

# 解 説

## 脳研究における心理物理学的手法

佐 藤 隆 夫

NTT 基礎研究所 〒243-01 厚木市森の里若宮 3-1

(1994年9月26日受理)

### Psychophysical Methods in Studying Brain Functions

Takao SATO

NTT Basic Research Laboratories, Nippon Telegraph and Telephone Corporation,  
3-1, Morinosato Wakamiya, Atsugi 243-01

#### 1. 心理物理学とはなにか

心理物理学 (psychophysics) とは、波長やエネルギーといった刺激 (入力) の物理的な属性と、感覚、知覚といった心理的な事象、つまり見えた、見えない、とか右に動いた、左に動いたといった、意識される感覚、知覚との間の数量的な関係を調べる学問分野の総称である。もちろん、心理物理学のあつかう対象は視覚に限らず、聴覚、触覚、嗅覚、味覚のいわゆる五感のすべてにおよぶ。また、感覚、知覚レベルの現象に限らず、記憶などの高次の機能に心理物理学的な手法が適用されることもある。しかし、ここでは筆者自身が直接たずさわっている視覚の研究のみに話題をしづり、心理物理学的な研究の概要、またその脳研究における意味などについて解説する。

簡単な例として、光覚閾の測定を考えてみよう。閾値とは、なにかが見えたり、見えなかったり、違いがわかったり、わからなかったりするぎりぎりの刺激の値のことであり、したがって、光覚閾とは人間が検出することのできる最も低い光の量である。光覚閾を求めるためには、被験者をまず暗室に放り込み、目の前に豆ランプをぶらさげる。そのうえで、供給する電圧をだんだんに高くして行き、被験者が「見えた!」という点を求めれば良いわけである。手を抜くためには、電圧調整のつまみを被験者に操作させ、見えるぎりぎりのところで止めてもらうこともできる。また、客観的装いをこらしたければ、事前に概略値を求め、その周辺で10段階くらいの明るさをランダムな順でそれぞれ数十回ずつ提示し、明

るさ対検出率 (被験者が見えたといった比率) のカーブを求めればよい。こうした場合の検出率は0から100%に突然変化するわけではなく、ある刺激の範囲で累積正規分布に乗るような形で徐々に変化する。検出率50%とか75%に対応する刺激の値を閾値とすることが多い。

このように、同じ閾値を求めるのでもいくつもの手法がある。ちなみに、上で述べた第一の手法は極限法、第二の手法は調整法、第三の手法は恒常法と呼ばれる。心理物理学的な測定法の詳細に関しては他書に譲るが<sup>1)</sup>、こうした手法に関して細かな検討を加えるのが、狭い意味での心理物理学である。しかし、それらを駆使した人間の感覚、知覚の研究そのものも心理物理学と呼ばれる。このように、心理物理学は基本的には測定手法で定義されるわけであり、どのようなレベルの問題にも適用できるはずである。しかし、単に心理物理学と言った場合には、比較的低次な、感覚レベルの研究を指すことが多い。しかし、最近の傾向を見ると、心理物理学の研究者がこうした半ば歴史的な区分にはこだわらず、より高次な知覚、認知的な現象に取り組みはじめている。

#### 2. 心理物理学的手法によるサブメカニズムの切り分け

感覚系の研究においては多くの処理が並列に行われていると考えられている。つまり、入力刺激の属性のそれぞれに応じて異なるメカニズムが存在し、異なる属性はそれぞれ専門の系によって、伝達、処理されて行くという考え方である。もっとも単純な例は、視野内の、したがって網膜上の位置が異なる情報は網膜内、視

神経、外側膝状体、さらに1次視覚野に代表される大脳の初期レベルまで、それぞれ異なった神経細胞によって伝達、処理されるということであろう。単一の神経細胞から活動記録を取りながら視野内の各点に光刺激を提示すれば、その細胞が「見ている」つまりその位置の入力に対して反応する領域を決めることができる。これを受容野（receptive field）と呼ぶ。視覚系の細胞は、単に空間的な位置ばかりではなく、コントラストの極性、線分の傾き、色（波長）等、様々な属性に関して選択性をもつ。このように視覚系の神経細胞は、各レベルにおいて、多くの属性の組合せのごく一部のみを分担し、伝達、処理を行っている。

しかし、個々の細胞の選択性そのものが、視覚系の機能的な処理要素となっているとは限らない。例えば、色や明るさなどでは、空間的に広い範囲に存在する多くの細胞が共同してその処理を担っているかもしれない。こうした多くの細胞が関係するような機能は、一つ上の段階の細胞の特性にその処理の容態が反映されていることもあるが、そうである保証はない。またこうした細胞のふるまいが直接、問題としている視覚心理現象、機能と関連している保証もない。こうした意味で、心理物理学的な手法を用いて、視覚系の「機能的」な処理要素を確定し、その特性を検討する研究が重要となる。

生理学的な研究においては、特定の細胞から記録を取りながら、提示する刺激のパラメータを変化させれば、その細胞の選択性は容易に決定できる。しかし、心理物理学的な処理要素を確定していくためには、常に全体としての視覚系を相手にして行かざるをえないために、若干こみいった議論が必要になる<sup>2)</sup>。たとえば、A、B、Cという三つの傾きの異なる線分があったとする。このとき、AとBを同時に提示するとAが見え難くなる（検出閾が増大する）が、AとCを同時に提示してもAの見えやすさにはなんの変化も起きなかったとする。つまり、見える、見えないという心理物理学的な現象に関して、刺激AとBの間には相互作用が存在するが、AとCの間には相互作用が存在しないわけである。したがって、刺激AとBの処理にあたっては何らかのサブメカニズムが、少なくとも部分的には、共有されているが、そのサブメカニズムはCの処理には関与しないと考えられる。この場合、おそらく、AとBの傾きの値は近く、Cの傾きはAとは大きく異なっているだろう。こうしたことを探り返せば、心理物理学的な手法によって、傾きを選択性を持つサブメカニズムを単離し、またその特性を計って行くことができる。こうしたサブメカニズムの呼

び名として、チャネル、サブユニット、メカニズム、システムなど、様々な言葉が用いられているが、基本的に大きな意味の違いはないと考えてよい。

1960年代から70年代にかけて、心理物理学は、特に色覚、コントラスト視の分野で大きな進展を示した。つまり、視覚現象の基礎になると考えられる様々なサブメカニズムがどんどん単離、測定されていった。例えば、色覚では、短・中・長波長の三つの錐体系、また2組の反対色系からなる色チャネルと輝度チャネルの切り分けが、またコントラスト視では空間周波数チャネル切り分けや、パターン系、モーション系の切り分けなどといったことが行われてきた。こうした研究に用いられる実際の論理は、上で述べた単純化された例よりももう少し込み入ったものになる。サブメカニズムを単離するにあたっては、選択性の順応（selective adaptation）、マスキング（masking）、閾下加算（subthreshold summation）と呼ばれる三つの手法が主として使われてきた。ここでは、空間周波数チャネルの研究を例に取って、これらの手法がどのように用いられてきたかを紹介したい。

## 2.1 人間の視覚系の空間周波数特性

音の基本的な物理的な測度は周波数と振幅である。複雑な音、例えば楽器の音、人間の声であっても、それはフーリエ解析という手法によっていくつもの周波数成分に分解することができる。また、聴覚に関しては、基本的には耳の蝸牛器が一種のフーリエ解析器として機能し、それ以降、異なった周波数成分は基本的には独立に脳へと伝えられる。それと同様に、画像の基本的な測度も空間周波数、つまり視野上、または網膜上の距離の関数としての輝度の変化の緩急、および各周波数成分の振幅として表すことができる。そして、人間の視覚系の初期レベルにおいても、異なった周波数帯域を分割して処理するメカニズムが存在するのかという疑問が生じてくる。人間の視覚系の空間周波数特性を測定するためには、単一の空間周波数を持つサイン縞（輝度がサイン波状に変化する縞パターン）を提示し、そこでのコントラスト検出閾（縞がやっと見えるコントラスト）を求める、そのコントラスト閾の値の逆数を「コントラスト感度」として空間周波数に対してプロットする。こうして得られたグラフをコントラスト感度曲線（contrast sensitivity function）と呼ぶ。典型的なコントラスト感度曲線を図1に示すが、2~3 c/d（サイクル/度、見込む視角1度あたりの繰返し数）付近にピークを持ったバンドパス特性となる<sup>3)</sup>。生理学的には、網膜、外側膝状体レベルの細胞の受容野は様々な大きさのものが存在し、個々

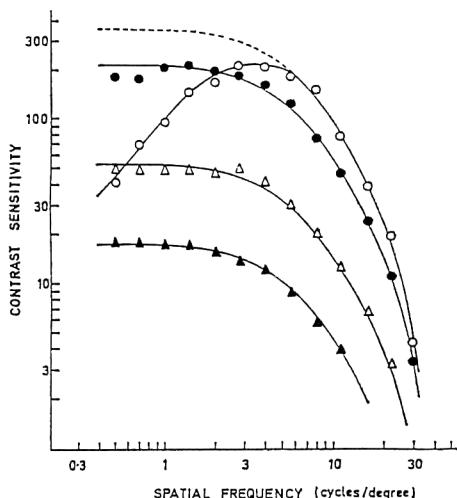


図1 人間のコントラスト感度曲線<sup>3)</sup> (○, ●, △, ▲はそれぞれ時間変調周波数が 1, 6, 16, 22 Hz の場合)

細胞は比較的狭い帯域の伝達を行っていることが知られている。したがって、前にあげた疑問は、そうした形で帯域分割的に伝達されてきたコントラスト情報が、次の段階で寄せ集められ、広帯域の特性をもつ単一のメカニズムによって検出されるのか、それとも多くの狭帯域なサブメカニズムによって個々に検出され、それらの特性の寄せ集めとして全体的な周波数特性が実現されているのかということになる。

## 2.2 選択的順応

Blakemore と Campbell はこの疑問に、選択的順応と呼ばれる手法で見事に答えてくれた<sup>4)</sup>。感覚系は、長時間同じ入力にさらされると、反応が鈍くなる。反応時

間が長くなり、また閾値も上昇する、つまり感度が低下する。こうした現象は感覚心理、生理全体に一般的に認められ、順応 (adaptation) と呼ばれる。いま、ある特定の空間周波数、例えば 1 c/d のサイン縞を長時間、被験者に眺めさせ、順応させたとする。もし、初期視覚系が広帯域の単一メカニズムなら、順応の結果は特定の空間周波数に現れるのではなく、可視の周波数帯域全体の感度が低下するはずである。しかし、もし、初期視覚系が狭帯域のサブメカニズムの集まりであったなら、順応の効果は特定の狭い空間周波数帯、順応刺激を受け持ったサブメカニズムの帯域程度のものとなるはずである。

実際の実験は三段階のプロセスをふむ。まずはじめにコントラスト感度曲線を測定する (図2 A の実線)。その後に、ある特定の空間周波数、この図の場合には 7.1 c/d の縞パターンに 1 分間順応させる。つまり、被験者は 1 分間このパターンを眺める。順応の後に、再度、コントラスト感度曲線を測定し (図2 A のデータポイント)，その二つの曲線の差を求める。この差が、順応前後の感度差であり、順応の効果である (図2 B)。この順応効果のカーブの半値幅が通常、空間周波数チャネルのバンド幅とみなされている。彼らのデータから算出されたバンド幅は 1.2 オクターブであり、この値は人間の空間周波数チャネルの特性の推定値として現在でも受け入れられている。

## 2.3 マスキング

類似の刺激を提示することにより、ある刺激の検出が妨害される。つまり検出閾が上昇することをマスキングと呼ぶ。この手法は聴覚系の周波数チャネルの分析には頻繁に用いられてきたが、なぜか視覚系の空間周波数

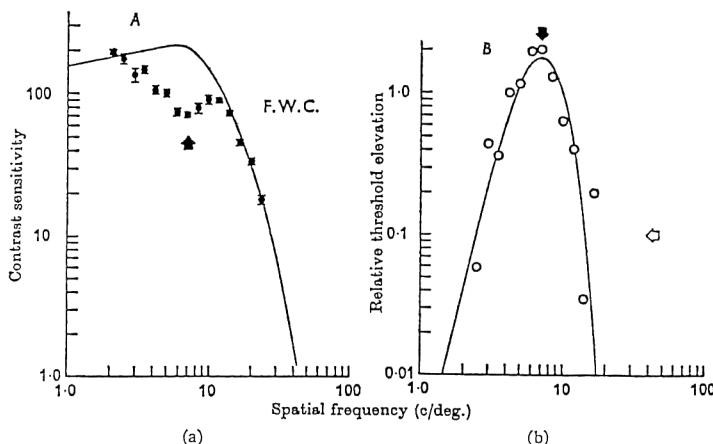


図2 選択的順応による実験結果<sup>4)</sup>  
(a) 順応前の特性および、順応後の測定データ、(b) 順応前後の特性の差。

チャネルの研究では、あまり用いられていない。逆に、聴覚系の研究では順応手法はほとんど用いられない。マスキングを使った研究の代表例として Stromeier と Julesz の研究を見てみよう<sup>5)</sup>。彼らは、單一周波数の縞縞パターンと（テスト刺激）、様々なバンド幅の縞縞ノイズパターンとを重ねて提示し、両者の周波数関係が單一周波数パターンの検出閾に与える効果を検討した。例えば、特定の中心周波数の1オクターブ幅のノイズパターンが、コントラスト感度曲線のどの部分にまで閾値上昇をもたらすかを検討した実験を行っている。図3は、2.5~5 (●), 5~10 (○), 10~20 c/d (×) の帯域を持つマスク刺激を用いた場合の各空間周波数での閾値上昇をプロットしたものである。また、この結果をマスクの中心周波数に対して正規化すると、テスト刺激の空間周波数がノイズバンドから0.6オクターブ以上離れるときマスキングの効果はほぼ半減している。また、別の実験でテスト刺激とマスク刺激の中心をそろえマスクのバンド幅を変化させてみると、ノイズのバンド幅が約2オクターブの時にマスキングの効果は最大となり、それ以上のバンド幅の増加はほとんど効果をもたなかった。このように、彼らのデータから推定された空間周波数チャンネルの特性は、Blakemore らの選択的順応による結果と良く一致している。

#### 2.4 閾下加算

検出閾よりも低いコントラストの縞縞パターンを提示すればそれは当然見えない。しかし、そこに空間周波数の異なる縞縞パターンを重ねて提示したらどうなるだろうか、そのようなパターンの検出の概念を図4に示す。もし、二つの周波数成分が共通のメカニズムによって、検出されているのであれば二つの刺激の足し合わせが起こるが、もし両者が独立のメカニズムによって検出されて

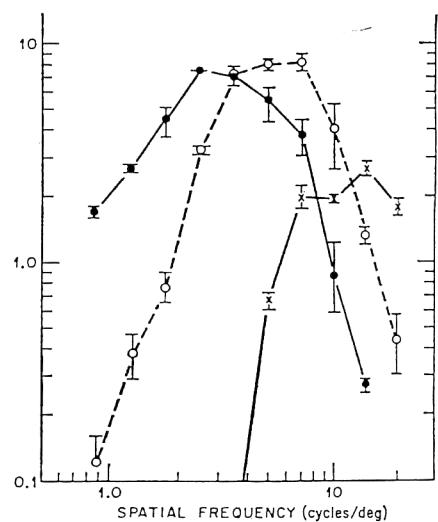


図3 マスキング実験の結果<sup>5)</sup>

●, ○, ×はそれぞれ 2.5~5, 5~10, 10~20 c/d の帯域を持つマスク刺激を用いた場合。

いるのであれば、足し合わせは起こらない。つまり、もし、パターンの検出が単一の広帯域メカニズムによってなされているとすれば、複合パターン全体のコントラストが検出の確率を決定するはずである。しかし、パターン検出が複数のチャネルによってなされるならば、各周波数成分それぞれが問題となる。つまり、二つの成分の空間周波数が十分に離れていれば、両者の検出は基本的には独立に別々のチャネルで行われ、足し合わせの効果としては両者の検出確率の確率的な加算（probability summation）だけを考えれば良いことになる。また、單一メカニズムの場合には両者の位相関係が検出に影響を与えるが、複数チャネルの場合には位相は無関係のはずである。Graham と Nachmias は、様々な空間周波数の

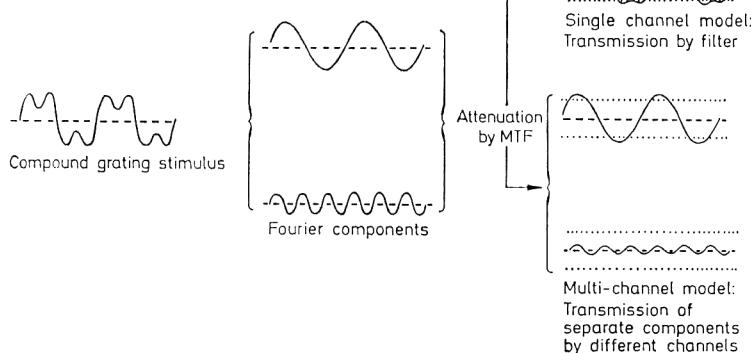


図4 複合サイン縞パターンの検出の概念図<sup>2)</sup> 右端上が單一メカニズムの場合、下がマルチチャネルの場合。

パターンとその3倍高調波との閾下加算を詳細に検討し、1.5オクターブ以上離れた周波数は独立なチャネルによって検出されているという結論を得ている<sup>6)</sup>。

## 2.5 手法間の関係

以上述べてきた三手法のいずれを取っても、閾の測定が必要となる。その意味で、この時代の心理物理学は「閾値心理学」と呼ぶことができる。研究の大部分が、検出閾、弁別閾といった閾値に関するデータの分析を主体として進められてきたからである。閾値に関する研究が中心的であった理由として、閾値データは訓練された被験者からは比較的安定したものが得られるが、閾上の心理物理学的な測度としてこれに匹敵するものがあまりない。さらには視覚系は広い刺激範囲に対しては非線形な反応をするが、閾の近傍だけに限れば線形システムと見なすことができ、データの分析やモデル化が容易となるなどの点があげられよう。

ここでとりあげた三つの手法はそれぞれ違ったタイプの相互作用を用いてチャンネルの単離、特性の推定を行う。それぞれの相互作用の背後にあるメカニズムが同一である保証はない。むしろある程度まで共有しつつ、それぞれ異なる独自のメカニズムが存在すると考えるのが自然であろう。したがって、これらの手法から得られるチャンネルに関するデータの間に多少の不一致があることは当然であるし、それによって手法の適否を決められるわけでもない。逆に、異なった手法間でデータの一致が見られれば、相互作用間で共有している部分の貢献が大きく、またそのチャンネルの仮説がそれだけ妥当性が高いことを示していると考えて良いだろう。

閾下加算の手法はある意味で最も「筋の良い」手法である。つまり、この手法の原理から、チャネルの特性を推定するにあたって比較的受け入れやすい、少数の仮定のみを想定すればよい。それに比べて、選択順応や、マスキングはその背後にあるメカニズムに関して未知な点も多く、閾下加算に比べれば筋の悪い手法といえる。また、閾下加算には、閾下の非常に弱い刺激のみが関わるが、他の二手法には閾上の強い刺激が必要であることも指摘に値する。しかし、閾下加算の実験は非常に手間のかかるものであり、かつ他の二手法によっても、かなり良い推定ができることも事実である。

## 3. 心理物理学と生理還元主義

心理物理学の研究には大きく分けると、二つの流れがある。第一は、システム分析的なアプローチであり、視覚系を一つのシステムとしてとらえ、線形、非線形のモ

デルの組合せとして記述していくとする立場である。もう一つのアプローチは生理還元主義的なものであり、心理物理学的なデータをそれまでに知られている生理学的な知見で説明しようとする立場である。前説で述べてきたような手法を用いて単離されるチャネル、つまり処理要素の意味を考えるにあたり、システム分析的な立場では、それを部品としてモデルの構成をしていくべきよい。また、還元主義的な立場に立つ場合には、そうした処理要素と生理学的な対応物との突き合わせが必要となる。

心理物理学的に抽出された処理要素が、生理、解剖学的に同定されている視覚系のある構造、あるタイプの細胞群と1対1で対応していることが示せば理想的なわけである。そうなれば生理学的手法、主として単一細胞からの記録と、心理物理学的な手法を完全にリンクさせて研究を進めることができる。しかし、そうした仮想的な処理要素が、生理学的な実体として単一のメカニズム、例えばあるレベルにある、あるタイプの細胞群によって実現されているとは限らない。広い範囲の多数の生理的要素の集成として実現されており、心理物理学的に抽出されたものはその総合的な特性にすぎないのかもしれない。そうなれば、こうした対応付けの努力は無意味となる。しかし、現在の神経生理、解剖学ではモジュール性の考え方、つまり明るさ、色、運動、奥行といった様々な機能が、それぞれ相互に独立な系によって並列的に処理されているとする考え方方が広く受け入れられている。大脳のレベルでは、例えば色、運動に関する情報はそれぞれV4野、MT野で処理されているといった考え方に基づいて、脳内の詳細な領野分けの努力が続けられている<sup>7,8)</sup>。また、大脳に到達する以前にも網膜神経節、外側膝状体にはM、P細胞という、それぞれ時、空間周波数、色、コントラストなどの伝達特性が異なる2種類の細胞系があり、それぞれが大脳レベルの機能の異なる系に選択的に情報を送り込んでいると考えられている<sup>9)</sup>。こうした機能局在の考え方に基づいて、生理、解剖学的な機能単位に関して既知の特性を参考にするならば、心理物理学的な手法によって切り出されて機能要素がどの位置に存在するかを推定していくことは可能なはずである。

こうした対応付けのために古くから用いられている手法として、両眼間相互作用(interocular interaction)の検討がある。生理、解剖学的な事実として、外側膝状体まではすべての細胞が單眼性のものであり、両眼からの情報は大脳皮質レベルではじめて統合されることが知ら

れている。皮質内でも、第1次視覚野においては両眼から入力を受ける細胞は見いだされるものの、単眼性の細胞の比率はまだ高い。さらに処理のレベルが高くなると両眼性の細胞の比率は高くなる。例えば運動情報の処理を担っていると考えられるMT野ではほとんどの細胞が両眼性となっている。したがって、前掲の選択的順応のような二つの刺激の相互作用を検討する際に、両刺激を異なった眼に提示しても同じ眼に提示した場合と同様な効果が生じるのであれば、その効果を担うメカニズムは大脳レベルに存在するだろうと推定することができる。さらに、効果が同眼のときと全く同じであればそれは、脳内のかなり上位のレベル、また効果はあるものの弱まつていれば第一次視覚野あたりが怪しいということになる。この他にも脳内の様々なレベルでの細胞の示す特徴を利用し、現象を担うメカニズムのレベルの推定が可能である。例えば、線分や縞パターンの傾きに対する細胞の選択性は第一次視覚野以降にのみ認められることから、刺激の方位が効果に影響を及ぼせば、第一次視覚野以降の現象であるという推論ができる。このようなレベル、部位の推定が的確であれば、逆に生理学者がその部位を捜しまわって、そうした推論にぴったりの特性をもつ細胞を見つけだしてくるということも可能であるし、実際にそうした例は少なくない。たとえば、1980年頃から運動視に関する関心が高まり、運動視に関する研究は飛躍的に進んだ<sup>10,11)</sup>。そこで取り上げられているいくつかの興味深い現象たとえば、一次、二次の運動視の切り分けといった問題では心理物理学的な研究が先行し、それに対応する生理学的な事実がぼつかつ出てきたという状況である<sup>12)</sup>。

こうした対応付けは、様々な難しい問題が関係している。究極的には哲学的な問題であり、こうした還元は厳密な論理としては不可能であるという主張もある<sup>13)</sup>。そう考えると生理、解剖学的な研究はものを「見る」という意味での視覚とは結びつかず、視覚系の単なる細胞生物学に終わってしまうことになる。したがって、厳密な論理的な裏付けがとれなくとも、それぞれが作業仮説を提供し、心理学、生理学がともに進歩していくという関係が成立すれば、心理物理学における生理還元主義の存在意義は十分にあると言えよう。

#### 4. 今後の展望

1980年代以降の視覚の心理物理学には大きな研究傾向の変化が認められる。この傾向の変化は、計算論的なアプローチの発展、高次な、認知的な現象への関心の高

まりという2点に要約される。さらに、視覚系のモジュール性に関する意識の先鋭化、闇上現象への関心の高まりといった傾向もあげることができる。こうした変化をもたらした要因としては、Marrに代表される純粋計算論的な研究の進展<sup>14)</sup>、計算機技術の進歩、コンピュータビジョン研究の進歩、視覚系における機能局在に関する神経生理学、解剖学的な研究の進展<sup>7-9)</sup>などが考えられる。また、ここでとりあげたチャネルの切り分けという問題だけでなく、チャンネル、モジュールといった並列な系で分割処理されたものがどのように再統合されるかという70年代以来の宿題への取組みも多く見られるようになった。こうした最近の研究動向全体の詳しい総括は他稿を参照していただきたい<sup>11)</sup>。心理物理学が最近10年間にわたり切り開いてきた新しい研究分野は、まだ問題の所在が明らかになったという段階であり、これらの問題を具体的なデータに基づいた研究として実質化していくこと、つまり厳密な心理物理学的な手法によって事実を定着していくことが今後の視覚研究のひとつのか題であろう。

#### 文 献

- 1) 田中良久：心理学的測定法，第2版（東京大学出版会，1977）。
- 2) O. Braddick, F. W. Campbell and J. Atkinson: "Channels in vision: Basic aspects," *Handbook of Sensory Physiology*, Vol. 7, eds. R. Held, H. W. Leibowitz, H.-L. Teuber (Springer, Berlin, 1978) pp. 3-38.
- 3) J. G. Robson: "Spatial and temporal contrast sensitivity functions of the human eye," *J. Opt. Soc. Am.*, **56** (1966) 1141.
- 4) C. Blakemore and F. W. Campbell: "On the existence of neurons in the human visual system selectively sensitive to the orientation and size of retinal images," *J. Physiol. (Lond.)*, **203** (1969) 237-260.
- 5) C. P. Stromeier and B. Julesz: "Spatial frequency masking in vision: Critical bands and spread of masking," *J. Opt. Soc. Am.*, **62** (1972) 1221-1232.
- 6) N. Graham and J. Nachmias: "Detection of grating patterns containing two spatial frequencies: A comparison of single channel and multichannel models," *Vision Res.*, **11** (1971) 251-259.
- 7) S. M. Zeki: "Functional specialization in the visual cortex of the rhesus monkey," *Nature*, **274** (1978) 423-428.
- 8) E. A. DeYoe and D. C. van Essen: "Concurrent processing streams in monkey visual cortex," *Trends Neurosci.*, **11** (1988) 555-564.
- 9) M. S. Livingston and D. H. Hubel: "Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement and depth," *J. Neurosci.*, **7** (1987) 3416-3468.
- 10) 佐藤隆夫：“ものの動きを見る”，科学，**62** (1992) 363-

373.

- 11) 佐藤隆夫：“心理物理学における視覚研究の動向”，神経科学レビュー第6巻，伊藤正男，植林博太郎編（医学書院，1992）pp. 238-257.
- 12) 西田真也，佐藤隆夫：“人間はどのように運動をとらえているか”，テレビジョン学会誌，**48** (1994) 157-163.
- 13) W.R. Uttal: “On some two way barriers between theories and mechanisms,” *Percept. Psychophys.*, **48** (1990) 188-203.
- 14) D. Marr: *Vision* (Freeman, New York, 1982).