

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

本居 快¹⁾

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

Kai Motoori

連続フラッシュ抑制(CFS)によって知覚的に抑制された運動に対する順応の静止運動残効と動的運動残効について、順応刺激の特性の効果を詳細に検討した。CFS の抑制は、低次処理刺激には弱く、高次処理刺激には強く作用する。本研究で検討した運動刺激の特性は、空間周波数選択性、相対運動特性、1 次（輝度変調：LM）運動と 2 次（コントラスト変調：CM）運動であった。検討の結果、空間周波数選択性は、低空間周波数が強く抑制され高い空間周波数では抑制度が低かった。相対運動については CFS による抑制効果が認められなかった。LM と CM とでは、CM の方が強く CFS の影響を受け、LM と CM の処理は低次段階だけではなく高次段階でも処理系が独立している可能性が示唆された。これらの結果に基づいて、運動処理の階層性モデルを精緻化した。

Keywords : 運動順応, 静止運動残効, 動的運動残効, 連続フラッシュ抑制, コントラスト変調
Motion adaptation, Static motion aftereffects, Flicker motion aftereffects,
Continuous flash suppression, Contrast modulation

1. 目的

我々が知覚している視覚的世界は、明暗や色、形、奥行き感などで構成されているが、中でも「運動視」は生態学的に重要な視機能である。運動視の特性を解明する手法として、運動残効は古くから視覚の研究対象として用いられてきた。運動残効とは、1 方向に運動する輝度変調である順応刺激を 1 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(静止運動残効；sMAE)。また、運動順応後のテスト刺激として、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）を用いることで、あいまいな運動方向を含む刺激による残効が動的運動残効（fMAE）で、古典的な sMAE とは性質が異なる。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。運動残効を用いた研究は、運動処理におけ

1) 愛知淑徳大学 心理医療科学研究科 視覚科学専修

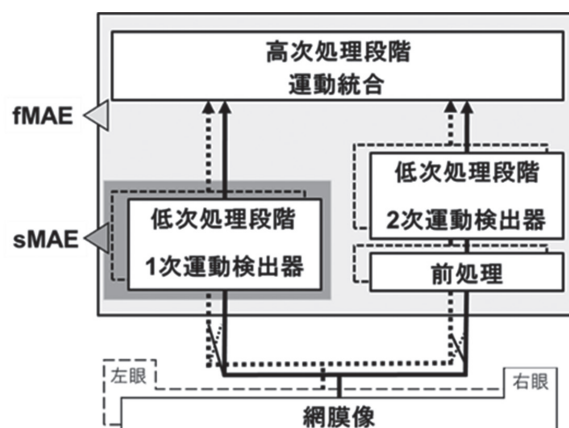


図1 運動検出器の段階処理モデルに基づく運動視システムの構造と運動順応現象のモデル
(Nishida & Ashida, 2000)を参考に作成

る処理の階層性の解明にも使われている。図1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とされる。しかし、2次運動はsMAEに反映されない。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。次に、高次処理段階について説明する。高次処理段階は、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、刺激属性に関わらない処理が生じていることが示唆される。以上のように、sMAEは低次処理段階を反映し、fMAEは低次処理段階と高次段階処理を反映していることが示されている。

本研究は、上述した運動検出器の段階処理モデル(図1)を精緻化することを目的とした。本目的を達成するために、本研究では連続フラッシュ抑制(Continuous flash suppression(以下 CFS); Tsuchiya & Koch, 2005)という実験手法を用いた。この現象は、他眼に連続フラッシュ抑制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実験手法であるが、CFSによる抑制は、CFSと同時に呈示されている刺激が、高次で処理されている刺激である程、強い抑制が生じるという特性が示されている (Maruya, Watanabe, & Watanabe., 2008)。本研究では、各実験で設定される独立変数に対して、CFSによる抑制効果が高い場合、運動検出器の段階処理モデル内でより高次の処理と定義し、抑制効果が低い場合には、より低次の処理と定義することで、モデル内での処理の段階性の精緻化を試みた。

1.1. 実験1 CFSにより知覚されない運動順応によるsMAEの空間周波数選択性に関する検討

1.1.1. 目的

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 (Ashida & Osaka, 1995)。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, 1995)。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, 1995)。そこで、

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。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、CFS の知覚抑制効果が量的に異なるのかについては現時点では不明であり、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する必要がある。そこで、以下の 2 つの実験を行った。実験 1.1 として、空間周波数選択性の影響について、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、CFS による抑制効果について検討し、その効果が、空間周波数値によって異なるのかについても併せて検討した。実験 1.2 では、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。

1.1.2. 対象および方法

実験 1.1 と実験 1.2 での対象および方法の共通事項について以下に示した。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 4 名(平均年齢 21.3 歳 (SD = 0.5))。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)。

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、観察距離 80cm であった。

刺激呈示面は輝度 21.0 cd/m² 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/m² で red(sRGB: 255,0,0)の十字形を呈示した。順応刺激 (図 2A) として、刺激呈示面の中心部に横 2.00° × 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/m²、コントラスト 20 % (Lmax: 35.3 cd/m², Lmin: 23.6 cd/m²) であった。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。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 2A)。順応刺激、補助刺激の運動方向と運動速度 (4.0 d/s) は実験を通して固定した。

本実験で使用した CFS 刺激は、モニターの観察領域中央の横 5.6° × 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 2B)。CFS 刺激を構成する要素は、横 0.70° × 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° × 縦 0.850° の矩形刺激とを組み合わせた横 0.85° × 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。この配置は実験 1.1、実験 1.2 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た。

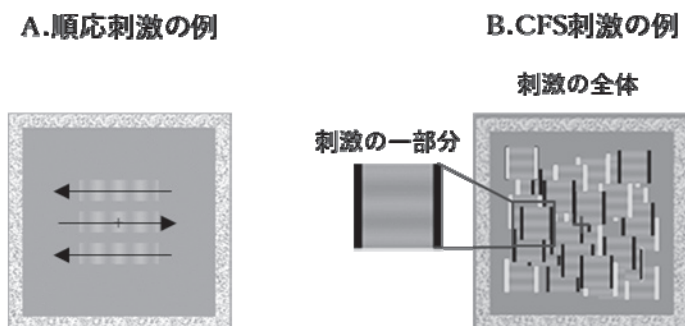


図 2 実験刺激の例

Note: A. 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 刺激の例: CFS 刺激とそれを構成する刺激の一部を示した. 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.

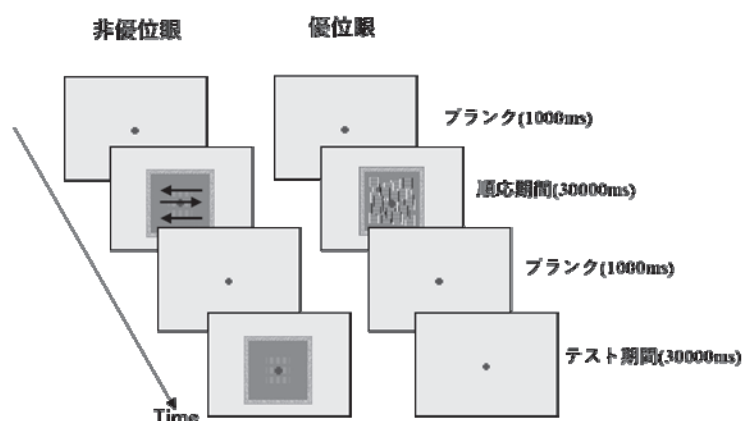


図 3 同眼条件における実験手続きの例

本実験の手続きについて図 3 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. MAE が知覚されない場合はスペースキーを押させた. 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. 本実験は各条件 5 回測定を繰り返した.

本実験では, 順応刺激が完全に知覚されない場合のデータを用いて分析した. 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. MAE 減少度では, 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. 本実験で用いる MAE 減少度は, 実験参加者毎に 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.

実験 1.1, 実験 1.2 に共通した条件として 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。加えて、実験 1.1 では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。また、実験 1.2 では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、テスト刺激の空間周波数 0.93 c/d, 1.86 c/d, 2.79 c/d, 3.72 c/d の 4 水準設定した。

1.1.3. 結果

1.1.3.1. 実験 1.1 順応刺激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

図 4 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（ $F(1, 26) = 2.7$ ， $p = .113$ ）。

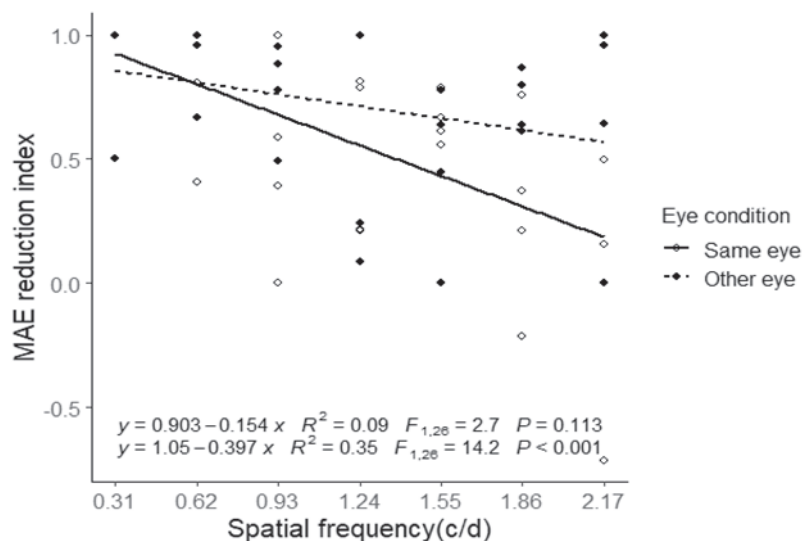


図 4 各呈示眼条件における MAE 減少度の空間周波数に伴う変化の単回帰分析の結果

Note: 白丸が同眼条件，黒丸が他眼条件を示す。

1.1.3.2. 実験 1.2 順応刺激とテスト刺激の空間周波数に差異を設けた場合の sMAE の検討

図 5 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 5 から、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、呈示眼条件についても、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との MAE 減少度と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: ($F(1, 32) = 76.44, p < .001$), ID2: ($F(1, 32) = 28.44, p < .001$), ID3: ($F(1, 32) = 9.81, p < .01$), ID4: ($F(1, 32) = 5.10, p < .05$)). 図5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 ID2 において認められた (ID1: ($F(1, 32) = 3.07, p < .001$), ID2: ($F(1, 32) = 28.44, p < .001$)). 単純主効果検定を行った結果, ID1 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 ($F(1, 32) = 48.39, p < .001$) における呈示眼条件の単純主効果が有意であった. 図5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5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.

ID1 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.*). 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.*).

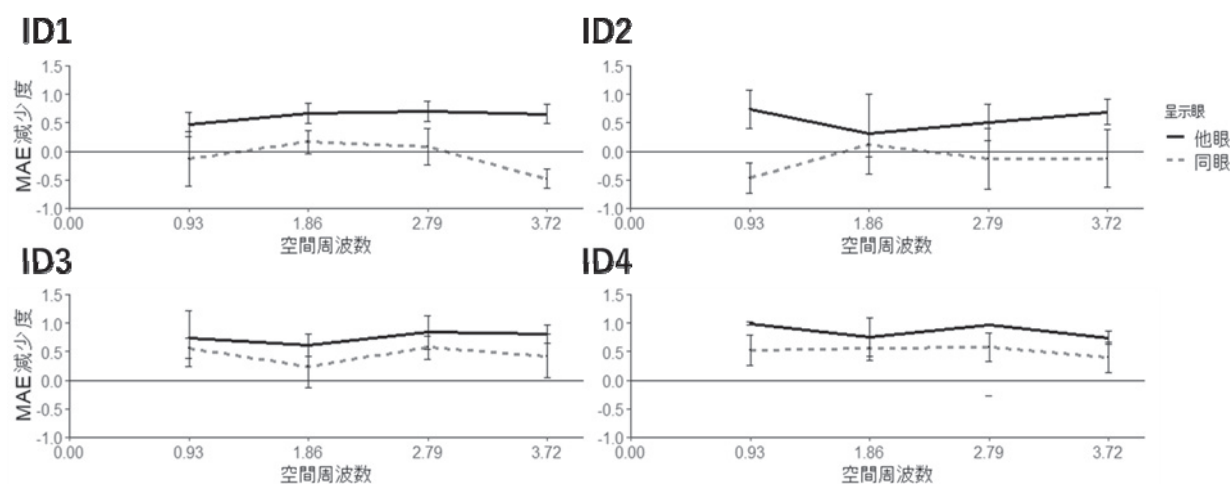


図5 実験参加者ごとの各呈示眼条件における平均 MAE 減少度の空間周波数に伴う変化

Note :エラーバーは 1.0SD を示す.

1.1.4. 考察

本実験は, CFS によって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, 2 つの実験を検討した. その結果実験 1.1 では, 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 が減少することが示され(図 4)、空間周波数が増加するにしたがって MAE 減少度が低下し、CFS による抑制効果が減弱することが示された。CFS と順応刺激の空間周波数との関係については、静止刺激に対する CFS の効果の研究において低空間周波数の方が抑制されやすいことが報告されており (Tsuchiya, & Koch, 2005 ; 本居・山本, 2021)、運動視処理においても同様の処理特性が存在することが示された。実験 1.2 では、順応刺激の空間周波数とテスト刺激の空間周波数に差異を設けた場合にも、CFS の抑制効果の変動は、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 5)。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 による知覚の抑制が、運動残効における空間周波数チャンネルの調整範囲を変動させず、一定の抑制効果に限られた影響が生じることが示唆された。

1.2. 実験 2 CFS により知覚されない相対運動の順応刺激による sMAE を用いた相対運動処理の検討

1.2.1. 目的

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も運動検出機構として機能するの否かを検討した。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する運動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、単純運動の検出に基づいて検出される 2 段階目の処理として定義されているが、CFS による順応刺激の知覚的抑制が生じた場合にも、相対運動と単純運動とは同様な抑制傾向を示すのかを検討した。

1.2.2. 対象および方法

実験参加者と実験装置は、実験 1 と同様であった。実験に使用した CFS 刺激は実験 1 と同様であった。順応刺激の設定は空間周波数が 1.86 c/d に固定し、それ以外の設定は実験 1 と同様であった。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。しかし、条件によって、呈示された 3 つの縞の内、運動する縞が異なっていた。相対運動条件は、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)。単純運動条件は、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を右方向に運動させた。相対単純運動条件は、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。また、テスト刺激として、静止した順応刺激と同じ空間周波数の正弦波刺激を呈示した。

本実験の条件は、CFS 条件として「CFS あり」と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と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 水準を設定した。本実験の手続き(図 3)と分析方法は実験 1 と同様であった。

1.2.3. 結果

CFS による MAE の減少度を算出し、各順応刺激条件によって CFS による抑制効果が異なるのかについて分析した。図 6 に各実験参加者ごとの各順応刺激条件における平均 MAE 減少度を示した。

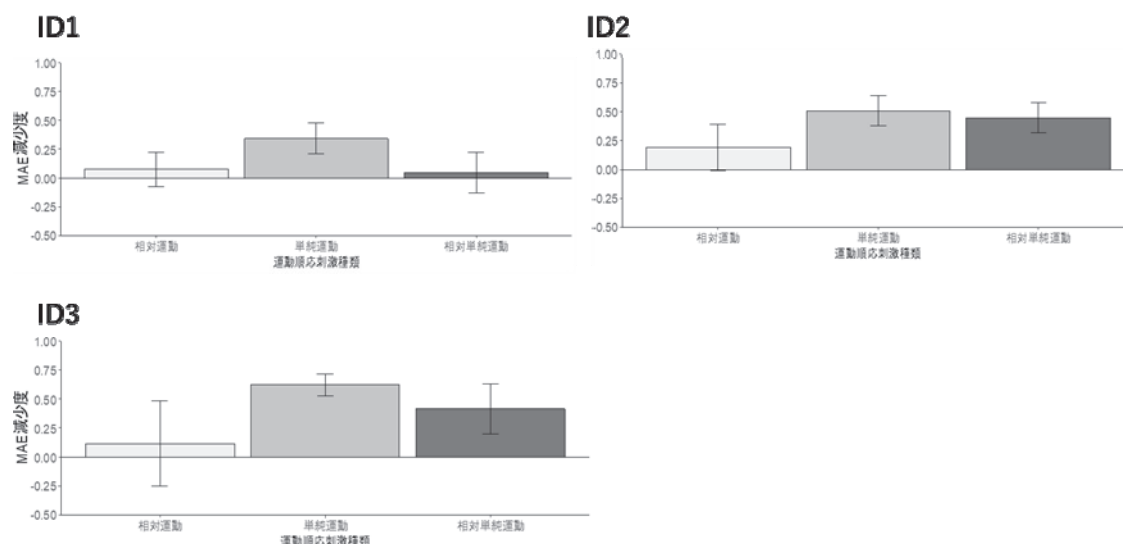


図6 実験参加者ごとの各順応刺激条件における平均 MAE 減少度

Note :エラーバーは 1.0SD を示す.

図6から、相対運動条件でのMAE減少度が他の条件と比べて低く、CFSの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: ($F(2, 12) = 5.63, p < .05$), ID2: ($F(2, 12) = 0.13, p < .05$), 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6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との間には、ID3のみで有意差が認められ($p < .05$), 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、ID1で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。他の実験参加者では、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。

1.2.4. 考察

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的に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。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。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、単純運動と相対運動とでは処理の違いがあることが確認され、相対運動処理の場合、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が示された。本結果は、相対運動順応において、知覚されない運動に対する処理ルートの存在を示唆する。

1.3. 実験 3 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

1.3.1. 目的

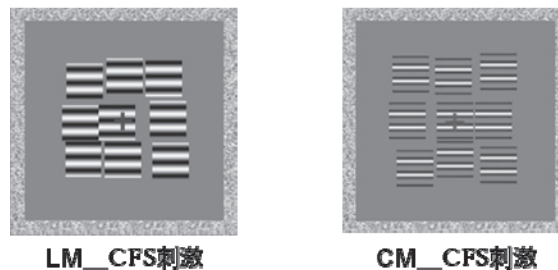
2 次運動 (CM) はコントラストの移動による運動で, 1 次運動 (LM) とは異なる性質をもつ (Chubb & Sperling, 1988 ; Cavanagh & Mather, 1989). LM と CM は, 「運動」としては同一の現象であるが, その処理機構は異なり, 低次処理段階において 1 次運動検出器 (LM) と 2 次運動検出器 (CM) が想定されている (Chubb & Sperling, 1988 ; Cavanagh & Mather, 1989). 本実験では, この 2 つの運動現象が CFS によって知覚されない場合に, 1 次運動検出器 (LM) と 2 次運動検出器 (CM) 処理の抑制効果が異なるのか検討した. 本実験では, CFS 刺激の縞刺激が 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 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 の抑制効果が異なるのかを検討した.

1.3.2. 対象および方法

実験参加者は, 実験 2 と同様であった. 実験装置は, 実験 1 と同様であった.

CFS 刺激は, モニターの観察領域中央の横 5.6° \times 縦 5.6° の領域で, 9 個の横 0.85° \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 で, 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 7).

図 7 実験 3 で用いた CFS 刺激の例



Note : 使用した CFS 刺激の一例. 輝度変調を伴う LM_CFS とコントラスト変調を伴う CM_CFS を示した.

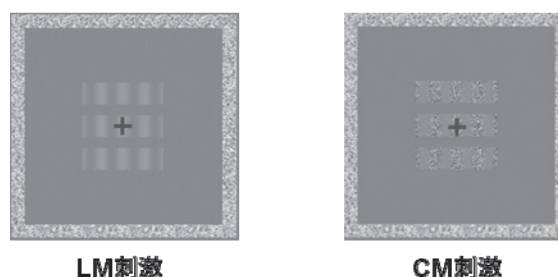


図 8 LM 条件と CM 条件で用いた順応刺激およびテスト刺激の例

Note : 順応刺激とテスト刺激として呈示した. 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.

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 2° (horizontal) \times 0.53° (vertical) の縦方位の正弦波刺激を用いた。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 8)。

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 2° (horizontal) \times 0.53° (vertical) の縦方位の正弦波刺激であった。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 8)。

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、2Hz で位相反転するフリッカー刺激を用いた (fMAE)。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。

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。本実験の手続き (図 3) と分析方法は実験 1 と同様であった。

1.3.3. 結果

図 9 に実験参加者ごとの各 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。

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または、有意傾向であった (ID2 : ($F(1, 32) = 2.87, p < .1$), ID3 : ($F(1, 32) = 12.67, p < .01$))。

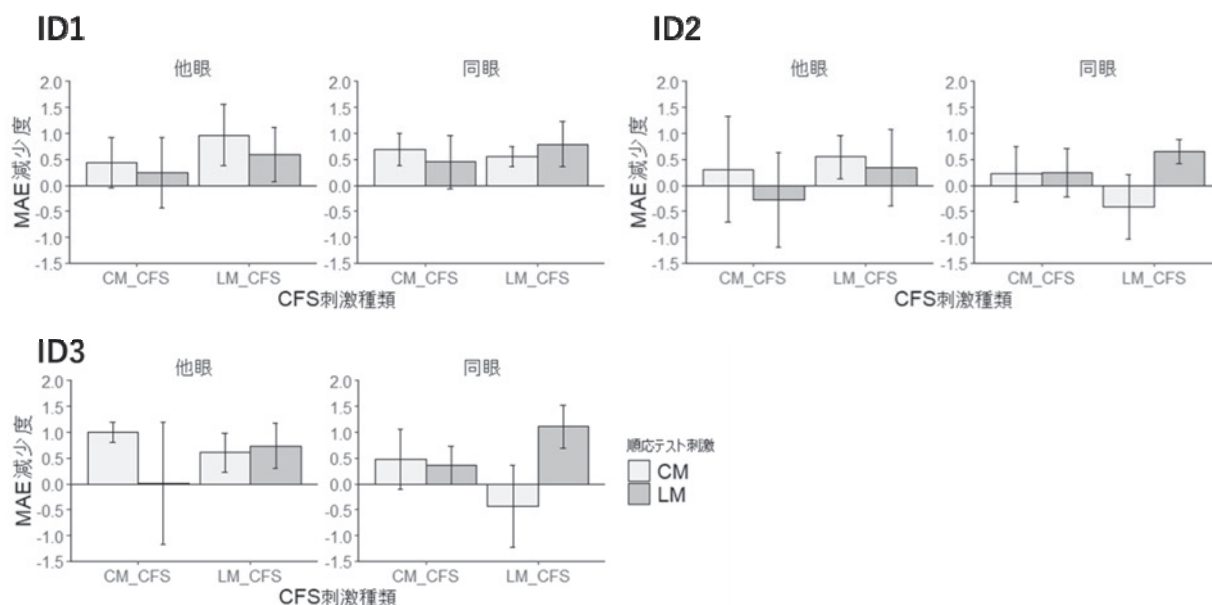


図 9 各実験参加者の各 CFS 条件での順応テスト刺激条件での呈示眼条件別の MAE 減少度
Note :エラーバーは 1.0SD を示す。

そこで、単純主効果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(ID2: ($F(1, 32) = 2.96, p < .1$), 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(ID2: (*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(ID2: (*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(ID2: (*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(ID2: ($F(1, 32) = 5.09, p < .05$), ID3: ($F(1, 32) = 8.56, p < .01$))。

そこで、単純主効果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(ID2: ($F(1, 32) = 3.42, p < .1$), 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。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(ID2: ($F(1, 32) = 3.42, p < .1$), 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。そのほかの交互作用については認められなかった(*n.s.*)。

ID1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.*)。

1.3.4. 考察

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次運動検出器による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。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(LM_CFSとLM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(CM_CFSとLM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。

1.4. 実験4 1次刺激と2次刺激との相互運動順応時におけるCFSによる抑制効果を用いた高次処理段階の1次運動と2次運動の処理過程の検討

1.4.1. 目的

本実験では、実験3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)。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。

1.4.2. 対象と方法

実験参加者と実験装置、使用した CFS 刺激と順応刺激は、実験3と同様の刺激を用いた。

本実験の条件は、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。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。本実験の手続き(図3)と分析方法は実験1と同様であった。

1.4.3. 結果

CFS 刺激種類による各実験条件の MAE の減少度を算出し、CFS の刺激種類による抑制効果について分析した。図10に各実験参加者の 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 減少度を示した。

図10から、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: ($F(1, 32)=27.81, p<.001$), ID2: ($F(1, 32)=50.03, p<.001$), ID3: ($F(1, 32)=13.13, p<.001$)). そこで、単純主効果検定を行った。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あるいは有意傾向が認められ(ID1: ($F(1, 32)=4.05, p<.1$), ID2: ($F(1, 32)=55.40, p<.001$), 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10)。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: ($F(1, 32)=29.65, p<.001$), ID2: ($F(1, 32)=6.55, p<.05$), 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10)。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。

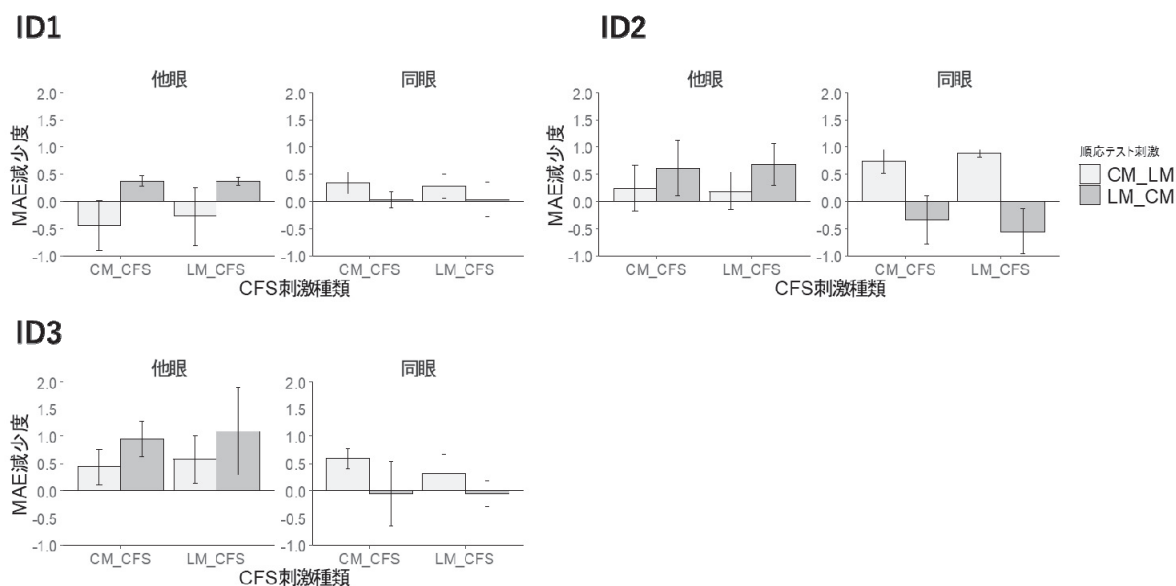


図 10 各実験参加者の CFS 条件別の順応テスト刺激条件における呈示眼条件ごとの MAE 減少度

Note : エラーバーは 1.0SD を示す。

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 減少度より低かった (ID1: ($F(1, 32) = 6.33, p < .05$), ID2: ($F(1, 32) = 42.37, p < .05$), 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: ($F(1, 32) = 24.42, p < .001$), ID2: ($F(1, 32) = 12.21, p < .01$), ID3: ($n.s.$)), 他眼条件の MAE 減少度の方が同眼条件の MAE 減少度より低かった (図 10). ID3 については図 10 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 ($n.s.$).

1.4.4. 考察

実験 4 では、1 次運動順応後に 2 次テスト刺激呈示 (LM_CM 条件) と、2 次運動順応後に 1 次テスト刺激呈示 (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。実験結果、CFS により順応運動が知覚されないとき、LM_CM 条件の時の MAE はある程度生じるが、CM_LM 条件の時の MAE 減少度が高かった。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 (Nishida & Ashida, 2000) が報告されており、本実験における仮説としても、順応刺激とテスト刺激の組み合わせに関係なく、CFS による抑制効果が生じることが予測されたが、刺激組み合わせによって抑制効果が異なることが示された。この結果から、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。

2. 総合考察

本研究は、運動検出器の段階処理モデル (図 1) を精緻化することを目的とした。本研究では、CFS と同時呈示されている刺激が、高次で処理されている刺激である程、強い抑制が生じるとい

う特性を用いて検討を行った (Maruya et al., 2008). 各実験結果は, 各実験内で設定された独立変数に対して, 抑制効果が高い場合には, 運動検出器の段階処理モデル内で高次の処理と定義し, 抑制効果が低い場合には, より低次の処理と定義 (CFS 抑制強度軸) することで, モデル内での処理の段階性を精緻化した.

本研究で得られた知見を基に CFS と運動処理過程の処理モデルを示す (図 11).

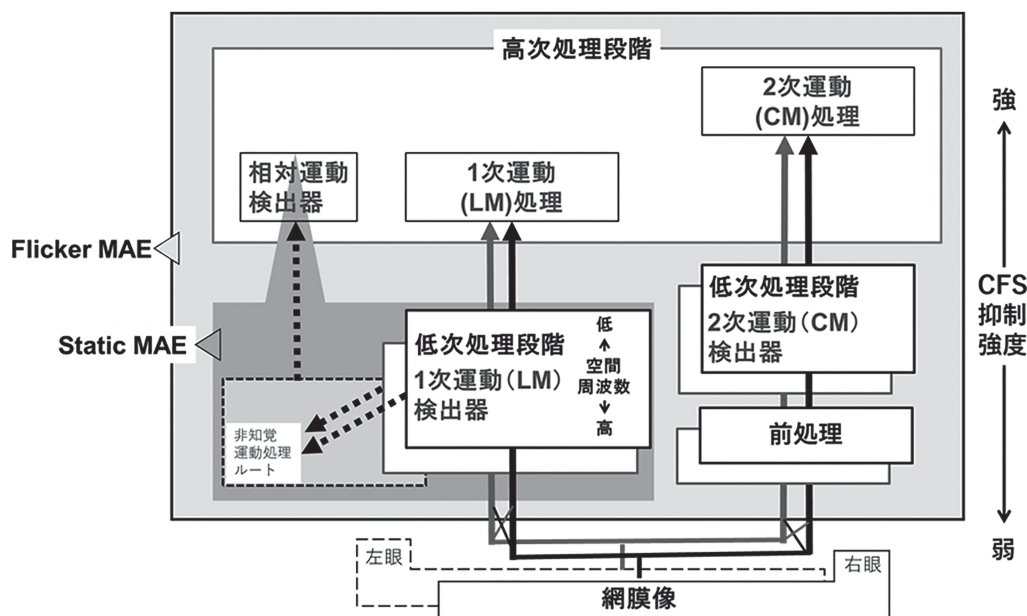


図 11 本研究から想定される運動処理段階と CFS による抑制のモデル

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。実線の黒矢印は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、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 (Takemura, Ashida, Amano, Kitaoka, Murakami, 2012) で示唆されているため組み込んだ。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。右側に示した CFS 抑制強度軸は、高次処理段階に処理が進むほど、抑制効果が高くなることを示す。

まず、CFS によって知覚されない 1 次運動の処理について解説する。実験 1.1 および 1.2 では、1 次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 次運動検出器内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、低次処理段階の 1 次運動検出器に空間周波数処理に関するモデルを加えた。

実験 2 の相対運動特性については、単純運動のみ入力された場合、CFS による sMAE の減弱が生じ、相対運動の場合、CFS による sMAE の減弱が生じなかった。以上の結果から、これら 2 つの運動は、単一の処理系で処理が行われているのではなく、単純運動には、運動の知覚が必要な処理ルートが、相対運動には運動の知覚が必要のない処理ルートが想定された。

実験 3 の 1 次運動と 2 次運動特性から、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 が抑制されにくく、1 次運動を主とした CFS 刺激の時は fMAE が抑制された。この結果は、CFS による特徴選択的な抑制が、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した。

次に、高次処理段階においては、実験 4 より、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) 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、2 次運動順応による LM テストの条件の方が、1 次運動順応による CM テストより、MAE 減少度が高かった。この結果は、高次処理段階において、1 次運動 (LM) と 2 次運動 (CM) が「動き」として統合される段階が異なり、2 次運動 (CM) の方が 1 次運動 (LM) のより高次の段階で「動き」として統合される処理が生じることが示された。

本研究結果は、視覚運動の処理は CFS によって一定程度抑制されるものの、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てい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。また、1 次運動と 2 次運動が低次処理段階で並列的に独立処理がされているとの先行知見に加え、高次処理段階内においても、処理段階が異なる可能性を示した。

3. 引用文献

- Ashida, H., & Osaka, N. (1995). Difference of spatial frequency selectivity between static and flicker motion aftereffects. *Perception*, 23, 1313-1320.
- 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.
- Cameron, E. L., Baker, C. L. Jr., & Boulton, J. C. (1992). Spatial frequency selective mechanisms underlying the motion aftereffect. *Vision Research*, 32, 561-568.
- Ledgeway, T. (1994). Adaptation to second-order motion results in a motion aftereffect for directionally-ambiguous test stimuli. *Vision Research*, 34, 2879-2889.
- 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.
- 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.
- Nishida, S. & Ashida, H. (2000). A hierarchical structure of motion system revealed by interocular transfer of flicker motion aftereffects. *Vision Research*, 40, 265-278.
- 塩入 諭 (1992). 相対運動の検出. *光学*, 21(10), 657 - 664.
- 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.
- Tsuchiya, N., & Koch, C. (2005). Continuous flash suppression reduces negative afterimages. *Nature Neuroscience*, 8(8), 1096-1101.