

## 両眼間転移による運動残効の解析

蘆田 宏

ATR人間情報通信研究所

〒619-02 京都府相楽郡精華町光台2-2

### 1. はじめに

最終的な知覚に依存する心理物理学実験では、一般に単独の処理機構や、処理の階層性について論じることは容易ではない。限られた手段の中でも特に有功と考えられてきたものの一つが、順応と残効の現象である。順応によって運動や傾き、明るさなど視覚刺激の特定の属性について見え方が変化する現象が見られた場合、その属性に特化した処理機構の存在が推定できる。また、順応刺激と残効が観察される刺激の類似性を検討することにより、その機構がどれくらいの刺激選択性を持つかといったことも検討できる。そういったことから、残効現象は心理学者の微小電極と呼ばれることもある。

視覚運動刺激に対する順応の結果生じる残効現象が運動残効である。本稿では、著者らによる研究結果を中心に、運動残効研究から示される運動知覚機構の階層性について考えてみたい。

### 2. 両眼間転移

視覚機構の階層性を論じる上で、両眼それぞれへの視覚入力がかかるように競合したり統合されたりするかを考えることが有効である。左右それぞれの眼の情報は、網膜の段階では全く独立しているが、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されなくなる(図1)。実際、両眼を開けた状態で一方の眼のみに何かを見せた場合、私たちはどちらの眼で見たか答えることができないのが普通である。このように、両眼へ

の情報が、末梢から中枢へと処理段階が上がるにしたがって統合されるという状況を利用すると、両眼情報の統合地点を境に、処理機構がどの段階に存在するかを推定することができる。

残効においては、両眼間転移 (interocular transfer, IOT) を調べることで処理水準について考えることができる。一方の眼のみに順応刺激を見た場合を考えよう。順応が起こるのが両眼情報の統合より前の処理過程であるならば、続いてテスト刺激を同じ眼で観察した場合にのみ残効が生じ、もう一方の眼で観察した場合には生じないはずである。逆に、処理機構が両眼情報の統合以降に存在するならば、残効は他方の眼でも同じように生じると考えられる。

実際には、両眼情報の統合は徐々に起こり、

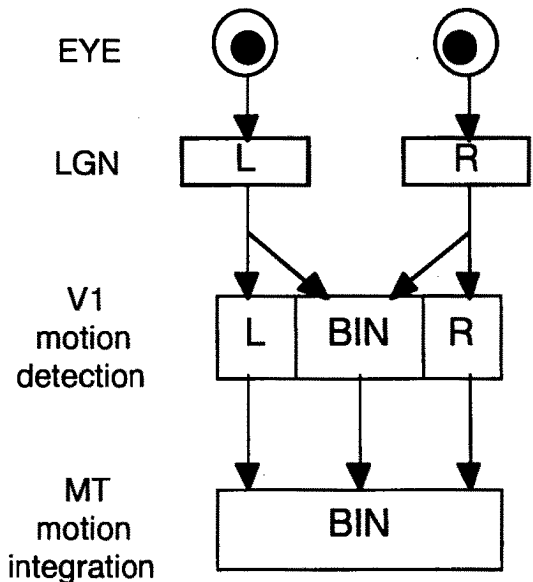


図1 運動視経路における両眼情報統合様式の概要

図1のように、途中の段階では一つの処理過程に単眼性の機構と両眼性の機構が混在する。その場合、例えば左眼で順応すると、左眼単眼性機構及び両眼性機構は順応するが、右眼単眼性機構は順応しない。そのため、左眼にテスト刺激を提示した場合には左眼単眼性機構と両眼性機構の両方の順応効果が残効に表れるが、右眼にテスト刺激を提示した場合には両眼性機構の順応効果だけしか残効に表れない上、順応していない右単眼性機構はかえって残効を抑制するかもしれない。結果として、右眼でも残効は生じるが、左眼での残効よりは小さいものとなり、転移は部分的に起こるということになる。

### 3. 運動残効と両眼間転移

#### 3.1 運動残効

運動残効 (motion aftereffect, MAE) とは、運動刺激を見続けた後に、静止対象が反対方向に動いているように見える現象のことである。運動残効は運動属性に対する選択的な順応効果と考えられることから、運動属性を処理する機構の存在を示す証拠の一つと考えられ、古くから研究対象とされてきた<sup>2)</sup>。

#### 3.2 静止運動残効と動的運動残効

運動残効はテスト刺激の動特性によって2種類に分類できる。古くから知られる運動残効は静止対象の上で観察されるもので、静的運動残効 (static MAE) という。一方、動的に変化するのが運動方向が一意に定まらない多義的運動刺激が順応と反対方向に明確に動いて見えるようになることがある。静止運動残効と区別するため、これを動的運動残効 (dynamic MAE) あるいはフリッカー運動残効 (flicker MAE) と呼ぶ<sup>3,4)</sup>。

静止運動残効は1次運動、すなわち輝度あるいは色次元で定義された運動への順応によって生じる。静止運動残効の主要な原因は局所的な低次の運動検出機構の順応であると考えられる。ただし、運動残効はさまざまな効果の複合であり、より高次の機構の影響もないわけではない。

動的運動残効は1次運動のみならず、2次運動への順応によっても生じる<sup>5)</sup>。順応刺激が2次でテスト刺激が1次というような相互順応でも起こる<sup>6)</sup>上、注意による追跡<sup>6)</sup>によってさえ起こる。動的運動残効には、比較的高次の運動検出過程あるいは運動信号統合過程の順応効果がより強く関与することが示唆される。

#### 3.3 2種類の運動残効と両眼間転移

静止運動残効の場合、両眼間転移は50%程度で、完全ではない<sup>7)</sup>。静止運動残効のもとになる局所的運動検出器は1次視覚野 (V1) に存在すると考えられ、実際、静止運動残効の転移率は1次視覚野における両眼性細胞の比率と概ね対応する<sup>8)</sup>。両眼立体視ができない人の場合、転移がほとんど起こらない<sup>9)</sup>点からも、脳内における比較的初期の両眼性機構の関与が示唆される。

動的運動残効の場合、転移はほぼ完全となる。縞刺激を用いた場合、残効の持続時間は順応時、テスト時に同じ眼に提示されたかどうかを問わず一定になる<sup>3)</sup>。また、ランダムドット刺激を用いて順応によるコヒーレンス閾 (運動方向がわかるために必要な S/N 比) の上昇を測った場合にも転移は完全になる<sup>10)</sup>。コヒーレンス閾の場合、立体視ができない人さえ完全な転移を示したという報告もある<sup>11)</sup>。類似したランダ

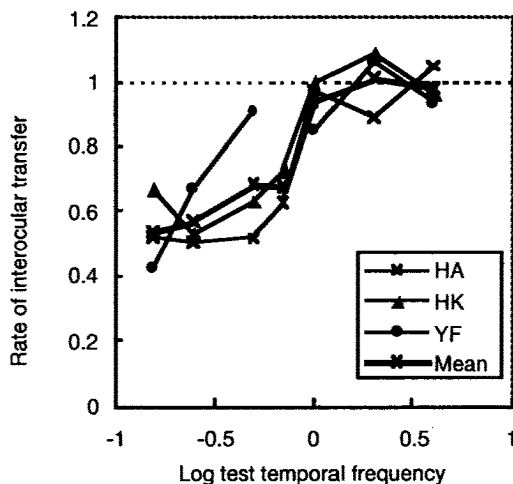


図2 テスト刺激のフリッカー周波数による転移率の変化

ムドット刺激を用いながら不完全な転移を示した結果もあるが<sup>12)</sup>、その場合でも転移率は比較的高い。これらの結果は、動的運動残効には主に比較的高次の両眼性機構が関与することを示唆する。

### 3.4 テスト刺激の時間変調と転移率の推移

静止運動残効と動的運動残効はテスト刺激の時間特性で区別されるが、実際には両者は時間変調の速さに応じて推移する。ここでは、5 deg/sで運動する1 cpdの正弦波縞に順応した後で、位相反転する正弦波縞における残効の持続時間を測定し、テスト刺激が順応刺激と同側眼の場合と異側眼の場合の残効量から両眼間転移率を決定した(図2)。2種類の運動残効の境界は約1 Hzで、その付近で転移率に急激な変化が見られる。

### 3.5 運動残効と運動視機構の階層性

図3は運動視機構と2種類の運動残効の関係を簡略化したものである。ただし、1次運動と2次運動の検出過程が独立しているかどうかについては今も議論がある。また、高次の運動検出過程は特徴追跡や注意による追跡に基づくと考えられるが、この点も必ずしも広く合意されているとはいえない。

ここで問題になるのは、動的運動残効の生起過程である。これまでの研究結果からは、高次の過程そのものが順応によってバイアスを生じ

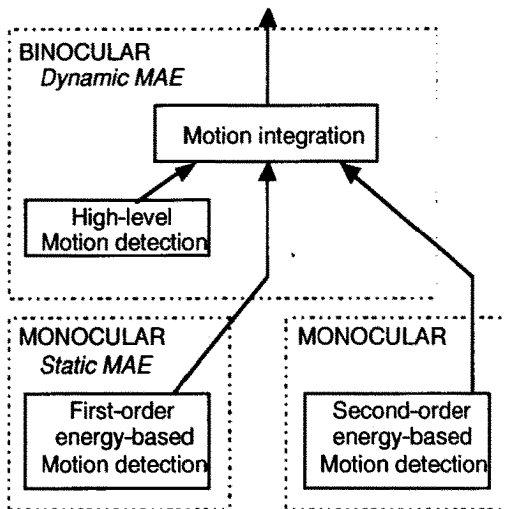


図3 2種類の運動残効と運動視機構

るのか、あるいは下位の検出器の順応効果が統合過程に影響を及ぼすのかという点がはっきりしない。この点を明らかにするには、実験的に低次の運動検出機構の順応効果と高次の過程の効果を分離することが望ましい。そのためには両眼間転移が有用な道具となるだろう。

## 4. 動的運動残効の多重性

### 4.1 偏心度の効果

先述のように動的運動残効は完全な両眼間転移を示すことが報告されているが、最新の実験結果から、周辺視野(偏心度約4度)では転移率が落ち込み、静止運動残効と大差なくなることがわかった(図4)。

この結果は、動的運動残効に2つの成分が含まれることを示唆する。1つは低次運動検出機構の順応効果で、周辺視野でもかなり強く生じるが、静止運動残効同様に、主に単眼性で転移率は低い。もう1つは両眼性の高次運動検出器あるいは運動統合機構における順応効果で、周辺視野では効果が弱いですが、両眼性で完全な転移を示す。中心視野では高次の効果が優勢で転移が完全になるが、周辺視野では低次の順応効果が優勢で転移が不完全になると考えられるわけである。

### 4.2 注意の効果

注意による追跡による運動知覚など、高次の運動検出、統合過程には何らかの形で注意が関

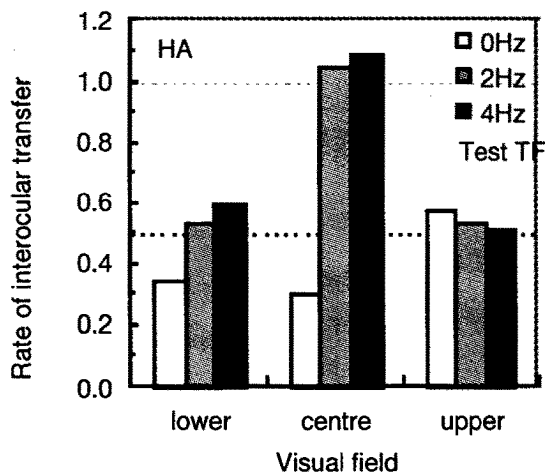


図4 視野による両眼間転移率の変化

与する。そのため、周辺視野で高次の順応効果が低下するとすれば、それは視覚的注意の低下と関係があるかもしれない。

中心視では注視点の近傍に運動刺激があるため、少なくとも受動的な注意が喚起されやすい。しかし、周辺視では運動による受動的な注意が喚起されにくい上、能動的に注意を向けるのも困難である。結果として周辺視野では高次機構における残効が抑止され、転移率が低くなると考えられる。

視覚的注意が残効に関与しているならば、他の課題で順応刺激に対する視覚的注意を妨害した場合、高次側の機構により強い効果が生じて、中心視野でも両眼間転移率が下がることが予想される。実際に順応と同時に文字/数字の弁別課題<sup>1)</sup>を行う実験の結果、実際に転移率は大きく減少することがわかった(図5)。静止運動残効では転移率に変化がなかった<sup>1)</sup>。注意課題の影響で相対的に高次機構の順応効果が下がり、動的残効においても低次機構の順応効果が優勢になったと考えられる。

#### 4.3 低次信号と高次信号の相互作用

基本波を含まず、2次と3次の高調波のみからなる複合正弦波縞(2f+3f縞)を1/4周期で離散的に運動させると、3f成分はパターン移動と反対方向にエネルギーを持つことになる(図

\*1 残効量そのものの減少は別の問題である。

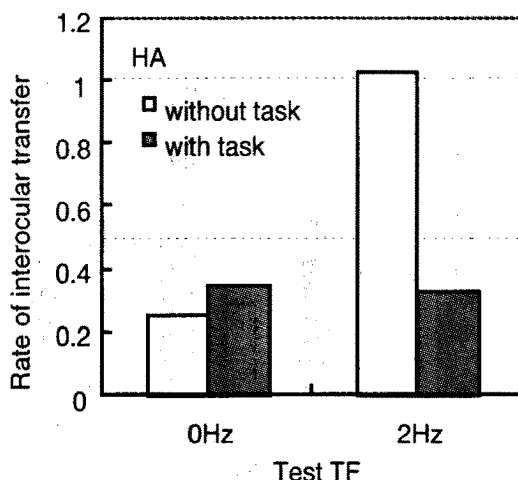


図5 文字種判別課題が動的運動残効に及ぼす影響

6参照)。この運動に順応すると、静止運動残効は3f成分に対応して運動と同じ方向に誘導されるが、動的運動残効はパターン移動と反対方向に起こる<sup>1)</sup>。このことから、動的運動残効は1次のエネルギー型機構ではなく、より高次の運動視機構の動きによるものであることがわかる。

この2f+3f縞による動的運動残効の転移率は100%を超え、150%から200%にもなることがわかった。この結果は転移という概念からは奇妙であるが、動的運動残効の2つの要素から説明できる。順応とテストが同一眼の場合、低次運動検出機構は3f成分に対して順応し、その効果はパターン移動方向に対応する残効を抑制すると考えられる。一方、両眼間転移条件では相対的に低次機構の関与が少ないため、抑制効果も少ないだろう。高次の両眼性検出器の順応効果はどちらの眼でも差がないと考えると、結果として転移条件の方が残効が大きくなる。実際、テスト刺激に2次のビート縞を用いると転移率はほぼ100%となったが、これは、3f成分への順応効果が抑制的に働かないためと考えられる。

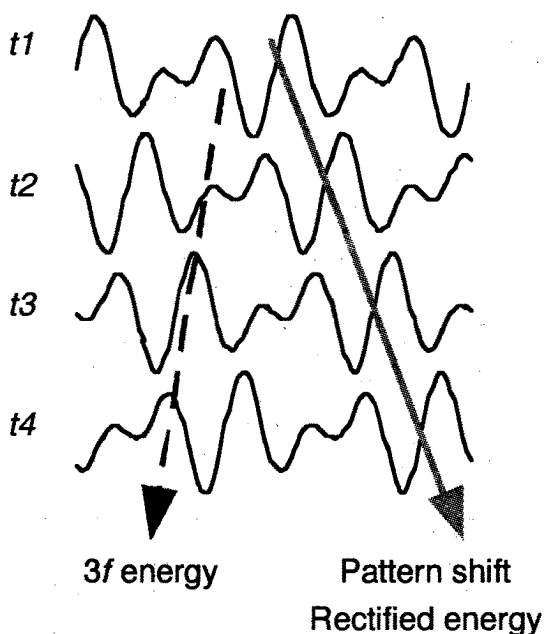


図6 2f+3f複合縞の運動の様子

#### 4.4 測定法による2つの成分の分離

最後に、残効の測定法が転移率に与える影響について考えたい。これまで報告した結果はすべて残効の持続時間を測定したものであった。しかし、持続時間は残効の強さを最もよく表しているとは限らない。

一連の実験でテスト刺激として用いてきた位相反転する正弦波縞は、両方向へ運動する2つの成分に分解できる。そこで、残効と反対方向の成分を相対的に強めることで残効を打ち消すことが考えられる。その場合、打ち消しに必要な成分強度比が残効強度の測度となる。この方法を用いた実験の結果、動的運動残効の転移率は完全とはならないことがわかった。この結果は、ランダムドットの凝集率を変化させて残効を打ち消す方法では転移が完全にならないという結果<sup>12)</sup>に対応するかもしれない。

これまでの結果と合わせて考えると、動的残効における2つの要素の違いが浮かび上がってくる。1つの要素は主に単眼性である低次の運動検出機構の順応効果で、立ち上がりは速いが減衰も速い。もう一方は高次の両眼性機構の順応効果で、立ち上がりは遅いが長く続く。残効初期の打ち消しは主に前者を反映し、持続時間は後者を反映するため、転移率に差が生じると考えられる。

#### 5. おわりに

本稿で紹介した研究結果に関しては、必ずしも十分なデータがそろっていないこともあって、最終的な結論を出すのは尚早である。しかしながら、両眼間転移を詳細に検討することで、運動残効における複数の原因の関与が明らかになるとともに、運動視機構の階層性に関する示唆が得られる様子がよくわかると思う。今後とも、研究の進展に従って報告を行っていきたい。

#### 謝辞

紹介した実験結果は、西田眞也氏（NTT基礎

研究所）との共同研究によるものである。

#### 文 献

- 1) J. P. Frisby: Seeing, Oxford University Press, Oxford, London, 1979. 村山久美子（訳）：シーイング。誠信書房。
- 2) N. J. Wade: A selective history of the study of visual motion aftereffects. *Perception*, 23, 1111-1134, 1994.
- 3) S. Nishida, H. Ashida and T. Sato: Complete interocular transfer of motion aftereffect with flickering test. *Vision Research*, 34, 2707-2716, 1994.
- 4) E. Hiris and R. Blake: Another perspective on the visual motion aftereffect. *Proceedings of the National Academy of Science of United States of America*, 89, 9025-9028, 1992.
- 5) T. Ledgeway: Adaptation to second-order motion results in a motion aftereffect for directionally-ambiguous test stimuli. *Vision Research*, 34, 2879-2889, 1994.
- 6) J. C. Culham and P. Cavanagh: Attentive tracking of a counterphase grating produces a motion aftereffect. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 35, 1622, 1994.
- 7) N. J. Wade, M. T. Swanston and C. M. M. de Weert: On interocular transfer of motion aftereffects. *Perception*, 22, 1365-1380, 1993.
- 8) D. H. Hubel: Eye, brain and vision. Scientific American Library, New York, 1988.
- 9) D. E. Mitchell, J. Reardon and D. W. Muir: Interocular transfer of the motion after-effect in normal and stereoblind observers. *Experimental Brain Research*, 22, 163-173, 1975.
- 10) J. E. Raymond: Complete interocular transfer of motion adaptation effects on motion coherence thresholds. *Vision Research*, 33, 1865-1870, 1993.
- 11) S. L. McColl and D. E. Mitchell: Stereoanomalous observers show complete interocular transfer of the motion coherence adaptation aftereffect. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 38, S989, 1997.
- 12) R. Blake and E. Hiris: Another means for measuring the motion aftereffect. *Vision Research*, 33, 1589-1592, 1993.
- 13) A. Chaudhuri: Modulation of the motion aftereffect by selective attention. *Nature*, 344, 60-62, 1990.
- 14) S. Nishida and T. Sato: Motion aftereffect with flickering test patterns reveals higher stages of motion processing. *Vision Research*, 35, 477-490, 1995.