

順応刺激の時間周波数とテスト刺激の提示位置が phantom-motion aftereffect に及ぼす影響に関する予備的検討

Preliminary study on phantom-motion aftereffect: Effects of adapting temporal frequency and test stimulus position

満倉 英一*, 瀬谷 安弘*

Eiichi MITSUKURA, Yasuhiro SEYA

要 旨

一定方向に運動する刺激を数十秒～数分程度提示した後に（順応刺激）、静止刺激を提示すると（テスト刺激）、観察者はテスト刺激に対して順応刺激と反対方向の運動を知覚する。この現象は運動残効（MAE）と呼ばれる。一般に、MAEは順応刺激を提示した位置にテスト刺激を提示することで生じるが、テスト刺激を順応刺激と異なる位置に提示した場合にもMAEが生じる。この現象はphantom-MAEと呼ばれる。本研究では、順応刺激の時間周波数とテスト刺激の提示位置を操作する心理物理実験によって、これらがphantom-MAEの持続時間に及ぼす影響を検討した。結果は、4名中3名でphantom-MAEが知覚されたものの、1名では知覚されなかった。また知覚された3名においてもその結果にばらつきが示され、この現象には個人差があることを示した。実験結果に対して、神経生理学の観点から考察する。

キーワード：運動残効, phantom-MAE, 順応, 時間周波数, 提示位置効果

1. 序論

観察者に一定方向に運動する刺激を数十秒～数分程度提示後に（順応刺激）、静止刺激を提示すると（テスト刺激）、観察者は静止刺激に対して順応方向とは反対方向の運動を知覚する。この現象は運動残効（MAE）と呼ばれる。MAEが生ずるメカニズムについては、速度知覚に関する情報処理を担当する神経細胞の感度が順応によって低下した結果として生じていると考えられている（Barlow & Hill, 1963）。

MAEについては、刺激サイズ、速度、コントラストなどの要因がMAEの継続時間や強さに対して与える影響について検討されてきた（Anstis, Verstraten & Mather, 1998; Mather, Pavan, Campana & Casco, 2008）。例えば、Pantle (1974) は、順応刺激の時間周波数がMAEの持続時間に影響することを報告している。この実験では、放射状に広がる白黒模様の円を回転させ、その時間周波数とMAEの持続時間および強さとの関係を検討した。結果は、MAEの持続時間は、順応刺激の時間周波数が高いほど短くなる傾向にあり、5Hz未満の時間周波数において、それ以上の時間周波数よりも長くなることを示した。また、MAEの強さは、刺激サイズや偏心度に応じて変化することが示されている（Murakami & Shimojo, 1995）。一般に、MAE研究では順応刺激と同じ位置にテスト刺激が提示され、その効果が検討されてきたが、順応領域以外にテスト刺激

* 愛知淑徳大学人間情報学部

を提示した場合でも MAE が生じることが報告されている (Weisstein, Maguire, & Berbaum, 1977)。この現象は、phantom-MAE (以降、p-MAE と記す) と呼ばれ、局所的な運動に対する順応による影響は、局所的な領域のみならず、大域的な領域にも及ぶことを示唆している。

本研究では、順応刺激の時間周波数とテスト刺激の提示位置、さらには刺激サイズを変化させ、これらが p-MAE の持続時間に及ぼす影響を調査することを目的とする。

2. 方法

2.1. 実験参加者

実験参加者は、著者を含む男性 2 名、女性 2 名であった。参加者の平均年齢は 31.3 歳 (標準偏差 7.5 歳) であった。すべての参加者の視力は正常範囲内であった。

2.2. 装置

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

2.3. 刺激

実験刺激の模式図を図 1 に示す。実験刺激は、注視刺激, 順応刺激, テスト刺激から構成された。順応刺激として、左右方向のいずれかに模様ドリフトするガボール刺激を正方形に配置した (図 1a)。各ガボール刺激の時間周波数は: 5Hz, $5 \times 2/3$ Hz, $5 \times 1/2$ Hz の 3 種類であった。テスト刺激は静止するガボール刺激であった (図 1b 右図)。注視刺激は上下左右の長さがともに 0.6° の黒色十字であった。刺激の輝度値は白: 58.41 cd/m² 黒: 0.039 cd/m², 背景: 13.37 cd/m² であった。白の輝度値から算出したガボール刺激の平均輝度は、Large 条件では 19.1 cd/m², Small 条件では 21.0 cd/m² であった。

実験条件として、刺激サイズ 2 条件 (Large, Small), 順応刺激のガボール刺激のドリフト方向 2 条件 (左/右), テスト刺激の提示位置: 9 条件 (中央とその周囲 8 カ所) の組み合わせの合計 36 条件であった。

2.4. 手続き

暗室下で実験を行った。本実験の 1 試行内の手続きに関する概略図を図 2 に示す。各試行の開始前に画面中央に注視刺激が提示され、参加者は任意のタイミングで試行を開始することが求められた。試行開始後、順応刺激が 30 秒間提示された。その後、中心またはその周辺の 9 位置のいずれか 1 つの位置にテスト刺激が提示された (図 1b 右図)。実験は刺激サイズ別に実施し、各刺激サイズ条件における実験の試行数は実験刺激の 18 条件 (順応刺激の運動方向: 2 × テスト刺激の提示位置: 9) を各 2 試行、計 36 試行を実施し、提示順は刺激サイズ条件内でランダムとした。

実験参加者には、各試行の開始前に画面中央に提示される注視刺激を注視した状態で任意のタイミングでキーを押すことで試行を開始し、順応刺激の観測中も画面中央に提示される注視刺激を注視するように教示した。また、テスト刺激の観測中には、画面中央を注視した状態で動きを感じたらその間は特定のキーを押す続け、動きを感じなくなったらキーを離すように教示した。なお、本実験と同様の方法で練習試行を実施した上で本実験を実施した。

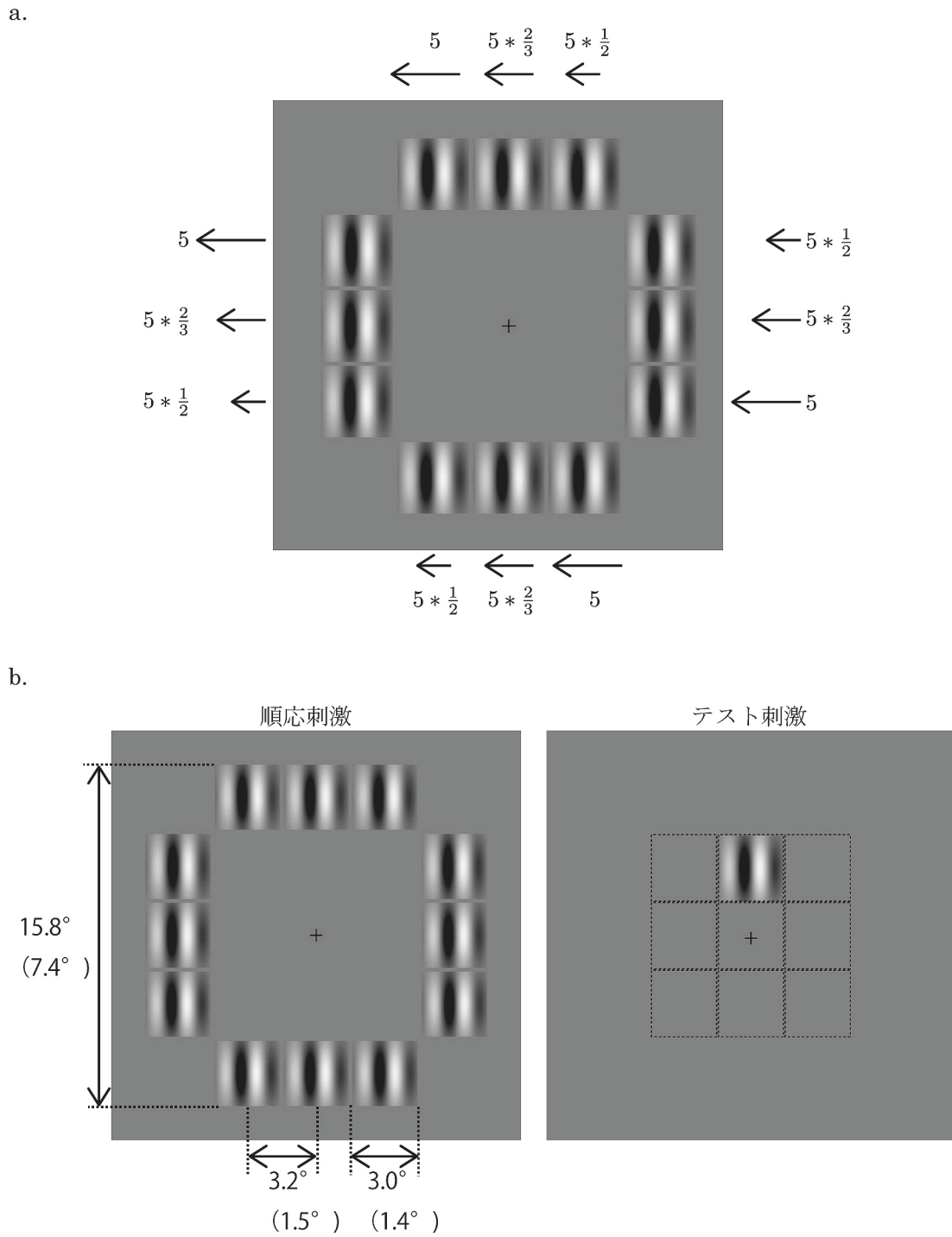


図1 実験で用いた刺激の模式図。中央の黒色十字は注視刺激。a. 矢印と数字は順応刺激における時間周波数および方向を表す。b. 左図：数字は Large 条件における順応刺激のサイズ，かっこ内の数字は Small 条件における順応刺激のサイズを表す。右図：テスト刺激とその提示位置。9つの点線枠（実験時は提示されない）は，テスト刺激の提示位置を表す。テスト刺激のサイズは順応刺激と同じであった。

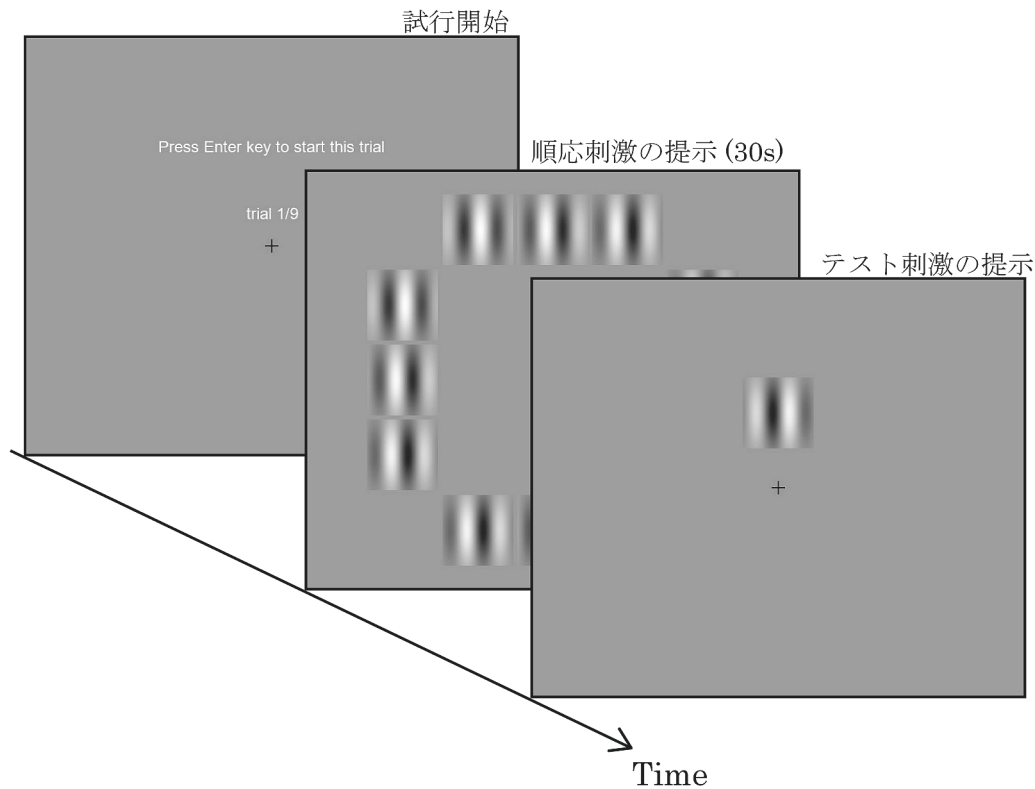


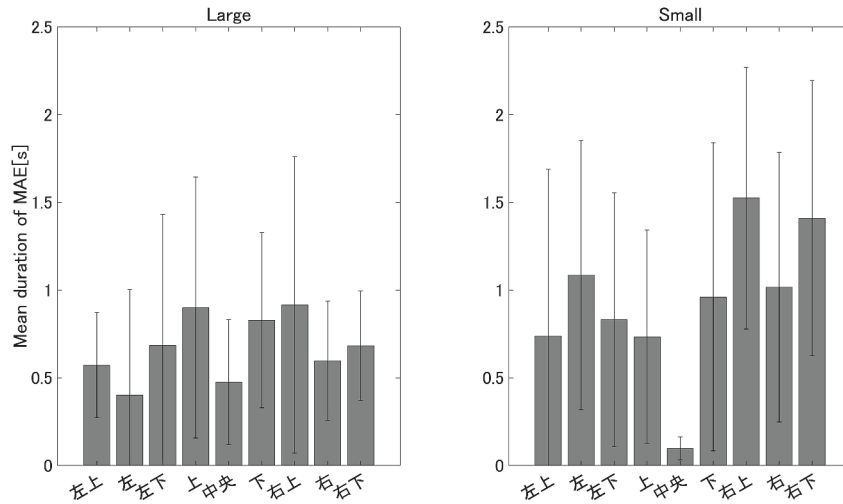
図2 1 試行内の実験手続き。

3. 結果と考察

刺激サイズと順応刺激の提示位置別に、各参加者における MAE の平均持続時間を算出し、さらにその平均を算出した。それぞれの結果を図 3a, b に記す。図 3a より、Large 条件においては、MAE の平均持続時間が 1 秒未満であるものの、いずれの提示位置においても MAE が示された。一方、Small 条件においては、右上や右下の提示位置において平均持続時間が長かった。また、中央部においてはほとんど MAE が生じなかった。参加者別に傾向をみると、図 3b より、4 名の参加者のうち 1 名では (P3)、全く MAE が生じなかったが、残りの 3 名では MAE が生じた。そのうち、特に MAE 持続時間が長い 2 名の参加者は、Small 条件の中央領域以外で 1～4 秒程度の MAE が生じた。これらの結果は、p-MAE を報告した先行研究の知見 (Weisstein et al., 1977) を部分的に支持するとともに、この現象には個人差があることを示唆する。

先行研究において、p-MAE は、並進運動、拡大/縮小、回転運動に対して生じることが報告されている (Snowden & Milne, 1997)。そこで、これらの運動と本研究の結果について、神経生理学的観点から考察する。ヒトの視覚系は階層構造をなしており、階層ごとに視覚機能が異なる (Van Essen & Felleman, 1991)。運動視に関しては、特定の運動を提示した際に反応を示す運動方向選択性を持つ神経細胞が、V1, MT, MST 野において見出されている (Allman & Kaas, 1971; Dubner & Zeki, 1971; Duffy & Wurtz, 1991; Hubel & Wiesel, 1968)。特に MST 野における神経細胞は、回転運動のような複雑な運動に対して反応を示すことが明らかになっている (Duffy & Wurtz, 1991)。さらに、V1 野から MT 野、MT 野から MST 野への情報伝達経路の存在が明らかになっている (Felleman & Van Essen, 1991; Maunsell & Van Essen, 1983)。提示された刺激に対し単一の神経細胞が反応を示す空間的範囲である受容野の大きさは、V1 野において $0.1 \sim 10^\circ$ 、MT 野において $4 \sim 25^\circ$ 程度であり、視野内の偏心度が大きく、階層が高くなるほど、受容野が大きくなる。以上より、本研究で用いた実験刺激は並進運動に該当するため、主に V1、もしくは MT 野における神経細胞の順応によって、p-MAE が生じた結果であると考えられる。また、Large 条件で用いたガボール刺激の提示範囲は MT 野、

a.



b.

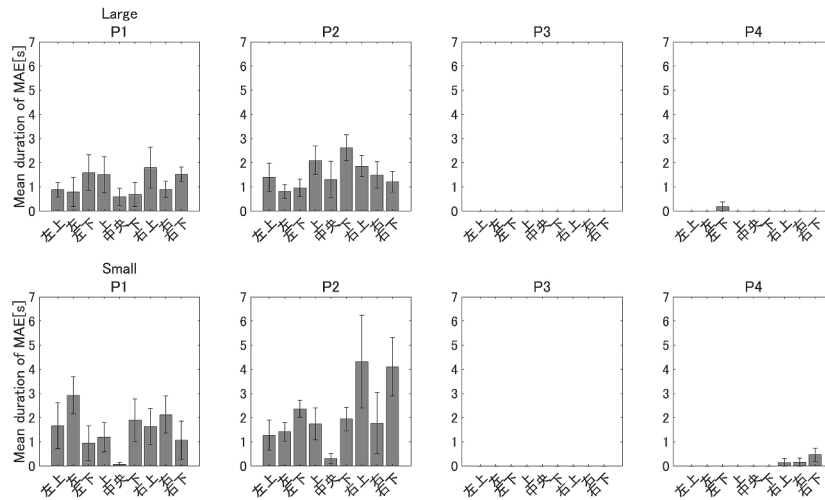


図3 実験の結果。テスト刺激の各提示位置における MAE 持続時間 (秒) の平均, エラーバーは標準誤差を表す。a. 各参加者の 4 名の平均値。b. 各参加者内の MAE の平均持続時間。上段には Large 条件, 下段には Small 条件の結果を表す。

Small 条件では V1 野の受容野の範囲内であった。したがって, V1 野や MT 野内の神経細胞への順応によって, p-MAE が生じたと考えられる。

また, 先行研究において, Pantle (1974) は順応刺激の時間周波数が高いほど, MAE の持続時間が短くなることを報告した。Pantle (1974) の報告を鑑みれば, 本研究の結果は, 順応刺激の時間周波数が最も高い左上と右下の周辺において持続時間が最も短くなると予想される。しかし, 本研究の結果について, そのような傾向はみられなかった。これは, Pantle (1974) の研究において, 用いた順応刺激が回転する放射状に広がる白黒模様のため, MST における順応であったと考えられる。すなわち, 本研究の結果は, p-MAE における MAE 持続時間の時間周波数依存性は, 運動の種類によって異なる可能性を示唆している。

しかしながら, 本研究において, p-MAE が生じなかった参加者 (P3) については, 順応刺激とテスト刺激の提示位置が一致する通常の MAE が生じるかは不明であった。また, Small 条件の中央位置において, p-MAE が生じなかった理由は明らかにできなかった。さらに, 順応刺激の位置に応じて時間周波数とテスト刺激の提示位置を同時に操作したため, 本研究の結果が順応刺激の時間周波数とテスト刺激の位置のいずれの効果によるのかを特定できなかった。したがって, 通常の MAE の有無を確認するための実験の実施と, 順応

刺激の時間周波数とテスト刺激の提示位置の一方を固定した条件での実験の実施を今後の課題とする。

謝 辞

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

参考文献

- Allman, J. M., & Kaas, J. H. (1971). A representation of the visual field in the caudal third of the middle temporal gyrus of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*). *Brain Research*, *31*(1), 85–105. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(71\)90635-4](https://doi.org/10.1016/0006-8993(71)90635-4)
- Anstis, S., Verstraten, F. a, & Mather, G. (1998). The motion aftereffect. *Trends in Cognitive Sciences*, *2*(3), 111–117. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(98\)01142-5](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(98)01142-5)
- Barlow, H. B., & Hill, R. M. (1963). Evidence for a Physiological Explanation of the Waterfall Phenomenon and Figural After-effects. *Nature*, *200*(4913), 1345–1347. <https://doi.org/10.1038/2001345a0>
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision*, *10*(4), 433–436.
- Dubner, R., & Zeki, S. M. (1971). Response properties and receptive fields of cells in an anatomically defined region of the superior temporal sulcus in the monkey. *Brain Research*, *35*(2), 528–532. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(71\)90494-x](https://doi.org/10.1016/0006-8993(71)90494-x)
- Duffy, C. J., & Wurtz, R. H. (1991). Sensitivity of MST neurons to optic flow stimuli. I. A continuum of response selectivity to large-field stimuli. *Journal of Neurophysiology*, *65*(6), 1329–1345. <https://doi.org/10.1152/jn.1991.65.6.1329>
- Felleman, D. J., & Van Essen, D. C. (1991). Distributed Hierarchical Processing in the Primate Cerebral Cortex. *Cerebral Cortex*, *1*(1), 1–47. <https://doi.org/10.1093/cercor/1.1.1>
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *The Journal of Physiology*, *195*(1), 215–243. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1968.sp008455>
- Kleiner, M., Brainard, D., Pelli, D., Ingling, A., Murray, R., & Broussard, C. (2007). What's new in psychtoolbox-3. *Perception*, *36*(14), 1–16.
- Mather, G., Pavan, A., Campana, G., & Casco, C. (2008). The motion aftereffect reloaded. *Trends in Cognitive Sciences*, *12*(12), 481–487. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.09.002>
- Maunsell, J. H. R., & Van Essen, D. C. (1983). The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, *3*(12), 2563–2586. <http://www.jneurosci.org/content/jneuro/3/12/2563.full.pdf>
- Murakami, I., & Shimojo, S. (1995). Modulation of motion aftereffect by surround motion and its dependence on stimulus size and eccentricity. *Vision Research*, *35*(13), 1835–1844. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)00269-R](https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)00269-R)
- Pantle, A. (1974). Motion aftereffect magnitude as a measure of the spatio-temporal response properties of direction-sensitive analyzers. *Vision Research*, *14*(11), 1229–1236. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(74\)90221-1](https://doi.org/10.1016/0042-6989(74)90221-1)
- Pelli, D. G. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, *10*(4), 437–442.
- Snowden, R. J., & Milne, A. B. (1997). Phantom motion aftereffects - Evidence of detectors for the analysis of optic flow. *Current Biology*, *7*(10), 717–722. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(06\)00329-0](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(06)00329-0)
- Van Essen, D. C., & Felleman, D. J. (1991). Distributed Hierarchical Processing in the Primate Cerebral Cortex. *Cerebral Cortex*, *1*, 1–47. <http://www.cns.nyu.edu/~tony/vns/readings/felleman-vanessen-1991.pdf>
- Weisstein, N., Maguire, W., & Berbaum, K. (1977). A phantom-motion aftereffect. *Science (New York, N.Y.)*, *198*(4320), 955–958. <https://doi.org/10.1126/science.929181>