

運動透明視とその脳内表現

渡部 修

室蘭工業大学 工学部 情報工学科

〒 050-8585 北海道室蘭市水元町 27-1

1. はじめに

人間は、視野上の同一の領域に、重なり合った複数の面を同時に知覚することができる。このような知覚は透明視（あるいは多重表面知覚）と呼ばれており、両眼視や運動視といった、初期視覚の複数のモジュールで生じることが知られている。両眼視においては、異なる視差を持つ二つのランダムドット・ステレオグラム (RDS: random-dot stereogram) を重ね合わせて呈示することで透明視を知覚することができる。両眼視による多重視差の知覚はステレオ透明視 (stereo transparency) と呼ばれており、二表面の視差の差がおよそ $3' \sim 30'$ の範囲内にあるとき、複数の面を同時に知覚可能であることが知られている¹⁻³⁾。運動視については、運動方向が約 10° 以上異なるランダムドット・キネマトグラム (RDK: random-dot kinematogram) を重ね合わせて呈示することで、二つのグローバル運動を同時に知覚することができる⁴⁾ (図 1a, b も参照)。この知覚は、運動透明視 (motion transparency) と呼ばれている。

この透明視は、上述のような人工的な刺激だけではなく、ガラス面を通して遠方の物体を見る場合や、偽透明 (pseudo transparency) と呼ばれる金網越しに観察を行う場合など、一般的な視覚環境でも生じうる。このため、透明視は人間の視覚情報処理において本質的な問題であると考えられている。このことから、1990 年代以降、特に運動透明視に関して、数多くの心理物理学的研究が行われてきている。運動透明視の知見としては、まず多重運動の表現・知覚に

関わる研究として、(1) 運動透明視の閾値^{5,6)} や精度⁷⁾ の研究、(2) 二重運動の運動方向差が実際よりも大きく知覚される、motion repulsion の研究^{8,9)}、そして (3) ある二重運動とほとんど同じニューロン応答を引き起こす三重または五重運動刺激 (metamer 刺激) の研究⁴⁾ などがある。また、多重運動の統合に関わる研究としては、よく知られたグローバル運動の研究に加え、(1) 運動透明刺激で生じる運動残効 (MAE; motion aftereffect) の研究¹⁰⁻¹⁴⁾ や、(2) 異なる方向へ運動するドットを接近して配置した、LPD (locally-paired-dot) 刺激の研究¹⁵⁻¹⁸⁾ などがある。これら重畳運動の分離・統合知覚の特性は、脳における多重視覚情報の表現様式や、その復号化アルゴリズムの性質を明らかにする上で、重要な手掛かりを与えられられている。

本稿では、まず第 2 節で、運動透明視に関わる心理物理学の知見と、その計算論的な課題を紹介する。透明視の計算理論にとって本質的な問題は、多重表面情報が脳内でどのように符号化されているか、という点にある。第 3 節では、

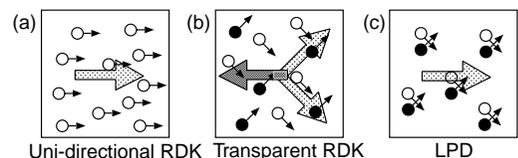


図 1 ランダムドットパターンでの運動知覚。(a) 単一運動の RDK、(b) 二重運動の RDK、(c) LPD 刺激。明灰色の矢印は刺激呈示中に知覚されるグローバル運動、暗灰色の矢印は MAE を表す。

数理モデルから予想される多重運動の脳内表現特性について、筆者らの研究を交えて解説する。モデル解析から明らかになる性質的特徴的な点は、ある特殊な条件を満たす視覚刺激に対しては、ニューロン応答に強い非線形性が生じるということにある。この条件を満たす刺激としては、前述のLPD刺激がある。第4節で、このLPD刺激の知覚特性についての予備的な実験の結果を紹介するとともに、最後（第5節）に、透明視研究における課題についてまとめる。

2. 運動透明視研究とその課題

2.1 運動透明視の知覚特性

運動透明視の知覚特性を調べた研究としては、二重運動の検出閾値や方向知覚の精度を、単一運動の場合と比較した実験がある。

Hibbard and Bradshaw⁵⁾は、ノイズ運動を含むRDK刺激を用いて、運動透明視におけるコヒーレント運動の検出閾値を測定した。この結果、二重運動の閾値は、単一運動の場合のおよそ2倍になることを報告している（Edwards and Nishida⁶⁾も参照）。ここで、二重運動では、コヒーレントに運動するドットの半分がある一方向に、残りの半分がこれとは異なる方向に運動するのに対し、単一運動ではすべてのコヒーレントドットが同一方向に運動する、という点に注意する必要がある。つまり、二重運動のうちどちらか一方に運動するドットの割合だけを見ると、これは単一運動の閾値とほぼ等しくなる。このことから、二重運動を知覚するためには、各コンポーネント運動がそれぞれ単一運動検出の閾値を超えている必要があることが示唆される。

一方、閾上での運動方向の知覚精度に関しては、Braddickら⁷⁾による報告がある。彼らは、心理測定関数（psychometric function）として累積正規関数を用い、運動方向の比較課題で得られたデータをフィッティングしたときの標準偏差を精度の指標としている。彼らは、まず、単一運動刺激の方向知覚精度を測定した。続いて、二重運動では各コンポーネント運動が独立

に検出されると仮定して、単一運動精度から透明視の精度を理論的に予測した。しかし、実際に透明視の運動方向知覚精度を測定した結果は、単一運動から理論的に予測した値よりも、極端に悪いことが明らかになった。

これら二つの知見は、一見すると矛盾した結論を導くようにみえる。つまり、Hibbardらの知見は、二重運動は各コンポーネント運動が単一運動閾値を超えてさえいれば知覚可能なことから、各運動は独立に（他のドットがランダム運動かコヒーレント運動かに関わりなく）検出されることを示唆する。一方、Braddickらの知見はこれとは相反する、例えば重畳運動間の相互作用の影響をも示唆しうる。これについて、Braddickらは、二重運動とある傾きを持った線分を重畳提示し、このうちの一運動と線分方向とを比較するという課題を行った。このときには、運動方向の知覚精度に極端な低下は生じなかった。このことから、運動透明視における知覚精度の低下は、重畳運動間の相互作用ではなく、複数のグローバル運動を脳内で同時に検出・比較するという、多価情報処理のコストに起因すると結論づけている。このコストが何に由来するものかはまだ明らかではないが、これらの知見は、透明面の脳内表現様式や検出メカニズムを制約する、重要な手掛かりになりうると考えられる。

2.2 ランダムドットパターンの運動統合

運動透明視は、異なる方向に運動するドットを空間的にランダムに配置したとき、分離した二つの運動が知覚されるというものであった。運動統合（motion integration）は、これとは逆に、ある領域内の運動情報を統合して、単一の平均方向を判別するものである。多重運動の脳内処理、特に脳のどの部位で、どのような流れで運動検出が行われるかを考える際には、この統合運動の知見も重要な手掛かりになるといえる。

運動統合に関する知見としては、よく知られたグローバル運動の研究がある。これには、(1) ランダムドットの各点の運動方向が広い範囲に

分布しているときの、全体的な運動方向の知覚や、(2)一部のドットが同一方向に、残りのドットがランダム方向に運動しているときのコヒーレント運動の知覚などがある。

運動情報の統合過程については、上述のような刺激に加え、運動透明視で生じる MAE を用いた検討も行われてきた¹⁰⁻¹⁴⁾。単一運動刺激の場合、MAE は順応運動の逆方向に生じる。しかし、二重運動に順応した場合は、MAE はこれらの統合運動の逆方向に対応する、単一方向にしか生じないことが知られている*¹ (図 1b 参照)。この知覚は、脳内の運動統合メカニズムの働きを反映していると考えられている。しかし、順応刺激を観察しているときは、もちろん二つの運動方向が同時に知覚されている。このことは、コンポーネント運動の検出からグローバル運動統合までの処理過程の、どの段階で運動知覚が生じるのかという点に関して問題を提起する¹³⁾。

Qian ら¹⁵⁻¹⁷⁾ は、多重運動情報が脳でどのように表現されているのかを解明するため、LPD 刺激を考案した。LPD 刺激では、異なる方向に運動するドットが RDK のようにランダムではなく、局所的に接近するよう対をなして配置される (図 1c 参照)。ドット数やその運動方向、速度等のパラメータが透明視を引き起こす RDK と同一であっても、LPD 刺激では透明視が消失し、平均運動ベクトルに相当する単一の運動しか知覚されなくなる¹⁸⁾。このことから、脳の運動検出メカニズムはローカルなドット配置に大きな影響を受けるという性質を持っていること、および、グローバル運動統合に加えて、局所的な運動統合プロセスが存在することが示唆される。

複数の運動を呈示しても単一の統合運動しか知覚されないという LPD 刺激の知覚特性は、運動透明視の MAE とよく対応する。Vidnyanszky

*¹ただし、条件によって統合運動方向に対応しない MAE が生じる場合がある。Grunewald ら¹²⁾、あるいは平原ら¹⁴⁾を参照。

ら¹⁹⁾ は、これらの統合運動知覚の類似性を指摘し、この二つの運動統合が同様のメカニズムで生じている可能性を示唆している。

ここまでで紹介した心理物理学的知見は、運動透明視の情報表現や検出アルゴリズムを検討する際の、重要な制約条件になりうる。しかし、透明面の符号化・復号化に関する理論的な研究は、ほとんど進展していないのが現状である。次節では、モデル研究における透明視の問題の重要性とその課題について、筆者の考えを述べたい。

2.3 透明面知覚はなぜ重要か

透明視が生じるという知見は、初期視覚の計算理論にとって重要な問題を提起する。なぜなら、透明視の知見は、視覚系のモデルは本質的に多価の視覚特徴を扱えるものでなければならぬことを指摘するからである。初期視覚の計算論的な枠組みの一つに、標準正則化理論 (standard regularization theory)²⁰⁾ がある。標準正則化理論は、視覚特徴 (視差や運動) が空間的に滑らかに変化するという拘束条件を用いて、視覚特徴の一価の場合 (視差マップやオプティカルフロー場) を再構成する理論である。しかし、透明視が生じるという知見は、脳の視覚情報処理はこのような単純なモデルでは説明できないことを指摘する。透明視の問題は初期視覚の理論研究に残された大きな問題の一つであり、その計算論的枠組みには拡張が求められている。

しかし、透明視の理論的研究に関しては、未だ十分な成果が得られているとは言いがたい。透明視のモデル研究における問題は、「視野上の同一の領域に、複数の視差や運動を同時に表現しなければならない」という点にある。しかし、多価の視覚情報をどのように表せばよいかという、モデル化の基盤となる部分すら、各研究者によってさまざまな仮定がなされており、共通の認識がないのが現状であるといえる。これには、モデル化を行うのに十分な知見が得られていなかったという事情もある。しかし、多重表面情報が脳内でどのように符号化されているの

かは、続いて行われる復号化の方法や、その能力をも規定するものである。透明面知覚の脳内機構を解明するためには、初期視覚野のニューロンが透明面に対しどのように応答するかという、応答特性を明らかにする必要がある。

筆者らの研究室では、透明視の計算理論構築の基盤とすることを目指して、透明視に関する基礎的な心理物理学実験や、透明面符号化に関する理論的考察を試みている²¹⁻²⁵。次節では、多重運動の脳内表現に関連したモデル研究について、筆者らの試みを交えながら解説する。

3. 多重運動情報の脳内表現モデル

3.1 多重表面検出の計算理論

前節で、標準正則化理論は視覚特徴の一価の場を再構成するモデルであり、透明視を含む視覚情報処理のモデルとしては不十分であることを述べた。これまでもいくつかの多重表面検出モデルが提案されているが、これらは多価の情報をどのように表現していたのであろうか。

従来の多重表面検出モデルは、大きく分けて二つに分類することができる。一つは、正則化理論をそのまま、多価データを扱えるように拡張した理論である。例えば、安藤²⁶のモデルは、各データがどの表面に属するのかわを示すラベル変数を導入することで、複数の一価関数を同時に再構成することができる。しかしこの方法は、エネルギー関数の最小化が非常に困難であるという問題がある。また、ラベル変数に対応するニューロンが存在するのか、あるいはニューロンの発火同期等で解決されるのかといった、生物学的対応の問題もある。これに対し志沢²⁷は、こうした隠れ変数を用いずに多価関数を再構成する、多価標準正則化理論を提案している。しかしこの場合でも、再構成する表面数だけあらかじめ素子を用意しておく必要がある。また、各素子は重畳表面のどちらか一方にしか応答しない特性を持つことから、生物学的な対応が困難であるという問題も残る。

もう一つのモデルは、さまざまな最適特徴を持つ細胞集団（ポピュレーション）の応答から、

複数の視差や運動を検出するモデルである^{28,29}。正則化理論では、ある特徴（例えば運動方向）に選択性を持つコラム内の細胞集団を、一つの素子で単純化している。この素子は、視覚特徴をレートコーディング³⁰で表現するため、多価関数となる透明面を表現することができない。したがって、透明視を考慮した拡張では、このレートコーディング素子を複数用意していた。これに対し、ポピュレーション符号化の枠組みは脳のモデルとして適していると考えられる。しかし、このモデルは、多重表面に対するニューロン応答をどのようにモデル化するかという点に、大きな影響を受ける。例えば、ニューロンのチューニングカーブが十分鋭い場合は、単にポピュレーション応答のピークの位置から多重表面を検出することが可能である。しかし、チューニングカーブがブロードであったり、単一表面応答とは全く異なる非線形応答を示す場合には、これと本質的に異なるアルゴリズムが必要になるであろう。この問題に対して、生理学的にはどのような知見が得られているのであろうか。

3.2 生理学的知見とポピュレーション符号化モデル

運動透明刺激に対するニューロン応答についての生理学的知見は、ネコ 17 野³¹や、サル MT 野⁴、MST 野³²等で報告されている。

Treue ら⁴は、サル MT 野の運動選択性細胞の応答特性を調べ、(1) 単一運動刺激に対するチューニングカーブは、半値幅 90° の Gauss 関数でよく近似できること、および (2) 二重運動に対する応答は、各コンポーネント運動を単独で呈示したときの応答の線形結合で近似できることを示唆している。この知見は、入力運動方向を s 、ニューロン i のチューニングカーブ (Gauss 関数) を $f_i(s)$ とおくと、二重運動入力 s_1, s_2 に対するニューロン i の応答 r_i を

$$r_i = g_1 f_i(s_1) + g_2 f_i(s_2)$$

とモデル化できることを示している。 g_1, g_2 は定数である。ここで、チューニングカーブの半値幅が約 90° と非常にブロードであることに注

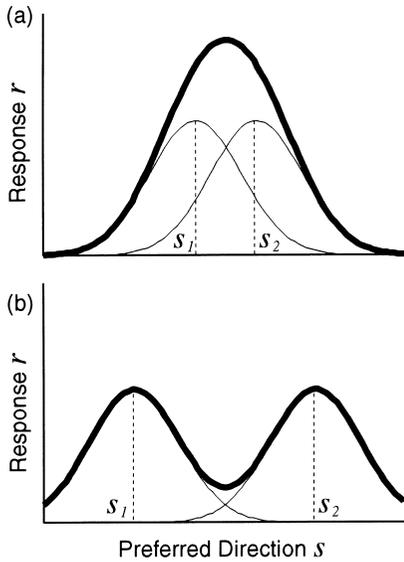


図2 多重運動に対するポピュレーション応答の模式図。横軸にニューロンの最適運動方向，縦軸に発火頻度を表す。細線が単一運動応答，太線がその線形和を表す。(a) 運動方向差が60°の場合。(b) 運動方向差が180°の場合。

意する必要がある。この場合，二重運動の運動方向差が小さければ（およそ90°以下であれば），ポピュレーション応答には単一のピークしか生じなくなる（図2参照）。しかし，運動透明視は10°以上の運動方向差があれば知覚可能である⁴⁾。したがって，二重運動はピーク的位置ではなく，ポピュレーション応答の全体的な形状で符号化されており，この応答を各コンポーネント運動成分に分離することで透明面が検出されていると考えられる。

このことは，Treueら⁴⁾のmetamer刺激を用いた実験からも，逆説的に支持される。運動検出細胞のチューニングカーブを半値幅90°のGauss関数でモデル化すると，ある二重運動刺激とほとんど同じポピュレーション応答を引き起こす三重，五重刺激を考えることができる。

Treueらは，このような刺激の組をmetamerと呼んでいる。このようにして生成した三重，五重運動刺激を観察すると，ほとんどの場合対応する二重運動が知覚される。この知見は，ポピュレーション応答の全体的な形状で多重運動

が符号化されるという仮説を支持するとともに，多重運動検出における拘束条件（より少ない運動数を好む等）の存在という，興味深い問題も提起する。

以上の知見から，運動透明視におけるニューロン応答は，次のように一般化できる²⁸⁾：

$$r_i = \int g(s) f_i(s) ds$$

ここで $g(s)$ は運動情報の分布を表し，前述の二重運動 s_1, s_2 の場合は

$$g(s) = \begin{cases} g_1 & (s=s_1) \\ g_2 & (s=s_2) \\ 0 & (\text{otherwise}) \end{cases}$$

となる。すると，運動透明視の問題は， N ニューロンのポピュレーション応答 $\mathbf{r}=(r_1, \dots, r_N)$ から，運動分布 $g(s)$ を推定する問題と考えることができる。Zemelら³³⁾は，ポピュレーション応答から分布関数を推定するアルゴリズムを提案しており，これを用いた多重運動検出のモデルもある²⁹⁾。

しかし，運動透明刺激に対する応答は，常に各運動を単独で呈示したときの応答の線形結合になるのだろうか。初期視覚領野の運動検出細胞は，受容野中の各点がどの運動表面に属するのかを区別せず，すべての点をまとめてフィルタリングしている。さらに，これらのニューロンは非線形な入出力特性を持っている。したがって，詳細にみると，ポピュレーション応答に表面パターン間のクロストークなどが生じ，線形結合にならない可能性があることを否定できない。筆者ら^{22,23)}は，この疑問に答えるため，運動検出細胞の生理学的に妥当なモデルと考えられている時空間エネルギーモデル³⁴⁾を用いて，運動透明刺激に対する応答特性を解析している。次節では，その解析結果を紹介する。

3.3 時空間エネルギーモデル解析

筆者ら^{22,23)}は，多重運動に対するニューロン応答を単一運動応答の線形結合で近似できるといふ生理学的知見が，一般には，時空間エネルギーモデルでも成り立つことを示している。

運動刺激 $I(x, y, t)$ をとおくと，時空間エネル

ギーモデルは次のように表される：

$$r_s = \int w(x, y, t) I(x, y, t) dx dy dt$$

$$r_c = r_s^2 + \bar{r}_s^2$$

ここで、 $w(x, y, t) = h(x, y, t) \cos(\omega_x x + \omega_y y - \omega_t t + \phi)$ は単純型細胞の受容野形状に対応し、 $h(x, y, t)$ はその包絡線 (envelope) を、 $\omega_x, \omega_y, \omega_t, \phi$ は定数を表す。 r_s, r_c はそれぞれ単純型、複雑型細胞の応答である。 \bar{r}_s は、最適運動や最適空間周波数などのパラメータは r_s と同一で、受容野の位相 ϕ だけが 90° 異なる単純型細胞の応答を表す。いま、 K 重運動刺激を、次のような加法的重ね合わせで定義する：

$$I(x, y, t) = \sum_{k=1}^K I^{(k)}(x, y, t)$$

ここで、 $I^{(k)}(x, y, t) = I^{(k)}(x - v_x^{(k)} t, y - v_y^{(k)} t)$ は、ある一方向 ($v_x^{(k)}, v_y^{(k)}$) に運動する第 k 表面の時空間パターンを表す。単純型細胞では、単に線形なフィルタリングが行われる。したがって、多重運動入力に対する応答は、各々の運動表面を単独で呈示したときの応答 $r_s^{(1)}, \dots, r_s^{(K)}$ の和に等しくなる：

$$r_s = \sum_{k=1}^K r_s^{(k)}$$

ここで、 $r_s^{(k)}$ は、 k 番目の運動表面を単独で呈示したときのニューロン応答を表す。また、複雑型細胞の応答は次式で与えられる：

$$r_c = r_s^2 + \bar{r}_s^2$$

$$= \sum_{k=1}^K \{ (r_s^{(k)})^2 + (\bar{r}_s^{(k)})^2 \} + \sum_{k \neq k'} \{ r_s^{(k)} r_s^{(k')} + \bar{r}_s^{(k)} \bar{r}_s^{(k')} \}$$

$$= \sum_{k=1}^K r_c^{(k)} + \sum_{k \neq k'} \sqrt{r_c^{(k)} r_c^{(k')}} \cos \Delta \phi^{(kk')}$$

ここで、 $r_c^{(k)} = (r_s^{(k)})^2 + (\bar{r}_s^{(k)})^2$ は第 k 表面を単独

*2 運動表面 k の位相を $\phi^{(k)} = \tan(\bar{r}_s^{(k)} / r_s^{(k)})$ 、位相差を $\Delta \phi^{(kk')} = \phi^{(k)} - \phi^{(k')}$ と定義する。

で呈示したときのニューロン応答を、 $\Delta \phi^{(kk')}$ は二つの運動表面の位相差を表す*2。前節では、運動選択性細胞の応答を $r_i = g f_i(s)$ とおいていた。この表記を上式に当てはめると、二重運動の場合

$$r_i = g_1 f_i(s_1) + g_2 f_i(s_2)$$

$$+ 2 \sqrt{g_1 f_i(s_1) \cdot g_2 f_i(s_2)} \cos \Delta \phi$$

となる。前節の式と比較すると、刺激パターンの位相差に依存した第三項が新たに出てくるのがわかる。 $\Delta \phi$ はドットパターンに依存してさまざまな値をとるため、この項は正にも負にもなりうる。エネルギーモデルの応答は、よく知られているように、単一運動刺激のときは入力パターンの位相に依存しないという、複雑型細胞として望ましい特性を持っていた。しかし、多重運動を入力したときは、入力像の位相に依存した項が出現するのである。これは生理学的知見とは異なる。しかし、一般的な RDK では位相差 $\Delta \phi$ もランダムになるため、この項はプーリング (空間的あるいは時間的な平均化) 等で相殺することができる。したがって、エネルギーモデルでも二重運動応答は単一運動応答の線形和で近似でき、運動方向差が大きいときは二つのピークが、小さいときは単一のピークが生じることになる。

しかし、この解析は、もう一つ別の予想も行う。それは、ポピュレーション応答に非線形性が生じる特殊な刺激も存在しうる、というものである。二つの運動表面パターンの位相差 $\Delta \phi$ が一様に分布しないときは、上式の第三項が相殺されないため、ポピュレーション応答に非線形性が残ることになる。このとき、線形結合を仮定した単純な復号化では、誤った運動が検出される可能性がある。では、このモデルから、どのような刺激で非線形応答が生じると予想できるのだろうか。また、その刺激を人間が観察したとき、どのような知覚が得られるのだろうか。位相差が一様に分布しない最も単純なケースは、二つの運動表面のパターンが同一の場合である。このとき、二運動の平均方向に選択性

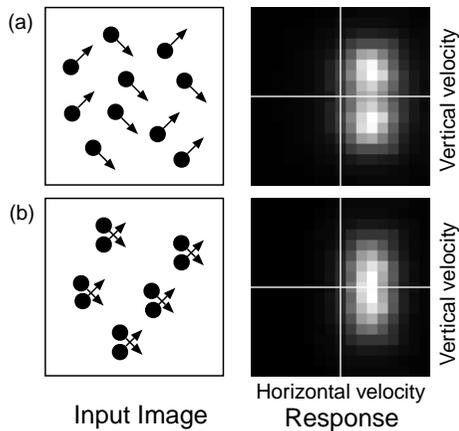


図3 エネルギーモデル応答の復号化結果。(a)にRDK, (b)にLPD刺激のシミュレーション結果を示す。復号化にはKawakami-Okamotoモデル³⁵⁾を用いた。左図は入力像の模式図, 右図が検出された運動ベクトルで, ピークの位置が知覚される運動に対応する。

を持つニューロンが強く活性化される^{*3}。したがって、線形結合を仮定した単純な復号化では、二つの運動の平均運動が検出されることになる(図3参照)。このような刺激は、2.2節で述べたように、LPD刺激としてその知覚特性が調べられている。LPD刺激を観察したときは、平均運動に対応する単一運動しか知覚されないことが知られていた。これは、単純な線形結合を仮定した復号化モデルと、同様の運動知覚であるといえる。

以上をまとめると、運動透明視の脳内表現に関して、エネルギーモデル解析から得られる予想は次の3点になる：(1)一般的なRDKでは、多重運動に対する応答は単一運動応答の線形結合で近似できる(生理学的知見と一致)、(2)

^{*3} 二表面のパターンが同一のときは、その位相も同一になるので、位相差は常に $\Delta\phi=0$ となる(第三項が正の値になる)。また、この項によって応答がモジュレートされるのは、 $f_i(s_1) \cdot f_i(s_2) \gg 0$ となる(s_1, s_2 のどちらの運動にもある程度強く応答する)ニューロン、つまり平均運動に選択性を持つニューロンである。

LPD刺激の統合運動知覚は、ポピュレーション応答の非線形性を反映している、(3)脳は運動検出機構は、単純な線形結合を仮定した復号化を行っている(LP Dのような刺激は一般的な視覚環境ではまれにしか生じないので、これは生態学的に妥当な仮定だといえる)。

4. LPD運動の検出閾値

脳は運動検出細胞が時空間エネルギーモデルでよく近似できるのであれば、LPD刺激のような特殊な運動パターンに対しては、応答に非線形性が生じることになる。しかし、LPD刺激の統合運動知覚が、実際にこの非線形に起因するかどうかについては、実験的な検証が必要である。例えば、脳にはポピュレーション応答の非線形性まで考慮した復号化メカニズムが存在するのかもしれない。また、表面位相に依存した応答成分を除去するメカニズムが存在するのかもしれない。もしこれらのメカニズムが存在すれば、LPD刺激の統合運動知覚は、応答の非線形性以外の要因(ニューロン間相互作用など)で生じることになる。また、運動検出細胞のモデルとして、より精緻な(そして多重運動に対する応答特性が異なる)モデルが存在するかもしれない。いずれにせよ、このLPD刺激のような特殊な刺激は、脳における多重運動の符号化・復号化メカニズムを探る上で、非常に興味深い刺激であるといえる。

このような考えから、筆者らの研究室では現在、LPD刺激を中心としたさまざまな運動透明刺激を用いた心理実験を行い、基礎的なデータを収集している。上述の疑問に直接答えるものではないが、ここでLPDの統合運動知覚とグローバル運動統合との関連を調べた実験の一つを紹介したい。

エネルギーモデルの解析は、LPD刺激を観察したときには、初期の運動検出ニューロンの符号化の時点で、すでに統合運動情報が表現されていることを示唆する。したがって、LPD刺激で知覚されるグローバル運動は、あらかじめ各ドット対を統合した、統合運動分布を基に計算

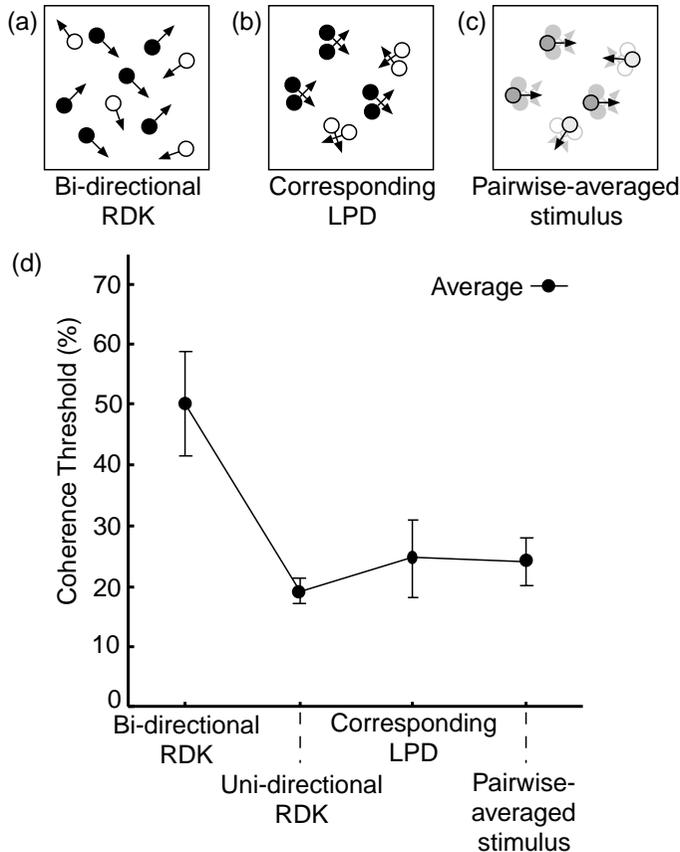


図4 (a)–(c) 二重運動刺激の模式図。●がコヒーレント運動，○がノイズ運動を表す。コヒーレント運動を含む刺激と，ノイズのみの刺激をランダム順に継時的に呈示し，被験者はどちらにコヒーレント運動が含まれるかを回答した。(d) コヒーレント運動の検出閾値。図は5名の被験者の平均値を表す。閾値の測定には1-up/4-downの変形上下法を用いた（閾値は正答率84%の点に対応する）。

されていることになる。一方、これとは異なる仮説として、まずLPD刺激の二つのコンポーネント運動が正しく検出され、その後運動統合が行われるというモデルも考えることができる。この二つの仮説を検証するため、筆者ら^{24,25)}は図4a–cに示す刺激の、コヒーレント運動検出閾値を測定している。2.1節で述べたように、二重運動の閾値は単一運動の場合のおよそ2倍になることが知られている^{5,6)}。したがって、まず各コンポーネント運動が検出され、その後運動統合が行われるのであれば、LPD刺激の閾値は対応する二重運動のRDKに等しくなると考えられる。逆に、まず各局所対の運動統合が行われ、その統合運動分布からコヒーレント運動

が検出されるのであれば、LPD刺激の閾値はあらかじめ各ドット対を一つのドットで置き換えた刺激（pairwise-averaged stimulus）と等しくなるはずである。これは、単一運動の閾値とほぼ同じになるはずである。

図4dに実験結果を示す。LPD刺激の閾値は、対応する二重運動RDKより有意に低くおよそ1/2であること、また、pairwise-averaged刺激の閾値と有意な差がないことが明らかになった。二重運動RDKとLPD刺激は、ドット配置が異なっているだけである。しかしLPD刺激では、対応するRDKの閾値を大きく下回る運動シグナルしかなくても、コヒーレント運動が知覚可能であった。この結果は、コヒーレント運動の

検出前に、すでに各局所対で運動統合が行われているという、運動統合プロセスの階層性を示唆する。この結果は、ニューロン応答の非線形性で説明可能であるが、これを説明する他のモデルを考えることもできる。本節冒頭の疑問については、ポピュレーション応答の非線形性を導くと予想される新規な刺激を考案し、さらに実験を進める必要がある。

5. ま と め

本稿では、運動透明視とその脳内情報表現について、筆者らの知見を交えながら紹介してきた。

透明視の脳内メカニズムの研究は端緒についたばかりであり、まだ数多くの問題が残されている。多重表面検出の計算論的な課題としては、拘束条件の問題がある。両眼視や運動視においては、対応問題や窓問題と行った形でその不良設定性が現れることが知られている。これと同様に、ポピュレーション応答からの多重表面の検出も、解が一意に定まらない不良設定問題になっている。したがって、多重表面の検出には、何らかの拘束条件が必要になると考えられる。では、脳の視覚系では、実際にどのような拘束条件が用いられているのだろうか。これを探る手掛りの一つとして、3.2節で触れた metamer 刺激が考えられる。Treueら⁴⁾は、三重（あるいは五重）運動刺激を観察したときに、ほとんど同じポピュレーション応答を生成する二重運動が知覚されることを報告している。この知見は、最も運動表面数の少ない解を好むスパースネスの条件 (sparseness prior) の存在を示唆するが、これを検証するためには他のさまざまな metamer 刺激を用いた実験が必要であろう。

透明視の計算理論については、いまだ十分な成果が得られているとは言い難い。しかし、その理論的課題を明らかにしておくことは、透明視研究を進める上で一つの指針になると考えている。

謝辞 本研究の一部は科学研究費補助金（若手研究 B）の援助を受けて行われた。

文 献

- 1) S. B. Stevenson, L. K. Cormack and C. M. Schor: Hyperacuity, superresolution and gap resolution in human stereopsis. *Vision Research*, **29**, 1597–1605, 1989.
- 2) R. A. Akerstrom and J. T. Todd: The perception of stereoscopic transparency. *Perception and Psychophysics*, **44**, 421–432, 1988.
- 3) M. J. M. Lankheet and M. Palmen: Stereoscopic segregation of transparent surfaces and the effect of motion contrast. *Vision Research*, **38**, 659–668, 1998.
- 4) S. Treue, K. Hol and H. Rauber: Seeing multiple directions of motion—physiology and psychophysics. *Nature Neuroscience*, **3**, 270–276, 2000.
- 5) P. B. Hibbard and M. F. Bradshaw: Does binocular disparity facilitate the direction of transparent motion? *Perception*, **28**, 183–191, 1999.
- 6) M. Edwards and S. Nishida: Global motion detection with transparent motion signals. *Vision Research*, **39**, 2239–2249, 1999.
- 7) J. Braddick, K. A. Wishart and W. Curran: Directional performance in motion transparency. *Vision Research*, **42**, 1237–1248, 2002.
- 8) W. Marshak and R. Sekuler: Mutual repulsion between moving visual targets. *Science*, **205**, 1399–1401, 1979.
- 9) Y. Chen, N. Matthews and N. Qian: Motion rivalry impairs motion repulsion. *Vision Research*, **41**, 3639–3647, 2001.
- 10) G. Mather: The movement aftereffect and a distribution-shift model for coding the direction of visual movement. *Perception*, **9**, 372–392, 1980.
- 11) F. A. J. Verstraten, R. E. Fredericksen and W. A. van de Grind: The movement aftereffect of bi-directional transparent motion. *Vision*

- Research*, **34**, 349–358, 1994.
- 12) A. Grunewald and M. J. M. Lankheet: Orthogonal motion after-effect illusion predicted by a model of cortical motion processing. *Nature*, **384**, 358–360, 1996.
 - 13) 大野裕史, 橋本直樹, 樋田栄揮, 斎藤秀昭: MST 野細胞集団の活動プロフィールによる visual flow およびその運動残効認知の情報表現. *日本神経回路学会誌*, **9**, 4–15, 2002.
 - 14) 平原 誠, 永野 俊: 2 方向運動刺激による運動残効のコントラストおよびスピード依存性. *日本神経回路学会誌*, **10**, 130–138, 2003.
 - 15) N. Qian, R. A. Andersen and E. H. Adelson: Transparent motion perception as detection of unbalanced motion signals. I. Psychophysics. *Journal of Neuroscience*, **14**, 7357–7366, 1994.
 - 16) N. Qian and R. A. Andersen: Transparent motion perception as detection of unbalanced motion signals. II. Physiology. *Journal of Neuroscience*, **14**, 7367–7380, 1994.
 - 17) N. Qian, R. A. Andersen and E. H. Adelson: Transparent motion perception as detection of unbalanced motion signals. III. Modeling. *Journal of Neuroscience*, **14**, 7381–7392, 1994.
 - 18) W. Curran and O. J. Braddick: Speed and direction of locally-paired dot patterns. *Vision Research*, **40**, 2115–2124, 2000.
 - 19) Z. Vidnyanszky, E. Blaster and T. V. Pappathomas: Motion integration during motion aftereffects. *Trends in Cognitive Sciences*, **6**, 157–161, 2002.
 - 20) T. Poggio, V. Torre and C. Koch: Computational vision and regularization theory. *Nature*, **317**, 314–319, 1985.
 - 21) O. Watanabe and M. Idesawa: Computational model for neural representation of multiple disparity. *Neural Networks*, **16**, 25–37, 2003.
 - 22) 渡部 修: 多重運動情報の脳内表現モデル. *電子情報通信学会技術研究報告*, NC2002–108, 2003.
 - 23) O. Watanabe and M. Kikuchi: Nonlinearity of the population activity to transparent motion. *Neural Networks*, in press.
 - 24) 渡部 修, 菊池眞之: 視覚運動情報の局所のおよび大域的相互作用に関する考察. *電子情報通信学会技術研究報告*, NC2003–154, 2004.
 - 25) O. Watanabe and M. Kikuchi: Local and global integration of individual motions in locally paired dot stimuli. *Perception*, **33** (suppl.), 162–163, 2004.
 - 26) 安藤広志: 表面の知覚と情報表現. *テレビジョン学会誌*, **48**, 1516–1522, 1994.
 - 27) 志沢雅彦: 標準正則化理論の多価関数への拡張—滑らかな多重表面の復元—. *電子情報通信学会論文誌 D-II*, **J77-D-II**, 1146–1156, 1994.
 - 28) A. Pouget, P. Dayan and R. Zemel: Information processing with population codes. *Nature Reviews Neuroscience*, **1**, 125–132, 2000.
 - 29) R. S. Zemel and J. Pillow: Encoding multiple orientation in a recurrent network. *Neurocomputing*, **32–33**, 609–616, 2000.
 - 30) S. R. Lehky and T. J. Sejnowski: Neural model of stereoacuity and depth interpolation based on a distributed representation of stereo disparity. *Journal of Neuroscience*, **10**, 2281–2299, 1990.
 - 31) R. J. A. van Wezel, M. J. M. Lankheet, F. A. J. Verstraten, A. F. M. Marée and W. A. van de Grind: Responses of complex cells in area 17 of the cat to bi-vectorial transparent motion. *Vision Research*, **36**, 2805–2813, 1996.
 - 32) E. Hida, H. Saito, H. Ohno, K. Odajima and D. Tamanoi: Neural correlate for the perception of two-directional transparent visual flow. *Proceedings of ICONIP '96*, 1551–1554, 1998.
 - 33) R. S. Zemel, P. Dayan and A. Pouget: Probabilistic interpretation of population codes. *Neural Computation*, **10**, 403–430, 1998.
 - 34) R. C. Emerson, J. R. Bergen and E. H. Adelson: Directionally selective complex cells and the computation of motion energy in cat visual cortex. *Vision Research*, **32**, 203–218, 1992.
 - 35) S. Kawakami and H. Okamoto: A cell model for the detection of local image motion on the magnocellular pathway of the visual cortex. *Vision Research*, **36**, 117–147, 1996.