

視覚における運動の知覚

——計算論的アプローチと神経メカニズム——[†]

西田 眞也

視覚研究のなかでも、運動の知覚のメカニズムは近年積極的に研究されている分野のひとつであり、確実にその構造が明らかになりつつある。ここでは、運動処理の階層性と、運動速度の推定のモデルを中心に概説する。

1. 運動情報処理の階層性

1.1 生理学的階層性

網膜に投影された外界のイメージは、脳内において形態、運動、色といった属性に分離され、ある程度の段階までほぼ独立に処理される¹⁾。人間を含む霊長類の運動情報の処理経路については、おおまかには次のようなことがわかっている (図1参照)²⁻⁴⁾。運動方向に対して選択性をもつ神経細胞は大脳皮質の多くの領野に存在するが、それ以前の処理段階、すなわち網膜の神経節細胞や、網膜から大脳への情報伝達を中継する外側膝状体では見つかっていない。視覚情報の大脳皮質への侵入口は、後頭葉にある第一次視覚野 (V1野) である。ここでは4B層に運動方向選択的な細胞が集中している。この4B層は外側膝状体の大細胞層から入力を受ける。そして、直接または第二次視覚野 (V2野) の太い線条領域を介してMT (middle temporal) 野または第五次視覚野 (V5野) と呼ばれる領域に投射する。MT野は運動情報処理の中核と考えられ、運動刺激に対する人間の脳活動を計測すると、対応する部位に顕著な活動が認められる^{5,6)}。MT野はさらにMST (medial superior temporal) 野やVIP (ventral intraparietal) 野といった領野に投射する。このような生理学的構造は、運動情

報の処理にある種の階層性が存在していることを示唆している。

1.2 計算論的階層性

計算論的に考えても、運動の復元にはいくつかの段階が必要である。重なりあう正方形と円が反対方向に運動するような状況で (図2)、その運動を復元するという問題を考えてみよう。まずイメージ上のそれぞれの位置で、局所的な運動を検出する必要がある。だが、窓問題 (3.1参照) によって直線状の輪郭に対しては運動方向を一意に決定することはできない (aやcの位置)。頂点のような2次元の特徴点 (b) の動きを追跡することも考えられるが、運動系だけで特徴点を事前に決定することは容易ではない。結局、窓問題を解決するために、別々の位置で計測された局所運動を統合するという作業が必要になる。しかし、むやみやたらに局所運動を統合するわけにはいかない。円の輪郭から得られた局所運動 (f~h) は正方形の運動とは別に扱わねばならないし、重なり部分 (d, e) に生じる偶発的な運動を対象自身の運動と区別しなければならない。

各位置で正しい運動速度が求まったとして、今度はそれらがどのように空間的に変化しているかを知ることが必要になる。回転や拡大といった運動のパターンから、3次元空間における自己運動、対象の運動、対象の形状の復元が可能になる。さらに、運動情報を形態情報と再統合することによって、視覚系は正方形と円が運動していることを認識できる。

これらの階層的な計算は、生理学的な処理の段階とある程度対応しているものと考えられている。ブラッド運動 (3.1参照) に対する神経細胞の応答をみると、V1の細胞は局所的な要素運動に応答するが、MTには全体的なパターン運動に応答する細胞がある^{7,8)}。また、MST野では、回転や拡大運動に応答する細胞が見つかっている^{9,10)}。

では、各段階で具体的にどのような処理が行われている

[†] 著者による関連情報がホームページでご覧になれます。「光学」のホームページ <http://wwwsoc.nacsis.ac.jp/osj-ap/kogaku/index.html> から第28巻第5号の目次をたどることによりアクセスできますので、関心をお持ちの方はお試しください。
NTTコミュニケーション科学基礎研究所人間情報科学部 (〒243-0198 厚木市森の里若宮 3-1)
E-mail: nishida@apollo3.brl.ntt.co.jp

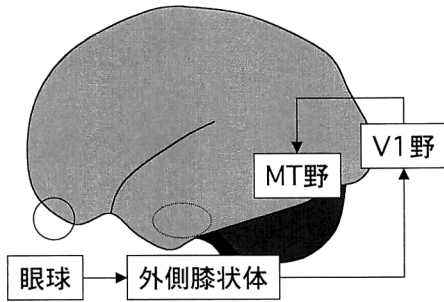


図1 人間の脳皮質において運動情報の処理に深く関係すると考えられている一次視覚野およびMT野のおおまかな位置。

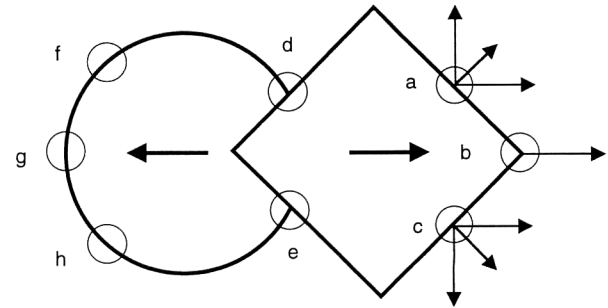


図2 重なった正方形と円が反対方向に運動している。この運動を正しく知覚するには、階層的な運動処理が必要である。

のだろうか。3章では局所運動の統合モデルを紹介するが、その準備として、前段階となる局所運動検出のモデルについて多少ふれておく。

2. 局所運動の計算

局所運動の検出モデルには、相関法、時空間フィルター法、勾配法の3種類がある。相関法¹¹⁾は時空間フィルター法と類似した点が多く、ここでは省略する。

2.1 時空間フィルター法

時空間フィルター法の基本的な考え方は、時空間平面上での傾きである運動を、同じく時空間平面で傾いたフィルターによって検出するというものである。このようなフィルターは、位相の違う時空間バンドパスフィルターの組み合わせで作ることができる^{12,13)}。これは同時に、特定運動方向の時空間周波数を取り出すフィルターにもなっている。図3に運動する輝度正弦波とその検出に適した時空間フィルターモデルの受容野を、実空間と周波数空間で示す。実際、ネコの17野(一次視覚野)の単純細胞の刺激応答から図3と非常に類似した時空間受容野が得られている^{14,15)}。

2.2 勾配法

一方、勾配法は時空間の輝度勾配から速度を推定する方法であり、運動の前後で強度 I が保たれるという仮定に基づく^{16,17)}。

$$I(x, y, t) = I(x + v_x, y + v_y, t + 1) \quad (1)$$

ここで、 v_x 、 v_y は、水平、垂直方向の速度である。右辺をテイラー展開して一次の項で近似すると、以下の(2次元)の勾配制約が導かれる。

$$I_x v_x + I_y v_y + I_t = 0 \quad (2)$$

ここで、 I_x 、 I_y 、 I_t は、強度の空間および時間微分である。式(2)の制約を満たす v_x 、 v_y が求めるべき速度であるが、この値を計算するには複数の位置における時空間微分の値が必要となる。例えば、近傍の数多くの点で勾配制約を統合し、

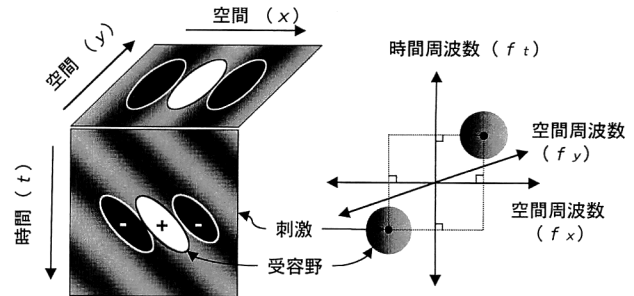


図3 右方向に運動する正弦波刺激と局所運動の時空間フィルターモデルの受容野を、時空間次元(左)および周波数次元(右)で表現したもの。受容野とはその細胞がどのような入力に反応するかを決定するマップで、正のコントラストが+領域に入ると応答が強められ、-の領域に入ると反応が弱められる。線形フィルターの畳み込みカーネルのようなものと考えればよい。

$$C(v_x, v_y) = \sum_{x,y,t} w(x, y, t) (I_x v_x + I_y v_y + I_t)^2 \quad (3)$$

という関数の値が最小になるような v_x 、 v_y を求めればよい^{17,18)}。ここで $w(x, y, t)$ は重み付け関数である。

脳の処理のモデルとして勾配法を考えると、(ぼかした後)微分をとるという操作が、ガウス関数を微分して得られる2相性の関数と入力の畳み込み積分を行うことと等価であることに注目して、そのような形状の受容野をもつ細胞を想定し、それを時間/空間微分オペレーターとする。式(2)を神経回路で解くことは容易ではないので、通常、空間を1次元とし、空間微分と時間微分の比から速度を求めることを考える($v_x = -I_t / I_x$)¹⁹⁾。しかし、 I_x は0になる場合があり、この計算は不安定である。また、ガウス関数の1回微分は、実際知られている細胞の受容野の形状と対応しない。これらの問題を解決するため、高次微分フィルターを用いた多重チャンネル勾配モデルが提案されている²⁰⁾。

2.3 二次運動・特徴追跡

上述のモデルは、輝度で定義されたパターンの運動(一

次運動)を検出するように設計されており、一部の例外を除き²⁰⁾、高次の刺激属性(コントラスト変調やテクスチャーの違いなど)の運動(二次運動, 図4)を検出することはできない^{21,22)}。二次運動は一次運動とは別の系で処理されるというのが現在主流の考えである²³⁻²⁶⁾。二次運動の系では、整流等の非線形な前処理の後、一次運動と同様の方式で運動検出が行われると考えられている。生理学的には、二次運動に応答する細胞がサル²⁷⁾のMT野やネコの18野²⁸⁾で報告されている²⁷⁻²⁹⁾。fMRIを用いた研究からは、V3野が二次運動の処理に関与している可能性が指摘されている³⁰⁾。また、人間の運動知覚には一次、二次の機構だけでは説明できない現象があり、第3の運動検出機構(特徴追跡)の存在も示唆されている³¹⁻³⁴⁾。

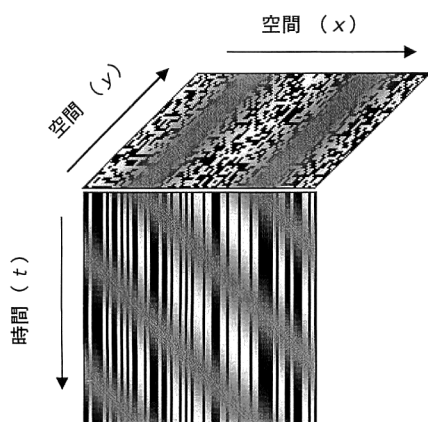


図4 二次運動の例。静止したランダムドットのコントラスト変調の波が右方向に運動する様子を示している。局所的な平均輝度はどの位置でも変わらないので、図3に示すような線形フィルタ的な検出器ではこのような運動を捉えることはできない。

3. 全体運動の計算

3.1 窓問題

運動検出器はそれぞれ受容野をもっている。これは、小さな窓から刺激パターンを覗き、その中で運動を測定している状況と類似している。窓の中の空間パターンが直線輪郭のような1次元パターンの場合、そこだけでは真の運動方向や速度が決定できない。これを窓問題という^{16,19,35,36)}。

また、生体の運動検出を考えると、もうひとつの意味で窓問題が生じる。局所運動検出のモデルやV1細胞の受容野は空間的に1次元である。したがって、受容野内に頂点のような2次元の特徴が入った場合でも、その検出器の出力だけから真の運動方向を決定することはできない。

窓問題に関する実験では、方位や運動速度の異なる2つの1次元運動縞(通常は正弦波)を重ね合わせたブラッド運動(図5)が用いられることが多い^{7,36)}。要素パターンを単独に観察するとその法線方向に運動が見えるが、両者を重ね合わせると1つのまとまりとして特定の方向に運動が見える。ただ、方向や空間周波数が大きく異なると、要素運動が別々に見える場合がある(運動透明視)。

一般に、局所輪郭の法線方向の速度がわかっているとき、真の速度ベクトルはその法線速度ベクトルを含む1本の拘束線上にある。2つの平行でない輪郭が同じ速度で動いているとき、その真の速度はそれぞれの拘束線の交点である。この交点をIOC(intersection of constraints)という³⁶⁾。問題は、視覚系が実際にIOC解を計算しているのかどうかである。IOCの対立仮説としてしばしば登場するのは、ベクトル平均(またはベクトル加算)である。これは、異なる輪郭の法線方向の速度の平均から全体の運動方向を

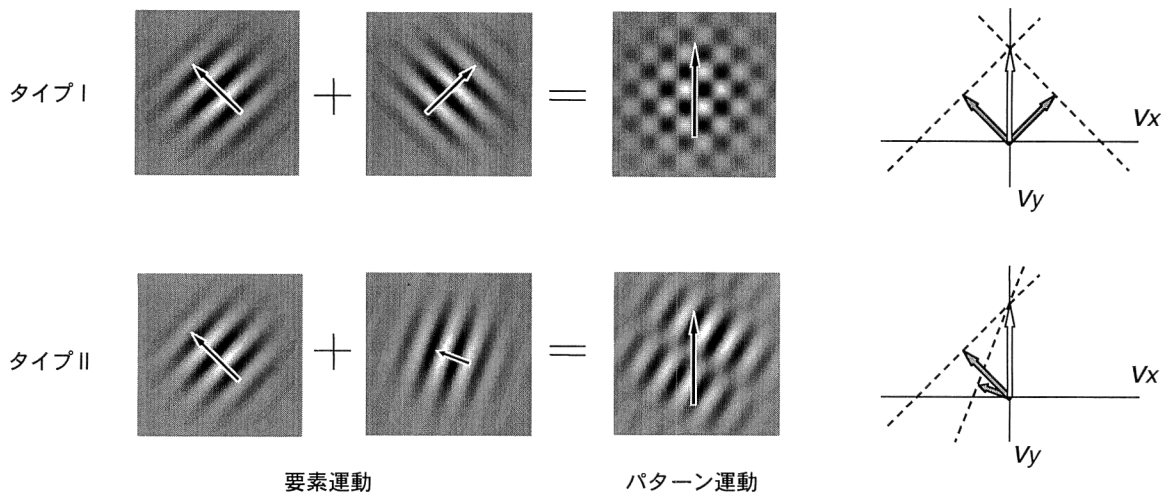


図5 タイプIとタイプIIのブラッド運動。運動する2つの1次元要素パターンを重ねると、一体となったパターンが特定の方向に運動する。理論的に正しいパターン運動の速度ベクトルは、各要素運動から決定される拘束線(破線)の交点となる。

計算するというもので、数学的に正しい解を与える方法ではないが、生体にとってその計算は容易に思える。

図5には2種類のブラッド運動が示されている。ひとつは2つの要素運動のベクトルがIOC解のベクトルを挟んで反対側に存在するような場合で、タイプIと呼ばれる。この場合、ほぼIOCの方向に運動が知覚されるが、ベクトル平均もIOCと同じまたは近い方向になり、いずれの仮説が正しいか区別は難しい。もうひとつは2つの要素運動のベクトルがIOCベクトルの一方に存在するような場合で、タイプIIと呼ばれる。この場合、ベクトル平均は2つの要素ベクトルの間なので、IOCとはかなり予測が異なる。実際にこの刺激を観察すると、条件が揃えばIOCに近い方向に運動が見える³⁶⁾。このことはIOC説に決定的に有利な結果と思われるが、以下に述べるようにベクトル平均説でも説明できるのである。

3.2 Wilson らのモデル

タイプIIブラッドは、IOCに完全に一致する方向に見えるのではない。多少ベクトル平均の方向にバイアスがかかり、その大きさは周辺視では 30° にも達する³⁷⁾。また、刺激の提示時間が短い場合や刺激コントラストが低いとき、ベクトル平均方向に知覚される傾向が強まる³⁸⁾。このような結果からWilsonら^{24,39)}は、運動統合は基本的にベクトル平均なのだと考える。鍵になる考え方は二次運動を含めてベクトル平均するという点である。正弦波縞を重ねたブラッドパターンにはコントラストの変調が生じる。その運動は典型的な二次運動であり、整流タイプの前処理と標準的な運動分析過程で取り出すことができる^{21,24)}。この二次の運動信号と2つの要素運動から得られた一次の運動信号を

加算平均すると、タイプIIブラッドについてもIOCに近い運動方向が得られる(図6左)。周辺視、短時間提示または低コントラストでベクトル平均方向へのバイアスが強まるのは、これらの条件で二次系が十分に働かないためだと考える。また彼らの考えで空間的に離れた要素運動がそのベクトル平均方向にまとまって運動する現象^{40,41)}が容易に説明できる。ちなみに、Wilsonらの考えはIOC方向に運動する格子の交差点(プロップ)を追跡するという考え⁴²⁾とは異なる。

Wilsonらは、一次の要素運動はV1から直接MTに至る経路、二次の要素運動はV1からV2を介してMTに至る経路、要素運動の加算平均はMTで行われると考える。彼らの考える神経メカニズムを図6右に示す。まず、一次、二次の要素運動ユニットが運動検出を行う。パターンユニット(MT細胞)は、類似の方向($\pm 90^\circ$)に応答する要素運動ユニットから興奮性の入力、その範囲外からは抑制性の入力を受ける。一定以上離れた方向に反応するパターン運動ユニット間には競合的な相互抑制が働き、最も強い反応をするユニットとその近傍のユニットだけが生き残る。そして、生き残ったユニットの活動パターンからベクトル平均の運動方向が決定される。このままのモデルでは1つの位置に1つの運動方向だけが知覚されることになり、ブラッドの運動透明視が説明できない。この点は要素運動ユニットからの入力やパターン運動ユニット間の相互作用が 120° 以上離れた運動の間で起こらないという仮定を付加することにより説明することができるとWilsonらは主張する。

Wilsonらのモデルにはいくつかの問題が指摘されてい

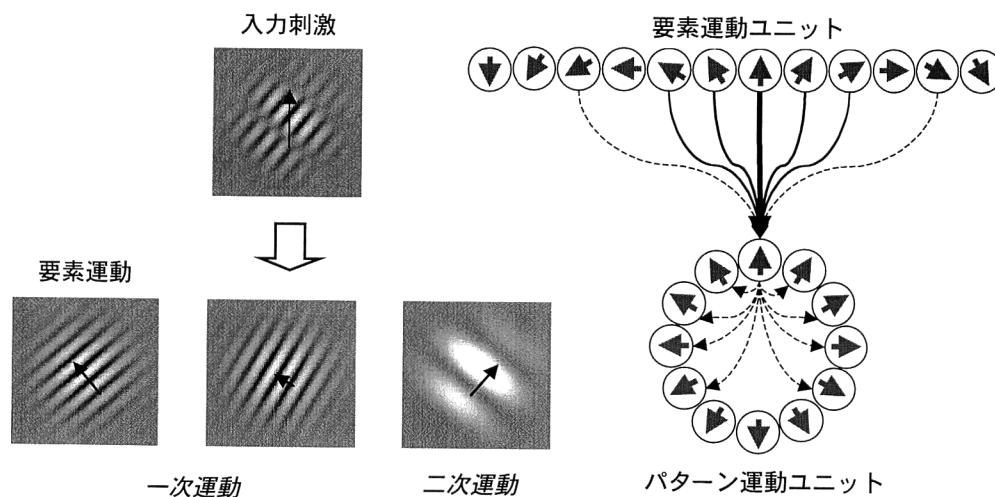


図6 Wilsonらのベクトル平均モデル。まず、要素運動検出ユニットが、入力画像から一次(輝度)運動と二次(コントラスト変調)運動を取り出す(左)。次に、要素運動検出ユニットから入力を受けたパターン運動検出ユニットがベクトル平均方向を決定する(右)。実線は興奮性、破線は抑制性の結合を示す。

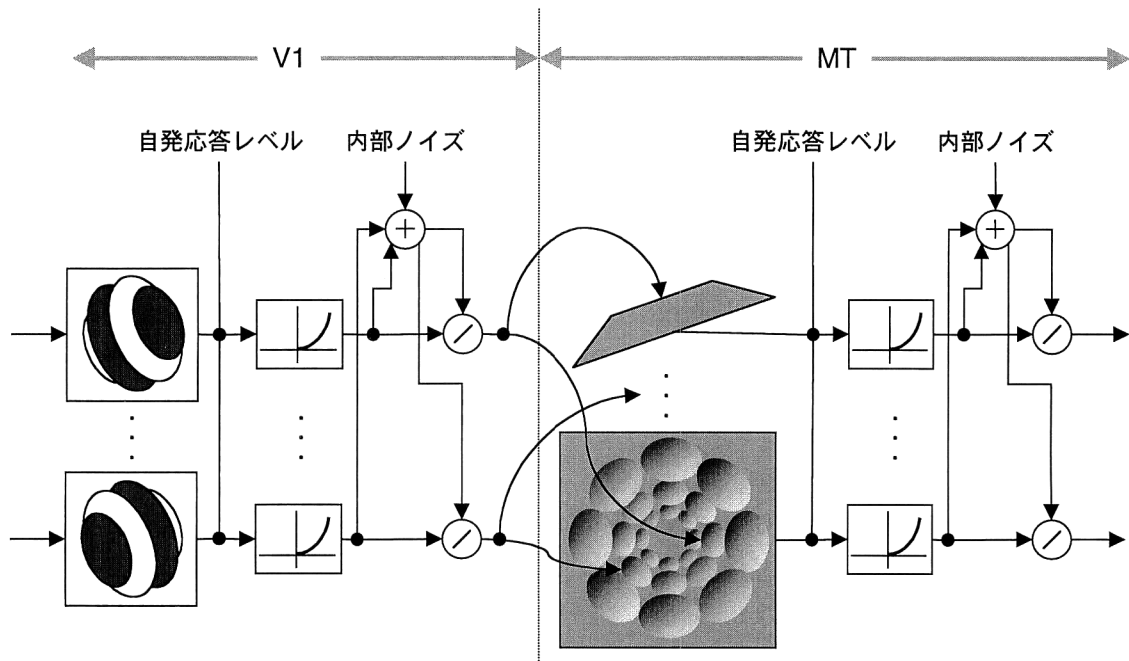


図7 Simoncelli & Heeger の V1 および MT のモデル。

る。彼らのモデルによれば、要素運動が二次のタイプ II ブラッドは常にベクトル平均方向に運動することが予想されるが、実際は提示時間によりベクトル平均から IOC に運動方向が変化する⁴³⁾。その他の問題点については 3.4 でふれる。

3.3 二次元勾配法

2.2 で述べた 2 次元勾配拘束 (式 (2) および式 (3)) を満たす解を計算すれば、統合した空間内での IOC 解を求めることになる。一次または高次のガウス関数微分フィルターの出力に基づいてこの問題を解く数学的方法が Heeger & Simoncelli¹⁷⁾ によって提案されている。また、最近 Johnston ら⁴⁴⁾ は多重チャンネル勾配モデルを 2 次元に拡張した。1 次元のモデルでさまざまな方位について平行、垂直 2 つの方向の速度を求め、そこから真の運動速度を決定する。その生物学的妥当性は今後の議論を待たねばならないが、実際に実画像に対して動くモデルとしてそのパフォーマンスは非常に高い。

3.4 Simoncelli & Heeger のモデル

図 3 で示したように、時空間フィルターモデルの受容野を周波数空間にプロットすると、多少扁平した球状になる。一方、ある速度、方向で運動する刺激パターンの周波数成分は原点を通る 1 つの平面上に存在する。このように考えると、局所運動検出器の出力から 2 次元速度 (IOC 解) を推定する問題は、入力に対する球の分布から、それらを通る平面を推定することと等価になる⁴⁵⁾。この問題を解く

アルゴリズムを MT 細胞のモデルとして定式化したのが Simoncelli & Heeger⁴⁶⁾ である。

彼らのモデルは V1 と MT の 2 段階から構成される (図 7)。V1 のモデル⁴⁷⁾ では、まず入力と受容野 (時空間のバンドパス傾きフィルター) の内積をとり、自発応答に対応する定数を加え、半波整流でプラス側だけを取り出し、自乗する。これは 1 つの神経細胞が基本的にプラス側の信号しか送れないことに対応する。各細胞の出力を近接する細胞でプールし、内部ノイズの項を加え、その値で各細胞の出力を割る。この利得制御の過程は、出力の飽和を防ぎ、刺激強度が細胞の出力パターンに与える影響を小さくする (コントラスト正規化)。MT のモデルは V1 のモデルとほぼ同じ構造をもつ。ただ、MT 細胞の受容野は V1 の活動パターンに対して定義される。特定の MT 細胞は特定の速度に反応すると考え、速度平面上に受容野をもつすべての V1 細胞から興奮性の入力、それ以外からは抑制性の入力を受ける。

MT 細胞に対して V1 から興奮性と抑制性の入力があり、また、MT 細胞間で抑制性の相互作用があるといった点で、Simoncelli らのモデルは Wilson らのモデルと共通する部分が多い。しかし、Simoncelli らのモデルでは V1 から MT への方向統合的なマッピング^{48,49)} により IOC 解を計算する。また、Simoncelli らのモデルにおける相互抑制は、Wilson らが考えるような競合的なものではない。この差はランダムドットの運動に対する MT 細胞の反応の

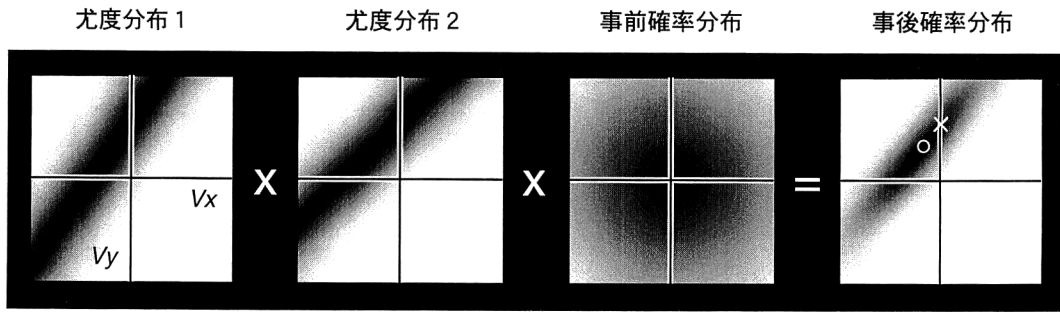


図8 Weiss & Adelson の考え方. 拘束線を尤度分布とみなし, 事前確率分布を考慮に入れてベイズ推定を行う. 事後確率分布で×は IOC 解, ○は事後確率のピーク位置を示す.

予測に違いを生む。ランダムドット運動は MT 細胞を効率的に反応させる刺激として多くの生理学や心理物理学の実験で用いられてきた。そして、MT 細胞の出力がパターン中の信号運動とノイズ運動の比にほぼ比例して増大すること⁵⁰⁾、また、信号運動に第 2 の運動を重ねると出力は抑制され、その抑制量は 90° 以上の方位差ではほぼ一定とあること⁵¹⁾などが明らかとなっている。このような結果は、Simoncelli らのモデルでは説明できるが、Wilson らのモデルとは矛盾する⁵²⁾。なぜなら、彼らのモデルによれば、±120° の範囲内では相対的に強い運動信号だけが生き残り、それ以上離れた運動信号間では相互作用がなくなることが予想されるからである。また、Wilson らのモデルでは速度がユニットの活動強度としてコードされているが、Simoncelli らのモデルでは生理学的に示唆されているように⁵³⁾ それぞれの MT 細胞が特定範囲の速度に応答し、細胞の興奮パターンとして速度がコードされている。

Simoncelli らのモデルは MT 細胞のモデルであり、その出力からどのように運動知覚が成立するかは別に考えなければならない。また、基本的には IOC 解を計算するモデルなので、そのままの形では、Wilson らが問題にしたタイプ II プラッドにまつわる諸現象を説明することはできない。

3.5 Weiss & Adelson のモデル

プラッドはある条件では IOC 方向に、またある条件ではベクトル平均方向に見える。この問題に対して IOC 仮説の側から説明を試みたのが Weiss & Adelson^{54,55)} である。

Weiss らの考えの基本はベイズ推定にある。いま独立な 2 つの証拠 E_a, E_b があつたとき、事象 θ が起こっている事後確率 $P(\theta|E_a, E_b)$ は、 θ の本来生じる確率 (事前確率) $P(\theta)$ と、 θ のもとで E_a, E_b が得られる尤度 $P(E_a|\theta)$ 、 $P(E_b|\theta)$ の積に、正規化のための定数 k を乗じたものから計算できる。

$$P(\theta|E_a, E_b) = kP(\theta)P(E_a|\theta)P(E_b|\theta) \quad (4)$$

この事後確率が最大になる θ が最尤推定値である。これを運動速度の推定問題に当てはめると、 θ は真の速度、 E_a, E_b は別々の位置で得られた局所運動の測定値、そこから得られた拘束線は $P(E|\theta)$ の分布を表すものと考えられる。事前確率 $P(\theta)$ は網膜上の速度分布で、遅い速度ほど生起確率が高いと仮定する^{17,19)}。さて、局所運動が正確に測定できる場合には、それぞれ尤度分布は 1 本の直線になる。交点は 1 点に決まり、IOC 解が事後確率のピークとなる。しかし、運動の測定にノイズが入ると図 8 に示すようなフuzzyな尤度分布が得られる。このような尤度分布と事前確率分布を掛け合わせると、ピークは IOC 解からずれてベクトル平均に近くなる。これはベクトル平均のほうが IOC よりも遅いことに関係している。

低速バイアスを仮定すると、本来曖昧である 1 次元輪郭の運動がその法線方向に見えることも説明できる。しかし、曲がった輪郭が運動するような場合、局所的に法線方向のバイアスがかかり、人間には剛体運動が見えるときでも非剛体運動の知覚が予測されてしまう。この問題を解決するため、Weiss らは滑らかな速度場を拘束条件に加えた^{56,57)}。

このような計算論を Weiss らはコンピューター上に実装した。2 次元運動の計算には式 (2) の 2 次元勾配制約を用い、式 (3) から尤度分布を計算した⁵⁸⁾。そして、タイプ II プラッドに対する提示時間やコントラストの効果^{37,38)}をはじめ、バーバーポール錯視⁵⁹⁾、楕円や正弦波輪郭の非剛体運動^{56,60)} など数多くの現象が、このモデルで説明可能であることを示した。

さらに Weiss^{55,61)} は、運動情報の分離の問題を扱えるようなモデルを拡張している。複数の対象が独立に運動しているような場合 (図 2) や運動透明視の事態で、滑らかな運動場を単純に仮定することはできない。繋がった輪郭上だけで速度場を滑らかにするという考え⁵⁶⁾ では、例えば離れた位置にあるドットによって輪郭の運動が捕捉されるという現象が説明できない。そこで Weiss は、イメージを複数の

層に分解しその層内で速度場を滑らかにするという方式を提案した。そして、ドットによる運動捕捉、ランダムドットの運動透明視⁶²⁾、(矩形波の)プラッドの運動透明視に対する運動方向の効果などがこのモデルで説明できることを示した。ただ、彼のモデルはイメージの各層への割り付けを運動場の情報のみで行うため、必ずしも知覚現象を十分に説明することができなかった。人間の場合、輪郭がどの表面に属するか、また交差部分の明るさが透明視条件に一致するかどうかなどが運動情報の分離に重要な役割を果たしている^{63,64)}。運動視系以外の情報を利用してイメージの層への割り付けを行う方向でモデルを発展させる必要があることを Weiss は指摘している。

Weiss らのモデルは計算論であり、神経回路への実装に重きを置くその他のモデルと同じレベルで議論できない。おそらく Simoncelli & Heeger タイプのモデルと融合する形で Weiss らのモデルは発展していくものと予想される。それが成功するかどうか、このモデルの生物学的妥当性を判断する重要な鍵となる。

以上のように、運動速度の復元についてはかなり具体的な部分まで理解が進んでいる。ここではモデルを中心に説明してきたが、その進歩の裏に莫大な実験データの蓄積があることを忘れてはならない。

最後に、本解説執筆にあたり、日頃より研究をサポートしていただいている NTT コミュニケーション科学基礎研究所人間情報科学部内藤誠一郎部長に感謝します。

文 献

- 1) S. Zeki: 脳のヴィジョン (医学書院, 1995).
- 2) M. S. Livingstone and D. H. Hubel: "Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth," *J. Neurosci.*, **7** (1987) 3416-3466.
- 3) S. Zeki: "脳と視覚", *日経サイエンス*, **22** (1992) 38-49.
- 4) T. D. Albright: "Cortical processing of visual motion," *Visual Motion and Its Role in the Stabilization of Gaze*, eds. F. A. Miles and J. Wallman (Elsevier, London, 1993).
- 5) S. Zeki, J. D. G. Watson, C. J. Lueck, K. J. Friston, C. Kennard and R. S. J. Frackowiak: "A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex," *J. Neurosci.*, **11** (1991) 641-649.
- 6) R. B. H. Tootell, J. B. Reppas, K. K. Kwong and R. Malach: "Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging," *J. Neurosci.*, **15** (1995) 3215-3230.
- 7) J. A. Movshon, E. H. Adelson, M. S. Gizzi and W. T. Newsome: "The analysis of moving visual patterns," *Exp. Brain Res. (Suppl.)*, **11** (1985) 117-151.
- 8) H. R. Rodman and T. D. Albright: "Single-unit analysis of

- pattern-motion selective properties in the middle temporal area (MT)," *Exp. Brain Res.*, **75** (1989) 53-64.
- 9) K. Tanaka and H. Saito: "Analysis of motion of the visual field by direction, expansion/contraction, and rotation cells clustered in the dorsal part of the medial superior temporal area of the macaque monkey," *J. Neurophysiol.*, **62** (1989) 626-641.
- 10) C. J. Duffy and R. H. Wurtz: "Sensitivity of MST neurons to optic flow stimuli. II. Mechanisms of response selectivity revealed by small-field stimuli," *J. Neurophysiol.*, **65** (1991) 1346-1359.
- 11) J. P. H. van Santen and G. Sperling: "Elaborated Reichardt detectors," *J. Opt. Soc. Am. A*, **2** (1985) 300-321.
- 12) A. B. Watson and A. J. Ahumada Jr.: "Model of human visual-motion sensing," *J. Opt. Soc. Am. A*, **2** (1985) 322-341.
- 13) E. H. Adelson and J. R. Bergen: "Spatiotemporal energy models for the perception of motion," *J. Opt. Soc. Am. A*, **2** (1985) 284-299.
- 14) J. McLean and L. A. Palmer: "Contribution of linear spatiotemporal receptive field structure to velocity selectivity of simple cells in area 17 of the cat," *Vision Res.*, **29** (1989) 675-679.
- 15) G. C. DeAngelis, I. Ohzawa and R. D. Freeman: "Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. I. General characteristics and postnatal development," *J. Neurophysiol.*, **69** (1993) 1091-1117.
- 16) B. K. P. Horn and B. G. Shunck: "Determining optical flow," *Artif. Intell.*, **17** (1981) 185-203.
- 17) D. J. Heeger and E. P. Simoncelli: "Model of visual motion sensing," *Spatial Vision in Humans and Robots*, eds. L. Harris and M. Jenkin (Cambridge University Press, Cambridge, 1992) pp. 367-392.
- 18) B. D. Lucas and T. Kanade: "An iterative registration technique with an application to stereo vision," *Proceedings of 7th International Joint Conference on Artificial Intelligence* (Vancouver, 1981) pp. 674-679.
- 19) D. Marr and S. Ullman: "Directional selectivity and its use in early visual processing," *Proc. Royal Soc. London, B*, **211** (1981) 151-180.
- 20) A. Johnston, P. W. McOwan and H. Buxton: "A computational model of the analysis of some first-order and second-order motion patterns by simple and complex cells," *Proc. Royal Soc. London, B*, **250** (1992) 297-306.
- 21) C. Chubb and G. Sperling: "Drift-balanced random stimuli: A general basis for studying non-Fourier motion perception," *J. Opt. Soc. Am. A*, **5** (1988) 1986-2007.
- 22) P. Cavanagh and G. Mather: "Motion: The long and short of it," *Spatial Vision*, **4** (1989) 103-129.
- 23) C. Chubb and G. Sperling: "Two motion perception mechanisms revealed through distance-driven reversal of apparent motion," *Proc. National Academy Sci., U.S.A.*, **86** (1989) 2985-2989.
- 24) H. R. Wilson, V. P. Ferrera and C. Yo: "A psychophysically motivated model for two-dimensional motion perception," *Visual Neurosci.*, **9** (1992) 79-97.
- 25) S. Nishida, T. Ledgeway and M. Edwards: "Dual multiple-scale processing for motion in the human visual system," *Vision Res.*, **37** (1997) 2685-2698.

- 26) C. W. G. Clifford and L. M. Vaina: "A computational model of selective deficits in first and second-order motion processing," *Vision Res.*, **39** (1999) 113-130.
- 27) T. D. Albright: "Form-cue invariant motion processing in primate visual cortex," *Science*, **255** (1992) 1141-1143.
- 28) Y. Zhou and C. L. Baker Jr.: "A processing stream in mammalian visual cortex neurons for non-Fourier responses," *Science*, **261** (1993) 98-101.
- 29) I. Mareschal and C. L. J. Baker: "A cortical locus for the processing of contrast defined contours," *Nature Neurosci.*, **1** (1998) 150-154.
- 30) A. T. Smith, M. W. Greenlee, K. D. Singh, F. M. Kraemer and J. Hennig: "The processing of first- and second-order motion in human visual cortex assessed by functional magnetic resonance imaging (fMRI)," *J. Neurosci.*, **18** (1998) 3816-3830.
- 31) P. Cavanagh: "Attention-based motion perception," *Science*, **257** (1992) 1563-1565.
- 32) A. T. Smith: "Correspondence-based and energy-based detection of second-order motion in human vision," *J. Opt. Soc. Am. A*, **11** (1994) 1940-1948.
- 33) Z. L. Lu and G. Sperling: "The functional architecture of human visual-motion perception," *Vision Res.*, **35** (1995) 2697-2722.
- 34) Z. L. Lu and G. Sperling: "Attention-generated apparent motion," *Nature*, **377** (1995) 237-239.
- 35) C. L. Fennema and W. B. Thompson: "Velocity discrimination in scenes containing several moving objects," *Computer Graphics and Image Processing*, **9** (1979) 301-315.
- 36) E. H. Adelson and J. A. Movshon: "Phenomenal coherence of moving visual patterns," *Nature*, **300** (1982) 523-525.
- 37) V. P. Ferrera and H. R. Wilson: "Perceived direction of moving two-dimensional patterns," *Vision Res.*, **30** (1990) 272-287.
- 38) C. Yo and H. R. Wilson: "Perceived direction of moving two-dimensional patterns depends on duration, contrast and eccentricity," *Vision Res.*, **32** (1992) 135-147.
- 39) H. R. Wilson and J. Kim: "A model for motion coherence and transparency," *Visual Neurosci.*, **11** (1994) 1205-1220.
- 40) E. Mingolla, J. T. Todd and J. F. Norman: "The perception of globally coherent motion," *Vision Res.*, **32** (1992) 1015-1031.
- 41) T. Takeuchi: "Effect of contrast on the perception of moving multiple Gabor patterns," *Vision Res.*, **38** (1998) 3069-3082.
- 42) P. Wenderoth, D. Alais, D. Burke and R. van der Zwan: "The role of the blobs in determining the perception of drifting plaids and their motion aftereffects," *Perception*, **23** (1994) 1163-1169.
- 43) S. J. Cropper, D. R. Badcock and A. Hayes: "On the role of second-order signals in the perceived direction of motion of Type II plaid patterns," *Vision Res.*, **34** (1994) 2609-2612.
- 44) A. Johnston, P. W. McOwan and C. P. Benton: "Robust velocity computation from a biologically motivated model of motion perception," *Proc. Royal Soc. London, B*, **266** (1999) 509-518.
- 45) D. J. Heeger: "Model for the extraction of image flow," *J. Opt. Soc. Am. A*, **4** (1987) 1455-1471.
- 46) E. P. Simoncelli and D. J. Heeger: "A model of neuronal responses in visual area MT," *Vision Res.*, **38** (1998) 743-761.
- 47) D. J. Heeger, E. P. Simoncelli and J. A. Movshon: "Computational models of cortical visual processing," *Proc. National Academy Sci., U.S.A.*, **93** (1996) 623-627.
- 48) T. D. Albright: "Direction and orientation selectivity of neurons in visual area MT of the macaque," *J. Neurophysiol.*, **52** (1984) 1984.
- 49) G. R. Stoner and T. D. Albright: "Visual motion integration: A neurophysiological and psychophysical perspective," *Visual Detection of Motion*, eds. A. T. Smith and R. J. Snowden (Academic Press, London, 1994) pp. 253-290.
- 50) K. H. Britten, M. N. Shadlen, W. T. Newsome and J. A. Movshon: "Responses of neurons in macaque MT to stochastic motion signals," *Visual Neurosci.*, **10** (1993) 1157-1169.
- 51) R. J. Snowden, S. Treue, R. E. Erickson and R. E. Andersen: "The response of area MT and V1 neurons to transparent motion," *J. Neurosci.*, **11** (1991) 2768-2785.
- 52) M. Edwards and S. Nishida: "Global motion transparency: No direction-specific masking," *Vision Res.*, (1999) in press.
- 53) H. R. Rodman and T. D. Albright: "Coding of visual stimulus velocity in area MT of the macaque," *Vision Res.*, **27** (1987) 2035-2048.
- 54) Y. Weiss and E. H. Adelson: "Slow and smooth: A Bayesian theory for the combination of local motion signals in human vision," *MIT AI Memo*, **1624** (1998).
- 55) Y. Weiss: "Bayesian motion estimation and segregation," *Ph. D thesis, Department of Brain and Cognitive Sciences (MIT, Cambridge, MA, 1998)*.
- 56) E. C. Hildreth: *The Measurement of Visual Motion* (MIT Press, Cambridge, MA, 1984).
- 57) A. L. Yuille and N. M. Grzywacz: "A computational theory for the perception of coherent visual motion," *Nature*, **333** (1988) 71-74.
- 58) E. Simoncelli: "Distributed representation and analysis of visual motion," *Ph. D thesis, Department of Electrical Engineering and Computer Science (MIT, Cambridge, MA, 1993)*.
- 59) H. Wallach: "Ueber visuell wahrgenommene Bewegungsrichtung," *Psychol. Forsch.*, **20** (1935) 325-380.
- 60) K. Nakayama and G. H. Silverman: "The aperture problem: I. Perception of nonrigidity and motion direction in translating sinusoidal lines," *Vision Res.*, **28** (1988) 739-746.
- 61) Y. Weiss: "Smoothness in layers: Motion segmentation using nonparametric mixture estimation," *Proceedings of IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition* (1997) pp. 520-527.
- 62) N. Qian, R. A. Andersen and E. H. Adelson: "Transparent motion perception as detection of unbalanced motion signals: I. Psychophysics," *J. Neurosci.*, **14** (1994) 7357-7366.
- 63) S. Shimojo, G. H. Silverman and K. Nakayama: "Occlusion and the solution to the aperture problem," *Vision Res.*, **29** (1989) 619-626.
- 64) G. R. Stoner, T. D. Albright and V. S. Ramachandran: "Transparency and coherence in human motion perception," *Nature*, **344** (1990) 153-155.

(1998年12月25日受理)