

## 網膜神経細胞ネットワークモデルを用いた固視微動による知覚増強効果の検証

小濱 剛<sup>1</sup>, 米澤 瑛二<sup>2</sup>

## 要旨

最近、注視中に不随意に生じる固視微動が高い空間周波数成分の知覚だけを増強し、低い空間周波数にはほとんど影響しないことを示唆する実験結果が報告された。本研究では、網膜神経細胞ネットワークモデルを用いて、このような知覚増強作用が網膜レベルの情報処理で発生しているのか否かについて検討を行った。シミュレーション実験の結果、入力パターンが低い空間周波数成分で構成されている場合において固視微動による知覚増強作用が発生し、高い空間周波数の場合にはほとんど影響が生じないことが示された。実験で得られた知見とは逆の傾向ではあるものの、固視微動による特定の空間周波数帯域の知覚増強効果が網膜の情報処理の段階で発生している可能性が示唆される。

## 1. 緒論

一点をじっと注視している間も、眼球は完全に静止することなく固視微動と呼ばれる微少な眼球現象が生じている。特殊なコンタクトレンズを装着して網膜上の動きを実験的に止めてしまうと視知覚が喪失する充填現象が生じることから、固視微動は網膜神経節細胞の過渡的応答を持続させるために発生するものと考えられてきた<sup>(1)</sup>。しかしながら、自然な視覚活動中、固視微動が充填を防ぐ以外にどのような機能を有するのかについては、長い間議論されているものの未だに明らかにされていない。このような固視微動の機能についての古典的な解釈に対し、最近では、その制御系に高次脳機能が関与している可能性を強く示唆する実験結果の報告が相次いでいる。例えば、固視微動の構成要素であるマイクロサッカードと呼ばれる微小な視線のジャンプや、ドリフトと呼ばれる低周波で小振幅の振動成分は、注視目標への注意の集中度合いによって、その特性に変化が生じることが示されている<sup>(2-8)</sup>。

ごく最近、Rucci らによって、固視微動のうちドリフトと呼ばれる低周波振動、およびトレマーと呼ばれる微細で高速な振動が、視覚パターン中の高い空間周波数成分のみを増強させ、低い空間周波数成分にはほとんど影響しないことが示された<sup>(9)</sup>。このことから、固視微動は特定の空間周波数帯域にのみ知覚増強効果をもたらすことが示唆されており、この機能の持つ生物学あるいは進化学上の意義の検討が、新たな問題点として提起されている。

しかしながら、Rucci らが用いた実験系が注視位置の変化をリアルタイムで検出し、同時に注視位置の変動を打ち消すように視覚刺激の提示位置を変化させるという特殊なものであるため、報告された実験結果が視覚系の情報処理の特徴であるとは言い切れず、実験系の特徴により生じたものであるとも考えることができる。また、このような知覚の増強効果が網膜における情報処理の段階で発生するのか、あるいは、大脳皮質における高次の情報処理を必要とするのかについては言及されていない。

---

原稿受付 2008 年 6 月 23 日

本研究の一部は近畿大学学内研究助成金（奨励研究）GS15, 2007 の助成を受けた。

1. 近畿大学生理工学部 電子システム情報工学科, 〒 649-6493 和歌山県紀の川市西三谷 930

2. 近畿大学大学院生理工学研究科 電子システム情報工学専攻, 〒 649-6493 和歌山県紀の川市西三谷 930

そこで本研究では、Rucci らによって示された固視微動による視知覚の増強効果が、視覚系の情報処理過程においてどの段階で発生するのか確認することを目的として、視細胞、双極細胞、および神経節細胞の応答特性を考慮した網膜神経細胞ネットワークの情報処理モデルを構築し、さまざまな空間周波数成分に対する神経節細胞応答のシミュレーション実験を行う。これにより、網膜の出力段階において固視微動による知覚増強効果が発生しうるか否かについて検証する。

## 2. 網膜の構造と数理モデル化

図1に網膜神経細胞層の構造を示す。外界の光刺激が、網膜の最も奥、すなわち眼球の内壁面に接した視細胞（桿体細胞、錐体細胞）に達すると、そこで光の強度に応じた電気的信号に変換されて双極細胞へと伝達される。双極細胞は水平細胞からも抑制性の信号を受け取っており、その出力は神経節細胞へと伝達される。神経節細胞では、入力された信号が神経インパルス列に符号化され、これが視神経を伝導して大脳皮質の視覚中枢へと送られることで視知覚がもたらされる。

神経節細胞は、受容野サイズや応答特性などの性質に応じて分類されており、ネコの網膜では主としてX型神経節細胞（X細胞）とY型神経節細胞（Y細胞）に分けられる。X細胞は受容野が狭く持続型の応答を示し、Y細胞は広い受容野を持ち一過性の応答を示すとされる。また、X細胞は視覚入力に対して長く活動を維持することで視覚入力の細部を識別するのに機能しており、一方、Y細胞は短時間で自然発火レベルに復帰することから、視覚入力の運動成分の検出を担っているものと考えられている<sup>(10)</sup>。

Gaudio は、網膜神経細胞の諸特性を数理的に理解することを目的として、ネコの視細胞から神経節細胞に至る神経ネットワークモデルを提案し、モデルの時間的および空間的性質が実際の網膜神経細胞の応答を良く再現することを示した<sup>(11-13)</sup>。ネコのX細胞、Y細胞は、それぞれ霊長類のP型神経節細胞、M型神経節細胞に対応しており、その構造や機能もほぼ同一であると見做されることから<sup>(14)</sup>、本研究では、Gaudio のモデルをヒトの網膜のモデルとして扱うこととし、網膜の情報処理のシミュレーションを行った。

Gaudio モデルでは、視細胞における光信号の変換は次のように表される。

$$r(t) = l(t) \cdot z(t) \quad (1)$$

ここで、 $r(t)$  は視細胞の応答を、 $l(t)$  は入力された光信号の強度を示す。また  $z(t)$  はゲイン・コントロール係数であり、その時間応答は次式により定義される。式中の  $F$ ,  $G$ ,  $H$  は、それぞれ神経伝達物質の再生率、最大伝達レベル、減衰率を表す。

$$\frac{dz(t)}{dt} = F[G - z(t)] - H \cdot l(t) \cdot z(t) \quad (2)$$

双極細胞の興奮性および抑制性の応答をそれぞれ  $b^+(t)$ ,  $b^-(t)$  と表し、次式で定義する。

$$b^+(t) = r(t) \quad (3)$$

$$b^-(t) = M - r(t) \quad (4)$$

神経節細胞の受容野は分散の異なる2つの2次元ガウシアン分布の差として近似されるが、Gaudio モデルでは<sup>(13)</sup>、視細胞、双極細胞、神経節細胞が1次的に配列されたものとして簡略化されている。本研究の対

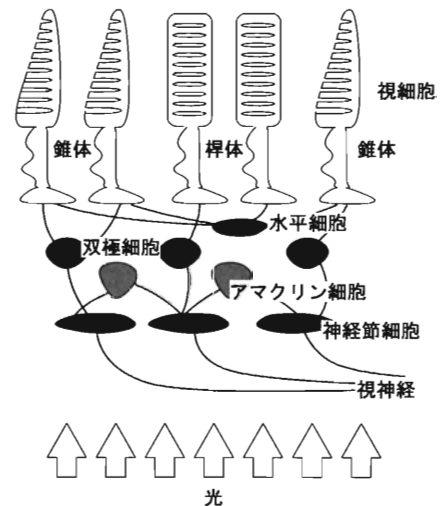


図 1: 網膜の構造

象としている Rucci らの実験では、視覚刺激が2次元空間での輝度分布として与えられているため、その検証を行う上で、まず、2次元空間における輝度分布を入力信号として受け取れるよう、Gaudiano のモデルにおける神経節細胞の受容野特性を次式のように修正する。

$$c(x, y) = C \exp\left(-\frac{x^2 + y^2}{2\sigma_c^2}\right) \quad (5)$$

$$s(x, y) = S \exp\left(-\frac{x^2 + y^2}{2\sigma_s^2}\right) \quad (6)$$

$c(x, y)$ ,  $s(x, y)$  は、それぞれ受容野のセンター部、サラウンド部の空間荷重を表している。 $C$ ,  $S$  は反応の振幅を定める定数である。Gaudiano モデルでは、式中の  $\sigma_c$  と  $\sigma_s$  を調整することによって、X 細胞と Y 細胞の振る舞いの相違をフィッティングすることができる。

ここで、神経節細胞の興奮性の応答  $e(t)$ 、および抑制性の応答  $i(t)$  は、双極細胞の出力と空間荷重関数との重畳として算出される。

$$e(t) = \iint_{-\infty}^{\infty} c(x - \xi_x, y - \xi_y) b^+(\xi_x, \xi_y, t) d\xi_x d\xi_y + \iint_{-\infty}^{\infty} s(x - \xi_x, y - \xi_y) b^-(\xi_x, \xi_y, t) d\xi_x d\xi_y \quad (7)$$

$$i(t) = \iint_{-\infty}^{\infty} s(x - \xi_x, y - \xi_y) b^+(\xi_x, \xi_y, t) d\xi_x d\xi_y + \iint_{-\infty}^{\infty} c(x - \xi_x, y - \xi_y) b^-(\xi_x, \xi_y, t) d\xi_x d\xi_y \quad (8)$$

これらの時空間特性により、神経節細胞の応答は次の微分方程式により定義される。 $A$  は応答の減衰率、 $B$  は興奮性反応の飽和値、 $D$  は抑制性反応の飽和値である。

$$\frac{dv(t)}{dt} = -Av(t) + [B - v(t)]e(t) - [D + v(t)]i(t) \quad (9)$$

モデルの基本的な動作を確認するため、Enroth らによって示された実際の X 細胞および Y 細胞の応答特性<sup>(10)</sup> の再現性を評価した。Enroth らによると、ネコの X 細胞の受容野に正弦波状に空間の輝度分布が変化するグレーティングパターンを一定時間だけ提示した際、特定の位相の視覚刺激にのみ選択的に反応する細胞は、入力刺激の位相差を  $90^\circ$  あるいは  $270^\circ$  とした場合に反応を喪失し、 $180^\circ$  とした場合に反応の極性が反転することを示した。このとき、X 細胞の反応は立ち上がりが緩やかで、一定の間、持続的に活動する。これに対し、Y 細胞の反応は刺激の開始と同時に急峻にピークに達し短時間で自然発火レベルに復帰する。

式 (1) から (9) で表される網膜神経細胞ネットワークモデルを用い、Enroth らと同等の条件を設定してシミュレーション実験を行った。図 2(a) には X 細胞のシミュレーション結果を、図 2(b) には Y 細胞のシミュレーション結果を示す。なお、モデルパラメータは、 $F = 180.0$ ,  $G = 20.0$ ,  $H = 400.0$ ,  $M = 20.0$ ,  $C = 1.3$ ,  $S = 0.1$ ,  $\sigma_c = 3.0$ ,  $\sigma_s = 9.0$  (X 細胞),  $\sigma_c = 9.0$ ,  $\sigma_s = 11.0$  (Y 細胞) とした。

入力には空間の輝度分布が正弦波状に変化するグレーティングパターンを用い、 $0^\circ$ ,  $90^\circ$ ,  $180^\circ$ ,  $270^\circ$  の4種類の位相についてシミュレーションを行った。受容野と入力刺激の空間的な位置関係を図 2(c) に示す。なお、一つの神経節細胞に連絡する視細胞の数は、X 細胞では 60 個、Y 細胞では 73 個とした。

X 細胞のシミュレーション結果は、刺激に対する持続的活動や位相特性を再現しており、Enroth らの生理実験データともよく一致する。しかしながら、Y 細胞のシミュレーションでは、刺激入力直後の急峻な応答や位相特性は再現できているものの、X 細胞のプロファイルに似た応答特性を示しており、一過性の応答が十分に再現できておらず、妥当なものであるとは言い難い。

したがって、本研究では、2次元の受容野を持つよう拡張した Gaudiano モデルのうち、十分な再現性を示した X 細胞のモデルを用いて、固視微動による知覚増強効果の検証を行うこととする。

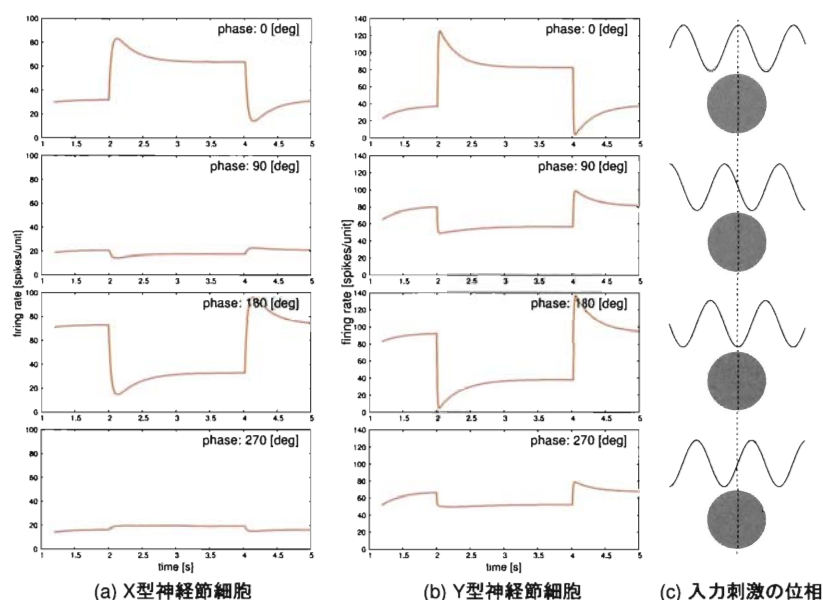


図 2: X 型神経節細胞および Y 型神経節細胞のシミュレーション

### 3. Rucci らの実験のシミュレーション

Rucci らは、グレーティングパターンの空間周波数を低周波から高周波へと変化させながら、固視微動と同調して視覚刺激を動かすことにより、網膜に写る像の位置的な変化を相殺した場合と、自然な状態で観察させた場合とでグレーティングの検出率の比較を行った<sup>(9)</sup>。本研究では 2 次元に拡張した Gaudiano の X 細胞の応答特性を再現する網膜神経細胞ネットワークモデルを用いて、Rucci らの実験と同様の条件でシミュレーション実験を行い、その結果を評価する。

#### 3.1. シミュレーション条件

Rucci らの実験では、固視微動と同調して視覚刺激の提示位置を変化させることで、網膜上に投影されるグレーティングパターンの固定化が達成されている。このとき、固視微動が機能していないものと見なせることから、本研究では、これを「固視微動なし条件」として、入力グレーティングパターンの位置を一定とすることで実現した。一方、Rucci らはグレーティングパターンの提示位置を固定して自由な眼球運動を許可した条件においても、その検出率の評価を行っている。ただし、あくまでも注視時の知覚が対象であるため、許可されるのはマイクロサッカードを除く固視微動、すなわちドリフトとトレマーに限られる。本研究では、これを「固視微動あり条件」とし、ドリフトやトレマーの特徴を考慮して入力グレーティングパターンの提示位置に微小な変動を与えることによって実現した。

モデルの入力には、Rucci らの実験条件と同様に、種々の空間周波数のグレーティングパターンを用いた。入力パターンの例を図 3 および図 4 に示す。このような入力に対し、固視微動を生じさせなかった場合（固視微動なし条件）と、ドリフトとトレマーを想定した振動を与えた場合（固視微動あり条件）とで、神経節細胞の出力の変化を求めた。なお、モデルの基本的な応答特性を求めるために、単純な周波数と振幅の異なる正弦波の合成波を固視微動として与えた場合と、より現実的なシミュレーションを行うために、実際の固視微動の計測データを与えた場合とで比較を行った。

ごく微細な振動であるトレマーは、固視微動の周波数成分のうち、30~80Hz の帯域を占めるものとして定義されている<sup>(15)</sup>。この知見に基づいて、トレマーを周波数 80Hz、振幅 0.03deg の微細な振動として定義した。また、滑らかな運動成分であるドリフトを周波数 2Hz、4Hz、振幅 0.4deg の正弦波として定義した。各固視微



図 3: 入力パターンの 1 例. 低い空間周波数のグレーティング (3 [cycle/deg])

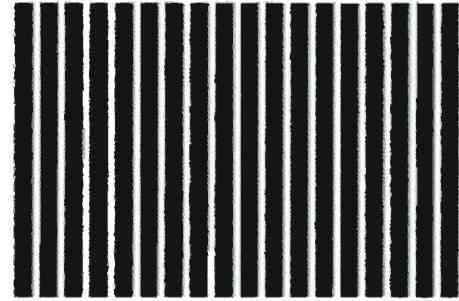


図 4: 入力パターンの 1 例. 高い空間周波数のグレーティング (9 [cycle/deg])

動パターンに対して、トレマーを加えた場合、加えなかった場合をそれぞれ  $t1$ ,  $t0$  で表し、ドリフトの周波数を 0 (ドリフトなし), 2Hz, 4Hz とした場合をそれぞれ  $d0$ ,  $d2$ ,  $d4$  で表した. 例えば, 固視微動をトレマーだけとした場合は  $t1:d0$  条件, ドリフト 2Hz とトレマーの合成波とした場合は  $t1:d2$  条件と表す.

このような正弦波の重ね合せでは固視微動の特性を十分に表現できず, 正確な検証が行われない可能性が考えられることから, 実際の固視微動データを与えたときのシミュレーションも行った. 実測データは, サンプリング周波数 500Hz で計測した固視微動データに対し, マイクロサッカード除去を行った後に数値計算の刻み幅に合うようスプライン補間を行ったものである. シミュレーションには全部で 3 種類の実測データを用い, それぞれ  $ex1$ ,  $ex2$ ,  $ex3$  と表した. 表 1 にシミュレーション条件の一覧を, 図 5 にシミュレーションに用いた 3 種類の固視微動の実測データを示す.

表 1: シミュレーション条件

条件	視覚刺激パターン	空間周波数 [cycle/deg]
$t0:d0$	固視微動なし	3, 6, 9, 12
$t1:d0$	トレマーのみ	
$t0:d2$	ドリフトのみ	
$t1:d2$	ドリフト (2Hz)+トレマー	
$t1:d4$	ドリフト (4Hz)+トレマー	
$ex1$	実測データ 1	
$ex2$	実測データ 2	
$ex3$	実測データ 3	

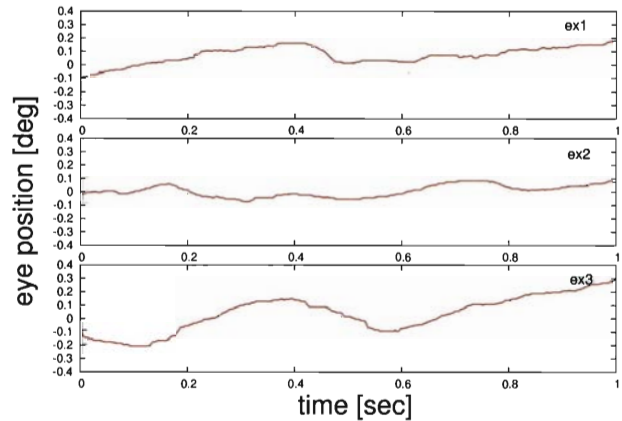


図 5: 実際に計測された固視微動データ

### 3.2. シミュレーション結果

表 1 の各条件により, X 細胞のシミュレーション実験を行った. 結果の一例として, 入力刺激の空間周波数を 3 cycle/deg, 9 cycle/deg とした場合の X 細胞の出力を, 図 6 および図 7 に示す. 入力刺激の空間周波数が高くなるほど応答がフラットになり, 固視微動なし条件と同様の応答に近くなることがわかる. 神経節細胞の出力の停止は視知覚の喪失を意味していることから, シミュレーション結果は空間周波数が高くなるほどグレーティングを知覚しづらくなることを示唆している.

入力の空間周波数が低い場合のシミュレーション結果のように, 神経節細胞の応答の差が大きいほど, 大脳皮質が受け取る情報の変化が大きく, したがって, グレーティングを知覚しやすくなると解釈できる. そこで,

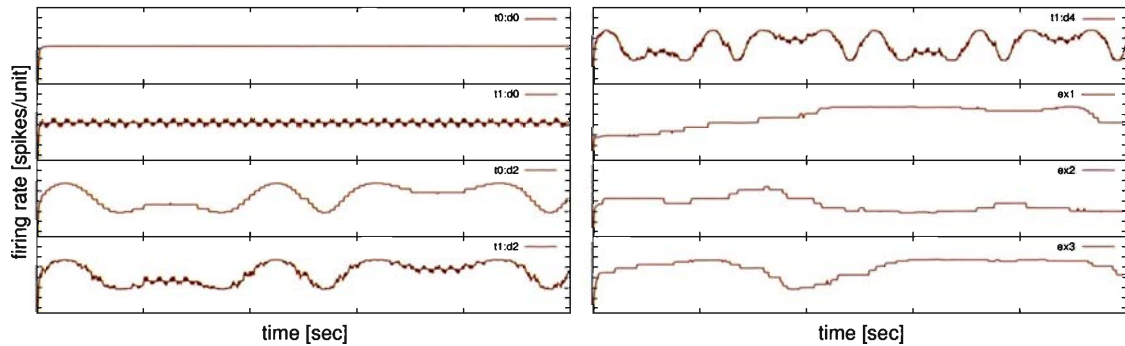


図 6: 各シミュレーション条件における X 型神経節細胞の応答 (空間周波数: 3 [cycle/deg])

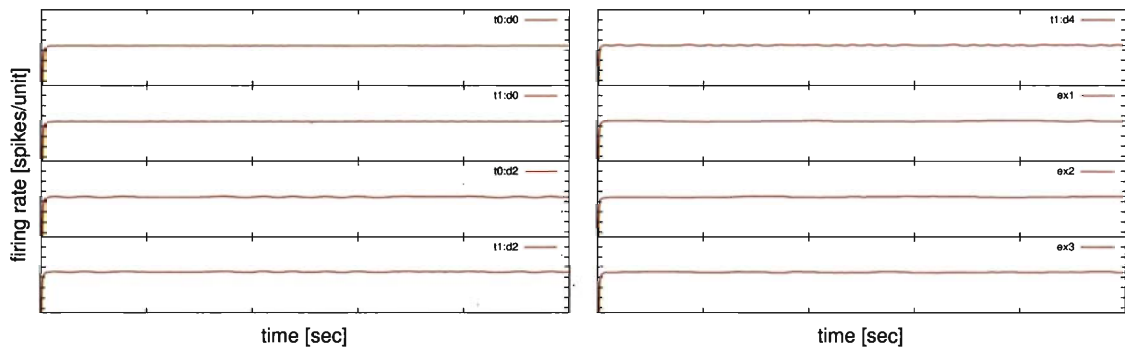


図 7: 各シミュレーション条件における X 型神経節細胞の応答 (空間周波数: 9 [cycle/deg])

次式で定義される神経節細胞応答の変化率をグレーティングの検出率を表す指標として用いることとする。

$$\hat{g}(\lambda) = \frac{g(\lambda)_{max} - g(\lambda)_{min}}{g_0(\lambda)} \quad (10)$$

ここで  $g(\lambda)_{max}$  は空間周波数  $\lambda$  における神経節細胞の最大応答を示し,  $g(\lambda)_{min}$  はその最小応答,  $g_0(\lambda)$  は固視微動なし条件における神経節細胞の応答を表す。

式 (10) により, 各シミュレーション条件における X 細胞の変化率の推移を求めた結果を図 8 に示す。横軸は入力刺激の空間周波数, 縦軸は神経節細胞の最大応答を基準とした 1 秒あたりの変化の割合として表示した。

Rucci らによれば, 種々の空間周波数を持ったグレーティングパターンを観察する際, グレーティングを振動させて固視微動を相殺した場合 (固視微動なし条件) とそうでない場合 (固視微動あり条件) とを比較すると, 低周波域では両者の差がほとんど確認できないが, 高周波になるほど両者のコントラスト感度の差が増大するとされる<sup>(9)</sup>。すなわち, 空間周波数が高くなるほど, 固視微動の有無によるグレーティングの検出率の差が大きくなることが示されている。

一方, シミュレーション実験では, 神経節細胞の出力がグレーティングへの反応の大きさを表していることから, これをグレーティングの知覚レベルとして評価することができる。図 8 に示した X 細胞のシミュレーション結果では, 固視微動なし条件 (t0:d0) における神経節細胞の応答は, ほぼ 0 のままで推移している。これに対して, ドリフトのみの場合 (t0:d2) と, ドリフトとトレマーの合成波 (t1:d2, t1:d4), および実測データ (ex1, ex2, ex3) に対する神経節細胞の応答は, ほぼ等しいものとなっており, 空間周波数が高くなるほど固視微動なし条件との差が小さくなっていることがわかる。すなわち, X 細胞では空間周波数が低いほど固視微動あり条件となし条件の差が大きく, 空間周波数が高くなるほど両者の差が小さくなる。

このように, X 細胞のシミュレーション結果は, 低周波になるほど固視微動の有無による知覚レベルの差が大きくなることを予測している。これは, Rucci らの実験結果と逆の傾向となっている。



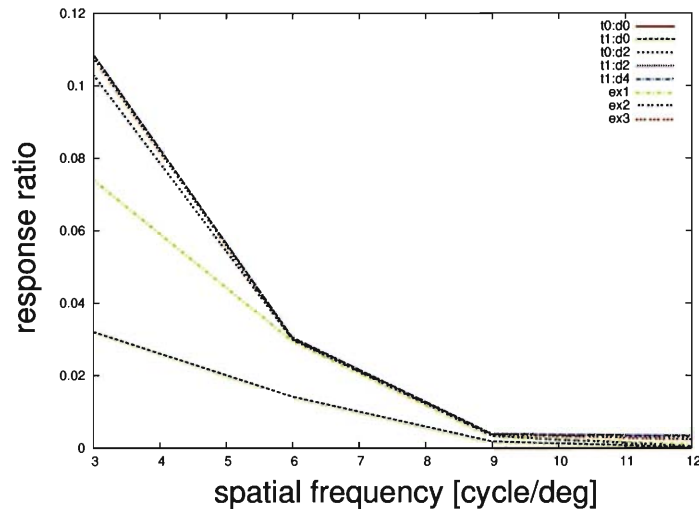


図 8: X 型神経節細胞応答の変化率の推移

#### 4. 考察

本研究では、固視微動が高い空間周波数成分の知覚だけを增強し、低い空間周波数にはほとんど影響しないという現象に対し、網膜神経細胞ネットワークモデルを用いたシミュレーション実験によって、その原因が網膜レベルの情報処理で発生しているのか否かを検証した。Gaudiano の提案する網膜細胞ネットワークモデルに対して、2次元の入力信号に対応するように拡張して固視微動を与えたところ、シミュレーション実験結果は、低周波ほど知覚効果が增強され、高周波になるほど変化がみられなくなった。これは Rucci らの実験とほぼ逆の結果ではあるものの、固視微動によって知覚レベルに変化が見られる傾向は Rucci らと同様に確認することができた。このことから、固視微動による知覚增強効果が、網膜における情報処理の段階で発生している可能性が示唆された。

近年、注視位置付近の情報を集中して得ようとするとき、ドリフトによる視線の揺らぎが抑制されるとの報告がなされている<sup>(5,7,8)</sup>。このことから、注視位置付近の映像をより鮮明にとらえるためには、視覚情報にブレが生じないように、できるだけ視線を静止させるように制御されているものと考えることができる。視覚対象の空間周波数が高くなって肌理が細くなるほど、その細部を見分けるためには、より精度の高い注視が要求されるはずである。こうした観点からは、Rucci らの実験結果の方が矛盾を孕んでいるようにも思われる。

しかしながら、本研究で用いた Gaudiano の網膜神経細胞ネットワークモデルを2次元の受容野を持つよう拡張したモデルは、単一の神経節細胞の応答を計算するものであるため、固視微動のような微小な眼球運動に対する網膜の情報処理を十分に再現できていない可能性も残されている。また、このモデルが Y 細胞の応答特性を十分に再現できなかったことから、Y 細胞を対象にしたシミュレーション実験を行っていない。そのため、Rucci らの報告する現象が Y 細胞の寄与によるものであることを否定できない。Gaudiano のモデル式には重大な欠陥が存在する可能性が示唆されるため、より現実的なシミュレーションを行うには、モデル式の修正が必要とされる。

さらには、本研究では Rucci らの報告した現象が網膜における情報処理の段階で発生しているものと仮定してシミュレーション実験を行ったが、大脳皮質における高次の情報処理の結果である可能性も考えられる。いずれの解釈が妥当であるかの検証は非常に困難ではあるが、重要な今後の課題となる。

## 参考文献

- (1) Charpenter R. H. S. (1977) *Movements of the Eye*, Pion Press, London.
- (2) Kohama T., Usui S. (2002) Attentional effects on microsaccadic eye movements. *Current Psycholgy of Cognition* 21, 4-5, 377-395.
- (3) Engbert R., Kliegl R. (2003) Microsaccades uncover the orientation of covert attention. *Vision Res.* 43, 1035-1045.
- (4) Laubrock J., Engbert R., Kliegl R. (2005) Microsaccade dynamics during covert attention. *Vision Res.* 45, 721-730.
- (5) 竹中 悠, 小濱 剛, 戸田尚宏 (2007) ドリフト眼球運動に見られる視覚的注意の影響, 映像情報メディア学会冬季大会.
- (6) 半田哲也, 小濱 剛 (2008) 視覚的注意の集中がもたらすマイクロサッカードの抑制効果, 第 47 回生体医工学会大会.
- (7) 竹中 悠, 小濱 剛, 戸田尚宏 (2008) ドリフト眼球運動の統計解析に基づく視覚的注意の集中度の評価, 第 47 回生体医工学会大会.
- (8) 小濱 剛 (2008) 固視微動の定量的解析に基づく視覚的注意の集中度の評価, 第 52 回システム制御情報学会研究発表講演会.
- (9) Rucci M., Lovin R., Poletti M., Fabrizio S. (2007) Miniature eye movements enhance fine spatial detail. *Nature* 447, 851-854.
- (10) Enroth-Cugell C., Robson J. (1966) The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *J. Physiol.* 187, 512-552.
- (11) Gaudiano P. (1992) A unified neural model of spatiotemporal processing in X and Y retinal ganglion cells. I. Analytical results. *Biol Cybern.* 67, 11-21.
- (12) Gaudiano P. (1992) A unified neural model of spatiotemporal processing in X and Y retinal ganglion cells. II. Temporal adaptation and simulation of experimental data. *Biol Cybern.* 67, 23-34.
- (13) Gaudiano P. (1994) Simulations of X and Y retinal ganglion cell behavior with a nonlinear push-pull model of spatiotemporal retinal processing. *Vision Res.* 34, 1767-1784.
- (14) Rodieck R. W., Binmoeller K. F., Dineen J. (1984) Parasol and midget ganglion cells of the human retina. *J. Comp. Neurology* 233, 1, 115-132.
- (15) Bengi H., Thomas J. G. (1968) Three electronic methods for recording ocular tremor. *Med. & Biol. Engng.* 6, 171-179.



## A Verification of Enhancement of Visual Perception Caused by Miniature Eye Movements Based on a Model of Neural Processing of Retina

Takeshi Kohama<sup>1</sup> and Eiji Yonezawa<sup>2</sup>

Recent research has shown that drift and tremor eye movements, which are essential components of involuntary miniature eye movements, have a great influence on the perception of visual information in high-spatial frequency components and practically no effect in low-spatial frequency components. In this study, we investigate whether the intensification of perception is a result of the neural process of the retina by using a mathematical model of the retinal network. The model retina in this article is an expanded version of Gaudiano's nonlinear push-pull model for two-dimensional numerical analysis. The simulation results show that drift and tremor-like motions in the model lead to a boost in sensitivity to low-spatial frequency grating patterns. In the case of high-spatial frequency grating patterns, however, this effect is negligible or absent. Although the predictions of the model are contrary to what experimental data suggest, the simulation results suggest the possibility that the enhancement of visual perception in certain spatial frequency bands might occur due to the retinal information process.

---

1. Department of Electronic System and Information Engineering, Kinki University, Kinokawa, Wakayama 649-6493, Japan

2. Graduate School of the School of Biology-Oriented Science and Technology, Kinki University, Kinokawa, Wakayama 649-6493, Japan