

運動知覚における速度符号化のプロセスに関する研究

Velocity coding process in motion perception

代表研究者 北海道大学文学部助教授 田山 忠行
Assoc. Prof., Faculty of Letters, Hokkaido Univ.
Tadayuki TAYAMA

Perceived velocities of moving gratings were measured by a matching method for velocities ranging from 0.75 to 12.0 deg/s in non-adaptive and adaptive situations. In non-adaptive situations, moving gratings of higher spatial frequency were perceived faster than those of lower spatial frequency, independent of differences of moving directions or eccentricities. The effect was saliently observed in fast velocity conditions. The contrast of moving grating also affected perceived velocity. The low-contrast gratings were perceived slower than the high-contrast gratings and this effect interacts with the spatial frequency effect. In adaptive situations, if adaptation grating moves faster than test grating, perceived velocity was reduced. The reduction was greater in the same direction than in the opposite direction and this direction specificity was more saliently observed in the large eccentricity. The reduction was also greater in adaptation gratings of higher spatial frequency than in those of lower spatial frequency. The increment of perceived velocity was observed in the fast-test and slow-adaptation combination in the same direction. A velocity-coding model was proposed to explain these results.

研究目的

運動知覚研究における最も基礎的な問題は運動の検出と運動速度の符号化である。運動検出の問題に関しては、これまで運動閾や運動方向の弁別閾の測定実験など数多くの精神物理学の知見や神経生理学的知見が蓄積され、それらを基に視覚系内で仮定される運動検出の計算プロセスをコンピュータ・シミュレーションによって検討する段階に至っている。他方、速度の符号化の問題はさらに複雑な問題として残されている。運動速度がどのように符号化されるかについては、これまでも距離/時間あるいは時間周波数/空間周波数を計算すると仮定するモデル、速度の大きさが特定の神経細胞の発火頻度と比例して増減する、あるいは速度が異なると発火する神経細胞が異なると仮定する生理学的モデルなどがあった。近年、大脳の神経生理学的研究の発展とともに視覚情報処理にかかわる大脳の構造と機能が明らかになりつつあり、それらより速度情報は大脳内のいくつか

の水準の分析を経て最終的に統合されていると考えられている。しかし、どの情報がどの水準でどのように分析され、またどのように統合されているのかその詳細は不明であり、そのプロセスの全体像は謎につつまれたままである。そこで、本研究ではそのプロセスの一端を明らかにするため、一連の精神物理学の実験を実施することにした。実験では、輝度、コントラスト、方向、空間周波数、時間周波数などの変数を組み合わせてさまざまな運動刺激を作成し、異なる離心度において順応あるいは非順応下で知覚速度を測定する。それらの実験結果と既知の現象観察や生理学的事実を参照しながら、心理生理学的に妥当な速度符号化のモデルを考案してみる。

研究経過

(1) 実験装置および実験方法

以下の装置と方法を用いて実験を行った。運動刺激は、パソコン制御によって2台のモニター・スクリーン上に作成した。2台のモニターの垂直軸

表 1. 実験条件

	Exp. I	Exp. II	Exp. III
Test Stimuli			
Speed	0.75-12.0 deg/s	1.58-4.74 deg/s	2-8 deg/s
Direction	Left, Right	Right	Left
SF	0.25-1.0 c/deg	0.25-1.0 c/deg	0.37 c/deg
Luminance	13.5 cd/m ²	25.5 cd/m ²	8.4 cd/m ²
Contrast	96%	5-50%	92%
Eccentricity	3, 10 deg	3 deg	3 deg
Adatation Stimuli			
Speed			0.00-16.0 deg/s
Direction			Left, Right
SF			0.37 c/deg
Variable Stimuli			
Direction	Right	Left, Right	Left
SF	0.5 c/deg	0.5 c/deg	0.37 c/deg
Eccentricity	3 deg	3 deg	3 deg
Condition Number	72	54	72
Subject Number	10	2	3
Repeat Number	2	10	2
	Exp. IV	Exp. V	Exp. VI
Test Stimuli			
Speed	1.4-5.6 deg/s	2.8 deg/s	1.4, 5.6 deg/s
Direction	Right	Right	Left, Right
SF	0.5 c/deg	0.5 c/deg	0.5 c/deg
Luminance	13.5 cd/m ²	13.5 cd/m ²	13.5 cd/m ²
Contrast	95%	95%	95%
Eccentricity	3-10 deg	3, 10 deg	3, 10 deg
Adatation Stimuli			
Speed	1.4-5.6 deg/s	1.4-5.6 deg/s	1.4, 5.6 deg/s
Direction	Left, Right	Left, Right	Right
SF	0.5 c/deg	0.25-1.0 c/deg	0.5 c/deg
Variable Stimuli			
Direction	Right	Right	Right
SF	0.5 c/deg	0.5 c/deg	0.5 c/deg
Eccentricity	3 deg	3 deg	3 deg
Condition Number	54	36	8
Subject Number	2	2	7
Repeat Number	5	5	2

(Exp. II を除き、順応刺激と変化刺激の平均輝度、コントラストはテスト刺激のそれと同じである。)

は共に周波数発生器 1 台と接続し、水平軸は 2 台の周波数発生器と接続し、独立した周波数の設定を可能にした。輝度情報はパソコンで生成し、水平軸と同期をとりながら DA コンバータを介して掃き出す方法を採用した。これで 2 台のモニター上に空間周波数、輝度、コントラストなどと独立に垂直な正弦波縞や矩形波縞などの静止刺激

が生成される。モニターのフレーム周波数は 50 Hz で、フレームごとに輝度分布の位相をずらすことによって水平方向に縞が運動するが、その速度と方向はパソコンもしくは I/O ボードを介して反応スイッチで制御した。右モニターにはテスト刺激 (TS) と順応刺激 (AS) を、左モニターには変化刺激 (VS) を呈示したが、それらの刺激とし

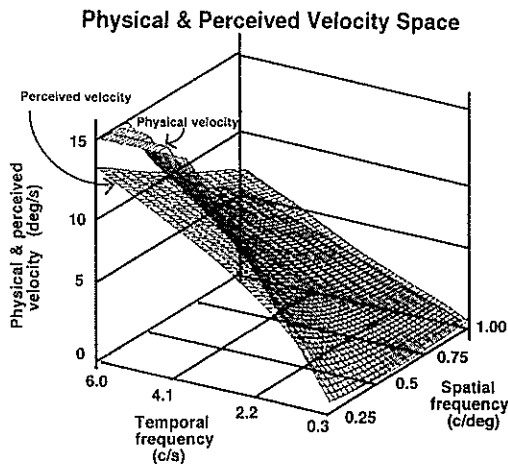


図 1. 物理速度と知覚速度の空間。

て主に矩形波縞を用いた。円形に切り抜いた黒ケント紙で両モニターを覆い、その円形を枠組として両枠組の端から鼻側の位置に二つの凝視点(LED)を取り付けた。LEDの位置は、左視野は左円中心から鼻側3 degで固定したが、右視野は離心度条件によって異なる。被験者はステレオスコプを通じて両眼分離視でこれら二つのLEDを融合してモニター上の運動刺激を観察しながら、VS速度をTS速度と同じになるように反応スイッチを調整し、速度マッチングを行った。実験はすべて暗室で実施した。

(2) 知覚速度の測定

実験では以下の知覚速度を測定した。運動刺激の速度、運動方向、空間周波数、平均輝度、コントラスト、離心度などの実験条件は表1に示した。

- ①非順応下の知覚速度：基礎実験 (Exp. I)
- ②非順応下の知覚速度：TSのコントラストの影響 (Exp. II)
- ③順応下の知覚速度：基礎実験 (Exp. III)
- ④順応下の知覚速度：異なる離心度での比較 (Exp. IV)
- ⑤順応下の知覚速度：ASの空間周波数の影響 (Exp. V)
- ⑥順応下の知覚速度：知覚速度が増加する条件 (Exp. VI)

研究成果

(1) 非順応下の知覚速度

TSの呈示時間は2秒間、ISIは5秒間に設定した。測定したVS速度の平均値を知覚速度とする。

①非順応下の知覚速度：基礎実験 (Exp. I)

基礎実験として水平方向に動く縞の知覚速度をマッチング法によって求めた。知覚速度は運動方向と離心度の違いで変化はなく、TSの空間周波数(時間周波数)の違いで変化が認められた。同じ速度であっても高空間周波数の運動縞は低空間周波数の縞よりも速く知覚された。これはTS速度の増加とともに顕著な傾向である。離心度と方向の条件をプールし、TSの空間周波数と時間周波数を軸とする2次元平面上に対して知覚速度を3次元空間上にプロットし、それをスプライン補間して図1の曲面が得られた。同図には物理的速度の曲面も表示したが、両曲面の差は速度マッチングのずれを表現している。ずれは、5 deg/s以上の速度、3 c/s以上の時間周波数で生じ、低速度や低時間周波数では生じない。高速度、高時間周波数では、高空間周波数のTSの知覚速度は大きく、低空間周波数のTSの知覚速度は小さい。TS速度が小さい場合には空間周波数と時間周波数の影響はなく、大きい場合には影響がある。これらは、速度に対する感受性が速度の大きさによって異なることを意味し、高速度の符号化には時間周波数の分析が強く関与することを示すものである。

②非順応下の知覚速度：TSのコントラストの影響 (Exp. II)

異なるコントラストを有するTSの知覚速度を比較した。知覚速度はコントラストの大きさによって明らかに異なり、低コントラストのTSの知覚速度は減少した。TSのコントラストと空間周波数は交互作用をなし、どのTS速度においても、TSが低空間周波数、低コントラストでは知覚速度の減少が、高空間周波数、高コントラストでは知覚速度の増加が著しかった。これらは、知覚速度が光強度と連合する神経細胞の発火頻度や細胞数と関係することを意味する。

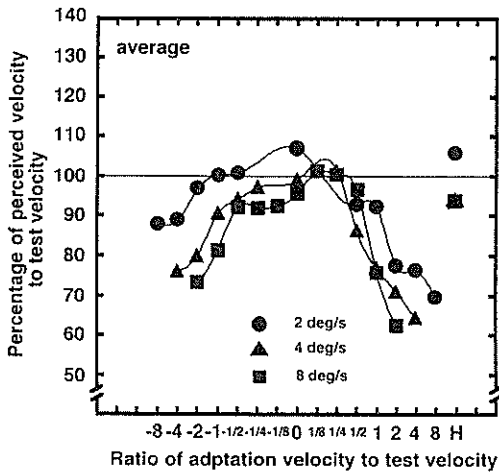


図2. 順応速度とテスト速度の比率に対する知覚速度の大きさ(比率の負の符号は逆方向を意味する)。

(2) 順応下の知覚速度

最初の AS 呈示時間は 2 分間、それ以後の TS の呈示時間は 2 秒間、AS は 10 秒間に設定した。

① 順応下の知覚速度：基礎実験 (Exp. III)

運動順応下において水平方向に動くパターンの知覚速度をマッチング法によって求めた。AS として、速度と運動方向を組み合わせたもの他、静止縞と輝度一様パターンの 12 種類を用いた。どの TS 速度においても、知覚速度は、AS 速度の増加とともに減少し、それは AS と TS の運動方向の同逆で異なる (図 2 参照)。同方向では、知覚速度は、TS 速度に対する AS 速度の比率が 1/2 から 2 にかけて急激に減少し、60% まで減少した。逆方向では、同方向に比べて減少の程度が小さく、最も減少した場合でも 75% の速度であった。この方向の違いは視覚処理系内の方向の特異性を反映する。高速の TS では、同方向の比率 1/4 付近において知覚速度がわずかに増加したが、この傾向はそれほど顕著なものではない。

② 順応下の知覚速度：異なる離心度での比較 (Exp. IV)

順応下の知覚速度を異なる離心度において比較した。離心度が小さい条件では、いずれの方向条件においても AS 速度の増加とともに知覚速度は減少したが、その減少の程度は小さく、方向の特

異性は顕著ではない。離心度が大きい条件では、方向の特異性が顕著だった。すなわち、逆方向に対して同方向では、AS 速度に伴う知覚速度の変容がきわだち、低速の TS に対して知覚速度は極端に減少し、完全に静止して見える場合もあった。高速の TS に関しては被験者によって異なる結果を生じ、知覚速度が極端に増加した場合とその傾向が認められなかった場合がある。これについては Exp. VI で追試する。

③ 順応下の知覚速度：AS の空間周波数の影響 (Exp. V)

異なる空間周波数(時間周波数)の AS に順応した時の知覚速度を比較した。全体的に知覚速度は時間周波数とともに減少した。しかし同方向における低速の順応では時間周波数の違いによって知覚速度に変化は生じなかった。また AS の時間周波数が異なっても、同方向の低速の AS では、知覚速度の減少は認められなかったが、中速と高速の AS では、時間周波数とともに知覚速度は減少した。これらは、低速の AS では知覚速度は時間周波数に依存しないが、高速の AS では知覚速度が時間周波数に依存するという Exp. I と同様の見解を導く。

④ 順応下の知覚速度：知覚速度が増加する条件 (Exp. VI)

順応によって知覚速度が増加するか否かを明らかにするため Exp. IV の特定条件を追試した。TS と AS の運動方向の同逆によって、運動順応の知覚速度に及ぼす影響は異なり、逆方向に比べて同方向では AS 速度の違いによる影響の違いがやや大きい。また、その傾向は離心度が大きい場合に顕著であった。知覚速度の減少は離心度が大きく、同方向で AS 速度が TS 速度よりも大きい場合に顕著であったが、その他の条件では知覚速度の変動は小さかった。知覚速度の増加は、特に同方向における AS 速度が TS 速度よりも小さい場合に見られた。

(3) 速度符号化のモデル

① 概要

以上の結果の中でも特に方向の特異性の説明を主眼とした速度符号化のモデルを考えてみる。モ

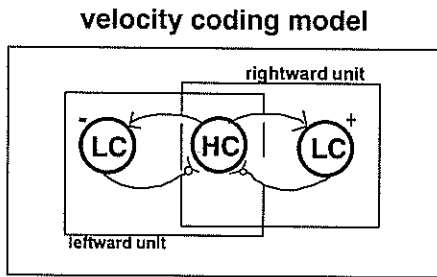


図3. 速度符号化のモデル.

デルが扱う速度や方向は本研究で用いた刺激範囲内であり、その説明は知覚速度の量的変化ではなく質的变化に限定する。速度の感受性が速度の大きさによって異なることから、この速度符号化システムでは、低速チャンネル (low velocity channel, 以下では LC) と高速チャンネル (high velocity channel, 以下では HC) という二つの独立したチャンネルを想定する。LC は低速度と同調し、HC は高速度に同調する。HC は、LC と異なり、フリッカーのような時間周波数的変化に敏感に応答するチャンネルである。LC と HC のそれぞれは単独では運動方向に同調せず、結合して一つの運動方向ユニットを形成する。正反対の二つの方向を考えると、速度符号化モデルは、拮抗する二つの運動方向ユニットから成る。図3では、水平方向を例にとり、それらチャンネルの結合と作用を示した。HC は二つのユニットで共通しているが、LC は独立している。LC と HC は相互作用をなし、HC は LC の活動を促進して興奮させ、LC は HC の活動を抑制する。HC の興奮は、同方向ユニットの LC を興奮させるとともに、逆方向ユニットの LC もわずかに興奮させる。LC は、興奮が大きくなると抑制が強く作用し、興奮がピークに達すると抑制もピークに達する。HC に及ぼす LC の作用は HC の状態によって異なり、HC が興奮していない状態では、HC の感受性を高める方向に作用し、HC が興奮している状態では、興奮を抑制する方向に作用する。知覚速度の大きさは、各方向ユニットの HC と LC の出力の大きさで決まり、低速の TS の知覚速度は LC の出力で、高速の TS の知覚速度は HC の出力で決定される。

②低速順応

低速右方向に順応している状態では、右方向ユニットでは、LC が興奮し、その作用で HC は抑制を受ける。ここで低速右方向に TS を呈示すると、知覚速度は右方向ユニットの LC の出力で決定される。LC は感受性が低下してその出力は小さいので知覚速度は減少する。低速左方向に TS を呈示した場合、左方向ユニットの LC は変化がないので知覚速度にあまり影響はない。同じ順応状態で、高速右方向に TS を呈示した場合、HC はやや感受性が高いが、右方向ユニットの LC からの抑制はあまり作用しないので、知覚速度はやや増加する。高速左方向に TS を呈示した場合、左方向ユニットの LC は興奮してそれが HC への抑制が作用して出力が相殺され、知覚速度に大きな変化はない。これが知覚速度が増加する条件の違いとなる。

③高速順応

高速右方向に順応している状態では、右方向ユニットでは、HC が興奮し、その作用で LC も興奮する。LC の興奮はピークに達し、HC への抑制は作用しなくなる。左方向ユニットでは、LC の興奮がピークに達することはなく、HC への抑制もやや弱い。HC 自体は感受性が低下する。ここで低速右方向に TS を呈示した場合、右方向ユニットの LC は、感受性が圧倒的に低下しているので知覚速度は極端に減少する。低速左方向に TS を呈示した場合、左方向ユニットの LC の感受性の低下は右方向ほどではないので知覚速度は右方向ほど減少しない。同じ順応状態で高速右方向に TS を呈示した場合、HC は、右方向ユニットの LC からの抑制は受けず、HC の出力が弱いので知覚速度は減少する。高速左方向に TS を呈示した場合、HC は左方向ユニットの LC から感受性の低下に対する抑制を受けて出力はやや増加し、知覚速度は減少するが右方向ほど減少しない。以上が方向特異性の説明となる。

④離心度の違い

視野中心は優れた空間的分解能を有し、視野周辺は時間的分解能に優れていることから、LC を担う細胞は視野中心に、HC を担う細胞は視野周

辺に多く集まっている。そのため、離心度が大きければ、LCは順応に対してもろくなって短時間で感受性が低下すると考えると、離心度と共に方向特異性が顕著になることが理解される。

今後の課題と発展

本研究で示した速度符号化のモデルの妥当性は、今後とも知覚速度の量的側面、あるいはまた生理学的知見との関係において検討する余地が残されている。このモデルは、局所的な速度の符号

化のプロセスを示したものであるが、それら局所的な処理を統合したモデルも考えてみる必要がある。それは今後の課題としたい。

発表論文

- 1) T. Tayama: Velocity coding process during motion adaptation. (preparation).

口頭発表

- 1) 田山忠行: 速度対比現象と網膜位置の関係について 日本心理学会第56回大会.