

連続フラッシュ抑制を用いた知覚されない運動順応による
運動残効に関する基礎的研究

A study on motion aftereffects of unperceived motion adaptation
by using continuous flash suppression.

2021年 6月30日

指導教員
高橋啓介教授
高橋伸子教授
川嶋英嗣教授

提出者 本居 快

目次

| | |
|--|-----------|
| 本研究の目的と内容..... | 1 |
| 第1章 序論..... | 5 |
| 1. 研究背景..... | 6 |
| 1.1 運動残効を用いた運動視研究の流れ..... | 6 |
| 1.1.1 運動残効とは..... | 6 |
| 1.1.2 運動順応と2種類の運動残効 (sMAE, fMAE) | 7 |
| 1.1.3 静止運動残効 (sMAE) と動的運動残効 (fMAE) の刺激特性 | 9 |
| 1.1.3.1 空間周波数特性..... | 10 |
| 1.1.3.2 時間的特性 | 11 |
| 1.1.3.3 両眼間転移 : Interocular transfer | 12 |
| 1.1.3.4 遠隔運動残効 : Remote motion aftereffect..... | 15 |
| 1.1.3.5 相対運動による運動残効 | 16 |
| 1.1.3.6 2次運動による運動残効 | 17 |
| 1.1.3.7 運動残効に対する視覚的注意の効果..... | 19 |
| 1.1.4 運動視段階処理モデル..... | 20 |
| 1.2 知覚されない情報の視覚処理系の検討において使用される実験方法..... | 22 |
| 1.2.1 両眼視野闘争 (Binocular rivalry) | 22 |
| 1.2.2 フラッシュ抑制 (Flash suppression) | 23 |
| 1.2.3 連続フラッシュ抑制 (Continuous flash suppression : CFS) | 24 |
| 1.2.3.1 抑制の深さに影響する CFS 刺激要因について | 25 |
| 1.2.3.2 抑制の深さに影響する CFS 呈示眼について..... | 26 |
| 1.2.3.3 残効との関連 | 26 |
| 1.2.3.4 低次処理系との関連..... | 26 |
| 1.2.3.5 高次処理系との関連..... | 27 |
| 1.2.3.6 視覚的注意との関連..... | 27 |
| 1.3 運動残効と潜在的処理の関係..... | 28 |
| 1.3.1 知覚されない刺激の処理について検討するための実験方法と抑制の深さについて | 28 |
| 1.3.2 運動残効と両眼視野闘争との関係 | 28 |
| 1.3.3 運動残効と C F S | 29 |

| | |
|--|-----------|
| 1.3.4 本実験で使用した連続フラッシュ抑制刺激特性への依存性について..... | 30 |
| 1.4 本研究の課題 | 32 |
| 第2章 運動残効を用いた潜在的な運動の順応における空間周波数選択性に関する検討..... | 35 |
| 2.1 問題..... | 36 |
| 2.2 実験 1.1 CFSによって知覚されない運動の順応とテスト刺激の空間周波数を一致させた場合の sMAE の検討..... | 36 |
| 2.2.1 目的..... | 36 |
| 2.2.2 方法..... | 37 |
| 2.2.2.1 実験参加者 | 37 |
| 2.2.2.2 実験装置..... | 37 |
| 2.2.2.3 実験刺激..... | 38 |
| 2.2.2.3 実験条件..... | 40 |
| 2.2.2.4 手続き | 40 |
| 2.2.3 結果..... | 41 |
| 2.2.3.1 データ分析方法..... | 41 |
| 2.2.3.2 MAE response..... | 42 |
| 2.2.3.3 MAE 持続時間 | 44 |
| 2.2.3.4 MAE 減少度 | 48 |
| 2.2.4 考察..... | 53 |
| 2.3 実験 1.2 CFSによって知覚されない運動の順応とテスト刺激の空間周波数に差異がある条件での sMAE の検討..... | 55 |
| 2.3.1 目的..... | 55 |
| 2.3.2 方法..... | 55 |
| 2.3.2.1 実験参加者 | 55 |
| 2.3.2.2 実験装置..... | 56 |
| 2.3.2.3 実験刺激..... | 56 |
| 2.3.2.4 実験条件..... | 56 |
| 2.3.2.5 手続き | 56 |
| 2.3.3 結果..... | 57 |
| 2.3.3.1 データ分析方法..... | 57 |
| 2.3.3.2 MAE response の検討 | 58 |
| 2.3.3.3 MAE 持続時間の検討..... | 60 |

| | | |
|--------------|---|-----------|
| 2.3.3.4 | MAE 減少度の検討 | 63 |
| 2.3.4 | 考察 | 64 |
| 2.4 | 実験 1.3 CFS によって知覚されない運動の順応とテスト刺激の空間周波数に差異がある条件での MAE の検討 | 67 |
| 2.4.1 | 目的 | 67 |
| 2.4.2 | 方法 | 67 |
| 2.4.2.1 | 実験参加者 | 67 |
| 2.4.2.2 | 実験装置 | 67 |
| 2.4.2.3 | 実験刺激 | 67 |
| 2.4.2.3 | 実験条件 | 68 |
| 2.4.2.4 | 手続き | 68 |
| 2.4.3 | 結果 | 68 |
| 2.4.3.1 | データ分析方法 | 68 |
| 2.4.3.2 | MAE response の検討 | 69 |
| 2.4.3.3 | MAE 持続時間の検討 | 71 |
| 2.4.3.4 | MAE 減少度の検討 | 76 |
| 2.4.4 | 考察 | 78 |
| 2.5 | 総合考察 | 79 |
| 2.5.1 | CFS と空間周波数選択性について | 79 |
| 2.5.2 | CFS と空間周波数について | 80 |
| 2.5.3 | sMAE の両眼間転移について | 80 |
| 第 3 章 | 潜在的な相対運動の処理機構の検討 | 82 |
| 3.1 | 問題 | 83 |
| 3.2 | 実験 2 CFS により潜在化された相対運動の処理の検討 | 85 |
| 3.2.1 | 目的 | 85 |
| 3.2.2 | 方法 | 85 |
| 3.2.2.1 | 実験参加者 | 85 |
| 3.2.2.2 | 実験装置 | 86 |
| 3.2.2.3 | 実験刺激 | 86 |
| 3.2.2.4 | 実験条件 | 88 |
| 3.2.2.5 | 手続き | 88 |
| 3.2.3 | 結果 | 89 |
| 3.2.3.1 | データ分析方法 | 89 |
| 3.2.3.2 | MAE 持続時間による検討 | 90 |

| | |
|---|-----|
| 3.2.3.3 MAE 減少度 | 93 |
| 3.2.4 考察..... | 94 |
| 第4章 CFS による特徴選択的抑制効果を用いた2次運動の処理過程の検討 | |
| | 100 |
| 4.1 問題 | 101 |
| 4.2 実験 3.1 1次運動検出器と2次運動検出器におけるCFS刺激の特徴選択的な抑制による処理経路の独立性の検討 | 104 |
| 4.2.1 目的..... | 104 |
| 4.2.2 方法..... | 105 |
| 4.2.2.1 実験参加者 | 105 |
| 4.2.2.2 実験装置..... | 105 |
| 4.2.2.3 実験刺激..... | 105 |
| 4.2.2.4 実験条件..... | 108 |
| 4.2.2.5 手続き | 109 |
| 4.2.3 結果..... | 110 |
| 4.2.3.1 データ分析方法..... | 110 |
| 4.2.3.2 MAE 持続時間による検討 | 110 |
| 4.2.3.3 MAE 減少度による検討..... | 113 |
| 4.2.4 考察..... | 116 |
| 4.3 実験 3.2 1次運動と2次運動の相互順応時のCFSによる知覚抑制の高次処理段階への効果の検討 | 120 |
| 4.3.1. 目的..... | 120 |
| 4.3.2 方法..... | 120 |
| 4.3.2.1 実験参加者 | 120 |
| 4.3.2.2 実験装置..... | 120 |
| 4.3.2.3 実験刺激..... | 121 |
| 4.3.2.4 実験条件..... | 121 |
| 4.3.2.5 手続き | 122 |
| 4.3.3 結果..... | 123 |
| 4.3.3.1 データ分析方法..... | 123 |
| 4.3.3.2 MAE 持続時間による検討 | 124 |
| 4.3.3.3 MAE 減少度による検討..... | 130 |
| 4.3.4 考察..... | 132 |
| 4.4 総合考察 | 139 |

| | | |
|------------------------|---|------------|
| 4.4.1 | CFS によって順応刺激が知覚されない場合の 2 次運動処理..... | 139 |
| 4.4.2 | CFS の特徴選択的な抑制効果について | 140 |
| 4.4.3 | CFS の特徴選択的な抑制効果を用いた 1 次運動検出器と 2 次運動検出器の独立性 について..... | 142 |
| 第 5 章 | 討論 | 143 |
| 5.1 | CFS によって知覚されない運動の処理の特性 | 144 |
| 5.1.1 | CFS によって知覚されない運動の低次処理段階の検討 | 144 |
| 5.1.1.1 | 空間周波数選択性に関して..... | 144 |
| 5.1.1.2 | 両眼間転移に関して..... | 145 |
| 5.1.1.3 | 相対運動検出器に関して | 146 |
| 5.1.2 | CFS によって知覚されない運動の高次処理段階の処理の検討 | 146 |
| 5.1.2.1 | 2 次運動検出器に関して | 147 |
| 5.1.2.2 | fMAE における両眼間転移について | 147 |
| 5.1.3 | CFS によって知覚されない運動の低次処理段階と高次処理段階における処理につ いて | 148 |
| 5.2 | CFS の抑制特性を用いた運動残効による視覚運動処理モデルの検討 | 148 |
| 5.2.1 | 運動処理段階モデルにおける空間周波数処理の関係 | 149 |
| 5.2.2 | 運動処理段階モデルにおける相対運動処理の関係..... | 150 |
| 5.2.3 | 運動処理段階モデルにおける 1 次運動処理系と 2 次運動処理系の関係..... | 151 |
| 5.3 | 知覚されない運動の処理の意味 | 155 |
| 5.4 | 今後の検討 | 157 |
| 引用文献 | | 159 |
| 本研究に関する報告 | | 168 |
| 原著論文..... | | 168 |
| 学会発表..... | | 168 |
| その他の研究活動における原著論文 | | 169 |
| 謝辞 | | 171 |
| 巻末資料 | | 172 |
| 第 2 章 | 運動残効を用いた潜在的な運動順応の空間周波数選択性に関する検討 | 173 |
| 実験 1.1 | CFS によって知覚されない運動の順応とテスト刺激の空間周波数を一致させ た場合の sMAE の検討 | 173 |

| | |
|--|------------|
| 実験 1.2 CFS によって知覚されない運動の順応とテスト刺激の空間周波数に差異がある条件での sMAE の検討..... | 178 |
| 実験 1.3 CFS によって知覚されない運動の順応とテスト刺激の空間周波数に差異がある条件での MAE の検討..... | 183 |
| 第 3 章 潜在的な相対運動処理機構の検討..... | 188 |
| 実験 2 CFS により潜在化された相対運動処理の検討..... | 188 |
| 第 4 章 CFS による特徴選択的抑制効果を用いた 2 次運動の処理過程の検討..... | 188 |
| 実験 3.1 1 次運動検出器と 2 次運動検出器における CFS 刺激の特徴選択的な抑制による処理経路の独立性の検討..... | 188 |
| 実験 3.2 1 次運動と 2 次運動の相互順応時の CFS による知覚抑制の高次処理段階への効果の検討..... | 188 |

本研究の目的と内容

我々が知覚している視世界は、明暗や色、形、奥行き感などで構成されているが、中でも「視覚運動」は重要な情報源として用いられている。運動の検出は生態学的に重要な視機能であり、静止画像の認識よりも生態学的に古い。視覚心理学においても、古くから研究対象として注目されてきた。しかし、視覚運動の詳細で広範な研究は、17世紀に眼屈折学が精緻化されるまで注目されず、運動視現象についての議論がされる前は、同一物体でも異なる環境下で（運動させて etc.）見ると、何らかの矛盾が生じるという程度の報告しかない。19世紀になるとようやく、視覚運動の研究が盛んとなる。その中でも、運動残効は古典的な運動現象として位置づけられており、視覚の機能心理学者の Addams(1834)がネス湖畔にある Foyers の滝で報告した滝の錯視は、運動残効(Motion aftereffects)の最初の報告であるといえる(George, Frans, & Stuart, 1998)。運動残効は、一方向に運動する輝度変調である順応刺激を一定時間見続けると、その後に呈示される静止した輝度変調刺激が、順応刺激の運動方向と逆方向に観察される現象である。運動残効の存在は、視覚系が運動に対して選択的に順応するという点で、視覚運動機能の独立性を示す証拠として位置づけられている。

上記の報告は、全て意識的な視知覚による処理の報告である。意識的な視知覚現象を探ることは、根本的な視覚処理機能について検討するには有効ではあるが、我々人間の視覚処理は、全ての視覚刺激を意識上で処理しているのだろうか（本論文上での意識は主観的に知覚されていることを指す）。この問いに対して、入力された情報は、完全に無視されているわけではなく、その知覚の有無に関わらず潜在的に処理されていると考えられており(Tsuchiya & Koch, 2005)、情報の取捨選択が生じていると考えるのが妥当であろう。当然、運動を知覚する際にも、何らかの法則に基づいて情報の取捨選択が行われているはずである。では、知覚されない運動視覚情報は、どのようなシステムによって情報の取捨選択が行われているのだろうか。

こうした根本的な疑問に基づいて、本研究では、知覚されない運動視情報処理について検討する。運動を知覚させないために連続フラッシュ抑制現象(Continuous flash suppression(以下 CFS); Tsuchiya & Koch, 2005)という実験手法を用いた。この手法によれば、他眼に CFS 刺激を同時呈示することで、片眼に呈示した視覚刺激の知覚を抑制することができる。本論文では、運動刺激が知覚されない場合の運動視処理機構の特性について、その全体像を探るために、運動順応と運動残効を用いたアプローチを用いた。運動残効の存在は、視覚系が運動に対して選択的に順応するという点で、視覚運動機能の独立性を示す証拠として位置づけられており、CFS によって知覚されない運動の運動残効が生じた場合、視覚運動処理機能が潜在的にも機能していることを示す証拠となる。他方、運動

残効が完全抑制された場合、知覚されない運動の処理は全く処理されないことを示唆する。

CFS により知覚されない視覚運動処理に関しての報告は、2021 年現在において Maruya, Watanabe, & Watanabe.(2008)の 1 報告のみである。彼らは、視覚運動の低次処理段階においては、知覚されない運動順応では残効量が減弱することから、知覚されない運動処理は減弱が生じるものの処理系が機能していること、また、視覚運動の高次処理段階においては、CFS 刺激によって運動残効が完全抑制され、知覚されない視覚運動は、高次処理段階では処理が完全抑制されていることを示した。視覚運動処理は、ある 1 つの処理機構で 1 元的な処理が行われているわけではなく、低次処理・高次処理といった段階的な脳内処理モデルが提案されている(Nishida & Ashida, 2000)。Maruya et al.(2008)の結果は、視覚運動の低次処理段階と高次処理段階における処理について、運動の知覚の有無の持つ効果が異なることを示唆している。本研究では、CFS 刺激により知覚されない運動順応刺激による運動残効を測定することで、知覚的に抑制された運動の処理について検討する。

本論文は 5 章からなり、第 1 章を序論とし、前半は、運動順応による運動残効を用いた視覚運動現象の処理特性についてまとめ、後半は、ターゲットとなる刺激を知覚させないための実験的手法の違いについてまとめ、最後に、本実験で用いた CFS 刺激がどのような刺激特性を含んでいるかについて検討した。

第 2 章では、CFS 刺激により知覚されない運動順応刺激による運動残効の検討を行うにあたって、Maruya et al.(2008)が残した問題、すなわち CFS 刺激によって運動が知覚的に抑制されたとき、空間周波数のような低次処理段階における刺激成分は、どのように処理が行われるのかについて詳しく検討した。Maruya et al.(2008)は高次処理段階について着目しており、低次処理段階での処理機構については看過されている。そこで、本研究では運動視の低次処理段階の処理が反映される静止運動残効(Static MAE)を用いて、輝度運動による運動検出器の知覚されない運動処理について刺激の空間周波数効果の観点から検討した。結果として、CFS 刺激を呈示し、運動刺激が知覚されない条件で順応した場合にも、空間周波数選択的な順応効果が認められ、空間周波数特性の処理が、CFS によって運動順応刺激が知覚されない場合にも維持されることが示唆された。また、CFS 刺激による知覚されない運動現象は、縞刺激が低空間周波数の方が高空間周波数刺激を呈示した時よりも、Static MAE の持続時間が短く、運動順応刺激が知覚されていない条件下では、処理の優先度が低いことが示された。これらの結果をもとに、運動速度や空間周波数など、後に行う実験設定に反映させた。

第 3 章では、相対的な運動を検出する機構が、CFS によって運動順応刺激が知覚抑制された場合に運動検出機構として機能するのか否か検討した。相対運動検出器については、対象となる刺激が運動していない場合にも、周辺領域において運動現象が生じていれば、相対的な速度差から対象となる刺激に対しても運動現象が検出される現象である。相対運動については、相対運動検出器モデル(塩入, 1992)において、単純運動をもとに検出される

2段階目の処理として定義されているが、本研究において CFS によって運動順応刺激が知覚されない場合の運動処理においても、処理の違いがあることが確認された。運動残効の対象となるターゲットが運動していない相対運動順応の場合、単純運動と比較して、運動残効の抑制効果が低いことが示された。これは、相対運動の処理の場合、運動知覚の有無が運動処理に影響を及ぼさない可能性があることを示すものである。本結果は、相対運動順応における知覚されない運動の処理ルートが存在を示唆する。

第4章では、2次運動検出器に着目し、以下の2実験によって知覚される運動と CFS によって知覚されない運動との処理の比較を行った。2次運動はコントラストの移動による運動で、1次の運動検出器では2次運動を検出することができないことから (Chubb & Sperling, 1988; Cavanagh & Mather, 1989)、2次運動に特化した処理機構が存在すると考えられている。本章では、CFS によって運動が知覚されない場合に、2次運動検出器が1次運動検出器のような処理特性を示すのか検討した。実験3.1では、CFS による特徴選択的抑制効果を用いた2次運動の処理過程の検討を行った。その結果、1次運動検出器と同様に、CFS によって2次運動の MAE が抑制されるものの、完全には抑制されないことが示された。Maruya et al.(2008)が報告した、CFS による抑制が高次処理段階を完全に抑制するのであれば、高次運動と定義されている2次運動も完全抑制されるはずである。しかし上記の結果はこの仮定を棄却するものであり、2次運動を処理に低次処理段階での処理が反映されることを示唆する結果である。また、1次運動における順応時には、CFS の刺激種類と順応刺激種類の組み合わせが一致した場合 (1次運動 CFS 刺激と1次運動順応1次テスト刺激) に運動の特徴選択的な抑制効果が生じ、組み合わせが不一致の場合 (2次運動 CFS 刺激と1次運動順応1次テスト刺激) のときには、順応刺激は知覚されていないにも関わらず CFS の抑制効果が減弱した。この結果は、1次運動と2次運動が別の処理機構によって処理されている既存のモデルを支持する結果であった。

次に、低次処理段階における1次運動と2次運動の処理が統合される段階とされている高次処理段階内において、運動の種類によって処理段階の違いがあるのか否か検討した。実験3.2では、1次運動順応2次テスト刺激と2次運動順応1次テスト刺激のように、1次運動と2次運動の相互順応の効果について検討した。この条件操作を行うことで、運動残効に反映される処理段階を高次処理段階に局限することができた。その結果、各順応とテスト刺激の組み合わせによって MAE 持続時間が変動した。すなわち、CFS により運動が知覚されないとき、1次運動順応2次テスト刺激の時の MAE はある程度生じるが、2次運動順応1次テスト刺激の時の MAE は抑制され、その持続時間は短かった。高次処理段階内では、1次運動と2次運動というような刺激特性は存在せず、運動視現象として統合されるというモデルが報告されているが、本結果から、高次処理段階内でも、1次運動と2次運動が細分化されている可能性が指摘でき、運動統合される段階が、1次運動と2次運動で異なる可能性が示唆された。

最後に、視覚運動処理過程について、CFSによって知覚されない運動との相互作用について総合的な考察を行い、知覚されない運動処理の意義について考察した。また、CFSと運動検出器の相互作用の検討から、現在提案されている運動残効を用いた運動視処理における視覚運動処理段階モデルに対し、新たな知見を追加し、当該分野の今後の展望についても考察した。

第 1 章 序論

1. 研究背景

本序論の前半では、運動順応によって誘導される運動残効の研究から、視覚系における運動処理のメカニズムについてこれまでの知見を整理する。後半では、運動刺激を知覚していない時の運動処理を実験的に実現するために使用した連続フラッシュ抑制刺激についての知見と方法論について解説する。そして、最後に本論文全体の目的を示し、本研究の意義について論じる。

1.1 運動残効を用いた運動視研究の流れ

順応現象とは、特定の刺激を受容した（順応した）結果として、知覚が変容することを指す。順応現象は、視知覚だけでなく各感覚器において、知覚メカニズムを解析する有効な手段として利用されている。本研究では、運動刺激を用いた時に視覚系がどのような処理を行うのか運動順応を用いて検討した。

1.1.1 運動残効とは

視覚系における運動視機構の特性を示す現象として、運動残効(Motion aftereffects : MAE)が知られている。この現象は、一定方向に運動している対象を一定期間観察した後、静止パターン(静止刺激)を観察すると運動していたパターンと反対方向に静止刺激が動く印象が生じる(図 1)、古くから知られている現象であり、古代ギリシャの Aristotle によって観察されていた(Wolgemuth, 1911)。本現象は、日常でも観察され、滝の流れをしばらく見つめた後に近くの岩壁などを観察すると、上から下に流れる滝とは逆方向の下から上にゆっくりと上昇しているように知覚され、滝の錯視(Waterfall illusion)と呼ばれている。また、本現象は運動が明瞭に観察されているにもかかわらず、その運動対象が静止しているという印象は維持されるということから、運動知覚が独立した1つの感覚でと認識されている(Nakayama, 1985)。

また、運動残効は、縦や横方向の他に、拡大や縮小(Ohmi & Howard, 1988)、回転運動(Koenderink & van Doorn, 1976)、奥行き方向の運動(Ferris, 1972)に対しても生じる。これらの運動に対しては固有の検出機構が存在することが示唆されており、水平方向の運動残効とは異なる処理段階の存在を背景とする可能性がある。本論文では、これらの MAE の中で、もっとも基本的な運動で、刺激特性の操作を精度高く行うことができる、直進運動の MAE のみを対象とする。

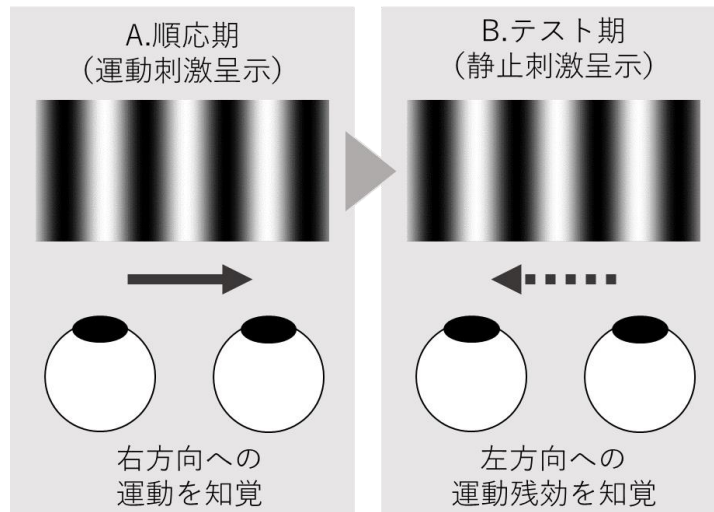


図 1 静止運動残効の例

Note : 1 方向に運動している縞刺激を観察したのち (A), 静止した縞刺激を観察すると (B), 運動方向と逆方向に残効を知覚する。

1.1.2 運動順応と 2 種類の運動残効 (sMAE, fMAE)

運動知覚に関する心理物理学的研究において, MAE は研究の道具として用いられてきた。特に MAE の持続時間は, 様々な刺激に対する運動検出機構の活性化を反映すると考えられ, 運動検出機構の応答を調べる上で MAE は重要な指標となってきた (Nishida & Ashida, 2000)。

MAE には, 異なる性質をもつ 2 種類の残効の存在が知られている。1 つは, 前述した「運動しているものを観察した後に静止したものを見ると, 観察した運動とは反対方向に残効を知覚する」という現象で, 古典的な MAE であり, 主に静止運動残効 (Static MAE 以降, sMAE) と呼ばれている。もう 1 つは, あいまいな運動方向を示す動的運動残効 (Flicker MAE あるいは Dynamic MAE. 以降, fMAE) と呼ばれるもので, 古典的な MAE とは性質が異なる。sMAE の実験では, 一般にテスト刺激として 1 次元正弦波縞 (sinusoidal grating) が用いられるが, fMAE において用いられる代表的なテスト刺激は, コントラストが時間的に反転する正弦波縞 (位相反転フリッカー縞, 以降フリッカー刺激) である (Nishida, Ashida, & Sato, 1994) (図 2)。

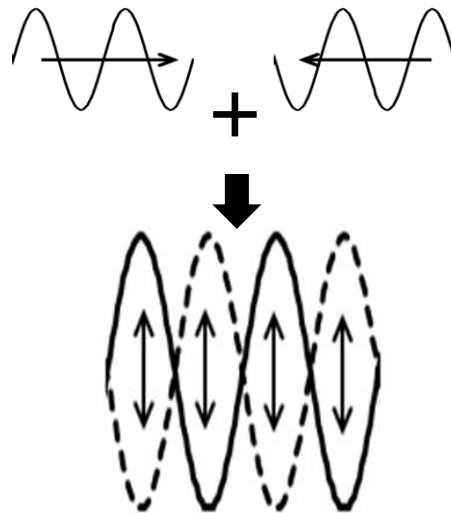


図 2 位相反転 Flicker 縞模式図

Note :上段の反対方向に移動する2つの正弦波縞の和は、下段の Flicker する縞になり、空間周波数は変化ないが、振幅は2倍になる。また、左右方向に曖昧な運動知覚をする。蘆田(1994)をもとに簡略化。

順応前のフリッカー刺激は、白黒が時間的に反転するため物理的な運動方向が曖昧で両方向に運動検出が可能であるが、ある一定方向の運動に順応した後にフリッカー刺激を呈示すると、順応刺激とは反対方向に MAE を検出することが可能である。このような刺激が用いられる背景として、反対方向に運動する一組の検出器の反応比を想定する MAE 検出モデルが提案されている (Sachtler & Zaidi, 1993)。図 3 にこのモデルの構造を簡略化して示した。通常は、運動方向検出器の出力が拮抗しており運動信号は出力されない。しかし、一方向の運動検出器の反応が、順応により低下すると、静止刺激に対してもう一方向の運動検出器との出力に差が生じ、結果として運動信号が出力され、MAE が知覚されるというモデルである。このようなモデルから、運動順応による検出器の反応をより精密に検討するために、両方向に運動刺激を入力し検討する必要があることから(蘆田, 1994)、その検討のために用いられた刺激がフリッカー刺激である。静止刺激、フリッカー刺激の両者をテスト刺激として用いた検討の結果、順応によって拮抗する両方向の検出器の反応量に差が生じることによって、一方向への運動が優位に知覚されるということが示され、現在では Sachtler & Zaidi(1993)のモデルが支持されている。

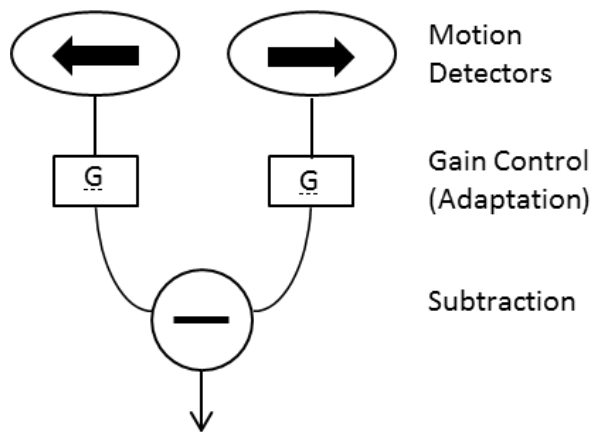


図 3 MAE のモデルの簡略図

Note: 運動方向検出器 (Motion Detectors) の出力が拮抗しており, 順応によって片方の出力の反応 (Gain Control) が低下することにより, 出力バランスが崩れ, 静止刺激が一方に動いて見えると考えられる. Sachtler & Zaidi(1993)をもとに簡略化.

1.1.3 静止運動残効 (sMAE) と動的運動残効 (fMAE) の刺激特性

sMAE および fMAE には, 異なる点が多く存在する. このことは, 両者の処理機構が異なる証拠でもある (蘆田, 1994). 表 1 に sMAE と fMAE の刺激特性に関する相違点をまとめた. 以下に表 1 に示した sMAE と fMAE の刺激特性を順に説明する.

表 1 sMAE と fMAE の相違点

| 刺激特性 | sMAE | fMAE |
|------------|----------|-------|
| 空間周波数選択性 | 選択的 | 非選択的 |
| 順応時間選択性 | 時間周波数選択性 | 速度依存性 |
| 両眼間転移 | 不完全 | 完全 |
| 遠隔運動での残効 | × | ○ |
| 網膜位置が異なる残効 | × | ○ |
| 2次運動による誘導 | × | ○ |
| 注意の効果 | △ | ○ |

1.1.3.1 空間周波数特性

視覚系の低次処理の過程を反映した空間周波数選択性は、主に sMAE に生じる。MAE は、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が異なっても生じるが、空間周波数を順応刺激とテスト刺激で一致させることにより最大残効が得られる (Over et al., 1973 ; Cameron et al., 1992)。sMAE の空間周波数選択性は、視覚系の低次処理段階において、空間次元におけるフィルタリング機能を担う空間周波数チャンネル機構が存在すると考えられていることから (江島,1986)、低次処理段階の運動処理が空間周波数チャンネル機構と密接に関係していることを示す (蘆田,1994)。空間周波数チャンネルの選択的な順応は、コントラスト順応を用いた実験で、順応刺激と比較してテスト刺激の周波数が 1 オクターブずれると順応効果が減少することが示唆されている (Blakemore & Campbell, 1969)。この知見は、Anderson & Burr (1985) の視覚マスクを用いた実験によって支持する知見が得られている。彼らは、各空間周波数条件に設定したマスク刺激上に、テスト刺激である運動刺激を呈示し、その感度を測定した。その結果、テスト刺激とマスク刺激の空間周波数が一致した場合に、コントラスト感度減衰率が増大し、テスト刺激とマスク刺激の空間周波数が不一致の場合にコントラスト感度減衰率が低下することから、空間周波数を処理する複数の空間周波数チャンネルの存在が示唆された (図 4)。また、コントラスト感度減衰率についても、テスト刺激の空間周波数値を基準とした場合、空間周波数の高い帯域と低い帯域とに関わらず、同程度の感度減衰率が得られていることから、空間周波数チャンネルは、空間周波数値に対してアナログ的に作用するのではなく、一定の空間周波数帯域幅が設定されている多重チャンネル構造を有することが示唆されている (図 4)。

上述した空間周波数特性は、MAE を用いた実験では、sMAE に限定した現象である。Ashida & Osaka(1995a)によると sMAE, fMAE について空間周波数選択性を考慮した実験を行った結果、sMAE では、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が一致した時に最大残効量が検出されたが、fMAE では空間周波数選択性がみられず、テスト刺激の空間周波数が順応刺激より高いときに、大きな残効量を検出した。このことは、sMAE の量に、低次処理段階の処理特性である空間周波数選択性が関与することを示し、その背景機構が、低次処理段階であることを示唆する。加えて、fMAE の結果は、fMAE が低次処理段階で機能していないことを示す結果である。この fMAE の処理機構に関する検討については、1.1.4 運動視段階処理モデルの項において、改めて検討する。

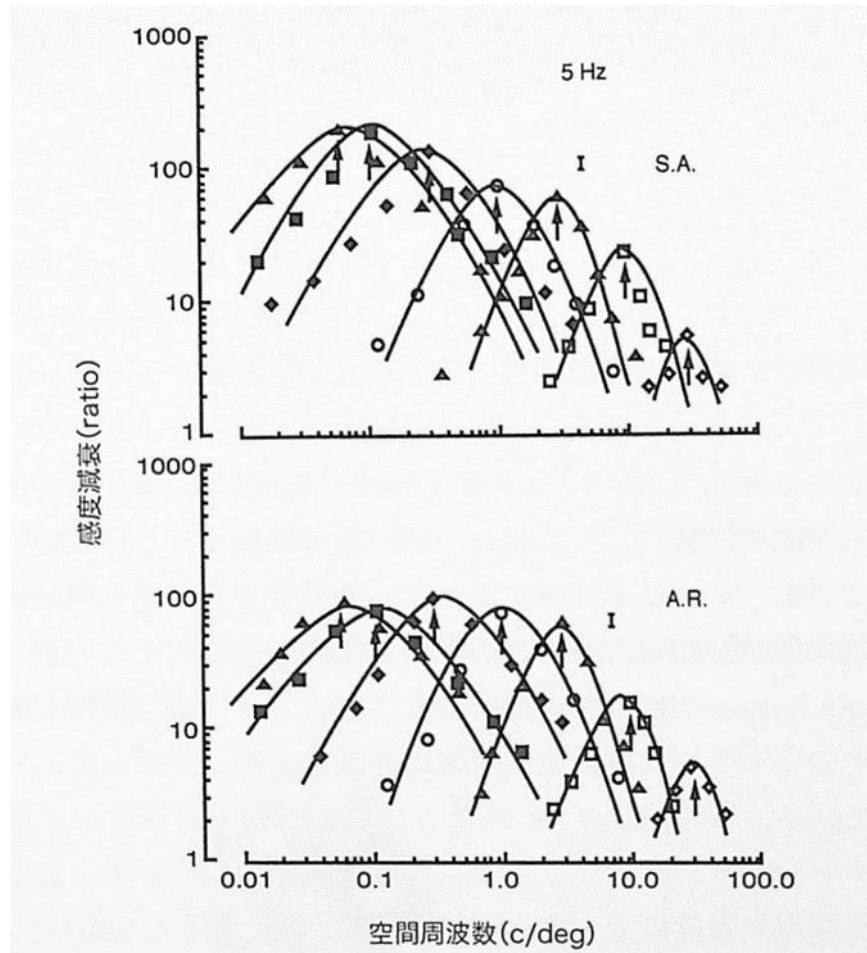


図 4 マスキング法による正弦波運動縞(5 Hz)に対する感度減衰

Note: 「上下段の各パネルは異なる被験者の結果. 縦軸は感度減衰, 横軸はマスク刺激の空間周波数. 感度減衰はマスク刺激が呈示されたときとテスト刺激のみ呈示されたときの運動方向弁別閾値の比. テスト刺激の空間周波数は図中の矢印で表す. シンボルの違いはテスト刺激の各空間周波数について各空間周波数のマスク刺激の呈示されたときの感度減衰を表す. (塩入・内川(2007).「視覚Ⅱ- 視覚系の中期・高次機能 -」より引用)

1.1.3.2 時間的特性

運動視における時間的特性として運動速度があげられる. 運動速度は3つの量によって規定されている. 1.速度(Velocity)は一般的にベクトル量であり, 運動方向を有している. 2.速さ(Speed)は, 運動方向を含まない絶対値のことを指す. 本研究では, 速度と速さの違いは符号のみであるが, MAE は運動方向に依存して方向性をもつことを明らかにするために, 速度という表現を統一的に一貫して用いることとする. その単位は, 視角/時間(d/s)である. 3.時間周波数(Temporal frequency)は, 運動刺激空間内の特定の1点における速さを示し, 単位は周期数(c/s: Hz)で規定されている. 速度を表す式を以下に示す.

$$\text{「(速度) = (距離) / (時間)」} \dots \dots \dots (1)$$

周期刺激で表すと、空間・時間的な周期がそれぞれ単位距離及び単位時間に相当し、周波数が周期の逆数であるため、

$$\text{「(速度) = (時間周波数) / (空間周波数)」} \dots \dots \dots (2)$$

と表される。

上述した時間特性については、静止刺激とフリッカー刺激をテスト刺激として用いた運動残効に対して異なる所見を示す。すなわち、sMAE は刺激速度ではなく時間周波数に依存し、空間周波数にかかわらず、順応刺激の時間周波数が5~10Hzの時に最大残効が出力されることが示唆されている (Pantle, 1974; Wright & Johnston, 1985; Ashida & Osaka, 1995b)。つまり、異なる空間周波数に対しては違った速度で最大残効が得られることになる。日常的に運動物体を知覚するにあたっては、単一の物体にも異なる空間周波数成分が含まれていることが多く、その単一物体内に広範な時間周波数が存在することになる。そのため最終的な知覚としては、単一の運動速度を決定する必要がある。このことは、Mckee, Silverman, & Nakayama (1986) の速度弁別の実験からも支持されており、時間周波数による処理は、速度に基づく処理より低次の段階で行われていることが示唆されている。また、時間周波数フィルタの出力を利用して速度を計算するモデル (Smith & Edgar, 1994) も提案されており、生理学的にも低次処理段階は、時間周波数に依存した処理が行われているという研究結果が報告されている (Foster, Gaska, Nagler, & Pollen, 1985; Friend & Baker, 1993; Tolhurst & Movshon, 1975)。

一方 fMAE は、時間周波数依存ではなく速度に対する依存性があり、順応刺激の空間周波数 0.5~2.0 c/d を用いたとき、順応速度が 5~10 d/s の時に最大残効が出力されることが示唆されている (Ashida & Osaka, 1995b)。

以上の諸知見から、時間周波数に依存する sMAE は低次処理段階、fMAE は sMAE に較べて高次段階の処理が反映されている可能性が示唆されている (Nishida & Ashida, 2000)。

1.1.3.3 両眼間転移 : Interocular transfer

左右眼に入力された情報は、網膜レベルでは完全に独立しているが、大脳皮質では両眼の情報は統合され、最終的にはどちらの眼から情報が入ったかは区別なく処理されることが知られている (蘆田, 1997)。この視覚の処理特性を利用すると、一眼で順応した

効果が、他眼でテスト刺激を観察した時にも認められる現象生じさせることができる。この現象を両眼間転移(Interocular transfer ; IOT)という。運動順応においても両眼間転移が MAE によって観察することができる。sMAE では 50%程度の転移 (Wade et al., 1993), fMAE では完全転移することが報告されている (Nishida et al., 1994)。このような知見から、MAE が単なる網膜レベルの疲労ではないと考えられる。図 5 に吉澤(2007)と蘆田(1997)によって提案されている MAE の両眼間転移に関する脳内処理段階のメカニズムモデルを示した。図 5 に基づき、MAE の両眼間転移の処理メカニズムについて、以下に検討する。

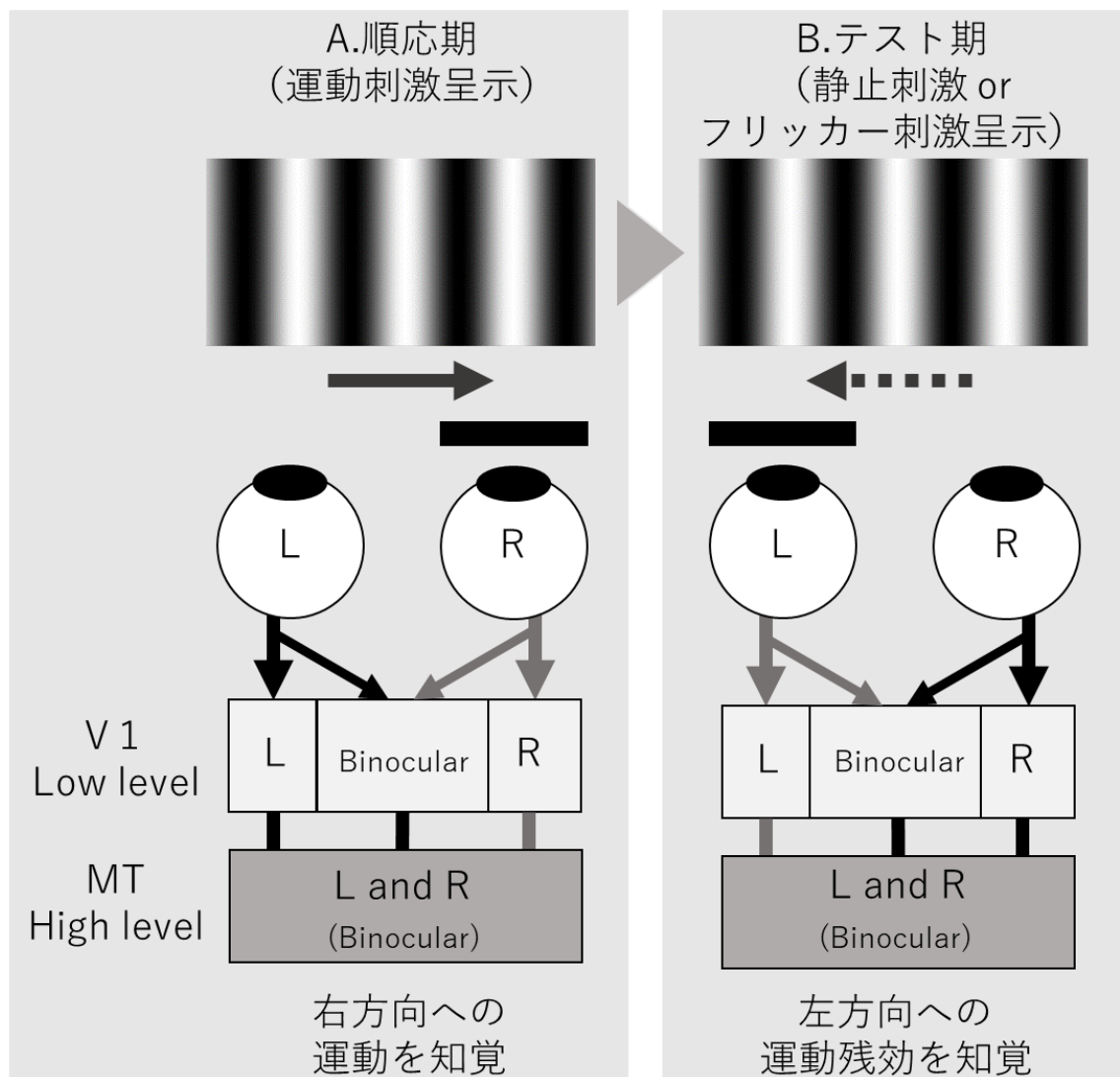


図 5 静止運動残効 (sMAE) とフリッカー運動残効 (fMAE) の両眼間転移に関する脳内処理段階の模式図

Note : (視覚 II : 編集, 吉澤(2007), 蘆田(1997)を参考に作成)

最初に、sMAEにおける両眼間転移のメカニズムを説明する。図5(A)から、運動刺激が運動処理系に入力された時、左眼の単眼性細胞(L)は活性化されるが、右眼は遮蔽されているため情報が入力されず、単眼性細胞(R)は活性化されない。しかし、主に単眼性細胞による処理が行われているV1などの低次処理段階においても、両眼性細胞(L or R: Binocular)の存在が確認されており、両眼性細胞の50%程度は活性化される(Wade et al., 1993)。図5(B)に示したようにテスト刺激(静止刺激)が呈示された時、両眼性細胞(L or R: Binocular)の運動入力に対する順応効果によって、刺激順応眼の反対眼にテスト刺激を呈示した場合にもsMAEが生じる。sMAEの転移は、V1野の両眼性細胞の存在比率と対応しており、完全ではない(Wade et al., 1993)。このことから、sMAEの両眼間転移は低次処理段階の両眼性細胞にある程度依存していると考えられる。

次に、fMAEが完全に両眼間転移するメカニズムを説明する。fMAEは両眼間転移が完全であることから、より高次の処理段階の関与が仮定されている(Nishida et al., 1994)。図5(A)から、運動刺激が運動処理系に入力された時、左眼の単眼性細胞(L)からMT野などの高次段階にかけて活性化される。図5(B)のテスト刺激(フリッカー刺激)が呈示された時、低次段階の両眼性細胞(L or R: Binocular)に加えて、高次段階の両眼性細胞(L and R: Binocular)の入力運動に対する順応効果によって、刺激順応眼の反対眼にテスト刺激を呈示した場合にも両眼間転移が生じる。高次段階では大部分の細胞が両眼性であることが完全転移を促していることが示唆される。また、2次運動などの高次処理段階で処理される運動(詳細は、「1.1.3.6 2次運動による運動残効」に記述)を用いた場合でもfMAEの両眼間転移は生じ(Nishida et al., 1994)、また、順応時に観察する運動に注意を向けていない時に両眼間転移時のfMAE持続時間が40%程度低下することも報告されている(Nishida & Ashida, 1994)。fMAEの両眼間転移が完全に生じることは、視覚の高次処理段階に存在する両眼性細胞に主に依存していると考えられる。

また、幼少期の斜視により立体視が弱い実験参加者を用いた場合には、sMAEの両眼間転移は全く生じなかったが、fMAEを用いた場合でもある程度転移が認められることが報告されている(McColl & Mitchell, 1997)。このような知見からも、sMAEとfMAEとでは異なる処理段階を反映していると考えられる。

1.1.3.4 遠隔運動残効 : Remote motion aftereffect

von Grünau & Dubé.(1992)は、順応刺激が注視点から上側や下側にかなり離れて呈示され、さらに順応刺激とは異なる位置にテスト刺激が呈示された場合でも、fMAE が得られることを報告し、これを遠隔運動残効(remote MAE)とした。遠隔運動残効は、sMAE では認められない。sMAE は、V1 など比較的低次の処理段階の処理が反映されていることが知られており、受容野も比較的小さい。一方、fMAE の処理系は、低次処理段階より広い受容野をもつ MT 野や、MST 野の高次処理系であることから、順応刺激とテスト刺激の位置を離れた条件下でも fMAE が生じたのだと考えられる。

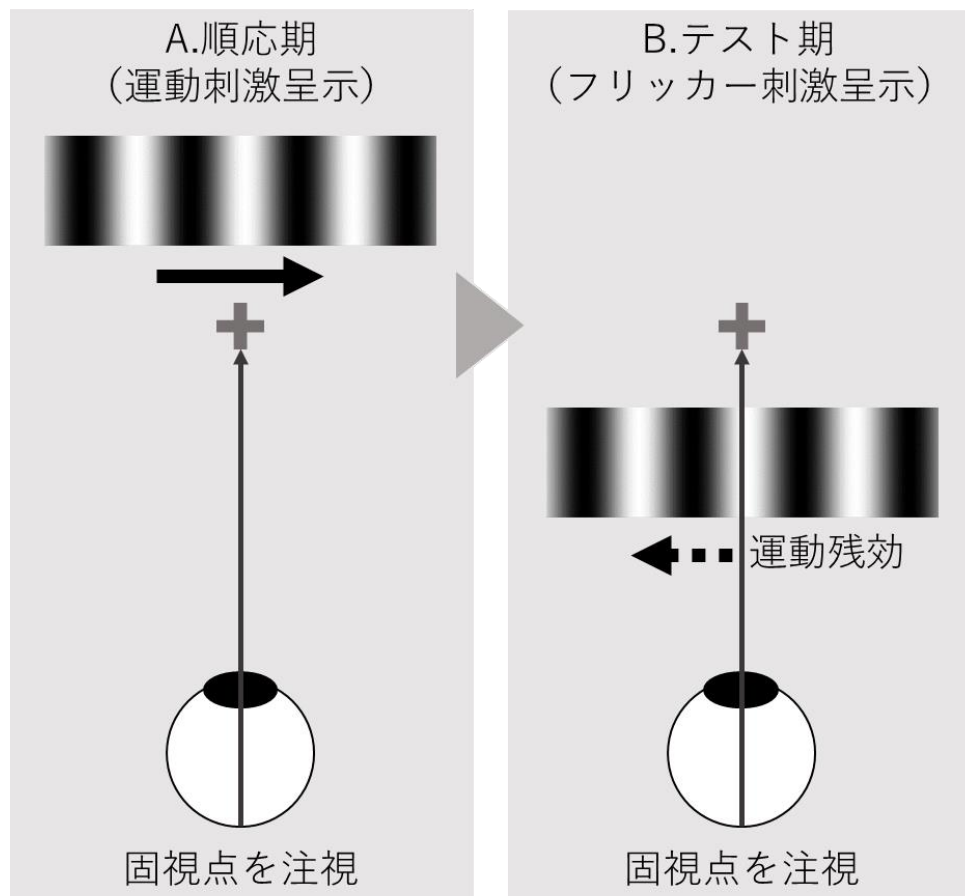


図 6 遠隔運動残効による実験例

Note : 実験参加者は、実験中、中央の固視点のみ知覚しており、順応期(A)では上側の刺激を知覚し、テスト期(B)では、順応期とは網膜上異なる位置にテスト刺激(フリッカー刺激)が呈示された。この場合でも MAE (fMAE) が出現する。

1.1.3.5 相対運動による運動残効

運動検出にあたって、必ずしも外界の情報が運動物体であるとは限らない。人間は日常的に一点を注視しているわけではなく、常に眼球運動や頭部など身体そのものが運動しており、網膜像もそれに伴い流動している。そのため、運動情報として運動成分の相対的な違いを検出することも重要となる。したがって、相対的な運動速度の違いを検出する「相対運動」に感度を持つメカニズムが視覚処理系に存在することが予測される。図7に基礎的な相対運動検出器のモデルを示した(塩入, 1992)。塩入(1992)によると、矢印の方向は、感度を持つ運動方向であり、受容野中心部で右方向の運動に感度を持ち周辺部で左方向の運動感度を持つ(例えば、中心興奮/周辺抑制型)ことと同様であり、隣接領域での運動方向が急峻に変化する時、大きな出力を出すことになり、相対運動に感度を持つと考えられる。

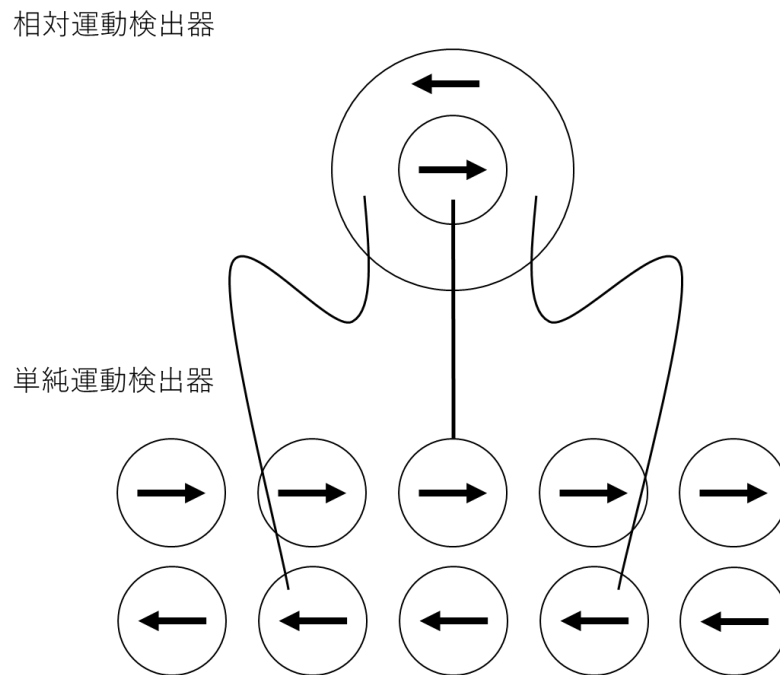


図7 単純運動検出器と相対運動検出器モデル

Note: 視野内の各位置に異なる方向に感度を持つ単純運動検出器があり、それらが相対運動検出器に信号を送る。相対運動検出器は中心部と周辺部で逆方向の単純運動検出器からの入力を受けるため、隣接領域で運動方向が逆であるとき最も強く反応する。塩入(1992)を参照。

また、相対運動検出器の存在は、sMAEを用いた心理物理学実験からも確認されている(Swanston & Wade, 1992; Ashida & Susami, 1997)。Ashida & Susami(1997)は中心部に呈示した静止縞を固視させた状況で、中央の静止縞を上下に配置した縞運動に順応したのちに、テスト刺激(静止刺激)を、縞が運動していない中央部に呈示した場合に

も sMAE が生じることを示した(図 8).

また、神経生理学的にも、マカクザルの MT 野において、運動方向に関して中心一周辺拮抗型構造の受容野細胞の存在が報告されている (Allman, Miezin, & McGuinness, 1985; Born & Tootell, 1992).

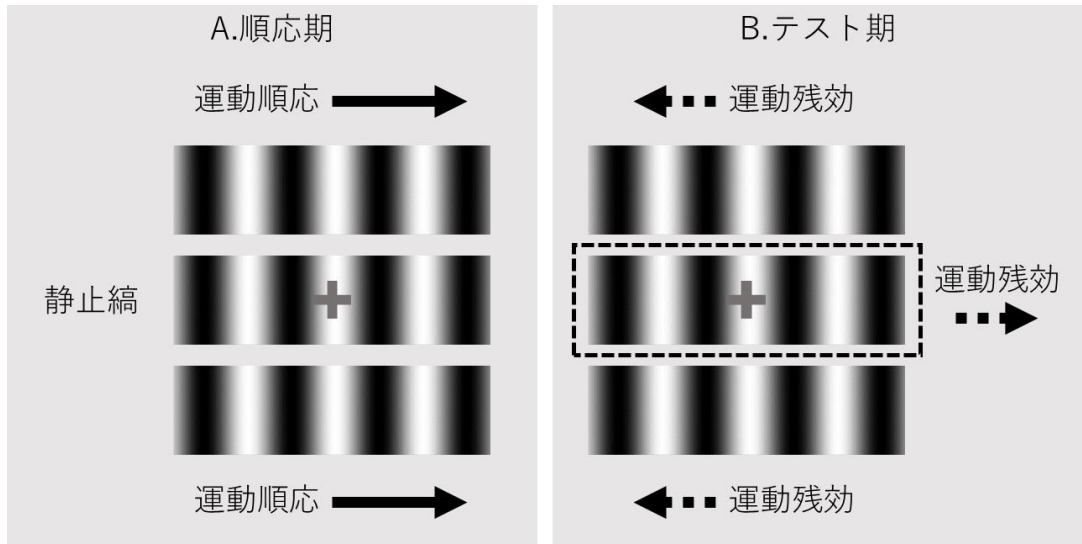


図 8 相対運動による sMAE の検出

Note: (A)運動順応時の刺激呈示方法と相対運動を示した。(B)テスト測定時の残効知覚方向を示した。中央の縞は、順応運動を知覚していないにも関わらず、運動残効を知覚する。この現象は、テスト期 (B) において中央縞のみ呈示し上下縞が呈示されない場合にも生じる。

1.1.3.6 2次運動による運動残効

運動処理段階を検討するにあたって、1次運動検出器と2次運動検出器の問題は、しばしば焦点化されてきた。1次運動とは、輝度の分布が移動することによって知覚される運動であり、縞模様やランダムドットがよく実験に使われる(図 9)。一方、2次運動は、輝度変調に依らない運動であり、コントラスト変調による運動が運動視研究においてよく使用される。コントラスト変調刺激とは、ランダムドットとランダムドットの間輝度に設定した灰色部で構成される。ランダムドット部と灰色部の平均輝度は同一であるため、輝度の移動は起きず、ランダムドット部分のコントラスト 100%に対し、灰色部のコントラスト 0%というように、コントラストの強さ自体が移動することによって運動が生じる刺激を指す(図 9)。2次運動は、1次運動より高次の属性で、1次の運動検出器では運動を検出することができない(Willson, Ferrera, & Yo, 1992)。

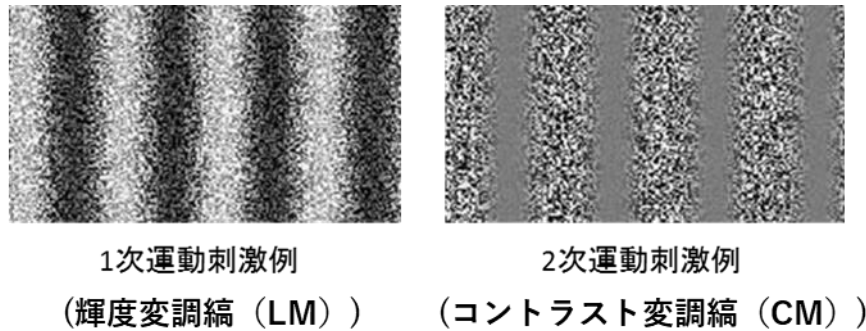


図 9 1次運動, 2次運動刺激の例

また, 1次運動と2次運動との運動検出器は同一ではなく, 1次運動検出機構と2次運動検出機構が個別に存在するモデルが多く提案されており(Ahida, Seiffert, & Osaka, 2001; Cavanagh & Mather, 1989; Derrington & Badcock, 1985; Chubb & Sperling, 1988; Willson et al., 1992; Ledgeway & Smith, 1994a; Ledgeway, & Smith, 1994b; McCarthy, 1993; Nishida, Ashida, & Sato, 1994; Nishida & Sato, 1995; Seiffert & Cavanagh, 1998), 両機構が個々に空間周波数選択性を生じることが示唆されている(Nishida, Ledgeway, & Edwards, 1997).

これまでの多くの1次運動・2次運動の残効を用いた実験から, 両運動の処理の相互作用が検討されている(表 2, 表 3). 1次運動刺激は, sMAE, fMAE をともに誘導するが, 2次運動刺激は fMAE のみ誘導し(McCarthy, 1993; Ledgeway, 1994; Nishida & Sato, 1995), さらに両眼間転移することが示されてきた(Nishida et al., 1994; Nishida & Ashida, 2000). また, 1次運動と2次運動の相互作用を検討すると, 2次運動で順応したとき1次・2次のいずれのテスト刺激によっても sMAE は生じない(Nishida et al., 1994). fMAE では, 1次・2次のいずれのテスト刺激によっても生じることが報告されている(Ledgeway, 1994; Nishida & Ashida, 2000).

また, fMRI を用いた生理学的研究から, V3 が2次運動の処理に関与していること(Smith, Greenlee, Singh, Kraemer, & Hennig, 1998), V5 や MT 野における1次運動と2次運動の処理の独立性の報告があり, 低次処理段階だけでなく高次処理段階においても1次運動と2次運動は個別に処理されている可能性も示唆されている(Ashida, Lingnau, Wall, & Smith, 2007).

表 2 Static MAE における 2 種類の運動順応と MAE の関係









| | 1次 Test  | 2次 Test  |
|--|--|---|
| 1次運動順応  | ○ | × |
| 2次運動順応  | × | × |

表 3 Flicker MAE における 2 種類の運動順応と MAE の関係

| | 1次 Test  | 2次 Test  |
|--|--|---|
| 1次運動順応  | ○ | ○ |
| 2次運動順応  | ○ | ○ |

1.1.3.7 運動残効に対する視覚的注意の効果

fMAE では順応時に観察する運動に注意を向けていない場合には、順応の両眼間転移の転移量が 40%程度低下することが報告されている(Nishida & Ashida, 2000)。この結果は、fMAE には、注意を向けなくても働く低次処理段階のメカニズムと、注意を向けたことによって働く高次処理段階のメカニズムの存在を示唆するものである。また、Cavanagh(1992)は注意に基づく運動検出機構の存在を示しており、Lankheet, Verstraten, & Møller(1993)は拮抗する方向に運動する刺激を呈示し、注意を向けた方向への運動の知覚が可能な運動透明視の状態（反対方向への 2 つの運動が同時に知覚されている状況）で順応させた。その結果、注意を向けた運動方向に対して選択的な運動順応効果が確認され、運動コヒーレンス閾を測定すると、注意を向けた運動方向への運動コヒーレンス閾が上昇することを示した。また、Culham & Cavanagh(1994)は、fMAE の見えの方向は、注意によって恣意的に変えられることを示した。また、sMAE についても運動視以外の視覚的作業を行うことによって、減少することも報告されている(Chaudhuri, 1990; Takeuchi & Kita, 1994)。これらの知見から注意の存在は運動視処理において影響する可能性がある。

1.1.4 運動視段階処理モデル

運動視処理には、生理学的に、V1における運動方向選択的な細胞の存在 (Livingstone & Hubel, 1987) や、MT 野、MST 野における運動視処理中枢の存在 (DeYoe & Van Essen, 1988) といった、処理の階層性が報告されている。この処理の階層性については、運動残効を用いた研究からも提案されており、「1.1.3」で述べた MAE に対する刺激特性の検討に基づいて、以下の段階処理モデル(図 10)が提案されている。図 10 に運動検出器の段階処理モデルに基づく運動視システムの構造と運動順応現象のモデルを示した (Nishida & Ashida, 2000)。

はじめに、低次処理段階での運動処理について説明する。低次処理段階では、1 次運動と 2 次運動が独立して処理されていることが示唆されている。運動残効を用いた実験では、sMAE は主に、1 次運動刺激の順応によって誘導され、運動視の低次段階の順応効果を反映していることが示唆される。しかし、2 次運動は sMAE が反映されない。このことから、低次処理段階では 1 次運動と 2 次運動が別の処理系を経て、高次処理段階に入力されることが想定される。低次処理段階での 2 次運動処理は、sMAE には反映されないが、低次処理段階において、整流等の非線形な前処理の後、1 次運動と同様の方式で運動検出が行われていることが想定されている (西田, 1999)。

次に、高次処理段階について説明する。高次処理段階については、主に fMAE に反映され、1 次運動 2 次運動の両方に応答する。このことから、1 次運動と 2 次運動は、高次処理段階において、運動統合され、刺激属性に関係しない処理が生じていることが示唆される。しかし、fMAE は低次段階に生じる運動順応の効果(空間周波数特性 etc.)が反映されない。この点について蘆田(1994)は、fMAE が曖昧運動刺激で、複数の運動方向を含んでいるため高次処理段階において統合され、大局的な運動方向を決定するために、統合過程がより活発に働くことにより、低次処理段階の運動検出器の順応効果を覆い隠してしまっている可能性を示唆している。また、遠隔運動残効が fMAE のみで生じることについて、受容野が V1 より広い MT 野、MST 野の処理を反映していることも示唆されている。さらに、両眼間転移に関する知見から単眼性細胞が含まれている V1 に対し、MT 野はほとんどが両眼性細胞であることによって、fMAE の両眼間転移が完全になることから fMAE が高次処理段階で処理されていることを説明できる。また、MAE に対する注意の影響も fMAE で大きいことから高次処理段階の処理が主に反映されることを示している。

以上のことから、sMAE が低次処理段階を反映していて、fMAE が低次処理段階と高次処理段階を反映していることが強く示唆される。

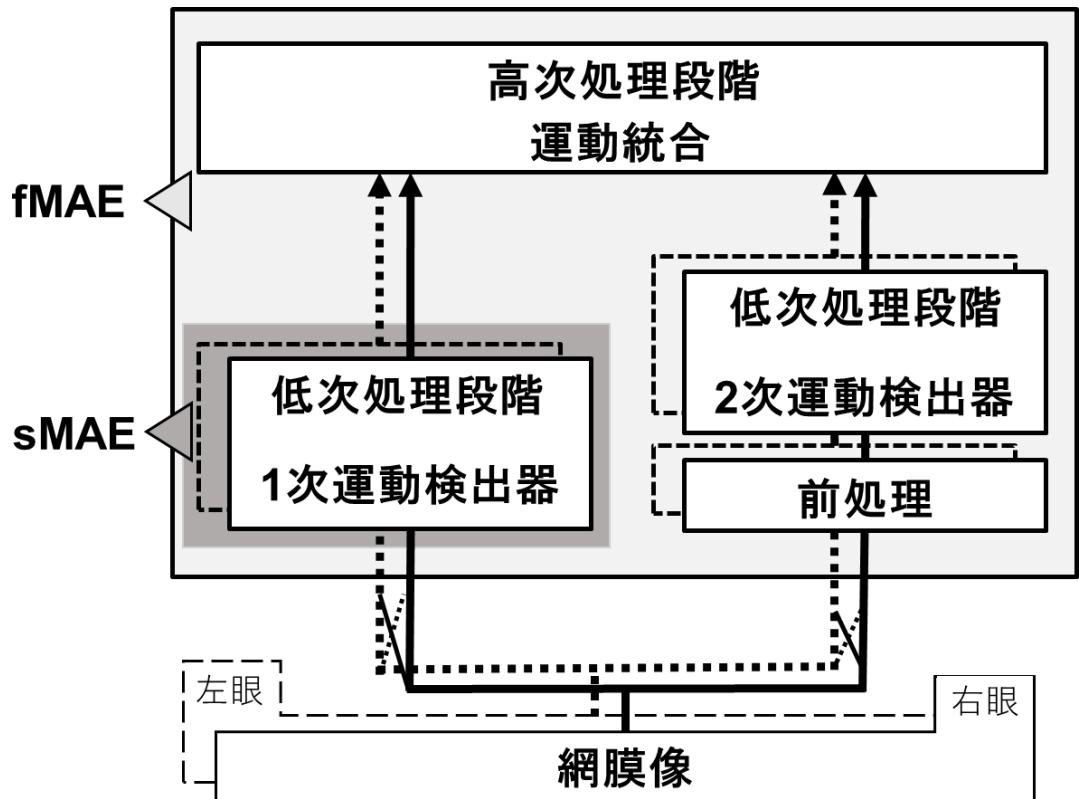


図 10 運動検出器の段階処理モデルに基づく運動視システムの構造と運動順応現象のモデル(Nishida & Ashida, 2000)を参考に作成

Note：1次運動は、低次処理段階にある1次運動検出器によって処理され、その処理結果がsMAEに反映される。2次運動は、低次処理段階による処理が想定されているもののsMAEには反映されない。高次処理段階では、1次運動と2次運動が運動統合される。fMAEは、1次運動と2次運動の両運動に反応し、低次処理段階と高次処理段階の両段階の処理が影響することが示唆されている。

ここまで記述した視覚処理モデルの処理特性が、刺激が知覚されない場合においても認められるか否かを検討することが本研究の主要目的である。そこで、運動刺激を知覚していない時の運動処理について実験的に検討するために使用した連続フラッシュ抑制刺激についての知見と方法論について次節において解説する。

1.2 知覚されない情報の視覚処理系の検討において使用される実験方法

我々は視覚的に外界のすべての情報をとらえているわけではなく、処理情報の取捨選択が生じている。しかし、入力された知覚されない情報は完全に無視されているわけではなく、潜在的に処理されていると考えるのが妥当であろう。では、どのような情報が取捨選択されているのだろう。本節では、運動視における知覚されない情報の処理の特性を検討するために一般に用いられている実験手法について解説する。

1.2.1 両眼視野闘争 (Binocular rivalry)

左右眼に同一の視覚刺激が呈示された場合、両眼融合し、単一視することが可能である。しかし、左右眼に異なる視覚刺激が独立に呈示される場合、それらが交互に知覚され、知覚が安定しないことがある。この現象を両眼視野闘争という (図 11)。両眼視野闘争に関する論文は、実体鏡(Stereoscope)の発明者である Wheatstone(1838)の報告が最初と考えられており、以来、長らく視覚心理学の対象として研究されてきた。両眼視野闘争は、単純に左右眼に異なる刺激が入力されることで生じるわけではなく、刺激強度との相対的關係で変化する。刺激強度と知覚交替のダイナミクスとの関連に関しては、刺激強度(コントラスト、輝度、空間周波数など)が等しい場合は、優位期間が左右ほぼ等しくなる (Levelt, 1966)。逆に、どちらか一方の眼の闘争刺激強度を変化させると、知覚交替ダイナミクスが変化する。一眼に呈示される刺激を高コントラストにし、他眼に呈示される刺激を低コントラストにすると、高コントラスト側の刺激がより優位に見える (Mueller & Blake, 1989)。一眼に呈示された刺激をより明るくし、他眼に呈示された刺激を暗くすると、より明るい側の刺激がより優位に見える (Kaplan & Metlay, 1964)。一眼に運動刺激を、他眼に静止刺激を呈示すると、運動刺激がより優位に見える (Breese, 1909)。このように両眼間でどちらか一方の刺激強度を変化させると刺激強度の強い刺激は弱い刺激に比べて知覚される時間が長くなる。また、知覚交替ダイナミクスの変化として、強度の強い刺激の抑制期間が短縮されるが、その優位期間は刺激強度によって変化しないことが報告されている (Levelt, 1966; Fox & Rasche, 1969)。また、生理学的知見から両眼視野闘争は、局在した特定の部位が関与しているのではなく V1 を含め、視覚前野、頭頂、前頭前野といった複数の視覚関連領野並びに連合野が関与していることが確認されている (小林, 2005)。

しかし、両眼視野闘争の研究は、実験参加者の主観的な視覚経験に基づいており、知覚状態の遷移の大部分は確率的に発生するため、実験参加者と実験者の両方にとって予測不可能である (Blake & Logothetis, 2002)。このことは、知覚されない情報の視覚処理系の処理特性を検討するにあたっては障害となる。

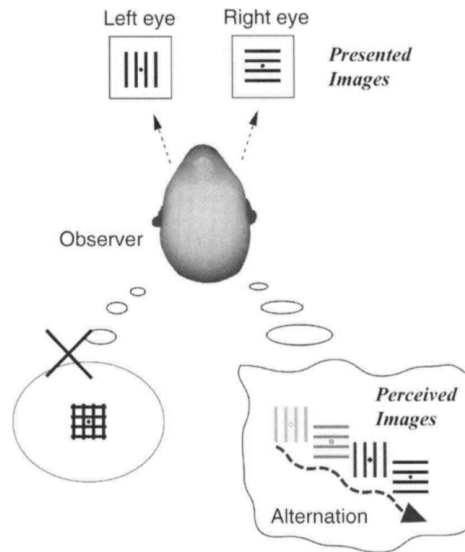


図 11 両眼視野闘争の概念図 小林(2005)より引用

Note : 左眼に縦縞, 右眼に横縞を両眼分離下で入力した場合, 格子縞は知覚されず, 縦縞と横縞の交互に知覚交替する現象が認められる。

1.2.2 フラッシュ抑制 (Flash suppression)

両眼視野闘争に関連する現象として, フラッシュ抑制があげられる。フラッシュ抑制とは, 一眼に図形を瞬間的に出現させたとき, 他眼でそれまで見ていた図形の知覚が抑制される現象である(Tsuchiya, 2008)。たとえば, 左目に建物画像, 右目に空白のスクリーンを最初に呈示した後に, ある時点で右目に顔画像を呈示すると, 顔画像の知覚が優位となり, 建物画像に対する知覚は抑制される (図 12)。フラッシュ抑制の場合, 通常の両眼視野闘争と異なり, 知覚が切り替わるタイミングを統制することが可能である。しかし, その知覚抑制の時間は短い。

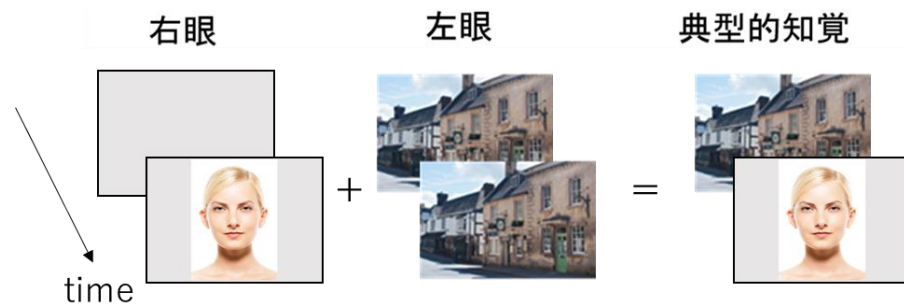


図 12 フラッシュ抑制の刺激呈示例

Note：左眼に建物画像を入力し、右眼に灰色背景を両眼分離下で入力した場合、知覚像は建物の画像が知覚されるが、左眼に建物画像が継続呈示されている状態で、右眼に顔画像を瞬間呈示すると、顔画像に知覚交替する現象、両眼視野闘争とは異なり、知覚交替タイミングを統制することが可能である。

1.2.3 連続フラッシュ抑制(Continuous flash suppression : CFS)

両眼視野闘争に関連する現象として、連続フラッシュ抑制(CFS)が挙げられる(図 13)。図 13 に示したように CFS とは、短時間で高頻度に変化する図形(モンドリアンのリフレッシング etc.)を片眼に呈示した際に、もう片方の眼に呈示された視覚図形が長時間知覚にのぼらなくなる現象である(Tsuchiya & Koch, 2005)。片眼に呈示された刺激を知覚的に抑制する場合、両眼視野闘争では数秒で知覚が交代し、フラッシュ抑制では短時間の知覚抑制しか生じないが、CFS を用いると、1 分あるいはそれ以上の時間、片眼の知覚が抑制され続けることが報告されている(Tsuchiya & Koch, 2005)。

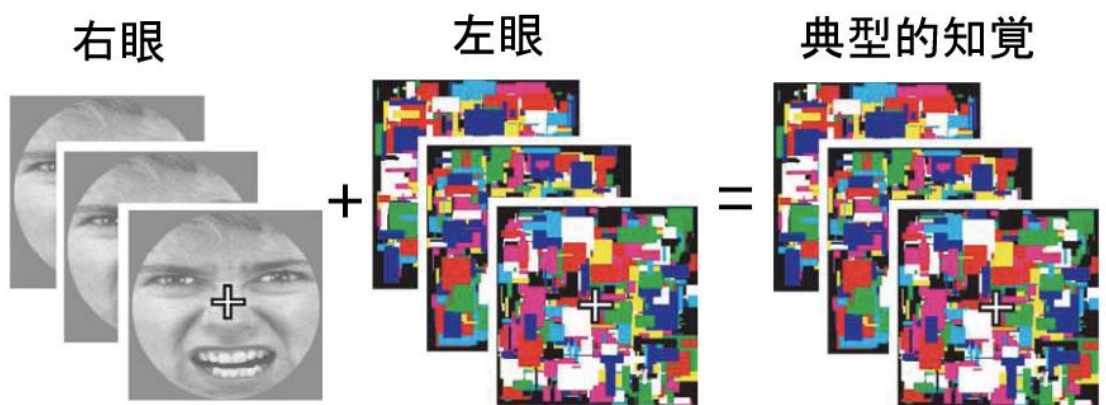


図 13 連続フラッシュ抑制の刺激呈示例(Tsuchiya & Koch (2005)より引用)

Note：右眼に顔画像を入力し、左眼に連続的に変化するモンドリアン刺激を両眼分離下で入力した場合、モンドリアン刺激の知覚が長時間生じ、両眼視野闘争が生じない。

1.2.3.1 抑制の深さに影響する CFS 刺激要因について

CFS 刺激は、ターゲット刺激が知覚されないことによって生じる非選択的抑制と、他のマスク刺激や両眼視野闘争刺激と同様の特徴選択的な刺激抑制が生じることが示唆されている(色; Hong & Blake, 2009, 運動; Moors, Wagemans, & de-Wit, 2014). 非選択的抑制と特徴選択的な抑制は、様々な刺激特性を変化させることによって変動する.

最初に、非選択的抑制に影響する CFS 刺激の時間周波数特性について検討する. CFS 刺激のリフレッシュ頻度(時間周波数)を操作することによって抑制効果に変化することが示唆されている. Tsuchiya & Koch(2005)によると 3~12Hz のリフレッシュ頻度が適切であるとされ, Han, Lunghi, & Alais (2016)は, 1Hz と非常に低い時間周波数のリフレッシュで抑制効果が最大に達するとしている. また, Zhu, Drewes, & Melcher (2016)は, 6Hz が最適であると, Zhan, Engelen, & de Gelder(2018)は 4~8Hz がピークでそれ以上は抑制量が減少することを示した. CFS を用いた多くの研究では, CFS 刺激は 10 Hz 以上のリフレッシュ頻度で設定されることが多いが, 上記の報告を踏まえると, 低い時間周波数のリフレッシュを設定しても, 抑制量は最大限得られる可能性がある. しかし, これらの時間周波数の報告は, CFS を構成する刺激の質や抑制する対象が異なっていることから, 汎用性のあるリフレッシュ頻度がどの程度であるのかについては, 未だ議論されている段階である.

次に, 特徴選択的な刺激抑制について検討する. 最初に, 色の影響について検討する. CFS 刺激を無彩色にした場合, 有彩色の時と比較して, 色情報に対する抑制効果が減少することが報告されている(Hong & Blake, 2009). Tsuchiya & Koch (2005) は, 無彩色の CFS 刺激を使用した場合, グレースケールの Gabor 刺激をターゲット刺激として用いた場合と比較して, 有彩色の Gabor 刺激の抑制された期間が短かったことを報告している.

次に, CFS 刺激自体の空間周波数の影響について検討する. Yang & Blake (2012)は, CFS 刺激にモンドリアン刺激を用いて, 他眼に呈示されたターゲット刺激を知覚的に抑制する際, 低空間周波数成分で構成された CFS 刺激の方が, 高空間周波数成分で構成された CFS 刺激よりも相対的に強い抑制効果が生じることを示唆している. また, CFS 刺激とターゲット刺激の空間周波数が一致している時に抑制効果が最も大きくなることも示唆されている.

次に, 運動の影響について検討する. 運動対象に対しては, モンドリアン刺激を用いた CFS 刺激内のテクスチャー自体を, 連続的に移動させた方が, 静止刺激よりも抑制が深いことが示唆されている(Moors et al., 2014).

次に, テクスチャーの影響について検討する. Drewes, Zhu, & Melcher (2020)は, 一

一般的なモンドリアン刺激と、5種類のランダムドットマスクと、2種類のテクスチャーを用いたマスクによって、知覚抑制時間が変動するのかが検討した結果、モンドリアン刺激を用いたマスクが、知覚抑制時間が最も長いことを報告している。

1.2.3.2 抑制の深さに影響する CFS 呈示眼について

CFS 刺激の抑制の深さに関係しているのは、刺激強度だけではない。Yang, Blake, & James, (2010)は、観察眼の優位性の影響を報告している。CFS 刺激を優位眼で観察した場合、非優位眼で観察した場合と比較して、CFS 刺激知覚時間が有意に延長することを示した。この報告は、CFS の実験手法として、CFS 刺激を優位眼に呈示することで、被抑制刺激の知覚抑制時間の延長が可能であることを示す。

1.2.3.3 残効との関連

CFS による知覚されない刺激の符号化の程度を調べる一つの方法は、残効が誘発されるかどうか、また、誘発刺激が順応期間中に知覚的に抑制された場合に、その刺激に対する神経順応が起こるかどうかを調べることである。もし、知覚的抑制にもかかわらず、完全な強度の残効が誘発されるのであれば、順応の原因となる神経事象は、観察者が誘発刺激を知覚していなくても発生すると考えられる。

CFS を用いた残効については、多くの研究が報告されている。Tsutiya & Koch(2005)は、gabor パッチを用いた色残効の実験で、色刺激と同時に CFS 刺激を呈示した場合、陰性残効の強度が約半分に抑制され、CFS 刺激自体の残効は生じないことを報告している。この知見は、陰性残効が網膜依存ではなく両眼から入力された刺激により生じ、入力情報が知覚されているか否かは直接的には関与していないことを示唆する。同様の知見は他の多くの研究でも見出されており、空間位相(van Boxtel, Tsuchiaya, & Koch, 2010)、方位(Kanai, Tsuchiaya, & Verstraten, 2006; Bahrami et al., 2008)、運動(Kaunitz et al., 2011a)、コントラスト(Shin et al., 2009; Yang et al., 2010b)など、視覚の低次処理段階で処理されていると考えられている刺激特性に特有の残効にも当てはまり、いずれの研究においても、残効は減弱するものの、完全抑制されなかった点に共通性がある。

また、高次処理段階での順応は CFS によって完全に抑制されることが示唆されている。たとえば、人種(Amihai, Deouell, & Bentin, 2011)、視線(Stein, Peelen, & Sterzer, 2012)や顔(Moradi, Koch, & Shimojo, 2005)などの高次処理段階における順応の残効は全く生じないことが報告されている。

1.2.3.4 低次処理系との関連

ヒトの第一次視覚野 (V1) は、網膜からの視覚信号の大部分を処理する最初の皮質処

理段階で構成されている。Yuval-Greenberg & Heeger (2013)は、fMRI を用いた実験により、CFS と低次処理系との関連性について検討した。彼らは、CFS 刺激のみを呈示した場合と、CFS 刺激とターゲット刺激とを一眼に同時呈示し、ターゲット刺激が見える場合と、CFS 刺激とターゲットとを各片眼に呈示しターゲット刺激を知覚的に抑制した場合の 3 パターンの刺激呈示状況下での血中酸素濃度依存 (Blood Oxygen level Dependent : BOLD) 信号を fMRI を用いて測定した。その結果、V1 の BOLD 信号は CFS 刺激によってターゲットを知覚的に抑制した場合と、CFS 刺激のみの呈示の場合とで同レベルであったが、CFS 刺激とターゲット刺激を同眼に呈示すると、ターゲット刺激が知覚され、V1 の BOLD 信号が有意に高くなった。彼らは、CFS 刺激の存在は、他の視覚マスキングと同様に V1 の神経活動を抑制する可能性があり、CFS は、視覚処理の低次段階でターゲットに対する神経反応の獲得を調整することで、知覚に影響を与えることを示唆していると結論づけた。

1.2.3.5 高次処理系との関連

低次処理段階で抑制された情報は、高次処理段階においてどのような処理がされているのだろうか。最近の研究では、物体の同一性や物体カテゴリーの情報が、低次処理段階では CFS により完全には抑制されず残存することが確認されているが、視覚処理の高次処理段階ではどのような刺激情報が抑制され、どのような刺激情報が保持されるかどうかということに焦点が当てられている。Moradi, Koch, & Shimojo (2005)は、顔への順応効果が CFS によって抑制され、顔処理を行っている IT 野付近が CFS によって抑制された可能性を示した。Logothetis & Schall(1989)は、知覚していない順応に優先的に反応するニューロンが高次処理段階に存在することを発見し、マスク刺激と運動順応刺激は神経レベルで共存している可能性があることを示唆している。Maier, Logothetis, & Leopold(2007)は、フラッシュ抑制を用いた実験から、MT 野の知覚は、知覚ネットワークの特定のニューロンだけではなく、フラッシュ刺激特性によって、抑制程度が変化することを報告している。

1.2.3.6 視覚的注意との関連

注意と知覚との関係については未だ議論があるが、注意と知覚とはある程度切り離すことができるという考えが増えてきており (Koch & Tsuchiya, 2007; van Boxtel et al., 2010; Cohen et al. 2012), 例えば、CFS によって抑制され、知覚されていない刺激の呈示位置に注意が向けられることが示唆されている (Jiang, Costello, Fang, Huang, & He., 2006). また、注意が向けられた CFS によって知覚されない刺激の残効を測定した結果、注意が向けられていない条件と比較して、残効が多く出現し、CFS による抑制度が低く

なることが報告されている(Kanai et al., 2006; Shin et al., 2009; Yang et al., 2010b). これらのことは、CFSによる抑制は、CFS刺激が呈示されることによって、順応刺激に対する注意がそがれたことによる抑制ではなく、CFSにより知覚されないことによる抑制が生じていることを示している。

1.3 運動残効と潜在的処理の関係

運動視における運動刺激が知覚されない条件下での視覚処理段階を検討するにあたって、現在様々な実験的手法が用いられている。以下に、運動視と知覚を抑制する刺激との相互作用について検討した研究についてまとめる。

1.3.1 知覚されない刺激の処理について検討するための実験方法と抑制の深さについて

知覚されない知覚処理について検討するための実験方法として、両眼視野闘争、フラッシュ抑制、CFSの3つが主流となっている。Tsuchiya, Koch, Gilroy, & Blake(2006)によると、グレースケールのテスト刺激を観察した時の、単眼抑制の強度は、「CFS > フラッシュ抑制 > 両眼視野闘争」の順であることが報告されている。これは、用いられる抑制刺激の特性によって説明可能である。CFSは、常に変化新しい刺激が呈示される状態であるため、刺激順応を生じる神経に対する影響が強く、知覚の抑制に対する効果が高いと考えられる(Tsuchiya et al., 2006)。一方、両眼視野闘争やフラッシュ抑制で使用される刺激は、一定の刺激が呈示され続け、変化しないため、刺激順応が生じやすく、CFSに比べて知覚的抑制効果が低いのだと考えられる。

1.3.2 運動残効と両眼視野闘争との関係

O'shea & Crassini(1981)は、sMAEを用いた実験で、順応時、他眼に順応刺激と運動方向が直交する運動刺激を両眼視野闘争刺激として呈示し、運動残効の変化について検討した。その結果、両眼視野闘争させたときにも、運動順応刺激と同眼にテスト刺激が呈示される場合と、他眼にテスト刺激が呈示される場合とで運動残効量に差異が認められないことを見出した。彼らはこの結果を、運動残効の処理段階が両眼視野闘争の処理段階より低次であることから、両眼視野闘争が同眼、他眼いずれにおいても運動残効に影響しなかったのだと考察した。同様に、Lehmkuhle & Fox(1975)も運動残効に対して両眼視野闘争の抑制が影響を及ぼさないことを報告した。他方、両眼視野闘争による抑制が運動残効量に影響を及ぼす結果も報告されており、低コントラストの順応刺激を用いたときのみ両眼視野闘争によって順応が影響されることが示唆されている(Blake, Tadin, Sobel, Raissian, & Chong., 2006)。しかし、両眼視野闘争を用いた運動残効の研究では、順応時に刺激が知覚されるときと知覚されないときが混在しており、純粋な順応刺激知覚時間が統制できな

いなど、様々なノイズの影響も考えられ、知覚されない順応刺激の処理について検討するための方法として、両眼視野闘争を用いることには問題がある。

1.3.3 運動残効とCFS

両眼視野闘争と運動残効の研究では、順応刺激を知覚する時間と知覚しない時間がランダムに混在するため、知覚と運動順応が完全に分離されておらず、両眼視野闘争による抑制と運動残効の関係が明確ではない。そこで、Maruya, Watanabe, & Watanabe(2008)は、両眼分離視下の運動順応時に、機能的優位眼にCFS刺激を呈示し、順応刺激が完全に知覚されない状況での運動順応の両眼間転移を検討した。その結果、抑制しない場合の運動残効に比べて順応眼（同眼）ではCFS刺激によってsMAEが約30%抑制され、fMAEは約50%抑制されることが見いだされた。一方で、非順応眼（他眼）への転移については、sMAEでは非抑制下でも転移は生じず、fMAEでは非抑制下で認められた転移がCFSによって完全に消失することが見出された。以上の結果から、順応時の入力情報が完全に知覚されない場合でも運動残効は生じるが、その両眼間転移は完全抑制され、高次処理段階では、運動順応刺激が知覚されていることが影響することが示唆された。このことから、Maruya et al.(2008)は、運動の知覚と運動残効について2つの仮説を提出している。

1つ目の仮説は、知覚されない順応刺激の入力情報が、高次処理段階に到達せず抑制されているという仮説である。Moradi, Koch, & Shimojo (2005)は、顔刺激に対する順応効果がCFSによって抑制され、顔処理を行っているIT野付近がCFSによって抑制された可能性を示唆した。視覚情報は、腹側経路と背側経路とが相互に関連して処理されていることが知られており、背側経路の高次処理段階のMT野以降で処理されているfMAEにおいても、Moradi et al.(2005)の報告と同様に完全抑制が生じたのではないかという仮説である。しかし、順応情報は高次処理段階まで到達しているが、フリッカー刺激がテスト刺激として呈示された場合に反応しない可能性も捨てきれない。Logothetis & Schall(1989)は、知覚していない順応に優先的に反応するニューロンの存在を高次処理段階で発見し、CFS刺激と運動順応刺激とは神経レベルで共存している可能性があることを示唆している。

2つ目の仮説は、知覚されない運動順応の入力は、知覚ネットワークから独立したニューロンで処理されており、その上で、高次順応全体に抑制がかけられるという仮説である。Maier, Logothetis, & Leopold(2007)は、フラッシュ抑制を用いた実験から、MT野の知覚抑制の有無は、知覚ネットワークの特定のニューロンに依存するだけではなく、フラッシュ刺激の種類や特性にも依存することを報告している。

以上のように、高次処理段階で処理される知覚されない情報が、CFSによって完全抑制されるという知見は、Maruya et al.(2008)のCFS刺激によってfMAEの両眼間転移が完全抑制されるとの所見と整合している。また、この結果は、Nishida & Ashida(2000)の運

動視段階処理モデルの妥当性を裏付けている。

1.3.4 本実験で使用した連続フラッシュ抑制刺激特性への依存性について

本研究で用いた CFS 刺激と、CFS と同時に呈示される視覚刺激の関係について整理しておく。本研究では、以下に示した CFS 刺激を「第 1 章」「第 2 章」において使用した。

刺激呈示面は、領域を幅 0.18° 、平均輝度 41.82 cd/m^2 のランダム・ドット模様の枠組みで縁取りされた横 $5.6^\circ \times$ 縦 5.6° の領域で、それをモニターの観察領域中央に配置した。刺激呈示面は輝度 21.0 cd/m^2 の無彩色であった。また、固視点として視角 0.5° 、輝度 3.0 cd/m^2 で red(sRGB: 255,0,0) の十字形を呈示した。

CFS 刺激は高頻度で点滅する刺激で、運動刺激と点滅刺激をセットにした刺激 ($0.85^\circ \times 0.85^\circ$) 35 個によって構成されていた。運動刺激は、 1.5 d/s の速度で上下に並進運動する空間周波数 3.0 c/d の正弦波刺激 (横 $0.7^\circ \times$ 縦 0.85°) で平均輝度は 29.4 cd/m^2 、コントラスト 20% ($L_{\text{max}} : 35.3 \text{ cd/m}^2$, $L_{\text{min}} : 23.6 \text{ cd/m}^2$) で、順応刺激と同一であった。その運動方向は 16.6 ms で逆転させた。点滅刺激は、運動刺激の左右に配置され、白と黒、交互に 3 Hz で点滅する長方形 (横 $0.075^\circ \times$ 縦 0.85°) でコントラスト 98% ($L_{\text{max}} : 95.9 \text{ cd/m}^2$, $L_{\text{min}} : 0.95 \text{ cd/m}^2$) であった。運動刺激と点滅刺激の位置はランダムに配置し、全体を 10 Hz で点滅させ、その点滅のタイミングは刺激ごとにランダムに設定した。CFS 刺激全体の大きさは $4.3^\circ \times 4.3^\circ$ であった。

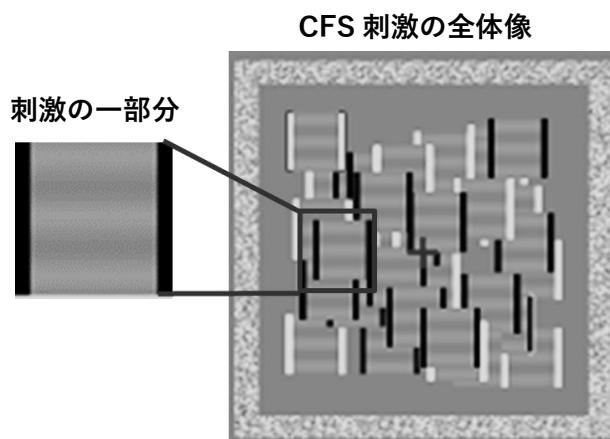


図 14 実験で用いた CFS 刺激の例。

Note : CFS 刺激の全体像と CFS 刺激の一部分を拡大した図を示した。CFS 刺激を構成する刺激の一部分は、中央縞は上下に運動し、両側の Flicker bar は白黒に点滅した。

CFS 刺激は片眼抑制をする強力な刺激であるが、そのために複雑な刺激構成が用いられているので、その各刺激成分の考えられる知覚効果に整理する。本実験で使用した CFS 刺

激は、Maruya et al.(2008)の dynamic CFS を参考にして作成しており、運動成分とその運動に用いた正弦波刺激の空間周波数成分、その正弦波刺激のコントラスト成分と、それらを点滅させる時間周波数成分が含まれている。加えて、正弦波刺激の両脇に白黒に点滅する点滅刺激を配置することで、刺激強度を保っている。以下に、これらの刺激成分が、同時呈示する被抑制刺激に対して影響する可能性について考察する。

本実験で使用した CFS 刺激は、主に上下に縞がドリフトする運動成分が含まれている。通常、CFS 刺激にはカラーモンドリアンなどが用いられるが、運動刺激を知覚させないためには、強度として弱い可能性が指摘されている(Moors, Wagemans, & de-Wit, 2014)。Moors et al.(2014)は、運動対象に対しては、モンドリアン刺激を用いた CFS 刺激内のテクスチャー自体を連続的に移動させた方が、静止刺激よりも抑制が深いことを報告した。また、他の視覚刺激についても、対象の刺激を知覚されないようにするには、対象と同様な性質の刺激を用いることで CFS 刺激に含まれた成分の視覚処理機構を抑制するのか適当であることが示唆されている。本研究で用いた CFS 刺激は運動成分を含んでいることから、主に運動処理が行われている背側経路側に対して、抑制効果を及ぼすものと考えられる。

また、本研究で用いた CFS 刺激の縞は縦方位正弦波刺激であり、順応刺激に用いる横方位正弦波刺激とは運動方向が異なるため、順応刺激に対して、CFS 刺激の運動成分の加算は生じていないと仮定できる。加えて、縞のドリフト方向についても、一定方向に連続して運動していないため、CFS 刺激自体の順応効果はないとみなすことができる。

次に、CFS 刺激の呈示時間周波数について検討する。CFS 刺激の呈示時間周波数を操作することによって、ターゲット刺激に対する知覚抑制時間が変化することが示唆されている。Tsuchiya & Koch(2005)によると 3~12Hz が適切であるとされ、Han et al. (2016)は、1Hz と非常に低い時間周波数のリフレッシングで抑制効果が最大に達するとしており、これらの他にも様々な研究報告が存在する(詳細は「1.2.3 連続フラッシュ抑制」)ことから、現在、確定的な結論は得られていない。運動刺激を用いた CFS 刺激は Maruya et al.(2008)の 1 報告しか存在せず、運動刺激に対する CFS 刺激の時間周波数の効果は検討されていない。本研究は、Maruya et al.(2008)の報告と同様に 10Hz の設定を用いた。

次に、コントラスト成分の影響について検討する。Han et al. (2016)は、モンドリアン刺激のコントラストが高いほど抑制効果が高く、その効果は CFS の時間周波数が 10Hz の場合は抑制効果の増加量は少なく一定に近い結果であったが、2Hz と低い時間周波数の場合、抑制効果が有意に大きくなることを報告した。本実験で用いられた正弦波刺激のコントラストは 20%と低い刺激であったが、10Hz の時間周波数であることから、コントラストによる効果は低い可能性がある。また、コントラスト 100%に近い点滅刺激が正弦波刺激の左右に同時配置されており、本研究で用いた CFS 刺激には低コントラストから高コントラ

ストと幅広いコントラストが含まれており、本実験の結果分析が、特定のコントラスト値によって設定された刺激を使用したことに限定されないことを保証すると考えられる。

また、上下にドリフトしている正弦波刺激の空間周波数は 3.0 c/d であった。この CFS 刺激の空間周波数の効果については、視覚マスキングと空間周波数の実験の影響も推測される。各空間周波数条件別に設定したマスク刺激上に、テスト刺激を呈示しコントラスト閾値を測定した場合、テスト刺激とマスク刺激の空間周波数が一致している条件ほど、マスキング効果が大きいことが示唆されている (Carter & Henning, 1971 ; Stromeyer & Julesz, 1972)。この報告は視覚マスキングの文脈と CFS はよく同時に検討されることがあることから、可能性として考慮しておく必要がある。現段階では CFS の空間周波数成分が、知覚抑制される刺激の空間周波数に対してどのような影響を及ぼすのかの報告はない。CFS 刺激による抑制が視覚マスキングと同様の特性を持つのであれば、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が CFS 刺激の空間周波数に近づく条件での抑制効果が高くなることが推測される。この点については本研究の結果から解釈できる(詳細は実験 1 を参照)。

上述した先行研究と本研究の結果から、本研究で用いた CFS 刺激には、運動処理に関する様々な成分が複合的に取り込まれており、本研究における議論は、本研究で用いた CFS 刺激に特異的に依存した結果に基づくものではないと判断できる。

1.4 本研究の課題

本研究は、CFS を用いることで知覚されない運動情報の処理特性について、MAE を測定することにより検討することを目的とする。上述したように、運動情報の処理は、低次段階の処理レベルと高次段階の処理レベルの両段階が相互に関与することで知覚の安定性が保たれている。MAE を用いた研究では、fMAE を用いることで、低次と高次の処理段階について、sMAE を用いることで、低次段階の処理の検討が可能となる。

初めに、低次処理段階における処理特性の検討を行う。低次処理段階の処理においては、高次処理段階に運動情報を送る前段階の処理として、時空間周波数やコントラスト、方位処理など重要な視覚処理を担っている。上述したように、CFS により知覚されない視覚刺激の低次段階の処理特性は、様々な報告がされている。fMRI を用いた生理学的な実験では、CFS により視覚刺激が知覚されない場合、知覚されない視覚刺激に対する脳活動が低下し、神経反応自体が調整されることが示唆されている (Yuval-Greenberg & Heeger, 2013)。また、心理物理実験を用いた視覚順応研究では、空間位相 (van Boxtel, Tsuchiya, & Koch, 2010) やコントラスト (Shin, Stolte, & Chong, 2009)、方位 (Kanai, Tsuchiya, & Verstraten, 2006 ; Bahrami, Vetter, Spolaore, Pagano, Butterworth, & Rees, 2010) の研究からも支持されているように、残効の減弱が生じるが、完全抑制されるわけではないことが報告されて

いる(Yang, Brascamp, Kang, & Blake,2014). これらの報告を整理すると, どの視覚刺激を用いた場合でも, 低次処理段階で, その刺激が処理されるのならば,「1. CFSにより知覚されない低次段階の処理は, 知覚されないことにより処理が完全停止するわけではなく, 処理機能自体は持続する.」「2. CFSにより知覚されない低次段階の処理は, 処理機能自体は持続するが, 一定程度の処理抑制が生じる.」の2点が共通して報告されている.

本研究はこれらの報告に, CFSの知覚抑制効果による運動視における低次処理段階の処理特性についての知見を追加するものである. CFSにおける運動残効の検討を行った研究は, Maruya et al.(2008)の報告以降, 新規の報告はされていない. また, 運動視とCFSの関係性を検討する際, 運動視が高次処理現象と位置づけられていることにより, 低次処理の特性についての先行する報告は存在しない. そこで本実験は, 運動視における低次処理段階の処理特性について, CFSにより知覚されない場合にも生じるのか否か検討した. 本実験で用いる運動視における低次処理段階の特性は, 第2章の空間周波数選択性と第3章の相対運動による順応である. これらの2つの特性は, 運動視の低次処理段階の代表的な処理特性としてあげられる. これらの特性が, CFSによって運動刺激が知覚されない場合にも生じるのか分析し, 知覚されない運動情報処理の低次処理段階の特徴について探る.

次に, 高次処理段階における処理特性についての検討を行う. CFSにより入力刺激が知覚されない場合の高次処理段階への影響については, 運動(Maruya et al., 2008), 人種(Amihai, Deouell, & Bentin, 2011), 視線(Stein, Peelen, & Sterzer, 2012)や顔(Moradi, Koch, & Shimojo, 2005)などの順応の残効は生じないことが報告されている. 本研究では, 高次処理段階の運動処理として代表的な2次運動に焦点を当てて検討を行った. 2次運動は, 低次処理段階での輝度変調を基に計算する運動検出機構において, 運動処理が生じないことが示唆されており, 高次の運動として報告されている. 生態学的にコントラストの違いによって定義されている刺激(2次刺激)は一般的に少なく, ほとんどが輝度差によって定義された刺激である. したがって, 2次運動検出機構の意義は, 輝度情報を補うための補助的な機能であることが想定される. つまり, 日常的に潜在的な処理をおこなっている可能性が高い. そこで,「第4章 CFSによる特徴選択的抑制効果を用いた2次運動の処理過程の検討」において, 2次運動がCFSにより知覚されない場合にも処理が生じるのか否かについて検討する. このことは, CFSによって知覚されない高次段階処理の視覚刺激は完全に抑制されるという知見(Maruya et al., 2008)が, 視覚刺激の処理段階に依存したのではなく, 視覚刺激の処理特性によって変動するののかについて検討するものである. また, CFSは, 特徴選択的な抑制が生じることが示唆されている. これは, CFS刺激と, 同時呈示する視覚刺激の処理系が同一である場合, 強い抑制を示す特性である. 上記の高次処理段階での2次運動処理が, CFSによって知覚されない場合にも視覚処理が生じるのか検討するに加えて, CFSの刺激特性自体についても操作することで, 運動刺激とCFS刺

激処理の相互作用について検討する。

本研究では、CFSによって知覚されない運動の処理を、通常の知覚される運動の処理と比較することで、運動視における知覚されない刺激に対する低次処理段階と高次処理段階の特性について解明する。また、CFSによる抑制効果と刺激特性の相互作用について検討することで、討論において運動視段階処理モデルの再検討を行い、モデルの精緻化を試みる。

第 2 章 運動残効を用いた潜在的な運動の順 応における空間周波数選択性に関する検討

2.1 問題

sMAE とは、通常、一方向に運動する輝度変調順応刺激を一定時間見続けると、その後に表示される静止した輝度変調刺激が、順応刺激の運動方向と逆方向の運動が観察される現象である。輝度変調刺激の運動順応には、空間周波数選択性があることが知られている。視覚系における空間周波数情報の処理は、約 1 オクターブのチューニング幅を持つ空間周波数チャンネルが処理しており (Blakemore & Campbell, 1969)、sMAE もその影響を受ける。sMAE の場合、順応刺激とテスト刺激の空間周波数を一致させた場合に、最大残効が観察される (Cameron et al., 1992 ; Ashida & Osaka, 1995a)。この sMAE の現象特性は、知覚された運動刺激に対する低次処理段階の特性を反映するものとして確認されている (Ashida & Osaka, 1995a)。連続フラッシュ抑制 (CFS) によって運動順応刺激が知覚されない場合の空間周波数選択性については、Maruya et al.(2008) の報告によると、sMAE の運動順応刺激とテスト刺激の空間周波数に 1 オクターブ以上の差異を設けた実験において、sMAE の持続時間が減少するものの、完全には抑制されず保存されることが示唆されている。しかし、運動残効が最適に取得される、順応刺激とテスト刺激の空間周波数を一致させた条件では、CFS によって知覚されない運動の順応に対する影響が検討されていない。Maruya et al.(2008) における CFS 下での sMAE の実験では、空間周波数 $0.62c/d$ の運動順応刺激に対しテスト刺激の空間周波数 $1.86 c/d$ で、空間周波数に 1 オクターブ以上の差異が設定されており、順応刺激とテスト刺激の関係が sMAE の空間周波数選択性を考慮したものではなかった。sMAE における空間周波数選択性を考慮すると、Maruya et al.(2008) の刺激設定では CFS によらない sMAE の減弱が生じていた可能性を否定できない。そこで本章では、空間周波数処理の影響に焦点を当てつつ、CFS によって知覚されない輝度変調刺激の運動の検出に関する運動処理特性について詳細な検討を行う。

2.2 実験 1.1 CFS によって知覚されない運動の順応とテスト刺激の空間周波数を一致させた場合の sMAE の検討

2.2.1 目的

Maruya et al.(2008) では、順応刺激とテスト刺激の関係が空間周波数選択的ではなかった。知覚される順応運動による空間周波数選択性は、順応刺激とテスト刺激との空間周波数が一致している場合に最大の sMAE が生じる特性であり、運動刺激は、特定の空間周波数チャンネルに選択的な順応を示す (Cameron et al., 1992 ; Ashida & Osaka, 1995a)。つまり、順応刺激とテスト刺激の空間周波数に差異がある場合には、CFS によらない sMAE の減弱要因の混入の可能性を否定できない。そこで本実験では、順応刺激とテスト刺激の空間周波数を等しく設定し、運動順応の空間周波数選択性を統制した刺激条件下で sMAE を

測定し、CFSによって抑制された低次処理段階の処理特性について検討した。仮に、CFSが低次処理段階の空間周波数選択的な運動順応を抑制するのであれば、最大 MAE が生じるとされる順応刺激とテスト刺激の空間周波数を一致させた場合でも、CFSによって sMAE が減弱することが予測される。一方、CFS が低次段階の空間周波数選択的な順応を抑制しないのであれば CFS 呈示時にも sMAE は減弱せず、Maruya et al.(2008)の報告した低次処理段階の運動処理の抑制は、順応刺激の空間周波数以外の属性に対して生じた可能性を排除できない。

また、CFS と低次処理段階の空間周波数処理に関連する報告として、CFS により知覚的に抑制された Gabor 刺激は、刺激の空間周波数が低い場合に、抑制効果が高くなることが報告されている(Tsuchiya & Koch, 2005)。本実験では、運動刺激においても空間周波数によって CFS による抑制効果変動するのについても検討した。空間周波数は Maruya et al.(2008)が設定した運動順応刺激(0.62 c/d)とテスト刺激(1.86 c/d)を含む、0.31~2.17 c/d の 7 段階 (0.31 c/d 刻み) 設定した。また、低次処理段階における単眼性細胞での処理と両眼性細胞での処理の関係についても検討するために順応刺激とテスト刺激の呈示眼が異なる場合の条件(両眼間転移事態)での検討も行った。

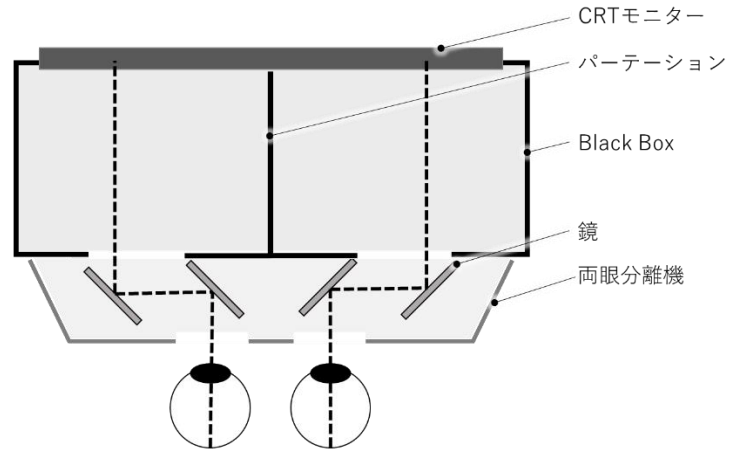
2.2.2 方法

2.2.2.1 実験参加者

実験参加者は、近見立体視機能検査として眼科臨床で一般的に用いられる Titmus stereo test で立体視機能 40 秒以上を示した両眼視が正常な者であった。4 名の実験参加者(平均年齢 21.3 歳 (SD = 0.5))は、実験と同一の運動刺激と CFS 刺激とを観察する予備実験において、CFS によって順応刺激の知覚が完全に抑制されることが確認されている。彼らは、愛知淑徳大学健康医療科学部の学生であり、インフォームド・コンセントを得た上で、全員無報酬で実験に参加させた。なお本実験は、愛知淑徳大学大学院心理医療学研究科の研究倫理委員会で承認を得て実施された(承認番号：2017 - 02)。

2.2.2.2 実験装置

刺激呈示は CRT モニター(Eizo FlexScan T550 : refresh rate : 60Hz, resolution : 1280 × 1024 pixel)を用い、1 画面内の左右に、各眼の刺激を呈示した。実験観察装置には、反射実体鏡 (SOKKIA 社 : MS16) を用いた自作の両眼分離器で、ブラックボードによって画面を左右に分割し、観察距離は 80cm であった (図 15)。刺激制御には、PC(HP Z240 SFF Workstation, OS Windows10 pro)を用いた。刺激輝度は(SR-3A: TOPCON)輝度計を用いて設定した。



A. 本実験で使用した刺激観察装置

B. 実験装置の解剖図

図 15 自作した実験装置

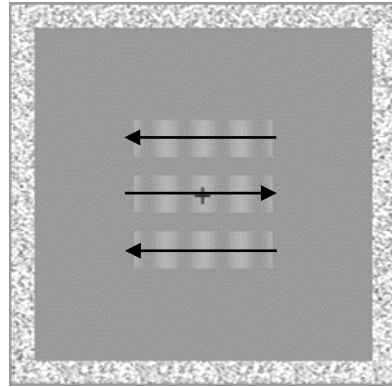
Note : A. 本実験で使用した刺激観察装置を示した。B. 実験装置を上方から見た視路を点線で示した。

2.2.2.3 実験刺激

本実験で使用した刺激は、Maruya et al.(2008)の刺激を参考に PsychoPy (ver 1.85.2) で作成した(CFS 刺激特性との関連性については「1.3.4 本実験で使用した連続フラッシュ抑制刺激特性への依存性について」において記載)。刺激呈示面は、領域を幅 0.18° 、平均輝度 41.82 cd/m^2 のランダム・ドット模様の枠組みで縁取りされた横 $5.6^\circ \times$ 縦 5.6° の領域で、それをモニターの観察領域中央に配置した。刺激呈示面は輝度 21.0 cd/m^2 の無彩色であった。また、固視点として視覚 0.5° 、輝度 3.0 cd/m^2 で red(sRGB: 255,0,0)の十字形を呈示した。

順応刺激(図 16A)として、 4.0 deg/s の速度で右方向に水平運動する縦方位の正弦波縞を呈示した。縦方位の正弦波縞は、横 $2^\circ \times$ 縦 0.53° 、平均輝度は 29.4 cd/m^2 、コントラスト 20%($L_{\text{max}} : 35.3 \text{ cd/m}^2$, $L_{\text{min}} : 23.6 \text{ cd/m}^2$)であった。運動残効量を大きくするために(Wade et al., 1993)、順応刺激の上側と下側に 0.29° の間隔を置いて、順応刺激と同じサイズ、輝度、コントラスト、空間周波数で、運動方向だけが順応刺激と逆向きの運動刺激を補助刺激として配置した。順応刺激、補助刺激の運動方向は実験を通して固定した。順応刺激の空間周波数は、空間周波数の値によって CFS の抑制効果が異なるか否かを検証するため、 $0.31 \sim 2.17 \text{ c/d}$ と、 0.31 c/d 刻みに 7 水準設定した。また、テスト刺激として、順応刺激と同じ空間周波数の静止正弦波刺激を呈示した。

A. 順応刺激の例



B. CFS 刺激の例

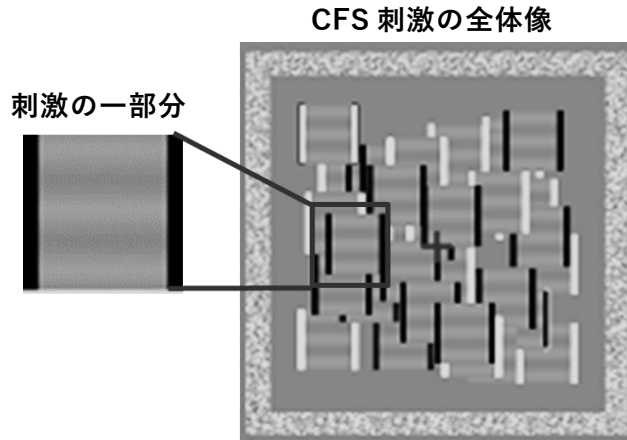


図 16 実験刺激の例 (A.順応刺激の例, B.CFS 刺激の例)

Note : (A)順応刺激例 : 運動順応刺激は, 中央に設置した縞刺激を右方向, 上下に設置した縞刺激を左方向に運動させた. (B)CFS 刺激 : CFS 刺激を構成する刺激の一部分及び全体像を示した. 1 部分の中央の縞は縦方位に運動し, 両側の Flicker bar は白黒に 30Hz で点滅した.

CFS 刺激は, 幅 0.18° , 平均輝度 41.82 cd/m^2 のランダム・ドット模様の枠組みで縁取りされた, モニターの観察領域中央の横 $5.6^\circ \times$ 縦 5.6° の領域で, そこにランダムに配置された要素がランダムなタイミングで高頻度に点滅することによって, 全体の構造が高頻度に変化する刺激であった(図 16B). CFS 刺激を構成する要素は, 横 $0.70^\circ \times$ 縦 0.85° の縦方向にドリフトする正弦縞領域と, その左右に横 $0.075^\circ \times$ 縦 0.850° の矩形刺激とを組み合わせた横 $0.85^\circ \times$ 縦 0.85° の領域で, その要素を CFS 刺激領域内にランダムな位置に 35 個配置した. この配置は本論文のすべての実験を通して固定されていた. さらにこれらの要素をそれぞれランダムなタイミングで 10 Hz で点滅させた.

正弦縞領域は、空間周波数 3.0 c/d の正弦波が 1.5 d/s の速度で上方向、あるいは下方向にドリフトする刺激で、平均輝度 29.4 cd/m²、コントラスト 20 % (Lmax: 35.3 cd/m², Lmin: 23.6 cd/m²) であった。35 個の正弦縞領域それぞれの初発運動方向はランダムとなるように設定し、その運動方向は 99.6 ms ごとに逆転させた。

矩形刺激は、33.3 ms ごとに白黒反転させ、そのコントラストは 98.0 % (Lmax: 95.9 cd/m², Lmin: 0.95 cd/m²) であった。

2.2.2.3 実験条件

CFS 条件として背景上に CFS 刺激を呈示する「CFS あり」と CFS 刺激を呈示せず、固視点のみを呈示する「CFS なし」の 2 水準を設定した。呈示眼条件として順応刺激とテスト刺激を同じ眼に呈示する「同眼」と運動順応の両眼間転移を測定するためにテスト刺激を非順応眼に呈示する「他眼」との 2 水準を設定した。運動順応刺激とテスト刺激の空間周波数は同一とし、0.31 c/d~2.17 c/d の範囲で 0.31 c/d ステップで 7 水準設定した。

2.2.2.4 手続き

本実験の手続きについて図 17 に示した。本実験は、大きく順応期とテスト期の 2 つから構成されていた。順応期では順応刺激を 30 秒間呈示した。順応刺激の空間周波数はランダムに呈示した。実験参加者は、順応刺激を非優位眼で観察し、CFS 条件では順応刺激と同時に呈示される CFS 刺激を優位眼で観察した。優位眼、非優位眼の決定は、Miles テスト (Miles, 1930) と Porta テスト (Crovitz & Zener, 1962) を用いて決定した。順応期終了後 1 秒間の間隔をあけて、テスト期においてテスト刺激を 30 秒間観察させた。

実験参加者の課題は MAE の運動方向をキーボードの矢印キーで応答することであった。左方向の残効が観察された場合には左矢印キーを押させ、右方向の残効が観察された場合には右矢印キーを押させた。MAE が知覚されない場合はスペースキーを押させた。MAE の運動方向が変化するたびごとに 1 回キーを押させ、押されたキーとキーとの間は各方向の MAE が持続しているものとして分析した。また、キーとキーとの間の時間を、それぞれの運動方向の MAE が持続した時間とした。

CFS の 2 条件 (CFS あり条件、CFS なし条件) とテスト刺激呈示眼 2 条件 (同眼条件、他眼条件) を総当たりで組み合わせた 4 つの測定ブロックを構成した。各測定ブロック内で空間周波数 7 条件をランダムな順序で測定した。実験参加者間で各ブロックのカウンターバランスをとり、各ブロック 5 回繰り返した。

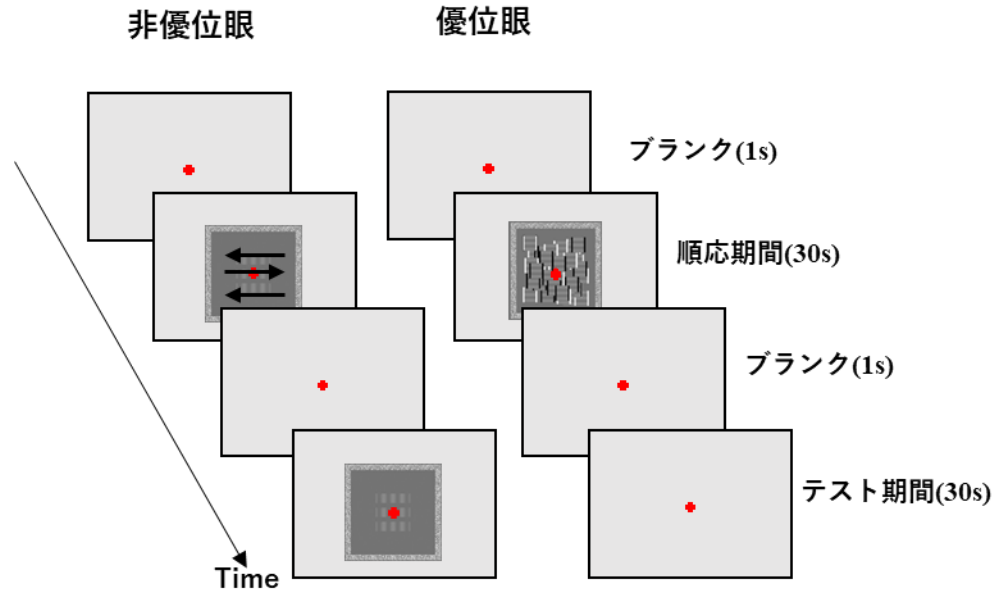


図 17 同眼条件における実験手続きの例

2.2.3 結果

2.2.3.1 データ分析方法

本実験では、順応刺激が完全に知覚されないことが必要であった。そのため実験参加者には、順応刺激が知覚されたときには試行を中止するようあらかじめ教示した。実験参加者の4人全員が、実験中に一度も順応刺激を知覚することはなかった。本実験ではこの4名の繰り返し5回分のデータを使用して分析した。

最初に、各実験条件において MAE が生じたかどうかを確認するために、MAE response による分析を行った。MAE response は、テスト期における経過時間 100 ms (6 フレーム) 毎の陰性残効の出現比から陽性残効の出現比を減算することによって算出した。残効が生じていない場合は 0 とした。MAE response の分析は、各実験参加者の繰り返し5回分の MAE response の結果を実験参加者毎に平均化し検討した。実験参加者毎の MAE response の結果は巻末資料に示した。

また、各条件における運動残効の出現持続時間を確認するために、MAE 持続時間の分析を行った。MAE 持続時間は、陰性残効持続時間から陽性残効持続時間を減算し算出した。MAE 持続時間については、CFS なし条件に対して、CFS 条件において有意な抑制が生じているのか検討するために、CFS2 条件 (CFS あり条件, CFS なし条件) を設定し、テスト刺激呈示眼2条件 (同眼条件, 他眼条件)、空間周波数7条件 (0.31 c/d ~ 2.17 c/d) について3要因分散分析を行って検討した。MAE 持続時間の分析は、実験参加者別に統計分析を行った。

さらに、順応刺激の見えが CFS によって抑制された場合の MAE が、見えの抑制がない

順応刺激によって生じる MAE と比べてどの程度減少するかを示す MAE 減少度を用いて、各空間周波数条件において順応刺激がどの程度抑制されたかについて分析した。ここで、先行研究との分析値の解釈の違いについて示す。本研究で用いた指標の MAE 減少度は、Maruya et al. (2008) の用いた Suppression index と同様の意味を呈す。しかし、Suppression index では 1.0 が抑制が生じないことを示す値となるが、MAE 減少度では 0.0 で順応刺激に対する抑制が生じないことを示し、1.0 では順応刺激が完全に抑制されたことを示す。Maruya et al. (2008) では、完全抑制を 0.0、抑制がないことを 1.0 と記していた。本実験で用いる MAE 減少度は、実験参加者毎に各実験条件における MAE response のテスト期 30 秒間に対する平均積分値を求め、CFS あり条件における MAE response の平均積分値の CFS なし条件時における MAE response の平均積分値に対する比を、1.0 から減算して算出した。MAE 減少度については、テスト刺激呈示眼 2 条件（同眼条件、他眼条件）と空間周波数 7 条件（0.31 c/d～2.17 c/d）の 2 要因分散分析を行って検討した。

2.2.3.2 MAE response

2.2.3.2.1 同眼条件における MAE response

図 18 に、同眼条件におけるテスト期での MAE response の経過時間に伴う変化を各空間周波数条件ごとに示した（各実験参加者の MAE response の結果は付録 1～4 に示した）。図 18 より、CFS なし条件ではいずれの空間周波数条件でも MAE response が確認された。しかし、すべての空間周波数条件で同様な MAE response が認められたわけではなく、0.31 c/d と 0.62 c/d 条件では、他の高い空間周波数条件（0.93 - 2.17 c/d）と比較して MAE response は低かった。

CFS あり条件では、0.31 c/d、0.62 c/d 条件の MAE response はほぼ 0 であり、MAE が測定されなかった。他の空間周波数条件では MAE が確認されたが、CFS なし条件と比較して MAE response は低かった。

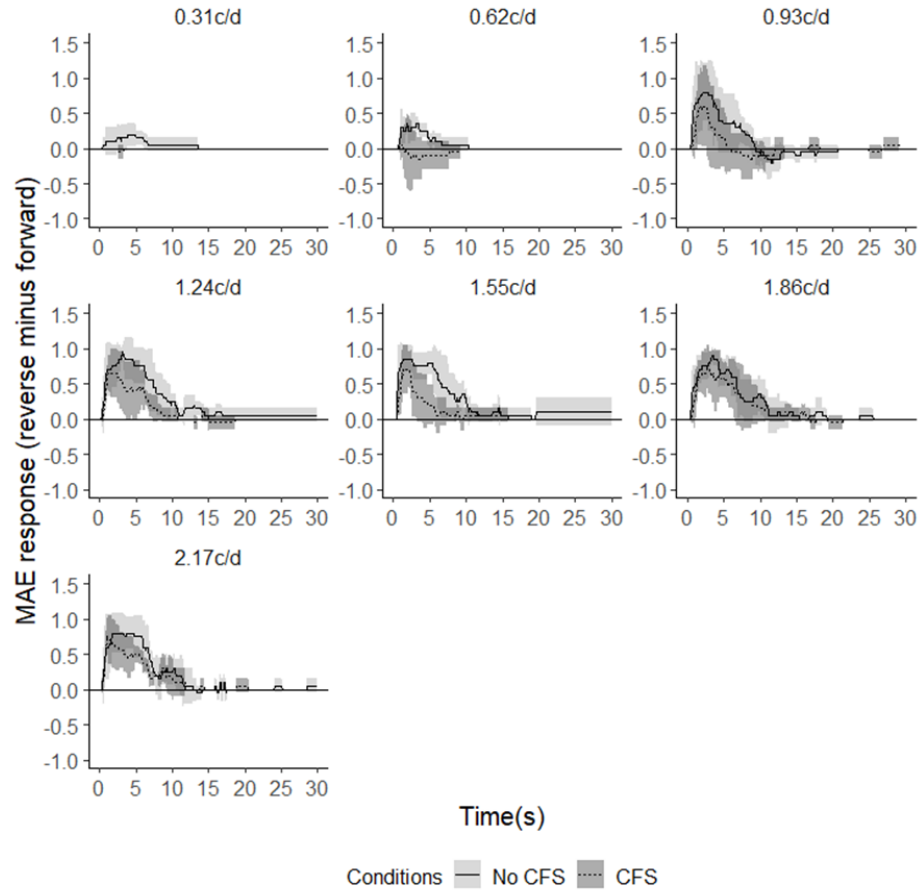


図 18 同眼条件における平均 MAE response の空間周波数に伴う変化

Note:各空間周波数条件における sMAE の平均 MAE response を示した。直線が CFS なし条件を示し、点線が CFS 条件を示す。Gray の示す領域は 95%信頼区間を示し、薄い方が CFS なし条件を示し、濃い方が CFS 条件を示す。

2.2.3.2.2 他眼条件における MAE response

図 19 に、他眼条件におけるテスト期での MAE response の経過時間に伴う変化を各空間周波数条件ごとに示した(各実験参加者の MAE response の結果は巻末資料 5～8 に示した)。図 19 より、CFS なし条件ではいずれの空間周波数条件でも MAE response が確認された。しかし、すべての空間周波数条件で同様な MAE response が認められたわけではなく、0.31 c/d, 0.62 c/d 条件では、他の高い空間周波数条件 (0.93 - 2.17 c/d) と比較して MAE response は低かった。

CFS あり条件では、0.93 ～ 2.17 c/d 条件においては、実験参加者間の分散が大きくなり sMAE の両眼間転移の生起を確定できなかった。他眼条件の MAE response は、同眼条件と比較すると全体的に低かった。また、CFS あり条件については抑制が強くほとんど MAE response が認められない結果であった。

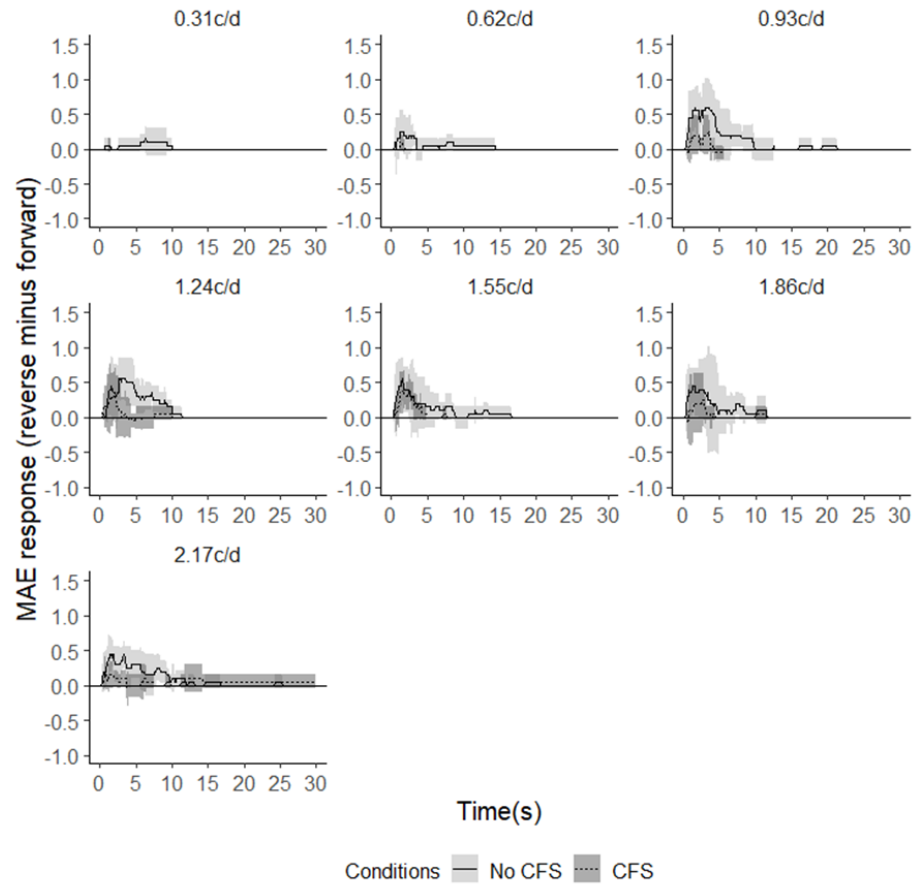


図 19 他眼条件における平均 MAE response の空間周波数に伴う変化

Note:各空間周波数条件における sMAE の平均 MAE response を示した。直線 CFS なし条件を示し、点線が CFS 条件を示す。Gray の示す領域は 95%信頼区間を示し、薄い方が CFS なし条件を示し、濃い方が CFS 条件を示す。

2.2.3.3 MAE 持続時間

各空間周波数条件における MAE 持続時間の結果を実験参加者ごとに示した(図 20)。MAE 持続時間は、MAE response の結果をもとに算出し、直線が CFS あり条件、実線が CFS なし条件を示した。

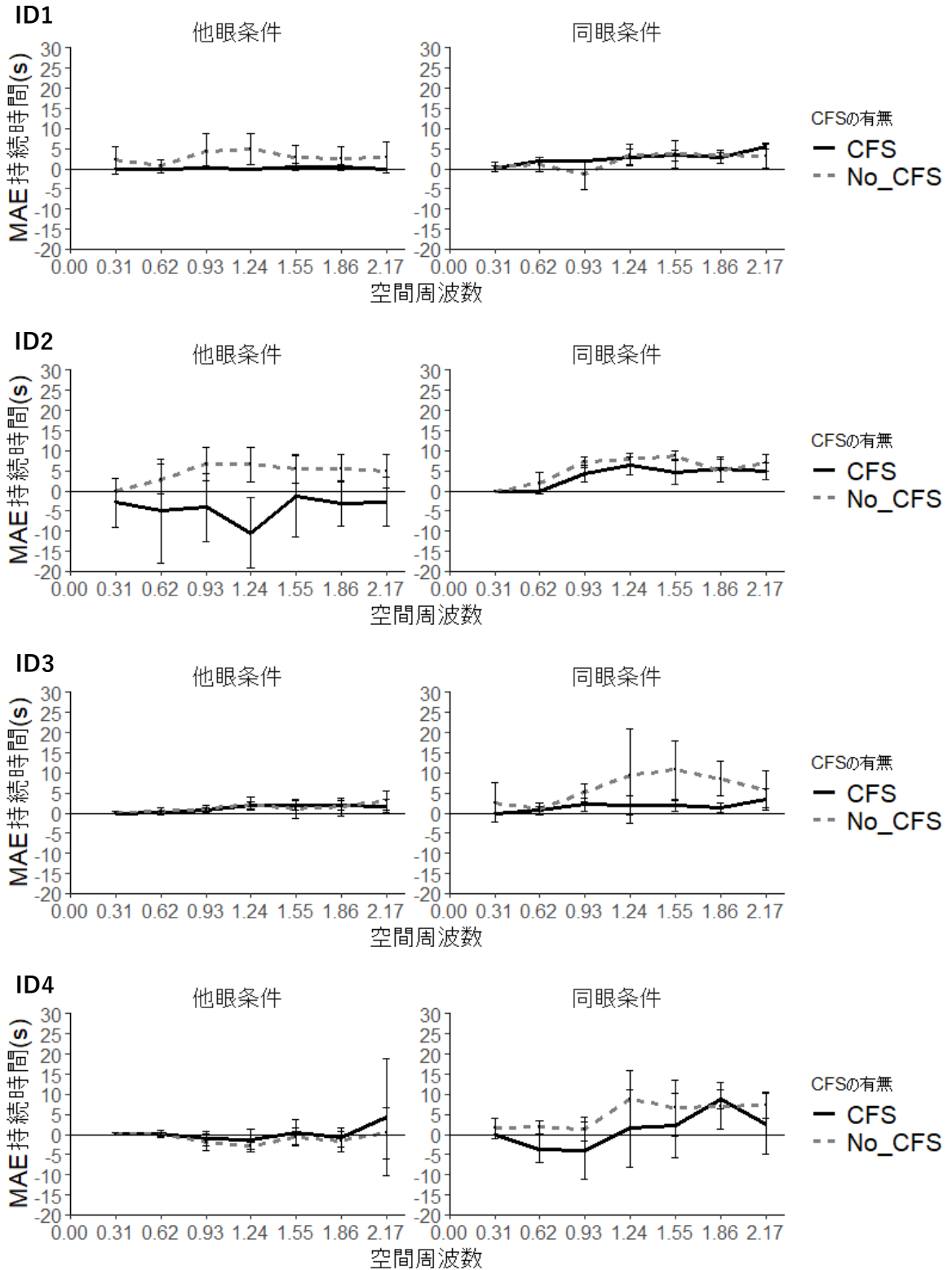


図 20 実験参加者ごとの各呈示眼条件における CFS 条件ごとの平均 MAE 持続時間の空間周波数に伴う変化

Note: MAE response の結果をもとに算出した MAE 持続時間を示した。直線が CFS あり条件を示し、点線が CFS なし条件を示す。エラーバーは 1.0SD を示す。

CFSの有無やテスト刺激の呈示眼，空間周波数によって MAE 持続時間が統計的に有意な変化を示すのかについて検討するために，反復測定による 3 要因分散分析を実験参加者ごとに行った．その結果，全ての実験参加者において CFS 条件と呈示眼条件の交互作用が認められた (ID1 : ($F(1, 112) = 8.41, p < .01$), ID 2 : ($F(1, 112) = 18.28, p < .001$), ID3 : ($F(1, 112) = 15.45, p < .001$), ID4 : ($F(1, 112) = 8.41, p < .01$)).

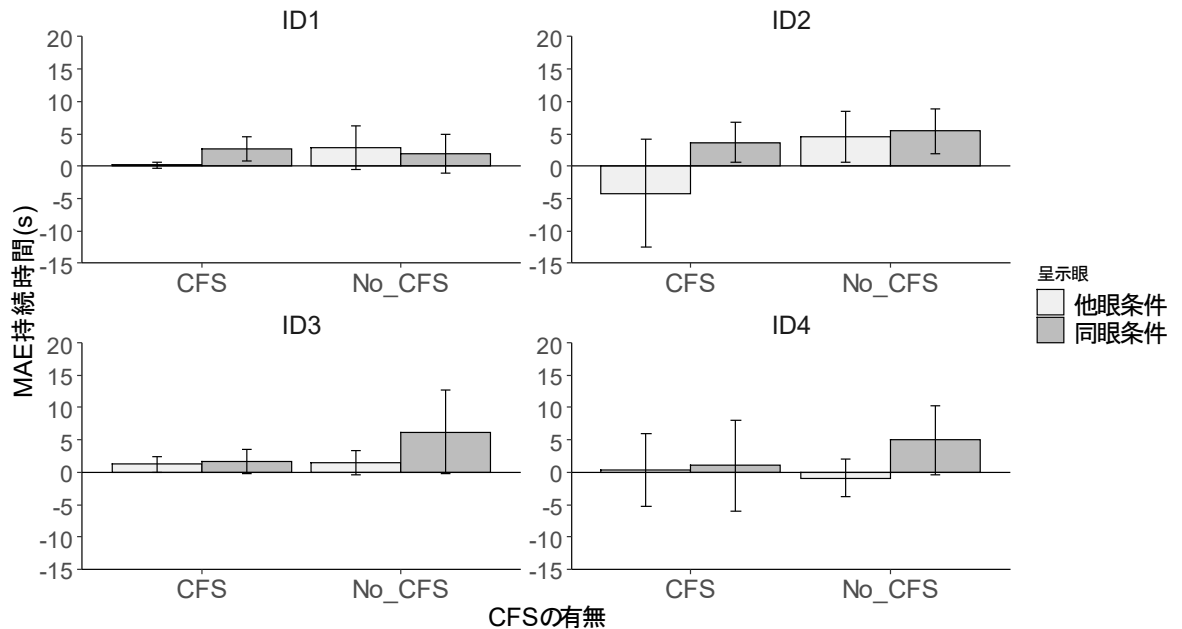


図 21 各実験参加者の CFS 条件における呈示眼条件ごとの MAE 持続時間

Note : エラーバーは 1.0SD を示す.

単純主効果検定を行ったところ，ID1 と ID 2 においては他眼条件における CFS 条件の単純主効果が認められ (ID1 : ($F(1, 112) = 26.46, p < .001$), ID 2 : ($F(1, 112) = 56.76, p < .001$)), CFS あり条件の方が CFS なし条件より有意に MAE 持続時間が低かった(図 21). ID3 と ID4 においては他眼条件における CFS 条件の単純主効果が認められなかった (*n.s.*). また，同眼条件における CFS 条件の単純主効果は ID1 と ID 2 では有意ではなかったが，ID3 と ID4 においては単純主効果が認められ (ID3 : ($F(1, 112) = 33.48, p < .001$), ID4 : ($F(1, 112) = 9.92, p < .01$)), CFS あり条件の方が CFS なし条件より有意に MAE 持続時間が低かった(図 21).

CFS なし条件における呈示眼条件の単純主効果が ID3 と ID4 で認められ (ID3 : ($F(1, 112) = 33.48, p < .001$), ID4 : ($F(1, 112) = 36.78, p < .001$)), 他眼条件より同眼条件の方が MAE 持続時間が長かった(図 21). ID1 と ID2 においては，CFS なし条件における呈示眼条件の単純主効果は認められず，MAE 持続時間に差はみられなかった．CFS あり条件における呈示眼条件の単純主効果は ID1 と ID2 において認められ (ID1 : ($F(1, 112)$

= 22.03, $p < .001$), ID2 : ($F(1, 112) = 45.73, p < .001$)), 他眼条件より同眼条件の方が MAE 持続時間が長かった(図 21). ID3 と ID4 においては, CFS あり条件における呈示眼条件の単純主効果は認められず, MAE 持続時間に差は認められなかった(図 21).

空間周波数条件の主効果が全実験参加者で認められた (ID1 : ($F(1, 112) = 8.41, p < .01$), ID 2 : ($F(1, 112) = 18.28, p < .001$), ID3 : ($F(1, 112) = 15.45, p < .001$), ID4 : ($F(1, 112) = 8.41, p < .01$)). そこで, 空間周波数の主効果に対する Bonferroni 法による多重比較を行った. その結果, ID1 については, 空間周波数 2.17 c/d の方が 0.93 c/d より MAE 持続時間が有意に長いことが示された($p < .05$). ID 2 では, 1.55 c/d の方が 0.31 c/d より MAE 持続時間が有意に長いことが示された($p < .05$). ID 3 では, 1.24 c/d の方が 0.31c/d ($p < .05$)と 0.62c/d ($p < .05$)より MAE 持続時間が有意に長く, 1.55 c/d の方が 0.31 c/d ($p < .05$)と 0.62 c/d ($p < .05$)より MAE 持続時間が有意に長いことが示された. ID4 では, 2.17 c/d の方が 0.93 c/d より MAE 持続時間が有意に長いことが示された($p < .05$). そのほかの空間周波数条件の組み合わせについては, 各実験参加者ともに MAE 持続時間に有意差は生じなかった($n.s$).

また, ID1 と ID4 においては, テスト刺激呈示眼と空間周波数の交互作用が認められた (ID1 : ($F(6, 112) = 2.71, p < .05$), ID4 : ($F(6, 112) = 2.71, p < .05$)).

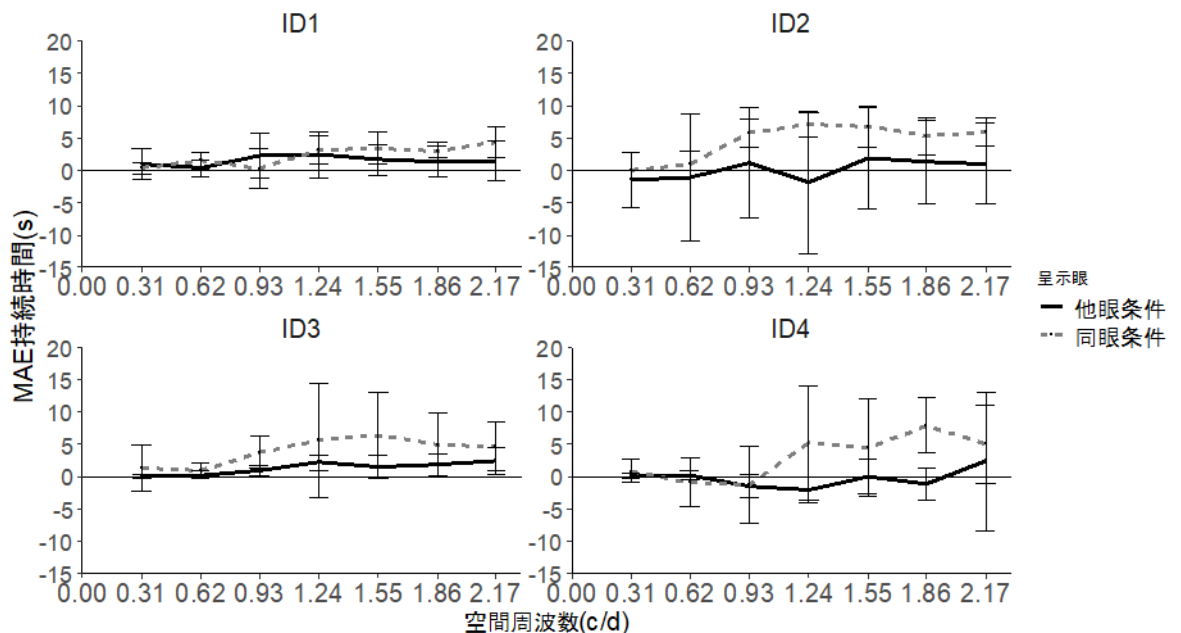


図 22 各実験参加者の空間周波数条件における呈示眼条件ごとの MAE 持続時間

Note : エラーバーは 1.0SD を示す.

単純主効果の検定を行ったところ, ID1 と ID4 において同眼条件における空間周波数条件の単純主効果が認められた (ID1 : ($F(6, 112) = 5.18, p < .001$), ID4 : ($F(6, 112)$

= 4.59, $p < .001$)). 下位検定として Bonferroni 法による多重比較を行った結果, ID 1 においては, 2.17 c/d の方が 0.31 c/d ($p < .05$)と 0.93c/d ($p < .05$)より MAE 持続時間が有意に長く, 1.55 c/d の方が 0.31 c/d ($p < .05$)と 0.93c/d ($p < .05$)より MAE 持続時間が有意に長いことが示された. ID 4 においては, 1.86 c/d の方が 0.31 c/d ($p < .05$)と 0.62 c/d ($p < .01$)と 0.93 c/d ($p < .01$)より MAE 持続時間が有意に長いことが示された (図 22). そのほかの空間周波数条件の組み合わせについては, MAE 持続時間に有意差は生じなかった (*n.s.*). 他眼条件における空間周波数条件の単純主効果は ID 1 と ID 4 ともに認められなかった (*n.s.*).

各空間周波数条件におけるテスト刺激呈示眼条件の主効果が認められ, ID 1 については, 空間周波数 0.93 c/d 条件におけるテスト刺激呈示眼条件の単純主効果($F(1, 112) = 4.15, p < .05$), 空間周波数 1.55 c/d 条件におけるテスト刺激呈示眼条件の単純主効果($F(1, 112) = 3.34, p < .1$), 空間周波数 1.86 c/d 条件におけるテスト刺激呈示眼条件の単純主効果($F(1, 112) = 2.81, p < .01$), 空間周波数 2.17 c/d 条件におけるテスト刺激呈示眼条件の単純主効果($F(1, 112) = 8.90, p < .001$)が認められた. ID 4 については, 空間周波数 1.24 c/d 条件におけるテスト刺激呈示眼条件の単純主効果($F(1, 112) = 9.82, p < .01$), 空間周波数 1.55 c/d 条件におけるテスト刺激呈示眼条件の単純主効果の有意傾向 ($F(1, 112) = 3.68, p < .1$), 空間周波数 1.86 c/d 条件におけるテスト刺激呈示眼条件の単純主効果($F(1, 112) = 1.31, p < .001$) が認められた. ID 1 と ID 4 ともに, いずれの空間周波数条件におけるテスト刺激呈示眼条件の単純主効果は, 他眼条件より同眼条件の方が MAE 持続時間が有意に長いことを示した (図 22). また, そのほかの空間周波数条件におけるテスト刺激呈示眼条件の単純主効果は有意ではなかった.

本実験結果から, CFS の抑制効果は, 呈示眼条件によって異なり, ID 1 と 2 は他眼条件で, ID 3 と ID 4 については同眼条件で, CFS あり条件の方が CFS なし条件より MAE 持続時間が有意に短いことが示された. しかし, MAE response の結果(図 19)からは, 有意に MAE が生じたとは断定しがたく, 本実験での呈示眼による効果を確定することはできない. また, 空間周波数の主効果が, 全実験参加者で認められ, 高い空間周波数条件の方が低い空間周波数条件と比べて MAE 持続時間が有意に長いことが確認された.

2.2.3.4 MAE 減少度

CFS による MAE の減少度を算出し, 各空間周波数の CFS による抑制効果について分析した. 図 23 に実験参加者ごとの各呈示眼条件における平均 MAE 減少度の空間周波数に伴う変化を示した. 図 23 によると, 同眼条件, 他眼条件ともに, 空間周波数が増加するのに伴って MAE 減少度が低下し, CFS による抑制効果が低下する傾向が ID 2 以外で認められた.

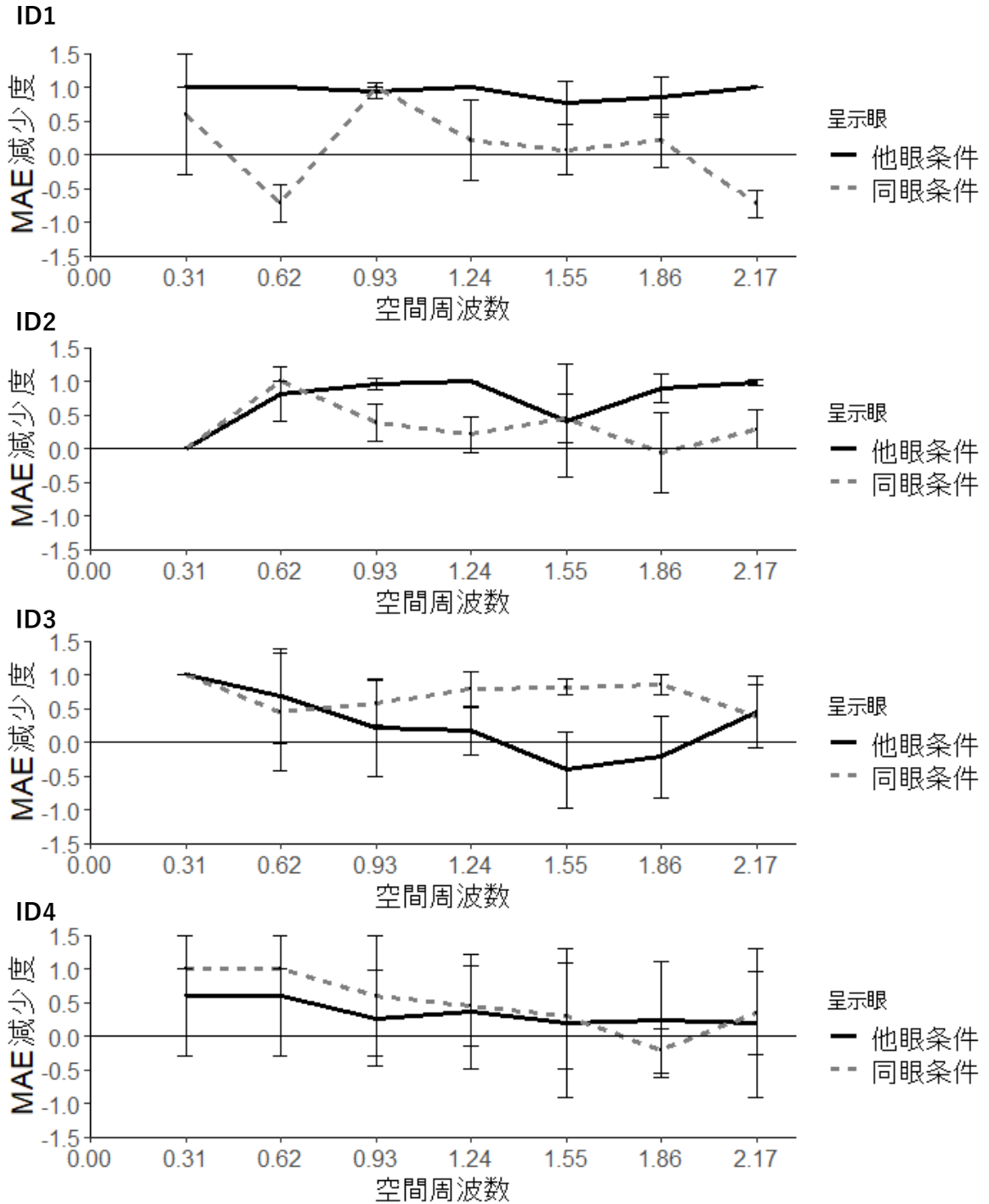


図 23 実験参加者ごとの各呈示眼条件における平均 MAE 減少度の空間周波数に伴う変化

Note : MAE 持続時間の結果をもとに算出した MAE 減少度を示した。直線が他眼条件を示し、点線が同眼条件を示す。エラーバーは 1.0SD を示す。

テスト刺激の呈示眼と、空間周波数の MAE 減少度に与える影響を検討するために、実

験参加者毎に 2 要因分散分析を行った。その結果、実験参加者 4 名中 3 名においてテスト刺激呈示眼条件と空間周波数条件の交互作用が認められた (ID1 : ($F(1, 56) = 8.49, p < .001$), ID 2 : (*n.s.*), ID3 : ($F(1, 56) = 3.44, p < .01$), ID4 : ($F(1, 56) = 8.49, p < .001$)). そこで、単純主効果の検定を行った。以下に、ID ごとの単純主効果の結果を示した。先に、ID ごとに各呈示眼条件における空間周波数条件の単純主効果の結果を示し、その後、各空間周波数条件における呈示眼条件の単純主効果の結果を示した。

ID 1 においては、同眼条件における空間周波数条件の単純主効果が認められた ($F(6, 56) = 15.95, p < .001$)。そこで、空間周波数の主効果に対する Bonferroni 法による多重比較を行った。その結果、空間周波数 0.31 c/d 条件と比較して 0.62 c/d 条件 ($p < .001$) と 2.17 c/d 条件 ($p < .001$) の方が MAE 減少度が有意に低かった (図 23)。また、0.93 c/d 条件と比較して 1.24 c/d 条件 ($p < .01$) と 1.55 c/d 条件 ($p < .01$) と 1.86 c/d 条件 ($p < .01$) と 2.17 c/d 条件 ($p < .001$) で MAE 減少度が有意に低かった (図 23)。また、2.17 c/d 条件の MAE 減少度が、1.24 c/d 条件 ($p < .01$) と 1.55 c/d 条件 ($p < .01$) と 1.86 c/d 条件 ($p < .01$) と比較して有意に低いことが示された (図 23)。空間周波数条件が低い方が MAE 減少度が高い傾向であった (図 23)。しかし、空間周波数 0.62 c/d 条件においては、0.93 c/d 条件 ($p < .001$) と 1.24 c/d 条件 ($p < .01$) と 1.55 c/d 条件 ($p < .01$) と 1.86 c/d 条件 ($p < .01$) と比較して MAE 減少度が低いことが示され、連続的な空間周波数条件の中で 0.62 c/d 条件の MAE 減少度のみ、データの分散が大きく MAE 減少度がマイナス方向に変化した (図 23)。また、呈示眼条件の他眼条件における空間周波数条件の単純主効果は有意ではなかった (*n.s.*)。

ID2 においては、同眼条件における空間周波数条件の単純主効果が認められた ($F(6, 56) = 6.70, p < .001$)。そこで、空間周波数の主効果に対する Bonferroni 法による多重比較を行った。その結果、空間周波数 0.31c/d 条件と比較して 1.24 c/d 条件 ($p < .01$) と 1.86c/d 条件 ($p < .001$) と 2.17c/d 条件 ($p < .05$) で MAE 減少度が有意に低かった (図 23)。また、0.62 c/d 条件と比較して 1.24 c/d 条件 ($p < .05$) と 1.86 c/d 条件 ($p < .001$) と 2.17c/d 条件 ($p < .05$) で MAE 減少度が有意に低かった (図 23)。また、他眼条件についても空間周波数条件の単純主効果に有意傾向が認められたが、多重比較を行った結果、どの空間周波数条件間においても有意差は認められなかった (*n.s.*)。

ID3 においては、他眼条件における空間周波数条件の単純主効果が認められた ($F(6, 56) = 5.08, p < .001$)。そこで、空間周波数の主効果に対する Bonferroni 法による多重比較を行った。その結果、空間周波数 0.31c/d 条件と比較して 1.55 c/d 条件 ($p < .001$) と 1.86 c/d 条件 ($p < .01$) の方が MAE 減少度が有意に低かった (図 23)。また、0.62 c/d 条件と比較して 1.55 c/d 条件 ($p < .05$) で MAE 減少度が有意に低かった (図 23)。また、呈示眼条件の同眼条件における空間周波数条件の単純主効果は有意ではなかった (*n.s.*)。

次に、各空間周波数条件における呈示眼条件の単純主効果の結果を示した。ID1 におい

ては、空間周波数 0.31 c/d 条件($F(1, 56) = 3.17, p < .1$), 0.62 c/d 条件($F(1, 56) = 58.17, p < .001$), 1.24 c/d 条件($F(1, 56) = 12.23, p < .001$)と 1.55 c/d 条件($F(1, 56) = 9.77, p < .01$)と 1.86 c/d 条件($F(1, 56) = 8.47, p < .01$)と 2.17 c/d 条件($F(1, 56) = 58.42, p < .001$)において、呈示眼条件の単純主効果が認められ、すべての条件で同眼条件より他眼条件の方が MAE 減少度が有意に高かった(図 23)。空間周波数 0.93 c/d 条件においては、呈示眼条件の単純主効果は認められず(*n.s.*), MAE 減弱度に差は生じなかった。

ID2 においては、空間周波数 0.93 c/d 条件($F(1, 56) = 6.93, p < .01$), 1.24 c/d 条件($F(1, 56) = 13.12, p < .001$), 1.86 c/d 条件($F(1, 56) = 19.82, p < .001$)と 2.17 c/d 条件($F(1, 56) = 10.06, p < .01$)において、呈示眼条件の単純主効果が認められ、すべての条件で同眼条件より他眼条件の方が MAE 減少度が有意に高かった(図 23)。空間周波数 0.31 c/d 条件, 0.62 c/d 条件, 1.55 c/d 条件においては、呈示眼条件の単純主効果は認められず(*n.s.*), MAE 減弱度に差は生じなかった(図 23)。

ID3 においては、空間周波数 1.24 c/d 条件($F(1, 56) = 3.86, p < .05$), 1.55 c/d 条件($F(1, 56) = 16.05, p < .001$), 1.86 c/d 条件($F(1, 56) = 12.19, p < .001$)において、呈示眼条件の単純主効果が認められ、すべての条件で他眼条件より同眼条件の方が MAE 減少度が有意に高かった(図 23)。空間周波数 0.31 c/d 条件, 0.62 c/d 条件, 0.93c/d 条件, 2.17 c/d 条件においては、呈示眼条件の単純主効果は認められず(*n.s.*), MAE 減弱度に差は生じなかった(図 23)。

ID4 においては、空間周波数条件が高くなるにつれ、MAE 減弱度が低下する傾向はみられるものの、テスト刺激の呈示眼と、空間周波数条件が MAE 減少度に与える影響について、統計的に有意な効果は認められなかった(図 23)。

本分析を要約すると、同眼条件での空間周波数条件の効果が認められ、実験参加者 4 名中 2 名で低い空間周波数条件が高い空間周波数条件に対して有意に高い MAE 減少度が認められた。また、統計的な有意差は生じなかったが、同様の傾向を示す実験参加者も 1 名存在し、全体の傾向として、空間周波数条件が低いと MAE 減弱度が高い傾向があった。

空間周波数が高くなるにしたがって、MAE 減弱度が低くなる傾向について再確認するために、図 24 に各空間周波数条件の各呈示眼条件における MAE 減少度の実験参加者ごとの結果に対して、回帰分析を行った。その結果、両呈示眼条件とも負の相関の傾向を示した(同眼条件; $y = -0.397x + 1.05$, 他眼条件; $y = -0.154x + 0.903$)。しかし、両条件ともに決定係数が低い結果であった(同眼条件; $R^2 = 0.35$, 他眼条件; $R^2 = 0.09$)。回帰分析の有意性の検定の結果、同眼条件については、空間周波数と MAE 減少度との間に有意な負の相関が認められた($F(1, 26) = 14.2, p < .001$)。このことは、同眼条件において空間周波数が増加するのに伴って MAE 減少度が低下し、CFS による抑制効果が低下する

可能性が示唆された。他眼条件では、有意な相関は認められなかった($F(1, 26) = 2.7, p = .113$)。

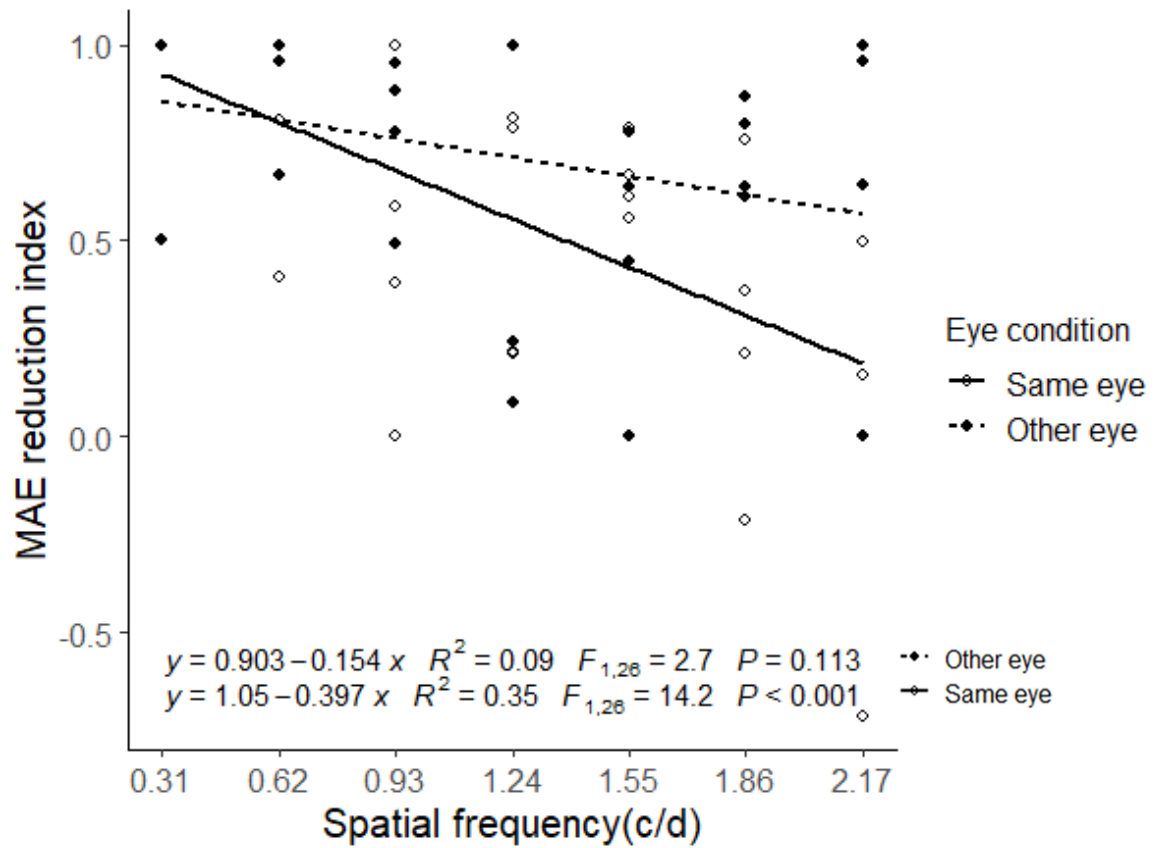


図 24 各呈示眼条件における MAE 減少度の空間周波数に伴う変化の回帰分析の結果
Note: 白丸が同眼条件, 黒丸が他眼条件を示す。

2.2.4 考察

本実験では、運動順応刺激が知覚されないことが sMAE を部分的に抑制するとの先行知見 (Maruya et al., 2008) が、運動順応刺激とテスト刺激の空間周波数の設定に関わらず成立するのかを検討するために、未検討である運動順応刺激とテスト刺激の空間周波数を等しくした条件下で、CFS の抑制効果を sMAE によって測定することで検討した。また、CFS の抑制効果は、運動順応刺激の空間周波数によって変動するののかについても併せて検討した。

その結果、運動順応刺激とテスト刺激の空間周波数を一致させた場合でも、CFS によって sMAE が減少することが MAE response の分析(図 18, 図 19)と、MAE 持続時間の分析(図 20)から示された。このことは、Maruya et al.(2008)の運動順応刺激が知覚されないことが sMAE を部分的に抑制するとの仮説が、運動順応刺激とテスト刺激の空間周波数の設定に関わらず成立することが確認できたと考えられる。つまり、CFS による空間周波数処理に対する抑制効果は、順応刺激の空間周波数情報と異なる空間周波数情報の処理を選択的に抑制しているわけではなく、空間周波数処理を一定程度抑制しており、結果として運動順応刺激が知覚されないことにより sMAE が部分的に抑制されることが示唆された。この結果は、Maruya et al.(2008)の知見を補完するものである。

次に、CFS による空間周波数処理の影響について検討する。CFS による順応刺激への抑制効果を表す MAE 減少度の分析から、テスト刺激呈示眼が同眼条件において空間周波数の効果が認められ、低い空間周波数条件で高い空間周波数条件に対して有意に高い MAE 減少度が認められた (図 23)。またその傾向は、同眼条件において有意な負の相関があることが確認され、空間周波数が高くなるのに伴って MAE 減少度が低くなった(図 24)。CFS と順応刺激の空間周波数との関係については知見が少ない。たとえば、静止した色縞の Gabor 刺激に対する CFS の影響を検討した報告では、色縞の Gabor 刺激の空間周波数が低い場合(0.6 c/d)の方が抑制されやすく、高い場合(2.0 c/d)では抑制され難いことが報告されている(Tsuchiya & Koch, 2005)。また、CFS 時にコントラスト閾値を測定した実験では、低空間周波数の方が高空間周波数よりコントラスト閾値が高く、抑制されやすいことが報告されている(本居・山本, 2021)。本実験の結果も、低空間周波数における MAE 減少度の値が高く完全抑制に近い結果を示した。このことから、CFS によって順応刺激の見えが抑制された場合、空間周波数が低い刺激では、強い抑制が生じる可能性が示唆される。

また、CFS に対して順応刺激の時間周波数が影響した可能性も考えなければならない。本実験では、Maruya et al.(2008)と同じ順応刺激の速度 4.0 d/s を用いて検討した。運動速度は、(速度 = 時間周波数 / 空間周波数) で決定されるため、本実験では空間周波数条件が上昇するのに伴って時間周波数も上昇した。sMAE には時間周波数特性の存在も示唆されている(Pantle, 1974; Wright & Johnston, 1985; Ashida & Osaka, 1995; Breitmeyer, 1973)。すなわち、低空間周波数では高速度で運動する順応刺激によって、高空間周波数では低速

度で運動する順応刺激によって残効量が増加する特徴を持つ(Ashida & Osaka,1995). これらの時間周波数特性から, 空間周波数が低いと順応刺激に対する CFS の抑制効果が高いと本実験における傾向には, 順応刺激の時間周波数が低いことも関連している可能性がある. 本実験の設定において, 低空間周波数で, 順応刺激の速度を増加させ, 時間周波数を増加させると, 高空間周波数におけるのと同様に残効が生じる可能性も考えられる.

本実験では, 低次処理段階における運動処理の空間周波数選択性を考慮し, 順応刺激とテスト刺激に同じ空間周波数を用いた場合でも, CFS によって sMAE の発生が減少することを示した. また, 運動順応刺激の空間周波数によって順応刺激に対する CFS の抑制効果変動することが示唆された. CFS による順応現象への抑制効果については, 空間位相(van Boxtel, Tsuchiya, & Koch, 2010) やコントラスト(Shin, Stolte, & Chong, 2009), 方位(Kanai, Tsuchiya, & Verstraten, 2006; Bahrami, Vetter, Spolaore, Pagano, Butterworth, & Rees, 2010)など, 低次処理段階において処理される刺激に対して, 残効の減弱が生じるが, 完全抑制されるわけではないことが報告されている(Yang, Jan Brascamp, Kang, & Blake,2014). 逆に, Maruya et al.(2008)の fMAE の両眼間転移を含め, 人種 Amihai, Deouell, & Bentin, 2011), 視線 Stein, Peelen, & Sterzer, 2012)や顔(Moradi, Koch, & Shimojo, 2005)などの高次処理段階における順応の残効は生じないことが報告されている. 本実験の結果は, CFS によって知覚されない運動の低次処理段階では, 処理の減弱(残効の減弱)が生じるだけでなく, その減弱程度が, CFS と同時呈示される運動刺激の空間周波数によって変動し, 空間周波数が低い場合には, 完全抑制に近い強い抑制が生じる可能性を示唆するものである.

2.3 実験 1.2 CFS によって知覚されない運動の順応とテスト刺激の空間周波数に差異がある条件での sMAE の検討

2.3.1 目的

実験 1.2 では、順応刺激とテスト刺激間の空間周波数の差異の有無が、CFS によって知覚されない順応刺激に対する sMAE にどのような効果を及ぼすのか検討した。

視覚系による空間周波数の処理に関する知見として、空間周波数に選択的な順応があげられる。Blakemore & Campbell(1969)は、正弦波格子を順応刺激として観察した後にコントラスト感度を測定したところ、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が一致した場合にコントラスト感度の低下が生じ、順応刺激とテスト刺激の空間周波数に差異があるとそのコントラスト感度の低下が緩やかになり、両刺激間の空間周波数に 1 オクターブ(順応刺激の空間周波数 $\times 2.0$, または, $\times 0.5$)以上の差異が生じるとコントラスト感度の低下はほぼ消失することを見出している。この知見は、視覚系には全ての空間周波数を処理する単一チャンネルではなく、一定の空間周波数帯域幅をもつ多重チャンネルが存在することを示唆するものである。Maruya et al.(2008)が測定した CFS 下での sMAE は、順応刺激 0.62 c/d に対しテスト刺激 1.86 c/d に設定しており、順応刺激の空間周波数より 1.5 オクターブ離れた空間周波数のテスト刺激で測定されている。こうした刺激条件下で CFS によって順応刺激が知覚されない状況でも sMAE が減弱しながらも生じることが確認されている。また、実験 1.1 で示したように、運動順応刺激とテスト刺激の空間周波数を一致させ、空間周波数選択的な運動処理時に抑制が生じた場合の運動処理について検討した場合でも、CFS によって順応刺激が知覚されない時、sMAE は減弱しながらも生じることが示された。これらの知見を総合すると、CFS 下の sMAE は、その成否については刺激に対する空間周波数選択性の効果はないと考えられる。しかし、CFS による知覚の抑制効果について、順応刺激と同一の空間周波数チャンネルと異なる空間周波数チャンネルで、量的に異なるのかについては不明であり、知覚されない運動刺激の空間周波数処理特性を明確にするためには、この問題について検討の必要がある。

そこで、本実験は、CFS によって知覚されない順応刺激の空間周波数多重チャンネルの処理の量的側面を検討するために、テスト刺激の空間周波数を順応刺激の空間周波数に対して 0.5 倍, 1 倍 1.5 倍, 2 倍に設定し、sMAE の抑制がどの程度生じるのか検討した。また、実験 1 では確定できなかった、CFS 呈示時の sMAE の両眼間転移が生じるのかについても併せて検討した。

2.3.2 方法

2.3.2.1 実験参加者

実験参加者は実験 1.1 と同じ 4 名が本実験の実験参加者となった(平均年齢 21.3 歳 (SD

= 0.5))。彼らは、愛知淑徳大学健康医療科学部の学生であり、インフォームド・コンセントを得た上で、全員無報酬で実験に参加させた。なお本実験は、愛知淑徳大学大学院心理医療学研究科の研究倫理委員会で承認を得て実施された(承認番号：2017 - 02)。

2.3.2.2 実験装置

実験に使用した装置類は、実験 1.1 と同じであった。

2.3.2.3 実験刺激

使用した CFS 刺激は実験 1.1 と同じであった。順応刺激は空間周波数の設定以外は実験 1 と同じ設定の刺激を用いた。また、テスト刺激として、静止した順応刺激と同じ正弦波刺激を呈示した。テスト刺激の空間周波数は、順応刺激の空間周波数 1.24 c/d に対して、0.62 c/d, 1.24 c/d, 1.86 c/d, 2.48 c/d と、順応刺激の 0.5, 1.0, 1.5, 2.0 倍の 4 段階の空間周波数を設定した。

2.3.2.4 実験条件

CFS 条件として背景上に CFS 刺激を呈示する「CFS あり」と CFS 刺激を呈示せず、固視点のみを呈示する「CFS なし」の 2 水準を設定した。呈示眼条件として順応刺激とテスト刺激を同じ眼に呈示する「同眼」と運動順応の IOT を測定するためにテスト刺激を非順応眼に呈示する「他眼」との 2 水準を設定した。テスト刺激の空間周波数条件として、順応刺激の空間周波数 1.24 c/d に対して、0.62c/d, 1.24 c/d, 1.86c/d, 2.48c/d の 4 水準を設定した。

2.3.2.5 手続き

本実験の手続きは実験 1.1 と同じであった(図 17)。本実験の手続きについて図 17 に示した。本実験は、大きく順応期とテスト期の 2 つから構成されていた。順応期では順応刺激を 30 秒間呈示した。順応刺激の空間周波数は 1.24 c/d で、テスト刺激の空間周波数は試行ごとにランダムな順序で呈示した。実験参加者は、順応刺激を非優位眼で観察し、CFS 条件では順応刺激と同時に呈示される CFS 刺激を優位眼で観察した(図 17)。優位眼、非優位眼の決定は、Miles テスト(Miles, 1930)と Porta テスト(Crovitz & Zener, 1962)を用いて決定した。1 秒間の間隔をあけて、テスト期においてテスト刺激を 30 秒間観察させた。

実験参加者の課題は MAE の運動方向をキーボードの矢印キーで応答することであった。左方向の残効が観察された場合には左矢印キーを押させ、右方向の残効が観察された場合には右矢印キーを押させた。MAE が知覚されない場合はスペースキーを押させた。MAE の運動方向が変化するたびごとに 1 回キーを押させ、押されたキーとキーとの間は

各方向の MAE が持続しているものとして分析した。また、キーとキーとの間の時間を、それぞれの運動方向の MAE が持続した時間とした。CFS の 2 条件（CFS あり条件、CFS なし条件）とテスト刺激呈示眼 2 条件（同眼条件、他眼条件）を総当たりで組み合わせた 4 つの測定ブロックを構成した。各測定ブロック内で空間周波数 4 条件をランダムな順序で測定した。実験参加者間で各ブロックのカウンターバランスをとり、各ブロック 5 回繰り返した。

2.3.3 結果

2.3.3.1 データ分析方法

本実験では、順応刺激が完全に知覚されないことが必要であった。そのため実験参加者には、順応刺激が知覚されたときには試行を中止するようあらかじめ教示した。実験参加者の 4 人全員が、実験中に一度も順応刺激を知覚することはなかった。本実験では、この 4 名の繰り返し 5 回分のデータを使用して分析した。

最初に、各実験条件において MAE が生じたかどうかを確認するために、MAE response による分析を行った。MAE response は、テスト期における経過時間 100 ms 毎の陰性残効の出現比から陽性残効の出現比を減算することによって算出した。残効が生じていない場合は 0 とした。MAE response の分析は、各実験参加者の繰り返し 5 回分の MAE response の結果を実験参加者毎に平均化し検討した。実験参加者毎の MAE response の結果は巻末資料に示した。

また、各条件における運動残効の出現持続時間を確認するために、MAE 持続時間の分析を行った。MAE 持続時間は、陰性残効持続時間から陽性残効持続時間を減算し算出した。MAE 持続時間については、CFS なし条件に対して、CFS 条件における MAE 持続時間に有意な抑制が生じているのか検討するために、CFS2 条件（CFS あり条件、CFS なし条件）テスト刺激呈示眼 2 条件（同眼条件、他眼条件）と空間周波数 4 条件（0.62 c/d ~ 2.48 c/d）について 3 要因分散分析を行って検討した。MAE 持続時間の分析は、実験参加者別に統計分析を行った。

さらに、順応刺激の見えが CFS によって抑制された場合の MAE が見えの抑制がない順応刺激によって生じる MAE からどの程度減少するかを示す MAE 減少度を用いて、各空間周波数条件において順応刺激がどの程度抑制されたかについて分析した。MAE 減少度は、実験参加者毎に各実験条件における MAE 持続時間のテスト期 30 秒間に対する平均積分値を求め、CFS あり条件時における MAE 持続時間の平均積分値の、CFS なし条件時における MAE 持続時間の平均積分値に対する比を、1.0 から減算して算出した。また、MAE 減少度については、テスト刺激呈示眼 2 条件（同眼条件、他眼条件）と空間周波数 4 条件（0.62 c/d ~ 2.48 c/d）の 2 要因分散分析を行って検討した。

2.3.3.2 MAE response の検討

2.3.3.2.1 同眼条件における MAE response

図 25 に、同眼条件におけるテスト期での MAE response の経過時間に伴う変化を各空間周波数条件ごとに示した(各実験参加者の MAE response の結果は巻末資料に示した)。テスト刺激の空間周波数 1.24 c/d 条件は、順応刺激と同一空間周波数で、他のテスト刺激の空間周波数条件では、順応刺激の空間周波数とは異なる空間周波数が設定されていた。

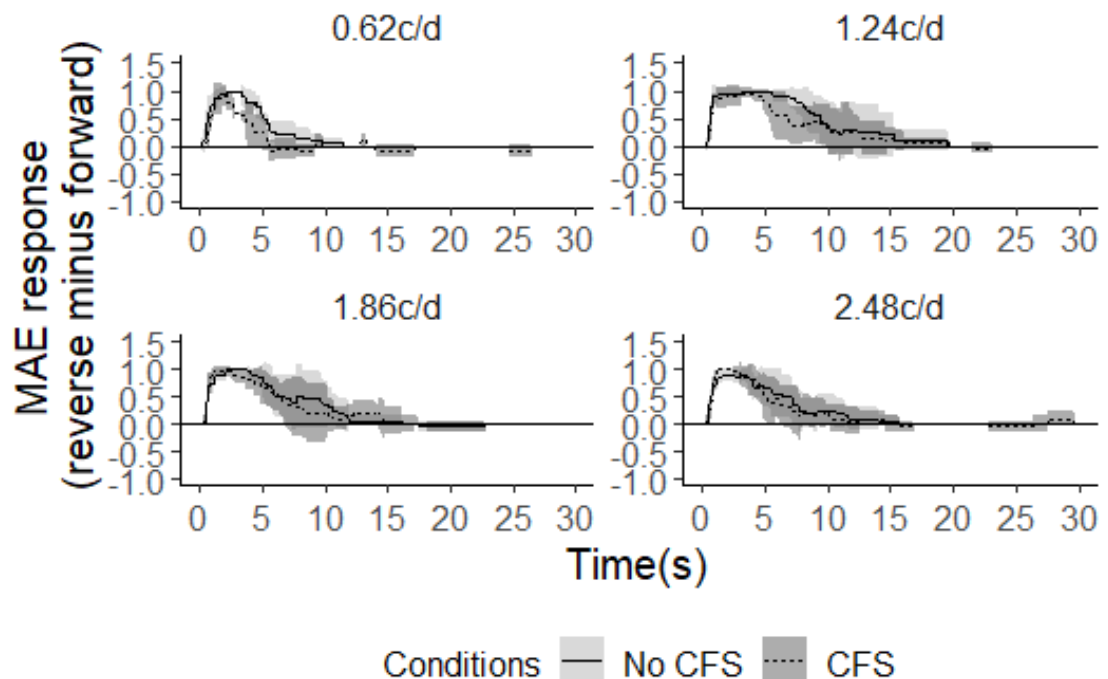


図 25 同眼条件における平均 MAE response の空間周波数に伴う変化

Note:各空間周波数条件における sMAE の平均 MAE response を示した。直線が CFS なし条件を示し、点線が CFS 条件を示す。Gray の示す領域は 95%信頼区間を示し、薄い方が CFS なし条件を示し、濃い方が CFS あり条件を示す。

図 25 より、CFS なし条件ではすべての空間周波数条件において MAE response が確認された。しかし、すべての空間周波数条件で同様な MAE response が認められたわけではなく、0.62 c/d 条件では、他の、より高い空間周波数条件 (1.24 - 2.48 c/d) と比較して MAE response は低かった。

CFS あり条件では、いずれの空間周波数条件でも CFS なし条件と同程度の MAE response が高い状態が数秒持続するものの、持続時間が進むのに伴って、MAE response が減弱した。

3.3.2.2 他眼条件における MAE response

図 26 に、他眼条件におけるテスト期での MAE response の経過時間に伴う変化を各空間周波数条件ごとに示した(各実験参加者の MAE response の結果は巻末資料に示した).

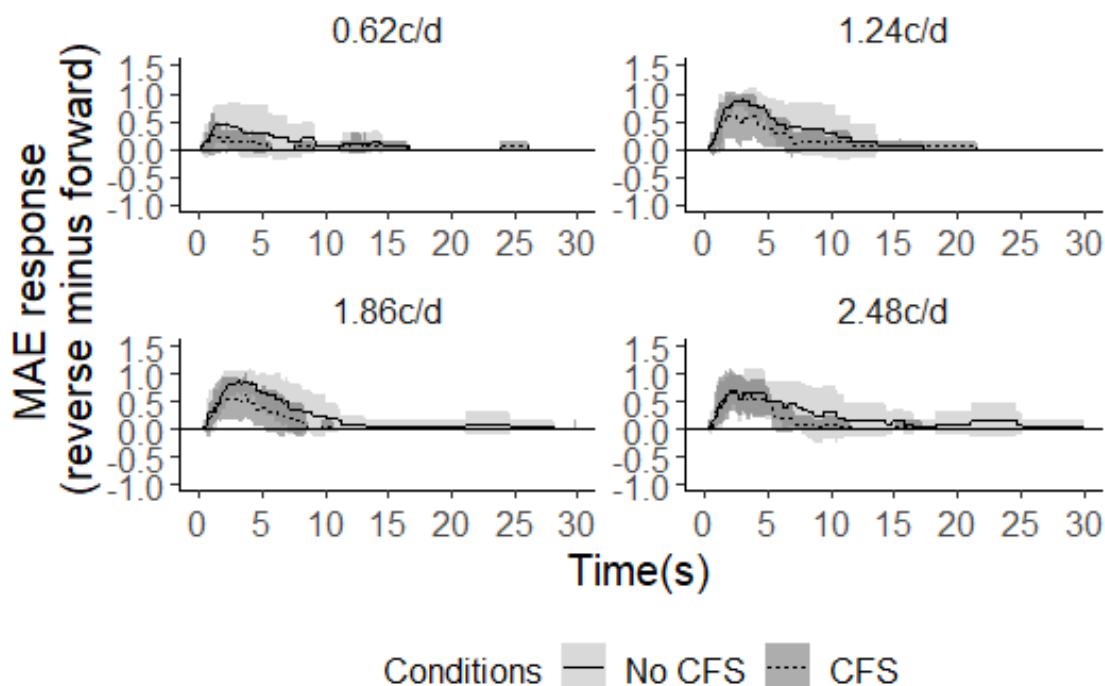


図 26 他眼条件における平均 MAE response の空間周波数に伴う変化

Note:各空間周波数条件における sMAE の平均 MAE response を示した. 直線が CFS なし条件を示し, 点線が CFS 条件を示す. Gray の示す領域は 95%信頼区間を示し, 薄い方が CFS なし条件を示し, 濃い方が CFS あり条件を示す.

図 26 より, CFS なし条件ではいずれの空間周波数条件においても MAE response が確認された. しかし, すべての空間周波数条件で同様な MAE response が認められたわけではなく, 0.62 c/d 条件では, 他の, より高い空間周波数条件 (1.24 - 2.48 c/d) と比較して MAE response は低く, この傾向は同眼条件の MAE response の結果(図 25)と近似していた.

また, 図 26 に示した空間周波数 1.24 c/d から 2.48 c/d 条件の結果の図において, 95%信頼区間の下限が 0 に達していない時間が数秒持続していることから, CFS あり条件時にも MAE response が認められた. しかし, CFS あり条件では, CFS なし条件と比較して MAE response の減弱が早い段階で生じていた.

2.3.3.3 MAE 持続時間の検討

図 27 に各実験参加者の各テスト刺激呈示眼条件における各 CFS 条件の平均 MAE 持続時間の空間周波数に伴う変化を示した。

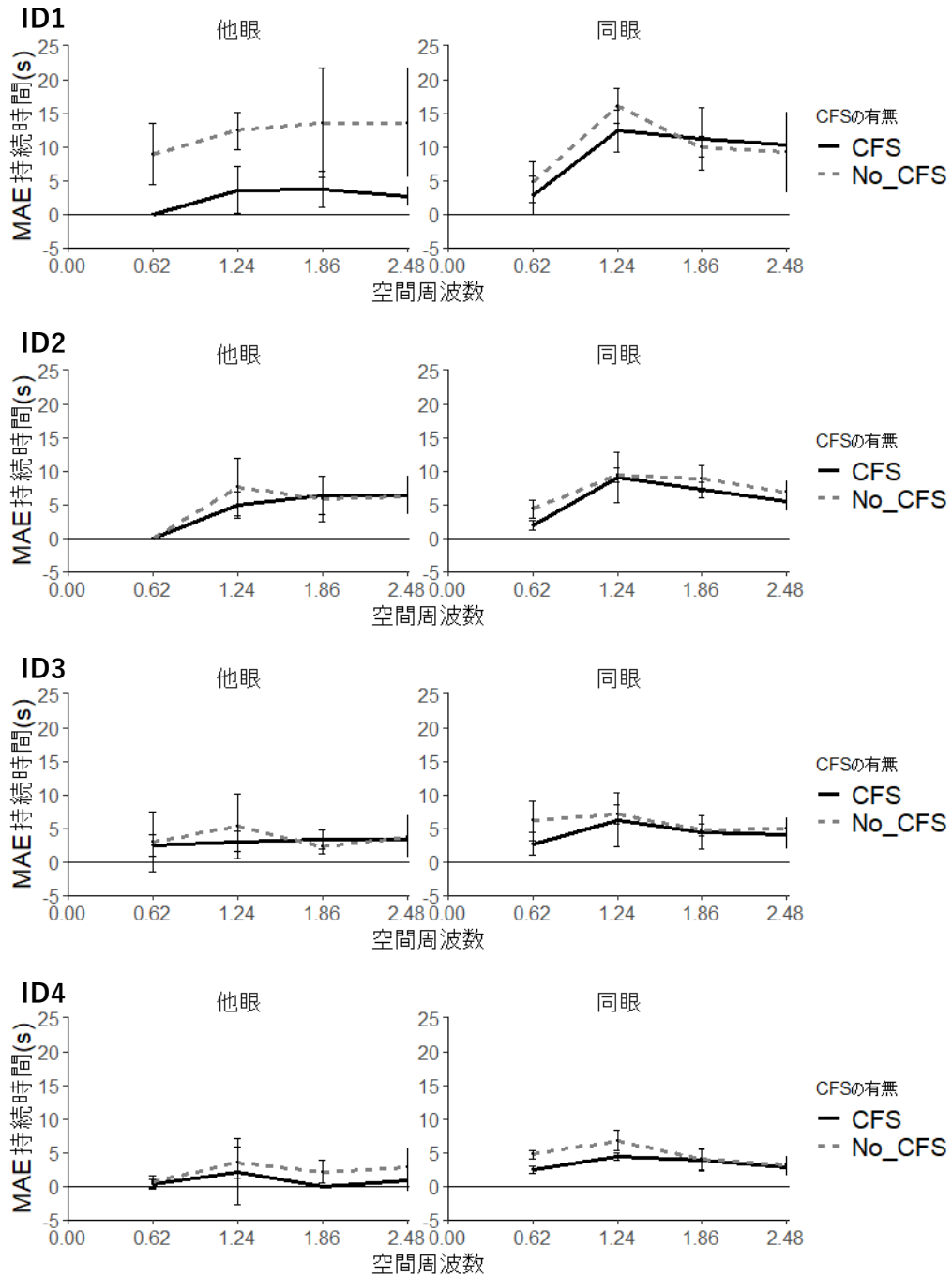


図 27 各実験参加者ごとの各テスト刺激呈示眼条件における各 CFS 条件の平均 MAE 持続時間の空間周波数に伴う変化

Note : エラーバーは 1.0SD を示す。

図 27 から、CFS あり条件 CFS なし条件ともに、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が一致している空間周波数 1.24 c/d 条件において、MAE 持続時間が長く、順応刺激とテスト刺激の空間周波数に差異が設定された場合、順応刺激よりテスト刺激の空間周波数が高い条件(1.86 c/d・2.48 c/d)、低い条件(0.62 c/d)ともに持続時間が減少した。

CFS の有無やテスト刺激の呈示眼、空間周波数によって MAE 持続時間が統計的に有意な変化を示すのかについて検討するために、3 要因分散分析を各実験参加者毎に行った。その結果、CFS 条件の主効果の有意あるいは有意傾向が全実験参加者で認められた (ID1 : ($F(1, 64) = 30.86, p < .001$), ID 2 : ($F(1, 64) = 3.88, p < .1$), ID3 : ($F(1, 64) = 2.84, p < .1$), ID4 : ($F(1, 64) = 10.96, p < .05$)). 図 27 より CFS あり条件より CFS なし条件の方がほぼ全ての空間周波数条件において MAE 持続時間が長かったことが示された。また、テスト刺激呈示眼の主効果が全実験参加者で認められた (ID1 : ($F(1, 64) = 5.87, p < .05$), ID 2 : ($F(1, 64) = 15.46, p < .001$), ID3 : ($F(1, 64) = 9.32, p < .01$), ID4 : ($F(1, 64) = 35.05, p < .001$)). 図 27 より他眼条件より同眼条件の方が有意に MAE 持続時間が有意に長いことが示された。

空間周波数の主効果が全実験参加者で有意あるいは有意傾向として認められた (ID1 : ($F(3, 64) = 10.19, p < .01$), ID 2 : ($F(3, 64) = 31.11, p < .001$), ID3 : ($F(3, 64) = 2.25, p < .1$), ID4 : ($F(3, 64) = 5.46, p < .01$)). そこで、空間周波数の主効果に対する Bonferroni 法による多重比較を行った結果、ID 1 と ID 2 において 0.62c/d 条件と比較して 1.24 c/d 条件 ($p < .001$), 1.86c/d 条件 ($p < .001$), 2.48c/d 条件 ($p < .001$) で MAE 持続時間の有意な増加が認められた。ID 3 については、多重比較における有意差は認められなかった。ID 4 については、空間周波数 1.24 c/d 条件と比較して、0.62 c/d 条件 ($p < .001$), 1.86c/d 条件 ($p < .01$), 2.48c/d 条件 ($p < .01$) で MAE 持続時間の有意な減少が認められた。

ID 1 においては、CFS 条件とテスト刺激呈示眼条件の交互作用が認められた ($F(1, 64) = 21.60, p < .001$)。そこで、単純主効果の検定を行ったところ、テスト刺激呈示眼が他眼条件における CFS 条件の単純主効果が有意であった ($F(1, 64) = 52.05, p < .001$) が、同眼条件における CFS 条件の単純主効果は有意でなかった (*n.s.*)。この結果は、同眼条件が CFS の有無によって変動せず、他眼条件は CFS あり条件の方が MAE 持続時間が有意に短いことを示している (図 28)。また、CFS 条件における CFS なし条件の呈示眼条件の単純主効果は有意ではないが (*n.s.*)、CFS あり条件では呈示眼の主効果が認められた ($F(1, 64) = 25.00, p < .001$)。CFS なし条件では、呈示眼条件によって MAE 持続時間に有意差は生じていないが、CFS あり条件では、同眼条件と比較して他眼条件で MAE 持続時間が有意に減弱していることが示唆された (図 28)。そのほかの交互作用については、どの実験参加者においても有意ではなかった (*n.s.*)。

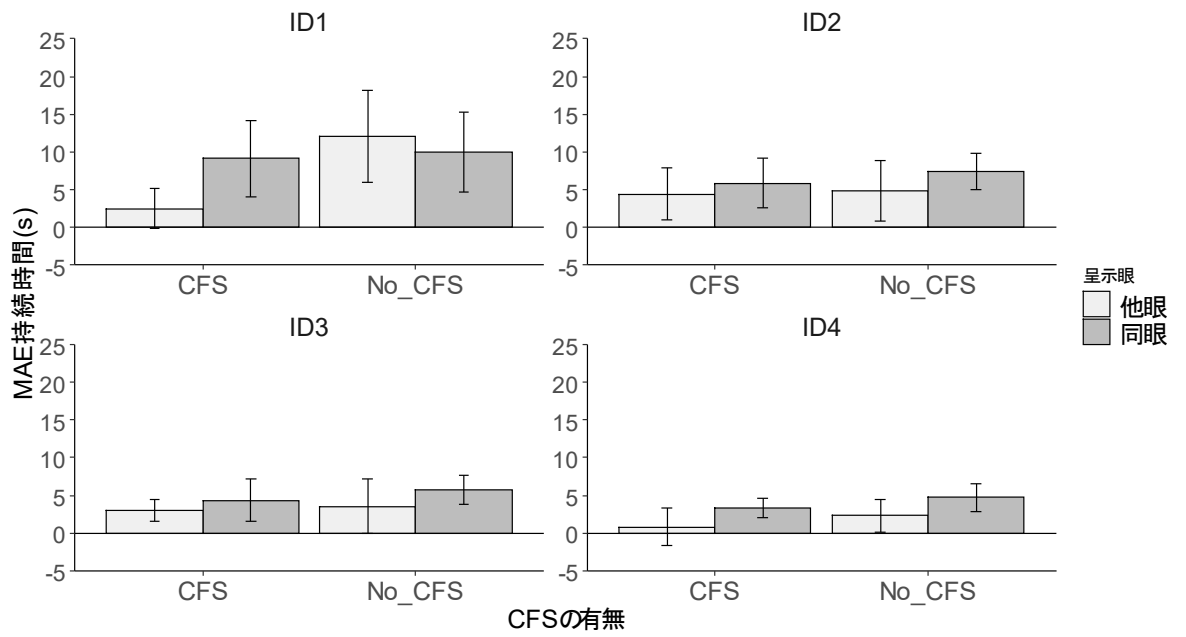


図 28 各実験参加者の CFS 条件における呈示眼条件ごとの MAE 減少度

Note: エラーバーは 1 SD を示す.

2.3.3.4 MAE 減少度の検討

図 29 に実験参加者ごとの各呈示眼条件別に空間周波数条件毎の MAE 減少度の結果を示した。

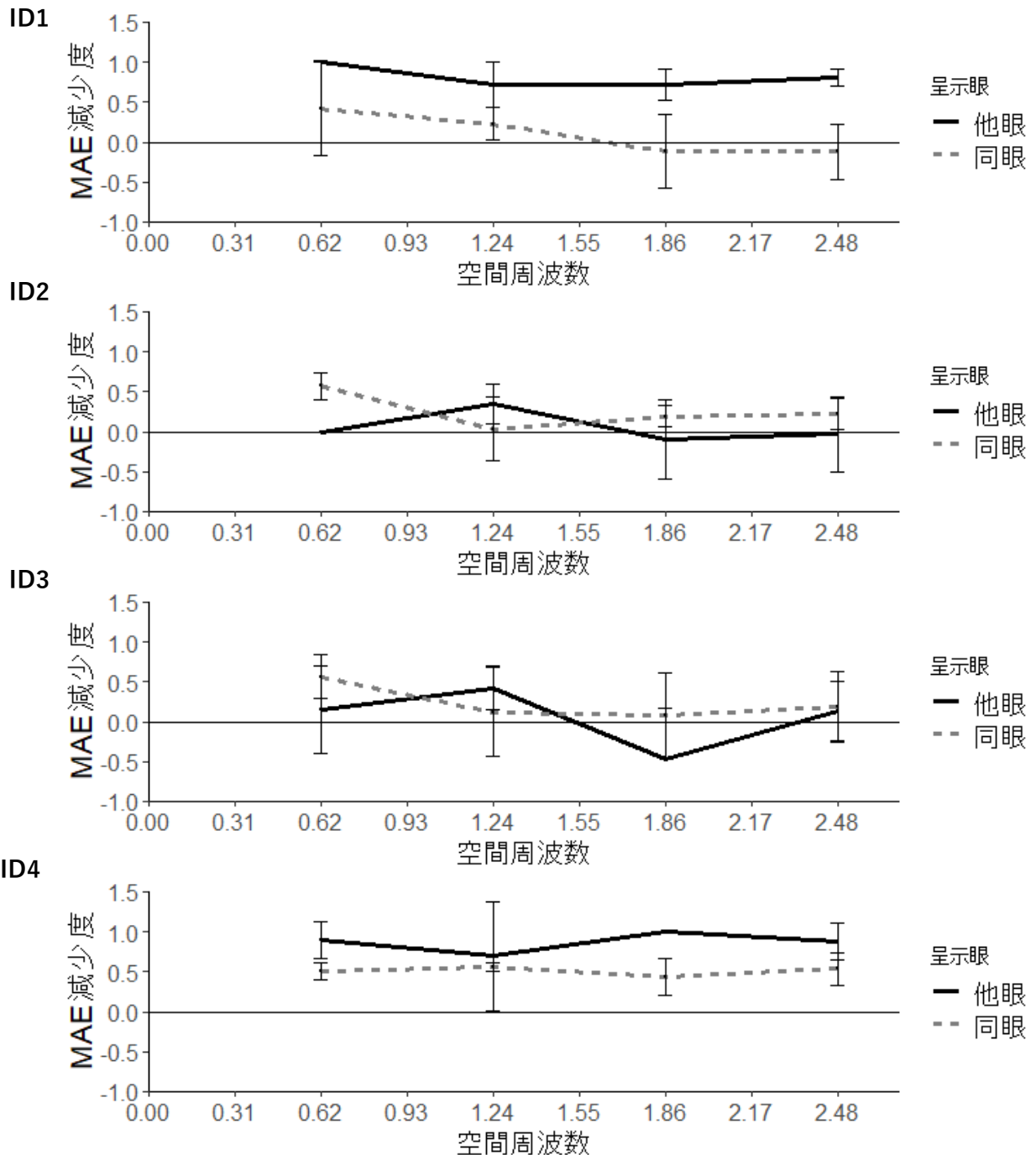


図 29 実験参加者ごとの各呈示眼条件における平均 MAE 減少度の空間周波数に伴う変化

Note : MAE duration の結果をもとに算出した MAE 減少度を示した。直線が他眼条件を示し、点線が同眼条件を示す。エラーバーは 1.0SD を示す。

図 29 より、呈示眼条件や空間周波数条件によって特徴的な MAE 減少度の結果傾向はみられなかった。テスト刺激の呈示眼と、空間周波数の MAE 減少度に与える影響を検討するために 2 要因分散分析を行った。その結果、4 名中 3 名で呈示眼の主効果に有意あるいは有意傾向が認められた (ID1 : ($F(1, 32) = 47.07, p < .001$), ID 2 : ($F(1, 32) = 4.07, p < .1$), ID3 : (*n.s.*), ID4 : ($F(1, 32) = 15.16, p < .001$)). しかし、MAE 減少度の大小関係については実験参加者によって異なり、ID1 と ID4 においては他眼条件の方が同眼条件より MAE 減少度が高く、ID2 については同眼条件の方が他眼条件より MAE 減少度が高い結果であった。このことから、sMAE に対する CFS による抑制効果は、テスト刺激の呈示眼への一貫した傾向は認められなかった。

空間周波数の主効果は 4 名中 2 名で有意と有意傾向が認められた (ID1 : ($F(1, 32) = 3.02, p < .05$), ID 2 : (*n.s.*), ID3 : ($F(1, 32) = 2.62, p < .1$), ID4 : (*n.s.*)). 空間周波数の主効果が有意であった ID 1 と ID 3 について、Bonferroni 法による多重比較を行った結果、ID1 については、空間周波数 0.62 c/d 条件と比較して、1.86 c/d ($p < .1$) と 2.48 c/d 条件 ($p < .1$) の MAE 減少度が有意に低い傾向が示された。ID3 については、空間周波数 0.62 c/d 条件と比較して、1.86 c/d ($p < .1$) の MAE 減少度が有意に低い傾向が示された。ID 1, ID 3 とともに、そのほかの空間周波数条件間に有意差は認められなかった (*n.s.*)。ID4 についても、空間周波数条件による MAE 減少度の効果は認められなかった (*n.s.*)。

ID 2 においては、2 要因の交互作用が有意であった ($F(1, 32) = 1.15, p < .05$)。この交互作用を反映して、同眼条件における空間周波数の単純主効果が有意であった ($F(1, 32) = 8.29, p < .1$)。同眼条件における空間周波数の効果を検討するため、Bonferroni 法による多重比較を行った結果、空間周波数 0.62 c/d 条件と比較して、1.24 c/d ($p < .1$) の MAE 減少度が低い傾向が示された。他の全ての空間周波数条件間に MAE 減少度に有意差は認められなかった (*n.s.*)。また、他眼条件における空間周波数条件の単純主効果は有意ではなかった (*n.s.*)。さらに、テスト刺激呈示眼による空間周波数条件の単純主効果については、空間周波数 0.62 c/d 条件における呈示眼条件の主効果の傾向が認められ ($F(1, 32) = 8.29, p < .1$)、他眼条件と比較して同眼条件で MAE 減少度が高い有意傾向にあることが示された。

2.3.4 考察

本研究の実験 1.1 および Maruya et al.(2008)から、CFS は順応刺激とテスト刺激の空間周波数の組み合わせに関わらず、sMAE を弱めることが見出された。このことは、テスト刺激の空間周波数が順応刺激に対する空間周波数チャンネルと同一であるか否かに関わらず、運動処理が CFS によってある程度抑制されることを示唆している。しかし、空間周波数チャンネルによる抑制の量的側面については、なお検討されるべき課題であった。そこで、本実験では、順応刺激が知覚されない時の空間周波数チャンネルの処理特性を検討す

るために、テスト刺激の空間周波数を順応刺激の空間周波数に対して 0.5 倍、1 倍 1.5 倍、2 倍に設定し、テスト刺激の空間周波数によって MAE に対する CFS の抑制の程度について検討した。加えて、その効果は両眼間転移においても生じるのかについても検討した。

はじめに、順応刺激とテスト刺激との間の空間周波数により、空間周波数選択的な順応の効果が生じたか否かについて考察する。MAE 持続時間による結果から、CFS 条件に関わらず空間周波数によって MAE 持続時間が変動し、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が一致している条件 (1.24 c/d) での MAE 持続時間が最も長く、他のテスト刺激の空間周波数条件で MAE 持続時間が減少する傾向が見出された (図 27)。このことは、CFS によって運動順応刺激が知覚的に抑制された場合にも、運動処理の空間周波数選択性が保持されることを示唆するものである。

また、CFS 抑制効果が各条件によって変動するか検討するために、MAE 減少度を用いて分析すると、実験参加者 4 名中 2 名において、テスト刺激の空間周波数が順応刺激より低い条件 (0.62 c/d) の時、他の空間周波数条件と比較して有意または有意傾向のある高い MAE 減少度が測定された (図 29: ID 1, ID 3)。順応刺激とテスト刺激の空間周波数が一致している条件 (1.24 c/d) や順応刺激の空間周波数から高空間周波数側に差異を設定したテスト刺激条件 (1.86 c/d, 2.48 c/d) での sMAE は、同程度の MAE 減少度が測定され、順応刺激に対して、空間周波数が低いテスト刺激条件を用いると CFS によって MAE が減弱する可能性が示唆された。しかし、MAE 持続時間の分析結果から、テスト刺激提示眼条件と CFS 条件間に交互作用が ID1 のみにしか認められず、CFS が順応刺激より低い空間周波数に対して選択的に抑制する効果については本実験データからは確認できない。

次に、実験 1.1 において、MAE response の分散が大きかったために確定できなかった、運動順応を行った場合の低次運動段階における両眼間転移について検討する。まず、CFS なし条件での sMAE の両眼間転移が生じたか否かについては、テスト刺激の全ての空間周波数条件において両眼間転移の発生が認められた (図 26)。また、CFS あり条件においても、CFS なし条件と比較すると減弱しているものの、全ての空間周波数条件にて MAE response が生じていることが確認された (図 26)。本結果は、低次処理段階における両眼性細胞への順応効果が CFS によって運動刺激が知覚されない場合にも生じたことを示しており、低次処理段階での両眼性細胞も順応刺激が知覚されない場合にも機能することが示された。sMAE の場合、両眼間転移は 50% 程度で完全でないことが報告されている (Hubel, 1988. ; Mitchell, Reardon, & Muir, 1975)。それは、sMAE が主に処理される低次処理段階(主に V1)では、主に単眼性の処理が行われており、両眼性細胞の比率が少ないという生理学的結果とも対応する (Mitchell et al., 2008)。図 26 に示された MAE response の結果は、両眼性細胞の比率が少ない低次処理段階においても、知覚されない運動刺激の処理は減弱するものの完全抑制されるわけではないことが示唆された。また、MAE 持続時間の結果を見ると (図 27)、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が一致して

いる場合に MAE 持続時間が長く、順応刺激に対してテスト刺激の空間周波数に差異がある場合、MAE 持続時間が低下する傾向が示唆された。このことは、CFS によって運動順応刺激が知覚的に抑制された場合の両眼間転移時にも、運動処理の空間周波数選択性が保持されることを示唆するものである。空間周波数選択性自体の効果については、両眼間転移する報告がされている (Blakemore & Campbell, 1969 ; Blake & Fox, 1972 ; War & Mitchell, 1974)。

両眼間転移成立時の順応刺激とテスト刺激間の空間周波数の差異による抑制効果の変動について検討する(図 27)。図 27 の MAE 持続時間の結果から、同眼条件と同様、他眼条件でも順応刺激とテスト刺激が一致した場合に MAE 持続時間が延長し、順応刺激とテスト刺激に差異が生じた場合に MAE 持続時間が減少する傾向が認められた。しかし、この傾向は CFS あり条件では、同眼条件の傾向と比較すると弱かった。また、MAE 減少度から分析した結果、空間周波数条件における主効果は認められず、同眼条件において認められたテスト刺激の空間周波数が低いと CFS の抑制効果が強まる現象は、他眼条件では生じなかった。MAE 減少度による分析から、順応刺激とテスト刺激に差異があることにより、CFS による空間周波数選択的な抑制効果が生じるか否か検討した結果、空間周波数による主効果が認められず、選択的な抑制は生じないことが示唆された。

以上の結果から、低次処理段階の特性である空間周波数処理に対して、CFS によって知覚されない場合、選択的な抑制が生じるか否かについては、他眼条件で同眼条件と同様な傾向を示さず、その影響について確定できなかった。

また、MAE 減少度の報告からテスト刺激の呈示眼によって CFS による抑制効果に有意差が生じないことが示された。sMAE の処理が反映されている低次処理段階においては両眼性細胞が少ないことから (Mitchell et al., 2008)、MAE が両眼間転移する際に減弱することが示唆されており、CFS 呈示眼側にテスト刺激を呈示して sMAE を測定するため、CFS の抑制を受けやすく、完全抑制に近い MAE 減少度が測定されることが予測された。しかし結果は、同眼条件と変わらない MAE 減少度であった。このことは、CFS による抑制は、sMAE の処理が反映されている低次処理段階では、両眼性細胞と単眼性細胞に関わらず、一律に抑制効果を生じさせるものであることを示唆すると考えられる。

2.4 実験 1.3 CFS によって知覚されない運動の順応とテスト刺激の空間周波数に差異がある条件での MAE の検討

2.4.1 目的

実験 1.2 の MAE 減少度による分析結果から、CFS によって知覚されない順応刺激の sMAE は、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が一致した場合、テスト刺激の空間周波数を順応刺激より高く設定した場合のいずれにおいても CFS の sMAE に対する抑制効果が等しく、テスト刺激の空間周波数を順応刺激より低く設定した場合には強い抑制が生じるとの知見を得た。しかしこの結果は、同眼条件でのみ認められ他眼条件では認められなかった。これらの実験 1.2 の結果から、総合的には、低空間周波数成分が CFS によって選択的に抑制される効果を確定することができなかった。加えて、低空間周波数成分の選択的抑制は、実験 1.1 の結果や Tsuchiya & Koch(2005)が報告した CFS によって順応刺激が知覚されない場合の空間周波数処理の結果から、低空間周波数成分が選択的に抑制されることが示唆されており、特定の空間周波数チャンネルに対してのみ生じる現象である可能性も考えられる。

そこで、本実験では順応刺激の空間周波数を 1.86 c/d に増加させ、実験 1.2 で検討した空間周波数チャンネルとは異なるチャンネルで、低空間周波数に対する選択的抑制の傾向が確認されるのか検討した。本実験では、空間周波数の増加に伴ってテスト刺激の空間周波数を実験 1.2 での設定から 0.93 c/d (0.5 倍)、1.86 c/d (1.0 倍)、2.79 c/d (1.5 倍)、3.72 c/d (2.0 倍) に変更した。

2.4.2 方法

2.4.2.1 実験参加者

実験参加者は実験 1.1 と同じ 4 名が参加した(平均年齢 21.3 歳 (SD = 0.5))。彼らは、愛知淑徳大学健康医療科学部の学生であり、インフォームド・コンセントを得た上で、全員無報酬で実験に参加させた。なお本実験は、愛知淑徳大学大学院心理医療学研究所の研究倫理委員会で承認を得て実施された(承認番号：2017 - 02)。

2.4.2.2 実験装置

実験に使用した装置類は、実験 1.1 と同じであった。

2.4.2.3 実験刺激

使用した CFS 刺激は実験 1.1 と同じであった。順応刺激は空間周波数の設定以外は実験 1 と同じ設定の刺激を用いた。また、テスト刺激として、静止した順応刺激と同じ正弦波刺激を呈示した。テスト刺激の空間周波数は、順応刺激の空間周波数 1.86 c/d に対して、0.93 c/d、1.86 c/d、2.79 c/d、3.72 c/d と順応刺激の 0.5、1.0、1.5、2.0 倍の 4 段階の空

間周波数を設定した。

2.4.2.3 実験条件

CFS 条件として背景上に CFS 刺激を呈示する「CFS あり」と CFS 刺激を呈示せず、固視点のみを呈示する「CFS なし」の 2 水準を設定した。呈示眼条件として順応刺激とテスト刺激を同じ眼に呈示する「同眼」と運動順応の両眼間転移を測定するためにテスト刺激を非順応眼に呈示する「他眼」との 2 水準を設定した。テスト刺激の空間周波数条件として、順応刺激の空間周波数 1.86 c/d に対して、0.93 c/d, 1.86 c/d, 2.79 c/d, 3.72 c/d の 4 水準を設定した。

2.4.2.4 手続き

本実験の手続きは実験 1.1 と同じであった (図 17)。本実験は、順応期とテスト期から構成された。順応期では順応刺激を 30 秒間呈示した。テスト刺激の空間周波数はランダムな順序に呈示した。実験参加者は、順応刺激を非優位眼で観察し、CFS 条件では順応刺激と同時に呈示される CFS 刺激を優位眼で観察した (図 17)。優位眼、非優位眼の決定は、Miles テスト (Miles, 1930) と Porta テスト (Crovitz & Zener, 1962) を用いて決定した。1 秒間の間隔をあけて、テスト期においてテスト刺激を 30 秒間観察させた。

実験参加者の課題は MAE の運動方向をキーボードの矢印キーで応答することであった。左方向の残効が観察された場合には左矢印キーを押させ、右方向の残効が観察された場合には右矢印キーを押させた。MAE が知覚されない場合はスペースキーを押させた。MAE の運動方向が変化するたびごとに 1 回キーを押させ、押されたキーとキーの間の時間を、それぞれの運動方向の MAE が持続した時間として分析した。

CFS の 2 条件 (CFS あり条件, CFS なし条件) とテスト刺激呈示眼 2 条件 (同眼条件, 他眼条件) を総当たりで組み合わせた 4 つの測定ブロックを構成した。各測定ブロック内で空間周波数 4 条件をランダムな順序で測定した。実験参加者間で各ブロックのカウンターバランスをとり、各ブロック 5 回繰り返した。

2.4.3 結果

2.4.3.1 データ分析方法

本実験では、順応刺激が完全に知覚されないことが必要であった。そのため実験参加者には、順応刺激が知覚されたときには試行を中止するようあらかじめ教示した。実験参加者の 4 人全員が、実験中に一度も順応刺激を知覚することはなかった。本実験ではこの 4 名の繰り返し 5 回分のデータを使用して分析した。

最初に、各実験条件において MAE が生じたかどうかを確認するために、MAE response による分析を行った。MAE response は、テスト期における経過時間 100 ms 毎の陰性残効

の出現比から陽性残効の出現比を減算することによって算出した。残効が生じていない場合は0とした。MAE response の分析は、各実験参加者の繰り返し5回分の MAE response の結果を実験参加者毎に平均化し検討した。実験参加者毎の MAE response の結果は巻末資料に示した。

また、各条件における運動残効の出現持続時間を確認するために、MAE 持続時間の分析を行った。MAE 持続時間は、陰性残効持続時間から陽性残効持続時間を減じて算出した。MAE 持続時間については、CFS なし条件に対して、CFS 条件における MAE 持続時間に有意な抑制が生じているのか検討するために、CFS の2条件 (CFS あり条件、CFS なし条件) テスト刺激呈示眼2条件 (同眼条件、他眼条件) と空間周波数4条件 (0.93 c/d~3.72c/d) についての3要因分散分析を行って検討した。MAE 持続時間の分析は、実験参加者別に統計分析を行った。

さらに、順応刺激の見えが CFS によって抑制された場合の MAE が、見えの抑制がない順応刺激によって生じる MAE からどの程度減少するかを示す MAE 減少度を用いて、各空間周波数条件において順応刺激がどの程度抑制されたかについて分析した。MAE 減少度は、実験参加者毎に各実験条件における MAE 持続時間のテスト期30秒間に対する平均積分値を求め、CFS あり条件時における MAE 持続時間の平均積分値の、CFS なし条件時における MAE 持続時間の平均積分値に対する比を、1.0 から減算して算出した。MAE 減少度は、0.0 では順応刺激に対する抑制が生じないことを示し、1.0 では順応刺激が完全に抑制されたことを示す。また、MAE 減少度については、テスト刺激呈示眼2条件 (同眼条件、他眼条件) と空間周波数4条件 (0.93 c/d~3.72c/d) についての2要因分散分析を行って検討した。

2.4.3.2 MAE response の検討

2.4.3.2.1 同眼条件における MAE response

図30に、同眼条件におけるテスト期での MAE response の経過時間に伴う変化を各空間周波数条件ごとに示した(各実験参加者の MAE response の結果は巻末資料17~20に示した)。テスト刺激の空間周波数1.86 c/d 条件は、順応刺激と同一の空間周波数で、他テスト刺激の空間周波数条件は、順応刺激の空間周波数とは差異が設定されていた。図30より、CFS なし条件では空間周波数条件に関わらず MAE response が確認された。CFS あり条件でも、CFS なし条件と同程度の MAE response が空間周波数条件に関わらず確認された。

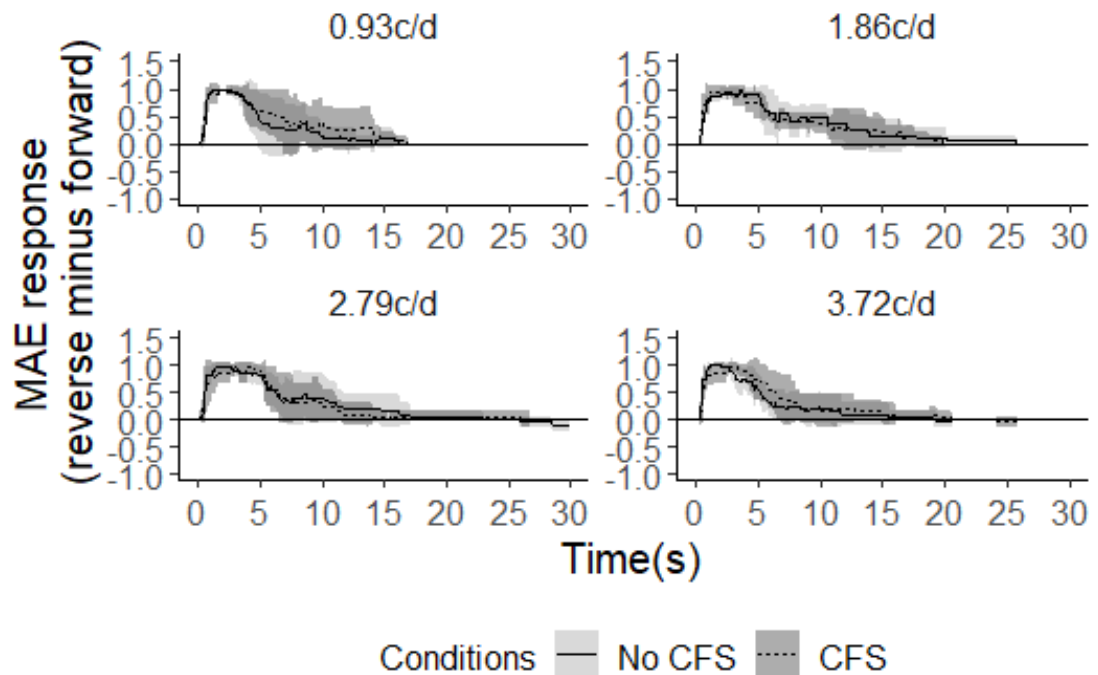


図 30 同眼条件における平均 MAE response の空間周波数に伴う変化

Note:各空間周波数条件における sMAE の平均 MAE response を示した。直線が CFS なし条件を示し、点線が CFS あり条件を示す。Gray の示す領域は 95%信頼区間を示し、薄い方が CFS なし条件を示し、濃い方が CFS あり条件を示す。

2.4.3.2.2 他眼条件における MAE response

図 31 に、他眼条件におけるテスト期での MAE response の経過時間に伴う変化を各空間周波数条件ごとに示した(各実験参加者の MAE response の結果は巻末資料 21~24 に示した)。図 31 より、CFS なし条件では空間周波数条件に関わらず MAE response が確認された。しかし、同眼条件の MAE response の結果(図 30)と比較すると、分散が大きかった。

また、CFS 下での運動順応が低次段階において両眼間転移するのかについては、実験 1.2 の結果(図 26)と同様にすべての空間周波数条件において、95%信頼区間の下限が 0 に達していない時間が数秒間持続していたことから、CFS 条件においても空間周波数条件に関わらず MAE response が認められ、両眼間転移が生じたと考えられる。また、CFS なし条件と比較して MAE response の減弱が早い段階で生じていた。

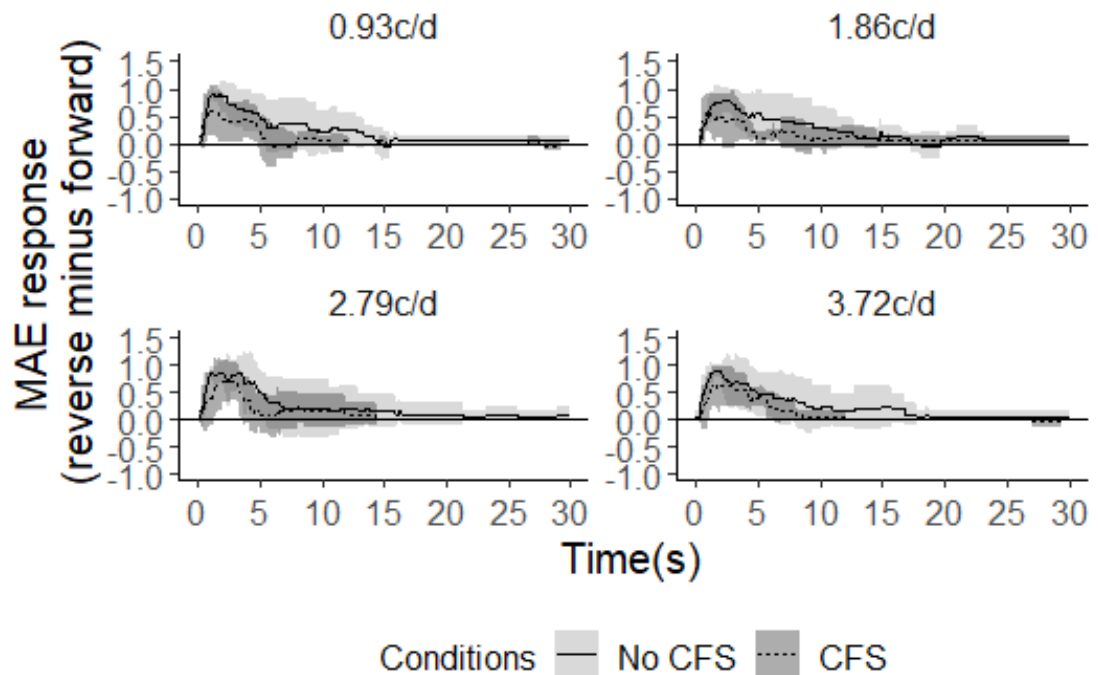


図 31 他眼条件における平均 MAE response の空間周波数に伴う変化

Note:各空間周波数条件における sMAE の平均 MAE response を示した。直線が CFS なし条件を示し、点線が CFS あり条件を示す。Gray の示す領域は 95%信頼区間を示し、薄い方が CFS なし条件を示し、濃い方が CFS あり条件を示す。

2.4.3.3 MAE 持続時間の検討

図 32 に各実験参加者の各テスト刺激の呈示眼条件における各 CFS 条件の平均 MAE 持続時間の空間周波数に伴う変化を示した。全体の傾向として、同眼条件においては CFS あり条件と CFS なし条件ともに、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が一致している空間周波数 1.86 c/d 条件において MAE 持続時間が長く、順応刺激とテスト刺激の空間周波数に差異が設定された場合、順応刺激よりテスト刺激の空間周波数が高い条件(2.79 c/d・3.72 c/d)、低い条件(0.93 c/d)ともに、持続時間が減少した。他眼条件では、ID2 と ID3 においては、同眼条件と同様の空間周波数選択性を示唆する MAE 持続時間の結果であった。

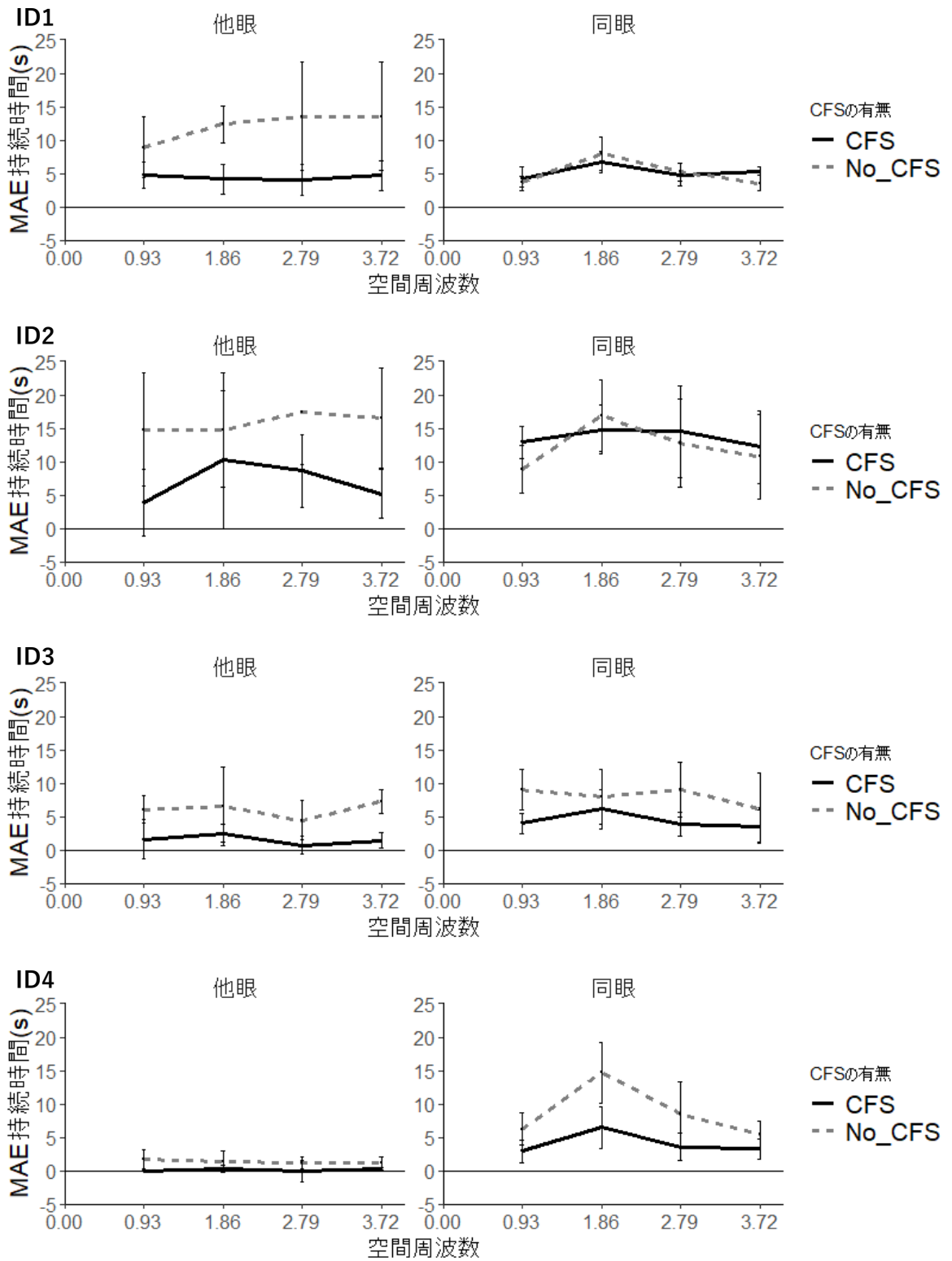


図 32 各実験参加者のテスト刺激呈示眼条件における各 CFS 条件平均 MAE 持続時間の空間周波数に伴う変化

Note : エラーバーは 1.0SD を示す。

CFSの有無やテスト刺激の呈示眼、空間周波数によってMAE持続時間が統計的に有意な変化を示すのかについて検討するために、3要因分散分析を実験参加者ごとに行った。

その結果、CFS条件の主効果の有意あるいは有意傾向が全実験参加者で認められた(ID1: $(F(1, 64) = 22.86, p < .001)$, ID2: $(F(1, 64) = 7.06, p < .01)$, ID3: $(F(1, 64) = 34.71, p < .001)$, ID4: $(F(1, 64) = 33.82, p < .001)$)。図32よりCFSあり条件よりCFSなし条件の方がほぼすべての空間周波数条件においてMAE持続時間が有意に長いことが示された。

テスト刺激呈示眼の主効果が4名中3名で認められた(ID1: $(F(1, 64) = 15.18, p < .001)$, ID2: $(F(1, 64) = 47.74, p < .1)$, ID3: $(F(1, 64) = 11.85, p < .01)$, ID4: $(F(1, 64) = 122.21, p < .001)$)。図32より他眼条件より同眼条件の方がMAE持続時間が有意に長いことが示された。

空間周波数の主効果が4名中1名のみ認められた(ID1: $(n.s)$, ID2: $(n.s)$, ID3: $(n.s)$, ID4: $(F(3, 64) = 8.44, p < .001)$)。

ID4においては、空間周波数条件とテスト刺激呈示眼条件の交互作用が認められた($F(3, 64) = 8.44, p < .001$)。そこで、単純主効果の検定を行ったところ、テスト刺激呈示眼が他眼条件における空間周波数条件の単純主効果は有意でない($n.s$)が、同眼条件における空間周波数条件の単純主効果は有意であった($F(3, 64) = 16.36, p < .001$)。そこで、同眼条件における空間周波数の主効果に対するBonferroni法による多重比較を行った結果、空間周波数1.24 c/d条件と比較して、0.62c/d条件($p < .001$)、1.86 c/d条件($p < .01$)、2.48 c/d条件($p < .01$)で有意なMAE持続時間の減少が認められた(図33)。また、0.93 c/d条件 ($F(1, 64) = 13.67, p < .001$)、1.86 c/d条件 ($F(1, 64) = 91.77, p < .001$)、2.79 c/d条件 ($F(1, 64) = 28.18, p < .001$)、3.72 c/d条件 ($F(1, 64) = 12.42, p < .001$)における呈示眼条件の単純主効果が認められ、すべての空間周波数条件において同眼条件の方が他眼条件よりMAE持続時間が有意に長かった(図33)。

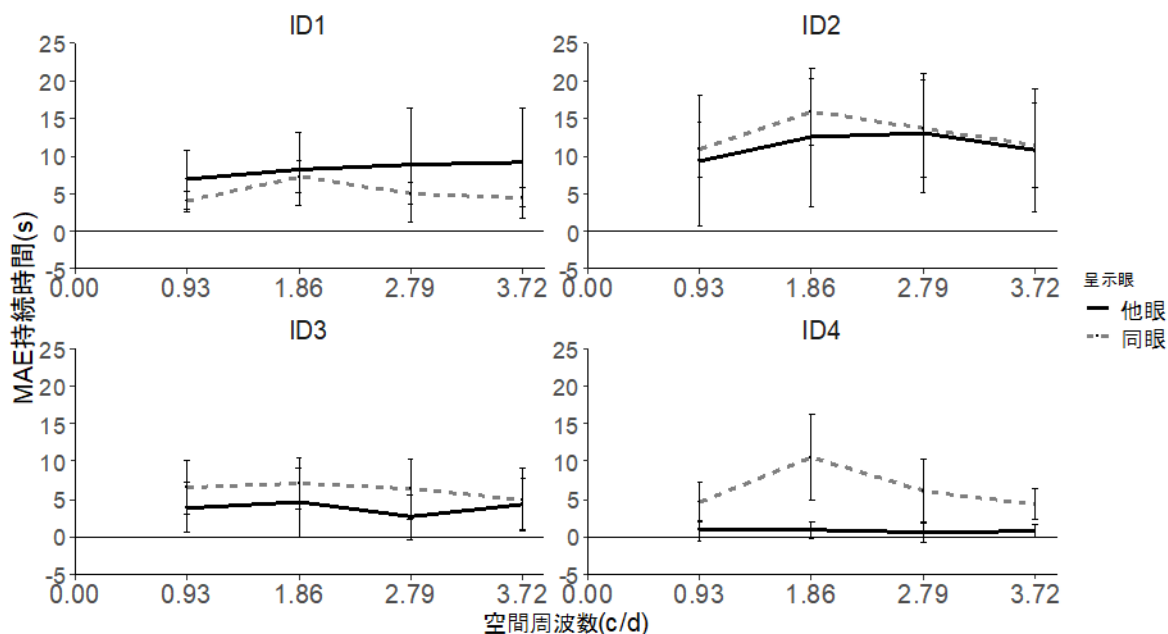


図 33 各実験参加者における呈示眼条件ごとの MAE 持続時間の空間周波数に伴う変化

Note: エラーバーは 1.0SD を示す。

CFS 条件とテスト刺激呈示眼条件の交互作用が、実験参加者 4 名中 3 名で認められた (ID1: ($F(1, 64) = 24.59, p < .001$), ID2: ($F(1, 64) = 24.59, p < .001$), ID3: ($n.s.$), ID4: ($F(1, 64) = 11.01, p < .01$)). そこで、ID1, 2, 4 において単純主効果の検定を行ったところ、テスト刺激呈示眼他眼条件における CFS 条件の単純主効果が 3 名すべての実験参加者で認められた (ID1: ($F(1, 64) = 47.44, p < .001$), ID2: ($F(1, 64) = 19.25, p < .001$), ID4: ($F(1, 64) = 3.11, p < .1$)). 図 34 より、CFS あり条件の方が CFS なし条件より MAE 持続時間が有意に短いことが示された。また、同眼条件における CFS 条件の単純主効果は (ID1: ($n.s.$), ID2: ($n.s.$), ID4: ($F(1, 64) = 41.72, p < .001$)) と ID4 においてのみ認められ、図 34 より CFS なし条件の方が CFS あり条件より MAE 持続時間が有意に長いこと示された。また、CFS 条件における CFS なし条件の呈示眼条件の単純主効果の有意あるいは有意傾向が認められた (ID1: ($F(1, 64) = 47.44, p < .001$), ID2: ($F(1, 64) = 3.05, p < .1$), ID4: ($F(1, 64) = 103.31, p < .001$)). また、CFS 条件における CFS あり条件での呈示眼条件の主効果は 3 名中 2 名で認められた (ID1: ($n.s.$), ID2: ($F(1, 64) = 10.71, p < .01$), ID4: ($F(1, 64) = 29.92, p < .001$)). 図 34 (ID2, ID4) より、CFS あり条件において同眼条件の方が他眼条件より MAE 持続時間が有意に長いことが示された。

そのほかの交互作用については、全ての実験参加者において有意ではなかった ($n.s.$).

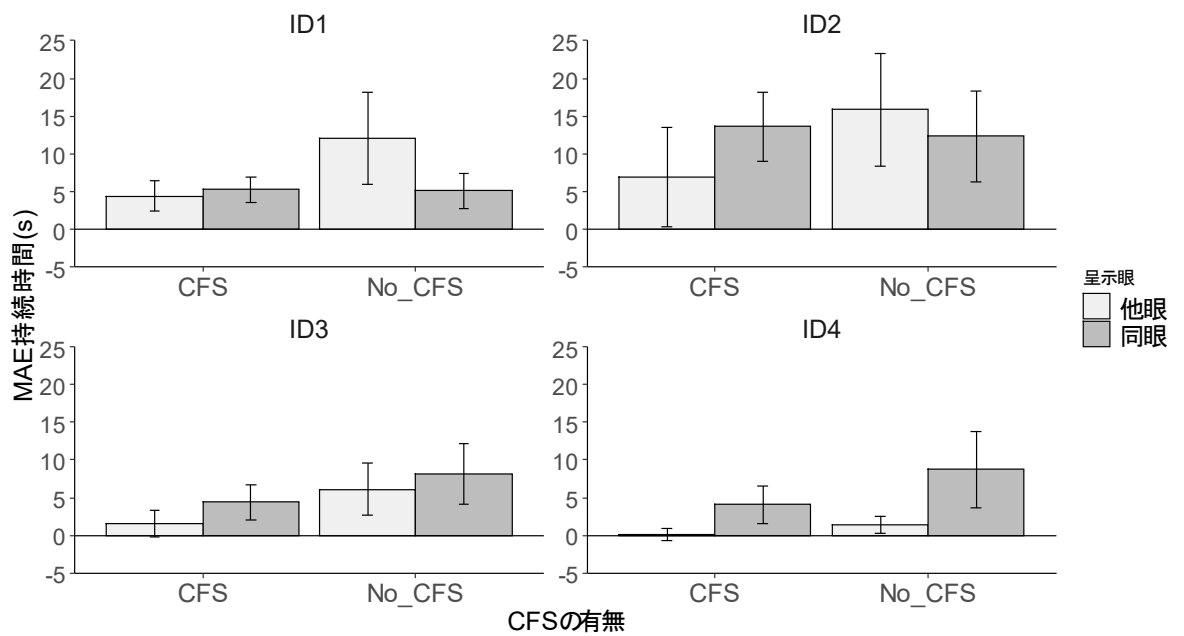


図 34 各実験参加者の CFS 条件における呈示眼条件ごとの MAE 持続時間

Note: エラーバーは 1.0SD を示す.

2.4.3.4 MAE 減少度の検討

図 35 に実験参加者ごとの各呈示眼条件における平均 MAE 減少度の空間周波数に伴う変化を示した。

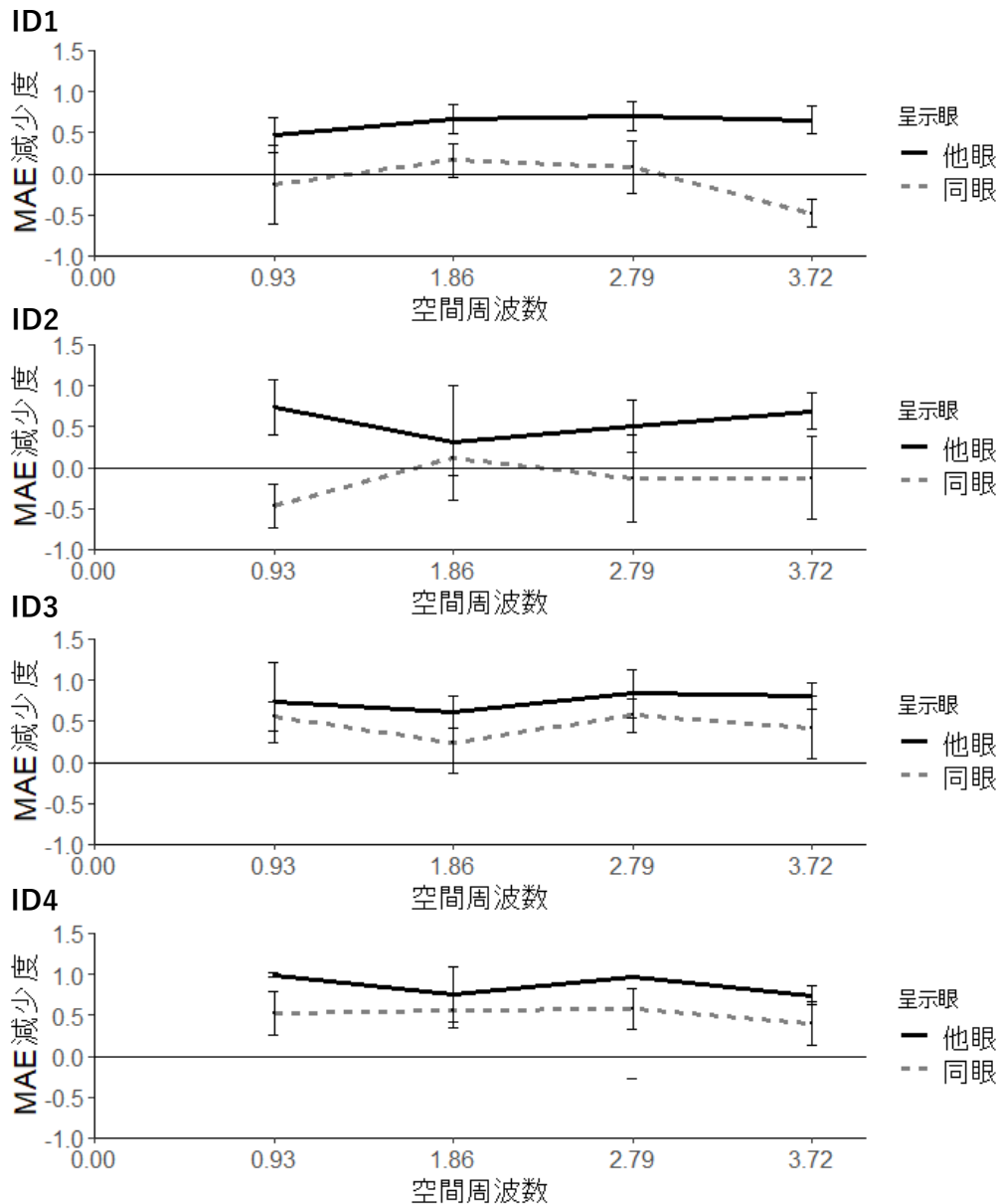


図 35 実験参加者ごとの各呈示眼条件における平均 MAE 減少度の空間周波数に伴う変化

Note: MAE duration の結果をもとに算出した MAE 減少度を示した。直線が他眼条件を示し、点線が同眼条件を示す。エラーバーは 1.0SD を示す。

図 35 より、各空間周波数条件によって MAE 減少度は変動しない傾向が認められた。また、呈示眼条件においても、他眼条件の方が同眼条件より、MAE 減少度が高い傾向が示

された。テスト刺激の呈示眼と、空間周波数の MAE 減少度に与える影響を検討するために、反復測定による 2 要因分散分析を行った。その結果、呈示眼の主効果が、全ての実験参加者において有意であった (ID1 : ($F(1, 32) = 76.44, p < .001$), ID 2 : ($F(1, 32) = 28.44, p < .001$), ID3 : ($F(1, 32) = 9.81, p < .01$), ID4 : ($F(1, 32) = 5.10, p < .05$)). 図 35 によると、全ての実験参加者において他眼条件の方が同眼条件より MAE 減少度が有意に高かった。この結果から、CFS による抑制効果にはテスト刺激の呈示眼が影響する可能性が示された。

テスト刺激の呈示眼と空間周波数の交互作用が、ID1 と ID 2 において認められた (ID1 : ($F(1, 32) = 3.07, p < .001$), ID 2 : ($F(1, 32) = 28.44, p < .001$)). 単純主効果の検定を行った結果、ID 1 においては、空間周波数条件 0.93 c/d ($F(1, 32) = 13.46, p < .001$), 1.86 c/d ($F(1, 32) = 9.28, p < .01$), 2.79 c/d ($F(1, 32) = 14.54, p < .001$), 3.72 c/d ($F(1, 32) = 48.39, p < .001$) で呈示眼条件の単純主効果が有意であった。図 35 から、他眼条件の方が同眼条件より MAE 減少度が有意に高いことが示された。ID2 においては、空間周波数条件 0.93 c/d ($F(1, 32) = 20.34, p < .001$), 1.86 c/d ($F(1, 32) = 0.45, p < .50$), 2.79 c/d ($F(1, 32) = 5.75, p < .05$), 3.72 c/d ($F(1, 32) = 9.48, p < .01$) と、空間周波数 1.86 c/d 条件以外の空間周波数条件において呈示眼条件の単純主効果が有意であった。図 35 から、空間周波数 1.86 c/d 条件以外の空間周波数条件において他眼条件の方が同眼条件より MAE 減少度が有意に高いことが示された。

ID 1 において同眼条件における空間周波数の単純主効果が有意であった ($F(1, 32) = 6.13, p < .01$)。同眼条件における空間周波数の効果を検討するために、Bonferroni 法による多重比較を行った結果、空間周波数 1.86 c/d 条件と比較して、3.72 c/d ($p < .01$) の MAE 減少度が高いことが示された。また、空間周波数 2.79 c/d 条件と比較して、3.72 c/d ($p < .001$) の MAE 減少度が有意に低いことが示された。他の全ての空間周波数条件間に有意差は認められなかった (*n.s.*)。また、他眼条件における空間周波数条件の単純主効果は有意ではなかった (*n.s.*)。ID 2 においては、同眼条件における空間周波数条件の単純主効果と他眼条件における空間周波数条件の単純主効果は有意ではなかった (*n.s.*)。

2.4.4 考察

実験 1.3 では、順応刺激とテスト刺激との間の空間周波数の差異によって、CFS に対する抑制量がどの程度変動するのか、即ち、CFS 時の知覚の抑制は、運動残効における空間周波数チャンネルの調整範囲についてどのような効果をもたらすのかを、実験 1.2 と異なる空間周波数帯で検討した。本実験の順応刺激の空間周波数は 1.86 c/d で、テスト刺激は順応刺激対して、0.5, 1.0, 1.5, 2.0c/d の 4 水準設定しており、実験 1.2 における順応刺激の空間周波数 1.24 c/d と比較して、高い空間周波数帯で実験を行った。すなわち、実験 1.2 で順応刺激の空間周波数より低い空間周波数にテスト刺激を呈示した時に、CFS による抑制効果が高くなる傾向は、実験 1.2 で設定した空間周波数帯だけに限られた現象であるのか、他の空間周波数においも生じるのか検討した。

その結果、MAE 持続時間による分析から、同眼条件においては、CFS の有無にかかわらず、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が一致した条件で、MAE 持続時間が長くなり、順応刺激とテスト刺激の空間周波数に差異が生じる条件では、MAE 持続時間が短くなる傾向が示された(図 32)。このことは、低次処理段階における空間周波数選択性の効果が sMAE にて確認されたといえる。これは、実験 1.2 と同様の結果(図 27)であり、実験 1.3 においても、CFS によって運動順応刺激が知覚的に抑制された場合にも、運動処理の空間周波数選択性が保持されることが示唆された。また、この空間周波数選択的な順応効果は、他眼条件では CFS の有無にかかわらず生じないことが確認された。他眼条件においては、sMAE の場合、両眼間転移は 50%程度で完全でないことが報告されており(Hubel, 1988.; Mitchell, Reardon, & Muir, 1975) , 実験 1.3 における空間周波数選択性の効果についても MAE 持続時間に反映される結果として得られなかった可能性がある。また、MAE 減少度の分析から実験 1.2 では認められなかった、テスト刺激の呈示眼条件の主効果が認められ、他眼条件での MAE 減少度が同眼条件より有意に高いことが示され(図 35)、CFS による抑制効果は、両眼間転移する運動情報に対して、強い抑制が生じる可能性が示唆された。

また、テスト刺激として呈示した空間周波数によって、CFS の抑制効果の変動は、MAE 減少度の結果より同眼条件、他眼条件ともに生じなかったことが示された(図 35)。つまり、順応刺激 1.86 c/d を基準とした、0.93 ~ 3.72 c/d の空間周波数帯においては、CFS によって順応刺激が知覚されない場合において、一定水準の CFS による抑制が順応刺激とテスト刺激の空間周波数の差異に関わらず生じることが示唆された。実験 1.2 で示唆された順応刺激の空間周波数より低い空間周波数にテスト刺激を呈示した時に、CFS による抑制効果が高くなる現象は、実験 1.3 では測定されなかった。

2.5 総合考察

輝度変調刺激の運動を処理する低次処理段階には空間周波数選択性があることが知られている。視覚系における空間周波数情報の処理は、約1オクターブのチューニング幅を持つ空間周波数チャンネルが処理しており(Blakemore & Campbell, 1969), sMAEの測定には空間周波数処理が影響する(Cameron et al., 1992; Ashida & Osaka, 1995a)。sMAEにおいては、順応刺激とテスト刺激の空間周波数を一致させた場合に、最大残効が観察される(Cameron et al., 1992; Ashida & Osaka, 1995a)。本章では、CFSによって知覚されない運動の低次処理段階での空間周波数処理に着目した。輝度変調刺激運動の知覚は、運動刺激の時空間周波数成分を抽出することで処理されることが示唆されており(Waston & Ahumada, 1985)、空間周波数処理とCFSによる運動の知覚的抑制の相互作用を検討することは、知覚されない運動の処理特性を検討するためには重要な研究課題である。以下に本実験結果から明らかとなったCFSによる運動の知覚的抑制時の空間周波数処理特性について議論する。

2.5.1 CFSと空間周波数選択性について

実験1.1から実験1.3では、順応刺激とテスト刺激との空間周波数の差異の有無が、CFSによって知覚されない順応刺激に対するMAEにどのような効果を及ぼすのか検討した。

視覚系による空間周波数の処理に関する知見として、空間周波数に選択的な順応があげられる。Blakemore & Campbell(1969)は、正弦波格子を順応刺激として観察した後にコントラスト感度を測定したところ、順応刺激とテスト刺激との空間周波数が一致した場合に、コントラスト感度の低下が生じ、順応刺激とテスト刺激との空間周波数に差異があると、そのコントラスト感度は低下し、両刺激間の空間周波数に1オクターブ(順応刺激の空間周波数 $\times 2.0$, または、 $\times 0.5$)以上の差異が生じると効果はほぼ消失することを見出している。この知見は、視覚系には全ての空間周波数を処理する単一チャンネルではなく、一定の空間周波数帯域幅をもつ多重チャンネルが存在することを示唆するものである。Maruya et al.(2008)が測定したCFS下でのsMAEは、順応刺激0.62 c/dに対し1.5オクターブ離れたテスト刺激1.86 c/dの空間周波数設定下で測定されており、こうした刺激条件下でCFSによって順応刺激が知覚されない状況でも減弱するもののsMAEが生じるとの知見が得られている。一方、本研究における実験1.1では、MAE強度が最大となる、運動順応刺激とテスト刺激との空間周波数が一致した場合の、知覚されない運動の処理について検討した。その結果、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が一致している場合であっても、CFSによって順応刺激が知覚されない時に、sMAEが減弱することが示された。先行研究と本研究の知見を総合すると、CFS下のsMAEは、その成否については刺激に対する空間周波数選択性の効果はないと考えられる。加えて、実験1.2, 1.3において、順応刺激と

同一の空間周波数チャンネルと異なる空間周波数チャンネルとで、CFS による知覚の抑制効果が量的に異なるのかについて検討した。つまり、CFS による抑制効果は、順応刺激とテスト刺激の間に空間周波数の差異がある場合にも、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が一致した条件と同様であるか否かについて検討した。その結果、実験 1.2, 実験 1.3 のいずれにおいても CFS によって順応刺激が知覚的に抑制された場合、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が一致した条件で sMAE の持続時間が長くなり、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が不一致の条件で sMAE 持続時間が短くなった。また、空間周波数に関わらず CFS による抑制が生じ、どの空間周波数条件においても一定の MAE 減少度であった。この結果は、CFS による知覚的抑制によって、運動順応刺激が知覚されない場合にも順応する空間周波数帯のチューニング範囲の処理が維持されることを示唆すると同時に、CFS による抑制効果が、運動処理系の空間周波数選択性を抑制できないという、これまでに明らかにされていない CFS 特性を示唆する知見であると考えられる。

2.5.2 CFS と空間周波数について

実験 1.1 では、順応刺激とテスト刺激の空間周波数を一致させた条件で、CFS の抑制効果が、順応刺激の空間周波数によって異なるかどうかについて検討した。その結果、低空間周波数における MAE 減少度が高く、完全抑制に近い結果が得られた。このことから、CFS によって順応刺激の見えが抑制された場合、空間周波数が低い刺激に対しては、選択的に強い抑制が生じる可能性が示唆される。CFS と順応刺激の空間周波数との関係については知見が少ない。たとえば、静止した色縞の Gabor 刺激に対する CFS の影響を検討した報告では、色縞の Gabor 刺激の空間周波数が低い場合(0.6 c/d)の方が抑制されやすく、高い場合(2.0 c/d)では抑制され難いことが報告されている(Tsuchiya & Koch, 2005)。また、CFS 下でのコントラスト閾値を計測した実験では、低空間周波数の方が高空間周波数よりコントラスト閾値が高いことが報告されている(本居・山本, 2021)。実験 1.1 の結果は、知覚されない視覚刺激の空間周波数成分が低いと CFS の抑制が強くなるという諸先行研究の知見を運動視現象においても確認するものである。

2.5.3 sMAE の両眼間転移について

CFS によって知覚されない順応刺激が、両眼間転移するか否かについては、Maruya et al(2008) が報告した fMAE の高次処理段階における両眼間転移が完全抑制される報告に限られており、他の視覚現象での両眼間転移に関する報告は存在しない。CFS によって知覚されない場合の順応刺激の両眼間転移を検討することで単眼性細胞と両眼性細胞処理のメカニズムを切り分けることが可能となる。そこで本実験では、sMAE の両眼間転移を調べることで、低次処理段階内での単眼性細胞と両眼性細胞処理のメカニズムを切り分け、CFS によって知覚されない場合の運動処理に違いが存在するのか検討した。

その結果、実験 1.2, 1.3 より、CFS によって順応刺激が知覚されない場合にも、sMAE の両眼間転移が生じ、低次処理段階における両眼性細胞への順応効果が CFS によって運動刺激が知覚されない場合にも生じたことを示しており、低次処理段階での両眼性細胞も順応刺激が知覚されない場合にも機能することが示された。sMAE の場合、両眼間転移は 50%程度で完全でないことが報告されている (Hubel, 1988. ; Mitchell et al., 1975)。それは、sMAE が主に処理される低次処理段階(主に V1)では、主に単眼性の処理が行われており、両眼性細胞の比率が少ないという生理学的結果とも対応する (Mitchell et al., 2008)。このように、低次処理段階においては、単眼性と比較して両眼性細胞の数が少なく処理が低下するものの、CFS による抑制効果が影響した場合にも、処理が持続することが示唆された。また、CFS の抑制効果を示す MAE 減少度を用いた分析から、テスト刺激呈示眼の効果が生じなかった。この結果は、CFS によって知覚されない場合の処理が、単眼性細胞と両眼性細胞の処理で差がないことを示唆する。また、CFS の抑制効果が、低次処理段階では、単眼性細胞と両眼性細胞によって差がないことを示唆する結果である。

第 3 章 潜在的な相対運動の 処理機構の検討

3.1 問題

知覚される運動は対象の運動とは限らない。運動を正しく検出するためには、背景から運動を抽出する必要がある。そのため、単純に運動対象の速度を検出するだけでなく、運動成分の相対的な違い、つまり異なる空間位置にある対象との速度差を検出することも運動情報を処理する上で重要となる。相対運動の検出メカニズムは、自身の運動に伴う運動知覚 (optical flow) (Regan & Beverley, 1982 ; Cutting, 1986) だけでなく、一定の運動を知覚する中で、運動物体の形の知覚をすること (Antis, 1970 ; Braddick, 1974 ; Julesz, 1971) や、3次元形状の知覚 (Wallach & O'Connell, 1953 ; Sperling, Landy, Doshier, & Perkins, 1989 ; Johansson, 1973 ; Johansson, 1975), などの重要な視覚情報を処理していることが報告されている。

相対運動の検出メカニズムについては、図 36 に示した単純運動検出器と相対運動検出器モデルが提案されている (塩入, 1992)。塩入(1992)によると、矢印の方向は、感度を持つ運動方向であり、受容野中心部で右方向の運動に感度を持ち周辺部で左方向の運動感度を持つ (例えば、中心興奮/周辺抑制型) ことと同様であり、隣接領域での運動方向が急峻に変化する時、大きな出力を出すことになり、相対運動に感度を持つと考えられている。生理学的にもマカクザルの MT 野において運動方向に関して中心興奮/周辺抑制型の構造をもつ受容野細胞の存在が報告されている (Saito, Yukiie, Tanaka, Hikosaka, Fukada, & Iwai., 1986)。また、Takemura, Ashida, Amano, Kitaoka, & Murakami (2012) は、fMRI を用いた実験で、相対運動を人間に観察させた際に、MT 野が高い反応を示したことを報告している。

相対運動を検出する処理の例としては、誘導運動という現象もよく知られている (Reinhardt & Rutland, 1988)。たとえば、月を眺めているときに雲が風で流れると、月に対して非常に強い運動印象が生じる。静止しているものとして見ようと試みても運動印象は消失しない。この現象も、視覚の相対運動検出器の存在を示唆する (塩入, 1992)。また、テスト刺激の周辺位置に呈示した運動刺激によって、本来静止しているはずのテスト刺激が、静止運動残効を生起することから、相対運動検出器が独立した機構として存在することが示唆されている (Swanston & Wade, 1992 ; 蘆田 & 須佐見, 1995)。

相対運動検出器

単純運動検出器

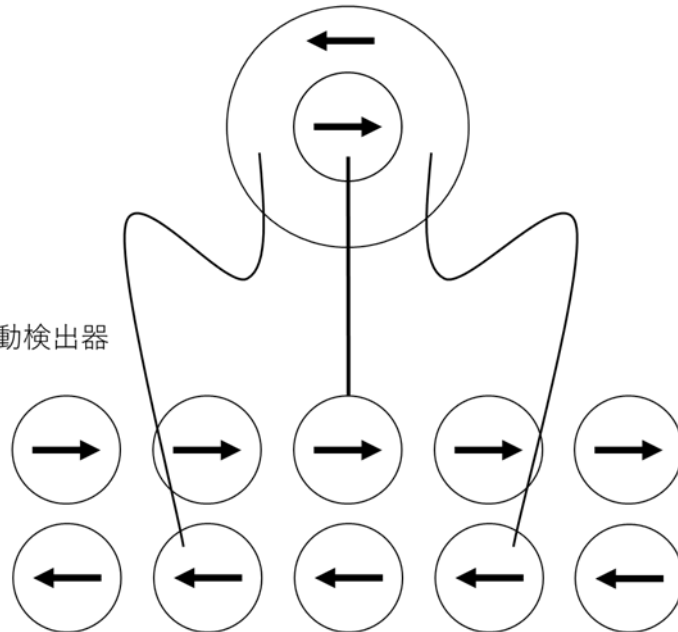


図 36 単純運動検出器と相対運動検出器モデル(塩入, 1992)

Note: 単純運動検出器によって検出された運動が、相対運動検出器によって相対的な速度を計算し処理するモデル。

相対運動検出器については、単純運動検出器とは別の処理経路があることが示唆されているが、低次処理段階から経路が異なるのか、高次処理段階に到達した段階で処理経路が分かれるのかについては未だ十分に解明されていない。そこで、実験 2 では CFS を用いて、相対運動検出器と単純運動検出器の処理経路が低次処理段階で異なるのかについて sMAE の持続時間を測定することで検討した。

CFS によってターゲットとなる刺激が知覚されない場合にも視覚の低次段階処理行われていることが示されており (Yang et al., 2014 ; Pournaghdaïl & Schwartz, 2020), 本論文第 2 章 実験 1.1, 1.2, 1.3 の実験結果からも、CFS によって sMAE の減弱が生じるが、完全抑制されるわけではないことが確認されている。仮に、相対運動順応と単純運動順応に対する CFS の抑制効果が同一であった場合には、相対運動検出器と単純運動検出器が低次処理段階では同一の処理経路で処理されている可能性が示唆される。一方、相対運動順応と単純運動順応に対する CFS の抑制効果が異なる場合、低次処理段階内で、両処理経路が異なることが示唆される。上記の仮説をもとに、相対運動検出器と単純運動検出器の処理経路が低次処理段階で異なるのかについて検討した。

3.2 実験2 CFS により潜在化された相対運動の処理の検討

3.2.1 目的

CFS を用いて、順応刺激が知覚されない状況下で、周辺運動によって生起する相対運動に対する相対運動検出器の順応を測定するために、上下窓内の運動によって生じる中央窓内の相対運動に対する静止運動残効 (sMAE) を測定した。実験は、①相対的運動による順応効果 (上下窓内の運動によって生じる中央窓内の相対運動) と②単純運動の順応効果 (中央のみの運動への順応) と、③相対運動と単純運動の両運動による順応効果 (上下窓内の運動と中央の運動の組み合わせ) (図 37) を比較し、CFS によって sMAE がどの程度抑制されるのかについて検討した。

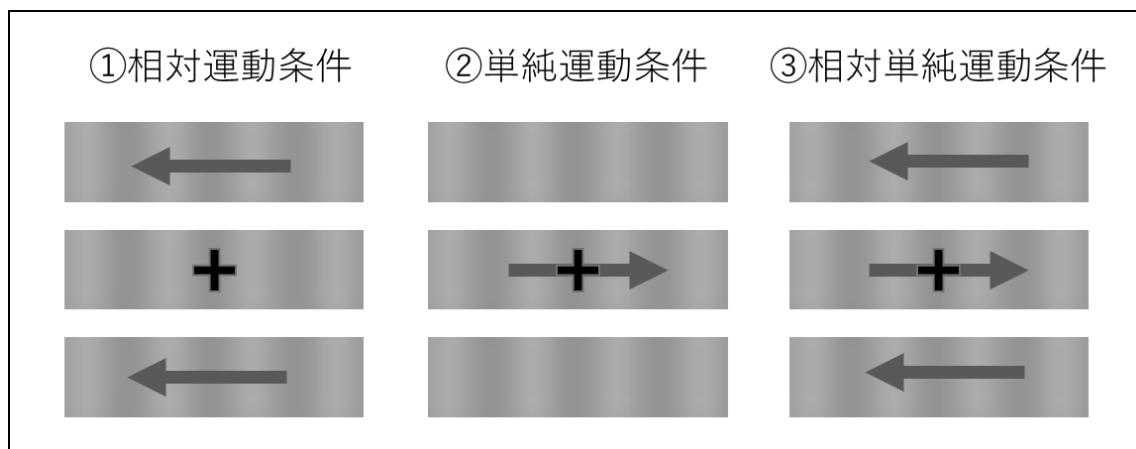


図 37 順応刺激条件の各縞の運動方向

Note: 各順応運動条件において順応後、静的な正弦波縞刺激を呈示し、sMAE を測定した。相対運動条件: 上下の正弦波縞刺激のみ左方向に運動し、中央には静的な正弦波縞刺激を呈示した (中央部の相対的な運動方向は右方向となる)。単純運動条件: 上下の正弦波縞刺激は静止しており、中央の正弦波縞刺激が右方向に運動させた。相対単純運動条件: 上下の正弦波縞刺激を左方向に、中央の正弦波縞刺激を右方向に運動させた。

3.2.2 方法

3.2.2.1 実験参加者

実験参加者は、近見立体視機能のテストとしてよく用いられる Titmus stereo テストによって立体視機能 40 秒以上を示した両眼視が正常な者であった。3 名の実験参加者 (平均年齢 23.3 歳 (SD = 1.55)) は、実験と同じ運動刺激と CFS 刺激とを観察する

予備実験において、CFSによって順応刺激の知覚が完全に抑制されることが確認されている。彼らは、愛知淑徳大学健康医療科学部の学生と心理医療科学研究科の大学院生であり、インフォームド・コンセントを得た上で、全員無報酬で実験に参加させた。なお本実験は、愛知淑徳大学大学院心理医療学研究科の研究倫理委員会で承認を得て実施された(承認番号：2017 - 02)。

3.2.2.2 実験装置

実験に使用した装置は第2章の実験1.1と同じであった。

3.2.2.3 実験刺激

刺激呈示面は、領域を幅 0.18° 、平均輝度 41.82 cd/m^2 のランダム・ドット模様の枠組みで縁取りされた横 $5.6^\circ \times$ 縦 5.6° の領域で、それをモニターの観察領域中央に配置した。刺激呈示面は輝度 21.0 cd/m^2 の無彩色であった。また、固視点として視覚 0.5° 、輝度 3.0 cd/m^2 で red(sRGB: 255,0,0)の十字形を呈示した。

順応刺激(図 38A)として、刺激呈示面の中心部に横 $2.00^\circ \times$ 縦 0.53° の範囲に、 4.0 d/s で右水平方向にドリフトする縦方位の正弦波縞を呈示した。縦方位の正弦縞の平均輝度は 29.4 cd/m^2 、コントラスト 20% ($L_{\text{max}}: 35.3 \text{ cd/m}^2$, $L_{\text{min}}: 23.6 \text{ cd/m}^2$)であった。空間周波数は、第2章の実験1.1と実験1.3の結果から、CFSによって知覚されない場合にも十分に sMAE の持続時間が生じる空間周波数条件である 1.86 c/d に設定した。順応刺激の真上と真下に 0.29° の間隔を置いて、順応刺激と同じ大きさ、同輝度、同コントラスト、同空間周波数で、ドリフトの方向だけが順応刺激と逆向き(左方向)の運動刺激を補助刺激として配置した(図 37, 図 38A)。順応刺激、補助刺激の運動方向は実験を通して固定した。

相対運動条件では順応刺激である中央の縞刺激は静止したまま、それを挟む上下の周辺刺激を 4.0 d/s で左方向に水平運動させた。したがって、中央の順応刺激の相対運動方向は右方向となる。単純運動条件では、上下の周辺刺激は静止しており、中央の順応刺激のみを右方向に水平運動させた。相対単純運動条件では、上下の周辺刺激を左方向に、中央の周辺刺激を右方向に運動させた。また、テスト刺激として、静止した順応刺激と同じ正弦波刺激を呈示した。テスト刺激の空間周波数は、順応刺激の空間周波数と同一の 1.86 c/d であった。

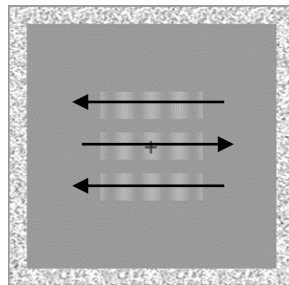
本実験で使用した CFS 刺激は、第2章の実験1.1と同じであった(図 38)。CFS 刺激は、幅 0.18° 、平均輝度 41.82 cd/m^2 のランダム・ドット模様の枠組みで縁取りされた、モニターの観察領域中央の横 $5.6^\circ \times$ 縦 5.6° の領域で、そこにランダムに配置された要素がランダムなタイミングで高頻度に点滅することによって、全体の構造が高頻度に変化する刺激であった(図 38B)。CFS 刺激を構成する要素は、横 $0.70^\circ \times$

縦 0.85° の縦方向にドリフトする正弦縞領域と、その左右に横 $0.075^\circ \times$ 縦 0.850° の矩形刺激とを組み合わせた横 $0.85^\circ \times$ 縦 0.85° の領域で、その要素を CFS 刺激領域内にランダムな位置に 35 個配置した。この配置は本論文のすべての実験を通して固定されていた。さらにこれらの要素をそれぞれランダムなタイミングで 10 Hz で点滅させた。

正弦縞領域は、空間周波数 3.0 c/d の正弦波が 1.5 d/s の速度で上方向、あるいは下方向にドリフトする刺激で、平均輝度 29.4 cd/m^2 、コントラスト 20 % ($L_{\text{max}}: 35.3 \text{ cd/m}^2$, $L_{\text{min}}: 23.6 \text{ cd/m}^2$) であった。35 個の正弦縞領域それぞれの初発運動方向はランダムとなるように設定し、その運動方向は 99.6 ms ごとに逆転させた。

矩形刺激は、33.3 ms ごとに白黒反転させ、そのコントラストは 98.0 % ($L_{\text{max}}: 95.9 \text{ cd/m}^2$, $L_{\text{min}}: 0.95 \text{ cd/m}^2$) であった。

A. 相対単純運動条件における順応刺激の例



B. CFS 刺激の例

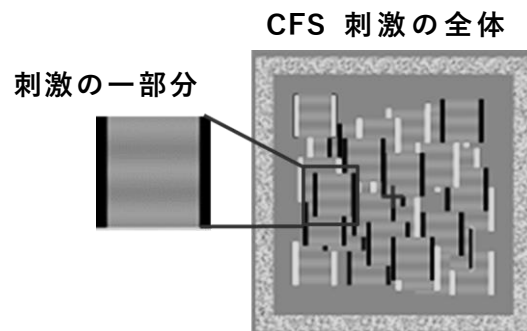


図 38 実験刺激の例

Note: (A) 相対単純運動条件における順応刺激の例: 運動順応刺激は、中央に設置した縞刺激を右方向、上下に設置した。縞刺激を左方向に設置した。(B) CFS 刺激とその一部分: CFS 刺激とそれを構成する刺激の一部分を示した。構成要素の中央縞は縦方位に運動し、両側の矩形刺激は白黒に点滅した。

3.2.2.4 実験条件

CFS 条件として背景上に CFS 刺激を呈示する「CFS あり」と CFS 刺激を呈示せず、固視点のみを呈示する「CFS なし」の 2 水準を設定した。相対運動検出器と単純運動検出器を選択的に機能させるための順応刺激条件として、順応刺激が静止し周辺刺激のみが運動している「相対運動条件」と、中央の順応刺激のみが運動している「単純運動条件」、中央の順応刺激が運動している単純運動と順応刺激とは反対方向に運動している周辺の相対運動の両運動が生じている「相対単純運動条件」の 3 水準設定した(図 37)。

3.2.2.5 手続き

本実験の手続きを図 39 に示した。本実験は、順応期とテスト期の 2 つから構成されていた。順応期では順応刺激を 30 秒間呈示した。実験参加者は、順応刺激を非優位眼で観察し、CFS 条件では順応刺激と同時に呈示される CFS 刺激を優位眼で観察した(図 39)。優位眼、非優位眼の決定は、Miles テスト(Miles, 1930)と Porta テスト(Crovitz & Zener, 1962)を用いて決定した。順応期の終了後 1 秒間の間隔をあげて、テスト期においてテスト刺激を 30 秒間観察させた。

実験参加者の課題は MAE の運動方向をキーボードの矢印キーで応答することであった。左方向の残効が観察された場合には左矢印キーを、右方向の残効が観察された場合には右矢印キーを押させた。MAE が知覚されない場合はスペースキーを押させた。MAE の運動方向が変化するたびに 1 回キーを押させ、押されたキーとキーの間の時間を、それぞれの運動方向の MAE が持続した時間として分析した。

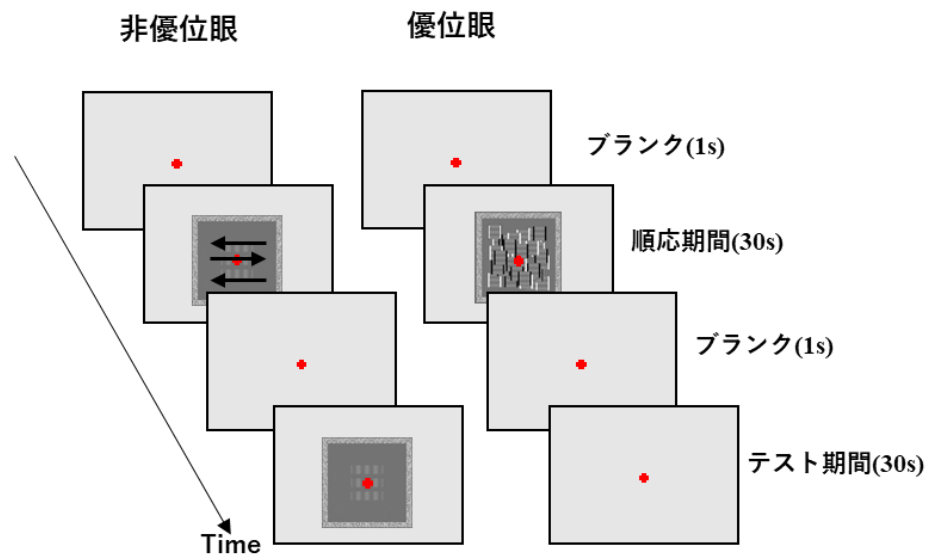


図 39 相対単純運動条件における実験手続きの例

3.2.3 結果

3.2.3.1 データ分析方法

本実験では、順応刺激が完全に知覚されないことが必要であった。そのため実験参加者には、順応刺激が知覚されたときには試行を中止するようあらかじめ教示した。実験参加者の3名全員が、実験中に一度も順応刺激を知覚することはなかった。本実験では、この3名の繰り返し5回分のデータを使用して分析した（各実験参加者の分析結果は巻末資料に示した）。

最初に、各条件における運動残効の出現を確認するために、CFS条件(CFSあり条件、CFSなし条件)と順応刺激条件（相対単純運動条件、単純運動条件、相対運動条件）のテスト期30秒間での累積MAE持続時間を、実験参加者毎に2要因分散分析による分析検討を行った。

さらに、順応刺激の見えがCFSによって抑制された場合のMAEが、知覚される順応刺激によっておこるMAEと比べてどの程度減少するかを示すMAE減少度を用いて、各順応刺激条件において順応刺激がどの程度抑制されたかについて分析した。MAE減少度は、各実験条件におけるMAE持続時間を求め、CFSあり条件における平均MAE持続時間の、CFSなし条件時における平均MAE持続時間に対する比を、1.0から減算して算出した。MAE減少度は、0.0では順応刺激に対する抑制が生じないことを示し、1.0では順応刺激が完全に抑制されたことを示す。MAE減少度においては、3名の繰り返し5回分のデータを、各実験参加者の平均値を求め分析した。また、MAE減少度については、各順応刺激条件（相対単純運動条件、単純運動条件、相対運動条件）ごとに算出し、1要因分散分析によって検討した。

3.2.3.2 MAE 持続時間による検討

図 40 に各実験参加者の各実験条件における平均 MAE 持続時間の結果を示した。

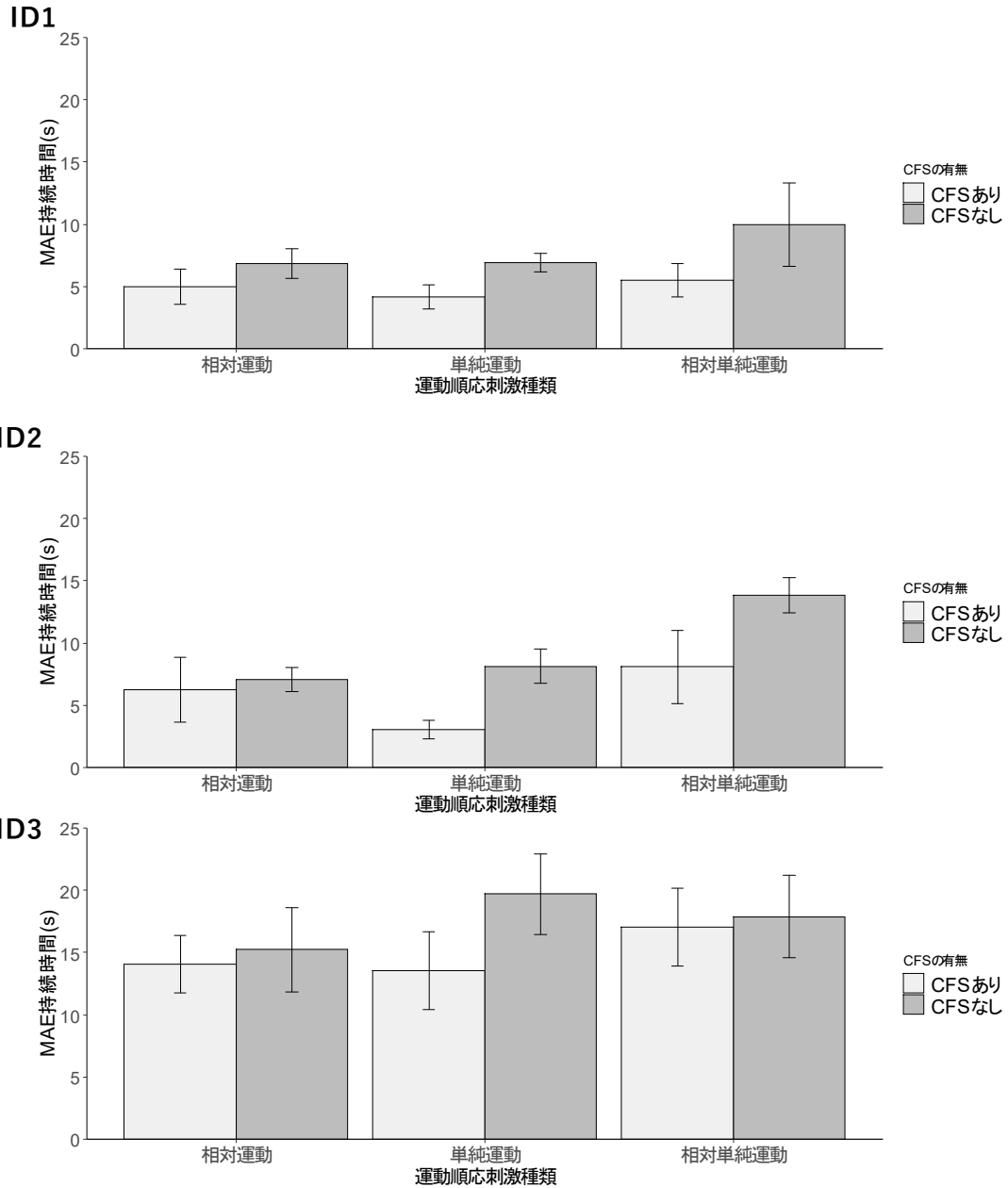


図 40 各実験参加者ごとの各運動順応条件における平均 MAE 持続時間

Note: エラーバーは 1.0SD を示す。

図 40 から、運動順応刺激の種類によらず CFS あり条件の場合にも MAE が出現していることが確認された。しかし、その MAE の持続時間は、順応刺激条件によって異なる。CFS の有無や順応刺激の種類によって MAE 持続時間が変化するののかについて検討するために、反復測定による 2 要因分散分析を実験参加者毎に行った。その結果、CFS 条件の主効果について有意あるいは有意傾向が全実験参加者で認められた (ID1 : ($F(1, 24) = 22.77, p < .001$), ID 2 : ($F(1, 24) = 23.19, p < .001$), ID3 : ($F(2, 24) = 6.99, p < .05$)). 図 40 より、CFS あり条件の方が CFS なし条件より MAE 持続時間が短いことが示された。

順応刺激条件の主効果が実験参加者 3 名中 2 名で認められた (ID1 : ($F(2, 24) = 4.61, p < .05$), ID 2 : ($F(2, 24) = 32.43, p < .001$), ID3 : ($F(1, 24) = 2.18, n.s$)). そこで順応刺激条件の主効果に対する Bonferroni 法による多重比較を行った結果、相対単純運動条件の方が単純運動条件と比較して MAE 持続時間が有意に長く (ID1 : ($p < .01$), ID 2 : ($p < .001$)), 相対単純運動条件の方が相対運動条件と比較して MAE 持続時間が有意に長く (ID1 : ($p < .05$), ID 2 : ($p < .001$)), 相対運動条件と単純運動条件間では、MAE 持続時間に有意差が生じなかった ($n.s$)).

実験参加者 3 名中 2 名において、順応刺激条件と CFS 条件の交互作用について有意あるいは有意傾向が認められた (ID1 : $F(2, 24) = 1.42, n.s$), ID2 : $F(2, 24) = 5.11, p < .05$), ID3 : ($F(2, 24) = 3.07, p < .1$)). そこで、単純主効果の検定を行ったところ、ID 2 においては、CFS なし条件における順応刺激条件の単純主効果 ($F(2, 24) = 9.23, p < .001$) が認められ、順応刺激条件間の単純主効果に対する Bonferroni 法による多重比較を行った結果、相対単純運動条件の方が単純運動条件と相対運動条件と比較して MAE 持続時間が有意に長く ($p < .001$), 相対運動条件と単純運動条件間では、MAE 持続時間に有意差が生じなかった ($n.s$)). また、ID 2 において、CFS あり条件における順応刺激条件の単純主効果 ($F(2, 24) = 9.23, p < .001$) が認められた。そこで、順応刺激条件間の単純主効果に対する Bonferroni 法による多重比較を行った結果、相対単純運動条件の方が単純運動条件と比較して MAE 持続時間が有意に長く ($p < .001$), 相対運動条件の方が単純運動条件と比較して MAE 持続時間が有意に長く ($p < .001$), 相対単純運動条件と相対運動条件間には MAE 持続時間に有意差は認められなかった ($n.s$)). 以上より、CFS なし条件では、相対単純運動条件が相対運動条件と単純運動条件の MAE 持続時間より長くなる関係性であったが、CFS あり条件の場合、相対単純運動条件と相対運動条件間に有意差が生じず、これら両条件で単純運動条件の MAE 持続時間より長くなる関係性となった。この結果は、CFS あり条件において、相対運動順応刺激の有無が、MAE 持続時間に影響を及ぼす可能性を示唆する。ID3 においては、CFS なし条件における運動順応刺激条件の単純主効果 ($n.s$) と CFS あり条件における順応刺激条件の単純主効果 ($n.s$) は認められなかった。

相対単純運動条件における CFS 条件の単純主効果は ID 2 でのみ認められ、CFS あり条件の方が CFS なし条件より MAE 持続時間が有意に短いことが示された (ID2 : $(F(1, 24) = 23.86, p < .001)$, ID3 : $(F(1, 24) = 0.18, n.s)$). 単純運動条件における CFS 条件の単純主効果は ID 2, ID 3 ともに認められ、CFS あり条件の方が CFS なし条件より MAE 持続時間が有意に短いことが示された (ID2 : $(F(1, 24) = 18.28, p < .001)$, ID 3 : $(F(1, 24) = 12.58, p < .001)$). 相対運動条件における CFS 条件の単純主効果については ID 2, ID 3 ともに有意ではなかった (*n.s*).

3.2.3.3 MAE 減少度

CFS による MAE の減少度を算出し、各運動種類の条件によって CFS による抑制効果が異なるのかについて分析した。図 41 に各実験参加者ごとの各運動条件における平均 MAE 減少度を示した。

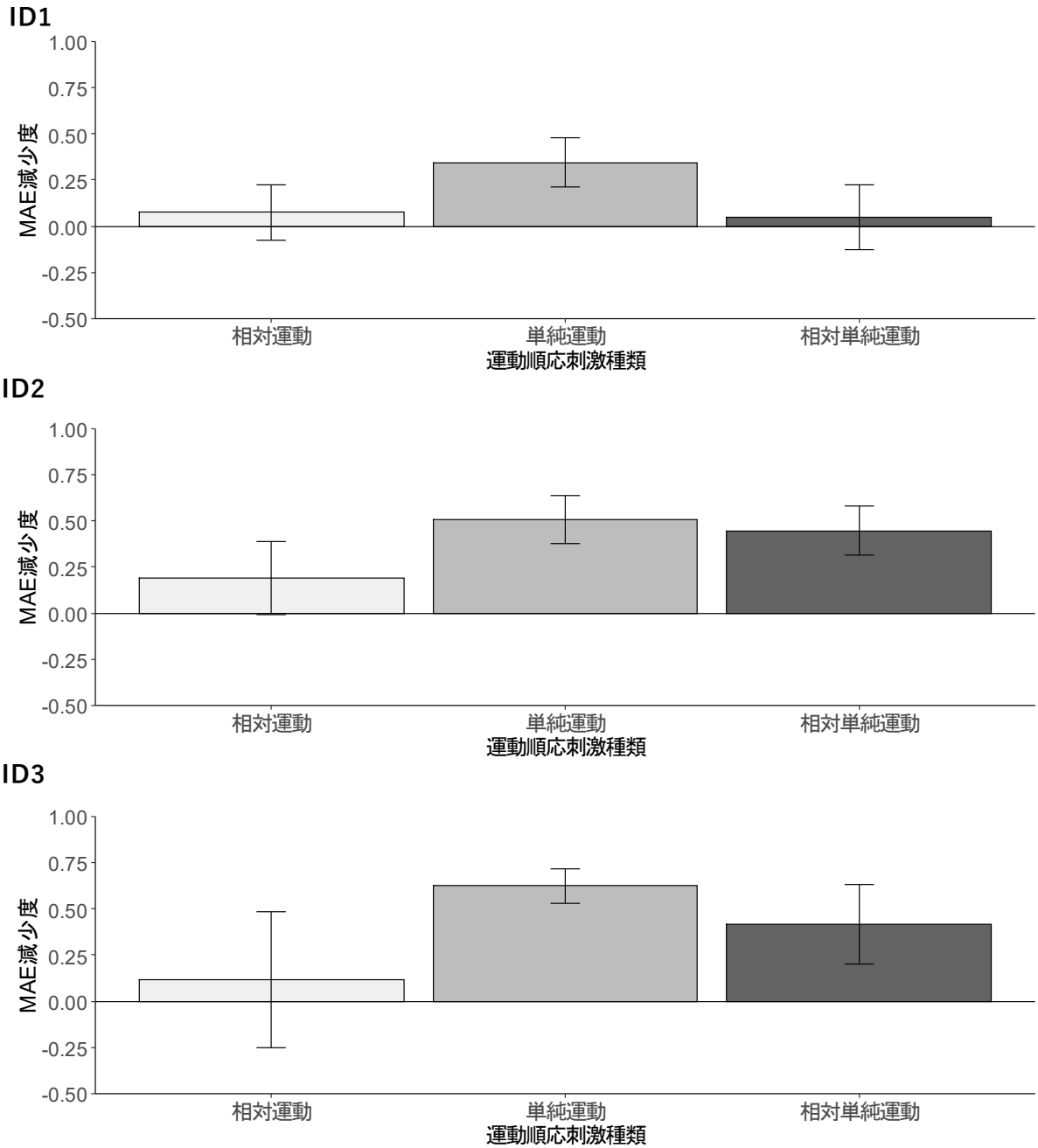


図 41 各実験参加者ごとの各運動条件における平均 MAE 減少度

Note: エラーバーは 1.0SD を示す。

図 41 によると，相対運動条件での MAE 減少度が他の条件と比べて低く，抑制効果が弱いことが示された。

相対運動条件における順応刺激の種類によって MAE 減少度に与える影響を検討するために，実験参加者ごとに 1 要因分散分析を行った。その結果，全実験参加者において順応刺激条件の主効果が認められた (ID1 : ($F(2, 12) = 5.63, p < .05$), ID 2 : ($F(2, 12) = 0.13, p < .05$), ID3 : ($F(2, 12) = 5.70, p < .05$)). そこで，順応刺激条件による抑制効果の詳細について検討するために Bonferroni 法による多重比較を行った結果，すべての実験参加者において単純運動と比較して相対運動の MAE 減少度間に有意差が認められ (ID1 : $p < .05$, ID2 : $p < .05$, ID3 : $p < .05$)，図 41 より相対運動の MAE 減少度が有意に低いことが示された。また，相対単純運動と単純運動間には，ID 3 のみ有意差が認められ ($p < .05$)，単純運動条件の方が相対単純運動条件より MAE 減少度が有意に高かった。相対単純運動と相対運動については，ID 1 についてのみ有意差が認められ ($p < .05$)，相対単純運動条件の方が，相対運動条件より MAE 減少度が有意に高いことが示された。他の実験参加者は，相対単純運動条件と相対運動条件の MAE 減少度に有意差が認められず (*n.s.*)，MAE 減少度が変わらないことが示された。

3.2.4 考察

実験 2 は CFS を用いて，相対運動検出器と単純運動検出器の処理経路が低次処理段階で異なるのかについて，低次処理段階の処理が反映される sMAE の持続時間を測定することで検討した。

その結果，単純運動検出器による処理が反映される単純運動条件の MAE 持続時間は，3 名中 2 名 (ID2, ID3) において CFS が呈示されたときに，MAE 持続時間が有意に延長した。一方，相対運動検出器による処理が反映される相対運動条件の MAE 持続時間は，3 名中 2 名 (ID2, ID3) において相対運動条件で CFS に抑制され減弱するものの，その減弱度は有意ではなかった。また，ID 1 においても相対運動の CFS あり条件と CFS なし条件の差が，有意ではなかったものの他の運動順応刺激条件と比べて小さい傾向があった。また，MAE 減少度の分析から，単純運動条件より相対運動条件の MAE 減少度が有意に低いことが示された。これらの結果は，低次処理段階において，相対運動検出器と単純運動検出器の処理が異なることを示唆する。相対運動検出器は単純運動検出器とは独立した処理として考えられているが (Swanston & Wade, 1992; 蘆田・須佐見, 1995)，その処理過程が，高次処理段階で異なるのか，低次処理段階で異なるかについては明らかにされていなかった。生理学的には，高次処理段階において，相対運動に選択的な受容野構造の存在や (Saito et al., 1986)，fMRI の反応を示す部位がある (Takemura et al., 2012) ことが示唆されている。低次処理段

階において単純運動と相対運動とで処理が異なる可能性を示す本実験の結果は、相対運動検出器の存在を支持する結果であるとともに、低次処理段階で、相対運動と単純運動の処理系が相互に独立に存在することを示唆する。以下にこの点について実験結果に基づいて整理する。

はじめに、単純運動と相対運動との間で運動順応の刺激強度差が存在しているかについて MAE 持続時間の結果から検討する (図 40)。相対単純運動条件での MAE 持続時間は、CFS なし条件において単純運動条件、相対運動条件と比較して有意に長く、単純運動条件と相対運動条件間には MAE 持続時間に有意差は生じなかった。この結果は、順応刺激条件間で刺激強度が異なることを示す。相対単純運動条件は、相対運動と単純運動を組み合わせた刺激であり、Wade et al, (1993) による順応刺激の上側と下側に順応刺激と運動方向だけが逆向きの正弦波運動刺激を配置することによって残効量が大きくなるとの報告と本実験結果は一致している。また、相対運動条件と単純運動条件間に MAE 持続時間の有意差が生じなかった。この結果は、運動順応の程度に相対運動と単純運動とで差がなく、対象の単純運動の処理と相対的な速度差によって検出された運動の処理とが同一強度であることを示す。

上記の実験結果を反映する各順応刺激条件とその運動検出器との関係を説明するモデルを、塩入(1992)のモデルをもとに作成し示した(図 42 ~ 図 44)。図 42 に、単純運動条件での運動検出器の反応モデルを示す。単純運動条件における運動検出器の反応は、中央縞が右方向に運動することで、単純運動検出器が反応する。しかし、周辺領域に静止正弦波刺激があることから、相対運動検出器では、上下に配置された静止縞と運動している中央縞との速度差を計算し、左方向の運動を検出する。図 43 に相対運動条件での運動検出器の反応モデルを示した。相対運動条件では、周辺領域に存在する正弦波刺激が運動するため、左方向の運動自体は、通常運動の検出器で処理され、中央の静止正弦波刺激が運動速度差により、相対運動情報として、相対運動検出器に送られ、中央の刺激の右方向へび相対運動が検出されて処理される。図 44 に単純運動・相対運動条件での運動検出器の反応モデルを示した。相対単純運動条件では、中央の単純刺激と周辺刺激が逆方向に運動しており、相対運動検出器は、隣接領域の運動方向が逆方向の場合、より強い相対運動を検出することが示唆されており(塩入,1992)、本実験設定でも単純刺激の運動が相対運動検出器において右方向の運動として強調されたため、MAE 持続時間が他の条件より長く生じたのだと考えられる。

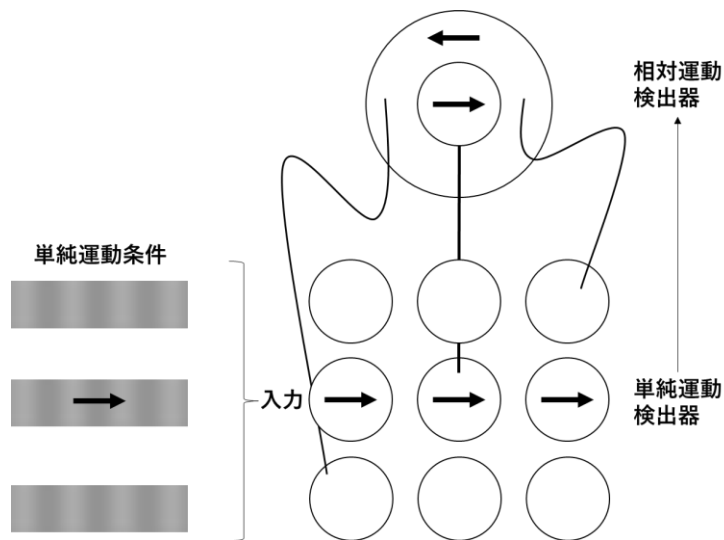


図 42 単純運動条件での運動検出器の反応モデルとの対応

Note: 中央縞が右方向に運動することで、単純運動検出器が反応し、相対運動検出器では、上下に配置された静止縞と運動している中央縞との速度差を計算し、上下の静止縞の左方向の運動を検出する。

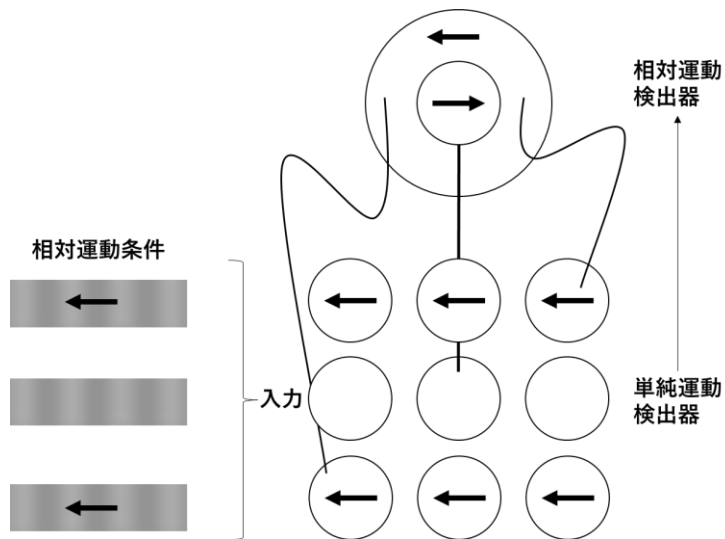


図 43 相対運動条件での運動検出器の反応モデルとの対応

Note: 上下に配置された縞が左方向に運動することで、単純運動検出器が反応し、相対運動検出器では、上下に配置された運動している縞と中央の静止縞との速度差を計算し中央の静止縞の右方向の運動を検出する。

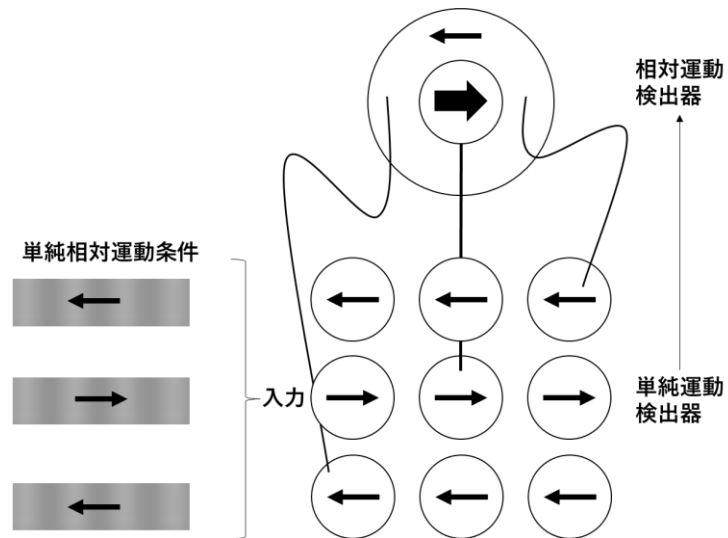


図 44 単純運動・相対運動条件での運動検出器の反応モデルとの対応

Note: 中央縞が右方向に、上下縞が左方向に運動することで、単純運動検出器が反応し、相対運動検出器では、上下に配置された運動縞と中央の運動縞との速度差を計算し逆方向のより強められた運動が検出される。

次に、上記に示した相対運動検出器と単純運動検出器が CFS によって順応刺激が知覚されない場合にどのような処理特性が生じるのかについて検討した。CFS による抑制程度を表す MAE 減少度の分析において、相対運動条件の MAE 減少度が単純運動条件より有意に低く、抑制効果が低いことが示唆された(図 41)。この結果は、相対運動検出器と単純運動検出器が低次処理段階において独立していることを示すが、CFS によって順応刺激が知覚されない場合についても特徴的な処理を示す結果であった。すなわち、相対運動検出器で検出される相対運動は、CFS によって順応刺激が知覚されない場合にも、その抑制効果を受けず、通常通り処理されることが示された。

この点について運動検出器の特性の観点から考察する。上述したように、単純運動条件と相対運動条件とでは、どちらも通常運動の検出器を経て相対運動検出器に運動情報が送られていることが塩入(1992)の相対運動検出モデルから示唆される(図 42, 図 43)。つまり、相対運動検出器では、順応刺激は右方向に運動し周辺刺激は左方向に運動しており、単純運動条件と相対運動条件とで同じ運動方向の検出が生じている。

上記の、単純運動の処理の後に相対運動検出器の処理に移行するモデル(塩入,1994)を本実験の事態に適用すると、CFS による抑制は、単純運動レベルでは、相対運動条件と単純運動条件とで等しく生じるはずである。しかし、本実験の結果では単純運動条件と相対運動条件との間で、CFS による抑制効果が異なり、相対運動に対してのみ CFS の抑制が生じなかった。このことは単純運動検出器順応による直接的な運動の処理では順応運動が知覚されていることが必要であるのに対し、単純運動検出器を基に

相対運動検出器で処理される相対的な運動成分については、知覚の有無に関係なく運動の処理が行われている可能性を示唆する。

また、相対単純運動条件は、相対運動条件と単純運動条件が相互に影響しており、単純運動という知覚される運動に対しての相対的運動処理が sMAE に反映される。Wade et al, (1993) によると、この条件で測定した sMAE の残効量が大きくなることが報告されており、本実験結果も相対単純運動条件における sMAE の持続時間が他の運動条件と比較して有意に長かった。このことは、低次処理段階で、単純運動処理と相対運動処理が統合されることを示唆する。実験 2 では、相対運動条件と相対単純運動条件の MAE 減弱度に 3 名中 2 名で有意差が認められていない (図 41)。この結果は、単純運動が呈示された場合にも、相対運動が同時に呈示されることで、MAE 減少度が減弱する可能性を示す。

本実験で測定された、相対運動条件での sMAE が CFS によって減弱しなかった現象を説明しうる 2 つの可能性を示す。1 つ目は、相対運動条件における MAE を測定するための順応刺激が知覚的に静止していることが影響した可能性がある。つまり、相対運動による運動順応の実験参加者の知覚状況 (内省報告) は、周辺刺激が運動しているだけで、順応刺激の運動印象はなかった。しかし、順応刺激を相対運動条件の順応後に呈示すると運動残効が測定され、この残効の検出が相対運動処理の存在を示した。つまり、相対運動条件では、CFS によって順応刺激が知覚されない場合も、CFS が呈示されず順応刺激が知覚される条件においても、順応刺激の「運動印象はない」ことが共通の現象として指摘できる。このことは相対運動検出器は、知覚されない運動の処理を、日常的な運動視現象の段階で行っているため、CFS による知覚抑制効果が影響し難い可能性を示唆する。

もう 1 つは、単純運動処理から相対運動検出器へ処理が送られる前に CFS による抑制が生じる可能性が示唆される。相対運動は、独立した検出器ではあるが、単純運動の処理を経た後の段階の処理として想定されている。つまり、単純運動条件における MAE が減弱するのであれば、その情報を基に処理される相対運動条件も同様に減弱することが予測される。しかし本実験において、相対運動の CFS による有意な減弱は生じなかった。この結果は、CFS の抑制が介入する段階よりも前に単純運動検出器から相対運動検出器への処理の転移が存在するために、相対運動検出器に対する抑制効果が生じ難い可能性が考えられる。

図 45 に本実験から想定される CFS を介した相対運動と単純運動の処理モデルを示した。本実験の結果は、相対運動処理を行う検出器が、単純運動検出器と低次処理段階で独立していることを示す。また、相対運動順応では CFS の有無に関わらず、局所的な運動が知覚されないことによって、CFS の抑制効果が影響しなかった可能性がある。

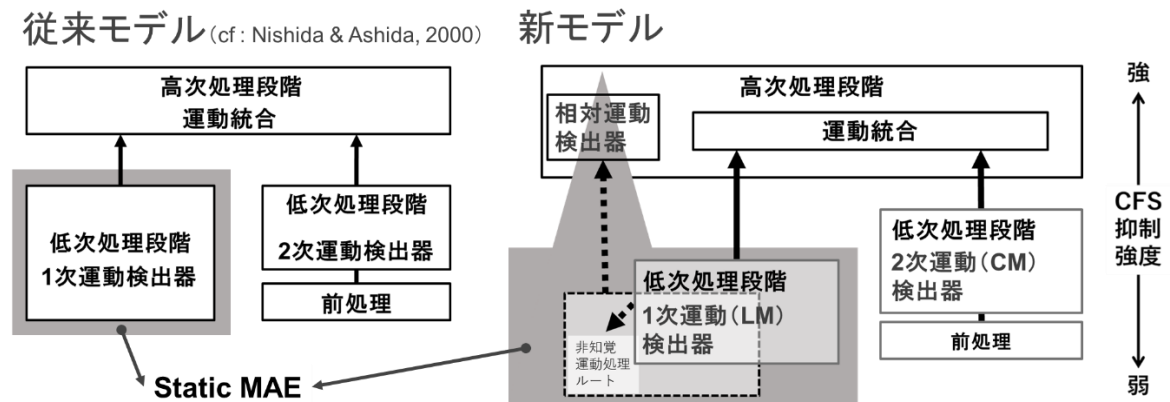


図 45 CFS を介した単純運動と相対運動の処理モデル

Note: 左図は、従来の運動残効を用いた運動視処理段階モデル (Nishida & Ashida, 2000 を参照にして作成)。相対運動処理のルートが記述されていない。右図は、本実験結果から想定される運動処理モデルである。相対運動検出器の存在は高次処理段階内に組み込まれていることが生理学的研究で示唆されている。また、低次処理段階内における知覚運動の処理ルートと非知覚運動の処理ルートと 2 分されている。単純運動は知覚運動の処理ルートに inputs され、相対運動は、非知覚運動の処理ルートに inputs される。また、非知覚運動ルートは CFS の影響を受けない。

相対運動の処理は単純運動の処理を前提とする、塩入 (1992) が示した単純運動検出器と相対運動検出器モデルに基づけば、低次処理段階の処理が反映される sMAE (蘆田, 1994) について、本実験の結果は、単純運動の sMAE は CFS によって抑制され、相対運動の sMAE は CFS によって抑制されなかった単純運動処理と相対運動処理が、低次処理段階において異なることを示唆する。また、相対運動の性質上 sMAE の対象となる局所的な運動は、CFS の有無にかかわらず知覚されていない。つまり、相対運動は運動が知覚されていなくても処理されるルートの存在が想定される。

第4章 CFSによる特徴選択的抑制効果を用いた2次運動の処理過程の検討

4.1 問題

運動処理過程を検討するにあたって、1次運動検出器と2次運動検出器の問題は、しばしば焦点化されてきた。1次運動(First order motion ; luminance modulation ; LM)とは、輝度の分布が移動することによって知覚される運動であり、縞模様やランダムドットがよく実験に使われる。一方、2次運動(Second order motion)は、輝度変調刺激に依らない運動であり、その代表的なものがコントラスト変調(Contrast modulation ; CM)刺激による運動である。コントラスト変調刺激とは、ランダムドットとランダムドットの間輝度に設定した灰色部とで構成され、ランダムドット部と灰色部の平均輝度は同一であるため、輝度の移動は起こらず、ランダムドット部のコントラスト 100%に対し、灰色部のコントラスト 0%というように、コントラストの強さ自体が移動することによって運動が生じている。本実験ではコントラスト変調刺激を2次運動刺激として用いた。2次運動は、1次運動より高次の属性による運動と位置づけられており、1次の運動検出器では2次運動を検出することができない(Chubb & Sperling, 1988 ; Cavanagh & Mather, 1989)。

また、両者の運動検出器についても同一部位に存在するのではなく、1次運動検出機構と2次運動検出機構が別個に存在するモデルが現在主流として考えられている(Ahida, Seiffert, & Osaka, 2001 ; Cavanagh & Mather, 1989; Derrington & Badcock, 1985; Chubb & Sperling, 1988; Willson et al., 1992; Ledgeway & Smith, 1994a; Ledgeway & Smith, 1994b; McCarthy, 1993; Nishida, Ashida, & Sato, 1994; Nishida & Sato, 1995; Seiffert & Cavanagh, 1998)。このモデルの妥当性は、MAEを用いた研究結果からも支持されている。1次運動刺激は、sMAE, fMAE をともに誘導するが、2次運動刺激はfMAEのみを誘導し(McCarthy, 1993, Ledgeway, 1994, Nishida & Sato, 1995)、さらに両眼間転移することがわかっている(Nishida et al., 1994 ; Nishida & Ashida, 2000)。また、1次運動と2次運動の相互作用を検討すると、sMAEは、2次運動に順応したとき1次・2次のテスト刺激のいずれに対してもMAEが生じない(Nishida et al., 1994)が、fMAEでは、1次、2次の刺激間で相互順応が生じる(Ledgeway, 1994)。

また、生理学的にも、2次運動に選択的に応答する細胞がサルのMT野やネコの18野で報告されている(Albright, 1992 ; Zhou & Baker, 1993 ; Mareschal & Baker, 1998)。ヒトのfMRIを用いた研究からは、V3が2次運動の処理に関与していることが示されている(Smith et al., 1998)。

これらのMAEを用いた実験と生理学的な実験とに基づく先行知見から、下記の運動視処理の構造が想定されている(図46 : Nishida & Ashida (2000)を引用し作成 ; 図10を再掲)。主に、運動視の低次処理段階の順応効果を反映していることが示唆されるsMAEは、1次運動刺激の順応によってのみ誘導され、2次運動では誘導されない。2次運動は1次運動検出器では処理されないが、高次処理段階に入力される前に非線形な処理機構により前

処理が行われた後、2次運動検出器による処理が、低次処理段階で生じるモデルが想定されており (Chubb & Sperling, 1988), このモデルと sMAE の結果から低次処理段階では、1次運動検出器と2次運動検出器が別経路の処理を担っていることが示唆されている。しかし、低次処理段階と高次処理段階の両段階が反映されている fMAE は、1次運動2次運動の相互順応が生じることから、高次処理段階で1次運動2次運動の処理経路が統合されるモデルが提案されている (Ledgeway, 1994)。

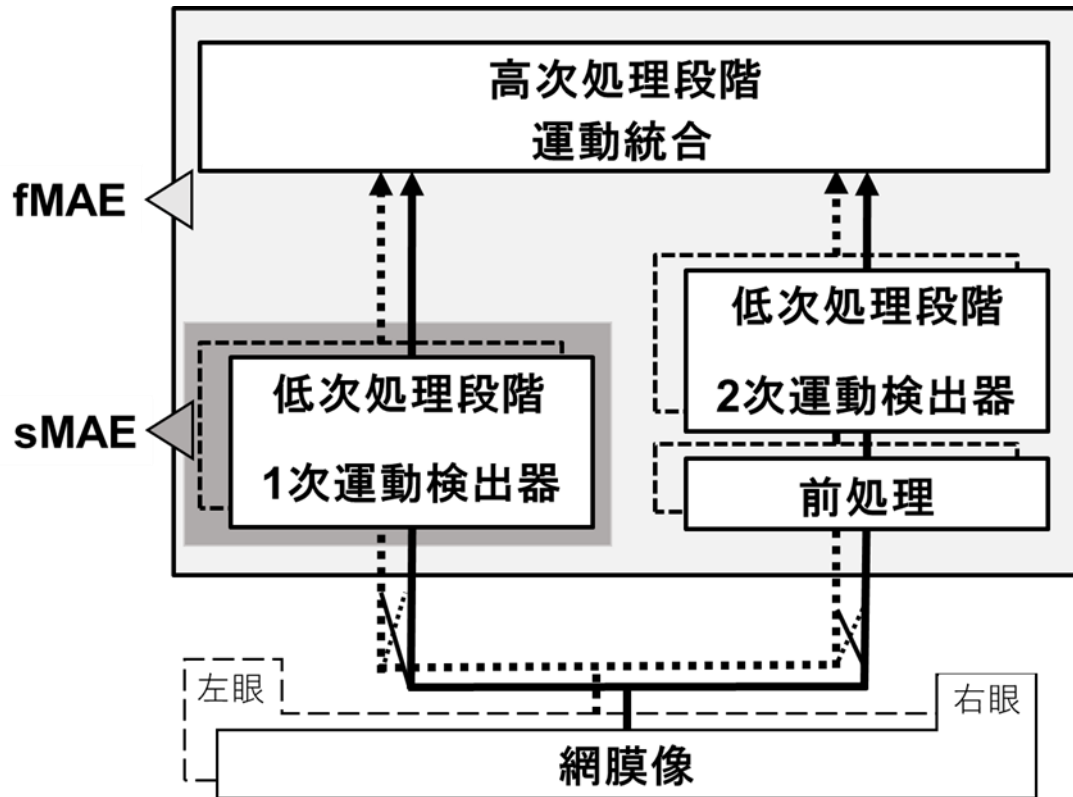


図 46 運動視システムの構造と運動順応現象

(Nishida & Ashida (2000) を引用し作成；図 10 を再掲)

Note：1次運動は、低次処理段階にある1次運動検出器によって処理され、その処理結果が sMAE に反映される。2次運動は、低次処理段階による処理が想定されているが sMAE には反映されない。高次処理段階では、1次運動と2次運動が運動統合される。fMAE は、1次運動と2次運動の両運動に反応し、低次処理段階と高次処理段階の両段階の処理が影響することが示唆されている。

では、2次運動処理機構の順応が、CFSによって順応刺激が知覚されない場合にも生じるのだろうか。CFSによって知覚されない運動視現象の MAE を用いた先行研究は、1次運動を用いた Maruya et al.(2008)に限られる。上述のように、1次運動と2次運動は運動

の処理経路や関与する処理段階が異なることが示唆されており、知覚されない2次運動処理は、知覚されない1次運動の処理と同様に処理の抑制が生じるのか否かについては検討すべき課題として残されている。

1次運動と2次運動の知覚されない処理を検討するにあたって、CFS刺激自体の刺激特性について注意しなければならない。CFS刺激は、マスク刺激などの性質と同様に、特徴選択的な抑制を示す。例えば、色刺激をCFSで抑制する場合には、CFS構成刺激が無彩色より有彩色の方が抑制時間が長くなること(Hong & Blake, 2009)や、運動においても、運動刺激を長時間知覚抑制するには、CFSを動的な刺激で構成した方が良い(Moors, Wagemans, & de-Wit, 2014)など、多くの特徴選択的抑制が報告されている。前章まで使用していたCFS刺激は、上下に運動する1次運動縞をベースに、白黒点滅する長方形の視覚刺激が付加されており、輝度による変動が伴うCFS刺激である。しかし、2次運動は、コントラスト変調による運動であり、前章まで使用していたCFS刺激を使用して、運動残効を測定した場合、CFSによって順応刺激が知覚されないことでMAEが抑制されたのか、CFS刺激特性の特徴選択的抑制によってMAEが抑制されたのかが確定できず、CFS刺激特性の影響の介入を排除できない。そこで、本実験では、運動刺激特性に特化したCFS刺激を作成した。本実験では、1次運動のみで構成されたCFS刺激(輝度変調連続フラッシュ抑制刺激; LM_CFS刺激)と、2次運動のみで構成されたCFS刺激(コントラスト変調連続フラッシュ抑制刺激; CM_CFS刺激)とを作成し用いた。これらのCFS刺激を、順応刺激の特性(LM順応テスト刺激, CM順応テスト刺激)と一致させて呈示することで、順応刺激の知覚的抑制効果について、CFS刺激特性の影響の介入を統制し、その運動処理経路内での知覚的抑制効果について検討することが可能である。

また、このCFSの刺激種類(LM_CFS, CM_CFS)と順応刺激の刺激種類が不一致の条件(LM_CFSとCM順応テスト刺激・CM_CFSとLM順応テスト刺激)で、運動順応効果を検討することで、低次処理段階において1次運動(LM)と2次運動(CM)の処理が分けられているか否かの検討が可能である。1次運動と2次運動の処理経路が異なるモデル(Nishida & Ashida, 2000)が正しければ、CFS刺激と順応刺激の特性が一致した場合、CFSによる特徴選択的な抑制により残効量が減少し、刺激特性に相違があった場合、CFSによる順応刺激の知覚的抑制効果のみが生じるため、残効量の減少は特性が一致した場合より少なくなる可能性が仮定される。

本実験は、1次運動と2次運動とで処理系が異なることが示唆されている運動刺激によって、知覚されない運動の処理の特性が異なるのかについての検討と、CFS刺激による特徴選択的な抑制が、1次運動2次運動といった運動刺激特性の次元でも生じるのか否かについて検討した。

4.2 実験 3.1 1次運動検出器と2次運動検出器におけるCFS刺激の特徴選択的な抑制による処理経路の独立性の検討

4.2.1 目的

CFS刺激を構成する運動刺激の種類と同時に呈示する運動順応刺激の種類組み合わせによって、CFSによる抑制量が変動するの可否かを検討した。本実験では、LM_CFS や CM_CFS に対して LM による順応およびテスト刺激の条件と CM による順応およびテスト刺激条件の組み合わせによって fMAE の持続時間が異なるのかを測定した。

CFS 刺激の種類が、順応およびテスト刺激の種類と一致した場合に、CFS による特徴選択的な抑制効果から MAE 持続時間が減少し、CFS 刺激の種類が順応テスト刺激の種類と不一致の場合に、CFS による抑制効果を受け難い可能性が仮定される。また、この仮説の成立は、1次運動 (LM) と 2次運動 (CM) の運動処理機構が、別の処理機構であり、それらが並列的に処理を行うというモデル (Nishida & Ashida, 2000; 図 46) を支持することとなる。逆に、CFS 刺激の種類によって、順応およびテスト刺激の種類とは関係なく、刺激順応が抑制されるのであれば、CFS の特徴選択的な抑制効果を考慮すると、1次運動 (LM) と 2次運動 (CM) は、視覚運動として同一の処理機構が処理していることとなり、単一の処理機構が2種類の運動処理を行っていることを示す結果となる。本実験は、fMAE のテスト刺激を用いることで MAE 持続時間を測定し、LM 順応に対しては LM テスト刺激による MAE 持続時間を測定し、CM 順応に対しては CM テスト刺激による MAE 持続時間を測定した。

加えて、fMAE の両眼間転移についても検討した。fMAE の両眼間転移を測定することは、高次処理段階では運動視として1次運動と2次運動が同一であると定義されることを考慮すると、低次処理段階での順応の有無による CFS の影響を検討することができる (図 47)。すなわち、順応刺激とテスト刺激が同眼に呈示される条件の場合は、低次処理段階と高次処理段階の両段階が関与することになるが、両眼間転移 (他眼条件) の場合は、低次処理段階での順応が行われていないと仮定できる。1次運動検出器については、低次段階処理において両眼間転移することが、sMAE を用いた研究で報告されている。そのため、両眼間転移 (他眼) 条件で、低次処理段階が介入しないことが示唆されるのは、2次運動 (CM) 検出器の場合のみである。つまり、2次運動順応による fMAE の他眼条件は、高次処理段階の処理の結果が反映されることが想定される。CFS による抑制効果は、高次処理段階では完全抑制が生じるとの報告 (Maruya et al., 2008) がされており、2次運動順応における両眼間転移についても強い抑制が生じる可能性が示唆される。

本実験は、CFS 刺激種類 (LM_CFS 条件, CM_CFS 条件) に対して、順応テスト刺激 (LM 条件, CM 条件) と両眼間転移の有無を示す呈示眼条件 (同眼条件, 他眼条件) の相互作用を検討することで、1次運動検出器と2次運動検出器の低次処理段階内の経路に分

けて fMAE を測定し、CFS によって順応刺激が知覚されない場合の処理が、関与する処理経路によって異なるかどうかについて検討する。また、CFS と運動検出器の関係が、低次高次処理段階の処理モデルを基に解釈可能だった場合、このモデルの妥当性を示す証拠となると考えられる。

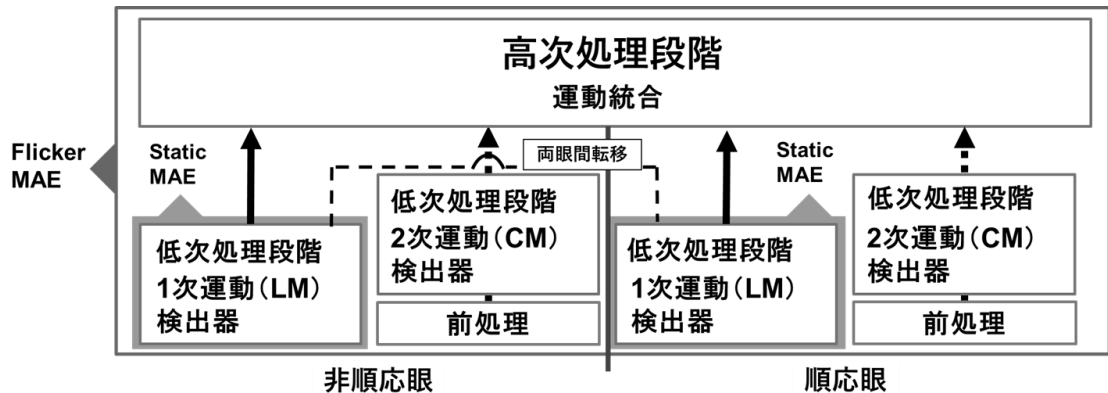


図 47 両眼視と運動視処理段階の構造

Note： 図 46 に示した Nishida & Ashida(2000)のモデルを平面上に示した図。低次処理段階における 1 次運動検出器では、両眼間転移するルートが存在が示唆される。

4.2.2 方法

4.2.2.1 実験参加者

3 名(平均年齢 21.3 歳(SD = 0.5))が本研究の実験参加者となった。彼らは、愛知淑徳大学健康医療科学部の学生であり、インフォームド・コンセントを得た上で、全員無報酬で実験に参加させた。なお本実験は、愛知淑徳大学大学院心理医療学研究科の研究倫理委員会承認を得て実施された(承認番号：2017 - 02)。

4.2.2.2 実験装置

実験に使用した装置類は、実験 1.1 と同じであった。

4.2.2.3 実験刺激

CFS 刺激は、幅 0.18° 、平均輝度 41.82 cd/m^2 のランダム・ドット模様の枠組みで縁取りされた、モニターの観察領域中央の横 $5.6^\circ \times$ 縦 5.6° の領域で、9 個の横 $0.85^\circ \times$ 縦 0.85° の領域を垂直方向に運動する横縞刺激によって構成され、縞刺激が 1 次運動(輝度変調刺激：LM)のみで構成された LM_CFS と、2 次運動(コントラスト変調刺激：CM)のみで構成された CM_CFS の 2 種類作成した。縞刺激の空間周波数は 3.0 c/d で運動速度は 3.0 d/s とし、その配置は、CFS 刺激中央の横 $4.2^\circ \times$ 縦 4.2° の領域を縦横 3×3 マスで

均等に 9 等分した領域内のランダムな位置に 1 つの縞刺激が配置されるように設定した、それぞれの縞刺激が 10Hz の頻度で位置をランダムに変えることで、CFS 刺激が高頻度で複雑に変化する刺激となるよう設定した(図 48, 図 49).

LM_CFS 刺激(図 48)の輝度変調刺激は平均輝度 48.4 cd/m^2 , コントラスト 98.0%(L_{max} : 95.9 cd/m^2 , L_{min} : 0.95 cd/m^2) であった.

CM_CFS 刺激(図 49)のコントラスト変調刺激は、輝度 47.6 cd/m^2 のコントラスト 0.0% と 98.0% の間を正弦関数で周期的に変化する縞刺激であったの輝度は、コントラスト 98.0% (L_{max} : 95.9 cd/m^2 , L_{min} : 0.95 cd/m^2) 空間周波数 6.0 c/d の横縞の輝度変調正弦縞によって構成された背景の中間輝度に設定した.

また、本実験では CM_CFS 刺激と CM 条件間で、2 次運動の背景部のテクスチャーが異なった。CM_CFS 刺激で用いたテクスチャーは、空間周波数 6 c/d の輝度変調のある横方位正弦波刺激であったが、CM 条件の 2 次運動順応刺激とテスト刺激に用いた背景テクスチャーは、ランダムドット刺激であった(図 51)。この操作は、2 次運動を用いた CM_CFS 条件で運動順応刺激を順応時間中知覚させないための刺激強度を確保するために必要な操作であった。

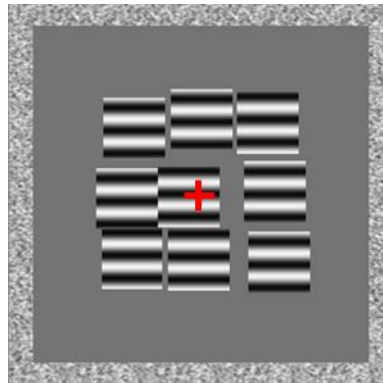


図 48 LM_CFS 刺激の例

Note : 使用した CFS 刺激の一例. CFS 刺激はランダムに位置をリフレッシュさせながら点滅していた.

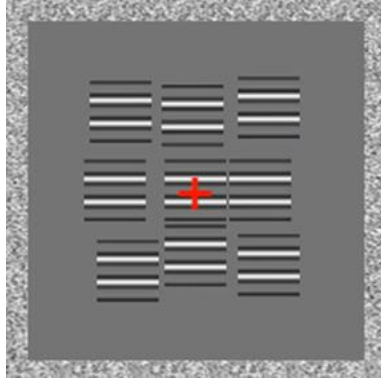


図 49 CM_CFS 刺激の例

Note : 使用した CFS 刺激の一例. CFS 刺激はランダムに位置をリフレッシュさせながら点滅していた.

1 次運動順応刺激 (LM) として, 右方向に 4.0d/s で水平運動する横 2° \times 縦 0.53° の縦方位の正弦波刺激を用いた. 平均輝度は 30.2 cd/m^2 , コントラスト 20%であった. 順応刺激の上下に 0.29° の間隔で, 順応刺激と運動方向のみ異なる, 左方向に 4.0d/s で水平運動する周辺刺激を配置した (図 50).

2 次運動順応刺激(CM)は, 背景テクスチャーのランダムドット上を 4.0 d/s の速度で右方向に水平運動する横 2° \times 縦 0.53° の縦方位の正弦波刺激で, 平均輝度は 30.2 cd/m^2 で, コントラストは 0%であった. 順応刺激の上下に 0.29° 間隔で, 順応刺激と運動方向のみ異なる, 左方向に 4.0d/s で水平運動する周辺刺激を配置した (図 51).

テスト刺激として, 静止した順応刺激と同じ正弦波刺激が 2Hz で位相反転するフリッカー刺激を用いた. 1 次運動順応刺激に対しては, 1 次運動テスト刺激を呈示し, 2 次運動順応刺激に対しては, 2 次運動テスト刺激を呈示した.

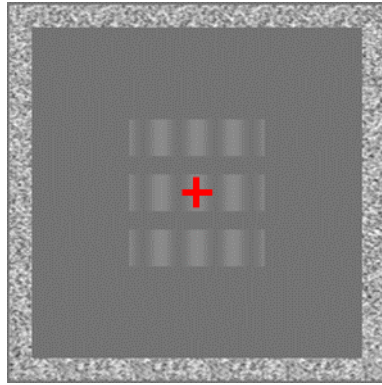


図 50 LM 条件における順応刺激およびテスト刺激の例

Note: 順応とテスト時に呈示した刺激。順応刺激の場合、上下縞が左方向に運動し中央縞が右方向に運動した。テスト刺激は縞刺激が静止したまま 2Hz で位相反転した。

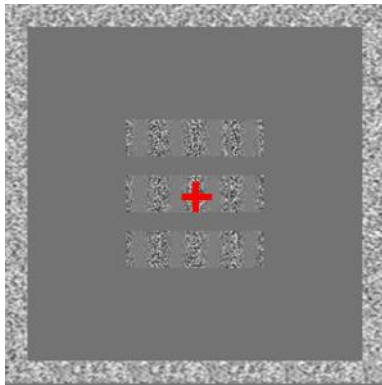


図 51 CM 条件における順応刺激およびテスト刺激の例

Note: 順応とテスト時に呈示した刺激。順応刺激の場合、上下縞が左方向に運動し中央縞が右方向に運動した。テスト刺激は縞刺激が静止したまま 2 Hz で位相反転した。

4.2.2.4 実験条件

CFS 条件として背景上に 1 次運動(LM)による CFS 刺激を呈示する「LM_CFS」と 2 次運動(CM)による CFS 刺激を呈示する「CM_CFS」、CFS 刺激を呈示せず、固視点のみを呈示する「CFS なし」の 3 水準を設定した。順応テスト刺激条件として順応刺激とテスト刺激種類が輝度変調による刺激である「LM 条件」と、順応刺激とテスト刺激種類がコントラスト変調による刺激である「CM 条件」の 2 水準を設定した。また、呈示眼条件として順応刺激とテスト刺激を同じ眼に呈示する「同眼」と運動順応の両眼間転移を測定するためにテスト刺激を非順応眼に呈示する「他眼」の 2 水準を設定した。

4.2.2.5 手続き

本実験の手続き例を図 52 に示した。本実験は、大きく順応期とテスト期の 2 つから構成されていた。順応期では順応刺激を 30 秒間呈示した。CFS 条件 3 水準を 1 水準毎に 1 ブロックとし、1 ブロック内で、刺激種類条件と呈示眼条件の各組み合わせをランダムな順序で呈示した。また、実験参加者間で各ブロックのカウンターバランスをとり、各ブロック、5 回繰り返した。実験参加者は、順応刺激を非優位眼で観察し、CFS 条件では順応刺激と同時に呈示される CFS 刺激を優位眼で観察した。優位眼、非優位眼の決定は、Miles テスト (Miles, 1930) と Porta テスト (Crovitz & Zener, 1962) を用いて決定した。1 秒間の間隔をあけて、テスト期においてテスト刺激を 30 秒間観察させた。

実験参加者の課題は MAE の運動方向をキーボードの矢印キーで応答することであった。左方向の残効が観察された場合には左矢印キーを押させ、右方向の残効が観察された場合には右矢印キーを押させた。MAE が知覚されない場合はスペースキーを押させた。MAE の運動方向が変化するたびに 1 回キーを押させ、押されたキーとキーとの間は各方向の MAE が持続しているものとして分析した。また、キーとキーとの間の時間を、それぞれの運動方向の MAE が持続した時間とした。

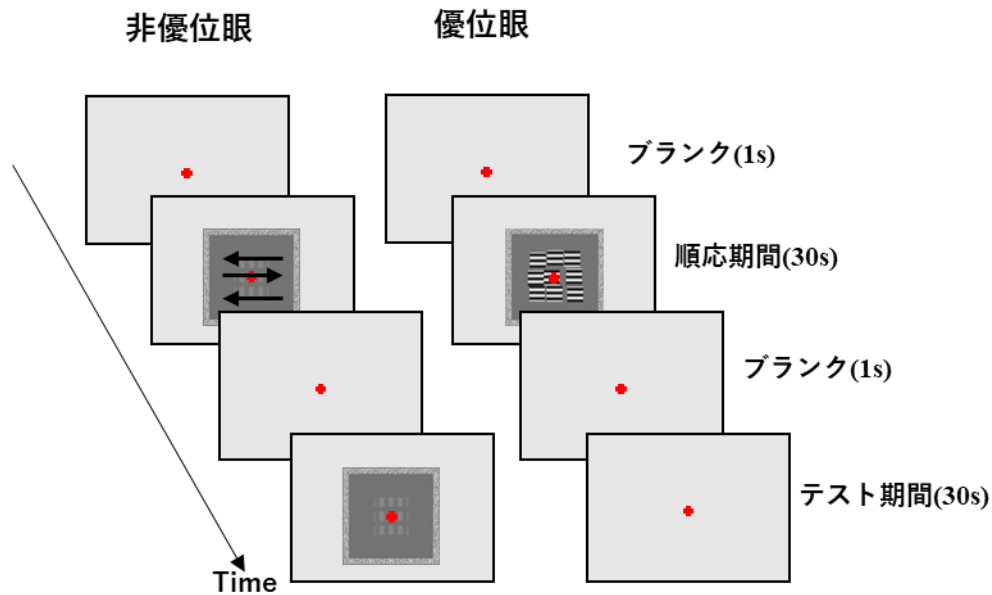


図 52 同眼条件における LM_CFS 条件時の LM 条件の手続き例

4.2.3 結果

4.2.3.1 データ分析方法

本実験では、順応刺激が完全に知覚されないことが必要であった。そのため実験参加者には、順応刺激が知覚されたときには、試行を中止するようあらかじめ教示した。実験参加者の3人全員が、実験中に一度も順応刺激を知覚することはなかった。本実験は、この3名の繰り返し5回分のデータについて、各実験参加者の平均値を求め分析した(各実験参加者の分析結果は巻末資料に示した)。

最初に、各条件における運動残効の出現を確認するために、CFS 刺激3条件(CFS なし、LM_CFS, CM_CFS)、順応テスト刺激2条件(LM, CM)、テスト刺激提示眼2条件(同眼条件、他眼条件)の MAE 平均持続時間を実験参加者毎に3要因分散分析によって検討した。

さらに、順応刺激の見えが CFS によって抑制された場合の MAE が、見えの抑制がない順応刺激によっておこる MAE からどの程度減少するかを示す MAE 減少度を用いて、各 CFS 条件と順応刺激の組み合わせによって抑制効果が変わるのかについて分析した。MAE 減少度は、各実験条件における MAE 持続時間を求め、CFS 条件(LM_CFS, CM_CFS)時における平均 MAE 持続時間値の、CFS なし条件時における平均 MAE 持続時間値に対する比を、1.0 から減算して算出した。MAE 減少度は、0.0 では順応刺激に対する抑制が生じないことを示し、1.0 では順応刺激が完全に抑制されたことを示す。また、MAE 減少度については、CFS 刺激2条件(CFS なし、LM_CFS, CM_CFS)、順応テスト刺激2条件(LM, CM)、テスト刺激提示眼2条件(同眼条件、他眼条件)について3要因分散分析を実験参加者毎に行って検討した。

4.2.3.2 MAE 持続時間による検討

図 53 に実験参加者ごとの各 CFS 条件における各順応テスト刺激条件での提示眼条件別の MAE 持続時間を示した。

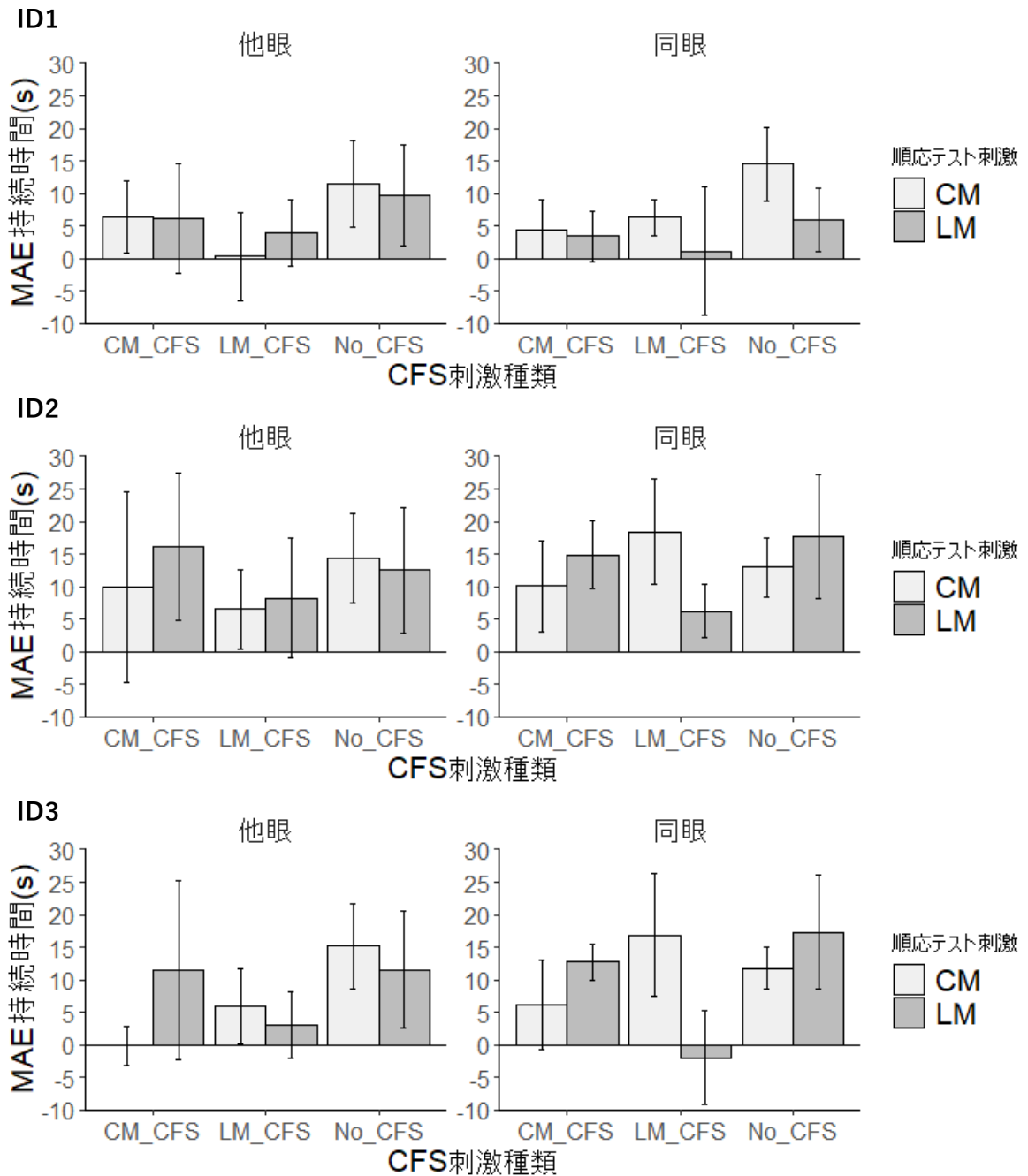


図 53 実験参加者ごとの各 CFS 条件における各順応テスト刺激条件での呈示眼条件別の MAE 持続時間

Note: エラーバーは 1.0SD を示す。

図 53 によると、各順応テスト刺激条件と CFS 条件の組み合わせによって MAE 持続時間が変化し、条件によっては MAE 持続時間が完全に消失した。またその傾向は、呈示眼条件間で類似していた。

そこで、各 CFS 刺激の種類や順応テスト刺激の種類、テスト刺激の呈示眼によって MAE 持続時間が変化するののかについて検討するために 3 要因分散分析を行った。その結果、CFS 条件の主効果が 3 名中 2 名の実験参加者で有意であった (ID1: ($F(2, 48) = 7.51, p < .01$), ID 2 : ($F(2, 48) = 2.26, n.s$), ID3 : ($F(2, 48) = 6.48, p < .01$)), そこで CFS 条件の主効果に対する Bonferroni 法による多重比較を行った結果、CFS なし条件と比較して LM_CFS 条件 (ID1 : ($p < .05$), ID3 : ($p < .001$)) と CM_CFS 条件 (ID1 : ($p < .001$), ID3 : ($p < .01$)) での MAE 持続時間が有意に短いことが示された。また、順応テスト刺激条件の主効果と呈示眼条件の主効果は、全実験参加者において有意ではなかった ($n.s$)。

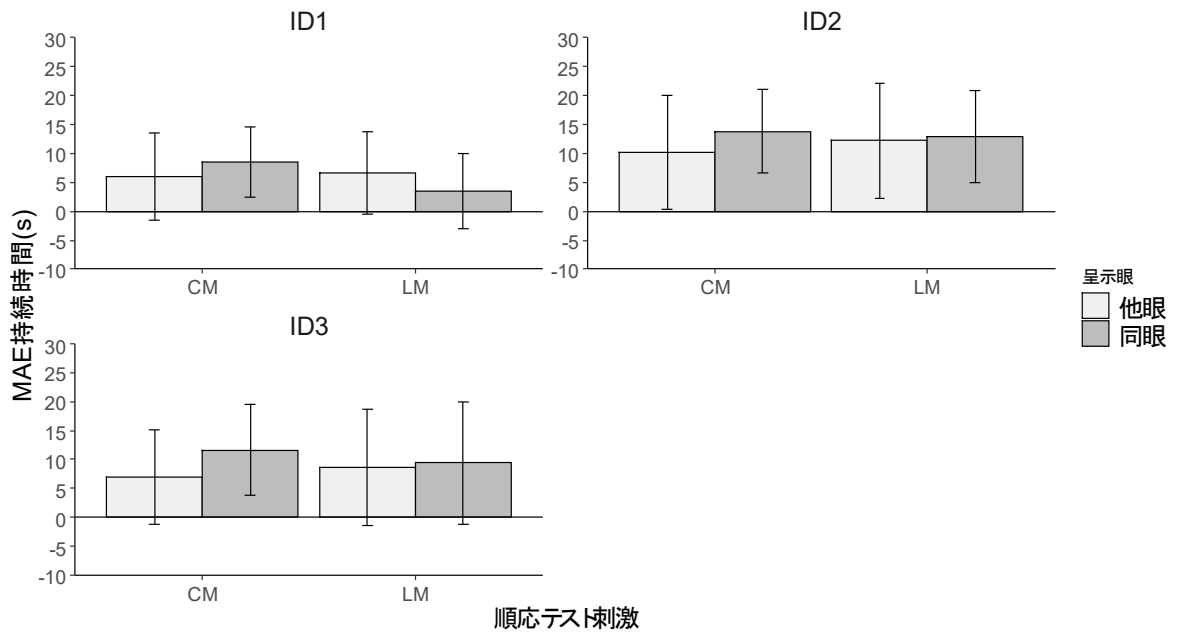


図 54 各実験参加者の順応テスト刺激条件における呈示眼条件ごとの MAE 持続時間

Note : エラーバーは 1.0SD を示す。

また、ID1 において、順応テスト刺激条件と呈示眼の交互作用が認められ ($F(1, 48) = 2.83, p < .1$), 単純主効果の検定を行った。その結果、同眼条件における順応テスト刺激条件の単純主効果が認められ ($F(1, 48) = 4.62, p < .05$), CM 条件の方が LM 条件より MAE 持続時間が有意に長いことが示された (図 54)。他眼条件における順応テスト刺激条件の単純主効果は認められなかった ($n.s$)。また、LM 条件における呈示眼条件の単純主効果 ($n.s$) と CM 条件における呈示眼条件の単純主効果も認められなかった ($n.s$)。

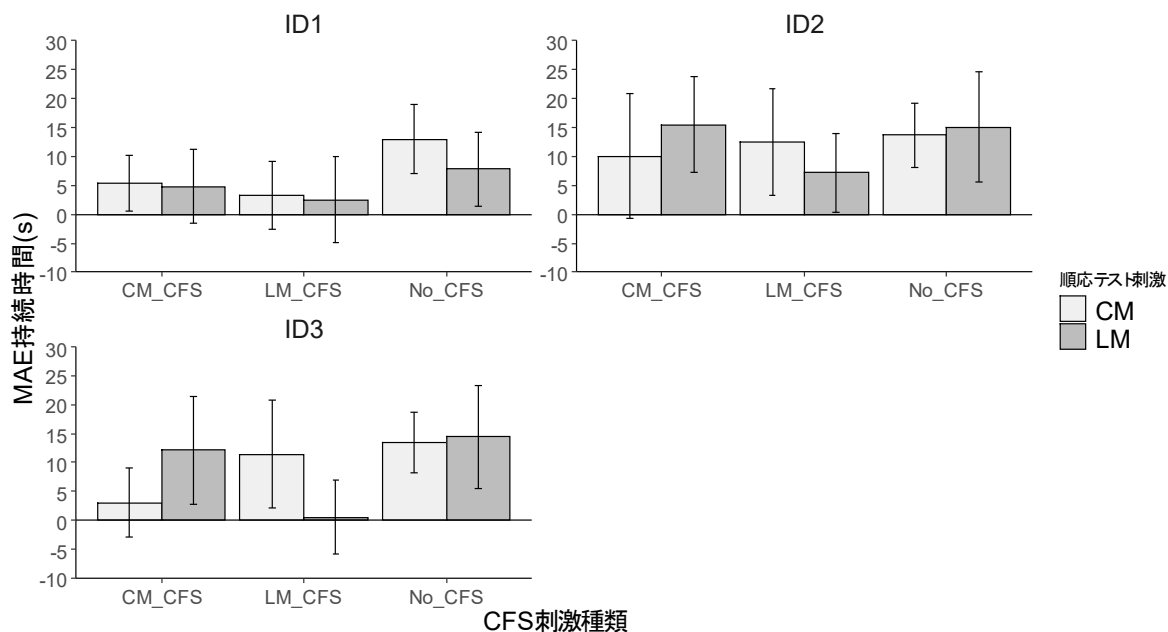


図 55 各実験参加者の順応テスト刺激条件における CFS 条件ごとの MAE 持続時間

Note : エラーバーは 1.0SD を示す。

ID3 において CFS 条件と順応テスト刺激条件の交互作用が認められ ($F(2, 48) = 9.13, p < .001$), 単純主効果の検定を行った。その結果, LM 条件における CFS 条件の単純主効果 ($F(2, 48) = 10.05, p < .01$) と CM 条件における CFS 条件の単純主効果 ($F(2, 48) = 5.57, p < .01$) が認められた。そこで CFS 条件に対する Bonferroni 法による多重比較を行った結果, LM 条件においては, CM_CFS 条件と CFS なし条件間に有意差は生じず ($n.s.$), LM_CFS 条件と比較して CM_CFS 条件 ($p < .01$) と CFS なし条件 ($p < .01$) の MAE 持続時間が有意に長いことが示された(図 55)。また, LM_CFS 条件における順応テスト刺激条件の単純主効果が認められ ($F(1, 48) = 10.74, p < .01$), LM 条件より CM 条件の方が有意に MAE 持続時間が長いことが示された(図 55)。CM_CFS 条件における順応テスト刺激条件の単純主効果が認められ ($F(1, 48) = 7.47, p < .01$), CM 条件より LM 条件の方が有意に MAE 持続時間が長いことが示された(図 55)。これらの結果から, CFS 刺激の種類によって, LM 条件と CM 条件の MAE 持続時間が逆転することが示された。また, CFS なし条件における順応テスト刺激条件の単純主効果は認められず ($n.s.$), LM 条件と CM 条件間に MAE 持続時間が変動しないことが示された。

4.2.3.3 MAE 減少度による検討

CFS 刺激種類による各実験条件の MAE の減少度を算出し, CFS による刺激種類による抑制効果について分析した。図 56 に実験参加者毎の各 CFS 刺激条件での順応テスト

刺激条件での呈示眼条件別の MAE 減少度を示した。図 56 によると、同眼条件と他眼条件での MAE 減少度の傾向に異なりが認められた。またその傾向は、CFS 刺激種類によって変動していた。

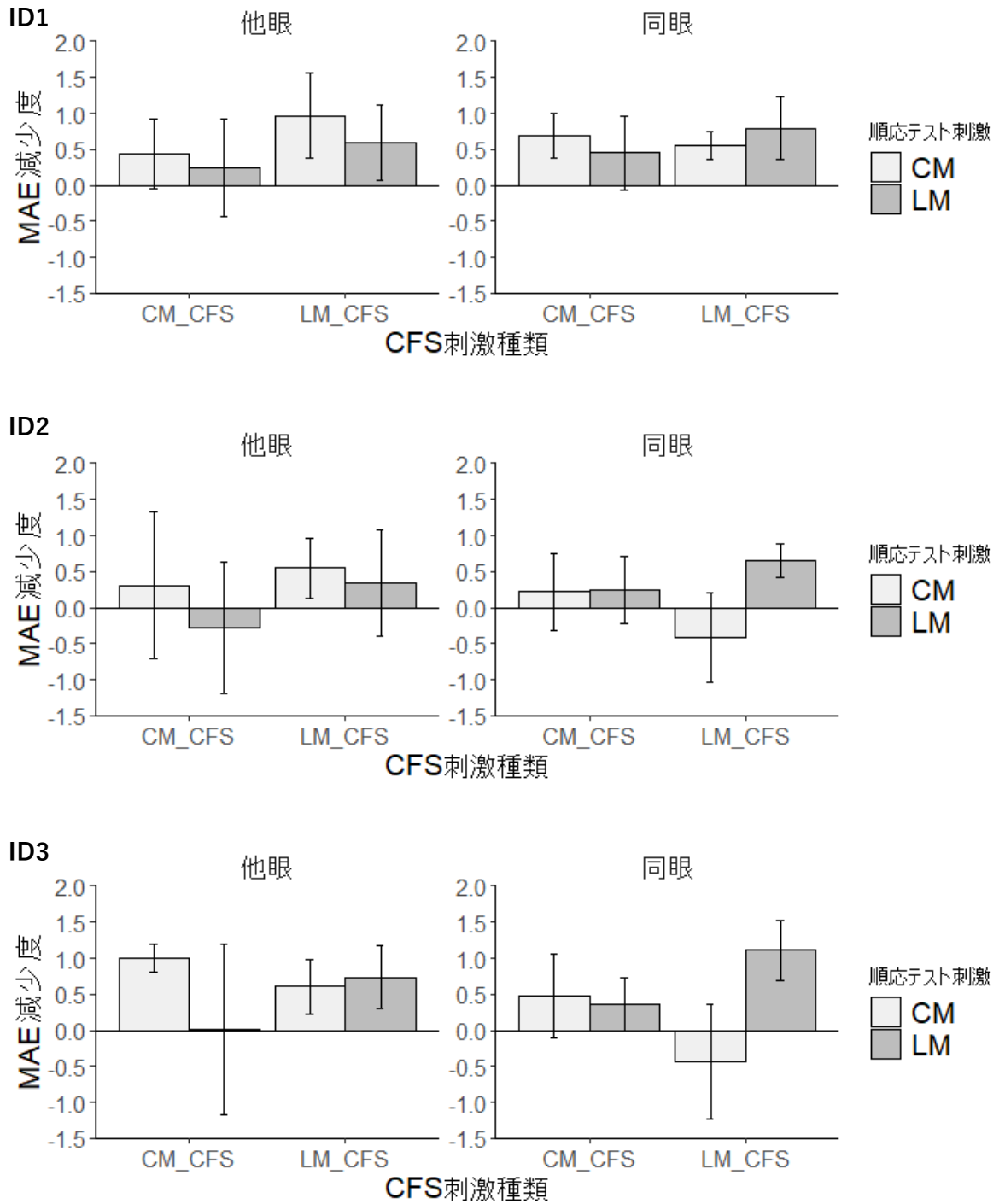


図 56 実験参加者ごとの各 CFS 条件での順応テスト刺激条件での呈示眼条件別の MAE 減少度

Note : エラーバーは 1.0SD を示す。

CFS の刺激種類や順応テスト刺激種類，テスト刺激の呈示眼によって MAE 減少度が変化するののかについて検討するために，実験参加者毎に 3 要因分散分析を行った．その結果 ID2 と ID3 において，CFS 条件と順応テスト刺激条件の交互作用が有意あるいは有意傾向であった (ID 2 : ($F(1, 32) = 2.87, p < .1$), ID3 : ($F(1, 32) = 12.67, p < .01$)).

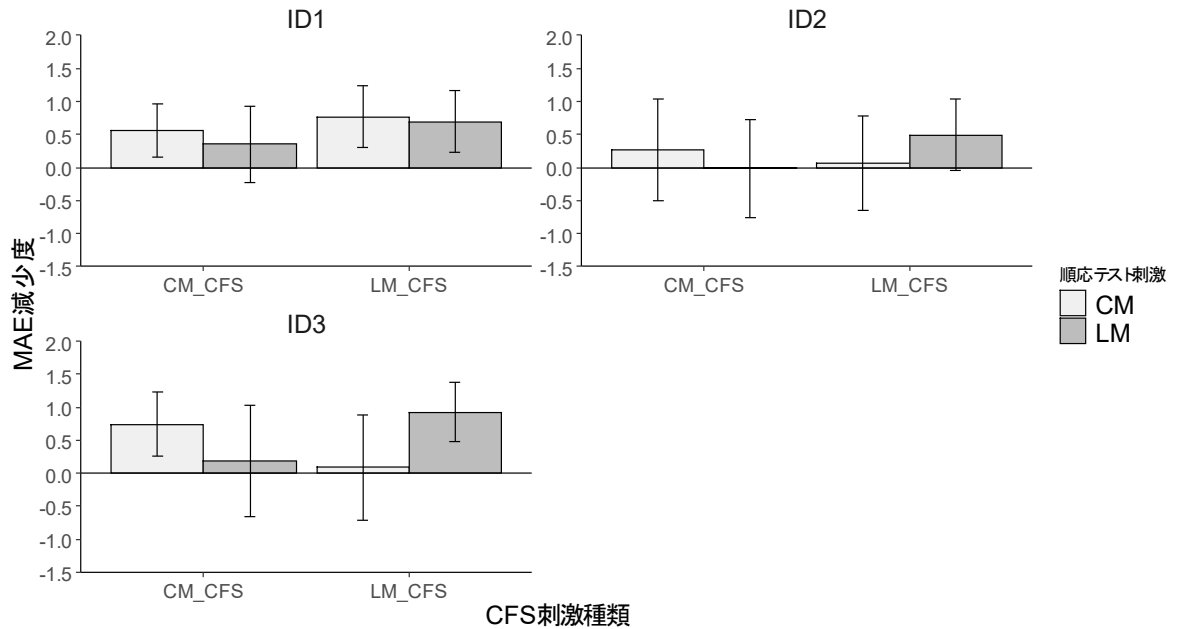


図 57 各実験参加者の順応テスト刺激条件における CFS 条件ごとの MAE 減少度

Note : エラーバーは 1.0SD を示す.

そこで，単純主効果の検定を行ったところ，ID2，ID3 ともに LM 条件における CFS 刺激種類条件の主効果が，有意，あるいは有意傾向であり (ID 2 : ($F(1, 32) = 2.96, p < .1$), ID3 : ($F(1, 32) = 12.67, p < .01$)), LM_CFS 条件の方が CM_CFS 条件より MAE 減少度が高いことが示された．CM 条件における CFS 刺激種類条件の主効果については，ID3 でのみ有意で (ID 2 : (*n.s.*), ID3 : ($F(1, 32) = 5.61, p < .05$)), CM_CFS 条件の方が LM_CFS 条件より MAE 減少度が有意に高いことが示された．LM_CFS 条件における順応テスト刺激種類条件についても ID3 でのみ主効果が認められ (ID 2 : (*n.s.*), ID3 : ($F(1, 32) = 9.16, p < .05$)), LM 条件の MAE 減少度が CM 条件より有意に高いことが示された．CM_CFS 条件における順応テスト刺激種類条件の主効果についても ID3 でのみ認められ (ID 2 : (*n.s.*), ID3 : ($F(1, 32) = 4.01, p < .05$)), CM 条件の MAE 減少度が LM 条件より有意に高いことが示された．

ID2，ID3 において順応テスト刺激条件と呈示眼条件の交互作用が認められた (ID 2 : ($F(1, 32) = 5.09, p < .05$), ID3 : ($F(1, 32) = 8.56, p < .01$)).

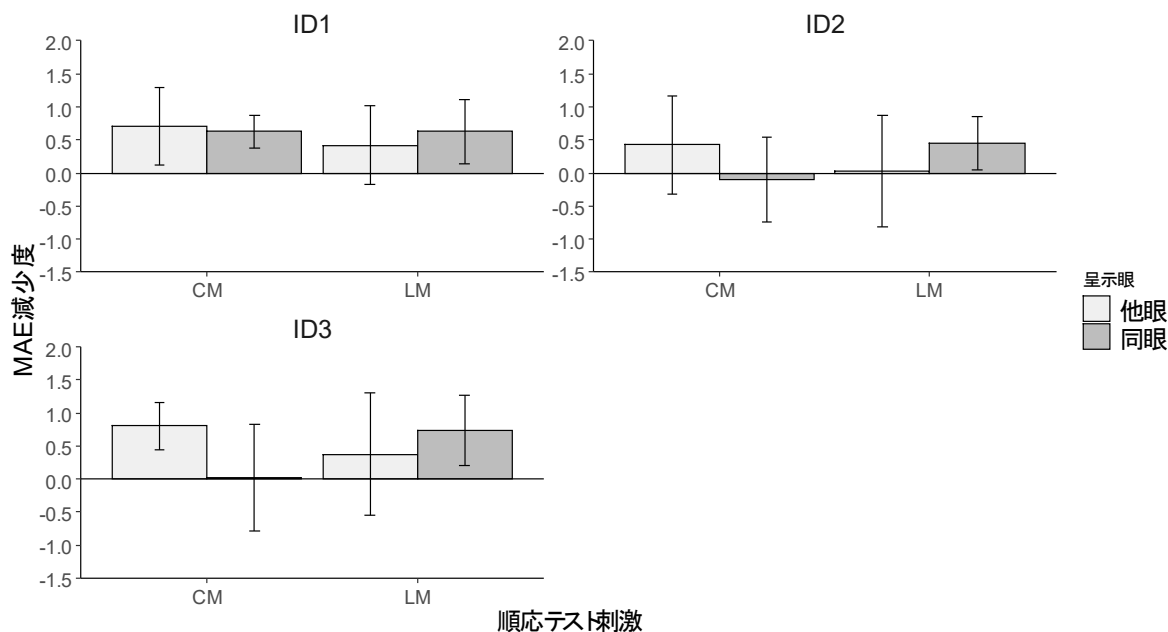


図 58 各実験参加者の順応テスト刺激条件における呈示眼条件ごとの MAE 減少度

Note : エラーバーは 1.0SD を示す.

そこで、単純主効果の検定を行ったところ、ID2、ID3 ともに同眼条件における順応テスト刺激条件の主効果が有意あるいは有意傾向 (ID 2 : ($F(1, 32) = 3.42, p < .1$), ID3 : ($F(1, 32) = 8.56, p < .01$)), LM 条件の方 CM 条件より MAE 減少度が高いことが示された (図 58). 他眼条件における順応テスト刺激条件の主効果は ID2, ID3 ともに認められず、LM 条件と CM 条件間で MAE 減少度は変動しなかった。また、LM 条件における呈示眼条件の主効果は認められなかった (*n.s.*)。CM 条件における呈示眼条件の主効果は ID2, ID3 ともに認められ (ID 2 : ($F(1, 32) = 3.42, p < .1$), ID3 : ($F(1, 32) = 8.56, p < .01$)) は、他眼条件の方が同眼条件より MAE 減少度が高いことが示された (図 58). そのほかの交互作用については認められなかった (*n.s.*).

ID 1 においては、CFS 条件の主効果に有意傾向が認められ ($F(1, 32) = 3.10, p < .1$)), LM_CFS 条件の方が CM_CFS 条件より MAE 減少度が高いことが示された。そのほかの主効果と交互作用については認められなかった (*n.s.*).

4.2.4 考察

本実験では、同時に呈示する CFS 刺激を構成する運動刺激の種類と順応刺激テスト刺激の種類との組み合わせによって、CFS による抑制量に変動するの否かを fMAE の持続時間を測定することで検討した。2 次運動の順応刺激が CFS によって知覚されない場合にも MAE が生じるのか検討し、また、CFS 刺激種類 (LM_CFS 条件, CM_CFS 条件) に対し

て、順応テスト刺激（LM 条件，CM 条件）と両眼間転移の有無（同眼条件，他眼条件）との関係を検討することで，低次処理段階内の 1 次運動検出器と 2 次運動検出器に対する順応の経路を分けて fMAE を測定し，CFS によって知覚されない場合の処理が，関与する処理経路によって異なるかどうかについて検討した。

まず MAE 持続時間に基づいて各実験条件での MAE について検討する．統制条件である CFS なし条件において，LM 条件と CM 条件による残効強度に差がないか MAE 持続時間の観点から検討した．その結果，CFS 刺激条件と順応テスト刺激条件の交互作用が認められなかったことから，CFS なし条件において，LM 条件と CM 条件による残効強度に差がないことが示された（図 53）．また，順応テスト刺激とテスト刺激呈示眼の交互作用が認められなかったことから，テスト刺激呈示眼によって，MAE 持続時間には差が生じなかったことが示された（図 53）．つまり，本実験結果を分析するにあたって，LM 条件と CM 条件の運動の種類が異なることによる運動刺激自体の強度差が問題とはならないと考えられる．

次に，2 次運動（CM）が CFS によって知覚されない場合にも MAE が生じるのかについて検討する．本実験の結果，CFS 刺激が呈示され 2 次運動（CM）が知覚されない場合にも fMAE が生じ，2 次運動（CM）の処理が行われていることが示唆された（図 53）．この結果は，運動視における知覚されない運動処理は，Maruya et al.(2008) の報告した 1 次運動検出器だけでなく 2 次運動検出器においても機能することを示している．しかし，1 次運動の処理も高次処理段階のみを抽出した場合，完全抑制されることが示唆されている．2 次運動は 1 次運動より高次の属性として考えられているが（Chubb & Sperling, 1988；Cavanagh & Mather, 1989），本結果は，Maruya et al.(2008) の CFS によって順応刺激が知覚されない場合，高次処理段階の処理が完全抑制されるとの知見が，1 次運動検出器に依存した結果である可能性を示唆する．

次に，MAE 持続時間の CFS 刺激条件における主効果について検討する（図 53）．本実験結果は，各実験条件間で MAE 持続時間の変動は認められたが，それらの交互作用は認められなかった．CFS 刺激条件における主効果は，CFS なし条件，CM_CFS 条件，LM_CFS 条件の順に，MAE 持続時間が有意に減少することが示された．この結果は，CFS を呈示することによって，CFS なし条件より有意に MAE の抑制が生じていることを示している．また，LM_CFS 条件の CFS 刺激強度が，CM_CFS 条件より強いことも示している．LM_CFS 条件は CM_CFS 条件と比較して，等輝度ではあるが刺激のコントラストが高い CFS 刺激である．モンドリアン刺激を CFS 刺激として使用した実験において，CFS 刺激のコントラストが高いと抑制効果が増加することが示唆されており（Han et al., 2018），CM_CFS 条件は，背景画像に正弦波刺激による輝度コントラスト情報は存在するものの，運動自体は輝度運動ではなく，コントラスト運動を示しており，コントラスト差に乏しい刺激であった（図 49）．このことによって，CFS 自体の刺激強度が低くな

り、CM_CFS 条件と LM_CFS 条件間に MAE 持続時間の差が生じた可能性を指摘できる。しかし、CM_CFS 条件の抑制は CFS なし条件と比較して MAE 持続時間が有意に減少しており、全く CFS の効果がなかったわけではないことを考慮しておく必要がある。

また本現象は、MAE 持続時間による結果だけでは解釈できない。MAE 持続時間による分析結果からは、CFS なし条件と比較して、LM_CFS 条件と CM_CFS 条件に有意な抑制効果が示されたが、その抑制の効果量についても併せて比較検討し解釈する必要がある。そこで MAE 減少度の結果に基づき本実験結果を分析する。MAE 減少度については、CFS 刺激の種類によって、順応テスト刺激条件やテスト刺激の呈示眼に対する抑制効果が変動するののかについて検討することが可能である。CFS 刺激種類と順応テスト刺激条件の交互作用が実験参加者 3 名中 2 名で認められ、LM 条件の時は、LM_CFS の効果は強く受け MAE 減弱度が高く、CM_CFS では MAE 減少度が低いことが示された。この結果は、CFS による特徴選択的な抑制効果が、1 次運動 (LM) 処理機構と 2 次運動 (CM) 処理機構によって及ぼす影響が異なることを示唆する。これらの結果は、1 次運動 (LM) と 2 次運動 (CM) の運動処理機構が、低次処理段階レベルでは、別の処理機構として並列的に行われているモデル (Nishida & Ashida, 2000 ; 図 46, 図 47) を支持するものだと考えられる。

CM 条件においては、CFS 刺激種類の効果が、ID3 においてのみ、CM_CFS 刺激の抑制効果が LM_CFS 刺激より高かった (図 57)。しかし、他の実験参加者では認められなかった。CM 条件は、低次処理段階において、1 次運動 (LM) 処理機構とは独立した 2 次運動 (CM) 処理機構による処理が想定されており、1 次運動 (LM) より高次の運動として定義されている。また、高次処理段階は、1 次運動 (LM) と 2 次運動とが区別されておらず、運動現象として同程度の処理がされていることが想定されている (Nishida & Ashida, 2000)。これらの報告を踏まえると、CM 条件は、主に高次処理段階で処理されているため、低次処理段階において 1 次運動 (LM) 処理と 2 次運動 (CM) 処理が分離されていることが、影響しなかったことが、fMAE に影響しなかったのだと考えられる。

また、順応テスト刺激条件と呈示眼条件の交互作用が認められ、LM 条件においては、呈示眼条件の効果が生じなかったが、CM 条件においては、他眼条件の方が同眼条件より MAE 減少度が高いことが示された (図 58)。2 次運動処理機構では、他眼条件において、低次処理段階が介入しないことが示唆されている (図 47)。つまり、2 次運動順応による fMAE の他眼条件は、高次段階の処理の結果が反映されることが想定される。また、CFS によって順応刺激が知覚されない場合の、高次処理段階で処理される視覚現象については、完全抑制が生じるとの報告 (Maruya et al., 2008) がある。本実験では、高次処理段階に強い抑制が生じるものの完全な抑制は生じないことが確認され、Maruya et al. (2008) の知見を補完する結果を得た。

本実験の成果としては、CFSによって順応刺激が知覚されない場合にも2次運動検出器が機能すること、CFSの特徴選択的な抑制効果によって1次運動(LM)と2次運動(CM)検出器の独立性がLM条件において示されたこと、低次処理段階の2次運動(CM)検出器経路では、両眼間転移による順応眼から他眼への情報共有が行われていない可能性があること、の3点を示すことができる。

4.3 実験 3.2 1 次運動と 2 次運動の相互順応時の CFS による知覚抑制の高次処理段階への効果の検討

4.3.1. 目的

実験 3.1 では CFS 刺激を構成する運動刺激種類と運動順応刺激種類の同時呈示する組み合わせによって、CFS による抑制量の変動するの可否かを検討した。本実験は、実験 3.1 と CFS 刺激や実験手続きは同じまま、順応刺激とテスト刺激の組み合わせを変更した。fMAE では、1 次・2 次の刺激間で相互順応が生じることが報告されている (Ledgeway, 1994)。このことは、低次処理段階での処理が別経路であるとされている (Nishida & Ashida, 2000)、1 次運動 (LM) と 2 次運動 (CM) とが、高次処理段階では情報統合され、動きとして包括的に検出されている可能性を示唆するものである。そこで本実験では、LM 順応に対しては CM テスト刺激による、CM 順応に対しては LM テスト刺激による fMAE 持続時間の測定を行った。この操作を行うことによって、各運動順応が示す効果は、高次レベルの運動処理が反映される。高次処理段階では 1 次運動 (LM) と 2 次運動 (CM) の情報が統合され、刺激特徴の差異がなくなり、単なる「動き」として情報処理がされているのであれば、LM 順応による CM テスト刺激の fMAE 持続時間 (LM_CM 条件) と、CM 順応による LM テスト刺激による fMAE 持続時間 (CM_LM 条件) の条件間に差が生じないことが予測される。他方、差が生じた場合、運動の高次処理段階においても、1 次運動 (LM) と 2 次運動 (CM) が別経路で処理されている可能性を示すものと考えられる。

本実験では、CFS 刺激種類 (LM_CFS 条件, CM_CFS 条件) に対して、順応テスト刺激 (LM_CM 条件, CM_LM 条件) と両眼間転移の有無 (同眼条件, 他眼条件) との相互作用を検討することで、1 次運動検出器と 2 次運動検出器の高次処理段階内の処理経路の構造を検討する。

4.3.2 方法

4.3.2.1 実験参加者

3 名(平均年齢 21.3 歳 (SD = 0.5)) が本研究の実験参加者として参加し、実験 3.1 と同一の参加者であった。彼らは、愛知淑徳大学健康医療科学部の学生であり、インフォームド・コンセントを得た上で、全員無報酬で実験に参加させた。なお本実験は、愛知淑徳大学大学院心理医療学研究科の研究倫理委員会で承認を得て実施された(承認番号: 2017 - 02)。

4.3.2.2 実験装置

実験に使用した装置類は、実験 1.1 と同じであった。

4.3.2.3 実験刺激

CFS 刺激，順応刺激，テスト刺激は，実験 3.1 と同一であった。

4.3.2.4 実験条件

CFS 条件として背景上に 1 次運動(LM)による CFS 刺激を呈示する「LM_CFS」と 2 次運動(CM)による CFS 刺激を呈示する「CM_CFS」，CFS 刺激を呈示せず，固視点のみを呈示する「CFS なし」の 3 水準を設定した。順応テスト刺激条件として順応刺激が輝度変調，テスト刺激がコントラスト変調による刺激である「LM_CM 条件」と，順応刺激がコントラスト変調，テスト刺激が輝度変調による刺激である「CM_LM 条件」の 2 水準を設定した。CFS 刺激条件と順応テスト刺激の組み合わせは，図 59 と図 60 に示した。また，呈示眼条件として順応刺激とテスト刺激を同じ眼に呈示する「同眼」と運動順応の両眼間転移を測定するためにテスト刺激を非順応眼に呈示する「他眼」との 2 水準を設定した。

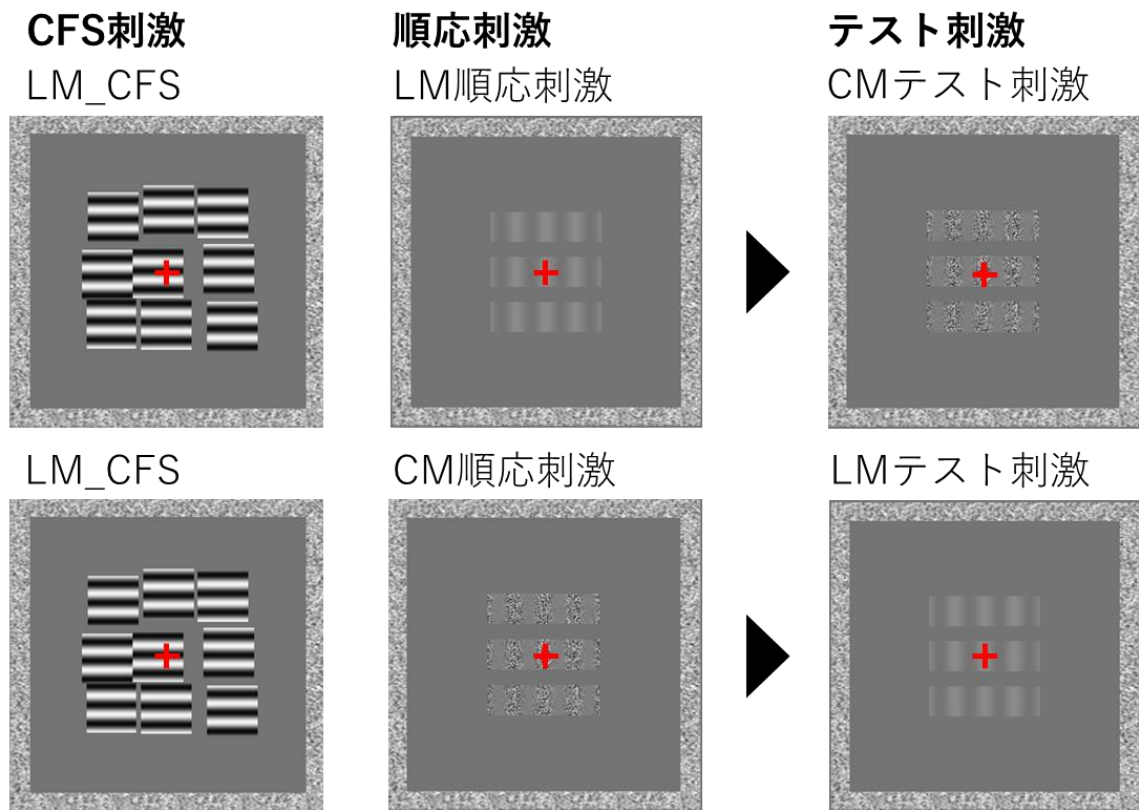


図 59 LM_CFS 条件での刺激呈示の例

Note : (上段 : LM_CM 条件, 下段 : CM_LM 条件)

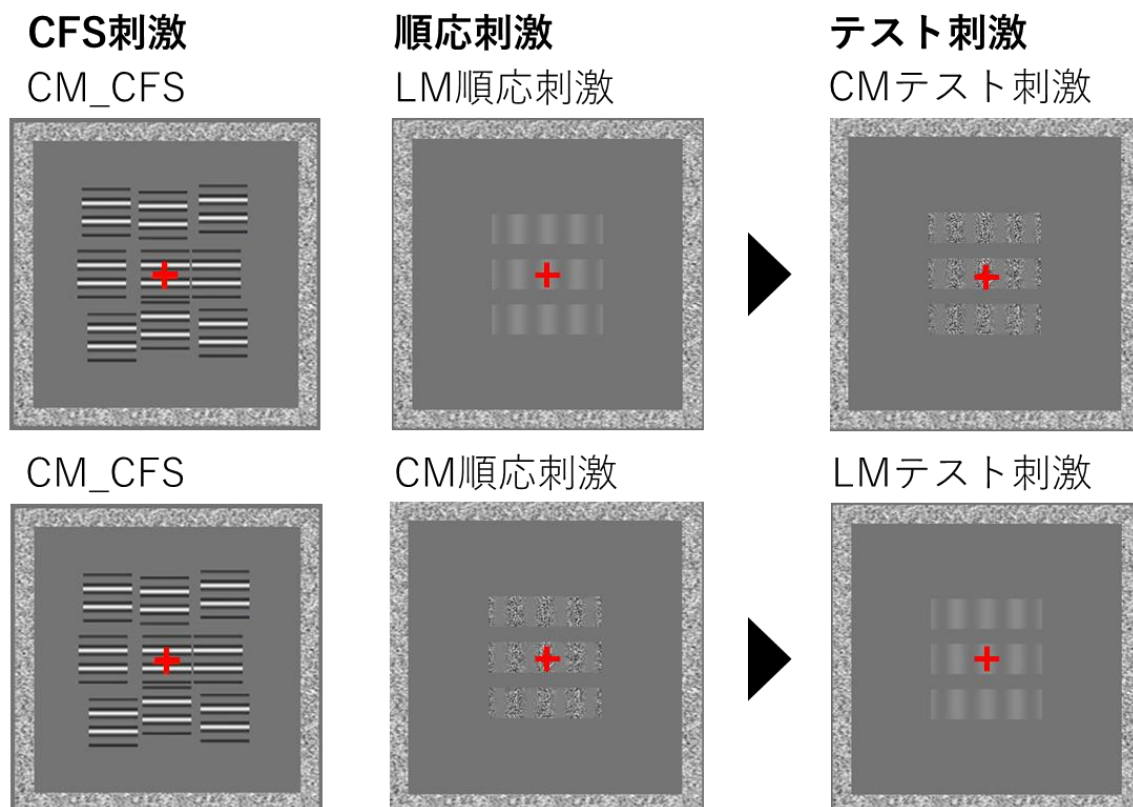


図 60 CM_CFS 条件での刺激呈示の例

Note : (上段 : LM_CM 条件, 下段 : CM_LM 条件)

4.3.2.5 手続き

本実験の手続きを図 61 に示した。本実験は、順応期とテスト期の 2 つに大きく分けられる。順応期では順応刺激を 30 秒間呈示した。CFS 条件 3 水準を 1 水準毎に 1 ブロックとし、1 ブロック内で、刺激種類条件と呈示眼条件の各組み合わせをランダムな順序で呈示した。また、実験参加者間で各ブロックのカウンターバランスをとり、各ブロック、5 回繰り返した。実験参加者は、順応刺激を非優位眼で観察し、CFS 条件では順応刺激と同時に呈示される CFS 刺激を優位眼で観察した。優位眼、非優位眼の決定は、Miles テスト (Miles, 1930) と Porta テスト (Crovitz & Zener, 1962) を用いて決定した。1 秒間の間隔をあけて、テスト期においてテスト刺激を 30 秒間観察させた。

実験参加者の課題は MAE の運動方向をキーボードの矢印キーで応答することであった。左方向の残効が観察された場合には左矢印キーを押させ、右方向の残効が観察された場合には右矢印キーを押させた。MAE が知覚されない場合はスペースキーを押させた。MAE の運動方向が変化するたびに 1 回キーを押させ、押されたキーとキーの間の時間を、それぞれの運動方向の MAE が持続した時間として分析した。

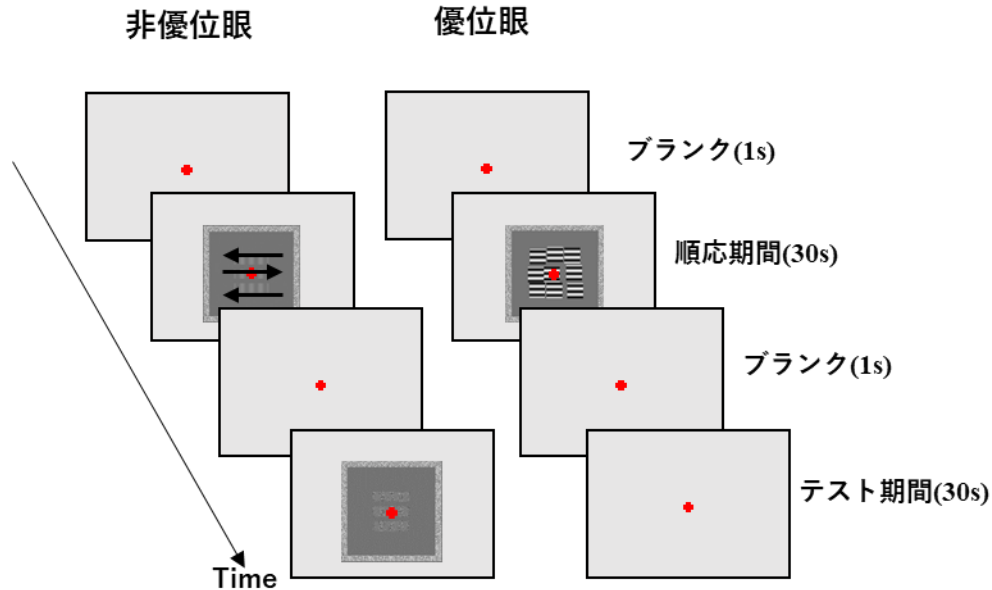


図 61 同眼条件における LM_CFS 条件時の LM_CM 条件の手続き例

4.3.3 結果

4.3.3.1 データ分析方法

本実験では、順応刺激が完全に知覚されないことが必要であった。そのため実験参加者には、順応刺激が知覚されたときには試行を中止するようあらかじめ教示した。実験参加者の3人全員が、実験中に一度も順応刺激を知覚することはなかった。本実験では、この3名の繰り返し5回分のデータを実験参加者ごとに分析した。

最初に、各条件における運動残効の出現を確認するために、CFS 刺激3条件(CFS なし、LM_CFS, CM_CFS)、順応テスト刺激2条件(LM_CM, CM_LM)、テスト刺激呈示眼2条件(同眼条件、他眼条件)の MAE 平均持続時間を3要因分散分析によって検討した。

さらに、順応刺激の見えが CFS によって抑制された場合の MAE が、見えの抑制がない順応刺激によっておこる MAE からどの程度減少するかを示す MAE 減少度を用いて、各 CFS 条件と順応刺激の組み合わせによって抑制効果が変わるのかについて分析した。MAE 減少度は、各実験条件における MAE 持続時間を求め、CFS 条件(LM_CFS, CM_CFS)時における平均 MAE 持続時間値の、CFS なし条件時における平均 MAE 持続時間値に対する比を、1.0 から減算して算出した。MAE 減少度は、0.0 では順応刺激に対する抑制が生じないことを示し、1.0 では順応刺激が完全に抑制されたことを示す。また、MAE 減少度については、CFS 刺激2条件(CFS なし、LM_CFS, CM_CFS)、順応テスト刺激2条件(LM_CM, CM_LM)、テスト刺激呈示眼2条件(同眼条件、他眼条件)について3要因分散分析を実験参加者毎に行って検討した。

4.3.3.2 MAE 持続時間による検討

図 62 に実験参加者ごとの各 CFS 条件における順応テスト刺激条件別の各呈示眼による MAE 持続時間を示した。

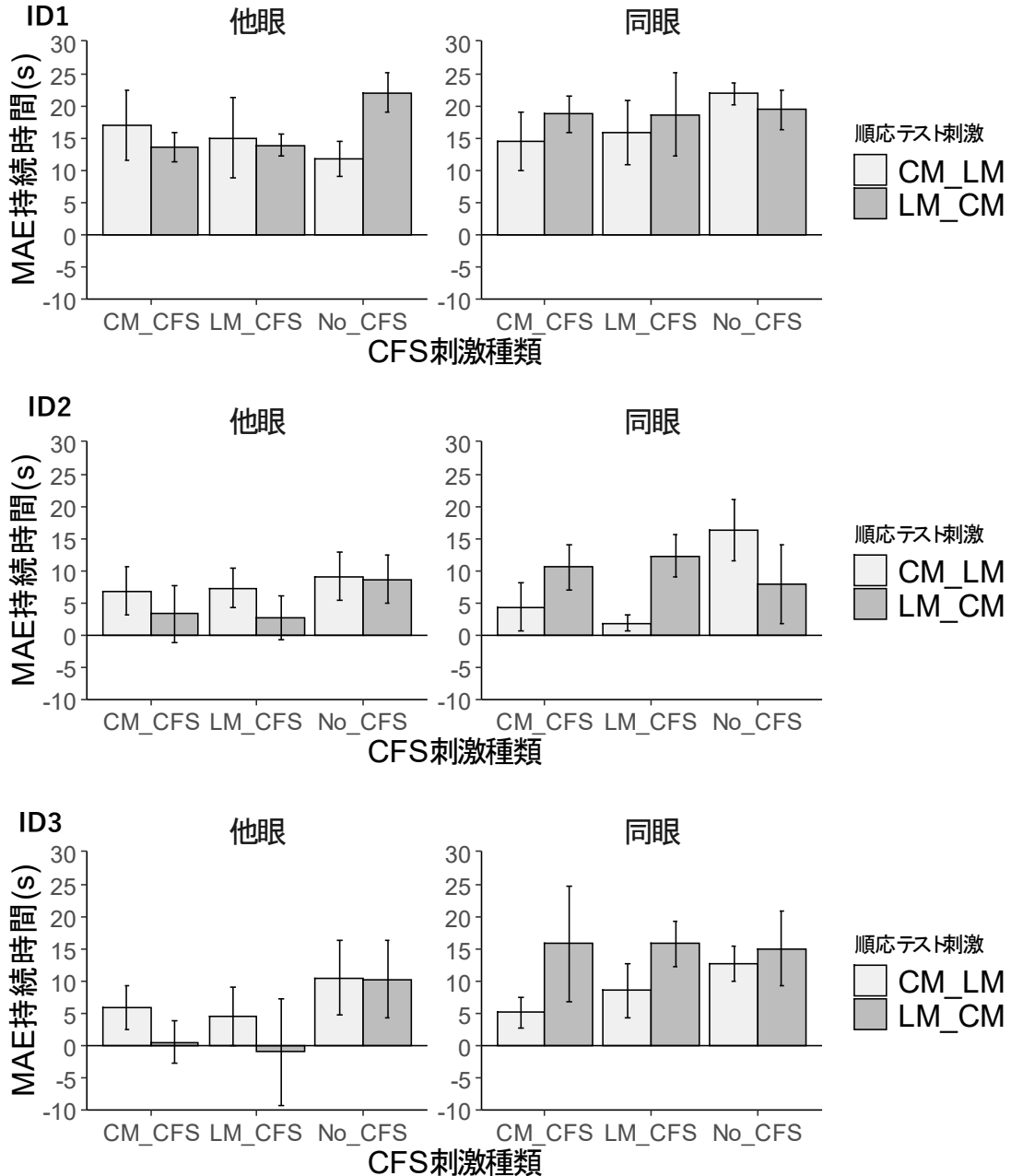


図 62 実験参加者ごとの各 CFS 条件における順応テスト刺激条件別の各呈示眼による MAE 持続時間

Note: エラーバーは 1.0SD を示す。

図 62 によると、各順応テスト刺激条件による MAE 持続時間が、呈示眼条件によって変化し、その傾向は呈示眼条件間で逆転していた。しかし、CFS 条件による MAE 持続時間の顕著な変化は認められなかった。

そこで、各 CFS 刺激の種類や順応テスト刺激の種類、テスト刺激の呈示眼によって MAE 持続時間が変化するののかについて検討するために、実験参加者毎に反復測定による 3 要因分散分析を行った。その結果、CFS 条件と順応テスト刺激条件と呈示眼条件の交互作用が 3 名中 2 名の実験参加者で認められた (ID1 : ($F(2, 48) = 8.92, p < .001$), ID 2 : ($F(2, 48) = 11.97, p < .001$), ID3 : ($n.s$)). そこで、単純交互作用の検定を行った。

LM_CM 条件における CFS 刺激種類条件と順応テスト刺激条件の単純交互作用が有意であった (ID1 : ($F(2, 24) = 3.80, p < .05$), ID2 : ($F(2, 24) = 4.17, p < .05$)). そこで、単純単純主効果の検定を行った。その結果、ID 1 でのみ他眼条件における CFS 刺激種類条件の単純単純主効果が認められ (ID 1 : ($F(2, 24) = 9.07, p < .01$), ID2 : ($n.s$)) CFS なし条件と比較して、CM_CFS 条件 ($p < .05$) と LM_CFS 条件 ($p < .05$) の MAE 持続時間が有意に短いことが示された。同眼条件における CFS 刺激種類条件の単純単純主効果は ID1 と ID 2 ともに有意ではなかった ($n.s$). LM_CM 条件における同眼条件の MAE 持続時間は、CFS 刺激種類条件によって変動しないことが示された。また、LM_CM 条件による LM_CFS 条件における呈示眼条件の単純単純主効果 (ID 1 : ($F(1, 24) = 4.55, p < .05$), ID 2 : ($F(1, 24) = 13.22, p < .01$)) と、CM_CFS 条件における呈示眼条件の単純単純主効果が認められ (ID1 : ($F(1, 24) = 7.55, p < .05$), ID2 : ($F(1, 24) = 7.55, p < .01$)), LM_CFS 条件と CM_CFS 条件ともに、同眼条件の方が他眼条件より MAE 持続時間が有意に長いことが示された。LM_CM 条件による CFS なし条件における呈示眼条件の単純単純主効果は ID1 と ID 2 ともに認められず ($n.s$), 呈示眼によって MAE 持続時間が変動しないことが示された。

CM_LM 条件における CFS 刺激種類条件と順応テスト刺激条件の単純交互作用が有意であった (ID1 : ($F(2, 24) = 5.23, p < .01$), ID2 : ($F(2, 24) = 8.64, p < .01$)). そこで、単純単純主効果の検定を行った。その結果、CM_LM 条件による同眼条件における CFS 刺激種類条件の単純単純主効果が認められた (ID 1 : ($F(2, 24) = 3.81, p < .05$), ID2 : ($F(2, 24) = 25.46, p < .001$)). CFS なし条件と比較して CM_CFS 条件 (ID 1 : ($p < .05$), ID2 : ($p < .05$)) と LM_CFS 条件 (ID 1 : ($p < .01$), ID2 : ($p < .01$)) が有意に MAE 持続時間が短く、CM_CFS 条件と LM_CFS 条件間には有意差がなく (ID 1 : ($n.s$), ID2 : ($n.s$)), MAE 持続時間の変動はなかった。また、CM_LM 条件による他眼条件における CFS 刺激種類条件の単純単純主効果は認められず (ID 1 : ($n.s$), ID2 : ($n.s$)), CFS 刺激種類条件による変動は見られなかった。CM_LM 条件による LM_CFS 条件における呈示眼条件の単純単純主効果が ID2 でのみ有意であり (ID 1 : ($n.s$), ID2 : ($F(1, 24) = 13.22, p < .01$)), 他眼条件の方が同眼条件より MAE 持続時間が長いことが示された。CM_LM 条件による

CFSなし条件における呈示眼条件の単純単純主効果が有意であり (ID 1 : ($F(1, 24) = 12.43$, $p < .001$), ID 2 : ($F(1, 24) = 7.55$, $p < .01$)), 同眼条件の方が他眼条件より MAE 持続時間が有意に長いことが示された. CM_LM 条件による CM_CFS 条件における呈示眼条件の単純単純主効果は ID 1 と ID 2 とともに認められず ($n.s.$), 呈示眼条件間に MAE 持続時間の有意差は生じなかった.

LM_CFS 条件における順応テスト刺激条件と呈示眼条件の単純交互作用は ID 2 のみで認められ ($F(1, 16) = 33.83$, $p < .001$), ID 1 では有意でなかった ($n.s.$). そこで, 単純単純主効果の検定を行った結果, LM_CFS 条件では, 他眼条件における順応テスト刺激条件の単純単純主効果が認められ ($F(1, 16) = 6.37$, $p < .05$), CM_LM 条件の方が LM_CM 条件よりも MAE 持続時間が長いことが示された. LM_CFS 条件での同眼条件における順応テスト刺激条件の単純単純主効果が有意で ($F(1, 16) = 32.49$, $p < .001$), LM_CM 条件の方が CM_LM 条件よりも MAE 持続時間が長いことが示された. また, LM_CFS 条件での LM_CM 条件における呈示眼条件の単純単純主効果 ($F(1, 16) = 27.43$, $p < .001$) と CM_LM 条件における呈示眼条件の単純単純主効果 ($F(1, 16) = 8.93$, $p < .01$) が認められ, LM_CM 条件では, 同眼条件の方が他眼条件より有意に MAE 持続時間が長く, CM_LM 条件では他眼条件の方が同眼条件より MAE 持続時間が有意に長いことが示された.

また, CM_CFS 条件における順応テスト刺激条件と呈示眼条件の単純交互作用は 2 名とも有意であった (ID 1 : ($F(1, 16) = 8.00$, $p < .05$), ID 2 : ($F(1, 16) = 8.00$, $p < .05$)). そこで, 単純単純主効果の検定を行った. その結果, CM_CFS 条件での同眼条件における順応テスト刺激条件の単純単純主効果が ID 2 のみ認められ (ID 1 : ($n.s.$), ID 2 : ($F(1, 16) = 6.50$, $p < .05$)), LM_CM 条件の方が CM_LM 条件より MAE 持続時間が有意に長いことが示された. また, CM_CFS 条件での他眼条件における順応テスト刺激条件の単純単純主効果は ID 1 と ID 2 とともに認められず ($n.s.$), LM_CM 条件と CM_LM 条件間で MAE 持続時間に有意差はなかった. また, CM_CFS 条件での LM_CM 条件における呈示眼条件の単純単純主効果が有意あるいは有意傾向であり (ID 1 : ($F(1, 16) = 4.07$, $p < .1$), ID 2 : ($F(1, 16) = 8.88$, $p < .01$)), 同眼条件の方が他眼条件より MAE 持続時間が長いことが示された. CM_CFS 条件での CM_LM 条件における呈示眼条件の単純単純主効果は ID 1 と ID 2 とともに認められず ($n.s.$), 同眼条件と他眼条件間に MAE 持続時間の有意差は認められなかった.

CFSなし(No_CFS)条件における順応テスト刺激条件と呈示眼条件の単純交互作用は有意であった (ID 1 : ($F(1, 16) = 27.50$, $p < .001$), ID 2 : ($F(1, 16) = 8.00$, $p < .05$)). そこで, 単純単純主効果の検定を行った. その結果, CFSなし条件での同眼条件における順応テスト刺激条件の単純単純主効果が ID 2 のみ認められ (ID 1 : ($n.s.$), ID 2 : ($F(1, 16) = 7.91$, $p < .05$)), CM_LM 条件の方が LM_CM 条件よりも MAE 持続時間が長いことが示された. CFSなし条件での他眼条件における順応テスト刺激条件の単純単純主効果につ

いては ID 1 でのみ認められ (ID1 : ($F(1, 16) = 35.76, p < .001$), ID2 : ($n.s$)), LM_CM 条件の方が CM_LM 条件よりも MAE 持続時間が長いことが示された. CFS なし条件での同眼条件における順応テスト刺激条件の単純単純主効果は有意ではなく ($n.s$), LM_CM 条件と CM_LM 条件間に有意差はなかった. また, CFS なし条件での CM_LM 条件における呈示眼条件の単純単純主効果が認められ (ID1 : ($F(1, 16) = 34.38, p < .001$), ID2 : ($F(1, 16) = 5.84, p < .05$)), 同眼条件の方が他眼条件より有意に MAE 持続時間が有意に長いことが示された. CFS なし条件での LM_CM 条件における呈示眼条件の単純単純主効果は ID1 と ID 2 ともに認められず ($n.s$), 同眼条件と他眼条件間に MAE 持続時間の有意差は認められなかった.

他眼条件における CFS 刺激種類条件と順応テスト刺激条件の単純交互作用は ID 1 でのみ有意であった (ID1 : ($F(2, 24) = 8.61, p < .05$), ID2 ($n.s$)). そこで, 単純単純主効果の検定を行った. その結果, LM_CM 条件における CFS 刺激種類条件の単純単純主効果 ($F(2, 24) = 7.40, p < .01$) が認められ, CFS なし条件と比較して CM_CFS 条件 ($p < .05$) と LM_CFS 条件 ($p < .01$) の MAE 持続時間が有意に短く, CM_CFS 条件と LM_CFS 条件間には有意差がなく ($n.s$), MAE 持続時間の変動はなかった. CM_LM 条件における CFS 刺激種類条件の単純単純主効果は認められず ($n.s$), CFS 刺激種類条件間の MAE 持続時間に有意差は生じなかった. また, LM_CFS 条件における順応テスト刺激条件の単純単純主効果と CM_CFS 条件における順応テスト刺激条件の単純単純主効果は認められず ($n.s$), CFS なし条件における順応テスト刺激条件の単純単純主効果は有意で ($F(1, 24) = 17.05, p < .001$), LM_CM 条件の方が CM_LM 条件よりも MAE 持続時間が有意に長いことが示された.

同眼条件における CFS 刺激種類条件と順応テスト刺激条件の単純交互作用については ID 2 でのみ有意であった (ID1 : ($n.s$), ID 2 : ($F(2, 24) = 14.88, p < .001$)). そこで, 単純単純主効果の検定を行った. その結果, CM_LM 条件における CFS 刺激種類条件の単純単純主効果 ($F(2, 24) = 18.12, p < .001$) が認められ, CFS なし条件と比較して CM_CFS 条件 ($p < .05$) と LM_CFS 条件 ($p < .01$) の MAE 持続時間が有意に短く, CM_CFS 条件と LM_CFS 条件間では MAE 持続時間に有意差がなく ($n.s$), MAE 持続時間の変動はなかった. LM_CM 条件における CFS 刺激種類条件の単純単純主効果は認められず ($n.s$), CFS 刺激種類条件間の MAE 持続時間に有意差は生じなかった. また, 同眼条件における LM_CFS 条件における順応テスト刺激条件の単純単純主効果 ($F(1, 24) = 16.81, p < .001$) と同眼条件における CM_CFS 条件における順応テスト刺激条件の単純単純主効果 ($F(1, 24) = 5.94, p < .001$) が認められ, LM_CFS 条件と CM_CFS 条件ともに, LM_CM 条件の方が CM_LM 条件よりも MAE 持続時間が長いことが示された. CFS なし条件における順応テスト刺激条件の単純単純主効果も有意で ($F(1, 24) = 10.59, p < .001$), CM_LM 条件の方が LM_CM 条件よりも MAE 持続時間が長いことが示された.

ID3 については、CFS 条件の主効果が認められ($F(2, 48) = 6.50, p < .01$), CFS なし条件と比較して、LM_CFS 条件 ($p < .01$) と CM_CFS 条件 ($p < .01$) の MAE 持続時間が有意に短いことが示された。

また、順応テスト刺激条件と呈示眼の交互作用が認められ($F(1, 48) = 14.61, p < .001$), 単純主効果の検定を行った。

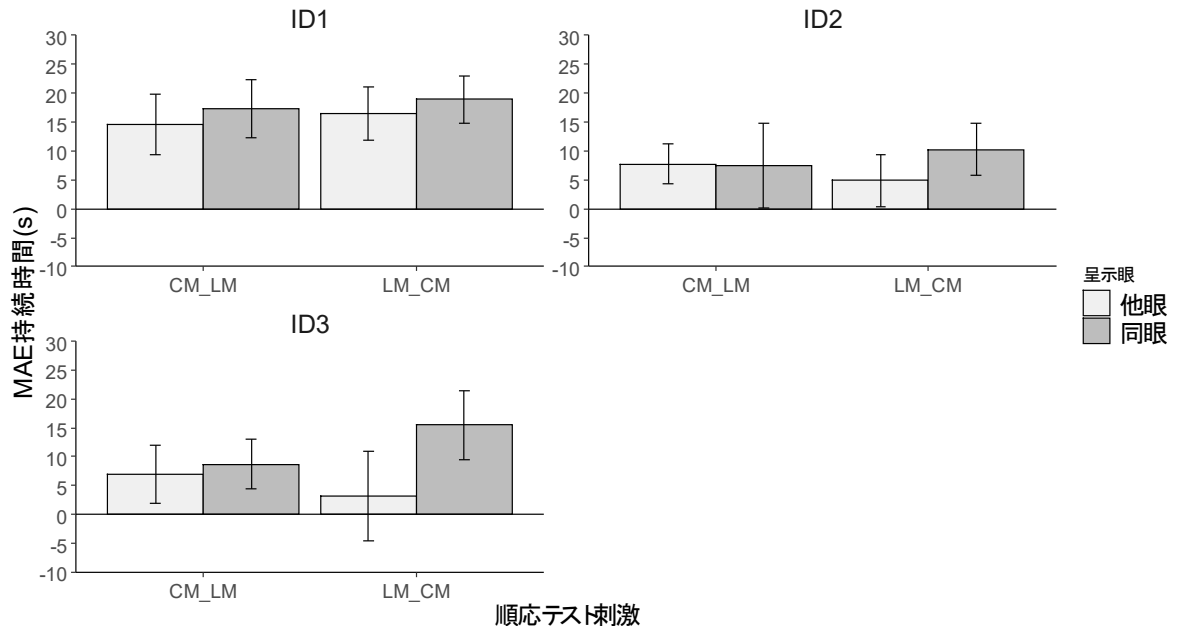


図 63 各実験参加者の順応テスト刺激条件における呈示眼条件ごとの MAE 持続時間

Note: エラーバーは 1.0SD を示す。

その結果、同眼条件における順応テスト刺激条件の単純主効果が認められ($F(1, 48) = 14.61, p < .001$), LM_CM 条件の方が CM_LM 条件より MAE 持続時間が有意に長いことが示された (図 63)。また、他眼条件における順応テスト刺激条件の単純主効果についても有意傾向が認められ($F(1, 48) = 3.62, p < .1$), CM_LM 条件の方が LM_CM 条件より MAE 持続時間が有意に長いことが示された (図 63)。この結果は、テスト刺激呈示眼によって順応テスト刺激条件による MAE 持続時間が逆転していることを示す結果である。また、LM_CM 条件における呈示眼条件の単純主効果が認められ($F(1, 48) = 40.20, p < .001$), 同眼条件の方が他眼条件より MAE 持続時間が有意に長いことが示された。CM_LM 条件における呈示眼条件の単純主効果は認められず($n.s$), 呈示眼条件間の MAE 持続時間に有意差は生じなかった。

上記の結果をまとめると、LM_CFS 条件と CM_CFS 条件との順応刺激が知覚されない場合、CFS なし条件と比較して、MAE 持続時間が有意に減少した。つまり、CFS による抑制効果が有意に生じた。また、LM_CFS や CM_CFS といった CFS 刺激種類条件の影響

を受けず，MAE 持続時間の減弱は同様の傾向を示した．また，順応テスト刺激条件については，LM_CM 条件や CM_LM 条件のような，順応刺激とテスト刺激の処理系を交絡させた条件では，呈示眼による効果が認められ，LM_CM 条件の MAE 持続時間が他眼条件に比べ他眼条件で有意に長くなった．CM_LM 条件については呈示眼の効果は認められなかった．

4.3.3.3 MAE 減少度による検討

CFS 刺激種類による各実験条件の MAE の減少度を算出し、CFS による刺激種類による抑制効果について分析した。図 64 に各実験参加者の順応テスト刺激条件における呈示眼条件ごとの MAE 減少度を示した。

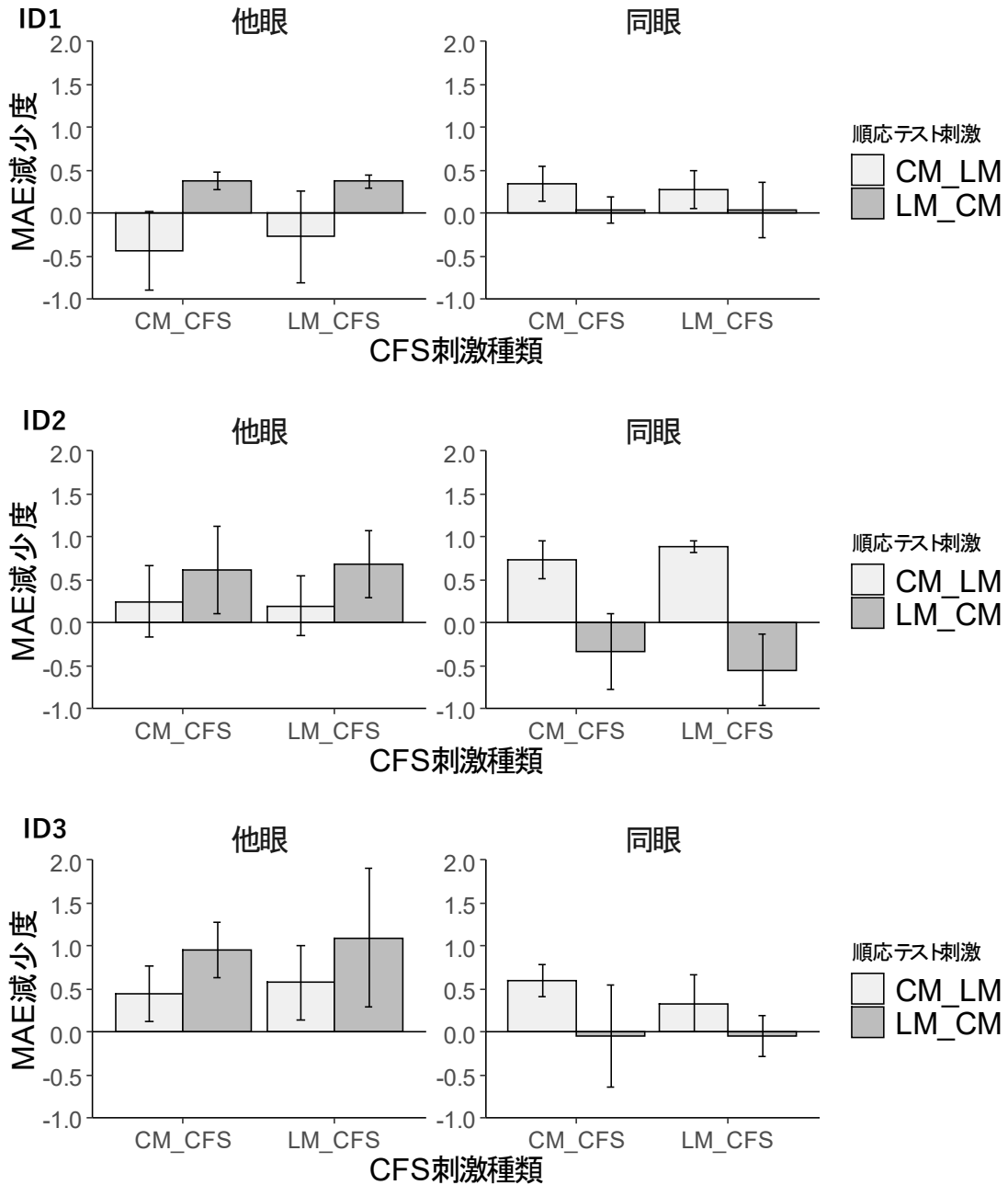


図 64 実験参加者ごとの CFS 条件別の順応テスト刺激条件における呈示眼条件ごとの MAE 減少度

Note : エラーバーは 1.0SD を示す。

図 64 によると、各 CFS 条件が示す抑制が、順応テスト刺激条件で異なり、その傾向は、テスト刺激呈示眼条件によって逆転していた。

CFS の刺激種類や順応テスト刺激種類、テスト刺激の呈示眼によって MAE が変化することについて検討するために、実験参加者毎に 3 要因分散分析を行った。

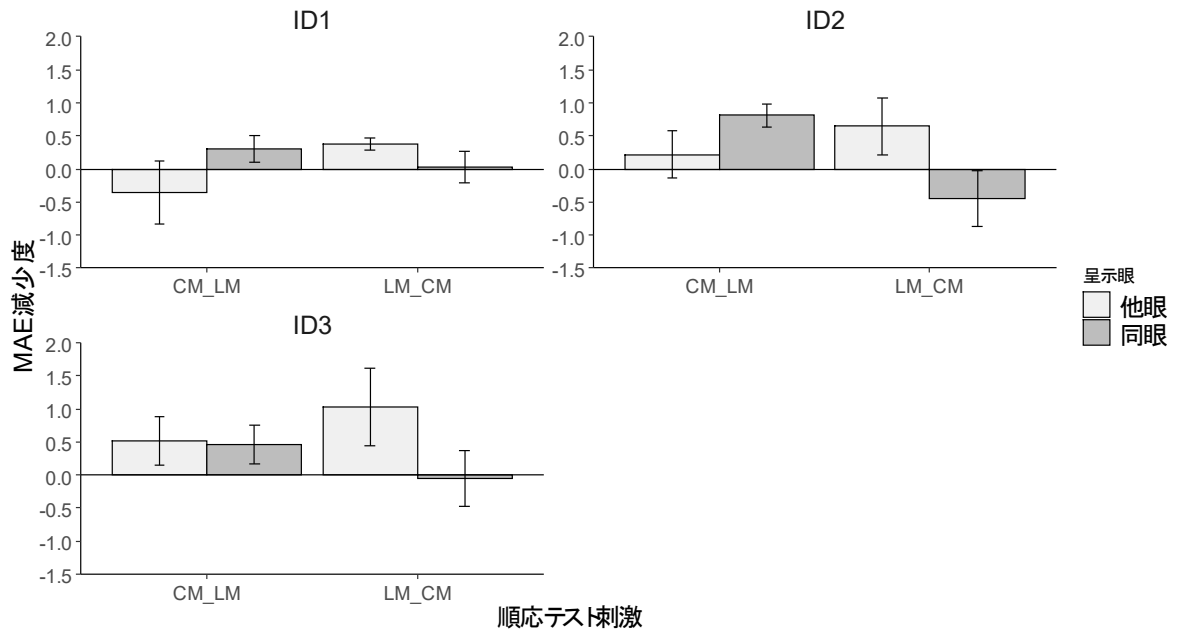


図 65 各実験参加者の順応テスト刺激条件における呈示眼条件ごとの MAE 減少度

Note : エラーバーは 1.0SD を示す。

その結果、すべての実験参加者で、順応テスト刺激条件と呈示眼条件の交互作用が認められた (ID1 : ($F(1, 32) = 27.81, p < .001$), ID 2 : ($F(1, 32) = 50.03, p < .001$), ID3 : ($F(1, 32) = 13.13, p < .001$)). そこで、単純主効果の検定を行った。その結果、全ての実験参加者において同眼条件における順応テスト刺激条件の単純主効果の有意、有意傾向が認められ (ID1 : ($F(1, 32) = 4.05, p < .1$), ID 2 : ($F(1, 32) = 55.40, p < .001$), ID3 : ($F(1, 32) = 6.46, p < .05$)), LM_CM 条件の方が CM_LM 条件より MAE 減少度が有意に低いことが示された (図 65)。また、全ての実験参加者において他眼条件における順応テスト刺激条件の単純主効果が有意で (ID1 : ($F(1, 32) = 29.65, p < .001$), ID 2 : ($F(1, 32) = 6.55, p < .05$), ID3 : ($F(1, 32) = 6.66, p < .05$)), CM_LM 条件の方が LM_CM 条件より MAE 減少度が有意に低いことが示された (図 65)。この結果は、呈示眼条件によって、LM_CM 条件と CM_LM 条件の MAE 減少度の大小関係が逆転していることを示す結果である。

全ての実験参加者において LM_CM 条件における呈示眼条件の単純主効果が認められ、同眼条件の MAE 減少度の方が他眼条件の MAE 減少度より有意に低かった (ID1 : ($F(1, 32) = 6.33, p < .05$), ID 2 : ($F(1, 32) = 42.37, p < .05$), ID3 : ($F(1, 32) = 28.82, p < .001$)). また、実験参加者 3 名中 2 名で CM_LM 条件における呈示眼条件の単純主効果が認められ (ID1 : ($F(1, 32) = 24.42, p < .001$), ID 2 : ($F(1, 32) = 12.21, p < .01$), ID3 : (*n.s.*)), 他眼条件の MAE 減少度の方が同眼条件の MAE 減少度より有意に低かった (図 65). ID3 については図 65 から CM_LM 条件における呈示眼による大小関係の変動は見られなかった.

他の交互作用については、全ての実験参加者において認められなかった (*n.s.*).

4.3.4 考察

本実験は、CFS 刺激種類 (LM_CFS 条件, CM_CFS 条件) に対して、順応テスト刺激 (LM_CM 条件, CM_LM 条件) と両眼間転移の有無 (同眼条件, 他眼条件) の相互作用を検討することで、1 次運動検出器と 2 次運動検出器の高次処理段階内の処理経路の構造を検討するものであった.

本実験は、順応刺激とテスト刺激の刺激組み合わせが異なり、LM 順応による CM テスト刺激 (LM_CM 条件) と、CM 順応による LM テスト刺激 (CM_LM 条件) とを設定した。1 次運動 (LM) と 2 次運動 (CM) が、低次処理段階では別経路で処理されていることが Nishida & Ashida(2000)や実験 3.1 の結果から示唆されており、本実験操作を行うことによって、測定する fMAE の持続時間は、1 次運動 (LM) と 2 次運動 (CM) の処理が統合された高次処理段階の処理結果が反映されると考えられる。また、テスト刺激呈示眼条件は、高次処理段階の処理に加えて、低次処理段階が関与するか否かについても検討し得る設定であった。同眼条件では、両眼性に加えて単眼性細胞の反応をも示し、他眼条件では、両眼間転移が生じる必要があるため、両眼性細胞の反応が反映される。つまり、他眼条件の方が同眼条件よりも高次処理段階の関与度が高いと考えられる。

はじめに、MAE 持続時間の結果から検討する。本実験の fMAE の MAE 持続時間には、CFS 条件の主効果が認められ、CFS 種類によって変動することが示唆された。つまり、CFS による抑制効果が、いずれの順応テスト刺激条件間にも生じた結果で、LM_CFS 条件と CM_CFS 条件が呈示され、順応刺激が知覚されない場合、CFS なし条件と比較して、MAE 持続時間が有意に減少した。また、LM_CFS を呈示した方が CM_CFS を呈示するより MAE 持続時間が減少し抑制効果が強いことが示された。これらの CFS 条件の主効果の結果は実験 3.1 と同様であり、CFS の刺激コントラストが影響した可能性がある(詳細は実験 3.1 考察を参照のこと)。

また本現象は、MAE 持続時間による結果だけでは解釈できない。MAE 持続時間による分析結果からは、CFS なし条件と比較して、LM_CFS 条件と CM_CFS 条件に有意な抑制

効果が示唆されたが、その抑制効果量についても併せて比較検討する必要がある。そこで MAE 減少度による結果を基に本実験結果を分析した。MAE 減少度は、CFS による刺激の種類によって、順応テスト刺激条件やテスト刺激の呈示眼に対する抑制効果の変動するのにかつて検討することが可能である。その結果、CFS 刺激種類にかかわらず、呈示眼条件で順応テスト刺激条件によって MAE 減少度が逆転することが示された (図 64)。しかし、CFS 刺激による抑制効果については、順応刺激と刺激タイプが一致している場合にも、不一致の場合にも MAE 減少度に差が生じなかった。これは、CFS 条件と順応テスト刺激条件の交互作用が認められなかったこととも整合する。順応テスト刺激条件と呈示眼条件の交互作用から、同眼条件において CM-LM 条件の方が LM-CM 条件より MAE 減少度が有意に高く、他眼条件では LM-CM 条件の方が CM-LM 条件より MAE 減少度が有意に高い結果が、全実験参加者において認められた (図 65)。本実験で測定される fMAE が高次処理段階での順応結果を反映しているのであれば、高次処理段階においては、両眼性細胞がほとんどを占めているため、テスト刺激を順応眼とは他眼に呈示した場合と順応眼に呈示した場合の間で、CFS による抑制効果の変動は生じないはずである。本実験での結果は、LM_CM 条件と CM_LM 条件を設定し、高次処理段階における CFS の影響を測定したにもかかわらず、テスト刺激の呈示眼によって抑制の程度が異なることを示している。

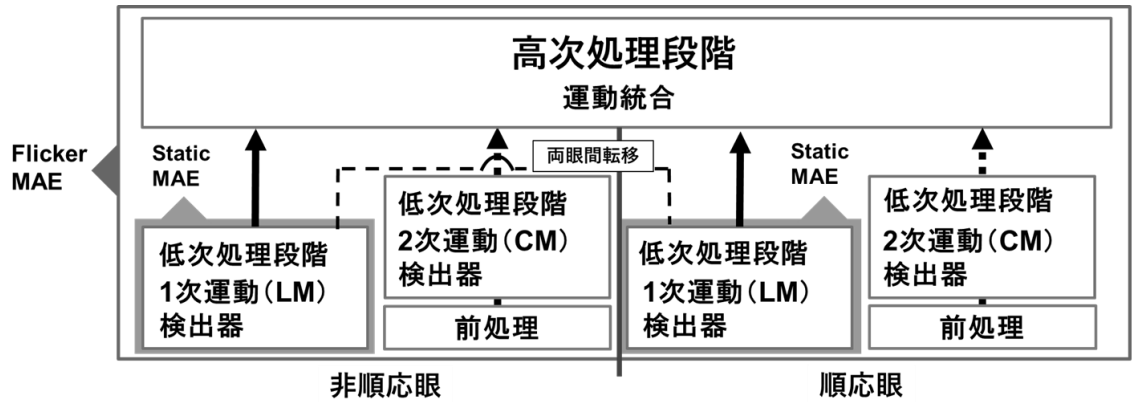
この結果は、高次処理段階での LM (1 次運動) の処理が、CM (2 次) テスト刺激に反映される場合と、CM (2 次運動) の処理が、LM (1 次) テスト刺激に反映される場合とで、処理機構が分離されている可能性を示唆する。すなわち、Nishida & Ashida (2000) の運動残効を用いたモデルでは、高次処理段階での 1 次運動検出器と 2 次運動検出器は完全に統合されていた (図 46)。それは、1 次運動(LM)と 2 次運動 (CM) が相互順応するとの知見に基づいている (Ledgeway, 1994, Nishida & Ashida, 2000)。本実験も上記のモデルに基づき、1 次運動(LM)と 2 次運動 (CM) を相互順応させた条件下で fMAE を測定し、低次処理段階の介入を抑制し、高次処理段階の処理のみを抽出した実験を行った。その結果、順応刺激とテスト刺激の組み合わせが 1 次運動(LM)と 2 次運動 (CM) について異なる場合、テスト刺激呈示眼が、順応眼である場合 (同眼条件) と、順応眼とは異なる場合 (他眼条件) とで MAE 減少度に差異が生じた。この結果は、高次処理段階においても 1 次運動と 2 次運動との統合に順序性がある可能性を示唆するものである。つまり、1 次運動入力に対して 2 次運動入力統合される場合と 2 次運動入力に対して 1 次運動入力統合される場合とで、処理の早さが異なる可能性がある。この点について以下に更なる考察を展開する。

はじめに、同眼条件における各順応テスト刺激条件の MAE 減少度について考察する。同眼条件では、CM-LM 条件の方が LM-CM 条件より MAE 減少度が有意に高かった。CFS による抑制は、高次処理では強い抑制が生じることが示唆されており、CM-LM 条件と LM-CM 条件が同一の処理段階において処理が行われているのであれば、MAE 減少度に差が生

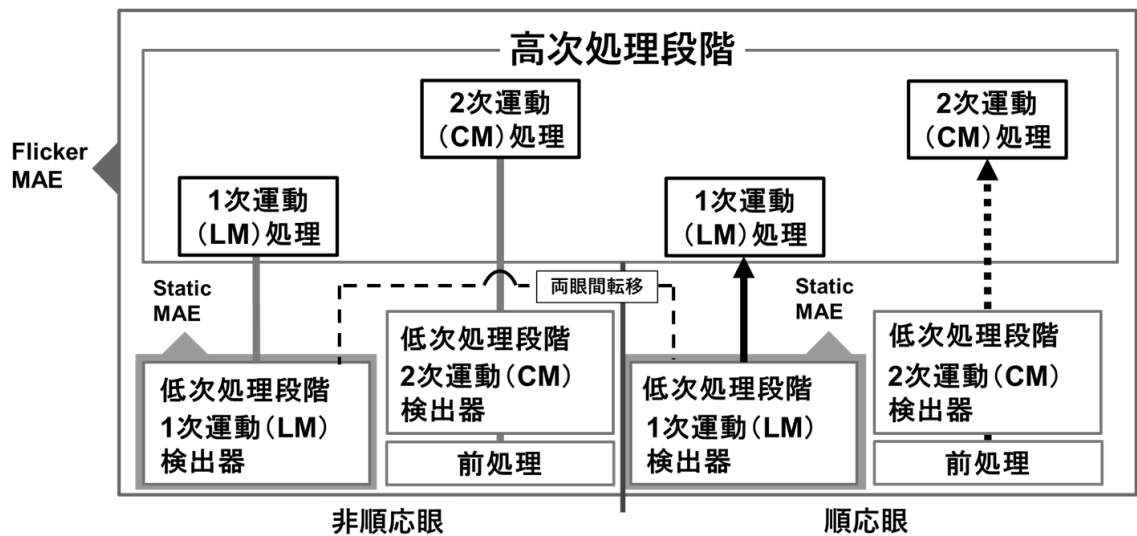
じない。本実験結果を解釈するためには、高次処理段階において1次運動と2次運動が運動統合される処理段階として細分化されていない、従来の運動視処理段階モデル(図 46；Nishida & Ashida, 2000)では説明ができず、修正を迫る結果であると考えられる。

本実験結果では、順応刺激が2次運動(CM)の条件の時に強い抑制が生じ、1次運動順応では抑制が生じなかった。CFSは、低次処理より高次処理の方が抑制効果が強い特性が報告されている(Maruya et al., 2008)。つまり、より高次で処理されている視覚現象が抑制されやすくなる。本実験は、テスト刺激が、順応刺激とは異なる性質を示しているため(LM順応_CMテスト, CM順応_LMテスト)、各順応刺激成分が、刺激固有の成分を持たない運動現象に変換されている必要がある。これらを整理すると、CM_LM条件(2次運動順応, 1次テスト)で抑制効果が強く生じたのは、CM_LM条件の刺激がLM_CM条件(1次運動順応, 2次テスト)より高次の処理段階で処理が行われている可能性を示唆する結果である。この考察を基に、図 66 に運動視高次処理段階内の新たなモデルを示した。

新たに提案するモデルでは、従来のモデル(図 66A)とは異なり、高次処理段階の内部が細分化されている(図 66B)。1次運動と2次運動がそれぞれ入力された際、低次処理段階では、それぞれ独立した処理機構により順応が生じる。従来のモデルでは、高次処理段階では、入力された刺激が、刺激種類に関係なく運動現象として一律に処理される。今回、新しく提案するモデルでは、刺激固有の成分が運動現象に変換される処理が、高次処理段階では同一の段階で生じているのではなく、1次運動と2次運動で異なる段階に存在している可能性を示す。図 66B に示したように、1次運動は2次運動より早い段階で運動現象に変換され、2次運動は1次運動より遅い段階で変換されると考えられる。



A. 従来の視覚運動処理段階モデル
(cf ; Nishida & Ashida, 2000)



B. 高次処理段階を細分化した新モデル

図 66 運動視高次処理段階における運動刺激種類別の運動処理モデル

Note : A. 従来の運動視処理段階モデル(Nishida & Ashida, 2000)を示す。低次処理段階では1次運動と2次運動が独立している処理過程が想定され、高次処理段階は運動統合過程として、1次運動と2次運動が統合的に処理される。B. モデルAの運動視処理段階モデルを基に本研究から想定される新モデルを示した。1次運動と2次運動がそれぞれ入力された際、低次処理段階については、モデルAと同様にそれぞれ独立した処理機構により順応される。高次処理段階では、入力された刺激が、刺激種類に関係なく運動現象として処理される。しかし、その運動現象に変換される処理段階が、1次運動と2次運動で異なる。1次運動は2次運動より早い段階で運動現象(黒矢印)に変換され、2次運動は1次運動より遅い段階で変換される(点線矢印)。その後、1次運動と2次運動が統合され運動現象となるモデル。

この新たに提案する運動処理段階モデルと、本実験条件である LM_CM 条件と CM_LM 条件との対応を整理する。

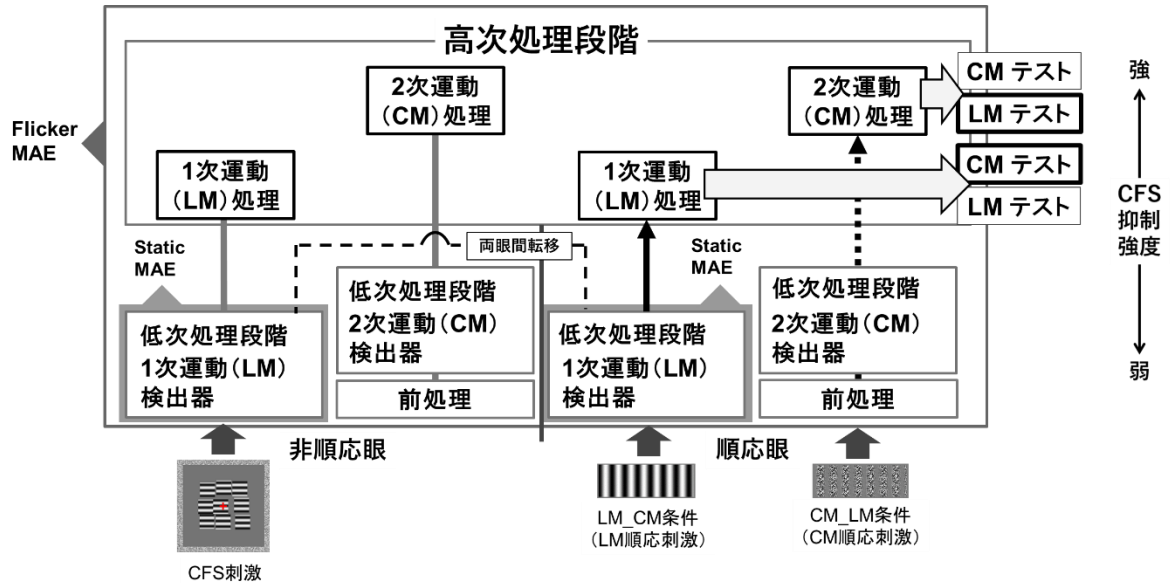


図 67 運動順応刺激段階とテスト刺激に反映される段階図

Note: 順応眼: 1次運動と2次運動が、運動現象に反映される段階を示す。1次運動順応後に2次テストを呈示した場合 (LM_CM 条件) と、2次テストで順応し1次テストを呈示した場合 (CM_LM 条件) で、テスト刺激に反映される刺激処理段階が異なることが想定される。また、テスト刺激の LM と CM についても、順応刺激の LM と CM 同様に処理の階層性が想定され、各順応刺激処理段階内で、テスト刺激処理の階層性が反映される。非順応眼: CFS 刺激が入力されていることを示す。上図は LM_CFS の入力が見された場合である。

図 67 に示した新たなモデルに、順応刺激の入力とテスト刺激に反映される段階の処理を図化した。繰り返しになるが、同眼条件では、CM-LM 条件の方が LM-CM 条件より MAE 減少度が有意に高かった (図 65) ことを確認しておく。

はじめに、1次運動順応後に2次テストを呈示した LM_CM 条件から整理する。低次処理段階では、入力された1次運動順応刺激に対し、1次運動検出器に基づく処理が行われ、高次処理段階に入力される。高次処理段階では、1次運動が入力された場合は、高次処理段階内の早い段階で、運動現象に変換されるため、CM テスト刺激を呈示した場合にも、順応刺激の早い処理を反映し、CFS による抑制効果が低く示された可能性が考えられる。

次に、2次運動順応後に1次テストを呈示した CM_LM 条件について整理する。CM_LM

条件は、MAE 減少度が LM_CM 条件より高かった。したがって、CFS の刺激抑制がより高次の段階で処理される視覚現象に対して、強い抑制を生じさせるのであれば (Maruya et al., 2008)、高次の運動として定義されている 2 次運動による順応は、CFS による抑制効果が、より生じやすいことが示唆される。また、LM テスト刺激が、入力された 2 次運動順応刺激情報を反映させるためには、2 次運動が特性を持たない運動現象に処理された後の情報が MAE に反映される可能性がある。つまり、CM 条件による順応後、LM テスト刺激は、より高次の段階の情報が反映される。以上のことから、CM_LM 条件は、CFS による抑制効果が強く影響した可能性が示唆される。

次に、他眼条件における各順応テスト刺激条件の MAE 減少度について考察する。他眼条件では、LM-CM 条件の方が CM-LM 条件より MAE 減少度が有意に高かった (図 64)。この結果は、同眼条件の MAE 減少度の結果と逆転している。上述したように、CFS の刺激抑制は、より高次の段階で処理される視覚現象に対して、強い抑制を生じさせる可能性がある。しかし、他眼条件の実験結果は、より高次で運動順応刺激の処理が行われている 2 次運動順応に 1 次テストを呈示した CM_LM 条件の MAE 減少度が低下し、1 次運動順応に 2 次テストを呈示した LM_CM 条件の MAE 減少度が増加した。このことを説明する 1 つの可能性として、順応眼で順応した情報が、非順応眼 (他眼) に両眼間転移する時、それらの情報は 1 次運動と 2 次運動による処理の階層性を反映しない可能性が示唆される。以下に、他眼条件における運動順応刺激段階とテスト刺激に反映される段階図を示した (図 68)。図右側には、順応眼に入力された刺激の処理段階と方向性を示した。図 66 に示したとおり、高次処理段階内でも 1 次運動と 2 次運動は段階的に処理される。非順応眼側には、順応眼で段階的な処理が行われたあと両眼間転移された情報が反映されるため、入力された順応刺激情報に低次、高次といった処理の差がないことが想定される。この時、他眼条件に呈示したテスト刺激は、その刺激特性に依存した段階での処理が反映される。つまり、LM_CM 条件の CM テスト刺激は、高次処理段階内のより高次の段階で処理され、CM_LM 条件の LM テスト刺激は、高次処理段階内の低次の段階で処理される。つまり、順応テスト刺激の処理段階に依存せず、テスト刺激の処理段階に MAE が反映されることが想定される。

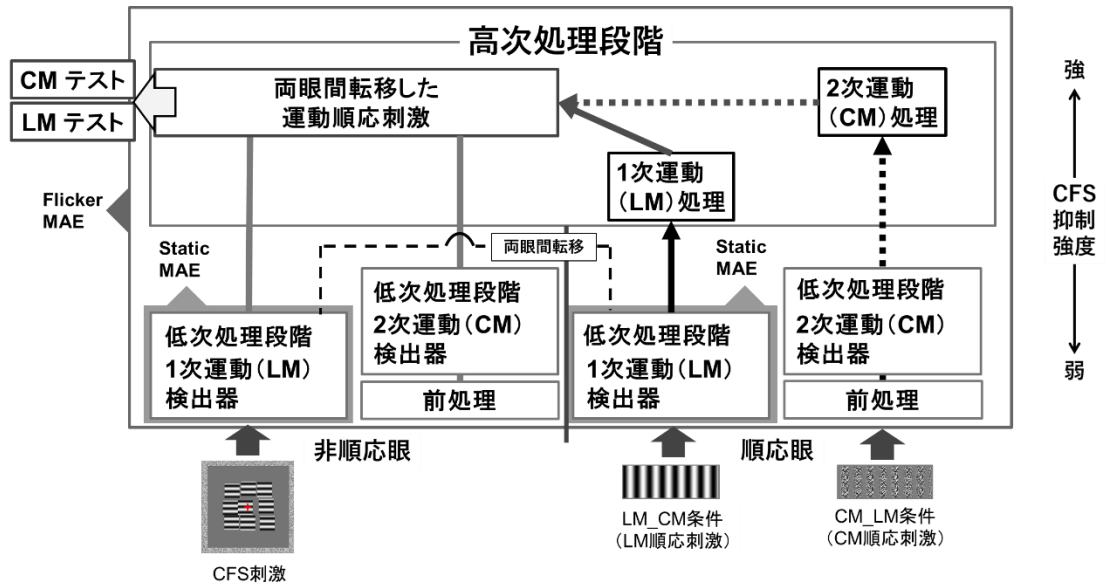


図 68 他眼条件における運動順応刺激段階とテスト刺激に反映される段階図

Note：順応眼：1次運動（黒矢印）と2次運動（黒破線矢印）が、運動現象に反映される段階を示す。運動情報に反映後の情報処理は、灰色矢印で示した。1次運動順応後に2次テストを呈示した場合（LM_CM条件）と、2次テストで順応し1次テストを呈示した場合（CM_LM条件）で、テスト刺激に反映される刺激処理段階は同様であることが想定される。非順応眼：CFS刺激が入力されていることを示す。上図はLM_CFSの入力が示されている。

上記の同眼条件の結果と他眼条件の結果を基に、順応段階とテスト刺激の処理が反映される段階の位置関係を示す（図 69）。図 69 では、同眼条件と他眼条件でテスト刺激を入力した場合の MAE に処理が反映される段階が異なる可能性が想定されている。つまり、同一水準の順応刺激を用いた場合、同眼条件は処理モデルの段階に合わせて MAE が生じ、他眼条件は両眼間転移によって LM、CM の順応刺激の処理が既に完了し、順応刺激に対する CFS の抑制において刺激水準間の差異が解消されることで、テスト刺激に対する処理の高さが MAE に反映される可能性がある。その反映される段階が、高次である場合、抑制が強くなり、低次である場合に抑制効果が低下する可能性が示唆される。

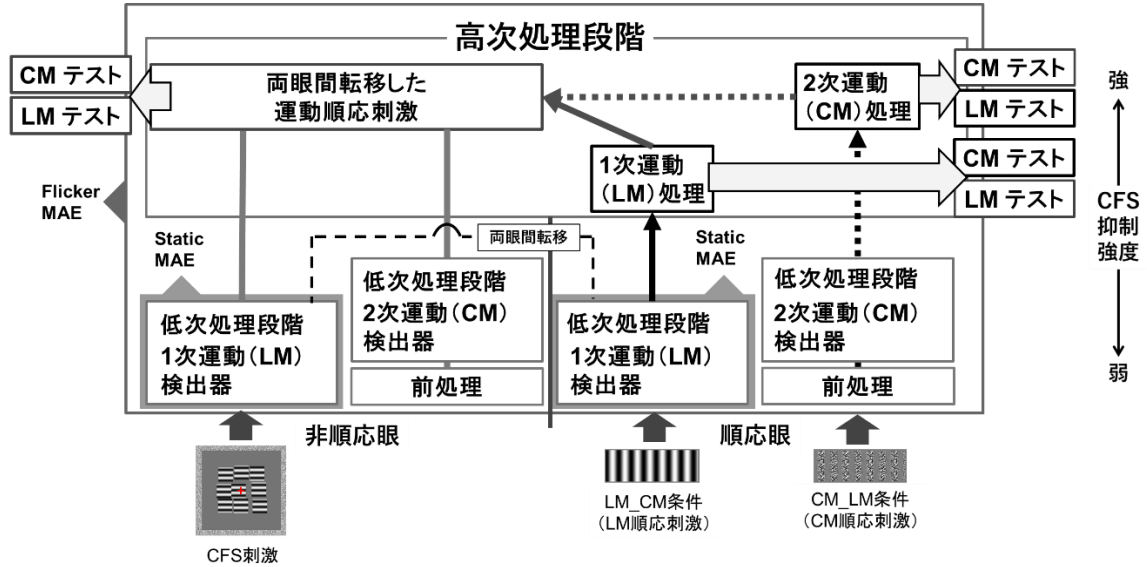


図 69 各呈示眼条件における運動順応刺激段階とテスト刺激に反映される段階図

Note: 1次運動と2次運動が、運動現象に反映される段階を示す。1次2次運動が運動現象に反映された後の情報処理は、灰色矢印で示した。同次元のテスト刺激を入力した場合にも、テスト刺激呈示眼によって、処理段階が異なる可能性が示唆された。

これらの考察から、高次処理段階内の処理には、1次運動と2次運動とが統合される前に、1次運動と2次運動が、統合されるための運動現象として処理される段階を介し、その処理段階が、1次運動か2次運動かによって異なる可能性が強く示唆される。

4.4 総合考察

本実験では、2次運動 (CM) の順応刺激が CFS によって知覚されない場合にも MAE が生じるのか、CFS の刺激特性を操作し、操作に応じた特徴選択的な抑制効果が生じるのか、さらには、CFS の特徴選択的な抑制を用いて、1次運動検出器と2次運動検出器の独立性について検討した。これらの検討結果を下記に項目ごとに考察する。

4.4.1 CFS によって順応刺激が知覚されない場合の2次運動処理

2次運動は、ランダムドットとランダムドットの間輝度に設定した灰色部で構成され、ランダムドット部と灰色部の平均輝度は同一であるため、輝度変調の移動は生じず、ランダムドット部のコントラスト 100% に対し、灰色部のコントラスト 0% というように、コントラストの強さ自体が移動するコントラスト変調刺激運動が生じている。輝度の分布が移動することによって知覚される運動である1次運動より2次運動は高次の属性による運

動と位置づけられており，1 次の運動検出器では 2 次運動を検出することができない (Chubb & Sperling, 1988 ; Cavanagh & Mather, 1989). CFS によって知覚されない運動の MAE を用いた先行研究は，1 次運動を用いた Maruya et al.(2008)に限られ，2 次運動に関しては看過されてきた. Maruya et al.(2008)は，1 次運動検出器によって処理された視覚運動の高次処理段階においては CFS 刺激によって運動残効が完全抑制され，知覚されない視覚運動は，高次処理段階では完全抑制されることを示した. 上述のように，1 次運動と 2 次運動は運動の処理経路や関与する処理段階が異なることが示唆されており(図 47)，知覚されない 2 次運動の処理は，知覚されない 1 次運動の処理と同様に処理の抑制が生じるのか否かについては検討すべき課題として残されていた. この問題について検討を行った本実験の結果，2 次運動による fMAE は，CFS によって MAE 持続時間は減少するものの，全実験参加者において完全抑制には至らなかった. CFS によって順応刺激が知覚されない場合の運動処理については，高次処理段階の処理が完全抑制されることが報告されているが (Maruya et al., 2008)，その知見は，1 次運動検出器に限定された特性の可能性がある. CFS によって知覚されない 2 次運動の順応による場合にも fMAE が生じるとの本実験の知見は，知覚されない運動の処理機構に，これまでに明らかとされて来なかった処理特性があることを示している.

低次処理段階の両眼間転移のルートの有無について考察する. 1 次運動における順応については，低次処理段階での両眼間転移するルートの存在が示唆されている (Nishida & Ashida, 2000) ことで，他眼条件において fMAE を測定する際に低次処理段階の介入が想定されるが，2 次運動処理機構では，低次処理段階の両眼間転移のルートについての有無は証明されていない(図 47). これは，2 次運動では，低次処理段階の反応を取得できる sMAE が生じないことが原因である. しかし，本実験結果は，CFS による抑制度を，他眼条件と同眼条件で比較することで，低次処理段階の処理機構に両眼間転移するルートの存在を検討することができた. 低次処理段階に 2 次運動処理による両眼間転移のルートが存在しているのであれば，LM 条件 (1 次運動) のように呈示眼条件間で，MAE 減少度の差が生じないことが予測される. 実験 3.1 の MAE 減少度の結果 (図 56)，LM 条件では呈示眼による効果が認められなかったが，2 次運動順応と 2 次テスト刺激を用いて fMAE を測定した CM 条件では呈示眼の主効果が認められ，他眼条件の方が同眼条件より MAE 減少度が高かった. この結果は，2 次運動を処理する際には，低次処理段階レベルの両眼間転移が生じていない可能性を示唆する.

4.4.2 CFS の特徴選択的な抑制効果について

CFS の特徴選択的な抑制効果については，CFS 刺激と同時に呈示する刺激の特徴が CFS 刺激と一致している場合に抑制効果が増加することが報告されている (Yang et al.,2014). CFS による運動視に対する特徴選択的な抑制効果については，Moor, wagemans, & de-Wit

(2014)の CFS を動的な刺激で構成すると運動刺激が長時間知覚的に抑制されるとの報告が1つあるだけであり、本研究の実験結果は、1次運動と2次運動の処理の独立性を示す結果であるとともに、運動刺激を含むCFS刺激の特徴選択的な抑制効果が、統合された運動に対しての選択的な効果ではなく、「1次運動」「2次運動」といった、細分化された刺激特性に対して機能することを示す結果である。上述したように、1次運動によって構成されたLM_CFS条件は1次運動(LM)に対して選択的な抑制を示したが、2次運動によって構成されたCM_CFS条件は、2次運動(CM)を処理する視覚検出器に対して選択的な抑制を示さなかった。また、1次運動によって構成されたLM_CFS条件と2次運動(CM)、2次運動によって構成されたCM_CFS条件と1次運動(LM)の各組み合わせで実験を行った場合、CFS刺激と順応テスト刺激の処理が異なっており、それぞれの刺激が処理される視覚検出器が異なることからMAE減少度が低下しCFSの抑制効果が認められなかった。この結果は、CFS刺激が示す特徴選択的な抑制効果は、「動き」に対してだけではなく、その運動特性に依存した抑制効果を示す可能性がある。

また、本実験ではCM_CFS刺激とCM条件間で、2次運動の背景部のテクスチャーが異なった。CM_CFS条件で用いたテクスチャーは、空間周波数6.0 c/dの輝度変調のある横方位正弦波刺激であったが、2次運動順応刺激とテスト刺激に用いた背景テクスチャーは、ランダムドット刺激であった。この操作は、2次運動を用いたCM_CFS条件で運動順応刺激を順応時間中、知覚させないための刺激強度を確保するために必要な操作であった。CM_CFS条件の背景テクスチャーをランダムドットに設定した場合、順応刺激を抑制させるために必要な刺激強度に達する刺激の作成には至らず、順応刺激が抑制され難かった。このことから、CM_CFS刺激を作成する際の背景テクスチャーとして正弦波刺激を採用した。つまり、上述したCM_CFS条件とCM条件の運動処理経路が一致した場合にも関わらず、抑制効果が増加しなかった結果は、背景テクスチャーが異なることで、特徴選択的な抑制が生じなかった可能性を排除できない。つまり、CFSによる特徴選択的な抑制効果は、1次運動に関して言えば、テクスチャーや空間周波数などに関係なく、1次運動・2次運動といった運動の性質に対して抑制効果を及ぼす可能性がある。しかし、2次運動といった1次運動より高次の運動に関しては、CFS刺激のテクスチャーなどの成分が影響する可能性のあることが示唆された。

4.4.3 CFS の特徴選択的な抑制効果を用いた 1 次運動検出器と 2 次運動検出器の独立性について

1 次運動検出器と 2 次運動検出器の処理経路については、同一機構の機能差としてではなく、1 次運動検出機構と 2 次運動検出機構が別個に存在するモデルが現在主流として考えられている (Chubb & Sperling, 1988 ; Willson et al., 1992 ; Nishida et al., 1997 ; Nishida & Ashida, 2000) (図 46). 本実験 3.1 では、CFS の刺激特性と順応刺激の種類、テスト刺激の種類を、実験条件として組み合わせることで、運動処理段階と 1 次運動・2 次運動処理経路を分けることができた。実験 3.2 では、高次処理段階内で、1 次運動と 2 次運動処理とが統合されるために運動現象として処理されるタイミングが、1 次運動が入力された場合と 2 次運動が入力された場合とで異なる可能性を示す結果であった。本結果から、現行の Nishida & Ashida (2000) によるモデルを支持しつつ、高次処理段階内では、より細分化したモデルを提案した(図 69).

第 5 章 討論

5.1 CFS によって知覚されない運動の処理の特性

本論文は、CFS によって知覚されない運動情報の処理について、MAE を測定することで、その処理特性について検討することを目的とした。本論文で行った実験の独立変数については、視覚運動における運動処理段階の低次段階で処理されている刺激と高次段階で処理されている刺激に分けて検討された。以下に、各処理段階での本研究で得られた知覚されない運動情報の処理についての知見をまとめる。

また、CFS の抑制が、各運動刺激の独立変数によって変動するか否かについて検討することで、運動の処理経路について検討し、それらの知見に基づき、運動視処理モデルの検討における課題である、1 次運動と 2 次運動の処理の独立性の問題について検討し、運動視処理モデルの修正を行う。

5.1.1 CFS によって知覚されない運動の低次処理段階の検討

CFS によってターゲットとなる刺激が知覚されない場合の視覚の低次処理段階では、処理の減弱が生じるものの、完全には抑制されないことが示唆されている (Yang et al., 2014; Pournaghdail & Schwartz, 2020)。本研究でも、視覚運動の低次処理段階が反映される sMAE を測定することにより、知覚されない運動刺激の低次処理段階の処理特性について検討した。その結果、「第 2 章 実験 1.1, 1.2, 1.3」に示したように、sMAE の減弱が生じるが、完全抑制されるわけではないことが明らかとなり、先行研究と同様に、運動視においても低次処理段階において知覚されない刺激の処理が、生じることが確認された。

上記の実験結果に基づき、以下に CFS による知覚抑制の詳細について議論する。すなわち、CFS によってターゲットとなる刺激が知覚されない時、運動処理に対して一律の抑制が生じているのか、それとも、ある刺激特性の処理に対して選択的な抑制が生じるのかについて、各実験設定における独立変数ごとに整理する。

5.1.1.1 空間周波数選択性に関して

視覚運動の脳内での最初の処理段階では、時空間周波数の処理が行われており (Waston & Ahumada, 1985)、視覚運動における空間周波数処理と CFS による運動刺激の知覚的抑制の相互作用を検討することは、知覚されない運動の処理が、低次段階の運動検出器において抑制されているのか、単に処理の減弱が生じているのかを明らかにする上では重要である。

実験 1.2, 実験 1.3 より、順応刺激とテスト刺激の空間周波数が一致した場合に、MAE の持続時間が増加し、順応刺激とテスト刺激の両刺激間の空間周波数に 1 オクターブ (順応刺激の空間周波数 $\times 2.0$, または, $\times 0.5$) 以上の差異が生じると MAE が減弱するといった空間周波数選択性 (Blakemore & Campbell, 1969)

を示す傾向が、CFSの有無にかかわらず認められた。この結果は知覚されない視覚運動に対しても、低次段階の処理システムが機能していることを示す。また、順応刺激とテスト刺激との空間周波数に差異がある際のCFSの抑制効果と、順応刺激とテスト刺激との空間周波数が一致している場合のCFSの抑制効果とを比較した。これは知覚されない情報の処理を行うにあたって、効率的な情報処理を行うために、順応刺激成分に対しての処理を促進し、それ以外の成分に関しては、処理の抑制が生じる可能性を考慮しての検討であった。しかし、順応刺激とテスト刺激の空間周波数の差異によっては有意な抑制効果の差異は認められず、いずれの条件でも同程度の一定量の抑制が生じた。

これらの結果から、低次処理段階における空間周波数処理は、「1. CFSによって順応刺激が知覚されない場合にもその処理機能は維持される」、「2. 順応刺激が知覚されないことによる処理の減弱は生じるが、その抑制は順応刺激とテスト刺激の空間周波数の差異に関わらず一定である」という2点の処理特性が示唆された。

しかし、順応刺激の空間周波数の高低が、運動処理に影響するか否かについて検討したところ、CFSによる抑制効果が順応刺激の空間周波数によって変動することが示された。実験1.1の結果、空間周波数が増加するのに伴って抑制効果が減少する傾向にあることが示された。この知見は、先行研究(Tsuchiya & Koch, 2005; 本居・山本,2021)同様、知覚されない情報の処理では空間周波数が低い場合、選択的に処理の抑制が生じる可能性があることを示唆している。

5.1.1.2 両眼間転移に関して

両眼間転移について検討することは、低次処理段階における単眼性細胞と両眼性細胞の処理について検討することを可能とする。低次処理段階における両眼間転移はCFSが呈示されない場合においても50%程度で完全でないことが報告されている(Hubel, 1988.; Mitchell, Reardon, & Muir, 1975)。それは、低次処理段階(主にV1における)の処理が主に単眼性であり、両眼性の処理を担う両眼性細胞の比率が単眼性細胞と比較して少ないという生理学的知見(Mitchell et al., 2008)からも示唆される。そのため、CFS下での両眼間転移について検討することは、運動刺激が知覚されていない場合での、数の少ない両眼性細胞の処理の特性を検討することとなる。

本研究の結果、運動順応の低次処理段階における両眼間転移については、CFSによって順応刺激が知覚されない場合にもsMAEが生じることが示された(第2章; 実験1.1, 1.2)。また、空間周波数選択性の効果は、両眼間転移時にも確認された(第2章; 実験1.1, 1.2, 1.3)。

CFS を用いた知覚されない刺激の低次処理に関する実験的検討において、両眼間転移について検討した研究はほとんどない。上記の結果から、低次処理段階での両眼性細胞に対する順応においても、順応刺激が知覚されない場合にも運動の処理と空間周波数の処理が行われていると考えられる。

また、テスト刺激の呈示が他眼条件と同眼条件によって、CFS による抑制効果が異なるのか検討したところ、MAE 減少度には呈示眼条件間に有意差は認められなかった。このことは、CFS による抑制効果が、低次処理段階においては単眼性細胞による処理と両眼性細胞による処理とのいずれに対しても同様の効果を及ぼすことを示しており、低次処理段階レベルでも、知覚されない刺激に対する両眼間の処理ルートが遮断されることはなく、単眼性細胞と同程度に処理されると考えられる。

5.1.1.3 相対運動検出器に関して

CFS と視覚運動の研究において相対運動についてはこれまで検討されて来なかった。第 3 章実験 2 では相対運動による順応とターゲット運動の順応に対して CFS を用いて順応刺激の知覚を抑制した場合、sMAE に差異がみられるかどうかについて検討した。相対運動検出器の処理系は、単純運動検出器の処理とは独立して処理されていることが示唆されており、CFS による順応刺激に対する知覚抑制効果が、相対運動と単純運動で異なるのかについて検討した。

その結果、CFS による知覚されない相対運動に対する抑制は、単純運動に対する抑制より有意に低かった。また、相対運動条件での CFS あり条件と CFS なし条件との間に MAE 持続時間の有意差は認められず、相対運動の検出器が、運動の知覚の成否に関わらず、運動情報処理が適切に行われている可能性が示唆された。また、このことは、単純運動検出器と相対運動検出器の処理が独立していることを示すものであり、Swanston & Wade(1992)、蘆田 & 須佐見(1995)が示した、単純運動と相対運動の処理の独立性についても支持する結果であった。

5.1.2 CFS によって知覚されない運動の高次処理段階の処理の検討

高次処理段階での順応は CFS によって完全に抑制されることが示唆されており (Yang et al., 2014)、1 次運動を用いた運動順応による fMAE は、完全抑制されることが示唆されている (Maruya et al., 2008)。また、fMRI の結果からも完全抑制、または、強い抑制が生じることが示唆されている (Pournaghdail & Schwartz, 2020)。本研究では、視覚運動処理において高次処理段階で処理されている 2 次運動検出器 (Willson, Ferrera, & Yo, 1992) に着目し、CFS によって知覚されない運動刺激の

高次処理段階の処理特性について検討した。

5.1.2.1 2次運動検出器に関して

本研究で用いた2次運動はコントラストの移動による運動で、1次運動の検出器では2次運動を検出することができない(Chubb & Sperling, 1988; Cavanagh & Mather, 1989)。これまで論じてきた、低次処理段階におけるCFSによって知覚されない運動の処理は、1次運動検出器の処理を基に検討されており、2次運動の処理については先行研究による報告がない。

本研究の結果、2次運動によるfMAEは、CFSによって順応刺激が知覚されない場合にMAE持続時間の減少が認められたものの、完全抑制には至らなかった。CFSによって順応刺激が知覚されない場合の運動処理については、高次処理段階の処理が完全抑制されるとの知見が報告されているが(Maruya et al., 2008)、それは、1次運動検出器の特性を反映させたものであった可能性がある。CFSによって知覚されない2次運動の順応によってfMAEが測定されるという本研究の知見は、2次運動検出器が、運動の知覚の有無にかかわらず処理を維持することを示唆しており、知覚されない運動の処理機構の新たな特性を示す結果である。しかし、2次運動の順応によるfMAEは、CFSの刺激条件によって変動することも見いだされた(第4章 実験3.1)。この問題については、以下の項目5.2において改めて検討する。

5.1.2.2 fMAEにおける両眼間転移について

Maruya et al.(2008)が報告したfMAEの両眼間転移の完全抑制は、低次処理段階の処理が反映されるsMAEの両眼間転移を生じさせないために、順応刺激の空間周波数と1.5オクターブの差異のあるテスト刺激によって測定されたものであった。しかし、実験1.2の結果では、低次処理段階の両眼間転移が、CFSによって知覚されない場合においてもsMAEが生じており、低次処理段階での両眼性細胞への順応効果が生じていることを示した。つまり、Maruya et al.(2008)が報告したsMAEの両眼間転移が生じない条件で検討されたfMAEの両眼間転移の結果は、使用したテスト刺激に大きく依存した結果であると考えられる。彼らの実験設定は、fMAEの高次処理段階の処理のみをfMAEに反映させるための設定であった。本研究で測定したfMAEの両眼間転移は、高次処理段階だけでなく、低次処理段階の処理も反映されることが示唆されるものであり、fMAEの完全抑制は生じなかった。また、fMAEにおける低次処理段階での両眼間転移の処理ルートを想定することで、実験3.1の結果は解釈された。これらの結果は、fMAEが低次処理段階から高次処理段階においての処理が反映されることを

示唆する視覚運動処理段階モデルを支持する結果であった。

5.1.3 CFS によって知覚されない運動の低次処理段階と高次処理段階における処理について

これまでの検討から，CFS によって知覚されない運動の運動処理特性が明らかとなった。すなわち，低次処理段階における 1 次運動検出器では時空間周波数による運動処理特性が保存され，かつ両眼間の情報処理が共有されていることが示唆された。また，1 次運動検出器の中でも相対運動の検出器は，CFS によって知覚的には抑制されるが処理は維持されることが示唆された。Yang et al., (2014)は，低次処理段階に対する CFS による知覚的抑制の効果は，「1. CFS により知覚されない運動の低次段階の処理は，完全には停止せず維持される。」「2. CFS により知覚されない運動の低次段階の処理には，一定程度の抑制が生じる。」ことを報告している。本研究での結果は，これらの知見を支持するとともに，新たな知見を加えるものであった。それは，「3. CFS により知覚されない運動の低次段階の処理には，運動が知覚されないことによっても抑制されない処理ルートが存在する。」である。このことは，CFS によって知覚されない情報の処理は，単なる通常の処理が劣化したものという位置づけではなく，運動が知覚されないことで抑制される処理ルートと，知覚の有無にかかわらず適切に処理されるルートが存在することを示唆している。

また，これらの処理が関与しない 2 次運動検出器では，高次処理段階の順応効果を示し，CFS によっても完全には抑制されず，一定程度の処理が維持される可能性が示唆された。このことは，1 次運動による順応が高次処理段階では完全抑制されるとの知見 (Maruya et al., 2008) とは異なり，知覚されない運動の処理は，運動検出器の違いによって処理特性が異なることを示唆している。

5.2 CFS の抑制特性を用いた運動残効による視覚運動処理モデルの検討

視覚運動に関する処理モデルは，様々なモデルが提案されているが，MAE に関する研究を基に提案されたモデルは，Nishida & Ashida (2000)の運動視段階処理モデルが一般的である(図 69)。本研究は，このモデルに「CFS 抑制強度」という新たな尺度を加えたモデルの検討を行う。

CFS の抑制特性は，CFS 刺激と同時呈示されるターゲット刺激の処理段階が，低次処理段階であると CFS 抑制強度が低く，高次処理段階であると CFS 抑制度が高いことが示唆されている (Yang et al., 2014)。そこで，本実験で使用した刺激特性に対する情報処理が視覚運動処理段階内の低次または高次であるのかについて，CFS 抑制強度を基に検討しモデルに組み込んだ。CFS 抑制度は MAE 減少度の結

果を基に示した。

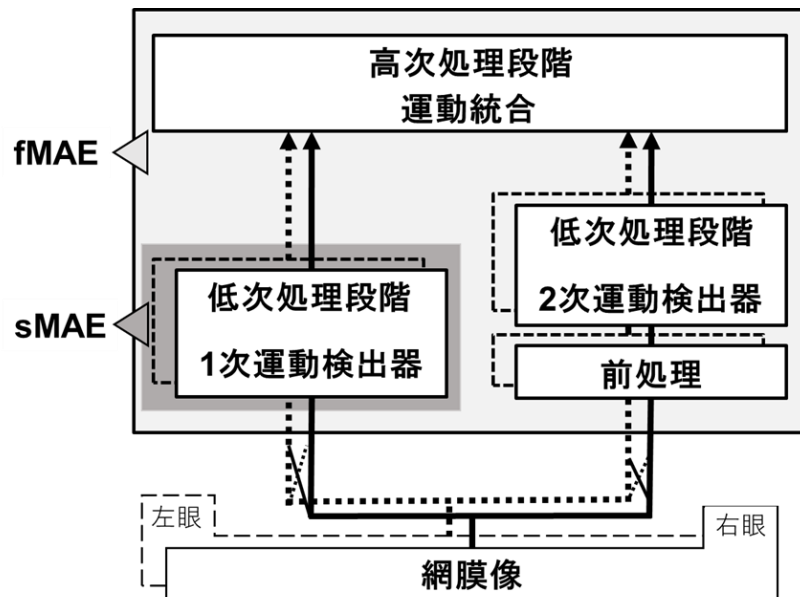


図 69 Nishida & Ashida(2000)が想定している運動処理段階モデル（図 10 を再掲）

Note：1 次運動は，低次処理段階にある 1 次運動検出器によって処理され，その処理結果が sMAE に反映される．2 次運動は，低次処理段階による処理が想定されているものの sMAE には反映されない．高次処理段階では，1 次運動と 2 次運動が運動統合される．fMAE は，1 次運動と 2 次運動の両運動に反応し，低次処理段階と高次処理段階の両段階の処理が影響することが示唆されている．

5.2.1 運動処理段階モデルにおける空間周波数処理の関係

空間周波数処理は，低次処理段階における 1 次運動検出器で処理されることが示唆されている (Waston & Ahumada, 1985)．そこで，sMAE による空間周波数処理特性について CFS との関係を検討した結果，「5.1.1.1 空間周波数選択性に関して」に記したように，低空間周波数の方が高空間周波数より CFS 抑制強度が高いことが示された．本結果を，Nishida & Ashida(2000)が想定している運動処理段階モデルに組み込み，新たなモデルとして示した（図 70）．

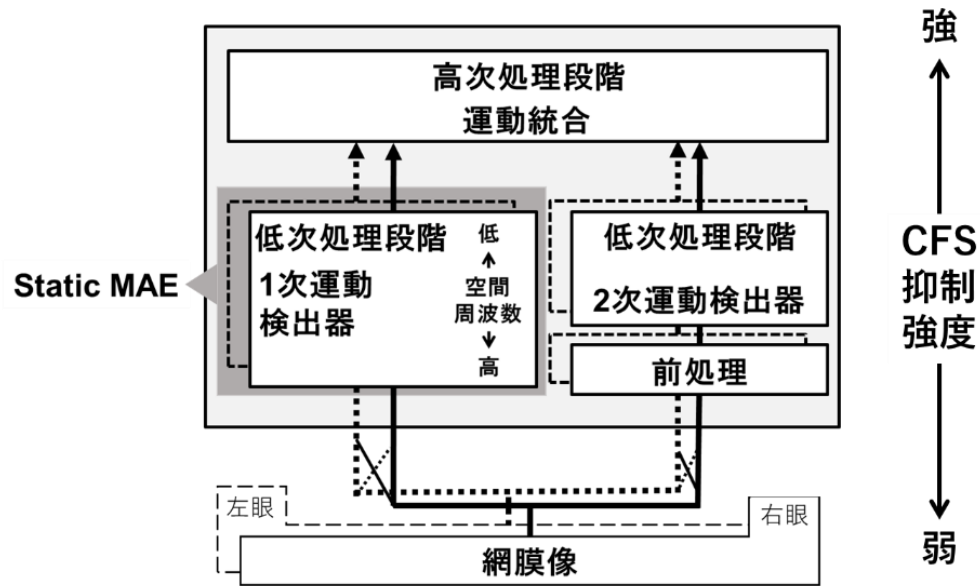


図 70 CFS を介した空間周波数処理モデル

Note: 従来の運動残効を用いた運動視処理段階モデル (Nishida & Ashida, 2000) に, CFS によって知覚されない場合の空間周波数処理特性を組み込んだ。

5.2.2 運動処理段階モデルにおける相対運動処理の関係

相対運動検出器は、単純運動処理を基に相対的な運動成分を処理することが示唆されている (塩入, 1992)。この検出器は、単純運動検出器とは別の処理経路があることが示唆されているが、低次処理段階から経路が異なるのか、高次処理段階に到達した段階で処理経路が分かれるのかについてはいまだ十分に解明されていない。

しかし、CFS を用いた本結果から、単純運動と相対運動は異なる処理経路である可能性が示唆された。相対運動順応は、CFS によって順応刺激が知覚されない場合にも抑制されず MAE が生じた。この結果は、視覚運動の低次処理段階において、相対運動検出器による運動処理が、知覚の有無にかかわらず、抑制されずに処理される視覚処理系の存在を示唆する結果である。この結果を従来の運動処理段階モデルに反映し新しいモデルを作成した (図 71; 図 45 を再掲)。

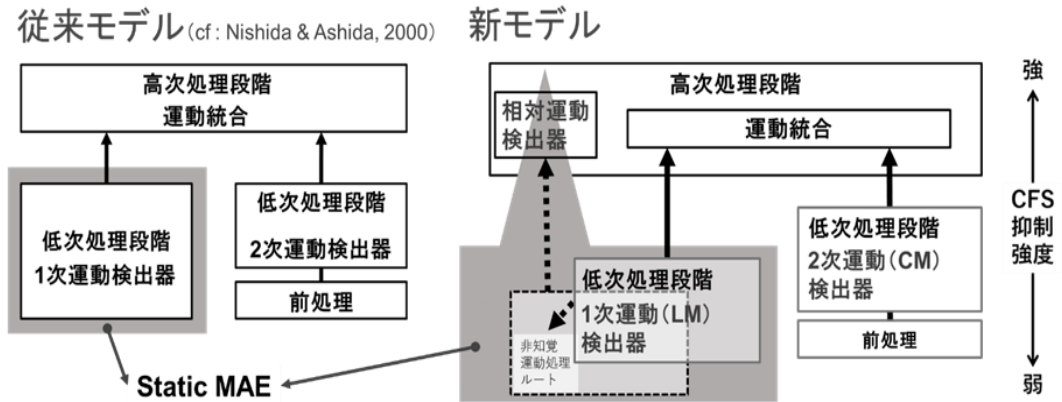


図 71 CFS を介した単純運動と相対運動の処理モデル (図 45 を再掲)

Note: 左図は、従来の運動残効を用いた運動視処理段階モデル (Nishida & Ashida, 2000 を参照にして作成)。相対運動処理のルートが記述されていない。右図は、本実験結果から想定される運動処理モデルである。相対運動検出器の存在は高次処理段階内に組み込まれていることが生理学的研究で示唆されている。また、低次処理段階内における知覚運動の処理ルートと非知覚運動の処理ルートと 2 分されている。単純運動は知覚運動の処理ルートに入力され、相対運動は、非知覚運動の処理ルートに入力される。また、非知覚運動ルートは CFS の影響を受けない。

5.2.3 運動処理段階モデルにおける 1 次運動処理系と 2 次運動処理系の関係

1 次運動検出器と 2 次運動検出器については、現在、低次処理段階における個別の系が存在するモデルが主流である (Chubb & Sperling, 1988; Willson et al., 1992; Nishida et al., 1997; Nishida & Ashida, 2000)。上記のモデルは、MAE を用いた実験からも支持され、主に、運動視の低次段階の順応効果を反映している sMAE は、1 次運動刺激の順応によってのみ誘導され、2 次運動刺激への順応によっては誘導されない。この知見は、低次処理段階では、1 次運動の処理が、2 次運動の処理とは独立していることを示唆する。2 次運動は 1 次運動検出器では処理されないが、高次処理段階に入力される前に何らかの前処理(非フーリエ処理)を経た後で、低次処理段階における 2 次運動処理が生じるモデルが想定されている (Chubb & Sperling, 1988)。

また、低次処理段階と高次処理段階の両段階が反映されている fMAE では、1 次運動と 2 次運動との相互順応が生じることから、高次処理段階で 1 次運動 2 次運動の処理経路が統合されるモデルが提案されている (Ledgeway, 1994)。

加えて、fMRI を用いた実験では、V1, V2, V3, VP, V4v, V3A, LO の 7 つの皮質と、動きに敏感な MT/MST (V5) において、1 次運動と 2 次運動で顕著に類

似した反応が認められることが報告されている (Adriane, David, Anders, & Roger, 2003). しかし, 同様に fMRI を用いた実験では, V3A と MT/MST (V5) において, 1 次運動と 2 次運動で独立した反応を示すことも報告されている (Ashida et al., 2007). このように, 高次処理段階において 1 次運動と 2 次運動が独立して処理されているか否かについては, 未だに結論が出ていない.

本研究では, CFS による抑制効果と MAE の相互作用について第 4 章において検討した. 第 4 章では, CFS 刺激を構成する運動刺激の種類と運動順応刺激の種類との組み合わせによって, CFS による抑制量が変わるのか否かを検討するため, 実験では, 運動処理段階モデルにおける低次処理段階と高次処理段階の両段階の関与が想定されている fMAE の持続時間を測定した. 実験 3.1 は, LM_CFS や CM_CFS に対して LM(1 次運動)による順応とテストの刺激組み合わせ条件と CM(2 次運動)による順応とテストの刺激の組み合わせ条件によって fMAE の持続時間が異なるのかを検討した. この実験設定は, 低次処理段階における 1 次運動検出器, 2 次運動検出器と, それらの処理を統合する高次処理段階における処理が, CFS の特徴選択的な抑制の効果を受けるか否かを測定することで, 1 次運動(LM) と 2 次運動 (CM) の処理経路が別なのか否かについて検討するためのものであった.

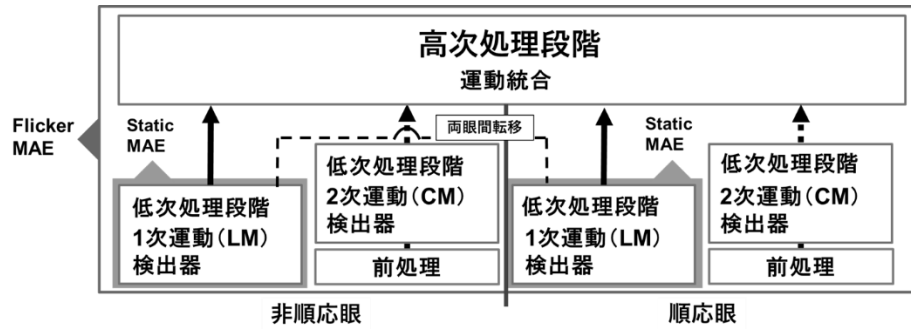
本実験設定は, CFS 刺激の種類が, 順応刺激の種類と一致した場合に, CFS による特徴選択的な抑制効果から MAE 持続時間が減少し, CFS 刺激の種類が順応テスト刺激の種類と不一致の場合に, CFS による抑制効果を受け難くなることが想定される. もしこの仮説が成り立つのであれば, 1 次運動 (LM) と 2 次運動 (CM) の運動処理機構が別の処理機構であり, それらが並列的に処理を行うという視覚運動段階処理モデル (Nishida & Ashida, 2000; 図 69)を支持することとなる. 一方, もし CFS 刺激の種類によって, 順応テスト刺激の種類とは関係なく, 刺激順応が抑制されるのであれば, CFS の特徴選択的な抑制効果を考慮すると, 1 次運動 (LM) と 2 次運動 (CM) とは, 視覚運動として同一の処理機構が処理していることとなり, 単一の処理機構が 2 種類の運動処理を行っていることを示す結果となる. 実験 3.1 の結果は, LM_CFS により 1 次運動 (LM) が選択的に抑制され, CM_CFS により 1 次運動が選択的に抑制されないことを示した. この結果は, 1 次運動 (LM) と 2 次運動 (CM) の運動処理機構が別の処理機構であり, それらが並列的に処理を行うというモデル (図 69: Nishida & Ashida, 2000)を支持する.

実験 3.2 では, LM_CFS や CM_CFS に対して, LM 順応による CM テスト刺激の fMAE 持続時間 (LM_CM 条件) と, CM 順応による LM テスト刺激による fMAE 持続時間 (CM_LM 条件) の, 1 次運動と 2 次運動の相互順応の効果について測定した. 1 次運動 (LM) と 2 次運動 (CM) が, 低次処理段階では別経路で処理され,

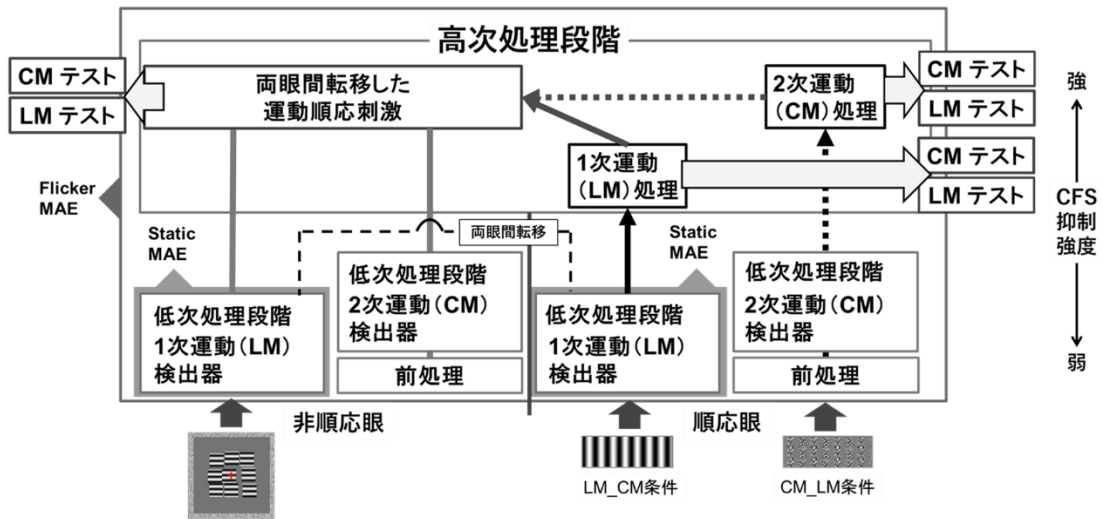
高次処理段階では、1次運動(LM)と2次運動(CM)とが統合され、運動として処理されるモデル(Nishida & Ashida, 2000)に基づき、本研究の1次運動と2次運動の相互順応の効果を検討することによって、低次と高次の両段階の運動順応効果が反映される fMAE の内、高次処理段階に対する運動順応効果のみを検討することができた。高次処理段階では1次運動(LM)と2次運動(CM)の情報が統合され、単なる「動き」として運動情報が処理されているのであれば、LM順応によるCMテスト刺激のfMAE持続時間(LM_CM条件)と、CM順応によるLMテスト刺激によるfMAE持続時間(CM_LM条件)の条件間に差が生じないことが予測される。他方、fMAE持続時間に差が生じた場合には、高次処理段階においても、1次運動(LM)と2次運動(CM)が別経路で処理されている可能性を示すものと考えられる。実験3.2の結果、1次運動(LM)と2次運動(CM)の相互順応によるfMAEには、CFSによる特徴選択的な抑制効果は生じず、CFSと順応刺激が一致した場合に抑制効果が強くなるという実験3.1で認められた効果は生じなかった。このことは、高次処理段階では1次運動と2次運動が一律に運動として処理されていることを示し、Nishida & Ashida(2000)の高次処理段階では1次運動と2次運動とが統合される運動処理段階モデルを支持する結果であった。

しかし、順応刺激に対するテスト刺激呈示眼によって、LM順応によるCMテスト刺激のLM_CM条件と、CM順応によるLMテスト刺激のCM_LM条件間で、呈示眼によって異なる抑制の傾向が示された。本研究で測定されるfMAEが高次処理段階内における順応結果を反映しているのであれば、高次処理段階では、両眼性細胞がほとんどを占めることが示唆されているため、テスト刺激を順応眼とは異なる他眼に呈示した場合と順応眼に呈示した場合との間で、CFSによる抑制効果の変動は生じないはずである。実験3.2の結果は、同眼条件においてCM-LM条件でLM-CM条件よりMAE減少度が有意に高く、他眼条件ではLM-CM条件でCM-LM条件よりMAE減少度が有意に高いことが、全実験参加者において認められた(図52)。これは、LM_CM条件とCM_LM条件は、高次処理段階の影響を測定しているにもかかわらず、テスト刺激の呈示眼によって抑制の程度が異なる結果が生じたこととなる。

これらの結果を統合的に解釈するためには、高次処理段階の1段階のみで説明されている従来のモデル(Nishida & Ashida, 2000)では説明ができない。この結果を統合的に説明し得る視覚運動段階処理モデルを以下に示す。



A. 従来の視覚運動処理段階モデル
(cf ; Nishida & Ashida, 2000)



B. 高次処理段階を細分化した新モデル

図 72 CFS を介した 1 次運動と 2 次運動の処理段階モデル

Note : 上図 A は、Nishida & Ashida (2000) が提案した視覚運動処理高次段階モデルを示した。高次処理段階が運動統合として細分化されていないことが示されている。下図 B は、本実験結果より提案された視覚運動処理高次段階モデルを示した。高次処理段階において、1 次運動と 2 次運動の処理段階が異なり、2 次運動の運動統合処理が 1 次運動の運動統合処理より高次である可能性を示した。また、非順応眼での処理は、順応眼にて処理された後、両眼間転移することが想定され、テスト刺激に反映される処理段階は同一となる可能性が想定される。

図 72 に実験 3.2 から考察される視覚運動検出器モデルを示した。従来のモデルと異なる点については、1 次運動検出器と 2 次運動検出器は、低次処理段階で独立しているが、1 次運動が入力された際と 2 次運動が入力された際に、高次処理段階においても、順応効果を反映する処理段階が異なる可能性を示すことである。1 次

運動検出器と 2 次運動検出器とは低次処理段階においては相互に独立性があり、高次処理段階内では統合されているとするモデルについては、多くの研究結果が支持するが、本実験の結果は、高次処理段階をより細分化しなければならないことを示している。この仮説は、fMRI を用いた実験からも支持されると考えられる。即ち、V5 や MT 野における 1 次運動と 2 次運動の処理の独立性の報告があり、低次処理段階だけでなく、高次処理段階においても 1 次運動と 2 次運動は個別に処理されている可能性も示唆されている (Ashida, Lingnau, Wall, & Smith, 2007)。また、ネコの第 17 野と第 18 野には、2 次運動に応答する細胞の存在が示唆されている (Zhou & Baker, 1993)。

他方、Adriane et al.(2003)の報告した、fMRI を用いた実験では、V1 から MT/MST (V5) にかけて、1 次運動を観察させた場合と 2 次運動を観察させた場合とで顕著に類似した反応が認められることも報告されている。また、1 次運動と 2 次運動は同一の処理経路で処理されているとする報告も存在する (Benton & Johnston 2001)。これらの報告は、本研究の実験 3.1 の結果や、運動処理モデルの報告 (Chubb & Sperling, 1988 ; Willson et al., 1992 ; Nishida et al., 1997) や、運動残効を用いた過去の実験 (Nishida & Ashida, 2000)、2 次運動による順応によって sMAE が誘導されない報告と整合しない。

また、非順応眼においては、実験 3.2 の結果から、CM_LM 条件の方が LM_CM 条件より MAE 減少度が高く、同眼条件における MAE 減少度の結果と逆転していた。この結果は、他眼条件での MAE が、順応眼における処理過程を経て、両眼間転移しテスト刺激に反映されたため、順応刺激に反映される処理段階は同一であったが、テスト刺激に用いられた LM テストと CM テストの刺激自体に、処理の階層性が介入するため、1 次運動検出器において処理される LM テストより 2 次運動検出器において処理される CM テストの方が、抑制効果が高くなるのだと考えられる。

本研究で修正されたモデルは、運動段階の低次処理段階においては、1 次運動検出器や 2 次運動検出器といった経路が存在し、この段階ではそれぞれの検出器に独立性が保たれつつ、高次処理段階においても、1 次運動と 2 次運動が統合運動に変換される段階についても、相互に独立した新たな運動処理段階が存在することを示唆するものである。

5.3 知覚されない運動の処理の意味

運動視現象は、人間にとって重要な情報であることは古来から知られている。本研究は、運動現象が知覚されない場合、その運動処理に影響が生じるのかについて

検討してきた。本研究で得られた知見を基に図 73 に CFS と運動処理過程の処理モデルを示す。

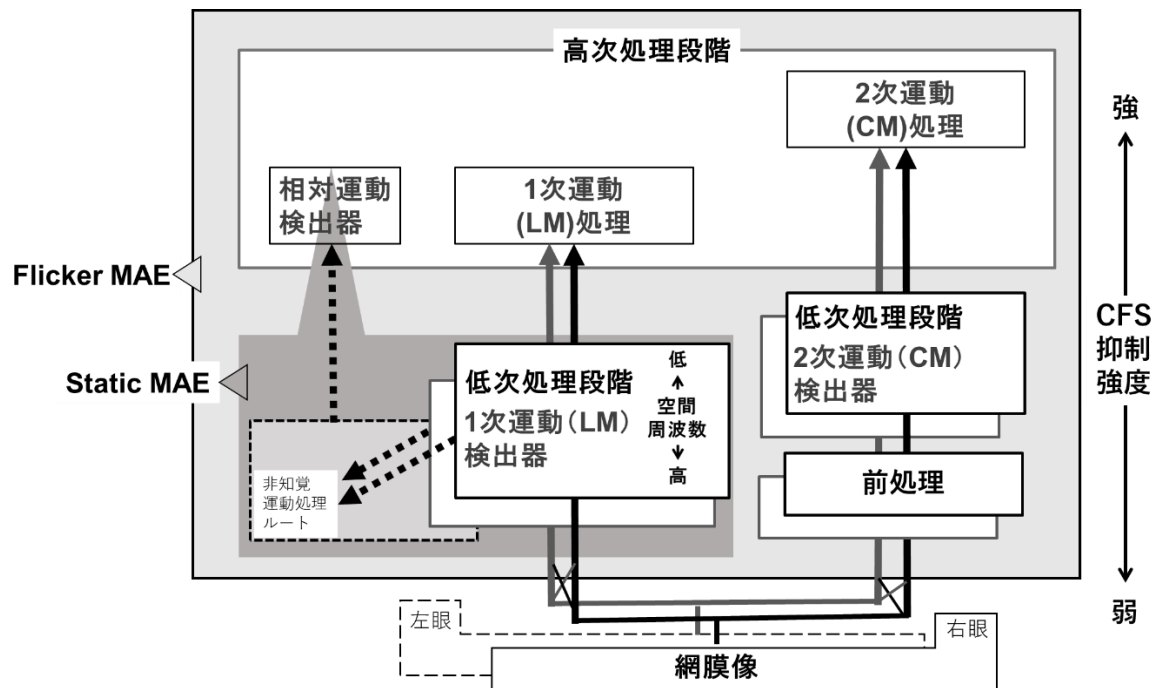


図 73 本研究から想定される運動処理段階と CFS による抑制のモデル

Note: 各運動が CFS と同時に入力された際に処理される処理経路を示した。黒矢印が処理の方向性を示している。相対運動検出器の非知覚ルートは点線で示した。また、高次処理段階においては、1次運動と2次運動が、運動現象に変換される段階が異なることを示した。

CFS によって知覚されない 1 次運動の処理は、単純運動として 1 次運動検出器に入力され、単純運動から抽出される相対的な運動の処理ルートに分かれる（実験 2.1）。実験 1.1 では、単純運動における空間周波数処理の特性について検討し、空間周波数が低い場合に、抑制強度が高いことが示され、1 次運動検出器において空間周波数処理の優先度が異なる可能性が示された。

実験 2.1 では、単純運動のみ入力された場合では、運動処理に運動知覚を必要とするため、CFS による sMAE の減弱が生じ、相対運動の場合では、運動処理に運動知覚を必要としないため、CFS による sMAE の減弱が生じない。以上の結果から、この 2 つの運動は単一の処理系で処理が行われているわけではなく、単純運動は、運動の知覚が必要な処理ルートを通り、相対運動の処理には運動の知覚が不要の処理ルートが想定される。

1次運動は、2次運動によって構成された CFS 刺激の時は fMAE が抑制され難く、1次運動を主とした CFS 刺激では fMAE が抑制された。この CFS による特徴選択的な抑制は、1次運動と2次運動の処理ルートが個別に存在する可能性を示す(実験 3.1)。また、2次運動順応による fMAE の持続時間は、CFS によって知覚されない場合に減弱したことから、2次運動の処理についても運動の知覚が必要であることが示唆される。また、実験 3.2 より高次処理段階においても、1次運動と2次運動が統合運動に変換される段階についても、1次運動と2次運動とで相互に独立した新たな運動処理段階が存在することを示唆するものである(5.2.2 参照)。

高次処理段階においては、実験 3.2 より、順応刺激とテスト刺激に1次運動順応(LM 順応)による2次刺激(CM テスト)と、2次運動順応(CM 順応)による1次刺激(LM テスト)のように、高次処理段階に限定された処理が反映される実験条件で fMAE を測定した場合、CFS の種類によって抑制効果の変動が生じなかった。この結果は、高次処理段階においては、1次運動(LM)と2次運動(CM)が「動き」として統合された後に、その CFS の抑制が介入し、その CFS 刺激特徴が高次処理段階では影響しないことを示唆する。また、知覚されない運動視は、高次処理段階において、完全抑制されることが示唆されている(Maruya et al.,2008)。しかし、本研究の実験結果では、fMAE は完全抑制されず、処理の減弱が生じただけであった。この結果は、運動処理の高次処理段階において、知覚されない運動が処理される運動処理系が存在する可能性を示唆するものである。

本研究結果は、視覚運動の処理には CFS による抑制が生じるものの、その処理が完全に遮断されることはなく、運動視処理システムは必ずしも運動の知覚を必要条件とはしないことを示すものであり、運動処理システムの頑健性を示すものであった。また、相対運動現象などの運動現象は、知覚されない場合にも抑制されず運動処理がされることが確認された。この結果は、視覚運動検出器が、知覚された運動の処理と知覚されなかった運動の処理とで異なる処理系から構成されている可能性を示すものであるが、この点については、今後の更なる研究により解明されることが期待される。

5.4 今後の検討

本研究を行った結果、現在想定されている CFS による知覚抑制時の視覚運動現象モデルについては、相対運動現象が、高次処理段階に入力された場合の処理特性や、相対運動現象と2次運動現象との相互作用など、各運動刺激間の相互作用について、新たな検討項目が生じた。今後、これらの刺激組み合わせ条件と CFS による知覚抑制との関係性について検討し、知覚されない運動現象の処理特性と、そ

れらから考察される，運動視処理段階モデルの知見をする必要があるだろう．

引用文献

- Adriane, E. S., David, C. S., Anders, M. D., & Roger, B. H. T. (2003). Functional MRI studies of human visual motion perception: texture, luminance, attention and after-effects. *Cereb Cortex*, 13(4), 340 - 349.
- Albright, T.D. (1992). Form-cue invariant motion processing in primate visual cortex. *Science*, 255(5048), 1141-1143.
- Allman, J., Miezin, F., & McGuinness, E. (1985). Direction- and Velocity-Specific Responses from beyond the Classical Receptive Field in the Middle Temporal Visual Area (MT). *Perception*, 14, 105 - 126.
- Amihai, I., Deouell, L., & Bentin, S. (2011). Conscious awareness is necessary for processing race and gender information from faces. *Conscious. Cogn.*, 20, 269–279.
- Antis, S. M. (1970). Phi movement as a subtraction process. *Vision Research*, 10, 1411-1430.
- Anderson, S. J., & Burr, D.C. (1985). Spatial and temporal selectivity of the human motion detection system. *Vision Research*, 25, 1147-1154.
- 蘆田 宏 (1994). 2 種類の運動残効と運動視機構. *心理学評論*, 37(2), 141-163.
- 蘆田 宏 (1997). 両眼間転移による運動残効の解析. *Vision*, 9(3), 119-123.
- Ashida, H., Lingnau, A., Wall, M B., & Smith, A. T. (2007). fMRI Adaptation Reveals Separate Mechanisms for First-Order and Second-Order Motion. *Journal of Neurophysiology*, 97, 1319-1325.
- Ashida, H., Lingnau, A., Wall, M. B., & Smith, A. T. (2007). fMRI Adaptation Reveals Separate Mechanisms for First-Order and Second-Order Motion. *Journal of Neurophysiology*, 97, 1319-1325.
- Ashida, H., & Osaka, N. (1995a). Difference of spatial frequency selectivity between static and flicker motion aftereffects. *Perception*, 23, 1313-1320.
- Ashida, H., & Osaka, N. (1995b). Motion aftereffect with flickering test stimuli depends on adapting velocity. *Vision research*, 35, 1825-1833.
- Ahida, H., Seiffert, A.E., & Osaka, N. (2001). Inefficient visual search for second-order motion. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics, Image Science, and Vision*, 18 (9), 2255-2266.
- Ashida, H., & Susami, K. (1995). Adaptational effects on the relative motion detecting mechanisms. *ITE Technical Report*, 19(46), 35-40.
- Ashida, H., & Susami, K. (1997). Linear motion aftereffect induced by pure relative motion. *Perception*, 26, 7-19.
- Bahrami, B., Vetter, P., Spolaore, E., Pagano, S., Butterworth, B., & Rees, G. (2010). Unconscious numerical priming despite interocular suppression. *Psychol. Sci.* 21,224–233.
- Blakemore, C., & Campbell, F. W. (1969). On the existence of neurons in the human visual system selectively sensitive to the orientation and size of retinal images, *Journal of Physiology*, 203, 237-260.

- Blake, R., & Logothetis, N. K. (2002). *Visual competition. Nat. Rev. Neuroscience.* 3, 13–21.
- Blake, R., Tadin, D., Sobel, K. V., Raissian, T. A., & Chong, S. C. (2006). Strength of early visual adaptation depends on visual awareness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 4783-4788.
- Born, R. T., & Tootell, R. B. (1992). Segregation of global and local motion processing in primate middle temporal visual area. *Nature* ,357, 497–499.
- Braddick, O. J. (1974). A short-range process in apparent motion. *Vision Research.* 14. 839-847.
- Breese, B. B. (1909). Binocular rivalry. *Psychological Review*, 16, 410-415.
- Cameron, E. L., Baker, C. L. Jr., & Boulton, J. C. (1992). Spatial frequency selective mechanisms underlying the motion aftereffect. *Vision Research* , 32, 561-568.
- Carter, B. E., & Henning, G. B. (1971). The detection of gratings in narrow-band visual noise, *Journal of Physiology*, 219, pp.355-365.
- Cavanagh, P. (1992). Attention-based motion perception. *Science*, 257, 1563-1565.
- Cavanagh P., & Mather, G. (1989). Motion the long and short of it. *Spat Vis.*;4(2-3):103-29.
- Chaudhuri, A. (1990). Modulation of the motion aftereffect by selective attention. *Nature*, 344, 60-62.
- Chubb, C., & Sperling, G. (1988). Drift-balanced random stimuli: a general basis for studying non-Fourier motion perception. *The Journal of the Optical Society of America A.* Nov;5(11), 1986-2007.
- Chubb, C., & Sperling, G. (1989). Two motion perception mechanisms revealed through distance-driven reversal of apparent motion. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 86(8):2985-9.
- Cohen, M. A., Cavanagh, P., Chun, M. M., & Nakayama, K. (2012). The attentional requirements of consciousness. *Trends Cogn. Sci.* 16, 411–417.
- Crovitz, H., & Zener, K. (1962). A group-test for assessing hand and eye- dominance. *American Journal of Psychology* , 75, 271–276.
- Culham, J. C., & Cavanagh, P. (1994). Attentive tracking of counter phase grating produces motion aftereffect. *Investigative Ophthalmology and Visual science*, 35, 1622.
- Cutting, J. E. (1986). Perception with an Eye for Motion. The MIT press, 151-184.
- Derrington, A.M., & Badcock, D, R. (1985). Separate detectors for simple and complex grating patterns?. *Vision Research*, 25 (12) , 1869-1878.
- DeYoe, E.A., & Van Essen, D.C. (1988). Concurrent processing streams in monkey visual cortex. *Trends in neurosciences*, 11(5), 219-26.
- Drewes. J., Zhu. W., & Melcher. D. (2020). Mechanisms of suppression: How the classic Mondrian beats noise in CFS masking. *Journal of Vision* , 17(10):141.
- Drewes. J., Zhu. W., & Melcher. D. (2020). The optical spatial noise for continuous flash suppression masking is pink. *Scientific Reports*, 10, 6943.
- 江島 義道(1986). 空間周波数特性による視知覚現象の解析. *心理学評論*,29,257-277.

- Ferris, S. H. (1972). Motion parallax and absolute distance. *Journal of Experimental Psychology*, 95(2), 258–263.
- Foster, K. H., Gaska, J. P., Nagler, M., & Pollen, D. A. (1985). Spatial and temporal frequency selectivity of neurons in visual cortical areas V1 and V2 of the macaque monkey. *The Journal of Physiology*, 365, 331-363.
- Friend, S. M., & Baker, C. L. Jr. (1993). Spatio-temporal frequency separability in area 18 neurons of the cat. *Vision Research*, 33, 1765-1771.
- Fox, R., & Rasche, F. (1969). Binocular rivalry and reciprocal inhibition. *Perception and Psychophysics*, 5, 215- 217.
- George, M., Frans, V., & Stuart, A. (1998). *The Motion Aftereffect: A Modern Perspective*. A Bradford Book.
- Han, S., Lunghi, C., & Alais, D. (2016). The temporal frequency tuning of continuous flash suppression reveals peak suppression at very low frequencies. *Scientific Reports*, 6, 35723.
- Han, S, Lukaszewski, R., & Alais, D. (2018). Continuous flash suppression operates in local spatial zones: Effects of mask size and contrast. *Vision- Research*, 154, 105-114.
- 花沢 明俊 (2004). 視覚情報処理の神経機構. *映像情報メディア学会誌*, 58(2), 199-204.
- Hong, S.W., & Blake, R. (2009). Interocular suppression differentially affects achromatic and chromatic mechanisms. *Attention, Perception, and Psychophysics*, 71 (2), 403-411.
- Hubel, D. H. (1988). *Eye, brain and vision*. *Scientific American Library*, New York.
- Jiang, Y., Costello, P., Fang, F., Huang, M., & He, S. (2006). A gender- and sexual orientation-dependent spatial attentional effect of invisible images. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 17048–17052.
- Johansson, G. (1973). Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception & Psychophysics*. 14, 201–211.
- Johansson, G. (1975). Visual motion perception. *Scientific American*, 232(6), 76–88.
- Julesz, B. (1971). *Foundations of cyclopean perception*. U. Chicago Press.
- Kanai, R., Tsuchiya, N., & Verstraten, F. A. J. (2006). The scope and limits of top-down attention in unconscious visual processing. *Current Biology*. 16, 2332–2336.
- Kaplan, I. T. & Metlay, W. (1964). Light intensity and binocular rivalry. *Journal of Experimental Psychology*, 67, 22-26.
- Koch, C., & Tsuchiya, N. (2007). Attention and consciousness: two distinct brain processes. *Trends Cogn. Sci.* 11, 16–22.
- Koenderink, J. J., & van Doorn, A. J. (1976). Local structure of movement parallax of the plane, J. *Opt. Soc. Am.*, 66(7), 717–723.
- 小林 哲生 (2005). 両眼視野闘争:その謎解きから意識を探る. *認知神経科学*, 7(1), 44-49.

- Lankheet, M. J. M., Verstraten, F. A. J., & Møller, P. (1993). Selective attention to the components of transparent motion stimuli modulates the motion aftereffect. *Investigative Ophthalmology and Visual science*, 34, 1363.
- Ledgeway, T. (1994). Adaptation to second-order motion results in a motion aftereffect for directionally-ambiguous test stimuli. *Vision Research*, 34, 2879-2889.
- Ledgeway, T., & Smith, A.T. (1994a). The duration of the motion aftereffect following adaptation to first- order and second-order motion. *Perception*, 23 (10), 1211-1219.
- Ledgeway, T., & Smith, A.T. (1994b). Evidence for separate motion-detecting mechanisms for first- and second-order motion in human vision. *Vision Research*, 34 (20) ,2727-2740.
- Lehmkuhle, S. W., & Fox, R. (1975). Effect of binocular rivalry suppression on the motion aftereffect. *Vision Research*, 15, 855-859.
- Levelt, W. J. M. (1966). The alternation process in binocular rivalry. *British Journal of Psychology*, 54, 225-238.
- Livingstone, S. H., & Hubel, D. H. (1987). Psychological evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience*, 7, 3416-3468.
- Logothetis, N. K., & Schall, J. D. (1989). Neuronal correlates of subjective visual perception. *Science*, 245, 761-763.
- McCarthy, J. E. (1993). Directional adaptation effects with contrast modulated stimuli. *Vision Research*, 33 (18), 2653-2662.
- Maier, A., Logothetis, N. K., & Leopold, D. A. (2007). Context - dependent perceptual modulation of single neurons in primate visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 5620-5625.
- Mareschal, I., & Baker, CL, Jr.(1998). A cortical locus for the processing of contrast-defined contours. *Nat Neurosci*, 1(2):150-154.
- Maruya, K., Watanabe, H., & Watanabe, M. (2008). Adaptation to invisible motion results in low-level but not high-level aftereffects. *Journal of Vision*, 8(11):7, 1-11.
- McCarthy, J. E. (1993). Directional adaptation effects with contrast modulated stimuli. *Vision Research*, 33, 2653-2662.
- McColl, S. L. & Mitchell, D. E. (1997). Stereoanomalous observers show complete interocular transfer of the motion coherence adaptation aftereffect. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 38, S989.
- Mckee, S. P., Sliverman, G. H., & Nakayama, K. (1986). Precise velocity discrimination despite random variations in temporal frequency and contrast. *Vision Research* , 26, 609-619.
- Mitchell, D. E., Reardon, J., & Muir, D.W. (1975). Interocular transfer of the motion after-effect in normal and stereoblind observers. *Experimental Brain Research*, 22, 163-173.
- Miles, W. R. (1930). Ocular dominance in human adults. *Journal of General Psychology*, 3, 412-420.

- Moors, P., Wagemans, J., & de-Wit, L. (2014). Moving stimuli are less effectively masked using traditional continuous flash suppression (CFS) compared to a moving Mondrian mask (MMM): A test case for feature-selective suppression and retinotopic adaptation. *PLoS One*, 9 (5).
- Moradi, F., Koch, C., & Shimojo, S. (2005). Face adaptation depends on seeing the face. *Neuron*, 45, 169-175.
- 本居快(2021). 連続フラッシュ抑制下における運動順応と Test 刺激の空間周波数を一致させた場合の静止運動残効.*Vision*, 33(4) 161-173.
- 本居快・山本彩加(2020). 両眼視野闘争と連続フラッシュ抑制が示す抑制の空間周波数特性の検討.健康医療科学研究, No.11, 51-60.
- Mueller, T. J., & Blake, R. (1989). A fresh look at the temporal Flickers of binocular rivalry. *Biological Cybernetics*, 61, 223-232.
- Nakayama, K. (1985). Biological image motion processing: A review. *Vision Research*, 25, 625-660.
- 西田 眞也(1999). 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—, 光学, 28, 5, 242(12-19).
- 西田 眞也・竹内 龍人・蘆田 宏 (2000). 運動の知覚 日本視覚学会 (編). 視覚情報処理ハンドブック. 朝倉書店, 348-349.
- Nishida, S. & Ashida, H. (2000). A hierarchical structure of motion system revealed by interocular transfer of flicker motion aftereffects. *Vision Research*, 40, 265-278.
- Nishida, S., Ashida, H., & Sato, T. (1994). Complete interocular transfer of motion aftereffect with flickering test. *Vision research*, 34, 1149-1155.
- Nishida, S., Ledgeway, T., & Edwards, M. (1997). Dual multiple-scale processing for motion in the human visual system. *Vision Research*, 37, 2685-2698.
- Nishida, S., & Sato, T. (1995). Motion aftereffect with flickering test patterns reveals higher stages of motion processing. *Vision Research*, 35, 477-490.
- Ohmi, M., & Howard, I.P. (1988). Effect of stationary objects on illusory forward self-motion induced by a looming display, *Perception*, 17 , 5-12.
- O'Shea, R. P., & Crassini, B. (1981). Interocular transfer of the motion after-effect is not reduced by binocular rivalry. *Vision Research*, 21, 801-804.
- Pantle, A. (1974). Motion aftereffect magnitude as a measure of the spatio-temporal response properties of direction sensitive analysers. *Vision Research*, 14, 1229-1236.
- Pournaghdail, A., & Schwartz, B. L. (2020). Continuous flash suppression : Known and unknowns. *Psychonomic Bulletin & Review* .27, 1071–1103.
- Regan, D., & Beverley, K. I. (1982). How do we avoid confounding the direction we are looking and the direction we are moving? *Science*, 215(4529), 194–196.
- Reinhardt – Rutland, A, H.(1988). *Psychol. Bulletin* ,103, 57 – 71.

- Sachtler, W. L., & Zaidi, Q. (1993). Effect of spatial configuration on motion aftereffects. *Journal of the Optical Society of America*, A, 10, 1433-1449.
- Saito, H., Yukie, M., Tanaka, K., Hikosaka, K., Fukada, Y., & Iwai, E. (1986). Integration of Direction Signals of Image Motion in the Superior Temporal Sulcus of the Macaque Monkey. *The Journal of Neuroscience* . 6(1). 145-157.
- Seiffert, A.E., & Cavanagh, P. (1998). Position displacement, not velocity, is the cue to motion detection of second-order stimuli. *Vision Research*, 38 (22), 3569-3582.
- Shin, K., Stolte, M., & Chong, S. C (2009). The effect of spatial attention on invisible stimuli. *Attent. Percept. Psychophys.* **71**, 1507–1513.
- 塩入 諭 (1992). 相対運動の検出. *光学*, 21(10), 657 - 664.
- 塩入 諭・松宮 一道 (2006). 2 種類の運動残効の両眼間転移. *電子情報通信学会技術研究報告*, HIP, ヒューマン情報処理, 106(328), 79-82.
- Smith, A. T., & Edgar, G. K. (1994). Antagonistic comparison of temporal frequency filter outputs as a basis for speed perception. *Vision Research* , 34(2),235, 1268.
- Smith, A.T., Greenlee, M.W., Singh, K.D., Kraemer, F.M., & Hennig, J. (1998). The processing of first- and second-order motion in human visual cortex assessed by functional magnetic resonance imaging (fMRI). *Journal of Neuroscience*. 18(10), 3816-3830.
- Sperling, G., Landy, M. S., Doshier, B. A., & Perkins, M. E. (1989). Kinetic depth effect and identification of shape. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 15(4), 826–840.
- Stein, T., Peelen, M.V., & Sterzer, P. (2012). Eye gaze adaptation under interocular suppression. *J. Vis.* 12, 1.
- Stromeyer, C. F. III., & Julesz, B. (1972). Spatial-frequency masking in vision: Critical bands and spread of masking, *Journal of the Optical Society of America*, vol.62, pp.1221-1232.
- Swanston, M. T., & Wade, N. J. (1992). Motion over the retina and the motion aftereffect. *Perception*, 21, 569–582.
- Takemura, H., Ashida, H., Amano, K., Kitaoka, A., & Murakami, I.(2012). Neural Correlates of Induced Motion Perception in the Human Brain. *Journal of Neuroscience*. 32(41). 14344-14354.
- Takeuchi, T., & Kita, S. (1994). Attentional modulation in motion aftereffect. *Japanese Psychological Research*, 36, 94-107.
- Tolhurst, D. J., & Movshon, J. A. (1975). Spatial and temporal contrast sensitivity of striate cortical neurons. *Nature*, 257, 674-675.
- Tsuchiya, N. (2008). Flash suppression. *Scholarpedia*, 3(2), 5640.
- Tsuchiya, N., & Koch, C. (2005). Continuous flash suppression reduces negative afterimages. *Nature Neuroscience*, 8(8), 1096-1101.

- Tsuchiya, N., Koch, C., Gilroy, L. A., & Blake, R. (2006). Depth of interocular suppression associated with continuous flash suppression, flash suppression, and binocular rivalry. *Journal of Vision*, 6, 1068-1078.
- van Boxtel, J. J. A., Tsuchiya, N., & Koch, C. (2010). Opposing effects of attention and consciousness on afterimages. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107, 8883–8888.
- von Grünau, M., & Dubé, S. (1992). Comparing local and remote motion aftereffects. *Vision*, 6, 303-314.
- Wade, N. J., Swanston, M. T., & de Weert, C. M. (1993). On interocular transfer of motion aftereffects. *Perception*, 22, 1365-1380.
- Wallach, H., & O'Connell, D. H. (1953). THE KINETIC DEPTH EFFECT. *Journal of Experimental Psychology*, 45(4), 205–217.
- Waston, A.B., & Ahumada, A. J. (1985). Model of human visual motion sensing. *Journal of the Optical Society of America*, A2, 322-341.
- Wheatstone, C. F. R. S. (1838). Contributions to the physiology of vision — Part the first. On some remarkable, and hitherto unobserved, phenomena of binocular vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 128, 371-394.
- Whitney, D., Bressler, D.W., & Harp, D.T. (2007). Second-order motion without awareness: Passive adaptation to second-order motion produces a motion aftereffect. *Vision Research*, 47, 569–579.
- Willson, H. R., Ferrera, V. P., & Yo, C. (1992). A psychophysically motivated model for two dimensional motion perception. *Visual Neuroscience*, 9, 79-97.
- Wolgemuth, A. (1911). On the aftereffect of seen movement. *British Journal of Psychology Monographs, Supplement 1*.
- Wright, M. J., & Johnston, A. (1985). Invariant tuning of motion aftereffect. *Vision Research*, 20, 703-714.
- Yang, E., & Blake, R. (2012). Deconstructing continuous flash suppression. *Journal of Vision*, 12(3):8, pp.1–14.
- Yang, E., Blake, R., & James, E.M.II. (2010). A New Interocular Suppression Technique for Measuring Sensory Eye Dominance. *Visual Psychophysics and Physiological Optics*, 51 (1), 588-593.
- Yang, E., Brascamp, J., Kang, M., & Blake, R. (2014). On the use of continuous flash suppression for the study of visual processing outside of awareness. *Frontiers in Psychology*, volume 5.
- Yang, E., Hong, S. W., & Blake, R. (2010). Adaptation aftereffects to facial expressions suppressed from visual awareness. *Journal of Vision*. 10, 1–13.
- 吉澤 達也 (2007). 視覚現象としての動き. 内川 恵二・塩入 諭(編)(2007). **講座感覚・知覚の科学 2 視覚II：視覚系の中期・高次機能**. 朝倉書店, 1-20.
- Yuval-Greenberg, S., & Heeger, D. J. (2013). Continuous flash suppression modulates cortical activity in early visual cortex. *Neuroscience*. 33, 9635–9643.

- Zhan, M., Engelen, T., & de Gelder, B. (2018). Influence of continuous flash suppression mask frequency on stimulus visibility. *Neuropsychologia*. Available online, 12.
- Zhou, Y.X., & Baker, C.L. Jr.(1993). A processing stream in mammalian visual cortex neurons for non-Fourier responses. *Science*. 261(5117), 98-101.
- Zhu, W., Drewes. J., & Melcher, D. (2016). The influence of temporal properties of the mask on continuous flash suppression effectiveness. *PLoS One*, 11 (7).

本研究に関する報告

原著論文

- 1) 本居快・鈴木萌葉・高橋啓介(2019). 視覚運動順応の両眼間転移における刺激の座標依存性に関する検討. **健康医療科学研究**, No.9, Pp.51-63.
- 2) 本居 快・山本 彩加(2021). 両眼視野闘争と連続フラッシュ抑制が示す抑制の空間周波数特性. **健康医療科学研究**, No 11, Pp 51-59 .
- 3) 本居 快(2021). 連続フラッシュ抑制下における運動順応とテスト刺激の空間周波数を一致させた場合の静止運動残効. *Vision*, 33(4) 161-173 .

学会発表

- 1) 本居快：連続フラッシュ抑制法を用いた運動残効の両眼間転移における刺激特性の検討. **第51回知覚コロキウム**, 3, 湯涌温泉・金沢 21 世紀美術館, 2018 年 3 月. (ポスター)
- 2) 本居快：連続フラッシュ抑制法を用いた運動残効の両眼間転移における刺激特性の検討. **日本視覚学会 2018 年夏季大会**, 2p17, つくば市文部科学省研究交流センター, 2018 年 8 月. (ポスター)
- 3) 本居快：連続フラッシュ抑制法を用いた運動残効の両眼間転移における刺激特性の検討. **Young Perceptionists' Seminar 2018**, S5_02, 大阪市ホテル大阪 KEIKO, 2018 年 9 月. (口頭)
- 4) 本居快・高橋啓介：連続フラッシュ抑制での運動順応の両眼間転移における運動刺激の時間的特性の検討. **日本視覚学会 2020 年冬季大会**, 1p06, 東京工業大学 すすかけ台キャンパス, 2020 年 1 月. (ポスター)
- 5) 本居快：CFS の運動刺激タイプによる invisible な運動順応効果の検討. **日本視覚学会 2020 年夏季大会**, 1L02, Web 開催, 2020 年 9 月. (口頭)
- 6) 本居快：連続フラッシュ抑制を用いた運動残効の測定による潜在的運動処理の検討. **認知科学若手の会 第7回ワークショップ**, Web 開催, 2020 年 10 月. (口頭)
- 7) 本居快：1・2 次運動残効は 1・2 次運動 Mask 刺激の影響を受けるのか?. **日本基礎心理学会**. Web 開催, 2020 年 10 月. (ポスター)
- 8) 本居快：連続フラッシュ抑制により知覚されない相対運動順応刺激における静止運動残効の測定. **日本視覚学会 2021 夏季大会**, Web 開催. 2021 年 9 月. (ポスター)

その他の研究活動における原著論文

- 1) 本居快・高橋啓介 (2017) 運動対象観察時の空間定位に関する実験的検討—眼球運動との関係を中心として— **健康医療科学研究**, No.7, Pp.43-58.
- 2) 本居快・服部玲奈・杉浦巧知・高橋啓介・川嶋英嗣(2019)視覚障害者支援具 OTON GLASS 指導マニュアル. 愛知淑徳大学心理医療科学研究科発行.
- 3) 本居快・服部玲奈・杉浦巧知・高橋啓介・川嶋英嗣(2020) OTON GLASS®性能評価研究. **健康医療科学部研究**, No.10, Pp. 1-28.
- 4) 本居快・服部玲奈・杉浦巧知・高橋啓介(2021) 文字呈示面の回転が読字に及ぼす効果. **視能訓練士協会誌**, No.49, Pp187-192.
- 5) 本居快・服部玲奈・杉浦巧知(2021) Bangerter filter 装用下の両眼加算の検討. **あたらしい眼科**, (in printing) .

その他の研究活動における学会発表

- 1) 本居快・杉浦巧知・服部玲奈・高橋啓介・川嶋英嗣・島影圭佑・宮下恵太：新規ロービジョン支援機器の装用評価と指導の必要性. **第 60 回 視能矯正学会**,O-12,福岡国際会議場,2019 年 11 月.(口頭)
- 2) 杉浦巧知・本居快・服部玲奈・高橋啓介・川嶋英嗣・島影圭佑・宮下恵太：新規ロービジョン支援機器と OCR の基本性能比較評価と適用. **第 60 回 視能矯正学会**,O-10,福岡国際会議場,2019 年 11 月. (口頭)
- 3) 服部玲奈・本居快・杉浦巧知・高橋啓介・川嶋英嗣・島影圭佑・宮下恵太：遠方視の文字認知における新規ロービジョン支援機器の有用性の検討. **第 60 回 視能矯正学会**,O-11,福岡国際会議場,2019 年 11 月. (口頭)
- 4) 本居快・杉浦巧知・服部玲奈：両眼加算現象は人間の分解能を加算しているのか. **第 61 回 視能矯正学会**,O-50,Web 開催,2020 年 11 月. (口頭)

- 5) 服部玲奈・本居快・杉浦巧知：遮蔽が視力値に及ぼす影響. **第 61 回 視能矯正学会**, O-21, Web 開催, 2020 年 11 月. (口頭)
- 6) 本居快：“実験参加者は正常視力であった”についての考察. **Young Perceptionists' Seminar 2021**, Web 開催, 2021 年 8 月 (口頭).
- 7) 本居快, 杉浦巧知, 國武実里, 高橋啓介, 高橋伸子, 八木哲也, 松久保雄哉：人工視覚装用者への視能訓練の有効性：人工視覚シミュレーターを用いた知覚再現実験, **第 62 回視能矯正学会**, O-24, 東京国際フォーラム, 2021 年 11 月 (口頭) .

謝辞

本研究を進めるにあたり、終始適切なアドバイスをくださいました、愛知淑徳大学健康医療科学部高橋啓介教授に心より感謝いたします。高橋啓介教授には、2015年の4月に学部ゼミ生として研究室に所属してから、本研究機会を得て以来、絶えず助言と励ましをいただき、学位論文をまとめるまで至ることができました。高橋啓介教授には、研究者としての道を志すきっかけを与えてくださいました。本当にありがとうございました。

また、副指導教員である愛知淑徳大学健康医療科学部高橋伸子教授や川嶋英嗣教授からも多大なご指導を賜り、感謝の念に堪えません。ありがとうございました。

また、学外審査委員を引き受けてくださいました、中京大学心理学部鬢櫛一夫教授に深く感謝いたします。

日頃より、ご指導と励ましの言葉をくださった愛知淑徳大学稲垣尚恵教授、田邊宗子教授、望月浩志准教授、野上豪志講師に深く感謝いたします。

また、実験の実施にあたり、愛知淑徳大学心理医療科学研究科の大学院生の皆さまや健康医療科学部視覚科学専攻の皆さまには実験参加者を務めて下さり、貴重なデータ収集にご協力いただいたことに改めて感謝致します。

本研究はこのほかにも、学会関係者等数多くの方のご指導がなくては行えませんでした。ここに、深く感謝し、お礼申し上げます。

最後に、本研究ならびに学業全般にわたって経済的・心身的に支援して下さる家族に深く感謝し、常に励ましの言葉を送ってくれた友人に心より感謝いたします。皆様の支援がなければ、本論文の完成だけでなく、研究者としての道を志すこともできませんでした。この場をお借りして、感謝申し上げます。

本論文の一部は、愛知淑徳大学大学院奨励給付奨学金 2（2019年度、2020年度、2021年度）の援助を受け行われました。

令和3年6月
本居 快

卷末資料

以下に、本実験結果を分析するにあたって使用したデータの実験参加者データを示す。

第 2 章 運動残効を用いた潜在的な運動順応の空間周波数選択性に関する検討

実験 1.1 CFS によって知覚されない運動の順応とテスト刺激の空間周波数を一致させた場合の sMAE の検討

・実験参加者ごとの MAE response の分析結果

各実験参加者 (ID1~ID 4) の各実験条件における MAE response の値を示した。実線が CFS なし条件, 点線が CFS あり条件を示す。網掛け領域は, 95 % 信頼区間を示す。

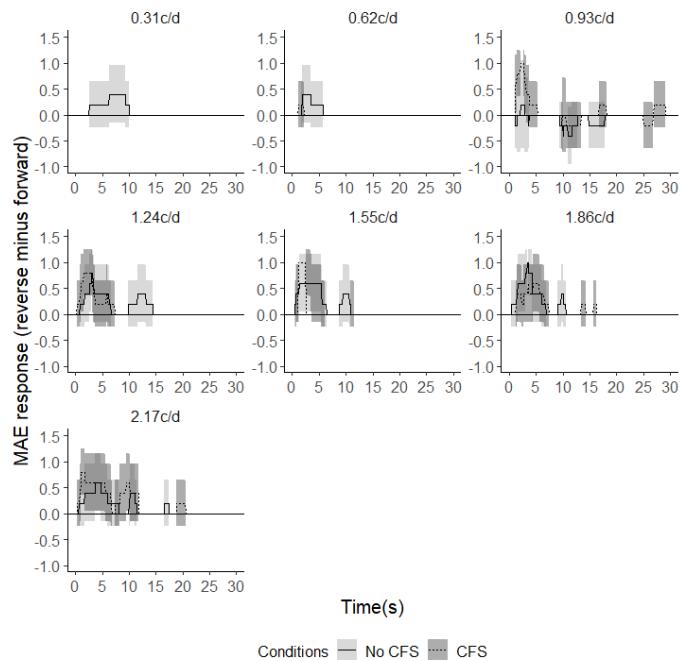


図 1 同眼条件における ID 1 の各空間周波数条件の MAE response の結果

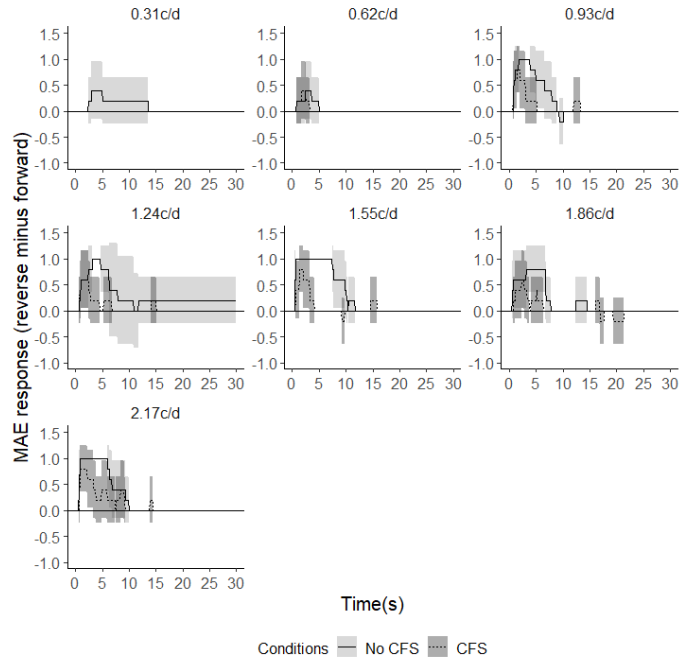


図 2 同眼条件における ID 2 の各空間周波数条件の MAE response の結果

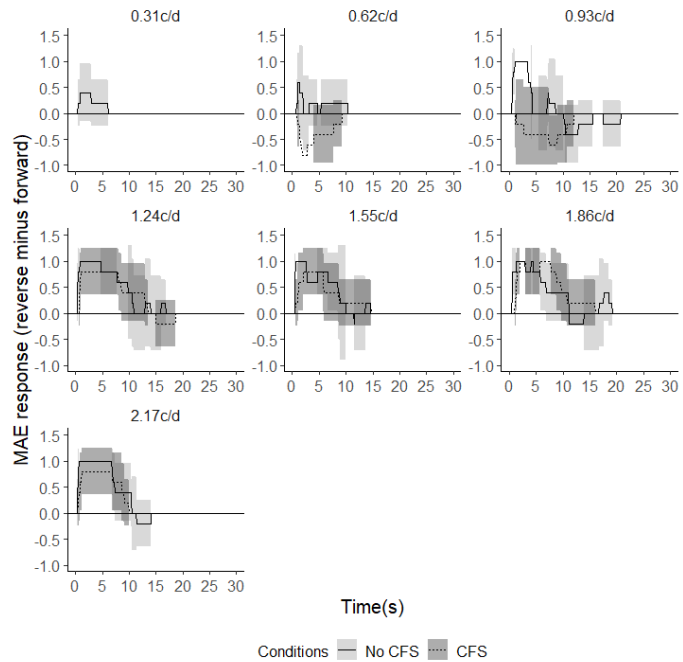


図 3 同眼条件における ID 3 の各空間周波数条件の MAE response の結果

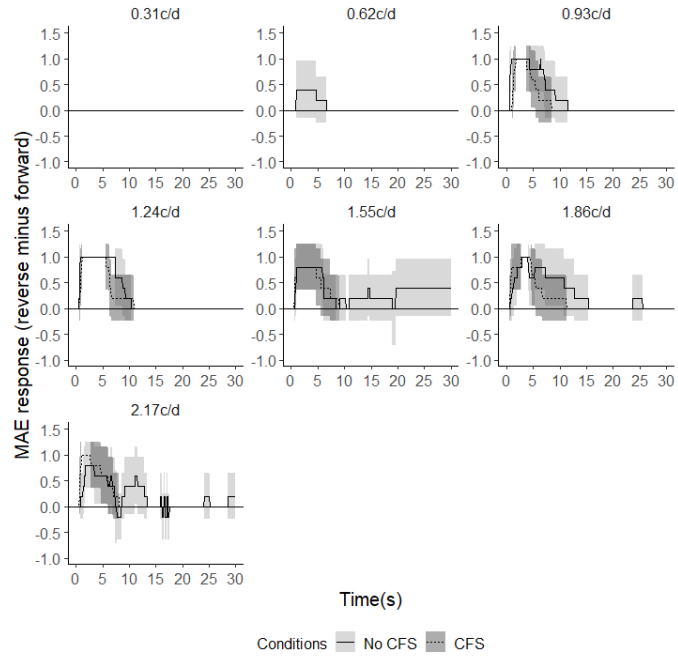


図 4 同眼条件における ID 4 の各空間周波数条件の MAE response の結果

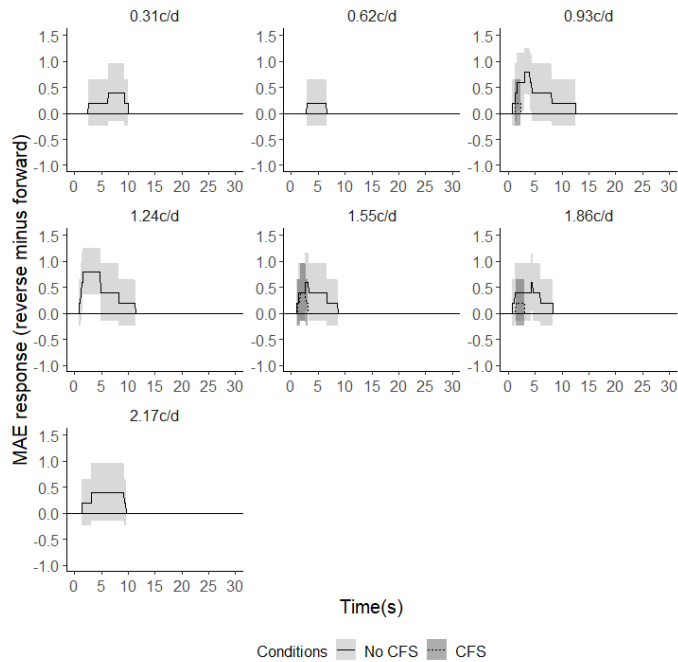


図 5 他眼条件における ID 1 の各空間周波数条件の MAE response の結果

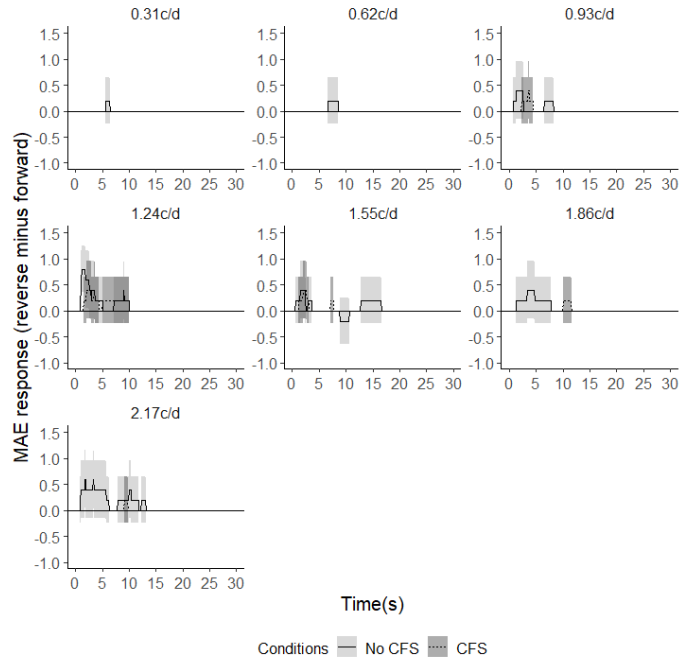


図 6 他眼条件における ID 2 の各空間周波数条件の MAE response の結果

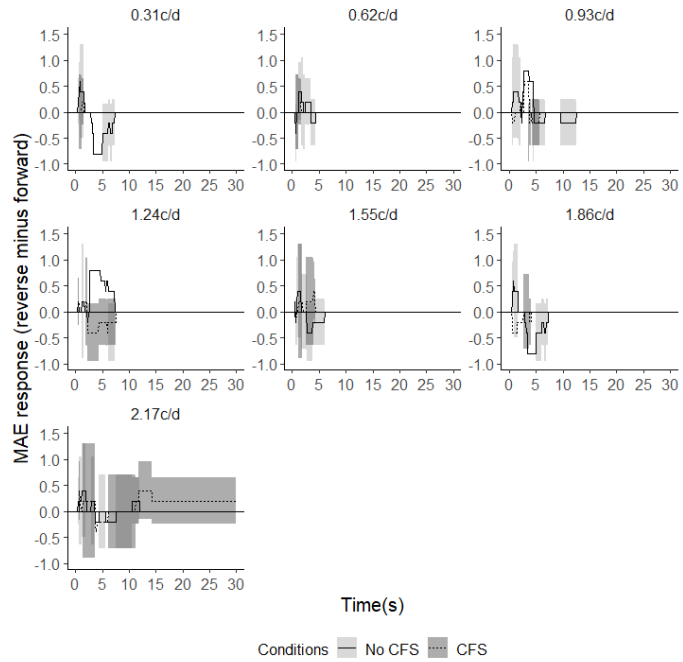


図 7 他眼条件における ID 3 の各空間周波数条件の MAE response の結果

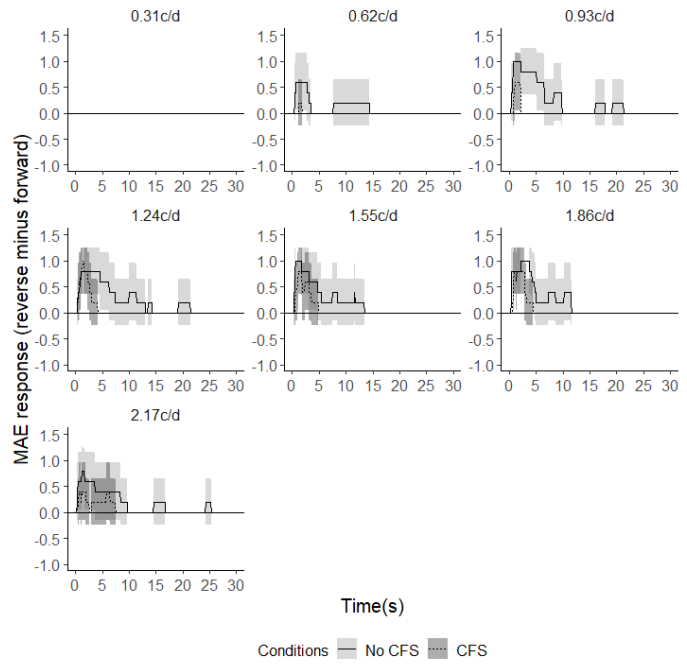


図 8 他眼条件における ID 4 の各空間周波数条件の MAE response の結果

実験 1.2 CFS によって知覚されない運動の順応とテスト刺激の空間周波数に差異がある条件での sMAE の検討

・実験参加者ごとの MAE response の分析結果

各実験参加者 (ID1~ID4) の各実験条件における MAE response の値を示した。実線が CFS なし条件, 点線が CFS あり条件を示す。網掛け領域は, 95 %信頼区間を示す。

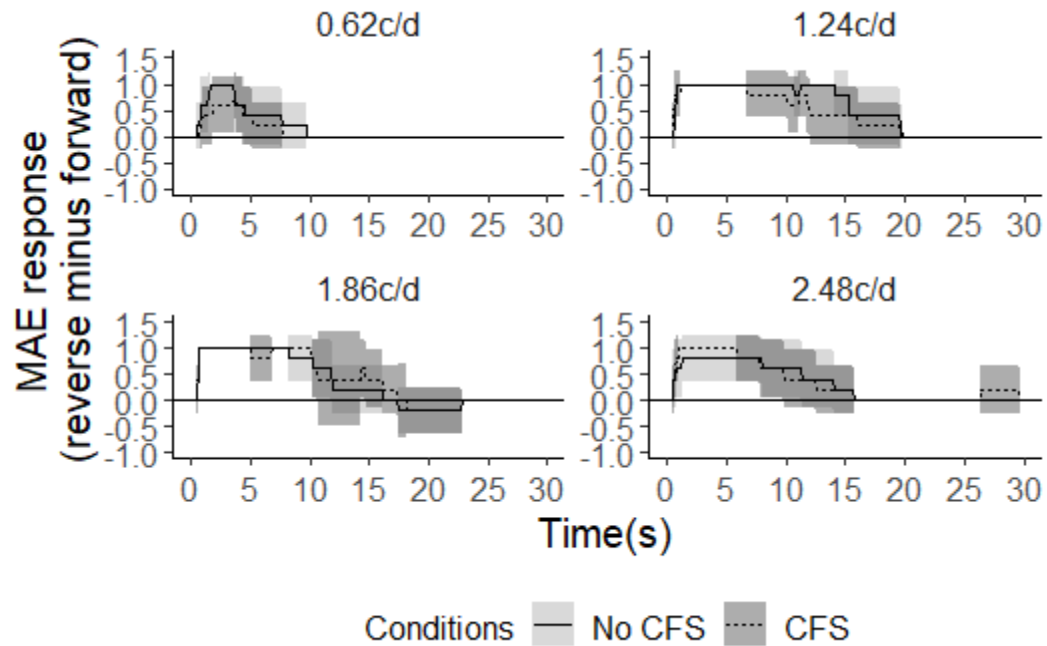


図 9 同眼条件における ID1 の各空間周波数条件の MAE response の結果

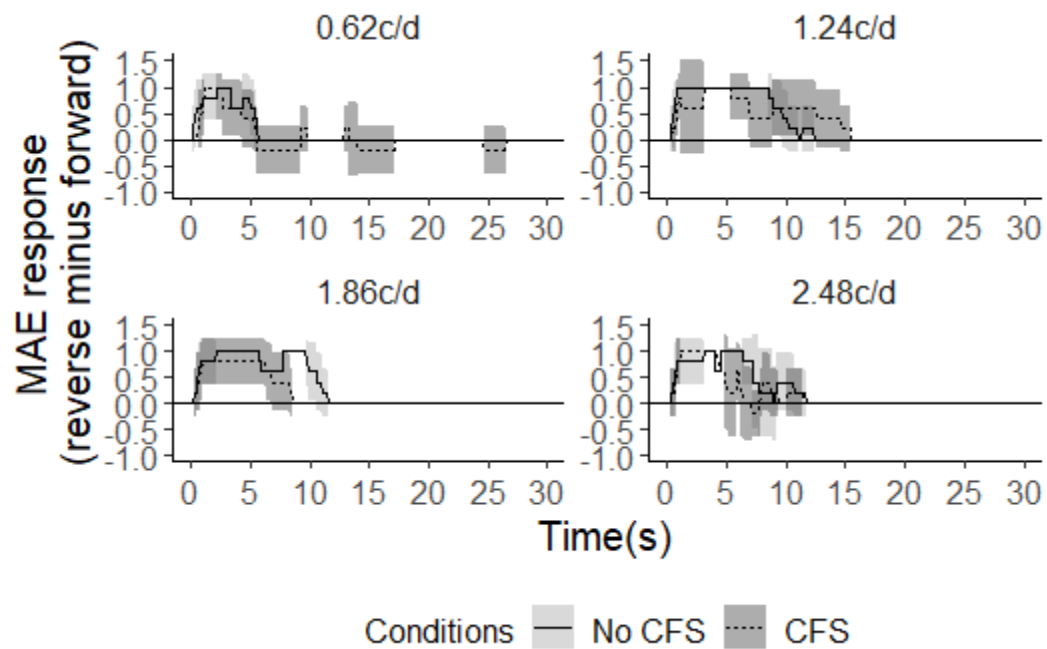


図 10 同眼条件における ID 2 の各空間周波数条件の MAE response の結果

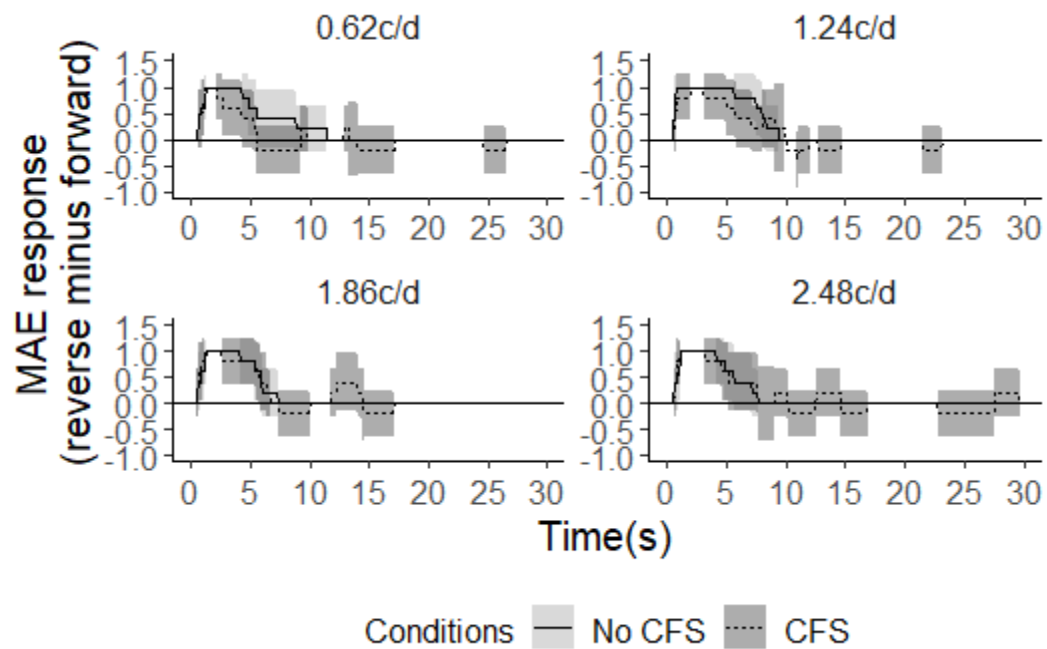


図 11 同眼条件における ID 3 の各空間周波数条件の MAE response の結果

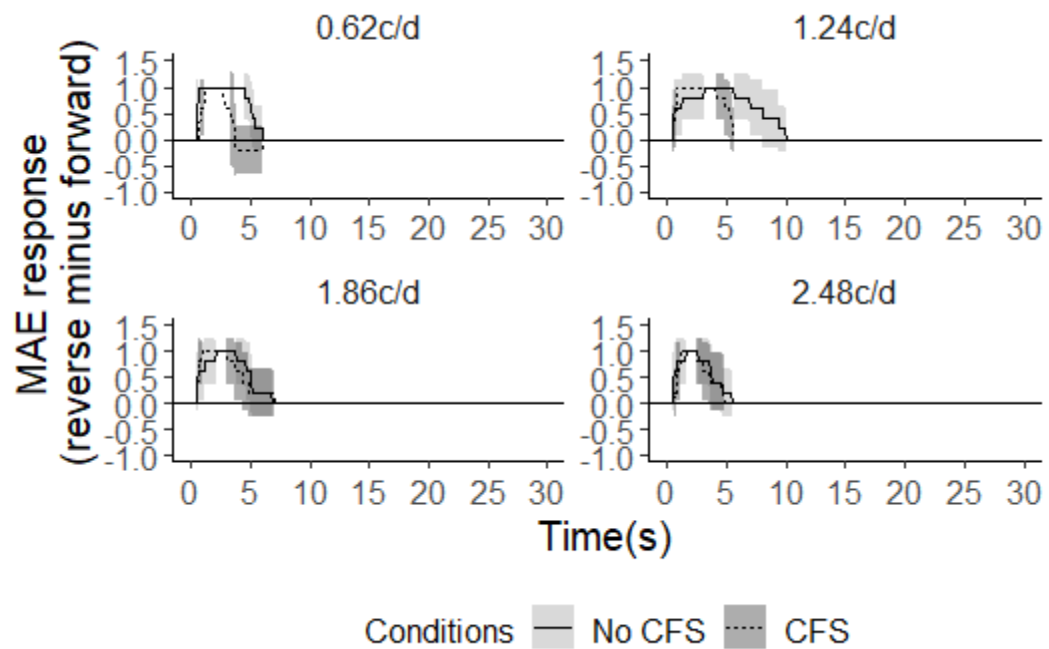


図 12 同眼条件における ID 4 の各空間周波数条件の MAE response の結果

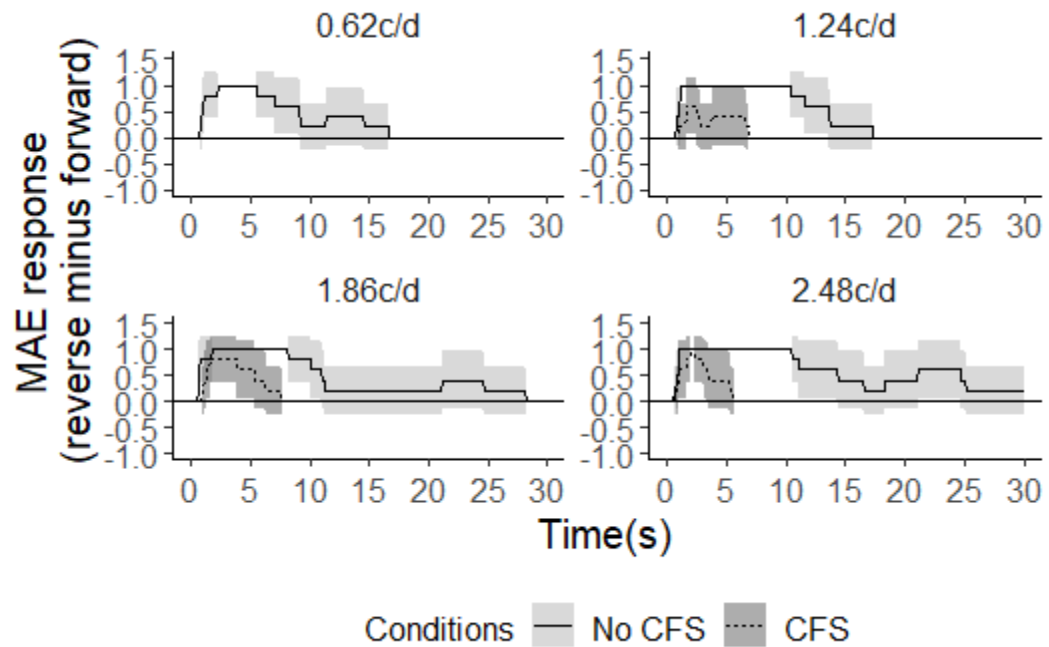


図 13 他眼条件における ID 1 の各空間周波数条件の MAE response の結果

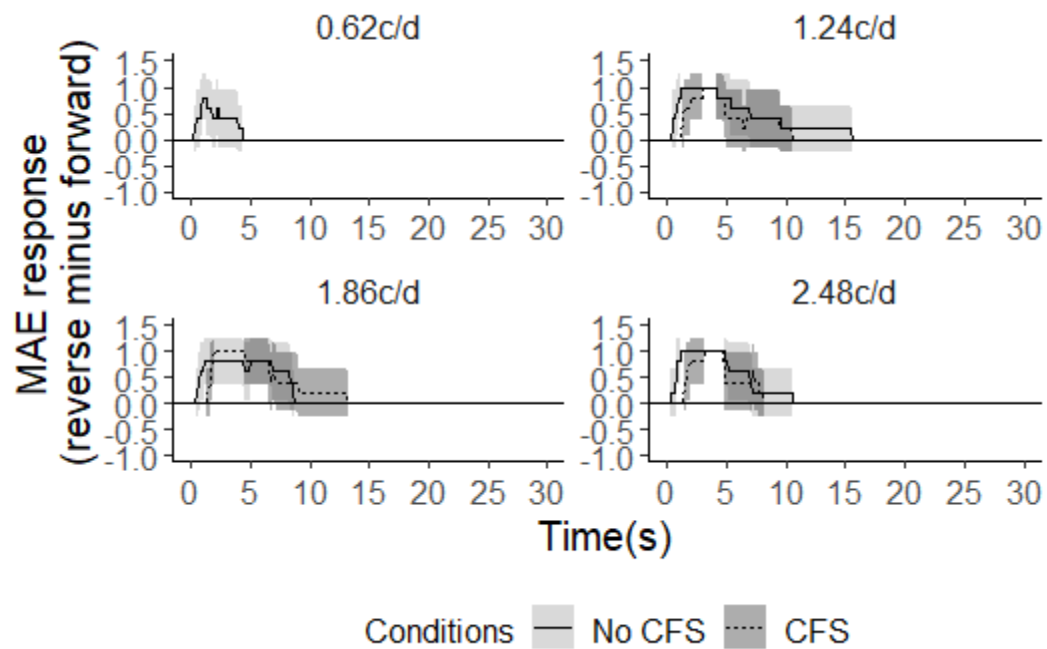


図 14 他眼条件における ID 2 の各空間周波数条件の MAE response の結果

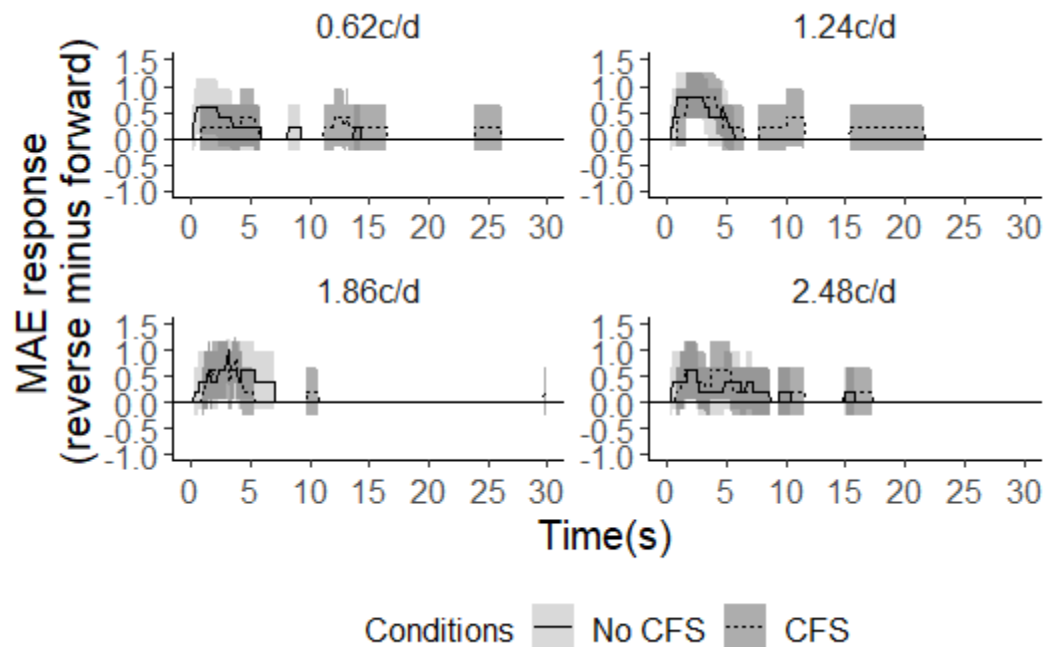


図 15 他眼条件における ID 3 の各空間周波数条件の MAE response の結果

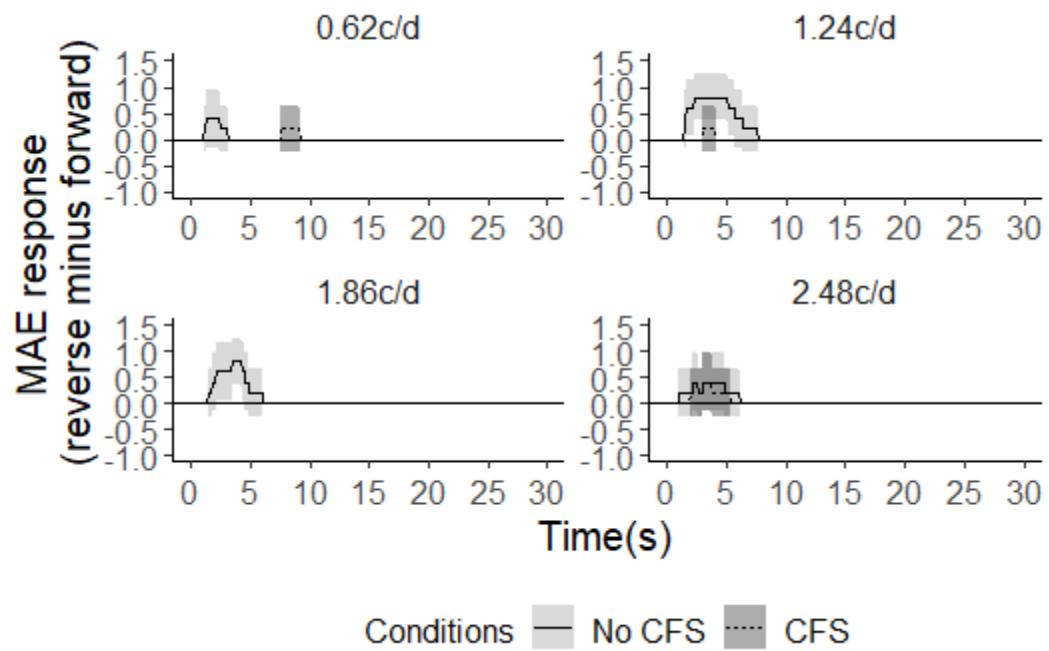


図 16 他眼条件における ID 4 の各空間周波数条件の MAE response の結果

実験 1.3 CFS によって知覚されない運動の順応とテスト刺激の空間周波数に
差異がある条件での MAE の検討

・実験参加者ごとの MAE response の分析結果

各実験参加者 (ID1~ID 4) の各実験条件における MAE response の値を示した。
実線が CFS なし条件, 点線が CFS あり条件を示す。網掛け領域は, 95 %信頼区間を
示す。

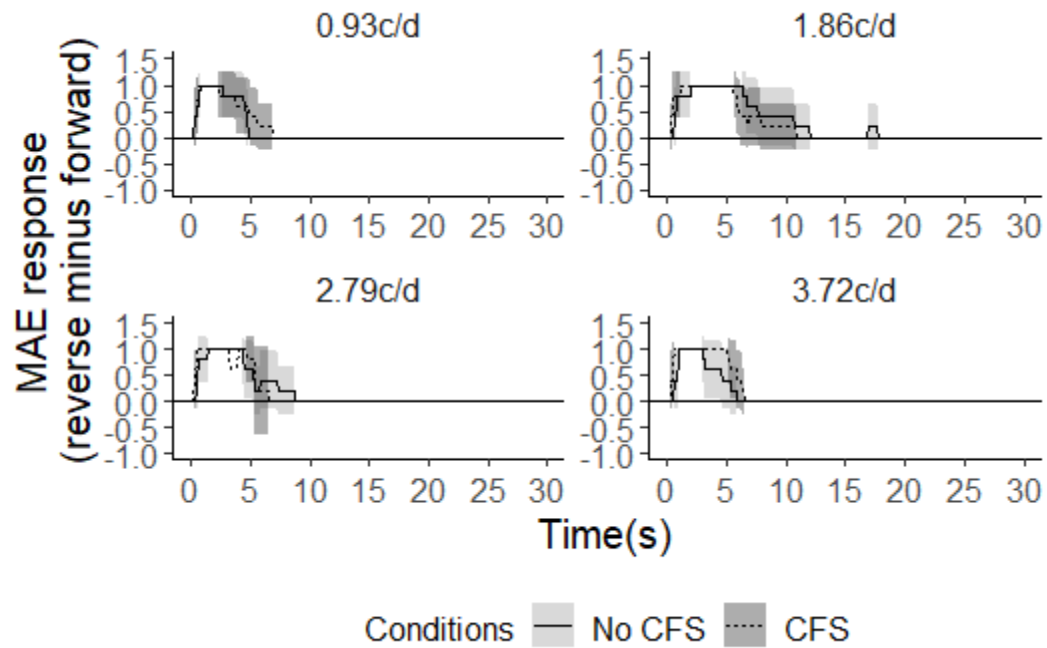


図 17 同眼条件における ID 1 の各空間周波数条件の MAE response の結果

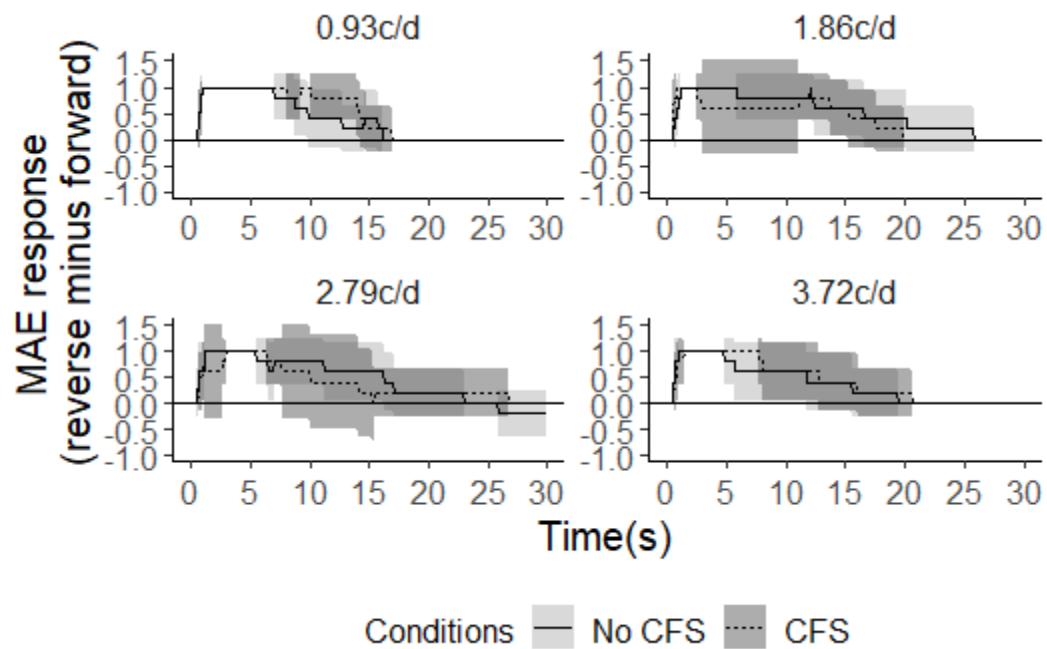


図 18 同眼条件における ID 2 の各空間周波数条件の MAE response の結果

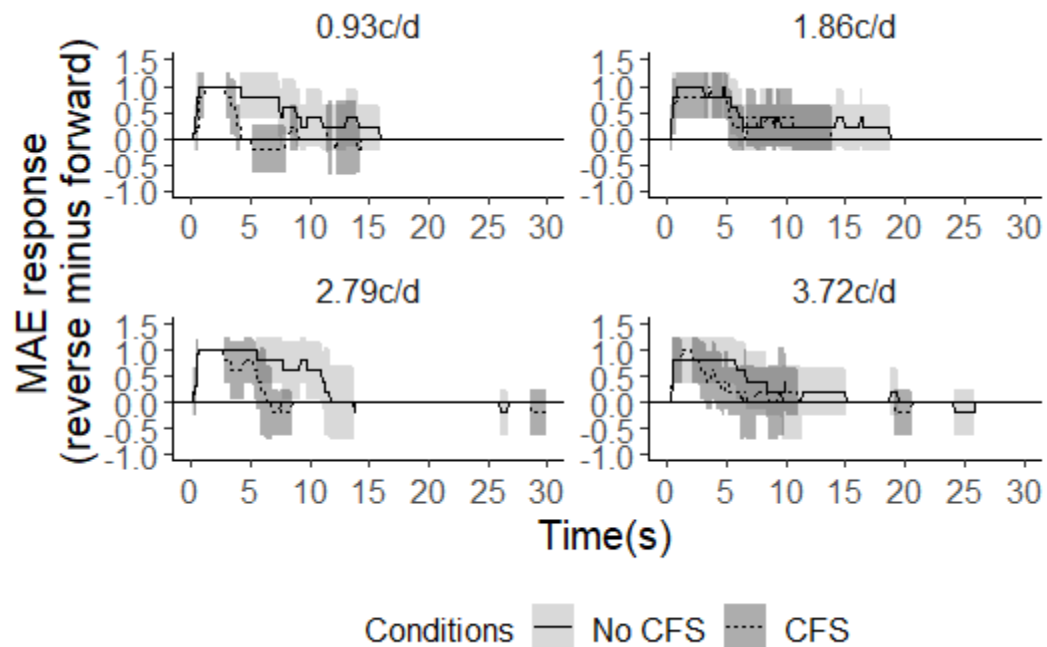


図 19 同眼条件における ID 3 の各空間周波数条件の MAE response の結果

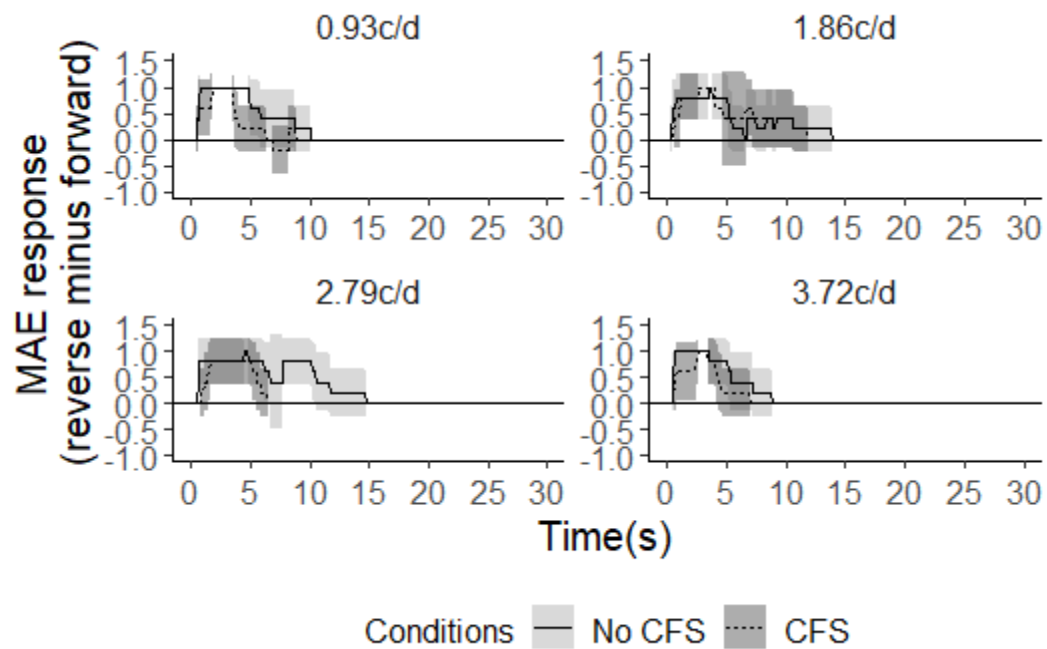


図 20 同眼条件における ID 4 の各空間周波数条件の MAE response の結果

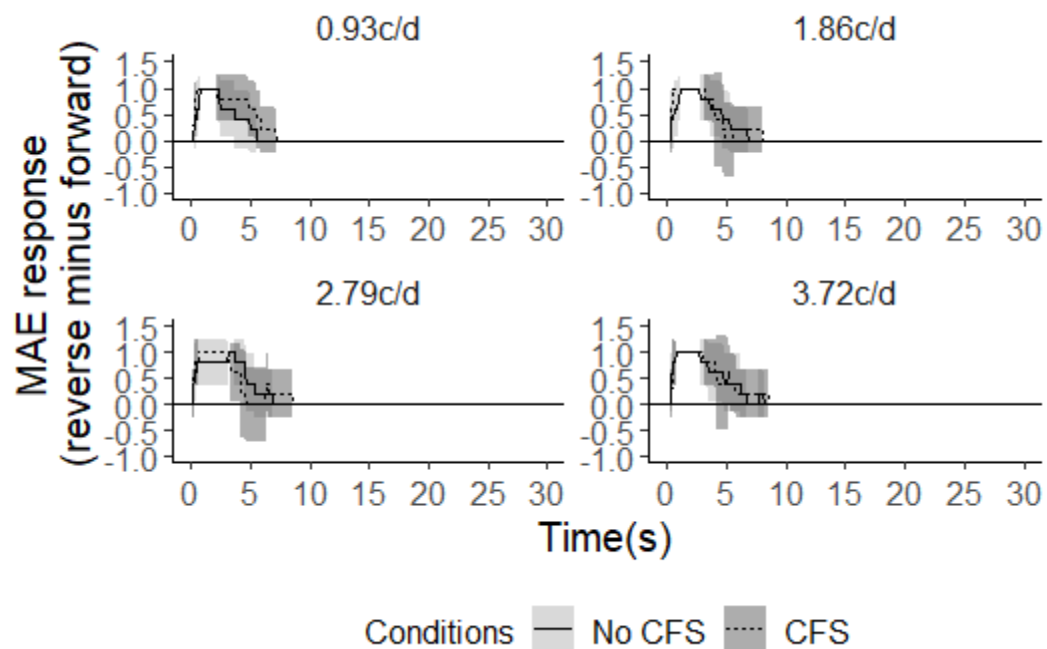


図 21 他眼条件における ID 1 の各空間周波数条件の MAE response の結果

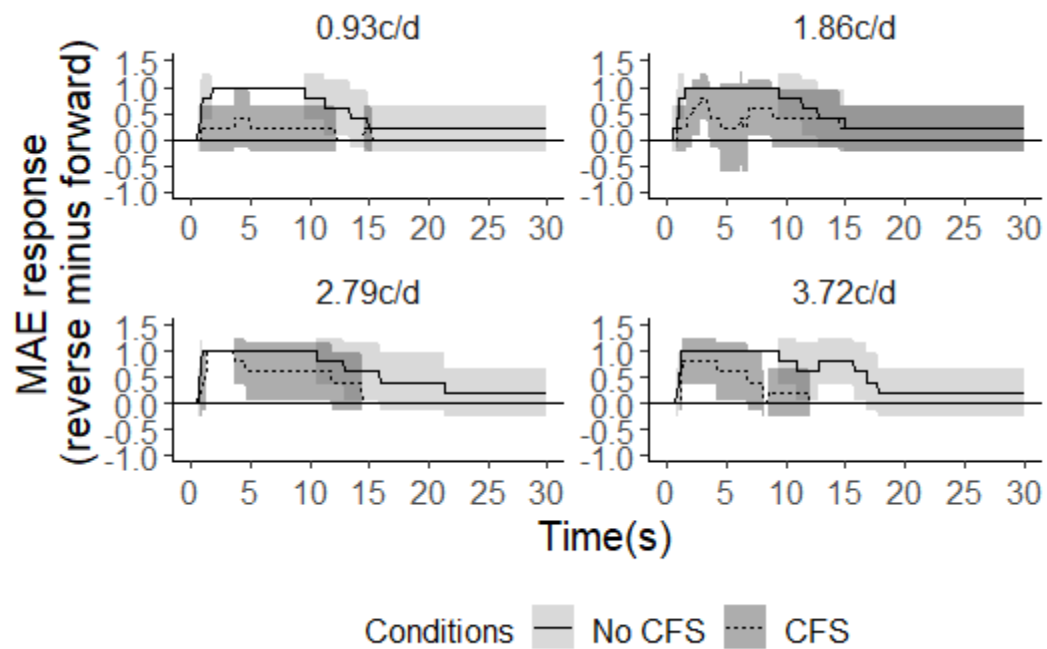


図 22 他眼条件における ID 2 の各空間周波数条件の MAE response の結果

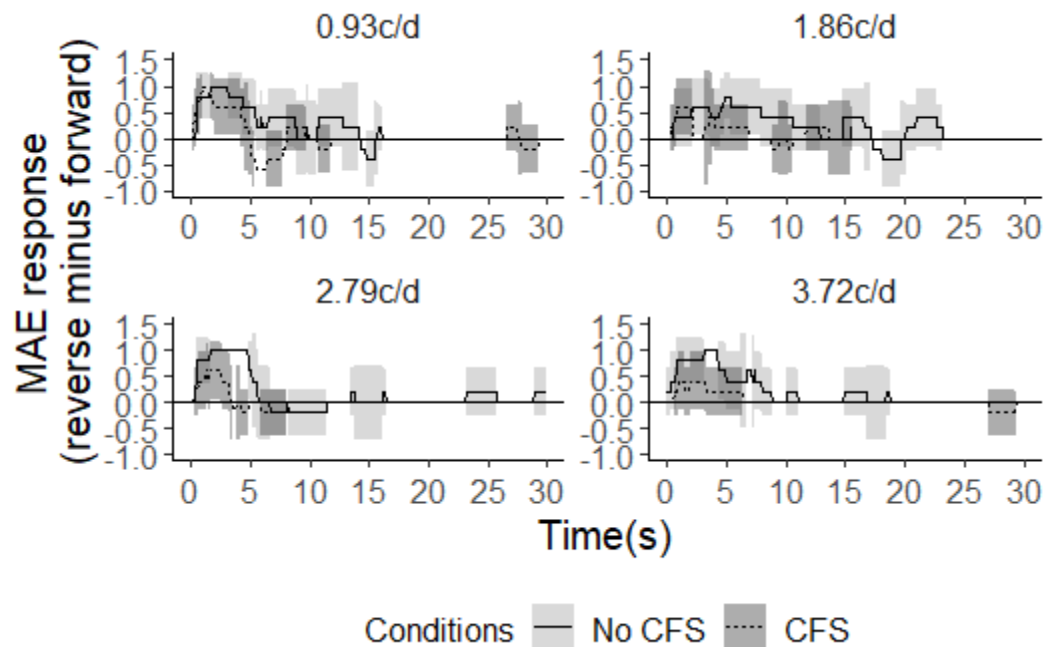


図 23 他眼条件における ID 3 の各空間周波数条件の MAE response の結果

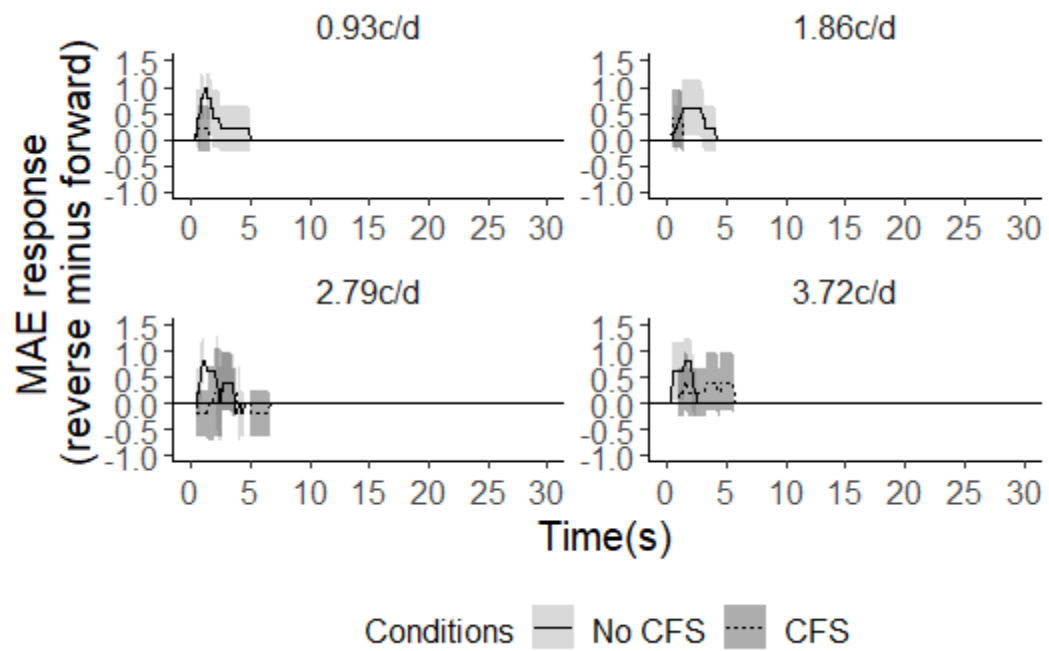


図 24 同眼条件における ID 4 の各空間周波数条件の MAE response の結果

第 3 章 潜在的な相対運動処理機構の検討

実験 2 CFS により潜在化された相対運動処理の検討

第 4 章 CFS による特徴選択的抑制効果を用いた 2 次運動の処理過程の検討

実験 3.1 1 次運動検出器と 2 次運動検出器における CFS 刺激の特徴選択的な抑制による処理経路の独立性の検討

実験 3.2 1 次運動と 2 次運動の相互順応時の CFS による知覚抑制の高次処理段階への効果の検討

上記に示した 4 つのタイトルの実験については、各章において実験参加者ごとのデータに基づき分析を行ったため、巻末資料として付記するものはない。