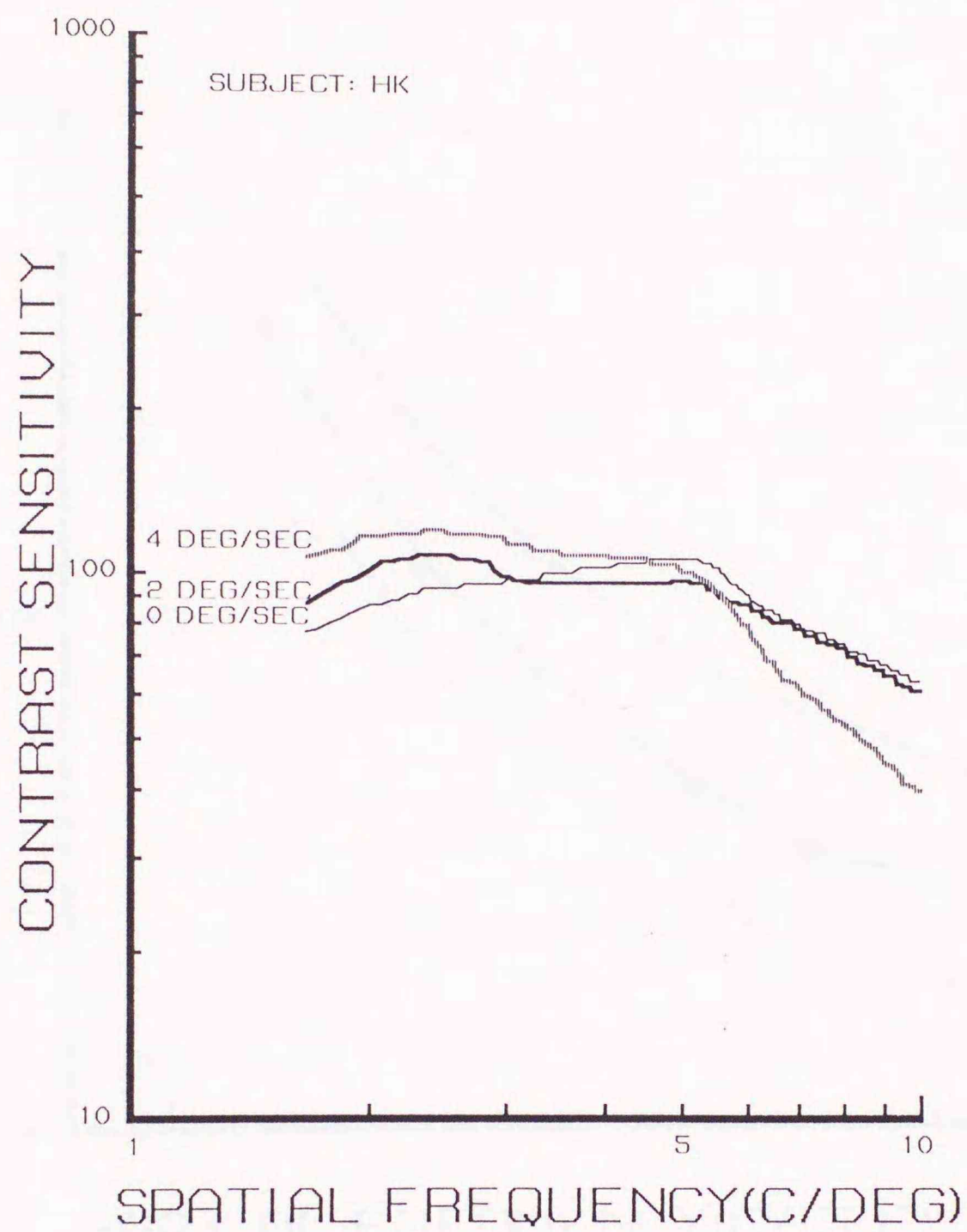


図 11-4 実験Vコントラスト感度の測定・被験者 HKの結果．空間周波数の関数としてのコントラスト感度を速度条件毎に示す．プロットされた値は4回の測定の平均値である．

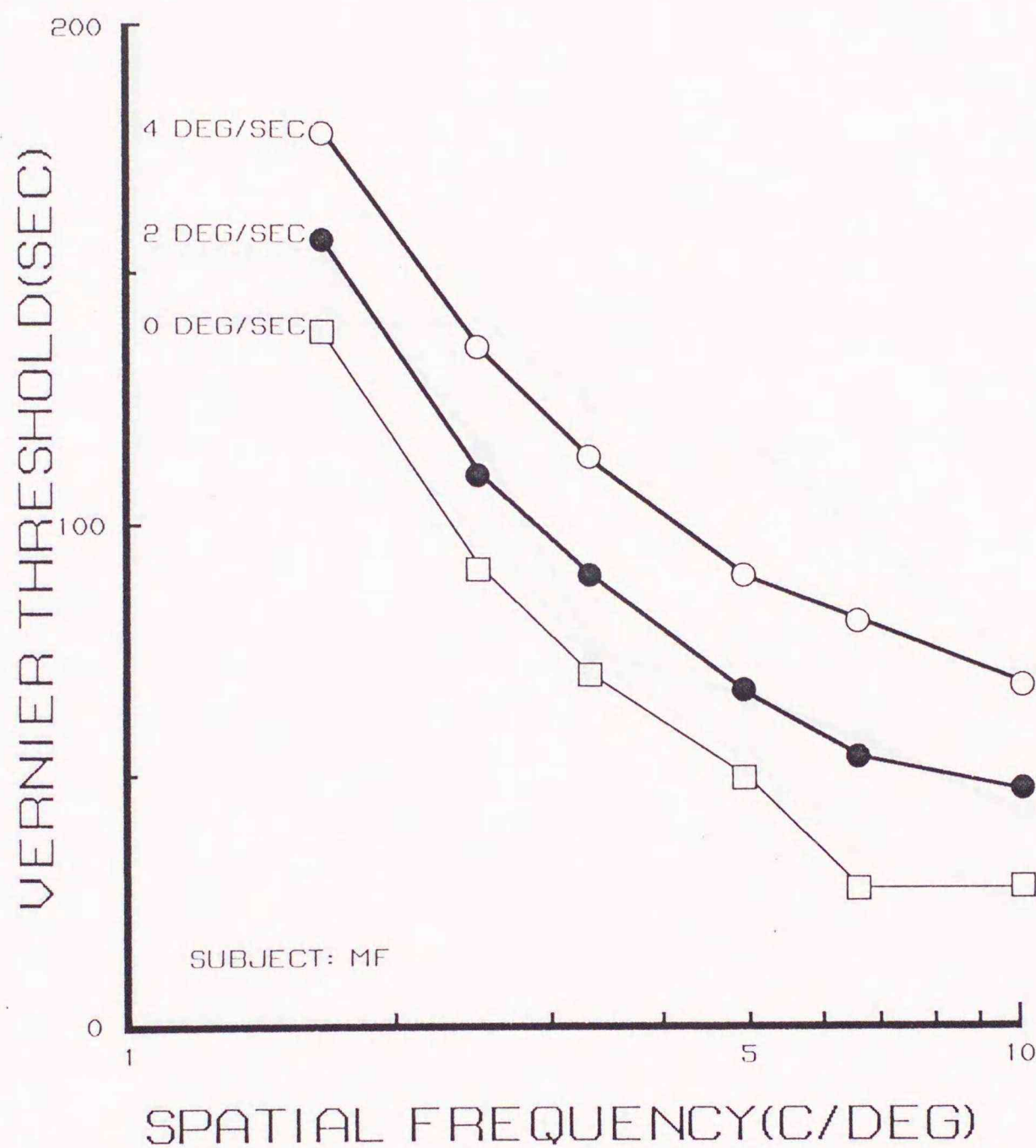


図 11-5 実験 V 副尺閾の測定・被験者 MF の結果。空間周波数の関数として副尺閾を速度条件毎に視角表記で示す。視角で表わされた副尺閾は、空間周波数が低いほど高く、速度が高いほど高くなった。速度の効果は測定した空間周波数範囲で一定量だけ閾を上昇させた。

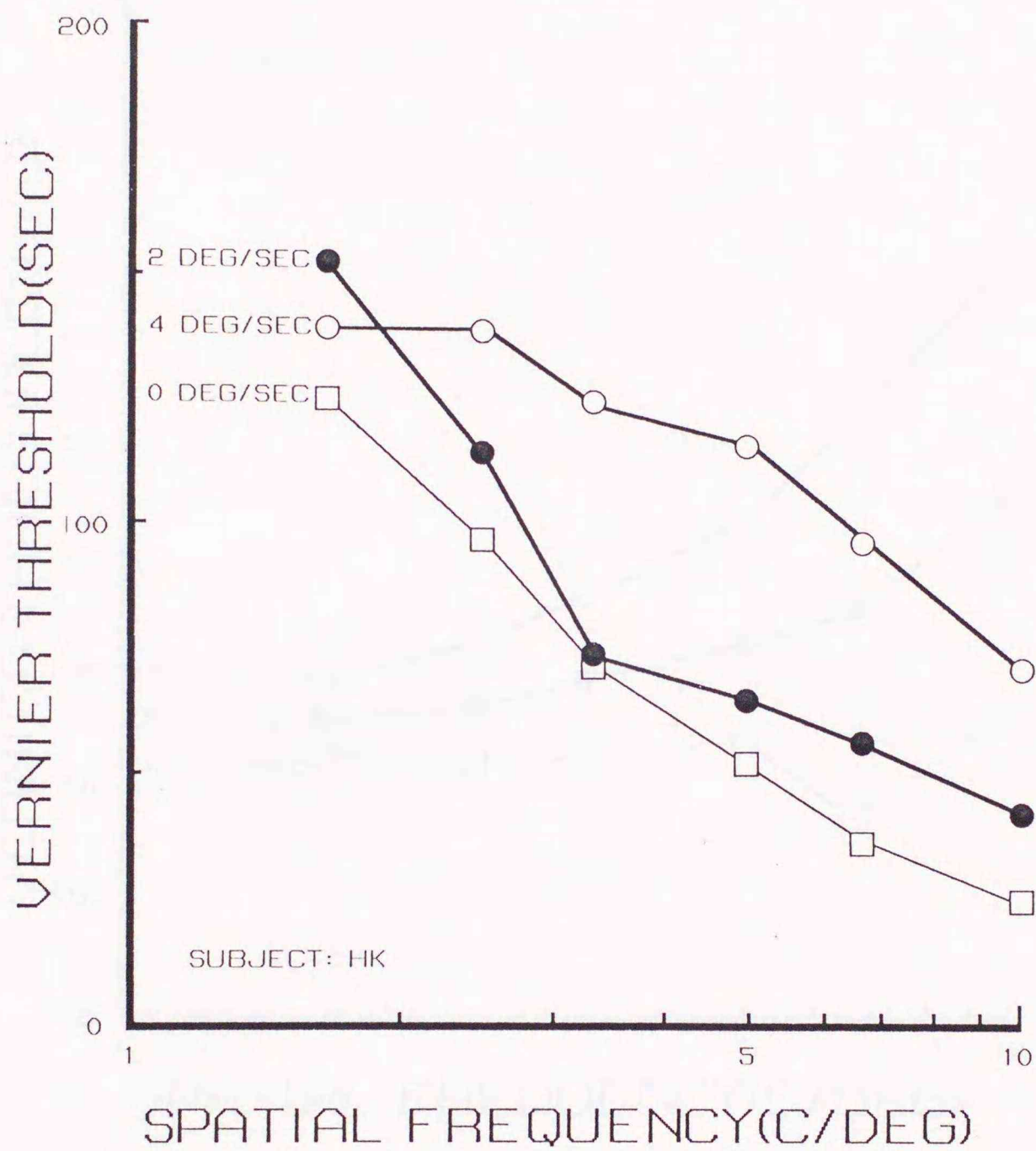


図 11-6 実験 V 副尺閾の測定・被験者 HK の結果．空間周波数の関数として副尺閾を速度条件毎に視角表記で示す．被験者 MF の結果と同様の傾向が見られる．

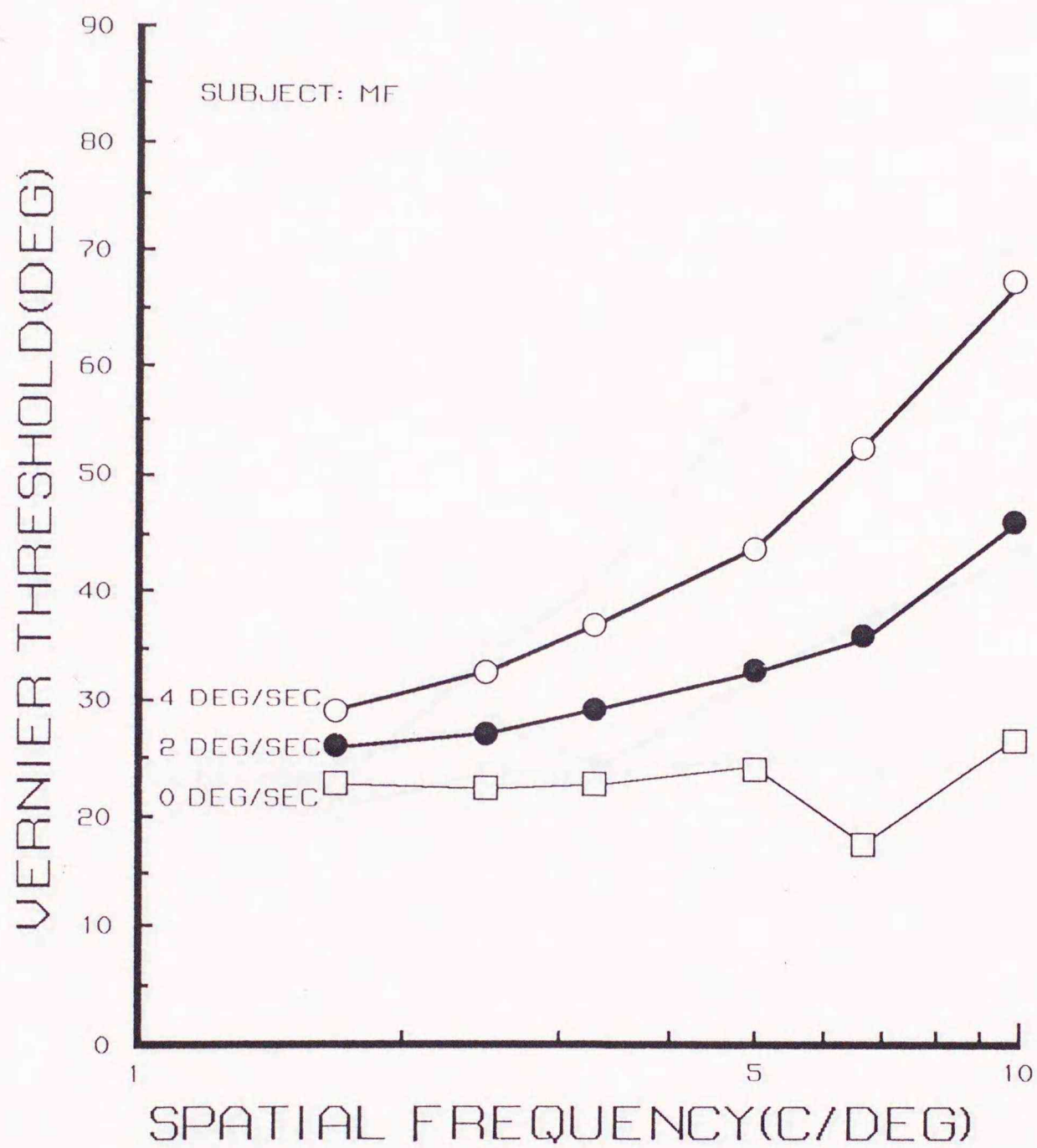


図 11-7 実験V 副尺閾の測定・被験者 MFの結果．空間周波数の関数として副尺閾を速度条件毎に位相表記で示す．位相角で表わされた副尺閾は視角表記の場合と逆に空間周波数が高いほど上昇した．運動速度も副尺閾を上昇されたが，その効果は空間周波数が高いほど大きかった．

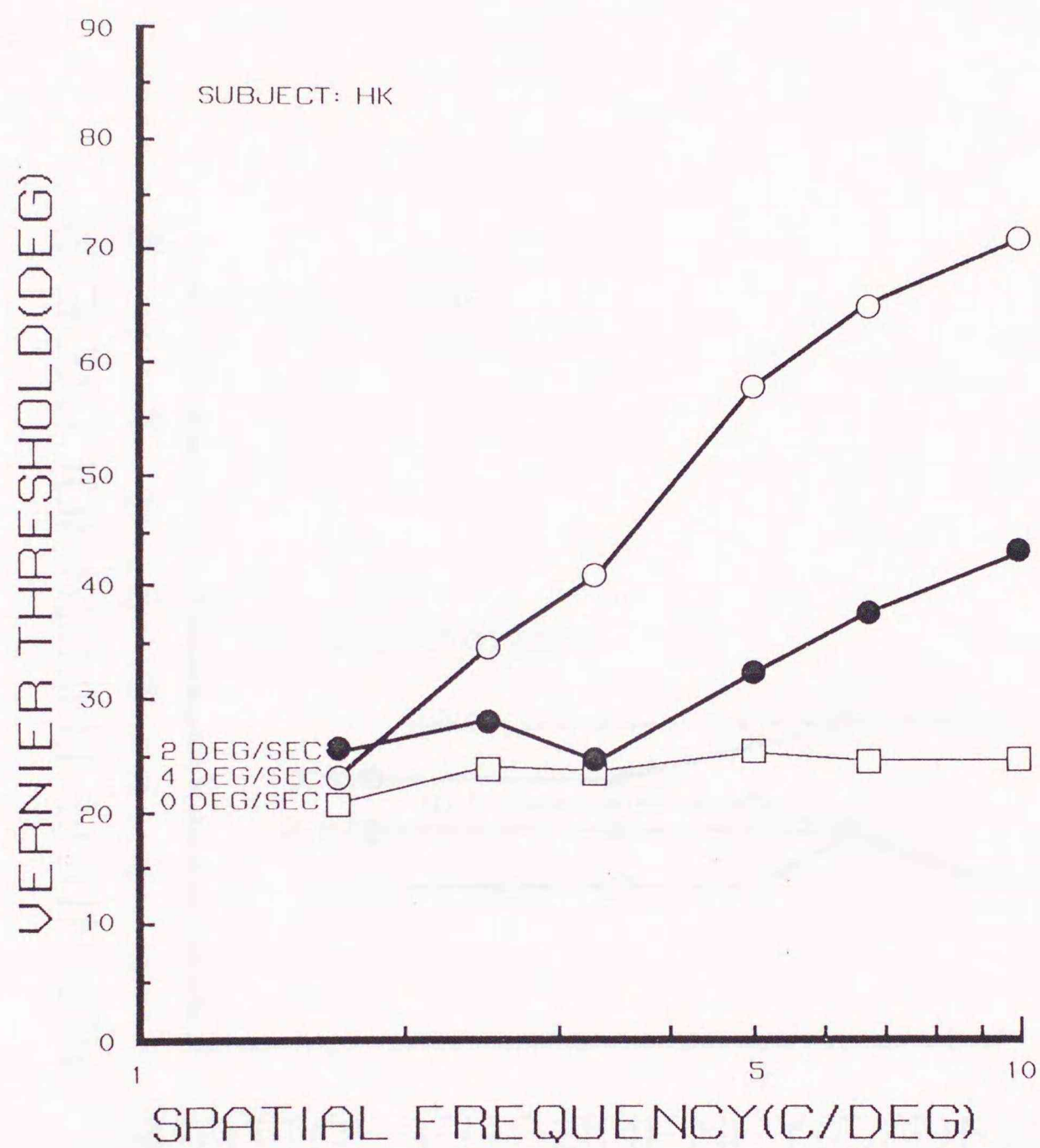


図 11-8 実験 V 副尺閾の測定・被験者 HK の結果．空間周波数の関数として副尺閾を速度条件毎に位相表記で示す．被験者 MF の結果と同様の傾向が見られる．

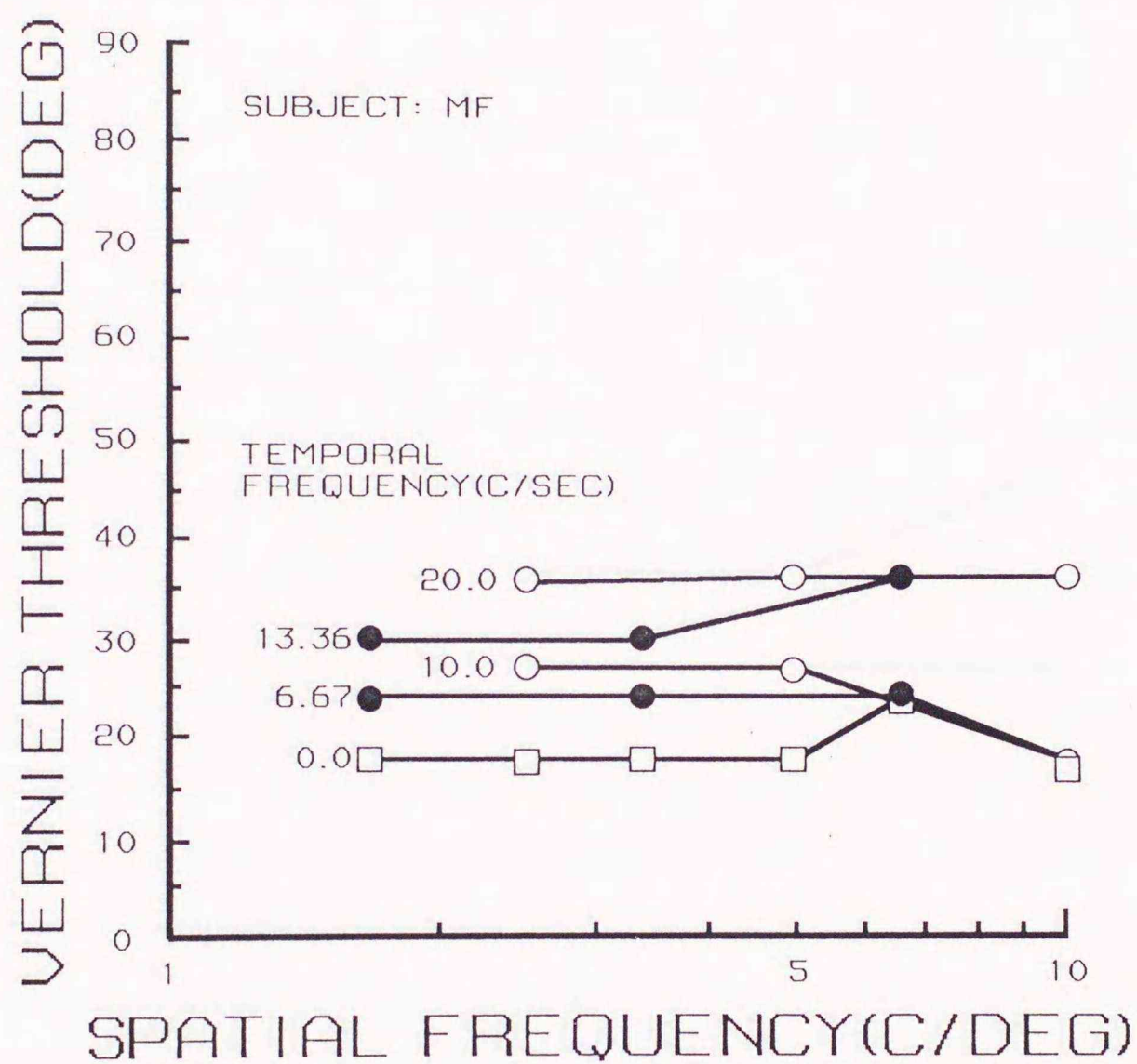


図 11-9 実験 V 副尺閾の測定・被験者 MF の結果．空間周波数の関数として副尺閾を時間周波数条件毎に位相表記で示す．時間周波数が一定の時，位相角で表わした副尺閾はほぼ一定となり，時間周波数が高くなると副尺閾も上昇する．ただしこの傾向は空間周波数 5 c/deg 以上では不明瞭である．

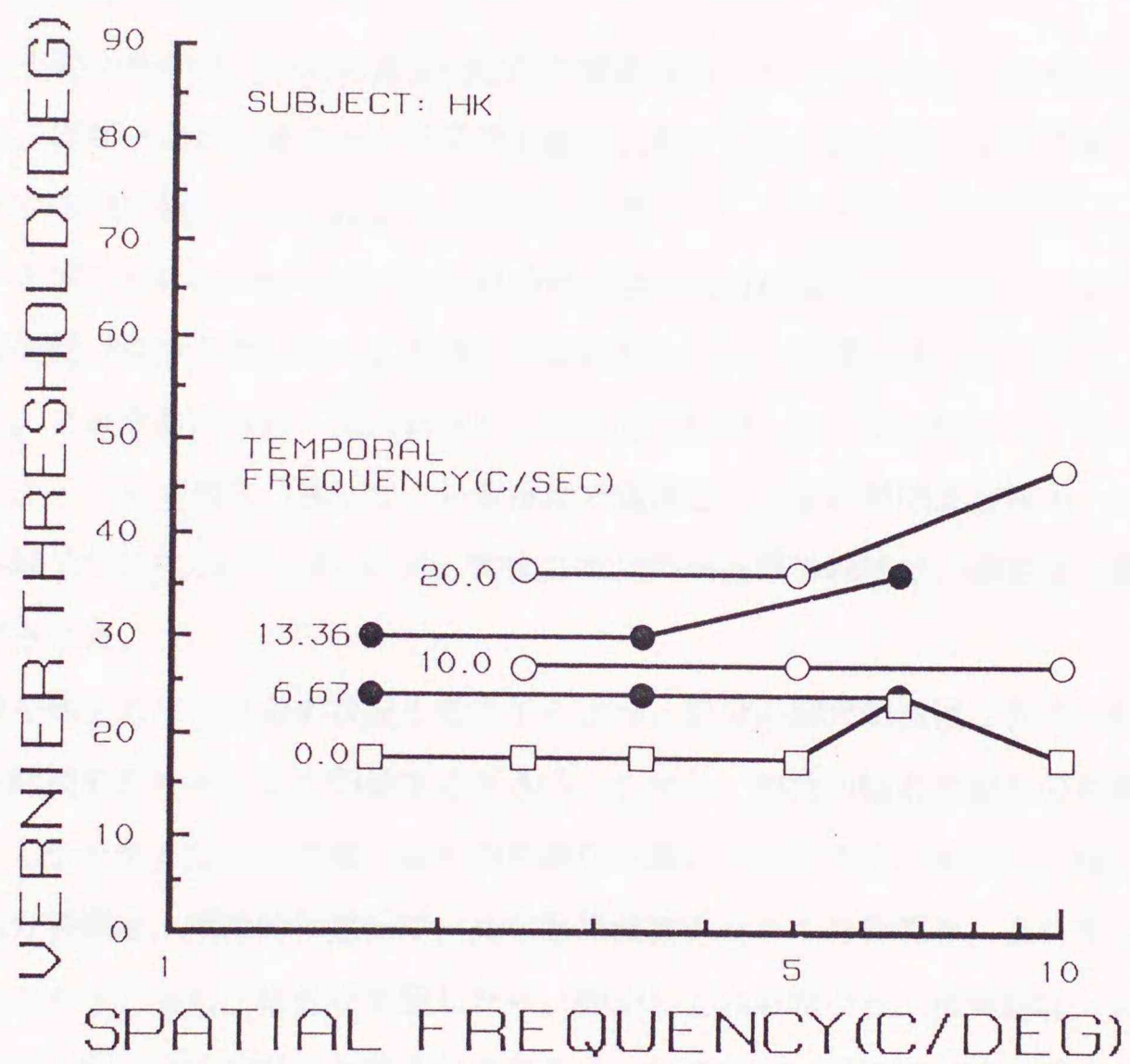


図 11-10 実験 V 副尺閾の測定・被験者 HK の結果。空間周波数の関数として副尺閾を時間周波数条件毎に位相表記で示す。被験者 MF の結果と同様の傾向が見られる。

11-2. 一般的考察

実験Vの結果は、副尺視力の基礎過程を理解する上で、強力な証拠を提示している。即ち、2つの副尺刺激間の空間的ずれの検出に、位相情報が利用されていることの証拠である。静止場面においては、副尺視力も(Bradley & Freeman, 1985; Bradley & Skottun, 1987; Wilson, 1987)、位相差の弁別閾も(Nachmias & Weber, 1975; Burr, 1980a; Badcock, 1984a,b)、ともにコントラストに依存しており、コントラスト閾において、副尺閾も(Bradley & Skottun, 1987)、位相弁別閾も(Nachmias & Weber, 1975; Burr, 1980a)、ともに位相角 180 degに近似する。

実験Vの主要な結果は、時間周波数(速度 $\times$ 空間周波数)が一定ならば、位相角で表わした副尺閾は、ほぼ一定となること、時間周波数が上昇すると、副尺閾も上昇することである。これまでの副尺視力の研究による知見と、矛盾していると考えられる点について、議論しよう。まず、Westheimer & McKee(1975)は、副尺視力が速度約 4 deg/secまで、運動速度の影響を受けないと報告した。実験I・IIIにおいても、有意な速度の効果は、認められなかった。これらの研究は、副尺刺激として線分を使用している。線分は、広範なフーリエ・スペクトラムを持ち、従って、一定速度で運動したときの時間周波数も、さまざまである。実験Vの結果(図 11-5, 6)は、測定した空間周波数の範囲で、運動は一貫して副尺閾を上昇させた。

副尺刺激を線分とした場合の状況を考えてみよう。線分の副尺刺激は、視覚の初期過程の全ての空間周波数チャンネルを刺激するだろう。しかし、線分の幅と受容野の興奮領域の幅が一致するチャンネルにとっては、最も効果的な刺激となるだろう。従って、静止場面において、線分刺激は、相対的な意味で、高空間周波数チャンネルの特性を、より多く結果に反映させるだろう。もし、線分が運動したら、静止している時より、相対的に、より低い空間周波数チャンネルの特性が、反映されるだろう。なぜなら、CSF は、静止場面と運動場面で異なっており、後者においてより低空間周波数へピークが移動するからである。この推論は、厳密なものではないけれど、おおよその状況の把握には役立つだろう。以上から、線分を副尺刺激とした場合、運動場面と静止場面で、測定された副尺視力を媒介する主要な空間周波数成分が、異なっている可能性がある。ある速度下の視力は、無数の時間周波数と空間周波数の組合せにより、実現され、測定条件毎に、副尺視力を媒介するチャンネルが異なっているかもしれない。

空間領域において単純な線分刺激は、このように多重チャンネル・モデルの観点からみる

と、非常に複雑な状況を提示する。そして、時間・空間領域における視覚系の振舞いは、周波数領域における分析によって完全に説明できるというのが、多重チャネル・モデルの信念でもある。しかし、実験Vと Westheimer & McKee(1975)の研究は、容易にかみ合わない。また、位相弁別実験においては、複合格子が刺激として使用されるが (Atkinson & Campbell, 1974; Sansbury, et al., 1978; Burr, 1980a)、その結果は、帯域幅の広い位相選択的なチャネルの存在を、暗示している。実際、異なる空間周波数成分間の抑制的な相互作用は、広く報告されている。これは、さらに、副尺刺激としての線分に、複雑さを付け加える結果を導くだろう。

位相情報の検出に関する研究を、5-3 節において、概観した。位相に対する感度は、低空間周波数において、優れている(Holt & Ross, 1980; Ross & Johnstone, 1980; Sagi & Hochstein, 1983)。そして、位相差の検出実験においてさえ、位相以外の情報、たとえば、輝度分布やその強度変化点の情報が利用されている可能性がある(Westheimer, 1978)。実験Vでも、高空間周波数における結果は(図 11-9, 10)、低空間周波数に比べ、幾分、あいまいさが残る。この点に関して、次章の心理物理学の実験の報告において考察する。

次の問題は、‘ぼやけ(blur)’の問題である。Stigmar(1971)は、光を拡散させる半透明スクリーンによって、さまざまな程度に副尺刺激(垂直線分)をぼやけさせ、副尺視力が損なわれないことを報告した。Watt & Morgan(1983)はエッジを副尺刺激とし、エッジを3種の関数(Gaussian, rectangular & half-wave cosinusoidal)を使ってぼかし、副尺閾が有意に上昇することを報告した。Fahle & Poggio(1981), Watt & Morgan(1984), Mather & Morgan(1986)らも、同様の結果を示している。線分であれエッジであれ、‘ぼやけ’を導入することは、高空間周波数を取り除くことを意味すると考えられる。従って、‘ぼやけ’が副尺視力を損なうという結果は、視角で表わした副尺閾が、空間周波数が低くなるほど上昇するという実験Vの結果と、一致しているし、そのような‘ぼやけ’の効果は、強度変化の位置ではなく位相情報が、位置の計算に利用されていることを暗示している。Stigmar(1971)の結果は、他の研究と一致しないが、これは測定した‘ぼやけ’の大きさの範囲が、他に比較して小さいことが、原因かもしれない。

副尺視力の心理物理学的研究が、視覚系による視的対象の位置検出過程に対して与えてくれる最も重要な洞察は、視覚系は、相対位置の計算しか行っていない、ということかもしれないことはすでに述べた。このことは、視覚の初期過程をモデル化する上で、重要な示唆を与える。即ち、このように高い精度の相対位置判断は、画像の個々の特徴に独立

に作用するような過程によって達成されるか否かという問題を、提起することができる。
6章で紹介した Marr & Hildreth(1980)や Morrone & Burr(1988)のモデルや MIRAGEにおいて、個々の特徴についての検出過程は、相互に独立している。MIRAGEでは、特徴の存在しない領域も表象するとか、群化による階層的な位置計算とかの工夫が見られるが、他の2つのモデルでは、複数のフィルタ出力を重ね合わせ、対応を見つけだすだけである。視覚系には、絶対位置の判断より相対位置(即ち、位相差)の判断が、数段優れていることを説明する、何らかの仕掛けがあるにちがいない。

12章. 位相差検出に関する実験

ガウス関数によって重み付けられた 1.5 波長分の正弦格子を用いて、副尺視力を測定した結果は、2 つの副尺刺激間の空間的ずれの検出に、位相情報が利用されていることを示唆した。時間周波数が一定ならば、位相角で表わした副尺閾は、空間周波数の広い範囲にわたってほぼ一定となり、時間周波数が上昇すると、副尺閾も上昇した。また、副尺視力と位相弁別実験が示す特徴に、重要な一致があることも、指摘された。

本章では、前章と同様に、局在する正弦格子、あるいは、2 つの正弦格子から構成され局在する複合格子を使った、位相弁別に関する実験を、報告する。これまでの研究は、低空間周波数領域においてのみ、位相選択性を見いだしている。本実験では、さらに、位相弁別課題において、位相以外の情報、たとえば、輝度分布やその強度変化点の情報が利用され得ることを示し、位相情報が利用可能な状況が存在し、視覚系が画像を分析する上で利用可能な情報の 1 つとして、位相情報があることが、示唆されるだろう。

12-1. 実験 VI -正弦格子における位相弁別-

位相に対する感度は、視覚の初期過程の特定に、重要な意味を持っている。最も単純な位相弁別実験は、被験者に、正弦格子を呈示し、突然に位相を変化させ、その方向を判断させる実験である。この状況は、運動閾(displacement threshold)の測定と、同じである。Westheimer(1978)は、高さ 0.5 deg、コントラスト 50 %の垂直な正弦格子を 12 cycles 分呈示し、位相弁別閾を測定した。刺激は、5 sec 毎に 1 sec 呈示され、呈示開始から 500 ms の時点で位相変化が起こった。結果は、位相角で表わした閾は、空間周波数が高くなるにつれ線形的に増加した。しかし、閾を視角で表わすと、空間周波数にかかわらずほぼ一定(約 10 sec)で、線分を用いた場合の結果(運動閾)とも、ほぼ一致した。

Westheimer(1978)の結果は、視覚系の位相に対する感度の欠如を意味している。しかし、彼は、3 c/deg 以下の空間周波数での測定は行っていない。Holt & Ross(1980)は、空間周波数 f と $3f$ からなる複合格子を用い、矩形波と三角波との弁別が、 $3f$ が約 15 c/deg を超えるとできなくなることを報告した。これは、位相選択性が、低空間周波数において優れていることを示す証拠である。

[目的]

Westheimer(1978)の実験は、低空間周波数領域まで含めて、やり直す必要がある。また、位相弁別閾は、コントラストの関数であるから、コントラストの効果を排除するため、空間周波数毎に、視認性(visibility)を等しくする必要がある。これは、空間周波数毎に、コントラスト閾の0.5 log unit上のコントラストの正弦格子を使用することによって、実現された。さらに、従来から行なわれてきた運動閾の測定との比較のため、垂直の正弦波 1.5 波長分をガウス分布で重み付けたものを、副尺刺激とした。そのような刺激は、1次元ガボール関数型の輝度プロファイルとなり、明るい縦の縞の両側に暗い縞があり、なだらかに背景に連続して見える。

[方法]

装置

刺激画面は、コンピュータ及びファンクション・ジェネレータにより生成・制御され、オシロスコープ画面上に呈示された。フレーム周波数は、100 Hzであった。

刺激

6(横)×4 deg(縦)の矩形領域の中央に、垂直の正弦波 1.5 cyclesにガウス関数($\pm 3\sigma$)を乗じたもの(図12-1)が呈示された。正弦格子のコントラストは、空間周波数毎に、コントラスト閾の0.5 log unit上に設定された。呈示時間は 1 secで、500 ms経過して突然に位相が、左右どちらかにずれた。この時、ガウス関数の包絡線の位置は、変化せず、正弦波のみが、移動した。後半の500 msにおいて、正弦波のピークとガウス関数のピークは、常に一致している。

空間周波数は、0.22, 0.37, 0.62, 1.03, 1.71, 2.85, 4.77, 7.93 c/degの8種が用意され、画面の平均輝度は 2.5 cd/m²であった。

被験者

2名の被験者が実験に参加した。2名とも正常視力を有する、北海道大学文学部の大学院生である。

手続

被験者は、10分の暗順応の後、暗室において観察距離 57 cmから両眼でディスプレイ中央を見る。頭の位置は、顎台によって固定された。位相弁別閾の測定は、i) 調整法によるコントラスト閾の測定、ii) 上下法による位相弁別閾の測定、の2つのブロックから成る。まず、1 sec 間呈示される刺激に対し、4回のコントラスト閾の測定が行なわれた。

2つのキー操作によって、コントラストが上下し、被験者が決定キーを押すまで、繰り返し刺激が呈示された。コンピュータにより4つの測定値の平均が計算され、次にその3.16倍のコントラスト(閾の0.5 log unit上)で呈示される正弦格子に対し、左右どちらに移動したかの判断(強制選択)が求められた。反応が3度連続して正しいとき、移動量は、減少され、1度でも誤反応をすると、移動量が増加した。移動量の変化量は、一定の大きさの範囲でランダムに変化した。また、ブザー音によって、正・誤のフィードバックが与えられた。移動量が安定した時点から、正反応から誤反応、誤反応から正反応の10個の変化点における移動量が、記録され、それらの幾何平均を、閾とした。

[結果]

コントラスト感度の測定結果は、実験Vの場合と、同質であった。

位相弁別閾の測定結果を、被験者別に、空間周波数の関数として、図 12-2, 3に示す。位相弁別閾は、視角と位相角の両方で、プロットされた。視角表記の弁別閾は、空間周波数が高いほど、低くなった。位相角表記の弁別閾は、逆に、空間周波数が高いほど、高くなった。注目すべき点は、空間周波数 1 c/degを境に、より高い空間周波数では視角表記の閾がほぼ一定(約 60 sec)、より低い空間周波数では位相角表記の閾がほぼ一定(約 10 deg)になった。1 c/deg 以上の結果は、線分刺激等を用いた運動閾測定の結果と比較すると、幾分、閾は高い。この結果は、1 c/deg 以下の空間周波数において、位相情報が利用されていることを、示唆している。

[考察]

視覚系が位相情報を利用していることを支持する証拠は、空間周波数 1 c/deg以下でのみ、見いだされた。高空間周波数において、位相は検出されていないのであろうか。副尺閾(実験V)の場合は、少なくとも 5 c/degまで、一定の位相角で表わされた。

副尺閾の測定場面と本実験を比較すると、前者は、比較すべき2つの刺激が異なる位置に同時に存在しているのに対し、後者は、同じ位置に継時的に、存在するという違いがあるが、後者、即ち、運動閾(step-displacement threshold)は、副尺視力と同じように、高度視力の1つに数えられている。副尺視力は、超解像度ではなく、ある1つの特徴に位置を割り当てる能力に関与しており、この精度に対し物理的限界はなく、光学的な解像度の限界や受容野の大きさによって制限されないと述べたが、運動閾に関しても、同じことが云える。運動閾もまた、相対位置に関与するものであり、副尺視力と、多くの性質を共有している。

しかし、これまで、運動閾(普通、視角で表記される)は、空間周波数の影響は受けないとか、‘ぼやけ(blur)’の影響は受けないとされていたが(Westheimer, 1978, 1979)、本実験の結果は、それが正しくないことを示唆している。運動閾は、空間周波数の関数である。12-3 節において、この問題は、さらに議論されるだろう。

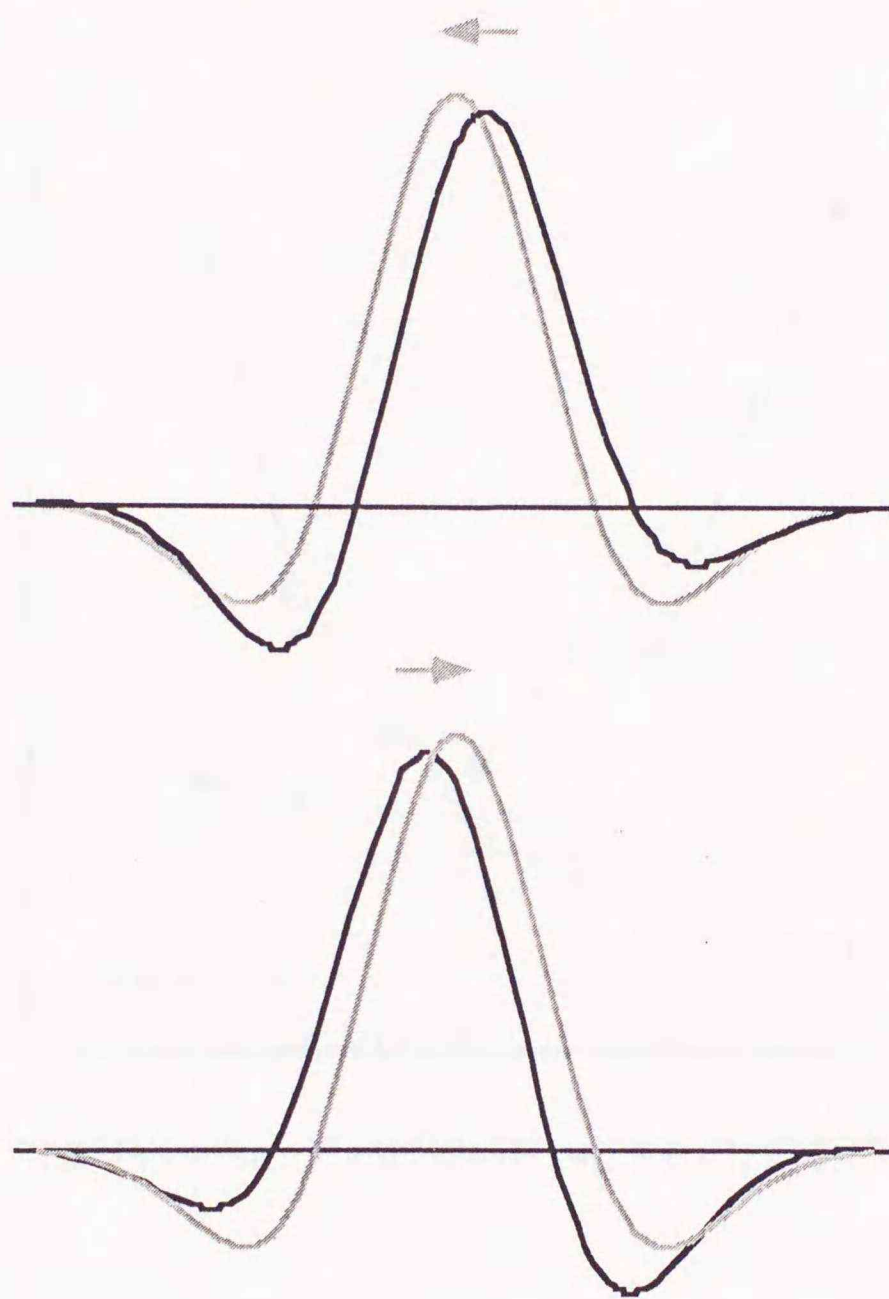


図 12-1 実験VI刺激画面の輝度プロファイル。矩形の画面(6x4 deg)の中央付近に 1.5波長分の正弦格子が呈示され、500 ms後に位相が右か左へ突然ずれた。正弦格子はガウス関数によって空間的に重み付けされ、背景と滑らかに連続している。ガウス関数の包絡線の位置は変化しないで正弦波のみ位相変化した。

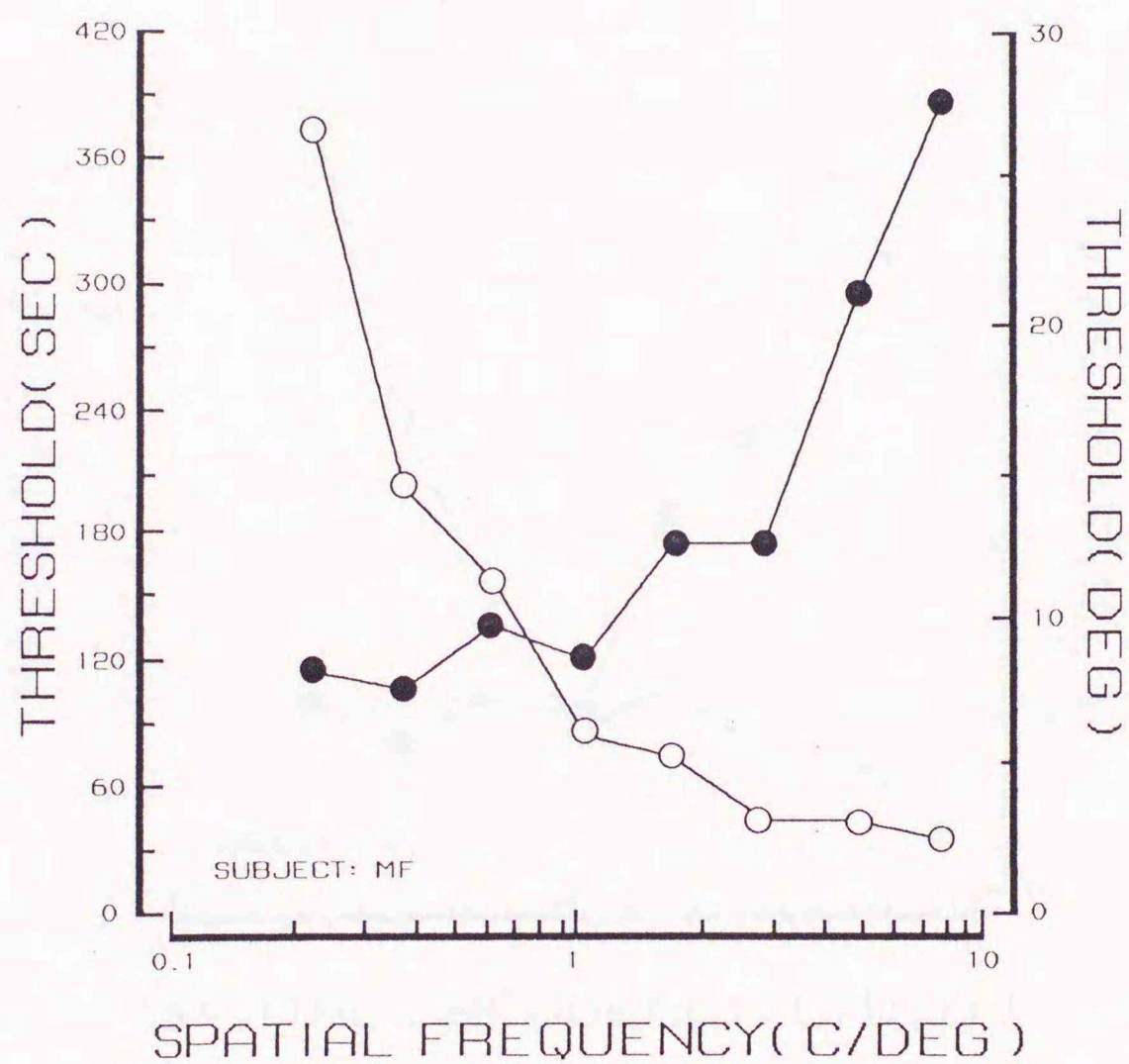


図 12-2 実験VI位相弁別閾あるいは運動閾・被験者 MFの結果．空間周波数の関数として位相変化に対する弁別閾を視角表記(左の軸，○)と位相角表記(右の軸，●)で示す．空間周波数約 1 c/degを境に，それ以上の空間周波数では視角，それ以下では位相角で表わした弁別閾はほぼ一定となった．

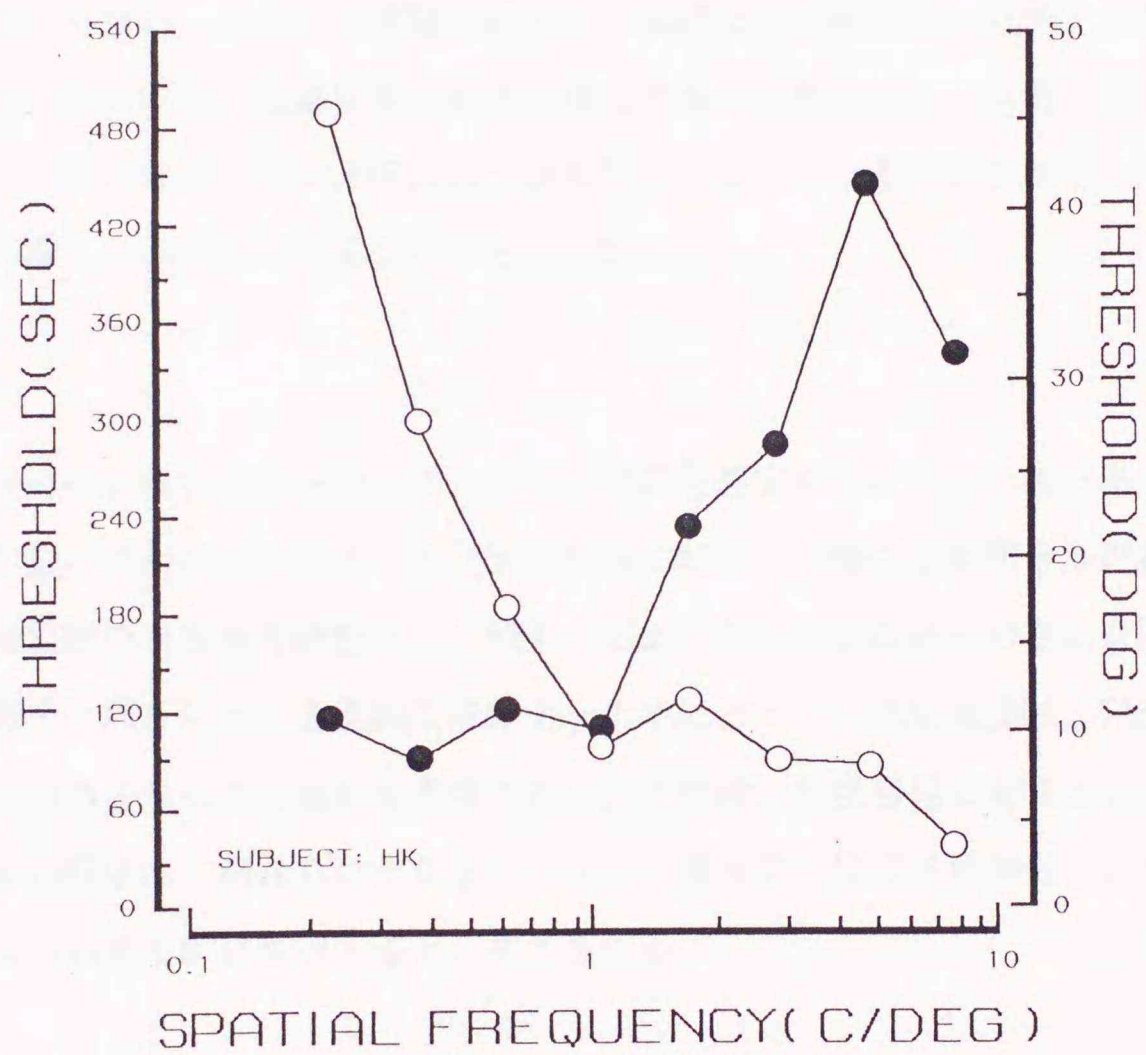


図 12-3 実験VI位相弁別閾あるいは運動閾・被験者 HKの結果．空間周波数の関数として位相変化に対する弁別閾を視角表記(左の軸，○)と位相角表記(右の軸，●)で示す．空間周波数約 1 c/degを境に，それ以上の空間周波数では視角，それ以下では位相角で表わした弁別閾はほぼ一定となった．

12-2. 実験Ⅶ -複合格子における位相弁別-

位相に対する感度は、複数の正弦波から構成された複合格子(complex gratings)を使って、研究される場合が多い。我々が、明るい線と暗い線、矩形波と三角波を区別できることが、我々の位相に対する感度を、最も端的に示しているからかもしれない。しかし、複合格子の使用は、問題を複雑にする側面をもっている。普通、異なる空間周波数の複数の成分が使用されるが、同じ空間周波数成分間の位相差の検出より、異なる空間周波数成分間の位相差の検出の方が、容易である合理的な理由はない。むしろ、異なる空間周波数の両方に反応できる帯域幅の広いチャンネルや、帯域幅の狭いチャンネル間の相互作用などを、仮定しなければならない。ただし、複雑な波形を、単純な正弦波の和に分析するのは、逆に、単純な正弦格子から、複雑な複合格子を構成するのであるから、多重チャンネル・モデル、視覚系が局所的なフーリエ分析のようなものを行なっているかどうかを、検証するには、むしろ、厳しい基準として役立つかもしれない。

[目的]

2つの成分からなる複合格子を使って、位相弁別閾を測定する。2つの成分を、どのような位相関係で重ね合わせるかによって、空間領域において、様々な輝度分布が実現される。ある空間周波数チャンネルの活性化が、特定の帯域の空間周波数成分の存在を表象するとすれば、網膜上に局在している空間周波数チャンネルにとって、空間周波数と同様に、位相もまた、その出力を左右する重要な要因である。これは、光受容器に対する波長と強度、呈示時間と強度の関係に、例えられるかもしれない。従って、位相弁別閾も、どのような位相関係で重ね合わせるかに依存すると、考えられる。

[方法]

装置

刺激画面は、コンピュータ及びファンクション・ジェネレータにより生成・制御され、オシロスコープ画面上に呈示された。フレーム周波数は、100 Hzであった。

刺激

6(横)×4 deg(縦)の矩形領域の中央に、複合格子、空間周波数 f 及び $3f$ の正弦波を成分とする垂直な複合格子、各々 2.5, 7.5 cyclesにガウス関数($\pm 3\sigma$)を乗じたもの(図 12-4, 5)が呈示された。 f 成分と $3f$ 成分のコントラスト比は、3:1であり、 $3f$ 成分のコントラストは、空間周波数毎に、閾の0.5 log unit上に設定された。呈示時間は、1 secで、500

ms 経過して突然に 3f 成分の位相が、左右どちらかにずれた。この時、ガウス関数の包絡線の位置は、変化せず、3f 成分のみが、移動した。f 成分と 3f 成分の基準となる位相差は、0, 180 deg の 2 種用意され(図 12-4, 5)、この相対位相からの位相変化に対して、閾が測定された。

3f 成分の空間周波数は 1.27, 1.69, 2.27, 3.0, 4.04, 5.42, 7.16 c/deg の 7 種用意され、画面の平均輝度は 2.5 cd/m^2 であった。

被験者

2 名の被験者が実験に参加した。2 名とも正常視力を有する、北海道大学文学部の大学院生である。

手続

被験者は、10 分の暗順応の後、暗室において観察距離 57 cm から両眼でディスプレイ中央を見る。凝視は、顎台によって固定された。位相弁別閾の測定は、i) 調整法による 3f 成分のコントラスト閾の測定、ii) 上下法による位相弁別閾の測定、の 2 つのブロックから成る。まず、1 sec 間呈示される刺激、3f 成分 7.5 cycles にガウス関数 ($\pm 3\sigma$) を乗じたものに対し、4 回のコントラスト閾の測定が行なわれた。2 つのキー操作によって、コントラストが上下し、被験者が決定キーを押すまで、繰り返し刺激が呈示された。コンピュータにより、4 つの測定値の平均が計算された。位相弁別閾の測定のため、次に、コントラスト閾の 3.16 倍のコントラスト(閾の 0.5 log unit 上)の 3f 成分と、その 3 倍のコントラストの f 成分を、特定の位相関係で重ねて作られる複合格子が、呈示された。被験者には、3f 成分が、左右どちらに移動したかの判断(強制選択)が求められた。反応が 3 度連続して正しいとき、移動量は、減少され、1 度でも誤反応をすると、移動量が増加した。移動量の変化量は、一定の大きさの範囲でランダムに変化した。また、ブザー音によって、正・誤のフィードバックが与えられた。移動量が安定した時点から、正反応から誤反応、誤反応から正反応の 10 個の変化点における移動量が、記録され、それらの幾何平均を、閾とした。

[結果]

コントラスト感度の測定結果は、実験 V の場合と、同質であった。

測定した位相弁別閾は、基準位相差 0, 180 deg 別に、図 12-6, 7 に、3f 成分の空間周波数の関数として、プロットした。閾は、視角と位相角の両方で、表わした。まず、基準位相差 0 deg の場合(図 12-6)、視角表記の閾は、空間周波数が上昇するにつれ、低下し

た。ただし、全体として、空間周波数の影響は小さい。位相角表記の閾は、空間周波数の上昇につれ、明らかに、上昇した。実験Ⅵの結果とは、明らかに区別できる。基準位相差 180 degの場合(図 12-7)、視角表記の閾は、空間周波数が上昇するにつれ、低下し、位相角表記の閾は、逆に、空間周波数の上昇につれ、上昇した。実験Ⅵの結果と、類似しており、 $3f$ 成分の空間周波数が 3 c/deg (従って、 f 成分は 1 c/deg)の時を境に、それ以上では視角表記の閾が、それ以下では位相角表記の閾が、ほぼ一定となっていると、見ることも可能である。

[考察]

位相差 0 degで、空間周波数 f と $3f$ の正弦波を重ねると、刺激は、図 12-4B に示した通り、矩形波のようになる。そして、 $3f$ 成分が左右どちらかへ移動すると、明るい部分と暗い部分の各々において、輝度分布の対称性がなくなる。即ち、被験者は、たとえば、明るい帯のどちら側の縁がより明るいかがわかれば、 $3f$ 成分の移動方向を容易に推論できる。それに対し、位相差 180 degで重ね合わせると、刺激は、図 12-6Bのように三角波のように見える。この場合、 $3f$ 成分の移動方向は、その三角波のピークの移動として、現われるかもしれないが、位相差 0 degで重ねた時のような手がかりはない。実際、本実験の刺激パターンを観察して、空間周波数 f の正弦波は静止し、それに重なっている $3f$ の正弦波が移動するという知覚は、 $3f$ 成分の移動量が大きい時を除いて、ほとんどない。

本実験の結果及びその刺激パターンの観察から、位相情報が、たとえ視覚の初期過程において有効に利用されているにしても、視覚世界を特徴付けているエッジや線分とは、本質的に異なっていることがわかる。ここに、位相情報を、階層的な視覚情報処理において位置付けるためのヒントがある。即ち、位相情報は、必ずしも、原始スケッチに表現されていない、位相が位相として表現される必要性はないと、結論することができる。この考えは、なぜ限られた状況でのみ、位相選択性が見いだされるのか、視覚の初期過程において、エッジや線分などの特徴を抽出し、その位置を計算するために、画像の強度変化が利用されるのか、位相情報が利用されるのか、といった問題への糸口を与えてくれるだろう。

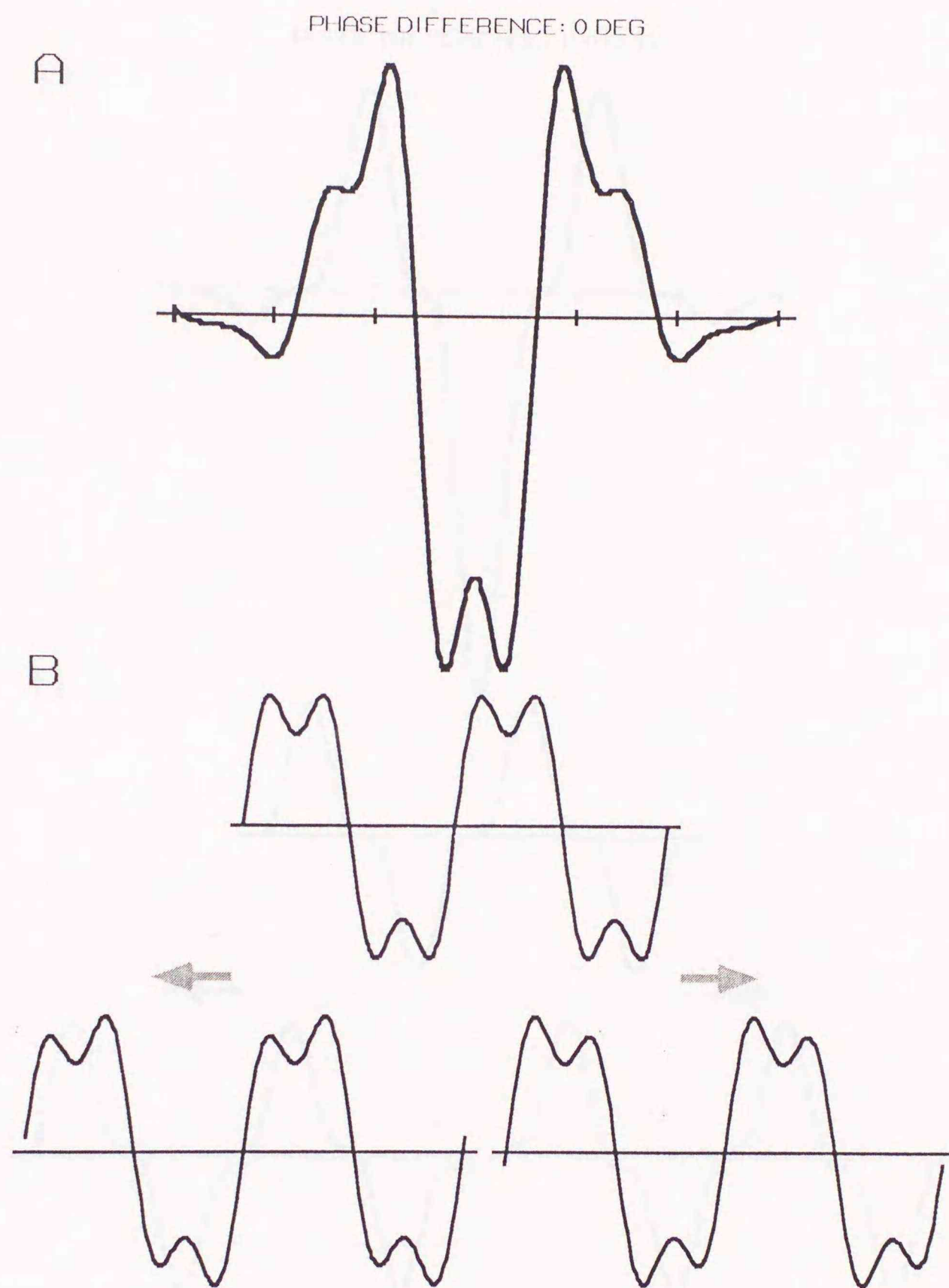


図 12-4 実験Ⅶ複合格子の輝度プロファイル・位相差 0 degの場合．(A) 空間周波数 f と $3f$ のそれぞれ2.5, 7.5波長分をコントラスト比 3:1 位相 0 degで重ね、ガウス関数によって空間的に重み付けをした場合の輝度プロファイル．矩形波に類似した波形となる．(B) $3f$ 成分だけを左右に移動させた場合の輝度プロファイルの変化．

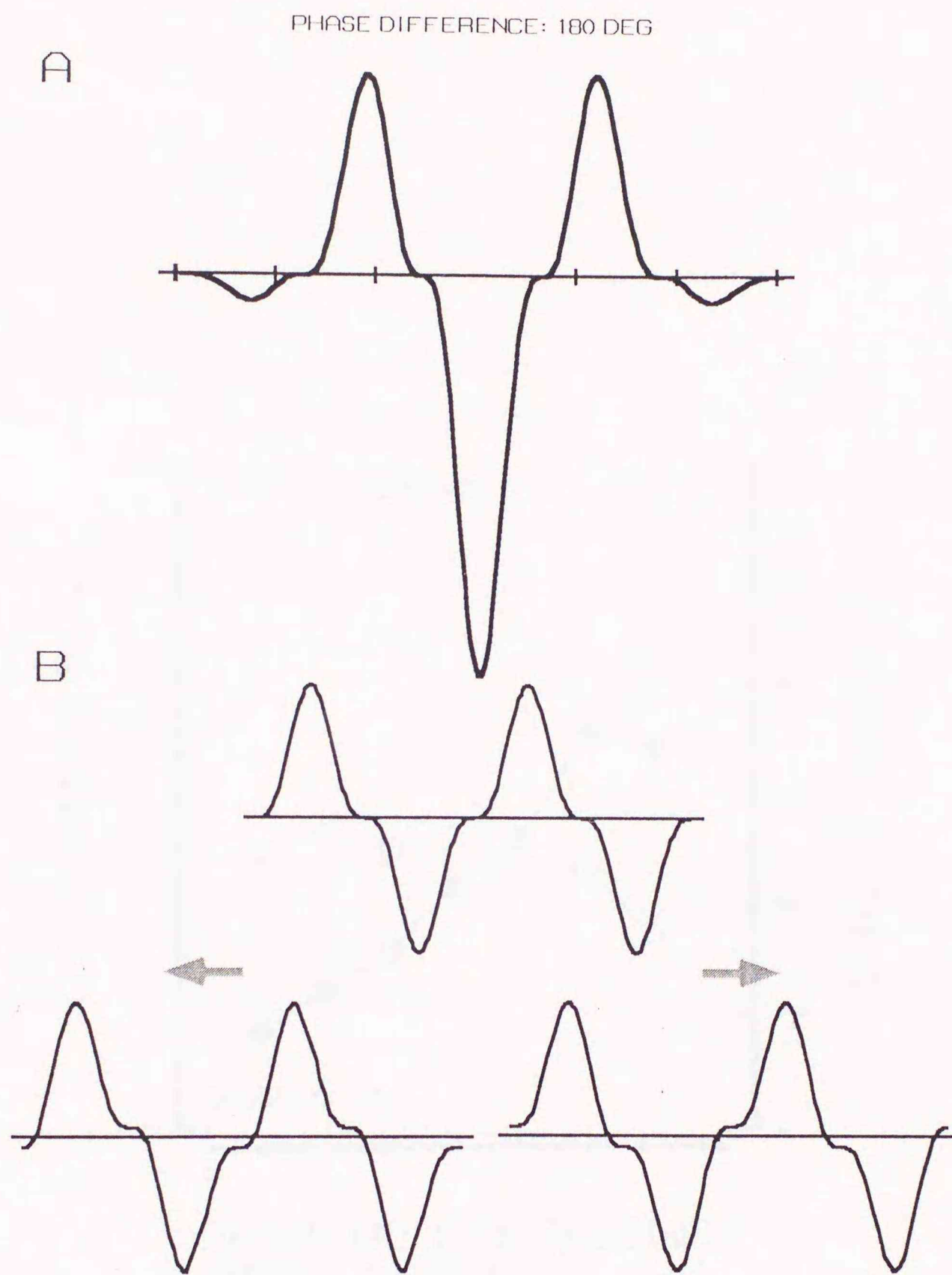


図 12-5 実験Ⅶ複合格子の輝度プロファイル・位相差 180 degの場合．(A) 空間周波数 f と $3f$ のそれぞれ2.5, 7.5波長分をコントラスト比 3:1 位相 180 degで重ね、ガウス関数によって空間的に重み付けをした場合の輝度プロファイル．三角波に類似した波形となる．(B) $3f$ 成分だけを左右に移動させた場合の輝度プロファイルの変化．

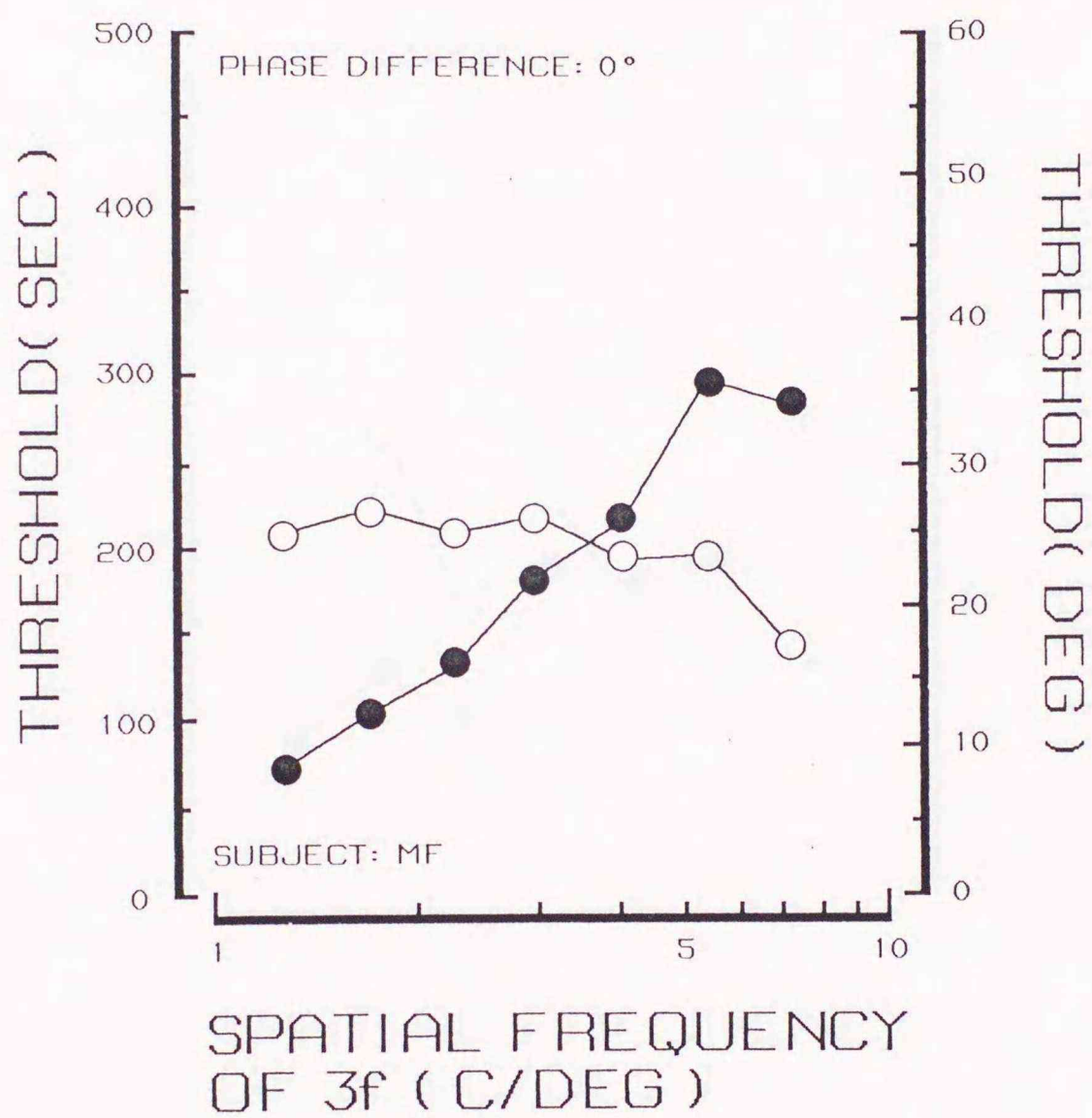


図 12-6 実験Ⅶ位相弁別閾の測定・基準位相 0 deg・被験者 MFの結果. 3f成分の空間周波数の関数として位相弁別閾を視角表記(左の軸, ○)と位相角表記(右の軸, ●)で示す. 位相角で表わした閾は空間周波数と共に上昇したが, 視角で表わすとほぼ一定で空間周波数が高いほど低下する傾向が少し認められる.

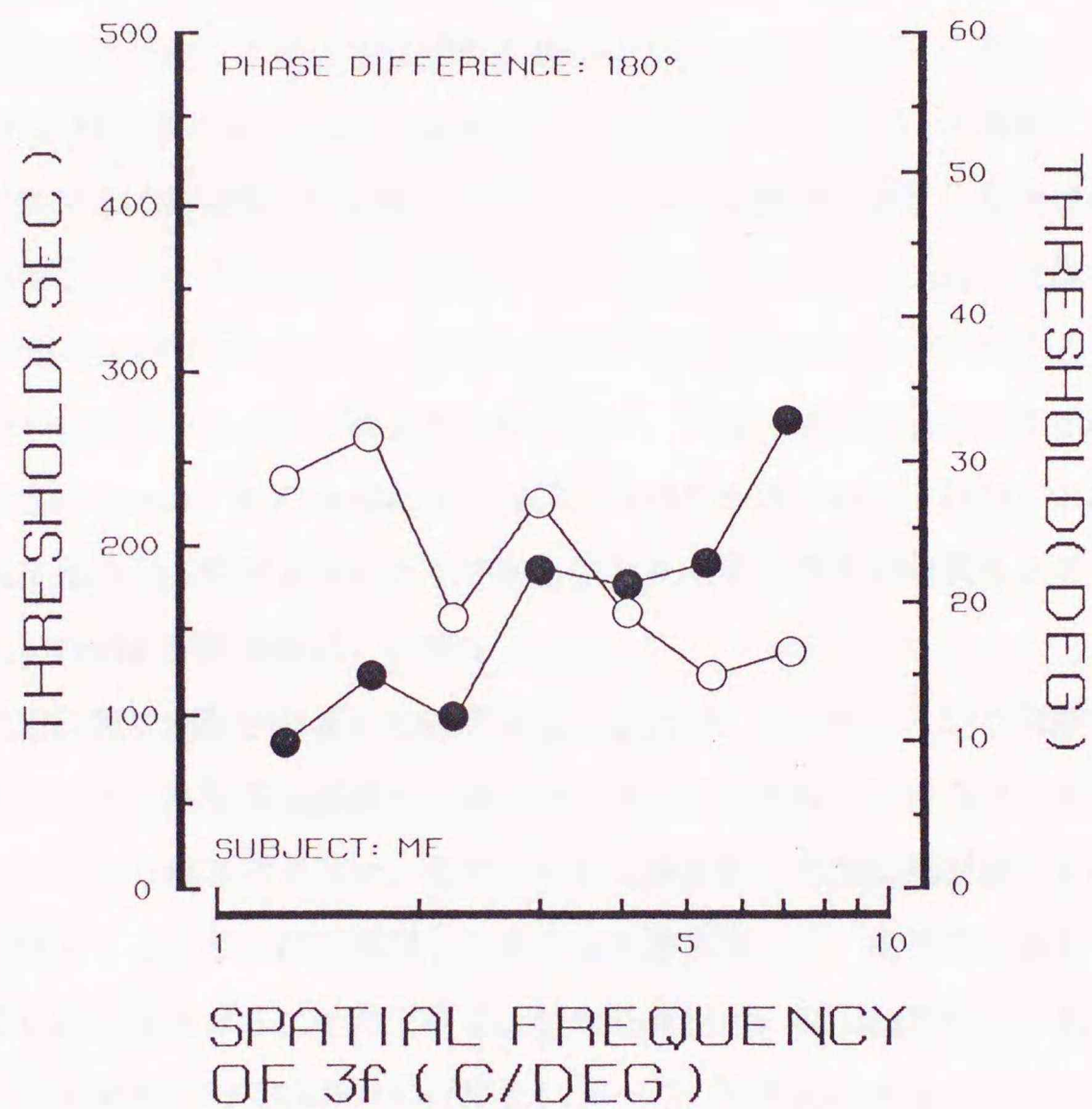


図 12-7 実験Ⅶ位相弁別閾の測定・基準位相 180 deg・被験者 MFの結果、3f成分の空間周波数の関数として位相弁別閾を視角表記(左の軸, ○)と位相角表記(右の軸, ●)で示す。位相角で表わした閾は空間周波数と共に上昇し、視角で表わした閾は逆に低下した。

12-3. 一般的考察

本実験と前章で報告した実験は、幾つかの点で、これまで線分刺激を使用した実験から引き出された結論を修正した。即ち、これまで運動や‘ぼやけ’の影響を比較的受けにくいとされてきた副尺視力は、コントラストと空間周波数と時間周波数の関数であった。運動閾も、少なくとも、コントラストと空間周波数によって影響された。‘ぼやけ’の効果は、高空間周波数成分を取り除くことであった。そして、相対位置の検出に位相情報が利用されている可能性が示された。さらに、なお決定的なものではないとはいえ、位相情報は、高空間周波数帯域では利用されていないらしいことも、示唆された。ここで、画像の特徴の検出と位置の計算に対する、位相情報と強度変化の関係について、議論しよう。

2-4 および 6-5 節で述べたように、Gabor(1946)の理論から、ガボール関数によって記述される感度プロファイルを持つ受容野によって、空間周波数の同定と位置付けが同時に最も合理的に説明できた。さらに、同じ位置に中心を持ち、同じ方向・同じ空間周波数に選択的な 90 deg 位相のずれた、ガボール関数型受容野対(quadrature pair)によって、信号の振幅・位相が、特定できる。このような受容野が、実際、存在することを示唆する心理物理学的研究(Kulikowski & King-Smith, 1973; Field & Nachmias, 1983)もあるし、有線皮質の単純細胞の受容野がまさにそうであることを示す生理学的研究もある(Pollen & Ronner, 1981; Field & Tolhurst, 1986)。

視的对象の位置計算に利用されるのは強度変化の位置か、位相か、という問題を本論文 I 部において提起した。高空間周波数では前者が、低空間周波数では後者が、利用されているということは、あり得るだろうか。位相に対する感度が、低空間周波数で優れていることについて、考えてみよう。位相情報を検出する機構の面から、高空間周波数では、位相を検出できない理由を挙げることができる。位相の検出は、90 deg 位相がずれて重なり合っているガボール関数型の受容野対の反応比によって、符号化できる。中心窩における隣接する光受容器の中心の間隔を視角 30 sec とすると、標本化定理から、60 c/deg の空間周波数までの符号化が可能である。この時、空間周波数 60 c/deg に対し、1 サイクル当たり、2 個の光受容器がサンプリングを行なっている。即ち、位相角 180 deg 当たり、1 個であるが、位相を符号化するためには、90 deg の位相のずれが必要であるから、最低 90 deg 当たり 1 個の光受容器が必要である。従って、位相の符号化が可能な高空間周波数側の限界は、空間周波数の符号化の限界 60 c/deg の半分になる。30 c/deg 以上の空間周波数成分の位相は、網膜の光受容器モザイクの細かさから、不可能であると考えられる。この議論は、

輝度変調のない純粋色格子に対する CSF の高空間周波数側の限界を説明するものでもある。

有線皮質において、単純細胞より複雑細胞の方が高い空間周波数に感度を持っていること (Thorell, 1981; De Valois, et al., 1982; Thorell, et al., 1984) が、低空間周波数チャンネルの位相感度の優位性を、説明するかもしれない。8 c/deg 以上の空間周波数に選択的な感度を有する細胞の大多数が、複雑細胞である。位相情報の伝達経路としては、線形的な受容野内の加重特性を持つ、網膜及び外側膝状体の X 細胞から、有線皮質の単純細胞という経路が、考えられ、もし高空間周波数の情報が、複雑細胞によってのみ媒介されたとすれば、高空間周波数帯域において、空間周波数弁別はできても、位相弁別はできないはずである。実際、高空間周波数においては、運動格子と静止格子の区別はできない (Kulikowski, 1971)。

また、高空間周波数において、低空間周波数ほどの位相感度があれば、より精確な位置検出が可能であるとしても、高度視力が達成されている現状から、十分な位置付けの精度を備えていることも確かであろう。同じ位置に空間周波数特性が等しい 90 deg 位相のずれたガボール関数型の受容野を配置すること、しかも、高空間周波数に選択的な小さな受容野を密に配置することは、それらの信号の伝達経路を考えるまでもなく、コストが高いと容易に予想することができる。また、小さな眼球運動や振動が、高空間周波数から正確な位相情報を獲得することを、困難にしているかもしれない。画像の特徴を位置付けるには、複数の方法があり、高空間周波数においては、位相情報がなくとも、低空間周波数チャンネルよりは高い精度の位置付けを達成できるとすれば、位相情報を利用するほどの高い位置付けの精度は、必要ないのであろう。

これらの要因は、低空間周波数チャンネルの位相感度の優位性を、部分的に説明するかもしれない。色覚においては、回折や色収差など、高空間周波数成分の色情報の劣質化から、低空間周波数に感度が良いことは、適応的であった。位相に対する感度も、同じであろうか。眼の光学系において、空間的な位相変位 (phase shift) は、ほとんど無視できる程度である (Cornsweet, 1970)。しかし、視覚系において、空間フィルタと時間フィルタの組合せは、任意ではない。位相の符号化には、90 deg 位相がずれて重なり合っているガボール関数型の受容野対が必要な他に、各々の空間フィルタに同一の時間フィルタが結合しているという条件が、満たされなければならない。さもないと、時間的な位相変位が、検出器の時空間的反応に影響を与えるということは、十分考えられ、これは必ずしも望ましいことではない。

最後に、位相情報は、それ自体、内的に表現される必要はなく、あくまでも、位置計算のために利用されるだけのものである。ガボール関数型の受容野は、それだけで十分に、空間周波数の同定と位置の符号化に対し、最良の選択である。副尺視力や運動閾は、視覚系が、相対位置に関して高い精度を持っていることを、即ち相対位置の計算だけを行なっていることを、示唆している。単純化のため1次元で考えると、視覚系は、局所領域の範囲内において、特徴を、右から左へ順序正しく位置付けるだけで十分である。即ち、個々の特徴の1次元における位置を正しく計算する必要はなく、順序さえ正しければ十分なのである。もちろん、実際の2次元においてはさらに2次元整合性が、保たれなければならないが、それも、局所領域の範囲に限定されていると考えられる。

13章．初期視覚過程における時空間情報処理モデルの概略

6章において、3つの空間的情報処理モデルを、さらに、8章において、運動対象に対する空間的情報処理に対処できるという基準から、3つの運動知覚モデルを取り上げて紹介した。本章では、初期視覚過程のモデルの幾つかの要件に関して、本研究が提案するモデルの特徴付けを試みる。運動知覚に関しては、速度の計算は含めない。なぜなら、運動場面を含めて、網膜像の特徴を検出し原始スケッチに表現するという作業は、有線皮質までの視覚経路で明らかになっている諸機能(その中に速度は含まれない)で、実現可能と考えられるからである。

また、本モデルは、人間の視覚系を理解するためのものであり、人間や動物を用いた心理物理学的研究や生理学的研究の成果が尊重される。つまり、機械的な視覚(machine vision)を設計するという観点からの効率性や合理性は、必ずしも、人間の視覚系の理解のためには絶対ではない。もし、視覚系に、一見、不合理に見えたり無駄に見えたりする側面があったとしても、それは、未知の理由のためか、計算論の不完全さのためであると考ええる。機械的な視覚では、我々の不完全な眼の光学系や、限られた伝達経路の容量、神経細胞の相対的な反応の鈍さ、生物学的な視覚系に固有のノイズなどは、必ずしも考慮する必要はないからである。本来、人間の視覚系の空間的・時間的分解能なども、人間の生存という観点から、評価されるべきものであろう。人間の視覚系は、現時点で、最も優れた視覚系ではあるが、他方、妥協の産物であるとも考えられるのである。

本研究が提案するモデルには、今後とも、模擬実験(simulation)及び実証的研究からのデータとの突き合わせが、必要なことは言うまでもないが、その前段階として、モデルの構造や機能について概念的に鮮明にしておかなければならない。

[入力は、時空間的な輝度分布である。]

視覚系への入力は、時間的、空間的に広がりを持った輝度分布である。言い換えると、空間軸 x , y 、時間軸 t の x - y - t 空間におけるコントラストの分布である。ただし、単純化のため、しばしば、 y 軸に沿った輝度変調はないと仮定し、 y 軸を省略して x - t 座表系において、議論が進められる。

[視覚の最も初期段階は、時空間的フィルタの集合である。]

視覚の最も初期段階において、満たされなければならない条件は、局在性(locality)、空間周波数選択性(spatial-frequency selectivity)、時間周波数選択性(temporal-frequency selectivity)、方向選択性(orientation selectivity)である。視覚系の細胞の多くは、その細胞の受容野内に達した光に対し、重み付けのある統合を行い反応する。どのように受容野内で重み付けが成されるかは、重み付け関数(weighting function, impulse response function と呼ばれる)によって記述される。空間フィルタとは、その空間的な重み付け関数を、時間フィルタとは、時間的な重み付け関数をさす。また、それら重み付け関数の形に言及するため、感度プロファイルという言葉が使われる。

空間フィルタ:

空間フィルタは、ある点における出力が、その点を中心とする局所領域への入力にどのように影響されるかを、表わしている。局在性、空間周波数選択性、方向選択性は、ガボール関数型の受容野を仮定することによって、達成される。これまでの研究から、中央に興奮領域、あるいは、抑制領域を持つ型(even-symmetric)E+, E-と、それらに対し90 deg位相がずれた型(odd-symmetric)O+, O-の4種を、仮定するのが妥当な選択である(図 13-1)。それぞれは、線分検出器(E+, E-)とエッジ検出器(O+, O-)とも、呼ばれる。ある局所領域にこれら4つの型の受容野が重なり合って存在している。従って、位相の符号化が可能である。

ガボール関数型受容野は、空間周波数と位相、その包絡線(envelop)を決めるガウス分布の大きさによって、記述される。位相は、前述の4種であるが、空間周波数とガウス分布の大きさに関しては、今のところ、明確な答えはない(図 13-2)。最低4種の空間周波数に選択的なフィルタが、数学的に必要であるという指摘があるが(Wilson & Bergen, 1979)、心理物理学・生理学的研究は、より多くの種類のフィルタの存在を示唆している。ガウス関数の大きさの種類は、高空間周波数になるほど帯域幅が狭いという報告から、空間周波数にかかわらず同一種類があるだけか、そうでなくとも、ごく少数であろう。

時間フィルタ:

時間フィルタに関しては、過去の入力がどのように現在の出力に影響を与えるかを表わしているという点以外、明確化できることは少ない。心理物理学的研究は、低帯域通過型(low-pass, 'sustained')と、帯域通過型(band-pass, 'transient')の2種の存在を強く示唆しているが、生理学的研究では、有線皮質において、細胞毎に1 Hzから10 Hz以上ま

で、比較的広い帯域幅で、連続的に存在することを示唆しており(多くは2-8 Hzに選択的)、全神経細胞の中にも、単純細胞と複雑細胞間にも、低帯域通過型と帯域通過型への2分化の証拠は見いだされていない(猿、Albrecht, 1978)。ここでは、より高次に仮定される速度チャンネルの概念から、1つの低帯域通過型フィルタと、異なる時間周波数に選択的な複数の帯域通過型フィルタを、仮定する。即ち、速度チャンネルは、ある速度を実現する様々な空間周波数と時間周波数の組合せに感度を持つ複数の下位要素から、構成され则认为られるからである。

時間フィルタの一般的な感度プロファイルは、時間軸に沿って、最初に興奮領域、次に振幅は小さいがより長く持続する抑制領域からなる(図 13-3)。興奮領域の持続時間によって、そのフィルタの時間周波数特性が決まる。

時空間的フィルタ:

時空間フィルタは、現在のある点における出力が、その点を中心とする局所領域への過去の入力によって、どのように生み出されるかを表わしている。時空間的フィルタは、階層的に構成される。ガボール関数型受容野は、いわば、理想化された単純細胞の受容野である。ガボール関数型受容野は、中央に興奮領域、あるいは、抑制領域を持つ同心円型の受容野、即ち、X細胞の理想化された受容野(C+, C-)の配列から、構成される(図 13-4)。即ち、線形性が、仮定されている。さらに、ガボール関数型の空間フィルタと時間フィルタの積から、時空間的受容野が構成される(図 13-5)。その一般的形は、x-t座標系において、チェッカーボード状に、興奮領域と抑制領域が配置している。

多くのモデルにおいて、時間フィルタは、前述の2種類に単純化されている。ここでは、より心理物理学的・生理学的研究の結果に沿った、時間フィルタと空間フィルタの組合せを仮定する。即ち、大きな空間フィルタには、幾分高い時間周波数に選択的な時間フィルタを、小さな空間フィルタには、低時間周波数に選択的なフィルタを、組み合わせる。

[複数の時空間フィルタから、高次フィルタとして、時空間的方向性を有する線形的なフィルタ、‘ガボール関数型時空間フィルタ’が構成される。]

ガボール関数型空間フィルタ(E+, E-, 0+, 0-)にさまざまな時間フィルタを組み合わせることによって、同じ空間特性で異なる時間特性の複数の時空間フィルタが構成される。これらを適切に加減算することによって、さらに、時空間的な方向性をもつ高次フィルタが構成される(図 13-6)。これは、ガボール関数型の時空間的受容野に近似し、その感度

プロフィールは、“時空間的なガウス関数の窓の中を正弦格子が運動している”ようなものになる。 x - t 平面における時空間的方向性は、運動速度(速度と方向)に対する選択性を表わしている他に、運動対象に対して安定した空間的情報処理を行なうための基礎を提供する。このガボール関数型時空間的受容野においても、相互に90 deg位相がずれた受容野対($\varepsilon+$ と $o+$, $\varepsilon-$ と $o-$)が容易に構成でき、それによって、運動対象に対する位相情報の検出も可能である。 x - t 平面における細長い受容野が、時空間的補間の機能、即ち、仮現運動知覚を可能にすることは、云うまでもない。静止した対象に対しては、 t 軸に平行なガボール関数型時空間フィルタを仮定することができる。 t 軸方向に同じように細長い形をしており、その長さは、閾下加重の臨界時間に対応する。

この時空間的方向性を有するガボール関数型時空間フィルタの概念には 速度一定(constant velocity)という拘束条件が組み込まれている。‘外界のさまざまな運動は、時空間的な局所領域の範囲内で一定の速度である’と仮定することは十分可能である。また、この時空間フィルタは、速度に選択的であるが、この段階で速度チャンネルと呼ぶには、時期尚早である。なぜなら、この段階の速度は、{時間周波数/空間周波数}で表現される速度に過ぎず、同じ速度を表わす他の時間周波数と空間周波数の組合せと独立であるばかりか、さまざまな空間周波数成分で構成されるエッジや線分の運動速度に個々に対応するものでもない。たとえば、一定速度で運動する矩形波格子の場合、知覚される運動方向は、その基本波成分の運動方向にこそ一致しているが、その倍音成分とは、必ずしも一致していない。この事実は、モデルの設計にとって重要な意味をもっている。フーリエ成分の運動を検出することは、問題の解決ではないのである。Watt & Morganの MIRAGEが、空間尺度の大から小へ階層的な位置計算を行なったように、速度に関しても、大から小への階層的な計算過程が要請される。しかし、それはどの段階で行なわれるのだろうか。これは本論文の範囲を超えた問題であるが、速度チャンネルをモデル化するためには、(1) 同じ速度を実現する空間周波数と時間周波数の複数の組合せを、いかに統合するのか、(2) 外界において同じ対象を構成する複数のフーリエ成分の異なる速度を、いかに統合するのか、という一見相矛盾する2つの問題を、解決しなければならない。

[時空間的方向性を有するガボール関数型時空間フィルタの出力は、空間的情報処理と運動検出のために、利用される。]

ガボール関数型時空間フィルタは、線形フィルタである。そのため、位相に対する感度

を有する。 x - t 平面において細長い興奮領域とそれに隣接する抑制領域(さらに、それらに隣接する弱い興奮領域)からなる受容野は、その傾きが速度を、興奮領域もしくは抑制領域の幅(短軸の長さ)が空間周波数を、興奮・抑制領域のサイクル数が帯域幅を、表わしている。高空間周波数になるほど帯域幅は狭くなることから、空間周波数が高いほどサイクル数は多くなる、あるいは、ガウス関数の大きさを空間周波数にかかわらず一定にする必要があるだろう。また、 x 軸と t 軸に沿った長さが、それぞれ閾下加重の臨界距離と臨界時間を表わしている。適切な空間周波数と速度で運動する正弦格子に対し、このフィルタの出力は、同じく正弦波に従って振幅とその符号が変化する。運動する線分の場合も、出力は正負の値で変動する。この時空間フィルタに対し90 deg位相がずれた同じくガボール関数型時空間フィルタを仮定すると、これら2つの時空間フィルタの出力比は、位相情報を符号化しているといえる。そして、受容野の細長い形は、運動対象にもうまく機能できることを示す。これを位相検出機構(phase detection mechanism)と呼ぶ(図 13-7)。

運動の検出のためには、この時空間フィルタの出力が受容野と刺激との位相関係によって変動するのは、好ましくない。この問題は Adelson & Bergenのモデルのように 90 deg位相がずれたガボール関数型時空間フィルタ対($\varepsilon+$ と $o+$, $\varepsilon-$ と $o-$)の出力の2乗和か、Morrone & Burrのモデルのようにその平方根を計算することによって解決できる。この信号は、ある帯域のフーリエ成分がある方向の運動をしていることを知らせている。空間周波数とその速度を信号化し、位相に反応せず位置を信号化しないことは、有線皮質の複雑細胞を想起させる。これを局所エネルギー検出機構(local-energy detection mechanism)と呼ぶ(図 13-7)。

[画像からの特徴の抽出は、対称なガボール関数型時空間フィルタの出力と局所エネルギー検出機構の出力と位相検出機構の出力の3つに基づいて行なわれる。]

x - y 平面において、画像からの特徴の抽出という問題を考えてみよう。画像を網膜上に重なり合って分布している時空間フィルタを通して見た時の出力は、空間フィルタと時間フィルタによって画像(時空間的輝度分布)を畳み込み積分(convolution)することによって得られる。即ち、得られた出力は、時間的にも空間的にも重み付けられたものである。空間的に対称なフィルタ($\varepsilon+$)は、入力輝度分布の対称性を保持するが、非対称フィルタ($o+$)は保持しない。対称フィルタと非対称フィルタの出力は、ヒルベルト変換の関係にある。また、ある局所領域には、さまざまな空間尺度のフィルタが存在すると同時に、

さまざまな方向(orientation)や速度に選択的なフィルタが存在する。従って、同じ空間尺度で異なる方向と速度に選択的なフィルタ間に、抑制的な相互作用を仮定し、ある局所領域においては、ある閾値を超えた方向と速度だけが優勢になるようにする必要がある。

Marr & HildrethやWatt & Morganのモデルでは、対称形の空間フィルタ($\nabla^2 G$)の出力からエッジや線分が抽出された。本論文に提出するモデルでは、対称なガボール関数型時空間フィルタ($\varepsilon+$)の出力(0_e)と、局所エネルギー検出機構の出力($E_L = \sqrt{0_e^2 + 0_o^2}$)と、位相検出機構の出力($A = \arctan\{0_o/0_e\}$)の3つがもとなる(図 13-7)。この仮説は、高空間周波数における位相感度の欠如が、非対称型の受容野の欠如のためであることを暗示している。この問題は、もちろん今後とも生理学的・心理物理学的に検討されなければならない。また、局所エネルギー検出機構の出力は、エッジや線分の存在ばかりではなく、どの下位要素が優勢かによってその速度をも表わしている。出力の大きさが特徴の存在の指標であり、どの下位要素が活性化しているかが速度の指標となる。

次に、特徴の検出を、位相情報に基づいて行なうのか、強度変化の検出に基づいて行なうのかという決定をしなければならない。位相を検出するためには、比較的広い帯域幅、言い換えると、受容野内の興奮・抑制のサイクル数が少なくてはならない。視覚系には、帯域幅が比較的広いものと、狭いものが共存していることは、多くの生理学的・心理物理学的研究が示唆している。そして、高空間周波数になるほど、受容野の帯域幅は、狭くなる。位相検出機構の出力は、 $-\pi/2 \sim \pi/2$ の範囲で位相を特定するが、位相情報に基づいてエッジや線分を検出することは、 $0_e(x)$ と $0_o(x)$ のどちらかがゼロになる位置(x)を捜すことである。そのためには、局所エネルギー検出機構の出力が極大値をとる位置を捜し、その位置にある位相検出機構の出力を調べることによって、可能である(Morrone & Burr, 1988)。しかし、 0_e と 0_o を拮抗させ、どちらかがゼロの時だけ局所エネルギー検出機構にゲート信号を送るような神経回路を考えることも可能である(図 13-8)。

0_e からエッジや線分を抽出することは、Marr & HildrethやWatt & Morganのモデルのように、強度変化点を見つけ出すことである。2つのモデルを、この点に関してのみ比較するならば、方法は異なっているが基本的に同じである。ここで、重要なことは、本論文のモデルは、 $E_L(x)$ と $0_e(x)$ という原始スケッチの形成の基礎となる2つの情報源を持っていることである。 $E_L(x)$ は、常に正の値をとり、画像の特徴が存在する位置で極大値をとる。 $0_e(x)$ は、画像の時空間的輝度分布を、その符号だけでなく形をも比較的忠実に保存している。 $E_L(x)$ と $0_e(x)$ という2つの信号を計算する利点はあるだろうか。 $E_L(x)$ に基づ

く画像処理は、 $0_0(x)$ に基づく情報処理が汎用的・網羅的であるのに対し、特徴検出(feature detection)の考えに近いものであり、低空間周波数帯域や運動場面など、おおまかで素早く必要最低限の解答が必要な事態に適していると考えられる。

[画像からの特徴の抽出は、空間尺度の大きなものから小さなものへ階層的に行なわれる]

局所エネルギー検出機構の出力 $E_L(x)$ は、全ての大きさのフィルタにわたって加算される($\sum E_{Li}(x)$)。 $\sum E_{Li}(x)$ において、多くのフィルタ出力に貢献した特徴の位置にある極大値、即ち、より大きな特徴に一致する極大値が、他の極大値より大きくなるだろう。従って、検出の閾値を次第に下げてゆくことによって、局所エネルギーの大きなものから小さなものへ、即ち、空間尺度の大きな特徴から小さな特徴へ順番に検出することができる。 $E_L(x)$ 信号は、全て正の値のため、小さな極大値が、加算によって失われる心配はないし、フィルタ間に無相関なノイズは加算によって取り除かれるだろう。特徴の位置に関しても、極大値の大きなものから順番に決められる。これは、局所エネルギーの大きな特徴が、より正確に位置付けられることを意味している。

[局所エネルギー検出機構の出力に対する処理は、対称なガボール関数型時空間フィルタの出力に対する処理の前処理として、適切に機能する。]

$E_L(x)$ 信号に基づく画像処理は、 $0_0(x)$ 信号に基づく画像処理に対する前処理として適切に機能できる。 $E_L(x)$ 信号は、特徴とその軸に垂直方向の速度を教えてくれる。従って、光景の中で運動する対象に、選択的により多くの処理を行ったり、より情報量の多いと予想される領域に処理を方向付けること(選択的注意)を可能にする。 $E_L(x)$ 信号に基づく原始スケッチは、 $0_0(x)$ 信号からの情報によって、機械的にではなく、選択的に洗練されてゆくのである。

[局所エネルギー検出機構の出力は、光学的流れ(optic flow)や肌理(texture)に対する情報処理の基礎を与える。]

$E_L(x)$ 信号に基づいて形成される原始スケッチは、エッジや線分といった特徴を表わすトークンと、それに付随して特徴の軸に垂直な方向における速度を表わすベクトルによって表現されるだろう。これは、まさに光学的流れ(Gibson, 1950, 1966, 1979)を表象しており、速度に基づく群化や分節化、速度勾配(velocity gradient)に基づく3次元構造の

復元に関する研究と、エッジや線分、面の向きに基づく研究を結び付けるものである。また、運動対象を指示する特徴と、静止対象を指示する特徴が、同一の原始スケッチの中に表象されることは、これまで試みられてはこなかったが、当然達成されなければならないモデルの要件である。

$E_L(x)$ 信号は、2次元フーリエ成分の存在を符号化しているが、位相検出機構の出力を参照しなければ、その正確な位置は特定されない。局所エネルギー検出機構が有線皮質の複雑細胞に似ていることは、すでに述べた。従って、表面の模様もしくは微細構造としての肌理の属性、主要な空間周波数や密度など統計的属性を $E_L(x)$ 信号は十分に表象することができる。

以上が、本論文に提出するモデルの概要である。 $O_e(x)$ 信号に基づく処理に関して、詳細は述べなかったが、Marr & HildrethやWatt & Morganのモデルに、基本的に準拠したものとなるだろう。ただし、本モデルの最も重要な特徴は、 $O_e(x)$ と $E_L(x)$ の2つの信号に基づいて、原始スケッチの構成を行なうことである。そして、 $O_e(x)$ 信号は、従来のような空間フィルタの出力ではなく、時空間的方向性を備えた時空間フィルタの出力である。即ち、空間周波数と時間周波数を軸とする平面に開いた窓を通して見た画像である。ある局所領域において、ある閾値を超えたパワーを有する空間周波数と時間周波数を表象するものである。従って、上記の2つのモデルで採用された方法が、どれほど役立つものであるかは、今後の研究を待たねばならない。人間の視覚が瞬間を切り取ったものではない以上、原始スケッチもまた時空間的な情報収集の産物であるはずである。時間次元を無視するという、これまでの研究で行なわれた単純化の正当性を評価するためにも Marr & HildrethやWatt & Morganのモデルで有効性が指摘された画像解釈の技術を、本モデルの $O_e(x)$ 信号に適用してみる必要がある。また、同時に、光学的流れ(optical flow)に対する最近の計算的研究の成果(Clocksine, 1980; Longuet-Higgins & Prazdny, 1986)も、検討されるべきであろう。

本モデルでは、6章と8章で概観した空間的情報処理モデルと運動知覚モデルを統合すること、画像からの原始スケッチの構成という問題に対して、位相に基づくアプローチと強度変化の検出に基づくアプローチを統合すること、の2つの試みが意図された。これらの試みは、まだその輪郭がおぼろに見えている段階である。本モデルは、その端緒となるものであり、今後、まだ認識もされていない重要な問題を提起するはずである。

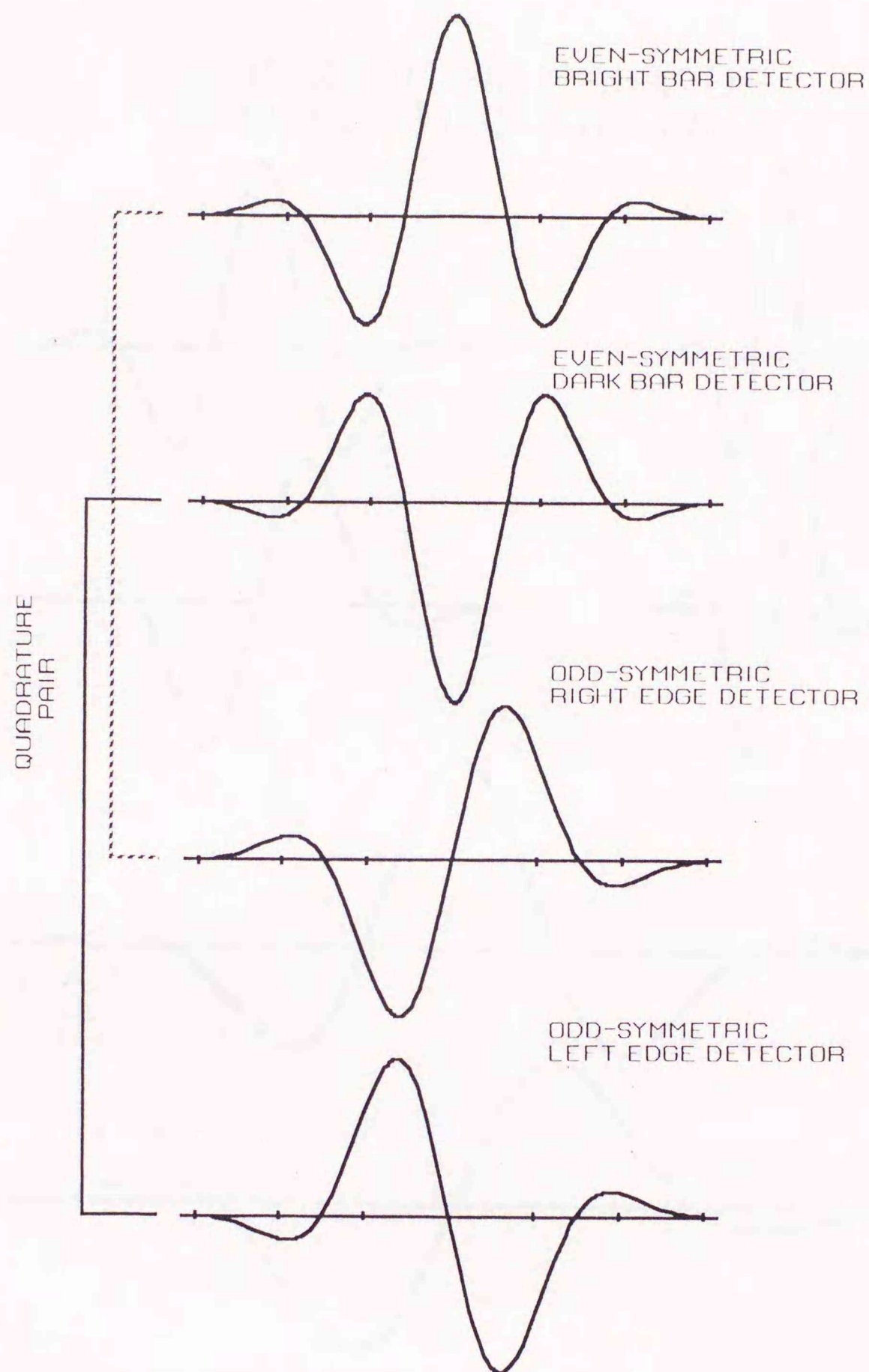


図 13-1 ガボール関数型空間フィルタの感度プロファイル。中央に興奮領域をもつ対称な受容野(上)とそれに対し90 deg位相がずれた非対称な受容野(下から2番目), およびそれらの符号が逆転したもの(上から2番目と下)の4種類を仮定する。それぞれ明線分検出器(E+), 右エッジ検出器(O+), 暗線分検出器(E-), 左エッジ検出器(O-)と見なすこともできる。E+ と O+, E- と O- は対(quadrature pair)を成し位相の符号化を可能にする。

QUADRATURE PAIRS OF RECEPTIVE FIELDS

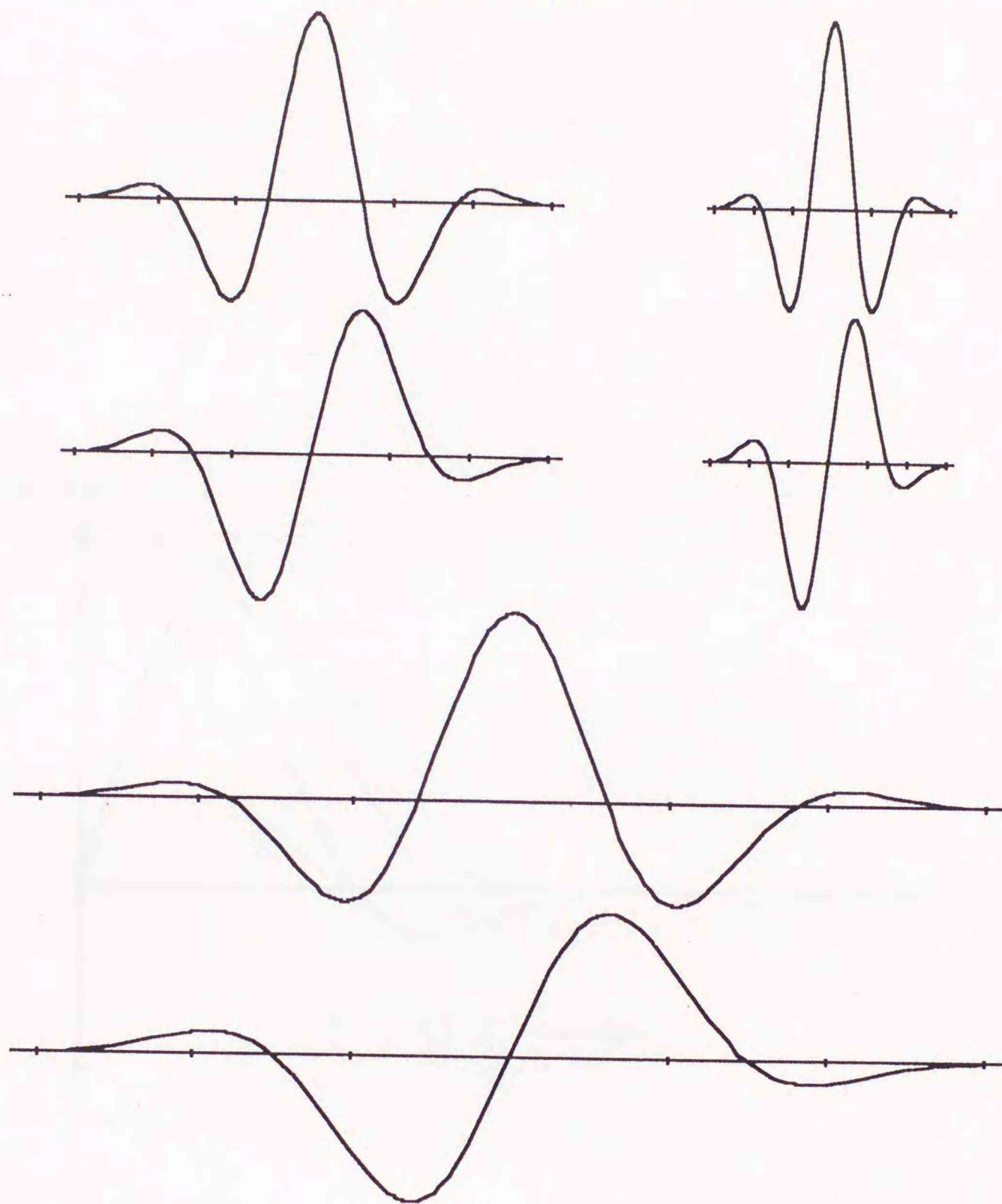


図 13-2 ガボール関数型空間フィルタの感度プロファイル。異なる空間周波数に選択的感度を有する複数の受容野の存在を仮定する。興奮・抑制のサイクル数は帯域幅を規定する。

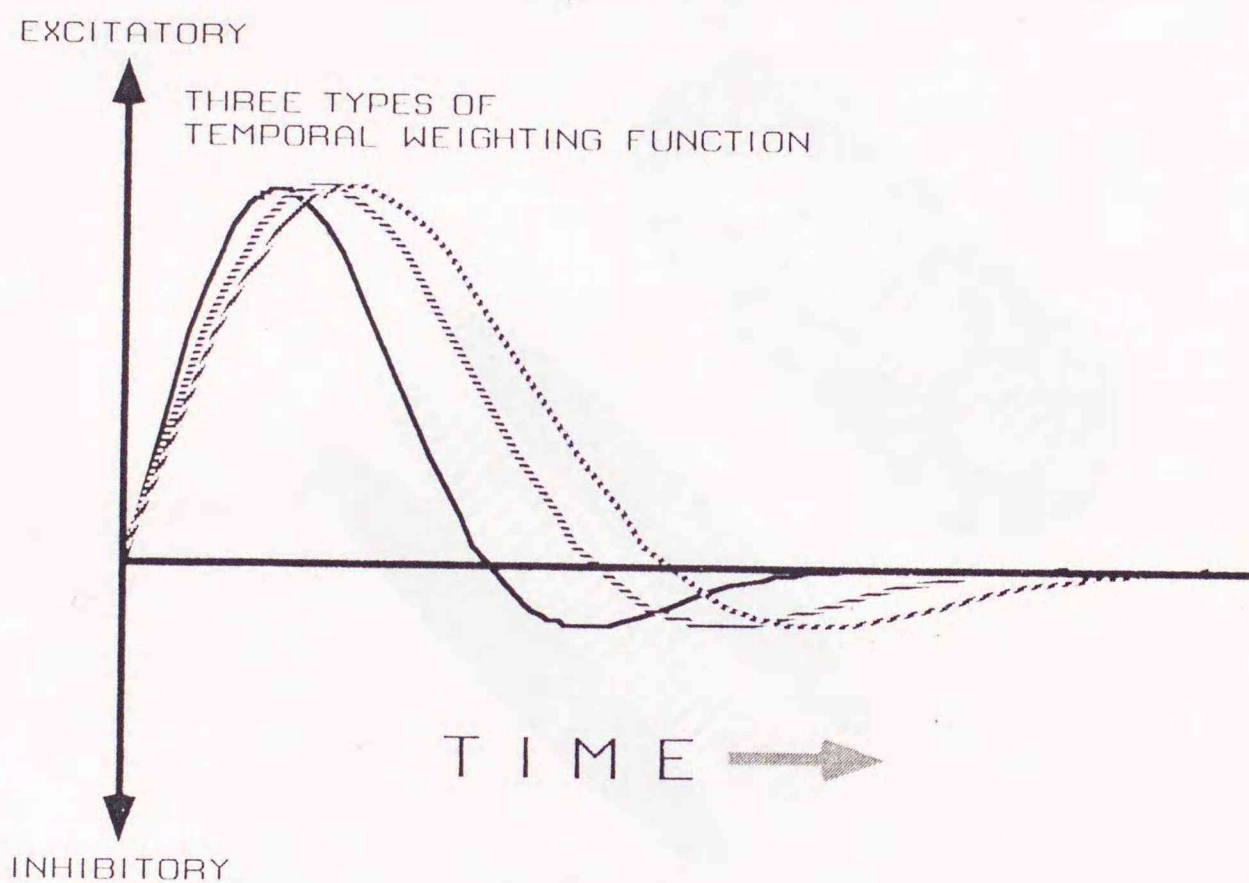


図 13-3 時間フィルタの感度プロファイル。時間軸に沿って最初に興奮領域，その後に振幅は小さいがより長く持続する抑制領域が続く。

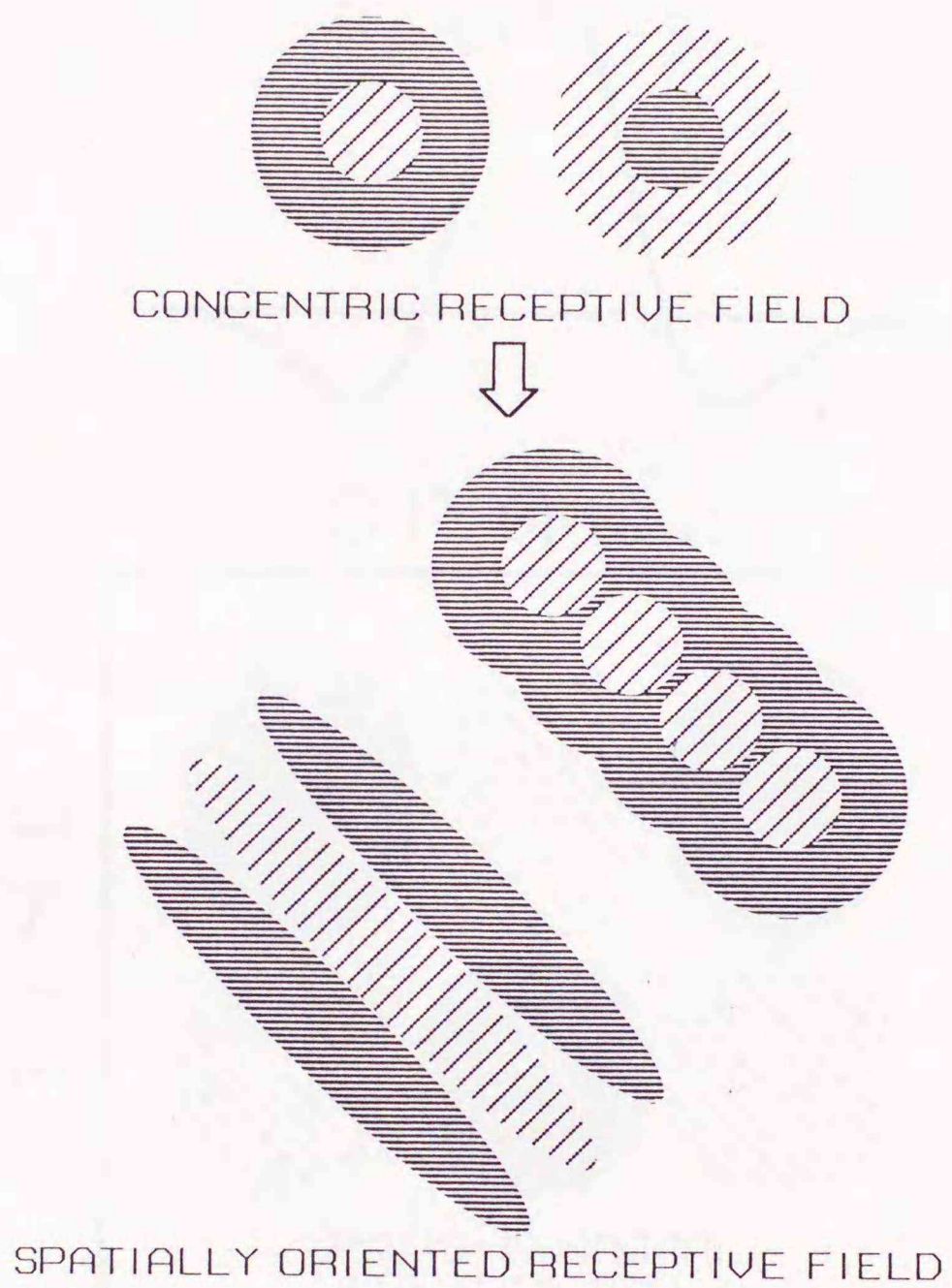


図 13-4 ガボール関数型受容野は同心円型受容野から構成される。空間のある次元に沿って並んだ同心円型受容野の出力を統合することによって空間的方向選択性を有するガボール関数型受容野を実現できる。

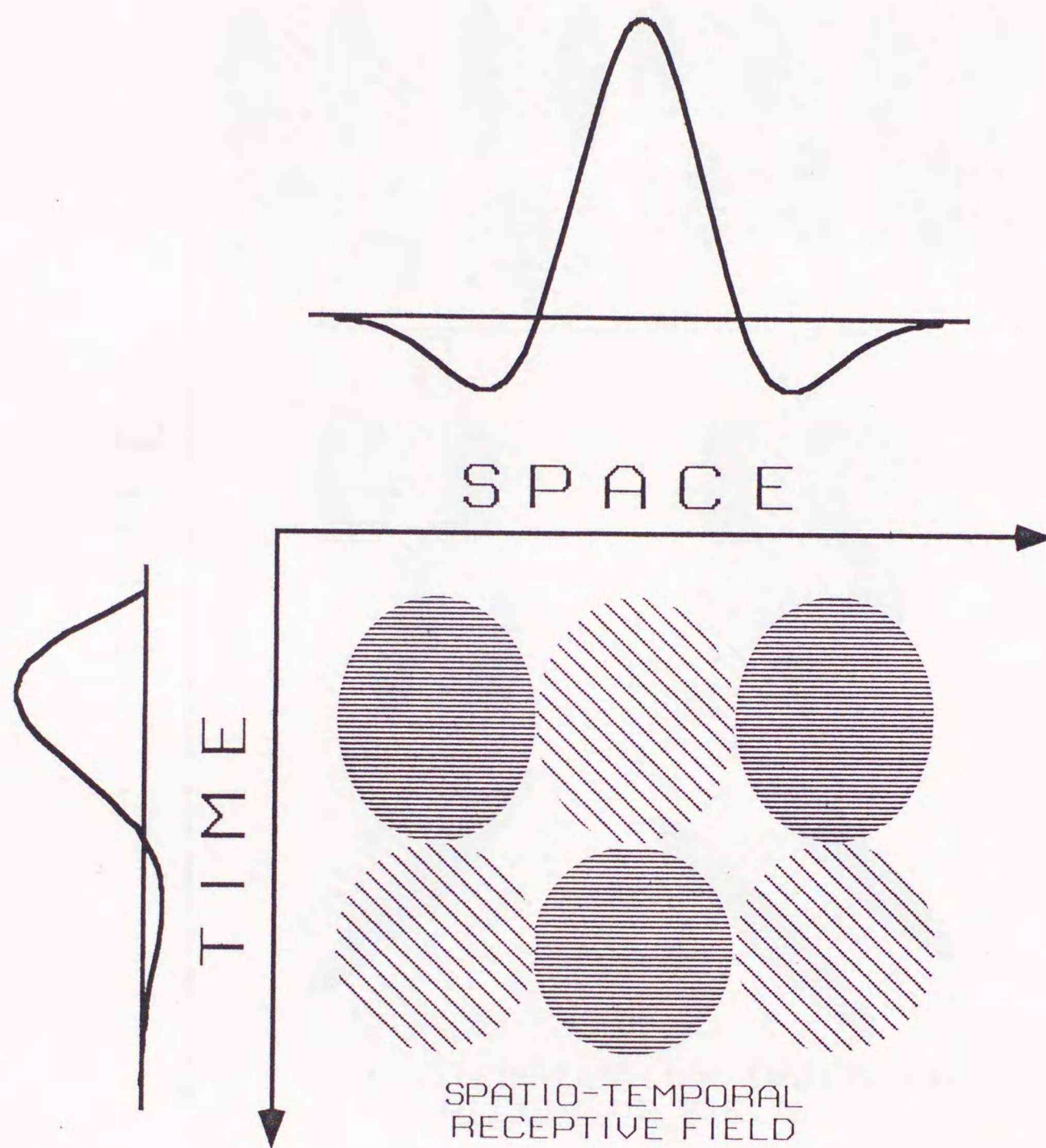


図 13-5 ガボール関数型空間フィルタと時間フィルタの感度プロファイルから，時空間フィルタを構成できる．

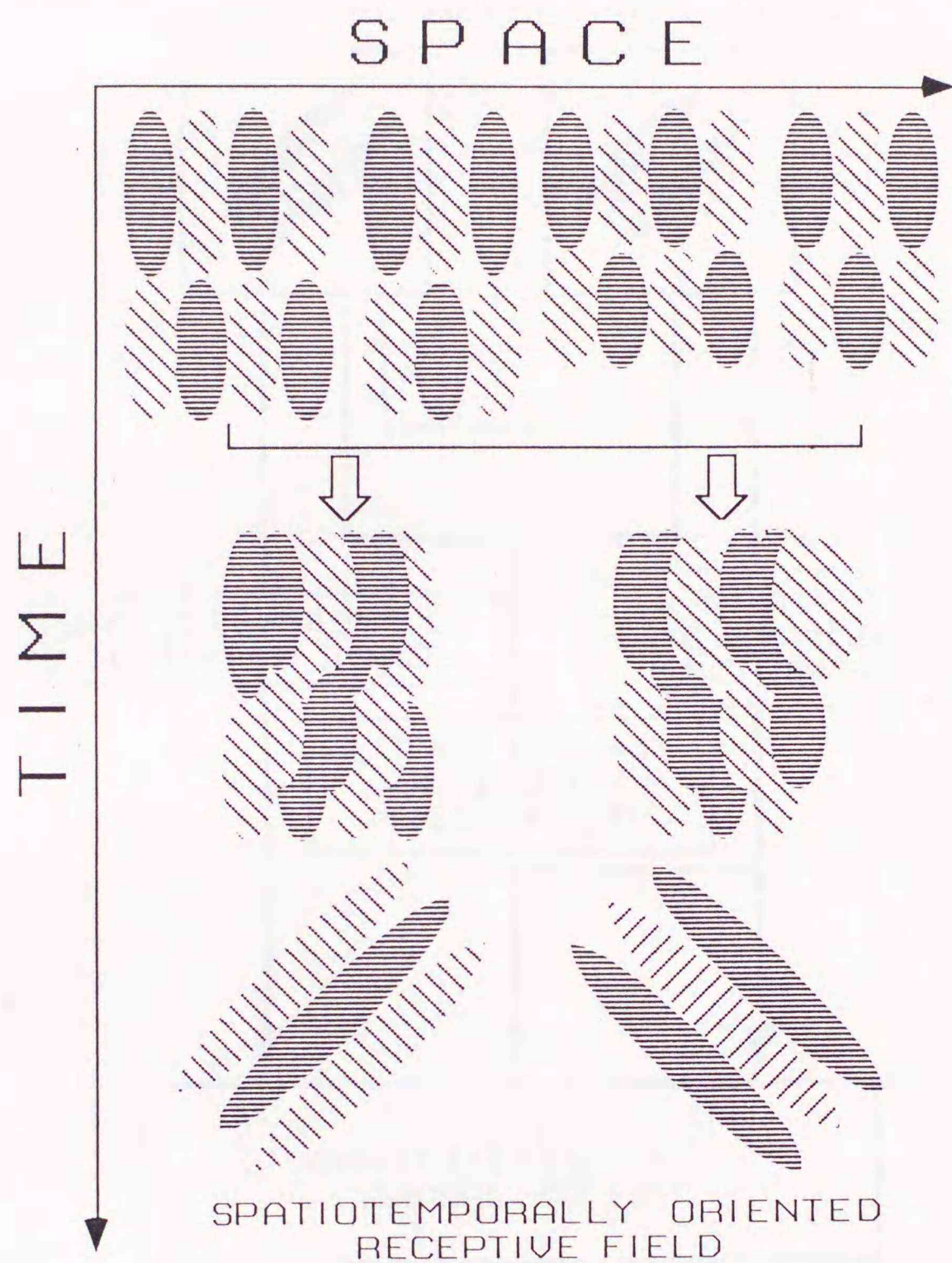


図 13-6 ガボール関数型時空間フィルタの構成. さまざまな空間フィルタと時間フィルタの積からさまざまな時空間フィルタが構成され, それらの出力を適切に加減算することによって時空間的方向性(速度選択性)を有するガボール関数型時空間フィルタを構成することができる.

QUADRATURE PAIR OF SPATIOTEMPORALLY
ORIENTED RECEPTIVE FIELD

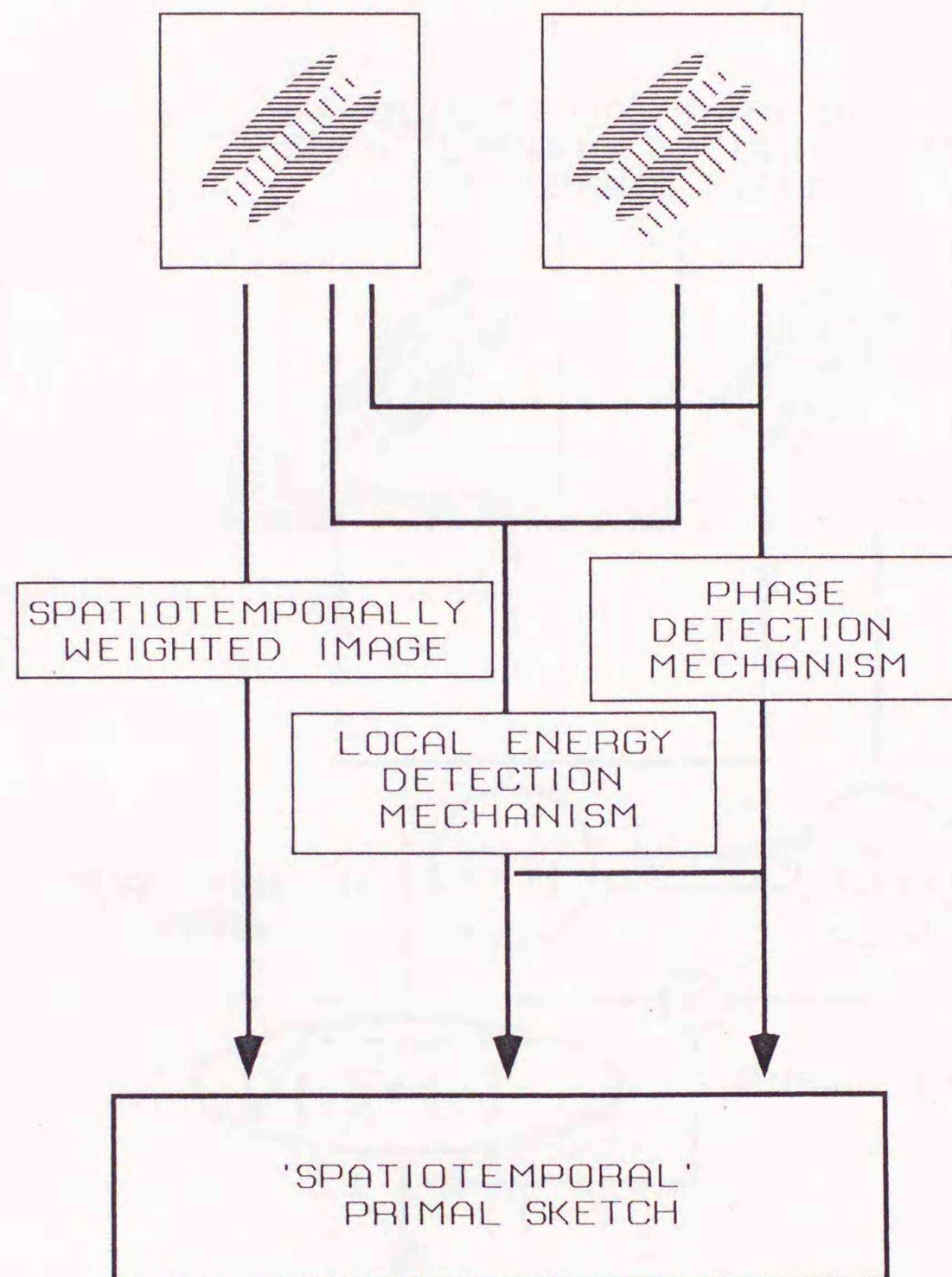


図 13-7 時空間情報処理モデルの概略図. ガボール関数型時空間的受容野対(quadrature pair)のから, 対称なガボール関数型時空間的受容野の出力 O_0 と局所エネルギー検出機構の出力 $E_L = \sqrt{O_0^2 + O_0^2}$ と位相検出機構の出力 $A = \arctan(O_0/O_0)$ が計算され, これら3つの信号に基づいて時空間的原始スケッチが構成される.

QUADRATURE PAIR OF
SPATIOTEMPORALLY ORIENTED
RECEPTIVE FIELD

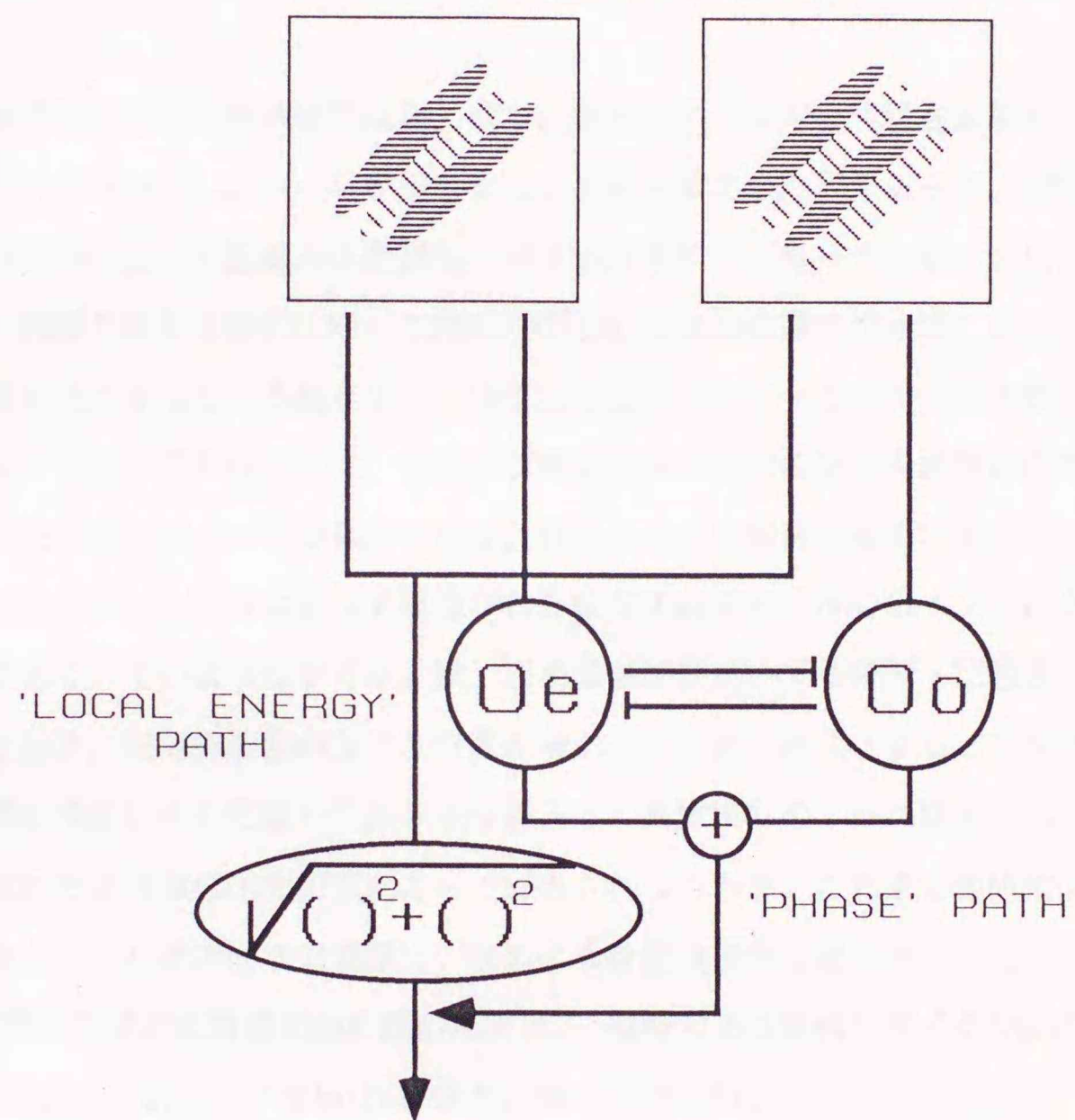


図 13-8 位相情報に基づく特徴検出. 1 対のガボール関数型時空間的受容野の出力 O_e と O_o は相互に抑制し合いどちらかが 0 に近い値になるときのみ局所エネルギー検出機構へゲート信号を送る. これによって局所エネルギー検出機構の出力の極大値を見つけだすことができる.

III. 要旨と結論

14章. 全体的結論

視覚の初期過程における空間的情報処理、即ち、網膜像から有用な情報を効率的かつ高速に抽出し、内的表現(原始スケッチ)を構成することが本論文の主題であった。原始スケッチは、Marr(1982)によって提唱された視覚に対する計算的アプローチの中で定式化された概念であり、画像を視覚の目的に沿って内的に表現するための標準的記述である。画像から有用な情報を抽出するという観点から、現在広く認知されているモデルが多重チャネルモデルである。このモデルに従えば、視覚の初期過程は2次元の空間周波数と時間周波数に選択的感度を有するフィルタの集合である。線形システム解析の適用によって、画像の特徴の検出にはガボール関数によって記述される感度プロファイルをもつフィルタ(受容野)が最適である。そのようなフィルタは、周波数領域においても時間・空間領域においても局在しており、空間周波数の分析と位置の検出を最も良く両立させることができる。

画像から特徴を検出しその位置を計算する仕組みは、高度視力の1つに数えられている副尺視力を利用した心理物理学的研究によって解明されつつある。これまでの研究や本論文において報告された心理物理学の実験は、次のような視覚特性を明らかにした。

- (1) 画像の特徴の空間的位置付けの精度の高さは、網膜の光受容器モザイクや眼の光学系のMTFによって説明できない(高度視力, hyperacuity)。
- (2) 特徴の空間的位置付けの精度の高さは、絶対位置ではなく相対位置に関するものである。
- (3) 特徴の空間的位置付けの精度は、空間周波数が低いほど低下する。しかし、位相角に換算すると空間周波数にかかわらず一定となり、さらに時間周波数の上昇によって損なわれる。
- (4) 運動対象は、位置情報の時空間的統合によって平均化された位置に位置付けられる。その時間的臨界値は、約40~50 ms、空間的臨界値は、視角で約3~4 minである。
- (5) 特徴の空間的位置付けの精度は、コントラストの低下によって損なわれる。そして、

コントラスト閾において、位相角で表記した閾は、180 degに近似する。

- (6) 位置情報の時空間的統合過程は線形的な過程である。時間的遅れ(temporal offset)や周期的に生成・消去する空間的ずれ(spatio-temporally periodic spatial offset)は、一定の空間的ずれ(apparent spatial offset)に線形的に換算される。
- (7) 相対位置の計算に有効と認められる位相情報は、低空間周波数(1~5 c/deg 以下)においてのみ利用される。(位相情報は、90 deg位相がずれた1対のガボール関数型空間フィルタによって検出可能である。)

これら視覚の初期過程における網膜像の処理に関する知見は、運動対象に対して適切な空間的情報処理が機能していることを示唆するものであり、これまでの空間的な画像処理と運動の検出をできる限り分離して扱おうとするアプローチの限界を明確に示している。空間次元において分析され分節化され統合される画像の特徴は、すでに時間的にも空間的にも重み付けられた平均値である。そして、平均値は、ランダム光量子変動など時間的・空間的高周波数成分をノイズとして取り除くという平滑化の意味を持つと同時に、一般的に認識されていることとは違って時間的・空間的低・中周波数成分が視覚系にとって最重要であることを示唆している。運動対象に対する処理も含めた時空間的情報処理モデルが満たさなければならない要件は、以下のようにまとめることができる。

- (1) 入力は、時間・空間的な輝度分布である。
- (2) 網膜上に局在している。即ち、視野内の位置に選択的である。
- (3) 空間周波数に選択的である。
- (4) 方向(orientation)に選択的である。
- (5) フィルタ的構造を持つ。即ち、時空間的補間の機能がある。
- (6) 少なくとも低空間周波数において位相情報を利用できる。
- (7) 時間的周波数に対する選択性として、少なくとも2通り 'sustained=low-pass(低帯域通過型)'と'transient = band-pass(帯域通過型)'がある。
- (8) 高度視力(副尺視力や参照枠に対する運動閾)を説明できる。
- (9) 静止場面と運動場面におけるCSFや加重特性の違いを説明できる。
- (10) 運動検出過程と整合する。

視覚系にとっての入力とは、時空間的に展開している輝度分布であり、視覚系はそれに対し時空間的統合を行い静止したり運動している対象を検出する。この状況は、x-t 平面において定義される時空間的方向性を持つフィルタを想定することによって説明される。

この時空間フィルタは、ガボール関数型空間フィルタと適切な時間フィルタとの組み合わせからの出力を適切に加減算することによって構成され、ガボール関数型の時空間フィルタに近似する。その感度プロファイルは、“時空間的なガウス関数の窓の中を正弦格子が運動している”ようなものになる。このガボール関数型時空間フィルタは、2次元の特定の空間周波数成分からなる対象が、その対象の軸に垂直な次元で特定の速度で運動している状況に、選択的に感度を持っている。即ち、これは、運動の検出だけでなく、その対象に対する安定した空間的情報処理の基礎を与え、位置情報の時空間的統合の線形性や位相情報の符号化を可能にする。局在性・空間周波数選択性・時間周波数選択性・方向選択性・位相選択性などの要件を満たすこのような時空間フィルタに基づいて、空間的情報処理と運動の検出の両方が可能な時空間的情報処理モデルを構想することができる。

画像の特徴の検出を、位相情報に基づいて行なうのか、強度変化の検出に基づいて行なうのかという問題が提起されたが、これまでの生理学的・心理物理学的研究や本論文で報告された心理物理学の実験から、その両方が行なわれている可能性が検討された。画像の時空間的輝度分布を、その符号だけでなく形をも比較的忠実に保存できる対称な感度プロファイルを持つ時空間フィルタの出力と、位相と時空間的パワーを計算する90 deg位相がずれたガボール関数型時空間フィルタ対の出力は、それぞれ異なる特性を持ち、前者が汎用的・網羅的な画像処理に適しているのに対し、後者はおおまかで素早い処理や統計的な肌理の処理に適している。

15章. 要旨

視覚の初期過程における空間的情報処理、即ち、網膜像から有用な情報を効率的かつ高速に抽出し、原始スケッチを構成することが本論文の主題である。原始スケッチは、Marr (1982)によって提唱された計算的アプローチの中で定式化された概念であり、画像を視覚の目的に沿って内的に表現するための標準的記述である。画像から有用な情報を抽出するという観点から、現在広く、認知されているモデルが多重チャンネルモデルである。このモデルに従えば、視覚の初期過程は2次元の空間周波数と時間周波数に選択的感度を有するフィルタの集合である。線形システム解析の適用によって、画像の特徴の検出には、ガボール関数型のフィルタが最適である。そのようなフィルタは、周波数領域と時間・空間領域で共に局在し、空間周波数の分析と位置の検出を最も良く両立させることができる。画像から特徴を検出しその位置を計算する仕組みは、高度視力の1つである副尺視力を利用した心理物理学的研究によって解明されつつある。これまでの研究や本論文で報告された心理物理学の実験は、運動対象に対しても適切な空間的情報処理が機能していることを示唆するものであり、空間的画像処理と運動検出をできる限り分離して扱おうとする従来のアプローチの限界を明確に示している。分析され分節化され統合される画像の特徴は、すでに時間的にも空間的にも重み付けられた平均値である。

視覚系にとっての入力とは、時空間的に展開している輝度分布であり、視覚系はそれに対し時空間的統合を行い静止したり運動している対象を検出する。この状況は、 $x-t$ 平面において定義される時空間的方向性を持つフィルタを想定することによって説明される。これはガボール関数型の時空間的フィルタであり、その感度プロファイルは、“時空間的なガウス関数の窓の中を正弦格子が運動している”ようなものになる。このガボール関数型時空間フィルタは、2次元の特定の空間周波数成分からなる対象が、その対象の軸に垂直な次元で特定の速度で運動している状況に、選択的に感度を持っている。即ち、これは、運動の検出だけでなく、その対象に対する安定した空間的情報処理の基礎を与え、位置情報の時空間的統合の線形性や位相情報の符号化を可能にする。局在性・空間周波数選択性・時間周波数選択性・方向選択性・位相選択性などの要件を満たすこのような時空間フィルタに基づいて、空間的情報処理と運動の検出の両方が可能な時空間的情報処理モデルを構想することができる。

謝辞

本研究は、主に 北海道大学大学院 文学研究科 博士後期課程 行動科学専攻に入学した 1984 年から 6 年間に実施した研究結果をまとめたものであります。そして本論文は、その間、基礎行動学研究室の諸先生方の御指導、御鞭撻そして激励を頂いて完成したものであります。相場寛教授には、入学以来、著者の研究の直接の御指導を頂き、常日頃から示唆に富んだ貴重な御助言を頂き、また、実験計画や論文作成に関してひとかたならぬ御指導を頂きました。深く感謝の意を表します。寺岡隆教授には、常々身分不相応な御厚情あふれる激励の御言葉を頂き、心から励まされました。阿部純一助教授は、日頃から研究に関して多くの示唆を与えて下さり、特にコンピュータによる実験制御技法の開発やその発表に貴重な機会を与えて下さいました。心から感謝の意を表させていただきます。

これらの先生方をはじめ、基礎行動学研究室のすべての先生方の御指導、御鞭撻に対し、ここに、心からの感謝の意を表させていただきます。

最後に、本論文において報告された全ての実験に、快く被験者を引き受けて下さった北海道大学文学部行動科学科の学生及び卒業生の皆様、大学院文学研究科の院生の皆様、特に、小島治幸、川端康弘の両氏に対し、心からの感謝の意を表させていただきます。

1990 年 3 月 6 日

著 者

愛娘の誕生日・札幌にて

引用文献

- Adelson, E. H. and Bergen, J. R. 1985 Spatiotemporal energy models for the perception of motion. Journal of the Optical Society of America, A, 2, 284-299.
- Adelson, E. H. and Movshon, J. A. 1982 Phenomenal coherence of moving visual patterns. Nature, 300, 523-525.
- Adelson, E. H. and Sarnoff, D. 1982 Some new motion illusions, and some old ones, analyzed in terms of their Fourier components. Investigative Ophthalmology & Visual Science, Suppl. 22, 144.
- Albrecht, D. G. 1978 Analysis of visual form. Doctoral dissertation, University of California, Berkeley.
- Albrecht, D. G. and Hamilton, D. B. 1982 Striate cortex of monkey and cat: contrast response function. Journal of Neurophysiology, 48, 217-237.
- Albrecht, D. G., De Valois, R. L. and Thorell, L. G. 1980 Visual cortical neurons: are bars or gratings the optimal stimuli ? Science, 207, 88-90.
- Allman, J. M., Baker, J. F. and Newsome, S. E. 1981 Visual topography and function: Cortical visual areas in the owl monkey. In C. N. Woolsey (Ed.), Cortical sensory organization: Vol. 2. Multiple visual areas, Clifton, NJ: Humana Press.
- Anderson, S. J. and Burr, D. A. 1985 Spatial and temporal selectivity of the human motion detection system. Vision Research, 25, 1147-1154.
- Anderson, S. J. and Burr, D. C. 1987 Receptive field size of human motion detection units. Vision Research, 27, 621-635.
- Andrews, D. P., Butcher, A. K. and Buckley, B. R. 1973 Acuties for spatial arrangement and ideal observers compared. Vision Research, 13, 599-620.
- Anstis, S. M. 1978 Apparent motion. In R. Held, H. Leibowitz and H. L. Teuber (Eds.), Handbook of Sensory Physiology VIII, Berlin: Springer.

- Anstis, S. M. and Cavanagh, P. 1983 A minimum motion technique for judging equiluminance. In Mollon, J. D. and Sharpe, L. T. (Eds.), Colour Vision, London: Academic Press.
- Arend Jr., L. E. and Lange, R. V. 1979 Phase-dependent interaction of widely separated spatial frequencies in pattern discrimination. Vision Research, 19, 1089-1092.
- Atkinson, J. and Campbell, F. W. 1974 The effect of phase on the perception of compound gratings. Vision Research, 14, 159-162.
- Badcock, D. R. 1984a Spatial phase or luminance profile discrimination ? Vision Research, 24, 613-623.
- Badcock, D. R. 1984b How do we discriminate relative spatial phase ? Vision Research, 24, 1847-1857.
- Badcock, D. R. and Derrington, A. M. 1985 Detecting the displacement of periodic patterns. Vision Research, 29, 1253-1258.
- Barlow, H. B. 1953 Summation and inhibition in the frog's retina. Journal of Physiology, (Lond.), 119, 69-88.
- Barlow, H. B. 1958 Temporal and spatial summation in human vision at different background intensities. Journal of Physiology, (Lond.), 141, 337-350.
- Barlow, H. B. 1979 Reconstructing the visual image in space and time. Nature, 279, 189-190.
- Barlow, H. B. 1981 Critical limiting factors in the design of the eye and visual cortex. Proceedings of the Royal Society of London, B, 212, 1-34.
- Baylor, D. A., Fuortes, M. G. F. and O'Bryan, P. M. 1971 Receptive fields of cones in the retina of the turtle. Journal of Physiology, (Lond.), 214, 265-294.
- Baylor, D. A., Hodgkin, A. L. and Lamb, T. D. 1974 Reconstruction of the electrical responses of turtle cones to flashes and steps of light. Journal of Physiology, (Lond.), 242, 759-791.
- Bischof, W. F. and Groner, M. 1985 Beyond the displacement limit: An analysis of short-range processes in apparent motion. Vision Research, 25, 839-847.

- Blakemore, C. and Campbell, F. W. 1969 On the existence of neurons in the human visual system selectively sensitive to the orientation and size of retinal images. Journal of Physiology, (Lond.), 203, 237-260.
- Blakemore, C. and Nachmias, J. 1971 The orientation specificity of two visual after-effects. Journal of Physiology, (Lond.), 213, 157-174.
- Blakemore, C. and Sutton, P. 1969 Size adaptation: a new aftereffect. Science, 166, 245-247.
- Blakemore, C., Carpenter, R. H. S. and Georgeson, M. A. 1970 Lateral inhibition between orientation detectors in the human visual system. Nature, 228, 37-39.
- Blakemore, C., Muncey, J. P. J. and Ridley, R. M. 1971 Perceptual fading of a stabilized cortical image. Nature, 233, 204-205.
- Blakemore, C., Muncey, J. P. J. and Ridley, R. M. 1973 Stimulus specificity in the human visual system. Vision Research, 13, 1915-1931.
- Boynton, R. M. 1979 Human color vision, New York: Holt, Rinehart and Winston.
- Braddick, O. 1974 A short-range process in apparent motion. Vision Research, 14, 519-527.
- Braddick, O. J. 1980 Low-level and high-level processes in apparent motion. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, 290, 137-151.
- Braddick, O. J., Campbell, F. W. and Atkinson, J. 1978 Channels in vision: Basic aspects. In Held, R., Leibowitz, H. and Teuber, H. L. (Eds.), Handbook of Sensory Physiology VII, Berlin: Springer.
- Bradley, A. and Freeman, R. D. 1985 Is reduced vernier acuity in amblyopia due to position, contrast or fixation deficits ? Vision Research, 25, 55-66.
- Bradley, A. and Skottun, B. C. 1987 Effects of contrast and spatial frequency on vernier acuity. Vision Research, 27, 1817-1824.
- Bradley, A., Switkes, E. and De Valois, K. K. 1985 Orientation and spatial frequency selectivity of adaptation to isoluminant color patterns. Investigative Ophthalmology & Visual Science, (Suppl.), 26, 182.

- Breitmeyer, B. G. and Gantz, L. 1977 Temporal studies with flashed gratings: influences about human transient and sustained channels. Vision Research, 17, 861-865.
- Burr, D. C. 1979 Acuity for apparent vernier offset. Vision Research, 19, 835-837.
- Burr, D. C. 1980a Sensitivity to spatial phase. Vision Research, 20, 391-396.
- Burr, D. C. 1980b Motion smear. Nature, 284, 164-165.
- Burr, D. C. 1981 Temporal summation of moving images by the human visual system. Proceedings of the Royal Society of London, B, 211, 321-339.
- Burr, D. C. and J. Ross 1982 Contrast sensitivity at high velocities. Vision Research, 22, 479-484.
- Burr, D. C., Ross, J. and Morrone, M. C. 1985 Local regulation of luminance gain. Vision Research, 25, 717-727.
- Burr, D. C., Ross, J. and Morrone, M. C. 1986 Seeing objects in motion. Proceedings of the Royal Society of London, B, 277, 249-265.
- Campbell, F. W. and Green, D. G. 1965 Optical and retinal factors affecting visual resolution. Journal of Physiology, (Lond.), 181, 576-593.
- Campbell, F. W. and Gubisch, R. W. 1966 Optical quality of the human eye. Journal of Physiology, (Lond.), 186, 558-578.
- Campbell, F. W. and Robson, J. G. 1968 Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. Journal of Physiology, (Lond.), 197, 551-566.
- Campbell, F. W., Cooper, G. F. and Enroth-Cugell, C. 1969 The spatial selectivity of the visual cells of the cat. Journal of Physiology, (Lond.), 203, 223-235.
- Campbell, F. W., Howell, E. R. and Robson, J. G. 1971 The appearance of gratings with and without the fundamental Fourier analysis to the visibility of gratings. Journal of Physiology, (Lond.), 217, 17-18P.
- Carter, B. E. and Henning, G. B. 1971 Detection of gratings in narrow-band visual noise. Journal of Physiology, (Lond.), 219, 355-365.

- Cavanagh, P., Tyler, C. W. and Favreau, O. E. 1984 Perceived velocity of moving chromatic gratings. Journal of the Optical Society of America, A, 1, 893-899.
- Cleland, B., Dubin, M. W. and Levick, W. R. 1971 Sustained and transient neurons in the cat's retina and lateral geniculate nucleus. Journal of Physiology, (Lond.), 217, 473-496.
- Clocksins, W. F. 1980 Perception of surface slant and edge labels from optical flow: a computational approach. Perception, 9, 253-269.
- Copenhagen, D. R. and Owen, W. G. 1976 Coupling between rod photoreceptors on a vertebrate retina. Nature, 260, 57-59.
- Cornsweet, T. N. 1970 Visual perception. New York: Academic Press.
- Daugman, J. G. 1980 Two-dimensional spectral analysis of cortical receptive field profiles. Vision Research, 20, 847-856.
- De Monasterio, F. M., Schein, S. J. and McCrane, E. P. 1981 Staining of blue-sensitive cones of the macaque retina by a fluorescent dye. Science, 213, 1278-1281.
- De Valois, K. K. 1977 Independence of black and white: phase-specific adaptation. Vision Research, 17, 209-215.
- De Valois, K. K. and Switkes, E. 1980 Spatial frequency specific interaction of dot patterns and gratings. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 77, 662-665.
- De Valois, K. K. and Switkes, E. 1983 Simultaneous masking interactions between chromatic and luminance gratings. Journal of the Optical Society of America, 73, 11-18.
- De Valois, R. L., Albrecht, D. G. and Thorell, L. G. 1982 Spatial frequency selectivity of cells in macaque visual cortex. Vision Research, 22, 545-559.
- De Valois, R. L., Thorell, L. G. and Albrecht, D. G. 1985 Periodicity of striate cortex-cell receptive fields. Journal of the Optical Society of America, A, 2, 1115-1122.

- De Valois, R. L., Yund, E. W. and Hepler, N. 1982 The orientation and direction selectivity of cells in macaque visual cortex. Vision Research, 22, 531-544.
- De Valois, R. L. and De Valois, K. K. 1986 Phase vs position. Investigative Ophthalmology & Visual Science (Suppl.), 27, 42.
- De Valois, R. L., Webster, M. A. and De Valois, K. K. 1986 Temporal properties of brightness and color induction. Vision Research, 26, 887-897.
- De Valois, R. L. and De Valois, K. K. 1988 Spatial vision, New York: Oxford University Press.
- De Valois, R. L., Yund, E. W. and Hepler, N. 1982 The orientation and direction selectivity of cells in macaque visual cortex. Vision Research, 22, 531-544.
- De Valois, R. L., De Valois, K. K., Ready, J. and von Blanckensee, H. 1975 Spatial frequency tuning of macaque striate cortex cells. Assoc. Res., Vision Ophthalmol., 15, 16.
- De Valois, R. L., Snodderly, D. M., Yund, E. W. and Hepler, N. 1977 Responses of macaque lateral geniculate cells to luminance and color figures. Sensory Processes, 1, 244-259.
- Enroth-Cugell, C. and Robson, J. G. 1966 The contrast sensitivity of retinal ganglion cell of the cat. Journal of Physiology, (Lond.), 187, 517-552.
- Fahle, M. and Poggio, T. 1981 Visual hyperacuity: spatiotemporal interpolation in human vision. Proceedings of the Royal Society of London, B, 213, 451-477.
- Fain, G. L., Gold, G. H. and Dowling, J. E. 1976 Receptor coupling in the toad retina. Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology, 40, 547-561.
- Foley-Fisher, J. A. 1977 Contrast, edge-gradient, and target line width as a factor on vernier discrimination. Optica Acta, 24, 179-186.
- Field, D. J. and Nachmias, J. 1984 Phase reversal discrimination. Vision Research, 24, 333-340.

- Field, D. J. and Tolhurst, D. J. 1986 The structure and symmetry of simple-cell receptive-field profiles in the cat's visual cortex. Proceedings of the Royal Society of London, B, 228, 379-400.
- 舟川政美 1988 実験制御技法とマシン語サブルーチン・プログラム集. 阿部純一編
パーソナル・コンピュータによる心理学実験プログラミング, 東京: ブレーン出版.
- Funakawa, M. 1990a Spatio-temporally averaged positions of moving objects.
Spatial Vision, 4. (in press)
- Funakawa, M. 1990b Relations of spatial and temporal frequencies to vernier acuity. Spatial Vision, 4. (in press)
- 舟川政美 1990c 視的对象の位置検出機構 - 副尺視力を中心にして -. 基礎心理学研究, 8. (in press)
- 舟川政美・相場覚 1984 実験心理学におけるマイクロコンピュータ・システム. Hokkaido Behavioral Science Report, T(S)-11.
- 舟川政美・相場覚 1985 仮現運動における視的補間(その1) - 2次元平面内の運動における補間 -. テレビジョン学会技術報告, VVI71-9.
- Funakawa, M. and Aiba, T. S. 1987 Spatial localization of objects on long-range apparent motion. Japanese Psychological Research, 29, 103-111.
- Gabor, D. 1946 Theory of communication. Journal of the Institute of Electronics Engineering, (Lond.), 93, 429-457.
- Gibson, J. J. 1950 The perception of the visual world, Boston: Houghton-Mifflin.
- Gibson, J. J. 1966 The senses considered as perceptual systems, Boston: Houghton-Mifflin.
- Gibson, J. J. 1979 The ecological approach to visual perception, Boston: Houghton-Mifflin.
- Graham, N. 1977 Visual detection of aperiodic spatial stimuli by probability summation among narrow band channels. Vision Research, 17, 637-652.
- Graham, N. and Nachmias, J. 1971 Detection of grating patterns containing two spatial frequencies: a comparison of single-channel and multi-channels models. Vision Research, 11, 251-259.

- Graham, N., Robson, J. G. and Nachmias, J. 1978 Grating summation in fovea and periphery. Vision Research, 18, 815-825.
- Granger, E. M. & Heurtley, J. C. 1973 Visual chromaticity- modulation transfer function. Journal of the Optical Society of America, 63, 1173-1174.
- Harris, M. G. 1986 The perception of moving stimuli: a model of spatiotemporal coding in human vision. Vision Research, 26, 1281-1287.
- Hassenstein, B. and Reichardt, W. 1956 Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolgen und Vorzeichenauswertung bei der Bewegungsperzeption der Russelkäfers. Chlorophanus. Z. Naturf., 116, 513-524.
- Helstrom, C. W. 1966 An expansion of a single in Gaussian elementary signals. IEEE Trans. Inf. Theory, IT-13, 81-82.
- Henning, G. B., Hertz, B. G. and Hinton, J. L. 1981 Effects of different hypothetical detection mechanisms on the shape of spatial frequency filters inferred from masking experiments: I. Noise masks. Journal of the Optical Society of America, 71, 574-581.
- Henry, G. H., Bishop, P. O. and Dreher, B. 1974 Orientation, axis and direction as stimulus parameters for striate cells. Vision Research, 14, 767-777.
- Holt, J. J. and Ross, J. 1980 Phase perception in the high spatial frequency range. Vision Research, 20, 933-935.
- Howell, E. R. and Hess, R. F. 1978 The functional area for summation to threshold for sinusoidal gratings. Vision Research, 18, 369-374.
- Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. 1959 Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. Journal of Physiology, (Lond.), 148, 574-591.
- Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. 1962 Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. Journal of Physiology, (Lond.), 160, 106-154.
- Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. 1970 Cells sensitive to binocular depth in area 18 of the macaque monkey cortex. Nature, 225, 41-42.

- Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. 1974 Sequence regularity and geometry of orientation columns in the monkey striate cortex. Journal of Comparative Neurology, 158, 267-294.
- Ingling Jr., C. R. and Martinez-Uriegas, E. 1985 The spatiotemporal properties of the r-g X-cell channel. Vision Research, 25, 33-38.
- Ingling Jr., C. R. and Tsou, B. H. P. 1988 Spectral sensitivity for flicker and acuity criteria. Journal of the Optical Society of America, A, 5, 1374-1378.
- Johnson, C. A. and Leibowitz, H. W. 1976 Velocity-time reciprocity in the perception of motion. Vision Research, 16, 177-180.
- Kawabata, Y., Funakawa, M., Mitsuboshi, M. and Aiba, T. S. 1987 Color-opponent characteristics of sub-additivity and temporal integration revealed with bichromatic test. Hokkaido Behavioral Science Report, P-19.
- Kelly, D. H. 1984 Retinal inhomogeneity. I. Spatiotemporal contrast sensitivity. Journal of the Optical Society of America, A, 1, 107-113.
- Klein, S. and Stromeyer III, C. F. 1980 On inhibition between spatial frequency channels: adaptation to complex gratings. Vision Research, 20, 459-466.
- Klein, S. A. and Tyler, C. W. 1981 Phase discrimination of single and compound gratings. Investigative Ophthalmology & Visual Science, S20, 124.
- Klein, S. A. and Levi, D. M. 1985 Hyperacuity thresholds of 1 sec: theoretical prediction and empirical validation. Journal of the Optical Society of America, A, 2, 1170-1190.
- Klein, S. A. and Levi, D. M. 1987 Position sense of the peripheral retina. Journal of the Optical Society of America, A, 4, 1543-1553.
- Klein, S. A., Stromeyer, C. F. and Ganz, L. 1974 The simultaneous spatial frequency shift: Dissociation between the detection and perception of gratings. Vision Research, 14, 1421-1432.
- Kolers, P. A. 1972 Aspects of motion perception, New York: Pergamon Press.

- Kuffler, S. W. 1953 Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. Journal of Neurophysiology, 16, 37-68.
- Kulikowski, J. J. 1971 Effect of eye movement on the contrast sensitivity of spatio-temporal patterns. Vision Research, 11, 261-273.
- Kulikowski, J. J. and Bishop, P. O. 1981 Linear analysis of the responses of simple cells in the cat visual cortex. Experimental Brain Research, 44, 386-400.
- Kulikowski, J. J. and King-Smith, P. E. 1973 Spatial arrangement of line, edge and grating detectors revealed by subthreshold summation. Vision Research, 13, 1455-1478.
- Kulikowski, J. J. and Tolhurst, D. J. 1973 Psychophysical evidence for sustained and transient detectors in human vision. Journal of Physiology, (Lond.), 232, 149-162.
- Kulikowski, J. J., Abadi, R. and King-Smith, P. E. 1973 Orientation selectivity of grating and line detectors in human vision. Vision Research, 13, 1479-1486.
- Lange, R. V., Sigel, C. and Stecher, S. 1973 Adapted and unadapted spatial frequency channels in human vision. Vision Research, 13, 2139-2143.
- Lawden, M. C. 1983 An investigation of the ability of human visual system to encode spatial phase relationships. Vision Research, 23, 1451-1463.
- Legge, G. E. and Foley, J. M. 1980 Contrast masking in human vision. Journal of the Optical Society of America, 70, 1458-1471.
- Legge, G. E. and Campbell, F. W. 1981 Displacement detection in human vision. Vision Research, 21, 205-213.
- Levinson, E. and Sekuler, R. 1975 Inhibition and disinhibition of direction-specific mechanisms in human vision. Nature, 254, 692-693.
- Lillywhite, P. G. 1978 Coupling between locust photoreceptors revealed by a study on quantum bumps. Journal of Comparative Physiology, 125, 13-27.

- Longuet-Higgins, H. C. and Prazdny, K. 1980 The interpretation of a moving retinal image. Proceedings of the Royal Society of London, B, 208, 385-397.
- Maffei, L. and Fiorentini, A. 1973 The visual cortex as a spatial frequency analyser. Vision Research, 13, 1255-1267.
- Mandler, M. B. 1984 Temporal frequency discrimination above threshold. Vision Research, 24, 1873-1880.
- Mandler, M. B. and Makous, W. 1984 A three channel model of temporal frequency perception. Vision Research, 24, 1881-1887.
- Marc, R. E. and Sperling, H. G. 1977 Chromatic organization of primate cones. Science, 196, 454-456.
- Marr, D. 1982 Vision, New York: Freeman and Company.
- Marr, D. and Hildreth, E. 1980 Theory of edge detection. Proceedings of the Royal Society of London, B, 207, 187-217.
- Marr, D. and Ullman, S. 1981 Directional selectivity and its use in early visual processing. Proceedings of the Royal Society of London, B, 211, 151-180.
- Marx, M. S. and May, J. G. 1983 The relationship between temporal integration and persistence. Vision Research, 23, 1101-1106.
- Mather, G. 1987 The dependence of edge displacement thresholds on edge blur, contrast, and displacement distance. Vision Research, 27, 1631-1637.
- Mather, G. and Morgan, M. 1986 Irradiation: implications for theories of edge localization. Vision Research, 26, 1007-1015.
- McKee, S. P. 1981 A local mechanism for differential velocity detection. Vision Research, 20, 491-500.
- McKee, S. P., Silverman, G. H. and Nakayama, K. 1986 Precise velocity discrimination despite random variations in temporal frequency and contrast. Vision Research, 26, 609-619.
- Mitsuboshi, M., Funakawa, M., Kawabata, Y. and Aiba, T. S. 1987 Temporal integration in human vision and the opponent-color systems. Vision Research, 27, 1187-1195.

- Mollon, J. 1977 The oddity of blue. Nature, 268, 587-588.
- Morgan, M. J. 1976 Pulfrich effect and the filling-in of apparent motion. Perception, 5, 187-195.
- Morgan, M. J. 1979a Perception of continuity in stroboscopic motion: A temporal frequency analysis. Vision Research, 19, 491-500.
- Morgan, M. J. 1979b Spatio-temporal filtering and the interpolation effect in apparent motion. Perception, 9, 161-174.
- Morgan, M. J. 1980 Analogue models of motion perception. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, 290, 117-135.
- Morgan, M. J. and Watt, R. J. 1982 Mechanisms of interpolation in human spatial vision. Nature, 299, 553-555.
- Morgan, M. J. and Watt, R. J. 1983 On the failure of spatiotemporal integration: a filtering model. Vision Research, 23, 997-1004.
- Morgan, M. J. and Watt, R. J. 1984 Spatial frequency interference effects and interpolation in vernier acuity. Vision Research, 24, 1913-1919.
- Morrone, M. C. and Burr, D. C. 1988 Feature detection in human vision: a phase-dependent energy model. Proceedings of the Royal Society of London, B, 235, 221-245.
- Morrone, M. C., Ross, J., Burr, D. C. and Owens, R. 1986 Mach bands depend on spatial phase. Nature, 324, 250-253.
- Movshon, J. A., Thompson, I. D. and Tolhurst, D. J. 1978 Spatial and temporal contrast sensitivity of neurons in areas 17 and 18 of the cat's visual cortex. Journal of Physiology, (Lond.), 283, 101-120.
- Nachmias, J. and Weber, A. 1975 Discrimination of simple and complex gratings. Vision Research, 15, 217-223.
- Nachmias, J., Sansbury, R., Vassilev, A. and Weber, A. 1973 Adaptation to square-wave gratings: in search of the elusive third harmonic. Vision Research, 13, 1335-1342.

- Pantle, A. 1973 Visual effects of sinusoidal components of complex gratings: independent or adaptive ? Vision Research, 13, 2195-2204.
- Pantle, A. 1974 Motion Aftereffect magnitude as a measure of the spatiotemporal response properties of direction sensitive analyzers. Vision Research, 14, 1229-1236.
- Pantle, A. and Sekuler, R. 1968 Size-detecting mechanisms in human vision. Science, 162, 1146-1148.
- Poggio, G. F. and Fischer, B. 1977 Binocular interaction and depth sensitivity of striate and prestriate cortical neurons of behaving rhesus monkeys. Journal of Neurophysiology, 40, 1392-1405.
- Pollen, D. A. and Ronner, S. F. 1981 Phase relationships between adjacent simple cells in the visual cortex. Science, 212, 1409-1411.
- Polyak, S. 1957 The vertebrate visual system, Chicago: University of Chicago Press.
- Quick, R. F. and Reichert, T. A. 1974 Spatial-frequency selectivity in contrast detection. Vision Research, 15, 637-643.
- Regan, D., Bartol, S., Murray, T. J. and Beverley, K. I. 1982 Spatial frequency discrimination in normal vision and in Patients with multiple sclerosis. Brain, 105, 735-754.
- Regan, D. and Beverley, K. I. 1985 Visual responses to vorticity and the neural analysis of optic flow. Journal of the Optical Society of America, A, 2, 280-283.
- Reichardt, W. 1961 Autocorrelation, a principle for the evaluation of sensory information by the central nervous system. In Rosenblith, W. A. (Ed.), Sensory Communication, New York: Wiley.
- Robson, J. G. 1966 Spatial and temporal contrast-sensitivity function of the visual system. Journal of the Optical Society of America, 56, 1141-1142.
- Robson, J. G. 1975 Receptive fields: neural representation of the spatial and intensive attributes of the visual image. In Carterette, E. C. and Friedman M. P. (Eds.), Handbook of Perception: Vol. 5, New York: Academic Press.

- Robson, J. G. and Graham, N. 1981 Probability summation and regional variation in contrast sensitivity across the visual field. Vision Research, 21, 409-418.
- Ross, J. and Johnstone, J. R. 1980 Phase and detection of compound gratings. Vision Research, 20, 189-192.
- Ross, J. and Hogben, J. H. 1974 Short-term memory in stereopsis. Vision Research, 14, 1195-1201.
- Ross, J., Morrone, M. C. and Burr, D. C. 1989 The conditions under which Mach bands are visible. Vision Research, 29, 699-715.
- Rovamo, J., Virsu, V. and Nasanen, R. 1978 Cortical magnification factor predicts the photopic contrast sensitivity of peripheral vision. Nature, 271, 54-56.
- Sachs, M. B., Nachmias, J. and Robson, J. G. 1971 Spatial frequency channels in human vision. Journal of the Optical Society of America, 61, 1176-1186.
- Sagi, D. and Hochstein, S. 1983 Discriminability of suprathreshold compound spatial frequency gratings. Vision Research, 23, 1595-1606.
- Sansbury, R. V., Distelhorst, J. and Moore, S. 1978 A phase-specific adaptation effect of the square-wave grating. Investigative Ophthalmology & Visual Science, 17, 442- 448.
- Schiller, P. H., Finlay, B. L. and Volman, S. F. 1976a Quantitative studies of single-cell properties in monkey striate cortex. II. Orientation specificity and ocular dominance. Journal of Neurophysiology, 39, 1320-1333.
- Schiller, P. H., Finlay, B. L. and Volman, S. F. 1976b Quantitative studies of single-cell properties in monkey striate cortex. III. Spatial frequency. Journal of Neurophysiology, 39, 1334-1351.
- Schwarz, E. A. 1975 Rod-rod interaction in the retina of the turtle. Journal of Physiology, (Lond.), 246, 617-638.
- Smith, A. T. 1985 Velocity coding: Evidence from perceived velocity shifts. Vision Research, 25, 1969-1976.

- Smith, T. G., Baumann, F. and Fuortes, M. G. F. 1965 Electrical connections between visual cells in the ommatidium of *Limulus*. Science, 147, 1446-1448.
- Stecher, S., Sigel, C. and Lange, R. V. 1973 Composite adaptation and spatial frequency interactions. Vision Research, 13, 2527-2531.
- Stigmar, G. 1971 Blurred visual stimuli II. The effect of blurred visual stimuli on vernier and stereo acuity. Acta Ophthalmologica, 49, 364-379.
- Stiles, W. S. and Crawford, B. H. 1933 The luminous efficiency of rays entering the eye pupil at different points. Proceedings of the Royal Society of London, B, 112, 428-450.
- Stromeyer III, C. F. and Julesz, B. 1972 Spatial-frequency masking in vision: critical bands and spread of masking. Journal of the Optical Society of America, 62, 1221-1232.
- Stromeyer III, C. F., Lange, A. F. and Ganz, L. 1973 Spatial frequency phase effects in human vision. Vision Research, 13, 1345-1360.
- Stromeyer III, C. F., Kronauer, R. E., Madsen, J. C. and Klein, S. A. 1984 Opponent-movement mechanisms in human vision. Journal of the Optical Society of America, A, 1, 893-899.
- Switkes, E. and De Valois, K. K. 1983 Luminance and chromaticity interactions in spatial vision. In Mollon, J. D. and Sharpe, L. T. (Eds.), Colour vision, London: Academic Press.
- Switkes, E., Bradley, A. and De Valois, K. K. 1988 Contrast dependence and mechanisms of masking interactions among chromatic and luminance gratings. Journal of the Optical Society of America, A, 5, 1149-1162.
- 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. 1982 Perceived rate of movement depends on contrast. Vision Research, 22, 377-380.
- Thorell, L. G. 1981 The role of color in form analysis, Doctoral dissertation, University of California, Berkeley.

- Thorell, L. G., De Valois, R. L. and Albrecht, D. G. 1984 Spatial mapping of monkey VI cells with pure color and luminance stimuli. Vision Research, 24, 751-769.
- Tolhurst, D. J. 1972 Adaptation to square-wave gratings: inhibition between spatial frequency channels in the human visual system. Journal of Physiology, (Lond.), 226, 231-248.
- Tolhurst, D. J. 1973 Separate channels for the analysis of the shape and the movement of a moving visual stimulus. Journal of Physiology, (Lond.), 231, 385-402.
- Tolhurst, D. J. 1975 Sustained and transient channels in human vision. Vision Research, 15, 1151-1155.
- Tolhurst, D. J. and Dealy, R. S. 1975 The detection and identification of lines and edges. Vision Research, 15, 1367-1372.
- Ullman, S. 1979 The interpretation of visual motion, Cambridge: MIT Press.
- Ullman, S. 1984 Maximizing rigidity: The incremental recovery of 3-D structure from rigid and nonrigid motion. Perception, 13, 255-274.
- van der Horst, J. G. C. and Bouman, M. A. 1969 Spatiotemporal chromaticity discrimination. Journal of the Optical Society of America, 59, 1482-1488.
- Van Essen, D. C. and Maunsell, J. H. R. 1983 Hierarchical organization and functional streams in the visual cortex. Trends of Neuroscience, 6, 370-375.
- van Santen, J. P. H. and Sperling, G. 1985 Elaborated Reichardt detectors. Journal of the Optical Society of America, A, 2, 300-321.
- Wald, G. 1949 The photochemistry of vision. Documenta Ophthalmology, 3, 94-137.
- Wald, G. 1967 Blue-blindness in the normal fovea. Journal of the Optical Society of America, 57, 1289-1301.
- Watson, A. B. 1982 Summation of grating patches indicates many types of detector at one retinal location. Vision Research, 22, 17-25.

- Watson, A. B., Thompson, P. G., Murphy, B. J. and Nachmias, J. 1980 Summation and discrimination of grating moving in opposite directions. Vision Research, 20, 341-347.
- Watson, A. B. and Robson, J. G. 1981 Discrimination at threshold: labeled detectors in human vision. Vision Research, 21, 1115-1122.
- Watson, A. B. and Ahumada Jr., A. J. 1985 Model of human visual motion sensing. Journal of the Optical Society of America, A, 2, 322-342.
- Watt, R. J. 1988 Visual processing: computational, psychophysical and cognitive research, U. K.: Lawrence Erlbaum Associates.
- Watt, R. J. and Andrews, D. P. 1982 Contour curvature analysis: hyperacuties in the discrimination of detailed shape. Vision Research, 22, 449-460.
- Watt, R. J., Morgan, M. J. and Ward, R. M. 1983 The use of different cues in vernier acuity. Vision Research, 23, 10, 991-995.
- Watt, R. J. and Morgan, M. J. 1983 The recognition and representation of edge blur: evidence for spatial primitives in human vision. Vision Research, 23, 1465-1477.
- Watt, R. J. and Morgan, M. J. 1984 Spatial filters and the localization of luminance changes in human vision. Vision Research, 24, 1387-1397.
- Watt, R. J. and Morgan, M. J. 1985 A theory of the primitive spatial code in human vision. Vision Research, 25, 1661-1674.
- Webster, M. A. and De Valois, R. M. 1985 Relationship between spatial-frequency and orientation tuning of striate cortex cells. Journal of the Optical Society of America, A, 2, 1124-1132.
- Welch, L. and McKee, S. P. 1985 Colliding targets: Evidence for spatial localization within the motion system. Vision Research, 25, 1901-1910.
- Westheimer, G. 1975 Visual acuity and hyperacuity. Investigative Ophthalmology, 14, 570-572.
- Westheimer, G. 1978 Spatial phase sensitivity for sinusoidal grating target. Vision Research, 18, 1073-1074.

- Westheimer, G. 1979 The spatial sense of the eye. Investigative Ophthalmology & Visual Science, 18, 893-912.
- Westheimer, G. and Mckee, S. P. 1975 Visual Acuity in the presence of retinal motion. Journal of the Optical Society of America, 65, 847-850.
- Westheimer, G. and Hauske, G. 1975 Temporal and spatial interference with vernier acuity. Vision Research, 15, 1137-1141.
- Westheimer, G. and Mckee, S. P. 1977a Spatial configuration for visual hyperacuity. Vision Research, 17, 941-947.
- Westheimer, G. and Mckee, S. P. 1977b Integration regions for visual hyperacuity. Vision Research, 17, 89-93.
- Wilson, H. R. 1987 Responses of spatial mechanisms can explain hyperacuity. Vision Research, 26, 453-469.
- Wilson, H. R. and Bergen, J. R. 1979 A four mechanism model for threshold spatial vision. Vision Research, 19, 19-32.
- Wilson, H. R. and Gelb, D. J. 1984 Modified line element theory for spatial frequency and width discrimination. Journal of the Optical Society of America, A, 1, 124-131.
- Wilson, H. R., McFarlane, D. K. and Phillips, G. C. 1983 Spatial frequency tuning of orientation selective units estimated by oblique masking. Vision Research, 23, 873-882.
- Wilson, H. R. and Regan, D. 1984 Spatial-frequency adaptation and grating discrimination: predictions of line-element model. Journal of the Optical Society of America, A, 1, 1091-1096.
- Wulffing, E. A. 1892 Uber den kleinsten Gesichtswinkel. Zeitschrift fur Biologie, 29, 199-202.
- Young, R. A. 1986 Principal-component analysis of macaque lateral geniculate nucleus chromatic data. Journal of the Optical Society of America, A, 3, 1735-1742.
- Zeki, S. M. 1973 Colour coding in rhesus monkey prestriate cortex. Brain Research, 53, 422-427.

