



Title	ヒト視覚系における明るさ知覚情報処理機構の数理モデルによる研究
Author(s)	塚田, 章
Citation	大阪大学, 1999, 博士論文
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.11501/3155650
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

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

The University of Osaka

ヒト視覚系における明るさ知覚情報処理
機構の数理モデルによる研究

1998年

塚田 章

論文要旨

生体工学における生体機能を理解するための手法として、生理学的知見や仮説をもとにモデルを構成し、シミュレーション実験により心理物理学的に得られている実際の入出力特性と照合する合成的手法が用いられている。この場合、わかっていない機構のモデルを仮定することでその機構を推定することになるので、モデルを構成すること自体が重要な意味をもつ。なお、ある一つの現象を説明できる仮説あるいはモデルは一つとは限らない。モデルの正当性を示すためには多くの現象を説明することが重要である。

本研究では明るさ知覚情報処理機構に関する数理モデルを提案する。本数理モデルは生理学的知見を考慮して構成されるが、必ずしも構成要素すべてが生理学的な根拠に基づくものではなく、多くの錯視現象を説明できる機構を仮定することを主題としている。すなわち、本モデルは従来より広く受け入れられている側抑制機構に特徴抽出と充てん処理機構を加えて構成される。特に特徴抽出機構において新たに近傍淘汰作用を仮定した。本モデルを用いて1次元錯視、主観的図形、仮現運動、視覚系の時空間周波数特性、網膜錐体の光変換機能と順応機能などの心理物理学的現象および生体機能に対する計算機シミュレーションを行った。その結果、本モデルがこれらを模擬できることを示し、それらの発生機序を説明した。従来より、個々の現象を模擬できるモデルは存在する。しかしながら、これらのモデルは互いにその他の現象を説明することはできない。

また、本モデルをヒドラを用いたバイオアッセイ法（生物検定法）における2値化処理に応用した例を示す。本法により、画像処理工学における従来法に比べ良好な結果が得られた。この応用を通して、視覚系に錯視現象を生じる機構がなぜ必要なのかについて考察する。

目 次

1 章 序 論	1
2 章 1次元空間モデルによる錯視現象と周期パターンの シミュレーション解析	5
2. 1 緒 言	5
2. 2 1次元モデルの構成	7
2. 2. 1 側抑制処理を行うL層	8
2. 2. 2 特徴抽出処理を行うD, P, G層	11
2. 2. 3 充てん処理を行うF層	13
2. 3 1次元モデルによる錯視現象のシミュレーション	13
2. 3. 1 マッハバンドとその消失	13
2. 3. 2 シェブルール錯視と同時対比	17
2. 3. 3 クレークオブライエン錯視とその消失	20
2. 4 周期パターンの解析	23
2. 4. 1 空間周波数特性	23
2. 4. 2 クレークオブライエン錯視の空間特性	27
2. 5 結 言	32
3 章 2次元空間モデルによる主観的図形のシミュレー ション解析	35
3. 1 緒 言	35
3. 2 2次元モデルの構成	36
3. 2. 1 L 層	37
3. 2. 2 D 層	37
3. 2. 3 P 層	39
3. 2. 4 G 層	40
3. 2. 5 F 層	41
3. 3 主観的図形に対するシミュレーション結果	44

3. 3. 1	Ehrenstein図形	44
3. 3. 2	カニッツアの四角形	50
3. 3. 3	検 討	55
3. 4	心理物理学の実験によるシミュレーション結果の検証	56
3. 4. 1	実験方法	58
3. 4. 2	実験1 (物理的輪郭に囲まれた四角形の明るさ測定)	58
3. 4. 3	実験2 (主観的な四角形とその背景の明るさ測定)	59
3. 4. 4	実験3 (局所的な増分閾の測定)	62
3. 4. 5	心理物理学の実験結果に対する考察	64
3. 5	結 言	66
4 章	順応と光変換を考慮した網膜錐体モデル	69
4. 1	緒 言	69
4. 2	順応と光変換機構に関するこれまでの知見	71
4. 3	錐体モデルの構成	73
4. 3. 1	細胞内におけるカスケードと Ca^{2+} によるフィードバック機構	74
4. 3. 2	膜等価回路	77
4. 3. 3	順応情報を伝える細胞外のフィードフォワード機構	77
4. 3. 4	水平細胞のフィードバック機構	82
4. 4	シミュレーション結果	83
4. 4. 1	フラッシュ応答	83
4. 4. 2	動作曲線	85
4. 5	検 討	85
4. 6	結 言	88
5 章	1次元時空間モデルによる時空間的現象のシミュレーション	91

5. 1	緒 言	91
5. 2	時空間モデルの構成	93
5. 3	シミュレーション結果	96
5. 3. 1	錐体の時空間特性	96
5. 3. 2	時空間周波数特性	100
5. 3. 3	正弦波 2 画像仮現運動における逆転現象	103
5. 4	考 察	109
5. 4. 1	充てん処理	109
5. 4. 2	特徴抽出処理	111
5. 4. 3	本モデルと視覚神経系との対応	115
5. 5	結 言	117
6 章	視覚情報処理モデルの工学的応用ーヒドラの触手球 形成応答の判定	119
6. 1	緒 言	119
6. 2	ヒドラを用いたバイオアッセイ法	121
6. 3	ヒドラの 2 値化処理	121
6. 3. 1	判別自動閾値選定法	123
6. 3. 2	視覚情報処理モデルによる 2 値化法	125
6. 4	判定パラメータの算出と識別処理	129
6. 4. 1	円形度	129
6. 4. 2	凹凸率	129
6. 4. 3	輪郭線のフラクタル次元	129
6. 4. 4	触手の長さ	131
6. 4. 5	応答判定指標の解析結果	134
6. 4. 6	触手球形成応答の識別	137
6. 5	検 討	137
6. 6	結 言	140

7章 結 論	143
謝 辞	147
業績リスト	149

第1章

序 論

生体工学の目的は2面性をもっている。一つは生体機能の理解である。すなわち、生理学的知見や仮説をもとにモデルを構成し、シミュレーション実験により心理物理学的に得られている実際の入出力特性と照合する。照合結果が不一致の場合はモデルを修正する。一致する場合はモデルと同様の機構が生体内に存在することが示唆される。このように、わかっていない機構のモデルを仮定することでその機構を推定することになる。従って、生体工学においてはモデルを構成すること自体が重要な意味をもつ。また、この場合一つの現象の入出力特性を再現できる仮説は一つとは限らないので、より多くの現象を再現できることがモデルの正当性を示すことになる。もう一つの目的は生体機能の優れた部分の工学への応用である。一般的にここでいう優れた部分とは目的がすでにはっきりしたもの（合目的的価値があるもの）であり、それ以外のものは不要とも考えられている。通常、モデリングにより機能の理解を目指し、その機能がある程度理解できた段階でそのモデルを順次工学的に応用するという手法が用いられている。

視覚系は3次元物体の認識、運動視あるいは外界における複雑なパターンの認識といった優れた機能を有している。これらを理解し応用することは生理学、心理物理学、生体工学、画像工学、情報工学等にとって大きな目標といえる。生体工学的な立場からこれらの合目的的価値のある機能を実現するためのモデル、アルゴリズムは多数提案されている。この中には視覚系における基本的な機構である側抑制結合を始めとして、エネルギー最小化原理、学習機能をもつニューラルネット、遺伝的アルゴリズム等の生体の性質を取り入れたものも多く含まれるが、これらのモデルの機能はヒトの視覚系の機能に比べると未だ十分とはいえない。これは、視覚系の理解が不十分であるためと考えられる。不十分とは、これまで合目的的価値がないため不要とされてきた機能の中で、実は必要な機能を見落としているのではないかという意味も含んでいる。例えば錯視現象は、これまで視覚系の理解を目的とする

研究によく用いられているが、優れた機能を説明するモデルには錯視現象を生じる機構は考慮されていない。錯視現象自体は直接的な合目的価値が見出されているわけではなく、錯視現象を生じる機構が有用なのか不要なのかもこれまで不明であった。すなわち、優れた機能の応用には錯視を生じる機構は不要なものと考えられてきた。

錯視現象は物理的には存在しない明るさ、色、大きさ、長さ等を知覚する現象であり、視覚系の特殊な機構を反映している。とりわけ明るさの知覚は上述の優れた機能にとって最も基本的な要素である。すなわち、外界の光の情報は明るさの情報処理機構で処理された後、種々の認識を行う高次の中枢系へと渡される。従って、明るさ知覚の情報処理機構を調べることはそれを理解することだけでなく上述の優れた機能を理解し応用する手掛かりを得るためにも非常に重要な意味をもつと考えられる。なお、明るさ同様色に関する情報処理も基本的な要素であるが、比較的多くの現象が報告されている明るさ知覚だけに注目し、色の知覚は考慮しない。

本研究で我々は、明るさ知覚情報処理機構に関する数理モデルを構成し、心理物理学的现象に対する計算機シミュレーションを行う。本数理モデルは生理学的知見を考慮して構成されるが、必ずしも構成要素すべてが生理学的な根拠に基づくものではなく、多くの錯視現象を説明できる機構を仮定することを主題としている。

以降、第2章では1次元空間モデルとして、側抑制を用いた特徴抽出モデルを提案する。本モデルは、網膜にみられる側抑制層と新たに仮定した3層からなる特徴抽出部とで構成される。特徴抽出部では新たに近傍淘汰作用を仮定した。近傍淘汰作用は、側抑制後のパターンのある地点の近傍区間において、変化率がその地点で最も大きい場合、この近傍区間の側抑制パターンだけが特徴として出力されると定義される。本モデルを用いて、マッハバンドとその消失、同時対比、シェブルール錯視、クレークオブライエン錯視とその消失に関するシミュレーションを行い、本モデルがこれらの錯視現象を

説明できることを示す。

錯視現象以外に、明るさ知覚の情報処理機構を反映する現象として明るさ知覚の周波数特性も古くから調べられている。方形波とその基本波、高調波に対する空間周波数特性を求め、従来の実験結果と比較する。最後に、クレークオブライエン錯視の空間周波数依存性に対する異なる心理物理学の実験結果についてシミュレーション解析を行う。

第3章では第2章で構成した1次元空間モデルを2次元空間モデルに拡張し、主観的図形のシミュレーションを行う。主観的図形の代表例として、Ehrenstein図形とカニッツアの四角形のシミュレーションを行い、主観的図形の発生機構について考察する。また、カニッツアの四角形に対するシミュレーション結果が示唆する事柄につき、心理物理学的な検証を行う。

第4章では時間特性に関するモデルを提案する。視覚系の時間特性はその1次ニューロンである錐体の時間特性に大きく影響されると考えられる。錐体は順応と光変換といった重要な機能をもっているので、錐体のモデルを構成する場合は錐体のもつ順応と光変換を説明できる必要がある。我々は1970年代に提案された順応のモデルと最近の光変換機構のモデルを参考にし、錐体のモデルを構成する。モデルを用いてサル錐体のフラッシュ応答と動作曲線の移動の様子シミュレーションを行う。

第5章では空間モデルと時間（錐体）モデルを統合し、時空間モデルを構成する。本章では空間モデルの第1層である側抑制層が錐体-水平細胞ネットワークに対応していることを想定する。すなわち、第1層に側抑制効果と時間特性を組み込む。本モデルを用いて生理実験による錐体の時空間特性のシミュレーションを行う。また、視覚系全体の時空間的現象である時空間周波数特性、仮現運動のシミュレーションを行う。最後に、本モデルが視覚神経系のどの部分に対応するモデルなのかについて考察する。

第6章では第3章で述べる2次元空間モデルを画像処理工学に応用した例を示す。現在、ヒドラを用いたバイオアッセイ法（生物検定法）が注目されているが、目視による測定では非常に労力がかかる。これを画像処理により

自動化することを試みた．ここで，ヒドラと背景を分離する２値化処理に本研究の２次元空間モデルを適用したところ，従来法に比べ良好な結果が得られた．この応用を通して，視覚系に錯視現象を生じる機構がなぜ必要なのかについて考察する．

第７章で以上の章を総括し，本論文の結論を述べる．

全体を通して参考とした書籍

福島邦彦(1976) “視覚の生理とバイオニクス，” 電子情報通信学会．

樋渡涓二編(1973) “生体のシミュレーション技術，” 講談社．

樋渡涓二編(1987) “視聴覚情報概論，” 昭晃堂．

池田光男(1975) “視覚の心理物理学，” 森北出版．

第2章

1次元空間モデルによる錯視現象と周期パターンのシミュレーション解析

2. 1 緒 言

明るさ知覚に関する錯視現象として、マッハバンド、クレークオブライエン錯視、同時対比、シェブルール錯視などの空間的な錯視現象が知られている。これらの錯視現象を誘発する2次元像の輝度分布は、縦方向には一様で横方向だけに輝度変化をもつ。このため1次元の輝度分布に問題を単純化でき、古くからこれらの錯視現象がよく調べられている。これまで、マッハバンドを説明するモデルとして、カプトガニの複眼や脊椎動物の網膜にみられるような側抑制回路に基づくモデルが提案された。その後、ステップパターン¹に対してマッハバンドが消失することが報告され[Ross et al., 1981; Ratliff, 1984], それまでの側抑制回路による説明での矛盾が指摘されている[Ross et al., 1989; 本郷ら, 1992]。マッハバンドの消失について、Ratliff[1984]は線検出器と棒検出器の概念を導入し、Burrら[Burr et al., 1989; Ross et al., 1989]は偶対称と奇対称の受容野を用いて説明を試みている。本郷ら[1992]はGemanら[1984]が提案した強度過程と線過程からなる結合マルコフ確率場理論に基づき、充てん過程のモデルを提案した。このモデルによればマッハバンドの消失に加え、クレークオブライエン錯視もシミュレーションすることができる。一方、Cohenら[1984]は、入力刺激に対する側抑制後の出力をエッジ部で分割し、分割された区間内で拡散による平均化を行うことで、クレークオブライエン錯視などを説明するモデルを提案している。しかしながら、これらのモデルはある一つの錯視現象の説明にとどまるものが多く、シェブルール錯視や同時対比を含めて、複数の錯視現象を同時に説明できる例は少ない。

¹パターン：本論文を通して、空間的な広がりをもつ領域における大きさ、強さあるいは輝度の分布の形状をパターンと呼ぶ。これと区別するため、時間的に変化する大きさ、強さあるいは輝度の分布の形状を波形と呼ぶ。

心理物理学の分野では輝度が周期的に変化するパターンに対する心理物理的感度（輝度変化に対する弁別閾の逆数）の空間周波数特性も古くから調べられている。特に，Isono[1979]はそれまでの実験法に比べてより定量的な方法を提案した。すなわち，方形波の基本波と高調波に対する心理物理的感度の空間周波数特性を測定し，もとの方形波の感度がそれらの感度の和となることを報告した。さらに，空間周波数特性の実験において感度だけでなく実際に知覚される空間的なパターンについても調べられている。Campbellら[1971]は空間的に低周波の方形波と高調波がともに方形波にみえることを報告した。彼らはこの現象がクレークオブライエン錯視によるものであると考え，クレークオブライエン錯視が低周波（ < 1 cycle per degree, CPD）のみで発生すると結論した。これに対しBurr[1987]は方形波に高域通過型のガウシアンフィルタを施した光刺激パターンを用いてCampbellら[1971]と同様の実験を行った。その結果，1(CPD)以上の周波数でもクレークオブライエン錯視が発生すると結論した。これまで，このような錯視現象の空間周波数依存性を扱うモデルはない。

我々は上述の1次元空間的な現象を統一的に説明することを目的として，明るさ知覚に関する視覚情報処理モデルを提案する。本モデルはこれまで広く受け入れられている側抑制部に，新たに特徴²抽出部を付加したものである。この特徴抽出部は，側抑制後のパターンのなかで特徴的な部分だけを選択的に出力する働きをもつ。本章では，まず提案モデルの構成について説明する。次に，マッハバンド，シェブルール錯視，同時対比およびクレークオブライエン錯視について本モデルを用いてシミュレーションを行う。次に，Isono[1979]と同様に方形波とその基本波，高調波に対する感度の空間周波数特性をシミュレーションにより求める。最後に，クレークオブライエン錯視発生 of 空間特性に対するCampbellら[1971]とBurr[1987]の実験結果が相違する

²特徴：大脳視覚領では，線，エッジ，方向，線分等の幾何学的特徴に反応する様々なニューロンが発見されている。これらのニューロンは特徴抽出ニューロンと呼ばれている。本モデルで用いる“特徴”は特に断らない限り，明るさに関する特徴を指す。

原因を明らかにするため、光刺激の空間周波数と輝度差を変化させた場合の知覚されるパターンに対するシミュレーションを行いこれを解析する。そして、これらのシミュレーション結果が心理物理学的知見と一致することを示し、本モデルの有効性を明らかにする。

2. 2. 1 次元モデルの構成

図2-1は、提案モデルの処理の流れを示す。本モデルにおける処理は側抑制

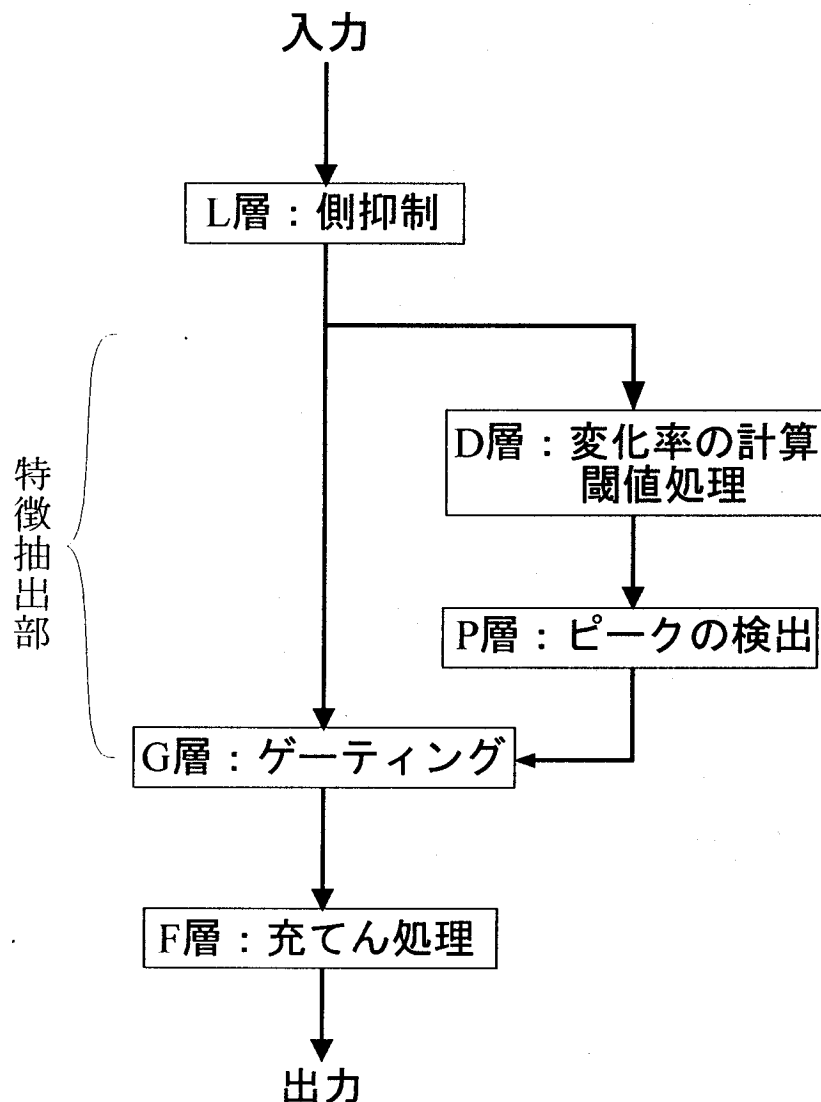


図2-1 本モデルの処理の流れ

処理，特徴抽出処理，充てん処理の三つに分類される．側抑制処理はモデルの第1層であるL層において行われる．特徴抽出処理は第2，3，4層のD，P，G層で行われる．充てん処理は第5層のF層で行われる．各処理の詳細については次節以降で説明する．

本章では，計算はアナログ量で行い³，時間は考慮しない．各層にはニューロンが視角 $1(^{\circ})$ の間隔で直線的に配列されていると考える．例えば，L層の n 番目のニューロンの出力を $L(n)$ とする．本章において，特徴抽出機構が視覚神経系のどこに存在するかについて言及しないが，第5章において時空間的な特性を踏まえて検討する．図2-2は各層に配列されたニューロンの働きを説明するための模式図である．

2. 2. 1 側抑制処理を行うL層

モデルへの入力値は，物理的な光刺激の強さ（輝度あるいは照度で表われる）と直接的な関係はなく相対的な値である．ここでは，光刺激の強さと視覚系の応答がほぼ線形関係にある領域を用いることを想定している．錯視現象を誘発する明暗パターンを視角 $1(^{\circ})$ の間隔でサンプリングしたものを入力パターンと定義し， n 番目の値を $S(n)$ とする．

L層は入力パターンに対して側抑制処理を行うことを目的とする．側抑制とは，あるニューロンがその中心付近の刺激からは興奮性の効果，その周辺に対する刺激からは抑制性の効果を受ける機構であるといえる．中心から k 個離れた（視角 $k(^{\circ})$ の距離にある）場所での刺激に対する興奮性抑制性の重みは結合関数 $W(k)$ で表現される．側抑制後の出力 $L(n)$ は， $n+k$ 番目の入力 $S(n+k)$ とその位置に対応する結合関数の値 $W(k)$ との積を $k=-\infty$ から ∞ まで加え合わせることによって求められ，

³アナログ量：一般的に神経系は活動電位によるデジタルでの情報伝達を行っている．例外として視覚系の低次のニューロンである視細胞，水平細胞，双極細胞は緩電位応答を示し活動電位を生じない．この場合はアナログ量で情報伝達が行われていると考えられる．本論文ではすべての情報伝達がアナログ量で行われているとして話を進める．

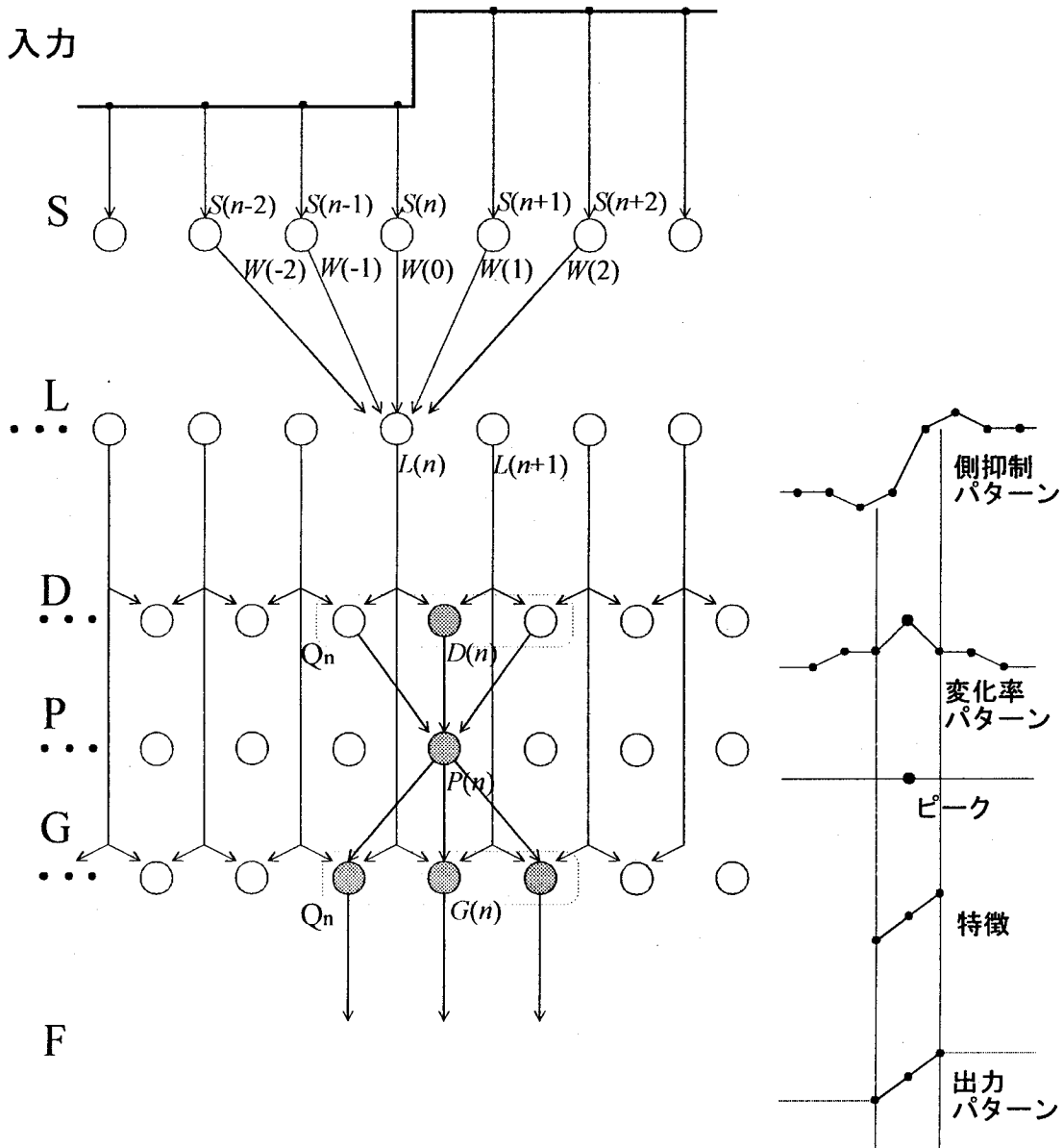


図2-2 各層のニューロンの働きを説明する模式図. S: 入力
のサンプリング, L: 側抑制, D: 変化率の計算, P: ピークの検出,
G: ゲーティング, F: 充てん処理.

$$L(n) = \sum_{k=-\infty}^{\infty} W(k)S(n+k) \quad (2-1)$$

と表される.

本章では結合関数として、次に示すDOG関数を用いる。

$$W(k) = \left(\frac{\zeta}{\sqrt{\pi}} + 1 \right) \frac{1}{\sigma_1} e^{-\frac{k^2}{\sigma_1^2}} - \frac{1}{\sigma_2} e^{-\frac{k^2}{\sigma_2^2}} \quad (2-2)$$

ここで、 σ_1 、 σ_2 はそれぞれ興奮性、抑制性の空間的な広がりを表す正の定数である。一般的に $\sigma_1 < \sigma_2$ であれば、結合関数はメキシカンハット様の形となる。本章では、マッハバンドの消失や空間周波数特性を定性的に説明することを考慮して $\sigma_1 = 5.0$ 、 $\sigma_2 = 16.4$ を用いた。また、入力パターンが一様の場合、例えばすべての n で $S(n) = 1$ 一定とした場合の側抑制後の出力 $L(n)$ は、

$$L(n) = \sum_{k=-\infty}^{\infty} W(k) = \zeta \quad (2-3)$$

となることから、 ζ は側抑制層で直流成分が伝達される割合を表わす定数といえる。本章では $\zeta = 0.7$ とした。図2-3は本章で用いた結合関数の概形を示す。

なお、式(2-1)は $k' = n + k$ で変数変換を行い、 $W(k)$ が偶関数であることを考慮すれば、 $W(k)$ と $S(k)$ との畳み込み和と等価になる。以降、側抑制のような側方向の結合の影響を計算する場合は畳み込み和を用いることとする。実際のシミュレーションでは、無限大までの演算が不可能であることから畳み込

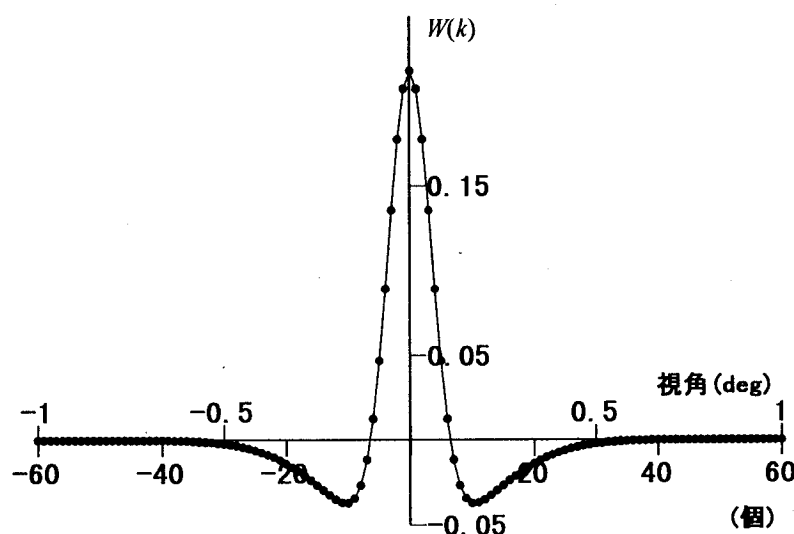


図2-3 結合関数

み和の範囲は $k = \pm 36$ までとした．ここでの値は，中心における最大値の0.2%程度となる．

2. 2. 2 特徴抽出処理を行うD, P, G層

特徴抽出部ではL層の出力パターンの中の特徴がD, P, G層で抽出される．

D層では，L層における隣り合う二つのニューロンの出力の差の絶対値，

$$D(n) = |L(n+1) - L(n)| \quad (2-4)$$

を求める．本論文ではこれを変化率と定義する．なお，D層で閾値 θ を設ける．本章では $\theta = 1$ とし，変化率が $D(n) < \theta$ の場合 $D(n) = 0$ とする．これにより空間的に高周波成分のノイズを除去することができる．

ニューロンの1次元配列において， n 番目のニューロンを中心とし，その近傍を含む区間を n の近傍区間（2次元配列の場合近傍領域とする）と定義する．これを Q_n と表し， Q_n に含まれるニューロンの数⁴を11個とする．

⁴ Q_n に含まれるニューロンの数： Q_n に含まれるニューロンの数を11個とした理由を以下に述べる．マッハバンドに対するシミュレーション結果で述べるように，本モデルにおいてマッハバンドの消失はステップパターンに対してオーバーシュートの戻りの部分を抽出するピークが淘汰されることを意味する．今，入力単位ステップ関数である場合を例にピークが淘汰されるための近傍区間の大きさについて考察する．入力の大きさが1の領域に対応するL層の各ニューロンの出力は，

$$L(0) = W(0) + W(-1) + W(-2) + \dots$$

$$L(1) = W(1) + W(0) + W(-1) + W(-2) + \dots$$

$$L(2) = W(2) + W(1) + W(0) + W(-1) + W(-2) + \dots$$

⋮

⋮

$$L(n) = W(n) + W(n-1) + W(n-2) + \dots$$

$$L(n+1) = W(n+1) + W(n) + W(n-1) + W(n-2) + \dots$$

となる．変化率は，

$$D(n) = |L(n+1) - L(n)| = |W(n+1)|$$

となり，単位ステップ関数に対する変化率の概形は結合関数の絶対値をとったような形になる．これを図に示す．ここでは近傍区間のとりかたに注目しており，閾値作用は考慮していない．

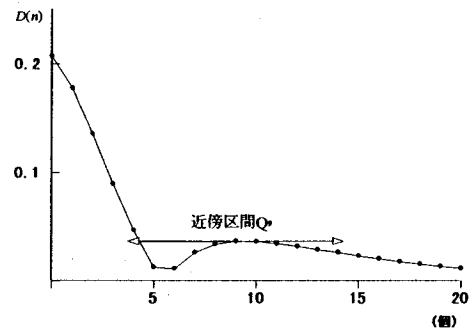


図 単位ステップ関数に対する変化率

n の近傍区間 Q_n における変化率 ($D(k); k \in Q_n$) のなかで中心の n 番目の変化率 $D(n)$ が最大となる場合、変化率パターンは n でピークをもつと定義する。P層におけるピーク検出機構は、変化率パターンにおけるピークを検出し、ピークが検出された場合にだけ応答を示す。

$$P(n) = \begin{cases} D(n) & D(n) = \max\{D(k); k \in Q_n\} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad (2-5)$$

P層 n 番目のニューロンが応答を示す場合、G層では n の近傍区間 Q_n に含まれるニューロンだけが選択的に活性化する。すべてのG層のニューロンはL層の出力を入力とするが、選択的に活性化したニューロンだけがL層からの入力をそのまま出力し、その他のニューロンは応答しない。本モデルではこれらの選択的な出力を特徴と呼び、L層の出力を選択的に出力するという意味でこの処理をゲーティングと呼ぶ。なお、 $D(n)$ および $P(n)$ が $L(n)$ と $L(n+1)$ をもとにして得られることから、 $G(n)$ を $L(n)$ と $L(n+1)$ の平均値とする。

$$G(n) = \begin{cases} \frac{L(n)+L(n+1)}{2} & \max\{P(k); k \in Q_n\} \neq 0 \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad (2-6)$$

特徴抽出部における処理をまとめると、次のようになる。側抑制後のパターンにおいて、ある点の変化率とその近傍区間内の点の変化率の中で最大の場合に同近傍区間に含まれるパターンだけが出力される。これをすべての点に対して調べることになる。本論文ではこの作用を各近傍で出力の淘汰が

単位ステップ関数に対してマッハバンドが消失することは、極大値をもつ $n=9$ の点がピークとしないことに対応する。 $D(4) > D(9)$ であるので、図の矢印で示す範囲以上の大きさに近傍区間を設定すれば、 $D(9)$ はピークとならない。ただし、近傍区間をこの範囲より大きくとると、マッハバンドが発生する条件が変わる。すなわち、この範囲が必要以上に大きいと非常に緩やかなこう配をもつパターンでないとマッハバンドが発生しなくなる。心理物理学実験結果を考慮して近傍区間に含まれるニューロンの数を11とした。

なお、 n が正の場合について考察したが、負の場合も同様である。この範囲は用いる結合関数に依存して設定する必要がある。

なされていることから近傍淘汰作用と呼ぶ。

2. 2. 3 充てん処理を行うF層

F層は特徴と特徴の間の値をもたない部分の充てんを目的とする。F層ではG層の出力が0以外の値をもつ特徴部分はG層からの入力そのまま出力される。G層の出力が0であるその他の領域は充てんされる。本研究で仮定する充てん処理の詳細は、2次元パターンを扱う第3章で述べるが、1次元モデルでは隣り合う特徴の端点と端点を直線で結ぶような処理を行うことになる。例えば、F層の j 番目と $j+dif$ 番目にG層から特徴としてそれぞれ $G(j)$, $G(j+dif)$ の入力があり、その間の入力が0であった場合、その間のニューロンの充てん後の値は、

$$F(j+k) = G(j) + \frac{G(j+dif) - G(j)}{dif} k \quad (k=1, 2, \dots, dif-1) \quad (2-7)$$

となる。なお、隣り合う特徴がない場合は、 dif を無限大と考えれば、

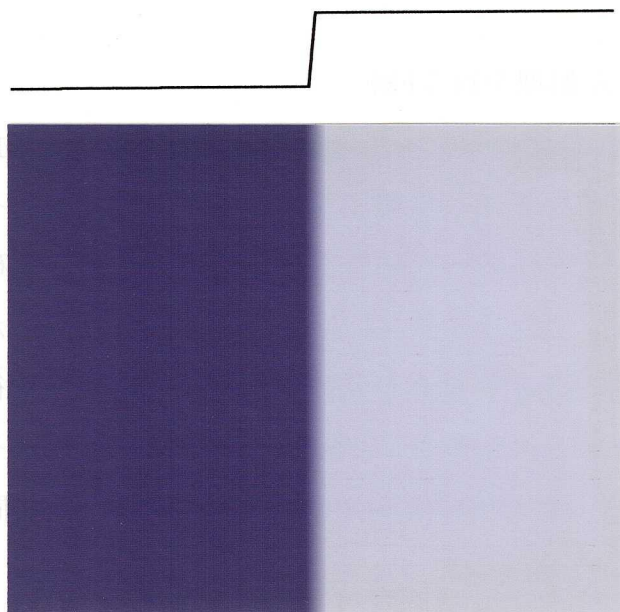
$$F(j+k) = G(j) \quad (k=1, 2, \dots) \quad (2-8)$$

となり、最も端の特徴と同じ値をもつことになる。

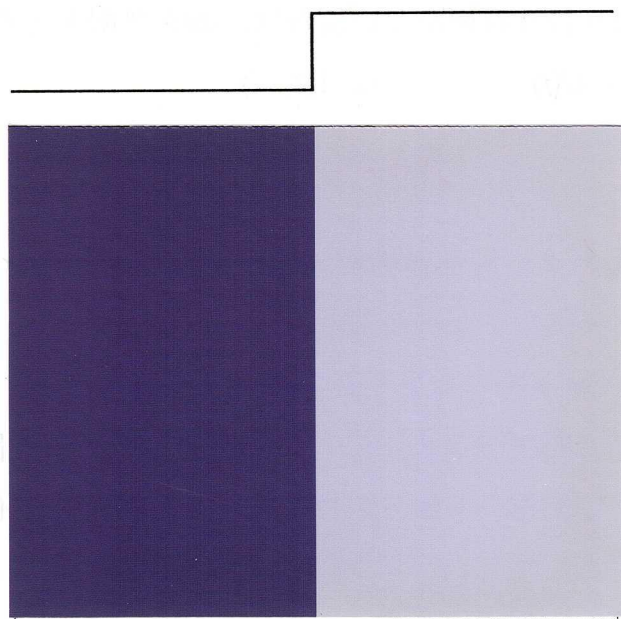
2. 3 1次元モデルによる錯視現象のシミュレーション

2. 3. 1 マッハバンドとその消失

図2-4はマッハバンドの発生とそれが消失する例を示す。図2-4(a)の輝度パターンでは、異なる輝度値をもつ二つの面が隣り合って配置され、これらの境界部分に一方の輝度値から他方の輝度値へと直線的に変化する輝度のこう配が形成されている。マッハバンドは、このようなパターンをみた場合に境界付近でオーバーシュートが知覚される錯視現象である。この錯視はこう配が著しく急峻（視角約4°以下）、特にステップ状のパターンに対して消失する[Ross et al., 1981; Ratliff, 1984]。図2-4(b)では、境界部分に輝度のこう配がなく、マッハバンドは知覚されない。この現象を2. 2で述べた1次元モデルを用いてシミュレーションする。図2-5は、そのシミュレーション結果である。



(a) 明暗の境界部にこう配をもつパターン



(b) 明暗の境界部がステップ状のパターン

図2-4 マッハバンドとその消失

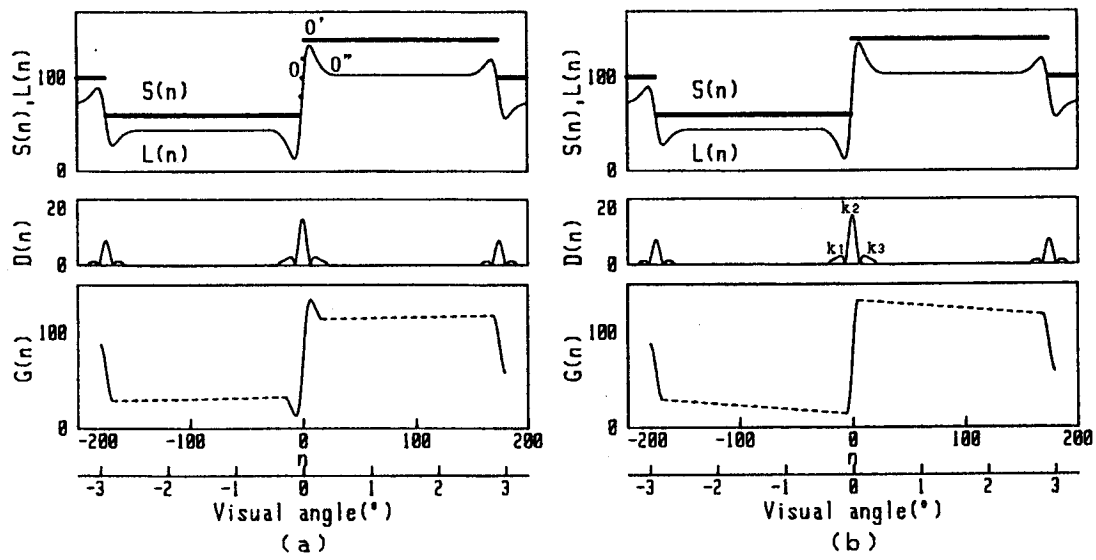


図2-5 マッハバンドに対するシミュレーション結果.
(a)マッハバンドの発生, (b)マッハバンドの消失

1 段目は入力 $S(n)$ （・印：図では太い実線となっている）と側抑制後の出力 $L(n)$ ，2 段目は変化率 $D(n)$ ，3 段目は抽出された特徴 $G(n)$ （実線）と，それらの特徴を直線的に結ぶ充てん処理（点線）を示している．従って，実線と点線を結んだパターンが知覚されると考える．なお，入力値は明るい面が140，暗い面が60，これらの両側（2次元像では背景にあたる部分）をそれらの値の平均値の100とした．

図2-5(a)は明暗の2面の間にこう配をもつ輝度パターンに対するシミュレーション結果である．側抑制後のパターンの $n=\pm 5$ 付近で，従来の側抑制に基づくモデルと同様にオーバーシュートがみられる．

これまで用いた“オーバーシュート”は，これらの山型あるいは谷型の部分を指している．図では山型の部分をOO'O"で示した．本モデルでは説明の便宜上OO'部を行き過ぎ，O'O"部を戻りと定義し，以下，オーバーシュートが行き過ぎと戻りにより構成されているものとして扱う．

変化率の空間パターンにおいて， $n=0$ 付近で三つの極大値，すなわち三つのピークの候補が生じる．P層における式(2-5)の処理でこれらのすべてがピークとして検出される．G層において，それらの近傍区間から特徴が出力される．また， $n=\pm 175$ の背景との境界に対応する位置でも特徴が抽出される．これらの特徴の端を点線で結んだものがF層での出力パターンとなる．この出力パターンでは，こう配に対応する位置で行き過ぎと戻りがみられ，これがマッハバンドとして知覚されると考えられる．このマッハバンドが現れるこう配の幅は，入力のサンプリングの仕方に影響を受けるが，視角2～3(°)以上であった．

図2-5(b)は2面の境界部分がステップ状の輝度パターンに対するシミュレーション結果である．側抑制後のパターンは従来の側抑制モデルと同様に，こう配がある場合よりも大きな行き過ぎと戻りがみられる．変化率パターンにおいて，点 k_1 ， k_2 ， k_3 は図2-5(a)のこう配付近で検出される三つのピークに対応している．シミュレーション結果では，こう配を急峻にするとこれらの間隔が縮まる．その結果，点 k_1 と k_3 での変化率はそれぞれの近傍区間において最

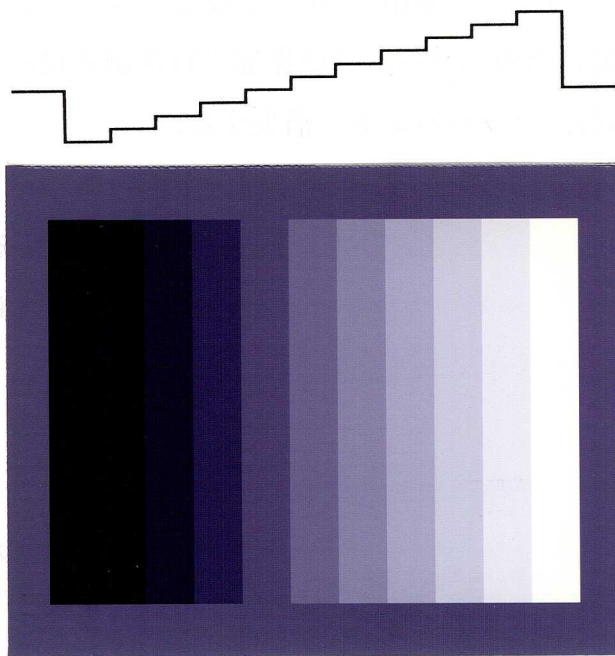
大ではなくなり、ピークとして検出されなくなる。従って、 $n=0$ 付近でピークは唯一となり、F層の出力パターンは境界部で行き過ぎはみられるが戻りがみられない。すなわち、マッハバンドが消失する。

ここで重要なことは、ステップパターンに対するマッハバンドの消失が行き過ぎと戻りの消失ではなく、戻りだけの消失で説明されることである。従って、ヒトがステップパターンをみる場合、マッハバンドは知覚しないがその両側の面の輝度差が大きく知覚されるという結果を得る。

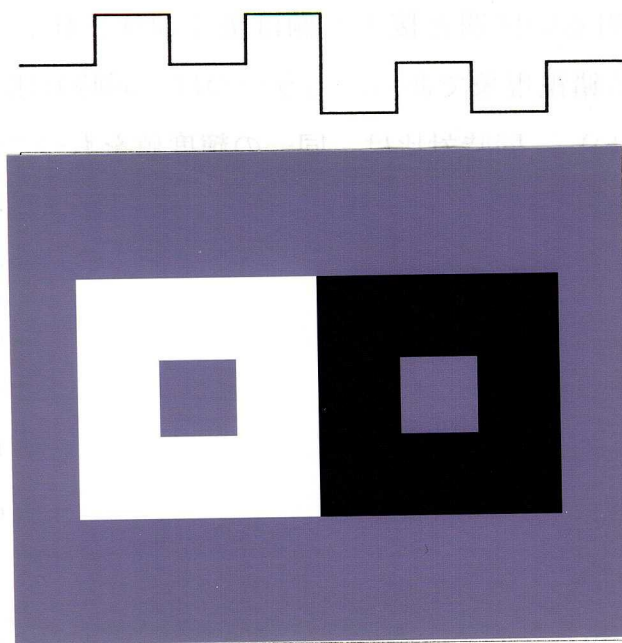
2. 3. 2 シェブルール錯視と同時対比

上述の、ステップパターンに対してマッハバンドは知覚されないが輝度差は大きく知覚されることを裏付ける二つの錯視現象とそのシミュレーション結果を示す。一つは、階段状の刺激パターンをみる場合に生じるシェブルール錯視である（図2-6(a)）。一様な輝度分布をもつ区間において暗い区間と接する側は明るく、明るい区間と接する側は暗く知覚され、ノコギリ状のパターンが知覚される錯視現象である。もう一つは、同時対比と呼ばれる錯視現象である（図2-6(b)）。同時対比は、同一の輝度値をもつ二つの領域が明るい背景に囲まれた場合は暗く、暗い背景に囲まれた場合は明るく知覚される。これらの錯視現象を誘発する刺激パターンは、ステップパターンだけで構成されている。従来のマッハバンドの消失を説明するモデルは、連続している領域をエネルギー最小化により滑らかに補間し、線検出器で不連続と判断された場合補間を打ち切るものである[本郷ら, 1992]。すなわち、ステップパターンがそのまま知覚され、上述の刺激に対してはそのままのパターンが知覚されると考えられる。

シミュレーション結果を図2-7 に示す。図2-7(a) はシェブルール錯視のシミュレーション結果で、各境界で行き過ぎだけが抽出され、これらの特徴を結んだ出力パターンはノコギリ状となる。図2-7(b) は同時対比のシミュレーション結果で、刺激パターンにおいて輝度が同一であるにもかかわらず、出力においては明るい背景に囲まれた部分がより暗く、もう一方はより明るく



(a)



(b)

図2-6 シェブルール錯視(a)と同時対比(b)

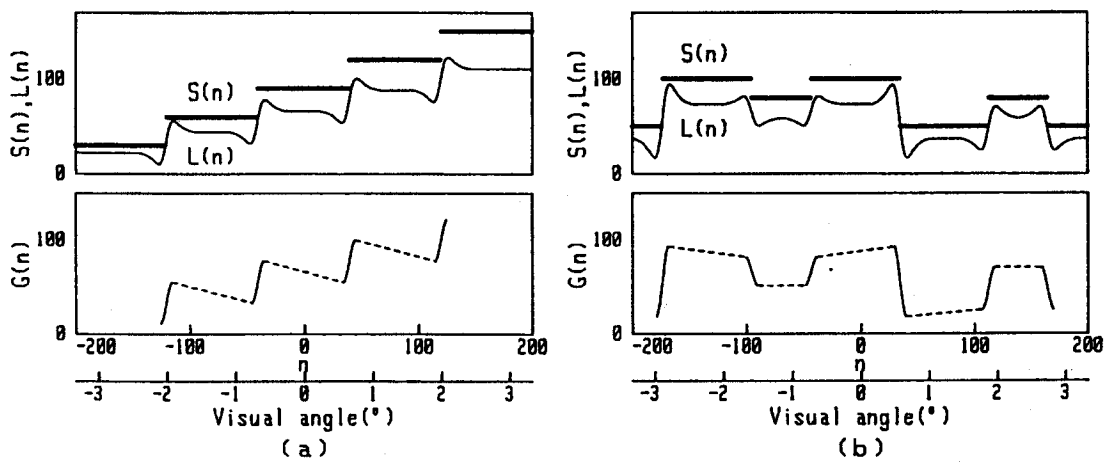


図2-7 シェブルール錯視(a)と同時対比(b)に対するシミュレーション結果

知覚されることがわかる。これらの錯視現象は行き過ぎの存在によって説明することが可能となる。

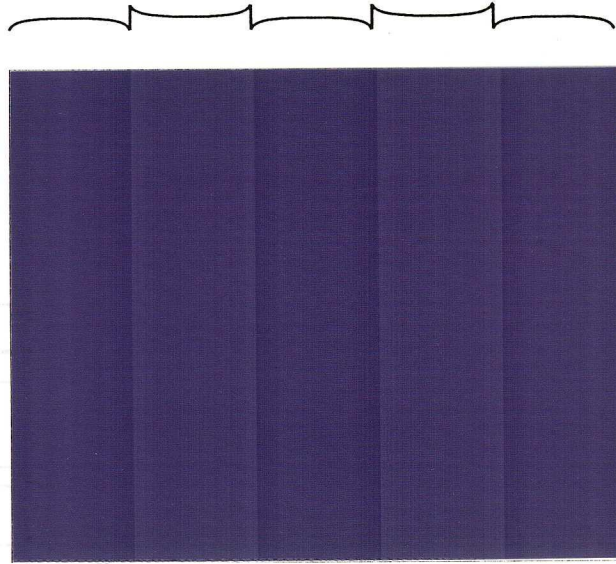
2. 3. 3 クレークオブライエン錯視とその消失

クレークオブライエン錯視は、一様な輝度の一部にわずかな輝度差をつけるとその両側の明るさが異なってみえる錯視現象である（図2-8(a)）。この場合の輝度差とは、ある境界の一方の輝度値を一様な部分の輝度値より高く、他方を低くした場合の輝度値の差である。境界付近の輝度値は、境界から離れるに従い徐々に一様な部分の輝度値に戻る。この錯視現象は輝度差が大きくなると消失する[Burr, 1987]（図2-8(b)）。シミュレーションの結果を図2-9に示す。シミュレーションでは $n=\pm 67$ の2個所にクレークオブライエン錯視を誘発するパターンを設けた。この境界付近の入力値の変化は2次関数を用いて形成した。また、 $n=\pm 180$ に背景との境界を設けた。

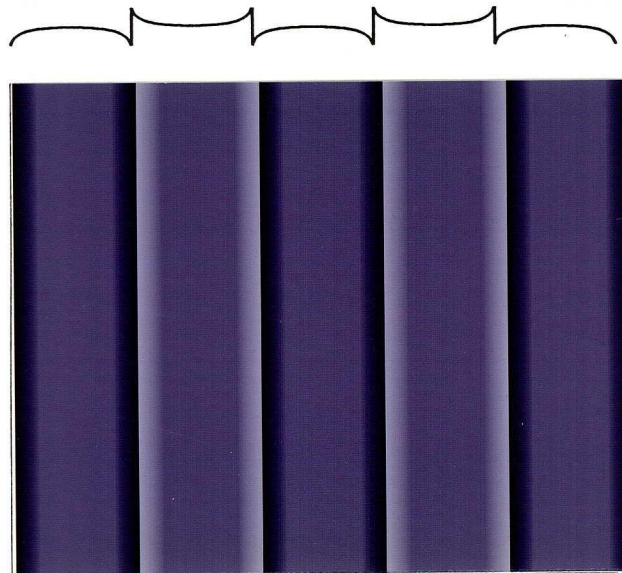
図2-9(a)はクレークオブライエン錯視の発生に対するシミュレーション結果である。特徴は、錯視を誘発する境界部に対応する $n=\pm 67$ で一つづつ、また背景との境界部に対応する $n=\pm 180$ で一つづつの計四つが抽出された。これらに充てん処理を行うと、 $-67 < n < 67$ の区間での出力が一様に小さくなり、この部分が暗く知覚されていると考えられる。

図2-9(b)は輝度差が大きく錯視が消失する場合をシミュレーションした結果である。 $n=\pm 67$ 付近では、それぞれ境界部とその両側の3個所で特徴が抽出される。充てん処理後は $-67 < n < 67$ の区間の大きさはその他の区間の大きさとあまり変わらず錯視が消失したと考えられる。

クレークオブライエン錯視の発生と消失は次のように説明できる。境界両側の入力値の変化が小さい場合、側抑制後の出力も小さくなる。これがD層に入力する際、閾値下なら変化率が0となり、境界部だけでピークが検出され錯視が発生する。一方、境界両側の入力値の変化が大きい場合、側抑制後の出力も大きくなり、D層への入力が閾値を越え、境界部とその両側の3個所でピークが生じ錯視が消失する。



(a) 輝度差が小さいパターン．錯視が発生する



(b) 輝度差が大きいパターン．錯視が消失する

図2-8 クレークオブライエン錯視とその消失

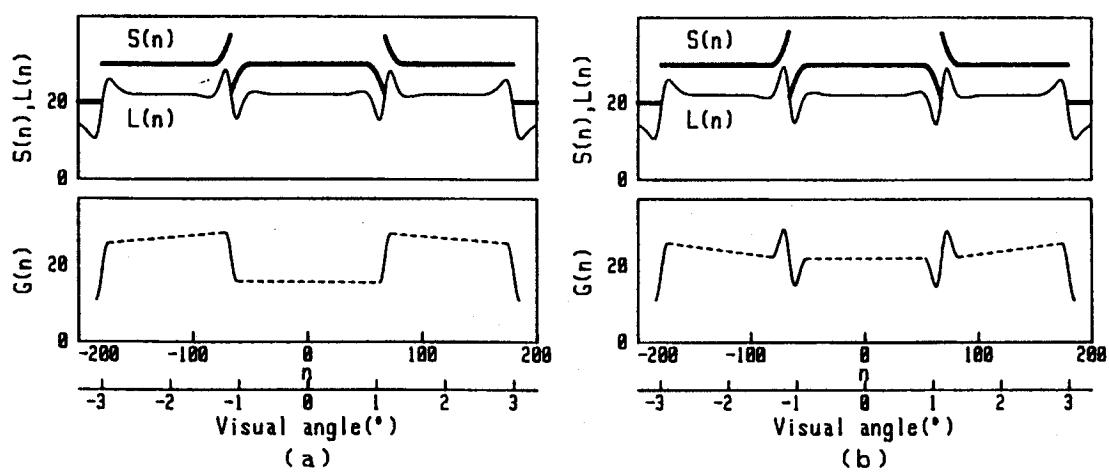


図2-9 クレークオブライエン錯視に対するシミュレーション結果
(a)錯視の発生, (b)錯視の消失

Cohenら[1984]はクレークオブライエン錯視を説明するモデルを提案している。このモデルは、入力に対する側抑制過程とエッジ検出過程をもち、エッジとして検出された部分で側抑制パターンを分割し、分割された区間内で側抑制パターンの拡散平均を行うものである。一様な輝度の一部に明暗の輝度差をつけると、境界部がエッジとして検出され、その両側で独立に側抑制パターンの拡散平均がなされる。その結果、一様な輝度をもつ部分が異なる明るさに知覚されてクレークオブライエン錯視が生じる。しかしながら、このモデルは輝度差を大きくした場合、平均値の差も大きくなるだけで、錯視の消失を説明することができないと考えられる。

2. 4 周期パターンの解析

2. 4. 1 空間周波数特性

視覚系の空間周波数特性は周期的な刺激パターンをみる場合、そのパターンの明暗を知覚できるコントラストの閾値、あるいは閾値の逆数で定義される感度の周波数特性である。これまでの心理物理学の実験結果から、視覚系は正弦波に対して帯域通過型、方形波に対しては低域通過型の空間フィルタとして働くことが示されている。Isono[1979]は従来手法に比べより定量的な実験方法を提案し、図2-10(a)の方形波(1)とその基本波(2)および高調波(3)の3種の周期パターンに対する視覚系の空間周波数特性を測定した(図2-11)。図2-11において方形波の感度(□)と基本波の感度(●)は高周波領域ではほぼ一致する。低周波領域では周波数の低下に伴う方形波の感度の減少に対して、基本波の感度は著しく減少する。方形波の感度と高調波の感度(▲)は、低周波領域ではほぼ一致するが、高周波領域では高調波の感度の方が低い周波数で低下し始める。さらに、方形波の感度が基本波、高調波の感度の和となっている。これらの実験には刺激パターンとして正弦波以外に方形波等が用いられているが、この場合の周波数とは刺激パターンの周期の逆数を指す。

まず、本モデルに図2-10(a)の3種のパターンを入力した場合の典型的な出

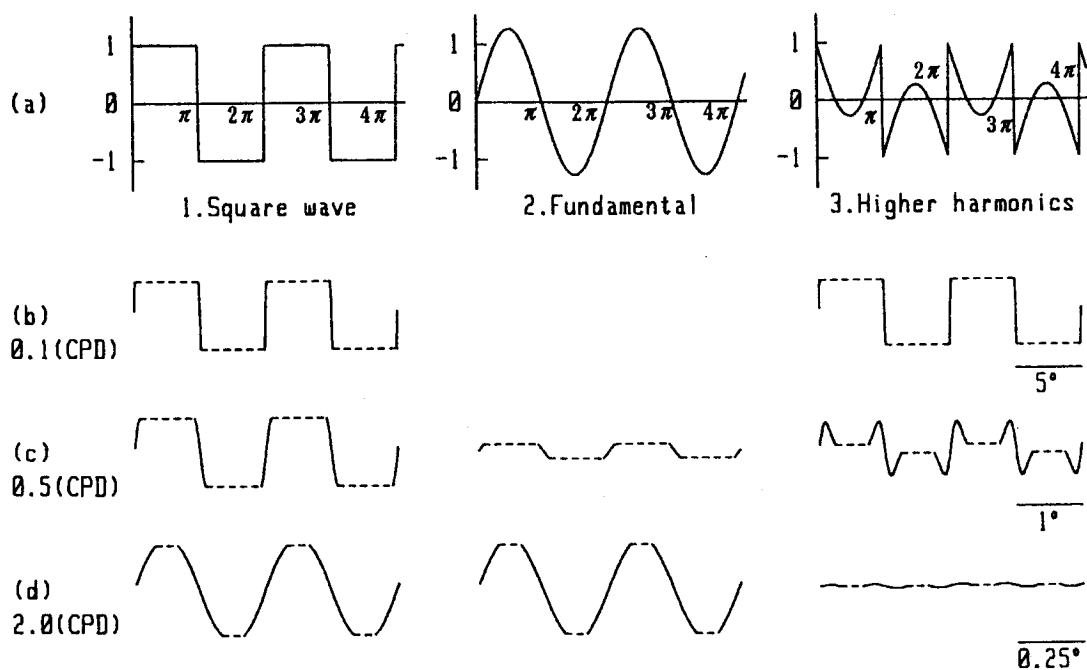


図2-10 方形波，基本波，高調波パターン(a)とこれらに対する出力パターン．(b)～(d)は，それぞれ空間周波数が0.1，0.5，2.0(CPD)．入力の振幅は(a)を20倍したものである．

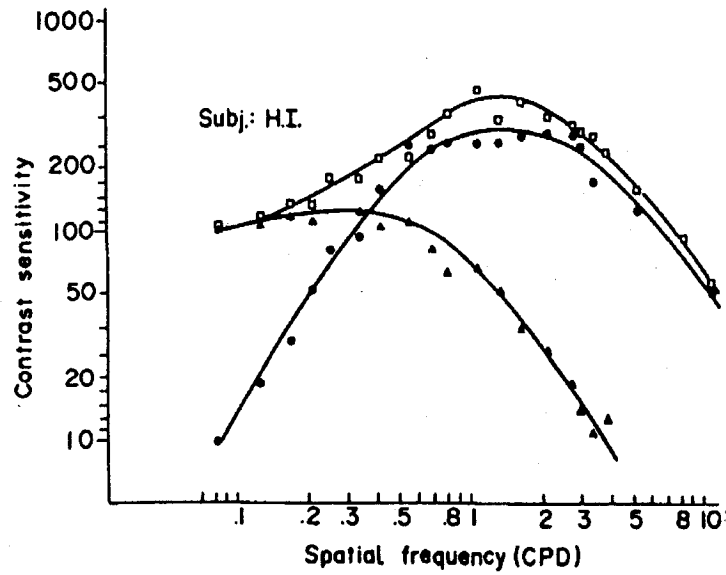


図2-11 空間周波数特性. 方形波 (□), 正弦波 (●), 高調波 (▲) に対するコントラスト感度[Isono, 1979]

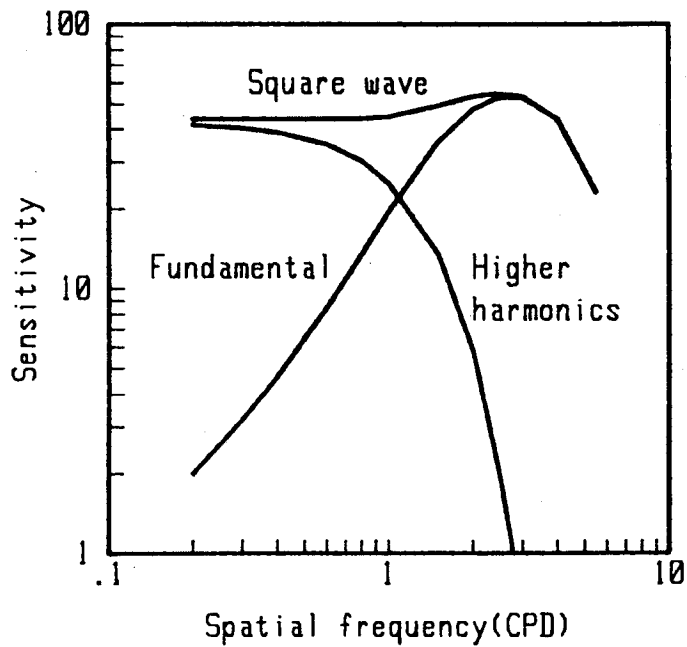


図2-12 方形波とその基本波, 高調波に対する空間周波数特性のモデルによるシミュレーション結果

力パターンを図2-10(b)～(d) に示す。(b)～(d)は、それぞれ空間周波数が0.1, 0.5および2.0 (CPD)の場合の出力パターンである。ここで、各入力パターンの振幅は、図2-10(a)に示す振幅を20倍したものをを用いた。図から方形波はいずれの周波数でも知覚されるが、基本波は0.1 (CPD)で、高調波は2.0 (CPD)で全くあるいはほとんど知覚されないことがわかる。また、0.1 (CPD)の高調波に対する出力パターンは、方形波とほぼ同一の出力パターンとなるが、低周波領域においてこれらが同じパターンとして知覚されるという上述の心理物理学的知見と一致する。この現象は、上述したクレークオブライエン錯視の発生メカニズムによるものである。

次に、感度 η の空間周波数特性を求める。感度は心理物理学的実験と同様に、入力のコントラスト c を減少させて明暗を知覚できなくなる（本モデルでは特徴が抽出されなくなる）値の逆数（ $\eta = 1/c$ ）と定義する。本論文では、図2-10(a)の振幅に対する倍率を a として、コントラスト c を入力パターンの平均値 h に対する倍率 a （ $c = a/h$ ）と定義する。なお、平均値 h はすべての入力において一定とし（ $h = 100$ ），倍率 a は正の値をとるものとする。従って、 a を減少させて特徴が抽出されなくなったときの値から、感度が求められる。図2-12 に空間周波数特性に対するシミュレーション結果を示す。空間周波数特性は図2-10 で示した出力の大域的な特性でもあり、基本波に対して帯域通過型、方形波、高調波に対して低域通過型となる。この結果は定性的に図2-11と一致する。さらに、基本波の感度と高調波の感度の和が方形波の感度に等しくなり、Isono[1979]の結果と一致する。

基本波の感度と高調波の感度の和が方形波の感度に等しくなる要因について詳述する。図2-10(a) で示した1, 2, 3をサンプリングしたパターンの n における値をそれぞれ $f_1(n)$, $f_2(n)$, $f_3(n)$ とし、以後1, 2, 3の添え字はそれぞれ方形波、基本波および高調波に対応しているものとする。本モデルではいずれのパターンに対しても変化率のピークは位相 $0, \pi, 2\pi, 3\pi, \dots$ で生じる。このうち $0, 2\pi, 4\pi, \dots$ に対応する地点を n' とすれば、 $L_i(n'+1) - L_i(n')$ ($i=1, 2, 3$) は正なので、 n' での変化率 $D_i(n')$ は、

$$D_i(n') = L_i(n'+1) - L_i(n') \quad (2-9)$$

となる。シミュレーションで入力するパターンは $f_i(n)$ に a_i をかけて平均値 h を加えた、 $a_i f_i(n) + h$ と表され、式 (2-9) の変化率は、

$$\begin{aligned} D_i(n') &= \sum_{k=-\infty}^{\infty} W(n'+1-k)(a_i f_i(k) + h) - \sum_{k=-\infty}^{\infty} W(n'-k)(a_i f_i(k) + h) \\ &= a_i \sum_{k=-\infty}^{\infty} (W(n'+1-k) - W(n'-k)) f_i(k) \end{aligned} \quad (2-10)$$

となる。これに、 $f_i(n) = f_2(n) + f_3(n)$ の関係を用いれば、

$$\frac{D_1(n')}{a_1} = \frac{D_2(n')}{a_2} + \frac{D_3(n')}{a_3} \quad (2-11)$$

が成立つ。各パターンにおいて特徴の抽出できる限界では位相 $0, \pi, 2\pi, 3\pi, \dots$ での変化率が閾値 θ と等しくなっていることから、 $D_1(n') = D_2(n') = D_3(n') = \theta$ を代入すれば、

$$\frac{1}{a_1} = \frac{1}{a_2} + \frac{1}{a_3} \quad (2-12)$$

となる。さらに、式 (2-12) に $\eta = 1/c = h/a$ を考慮すれば、

$$\eta_1 = \eta_2 + \eta_3 \quad (2-13)$$

を得る。

位相 $\pi, 3\pi, \dots$ では、 $L_i(n+1) - L_i(n)$ がすべて負になることから同様の手順で式 (2-13) を導くことができ、方形波の感度が基本波、高調波の感度の和となることが証明された。

2. 4. 2 クレークオブライエン錯視の空間特性

錯視に関してこれまで多くのモデルが提案されているが、特定の条件のもとでの錯視のシミュレーションがほとんどで、コントラストあるいは空間周波数に対する依存性などの大域的な特性についての解析は行われていない。

大域特性を説明することは、多くの錯視を説明することと並んで、モデルの妥当性ひいては明るさ知覚の情報処理機構を理解する上で重要である。2. 3. 3で述べたように、クレークオブライエン錯視は一様な輝度の一部にわずかな輝度差をつけるとその両側の明るさが異なってみえる錯視現象である。この錯視の空間周波数依存性についてこれまで多くの心理物理学的研究がなされている[Sullivan et al., 1977; Campbell et al., 1971, 1978; Burr, 1987]。中でも、Campbellらは、方形波から基本波を除いた高調波をみる場合にこれが方形波として知覚される、すなわちクレークオブライエン錯視が発生することを示し[Campbell et al., 1971]、空間周波数が1(CPD)以下の条件で錯視が発生すると結論した[Campbell et al., 1978]。これに対して、Burr[1987]はガウス関数と方形波をたたみ込み積分したパターンをもとの方形波から差し引いたパターンを刺激として、Campbellら[1978]と同様の実験を行った。その結果、1(CPD)以上の周波数でも錯視は発生すると結論した。

図2-13は本シミュレーションで用いる2種の入力パターンを示す。図2-13(a)下段の高調波は、上段の方形波から中段の基本波を引いたものであり、Campbellら[1978]の実験に用いられた（以後、この入力パターンをMissing Fundamental, MF波と呼ぶ）。図2-13(b)下段のパターンは、上段の方形波にガウスフィルタを施し（中段）、これをもとの方形波から引いたものであり、Burr[1987]の実験に用いられた（このパターンがGaussian Filterによって生成されることから、以後GF波と呼ぶ）。なお、本論文では次のガウス関数を用いた。

$$F(x) = \frac{1}{\sigma_s \sqrt{2\pi}} e^{-\frac{x^2}{2\sigma_s^2}} \quad (2-14)$$

ここで、 $\sigma_s = T/12$ 、 T は方形波の周期である。クレークオブライエン錯視は、これらの入力を方形波として知覚する現象である。

本モデルに入力を加えた場合の各層の出力例を図2-14に示す。図2-14(a)～(c)の空間周波数－コントラストはそれぞれ、1.0 (CPD)－0.12, 1.0 (CPD)－0.09,

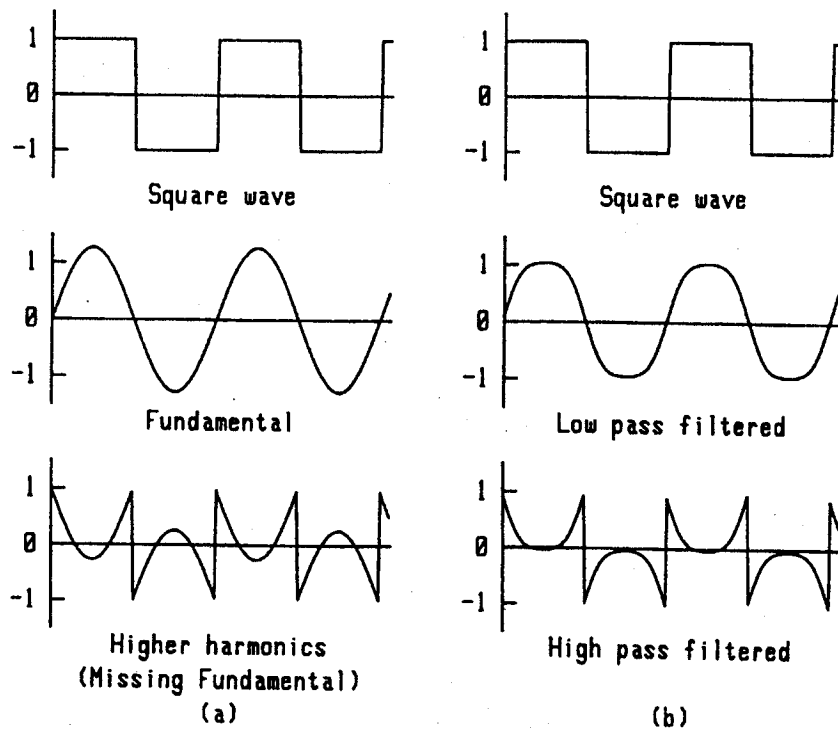


図2-13 入力パターンの生成. (a)MF波, (b)GF波

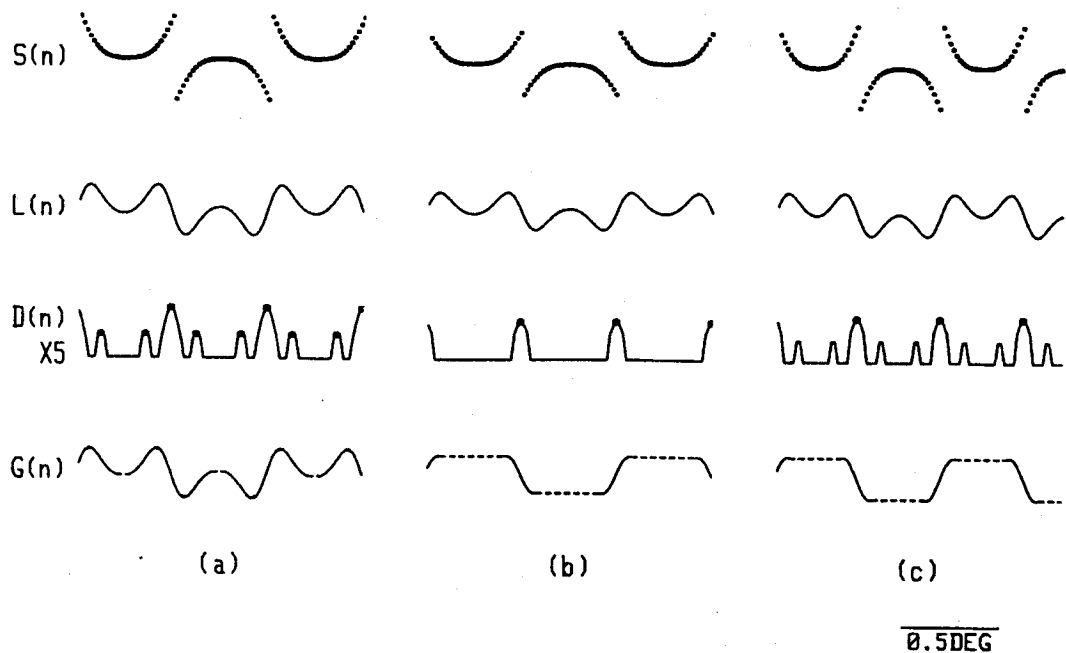


図2-14 GF波のシミュレーション結果. (a)空間周波数1.0(CPD), コントラスト0.12, (b)空間周波数1.0(CPD), コントラスト0.09, (c)空間周波数1.15(CPD), コントラスト0.12.

1.15 (CPD)–0.12のGF波である。1段目は入力 $S(n)$ 、2段目は側抑制後の出力 $L(n)$ 、3段目は変化率 $D(n)$ とピークとして検出される点（・印）、そして4段目はゲーティング後の抽出された特徴 $G(n)$ （実線）とその後の充てん処理（点線）の出力パターンである。図2-14(a)の変化率パターンでは、各境界付近で三つのピークが検出され、この近傍区間の側抑制パターンがG層の出力となる。充てん処理後の出力パターンにおいて、クレークオブライエン錯視はみられない。図2-14(b)は図2-14(a)よりコントラストが小さいため、変化率パターンの振幅も小さくなる。これがD層に入力する場合、閾値作用により境界両側の変化率が0となり、図2-14(a)において検出された三つのピークのうち境界部だけにピークが検出される。従って、充てん処理後の出力は方形波として知覚されることがわかる。すなわち、2. 3. 3と同様のメカニズムでクレークオブライエン錯視が発生する。図2-14(c)はコントラストを図2-14(a)と同一とし、空間周波数を増加した場合で、境界両側の変化率は閾値を越えるが、空間周波数が高くなるため近傍淘汰作用により淘汰される。この場合も境界部だけにピークが検出され、クレークオブライエン錯視が発生する。このように本モデルにおいて、クレークオブライエン錯視は閾値あるいは近傍淘汰作用により生じる。

図2-15、2-16 は入力パターンの空間周波数、コントラストを変化させた場合の出力パターンの大域特性である。図2-15 はMF波を入力した場合で、出力パターンは実線で仕切られた四つの領域に分類できる。R1は方形波、R2、R3は入力と類似のパターン、R4は3次高調波と知覚される領域である。これらのどの領域にも属さない低いコントラストの領域は明暗が知覚できない。それぞれの領域の代表的なパターンを図示してある。R2、R4について、比較的高いコントラストで空間周波数を増加させると特徴同士が接近し、徐々にR2からR4に移行するのでこれらの境界は明確ではない。そこで、図2-15では抽出されたパターンが連続した特徴で構成される場合をR4と判断した。クレークオブライエン錯視の発生する領域すなわち方形波として知覚される領域は、主に1.0 (CPD)以下に分布し、1.4 (CPD)までに急激に減少する。この領

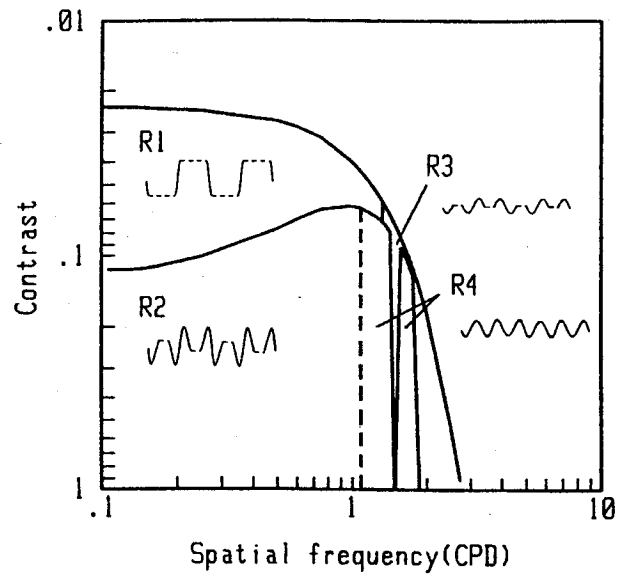


図2-15 MF波のシミュレーション結果の大域特性

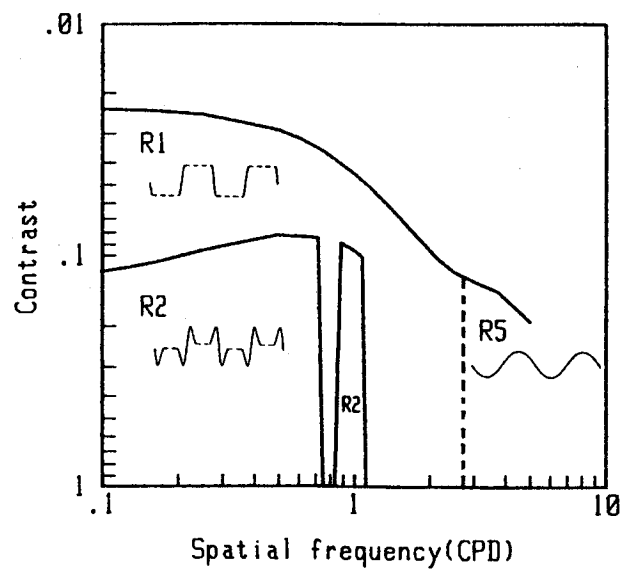


図2-16 GF波のシミュレーション結果の大域特性

域は図2-14(b)で説明した閾値作用によるものである。また、1.1 (CPD)以上では3次高調波が知覚される。図2-16はGF波を入力した場合で、出力パターンは三つの領域に分類できる。R1, R2は図2-11に対応しており、R5は基本波と知覚される領域である。R1とR5の境界は、MF波におけるR2, R4と同様明確ではないが、ここでも抽出されたパターンが連続するところからR5と判断した。しかしながら、高い周波数では基本波と方形波が区別できないことから、R5を方形波として知覚すると仮定すれば、クレークオブライエン錯視は2.7 (CPD)を超える周波数でも発生することになる。なお、領域R1の0.8 (CPD)付近と1.1 (CPD)以上は、近傍淘汰作用により錯視が発生する部分である。この結果では、錯視はコントラストに依存しないことになるが、この点は心理物理学の実験結果と異なる。

心理物理学の実験において、Campbellら[1978]は1 (CPD)以上では錯視が生じないという結果を得たのに対して、Burr[1987]はそれ以上の周波数でも錯視は発生すると結論した。本章ではこれら二つの実験の入力が違うことに着目し、シミュレーションを行った結果、クレークオブライエン錯視は1 (CPD)以上でも発生する。従って、Burr[1987]を指示する結果となる。しかしながら、MF波を入力した場合は、Campbellら[1978]の実験結果と錯視の発生する領域が類似していることに加え、1 (CPD)以上で3次高調波が知覚される点が一致する。MF波に限ればCampbellら[1978]の結果は正しいことになるが、クレークオブライエン錯視はMF波以外の入力に対しても発生することから両者の結論が矛盾したのである。

2. 5 結 言

本章では、明るさ情報の入力からその知覚に至る機構を、側抑制部と新たに仮定した特徴抽出部でモデル化した。このモデルを用いてマッハバンド、シェブルール錯視、同時対比およびクレークオブライエン錯視の四つの錯視現象、および方形波とその基本波、高調波に対する空間周波数特性をシミュ

レーションした。その結果、マッハバンドの消失は行き過ぎと戻りが消失するのではなく、本モデルで仮定した近傍淘汰作用により戻りだけが消失した。すなわち、ステップパターンに対して明暗のバンドは知覚されないが、明暗の差は大きく感じられるという結果を得た。この結果は従来のモデルではみられないが、これによりシェブルール錯視や同時対比を説明できることからモデルの妥当性を確認した。D層に導入した閾値 θ により明暗の差を知覚できる限界を与えることで、クレークオブライエン錯視を説明することができた。また、閾値 θ により感度が設定でき、感度の空間周波数特性は Isono[1979]の結果と定性的に一致し、これの解析的な説明を行った。さらに、クレークオブライエン錯視を誘発する2種の入力パターンを用い、知覚パターンの大域特性についてシミュレーションを行った。クレークオブライエン錯視が上述の閾値 θ 以外に近傍淘汰作用によっても生じることを示し、相異なる心理物理学実験結果を説明した。このように、一つのモデルで数々の現象を統一的に説明できる点から本モデルの有効性が確認できる。

文 献

- Burr D. C.(1987) "Implications of the Craik-O'Brien illusion for brightness perception," Vision Res., 27, 1903-1913.
- Burr D. C., Morrone M. C., and Spinnelli D.(1989) "Evidence for edge and bar detectors in human vision," Vision Res., 29, 419-431.
- Campbell F. W., Howell E. R., and Robson J. G.(1971) "The appearance of gratings with and without the fundamntal Fourier component," J.Physiol., 217, 17-18.
- Campbell F. W., Howell E. R., and Johnstone J. R.(1978) "A comparision of threshold and suprathreshold appearance of gratings with components in the low and high spatial frequency range," J.Physiol., 284, 193-201.
- Cohen M. and Grossberg S.(1984) "Neural dynamics of brightness perception :features, boundaries, diffusion, and resonance," Perception & Psychophysics, 36, 428-456.

Geman S. and Geman D.(1984) "Stochastic relaxation,Gibbs distribution and the Bayesian restoration of images," IEEE Trans. Pattern Anal. & Mach. Intell., 6, 721-741.

本郷節之, 乾敏郎, 川人光男(1992) "明るさ知覚の計算理論と神経回路モデル, " 信学論, J75-D-II, 1959-1967.

Isono H.(1979) "A re-examination of contrast threshold difference between spatial sine-wave and square-wave gratings," Vision Res., 19, 603-607.

Ratliff F.(1984) "Why Mach bands are not seen at the edges of a step," Vision Res., 24, 163-166.

Ross J., Holt J. J., and Johnstone J. R.(1981) "High frequency limitation on Mach bands," Vision Res., 21, 1165-1167.

Ross J., Morrone M. C., and Burr D. C.(1989) "The conditions under which Mach bands are visible," Vision Res., 29, 699-715.

Sullivan G. D. and Geogeson M. A.(1977) "The miss-ing fundamental illusion: variation of spatio-temporal characteristics with dark adaptation," Vision Res., 17, 977-981.

第3章

2次元空間モデルによる主観的図形のシミュレーション解析

3. 1 緒 言

第2章では1次元的な現象について述べたが、本章では2次元的な錯視現象である主観的図形¹を取り扱う。主観的図形の代表的な例としてカニッツアの四角形と、Ehrenstein図形があげられる。これらは、物理的に存在しない四角形や円が背景と異なる明るさで知覚される錯視現象である。主観的な輪郭の近傍には物理的な輝度こう配がないにもかかわらず輪郭が知覚されることから、主観的図形は第2章で述べた対比による現象とは異なるメカニズムで処理されると考えられている。これまで、主観的図形に関するモデルとして、一様なフィルタリングを施す方法[Ginsburg, 1975]、主観的な輪郭の両端の位置とそこでの傾きを与え、円弧のつなぎ合わせで輪郭線を近似する方法[Ullman, 1976]が提案された。Kanizsa[1976]は、図形の不完全さが主観的な図形形成の第1次的要因であると考えた。安田ら[1990]はこの考えに基づき、主観的な輪郭の始点の抽出、それらの組み合わせによる輪郭線の生成を自動的に行うアルゴリズムを提案した。生理学的には、von der HeydtとPeterhans[1989, 1989]は大脳視覚領V2において、主観的な輪郭に応答するニューロンを発見した。この生理学的知見を考慮したモデルもいくつか提案されシミュレーションが行われている[Finkel et al., 1989; 生田ら, 1990; 石寺ら, 1993]。しかしながら、上述のモデルでは物理的に存在する図形の端点やエッジをいかに結んで輪郭線を生成するかが課題であり、輪郭線が生成できれば主観的な図形が知覚されると考えている。輪郭を線として生成するだけでは、明るさに関する要素が含まれないので、

¹主観的図形：この錯視現象は、主観的輪郭あるいは錯視的輪郭などと呼ばれることが多いが、本論文で扱う現象は主観的な輪郭線により四角形や円が形成され、さらにこの内部が背景と異なる明るさに知覚されることから、主観的な図形が知覚されると考えられる。従って、本論文では主観的図形と呼ぶ。

なぜ四角形や円が背景と異なる明るさに知覚されるかが不明である。Grossbergら[1985]は、物体の境界を定義するboundary contour systemとその物体の明るさを定義するfeature contour systemの二つの並列システムの存在を仮定した。この仮定は明るさについて考慮されている点（実際にシミュレーションは行われていない）で他のモデルとは異なるが、Ehrenstein図形のような線で構成された図形に対して、中央の円が明るく見えることを説明する機構はない。

本章では、主観的な図形部分が背景と異なる明るさになれば、必然的に図形が知覚されることが説明できると考え、1次元空間モデルを2次元に拡張し、これを用いて主観的図形のシミュレーションを行う。そこで、まず2次元に拡張した空間モデルについて述べる。この際、モデルの修正点、拡張する場合に複雑になる点、および第2章では詳述しなかった充てん処理について説明する。次に、本モデルを用いてEhrenstein図形とカニツツアの四角形およびこれらの変形例に対するシミュレーションを行い、従来の考え方と本研究の考え方の相違点について比較検討する。最後に、当初予想した結果とシミュレーション結果とが異なる点について心理物理学的な実験を行い考察する。

3. 2 2次元モデルの構成

2次元空間モデルにおける処理の流れは、図2-1で示した1次元空間モデルの処理の流れと同一である。すなわち、2次元空間モデルは側抑制を行うL層、変化率の計算を行うD層、ピークを検出するP層、ゲーティングを行うG層、充てん処理を行うF層の5層で構成される。本章で示す1次元モデルからの修正点は、結合関数の形、ピーク検出の条件、および近傍領域のとり方である。本章ではこれらの修正点、2次元に拡張する場合の変化率の求め方、および第2章では詳述しなかった充てん処理について重点的に説明する。各層は視角1(°)分当り1個と見積ったニューロンが200×

200の格子状に配列しているものとした。本章における入力の大さは第2章同様相対的な値であり、光の強さと視覚系の応答がほぼ線形関係にある領域を用いることを想定している。入力するすべてのパターンにおいて、背景の明るさを0、暗い部分の明るさを-100とする。

3. 2. 1 L層

1次元モデルでは、側抑制結合の結合関数をDOG関数としたが、2次元モデルでは、

$$W(r) = \sigma_3 \left(\frac{r}{\sigma_1} + 1 \right) e^{-\frac{r}{\sigma_1}} - \sigma_4 \left(\frac{r}{\sigma_2} + 1 \right) e^{-\frac{r}{\sigma_2}} \quad (3-1)$$

とする。ここで、 r は結合関数の中心からの視角(')である。中心から i 行 j 列離れた位置での r は $\sqrt{i^2 + j^2}$ で表わされる。本章における各定数は、 $\sigma_1 = 2.0$, $\sigma_2 = 2.2$, $\sigma_3 = 0.208$, $\sigma_4 = 0.164$ である。その概形を図3-1に示す。この関数形は3. 2. 4で述べる線とエッジに対する結果がDOG関数より良好であることから採用した。なお、第2章で用いたDOG関数を2次元に変換した関数を用いても定性的には同様の結果が得られる。側抑制後の出力 $L(i, j)$ は、入力パターンの (i, j) における値を $S(i, j)$ とすれば、 $S(i, j)$ と $W(r)$ との畳み込み和で求められ、

$$L(i, j) = \sum_{k=-\infty}^{\infty} \sum_{l=-\infty}^{\infty} W(i-k, j-l) S(k, l) \quad (3-2)$$

となる。シミュレーションを行う場合は、2章でも述べたように無限大まで和をとることができないので $r=36$ で計算を打ち切った。

3. 2. 2 D層

変化率 $D(i, j)$ を求めるために、L層を xy 平面、その出力の大きさを z 軸方向にとる座標を考える(図3-2)。 $(x, y) = (i, j), (i+1, j), (i+1, j+1), (i, j+1)$

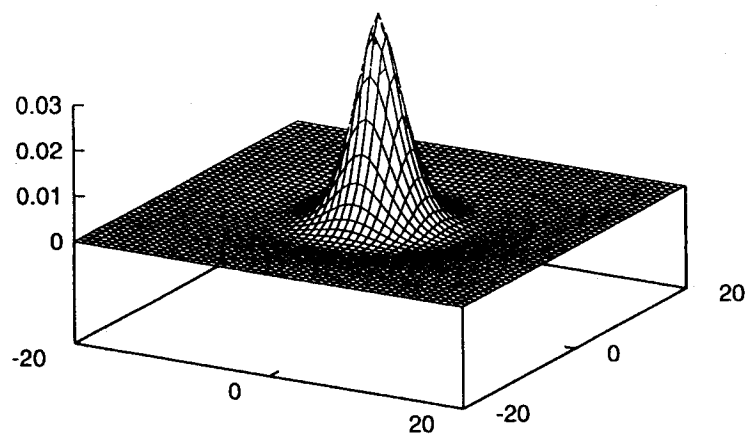


図3-1 2次元モデルの結合関数

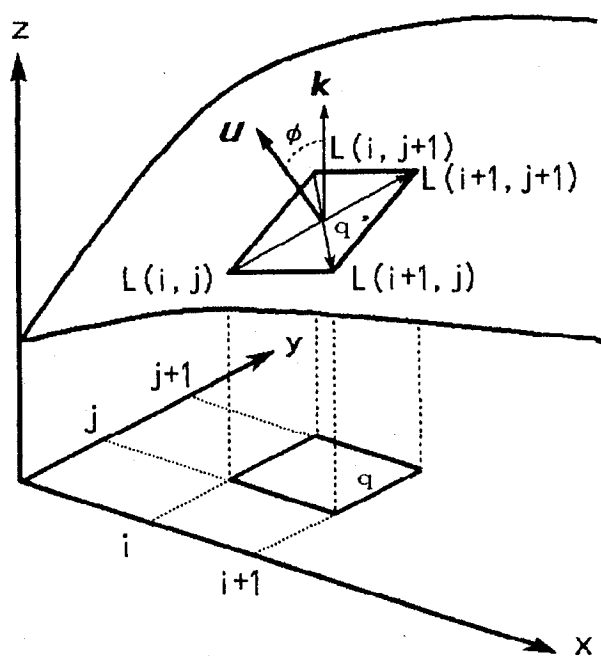


図3-2 D層における変化率の計算法

の4点からなる最小基本単位 q の出力で切り取られる面分 q' は全体の曲面に比べて微小で、平面であるとする。本モデルにおいて変化率は q' の傾きを求めることであり、 q' の法線ベクトル $\mathbf{u}$ と z 方向の単位ベクトル $\mathbf{k}$ とのなす角を ϕ とすれば、

$$D(i,j) = \tan\phi \quad (3-3)$$

$$\phi = \cos^{-1}\left(\frac{\mathbf{u} \cdot \mathbf{k}}{|\mathbf{u}||\mathbf{k}|}\right) \quad (3-4)$$

で表される。ここで q' の法線ベクトル $\mathbf{u}$ を q' の対角線をなす二つのベクトル $(1, -1, L(i+1, j) - L(i, j+1))$, $(1, 1, L(i+1, j+1) - L(i, j))$ の外積として求める。

$$d_1 = L(i+1, j) - L(i, j+1) \quad (3-5)$$

$$d_2 = L(i+1, j+1) - L(i, j)$$

とおけば、

$$\mathbf{u} = (-d_2 - d_1, d_1 - d_2, 2) \quad (3-6)$$

である。以上を整理すると変化率 $D(i, j)$ は、

$$D(i,j) = \sqrt{\frac{d_1^2 + d_2^2}{2}} \quad (3-7)$$

と表される。法線ベクトル $\mathbf{u}$ を面分 q' の2辺からではなく、対角線の外積で求めた理由は、面分 q' が平面でなかった場合その面分方向によらず一定の変化率を求めることができるからである。本章における閾値は0.5とした。

3. 2. 3 P層

1次元モデルでピークは、 n の近傍区間における変化率の中で n 番目の変化率が最大となる場合、変化率パターンは n でピークをもつと定義した。2次元的な図形を扱う場合、曲線や曲がったエッジ等の処理が新たな問題となる。例えば一様な円板状の入力において、その円周部の入力値の差は同一である。しかし、離散的にニューロンが配列していることから、円周部の変化率にわずかな差が生じる。このような場合、円周上で検出されるピークの間隔が広くなり、連続した特徴が得られない。本章では連続する

特徴を抽出できるように，ピークの条件を少し緩める．

D層における*i*行*j*列のニューロンを中心とし，その近傍のニューロンを含む領域を*Dij*の近傍領域と定義し， Q_{Dij} と表わす． $P(i,j)$ は，

$$P(i,j) = \begin{cases} D(i,j) & D(i,j) = \max\{\tau(r)D(k,l); k,l \in Q_{Dij}\} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad (3-8)$$

とする．式 (3-9) が 1 次元モデルの式 (2-5) と異なる点は， $\tau(r)$ を掛けたことである． $\tau(r)$ は，

$$\tau(r) = 1 - \frac{\delta r}{R_D} \quad (3-9)$$

と表わされる．ここで， r は近傍領域の中心からの視角距離(°)， R_D はD層における近傍領域の半径(°)， δ は中心から R_D 離れたニューロンの変化率に対する減衰率である．すなわち，P層の*i*行*j*列のニューロンがD層の Q_{Dij} に含まれる全てのニューロンから変化率に対応する入力を受ける．これらの変化率 $\{D(k,l); k,l \in Q_{Dij}\}$ は視角距離に応じてわずかに小さくなるとする．本章では $\delta = 0.02$ ， $R_D = 4.5$ とした．例えば， Q_{Dij} 内の中心から最も離れたニューロンからの入力は0.98を掛けたものとなる．

3-2-4. G層

P層の*i*行*j*列のニューロンが応答を示す場合，G層では Gij の近傍領域 Q_{Gij} に含まれるニューロンだけが選択的に活性化する．すべてのG層のニューロンはL層のニューロンの出力を入力とするが，選択的に活性化したニューロンだけがL層からの入力をそのまま出力し，その他のニューロンは応答しない．すなわち，P層からの入力によりL層からの入力がゲーティングされ，これが特徴となる．

2次元モデルで，D層とG層における近傍領域を異なる大きさとする． Q_{Gij} の半径を R_G とし， R_G と3. 2. 3の R_D との関係を $R_G < R_D$ とする．これにより，特徴として抽出される領域を狭くすることになる．特徴は変化率の大きなところ，L層からの入力パターンにおいてはこう配が急なところ

であり、特徴として抽出される領域が狭くなるということは知覚される明るさの差が減少、つまり強調の度合が減少することになる。この修正の根拠は次の心理現象による。図3-3に示すパターンにおいて、左側の幅の広い黒帯に挟まれた部分は背景より明るく知覚される（対比効果）。一方、右側の線に挟まれた部分は背景とほぼ等しいか、逆に背景よりやや暗く感じられる（同化効果）[高浜ら, 1972]。この現象から、視覚系ではエッジに対して強調作用、線に対してわずかではあるが強調とは反対の作用が働くと考えられる。これに対応して、シミュレーションに用いた R_G の値はエッジに対する強調作用を維持し、線に対してはその逆の作用が働くように選んだ（ $R_G=3.5$ ）。本章で用いる結合関数はこの考え方に効果的に働く。すなわち、式（3-1）の結合関数は第2章のDOG関数に比べ最大の微分係数を与える点が中心に近いことから、抽出される特徴も中心に近くなり、線に対する同化効果を強くすることになる。

3. 2. 5 F層

本モデルではF層の各ニューロンは電氣的に結合していると仮定する。F層への入力G層でゲーティングされた特徴だけで、その他の入力のない領域はこの電氣的結合によって充てんされる。これを図3-4に示す電気回路で説明すると、F層では各ニューロン（節点）間に抵抗が接続され、節点にG層から1対1で入力がある。ただし、G層ではスイッチによるゲーティングが行われているとし、G層の出力が0以外の値をもつ特徴部分はG層からの入力大きさに相当する電圧源が接続され、G層の出力が0であるその他の領域は開放状態になる。すなわち、特徴部分でのF層の出力は各点に対応するG層の出力値と同じになる。例えば、図3-4の網掛け部分が特徴の一部である場合は、 $F(i-1, j+2)$, $F(i, j+2)$, $F(i+1, j+2)$, $\dots$ はそれぞれ $G(i-1, j+2)$, $G(i, j+2)$, $G(i+1, j+2)$, $\dots$ と等しくなる。特徴以外の節点の電位は次の連立方程式を解くことにより求めることができる。

$$2F(1,1)-F(1,2)-F(2,1) = 0 \quad (3-10)$$

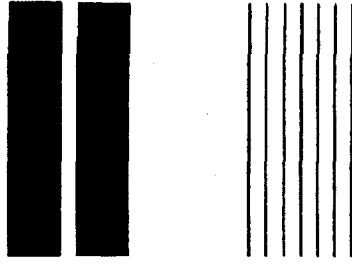


図3-3 対比と同化

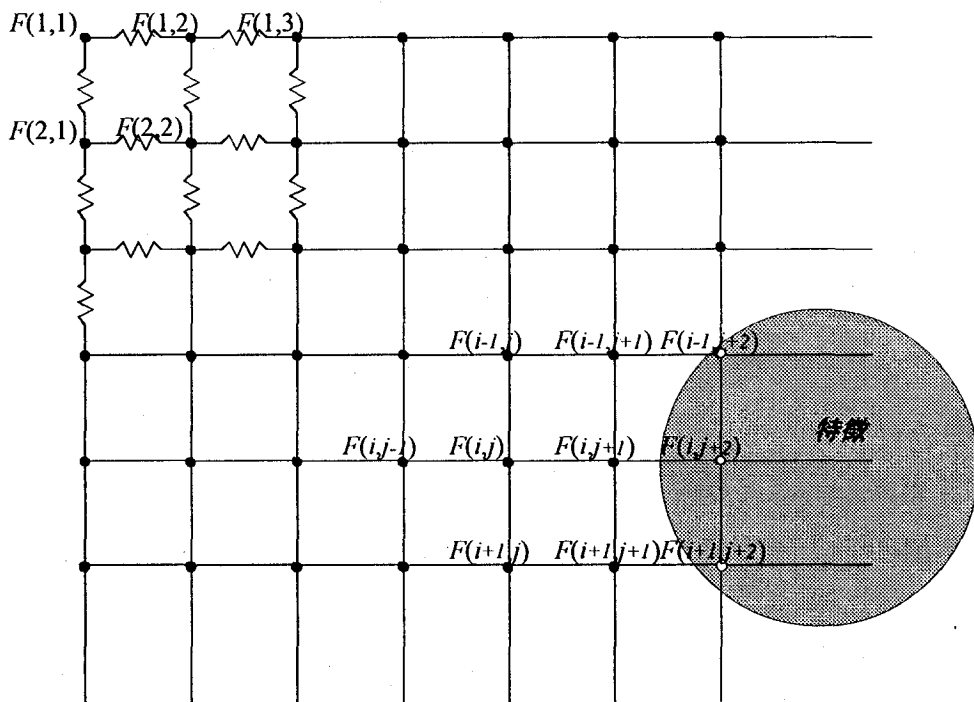


図3-4 F層で仮定した充てん処理を行う電氣的結合

$$3F(1,2)-F(1,1)-F(1,3)-F(2,2) = 0 \quad (3-11)$$

:

$$4F(i,j)-F(i-1,j)-F(i,j-1)-F(i,j+1)-F(i+1,j) = 0 \quad (3-12)$$

$$4F(i,j+1)-F(i-1,j+1)-F(i,j)-F(i+1,j+1) = F(i,j+2) \quad (3-13)$$

:

式 (3-10) ~ (3-13) は、それぞれ節点(1,1), (1,2), (i,j), (i,j+1)に関する方程式である。式 (3-13) において、右辺は特徴に対応する部分で $G(i, j+2)$ と同電位で定数と考える。方程式の数は40000 (200×200) からすべての特徴に含まれる点の数を引いた数になる。この連立方程式の係数行列は一行について0でない列がたかだか5の対称帯行列となり、対角成分以外の項の絶対値の総和が対角成分を超えない。計算機でこれを解く場合、メモリ、時間の面から逐次式加速緩和法を用いる[山内ら, 1965参照]。修正量の総和が50以下になるまで繰り返し計算を行った。シミュレーションでは300回程度の繰り返しでこれ以下となった。

なお、1方向について輝度が一樣な1次元パターンを扱う場合は、隣り合う特徴の端点と端点を直線で結ぶような処理を行うことになる。例えば、図3-4において*i*方向について輝度が一樣なパターンを考える。*j*列目の特徴の値が $G(j)$ 、次の特徴が $j+dif$ 列目に存在しその値が $G(j+dif)$ とすると、

$$F(j+k) = G(j) + \frac{G(j+dif)-G(j)}{dif}k \quad (k=1,2,\dots,dif-1) \quad (3-14)$$

となる。なお、隣り合う特徴がない場合は、*dif*を無限大と考えれば、

$$F(j+k) = G(j) \quad (k=1,2,\dots) \quad (3-15)$$

となり、最も端の特徴と同じ値をもつことになる。

以上の構成により、本モデルは次の処理を行うことになる。まず、入力パターンに対する側抑制がなされる。次に、側抑制パターンの変化率が計算されるが、閾値作用によりわずかな変化率は0となる。変化率パターンにおけるピークとは、ある点の変化率の大きさがその近傍の点の変化率の大

きさの中で最大であるという条件を満たすものである。ピークが検出された場合は、その近傍に対応する側抑制パターンだけが特徴として出力される。例えば、変化率が極大値となる点の近傍にそれより大きな変化率が存在する場合は、その部分は特徴とはならないが、たとえ小さな変化率（閾値を超える）でも近傍にそれより大きな変化率がない場合は特徴となる（近傍淘汰作用）。最後に、特徴をもとにその他の領域が充てんされる。

3. 3 主観的図形に対するシミュレーション結果

3. 3. 1 Ehrenstein図形

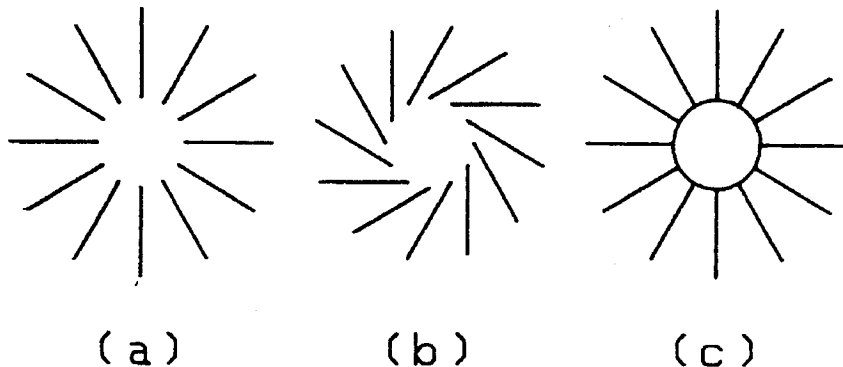


図3-5 Ehrenstein図形(a)とその変形例(b),(c)

Ehrenstein図形は図3-5(a) に示すような放射線状に配列された線分の中央部が背景よりも明るい円として知覚される錯視である。実際には、円周に沿う物理的輝度差は存在しないことから主観的図形と呼ばれる。図3-5(b)は線分を 60° 傾かせた変形例で、主観的な図形が見えにくくなる[Kennedy, 1978b]。図3-5(c)は主観的な図形の輪郭にあらかじめ輪郭線が描かれている変形例で、円内部の明るさは図3-5(a)の主観的な円より暗く知覚される[Kanizsa, 1976]。これら三つの例を3. 2で構成したモデルを用いてシミュレーションを行った。シミュレーション結果を図3-6～3-8に示す。各図の

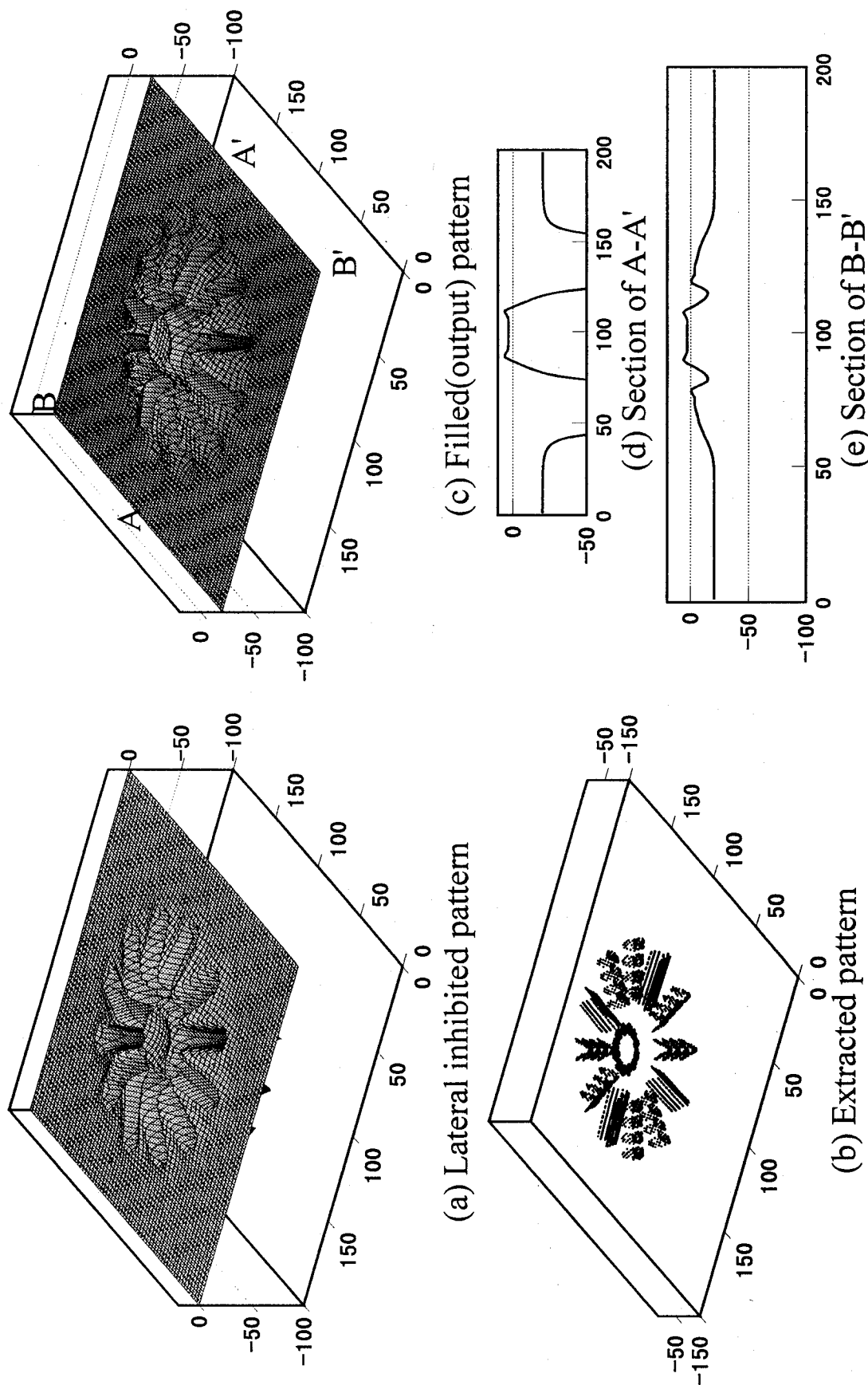


図3-6 Ehrenstein図形 (図3-5(a)) に対するシミュレーション結果

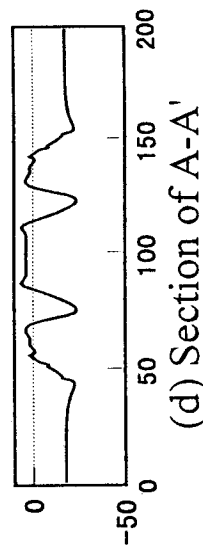
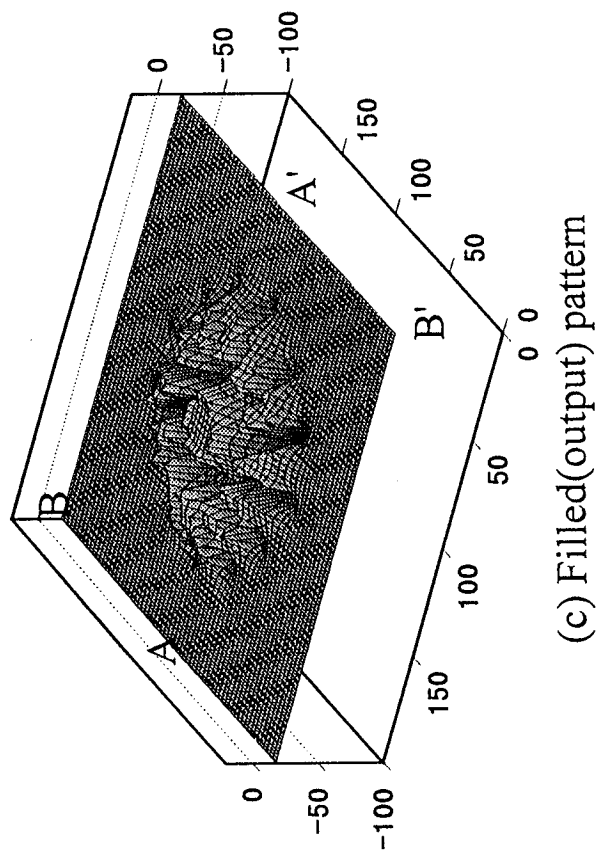
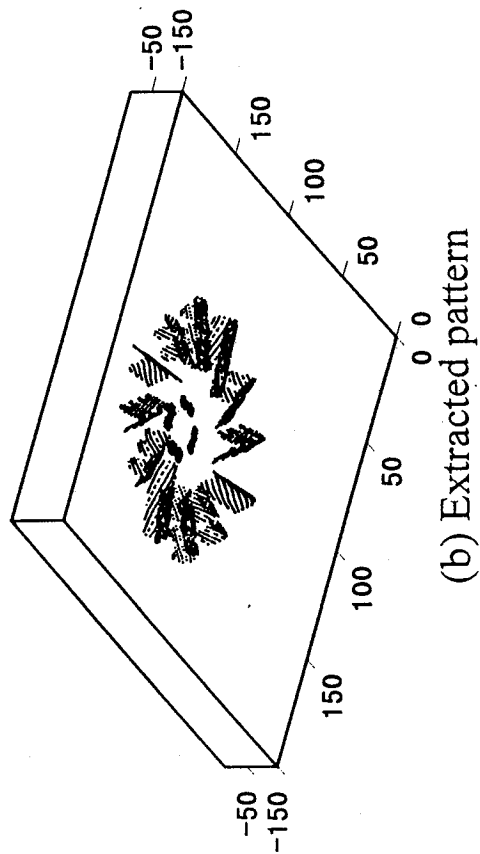
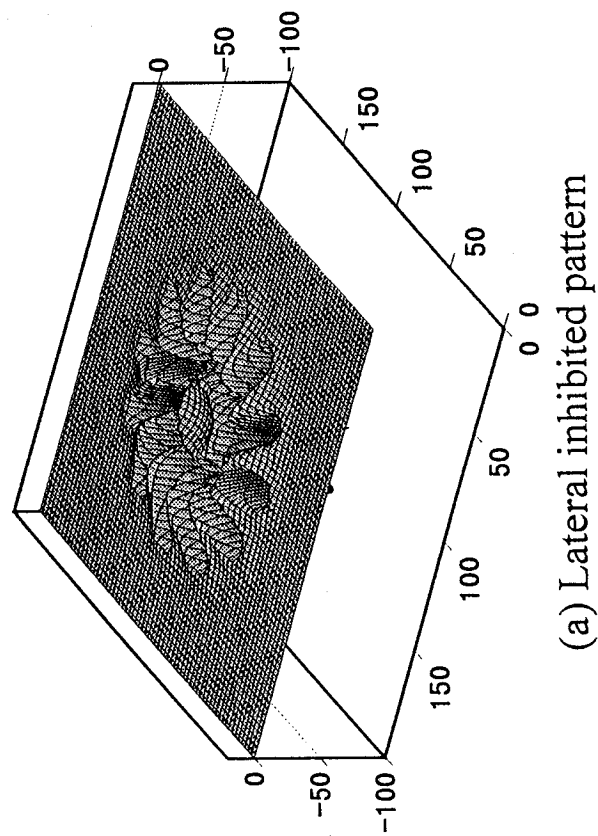


図3-7 Ehrenstein図形の線分を傾かせた場合の (図3-5(b)) シミュレーション結果

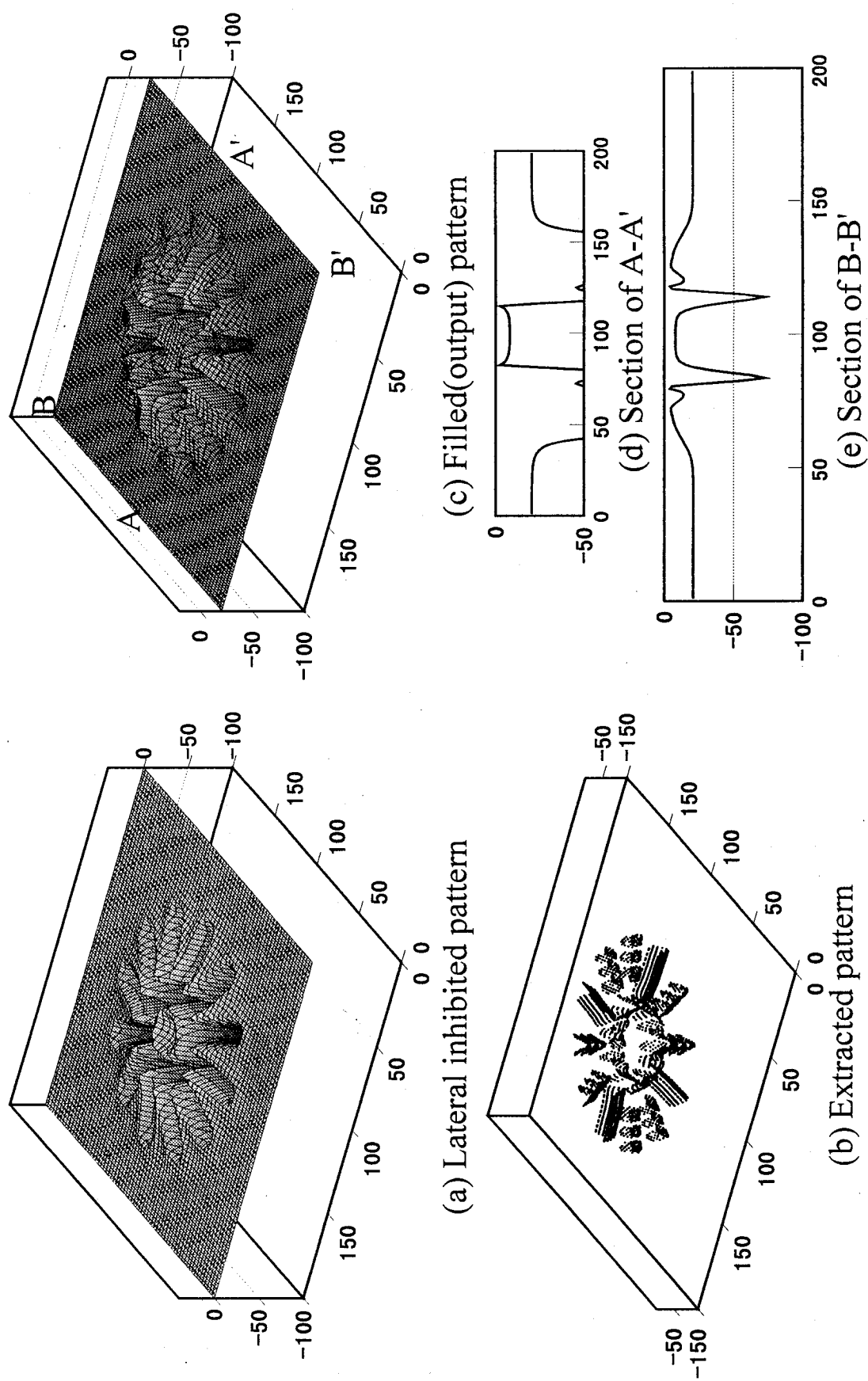


図3-8 Ehrenstein図形の主観的な輪郭部に円が描かれている場合 (図3-5(c)) のシミュレーション結果

(a)～(c) は、それぞれ側抑制後のパターン、特徴抽出後のパターンおよび充てん処理後の出力パターンの斜視図である。これらの斜視図の縦軸は明るさに対応し、値が大きいほど明るいことになる。また、(d), (e)は(c)に示すA-A', B-B'での断面図である。図3-6 について説明すると、図3-6(a)では入力パターンは側抑制により放射線間の距離が短くなるところと中央部が強調される。中央部はその中心部がへこみ、周囲が円環状に強調される。図3-6(b) では放射線と主観的な円の円周部ではほぼ連続的に特徴が抽出され、それぞれV字状の谷と円環が形成される。図3-6(c)～(e)の出力パターンでは特徴以外の領域が充填される。充てん後の円環部の出力の大きさは側抑制後の同部分の大きさとほぼ同一であるが、線分と線分の間の領域の出力は、3. 2. 4で述べた強調とは逆の作用が働き（同化効果）、側抑制後の出力より小さくなっている。結果的に円環部およびその内部の出力はその他の領域より大きくなる。円環部とその他の領域との境界は、V字状のこう配が形成され、これが輪郭として知覚されと考えられる。ところで、本モデルに単独の明るい円を入力した場合の出力形状は、図3-9に示すように上面の中心部がへこみ側面が少し傾斜をもつ円柱となる。この上面部の形状と図3-6(c)の輪郭内部の形状は類似している。これを考慮すれば、ヒトが円を見たことがある、すなわち視覚的経験がある場合は、これを背景より明るい円として知覚すると考えられる（このことについては3. 4で考察する）。線分を 60° 傾かせた変形例に対するシミュレーション結果（図3-7）では図3-6で円環を形成していた特徴の一部が抽出されなくなる。出力パターンは周方向に沿って凹凸が生じ、輪郭が不明瞭となり単独の円を見る場合とやや異なる。更に、線分間の距離が短くなるころの出力が中央部分の出力より大きくなる。これらは主観的な図形が見えにくくなることに対応する。あらかじめ輪郭線が描かれている変形例に対するシミュレーション結果（図3-8）では図3-6で抽出された円環状の特徴と同じ場所での変化率は物理的に存在する輪郭線の変化率より小さいため、近傍淘汰作用により淘汰され、かわりに物理的な輪郭線が特徴として

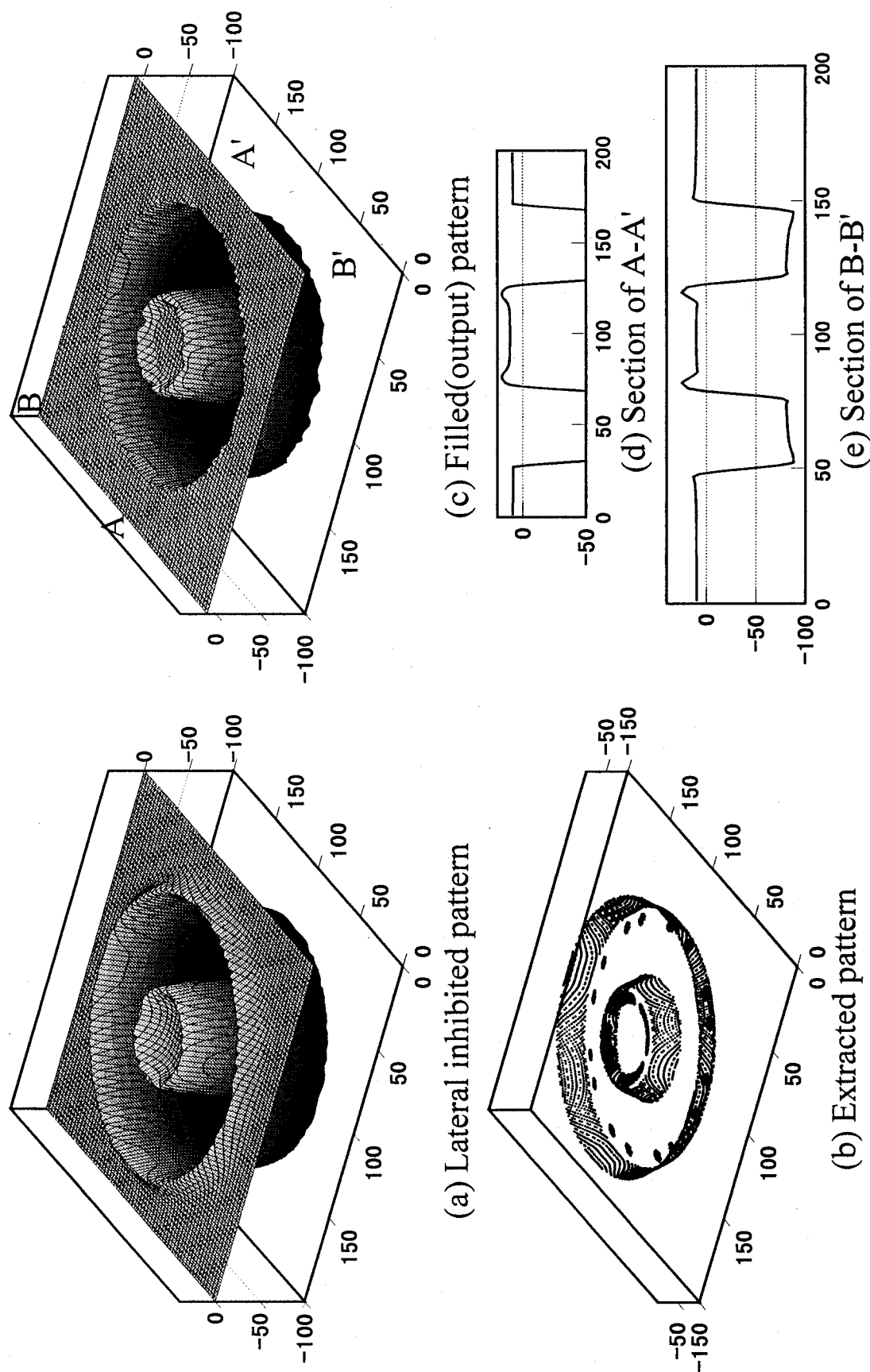


図3-9 物理的な輪郭に囲まれた円に対するシミュレーション結果

抽出される。一方、この部分の出力は淘汰される部分の出力より小さく、充てん後知覚される輪郭線内部は図3-6, 3-7 に比べて暗くなる。これらの結果は上述の心理現象と一致する。しかしながら、これらのシミュレーション結果において、線分と線分の間の領域、特に線分間の距離が短くなるところの出力が背景部分の出力より大きくなる。この点は、実際の知覚とやや異なっている。

3. 3. 2 カニッツアの四角形

カニッツアの四角形は、図3-10(a) に示すような四つの黒い扇形を見る場合、背景より明るい四角形が知覚される錯視現象である。四角形の辺部分には物理的な輝度こう配は存在しない。図3-10(b) に示す変形例は、半径の異なる同心円を配置することで黒い部分の面積を減少させたものであるが、この場合でも錯視は発生する。本モデルでこれらのシミュレーションを行った結果、抽出される特徴は図3-10(a) では扇形のエッジ周辺、図3-10(b) では同心円の線部分に分布し、その大きさはどちらの場合も扇頂部すなわち四角形の頂点部が最も大きくなる。図3-10(a), (b) に対するシミュレーション結果をそれぞれ図3-11, 3-12に示す。両図(c)の出力パターンにおいて、扇形の端部と端部を結ぶ辺部分にはこう配が形成され、これらに囲まれた領域は互いに類似の形状となる。前節で述べた考え方と同様、この形状と単独の四角形を入力した場合の形状（図3-13）が類似していることから、図3-10 のどちらの図形においても四角形を知覚することが予測できる（このことについては3. 4で考察する）。一方、図3-11, 3-12 の相違点について、(d), (e) の断面図から、出力は全体的に図3-11の方が大きい。特に背景の出力は入力値が0であるのに対して図3-11が正、図3-12が負となる。これはエッジに対して強調作用、線に対して強調とは逆の作用が働いたためである。Frisbyら[1975]は、図3-10の二つの図形を比較し、図3-10(b)の四角形の方が明るく見えると指摘し、その理由として図3-10(a)では扇形の対比効果により背景が明るくなるためと考察している。本シミュレー

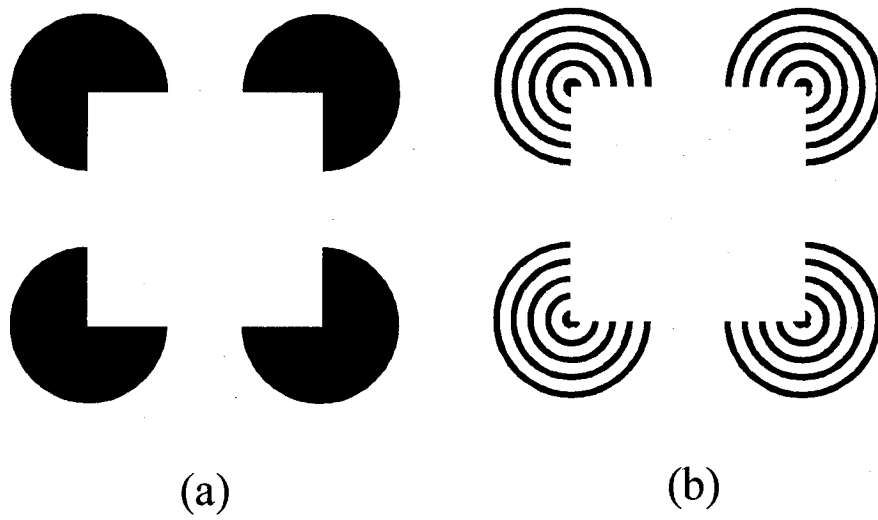
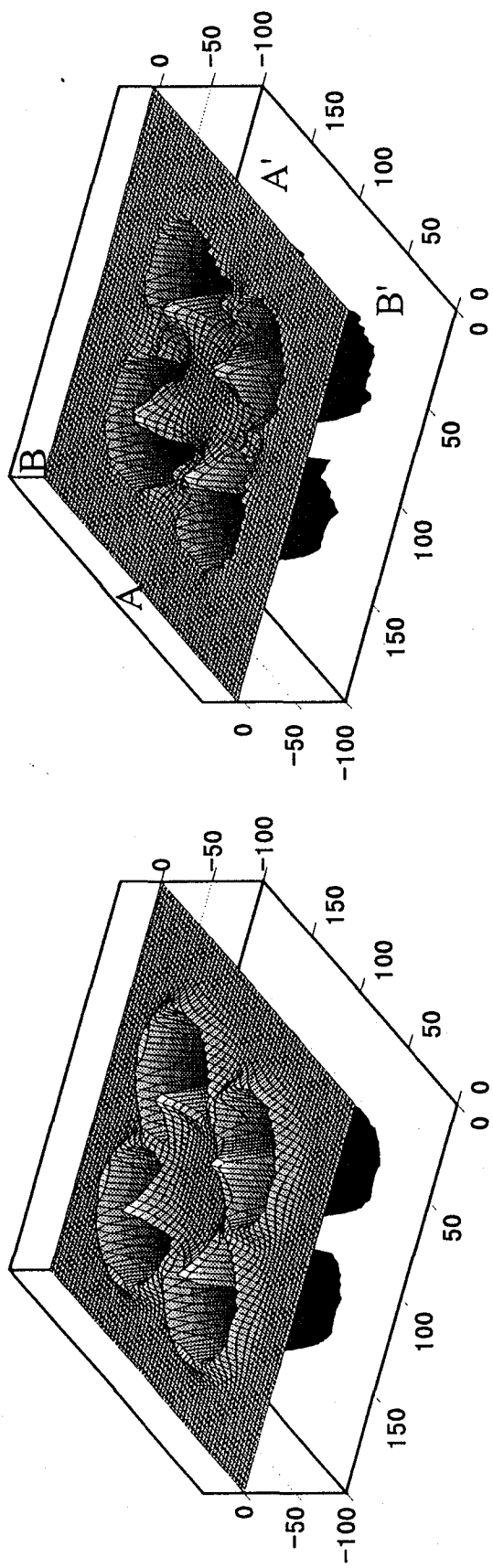


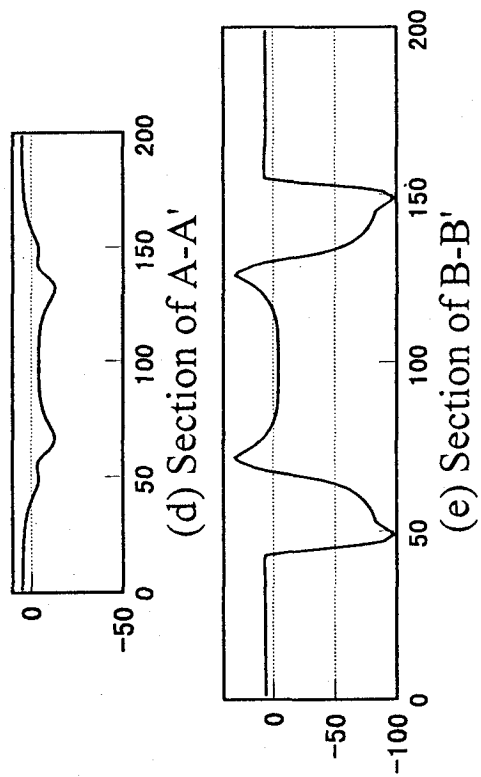
図3-10 カニッツアの四角形(a)とその変形例(b)



(a) Lateral inhibited pattern

(b) Extracted pattern

(c) Filled(output) pattern



(d) Section of A-A'

(e) Section of B-B'

図3-11 カニツアの四角形 (図3-10(a)) に対するシミュレーション結果

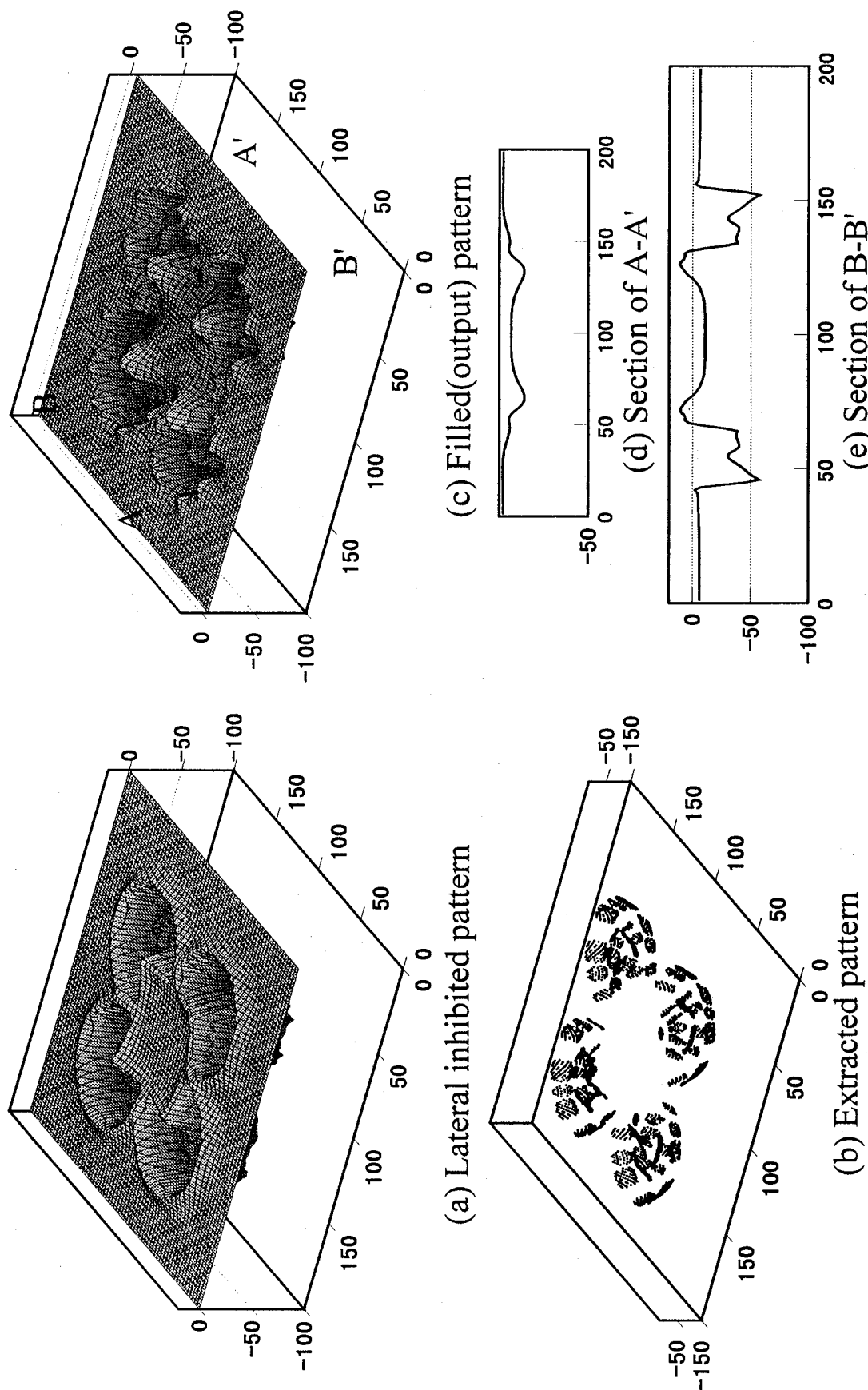


図3-12 同心円で構成されたカニツアの四角形 (図3-10(b)) に対するシミュレーション結果

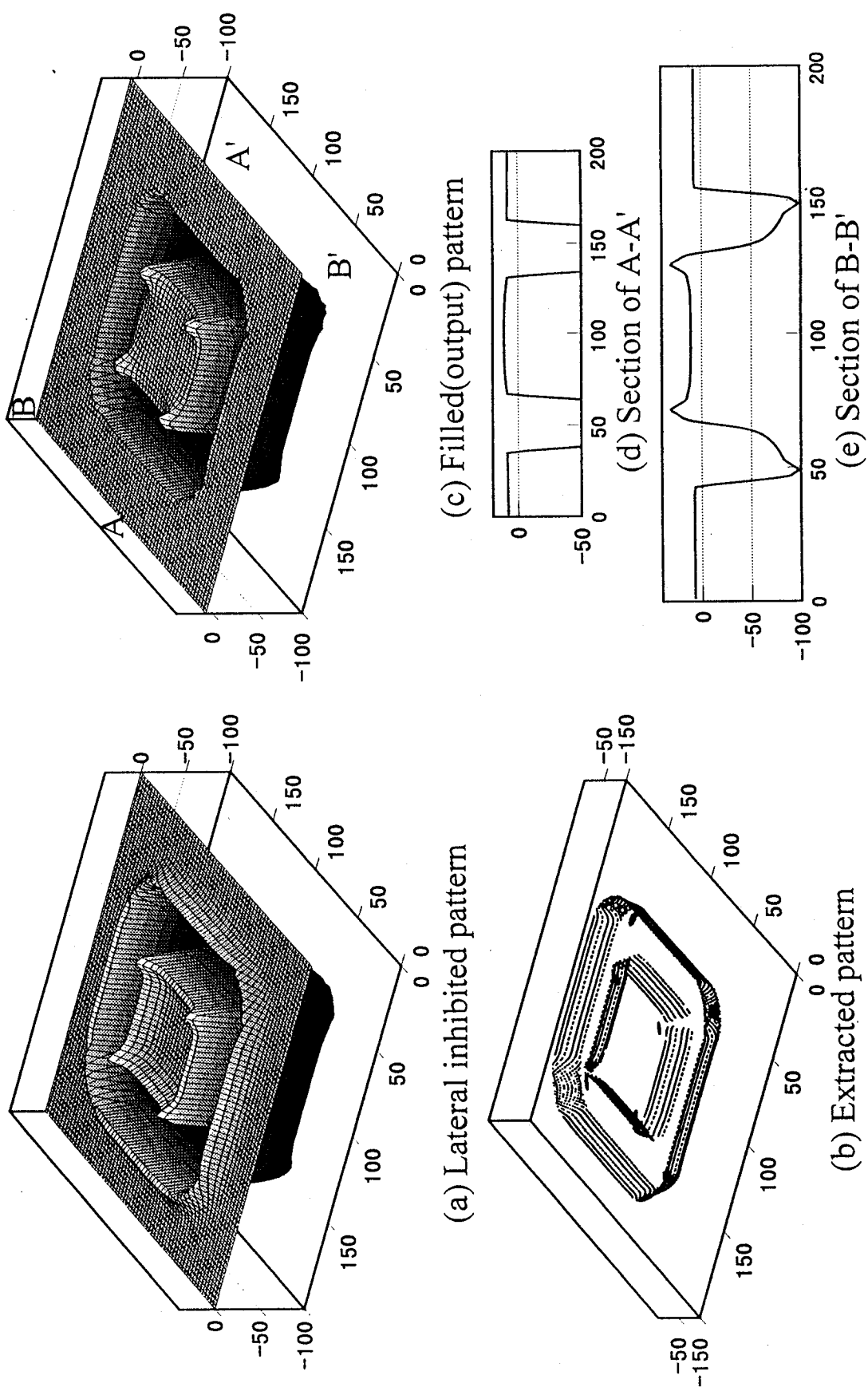


図3-13 物理的な輪郭に囲まれた四角形に対するシミュレーション結果

シミュレーション結果は彼らの背景に関する記述を裏づける。しかしながら、四角形の明るさについて、頂点部は背景より明るくなるが、内部の出力は背景よりやや小さくなる。従って、四角形が背景より明るく知覚されると判断できない。この点については、3.4において心理物理学的な実験を行い考察する。

3.3.3 検討

本節では、前節のシミュレーション結果を踏まえて従来の考え方との比較検討を行う。3.1で述べたように、従来のモデルは明るさの知覚に関する議論がほとんどなされていない。これは“主観的な図形の形成に対比は必要条件ではない”というKanizsa[1976]の考え方と共通している。明るさを考慮したGrossbergら[1985]の仮説も線で構成された図形に見られる主観的な図形の明るさを説明する機構はない。本モデルが従来のモデルやKanizsaの考え方[Kanizsa, 1976]と特に異なる点は、明るさの対比が考慮されていることと充てん処理が行われることであり、これらについて比較検討する。

Kanizsa[1976]は、図3-5(a)において円の明るさの強調の第1次的要因が対比だとすれば、図3-5(c)の円は図3-5(a)よりも明るく知覚されるはずであるが、実際は図3-5(a)の方が明るく知覚されることと、図3-10(b)のように扇形の黒い部分の面積を減少させて対比効果を減少させても、同様に四角形が知覚できることを理由に前出の結論を導いた。彼は図形の不完全さが主観的図形の第1次的要因であるとしているが、図形の不完全さと明るさ知覚との関係については言及していない。この図形の不完全さについて、Kennedy[1978a]は完全な状態の図形からでも主観的図形が発生することを示している。我々のモデルによれば、Kanizsa[1976]の例示した現象を次のように説明することができる。図3-5(a)では対比的に強調された円環状の部分が特徴として抽出され、充てん処理によりこの部分がその他の領域より明るくなる。図3-5(c)では近傍に物理的な輪郭線が存在するため、この円環

状の部分が近傍淘汰作用により淘汰される．充てん後の出力は小さくなり，図3-5(a)の円より暗く知覚される．また，図3-10(b)の変形例でカニツアの四角形同様の錯視が生じるのは，扇形の黒い部分の面積の減少（対比効果の減少）により主観的な四角形部分の出力も減少するが，同様に背景部分の出力も減少し相対的には類似の出力となるからである．以上，図3-5(a)，(b)および図3-10(b)のような線で構成された図形においても対比は生じ，これが輪郭の形成に重要な役割を果たすとともに充てん処理は内部の明るさの決定に重要な役割を果たすと結論できる．

しかしながら，本モデルのシミュレーション結果から次の二つの問題点が生じる．一つはモデルの出力パターンと実際の見え方が異なるという点である．すなわち，Ehrenstein図形の円部分と線分間の距離が短くなるところ，およびカニツアの四角形の四角形部分の出力パターンは凹凸を生じる．我々はモデルの出力パターンが知覚されるパターンに等しいと考えて話を進めてきたが，実際にはヒトはこのような凹凸は感じていない．もう一つの問題点は，カニツアの四角形に対する出力パターンにおいて，その四角形の頂点部分は背景より大きくなるが，その他の部分は背景よりやや小さくなることである．我々は当初主観的な図形全体が背景より明るくなれば必然的に図形が知覚されると考えていたが，シミュレーション結果はこれに反する．これについては次節で心理物理学的に調べる．

3. 4 心理物理学的実験によるシミュレーション結果の検証

前節で本モデルによるシミュレーション結果と従来の考え方について検討を行い，本結果における二つの問題点を指摘したが，本節ではこれらを含めてカニツアの四角形に対するシミュレーション結果の妥当性を心理物理学的実験を行い検討する．図3-11，3-12に示したシミュレーション結果から，四角形の頂点部分の出力が最も大きく（問題点①），四角形のその他の部分の出力は背景に比べて小さく（問題点②），変形例の背景部分

の出力はカニツアの四角形の出力に比べて小さいが、両者は相対的に類似のパターンとなる、などのことがいえる。

ヒトは物理的に一様な輝度の四角形をみて一様な明るさの四角形を知覚する。モデルの出力がヒトの知覚するパターンであると考え、モデルの出力は一様ではないことから正しい出力とはいえない。さらにその大きさについて、頂点部分の出力は背景より大きいがその他は背景よりやや小さくなるのでこのパターンが背景より明るく知覚されているとはいえない。しかしながら、McCourtら[1994]の局所的な増分閾測定実験によると輪郭線の両側は同様の明るさに知覚されており、エッジらしいパターンは形成されない。この傾向はモデル出力における輪郭線近傍でもみられる。そこで、モデルの出力が正しいと仮定して次のように考える。一様な四角形が視覚系に入力されると側抑制結合により頂点部分が強調され、その後モデルで仮定した処理を経て、知覚に至る過程のある段階ではモデルの出力のようなパターンが形成される。その後より高次の中枢系において概念推進型処理[Lindsay et al., 1984]によりこのパターンが一様な明るさをもつ四角形と知覚される。すなわち、より高次の中枢系では過去の視覚的経験から、そのようなパターンをもつものは一様な明るさの四角形であることが記憶されており、この記憶がトップダウン的に働きパターンマッチングにより四角形であると判断される。その場合の四角形の明るさがどのように決定されるかは不明であるが、頂点部分だけが背景よりも明るいパターンが全体的に背景よりも明るいとは判断されるのだから、四角形の明るさの決定には頂点部分が重要な役割を果たすと考えられる。さらに、頂点部分が重要な役割を果たすなら物理的輪郭に囲まれた通常の四角形もその頂点部分が共通であるから、背景に比べ明るく知覚されることが考えられる。また、変形例でも錯視が生じることについては、変形例が相対的にカニツアの四角形と類似の出力パターンとなるからであると解釈できる。Leshnerら[1993]は変形例において線幅と線数を適当に選べば、その四角形の明るさは対比効果が弱いにもかかわらずカニツアの四角形の明るさよりも明るく知覚される

ことを心理物理学の実験により示した。この点については、変形例の方が明るいというFrisbyら[1975]の指摘が実験的に検証されたことになる。ただし、Leshnerら[1993]の実験において、それぞれの図形の背景の明るさは考慮されていない。

本節では以上のシミュレーション結果とそれから推測できる事柄についての検証を行う。すなわち、通常の四角形は背景より明るく知覚されるのか（実験1）、対比効果が弱い変形例でも錯視が生じるのは、意識はしていないが変形例の背景がカニッツアの四角形の背景より暗く知覚されているためなのか（実験2）、そして最終的な知覚の前段階では、頂点部分が明るいパターンが知覚されているのか（実験3）について心理物理学の実験を行い、その結果を考察する。

3. 4. 1 実験方法

被験者は実験の目的を知る男性（known, 24歳）と実験の目的を知らない男性（unknown, 22歳）の二人で、両者とも視覚健常者である。すべての実験は蛍光灯により照明した暗室で行った。各種の刺激はパーソナルコンピュータ（GATEWAY2000, G6-233）を使用しCRT（GATEWAY2000, EV700）上に表示した。表示がない状態で照明による反射光だけのCRT中心部の輝度は $0.9 \text{ (cd/m}^2\text{)}$ 、被験者から見たCRT方向の鉛直面照度は 33 (lux) であった。被験者からCRTまでの視距離は常に 1 (m) とした。被験者には椅子に腰掛けてもらい、各種の刺激に対する反応を求めた。本実験において輝度 $12.4 \text{ (cd/m}^2\text{)}$ を基準輝度とし、基準輝度の刺激を基準刺激、これと比較する刺激を比較刺激と呼ぶ。また、比較刺激の輝度は離散的な値を用いるが、それぞれ4回試行し反応と非反応の境界で確率が50%となる輝度を計算しこれを測定値とした。本実験結果は各被験者がこの測定を5回ずつ行った値を用いている。

3. 4. 2 実験1（物理的輪郭に囲まれた四角形の明るさ測定）

手 順

実験1では輝度 $0.9\text{ (cd/m}^2\text{)}$ 、幅 $0.67(^{\circ})$ の枠（物理的輪郭）に囲まれた四角形を呈示する（図3-14）。枠の外側、すなわち背景の輝度を基準輝度とし、四角形の輝度を変化させ、被験者にどちらが明るく感じたか反応を求めた。本実験により測定された輝度と基準輝度との差を錯視量と定義する。四角形の視角は $1, 2, 4, 6, 8(^{\circ})$ の5種類用いた。

結 果

図3-15に実験結果を示す。縦軸は錯視量を表わし、0以外にある点は基準輝度と異なる明るさに知覚されたことを意味する。すなわち、錯視量が正の場合は明るく、負の場合は暗く知覚されたことになる。図から四角形の視角が大きい場合は背景と同様の明るさに知覚されるが、視角が減少すると錯視が生じ、視角の減少に伴って錯視量が増加することが両被験者についていえる。従って、カニツアの四角形に限らず物理的輪郭に囲まれた通常の四角形もある程度視角が小さければ背景よりも明るく知覚されることになる。カニツアの四角形においてなぜ四角形が明るく知覚されるかという疑問に対しては、主観的な輪郭によって四角形様のパターンが形成されるからという答えが得られる。ただし、なぜ小さな四角形が背景より明るく知覚されるかについては不明であり、今後の課題である。

3. 4. 3 実験2（主観的な四角形とその背景の明るさ測定）

手 順

図3-16は実験2における呈示図形の流れを示す。最初に基準輝度として主観的図形を1秒間呈示し、続いて同位置に比較刺激として物理的輪郭に囲まれた四角形を呈示する。被験者には主観的な四角形と背景のそれぞれに対して、比較刺激が基準刺激より明るかったか暗かったかの反応を求めた。四角形に対する錯視量は実験1の結果を用いて補正した。実験に用いた主観的図形は図3-16に示す視角 $2(^{\circ})$ の主観的な四角形と視角 $0.67(^{\circ})$ の半径の錯視誘導因子からなるカニツアの四角形と、線幅 $3(^{\circ})$ の同心円が $2, 4,$

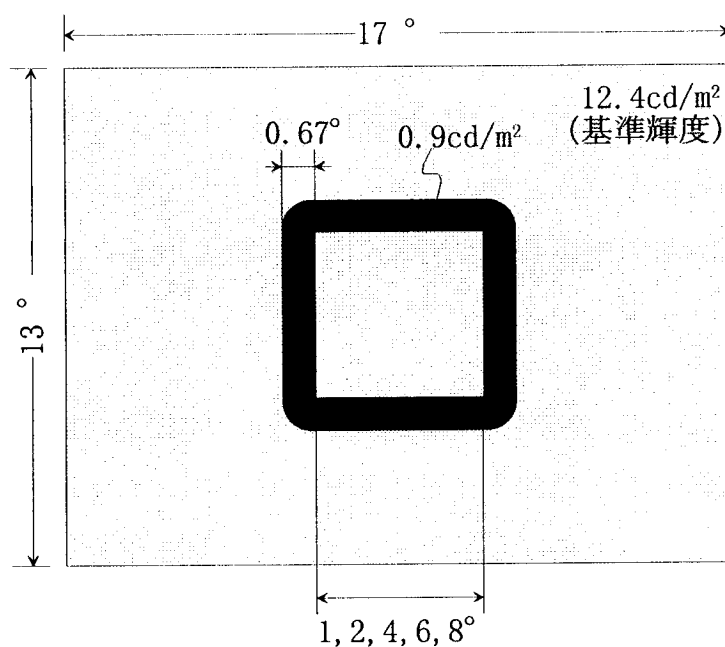


図3-14 実験 1 に用いた呈示図形

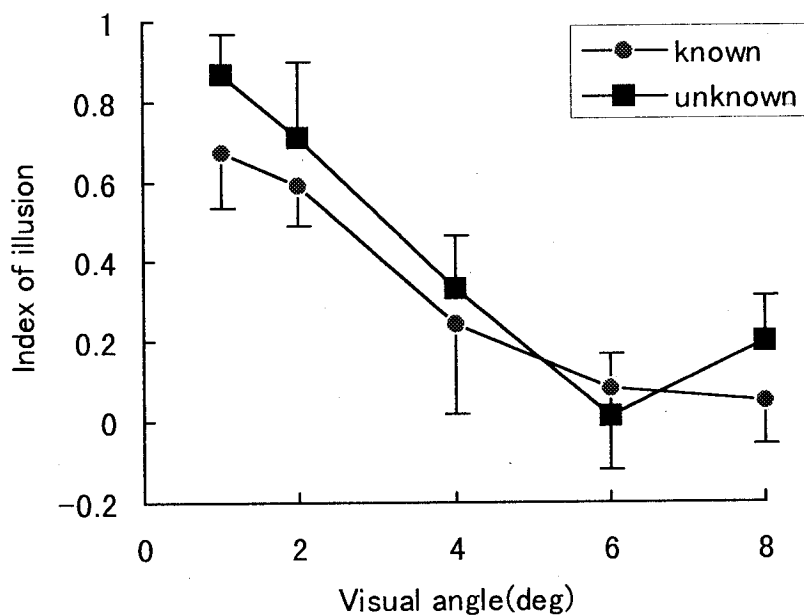


図3-15 物理的輪郭に囲まれた四角形の明るさ測定結果

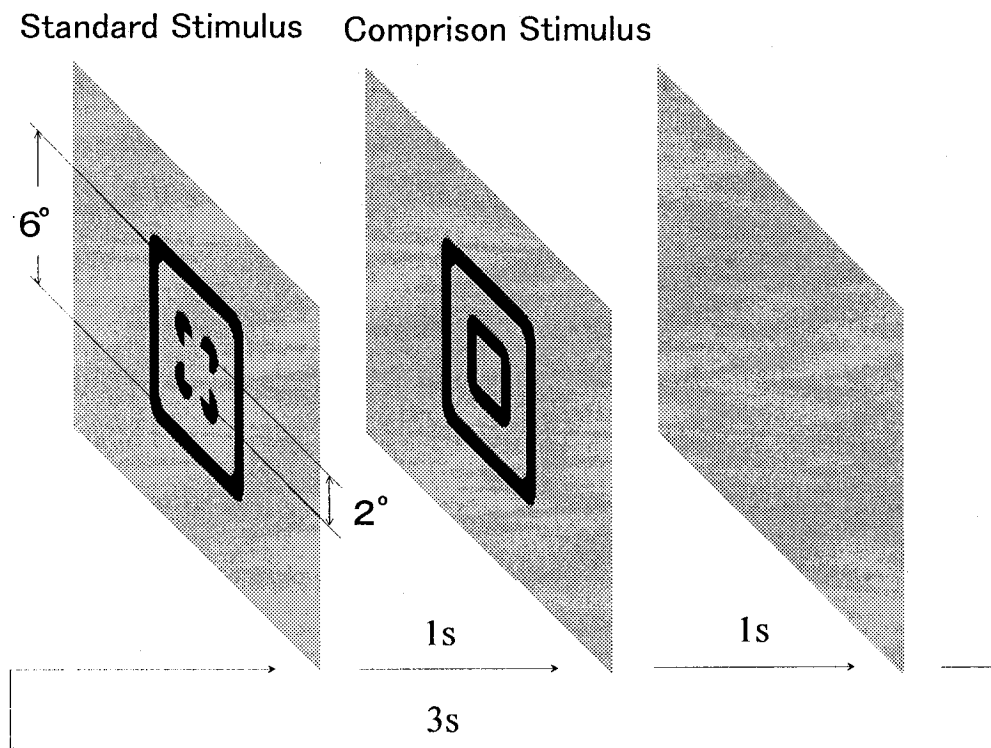


図3-16 実験2における呈示図形の流れ

8本で構成された三つの変形例の計4種類である。また、基準刺激、比較刺激ともに視角 6° の四角形を背景にもつ。

結 果

図3-17 に実験結果を示す。図3-17(a)は主観的な四角形をみた場合の錯視量、図3-17(b)はその背景をみた場合の錯視量、図3-17(c)は同(a)の錯視量から同(b)の錯視量を引いたもの、すなわち背景に対する四角形の明るさを錯視量で表現したものである。これまでの心理物理学的な実験ではこの明るさだけが問われていた。図3-17の横軸はサポート比である。サポート比は、主観的な四角形の周囲長に対する物理的輪郭が占める割合と定義される [Leshner et al., 1993]。カニツツアの四角形（サポート比 = 0.667）については四角形も背景も基準輝度より明るく知覚され、四角形の方が錯視量が大きいことから背景よりも四角形が明るく知覚されることが伺える。一方変形例については四角形は基準輝度よりやや暗く、背景はさらに暗く知覚されている。このことはモデルのシミュレーション結果を支持する結果であり、変形例は絶対的には暗く知覚されるものの四角形と背景の相対的な関係は保たれカニツツアの四角形同様の錯視が生じると考えられる。さらに、変形例の背景はかなり暗く知覚されており図3-17(c)において背景に対する四角形の明るさはカニツツアの四角形より変形例の方が明るい。この結果は Leshnerら[1993]の結果と定性的に一致しており、基準に対する四角形と背景の明るさをそれぞれ求めた測定結果の正当性を示す。

3. 4. 4 実験3（局所的な増分閾の測定）

手 順

実験3では局所的な増分閾を測定し、この値が大きい程その部分は明るく知覚されていると考える。すなわち、画面の中心に実験2の基準刺激と同じ図形を呈示し、その図形内の特徴的な部分に視角 8° の基準輝度よりも明るいスポットを600 (ms)間隔で点滅させる。被験者にはその点滅が確認できたか反応を求めた。実験に用いた図形はカニツツアの四角形と実験2

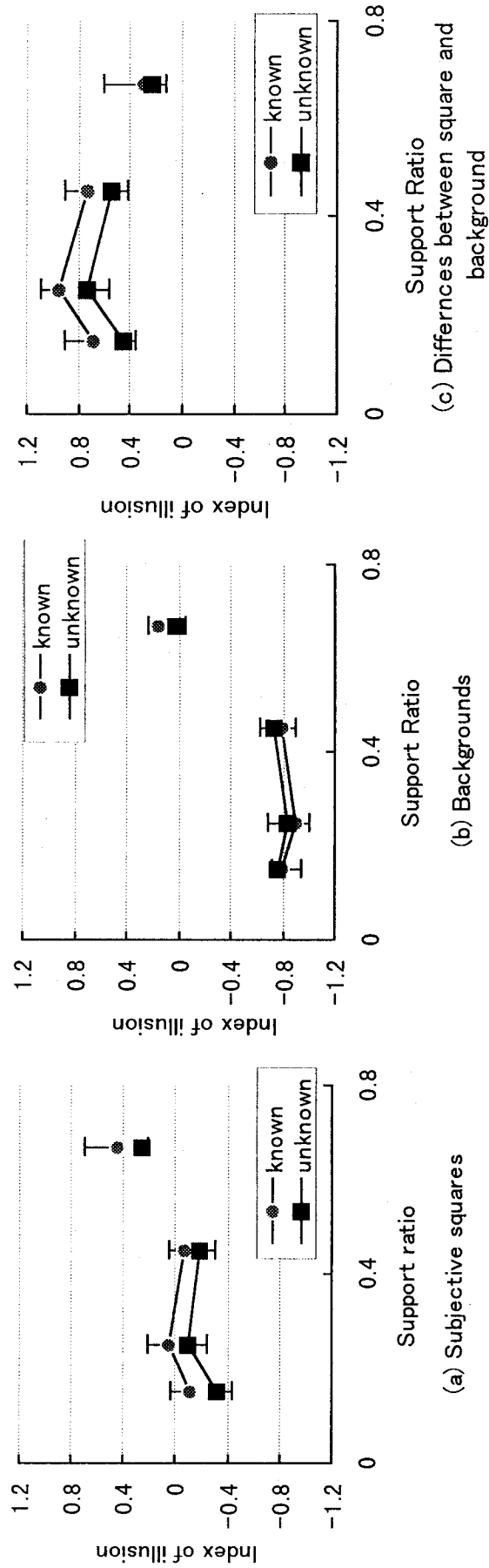


図3-17 主観的な四角形とその背景に対する錯視量

で錯視量の差が最大であった4本の同心円で構成された変形例である。

結 果

図3-18にカニツアの四角形(a)と変形例(b)に対する実験結果を示す。基準輝度の一様画像において測定した増分閾を基準とし、測定結果と基準との比を各測定点上に表示した。図中の1より大きい値はこの基準より明るく知覚、小さい値は暗く知覚されたと考えられる。図3-18(a), (b)ともに四角形の頂点部分が明るくその他の部分が暗く知覚されている。また、本実験結果からもカニツアの四角形とその変形例は相対的に類似のパターンであるといえる。

3. 4. 5 心理物理学の実験結果に対する考察

本節では2次元空間モデルによるカニツアの四角形のシミュレーション結果から推測される事柄について心理物理学的検証を試みた。その結果以下のことが示された。

- (1)カニツアの四角形が明るく知覚されるのは、それが主観的な四角形だからではなく、主観的な輪郭によって切り出された四角形が存在するからといえる。なぜ四角形が明るく知覚されるのかについては未だ不明であるが、本実験条件においては視角が 6° より小さい四角形は背景より明るく知覚され、視角の減少に伴い知覚される明るさが増す。
- (2)変形例においても錯視が生じるのは、背景が暗く知覚され相対的にはカニツアの四角形と類似のパターンとなるからである。
- (3)一様な明るさの四角形を知覚する前段階で頂点部分が明るいパターンを知覚している。この結果から、四角形の明るさの決定には頂点部分が重要な要素であるといえる。

変形例の背景を暗く知覚していることや頂点部分だけが明るいパターンを知覚していることをヒトは意識していない。ヒトはそのようなパターンが一様な面を持つ四角形であることや1枚の紙に描かれた複数の図形の背景はどれも同じ輝度をもつことを知っており、このことがトップダウン的

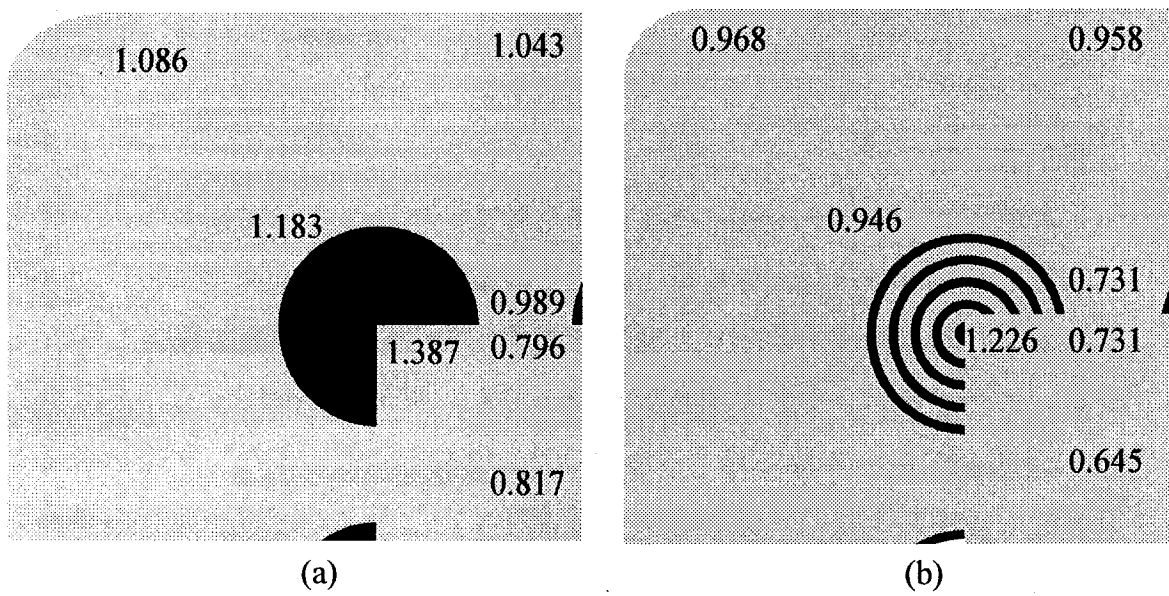


図3-18 局所的な増分閾の測定結果

に働き最終的な図形の明るさ知覚に大きく影響するものと考えられる。本節の心理物理学実験によりモデルから推測される事柄が検証されたことでモデルの正当性が示唆された。しかしながら、単なる明るさ知覚だけでなく図形知覚などの要素が含まれるとモデルの出力と知覚されるパターンが対応しないことになる。従って、図形などを扱う場合はより高次の処理を考慮したモデルに発展させることが課題となる。

3. 5 結 言

本章では、第2章で述べた1次元空間モデルを2次元に拡張し、主観的図形のシミュレーションを行った。その結果、Ehrenstein図形においてはこれまでの心理物理学知見と同様の現象が得られ、その発生機構を解析した。また、カニッツアの四角形においても、四角形の形成について解析し、Frisbyら[1975]の背景に関する指摘の妥当性を示した。また、従来の考え方との比較検討を行い、これまで考慮されていなかった対比や充てん処理が主観的な図形の形成に重要な役割を果たすことについて言及した。さらに、心理物理学実験を行い、シミュレーション結果に対する検証を行った。

以上、主観的図形を明るさ知覚の錯視として取り扱うことで、図形の知覚に加えてこれまで議論の少なかった明るさに関する検討を行うことができた。また、2次元に拡張したモデルは本章では示さなかったが、1次元モデル同様マッハバンドやクレークオブライエン錯視等の対比による錯視を説明できる。明るさの錯視という枠組みに属しながら、同時に取り扱われることのなかった対比による錯視と主観的図形が同一のモデルで解析できることは意義深い。さらに、主観的な図形は他の図形を上から覆い隠しているように見えることから、この錯視は奥行き知覚をも反映すると考えられる。従って、このモデルが奥行き知覚の基本原理を知る手がかりとなることも期待できる。

文 献

- Finkel L. H. and Edelman G. M.(1989) "Integration of distributed cortical systems by reentry: a computer simulation of interactive functionally segregated visual areas," J. Neuroscience, 9, 3188-3208.
- Frisby J. P. and Clatworthy J. L.(1975) "Illusory contours:curious cases of simultaneous brightness contrast?," Perception, 4, 349-357.
- Ginsburg A. P.(1975) "Is the illusory triangle physical or imaginary?," Nature, 275, 219-220.
- Grossberg S. and Mingolla E.(1985) "Neural dynamics of form perception: boundary completion, illusory figures, and neon color spreading," Physiological Review, 92, 173-211.
- von der Heydt R. and Peterhans E.(1989) "Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. I .Lines of pattern discontinuity," J. Neuroscience, 9, 1731-1748.
- 生田剛一, 福島邦彦(1990) "主観的輪郭を説明する神経回路モデル, " 信学技報, NC90-132.
- 石寺永記, 荒井祐之, 土屋雅彦, 宮内裕子, 高橋信一, 栗田正一(1993) "主観的輪郭の形成に関する視覚情報処理モデル, " 信学論, J76-D- II, 4, 873-880.
- Kanizsa G.(1976) "Subjective contours," Scientific American, 234, 48-52.
- Kennedy J. M.(1978a) "Illusory contours not due to completion," Perception, 7, 187-189.
- Kennedy J.M.(1978b) "Illusory contours and the ends of lines," Perception, 7, 605-607,.
- Leshner G. W. and Mingolla E.(1993) "The role of edges and line-ends in illusory contour formation, Vision Res., 33, 2253-2270.
- Lindsay P. H. and Norman D. A.(1977) "Human information processing, Academic Press. 中溝幸夫, 箱田裕司, 近藤倫明訳(1984) "情報処理心理学入門, " サイエンス社.
- McCourt M. E. and Paulson K.(1994) "The influence of illusory contours on the detection of luminance increments and decrements, Vision Res., 34, 2469-2475.
- Peterhans E. and von der Heydt R.(1989) "Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. II . contours bridging gaps," J. Neuroscience, 9, 1749-1763.

高浜幸太郎, 栗岡 豊(1972) “同化および対比現象の受容域,” 信学論, J55-D, 1, 47-53.

Ullman S.(1976) “Filling-in the gaps:the shape of subjective contours and a model for their generation,” Biol. Cybern., 25, 1-6.

山内二郎, 森口繁一, 一松信共編(1965) “電子計算機のための数値計算法 I,” 培風館.

安田浩之, 安藤和久, 大西昇, 杉江昇(1990) “物理的に存在しない輪郭線の抽出,” 信学論, J73-D-II, 6, 906-913.

第4章

順応と光変換を考慮した網膜錐体モデル

4. 1 緒 言

第2章、第3章では視覚系の空間特性を説明するための空間モデルを構成した。これには時間特性は含まれていない。本章では視覚系の時間特性を取り扱う。視覚系の時間特性について、ステップ応答（ブローカズルツァ現象）や時間周波数特性が心理物理学的に調べられている。また、生理学的な細胞レベルの研究により、これと同様の特性が錐体ですでに生じることが報告されている。錐体が緩電位応答することからも予想されるが、視覚系全体の時間特性はおおよそ錐体の時間特性と考えられる。錐体は光変換や順応という視覚系に必要な不可欠な機能を担っていることから、視覚系の時間特性をモデル化するにはこれらの機能をあわせもつ錐体の時間特性を考慮することが必要となってくる。後述するように光変換機構に関しては生化学的にかなり研究が進んでおり、視物質レベルでの議論がなされている。従って、本章でもこれまでの章とは異なり、物質レベルでの錐体のモデル化を行う。

ヒトは9対数単位にも及ぶ光の強さの違いを識別することができる。これを実行する仕組みの一つとして、錐体と杆体の使い分けが知られている。これらは視細胞と呼ばれる視覚系の1次ニューロンで、錐体は明るいところで働き、杆体は暗いところで働く。例えば、ヒトは明るい場所から急に暗い場所へ移動すると、最初はほとんど何も認識できないがしばらくすると見えてくる。この場合は錐体視から杆体視へ移行したことになり暗順応と呼ばれる。逆の場合は明順応と呼ばれる。移行が完了するまで10分程度の時間を要する。

錐体視における認識可能な範囲は約7対数単位と広い。定常状態における光強度の対数と知覚される明るさとの関係はS字型の飽和特性となる。この動作曲線の動作範囲はわずかに3対数単位であるが、ヒトは動作曲線を外界の輝度レベルに移動することで見かけ上広範囲の光を識別している[Grosskopf, 1963]。この仕組みも順応と呼ばれている。上述の動作曲線はNaka-Rushtonの式[Naka et al., 1966]で近似することができる。この種の順応は移動時間が短く、

Crawford [1947]のon効果の実験結果から ヒトの場合は数100 (ms)で移動がほぼ完了するとされている。本研究で我々は日常生活で主に働くこの種の順応に注目し、以降、単に順応と呼ぶ。順応に関する生理学的知見はヤモリの錐体において得られ[Normann et al., 1974], 1970年代後半にこれらの知見をもとにしたモデルが提案された[山根, 1975; Hara et al., 1975; 安田, 1976]。これらは錐体の細胞膜をNaka-Rushtonの式をもとにモデル化したことで共通している。これらのモデルは順応の動作曲線を説明することが主な目的であり、フラッシュ応答やパルス応答等の過渡的な時間特性はシミュレートできない。

一方、1970年代終わりから1980年代にかけて杆体における視物質レベルの研究が盛んに行われた[Pugh et al., 1990]。これらの知見をもとに杆体外節の光変換機構のモデルが提案され[Forti et al., 1989], 光感受性電流がシミュレートされている。また、これに内節のイオン電流モデルを統合した杆体のモデルも小椋ら[1995b]により提案されている。彼らのモデルはフラッシュ光刺激を用いた生理実験で得られる杆体の応答特性を定量的にシミュレートすることができる。錐体においても杆体と同様のメカニズムが存在することが示唆され[Pugh et al., 1990], 反応速度や物質の濃度等のパラメータを錐体に適合するように調節した錐体のモデルが提案されている[Sneyd et al., 1989; Schnapf et al., 1990; Hamer et al., 1995]。特にHamerら[1995]のモデルは霊長類錐体における光感受性電流のフラッシュ応答 [Baylor et al., 1987; Schnapf et al., 1990]をよく再現できることから、錐体においても杆体と同様のメカニズムが存在することが裏付けられる。しかしながら、これらのモデルは暗闇に順応した状態での錐体のフラッシュ応答あるいはパルス応答を取り扱っており、他の明るさに順応した状態での応答をシミュレートできない。すなわち、動作曲線の移動を説明する機構がない。

錐体における時間特性と順応機構をモデル化することはこれを理解する上で重要であるばかりではなく、運動視などこれを前処理とするより高次の視覚系の機能を工学的に応用する場合に必要になると考えられる。本章で我々は順応機構を備えた霊長類錐体のモデルを提案する。本モデルは、動作曲線

の移動に焦点をあてた1970年代のモデルと、錐体外節における光変換機構に焦点をあてた最近のモデルをもとに、いくつかの仮説を導入して構成される。また、モデルの妥当性を確認するため、フラッシュ応答および動作曲線の移動についてのシミュレーションを行う。

4. 2 順応と光変換機構に関するこれまでの知見

図4-1はサルの錐体から細胞外記録で得られた結果で[Valeton et al., 1983], 横軸に光強度, 縦軸に応答の強さをプロットしたものである。6本の実線はそれぞれの定常状態での種々の刺激光に対する最大応答振幅の近似曲線, すなわち動作曲線である。水平な線分と交わる点は定常状態での応答電位である。定常光強度の増加に伴い動作曲線が右にシフトしている。つまり, それぞれの定常光強度に順応していることがわかる。また, 定常状態での応答電位は定常光が非常に弱い場合は0付近で, 定常光の増加に伴い上昇し, 最終的に一定値となる。錐体は, 視物質を含み光により光感受性チャネルが閉じる外節と, 光に直接影響を受けない内節とに分類される。暗時には外節の光感受性チャネルから流入する Na^+ と内節のイオンチャネルから流出する K^+ とで循環電流が流れている。なお, これらのイオンの膜内外での濃度勾配はNa-K交換ポンプで維持される。1970年代後半に提案されたモデルの中でも山根[1975]のモデルは動作曲線の移動と定常状態での応答電位の様子をよくシミュレートできる。しかしながら, 錐体膜電位あるいは光感受性チャネルを流れる電流の過渡特性は考慮されていない。

一方, 1970年代終わりから1980年代にかけて, 両生類杆体の視物質レベルの研究が行われた [Pugh et al., 1990]。これらの研究によれば, 暗時には外節の光感受性チャネルはguanosine 3': 5'-cyclic monophosphate(cGMP)によって開かれているが, 光が照射されると下のカスケードが開始され, 最終的にcGMPの濃度が減少し, チャネルが閉じる。以下にカスケードを列挙する。

①光子による視物質の活性化(Ph^*)

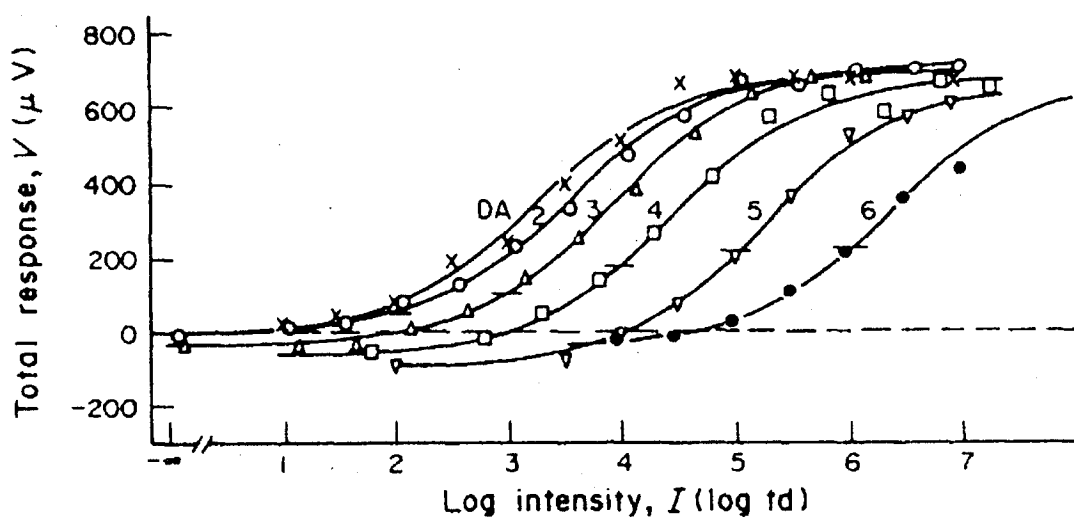


図4-1 細胞外記録によって得られたサル錐体の動作曲線
[Valeton et al., 1983]

- ②Ph*の触媒作用によるG-GTPの増加
- ③G-GTPの増加による G_α^* -GTPの増加
- ④ G_α^* -GTPの増加によるPDE*の増加
- ⑤PDE*の増加によるcGMPの加水分解の促進（cGMPの減少）
- ⑥ cGMPの減少による光感受性チャネルの閉鎖

ここで、*は物質が活性化した状態を表わしており、PhはPhotopigment、PDEはcGMP-phosphodiesterase、 G_α はG-proteinの α サブユニット、GTPはguanosine triphosphateを表わす。

また、外節には Ca^{2+} が存在し杆体の応答に深く関与していることが示唆されている。細胞内の Ca^{2+} 濃度は、光感受性チャネルを通して内向きに流れる Ca^{2+} 、Na-Ca交換ポンプにより細胞外へ汲出される Ca^{2+} 、そして細胞内のCaバッファに結合する Ca^{2+} により決定される。上述のように光はcGMPの加水分解を促し、光感受性チャネルを閉じさせるように働き、これが結果として Ca^{2+} の内向きの流れを減少させる。これに対して、ポンプによる外向きの流れは一定なので内部の Ca^{2+} 濃度は減少し、これがcGMPの産生を促すグアニレートシクラーゼを活性化する。cGMPの産生により光感受性チャネルが再び開かれる。つまり、 Ca^{2+} は細胞内において負のフィードバック機構を構成していることになる。

Hamerら[1995]はこれらの杆体におけるメカニズムを錐体に適用し霊長類錐体の外節における光感受性電流のフラッシュ応答のシミュレーションを行った。その結果、錐体においても杆体と同様のメカニズムで光情報が変換されていることが示唆された。しかしながら、このモデルは暗時に順応した状態から2.7対数単位の範囲だけの刺激光を用いており、その他の順応状態は考慮されていない。

4. 3 錐体モデルの構成

我々は上述の知見をもとにしてモデルを構成する。すなわち、動作曲線の

移動の様子を模擬した山根[1975]のモデルの外節の抵抗にHamerら[1995]のモデルを考慮し、これにいくつかの仮説を導入してモデルを構成する。図4-2に本モデルの構成を示す。本モデルは細胞内のカスケード，細胞内Ca²⁺によるフィードバック機構，循環電流を表わす膜等価回路，順応情報を伝える細胞外フィードフォワード機構，そして水平細胞のフィードバック機構により構成されている。

本モデルにおいて各物質の濃度の単位はμMで表わす。錐体の体積を15(μm³)と見積ると，1(μM)は1個の錐体に約1万個の分子が存在することに相当する[Hamer et al., 1995]。これと単位をあわせるため，入射する光子の数に係数10⁻⁴をかける。本モデルでは物理量や反応速度等の定数はできるだけ生理学的知見を参考にしたが一部の定数は我々が設定したものである。また，本モデルではある生理学的実験結果を詳細かつ定量的にシミュレートすることが目的ではなく，むしろ定性的でも錐体の過渡特性と順応特性の本質的な部分をあわせもつモデルを構成することを目的としている。

4. 3. 1 細胞内におけるカスケードとCa²⁺によるフィードバック機構

4. 2で述べた①の反応について，光子により活性化する視物質Ph*の濃度Ph*を，

$$Ph^* = \frac{I'}{I' + 2.0 \times 10^6} \overline{Ph} \quad (4-1)$$

とする。ここで， $\overline{Ph}$ は錐体内に含まれる視物質の総モル数， I' は単位時間当たり1個の錐体に入射する光子の数 I に10⁻⁴をかけたものである。Ph*は I' が10⁶当りまではほぼ比例関係にあるが，それ以上になると $\overline{Ph}$ に飽和する。本モデルで $\overline{Ph} = 7000(\mu M)$ とする[Pugh et al., 1993]。式(4-1)は細胞内の視物質の量に限りがあることをモデル化したものである。次に，カスケードによる遅れを6段の1次遅れ系で簡単化し，各段の速度定数 k_{ci} はすべて160 (s⁻¹)とする。すなわち，

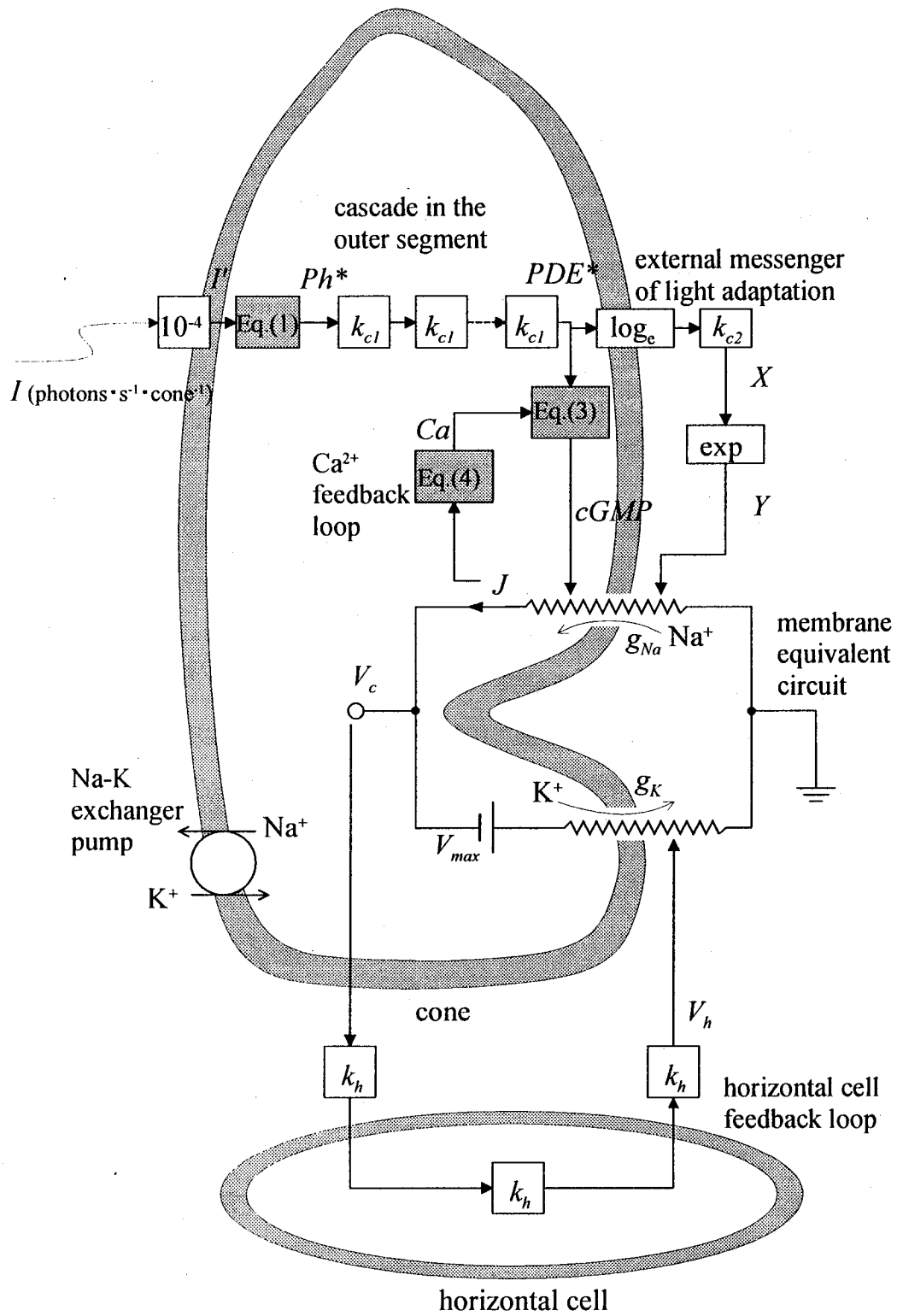


図4-2 本モデルの構成

$$\left(\frac{d}{dt} + k_{cl}\right)^6 PDE^* = k_{cl}^6 Ph^* \quad (4-2)$$

ここで、 PDE^* 、 Ph^* はそれぞれ PDE^* 、 Ph^* の濃度を表わす。⑤の反応により、 $cGMP$ は PDE^* によって加水分解される。すなわち PDE^* の増加によって細胞内の $cGMP$ の濃度 $cGMP$ は減少する。同時に $cGMP$ は細胞内 Ca^{2+} の濃度 Ca の減少により増加する。Hamerら[1995]はこれらの反応を次式のようにモデル化しており、本モデルではこの関係式を用いる。すなわち、

$$cGMP = \frac{\alpha}{(PDE^* + \beta)(Ca^4 + \gamma)} \quad (4-3)$$

ここで、 α 、 β 、 γ は定数で、それぞれ $\alpha = 0.3418$ 、 $\beta = 0.0025$ 、 $\gamma = 0.3824$ とした。

細胞内 Ca^{2+} 濃度 Ca は光感受性チャネルを流れる電流 J （後述）の関数であり、これが $cGMP$ にフィードバックしている。このフィードバック機構は次のようにモデル化されている[Hamer et al., 1995]。 Ca は遅れを発生させる単純な2次遅れ要素（2次の低域通過フィルタ）と光感受性チャネルを流れる電流 J との畳み込み積分で表わされる。なお、光感受性チャネルを流れる電流のほとんどは Na^+ の流入によるものであるが、4.2で述べたように Ca^{2+} も光感受性チャネルから細胞内に流入する。流入する Ca^{2+} の量は J に比例すると考えられるので Ca は J を用いて計算される。

$$Ca = \varphi \int_0^t J(\tau)(t-\tau) e^{-\frac{(t-\tau)}{\tau_n}} d\tau \quad (4-4)$$

ここで、 $\tau_n = 0.0448(s)$ 、 $\varphi = 9.088$ である。本モデルで γ 、 τ_n 、 φ はHamerら[1995]と同一の値を用いた。その他の定数 α 、 β は我々が設定した値である。⑥の反応については4.3.3で述べる。

4. 3. 2 膜等価回路

視細胞外節の光感受性チャネルは Na^+ 以外に K^+ や Ca^{2+} も透過するが、流れる電流のほとんどが Na^+ によるものである。また、視細胞内節には K^+ の他に Ca^{2+} や Cl^- などによるイオン電流が存在する。小椋らはこれらのイオン電流を考慮した視細胞内節のモデルを提案し[小椋ら, 1995a], これとFortiら[1989]による杆体外節の光変換機構のモデルを統合してトラフサンショウウオの杆体で得られた光応答やカエル杆体において観測された振動現象を再現している[小椋ら, 1995b]。本錐体モデルで我々は内節のイオン電流として代表的な K^+ による電流だけを考慮する。従って、本モデルの膜等価回路は K^+ による電流と外節の光感受性チャネルを流れる Na^+ による循環電流を表現する等価回路である。すなわち、外節の光感受性チャネルのコンダクタンス g_{Na} と内節の K チャネルのコンダクタンス g_K , そして K^+ の平衡電位に相当する最大応答電位 V_{max} からなる。本モデルで $V_{max} = -25(\text{mV})$ とした。また、膜容量は応答が緩電位であることから省略した。以上の構成により、錐体膜電位 V_c , g_{Na} を流れる電流 J はそれぞれ、

$$V_c = \frac{g_K}{g_{Na} + g_K} V_{max} \quad (4-5)$$

$$J = g_{Na} V_c \quad (4-6)$$

と表わされる。 g_{Na} はcGMPおよび次節で仮定する物質Yの濃度、 g_K は水平細胞からのフィードバック信号に依存してそれぞれ変化する（後述）。

4. 3. 3 順応情報を伝える細胞外のフィードフォワード機構

本節ではまず、錐体における動作曲線の移動による順応について詳述し、杆体ではこれが生じないことを述べる。次に膜等価回路を用いて動作曲線の移動の様子を模擬する方法について考察し、最後にこれを行うためのモデルの構成について述べる。

図4-1のサル錐体から得られた結果[Valeton et al., 1983]において、定常光強

度が4対数を超えるあたりから6対数単位までの2対数単位の範囲でその定常状態での応答電位は約200(μ V)一定となる。この実験では6対数単位までの定常光強度について測定されているが、ヒトの心理物理実験[Grosskopf, 1963]ではさらに明るい光についても調べられており、定常状態での応答が一定である範囲は約4対数単位である。これは照明された室内から太陽の下の戸外の明るさの範囲に相当する。つまり、ヒトの日常生活における明るさの範囲内に限れば、定常状態にある錐体は外界の輝度レベルによらず一定の応答電位を示すことになる。そして外界の輝度レベルが変化すると電位はそれに応じて一時的に変化し、その後再び元の電位に戻る。これが動作曲線の移動の実験結果から得られる錐体の順応機能である。定常状態で一定となる応答電位はサルの錐体[Valeton et al., 1983]では最大応答の約40%であり、ヒト[Grosskopf, 1963]では約80%近い(ただし、この場合の応答は心理物理量である)。このような値の相違はあるものの、外界の明るさの微妙な変化を最大限に出力するという意味では定常状態の応答電位は動作曲線の midpoint にあればよいと考えられ、応答電位は最大応答を V_{max} とすれば $V_{max}/2$ と表わされる。

一方、杆体における動作範囲は見かけ上も1本の動作曲線の動作範囲とほとんど変わらない[Normann et al., 1974]。一般的に杆体においても‘順応’という用語が用いられるが、本章で扱う順応とはやや機能が異なる。杆体における‘順応’はステップ応答におけるオーバーシュートを指す。すなわち、杆体の応答電位は光の入力に対して一旦増加するが、その後減少し定常値に達する。この減少が、環境の変化に応じて生じた利得変化と捕らえられ‘順応’と呼ばれている。ここまでの記述は錐体と同様ではあるが、杆体の定常値は定常光強度に応じて増加し、3対数単位程度の定常光強度の変化で V_{max} 近くまで至る。定常値が V_{max} 近くの場合は、明方向の刺激に対しては応答の変化は僅かで、暗方向の刺激に対しては応答するのに長い時間(4.1で述べた暗順応に要する時間)を要し、過渡的な変化に限ればほとんど応答しないといえる。すなわち、杆体の動作範囲は1本の動作曲線の動作範囲とほとんど変わらず、錐体でみられるような動作曲線の移動は生じない。このこと

から、錐体では杆体にはないメカニズムが存在する可能性が示唆される。

本章では錐体における動作曲線の移動に関する順応を扱っており、前節で述べた膜等価回路において、このメカニズムを実現する方法を考察する。錐体膜電位は式(4-5)で与えられるが、同式において膜電位が $V_{max}/2$ となるのは g_{Na} と g_K が等しい場合である。定常光強度が変化する場合は g_{Na} が一時的に変化する（明方向の変化の場合 g_{Na} は減少し膜電位は V_{max} に近づき、暗方向の場合は g_{Na} は増加し膜電位は0に近づく）。その後新たな定常状態で膜電位が $V_{max}/2$ に戻るには、再び g_{Na} と g_K が等しくなればよい。これには g_{Na} の減少（増加）に対して g_K が遅れて減少（増加）する場合と、 g_{Na} が減少（増加）した後しばらくして g_{Na} 自身が元の値に戻る場合の2通りの方法が考えられる。錐体でどちらの方法が用いられているかは光のステップ入力に対する膜電流を調べればよい。光子が入射して g_{Na} が減少すると電流は減少する。その後、前者の g_K が遅れて減少する場合、電流はさらに減少するはずである。また、後者の g_{Na} が遅れて増加する場合、電流は増加しオーバーシュートが生じる（膜電位と同様に振舞う）はずである。Schnapfら[1990]の光感受性電流のステップ応答の結果より、後者の g_{Na} 自身の変化によるものと考えられる。

山根[1975]はすでに g_{Na} 自身が変わるタイプのモデルを提案している。彼はこの変化が細胞内のカスケードにおける利得制御によるものと考えた。本モデルにおいても我々は g_{Na} 自身が変わるタイプのモデルを構成する。すなわち、光の入射によりカスケード反応を経て g_{Na} が減少するが、この g_{Na} を遅れて増加させる経路が別に存在し、この経路が順応のレベルに関わっていると考えている。また、我々はこの経路が細胞外に存在すると考えている。この理由について述べると、もし順応に関わる経路が細胞内にあるなら、個々の錐体がそれぞれに入射する光のレベルに順応することになり、明暗パターンに対してすべての錐体の応答が $V_{max}/2$ となってしまう。この様子を図4-3(a), (b)に模式的に示す。ここで用いる光の強さは相対的なものである。図4-3(a)に示すように、錐体CLに1, CRに3という強さの光が入力すると、定常状態では図4-3(b)に示すようにCL, CRはそれぞれ1, 3のレベルに順応する。この時両

錐体ともに $V_{max}/2$ を出力する。これでは定常状態において空間的な明るさの違いを認識できない。一方図4-3(c), (d)は、細胞外に順応に関わる経路が存在し、錐体が入力パターンの平均値に順応すると仮定した場合であり、図4-3(c)では各錐体が入力する光の強さに応じて物質を放出し、これが拡散して各錐体に作用すると考えている。こうして、定常状態では図4-3(d)に示すように両錐体ともに2のレベルに順応する。この時CLは $V_{max}/2$ より小さな出力、CRは $V_{max}/2$ より大きな出力となり、相対的な明暗の違いを出力できる。錐体が多数配列されている場合も同様に考える。ここで全錐体は入力する光の強さの平均レベルに順応すると仮定したが、低域通過型の空間フィルタをかけたようなレベルに順応する可能性もある。このように空間特性を考える場合、入射する光の強さに応じて放出される物質Xを導入する必要があると考えられる。本章では空間特性は考慮しないので物質Xの空間的な作用については検討しないが、以上のことを加味してモデルに物質Xを導入する。すなわち、入射する光の強さに応じて錐体から放出される物質Xが g_{Na} を調節する物質Yを産生し、これが g_{Na} に作用すると仮定する。この仮定については最近の知見をもとに4.5で検討を行う。また、本モデルでは細胞内においてPDE*が入射する光の強さに応じて変化する[Kawamura et al., 1986]ことから、PDE*の濃度に応じて物質Xが放出されると仮定する。なお、動作曲線の移動には直接的な影響はないが時間特性に関して、PDE*から物質Yの産生までの経路に1次遅れを仮定する。ここでの遅れは順応レベルが変化するのに要する時間に相当する。さらに、この1次遅れの前後で対数変換、指数変換を行う。これらは互いに逆関数なので、定常状態においては変換の有無は物質Yの濃度に無関係であるが、過渡状態においては物質Yの立ち上がり方が多様化する。これにより膜電流のインパルス応答でみられる刺激後の戻りの様子を表現できる。

細胞内のPDE*から細胞外の物質Yの産生までを数式で表わすと、

$$\left(\frac{d}{dt} + k_{c2} \right) X = k_{c2} \log_e PDE^* \quad (4-7)$$

$$Y = \exp X + \delta \quad (4-8)$$

ここで、 X 、 Y はそれぞれ細胞外の物質 X 、 Y の濃度、 δ は暗順応状態でもともと細胞外に存在する Y の濃度で、 $\delta = 0.0125[\mu\text{M}]$ とし、 k_{e2} は速度定数で $k_{e2} = 16.0 \text{ (s}^{-1}\text{)}$ である。光感受性チャネルは膜内の $c\text{GMP}$ および膜外の物質 Y によりチャネルを開く。この様子を次式で表わす。

$$g_{Na} = (c\text{GMP})(Y) \quad (4-9)$$

以上、細胞内の PDE^* の増加により $c\text{GMP}$ が減少し、 g_{Na} が減少するが、遅れて細胞外の経路により Y が増加するので g_{Na} が一定に保たれるフィードフォワード機構が構成される。

4. 3. 4 水平細胞のフィードバック機構

水平細胞は錐体膜電位に対して負のフィードバック効果をもつことが知られている。従って、錐体応答をモデル化するには水平細胞のフィードバック機構も考慮する必要がある。本章では錐体のモデルを構成することが主な目的であるので、水平細胞の伝達物質レベルでのモデル化は行わず、次のような簡単なフィードバック機構を仮定する。まず、錐体膜電位が水平細胞に伝達され、水平細胞の膜電位がフィードバックされるまでを3段の1次遅れで表わす。すなわち、

$$\left(\frac{d}{dt} + k_h \right)^3 V_h = k_h^3 V_c \quad (4-10)$$

ここで、 k_h は速度定数で $k_h = 9.0(\text{s}^{-1})$ 、 V_h は水平細胞膜電位である。次に、 V_h は内節Kチャネルのコンダクタンス g_K を次式のように制御すると仮定する。

$$g_K = \frac{1.33}{1 + \exp\left(-\frac{V_h + 17.5}{2.78}\right)} \quad (4-11)$$

式(4-11)において V_h が V_{max} ($\approx -25(\text{mV})$)に近づくと g_k は急激に減少する。 V_h と g_k の間にこのような関係を仮定することにより、 V_c が過分極すると遅れて V_h が過分極し、これにより g_k が減少する。式(4-5)より g_k の減少は V_c を復極させる。つまり、負のフィードバック機構をシミュレートすることになる。

4. 4 シミュレーション結果

4. 4. 1 フラッシュ応答

図4-4にSchnapfら[Baylor et al., 1987; Schnapf et al., 1990]が吸引電極を用いて測定したサル赤錐体の実験結果を示す。錐体が暗闇に順応した状態で持続時間10(ms)のフラッシュ光を照射した場合の外節膜電流の応答波形である。刺激強度は $1.78 \times 10^2 \sim 3.86 \times 10^4$ (photons $\cdot \mu\text{m}^{-2}$) (2.3対数単位)である。Schnapfら[1990]の実験において、錐体への照射面積は $0.37(\mu\text{m}^2)$ である。これより、10(ms)の間に $1(\mu\text{m}^2)$ 当りに入射する光子の数を1とすれば、単位時間当たり1個の錐体に入射する光子の数は37となる。すなわち、 $1(\text{photon} \cdot \mu\text{m}^{-2}) = 37(\text{photons} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{cone}^{-1})$ となる。この関係を用いれば上記の刺激強度は、 $6.59 \times 10^3 \sim 1.43 \times 10^6(\text{photons} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{cone}^{-1})$ となる。外節膜電流は暗時には約25(pA)流れていて、光が照射されると膜電流は減少する。フラッシュ光に対する応答波形は2相性で、ピーク周波数が約5(Hz)のバンドパスフィルターの出力波形に類似している。フラッシュの後10~20(ms)遅れて内向き電流が減少し始め、50~60(ms)で最大振幅に到達する(正相)。100~120 (ms)後には電流は静止レベルに戻り、そのまま逆相に入る。逆相の最大振幅は正相の30~75%に達する。この逆相のピークは150~170(ms)で生じる。逆相成分は両生類にはあまり見られず霊長類等の高等動物に顕著に現れる。

本モデルによるフラッシュ応答のシミュレーション結果を図4-5に示す。定常光強度を 5.0×10^3 (photons $\cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{cone}^{-1}$)とし、これに $1.0 \times 10^4 \sim 6.04 \times 10^6$ (photons $\cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{cone}^{-1}$)の刺激を持続時間10(ms)で加えた場合の g_{Na} を流れる電流である。シ

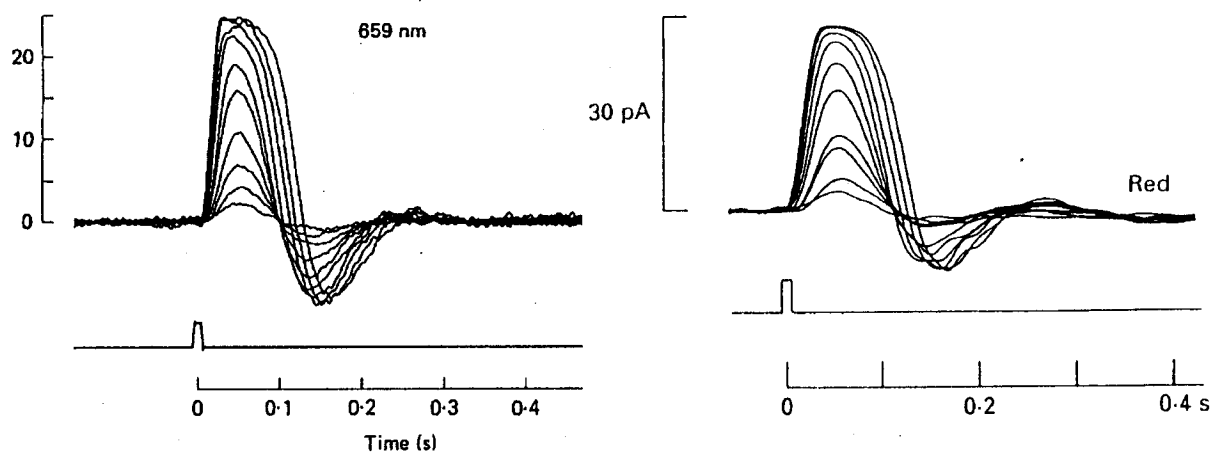


図4-4 Baylor et al.[1987] (左) と Schnapf et al.[1990] (右) によるサル錐体のフラッシュ応答

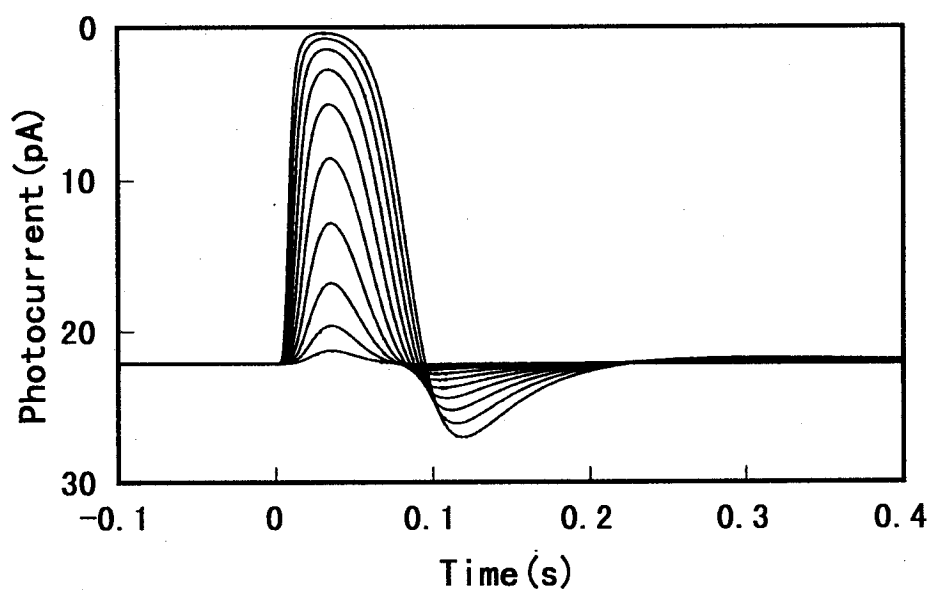


図4-5 フラッシュ応答に対するシミュレーション結果

ミュレーション結果は定性的に上述の生理学的実験結果の特徴と類似する。

4. 4. 2 動作曲線

図4-6に動作曲線の移動に対するシミュレーション結果を示す。ある定常光強度に順応した状態で持続時間200(ms)のパルスを種々の強度で入力した場合の応答膜電位の最大値を求めグラフを描いた。定常光強度は $1.0 \times 10^2 \sim 1.0 \times 10^8 (\text{photons} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{cone}^{-1})$ までの間で、10倍ステップで増加させた7種類を用いた。また、図4-1の生理実験結果の光強度の単位はtdが用いられている。比較しやすいように $1(\text{td}) = 38.7 (\text{photons} \cdot \mu\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$ [Schnapf et al., 1990]と4. 4. 1で述べた関係を用いて、 $1(\text{td}) = 14.3 (\text{photons} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{cone}^{-1})$ とした場合の横軸も示す。シミュレーション結果において定常光強度により動作点が変わる様子がよくシミュレートされている。個々の動作曲線について、概形は類似するものの、明るい光に順応した場合の応答範囲(0~25(mV))は、暗闇に順応した場合の応答範囲(6~25(mV))に比べ広く、特に暗闇に順応した場合の応答電位(6(mV))よりも小さな値の応答がみられるようになる。これは本モデルにおいて、フラッシュ応答の逆相成分を模擬したことにより生じた結果である。なお、この傾向は図4-1のサル錐体から得られたValetonら[1983]の結果においてはわずかに見られる程度であるが、ヒトの心理物理学実験[Grosskopf, 1963]においては顕著に現れることが知られている。

4. 5 検 討

本章で我々は、入射する光の強さに応じて錐体から放出される物質とこの物質により産生され g_{Na} を調節する物質を仮定した。本節ではまずこれらの物質の存在について検討する。

気体性伝達物質nitric oxide (NO) は細胞膜を自由に通り抜け拡散する一方で数秒で酸化されて消滅するというユニークな伝達物質である[古川, 1998参照]。Greenら[1994]は一つの視細胞から放出されたNOが近傍に拡散し、光に

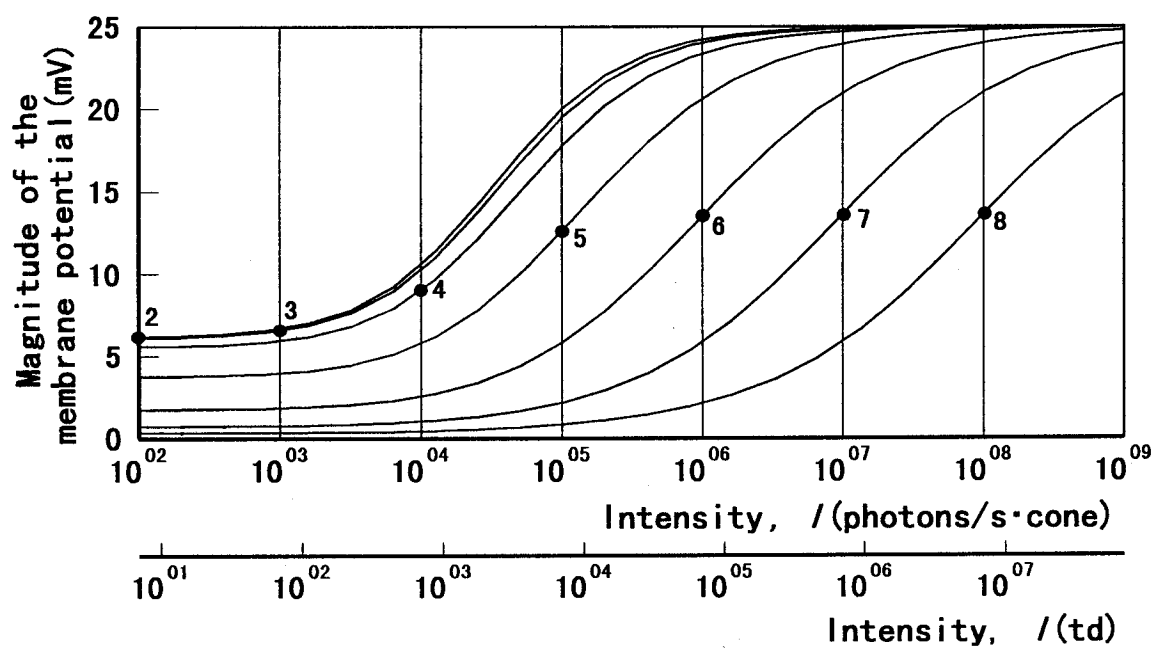


図4-6 動作曲線の移動に対するシミュレーション結果

対する順応状態の広がりを生じるようにチャネルを修飾することを示唆した。これを支持する実験結果も得られている。Liepeら[1994]はNOが視細胞からも放出されることを組織化学的および免疫化学的実験により示した。Kochら[1994]はNOがグアニレートシクラーゼを活性化することにより網膜内のcGMPの濃度を上昇させること、Kurennnyら[1994]はNOがcGMPゲートチャネル（光感受性チャネルとは特定されていないが、4.2で述べたように光感受性チャネルはcGMPによって開かれることから、これが光感受性チャネルである可能性もある）に流れる電流を増加させることを報告した。以上の知見を本モデルの細胞外フィードフォワード機構に適用すれば次のように推測できる。入射する光の強さに応じて錐体から放出されるNOが近傍に広がる。これが錐体のcGMPゲートチャネルに逆行性に作用し、光により減少した外節膜のコンダクタンスを遅れて増加させる。すなわち、順応レベルに関与する細胞外のフィードフォワード機構が存在することが推測できる。ただし、我々は細胞外に放出される物質Xが物質Yを産生し、物質Yが細胞外から光感受性チャネルに作用するものと仮定してモデルを構成した。この仮定に関しては上述の知見から、細胞外に放出されるNOが細胞外のcGMPを増加させ、細胞外からcGMPゲートチャネル（光感受性チャネルとは限らない）に作用しコンダクタンスを増加させるという本モデルに用いた仮定と同様のメカニズムや細胞外に放出されるNOが錐体に取り込まれ細胞内でcGMPを増加させ、光感受性チャネルを開くというメカニズムが考えられる。

次に、錐体および杆体の動作曲線における定常状態での値（本節ではこれを動作点と呼ぶ）に注目して、フィードフォワード機構を用いることの正当性について考察する。4.3.3で述べたように杆体における動作点は約3対数単位の範囲で0から V_{max} まで変化する。一般的にフィードバック機構は入力の変化に対して、その入力に応じた目標値に出力を合わせるのに適しており、入力が増加すれば定常状態での出力も増加する。この意味で Ca^{2+} のフィードバック機構が杆体における動作点の移動を模擬できると考えられる。これに対して、錐体における動作点は日常生活における明るさの範囲ではほ

ば一定となる。フィードフォワード機構では入力に変化してもフィードフォワード要素がこれを補償するようにすれば出力をある値に維持することができる。この意味で本モデルに用いたフィードフォワード機構が錐体における動作曲線の移動という順応機能を説明できることが示唆される。なお、本モデルにおける Ca^{2+} のフィードバック機構は動作点の決定にほとんど影響を及ぼさない。

4. 6 結 言

本章で我々は錐体における順応と光変換に関するモデルを構成しシミュレーションを行った。本モデルの構成において我々はこれまでに提案されている動作曲線の移動を説明するモデルと光変換機構を説明するモデルを参考にし、これに入射光に応じて錐体から放出される物質Xが g_{Na} を調節する物質Yを産生し、これが g_{Na} に作用すると仮定した。このモデルを用いてフラッシュ光応答と動作曲線の移動のシミュレーションを行った結果は、定性的ではあるが生理学的知見と一致した。

また、最近の知見から物質X, YがそれぞれNO, cGMPであることが示唆されることと動作曲線の移動を説明するのにフィードフォワード機構が適していることについて検討を行った。本章において順応に関わる物質が特定できたわけではないので、錐体の理解という面では情報処理機構の一つの可能性を示したに過ぎないが、視覚機能の工学的な応用という面では一つのモデルが順応と光変換の両機能をあわせもつことや視覚系の時間特性を模擬するモデルを構成できたことは意義深い。

文 献

Baylor D. A., Nunn B. J., and Schnapf J. L.(1987) "Spectral sensitivity of cones of the monkey macaca fascicularis," J. Physiol., 390, 145-160.

- Crawford B. H.(1947) "Visual adaptation in relation to brief conditioning stimuli," Proc. of the Royal Society B, 134, 283-302.
- Forti S., Menini A., Rispoli G., and Torre V.(1989) "Kinetics of phototransduction in retinal rods of the newt *Triturus Cristatus*," J. Physiol., 419, 265-295.
- 古川徹生(1998) "不可思議な気体性伝達物質NO：その現状と展望－視覚系における機能を中心に－," 日本神経回路学会誌, 5, 10-17.
- Green D. G., Schneeweis D. M., and Glover M. J.(1994) "Extrinsic current and flash sensitivity in turtle cones," Vision Res., 34, 429-435.
- Grosskopf v. H.(1963) "Der einfluss der Helligkeitsempfindung auf die bildübertragung im fernsehen," Rundfunktechnische Mitteilungen, 7, 205-223.
- Hamer R. D. and Tyler C. W.(1995) "Phototransduction: Modeling the primate cone flash response," Visual Neuroscience, 12, 1063-1082.
- Hara K. and Kurose M.(1975) "A model for the mechanism of light and dark adaptation of vertebrate cones," Biol. Cybern., 18, 119-122.
- Kawamura S. and Murakami M.(1986) "In situ cGMP phosphodiesterase and photoreceptor potential in gecko retina," J. Gen. Physiol., 87, 737-759.
- Koch K. W., Lambrecht H. G., Haberecht M., Redburn D., and Schmidt H. H.(1994) "Functional coupling of a Ca^{2+} /calmodulin-dependent nitric oxide synthase and a soluble guanylyl cyclase in vertebrate photoreceptor cslls," EMBO J., 13, 3312-3320.
- Kurenny D. E., Moroz L. L., Turner R. W., Sharkey K. A., and Barnes S.(1994) "Modulation of ion channels in rod photoreceptors by nitric oxide," Neuron, 13, 315-324.
- Liepe B. A., Stone C., Koistinaho J., and Copenhagen D. R.(1994) "Nitric oxide synthase in Muller cells and neurons of salamander and fish retina," J. Neurosci., 14, 7641-7654.
- Naka K.-I. and Rushton W. A. H.(1966) "S-potentials from luminosity units in the retina of fish (Cyprinidae)," J. Physiol., 185, 587-599.
- Normann R. A. and Werblin F. S.(1974) "Control of retinal sensitivity I. light and dark adaptation of Vertebrate rods and cones," J. Gen. Physiol., 63, 37-61.
- 小椋俊彦, 神山斉己, 臼井支朗(1995a) "視細胞内節のイオン電流モデル," 信学論 (D-II), J78-D-II, 1501-1511.

小椋俊彦, 神山齊己, 臼井支朗(1995b) “網膜視細胞のイオン電流モデルと光応答のシミュレーション解析,” 信学論 (D-II) , J78-D-II, 1512-1521.

Pugh E. N. and Lamb T. D.(1990) “Cyclic GMP and calcium: The internal messengers of excitation and adaptation in vertebrate photoreceptors,” *Vision Res.*, 30, 1923-1948.

Pugh E. N. and Lamb T. D.(1993) “Amplification and kinetics of the activation steps in phototransduction,” *Biochimica et Biophysica Acta*, 1141, 111-149.

Schnapf J. L., Nunn B. J., Meister M., and Baylor D. A.(1990) “Visual transduction in cones of the monkey *macaca fascicularis*,” *J. Physiol.*, 427, 681-713.

Sneyd J. and Tranchina D.(1989) “Phototransduction in cones: An inverse problem in enzyme kinetics,” *Bulletin of Math. Biol.*, 51, 749-784.

Valeton J. M. and van Norren D.(1983) “Light adaptation of primate cones: an analysis based on extracellular data,” *Vision Res.*, 23, 1539-1547.

山根 茂(1975) “網膜内細胞の順応に関するモデル：錐体，水平細胞，双極細胞，” 医用電子と生体工学, 13, 18-25.

安田 稔(1976) “視細胞における強度情報処理機能のモデル,” 信学論 (D) , J59-D, 652-659.

第5章

1 次元時空間モデルによる時空間的現象のシミュレーション

5. 1 緒 言

前章までに視覚系の空間特性（第2，3章）と時間特性（第4章）を説明するモデルを構成した。本章ではこれらを統合し時空間的な現象の説明を試みる。

視覚系における時空間的な現象として仮現運動が知られている。仮現運動は対象物の位置の不連続的な移動に伴って知覚される滑らかな運動である。これまで、種々のパターンを用いた仮現運動が研究されているが、なかでも知覚運動方向の逆転現象は興味深い現象である[Anstis, 1970; Sioiri et al., 1990; Pantle et al., 1992]。Anstis[1970]は刺激画像の位置のずれと同時に画像の明暗を反転させると、知覚される運動方向は物理的な（実際の）ずれの方向とは逆になることを報告した。Sioiriら[1990]はランダムドットパターンを用いた仮現運動において刺激間間隔（inter-stimulus interval: ISI）が30～70 (ms)の場合に強い逆転現象が見られることを示した。Pantleら[1992]は位相が3/16周期異なる二つの1次元空間的な正弦波パターンを用いて、逆転現象の生じるISIを測定した。刺激画像の空間周波数が1.5(CPD)の場合、ISIが約13(ms)以上で逆転現象が生じ、空間周波数が4.0(CPD)の場合、27(ms)以上で生じるという結果が得られている。松井[1996]は位相が1/4周期異なる二つの1次元空間的な正弦波パターンを用いて、ISIをさらに長くした場合の測定を行った。この場合は運動知覚が生じにくくなると報告している。Anstisら[1975]は逆転現象について、第1の刺激を消滅した後に生じる残像効果が逆転現象に影響することを示唆した。Sioiriら[1990]も同様に残像効果に注目し、残像が生じるまでの時間に相当するISIの必要性を述べている。また、第1刺激を階段状に消滅させるとISIによらず逆転現象が弱まることから、2相性を示すヒト視覚系のインパルス応答の逆相成分が残像の発生に重要な役割を果たすことを示唆した。

これまでに、いくつかの逆転現象を説明するモデルが提案されている。

Adelsonら[1985]のエネルギーモデルは2種類の空間フィルタと2種類の時間フィルタを組み合わせ得られる左右方向の“運動エネルギー”の差から運動方向を決定する方法、これを修正したStroutら[1994]のenergy model, Stroutら[1994]の持続型、過渡型の二つのチャンネルをそれぞれX, Y細胞に見立て、視野とボケの調節フィードバック機構を導入した松井のマルチチャンネルモデル[1998]が提案されている。これらのモデルは2相性の時間フィルタを用いている。

また、視覚系の時空間特性を調べるため、時間的かつ空間的に正弦波状で変化するパターンの心理物理学的感度が測定されている[Robson, 1966]。その結果、視覚系は低い時間周波数成分をもつパターンに対して空間的なバンドパスフィルタ、高い時間周波数成分をもつパターンに対してパターンの時間周波数の増加に伴ってゲインが低下する空間的ローパスフィルタとして働く。松井[1994]は空間フィルタと時間フィルタからなるマルチチャンネルモデルを提案し、時空間周波数特性を説明している。

以上は視覚系全体の時空間特性であるが、錐体レベルでの時空間特性も調べられている。錐体の時間特性は照射される光の面積に修飾される[Baylor et al., 1971; Normann et al., 1979]。Normannら[1979]は同一の光強度で直径が0.31 (mm), 3.2 (mm)と異なる面積をもつ刺激に対するカメ錐体のパルス応答を測定した。直径0.31(mm)の刺激の場合応答振幅は刺激後のピークから定常値へ単調に減少するのに対し、直径3.2(mm)の刺激の場合ピークの振幅はほぼ同一であるがその後一旦大きく減少し刺激開始後約0.4(s)で再びピークが現れる。

本章ではまず、第2章の1次元空間モデルと第4章の時間モデルを統合して時空間モデルを構成する。ここで、空間モデルの側抑制層を第4章で述べた錐体－水平細胞モデルを多数配列して構成する。その他の層は空間モデルと同一である。すなわち、本章で構成する時空間モデルは側抑制層だけに時間特性を考慮している。次に、このモデルを用いて錐体の時空間特性、時空間周波数特性、そして正弦波2画像仮現運動のシミュレーションを行う。また、本章まで空間モデルと実際の視覚神経系との対応に注意を払わなかった

が、本モデルが実際の視覚系のどのあたりに存在するかを考察する。

5. 2 時空間モデルの構成

本章では簡単化のため、1次元空間で表現できる時空間的な現象を取り扱うこととし、第2章の1次元空間モデルと第4章の時間モデルを統合して時空間モデルを構成する。また、第2章と同様に視角1(°)当り1個の錐体を見積る。空間モデルにおいてL層は側抑制処理を行う。従来より側抑制は錐体ネットワークによる興奮性効果と水平細胞ネットワークによる抑制性効果との差し引きでなされていると考えられている。このことから、我々は本モデルのL層を錐体-水平細胞ネットワークに対応付ける。また、錐体、水平細胞、および双極細胞は視覚系の1次あるいは2次ニューロンであり、10(ms)前後の潜時を伴う緩電位応答を示す。以降のニューロンはこれに比べはるかに応答の速い活動電位により情報を伝送している。従って、視覚系の時間特性は錐体レベルの時間特性に大きく影響を受けるものと考えられる。本モデルでは視覚系全体の時間特性が錐体-水平細胞ネットワークにおいて決定されるものと仮定し、L層だけに錐体-水平細胞ネットワークの時間特性を考慮する。図5-1に時空間モデルの構成を示す。L層は第4章で構成した錐体、水平細胞モデルを1次元的に配列して構成される。これらの空間的な結合を以下に述べる。

第4章では順応に関与する物質X、Yを仮定し、これらが空間的に広がることを予想した。この空間的な広がり方として拡散と分散が考えられる。拡散とは物質がどの部分も同じ割合で交じり広がることを意味し、視野全体に入射する明るさの平均値に応じた濃度に物質が分布することになる。一方、分散は一つのものがいくつかに別れることを意味し、本モデルにおいては物質が局所的に広がり、順応状態が場所により異なることになる。

第4章で検討したように順応状態に関与する物質をNOと仮定し、NOが生体内を拡散し数秒で消滅することを考慮すれば、NOは限られた範囲に分散す

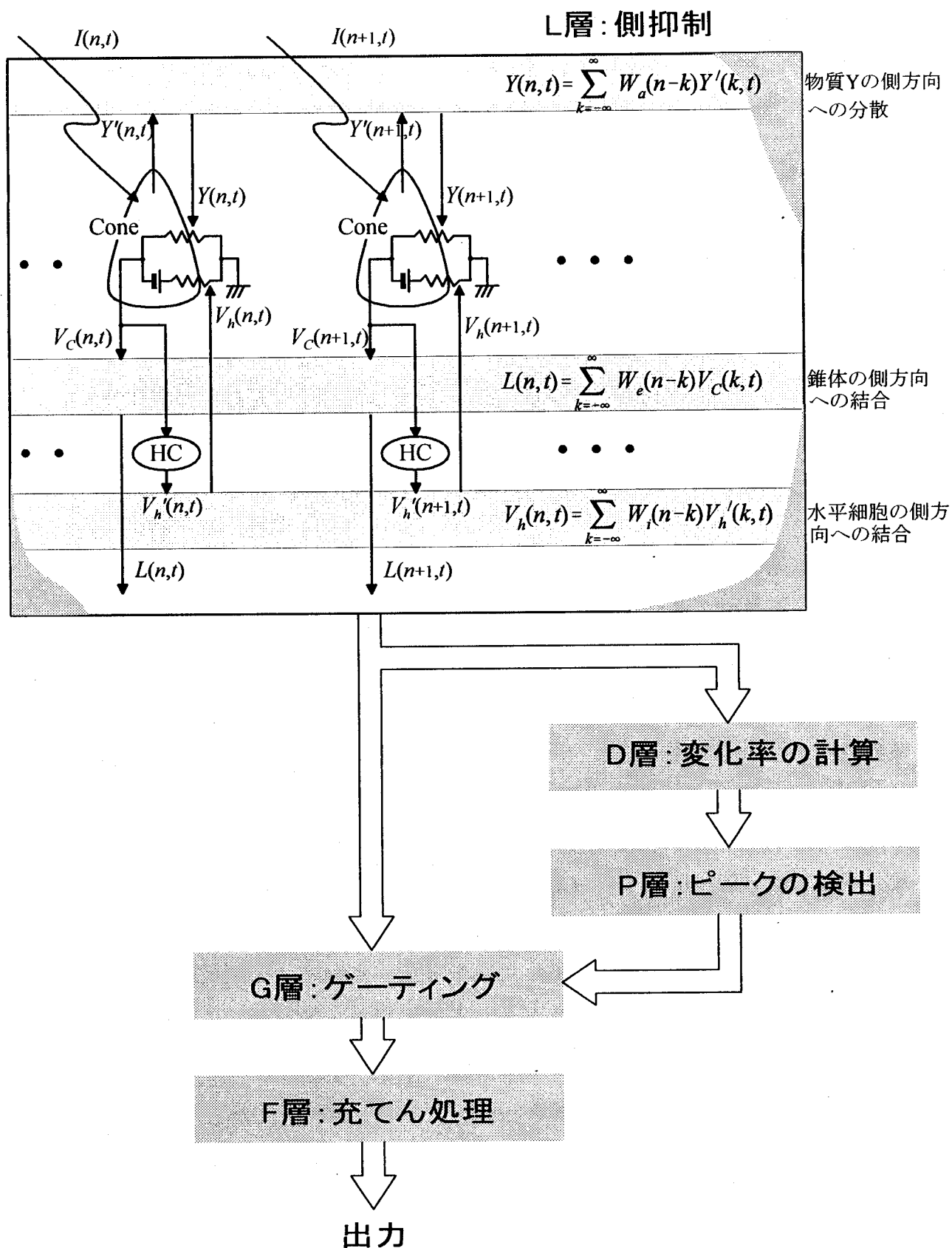


図5-1 時空間モデルの構成

と考えられる．本章では物質Yが例えばガウス関数で分散すると仮定する．L層は初段に第4章の時間モデル（錐体モデル）がN個配列されている．n番目の錐体から時間tに放出される物質Yの濃度を $Y'(n, t)$ ，これの分散後の濃度を $Y(n, t)$ とする． $Y(n, t)$ は上述の仮定より， $Y'(n, t)$ と比較的大きな広がりをもつガウス関数 $W_a(n)$ とを空間的に畳み込んで求められる．本モデルでは分散に要する時間を考慮しない．畳み込み後の出力 $Y(n, t)$ は次式で表わされる．

$$Y(n, t) = \sum_{k=-\infty}^{\infty} W_a(n-k) Y'(k, t) \quad (5-1)$$

ここで， $W_a(n)$ は，

$$W_a(n) = \frac{1}{36\sqrt{\pi}} e^{-\frac{n^2}{36^2}} \quad (5-2)$$

とする． $Y(n, t)$ は錐体外節の g_{Na} に式（4-9）の関係で作用する．なお，物質Yが分散すると仮定することにより，側抑制と同様の強調効果が生じる．

次に，第2章で側抑制の結合関数として用いたDOG関数は，

$$W(n) = \left(\frac{0.7}{\sqrt{\pi}} + 1 \right) \frac{1}{5.0} e^{-\frac{n^2}{5.0^2}} - \frac{1}{16.4} e^{-\frac{n^2}{16.4^2}} \quad (5-3)$$

であった．式（5-3）の第1項は興奮性効果の広がりを表わすガウス関数，第2項は抑制性効果の広がりを表わすガウス関数であり，興奮性効果から抑制性効果を差し引いたもので側抑制結合を表現している．本章では順応の空間特性によっても側抑制効果が生じることを考慮して，式（5-3）の興奮性効果と抑制性効果の係数を修正する．第1項，第2項それぞれを

$$W_e(n) = \frac{1}{5.0\sqrt{\pi}} e^{-\frac{n^2}{5.0^2}} \quad (5-4)$$

$$W_i(n) = \frac{1.477}{16.4\sqrt{\pi}} e^{-\frac{n^2}{16.4^2}} \quad (5-5)$$

とする． n 番目の錐体に光に相当する $I(n, t)$ が入力されると錐体膜電位に相当する $V_c(n, t)$ が出力される．時間 t でのL層の出力 $L(n, t)$ は V_c が空間的に寄せ集められたものであり， $V_c(n, t)$ と $W_c(n)$ とを空間的に畳み込むことで求める．

$$L(n, t) = \sum_{k=-\infty}^{\infty} W_c(n-k)V_c(k, t) \quad (5-6)$$

また， $V_c(n, t)$ は水平細胞へも出力し，水平細胞からのフィードバックにより抑制作用を受ける．水平細胞は錐体同様 N 個配列され，錐体における空間的な寄せ集めより広い範囲にわたる寄せ集めがなされる．すなわち，水平細胞の出力 $V_h'(n, t)$ が $W_i(n)$ と空間的に畳み込まれて錐体内節の g_k に式(4-11)の関係で作用する．畳み込み後の出力 $V_h(n, t)$ は次式で表わされる．

$$V_h(n, t) = \sum_{k=-\infty}^{\infty} W_i(n-k)V_h'(k, t) \quad (5-7)$$

シミュレーションにおける畳み込みは細胞間結合の場合中心の大きさの0.3%以下，物質Yの分散の場合は約1%となるところの k までで計算を打ち切った． N は400とした．

こうして得られる時間 t でのL層の出力 $L(n, t)$ は第2章の空間モデルと同様の処理を経て出力される．ただし，第3章で述べた修正に従って，ピークを調べる場合の近傍区間 R_D とゲーティングされる近傍区間 R_G との関係を $R_D > R_G$ ($R_D=6$, $R_G=5$) とし，D層での閾値を0.02とした．

5. 3 シミュレーション結果

5. 3. 1 錐体の時空間特性

図5-2にNormannら[1979]によるカメ錐体のパルス応答の実験結果を示す．

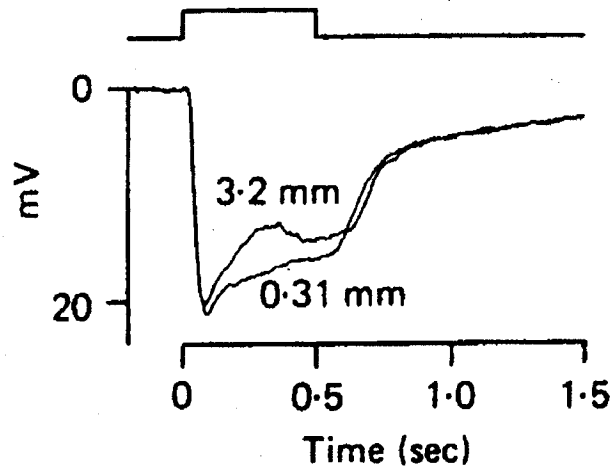
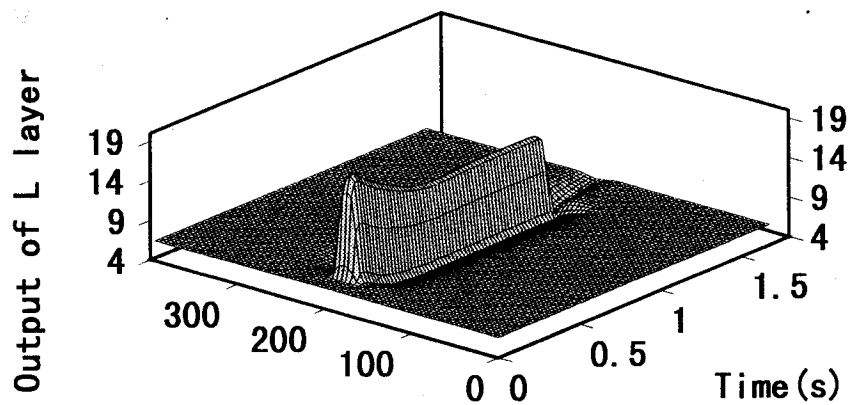


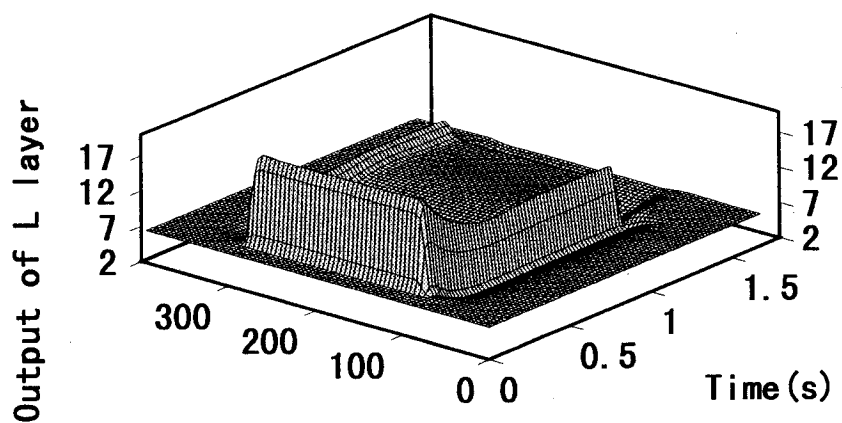
図5-2 カメ錐体のパルス応答[Normann et al., 1979]

図には同一の光強度で直径が0.31 (mm), 3.2 (mm)と異なる面積をもつ2種の刺激に対する応答波形が描かれている。直径0.31 (mm)の刺激の場合応答振幅は刺激後のピークから定常値へ単調に減少するのに対し、直径3.2 (mm)の刺激の場合ピークの振幅はほぼ同一であるがその後一旦大きく減少し刺激開始後約0.4 (s)で再びピークが現れる。

図5-3に時空間モデルによるシミュレーション結果を示す。本モデルでは1次元的な空間特性を考慮しているので、円形の刺激ではなく帯状の刺激を想定していることになる。図5-3(a), (b)はそれぞれ刺激の幅が錐体20個分(190番目から210番目, 視角 0.33° に相当), 200個分(100番目から300番目, 視角 3.33° に相当)の場合のL層の出力パターンである。刺激の持続時間は1.2(s), 強度は $8.0 \times 10^4 (\text{photons} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{cone}^{-1})$, その他の強度は $1.0 \times 10^3 (\text{photons} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{cone}^{-1})$ である。図5-4(a)は $n=200$ (刺激の中心)におけるそれぞれの時間特性を示す。図5-4(a)では, 入力強度は同一でも面積によって過渡特性は異なる。刺激の幅が20個の場合の応答は, ピークから定常値までほぼ単調に減少し, 刺激の幅が200個の場合の応答は, 最初のピークから定常値までに比較的是っきりとした第2のピークが現れる。このことは定性的に生理学的実験結果と類似する。図5-4(b)に $n=200$ での畳み込み後の水平細胞の出力を示す。刺激の幅が広い場合は空間的な効果により水平細胞の出力が大きくなり, これにより

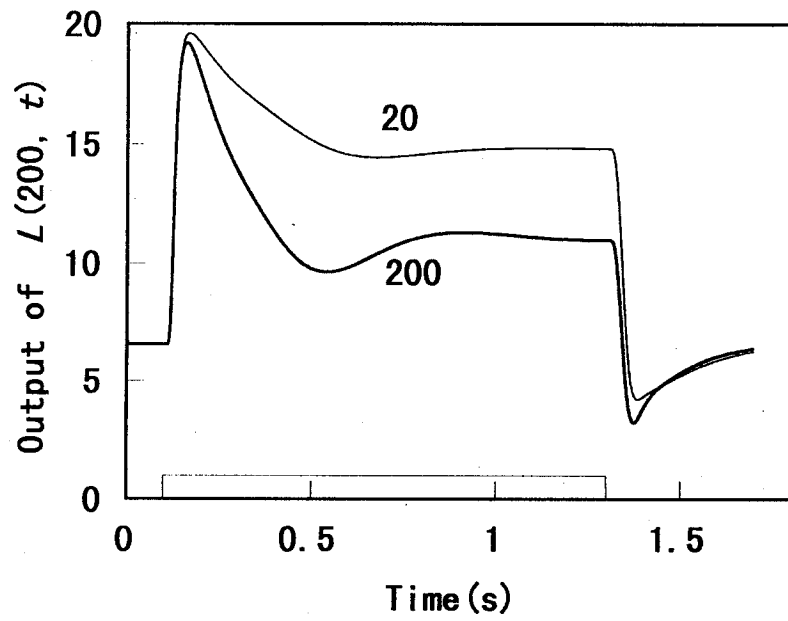


(a) 刺激幅20°

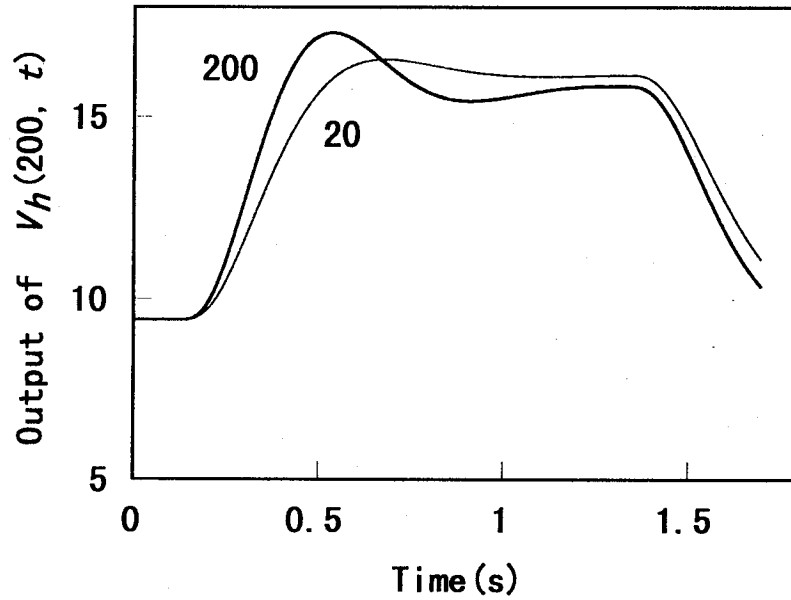


(b) 刺激幅200°

図5-3 錐体の時空間特性に対するシミュレーション結果



(a) 錐体応答



(b) 水平細胞応答

図5-4 幅の異なるパルス光刺激の刺激中央部の応答波形に対するシミュレーション結果

強い負のフィードバックがかかることがわかる。

5. 3. 2 時空間周波数特性

図5-5はRobson[1966]による時空間周波数特性の測定結果で、時間周波数をパラメータとした感度の空間周波数特性である。用いられた正弦波パターンは次式で与えられる。

$$I = I_0(1 + m \cos 2\pi v x \times \cos 2\pi f t) \quad (5-8)$$

ここで、 I_0 はパターンの平均輝度、 v は空間周波数、 f は時間周波数、 m は平均輝度に対する正弦波の振幅の比を表わしている。図5-5から視覚系は1(Hz)の低い時間周波数で変化するパターンに対しては空間的にバンドパスフィルタ、高い時間周波数成分(6(Hz)～)をもつパターンに対しては時間周波数の増加に伴ってゲインが低下する空間的なローパスフィルタとなる。ただし、Robson[1966]の実験に用いられた刺激パターンは視角 $10^\circ \times 10^\circ$ 、輝度 I_0 の一樣背景の中央に視角 $2.5^\circ \times 2.5^\circ$ の正弦波パターンを呈示するものである。

本シミュレーションでも、まずこれと同様の条件を考慮する。すなわち、400個の錐体の中央部の256個の錐体にだけ式(5-8)と同様の正弦波パターンを入力する。本シミュレーションでは $I_0 = 10^6(\text{photons} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{cone}^{-1})$ とした。その他の錐体はすべて I_0 を入力する。また、正弦波パターンが入力する256個の錐体の最も端の錐体を0番目($n = 0$)とし、パターンが対称となるように256個で1, 2, 4, 8, 16, 32周期となる6種の正弦波パターンを用いる。本モデルでは視角 $1(^{\circ})$ 当り1個の錐体を見積っているので、これらはそれぞれ0.23, 0.47, 0.94, 1.88, 3.75, 7.5(CPD)の空間周波数に相当する。時間周波数 f は0.5, 5, 16, 22(Hz)の4種を用いた。心理物理実験では m の減少に対してちらつきが知覚できなくなる場合の m の逆数が測定されるが、本シミュレーションでは m を一定とした場合($m = 0.05$)の出力振幅の周波数特性を求める。

図5-6はシミュレーション結果を示す。図において、時間周波数0.5(Hz)での低い空間周波数に対して、出力振幅があまり低下しないことや、逆に5, 16, 22(Hz)での低い空間周波数特性に対して出力振幅がやや低下することなどが心理物理実験の結果とは異なるものの、定性的には心理物理実験の結果

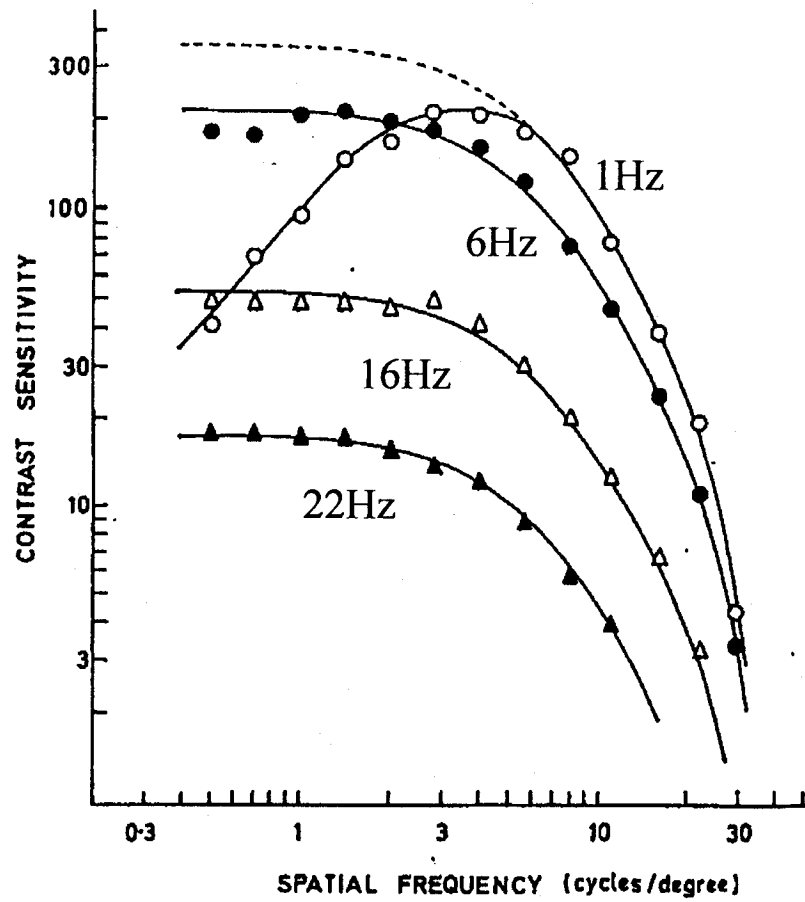


図5-5 ヒト視覚系の時空間周波数特性[Robson, 1966]

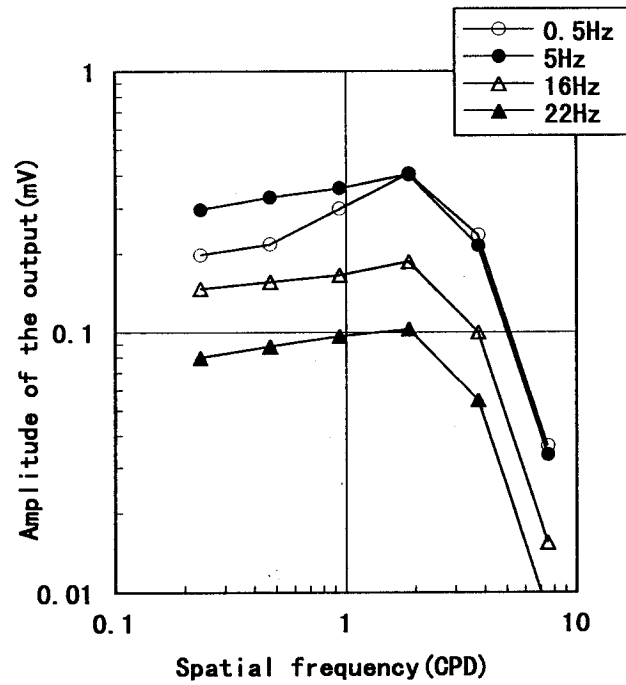


図5-6 正弦波パターンに制限を設けた場合の時空間周波数特性に対するシミュレーション結果

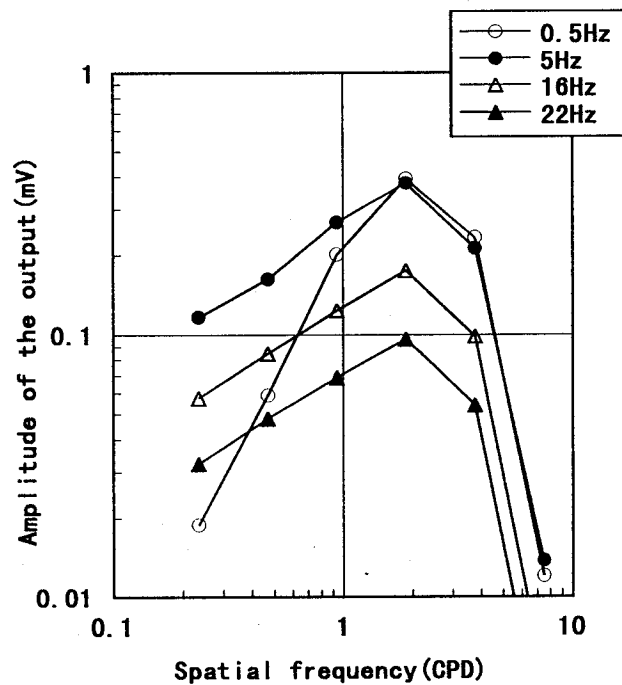


図5-7 正弦波パターンに制限を設けない場合の時空間周波数特性に対するシミュレーション結果

を模擬していると考えられる。

次に、正弦波パターンの領域に制限を設けない場合のシミュレーション結果を図5-7に示す。図5-6に比べ低空間周波数での出力振幅が減少し、バンドパスフィルタの傾向が強くなる。この理由は制限を設けない場合は空間周波数が低いほどピークとなる部分の変化率が小さくなるためで、図2-8の正弦波の空間周波数特性と同様の特性をもつ。これに対して制限を設ける場合は境界部分で正弦波が急激に平均レベルになり、不連続が生じる。すなわち、エッジが形成されるためここが特徴となる。この境界の特徴は空間周波数が低い場合は空間周波数にほとんど影響を受けないのでほぼ一定の出力振幅を生じる。以上のシミュレーション結果から、制限を設けないあるいは制限される幅が十分に広い場合のより実際に近い時空間周波数特性は、これまでの実験結果に比べてより鋭くなることが予想される。

5. 3. 3 正弦波 2 画像仮現運動における逆転現象

松井[1996]は1/4周期位相の異なる2種の1次元的正弦波パターンを用い、これらの刺激間隔ISIを変化させた場合に知覚される運動方向を心理物理学的に調べている。彼の用いた刺激方法は、次の通りである。第1画像を1秒間呈示した後、ISIの期間、第1画像と同一の平均輝度をもつ一様画像を挿入する。次に、第1画像に対して1/4周期位相がシフトした第2画像を2秒間呈示する。ISIは0～420(ms)、空間周波数は1(CPD)、画像の大きさは $15.4 \times 15.4^\circ$ と十分広い。知覚される運動方向としては1/4周期シフトする方向（比較的短い距離の移動）と-3/4周期シフトする方向（比較的長い距離の移動）がある。本論文では前者を順方向の知覚、後者を逆方向の知覚と呼ぶことにする。松井[1996]によれば、ISIが0(ms)のとき100%の確率で順方向の知覚が生じ、ISIが33(ms)のとき約70%の確率で逆方向の知覚が生じ、120(ms)あたりから運動を知覚しにくくなる。

仮現運動は明暗パターンの時空間的变化を入力とする錯視現象である。この意味では明るさ知覚の情報処理機構に関する本モデルで仮現運動を取り扱うのは妥当であると考えられるが、最終的な出力、すなわち知覚段階は運動

方向の知覚である。本モデルでは運動知覚の処理機構は考慮していないので、モデルの出力で知覚される運動方向を表現することはできない。

本節では実際運動を誘発するパターンを入力した場合の出力と仮現運動を誘発するパターンを入力した場合の出力を比較することで運動方向に関する評価を行う。シミュレーションには第1画像に空間周波数1(CPD) (モデルでは60個で1周期) の正弦波パターン、第2画像にはこれと1/4周期位相の異なるパターンを用いる。仮現運動のシミュレーションにおいては刺激間の画像はこれらの画像の平均の明るさの一樣画像を用い、ISIは0, 40, 300(ms)の3種類用いた。実際運動のシミュレーションにおいては第1画像から第2画像までのISI (実際運動の場合は第1画像と第2画像の間にも刺激が存在するが、この場合も便宜上この間をISIと呼ぶ) の間に、順方向の場合は0から1/4周期、逆方向の場合は0から-3/4周期まで位相が連続的にシフトする正弦波パターンを用いる。また、ヒトの視覚系は運動対象物を滑らかに追跡できる最高速度が $25 \sim 30(^{\circ}/s)$ とされている[Young et al., 1963; Robinson, 1965]ことから、ISIが0(ms)の場合は実際運動を知覚できないことになる。そこで、本シミュレーションでは最小のISIを20(ms)とし、これに加え40, 300(ms)の場合のシミュレーションを行う。

まず、図5-8に順方向の実際運動パターンを入力した場合のモデルによるシミュレーション結果を示す。(a), (b), (c)はそれぞれISIが20, 40, 300(ms)の場合の出力パターンである。第1画像の正弦波パターンを入力して定常状態になったある時点を0(s)とし、0.2(s)後にパターンを徐々に移動し始め、ISIの時間をかけて1/4周期分移動する。その後第2画像を0.2(s)入力した。左右の列はそれぞれ同一の結果で、左が斜視図で縦軸は出力の大きさを表わし、右が上面図で明暗の濃度値が出力の大きさに対応している。図5-8ではいずれの出力パターンも斜視図においては尾根状および谷状の部分が、上面図においては白と黒の縞模様が1/4周期分、順方向に連続的にシフトしているようにみえる。

次に、図5-9に逆方向の実際運動に対するシミュレーション結果を示す。(a)～(c)は図5-8と同様である。図5-9(a)のISIが短い場合はあまり明確ではない

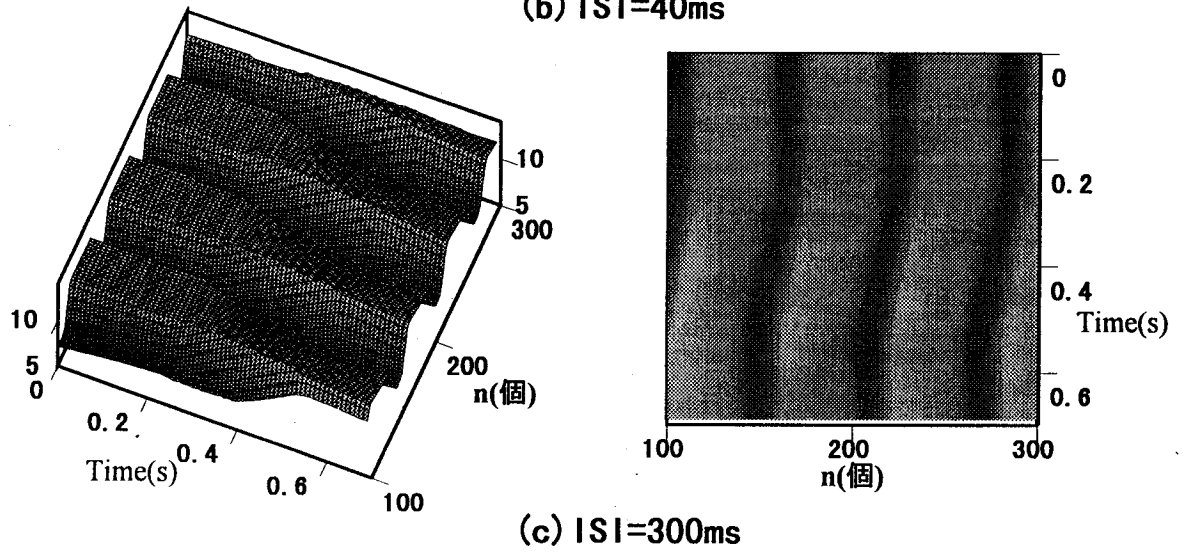
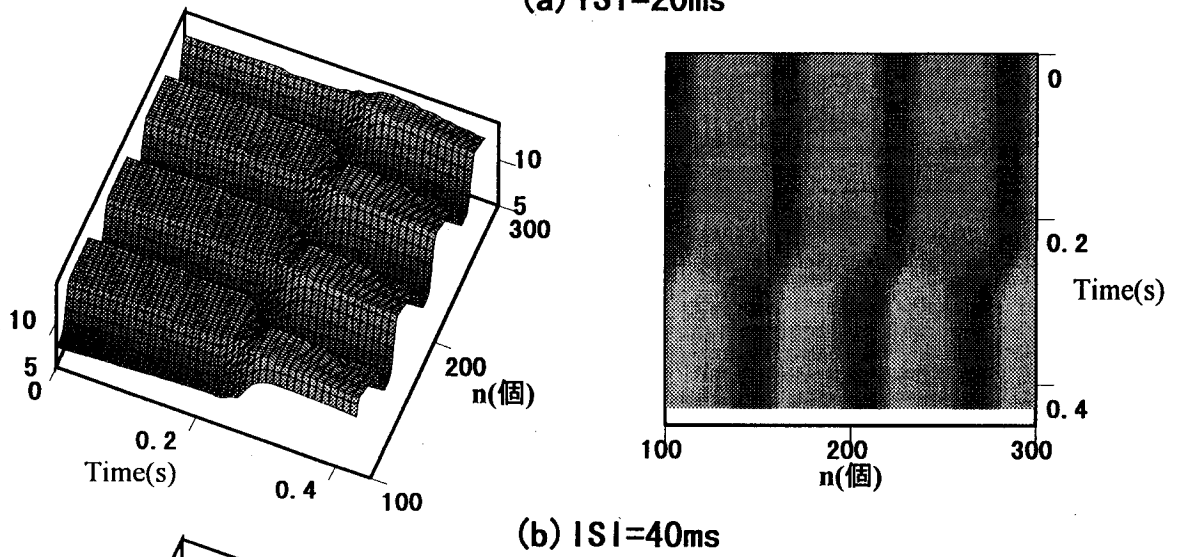
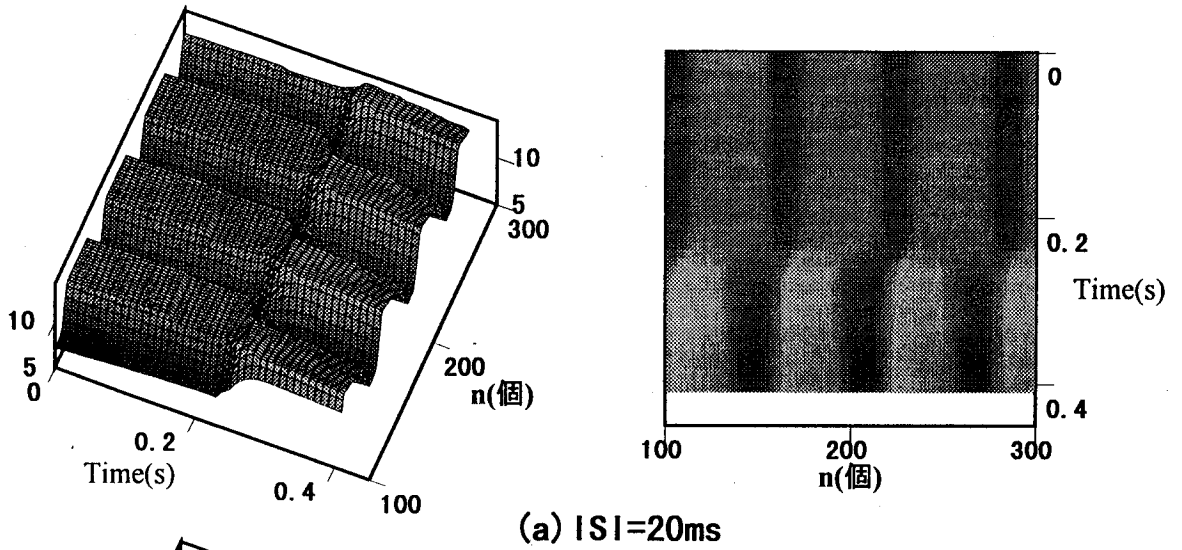
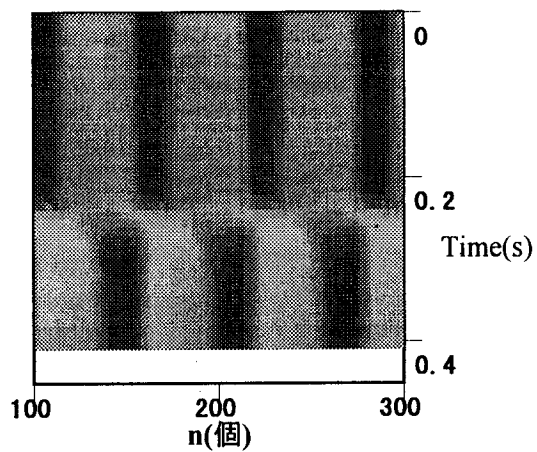
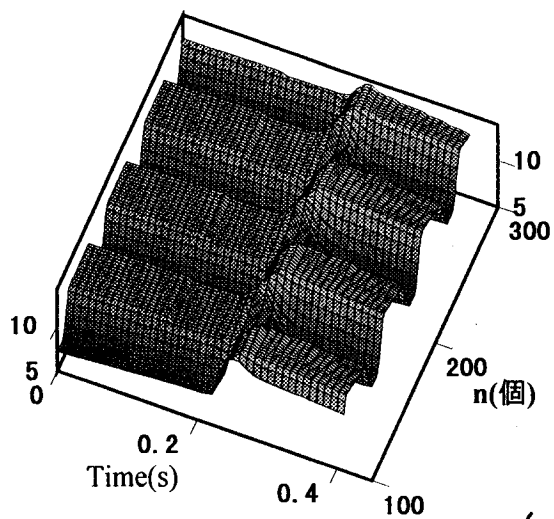
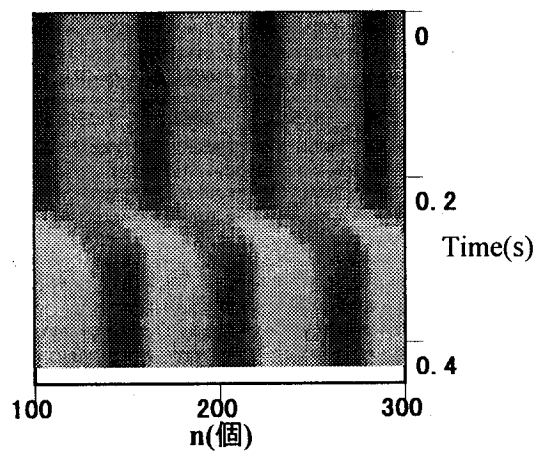
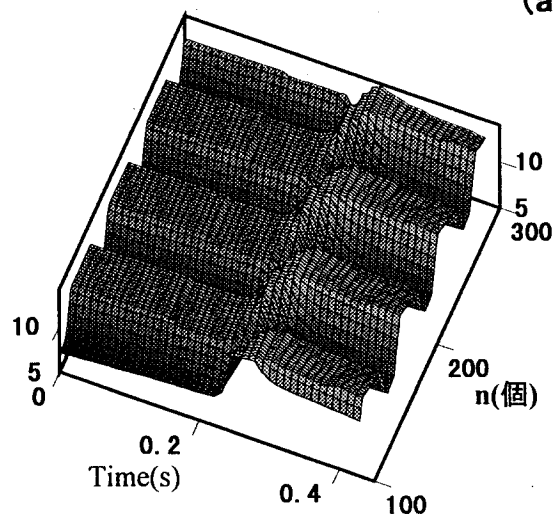


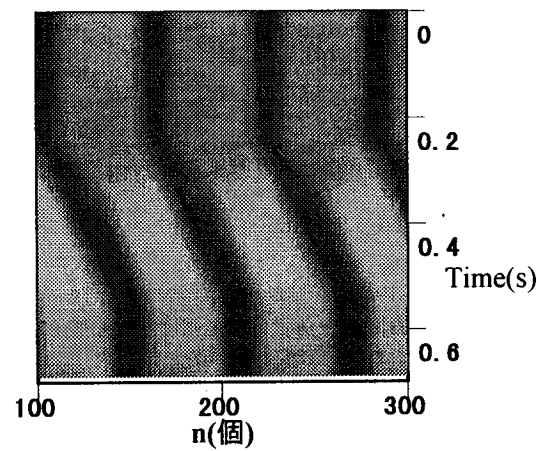
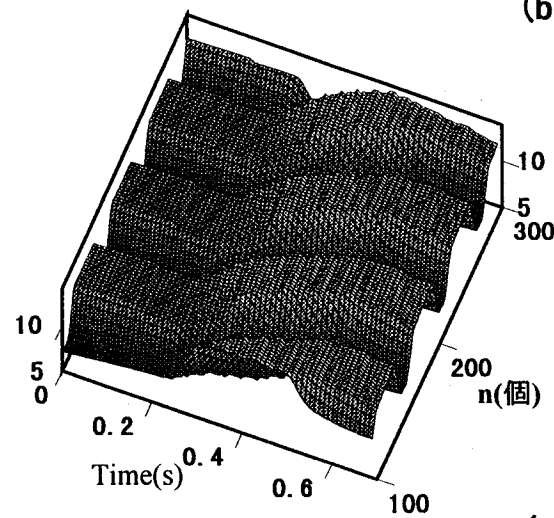
図5-8 順方向実際運動に対するシミュレーション結果



(a) ISI=20ms



(b) ISI=40ms



(c) ISI=300ms

図5-9 逆方向実際運動に対するシミュレーション結果

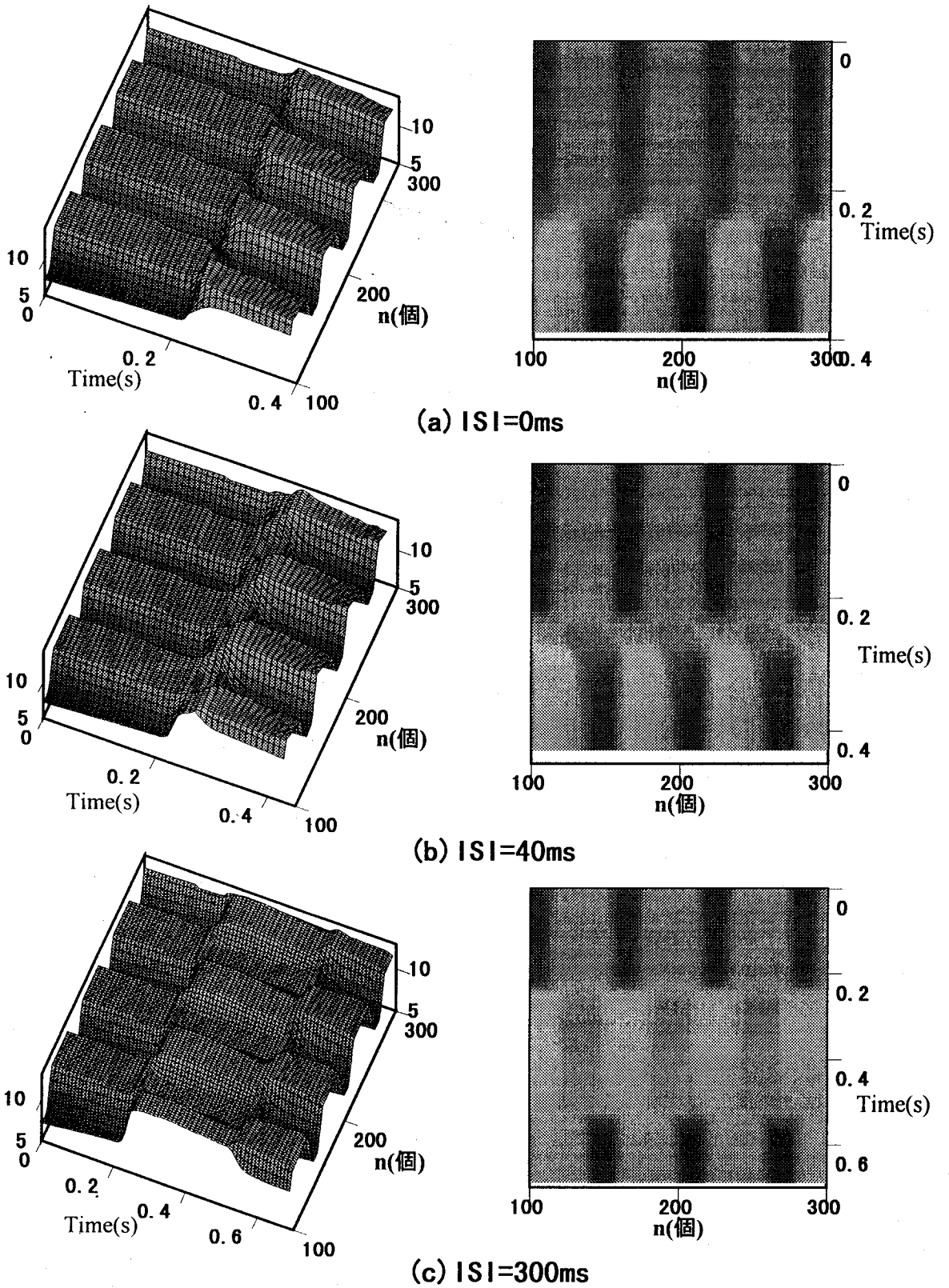


図5-10 仮現運動に対するシミュレーション結果

が、この場合も同様に尾根状および谷状の部分が $3/4$ 周期分、逆方向に連続的にシフトしている。また、順逆方向ともに第2画像に移動した直後は第1画像に比べて出力パターンの振幅が増加する。このことはヒトが実際に運動するパターンをみる場合、同一の明暗パターンが移動しただけであるのにもかかわらず、移動した直後のパターンは明暗が強調され、移動物体に対する注意力を高める効果があるものと推測できる。

最後に、図5-10に仮現運動に対するシミュレーション結果を示す。(a), (b), (c)はそれぞれISIが0, 40, 300(ms)の場合である。実際運動の結果において(a)~(c)は定性的に類似の出力パターンであるのに対して、これらはそれぞれ異なる性質をもつ。図5-10(a)のISI = 0(ms)の場合は図5-8(a), (b)の順方向実際運動の結果と非常に類似する。図5-10(a)の刺激パターンは、図5-8の刺激パターンのISIを小さくした場合の延長線上にあることから類似すると考えられる。図5-10(b)は40(ms)のISIが存在するだけで出力は図5-10(a)と大きく異なる。この原因としてこれまで、残像効果が示唆されていた。本モデルでも残像効果は生じ(図5-10(c)では第1画像の呈示終了後一様画像を呈示しているが、第1画像と逆相の出力パターンが形成されている。)、この発生と第2画像の呈示のタイミングが合えば逆方向実際運動の出力パターン(図5-9(a), (b))と類似するものと考えられる。これらの類似度が高ければ、運動方向の検出を行う領野に同様のパターンが入力されることになり、仮現と実際の区別ができなくなるものと考えられる。実際運動を誘発するパターンの結果との比較から、ISIが0(ms)の場合順方向への運動知覚が生じ、ISIが40(ms)の場合逆方向への運動知覚が生じるといえる。また、ISIが300(ms)の場合はいずれにも類似していない。この場合ははっきりとした運動知覚が生じないことが推測できる。これらの結果は、松井[1996]の実験結果と一致している。

従来、視角 $15(^{\circ})$ 以内の短い距離の仮現運動を誘発する刺激パターンは実際運動の刺激パターンと同じ処理機構を通して処理され、これ以上の長い距離の仮現運動の刺激パターンは実際運動の刺激パターンとは異なる処理機構で処理されていると考えられている[Braddick, 1974]。前者はshort rangeの過程、後者はlong rangeの過程と呼ばれている。本シミュレーションで用いた正弦波

パターンの空間周波数は1(CPD)であり、1/4周期は15(°)に相当する。従来の知見に従えば、本シミュレーションにおける順方向の仮現運動はshort rangeの過程、逆方向の仮現運動はlong rangeの過程に対応付けられる。本シミュレーションにおいては、一つのモデルで両方向の知覚を説明することができる。このことは同一の機構でshort range, long rangeの仮現運動が処理されていることを示唆する。

松井は神経節細胞層を構成するX, Y細胞を考慮したモデルを提案し、時空間周波数特性のシミュレーションを行った[松井, 1994]。さらに、このモデルに運動方向検出部を加え、仮現運動のシミュレーションを行った[松井, 1998]。松井のモデルはX, Y細胞が一様に分布すると仮定している。実際のX細胞は中心部に特に多く分布し、Y細胞は周辺部にだけ分布することから、対応関係に問題がある。時空間特性のシミュレーションではRobson[1966]の実験結果とよく一致するが、正弦波パターンの呈示領域の制限は考慮されていない。

5. 4 考 察

本章では、錐体、水平細胞を模擬した時間モデルと特徴抽出を行う空間モデルを統合して時空間モデルを構成した。特徴抽出モデルの主経路は側抑制、特徴の抽出、充てん処理を行う3層である。時空間モデルの構成で、すでに側抑制層が錐体-水平細胞ネットワークより成ると仮定した。本節では、その他の特徴抽出および充てん処理層が視覚神経系のどの部分に対応するかについて考察する。

5. 4. 1 充てん処理

図5-11はこれまでに調べられている視覚神経系の概略である（例えば、平井[1995]参照）。網膜の視細胞で受け取られた主要な光情報は、神経節細胞から出力され、外側膝状体を經由して第1次視覚野（V1）に入力される。外側膝状体の神経細胞は片眼だけからの情報を受け取るが、V1で始めて両眼から情報を受け取る両眼視細胞が現れる。V1以降では、形・動き・色などの特

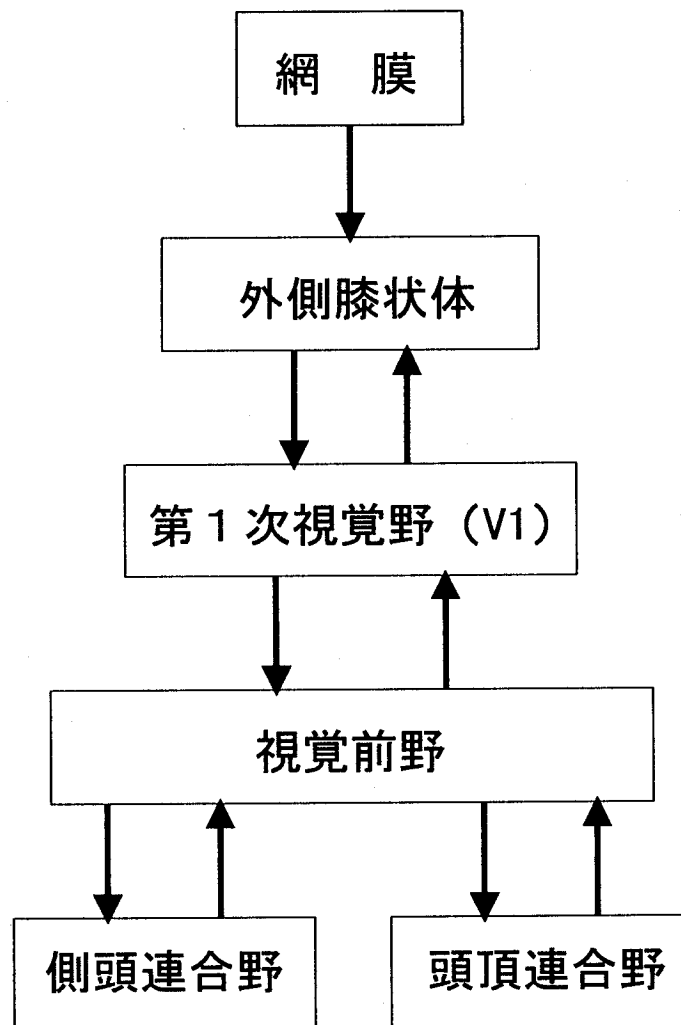


図5-11 視覚神経系の概略

徴抽出が行われる。

充てん処理が視覚系のどこで行われているかについては次に示す1枚の紙と円筒で生じる両眼視野の融合現象の考察から、VIの初期段階であることが示唆される。何も描かれていない1枚の紙と内部に何も描かれていない1本の円筒を用意する。紙の右側の辺に円筒を寄せて、右眼で円筒を覗き込み、左眼で紙面を見る。この状態で、覗き込んでいる円筒の先の景色を両眼で見ているように意識すれば、紙に穴が空いていてその穴から向こうの景色を見ているような錯視現象が生じる。この場合、両眼の視野に入ってくる像がまったく異なるにもかかわらず、これらが融合している。また、円筒の先の景色は紙の明るさに影響を受けないが、紙面の錯視的な穴の部分に何かが描かれていると、これと円筒の先の景色とが視野闘争を引き起こす。つまり、両眼の特徴を統合する場合に特徴が重ならない場合（通常の両眼視においては、みる対象の特徴は重なり、これが3次元的认识に発展すると考えられる。ここでいう重なりはこれと異なり、異種の特徴の交わりや重なりを指す。）はうまく融合されるが、重なった場合は融合できない。このことから、両眼の特徴が統合された後に充てんがなされると考えられる。VI以降で始めて両眼視細胞が見出されていることから、充てん処理はVI以降であると考えられる。一方、本モデルは明るさ知覚のモデルであり、図形知覚や運動知覚は含んでいない。VI以降では、形・動き・色などの特徴抽出が行われることから、明るさに関する情報はVIまでに処理されると考えられる。従って、本モデルの出力層である充てん処理層はVIの初期段階に存在することが示唆される。

5. 4. 2 特徴抽出処理

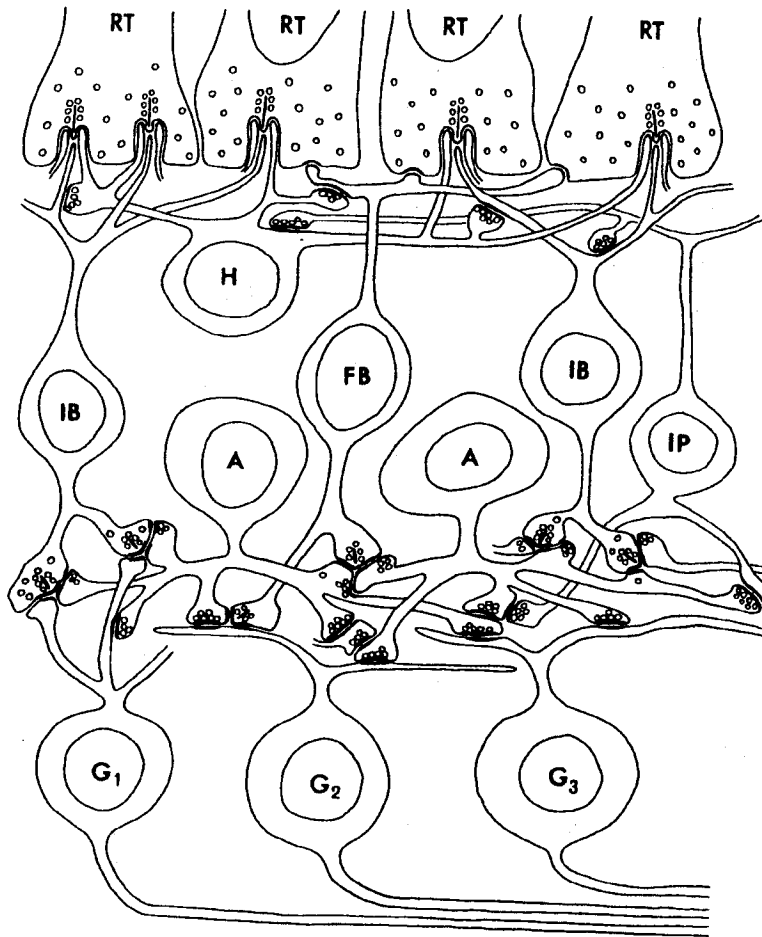
本モデルの特徴抽出層は変化率の計算、ピークの検出、ゲーティングの3層で構成され、側抑制層の出力パターンにおける特徴として、近傍淘汰作用により淘汰された後の変化率の大きい部分だけを出力する。この概念は我々が本研究で始めて提案したもので、これまでにこの概念を裏付けるような実験は行われていないが、従来の解剖学的および生理学的実験結果から本モデルの特徴抽出がどのようになされるかについて考察する。

図5-12は脊椎動物の網膜内に存在するニューロンの模式図である[Dowling, 1968]。視細胞（錐体）の終末は水平細胞、双極細胞とシナプス結合している。双極細胞は錐体と鞘状のシナプス結合をするinvaginating bipolar cell(IB細胞)と比較的平面状のシナプス結合をするflat bipolar cell(FB細胞)に分類される。双極細胞の出力部はアマクリン細胞、神経節細胞にシナプス結合している。アマクリン細胞は水平細胞と同様に側方にも情報伝達を受けもつ細胞である。アマクリン細胞は光刺激を与えている期間持続的に応答する持続型と、刺激開始直後と刺激終了直後に一過性の活動電位を示す過渡型に大別される。さらに、過渡型は刺激開始時と終了時に発火するもの以外に、開始時あるいは終了時にだけ発火するものなど多様な応答を示す。ただし、最近の報告[古川ら, 1998]によれば、応答の種類ごとに異なるアマクリン細胞が存在するわけではなく、同一種のアマクリン細胞でも刺激パターンによって過渡的にも持続的にも振舞うという結果が得られている。

interplexiform cell(IP細胞)は外網状層と内網状層間に介在するニューロンであり、錐体および神経節細胞とはシナプス結合をもたない。

神経節細胞は網膜の出力細胞であり、X細胞、Y細胞、W細胞の3種類に分類される。X細胞は受容野の広がり小さく持続的な反応を示し、中心窩付近に多く分布する。ヒトは中心窩付近でものをみていることから、主にX細胞でものをみていると考えられる。Y細胞は受容野の広がり大きく過渡的な反応を示し、周辺部にだけ分布する。Y細胞はX細胞に比べ伝導速度が速い。ヒトがものをみていて、その周辺で何かが移動した場合、Y細胞がそれを検出するものと考えられる。ここでいう何かの移動とは、例えば身に降りかかる危険や獲物の動きなどであり、Y細胞はものをみるというより、ものを感じる部分といえる。W細胞はX細胞よりもさらに伝導速度が遅く、光反応性が弱い。W細胞は外側膝状体への経路をもたない。本モデルでは中心視だけを考慮しており、各層は一様な構造である。以降で用いる神経節細胞はX細胞を指す。

神経節細胞は小さな刺激光に対して持続的な応答を示すが、受容野全体を覆うような比較的大きな刺激光に対してはほとんど応答しない。この理由は



RT: receptor terminal
H: horizontal cell
IB: invaginating bipolar cell
FB: flat bipolar cell
IP: interplexiform cell
A: amacrine cell
G: ganglion cell

図5-12 脊椎動物の網膜の模式図[Dowling, 1968].

中心一周辺間の拮抗関係がほぼ完全であるからと考えられている。しかし、本モデルの立場から解釈すると、大きな刺激光に対してはその中央部が近傍淘汰作用により淘汰されたためとも考えられる。ここで、本モデルの特徴抽出が網膜内で行われていると仮定し、変化率の計算、ピークの検出、ゲーティングと網膜内の細胞との対応関係を想定する。

本モデルで我々は変化率を側抑制層内で隣り合うニューロンの出力の差の絶対値と定義した。網膜において、錐体ギャップジャンクションの活動状態は変化率に相当する。また、ある点の変化率がその近傍の変化率の中で最大である場合、ピークと定義した。網膜において、最寄りのギャップジャンクションの活動状態とその近傍のギャップジャンクションの活動状態を入力し、前者が後者より大のとき反応するニューロンが存在すれば、変化率の計算とピークの検出が同時に処理される。錐体とシナプス結合する水平細胞、IB細胞、FB細胞、そして外網状層にシナプスをもつIP細胞がこのニューロンの候補である。水平細胞は側抑制の抑制効果を与えるよう機能することから候補から除く。IB細胞は錐体終末と鞘状のシナプス結合をすることから、同錐体の出力を神経節細胞に伝える働きをもつものと考えられる。残ったFB細胞あるいはIP細胞が変化率の計算とピークの検出を行うニューロンであることが示唆される。

我々はゲーティングを、ピークが検出された場合ピークの近傍領域だけ側抑制パターンを出力する処理と定義した。網膜において、FB細胞およびIP細胞はアマクリン細胞とシナプス結合している。図5-12において、アマクリン細胞はIB細胞と神経節細胞とのシナプス部にシナプスを形成している。この構造から、アマクリン細胞がゲーティングを行う細胞であると仮定する。

以上の仮説をまとめると、次のようになる。網膜に入射した像が錐体—水平細胞で側抑制処理される。錐体の出力はIB細胞を介して神経節細胞へ向かう。一方、FB細胞（あるいはIP細胞）は錐体間のギャップジャンクションの活動状態（変化率）を入力し、最寄りのジャンクションの活動状態がその近傍で最大の場合、アマクリン細胞に信号を出力する。アマクリン細胞はFB細胞（あるいはIP細胞）からの信号入力がある場合にだけ発火し、その近傍の

IB細胞と神経節細胞とのシナプス伝達を促進させる。すなわち、IB細胞から神経節細胞への伝達がアマクリン細胞によってゲーティングされる。

この仮説を検証するため、光刺激を与えた場合の側抑制層からゲーティング層までの各層の出力のシミュレーションを行った。図5-13はパルス刺激に対する各層のエッジ付近のニューロンの出力波形である。刺激は錐体の時空間特性のシミュレーションで用いた幅の広い刺激パターンと同様で、 $n=100\sim 300$ の範囲で明刺激を与えた。ただし、刺激の持続時間は0.9(s)、強度は $2.0\times 10^5(\text{photons}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{cone}^{-1})$ 、その他の強度は $1.0\times 10^3(\text{photons}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{cone}^{-1})$ である。ここで注目すべきは、D、P層の出力である。D、P層のニューロンはピークを検出すれば応答、それ以外は非応答である。297、321番目の出力は刺激開始時から終了直後まで応答し続ける。315番目の出力は刺激開始時と終了時にだけ応答する。309番目の出力は刺激終了時にだけ応答する。刺激中央部の200番目は、ピークが検出されずG層からの出力がない。このことは一様光刺激に対して神経節細胞がほとんど反応しないというこれまでの知見を説明している。本モデルで、我々は出力をアナログ量で表わしたが、応答期間と活動電位の発火頻度とを対応させれば、P層のシミュレーション結果は上述のアマクリン細胞の多様な応答を模擬しているといえる。Dowling[1970]は光刺激時の網膜内の種々の細胞の応答波形を測定している。本シミュレーション結果はこの結果と共通点が多く、網膜と本モデルの特徴抽出までの機構とが対応すること、すなわち特徴抽出が網膜内で行われていることが示唆される。

5. 4. 3 本モデルと視覚神経系との対応

以上、本時空間モデルが実際の視覚神経系のどの部分に対応するかについて考察してきたが、これらをまとめると次のようになる。網膜に入射する像の特徴だけが網膜から出力され、これが外側膝状体を経由して大腦へ伝送される。このことは、伝送効率の面からみて合理的なことである。大腦では両眼からの特徴がVIに入力し充てん処理がなされ、その後の幾何学的あるいは動きに関する特徴抽出により、パターン認識、運動知覚等の高次機能が実現される。

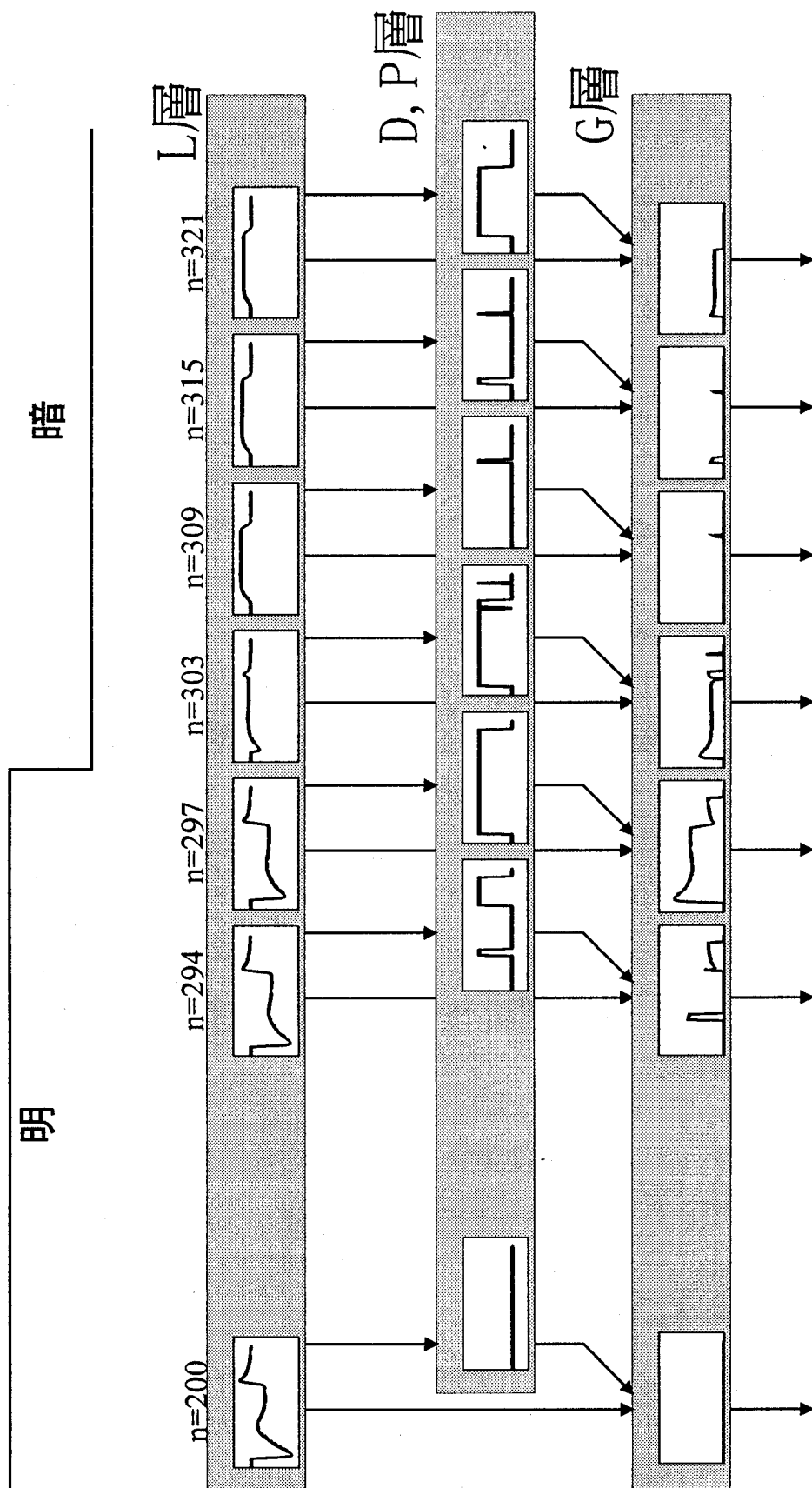


図5-13 エッジ付近での各層の出力

5.5 結 言

本章では、錐体、水平細胞を模擬した時間モデルと特徴抽出を行う空間モデルを統合して時空間モデルを構成した。このモデルを用いて錐体の時空間特性、ヒト視覚系の時空間周波数特性、仮現運動のシミュレーションを行った。錐体の時間特性については、比較的小さな面積の刺激に対してピークが一つ、比較的大きな面積の刺激に対してピークが二つある応答波形をシミュレートできた。時空間周波数特性については、従来の実験結果[Robson, 1966]が特殊な刺激パターンを用いていたことから、実際の時空間周波数特性とは異なることを示唆した。仮現運動については、実際運動を誘発する刺激パターンと仮現運動を誘発する刺激パターンに対する出力パターンの比較により運動方向の評価を行った。ISIが0(ms)の場合の出力は順方向の実際運動の出力と、ISIが40(ms)の場合の出力は逆方向の実際運動の出力とそれぞれ非常に類似した。

また、時空間モデルが視覚神経系のどこに存在するのかについて考察し、一つの可能性として、側抑制層が錐体-水平細胞に、変化率の計算、ピークの検出、ゲーティングを行う特徴抽出が錐体以降の網膜内細胞に対応し、充てん処理を行う層がV1の初期段階に位置することを示唆した。

文 献

- Adelson E. H. and Bergen J. R.(1985) "Spatiotemporal energy models for the perception of motion," J. Opt. Soc. Am. A, 2, 284-299.
- Anstis S. M.(1970) "Phi movement as a subtraction process," Vision Res., 10, 1411-1430.
- Anstis S. M. and Rogers B. J.(1975) "Illusory reversal of visual depth and movement during changes of contrast," Vision Res., 15, 957-961.
- Baylor D. A., Fuortes M. G. F., and O'Bryan P. M.(1971) "Receptive fields of cones in the retina of the turtle," J. Physiol., 214, 265-295.
- Braddick O.(1974) "A short-range process in apparent motion," Vision Res., 14, 519-527.

- Dowling J. E.(1968) "Synaptic organization of the frog retina: an electron microscopic analysis comparing the retinas of frogs and primates," Proc. R. Soc. Lond., B170, 205-228.
- Dowling J. E.(1970) "Organization of vertebrate retinas," Invest. Ophthalmol., 9, 655-680.
- 古川徹生, 田原潤彌, 宮本雅浩, 安井湘三(1998) "網膜Transient型アマタリン細胞の時空間的な光応答特性," 信学技報, MBE97-125, 1-6.
- 平井有三(1995) "視覚と記憶の情報処理," 培風館.
- 松井利一(1994) "マルチチャネル構造時空間視覚モデルの定式化とフリッカー画像知覚特性の再現," 信学論D-II, J77-D-II, 2101-2111.
- 松井利一(1996) "視覚系の仮現運動方向知覚特性に於ける刺激間間隔の影響," 信学技報, IE96-29, 93-98.
- 松井利一(1998) "視覚系フーリエ運動検出機構の崩壊現象に対する視覚モデルを用いた理論的解析," 信学技報, NC97-172, 257-264.
- Normann R. A. and Perlman I.(1979) "The effects of background illumination on the photoresponses of red and green cones," J. Physiol., 286, 491-507.
- Pantle A. and Turano K.(1992) "Visual resolution of motion ambiguity with periodic luminance- and contrast- domain stimuli," Vision Res., 32, 2093-2106.
- Robinson D. A.(1965) "The mechanics of human smooth pursuit eye movement," J. Physiol., 180, 569-591.
- Robson J. G.(1966) "Spatial and temporal contrast-sensitivity functions of the visual system," J. Opt. Soc. Am., 56, 1141-1142.
- Sioiri S. and Cavanagh P.(1990) "ISI produces reverse apparent motion," Vision Res., 30, 757-768.
- Strout J., Pantle A., and Mills S.(1994) "An energy model of interframe interval effects in single-step apparent motion," Vision Res., 34, 3223-3240.
- Young L. R. and Stark L.(1963) "Variable feedback experiments testing a sampled data for eye tracking movements," IEEE Trans. on Human Factors in Electronics, HFE-4, 38-51.

第6章

視覚情報処理モデルの工学的応用ーヒドラの触手球形成 応答の判定

6. 1 緒 言

前章までに、明るさ知覚の情報処理機構の理解を主な目的としたモデリングについて述べてきた。本章では、生体工学におけるもう一つの目的である工学的応用について述べる。すなわち、第3章で述べた2次元空間モデルを画像処理工学の2値化に応用した例を示す。

生体内のホルモンや神経伝達物質などの生理活性物質の定量法、とくに微量定量法を確立することは、基礎医学だけでなく臨床医学の分野においても疾患の診断や治療に非常に重要である。これまで生理活性物質の微量定量法として、

- (1) ある特定の生理活性物質の反応を選択的に触媒する酵素を用いる方法
- (2) 抗原と抗体の特異的な複合体形成を特徴とする免疫反応を利用する方法
- (3) 微生物の呼吸活性や増殖活性に及ぼす特定物質の影響を利用する方法

などが開発され、利用されてきている。最近、従来知られた神経伝達物質やホルモンとは異なる作用をもつ細胞成長因子と呼ばれる一群の生理活性物質が生体内で発見され、非常に注目されている。これら細胞成長因子の働きとして、

(a) 動物の成長期の色々な段階で種々の細胞に発現してその細胞の増殖及び分化を促進し、形態形成を促す

(b) アルツハイマー病やパーキンソン病の原因であるアセチルコリン産生細胞やドーパミン産生細胞の自然発症的な細胞死（アポトーシス）を防ぐ

(c) ホルモン様物質として内分泌系や自律神経系に作用し、その機能を修飾する

ことなどが明らかにされてきている。細胞成長因子の働きやその作用メカニズムが解明されるにつれ、細胞成長因子及び関連物質を臨床的に治療や診断に用いようとする試みも始まりつつある。細胞成長因子の定量は現在 (2) ま

たは (3) の方法により行われているがその感度はng/mlのオーダーである。一方、正常動物の血中や脳脊髄液中での細胞成長因子の濃度は、例えば酸性線維芽細胞成長因子 (acidic fibroblast growth factor, aFGF) の場合pg/mlのオーダーであり[大村ら, 1993], オーダー的には3桁も低い。したがって、血中や脳脊髄液中での細胞成長因子の動態を適切に把握するにはより高感度の微量定量法を確立する必要がある。

花井ら[1989], [1995]は、ヒドラの食行動が細胞成長因子によって修飾されることを発見した。すなわち、ヒドラにエサとして微量のS-メチルグルタミンを投与すると触手を収縮させ、丸めて球状をなす触手球形成応答を示すが、細胞成長因子を処置すると応答が抑制される。これまでの研究でaM (10^{-18} M) からzM (10^{-21} M) までの細胞成長因子の定量が可能であることが確認されている。しかしながら、現在のヒドラのバイオアッセイ系を用いた微量定量は、実験者が直接実体顕微鏡下で触手球形成応答を観察しているのが実状である。この作業は極度の緊張を強いられ、大変労力のかかる作業である。

ヒドラを用いたバイオアッセイ系を自動化できれば労力を大幅に削減することができることに加え、実験者によるばらつきなどが軽減できる。我々はこれを画像処理により行うことを試みた。すなわち、ヒドラだけを抽出するために原画像をヒドラと背景に2値化し、2値画像から触手の長さ、凹凸率などの応答判定指標を定義し、これらの指標の線形和で表わす識別関数を導入し、触手球形成応答の識別を行った。なお、上述の2値化を行う際に、当初画像処理工学で広く用いられている判別自動閾値選定法を用いたが触手の抽出に良好な結果が得られなかった。そこで、第3章で述べた2次元モデルを利用したところ良好な結果が得られた。本章では、判別自動閾値選定法と本モデルを用いた場合を示し、比較するとともに触手球形成応答の識別に至るまでを述べる。最後に、2値化処理におけるモデルの振舞いから側抑制と近傍淘汰作用の視覚系における役割を考察する。

6. 2 ヒドラを用いたバイオアッセイ法

ヒドラは、池・沼・水田などの淡水中に沈んだ落ち葉や枯れ葉などに付着して生活する体長約5(mm)の刺胞動物である(図6-1の左参照)。体部は円筒形で、その先端にある口の周囲に伸び縮みする細長い触手が5~7本あり、その対側に粘着性をもつ足盤がある。足盤を水草や水中の石などに吸着し、触手でミジンコやふ化したての稚魚などのエサを捕まえて食べる。体の色は橙褐色であるが、体の状態や食べ物の色などで異なる。ヒドラは通常触手を広げているが、培養液に餌としてグルタチオンを投与すると触手をボール状に収縮していわゆる触手球形成応答を示し(図6-1の右参照)、ある時間後再び触手を広げる。この触手球形成応答時間はグルタチオンの濃度に依存し、濃度と応答時間の関係は図6-2の点線(●)のようになる。グルタチオン投与前に培養液中に3 aMのaFGFを処置しておく、グルタチオン濃度が10(μ M)での応答時間が特異的に図6-2の実線(□)のように抑制される。花井ら[1989, 1995]はこのような実験から細胞成長因子により修飾されるヒドラの触手球形成応答が異なるグルタチオンの濃度(0.02, 0.2, 2, 10, 50 (μ M))に応じて5つに分けられことを示し、それぞれR1, R2, R3, R4, R5と呼んだ。すなわち、上記のaFGFはR4応答を抑制することになる。また、別の細胞成長因子である血小板由来細胞成長因子はR2応答を、塩基性線維芽細胞成長因子はR3及びR5応答を同時に抑制する。したがって、例えばaFGFの濃度を測定する場合には、既知濃度のaFGFの希釈系列でR4応答の検量曲線を定めておけば容易に未知のaFGF濃度を測定することができる。なお、これまでの研究でaMからzMまでの定量が可能であることが確認されている。なお、実験方法の詳細[相川ら, 1997]はここでは省略する。本実験で取り扱う画像は横320×縦240画素の256階調のモノクロ画像である。

6. 3 ヒドラの2値化処理

ヒドラと背景からなる原画像からヒドラの領域だけを抽出するために2値



図6-1 通常時(左)と触手球形成応答時(右)のヒドラ

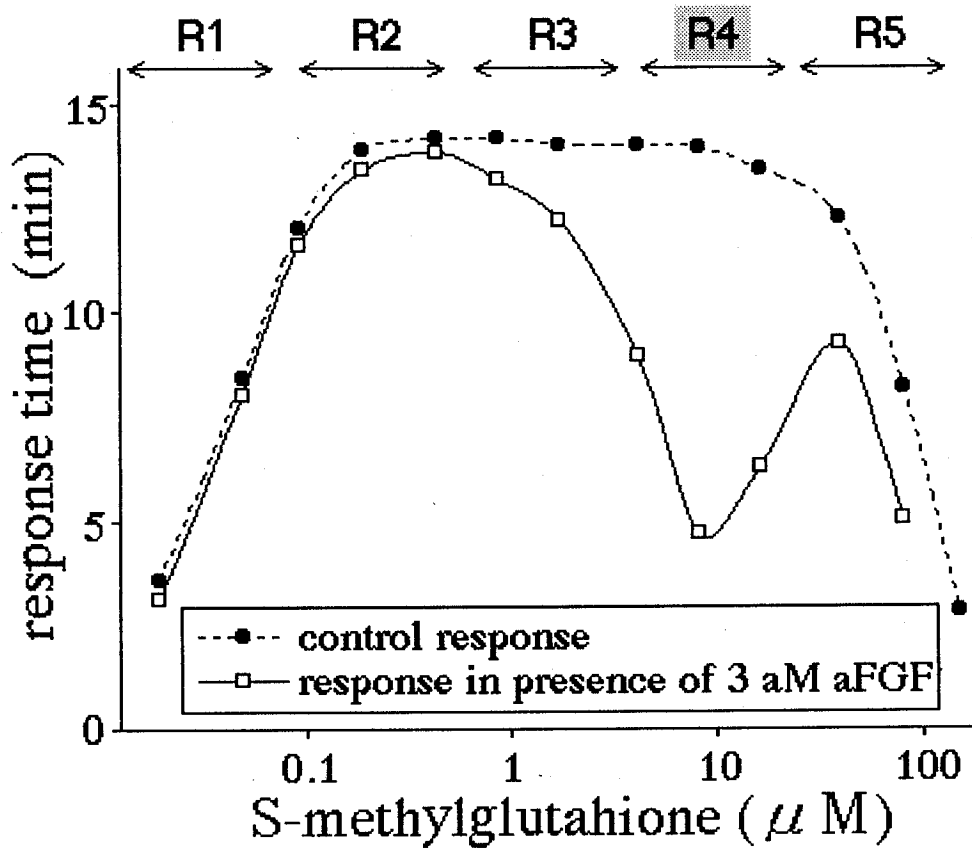


図6-2 グルタチオン濃度に対する応答時間[Hanai et al., 1989]

化処理を行う。2値化処理では、画像の濃度値（画像の明るさを表す階調値：0～255）に対して閾値以上の部分をヒドラの領域、閾値以下の部分を背景とみなし閾値処理を行う。2値画像は閾値の選び方に大きく左右されるので、閾値の決定は大変重要である。以下に、画像処理工学で通常用いられる判別自動閾値選定法を適用した場合と本研究で提案している2次元空間モデルを利用した場合を示し、その結果を比較する。

6. 3. 1 判別自動閾値選定法

判別自動閾値選定法は、すべての濃度値を閾値 T とし、次の分散比 $\sigma_T(T)$ が最大になる閾値 T で2値化処理する方法である[大津, 1980]。

$$\sigma_T(T) = \left[\frac{\sigma_B^2(T)}{\sigma_W^2(T)} \right]_{\max} \quad (6-1)$$

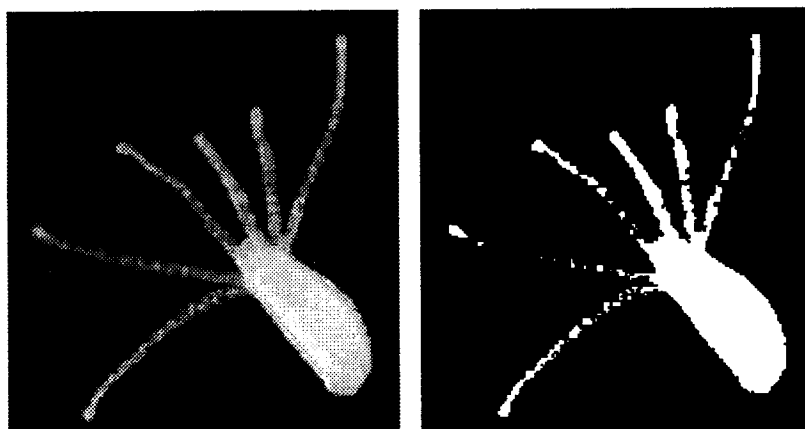
ここで、 σ_B^2 はクラス間分散、 σ_W^2 はクラス内分散で、これらは次式で定義される。

$$\sigma_B^2(T) = \frac{n_1(\bar{x}_1 - \bar{x})^2 + n_2(\bar{x}_2 - \bar{x})^2}{N} \quad (6-2)$$

$$\sigma_W^2(T) = \frac{\sum_{i=1}^{n_1} (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 + \sum_{i=1}^{n_2} (x_{2i} - \bar{x}_2)^2}{N} \quad (6-3)$$

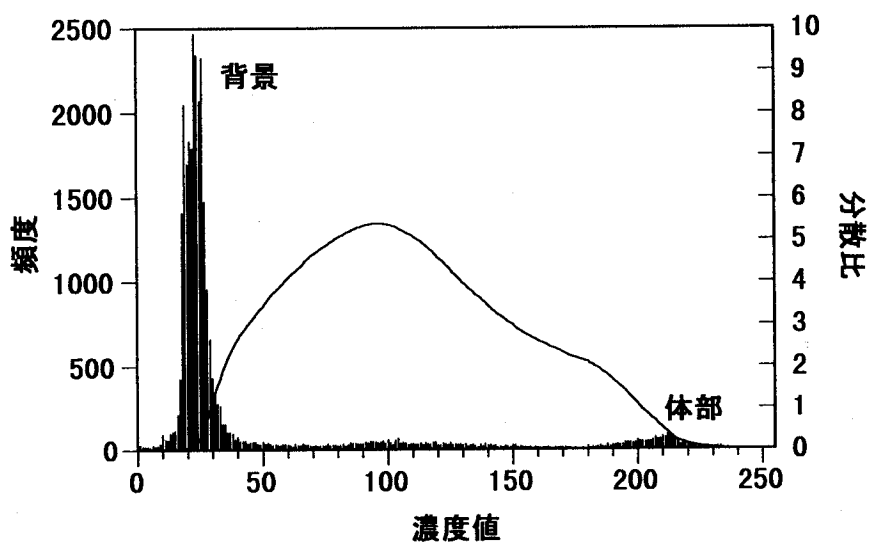
ここで、 N は総画素数、 n_1 と n_2 は各クラスの画素数、 $\bar{x}_1$ と $\bar{x}_2$ は各クラスの平均濃度値、 x_{1i} と x_{2i} は各クラスの i 番目の濃度値、 $\bar{x}$ は総画素数の平均濃度値である。判別自動閾値選定法は、画像を二つのクラスに分割するときに、各クラス内での分散が小さく、クラス間での分散が大きくなるように分割を行う2値化処理法である。

図6-3(A)は175×175画素に切り出したヒドラの原画像である。ヒドラの触手は体部に比べて細く光の透過性が高い。また、触手に斑点状の模様が見える。



(A)原画像

(B)抽出結果



(C)原画像の濃度ヒストグラムと分散比

図6-3 判別自動閾値選定法による抽出結果

図6-3(A)の原画像の濃度ヒストグラムおよび分散比を求めた結果を図6-3(C)に示す。濃度25あたりの大きなピークが背景、濃度215あたりの小さなピークが体部である。触手はこの間に分布する。濃度95で分散比が最大となる。図6-3(B)は濃度95を閾値として2値化した抽出結果である。ヒドラの触手部分に画像の欠落部位が見られる。これは、95以下の濃度値の触手が存在するためである。このような画像の2値化に上述の判別自動閾値選定法を用いる場合はさらなる工夫が必要であると考えられる。

6. 3. 2 視覚情報処理モデルによる2値化法

ヒドラの2値化に第3章で述べた2次元空間モデルを利用する。ただし、側抑制の計算、変化率の計算、ピークの検出までは同様であるが、その後側抑制パターンにおけるピーク位置での濃度値の最小値を求め、この濃度値を用いて2値化する。その様子を図6-4に画像の断面図とともに示す。側抑制の計算は、原画像（図6-4(A)）と次のDOG関数との畳み込み和によって行った。各定数は $\sigma_1=2.0$ 、 $\sigma_2=3.0$ とした。

$$W(r) = \frac{0.8824}{\sigma_1^2} e^{-\frac{r^2}{\sigma_1^2}} - \frac{0.5642}{\sigma_2^2} e^{-\frac{r^2}{\sigma_2^2}} \quad (6-4)$$

ここでの結合関数の形は側抑制効果があるものであれば比較的自由に選ぶことができた。興奮性効果の及ぶ範囲が触手の太さに近い場合、触手に対する強い強調効果が得られる。側抑制処理後は図6-4(B)となる。次に、側抑制後の画像に対して3. 2. 2で述べた方法で変化率を計算する。変化率は図6-4(C)となり、極大値をとる点を黒丸で示す。ピークの検出では、これらの極値点の中からピークを選ぶ。ピークの条件は、極値点の近傍領域（半径 $r = 6$ の円：この値も結合関数の広がり具合で選べばよく、興奮性効果の及ぶ範囲とほぼ等しくとればよい）において、その点の変化率が最大で、かつ画像全体における変化率の最大値の30%以上の値の場合とした。検出されたピークの位置は図6-4(D)となる。閾値処理では、側抑制パターンの中でピークに対

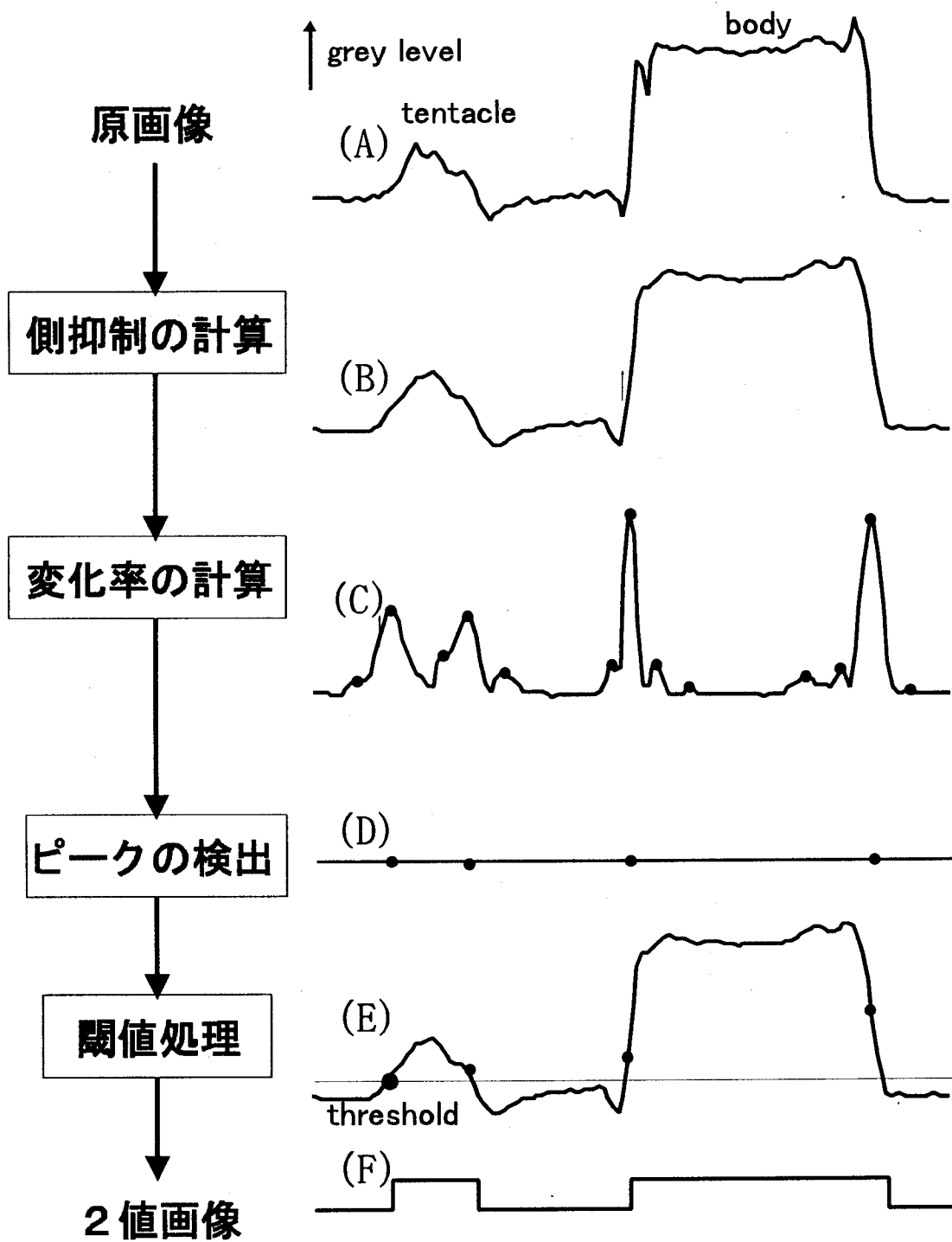


図6-4 視覚情報処理モデルによる2値化処理手順

応する点の濃度値の最小値を閾値とした（図6-4(E), (F)）。

視覚情報処理モデルの抽出結果を図6-5に示す。抽出領域に画像の欠落部位などがみられず、良好な抽出画像が得られる。

この詳細について述べる。原画像におけるヒドラの触手は斑点状の模様があるように見える。この模様やその他のノイズを消すためにぼかしが有効であるが、ただぼかしただけでは触手の濃度値がさらに低くなり背景の濃度値との差が縮まり、2値化の閾値として選べる範囲が非常に小さくなってしまふ。側抑制は模様やノイズ等の比較的高い周波数成分をもつパターンに対してぼかしあるいは平滑化といった効果があり、逆にエッジに対して強調効果がある。特に、結合関数の興奮性の広がりと同じ幅をもつ帯状のパターンには強い強調効果がある。すなわち、ヒドラ画像に対して、触手の太さと同程度の興奮性の広がりをもつ結合関数を使えば模様やノイズはぼかし、触手と体部の周囲を強調できる。その後、側抑制画像から閾値を選ぶ。輪郭は変化率が急峻であることから、変化率の極大値を与える点は輪郭らしい点といえる。そこで、輪郭らしい点をすべて含むように輪郭らしい点に対応する側抑制画像の最小値を閾値として2値化すればヒドラ（対象）と背景をうまく分離できると考えられる。ところが、実際にこれをやると背景のほとんどの部分が対象として処理される場合が生じる。これは、側抑制によりエッジ等の近傍にいわゆる“戻り”が生じ、その部分に変化率の極大値があるためである。この“戻り”は必ずエッジの近傍にできることから、近傍淘汰作用を用いれば“戻り”は淘汰される。その後は残った点に対応する側抑制画像の最小値を閾値として2値化すればよい。

視覚情報処理モデルによる2値化方法や判別自動閾値選定法は画像全体に対してただ一つの閾値を設定する方法（大域的閾値法）である。一般的に、レンズを通して対象物を観測した像は中心部に比べて周辺部が暗くなるシェーディングが起こる。このような場合には、大域的閾値法では良好な結果が得られないことがある。したがって、画像の場所によって適切な2値化の閾値を決定する方法（局所的閾値法）で行う必要がある。第5章で述べた



図6-5 視覚情報処理モデルによる抽出結果

ように、ヒトの視覚系において順応状態が局所的に異なることを考慮すれば、このような画像にも対応可能である。

以降の応答判定指標の算出にはこの視覚情報処理モデルによる手法で得られた抽出画像を用いる。

6. 4 判定パラメータの算出と識別処理

ヒドラの状態を定量的に表すために、2値画像から円形度、凹凸率、輪郭線のフラクタル次元、触手の長さの四つの形状に関する応答判定指標を求めた。各指標について以下に順に説明する。

6. 4. 1 円形度

円形度 R は、面積 A と周囲長 L を求めて、この二つから以下の計算式で算出される。

$$R = 4\pi \frac{A}{L^2} \quad (6-5)$$

円形度は0～1の値をとり、図6-6(A)のように複雑な形状であるほど小さい値になり、図6-6(B)のようにヒドラの形状が円形に近ければ近いほど1に近い値となる。すなわち、円形度はヒドラの形状が円形にどれだけ近いかを示す応答判定指標である。

6. 4. 2 凹凸率

凹凸率は、図6-7に示すようにヒドラの体を包絡線で囲み、包絡線内部の面積（灰色と白色の部分）とヒドラの面積（白色の部分）との割合とした。凹凸率は0～1の値をとり、図6-7(A)のようにヒドラに凹凸部分が多いほど0に近い値になり、逆に図6-7(B)のように凹凸部分が少ないほど1に近い値になる。

6. 4. 3 輪郭線のフラクタル次元

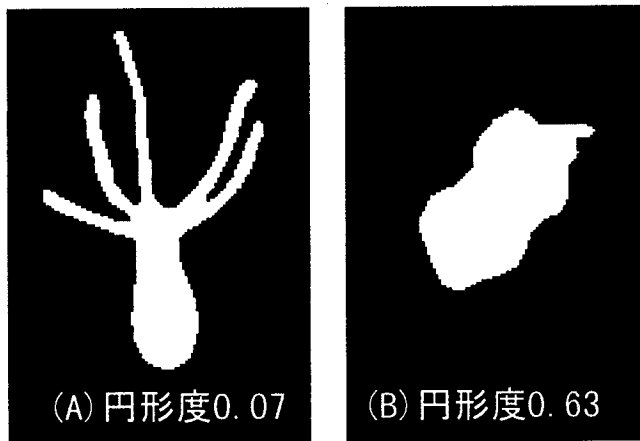


図6-6 円形度の例

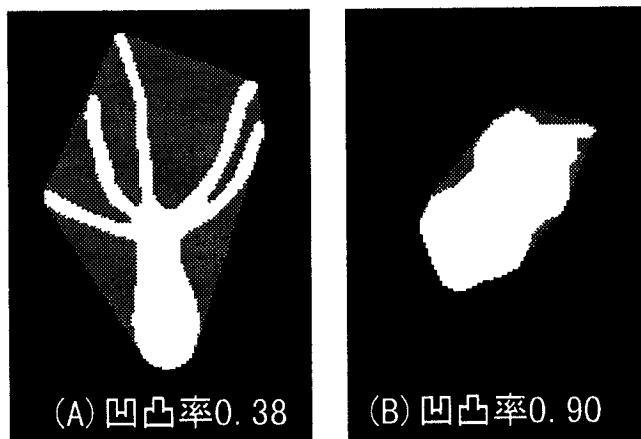


図6-7 凹凸率の例

輪郭線のフラクタル次元は、次のように求める[村本ら, 1993; 周ら, 1995]. ヒドラの輪郭線に沿って半径 r のコンパスで輪郭線の周囲長 $L(r)$ を測定する. この半径 r の大きさがある範囲内で変化させて同様に周囲長 $L(r)$ を求める. r と $L(r)$ の対数をとる, これらの対応関係を調べる. 図6-8(A), (B)の画像に対する $\log r$ と $\log L(r)$ の関係は, それぞれ図6-9 のグラフのようになり, 図6-8 (A)の画像の場合を三角形, 図6-8 (B)の画像の場合を円で表した. これを最小2乗法によりそれぞれの点の回帰直線を求め, この回帰直線を図6-9 に実線で描いた. 求められた回帰直線の傾きからフラクタル次元 D が, 次式で定義される. ただし, k, k' は定数である.

$$L(r) = kr^{1-D} \quad (6-6)$$

$$\log L(r) = (1-D) \log r + k' \quad (6-7)$$

この式からわかるように輪郭線のフラクタル次元 D は, $1 - (\text{傾き})$ で求められる. D は1~2の範囲の値になり, これは輪郭線の複雑さを表す. D の値が大きければ大きいほど輪郭線が複雑であることを示し, 図6-8 (B)より図6-8 (A)の方が輪郭線が複雑であることがわかる. ただし, 周囲長 $L(r)$ を求めるとき, 半径 r は0.0156~0.468(mm)の範囲で変化させた. これは, ヒドラの顕微鏡画像において, ヒドラの輪郭線のフラクタル性がほぼこの範囲内で存在したからである.

6. 4. 4 触手の長さ

触手の長さの求める処理手順は, 最初に図6-10 (A)に示すヒドラの2値画像に対して細線化処理を行い, 図6-10 (B)のようにヒドラの骨格線を求める. 次に2値画像 (図6-10 (A)) に対して距離変換を行い, 距離変換画像を求める. 距離変換とは, 2値画像での対象物の各画素値をこれらの画素から対象物の境界線への最小距離値に変換する処理のことであり, 求め方は対象物の境界線から内部へ順に対象物を収縮させていき, そのときの収縮回数をその画素

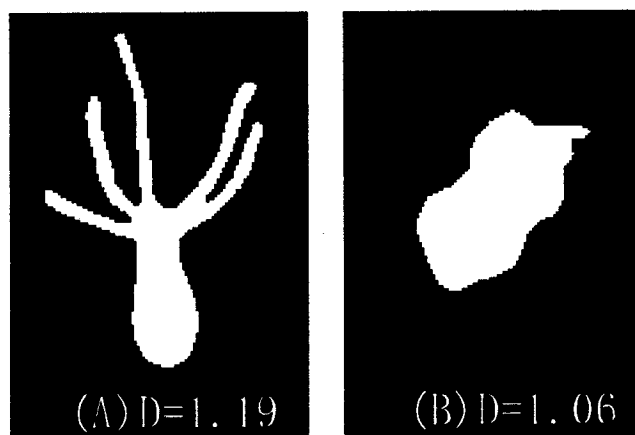


図6-8 輪郭線のフラクタル次元の例

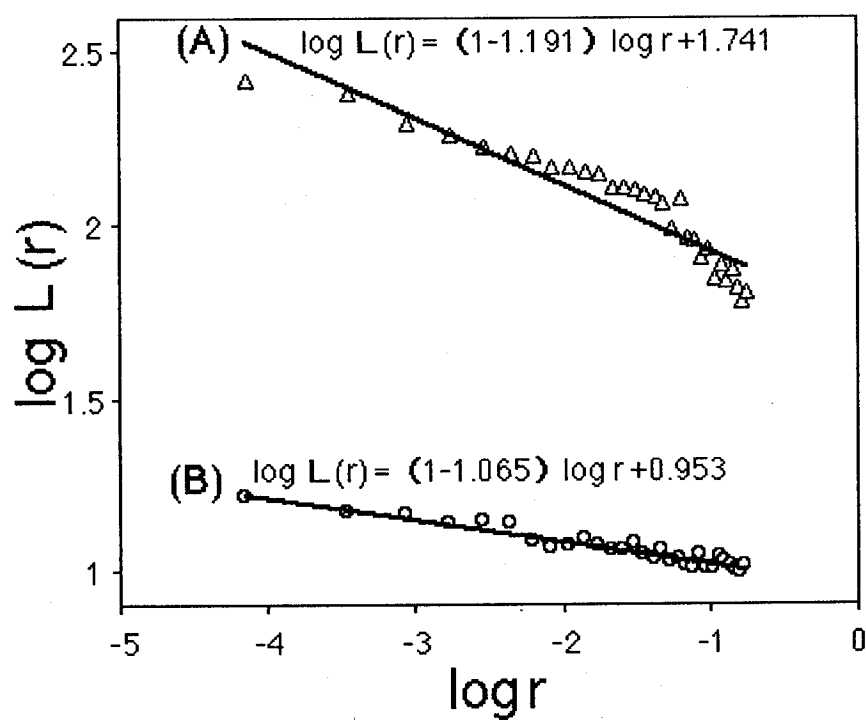


図6-9 $\log r$ と $\log L(r)$ との関係

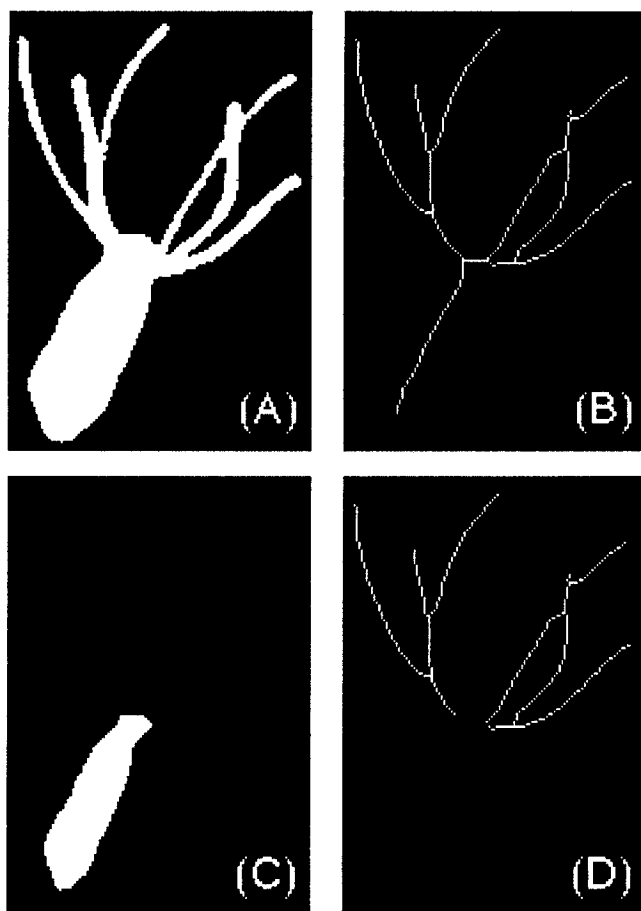


図6-10 触手の長さ算出の処理経過

での距離値に変更する。求めた距離変換画像において、最大距離値の1/3 以下の距離値の画素を削除し、残った部分は図6-10 (C)に示すように少し収縮した体部になる。ヒドラの骨格線（図6-10 (B)）からこの収縮した体部（図6-10 (C)）との共通部分を削除すれば、図6-10 (D)のように触手だけの骨格線が得られる。この触手の骨格線の長さを求めて、これを触手の長さとする。

応答判定指標としては、今回述べた四つの応答判定指標以外に2次重心モーメント、外接円の直径、テクスチャ量などについても求めてみたが、ヒドラの触手球形成応答との対応関係について解析し検討した結果、触手球形成応答との対応関係があまりなかったため、この他の応答判定指標は用いなかった。

6. 4. 5 応答判定指標の解析結果

実際の実験で得られたヒドラの画像データをもとに、観察者によって判断されたヒドラの触手球形成応答と各応答判定指標の関係について解析する。図6-11, 6-12は、横軸に応答判定指標の値、縦軸にその値での分布頻度をとったものである。灰色が観察者によって触手球形成応答時であると判断されたものであり、白色が観察者によって非応答時と判断されたものである。なお、応答時、非応答時のデータはヒドラの個体差を考慮して、体の大きさや形が異なる30匹のヒドラからそれぞれランダムに20個取り出した、応答時600個、非応答時600個の画像からなる。円形度と凹凸率の場合は図6-11 のように応答判定指標が大きい値のところに応答時が良く分布しており、逆に小さい値のところに非応答が良く分布している。また、輪郭線のフラクタル次元と触手の長さの場合は、図6-12 のように応答判定指標が小さい値のところに応答時が良く分布しており、逆に大きい値のところに非応答が良く分布している。この結果からこれらの応答判定指標は触手球形成応答と良い対応関係があることがわかる。

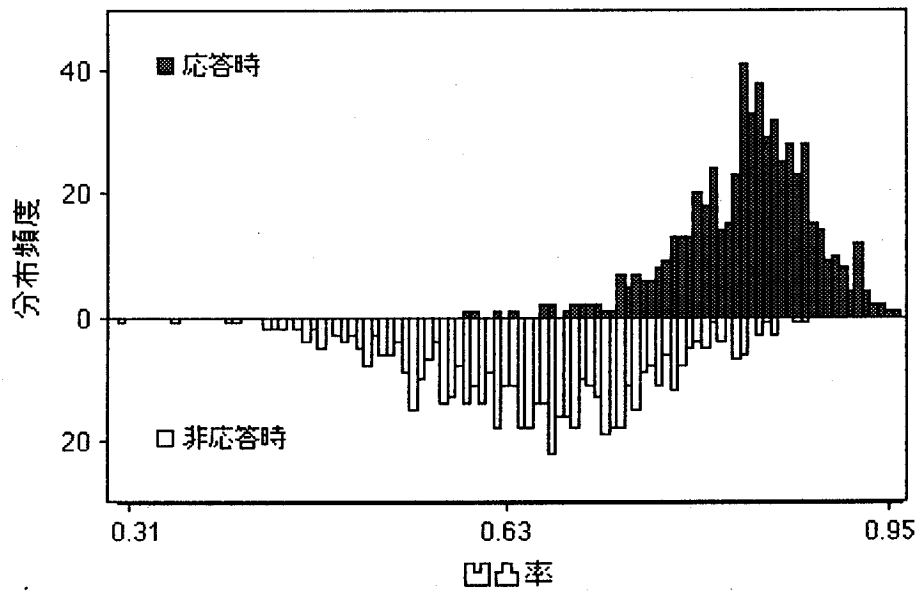
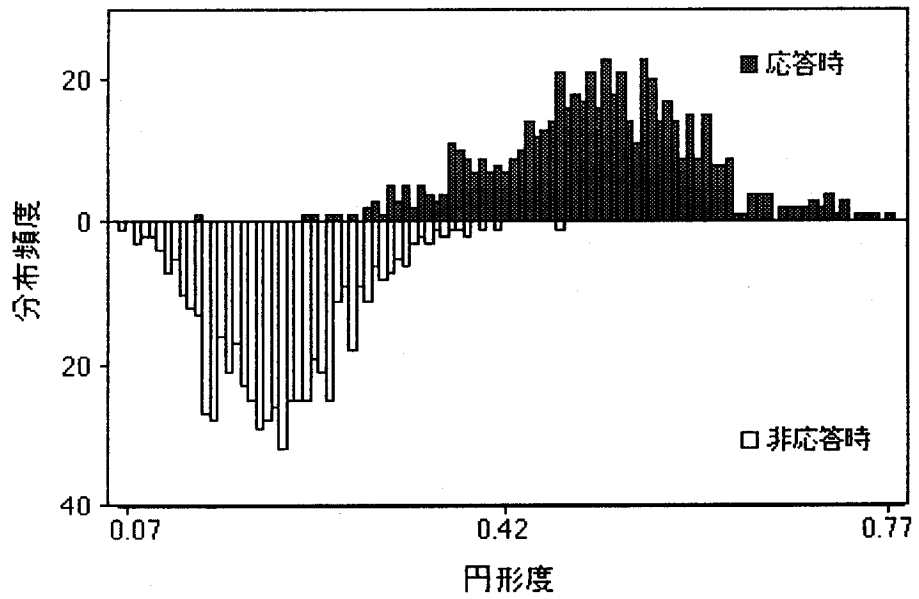


図6-11 円形度，凹凸率の分布頻度

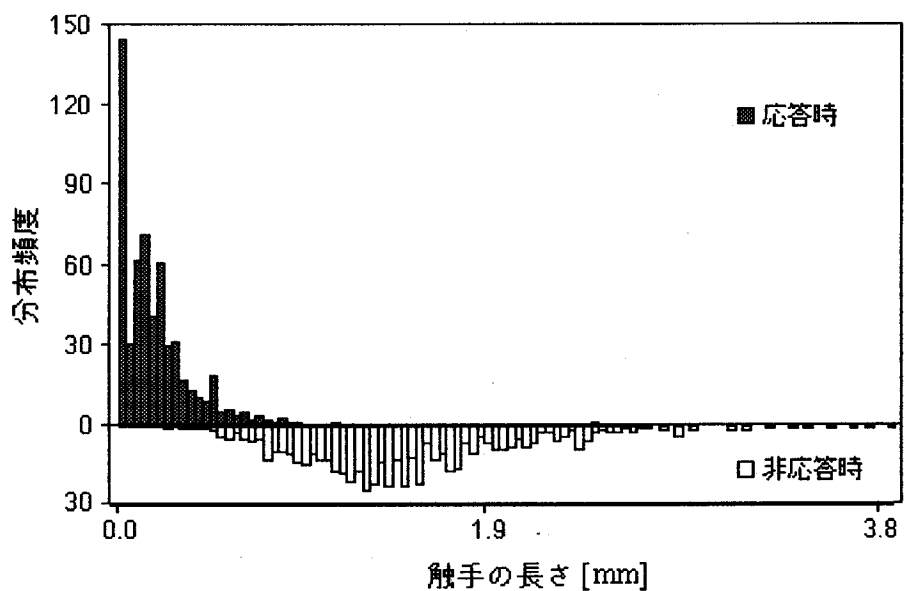
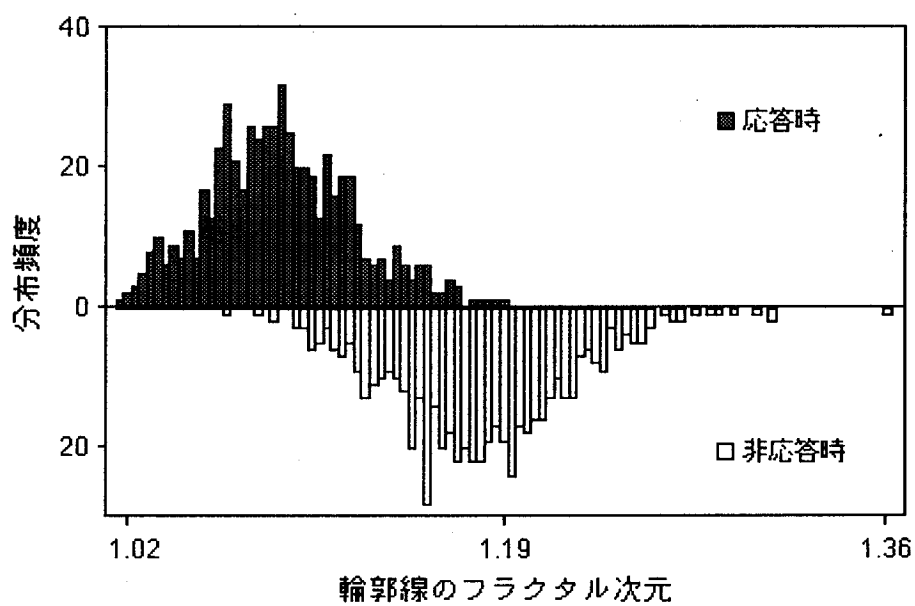


図6-12 フラクタル次元，触手の長さの分布頻度

6. 4. 6 触手球形成応答の識別

触手球形成応答の識別は、簡単かつ直観的である線形識別関数により行った。四つの応答判定指標をそれぞれ x_1, x_2, x_3, x_4 とし、触手球形成応答の識別関数 Y を以下のように定義した。

$$Y(x_1, x_2, x_3, x_4) = w_1x_1 + w_2x_2 + w_3x_3 + w_4x_4 + w_5 \quad (6-8)$$

ただし、パラメータ w_1, w_2, w_3, w_4, w_5 はニューラルネットワークのBP法により最適なパラメータを推定した[安居院, 1994]。識別関数による識別結果は、図6-13に示すように識別関数の出力値を横軸に、その値での分布頻度を縦軸にして、観察者によって応答時と判断されたものを灰色で示し、観察者によって非応答時と判断されたものを白色で示した。識別関数の出力値が正の領域では識別関数によって応答時であると判断される領域であり、識別関数の出力値が負の領域では識別関数によって非応答時であると判断される領域である。識別関数による識別率は94.3%となり、高識別率が得られた。この結果から、この識別関数によって、ヒドラの触手球形成応答の自動識別が十分に行えるものと考えられる。

6. 5 検 討

本章で、空間モデルをヒドラの2値化に応用し、良好な結果が得られた。ここで、側抑制処理はぼけによるノイズの除去とエッジの強調を両立させるのに効果的であった。ただし、側抑制によるエッジの強調は戻りを伴う。今回の応用例においては、戻りは不要なものであり、近傍淘汰作用はこれを除去するよう働く。

本節では、視覚系において側抑制および近傍淘汰作用による特徴抽出機構がどのように働いているのか、言い換えると視覚系にマッハバンドなどの錯視現象を生じる機構がなぜ必要なのかあるいは何に役立つのかについて考察する。従来より、側抑制はその強調効果からぼけた像の復元に寄与するもの

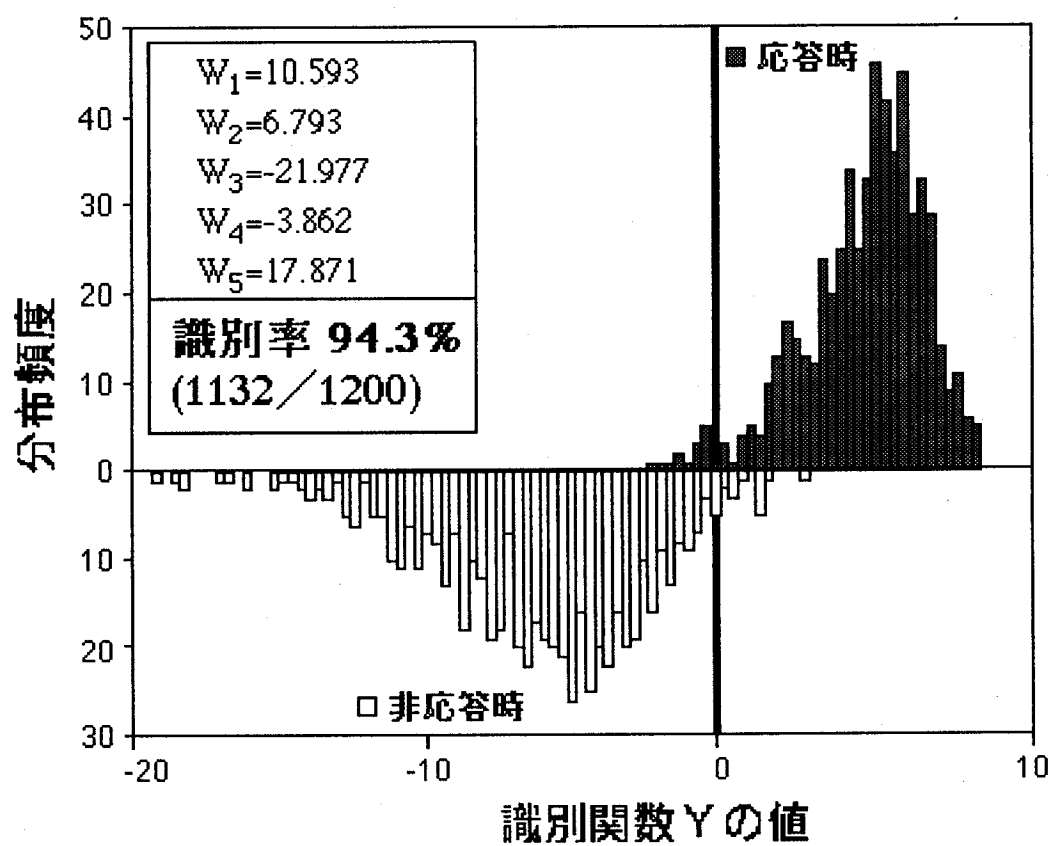


図6-13 線形識別関数による識別結果

と考えられている。エッジに対してこの強調効果が働けばオーバーシュートを生じる。これがマッハバンドであると説明できる。ただし、ステップ状のエッジに対してマッハバンドが消失することは側抑制だけでは説明できず、本研究で新たに近傍淘汰作用を仮定した特徴抽出機構を提案した。マッハバンドの消失は近傍淘汰作用により、側抑制の強調効果によって生じる戻りが淘汰されることと説明できる。ヒドラの2値化において得られた戻りが不要であるという知見は、マッハバンドが消失することがヒトの視覚系にとって有益であることを示唆する。さらに、図2-4において、マッハバンドが発生する(a)に比べてそれが消失する(b)の方が境界がより鮮明にみえることからマッハバンドの消失の有益さが伺える。このような立場から、我々はこの特徴抽出機構が広い視野の中で焦点の合っているものだけを抽出する、あるいはある対象に焦点を合わせるのに大きな役割を果たすと考えている。

通常のヒトの生活空間における物体のエッジはステップ状である。第2章で扱った、マッハバンドを生じるような、こう配をもつエッジはめったに存在しないと考えられる。本考察ではこのことを前提としている。ヒトがこのような物体を注視する場合（焦点が合っている場合）、網膜上に投影される物体のエッジはやはりステップ状になる。ところが、焦点が合っていなければ、もはやエッジはステップ状ではなくなる。すなわち、網膜に入射する像自体がぼけるためステップ状のエッジはぼけ、こう配をもつエッジ様の像が網膜に入射することになる。

片眼視で視野の中央部に二つの物体が存在し、一方は近くにもう一方は遠くに位置している場合を想定する。ここで、手前の物体を注視すると遠くの物体はぼける。逆に遠くの物体を注視すると近くの物体はぼける。ヒトはこれらの物体にいつも簡単に焦点を合わせることができる。

近傍淘汰作用を用いない焦点合わせの方法として、徐々に焦点距離を変化させ、最急降下法などにより強調の度合いが最大になるところを見つけることは可能であると考えられる。しかしながら、この方法は逐次近似であり、時間を要する。

近傍淘汰作用を用いると次のような方法が仮定できる．例えば手前の物体に焦点が合っている状態から，遠くの物体に焦点を合わせるには，まず焦点距離を遠くしてゆく．途中段階ではどちらの物体にも焦点が合っていないので網膜に入射する像は視野全体にわたってぼける．特に物体のエッジはこう配があるようにぼけ，特徴抽出部ではエッジ付近の戻りが抽出される．焦点合わせが物体までの距離に近づくと，エッジが徐々に鮮明になる．第2章で述べたように，エッジが急峻になるに従って，戻りの部分の変化率のピークが境界部に接近し，境界の近傍に入ったときそのピークは淘汰される．こう配が4(°)以下でマッハバンドが消失することから，これに相当する程度に物体のエッジが鮮明になったとき，近傍淘汰作用により戻りが消失すると考えられる．このとき視野全体の中で物体部分だけの戻りが消失するので，物体部分だけが急激に鮮明になったように知覚されると考えられる．このとき遠くの物体に焦点が合ったと判断できる．この方法は焦点合わせに要する時間が短く，焦点の調節系にとっても無駄な動きがないので，消費エネルギーの面で優れている．

6. 6 結 言

顕微鏡画像からヒドラの触手球形成応答を自動識別する画像処理システムを提案した．このシステムは，顕微鏡画像からヒドラを抽出する2値化処理，ヒドラの形状に関する応答判定指標を算出する処理，識別関数により触手球形成応答を識別する処理を行う．2値化処理には，視覚情報処理モデルとして，第3章で構成した空間モデルを応用した．実際にヒドラの抽出を行った結果，従来の判別自動閾値選定法では欠落した触手部分が抽出できるようになった．また，形状に関する応答判定指標，円形度，凹凸率，輪郭線のフラクタル次元，触手の長さを用いた線形識別関数により触手球形成応答の高識別を行うことができた．

本章では，本モデルをヒドラの2値化に応用したが，もちろん他の対象物

の2値化にも応用可能である。さらに、2値化に限らず、濃淡画像の解析に応用することも可能である。

文 献

相川治毅, 花井一光, 塚田章, 川原田淳, 佐々木和男(1997) “画像処理によるヒドラを用いたバイオアッセイ法に関する基礎的研究,” 信学技報, MBE97-3, 15-22.

安居院猛, 長尾智晴(1994) “画像の処理と認識,” 昭晃堂.

Hanai K., Oomura Y., Kai Y., Nishikawa K., Shimizu N., Morita H., and Plata-Salaman C.(1989) “Central action of acidic fibroblast growth factor in feeding regulation,” *Am. J. Physiol.*, 256, R217-R223.

Hanai K. and Matsuoka Y.(1995) “Potentiation of Ball Formation by a Trypsin-Like Protease and Accompanying Augmented Ingestion in Glutathione-Induced Feeding in Hydra,” *Zool. Science*, 12, 185-193.

村本健一郎, 松浦弘毅, 椎名徹(1993) “領域および輪郭線による降雪雪片の形状特徴解析,” 信学誌, J76D-II, 949-958.

大村裕, 佐々木和男, 木村宏, 遠山育夫, 花井一光, 矢内原昇, 李愛軍(1993) “FGFによる摂食と記憶の調整,” *Molec. Med.*, 30, 1018-1028.

大津展之(1980) “判別および最小2乗規準に基づく自動しきい値選定法,” 信学誌, J-63D, 349-356.

周世辛, 羽石秀昭, 三宅洋一(1995) “電子内視鏡画像解析による性大腸炎の病期分類,” 信学誌, J78D-II, 1231-1236.

第7章

結 論

本論文で、我々はヒト視覚系の明るさ知覚情報処理機構の理解を目的として、明るさ知覚に関する現象を説明する数理モデルを仮定した。本章では本研究によって得られた成果について総括する。

第2章では網膜にみられる側抑制層と新たに仮定した3層からなる特徴抽出部とで構成される1次元空間モデルを提案した。特徴抽出部では新たに近傍淘汰作用を仮定した。近傍淘汰作用は、側抑制後のパターンのある地点の近傍区間において、変化率がその地点で最も大きい場合、この近傍区間の側抑制パターンだけが特徴として出力されると定義される。本モデルを用いて、マッハバンドとその消失、同時対比、シェブルール錯視、クレークオブライエン錯視とその消失のシミュレーションを行った。その結果、マッハバンドの消失はオーバーシュートの戻りの部分だけの消失であった。すなわち、ステップパターンに対して明暗のバンドは知覚されないが、明暗の差が大きく感じられるという結果を得た。この結果は我々が仮定した近傍淘汰作用によるもので、ステップパターンに対して明暗の差が大きく感じられることによりシェブルール錯視や同時対比を説明できることからモデルの妥当性を確認した。D層に導入した閾値 θ により明暗の差を知覚できる限界を与えることで、クレークオブライエン錯視を説明することができた。また、閾値 θ により感度が設定でき、感度の空間周波数特性に対するシミュレーション結果はIsono[1979]の結果にほぼ一致し、これの解析的な説明を行った。さらに、クレークオブライエン錯視を誘発する2種の入力パターンを用い、知覚パターンの大域特性に対するシミュレーションを行い、クレークオブライエン錯視が上述の閾値 θ 以外に近傍淘汰作用によっても生じることを示し、相異なる心理物理学実験結果を説明した。このように、一つのモデルで数々の現象を統一的に説明できる点から1次元空間モデルの有効性が示された。

第3章では1次元空間モデルを2次元空間モデルに拡張し、Ehrenstein図形とカニツアの四角形のシミュレーションを行った。その結果、Ehrenstein図形においてはこれまでの心理物理学的知見と同様の現象が得られ、その発生機構を解析した。カニツアの四角形においては、四角形部分の出力パターンと実際の知覚が異なることや出力パターンでは頂点付近だけが背景より大きくなるが、これだけでは四角形が背景より明るく知覚されることを説明できないなどの問題点が生じた。シミュレーション結果の正当性を検証するため心理物理学的実験を行い、以下の結論を得た。

(1)カニツアの四角形が明るく知覚されるのは、それが主観的な四角形だからではなく、主観的な輪郭によって切り出された四角形が存在するからといえる。なぜ四角形が明るく知覚されるのかについては未だ不明であるが、本実験条件においては視角が 6° より小さい四角形は背景より明るく知覚され、視角の減少に伴い知覚される明るさが増す。

(2)変形例においても錯視が生じるのは、背景が暗く知覚され相対的にはカニツアの四角形と類似のパターンとなるからである。

(3)一様な明るさの四角形を知覚する前段階で頂点部分だけが明るいパターンを知覚している。この結果から、四角形の明るさの決定には頂点部分が重要な役割を果たす。

第4章では時間特性に関するモデルを提案した。視覚系の時間特性はその1次ニューロンである錐体の時間特性に大きく影響されるが、錐体は順応と光変換といった重要な機能をもっている。そこで、錐体のモデルを構成する場合は錐体のもつ順応と光変換を説明できる必要がある。そこで、1970年代に提案された順応のモデルと最近の光変換機構のモデルを参考にし、錐体のモデルを構成した。ここで、入射光に応じて錐体から放出される物質Xが g_{Na} を調節する物質Yを産生し、これが g_{Na} に作用すると仮定した。このモデルを用いてフラッシュ光応答と動作曲線の移動に対するシミュレーションを行った結果は、定性的ではあるが生理学的知見と一致した。また、最近の知

見から物質X, YがそれぞれNO, cGMPであることが示唆されることと動作曲線の移動を説明するのにフィードフォワード機構が適していることについて述べた.

第5章では空間モデルと時間(錐体)モデルを統合し, 時空間モデルを構成した. このモデルを用いて錐体の時空間特性, ヒト視覚系の時空間周波数特性, 仮現運動に対するシミュレーションを行った. 錐体の時空間特性については, 比較的小さな面積の刺激に対してピークが一つ, 比較的大きな面積の刺激に対してピークが二つある応答波形を模擬することができた. 時空間周波数特性については, 従来の実験結果[Robson, 1966]が特殊な刺激パターンを用いていたことから, 実際の時空間周波数特性とは異なることを示唆した. 仮現運動については, 実際運動を誘発する刺激パターンと仮現運動を誘発する刺激パターンに対する出力パターンの比較により運動方向の評価を行った. 正弦波2画像仮現運動において, ISIが0(ms)の場合の出力は順方向の実際運動の出力と, ISIが40(ms)の場合の出力は逆方向の実際運動の出力とそれぞれ非常に類似した. また, 時空間モデルが視覚神経系のどこに存在するのかについて考察し, 一つの可能性として, 側抑制層が錐体-水平細胞に, 変化率の計算, ピークの検出, ゲーティングを行う特徴抽出が錐体以降の網膜内細胞に対応し, 充てん処理を行う層がV1の初期段階に位置することを示唆した.

第6章では2次元空間モデルを画像処理工学に応用した例を示した. すなわち, ヒドラを用いたバイオアッセイを画像処理により自動化することを試みた. ここで, ヒドラと背景を分離する2値化処理に本研究の2次元空間モデルを適用したところ, 従来法に比べ良好な結果が得られた. この応用を通して得られた知見から, 錯視現象を生じる機構の必要性あるいは役割について考察した. すなわち, 本研究で仮定した近傍淘汰作用により焦点の合ったエッジ境界部の戻りだけが除去されることで, 注視する対象のエッジだけが鮮明になる. この仕組みが対象を視野全体から抽出するのに効果的であるこ

とやこの抽出効果が焦点合わせにおいて合理的に働くことが推測される。

従来より，1 次元的錯視，主観的な輪郭の生成，錐体の光変換，錐体の順応，仮現運動と時空間周波数特性の個々の現象をシミュレートできるモデルは存在する．これらは互いにその他の現象を説明することはできない．本論文を通して明るさ知覚の情報処理機構に関する 1 次元空間モデル，2 次元空間モデル，時間モデル，1 次元時空間モデルを構成し，種々の現象のシミュレーションを行い，それらの発生機序を説明した．これらの中で空間モデルは側抑制，特徴抽出，充てん処理を基本とするモデルである．時空間モデルは空間モデルと時間モデルの性質を損なわないよう統合したモデルである．これらのモデルは同一概念のモデルであり，これが上述のすべての現象を説明できることは，仮定した情報処理機構の妥当性を強く示唆する．

謝 辞

終わりに臨み、本論文作成にあたり御指導と有益な御助言を賜りました大阪大学基礎工学研究科佐藤俊輔教授，同福島邦彦教授，同藤田一郎教授，大阪大学健康体育部笠井健教授，大阪大学基礎工学研究科野村泰伸講師に対し厚く御礼申し上げます。

本研究の当初より今日に至るまで，終始懇切な御指導御鞭撻を賜りました富山大学工学部電気電子システム工学科佐々木和男教授に深謝します。

私に本研究の機会を与えていただいた故富山大学工学部電子情報工学科教授八木 寛先生に対し，ここに改めて感謝の意を表します。先生のお人柄に刺激され，研究者としての第一歩を踏み出した私を先生は暖かく見守って下さいました。そして，本モデルの第一報の採録通知に，病床にて犒いの御言葉を掛けて下さった光景が今でも鮮明に蘇ります。それから一ヶ月余り後，平成六年一月に御逝去されました先生に，本論文作成の御報告ができることを喜びに懷います。

日頃から暖かい励ましをいただく富山大学工学部電気電子システム工学科川原田淳助教授，歯切れのよい御言葉で激励いただく富山大学工学部物質生命システム工学科畠山豊正教授，事の発想について多大な影響を受けたアリムラ技研株式会社社長有村國孝博士に感謝します。

第3章の心理物理実験では長徳典宏（富山大学大学院工学研究科）君，第6章のヒドラの触手球形成応答の実験及びプログラミングでは相川治毅（富山大学大学院工学研究科，現在日立メディコ勤務）君の援助を得た。

最後に，日頃から助力と励ましをくれる妻に感謝します。

業績リスト

関連論文

1. 塚田 章, 佐々木和男, 八木 寛, “側抑制を用いた明るさ知覚の特徴抽出モデル,” 電子情報通信学会論文誌, Vol. J77-D-II, No4, 866-873, 1994.
2. 塚田 章, 佐々木和男, “明るさ知覚の特徴抽出モデル—クレクオブライエン錯視の大域特性,” 光学誌, Vol.23, No9, 578-583, 1994.
3. 塚田 章, 川原田 淳, 佐々木和男, “明るさ知覚の特徴抽出モデルによる主観的図形のシミュレーション,” 電子情報通信学会論文誌, Vol. J78-D-II, No12, 1868-1876, 1995.
4. 塚田 章, 川原田 淳, 佐々木和男, “網膜錐体における順応と光変換に関する視覚情報処理モデル,” 電子情報通信学会論文誌, 投稿中
5. 塚田 章, 長徳典宏, 川原田 淳, 佐々木和男, “明るさ知覚モデルによるカニッツア図形のシミュレーション結果に対する心理物理学的検証,” 電子情報通信学会論文誌, 投稿中

国際会議（査読あり）

1. Tsukada A. and Sasaki K., “A hardware model for brightness characteristics extraction,” Proceedings of the 3rd International Conference on Fuzzy Logic, Neural nets and Soft Computing, 569-570, 1994.
2. Tsukada A., Kawarada A., and Sasaki K., “Analysis of subjective figures by a feature extraction model for brightness perception,” Abstracts of 4th IBRO World Congress of Neuroscience, 504, 1995.
3. Tsukada A., Aikawa H., Hanai K., Kawarada A., and Sasaki K., “An automatic discrimination method for tentacle ball-formation responses of Hydra using image processing,” Proc. of International Bioassay Symposium in TOYAMA, 72-73, 1997.

その他の論文

1. 塚田 章, 佐々木和男, 八木 寛, “側抑制を用いた明るさ知覚の特徴抽出モデル,” 電子情報通信学会技術研究報告, MBE93-27, 143-148, 1993.
2. 塚田 章, 村口直樹, 佐々木和男, “明るさ知覚の特徴抽出ハードウェアモデル,” 電子情報通信学会技術研究報告, MBE94-18, 1-6, 1994.
3. 塚田 章, 佐々木和男, “明るさ知覚の特徴抽出モデルによる空間周

波数特性のシミュレーション,” 電子情報通信学会技術研究報告, MBE94-19, 7-13, 1994.

4. 塚田 章, 佐々木和男, “視覚情報処理モデルによる明るさ知覚の錯視現象解析,” 医用電子と生体工学, Vol. 32, Suppl. 2, 75, 1994.
5. 塚田 章, 川原田 淳, 佐々木和男, “明るさ対比を考慮した主観的図形解析,” 電子情報通信学会技術研究報告, MBE94-132, 71-78, 1994.
6. 塚田 章, 川原田 淳, 佐々木和男, “網膜錐体細胞の順応に関するモデル,” 電子情報通信学会技術研究報告, MBE95-2, 9-15, 1995.
7. 塚田 章, 川原田 淳, 佐々木和男, “ヒト視覚系の時間特性に関するモデル,” 電子情報通信学会技術研究報告, MBE96-21, 141-147, 1996.
8. 相川治毅, 花井一光, 塚田 章, 川原田 淳, 佐々木和男, “画像処理によるヒドラを用いたバイオアッセイ法に関する基礎研究,” 電子情報通信学会技術研究報告, MBE97-3, 15-22, 1997.
9. 柴原章宏, 相川治毅, 塚田 章, 川原田 淳, 佐々木和男, 花井一光, “ヒドラを用いたバイオアッセイ法における画像処理の応用,” 第40回自動制御連合講演会, 551, 1997.
10. 塚田 章, 川原田 淳, 佐々木和男, “順応と光変換機構を考慮した網膜錐体モデル,” 電子情報通信学会技術研究報告, MBE98-2, 7-14, 1998.
11. 長徳典宏, 塚田 章, 川原田 淳, 佐々木和男, “カニッツァ図形における主観的四角形と背景の明るさについて,” 電子情報通信学会技術研究報告, MBE98-3, 15-22, 1998.
12. 柴原章宏, 岩崎 遊, 相川治毅, 塚田 章, 川原田 淳, 佐々木和男, 花井一光, “画像処理によるヒドラを用いたバイオアッセイ法の自動化.” 第13回生体・生理工学シンポジウム論文集, 295-298, 1998.
13. 塚田 章, 川原田 淳, 佐々木和男, “順応と光変換を考慮した視覚情報処理モデル,” 第13回生体・生理工学シンポジウム論文集, 397-400, 1998.
14. 長徳典宏, 塚田 章, 川原田 淳, 佐々木和男, “カニッツァの四角形における主観的四角形と背景の明るさ知覚に関する研究,” 第13回生体・生理工学シンポジウム論文集, 409-412, 1998.