

視覚システムにおけるフィルタリングと視覚研究におけるフィルタリング

渋谷, 幸一

<https://doi.org/10.15017/2328590>

出版情報：哲學年報. 42, pp.53-75, 1983-01-31. 九州大学文学部
バージョン：
権利関係：



視覚システムにおけるフィルタリング と視覚研究におけるフィルタリング

洪 田 幸 一

視覚システムは、多くのシステム要素が、パラレルにあるいはシリアルに構成されたものである。すべての視覚システムの要素とそれらの連関が明らかになれば、視覚システム全体を記述できる。視覚印象を個々の要素に分割し、再構成することにより、視覚印象全体を説明しようとするのは、Wundt の構成心理学の手法である。しかしながら、そのことによって視覚システム全体を説明することはできない。なぜならば、すべてのシステム要素の出力が視覚印象と直結しているわけではないからである。

視覚印象は、機械的には分割可能な要素から成り立っているにもかかわらず、分割不能な全体としての統一性をもっている。視覚印象の部分と全体の関係が不可解であること、また、そのことに関したゲシュタルト主義者達の主張にもかかわらず、今日の視覚研究を活性化しているのは、システムの分割と再構成という研究方法である。全体印象は要素の単なるよせあつめではないということは正しい。しかしながら、このことに研究手法が拘束されるいわれはない。左右の単眼性網膜像はいかにして両眼性印象、すなわち奥行を生じるのか。明らかに単なる左右の印象のよせあつめではない。今日の視覚研究では、一種のマイクロゲシュタルトとも考えられる奥行印象が、視覚システムのなかでどのように生じるのかということ、を、極限的な分割の手法でしだいに明らかにしつつある。

本研究の目的は、ともに人間の活動である視知覚とその研究には類似性があることを示すことである。“木を見て森を見ず”という諺は、マクロな視覚活動と認識の様態との類似性を示す。ここでは、ミクロな視覚活

動とその研究は、ともに一種のフィルタリングであるという観点から、その類似性について述べる。あわせて、視知覚の基本的神経システムを概観する。

(I) 視覚システムの主要な要素はフィルターである

フィルタリングとは、ある定義域内の特定の領域のみの信号を通過させる機能である。この機能をもった装置をフィルターという。このフィルターを一部分としてもつ全体システムは、何のためにフィルタリングを行うのか。特定の領域の信号のみを通過させるということは、特定の領域の信号を抽出するということである。あるいは不要なノイズを除去することである。

視覚システムは、多種多様なフィルター群から構成されている。図1にユニット群から成る基本的システム構成を示す。これを両眼視サブシステムの一部と見なし、意味づけを行ってみる。 $I_1 \sim I_4$ は離散的に表現した入力信号-位置抽出フィルターである。これらのフィルター群は、網膜上の特定の位置に存在することにより、特定の位置の光学的パターンに反応する。 F_5, F_6 は、 $F_1 \sim F_4$ からの信号から、2次的2次元パターンを抽出する。すなわち、線分とか、運動とか、またそれらの方向とかが抽出される。 F_7 は F_5, F_6 からの信号、すなわち一定の処理、フィルタリングされた2つの単眼性信号から、両眼性情報を抽出する。 O_1 は単眼性の点的印象を、 O_2 は単眼性の面的印象を、時にはいわゆるゲシュタルトを、それぞれ意味する。 O_3 は両眼性印象、すなわち奥行を含んだ全体的印象を意味する。このシステムから得られる奥行印象 O_3 は、ゲシュタルト主義者が述べるように、 O_2 の単なるよせあつめではない。 F_7 が O_2 を単に加算するものではないことは明らかであるから、そのことは当然なことである。 F_7 の下位システムとして F_5, F_6 を想定するのに何のさしつかえもない。

視覚システムは、眼球光学システムの部分以外はほとんどが神経から構

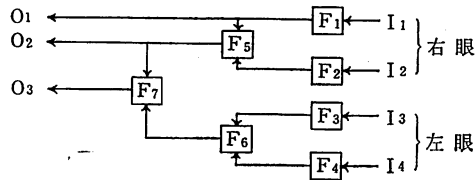


図1 単純な単眼視，両眼視，ブロックダイアグラム

成されている。したがって神経群から形成されたフィルターが重要な視覚システム構成要素である。フィルター一般は、神経フィルターのみではなく、機械的フィルター、電子回路フィルター、化学フィルター等ありとあらゆる形態をもっている。特定の形式から離れて、単にアルゴリズムそのものをフィルターと呼ぶこともある。したがって、視覚システムをフィルター群とみなすことは、視覚過程を何らかの言語で書かれたプログラムで表現することが可能である、ということと同義である。では、いかなる言語が視覚過程を表現するのに適しているのか、実在の電子計算機を想定して作られた人工言語も、また多くの国家、民族によって用いられている自然言語も適しているとはおもえない。視覚システムそのもののストラクチャにあった言語でなければならない。このような言語の文法、用語を知るには、視覚システムがいかなる基本的、要素的アルゴリズム、すなわちフィルターをもつか、またそれらのフィルターをどのように結んでいるのかということを知らねばならない。

ここで、システム、サブシステム、あるいはフィルター等の用語は、おおむね次のように使い分けられる。システムとは考察の対象となる装置の全体である。サブシステムは、システムを有意味に分割した、システム構成要素である。サブシステムは可能なかぎり再度サブシステムに分割される。フィルター・システムとは、システムに意味づけしたものである。したがって時にはサブフィルターの概念も生じる。このように、基本的に

はシステムとは分割されるもの、あるいは構成されるものである。一方、ユニット、エレメント、要素等は、本来それ以上分割しがたいものであり、システムを分割した時に生じ、有意味に結合された時にシステムを生じる。フィルターはユニットに意味をもたせたもので、フィルター・システムを構成する単位である。このように、フィルターは、それ自体システムであり、また時にはシステム構成要素でもある。

(II) 視覚研究の主要な方法はフィルタリングである

視覚研究には大きく分けて2種類の流れがある。一つは、他の特定の視覚現象をあますところなく記述し、いかなる刺激あるいは要因がその現象を生起するかを調べ、生起条件と現象との間に法則的關係を見出してゆこうとするものである。他の一つは、対象となる視覚現象を可能なかぎり分割し、より基本的な要素的現象を抽出する。特定の視覚現象は、いくつかの基本的なシステム要素の協働のもとに生起すると考える。もしも前者と後者に、基本的現象に関して共通の認識が存在するならば、両者にそれほどの違いはない。しかしながら、そこに認識の違いがあるならば、両者の視覚システムの記述に違いが生じる。たとえば、奥行印象と、線分の傾きの知覚が、同等に基本的知覚現象であり、両者に依存関係がないと見ると、線分の傾きの知覚は奥行に先行し、より要素的現象とみる場合とでは、関連した知覚現象に関して両者の予想に違いが生じる。

したがって重要なことは、視覚現象がどこまで分割分類できるのか、あるいは視覚システムはどこまで分割できるのかということである。事情によって分割と抽出はほぼ同等の意味をもち、分割が容易な場合もあれば抽出が容易な場合もある。このことから、視覚研究の主要な方法は抽出であり、視覚研究システムの主要な部分は、ハード、ソフトのフィルター、すなわち抽出アルゴリズムから構成されていると考えることができる。

心理物理学的にサブシステムを抽出する方法の一つは、適当な刺激条件を選択することである。すなわち、考えられるすべての刺激条件のなかか

ら、経験あるいは想像力によって、一部の刺激条件を選択的に抽出することである。他の一つは、反応を分類することである。刺激条件の選択の規準は、交絡を排除するということである。不適当な刺激条件のもとでは、複数のシステムの反応が交絡する。反応からサブシステムを抽出するということは、さけがたく交絡した反応を分析することである。したがって可能なかぎり刺激条件を適正化することが肝要である。

たとえば、運動知覚システムは、位置情報処理システムと運動情報処理システムからなっているという仮説 (Kaufman, 1974, Bonnet, 1975) を検証する場合を考えてみる。通常の運動刺激は、位置情報と運動情報をもとに有している。したがって反応は、2つのサブシステムの反応が交絡したものとなり、2種の反応を分離することは容易でない。しかしながら、純粋な——位置情報を含まない——運動刺激を提示してやれば、位置サブシステムの効果を排除して、純粋運動システムの反応を分離することができる (Nakayama and Tyler, 1981, Williams and Fender, 1979)。

Grüsser-Cornehl and Saunders (1981) は、予想される動特性の違いを利用して、静止刺激のかわりに運動刺激を用いることにより、カエルの網膜には2種類の桿体と2種類の錐体が存在することを証明した。神経生理学の歴史で、神経細胞が独立の単位体であることを確認したのは Cajal であることはよく知られている。彼は染色法を用いて他の組織体から視覚的に神経細胞を分離した。彼は適当な染料を選んだのであった。刺激条件の適当な選択は、時には、一部のサブシステムの欠落を内容とする個人差に出合うこともある。人間の色覚の研究の主要な進歩は、そのような個人の抽出、分類方法の発展による (Pokorny and Smith, 1981)。

サブシステム抽出のアルゴリズムは、適当な刺激条件の選択のもと、順応パラダイムの付加でより強力となる。順応パラダイムは、生理学における切除法、色覚における色盲の研究と基本的構造は同一である。また性質がわかった神経システムの発達障害の利用とも同一である。問題となるサブシステムの効果を排除した条件を、生体の内部に得ることである。もし

も特定の刺激—反応の関係を断ち切るような順応を生じることができれば、そこに一つのサブシステムが存在するという論理が利用される。

(III) 視覚一次フィルター群

感覚システムの最初の秩序だった記述は、Johannes Muller の特殊神経エネルギー説である。視覚システムはこれによって、一般的感覚システムから分離された。眼によって視覚が、耳によって聴覚が得られるといった経験的な知識は、視覚特殊神経システム、聴覚特殊神経システム等として整理されていった。その一つ視覚システムは、環境としての種々の信号のなかで特殊、光信号のみを抽出するフィルターである。もちろん視覚システムは、眼球の直接圧迫等機械信号、眼球付近への電気信号などからでも光存在の印象を得る。この意味で、このフィルターは完全でない。このように視覚システムは全体として一つのフィルターと見なせる。

では、視覚システムはいかなるフィルターなのか、あるいはいかなるサブフィルターから構成されているのか。

図2に視覚システムの基本的構造を示す。この図から決められる、あるいは予想される視覚システム内フィルターがある。とりわけ、両眼視そのものを基本的に支える左右両眼の存在である。2つの眼は、左右6cm程度離れていることにより視野が異なる。あるいは異なった視点をもつとも言える。このことは、ある視覚対象を見るという行為において、可能な多くの視点から2つを選ぶということであり、光信号で満ちた3次元空間から、特定の向きを持った特定の面をある大きさだけ、2つ切り出すということである。これはサンプリングであり、フィルタリングである。両眼の平行性は、人間以外の動物一般に存在するわけではない故に、それぞれの眼球平行性の程度によって、切り出し面の関係は変わってくる。この2面は研究者にとっては、左右両眼の網膜像として具象化される。以上、左眼と右眼は、視点に関するフィルターと見なされる。

図2に示されるレンズ（水晶体）はいかなるフィルターであろうか。光

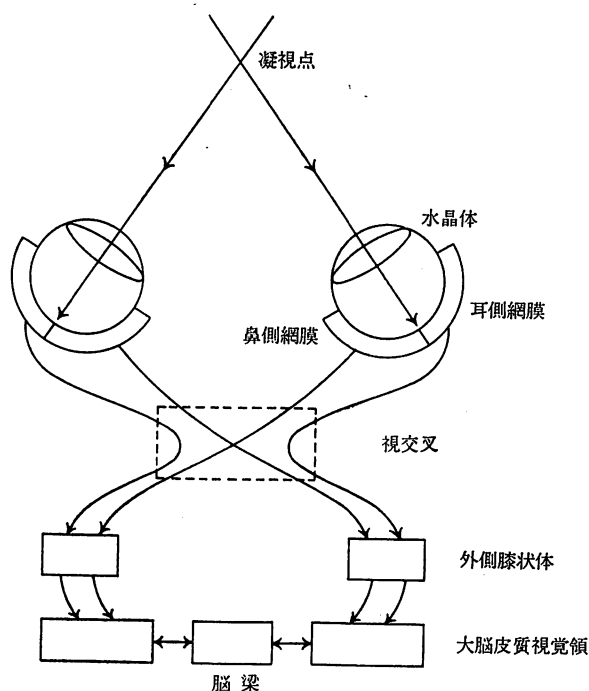


図2 視覚システムの概略図

線とレンズの関係は、発光体である視覚対象がいかなる網膜像として再現されるかを決定する。鮮明な網膜像が大部分の視覚現象に必須である。一般に、視覚対象、レンズと網膜の位置関係に最適なレンズの焦点距離を調節することにより、鮮明な網膜像が得られる。多くの視覚対象が様々な距離に存在する時は、レンズの焦点距離調節では一部の視覚対象のみが網膜上に鮮明な像として映る。このことは、視覚システムの一部としてのレンズ系が、網膜像の鮮明度を手段として、ある距離の対象を選択的に抽出しようとしていることを示し、光学的フィルターと見なせることを示す。

網膜の構造は複雑で、レンズのように比較的単純に考えることはできない。しかしながら、その中心窩の存在と、それを中心とした異方性の問題

は、一定、レンズの問題と同様に処理できる。中心視、周辺視といった網膜位置依存的な問題は、未解決な部分を多く含むが、少なくとも中心視の方が多くの点で優れているということは明らかである。このことが必ずしもすべて網膜構造のみによるものではないにしても、中心窩をもつ網膜構造は、中心部分からよりすぐれた視覚情報を抽出する視覚システムの基本的特徴を支えている。レンズが、視線上にフィルタリング特性をもつとすれば、網膜構造の異方性は、視線に直交した面上にフィルタリング特性をもつ。

レンズは焦点距離の調節により、その特性は動的なものとなる。一方網膜構造の異方性はそれ自体固定し静的なものであるが、眼球運動により動的な機能を得る。すなわち、固定した網膜構造のもと、レンズの焦点距離調節と眼球運動により、視覚システムは3次元視野の任意の位置の近傍から多くの視覚情報を抽出し、その周辺部の視覚情報の多くを切り捨てる。

(IV) 視覚2次フィルター群

外界の視覚情報は、眼球の光学システムの処理を経て網膜像として視覚神経システムによる処理の対象となる。最初の処理装置、網膜細胞群は脳の外界との接触部分で、外側膝状体の神経群、大脳視覚領の神経群とともに、視覚神経システムの主要な部分を形成する。

網膜神経システムはいくつかの種類の細胞から構成されている。受容器細胞は両極細胞とシナプス結合し、さらにギャングリオン細胞へと信号が伝わる。ギャングリオン細胞の軸索はさらに視神経として外側膝状体へと達する。単に上下の信号の伝達のみだけでなく、受容器細胞、両極細胞とギャングリオン細胞間の2つのシナプス結合部分には、水平細胞、アマクリン細胞があり、横の連絡、すなわち側方相互作用を行っている。

受容器細胞は形態の違いから2つの群に分けられる。Schultz (1866) によるこの観察は、錐体と桿体の古典的な概念の基礎となり、視覚生理学の一里塚であった。夜行性動物と昼間性動物での錐体と桿体の比率の違い

は、それぞれの機能の違いを示唆した。受容器細胞の受光部分には受光色素があるといわれる。受容器細胞のもつフィルタリング機能は、この受光色素の特性によって決定されるであろう。光学的フィルタリングの結果としての網膜像がそのまま見えるわけではない。網膜像は、種々の波長をもった光から得られた像であり、受光色素はその一部の領域の波長をもった光のみを吸収する。すなわち網膜像の一部を受容する。いわゆる可視光線がこの受容可能な周波数領域の光である。これは代表的な帯域通過フィルターの特性である。

さらに、一つ一つの受光色素を見てみれば、おそらく、それぞれが、特徴的な狭い範囲の波長をもつ光に対してのみ反応するだろう。したがって、受光色素は単体としてピーキーな特性をもつ光フィルターと考えられる。この過程は光化学フィルタリングである。多くの受光色素をもつ受容器細胞は、その受光色素の違いから、形態学的分類と一致して、2種類に分けられるだろう。これが桿体であり錐体である。桿体は可視波長の範囲内で比較的一様に反応する。錐体は特定の波長に強く反応する。明るさ、色の知覚の最初の段階と見なせる。

受容器細胞はさらに、網膜上の位置情報を伝えねばならない。受光色素の光化学的な特性と受容器細胞内での構成から、色と明るさの特徴を網膜像から抽出する。網膜上での受容器細胞の配置から、位置情報と視力の異方性を得る。残念ながら、受容細胞に関するこれらの予想は、細胞があまりにも小さいことによる技術的困難さから、直接的に確認されたわけではない。ただ比較的大きい鯉の受容器細胞で Tomita, Kaneko, Murakami and Pautler (1967) らが3種のスペクトル反応の存在を示したのみである。

水平細胞は受容器細胞の信号を受け、明るさ反応と色反応をする2種類に分けられる。前者は光周波数の広い帯域に反応し、後者はその一部に反応する。この段階では細胞の反応はアナログの電位変化である。両極細胞からの直接的な反応の記録は受容器細胞と同様困難である。特殊、サンショ

ウオで, Werblin and Dowling (1969) は, 中心-周辺型の受容野を発見した. Kaneko (1970, 1971) は金魚で同様の発見をし, さらに, 色に関した同様の受容野も見出した. アマクリン細胞は明確なスパイク状反応をする最初の細胞といわれる. Kuffler (1953) が中心-周辺型の受容野をもつ細胞を発見したギャングリオン細胞, さらにそれを受ける外側膝状体の細胞で, 視覚情報は高度な処理を受けてゆく. これらの処理は, 大脳皮質領へ必要な情報のみを忠実に伝えるための前処理とみなせる. フィルタリングの対象となる主要なものは, 色, 明るさ, 空間位置と考えられる.

(V) 視覚中枢初期フィルター群

これまで視覚システムを形態学的に, あるいは細胞自体の特性によって分割し, それぞれをフィルターと見なしてきた. 視覚的印象は, 図1に示すように, システムの各段の出力を反映し, かならずしも最終段(仮にそのようなものがあるとしても)の出力のみを反映していると考えする必要はないだろう. しかしながら視覚印象の大部分は, より高次の部分, おそらく大脳皮質視覚領によって得られるものと考えられる. そこで考えられるのは神経網からできた神経フィルターである.

Hubel and Wiesel らによって精力的に開拓された視覚システムの神経生理学的研究は, 視覚神経ネットワークがいかなる機能をもっているかを明らかにしつつある. 心理物理学的研究の成果と照し合わせることで, いかなるフィルターを考えるべきかということが明らかになってくる.

鍵となる概念は単一神経細胞の受容野である. 受容野は, 単一神経の活動に作用する外界視野, あるいは網膜上での一定の広がりをもつ領域であるが, 今やその領域内での様々な適刺激特性をも含んだ概念である. 図3に種々の助変数とともに両眼性受容野を図示する. それぞれの助変数のもつ意味を考察する. それらの組合わせて種々の型の受容野が構成される

が、現在までに心理物理学的にあるいは神経生理学的にその存在が主張されているものの一部を紹介する。

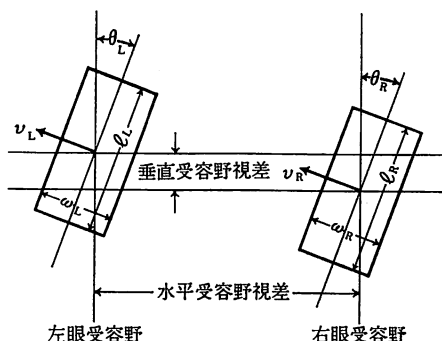


図3 両眼性細胞の両眼での受容野

図中のパラメータの値は最適値を示す。左眼と右眼で最適値が異なる場合、そのパラメータは両眼視差をもつと考える。水平、垂直位置視差はすでに図示されている。

$\theta_L - \theta_R \neq 0$ であれば、方位視差があり、 $v_L - v_R \neq 0$ であれば、運動視差がある。 $w_L - w_R \neq 0$ の場合は空間周波数視差である。 l に関しては意味づけが困難である。

(V-1) 空間周波数フィルター

稿模様など、くりかえしパターンは独特の印象を与える。Campbell and Robson (1968) は、視覚神経システムの研究にフーリエ解析を応用し、くり返しパターンを空間周波数という概念で記述した。彼らは、視覚神経システムには、限定されたレンジの空間周波数へ選択的に反応する多くのエレメントが存在するという結論に達した。同様に、Campbell, Cooper and Enroth-Cugell (1969) も、ネコの皮質に、狭いレンジの空間周波数に反応する単一ユニットを発見した。これらのユニットは、空間パターンに対する神経フィルターと考えられる。空間周波数特性をもつ典型的な帯域フィルターである。

Campbell, Robson (1968) は、視野の単一の位置に対して少なくとも複数の、異った特性をもつエレメントが存在すると考えた。したがって、それらの出力から視知覚が生じるとすれば、それらを明確に同定し、数え

挙げることは、視覚研究の基本的課題の一つである (Watson, 1982)。

人間が知覚しうる空間周波数のレンジをいくつかの空間周波数フィルターでカバーすることが可能か、あるいはカバーしているか、という問題は、そのフィルターの帯域幅と、空間周波数弁別精度とに関連している。Campbell and Robson (1968), Campbell, Cooper and Enroth-Cugell (1969), Graham, Robson and Nachmias (1978), Watson (1982) らは、狭い帯域幅をもつ多くの、おそらく7個程度の独立したフィルターを主張し、Wilson and Bergen (1979), Bergen, Wilson and Cowan (1979) は、中程度の帯域幅をもつ4つの局所的フィルターを主張する。

Hubel and Wiesel (1962) は、視皮質の細胞を受容野の特性で、単純細胞と複雑細胞とに分類した。しかしながら、Henry (1977) は、複雑細胞をさらに、A, B, Cタイプへとプラグマティックに分類した。同様に、Camarda, Rizzolletti (1976), Henry, Lund and Harvey (1978), Kulikowski and Bishop (1982) は、単純細胞と複雑細胞の中間特性をもつ細胞を同定した。したがって、図3で、皮質視覚領の細胞をすべて記述するというわけにはゆかない。しかしながら、図3によって、多くの特性を記述しうることも確かである。今日では、空間周波数フィルターが単に、空間周波数特性のみをもつものではないことは明らかである。むしろ一つのエレメントが、空間周波数フィルターであり、方位フィルターであり、両眼視差フィルターであるという具合に、いくつかの特性が連結されたエレメントの構造が明らかになりつつある。

視覚神経フィルターの解析で、強力な心理物理学的方法は、フィルター間の相互作用の利用と、生理学の切除法等に対応した、神経フィルターの順応現象の利用である。

フィルター間の相互作用には、同時相互作用と、継時相互作用とがある。継時効果は、その時間的特性から、継時マスキング、残効、塑性的変化に至るまで、種々の時相がある。視覚システムの発達に関係した現象も

広義の継時効果とみなされる。ただしかならずしも、フィルター間の相互作用というもののだけでなく、過去の刺激提示、あるいは刺激の剥奪の効果、一つの仮説的フィルターにとっての経験の効果といったものを含む。順応現象は、比較的長い、しかしながら実験室内の時相の現象の一部である。

一般に相互作用には、抑制と促進が考えられる。刺激の検出が問題となる場合にこのことがあてはまる。しかしながら、認知のレベルでは、抑制—促進の概念を一般化する必要がでてくる。たとえば、促進と抑制の方向的意味づけがあいまいな時、ここではその方向と無関係にシフトとよぶことにする。

Hering, Zöllner, Pogendorf 錯視などはすべて、線分の方位に関する錯視である。これらの錯視は、交差線分の直交化とか、遠近法とかによって説明されてきた。しかしながら、ほとんど異音同義でしかないこのような説明にかわって、神経フィルターによる説明が今日なされている。Blakemore, Carpenter and Georgeson (1970), Thomas and Shimamura (1975) らは、方位フィルター間の側方抑制により、相互抑制の圏内にある2つの線分——交差線分は通常そうである——は、たがいに反発して、すなわち直交する方向へとシフトして、見えることを示している。この説明は、錯視の神経生理学的説明であると同時に、Blakemore and Campbell (1969) が提起した方位ディテクターの心理物理学的証拠とも見なされる。

Gilinsky (1968) は、ストライプ・パタンへの順応は、ストライプの検出閾を上昇させることを発見した。単なる明順応と異なることは、その効果がストライプの方位と結びついていることである。たとえば、垂直方向のストライプへの順応は、垂直方向のストライプの検出閾を上昇させ、水平方向のストライプに対してはほとんど効果をもたない。

さらに、Gilinsky and Doherty (1969), Blakemore and Campbell (1969) は、方位選択的な順応が、空間周波数限定性をも伴うことを示し

た. Hubel and Wiesel (1962) 以来, 実験動物の電気生理学的研究によって明らかになりつつあった, 視覚領の単一細胞の受容野の特性が, 方位選択的順応の観察で, 人間の視覚システムにもあてはまる可能性が示された.

空間周波数特性と同様に, これらのエレメントの方位特性も, ある方位幅をもった方位フィルター特性として記述しうる. 空間周波数は, 可視周波数の範囲内で絶対的大小関係があるが, 方位は, π ラジアン の範囲内で 2 つの方位を相対的に記述することしかできない. そのことは逆に, 垂直, 水平, あるいは直交ということに特定の意味を生じる.

検出に及ぼす方位選択的順応の効果によって明らかになった人間の視覚システム内の方位サブシステムは, 前述したように, 同時作用として線分の方向錯視を生じる. この相互作用による方位のシフトは, 継時的相互作用, 順応, においても同様に生じる. Gibson and Radner (1937), Gibson (1933) らが報告した傾き残効は, Campbell and Maffei (1971), Movshon, Chamber and Blakemore (1972) らによって方位サブシステムの順応によるものであると見なされている.

方位と密接な関係をもつ, 視皮質細胞受容野の特性として, 刺激の運動方向がある. 視覚刺激として有効なのは, 動的刺激, すなわち点滅とか運動刺激であるが, 方位選択性をもつユニットは, その方位と直角方向への運動刺激に対して反応するといわれる. Barlow and Hill (1963) は, レビットで, 刺激の運動方向に選択的な順応を観察し, それをもって, 滝の錯視等の運動残効を説明した.

ここで, 再度図 3 の説明にもどる. これまでのところ単眼特性についてしか述べていないから, 一方の眼, たとえば RF_R をみてみる. W_L は, 刺激が棒状のものの場合の最適の棒幅である. これは空間周波数特性の代表値である. RF_R の軸の傾き θ_R は最適方位である. δ_R は運動刺激が適する場合の最適運動方向である. 最適刺激運動は速度ベクトルとして表現することの方がよい場合が多い.

(V-2) 複合フィルターと特性間拘束

視覚システムの皮質細胞は、多くの網膜受容器にアクセス可能であり、すなわち視野の一定の広がりを受容野としてもち、それらから得られる信号を何らかのアルゴリズムで処理する。種々のアルゴリズムから得られた結果が空間周波数に関する信号であり、線分の方位である。これらの結果が AND 論理で一つの上位の細胞で集約される。すなわち、図3で示すような受容野をもつ細胞は、下位に、空間周波数フィルター、方位フィルター等をもつ複合フィルターである。

もしも、このような仮想的フィルターを構成するサブフィルターが、相互に独立な特性をもつとすれば、まさに、複合フィルターと呼ぶにふさわしい。しかしながら、サブフィルターの特性のあいだにはある種の拘束が見られる。空間周波数サブフィルターと方位サブフィルターは、その特性が相互に独立であり、実際はどうであれ、その上位の細胞を複合フィルターと呼ぶのは自然である。しかしながら、時間フィルターと、両眼水平視差（両眼性フィルターにおける両眼受容野の水平方向位置非対応度）フィルターを一つのサブフィルターと考える時、この拘束が見られる。

視覚神経システムのなかで、単一細胞の時間特性について一つの考えが表明されたのは、ギャングリオン細胞のレベルである。Cleland, Dubin and Levik (1971), Fukuda (1971) は、トランジェント、すなわち時間的に過渡的な刺激に反応する細胞と、サステインド、すなわち一定状態にある刺激に反応する細胞を区別した。Fukuda (1973), Fukuda, Sugitani and Iwama (1973) はさらに、トランジェント・ユニットの反応時間が短いことを示した。

このような特性をもつユニットを2種の時間フィルターと見なすことも可能である。しかしながら、Kulikowski and Tolhurst (1973), Tolhurst (1973), Breitmeyer (1975) は、心理物理的な実験から、空間周波数特性と時間周波数特性に一つの依存関係を見出した。すなわち、高い空間周波数に選択的なユニットは低い時間周波数特性を、低い空間周波数

に選択的なユニットは高い時間周波数特性をもっていた。このことは、時間フィルターと空間周波数フィルターを独立なもの、あるいはパラレルなものとするよりは、むしろ、一つの拘束条件下にシリアルな関係をもつものと見るのが自然なことであることを示す。

時間フィルターと空間周波数フィルターとの連結関係は、さらに、両眼視差フィルターへと拡大される。Hubel and Wiesel (1962) はネコの視覚領のほとんどの細胞が、両眼網膜からの信号に反応することを示して、視覚神経システムは、両眼性情報をどうにかして有効に利用しているだろうことを示唆した。Barlow, Blakemore and Pettigrew (1967) は、両眼性細胞の両眼での受容野がかならずしも位置的に対応しているわけではなく、むしろ、わずかの水平、垂直方向のずれが、それぞれの細胞に特徴的にあることから、それらを両眼視差ディテクターと見なした。そのディテクターが、両眼立体視の機構の中心的要素であることを示唆した。この両眼視差ディテクターは、Poggio and Fischer (1977) らの研究を経て、その両眼位置視差フィルターとしての特性が明らかになりつつあり、Nelson, Kato and Bishop (1977) による両眼視差の概念のより一般化への手がかりともなっている。

Felton, Richards and Smith (1972) が、低い空間周波数フィルターが大きな両眼水平位置視差ディテクターへ、高い空間周波数フィルターが小さな両眼水平位置視差ディテクターへと信号を送っているという考えを実験的に提起して、時間フィルター、空間周波数フィルター、と、両眼水平位置視差フィルターとの関係が定式化した。この関係は、視差の大きさと輻湊眼球運動の関係 (Jones, 1977)、空間周波数の大きさと輻湊眼球運動の関係へと、拡大されつつある。

これらの拘束関係から方位フィルターはことごとくのがれているように見える。このことは、方位の等質性が、神経フィルターのレベルでも保たれていることを示すように思える。

(V-3) 特性間拘束条件のモデル—試論

時間フィルターと空間周波数フィルターの拘束関係から、空間周波数検出アルゴリズムが推測される。今ここに、格子状の運動刺激が、視野を横切る事態を想定する。十分に細い線分と境界線の区切がないものとして、その間隔を ω とすると、一つの受容野を刺激が横切るということは、相対的に、格子上を一つの受容野が横切ると同じことである。そのとき反応する空間周波数フィルターは最適値 ω をもったフィルターのみとする。

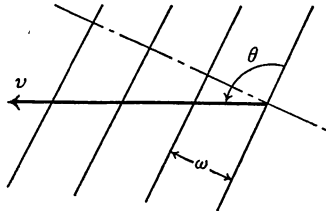


図4 格子パタンの間隔と運動

単位時間内に N 個の線分が受容野を横切るとすれば、 N は速度 v と ω の関数である。逆に、特定の ω のもとに、速度 v の刺激が提示された時の単位時間あたりの出力を N と見ることでもできる。

$$(v, \omega) = \frac{|v| \cdot \sin \theta}{\omega}$$

ここに、 $|v|$ は、速度の大きさであり、 θ は方向である。図4参照。

この式は、空間周波数の検出アルゴリズムに関する以下の仮定を定式化したものである。

- (1) 空間周波数は、レンジの大きい種類のフィルターの出力 N から得られるのではなく、少なくとも複数の θ の値が異ったフィルターの出力 $N_i(v_i, \omega)$ の和として得られる ($i=1, 2, \dots, n$)

- (2) 時間フィルターと空間周波数フィルターの拘束関係は、 $i=1, 2, \dots, m$ とおけば、

$$|v_i|/\omega_i = K \text{ (定数)} \quad \dots\dots(2)$$

として表現できる。ここでは、 v_i, ω_i はあるフィルターに最適の値である。

- (3) 運動方向 θ は $\pi/2, 3\pi/2$ の時最大 N を生じ、 $0, \pi$ の時 $N=0$ である。このことから、フィルターの方角選択性は、少なくとも直交関係にある 2 個必要である。

仮説 (1) から、局所的空間周波数フィルター群の出力 N_L が

$$N_L = \sum_{i=1}^n N_i(v_i, \omega) = \sum_{i=1}^n \frac{|v_i| \sin \theta_i}{\omega} \quad \dots\dots(3)$$

として表現される。この式では、フィルター間の同時側方抑制は考慮されていない。仮説 (2) と (3) 式から、 N_L は

$$N_L = K \sum_{i=1}^n \sin \theta_i \quad \dots\dots$$

となる。

これらの仮説は、多くの実験結果とそれほど矛盾するものではない。むしろ単に定式化したにすぎない。仮説 (1) は、 θ を N_i へと拡張できれば、一つの空間周波数の出力 N_i のレンジが、可視空間周波数レンジをカバーする必要があることを、そしてそのことによって、出力精度の負担が軽減されることを示す。仮説 (2) の定数 K は、これから測定されねばならない。最適刺激運動速度の研究は、 K が定数であるかどうかを決定するであろう。もしも K が定数に近ければ、(1) の仮定とともに、同一の出力レンジへと、フィルター出力を規準化しているとも解釈される。

以上、空間周波数フィルターと時間周波数フィルターの特性拘束関係のモデルを、方位フィルターと絡めて考察してみた。両眼視差検出との拘束関係は、両眼網膜像のペアリングというやっかいな問題が絡み、ここでは

検討しない。

(VI) ま と め

本論文の目的は、次の2点を強調することであった。一点は、視覚研究の主要な方法はフィルタリングであるということ、他の一点は、視覚システムの主要な要素はフィルターであるということである。しかしながら、たとえ十分にこの2点を語り尽したにしても、そのこと自体は、すでに何らかの別の方法で語られたことの言いかえにすぎない。利点があるとすれば、それは一部の研究者にとってより理解しやすい形に書きなおしたということであろう。

したがって、本論文の1次的目的は、次なる2次的目的を上位にもつ。この目的は、主要には本論文の読み方を規定することにより達せられる。すなわち、強調された2つの命題の限界を、本論文のなかに読みとるということである。その限界とは、分割不能な要素の取扱いである。多くの場合、ブラックボックスとして処理するか、特性という概念をもちいて記述してきた。

ここで明らかなように、本論文の1次的主張にもかかわらず、視覚システムは、そのサブシステムを結合させただけでは記述できない。同様に、視覚研究も、単にシステムを分割する、あるいは特定のフィルターを抽出同定するのみでは、視覚現象全体を語れない。サブシステムが同定されたのちに必要なことは、その特性を記述し尽すことである。またサブシステム間の関係を記述し尽すことである。

このように、視覚研究は、視覚システムを可能な限り分割し、視覚印象を可能な限り分割し、分類し、それらの要素的視覚現象の特性を明らかにすることである。このことは単に要素主義を主張しているのではない。現象のヒエラルキー構造、入れ子構造を念頭に置いて、方法論的には分割の手法をとらざるを得ないということである。

フィルター間の拘束関係を述べるにあたって明らかになったように、シ

システムの分割と特性の研究が無関係なわけではない。むしろこの2つの手法は相互に依存するのである。このことが視覚研究法の最も基本的問題である。システム分割の視点がない特性研究は研究を冗長にする。特性を無視したシステムの分割はシステムを冗長にする。

引用文献

- Barlow H. B., Blakemore C. and Pettigrew J. D. (1967) The neural mechanism of binocular depth discrimination. *J. Physiol.* 193, 327-342.
- Barlow H. B. and Hill R. M. (1963) Evidence for a physiological explanation of the warefall phenomenon and figural aftereffects. *Nature*, 200, 1345-1347.
- Bergen J. R., Wilson H. R. and Cowan J. D. (1976) Further evidence for four mechanisms mediating vision at threshold: Sensitivity to complex gratings and aperiodic stimuli. *J. Opt. Soc. Am.* 69, 1580-1587.
- Blakemore C., Carpenter R. H. S. and Georgeson M. A. (1970) Lateral inhibition between orientation detectors in the human visual system. *Nature*, 28, 37-39.
- 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 image. *J. Physiol.* 203, 237-260.
- Bonnet C. (1975) A tentative model for visual motion detection. *Psychologia*, 18, 35-50.
- Breitmeyer B. (1975) Simple reaction time as a measure of the temporal response properties of transient and sustained channels. *Vision Res.* 15, 1141-1142.
- Camarda R. and Rizzoletti G. (1976) Receptive fields of cell in superficial layers of the cat's area 17. *Expl. Brain Res.* 24, 423-427.
- Campbell F. W., Cooper G. F. and Enroth-Cugell C. (1969) The spatial selectivity of the visual cells of the cat's. *J. Physiol.* 203, 223-235.
- Campbell F. W. and Maffei L. (1971) The tilt after-effect: a fresh look. *Vision Res.* 11, 833-840.

- Campbell F. W. and Robson J. G. (1968) Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *J. Physiol.* 197, 551-556.
- Cleland B. G., Dubin M. W. and Levick W. R. (1971) Sustained and transient neurones in the cats retina and lateral geniculate nucleus. *J. Physiol.* 217, 473-496.
- Felton T. B. Richards W. and Smith R. A. Jr (1972) Disparity processing of spatial frequencies in man. *J. Physiol.* 225, 349-362.
- Fukuda Y. (1971) Receptive field organization of cat optic nerve fibers with spatial reference to conduction velocity. *Vision Res.* 11, 209-226.
- Fukuda Y. (1973) Differentiation of principal cells of the rat lateral geniculate body into two groups: fast and slow cells. *Expl. Brain Res.* 17, 242-260.
- Fukuda Y., Sugita M. and Iwama K. (1973) Flash-evoked response of two types of principal cells of the rat lateral geniculate body. *Brain Res.* 57, 208-212.
- Gibson J. J. (1933) Adaptation, after-effect and contrast in the perception of curved lines. *J. Exp. Psychol.* 16, 1-31.
- Gibson J. J. and Radner M. (1937) Adaptation, after-effect and contrast in the perception of tilted lines—I. Quantative studies. *J. Exp. Psychol.* 20, 453-467.
- Gilinsky A. S. (1968) Orientation specific effects of pattern of adapting light on visual acuity. *J. Opt. Soc. Am.* 58, 13-18.
- Gilinsky A. S. and Doherty R. S. (1969) Interocular transfer of orientational effects. *Science*, 164, 454-455.
- Graham N., Robson J. G. and Nachmias J. (1978) Grating summation in fovea and periphery. *Vision Res.* 18, 815-825.
- Grüsser-Cornehls U. and Saunders R. M. (1981) Chromatic subclasses of frog retinal ganglion cells: studies using black stimuli moving on a monochromatic background. *Vision Res.* 21, 469-478.
- Henry G. H. (1977) Receptive fields classes of cells in the striate cortex of the cat. *Brain Res.* 133, 1-28.
- Henry G. H., Lund J. S. and Harvey A. R. (1978) Cells of the striate cortex projecting to the Clare-Bishop area of the cat. *Brain Res.* 151, 154-158.
- Hubel D. H. and Wiesel T. N. (1962) Receptive fields, binocular in-

- traction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol.* 160, 106-154.
- Jones R. (1977) Anomalies of disparity detection in the human visual system. *J. Physiol.* 264, 621-640.
- Kaneko A. (1970) Physiological and morphological identification of horizontal, bipolar and amacrine cells in goldfish retina. *J. Physiol.* 207, 623-633.
- Kaneko A. (1971) Physiological studies of single retinal cells and their morphological identification. *Vision Res. (Suppl)* 3 (II), 17-26.
- Kaufman L. (1974) *Sight and mind.* Oxford University Press, London.
- Kuffler S. W. (1953) Discharge patterns and functional organization of mammalian retina, *J. Neurophysiol.* 16, 37-68.
- Kulikowski J. J. and Tolhurst D. J. (1973) Psychophysical evidence for sustained and transient detectors in human vision. *J. Physiol.* 232, 149-162.
- Kulikowski J. J. and Bishop P. O. (1982) Silent periodic cells in the cat striate cortex. *Vision Res.* 22, 191-200.
- Movshon J. A., Chamber B. E. I. and Blakemore C. (1972) Interocular transfer in normal humans, and those who lack stereopsis. *Perception*, 1, 483-490.
- Nakayama K. and Tyler C. W. (1981) Psychophysical isolation of movement sensitivity by removal of familiar position cues. *Vision Res.* 19, 343-348.
- Nelson J. I., Kato H. and Bishop P. O. (1977) Discrimination of orientation and position disparities by binocularly activated neurons in cat striate cortex. *J. Neurophysiol.* 40, 260-283.
- Poggio C. F. and Fischer B. (1977) Binocular interaction and depth sensitivity of neurons in striate and prestriate cortex of the behaving rhesus monkey. *J. Neurophysiol.* 40, 1392-1405.
- Pokorny J. and Smith V. C. (1981) A variant of red-green color defect. *Vision Res.* 21, 311-317.
- Schultz M. (1866) *Anatomie und Physiologie der Netzhaut. mikr. Anat.* 2, 175-286. cited in "Rods and Cones." A. I. Cohen in *Handbook of Sensory Physiology* vol. VII/2 Ed. by M. G. F. Fuortes. Springer-Verlog. 1972.
- Thomas J. P. and Shimamura K. K. (1975) Inhibitory interaction

- between visual pathways tuned to different orientations. *Vision Res.* 15, 1373-1380.
- Tolhurst D. J. (1973) Separate channels for the analysis of the shape and the movement of a moving visual stimulus. *J. Physiol.* 231: 385-402.
- Tomita T., Kaneko A., Murakami M. and Pautler E. L. (1967) Special response curves of single cones in the carp. *Vision Res.* 7, 519-531.
- Watson A. B. (1982) Summation of grating patches indicates many types of detector at one retinal location. *Vision Res.* 22, 17-25.
- Werblin F. S. and Dowling J. E. (1969) Organization of the retina of the mudpuppy. *Necturus maculosus*. II. Intracellular recoding. *J. Neurophysiol.* 32, 339-355.
- Williams R. A. and Fender D. H. (1979) Velocity precision in smooth pursuit eye movements. *Vision Res.* 19, 343-348.
- Wilson H. R. and Bergen J. R. (1979) A four mechanisms model for threshold spatial vision. *Vision Res.* 19, 19-23.