

順応領域と運動残効の関係：ファントム運動残効の検討

Relationship between Adapted Area and Motion
Aftereffect: Phantom-motion Aftereffect

満倉 英一*, 瀬谷 安弘*

Eiichi MITSUKURA, Yasuhiro SEYA

要 旨

一定方向に運動する刺激（順応刺激）を数十秒程度提示した後に、静止刺激（テスト刺激）を提示すると、観察者はテスト刺激に対して順応刺激と逆方向の運動を知覚する。この現象は運動残効（Motion aftereffect; MAE）と呼ばれる。一般に、MAEは順応刺激を提示した位置に生じる現象として知られているが、テスト刺激を順応刺激と異なる位置に提示した場合にもMAEは生じる。本研究では、ガボール刺激を正形状に配置し、ガボール刺激配列の内側に提示するテスト刺激の位置を操作する心理物理実験によって、テスト刺激の提示位置がMAEの持続時間に及ぼす影響を検討した。その結果、本研究の参加者全員（5名）においてMAEが知覚されたが、個人差が大きかった。また、順応刺激がテスト刺激から最も遠い位置に提示される条件（中央条件）では、特にその生起頻度が低かった。これらの実験結果に対して、神経生理学の観点から考察する。

キーワード：運動残効, ファントム運動残効, 順応, 提示位置効果, 局所運動, 大域運動

1. 序論

一定方向に運動する刺激（順応刺激）を数十秒程度観察した後、静止刺激（テスト刺激）を観察すると、観察者はテスト刺激に対して順応刺激と逆方向の運動を知覚する。この現象は運動残効（以下、MAE）と呼ばれている。一般にMAEの強さや性質は、その持続時間や知覚される速度を計測することで、検討されてきた。具体的には、持続時間については、順応刺激の提示後にテスト刺激を順応刺激と同じ位置に提示し、テスト刺激に対してMAEを知覚している間中に特定のキーを押し続けることを観察者に求めることで測定される。また、MAEにおけるテスト刺激に対する知覚速度については、基準となる速度の数値を定め、それに対するテスト刺激の速度を観察者に回答させるマグニチュード推定法などによって測定される。

これまで順応刺激のサイズやコントラスト、速度など様々な刺激特徴がMAEに与える影響について検討されてきた（Anstis, Verstraten & Mather, 1998; Matherr, Pavan, Campana & Casco, 2008）。例えば、MAEの強さは順応刺激の速度ではなく時間周波数の影響を受けることが知られている（Pantle, 1974）。Pantleは、白黒模様が放射状に広がる円を回転させ、その時間周波数とMAEの強さの関係を調査した。PantleはMAEの強さを、基準となるMAEの速度を100とするマグニチュード推定法による知覚速度とその持続時間によって測定した。その結果、MAEの強さは順応刺激の時間周波数が5Hz未満において、最も強くなることが示され

* 愛知淑徳大学人間情報学部

た。また、MAEの強さは、刺激サイズや中心窩（視野中心に対応）からの距離を意味する偏心度に応じても変化することが知られている（Murakami & Shimojo, 1995）。

MAEが生ずる神経生理学的なメカニズムは、特定の速度に選択的に反応を示す神経細胞の反応によって説明されてきた（Anstis et al., 1998）。例えば、静止刺激を観察中には、左右方向の運動に対して反応を示す神経細胞の反応は拮抗しているため、静止していると判断される。一方、左（または右）方向の運動を観察し続けると、左（または右）方向の運動に反応する神経細胞の反応が低下することで、逆方向の右（または左）方向の運動に選択的の反応を示す神経細胞の反応が相対的に高くなる。結果として、MAEが生ずると考えられている（Barlow & Hill, 1963）。そのため、多くのMAE研究では、順応刺激とテスト刺激を同じ位置に提示し、MAEの特性が検討されてきた。

一方、順応領域と異なる位置にテスト刺激を提示した場合にもMAEが生ずることが報告されている（Weisstein Maguire & Berbaum, 1977）。この現象はファントム運動残効（phantom-MAE, 以降、p-MAEと記す）やリモート運動残効と呼ばれ、順応による影響が、大域的領域に及ぶことを示唆している。また、並進運動、回転運動、伸縮運動に対してもp-MAEが生ずることが知られている（Snowden & Milne, 1997）。例えば回転運動に選択的の反応を示す神経細胞は受容野がMT野よりも大きいMST野に存在する（Duffy & Wurtz, 1991）。ゆえに、p-MAEは局所的な運動情報が統合された結果として生ずると考えられる。

著者らは予備的な検討として、左右いずれかの方向に運動するガボール刺激を正形状に配置し、これを順応刺激として用いた場合に、p-MAEが生じることを明らかにした（満倉&瀬谷, 2022）。ただし、この実験では、順応刺激内のガボール刺激の格子模様のドリフト速度が、位置によって異なったため、順応刺激の時間周波数とテスト刺激の提示位置の影響を区別できなかった。そこで本研究では、順応刺激内のガボール刺激の時間周波数を統一し、テスト刺激の提示位置のみを操作することで、テスト刺激の提示位置がp-MAEの持続時間に及ぼす空間的特性を検討することを目的とする。このような刺激配置では、テスト刺激に隣接するガボール刺激の個数が多いほど、順応効果が合算され、より強い残効が生じると予想される。具体的には、テスト刺激が提示される可能性のある位置9か所の内、特にコーナー部では2個のガボール刺激の影響を受けの可能性があり（図1b）、結果としてp-MAEが強く知覚される可能性がある。本研究ではこの点も含めてテスト刺激の位置の影響について検討する。

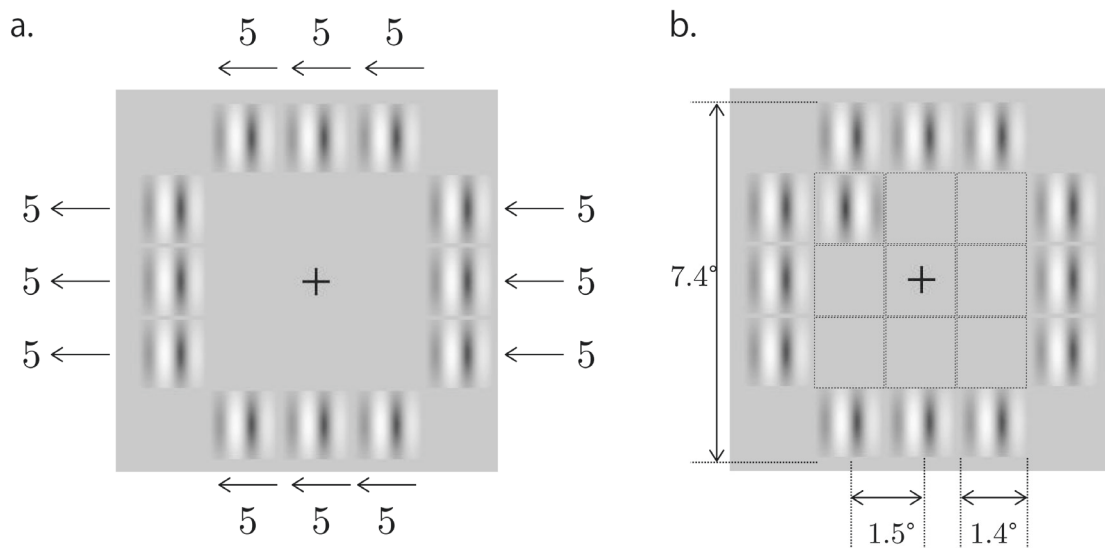


図1 本実験で用いた刺激。a. 順応刺激とガボール刺激の運動方向。矢印はガボール刺激における格子模様の運動方向（左条件）、数字は時間周波数（Hz）を表す。b. 順応刺激とテスト刺激。数字は刺激のサイズを表す。9つの枠線はテスト刺激の提示位置、枠線内のガボール刺激はテスト刺激である（左上条件）。テスト刺激のサイズは、順応刺激と同じであった。図では順応刺激とともにテスト刺激を示しているが、実際には順応刺激、またはテスト刺激のみが提示された。

2. 方法

2.1. 実験参加者

実験参加者は、著者を含む男性4名、女性1名であった。参加者の平均年齢は30.6歳（標準偏差6.9歳）であった。すべての参加者の視力は正常範囲内だった。

2.2. 装置

刺激の生成には、コンピュータ（THIRDWAVEPro TZ9512, THIRDWAVE CORP.）、その提示には、コンピュータに接続された24.5インチの液晶ディスプレイ（リフレッシュレート：240Hz、解像度：1920 × 1080, XF250Q; Acer Inc.）を用いた。参加者から液晶ディスプレイまでの視距離は、57cmであった。刺激の観察時に視野内の刺激位置を安定させるために、参加者の頭部を顎台で固定した（図2）。刺激の作成、提示、反応の取得には、MATLAB（MathWorks; Natick, MA）と心理実験用ライブラリ：Psychophysics Toolbox（Brainard, 1997; Kleiner Brainard, Pelli, Ingling, Murray, & Broussard, 2007; Pelli, 1997）を用いた。

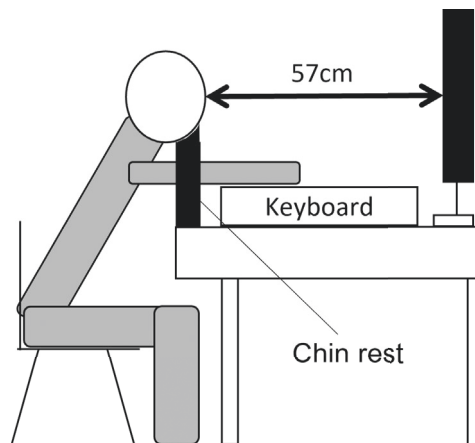


図2 本実験における実験環境。

2.3. 刺激

実験刺激の模式図を図1に示す。実験刺激は、注視刺激、順応刺激、テスト刺激で構成された。注視刺激には上下左右の長さがいずれも 0.6° の黒色十字を用いた。順応刺激には、正形状に配置したガボール刺激を用いて、その模様を左右方向のいずれかにドリフトさせた。各ガボール刺激の時間周波数は5Hzであった。この刺激を参加者に提示すると、参加者は大域的に正方形が右(または左)方向に移動しているように知覚する。テスト刺激には、静止するガボール刺激を用いた（図1b）。刺激の輝度値は黒： $0.06\text{cd}/\text{m}^2$ 、白： $67.62\text{cd}/\text{m}^2$ 、背景（灰色）： $38.02\text{cd}/\text{m}^2$ であった。白の輝度値から算出したガボール刺激の平均輝度は、 $47.10\text{cd}/\text{m}^2$ であった。刺激提示の際にはガンマ補正を行った。

2.4. 手続き

実験は暗室下で行った。本実験における1試行内の手続きの概略図を図3に示す。各試行の開始前に画面中央に注視刺激が提示された。試行開始後に順応刺激が30秒間提示された。その後、中心または、その周辺（8か所）の計9か所のいずれか1つの位置にテスト刺激が提示された（図1b）。実験参加者には、各試行の開始前に注視刺激を注視した状態で任意のタイミングで特定のキーを押すことで試行を開始し、順応刺激の観察中も画面中央に表示される注視刺激を注視するよう教示した。なお、テスト刺激が中央に表示された場合のみ、注視刺激は提示されなかった。参加者は、テスト刺激が提示された場合に、画面中央を注視した状態でそれを

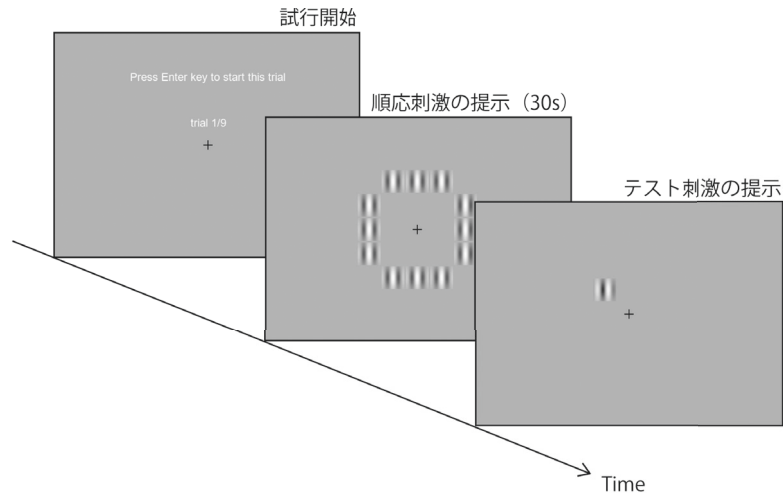


図3 本実験における1試行内の実験手続き。

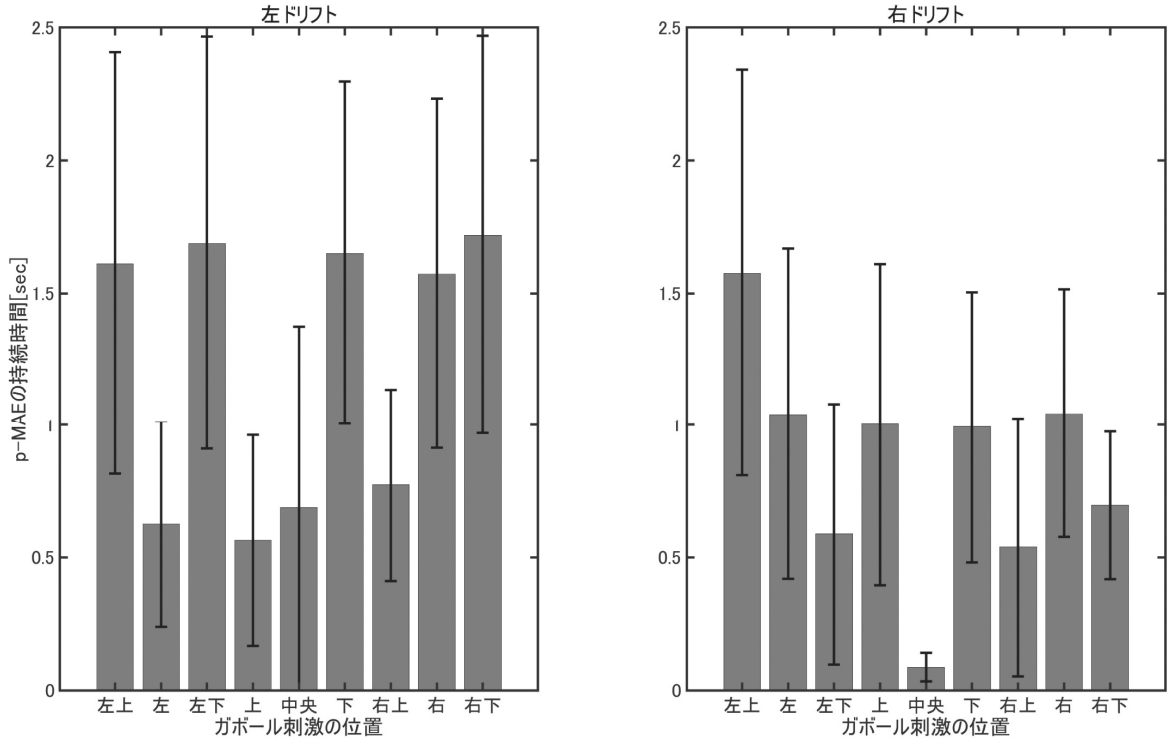
観察し、動きを感じた場合にはその動きの方向に応じて特定のキー（左方向：4，右方向：6）を押し続け、動きを感じなくなればキーを離すように教示した。参加者には動きの知覚の消失後もテスト刺激を観察し、再び動きを感じた場合には再度キーを押し続けるよう教示した。参加者がこれ以上動きを感じないと判断した場合にエンターキーを押すことでテスト刺激の提示を終了し、次の試行に移行させた。それ故、テスト刺激の提示時間は試行毎に異なった。なお、本実験と同様の練習試行を実施した上で本実験を実施した。

実験条件は、順応刺激内のガボール刺激のドリフト方向2条件（左／右）、テスト刺激の提示位置：9条件（中央および、その周囲8か所）の組み合わせの合計18条件であった。各条件について2試行を行い、計36試行を実施した。各条件の実施順序はランダムであった。

3. 結果と考察

順応刺激の運動方向およびテスト刺激の提示位置毎に、各参加者における p-MAE の持続時間の平均を算出し、さらにその平均値を算出した。その結果を図 4a に示す。順応刺激の運動方向と、テスト刺激の提示位置（9か所）の効果を検討するために、これらを要因とする参加者内 2 要因分散分析を行った。その結果、主効果、交互作用のいずれも認められなかった [方向, $F(1, 4) = 3.03$, ns ; 位置, $F(8, 32) = 1.74$, ns ; 交互作用, $F(8, 32) = 1.04$, ns]。また、順応刺激内のガボール刺激が p-MAE に及ぼす影響を検討するために、順応時にテスト刺激の提示位置に隣接する位置に提示されたガボール刺激の個数別に p-MAE の平均持続時間を算出した。例えば斜め方向に提示された場合は、隣接する位置に提示された順応刺激の個数は 2、各辺の中央では上下左右の 1、全体の中央（注視刺激の提示位置）の場合は 0 である。その結果を図 4b に示す。左ドリフト条件において、斜め 4 方向の位置にテスト刺激が提示された場合に p-MAE の平均持続時間が最も長かった（図 4b）。さらに、中央においては、左右方向いずれの場合も、p-MAE の持続時間は最も短かった（図 4b）。順応刺激の運動方向とこれら 3 つのテスト刺激の提示位置を要因とする参加者内 2 要因分散分析を行った。その結果、主効果、交互作用のいずれも認められなかった [方向, $F(1, 4) = 3.34$, ns ; 位置, $F(2, 8) = 1.93$, ns ; 交互作用, $F(2, 8) = 0.26$, ns]。本研究では、順応刺激の時間周波数を統一し、テスト刺激の位置の効果を検討したが、いずれの解析においても、エラーバーが示すように個人差が大きく、統計的にはテスト刺激の位置の効果（主効果および交互作用）は有意ではなかった。しかし、平均では中央にテスト刺激が提示された場合に p-MAE の持続時間が短い傾向はいずれの解析でも認められ、これは p-MAE が順応領域との距離の影響を受ける可能性を示唆する。一方、序論で述べたように、斜め配置条件では近接する順応刺激の影響を 2 方向から受けやすいことから、p-MAE が強くなる可能性も考えられるが、実験結果はこれを支持しなかった。ただし、

a.



b.

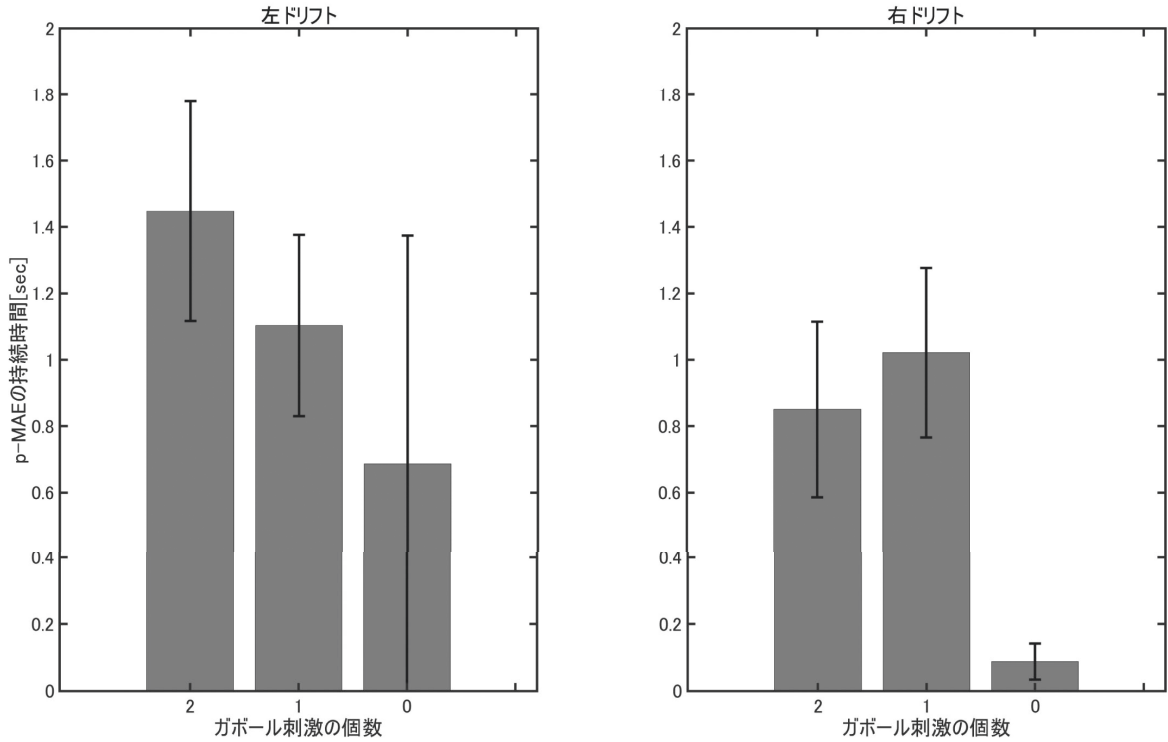


図4 本実験の結果。縦軸は p-MAE の持続時間。エラーバーは標準誤差を示す。a. テスト刺激の位置別の参加者平均。横軸はテスト刺激の提示位置を示す。b. 順応時において、テスト刺激の隣接位置に提示されたガボール刺激の個数別の参加者平均。

本研究では5名と参加者が少なく、また各条件での試行数も少なかったため、p-MAEにおける順応の合算効果についてはさらなる検討が必要であろう。

参加者別の傾向を見るために、テスト刺激の提示位置、および順応刺激の運動方向別に、各参加者のp-MAEの持続時間の平均を算出した。その結果を図5に示す。5名の参加者ではいずれも短時間であるがp-MAEが生じた。特にP1, 2, 5においてp-MAEが生じたのは、それぞれ全試行のうち64%, 86%, 36%であった。P2においては、左ドリフト条件の中央を除いたすべての提示位置において、テスト刺激に対してp-MAEが生じており、その持続時間は1～4秒程度であった。また、P5においては、テスト刺激が中央に提

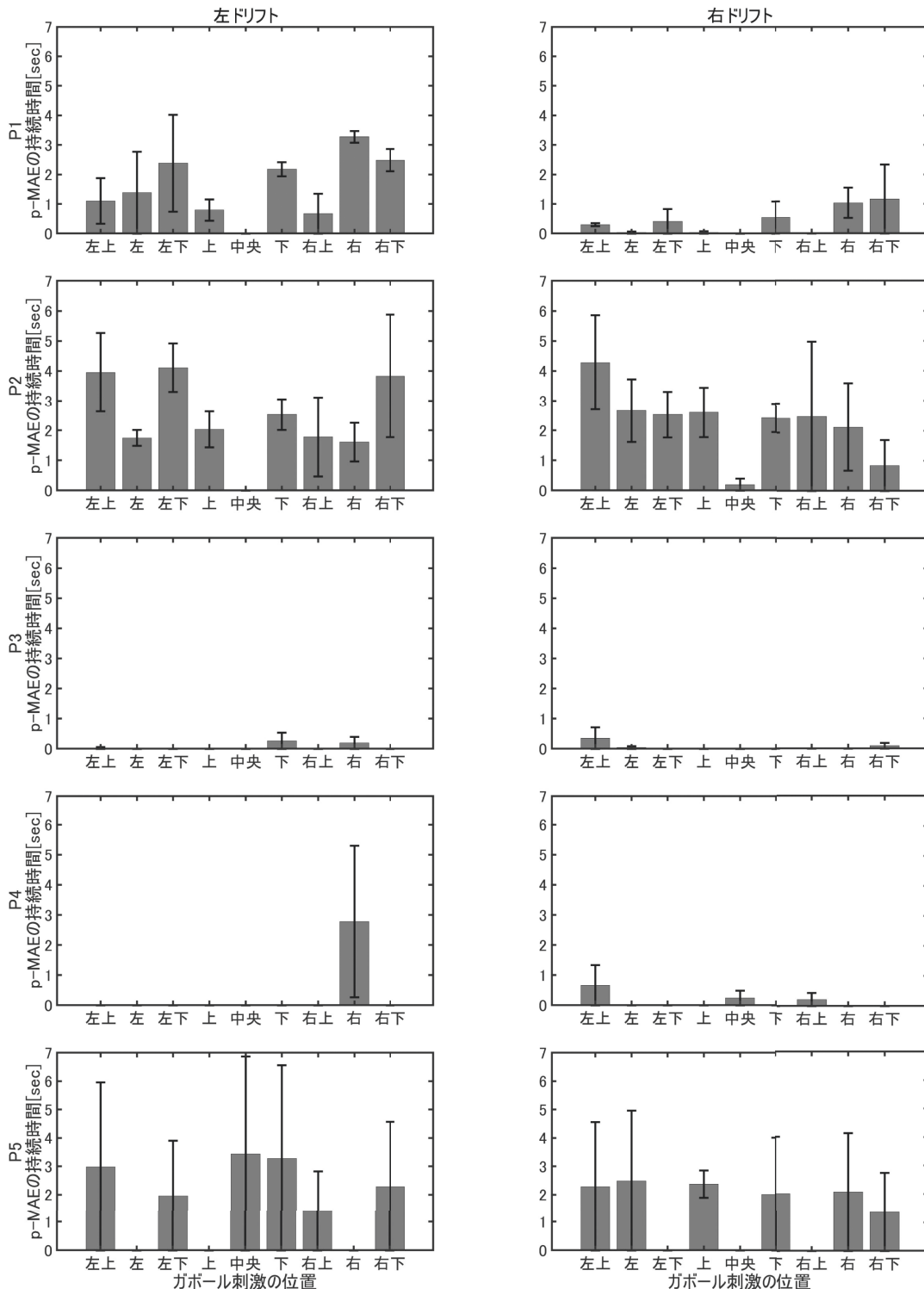


図5 本実験の結果（実験参加者別）。

示された場合は、左ドリフト条件では p-MAE が生じ、右ドリフト条件では p-MAE が生じなかった。著者らの先行研究においても、p-MAE がほとんど生じない参加者がおり、p-MAE には個人差があることを報告した（満倉&瀬谷, 2022）。本研究の結果もこれを支持する結果であり、p-MAE が個人差の大きい現象であることを示唆する。

これらの結果について、神経生理学的観点から考察する。運動残効が生ずるメカニズムは、順応刺激に対して反応する神経細胞の反応が、一時的にそれとは逆方向の運動に反応する神経細胞よりも相対的に低くなることで、逆方向の運動知覚が生ずることが知られている（Barlow & Hill, 1963）。ヒトの視覚系は階層構造をなしており、階層毎に担う視機能が異なる（Van Essen & Felleman, 1991）。これに関して、本研究で生じた p-MAE は、左右方向いずれかの並進運動に対する順応によって生じた。並進運動に対して選択的反応を示す神経細胞は、V1 野、MT 野に存在する（Allman & Kaas, 1971; Dubner & Zeki, 1971; Hubel & Wiesel, 1968）。これに関して、V1 野から MT 野への情報伝達経路の存在が明らかになっている（Maunsell & Van Essen, 1983）。また、運動方向選択性を持つ神経細胞の受容野サイズは、V1 野は 2° 程度、MT 野は 20° 未満である（Cavanaugh Bair, Movshon, 2002; Tanaka Hikosaka, Saito, Yukiie, Fukada, Iwai, 1986）。本研究で用いた順応刺激内のガボール刺激のサイズは、V1 野の運動方向選択性細胞の受容野内であり、これらを正方形に配置した順応刺激全体のサイズは、MT 野の受容野内であった（図 1）。ゆえに、もし p-MAE が MT 野の神経細胞に対する順応によって生じているならば、テスト刺激の提示位置によらず、p-MAE が生じるはずである。しかし、本研究の結果に着目すると、統計的には有意ではなかったが中央に提示されたテスト刺激に対してのみ運動残効がほとんど生じなかった。これは大域的運動に対して反応を示す MT 野ではなく、局所的な運動に対して反応を示す V1 細胞への順応によって生じた運動残効が統合された結果だと考えられる。

しかしながら、p-MAE は、並進運動以外にも、拡大／縮小運動、回転運動に対しても生じることが報告されている。これらの運動に対しては、より受容野が大きい MST 野が担っているため、中央にテスト刺激が提示された場合にも p-MAE が生じる可能性がある。

謝 辞

本研究は愛知淑徳大学研究助成（特定課題研究：20TT04）および JSPS 科学研究費（JP20H04056）の助成を受けたものです。

引用文献

- Allman, J. M., & Kaas, J. H. (1971). A representation of the visual field in the caudal third of the middle temporal gyrus of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*). *Brain Research*, *31*(1), 85–105. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(71\)90635-4](https://doi.org/10.1016/0006-8993(71)90635-4)
- Anstis, S., Verstraten, F. a., & Mather, G. (1998). The motion aftereffect. *Trends in Cognitive Sciences*, *2*(3), 111–117. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(98\)01142-5](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(98)01142-5)
- Barlow, H. B., & Hill, R. M. (1963). Evidence for a Physiological Explanation of the Waterfall Phenomenon and Figural After-effects. *Nature*, *200*(4913), 1345–1347. <https://doi.org/10.1038/2001345a0>
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision*, *10*(4), 433–436.
- Cavanaugh, J. R., Bair, W., & Anthony Movshon, J. (2002). Nature and interaction of signals from the receptive field center and surround in macaque V1 neurons. In *Journal of Neurophysiology* (Vol. 88, Issue 5, pp. 2530–2546). <https://doi.org/10.1152/jn.00692.2001>
- Dubner, R., & Zeki, S. M. (1971). Response properties and receptive fields of cells in an anatomically defined region of the superior temporal sulcus in the monkey. *Brain Research*, *35*(2), 528–532. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(71\)90494-x](https://doi.org/10.1016/0006-8993(71)90494-x)
- Duffy, C. J., & Wurtz, R. H. (1991). Sensitivity of MST neurons to optic flow stimuli. I. A continuum of response selectivity to large-field stimuli. *Journal of Neurophysiology*, *65*(6), 1329–1345. <https://doi.org/10.1152/jn.1991.65.6.1329>

- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *The Journal of Physiology*, 195(1), 215–243. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1968.sp008455>
- Kleiner, M., Brainard, D., Pelli, D., Ingling, A., Murray, R., & Broussard, C. (2007). What's new in psychtoolbox-3. In *Perception* (Vol. 36, Issue 14, pp. 1–16).
- Mather, G., Pavan, A., Campana, G., & Casco, C. (2008). The motion aftereffect reloaded. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(12), 481–487. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.09.002>
- Maunsell, J. H. R., & Van Essen, D. C. (1983). The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, 3(12), 2563–2586. <http://www.jneurosci.org/content/jneuro/3/12/2563.full.pdf>
- 満倉英一, & 瀬谷安弘. (2022). 順応刺激の時間周波数とテスト刺激の提示位置が phantom-motion aftereffect に及ぼす影響に関する予備的検討 Preliminary study on phantom-motion aftereffect: Effects of adapting temporal frequency and test stimulus position. *愛知淑徳大学論集—人間情報学部編*, 12, 29–34.
- Murakami, I., & Shimojo, S. (1995). Modulation of motion aftereffect by surround motion and its dependence on stimulus size and eccentricity. *Vision Research*, 35(13), 1835–1844. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)00269-R](https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)00269-R)
- Pantle, A. (1974). Motion aftereffect magnitude as a measure of the spatio-temporal response properties of direction-sensitive analyzers. *Vision Research*, 14(11), 1229–1236. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(74\)90221-1](https://doi.org/10.1016/0042-6989(74)90221-1)
- Pelli, D. G. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies. In *Spatial Vision* (Vol. 10, Issue 4, pp. 437–442). <https://doi.org/10.1163/156856897X00366>
- Snowden, R. J., & Milne, A. B. (1997). Phantom motion aftereffects - Evidence of detectors for the analysis of optic flow. *Current Biology*, 7(10), 717–722. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(06\)00329-0](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(06)00329-0)
- Tanaka, K., Hikosaka, K., Saito, H., Yukiie, M., Fukada, Y., & Iwai, E. (1986). Analysis of Local and Wide-Field Movements Visual Areas of the Macaque Monkey. *The Journal of Neuroscience*, 6(January), 134–144.
- Van Essen, D. C., & Felleman, D. J. (1991). Distributed Hierarchical Processing in the Primate Cerebral Cortex. *Cerebral Cortex*, 1, 1–47. <http://www.cns.nyu.edu/~tony/vns/readings/felleman-vanessen-1991.pdf>
- Weisstein, N., Maguire, W., & Berbaum, K. (1977). A phantom-motion aftereffect. *Science (New York, N. Y.)*, 198(4320), 955–958. <https://doi.org/10.1126/science.929181>