



Title	視覚系の処理単位とその相互作用(1)特徴分析レベル
Author(s)	乾, 敏郎
Citation	大阪大学人間科学部紀要. 1983, 9, p. 95-122
Version Type	VoR
URL	<a href="https://doi.org/10.18910/11438">https://doi.org/10.18910/11438</a>
rights	
Note	

*The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA*

<https://ir.library.osaka-u.ac.jp/>

The University of Osaka

# 視覚系の処理単位とその相互作用

(I)特徴分析レベル

乾 敏 郎

## 目 次

- I. はじめに
- II. 点の知覚における処理単位と相互作用
  - II-1. 空間加重性による受容野直径の決定
  - II-2. 増分閾と受容野直径
  - II-3. 2点分離と受容野直径 —RFD に比例するもう一つの量—
  - II-4. フリッカー感度と受容野
  - II-5. 持続型チャンネルの受容野
  - II-6. 受容野周辺(抑制野)の直径と偏心率
  - II-7. 視力と光覚
  - II-8. まとめ

## 視覚系の処理単位とその相互作用

### (I) 特徴分析レベル

#### I. はじめに

我々が物を見るとき複雑な処理過程を経て、一つの視覚イメージを形成し記憶する。視覚系は複雑な階層システムであるが、各々の階層における基本的な処理様式を明確にすることが知覚・認知心理学の中心的テーマである。ある処理水準での情報処理に関与する処理システムを構成する基本単位を処理単位と呼ぶことにする。通常、処理単位の機能は処理する特徴の次元で記述するのでそれは刺激を構成する特徴単位に対応する。処理単位の機能は、それが存在する水準での処理単位間の相互作用と、下位水準の処理単位の相互作用によって決定される。一般に、特定の視覚課題に対して、特定水準の処理出力が要求される。したがって、適切な課題を考えることによって、種々の水準における処理単位が明らかになるはずである。「処理単位」と「処理サイクル」という問題によって、複雑な視覚系をながめてみる時、そこに一つの法則が見い出せるかもしれない。本論文では、まず最も低次の水準での処理単位は何か、またそれはどのようにして測定できるのかという問題について述べることにする。

#### II. 点の知覚における処理単位と相互作用

##### II-1. 空間加重性による受容野直径の決定

ヒトの感覚、知覚における処理の単位とその相互作用について、動物から得られた生理データとの表面的なアナロジーではなく、ヒトの心理学的、生理学的、臨床医学的研究を通じて考察を進めたい。

小さな光点に対する明るさの閾値  $\Delta I$  を測定すると、光点の面積  $S$  がある臨界値  $S_c$  以下であれば、

$$\Delta I \cdot S = \text{一定} \quad (1)$$

の関係が得られる。これは、光エネルギーが完全に加重されていることを示しており、Riccoの法則と呼ばれている。 $S_c$  は、visual unit (Hallett, 1962) あるいは Ricco's area と呼ばれ、生理学で知られる受容野中心 (receptive field centre) に対応している。

ところで、生理学的研究から単一の網膜神経細胞の受容野における感度分布は2つのガウス関数の差で記述できることが知られている (Rodieck と Stone, 1965; Peichl と Wässle, 1979)。受容野中心の中央からの距離を  $r$  (min.), 受容野中心の最大感度を 1 とすれば感度分布  $G(r)$  は

$$G(r) = \exp(-r^2/\sigma_E^2) - Q \cdot \exp(-r^2/\sigma_I^2) \quad (2)$$

と表わすことが可能である。ここに  $\sigma_E, \sigma_I$  はそれぞれ受容野中心および周辺の広さを決めるパラメータである。このとき、刺激  $I(r)$  が受容野に照射されたときの神経節細胞の出力  $O$  は

$$O = H \left[ \int_0^\infty I(r) \cdot G(r) \, dr - \theta \right] \quad (3)$$

と書ける。ここに  $H(x)$  は、ヘビサイド関数であり、 $\theta$  は神経節細胞の閾値である。

いま、 $I(r)$  を光点の輝度として、増分閾  $\Delta I$  と光点の面積 (直径) との関係を計算機シミュレーションによって求めた結果を図1に示す。この曲線は Area-Threshold curve と呼ばれるものである。刺激光が大きい場合はもはや光エネルギーの加重は生じない。むしろ面積が大きくなれば逆に増分閾の上昇がみられる。閾値を低い値に設定するかもしくは  $Q$  の値を大きくすればこの傾向は顕著なものとなる。これは周辺部の抑制が働くためである。しかし、実際に心理物理学的な実験をした場合、刺激光の強度が閾値付近であれば抑制効果がみられない。また生理学的研究からも、閾付近の光強度では、神経節細胞の応答には周辺抑制の効果はみられない (Peichl と Wässle, 1979) のである。また小光点によって受容野の

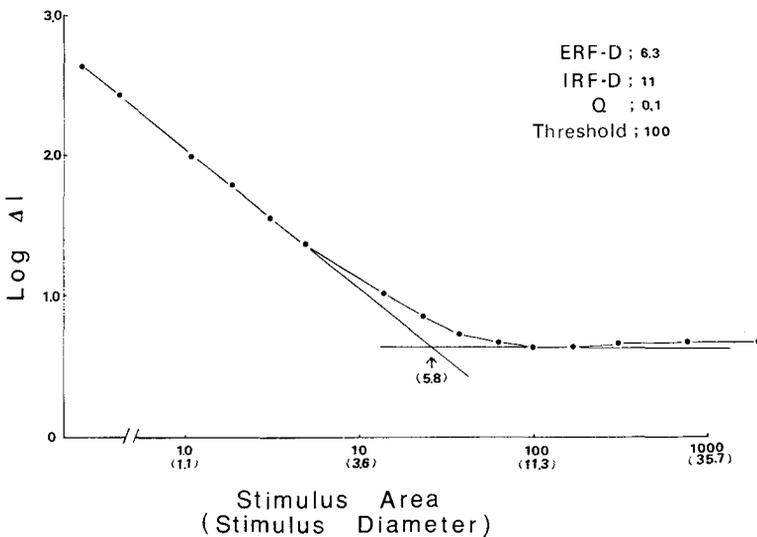


図1 増分閾  $\Delta I$  と光点の面積

感度分布を測定すると上述の如く2つのガウス関数で近似されるが、実際に閾値一面積曲線を求めると、細胞の非線形性が働き、小光点の部分での傾きは-1となり完全な空間加重が生ずるのである (Peichl と Wässle, 1979)。図1ではガウス関数を仮定したので傾きは-1よりやや小さくなっている。一般に閾値一面積曲線は周辺抑制が見られないので図1のように2つの直線で近似できる。しかも2直線の交点における刺激光の直径は式(1)の  $2\sigma_E$  にきわめて近い値である。我々は、以後このようにして求めた交点での刺激光の直径をもって受容野直径と定義する。この値は  $2\sigma_E$  にきわめて近い値である。

**装 置**

刺激装置は Kani & Ogita (1979) の開発した赤外線眼底カメラ (infrared fundus controlled perimeter) を使用した。図2に装置のブロックダイアグラムを示す。この装置では、眼底観察は赤外線テレビジョンによっておこなわれる。

図2のBは眼底の像の結像する面であり、ここに赤外線透過フィルターが置かれる。このフィルターには、Nd:YAG レーザ加工装置によって小孔があげられており、Aから白色光で照明することにより小孔が視標となるようにされている。この光は眼底カメラの撮影系の光路を逆行し、直径1.5mmの光で瞳孔を通過して眼底に結像する。したがって Maxwell 視による測定である。

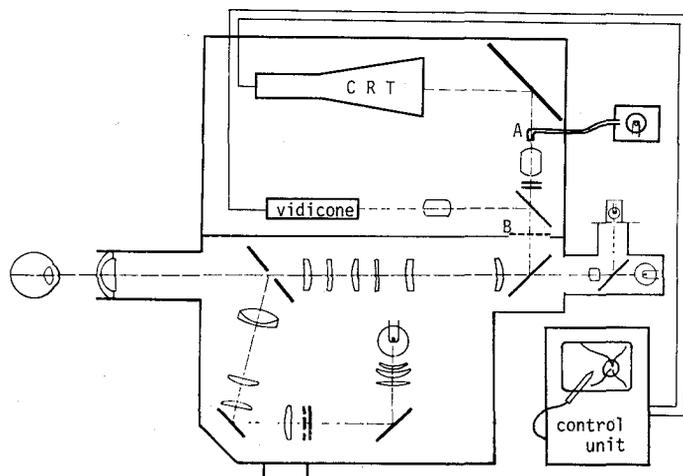


図2 赤外線眼底カメラのブロックダイアグラム (Kani & Ogita, 1979)

照明光はフジ LBB No. 12 色温度変換フィルターによって約 6000°K に補正してある。視標の輝度は最大 10000asb., コダクラッテン ND フィルター No. 96 によって, 0.1 log unit のステップで減光され, この値がモニター上にデジタル表示される。背景輝度は 10asb., 網膜照度は 5.7td. であった。白色で、固視標は赤色で直径 7min の円形である。

**手続き**

視標は円形で、視角に換算して、直径が、2.7, 3.1, 6.4, 13, 21, 28, 33, 60min の8種。視標の呈示位置は、左眼の鼻側視野(眼底では耳側)である。呈示位置の偏心度(eccentricity)は、0°, 1°, 2°, 3°, 4°, 5°, 6°, 7°, 8°, 9°, 10°, 11°, 12°, 13°, 14°, 15°, 16°, 17°, 18°, 19°, 20°, 21°, 22°, 23°, 24°, 25°, 26°, 27°, 28°, 29°, 30°, 31°, 32°, 33°, 34°, 35°, 36°, 37°, 38°, 39°, 40°, 41°, 42°, 43°, 44°, 45°, 46°, 47°, 48°, 49°, 50°, 51°, 52°, 53°, 54°, 55°, 56°, 57°, 58°, 59°, 60°である。

2°, 4°, 5°, 10°の6種, 呈示時間は 200 msec である。

実験に先立ち, ミドリンPを点眼し, 散瞳を十分確認した後, 20分間暗順応させた。非検査眼を眼帯で遮閉し, スタート合図の後, 被験者は self-paced に視標呈示ボタンを押す。そして視標が見えれば手元のキーを押す。増分閾は上下法最低25試行で決定される。データから probability-seeing-curve を得, 中間付近を最小2乗法によって回帰し, 50%閾を決定した。

図3は, 空間加重性から求めた受容野直径を示している。図3から受容野直径  $d(\text{min.})$  と偏心率  $e(\text{deg.})$  の関係は,

$$d = 0.55e + 4.15 \quad r = 0.989$$

であった。図4は, 5名の被験者の平均値である。受容野直径と偏心率の関係は,

$$d = 0.76e + 4.2 \quad r = 0.896 \quad (4)$$

であった。一方より周辺で求めた Wilson (1970) の結果を回帰する (図3 ; Wilson, 1970) と,

$$d = 0.7e + 4.6 \quad (5)$$

であった。このことから受容野直径は, 偏心率とともに連続的に大きくなることが明らかになった。ここで受容野に含まれる錐体数を求めてみよう。視角で 4' および 10' は, 網膜上ではそれぞれほぼ 20  $\mu\text{m}$ , および 50  $\mu\text{m}$  に対応する。一方,  $\phi$  sterberg (1935) によれば, 錐体間距離は中心窩で 3  $\mu\text{m}$ , 偏心率10°の位置で 10  $\mu\text{m}$  であるから, ほぼ受容野に含まれる錐体数は一定であると考えられる。さて, ここで得られた結論は, 受容野直径と偏心率が線形関係にあるということである。

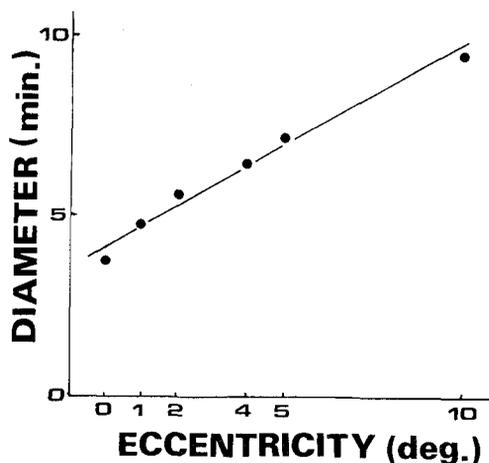


図3 受容野直径と網膜偏心率の関係 (Inui et al., 1981)。被験者は H. M.。

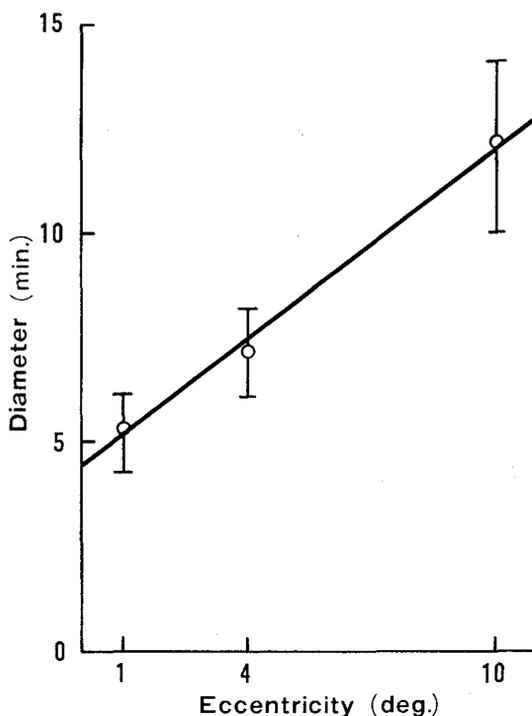


図4 受容野直径と網膜偏心率の関係

II-2. 増分閾と受容野直径

神経節細胞の光に対するゲイン (impulse/quantum 比) は順応レベルが低いときは一定で、ある臨界レベルを越えるとゲインは De Vries もしくは Weber の法則に従って低下することが知られている。しかもこの臨界レベルは、網膜照度ではなく受容野中心に投射される全光束数 (total flux; すなわち網膜照度  $I \times$  受容野中心の面積  $S$ ) によって決定されることが知られている (Enroth-Cugell & Shapley, 1973)。それゆえ、受容野の大きいニューロンは小さいものと比べて低い網膜照度で臨界レベルに達し、しかも比較的高い網膜照度においては常に受容野の大きいニューロンの方がゲインが低くなっている。この事実から、背景輝度が一定のときニューロンの感度は受容野面積に逆比例することが示唆される。

いま、受容野直径を  $D$  (min.)、網膜照度を  $I$  (asb.)、増分閾を  $\Delta I$  (asb.)、刺激光の直径を  $d$  (min.) とすれば、網膜照度がある臨界レベルより明るいときは閾値が全光束数に比例するので、

$$\Delta I \cdot \frac{\pi}{4} d^2 = K \cdot I \cdot \frac{\pi}{4} D^2 \tag{6}$$

という関係が成立する。(6)より、

$$D = d \sqrt{\frac{\Delta I}{K \cdot I}} \quad (7)$$

が得られる。式(7)は、 $I$ ,  $\Delta I$ ,  $d$  が決まれば  $D$  の変化が予測できることを示している。

いま、 $D = ae + b$  とする。ここに  $a$ ,  $b$  は定数であり、 $e$  は網膜偏心度を表わす。この条件は、既に我々が偏心度  $0^\circ \sim 10^\circ$  において見いだしたように、受容野直径が偏心度と線形関係にあることを意味している。この条件を(7)式に代入すると、

$$\sqrt{\Delta I} = \frac{K \cdot I}{d} (ae + b) = K_1 e + K_2 \quad (8)$$

ここに  $K_1$ ,  $K_2$  は定数である。すなわち、もし受容野直径  $D$  が偏心度と線形関係にあるのなら増分閾の平方根  $\sqrt{\Delta I}$  も偏心度と線形関係にあることが予想されるのである。

結果を図5に示す。図から増分閾の平方根は偏心度と線形関係にあり、これによって受容野直径が偏心度と線形関係にあることが確かめられた。この結果は、増分閾の平方根という簡単に測定できるデータによって受容野の大きさの変化が調べられることを示すもので、興味深いものである。

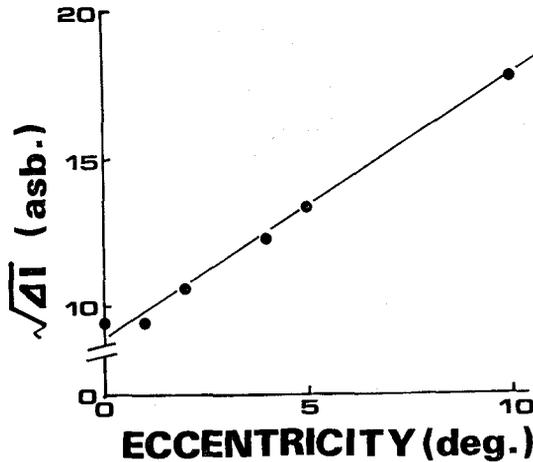


図5 増分閾の平方根と網膜偏心度の関係 (Inui et al., 1981).  
直径4'の視標を用いた

### II-3. 2点分離と受容野直径—RFD に比例するもう一つの量—

本節では、2光点が同時に呈示されたとき2点に分離して知覚されるために必要な増分閾と2点間の距離の関係をしらべる。まず、計算機シミュレーションによって結果を予測してみよう。

まず刺激  $I(x)$  は、眼光学系の伝達特性によって  $I'(x)$  となって網膜に結像する。眼光学系の伝達特性はいわゆる光学系の線広がり関数 (optical line spread function) で表わさ

れる。ここでは、Westheimer と Campbell (1962) が 3 mm 人工瞳孔で得た光強度分布関数

$$f(x) = \exp(-0.7|x|) \tag{9}$$

を採用した。Campbell と Gubisch (1966) によると直径が 1.5mm の人工瞳孔の場合と大差ないようである。また、本関数の係数の多少の変動によっても結論は変わらないことも確かめている。すなわち

$$I'(x) = \int_{-\infty}^{\infty} I(x) \cdot f(x-z) dz \tag{10}$$

である。

Ⅱ-1において、神経節細胞の受容野の感度分布は式(2)で書くことができた。ここでは簡単のため1次元で考えることにする。いま、(2)式で表わされる受容野をもつ細胞が1次元に連続に配列されているものとする。

2光点刺激の網膜像  $I'(x)$  による細胞の出力  $O(x)$  は、

$$O(x) = H \left[ \int_{-\infty}^{\infty} I'(z) \cdot G(z-x) dz - \theta \right] \tag{11}$$

で与えられる。ここに  $O(x)$  は、受容野の中心が  $x$  にある細胞の出力である (式(3)を参照)。

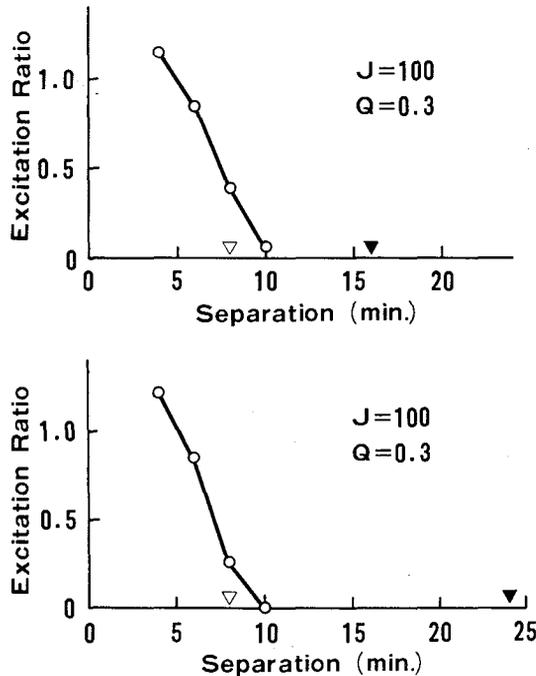


図6 2点間の距離と興奮比の関係(乾ら, 1983)

図6は、計算機シミュレーションの一例である。図の縦軸は、2光点の中央の位置に対する細胞の出力を光点の位置に対する細胞の出力で割った値（ここでは興奮比と呼ぶ。）である。また横軸は、2光点の距離（正確に言えば、2光点の内側の距離である）。白三角は受容野中心の直径（すなわち、 $2\sigma_E$ ）を、黒三角は抑制野の直径（すなわち、 $2\sigma_I$ ）を示している。Jは光点の強度を示している。図から明らかなように興奮比は、2光点の距離が受容野中心の直径より小さくなると上昇することがわかる。さらにこの結果は抑制野の直径に依存しないことも明らかである。2光点が分離して知覚されるために必要な閾値は、光点間の距離が受容野中心の直径より小さくなると上昇することを示唆している。

#### 被験者

男子1名（26才）、女子3名（23才）の計4名であった。いずれの被験者も眼科的にはまったく異常が認められなかった。

#### 装置

刺激装置には、KaniとOgita（1979）の開発した赤外線眼底視野計（infrared funds controlled perimeter）が用いられた。

#### 刺激

中心窩には、直径1'の光点を2点同時提示した。2点間の距離（光点の内側の距離）は、3.1'、3.9'、4.7'、5.5'、7.8'の5種類であった。左眼の鼻側視野（眼底では耳側）の偏心度4°および8°の位置には、直径2.2'の2光点を用いた。偏心度4°の場合、2点間の距離は4.9'、7'、8.5'、9.5'、11.4'の5種類、偏心度8°の場合、7'、8.5'、9.5'、11.4'、15.7'の5種類であった。

#### 手続き

実験に先立ち、被験者には20分間暗順応させた。非検査眼（右眼）を眼帯で遮閉し、スタート合図の後刺激光を200ms間提示した。このとき被験者には、2点分離して知覚されたか否かを口答で答えさせた。なお、2光点は視野で垂直に提示された。各偏心度ごとに極限法によって2点分離に必要な閾輝度が2回測定された。被験者の疲労をさけるため、各偏心度について3日に分けて実験が行なわれた。各実験とも所要時間は約1時間であった。

刺激光の2点間距離と2点分離に必要な閾輝度との関係を図7に示す。図の縦軸は閾輝度（単位は asb.）の対数値である。いずれの偏心度においても、上記のシミュレーションから予測されるように、2点間距離が臨界値以下になれば閾値の急激な上昇が見られた。2点間距離の大きい条件における閾値よりも0.05対数単位だけ閾値が上昇する2点間距離を臨界値と定義し、各被験者に対してこの値を算出した。図8はこの臨界値と網膜偏心度との関係を示している。図から明らかなように、臨界値は網膜偏心度と線形関係にあった。最小二乗法によって回帰式を求めると

$$y = 0.7e + 4.9 \quad r = 0.992 \quad (12)$$

であった。ここにyは臨界値（min.）を、eは網膜偏心度（deg）を、rは相関係数を表わ

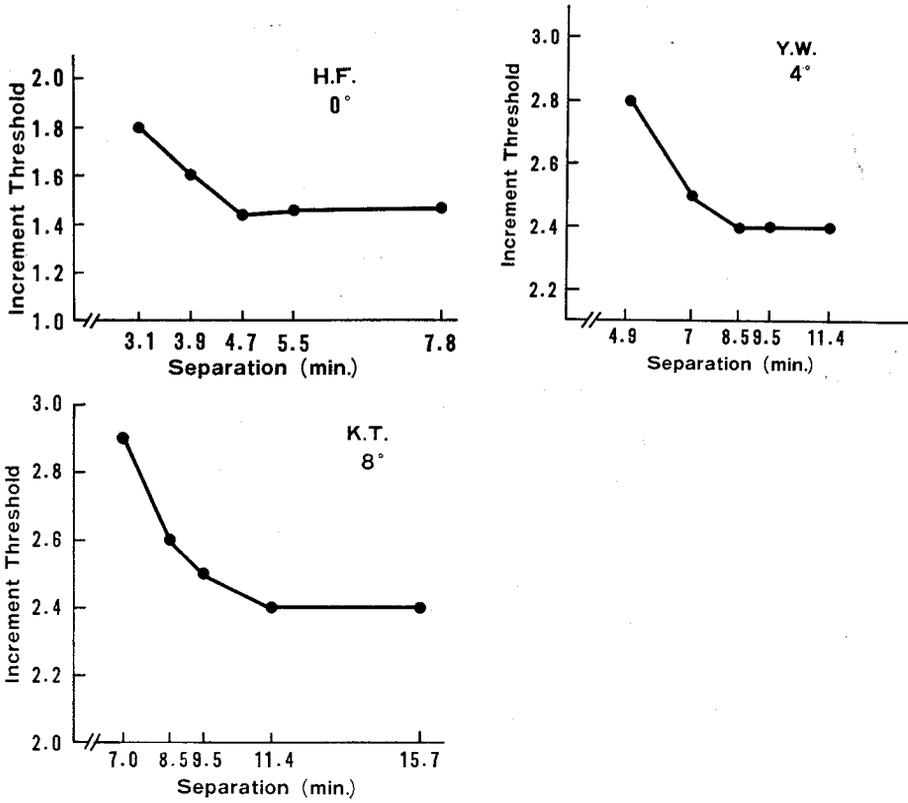


図7 2点間距離と2点に分離して知覚されるのに必要な増分閾の関係 (乾ら, 1983)。図中の数字は網膜偏心度を示す。

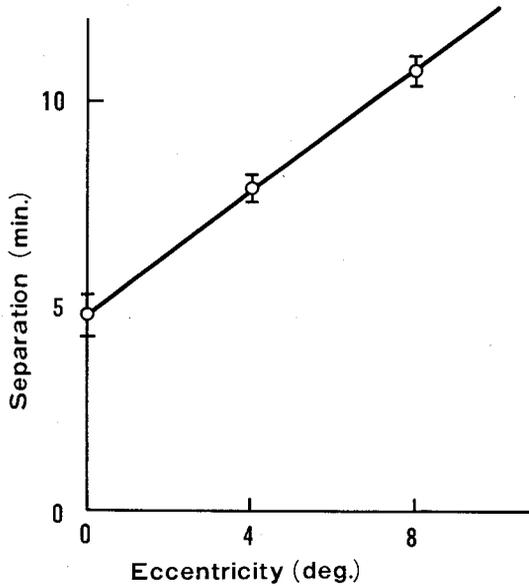


図8 2点間距離の臨界値と網膜偏心度の関係 (乾ら, 1983)

す。II-1の図4に示した受容野中心の平均値と網膜偏心率の関係は、

$$y = 0.76 \cdot e + 4.2 \quad r = 0.896 \quad (13)$$

であった。ここに $y$ は受容野中心の直径 (min.) を、 $e$ は網膜偏心率 (deg) を、 $r$ は相関係数を表わす。両者を比較することにより、本実験で得られた臨界値が空間加重効果から求められた受容野中心の直径にきわめて近い値であることが明らかにされた。上記のシミュレーションの結果をも考慮することによって、ここで得られた臨界値ならびに空間加重効果から得られた受容野中心の直径は単一の細胞の特性であると考えられる。

#### II-4. フリッカー感度と受容野

C. F. F. (critical flicker frequency) についての研究は非常に多く、刺激光の輝度、大きさ、網膜部位などによってどのように変化するかがしらべられてきた。C. F. F. と視標の輝度 $I$ ならびに視標の面積 $S$ との関係は、

$$C. F. F. = a \log I + b \quad (14)$$

$$C. F. F. = c \log S + d \quad (15) \text{ (a, b, c, d は定数)}$$

で表わされる。(14)式は、Ferry-Porterの法則 (Ferry; 1892, Porter; 1898) と呼ばれ、(15)式は、Granit-Harperの法則と呼ばれている。Angelら (1959) はこれらの関係から、C. F. F. が網膜に照射される光エネルギーによって決定されることを見出ししている。彼は、18' から 57' の視標を用いて、視標の増分閾付近の輝度で中心窩での C. F. F. を測定した結果、(1)視標の大きさによらず増分閾での C. F. F. は一定である。(2)視標の大きさによらず、増分閾を基準にした相対輝度の値 (0.2~1.0 log 単位の範囲内) によって C. F. F. が決定される。ということを見出ししている。上記の研究はすべて視細胞レベルでその機序を説明しようと試みているが、近年 C. F. F. が視細胞レベルで決まるのではなく、より高次の処理レベルで決定されることが知られている (Baron and Boynton; 1975, Kelly, Boynton and Baron; 1976)。

一方、Berger (1953) は、周辺の輝度が C. F. F. に与える効果は視標の大きさが 1' の時最大であり、10' 以上 0.5' 以下では効果がみられないことを報告している。また Glezer (1970) は、C. F. F. と視標面積との関係を中心窩において詳細にしらべた結果、視標が大きくなるとともに Granit-Harper の法則にしたがって上昇するが視標の直径が 3'~6' を境に C. F. F. の上昇率が大きく変化することを見出ししている。これらの研究は、網膜受容野の特性と C. F. F. が関係していることを示唆するものである。1960年代の後半から、動物の神経節細胞の C. F. F. などしらべられており、われわれは網膜の受容野と C. F. F. がいかなる関係にあるのかをしらべた。すでに Inui, Mimura and Kani (1981) は、偏心率 $10^\circ$ 以下での網膜受容野の広さをしらべており、本節ではとくに受容野中心の広さと C.

F. F. の関係について述べる。

赤外線 Fundus Haploscope を用いて眼底をモニタしつつ、右眼中心窩と視野耳側 3°, 6°, 9° の位置で C. F. F. および増分閾を測定した。用いた視標は直径が 2', 4', 8', 12', 22', 40' の計 6 種類の円形光である。増分閾測定に際しては、視標表示時間 250 msec., C. F. F. 測定に際しては、視標を一秒間種々の周波数で点滅させ、極限法上昇系列から C. F. F. を測定した。被検者は 3 名 (T. N., T. T., J. U.)。

中心窩における視標輝度と C. F. F. の関係を図 9 に示す。視標の大きさによらず C. F. F. の上昇はほぼ直線的であり近似的に Ferry-Porter の法則に従う。すなわち、

$$C. F. F. = a \log \Delta I + b \tag{10}$$

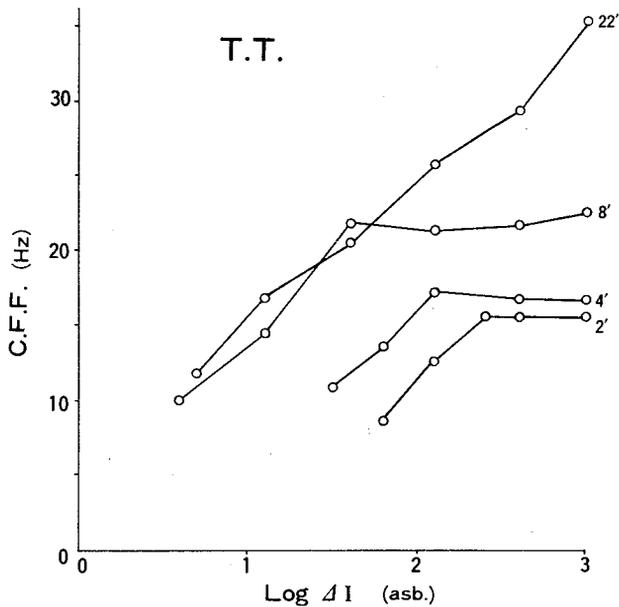


図 9 中心窩における視標輝度と C, F, F の関係 (乾ら, 1982 a)。図中の数字は視標の直径を示す。

a の値はほぼ 10 であり、これは錐体視で得られる値 (Hecht & Verrijp; 1933) と一致する。しかし視標の大きさが 2', 4' でこの関係が成立するのは視標輝度がわずか 0.5 log 単位の以下の範囲であり、それより視標輝度が高くなると C. F. F. は飽和する。しかも飽和値にはほとんど差がみられなかった。偏心度 9° においても 4', 8' の C. F. F. の飽和値においては差はみられなかった (図 10)。また、図 9 では正確な増分閾をしらべなかったが図から視

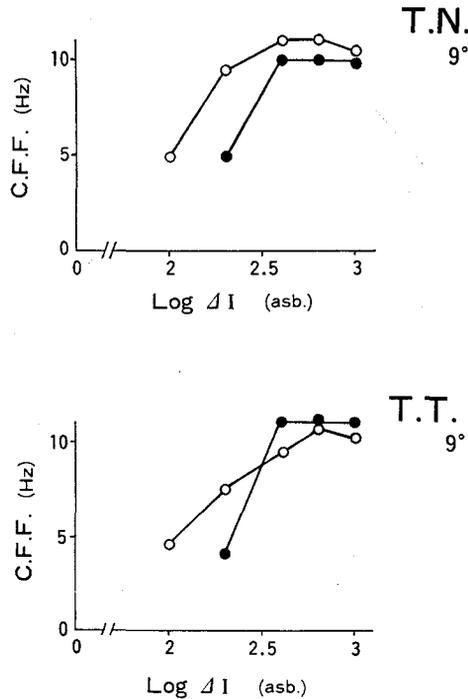


図10 偏心度 $9^\circ$ における視標輝度と C. F. F. の関係 (乾ら, 1982 a)  
視標直径は  $4'$  (黒丸) と  $8'$  (白丸) である

標の大きさによらず、視標輝度が増分閾付近では、C. F. F. がほぼ同じ値であると思われる。しかし視標輝度が増分閾より  $0.8 \log$  単位以上高い場合はもはやこの関係は成立しないと考えられる。そこで、次にこの点について詳しく検討を行った。各視標に対して増分閾および増分閾より  $0.8 \log$  単位高い輝度条件で測定した C. F. F. の 1 例を図11に示す。視標輝度が閾値に等しい場合 C. F. F. は視標の大きさによらず中心窩でほぼ  $10 \text{ Hz}$ 、 $9^\circ$  ではほぼ  $5 \text{ Hz}$  の値であった。中心窩での値は Angel ら (1959) の  $11 \text{ Hz}$  に極めて近い値である。しかし増分閾より  $0.8 \log$  単位高い輝度の場合、中心窩で  $2'$ 、 $4'$ 、偏心度  $9^\circ$  で  $4'$ 、 $8'$  に対する C. F. F. がそれより大きい視標を用いた時の C. F. F. より低い値を示した。次に視標輝度が  $1000 \text{ asb}$  で C. F. F. を測定した結果を図12に示す。中心窩では  $2'$ 、 $4'$ 、偏心度  $9^\circ$  の位置では  $2'$ 、 $4'$ 、 $8'$  の視標に対する C. F. F. の間にほとんど差がみられなかった。また、それらより大きい視標に対する C. F. F. は Granit-Harper の法則によって上昇した。C. F. F. が Granit-Harper の法則に従って上昇し始める視標の大きさは偏心度の増加とともに単調に増加する傾向にあった。

本実験結果は、C. F. F. が増分閾付近では視標の大きさによらず一定であり、視標輝度が閾上値の場合閾値との差によって C. F. F. が決定されることを示している。すなわち、

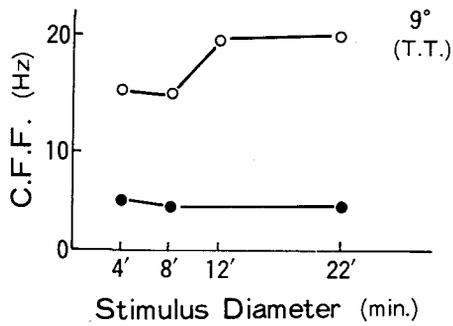
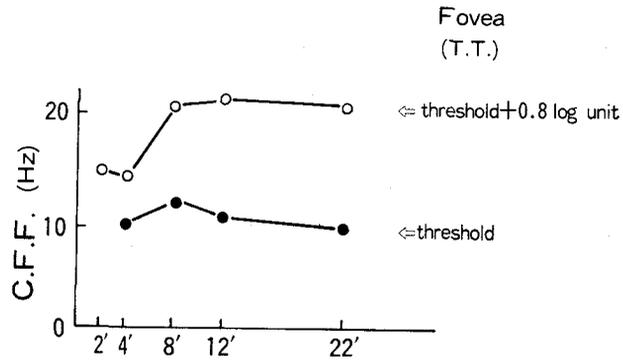


図11 視標の大きさと C. F. F. の関係 (乾ら, 1982 a)

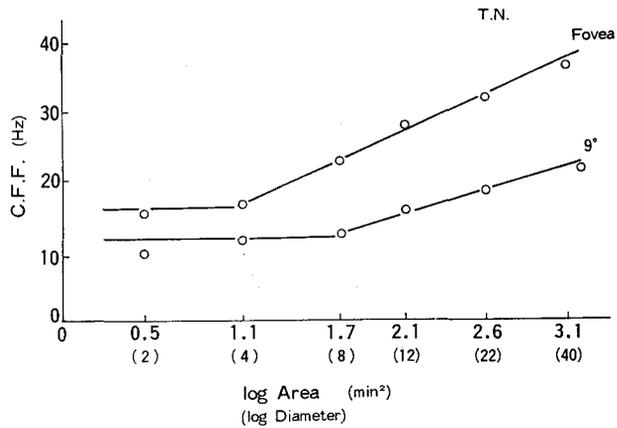


図12 視標面積と C. F. F. の関係 (乾ら, 1982 a)

$I_s$  を視標の閾値とすれば、

$$C. F. F. = a \log \frac{4I}{I_s} + b \quad (17)$$

で表わされる。しかし、この関係は狭い範囲でしか成り立たず、閾値より  $0.8 \log$  単位以上高い場合は、視標が小さい時には低い C. F. F. を示す。これは、中心窩では 2', 4', 偏心度  $9^\circ$  の位置では 2', 4', 8' の大きさの場合比較的低い視標輝度で C. F. F. が飽和してしまうからであった。この臨界面積は同一背景輝度で得られる受容野面積に一致する。すなわち、10 asb の背景では受容野中心が、中心窩で 4', 偏心度  $10^\circ$  の位置では 10' であった (Inui, Mimura, Kani; 1981)。通常、持続光もしくは低周波数で受容野周辺を刺激した場合は抑制効果が生ずることが知られている (乾, 三村, 可児; 1983)。しかし、周辺の刺激光の周波数を上げると逆に促通 (facilitation) が生ずることが生理学的研究で見い出されている (Grüsser 1971)。その結果、見かけ上の受容野中心が拡がる。我々の実験で受容野面積より広い視標での、C. F. F. の上昇は、おそらく周辺を刺激することによって促通効果が生じたからであろう。受容野周辺が C. F. F. にどのように影響するかは今後の課題である。

## II-5. 持続型 (X-) チャンネルの受容野

II-1 から 4 までの節において、空間加重効果から求められた受容野特性が、ヒトの網膜 Y 細胞の受容野であるという仮定を支持する実験結果を述べてきた。本節では、刺激の時間的呈示条件を変えることにより、X 細胞の受容野直径を測定する。サルにおいても、ネコと同様に X 細胞と Y 細胞の存在が確かめられている (網膜では De Monasterio, 1975; 外側膝状体では Marrocco, 1976)。しかし、サルにおいてはそれらの時間的応答特性が十分に知られていない。ネコでは、Lehmkuhle ら (1980) が、それぞれの細胞に最適な空間周波数をもつ矩形波格子のコントラストを正弦波状に時間変調をかけることによって時間的 MTF を測定している。X 細胞も Y 細胞もともに低周波数での感度の低下はあまりみられないが、Y 細胞はより高周波数まで応答がみられた。網膜偏心度が  $10^\circ$  以内に存在する細胞の分解可能な時間周波数は、X 細胞では 12~13 Hz であり、Y 細胞では約 21 Hz であった。そこで図 13 のように 1 秒間の呈示でしかも刺激輝度がなめらかに変化する条件 (以後 S 呈示と呼ぶ) と 33 ミリ秒間パルス状に呈示する条件 (以後 T 呈示と呼ぶ) の 2 種類の呈示条件で、種々の直径の円形光に対する閾エネルギーをしらべた。

赤外線 Fundus Haploscope を使用した。刺激光の直径は 0.5', 1.2', 1.7', 4', 8', 12', 22' の 7 種類。刺激の呈示条件は S 呈示と T 呈示の 2 種類であり、S 呈示は 2 枚の偏光フィルターを用い、片方を固定しもう一方を 1 秒間に 1/2 回転させた。このとき、偏光フィルターの直角方向から入射する光線の

強度を  $I$  とし、偏光フィルターの回転によるずれ（回転角）を  $\theta$  とすると2枚の偏光フィルターを通過する光線の強度は、

$$\frac{I}{2} \cos^2\theta$$

で与えられる。したがってS呈示条件での刺激光輝度変化は図13のようなになる。T呈示条件での刺激光の変化は 33 ms 間の矩形波パルス状であった。背景は 10 asb. であった。このとき、各刺激光に対する増分閾が測定された。

S呈示条件で得られた結果の一例を図14に示す。図の縦軸は閾エネルギーを、横軸は視標の面積を示している。視標の呈示位置は偏心度  $0^\circ$  と  $9^\circ$  である。いずれの呈示位置においても  $3'$  以上ではこれまでに得られた結果と同様、偏心度  $0^\circ$  では  $4'$  以下で、偏心度  $9^\circ$  では  $8'$  以下でエネルギーの加重が見られた。しかしながら、より小さい視標ではさらに閾エネルギーの低下が見られた。このような閾エネルギーの低下はT呈示条件では見られず、偏心度  $9^\circ$  では逆に閾エネルギーが上昇する傾向にあった（図15）。すなわち、小さい視標での閾値低下は、S呈示にのみ見られるものである。そこでS呈示条件で詳しくしらべた結果偏心度に依存せず視標直径が  $2.5'$  以下では完全な空間加重が成立することが明らかにされた（図16）。すなわち、S呈示によってのみ  $2.5'$  以下の空間加重がみられたことから、X細胞の受容野直径が約  $2.5'$  であると考えられる。

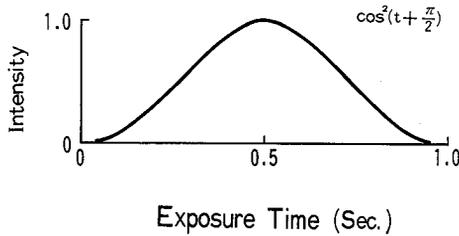


図13 S呈示条件での刺激光輝度の変化 (Inui& Ohmi, 1983)

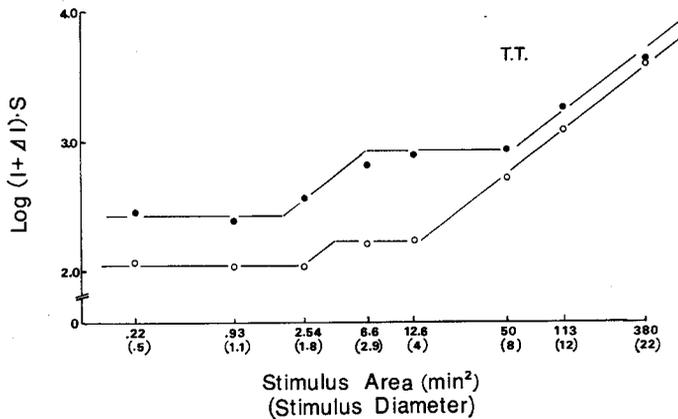


図14 S呈示条件で得られた閾エネルギーと視標面積の関係 (Inui & Ohmi, 1983)。図中の数字は視標の呈示位置を示す。

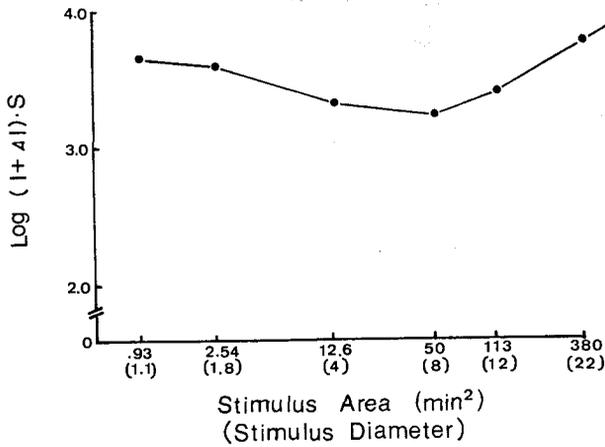


図15 T 呈示条件で得られた閾エネルギーと視標面積の関係 (Inui & Ohmi, 1983)。偏心度 9° でのデータである。

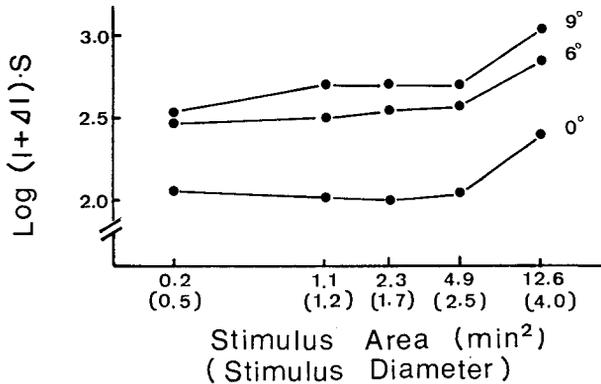


図16 S 呈示条件で得られた閾エネルギーと視標面積の関係 (Inui & Ohmi, 1983)。図中の数字は視標の呈示位置を示す。

### II-6. 受容野周辺 (抑制野) の直径と偏心度

近年、受容野周辺すなわち抑制野の広さもしだいに明らかにされてきた。Westheimer (1967) は、直径 1' の視標の増分閾が順応光である円形刺激によってどのように影響されるかをしらべた。1' から 5' までは順応刺激の直径とともに閾が上昇したが、それより大きい順応刺激では逆に増分閾は低下した (この閾値低下を sensitization と呼び、閾上昇も合わせた全体の閾変化を Westheimer function と呼ぶ)。これは抑制野の存在を示唆するものである。Westheimer によればこの大きさは、偏心度とともに大きくなり、中心窩で直径が約 16', 偏心度 10° では 40' であった。Fiorentini (1972) は、長さ 30' の平行な二本のス

リット光を用いて抑制効果の検討を行なっている。二本のうち一本は閾下の一定輝度に設定しておき、もう一本のスリット光の輝度を被験者に調整させて増分閾をしらべた。その結果、二本のスリットの間隔が $10'$ 以下であれば抑制効果のみられた。Limb と Rubinstein (1977) は、同じ輝度をもつ垂直線分を用い線分の間隔を変化させて、線分に対する増分閾測定を行なった。その結果、 $2^\circ$ 以上では直径が $30'$ 、中心窩では $14' \sim 20'$ の抑制野のみられた。

閾上値の明るさをもつ刺激光についても、抑制効果の存在が確かめられている。Higgins と Rinalducci (1975) は、白色光を用いて明るさのマッチングを行なった結果、 $3'$ 以下では明るさが面積とともに上昇し、Ricco の法則が成立し、直径が $3' \sim 6'$ のとき、逆に明るさが低下した。ただし、このような明るさの低下、すなわち抑制効果が働くのは、閾値よりかなり明るい ( $1 \log$  単位  $\sim 2 \log$  単位) ときであることは、これら閾上値の輝度での実験結果に共通している。

本節では、閾上値の輝度をもつ線刺激 (以後抑制刺激と呼ぶ) によってテスト光 (円形光) の閾値がどのように影響されるかをしらべ、抑制野の特性について検討する。

### 刺 激

テスト光は、直径 $2.7'$ の円形光である。中心窩、偏心度 $3^\circ$ および $6^\circ$ の位置では抑制刺激は幅 $2.2'$ 、長さ $16.2'$ の2本の平行なスリット光である。偏心度 $9^\circ$ の位置では幅 $3'$ 、長さ $24'$ のスリット光が用いられた。また抑制刺激の間隔 (スリット光の内側の距離) は、中心窩では $4.2'$ 、 $6'$ 、 $10.2'$ 、 $12'$ の4種類、偏心度 $3^\circ$ の位置では $10.2'$ 、 $11.7'$ 、 $17.5'$ 、 $19.2'$ の4種類、偏心度 $6^\circ$ の位置では $11.7'$ 、 $17.7'$ 、 $19.2'$ 、 $24.6'$ の4種類、偏心度 $9^\circ$ の位置では、 $27.3'$ 、 $33.8'$ 、 $37.8'$ 、 $45.2'$ の4種類であった。

さて、予備実験において、4名の被験者に対して抑制刺激が知覚されるために必要な輝度を測定した。平行線の閾値 ( $AI$ ) の対数を表 I に示す。各偏心度とも大きな差はなく、 $1.1$ ないし $1.37$ であった。そこで閾値より約 $1.0$ 対数単位高い $158 \text{ asb.}$  ( $\log AI = 2.2$ ) に平行線の輝度を設定した。また2名の被験者 (K. T および M. Y) に対しては種々の平行線輝度に対して実験が行なわれた。背景輝度は $10 \text{ asb.}$ であった。

### 手続き

スタート合図とともに平行なスリット光が提示され、1秒後にテスト光が提示された。テスト光の提示時間は、 $200 \text{ ms}$ で、スリット光と同時に消去された。この時、テスト光の増分閾が極限法で求められた。実験は各々の網膜位置に対して1セッションを設け、2セッションずつ2日に分けて行なわれた。(K. T と M. Y は1セッションずつ4日に分けて行なわれた)。各セッションでは、抑制刺激の間隔が任意の順序で選択された。抑制刺激間隔に関する各条件で、抑制刺激が呈示される場合とされない場合についてそれぞれ2回閾値が測定された。

### 被験者

男子2名 (25才) および女子2名 (22才) の計4名であった。いずれの被験者も眼科的にはまったく異常が認められなかった。

抑制刺激が呈示されない条件での、テスト光で閾値および閾値の平方根 ( $\sqrt{\Delta I}$ ) の平均値を表 I に示す。Inui ら (1981) の結果と同様、閾値の平方根は網膜偏心度と線形関係にあった。つぎに、抑制刺激の輝度が 158 asb. の条件下での抑制刺激の線間隔と閾上値の関係を図17に示す。ここでは、抑制刺激が呈示された場合のテスト光の閾値 ( $\log \Delta I'$ ) と抑制刺激がない場合のテスト光の閾値 ( $\log \Delta I$ ) を比較し、その差 ( $\log \Delta I' - \log \Delta I$ ) を閾上昇値として図の縦軸に示している。偏心度が  $0^\circ$ ,  $3^\circ$ ,  $6^\circ$  の場合、わずかではあるが抑制刺激の線間隔が小さくなるほど閾上昇率は増加する傾向にあった。しかしながらその傾向は小さくむしろいずれの偏心度においても閾上昇値は抑制刺激の線間隔の減少とともにほぼ線形に

表 I

	$0^\circ$	$3^\circ$	$6^\circ$	$9^\circ$
$\log \Delta I$ (for inhibition stimulus)	1.1	1.23	1.37	1.3
$\log \Delta I$ (for test spot)	1.8	2.2	2.47	2.67
$\sqrt{\Delta I}$ (for test spot)	7.9	12.6	17.2	21.6

(unit: apostilb)

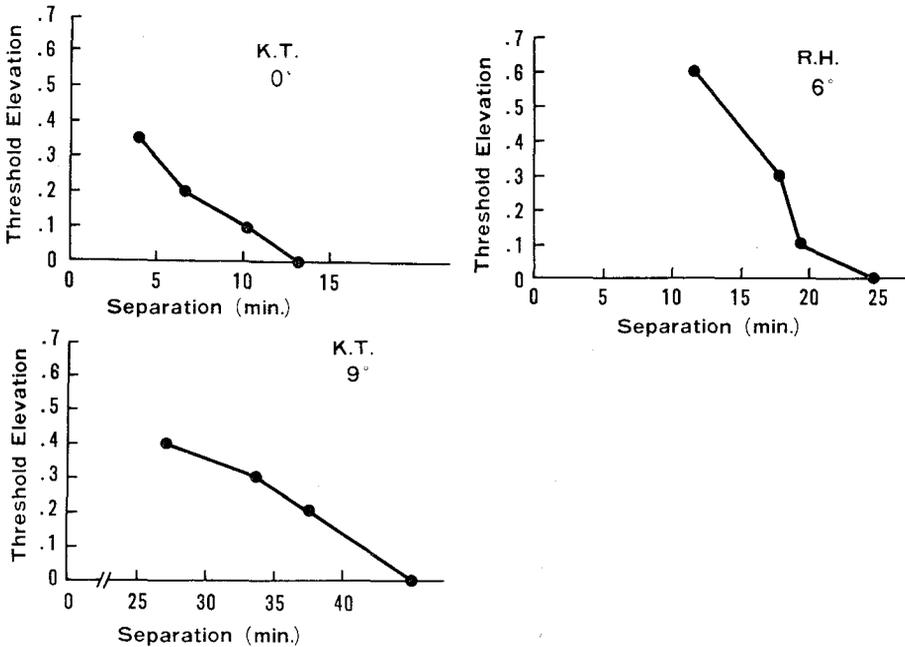


図17 抑制刺激の線間隔と閾上昇値の関係 (乾ら, 1982b)。図中の数字は網膜偏心度を示す

上昇した。閾上昇値が  $0.1 \log$  単位になる抑制刺激の線間隔を抑制野の直径と定義し、4名の被験者に対する平均値と標準偏差を図18に示す。抑制野の直径は中心窩で約  $12'$ 、偏心率  $10^\circ$  の位置では約  $40'$  であった。図4に示した受容野中心の直径と比較すると抑制野の直径は受容野中心の直径の  $2.6 \sim 3.5$  倍であり、平均  $2.9$  倍であった。次に、抑制刺激の輝度と閾上昇値の関係の一例を図19に示す。抑制刺激の線間隔が小さいほど高い閾上昇率を示した。これは、受容野の中心に近いほど抑制野の感度が高いことを示すものである。

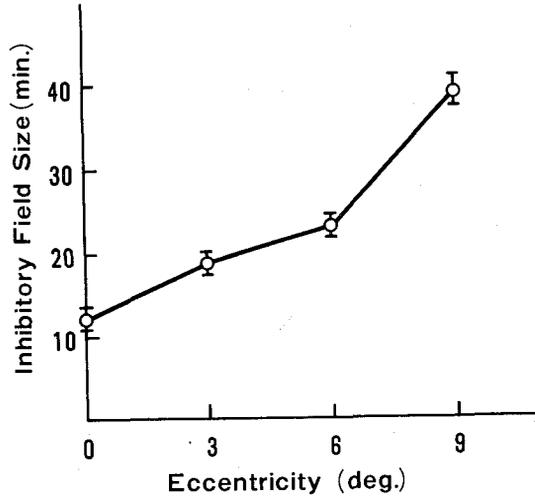


図18 抑制野の直径と網膜偏心率の関係 (乾ら, 1982 b)

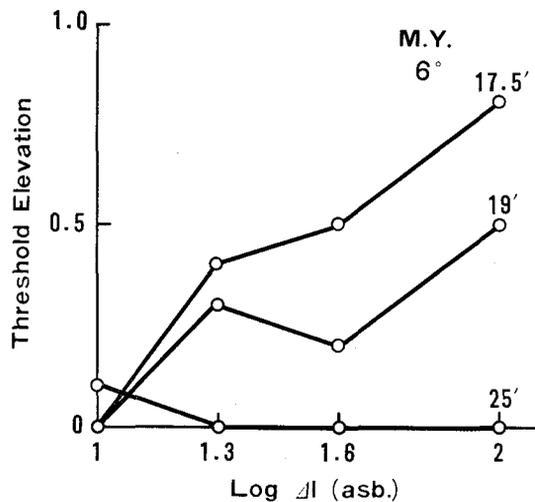


図19 抑制刺激の輝度と閾上昇値の関係 (乾ら, 1982 b)。図中の数字は抑制刺激の線間隔を示す。

## II-7. 視力と光覚

視力とは概念的には物の細部構造を見分ける能力で (Riggs, 1965), 視覚系の空間的分解能 (spatial resolving capacity) である (Westheimer, 1965)。視力を測定する方法は種々あるが, その中で最も基本的でかつ重要なものは最小分離視力 (minimum separable acuity) であろう。空間的に分離できる最小距離を最小分離閾と呼び, MAR (Minimum Angle of Resolution) と略す (Weymouth, 1958)。最小分離閾  $S$  (単位; minutes) の逆数を最小分離視力とする。すなわち視力  $v$  は,

$$v = \frac{1}{S} \quad (18)$$

が与えられる。最小分離閾に用いられる視標として, (i) 平行2線, (ii) 2点, (iii) 正弦波または矩形波格子 (grating), (iv) チェッカーボードパターンがあげられる。視力は一般に順応レベル, 網膜位置, 提示時間によって変化する。最小分離閾  $S$  は網膜偏心度と線形関係にあることが知られている (図20)。

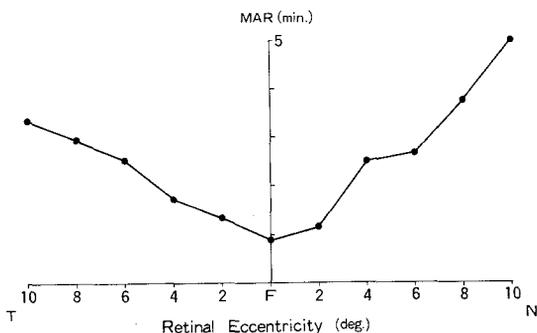


図20 MAR と網膜偏心度の関係 (乾, 未発表のデータ)。

一方, II-1 および 2 で述べたように受容野直径や増分閾の平方根も網膜偏心度と線形関係にある。しかしながら, 我々は, 弱視者における視力と感度に関する実験から視力を選択するチャンネルと光覚を選択するチャンネルとは異なるのではないかと考えている。

弱視は, ヒステリー弱視も含めて「器質的変化がないか, またあってもそれによっては説明のつかない視力低下」と定義されている (Bangerter, 1955)。'70年代に入って, 弱視を, (1)斜視弱視, (2)視性刺激遮断弱視, (3)不同視性弱視, (4)屈折異常性弱視の4つに分類された。一言で言えば, 弱視は両眼を機能的に等しく使用しないことが原因であることも分かってきた。'70年代, 生理学の分野での視覚はく奪実験が急速に進歩し (三村, 下奥, 乾, 1981), この影響もあり, 眼科領域では多くの研究がなされつつある。弱視には臨界期があり, 1週間程度の短期完全遮閉においては約18ヶ月, 2週間以上においては生後2~3年であると言

われている(三宅ら, 1979)。一方, 視神経髄鞘化と視力発達が一致しているのので, 視神経の髄鞘化を調べることにより, 弱視の臨界期が2年と考えられている (Ikeda, 1980)。一方, 斜視は両眼融像をさせたときの対応関係に基づいて分類されている。網膜対応点以外の部位で融像が生ずるものを異常対応 (ARC) と呼ぶ。ARC の中で特に, 片眼視でも常に斜視眼中心窩以外の位置で固視するものを, 偏心固視 (EF) と呼ぶ。近江ら (1980, 1981, 1982) は, 赤外線 Fundus Haploscope を用いて, 斜視の網膜対応点について, 詳しく検討している。近江ら (1982) によると, 偏心固視部位が黄斑輪内であれば, それは ARC 点でもある。一方我々は, 弱視眼および非弱視眼における感度分布, および受容野直径をしらべた。

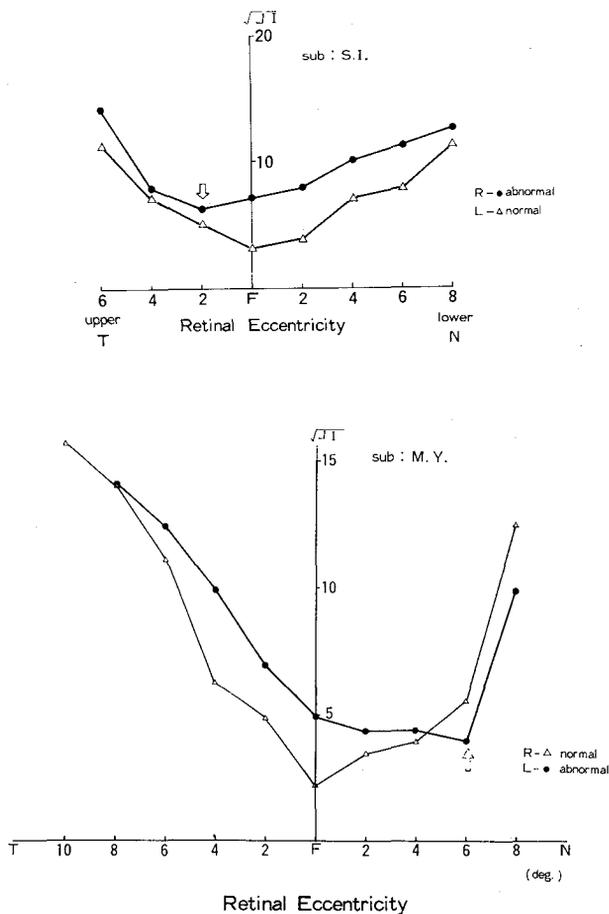


図21 偏心固視弱患者における増分閾の平方根と網膜偏心度の関係 (乾ら, 1982)。図中の矢印は偏心固視部位を示す。

赤外線 Fundus Haploscope を用いて Landolt 視力をしらべた。Landolt 環はいわゆる positive chart であり、その輝度は 1000 asb であった。視感度（増分閾の平方根 $\sqrt{\Delta I}$ を測定した）は直径 4' の視標を用い、極限法によって測定した。すべて背景輝度は 10 asb、視標の提示時間は 200 ms であった。被験者は正常者 4 名および偏心固視弱視者 7 名であった。

正常眼においては、II-2 に述べたように $\sqrt{\Delta I}$  は中心窩で最も低く、偏心度と線形関係にあった。これは Y 細胞の受容野直径が、偏心度とともに線形に増加することを示している。偏心固視眼においては、偏心固視部位の $\sqrt{\Delta I}$  と正常眼で同じ偏心度の部位での $\sqrt{\Delta I}$  はほぼ一致した (図21)。しかも偏心固視眼においては、偏心固視部位での値が最小であり、その点を中心に両側（すなわち耳側と鼻側）に偏心度とともに線形に増加した。したがって、偏心固視眼の中心窩での $\sqrt{\Delta I}$  は、正常眼の中心窩よりかなり高い値であった。

一方、正常眼においては、上述のように、M. A. R. の値は中心窩で最も低く、偏心度と

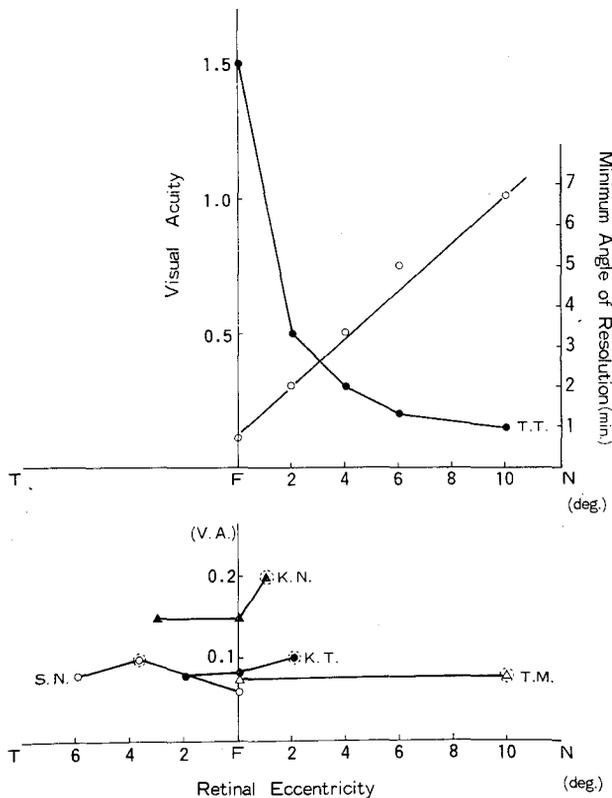


図22 (上図) 正常眼の視力 (•) と M. A. R. (◦)。  
 (下図) 偏心固視眼の視力 (•)。  
 図中の円は偏心固視部位を示す (乾ら, 1982)

線形関係にあった。しかし、偏心固視眼においては、偏心固視点および中心窩を含む領域において、ほぼ一定の患者と、偏心固視点での M. A. R. の値が他の部位より低い患者に分かれた (図22)。これらの結果は、Hess と Jacobs (1979) の結果と一致する。

生理学的研究においては、ネコの片眼を視覚神経系の臨界期が始まる3週間目に内斜視にした場合、斜視眼の中心窩付近でのX細胞の分解能が大きく低下することが報告されている (Ikeda & Tremain, 1979)。また Chino ら (1980) によれば、ネコの両眼を内斜視にした場合、偏心固視点での受容野が中心窩を含む他の領域よりも有意に小さいという。斜視眼と健眼とを比較した場合、X細胞では健眼より斜視眼で受容野が大きくY細胞でもわずかに差は認められたもののその差は有意ではなかった。しかし、Y細胞の数の減少がみられた。Chino ら (1980) も指摘するように、Y細胞の数の減少などの結果は Ikeda と Tremain (1979) では見られず、これはおそらく両眼を内斜視にしたためであろう。

本節で述べた結果は、偏心固視眼では視力と感度が異なる特性を示す場合があり、これは視力と感度が異なるチャンネルの特性を反映したものであることを示している。Inui ら (1982) によれば、偏心固視弱視眼にみられるY型受容野の拡大は、少なくとも放電頻度の抑制や閾値の上昇によるものではないという。

## II-8. ま と め

本論文では、視覚系における最も低次の水準における処理単位とその相互作用について筆者の研究を中心に論じた。

まず、閾値一面積曲線から受容野の面積を測定し、ついで測定された面積がヒトの単一のニューロンの受容野であることをいくつかの実験によって確かめた。また刺激の時間的提示法を変化することによって、このようにして測定されたものがヒトのY細胞の受容野特性であることが明らかにされた。一方、X細胞と考えられる受容野直径は偏心度に依存せずほぼ一定であった。本論文で述べたX細胞およびY細胞の特徴を以下に要約する。

1. X細胞の受容野中心は偏心度 $9^\circ$ まで変化せずほぼ一定であり、その直径は約 $2.5'$ である。
2. Y細胞の受容野中心の直径は偏心度とともに線形に上昇し、中心窩で約 $4.5'$ 、偏心度 $10^\circ$ で約 $13'$ である。
3. Y細胞の受容野周辺は受容野中心の約3倍であり、抑制性に働く。
4. 視力を決定する細胞は on-off 刺激に対する感度を決定する細胞と異なり、前者はX細胞、後者はY細胞である。
5. 偏心固視患者においては、Y細胞の受容野の直径は偏心固視部位が最小であり、偏心固視部位からの距離に依存して線形増加する。

De Monasterio ら (1975, 1981) は、サルの上型細胞の受容野中心の直径は偏心度にあま  
り依存せずほぼ一定で約 3.6' であり、Y型細胞の受容野中心の直径は網膜偏心度とほぼ線  
形関係にあり、中心窩で平均 7.6', 偏心度 10° で約 20' であることを報告している。一方、  
解剖学的研究からサルのX細胞の受容野中心の直径は偏心度 7° までほぼ一定で約 2.4' であ  
り、Y細胞の受容野中心の直径は偏心度 4° で 8.4', 偏心度 8° で 17' であるという (Perry  
& Cowey, 1981)。したがって上記のヒトにおける受容野特性はサルの単一細胞の特性にき  
わめて近いことがわかる。

Drasdo (1977) は、ヒトの神経節細胞の受容野密度  $D_r$  ( $1 \text{deg}^2$  あたりの受容野数) を推  
測する式を計算している。それによると  $1/\sqrt{D_r}$  と偏心度  $e$  (deg) の関係は近似的に

$$\frac{1}{\sqrt{D_r}} = 0.0055 (1 + 0.59 \cdot e)$$

であるという。この式から  $1 \text{min}^2$  あたりの神経節細胞および  $\phi$ sterberg (1935) のデー  
タに基づいて計算した錐体密度を表 II に示す。つぎに心理物理学的方法によって得られた受容  
野直径から Shannon の標本化定理によって信号の復元に必要な受容野密度を計算する<sup>(1)</sup>。

表 II

Eccentricity	0°	2°	3°	4°	6°	10°
$D_r$ ( $\text{min}^{-2}$ )	9.2	1.9	1.2	0.8	0.4	0.2
cone ( $\text{min}^{-2}$ )	3.1	0.6	0.45	0.3	0.26	0.18
X-cell ( $\text{min}^{-2}$ )	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96	0.96
Y-cell ( $\text{min}^{-2}$ )	0.3	0.15	0.12	0.09	0.6	0.03

たとえばX細胞の受容野直径は 2.5' なので 1.44' に 1 個必要である。またY細胞の受容野  
直径は中心窩では 4.5' なので 2.6' に 1 個必要である。しかし、X細胞もY細胞も on 中心  
型と off 中心型が存在するので 2 倍の数が必要となる。このようにして求めた受容野密度  
も表 II に示した。表から実際の受容野密度は偏心度 3° 以内でのみ必要数を満足しているこ  
とがわかる。偏心度 4° 以上ではいわゆる重複歪 (aliasing) を生ずることになる。

ところで、De monasterio や Cowey らはX細胞が midget ganglion cell であると考  
えているが、もしそうだとすれば、錐体 1 個から入力を受けていることになり、上記の結論は  
さらにきびしい方向に修正されるであろう。

以上、最も低次の水準における処理単位とその相互作用について概観した。次の水準では  
線検出器の特性などより高次の情報処理様式や注意や構えなど能動的な情報処理の制御過程  
が問題となる。一方、最近ヒトで網膜と皮質間の投射規則が明らかにされており、これによ

って2つの水準間の関係がより明確にされつつある。

<つづく>

第I部は以下の文献に報告した研究成果をまとめたものである。

- Inui, T., Kawato, M. & Suzuki, R. (1978) Mechanism of mental scanning in foveal vision. *Biological Cybernetics*, **30**, pp 147-155.
- 乾 敏郎, 宮本 健作 (1979) 視覚系における時空間特性, *心理学評論*, 第21巻, 第4号, pp 340-364
- Inui, T., Mimura, O., & Kani, K. (1981) Retinal sensitivity and spatial summation in the foveal and parafoveal region. *Journal of the Optical Society of America*, **71**, pp 151-154.
- 乾 敏郎 (1981) 視覚系の処理単位と処理サイクル, *日本心理学会第45回大会発表論文集*, S 4
- 乾敏 郎, 三村 治, 宮本健作 (1981) 視力を決定する神経機構について, *神経研究の進歩*, 第25巻, pp 194-213.
- 乾 敏郎 三村 治 (1981) 光覚の生理学的基礎, *医用電子と生体工学*, 第19巻, pp 1-8.
- 乾敏 郎, 三村 治, 近江栄美子 (1981) 正常眼および弱視眼における受容野直径と増分閾, *眼科臨床医報*, 第7号, pp 72-77.
- 三村 治, 下奥 仁, 乾 敏郎 (1981) 視覚剝奪実験における最近の知見, *眼科*, 第23巻, 375-386.
- 乾 敏郎 (1982) 受容野の必理物理学とその臨床応用, *電子通信学会資料*, IE 81-92, pp 23-30.
- 乾 敏郎, 近江栄美子, 中村孝子, 谷塚多江子, 植田潤子 (1982) 正常眼および弱視眼における視力と感度, *臨床眼科*, 第36巻, pp 502-503.
- Inui, T., & Miyamoto, K. (1982) The effect of stimulus field size on facial recognition. *Perception* (in press)
- 乾 敏郎, 近江栄美子, 中村孝子, 谷塚多江子, 植田潤子, 可児一孝 (1982) フリッカー感度と受容野面積との関係について, *眼科臨床医報* (印刷中)
- 乾 敏郎, 三村 治, 可児一孝 (1983) 視覚受容野の特性と網膜偏心度の関係: 受容野中心および周辺(抑制野)の面積について, *基礎心理学研究* (印刷中)
- Inui, T., Ohmi, E., & Mimura, O. (1982) Receptive field diameter and square root of the increment threshold in normal and amblyopic eye. (submitted for publication)

脚注)

関数  $U(x)$  の Fourier 変換が空間周波数  $W$  より大きい周波数に対して 0 であるとき, 間隔  $\Delta x = 1/2W$  に標本点  $x_k = k\Delta x$ ,  $k=0, \pm 1, \pm 2, \dots$  をとり,  $U_k = U(x_k)$  とすれば

$$U(x) = \sum_{k=-\infty}^{\infty} U_k \cdot g(x-x_k)$$

によって与えられることが知られている。ここに  $g(x)$  は

$$g(x) = \frac{\sin(2\pi Wx)}{2\pi Wx} = \text{sinc}(2\pi Wx)$$

である。この関係は Shannon の標本化定理と呼ばれている。ここで  $g(x)$  を近似的に受容野の感度分布とみなし, 細胞が六方格子状に配列されているとすると間隔は  $\Delta x = 1/\sqrt{3}W$  で与えられる。

# THE CHARACTERISTICS OF THE PROCESSING UNITS AND THE INTERACTIONS AMONG THEM IN THE VISUAL SYSTEM

## Part 1. Level of feature analysis

Toshio INUI

(Department of Behaviorology, Faculty of Human Sciences, Osaka University)

Visual information is processed and stored in the hierarchical system. Investigation into the characteristics of processing units and the interaction in each level of the hierarchy is a central theme in perceptual and cognitive psychology. In other words, the question of how the visual information is transformed and represented in each level was the focal point in these fields. In the present paper (and the following papers), we reviewed and discussed the methodology and recent psychophysical findings on this problem.

In part 1, we presented the characteristics of the processing unit and the interaction among them in the lowest level. At first, we discussed the psychophysical method of probing the unit and showed the characteristic of the visual receptive field which seemed to be that of the single neuron in the human visual system. The unit has the receptive field center (REC) in which the light energy is summated and the receptive field surround (inhibition field) which inhibits the activation of the unit. There exist two classes of the units; one is X-type unit and the other is Y-type unit. The RFC-diameter of Y type unit increases linearly with retinal eccentricity. RFC-diameter of the unit at 0° and 10° eccentricity was about 4.5' and 13' respectively. On the other hand, RFC-diameter of X-type unit was almost constant (2.5') within the central 10 degrees in eccentricity. The diameter of the inhibition field of Y-type unit is almost three times as large as RFC-diameter. The activity of Y-type unit determined the visual sensitivity to the on-off stimulus, and the activity of X-type unit determined the visual acuity. Next, we examined the change of the characteristics of these units in the abnormal retina. Finally, the density of the ganglion cells in the human retina was compared with the optimal sampling frequency which was calculated on the basis of sampling theory.