

運動視研究の最近の動向

西田 真也

NTT基礎研究所

〒243-01 神奈川県厚木市森の里若宮 3-1

1. はじめに

運動視系の処理には、大きく分けて、次の3つ段階を考えることができる。まず、(1) 網膜像から「運動」信号を取り出す段階があり、続いて(2) 運動信号間で様々な相互作用が起こり、その結果、(3) 外界の運動、観察者自身の運動、外界の構造が復元され、適応的な身体制御が可能になる。ここでは、前半部の(1)・(2)の処理に関して、ここ数年問題になってきた代表的なトピックの背景および経緯を、ごく簡単に解説してみたいと思う。

2. 運動の検出

運動視処理の第1段階は運動検出である。このレベルで問題になるのは、どのような属性から如何にして運動を抽出するかである。

2.1 一次運動とその検出機構

正弦波格子の運動を用いた実験から、輝度に基づく運動に関しては、空間周波数選択的な機構が背後にあることが知られている(Anderson and Burr^{1,2})。つまり、ある運動検出器は、特定範囲の空間周波数の運動にしか応答しない。

このことを念頭に置き、視覚系にとって最も単純な運動刺激として、正弦波格子(図1, 上)が左方向へ運動するような状況を考えよう。この運動を、横軸空間、縦軸時間でプロットすると、左下がり方向の正弦波となる(図1中)。一般的に、時空間プロットでは、一定方向の運動は傾きとして表現される。よって時空間の傾きを検出するような機構を考えれば、運動検出器になることが予想される。具体的には、図2(左)に示すような受容野を持つ機構

を考えれば、特定の空間周波数帯の時空間方向の検出が可能となる(Watson and Ahumada³, Adelson and Bergen⁴)。

この議論は、時空間周波数次元で考えるとよりクリアになる。左方向に運動する正弦波の時空間プロットを周波数分析をすると、横軸空間周波数、縦軸時間周波数で、第2・4象限にのみ成分が現れる(図1下)。(右方向に運動す

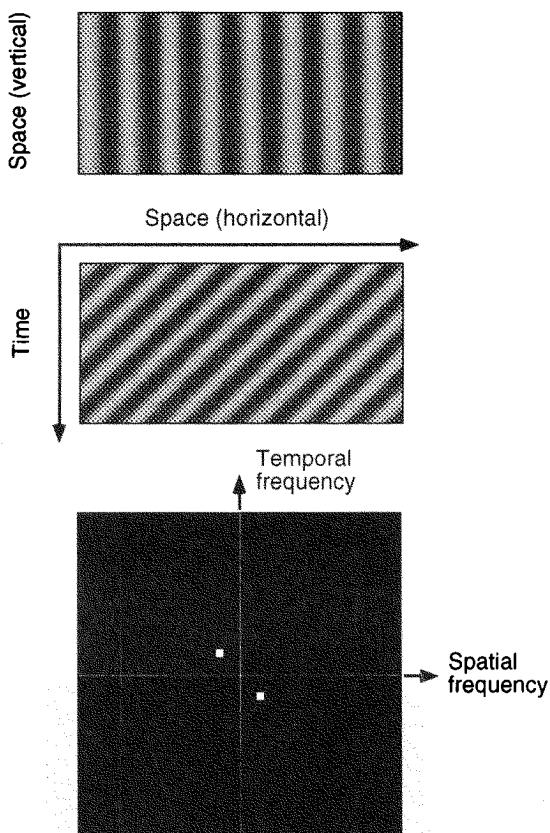


図1 正弦波格子の運動(一次運動)。(上)空間・空間プロット、(中)時間・空間プロット、(下)時空間プロットのパワースペクトラム。

る場合は、第1・3象限にのみ成分が現れる。) この偏った成分を取り出すフィルタを作れば、それは運動検出器となるはずである。果たして、図2(左)に示した受容野を周波数次元で表すと、意図どおりの周波数フィルタになっていることが分かる(図2右)。

もし、視覚系にこのようなタイプの運動検出機構が存在するのであれば、刺激の時空間プロットを周波数分析して、その成分の偏りから、知覚される運動方向が予想されるはずである。このことは、実際に外界で物体が運動する大抵の場合に成り立つ。また、パターンをシフトすると同時に輝度コントラストを反転させるとシフトと反対方向に運動が知覚されるが(Anstis and Rogers⁶⁾)、このような錯視的な現象も、その時空間周波数から容易に予想することができる。

のことから、図2のような機構、またはそれに近いものが、視覚系に存在すると考えられており、一次機構、準線形機構、フーリエ機構などと呼ばれている。また、このような機構で検出される輝度の流れに基づいた運動は、一次運動またはフーリエ運動と総称される(Chubb and Sperling⁶, Cavanagh and Mather⁷)。

2.2 二次運動とその検出機構

しかし、次のような状況を考えよう。ランダムドットがあり、そのコントラストを矩形波で変調する(図3上)。(ランダムドットの見える部分では100%コントラスト、灰色部分では0%コントラストと考えていただきたい。) このコントラスト変調パターンを左方向に運動させる。その時空間プロットが図3(中)である。

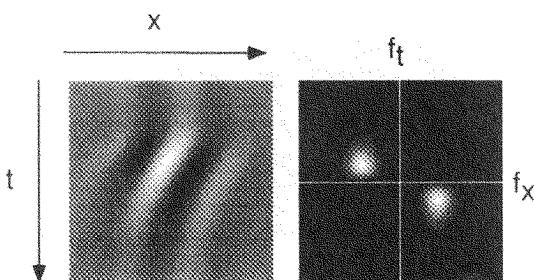


図2 一次運動検出機構の受容野(右)およびそのパワースペクトラム

ここでは、各フレーム毎にランダムドットが無関係なものに切り替わる状況を考えているが、常に同じランダムドットが提示されていても構わない。実際にこの刺激を観察すると、明瞭な左方向の運動が知覚される。にもかかわらず、刺激の時空間周波数成分の中には、知覚運動に対応するような成分の偏りは見られない(図3下)。つまり、この運動は、一次機構では検出できない運動なのである。

図3のような状況以外にも、一次機構で検出できない運動の例が数多く知られている。いずれの場合も、輝度の時空間周波数に注目しても運動成分は見つからないが、輝度以外の高次の

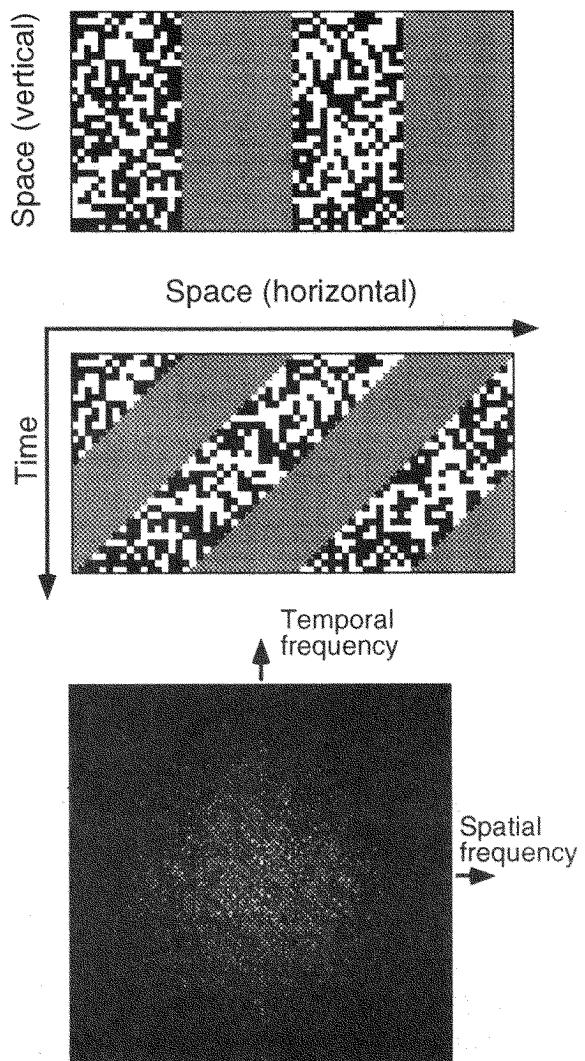


図3 コントラスト変調の運動(二次運動)

特徴（例えば、コントラスト変調、時間変調、テクスチャ、両眼視による奥行き）に注目すれば運動しているというものである。このような運動は二次運動または非フーリエ運動と呼ばれ、それを検出する機構は二次機構、非線形機構、非フーリエ機構などと呼ばれている（Chubb and Sperling⁶⁾, Cavanagh and Mather⁷⁾。

一次運動と二次運動は独立した機構によって検出されていると考えられる。このことを示唆する証拠の一つは、二種類の運動が運動残効に対して異なる振る舞いを示すことである。テスト刺激に静止パターンを用いる限り、一次運動は運動残効を誘導するが、二次運動はほとんど誘導しない（Derrington and Badcock⁸⁾）。ただし、テスト刺激に位相反転運動のように運動方向が曖昧な刺激を用いると、二次運動に対しても明瞭な残効が観察される（Nishida and Sato⁹⁾）。

では、二次機構はどのような処理を行っているのだろうか。この問題は、現在最もホットな議論が行われているところである。単純な非線形変換（例えば整流）を施した後に、一次機構と同様の運動エネルギー検出機構が存在するという考え方方が主流であるが（Chubb and Sperling⁶⁾），もっと複雑な特徴追跡過程を考えなければならないという主張もある（Georgeson and Shackleton¹⁰⁾）。また、その二つがともに存在するという考え方も最近提出されている（Smith¹¹⁾, Sperling and Lu¹²⁾）。この問題の決着には、まだしばらくかりそうな雰囲気である。

2.3 運動検出に対する色の影響

一般に、等輝度で色差だけで定義されるようなパターンを用いると、運動知覚は困難になる。このことは、刺激要素が細かいランダムドットキネマトグラムのような場合に特に顕著である（Ramachandran and Gregory¹³⁾）。このことから、運動視系は「色盲」であるという議論が一時盛んにもてはやされた。この議論の背景には、運動視処理は色差に応答しないマグノ系によるもので、この系は色情報などを処理するパルボ系とは独立であるという考え方があった（Livingstone and Hubel¹⁴⁾）。

しかし、運動視系色盲説を支持しない実験結果がいくつか報告されている。色差（等輝度）格子の運動に順応しても、（静止テスト刺激に対して）運動残効が生じる（Derrington and Badcock¹⁵⁾）。輝度の運動に、それと食い違う色運動を重ねると、明瞭な色運動の影響が現れる（Morgan and Cleary¹⁶⁾, Edwards¹⁷⁾）。また、右方向の色運動と左方向の輝度運動を重ねると両者の間で運動の打ち消しが起こって、フリッカーが知覚される（Cavanagh and Anstis¹⁸⁾）。これらの事実から、最近では、色情報が運動視に関与するというのがむしろ常識になっている。

色は輝度と同じく一点で決定される一次構造であり、その意味で色の運動は一次運動である。実際、色運動の検出は、少なくとも部分的には、一次機構によってなされていると考えられている。しかし、輝度運動検出器が同時に色運動を検出しているのか、それとも別の検出器が存在するかどうかについては、明確な答えは得られていない。

3. 運動信号の相互作用

（一次の）運動検出は、様々な位置、空間周波数および方向で独立に行われる。この段階の情報から直接、外界の運動や構造を復元することは不可能である。運動検出段階の次には、様々な形の運動信号間の相互作用が予想されている。

3.1 二次元運動方向の復元

運動検出器は、空間的には一次元であると考えられている。つまりある方位の空間構造（エッジ等）の運動に選択的に応答する。また、運動検出器は空間的に局在している。つまり、小さな窓から運動刺激を覗いていることになる。このような制約によって、一つの検出器の出力だけでは刺激の正しい（2次元の）運動方向は復元できない。2次元運動方向の復元には、異なる方向に応答する複数の検出器の出力を何らかの形で統合する必要がある。

このような統合の過程を解析すること目的に、異なる方位の運動格子パターンを重ね合わ

せた「プラッド」パターンを用いた研究が数多く行われてきた。刺激の例を図4（上）に示す。方位の異なる二つの正弦波は、単独に提示するとそれぞれ格子の垂直方向、つまり右上、右下に運動して見えるが、二つを重ねると一つの固まりとして右方向に運動して見える（Adelson and Movshon¹⁹⁾）。

現在のところ、プラッドの運動方向の決定には二種類の仮説が提出されている。一つは、要素運動のベクトルの加算で近似的に運動方向を決定するという考え方であり、もう一つは、数学的に正しい解（二つのベクトルから得られる2本の拘束線の交点）を何らかの形で決定しているという考え方である。当初は、二つの要素の運動ベクトルの外側にもプラッド運動が知覚されることから（図4下）、ベクトル加算説は否定されていた。しかし、二つの成分が重なったことで生じる二次構造の運動も考慮に入れれば、ベクトル加算で説明できるというモデルが最近提出されている（Wilson, Ferrera and Yo²⁰⁾）。

3.2 速度の復元

運動検出器の出力は速度に応じて大きくなるわけではない。速度を復元するためには、特性の異なる複数の検出器の出力を比較する必要がある。

現在有望視されている考え方は、低時間周波数帯・高時間周波数帯に応答する2種類の機構

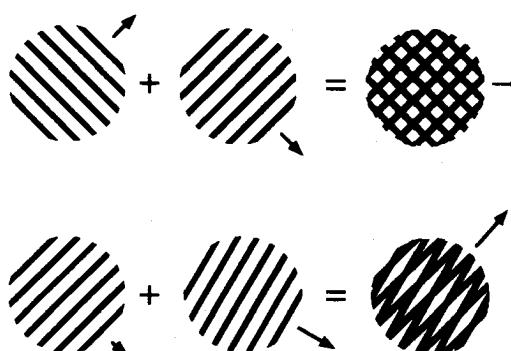


図4 プラッド運動。パターン運動の方向ベクトルが2つの要素運動ベクトルの間にくる場合（上；タイプ1），および、外側にくる場合（下；タイプ2）。

があって、その出力比から速度を復元するといふものである（Tolhurst, Sharpe and Hart²¹, Harris²², Adelson and Bergen⁴⁾）。2種類の機構の時間周波数選択性はかなりブロードであるが、それらの出力比をれば、精度良く速度を表現することが可能になる（図5）。これは、波長に対してブロードバンドな錐体の出力比から、精度良く色情報をコードできるという考え方と全く同じである。

3.3 空間周波数次元での相互作用

一つの（一次）運動検出器は、特定範囲の空間周波数に選択的に応答する。では、異なる空間周波数の運動信号の間にはどのような相互作用があるのだろうか。

この問題に関して有名な現象が、モーションキャプチャ（Ramachandran and Cavanagh²³）である。これは、低空間周波数の運動が、それに重なって提示された高周波成分をも把捉してしまうという現象である。曖昧運動を意図的にトラックした「主観的な」運動によってもキャプチャが起こることから（Culham and Cavanagh²⁴），かなり高次レベルで生起している現象と考えられる。低次レベルでは、反対に、異なる周波数の運動信号間で異なる方向の運動を強調するような相互作用の存在が示唆されている（Derrington and Henning²⁵，柳，西田，佐藤²⁶）。

3.4 空間次元での相互作用

運動検出器は空間的に局在している。異なる位置の運動信号間にはどのような相互作用があるのだろうか。

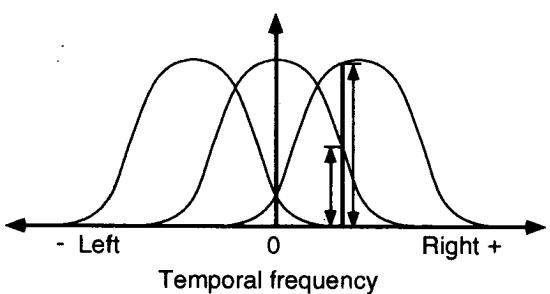


図5 時間周波数特性の違う機構の出力比からの速度復元

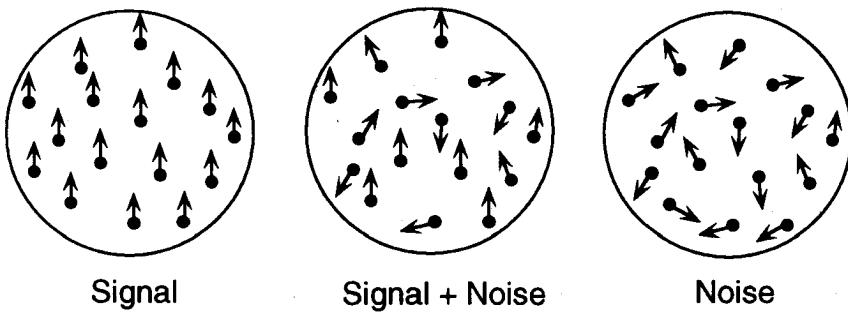


図6 グローバル運動

一つは、局所的な運動信号から全体の運動方向を決定するような過程である。例えば、多くのドットがランダム方向に運動している中で、運動方向に多少の偏りをつけたり、ほんの数パーセントのドットを同一方向に運動させると、全体がある方向に運動しているように知覚される(Williams and Sekular²⁷)。これはグローバル運動と呼ばれる(図6)。

また、輝度や色情報の処理と同様、運動情報次元においても空間対比構造が形成されていると考えられている。例えば受容野中心では右方向運動、周辺では左側運動に応答するような機構が存在するというのである(図7)(Nakayama and Loomis²⁸, Murakami and Shimojo²⁹)。このような機構は、相対運動を検出するのに適している。観察者(特に眼球)が絶えず動いている状況の中では、絶対的な運動よりも、相対的な運動情報が、外界の運動の復元にとって重要であることはいうまでもない。また、観察者の運動によって生じる相対運動は、奥行きを知る重要な手がかりとなる(運動視差)。

4. 神経生理学との対応

最後に、上に列挙したような現象や機構が、脳内部位とどのように対応しているのかについてまとめてみたい。霊長類では、運動方向選択性の細胞は、大脳皮質以前(網膜, LGN)には見つかっていない。V1に始まりV2を介してMTに至るというのが、運動視の主たる経路であると考えられている(Livingstone and Hubel¹⁴)。そして、V1レベルでは一次運動の検出が行われており、運動視処理の中心といわ

れるMT、またはそれに至るまでのどこかの段階で、二次運動(Albright³⁰)、プラッド運動(Movshon, Adelson, Gizzi, and Newsome³¹)、速度(Rodman and Albright³²)、グローバル運動(Newsome and Pare³³)、相対運動(Allman, Miezin and McGuinness³⁴)の処理が行われていると考えられている。色運動に応答する細胞も、MTにおいて見つかっている(Saito, Tanaka, Isono, Yasuda and Mikami³⁵)。実際には非常に小さい領域であるMTに、質的に異なる様々な役割を期待しているわけで、少々話に無理があるような気がしないでもない。

以上、運動視研究の最近のトピックについて、簡単に解説してきた。表層的な説明で、内容理解にはあまり役立たなかったかもしれないが、こういうトピックが問題になっているのかという漠然としたイメージをつかんでいただけたならば幸いである。ただ、始めにも断ったように、ここで扱ったのは運動視研究の一部にす

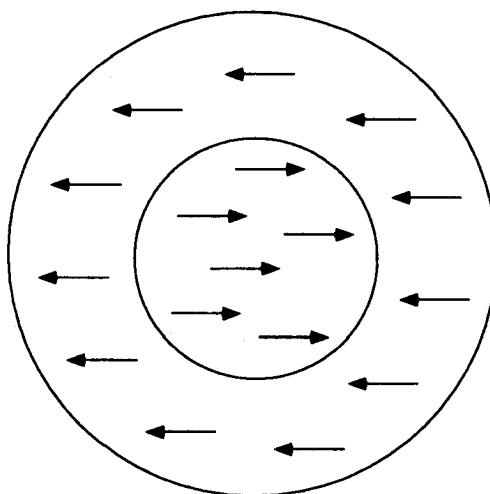


図7 相対運動検出機構の受容野構造

ぎず、運動からの3次元構造復元や自己運動復元といった高次の運動情報処理について膨大な量の研究がなされていることもつけ加えておきたい。

文 献

- 1) S. J. Anderson and D. C. Burr: Spatial and temporal selectivity of the human motion detection system. *Vision Research*, 25, 1147-1154, 1985.
- 2) S. J. Anderson and D. C. Burr: Receptive field properties of human motion detector units inferred from spatial frequency masking. *Vision Research*, 29, 1343-1358, 1989.
- 3) A. B. Watson and A. J. Ahumada Jr.: Model of human visual-motion sensing. *Journal of the Optical Society of America*, A2, 322-342, 1985.
- 4) E. H. Adelson and J. R. Bergen: Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *Journal of the Optical Society of America*, A2, 284-299, 1985.
- 5) S. M. Anstis and B. J. Rogers: Illusory reversal of visual depth and movement during changes of contrast. *Vision Research*, 15, 957-961, 1975.
- 6) C. Chubb and G. Sperling: Drift-balanced random stimuli: a general basis for studying non-Fourier motion perception. *Journal of the Optical Society of America*, A5, 1986-2007, 1988.
- 7) P. Cavanagh and G. Mather: Motion: The long and short of it. *Spatial Vision*, 4, 103-129, 1989.
- 8) A. M. Derrington and D. R. Badcock: Separate detectors for simple and complex grating patterns? *Vision Research*, 25, 1869-1878, 1985.
- 9) S. Nishida and T. Sato: Motion aftereffect with flickering test patterns reveals higher stages of motion processing. *Vision Research*, in press, 1995.
- 10) M. A. Georgeson and T. M. Shackleton: Monocular motion sensing, binocular motion perception. *Vision Research*, 29, 1511-1523, 1989.
- 11) A. T. Smith: Two mechanisms for detecting second-order motion. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 34, 1363, 1993.
- 12) G. Sperling and Z. Lu: Immunity to pedestals distinguishes motion-energy from feature-tracking motion-perception mechanisms. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 35, 1390, 1994.
- 13) V. S. Ramachandran and R. L. Gregory: Does color provide an input to motion perception? *Nature*, 275, 55-56, 1978.
- 14) M. S. Livingstone and D. H. Hubel: Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience*, 7, 3416-3468, 1987.
- 15) A. M. Derrington and D. R. Badcock: The low level motion system has both chromatic and luminance inputs. *Vision Research*, 25, 1879-1884, 1985.
- 16) M. J. Morgan and R. F. Clearly: Effects of colour substitutions upon motion detection in spatially random patterns. *Vision Research*, 32, 639-643, 1992.
- 17) M. Edwards: Characterization of human motion processing using the global-motion stimulus. Ph.D. thesis submitted to University of Melbourne, 1994.
- 18) P. Cavanagh and S. Anstis: The contribution of color to motion in normal and color-deficient observers. *Vision Research*, 31, 2109-2148, 1991.
- 19) E. H. Adelson and J. A. Movshon: Phenomenal coherence of moving visual patterns. *Nature*, 300, 523-525, 1982.
- 20) H. R. Wilson, V. P. Ferrera and C. Yo: A psychophysically motivated model for two-dimensional motion perception. *Visual Neuroscience*, 9, 79-97, 1992.
- 21) D. J. Tolhurst, C. R. Sharpe and G. Hart: Analysis of the drift rate of moving sinusoidal gratings. *Vision Research*, 13, 2545-2555, 1973.
- 22) M. G. Harris: Velocity specification of the flicker to pattern sensitivity ratio in human vision. *Vision Research*, 20, 687-691, 1980.
- 23) V. S. Ramachandran and P. Cavanagh: Motion capture anisotropy. *Vision Research*, 27, 97-106, 1987.
- 24) J. Culham and P. Cavanagh: Motion capture of luminance stimuli by equiluminance color gratings and attentive tracking. *Vision Research*, 20, 2701-2706, 1994.
- 25) A. M. Derrington and G. B. Henning: Errors in direction-of-motion discrimination with complex stimuli. *Vision Research*, 27, 61-75, 1987.
- 26) 柳淳二, 西田真也, 佐藤隆夫: 空間周波数の異なる運動間の相互作用. テレビジョン学会技術報告, 18(51), 7-12, 1994.
- 27) D. W. Williams and R. Sekuler: Coherent global motion percepts from stochastic local motions. *Vision Research*, 24, 55-62, 1984.
- 28) K. Nakayama and J. M. Loomis: Optical velocity patterns, velocity-sensitive neurons, and space

- perception: a hypothesis. *Perception*, **3**, 63-80, 1974.
- 29) I. Murakami and S. Shimojo: Capture changes to induced motion at higher luminance contrasts, smaller eccentricities, and larger inducer sizes. *Vision Research*, **33**, 2091-2197, 1993.
- 30) T. D. Albright: Form-cue invariant motion processing in primate visual cortex. *Science*, **255**, 1141-1143, 1992.
- 31) J. A. Movshon, E. H. Adelson, M. S. Gizi and W. T. Newsome: The analysis of moving visual patterns. *Experimental Brain Research*, **11** (Supplement), 117-151, 1985.
- 32) H. R. Rodman and T. D. Albright: Coding of visual stimulus velocity in area MT of the macaque. *Vision Research*, **27**, 2035-2048, 1987.
- 33) W. T. Newsome and E. B. Pare: A selective impairment of motion perception following lesions of the Middle Temporal visual area (MT). *Journal of Neuroscience*, **8**, 2201-2211, 1988.
- 34) J. Allman, F. Miezin and E. McGuinness: Direction and velocity-specific responses from beyond the classical receptive field in the middle temporal visual area (MT). *Perception*, **14**, 105-126, 1985.
- 35) H. Saito, K. Tanaka, H. Isono, M. Yasuda and A. Mikami: Directionally sensitive response of cells in the middle temporal area (MT) of the macaque monkey to the movement of equiluminous opponent color stimuli. *Experimental Brain Research*, **75**, 1-14, 1989.