フリッカー刺激の方位弁別は刺激が含む 運動方向成分に依存する

久保寺 俊朗* · 佐藤 隆夫**

* 東京大学 インテリジェント・モデリング・ラボラトリー 〒 113-8656 東京都文京区弥生 2-11-16 ** 東京大学大学院 人文社会系研究科 〒 113-0033 東京都文京区本郷 7-3-1

(受付: 2005年10月3日;改訂稿受付: 2005年12月5日;受理: 2005年12月21日)

Orientation Discriminations with Flickering Stimuli Based on Directional Components

Toshio KUBODERA* and Takao SATO**

*Intelligent Modeling Laboratory, The University of Tokyo 2–11–16, Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113–8656 **Graduate School of Humanities and Sociology, The University of Tokyo 7–3–1, Hongo, Bunkyo-ku, Tokyo 113–0033

(Received 3 October 2005; Received in revised form 5 December 2005; Accepted 21 December 2005)

Derrington and Henning (1981)¹⁾ reported that orientation discrimination performance has a low-pass spatial frequency characteristic, and argued that a mechanism for spatial pattern processing functions at fairly low spatial frequencies. To test their claim, we measured spatial frequency characteristics for orientation discrimination using vertical and horizontal Gabor patches with either counter-phasing or on-off temporal modulation. The results showed that the orientation discrimination sensitivity for counter-phasing stimuli was about twice that for on-off patterns at low spatial frequencies. These results indicate that orientation discriminations in these conditions are based on the directional components contained in the temporally modulated patterns instead of pattern information that is related to total depth of modulation.

1. 序 論

さまざまな空間周波数をもつ正弦波格子の検 出閾から,視覚系の空間周波数に対するコント ラスト感度関数が求まる.通常,静止刺激に対 するコントラスト感度関数は,3cpdから5cpd で感度が最大となる帯域通過特性をもつ²⁾.

これに対して,位相反転刺激やドリフト運動 刺激などの時間変調刺激に対するコントラスト 感度関数は,低空間周波数で感度が最大となる 低域通過特性を示す³⁻⁵⁾.すなわち,時間周波 数の増加に伴い,低空間周波数に対する感度の 低下がなくなる.したがって,静止刺激に対す るコントラスト感度関数と比較すると,時間変 調刺激に対するコントラスト感度関数は,高空 間周波数に対する感度がわずかに低下する一方 で,低空間周波数に対する感度が大きく上昇す る³⁻⁵⁾.

この閾値付近での時間変調刺激の見えは、刺激の時空間周波数に依存して大きく変化する⁶⁻⁹. 閾値付近での、さまざまな時空間周波数をもつ 時間変調刺激の見えは、空間的なパターンが見 える場合と時間的なフリッカーや運動が見える 場合とに大別できる^{10,11)}.通常、時間変調刺激 の空間周波数が高い場合は、時間変調があるに もかかわらず静止したパターンが見える.一方, 時間変調刺激の空間周波数が低い場合は、空間 変調があるにもかかわらずパターンの知覚を伴 わないフリッカーや運動のみが見える.

通常の検出課題では, 被験者は空間的なパ ターンと時間的なフリッカーや運動とのどちら を判断基準としても良い. ただし、判断基準を パターンとフリッカーや運動とのどちらか一方 に限定することもできる¹¹⁾.この場合,パター ンとフリッカーや運動とのどちらを判断基準と するかに依存して,時間変調刺激に対するコン トラスト感度関数は大きく変化する^{7,8)}.パター ンを判断基準とした場合,時間変調刺激に対す るコントラスト感度関数は、5 cpd 付近で感度 が最大となる帯域通過特性をもつ⁸⁾. つまり, パターンを判断基準とした場合、時間変調刺激 に対しても低空間周波数での感度の低下が起き る.一方,フリッカーや運動を判断基準とした 場合、時間変調刺激に対するコントラスト感度 関数は、低空間周波数で感度が最大となる低域 通過特性を示す⁸⁾.したがって、パターンを判 断基準としたコントラスト感度関数とフリッ カーや運動を判断基準としたコントラスト感度 関数とを比較すると,高空間周波数ではフリッ カーや運動よりパターンに対する感度が高い. 逆に、低空間周波数ではパターンよりフリッ カーや運動に対する感度が高い. この判断基準 に依存したコントラスト感度関数の変化は、閾 値付近での時間変調刺激の見えと合致する.

ま た、通常の検出課題に対するコントラスト感度 関数は、パターンとフリッカーや運動とに対す る感度のうち、感度がより高いものをつないだ 関数と一致する⁸⁾.

この二つの判断基準に対するコントラスト感 度関数が異なる特性をもつことから,視覚系に は静止パターンの検出にかかわるメカニズム (パターンメカニズム)とフリッカーや運動の検 出にかかわるメカニズム (フリッカーまたはモー ションメカニズム)の二つのメカニズムが並列 して存在するという仮説が提出された⁷⁻⁹⁾.パ ターンメカニズム、フリッカー(モーション) メカニズムは、それぞれの時空間周波数特性か ら、定常系、過渡系とも呼ばれる.定常系は高 空間周波数・低時間周波数の刺激に対して高い 感度をもち、空間的情報のみを処理すると考え られる.したがって、閾値付近ではフリッカー や運動を伴わないパターンが見えると考えられ る.一方、過渡系は低空間周波数・高時間周波 数の刺激に対して高い感度をもち、時間的情報 のみを処理すると考えられる.したがって、閾 値付近ではパターンを伴わないフリッカーや運 動が見えると考えられる.

ところが、方位弁別を判断基準とした場合、 位相反転刺激に対するコントラスト感度関数は 低空間周波数に対する感度の低下が弱くなる¹⁾. Derrington と Henning (1981)¹⁾ は、さまざま な空間周波数をもつ位相反転刺激に対して、垂 直方位と水平方位の弁別に必要なコントラスト を測定した.すると、位相反転刺激に対する方 位弁別を判断基準としたコントラスト感度関数 は、パターンを判断基準としたコントラスト感 度関数と比較して、低空間周波数に対する感度 の低下が弱くなった.そのうえ、方位弁別を判 断基準としたコントラスト感度関数と検出閾か ら求めたコントラスト感度関数は、ほぼ同一の 関数であった¹⁾.

Derrington と Henning (1981)¹⁾ は, この方 位弁別を判断基準としたコントラスト感度関数 の空間周波数特性から,刺激の判断基準を根拠 とした二つのメカニズムが並列して存在すると いう仮説⁷⁻⁹⁾ に疑問を投げかけている.通常, 方位の弁別は空間パターン情報に関する問題で ある.したがって,定常系が働くと考えると, 位相反転刺激に対しても低空間周波数での感度 の低下が起きることが予想される.しかしなが ら,この予測とDerrington と Henning (1981)¹⁾ の結果とは一致しない.

しかしながら、方位特性を持つ位相反転刺激 は、その方位と直交する方向に二つの運動成分 をもつ.ゆえに、位相反転刺激の方位が異なれ ば、その運動方向成分は異なる.したがって、 表面上,課題が空間パターンに関する問題であ り,被験者が主観的には空間パターンの区別を 行っていたとしても,内部的に用いられた情報 は空間パターン情報であるとは限らない.すな わち,被験者が課題を解くために用いられた刺 激情報は,刺激全体の振幅に関連するパターン 情報ではなく,時間変調成分であった可能性が ある.

そこでわれわれは,位相反転刺激とオンオフ 刺激の2種類の時間変調刺激^{8,12)}に対して,方 位弁別を判断基準としたコントラスト感度関数 を測定した.この二つの刺激は全体の振幅は等 しいが,刺激に含まれる運動方向成分の振幅は 異なる.したがって,もしこうした実験におけ る方位弁別が時間変調刺激がもつ運動成分に依 存する場合には,位相反転刺激とオンオフ刺激 とに対するコントラスト感度関数が異なると考 えられる^{8,12)}.

2. 予 測

位相反転刺激はその方位と直交する二つの運 動方向成分を含む.位相反転刺激に含まれる各 運動方向成分の振幅は刺激全体の振幅の1/2と なる.また、オンオフ刺激は、その方位と直交 する二つの運動方向成分に加えて静止成分を含 む.オンオフ刺激に含まれる各運動方向成分の 振幅と静止成分の振幅は、それぞれ刺激全体の 振幅の1/4と1/2となる.したがって、位相反 転刺激は、オンオフ刺激に含まれる運動方向成 分の2倍の振幅をもつ運動方向成分から成り 立っている.

刺激の方位弁別が刺激の空間情報(パターン)に依存するものであれば、方位弁別を判断 基準としたコントラスト感度関数は刺激全体の 振幅に基づいたものになると考えられる.この 場合,位相反転刺激全体の振幅とオンオフ刺激 全体の振幅は等しいことから,位相反転刺激に 対する感度とオンオフ刺激に対する感度は等し くなると予想される^{8,12)}.

一方,刺激の方位弁別が刺激の時間情報(運動)に依存するものであれば,方位弁別を判断

基準としたコントラスト感度関数は刺激が含む 運動方向成分の振幅に基づいたものになると考 えられる.この場合,位相反転刺激の運動方向 成分の振幅はオンオフ刺激の運動方向成分の振 幅の2倍となることから,位相反転刺激に対す る感度はオンオフ刺激に対する感度の2倍にな ると予想される(時間変化を考えても,位相反 転刺激が含む明暗の変化の振幅は,オンオフ刺 激が含む明暗の変化の振幅の2倍となるため, 位相反転刺激に対する感度はオンオフ刺激に対 する感度の2倍になると予想される)^{8,12)}.

3. 方 法

3.1 被験者

筆者の1人を含む3名が被験者を務めた.す べての被験者は正常な視力もしくは矯正視力を もっていた.

3.2 装置

すべての刺激を PC で制御した視覚刺激提示 装置(Cambridge Research Systems VSG2/4) を使って作成し, 17 inch の CRT (SONY GDM-17SE2T)に提示した. CRT の時間解像度は 100 Hz とした. また観察距離を 32 cm としたた め, 1 pixel が視角 3 min に相当した. さらに 15bit の look-up table を用いてガンマ補正を行っ た. 被験者は顎台で頭部を固定して両眼で刺激 を観察し, すべての実験を暗室で行った.

3.3 刺激

垂直方位と水平方位のガボールパッチ(以下 では GP と省略する)を刺激とした. GP の振幅 は式(1) で定義した.

 $G(x, y) = \cos\left[2\pi f_s(x\cos\theta)\right]$

+ $y \sin \theta$)]exp $(-x^2/\sigma_x^2)$ exp $(-y^2/\sigma_y^2)$] (1) 式 (1) でxは水平軸上の位置を、yは垂直 軸上の位置を表している. GP の大きさを決め る空間定数 ($\sigma_x \cdot \sigma_y$) は 5 deg とした. また θ が 0 deg のときは垂直方位の GP, 90 deg のとき は水平方位の GP となる. GP の空間周波数 (f_s) は 0.2 cpd から 2.24 cpd の範囲とし、 1/2 オ クターブの間隔で 8 つの空間周波数を使用した.

式(1)で定義した GP の振幅に式(2)で定

義した時間変調を加えた.したがって,式(2)は GP の輝度分布を表している.

L(x, y, t)

 $=L_0[1+m\cos(2\pi f_t)\exp(-t^2/\sigma_t^2)G(x,y)] \quad (2)$

式(2) で L_0 は平均輝度を, m はコントラス トを表している.時間定数(σ_t)は150 ms とし た.また GP の時間周波数(f_t)は0 Hz(静止 刺激)と8 Hz(位相反転刺激)とした.これら に加えて, GP と一様な背景が切り替わる刺激 を作成した.これはオンオフ刺激と呼ばれるも ので,式(3)で定義した.

 $L(x, y, t) = L_0 \{1 + m[0.5]$

+0.5 cos $(2\pi f_t t) [\exp(-t^2/\sigma_t^2)G(x, y)]$ (3) 式(3) で定義したオンオフ刺激の時間周波数 (f_t) は、位相反転刺激と同じ8Hzとした.また それ以外の定数も式(2) と同じものを使用し た.

3.4 手続き

時間的な2肢強制選択法と変形階段法を用い て,GPの方位弁別に必要となるコントラスト を測定した。被験者は、GPの平均輝度をもつ 一様な刺激面に5分間順応した後,実験を開始 した、被験者は画面の中央に提示された注視点 に視線を向けた後,ボタンを押して試行を始め た. 試行が始まると、注視点を消し、500msの ブランクを挟んで、1回目の刺激を提示した. 続いて 750 ms のブランクを挟んで, 2 回目の刺 激を提示した。1回目の提示と2回目の提示で は異なる方位の GP を提示した. したがって, 1 回目に垂直方位の GP を提示した場合には2回 目に水平方位の GP を提示し、1回目に水平方 位の GP を提示した場合には 2 回目に垂直方位 の GP を提示した. 被験者の課題は提示された 方位の順序を答えることであった、被験者の間 違った反応に対しては、ブザーを使ってフィー ドバックを与えた. 試行中, 被験者は常に GP が提示される場所を注視していた.

提示する GP のコントラストは変形階段法を 用いて制御した.被験者が3回連続して正答す ると GP のコントラストを下げ,被験者が1回 でも間違えると GP のコントラストを上げた.1 回目と2回目の反転までのステップの大きさは それぞれ 0.2 log と 0.1 log とし, それ以降のス テップの大きさは 0.05 log とした.6回目の反 転が起きた段階で測定を終了し,最後から4回 分の反転が起きた測定値の平均値をGPの方位 弁別に必要となるコントラストとした.このコ ントラストでの方位弁別の正答率は79%とな る¹³.

8系列の変形階段法を並列に行うことで、1 回の測定で8つの空間周波数に対する測定を同 時に行った.各空間周波数の刺激はランダムな 順番で提示した.3種類の時間変調刺激(静止 刺激・位相反転刺激・オンオフ刺激)のそれぞ れに対してこれらの測定を4回ずつ行い、そこ で得られたコントラストの平均値を最終的なGP の方位弁別に必要となるコントラストとした.

4. 結 果

図1は、方位弁別を判断基準としたコントラ スト感度関数を被験者ごとに表したものである. 方位弁別を判断基準としたコントラスト感度関 数は、さまざまな空間周波数をもつ GP の方位 弁別に必要となるコントラストから求まる. グ ラフの縦軸は方位弁別でのコントラスト感度を、 横軸は GP の空間周波数を表す.シンボルは刺 激の時間変調パターンを示し、□ は位相反転刺 激を、◇ はオンオフ刺激を、◆ は静止刺激をそ れぞれ表している.

方位弁別を判断基準としたコントラスト感度 関数は GP の時間変調パターンに依存した.静 止刺激に対する方位弁別を基準としたコントラ スト感度関数は,空間周波数が低くなるにつれ て低下した.一方,位相反転刺激の場合,空間 周波数の低下に伴う方位弁別を基準としたコン トラスト感度の低下は,静止刺激のそれと比較 して小さかった.したがって,空間周波数が低 くなると,位相反転刺激に対する感度が静止刺 激に対する感度より高くなった.位相反転刺激 では空間周波数の低下に伴う感度低下は生じる ものの,静止刺激のそれと比較すると感度低下 が小さいという点は,Derrington と Henning



図1 方位弁別を判断基準とした各被験者のコントラスト感度関数.グラフの縦軸は方位弁別でのコントラスト感度を、横軸は GP の空間周波数を表す.シンボルは刺激の時間変調パターンを示し、□は位相反転刺激を、◇はオンオフ刺激を、◆は静止刺激をそれぞれ表している.エラーバーは±1 SE を示す.

(1981)¹⁾の結果と類似していた.また,オンオ フ刺激の場合も位相反転刺激の場合と同様に, 空間周波数の低下に伴う方位弁別を基準とした コントラスト感度の低下は,静止刺激のそれと 比較して小さかった.

次に、位相反転刺激に対する感度とオンオフ 刺激に対する感度を比較するため、位相反転刺 激のオンオフ刺激に対する感度比を被験者ごと に求めた. 図2は、方位弁別を判断基準として コントラスト感度を求めたときの、位相反転刺 激に対するコントラスト感度の比を表している. 各 シンボルは被験者ごとの感度比を示し、実線は 被験者3名の平均を示す. 図2より、空間周波 数が高くなるにつれて感度比は低下するものの、 位相反転刺激に対する感度とオンオフ刺激に対 する感度の比はおよそ2となることがわかった.

5. 考 察

静止刺激に対する方位弁別を判断基準とした コントラスト感度関数は、2.24 cpd 以下の範囲 で、空間周波数が低くなるにつれて低下した. 一方、位相反転刺激を提示した場合は、空間周 波数の低下に伴う方位弁別を基準としたコント ラスト感度の低下は、静止刺激のそれと比較し て小さかった.これらの結果は、Derrington と Henning (1981)¹⁾の結果と類似していた.した がって、われわれは、本研究の被験者が方位弁 別を行うために用いた刺激情報は先行研究の被 験者が用いた刺激情報と同じものであったと考 える.

ただし,位相反転刺激に対する本研究の結果 は,DerringtonとHenning (1981)¹⁾の結果と 比較すると,空間周波数の低下に伴う感度低下 が大きかった.一定の大きさの刺激を用いて空 間周波数を低くすると,空間周波数とともに提 示される格子の数も減少する.通常は,提示さ れる格子の数が多いほど感度は高くなり安定す る¹⁴⁾.本研究では空間定数が5 deg のガボール パッチを用いたため,15 deg 四方の正弦波格子 を刺激とした Derrington と Henning (1981)¹⁾



図2 位相反転刺激に対するコントラスト感度とオン オフ刺激に対するコントラスト感度の比.グラ フの縦軸は方位弁別でのコントラスト感度比を, 横軸は GP の空間周波数を表す.各シンボルは 被験者ごとの感度比を示し,実線は被験者3名 の平均を示す.

と比較すると,提示される格子の数が少なかった.したがって,提示される格子の数が少ないため,空間周波数の低下に伴う感度低下が大きかった可能性が高い.

また,位相反転刺激を提示した場合のオンオ フ刺激を提示した場合に対する感度比はおよそ 2となった.予測で述べたとおり,位相反転刺 激はオンオフ刺激に含まれる運動方向成分の2 倍の振幅をもつ運動方向成分から成り立ってい る.したがって,われわれは,本研究の方位弁 別課題は時間変調刺激が含む運動方向成分に依 存した課題であったと考える.

加えて、オンオフ刺激が含む静止成分の振幅 は静止刺激が含む静止成分の振幅の1/2である にもかかわらず、低空間周波数領域では、オン オフ刺激に対する感度は静止刺激に対する感度 よりも高かった。ゆえに、われわれは、低空間 周波数領域における方位弁別課題がフリッカー 刺激が含む静止成分に依存しない課題であった と考える。ただし、空間周波数の増加に伴い、 静止刺激に対する感度と位相反転刺激に対する 感度が等しくなることからわかるように、空間 周波数の増加に伴い,静止成分の寄与は高ま る.したがって,われわれは,空間周波数の増 加に伴い,位相刺激とオンオフ刺激の感度比率 は1に近づくと考える.

これらのことから、われわれは、本研究の被 験者と Derrington と Henning (1981)¹⁾の研究 の被験者が方位弁別を行うために用いた情報は 時間変調刺激に含まれる時間的変化に関する情 報であったと考える、時間変調刺激の方位が異 なれば、その運動方向成分により活性化する内 部のメカニズムは異なる。もし被験者がこの違 いを利用することができるならば、方位弁別を 判断基準としたコントラスト感度関数が低域通 過型に近い特性を示すことは十分に考えられる. したがって、われわれは、こうした事態におけ る「方位弁別」が低空間周波数・高時間周波数 領域で高い感度を示すことは、定常系が空間的 情報を処理し、過渡系が時間的情報を処理する という仮説⁷⁻⁹⁾と矛盾するものではないと考え る.

さらに、運動検出メカニズムが空間パターン の処理に関与する可能性もある. Derrington と Henning (1981)¹⁾ も触れているが、方向弁別に は方位情報が必要となる. 実際に、運動検出器 のモデルの多くが、特定の方位、空間周波数に 応答する空間フィルターを備えている¹⁵⁾. また、 運動方向に選択的な細胞は、特定の方位、空間 周波数に応答する受容野をもっている¹⁶⁾. した がって、われわれは、運動検出メカニズムが方 位性をもつならば、運動方向成分をもつ刺激の 方位判断も可能であり、そのため方位弁別の空 間特性は低域通過型に近い特性をもつと考える.

文 献

- A. M. Derrington and G. B. Henning: Pattern discrimination with flickering stimuli. *Vision Research*, 21, 597–602, 1981.
- O. H. Schade: Optical and photoelectric analog of the eye. *Journal of the Optical Society of America*, 46, 721–739, 1956.
- 3) J. G. Robson: Spatial and temporal contrast-

sensitivity functions of the visual system. Journal of the Optical Society of America, **56**, 1141–1142, 1966.

- D. H. Kelly: Flickering patterns and lateral inhibition. *Journal of the Optical Society of America*, 59, 1361–1370, 1969.
- D. H. Kelly: Motion and vision. II. Stabilized spatio-temporal threshold surface. *Journal of* the Optical Society of America, 69, 1340– 1349, 1979.
- F. L. van Nes, J. J. Koenderink, H. Nas and M. A. Bouman: Spatiotemporal modulation transfer in the human eye. *Journal of the Optical Society of America*, **57**, 1082–1088, 1967.
- U. T. Keesey: Flicker and pattern detection: A comparison of thresholds. *Journal of the Optical Society of America*, **62**, 446–448, 1972.
- J. J. Kulikowski and D. J. Tolhurst: Psychophysical evidence for sustained and transient detectors in human vision. *Journal* of *Physiology*, 232, 149–162, 1973.
- D. J. Tolhurst: Separate channels for the analysis of the shape and the movement of moving visual stimulus. *Journal of Physiology*, 231, 385–402, 1973.

- M. G. Harris: Velocity specificity of the flicker to pattern sensitivity ratio in human vision. *Vision Research*, **20**, 687–691, 1980.
- N. V. S. Graham: Visual Pattern Analyzers. Oxford University Press, 1989.
- J. J. Kulikowski: Some stimulus parameters affecting spatial and temporal resolution of human vision. *Vision Research*, **11**, 83–93, 1971.
- H. Levitt: Transformed up-down methods in psychoacoustics. *Journal of Acoustical Society of America*, 49, 467–477, 1971.
- 14) J. G. Robson and N. Graham: Probability summation and regional variation in contrast sensitivity across the visual field. *Vision Research*, **21**, 409–418, 1981.
- 15) E. H. Adelson and J. R. Bergen: Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *Journal of the Optical Society of America A*, 2, 284–299, 1985.
- 16) G. C. DeAngelis, I. Ohzawa and R. D. Freeman: Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. I. General characteristics and postnatal development. *Journal of Neurophysiology*, 69, 1091–1117, 1993.