『視覚系の運動情報処理に関する心理物理学的研究』

田 山 忠 行

視覚系の運動情報処理に関する心理物理学的研究

目　次

はじめに ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 1

第I部　本研究の背景と問題

第1章　視覚系の時空間情報処理特性・・・・・・・・・・・・・・・7

1. 1　視覚系の空間的特性・・・・・・・・・・・・・・・・・・7

1. 2　視覚系の時空間的特性・・・・・・・・・・・・・・・・ 14

1. 3　運動視における時空間的特性・・・・・・・・・・・・ 22

第2章　運動知覚に関する心理物理学的知見・・・・・・・・・・ 34

2. 1　運動検出・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 34

2. 2　運動刺激頂・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 38

2. 3　速度弁別・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 39

2. 4　仮現運動・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 41

2. 5　運動残効・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 44

2. 6　誘導運動・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 50

2. 7　知覚速度・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 55

2. 8　2次元運動・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・60

2. 9　1次運動と2次運動・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 65

第3章　運動知覚に関する神経生理学的知見・・・・・・・・・・ 77

3. 1　網膜から大脳皮質に至るまでの視覚経路・・・・・・・ 77

3. 2　大脳皮質における視覚情報処理・・・・・・・・・・・ 81

3. 3　大脳皮質における運動情報処理・・・・・・・・・・・ 85

第4章　運動知覚のモデル・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 96

4. 1　運動検出のモデル・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 96

4. 2　運動検出過程を基盤とした速度知覚のモデル・・・・ 102

4. 3　速度知覚固有の問題に言及した速度知覚モデル・・・ 104

第5章　問題・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 117

第II部　運動知覚に関する心理物理学的実験

一般的方法・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 124
第6章　知覚速度とコントラストに関する実験・・・・・・・・・・127
6. 1　実験1・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 128
6. 2　実験2・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 130
6. 3　全体的考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・132
第7章　速度弁別における時空間的相互作用に関する実験・・・　137
7. 1　実験1・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 139
7. 2　実験2・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 141
7. 3　全体的考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・143
第8章　知覚速度における時空間的相互作用に関する実験・・・　153
8. 1　実験1・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 155
8. 2　実験2・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 158
8. 3　実験3・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 161
8. 4　全体的考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・162
第9章　知覚速度と時間に関する実験・・・・・・・・・・・・・　172
9. 1　実験1・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 173
9. 2　実験2・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 180
9. 3　実験3・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 182
9. 4　実験4・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 185
9. 5　全体的考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・186
第10章　速度対比に関する実験・・・・・・・・・・・・・・・・201
10. 1　実験1・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・202
10. 2　実験2・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・203
10. 3　実験3・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・205
10. 4　全体的考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 206
第11章　速度残効に関する実験・・・・・・・・・・・・・・・・213
11. 1　実験1・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・215
11. 2　実験2・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・217
11. 3　実験3・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・218
11. 4　実験4・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・220
11. 5　実験5・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・222
11. 6　全体的考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 224
第12章　運動順応下の加速度の知覚に関する実験・・・・・・・ 242

12. 1　実験1・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・244
12. 2　実験2・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・247
12. 3　全体的考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 248

第III部　運動知覚のモデルと総合的考察
第13章　運動知覚のモデルとシミュレーション分析・・・・・・ 255
13. 1　速度符号化のモデル・・・・・・・・・・・・・・・・・ 255
13. 2　知覚速度の時間的側面を説明するモデル・・・・・ 265
第14章　総合的考察・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・274
14. 1　知覚速度に及ぼすコントラストの影響について・・ 274
14. 2　速度弁別における時空間的相互作用について・・・ 275
14. 3　知覚速度における時空間的相互作用について・・・ 275
14. 4　知覚速度と時間について・・・・・・・・・・・・・ 276
14. 5　速度対比について・・・・・・・・・・・・・・・・・ 277
14. 6　速度残効について・・・・・・・・・・・・・・・・・ 278
14. 7　運動順応下の加速度の知覚について・・・・・・・・ 279
14. 8　モデルとシミュレーション分析について・・・・・ 280

結論・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 282
謝辞・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 285
引用文献・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 287

はじめに

我々はどうして運動を知覚することができるのであろうか？これに対する答えは，もしも我々が運動を知覚できないとしたら一体どういうことが起こるかを考えてみるとわかるであろう。運動を知覚できないとしたら，自動車の動きなどが知覚できないため，例えば，あそこにいた自動車が，突然目の前に現われるということがあり得る。またコップに注いだお湯が突然あふれ出してしまうということがあり得る。これらはきわめてまれであるが，実際に大脳の運動知覚関係領野を損傷した患者から得た臨床報告の例である（Zihl, Cramon, & Mai, 1983）。運動を知覚することが仮にできたとしても，速度の違いが区別できないとしたら，一体どういうことが起こるであろうか？同じことである。例えば，前方に信号機のない十字路があり，そこに右から左へとせまってくる自動車が見える。十字路では自分の車の通り抜けが先か，それとも左へ動く車の通り抜けが先か判断しなければならない。速度の違いが区別できなければ，時間や距離の正確な見積もりができないためそれが判断できない。運動が知覚できず，速度の違いがわからないとすれば，いかなる場面でも衝突は避けられない。これは人間の生死にかかわる問題である。人間のみならず，多くの動物は，他の生物や無生物との接触を避けることによって生命を維持するために，高度に運動知覚に特化した視覚システムを発達させてきた。あるいはまた，他の生物を捕食することによって生命を維持するためにも，このシステムを発達させる必要性があった。このような人間や動物の視覚システムの仕組みがどのようになっているかを明らかにするという試みは，これまで，筆者のような運動知覚に関心をもつ心理学者のみならず，視覚に関わる神経生理学者や人工眼や視覚画像呈示装置の開発に取り組む工学者など，きわめて多くの研究者によってなされてきた。

本論文は，この人間の視覚システムにおける運動情報の処理がどのような仕組みでなされているかを，心理物理学的アプローチによって探求してきた結果を報告するものである。視覚情報処理において，運動情報という場合には，垂直方向や水平方向などの動きの方向情報の他に，それがどの程度の速さなのかという速度[注1)]情報が含まれる。これまで運動知覚の研

注1）「速度」の英語はvelocityまたはspeedである。velocityはベクトル的な概念を内包しているので，「方向」の意味が含まれている。研究者によってはこれらを区別して，velocityという用語を使用しない人もいる。しかし，一般には，velocityはしばしば使用されており，日本語ではそれが「速度」と訳されている。本論文でも，それらを区別せずに速度と訳し，この用語を使用する。ただし，本論文でこの用語を用いた場合，「方向」の意味がほとんど含まれていないことに注意していただきたい。

究では，その多くが方向情報の検出の問題を探求してきた。それに対して，本研究では，速度符号化のメカニズムに探求の焦点が置かれている。刺激速度は，運動方向が一定に知覚されていても，様々な要因によって変化して知覚される。これまで，速度符号化の問題は，運動知覚研究の中でも比較的狭い研究領域の中で取り扱われてきた。例えば，速度残効という1つの現象に着目し，これを他の運動知覚の現象と切り離して徹底的に究明し，独自の研究を展開していくということが可能である。また，速度弁別の研究は速度知覚の研究の代名詞ともいえる研究であるが，様々な観点から速度弁別閾を測定すれば，速度の符号化について様々な洞察が得られるに違いない。速度対比や知覚速度に及ぼす様々な属性の影響に着目した研究についてもそれぞれ同じことがいえる。しかし，本研究では，この速度の符号化の問題をなるべく広い視点でとらえ，様々な運動知覚の現象と結びつけて扱うことにした。その理由の1つは，速度の符号化が，運動方向の検出に関わる情報処理の上に成り立っており，それがまた，視覚系に共通した空間的特性や時空間的特性を土台として成り立っていると考えられるからである。すなわち，様々な現象を扱うにしても，それらの背後に関わるプロセスを考慮すれば相互に比較することができると考えられる。しかし，これらの視覚系及び運動知覚に関わる基礎的研究の歴史は相当に古く莫大な研究の蓄積がある。また，速度残効や速度対比の現象を扱う場合，これらの現象は運動残効や誘導運動といった古典的な現象と密接な関係にあり，それらに関する過去の研究知見もまた膨大であるが，それらを無視することはできない。また，他方，最近の視覚系に関係する神経生理学的研究，あるいは計算論的アプローチによる運動知覚関連の研究の進展はめざましく，それら急速に蓄積されてきた研究知見も無視することができない。従って，より広い視点で速度符号化の問題を取り扱うためには，広範囲にわたる視覚系及び運動知覚に関する深い知識と洞察が必要であり，それが速度符号化の問題を真の意味で明らかにするための前提となるであろう。

運動知覚の研究史は，視覚研究の歴史そのものであるといっても過言ではない。それを簡単に振り返ってみよう。Exner(1875)の研究は，運動知覚の研究史上のスタート点といえるものであった。彼は，2つのスパーク光源によって仮現運動を例示した。彼はまた，運動知覚が時間と空間の知覚の複合の産物ではなく，それ自体が1つの感覚であることを提唱した。その後，ゲシュタルト心理学者の一人，Wertheimerは，仮現運動の研究において同様の内容を提唱し，これが心理学全体にまで波及する大きな流れとなった。Brownは1931年，速度知覚に関しては創始的ともいえる「移調の原理」に関する研究について論文を提出した。1930年代から50年代にかけて神経生理学的研究が台頭し，視覚系における網膜受容野の概念が確立し，運動検出のために受容野が特殊化されているか否かが問われた。そのような研究の流れの中に，Reichardtらによるハエなどの昆虫眼の研究(Hassenstein & Reichardt, 1956; Reichardt, 1961)があり，彼らにより運動検出に関する基本的なモデルが提唱された。これは，近年，精緻化され，人間の運動検出のモデルへと発展を遂げた(Van Santen & Sperling,

1985)。また，Reichardtらの研究の後，ウサギなど脊椎動物の網膜において方向選択的細胞の所在が確認され(Barlow & Hills, 1963)，同様の運動検出のモデルが提唱された(Barlow & Levick, 1965)。

視覚研究においては，1960年代に入ってから，2つの大きな発展があった。1つは，Hubel & Wiesel（1959, 1962, 1968)に代表される神経生理学的研究の発展である。彼らは，微少電極法を用いて，ネコやサルなどの高等動物の大脳視覚皮質の細胞が，様々な視覚属性に対して特別の反応を示すことを明らかにした。すなわち視覚皮質が特徴検出器として働いていることを示した。運動知覚に関していえば，視覚第一皮質（V1）には，運動方向に選択的な反応を示す細胞が多いことが発見された。Hubelらにより，細胞群が小さく局所化した受容野をもっていることが示され，局所的な視覚処理という制約を受け入れる必要が生じた。その後，運動知覚に関わる神経生理学的研究は，大脳の更に高次の領野に目が向けられた。それは今日でも継続され，重要な研究として位置づけられている。

60年代におけるもう1つの大きな研究の発展は，Campbell & Robson(1968)の研究に代表される視覚研究へのフーリエ分析，あるいは線形システム解析の適用である。これは視覚イメージが，輝度水準において様々な正弦波縞の加算によって成立していることが明らかにされ，他方，視覚系がフーリエ変換をするメカニズムを備えているのではないかという考えに基づいて推進された。現在，厳密な意味では，視覚系においてフーリエ変換が行なわれているとは考えられていない。しかし一般的に，視覚分析の初期段階では，局所的なフーリエ変換と同等の機能をもつ空間フィルタが視覚処理に関与していると考えられている。また一般的に，運動の検出に関しては，第一段階としては時空間的なフィルタリングが仮定されているが，その先の処理については何も明言できる状況に至っていない。

1970年代に入ってから，神経生理学的研究などでは，MT野などの研究知見が着実に増えていった。他方，心理学的研究としては，Gibson(1979)やJohansson(1973, 1976)らの独自のアプローチによる運動知覚に関する研究が出現した。1980年代には，Marr(1982)によって視覚研究における計算論的アプローチの提唱がなされた。Marrは，そのシステムが一体何をするのかを明確にすることの必要性を説いた。彼は，計算理論(computational theory)，アルゴリズム(algorithm)，そして実装(implementation)という3つの説明の水準を区別した。彼の研究によってどれほどのインパクトが与えられたのかは定かではないが，その後，運動知覚の研究領域においても，計算論的アプローチによる研究が着実に増えていった。計算論的アプローチによる代表的な運動知覚の研究としては，Adelson & Bergen (1985), Watson & Ahumada (1985), Van Santen & Sperling (1985)などがある。

これらの研究史を振り返ってみると，運動知覚に関しては大きく3つのアプローチによる研究があり，今もそれが続いている。これは運動知覚の研究に限らず，視覚研究一般に当てはまることである。その1つは心理物理学的研究であり，もう1つは神経生理学的研究であ

る。そして最後の1つは上述した計算論的なアプローチによる研究である。本論文では，一部，計算論的なアプローチによる研究を加えたが，その論文題名が示す通り，心理物理学的観点で行った運動知覚に関する実験が研究の中心を占めている。心理物理学的研究も神経生理学的研究も古典的なアプローチによる研究といえる。しかし今日，心理物理学は歴史的な重みに加えて精緻化され，多方面において発展的に利用されている。計算論的なアプローチによる研究によって提唱されたモデルも，最終的には，神経生理学や心理物理学による実験的知見と比較され，それらを詳細に検討した上で，その妥当性が判断される。従って，心理物理学的研究による運動知覚の実験的知見や現象観察は，実際上，きわめて重要な知見といえるのである。

以下では，このような心理物理学的アプローチによる本研究において，具体的にどのような内容を取り扱っているのか，その概略を述べる。

第I部「本研究の背景と問題」では，研究の背景と問題について記述している。本研究では速度知覚の問題を扱うが，それらは視覚系に関する基礎的研究，並びに多方面にわたる運動知覚の研究と密接に関係している。ここではそれらの研究を概観した。第1章の「視覚系の時空間情報処理特性」では，運動知覚の背後にある視覚的基礎に関する知見として，視覚系の空間的特性，視覚系の時空間的特性，運動視における時空間的特性について記述した。第2章の「運動知覚に関する心理物理学的知見」では，運動検出閾，運動刺激頂，速度弁別閾，仮現運動，運動残効（MAE），誘導運動などの基礎的知見の他，本研究と密接に関係する速度知覚について，また，2次元運動，1次運動と2次運動等，比較的最近重要視されている問題について記述した。第3章の「運動知覚に関する神経生理学的見」では，網膜から大脳皮質に至るまでの視覚経路，大脳皮質のおける視覚情報処理，そして大脳皮質のおける運動情報処理など，運動知覚に関連する様々な神経生理学的知見について記述した。第4章の「運動知覚のモデル」では，運動検出のモデル，速度符号化のモデル，そして運動知覚の統合的モデルなど，様々な運動知覚のモデルを紹介した。第5章の「問題」では，以上の研究概観を振り返りつつ，本研究における問題を提起した。

第II部「運動知覚に関する心理物理学的実験」では，本論文において最も中心的な速度知覚に関する心理物理学的実験について記述している。最初に心理物理学的実験に関する一般的方法について述べ，続いて第6章の「知覚速度に及ぼすコントラストの影響」では，速度知覚に及ぼす輝度コントラストの影響を調べた実験について記述した。第7章の「速度弁別における時空間的相互作用に関する実験」では，速度弁別が，速度自体に基づいているのか時間周波数に基づいているのかを検討した2つの実験について記述した。第8章の「知覚速度における時空間的相互作用に関する実験」では，運動刺激の空間周波数の違いによって知覚速度がどのような影響を受けるのかを検討した3つの実験について記述した。第9章の「知覚速度と時間に関する実験」では，速度知覚における時間的側面を扱った4つの実験について記述し

た。第10章の「速度対比に関する実験」では，視野中央の知覚速度の大きさが視野周辺の運動刺激の速度や運動方向によってどのような影響を受けるかを調べた3つの実験について記述した。第11章の「速度残効に関する実験」では，速度残効に関する5つの実験について記述した。第12章の「運動順応下の加速度の知覚に関する実験」では，速度知覚に関連する発展的研究として，運動順応下の加速度の知覚に関する2つの実験について記述した。

第III部「運動知覚のモデルと総合的考察」では，第13章の「運動知覚のモデルとシミュレーション分析」において，速度符号化に関して基礎的な機構を仮定し，幾つかの現象を説明するモデルを提示し，それらのモデルに基づいたシミュレーション実験の結果について記述した。続く第14章の「総合的考察」では，本研究において行われた心理物理学実験やシミュレーション分析について総合的に考察した。最後の結論では，第5章の「問題」に対して本研究全体から得られる現時点における最適な解答を与えている。

第Ⅰ部　本研究の背景と問題

第１章　視覚系の時空間情報処理特性

現代の視覚研究は，音響学や光学など理工学系において頻繁に用いられている線形システム解析という方法に強い影響を受けている。この方法を適用した空間視やフリッカー視の研究では，時間的にも空間的にも輝度が正弦波状に変化する刺激を用いて様々な実験が行なわれてきた。それによって空間視やフリッカー視の研究は飛躍的に前進してきた。運動視の研究もその例外ではない。視覚系の基礎的な特性として，空間視の研究では主として空間的特性，フリッカー視の研究では主として時間的特性について調べられてきた。運動知覚の研究では，その両方の特性が関与する現象を扱うため，運動視に関わる最も基礎的な特性として，それらの空間的特性や時間的特性の他，それらの交互作用としての時空間的特性が研究の対象となる。ここでは，それらの特性に関して調べられてきた過去の研究を概観する。

１．１　視覚系の空間的特性

1. 1. 1　線形システム解析の視覚研究への適用

線形システムとは，情報の入出力が直接的に比例するシステムである。例えば，あるシステムにx_1，x_2という入力が与えられた時，それに対する出力がy_1，y_2であれば，x_1，x_2に定数a_1とa_2を掛けて$a_1x_1+a_2x_2$を入力として与えれば，出力が$a_1y_1+a_2y_2$となるシステムである。線形性とは，この式に示した「重ね合せの原理」が成立することである。線形システム解析とは，システム内部の構成や現象に直接足を踏み込まずに，システムに対する情報の入出力関係からシステムの一般的特性を解明する方法である。例えば，あるレンズを通過する入力光と出力光の強度関係を調べることによって，そのレンズの光の透過率特性を知ることができる。同様に，人間の視覚システムについても，様々な空間周波数の正弦波縞を刺激入力として与え，それに対するコントラスト閾を出力として調べることによって，空間周波数特性について知ることができる。しかし，線形システム解析は，線形性のシステム，または非線形のシステムでも線形性が成立する範囲内においてのみ適用が可能である。人間の視覚系は後者の非線形性に属するため（Cornsweet, 1970），その適用範囲には制約がある。

線形システム解析はFourier（1822）の数学的発見に起源を発している。Fourierはいかなる周期的な波形も，フーリエ分析（analysis）によって，特定の空間周波数，振幅，位相を有する調和的な関係をもつ正弦波や余弦波の要素の和に分解でき，また，その逆のフーリエ統合

(synthesis)によって, いかなる周期的な波形も, 適当な正弦波を加算することによって合成できることを示した。後には, 非周期的な波形も, すべての周波数から成る正弦波の合計として記述できることが示された。フーリエ分析の利用によって, いかなる複雑な形態も定量的に扱うことが可能となるため, 正弦波は複雑な形態を記述するための普遍的な表現を提供することができる(De Valois & De Valois, 1988)。従って, 視覚研究では, 最も基礎的な刺激として正弦波縞が頻繁に用いられることになる。

歴史上, このような線形システム解析を, 初めて視覚研究に適用したのは, フリッカー視に関する心理物理学的研究を行なったDe Lange(1952, 1958)であるといわれている[注2)]。続いてEnroth-Cugell & Robson(1966)は, 網膜神経細胞の受容野の電気生理学的測定において正弦波縞を用いて, 空間視の研究を行なった。また, Campbell & Robson(1968)は人間の正弦波縞のコントラスト閾を測定し, 線形システム解析を人間の視覚システムに適用した。これらの初期の視覚研究に端を発し, 今日では, 心理物理学や電気生理学における共通の刺激として正弦波縞が広く用いられ, 線形システム解析を土台とした様々な数学的モデルが提出されるに至っている。

1. 1. 2　視覚系の空間周波数特性

レンズや光学系が空間情報を伝達する関数は変調伝達関数(modulation trasfer function, MTF)によって与えられる。人間の視覚系のMTFは, コントラスト感度関数(contrast sensitivity function, CSF)によって示される。CSFは, 正弦波縞を用いて, 広範囲の空間周波数に対するコントラスト閾を測定することによって得られる。コントラスト閾の逆数をコントラスト感度と呼び, 空間周波数に対するコントラスト感度関数をCSFという。CSFは, 視覚系の空間周波数特性を表わしたものである。Campbell & Robson(1968)は, CSFを測定し, 図1. 1Aのコントラスト感度曲線を得た。この図で示した2つの曲線は, 平均輝度が500cd/m^{2}における正弦波縞と矩形波縞に対するCSFを表わしている。いずれも感度のピークは3c/degであるが, それより低い空間周波数においては, 正弦波縞よりも矩形波縞の方が感度がやや高い。しかし, いずれも3c/degにおいて感度のピークがあるため, CSFはバンドパス型の特性を示しているといえる。しかし, これら2つの曲線では, ピークの右側をみるとわかるように, 高空間周波数領域において急激に感度が低下しており, 感度の限界に対応するカットオフ周波数がある。これは, 上述した人間の眼光学系がローパス型の特性をもつことに対応する。またカットオフ周波数は視力に相当している。

注2) Ives(1922)は, CFFの研究において既にフーリエ分析の手法を用いているが, De Langeほど本格的な適用ではなかったと考えられる。また, 空間視の研究では, Shade(1956)が, 1950年代に正弦波縞に対するCSFを測定している。

このようなCSFを様々な条件下で測定することによって, 視覚における様々な特性が明らかにされている。例えば, 正弦波縞の平均輝度が低いほど(Campbell &Robson, 1968), 順応輝度が低いほど(Van Meeteren & Vos, 1972), 離心度が大きくなるほど(Banks, Sekuler, & Anderson, 1991), CSFはバンドパス型からローパス型へと変化し, 高空間周波数に対する感度は低下し, カットオフ周波数が小さくなることが知られている。また, 縞の方向を変化させると, 縦縞や横縞に比べて斜め方向の縞に対する感度が低下すること(Campbell, Kulikowski, & Levinson, 1966; Mitchell, Freeman, & Westheimer, 1967), 運動縞の速度(あるいは時間周波数)が大きくなると空間周波数選択性が消失し, 感度が低下すること(Robson, 1966), 輝度変化を伴わない色変化のみの等輝度縞に対するCSFはローパス型で, カットオフ周波数が小さいこと(Mullen, 1985)が明らかにされている。その他, CSFの測定によって, 加齢(Sekuler, Owsley, & Hutman, 1982)や弱視(Nordman, Freeman, & Casanova, 1992)によって感度や視力が低下すること, 人間とサルの感度や視力がほとんど変らないこと(De Valois, Morgan, Polson, Mead, & Hull, 1974), などが明らかにされている。

1. 1. 3　空間フィルタ

Campbell & Robson(1968)の研究は, 視覚系の空間フィルタの特性を初めて明らかにした研究として有名である。彼らは, 閾値付近において視覚系が線形であると仮定し, CSFが視覚系を特徴づける空間フィルタによってフーリエ変換を表現していると考えた。この空間フィルタとは, 神経生理学の領域における受容野に相当する心理物理学的な概念であり, 空間視のモデルを考える上で, 空間的サンプリングと共に重要な概念である。今, 視空間の任意の点を中心とした心理物理学的なある単位[注3)]があるとすれば, 2次元の空間フィルタは*RF(x,y)*で表現することができる。このフィルタは, 視空間の任意の点のイメージ輝度に対してその単位の感受性を決定することができる。すなわち, この単位の線形反応は, *RF(x,y)*を単純に各点のイメージ輝度と掛け合せ, それを2次元的に統合したものとなる(Wilson, 1991)。これは, 人間の視覚系がこの空間フィルタを通じて線形システム解析をしているという考えである。既述したように人間の視覚系は完全な線形システムではないため, このような線形システム解析を適用できないようにみえるが, その問題はフィルタ操作の後の段階で適切な非線形性を導入することによって回避できる。

視覚系は, 眼光学系ではローパス型の特性を示すが, それより後の段階の視覚系ではハイパス型の特性を示すといわれている。これを空間フィルタの概念に置き換えると, 眼光学系ではローパス・フィルタ, 後の段階の視覚系ではハイパス・フィルタを有するということになる。

注3) 網膜上の任意の点を中心とする受容野を有する単一の細胞に相当するような単位。

後述の第3章で示すように，サルや人間の網膜神経節細胞やLGNの受容野の形状は同心円型であり，一般に受容野中心部の反応と周辺部の反応は互いに拮抗しているものが多い。受容野の中心部に光を照射する時，または受容野の周辺部の光を消失させた時に応答する細胞は，ON中心OFF周辺型細胞と呼ばれている。受容野の中心部と周辺部は互いに拮抗し，中心部の光の照射に対する応答は，周辺部を同時に照射することによって抑制される。この効果を細い棒状の光で細かく調べていくと，図1．2ABのような曲線が得られる。このような受容野の感度分布は，図1．2Cに示した2つのガウス関数の差であるDOG（Differnce of Gaussian）によって記述できる。

$$G(r) = AExp\left(\frac{-r^2}{\sigma_e^2}\right) - QExp\left(\frac{-r^2}{\sigma_i^2}\right) \qquad (1.1)$$

ここでσ_eとσ_iは，それぞれ興奮領域と抑制領域のガウス関数の標準偏差，rは受容野中心からの距離で，AとQは関数のピークを表わす定数である。この式で示されたものを1次元の空間フィルタと考え，この式を更にフーリエ変換して，横軸に空間周波数，縦軸にスペクトルパワーを示すと，図1．2Dのようになる。この図の曲線の形状は，両軸を対数表示にして図1．1Aと比較するとわかるが，一般的なCSF曲線である。これによって，CSFが空間フィルタによってフーリエ変換を表現しているということが理解される。

1．1．4　多重チャンネル説

Campbell & Robson（1968）は，正弦波縞と矩形波縞に対するCSFを測定し，図1．1Bの結果を得た。およそ1.0c/deg以上の周波数領域では，矩形波縞に対する感度は正弦波縞よりも平均1.273倍（4/π）ほど高く，1.0c/deg以下ではこの倍率が更に増加した。これら2つの曲線の違いは，矩形波縞における基本周波数成分を除いた高周波数成分に対する感受性の観点から説明される。1.0 c/deg以上の周波数領域において，矩形波縞の感度が正弦波縞の1.273倍となるのは，高周波数領域では，矩形波縞の基本周波数に応答するからであり，他方，1.0c/deg以下の周波数領域において倍率が増加するのは，矩形波縞がもつ基本周波数成分に応答するよりもそれを除いた高周波数成分に応答するからであると考えられる。ここで，広範囲（broad-band）の周波数に応答するが特定の周波数にピークをもつ単一の空間フィルタを仮定し，そのフィルタによって処理された出力に応答する単一の検出器（detector）があり，視覚系はこのような検出器の機構として振舞うと考える。この考えを単一チャンネル説と呼ぶ。単一チャンネル説に従えば，フィルタの特性は，正弦波縞に対するCSFによって表わされる。そのような特性をもつフィルタが矩形波縞に対してどのような出力をもたらすかについては理論的に計算ができる。従って，矩形波縞と正弦波縞の感度の比率も理論的に計算が可能で

ある。それによって導かれる矩形波縞に対する正弦波縞の感度の比率は，図1．1Bの波線のようになる。黒丸で示された実測値の比率はこの理論的比率ほど大きくならない。これは矩形波の高周波数（harmonic周波数）成分が，単一チャンネル説から予測されるほど縞の検出に貢献していないことを意味している。従って単一チャンネル説では，図1．1Bの結果が説明できない。この説に代わって考えられるのは，視覚系が，単一検出器ではなく，多くの独立した検出器から成る機構として振舞うという考えである。各検出器は，異なる空間周波数に同調する比較的狭い幅（narrow-band）のフィルタによって処理された出力に応答する。各フィルタや検出器は，分離されたチャンネルを構成し，各チャンネルは独自のCSFをもつ。視覚系全体のCSFはすべてのチャンネルのCSFの曲線によって構成されると考える。これがCampbell & Robson（1968）の提唱した多重チャンネル説である。彼らによれば，多重チャンネル説によって，矩形波縞のコントラスト感度が単一チャンネル説によって予測されるほど高周波数（harmonic周波数）成分に依存しないことが説明される。また多重チャンネル説によって，基本周波数とは独立したharmonic周波数に独自の閾値があることが仮定でき，鋸波縞や矩形波縞と正弦波縞のコントラスト感度の違いを説明することができる。

以下に示すように，多重チャンネル説の妥当性は，空間周波数順応，閾下加重，視覚マスキングなど，様々な研究手法を用いた研究によって検討されている。

1．1．5　空間周波数順応

Blakemore & Campbell（1969）は，ある空間周波数の正弦波縞を長時間観察した後に，その周波数と同じ波縞かそれに近い周波数の波縞に対するコントラスト閾を測定し，順応しない場合に比べて，閾値が大きくなり，感度が低下することを見いだした。この現象は空間周波数に選択的な順応（spatial frequency selective adaptaion）と呼ばれている。この実験では，順応刺激の空間周波数が3c/degから20c/degの条件では，順応刺激とテスト刺激の空間周波数が同じ場合に閾値が最も上昇し，テスト刺激の周波数が1オクターブ以上離れると（テスト刺激の周波数が順応刺激の2倍以上，もしくは1/2以下になると），統計的に有意な閾値の上昇が生じないことが示された。彼らはこの結果から空間フィルタの帯域幅が1.3オクターブであると推定した。また，順応刺激の空間周波数が3c/deg以下の条件では，テスト刺激の空間周波数は絶えず3c/deg付近において閾値の上昇が最大となり，空間周波数に選択的な順応がみられないことを示した。De Valois（1977）は，同様の測定を広範囲にわたる周波数の差に対して行ない，テスト刺激の周波数が順応刺激と1オクターブ以上離れた時に閾値が逆に減少し，2.75オクターブから3オクターブ離れた時には閾値の低下が最大に達し，それより更に離れると閾値が徐々に上昇すると報告している。De Valoisはこの現象を空間周波数チャンネル間の相互抑制作用によるものと説明した。

Blakemore & Campbell（1969）は，順応刺激として，正弦波縞に代わって矩形波縞でも上と

同じ実験を行なっている。この実験では，テスト刺激の空間周波数が順応刺激と同じ場合だけでなく，順応刺激の第3高周波数と同じ場合にも，閾値の上昇が見られた。Nachmias, Sansbury, Vassilev, & Weber（1973）は，複合波縞を順応刺激として用いて同様の結果を得た。複合波縞を順応刺激として用いた場合の効果は，複合波縞を構成する各周波数に順応した場合の効果を加算した結果とは一致しなかった。

Blakemore & Campbell（1969）は，空間周波数に選択的な順応の異眼間転移の有無についても検討し，異眼間転移が成立することを報告している。すなわち，左眼で順応刺激を観察した後に右眼でテストすると，効果は多少減少するが選択的順応の効果は認められるとしている。これは，空間周波数に選択的な順応が，中枢系のレベルの処理過程で生じていることを示唆するものである。Blake & Fox（1972），Maudarbocus & Ruddock（1973），Ware & Mitchell (1974)も同様の報告をしている。

1. 1. 6　空間周波数と視覚マスキング

選択的な順応の効果と同様の効果は，順応刺激とテスト刺激の代わりに，マスク刺激とテスト刺激を重ね合せて呈示する方法によっても得られる。通常のマスキングでは，あるテスト刺激の検出がその前後に呈示されるマスク刺激によって妨害されるが，ここに示す視覚マスキングは，マスク刺激とテスト刺激が，系列的ではなく同時に呈示される。またマスク刺激としては，特定の周波数の帯域幅に制限されるようにフィルタをかけた一次元的なノイズパターンを用いる。このようなマスク刺激をテスト刺激と同時に呈示すると，テスト刺激（通常は正弦波縞）に対する検出の感度は低下し，そのマスク効果は，マスク刺激のノイズに含まれる周波数がテスト刺激の周波数と重なる比率が大きくなるほど大きくなる（Carter & Herring, 1971; Stromeyer & Julesz, 1972）。なお，通常のマスキングにおいても，マスク刺激の次にテスト刺激を呈示する順向マスキング（Weisstein & Bisaha, 1972）やその逆の逆向マスキング（White & Lorber, 1976; Ishizuka & Ichihara, 1984）によって，同様の周波数選択性が認められている。

1. 1. 7　閾下加重

順応やマスキングと同様の効果は，2つ以上のテスト刺激を重ね合わせた複合波縞を用いても調べることができる。すなわち，単独では閾値に達せず縞を検出することのできない2種類以上の正弦波縞を要素として合成した縞のコントラスト閾を測定することによって，周波数選択性を示すことができる。要素が2つの場合，それら要素の周波数が等しい時に最大の促進効果が生じて検出されやすくなるが，要素の周波数の差が大きくなると促進効果が急激に弱まる。この現象は閾下加重（subthreshold summation）といわれている。同じ空間周波数チャンネル内では感度が加算されるが，異なる空間周波数チャンネル間では，感度は加算さ

れず促進効果が生じないと考えられる。

Graham & Nachmias(1971)はこのような複合波縞を用いて多重チャンネル説を検討した。彼らは, 基本周波数と, その3倍の周波数の縞を重ね合わせた複合波縞のコントラスト閾を測定して多重チャンネル説の妥当性を検討した。上述した単一チャンネル説が正しければ, 個々の周波数成分の振幅が閾値に達していなくとも, 要素となる波縞に対する感度の加算によって縞が検出できるが, 多重チャンネル説によれば, 各要素の波縞に対する感度が独立であるため, 2つの要素のいずれかが閾値に達しなければ, 縞は検出できない。彼らは, 後者を支持する実験結果を得て, 多重チャンネル説が正しいことを示した。その際に, 2要素の波縞の位相の違いは縞の検出には無関係であることを指摘している。同様の結果は, Sachs, Nachmias, & Robson(1971), Kulikowski & King-Smith(1973), Lange, Sigel, & Stecher(1973), Quick & Reichert(1975)によっても得られている。

1. 1. 8　空間周波数チャンネルの数と帯域幅の問題

以上のように多重チャンネル説を支持する証拠は数多くあるが, 次に問題となるのは, チャンネルが幾つくらいあるのか, また各チャンネルの帯域幅がどれぐらいであるかということである。

Wilson & Bergen(1979)は, 3本の垂直な平行線とDOG関数(differnce of Gaussian function)に従って輝度が変化する縞を用いて, それら線の検出や縞の検出に必要なコントラスト閾を, 時間的に滑らかに1秒間縞を呈示する条件(S条件)とパルス状に呈示する条件(T条件)において測定し, それらの実験結果から空間周波数チャンネルは4チャンネルであると推定した。線検出では, 中央線のみを検出すればよく, 両側の線との距離間隔によって, 検出感度が変化することが示された。すなわち両側の線との間隔が短くなるにつれて, 抑制が働いて感度が低下するが, 更に間隔を短くすると空間加重によって感度が上昇した。この距離間隔に対する感度の分布曲線は線広がり関数(line spread function, LSF)と呼ばれ, ON中心OFF周辺型の受容野を示唆するものであった。LSFは離心度が大きくなると感度が低下し, また, T条件はS条件に比べて周辺抑制が弱く空間加重の範囲が広かった。DOG関数に従って輝度が変化する縞に対する感度は, それらのLSFのみからは予測できなかった。そこで, 彼らは, TチャンネルとSチャンネルの他に, Tチャンネルより大きな受容野をもつUチャンネル, Sチャンネルより小さい受容野をもつNチャンネルの4つを仮定し, この4つのチャンネルが相互に働くとして, 各々の感度からQuick(1974)の確率加重式に従って加重平均を求め, それによってDOG関数に従って輝度が変化する縞に対する感度を説明した。彼らのモデルでは, 受容野中心部の直径は, 中心窩で, N, S, T, Uチャンネルの順に, 3.1', 6.2', 11.7', 21'であった。

Wilson & Bergen(1979)のモデルは, 線検出器を想定したもので, 受容野は一次元モデル

であったが, 受容野が円形であるとすれば二次元モデルを考える必要がある。一次元モデルの受容野の直径W_{1D}と二次元モデルの受容野の直径W_{2D}は, $W_{2D}=\sqrt{2}W_{1D}$の関係にある。従って, Wilson & Bergenが見いだした最小チャンネルのNチャンネルの直径は3.1'であったが, これに対応する二次元受容野の直径は4.38'である(乾, 1990, Pp.80)。しかし, Marr, Poggio, & Hildreth(1980)は, 視力が正常(視力1.0以上で, 最小分離閾1'以下)であれば, レンズ系や錐体のMTFを考慮して, およそ1'20''の直径をもつ更に小さな受容野が存在するはずであると主張している。

Watson(1982)は空間的にも時間的にもガウス関数で変調した2つの周波数(f_1とf_2)を複合した縞を用いてコントラスト閾を求めた。f_1のないf_2のみの単純縞と, f_1を1c/degに固定してf_2を変化させた複合波縞の閾値を比較したところ, f_2がf_1よりかなり離れていても複合波縞の閾値が低くなり, f_2が1.5c/deg以下でも空間加重が生じることを見いだした。彼は, これらの実験結果を踏まえて, 帯域幅は1オクターブ以上であると結論した。帯域幅が1オクターブ以上で, 中心窩では1c/degから32c/degまで処理しなければならないこと, またその他の制約を考慮すると, 少なくとも7種類の大きさの異なるチャンネルが必要であると述べている。

Wilson, McFarlane, & Phillips(1983)は, 40%コントラストのマスク刺激を用いてテスト縞の検出に及ぼす影響を調べた。それによって彼らは非線形変換器を考慮したモデルを提出した。モデルではN個の空間周波数チャンネルが存在し, それらがQuickの確率加重式に従って結合され, システム全体の閾値が決定されると仮定した。その結果, 6チャンネルあれば分散の93%が説明できた。それらチャンネルのうち低周波数の2チャンネルは2.0～2.5オクターブの帯域幅であり, その他は1.25～1.5オクターブであった。これはWatson & Robson(1981)の7チャンネルのうち最低周波数を除いた6チャンネルを支持したものといえる。

1.2　視覚系の時空間的特性

Campbell & Robson(1968)の研究以前に, 線形システム解析を適用した時間的特性に関する研究は既に行なわれていた。しかし空間視の研究における空間周波数チャンネルの特性が明らかになると共に, このようなチャンネルが時間次元においても存在するか否かについて調べられた。これまでのところ視覚系には, パターンに対する感度とフリッカーに対する感度という2つの感度に対応する異なるチャンネルの存在が仮定されている。これは神経生理学の領域で発見されてきた定常系と過渡系の細胞, あるいはX細胞とY細胞の区別に対応するものである。

1. 2. 1　フリッカー感度の時間周波数特性

一様の輝度面から成る刺激の輝度を時間的に正弦波状に変調させた時, フリッカー(ちら

つき)が知覚されるのに必要な最小の振幅をフリッカー閾と呼び[注4)], その逆数をフリッカー感度と呼ぶ。この時の時間周波数(Hz)とフリッカー閾の関係は時間周波数特性と呼ばれる。これは, 空間周波数とコントラスト閾の関係における空間周波数特性に相当する。

De Lange(1958)は, 時間的に正弦波状に変調された刺激(視角2度)を用いて, 様々な平均輝度におけるフリッカー閾の時間周波数特性を調べた。その結果は図1. 3Aに示されている。平均輝度が低い場合にはローパス型の特性を示すが, 平均輝度の上昇と共に, 中間の時間周波数に対する感度が上昇し, それをピークとするバンドパス型の特性を示すようになる。この図で示した曲線は時間的コントラスト感度関数(temporal contrast sensitivity function, TCSF) 曲線 あるいはDe Lange曲線と呼ばれている。同様の結果は, 刺激光のサイズを大きく(視角65度に)して実験を行なったKelly(1961)によっても得られている(図1. 3Bを参照)。Kellyの得た曲線は, De Langeの曲線に比べて, ピークがやや右よりで, 高時間周波数に対する感度がやや高くなっており, また低時間周波数での感度の低下が大きい。これは, 刺激光のサイズの違いによると考えられている。Kelly(1961)の実験結果を, 縦軸の変調の振幅の深さを相対値から絶対値に置き換えると図1. 4が得られる。平均輝度が増加するほど(図では下に示す曲線ほど)閾値が増加している。また, 低周波数領域では, 感度が低下し, TCSF曲線がローパス型からバンドパス型へと変化することが顕著に示されている。またこの図のTCSF曲線の高時間周波数領域のカットオフ周波数を結びつけると, 20Hz近辺から下へ向う1本の共通の落ち込み曲線が描かれる。これは高時間周波数のフリッカー感度が, 平均輝度とは独立に決定されている(線形に反応している)ことを意味している。

一様輝度面の刺激ではなく, 正弦波縞を用いても同様の時間周波数特性を調べることができる(Kelly, 1971ab)。それら2つの測定結果を比較した図1. 5をみるとわかるが, 4c/degの正弦波縞では, 一様輝度面の刺激と異なり, 低時間周波数領域における感度の低下が認められない。その後の研究では, 平均輝度が高い場合には, 平均輝度の変化に伴われるフリッカー感度の増加の比率はWeberの法則に従い, 平均輝度が低い場合にはDe Varies-Roseの法則に従うが, 空間周波数が低い縞を用いるほどWeberの法則に従う範囲が広くなることが明らかにされている(乾, 1994)。

1. 2. 2　パターン感度の時空間周波数特性

時間的に輝度が変調する正弦波縞を用いると, フリッカー閾ではなく, 静止縞に対するコントラスト閾と同様, 縞パターンの検出に必要なコントラスト閾を測定することができる。

注4) フリッカー閾と呼んでいるが, 振幅を測定するという意味では時間的な輝度コントラストの閾を測定している。しかし判断の基準がフリッカーを認めるか否かであるため, フリッカー閾と呼んでいる。

時間的に輝度が変調するといっても，一定速度で縞が運動する場合，静止縞のコントラストが時間的に正弦波状に変調する場合（反相縞と呼ばれる縞），また，時間的に矩形波状に（ON-OFFで）変調する場合，縞の位相が時間的に反転する場合，などいろいろある。一般的には，運動縞や時間的に正弦波状に変調する静止縞を用いる。運動縞のコントラスト閾については後述することにし，ここでは静止縞のコントラストが時間的に正弦波状に変調した場合のコントラスト閾について述べる。

静止縞のコントラストを時間的に正弦波状に変調した縞（反相縞）を用いてコントラスト閾を測定したRobson（1966）は，図1．6のような結果を得た。図1．6Aと図1．6Bは同じデータに基づいて描いた図であるが，前者は時間周波数の関数としてのTCSF曲線を示し，後者は空間周波数の関数としてのCSF曲線を示している。図1．6AのTCSF曲線において，低空間周波数0.5c/degの結果は，De Lange（1958）やKelly（1961）のフリッカー閾と類似した5Hzをピークとするバンドパス型の結果を示している。空間周波数が高くなると，低時間周波数領域の感度の低下はなくなり，曲線がローパス型へと変化する。また，時間的解像度（CFF）も低下している。この結果は，Kelly（低空間周波数）とDe Lange（高空間周波数）の結果の違いに相当すると考えられている。他方，図1．6BでもAと同様の傾向が示されている。低時間周波数0.5Hzの結果は，3c/deg付近をピークとするバンドパス型の結果を示しているが，時間周波数が大きくなると，低空間周波数領域の感度の低下がなくなり，曲線はローパス型へと移行し，空間的解像度（acuity）も低下している。これらは視覚系における時間的特性と空間的特性の相互作用を示している。解像度の観点でまとめると，空間周波数が高くなれば時間的解像度は低下し，時間周波数が大きくなると空間的解像度は低下するといえる。同様の結果はVan Nes, Koenderink, Nas, & Bouman（1967），Koenderink & Van Doorn（1979）やKelly（1972）によっても得られている。

Robson（1966）は，TCSF曲線の高時間周波数領域の形状は空間周波数の変化に関わらず不変であり，またCSF曲線の高空間周波数領域の形状は時間周波数の変化に関わらず不変であることを指摘した。これは，高時間周波数と高空間周波数において感度が分離していることを示唆するものであった。すなわち，高時間周波数と高空間周波数では，時空間的に変化する縞に対する感度はTCSFと空間的なCSFの2つで合成されるが，低時間周波数と低空間周波数ではそうならないということである。このことは，Koenderink & Van Doorn（1979）が示した図1．7の等感度曲線を見るとわかる。10Hz以上の時間周波数に対する感度は，平行線を示しており，空間周波数とは独立であり，また同様に，10c/deg以上の空間周波数に対する感度は時間周波数とは独立である。しかし，低空間周波数と低時間周波数においては，いずれかが低ければ感度が低下するため，互いに独立にならない。図1．7の太線は被験者がフリッカーとパターンのいずれの感覚を得たかによって分割したものである。

1. 2. 3　時間変調したパターンの見えの問題

De Lange(1958)は, フリッカーの知覚は周波数によって変化し, 高時間周波数では閾近辺においてもフリッカーが見えるが, 低時間周波数では, その知覚がもっとゆっくりした変動(gradual variation)になることを指摘し, 同じ反応水準で閾値を測定することが困難であることを示唆した。またVan Nesら(1967)は, 運動縞などでは, コントラストが低くなると時間的変動が消失する以前に空間的変動が消失するため, フリッカー閾とパターン閾の両方を測定できることを示唆した。同様の示唆は, Rashbass(1968), Watanabe, Mori, Nagata, & Hiwatashi(1968), Pantle(1970), Richards(1971)によって得られている。また2つの閾の感覚に対しては,「フリッカー」と「パターン」という呼称のみならず,「swell」,「agitation」など他の呼称を用いて区別する場合もある。これら2つの閾値を独立に測定した研究も数多くある。Keesey(1972)やKulikowski & Tolhurst(1973)は, 運動縞ではなく, 時間的に変動する刺激を用いてフリッカー閾とパターン閾を独立に測定している。

上に示したRobson(1966)の研究でも, 反相縞がどのように見えるかということは問題である。Koenderink & Van Doorn(1979)が示した図1. 7の太線は, 反相縞の見え方がフリッカーとパターンに大きく分けられることを示している。しかし, Kulikowski(1971)は, 反相縞の見え方が図1. 8のようになると報告している。これによれば, 反相縞は, 時間周波数や空間周波数の条件によって, 静止縞に見えたり, 運動が見えたり, 空間周波数が2倍に見える場合(frequency doubling)がある。20c/deg以上の高空間周波数の反相縞では, 運動でもフリッカーでもなく, 縞が静止して見える範囲があり, パターン消失のためには更にコントラストを下げなければならない。また, 低空間周波数, 高時間周波数の領域では, パターンは静止するが, 空間周波数が2倍に見える[注5)]範囲がある。このような印象を消失させるためには更にコントラストを下げなければならない。その他の多くの時間周波数, 空間周波数の条件では運動印象[注6)]が生じることが示されている。これは, フリッカーが知覚されるが, 同時に運動印象も伴われるということである。この現象は反相縞を数式で示すことによって説明される。すなわち, 通常, 反相縞は次式によって定義される。

$$L(x,t) = L_0(1 + m\cos(2\pi f_s x)\cos(2\pi f_t t)) \qquad (1.2)$$

ここで, $L(x,t)$は, 空間位置x, 時間地点tにおける反相縞の輝度を示し, L_0は平均輝度, mはコントラスト, f_s, f_tは空間周波数と時間周波数である。この式は, 輝度が時間的に変化するフ

注5）実際にはチカチカしたフリッカーの印象が伴われる。1周期の縞の明暗が時間的にすばやく入れ替わるため, その間に境界ができて分離し, 縞が2周期あるように見える。

注6）運動方向は確定しないが, 明らかな運動の印象が伴われる。

リッカーの特性を示している。しかし，この式を変形すると，

$$L(x,t) = L_0\left(1+\frac{1}{2}m\cos(2\pi(f_s x - f_t t)) + \frac{1}{2}m\cos(2\pi(f_s x + f_t t))\right) \qquad (1.3)$$

が得られる。これは，左方向の運動縞と右方向の運動縞を加算したものであり，反相縞が互いに逆方向の運動成分をもっていることを意味している。従って，反相縞を観察した時にはフリッカーと運動の両方の印象が得られる。それと同時に，このことは，フリッカーと運動の知覚が相互に関係していることを示唆している。

1. 2. 4　パターン・チャンネルとフリッカー・チャンネル

Kulikowski & Tolhurst（1973）は，時間的に輝度が変調する縞を用いて，縞を検出するコントラスト閾[注7)]とフリッカーを検出するフリッカー閾を独立に測定した。最初の実験では，時間的に輝度が変調する条件として，静止した正弦波縞がON-OFFで時間的に変調する条件（ON-OFF条件）と，コントラストが時間的に矩形波状に変調する条件（位相反転条件）において，3.5Hzの時間周波数の縞に対する空間周波数特性を調べた。その結果，縞の検出閾は，6c/deg以上ではON-OFF条件と位相反転条件で一致し，空間周波数の増加と共に感度が低下したが，5c/deg以下では位相反転条件に比べてON-OFF条件の感度が低下し，空間周波数の減少と共に感度の比率が1倍から2倍へと変化した。他方，フリッカー閾は，広い空間周波数の範囲にわたって，位相反転条件の感度は常にON-OFF条件の2倍であった。縞検出のコントラスト閾ではフリッカーが認められて縞構造が曖昧な場合があるため，それが明確になるコントラスト閾をパターン閾[注8)]として再度測定すると，5c/deg以下においても位相反転条件とON-OFF条件で同じように感度が低下し，いずれも静止縞のCSFと同様のバンドパス型の傾向を示した。すなわち，測定した空間周波数全体にわたり，ON-OFF条件に対する位相反転条件の感度の比率は，フリッカー閾で2.0，パターン閾で1.0という値が得られた。次に，彼らは上と同様の輝度変調の他に，コントラストが時間的に正弦波状に変調する縞を用いて，時間周波数特性について調べた。ON-OFF条件に対する位相反転条件の感度の比率は，4c/degの空間周波数におけるフリッカー閾で2.0，10c/degの空間周波数におけるパターン閾では8Hz以下の範囲で1.0という結果を得た。また，12c/degと0.8c/degの空間周波数における正弦波変調の結果では，フリッカー閾から得られた感度の特性は5Hzでピークを示すバンドパス型を示し，パターン閾から得られた感度の特性として，静止縞（時間周波数が0Hz）をピークとして時間周波数の増加と共に感度が低下するローパス型が示された。すなわち，

注7）これは縞の検出閾であるが，以下に述べるパターン閾とは異なる。

注8）ここではパターン閾としたが，Kulikowski & Tolhurstはパターン認知閾としている。

時間周波数特性においてもフリッカー閾とパターン閾の違いが明確に示された。

以上の結果から, 彼らはフリッカー閾とパターン閾が, 2つの独立した神経細胞のチャンネルの活動性を示し, フリッカー閾は過渡系を反映し, パターン閾は定常系を反映すると考えた。彼らは, これら2つのチャンネルを担う細胞群を運動分析器(movement-analysers)と形態分析器(pattern-analysers)と呼称し, Tolhurst(1973)と同様, それらがY細胞とX細胞の区別に対応することを示唆した。ON-OFF条件と位相反転条件の感度の比率については, 定常系が時間的変調の振幅の上限のみに反応すると仮定すれば, ON-OFF条件と位相反転条件の感度が同じになり, 他方, 過渡系が時間的変調の振幅の大きさに反応すると仮定すれば, 位相反転条件の感度がON-OFF条件の2倍となるため, 結果がうまく説明できるとしている。

Kulikowski & Tolhurst(1973)と同様の結果は, 他の多くの研究においても得られている(Van Nes et al., 1967; Watanabe et al., 1968; Kulikowski, 1971; Tolhurst, 1973; Tolhurst, Sharpe, & Hart, 1973; Levinson & Sekuler, 1973)。しかし, Kulikowski & Tolhurst(1973)とTolhurst(1973)は, 同じ1つの視覚刺激に対して並列的に反応する2つの明確に異なる機構が存在することを仮定し, それが生理学的にも2種類の細胞の区別と対応することを示唆した。彼らがこの2つの機構を明確に区別したことは, 特筆すべき点である。フリッカー閾とパターン閾の違いについては単に見えの違いに基づいた反応水準の違いであるという指摘もある(Derrington & Henning, 1981; Burbeck, 1981)。従って, 2つの機構を区別する考え方は多くの証拠によって支持されるように見えるが, これらを明確に区別して考えるべきか, 1つの機構の中での連続的な変化と考えるべきかについては, 一致した結論が得られていない。

ここでは, 彼らよりやや弱い2分法に従って, フリッカー閾とパターン閾に対応するチャンネルをフリッカー・チャンネルとパターン・チャンネルとして区別し, それら2つの特性についてまとめてみる。両チャンネルの感度は空間周波数と時間周波数に相互に依存して変化する。空間周波数特性からみると, 中程度の時間周波数では, 低空間周波数領域ではフリッカー・チャンネルの方がパターン・チャンネルより感度が高く, 高空間周波数領域ではパターン・チャンネルとフリッカー・チャンネルの感度は同じか, またはパターン・チャンネルの方が若干高い。パターン・チャンネルのCSF曲線はバンドパス型を示し, フリッカー・チャンネルはローパス型を示す(図1. 9A参照)。時間周波数特性からみると, 中程度の空間周波数では, パターン・チャンネルは低時間周波数領域で感度が最大となるが, フリッカー・チャンネルは中程度の時間周波数領域で感度が最大となる。パターン・チャンネルのTCSF曲線はローパス型を示し, フリッカー・チャンネルはバンドパス型を示す(図1. 9B参照)。要約すると, フリッカー・チャンネルは低空間周波数・高時間周波数に対して選好的に反応し, パターン・チャンネルは高空間周波数・低時間周波数に対して選好的に反応するということである。

1. 2. 5　2つのチャンネルの存在を示すその他の証拠

上述したようにパターン・チャンネルとフリッカー・チャンネルの感度をどの程度明確に区別するかは, 研究者によって必ずしも一致した結論が得られていない。しかし, 2つのチャンネル(あるいは機構)の違いを示す証拠は, 上述の研究とは異なる実験パラダイムを用いた研究, すなわち空間周波数に選択的な順応, 時間加重や閾下加重などによっても得られている。

Blakemore & Campbell(1969)は, 空間周波数に選択的な順応に関する実験によって, 3c/deg以上の空間周波数の正弦波縞に順応すると, その周波数と同じ, あるいは類似した周波数の波縞に対して感度が低下することを示したが, この現象を3c/deg以下の空間周波数では示すことができなかった。この結果を綿密に検討したTolhurst(1973)は, 運動縞を用いて, 縞に時間変調を加えることによって, 3c/deg以下であっても, 特定の空間周波数に対して選択的順応が生じることを示した。この結果は, 低空間周波数を検出する機構と高空間周波数を検出する機構では, 時間変調に対する感度が異なることを示すものである。

特定の空間周波数の縞刺激を非常に短い時間呈示してコントラスト閾を測定すれば, 縞検出における時間加重の効果を調べることができる。このような研究では, 呈示時間が50～100m秒程度までは検出閾が低下するが, それ以上の呈示時間においては, 高空間周波数の縞では低下し続けるが, 低空間周波数の縞では低下しないことが示されている。Nachmias(1967)は, 0.7c/degの縞では, 50～100m秒において時間加重が限界に達するが, 17.5c/degの縞では, 500m秒に至るまで時間加重が成立して検出閾が低下すると報告している。Legge(1978)やHarris & Georgeson(1986)も同様の結果を報告している。これらの結果は, 低空間周波数領域に応答する機構は過渡的でパターンの出現時と消失時に検出されやすいが, 他方, 高空間周波数領域に応答する機構は定常的で, 応答は線形でパターンの検出が確率加重に従う, ということで説明されている。

2種類のチャンネルの区別は, 閾下加重の方法によっても検討されている。Tolhurst(1975)は, 800m秒の閾下背景縞に, 様々な時間関係で4m秒のテスト縞を重ね合せ, 各空間周波数に対する閾下加重の効果を調べた。その結果, 2c/deg以上の高い空間周波数では, 背景の呈示時間の全域で閾下加重が生じたが, 2c/deg以下の低空間周波数では, 背景の呈示開始100m秒以内に呈示された場合のみ閾下加重が生じた。彼は, この結果を低空間周波数の検出は非線形の過渡系チャンネル, 高空間周波数の検出は線形の定常系チャンネルによって媒介されるとして説明している。King-Smith & Kulikowski(1975)は, フリッカー閾とパターン閾のそれぞれに対する閾下加重の効果を検討し, フリッカーの検出では, 閾下加重が非線形で周辺からの抑制が弱くなること, パターンの検出では, 閾下加重が線形で周辺からの抑制が強くなることを示した。

1. 2. 6　時間周波数チャンネルの数

上述したように, 静止縞に時間変調をかけた反相縞や運動縞では, 縞の見え方は周波数によって変化し, パターン閾とフリッカー閾を測定することができる。視覚系の空間的特性に着目した研究では, 検出閾やパターン閾の実験から空間周波数チャンネルの数やその帯域幅などが調べられているが, 時間的特性に着目した研究においても, フリッカー感度の研究から時間周波数チャンネルの数が推定されている。これまでの研究では, 時間周波数チャンネルの数は, 空間周波数チャンネルの数に比べて少なく, 2～3個であると報告されている。

Tolhurst, Sharpe, & Hart(1973)は狭く同調した2種類の時間周波数チャンネルの所在を確認している。Moulden, Renshaw, & Mather(1984)は, Blakemore & Campbell(1969)と同様の順応の技法を用いて, 順応周波数に対する2種類のフリッカー閾の上昇の分布を見いだした。彼らは, これらの結果を説明するために, 1つは6Hz近辺がピークとなるローパス型のフィルタ, もう1つは9Hzをピークとするバンドパス型フィルタという2種類のフィルタを仮定している。

Mandler(1984)は, 1degの円形刺激を時間的に正弦波状に呈示して, 時間周波数弁別閾を測定し, ウェーバー比が, 時間周波数の単調関数とならず, 1.5, 4.0, そして30.0Hzにおいて減少することを示した。Mandler & Makous(1984)は, Mandler(1984)のデータの他, フリッカー検出や周波数弁別などの実験データを説明するため, Watson & Robson(1981)の最低チャンネル数推定法を適用して, 時間周波数チャンネルの数を推定し, 色覚説の三原色説に匹敵する3チャンネル説を提唱した。彼らは, 同様の3種類のチャンネルの存在を示したRichards(1979)のフリッカー・マッチングのデータやPelli(1981)のノイズマスキングの実験のデータも分析して比較を行なった。その結果, 感度のピークは明記していないが, おおよそ, 0, 4, そして16Hzのピークをもつチャンネルを推定している。

Mandlerらとほぼ同様の結論は, Hess & Plantら(1985)の研究からも得られている。Hess & Plant(1985)は, 反相縞の時間周波数の弁別と検出の実験において, 2c/degの空間周波数条件において, 4Hz近辺に1つの最低値を見いだしたが, 0.2c/degの空間周波数条件では, 4Hz近辺の他に16Hz近辺に第2の最低値を見いだした。16Hz近辺の最低値は, 低空間解像度(＜1c/deg)で高時間周波数(＞10Hz)で作用する第3のチャンネルであることを示唆した。彼らによれば, この第3チャンネルの発見を除くと, 実験結果は, 反相縞を用いたWatson & Robson(1981)や運動縞を用いたThompson(1983)の結果と同じになると述べている。Hess & Snowden(1992)は, 従来のノイズマスキングとは若干異なる方法で視覚フィルタの時間的特性を調べ, やはり3つの時間的機構が存在することを示した。第3の高時間周波数の機構は低空間周波数のみで作用することを指摘している。

以上をまとめると, 広い周波数に同調する時間周波数チャンネルが数種類存在するといえる。それらのチャンネルの感度のピークは条件によって異なるため, 確定されない。上のHess

らの研究において, 問題となる第3のチャンネルを除くと, 残り2つのチャンネルは, 上述のパターン・チャンネルとフリッカー・チャンネルに相当すると考えることもできる。

1.3　運動視における時空間的特性

1. 3. 1　運動縞のコントラスト感度

視覚系の時空間的特性を調べるために, 反相縞など, 静止縞に時間的変調をかけた刺激がしばしば用いられているが, 運動縞を刺激として用いて同様の研究を行なった例も数多くある。視覚系の周波数特性という観点から見れば, 反相縞も運動縞も, 同じような時空間的特性をもつことが示されているが, 運動縞を用いた場合には, それらの特性と運動情報処理過程の関係について言及しやすくなる。すなわち運動縞を用いた場合には, 時間周波数/空間周波数=速度という関係から速度要因を明記できるため, 速度要因とコントラスト閾の関係が問題となる。

Watanabe ら(1968)は, パターン閾とフリッカー閾という2種類のコントラスト閾を運動縞を用いて測定し, 空間周波数と速度要因の関係を調べた。感度が最大となる速度と空間周波数の関係を示すと, 図1. 10のようになり, 逆数関係が成立した。フリッカー閾の結果から推定すると, 最大感度の時間周波数はほぼ5Hzで一定であった。この結果は, Robson(1966)やKulikowski & Tolhurst(1973)の結果とも一致している。

Kelly(1979ab)は, Watanabe ら(1968)と同様に, 空間周波数と速度要因の関係を調べるため, 静止網膜条件下でコントラスト閾を測定した。この場合のコントラスト閾は, 上述した2種類のコントラスト閾の内のパターン閾であると考えられる(Nakayama, 1985, Pp.636参照)。結果を図1. 11Aに示した。この図は, 空間周波数に対するコントラスト感度を示し, 速度条件が同じものが線で結ばれている。0.1deg/s以上の速度では感度曲線は同じ形をしており, この速度の範囲では, 速度の減少と共に感度のピークは高い空間周波数の方へずれている。これは, Watanabe ら(1968)と同様, 速度と空間周波数の相補関係を示している。しかし, 0.1deg/s以下では, 静止条件にいたるまで感度曲線の下降が見られる。図1. 11Aの感度曲線を, 横軸を空間周波数, 縦軸を時間周波数として書き直すと図1. 11Bが得られる。図の右上にあるマイナス45度の傾斜を持つ直線軸は速度を表わし, maxと記された曲線は, 各速度の最大感度の位置である。これらの感度曲線は2deg/sの速度を軸として対称形をなし, 速度2deg/s以上では, 空間周波数とは独立にほぼ8Hzの時間周波数で最大感度を示し, 速度2deg/s以下では, 時間周波数とは独立にほぼ3c/degの空間周波数で最大感度を示している。また全体的に, 感度は2deg/sを中心とする0.1～3deg/sの中間速度で最大であった。

Burr & Ross(1982)は, 運動方向が弁別できる運動縞のコントラスト閾を低空間周波数に関してのみ詳細に測定し, 図1. 12の結果を得た。速度が異なっても, 感度曲線の形はかわら

ず, 速度が大きくなるにつれて, 曲線が低空間周波数の方へずれており, ピークはほぼ3～10Hzの範囲内であった。100deg/sにおけるピークは0.1c/degで, これは運動が低空間周波数の要素をめだたせることを意味する。0.01c/degの静止した正弦波縞では0.3という高いコントラストでやっと見える程度であるが, それが800deg/sの速度で動くと0.01以下のコントラストでも縞が見える。これらは, 正弦波縞や対象が運動する時に時間周波数が見えやすさを決定していることを意味する(Burr & Ross, 1987)。Burr & Ross(1982)は, 対象が大きい時には, それが最もよく見える速度も大きくなり, コントラストを増すと10000deg/sの速度でも対象をみることができると述べている。

Green(1983)は, 検出・弁別法(detection-discrimination method)を用いて, 運動縞のコントラストの検出と方向弁別が時間・空間周波数, 方位, 網膜位置によってどのような違いを示すかを実験的に検討した。それによると, 運動に対する感度は低空間周波数において(時間周波数を固定した場合には速度が大きい場合に)高くなり, 弁別対検出の比率は速度に依存したが, 検出自体は時間周波数に依存した。弁別対検出の比率は速度と時間の相補性を示した。方位に関する実験では, 斜めの縞パターンは, 垂直縞パターンに比べて感度が減少し, それは時間周波数を0.6Hzに固定した時, 空間周波数が高くなるほど顕著であった。また, 網膜位置に関する実験では, 離心度が大きくなるにつれて感度が減少した。

1. 3. 2　運動縞の検出輝度閾及び順応

Pantle(1970)は, 静止縞に順応した後の運動縞の輝度閾と空間周波数の関係を調べた。測定したのは, 空間周波数を0.38c/degに固定して様々な速度(0～22deg/s)で動かした時のテスト縞の検出輝度閾で, 順応刺激は0～23c/degの空間周波数をもつ静止縞であった。これによると, 高速度の縞の検出は, 低空間周波数の静止縞の順応によって, また逆に, 低速度の縞の検出は, 高空間周波数の静止縞の順応によって最大に減少した。

Breitmeyer(1973)は, Pantleとは逆に, 運動縞に順応した後の静止縞の検出閾と空間周波数の関係を求めた。それによると, 低空間周波数の静止縞の閾値は高速度の順応によって, 高空間周波数の閾値は低速度の順応によって最大となった。すなわち, 6.5deg/sの速度で順応した場合, 1.5c/degという低空間周波数の閾値が最大で, 2.5deg/sでは, 4c/degという高空間周波数の閾値が最大であった。それら速度と空間周波数をかけあわせると, ほぼ10Hzという時間周波数が得られた。これは, 最大に応答する速度と空間周波数の相補的関係を示し, 低速の縞に最大に応答する機構は高空間周波数に選好的に反応し, 高速の縞に最大に応答する機構は低空間周波数の刺激に選好的に反応することを示すものである。

1. 3. 3　運動視に関わる視覚系チャンネル

これまでの心理物理学的研究では, 運動知覚に関わる2つの視覚系チャンネルの存在に関

する仮定が提出されている。例えば, Tolhurst, Sharpe, & Hart(1973)は狭く同調した時間周波数チャンネルの所在を確認した。Moulden ら(1984)は, フリッカーの感受性が2つの時間周波数チャンネルを仮定することによって説明されることを示した。Thompson(1983)は, 閾値で, 4Hz の時間周波数で動く縞は, それより速い縞と弁別できず, これらと閾上の速度弁別実験などから, 速度は2つの広く同調したチャンネルによって符号化されると述べた。また, Kulikowski & Tolhurst(1973)は, 速度はパターンと運動における活動性の比率で符号化されると述べた。また, Harris(1980)は, 知覚速度は空間・時間チャンネルに最大に応答する機構によって符号化され, それはフリッカーとパターンの機構の反応強度の比に依存すると主張した。彼は, フリッカー閾とパターン閾の差は空間周波数と時間周波数に依存しないが, フリッカーとパターンの相対的感受性は各速度内で一定であり, それは速度と共に増加することを示した。Smith(1985)もまたHarris(1980)の考えを発展させ, 速度はパターンとフリッカーの活動性の比率で符号化されるというモデルを提出した。Smith(1985)は, 速度を符号化するのは, パターンとフリッカーという2種類のシステムで, それらは定常系と過渡系, あるいはX細胞とY細胞に対応すると仮定した。彼は, 更にそれぞれのシステムの中に異なる速度に同調する細胞を仮定している。

1. 3. 4　時間周波数か速度か

正弦波縞など周期性の刺激を用いた実験では, 空間周波数を固定すると, 輝度変調の時間周波数は速度に比例するため, 運動感受性機構の反応を制御するのは速度ではなく, 時間周波数であると考えることもできる。しかしこれについては過去において様々な議論があった。

Ganz & Lange(1973)はネコの視覚皮質において方向選択性細胞の活動を記録した。運動縞に対する単一細胞の反応は運動の頻度の逆U型関数であった。更に, 細胞を刺激する最適速度は縞の空間周波数に反比例したが, 最適な時間周波数は同じであった。これは運動の量が, 速度ではなく, 時間周波数によって分析されることを意味する(Sekuler, Pantle, & Levinson, 1978, Pp.77参照)。人間を対象とする心理物理学的研究においても同じような結論が見いだされている。例えば, Watanabe ら(1968)の実験では, 空間周波数3c/deg以下の正弦波縞に対するコントラスト感度は縞の速度のU関数であり, 最大感度を導く縞の速度は空間周波数に反比例したが, 最適な時間周波数は約5Hzでほぼ一定であった。また, Burr & Ross(1982)は, 正弦波縞や対象が運動する時に見えやすさを決定するのが時間周波数であることを示唆した。Pantle(1970)もまた, 複合的な運動縞を用いて, 時間周波数が重要な変数であることを示した。また, Pantle(1974)は, MAE の研究において同様に, MAE の大きさは, 順応縞の時間周波数が一定である限り, 空間周波数や順応速度の変化に影響されないことを示した。Wright & Johnston(1985)も同様, MAE の打ち消し速度が順応刺激の時間周波数に依存することから, MAE は広範囲にわたって時間周波数に同調し, それは空間周波数と独立であると

述べた。

これらの研究は，縞の輝度閾，コントラスト閾，MAEの大きさを測定したもので，これらからは，運動感受性機構の反応を制御するのは速度ではなく，時間周波数であるという見解が得られる。しかし，DSAや速度弁別閾，順応による知覚速度の変容に関する研究からは，これらと異なる見解が得られている。例えば，Pantle & Sekuler(1968)は，被験者に様々な速度で動く縞に順応させ，2，5，9deg/sで動く縞に対する閾値を測定したが，様々な順応速度とテスト速度の組み合せによるDSAの測定では，順応刺激の速度を一定(5deg/s)にした時，DSAは順応刺激の時間周波数と共に増加したが，時間周波数を固定した時，速度の大きさと共にDSAの効果も大きくなった。彼らは，順応の効果には，速度に依存した効果と時間周波数に依存した効果があると解釈した。また，McKee, Silverman, & Nakayama(1986)の速度弁別閾に関する研究では，コントラストや空間周波数のランダムな変化に関わりなくウェーバー比がほぼ0.06で一定という結果を得た。彼らは，同じ条件下で時間周波数の弁別閾を測定すると，ウェーバー比がかなり大きくなるため，速度差は時間周波数に依存せずに直接的に検出されると主張した。また，同様の見解は，運動順応の知覚速度に及ぼす影響に関する研究においてもみられ，Thompson(1981)は，知覚速度の大きさが，順応刺激の時間周波数ではなく速度によって決定されると主張した。

これら運動に対する感受性に影響を与えるのが，時間周波数なのか，それとも速度なのか，という見解の不一致は，運動感受性という概念の曖昧性のための不一致であると考えられる(田山・川崎，1994)。例えば，Green(1983)は，運動検出自体は時間周波数に依存し，弁別対検出の比率は速度に依存することを示したが，運動感受性が，運動する縞の見えによるか，運動その自体の見えによるか，あるいは運動方向の判断によるか等，どの物差しによって定義されるか明らかではない。また，それらはすべて閾値の問題であるが，速度がどれほどの精度と大きさで知覚されるかという閾上の問題として考えれば，更に異なる解釈が生じてきても不思議ではない。これまでの研究を総合すると，運動縞の輝度閾やコントラスト閾，またMAEの大きさなど，運動の検出や運動残効を対象とする研究では，運動感受性が時間周波数に依存することが示され，他方，速度弁別閾や運動順応の知覚速度に及ぼす影響など，速度の大きさを直接的対象とする研究では，その感受性が速度に依存することが示されてきたといえる。このことは，速度が，時間周波数と空間周波数という2変数を媒介して符号化されるという可能性を否定するものではない。

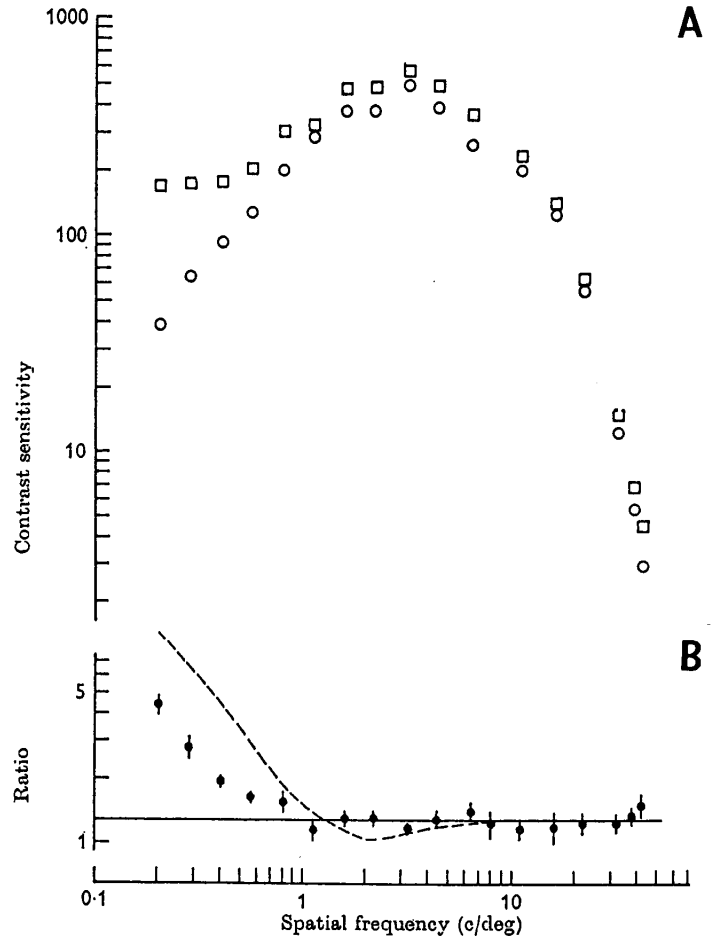


図1.1.　A: 輝度500 cd/m²における，１名の被験者の正弦波縞(○)のコントラスト感度曲線が矩形波縞(□)のそれと比較されている。B: 各周波数における２つの感度の比率を示している(エラーバーは平均の標準誤差を示す)。直線は4/π=1.273における比率を示し，破線はピークとなる縞の検出を仮定した場合に，単純に予測される比率を示す。(Campbell& Robson (1968)より引用)

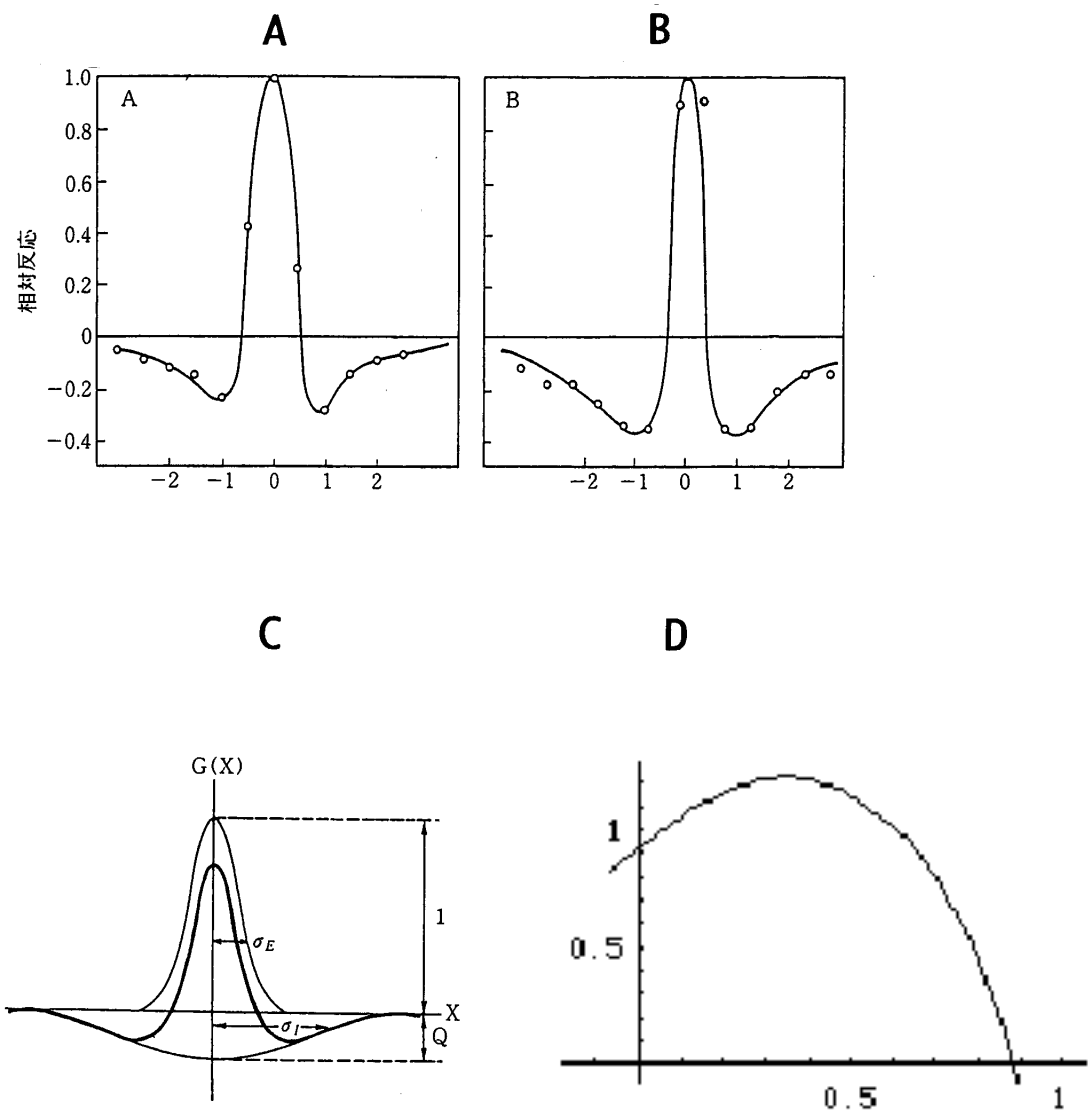


図1.2.　A，Bは共にネコの受容野の反応を示している。A: X-オン中心型のLGN細胞。B: Y-オン中心型の神経節細胞。いずれも15~30'の幅をもつbarの輝度を正弦波上に変化させた時の出力を受容野の様々な位置で測定した(Kaplan, et al. (1979)より引用)。C: 受容野の感度分布。Xは，受容野中心からの距離を示す。σ_E, σ_Iは，受容野の中心と周辺の大きさを示すパラメータである(乾 (1990)より引用)。D: C図をフーリエ変換した結果。横軸は空間周波数，縦軸はスペクトル・パワーを示す。

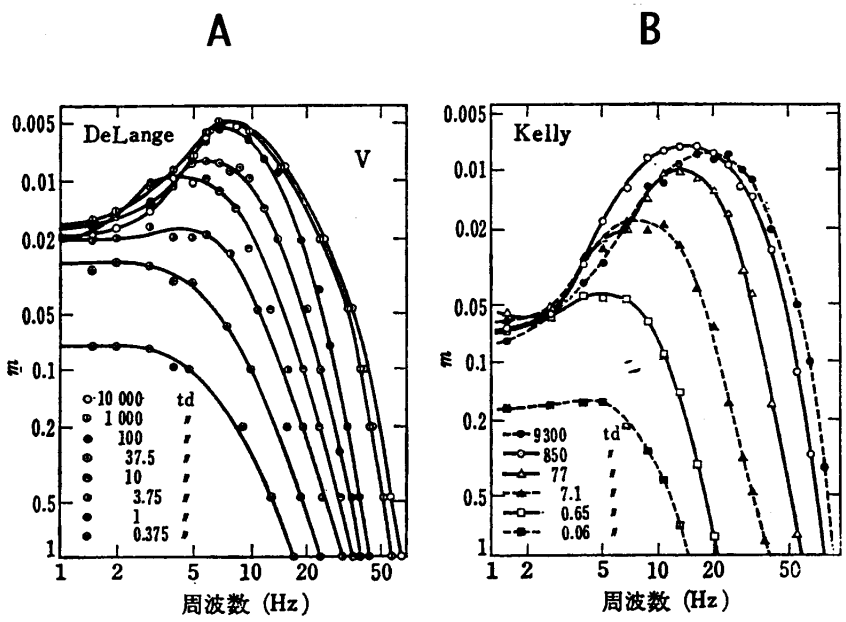


図1.3.　様々な平均輝度条件下での時間的コントラスト感度曲線。A: DeLange(1958)の実験結果。B: Kelly (1961)の実験結果。

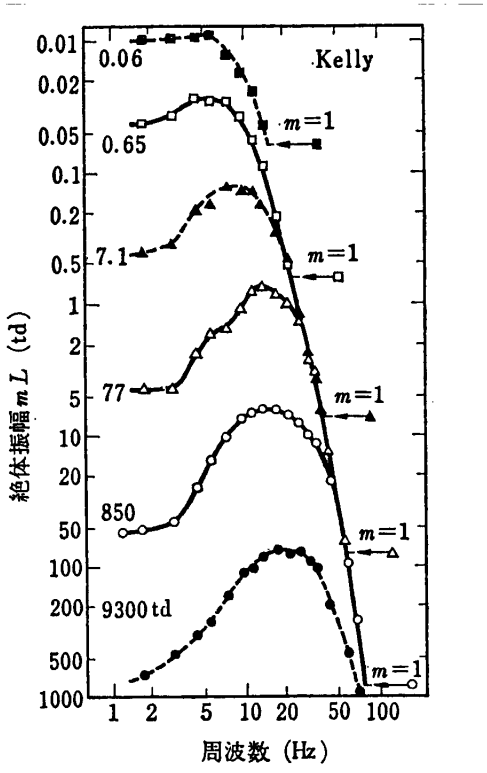


図1.4.　図1.3Bの縦軸である変調振幅の深さを相対値から絶対値に置き換えた図。(Kelly (1961) から引用)

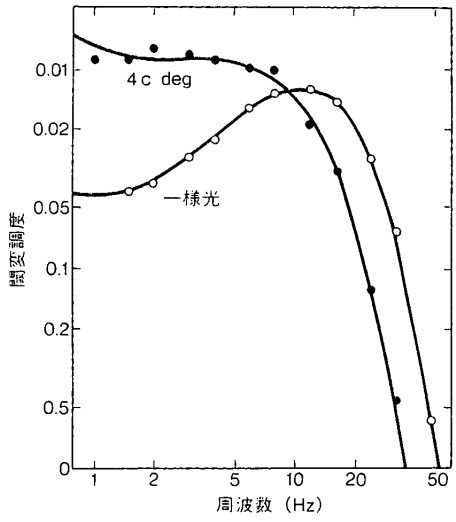


図1.5.　一様光と正弦波縞における時間周波数特性の違い。(Kelly (1971b)から引用)

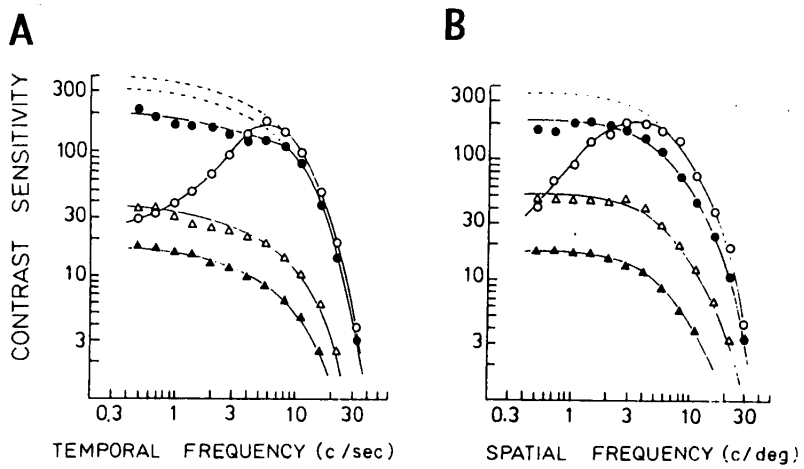


図1.6.　正弦波縞に対する時間的コントラスト感度曲線(TCSF)。A:　時間周波数の関数としてのTCSF曲線。記号はテスト刺激の空間周波数を示す(○: 0.5 c/deg, ●:4c/deg, △:16 c/deg, ▲: 22 c/deg)。B: 空間周波数の関数としてのCSF曲線。記号はテスト刺激の時間周波数を示す(○:0.5Hz, ●:4Hz, △:16Hz, ▲:22Hz)。(Robson (1966)より引用)

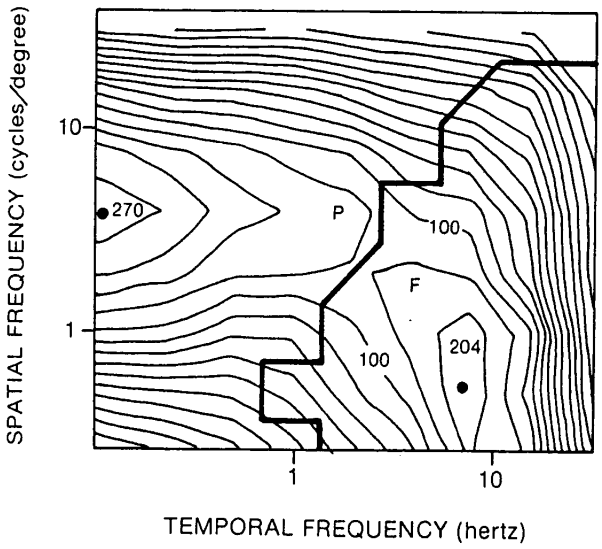


図1.7　反相縞のコントラスト閾を空間周波数や時間周波数の関数として等感度曲線で示した図。細線間の空間間隔は0.1log単位の違いを意味している。270や204という数字があるところは，感度のピークを示している。太線は，「フリッカー」と「パターン」という見えの違いを区別している。高空間周波数領域，高時間周波数領域，そして低空間周波数でかつ低時間周波数の領域，において感度は低下している。

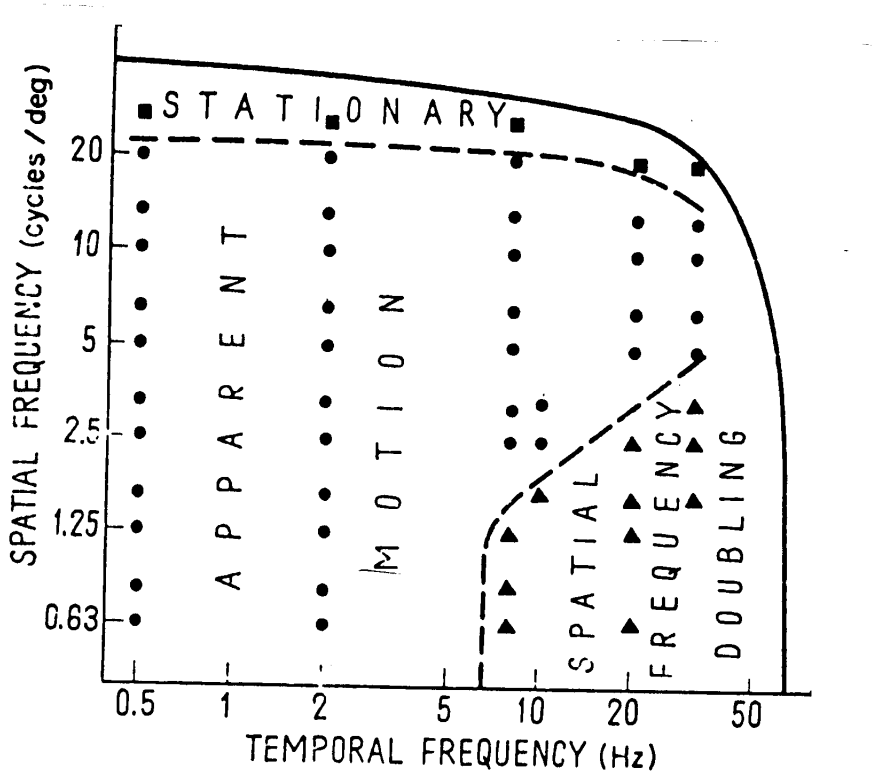


図1.8.　一様コントラストの反相縞の見えが，空間周波数や時間周波数と共にどのように変化するかを示した図。(Kulikowski (1971)より引用)

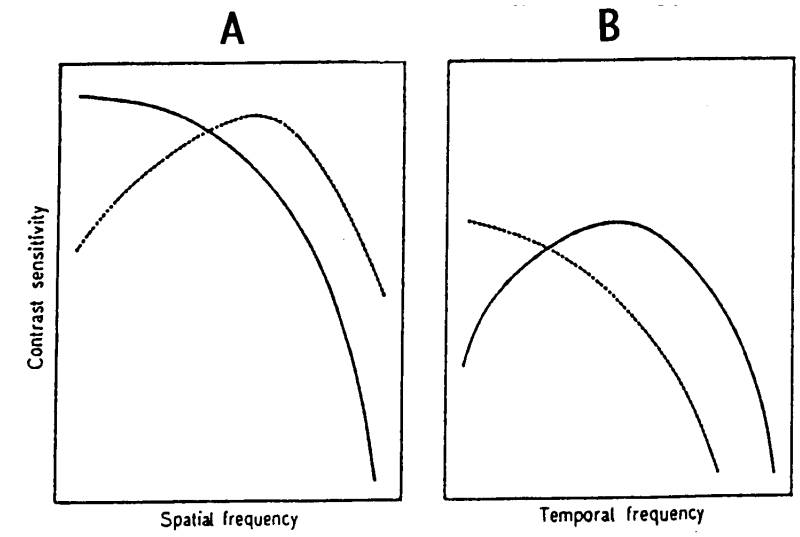


図1.9.　パターン・システムとフリッカー・システムの仮想的なコントラスト感度。実線は縞のフリッカー，破線は縞パターンを検出する感度を示す。Aは，時間周波数を固定した場合，Bは，空間周波数を固定した場合を示す。縦軸，横軸の尺度は任意で，曲線の位置は，空間周波数や時間周波数の値に依存する。（Sekuler, Pantle, & Levinson(1978）より引用）

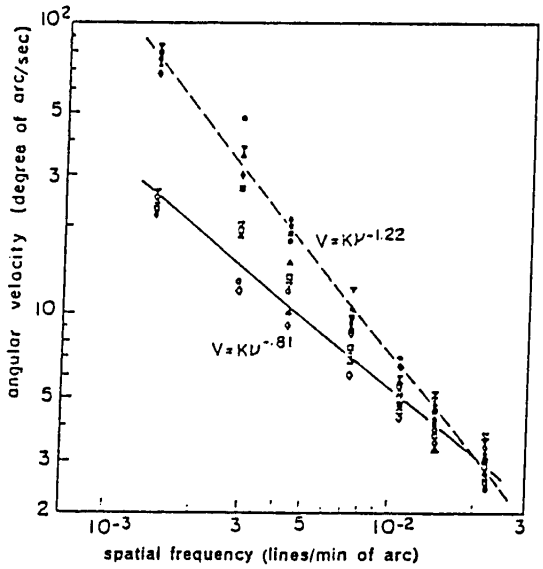


図1.10.　正弦波縞における最大コントラスト感度をもつ速度と空間周波数の関係。低空間周波数の高速条件では，パターン感度のレベルより下がっても，フリッカーの印象は残る。パターンとフリッカーのそれぞれに感度の高い特定速度がある。△○▽◇（パターン閾），▼●▲◆（フリッカー閾）の印は異なる被験者を示す。平均輝度は10ft-L。観察される縞の高さ，観察距離は，それぞれ14cmと56cm。(Watanabe et al. (1968)より引用)

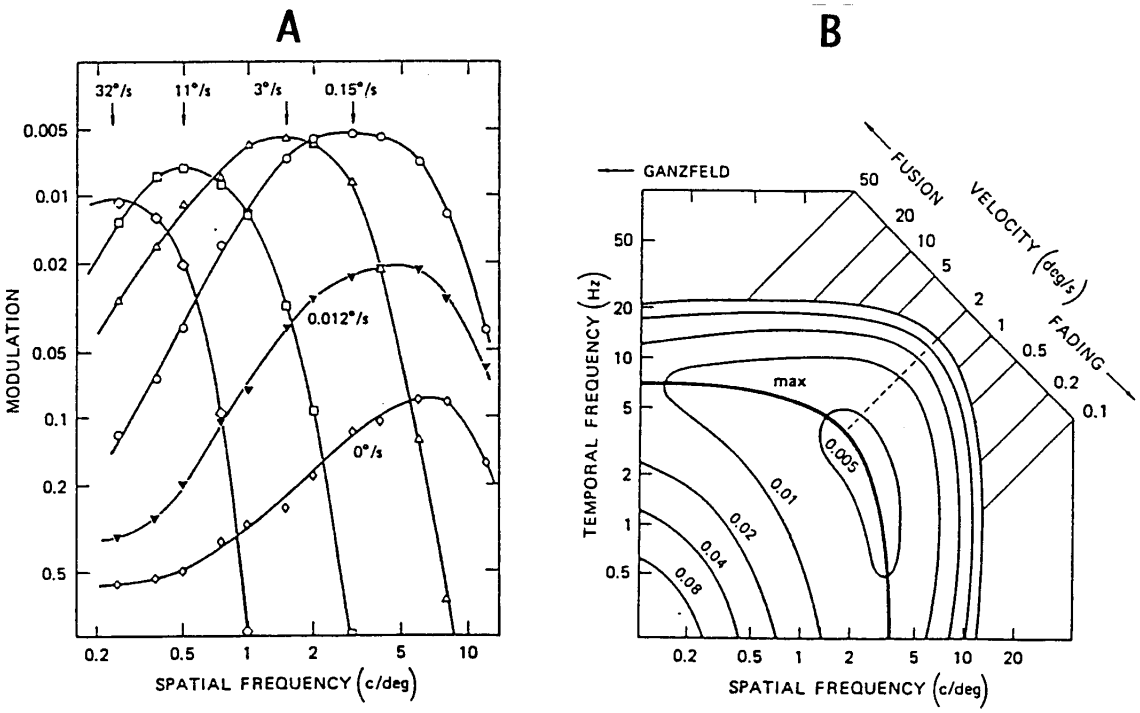


図1.11.　A: 静止網膜条件下で一定の速度で測定されたコントラスト感度曲線。0～32deg/sの範囲で6種類の速度条件下で測定。0.1deg/s以上の速度では，曲線は同じ形をしている。0.012deg/sの速度は，1秒当り2個の錐体細胞を横切る網膜速度に相当する。B: コントラスト感度を時間周波数と空間周波数の関係で示した等高線図。図の右上は速度の尺度を示し，太実線(max)は各速度での最大感度を示す。曲線間隔は，感度の増加を対数表現している。曲線は，2deg/sの速度を軸（破線）としておおよそ対称形をなしている。(Kelly (1979a)より引用)

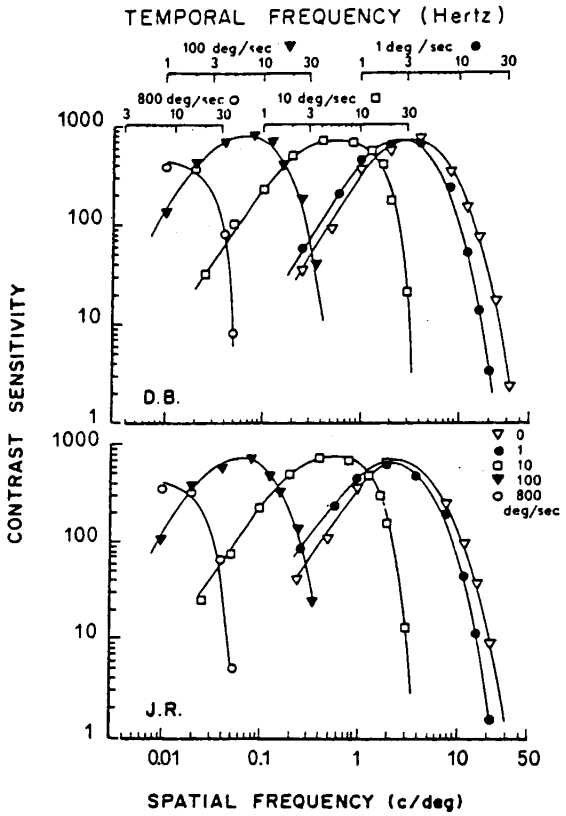


図1.12.　正弦波縞のコントラスト感度曲線。上下の図は異なる2名の被験者の結果を示す。下の横軸は空間周波数，上の横軸は各速度に対応する時間周波数を示す。すべての速度条件で，曲線は，同じ高さと幅をもち，同じ形をしている。(Burr & Ross (1982)より引用)

第２章　運動知覚に関する心理物理学的知見

２.１　運動検出閾

運動検出閾（motion detection threshold）とは，運動を検出するために必要とされる運動の閾値であり，その測定対象となる刺激属性によって様々な閾値がある。例えば，古典的研究では，単一対象が，どれほどの距離を動いた時に運動が見えるか，どれほどの速度で動いた時に運動が見えるかを測定してきたが，それらはそれぞれ運動距離閾，運動速度閾と呼ばれている。前章で示した運動縞のコントラスト閾も運動検出閾の１つに数えられる。またランダム・ドット・パターンを用いた研究では，距離や速度の他に，一貫した方向に動くドットの確率によって，運動検出閾を示す場合がある。また，距離閾，速度閾といっても，それら閾値の判断に際して，運動対象の近隣に静止対象が存在する場合は，それを参照することによって閾値が小さくなる。このような参照刺激がある場合の運動閾を相対閾，参照刺激がない場合を絶対閾と呼んで区別することもある。さらに，同じ運動検出閾の測定でも，被験者に求める判断が対象の運動の有無なのか，運動方向なのかで閾値のもつ意味は変わってくる。このように運動検出閾といっても様々なものがあり，運動検出閾の概念は多様である。

2. 1. 1　単一対象の運動検出閾

古典的研究における運動検出閾は，単一対象の運動によって変化する刺激属性の違いによって，運動距離閾（displacement threshold）と運動速度閾（velocity threshold）に大きく分けられる。運動距離閾は，運動速度を一定にして，運動対象の位置の変化を知覚するのに必要な最小移動距離であり，運動速度閾は，移動距離を一定にして運動対象の位置の変化を知覚するのに必要な最小移動速度である。両方の閾値は呈示時間で除算したり乗算することによって，相互に比較ができる。これらの他に，運動速度を一定にして運動が見える最小時間を測定する運動時間閾（temporal threshold）が考えられるが，このような運動閾を直接的に測定した研究はほとんど報告されていない（Tayama, 2000)。

一般に，運動距離閾は空間弁別閾よりも小さく，低照明下では両者は等しいといわれている。古典的研究では運動距離閾は視角にして８～20sである（Basler, 1906）。Graham（1968）の実験では，この値は速度や輝度と共に変化し，速度が増加すると閾値は減少し，その限界は対象速度2deg/s以上において1minであったが，この値はBaslerの結果に比べて明らかに

大きい。他方，運動速度閾を測定した古典的な研究では，その閾値は不等質な視野内で1～2min/s，等質性を増すとその値は10倍から20倍になるといわれている（Aubert, 1886）。速度閾は，輝度の増加に伴って減少し（Graham & Hunter, 1931），呈示時間によって減少する（Dimmick & Karl, 1930）。また，中心視は周辺視より閾値が低く（Warden & Brown, 1944; Tyler & Torres, 1972; Johnson & Scobey, 1980），近隣に静止した参照対象が存在している場合に閾値は下がる（Leibowitz, 1955）。また，水平方向より垂直方向の方が閾値が低いといわれている（Pollock, 1953）。中心視が周辺視より閾値が低いのは，中心視のほうが周辺視より運動に対して感受性が高いことを意味するが，追視（中心視に対応する）は背景注視（周辺視に対応する）より遅くみえる（1/2程度にみえる）。これは感受性の観点からみると矛盾している。なぜなら，運動閾からみると，運動対象を追跡した中心視の方が眼が固定されて動かない周辺視よりも感受性が高いはずであるが，中心視の方が遅くみえるからである。これはアウベルト・フライシュル（Aubert-Fleischl）の逆説とも呼ばれている（Aubert, 1886）。

1秒以下の呈示時間では，速度閾（V）と呈示時間（T）の間に，$V \times T$＝一定という補償関係が成立し（Johnson & Leibowitz, 1976），輝度閾と呈示時間の関係についてBlochの法則と類似した法則があるといわれている。Johnson & Leibowitz（1976）は，0.1秒から1秒の時間の範囲で$V \times T$＝一定（運動距離閾，1.5 min）という補償関係を得た。この時間範囲以外，すなわち0.025秒から0.1秒の間，また1秒以上では$V \times T$は単調に増加した。前者は，1秒以内の短い時間の間で運動を見るために，一定の運動距離が必要であることを意味している。Johnson & Scobey（1980）は，5m秒から500m秒の時間範囲で中心視の運動距離閾が1～1.5min で一定であり，その値は（中心視のみに関して）刺激輝度に依存しないこと，また離心度が18度ではその値が中心視の3倍程度になることを示した。Johnson & Leibowitz（1976）とJohnson & Scobey（1980）の結果を比較すると，$V \times T$＝一定という補償関係が成立する時間範囲は一致していない。縞刺激を用いたBoulton（1987）の実験では，中心視では，200m秒から500m秒の時間範囲で運動距離閾が2minで一定という値が得られ，しかもこの値は縞の空間周波数に依存しなかった。以上を総合すると，200m秒から500m秒の時間範囲において，$V \times T$＝一定という補償関係が得られるといえる。

奥行運動に関して速度閾を測定したHarvey & Michon（1974）は，輝度（0.01～0.1ftL）や大きさ（15～60min）の増加と共に運動の検出率が高くなり，2点間で奥行方向に加速，減速して閾値を測定した場合，両点間距離，呈示時間の増加によって閾値が減少することを示した。彼らによれば，1秒の呈示時間では，40m前方の視標の奥行運動を弁別するのに前進で8km/h，後退で5.5km/hの速度が，500m前方では前進で140km/h，後退で115km/hの速度が必要とされる。

2. 1. 2　D_{min}

上の単一運動対象を用いた運動閾の測定では, 位置の変化が伴われるため, 位置検出感度(position sensitivity)の要因が混入する。近年では, この位置検出要因の混入を除去するため, ランダム・ドット・パターンを用いて, 運動が知覚されるのに必要な最小あるいは最大の移動距離閾であるD_{min}やD_{max}が測定されている。D_{min}やD_{max}という用語は, ランダム・ドット・パターンを用いた研究によって使われ始めたが, 現在ではその他の刺激の場合にも適用されている。すなわち, D_{min}は, 上で述べた運動距離閾とほとんど同義である。また, D_{max}についてはランダム・ドット・パターンに特有の問題が提起されている。

Nakayama & Tyler(1981)は, ランダム・ドット・パターンを用いてずれ運動(shearing motion)を作成した。運動が検出できるずれ運動の最小の振幅をD_{min}と呼び, これを低水準明所視条件下で, 位置の手掛りなしで測定したところ, 時間周波数が2Hzで振幅は最小値を示した(図2. 1A参照)。時間周波数を2Hzに固定した場合, D_{min}は低空間周波数条件下でほぼ一定の視角5secであり(図2. 1B参照), これは静止刺激の位置感度である副尺視力(vernier acuity)に匹敵した。ただし, 副尺視力は空間周波数が2～3c/degで最大であるが, 運動検出は0.6c/deg以下において最大感度を示した(Nakayama, 1985, Pp.634)。これと異なり, Golomb, Anderson, Nakayama, MacLeod, & Wong(1985)は, 低空間周波数においてD_{min}の上昇を報告した。D_{min}に関するその他の報告としては, どの視野においても運動閾は縞の解像度よりも低く, 運動閾は離心度に伴って増加する(McKee & Nakayama, 1984), 周辺視では刺激の大きさや輝度の増大によって運動閾は減少する(Johnson & Scobey, 1980), 等がある。

McKee & Watamaniuk(1994) は, 過去の研究(Tyler & Torres, 1972; Westheimer, 1978, 1979; Legge & Campbell, 1981)を引用して, 参照刺激がある場合のD_{min}は, 中心視で10sec以下であると述べている(図2. 2参照)。この値は副尺視力(vernier acuity)あるいは超視力(hyper Acuity)に相当する。上に示したNakayama & Tyler(1981)が用いたshearing motionは同時に左右の動きがあるため参照刺激が存在するのと同様の効果が得られると考えられる。このD_{min}の値は, 上述の参照刺激がない場合の単一対象の運動検出閾(すなわち運動絶対閾)の研究で得られた測定値(1～2min)に比べ, かなり小さい。従って, 中心視では参照刺激の有無によってD_{min}に6倍以上の違いが生じるといえる。このような違いは周辺視では生じないとされている(Tyler & Torres, 1972; Levi, Klein, & Aitsebaomo, 1984)。参照刺激がない場合にD_{min}が大きくなるのは, 脳が自発的な眼球運動を超視力の正確性でモニターできないためであるという説明がある。

2. 1. 3　D_{max}

Julesz(1971)は, ランダム・ドット・パターンの特定領域に対応をつけて移動させると仮現運動が生じることを見いだし, これをランダム・ドット・キネマトグラム(Random Dot

Kinematogram, RDK)と命名した。Braddick(1974)は, RDKが見られる最大移動距離閾(D_{max})を測定し, これがドットの大きさと独立に約15minという値を得た。この仮現運動は両眼分離呈示では生ぜず, 短いSOAや短い移動距離においてのみ見られるため, 古典的な仮現運動と区別して, 短域過程(short range process)の仮現運動と呼ばれる。古典的な仮現運動は, それに対して長域過程(long range process)の仮現運動と呼ばれる。これらを区別する他の特徴としては運動残効が見られるか否かがあり, 長域過程の仮現運動では残効が生じないとされている。当初, このD_{max}は, 視角にして約15minで固定していると考えられ, それが受容野の大きさとも結びついて多くの関心を集めた。その後, D_{max}は, ドット領域の大きさや離心度と共に大きくなる(Baker & Brradick, 1982, 1985; Petersik, Pofahl, & Krasnoff, 1983; Nakayama & Silverman, 1984; Koenderink, Doorn, & Grind, 1985; Van de Grind, Koenderink, & Van Doorn, 1986), ドット密度の低下と共に大きくなる(Bell & Lappin, 1973; Lappin & Bell, 1976), フレーム数と共に大きくなる(Snowden & Braddick, 1989), 空間周波数によって影響を受ける(Chang & Julesz, 1983; Nakayama & Silverman, 1984), などの研究がなされた(Nakayama, 1985; Anstis, 1986; Burr, Ross, & Morrone, 1986; 佐藤, 1991参照)。また, D_{max}はその空間的特性よりも時間的特性によって特徴づけられ, 一定(およそ80m秒)以上のISIでは運動方向を同定できなくなるという見解も導かれた(Morgan & Ward, 1980; Baker & Braddick, 1985)。

ドット領域の大きさや離心度と共にD_{max}が大きくなることは, 運動の検出が, 視力など他の視覚機能と同様, 離心度によって尺度化された神経機構をもつことを意味する。しかし, これは短域過程と長域過程という神経機構の区別に疑問を投げかけるものであった。しばしば, D_{max}は, 運動検出器の空間的属性ではなく, RDKの刺激の特徴によって決められるという指摘がなされている(Lappin & Bell, 1976; Cavanagh & Mather, 1989; Cavanagh, 1991; Morgan, 1992; Morgan & Fahle, 1992)。これは, 短域過程と長域過程の区別が不要であるという立場である。しかしD_{max}に関する基本的な問題, すなわち15min以内のずれ, 80m秒以内のISIを用いた典型的なランダム・ドットの2つのフレーム間で, 一体どのようにして各ドットの対応づけがなされ, 一貫した運動が見られるのか, また, その空間的限界がどのようにして決定されるのかという問題は未解決のまま残されている。

この問題に対し, Lappin & Bell(1976)は, ドット密度のD_{max}に及ぼす影響に関する研究から, 脳内で相互(cross)相関を取る(ミスマッチの量を最小にする)操作を行なうという可能性を示した。ランダム・ドット・パターンにローパス・フィルタをかけてぼかすと, 複数のドットが塊りを形成して許容しうるずれの範囲が広がる。ぼかしのないパターンに対して相互相関のストラテジーを用いれば, D_{max}は要素のサイズや密度によって制約を受けると考えられる。彼らは, それを実験によって示したが, それに否定的な実験結果も得られている(Braddick, 1974; Baker & Braddick, 1982)。D_{max}に対する他の多くの説明は, 空間周波数フィルタ

を仮定したものである。特定の空間周波数をもつ縞刺激から成る2つのフレームを順に呈示する場合, 2つのフレーム間の位相のずれが半周期(180度)以内のずれであれば特定方向に動いて見え, 半周期を越えると逆方向へ動いて見える。しかし, ランダム・ドット・パターンのディスプレイは広範囲の空間周波数から成る刺激のため, 様々な大きさの空間周波数フィルタが作用すると考えられる。Chang & Julesz(1983)によるD_{max}の空間周波数(あるいはblurringやfiltering)の影響を調べた研究では, D_{max}が, RDKの高空間周波数成分を取り除くと増加し, またそれがディスプレイに存在する最大の高空間周波数成分によって決定されることを示した。Clearly & Brradick(1990)は, 4c/deg以下のカットオフ周波数では, 周波数が高いほどD_{max}が小さくなるが, それ以上の周波数ではD_{max}が変化しないことを示した。これらより, 彼らは高空間周波数に同調するユニットからの信号が低空間周波数に同調するユニットからの信号を抑制(あるいはマスク)するという可能性を示唆した。Bischof & DiLollo(1991)は, 同様の研究から, D_{max}は, イメージ要素の平均化された空間周波数によって決定され, 半周期の限界を越えることがないと主張した。この考えに従うと, フィルタをかけたイメージの平均空間周波数は, フィルタをかけないイメージの平均空間周波数より低くなるため, 抑制の概念なしで, D_{max}の違いを説明することができる。以上のD_{max}の説明のいずれが妥当であるかは, まだ明らかにされていない。

2.2 運動刺激頂

運動検出閾ほどではないが, それと正反対の概念である運動速度頂に関しても, 様々な研究者によって調べられている。しかし, 閾値は明確に定まっていない。古典的研究では, 白地に黒の矩形を並べたベルトを移動させるBrown(1931a)による実験がある。これによれば, 2～6min/sの速度でようやく運動が認められ, 3～9deg/sの速度で上端から下端への仮現運動がみられる段階から逆向きに動いてみえる段階へ移行し, 7～15deg/sでは矩形の個数が実際より多くみられ, 更に帯状の移動体となる。更に12～32deg/sでは運動が認められなくなり, これが刺激頂に対応する値である。また, 刺激頂と輝度の関係を調べたBrown(1958)によれば, 刺激頂は輝度の増加とともに増大するが, 35deg/sに達するとそれ以上の増加は認められないとしている。また, De Silva(1926), Pollock(1953)は, 刺激頂は50deg/sであり, この値を越えると光の帯はみえるが方向が分らなくなると報告している。その他, 15deg/s以上では形がみえなくなる(Smith & Gulick, 1956), 8～10deg/s以上では筋を引くようになる(Kaufman, Cyrulnick, Kaplowitz, Melnick, & Stof, 1971), 30deg/sを越えると眼の追跡速度は対象の速度より遅れる(Westheimer, 1954)などの報告がある。眼の追跡速度に関しては, Barmack(1970)の測定では, 100deg/sまで追跡が可能であったが, Schalen(1980)の測定では60deg/sであった。Meyer, Lasker, & Robinson(1985)の研究では, 90～100deg/sであった。

2.3 速度弁別閾

2. 3. 1 速度弁別閾とウェーバー比

速度弁別閾の測定には様々な方法があるが, 古典的には, 刺激の呈示方法によって, 分離呈示法, 隣接呈示法, 同時呈示法という3つの区別がある。Brown(1961)の速度弁別の研究では, ウェーバー比は, 分離呈示法で0.138, 隣接呈示法で0.0769, 同時呈示法で0.00128であった。その後の多くの速度弁別閾の測定では, ウェーバー比は0.04～0.08の間で得られている(McKee, 1981; Nakayama, 1981; Pasternak, 1987; Turano & Pantle, 1989; Watamanak & Dunchon, 1992)。McKeeらの実験では, 速度弁別閾のウェーバー比は速度の大きさに依存せず, 0.05付近であることが示されている。例えば, McKee(1981)は, 熟練被験者を用いて, 単一刺激法(Single Stimulus Method)によってCRT上の線分刺激の速度弁別閾を測定し, 1.5deg/s以上のテスト速度で, ウェーバー比0.05という値を得た。McKee & Nakayama(1984)は, 線分刺激を用いて異なる離心度において速度弁別閾を測定し, 網膜中心では5deg/s以上, また離心度40degでは30deg/s以上のテスト速度において, いずれもウェーバー比0.06という値を得た。また, 縞刺激を用いたMcKeeら(1986)の研究においても, ウェーバー比は0.06であった。しかし, Orbanらは, 速度弁別閾を0.25～256deg/sの範囲で測定し, 4～64deg/sの範囲では, ウェーバー比は0.06～0.08であったが, それらより遅い速度や速い速度では, ウェーバー比が増加すると報告している(Orban, De Wolf, & Maes, 1984; Debruyn & Orban, 1988)。これはMcKeeらの報告と異なり, ウェーバー比は, 全体的にU字型関数を形成し, 速度の大きさに依存することを示したものである。

2. 3. 2 単一刺激を用いた速度弁別閾

線や棒など単一の刺激を移動させて速度弁別閾の測定する際に問題になるのは, 速度変化と共に移動距離や持続時間の変化が速度判断の手掛りとなることである。この点を考慮し, Mandriota, Mintz, & Notterman(1962)は, 標準刺激と比較刺激を対呈示する際に, 移動距離と持続時間をランダムに変化させた。彼らの測定では, 0.33～8.55deg/sの速度に対し, ウェーバー比は0.2であった。一般に, 速度弁別は距離弁別(ウェーバー比0.02～0.03(Burbeck, 1987; Klein & Levi, 1987))ほど正確ではなく, 持続判断(ウェーバー比0.06～0.20(McKee & Tylor, 1984; Orban et al., 1984))より正確である。これは, 速度判断が, 移動距離と持続時間から推論して導かれるものではないことを意味している(Lappin, Bell, Harm, & Kottas, 1975; McKee & Watamaniuk, 1994)。しかし, 同じ速度でも呈示時間(500m秒以内)が短い場合に速度が遅くみえるという報告がある(Katz, Gizzi, Cohen, & Malach, 1990)。精度の高い速度弁別閾を測定するためには, 呈示時間を比較的長く(500m秒以上にする)設定し, 持続時間の影響を取り除く必要がある。

2. 3. 3　速度弁別閾と時間周波数

他方, 速度判断に及ぼす運動距離の影響を取り除くためには, 正弦波などの周期性の刺激を用いる必要がある。しかし, 周期性の刺激を用いる場合には, 速度判断が縞の数や時間周波数の判断と区別できないため(Smith & Sherlock, 1957), 速度判断が時間周波数に基づくという可能性が生じてくる。この考えは, 速度判断をなす被験者が時間周波数(TF)/空間周波数(SF)の計算を無意識的に行なうという考えに発展する。仮に速度判断が時間周波数に基づくとすれば, その判断は縞の空間周波数によって変化することになる。しかし, 縞刺激を用いたMcKeeら(1986)の研究では, 5deg/sの速度に関し, ウェーバー比はコントラストや空間周波数のランダムな変動にほとんど影響を受けず, 0.06という値が得られた。しかし, Smith & Edgar(1991)は, McKeeら(1986)の実験を更に広い速度範囲で繰り返し, 空間周波数の影響を若干見いだした。すなわち, 速度弁別が空間周波数の影響を受けるか否かは必ずしも明確ではない。他方, 速度判断が時間周波数に基づくとすれば, 速度より時間周波数の弁別の方が精度が高くなり, ウェーバー比が小さくなることが考えられる。しかしMcKeeらによれば, 速度弁別閾のウェーバー比は0.05付近であるのに対して, 時間周波数の弁別閾はそれより小さくならない。例えば, 反相縞を用いたPasternak(1987)のフリッカーに対する弁別閾の研究では, ウェーバー比は速度弁別の場合の2倍程度であり, Mandler(1984)の研究では, 時間周波数1～10Hzの範囲で一様な縞のフリッカーに対する弁別閾を測定したが, ウェーバー比は0.1程度であった。また, Smith & Edgar(1991)は, 運動縞に対して時間周波数の弁別閾を求めたが, その値は速度弁別以上に精度が高くなかった。従って, 弁別閾の比較からは, 速度判断が時間周波数に基づくという考えは支持されない。しかし, 知覚速度のマッチングの研究では, 知覚速度が空間周波数の影響を受けるという報告がある(Diener, Wist, Dichgans, & Brandt, 1976; Smith & Edgar, 1990)。速度弁別に関しても, Smith & Edgar(1991)の報告のように, 空間周波数(時間周波数)の影響を受けることが十分考えられる。

2. 3. 4　速度弁別閾とコントラスト

縞のコントラストが5%以上であれば, 速度弁別は縞のコントラストと独立であるといわれている(Turano & Pantle, 1989; McKee et al., 1986)。知覚速度は縞のコントラストの影響を受け, コントラストが大きくなると知覚速度は増加して見える(Thompson, 1982; Stone & Thompson, 1992)。Stone & Thompson(1992)は, 70%のコントラストの速度を10%のコントラストの速度にマッチさせるために35%ほど速度を低下させる必要があると報告している。従って, 10%以上のコントラストにおいても知覚速度はコントラストの影響を受ける可能性があり, 異なる2つのコントラストの速度を比較する速度弁別閾では, 弁別が悪くと考えられる。しかし, McKeeら(1986)は, コントラストをランダムに変動させた速度弁別閾を測定したが, ウェーバー比0.06で一定という低い値を得ている。

2. 3. 5　速度弁別閾と離心度

速度弁別は中心視の方が周辺視よりもよいと思われるかもしれないが, 離心度の影響を調べた研究では, 最小速度弁別閾が得られる基準速度は離心度と共に変化するため, 速度弁別閾は離心度が大きくなると共に高くなるとは単純にいいきれない。McKee & Nakayama(1984)の研究では, 中心視における最小の速度弁別閾が基準速度3～10deg/sの範囲で得られ, 周辺視における最小の速度弁別閾は, 離心度20degで基準速度10～15deg/s, 離心度40degで基準速度20～30deg/sの範囲で得られ, ウェーバー比はいずれも0.05～0.08の範囲であった。このように離心度と共に最小速度弁別閾が得られる基準速度が変化することは, 離心度の大きさに伴う空間的解像度の変化に対応しているためであると考えられる(McKee & Nakayama, 1984; Van de Grind, Koenderink, & Van Doorn, 1983, 1986; Koenderink et al., 1985)。離心度は知覚速度にも影響し, 一般に, 同じ速度であれば, 離心度が大きくなると知覚速度は減少するといわれている(Tynan & Sekuler, 1982; Johnston & Wright, 1986)。

以上より, 主としてMcKeeらの一連の研究によれば, 速度弁別閾は, 空間周波数やコントラストなどの様々な刺激属性の変動とは独立に, ウェーバー比がほぼ0.05近辺になることが示されている。しかし, 速度弁別ではなく, 知覚速度の大きさそのものを問題とした研究では, 知覚速度が空間周波数, コントラスト, 時間など, 様々な要因に影響を受けるとされている。速度弁別は知覚速度の大きさを基礎としているため, 知覚速度の大きさに影響する要因はその弁別についても影響を与えると考えられる。

2.4　仮現運動

2. 4. 1　古典的な仮現運動の研究

仮現運動は, 広義の意味では, MAEや誘導運動, 自動運動など, 客観的には静止した対象が見かけ上動いて見えるような現象すべてが含まれる。しかし, ここでは, ネオンサインの点滅のように, 静止刺激の呈示と消失によって見られる狭義の意味での仮現運動, あるいは驚盤運動(stroboscopic motion)やキネマ運動(kinematic motion)と呼ばれる運動について述べる。また, 既に2. 1. 3において, この狭義の意味での仮現運動が, ランダム・ドットによる仮現運動の研究などから, 更に短域過程と長域過程に分類されることを示した。その分類に従うと, ここでは, 後者に関係する古典的な仮現運動のみを取り上げる(前者に関しては2. 1において示した)。このような仮現運動は, 既に19世紀初頭の物理学者などに関心がもたれ, 判断錯誤の類として考えられていた(椎名, 1969)。この現象は, 20世紀初頭のゲシュタルト心理学の台頭と共に, 我々の知覚の体制化を示す重要な証拠として提出された。以来, 数多くの研究がなされている。

ゲシュタルト心理学の創始者でもあるWertheimer(1912)は, 2つの刺激を適当な空間・時間的な間隔で呈示し, 第1刺激から第2刺激への明瞭な運動を見いだした。彼はこれをϕ(ファイ)運動と称した(Kenkel(1913)はこれをβ運動と称している)。これらの仮現運動の見えは, 空間間隔や時間間隔の他, 刺激の強度, 刺激の形態, 視野の状況, 注意の仕方によって変化するといわれている。ファイ運動が見られる空間や時間, 刺激強度の関係については, コルテの法則(Korte, 1915)が知られている。Korte(1915)は, ファイ運動が見られる刺激呈示時間(t), 空間間隔(s), 刺激強度(i), 刺激間時間(ISI)の関係を分析し, iの増加はsの増加により(第1法則), ISIの増加はiの減少(第2法則), あるいはsの増加(第3法則), あるいはtの減少(第4法則)によって補償されるとした。これらをまとめたコルテの法則は次式によって表わされる(次式で, t_1とt_2は順に第1刺激と第2刺激の呈示時間を示す)。

$$\phi = F_0\left(\frac{s}{ig}\right) \qquad (2.1)$$

(ここで, $g=t_1+ISI+t_2$)

空間要因に関しては, 仮現運動は刺激間の距離が小さい方が生じやすく(Neuhaus, 1930), 最適条件では視角10度以上の空間間隔でも運動印象が生じる(Kolers, 1972), また, 時間要因に関しては, 呈示時間が短い場合(100m秒以内)には, 最適運動がSOAに依存し(80～150m秒で最適であり), 呈示時間が大きくなるとそれがISIに依存する(ISIが0秒で最適である)(Kahneman, 1967; Kahneman & Wolman, 1970), といわれている。刺激形態の要因に関しては, 形態の類似性が高いものほど運動が出現しやすいという報告と(Orlansky, 1940; Kolers & Pomerantz, 1971; Warren, 1977; Chen, 1985), それに反する報告がある(Navon, 1976; Burt & Sperling,1981)。その他, 仮現運動が主観的輪郭によって生じる(Von Grunau, 1979), 方位の類似した刺激対ほど運動が生じやすい(Frisby, 1972), などが知られている。

明るさの要因に関しては, 第2刺激の輝度を第1刺激より強くすると第2刺激から第1刺激への運動(δ運動,または逆(reversed)運動)が知覚される。また, 白地に黒の図形を第1刺激とし, 黒地に白の図を第2刺激として, 順に呈示すると黒から白へと明度の変化を伴う運動(ε運動)が知覚される。またこのε運動が見える条件で2刺激間の位置を狭くすると(短域過程の仮現運動となるが15'以内では), 逆運動が知覚されることが知られている(Anstis & Rogers, 1975)。色の要因に関しては, ε運動が見える条件で第1刺激を赤の図形, 第2刺激を黄色の図形とした場合, 赤から黄色への連続変化を伴うような運動は知覚されないといわれている(Kolers & Von Grunau, 1976)。また, Livingstone & Hubel (1987)は, 正方形の対角位置にある2つの頂点のドットを第1刺激とし, 残り2つの頂点のドットを第2刺激として交互に呈示して, 垂直方向と水平方向の両義的な仮現運動を示した。その場合, ドットの色を緑対と赤対に置き換えても, また, その緑と赤の相対的強度を変えても(等輝度であっても), またドットを白対と黒対に置換えて背景を灰色にしても仮現運動運動の方向の知覚に違いは生じない

が, ドット対の1つを高コントラストに他方の対を低コントラストにすると, 知覚される方向に片寄りが生じると報告している。これは, 仮現運動が刺激の輝度や色よりも, 背景と刺激のコントラストに依存することを示している。

2. 4. 2　計算論的アプローチによる仮現運動の研究

近年の計算論的アプローチによる研究では, 仮現運動の問題は, 対応の問題と運動からの構造復元の問題の2つに定式化されている(Ullman, 1979; Marr, 1982)。それらはUllman(1979)が提示した図2.3の逆回転円筒のデモンストレーションによって例示される。2つの円筒上に描かれた点が矢印方向のスクリーン上に正射影的に投影された画像を, 時間軸に沿って, 幾つかのコマに記録しておく。それらの各コマを1つずつ見ると, それらはランダムな点の集合にしか見えないが, 映画のようにそれらを連続的に呈示すると, 互いに逆方向に回転する2つの円筒が明確に知覚される。このデモンストレーションによって, あるコマのランダムな点の1つが次のコマのどれに対応するかという対応の問題が示される。この対応の問題は, 仮現運動の研究者達が追求してきた共通の問題である。それと共に, このデモンストレーションは, それらの運動から3次元構造がどのように復元されるかという問題も示している。対応問題は2次元空間のみの問題とされているため(Ullman, 1979), これら2つの問題は, 視覚系において独立に解決されていると考えられている(Marr, 1982)。正射影に関する運動からの3次元構造の復元の問題に関しては,「剛体性をもつ形態中での同一平面上にない4点の異なる3つの正射影的観察があれば, 3つの観察と矛盾しない構造と運動がただ1つ決定される」(剛体性の仮定と4点3観察)という定理によって解決法が要約される。他方, 対応問題については, Ullman(1979)が以下のような解決法を示している。

Ullman(1979)は, 対応過程が作用するトークンを対応トークンと呼び, これがどのような処理水準で成立するかを検討した。それにより, 対応トークンは画像の濃淡値よりも高い水準であるが, 形態などに比べればかなり低い水準のものであることを示した。それが実際, どのような水準のものであるかについて, Ullman(1979)は, 精緻な形態解析が必要とされない水準であると述べた。Marr(1982)は, そのUllmanの叙述を, 完全原始スケッチにおいて許容されるもの(1つのトークンの全体の長さや大きさ, 方向など)は認めるが, それ以外は排除するという意味であるとした。Ullman(1979)は, 局所的な要素間の対応の力を親和力(affinity)と呼び, 2線分間の距離や長さ, 方向の差などの親和力を, スプリット(split)運動などを用いて実際に測定した。また同時にそれらが2次元画像に現われる立体的構造に影響されないものであることを示した。しかし, 線分よりもっと複雑な刺激間の対応は, それらの単純な親和力のみでは説明されない。Ullmanの対応過程に関する理論は, それらの複雑な刺激間の対応過程を含むものであった。彼は対応強度(correspondence strength, CS)という概念を導入し, これによって最終的な写像が決定されると考えた。CSには, 局所的な親和力のみならず, 様々

な局所的な競合の効果が含まれている。図2.4に示すように，最初に各対応トークン間において基本的な親和力が測定される。次に，これに対して局所的な相互作用が働いてCSが形成される。例えば，分裂や融合が生じる条件では，この相互作用によってCSが弱められるので，そのような状態が避けられる。Ullman(1979)は，この対応過程を極小写像理論(minimal mapping theory)によって，理論的に定式化した。この極小写像理論は実際には最尤理論(maximum likelihood theory)である。この理論の背景には，(1)トークン間の対の決定が独立になされる，(2)コマ1のトークンはコマ2の最低1つのトークンと対になる，あるいはその逆が成立する，(3)画像に投影された速度は外界の真の速度より常に遅くなる，という3つの仮定がある。今，ある速度vのエントロピーを$q(v)=-\log p(v)$と定義すれば(pは速度がvである確率)，最尤解は全体のエントロピーが最小となる解である。$q(v)$は速度vを仮定するという損失であり，その全体の損失が最小になる写像を見つけることによって最尤解が得られる。損失関数は親和力の関数であり，CSを生成する相互作用における最小の総損失を求めることにより，最小の写像を実際に見つけることできる。

2.5 運動残効

過去から現在に至るまで，運動残効(motion aftereffect, MAE)に関する研究は膨大な数にのぼり，様々な議論が展開されている。運動残効とは，運動刺激をしばらく観察した後に，静止刺激をみると，それが逆方向に動いて見えるという現象である。一般に，刺激が静止していることがわかっていても運動が見え続ける。この現象を顕著に示す例が滝の錯視である。これは滝をしばらく見続けた後に，岩肌に眼を転ずると，下から上へ白いものが動いて見えるという現象である。滝の錯視(waterfall illusion)という用語は，Robert Addams(1834)が北スコットランドにある滝(Fall of Foyers)を観察して記述したことに由来する。この錯視の説明としては眼球振盪(optokinetic nystagmas, OKN)による説明などがあるが(Kaufman, 1974, Pp.401)，未だどのような説明が妥当であるか明らかではない。

2. 5. 1 Wohlgemuth（1911）以来のMAEの研究史

MAEに関する19世紀の古典的研究で，刺激として用いられたのは，Plateauの渦巻や白黒でセクターを分割したディスクの回転運動，矩形波縞の直線運動などである。Wohlgemuth(1911)は，それら19世紀の研究を集約し，また自らは矩形波縞を用いて多くの実験を行ない，MAEに関してきわめて豊富で基礎的な知見を得ている。例えば，MAEは，輝度が高く，コントラストが曖昧な刺激において顕著に示される。MAEの強度は，時空間周波数と共に増加し，順応速度に比例する。MAEの強度は，長方形波縞(rectangular wave grating)より正方形波縞(square wave grating)の方が大きい。MAEは実際運動に付加され，その初速度は順応速度に匹敵する。MAEは明順応，暗順応状態で共に生じる。MAEは中心視と周辺視では異なる特性

を示す。運動順応が全体野でなされた場合にMAEは見られない。MAEを見るために注意を必要としない，等である（Wade & Verstraten（1998））。

1911年から1963年に至るMAEの研究については，Holland（1965）が概説を示している。Wade（1994）によれば，その後，1963年から1993年の間にMAEに関する論文が400個ほど提出されている。それらの研究で用いた刺激や測定方法は様々であり，また研究目的も異なる。上述したように，古典的研究では回転ディスクがしばしば用いられたが，この種の刺激は複雑であったため，次第により単純な刺激の使用へと移行していった。1960年以後に空間視の研究で用いられた正弦波縞はMAEの研究でも広く用いられるようになり，その後，Julesz（1971）やBraddick（1974）などの研究を契機として，ランダム・ドットを用いたMAEの研究が行なわれるようになった。MAEを測定する方法としては，残効の持続時間を測定する方法，残効と逆方向の実際運動を呈示して打ち消す速度を測定する方法，残効によって知覚速度を測定する方法，コントラスト閾を測定する方法などがある。この内，知覚速度を測定した研究については2.7で述べることにする。以下ではそれらを除いて，1960年以後の研究の中でも，特にMAEの基本的特性に関して調べた諸研究について述べる。

2. 5. 2　比率モデル

Sutherland（1961）は，MAEが，正反対の運動方向に選択性をもつ細胞群の活動の比率によって生じることを示唆した。これは比率（ratio）モデルと呼ばれている。この頃，神経生理学の研究では，視覚皮質の単純細胞が特定の方位や運動方向に同調することが発見されている。特定の運動方向に同調する細胞の多くは，反対方向と比べて特定方向の運動に強く反応するため，それらは運動検出器（motion detecor）と呼ばれている。Barlow & Hill（1963）は，運動刺激の呈示の後に，この種の細胞の活動が，一時的に抑制されることを見いだした。これを根拠として，彼らは滝の錯視などのMAEを視覚皮質細胞の活動によって説明した。Barlow & Hill（1963）は図2. 5に示すようなモデルを提案している。これは，Sutherland（1961）の示唆と同様の内容であり，やはり比率モデルと呼ばれている。

2. 5. 3　運動方向の選択性

MAEの研究で示される特定の運動方向の順応後のテスト刺激の知覚方向やその残効の持続時間は，運動方向の選択性の機構の存在を示す1つの証拠といえる。この機構の存在は，特定方向の運動順応の後に輝度閾やコントラスト閾を測定する実験によって，閾値水準で直接的に示すことができる。Sekuler & Ganz（1963）は，静止網膜条件で，垂直縞を視野の左右のいずれかの方向に動かす順応縞を呈示し，その後，同じ縞の輝度閾を測定した。順応縞とテスト縞が同じ方向に動く場合，閾値は反対方向の2倍であった。閾値の上昇は3～6deg/sの領域で最大であった。これは，閾値における方向の選択性を示すもので，彼らはこれを方向特

異性順応(direction specific adaptation, DSA)と命名した。彼らは異なる速度で生じるMAEの時間を測定し, DSAの場合とほぼ同じ順応速度でピークをもつような関数を得た。これらより, Sekuler(1975)は, DSAやMAEが生じる原理は同じであり, 共にBarlow & Hill(1963)が示した運動感受性細胞の反応の抑制で説明されること, また, 運動順応によって知覚速度が減少するのも同じ原理で生じることを示唆した。また, DSAやMAEは, 閾値と閾上の神経基礎の違いを反映するかもしれないと述べている。同様の結果は, Pantle & Sekuler(1969)やTolhurst(1973)によって示されている。

方向選択的機構の存在は, 反相縞を観察することによっても示される。例えば, 右方向に運動する正弦波縞に順応した後に, 反相縞を観察すると, 反相縞は左方向に動く単一の運動縞として見えるが, 順応から回復するにつれて次第に通常の反相縞が見えてくる。Levinson & Sekuler(1975)は, 反相縞の検出閾が運動縞の検出閾のおよそ2倍になることを示した。これを, 反相縞が, 半分のコントラストしかない運動要素に反応する特定方向に同調した機構によって検出されるという考えによって説明した。Watson, Thompson, Murphy, & Nachmias(1980)は, 広い範囲の時間周波数, 空間周波数の条件において, Levinson & Sekuler(1975)と同様の内容を検討した。それによると, 1deg/s以上の速度に関しては, Levinson & Sekuler(1975)と同様の結果が得られたが, それより遅い速度では, 反相縞と運動縞の検出閾は同じになり, 方向選択的機構の存在は認められなかった。Watsonら(1980)はまた, 運動縞の検出閾と方向弁別閾を独立に測定し, それら閾値の比率を求めた。その結果, 2c/degの空間周波数の条件では時間周波数と無関係に比率が1に近くなったが, 8c/degの空間周波数の条件では, 時間周波数が低くなるにつれて比率が小さくなった。これらの結果はいずれも, 遅い速度, すなわち, 低時間周波数で, 高空間周波数の領域では, 方向に選択的ではない機構が関与するということで説明されている。つまり, 高速度は過渡系が, 低速度は定常系が関与するが, 2つの系(またはチャンネル)では方向選択性機構の有無に違いがあると解釈されている。

2. 5. 4　MAEにおける輝度, コントラスト, 色の効果

MAEにおける輝度の効果について, Ross & Taylor(1964)は, 明るいテスト縞と薄暗いテスト縞でMAEの減衰時間を測定し, 前者よりも後者の方が減衰時間が長いことを見いだした。MAEにおける順応縞やテスト縞のコントラストによる影響については, Keck, Pallella & Pantle(1976)やKeck & Pentz(1977)が研究を行なっている。Keck, Pallella & Pantle(1976)は, MAEの持続時間が, 順応縞のコントラストが3%（コントラスト閾の5～6倍)程度に達するまでは, コントラストと共に増加することを示した。同様の結果は, Pantle & Sekuler(1969)やPantle, Lehmkule & Caudill(1978)によって得られている。また, Keckら(1976)は, 順応縞のコントラストが一定の場合, テスト縞のコントラストが低いほど強いMAEを生じることを示した。また, Keck & Pentz(1977)は正弦波縞を用いて短いMAEについて検討し,

MAEの時間的減衰が順応状態の自発的回復とテスト縞のコントラストに依存することを示した。MAEや運動順応に及ぼす色の効果に関しては, 運動と色を随伴させた残効の研究がある。このような随伴性残効の研究からは, 反対方向に異なる色を伴って運動させて順応した後に, 白黒の縞の運動を見せると, 順応方向と同じ方向の縞に, 順応刺激の補色の縞が見られることが知られている(Hepler, 1968)。また, Favreau, Emerson, & Corballis (1972)は, 上と同じ順応刺激を呈示した後に, 静止したテスト刺激を呈示した場合, テスト刺激の色の変化によってMAEの運動方向が変化することを示した。色のみで定義される等輝度の縞を用いてMAEの強さを測定した研究もある。一般的には, 等輝度刺激では運動印象が明確に生じないとされているが, 明確なMAEが生じるという報告もある(Mullen & Baker, 1985; Cavanagh & Favreau, 1985)。

2. 5. 5　MAEにおける空間周波数・時間周波数・速度の効果

Sekuler & Ganz(1963)は, 静止網膜条件下で, 垂直縞を水平方向に動かす順応縞を呈示し, 異なる順応速度で生じるMAEの時間を測定し, 持続時間のピークを3～6deg/sの速度で得た。Pantle(1974)もまた, 運動する正弦波縞を用いてMAEの実験を行ない, MAEの速度と空間周波数の相補性を示した。順応刺激とテスト刺激で同じ正弦波縞(3c/deg, 6c/deg)を用いてMAEの持続時間と知覚される初速度を求めたところ, MAEの初速度は時間周波数の2次関数で, ピーク(5Hz)は順応速度を横軸にとるとずれた。MAEの持続時間についても同様であった。これは, MAEが速度ではなく時間周波数に依存することを示す結果であった。また, Wright & Johnston(1985)は, MAEの打ち消し速度が, 順応刺激の時間周波数に依存し, 空間周波数(2～16c/deg)とは独立で, M-scale化された速度とおおよそ一致することを示した。彼らの実験では, コントラストを1.0から0.1に減少させると, 高時間周波数ではMAEの効果は減少したが, 低時間周波数, 中時間周波数ではほとんど変化がなかった。Cameron, Baker, & Boulton(1992)は, MAEにおける順応縞とテスト縞の空間周波数の影響について詳細に検討し, MAEにおける空間周波数の選択性を見いだした。ただし, 低空間周波数(0.25c/deg)の順応刺激に対しては, 若干高い周波数(0.5c/deg)のテスト刺激において最大のMAEを得ている。

2. 5. 6　MAEの両眼間転移

単眼で運動順応した場合に, もう一方の眼にMAEが生ずることが知られている。これはMAEにおける両眼間転移(interocular transfer, IOT)といわれている。この場合, MAEの持続時間は同じ眼で生じる時間の半分程度であるといわれている(Wohlgemuth, 1911; Anstis, 1961; Favreau, 1976, 1981; Mayhew & Anstis, 1972)。この現象は, MAEが, 網膜やLGNなどの視覚系初期における単眼のみの情報処理系ではなく, 両眼の統合が関与する高次の皮質

水準で生じることを示唆している。この現象は, Movshon, Chambers, & Blakemore(1972), Mitchell & Ware(1974)などの研究によって裏付けられた。これらの研究では, 立体視の欠如した被験者では両眼性転移が成立しないことが示されている。しかし, Anstis & Duncan(1983)は, 左右のそれぞれの眼で独立に時計方向に回転するDiskを観察し, 次に両眼で反時計方向の回転運動を観察し, これを交互に繰返して順応した後, 単眼で静止刺激を見た場合には反時計方向の回転運動が知覚されるが, 両眼で静止刺激を見た場合には, 時計方向の回転運動が知覚されると報告した。この結果は, 各々の単眼では, 両方向の運動で順応しているため, それらの運動が単純に線形的に加算され, 効果が互いに打ち消しあって, MAEが知覚されないはずであるが, 実際にはそうならず, 視覚系は非線形的に振舞うことを示している。すなわち, 単眼のMAEと両眼のMAEでは, 異なる生理学的部位が刺激を受けたことを示している。Moulden(1980)は, ほぼ同様の内容の結果を報告しており, MAEが, 単眼細胞と両眼細胞による順応の結果であり, MAEの強度は, それらの細胞の出力がどれほど重なり合うかに依存すると結論づけた。

2. 5. 7　仮現運動によるMAE

仮現運動を用いたMAEの研究についても幾つかの報告がある。2. 1. 3で示したように, 仮現運動は, 古典的な仮現運動とランダム・ドットによる仮現運動が区別されてきた。両者を区別する特徴としてMAEが見られるか否かがあり, 一般的に長域過程の仮現運動ではMAEが生じないとされてきた。ランダム・ドットのような動的な仮現運動を用いたMAEの研究では, すべてのドットが同じ方向に動く一貫した運動(coherent motion)に順応した後に, 運動方向がランダムである, あるいは特定の方向にバイアスのあるドットパターンを呈示する。運動方向がすべてランダムなドットから成るテスト刺激では, それらが全体として順応刺激と逆の方向に動いて見える。また, この際の順応強度は, テスト刺激が静止して見えるのに必要とされる順応刺激の方向に呈示するドットの比率を調整して測定できる。このような研究では, 持続時間や両眼間転移などに関して, 静止したテスト刺激を用いた場合とは異なる結果が得られるといわれている(Hiris & Blake, 1992; Raymond, 1993ab, 1994; Steiner & Blake, 1994; Wist, Gross, & Niedeggen, 1994)。また, 長域過程の仮現運動でも, テスト刺激としてフリッカー刺激を用いるとMAEが生じるといわれている(Von Grunau, 1986)。

2. 5. 8　フリッカーMAE

テスト刺激としてフリッカーを用いた場合(しばしば反相縞が用いられる), MAEは静止刺激の場合と異なる特性を示すといわれている。テスト刺激が静止している場合, MAEの空間周波数選択性が認められ, MAEが時間周波数によって規定され, 両眼間転移が不完全であることが示されているが, フリッカーによるMAEでは, 空間周波数選択性が認められず, 時

間周波数ではなく速度に依存し(Ashida & Osaka, 1995), 両眼間転移が完全であるといわれている(Nishida, Ashida, & Sato, 1994)。最近では運動刺激が一次運動と2次運動に区別され, 両者の違いに着目した研究がしばしばなされているが, 2次運動のMAEに関する研究では, 2次運動に順応した後に, 静止したテスト刺激ではMAEは生じないが, フリッカー刺激ではそれが生じるという報告がある(Ledgeway, 1994; McCarthy, 1993; Nishida & Sato, 1995)。またこれに反し, 静止したテスト刺激でもMAEが生ずるという報告がある(Mather, 1991; Patterson, Bowd, Phinney, Pohndorf et al., 1994; Victor & Conte, 1990)。一般に, テスト刺激がRDKやフリッカーのように方向が曖昧な動的刺激の場合, MAEは生じやすくなるといえる。

2. 5. 9　2次元運動と3次元運動のMAE

2次元平面の運動に関しては, 運動順応によって, 知覚される運動方向が変化することが知られている。Levinson & Sekuler (1976)やMather & Moulden(1980)は, 時計の4時方向に動くランダム・ドットに順応した後に, 3時方向に動くテスト刺激を見ると, それが2時方向の運動に見えることを示した。方向のシフトは順応方向と離れる方向に最大10度程度生じ, これは順応とテストの運動方向が30度離れた時に生じると報告されている。また, Adelson & Movshon(1982)の研究に代表されるプラッドを用いた研究では, 運動するプラッドに順応した後に静止したプラッドを見ると, それが順応刺激の知覚方向と正反対の方向に動いて見えることが知られている。この結果は比率モデルで十分説明できる。しかし, プラッドと類似した透明パターン(transparent motion)を用いると, 順応期間では両方向の運動が見られるが, MAEの方向は単一であることが見いだされた(Mather, 1980)。また, 直交する運動のMAEの方向は, 2つの誘導パターンの運動方向のベクトルサムの逆方向であるという指摘がなされた(Van Doorn et al., 1985)。これらの実験結果は従来の比率モデルによって説明されないため, 議論されている。Mather(1980)は自らの結果を説明するために, 分布シフトモデルを提案している。奥行運動, 大きさの縮小拡大運動に関するMAEについても多くのことが調べられている。例えば, Denton(1977)は奥行方向のMAEを測定している。彼は, 直進運動(rectilinear motion)を用いてMAEの特徴について調べ, MAEの強さが, 持続時間と相関する速度感覚機構の順応回復関数の現われであることを示した。また, 奥行運動と結びついた拡大縮小運動に対する残効の研究は, 大きさ変化の残効の研究として, Regan & Beverley (1978, 1980)や須佐見・古賀・間野(1988)などによって行なわれている。それらからは, 我々の視覚系には平面上の特定方向に運動を検出するプロセスがあり, 奥行運動では, 更にその後に大きさの変化と奥行を検出するプロセスがあることが指摘されている。

2.6　誘導運動

MAEと同様，運動知覚研究の中でも，歴史的に数多くの研究がなされている研究の1つとして誘導運動の研究がある。誘導運動(induced motion)とは，雲が月を横切る時に月が動いて見えたり，隣りの汽車が動きによって自分の乗っている汽車が動いて見えたりする（self vectionと呼ばれる）現象に代表されるように，静止刺激の近辺に運動刺激を呈示すると，それが運動刺激と反対の方向に動いて見えるという現象である。これに類似した現象として，その他に運動対比(motion contrast)と呼ばれる現象がある。運動対比は，広い意味では誘導運動の1つにすぎないが，両者は，異なる現象として区別することもできる。いわゆる典型的な誘導運動の研究の1つの大きな流れは，Duncker（1929）によって築きあげられた。彼が研究で用いた典型的な刺激は，ドットを取り囲む大きな枠組であった。これを用いた実験では，眼球運動に注意が注がれ，その現象に対して参照の枠組（frame of reference）等の認知的説明が与えられた。これに対して，Tynan & Sekuler（1975）やSekuler, Pantle, & Levinson（1978）は，運動する誘導刺激と静止したテスト刺激を隣接して呈示し，その隣接した境界付近に見られる局所的な運動（shearing motion）に注目した。この局所的な運動に対し，運動検出器間の側方抑制などの生理学的説明が加えられた。後者の研究が扱う現象は，明るさ対比（Cornsweet, 1970）との類似性によって運動対比と呼ばれている。誘導運動と運動対比では，取り扱う空間範囲の大きさが異なり，異なる過程が関与していると考えられる（Anstis, 1986）。誘導運動では，広い空間範囲を扱う過程が関与するが，運動対比では，狭い空間範囲を扱う過程が関与し，運動方向の選択性機構と密接な関係を有すると考えられる。Reinhardt-Rutland（1988）は，運動対比を含むこれまでの誘導運動の研究に関する概説を書いているが，これら2つの現象を明確に区別していない。しかし，2つの現象に関する研究の流れや扱う過程は明らかに異なると考えられるため，以下では，それらを区別して取り上げる。

2. 6. 1　Duncker（1929）の誘導運動の研究

Duncker（1929）は，暗闇の中で2つの光点を呈示し，一方のみを運動閾付近で動かすと，1つの光点が明らかに動いて知覚されるが，どちらの光点が動いたかわからなくなることを観察した。また，2つの光点の内の一方を，光点を取り囲む大きな枠組に置換えて，それを運動閾付近で動かすと，枠組は静止するが，光点は枠組の運動と逆方向に動いて知覚される現象を見いだした。これらの現象に基づいて，彼は，誘導運動が生ずるためには対象に相対的（object-relative）な空間的ずれが必要であること，また，誘導運動は，それを取り囲む大きな刺激を参照の枠組として，それに対する相対的な運動として知覚されると結論した。後者は，取り囲みの原理として知られている。また，参照の枠組の概念は曖昧であるが，これは誘導運動を説明する上での中心的な概念とされている。取り囲む枠組が閾上の運動の際には，枠組

と点の両者が正反対の方向に動いて知覚される。枠組の運動は，被験者が参照の枠組となり，被験者に相対的（subjective-relative）な情報によって動きが知覚されることによって説明できる。両者の運動の知覚をDunckerはシステムの分離（separation of systems）によって説明した。すなわち，囲まれた刺激と枠組は1つの運動システムを，枠組と被験者は別のシステムを形成し，各々が独立しているので両者の運動が知覚されるとしている。

Duncker（1929）は，囲まれた刺激と枠組の両者が動いて見える場合の全体的なずれが逆説的であるため，これを距離の逆説（distance paradox）と称した。しかし，知覚される両者の運動距離が実際の枠組の運動距離に合致していれば，これは何も逆説的ではない。これが逆説的であるか否かについては，その後，知覚距離を実際に測定した実験によって検討されたが，相反する結果が得られており（Gogel & Koslow, 1971; Rock, Auster, Schiffman, & Wheeler, 1980），明確な結論が得られていない。また，誘導運動の強さが枠組の速度と共に増加するか否かについても検討されたが（Gogel, 1979; Rock, Auster, Schiffman, & Wheeler, 1980），これについても明確な結論は得られていない。Duncker自身は，枠組の速度が1deg/sにおいて強い誘導運動が生じ，4～11deg/sの間では誘導運動が弱くなると報告している。また，枠組の速度が大きければ誘導運動は抑制されるが，枠組をstroboscopicに呈示した場合には，抑制が生じないことを報告している。

誘導運動の生成には，枠組がテスト刺激に近接していることが必要であると考えられる。しかし，Brosgole（1968）は，テスト刺激の周りに大きさの異なる2つの矩形の枠組を同心円上に配置し，それらを逆方向に動かすと，外側の大きな枠組が誘導運動を制御することを見いだした。また，Gogel & Koslow（1972）は，類似した刺激配置で，2つの枠組の奥行を操作して実験を行ない，外側の大きな枠組がテスト刺激と同じ奥行にある場合に，誘導運動の効果が大きくなることを見いだした。また，Wallach（1976）は，図2．6に示す刺激配置において，矩形の枠組を左方向へ，それを囲む円形の枠組を下方向に低速度で動かした場合，矩形は左上に動き，テスト刺激は右方向に動いて知覚されると報告した。Wallachの用いたこの刺激は，システムの分離を例示するものとして有名であるが，その後の研究（Bassili & Farber, 1977）では，このような観察は必ずしも典型的ではないとされている（Mack, 1986）。誘導運動の現われ方は，僅かな刺激条件や被験者の違いで変動しやすく（Mack, 1986），明確な結論を下すことが難しい。しかし，以上の研究を比較する限り，誘導運動の生成には，枠組がテスト刺激に近接していることが必ずしも必要条件ではないといえる。Bassili & Farber（1977）は，Wallach（1976）と同様の刺激を両眼分離条件下で呈示し，片方の眼に外側の円形と静止点，もう一方の眼に内側の矩形と静止点を同時に呈示し，円形を上下方向，矩形を左右方向に動かした場合に，矩形が斜め方向に動いて見えることを示した。これは，誘導運動が網膜の情報を両眼で統合した段階で生じることを示している。

誘導運動が生起する理由に関しては，上に示したobject-relativeな説明やsubjective-relative

な説明など, 参照の枠組を中心とした様々な説明がある(Mack, 1986)。またその他, 眼球運動による説明などがある(Kaufman, 1974)。しかし, 静止網膜条件下でも誘導運動が生じることから(Mack, Fendrich, & Wong, 1982), 眼球運動による説明については否定的な結論が得られている。

2. 6. 2 運動対比

Duncker(1929)は, 図2. 7に示す刺激配置を用いて, 一定角度の扇形で分割された円環を静止ディスクの周辺で回転させると, 内側の静止ディスクが反対方向に動いて見えることを報告している。Dunckerは, 打ち消し法を用いて, このようなディスクの誘導運動を静止させるのに必要な実際速度を求めた。それによると, 周辺の円環の速度8.44deg/sに対し, 運動打ち消しに必要なディスクの速度は5.36deg/sであった。また, 円環速度が2～6deg/sでは, その速度と共に誘導運動の強度は増加していくが, 6deg/s以上では抑制が生じ, 36deg/sに至ると静止すると報告している。彼はまた, 周辺の円環を静止させて, ディスクを回転させる場合に, 円環が動いて見えるかどうかについても調べた。そして, ディスクが円環の後方に位置して背景として見える場合, その効果は小さくなるが, やはり円環に誘導運動が見えると報告している。測定値は若干異なるが, Day(1981)は, これらとほぼ同様の内容を報告している。これらの研究は, 運動する誘導刺激と静止テスト刺激が隣接し, その隣接した境界付近に局所的な運動が見られるため, 上の分類基準に従うと, 運動対比に属する現象であるといえる。

Over & Lovegrove(1973)は, 図2. 8に示す矩形波縞を用いて, 運動対比を検討した。その結果, 単眼条件では, 静止刺激のみかけの運動は, 誘導刺激と静止刺激の色が同じ場合に明確に見られたが, 両眼分離呈示では, 色の違いと無関係に, ほとんど運動が認められなかった。この両眼分離呈示で運動が生じないという結果は, 上述のBassili & Farber(1977)が示した結果と明らかな違いを示している。Day & Dickinson(1977)は, これらの現象の違いを, 誘導パターンを取り囲む静止した輪郭が存在するか否かに帰したが, これは誘導運動と運動対比の違いを示す1つの特徴であるといえる。これらを情報処理の水準の違いに対応させると, 運動対比は, 視覚系の初期水準の処理過程が関与し, 隣接する運動検出器間の側方抑制によって生起され, 両眼情報の統合より以前の段階で生じると考えられる。他方, 一般的な誘導運動は, 両眼分離呈示でも生じるので, 両眼情報の統合より後の処理段階で生じると考えられる。

明るさ対比や側方抑制の概念などに触発されて行なわれた運動対比の研究としては, Loomis & Nakayama(1973)やWalker & Powell(1974)の研究がある。Loomis & Nakayama(1973)は, 静止したテクスチュアのパッチの周辺に下方向に動くテクスチュアを呈示すると, パッチが上方向に動いて見えることを報告した。Walker & Powell(1974)は, 上下の領域において異なる速度で水平方向に運動するドットを隣接して呈示したところ, 2領域の境界付近

において, 速い速度のドットはより速く, 遅い速度のドットはより遅く知覚されることを見いだした。この現象は, 境界から20minの範囲で生じるが, それより離れると生じないと報告している。また, Tynan & Sekuler(1975)は, ランダム・ドットから成る誘導刺激で, 同じくランダム・ドットから成るテスト刺激を取り囲み, 両刺激を異なる速度で動かすことによって, テスト刺激の知覚速度をマグニチュード評価法で測定した。その結果は図2. 9に示した。テスト刺激が静止し，誘導刺激が右方向に動いている場合，テスト刺激は左方向に動いて知覚された。テスト刺激を2.8deg/sに固定して誘導刺激と逆方向に動かした場合，テスト刺激の知覚速度は，誘導刺激の速度と共に線形的に増加した。しかし，テスト刺激が誘導刺激と同方向に動かした場合は，逆方向に比べて全体的にテスト刺激の知覚速度が小さくなり，誘導刺激の速度の増加と共に，それが一旦減少して再び増加するというU字曲線が描かれた。この場合，テスト刺激の知覚速度が最小になる条件は，誘導速度がテスト速度と一致した条件であった。彼らは，同方向条件におけるU字曲線型の知覚速度の減少を，周辺領域の運動感受性機構が，中心領域のそれを抑制した結果であるとし，この抑制は中心と周辺の速度が同じ場合に最も強く作用すると説明した。また，逆方向に関しては，抑制からの解放を示唆した。

Nakayama & Tyler(1978)は, 図2. 10Aに示すように, 4本の水平線を垂直に等間隔に並べ, 一番上と一番下の水平線を共に外側と内側に交互に正弦波状に運動させることによって, 内側2本の水平線の誘導運動を発生し, 外側2本の水平線の実際運動が知覚される振幅閾と内側2本の水平線の誘導運動が知覚される振幅閾を独立に異なる時間周波数で測定した。結果は図2. 10Bに示すように, 実際運動は10Hzの周波数でも認められたが, 誘導運動は, 2～5Hzを越えると認められなかった。また, 実際運動の振幅閾は, 時間周波数2Hzを最小とするU字型曲線を描いたが, 誘導運動は図に示すような舌型の領域で認められ, この輪郭が振幅閾を示している。すなわち, 振幅閾には周波数によって上限閾と下限閾があり, 下限の振幅閾は実際運動の振幅閾の2～3倍程度である。この結果から, 誘導運動は比較的遅い誘導刺激によって生じることがわかる。また, 下限の振幅閾が実際運動の振幅閾の2～3倍程度であることは, 誘導刺激の速度が運動速度閾の2～3倍程度で誘導運動を生成できることを示している。彼らはまた, これらの結果を, 速度に関して中心-周辺で組織化された神経細胞の媒介や周辺からの抑制などによって説明している。

Tynan & Sekuler(1975)やNakayama & Tyler(1978)の周辺領域からの中心領域に対する抑制の概念は, 誘導運動によってMAEが生じることからも支持される。Anstis & Reinhardt-Rutland(1976)は, 静止したパッチを中心に配置して, その周辺に右方向に運動する刺激を呈示することによって静止したパッチの左方向への運動を誘導し，それに順応すると，静止したパッチが右方向に見えることを観察した。これは，順応期間にテスト刺激に位置する運動感受性細胞が周辺から抑制を受けて活性化し，残効を生起させたと考えることができる。

以上の運動対比は，異なる速度(0 deg/sを含む)を有する刺激同士を隣接させることによって，互いの速度を対比的に変化させる速度の反発（velocity repulsion）を示した現象であるが，運動対比と呼ばれる現象の中には，速度の反発の他に方向の反発（directional repulsion）を示した現象がある。Marshak & Sekuler（1979）やMather & Moulden（1980）は，運動方向が僅かに異なる2種類のランダム・ドットを重ね合せて呈示した。例えば，2つの方向が，時計の12時と1時の方向であれば，それらが11時と2時の方向に動いて見えることを見いだした。このような効果は2つの運動方向の差が22.5度の時に最大であった。また，2種類のランダム・ドットを両眼分離視で呈示した場合には，この効果が半減したと報告されている。同時的な方位の対比効果（Blakemore, Carpenter, & Georgeson, 1970）に比べて，この対比効果は，その強さがかなり大きいことから，方位検出器間ではなく，運動検出器間の側方抑制によって説明されている。

2. 6. 3　Motion Capture

誘導運動や運動対比とちょうど正反対の方向の動きをする現象として，運動の同化(motion assimilation)，あるいは運動の捕捉(motion capture)と呼ばれる現象がある。運動の捕捉は，２つの正弦波縞で仮現運動を呈示する際に，互いに無相関なランダムドットのパターンをそれらの正弦波縞に重ね合わせた(superimpose)場合，正弦波縞の仮現運動のみならず，本来は無相関の２つのランダムドットパターン間に正弦波縞と同様の方向に，仮現運動が見られるという現象である(Ramachandran & Inada, 1985)。この現象は，正弦波縞が低空間周波数の場合に生じやすく(Ramachandran & Cavanagh, 1987)，正弦波縞の代わりに等輝度縞でも生ずるといわれている(Culham & Cavanagh, 1994)。これとやや異なるが，静止した等輝度刺激，または低輝度コントラスト刺激が，近傍のランダムドットパターンの運動に捕捉されて動いて見えるという現象もある(Ramachandran, 1987; Murakami & Shimojo, 1993)。これらの刺激配置におけるテスト刺激の見えの運動方向は微妙であり，離心度に左右されやすく，一般に中心視では対比が見えやすいが，周辺視では同化が見えやすいといわれている(Ramachandran & Cavanagh, 1987)。運動の同化や運動の捕捉が生じる理由としては，運動の対比と関係づけられて，運動検出器間の相互促進や統合などが示唆されているが(Murakami & Shimojo, 1993; Zhang, Yeh, & De Valois, 1993; Ido, Ohtani, & Ejima, 1997)，まだ明確な結論は出されていない。

2. 6. 4　MAEと運動対比を基礎づける生理学的機構

運動対比は，側方抑制など，視覚系における比較的低次の過程の相互作用の結果であると捉えられている。しかし上で示した運動方向検出器間の側方抑制とは，どのような生理学的水準を意味しているのか必ずしも定かではない。明るさ対比と同等の生理学的水準とは思わ

れない。最近の運動検出に関する基礎的知見では，運動検出器を視覚皮質水準で仮定するのが一般的である。ただし，運動対比には，典型的な誘導運動とは異なる生理学的機構が関与していることは明らかである。誘導運動は運動対比よりも，もっと高次の機構で生じると考えられる。そのため，研究者によっては，運動対比が誘導運動よりMAEに近い現象であると考える立場もある。しかし，一般的なMAEでは両眼性転移が生じるが，運動対比ではそれが生じないとされている(Over & Lovegrove, 1973)。また，最近のfMRIなどを用いたMAEに関する研究では，MAEがMT野などの皮質水準で生じることが明らかにされている(例えば，Tootell, Reppas, Dale, Look et. al. (1995))。従って，運動対比がもしMAEと同じかそれ以前の生理学的機制に基づいて生じるとすれば，MT野かまたはそれ以前の皮質水準における運動検出器間の側方抑制の概念によって説明することができると考えられる。

2.7 知覚速度

知覚速度に関する研究は，古典的なBrown(1931a)の移調現象に関する研究以来，数多くの興味がもたれているが，知覚速度の大きさを実際に定量的に測定した実験的研究は意外にも少ない。初期の研究では，以下に示すように，知覚される速度・時間・距離等の心理物理学的な関係について注目が置かれた。その他の知覚速度の研究として，知覚速度の大きさが，一体どのような要因によって変動するか等については，比較的最近，多くのことが明らかにされてきた。

2. 7. 1 知覚される速度・時間・距離の関係

Brown(1931ab)は，知覚される速度・時間・距離の相互関係に着目した先駆的研究を行なった。彼は，白紙の上に描かれた黒図を移動するパターンを用いて，枠組や黒図の大きさが比例的に異なる条件で，2つの運動パターンの知覚速度が同じになるように調整させることによって，知覚速度が枠組や黒図の大きさに反比例することを示した。また，運動の持続時間に関する実験も行ない，知覚速度が増加すると知覚時間が減少し，知覚される速度，時間，距離の関係が物理的関係と同じになることを示した。Mashour(1964)やRachlin(1966)は，Stevens流の直接的評価法を用いて，各変数の評価値から導かれるべき関数指数を求め，3変数の相互関係を調べた。Mashour(1964)が得たべき指数は，速度と距離については1.0，時間については0.61～0.88であり，3変数の相互関係を1つの式で定式化できなかったが，Rachlin(1966)は，速度(v')に関して0.75，時間(t')と距離(d')に関しては0.9を得て，$v'=k(d'/t')^{0.8}$という式を導き出した。しかし，その後の研究者によって得られたべき指数は，必ずしも一貫せず，この3変数の相互関係に関する関心も次第に失われていった。しかし，これらの研究を契機として，速度や距離の知覚は，概して他の2変数の影響を受けないが，時間の知覚は2変数の影響を容易に受けることが明らかにされている(Oyama, 1974; 田山, 1984a; Tayama, Naka-

mura, & Aiba, 1987)。

2. 7. 2　空間周波数・視野の大きさ・離心度の影響

速度の絶対判断について調べた研究は少なく, その中の比較的初期の研究として, Dienerら(1976)の研究がある。彼らは, 知覚速度に及ぼす空間周波数や視野の大きさの影響を検討し, 視野の大きさが視角30度×40度, 運動縞の空間周波数が0.016～0.066c/deg, 速度が5～200deg/sの範囲内で, マグニテュード評価法によって運動縞の知覚速度を測定した。それによると, 知覚速度は, 視野が小さく, 空間周波数が高くなると増加するが, 矩形波の縞の明暗の幅の比率には影響を受けなかった。また, 中心視と周辺視(離心度, こめかみ側30deg)を比較した場合, いずれの空間周波数においても中心視の方が知覚速度が僅かに大きかった。この結果は, 中心視は周辺視よりも運動感度が高いが, 運動対象を追視した方が背景を注視するよりも速度が遅く見えるというAubert-Fleischlの逆説から導かれる予測(知覚速度は離心度と共に大きくなるという予測)とは異なるものであった。Campbell & Maffei(1981)は, 矩形縞を配置した2つの円形ディスクを回転させて, 異なる空間周波数のディスクの見えの速度のマッチングを行なった(標準刺激の空間周波数は1c/deg, 標準速度は1rpm)。その結果, 空間周波数が2～4倍(2～4c/deg)になると知覚速度は増加するが, それ以上になると知覚速度は減少し, 16～32c/degではディスクが静止して見えることを報告している。また, 中心視よりも周辺視(離心度11度)の方が知覚速度が減少することも報告している。Smith & Edgar(1990)は, 二肢強制選択法による速度マッチングによって, 空間周波数の異なる運動縞(空間周波数は0.5～4c/deg, 速度は0～25deg/sの範囲)の知覚速度を測定し, Dienerらとは異なり, いずれの条件においても空間周波数の高い運動縞は低い運動縞よりも遅く知覚されるという結果を見いだした。彼らは, Dienerらとの違いについては空間周波数条件の違いが原因であるとし, Campbell & Maffei(1981)との違いは, 速度条件の違いに基づいていることを示唆した。また, この空間周波数の知覚速度に及ぼす効果が, 判断基準が時間周波数によるために生成されるという可能性を示唆している。これらは互いに相反する結果を示しているが, 本研究では, 第８章においてこれに関して検討している。

2. 7. 3　知覚速度に及ぼす色とコントラストの影響

知覚速度に及ぼすコントラストや色の影響に関しては, 比較的最近の研究から明らかにされている。2. 3で示したように, McKeeら(1986)の速度弁別閾の測定では, ウェーバー比はコントラストや空間周波数のランダムな変動に関わりなく一定であった。これから類推すると, 知覚速度は対象を認識できる限りコントラストと独立である。しかし, Stone & Thompson(1992)は, 速度は同じでも異なるコントラストを有する正弦波縞を水平方向に運動させて, 低コントラストの運動縞は高コントラストの運動縞よりも遅く知覚されることを示した。

この効果はコントラストの広い範囲(2.5～50％)で確認され, 2deg/sの速度において10％のコントラストの縞が70％のコントラストの縞の65％程度の速度に知覚されることが示されている。知覚速度に及ぼす色の影響については, Cavanagh, Tyler, & Favreau(1984)が報告している。彼らは, 緑要素と赤要素からなる2つの正弦波縞を輝度分布の位相を180度ずらして合成した複合波縞の知覚速度を測定したが, 緑要素と赤要素がほぼ主観的等輝度となる刺激の知覚速度が最も遅くなるという結果を示した。更に, 緑要素と赤要素のコントラスト比を一定に保ったまま色度のみを変調した縞を運動させたところ, 知覚速度は変調が最小の条件(黄色のみで構成される縞)で最大であった。これらは, 明るさと別に色味が知覚速度に影響を及ぼすことを意味している。しかし, 色味の知覚速度に及ぼす影響は, 大きさやコントラストの影響に比べるときわめて小さいと考えられる。

2. 7. 4　速度残効

MAEとも関係するが, 運動対象の速度は, 異なる方向や速度に順応した後に, 異なる速度として知覚される。この速度残効に関する研究は, Gibson(1959)の順応に関する見解などを契機として, 古くから数多くの研究者が検討を行なっている(Carlson, 1962; Scott, Jordan, & Powell, 1963; Rapoport, 1964)。Scottら(1963)は, 渦巻きの回転による拡大縮小運動を用いて, MAEはテスト刺激の知覚速度に加算的に作用し, 順応刺激と同方向に運動するテスト刺激の知覚速度は減少し, 逆方向に運動するテスト刺激の知覚速度は増加することを示した。Carlson(1962)は, 順応刺激がテスト刺激と同方向でテスト刺激より速度が大きい時, テスト速度が減少して知覚されることを見いだしたが, Scottら(1963)と異なり, 逆方向での知覚速度の増加は見いださなかった。Rapoport(1964)は, マグニテュード評価法によって回転運動の知覚速度を測定し, 順応刺激とテスト刺激が同方向でテスト速度が順応速度よりも大きい条件では, 知覚速度が増加することを示した。これら60年代の回転運動を用いた実験結果からは必ずしも一致した結論が得られていない。

Thompson(1981)やSmith(1985)は, 輝度分布が正弦波や矩形波である運動縞を用いて速度残効について調べた。彼らが用いた方法は, 刺激を左右の視野に呈示し, 一方の視野には順応刺激とテスト刺激を, 他方の視野に変化刺激を呈示して, 変化刺激の速度をテスト刺激の速度にマッチするという方法であった。Smith(1986)は, この方法に関して, 大脳半球の機能差や両眼性転移が関与しないか否かを検討している。2. 5. 6で述べたが, 速度残効の両眼性転移については, 個人差を別にすると生じないことが示されている。この方法によって, Thompson (1981)は, 順応刺激とテスト刺激の運動方向が逆の場合でも, ほとんどの条件下で知覚速度が減少することやテスト速度が非常に小さい条件では知覚速度が増加することを示した。これは, Carlson(1962)やRapoport(1964)の結果とは異なる結果である。Thompsonは, それらの違いを, テスト刺激の知覚されるコントラストの減少に帰した。しかし, その後

の実験によれば, コントラストの減少によって知覚速度の増加が認められたのは、テスト速度が比較的大きい条件であった(Thompson, 1982)。

Smith(1985)もまた, マッチング法を用いて, ほとんどの条件下で知覚速度の減少を見いだした。彼の実験結果は次の4点に集約される。(1)知覚速度は順応によって減少するか, もしくは変化しないかであり, 増加することはない。(2)速度の減少は, 順応刺激がテスト刺激と同じかそれより大きい速度の場合に生じ, その境界となる明確な順応速度はなく, それはテスト速度によって変化する。(3)順応刺激に対するテスト刺激の知覚速度の関数は同方向と逆方向で異なり, 同方向では速度減少はテスト速度より大きな順応速度でプラトーに達するが, 逆方向ではプラトーは存在しない。(4)逆方向は同方向の半分程度しか速度減少を導かず, これは方向の選択性を示す(図2.11参照)。(1)の結果は, Thompson(1981)の結果と異なり, また(3)のプラトーの存在や(4)の方向の特異性の結果については, 彼以外の研究者から明確な結果が得られていない。Smithは, これらの結果に基づいて, Kulikowski & Tolhurst (1973), Thompson(1983), Harris(1980)などの見解を参照して, 知覚速度は低速度に同調するパターン・チャンネルと高速度に同調するフリッカー・チャンネルの出力の比率によって決定されるという速度の符号化のモデルを提出し, これによって知覚速度に及ぼす順応効果を説明している。その後, Smith(1987, Exp2)は, 広い範囲にわたる順応刺激の速度において, テスト刺激の知覚速度を測定し, 両者が同方向に運動する場合には, 順応速度の増加と共にテスト速度は減少して知覚されるが, 更に順応速度の増加すると, その減少の程度が小さくなることを報告している。また, Smith & Edgar(1994)は, テスト刺激が順応刺激が同方向に運動し, また順応速度がテスト速度よりも小さい条件において知覚速度が増加することを示した。彼らが示した順応実験の結果は, Smith(1985)の比率モデルを精緻化した2つの時間周波数感受性の出力の比率に基づいたモデルによって説明されている。

速度残効と離心度の関係については, これまであまり言及されてこなかったが, Campbell & Maffei (1979)によれば, 高速で順応した後に同方向の低速のテスト縞が静止して見えるとされている。従って, 方向の選択性が顕著になる可能性が高いと考えられる。この問題については, 第11章において詳細に扱われている。

奥行運動の速度残効に関してもまた幾つかの研究が行われている。かつて筆者が行なった実験では, 奥行き方向の運動順応に関して平面運動の場合と同様の結果が得られた(田山, 1991)。すなわち, 接近方向と遠隔方向といずれの運動順応の後でも, テスト速度は, 順応速度よりも小さければ減少して知覚され, その減少の程度は逆方向よりも同方向の方が大きいという結果であった。

2. 7. 5　その他の知覚速度の測定に関する研究

知覚速度に関するその他の知見としては, 速度対比, プラッド運動や２次運動, ３次元運動

の知覚速度に関する研究などがある。速度対比は，運動対比に似ているが，運動対象の知覚速度に関する効果であるため，これを静止対象に関する運動対比と区別することができる。速度対比の代表的な研究としては，2. 6. 2に示したTynan & Sekuler (1975)の研究があるが，本研究でも，第10章においてこの現象を詳細に取り上げた。プラッド・パターンを運動刺激とした場合の知覚速度に関しては運動方向との関係が重要である。それらの研究の詳細は，2. 8. 5に記した。２次運動の知覚速度に関しては，１次運動との比較が重要である。詳細は2. 9に記した。また，３次元運動については，最近行われたBex & Makous(1997)の研究を紹介する。それによれば，放射状に広がる放射運動(radial motion，またはoptic flow)は，二次元平面上に推移する通常の正弦波縞の運動に比べると，平均20％から60％速く評価され，この速度の歪み(バイアス)は，放射パターンの扇の面積と共に増加するということである。この知覚速度の増加の理由としては，奥行き知覚との関係が示唆されている。

2. 7. 6　一定速度の知覚

運動対象が一定速度で運動したとしても，それは必ずしも同じ速度には見えない。Michotte（1963，P.60）によると，一定速度で動く運動対象は静止対象に近づくにつれて速度が増加し，静止対象から離れるにつれて減少するように見える。Cohen（1964，p.126）は，見えないエッジの背景から光点が突然現われて一定速度で移動するのを観察すると，光点が視野に入った時には速くみえ，その後，速度が落ちて一定に見えることを報告している。また，Johansson（1950）は，直線上を行ったり来たりして速度が正弦波的に変化する運動を見た場合，方向が転換する地点では減速は知覚されず，全体的に速度は一定に見えることを見いだした。この様に物理的な速度が一定に知覚されるか否かという問題は古くからあるが，それを組織的に研究した例は少ない。その一例がRuneson（1974）の研究である。彼は，軌道上を動く１つの光点の運動速度を７種類の関数に従って変化させ，それらがどのような速度変化に見えたかを被験者に図示させた。その結果，一定速度の運動は一定速度には見えず，運動の最初の部分は速く見えるが，その後は減少して見えること，また，我々が一定速度の運動として知覚するためには，最初はある程度の加速ではじまり，その後は一定速度の状態を保つように物理的速度を変化させなければならないことを示した。

2. 7. 7　速度変化の知覚

Gottsdanker, Frick, & Lockard（1961）の速度変化の弁別閾の実験では，弁別閾は増加速度と平均速度の比率(あるいは初速と終速の比率)に対応していた。そのため，彼らは，速度変化は直接的に知覚されるのではなく，初速と終速の比較に基づくと結論した。Schmerler（1976）は，(1)初速と終速の比率が小さければ，加速（もしくは減速）したと判断する頻度が小さくなる，(2)減速は，加速よりも知覚されやすい，(3)速度の急激な変化は緩慢な変化よりも容易に

知覚される，等を報告した。彼は，緩慢な運動の変化は，単一事象の崩壊によって知覚されると述べた。両研究ではいずれも，速度変化を検出するために数秒以内に終速が初速の2倍から3倍になる比較的急激に変化する刺激を用いた。それに対し，筆者は，複数光点の回転運動を用いて，もっと緩慢な速度変化がどの程度の速度差によって検出できるかを調べた (田山 , 1984b)。その実験では，数十秒の呈示時間において終速が初速の2倍に達する以前に加速が検出されることが示された。その研究において，筆者は，速度変化の検出がグローバルマッチングとローカルマッチングという２種類のマッチングのいずれかによって説明できると考えた。これらは，それぞれGottsdankerとSchmerlerの考え方に相当すると考えられる。しかし，２つの実験からは，いずれのマッチングが妥当であるかを示すことができなかった。

2.8　2次元運動

2. 8. 1　窓枠の問題

2次元運動に関しては窓枠の問題がある。図2. 12に示すように，あるパターンが全体として上方向に運動しているものとする。円形の小さな窓枠を通してこのパターンの1部である輪郭の運動を局所的に観察すると，それは輪郭線に垂直な方向に動いてみえるであろう。しかし，この見えの動きのみから，輪郭が実際に2次元平面上のどの方向に運動しているかを決定することはできない。円の中の運動が唯一のものであっても，円の中心からの矢印が示すように，平面上の様々な方向に動いている可能性がある。すなわち，小さな窓枠を通して局所的に一次元的な輪郭の運動を観察した場合，2次元平面上の運動方向が曖昧になる。これがMarr & Ullman(1981)が提唱した窓枠の問題である。これは窓枠の問題と呼ばれるが，窓枠による制約を意味している。視覚系において運動方向が分析される最も初期の段階は，VIの単純細胞の水準であるといわれている。これは視覚系の初期の運動検出器といえるが，この運動検出器も同じ窓枠の問題を抱えている。図2. 13に示すように円内を観察する異なる2つの検出器があるとすれば，それぞれは窓枠の問題を抱えていて，2次元平面上の運動方向が決定できない。しかし，我々はパターンを全体的に見て，右方向という1つの特定の方向へのまとまった運動を知覚する。これは，各検出器による局所的な情報のみでは2次元運動方向を決定できないが，それらを寄せ集めて統合することによって運動方向を決定していることを意味している。そこで問題となるのは，この統合が一体どのようになされているのかということである。

2. 8. 2　Adelson & Movshon(1982)のIOCモデル

Adelson & Movshon(1982)は，前額平行面を移動する対象におけるこの統合の仕方に関して幾何学的な解法を与えた。これは，ある対象の運動が，特定の方位の輪郭をもつ複数の要

素の運動によって構成されるならば，対象の運動方向が幾何学的構成によって定義されるというものである。ここでは運動する輪郭に垂直な速度要素が局所的に決定されることを前提としている。ある方位の輪郭の局所的な運動は，その輪郭に垂直なベクトル要素をもっている。彼らは，2つの独立な方位をもつ輪郭の局所的な要素の運動から，1つのパターンの運動方向がユニークに決定されることを示した。例えば，図2．14Aにおいて，共通の始発点から黒線の2つの運動ベクトルの線を引き，更に各ベクトルの矢印を通ってそれに垂直な制約線を描く。この場合のパターンの運動方向は始発点から制約線の交差点に向うベクトルによって与えられる。これが，制約線交差（intersection of constraints，IOC）による解法である。

視覚系はこのようなIOCを生理学的に実装しているであろうか。これを検証するには，図2．14のように，異なる方向に動く正弦波縞を重ね合せたパターンの運動方向が実際にどの方向に動くかを調べてみればよいであろう。このようなパターンをプラッドと呼ぶ。プラッドは，図2．14AとBのようなType IとType IIに分類される。この分類は，運動の知覚がこの2種類において異なることからしばしば用いられている（Ferrera & Wilson，1987，1990，1991; Yo & Wilson，1992）。また，Type Iでは，IOCと要素のベクトルを単純に加算したベクトルサムから予測される運動方向がほぼ同じになるが，Type IIではそれが大きく異なる。両プラッドの運動を様々な実験条件下で調べると，以下のような違いがみられる。

Type Iのプラッドの知覚される運動方向は，中心視でも周辺視でもおおよそIOCの方向に一致する。Type IIのプラッドの知覚される運動方向は，中心視で5～7度（Ferrera & Wilson，1990; Burke & Wenderoth，1993），周辺視で30度程度（Yo & Wilson，1992），IOCの方向から離れ，要素の運動方向（ベクトルサムの方向）へずれる。また，Type Iのプラッドの方向弁別閾は0.5～1.0度であり，単純な正弦波縞のそれにほぼ対応するが，Type IIの方向弁別閾は6.0度程度である（Ferrera & Wilson，1990）。更に，Type IIのプラッドを非常に短時間呈示した場合，例えば60m秒ではIOCから55度離れた方向（ほぼベクトルサムの方向）に運動が知覚されるが，呈示時間が60m秒から150m秒に至るにつれてIOCの方向へ変化する（Yo & Wilson，1992）。これは，視覚系が60m秒以内では，ベクトルサムを計算していることを示唆している。また，Mingolla, Todd, & Norman（1992）は，複数ある円形間隙の中のそれぞれに単純な棒を特定方向に動かして呈示し，間隙の内の半分を一定の速度と方向，残り半分を異なる一定の速度と方向に動かしたところ，パターン全体の知覚される運動方向は，ベクトルサムの方向になると報告している。

Adelson & Movshon（1982）は，当初，プラッドのような2次元運動の運動方向が，二段階の過程を経て計算されることを示唆した。第1段階は，要素の縞の運動方向を計算する段階，第2段階は，これらを結合してパターンの運動方向を抽出する段階である。この2段階モデルを支持する証拠も提出されている（Welch，1989; Derrington & Suero，1991）。これらのモデルは，要素となる縞がプラッドのフーリエ成分であるため，その運動を計算する単位もフーリエ運

動単位として記述される。フーリエ運動の信号を抽出するモデルとしては, Reichardt(1961)の 相関モデルやAdelson & Bergen(1985)のEnergy Detectorモデルなどが有名である。

2. 8. 3　非フーリエ運動

最近の研究では, 単純な運動エネルギー検出ユニットには見えない第2のタイプの運動の存在が指摘されている(Badcock & Derrington, 1985, 1989; Chubb & Sperling, 1988, 1989; Cavanagh & Mather, 1989)。これらは, 後述するように2次運動(second-order motion), あるいは非フーリエ運動(non-Fourier motion)と呼ばれている。非フーリエ運動を発生する典型的な1次元刺激は, ランダム・ドットや正弦波縞などの静止刺激を含む運動するenvelopeによってコントラスト変調された刺激である。例えば, Badcock & Derrington(1985, 1989)によって示された刺激(Contrast Modulation, CM)は, 以下のような式で表わされる。

$$CM = L_{mean}[0.5 + 0.5\cos(2\pi\omega_{CM}(x - vt))]\cos(2\pi\omega_{Hx}) \qquad (2.2)$$

この式で, ω_{Hx}とω_{CM}は, それぞれ高空間周波数の搬送波とコントラスト変調する縞の空間周波数を示している。vはCMのenvelopeの速度である。Chubb & Sperling(1988, 1989)は, 非フーリエ運動の視覚的分析が, 非線形性を全波整流(full-wave rectifying)することに関与することを示した。すなわち, 刺激は最初, 皮質の単純細胞と同様の方位選択的フィルタによって処理されるが, この神経反応は, 同じ方位に選択性をもつON中心とOFF中心の活動性を結びつける操作によって, 全波整流される。この整流化された神経活動が次に第2のフィルタによって低空間周波数において処理され, 運動エネルギー検出器, あるいはReichardt Detectorへの入力を提供するというものである。整流化に続くフィルタは, $2\omega_{Hx}$以上の高周波数要素を除去する低空間周波数に同調するように選択されている。これらフーリエと非フーリエの運動処理が視覚系に存在しているか否か, これら2つのタイプの運動が単一の経路で処理されるか, 平行した経路で処理されるかが問題とされている。

Ledgeway & Smith(1993)は, 1.0c/degの正弦波縞と1.0c/degのコントラスト変調したランダム・ドット・パターンを, フレーム間で90度位相をずらして交互に呈示した。もしもフーリエ運動と非フーリエ運動が単一チャンネルで処理されるなら, スムーズな運動が知覚されるはずであるが, 異なるチャンネルで処理されるなら, 各チャンネル内での位相のずれは180度なので, 運動の知覚は曖昧になる。実験は後者を支持する結果を示した。更に, 120度の位相のずれの場合には, 逆方向への一貫した運動が知覚された。これらも異なるチャンネルにおける独立した処理を裏付ける結果であった。

Wilson, Ferrera, & Yo(1992)は, V2の細胞が主観的輪郭の方位に対して反応することや(Von der Heydt, Peterhans, & Baumgartner, 1984; Von der Heydt & Peterhans, 1989), V1が

V2を経由してMTへ至る経路が存在することから(Van Essen, 1985; Van Essen, Anderson, & Felleman, 1992), V2が非フーリエ運動の抽出に重要な役割りを果していることを示唆した。また, 非フーリエ運動は, 自然界では存在しないので, テクスチュアの境界を検出し, 主観的輪郭を抽出するために非フーリエの処理が用いられることを示唆した。

2. 8. 4　Wilsonら(1992)のベクトルサム・モデル

Wilsonら(1992)は, フーリエ運動と非フーリエ運動の信号を結合して2次元運動の方向を決定する神経モデルを提出した。その概略は図2. 15に示されている。このモデルでは, フーリエ運動と非フーリエ運動の信号を抽出する独立した2つの経路を仮定し, 最終段階において, フーリエ運動と非フーリエ運動のベクトルサム が計算される。ベクトルサム の計算は, 図2. 16に示す神経ネットワークによって実現される。ネットワークにおける各パターンや出力ユニットは, フーリエと非フーリエの要素ユニットの反応の重み付された合計によってシミュレートされる。ここでのシナプスの重み付け関数は, 要素ユニットの選好方向θ_cとパターン・ユニットの選好方向θ_pの差のcosineである。このcosineによる重み付けが与えられると, 最大の入力をもつパターン・ユニットはベクトルサムの方向に対応する選好方向をもつことが証明できる。すなわち,

$$\max_{\theta p}\left[\sum_{c} R_c \cos(\theta_p - \theta_c)\right] = \textit{vector sum direction} \qquad (2.3)$$

である。ここでR_cは, フーリエまたは非フーリエの運動エネルギー反応である。最大化の操作は, ネットワークにおけるwinner take all(早い者がち)という再帰的抑制によって実現される。このネットワークでは, 各パターンのユニットは他のパターン・ユニットを抑制するが, 自分自身を抑制しない。神経の発火閾に依存して最も強く活性化するユニットは, 他のユニットの活性化を抑止する。このようなcosineのシナプスの重み付けと競合的な再帰的抑制を結合した単純な神経ネットワークは, フーリエ要素と非フーリエ要素の方向のベクトルサムを計算する。このような計算を実現する神経回路がMTに存在することは, 異なる選好運動方向をもつMTの細胞間において, 抑制性抑制(suppressive inhibition)が存在するという報告(Snowden, Treue, Erickson,& Andersen, 1991)によって示唆される。cosineのシナプスの重み付け関数を支持する証拠はないが, そのような重み付けがMTに実装されることもあり得ると考えられる。

ここで, Wilsonら(1992)のモデルに従って, 図2. 14Bに示したType IIのプラッドの運動方向を予測してみる。2つの要素の縞は, 垂直上方向から30度と70度の左上方向に動き, これはフーリエ要素の運動エネルギーのパターンを発生する。しかし, このプラッドのノード(2つの小さな三角形を結ぶ直線)の運動は, テクスチュアの境界として扱われ, それはその境界に垂直な運動方向(すなわち右上方向)に非フーリエの信号を発生する。これらのフーリエ

要素と非フーリエ要素の運動エネルギーが結合されると，IOCが予測する方向から6.0度離れたベクトルサムの方向となる。これはType IIのプラッドの運動方向は一貫して，IOCの方向からフーリエ要素の方向に向って7.0度程度バイアスが生じるという実験結果（Ferrera & Wilson, 1990）に一致する。非フーリエ要素は，Type IIのプラッドのみならず，Type Iのプラッドにおいても，処理において重要な役割りを担っていると考えられている。Type IとType IIのプラッドの運動方向の見えの違いについては，上述したように，例えば，Type IIのプラッドの知覚される運動方向は，周辺視ではIOCの方向から要素の運動方向に30度程度ずれる（Yo & Wilson, 1992）。これは非フーリエの運動信号が中心視に比べて周辺視において弱くなることによって説明される。また，Type IIのプラッドは，短時間の呈示（60m秒程度）において，ベクトルサムの方向に運動が知覚される（Yo & Wilson, 1992）。これは非フーリエの経路は整流化や第2段階のフィルタの過程に時間が必要であり，ベクトルサムの方向を決定するために余分な計算時間が必要とされることで説明される。すなわち，短時間の呈示では，ネットワークは，フーリエ要素のみでベクトルサムを計算すると考えられる。Type Iのプラッドでは，フーリエ要素のベクトルサムがIOCの方向と一致するため，そのような呈示時間の効果は見られない。なお，非フーリエ運動の処理時間が長くなることは実験によって示されている（Derrington, Badcock, & Henning,1993）。更に，Wilsonら（1992）のモデルは，非フーリエとフーリエを要素として組み合わせたプラッドや非フーリエを2つの要素として組合わせたプラッドの運動方向は，共にベクトルサムの方向になることを予測する。Wilson & Kim（1994）はこの予測が正しいことを実験によって示した。

以上のように，プラッドの運動方向に関する数多くの実験結果は，Wilsonら（1992）のモデルによって説明できる。しかしType IとType IIのプラッドの運動方向を単純に予測するAdelson & Movshon（1982）のIOCモデルを支持する知見は数多くある。いずれのモデルが正しいかについては，もっと詳細な検討が必要である。

2. 8. 5　速度知覚

視覚系がIOCを実装しているならば，知覚速度もそのパターンの速度と等しくなるなずである。Ferrera & Wilson（1991）はプラッドの速度と同じ方向に動く縞の速度を比較してこれを調べたところ，プラッドの速度は，IOC速度または速い方のフーリエ要素の速度のいずれからも予測できなかった。むしろ，プラッドの速度は，パターン運動の計算される方向に近い方向に運動するフーリエまたは非フーリエ要素の速度によって決定されていることが示唆された。特にType IIのプラッドの知覚速度は非フーリエの空間周波数と知覚速度によって決定される。非フーリエのプラッドはベクトルサムの方向に動くが，ベクトルサムの速度で動くようには知覚されない。むしろ速い非フーリエ要素の速度と同じ速度に知覚される。2次元運動の速度知覚の問題はまだ未解決であるが，Wilson & Kim（1994）によれば，上に示したよう

に，パターンの速度が，全体としてパターンの運動方向に近い方向に運動するフーリエまたは非フーリエ要素の速度によって決定されるという仮説が有力である。

2.9　1次運動と2次運動

既に2. 8. 3に記したが，最近では単純な運動エネルギー検出ユニットには見えない第２のtypeの運動として，２次運動（second-order motion）あるいは非フーリエ運動(non-Fourier motion)と呼ばれる運動の知覚に関する研究が盛んになされている(Badcock & Derrington, 1985; 1989; Chubb & Sperling , 1988, 1989; Cavanagh & Mather, 1989)。１次運動が，輝度や色などの１次的特性による差異の移動に反応する運動であるとすれば，２次運動とは，テクスチャーや運動(あるいは時間変調)，両眼視差といった２次的特性で定義される領域の移動に反応する運動である。Cavanagh & Mather(1989)は，2. 1. 3で述べた短域／長域運動という２分法の不適切性の反省から，これらの二分法を提出した。１次運動に関与する色情報と輝度情報は、網膜神経節レベルで反応した後，外側膝状体から有線皮質までほとんど修正を受けないため，有線皮質の方向選択ニューロンが１次情報によって定義される領域の移動に反応すると考えられる。それに対して，２次運動に関与する空間的構造，運動，立体視差，等の２次刺激属性は，有線皮質の細胞が反応した後の新たな特性として出現する。従って，２次運動は有線皮質の方向選択ユニットによっては検出されず，長域過程に対応する運動分析器によって検出されることが考えられる(Anstis, 1980)。しかし，Cavanagh & Mather(1989)は，２次運動は質的にも１次運動と似ており，同一の操作原理に基づき，異なる運動検出器の集合を活性化することにより，共に検出することができると考えた。Chubb & Sperling (1988, 1989)もほぼ同様の考えを提示し，２次運動を１次運動に変換するには，イメージの輝度分布の単純な(整流といった)非線形変換のみで十分であることを理論的に示した。これらの１次運動と２次運動の区分については，様々な理論的議論がある(詳細はSmith(1994)を参照されたい)。

近年では，この１次運動と２次運動の違いについて，様々な観点から実験的に調べられている。ランダムドットをキャリアとしたCM運動の検出閾の測定では，２次運動の方が検出しずらい(Solomon & Sperling, 1994)，２次運動の空間的解像度は低く，正弦波変調したCM運動の検出の上限が4 c/deg程度である(Smith, Hess, Baker,1994)，検出に要する時間の測定では，２次運動の方が検出時間が長い(Derrington, Badcock, & Henning, 1993)，視野周辺では低速の２次運動は見えずらい(Pantle, 1992)，２次運動では，運動残効(Derrington, & Badcock, 1985)や運動対比(Nishida, Edward, & Sato, 1997)が生じない，等の報告がある。本研究にとりわけ関係が深い知覚速度に関していえば，１次運動と２次運動の知覚速度はほとんど同じであり，コントラストの減少と共に２次運動の知覚速度が減少するといわれている(Ledgeway & Smith, 1995)。

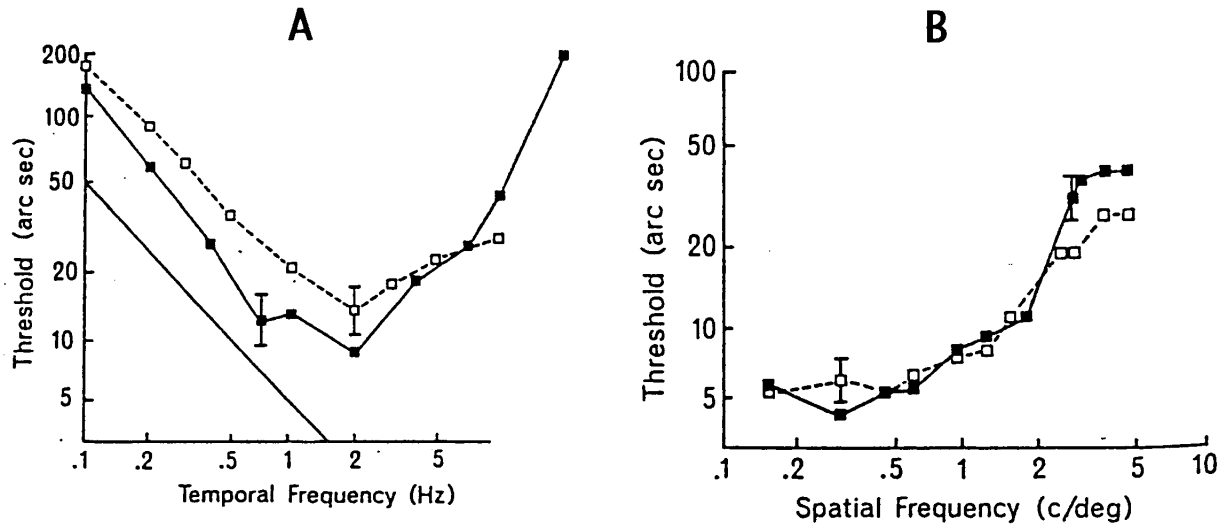


図2.1.　A: 時間周波数に対するランダム・ドット・パターンの運動閾(振幅閾)。0.1Hzと1Hzの間では，閾値は，位置よりも運動の感受性を示し，時間周波数と相補的な関係をもつ。白黒印は被験者の違いを，斜線は傾き-1を示す。B: 空間周波数に対するランダム・ドット・パターンの運動閾(振幅閾)。時間周波数は2Hzで固定。閾値は感受性が最も低い空間周波数でも低下しない。(Nakayama & Tyler (1981)より引用)

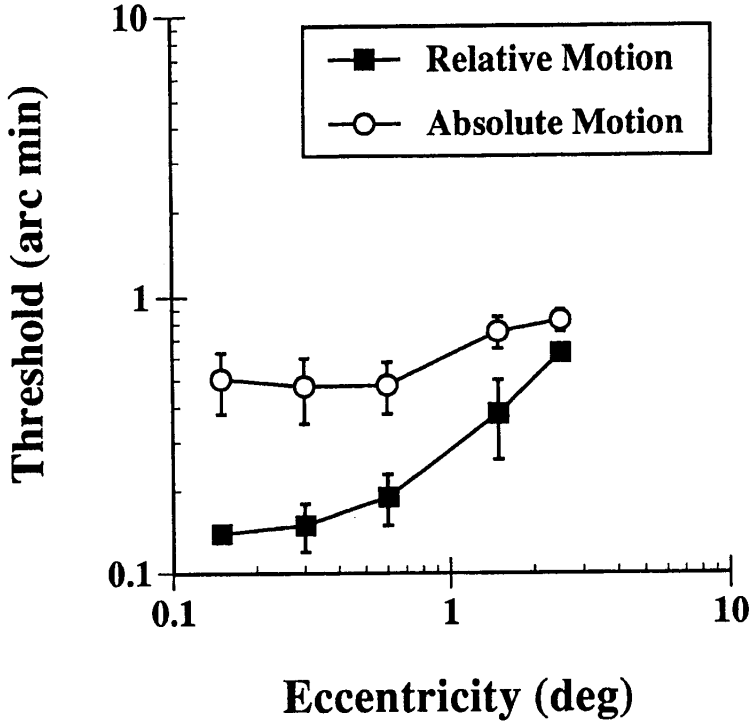


図2.2.　ターゲットとなる線の離心度の関数としての運動検出距離閾。相対運動においては，視野に参照となる静止線が与えられるが，絶対運動においては与えられない。(McKee, Welch, Taylor, & Bowne (1990) より引用)

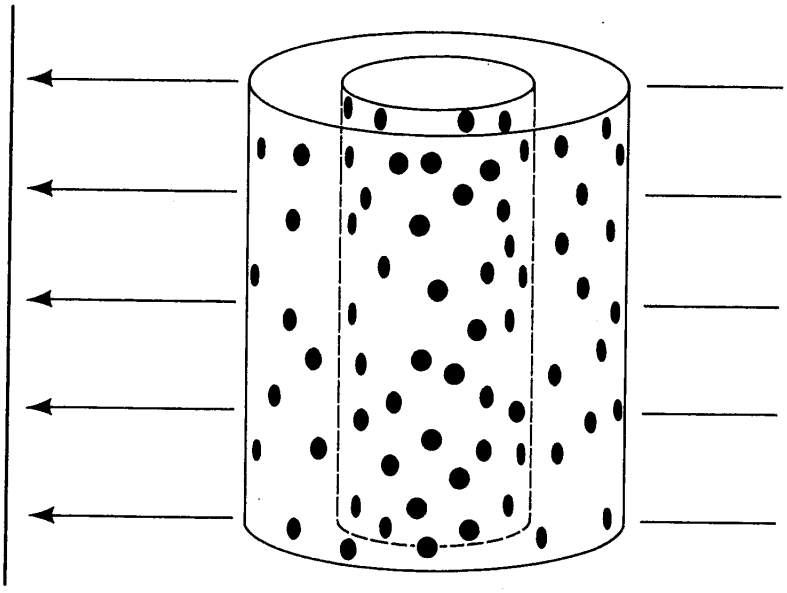


図2.3.　回転するシリンダ。矢印が示すように，２つのシリンダ上のドットは，スクリーンに対して垂直に投影される。そうする，幾つかの連続したframeの印象がもたらされる。各frameは，ランダムドットのセットである。しかし，それらが連続呈示されて運動が見られると，回転するシリンダが明確に認められる。(Ullman (1979)より引用)

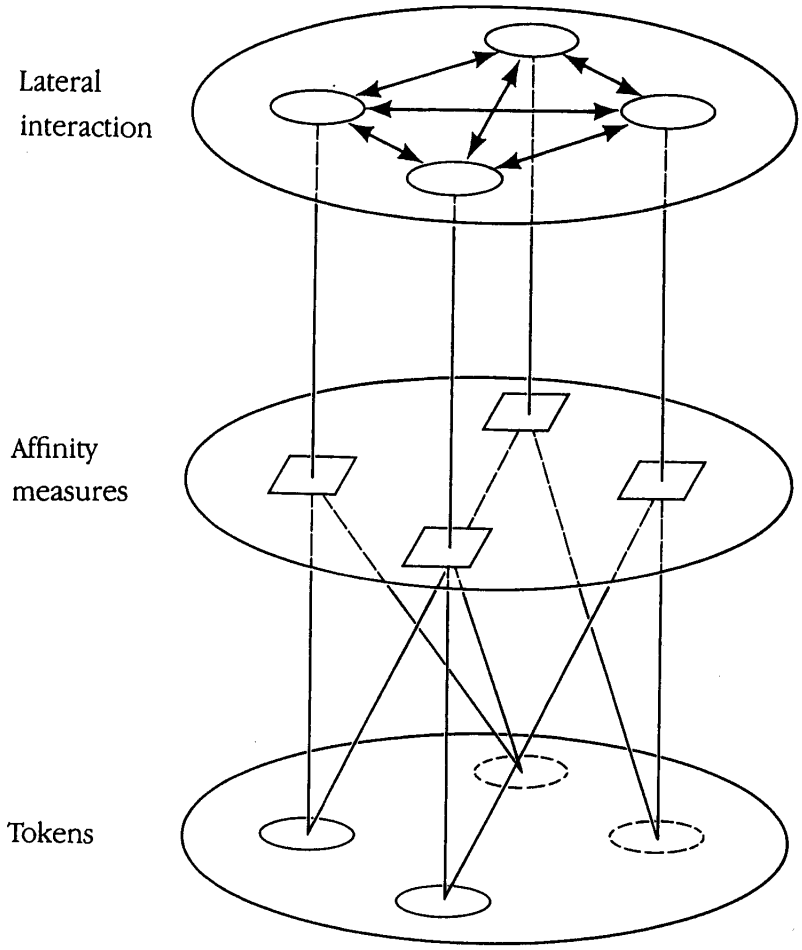


図2.4.　対応強度についてのアプローチ。生の親和度(affinity)の値が，対応トークン(token)間で測定され，それらの間に局所的な相互作用が生じ，最終的な対応強度が得られる。(Ullman (1979)より引用)

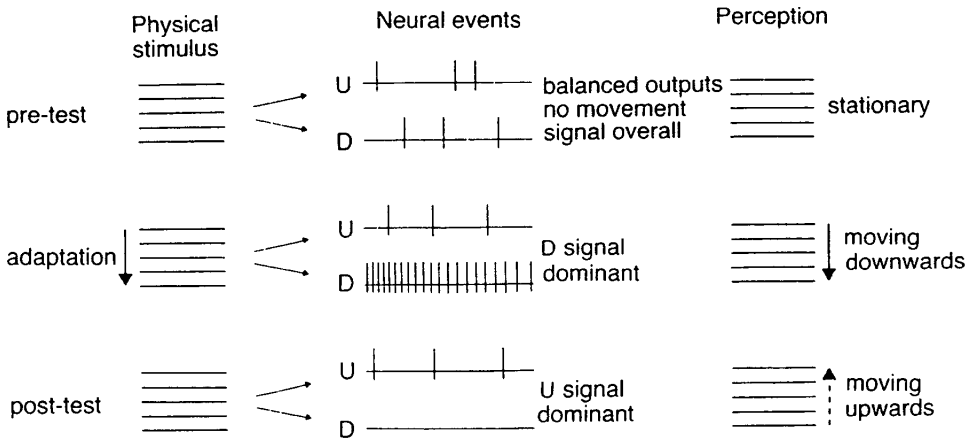


図2.5.　運動検出器の順応によって，運動残効を説明するモデル。上段のテスト前では，静止縞が上下の運動検出器を等しく興奮させる。中段の順応期では，下方向の運動検出器が強く興奮する。下段のテスト後では，静止縞が再び呈示されるが，下方向の運動検出器は反応せず，上方向の運動検出器のみがテスト前と同じように反応する。この出力のアンバラスによって全体の活動は上方向への信号を与え，静止縞が上方向に動いてみえる。(Wade & Swanson (1991)より引用)

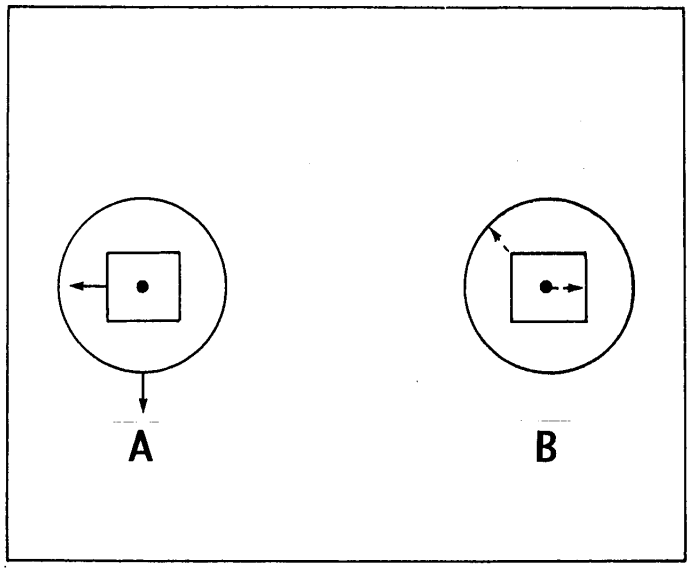


図2.6.　システムの分離のデモンストレーション。A:　実際の運動。円は下へ，矩形は左にゆっくり動き，ドットは静止している。　B: 知覚される運動。円は静止しているように見え，矩形は左斜め上方向へ，ドットは右方向へ動いているように見える。ドットの運動は，隣接した矩形の動きの関数であり，周囲の円の動きの関数ではない。(Wallach, (1976)より引用)

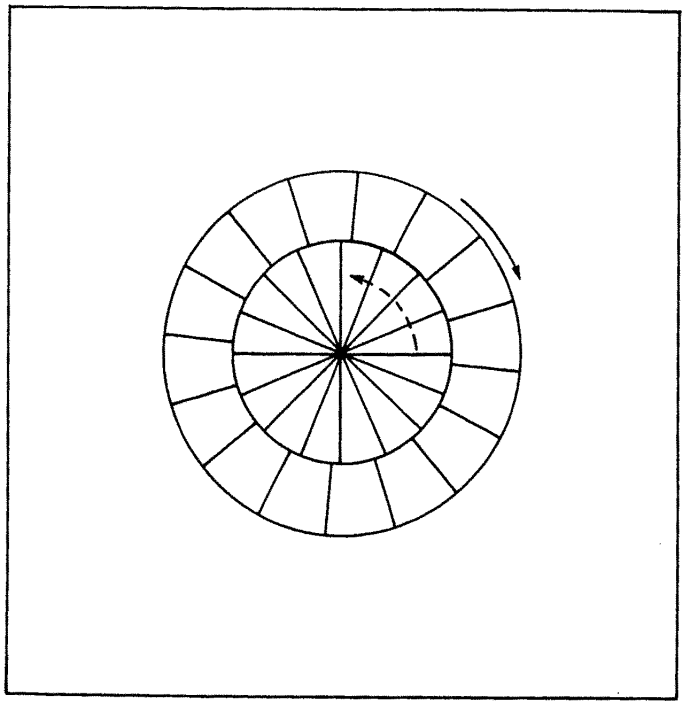


図2.7.　回転する誘導運動のデモンストレーション。内側のDiscは静止しているが，周囲のDiscが回転することによって，逆方向に動いて見える。(Dunker, (1929)より引用)

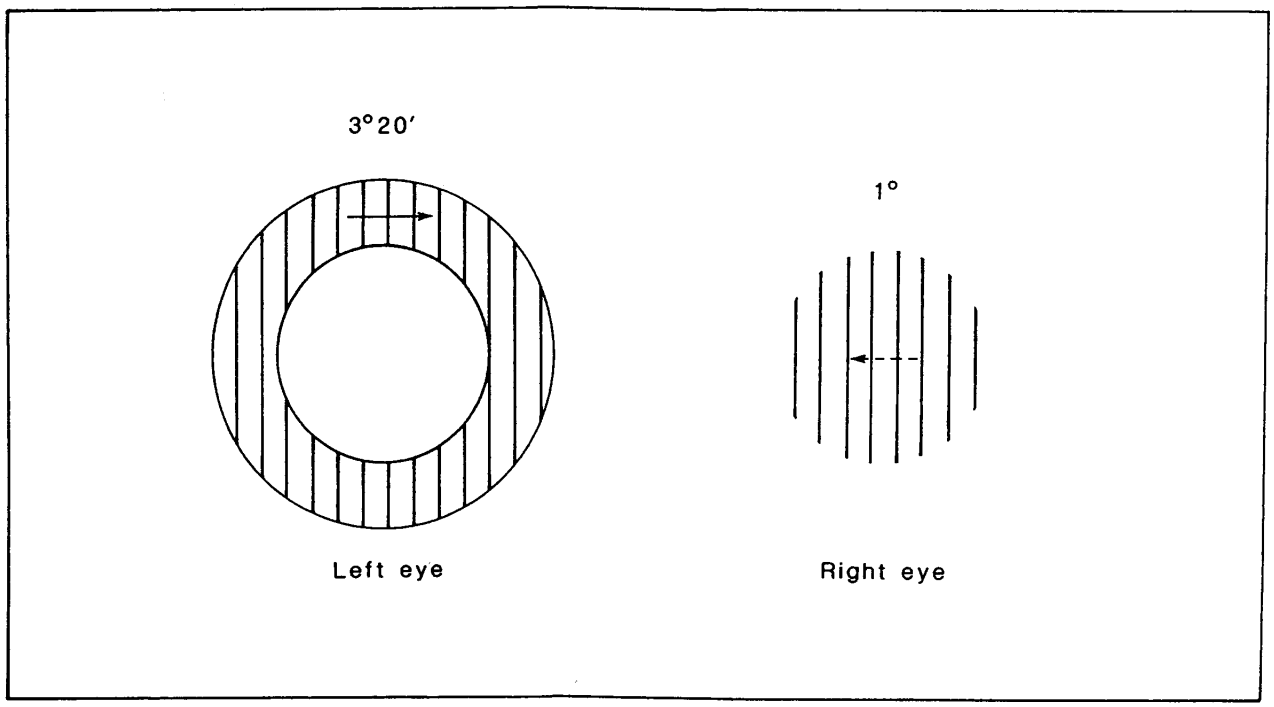


図2.8.　両眼融合における同時運動対比の図。左眼には　E方向に0.5deg/sで動く垂直線を，右眼には静止した垂直線を，赤-緑，緑-赤，緑-緑，赤-赤の色の組み合わせで，32名の被験者に呈示した。パターンは，単眼視と立体視(両眼融合)で呈示された。同時運動対比は，テスト領域が誘導領域と同じ色の時に最大であったが，色が異なると効果が減じられた。立体視においては，色の違いは有意な違いをもたらさなかった。単眼視では，テスト刺激は左に動いて見える。この効果は立体視では，かなり減じられる。(Over & Lovegrove (1973)より引用)

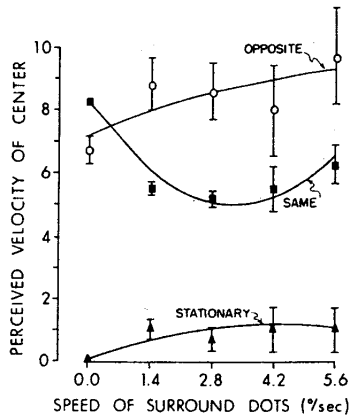


図2.9.　周辺のドット速度の関数としての中心のドット速度に対するマグニチュード推定値。中心のドットの実際の速度は常に2.8deg/s。エラーバーは±1SE　曲線は多項関数にフィッテイングした結果を示している。

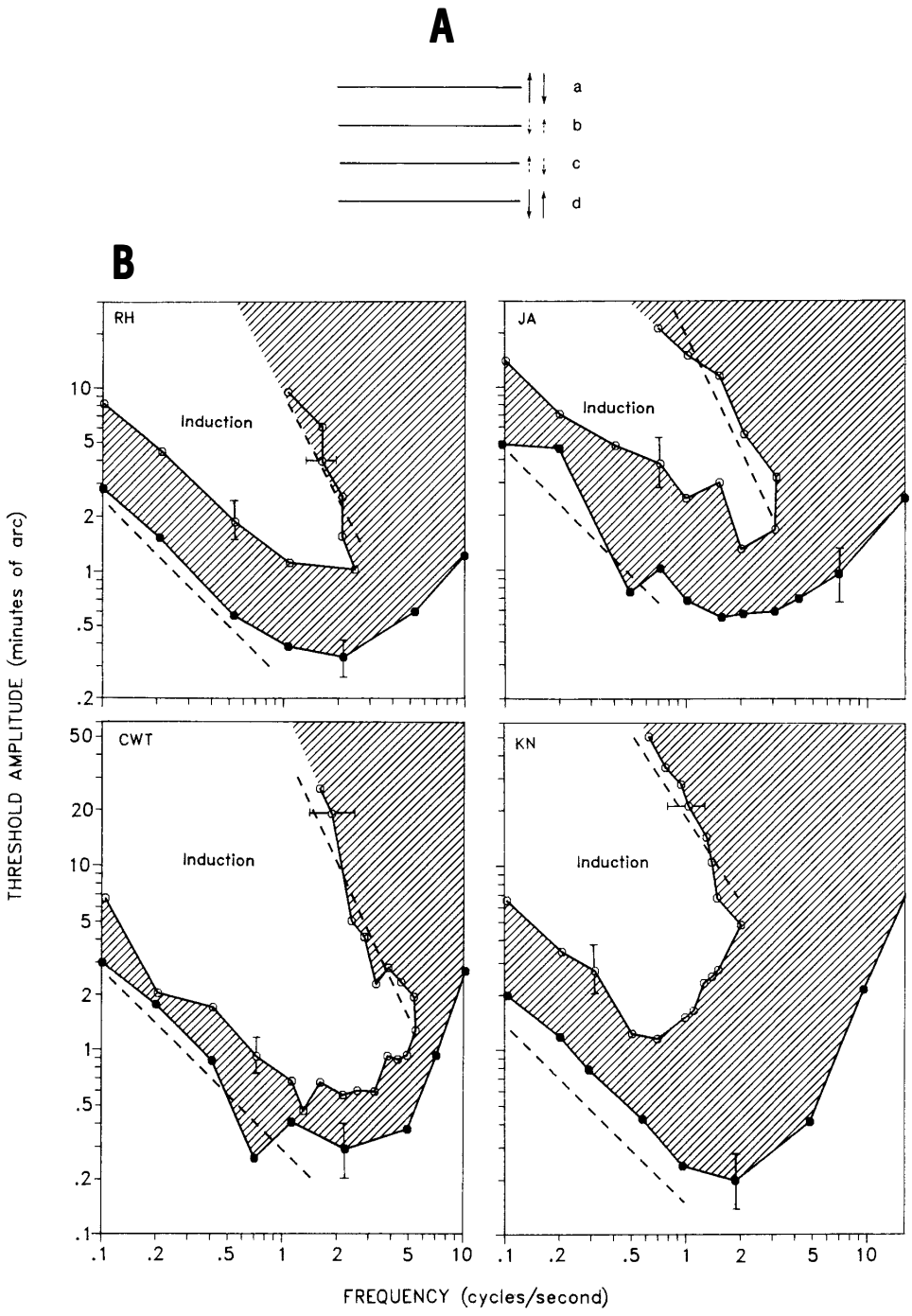


図2.10.　A: 線aが上方向に，線dが下方向に動くと，線bは下方向に線cは上方向に動いて見える。B: ４名の被験者の実際運動と仮現運動の周波数特性。黒丸で結んだ線は，実際運動を見るための限界振幅閾を示しており，白丸で結んだ線は，誘導運動を見るための上限閾及び下限閾を示している。左下にある破線は傾き1.0，上の中央の破線は傾き2.0を示している。斜線部は実際運動が見られる領域であるのに対し，誘導運動は舌の形をしたinductionと記された領域で見られる。(Nakayama& Tyler (1978)より引用)

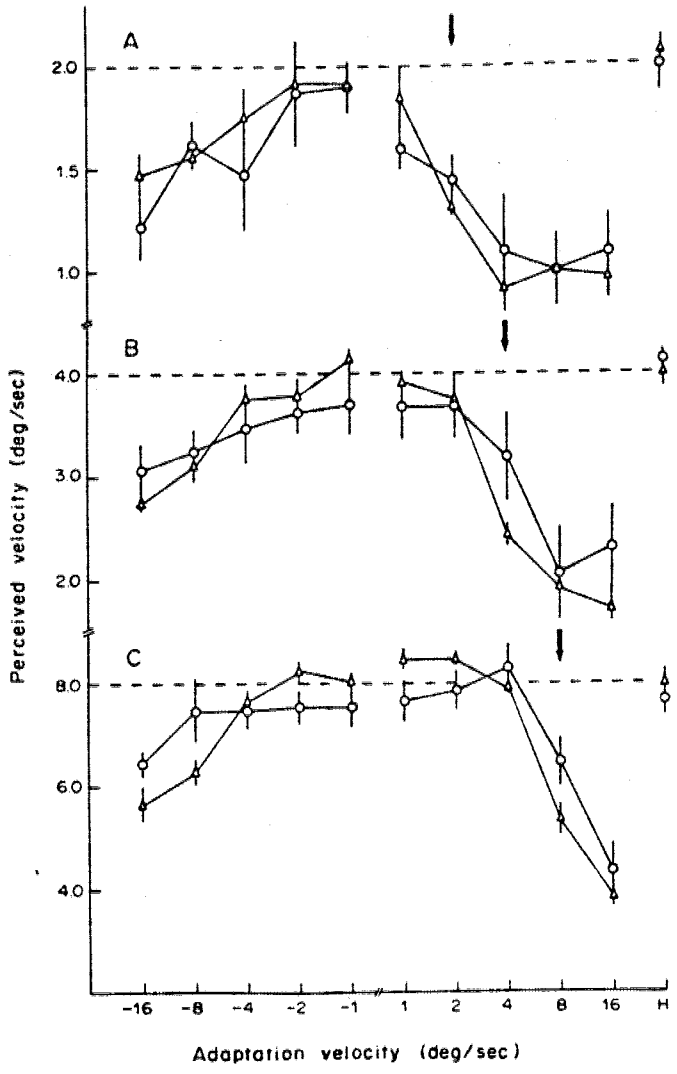


図2.11.　順応速度の関数としての運動縞の知覚速度。テスト速度が，A: 2deg/s，B: 4deg/s，C: 8deg/s の場合。テスト速度は矢印で示している。順応速度の正の値はテスト刺激と同じ方向に動く場合，負の値は逆方向に動く場合である。Hは順応無し条件を示している。○△は，被験者２名の違いを示している。(Smith (1985)より引用)

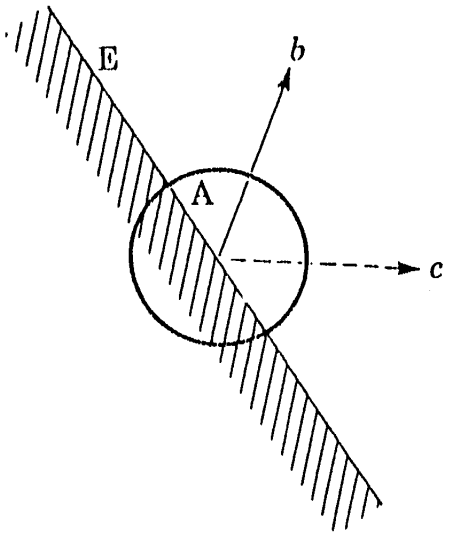


図2.12.　窓枠の問題。傾いた要素の運動が小さな単位によって検出される時，抽出される唯一の情報は，局所的な傾きに対して垂直な運動の要素である。Eというエッジの運動をAという小さな窓枠を通じて見る場合，実際の運動方向(例えばbなのかcなのか)を決定することができない。(Marr(1982)より引用)

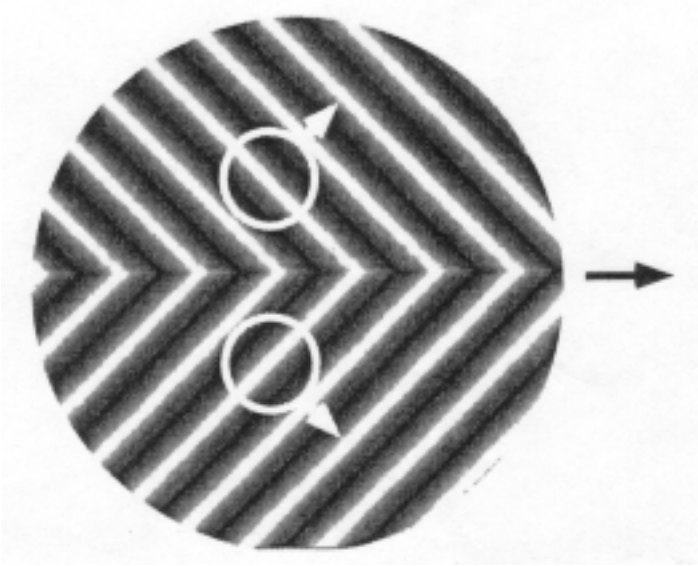


図2.13.　正弦波矢印パターンの運動方向。このパターンが右方向に運動する時，運動方向は正確に知覚される。しかし，パターンが小さな白の窓枠の中でしか見ることができないとすれば，上の窓枠では右上斜め方向，下の窓枠では右下斜め方向に知覚される。これは，局所的な運動情報のみでは，パターンの運動方向が決定されないことを示している。視覚系はパターンの運動を計算するために，局所的な速度をプールする段階を経ている。(Wilson(1994)より引用)

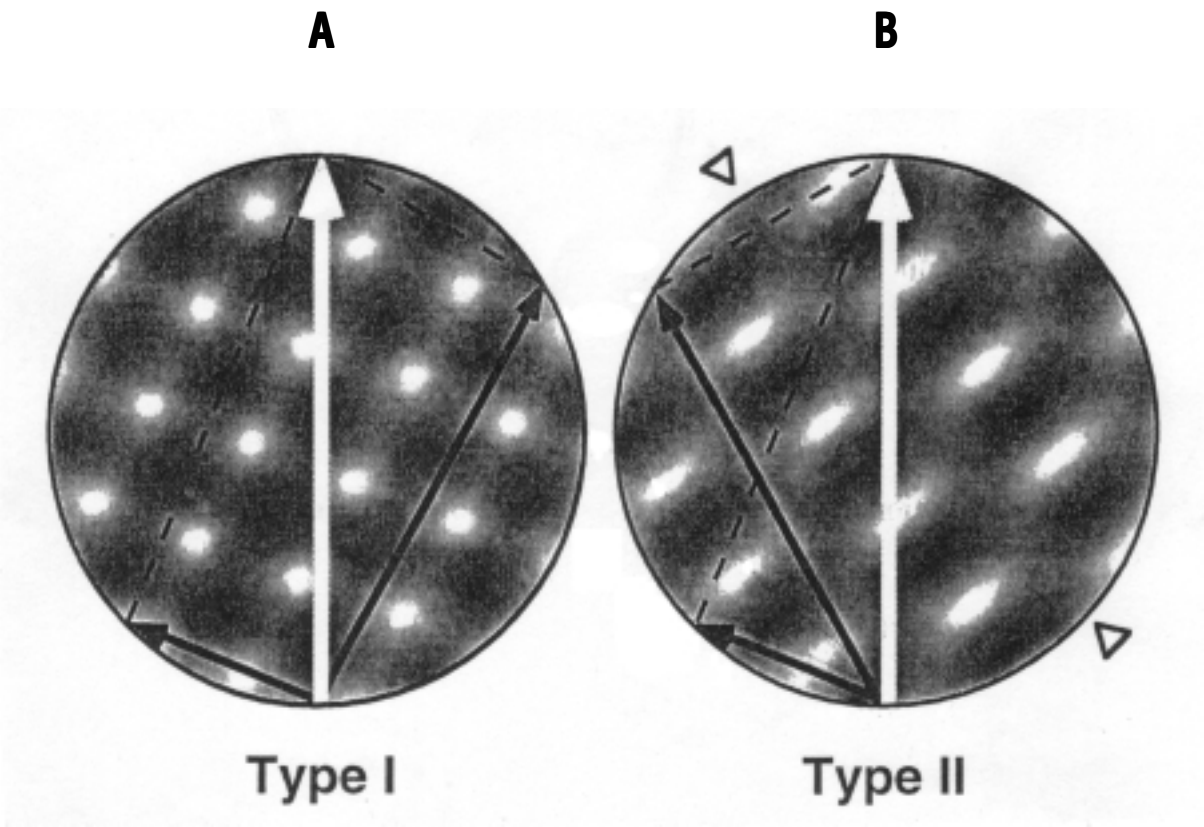


図2.14.　２種類のプラッド。各プラッドは同じ空間周波数で異なる傾きと速度をもつ２つの正弦波の要素縞から構成されている。要素縞の速度は黒ベクトルで示されているのに対し，プラッド全体の速度は白のベクトルで示されている。各要素縞がバーと垂直な速度要素を特定するとすれば，それは黒ベクトルに直交する速度要素に一致する。それ故，プラッド運動の速度(白矢印)は，黒ベクトルの頭からそのベクトルに垂直な線を描いて(破線)，それらが交差した唯一の点によって決定される。これがIOC(the intersection of constraints)による制約である。Type Iプラッド(A)では，２つの要素のベクトルは，IOCで予測される方向の両側にあるのに対し，Type IIプラッド(B)では，片側のみにある。Type IIの外側にある三角形は，非フーリエ運動処理によって検出されるパターン・ノードを示している。(Wilson(1994)より引用)

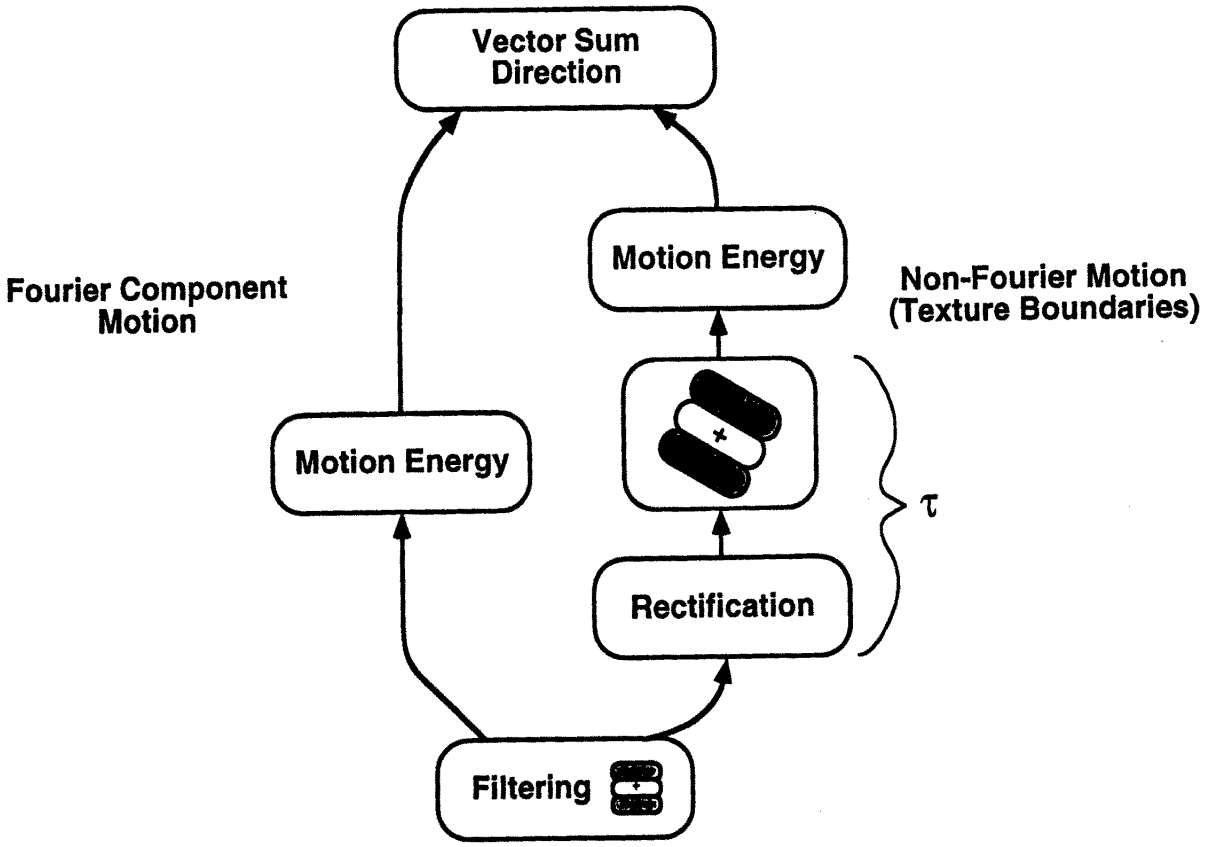


図2.15.　２次元運動に関する神経モデル。傾斜フィルターに続いて，２つの並列運動処理経路が存在する。１つはフーリエ・パターンの要素の運動エネルギーを抽出するのに対し，もう１つは，非フーリエ要素やきめなどで定義される要素の運動を抽出するために，整流(rectification)とフィルターの段階が付加されている。これらの付加的処理にはτという余分な時間がかかる。フーリエと非フーリエ経路はベクトル・サムの方向を計算する神経ネットワークに収束する。この最後の段階の単位は，MT野の細胞と類似した属性をもっている。フーリエと非フーリエという２つの経路は，V1->MTとV1->V2->MTという投射に対応すると仮定されている。(Wilson(1994)より引用)

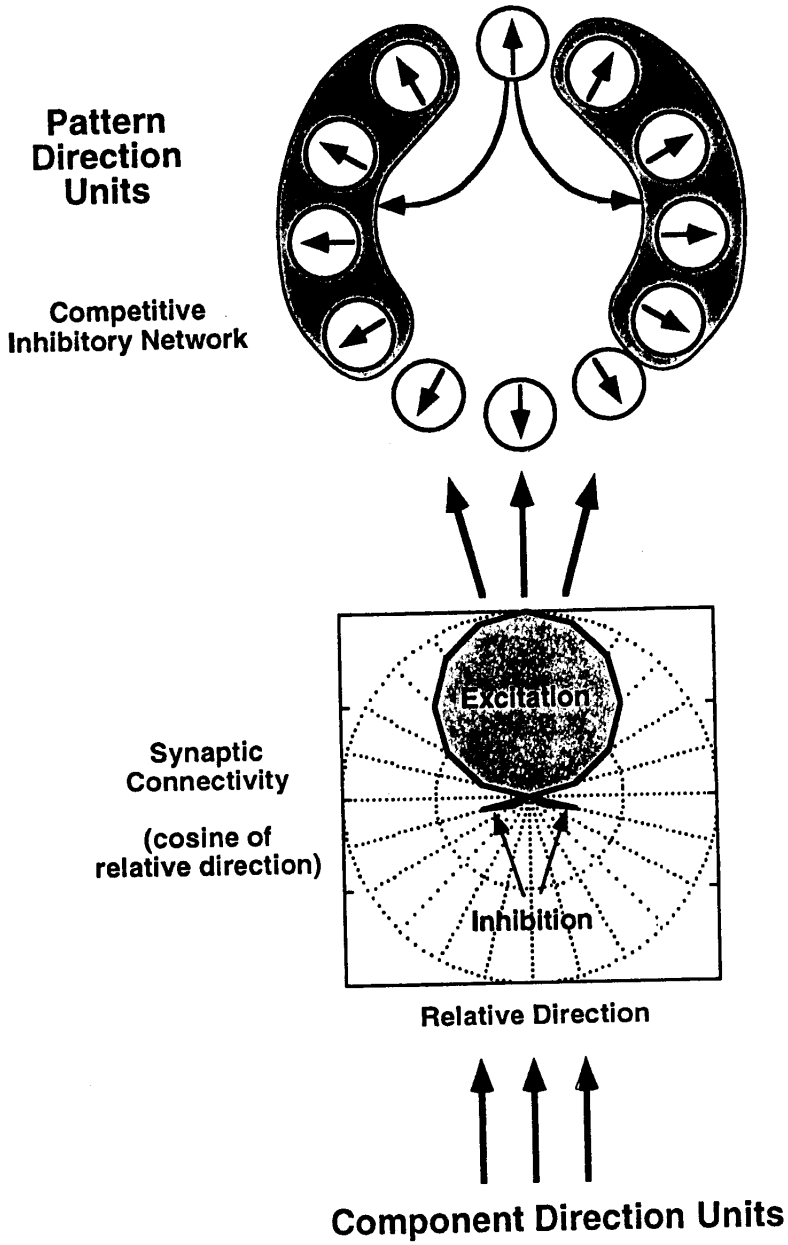


図2.16.　フーリエと非フーリエ要素の運動を統合するベクトル・サム方向を計算する神経ネットワーク。各要素のユニットはシナプス結合関数を経て，あるパターン・ユニットの範囲に対して入力を与える。この関数は，図中央の極座標で示したように，各パターンと要素ユニットの間の相対的方向のcosineである(2.3式参照)。透明視運動を説明する際，このcosine結合の抑制(マイナス)部は相対角度，±105度と±120度に関してのみnon-zeroでなければならない。上図の円の矢印は，異なる選好方向をもったパターン・ユニットを示している(実際のモデル・ユニットは15度間隔であるが，ここでは単純化のため選好方向を30度で区切っている)。各パターン・ユニットは，±120度まで異なる選好方向をもつ他のパターン・ユニットを抑制する。そのため，上方向の信号を発するパターン・ユニットは，灰色領域のユニットを抑制する。しかし逆方向に信号を発するユニットは抑制しないので，２つの運動方向は，透明視の刺激に対する反応に信号が発せられる。このような競合的フィードバック・ネットワーク(competitive　feedback　network)が，要素方向のベクトル・サムを計算する。(Wilson(1994)より引用)

第３章　運動知覚に関する神経生理学的知見

本章では，運動情報の処理過程に関わる神経生理学的知見について述べる。前章では，運動知覚に関わる心理物理学的知見として，運動方向の検出や速度弁別，運動残効，誘導運動，速度の知覚，仮現運動，2次元運動などを見てきた。各知見の背後にある視覚系の神経生理学的機構については，あまり詳細には触れてこなかった。しかし近年，微少電極法を用いたサルを被験体とする神経生理学的研究によって，視覚系に関する大脳の神経生理学的機構について多くのことが明らかにされている。運動情報の処理過程に関していえば，視覚第１皮質(V1)において運動方向に選択的な細胞が発見され，MT野においては，多くの細胞が運動方向に選択的で，速度に同調する細胞があることが明らかにされている。ここでは，特に運動情報処理に関係する視覚機構に関する神経生理学的知見についてなるべく詳細に見ていく。

３．１　網膜から大脳皮質に至るまでの視覚経路

我々が対象を見たと感じるのは，光が眼に入り，網膜上の細胞を刺激して電気化学的な信号を発生し，それが神経インパルスとなって，その後，視神経，視神経交差，外側膝状体，視放線を経て大脳皮質に信号が伝達されてからである。

3．1．1　眼球と網膜の解剖学的構造及び視覚経路の概略

眼球(eye ball)はほぼ球形で直径約24mmである。眼球は外側から強膜(sclera)，脈絡膜(choroid)，網膜(retina)という3つの膜につつまれている。光は，眼球を照射する際に，角膜(cornea)，瞳孔(pupil)，前眼房(anterior chamber)，水晶体(crystalline lens)，硝子体(vitreous)の順に通過し，網膜に到達する。前眼房と水晶体の間には虹彩(iris)があり，瞳孔の大きさを調整して入射光量を調整している。網膜は薄い膜であるが，光を受容する上で重要な役割りをもつ。網膜には，光が入射する側から眼球の奥に向って，順に，神経節細胞(ganglion cell)，無軸索細胞(amacrine cell)，双極細胞(bipolar cell)，水平細胞(horizontal cell)，視細胞(visual cell)が並んでいる。光信号は，光が入射される方向とは逆方向に，視細胞，双極細胞，神経節細胞の順に伝達される。水平細胞と無軸索細胞は，横方向の信号の伝達を行なう。光受容器(photoreceptor)といわれる視細胞では，光が受容され，光エネルギーが膜電

位に変換される。視細胞には，暗順応状態で働く桿体（rod）と明順応状態で働く錐体（cone）の2種類がある。桿体は，網膜の周辺部に多く集まり，片眼のみで約1億2千万個あり，解像度は低いが明暗に対する感度が高く，暗闇で物を見る時に重要な役割りを果している。他方，錐体は，網膜の中心部に集中し，片眼のみで約700万個あり，明暗に対する感度は低いが，解像度が高く，色の識別が可能で，細かいものを見分ける上で重要な役割りを果している。錐体は，更に，光エネルギーを吸収する波長特性の違いによって，長波長，中波長，短波長にそれぞれ吸収のピークをもつ3種類に分類されている。

我々が普通対象を見て焦点を合わせている時，それに対応する網膜像は，検眼鏡でみるとやや暗い色をした直径1.5mmの黄斑（macula）という円形領域の中に形成される。黄斑の中心は窪みを形成し，中心窩（fovea centralis）と呼ばれる。ここは錐体のみが集中し，視力が最も高い。中心窩は網膜血管がなく無血管帯となっている。中心窩から約4mm（視角にして約15度）の鼻側の位置に直径1.5mmの視神経乳頭がある。視神経乳頭は神経節細胞の束が集まって眼球から出ていく部位である。光を受容する細胞がないため，ここでは対象が見えない。そこで，一般にこの部位は，解剖学定義とは別に知覚的な意味で盲点（blind spot）と呼ばれている。我々は普段盲点の存在に気がつかないが，それは両眼でそれを補っているからである。

神経節細胞は，眼球の外に出ていくと視神経（optic nerve）と呼ばれる。その数は片眼のみで約100万本である。視神経は外側膝状体（lateral geniculate nucleus,LGN）にまで達するが，途中の視交叉(optic chiasma)でその神経繊維の束は2つに分岐する。各眼の耳側から出た視神経繊維は同側に行くが，右眼鼻側から出た視神経繊維は交差して左眼耳側から出た繊維と合流し，左眼鼻側から出た視神経繊維は交差して右眼耳側から出た繊維と合流する。人間では，この交差する神経繊維と非交差の神経繊維の数の比率は55：45であるといわれている。視交叉で分かれた視神経を視束(optic tract)といい，2つの視束は，それぞれ左右の外側膝状体に到達してシナプス結合する。その後，そこから視放線（optic radiation）を経て大脳皮質視覚野に到達する。

3．1．2　神経節細胞と受容野

視細胞は，網膜上のきわめて小さい領域の光エネルギーの違いに対応して反応が変化するが，網膜の神経節細胞はエネルギーの空間的変化（空間的コントラスト）に対して反応が変化する。また，神経節細胞では色情報もある程度処理されているといわれている。一般に，神経節細胞，外側膝状体，1次視覚野（V1）など，視覚系の神経細胞は，網膜上の特定領域の光の分布に反応し，その領域は受容野（receptive field）と呼ばれている。神経節細胞と外側膝状体の受容野は，同心円型をしており，受容野の中心部と周辺部の反応が互いに拮抗するものが多い。Kuffler（1953）は，ネコの神経節細胞に関する電気生理学的な研究から，受容野の応

答の型を2種類に分類した。すなわち，受容野の中心部が周辺部より明るくなる，あるいは周辺部が中心部より暗くなると反応するON中心OFF周辺型と，その逆に，受容野の中心部が周辺部より暗くなる，あるいは周辺部が中心部より明るくなると反応するOFF中心ON周辺型である。いずれの型の細胞も，受容野全体を覆う大きな光刺激を呈示した場合には，反応に対して抑制が生じて反応が小さくなる。この抑制の効果を詳細に調べることによって受容野の感度分布が求められる。受容野の感度分布はガウス関数の差(DOG関数)で近似できるとされている(1．1．3参照)。なお，色刺激に対する受容野の応答は，非色対立型，色対立型，二重色対立型に分類できるが，サルの神経節細胞では非色対立型と色対立型の比率が1：4で，二重色対立型は見つかっていない。[注9)]

3．1．3　神経節細胞の分類に基づく2種類の情報処理系

神経節細胞は，受容野の構成とは異なる基準によっても分類されている。Enroth-Cugell & Robson(1966)は，ネコの神経節細胞において，X細胞とY細胞という特性の異なる細胞を発見した。静止縞をX細胞の受容野に呈示すると，位相が受容野に最適な場合に反応は定常的な発火の増加を伴うが，Y細胞の反応は位相と独立であり，刺激呈示のオンセットとオフセット時に発火頻度が増加した。これは，X細胞では受容野中心からの入力と周辺からの入力が線形に加算されるが，Y細胞は非線形に加算されることを意味する。また，X細胞は，Y細胞よりも受容野が小さく，中心視に数が多く，コントラストに対する感受性は高空間周波数においてピークをもつ。計算論的アプローチによる研究では，このX細胞とY細胞の作用が，それぞれ$\nabla 2G*I$と$\delta(\nabla 2G*I)/\delta t$という計算過程に対応することが提案されている(4．1．2参照，Marr & Ullman(1981))。なお，X細胞とY細胞のように明確に区別することのできない第3のタイプとしてW細胞がある。W細胞は伝導速度が遅く，主として上丘(superior colliculus)に投射して瞳孔の制御に関係するといわれている。

X細胞とY細胞の分類の基準は受容野の線形性の有無にあるが，これに対して，Cleland, Dubin, & Levick(1971)は，反応の時間的特性を基準として神経節細胞を分類し，定常性細胞(sustained cell)と過渡性細胞(transient cell)を区別した。定常性細胞の反応は持続的であり，過渡性細胞の反応は一過性である。また，過渡性細胞は定常性細胞よりも軸索伝導速度が大きいとされる。しかし，この定常性細胞と過渡性細胞の分類は，一般に用いられていない。また，定常系と過渡系の違いは，それぞれX細胞とY細胞の特徴に対応すると考えられているが，この対応は必ずしも成立しない。例えば，明順応下ではおおよその対応があるが，暗順応下ではY細胞は過渡的反応から定常的反応へ移行するという報告がある（Zacks, 1975)。Clelandらは，定常系と過渡系の分類を，LGNの水準にまで拡張したが，LGN水準

注9）二重色対立型細胞は，キンギョの網膜の双極細胞やサルのV1で見つかっている。

では，過渡的なX細胞や定常的なY細胞が存在するという報告がある（Shapley & Hochstein, 1975）。軸索伝導速度の違いにのみ着目すると，定常系と過渡系の分類は皮質水準にまで達する。Hoffman & Stone（1971）は，軸索伝導速度が大きいLGNと結合する多くの複雑細胞を発見したが，単純細胞ではそのような結合が見いだされていない。これは，単純細胞が定常系，複雑細胞が過渡系に属するという見解を生じさせる（Stone,1972）。他方，単純細胞はしばしば線形的な空間加重特性，複雑細胞は非線形的な空間加重特性をもつとされており（Maffei & Fiorentini,1973），皮質水準においても，定常系と過渡系はX細胞とY細胞と比較できる。しかし，定常系と過渡系のいずれの型も単純細胞と複雑細胞の双方で見いだされているため（Ikeda & Write, 1974），対応関係は成立しない。

以上は主としてネコの神経節細胞の研究知見であるが，サルの神経節細胞は，形態学的にミジェット細胞（Pβ，小さな樹状突起をもつ）とパラソル細胞（Pα，大きな樹状突起をもつ）に分類されている。パラソル細胞の受容野は非色対立型であるが，ミジェット細胞の受容野は色対立型である。X細胞はミジェット細胞に，Y細胞はパラソル細胞に対応すると考える場合もあるが，X細胞やY細胞と異なり，ミジェット細胞とパラソル細胞は網膜の多くの場所で混在している。なお，心理物理学的研究においては，X細胞とY細胞，定常系と過渡系の分類に対応するように，パターン・チャンネルとフリッカー・チャンネルという２種類の処理系が仮定されている（1．2．4参照）。

3．1．4　外側膝状体の分類に基づく2つの情報処理系

サルの神経生理学的研究では，LGNの細胞は，その形態上の違いに基づいて，大細胞層（Magno Cellular Layer）と小細胞層（Parvo Cellular Layer）の細胞に分類されている。LGNは中脳視床の腹外側部に位置し，入出力先の異なる最腹側の１層から最背側の6層から成っている。その内の腹側の2層（1,2層）は大細胞層で，神経節細胞のパラソル細胞からの入力を受けており，残り4層（3,4,5,6層）は小細胞層で，神経節細胞のミジェット細胞からの入力を受けている。大細胞層の内，1層は反対側の網膜から，2層は同側の網膜から入力を受けている。小細胞層の3層と5層は同側の網膜から入力を受けているが，4層と6層は反対側の網膜から入力を受けている。LGNの受容野は同心円型であるが，小細胞層の腹側の3層と4層にはOFF中心型，背側の5層と6層にはON中心型の受容野が多く見られる。これら2種類の細胞の特徴の著しい違いは，大細胞層の細胞は波長選択性をもたないが，小細胞層の細胞は波長選択性をもつこと，また，大細胞層の細胞は小細胞層の細胞に比べて輝度コントラストに対する感度が数倍高いことである。また，受容野を比較すると，大細胞層の細胞は，受容野が大きく，過渡的反応を示し，非色対立型の受容野をもつが，小細胞層の細胞は，受容野が小さく，定常的反応を示し，色対立型の受容野をもっている。

LGNは網膜からの情報を大脳視覚皮質に伝達する中継の役割りを担っている。大細胞層

の細胞は，V1の4Cα，4β，V2の太縞(thick stripe)，MTの順に投射しており，他方，小細胞層の細胞はV1の4Cβ，interblobs，V2の細縞(pale stripe)，V3またはV4の順に投射している。これら2つの経路の機能上の違いは，大細胞層系は主として輝度コントラスト，立体や運動の情報処理に関わり，小細胞層系は色や形態の情報処理に関わることである（Livingstone & Hubel, 1987)。これらの2つの処理系と，上述した定常系と過渡系との関係については，小細胞層系は定常的反応を示して軸索伝導速度が小さく，大細胞層系は過渡的反応を示して軸索伝導速度が大きいことからほぼ対応するが，線形性を基準に分類されたX細胞とY細胞とは必ずしも対応が成立しない。それは，大細胞層と小細胞層それぞれにおいて，X細胞とY細胞が混在し，大細胞層と小細胞層間で認められる色の符号化やコントラスト感度の違いが，X細胞とY細胞の間で認められないからである(Livingstone & Hubel,1987)。なお，大細胞層系と小細胞層系の分類と心理物理学的知見との関係に関しては，色，コントラスト，時空間分解能，運動，方位，立体視に対する反応特性などについて，主として等輝度刺激を用いた観察や実験によって検討されている(Livingstone & Hubel, 1987)。

3．2　大脳皮質における視覚情報処理

大脳皮質における視覚情報処理全体に関しては，サルの脳の切除実験から2つの大きな情報処理経路の存在が指摘されている。頭頂葉皮質を切除したサルと側頭葉皮質を切除したサルでは視覚課題に対する反応が全く異なり，頭頂葉皮質を切除したサルは物の空間位置を判断できないが，側頭葉皮質を切除したサルでは物の形を判断できないことが明らかにされた(Ungerleider & Mishkin,1982)。このことは，V1から頭頂葉に向う背側経路とV1から側頭葉に向う腹側経路では，全く異なる情報を処理していることを示している。これらの背側経路と腹側経路は，空間視系(Where-System)と物体視系(What-System)とも呼ばれている。この区別は，上述のLGNの形状に基づいて分類された大細胞層系と小細胞層系の区別とも類似している。大細胞層系のV1の4Cαの細胞は，4β，V2の太縞，MTの順に投射し，他方，小細胞層系のV1の4Cβの細胞は，interblobs，V2の細縞，V3あるいはV4の順に投射している。更に，大細胞層系の細胞は，MTを経て頭頂葉皮質に向う背側経路に，小細胞層系の細胞は，V4を経て下側頭葉皮質に向う腹側経路につながっている。また，大細胞層系は奥行や運動の情報の処理に関わり，小細胞層系は色や形態の情報処理に関わる。従って，大細胞層系と小細胞層系は上述した背側経路と腹側経路に対応するように見える。しかし，最近では，V4が大細胞層系の入力を受けたり，V1の2層，3層のブロッブで情報の収斂が生じていることなどが明らかにされており，大細胞層系が背側経路(空間視)，小細胞層系が腹側経路(物体視)という単純な図式は成立しないといわれている。すなわち，腹側経路(物体視)と背側経路(空間視)は，小細胞層系と大細胞層系とは別の並列経路として存在すると考えられて

いる。

3．2．1　大脳皮質視覚野（V1）

大脳皮質の第１次視覚野(V1)は，LGNから入力を受ける唯一の領野であり，大脳皮質における情報入力の入口である。V1は，他の新皮質と同様，平行な6層から成っている。中でも4層が発達していて，LGNからの入力を受けている。4層は更にA，B，Cα，Cβの層に分れる。LGNの大細胞層からの入力は4Cα層に投射し，それが更に，2層，3層及び4B層に投射している。小細胞層からの入力は4Cβ層に投射し，2層，3層に投射している。2層，3層は5層や他の皮質へ，4B層は他の皮質へ，5層は上丘や6層に投射し，6層はLGNに投射している。

4C層以外の層の細胞の多くは，特定方向に傾いた細長いスリット光に選択的に反応する方位選択性をもっている。方位選択性細胞には，刺激の呈示開始に反応する受容野領域と呈示終了後に反応する領域が分離している単純型細胞(simple cell)，受容野内のどの場所を刺激してもONとOFFの両方の反応を示す複雑型細胞(complex cell)，受容野内に入る短いスリット光に強く反応するが，スリット光を長くすると反応が抑制される端点停止型細胞(end-stop cell)[注10]がある。4層には単純型細胞が多く，2，3，5，6層には複雑型細胞が多い。サルのV1と視覚前野(V2,V3,V4,MT)にはまた，両眼視に感受性をもつ細胞が多く存在する。これらの細胞は，ごく狭い範囲の最適の視差に対して反応する。これには刺激が注視面よりも近い場合に反応する細胞(TN)と遠い場合に反応する細胞(TF)がある。また，最適視差は持たないが，刺激が注視面よりも近いか遠いかで興奮と抑制のパターンが異なる細胞，視差が0付近の時に興奮する細胞や抑制される細胞などがある。最適視差に対して反応する細胞は，V1よりもV2，V2よりもV3に多い。

4C層の細胞は，右眼と左眼のいずれの情報を得ているかで，幅500μmの2つの帯によって分離している。2，3，5，6層は4C層からの入力を受けて両眼性の入力を受けるが，いずれかの入力をより強く受けている。このような構造を眼優位性コラム(ocular dominance column)という。また，方位選択性細胞は，皮質表面に平行な方向に沿って，細胞の好む線分の傾きが少しづつ変化するが，同じ方位に反応する細胞は皮質表面から奥の方向に並んでいる。このような構造を方位性コラムという。Hubel & Wiesel(1972)は，V1では，右眼優位と左眼優位の帯状コラムが相互に配置され，その直交方向に方位選択性コラムが配置されていると考えた。眼優位性コラムの幅が500μmであるとすれば，左眼と右眼のコラムで1mmとなる。また方位選択性コラムは1mmの間に全方位(180度)が表わされている。視野内の1区画では，この1mm × 1mm ×厚さ2mmの体積の中で刺激の方位とどちらの眼からの情報で

注10）端点停止型細胞は，一時期，超複雑型細胞とも呼ばれた。

あるかを処理していると考えることができる。彼らはこの仮想的構造をハイパーコラムと呼んでいる(Hubel(1988) 参照)。その後，この考えは幾つかの修正を受けている。Hubel & Wieselは，細胞の最適方位が少しずつ変化するため，異なる方位選択性をもつコラムが一列に帯状に並んでいると考えたが，最近の研究では，方位選択性コラムは，車輪のように放射状に構成されており，しかもこの車輪の中心付近の細胞は方位選択性が劇的に変化することが示されている(Bonhoeffer & Grinvald,1991)。更に，2層と3層には方位選択性が弱い細胞が塊として集まっており，この部位はチトクローム酸化酵素(CO)を豊富に含んでおり，斑点状の形状であることから，COブロッブと呼ばれている。COブロッブの中心間の距離は0.5mmで，1つのハイパーコラムには4個のブロッブが埋め込まれていると考えられている。ブロッブは，波長に感受性のある細胞が多く含まれているため，色覚のための構造と見なされている。

3．2．2　大脳皮質視覚前野（V2，MT，MST）

大脳皮質の視覚前野であるV2の細胞は，方位，運動方向，色，コントラストなどに関して，V1と同様の刺激選択性を示すが，幾つかの点でV1と異なる。まず，V2は，V1に比べて受容野が大きく，V1より低い空間周波数に同調する。また，V2の方が，両眼視差に同調する細胞が多い。また，V2において特徴的なことは，主観的輪郭に応答する細胞が見られることである。すなわち，V2の方位選択性細胞の1/3が，主観的輪郭に応答すると見なされている。このことは，V2が，視覚的補間によって輪郭を形成し，対象を背景から分離する機能をもつことを示唆する。V1やV2の主な出力先としてMTがある。

MTは，染色法によってその領域が他と明確に区別でき，また細胞の性質がかなり均質であることから，多くのことが調べられている。MTの受容野は，視野の反対側に反応し，受容野の大きさは，V1やV2などと同様，中心視から周辺視にいくほど大きくなる。また，細胞の多くは刺激の方位と運動方向に選択性をもっている。またその多くは速度に選択性をもっている。また，MTの細胞は，最適刺激の方位と運動方向に従って，コラム構造をとっている。また，受容野内に最適運動刺激を与えても，それに近い受容野の外に背景として同様の刺激を与えると，半数のMT細胞では，その受容野に対する反応が抑制される。これはMTにおいて，刺激と背景の相対運動が検出されていることを意味している。

MTはMSTや頭頂連合野に投射している。MSTや頭頂連合野は，視覚情報の処理のみならず，視覚情報に関連する眼球や手指の動きに関わる。MTから強い投射を受けているMSTの細胞は，大きな受容野をもち，直線，回転，縮小拡大などの様々な運動に反応するといわれている。これらの細胞は対象の運動には反応しないが，観察者が動いた場合に生じる像の動きに反応すると考えられている。また，MSTのある部位の細胞を局所的に破壊すると，円滑的な追跡眼球運動の障害を示すことから，MSTは眼球運動の発現や制御に関わっている

と考えられている。

3．2．3　大脳皮質におけるその他の視覚関連領野

上記以外にも，大脳皮質における視覚情報処理に関連する領野は様々ある。例えば，頭頂連合野では位置の恒常性に関連する細胞が発見されている。位置の恒常性は，眼や頭や体の変化に対する網膜上の刺激位置変化の相対性を処理して，網膜上の座標系から空間座標に変換することによって達成される。頭と体が固定されている場合，この座標変換は網膜情報と眼球の位置情報を統合する機構によって達成される。また，この座標変換は眼球の位置とは別に頭や体に対して不変な位置情報を取得することによっても達成される。V3AやMSTから投射を受けている頭頂連合野の7aやLIPには，網膜上の特定の位置に受容野があるが，眼球が特定の方向を向いた場合(特定の視線を形成した場合)にのみ最大の応答を示す細胞がある。この細胞は，空間上の特定位置に刺激がある時にのみ選択的に反応し，上に示した前者の座標変換システムに相当する。他方，頭頂連合野の7bとVIPの細胞には，眼球の向きとは別に(視線とは別に)，自分の体や頭との相対的な位置に依存して反応する細胞がある。これらの細胞は視覚と体制感覚の両方の入力を得ていると考えられ，上に示した後者の座標変換システムに相当する。

その他の大脳皮質の領野として，V4は，色情報の処理に専門的に関わる領野として知られている。Zeki(1980)は，V4の細胞のほとんどの細胞が波長選択的であり，細胞はピークとなる波長に沿って秩序だって配列し，細胞の一部が色の恒常性に関する性質をもつと主張した。しかし，その後の研究では，色選択性をもつV4の細胞の比率が比較的少ないことや(20％以下)，V4には形や図形パターンに選択性をもつ細胞があることが明らかにされ，また，V4の細胞の多くが形態処理に関わる下側頭葉への入力源となっていることなどから，V4が色の処理のみに関係するということは疑問視されている。

その他の視覚関連領野として図形弁別や対象認知に関わる下側頭葉皮質のITがある。ITは前半部のTEと後半部のTEOから成っている(AIT，CIT，PITによって区分される場合もあるが，AITとCITを合わせたものがTEに，PITがTEOにほぼ相当する)。TEO及びTEの後半部はV4から投射を受けており，その出力先は，嗅周皮質(35,36野)，大脳基底核，前頭葉皮質(8,46野)である。TEは物体視経路の終端を占めている。TEOでは，単純な線分や点に反応する細胞ともっと複雑な刺激に反応する細胞が混在しているが，TEの細胞の多くは，逆T字型，星型の形，横縞などの複雑な刺激にしか反応しない。この場合，複雑な刺激に反応するといっても，その複雑さは１つの物体を特定できるほどのものではない。また，TEの多くの細胞は，刺激の位置や大きさなどの属性が変化してもそれらと独立に反応すること，TEの背側部で機能的なコラム構造が形成されていることなどが知られている。

3．3　大脳皮質における運動情報処理

運動情報処理に特殊化した大脳皮質における中心的領野はMT（middle temporal area）である。このMTという言葉は，当初，新世界ザルに関して用いられた（Allman & Kaas,1971）。MTは旧世界ザルでは上側頭溝（superior temoral sulcus）に位置し，V5とも呼ばれている（Zeki，1974）。近年ではMTの他にMST（medial superior temporal area）も運動知覚において重要な役割を果していることが明らかにされている。ここではこれらMTやMSTの運動情報処理に関する神経生理学的知見を中心に見ていく。しかし，運動情報処理については，ネコやサルのV1やV2に関する神経生理学的研究も少なからずある。ここでは，それらV1やV2に関する神経生理学的知見について最初に述べることにし，その後でMTやMSTについて見ていくことにする。

3．3．1　V1とV2における運動情報処理

Orban, Kennedy, & Maes（1981ab）は，ネコの17野と18野の細胞の運動速度に対する反応に関して以下のことを見いだした。（1）17野の細胞は低速度の刺激に対して，18野の細胞は高速度の刺激に対してより大きな反応を与える。（2）17野と18野の細胞は,低速度に同調する細胞（VLP），広い範囲の速度に同調する細胞（VBB），特定速度に同調する細胞（VT），高速度に同調する細胞（VHP）という４種類に分類される。VLPは主として17野，VTとVHPは主として18野においてみられる。（3）17野と18野では共に，速度に対する感度は視野の離心度と共に変化する。全体的にみると，17野ではVLPの比率は離心度と共に減少するがVBBの比率は増加し，18野ではVTの比率は離心度と共に減少するがVHPの比率は増加する。細胞の分類別にみると，VLPは，17野中心部に集中して離心度と共に減少する。VBBは，17野中心部から離心度と共に増加するが，18野での比率は離心度によって変化しない。VTは，17野のすべての離心度でみられるが，18野では中心視に集中し離心度と共に減少する。VHPは，18野の中心視に存在しないが離心度と共に増加する。（4）17野では，VLPとVTは小さい受容野をもちVBBは広い受容野をもつが，18野では，VBBは小さい受容野をもちVHPは広い受容野をもつ。VBBは，17野ではほとんどが両眼性であるが18野では単眼性である。Orbanらは，上と同様の細胞の方向選択性に関して以下のことを見いだした。（1）半数の細胞は，方向選択性が刺激速度に依存するが，その依存性は17野より18野の方が顕著である。（2）方向選択細胞は17野より18野の方が多いが，18野では離心度と共に減少する。従って17野と18野の違いは中心視において顕著である。（3）18野の方向選択細胞は中心から離れる方向を好むが，17野の細胞は中心に向う方向を好む。以上は17野と18野の機能的差異を示している。Duysens, Maes, & Orban（1987）は，これらのネコの細胞の方向選択性が刺激

速度にどの程度依存しているかを調べたところ，測定した細胞の11％が方向選択性をもち，その内のほとんど(66％)は低速度に反応したが，高速度に反応しなかった。

Orban, Kennedy, & Bullier(1986)は，マカクザルに関して同様の内容を検討した。彼らは，V1の中心視(注視点2deg以内)と周辺視(15～25deg)の細胞，及びV2の中心視の細胞を調べ，以下の結果を見いだした。(1) V1の細胞の速度に対する感度のピークは離心度と共に大きな速度の方向へずれる(V1中心視で上限速度は9deg/s，V1周辺視で上限速度は49deg/s)。V1とV2の中心視では，遅い速度に対して感度が高い。(2) すべての細胞はVLP，VBB，VTの3種類の範疇に分類される。ネコで認められたVHPは認められない。V1とV2の中心視ではVLPが顕著に認められる(71％)。V1では，VLPの細胞は離心度と共に減少するがVBBは逆に増加する。(3) V1の上限速度は受容野の時間的特性と空間的特性をかけあわせた内容と相関する。(4) ほとんどのV1の細胞は方向選択性が刺激速度に依存し，周辺視に比べると中心視のV1の細胞は低速度に対して方向選択性をもつ。(5) V1とV2のいずれも方向選択性細胞の比率は低く，V1の方向選択性は離心度と共に減少する。(6) V1の中心視では，MTと直結するV1の4B層と6層の細胞は，他の層の細胞と比べて，VLPが少なく，高速度に反応し，強い方向選択性をもつ。

以上のサルのV1とV2とネコの17野と18野の反応を比較すると大脳皮質内での運動情報の処理機構が種によって若干異なることがわかる。Orbanら(1986)も述べているが，サルのV1とネコの17野は似ているが，サルのV2とネコの18野は似ていない。ネコの18野はサルのMTに類似した傾向をもっていると考えられる。しかし，両種のいずれにも共通して，V1(17野)の水準では，中心視では低速度に反応する細胞が多く，方位には選択性があるが，運動方向に選択性のある細胞が少ない。また，離心度と共に高速度に反応する細胞が増加し，更に高次の大脳水準に向かうにつれて(ネコでは18野，サルではMT)，高速度に同調する細胞が多くなり，また特定の速度や方向に選択性をもっている。MTでは局所的な運動情報が処理され，MSTや7aでは，更にそれらの局所情報が統合されていると考えられる。

なお，サルのV1とV2の時間・空間周波数特性の違いについては，Foster, Gaska, Nagler, & Pollen(1985)が報告している。彼らによると，V1の68％は低時間周波数に反応する性質をもち，32％は広い時間周波数帯域に反応する。他方，V2の70％は広い時間周波数帯域に反応するが，残り30％は低時間周波数に選択性をもつ。また，空間周波数に対する感受性もV1とV2では異なり，V1は中間の空間周波数から高空間周波数にかけて，V2は低空間周波数から中間の空間周波数にかけて選択性をもつ。従って，V1とV2という異なる大きさの受容野による2段階の分析が行なわれていると考えられる。

3. 3. 2　MTにおける情報処理経路，受容野の大きさ及び解剖学的構造

運動の情報処理に特殊化されているMTへの入力は，主として大細胞層系の細胞が担って

いる。V1の4Cαから4Bを経由してMT，V1の６層からMT，V1の4BからV2の太縞を経由してMTに投射されている（Shipp & Zeki，1985ab，1989ab)。また，V3からMTへ（Ungerleider & Desimone，1986ab)，上丘からMTへの投射もある（Beneveto & Standage，1983)。また，MTはV4やPOと接続している。MTからはMST，FST，VIPに顕著な投射があるが，これらの逆方向の投射もある(Ungerleider & Desimone，1986ab)。MTは，このような様々な経路から運動情報を寄せ集めている。

MTの受容野の大きさは，中心視から周辺視にいくほど大きくなる(離心度0度で大きさが1～3度，離心度20度で大きさが10度程度)。Albright & Desimone（1987)によれば，MTの受容野の大きさと離心度には，

$$RFsize = 1.04 + 0.61 Eccentricity \qquad (3.1)$$

の関係がある(ここで，*RFSize*は受容野の大きさ，*Eccentricity*は離心度を表わす。単位はいずれもdeg)。MTの受容野の大きさは，同じ離心度におけるV1の受容野の大きさの約10倍である(この数字は，V1の方向選択性細胞を含めない場合である。V1の方向選択性細胞の受容野は大きいので，これを含めると3倍程度に縮小される)。また，Gattass & Gross（1981）やAlbright & Desimore（1987)は，MTの網膜－皮質拡大因子*M*（受容野中心の移動距離の平均値(deg)に対する電極の移動距離(mm)の比率）が，

$$M = 1.14 Eccentricity^{(-0.76)} \qquad (3.2)$$

であることを示唆した。これは離心度1度で皮質の大きさが1.14mm/degに対応する。これをV1と比較すると(V1の網膜－皮質拡大因子は議論の対象となっているが)，V1では離心度１度で皮質の6-8mm/degに対応するので(Dow, Snyder, Vautin, & Bauer，1981)，MTはV1の細胞の内の1/5から1/3が関与していることが考えられる。しかし，Ericksonら(1989)は，MTでは離心度１度で皮質の3.3mm/degに対応し，また，中心視と周辺視の受容野の大きさの比率はV1とMTで共に0.1であると報告されている。受容野の大きさは測定する動物の大きさによっても異なるといわれ，離心度と受容野の大きさに関するV1とMTの比較についてはまだはっきりした結論が得られていない。

Albrightら(1984)は，MTの皮質に電極を差し込む際，深度を変えて垂直方向に差し込んでも最適方向があまり変化しないが，差し込み角度を少しずつ変えると最適方向も少しずつ変化することを見いだした。また，同じ方法で差し込み角度を変えても，ある場合には最適方向が180度変化することを発見した。これらより，MTは，図3．1のようなコラム構造(運動方向性コラム)をもっていると推定した。図上，隣接する細胞同士の最適運動方向は少しづつ変化して，皮質上0.5mmにおいてはそれが180度回転し，それらに直交する方向

0.5mmの部位に，方向の軸は同じであるが逆の方向に同調する細胞が並んでいる。この0.5mm四方の領域では，V1のハイパーコラムのように，視野内の1点における運動方向と方位の情報が処理されると考えられている。Albright(1989)はまた，特定方向に選択的なMTの細胞の受容野の重複(over-representation)が周辺視において多いことも見いだしている。

3．3．3　MTにおける運動情報処理

MTが運動の情報処理に特殊化されていることは，MTの破壊実験によって示すことができる。Newsome & Paren(1988)は，マカクザルにランダム・ドットの運動パターンの方向を弁別する課題の訓練を施した後に，MTのある一部を破壊してその行動を観察した。訓練後の2方向の弁別では，ドット数の比率で3％が特定方向に動き，残りがランダムな方向に動く場合でも，その3％の方向を弁別することができた。しかし，MTのある一部を神経毒(neurotoxin)で破壊した後に，対応部位で同様の閾値を求めると，閾値は4倍から8倍に増加した。しかし，刺激呈示位置を変更した場合には閾値の変化は見られず，また，破壊部位ではコントラストや色の弁別などは正常であった。これらはMTが運動の情報処理に特殊化されていることを示している。このような見解を裏づける証拠としては他にも，MTの一部の細胞群を電気的に刺激すると運動弁別課題の遂行が妨げられるという報告(Salzman, Britten, & Newsome,1990)や，以下に示す電気生理学的な知見がある。

MTに関する電気生理学的研究では，運動方向に選択的な細胞の比率がきわめて高いことが示されている。方向選択性の定義は必ずしも定っていないが，多くの研究結果を総合するとおよそ80％の細胞が方向選択的である(Maunsell & Van Essen，1983; Mikami, Newsome, & Wurtz，1986; Rodman & Albright，1987; Snowden, Treue, & Anderson, 1992)。V1ではこの比率が20％にも満たないとされている(De Valois et al.，1982; Hawken et al.，1988)。しかし，V1の中でもMTに投射している4B層や6層のみであれば，方向選択的な細胞の比率が多いため比率は約40％になる(Hawken et al.,1988)。しかしそれにしてもMTの80％という比率はかなり高い。このことから，MT細胞の方向選択性という特徴は，V1からその基本的な特徴を受け継いでいるが，他の領野からの情報を統合して作られていると見なされている。Albright (1984)は，特定方向に選択的なMTの細胞の最適方向からのずれに対する応答から，方向選択性に関する同調反応を調べ，その同調曲線がガウス関数になることを示した。ガウス曲線のピークの半分の高さの半値幅は，スポット光で52度，スリットで45度，ランダム・ドットで41度であった。Snowdenら(1992)は，ランダム・ドットを用いて同様の数値を求め，52度という値を得ている。

MTの代表的な研究として知られるMaunsell & Essen(1983)の研究では，マカクザルから以下の結果が見いだされた。(1) MTは高度な方向選択性を有し，ある細胞の最適方向に対する反応は逆方向の10.9倍の反応を示した。(2) 多くの細胞は刺激速度に鋭く同調した。あ

る細胞では，最適速度の2倍の速度になると反応が最大反応の半分以下に減少した。7.7倍の速度範囲では，平均すると，最大反応の半分よりも大きい反応を示した。異なる細胞に対する最適速度の分布はunimodalで，ピークは32deg/s（測定範囲2～256deg/s）。離心度の影響は顕著でないが，0degから20degと離心度が変化すると，最適速度は3倍程度に増加した。（3）MTの多くの細胞は，静止刺激の方位に対しても選択性をもつが，静止刺激では運動刺激に比べて僅かしか反応しない。一般に，最適方位は運動方向に垂直な方位である。以上の結果はMTが，速度と方向の選択性をもち運動分析に特殊化されていることを示している。しかし，彼らが示したMTの速度選択性細胞の比率は82％（89/109）であったが，Lagae, Gulyas, Raiguel, & Orban（1989）の研究では51％であった。Orban（1991）は，この違いが，反応基準に依拠していると指摘した。彼によれば，Van Essenらは，平均発火頻度を反応基準としているので，MTのみならず，V1，V2，VP，V3などの細胞もその多くが速度選択性をもち，V1とMTでは差がなくなるが，Orbanのグループでは，最高発火頻度を反応基準としているので，V1（10％）とMT（50％）で違いが生じる。この反応基準に関しては，方向選択性についても同様の議論がある。方向選択性の指標となるDI（Direction Index）やMDI（Mean DI）の基準を何％にするか，V1やV2でどの層を測定するかなどによって方向選択性細胞の比率は変化する。

MTの細胞は運動方向のみならず，速度の大きさに対しても選択的であるといわれている。Rodman & Albright（1987）は，MTにおける方向選択的な細胞を3種類の型に分類した。その1つは，特定方向に選択的であると共にその反対方向の運動にも，同様に反応する細胞のタイプである（S1）。第2のタイプは，特定方向に選択的であるが，反対方向の運動には抑制的な反応を示すタイプである（S2）。そして第3は，特定方向に選択的であるが反対方向の運動には何も反応を示さないタイプである（NT）（図3．2参照）。これら細胞の数の比率は，S1：S2：NT＝19：18：7であった[注11)]。彼らはまた，3つのMT細胞について，速度関数としての運動方向への同調を調べ，図3．3の結果を得た。この図において曲線のピークの形は変わらないが，反応の大きさは，細胞毎，速度毎に変化し，また，同調の半値幅には一貫性が認められない。なお，V1にも，速度に同調する細胞があることが知られているが（Orban et al.，1986），それらのV1の最適速度よりMT細胞の最適速度の方が大きい（Van Essen，1985）。しかし，低速度におけるカットオフは，MTとV1では変らないとされている（Lagae, Raiguel, & Orban，1993）。また，MTの最適速度の離心度に伴われる変化はあまり見られない（Maunsell & Van Essen，1983; Lagae et al.，1993）。このような離心度に伴う速度属性に対する反応の変化の少なさは心理物理学的知見との大きな違いを示している。

なお，Rodman & Albrightらの研究では，実験においてスリット光の反復を用いているた

注11）測定した細胞数で示した。

め，速度に同調すると見なされた細胞が実際には時間周波数に同調していた可能性がある。V1の細胞については，時間周波数に同調するという報告があるが(Tolhurst & Movshon, 1975; Holub & Morton-Gibson，1981; Foster, Gaska, Nagler, & Pollen，1985)，MTの細胞が，速度と時間周波数のいずれに同調するのかは明らかではない。Newsome, Gizzi, & Movshon（1983）やMovshon, Newsome, Gizzi，& Levitt（1988）は，MTの幾つかの細胞は，時間周波数ではなく，速度に選択性をもつと述べている。この見解を支持するにはもっと多くの証拠が必要である。

3．3．4　MTにおける運動方向間の相互作用

MTの多くの細胞は最適方向に動く小さな線やドットに対して大きな反応を示すが，ドットなどの配列から成る大きなパターンに対しては反応しない(または反応がきわめて小さくなる)ことが旧世界ザル(Allman, Miezin, & McGuiness，1985ab)と新世界ザル(Tanaka, Hikosaka, Saito, Yukie, Fukada, & Iwai，1986; Lagae et al.，1989; Born & Tootell，1992)のいずれの研究でも示されている。また，単独では最適方向に動く線刺激に大きな反応を示す細胞が，その線刺激と同じ方向と速度をもつような(受容野外の)背景刺激を加えると反応しなくなる，あるいはまた，背景刺激の運動方向を線刺激の逆にすると，線刺激に対する反応が更に高まることが知られている。これらの背景刺激の効果が示すように，MTでは，当該の細胞に対して隣接細胞が受容野の枠を越えて影響を及ぼすことを示している。また，背景刺激と線刺激が同じ方向と速度をもつ場合には，当該の細胞に対して隣接細胞が最大の抑制の効果をもつことが知られている。このような周辺の細胞による抑制は，V2では見られるが，V1ではほとんど見られない(Orban, Gulyas, & Spileers，1987)。MTではこのような抑制効果を示す細胞が過半数を占めるといわれ，MTのV1(4,6層)からの入力層以外の層に多い。MTの皮質は染色法(marker 2 deoxyglucose)によって明暗の2種類のしみに分離できる(Born & Tootell，1992)。明るい領域の細胞は，拮抗的効果をもつ周辺をともなうが，暗い領域の細胞は，そのような効果をもたないか促進的効果をもつ周辺をともなうといわれている。これらの細胞の機能上の違いとして，小さな対象に応答する細胞は図と地の分離に関わり，周辺をともなう大きな領域の細胞は動物自らの動きに関わると考えられている。なお，運動プラッドを用いた研究においては(Movshon, Anderson, Gizzi, & Newsome，1985; Rodman, Gross, & Albright，1989, 1990)，MTの細胞の1/4がパターン全体の運動に選択的に反応し，残りの多くは，要素の運動に選択的に反応することが知られている。

運動方向の異なる2つのランダム・ドット・パターンを同時に呈示すると，運動の境界(motion border)や透過性の知覚が生じる。Snowdenら(1991)は，このような刺激を用いて，V1とMTの細胞の反応を比較した。それによると，ある運動方向に選択性をもつMTの細胞は，最適方向と同じ方向に運動する周辺に取り囲まれると，反応は減少したが，V1ではそ

のような減少が認められなかった。Snowdenらの結果は，運動の境界が受容野内にある場合でも無い場合でも，相対的運動によって抑制を受けることを示している。これらの細胞の抑制がもつ役割りとして，ランダム・ドットのような複雑な刺激に固有なノイズを除去することが考えられている。

3．3．5　MSTにおける運動情報処理

MTの前方にはMTから強い投射を受けているMSTがある。MSTは，MTと異なり，染色法を用いても明確な領域の境界が見いだせない。そのため，MTとMSTの中間に位置するMTpなどは名称上はMTに属するが，機能上はMSTに属すると考える研究者もいる。MSTは，受容野の大きさや機能上の違いによって他の領域と区別されている。また，MSTは受容野が大きいため(平均約40度)，離心度による反応の違いを調べることが難しい。MTの背側部はMSTdと呼ばれ，中心視に近い受容野をもっている。また，FSTに近いMTの前部の領域も中心視に近い受容野をもっている。他のMSTの領域は，方向選択性をもつことで共通している。以下では特徴が大きく異なるMSTの背側部(MSTd)とMSTの側方部(MSTl)について述べる。

MSTdの細胞で最も特徴的なことは，受容野内での相対的運動に反応することである。ある種の細胞は，単純な移動パターンに，他の細胞は回転パターンに，また別の細胞は拡大パターンや縮小パターンに選択的に反応する。MSTdではまた，視覚刺激の大きさや両眼視差と密接に関連する奥行方向の運動に反応する細胞も見いだされている(Toyama, Komatsu, Kasai, Fujii, & Umetani，1985; Sakata & Kusunoki，1992)。これらの細胞では小さな刺激の運動よりも大きな視野の運動に対して大きな反応を示す(Komatsu & Wurtz，1988; Tanaka & Saito，1989; Duffy & Wurtz，1991)。これらの細胞は，スリットやドットなどの単独の動きにはほとんど反応しないが，動物自身が動くことによって生じる刺激変化に反応するため，光学的流れ(optic flow)を知覚する上で重要な細胞であると仮定されている。あるいはまた，自らの運動を知るために重要な細胞であると考えられている。MSTの細胞の構成に関していえば，MTには様々な方向に同調する細胞が含まれているので，MSTもそれと同様，回転運動，渦巻運動，縮小運動，拡大運動など，様々な光学的流れに対してそれぞれ別個に反応する細胞があるとも考えられる。しかし，MSTdが光学的流れを極座標の次元で分析しているという考えもある(Graziano, Andersen, & Snowden，1994)。時計回りの渦巻運動は，極座標空間上では縮小運動と時計回りの回転運動の中間に位置するが，Grazianoら(1994)は，MSTdには，縮小運動にも時計回りの回転運動にもある程度反応するが，時計回りの渦巻運動に最大の応答を示す細胞を見いだした。彼らはまた，MSTdの1つの細胞の受容野上の異なる幾つかの部位に小さな運動刺激を呈示して，それに対する反応を調べたところ，ある種の細胞では，どの部位の刺激に対しても同じ反応を示し，例えば，反時計方向の動きには反

応しないが時計方向の動きに反応する，あるいは，縮小方向の動きには反応しないが拡大方向の動きに反応することを見いだした。これらからは，MSTdの細胞がMTから秩序だった仕方で入力を受けていることが考えられる。すなわち，例えば，MSTdにおいて拡大方向に反応する細胞は，上方向，下方向，左方向，右方向など，多方向に同調するMTの細胞から入力を受けるというようなモデルが考えられる。この様なモデルは他の研究者によっても提出されている(Tanaka, Fukada, & Saito，1989; Zhang, Sereno, & Sereno, 1993)。

MSTlの細胞は，MSTdとは異なる特徴をもっている。それらの細胞は，光学的な流れには反応しないが(Tanaka, Sugita, Moriya, & Saito，1993)，動く小さなパターンにのみ反応し，パターンが大きくなるにつれて反応が小さくなる。しかし，MSTlの細胞の中には，動く小さなパターンに反応すると共に，それが呈示されない場合でもその背景が逆方向に動くと反応する細胞がある。それらのMSTlの細胞は，図と地を分離して対象の周辺に対する相対的な運動に対して反応する。これらの反応は，MSTdがパターン全体に対して反応するのとは対照的である。

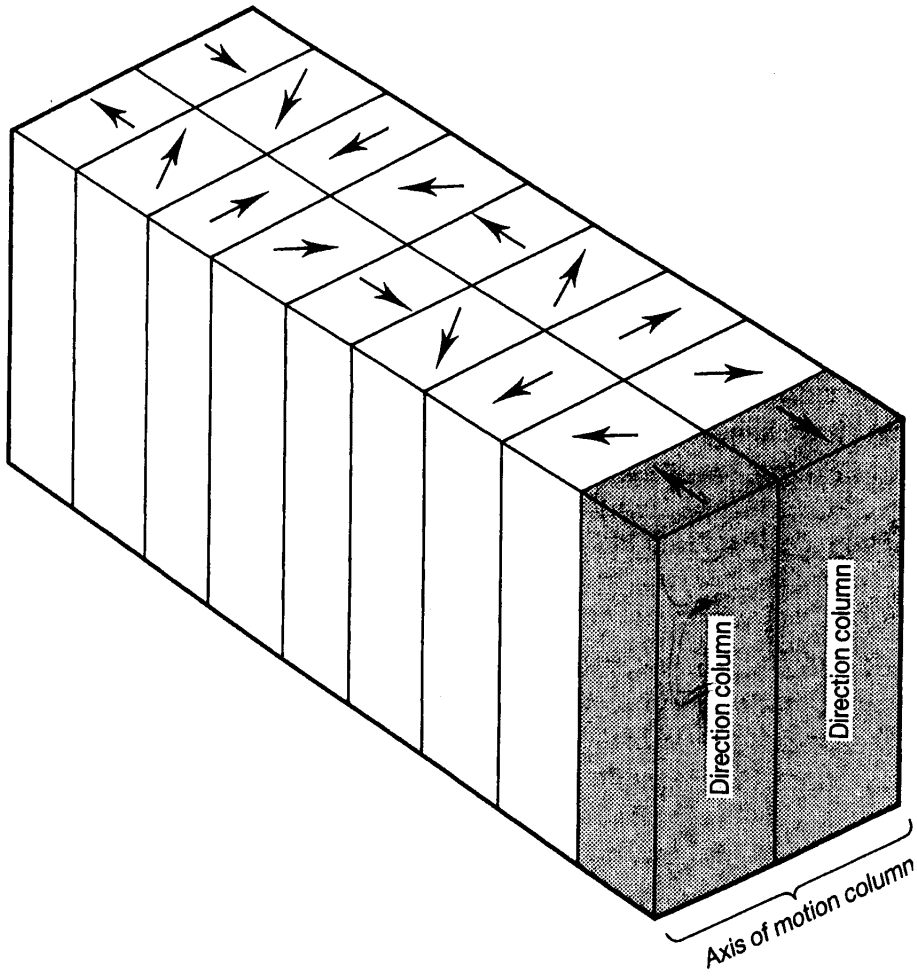


図3.1.　MT野の方向コラム。各コラムではすべての細胞が同じ選好方向を有している。コラムの中をある方向に動いていくと，選好方向が小さなステップで変化する。しかし，それに直交する方向では選好方向は反対方向となる。(Albright et al. (1984)より引用)

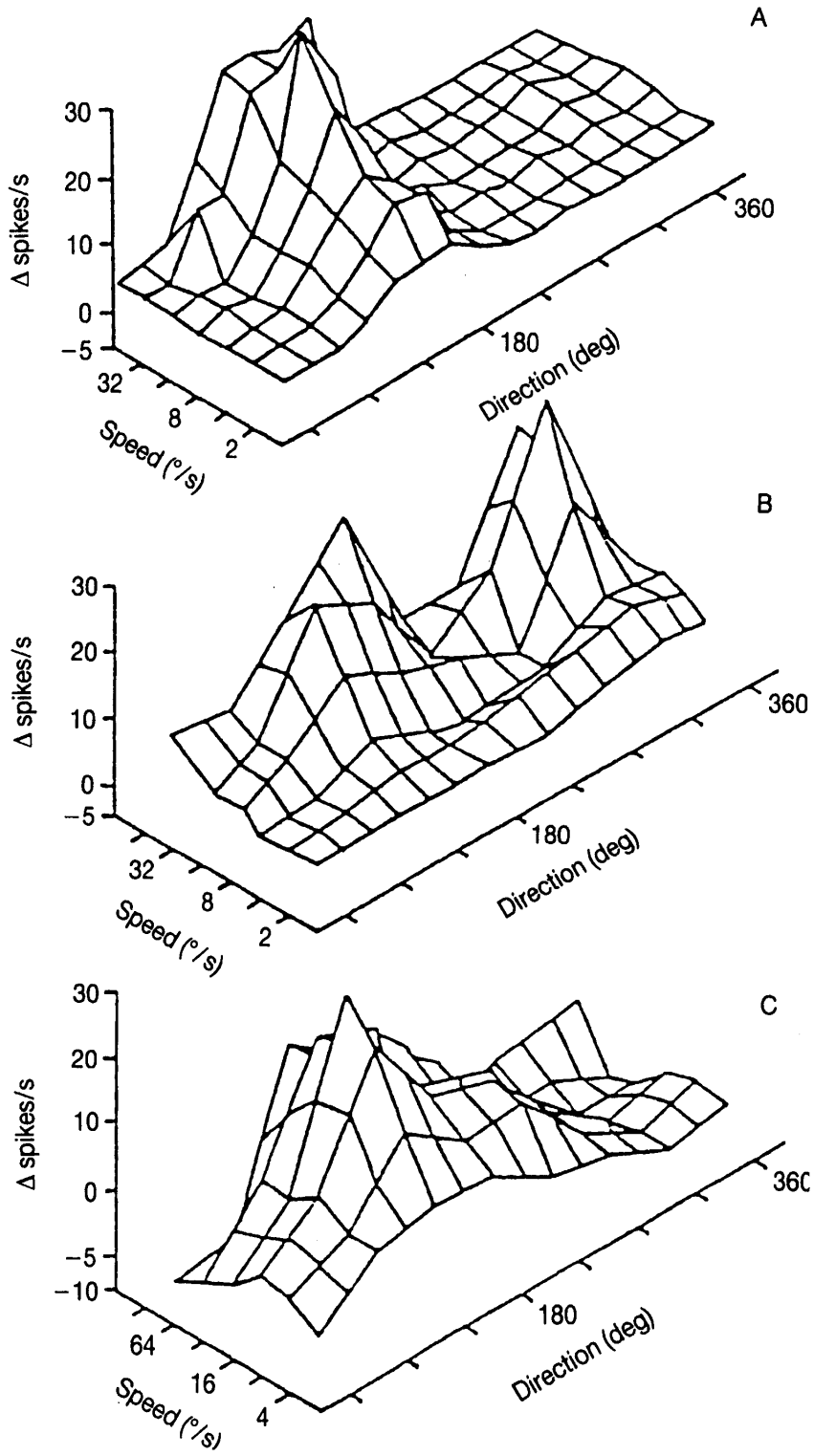


図3.2. 様々な運動方向と速度に対する３つのMT細胞の反応を示す３次元プロット。A: 選好方向では速度に依存して強い反応を示すが，その反対方向では速度に同調しない細胞(NT type)。B: 選好方向も非選好方向も速度に関して同じ同調を示す細胞(S1type)。C: 選好方向に同調するが，その反対方向には正反対(reciprocal)の同調を示す細胞(S2type)。(Rodman & Albright (1987)より引用)

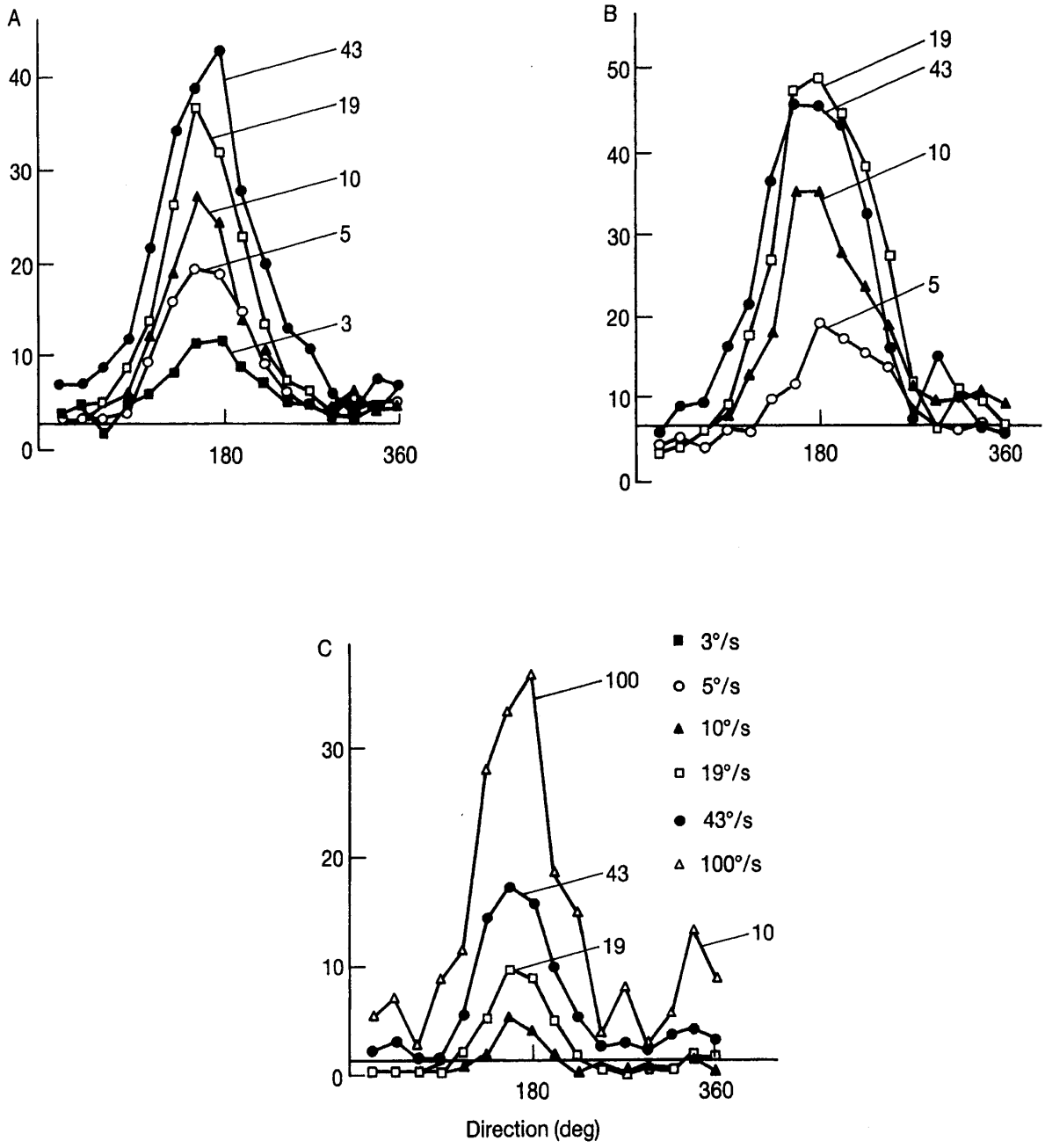


図3.3.　様々な速度に対する ３つのMT細胞の方向に対する同調性。速度の変化は方向への同調より反応率に対応して変化する。(Rodman & Albright (1987)より引用)

第４章　運動知覚のモデル

運動知覚のモデルといっても様々なものがある。しかし運動視の基本は，その質的側面としての方向の検出と量的側面としての速度の知覚の2つである。本章では，この運動方向の検出と速度の知覚に関する代表的なモデルを概観する。これまで提出されてきた多くの運動知覚のモデルは，運動方向の検出のモデルであり，速度知覚のモデルの多くはその延長上に考えられてきた。運動検出の古典的なモデルとして，動物の運動視をモデル化したHassenstein & Reichard（1956）やBarlow & Levick（1965）のモデルなどのReichardt型のモデルが知られている。これらは，2つの受容器を仮定するという意味ではbilocalモデルとも呼ばれ，また2つの相関が取られるという意味ではcorrelationalモデルとも呼ばれており，しばらくの間，人間の運動検出のモデルを考える上での基盤となっていた。その後，Marr & Ullman（1981）の計算論的アプローチによって勾配検出(Gradient Detector)モデルと呼ばれる運動検出モデルが提出され，注目された。その後，様々な運動検出のモデルが提出されたが，中でも重要なのはイメージ運動の特集が組まれた1985年のJournal of the Optical Society of Americaに掲載された3つのモデルである。それは，Watson & Ahumada（1985），Adelson & Bergen（1985），そしてVan Santen & Sperling（1985）のモデルである。これらは，その後の運動検出モデルの基礎となり，しばしば引用されている。速度知覚のモデルとしては，これらの運動検出のモデルの延長として考えられたものが幾つかある。その他，速度知覚固有の問題に言及したモデルがある。ここでは，それらのモデルを，上に示した順に概観していく。

４．１　運動検出モデル

既に第2章で触れたように，厳密にいえば，運動の検出と運動方向の弁別は区別されるが，これまでの運動知覚の研究において，その区別は必ずしも明確ではなかった。以下に示す運動検出のモデルも，厳密にいうと，例えば左右のいずれの方向に運動したかを出力させるという運動方向弁別モデルである。

4．1．1　Reichardt型モデル

Barlow & Levick（1965）のモデルは，図4．1Aに示すような単純なモデルである。R_1とR_2は光受容器を示し，左方向に動いた時，R_1とR_2の信号が各々直接的に出力されると考える。左

方向に動いた時，R_1からの信号が△tの時間だけ遅れて伝達され，R_1からの信号と同時にゲートに達する。この時，R_2からの信号はゲートの出力を抑制するため，ゲートは発火しない。Hassenstein & Reichard（1956）のモデルは，図4．1Bに示した様に，遅延がローパス・フィルタに置き換えられていることを除いて，Barlow & Levickのモデルとほとんど同じである。これらのモデルには，2つのRを同時に刺激する場合のように，大きな静止刺激を呈示したり，不感方向にゆっくり動く刺激を呈示するとゲートが応答してしまうという問題点がある。

4．1．2　勾配検出モデル（Marr & Ullman，1981）

Marr & Ullman（1981）のモデルは，受容野におけるゼロ交差の検出を運動方向の検出と結びつけたモデルである。受容野の感度分布はガウス関数の差（Difference Of Gaussian，*DOG*）で記述できるが，*DOG*は$\nabla 2G$（画像をガウス関数でぼかした後に，2階微分をとること）で近似できる。$\nabla 2G=0$はゼロ交差である。生理学的には，網膜と外側膝状体のX細胞を仮定する。図4．2Aの分布を時間で微分すると，結果は$Y=\delta(\nabla 2G*I)/\delta t$であり，その分布は図4．2Bと図4．2Cである。これがゼロ交差において正であればゼロ交差は右に動き（図4．2B），負であれば左に動くとみなす（図4．2C）。エッジが反対のコントラストをもつと方向は逆になる。X＋Y＋X－のユニットが同時に活動して右方向へ，X＋Y－X－のユニットが同時に活動して左方向への運動が検出される。このモデルの特徴は，局所的に測定すればよいということ，時間遅れは導関数を計算することに要する時間であること，また検出器が高感度であることである。Barlow & Levick（1965）のモデルとの相違点は，ゼロ交差が最初の検出器から次の検出器を通過するまで待つ必要がなく，即座に応答して非常に小さい変位に対しても敏感であることである。また，左右の検出器が同じであるという推測は必要がないため，対応の問題を回避できる。このモデルの生理学的実現は次のように考える。ゼロ交差のセグメントの検出は，外側膝状体のX細胞がON中心型細胞とOFF中心型細胞を経由して$\nabla 2G$の正と負の部分を伝える。ゼロ交差セグメントの検出は，論理ANDゲートを通して，ON-OFF中心型のX細胞を結合することである。時間微分は過渡的チャンネルが対応し，外側膝状体のY細胞が対応している。すなわちX細胞は$\nabla 2G$を送信し，Y細胞はそれを時間で微分した情報を伝達するということである。

4．1．3　Linear Sensorモデル

Watson & Ahumada（1985）の運動知覚モデルは2段階のセンサーからなっている。1つは，スカラセンサーであり，もう1つはベクトルセンサーである。スカラセンサーは個々の運動検出器に相当する。各スカラセンサーは方位や方向，空間周波数に選択性をもっている。しかし個々のスカラセンサーの出力からは，知覚される方向や速度に関して曖昧な判断しかできない。その曖昧性は沢山のスカラセンサーの反応の統合によって解決する。この統合はベク

トルセンサーによってなされる。

個々のスカラセンサーは, 図4. 3のように, 空間(水平, 垂直)フィルタや時間フィルタなどから成っている。時間フィルタは比較的低い空間周波数に対して時間的な感受性をもっている。水平フィルタは余弦関数とガウス関数, 垂直フィルタはガウス関数で, これらは2次元のガボール関数で, ネコやサルの皮質の単純細胞の受容野に近似する。時間フィルタと空間フィルタは各々2つの葉部(lobe)をもち, それらを組み合せると4つの葉部になるが, 方向検出のため, それらはヒルベルト(Hilbert)変換によって2つに絞り込まれる。ヒルベルト変換された2つの関数は, 1/4位相差(quadrature)のペアを形成する。時間遅れは遅延したインパルス$\delta(t-\tau)$によって合成積を求めた結果で表現される。ここで信号は主経路と1/4位相差経路に分岐し, 1/4位相差経路では時間次元と空間次元のヒルベルト変換が施される。最後にこれら2つの経路からの出力を合計し, これが時空間周波数次元のどこに位置するかによって運動方向が特定化される。各スカラセンサーは, 特定の空間周波数と方向に選択性をもち, センサーの反応の時間周波数はそのセンサーの方向におけるイメージ要素の速度に近似する。つまり, その時間周波数はイメージ速度の要素の1つを符号化したものと仮定される。

各センサーの標本密度は空間周波数に比例し, 高空間周波数に対して多くのセンサーがある。また, 各センサーは, 速度について曖昧な情報しか提供せず, 図4. 4のように特定方向における速度ベクトルの1つの要素のみを伝達する。しかし, 方向グループ(direction group)と呼ばれる複数のセンサーの反応が速度ベクトルの幾つかの線形的に独立した要素を提供し, それらより単一のイメージ速度の評価への変換がベクトルセンサーによってなされる。ベクトルセンサーの仮定によって窓枠問題(aperture problem)が解決される。

Watson & Ahumada(1985)は, シミュレーション実験によって, 仮現運動や人間の手の動きのパターンなどを入力とした場合のスカラーセンサーとベクトルセンサーの反応を調べ, モデルの妥当性を検証した。このモデルは, 大脳視覚皮質には, 特定の空間周波数と方位に選択的に反応する細胞が存在し(方位は10種類程度), それらの細胞が, 離心度と共に低空間周波数に同調しやすくなり, 標本密度が荒くなるなど, 神経生理学的知見と合致する仮定を含んでいる。また, このモデルでは, 刺激速度は, それぞれのユニットに付着した速度要素(時間周波数)を総合して評価されると仮定している。これは, 17野(V1)や18野(V2)において方位に選択的な細胞がそれぞれ速度情報をもち, それらが更に高次の中枢(MT)において統合されるという可能性を考慮すると, 生理学的観点とも矛盾しない。

4. 1. 4　Energy Detector モデル

Adelson & Bergen(1985)の運動知覚モデルは, 時空間エネルギーモデルともいわれ, 空間的なインパルスの反応と時間的なインパルスの反応を結びつけた時空間エネルギーを想定する。この基本仮定は, 他の運動検出モデルでも共通している。Adelson & Bergen のモデルで

は, 時空間インパルスの反応は, 空間的なインパルスの反応$H_s(x)$と時間的なインパルスの反応$H_t(t)$をかけあわせた, $H_{st}(x,t)=H_s(x)\cdot H_t(t)$によって表現される。

時間軸上のあるユニットの出力は, その単位のインパルスの反応を時空間入力パターンで合成積(convolution)を求めた結果であり, 空間内の様々な位置にある似たユニットの配列は, 空間入力と時間入力の合成積を算出すると考える。チャンネルはフィルタとして作用し, それは刺激の時空間エネルギーをいくつか通過させる。たとえば, 図4. 5において右へ動いて次に左へ動く図4. 5Aのパターンが呈示された場合, 図4. 5Bのようなインパルス反応との合成積を求めると, 図4. 5Cのような出力を得る。この図において, 動いている部分は強い反応を示すが, 静止している部分は空白である。しかしこのユニットでは方向を特定化できない。そこで, ユニットの出力インパルスとして, 傾いたガボール関数を用いる(図4. 5E参照)。その結果, 図7. 5Fのように, 出力は右方向のみに強い反応を示す。

このような時空間的フィルタには, 白―黒エッジと, 黒―白エッジでプラスとマイナスが逆の出力結果となるという位相の問題を内包している。そこで1/4位相差(quadrature)のペアをフィルタとして用いて, 正弦波と余弦波の位相を通過した出力を2乗して合計をとる。合計は$sin^2+cos^2=1$となり, コントラストの信号が無視できる。生理学的には, 空間的フィルタと時間的フィルタは図4. 6のように組み合わされると仮定する。

速度知覚に関してのみ着目すると, このモデルでは左右の運動チャンネルは拮抗するようにホックされ, 右方向に動いた時は正, 左方向に動いた時は負, 静止や反相縞フリッカーに対してはゼロの出力を与える(図4. 7参照)。コントラストは検出器の反応に影響を与え, 速度の大きさはコントラストに依存する。運動縞は3つのチャンネル(例えば, 右チャンネル, 左チャンネル, 静止チャンネル)を刺激し, 速度知覚はこれら複数のチャンネルの相対的反応に依存する。コントラストを変化させると反応の絶対値は変化するが, 比率が変化するとは限らない。比率がくずれると, 知覚速度はコントラストと共に変化する。速い速度あるいは小さいコントラストでは, 比率を算出する時の分母が小さくなり, 速度評価は信頼できなくなる。速度評価の基準は静止パターンである。

彼らもまた, このモデルに従ってシミュレーション実験を行ない, 仮現運動, 脱基本波運動(fluted square wave illusion), 逆ファイ現象(reversed phi)などの運動錯視が説明できることを例示した。このモデルは, Watson & Ahumada(1985)のモデルと同様, 方向の検出, 位相の問題を解決し, 仮現運動などの運動知覚の基礎的問題に対処している。

4. 1. 5　Elaborated Reichardt Detector(ERD)モデル

Van Santen & Sperling(1985)は4. 1. 1に示したReichardt型モデルを精緻化したモデルを提出した。Reichardt型の運動検出モデルでは, 点刺激などの単純な刺激に対応する受容野をもつ検出器が仮定されているが, そのような受容野は人間の受容野として適切ではない。ま

た，それらのモデルは，空間的なエイリアスの問題を内包している（正弦波縞などに対しては位相条件によって実際の運動方向とは反対方向の信号を出力してしまう）。ERDモデルはこれらの問題に対処するために考案された。

ERDモデルの骨組みは図4．8に示されている。空間周波数フィルタのSFや時間統合フィルタのTAを除くと，Reichardt型モデルと同じである。この図で示されるように，運動検出器は2つの受容器をもつ2つのサブユニットから構成されている。各サブユニットに対する入力は時間的な輝度パターンとして与えられる。すなわち，運動刺激は，時空間的に変化する輝度パターンとして考えられる。各サブユニットの出力は，空間的に異なる2点に対応した2つのチャンネルから算出される。検出器の出力は，2つのサブユニットの出力の差によって与えられる。図でSFとして示されているのは，受容野を意味する空間フィルタである。2つのサブユニットの空間フィルタの最適同調周波数は$\frac{\pi}{2}$ずれている。すなわち，検出器の2つの空間フィルタは，空間的に1/4位相差（quadrature）があるペアを構成する。また図でTFとして示されているのは，時間遅延フィルタである。時間フィルタもまた位相を時間的に1/4周期遅延させる働きをもっている。空間フィルタと時間フィルタからの出力は，図ではX印で示された位置で，乗算の演算が遂行される。この乗算の演算は，神経生理学上，抑制の操作に近似すると考えられている。図上のTAでは，時間的統合を意味する演算が遂行される（フーリエ変換して乗算する（時間的に積分する））。最後に，図で―印で示された位置において，2つのサブユニットからの出力の差が算出され，その符号のプラス・マイナスの違いが運動方向の違いを示す。

ERDモデルにおける基本的な仮定は，既述したLinear Sensorモデルやエネルギー検出モデルとほとんど同じである。Van Santen & Sperling（1985）の論文では，ERDモデルが，それらのモデルとどのような関係にあるかについて説明されている。これについては次項で取り上げる。またこの論文では，ERDモデルの実際の振る舞いを示すためにシミュレーション実験を行ない，正弦波縞の動き，反相縞やON-OFFで変化する縞の時間的変化，正弦波縞を組み合わせた複合縞の仮現運動などが，ERDモデルによって説明できることが例示されている。

4．1．6　運動検出モデルの比較

上に示したほとんどのモデルで共通しているのは，2つの入力チャンネルのペアを仮定していることである。また，古典的なReichardt型モデルを除くと，いずれも時空間的な受容野や2つのチャンネルのフィルタ関数における1/4位相差の関係が仮定されている。Mather（1994）は，Reichardt型モデルを除いた上の4つの運動検出のモデルを比較し，その共通性と相違性について解説している。以下では，それを要約して示すことにする。

Mather（1994）によれば，運動検出器は，周波数スペクトルの小さな非対称領域をサンプルすることによって運動の時空間的なサインが検出される。このサインを出力させるために様々

なモデルがある。その操作の基本原理は同じであるが，構造が異なる。操作の基本原理として，局所的な空間フィルタと時間フィルタの出力を結びつけて，時空間平面上に傾いた方向に選択的な受容野が構成されることを仮定する。要素として傾いていないフィルタを用いて，時空間的に傾いた受容野を構成するために，要素の受容野間で1/4位相差の関係を用いる必要がある。すなわち，方向選択性反応は，時間空間的な1/4位相差を示す対となる受容野の出力の組み合わせによって構成される。その実装の詳細はモデルによって異なる。例えば，1/4位相差関係は，ガボール関数（Gaus×Sine）によって実現できるとされているので，多くのモデルでは，その実装としてガボール関数が用いられるが，それ以外の関数が用いられる場合もある。また，あるモデルでは2つの経路の線形性が仮定されるが，他のモデルでは非線形性が仮定される。

Watson & Ahumada（1985）のLinear Sensorモデルでは，図4．9のように，*S*と*QS*のような空間フィルタ，*T*と*QT*のような時間フィルタを仮定し，時空間的反応が，それら両方のフィルタの合成によって得られると仮定している。2つの経路の出力は，線形的な時空間的に傾いた受容野を構成するように加算される。彼らはバンドパスの空間フィルタとローパスの時間フィルタを用いた。中図の2つの図を加算すると下図のようになる。左図は左方向の運動を検出する受容野，右図は右方向の運動を検出する受容野を示している（重ね合わされた図の白い領域の傾きが運動方向を示す）。検出器は線形であり，その出力は，その空間周波数の帯域内でのイメージ要素と同じ時間周波数において時間的に振動する。この振動はイメージ速度を評価するために利用される。

Adelson & Bergen（1985）のエネルギー検出モデルも時間フィルタと空間フィルタの1/4位相差ペアを用いて構成されている。彼らは図4．10のような4つの要素の受容野を仮定した。フィルタのペアが与えられると，図の1行目のような，時間反応と空間反応の合成（*(S.T)*，*(QS.T)*，*(S.TQ)*，*(QS.TQ)*）からなる4つの異なる要素の時空間的な領野が構成される。要素間の加算と差を取ることによって右方向の運動に対して傾いた検出器を2つ，左方向の運動に対して傾いた検出器が2つ構成できる。右方向の検出器は*(S.T)*＋*(QS.TQ)*と*(S.TQ)*－*(QS.T)*で構成され（2行目と3行目），左方向の検出器は*(QS.T)*＋*(S.TQ)*と*(S.T)*－*(QS.TQ)*で構成される（4行目と5行目）。（マイナスの演算は位相を180度ずらしており，白黒が反転する）4つの検出器はWatson & Ahumada（1985）のものと基本的に同じである。各検出器の反応は運動刺激のコントラストの極性に依存している。しかしWatson & Ahumadaと異なり，検出器の反応の極性に対する感度は望ましくないので，各検出器の出力を二乗し，同方向に同調する検出器のペアの出力を加算することによってその効果を除去した。この二乗の演算によって線形性が失われる。Adelson & Bergenは更に左右のエネルギー反応の差を取ることによって運動の拮抗性の可能性を示した。

Van Santen & Sperling（1985）のERDモデルの出力は，拮抗する方向に同調する2つのサブ

ユニットの時間的に平均された反応の差で与えられる。ERDの各サブユニットは1/4位相差検出器である。2つの1/4位相差経路の出力を，加算ではなく乗算することによってサブユニットから方向選択的反応が生成される。また，空間フィルタとしてガボール関数，時間フィルタとしてローパス関数を用いた例を示した。ERDの特徴はサブユニットの出力を時間的に平均し，拮抗する方向間でその出力の差を取っていることである。図4. 10でいえば，各検出器の出力に対して，時間的に平均する演算(TA)を加え，2つの出力の差を取った。しかし，それらの演算の仮定は重要ではない。Watson & Ahumadaの検出器の出力を時間的に積分し，拮抗方向間でその出力差を求める演算を加えると，彼らの検出器はERDと同じになる。またAdelson & Bergenの検出器は変形するとERDと同じになる。ただし，ERDとエネルギー検出モデルでは，拮抗性(opponency)を仮定した最終段階の出力では同じになるが，拮抗性以前の段階で異なる。

Marr & Ullmanの勾配検出器は，上記3つの検出器と一見異なるように見えるが，Sチャンネルの空間反応，Tチャンネルの時間反応をもたらすフィルタは時空間的に1/4位相差の関係になっている。両チャンネルの空間反応を考えると，Tチャンネルが偶対称(even symmetric)の空間反応をもち(*DOG*)，Sチャンネルにおけるその空間微分が奇対称(odd symmetric)の空間反応をもつとすると，2つの反応は空間的な1/4位相差ペアを構成する。ガボール関数では，sineとcosineで90度の位相のずれが構成されるが，これは空間微分の関係になるからである。時間反応についても同じで，あるチャンネルが，奇対称の時間反応をもち，他のチャンネルの時間微分が偶対称の時間反応をもつとすれば，ほぼ1/4位相差ペアが構成される。*QS*をSフィルタの空間微分，*QT*をTフィルタの時間微分とみなすと，図4. 9上図の検出器と同じになる。

Mather(1994)は，これまでの心理物理学的証拠から，受容野を構成する検出器が時空間的な1/4位相差に同調する傾向があり，検出器の反応が非線形であること，また拮抗的なプロセスの結合を支持する証拠がないことを指摘している。これらを考慮しながら，上述の4つのモデルを評価すると，線形性を仮定するLinear Sensorモデルや拮抗的プロセスの結合を仮定するERDモデルよりも，エネルギー検出モデルや勾配検出モデルの方が優れていることを指摘した。

4.2　運動検出過程を基盤とした速度知覚のモデル

上で示したように，多くの運動検出モデルでは，時空間的エネルギーを抽出するフィルタとして，しばしばガボール・フィルタが仮定されている。Heeger(1987)とGrzywacs & Yuille(1990)は，このガボール・フィルタを2次元(x－t)から3次元(x－y－t)に拡張して考え，そのフィルタの出力の時空間的結合から速度を計算するモデルを提案した。いずれのモデルも，

生理学的機構としては，V1水準に相当するガボール・フィルタから時空間エネルギーを抽出し，MT水準で速度が抽出されることを想定している。

4. 2. 1　Heeger（1987）のモデル

例えば運動方向が水平方向に限定されるように，運動空間が1次元であれば，速度は，$v = \omega_t/\omega_x$（時間周波数／空間周波数）で与えられる。2次元空間（x－y）の運動の場合には，$\omega_t = \mu\omega_x + \nu\omega_y$の関係があり，その場合に速度は，$\nu=(\mu,\nu)$で与えられる。Heeger（1987）は，この時の速度(μ,ν)を導き出す方法を考案した。モデルでは，同じ空間周波数に同調するが，異なる方位や時間周波数に同調する複数のフィルタのグループを仮定した。また，12個のフィルタの内の8個が特定の運動方向に同調し，4個が静止した異なる方位のパターンに同調すると仮定した。この12個のフィルタのパワースペクトルは，3Dガウシアンのペアとなり，時空間周波数次元上，図4. 11のような，シリンダー表面に位置する。3Dガウシアンは，シリンダーの上中下に，それぞれ8個づつ示されている（時空間次元の4個のフィルタは，周波数次元ではその対称性から8個となる）。時空間周波数のバンドが異なるこのようなフィルタのグループを幾つか考え，時空間エネルギーは，各イメージ系列との合成積を求めることによって抽出される。そして，このようなフィルタの出力から，パァーシバルの定理（Parseval's theorem）やGauss-Newton gradient-descent法などの数学的手法を組み合わせて，$\nu=(\mu,\nu)$を推定する。Heeger（1987）はこのモデルに従ったシミュレーション実験から，ランダム・ドットから成るテクスチュアの運動や正弦波縞を組み合わせたプラッド・パターンの運動，飛行機から撮影した風景イメージの運動など，様々なテクスチュアの運動から速度が正確に推定できることを例示している。

4. 2. 2　Grzywacs & Yuille（1990）のモデル

Grzywacs & Yuille（1990）は，Heeger（1987）とほぼ同じ観点から，数学的に速度を推定する方法を提示した。彼らのモデルにおいても，運動エネルギーを抽出する部分は，Adelson & Bergen（1985）やHeeger（1987）と同じであり，運動の検出が時間－空間次元での傾きの検出であると考え，それを担うフィルタとしてガボール・フィルタが仮定されている。このフィルタは，V1の細胞と性質を共有するが，V1の細胞には，特定の周波数に同調し，特定の運動方向に同調するものが多いが，特定速度に同調する細胞が少ないので，このようなフィルタを単独で用いても速度は抽出できないと考える。速度を抽出するには，Heeger（1987）と同様，このようなフィルタの集合を考える必要がある。これはMT野の細胞が，特定の速度に選択的であることに対応している。彼らは，各フィルタの運動エネルギーの出力結果から，速度をどのように抽出するかについて，3つの数学的定理と2つの数学的推論を示している。ここではそれらの詳細は省略するが，簡単に述べると，最適な空間周波数，最適な時間周波数，最適

な運動方向の関数として，運動エネルギーフィルタの最大の反応によって速度がユニークに決定されるというものである。彼らは，このモデルをHeeger（1987）のモデルと比較し，またモデルの生理学的知見との対応について指摘している。

4.3　速度知覚固有の問題に言及した速度知覚モデル

上で示した運動エネルギーを検出することを仮定したモデルでは，いずれもガボール・フィルタを用いて時空間周波数領域に存在するフーリエ・エネルギーを検出することが仮定されている。このようなモデルは神経生理学的観点からも支持されている。Heeger（1987）やGrzywacs & Yuille（1990）は，窓枠の問題や仮現運動などの運動知覚における基本的問題を考慮しながら，時空間周波数フィルタの出力をグループ化して速度を抽出する方法を提示した。しかし，彼らが示したモデルから，知覚速度の大きさの変化に関する心理物理学的な諸知見がどのように説明されるかは必ずしも明らかではない。知覚速度に関する心理物理学的な諸知見を説明するためには，それぞれの問題を説明するための固有のモデルが必要かもしれない。そのモデルは，フーリエ・エネルギーの検出という運動検出過程を想定したものではないかもしれない。例えば，知覚速度の大きさが，運動縞のコントラストや空間周波数によって変化して見えるという事実や運動順応した後に知覚速度が変化する事実を説明する上で，運動検出過程そのものはそれほど重要ではないかも知れない。

かつて，Sekulerは（1975，1978），速度の符号化に関して，加算モデル（additive model）と代替モデル（substituted model）という2種類の考え方を提出した。加算モデルは，速度は1つの方向分析器の中で統合された反応によって符号化されるというもので，速度の大きい刺激は高頻度のインパルスを発生し，速度の小さい刺激は低頻度のインパルスを発生すると考える。代替モデルは，速度は，幾つかの異なる速度に同調するサブセットの中で最大の応答を示すものによって符号化されるというものである。Sekulerが指摘したように，人間の視覚系には，異なる速度に同調する幾つかの神経細胞群が存在し，知覚速度はそれら異なる速度に同調する細胞群間の相対的活動性に依存しているかもしれない。Sekulerの指摘は，速度の符号化を考える上で，きわめて示唆的であり，以下に示すモデルにおいても問題とされるところである。

以下では，速度知覚固有の問題に言及したモデルの一例として，運動順応した後の知覚速度の変化を説明するモデルについて考えてみる。

4. 3. 1　Smith（1985）のモデル

Smith（1985）は，これまでの心理物理学的諸知見に基づいて（Moulden et al.，1984; Thompson，1983; Kulikowski & Tolhurst，1973; Harris，1980），運動順応によって知覚速度がどのよ

うに変容するかを説明する速度符号化のモデルを提出した。これは, Harris（1980）のモデルを精緻化したもので, 速度はパターン・チャンネルとフリッカー・チャンネルの活動性の比率で符号化されるというものである。Smith はそれら2つのチャンネルの中で異なる速度に同調する細胞を仮定し, それらの順応に対する感受性が異なると仮定した。モデルは, 以下の2つの仮定からなる。(1)フリッカー・チャンネルはパターン・チャンネルより順応に対して敏感である。フリッカー・チャンネルの順応は知覚速度を減少させ, パターン・チャンネルの順応は知覚速度を増加させる。フリッカー・チャンネルとパターン・チャンネルの相対的な重要度はテスト速度によって変化する。低速パターンは検出のためにパターン・チャンネルに依存する。フリッカーとパターンの比率は, パターン・チャンネルの順応によって変化する。高速パターンは, フリッカーの順応によって影響を受ける。(2)パターン・システムは低速度に同調し, フリッカー・システムは高速度に同調する細胞からなる。個々の細胞は速度限界点(velocity cut-off points)において変化する。静止パターンはパターン・チャンネルのすべての細胞を活性化する。しかし, 速度が上昇すると活性化する細胞が減り, ある速度に達すると全く活性化しなくなる。高速パターンはフリッカー・チャンネルのすべての細胞を活性化する。速度が遅くなると活性化する細胞の数が減少する。

運動順応による知覚速度の変容は, このような仮定によって説明されるが, 方向の選択性に関しては明確ではない。Smith 自身が実験で示した部分的な方向の選択性に関しては, 単に, 逆方向でも同方向と同様の原理が適用できるという説明にとどまっている。すなわち, パターン・チャンネルとフリッカー・チャンネルのそれぞれにおいて方向の選択性がどのように異なるのか, また逆方向の順応によって感受性がどのように変化するかについては説明が不足している。その後, Smith は, パターンとフリッカーという2つのチャンネルの区別を離れ, 速度が時間周波数によって符号化されること, 第3のチャンネルの存在の可能性などを示唆している(Smith, 1987)。

4. 3. 2　Smith & Edgar(1994)のモデル

上の Smith(1985)のモデルとほとんど同じような内容であるが, Smith & Edgar(1994)は, それを更に精緻化し, 2種類の時間周波数チャンネルの出力比によって速度を符号化するというモデルを提案した。

彼らは心理物理学的研究から時間周波数チャンネルが, せいぜい2, 3個程度であることに注目し(Anderson & Burr, 1985他), 時間周波数空間において局所化されたフィルタという概念を疑問と考えた。すなわち, いずれも広い帯域幅をもつ時間周波数フィルタであるが, 時間周波数チャンネルとして, 1つは高時間周波数領域においてカットオフがあるローパス・フィルタ, 他の1つは中程度の時間周波数に感度のピークがあるバンドパス・フィルタの2つを考え, これらのフィルタの出力の相対的関係から特定の時間周波数が抽出される過程を仮

定した(第3のチャンネルは, 中心視において非常に低い時間周波数に関わると考えられるが, 速度知覚には関与しないと考えられるため, 以下では省略する)。空間周波数を固定して考えた場合, 時間周波数の抽出は速度の抽出に置き換えることができる。彼らは時間周波数の精度を高くするために, 色検出における三原色説と反対色説のように, 2個の時間周波数チャンネルの出力の拮抗的な比較によって, 時間周波数が特定化され, 特定の速度信号が与えられ, 精度の高い速度弁別ができると考えた。

図4. 12には, 彼らが想定した2つの時間周波数フィルタの関数が示されている。拮抗的比較のモデルとして除算を考えた場合, ω_tという時間周波数の刺激に対するフィルタのペアの反応は, その周波数に対する感度の比率$B(\omega_t)/L(\omega_t)$によって与えられる。ある視覚刺激に順応した場合に, 各フィルタの感度が, 順応刺激に対する各感度の大きさに比例して減ぜられると仮定すると, 順応刺激が高時間周波数である場合には(空間周波数が固定している場合には, 速度が大きい場合), フィルタBはフィルタLよりも, 高時間周波数に対する感度が高いので, 感度が大きく減少する。順応後に見るテスト刺激の知覚される時間周波数(もしくは速度)は, それがどのような時間周波数であれ, $B(\omega_t)/L(\omega_t)$が全体として小さくなるので減少する。逆に, 順応刺激が低時間周波数である場合, フィルタLの方がフィルタBよりも感度が減少するので, $B(\omega_t)/L(\omega_t)$が全体として大きくなり, テスト刺激の知覚される時間周波数(もしくは速度)は増加する。

従来の研究では, 順応によって知覚速度が増加することは明確に示されていなかったが(Smith, 1985), Smith & Edgar(1994)のモデルでは順応によって知覚速度が増加することが予測され, 彼らは実際にそれを実験の結果と比較した。彼らは, また, 2つのガウス関数から成る時間周波数フィルタを用いて, 得られた実験データにフィットする関数内での定数値を求め, それによって予測される実験データをシミュレートして求めた。それによって, 運動順応によるフィルタの出力は, 乗算されるより減算されること(subtractive adaptation)を仮定したモデルの方が妥当性が高いことを示した。

Smith(1985)のモデルと比較して, Smith & Edgar(1994)のモデルの注目すべき点は, Lメカニズムは方向に感度をもつが, Bメカニズムは等方向的であることを仮定していることである。この仮定は方向選択性と速度の符号化の相互作用を考える上で示唆的である。

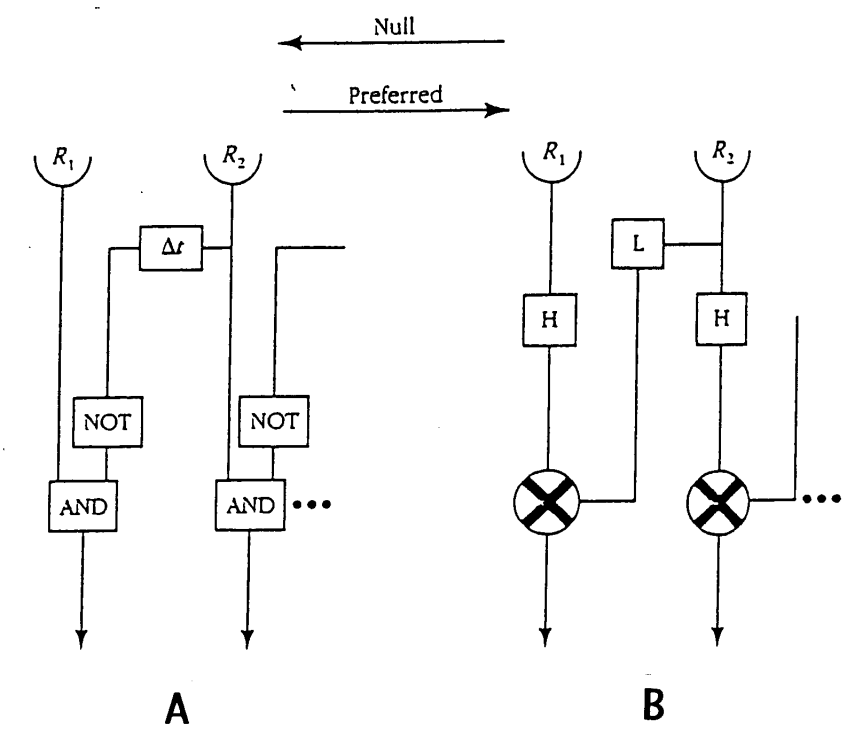


図4.1.　A．Barlow & Levick(1965)の方向検出モデル。B．Hassenstein & Reichardt (1956)の方向検出モデル。(Marr (1982)より引用)

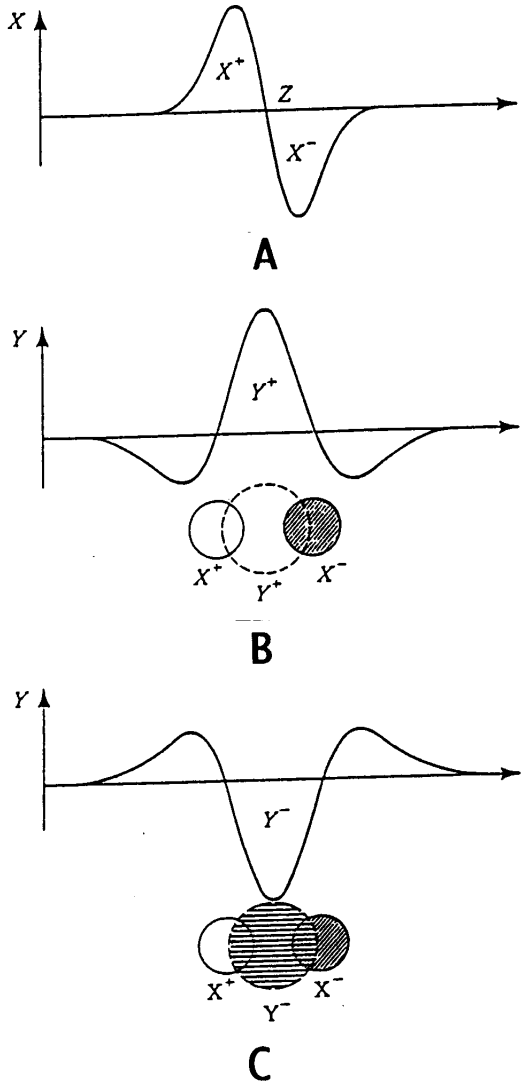


図4.2.　Marr & Ullman (1981)のモデル。エッジ近傍のX = ▽2G*IとY = δ(▽2G*I)/δtの値。A: 距離の関数としてのX信号。信号内のゼロ交差はエッジの位置に対応する。B: エッジが右方向に動く時のY信号の空間分布。C: エッジが左方向に動く時のY信号の空間分布。右方向へのゼロ交差の運動は，Bに示された配列によるX+Y+X-の同時的活動によって検出され，右方向へのゼロ交差の運動は，Cに示された配列によるX+Y-X-の同時的活動によって検出される。(Marr & Ullman (1981)より引用)

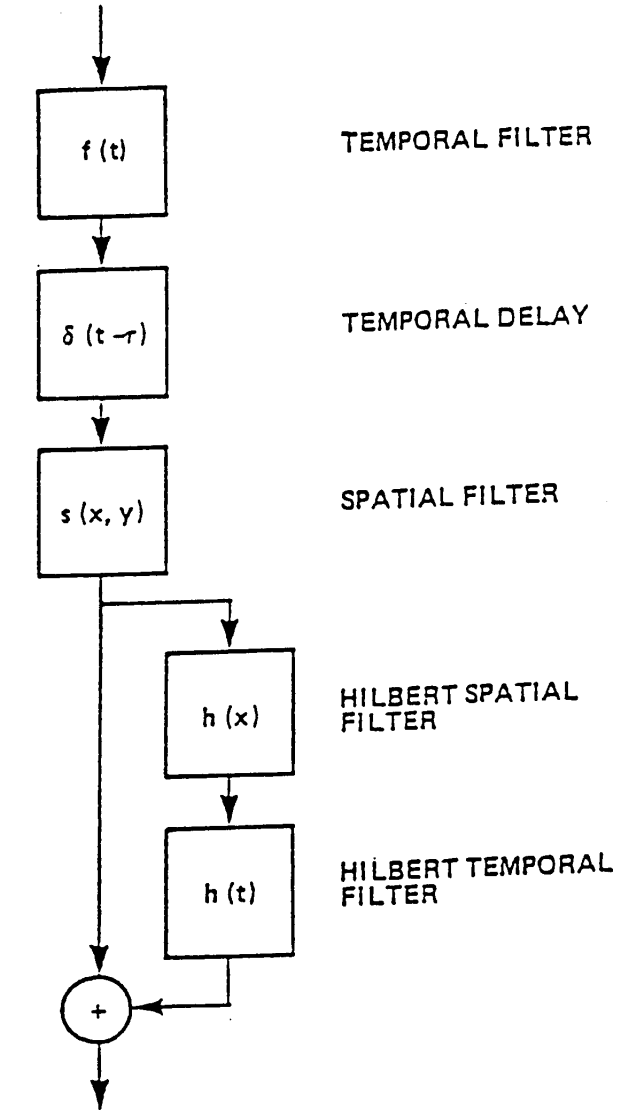


図4.3.　スカラーセンサーの数学的構造。(Watson & Ahumada (1985)より引用)

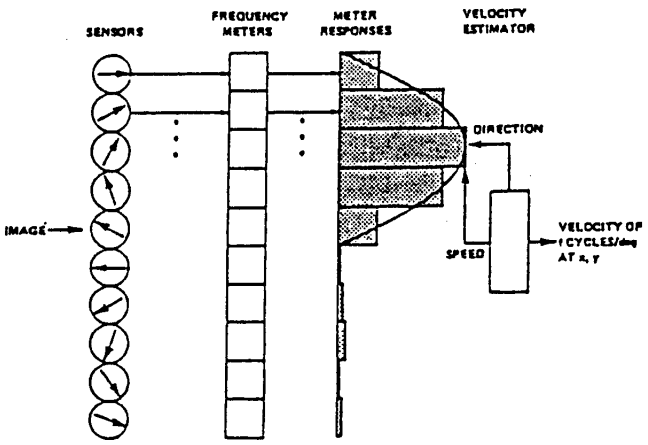


図4.4　ベクトルセンサーの構造。(Watson & Ahumada (1985)より引用)

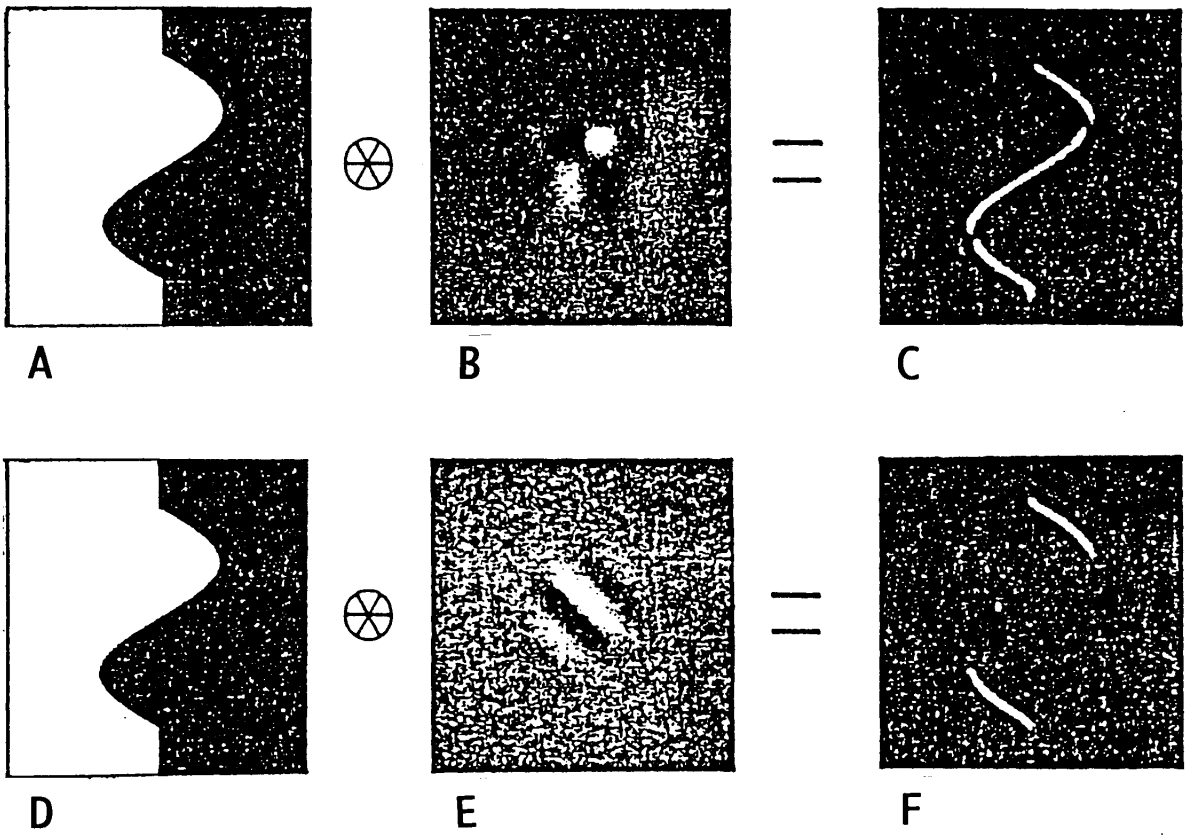


図4.5.　Adelson & Bergenのモデル A: 静止したエッジが，正弦波的に動き，そして再び静止する（縦軸は時間，横軸は空間を表す）。B: 分離された時空間インパルス反応。C: AとBの合成積。運動方向の選択性はない。D: Aと同じ。E: 時空間的に傾いたガボール関数。F: DとEの合成積。右方向の運動のみに強い選択性をもつ。(Adelson & Bergen(1985)より引用)

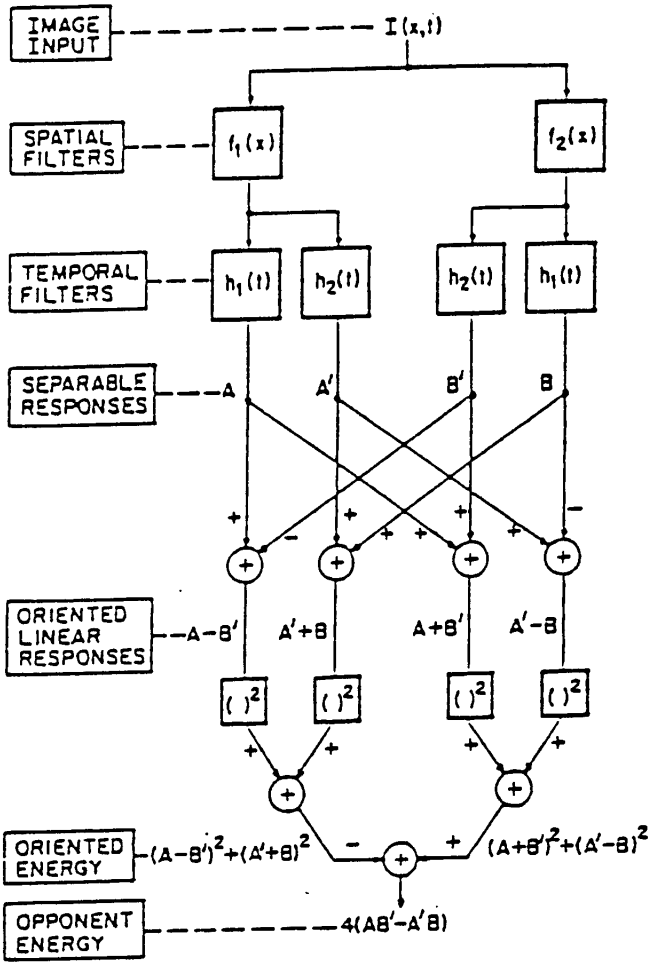


図4.6.　Adelson & Bergenの時空間エネルギーモデル。イメージ入力が空間フイルターと時間フイルターを通過して，4つの分離された反応を生成する。それら出力の和と差が方向選択性をもつフイルターを構成する。四分位相差ペアが各運動方向に対する運動エネルギーを与える。右方向と左方向の信号の差が最終的な出力を与える。(Adelson & Bergen (1985)より引用)

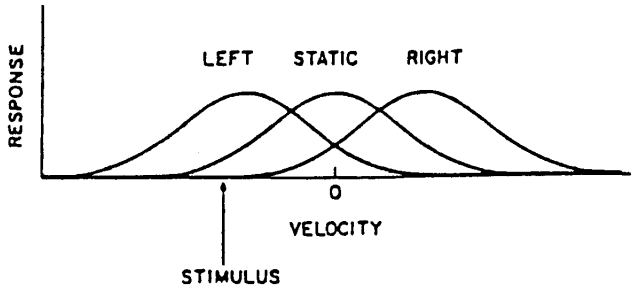


図4.7.　速度の関数としてプロットされた3つの運動ユニットの反応曲線。どのユニットの反応も刺激の速度とコントラストの関数で，それらユニットの相対的反応に基づいて，速度評価が計算される。(Adelson & Bergen (1985)より引用)

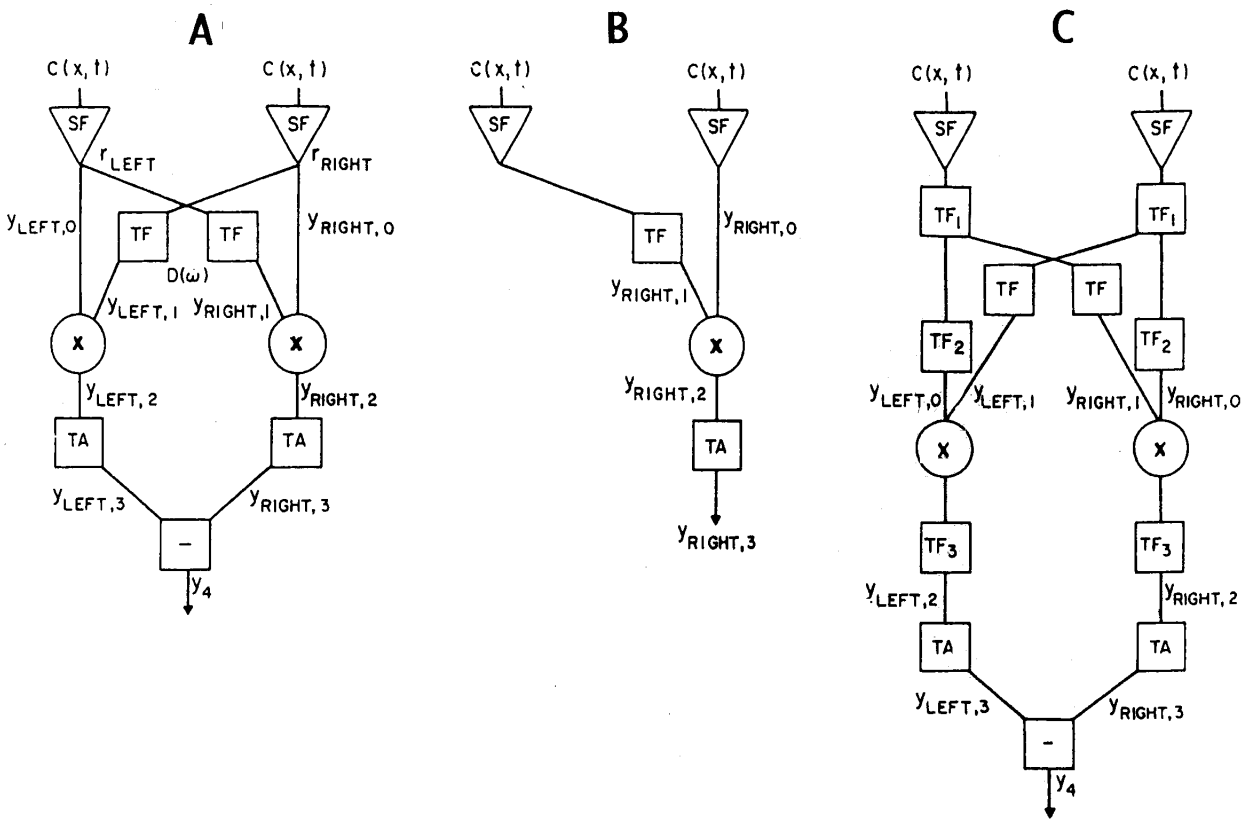


図4.8　A. Elaborated Reichardt Detector (ERD)モデル。入力はコントラスト c (*x*,*t*)をもつ輝度パターンである。線形的な受容野(SF)で信号がサンプルされる。yH,i(H=left,right)は，左右のサブユニットの様々な段階iにおける信号を意味する。TFは，フーリエ変換D(ω)によって線形で時間的に不変なフィルターを示す。X印は掛け算演算子を示し，TAは，時間積分演算子を示す。B.右側半分のERD。C.　基本的な演算は残したまま，TF1,TF2,TF3という３つの時間フィルターのペアを加えたERD。(van Santen & Sperling (1985)より引用)

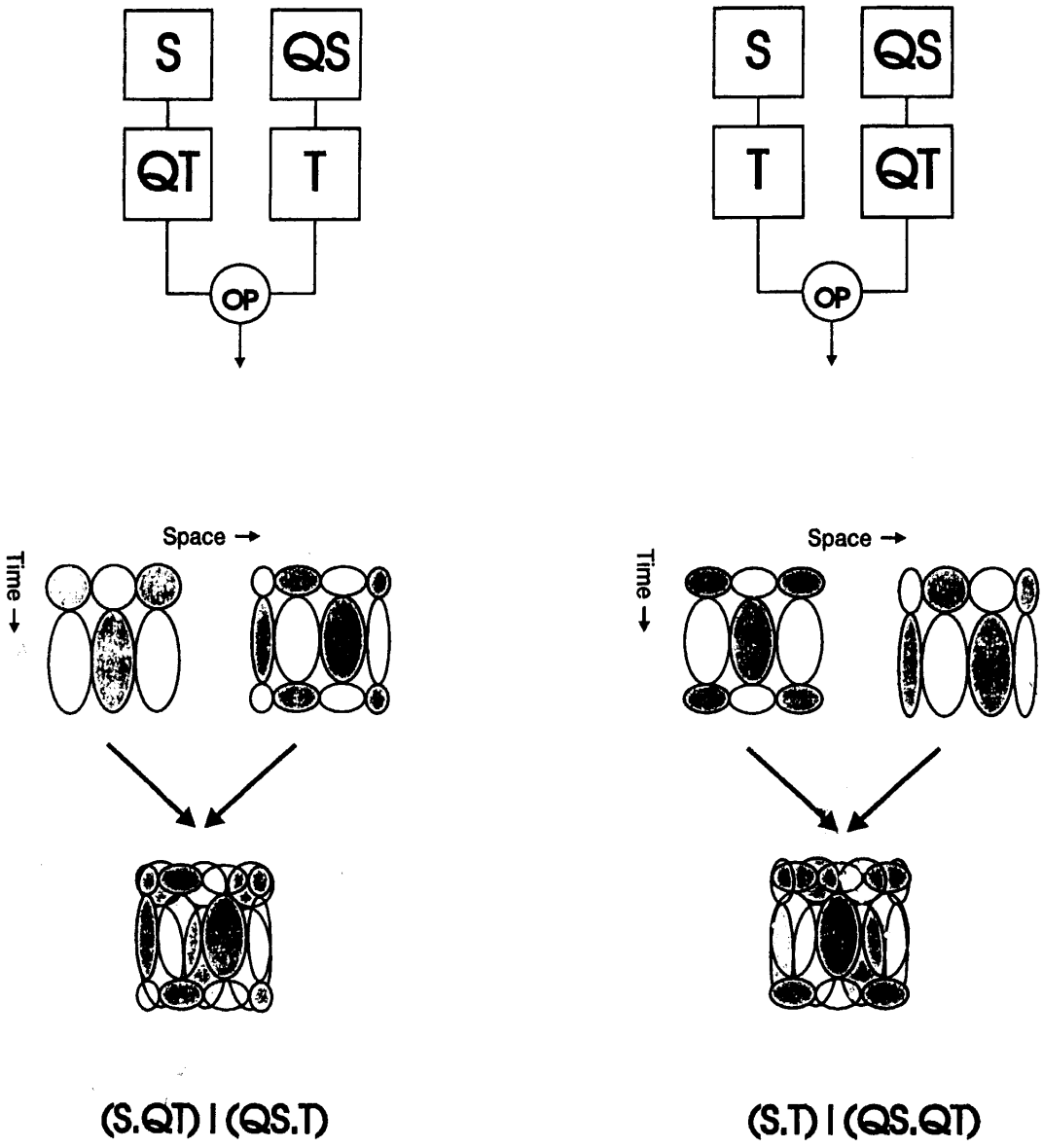


図4.9. 基本的な運動検出器。上図: ２つの経路からなる基本的な運動検出器。各経路は空間フィルターと時間フィルターから成り，２経路のフィルターは４分位相差(quadrature)ペア，SとQS，そしてTとQTを形成する。２経路の反応は方向選択的な出力を形成するために結合される(OP)。選好方向は時空間フィルターの特別な形態に依存する。中図，下図は本文参照。(Mather(1994)より引用)

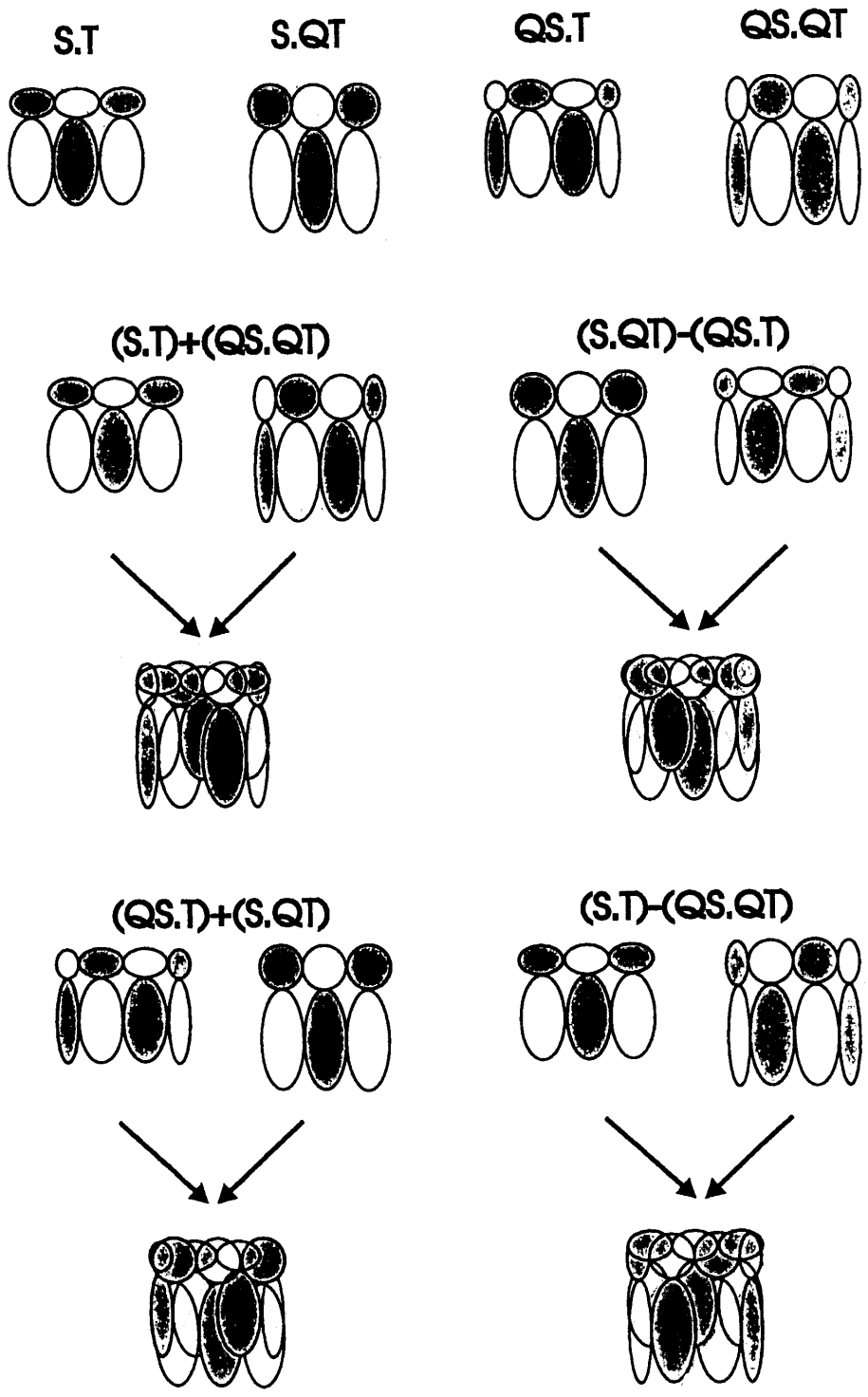


図4.10. Adelson & Bergenの時空間エネルギー検出器。上段の行は図7.9と同様，基本となる時空間受容野を示した。残りの行は，それらの要素がどのように結合して４つの方向選択的受容野になるかを示している。２つは右方向に同調し(3行目)，２つは左方向に同調する(5行目)。右方向のエネルギーとして，２つの右方向検出器の出力を２乗し，その和が計算される。左方向に関しても左方向検出器によって同様の計算がなされる。(Mather (1994)より引用)

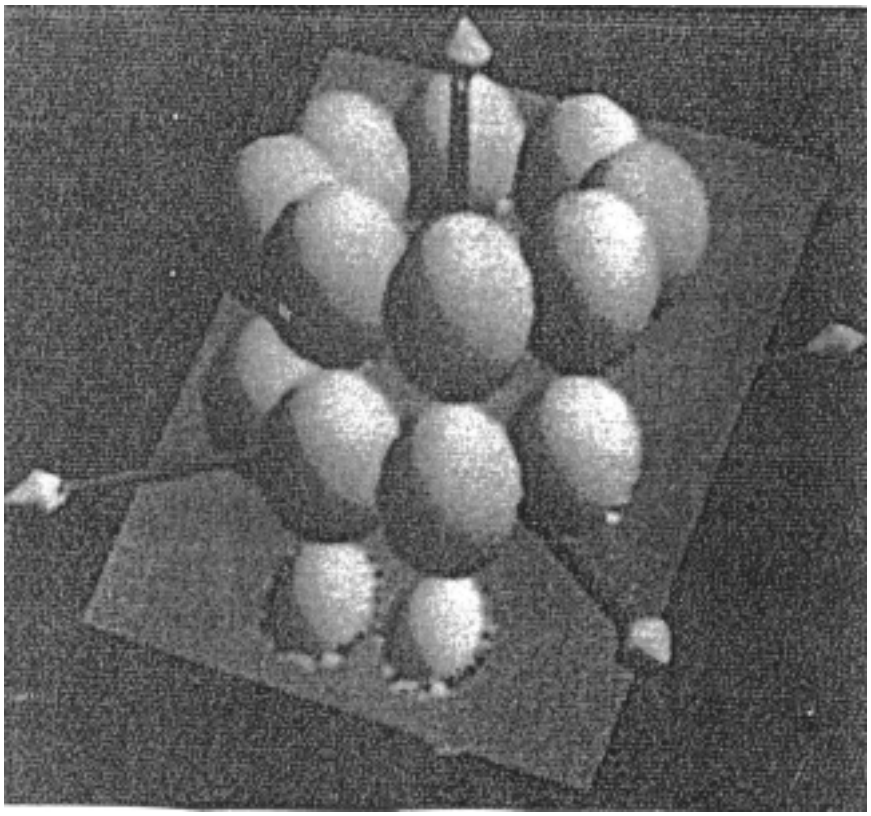


図4.11.　Heegar (1987)のモデル。運動に感受性のある12個のGaborエネルギーのパワー・スペクトルが時空間周波数次元のシリンダ上にペアとして位置づけられている。対称的な位置にある楕円型のペアは，１つのフィルターのパワー・スペクトルを示している。面はtranslating　textureのパワー・スペクトルを示している。フィルターは，楕円型の中央近くにパワーを沢山もっている刺激に対して大きな出力を与えるが，楕円型の中央にパワーをもたない刺激に対しては小さな出力しか与えない。各速度は，面の傾きに対応し，運動エネルギー機構の異なる出力の分布に対応している。(Heegar (1987)より引用)

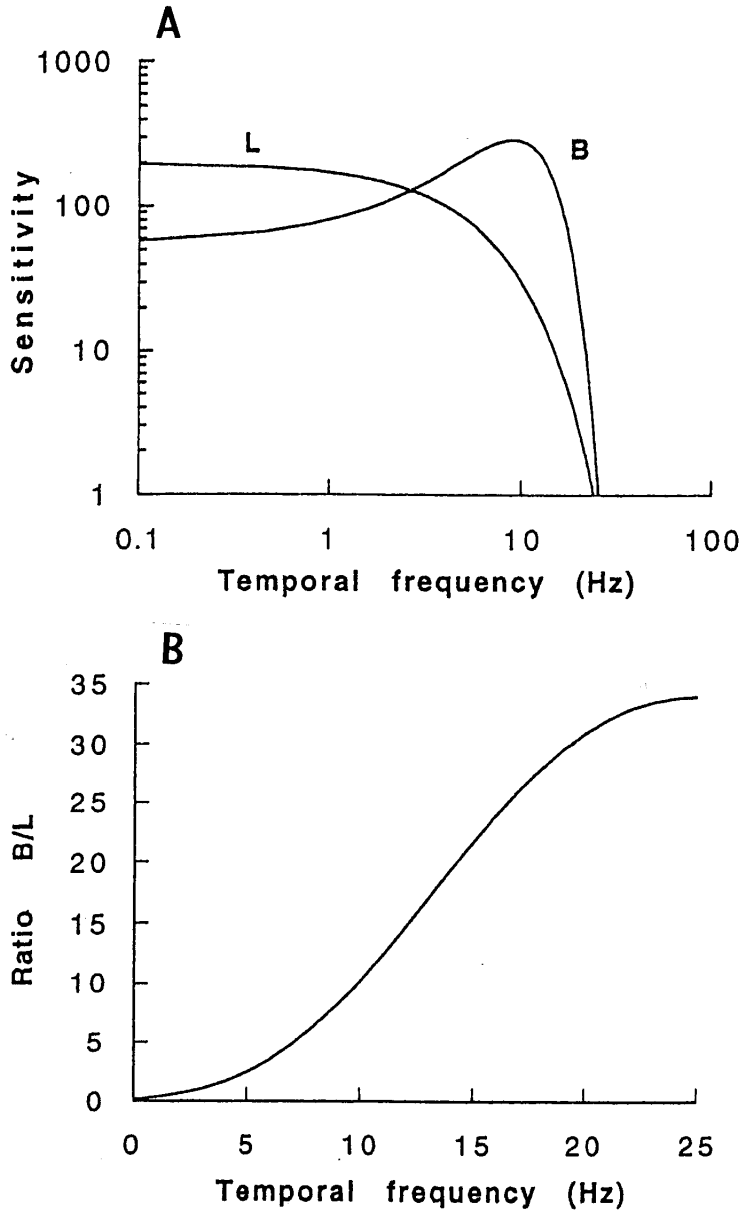


図4.12.　Smith&Edgar(1994)のモデル。A:　心理物理学的に定義される２つの時間フィルターをモデル化するために使用される時間周波数感度特性。B:　時間周波数の関数として示された２つのフィルターの感受性の比率。(Smith&Edgar (1994)より引用)

第5章　問　　題

本研究では，速度の符号化がどのような機構に基づいてなされているかについて言及する。本章では，第3章で示した運動知覚に関する神経生理学的な機構や第4章で示した運動知覚のモデルを振り返りながら，速度の符号化の機構に関するこの問題をより具体的に提起していくことにしたい。

第4章で示したように，これまで提出されてきた多くの運動検出モデルでは，V1水準ではガボール・フィルタによって時空間エネルギーを抽出し，MT水準では速度を抽出することを仮定してきた。ここではまず最初に，これらの仮定がどこまで正しいのかを考えてみよう。第3章の3．2．2で示したように，視覚情報の脳内の入り口であるV1の細胞は，方位選択的，空間周波数選択的である。V1には運動方向や速度に選択的な細胞もあるが，その数はMTほど多くはない。V1は速度より時間周波数に選択的であるという指摘がある(Tolhurst & Movshon，1975; Holub & Morton-Gibson, 1981; Foster, et. al., 1985)。V1からMTへは多くの運動情報が転送されていると考えられる。3．3．3「MTにおける運動情報処理」で述べたように，サルの神経生理学的研究からは，MTには特定の運動方向に同調する細胞が数多くあり，また，それら多くの細胞が最適速度に同調するとされている(Maunsell & Van Essen, 1983)。Maunsell & Van Essenは，最適速度に同調するMTの細胞を調べたところ，多くのMTの細胞が速度に対してするどく同調し，反応相対値の半値幅でその速度の7.7倍程度の分布となり，32deg/sで細胞の数がピークとなる分布を示した。このピークとなる速度の大きさは，研究報告によって若干の違いはあるものの(例えばZeki，1974)，かなり大きいといえる。また，彼らは，MTの多くの細胞が，選好方向で最大の反応を引き起こした速度によって，不感方向(null direction)の反応さえも，それが抑制的な反応であれ興奮的な反応であれ，反応が最大となると報告している。また，Rodman & Albright(1987)は，MTには，特定方向に選択的であることは共通しているが，反対方向に対しても同方向と同様に反応する細胞，反対方向に対して抑制的な反応を示す細胞，そして反対方向に対して何の反応も示さない細胞という3種類のタイプがあることを示した。彼らの分類は速度符号化に運動方向検出の問題が加わった場合の複雑性を示唆している。しかし，全体的にみると，MTの細胞の多くは，V1のそれに比べて，運動方向や特定速度に選択的であり，比較的高速の刺激に最適な反応を示している。これらはMTが運動分析に特殊化されていることを示しているため，上に示した仮定は神経生理学的観点からみて概ね正しいといえる。

従って，速度情報の抽出のモデルとして，V1とMTに対応して2つの段階の過程を仮定することは(例えば, Heeger,1987; Grzywacs & Yuille, 1990)，概ね正しいといえる。すなわち，V1水準の第一段階では様々な空間周波数と連合した時間周波数が符号化され，MT水準の第二段階では，それらの時間周波数を基盤として速度が符号化されると考えることができる。運動検出の計算論的モデルにおいてこれまで問題とされてきたのは，主としてその内の第一段階に関するものであった。一般に，この第一段階では，ガボール・フィルタによって時空間エネルギーが抽出されるという想定がなされている。Heeger(1987）は，V1の単純細胞は3Dガボール・フィルタの役割を果たし，V1の複雑細胞では運動エネルギーが抽出され，そしてMTでは速度が抽出されると仮定したが，ここではさしあたり，神経生理的機構としてはV1とMTという2段階を想定することで十分であろう。しかし，ここで問題となるのは，V1からMTにいたる過程で，速度がどのようにして抽出されるのかということである。本研究はこれを明らかにすることを目的としている。V1の個々の細胞は，特定の方位，運動方向，空間周波数，また時間周波数に同調すると考えられている。話をわかりやすくするため，ここで方位，運動方向，空間周波数が固定されていて無視できると考えてみよう。その場合，V1の水準では，時間周波数のみが唯一の速度情報源となる。この時間周波数情報がMTにそのまま転送されて速度情報となると考えれば，何の問題も生じないことになる。しかしこのような単純な事態においてさえ，実際上は問題が生じる。何が問題かというと，Grzywacs & Yuille(1990）が述べているように，時間周波数に同調する細胞の種類がきわめて少ないということである。1．2．6「時間周波数チャンネルの数」で述べたように，時間周波数チャンネルの数は，空間周波数チャンネルの数に比べて少なく，2，3個程度しかない。しかし，2．3「速度弁別閾」で示したように，我々はほとんどの速度において，5%程度の速度の違いがあればそれらを識別でき，数にして数百程度の速度の違いを見極めることができると考えられる。従って，2，3個程度しかない時間周波数チャンネルから，どのようにして数多くの速度を識別できるのかという問題が生じる。V1では，時間周波数に同調する細胞の種類が少ないというのであれば，速度の違いは個々の細胞の発火頻度，あるいは複数の細胞の発火頻度の合計の違いによってもたらされると考えることができる。これは，4．3で取り上げたSekuler(1975)，Sekuler, Pantle, & Levinson(1976)が指摘した加算モデルに相当する考え方である。他方，時間周波数チャンネルの数が少ないたため，Sekulerが指摘したもう1つのモデルである代替モデルに相当する考え方，すなわち最大の応答を示すサブセットによって決定されるという考え方は現実的ではない。しかし，時間周波数チャンネルの数が少ないとはいえ，それが2つ以上あるとすれば，それらの出力の相対的な違いが速度の違いをもたらすと考えることができる。これは加算モデルと代替モデルを折衷したモデルである。これは色知覚の三原色説において，3種類の色チャンネルの出力の相対的関係によって，何千万もの色を識別するという考え方ときわめて類似した考え方である。速度の符

号化も，色知覚と解剖学的には全く異なる部位であるが，色知覚と同様の原理に基づいて，少数のチャンネル(または細胞群)の相対的な出力の関係によって，何百，何千，あるいはそれ以上の速度の違いを識別できるようになっていると考えることは，きわめて妥当な考え方である。4．3．1や4．3．2で示したSmithらのモデルはそのような考え方をモデル化したものである。

4．3．2で示したSmith & Edgar(1994)のモデルでは，2種類のチャンネルの出力の比率が速度情報を導くという仮定を含んでいる。このモデルにおいて，彼らが2種類のチャンネルの出力の比率，すなわち加算や減算あるいは乗算ではなく，除算を採用したことは興味深い点である。彼らは，シミュレーション実験の結果から，速度残効によって知覚速度が変容する部分に関しては，乗算モデルよりも減算モデルの方が妥当であることを示した。一般に，神経生理学的機構は，比率の計算より，興奮と抑制に対応して加算や減算という計算をするように実装されていると考えられる。無論，複雑な加算と減算の結果が，最終的に比率の計算の結果と同じになることもある。いずれにせよ，Smithらのローパス・チャンネルとバンドパス・チャンネルの出力の比率が知覚速度となるというこの基本的仮定は重要であり，その妥当性については検討する必要がある。

Smith & Edgar(1994)のモデルは，拮抗モデルともいわれている。彼らの提唱する拮抗性とは2種類の時間周波数チャンネル間の拮抗性を指しているが，一般に運動残効の研究などで用いる拮抗性は，運動方向間での拮抗性を指している。そこで，次に問題となるのは，速度の符号化がこの運動方向間での拮抗性とどのような関係にあるのかということである。これは，速度の符号化の問題が運動方向の検出の問題と関係するため，上述のRodman & Albright(1987)の研究によって示唆されたように，問題が複雑化する可能性がある。これまでの速度符号化のモデルでは，運動方向間の拮抗性の機構がほとんど組み込まれていない。しかし，本研究では，色覚の反対色説(拮抗的メカニズム)のモデルが示しているように，速度の符号化が運動方向の拮抗性とどのような関わりをもっているかを明らかにすることを主要な目的の1つとしている。

ここで再びV1水準からMT水準という二段階の過程について考えてみよう。速度情報はV1からMTに至る過程で抽出されると考えることができるが，実は運動の方向に関しても同様のことが考えられている。2．8．2で述べたように，Adelson & Movshon(1982)は二次元運動の運動方向の検出に関して二段階過程を提唱した。第一段階は要素の縞の運動方向を計算する段階，第二段階はそれらを統合してパターン全体の運動方向を抽出する段階である。これら二次元運動の運動方向検出モデルでは，各段階の処理を実現する生理学的機構として，一般にV1とMTが仮定されている(例えば，Wilson(1994))。V1水準からMT水準へという場合には，速度の抽出よりもむしろこの運動方向の統合を指す方が一般的かもしれない。Smith(1987)は，要素の運動方向からパターンの運動方向への変換と，時間周波数から

速度の抽出という変換が同じ解剖学的実体でなされており，しかもそれら2つの変換が時間的に独立しているという可能性を示唆した。すなわち，単一の方位チャンネル中の複数の空間周波数チャンネル間にわたる要素刺激の時間周波数が変換されて要素速度が抽出される。そして，それら要素の速度ベクトルが複数の方位（運動方向）間で結合し，パターン全体の運動方向と速度を与えるという考えである。Smithは，速度を抽出する上で，(1)要素の運動方向及びそれと連合する時間周波数，(2)要素の運動方向及びそれと連合する速度，(3)パターンの運動方向と速度，という3段階の符号化を仮定した。これらは，速度を抽出する過程を考える上で，要素の運動方向の検出やそれらの統合の過程を無視できないことを示している。しかし，本研究では，2次元平面の運動方向の検出との関係については取り扱わない。それは速度符号化の過程を運動方向の検出に関連づけることによって問題が複雑化するのを避けるためである。本研究においては，速度の符号化の過程における運動方向との関わりに関しては，左右の水平方向という1次元の運動方向のみに問題を限定する。

以上を簡単に要約すると本研究で取り扱う問題は以下の通りである。

「本研究では，V1からMTにいたる過程で，速度がどのように抽出されているのか，これを明らかにすることを目的としている。V1では時間周波数が符号化されていると考えられるが，数少ない時間周波数チャンネルからどのようにして様々な知覚速度が導かれるかが問題となる。それを説明する妥当なモデルとしては，色知覚における三原色説モデルのように，少数の時間周波数チャンネルの相対的な出力の違いが，様々な知覚速度を導きだすと仮定するモデルが考えられる。しかし具体的にどのようなモデルが妥当であるかが問題である。本研究では，これを明らかにすることを大きな目的としている。Smith & Edgar（1994）が提出したモデルはそのようなモデルの1つであるが，彼らが示した2種類の時間周波数チャンネルの出力の比率が速度情報となるという仮定は重要であり，本研究ではこの仮定の妥当性についても検討する。本研究では，更に，反対色説モデルのように，運動方向の拮抗性が速度符号化においてどのような関わりをもつかについても検討してみる。」

本研究では，これらの基本的な問題に取り組むために，2種類の方法を採用した。その1つは心理物理学的実験であり，他の1つはシミュレーション分析である。シミュレーション分析では，計算論的モデルを作成し，それらを計算機上に遂行させ，それを心理物理学的実験の結果と比較することによって，妥当なモデルを探り当てていくという方法を採用する。本研究の第II部では前者の心理物理学的実験，第III部では後者のシミュレーション分析を示している。前者の心理物理学的実験では合計21個の実験について記述されている。いずれの実験も速度知覚に関連する内容であるが，すべての実験が上に示した基本的な問題に直接的に関係した内容であるとはいえない。個々の実験は，多かれ少なかれ速度知覚に関与し

ているが，上に示した基本的な問題とは別に，速度知覚におけるそれぞれに固有な個別的な問題を扱っている。それらの幾つかは直接的に，幾つかは間接的に基本的問題に関わっている。以下にそれらの個別的な実験やシミュレーション分析の目的や内容を概略的に述べておくことにする。

第II部のはじめに本研究で行なった心理物理学的実験に関する一般的方法について述べる。ここでは実験方法を比較し，それら実験方法の共通性と個別性について述べている。

第6章では，速度知覚に及ぼす輝度コントラストの影響を調べた2つの実験について述べる。脳内で運動情報を処理している部位は，コントラスト情報を処理している部位に近いと考えられる。単純に考えると，空間的に近いところ同士は相互作用の関係を導きやすいと考えられることから，知覚速度は輝度コントラストの大きさには影響を受けると考えられる。これがどの程度の影響であるかを調べるため2つの実験が行なわれた。これは以後の実験のための基礎的実験として位置づけられる。

第7章では，速度弁別における時空間相互作用に関して行なった2つの実験について述べる。速度弁別が，一体何に基づいてなされているのか，より具体的には，速度自体に基づいているのか，それとも時間周波数に基づいているのかという問題を取り上げた。これは，上に示した基本的問題とも密接な結びつきをもっている。また，速度弁別が脳内のどこでなされているかということとも密接な結びつきをもっている。

第8章では，速度知覚における時空間相互作用に関して行った3つの実験について述べる。いずれも運動刺激の空間周波数の違いによって知覚速度がどのような影響を受けるのかを調べている。空間周波数が高くなると知覚速度は大きくなるのか小さくなるのかを調べている。また，離心度の違いや見えのコントラストの影響についても調べている。いずれの実験も上に示した速度の符号化の初期段階における基本的問題と密接な結びつきをもっている。実験結果は特に過去の研究報告との比較において重要な意味をもっている。

第9章では，速度知覚と時間に関する4つの実験について述べる。いずれも速度知覚における時間的側面を扱った実験である。これらの実験では，どの程度の時間や運動距離があれば運動を検出できるのか，あるいは一定の速度に知覚されるためにどれだけの時間や運動距離が必要なのかを測定した。これらは運動検出における基本的問題とも関連しており，運動検出に関わる機構と速度知覚に関わる機構の関係について言及している。

第10章では，2．6．2の運動対比に関連の深い速度対比に関する3つの実験について述べる。ここでは，知覚速度の大きさが誘導刺激の速度や運動方向によってどのような影響を受けるか，またその知覚速度に及ぼす誘導刺激の空間周波数の違いの影響について調べている。この実験は運動方向の拮抗性との関係で，次章に示す速度残効の実験との比較においても重要な意味をもっている。

第11章では，速度残効に関する5つの実験について述べる。ここでは，運動順応によって

知覚速度がどのような影響を示すかを調べた。実験では，知覚速度の大きさが順応刺激の速度の大きさや運動方向の違いによってどのような影響を受けるかという基本的側面の他に，その影響の変化の時間的推移，順応刺激の空間周波数の影響，離心度，知覚速度が増加する条件などについて調べた。上述のSmith & Edgar（1994）のモデルの妥当性に関しても検討してみる。これらの実験の内容は前章の速度対比の実験と共に，速度符号化の基本的機構である運動方向の拮抗性と密接な結びつきをもっている。

第12章では，運動順応下での加速度の知覚に関する2つの実験について述べる。加速度の知覚には速度の知覚と異なる固有の問題があるが，加速度の知覚は速度知覚の延長上として考えることもできる。この実験は，本研究の中では基本的問題の取り組みから離れ，速度知覚と加速度知覚の橋渡し的な役割を果たす発展的研究として位置付けられる。

第III部第13章では，速度知覚の計算論的モデルを呈示し，それに基づいてシミュレーション分析を行なう。すべてが同一の原理で働くモデルが呈示されるわけではない。第9章の知覚速度の時間的側面に関する研究に関しては，他の実験結果とは異なり，最初に仮定した基本関数さえも用いていない。しかし，第7章の速度弁別，第8章の知覚速度に及ぼす周波数の影響，第10章の速度対比，第11章の速度残効の各実験結果に関しては，いずれも同一の原理に基づいて作用する時間周波数チャンネルの比率モデルを作成して，シミュレーション実験を行ない，それらの結果を実験結果と比較している。

最後に，これらの個別的な心理物理学実験やシミュレーション分析で示される諸事実を総合的に考察し，上に示した基本的問題に対する洞察を与え，最終的に本章で示した問題に対して本研究から得られる結論を述べている。

第II部　運動知覚に関する心理物理学的実験

一般的方法

第II部の第6章から第12章においては，運動知覚に関する21個の心理物理学的実験を報告する。その実験の目的や内容の概略は前章において示した。これらの実験では，知覚速度の測定や装置などに関して，実に様々な方法が用いられている。しかし，全体的に見れば，ある程度の共通性がある。そこで，各章における個別的な実験の内容に入る前に，ここでは，本研究で行なう実験の一般的方法の概略について述べておくことにする(表II.1参照)。

多くの実験では，被験者にパーソナル・コンピュータ(以下ではパソコンと略記する)で制御されたモニター・ディスプレイまたはモニター・スコープ[注12)]上に，１つまたは２つのフィールド上に同時または継時的に刺激を呈示した後，被験者がそれらを見て何らかの判断をして，キーボードのテンキーもしくは特設のボタンを押して反応することが求められる。知覚速度を測定する代表的な実験として，速度マッチングの実験がある。多くの速度マッチング実験では，左右の視野にテスト刺激と変化刺激を同時に呈示し，それらを見比べて速い方の刺激を選択するという課題を用いた。各試行の変化刺激の物理的速度は，前の試行で選択した反応に従って変化する。このような試行をテスト刺激と変化刺激の知覚速度が同じになるまで繰り返して，マッチングが終了した時点での変化刺激の物理的速度をテスト刺激の知覚速度と見なして計測する。

刺激呈示方法として最も典型的なのは，パソコンと接続した１つのモニター・ディスプレイ上に同時に左右に２つの刺激を呈示するという方法である(第7章，第8章，第10章)。しかし運動検出閾(第9章実験１)や加速度の検出(第12章)の実験では，刺激を中央に１つしか呈示していない。また，２つの刺激を同時ではなく継時的に呈示する場合もある(第９章実験２, 実験３, 実験４)。また，本研究の幾つかの実験では，知覚速度を測定する方法として，変化刺激の速度を直接変化させてテスト刺激の見かけの速度に調整して合わせるというマッチング法を用いた(第６章，第10章，第11章)。しかし，実験によっては，同じマッチング法でもPEST（Taylor & Creelman, 1967)を採用した実験がある(第８章，第９章)。速度弁別閾(第７章)や運動閾(第９章実験１)の実験では，２回連続で正答で1ステップ減少，１回誤答で1ステップ増加，あるいはその逆というような変形上下法を用いた。この方法に従えば，理論的に71％閾($0.5^{1/2}$)に収束するはずである(Levitt,1970)。

注12）こではモニター・スコープをオシロ・スコープと同じ意味で用いている。

既に上に記したように，本研究では，従来の研究で用いられている標準刺激と比較刺激という用語に代わって，テスト刺激(TS)と変化刺激(VS)という用語をしばしば用いる。これはマッチング法などを用いた場合のわかりやすさを考慮したためである。しかし，恒常法を用いた実験では，従来のように比較刺激(CS)を用語として用いた。また，速度対比や速度残効の実験では，誘導刺激(IS)や順応刺激(AS)の用語を用いている。

また，本研究で示される実験は長期間にわたって行なわれたため，用いた装置に関して多少のバラツキがある。概して，古い実験ほどコンピュータの性能が低いために，コンピュータを実験における部分的な制御装置としてしか利用していない。例えば，第８章の実験１，第11章の実験１，実験２，実験３では，モニター・スコープ２台を用いて，それぞれテスト刺激と変化刺激を別々の装置で呈示したが，パソコンはテスト刺激の刺激制御の１部しか行なっていない。変化刺激は，パソコンと独立して複数の周波数発生器によって制御された。また，第６章の実験では，変化刺激の制御の部分は上と全く同じであるが，テスト刺激はモニター・スコープではなく，パソコンのディスプレイ上に直接呈示した。比較的最近の実験では，ほとんどがパソコン１台によって刺激が制御され，ディスプレイ上に複数の刺激が呈示されている。

最後に，用いた運動刺激の種類についてであるが，運動知覚研究では，運動する単一対象，運動する正弦波縞や矩形波縞などの周期性の縞，ランダムドット・キネマトグラム(RDK)などが代表的な刺激として用いられているが，本研究では，主として運動する正弦波縞を刺激として用いた。一部の実験では，運動する矩形波縞も刺激として用いた。これらの運動縞の運動方向は，すべて水平方向である。

表II.1.　実験条件・実験方法

		知覚速度とコントラスト		速度 弁別		知覚速度と空間周波数			知覚速度と時間			
章・項		6−1 実験 1	6−2 実験2	7−1 実験1	7−2 実験2	8−1 実験1	8−2 実験2	8−3 実験3	9−1 実験1	9−2 実験2	9−3 実験3	9−4 実験4
テスト刺激	速度(deg/s)	1.58-4.74(3)	1.58-4.74(3)	-	1.0-16.0(5)	0.75-12.0	-	-	-	1.0-8.0(4)	1.0-8.0(4)	1.0-2.0(2)
(TS)	時間周波数(Hz)			0.3125-5.0(5)	-	-	0.3125-5.0(5)	0.3125-5.0(5)	0.156-1.25(4)	-	-	-
	空間周波数(c/deg)	0.25-1.0(3)	0.5	0.3125-2.5(4)	0.3125-2.5(4)	0.25-1.0	0.15625-2.5(5)	0.15625-2.5(5)	0.5-2.0(3)	0.625	0.625	0.625-2.5(3)
	運動方向	右	右	centripetal	centripetal	左右	centripetal	centripetal	左右	centripetal	centripetal	centripetal
	平均輝度(cd/m2)	25.5	25.5	10	10	13.5	10	10	5	8	8	8
	コントラスト(%)	5-50(3)	0-32(9)	20	20	96	20	実験により決定	30	30	30	30
	離心度(deg)	3	3	0.28< x < 3.5	0.28< x < 3.5	3,10	0.28< x < 3.5	0.28< x < 3.5	0	0.28< x < 3.5	0.28< x < 3.5	0.28< x < 3.5
変化刺激	運動方向	左右	左右	centripetal	centripetal	右	centripetal	centripetal	-	centripetal	centripetal	centripetal
	空間周波数(c/deg)	0.5	0.5	TSと同じ	TSと同じ	0.5	0.625	0.625	-	TSと同じ	TSと同じ	TSと同じ
	コントラスト(%)	95	95	TSと同じ	TSと同じ		TSと同じ	20	-	TSと同じ	TSと同じ	TSと同じ
	離心度(deg)	TSと同じ	TSと同じ	TSと同じ	TSと同じ	3	TSと同じ	TSと同じ	-	TSと同じ	TSと同じ	TSと同じ
その他	刺激サイズ(deg)	直径2.1	直径2.1	3.2x3.2	3.2x3.2	直径3.3	3.2x3.2	3.2x3.2	直径4.0	3.2x3.2	3.2x3.2	3.2x3.2
	観察距離(cm)	54	54	80	80	72	80	80	70	80	80	80
	被験者数	2	3	4	3	10	5	3	3	3	3	2
	測定回数	10	10	4(上下それぞれ	4(上下それぞれ	2	4	4	4	4	4	4
測定方法		単純マッチング	単純マッチング	変形上下法	変形上下法	単純マッチング	PEST	PEST	変形上下法	PEST	PEST	PEST

		速度対比			速度残効					運動順応下の加速度の知覚	
章・項		10−1 実験1	10−2 実験2	10−3 実験3	11−1 実験1	11−2 実験2	11−3 実験3	11−4 実験4	11−5 実験5	12−1 実験1	12−2 実験2
テスト刺激	速度(deg/s)	3, 6(2)	1, 2, 4(3)	0.75	2,4,8	2,4,8(3)	2	1.4-5.6	1.4,5.6	2,4,8(3)	2,4,8(3)
(TS)	時間周波数(Hz)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	空間周波数(c/deg)	0.34	0.625	0.53-2.13(3)	0.37	0.43	0.625	0.5	0.5	0.4	0.4
	運動方向	左右	centripetal	centripetal	左	centripetal	centripetal	右	左右	左	左
	平均輝度(cd/m2)	15	20	13	8.4	5	5	13.5	13.5	8	8
	コントラスト(%)	50	30	50	92	30	30	95	95	86.9	86.9
	離心度(deg)	0	0	0	1	0.22<x<3.6	0.28< x < 3.5	3.0-10.0	3,10	0	0
変化刺激	運動方向	TSと逆	TSと逆	centripetal	左	centripetal	centripetal	右	左右	-	-
	空間周波数(c/deg)	TSと同じ	TSと逆	TSと同じ	0.37	TSと同じ	TSと同じ	0.5	0.5	-	-
	離心度(deg)	TSと同じ	0.28< x < 3.5	0.28< x < 3.5	1	TSと同じ	TSと同じ	3	3	-	-
順応刺激	速度(deg/s)	3, 6(2)	0.5-8(5)	0-2.25(4)	0.00-16.0	0.0-16.0(6)	0.0-8.0(5)	1.4-5.6	1.4,5.6	0-16.0(6)	0-16.0(6)
or	運動方向	左右	左右	TSと同逆(2)	左右	TSと同逆(2)	TSと同逆(2)	左右	右	TSと同逆(2)	TSと同逆(2)
背景刺激	空間周波数(c/deg)	TSと同じ	TSと同じ	0.53-2.125(3)	0.37	TSと同じ	0.625-2.5(3)	0.5	0.5	TSと同じ	TSと同じ
その他	刺激サイズ(deg)	5.76x5.76	3.2x3.2	3.2x3.2	3.6x4.2	3.44x3.44	3.2x3.2	直径3.3	直径3.3	4x5	4x5
	観察距離(cm)	65	80	61	94	72	80	70	70	143	143
	被験者数	2	5	3	3	3	3	2	7	2	15
	測定回数	5	4	5	2	2	2	5	2	2(上下それぞれ	2
測定方法		恒常法	PEST	単純マッチング	単純マッチング	単純マッチング	マッチング,恒常法	単純マッチング	単純マッチング	極限法	恒常法

第６章　速度知覚とコントラストに関する実験

運動対象の速度は，対象の大きさや枠組み，観察者の順応状態，離心度など様々な要因で増減して知覚されることが知られている。従来，対象が識別できる限り，対象と背景の輝度コントラストが知覚速度に及ぼす影響はほとんど無視しえると考えられ，速度弁別実験などによってそれが裏づけられていた(第２章2．3参照)。しかし，2．7．3で述べたように，最近の研究では，知覚速度が対象の輝度コントラストの違いで変化するという結果が報告されている。例えば，コントラストの影響に関して，Stone & Thompson (1992) は，速度は同じでも異なるコントラストを有する正弦波縞を水平方向に運動させた場合，低コントラストの運動縞は高コントラストの運動縞よりも遅く知覚されることを示した。この効果はかなり広いコントラストの範囲(2.5～50％)で確認され，2deg/sのテスト速度において，10％のコントラストの縞が70％のコントラストの縞の65％程度に知覚されることが示された。これに対して，知覚速度に及ぼす色のみの影響については，必ずしも明らかではない。Cavanagh, Tyler, & Favreau(1984)は，緑要素と赤要素からなる２つの正弦波縞で合成した複合波縞の知覚速度を測定し，緑要素と赤要素がほぼ主観的等輝度の地点において知覚速度が最も遅くなるという結果を示した。また，緑要素と赤要素のコントラスト比を一定に保ったまま色度のみを変調した縞を運動させた場合，知覚速度は変調が最小の条件(黄色のみで構成される縞)で最大であった。彼らはこの結果を知覚速度が刺激の明るさと色が独立に分析された重み付けの総和と考え，色変調が増加すると，輝度変調に比べて，色分析に比重が置かれるため，知覚速度が減少すると考えた。これらの考察が妥当であるか否かは興味深いところであるが，いずれにしても，色の知覚速度に及ぼす影響は，大きさやコントラストの影響に比べると小さいと考えられる。

これらは，速度知覚に関するきわめて基本的な知見といえる。本研究では，速度知覚に関する最も基本的な実験として，速度知覚に及ぼす輝度コントラストの影響がどのようなものであるかを調べるために２つの実験を行なった。最初の実験１では，白黒の刺激からなる通常の正弦波縞を用いて知覚速度に及ぼすコントラストの影響について調べた。続く実験２では，等輝度条件を設定し，緑と赤の色味のついた２つの正弦波縞を重ね合わせた(superimpose)複合縞を用いて知覚速度に及ぼすコントラストの影響について調べた。実験１に関しては，知覚速度に及ぼすコントラストの影響が，ほとんどThompsonとその協力者らによる報告しか見いだされておらず，彼らの報告の妥当性を検証するというねらいがある。また，コントラストの影響が見られる場合，その影響がどの程度のものであるかを調べておくことは，後の実験におけるコントラスト条件の設定を考える上でも重要である。実験２もほぼ同

様の内容を目的としているが，この実験では等輝度条件下において知覚速度がどの程度の大きさに知覚されるかを調べることも目的としている。

6．1　実験1（知覚速度とコントラストに関する実験 I）

6. 1. 1　目的

輝度コントラストの違いによって知覚速度がどの程度変化するかについて，正弦波縞を用いた速度マッチング実験によって調べる。

6. 1. 2　方法

被験者　男性１名，女性１名の２名。矯正視力を含めて，いずれも視力は正常であった。

刺激及び装置　刺激呈示装置として左右にそれぞれパソコン・ディスプレイ(Apple 社製, 13 インチ･ディスプレイ)とモニター・スコープ（岩通社製 5801, B31)を水平に２台並置して用いた(図 6.1 参照)。左側ディスプレイにはテスト刺激(TS)，右側モニターには変化刺激(VS)を呈示した。これらの刺激は，いずれも正弦波の輝度分布をもつ水平等速運動する縦縞格子である。TS の運動速度はディスプレイと接続したパソコン(Apple 社製, Macintosh IIsi)によって制御した。右側モニターは３台の周波数発生器と接続し，その内，水平軸を制御する１台の周波数発生器を被験者の手元に置いて，その周波数調整ダイヤルを回転することによって，VS の速度を直接調整できるようにした。ディスプレイ及びモニターは，矩形に切り抜いた黒ケント紙で覆った。これらディスプレイ及びモニターの手前には２台の液晶シャッターを置き，シャッターの円型窓を(直径 3.0cm(2.1deg))枠組として用いた。液晶シャッターの開口時間は，刺激呈示時間となるが，この時間は DA コンバータを介してパソコン（NEC 社製 PC9801XL）によって制御した。両眼注視点の位置は各窓枠円の中心からこめかみ側 3deg で固定した。VS は平均輝度 25.5cd/m^2，コントラストは 95％， 空間周波数は 0.5c/deg であった。被験者の観察距離は 90cm であった。実験は暗室で行なった。

刺激条件　TS の運動方向は右方向に固定し，その速度として 1.58, 3.16, 4.74 deg/s の３条件を用いた。TS のコントラストは 5％, 10％, 50％の３条件，空間周波数は 0.25, 0.5, 1.0c/deg の３条件であった。それらを組み合せて合計 27 種類の運動パターンを用いた。VS の運動方向は左右の２方向であり，実験条件は合計 54 種類である。

手続き　各被験者は，両眼分離視鏡の高さに眼が合うように椅子の高さを調整した。続いて両眼で２つの LED が融合できるよう両眼分離視鏡のネジを調節した。10 数回の練習試行を行なった後，テスト試行に入った。各試行の始まりにブザーが鳴り，左眼と右眼のそれぞれに TS と VS が同時に２秒間呈示された。この２秒間の間に，被験者は LED を注視しながら，手元にある周波数発生器のダイヤルを回して，VS の速度を TS の速度と同じに見えるよう調整した。５秒間の ISI を経て，TS と VS が再び２秒間呈示され，マッチングが継続して行なわれた。以後，マッチングが完了するまでこの手続きが繰り返された。被験者は，マッチングが完了したと判断した時点で，手元にあるマウスを押し，キーボードによって，その際に

周波数発生器が示した周波数を入力した。リターン・キーの入力によって次の試行が開始された。異なる27種類のTSの速度に対するマッチングはランダム順に連続して遂行された。これを１セッションとすると，各被験者は，VSの左右の運動方向をそれぞれ交互に５つのセッション，合計で10セッションの実験に参加した。各被験者は，１日２セッション(90分)を行ない，実験を終了するのに約５日間を要した。

6. 1. 3　結果と考察

被験者毎に，各条件において測定した周波数を視角速度に換算し，その平均を知覚速度として算出した。それらを空間周波数条件毎に，輝度コントラスト条件毎に平均した結果が，それぞれ図6.2と図6.3である。両図はいずれも各TSの速度に対する知覚速度を示している。各図において上２つのパネルは各被験者の結果，下のパネルはそれらの平均値の結果を示している。各図の斜め45度の破線は，知覚速度が実際のTSの速度に一致した場合を示している。２名の被験者の結果は異なり，被験者TTは高速度や中速度の条件において速度を過小評価したが，被験者OMは高速度条件において過大評価した。しかし，いずれの被験者も以下のような一貫した傾向を示している。

(1)TSの空間周波数の違いによって知覚速度は異なり，空間周波数が高い条件ほど知覚速度は増加した。(2)TSのコントラストの大きさと共に知覚速度は増加し，高コントラスト条件下では知覚速度は大きく，低コントラスト条件下では知覚速度は小さかった。(3)VSの運動方向によって若干の違いが認められ，VSは右方向よりも左方向に運動する方が僅かに知覚速度が小さかった。

上の(1)に示した空間周波数の効果は明らかに示されたが，本章では，試みとして空間周波数条件を付け加えただけであり，この効果を調べることを主要な目的としていない。知覚速度に及ぼす空間周波数の影響は，第８章の主要なテーマとなっているため，詳細な議論はそちらに譲ることにする。(3)の結果は，実験における刺激配置を考慮すると，中心視から周辺視へ向かう運動よりも周辺視から中心視へ向かう運動の方が知覚速度が小さかったことを意味している。ただし，中心視から周辺視へ向かう運動の場合は，VSの運動方向がTSの運動方向と一致するため，よりTSの速度に近い反応を示し，そのバイアスが運動方向の違いとして現われた可能性も考えられる。

(2)の結果は，TSのコントラストによって知覚速度が異なることを明らかに示した。Stone & Thompson (1992) は，2deg/sのTS速度では，コントラスト10％の縞がコントラスト70％の縞の65％程度の速度に知覚されると報告しているが，本研究の図6.3の平均値の結果では，低速度条件(1.58 deg/s)では，コントラスト5％でTS速度の71％，コントラスト10％では92％の速度に知覚され，高速度条件(4.74 deg/s)では，コントラスト5％，10％，50％でそれぞれ57％, 75％，87％の速度として知覚されており，全体的に高速条件ほど，コントラストの効果が大きいことが示された。ただし，速度の大きさによってコントラストの効果が変化するか否かを議論するには，VSと同じコントラストの条件を統制条件として含め，それとの比較が必要であるが，本実験では，そのような条件を入れていないため，必ずしも正確

な議論はできない。また，この実験では，コントラストが低下すると知覚速度も減少することが示されたが，その減少の程度は，コントラストが5％に低下した場合でも，知覚速度が半分程度しか減少しなかったと見なすこともできる。

6．2　実験2（知覚速度とコントラストに関する実験 II）

第３章で示したように，運動と色の分析は，前有線皮質の異なる領域で行なわれている。マカクザルにおいて色の分析を担っているとされる細胞はV4に多くあり，他方，運動方向に選択的な細胞はMT野において見いだされる。各領野の細胞へ至る経路での処理が互いに異なり独立であるならば，色のみで定義される等輝度刺激を運動刺激として用いると，運動の知覚が損なわれと考えられる。実際に，等輝度刺激を運動刺激として用いると運動知覚を損失するという現象は数多くある(Livingstone & Hubel,1987)。例えば，等輝度刺激を用いると運動残効が生じないなどはその典型例である。しかし，このような現象の中には，その損失が，運動と色の役割の分化を反映しているのか，単に他の刺激における運動視の損失と同様の理由に基づいているのか必ずしも明らかでない場合がある。知覚速度に及ぼす色の影響もその１つである。等輝度刺激を運動刺激として，その知覚速度を測定し，輝度コントラストの正弦波縞と比較すると，速度は減少して知覚されるといわれている。この効果は，実験１で示したように，等輝度刺激を用いたため，単純にコントラストが減少したことによる結果であると見なすこともできる。他方，これは等輝度条件下において，運動ではなく，色味の存在が知覚速度に何らかの影響をもたらした結果であると考えることもできる。Cavanagh ら(1984)は，等輝度条件下において知覚速度が減少することを示し，これが生じるのは，単なるコントラストの低下によるものではなく，色の違いを見分ける機構の性質によると結論した。彼らはまた，コントラスト比を一定に保ったまま色度のみを変調した縞を運動させた場合，変調が小さいほど知覚速度が大きくなるという結果を得た。これは色変調は，実験１で示した輝度変調と逆の効果をもたらしたことを意味している。以下に示す実験は，Cavanagh らのように，色味の知覚速度に及ぼす影響を明らかにすることを目的としてはいない。しかし，等輝度条件を含めた色変調の違いによって，知覚速度がどの程度変化するかを明らかにすることを目的としている。これは色刺激を用いるため実験1とは異なるが，実験1と同様，知覚速度に及ぼす輝度コントラストの影響を調べることに他ならない。

6. 2. 1　目的

赤および緑の輝度の変調の違いによって知覚速度がどのように変化するかについて，複合縞を用いた速度マッチングによる実験によって調べる。

6. 2. 2　方法

被験者　男子学生と女子学生，各々１名，及び筆者の合計３名であった。矯正視力を含め

て，いずれも正常な視力及び色覚を有した。

刺激及び装置　装置は実験１と同様である。左側のディスプレイにはテスト刺激(TS)，右側のモニターには変化刺激(VS)を呈示した。TSとして，赤および緑の輝度の変調により定義される正弦波縞，VSとして実験１と同じ正弦波縞を呈示した。ディスプレイで表示可能な赤成分の最大のCIE座標値は(x,y)=(0.27, 0.59)であり，緑成分のそれは(0.63, 0.33)であった。TSは赤色の正弦波縞と緑色の正弦波縞を逆位相で合成した複合縞であったが，それらは色度図上，上の両座標を両端とする直線上で色度変化する。TSの縞の輝度変調(L_{mod})は，各色の振幅(R_{mod}, G_{mod})および平均輝度(R_{mean}, G_{mean})から次式によって定義される。

$$L_{mod} = (R_{mod} - G_{mod}) / (R_{mean} + G_{mean}) \qquad (6.1)$$

等輝度を含む輝度コントラストの条件を設定したため，実験１とは異なり，TSは被験者ごとに設定した。主観的等輝度は，被験者毎にフリッカー法(flicker photometry)を適用して主観的等輝度を測定した。主観的等輝度は，直径2.1degの正方領域に赤色(平均輝度8.0 cd/m^2)と緑色の交互呈示による15Hzのフリッカーに対し，緑の輝度を調節して融合閾を求めることによってなされた。その結果，赤色縞の平均輝度は8.0 cd/m^{2}で固定したが，緑色縞の平均輝度としては，被験者KK, TT, MTの順に10.5, 9.4, 7.8cd/m^{2}という値を用いた。両刺激の空間周波数は共に0.5c/deg，VSの平均輝度は25.5cd/m^2，コントラストは95％であった。その他は，実験１と同様である。

刺激条件　TSの運動方向は右方向に固定し，その速度として1.58，3.16，6.32 deg/sの3条件を用いた。TSのコントラスト(輝度変調L_{mod})は-32, -24, -16, -8, 0, 8, 16, 24, 32 ％の範囲で９段階設定した。VSの運動方向は左右の2方向であり，従って，実験条件は合計 54 種類である。

手続き　実験１と全く同様であった。

6. 2. 3　結果と考察

実験１と同様，被験者毎に，各条件において測定した周波数を，視角速度に換算し，各条件における知覚速度の平均を算出した。これをTS速度との比率で示した図が，図6.4である。図6.4の各パネルは，各被験者の及び平均の結果を示している。いずれも輝度コントラスト(6.1式におけるL_{mod})の関数としての比率を示している。パラメータはTS速度である。３名の被験者の結果を比較すると反応の基準がかなり異なることがわかる。被験者TTは，等輝度条件では，いずれのTS速度においても知覚速度はゼロに近いのに対し，被験者MTは全体的に速度を過大評価し，等輝度条件ではいずれも60％程度の比率で最低となった。被験者KKもまた，等輝度条件において知覚速度の最低値を示したが，比率はTS速度の大きさによって異なる。しかし，平均の結果が示しているように，全体的には以下のような比較的一貫した傾向が認められる。

(1)色の運動縞の輝度コントラストの低下と共に知覚速度は減少した。(2)知覚速度は等輝度条件において最も減少し，比率の値は速度の大きさによってそれほど変わらない。

(1)の結果は，輝度のみで定義される運動縞(実験１)と同様の結果である。すなわち等輝度条件下に近づくと知覚速度が減少するという傾向は，実験１のようにコントラストが減少することによってもたらされる傾向ときわめて類似している。しかし，このことから色情報は運動の知覚に何の関わりもないとはいえない。それを明らかにするためには，Cavanagh ら(1984)のように，輝度コントラストを固定した状態で，色度コントラストのみを調整して知覚速度を測定する必要がある。(2)の結果もまた顕著であり，図6.3D を見る限り，いずれの速度条件においても左右の曲線が対称となっており，明らかに等輝度条件において知覚速度は最低値を示した。また，全体的に見ると，等輝度条件における比率は速度の大きさによってあまり変化していない。しかし，等輝度条件において知覚速度がどの程度の大きさに知覚されるかは，被験者によって異なる。平均の結果では，等輝度条件では知覚速度が40％程度まで減少したが，被験者TT のように静止縞に見える場合もあるため，この点については更に多くの被験者による実験によって検討してみる必要があるであろう。

６．３　全体的考察

本章に示した速度マッチングによる２つの実験では，テスト刺激の知覚速度がコントラストの減少と共に減少することが確認された。 実験１は，Thompson らの実験の追試であるが，彼ら以外に知覚速度に及ぼすコントラストの影響を示した研究はほとんど報告されていないため，この事実を実際に実験によって確認した意義はあると考える。ただし，このようなコントラストの効果が，離心度の違いによってどの様に変化するか，あるいはこの効果が平均輝度とどれほど独立した効果であるかなどについては，今後検討されてしかるべきであろう。

続く実験２では，実験１と同様，異なる色要素からなる複合縞を用いて等輝度条件を設定し，コントラストの知覚速度に及ぼす効果について調べた。その結果，実験１と同様，輝度コントラストの違いが知覚速度に大きな影響を与えることが示された。この実験では，主観的な等輝度条件において，知覚速度が最も小さくなることを確認した。しかし，この実験では，色味そのものが知覚速度に影響を与えることがないか否かに関して判断を下すことが必ずしもできない。これを明らかにするには，Cavanagh ら(1984)のように，コントラスト比を一定に保ったまま色度のみを変調した縞を運動させる実験を行なう必要があるが，本研究ではそこまで至っていない。等輝度条件において最も知覚速度が減少するという実験２の結果は，実験１に示した輝度コントラストの効果と同様の内容であった。このことは色のみの知覚速度に及ぼす影響が仮にあったとしても，輝度コントラストに比べて，それほど大きくないのではないかという見解がもたらされる。この見解は妥当でないかもしれないが，本章以降では，このような見解に基づき，知覚速度に及ぼす色の影響の問題を扱っていないことをここで明記しておきたい。

以上に示した２つの実験はいずれも，各々の問題を詳細に議論するためのデータの量が乏しく，また各方面の研究領域に対してそれほど新しい知見を加えたものとはいいがたい。しかし，いずれの実験においても，知覚速度におけるコントラストの影響に関するきわめて基礎的な知見を明らかに示した。また，以後の章で示される実験の刺激コントラストを設定する上でも，これらの実験結果は貴重な情報を提供したと考える[注13)]。

最後に，本章で示した知覚速度に及ぼすコントラストの効果が，速度符号化という観点からみると非常に重要な知見であることを指摘しておきたい。刺激のコントラストの増減は，視覚に関わる細胞の発火頻度の増減と関係すると考えられる。すなわち，コントラストが減少すると細胞の発火頻度が減少し，それが知覚速度の減少を導くと考えることができる。第３章の神経生理学的研究において示したように，ネコの18野やサルのMT野では，異なる速度に同調する細胞が発見されている。このような知見は，知覚速度の違いが異なる細胞群の活動と対応することを示すものであり，それは細胞の種類という質的違いであるのに対し，コントラストの効果は細胞の発火頻度という量的違いに対応する。つまり，コントラストの違いという量的違いが知覚速度の違いを生み出すわけであり，これが速度の符号化に基本的に関与しているということになる。

注13）本章で示した実験の後で行なわれたほとんどの実験(必ずしも以後の章で示す実験のすべてを意味しない)では，刺激の輝度コントラストを20%から30%に設定した。それは，この範囲のコントラストであれば，速度が多少低下しても，それほど極端には低下して見えないこと，また高コントラストに比べて被験者の眼の負担が多少軽減されることが明らかにされたからである。

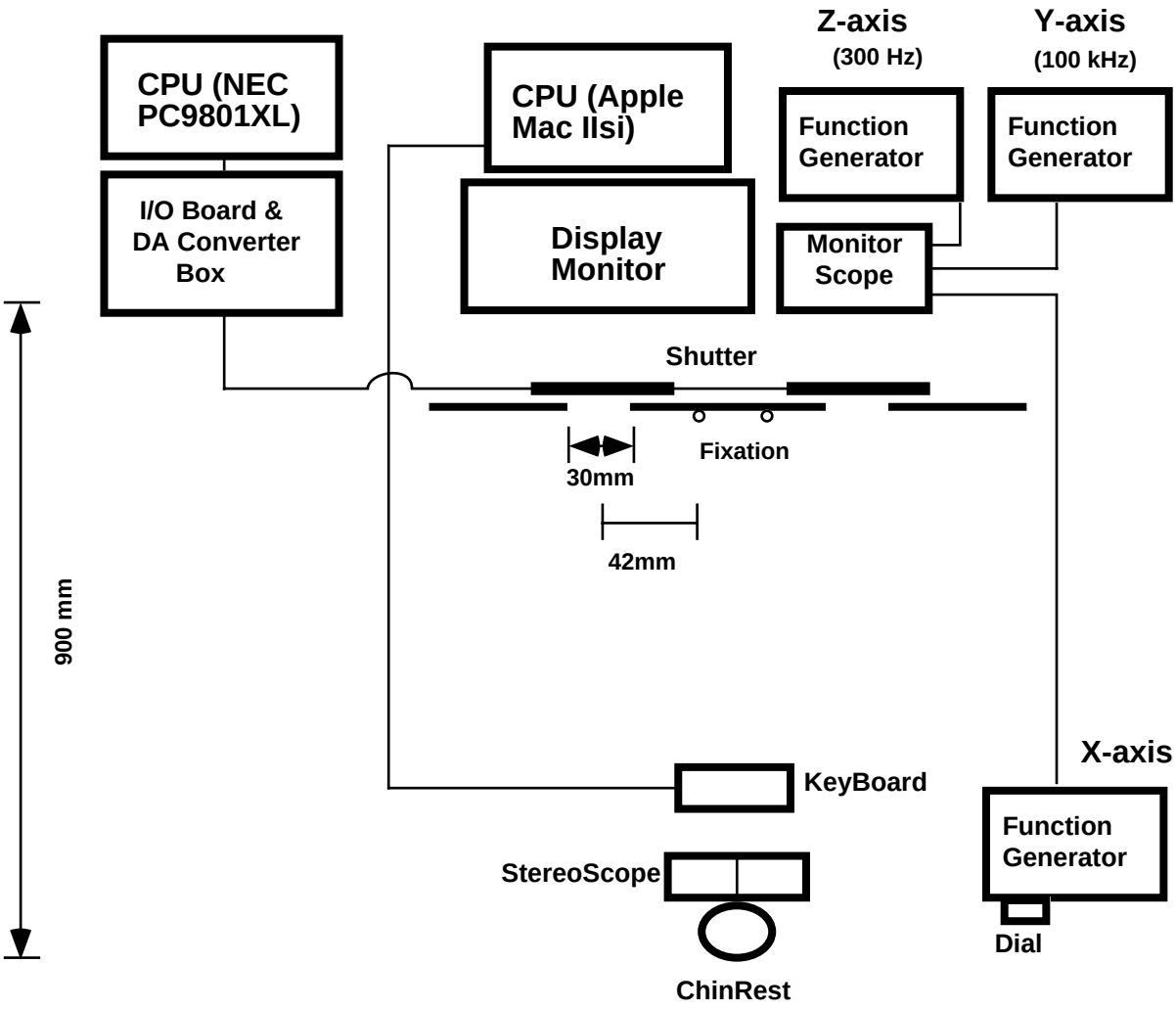
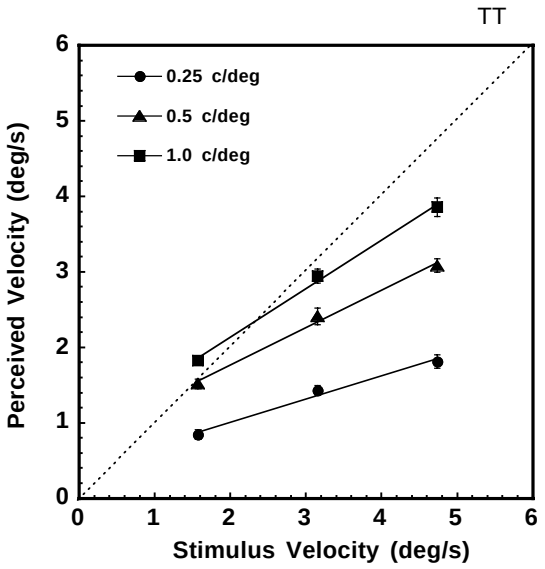
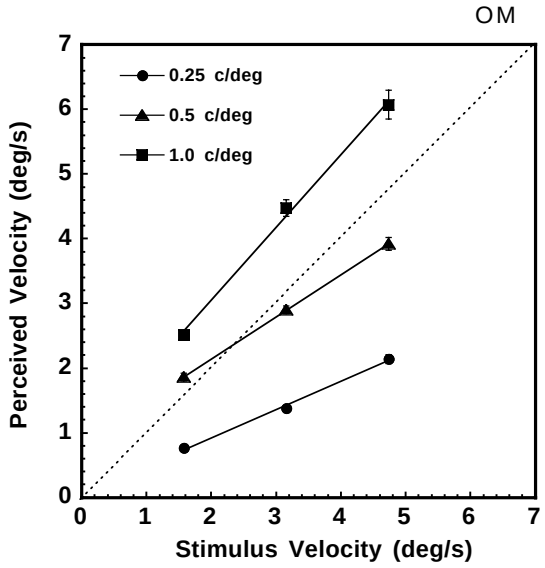


図6.1.　実験に用いた装置の概略。





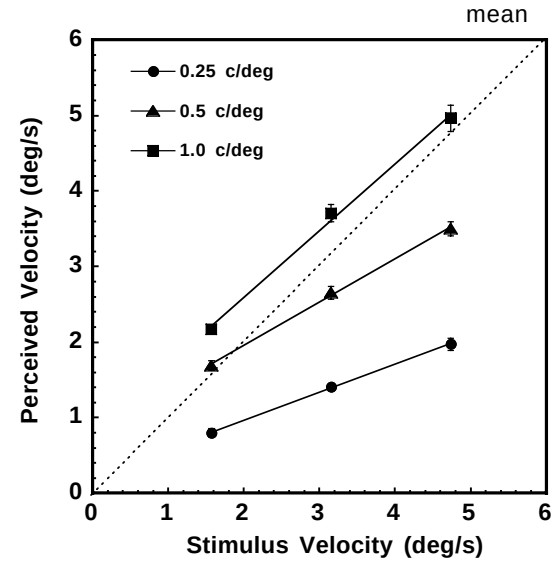
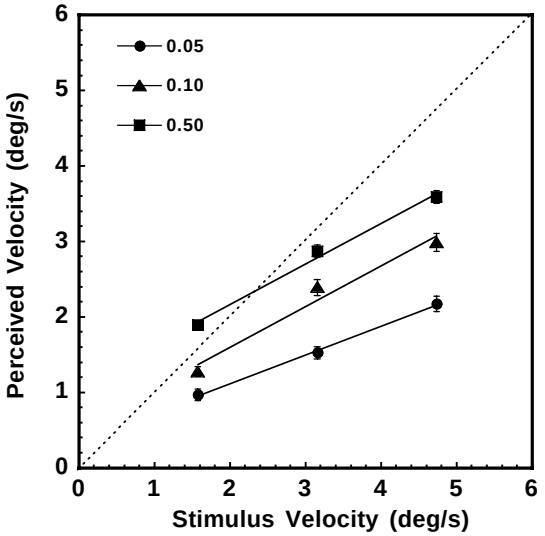
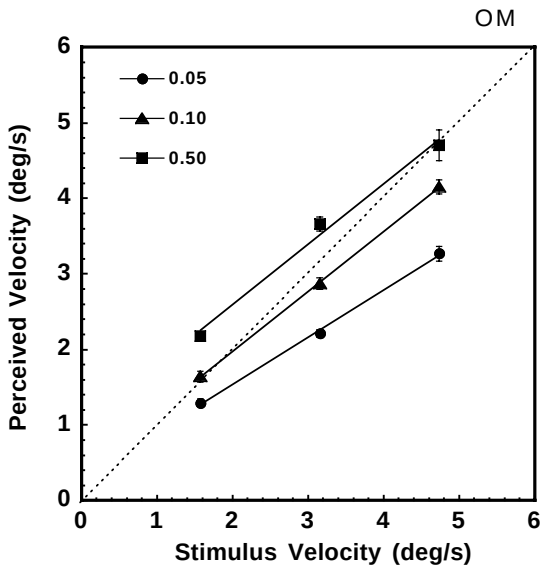


図6.2.　テスト速度に対する知覚速度。パラメータは空間周波数，エラーバーはSDを示している。





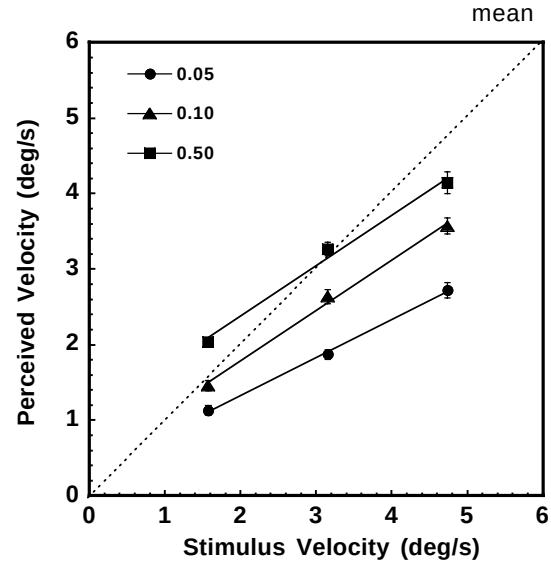


図6.3.　テスト速度に対する知覚速度。パラメータは輝度コントラスト，エラーバーはSDを示している。

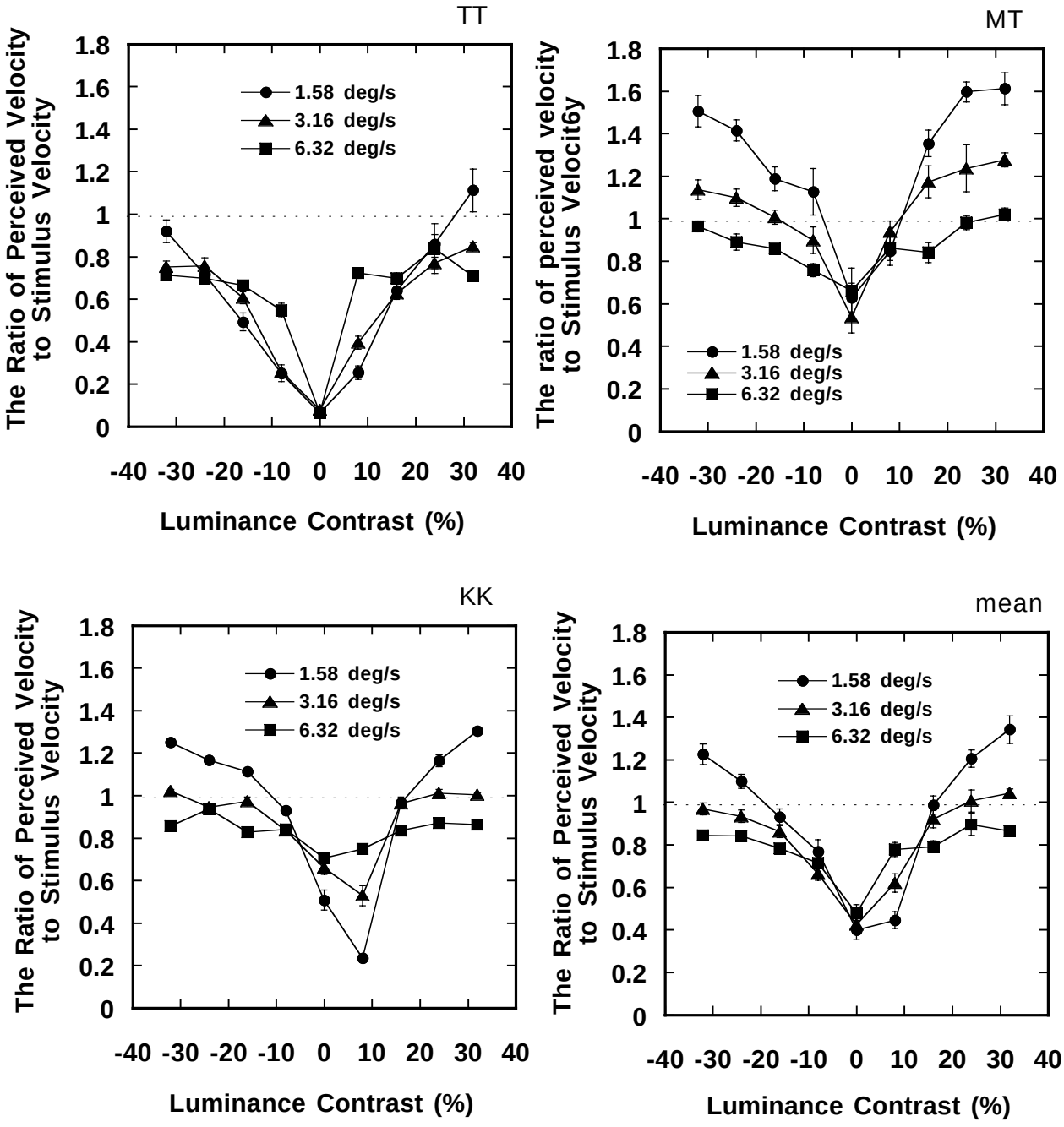


図6.4.　輝度コントラストの関数としての知覚速度とテスト速度の比率。正符号の輝度コントラストは，緑要素より赤要素のコントラストの方が高く，負符号の輝度コントラストは，赤要素より緑要素のコントラストの方が高いことを意味している。エラーバーはSDを示している。

第７章　速度弁別における時空間的相互作用に関する実験

速度弁別の研究は，運動検出と並んで，運動知覚の研究の中では最も基礎的な研究の１つである。2. 3で述べたように，速度弁別についてはこれまで実に数多くの研究がなされてきた。本論文の主要なテーマである速度符号化の過程に直接関わる実験的事実を語る上でも，速度弁別に関する基礎的事実を無視することはできない。しかし，本章で速度弁別の問題を取り上げたのは，それら既知の事実を再考するということではない。これまで，確かに数多くの速度弁別の実験がなされてきたが，依然として明らかにされていない問題は残されている。本章では，速度弁別が何に基づいてなされているかという，速度符号化の問題ときわめて関連の深いテーマを取り上げた。これは空間周波数の異なる刺激を用いた場合に速度弁別の判断がどのように変化するかという問題を扱っている。本章に示す実験の内容は，次章において示す知覚速度における時空間的相互作用に関する実験とも関連が深い。

これまで速度弁別閾は，実に多様な観点から測定されている。単一対象を用いた研究として，Brown（1961）は，刺激呈示方法の違いで速度弁別閾がどのように異なるかを調べた。彼によれば，ウェーバー比は，分離呈示法で0.138，隣接呈示法で0.0769，同時呈示法で0.00128であった。このような単一対象を用いた実験の場合，速度が変化すると移動距離や持続時間が共に変化してしまうことが問題となる。すなわち，速度の大きさによって弁別閾が変化した場合，それが移動距離や持続時間による影響と区別できない。Mandriota, Mintz, & Notterman（1962）は，この点を考慮し，標準刺激と比較刺激を対呈示する際に，移動距離と持続時間をランダムに変化させて弁別閾を測定し，0.33～8.55deg/sの速度に対してウェーバー比0.2を見いだした。McKee（1981）は，単一刺激法（single stimulus method）を用いて，線分刺激の速度弁別閾を測定し，1.5deg/s以上のテスト速度でウェーバー比が0.05であること，また，この値が運動距離や呈示時間に依存しないことを示した。同じくMcKee & Nakayama（1984）は，異なる離心度において線分刺激の速度弁別閾を測定し，中心視で5deg/s以上，40degの離心度で30deg/s以上のテスト速度でウェーバー比0.06という値を得た。また，McKeeら（1986）は正弦波縞を用いて速度弁別閾を測定し，コントラストや空間周波数のランダムな変動に関わりなく，ウェーバー比が0.06になることを見いだした。また，Orbanら（1984）は，運動線分を用いて0.25～256deg/sという広い範囲で速度弁別閾を測定し，ウェーバー比が速度の大きさによって変化し，速度の関数として示すとU字型関数となることを示した。その際のウェーバー比の最低値は，0.06程度であった。最近では，Chen, Bedell, & Frishman（1998）

が, 0.5～16deg/sの範囲で, 異なる空間周波数(0.25～4c/deg)の刺激を組み合わせて速度弁別閾を測定している。同じ空間周波数の刺激を比較した実験では, ウェーバー比が, 時間周波数の関数としてU字型関数となり, 0.04から0.1程度の値となることを報告している。

本章で扱う問題は, 速度弁別が何に基づいてなされているのかということである。これまでは, それが速度自体に基づいてなされるのか, それとも時間周波数に基づいてなされるのかが問われた。McKeeら(1986)は, 速度弁別はコントラストや時間(空間)周波数のランダムな変動にほとんど影響を受けないことから, 速度弁別は速度の大きさに従ってなされると主張した。彼女らはこの主張を裏づけるために時間周波数の弁別閾の測定も行なったが, 速度弁別閾との大きな違いを示すことはできなかった。Smith & Edgar(1991)は, McKeeらと同様の実験を行ない, 異なる結論を導き出した。彼らは, 速度弁別は時間周波数のランダムな変動に影響を受けないが, 時間周波数の弁別もまた速度のランダムな変動にほとんど影響を受けないことを示した。このことから彼らは, 速度と時間周波数はともに視覚システムの中で表現(represent)されるが, これら2つの次元が知覚レベルで部分的に分離しているという可能性を示唆した。McKeeら(1986)が示したように, 速度弁別が時間(空間)周波数のランダムな変動に影響を受けないという結果は認めざるを得ないが, 他方, 彼女らの論文のFig.4(subject:SM)の結果は, その逆の見解を示している。この図は, Thompson(1983)のFig.1からFig.3, Chen, Bedell, & Frishman(1998)のFigure7と同じ内容であり, 速度弁別が時間周波数に依存して変化することを示している。従って, これらの研究を全体的に見ると, 速度弁別閾は, 速度に依存して変化する場合もあるし, 時間周波数に依存して変化する場合もあることを示している。Smith & Edgar(1991)は, 速度に依存して変化する場合について, 位置検出に基づく低速度におけるもう1つの運動感覚機構の存在を示唆した。これらを考慮すると, 速度弁別は, 低速度と高速度において異なる振る舞いを示し, 低速度の速度弁別閾は空間周波数や時間周波数の影響を受けず速度のみに従って変化するが, 高速度においては, 時間周波数に従って変化するということが考えられる(Tayama, 2001b)。しかしこれまで, 速度弁別が速度と時間周波数の両方に依存して変化することを, 同じ方法を用いて明確に示した研究の例は報告されていない。

本研究ではこれを単なる可能性ではなく, 明確な事実とするために, 速度弁別が速度と時間周波数のいずれにも依存して変化するという以下の仮説を立てて, これを検証するための実験を行なう。その仮説とは, まず第1に, 速度弁別は, 低速度条件においては, 空間周波数や時間周波数の変化に関係なく, 速度に従って変化するということである。Orbanら(1984)の研究に従えば, 速度が大きくなるにつれて弁別閾が徐々に低下することが予測される。第2の仮説としては, 速度弁別は, 高速度条件においては, 時間周波数に従って変化するということである。これまでの速度弁別や時間周波数弁別の研究から弁別閾は5Hz程度が最大感度となることが知られている。従って, ウェーバー比は時間周波数の関数として5Hz付近をピー

クとしてU字型関数を描くことが予測される。以下の2つの実験では，いずれも同様の方法を用いて実験が行なわれたが，テスト速度の条件の範囲のみが異なる。上の仮説に従えば，実験1では第1の仮説を支持する結果を，実験2では第2の仮説を支持する結果を示すことが予測される。

7.1　実験１（速度弁別閾実験 I）

7. 1. 1　目的

空間周波数と時間周波数の組み合わせによって低速度の条件が比較的多い実験条件を設定し（半分の条件は1deg/s以下の速度において），運動する正弦波縞の速度弁別閾を測定し，速度弁別が速度と時間周波数のいずれに依存して変化するかを調べる。

7. 1. 2　方法

被験者　男子学生2名，女子学生2名の合計4名を用いた。矯正視力を含めて，全員正常な視力を有していた。

刺激及び装置　刺激はパソコン（Apple社製，PowerMacintosh 8100/180MHz）によって制御され，17インチ・ディスプレイ（Nanao社製，FlexScan E55D, refresh rate，75Hz）上に呈示された。ディスプレイ中央に，十字型の赤い注視点（大きさ4×4mm，視角にして0.285×0.285deg）を呈示し，その注視点から左右それぞれ4mmずつ隔たった45mm×45mm（視角にして3.2deg×3.2deg）の正方形領域の位置に，テスト刺激(TS)と変化刺激(VS)を呈示した（図7. 1参照）。いずれの刺激も正弦波縞であり，注視点に向かって等速度で水平方向に運動した。刺激のコントラストは20％，平均輝度は10cd/m^{2}に固定した。被験者は顔面固定器で顔を固定した。観察距離は80.5cmであった。実験はすべて暗室で行なった。

刺激条件　TSの空間周波数は4条件（2.5，1.25，0.625，0.3125，刺激呈示領域内の縞の数は順に8，4，2，1），時間周波数は5条件（0.3125，0.625，1.25，2.5，5.0Hz）の合計20条件（0.125deg/s～16deg/s，その内10条件は1deg/s以下）を設定した。VSの空間周波数はTSの空間周波数と常に同じであった。

手続き　各被験者は，最初に両眼の位置が注視点の高さに合うように椅子の高さを調整した。テンキー2を押すことによってセッションを開始した。開始音が呈示されてから3秒後に，注視点の左右の刺激呈示領域に，TSとVSの両方が800m秒間同時に呈示された。被験者は左右の刺激のいずれが速いかを判断し，右の方が速くみえた場合はテンキー3を，左の方が速くみえた場合はテンキー1を押して反応した。TSとVSが左右のいずれに呈示されるかはランダムとした。TSが右側と左側に呈示される確率は，それぞれ50％であった。被験者の反応の後，3秒後に次の刺激が呈示され，この手続きが試行終了まで繰り返された。知覚速度は次のよう

な変形上下法によって測定した。被験者の反応が，2回連続で正答であれば，VSの速度を1ステップだけTSに近づけ，1回でも誤答であれば，1ステップ遠ざけるという方法である。この方法によれば，VSの速度は原理的に71％閾（上弁別閾），あるいは29％閾（下弁別閾）に収束する（Levitt，1970）。ステップの大きさは，TSの速度を100％とした場合，VSの速度がTSから10％以上隔たっている場合には4％，10％以内の隔たりの場合には2％とした。VSの運動速度が上昇から下降，下降から上昇に変移した時点での速度を測定し，変移が10回に達した時点で試行を終了した。10回の変移点のうちの後半4回の速度を平均し，それをマッチング速度とした。なお，マッチング速度の測定は，TSの速度より明確に大きい速度から開始して小さい速度に向かって測定される上弁別閾と，その逆に小さい速度から開始して大きい速度に向かって測定される下弁別閾の2種類について行なった。各被験者は上弁別閾と下弁別閾の実験において各4回の測定を行なった。

7．1．3　結果

被験者別に，各条件の上弁別閾と下弁別閾を求め，両者の平均からウェーバー比を求めた。結果は図7．2に示した。上段は時間周波数の関数としてのウェーバー比を，下段は，同じ被験者について，速度の関数としてのウェーバー比を示している。いずれの図も横軸は対数で表示されている。パラメーターは空間周波数，エラーバーは標準誤差(SE)を示している。また，空間周波数条件別に，データを対数で変換した後，ガウス関数で補完した曲線も合わせて示した。上段の図を見るとわかるように，時間周波数が増加するに従ってウェーバー比が減少している。しかし，空間周波数によってウェーバー比は変動し，空間周波数が低い条件ほどウェーバー比が減少している。このことは平均値を比較すると顕著にわかる。平均値の結果は，図7．2と同様の形式で図7．3に示した。2つの低い空間周波数条件（0.3125及び0.625c/deg）では，ほとんど違いが見られない。また全体的に，時間周波数が増加するにつれてウェーバー比は減少するため，空間周波数の影響が小さくなる傾向が認められる。1Hz以上の時間周波数では，ウェーバー比が減少する勾配が緩やかになり，弁別感度がほぼピークに達している。時間周波数が更に大きい条件では，速度弁別が悪くなる傾向が 僅かに認められる。図7．3Bを見ると，速度が増加するに従ってウェーバー比が減少する傾向が明確に示されている。0.3125c/degの空間周波数条件を除くと，弁別感度は空間周波数の大きさとは無関係に速度のみに依存して変化している。しかし，1deg/s以上の速度では，ウェーバー比の減少の勾配は緩やかになり，弁別感度はピークに達した。時間周波数の場合と同様に，速度が更に大きい条件では速度弁別が悪化していく傾向が僅かに認められるが，やはり明確ではない。データを時間周波数別に分析すると，時間周波数が大きい条件ほどウェーバー比が減少していたことがわかる。ウェーバー比の最小値（0.083）は，0.625c/deg，5Hz（8deg/s）の条件において得られた。

7. 1. 4　考察

この実験の結果は, 速度弁別が, 空間周波数の大きさに依存せずに速度の大きさに依存して変化し, 速度が大きくなるにつれて弁別感度が上昇していく傾向を示した。しかし, 速度が1deg/s以上では, ウェーバー比が一定に近づくため, 速度の増加に伴う弁別感度の上昇がどの程度まで維持されるか明らかではない。弁別感度の上昇は最も低い空間周波数条件(0.3125c/deg)を除いて, 空間周波数の大きさには影響を受けないことが示された。しかし, 他の条件に比べて0.3125c/degの空間周波数条件では, ウェーバー比が若干大きかった。この結果は, この実験で用いた刺激呈示領域が比較的小さく, また呈示時間が短かったことが関係していると思われる。これらの制約のために, 0.3125c/degよりも更に低い空間周波数の条件下では, 刺激の縞の構造の検出がほとんど困難であるため, 速度弁別が困難になることが予備実験の段階でも示されていた。刺激呈示領域を大きくしたり, 呈示時間を長くした場合には, 0.3125c/degの空間周波数条件において速度弁別が改善されることが十分に考えられる。

上述したように, 本実験よりも速度や時間周波数がもっと大きい条件では, どのような結果が得られるかということは興味深いところである。この実験では, 速度や時間周波数の増加と共に速度弁別が良くなることが示されたが, それらがもっと大きい場合でも, 速度弁別はそのまま一定に保たれるのか, それとも悪化して全体としてU字型曲線を描くようになるのかが疑問となる。この点を明らかにするために, 次の実験2では実験1よりも, 速度や時間周波数がやや大きい条件を用いて速度弁別閾を測定し, 速度弁別が速度に依存するか時間周波数に依存するかを再度検討する。なお, 実験1では刺激条件として空間周波数と時間周波数を設定したために, 低速条件や高速条件において同じ速度条件として比較できる条件が少なかった。このことを考慮し, 次の実験2では, 刺激条件として速度と空間周波数という2つの条件を設定した。

7.2　実験2(速度弁別閾実験 II)

7. 2. 1　目的

空間周波数と速度を組み合わせてTSの速度を実験1よりもやや大きい条件(すべて1deg/s以上の速度)に設定したが, それ以外は, 実験1と全く同様の方法を用いて速度弁別閾を測定し, 同様の内容について検討する。

7. 2. 2　方法

被験者　男子学生3名。矯正視力を含めて, いずれも視力は正常であった。

刺激条件　TSの空間周波数は4条件(2.5, 1.25, 0.625, 0.3125c/deg), 速度条件は5条件(1, 2, 4, 8, 16deg/s)の合計20条件を設けた。ただし, 装置の性能上の制約から, 20Hz以上の時間周波数の条件の刺激は明確に呈示できなかったため, 20Hz以上の条件(3条件)については測定しないことにした。従って, 合計17条件に関して測定を行なった。

7. 2. 3　結果

実験1と同様, 被験者別に各条件ごとのウェーバー比を求めた。結果は, 図7. 2や図7. 3とほぼ同様の形式で, 図7. 4, 図7. 5に示した。図7. 4は各被験者の結果であり, 図7. 5はそれらの平均値の結果である。図7. 2, 図7. 3と比較するとその違いは明らかである。上段(A)と下段(B)を比較すると, 実験1とちょうど正反対の結果が得られたことがわかる。上段の図7. 5Aの平均値の結果を見ると明らかであるが, 時間周波数の関数としてのウェーバー比は, 空間周波数に依存せずに時間周波数と共に変化することが示された。また, 5Hz付近でウェーバー比は最小値を示した。それより高い時間周波数の条件では, 明らかにウェーバー比が大きくなっている。従って, 全体としてはU字型曲線を描く結果となった。下段の図7. 5Bの速度の関数としてのウェーバー比は上段の結果と顕著な対比を示している。幾つかの条件においてウェーバー比は空間周波数によって変動しており, 2.5c/degの空間周波数条件では4deg/sの速度条件(または10Hz), 0.3125c/degの低空間周波数条件では1deg/sの速度条件(または0.3125Hz)において, 明らかにウェーバー比は大きくなった。従って, 実験1とは異なり, ウェーバー比が速度に従って変化しなかったことは明らかである。なお, ウェーバー比の最小値(0.063)は, 実験1と同じ条件(0.625c/deg, 8deg/s, 5Hz)で得られた。

全体的に見ると, 実験1では, 速度弁別のウェーバー比が空間周波数に依存せずに速度に依存して変化し, 速度が増加するに従ってウェーバー比が減少する傾向が示されたが, 実験2では, それと全く正反対に, 速度弁別のウェーバー比が空間周波数に依存しないことについては実験1と同じであるが, 速度ではなく時間周波数に従って変化することが示された。両実験では, 実験条件や被験者が異なるのみで, その他は全く同じ実験であったことから, なぜこのような正反対の結果が得られたのかは疑問である。そこで, 以下では, 両実験の平均値のデータを総合して更に分析を進める。

7. 2. 4　両実験データの統合

図7. 6は図7. 3と図7. 5の平均のデータを同時にプロットした図で, 図7. 6AはTSの時間周波数の関数として速度弁別のウェーバー比を示しており, 図7. 6Bはテスト速度の関数としてのウェーバー比を示している。いずれも見やすさを考慮して, エラーバーは省略した。図7. 6Aでは, 1Hzから10Hzの比較的高い時間周波数において, 5Hz近辺を中心に, 空間周波数に関わりなく時間周波数に沿ってウェーバー比が推移しているのに対し, 図7. 6Bにおいて

は, 0.125deg/sから1deg/sまたは2deg/sまでの速度条件において, 空間周波数に関わりなく速度の大きさに従ってウェーバー比が推移していることがわかる。従って, 両実験のそれぞれの結果から得られた個別的な結論はいずれも正しく, 速度弁別が2種類の異なるプロセスによって成立しているということが考えられる。すなわち, 低速度または低時間周波数条件においては, 速度弁別は, 速度の大きさそのものを基準として速度弁別がなされるが, 高速度, 高時間周波数条件においては, 時間周波数を基準として速度弁別がなされるということである。

このことを更に確証するために, 実験1と実験2で用いた時間周波数, 空間周波数を組み合わせた各条件のウェーバー比の大きさを等高線グラフによって示したところ図7. 7の結果が得られた。横軸は空間周波数, 縦軸は時間周波数, 空間周波数と時間周波数が同じ値を結ぶ原点から右上へ伸びる対角線は1deg/sの速度を示している。その対角線を右下方向に平行移動した位置は低速, また, 左上方向に平行移動した位置は高速の速度を示している。右下の0.125deg/sから左上の2deg/sにかけて速度の上昇と共にウェーバー比が減少する傾向(白領域から黒領域の変化)が顕著に示されている。また比較的広範囲にわたって5Hz付近の時間周波数を中心にウェーバー比が最小値を示していることがわかる。これらは, 低速では速度, 高速では時間周波数に従って弁別がなされていることを示している。

これらの結論は本研究で示したように, 正弦波縞などの周期性のある刺激を用いた場合に当てはまるが, これが静止した枠組みを背景として単一対象が動く場合の速度弁別に関してもあてはまるかどうかということは, 問題となるところである。

7.3 全体的考察

実験1では, 速度弁別は, 特に低速度条件において, 空間周波数や時間周波数の変化に関係なく, 速度に従って変化することが示された。他方, 実験2ではそれと正反対に, 特に高速度条件において, 速度弁別は時間周波数に従って変化することが示された。従って, 冒頭に呈示した仮説をほぼ裏づける結果が得られたといえる。

実験1では, ウェーバー比は, 0.125deg/sから1deg/sあるいは2deg/sにかけて速度の増加と共に減少した。これは, Orbanら(1984)の結果と全く同じ結果である。しかし, Orbanらは, 単一対象の実際の運動を扱ったため, 空間周波数の影響については考慮していない。しかし実験1の結果は, 空間周波数の影響を受けないこと示しているため, 結果的にMcKeeら(1986)と同じ結論を導くことになった。しかし, McKeeらがその結論の根拠としたのは, 空間周波数のランダムな変動にかかわらず, ウェーバー比が一定であるということであり, 本研究における実験1と同様の結果を根拠としたわけではない。彼らの実験結果は, 速度条件などを考慮すると, むしろ本研究における実験2に近い内容であった。実験1の結果で疑問なの

は, 本研究で用いたよりももっと低い空間周波数の条件についてである。0.3125c/degの低空間周波数条件において僅かに認められたことであるが, 空間周波数が低い条件では, 速度弁別が困難になるためウェーバー比が全体的に大きくなる可能性がある。これは本研究における刺激呈示領域の大きさや呈示時間などの制約によると考えられる。この制約がなければ, 空間周波数の影響を受けずにウェーバー比は速度と共に減少すると考えられる。

実験2の結果(図7. 5Aを参照)は, Thompson(1983)のFig.1からFig.3, McKeeら(1986)のFig.4(subject : SM), 及びChen,Bedell & Frishman(1998)のFigure7のとほぼ同じ内容である。いずれも速度弁別が時間周波数に依存して変化し, 5Hz付近が最大感度になるという結果を示している。ウェーバー比を速度の関数として示した図7. 5Bでは, 2.5c/deg, 4deg/s(10Hz)の条件, 0.3125c/deg, 1deg/s(0.3125Hz)の条件において, ウェーバー比が大きくなっている。0.3125c/degの低空間周波数条件については, 上と同じ理由で値が大きくなることがあり得るが, 2.5c/degの高空間周波数条件については説明がつかない。これは, Chenら(1998)が示したFigure 1と同じ結果であり, ウェーバー比が明らかに時間周波数に沿って変化していることを示す結果であると考えられる。

両実験の結果を比較するとわかるように, 速度弁別の基準が速度から時間周波数に推移する際に, 一体どの程度の速度や時間周波数を中心として推移するかは必ずしも明確に決められない。被験者の違いによって, あるいは被験者の実験に対する慣れや訓練によって異なることが考えられる。McKeeら(1986)の速度弁別の課題では, かなり熟達した被験者を用いたため, コントラストや空間周波数などの速度以外の要因を無視して反応することができた可能性がある。しかしながら, 速度や時間周波数が大きくなるにつれて, ウェーバー比が減少し, 時間周波数が5Hz付近(4～6Hz)で最低値となることについては, いずれの研究においても認められる一般的傾向である。時間周波数に対する感度が4～6Hz付近でピークに達することは, 速度弁別の研究以外にも, フリッカー検出(Kulikowski & Tolhurst)や運動縞のコントラスト感度(Watanabe et al., 1968; Kelly, 1979b), 時間周波数弁別(Mandler, 1984; Mandler & Makous, 1984; Hess & Plant, 1985)の研究など, 幾つかの研究で認められている。

速度の弁別と時間周波数の弁別は類似しているため, しばしばこの2つは比較される。速度の符号化そのものが, 2つの時間周波数チャンネルの出力比に従っているという見解もある(Thompson, 1983; Smith, 1987; Smith & Edgar, 1994; Smith, 1991)。しかし, 例えばMandler(1984)やMandler & Makous(1984)の時間周波数弁別の研究で示された弁別関数の曲線を本研究で示した速度弁別のそれと比較してみると, それらは明らかに異なっている。その違いは特に低速度に関して顕著である。高速度に関しては明確ではない。従って, Smith & Edgar(1991)が述べたように, 速度と時間周波数という2つの次元が知覚レベルで部分的に分離しているとすれば, それは主に低速度においてであると考えられる。高速度においては全く分離できない可能性もあり得る。ただしこの結論はあくまで本研究で扱った条件の範囲

内でのことである。その範囲を越えた更に高速の条件に関して同じことがいえるどうかは,また別の実験によって検証してみる必要があるであろう。

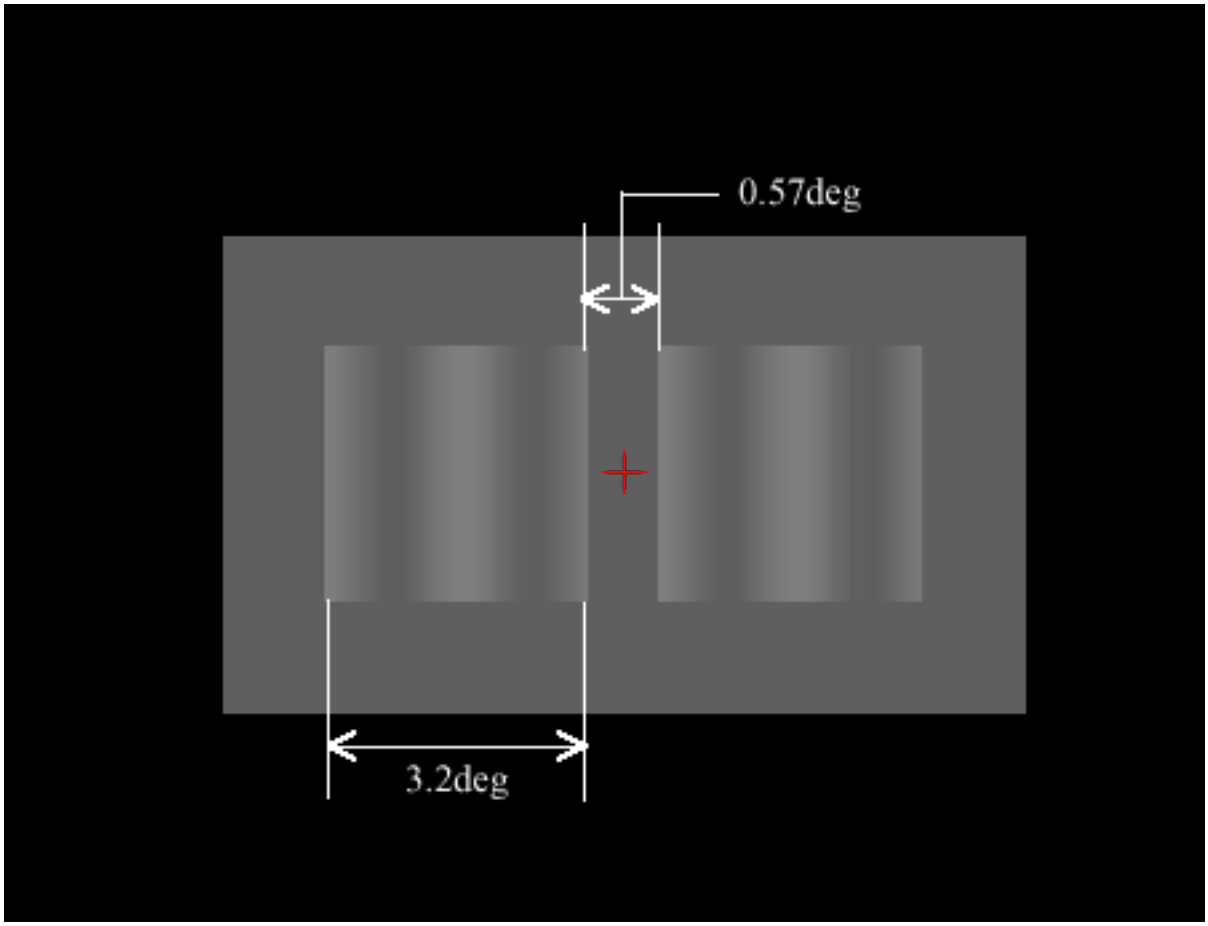


図7.1.　呈示刺激のサンプル。

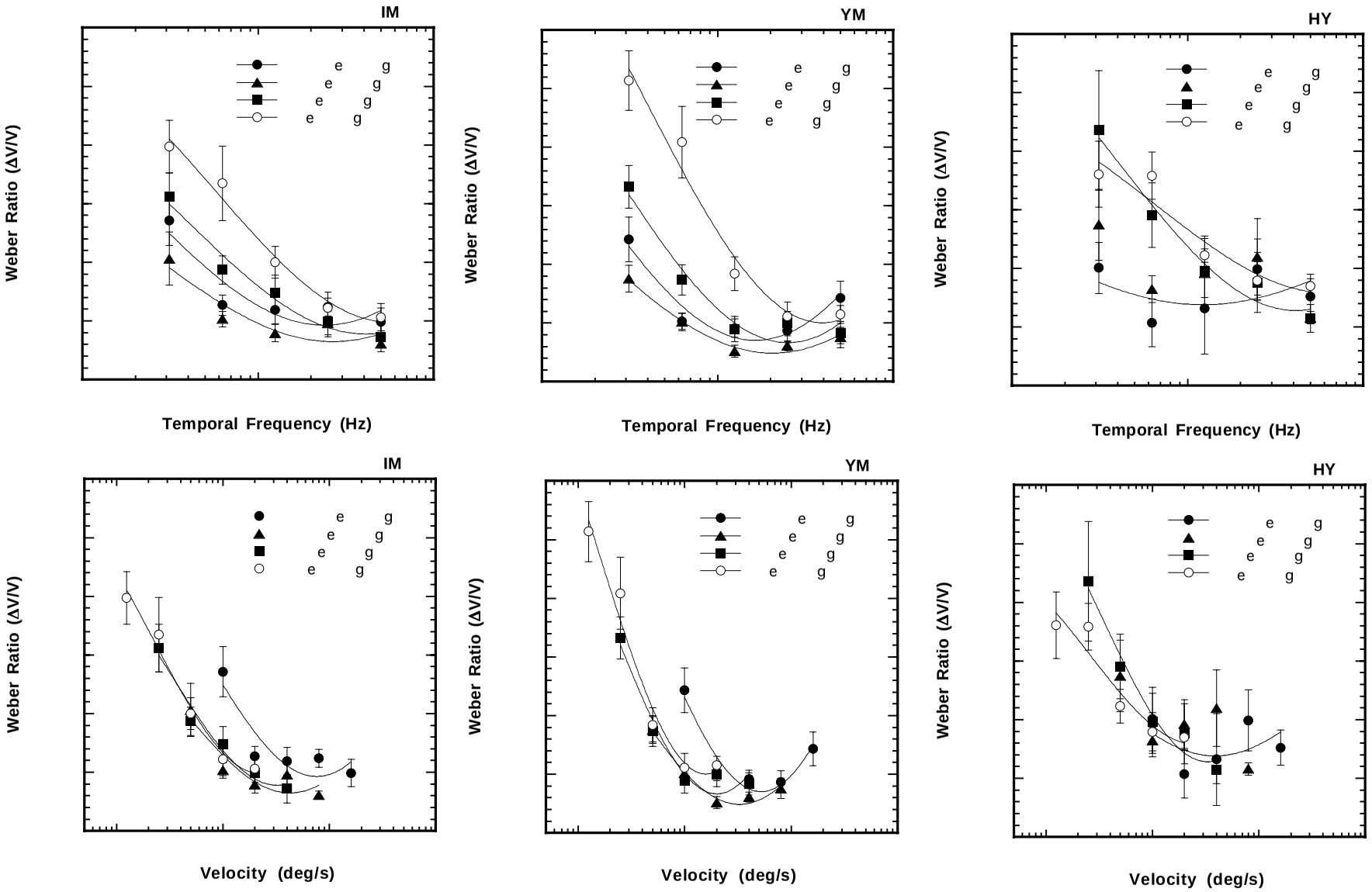


図7.2. 実験１における速度弁別閾の結果。上段のパネルは各被験者の時間周波数の関数としてのウェーバー比を，下段は，同じ被験者について，速度の関数としてのウェーバー比を示している。パラメーターは空間周波数，エラーバーはSEを示している。また各図には，空間周波数条件別に，データ値を対数変換した後にガウス関数で補完した曲線を示した。

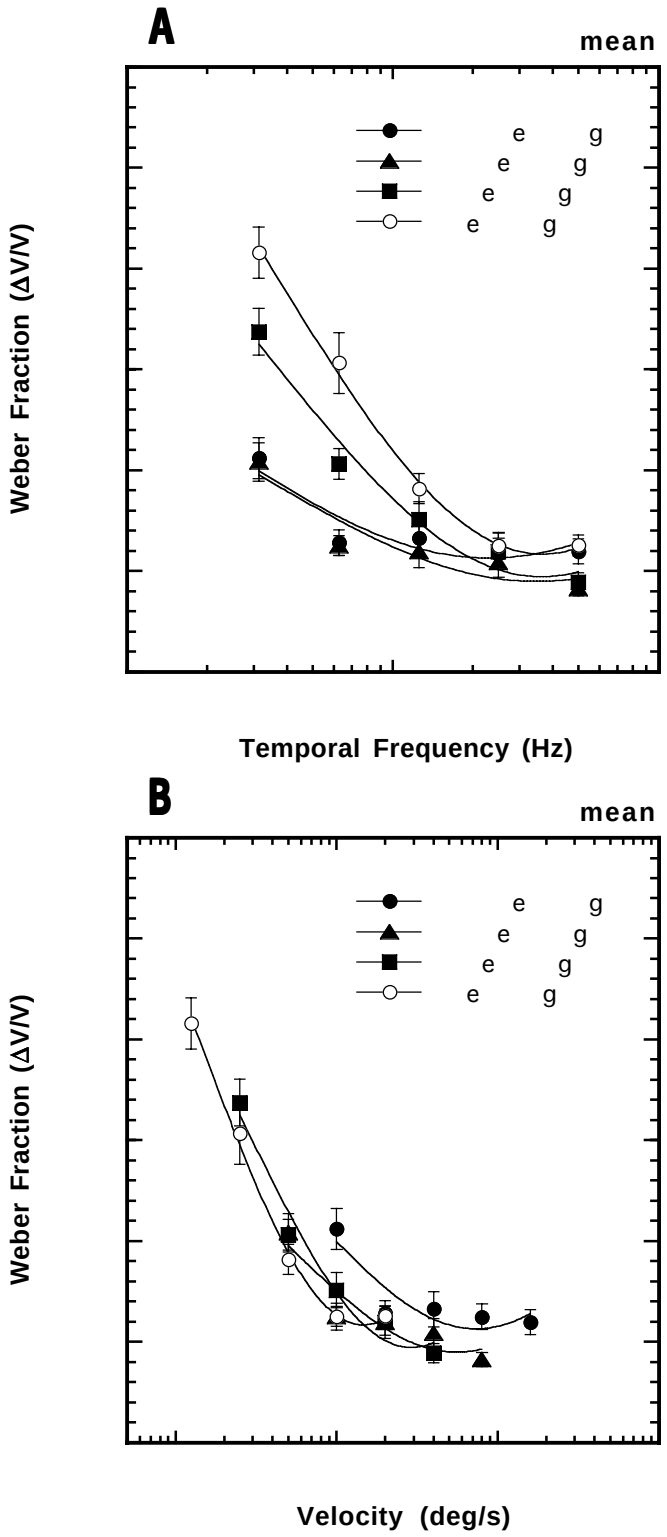


図7.3.　実験１における速度弁別閾の平均値の結果。図の形式は図7.2と同様である。

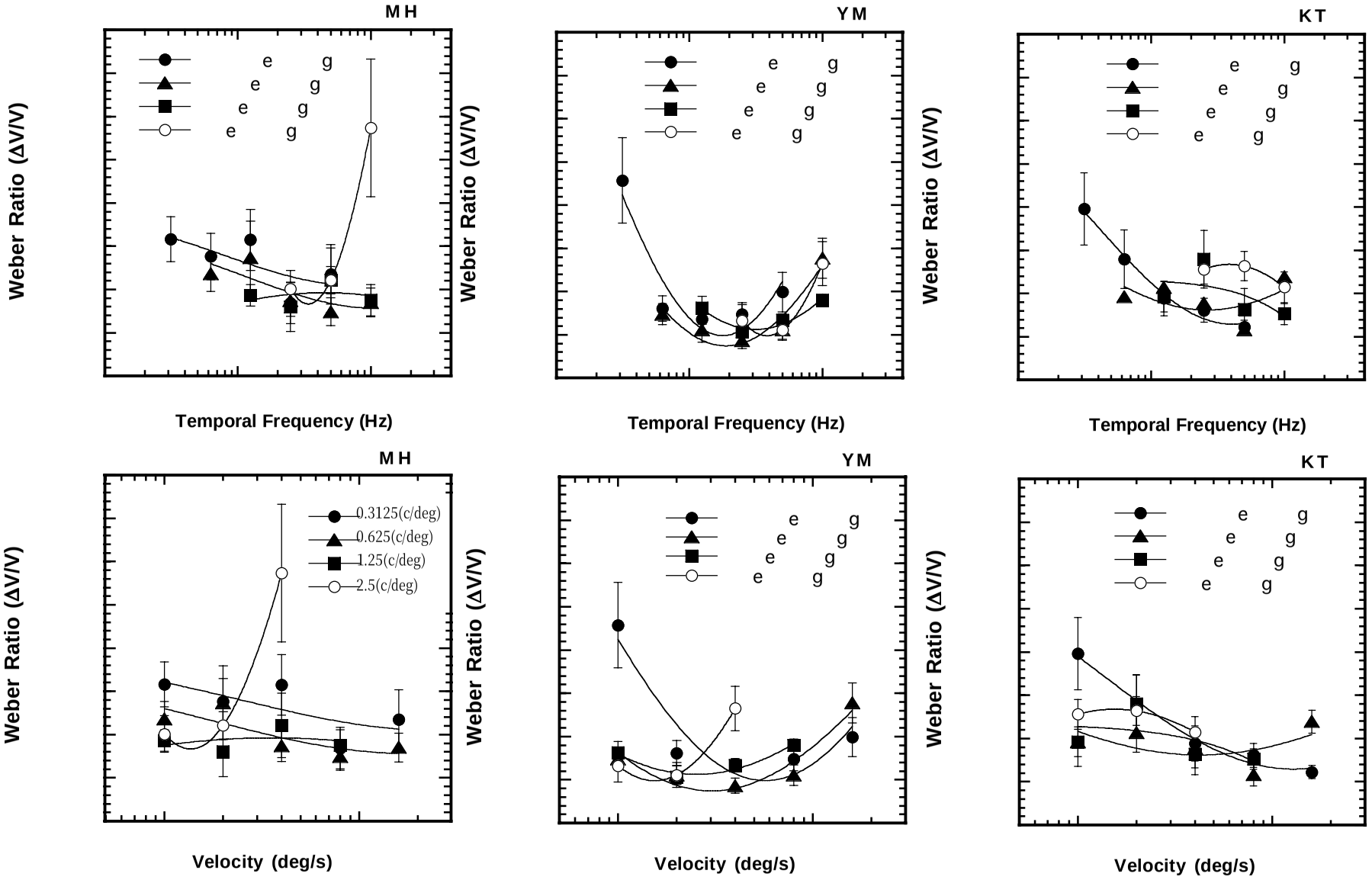


図7.4.　実験２における速度弁別閾の結果。上段のパネルは時間周波数の関数としてのウェーバー比を，下段は，速度の関数としてのウェーバー比を示している。パラメーターは空間周波数，エラーバーはSDを示している。また各図には，空間周波数条件別に，データ値を対数変換した後にガウス関数で補完した曲線を示した。

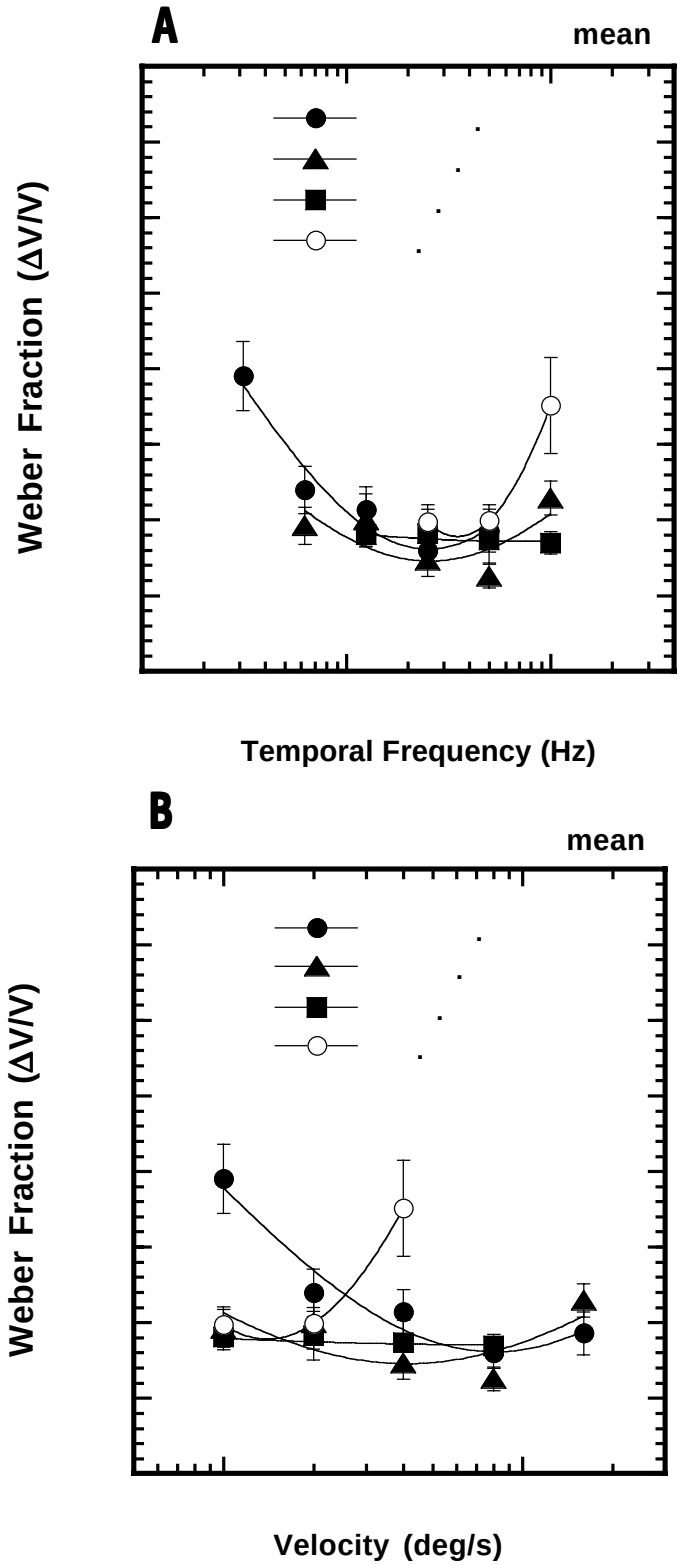


図7.5.　実験２における速度弁別閾の平均値の結果。図の形式は図7.4と同様である。

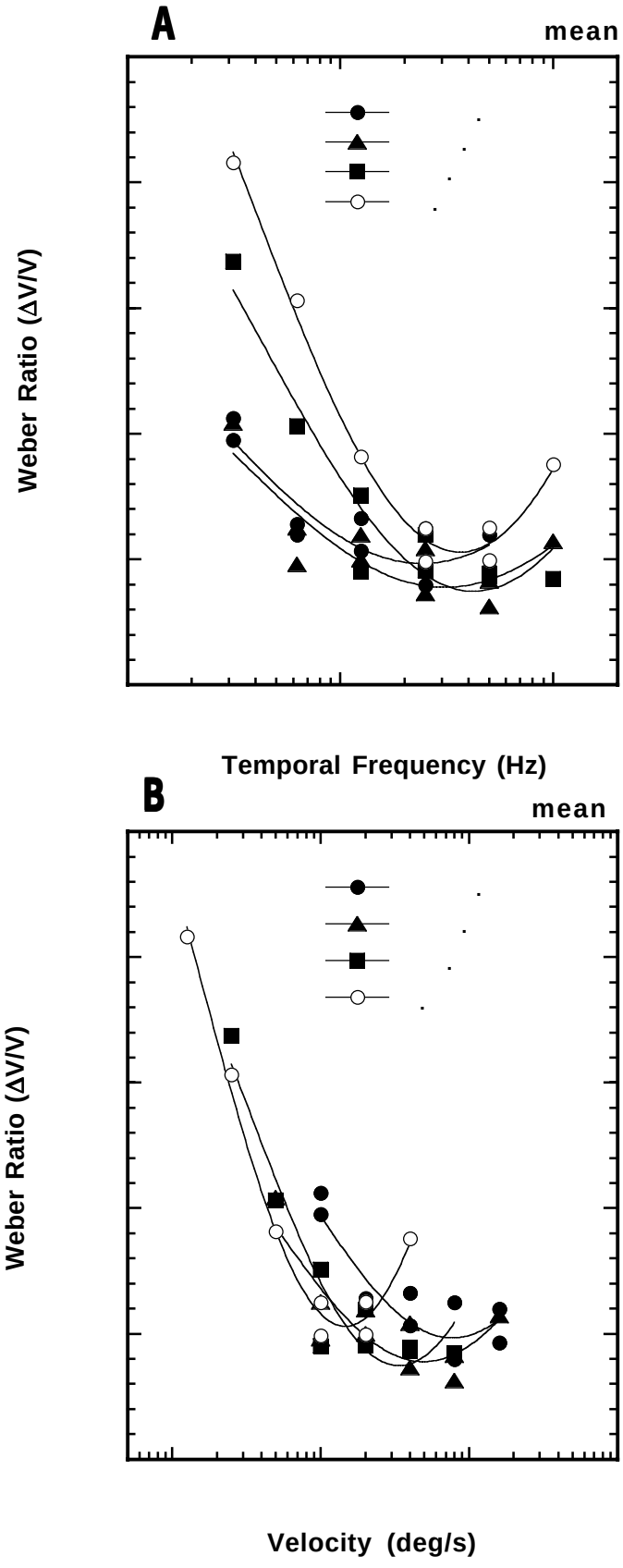


図7.6. 実験１と実験２の速度弁別のウェーバー比のデータを平均した結果。図7.6Aはテスト刺激の時間周波数の関数としてのウェーバー比を示し，図7.6Bはテスト速度の関数としてのウェーバー比を示している。

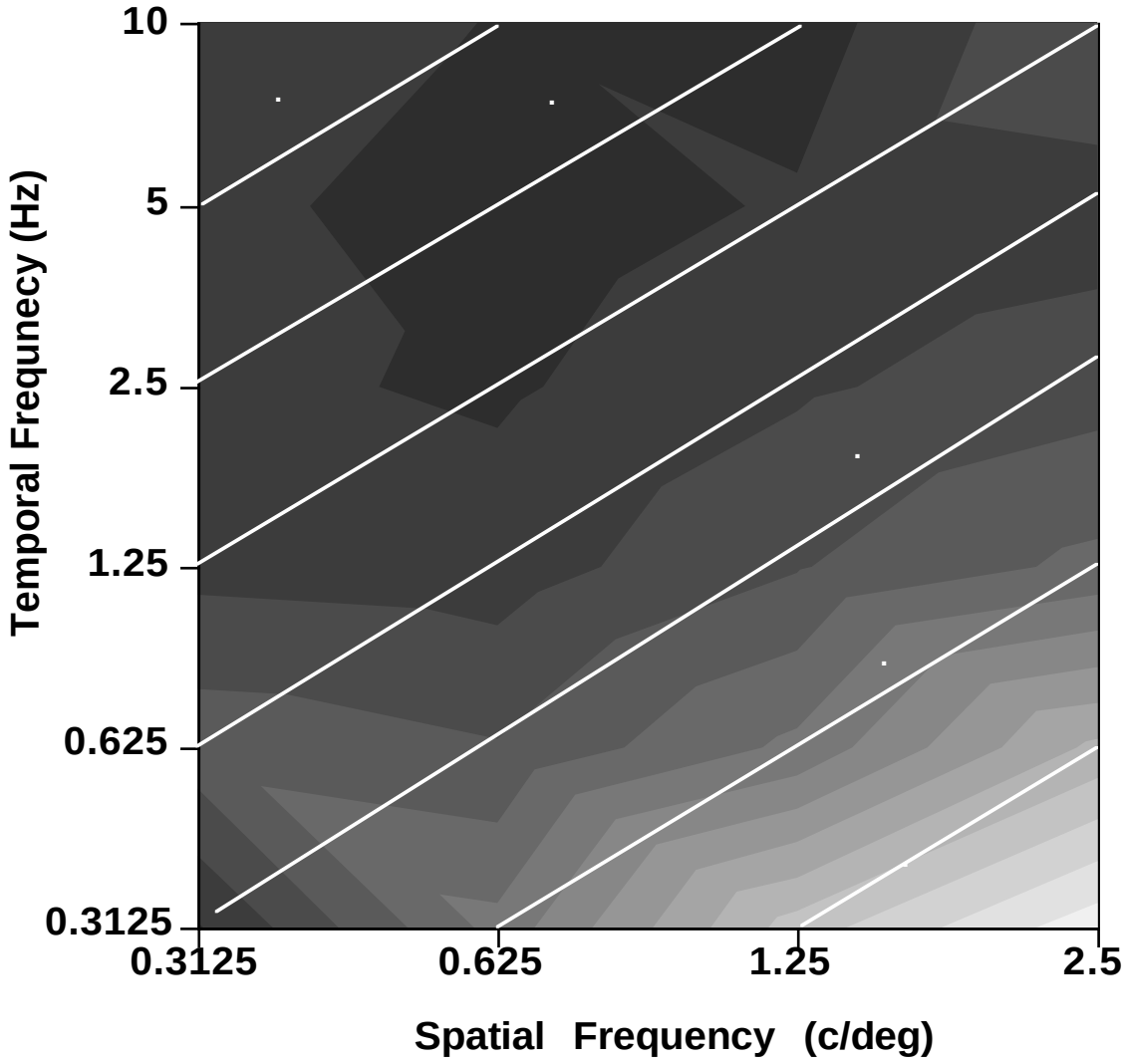


図7.7. 時間周波数，空間周波数の関数を組み合わせた各条件のウェーバー比の大きさを等高線グラフによって示した図。空間周波数と時間周波数が同じ値を結ぶ原点から右上へ伸びる対角線は1deg/sの速度を示し，それを右下方向に平行移動した位置は低速度条件，それを左上方向に平行移動した位置は高速度条件を示している。

第8章　速度知覚における時空間的相互作用に関する実験

2.7で述べたように，これまでの速度知覚の研究では，知覚速度の大きさが様々な刺激属性や観察条件，例えば，運動する対象の大きさや空間周波数（Diener et al., 1976; Campbell & Maffei, 1981; Smith & Edgar, 1990），色（Cavanagh, Tyler, & Favreau,1984），コントラスト（Stone & Thompson,1992），視野の大きさ・離心度（Diener et al.,1976），速度順応（Thompson, 1981; Smith, 1985）などの影響について調べられてきた。また，これらの実験的研究に基づいて，速度がどのように符号化されるかに関する神経生理学的モデルも提出されている。速度の符号化の過程を考える上で，知覚速度の大きさがどのような要因によって影響を受けるのかということは重要な知見といえる。本章ではそれらの中でも特に周波数の要因について検討してみる。

速度は時間周波数と空間周波数の比で表わされるため，正弦波など周期性の刺激を用いた場合，空間周波数が同じであれば，速度は時間周波数に比例して変化する。そのため，速度は時間周波数（もしくは頻度）を基にして知覚されるのではないかという問いが古くから提起されていた（Smith & Sherlock, 1957）。もしも速度が時間周波数を基盤として符号化されているのであれば，同速度であっても高空間周波数（または高時間周波数）の刺激の方が，低空間周波数の刺激よりも速くみえるに違いない。また，前章で示した速度弁別の実験では，速度弁別が低速度と高速度の条件において異なり，低速度条件では，速度弁別閾は周波数の影響を受けずに速度のみに依存して変化するが，高速度条件では，時間周波数（すなわち空間周波数）に依存して変化することが示された。それらの実験結果に基づけば，低速度条件では知覚速度は周波数の影響を受けないが，高速度の条件では周波数に依存し，周波数が大きくなれば速度が大きく知覚されることが予測される。

幾つかの研究は，空間周波数が増加すると知覚速度も増加するという結果を報告している。例えば，Dienerら（1976）は，マグニチュード評価法を用いて，知覚速度に及ぼす空間周波数や視野の大きさの影響を検討した。それによると，知覚速度は，視野が小さく，空間周波数が高くなると増加するが，矩形波の縞の明暗の幅の比率には影響を受けなかった。また，視野中心を注視した条件と視野右端から30deg（こめかみ側30deg）を注視した条件を比較した場合，いずれの空間周波数においても前者の方が知覚速度が僅かに大きかった。この結果は，中心視は周辺視よりも運動感度が高いが，運動対象を追視した方が背景を注視するよりも速度が遅くみえるというAubert-Fleischlの逆説（Kaufman, 1974）から導かれる予測，すなわち，知

覚速度は離心度と共に大きくなるという予測とは異なるものである。彼らは, Aubert-Fleischlの逆説は, 追視と背景注視における空間周波数の影響の有無の違いに基づいていると主張した。Campbell & Maffei(1981)もまた, 回転運動刺激を用いて, 空間周波数の増加に従って知覚速度が増加するという傾向を示した。しかし, Smith & Edgar(1990)は, これらとは, 全く正反対の結果を報告している。彼らは, 高空間周波数の運動縞は同速度の低空間周波数の縞よりも遅く知覚されると報告した。彼らは, 先行研究との違いが生じた理由として刺激範囲の違いなどを挙げた。しかし, 高速度条件において高空間周波数の運動縞が同速度の低空間周波数よりも遅く知覚されることは実際上ありそうもない。彼らは, データ分析において誤った結果を導いたと考えられる。なぜなら, 彼らの実験結果を示したFig.1の上図と下図は同じデータに基づいているにもかかわらず, 同じデータと思われないからである。Fig.1の下図から上図への変換に際して, 横軸は標準刺激の時間周波数を空間周波数で割り, 縦軸はマッチした刺激の空間周波数(1c/deg)で割って速度を導き出す必要があるが, 縦軸のみを標準刺激の空間周波数で割った形跡が認められる。このような誤りによって, 正反対の結論を導いたと考えられる。従って, 彼らとほぼ同様の条件で同様の実験を行ない, 彼らの間違いを確認しておくことは重要である。

近年の運動方向の検出過程に関する一般的なモデルでは, 空間的なインパルスの反応と時間的なインパルスの反応を結びつけた時空間エネルギーに対して局所的に応答する時空間フィルタが仮定されている。速度の大きさはそれらの時空間フィルタに直接的に同調すると仮定されている(例えば, Adelson & Bergen, 1985; Heeger, 1987)。このような仮定は, 生理学的事実と合致しないため, 速度の符号化に関しては運動検出の次の段階で特殊な仕組みを仮定するモデルもある(Grzywacs & Yuille, 1990)。これらのモデルは, いずれにしても, 速度知覚の実験結果を十分考慮したものではない。速度知覚の実験結果を説明するための速度符号化モデルとしては, 2種類の視覚系チャンネルの相互作用を仮定したモデルがある(Harris, 1980; Smith, 1985; Smith & Edgar, 1994)。例えばSmith & Edgar(1994)は, 低時間周波数と中時間周波数に同調するローパスとハイパスという特性をもつ2つの時間周波数フィルタの出力の比率によって速度が符号化されるという拮抗モデルを提唱した。これらの速度符号化のモデルを考える上では, いずれにしても本章で示す知覚速度に及ぼす空間周波数(または時間周波数)の影響に関する実験的知見は重要である。より精緻なモデルを構築するためには, それが実験的証拠と論理的整合性をもっていなければならない。実験的証拠が明確でなければ妥当なモデルを構築することもできない。それ故, 速度知覚の研究において, きわめて基礎的な知見と考えられる空間周波数(時間周波数)と知覚速度の関係については, 実験によって繰り返し検討しておく必要があるであろう。

以下に示す3つの実験では, いずれも知覚速度に及ぼす周波数の影響を調べているが, 実験1は, 実験2と実験3と異なり, 周波数の他に離心度の影響も若干言及している。知覚速度

が離心度によって異なることは当然考えられるが，これに関して言及した研究は意外に少ない。また実験1が，後述する実験2，実験3と大きく異なることは，刺激として矩形波縞を用いたこと，また両眼分離視事態でマッチングを行なったことである。このような方法を用いたことについての特別な理由はない。実験1を行なった当時は，Dienerら(1976)がそうであったように，正弦波縞よりも矩形波縞の方が刺激の呈示が容易であり，また両眼分離視によって離心度が制御しやすかったということがある。しかし，空間周波数の知覚速度に及ぼす影響を調べるとすれば，矩形波縞よりも正弦波縞を用いる方が望ましい。矩形波縞は多数の空間周波数縞の加算によって合成されているため，純粋に空間周波数の影響を調べる上では適切な刺激といえないからである。実験2と実験3では，この点を改善し，水平方向に運動する正弦波縞を刺激として用い，Smith & Edgar(1990)とほぼ類似した方法，類似した刺激条件において，周波数の変化が知覚速度にどのような影響を及ぼすかについて検討した。従って，本章においては，実験2と実験3を本実験とするのに対し，実験1は予備実験もしくは参考実験として位置づけられる。

8.1　実験1(知覚速度と空間周波数に関する実験 I)

8. 1. 1　目的

矩形波縞を用い，両眼分離視事態において，知覚速度に及ぼす空間周波数の影響，また知覚速度の離心度による違いについて調べる。

8. 1. 2　方法

被験者　男子学生17名，女子学生5名の合計22名。矯正視力を含めて，いずれも視力は正常であった。

刺激及び装置　刺激呈示装置としてモニター・スコープを水平に2台並置したものを用いた(Sony-Tektronix社製608型，P31，及び岩通社製5801，B31)。右側モニターにはテスト刺激(TS)，左側モニターには変化刺激(VS)を呈示した(図8. 1参照)。これらの刺激は，水平等速運動する縦縞の矩形波縞である。各刺激の運動速度，呈示時間はDAコンバータを介してディスプレイと接続したパソコン(NEC社製PC9801XL)によって制御した。フレーム周波数は50Hzであった。両モニターを円形に切り抜いた黒ケント紙で覆い，その円形を(直径4cm(3.3deg))枠組として用いた。両枠組の端から内側へ1degの位置に2つの注視点(LED，直径1mm)を取り付けた。観察距離は70cmで，被験者は，両眼分離視鏡(竹井機器，129)を通じて2つの注視点を融合し，両眼(dichoptic vision)で独立に両モニターの刺激を観察した。刺激は平均輝度13.5cd/m^2，コントラストは96％であった。実験は暗室で行なった。

刺激条件　TSの空間周波数は0.25，0.5，1.0c/degの3条件である。TSの速度は空間周波数条

件によって異なり，空間周波数が0.25と0.5c/degの条件では，1.5，2.25，3.0，4.5，6.0，12.0deg/sの6条件であった。空間周波数が1.0c/degの条件では，0.75，1.5，2.25，3.0，4.5，6.0deg/sの6条件であった。この空間周波数条件において12.0deg/sのTS速度を用いなかったのは，この速度のパターンではチラツキが生じてスムーズな運動が知覚できないためである。TSの運動方向は左右の2条件であった。それらを組み合せて合計36種類の運動パターンを用いた。VSは常に空間周波数が0.5c/degで，右方向に運動する運動パターンである。左眼注視点の位置は左円中心から鼻側3degで固定したが，右眼注視点の位置は，離心度条件として，右円中心から鼻側3degと10degの2種類を設定した。

手続き　各被験者は，両眼分離視鏡の高さに眼を合わせ，顔面固定器と椅子の高さを調整した。続いて両眼で2つのLEDが融合できるよう両眼分離視鏡のノブを調節した。離心度10degの実験において，男性被験者の内2名は，この両眼融合の調節が難しいため，実験の遂行を断念した。結果的には，2つの離心度条件の実験に各々10名の被験者が割り当てられた。調節が完了した段階で，各被験者は2分間の暗順応を行なった。続いて10数回の練習試行を行なった後，テスト試行に入った。各試行の始まりにはブザーが1度鳴り，それと共に右眼と左眼にそれぞれTSとVSが同時に2秒間呈示された。この2秒間の間に，被験者はLEDを注視しながら，手元にあるボックスの上にある左右の2つの小ボタンを押して，VSの速度をTSの速度と同じに見えるように調整した。左ボタンはVS速度を増加させ，右ボタンはVS速度を減少させるものである。各ボタンは1度押す毎に0.125deg/sのステップでVS速度を増減させるが，2秒間の間は，押す度に何度でも変化させることが可能であった。刺激呈示の後，5秒間のISIを経て，TSとVSが再び2秒間呈示され，マッチングが継続して行なわれた。以後，マッチングが完了するまでこの手続きが繰り返された。被験者は，マッチングが完了したと判断した時点で，小ボタンの上にある左右の2つの大ボタンを同時に押すことが求められた。これによって，ブザーが2度鳴って以後の試行は打ち切られ，その時点でのVS速度が自動的に計測された。その後，引き続いて新たな速度条件の試行が開始された。1つのセッションでは，TSの運動方向と空間周波数は固定され，異なる6種類のTS速度に対するマッチングがランダム順に2回遂行された。すなわち，各セッションでは，12回の速度マッチングが連続して行なわれた。各TS速度の試行で最初に呈示されるVS速度の大きさはランダムであったが，TS速度とは明らかに異なる速度に設定された。各被験者は，中心視と周辺視のいずれかの条件において，TSの運動方向と空間周波数を組み合せた6つのセッションのすべてに参加した。6つのセッションに参加する順序はランダムであった。各被験者は，1日3セッション(90分程度)で合計2日間の実験に参加した。

8. 1. 3　結果

運動方向条件をプールして各条件のVS速度の平均値を求めたところ図8. 2の結果が得ら

れた。上段のパネルは，平均値をTSの時間周波数の関数として示し，下段のパネルは，TS速度の関数として示している。左右の違いは離心度の違いを示している。パラメータはいずれも空間周波数であり，プロットした黒印の形の違いで表わした。まず上段のパネルを比較すると，離心度3degと10degの間で知覚速度の違いはほとんど認められない。しかし，いずれの離心度条件においても，知覚速度はTSの時間周波数と共に増加している。時間周波数に対する知覚速度の回帰直線は空間周波数条件別に実線で，TSの速度条件別の回帰直線は破線で示した。破線が上にいくほどTS速度が大きい条件である。この図の実線が示すように，知覚速度は時間周波数と共に増加したが，それにはTS速度の影響が含まれている。破線の傾きは，TS速度の大きさに依存しない知覚速度と空間周波数の関係を示している。いずれの離心度でもTS速度が大きくなるにつれて破線の傾きがやや大きくなっているのがわかる。これは，TS速度が大きい条件ほど知覚速度の判断が空間周波数により強く依存し，空間周波数が高い条件ほど，知覚速度が大きく判断されたことを示している。下段の左右のパネルを比較すると，やはり，離心度3degと10degの間で知覚速度の違いはほとんど認められない。知覚速度が空間周波数と共に増加したことが示されている。その傾向は，TS速度が3deg/s以上において著しい。TS速度に対する知覚速度の回帰直線を空間周波数条件別に求めると，回帰係数は，離心度3degでは，空間周波数の低い条件から順に0.61，0.90，1.45，離心度10degでは，0.69，0.93，1.31であった。これらの回帰係数の値を比較しても，離心度による知覚速度の違いはほとんどみられないが，空間周波数による違いは顕著である。空間周波数が高い条件ほど知覚速度は大きい結果であったといえる。

8. 1. 4　考察

この実験では，知覚速度は，離心度によって変わらないが，空間周波数によって異なることが示された。知覚速度と離心度の関係に関しては，Dienerら（1976）の結果と異なり，またAubert-Fleischlの逆説から予測される結果とも異なる結果であった。Dienerら（1976）が主張するように，Aubert-Fleischlの逆説が生じる理由が，背景注視と追視における空間周波数の影響の有無に基づくとすれば，背景注視である限り離心度の違いで知覚速度の差は認められず，Aubert-Fleischlの逆説からの予測が成立しないということが十分あり得る。しかし，本実験の結果がDienerら（1976）の結果と異なり，離心度の違いによって知覚速度の差が認められなかった理由としては，2つ考えられる。その1つは，Dienerら（1976）に比べ，本研究で用いた離心度の範囲が狭かったことである。離心度3degと10degでは，知覚速度に違いはみられないが，もっと異なる離心度で結果を比較した場合には違いが認められたかもしれない（Dienerらは注視点からこめかみ側30deg以上離れた視野に運動刺激を呈示した）。もう1つは，テスト速度の大きさの違いである。本研究では，0.75～12deg/sと比較的低速のテスト速度を用いたが，Dienerら（1976）は5～200deg/sという広範囲のテスト速度で測定を行なっ

た。本実験でも，もっと高速のTSを用いた場合には，離心度による知覚速度の違いが見られたかもしれない。更に，本研究で用いたマッチング法とDienerらが用いたマグニテュード評価法という方法の違いも，結果の違いに反映されたかもしれない。

しかしながら，この実験では，知覚速度はTSの空間周波数によって異なり，空間周波数が高くなると知覚速度も増加するというDienerら（1976）と同様の結果を得た。これは，Smith & Edgar（1990）の結果とは正反対の結果である。Smith & Edgarは，Dienerらが用いた0.1c/deg以下の低空間周波数の範囲では，知覚速度は空間周波数と共に増加するが，1c/deg以上の高空間周波数の範囲で，刺激速度が比較的大きい条件では，知覚速度は空間周波数と共に減少するという可能性を示唆した。しかし，刺激範囲がSmith & Edgar（1990）の実験と比較的近いと思われる本実験において，彼らが示唆した可能性は全く認められない。

この実験では，知覚速度が空間周波数と共に増加する傾向が認められたが，速度が一定の場合には，空間周波数と時間周波数は比例的に増減するため，知覚速度が時間周波数と共に増加したということもできる。しかし，例えば図8. 2上段のパネルの破線の傾きが示すように，時間周波数の大きさが知覚速度に及ぼす影響は，テスト速度が比較的大きな条件においてであった。この空間周波数や時間周波数と知覚速度の関係を明らかにするため，空間周波数と時間周波数を2つの軸として構成される2次元平面に対して，実験で求められた知覚速度を3次元空間上にプロットし，それをスプライン補間したところ，図8. 3のような知覚速度の曲面が得られる。同図には時間周波数と空間周波数の比率を計算して求められる物理的速度の曲面もあわせて表示した。両曲面の差は時間周波数と空間周波数による速度マッチングのずれを表現している。空間周波数によるマッチングのずれは，5deg/s以上の速度，あるいは3Hz以上の時間周波数の条件であり，低速度や低時間周波数の条件では，ずれはほとんど認められない。高速度や高時間周波数の条件では，空間周波数が高い条件では知覚速度が大きく，逆に空間周波数が低い条件では知覚速度が小さい。これらは，テスト速度が小さい条件では，周波数の違いは知覚速度にあまり影響しないが，大きい条件では，それらが知覚速度に大きな影響を及ぼすことを意味しており，視覚系が速度を速度の大きさのみで符号化してはいないことを示唆している。

8.2　実験2（知覚速度と空間周波数に関する実験 II）

8. 2. 1　目的

正弦波縞を用いて速度マッチングの実験を行ない，実験1と同様，縞の空間周波数の違いが知覚速度にどのような影響を与えるかについて調べる。

8. 2. 2　方法

被験者　男子学生4名及び筆者の合計5名。いずれも正常な視力(矯正視力を含む)を有していた。

刺激及び装置　刺激及び装置は第７章の実験で用いたものと全く同じである。刺激は注視点の左右に呈示され，いずれも注視点に向かって等速度で水平方向に運動した。ディスプレイ中央の注視点の左右の位置にテスト刺激(TS)と変化刺激(VS)が呈示された（図7．1参照)。いずれの刺激も平均輝度は10cd/m^2，コントラストは20％で一定であった。コントラストは実験1に比べてかなり低いものを用いた。観察距離は80.5cmであった。実験は暗室において行なわれた。

刺激条件　TSの空間周波数は5条件(0.15625，0.3125，0.625，1.25，2.5c/deg)，時間周波数条件が5条件(0.3125，0.625，1.25，2.5，5.0Hz)の合計25条件を用意し，全て被験者内要因として扱った。VSの空間周波数は0.625c/degで固定したが，速度は可変とした。

手続き　被験者は，最初に顔面固定器で顔を固定し，両眼の位置がディスプレイ中央の注視点に合うように椅子の高さを調整した。実験中，被験者は，常に両眼で注視点を見ながら，VSの運動速度をTSの速度にマッチすることが求められた。実験開始と共に刺激呈示の合図音が鳴り，3秒後に注視点の左右にTSとVSが同時に800m秒間呈示された。被験者は2つの運動刺激のうちどちらの速度が速く感じられたかを判断し，左右のキーを押して反応した。その3秒後に次の刺激が呈示され，この手続きを繰り返した。知覚速度は，PESTによって測定した。VSの速度変化ステップの初期値を16％に設定した。ステップの大きさが最小の4％に達した時点でセッションを終了し，その際のVSの速度をその条件における知覚速度として測定した。ただし，キー押し反応の回数が100回を越えたときは速度マッチングができなかったものとしてその条件を打ち切った。各条件におけるVSの初速は，TSの速度を基準に±10％の範囲でランダムに設定した。TSとVSのいずれが注視点の左右のいずれの領域に呈示されるかは，50％の確率でランダムであった。各被験者は，各条件における知覚速度をランダム順に1回づつ測定し，これを4回繰り返した。従って各条件につき4回の測定を行なった。ただし，被験者TTのみは2回の測定であった。

8. 2. 3　結果と考察

2名の被験者において，キー押し反応が100回を越えた測定が合計3回あり，これらのデータは分析から除外した。次に，被験者，条件毎に知覚速度の平均値を求め，更にTS速度に対する知覚速度の比率を算出した。各条件の知覚速度はTS速度の関数として図8．4に示した。この図には，各被験者及びそれらの平均の結果が示されている。いずれも両軸を対数で表示し，パラメータを空間周波数としている。また空間周波数条件別の回帰直線も合わせて表示

した。0.625c/degの空間周波数条件では，いずれの被験者の結果も，知覚速度はTS速度とほぼ同じ値となり（図中の斜め破線と重なり），回帰直線の傾きはほぼ1を示した。これはTSとVSが同じ空間周波数の条件において，マッチングがかなり正確になされたことを意味している。0.625c/deg以外の空間周波数条件でも直線の傾きは1に近く，全体的に0.625c/degよりも低い空間周波数の条件では破線の下に位置し，高い条件では上に位置している。これは，低空間周波数条件では知覚速度が減少したが，高空間周波数条件では知覚速度が増加したことを示している。

図8．4右下の平均値のデータについてTS速度と知覚速度の比率を算出し，それを時間周波数や空間周波数の関数として示すと図8.5が得られる。図8．5Aは比率を時間周波数の関数として示した結果で，パラメータは空間周波数である。この図においても，空間周波数0.625c/degの条件は，どの時間周波数でも比率がほぼ100％（図中の破線上）であり，マッチングがかなり正確になされたことが示されている。また，空間周波数が高い条件ほど比率が大きくなり，空間周波数の増加と共に知覚速度が増加したことが示されている。また，3つの空間周波数条件では，比率が時間周波数の関数として上に凸型の二次曲線を描いた。すなわち比率は時間周波数と共に増加し，やがて減少した。1.25c/degの空間周波数条件はそれらとは若干異なる傾向を示し，比率は時間周波数と共に単調に減少した。全体的に見ると，知覚速度に及ぼす時間周波数の影響は空間周波数の影響に比べて小さい。これをもっと明確に示した図が図8．5Bである。この図は比率を空間周波数の関数として示しており，パラメータは時間周波数である。この図は，時間周波数による変動よりも空間周波数による変動の方が大きく，回帰直線が明確に右上斜め方向に傾き，空間周波数が高くなるにつれて比率が大きくなっていることを示している。これは知覚速度に及ぼす影響としては，時間周波数よりも空間周波数の方が大きかったことを示している。

この実験では運動縞のコントラストを20％に固定したが，運動縞のコントラスト感度は速度によって変化し，速度が大きくなるとコントラスト感度のピークが低空間周波数の方へシフトすることが知られている（Kelly, 1979a, 1979b; Burr & Ross, 1982）。また，同じ速度であっても運動縞のコントラストが小さいと知覚速度が減少することが知られている（Stone & Thompson, 1992）。これらは，見えのコントラストが知覚速度に影響を及ぼす可能性を示唆している。Smith & Edgar（1990）は，TSのコントラストを10％に固定した場合と見えのコントラストを調整した場合を比較し，知覚速度はそれらの間でほとんど差がないことを示した。本実験では，20％のコントラストを用いたため，コントラストの知覚速度に及ぼす影響はほとんどないと見なすことができる。しかし，10％のコントラストの運動刺激は，同じ速度で70％のコントラストの運動刺激よりも65％程度速度が減少して知覚されるといわれているため（Stone & Thompson, 1992），コントラストの影響については多少の配慮が必要である。そこで，次の実験3では，テスト縞の見えのコントラストを一定に保った状態で実験2と同様

の実験を行なった。

8.3　実験3(知覚速度と空間周波数に関する実験 III)

8. 3. 1　目的

テスト縞の見えのコントラストを被験者及び条件ごとに測定し, 見えのコントラストを一定に保った状態で実験2と同様の実験を行なった。

8. 3. 2　方法

被験者として, 男子学生3名が実験に参加した。いずれも正常な視力(矯正視力を含む)を有していた。各被験者は, 最初に実験2で用いた25種類のTSそれぞれのコントラストを変化させて, 空間周波数0.625c/deg, 時間周波数1.25Hz, 20％のコントラストの運動縞(VSの基準となる刺激)と見えのコントラストが同じになるようなコントラストを求めた。これをTSのコントラストとして実験に使用した。VSのコントラストは20％に固定したままである。その他については, 装置, 刺激及び刺激条件, 手続き等, 実験2と全く同様である。

8. 3. 3　結果

実験2と同様の分析を行なった。各被験者，各条件の結果は，図8. 4と同様の形式で，図8. 6に示した。この図は，実験2と同様, いずれの被験者も空間周波数が高くなると知覚速度が増加するという傾向を示している。実験2と異なるのは, 高空間周波数条件における知覚速度が低時間周波数において増加したことである。図8. 7は図8. 5と同様の形式で結果を示したものであるが, 両図を比較するとこの両実験の違いが明らかである。実験3では, 高空間周波数(2.5c/deg), 低時間周波数(0.625, 0.3125Hz)の条件において知覚速度が増加している。図8. 7Aに示されているように, 時間周波数の増加に伴う知覚速度の変化は0.625c/degの空間周波数条件の結果(もしくは比率100％の破線)を中心として, 高空間周波数および低空間周波数の間で対称となる傾向を示している。従って, 見えのコントラストの速度知覚に及ぼす影響は高空間周波数・低時間周波数条件においてのみみられたといえる。

このようなコントラストの影響が生じた理由として, コントラストを増加させたことによる知覚速度の増加が考えられる(Stone & Thompson, 1992)。しかし, 2名の被験者のコントラストのマッチングの結果では, 空間周波数2.5c/degではマッチしたコントラストの値は基準値(20％)よりも僅か2％から3％程度増加したにすぎない。また, その他の空間周波数条件(特に低空間周波数条件)でもコントラストの値が増加した条件はあったが, 空間周波数2.5c/degの条件ほど顕著に認められる実験結果の違いは認められなかった。知覚速度に及ぼすコントラストの影響はコントラスト10％以下で顕著に認められるとされていたため, この

様な知覚速度に及ぼすコントラストの影響が生じたことは意外な結果といえる。しかし，高空間・低時間周波数の条件ではコントラストの影響が明らかに認められているため，以下の全体的考察では，知覚速度と時空間周波数の関係をより純粋に示していると考えられる実験3の結果を中心に考察を進める。

8．4　全体的考察

本章の実験では，刺激速度は物理的には同じであっても，空間周波数が高くなると知覚速度が増加するという結果が得られた。また，テスト速度に対する知覚速度の比率は時間周波数成分よりも空間周波数成分によって大きな影響を受けることが示された。すなわち図8．5Aや図8．7Aに示したように，テスト刺激と変化刺激の空間周波数が同じ条件では，比率はほぼ100％となって速度の評価が正確であったが，図8．5Bや図8．7Bに示したように，比率は空間周波数の大きさに比例して変化した。これらの結果は，上述したDiener ら（1976）やCampbell & Maffei（1981）と同じ結果であり，Smith & Edgar（1990）とは異なる結果であった。Smith & Edgar らは，Diener ら（1976）と異なる結果を得た理由として，空間周波数条件や速度の範囲の相違を挙げたが，本実験ではSmith らとかなり近い刺激範囲で実験を行なったため，彼らの実験結果と比較が可能である。Smith らの実験結果（fig.1下図）との比較のため，図8．6の下図の両軸を時間周波数に置き換えると図8．8が得られる。この図を見ると，高空間周波数の条件ほど，マッチした時間周波数が小さくなるため，一見，彼らの結果と同じ結果が得られたように見える。しかし，両軸を速度に置き換えると，図8．6となり，Smith & Edgar（1990）と正反対の結果となる。すなわち本章の最初で述べたように，Smith & Edgar（1990）は，図（fig.1上図）の書き方（あるいは分析）を間違えたのでないかと思われる。ただし，本実験と彼らの実験では，時間周波数の条件に関して若干の違いがある。本実験では，Smith & Edgar（1990）に比べると，5Hz以内というかなり低い時間周波数の範囲で知覚速度を測定した。従って高時間周波数の範囲では，知覚速度が空間周波数と共に減少するという可能性がまだ残されている。

速度評価の方法は低速と高速で異なり，高速度においては，時間周波数が速度評価において重要な手掛かりとなっていることが考えられる。すなわち，テスト刺激と変化刺激の速度マッチングを行なう際，被験者は一定時間中に運動縞が通過した回数を内的にカウントしていた可能性がある。これは，網膜上の受容野に対応する特定の空間周波数に同調する空間フィルタが，時間周波数の大きさに応じて反応を変化させるというプロセスに対応するかもしれない。刺激の速度が同じであれば，空間周波数が高くなると時間周波数も大きくなる。従って，運動縞が時間周波数のみを手掛かりとして，速度を判断するのであれば，同じ速度であっても空間周波数が高い条件（すなわち時間周波数の大きな条件）の方が，知覚速度が大き

くなるであろう。本章で示した実験は一貫してこのような結果を示している。

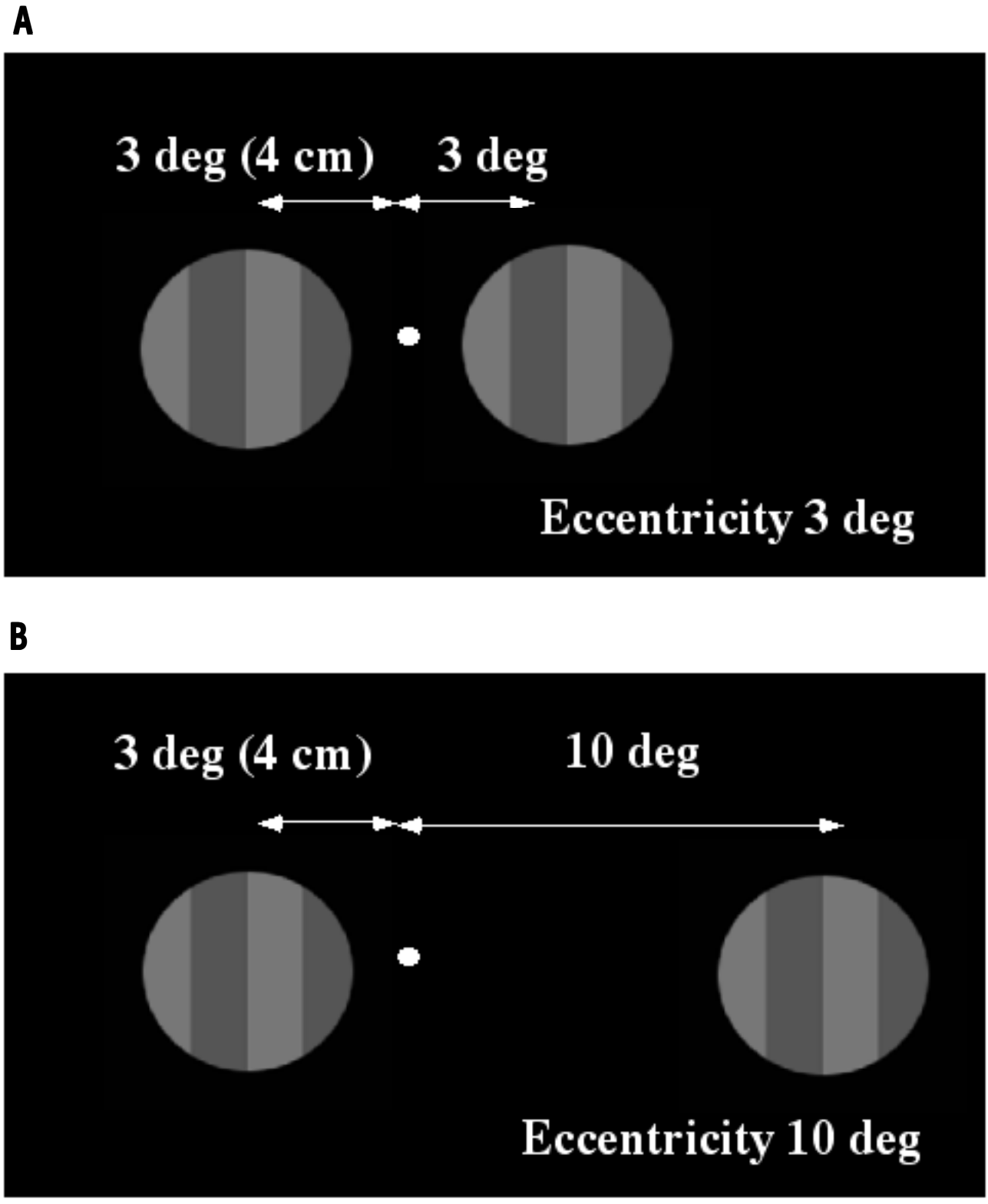


図8.1.　刺激として用いた縦縞の矩形波縞。右側モニターにはテスト刺激が，左側モニターには変化刺激が呈示された。

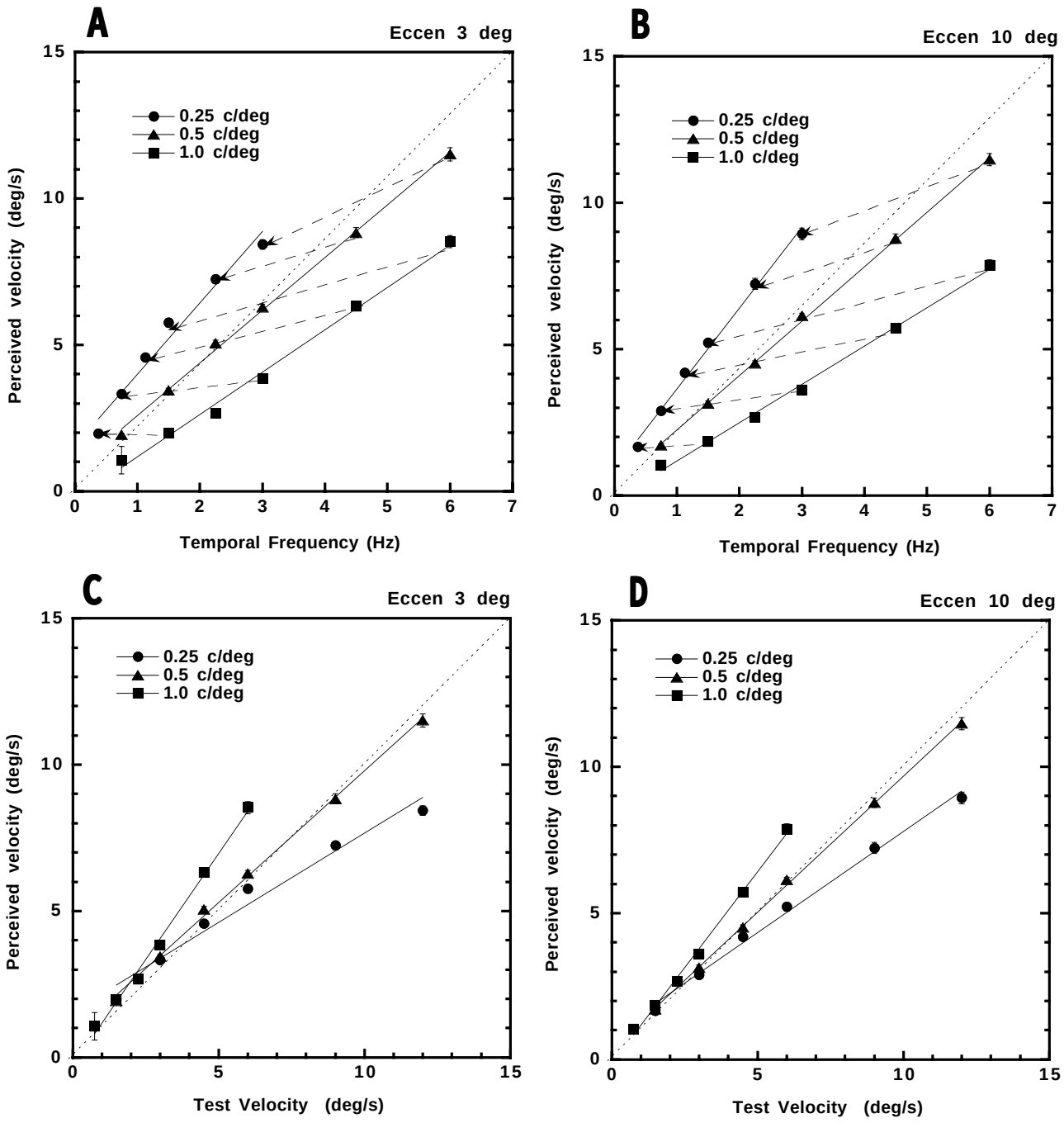


図8.2. 実験１の結果。上段のパネルは，テスト刺激の時間周波数に対する知覚速度，下段のパネルは，テスト速度に対する知覚速度を示している。左右のパネルは離心度の違いを示している。パラメータは空間周波数(●: 0.25c/deg, ▲: 0.5c/sed, ■: 1.0c/deg)，エラーバーはSEを示している。

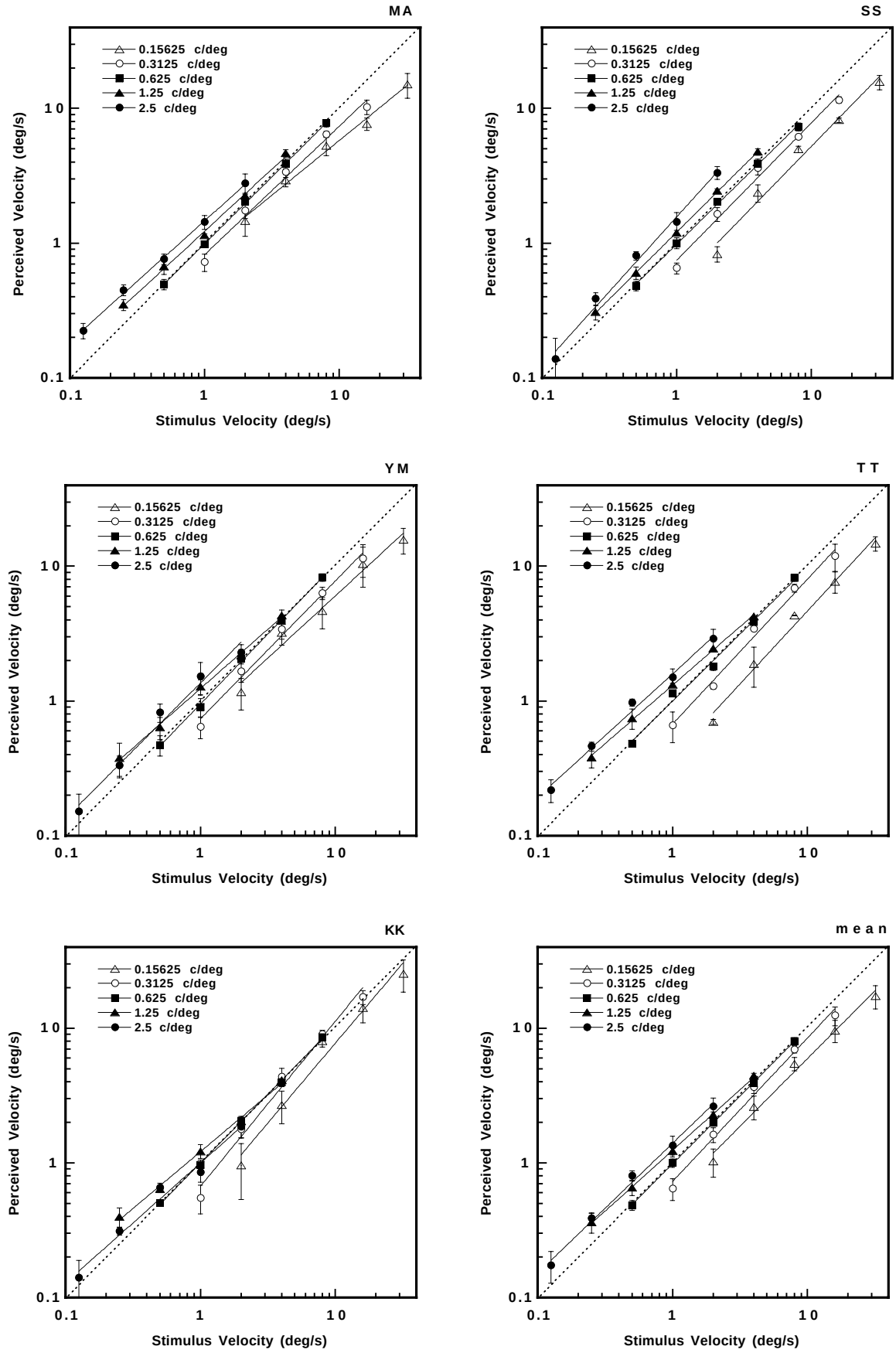


図8.4.　実験２における速度マッチングの結果。各図は，各被験者のテスト速度に対する知覚速度の結果を示している。右下のパネルのみは５名の被験者の平均を示している。パラメータは空間周波数，エラーバーはSDを示している。

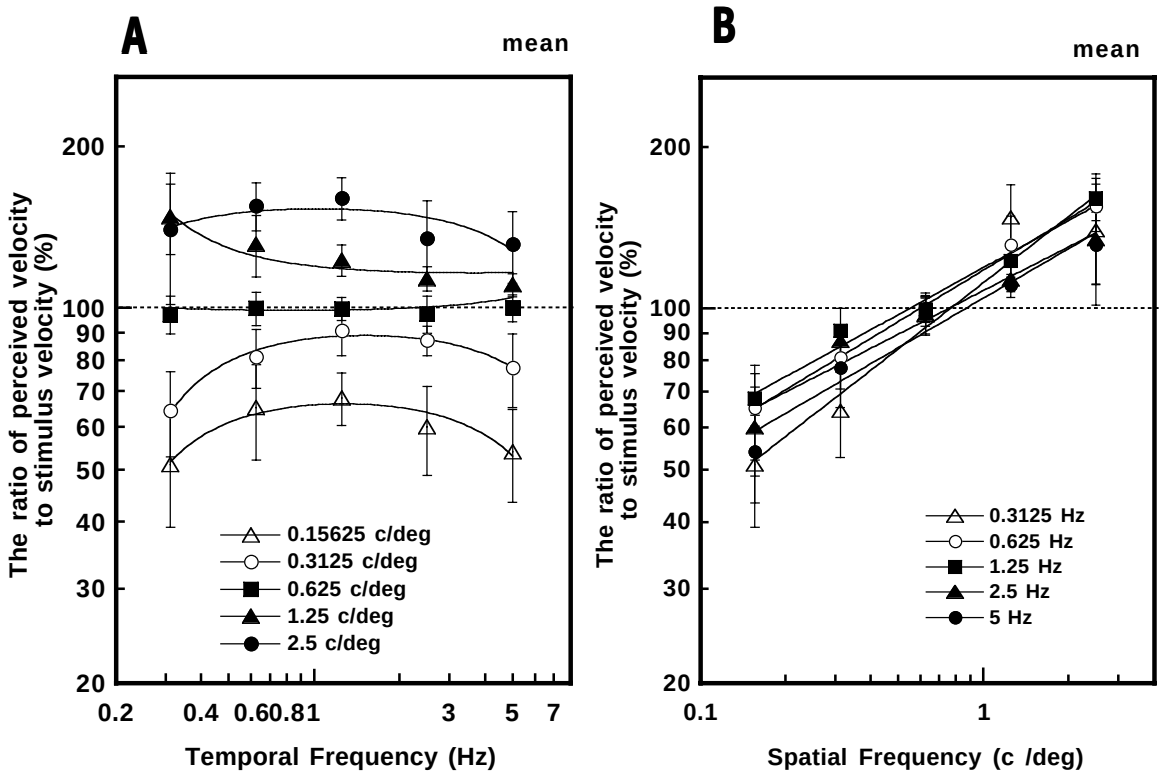


図8.5.　テスト速度に対する知覚速度の比率の平均を時間周波数及び空間周波数の関数として示した図。図8.5Aは比率を時間周波数の関数として示した結果で，パラメータは空間周波数である。図8.5Bは比率を空間周波数の関数として示した結果で，パラメータは時間周波数である。エラーバーはSDを示している。

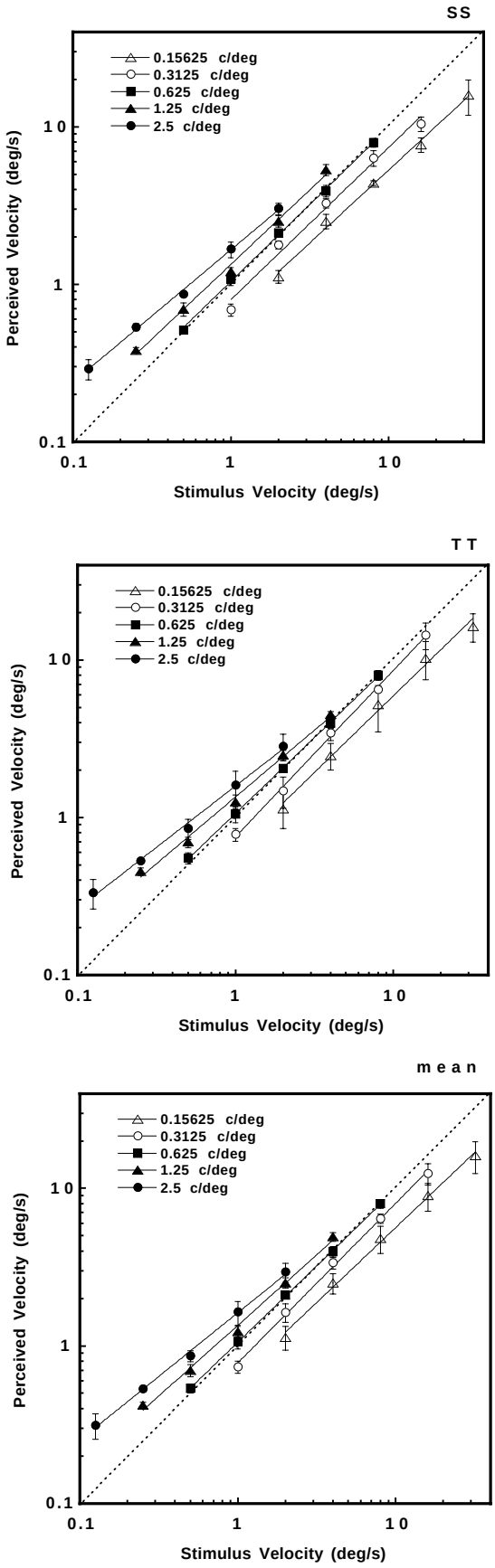


図8.6. 実験３における速度マッチングの結果。各図の形式は図8.4と同様である。上２段のパネルは各被験者の結果，下段はその平均の結果を示している。

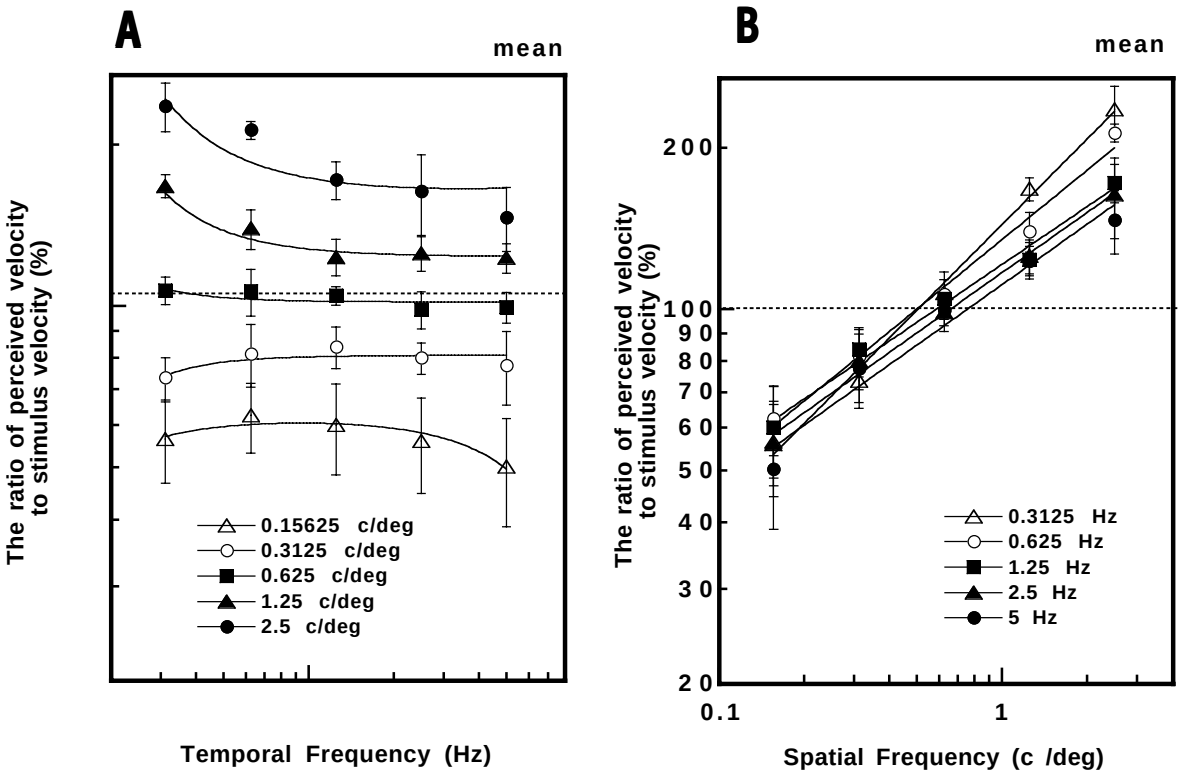


図8.7. テスト速度に対する知覚速度の比率の平均を時間周波数及び空間周波数の関数として示した図。図8.7Aは比率を時間周波数の関数として示し，図8.7Bは比率を空間周波数の関数として示している。その他は図8.5と同様である。

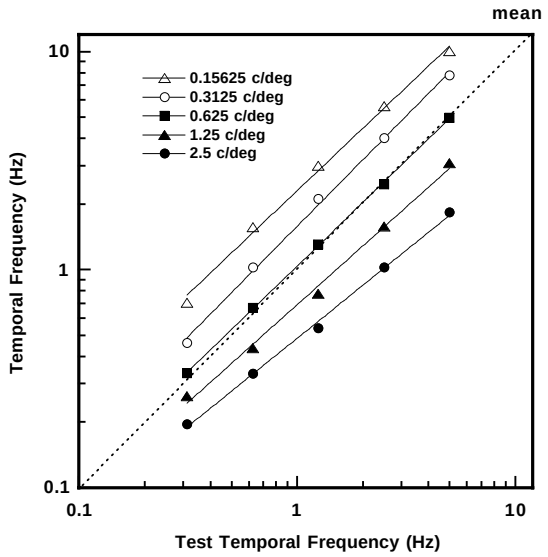


図8.8.　図8.6の下図の両軸を時間周波数に置き換えた図。詳細は本文を参照。

第９章　速度知覚と時間に関する実験

知覚速度に関する研究領域では，これまで扱ってきた刺激の輝度コントラスト（Stone & Thompson, 1992）や空間周波数（Diener et al., 1976; Smith & Edgar, 1990）の知覚速度に及ぼす影響の他，第11章で取り扱う速度残効（Smith, 1985; Smith & Edgar, 1994）などについて精力的に調べられてきた。最近では，その他，プラッド運動（Ferrera & Wilson, 1991）や2次運動（Ledgeway & Smith, 1995），3次元運動（Bex & Makous, 1997）の知覚速度などについても調べられている。しかし，これまでの実験的研究を振り返ってみると，知覚速度を議論する上できわめて重要であるにもかかわらず，十分調べられていない要因として時間の要因があると思われる。時間の要因の重要性については，順応の研究において示されているが，知覚速度は，時間がただ経過するだけでも劇的に変化しうるものである。

古典的な現象学的研究では，刺激の物理的速度は一定であっても，その速度がいつも一定に知覚されるとは限らないことが報告されてきた。2. 7で述べたように，Cohen（1964, p.126）は，一定速度で移動する光点は，それが視野に入った時点で速度が大きく知覚されるが，その後は，速度が落ちて一定に見えると報告している。Runeson（1974）は，速度を一定に知覚するためには，最初はある程度の加速ではじまり，その後は一定の速度を保つよう物理的速度を変化させなければならないとしている。また，これに類似した研究として，Johansson（1950）は，光点が水平方向上の左右に運動する場合，運動速度が正弦波的に変化することによって全体として一定の速度に知覚されると報告している。また，Michotte（1963, P.60）は，一定速度で運動する対象は静止対象に近づくにつれて加速して知覚され，そこから離れるに従って減速して知覚されると述べている。

これらの現象学的知見によれば，刺激速度は一定であっても，刺激の呈示直後と消失直前では知覚速度が異なって知覚され，刺激呈示直後は増加して見えることが予測される。しかしこの予測は必ずしも正しいとはいえない（Tayama, 2001a, 2001c）。いずれにせよこの問題は，知覚速度の研究における基本的な問題であるが，これまで十分に調べられていない。そこで，本章では，知覚速度が時間に沿ってどのように変化し，速度が一定に知覚されるためにどの程度の時間が必要であるかを実験によって調べることにした。しかし，知覚速度と時間の関係を調べるためには，そもそも運動が知覚されるためにどれほどの時間が必要であるかについても調べておく必要があるであろう。そこで本章では，最初の実験で，運動検出に要する時間がどれほどであるかを実験によって調べた。この運動検出の問題は，古典的な運動

検出閾の研究との関連も深いため，運動検出の研究の観点からそれ固有の議論が可能である。本章では，この運動検出の問題をやや詳細に扱った。続く実験2，実験3，そして実験4は，本章の本来の目的として遂行された実験で，速度が一定に知覚されるためにどの程度の時間が必要であるかを調べた。いずれも継時比較法によって比較的短い呈示時間における知覚速度を測定している。以下の4つの実験では，正弦波縞を刺激として用いており，いずれも比較的低速度の刺激について調べている。

9．1　実験1（運動検出時間閾）

運動検出の研究では，これまでしばしば最小距離閾（D_{min}）や最小速度閾（V_{min}）が測定されてきた。単一刺激として単純な移動光点が実際に移動する場合のD_{min}は，刺激速度を一定にした状態での運動対象の位置の変化を知覚するのに必要な最小移動距離であり，V_{min}は，距離を一定にして運動対象の位置の変化を知覚するのに必要な最小移動速度である。両方の閾値は呈示時間で乗除算することで相互に比較できる。これらの他に，運動が検出される最小時間を測定する最小時間閾（T_{min}）がある。しかし，単一刺激を用いた場合には，D_{min}やV_{min}はT_{min}に変換できるが，移動する時間は移動する空間の大きさに比例するため，T_{min}を測定したり，時間的側面が問題となることはほとんどなかった。それが問題となるのは，単一刺激ではなく，運動する正弦波縞やランダム・ドット・パターンなどを用いた場合である。例えば，運動正弦波縞の呈示時間が短くなると，それは静止縞としか見えない。もっと短ければ縞そのものが見えなくなる。これはパターンの処理そのものに時間が必要であることを意味する。このような刺激を用いて運動検出閾を測定する場合，運動情報処理の時間的側面を明らかにするという意味で，T_{min}を測定することは有効な方法といえる（Tayama，2000）。しかし，呈示時間を直接調整してT_{min}を測定する方法は，これまで，仮現運動の研究は別として，実際運動の研究ではほとんど用いられていない。

D_{min}やV_{min}に関する古典的研究については2．1で示した。D_{min}やV_{min}は，呈示時間（Dimmick & Karl，1930）や輝度（Graham & Hunter，1931; Graham，1968），視野の不等質（Aubert，1886），離心度（Tyler & Torres，1972; Johnson & Scobey，1980），参照対象の有無（Leibowitz，1955），運動方向（Pollock，1953）によって変動する。また，単一対象を用いた場合には，1秒以下の呈示時間の範囲で，V_{min}と呈示時間(T)の間に，$V_{min}\times T$＝一定という補償関係が成立し，この関係は輝度閾におけるBlockの法則に相当するとされている。Johnson & Leibowitz（1976）は，100m秒から1秒の時間範囲で$V_{min}\times T$＝一定（D_{min}，1.5min）という関係を見いだした。Johnson & Scobey（1980）は，同様に，5m秒から500m秒の時間範囲で中心視のD_{min}が1～1.5minで一定で，この値が刺激輝度に依存しないことを示した。また離心度18度では中心視の3倍程度のD_{min}が得られることを示した。

近年では, Nakayama & Tyler(1981)によって, 単一刺激ではなく, ランダム・ドット・パターンによるずれ運動(shearing motion)を用いてD_{min}が測定されている。D_{min}は時間周波数や空間周波数によって変動し, 時間周波数が2Hzで最小値(視角10～15s)が得られ, 更に, 時間周波数を2Hzに固定した場合には, 低空間周波数領域で視角5sという値が得られた。この値は静止刺激の位置感度である副尺視力(vernier acuity)に相当する。Golombら(1985)もほぼ同様の結果を得たが, 低空間周波数ではD_{min}が上昇することを報告している。その他, D_{min}は縞の解像度よりも低く, また離心度と共に増加することが知られている(McKee & Nakayama, 1984)。Nakayamaらが得た視角5secというD_{min}の値は, 単一対象を用いた実験から得られたD_{min}(1～2min)に比べるとかなり小さい。McKee & Watamaniuk(1994, 98p)は, この違いを参照刺激の有無の違いによると考え, Nakayamaらが用いたずれ運動では同時に左右の動きがあるため, 参照刺激がある場合と同様の効果が得られた可能性を指摘している。またNakayamaらが用いたD_{min}の判断には縞構造の検出が関与していた可能性も考えられる。

D_{min}に及ぼす空間周波数や時間周波数の影響は, 運動する正弦波縞(以下では運動縞と呼ぶ)を用いることによって直接的に調べることができるが, そのような運動縞は, D_{min}やV_{min}の研究ではあまり使われていない。しかし, Boulton(1987)は, 運動する正弦波縞を用いて200m秒から500m秒の時間範囲でV_{min}を測定している。彼女は, $D_{min}=V_{min}\times T$は2minで一定であり, この補償関係が, 縞のコントラストや空間周波数, 視野の大きさに依存しないことを示した。しかし, D_{min}は離心度によって変化し, 離心度が大きくなるほどD_{min}が呈示時間と共に増加する傾向が顕著になることを示した。周波数の効果が見られなかったのは, Nakayama & Tyler(1981)や運動コントラスト閾の研究(Kelly, 1979b; Burr & Ross, 1982; Watson & Turano, 1995)と対照的であるため注目に値する。運動コントラスト閾の研究では, 運動する正弦波波縞やガボール刺激の空間周波数や時間周波数の運動検出に及ぼす影響が示されており, また最近の運動検出のモデルでは, 時空間的な受容野が空間周波数あるいは時間周波数の限られた範囲に同調することを仮定している(Adelson & Bergen, 1985; Van Santen & Sperling, 1985; Watson & Ahumada, 1985; Mather, 1994)。運動検出がそのような受容野を媒介しているとすれば, 運動パターンの周波数の影響がD_{min}やV_{min}においても認められるはずであるが, Boulton(1987)の実験ではそれが認められなかった。この結果は, Nakayamaらの研究とは対照的に, 彼女の研究における運動検出が, 周波数情報ではなく位置情報に対する感受性に基づいていたことを示している。従って, 彼女の結果は時空間周波数モデルでは説明されない。そこで問題となるのは, 彼女の実験結果はどのように説明されるべきか, あるいは, 運動の検出が位置情報に基づくのはどのような条件か, あるいはどのようにしてD_{min}の大きさが決定されるのかということである。これらは運動検出過程におけるきわめて素朴で本質的な疑問である。

以下の実験では, Boulton(1987)とほぼ同じ視点で運動縞の運動閾を測定し, 運動検出に関

する基礎的知見を再検討する。運動閾を測定する方法としては，呈示時間を直接調整してT_{min}を測定する方法を用いる。これは上述の理由から有効な方法といえる。このような基礎的な知見を得る上で，ここでは，扱う課題に3つの制約を設けた。まず第1に，低時間周波数と高時間周波数の感受性には大きな違いがあるという数多くの証拠があるが（Mandler & Makous, 1984; Hess & Plant, 1985; Hess & Snowden, 1992），ここでは低速度，低時間周波数の刺激のみを扱う。ある研究では，位置に対する感受性は低時間周波数のみと関係することが示唆されているが（Tyler & Torres, 1972; Wright, 1987），そのような可能性があるか否かをこの実験で調べる。第2に，この実験では，D_{min}に大きな変動を与えると考えられる離心度の問題は取り扱わない。ここでは中心視における運動閾の問題に焦点を定める。第3に，ここでは参照刺激が無い状況を想定して運動閾を測定する。従来の知見では，このような条件下では，D_{min}が1～2minになることが予測される。また，速度と時間の補償関係に関しては，$T_{min} \times V = D_{min}$が一定になるか否かが問題となる。

9. 1. 1　目的

参照刺激が無い状況において，比較的低速度の正弦波縞を用いて，中心視における運動検出時間閾（T_{min}）を測定する。

9. 1. 2　方法

被験者　男子学生2名と筆者の合計3名。矯正視力を含めて，いずれも健常な視力を有していた。

刺激及び装置　パソコン（Apple社製PowerMacintosh G3, 266MHz）及び17インチ・ディスプレイ（Nanao社製FlexScan E55D, refresh rate, 75Hz）を刺激呈示装置として用いた。ディスプレイ中央の矩形領域（4deg×4deg）にテスト刺激(TS)を呈示した。これは，正弦波輝度分布をもつ水平に等速運動する縦縞格子である（図9. 1参照）。被験者が運動方向判断において矩形領域と背景の輪郭の変化を手掛りとしないよう矩形領域の周辺（中心から1.33deg以上）をガウシアン・フィルタでぼかした。参照刺激の無い条件を想定したため，TSの中心には直接的な注視点は設けなかったが，TSがディスプレイ上のどこに呈示されるかを示すために，TSの呈示位置の中心から上下左右の視角1.67degの位置に4つの赤色光点（直径4min）を呈示し，被験者はこれらの中央を見るように教示を与えた。刺激の運動速度や呈示時間，反応の測定等はすべてパソコンによって制御した。観察距離は70cmであった。TSの平均輝度は5cd/m^2，コントラストは30％に固定した。TSの周りの背景領域は，TSの平均輝度と同じ5cd/m^{2}の輝度から成る一様の面である。被験者は，暗室に入り，両眼を用いて実験を行なった。

実験条件　TSの空間周波数として0.5, 1.0, 2.0c/degの3条件，時間周波数として0.156,

0.313，0.625，1.25Hzの4条件の合計12条件を設けた。従って，TSの速度は，0.0781から2.500deg/sの範囲である。

手続き　被験者毎に各条件におけるT_{min}を測定した。T_{min}は，変形上下法によって測定した。TSは左右の水平方向のいずれかに運動したが，左右のいずれに動くかは各々50％の確率でランダムに決定された。各条件のT_{min}の測定において，最初のTSは，左右のいずれに動いたが明確にわかる程度の長い時間で呈示した。この呈示時間は，予備実験によってあらかじめ各条件のT_{min}を求めておき，その2倍の時間に設定された。被験者の課題は，TSが左右のどちらに動いたかを，テンキーの特定のボタンを押して反応することであった。各試行における刺激の呈示時間は次の方法に従って変化した。同じ呈示時間において，被験者の反応が2回連続して正答であった場合には，次の試行では1ステップ短い時間で呈示し，1回でも反応が違っていた場合には，次の試行では1ステップ長く呈示した。この方法に従うと，理論的に71％（0.51/2)の正答率に相当する呈示時間に収束するとされている。1ステップの単位は13.33m秒である。呈示時間が増加から減少，または減少から増加に移り変わる変移点の呈示時間を測定し，10回の変移が生じた段階でその条件の試行を終了した。10回の変移点の内，最後の6回の変移点における呈示時間の算術平均をT_{min}とした。各被験者は，ランダムな順序で12条件の測定を一通り行ない，それを4回繰り返した。

9. 1. 3　結果

被験ごとに，各条件で得られた4個のT_{min}の平均値を求めた。それをTSの空間周波数をパラメーターとして，時間周波数の関数として示したものが図9. 2である。この図には被験者3名の結果とその平均が示されている。いずれの被験者の結果も時間周波数が大きくなるとT_{min}が減少するという傾向が示されている。図には，空間周波数毎に最小自乗法によって，以下の反比例関数にフィットする曲線も合わせて示した。

$$T_{min} = \frac{a}{TF} + b \qquad (9.1)$$

aとbは定数でTFは時間周波数である。空間周波数条件についてみると，空間周波数が低いほどT_{min}が短くなっていることがわかる。図9. 2の横軸の時間周波数を速度に置き換え，T_{min}を速度の関数として示すと図9. 3が得られる。この図には，(1)式の時間周波数(TF)を速度(V)に置き換えた曲線が示されている。この図では，いずれの被験者の結果も，図9. 2で示された空間周波数毎の3本の曲線がほとんど1本の曲線になることがわかる。これは，測定されたT_{min}が，時間周波数や空間周波数ではなく，その2変数の比率である速度に依存して変化したことを示している。T_{min}の最低値は，高速条件において得られ，被験者によって37m秒から47m秒の値で変動したが，平均では約40m秒であった。図9. 3が示すように，T_{min}と速度は反比例関数の曲線にフィットしているが，定数b(＞0)があるため，T_{min}と速度の単純な反比例

関係は成立しない。次に，D_{min}がどのような値を示すかを調べるため，平均の結果のみに関して，T_{min}に速度を掛けてD_{min}を算出し，これをT_{min}の関数としてプロットしたところ（●印のみ），図9．4の結果が得られた。この図では，周波数条件がすべてプールされている。この図を見ると，D_{min}は，1～7minの範囲で，T_{min}の増加と共に減少していることがわかる。また，最小値としてのD_{min}は，およそ100m秒以上のT_{min}で一定（1～2min程度）になる傾向が認められる。すなわち，この時間範囲では時間×速度が一定という補償関係が見られる。しかし100m秒以下のT_{min}では，T_{min}が小さくなるほどD_{min}が増加する傾向が見られる。図9．3に示したように，T_{min}が小さくなるのは，テスト速度の大きい条件である。そこで次に，D_{min}と速度の関係を調べるため，図9．4にプロットした値をTS速度の関数としてして示したところ（●印のみ），図9．5が得られた。これをみると，●印が一定の傾きをもった直線上にあることがわかる。図には，この直線の式を最小自乗法によって求め，D_{min}（D）と速度（V）の関係式として示した。もしも時間×速度＝一定という補償関係が成立するならば，この直線の傾きは0であり，D_{min}も一定になる。しかし，直線は一定の傾きをもっており，D_{min}は速度と共に増加した。各被験者の個別的なデータに関しても，このようなD_{min}と速度の比例関係が認められる。各被験者のデータより得られた直線の傾きとD_{min}の切片の値は表9．1に示した。平均のデータを例にとると，D_{min}（D）と速度（V）の間には次の関係式が得られる。

$$D_{min} = 0.0354V + 0.0181 \qquad (9.2)$$

この式が示すD_{min}の切片の0.0181は，速度が0deg/sの時に予測されるD_{min}である。また，傾きの0.0354は，D_{min}と速度（V）の比率である。しかし，（2）式に，D_{min}＝T_{min}×Vを代入すると，次の関係式が得られる。

$$V(T_{min} - 0.0354) = 0.0181 \qquad (9.3)$$

これは，すべてのT_{min}から35.4m秒を引いた値に速度を掛けると一定になるという，時間と速度の補償関係を示している。0.0181（deg＝1.086min）は，速度にも時間にも依存しない距離値としての定数である。図9．4と図9．5には，T_{min}からこの35.4m秒を引いて算出されたD_{min}が○印で示されている。これらの値は，一定のD_{min}を示している。すなわち，得られたT_{min}から一定の時間値を引くと，速度×時間＝一定という補償関係が成立する。この補償関係はどの被験者の結果についても当てはまるため，速度（V）とT_{min}の間には一般的に次の関係式が成立する。

$$V(T_{min} - D_{const}) = D_{const} \qquad (9.4)$$

T_{const}とD_{const}は定数である。これらの定数の意味については，以下で考察する。

9. 1. 4　考察

各被験者及びそれらの平均の結果はいずれも一貫している。T_{min}は，時間周波数や空間周波数ではなく，その比率である速度に依存していることが示された。図9. 3に示したように，T_{min}は，240m秒から40m秒の範囲で速度と共に減少し，空間周波数の効果は認められなかった。図9. 4や図9. 5では，D_{min}が，1～6.2minの範囲で，速度や時間と共に変化することが示されている。これらは，高速度では短い時間で運動が検出できるが長い移動距離が必要であり，逆に低速度では，短い距離で運動が検出できるが長い時間が必要であることを示している。また，T_{min}と速度の間には(9.4)式の関係があることが見いだされた。この式は時間閾が空間的限界と時間的限界，そしてテスト速度によって決定されることを意味している。

最初に，運動検出閾に及ぼす時間的限界について考察する。実験の結果では，低速度条件では，T_{min}は速度と共に減少したが，高速条件ではT_{min}が一定になる傾向が見られた。T_{min}の最小値は約40m秒程度であり，これは最速条件(1.2Hz, 0.5c/deg, 2.5deg/s)で得られた。図9. 3を見る限り，高速条件ではT_{min}はほとんど一定であり，それ以上の速度ではT_{min}が更に小さくならないように見える。これはT_{min}の時間的限界の存在を示唆している。しかし，単一刺激を用いたこれまでの研究ではこのような時間的限界は見いだされていない。移動線分を用いたJohnson & Scobey(1980)は，5m秒の呈示時間においてさえ，1minのD_{min}を見いだした。これらの結果の違いは刺激の違いに基づいていると考えられる。本研究のような実験条件下では，被験者が縞パターンを処理するために移動線分などよりも長い処理の時間を必要としたと考えられる。

次に，(9.4)式に示したT_{const}とD_{const}という2つの定数について考察する。この式は実験で得られたT_{min}から一定の時間を差し引き，それに速度(V)を掛けると一定の移動距離となることを示している。T_{const}(平均で約35.1m秒)は，D_{min}と速度の比率を示している。この比率はテスト速度と独立した定数であり，上で述べたような運動検出のための時間的限界を示している。この定数は縞パターンの検出とは直接的な関係がない。なぜなら我々は最も短い呈示時間(13.33ms)でさえ正弦波縞の構造を明確に認めることができるからである。加えて，もしもそれがパターンを検出することに関係しているとすれば，T_{const}の値はパターンのコントラストと共に変化すると考えられる。簡単な観察によればT_{const}は5％以下のコントラストでは上昇するが，10％以上のコントラストでは変化しなかった。この実験では30％のコントラストを用いたため，被験者がパターンを検出するのにそれほど長い時間を必要としなかったはずである。よって，この時間的定数は速度条件に依存しない更なるパターンの処理，あるいは運動検出の処理に必要とされる最小限の時間を意味している。他方，D_{const}(平均で約1min)は，速度が0deg/sの時に予測される距離閾(D_{min})である。この定数値もまたテスト速度と独立である。この定数は運動を検出するための最小の移動距離が約1minであることを示している。この値は冒頭に呈示した値と同じであるが，D_{const}は過去の研究で測定されていたD_{min}とは異

なり，実験によって直接求められたものではなく，実験結果から間接的に推定された値である。実際のD_{min}は，持続時間の減少あるいは速度の増加と共に増加した。しかしながら，空間的定数は共に判断が運動パターンの位置に対する感受性に基づいていることを意味している。我々は，参照刺激が与えられなかったにもかかわらず，被験者がある種の位置的手掛かりを利用して，その位置の感度に依存して運動を検出したことを推定できる。すなわち，この実験結果からは，被験者が運動を検出したのは，刺激が呈示されてから一定の時間，T_{const}を経過した後，一定の距離，D_{const}を動いた時点であるということがわかる。言い換えると，これは2つのタイプの処理が(時間的処理と空間的処理がその順に)，運動検出に関与していたことを意味している。空間的処理については単一対象の運動の場合と同じである。速度－時間の相補関係については，($T_{min}-T_{const}$)と速度の間に逆比例関係が見いだされた。この修正された速度－時間の相補性は空間的限界と時間的限界の制約によって必然的に生成されると考えられる。

次に，T_{min}が縞の空間周波数の影響を受けなかったという結果について考察する。これはBoulton(1987)の結果と全く同じである。これは運動方向の判断がパターンやフリッカーに対する感受性ではなく，位置に対する感受性に基づいていることを示唆する。これらの結果はまた時空間的受容野を仮定する過去のモデルでは適切に説明されない。なぜならそれらのモデルでは運動検出がパターンやフリッカーに対する感受性に基づいて運動を検出することが仮定されているからである。それらのモデルの多くは，受容野構造に1/4位相差の関係(quadrature relationship)を仮定し，テスト空間周波数の0.25周期の空間的移動に感受性が高くなることを予測する。しかし，実験1の結果はそのような予測を支持する結果を何も示していない。空間的定数であるD_{const}は完全にテスト速度(あるいは時間周波数/空間周波数)から独立していた。この定数は中心視における最小の受容野のサイズと関係しているかもしれない。ただし最小の受容野の直径は1.33minであるはずであるというMarr(1982)の示唆を除くと，これを支持する証拠は何もない。あるいは，その大きさは単純に網膜の受容野の大きさ，あるいは視力と関係しているかもしれない。D_{const}という空間的定数は，錐体の直径(0.5min)の約2倍であり，視力1.0に相当する。空間周波数の効果は速度弁別(McKee et al., 1986; Smith & Edgar, 1991)や，知覚速度(Diener et al., 1976; Campbell & Maffei, 1981; Smith & Edgar, 1990)の研究でしばしば調べられている。前章で示したように，後者の研究ではかなり明確に空間周波数の効果が示されているが，前者の研究では運動検出の場合と同様，必ずしもそのような効果が示されていない。我々は，その判断が位置の感受性にのみ基づくような課題では，空間周波数の効果は生じないと考えることができる。このことは特に低速度，低時間周波数，そして中心視を扱った場合にあてはまる。多くの研究から時間周波数に対する感度の間に明確な違いがあることが示されている(Mandler & Makous, 1984; Hess & Plant, 1985; Hess & Snowden, 1992)。また，ある研究者達(Tyler & Torres, 1972; Wright, 1987)は位置

の感度と低時間周波数との関連を示唆している。低周波数の感度に関係して，Tyler & Torres (1972)は，中心視における低周波数に対する感受性が網膜の位置によって決定されるとすれば，それは周波数から独立となるということを既に指摘している。

実験１の結果から，我々が脳のどこで運動を検出しているのかをある程度推測することができる。生理学的研究の証拠を見る限り（第3章参照），速度情報の抽出は，V1からMTに情報が伝達される過程でなされると考えられる。仮に，そのように速度情報が抽出されるとすれば，実験1の課題における運動検出を担っているのは，主としてV1水準の神経の活動であることが示唆される。なぜなら，この実験の課題における運動検出では，速度情報は利用されていなかったと考えられるからである。

この実験ではT_{min}が，縞の時間周波数と空間周波数の比率である速度に依存して変化することが示された。しかしデータの分析からは，運動検出には速度の情報が利用されていないことが示唆された。すなわち，空間的制約と時間的制約としての定数値が見いだされ，この制約に従って運動が検出されていたということである。これらは運動検出閾に関するきわめて基礎的な知見であるといえよう。

9.2　実験2（知覚速度と時間に関する実験 I）

次に，本章の主要なテーマである，速度が一定に知覚されるまでにどれほどの時間が必要であるかを測定した実験を示す。2．7や本章の冒頭で示したが，過去の現象学的研究の知見によれば，刺激速度は一定であっても，刺激の呈示直後と消失直前では知覚速度が異なり，単一対象を刺激とした場合，その出現直後には速度が大きく知覚されることがある。このような現象学的知見に基づけば，刺激速度は一定であっても，その速度は，呈示時間が短い場合には大きく知覚されるが，時間が長くなるにつれて低下して知覚され，ある程度以上の時間が経過すると一定に知覚されることが予測される（以下ではこれを予測1とする）。しかし，もっと単純に考えると，それとは全く逆の結果が予測できる。すなわち，呈示時間が短い場合には運動刺激は静止した状態に近いため速度ゼロの状態に近く見える，すなわち速度が減少して見えるということである。そしてその速度は，時間経過と共に徐々に増加して知覚され，ある程度の時間を経過すると一定に知覚されるということである（これを予測2とする）。これらの２つの予測が両方とも成立するとすれば，それは明るさの知覚にたとえると，Broca-Sulzer効果（Broca-Sulzer, 1902; Aiba & Stevens, 1964）と閾上レベルのBlochの法則（Bloch, 1885; Aiba & Stevens, 1964）に類似するものといえる。これら刺激呈示直後の知覚速度は増加するのか減少するのかという問題は，速度が一定に知覚されるまでにどの程度の時間が必要であるかという問題と共に，知覚速度の研究においてきわめて基本的な問題であるといえる。これを実験によって検討すれば，知覚速度に関する何らかの法則や規則が見いだされ，速

度の符号化の過程の一端を明らかにすることができるかもしれない。

9. 2. 1　目的

比較的低速度の正弦波縞を用いて，短い呈示時間内での知覚速度を継時比較法によって，知覚速度が呈示時間に従ってどのように変化するかを調べるため，速度が一定に知覚されるためにどの程度の時間が必要であるかを測定してみる。

9. 2. 2　方法

被験者　男子学生3名。矯正視力を含めて，いずれも健常な視力を有していた。

刺激及び装置　パソコン（Apple社製，PowerMacintosh 8100/180MHz）及びディスプレイ（Nanao社製，FlexScan E55D，refresh rate，75Hz）を刺激呈示装置として用いた。ディスプレイ中央にプラス印（長さ0.43deg）の注視点を配置し，それから左右のそれぞれに0.27deg離れた2つの矩形領域（3.2deg×3.2deg）にテスト刺激(TS)と変化刺激(VS)を継時的に呈示した（図9. 6参照）。両刺激とも正弦波縞を用い，運動方向はすべて注視点に向かう方向に固定した。刺激の平均輝度は8cd/m^2，刺激のコントラストは30％，空間周波数は0.625c/degに固定した。背景領域の輝度は8cd/m^2，観察距離は80.5cmであった。実験は暗室で行なった。

刺激条件　TSについては，呈示時間として120，160，200，400，800，1200m秒の6条件，速度として1，2，4，8deg/sの4条件の合計24条件を設けた。VSについては，呈示時間を800m秒に固定し，速度を可変とした。

手続き　実験中は注視点が常に呈示されており，被験者はこれを絶えず注視することが求められた。試行開始の合図としてクリック音が呈示され，その500m秒後に，TSとVSの内の1つが左右いずれかの領域に呈示される。その500m秒後に，もう一方の刺激が他方の領域に呈示される。いずれの刺激がいずれの領域に呈示されるかは常にランダムとした。被験者はこれを観察して，速度が大きい方の刺激を選択し，呈示位置に対応する左右のキーを押して反応した。以後，この手続きが繰り返された。TSの知覚速度はPESTによって測定した。VSの開始速度として，TS速度に比較的近い範囲内でランダムな速度が選択された。VSの速度は，被験者の反応に従って変化するが，試行間の反応の変化が最小ステップ値になった時点でその条件の試行を終了した。VSの速度は，TS速度を100％とした場合の比率で与えられるが，最小ステップ値は3.3％間隔の速度の増減に固定した。従って，例えば，100％から103.3％か96.7％に変化した場合，あるいは120％から123.3％か116.7％に変化した時点で試行は終了した。最大ステップ値は最小ステップ値の8倍の26.4％に固定した。試行開始時点のステップ値は最小ステップ値の4倍の13.2％であった。各条件では，およそ30回から40回の試行数で1つのマッチング速度が測定された。各被験者は，同じTS速度条件の下で6種類のテスト時間条件の実験をランダム順で連続して行なった。これを異なる4つのTS速度に関してラン

ダム順で行なうと，24種類のTSに対して各1回の測定となる。各被験者は，これを4回繰り返した。

9. 2. 3　結果及び考察

各刺激条件における4回の測定値を平均し，知覚速度と呈示時間の関係を求めた。3名の被験者及びそれらの平均値の結果は図9. 7に示した通りである。この図の横軸はTSの呈示時間，縦軸はTS速度に対する知覚速度の比率を示し，パラメータはTS速度である。低速条件（1, 2deg/s）では，いずれの被験者も，呈示時間が短いほど比率が減少し，知覚速度が減少したことを示している。それに対して高速条件（4, 8deg/s）では反応の傾向が呈示時間条件によって異なり，200m秒以上の呈示時間では，いずれの被験者も，比率がほぼ1.0で，速度がほぼ一定に知覚されていたことを示しているが，それより短い呈示時間では，被験者によって反応の傾向が若干異なる。すなわち120m秒と160m秒の条件では，被験者AMとSSは比率が1.0以上において知覚速度の若干の増加を示したが，被験者MIは減少の傾向を示した。ただし平均値をみる限り，これらの高速条件では，いずれの時間条件においても比率が1.0付近を示していることから，全体としては呈示時間による知覚速度の変動はなかったといえる。

本実験の低速条件の結果は，呈示時間が短くなればなるほど速度が減少して見えるという，本節の冒頭に示した予測2を支持する結果となった。しかし，高速条件では必ずしもこれが認められなかった。その理由として考えられるのは，この実験で用いた呈示時間は，高速条件に関しては長すぎたのではないかということである。もっと呈示時間が短かったならば，高速条件においても知覚速度は減少したかもしれない。あるいはまた，上記の2名の被験者が示した高速条件における知覚速度の若干の増加は，予測1を示唆する結果であり，呈示時間がもっと短かったならば，その傾向がもっと顕著に示されたかもしれない。そこで次に，呈示時間条件をもっと短い条件に設定して，全く同様の実験を行なってみた。

9．3　実験3（知覚速度と時間に関する実験 II）

9. 3. 1　目的

実験2と全く同様の目的であるが，特に高速条件における知覚速度の呈示時間に伴う変化の傾向を明らかにさせるため，もっと短い呈示時間の条件において実験を行なう。

9. 3. 2　方法

実験2と異なる2名の学生及び筆者の合計3名が被験者として参加した。実験方法は実験2とほとんど同様であった。異なるのは，TSの呈示時間条件のみである。すなわち，TSとして，呈示時間が66.7, 80.0, 93.3, 120.0, 173.3m秒の4条件を設けた。その他は実験2と全く同様

である。

9. 3. 3　結果及び考察

3名の被験者及びその平均値の結果は図9. 8に示されている。図の形式は図9. 7と全く同様である。被験者による変動は大きいが, 条件間での比率の大小関係は比較的安定している。いずれの被験者も, 低速条件(1, 2deg/s)と高速条件(4, 8deg/s)の違いにかかわりなく, 呈示時間が短くなると比率が減少し, 知覚速度が減少することを示している。実験2では高速条件(4, 8deg/s)における120m秒と160m秒の条件において, 2名の被験者が知覚速度の増加を若干示したが, 実験3ではほぼそれに対応する時間条件において, そのような傾向を示した被験者は一人もいなかった。この違いが生じた理由は明らかではないが, 用いた刺激範囲の文脈的影響などが考えられる。すなわち実験2の高速条件では, この短い時間条件において, 刺激の出現と消失という物理的変化が知覚速度の大きさと結びついた可能性があるが, 実験3の高速条件では, すべての条件で呈示時間が短かかったため, 被験者はそのような物理的変化を無視し, 速度の大きさに注意を向けることができたかもしれない。いずれにせよ両実験の平均値の結果を見る限り, 高速条件では120m秒以上の呈示時間では比率がほぼ1.0に近い値を示しており, 速度はほぼ一定に知覚されたといえる。同じ高速条件において, 実験3では, それより呈示時間が短い場合に速度が減少して知覚されることが示された。従って, 両実験を総合すると, 知覚速度は呈示時間が短くなるにつれて減少するという, 冒頭に示した予測2を支持する結果が得られたといえる。

これらの知覚速度の減少が生じる呈示時間は明らかにTS速度によって異なっている。実験3の高速条件では, 120m秒よりも短い時間条件においてのみ減少の傾向が示されたが, 低速条件では, いずれの実験でも, 120m秒よりも長い呈示時間において減少が示された。これは, 速度が一定に知覚されるための時間がTS速度によって異なり, 速度が小さいものほどその時間が長くなることを意味している。この速度が一定に知覚されるための時間はどの程度のものであろうか。これを詳細に調べるため, 以下では, 両実験のデータを統合してその時間を具体的に推定してみた。

9. 3. 4　実験2と実験3のデータの統合及びモデル

実験2の結果である図9. 7と実験3の結果である図9. 8の平均の図を統合すると, 図9. 9Aが得られる。この図にプロットされた点は, 図9. 6と図9. 7に示した平均値と同じものであるが, 120m秒の時間条件に関しては両実験で重複しているため, 両者の平均のデータを用いた。また, この図では, 横軸を対数で表示し, また, quick関数(Quick, 1974)に従って最小自乗法によってデータを当てはめた曲線を速度条件別に示している。この図を見ると, 知覚速度が一定になる時間が速度条件によって異なることが明らかである。比率1.0付近のデータ

から知覚速度が一定になる時間を直接推定することは難しいので，ここでは比率0.5に対応する時間に着目してみる。quick関数の曲線から比率0.5に対応する呈示時間を求めたところ，1，2，4，8deg/sの順に160，123，92，72m秒という値が得られる。他方，図9．9Aと同じデータを，横軸を運動時間から運動距離（時間×速度）に置き換えてプロットすると図9．9Bが得られる。時間の場合と同様に，比率が0.5に対応する運動距離を求めたところ，0.16，0.25，0.37，0.58degという値が得られる。これらの距離値は，時間値に速度を掛け合わせたものにほぼ対応している。比率0.25，0.5，0.75に対応する運動距離と速度の関係を図示すると，図9．10が得られる。この図は，知覚速度が比率0.25，0.5，0.75に知覚されると推定される条件内で，運動距離がテスト速度におおよそ比例して変化することを示している。図9．10において，比率0.5に関してのみ，データに当てはまる直線式を最小自乗法によって求めると以下のようになる。

$$D = 0.058\,V + 0.12 \qquad (9.5)$$

Dは運動距離，Vはテスト速度である。呈示時間をTとすれば，$D = VT$となるため，それを(9.5)式に代入すると，(9.3)式のような次式が得られる。

$$V(T - 0.058) = 0.12 \qquad (9.6)$$

この(9.6)式は，呈示時間から0.058（秒）を差し引いた時間に速度を掛け合わせた距離が0.12（deg）となった時点で比率が0.5となることを意味している。すなわち，テスト速度の大きさとは無関係に，刺激が呈示されてから58m秒を経過した後，運動距離が0.12degになった時に，速度が半分に知覚されたということである。そこで実際に，図9．9Bの横軸の運動距離をv(t－0.058)に置き換えてこの図をプロットし直すと，図9．11が得られる。この図では見やすさを考慮して，横軸を対数表示から普通表示に戻し，また0.8deg以上のデータが省略されている。この図では，運動距離0.12degに対応するデータの比率が0.5になっているが，注目したいのは，その他のデータである。プロットされた点はいずれも，運動距離が0degから0.12degの2倍の0.24degぐらいまでは，速度の大きさと無関係にほぼ直線的に増加した位置にあり，それを過ぎると比率1.0の近辺にある。従って，この図から，本研究で得られたデータを説明するための単純なモデルを想定することができる。モデルは図9．11の破線に示されている。すなわち，運動刺激は，特定の時間（約58m秒）までは静止して（速度0deg/sとして）知覚されるが，その後，その速度は動いた距離に比例して増加して知覚されるということである。その後，その運動距離が特定の大きさ（約0.24deg）以上になるとそれが一定のものとして知覚されるということである。

以上は，一定の速度に知覚されるためには，一定の運動距離(0.24deg)を動かなければならないことを示したが，次に問題となるのは，この運動距離という空間的制約が，刺激の空間

周波数などによっても変化しない普遍的な制約であるか否かということである。次の実験では，この空間的制約が空間周波数の影響を受けないか否かを調べてみた。

9.4　実験4(知覚速度と時間に関する実験 III)

9. 4. 1　目的

比較的低速の条件についてのみ, 速度が一定に知覚される上での時間的制約や空間的制約が, TSの空間周波数の大きさに依存するか否かを, 実験2や実験3とほぼ同様の実験を行なって検討する。

9. 4. 2　方法

被験者は実験3に参加した学生1名と筆者の合計2名である。実験装置, 刺激等の方法は実験2や実験3とほとんど同じであるが, 刺激条件が異なる。TSの呈示時間は, 実験3と同様の5条件であり, 空間周波数は0.625, 1.25, 2.5c/degの3条件, また速度は1, 2deg/sの2条件, 合計30条件である。VSの呈示時間は800m秒に固定し, 空間周波数は常にTSと同じであった。

9. 4. 3　結果及び考察

２名の被験者の結果を図9.12に示した。図の形式は，図9.9AB，及び図9.10と同様である。いずれの図もパラメータは，速度と空間周波数の組み合わせである。図の上下の違いは２名の被験者の結果の違いを示している。被験者による違いは顕著であるが，いずれも実験２や実験３とほぼ同様の結果が得られている。左のパネルは呈示時間の関数としてTS速度に対する知覚速度の比率を示しており，いずれの被験者も，呈示時間が短い場合には速度を小さく知覚し， 呈示時間が長くなると速度を大きく知覚し，比率が1.0に近づいている。いずれの被験者の結果も、呈示時間が最も短い67ｍ秒における比率は0.3以下であった。この比率は速度条件によって明らかに異なるが，空間周波数の影響を受けていない。中央のパネルは運動距離の関数としての比率を示している。比率が1.0 に達するのは，1 deg/sの条件では運動距離が0.1～0.2degになってからであったが， 2 deg/sの条件では0.4～0.5degになってからであり，速度を一定に知覚するために速度が大きい条件はより長い距離を運動しなければならないことを示している。右のパネルは，知覚速度が半分(比率0.5)に知覚されると推定される条件において，運動距離がTS速度に比例して変化することを示している。この図もまた，全体的には実験2，実験3と同様の結果を示している。知覚速度が半分に知覚されるための条件は，速度と運動距離の関係によって決定され，空間周波数の大きさとは独立していることが示されている。

９．５　全体的考察

実験1では運動検出のための時間的制約と空間的制約があることが示された。実験2から実験4では，速度を一定に知覚する上で同じ制約があることが示された。実験2と実験3の結果は，以下の２点に要約できる。第1に，刺激速度は一定であっても，その速度は呈示時間が短いほど減少して知覚されるということである。速度は時間経過と共に徐々に増加し，その後，一定の大きさとして知覚された。第2に，速度が一定に知覚されるための空間的制約があることが示された。すなわち，速度は，ある臨界時間を経過した後の運動距離に比例して増加して知覚され，その運動距離がある臨界値に達すると，一定に知覚されるということである。実験では，その臨界時間として58m秒，また臨界距離とし0.24degという値が導かれた。実験4の結果は，それらの空間的制約や時間的制約が刺激の空間周波数とは独立して定まっていることを示した。実験1に関しては既に詳述したので，ここでは知覚速度に関係する実験2から実験4の結果について順に考察していく。

まず，呈示時間が短くなると速度が減少して知覚されるという結果について考察する。これは9．2の冒頭に示した予測2を支持するものであり，現象学的知見に基づく予測1と正反対の結果であった。この違いが生じた理由を考える上で，本研究の実験2の被験者による結果の違いは示唆的である。すなわち，実験2の被験者による結果の違いは高速条件(4, 8 deg/s)において認められた。冒頭に示した現象学的研究でも，ほとんどが高速の光点刺激を用いている。例えば，Runeson (1974)の研究では，刺激速度の平均は43.5deg/sであった。このような高速の刺激の場合，本実験で用いた低速の刺激に比べると，きわめて短時間の間(あるいは即座)に上で示した臨界距離に達してしまうため，速度の減少は全く知覚されない可能性がある。また，冒頭に示した現象学的研究と本実験では，用いた運動刺激の種類においても違いがある。実験1では，正弦波縞の運動を検出するために，ある程度以上の時間と運動距離が必要であることが示された。本実験で示された58m秒という臨界時間はその時間的制約を示唆している。しかし，光点刺激の場合にはそのような臨界時間は見いだされておらず，運動の検出は呈示時間５ｍ秒でも可能であることが知られている(Johnson & Scobey, 1980)。従って，冒頭に示した現象学的研究の結果は，本実験で示した臨界時間を差し引いて考えるべきであろう。現象学的研究において刺激の出現と共に速度が大きく知覚されることが報告されたが，これは実際にBroca-Sulzer効果のような呈示直後のみかけの明るさの変化に基づいて生じた効果かもしれないし，また既述したように，短時間内での刺激の出現と消失という物理的変化に基づいた結果かもしれない。あるいは本実験で示された呈示直後の知覚速度の加速的な変化が，全体的印象として，速度を大きく知覚させる役割りを果たしていたかもしれない。いずれにしても現時点では推測の域を免れない。

次に，速度が一定に知覚されるための空間的制約について考察する。本実験では，何らかの速度の大きさが知覚されるためには一定の臨界時間が必要であり，知覚速度は，その後，臨界距離に到達するまで動いた距離に比例して増加して知覚されることが示された。この臨界時間は，上述したように，正弦波縞を用いたことによる運動検出のために必要とされた時

間と考えることができる。それを経過した後，知覚速度は運動距離に比例して増加することが示されたが，これは速度の符号化の過程を考察する上で重要な結果であると考えられる。これは，速度を符号化する過程において，運動距離の大きさに比例する何らかのエネルギーが線形性の原理に従って蓄積され，その量によって知覚速度の大きさが決定されていたことを示唆している。そのエネルギーとは，運動検出のモデルの研究などで一般的に想定されている時空間的エネルギーかもしれない(例えば，Adelson & Bergen, 1985)。この量がある限度に達した時点で速度が一定に知覚されたことになる。そして，その限界が固定された空間的な大きさに対応することになる。この空間の実際の大きさは，実験2と実験3の結果から推測すると，おおよそ 0.24 degという値であった。この値は，かつて様々に議論されたD_{max}(Braddick,1974)の大きさ(15min=0.25deg)にほぼ匹敵するものである。D_{max}はRDKを見るための空間的限界であるが，本実験で示した臨界距離は速度が一定に見えるための空間的限界であるため，単純な比較はできない。しかし，D_{max}について調べられてきたように，本実験で示した臨界距離が，刺激の大きさや空間周波数，離心度等によって影響を受けないかどうかは興味深いところである。臨界距離の大きさが刺激の空間周波数の影響を受けないとすれば，速度は，刺激の空間周波数や速度の大きさとは無関係に，特定の離心度における特定の大きさの空間周波数フィルターを通じて符号化されていることを推測できる。実験4では，この臨界距離の大きさが，被験者によって異なるが，刺激の空間周波数の影響を受けないことが明らかにされた。臨界距離の0.24 degという大きさは，この空間周波数フィルターの大きさ，あるいは生理学的には受容野の大きさと関係しているかもしれない。本実験における被験者の離心度を，刺激呈示位置などを考慮してこめかみ側2度前後と想定し，生理学的知見に基づいて(Albright & Desimone, 1987) ,この２度の離心度に相当するMTとV1の細胞の受容野の大きさを実際に推定してみると，それぞれ2.26 deg，0.226 degとなる[注14)]。従って，臨界距離の大きさはおよそV1細胞の受容野の大きさに近い値となる。すなわち，実験2から実験4において被験者に課された課題は，生理学的部位としては，MTよりもV1水準の細胞が強く関与していたことが推測される。

以上，本章では，運動刺激の速度が一定であっても，その呈示時間が短いほど速度が減少して知覚されること，また速度を一定に知覚する上で単純な空間的制約があることを示した。また，速度が一定に知覚されるために，空間的制約の他に時間的制約があることも指摘した。更に，これらの制約が空間周波数の大きさに依存しないことを示した。これらは，本章の実験よりもテスト刺激がもっと高速の条件において，また異なる空間周波数や異なる離心度の条件においても，検討してみる必要があるであろう。

注14）第３章の(3.1) 式，及び3.3.2を参照。

	slope	intercept
	T_{const}	D_{const}
subject	……. t_{const} (ms)	. d_{const} (min of arc)
AM	33.2	1.224
KK	31.2	0.834
TT	41.7	1.206
mean	35.4	1.086

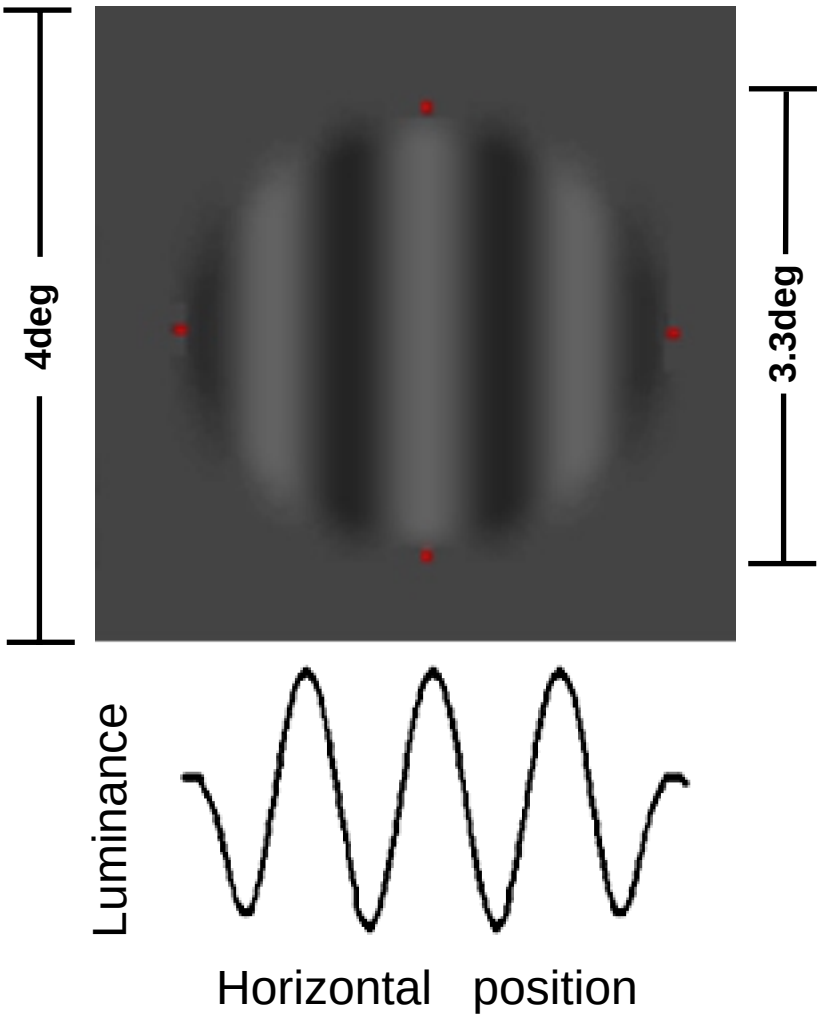


図9.1.　テスト刺激として用いた正弦波縞とその輝度分布。

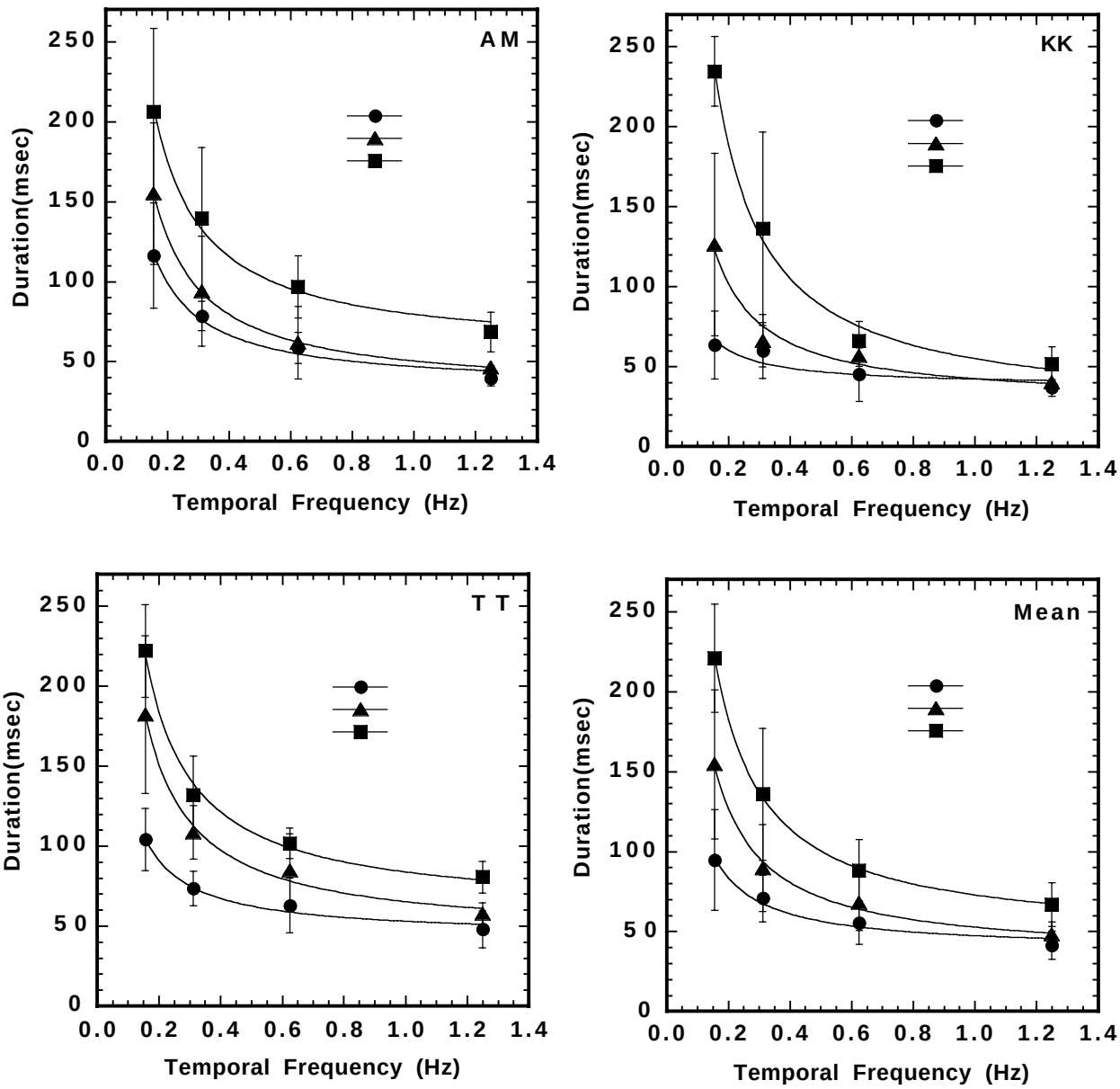


図9.2.　時間周波数の関数としての時間閾。パラメータは空間周波数，エラーバーはSDを示している。

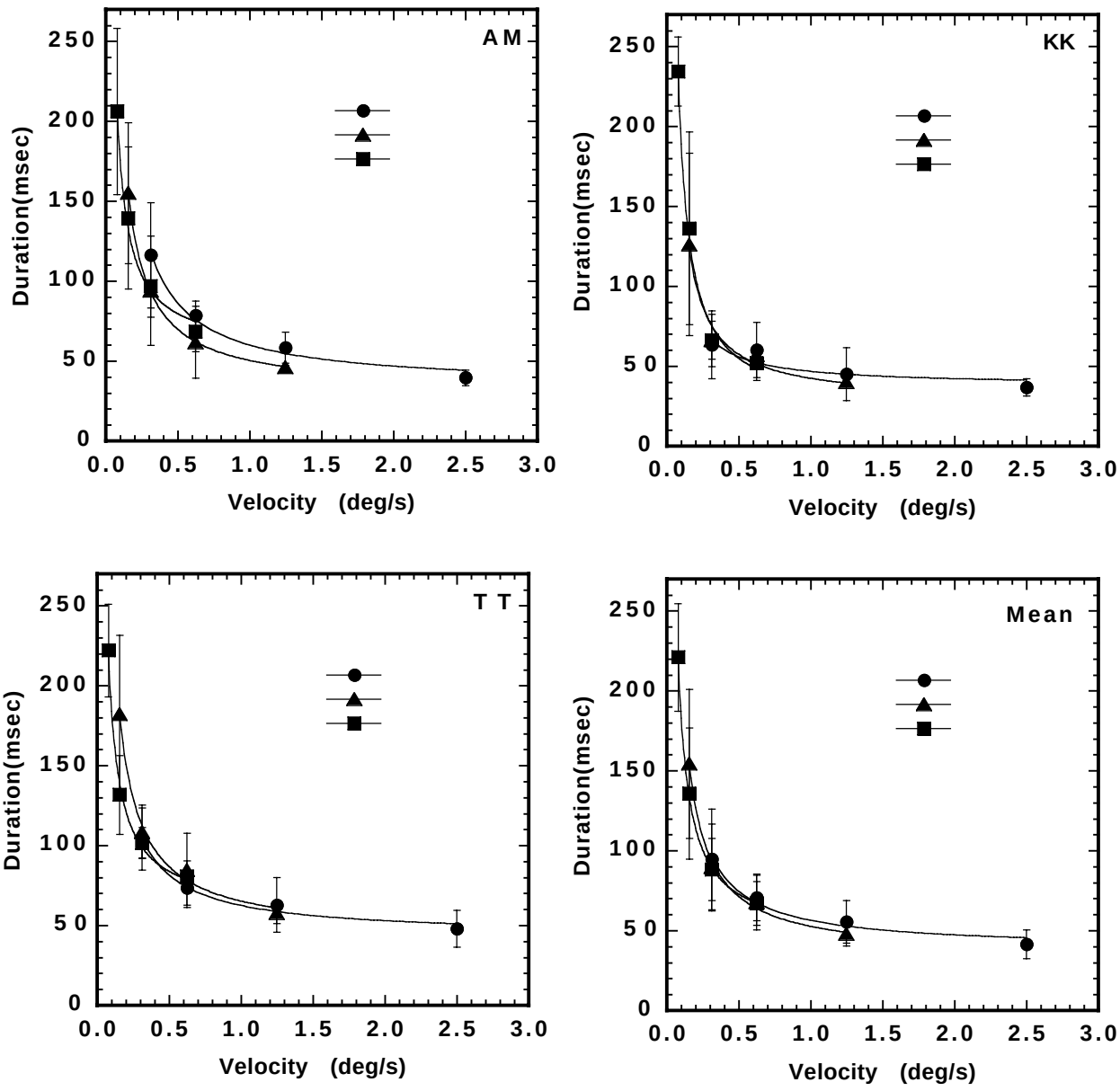


図9.3. 速度の関数としての時間閾。パラメータは空間周波数，エラーバーはSDを示している。

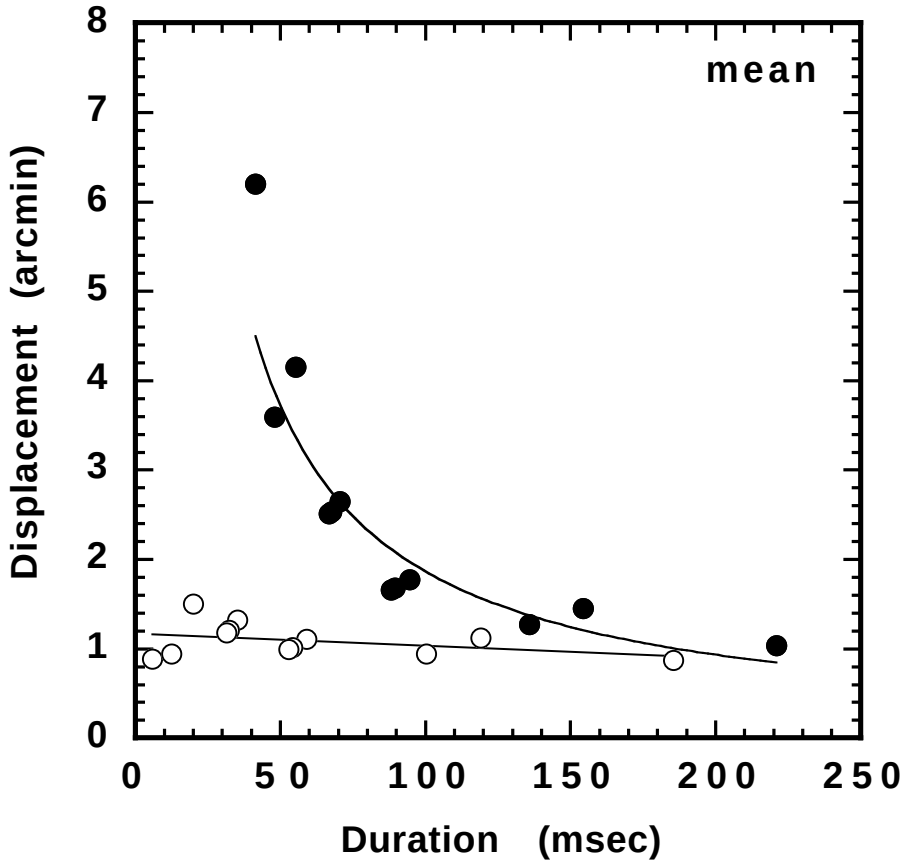


図9.4. T_{min}の関数としての距離閾。黒丸(●)は平均値を示し，最小二乗法により，累乗関数によってフィッティングされている。白丸(○)は，T_{min}-T_{cons}(35.4ms)に基づいて計算された平均値を示している。

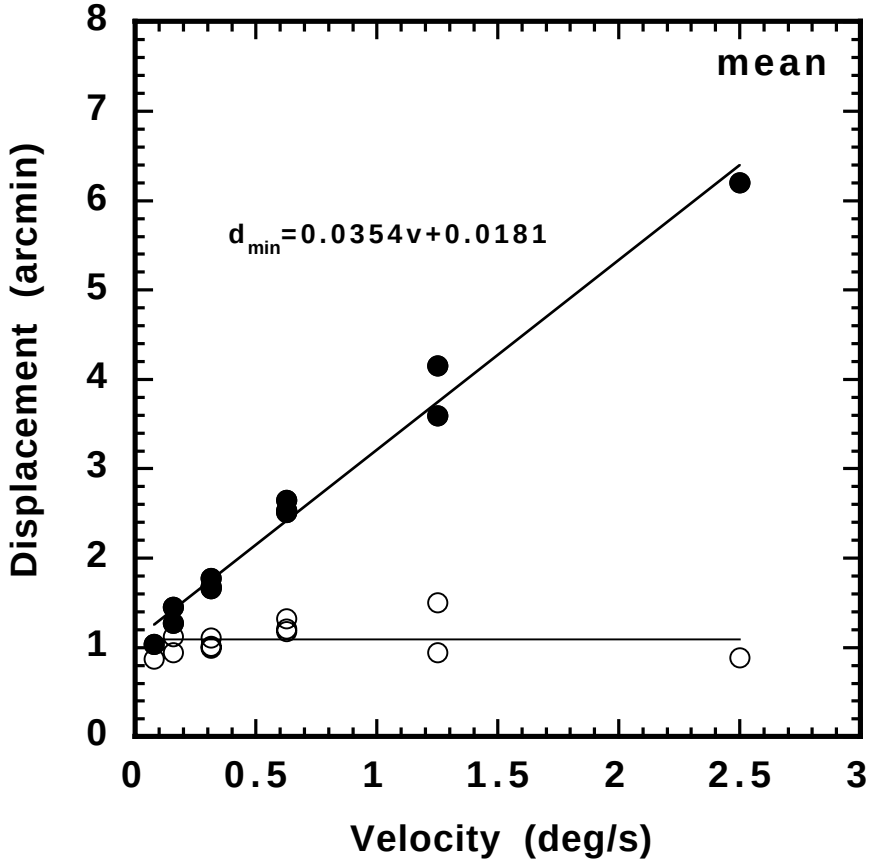


図9.5.　速度の関数としての距離閾。黒丸(●)は平均値を示し，最小自乗法により，累乗関数によってフィッティングされている。白丸(○)は，T_{min}-T_{cons}(35.4ms)に基づいて計算された平均値を示している。

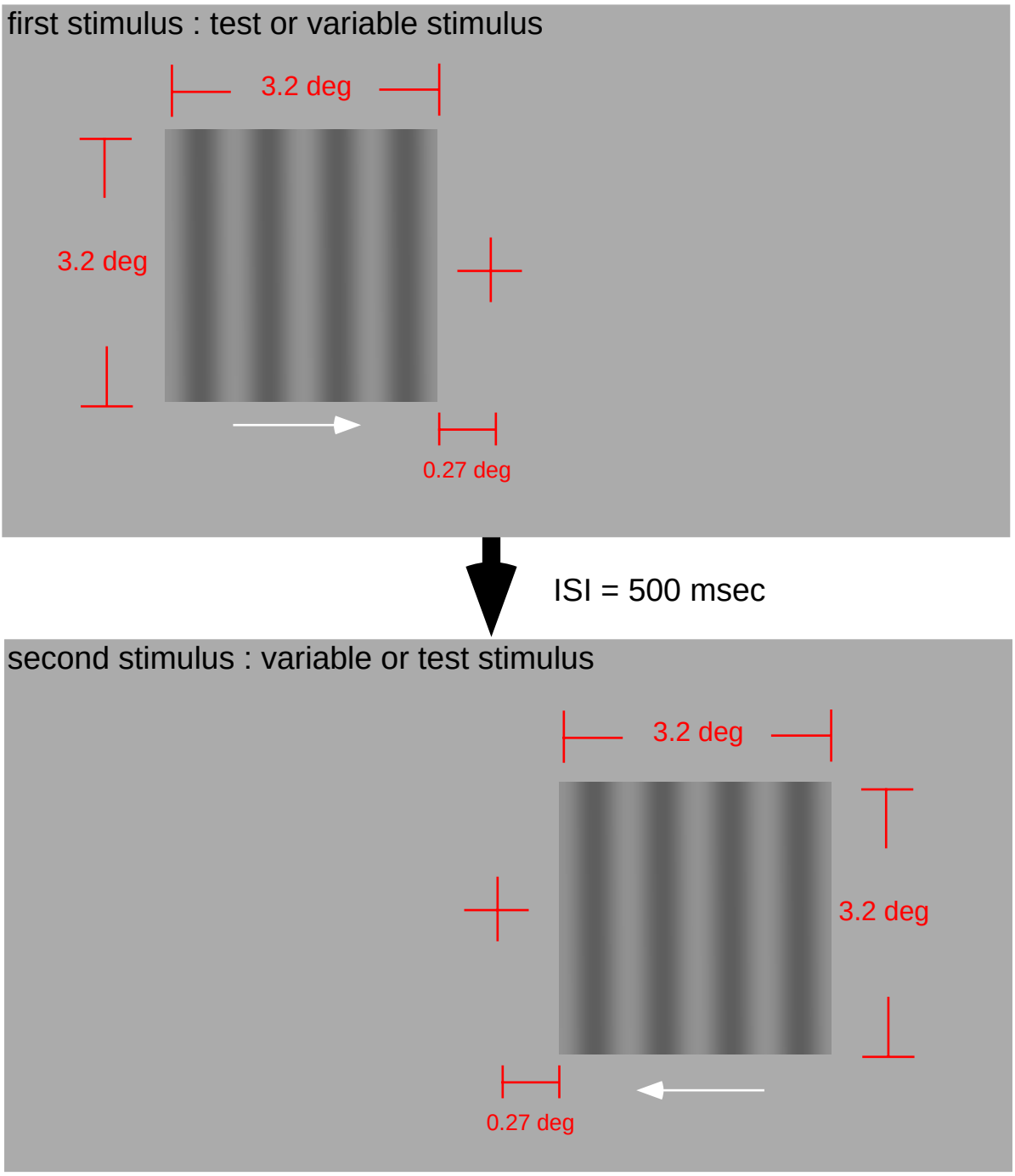


図9.6.　呈示刺激の時間的推移。

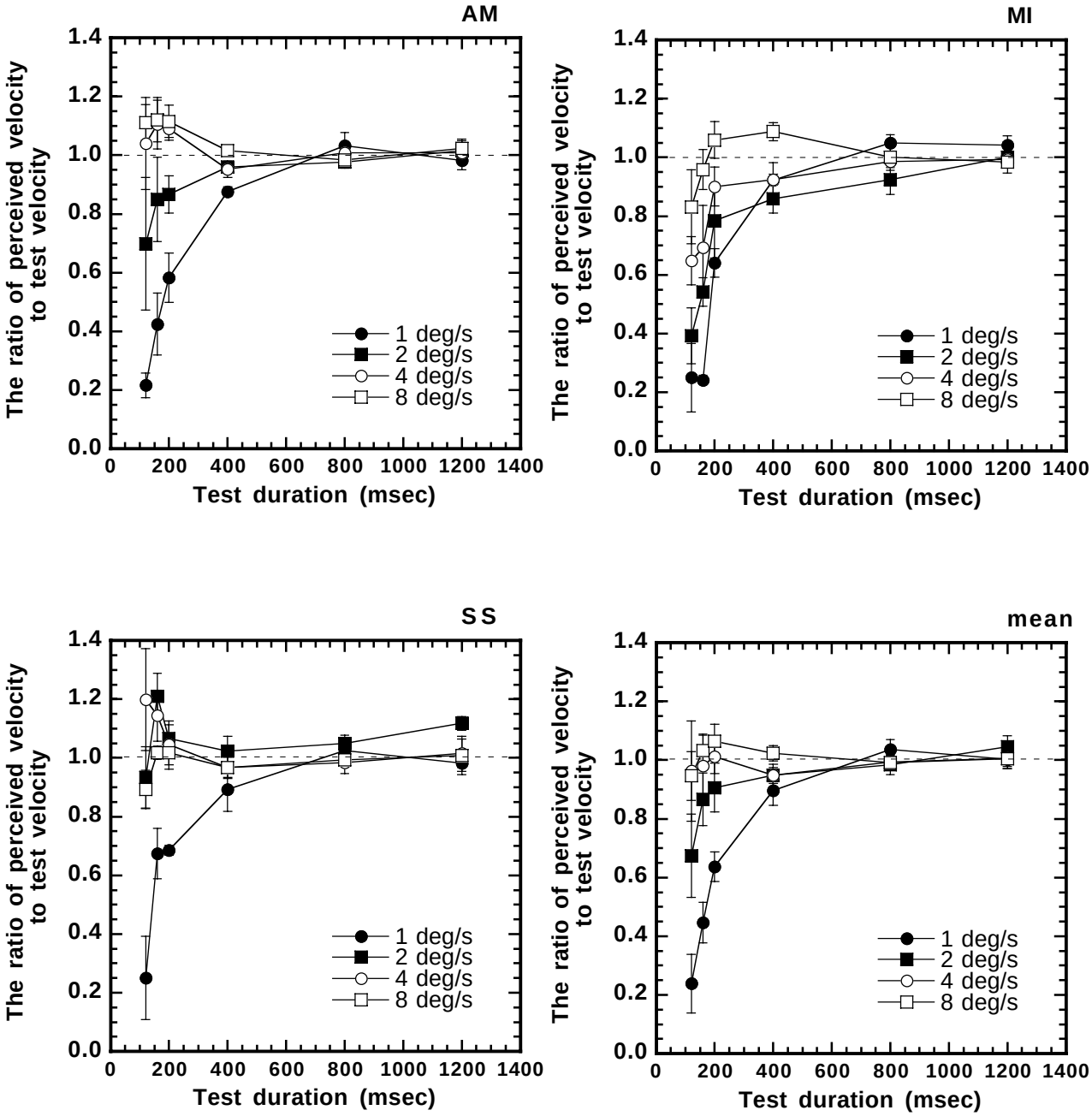


図9.7.　実験２の結果。呈示時間の関数としてのテスト速度に対する知覚速度の比率。パラメータはテスト速度，エラーバーはSDを示している。

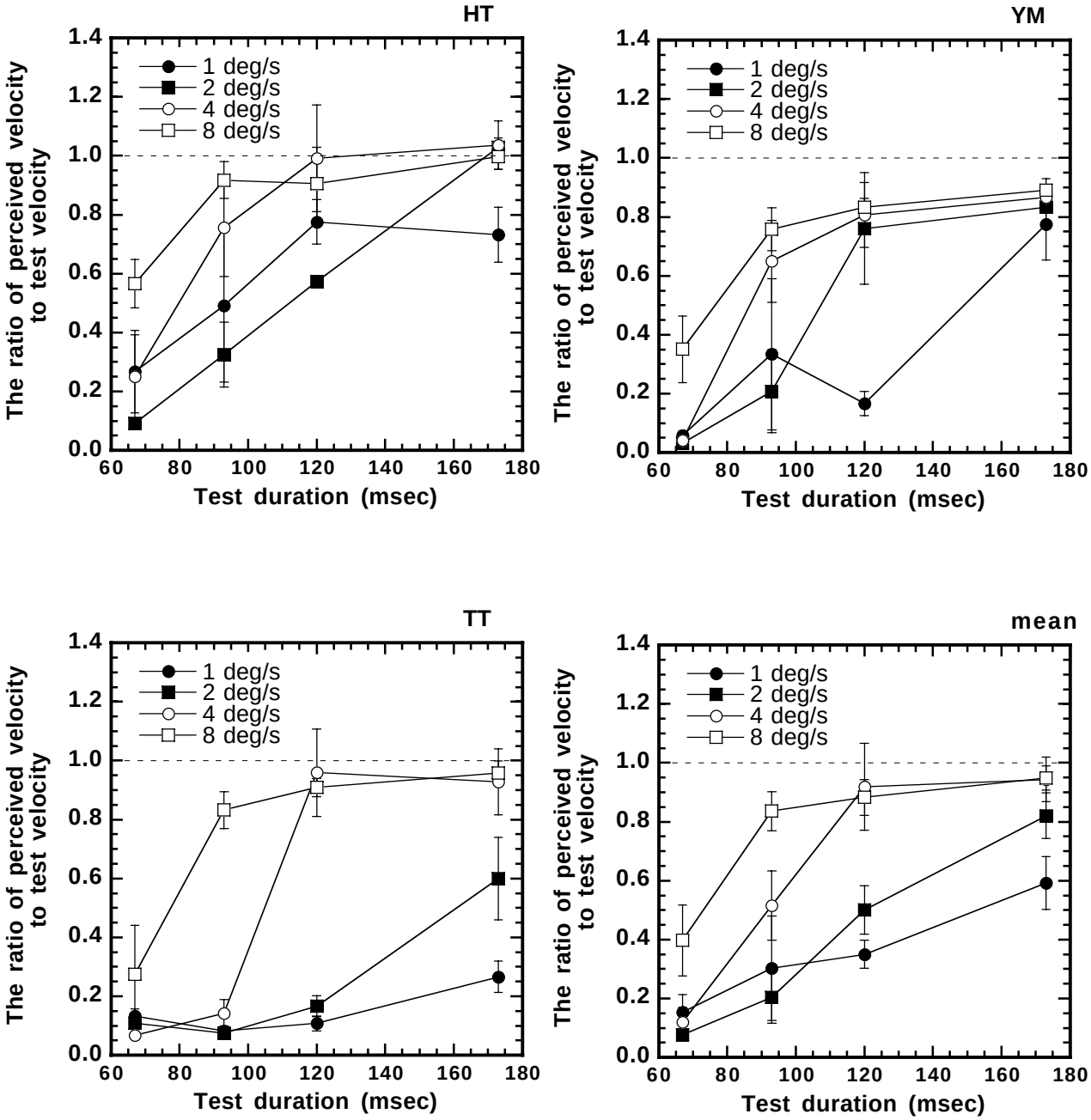


図9.8.　実験３の結果。呈示時間の関数としてのテスト速度に対する知覚速度の比率。パラメータはテスト速度，エラーバーはSDを示している。

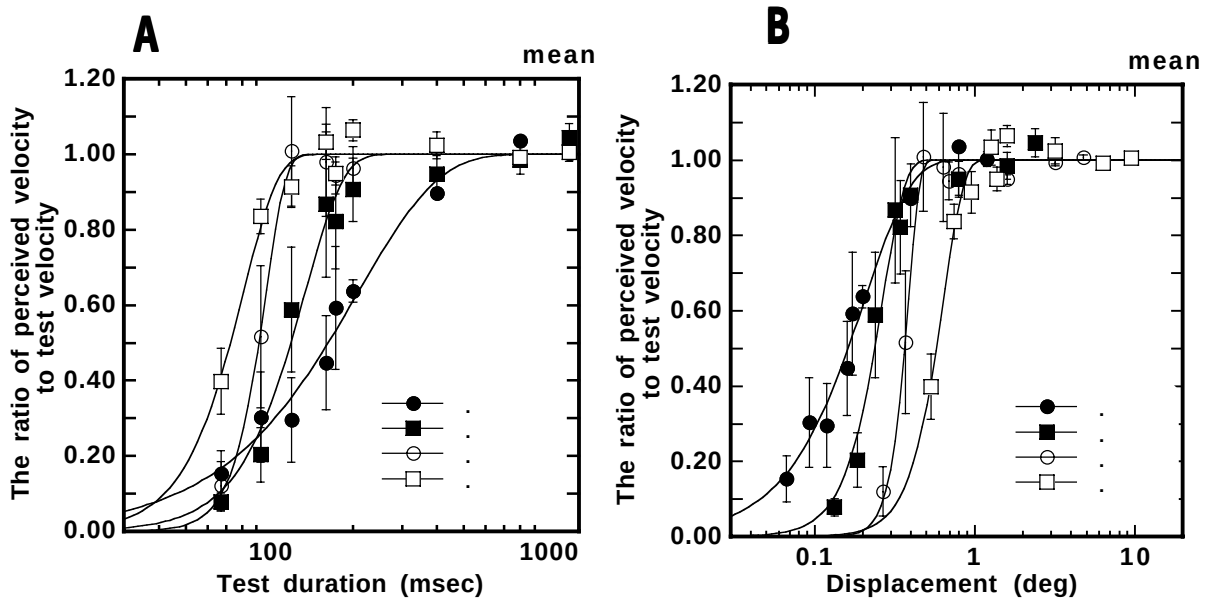


図9.9. 実験２(図9.7)と実験３(図9.8)のデータを統合した結果。横軸は対数で表示し，また，データは最小自乗法により，quick関数によってフィッティングされた曲線で結ばれている。図9.9Aはテスト速度に対する知覚速度の比率を呈示時間の関数として示しているが，図9.9Bは比率を距離の関数として示している。

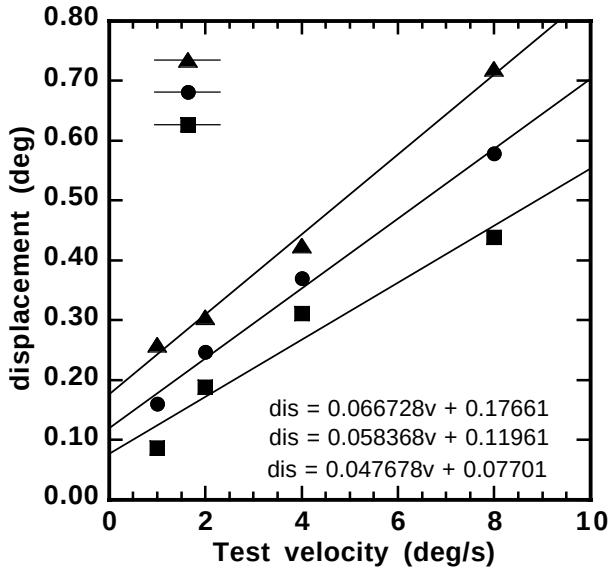


図9.10.　図9.9Bにおける比率0.25, 0.5, 0.75に対応する運動距離と速度の関係。パラメータが比率を示している。

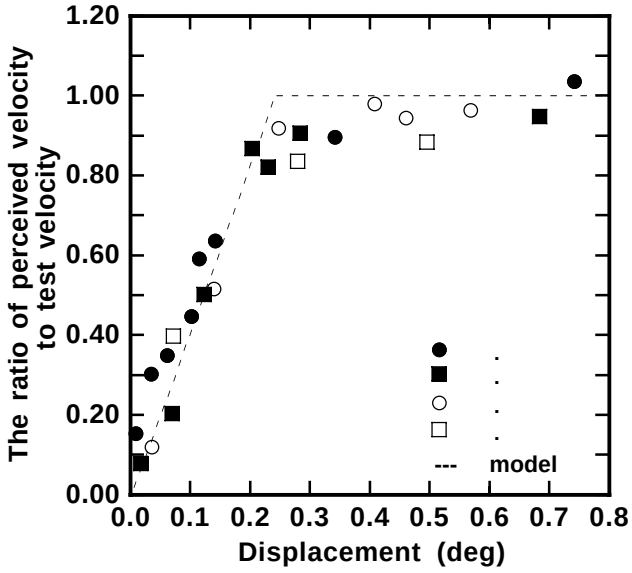


図9.11. 距離の関数としてのテスト速度に対する知覚速度の比率。この図は，図9.9Bの横軸の運動距離を(t-0.058)vに置き換えたものである。ただし，横軸は対数表示から普通表示に戻され，また0.8deg以上のデータが省略されている。

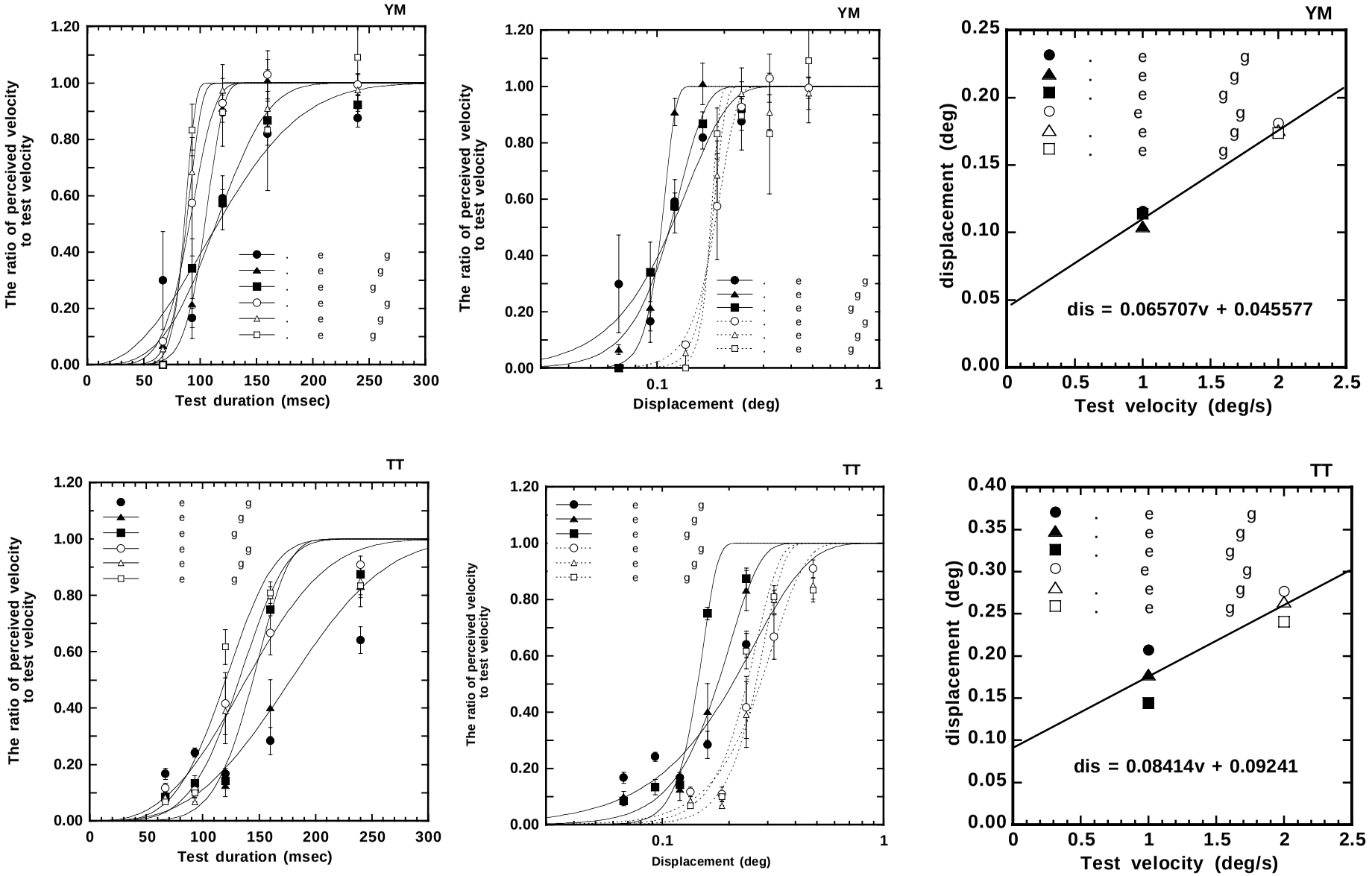


図9.12.　実験４の結果。上下図の違いは被験者の結果の違いを示している。図の形式は，図9.9AB，及び図9.10と同様である。左のパネルは呈示時間の関数としての比率を示し，中央のパネルは運動距離の関数としての比率を示している。右のパネルは，知覚速度が半分(比率0.5)に知覚されると推定される条件における運動距離と速度の関係を示している。

第10章　速度対比に関する実験

実際には静止しているにもかかわらず，それを取り囲む背景の運動に影響を受けて対象が運動しているように見えることがある。2. 6で述べたように，このような現象は，誘導運動と呼ばれ，静止した点とそれを取り囲む枠という2対象間の関係が枠の運動により変化する時，その静止点において生起するとされている（Duncker, 1929）。このような運動刺激の隣接した領域に及ぼす空間的効果としては，その他に運動対比がある。これは静止した対象が運動する刺激を周辺に呈示すると，その運動刺激と逆の方向に動いて見える現象である。例えば，同心円の布置において，外側の環状パターンを回転させると内側の静止した円パターンに反対方向の見かけの運動を生起するといわれている（Day, 1981; Duncker, 1929）。これに類似しているが，運動刺激の速度は，その刺激の速度や方向が異なる運動刺激を近隣に同時に呈示すると，増加したり減少して知覚される。このような現象は，運動対象の知覚速度に関する効果であるため，静止対象に及ぼす効果と区別し，ここでは速度対比と呼ぶことにする。

速度対比の代表的な研究として，Tynan & Sekuler（1975）の研究がある。彼らは，中心領域と周囲領域に運動するランダム・ドットを配置し，中心領域のドットの知覚速度を測定し，周囲領域のドットの速度が中心領域のテスト刺激の知覚速度にどのような影響を与えるかをマグニチュード推定法によって検討した。その実験結果は，図2. 9に示したように，テスト刺激が静止し，誘導刺激が右方向に動いている場合，テスト刺激は左方向に動いて知覚された。また，テスト刺激を2.8deg/sに固定し，誘導刺激を同じ方向に動かした場合，テスト刺激の知覚速度は，誘導刺激の速度の増加と共に一旦は減少するが，それが再び増加するというU字曲線を描いた。また，誘導刺激の運動方向が逆の場合，テスト刺激の知覚速度は，誘導刺激の速度と共に線形的に増加した。彼らは，同方向条件におけるU字型の知覚速度の減少関数は，周辺領域の運動感受性機構が，中心領域のそれを抑制した結果であり，この抑制は中心と周辺の速度が同じ場合に最も強く作用すること，また，逆方向に関しては，抑制から解放されることを示唆した。このような見解が正しいか否かを議論するためには，速度対比がどのような効果であるかをきちんと明確にしておく必要がある。運動対比に関する研究を別にすると，速度対比に関する知見は，Tynan & Sekulerの研究以外からほとんど得られていない。筆者は以前，実験条件として離心度条件を加え，また矩形波縞を用いて速度対比について検討したことがある（田山, 1996, 1997）。その結果はTynan & Sekuler（1975）の結果に近い内容であったが，逆方向条件などについて必ずしも明確な結果が得られなかった。しか

し, 速度対比がどのようなものであるかを明らかにすることができれば, その知見を利用して, 速度符号化の過程の一端を明らかにすることができるかもしれない。それは, 色対比という現象が色知覚のメカニズムを明らかにするために果たした役割と同じであるという考えに基づいている。

このような観点から, 本研究では, この速度対比を正弦波稿を用いて再検討することにした。すなわち, 速度対比とはいかなる効果であり, 誘導刺激とテスト刺激の運動方向と速度の組み合わせによって, テスト速度の知覚速度がどのように変化するかを調べた。以下では, その最も基礎的知見を得るため, 異なる刺激布置と実験方法を用いて3つの実験が遂行された。実験1では一対比較法を用いて, 実験2ではマッチング法を用いて速度対比を調べた。実験3では, 実験2とほぼ同様の刺激布置を用いて, 誘導刺激の速度や方向以外に知覚速度に影響を与える要因として考えられる空間周波数に着目し, 速度対比における誘導刺激の空間周波数の影響について調べた。

10.1　実験1(速度対比実験 I)

10. 1. 1　目的

速度対比がどのような効果であるかを明らかにするため, 一対比較法を用いて, テスト刺激の知覚速度が, 誘導刺激の速度と方向の組み合わせによって, どのように変化するかを調べる。

10. 1. 2　方法

被験者　男子学生2名。矯正視力を含めていずれも健常な視力を有していた。

装置及び刺激　刺激はパソコン(Apple社製, PowerMacintosh 8100/180MHz)によって制御され, 17インチ・ディスプレイ(Nanao社製, FlexScan E55D, refresh rate, 75Hz)上に呈示された。ディスプレイ中央には, 十字型の赤い注視点(大きさ4×4mm, 視角にして0.285×0.285deg)が呈示された。注視点(+)の上(または下)の位置に, 誘導刺激(IS)とテスト刺激(TS)を呈示し, 下(または上)の位置に比較刺激(CS)を呈示した(図10. 1参照)。いずれの刺激も正弦波縞であった。TS(縦幅0.45deg)は, 2つのIS(縦幅1.12deg)に挟まれた位置に呈示され, CS(縦幅0.45deg)は, 注視点を中心としてTSと対称になる位置に呈示された(横幅はいずれも5.76deg)。ISの運動方向は左水平方向に固定し, TSとCSは, 常に左右で正反対の方向に動くようにした。いずれの刺激も平均輝度は15cd/m^2, コントラストは50％, 空間周波数は0.34c/degで一定であった。背景輝度は15cd/m^2, 観察距離は65cmであった。実験は暗室で行なった。

刺激条件　ISとTSの呈示位置が上下の2条件, TS速度として3.0deg/sと6.0deg/sの2条件

を設定した。同じTS速度に対し，TSの運動方向が左右の2種類とIS速度が3.0deg/sと6.0deg/sの2種類を組み合わせて4種類，それにISが静止した条件を加えて，合計5条件を設けた。CSの速度は，各刺激条件ごとに，予備実験で得られた知覚速度を中心とする範囲で各々ほぼ均等間隔で9種類を選択して用いた。従って刺激の組み合わせは合計180種類であった。

手続き　被験者は注視点を注視したまま上下に同時に呈示されるIS，TSとCSを1秒間観察し，TSとCSの速度を比較した。その後の3秒間の間にTSとCSのいずれが速かったかを2つのキーのどちらかを押して反応した。TSとCSの方向(2条件)とCS速度(9条件)を組み合わせた18種類の刺激がランダム順に呈示され，これが5回連続的に繰り返された。この90試行を1セッションとすると，各セッションでは，ISとTSの呈示位置(上または下)と速度は固定された。各被験者は，各刺激条件のセッションを5回繰り返した。

10. 1. 3　結果と考察

呈示位置の条件をプールして，各被験者，各条件で9種類のCS速度別にTSの方が速いと判断した比率を求め，それをz値に変換し，回帰直線を引いてz値が0に相当するCS速度を求め，これを各刺激条件におけるTSの知覚速度とした。このTS速度に対する知覚速度の比率を2名の被験者で平均し，IS速度の関数として示したところ図10. 2が得られた。図の横軸の負の符号は，ISとTSの運動方向が逆の場合を意味している。パラメータはTS速度を示し，エラーバーはSEである。この図を見ると，IS速度が大きくなるにつれてTSの知覚速度が減少し，IS速度が更に大きくなると，増加に転じる傾向が認められる。ISがTSと逆方向の場合は，IS速度が大きくなると，TSの知覚速度も増加する傾向が認められる。しかしIS速度が更に大きくなると減少に転じる傾向が認められる。図を全体的に左から右に眺めると，逆S字型(もしくは正弦波曲線)の形をしていることが特徴的である。これはTynan & Sekuler(1975)にかなり近い結果であるが，逆方向条件において彼らと若干の違いが見られる。また，2種類のTS速度条件において若干傾向が異なり，低速(3deg/s)条件の方が逆S字型の形が顕著に示された。これらの結果はかなり明確なものであるが，調べた条件の数が少ないため，結果の信頼性に欠いている。そこで次の実験では，もう少し広い刺激条件の下で，ISのTS速度に及ぼす影響を検討してみる。

10.2　実験2（速度対比実験 II）

10. 2. 1　目的

速度対比がどのような効果であるかを明らかにするため，今度はマッチング法を用いて実験1と同様の実験を行なう。この実験では，実験1よりも広範囲の刺激条件の下で，テスト刺

激の知覚速度を測定する。

10. 2. 2　方法

被験者　女子学生4名, 男子学生1名の合計5名。矯正視力を含めていずれも健常な視力を有していた。

装置及び刺激　装置は実験1と同様であるが, 刺激布置を変更した。ディスプレイ中央に, 十字型の赤い注視点(大きさ4×4mm, 視角にして0.285×0.285deg)を呈示し, その注視点から左右それぞれ52.5mm(視角にして3.73deg)隔たった位置に中心がある45mm×45mm(視角にして3.2deg×3.2deg)の正方形領域に, テスト刺激(TS)と変化刺激(VS)を呈示した。いずれの刺激も注視点に向かって等速度で水平方向に運動した。TSの背後には, 一辺がTSの2倍の大きさである6.4degの正方形領域に誘導刺激(IS)が呈示された。ISもまた, 水平方向に等速運動する正弦波縞である。刺激の空間周波数は0.625c/deg, コントラストは30%, 平均輝度は20cd/m^{2}に固定した。観察距離は80.5cmであった。その他は, 実験1と同様である。

刺激条件　TS速度の条件として, 1, 2, 4deg/sの3条件を設けた。ISとしては, 運動方向が左右の2条件, 速度として0.5, 1, 2, 4, 8deg/sの5条件の組み合わせで10条件, その他, 静止条件(0deg/s)があるので, 合計11条件を設けた。従って, 刺激条件は合計33条件である。

手続き　マッチング法による知覚速度の測定の手続きは, 第8章の実験2とほぼ同様である。被験者は, 両眼で注視点を見ながら, VSの速度をTSの速度にマッチすることが求められた。実験開始と共に合図音が鳴り, 3秒後にTS, IS, VSが同時に800m秒間呈示された。TS(及びIS)とVSは常に注視点の左右の反対領域に呈示されたが, TS(及びIS)が左右のいずれに呈示されるかは常にランダムとした。被験者はTSとVSのうちどちらが速く感じられたかを判断するため, 左に呈示された刺激の方が速ければ左のキーを, 右に呈示された刺激の方が速ければ, 右のキーを押すことが求められた。3秒後に次の刺激が呈示され, この手続きが繰り返された。知覚速度は, PESTによって測定した。速度変化のステップの初期値, 最大値, 及び最小値, また各条件におけるVSの初速, 等は第8章の実験2と同様であった。各被験者は, 各条件の知覚速度をランダム順に1回づつ測定し, これを4回繰り返した。

10. 2. 3　結果と考察

被験者, 条件毎に知覚速度の平均値を求め, 更にTS速度に対する知覚速度の比率を算出した。これを, 被験者毎に, ISの速度の関数として示した結果が図10. 3である。全体の平均値の結果は右下に示した。図の形式はいずれも図10. 2と同様である。パラメータはTSの速度を示し, エラーバーはSEである。被験者間の結果の違いは大きいが, 比較的明確な傾向が得られた。平均値の結果を見ると, 実験1の図10. 2とかなり近い傾向を示している。IS速度が大きくなるにつれてTSの知覚速度は減少し, ISの速度が更に大きくなるとそれが増加に転じ

ている。ISがTSと逆の方向に動く場合，ISの速度が大きくなるとTSの知覚速度は増加し，ISの速度が更に大きくなると減少に転じる傾向が認められる。全体的には逆S字型（もしくは正弦波曲線）の形をとっている。実験1では比較的低速（3deg/s）のTS速度条件で，この逆S字型の形が顕著に示されたが，この実験においても，最も低速（1deg/s）のTS速度条件下で，その傾向が顕著に示された。この結果もまたTynan & Sekuler（1975）に近い結果であるが，実験1と同様の違いが見られる。実験1と同様，この実験で示された逆S字型は速度対比の最も典型的な結果を反映していると考えられる。

10．3　実験3（速度対比実験 III）

10．3．1　目的

速度対比が空間周波数によって変化を受けるか否かを明らかにするため，TSとVSの空間周波数は等しいがTSとISの空間周波数の組み合わせが異なる場合に，TSの知覚速度がどのように変化するかをマッチング法を用いて調べる。

10．3．2　方法

被験者　男子学生3名。視力は矯正視力を含めていずれも健常であった。

装置及び刺激　装置や刺激は実験2とほぼ同様であるが，以下のような違いがある。TSは左視野に呈示し，運動方向は常に右方向に固定した（図10．4参照）。VSは右視野に呈示し，その運動方向は常に左方向に固定した。刺激はいずれも，コントラストは50％，平均輝度は13cd/m^{2}に固定した。観察距離は61cmであった。その他については，実験2と同様である

刺激条件　TSの速度は比較的低速の0.75deg/sに固定したが，VS速度は可変であった。IS条件としては，運動方向が左右の2条件，速度として0.25，0.75，2.25deg/sの3条件を設けた。それらを組み合わせると6条件であるが，他に静止条件（0deg/s）があるため，合計7条件を設定した。TSとVSの空間周波数は同じであったが，TSとISの空間周波数の組み合わせに関しては，それらが同じ場合が3条件，異なる場合が2条件あり，合計5条件を設けた。これを空間周波数条件とする。TSとISの空間周波数が同じ場合の空間周波数は，0.53125，1.0625，また2.125c/degの3条件であったが，異なる場合は，TSの空間周波数が1.0625c/degであるのに対し，ISの空間周波数は0.53125と2.125c/degであった。従って，刺激条件としては，IS条件が7条件と空間周波数条件が5条件で，合計35条件を設定した。

手続き　試行の最初にブザーが鳴り，TS，ISとVSが同時に1.3秒間呈示された。被験者はそれらが消失した後の5秒間の間に手元のキーを操作してVS速度を増加・減少して調整し，TS速度とのマッチングを行なった。以後，被験者自らがマッチングが完了したと見なすまで，この手続きを繰り返した。完了時点でその条件におけるマッチング速度としてVS速度が記録

された。実験は空間周波数条件別に行なった。どの空間周波数条件から実験を行なうかはランダムとした。同じ空間周波数条件における異なる7つのIS条件に関してはランダム順に連続して実験が遂行された。各被験者は各条件に対して5回の繰り返しを行なった。

10. 3. 3　結果と考察

実験１，実験２と同様に，被験者，条件毎にTS速度に対する知覚速度の比率(以下では速度比と呼ぶ)を算出した。これを，被験者毎に，ISの速度の関数として示したものが図10.５である。被験者間の結果を比較すると若干の違いがみられる。特に，KKはその他の被験者と異なり，空間周波数が高い条件ほど，全体的に知覚速度が増加するという傾向を示した。しかし，全体的傾向としては，空間周波数条件の違いによって傾向はほとんど変わらない。TSの知覚速度はIS方向と同方向の場合は，ISの速度の増加と共に減少した。ISの速度がさらに増加する場合には，実験１や実験２では，TSの知覚速度が増加に転じたが，この実験では被験者MIのみがそのような傾向を示した。このような逆S字型の傾向は，平均の結果からは明確でない。逆方向の場合も同様である。逆方向の場合，TSの知覚速度はIS速度の増加と共に増加した。ISの速度がさらに増加すると，実験１や実験２では，TSの知覚速度が減少に転じたが，この実験では被験者MIを除いて，その傾向が明確に認められない。従って全体的に，実験１や実験２のような逆S字型が認められなかった。しかし，IS速度の条件としてもっと高速の条件において知覚速度を測定した場合には，認められたかもしれない。この実験では，誘導刺激の空間周波数の要因によって，速度対比の傾向が変わらないということが明らかにされた。

10．4　全体的考察

まず本章において示した実験３の結果について述べる。この実験３では，テスト速度を低速に固定し，テスト刺激の知覚速度に及ぼす誘導刺激の空間周波数の影響を調べた。いずれの空間周波数条件においても，誘導刺激の空間周波数の影響はほとんど認められないという結果であった。しかし，第７章や第８章で示したように，速度弁別や知覚速度に関しては刺激の(空間)周波数の影響は，比較的高速の刺激において見いだされた。実験３では，テスト刺激の速度は0.75deg/sという低速しか用いていない。このことが空間周波数の効果が見いだされなかった理由として考えられる。速度対比において隣接した誘導刺激の空間周波数の影響がないか否かについては，もっと様々な空間周波数の条件で速度対比を調べてみる必要があるであろう。

実験１と実験２は，速度対比の影響が一般的にどのようなものであるかを明確に示した重要な実験であると考える。両実験では，一対比較法とマッチング法という方法上の違い，また刺激布置や速度条件の違いにかかわらず，誘導刺激の速度と方向の組み合わせによって，テスト刺激の知覚速度がどのように変化するかに関して，同様の結果が示された。すなわち，誘導刺激とテスト刺激の運動方向が同じ方向の場合，誘導速度が大きくなるにつ

れてテスト刺激の知覚速度は減少し，誘導速度が更に大きくなるとそれが増加に転じるというものであった。運動方向が逆の場合には，誘導速度が大きくなるにつれてテスト刺激の知覚速度が逆に増加する傾向が認められるが，誘導速度が更に大きくなるとそれが減少に転じるというものである。全体としては，図10.2や図10.3の平均の図に示されるように，逆Ｓ字型の形をとるという結果であり，これらは速度対比が，誘導刺激の運動方向と速度によってほぼ決定されていることを示している。実験１と実験２は，Tynan & Sekuler(1975)の実験結果にかなり類似しているが，彼らは必ずしも明確な逆Ｓ字型を示していない。この違いは逆方向条件において見いだされる。同方向条件に比べると逆方向条件の被験者の判断は曖昧になりやすいことが予備実験の段階において示されていた。しかし，本研究では，速度対比による影響が逆Ｓ字型という形で現われるのが一般的であることが明らかにされた。

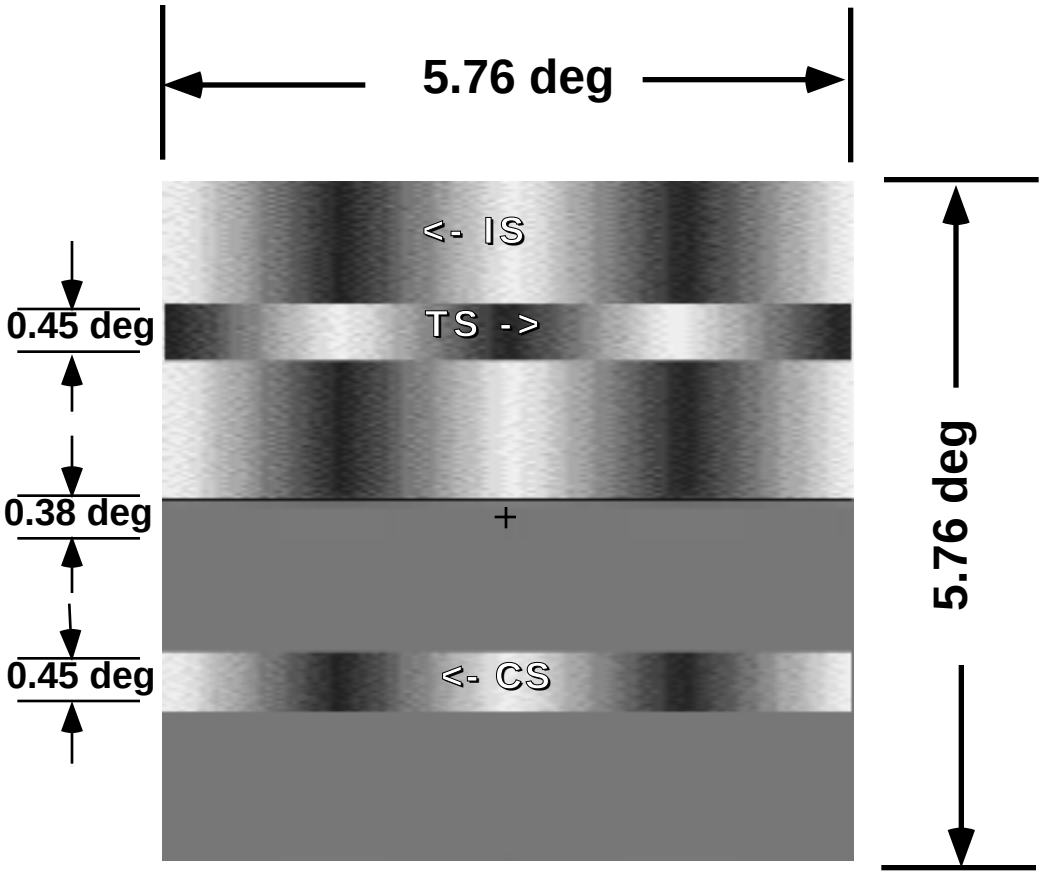


図1　刺激配置 (BSとTSが逆方向の場合)

図10.1.　実験１で用いた正弦波縞。注視点(+,0.285×0.285deg)の上（または下）の位置に，誘導刺激とテスト刺激を呈示し，下（または上）の位置に比較刺激(CS)を呈示した。

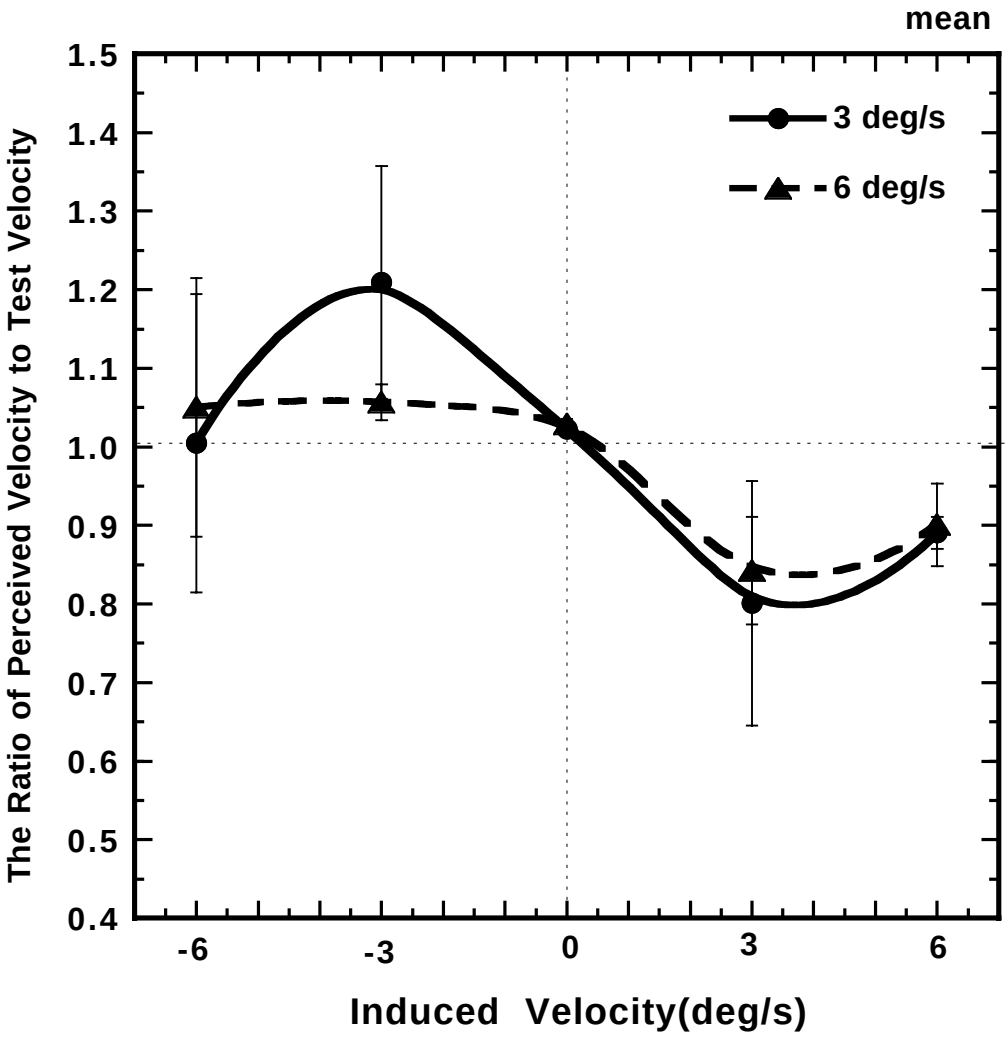


図10.2. 誘導速度の関数としてのテスト速度に対する知覚速度の比率の平均。負の符号は，誘導刺激とテスト刺激の運動方向が逆の場合を意味している。パラメータはテスト速度を示し，エラーバーはSDを示している。

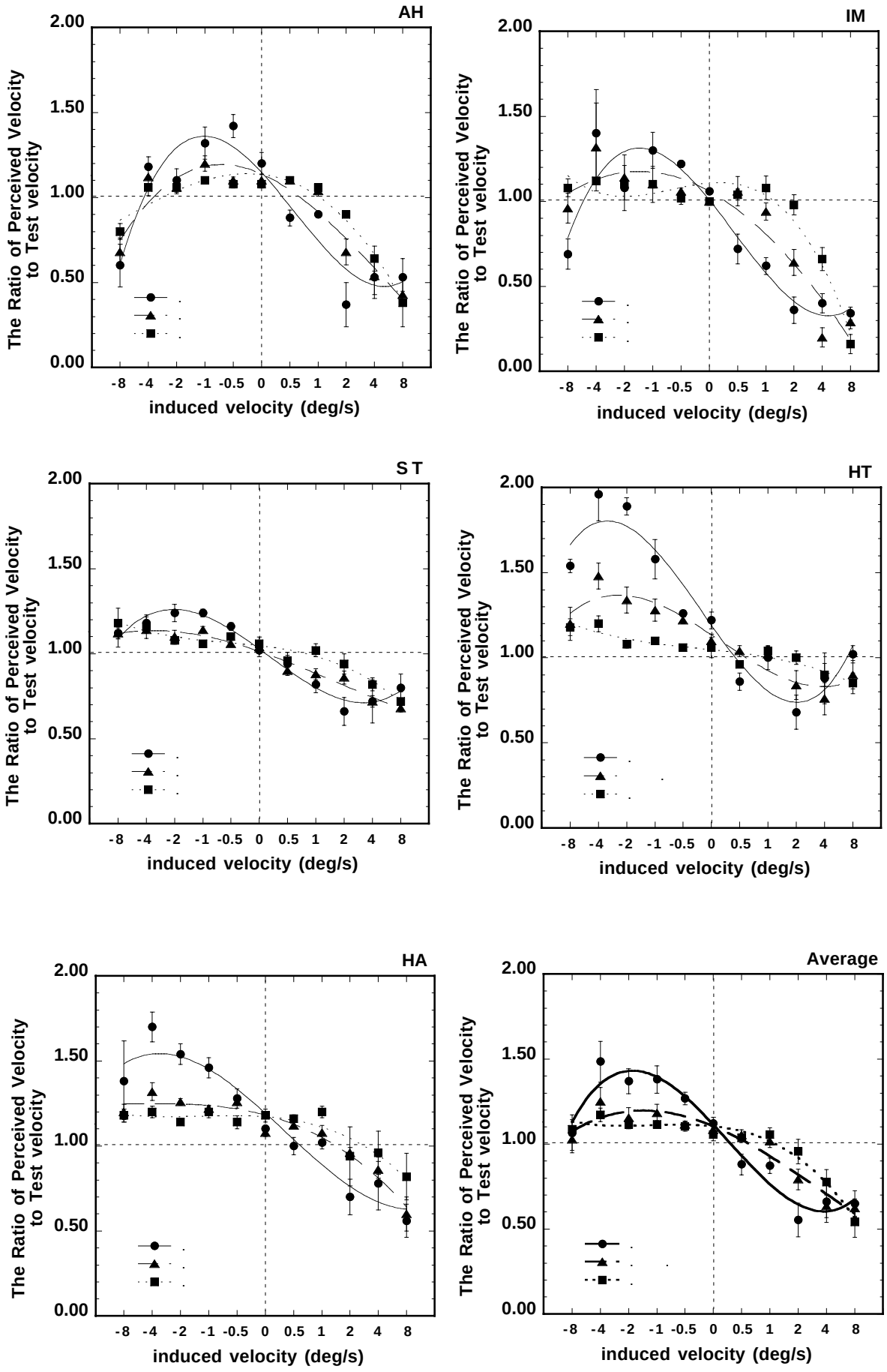


図10.3. 実験２の結果。誘導速度の関数としてのテスト速度に対する知覚速度の比率を示した。図の形式は，ほぼ図10.2と同様である。各パネルは５名の被験者の結果，及びそれらの平均の結果を示している。

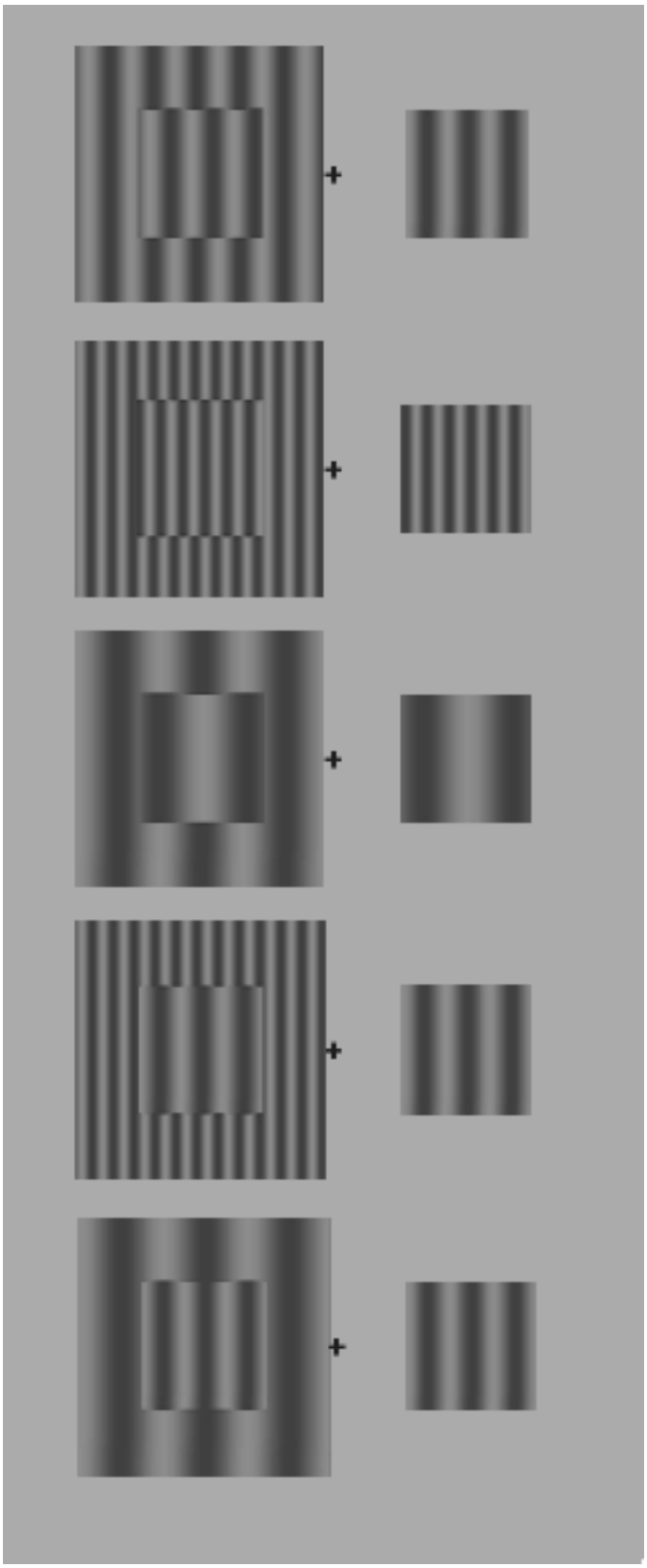


図10.4.　実験３で用いた刺激。上から順に５種類の空間周波数条件における正弦波縞の組み合わせを示している。左側に呈示したテスト刺激と右側に呈示した変化刺激の空間周波数は常に同じであり，いずれの刺激も注視点に向かって運動する。

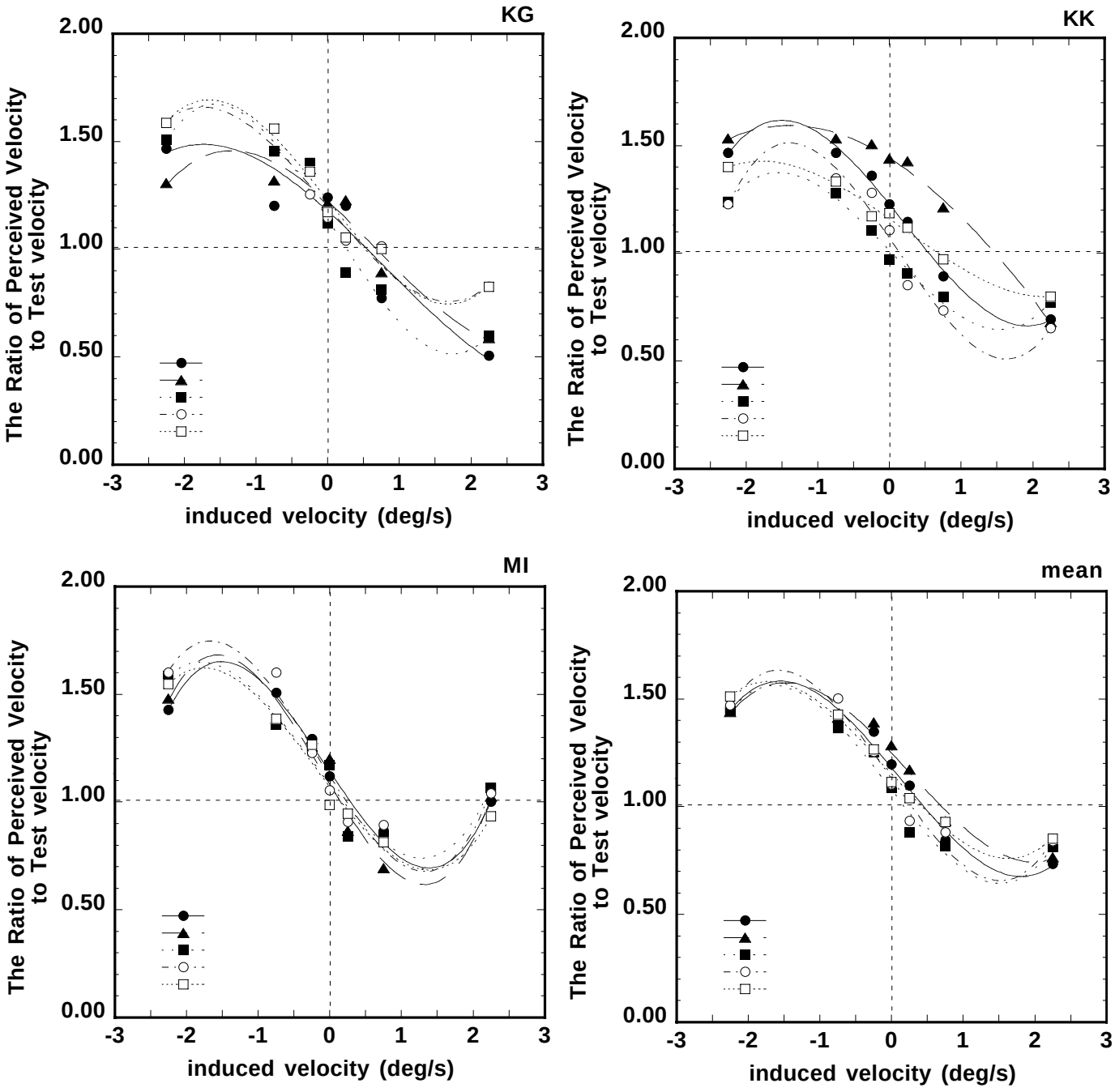


図10.5. 実験３の結果。誘導速度の関数としてのテスト速度に対する知覚速度の比率を示した。図の形式は，ほぼ図10.2と同様である。各パネルは３名の被験者の結果，及びそれらの平均の結果を示している。SF1からSF5は図10.4の上から下の空間周波数条件に対応している。

第11章　速度残効に関する実験

運動刺激の速度は, 異なる速度や方向に順応した後に, 増加したり減少して知覚されることが知られている。このような現象は速度残効と呼ばれる。これに類似した現象として, 運動残効(MAE)が知られているが, 一般に運動残効は静止した対象に関する効果であるのに対し, 速度残効は運動対象の速度に関する効果であるため, ここではこれを運動残効と区別して扱うことにする。

2. 7. 4で述べたように, 速度残効に関する研究は, Gibson(1959)の順応に関する見解などを契機として, 古くから数多くの研究者によって検討されてきた(Carlson, 1962; Scott et al., 1963; Rapoport, 1964)。比較的最近では, Thompson(1981)やSmith(1985)は, 正弦波や矩形波の輝度分布をもつ運動縞刺激を用いてこの速度残効に関する実験を行なっている。彼らは, 視野の一方に順応刺激とテスト刺激を, 他方に変化刺激を呈示して, 変化刺激の速度をテスト刺激の速度に調整させるマッチング法を用いて知覚速度を測定した。この方法を用いて, Thompson(1981)は, 順応刺激とテスト刺激の運動方向が同じ場合, ほとんどの条件下で知覚速度が減少すること, また, 逆方向でテスト速度の小さい場合に知覚速度が増加することを見いだした。彼は, 当初, この知覚速度の増加は順応によるテスト刺激のみえのコントラストの減少によると考えたが, その後, コントラストの減少によって知覚速度の増加が認められたのは, テスト速度が比較的大きい条件であることを明らかにした(Thompson,1982)。Smith(1985)は, Thompsonと同様のマッチング法を用いて, 次のような４つの結果を報告している(図2.11参照)。(1)知覚速度は順応によって減少するか, もしくは変化しないかであり, 増加することはない。(2)速度の減少は, 順応刺激がテスト刺激と同じかそれより大きい速度の場合に生じ, その境界となる明確な順応速度はなく, それはテスト速度によって変化する。(3)順応刺激に対するテスト刺激の知覚速度の関数は同方向と逆方向で異なり, 同方向では速度減少はテスト速度より大きな順応速度でプラトーに達するが, 逆方向ではプラトーは存在しない。(4)逆方向は同方向の半分程度しか速度減少を導かず, これは方向の特異性を示す。Smith(1985)は, これらの結果と先行研究を参照して, 知覚速度は低速度に同調するパターン・チャンネルと高速度に同調するフリッカー・チャンネルの出力の比率によって決定されるという速度の符号化のモデルを提出し, これによって速度残効の結果を説明した。その後, Smith & Edgar(1994)は, 上の(1)の結果に関連し, テスト刺激が順応刺激が同方向に運動し, テスト速度が順応速度よりも小さい条件において, 知覚速度の増加が見られること

を示した。彼らはまた，Smith（1985）のモデルを発展させ，2つの時間周波数感受性の出力の比率に基づいたモデルによって実験結果を説明した。このモデルは第13章において再び取り上げる。

これらの速度残効の研究を振り返ると，これまであまり取り上げられてこなかったが，取り上げるべき問題が幾つかある。その1つは，速度残効における離心度の問題である。離心度の問題は，運動閾（Nakayama & Silverman, 1984），運動コントラスト閾（Green, 1983），速度弁別閾（McKee & Nakayama, 1984）や運動残効の大きさ（Wright & Johnston, 1985）などが，離心度と共に変化し，運動感受性が視野の位置で異なることが明らかにされていることから，速度残効に関しても当然調べておくべきであるが，順応無しの知覚速度の場合もそうであるが，これまで必ずしも十分に調べられていない。

第2に，速度が順応によって増加する条件に関する問題がある。速度が順応によって増加する条件に関しては，Smith & Edgar（1994）が実験によって明らかにしたが，彼らの論文では拮抗モデルの妥当性を示すことに力点が置かれており，必ずしもこの条件を明らかにするために実験が遂行されたわけではない。運動順応によって知覚速度が増加する条件がどのような条件であるかは，後述する第4の問題に対する解答と共に，速度符号化の過程を考える上でも重要な知見となるため，調べておく必要がある。

第3に，運動順応によって知覚速度が時間経過と共にどのように推移するのかという時間的側面に関する問題がある。これは知覚速度が順応によって時々刻々と変化し，どの程度の時間順応すればその限界値に達し，どの程度の時間経過すると回復に達するのかという，順応研究においてきわめて素朴で基本的な問題であるが，これまで十分調べられていない。比較的最近，Bex, Bedingham, & Hammett（1999）は，運動順応とそれからの回復に関する時間的推移について報告している。彼らは，運動に5秒間順応するだけで，知覚速度が実際速度の半分程度まで低下すること，また，順応からの回復に22秒程度の時間がかかることを示した。また知覚速度の減少が，見かけのコントラストの減少と関連し，見かけの速度のウェーバー比によって決定されるとも述べている。しかし，彼らは順応刺激がそのままテスト刺激となる方法を用いており，また同方向の条件のみしか調べていないなど，上述のThompsonやSmithらの研究と方法上の違いがあるため，単純に比較して議論することはできない。

そして最後に，速度の符号化のプロセスに関して以前から議論されている問題がある。それは，第7章，第8章でも取り上げたように，速度の符号化が，刺激速度を直接符号化してなされるのか，それとも時間周波数を媒介して符号化されるのかという問題である。Thompson（1981）の実験は，知覚速度が時間周波数ではなく速度によって決定されることを示した。他方，運動残効の大きさに関する研究では，運動感受性は速度ではなく時間周波数に依存して変化することが示されている（Pantle, 1974; Wright & Johnston, 1985）。Thompson（1981）と同様の結論は，速度弁別閾の研究からも得られているが（McKee, Silverman, & Nakayama,

1986), それらの結論を疑問視する研究も報告されている(Smith & Edgar, 1991)。本章の速度残効に関しても, Thompson(1981)の結論を再検討し, 知覚速度が順応刺激の時間周波数に依存して変化するか否かを明らかにしておく必要がある。

以下では, 上に示した問題を検討するための実験を行なう。実験1では, 順応刺激の速度と方向によってテスト刺激の知覚速度がどのように変化するかを明らかにし, Thompson (1981) やSmith(1985)などが示した速度残効に関する基礎的事実を再考する。この実験は, 本研究の契機となった重要な実験であるが, 先人達の追試であるという意味では, 予備実験と位置づけられる。実験2では, 速度残効における離心度による違いを調べる。実験3では, 速度が順応によって増加する条件がどのような条件であるかを調べる。続く実験4では, 運動順応下の知覚速度が時間的経過に伴ってどのように変化するかを調べると共に, 実験1とほぼ同様の内容について検討する。最後の実験5では, 実験4とほぼ同様の実験方法を用いて, 知覚速度が順応刺激の速度と時間周波数のいずれに依存して変化するかを明らかにする。

これら5つの実験の間には方法上の違いがある。その主な違いは, 実験1から実験3では, 刺激として矩形波縞を用い, また両眼分離視事態で実験を行なったのに対し, 実験4, 実験5では, 正弦波縞を用いて, 単純な両眼視事態において実験を行なったことである。両眼分離視事態で, 順応刺激とテスト刺激を左右の眼に独立して呈示する場合, 大脳半球の機能差や両眼性転移(interocular transfer)の問題が生ずる。半球機能差に関しては, 個人差を別にすると両半球間で知覚速度に有意な差が生じないことが調べられている(Smith, 1986)。また両眼性転移についても, 転移残効の存在の報告はあるが(Mayhew & Anstis, 1972; Favreau, 1981), それがマッチングに及ぼす影響は微々たるものと考えられる。実験4, 実験5では, 単純な両眼視事態で実験を行なうため, このような問題は介在しない。また, 実験5では, 順応刺激の空間周波数(もしくは時間周波数)のテスト速度に及ぼす影響を調べているが, 第8章で述べたように, このような周波数の影響を調べる場合には, 矩形波縞ではなく正弦波縞を用いることが望ましい。実験5では, 正弦波縞を用いてこの問題に取り組んでいる。

11.1 実験1(速度残効実験I：矩形波縞による基礎実験)

11. 1. 1 目的

マッチング法を用いて, 知覚速度に及ぼす運動順応の効果がどのようなものであるか, その基本的事実を明らかにする。この実験は, Thompson(1981)やSmith(1985)の実験とほぼ同様の方法を用いているが, 刺激の設定や手続きなどについては多少の違いがある。この実験では彼らよりもテスト刺激呈示後の順応時間を短く設定した(Thompsonの実験では17.5秒, Smithの実験では20秒であったが, 本実験では10秒であった)。

11. 1. 2　方法

被験者　男子学生1名及び筆者の合計2名。視力はいずれも正常であった(矯正視力を含む)。

刺激及び装置　刺激呈示装置としてモニター・ディスプレイ(Sony-Tektronix社製608型, P31)を水平に2台並置したものを用いた(第8章の実験1と同様の装置を用いた)。右側モニターには順応刺激(AS)とテスト刺激(TS)を, 左側モニターには変化刺激(VS)を呈示した。これらの刺激は, 水平等速運動する縦縞の矩形波縞である(図11. 1参照)。刺激の運動速度と呈示時間はDAコンバータを介してディスプレイと接続したパソコン(NEC社製PC9801XL)によって制御した。フレーム周波数は50Hzであった。両モニターを矩形に切り抜いた黒ケント紙で覆い, その矩形を(縦×横＝6×7(cm)＝3.6×4.2(deg))枠組として用いた。両枠組の端から鼻側へ1degの位置には2つの注視点(LED, 直径1mm)を取り付けた。観察距離は94cmで, 被験者は, 両眼分離視鏡(竹井機器, 129)を通じて2つの注視点を融合し, 両眼で独立に両モニターの刺激を観察した。刺激は平均輝度8.4cd/m^2, 縞の輝度コントラストは92％, 空間周波数は0.37c/degであった。実験は暗室で行なった。

刺激条件　順応条件は, ASの速度として1, 2, 4, 8, 16deg/sの5種類, 運動方向が左右の2種類を組み合せた10種類の条件の他, 静止縞が見える静止条件(0deg/s)と縞の平均輝度と同じ輝度の一様の面(homogeneous pattern)が見える中性(H)条件を設定し, 合計12条件である。TSの速度として2, 4, 8deg/sの3条件を設けた。従って, 刺激条件は合計36条件である。TSとVSの運動方向は左方向に固定した。

手続き　被験者は, 眼を両眼分離視鏡の高さに合わせるために椅子の高さを調整し, 両眼で2つのLEDを融合するよう両眼分離視鏡を調節した。続いて暗室で2分間の暗順応を行なった後, LEDを注視しながら2分間の順応期間に入った。順応期間では, 順応しない左眼には, 明るさに対する順応状態を両眼で等しくするため, ASの平均輝度と同じ輝度の一様の面を与えた。続いてテスト試行に入り, 被験者はLEDを注視しながら, 両眼に呈示されるTSとVSを同時に2秒間比較した。TSとVSの呈示の前後の0.3秒間は視野全体に低輝度の一様面が挿入され, これがTSとVSの呈示期間とASの呈示期間を区別した。その後, 再び10秒間のASが続き, 更に2秒間のTSとVSが続き, 以後マッチングが終了するまでこの呈示を繰り返した。これを1セッションとする。各被験者は本セッションに入る前に, 12回の練習セッションを行なった。セッション内では, ASとTSの運動方向と速度は固定されていた。最初に呈示されるVS速度はランダムに設定されたが, TS速度と明らかに区別できる速度であった。被験者は, TSとVSの呈示時間2秒の間に, 手元にある2つのボタンを押して, VSの速度がTSの速度と同じに見えるように調整した。2つのボタンの最小の増加減少のステップは0.125deg/sであり, 続けて何度押しても, その度にVS速度が変化して調整できるようにした。マッチングが終了したと思われた時点で, 異なる2つのボタンを両方押すと以後の試行は打ち切られ, その時点でのVS速度が測定された。1回の測定には, 4～10回程度の調整が必要とされ, 5分

程度の時間を要した。各被験者は各条件につき2回の測定を行なった。実験は，各被験者1日1時間（3～12条件の測定）のペースで遂行した。

11. 1. 3　結果と考察

各条件で測定された2回のVS速度の平均を知覚速度とする。TS速度に対する知覚速度の比率をAS速度の関数として示したところ，図11. 2の結果が得られた。この図の横軸はTS速度に対するAS速度を対数で示している。マイナス符号はASの運動方向がTSと逆の方向であることを，符号無しはそれらの運動方向が同じであることを意味している。パラメータはTS速度を示している。そして上から下のパネルの順に被験者TTとOS，そしてそれらの平均の結果を示している。これらを見ると，個人差はあるが，いずれの被験者においても，AS速度の増加と共に知覚速度が減少したことがわかる。しかしASとTSの運動方向は，同方向の方が逆の方向に比べて，知覚速度の減少が著しい。運動順応の効果をTS速度に対するAS速度の比率の関数として示すと，同方向における知覚速度の減少は，その比率が1/4から2にかけて知覚速度は急激に減少した。このことは，TS速度に依存せずに共通している。知覚速度の減少はその比率が2以上になると最大で60％程度となり，それ以上になっても，減少するかどうかはこの実験からは明らかではない。逆方向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。このような運動方向による違いは方向の部分的な特異性を反映している。この実験では，運動順応によって，知覚速度が増加する条件があったか否かは明確ではない。被験者TTでは，特に同方向条件において，TS速度が8deg/s，AS速度が2deg/s，4deg/sにおいて，知覚速度が明らかに増加している。しかし，被験者OSでは，この傾向は明らかではない。

11. 2　実験2（速度残効実験 II ：離心度による違い）

11. 2. 1　目的

離心度の違いによって（特に網膜の中心と周辺），速度残効がどのように異なるかについて検討する。

11. 2. 2　方法

被験者　男子学生1名及び筆者の合計2名。いずれも視力は正常であった（矯正視力を含む）。

刺激及び装置　実験1と同様の矩形波縞と装置を用いた。両モニターを，矩形ではなく，円形に切り抜いた黒ケント紙で覆い，それを（直径4cm（3.3deg））枠組として用いた（図8. 1参照）。注視点の位置は，左眼は左円の中心から鼻側3degで固定したが，右眼は離心度条件によって異なる。観察距離は70cmであり，刺激は平均輝度13.5cd/m^2，コントラストは95％であった。

AS, TS, VSの空間周波数はすべて0.5c/degであった。他は実験1と同様である。

実験条件　ASとして, 速度が1.4, 2.8, 5.6deg/sの3条件, 方向が左右の2条件を組み合せた6種類を設定した。TSは右方向へ1.4, 2.8, 5.6deg/sの速度で動く3種類で, VSは右方向へ運動した。左眼注視点の位置は, 左円中心から鼻側3degで固定したが, 右眼注視点の位置は, 離心度条件として, 右円中心から鼻側3, 6, 10degの3種類を設定した。従って, 実験条件は合計54条件である。

手続き　測定は54条件の各々につき被験者KKは3回, TTは5回繰り返した。実験は, 1日1時間(6～12回の測定)のペースで遂行した。他の手続きに関しては, 実験1と同様である。

11. 2. 3　結果と考察

各被験者, 各条件のVS速度の平均を知覚速度とし, それをプロットすると図11. 3の結果が得られた。この図の形式は図11. 2とほぼ同様である。図中の黒点と白点は, それぞれ離心度3degと10degの結果である。離心度6degの結果は, 見やすさを考慮して省略したが, それをプロットすると, 黒点と白点のほぼ中間に位置する傾向があった。離心度3degでは, いずれの方向条件においてもAS速度の増加と共に知覚速度は減少したが, その減少の程度は小さく, 方向の違いも顕著ではない。方向の違いを別にすると, 図11. 2との大きな違いはない。離心度10degでは, 方向の違いが顕著である。すなわち, 同方向条件では, AS速度に伴う知覚速度の変容がきわだち, 高速のTSに対する知覚速度は極端に増加し, 低速のTSに対する知覚速度は極端に減少した。

11. 3　実験3(速度残効実験 III：知覚速度が増加する条件)

11. 3. 1　目的

運動刺激の速度は, 順応速度がテスト速度よりも大きい場合に減少するが, 方向が異なる場合にはその効果が小さくなることが知られている。しかし, 従来の研究では, 順応によって知覚速度が増加するか否かについて必ずしも明確な報告がなされていなかった。この知覚速度が増加する条件は速度の符号化の過程を考える上で重要な問題であるともいえるため, 本研究では, これを明らかにするため, 異なる離心度条件下で, 順応刺激とテスト刺激の速度と方向を幾つか組み合わせて知覚速度を測定し, いかなる運動順応条件下で知覚速度が増加するかを調べる。知覚速度の測定法としては, マッチング法(実験3A)と恒常法(実験3B)の2つの課題によって結果を比較する。

11. 3. 2　方法

被験者　男子学生15名, その内実験3Aに7名, 実験3Bに9名が参加した。いずれもこの種の

実験に参加した経験のない学生である。視力はいずれも正常であった(矯正視力を含む)。

刺激及び装置　実験2と同じ刺激及び装置を用いて実験を行なった。刺激は, 両眼分離視鏡を通じて両眼分離視で与え, 両枠組の端から鼻側の位置に2つの注視点(LED)を取り付けたが, LEDの位置は, 左視野は左円中心から鼻側3degで固定したが, 右視野は離心度条件によって異なる。その他は実験2と同じである。

実験条件　実験3Aでは, 速度条件は, ASが1.4deg/sとTSが5.6deg/s, ASが5.6deg/sとTSが1.4deg/sの2つの組合せ, 方向条件はTSが左右2種類を用いた。AS, VSは常に右方向に運動した。離心度条件として, 右円中心から鼻側3degと10degの2種類を設けたので, 実験条件は合計8条件である。実験3Bでは, 比較刺激(CS)の速度は, TSが1.4deg/sの条件では0.7deg/sから2.1/degの中から9種類を選択し, TSが5.6deg/sの条件では4.5deg/sから6.7deg/sの中から9種類を選択してそれを用いた。

手続き　被験者は両眼で2つのLEDを融合した後, それを注視しながら, 2分間の運動順応期間に入り, 続いて, 2秒間のTSとVS, 17秒間のASを交互に観察にした。実験3Aでは, 被験者はTSとVSを観察している間に, VS速度をTS速度にマッチするよう, 増加と減少の2つのボタンを押して調整した。両速度がマッチした時点で以後の試行が打切られ, その際のVS速度が測定された。1回の測定において, ASとTSの速度と方向は固定された。各条件につき各被験者は2回の測定を行なった。実験3Bでは, 被験者が, TSとCSを観察した後に, いずれが速く動いて見えたかを2つのボタンを押して反応したことが実験3Aと異なる。試行が連続して行なわれるセッション内では, ASとTSの速度と方向が固定され, 9種類の速度のCSがランダム順に呈示され, それが2回連続して繰り返された。各被験者は同一条件のセッションを2度繰り返したので, 同一条件について4個の反応が得られた。離心度3degの実験には6名, 離心度10degの実験には3名の被験者が参加した。

11. 3. 3　結果と考察

実験3Aにおいては, 各条件全被験者のVS速度の測定値を平均して, それを各条件の知覚速度と見なした。これを基にしてTS速度に対する知覚速度の比率をプロットすると図11. 4Aの結果が得られた。図中の横軸はAS速度を示し, 負の値はTSと逆方向に動くASの速度を示し, 離心度の違いは形印の違いで示した。これを見るとTSとASの運動方向の同逆の違いで, 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ことがわかる。また, その傾向は離心度が大きい場合に顕著である。知覚速度の減少は離心度が大きい条件において, 同方向でAS速度がTS速度よりも大きい場合に顕著であるが, その他の条件では知覚速度の変動は小さかった。

実験3Bにおいては, TS速度とAS速度, 方向の組み合わせ別に, TS速度の方が速くみえたとする頻度をCS速度毎に求め, 最小二乗法によって, 50％の比率に相当するCS速度を知覚

速度として求めた。その結果は図11. 4Bに示した。上下の図を比較するとわかるように, 全体的に実験3Aと同じ結果であるが, TSとASの運動方向による違い及び離心度による違いは実験3Bの方が顕著であった。知覚速度の増加は, 特に同方向におけるAS速度がTS速度よりも小さい条件で見られた。これについても実験3Bにおいて顕著であった。

11.4 実験4(速度残効実験 IV：基礎実験，時間的推移)

11. 4. 1 目的

マッチング法によって知覚速度を測定することにより, 運動順応の効果と知覚速度の時間的変化を明らかにする。

11. 4. 2 方法

被験者　男子学生2名及び筆者の合計3名。いずれも視力は正常であった(矯正視力を含む)。

刺激及び装置　刺激として正弦波の輝度分布を有する水平方向に等速度運動する縦縞パターンを用いた。刺激はパソコン(Apple社製, PowerMacintosh 8500/180MHz)によって制御され, 17インチ・ディスプレイ(Nanao社製FlexScan E55D, refresh rate, 75Hz)上に呈示された。ディスプレイ中央には, 常に十字型の赤い注視点(大きさが0.54×0.54cm, 視角にして0.43×0.43deg)が呈示された。注視点の左右には, 0.43deg離れた正方形領域(大きさが48×48mm, 視角にして3.82deg×3.82deg)の位置に順応刺激(AS)とテスト刺激(TS), そして変化刺激(VS)が呈示された。TSとVSは, 注視点を挟んで反対の位置に同時に呈示された。いずれも注視点に向かって水平方向に運動した。ASとTSは同じ位置に呈示した。ASとTSの速度は刺激条件として設定したが, VSの速度は被験者が操作できるようになっている。いずれの刺激も平均輝度は5cd/m^2, コントラストは30%, 空間周波数は0.43c/degで一定であった。輝度コントラストとして比較的低いコントラストを用いたことが, 実験1と異なるところである。背景輝度は5cd/m^2, 観察距離は72cmであった。実験は暗室で行なわれた。

刺激条件　順応条件としては, ASの速度として1, 2, 4, 8, 16deg/sの5種類, 運動方向としてTSと同方向と逆方向の2種類を設けた。それらを組み合わせた10種類の他に, 縞が静止している静止条件(0deg/s)と, 縞の平均輝度と同じ輝度の一様面が見える中性(順応無し)条件を設定した。従ってASは合計12種類であった。TSの速度として2, 4, 8deg/sの3種類を用いた。従って刺激条件は合計36条件であった。

手続き　各被験者は試行を開始する前に1分間の暗順応を行なった。その後, 試行の開始と共に, 注視点を注視しながら左右に同時に呈示されるTSとVSを0.85秒間観察し, それらの運動速度を比較した。その後の5秒間は何も呈示されず, その間に2つのキーを押してVSの速度がTSの速度と同じになるように速度マッチングを行なった。その後, TSとVSが呈示さ

れて同じことが繰り返された。このようなASが呈示されない試行を3回繰り返した後に，TSとVSが呈示され，その直後からASが呈示される試行に入った。ASは，TSと同じ位置に5秒間呈示された。被験者は，ASが呈示されている間に，上と同様，2つのキーを押して速度マッチングを行なった。この手続きを最初の刺激呈示から150秒経過した時点まで繰り返した。これがその条件における1回の測定であり，これを1セッションとする。セッション間では2分半程度の休憩と暗順応を挟んだ。各被験者は本セッションに入る前に，5～6回の練習セッションを行なった。どの条件から測定を行なうか，その順番はランダムであった。ASとTS及びVSが視野のどの位置に呈示されるかは，セッション毎にランダムであったが，セッション内では，ASとTSの運動方向と速度は固定されていた。また最初に呈示されるVS速度はランダムに設定され，TS速度と明らかに区別できる速度を用いた。速度マッチングに用いた2つのキーの内，一方はVS速度を増加させ，1回押すごとに速度が1ステップ増加した。他方のキーは同じステップでVS速度を減少させた。1ステップの大きさは，TSの速度によって異なり，2，4，8deg/sの速度条件の順に，0.094，0.183，0.386deg/sであった。5秒間のマッチング期間内ではどちらのキーでも最大7ステップの増減が可能であった。各被験者は一日12セッション(12条件，1時間程度)の実験を行なった。被験者HYとYMは各条件につき2回(72セッション)，被験者TTは各条件につき1回(36セッション)の測定を行なった。

11. 4. 3　結果及び考察

各条件では，TS速度に対するVS速度の比率を25回測定したが，ASを呈示し始める直前からの比率(22回分)を分析の対象とした。この比率の変化が知覚速度の変化に対応すると見なし，各条件における比率の時間的推移を被験者別に求め，それらの平均をTS速度とASの方向の条件別に示したものが図11．5A～Dである。いずれの図にも，AS速度0deg/sの条件と中性条件の結果がプロットされている。図11.5Dの平均値の結果は，時間的経過にともなって知覚速度がどのように変化したか，その全体的な傾向を示している。左右の図を比較すると明らかであるが，ASが同方向か逆方向であるかによって知覚速度の時間的変化が異なり，逆方向よりも同方向の方が変化の起伏が大きい。同方向においては，早くて20秒から25秒後，遅くとも40秒から60秒後までには順応による知覚速度の大きな変化がなくなり，ほぼプラトーに達した。逆方向では，知覚速度の変動が小さく，どの時点で知覚速度の変化がなくなったか特定することが難しい。しかし，40秒から60秒を経過すると知覚速度はほとんど変動がないといえる。従って，方向の同逆にかかわらず，順応の効果は40秒から60秒でプラトーに達したといえる。

図11.5DにおいてAS速度別に知覚速度の変化を見ると，中性条件を除いた他の6つのAS速度条件は，2つないし3つのグループに分けられる。ASとTSの運動方向が同じ場合は，(1)AS速度がTS速度より遅い条件のグループ，(2)AS速度とTS速度が同じ条件のグループ，(3)

AS速度がTS速度よりも速い条件のグループの3種類である。これらのグループ間では, 知覚速度の変動の大きさが異なり, (3)のグループでは, 知覚速度は60％から50％まで減少したが, (2)のグループでは, 80％から75％程度までの減少である。(1)のグループでは逆に, 知覚速度が10％から20％増加している。ASとTSの運動方向が逆の場合には, (4)AS速度がTS速度より遅い条件のグループ, (5)AS速度がTS速度と同じまたはそれより速い条件のグループの2種類に分けられる。逆方向の(5)のグループでは, 同方向の(2)のグループのように, 知覚速度が80％から75％程度まで減少したが, (4)のグループでは知覚速度の変化がほとんど認められず, 速度の増加は認められなかった。

各条件で最後に測定した比率を被験者別に示すと図11.6A～Cのようになる。図11.6Dはそれらの平均であり, エラーバー(SD)が付されている。これらの図を見ると, (1)TSの知覚速度はAS速度が大きいほど減少すること, (2)ASが逆方向の場合は同方向の場合よりTSの知覚速度の減少の程度が小さいこと, (3)順応による知覚速度の増加が同方向で, TSよりASの方が遅い条件において見られること, 等が示されている。図11.6Dの平均値の結果では, 8deg/s(■印)のTSでは, ASが低速の条件において, 明らかに知覚速度が増加している。この結果はSmith & Edger(1994)の結果を裏付けるものである。

この実験では, 運動に順応することによって知覚速度が減少するだけではなく, 同方向に低速度に順応した後では高速度で動くTSの知覚速度が増加することが示された。これは, 速度符号化の機構を考える上で重要な結果である。次の実験ではASの空間周波数を変化させて, 順応刺激の時空間周波数の影響を調べる。

11.5　実験5(速度残効実験Ⅴ：ASの空間周波数の影響)

11. 5. 1　目的

ASの空間周波数条件を変化させて実験4と同様の実験を行ない, TSの知覚速度がASの速度と時間周波数のいずれに基づいて変化するかについて検討する。

11. 5. 2　方法

被験者　男子学生3名。この内2名は実験4に参加している。矯正視力を含めていずれも視力は正常であった。

刺激及び装置　実験4とほぼ同じであるが, 刺激布置などに関して若干の違いがある。注視点の大きさは0.4×0.4cm(視角にして0.285×0.285deg)で, TSとVSの呈示領域の大きさは45mm×45mm(視角にして3.2deg×3.2deg)に変更した(図7.1参照)。TSとVSは, 注視点の左右0.285degほど隔たった位置に呈示した。観察距離は80.5cmに変更した。TS速度は常に2.0deg/sに固定され, またTSとVSの空間周波数を0.625c/degに固定した。その他は実験4

と同じである。

刺激条件　ASの速度として，1，2，4，8deg/sの4種類，ASの運動方向としてTSと同じ方向と逆の方向の2種類を組み合わせて8種類，それに静止条件(0deg/s)を加えると9種類を設定した。更にこの9種類に対して，ASの空間周波数条件として0.625，1.25，2.5c/degの3種類を設定したので，順応条件のみで合計27種類が設定された。これに中性条件を1つ加えると刺激条件は28種類となる。更に，AS(あるいはTS)の呈示位置の条件を左右の2種類設けたので，刺激条件は合計56種類である。

手続き　この実験では，実験を簡便化するために，実験4で用いたコンピュータ・プログラムを若干変更した。これに伴い，刺激呈示時間及びマッチングの回数を変更した。ASの呈示時間は実験1と同様の5秒であったが，TSとVSの呈示時間が0.8秒に変更され，また，TSやVSとASの間に0.5m秒の空白時間を設けた。これによってマッチングの回数が25回から22回に変更された。すなわち，4回目のTSが呈示された直後に，ASが初めて呈示されることは実験4と同じであるが，その後，16回のマッチングが終了した時点で，その条件における試行を終了した。1セッションに要する時間は，実験1と同じ150秒であった。また，実験のプログラムは，速度マッチングにおけるVS速度の増減ステップの大きさを，deg/sの単位からTS速度に対するパーセントの差で示すことができるものに変更した。それによって左右のいずれかのボタンを1回押すごとに，VS速度は，TS速度に対して3％ずつ速度が増加または減少した(例えば，80％から83％に増加したり，126％から123％に減少した)。5秒間のマッチングの期間内に最大7ステップ(21％)の増減が可能であった。56種類の刺激条件は3つのASの空間周波数条件(各々18条件)のブロックと1種類の中性条件(2条件)のブロックという4つのブロックに分割した。各被験者は1日1ブロックから2ブロックの実験を行なった。また，各被験者は各条件につき2回の測定を行なった。その他については実験4と同様である。

11. 5. 3　結果と考察

実験4と同様，最初に知覚速度の時間的推移を調べた。各条件では，TS速度に対するVS速度の比率を22回測定したが，ASを呈示し始める直前からの比率(19回分)を分析の対象とした。TSとASの方向の条件，およびASの空間周波数別に各被験者及びそれらの平均の知覚速度の時間的推移を示したのが図11.7である。左右の図は，運動方向の同逆の違いを示している。図11.7Dの平均値の図において，左右を比較すると明らかであるが，実験4の場合と同様，右図の方が左図よりも変化の起伏が大きく，同方向の方が逆方向よりも知覚速度の時間的変化は大きかったことがわかる。しかし，左右の違いが最も顕著なASの空間周波数の条件は，1.25c/degであり，その次は0.625c/deg，そして2.5c/degの順である。2.5c/degの条件では左右の違いがほとんど無くなっている。これらの結果は，順応の効果が最も大きかったのが1.25c/degの条件であることを示している。TSの空間周波数は0.625c/degで

あったため，ASも同じ空間周波数において最大の効果が得られることが考えられた。しかし，実験の結果はそれと異なり，ASの方が若干高い空間周波数において効果が大きかったということである。空間周波数が1.25c/degの条件の中でも，AS速度が4deg/s，8deg/sと高速の場合には，知覚速度の大きな減少が示された。その減少のプラトーがどの時点で達したのかははっきりしないが，40秒から60秒の間でかなり低下したことがわかる。ただし，速度の減少は全体的に小さく，この条件（1.25c/deg，8deg/s）における知覚速度の最大の減少は60％程度であった。

最後に測定した比率を条件別に示すと図11.8のようになる。図11.8は3名の被験者の結果であり，図11.9Aはそれらの平均値を示している。これらの図の形式は図11.6と同様であるが，パラメータがASの空間周波数であることが異なる。図11.8は，実験2とほぼ同様，ASの運動方向の同逆によって，またAS速度の違いによって知覚速度が異なることを示している。ASの運動方向が逆方向よりも同方向において，また同じ同方向ではAS速度が大きいほど知覚速度が減少する傾向が認められた。知覚速度が増加する傾向は，TS速度よりも小さいAS速度が0.828deg/sの条件において，僅かに認められた。

速度残効がASの速度に依存しているのか，それともASの時間周波数に依存しているのかを調べるため，図11.9Aの図の横軸を時間周波数に置き換えた図11.9Bと比較してみる。両図を比較すると，図11.9Bよりも図11.9Aの方が空間周波数の違いに依存せずに一貫した変動を示している。このことは速度残効がASの時間周波数ではなく速度に依存していることを示している。しかし，図11.9Aにおいても，同方向のAS速度が比較的高速の4deg/s，8deg/sの条件では，空間周波数条件による知覚速度の変動が認められる。従って，速度残効がASの周波数に依存せず，ASの速度に依存しているといえるのは，逆方向条件及び同方向条件でもASが比較的低速の条件においてである。ASが高速の条件では，速度残効がASの時間周波数に依存することも考えられる。ただし，2.5c/degという高い空間周波数の条件では順応の効果が小さかったので，そのような予測とは正反対の傾向が得られたといえる。この2.5c/degの高速条件では，実際運動というよりもフリッカーに対する順応に近い状況であり，そのため，この条件では通常の速度残効が得られなかったことが考えられる。

Harris（1980）やThompson（1981）は，順応がASやTSの空間周波数や時間周波数に影響されることは無く，速度の影響を受けると述べたが，この実験においても，それらの報告をほぼ支持する結果が得られたといえる。

11.6　全体的考察

実験1と実験4では，知覚速度は，いずれのテスト刺激においても，順応速度の増加と共に減少する傾向が認められた。その傾向は順応刺激とテスト刺激の運動方向の同逆で異なり，

逆方向は，同方向に比べて減少の程度が小さかった。これは方向の特異性を反映し，Smith（1985）の報告とほぼ同じ結果である。これらの実験では，同方向において比率が1/2から2にかけて知覚速度が急激に減少したが，これはSmithの実験でもみられた顕著な傾向であった。しかし，比率が2より大きい場合，Smithの実験では知覚速度が半減したが，本実験ではせいぜい60%の速度ぐらいまでしか減少しなかった。この違いは，順応刺激の呈示時間の違いに基づく可能性もあるが，実験誤差の範囲であると考えられる。実験1と実験4では，同方向条件において，順応速度がテスト速度よりも小さく，テスト速度が比較的大きい条件で知覚速度の増加が僅かに認められた。特に実験4ではそれが顕著であった。これは，Smith（1985）の示した結論と異なる。彼によれば，知覚速度は順応によって減少するか，もしくは変化しない。しかし，Smith & Edger（1994）は，この知覚速度の増加を明確に示した。本章では，この点を確かめるために実験3が行なわれた。実験4では，Smith& Edgar(1994)と同様，低速で順応した後に高速のテスト縞を呈示した場合，逆方向よりも同方向において知覚速度が増加することを示した。これらは，速度残効の基本的な知見といえる。これらの知見は図11.6の平均の図によって代表される。この図の右半分と左半分の違いは，部分的な方向の特異性を示している。この部分的な方向の特異性を説明することは，運動方向の検出と速度符号化の過程の関係を解き明かすことに繋がるであろう。

実験2及び実験3では，知覚速度に及ぼす順応の効果が，離心度によって異なることが明らかにされた。離心度が小さい場合でも，順応速度の増加と共に知覚速度は減少したが，その減少の程度は小さく，方向の違いは明確ではなかった。離心度が大きくなるにつれて，方向の特異性は顕著になり，逆方向では変化が認められないのに対し，同方向ではテスト速度が大きい場合に知覚速度は増加し，テスト速度が小さい場合に知覚速度は著しく減少した。この知覚速度の減少によって，時には縞が静止して見えるような現象さえ生じた。これはstopped motionと呼ばれる現象である（Campbell & Maffei, 1979）。逆方向や離心度が小さい条件ではこのような現象は生じなかった。これは，速度残効が網膜部位によって異なることを示すものである。網膜中心付近では知覚速度は順応によってあまり変化しないが，周辺ではそれが変化し，しかもその変化は同方向において顕著である。すなわち周辺視では方向の特異性が顕著であるということである。周辺視において，高速のテスト刺激に対して知覚速度が増加し，低速のテスト刺激に対して知覚速度が減少したということは，中心視の方が周辺視よりも運動閾は低いが，追視は背景注視よりも速度が遅くみえるというアウベルト・フライシュル（Aubert-Freishl）の逆説（Aubert, 1886）を想起させる。

実験4と実験5では，順応は40～60秒で限界に達し，それ以上の順応は効果がほとんど無いことが示された。しかし，順応は5秒で完了するという報告（Bex et al., 1999）もあるため，刺激の呈示時間は問題となる。本研究では，順応刺激を5秒呈示し，その後約0.8秒でテスト刺激と変化刺激をマッチングさせたが，もしBexら（1999）の述べることが正しいとすれば，順

応が限界に達するまでの時間を測ることは実験4や実験5で用いた方法では不可能であるということになる。これまでの研究では，これらの時間条件は研究者によって自由に設定されていた。例えば，Thompson（1981）は，最初に順応刺激を2分間呈示し，その後は，テスト刺激と変化刺激を2.5秒でマッチングさせ，そして順応刺激を17.5秒呈示して，後はマッチングが完了するまで，この操作を繰り返した。Smith（1985）もほぼこれと同様の時間条件を採用した。Bexら（1999）の研究では，順応刺激を3秒呈示し，その後マッチングに1秒と，順応時間が合計30秒になるまで，順応とマッチングを10回繰り返すのみであった。単に順応による知覚速度の変化の大きさのみを問題とするのであれば，ThompsonやSmithが用いた方法でもよいが，順応の時間的経過を問題とする場合には，マッチング前の2分間の順応は長過ぎるともいえる。本研究では，5秒間の順応刺激と0.8秒間のマッチングを2分30秒の間繰り返した。順応の時間的変化を正確にとらえるためには，順応刺激の呈示時間を短くして，その都度マッチングを行なった方が望ましいが，順応刺激の呈示時間を短くすると順応の効果が現われにくくなる。また順応刺激の呈示時間をテスト刺激と変化刺激の呈示時間のように短くすると，テスト刺激と変化刺激に順応してしまう可能性がある。今後の速度残効の研究では，順応の時間的変化を正確にとらえるためにそれぞれの呈示時間をどの程度に設定するか，その適切な呈示時間を模索していく必要があるであろう。

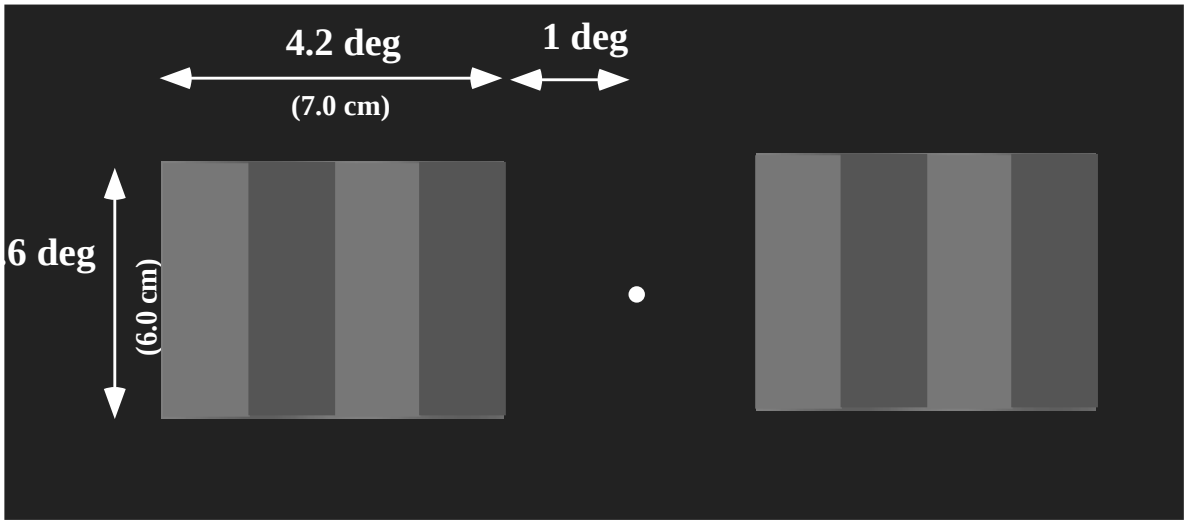
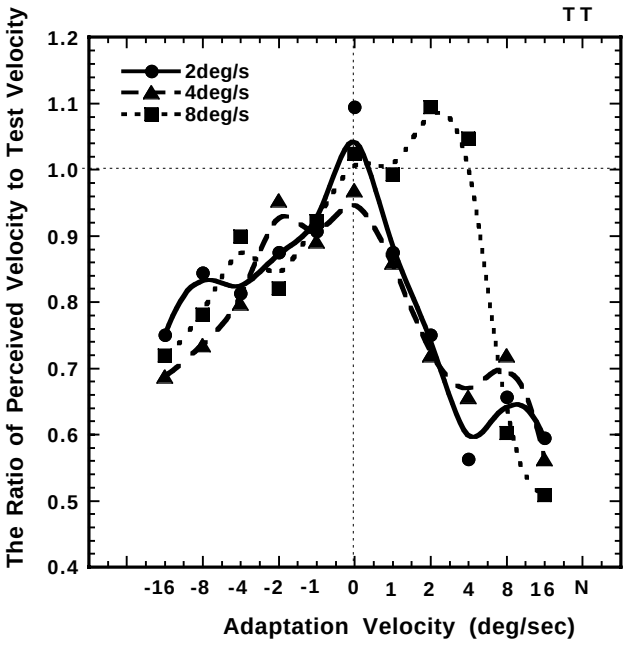
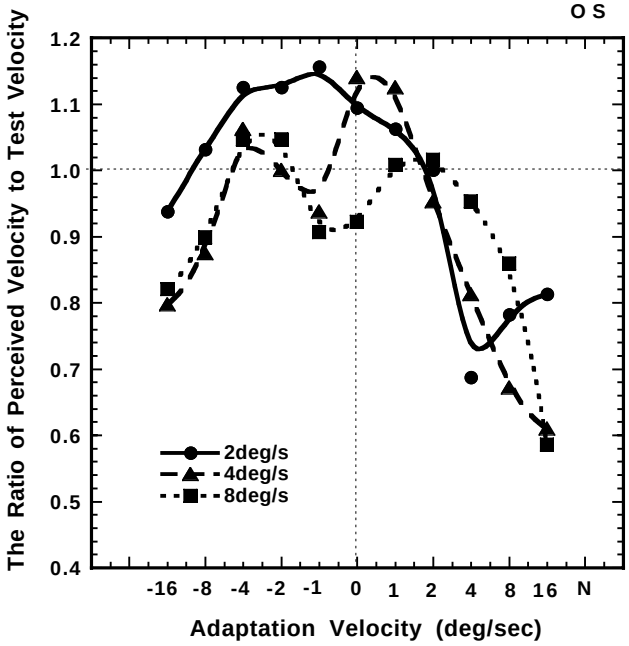


図11.1.　実験１で用いた縦縞の矩形波縞。右側には順応刺激とテスト刺激を，左側には変化刺激を呈示した。





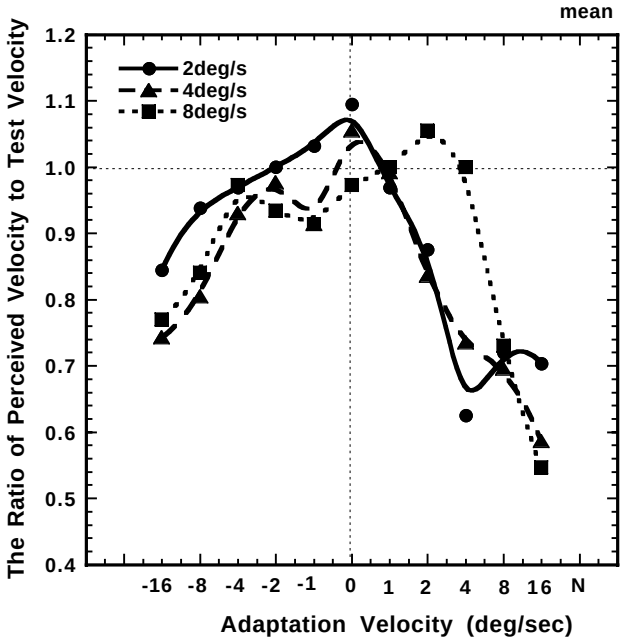


図11.2. 実験１の結果。順応速度の関数としてのテスト速度に対する知覚速度の比率。上２つのパネルは各被験者の結果，下のパネルはそれらの平均を示している。いずれも正の符号は順応刺激とテスト刺激の運動方向が同じであることを，負の符号はそれが逆であることを意味している。パラメータはテスト速度を示している。

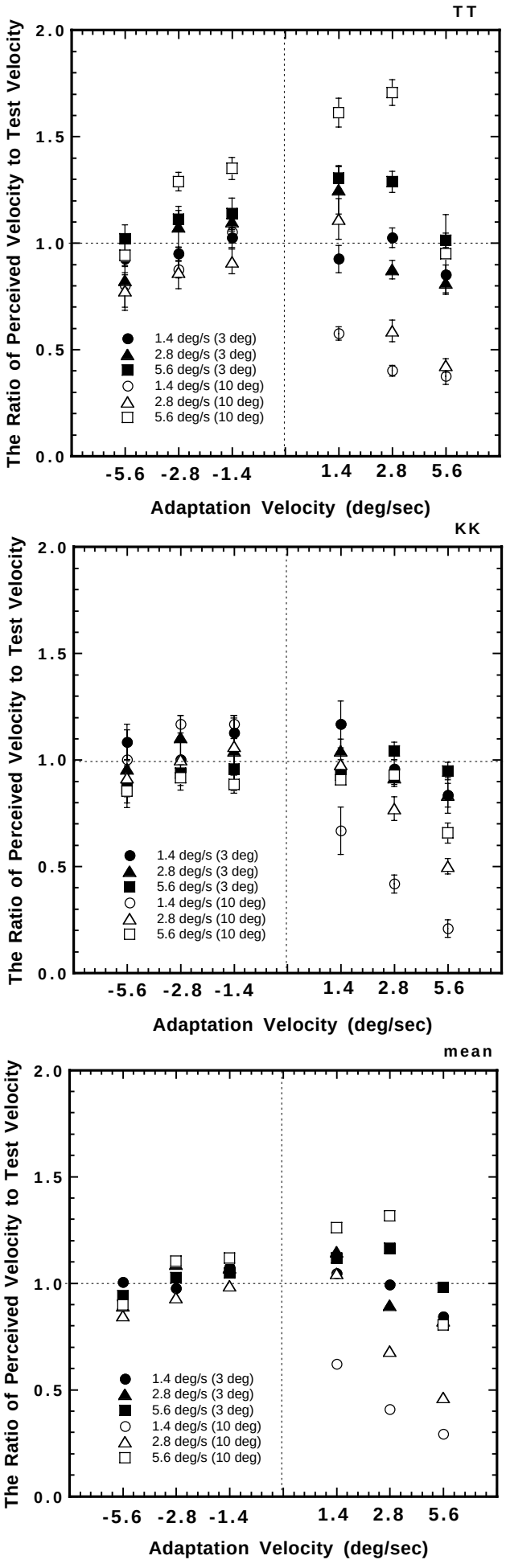


図11.3. 実験２の結果。順応速度の関数としてのテスト速度に対する知覚速度の比率。上２つのパネルは各被験者の結果，下のパネルはそれらの平均を示している。いずれも正の符号は順応刺激とテスト刺激の運動方向が同じであることを，負の符号はそれが逆であることを意味している。パラメータはテスト速度と離心度の組み合わせを，エラーバーはSDを示している。

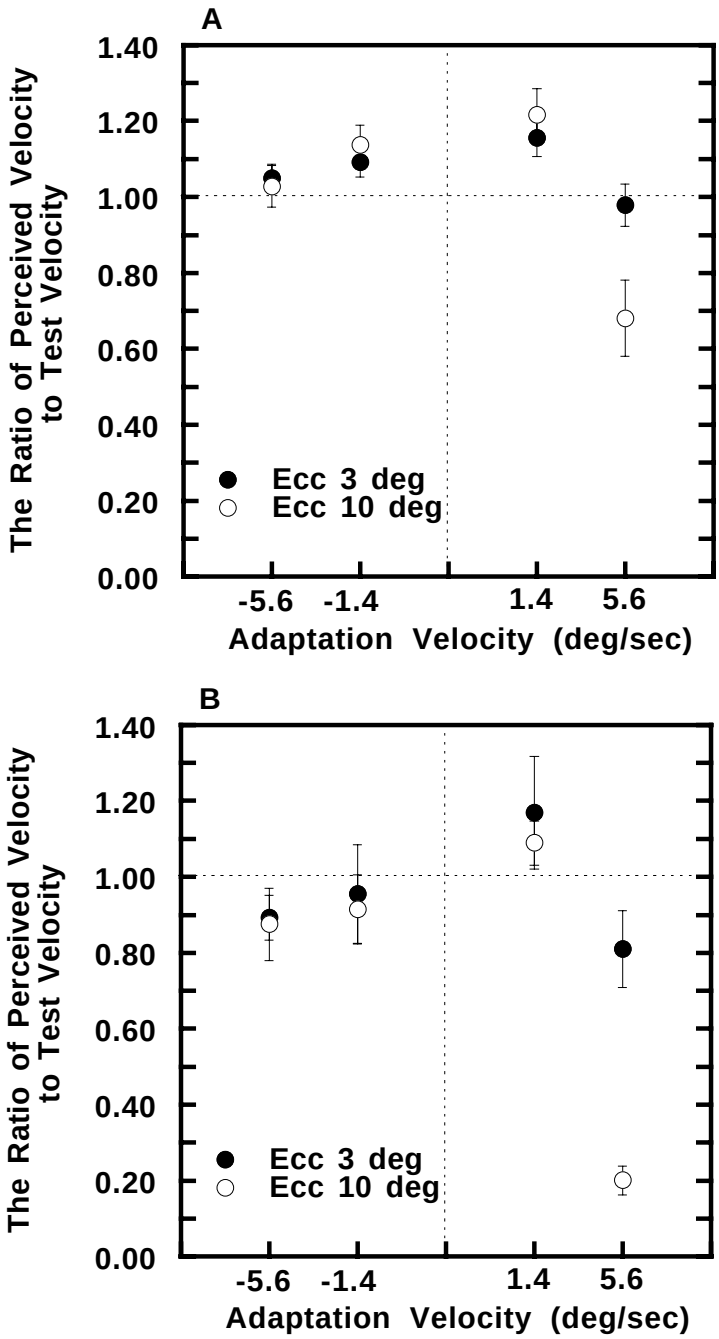


図11.4.　実験３の結果。図の形式は図11.2や図11.3と同じである。上のパネルはマッチング法による実験３Aの結果を下のパネルは恒常法による実験３Bの結果を示している。パラメータは離心度の違いを，エラーバーはSDを示している。

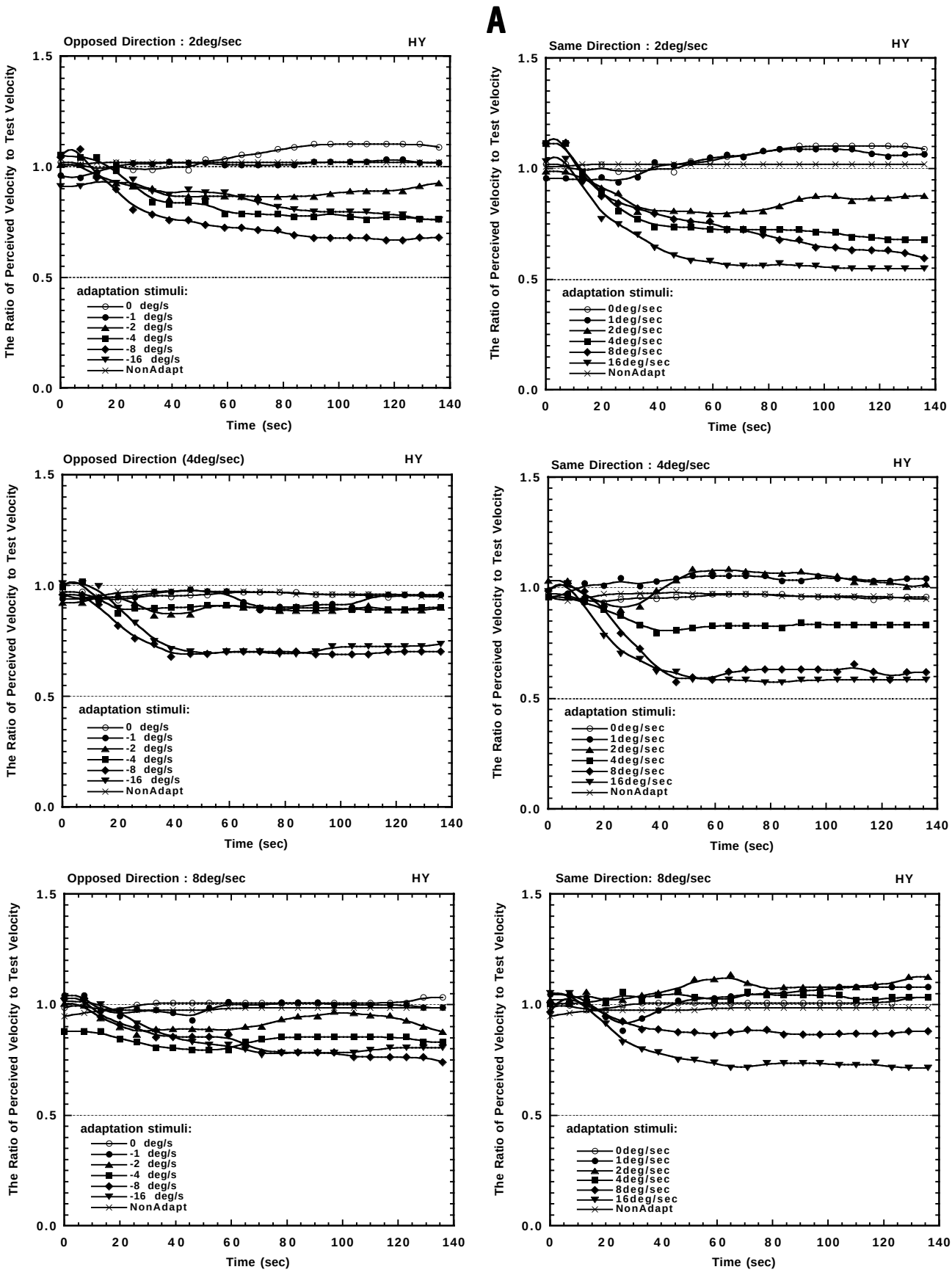
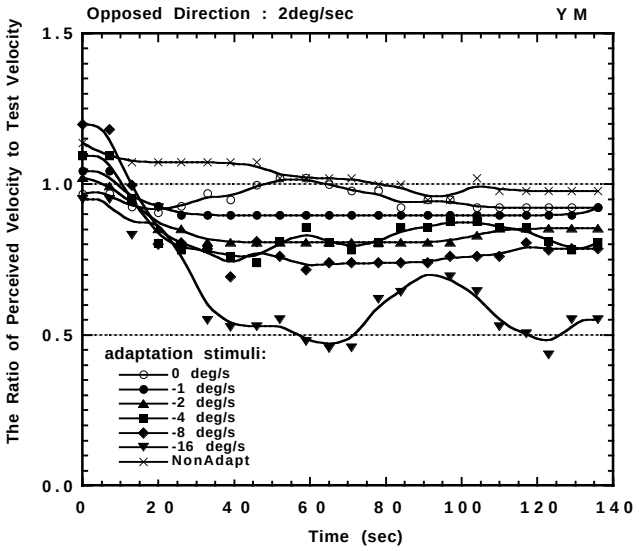
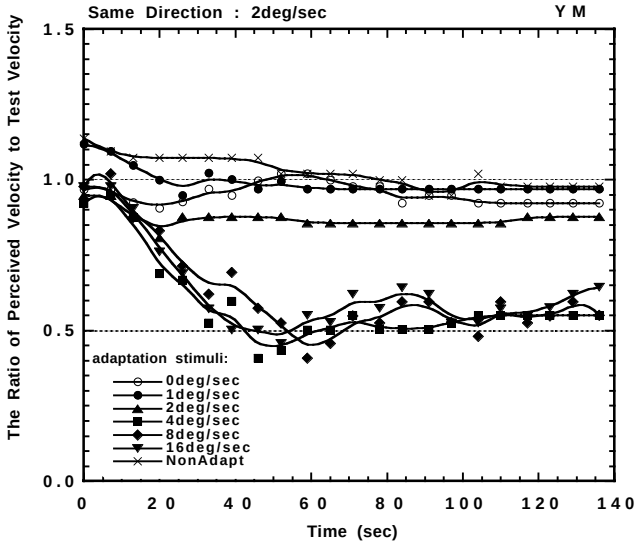
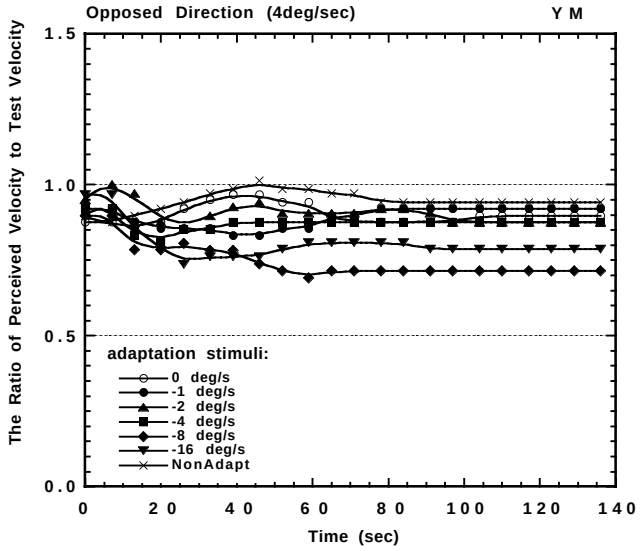


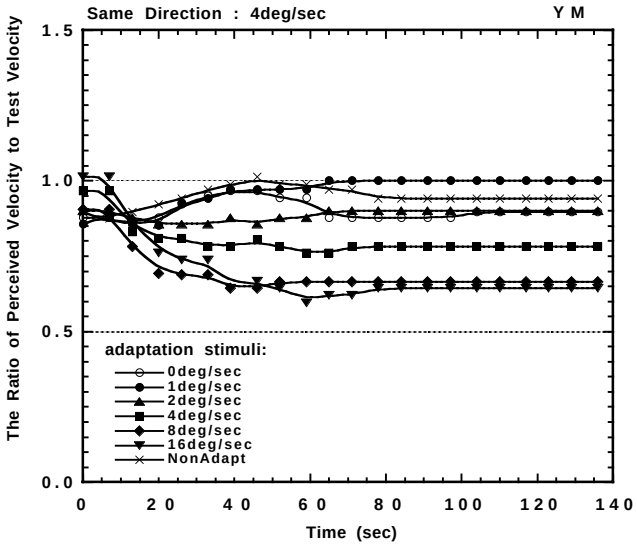
図11.5. 実験４の結果。各被験者，各条件におけるテスト速度に対する知覚速度の比率の時間的推移。図11.5ABCは各被験者の結果を，図11.5Dはそれらの平均の結果を示している。各パネルでは，ASを呈示し始める直前からの比率(22個)がプロットされている。右のパネルには順応刺激とテスト刺激が同じ方向の条件，左のパネルには順応刺激とテスト刺激が逆の方向の条件の結果が示されている。また左右のパネルには，順応速度0deg/sの条件とNonAdapt条件の結果が共にプロットされている。また上段のパネルから順に，2, 4, 8 deg/sのテスト速度の条件の結果が示されている。パラメータは順応速度である。

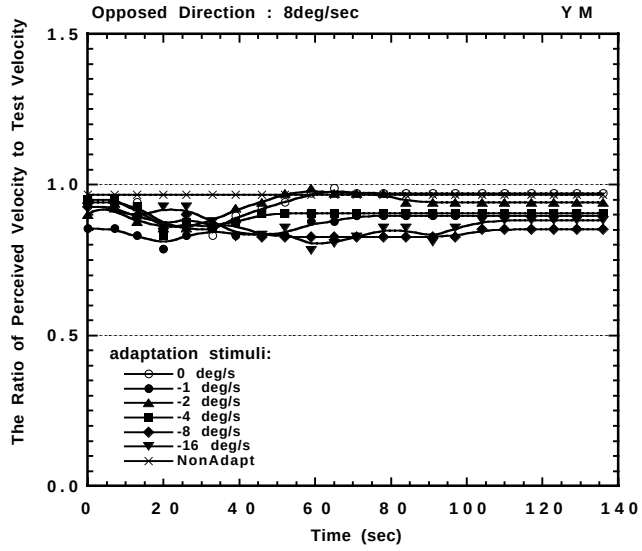
B

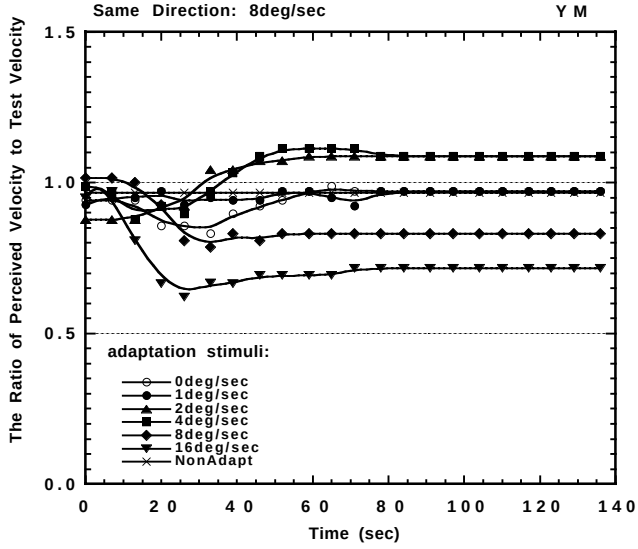

Opposed Direction : 2deg/sec
Y M
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
1.5
1.0
0.5
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
adaptation stimuli:
0 deg/s
-1 deg/s
-2 deg/s
-4 deg/s
-8 deg/s
-16 deg/s
NonAdapt


Same Direction : 2deg/sec
Y M
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
1.5
1.0
0.5
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
adaptation stimuli:
0deg/sec
1deg/sec
2deg/sec
4deg/sec
8deg/sec
16deg/sec
NonAdapt

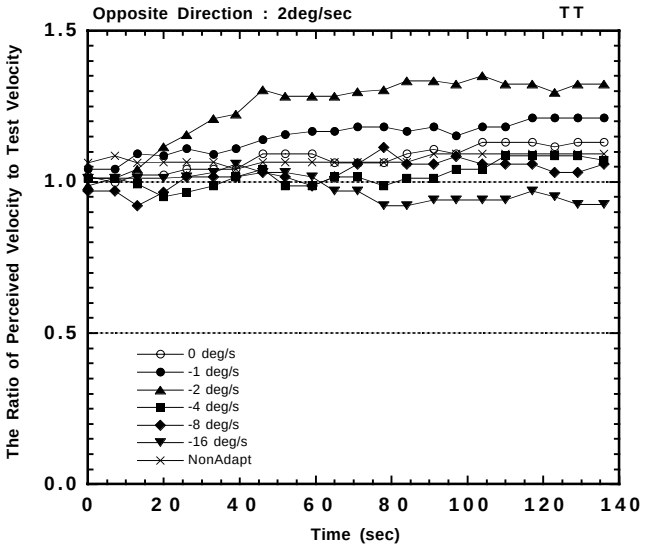

Opposed Direction (4deg/sec)
Y M
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
1.5
1.0
0.5
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
adaptation stimuli:
0 deg/s
-1 deg/s
-2 deg/s
-4 deg/s
-8 deg/s
-16 deg/s
NonAdapt

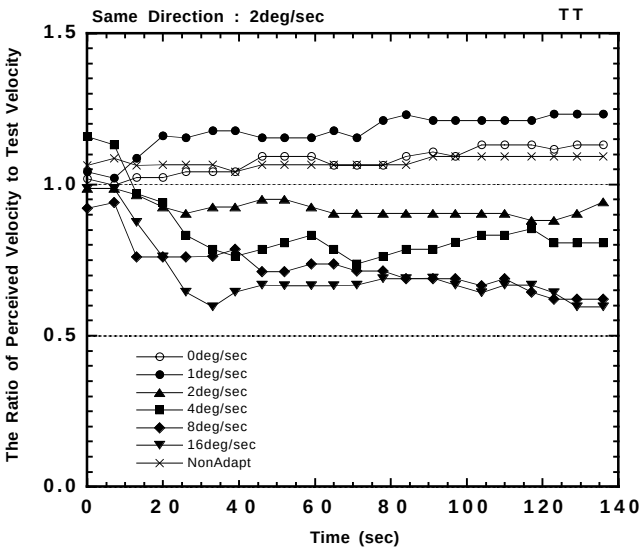

Same Direction : 4deg/sec
Y M
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
1.5
1.0
0.5
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
adaptation stimuli:
0deg/sec
1deg/sec
2deg/sec
4deg/sec
8deg/sec
16deg/sec
NonAdapt

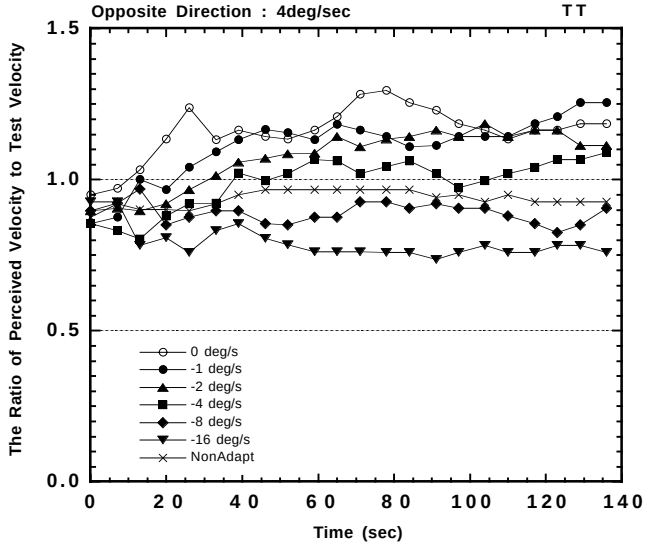

Opposed Direction : 8deg/sec
Y M
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
1.5
1.0
0.5
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
adaptation stimuli:
0 deg/s
-1 deg/s
-2 deg/s
-4 deg/s
-8 deg/s
-16 deg/s
NonAdapt

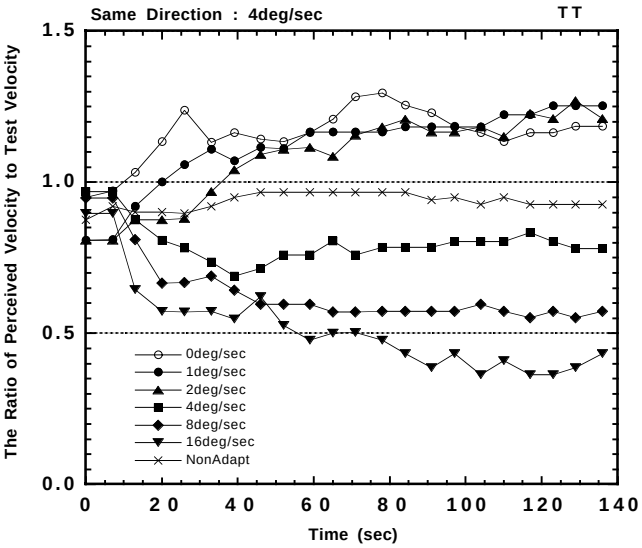

Same Direction: 8deg/sec
Y M
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
1.5
1.0
0.5
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
adaptation stimuli:
0deg/sec
1deg/sec
2deg/sec
4deg/sec
8deg/sec
16deg/sec
NonAdapt

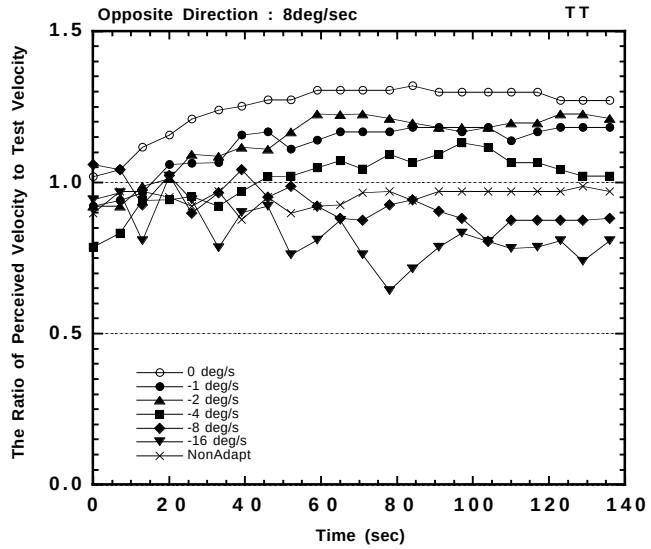
C

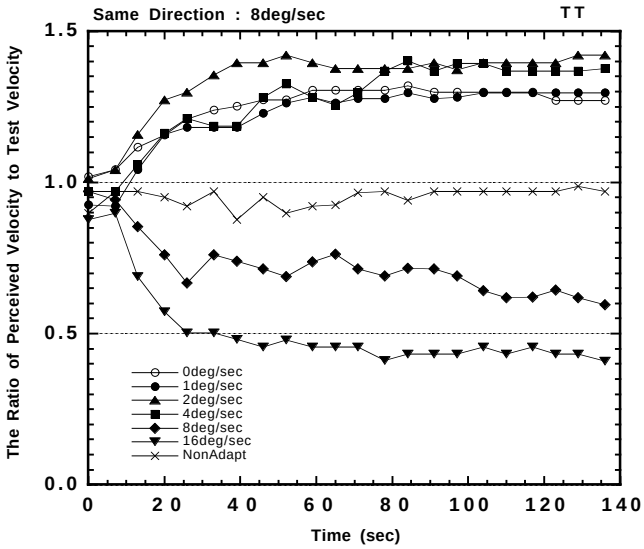

Opposite Direction : 2deg/sec
TT
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
Time (sec)
0 deg/s
-1 deg/s
-2 deg/s
-4 deg/s
-8 deg/s
-16 deg/s
NonAdapt


Same Direction : 2deg/sec
TT
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
Time (sec)
0deg/sec
1deg/sec
2deg/sec
4deg/sec
8deg/sec
16deg/sec
NonAdapt

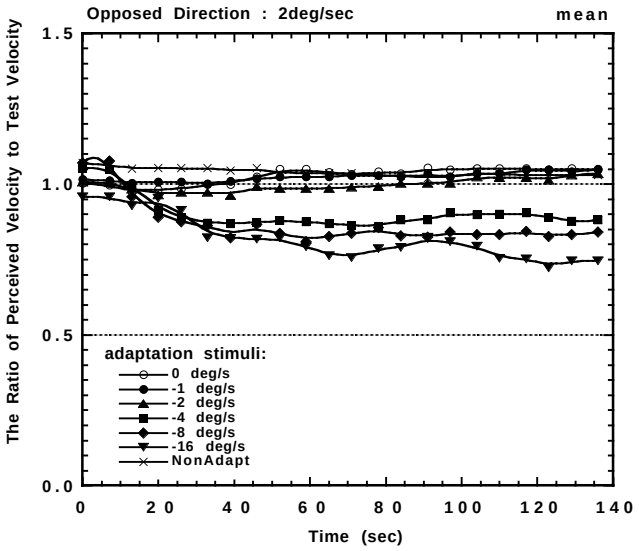

Opposite Direction : 4deg/sec
TT
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
Time (sec)
0 deg/s
-1 deg/s
-2 deg/s
-4 deg/s
-8 deg/s
-16 deg/s
NonAdapt

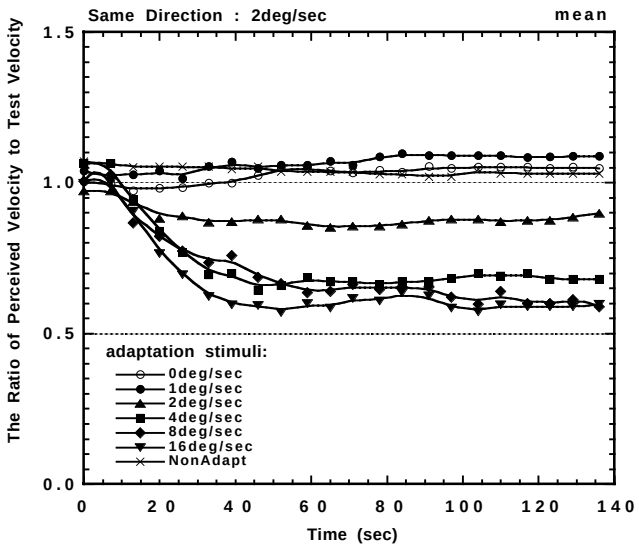

Same Direction : 4deg/sec
TT
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
Time (sec)
0deg/sec
1deg/sec
2deg/sec
4deg/sec
8deg/sec
16deg/sec
NonAdapt

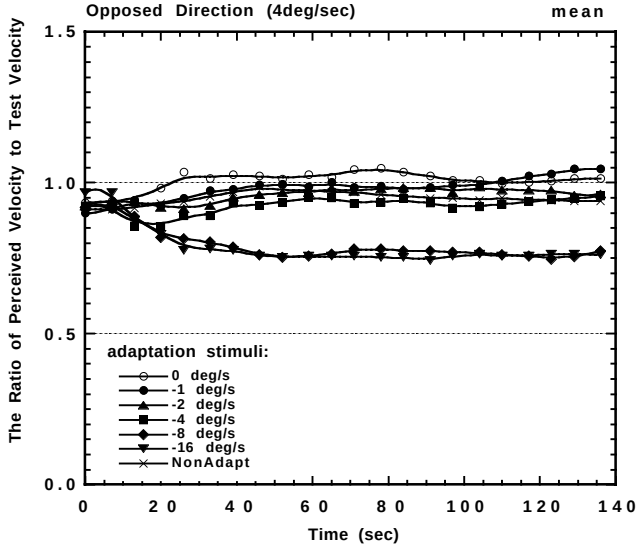

Opposite Direction : 8deg/sec
TT
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
Time (sec)
0 deg/s
-1 deg/s
-2 deg/s
-4 deg/s
-8 deg/s
-16 deg/s
NonAdapt

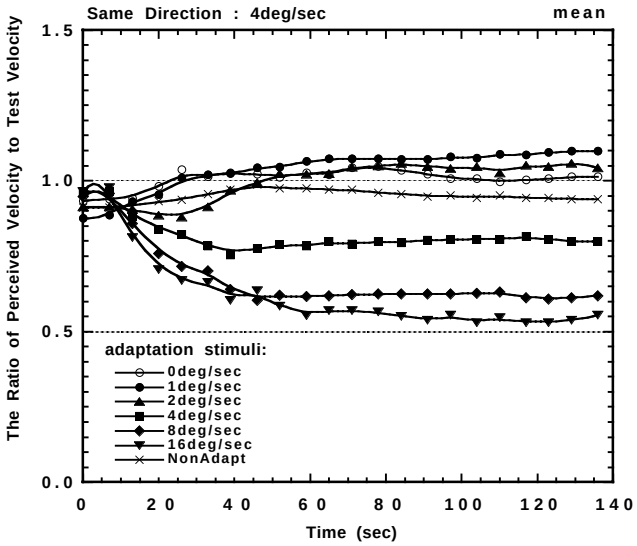

Same Direction : 8deg/sec
TT
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
Time (sec)
0deg/sec
1deg/sec
2deg/sec
4deg/sec
8deg/sec
16deg/sec
NonAdapt

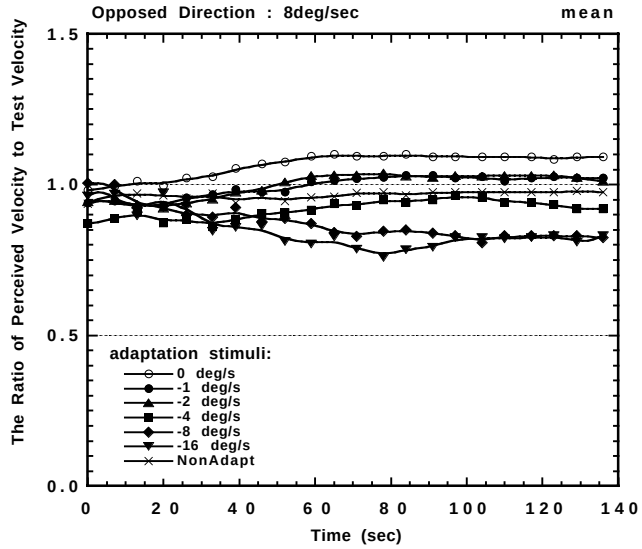
D

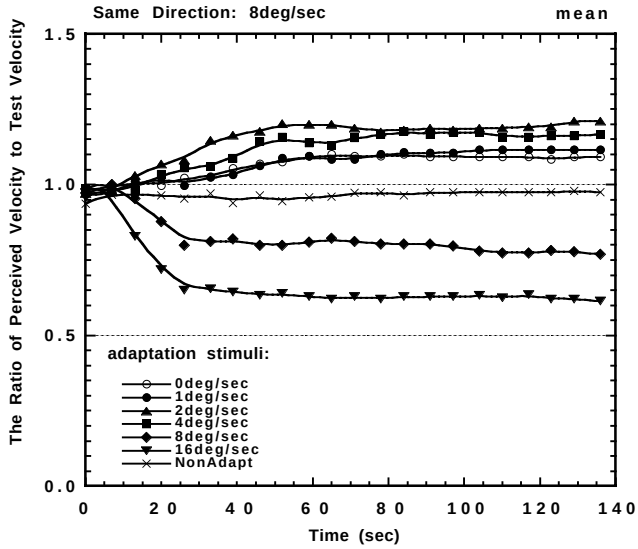

Opposed Direction : 2deg/sec
mean
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
1.5
1.0
0.5
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
adaptation stimuli:
0 deg/s
-1 deg/s
-2 deg/s
-4 deg/s
-8 deg/s
-16 deg/s
NonAdapt


Same Direction : 2deg/sec
mean
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
1.5
1.0
0.5
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
adaptation stimuli:
0deg/sec
1deg/sec
2deg/sec
4deg/sec
8deg/sec
16deg/sec
NonAdapt


Opposed Direction (4deg/sec)
mean
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
1.5
1.0
0.5
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
adaptation stimuli:
0 deg/s
-1 deg/s
-2 deg/s
-4 deg/s
-8 deg/s
-16 deg/s
NonAdapt


Same Direction : 4deg/sec
mean
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
1.5
1.0
0.5
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
adaptation stimuli:
0deg/sec
1deg/sec
2deg/sec
4deg/sec
8deg/sec
16deg/sec
NonAdapt


Opposed Direction : 8deg/sec
mean
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
1.5
1.0
0.5
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
adaptation stimuli:
0 deg/s
-1 deg/s
-2 deg/s
-4 deg/s
-8 deg/s
-16 deg/s
NonAdapt


Same Direction: 8deg/sec
mean
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
1.5
1.0
0.5
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
adaptation stimuli:
0deg/sec
1deg/sec
2deg/sec
4deg/sec
8deg/sec
16deg/sec
NonAdapt

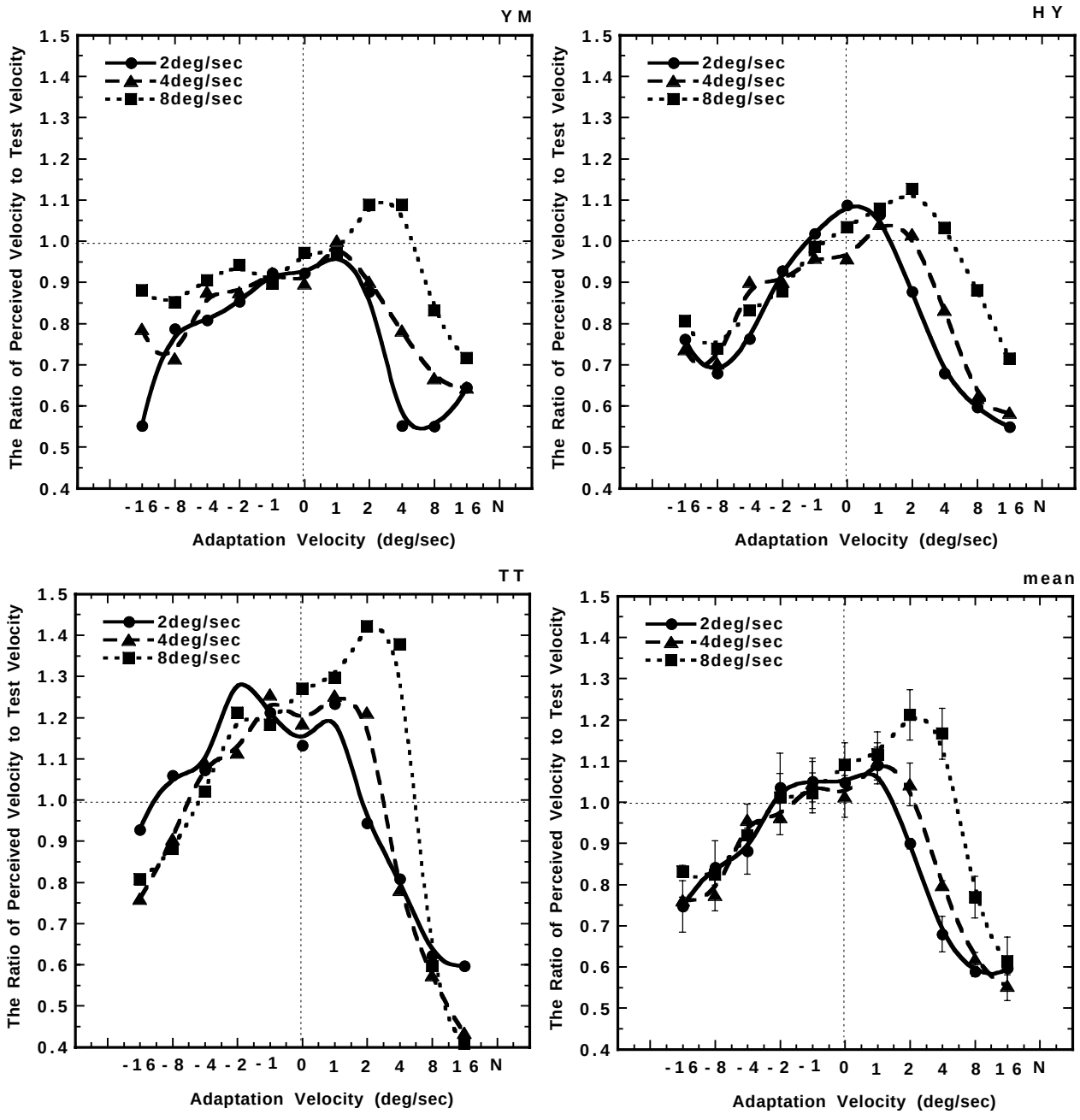


図11.6.　実験４の結果。各条件で最後に測定した比率を被験者別に示している。図の形式は図11.2と同じであり，順応速度の関数としてのテスト速度に対する知覚速度の比率を示している。正の符号は順応刺激とテスト刺激の運動方向が同じであることを，負の符号はそれが逆であることを意味している。パラメータはテスト速度を示している。図11.6Dに示したエラーバーはSDである。

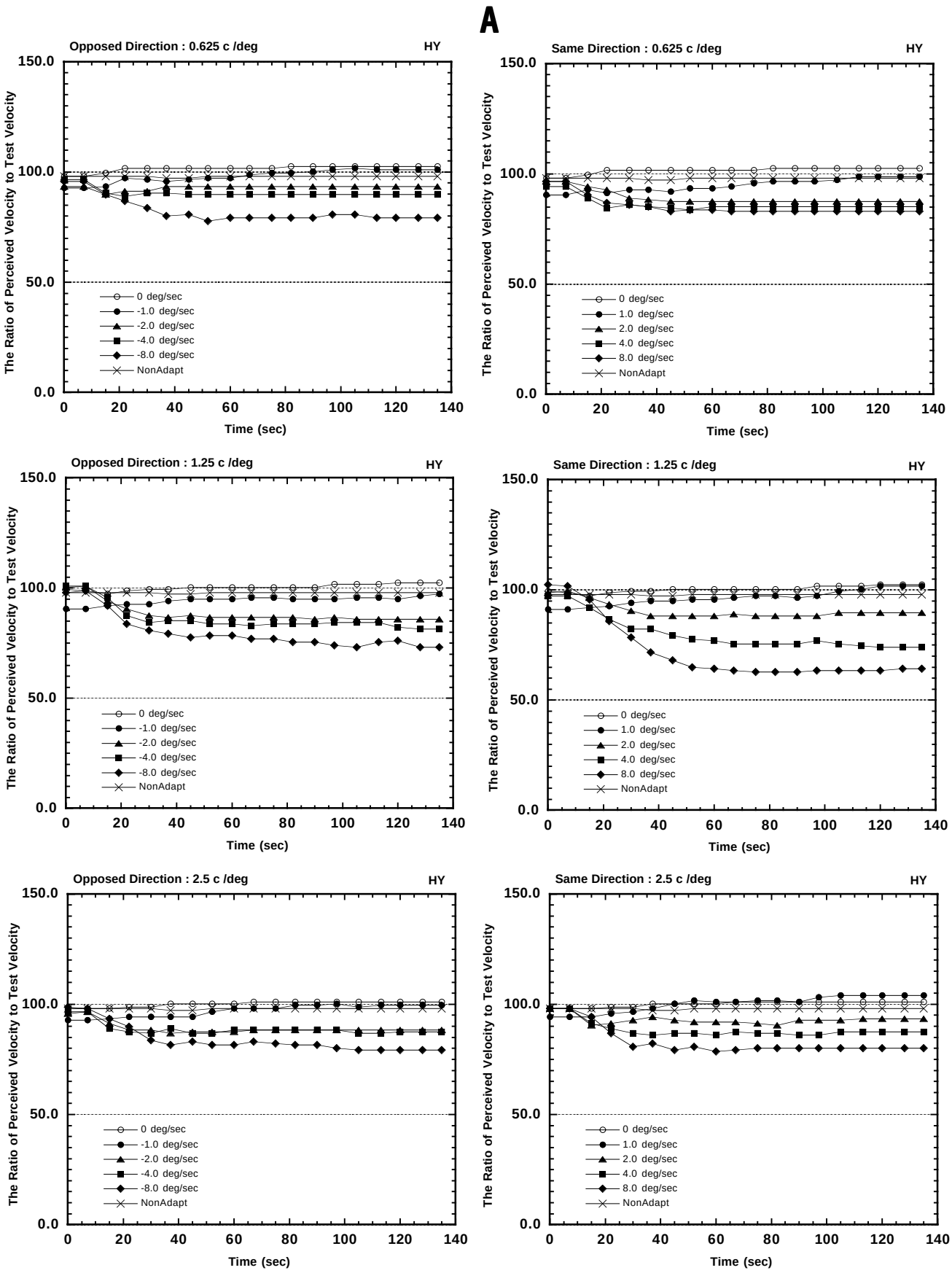
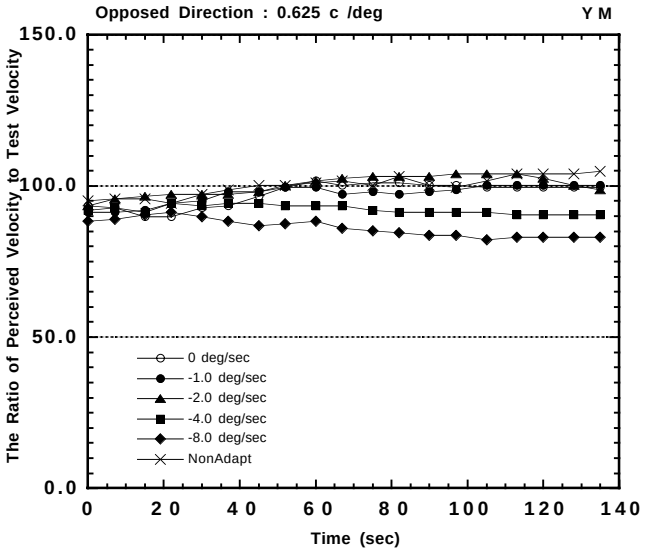
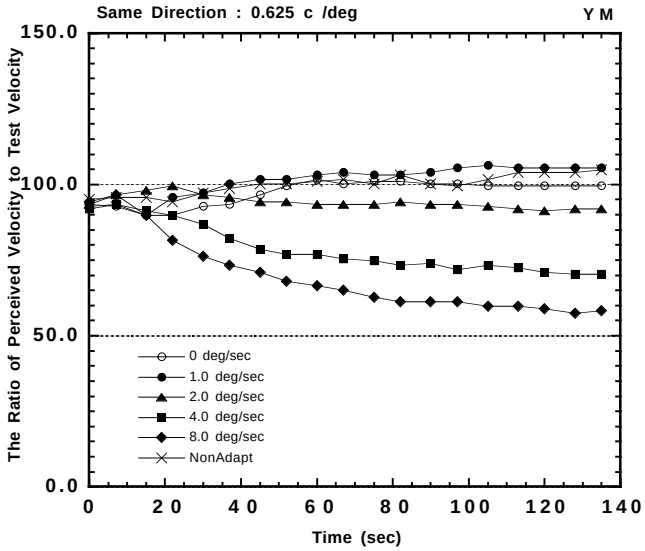
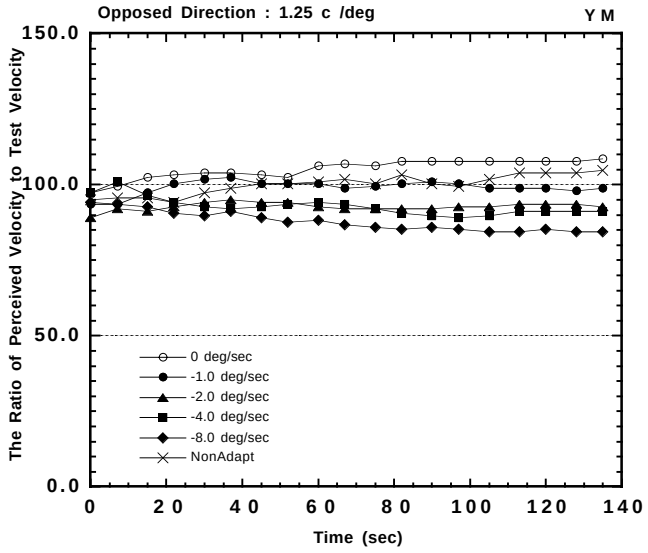


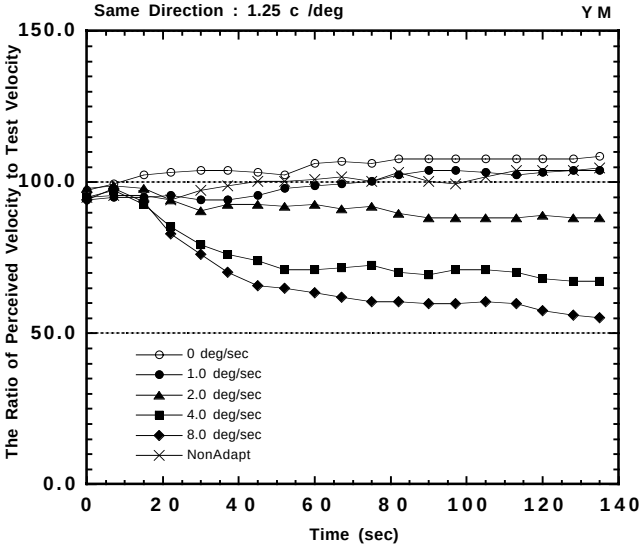
図11.7. 実験５の結果。各被験者，各条件におけるテスト速度に対する知覚速度の比率の時間的推移。図の形式は図11.5と類似している。図11.7ABCは各被験者の結果を，図11.7Dはそれらの平均の結果を示している。各パネルでは，ASを呈示し始める直前からの比率(19個)がプロットされている。右のパネルには順応刺激とテスト刺激が同じ方向の条件，左のパネルには順応刺激とテスト刺激が逆の方向の条件の結果が示されている。また左右のパネルには，順応速度0deg/sの条件とNonAdapt条件の結果が共にプロットされている。また上段のパネルから順に，0.625，1.25，2.5 c/degの空間周波数条件の結果が示されている。パラメータは順応速度である。

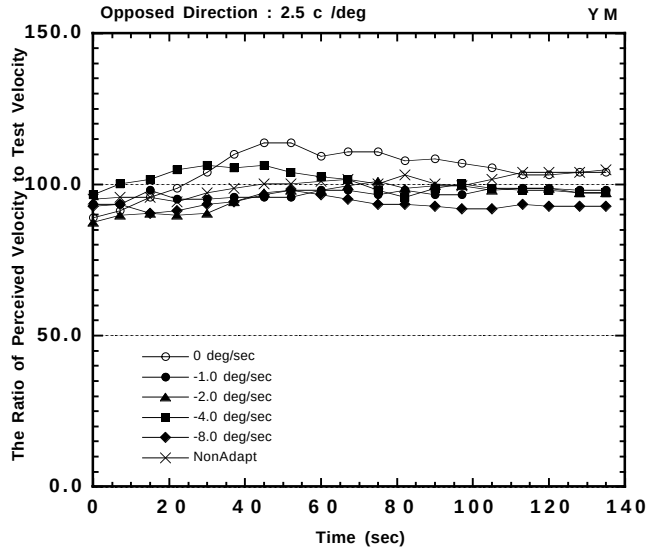
B

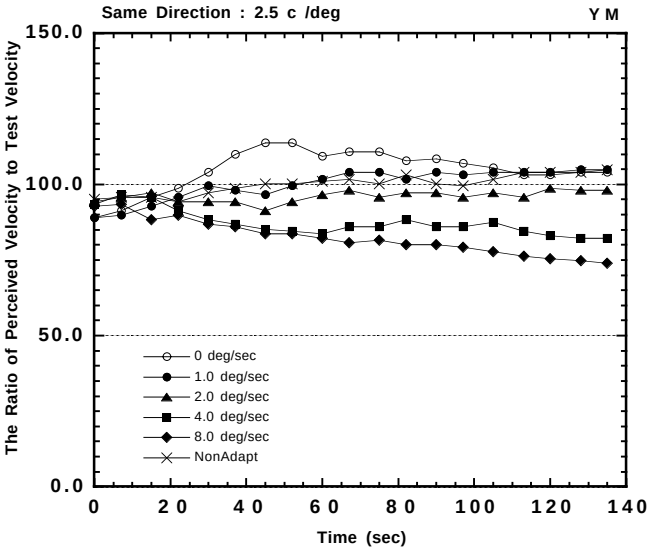

Opposed Direction : 0.625 c /deg
Y M
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 deg/sec
-1.0 deg/sec
-2.0 deg/sec
-4.0 deg/sec
-8.0 deg/sec
NonAdapt
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)


Same Direction : 0.625 c /deg
Y M
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 deg/sec
1.0 deg/sec
2.0 deg/sec
4.0 deg/sec
8.0 deg/sec
NonAdapt
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)

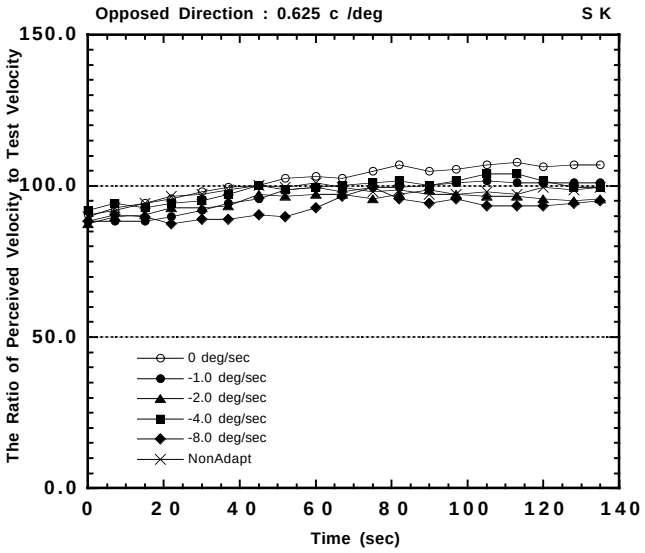

Opposed Direction : 1.25 c /deg
Y M
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 deg/sec
-1.0 deg/sec
-2.0 deg/sec
-4.0 deg/sec
-8.0 deg/sec
NonAdapt
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)

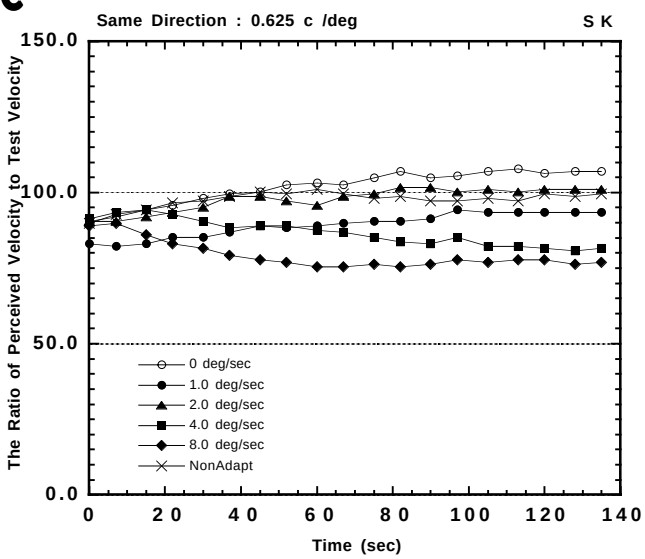

Same Direction : 1.25 c /deg
Y M
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 deg/sec
1.0 deg/sec
2.0 deg/sec
4.0 deg/sec
8.0 deg/sec
NonAdapt
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)

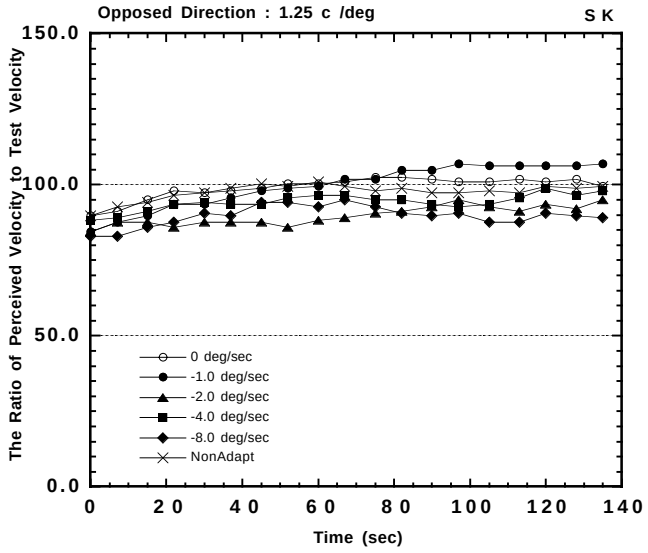

Opposed Direction : 2.5 c /deg
Y M
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 deg/sec
-1.0 deg/sec
-2.0 deg/sec
-4.0 deg/sec
-8.0 deg/sec
NonAdapt
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)

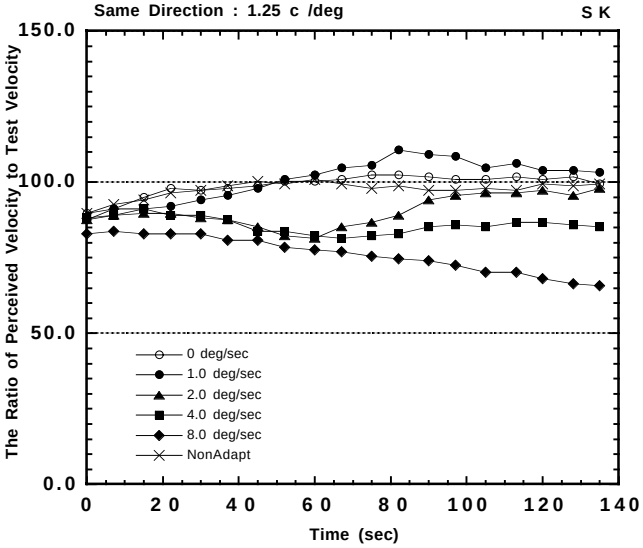

Same Direction : 2.5 c /deg
Y M
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 deg/sec
1.0 deg/sec
2.0 deg/sec
4.0 deg/sec
8.0 deg/sec
NonAdapt
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)

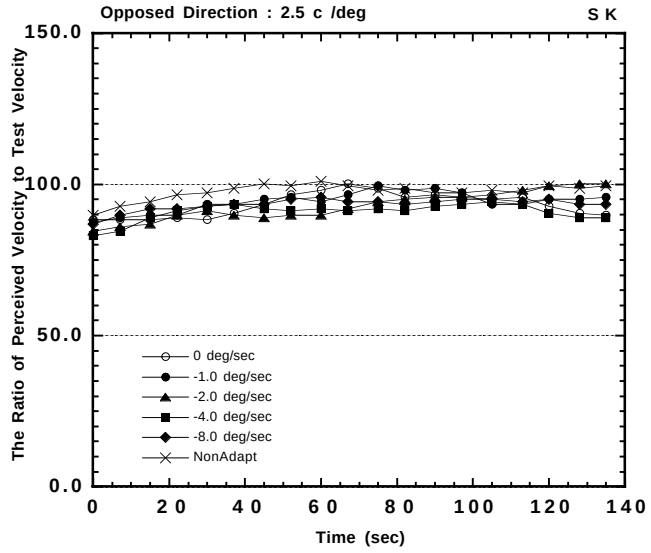
c

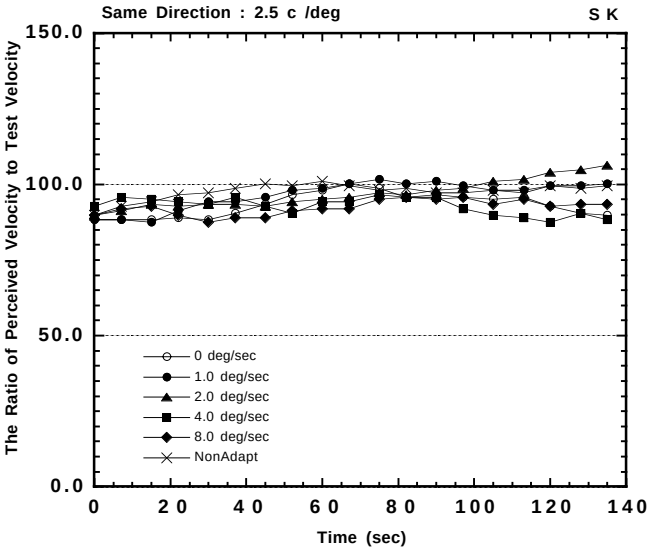

Opposed Direction : 0.625 c /deg
S K
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
0 deg/sec
-1.0 deg/sec
-2.0 deg/sec
-4.0 deg/sec
-8.0 deg/sec
NonAdapt


Same Direction : 0.625 c /deg
S K
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
0 deg/sec
1.0 deg/sec
2.0 deg/sec
4.0 deg/sec
8.0 deg/sec
NonAdapt

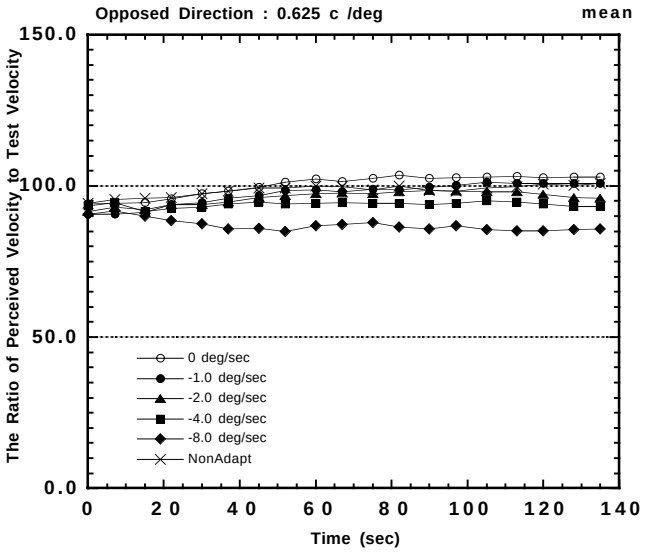

Opposed Direction : 1.25 c /deg
S K
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
0 deg/sec
-1.0 deg/sec
-2.0 deg/sec
-4.0 deg/sec
-8.0 deg/sec
NonAdapt

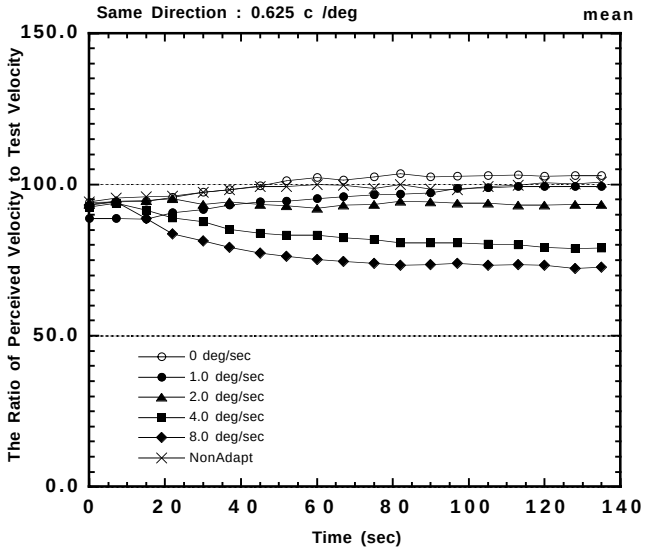

Same Direction : 1.25 c /deg
S K
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
0 deg/sec
1.0 deg/sec
2.0 deg/sec
4.0 deg/sec
8.0 deg/sec
NonAdapt

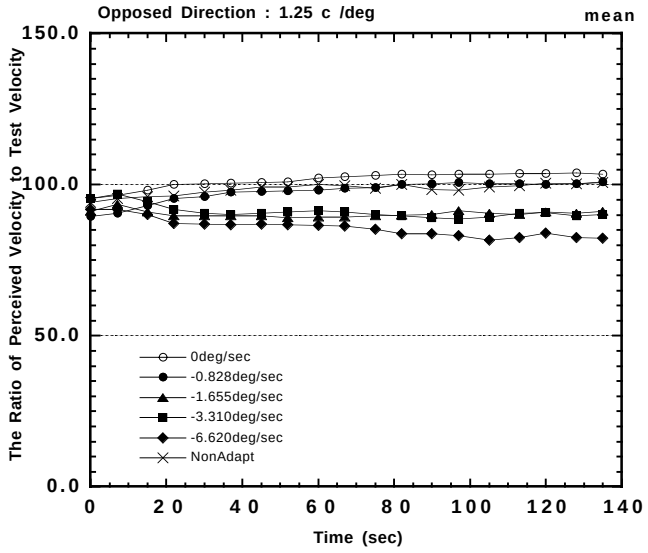

Opposed Direction : 2.5 c /deg
S K
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
0 deg/sec
-1.0 deg/sec
-2.0 deg/sec
-4.0 deg/sec
-8.0 deg/sec
NonAdapt

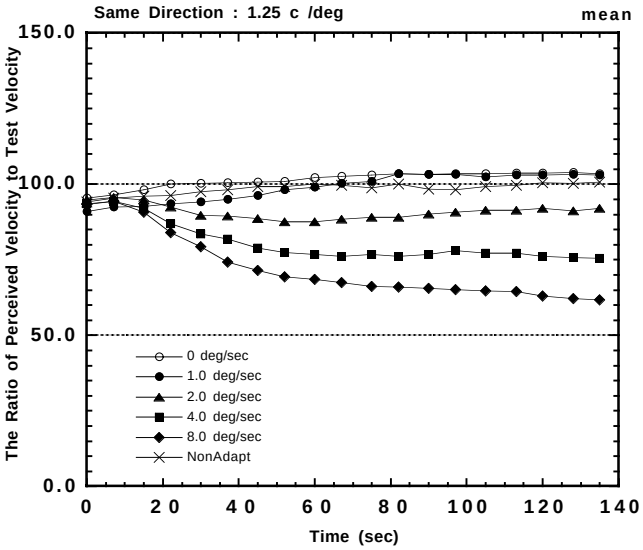

Same Direction : 2.5 c /deg
S K
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
0 deg/sec
1.0 deg/sec
2.0 deg/sec
4.0 deg/sec
8.0 deg/sec
NonAdapt

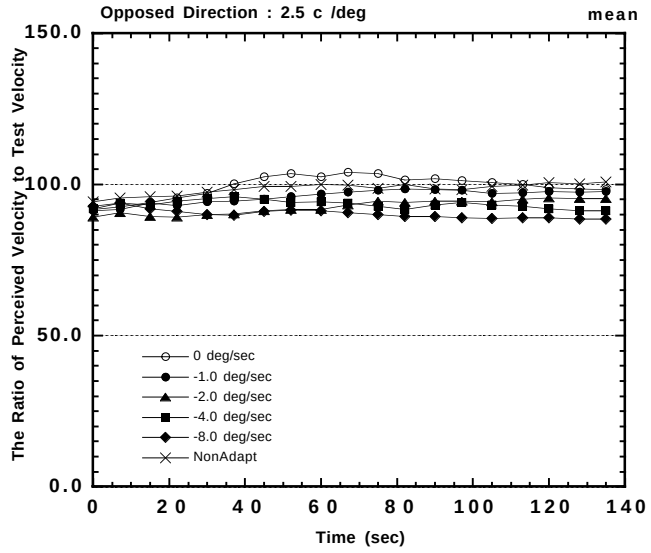
D

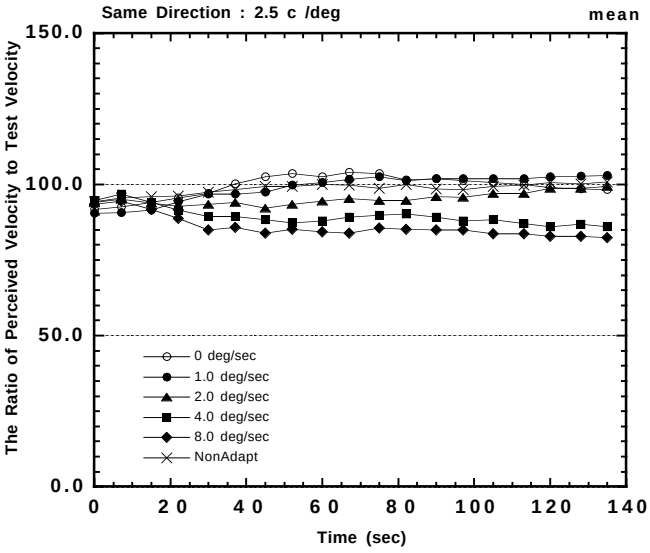

Opposed Direction : 0.625 c /deg
mean
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
0 deg/sec
-1.0 deg/sec
-2.0 deg/sec
-4.0 deg/sec
-8.0 deg/sec
NonAdapt


Same Direction : 0.625 c /deg
mean
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
0 deg/sec
1.0 deg/sec
2.0 deg/sec
4.0 deg/sec
8.0 deg/sec
NonAdapt


Opposed Direction : 1.25 c /deg
mean
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
0deg/sec
-0.828deg/sec
-1.655deg/sec
-3.310deg/sec
-6.620deg/sec
NonAdapt


Same Direction : 1.25 c /deg
mean
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
0 deg/sec
1.0 deg/sec
2.0 deg/sec
4.0 deg/sec
8.0 deg/sec
NonAdapt


Opposed Direction : 2.5 c /deg
mean
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
0 deg/sec
-1.0 deg/sec
-2.0 deg/sec
-4.0 deg/sec
-8.0 deg/sec
NonAdapt


Same Direction : 2.5 c /deg
mean
The Ratio of Perceived Velocity to Test Velocity
150.0
100.0
50.0
0.0
0 20 40 60 80 100 120 140
Time (sec)
0 deg/sec
1.0 deg/sec
2.0 deg/sec
4.0 deg/sec
8.0 deg/sec
NonAdapt

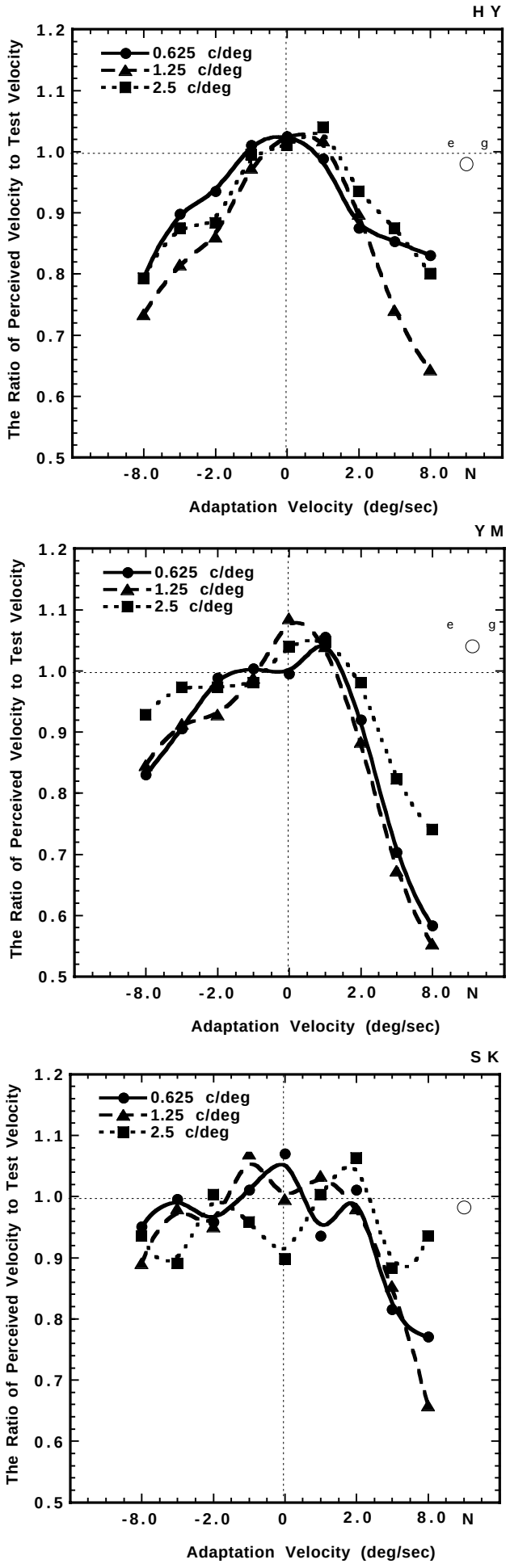


図11.8. 実験５の結果。各条件で最後に測定した比率を被験者別に示している。図の形式はほとんど図11.6と同様である。各パネルの○印は，順応無し(中性)条件の結果を，パラメータは空間周波数条件を示している。

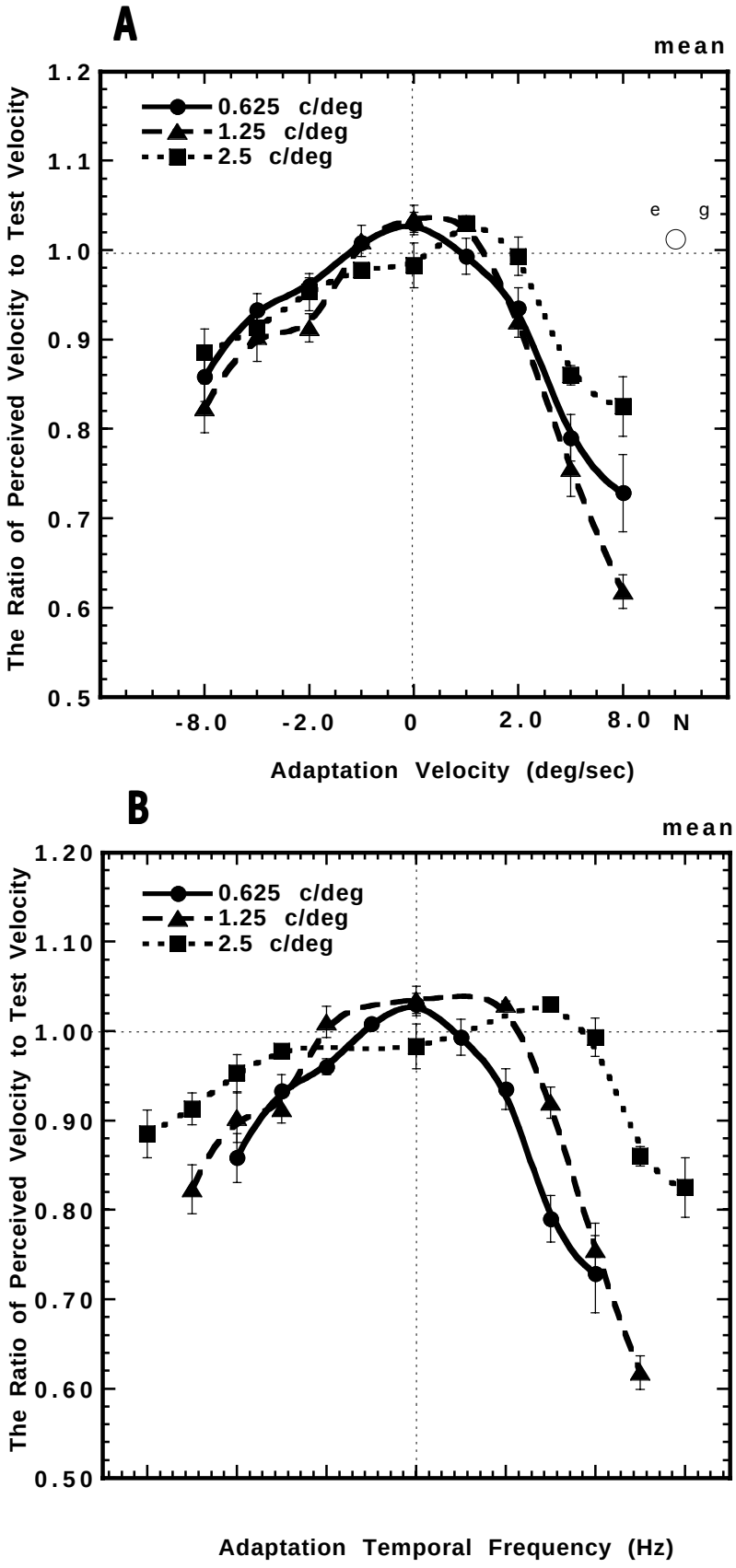


図11.9. 速度残効が順応刺激の速度に依存しているのか，時間周波数に依存しているを比較した図。図11.9Aは，図11.8の平均の図であり，順応刺激の速度の関数として示しているのに対し，図11.9Bは図11.9Aの横軸を時間周波数に置き換えた図である。

第12章　運動順応下の加速度の知覚に関する実験

前章では, 一定の速度に順応している事態で, ある運動刺激の速度がどのような大きさに知覚されるかについて調べたが, 本章では, 一定の速度に順応している事態で, 運動刺激の速度変化がどのように検出されるかについて調べる。ここで速度変化の検出とは, 加速や減速の知覚を意味しているが, 本章では加速の知覚のみを取り上げる。運動順応下で速度変化を検出する場合には, 2つの異なる知覚的過程が関与していると考えられる。1つは, 運動順応によって時間経過と共に知覚速度が変容する過程であり, 他の1つは速度変化を知覚する過程である。日常生活でいえば, 例えば, 自分の車をしばらく運転していた後に, 近隣の車が加速したか否かを判断するようなプロセスである。一見単純にみえるが, このようなプロセスにはかなり複雑な機構が関与していると考えられる。しかし, 前章までに取り扱った速度弁別や速度残効などの実験的知見を基礎とすれば, このような事態で我々が速度変化をどのように検出するか, ある程度の予測ができる。本章では, これまでの速度知覚の実験的研究の応用例としてこのような運動順応下の速度変化の検出の問題を取り上げる。

運動順応によって知覚速度が変容する過程については, 既に2. 7. 4及び前章の速度残効の研究において扱った。一般的知見としては以下の知見が得られている。テスト刺激の知覚速度は順応速度と共に減少するが, テスト刺激と順応刺激の運動方向が逆の場合には, その減少の程度が小さい。また運動順応による知覚速度の増加は, 同方向条件でかつ順応刺激がテスト刺激より低速の条件において見られる。他方, 速度変化の知覚の過程に関しては2. 7. 7において触れた。Gottsdanker, Frick, & Lockard(1961)は, 速度変化の弁別閾の実験を行ない, 弁別閾が増加速度と平均速度の比率に対応することを示し, 速度変化は直接的に知覚されるのではなく, 初速と終速の比較に基づくという二事象比較モデルを提唱した。他方, Schmerler(1976)は, (1)初速と終速の比率が小さければ, 加速したと判断する頻度が小さくなる, (2)減速は加速より知覚されやすい, (3)速度の急激な変化は緩慢な変化よりも容易に知覚される, 等を報告した。彼はまた, 緩慢な運動の変化は, 単一事象の崩壊によって知覚され, 二事象比較モデルによっては説明されないと述べた。両研究ではいずれも, 速度変化を検出するために数秒以内に終速が初速の2倍から3倍へと比較的急激に変化する刺激を用いたが, かつて筆者は, 複数光点の回転運動を用いて, もっと緩慢な速度変化について調べたことがある(田山, 1984b)。この実験では, 数十秒の呈示時間において終速が初速の2倍に達する以前に加速が検出されることが示された。また, この実験的研究では, 二事象比較モデル

と単一事象モデルをそれぞれグローバルマッチングとローカルマッチングに対応すると見なしたが, いずれのマッチングが妥当であるかを示すことができなかった。

これらの研究から, 運動順応下における速度変化の検出について, どのような予測を導きだすことができるであろうか。例えば, 一定速度の刺激に順応している状況で, その刺激が加速した場合, その加速的変化は, 順応無しの場合と比べて, 検出しやすいであろうか, それとも検出しにくいであろうか。順応無しの条件において速度変化が検出できる初速と終速に比べて, 順応速度の大きい条件では, 初速は順応によって減速して知覚されるが, もしも終速の知覚速度が順応の影響を全く受けないとすれば, 初速と終速の差は拡大して知覚されるので, 速度変化は検出しやすくなると考えられる。しかし, 終速の知覚速度も順応の影響を受けるとすれば, 速度変化が検出しやすいか否かは, 終速が順応の影響をどの程度受けるかに依存するであろう。次の問題に関してはどうであろうか。速度変化は, 初速と異なる速度で順応した場合に, 初速と同じ速度で順応した場合と比べて, 検出しやすいか否か。これらの過程は相当複雑であるため, 明確な予測はできないが, これまでの研究成果を踏まえてある程度の制約条件を設けると, ある程度の予測が可能である。以下にそれを示してみよう。

最初に, 順応関数を設定する。前章で示したように, テスト刺激の知覚速度は順応速度と共に減少し, 同方向では, 最も減少して半分程度の速度の大きさとして知覚される。また, テスト刺激の知覚速度は順応速度がテスト速度より小さい場合には増加し, また順応速度がある程度以上テスト速度より大きくなるとそれ以上は減少しないといえる。問題を簡略化するため, ここでは運動順応によって知覚速度が増加する条件は考えない。また, 順応刺激とテスト刺激の運動方向が同じ場合のみを考える。そうすると順応関数としては, 以下のような３つの条件を満たす単純な関数が考えられる(図12.1A参照)。まず第一に, (1)刺激の初速の知覚速度は, 順応速度が初速の1/2以下では変化しない。次に, (2)刺激の初速の知覚速度は, テスト順応速度が初速の1/2から2倍に増加すると, 1倍から0.5倍に減少する。そして最後に, (3)刺激の初速の知覚速度は, 順応速度が初速の2倍以上では初速の知覚速度は1/2となり, それ以上は変化しない。図12.1A においてHypothetical Perceived Initial Velocityと記した破線は, このような順応関数を示したものである。ここで, ある一定の時間(例えば5秒)の間に, この初速の知覚速度が1.5倍に達した時点で速度変化が検出される(この時点での刺激速度が速度変化の検出閾となる)と仮定してみよう。従来の研究から見ると, このような速度変化は比較的緩慢な変化であるといえる。図12.1AでHypothetical Perceived Terminal Velocityと記されている破線は1.5倍に達した知覚速度を示している。ここで, この知覚速度が1.5倍となる終速に対応する物理速度を逆算して推定してみると[注15)], 図12.1AでCalculat-

---

注15）この推定値の算出に関しては, 北海道大学大学院文学研究科の大津起夫教授の助力を得た。記して謝意を表する。

ed terminal Velocityと記されている太線が示す関数が導かれる。これが速度変化の検出閾になると考えられる。このようなモデルに従ってテスト刺激の速度変化がどのように知覚されるかという予測を計算によって求めた結果が，図12. 1Bである。この図の各曲線の形状は，図12. 1Aの太線と同じである。これは順応速度の関数として予測される速度変化の検出閾を示している。図12. 1Bのデータから，更に，初速に対する順応速度の比率の関数としてウェーバー比を求めると，図12. 1Cが示すように，３つの曲線が重なった１つの曲線が得られる。これは初速の大きさとは無関係に，初速に対する順応速度の比率が2.0前後のところで速度変化が最も検出されやすいことを示している。すなわち，速度変化は初速と順応速度の大きさが比較的近い場合に検出されやすく，その他の条件では検出しにくいということである。この予測が本当に成立するか否かは，実験を実際に行なうことによって検討することができる。以下では，2つの実験によってこの予測の妥当性を検討した。実験1では極限法を用いて，実験2では恒常法を用いて，運動順応下の加速の検出閾を測定した。

12.1　実験1(運動順応下の加速度の知覚に関する実験 I)

12. 1. 1　目的

運動順応下で速度の加速的変化がどのように検出されるかについて順応刺激条件とテスト刺激の初速の条件を組み合わせて調べる。速度変化の検出閾は極限法を用いて測定する。

12. 1. 2　方法

被験者　男子学生1名及び筆者の合計2名。両者とも眼鏡の着用によって正常な視力を有した。

刺激及び装置　順応刺激(AS)とテスト刺激(TS)は，共にモニター・スコープ(B31，岩通社製SS-5801)上に水平運動する正弦波縞である(図12. 2A参照)。モニターの垂直軸と輝度軸の端子は，それぞれ三角波100KHz，正弦波140Hzに設定された2台の周波数発生器と接続した。水平軸はDAコンバータを介してミニ・コンピュータ(DEC社製，PDP11/23)によって制御し，70Hzの鋸歯状波に設定した。刺激の呈示時間と速度は全てこのコンピュータによって制御した。観察距離は143cmで，モニターの大きさは視角にして縦×横＝4×5(deg)。全ての刺激は平均輝度8cd/m^2，コントラストは86.9％，空間周波数は0.4c/degであった。実験は暗室で行なった。

刺激条件　順応条件としては，ASの速度条件として－16，－8，－4，－2，－1，0，1，2，4，8，16deg/sの11条件を設けた(マイナス符号はASとTSの運動方向が逆の条件を表す)。また，中性(順応無し)の条件として，正弦波縞に代わってモニター全体に一様の低い輝度を与える

中性条件を設けた。これを含めると順応条件は合計12条件である。TSとして5秒間内に速度が直線的に増大していくものを用いた。TSの初速度の条件として，低速(2deg/s)，中速(4deg/s)，高速(8deg/s)の3条件を設けた。TSの運動方向は左水平方向のみを用い，ASの運動方向は左右の水平方向を用いた。従って，順応条件と初速条件を組み合わせると刺激条件は合計36条件となる。

手続き　被験者は最初に2分間の暗順応を行なった後，両眼でASを2分間観察した。続いて，モニター中央にある小さい赤点(直径1mm)を注視しながら，5秒間のTSと20秒間のASを交互に観察した。なお，合図のために，TSの呈示前にはクリック音が1回，呈示後にはクリック音が2回鳴った。同時に，TSの呈示前後には0.5秒間，モニター上に一様の輝度面が与えられた。TSの呈示の後，ASが20秒間呈示されたが，その間に，被験者はTSに対する反応した。これは，3つの数値，すなわち“0”(変化無し)“1”(変化有り)“2”(わからない)から1つを選択して口述するものである。これを1試行とし，これが連続的に繰り返された。測定法としては極限法を用いた。順応条件と初速条件が固定された1つのセッションでは，TSの速度の変化が確実に検出されない刺激に始まって試行毎に加速の変化勾配が大きくなっていく2つの上昇系列と，確実に速度変化が検出される刺激に始まって試行毎に加速変化勾配が小さくなっていく2つの下降系列より構成される4つの系列から成っている(図12.2B参照)。上昇系列では，反応が0(もしくは2)から1へ変化するまでTSの速度勾配が上昇し，下降系列では，反応が1(もしくは2)から0へ変化するまで速度勾配が下降した。各系列の最初に呈示されるTSの加速の勾配は，予備実験のデータに基づいて，最適と思われるものが選択された。上昇系列では，TSの呈示回数を判断の手掛りとしないよう，系列の先頭から1～5回の範囲で一定速度の(加速のない)TSを呈示した。TSの速度変化関数は1次関数で，各試行における変化のステップはTSの終速によって調整し，増加減少のステップの大きさは初速条件によって異なっている。1条件についての測定が1セッションであり，1セッションでは4つの系列の実験をランダム順に連続して行なったが，その際に前半2系列と後半2系列が同一系列にならないようにした。1セッションを終了するのに平均25分程度の時間を要し，セッション毎に若干の休憩をはさんだ。各被験者は，合計36セッションの実験に参加した。

12. 1. 3　結果と考察

被験者の反応が移り変った0(下降系列)または1(上昇系列)に対応する4つのTSの終速の平均値を各条件毎に求め，その値と初速の差を速度変化の検出閾とした。この検出閾は速度弁別閾と似ているが，速度の変化が連続的であることが速度弁別閾と異なる。これをプロットしたのが図12. 3である。この図のAとBは各被験者の結果，Cはそれらの平均の結果である。図の横軸はTSの初速に対するAS速度の比率を示している。水平に引かれた3本の破線は，中性条件の検出閾である。図に示されているように両被験者の反応傾向は似ているため，

以下では，図12．3Cに示した平均値の結果を中心に考察を進める。中性条件の検出閾は，低速，中速，高速条件の順に，それぞれ0.89，1.25，2.80deg/sであり，速度変化は初速の1.5倍に達する以前に検出された。その他の順応条件では，初速の1.3倍から2.1倍の範囲で速度変化が検出された。図より明らかであるが，速度変化の検出閾は，初速に対するAS速度の比率が1もしくは−1の条件において，最低値を示した。低速条件（2deg/s）の検出閾は，同方向条件で0.77deg/s，逆方向条件で1.05deg/sであった。これらの条件では，速度が1.6倍に達する以前に速度変化が検出された。これらの検出閾は，静止縞に順応した場合（0deg/s）よりも低く，中性条件の検出閾とほぼ同じ値を示している。他の初速条件においても，逆方向の中速条件を除くとほぼ同じ傾向が認められる。検出閾が最も高い条件は，低速，中速条件では16deg/s，高速条件では，同方向において2deg/s，逆方向において16deg/sの順応条件であった。ただし検出閾は各方向条件において2種類のピークをもっている。1つは比率が1よりも大きいか−1よりも小さい条件である。他の1つは比率が1よりも小さいか−1よりも大きい条件である。運動方向の違いによる検出閾の曲線は必ずしも対称形をなしていない。これは速度変化検出における部分的な方向の選択性を反映している。

検出閾から変化率（（終速−初速）／初速）が条件毎に算出され，これを図12．3Dに示した。この変化率は，速度弁別実験等で得られるウェーバー比に対応するので，ここでもわかりやすさを考慮してウェーバー比と呼ぶことにする。中性条件におけるウェーバー比は，低速，中速，高速条件の順に，0.36，0.27，0.30であった。McKee, Silverman, & Nakayama（1986）の実験で見いだされたウェーバー比は0.06であり，それに比べると，これらの値はかなり大きい。この違いは緩慢な速度変化の連続性に基づいていると考えられる。ウェーバー比の違いは，初速条件間よりも初速条件内の方が大きい。例えば，低速条件のウェーバー比の最小値は0.33（AS速度2deg/s）であり，最大値は0.72（AS速度16deg/s）であった。これらウェーバー比のAS速度間の違いは，ほぼ検出閾の違いに対応し，同じ初速条件の中では比率が1または−1の順応条件において最小値を示した。

この実験では，速度変化の検出閾は初速とAS速度が同じ場合，その比率が1.0において最小であることが示された。冒頭では，初速とAS速度の大きさが比較的近い場合に速度変化の検出が最小になることを予測した。従って実験の結果は，予測に近い内容であったといえる。しかし，より厳密にいえば，冒頭では，初速に対するAS速度の比率が2.0において検出閾が最小となり，また，この比率において中性条件よりも検出閾が小さくなることが予測された。実験結果はこの予測と異なるものであった。ただし，この実験1は，被験者の数も少なく，データの数も少ないため，実験結果の信用性がやや乏しい。そこで次の実験2では方法を変え，また多くの被験者を用いて同様の実験を行なってみた。

12.2　実験2(運動順応下の加速度の知覚に関する実験 II)

12. 2. 1　目的

実験1と同じ実験を, もっと多くの被験者を用いて追試する。速度変化の検出閾は恒常法を用いて測定する。

12. 2. 2　方法

被験者　男子学生8名, 女子学生7名の合計15名。いずれも正常な視力を有した(矯正視力を含む)。

刺激及び装置　モニター・スコープを異なるもの(P31, ソニー・テクトロニクス社製, 608)に取り替えたことを除いて, 実験1と全く同じであった。

刺激条件　順応条件の12種類, 並びにTSの初速条件の3種類は実験1と全く同様であった。TSとしては, 実験1の結果で得られた各条件における検出閾に相当するTSを中間として, その前後の速度変化勾配(すなわち終速)が異なるTSを9つ選択して用いた。

手続き　被験者を3つの初速条件に5名ずつランダムに割り当てた。ASとTSの呈示時間は実験1と同じであった。9つのTSをランダム順に並べて, それを2回連続して繰り返し, 1セッションに2回呈示した。よって1セッションの試行は18回であった。セッション内ではAS速度とTSの初速が固定された。被験者の課題は, 各TSにおいて速度変化があったか否かを二肢強制選択的に口頭で答えることであった。各被験者は12セッションで合計216回の試行に参加した。所要時間は平均2.5時間であった。他に関しては実験1と同様であった。

12. 2. 3　結果と考察

被験者の反応をすべて集計し, TSの呈示回数に対する正反応(変化有りの反応)の回数の比率を求めた。速度変化の検出閾は, 最小自乗法によって, この比率が50％に対応するTSの終速から推定し, その値と初速の差を算出して求めた。図12. 4Aはその検出閾を条件毎に示したものである。図の形式は図12. 3Cと同様である。中性条件の検出閾は, 低速, 中速, 高速条件の順に, それぞれ0.92, 1.51, 3.22deg/sであり, 速度変化は初速の1.5倍に到達する以前に検出された。その他の順応条件では, 初速の1.3倍から1.9倍の範囲で速度変化が検出された。図12. 3Cと比較するとわかるように, これらは実験1と全く同様の結果である。図12. 4Aにおいても, 初速とAS速度の比率が1もしくは−1における検出閾が全体的に低い値を示している。低速条件の比率1における検出閾は1.04deg/s, 比率−1における検出閾が1.10deg/sであり, 中性条件とほぼ同じ値であった。同方向の中速, 高速条件においてもほぼ類似した傾向が認められ, 比率1では検出閾は低かったが, 逆方向においてはその傾向は顕著ではない。

逆に検出閾が最も高かったのは, 同方向の低速, 中速, 並びに逆方向の高速条件では16deg/sの順応条件であった。また同方向の高速条件における検出閾の最大値は2deg/sの順応条件であった。これらの結果も実験1とほとんど同じである。異なるのは逆方向の高速条件における検出閾の結果であった。

ウェーバー比((終速−初速)／初速)を算出して示した結果が図12. 4Bである。中性条件におけるウェーバー比は, 低速, 中速, 高速条件の順に, 0.38, 0.32, 0.33であった。低速条件のウェーバー比の最小値は比率1で0.41, 最大値は比率8で0.64であった。中速条件のウェーバー比の最小値と最大値は, それぞれ比率1で0.36, 比率4で0.61, 高速条件の最小値と最大値は, それぞれ比率1で0.28, 比率1/4で0.42であった。これらのウェーバー比にみられるAS速度間の違いは, 実験1と同じであり, 検出閾の違いにほぼ対応している。

以上の結果は実験1とほぼ同様であり, 検出閾, ウェーバー比共に, 初速とAS速度が同じ条件において相対的に低い値を示した。すなわち, AS速度とTSの初速が同じ条件において速度変化が最も検出しやすいことを示している。

12.3 全体的考察

実験結果は以下のように要約できる。(1)速度変化の検出閾の結果より, 中性条件では, 速度変化は初速の1.5倍に達する以前に検出された。順応有りの条件では, 初速の1.3倍から2.1倍の範囲で速度変化が検出された。(2)中性条件を除くと, 運動順応下では, 初速と順応速度が同じ場合に速度変化の検出閾が最も低く, この条件において速度変化は検出されやすかった。逆に速度変化の検出閾は, 順応速度が初速よりも大きい場合と小さい場合の2種類のピークをもち, このピークにおいて速度変化は検出しにくかった。(3)これらの順応効果は, 順応刺激とテスト刺激の運動方向の同逆にかかわらず認められたが, 同じ方向の場合にはそれが特に顕著に認められた。これは速度変化の検出に関わる部分的な方向の選択性を示す。(4)速度変化が検出される場合のウェーバー比は, 速度変化の検出閾にほぼ対応し, 順応条件によって変動した。以下ではこれらについて考察してみる。

結果の(1)を過去の研究と比較すると, まず直線運動を用いたGottsdankerら(1961)やSchmerler(1976)の実験では, 刺激速度が数秒内に2倍から3倍に達した時点で検出され, 回転運動を用いた筆者の実験では(田山, 1984b), 呈示時間数十秒で速度変化は初速の2倍に達する以前に検出された。本研究では, テスト刺激の呈示時間が5秒と比較的短いが, ほとんどの条件では初速の2.0倍に達する以前に速度変化が検出された。すなわち過去の研究に比べて, 本研究の実験では, 速度差がかなり小さい内に速度変化が検出されたといえる。従って, 速度変化の検出のために刺激速度の変化率のような直接的手掛りよりも, 例えば刺激の初速と終速を比較するというような間接的な手掛りを用いた可能性が考えられる。しかし, 本研

究のように運動順応下で速度変化が検出される事態では，刺激速度の実際の物理的変化ではなく，刺激速度に対する知覚速度の変化を考慮しなければならない。Gottsdanker ら（1961）は，速度変化の弁別閾は増加速度と平均速度の比率に対応すると述べた。本研究では結果の(4)に示したように，速度変化が検出される場合のウェーバー比は，順応条件によって変動した。これは速度変化の検出が初速と終速という物理的な速度の比率に基づいていないことを示している。

結果の(2)は，冒頭に示したモデルからの予測と比較すると，類似性と相違性の両方を示している。冒頭のモデルでは，初速と順応速度がほぼ同じ程度の条件において速度変化の検出閾が相対的に低くなることが予測され，これは実際の実験結果においても示された。このような類似性は，速度変化の検出が，初速と終速という物理的速度の比率ではなく，知覚的速度の比率に基づいて決定されることを示唆するものである。しかし，実験結果とモデルからの予測との相違性は，もっと異なるメカニズムが関与していることを示唆している。すなわち，順応関数としてどれほど精密な関数を用いたとしても，初速と順応速度の比率が1.0になる条件で速度変化の検出閾が最小になる，ということは冒頭のモデルから予測できないということである。この速度変化の検出閾が比率1.0において最小になるということは，人間の速度変化に対する感受性がそれまでの順応状況に依存しており，そこからどれほど変化したかに対して鋭敏であることを示唆している。それまでの順応状況と異なる初速をもつ刺激が突然現われた場合，それ自体は大きな変化であっても，その刺激の速度が徐々に変化することは大きな変化として知覚されないのかもしれない。

筆者は，当初，この速度変化の検出に関する実験結果を，速度残効と同様に，パターン・チャンネルとフリッカー・チャンネルの出力比によって説明するモデルを考えた。しかし，上に示したように，速度変化の検出の問題は，知覚速度の大きさの問題と同様に考えることのできない複雑性を内包している。そのため，速度残効の結果を説明するモデル（ 例えば，Smith，1985; Smith & Edgar，1994）はそのままの形では適用できない。速度残効の研究においても，部分的な方向の選択性がなぜ生じるのかまだ十分に説明されていない。結果(3)に記した速度変化の検出における部分的な方向の選択性については，それがなぜこのような形になるのか，それを説明するのは現段階では困難であり，今後の課題であるといえよう。

しかし本章では，運動順応下における速度変化がどのように検出されるかについて，前章までの速度弁別や速度残効等の運動知覚の研究知見から仮説的モデルを構築し，ある程度の予測を立てることができた。また，本章において示した実験によって，運動順応下において速度変化がどのように検出されるかについて明らかな実験結果を手に入れた。これらの知見に基づけば，運動順応下で速度弁別する場合にどのような結果が得られるかについても，ある程度の予測が立てられる。その予測の検証は今後の課題としたい。

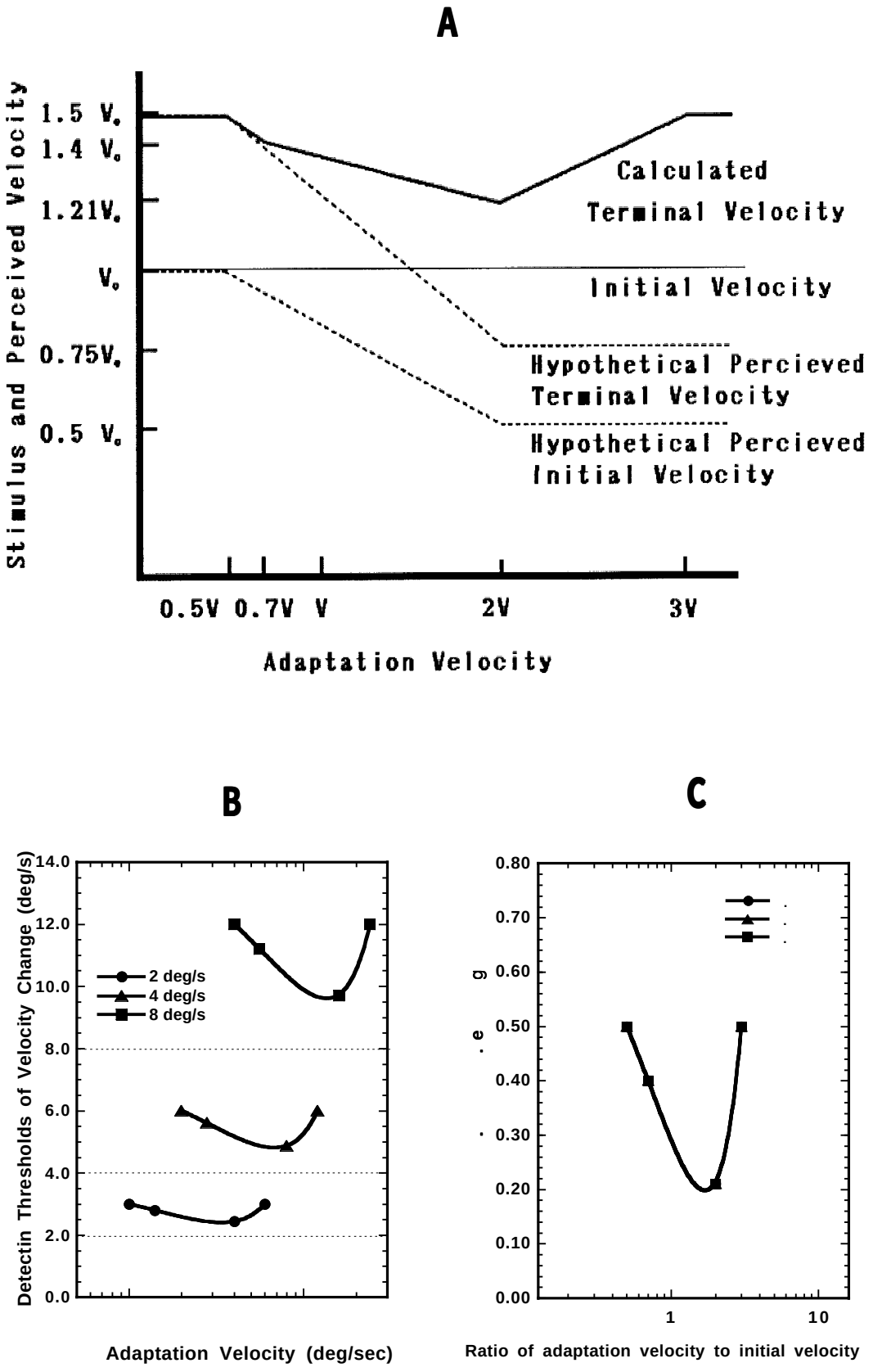


図12.1. A: 速度変化検出のモデル。実線は実際速度。破線は知覚速度を示している。B: 予測される順応速度の関数としての検出閾。C: 初速に対する順応速度の比率の関数としてウェーバー比。A,B,Cは，いずれも順応刺激の運動方向がテスト刺激と同じ条件の場合を示している。

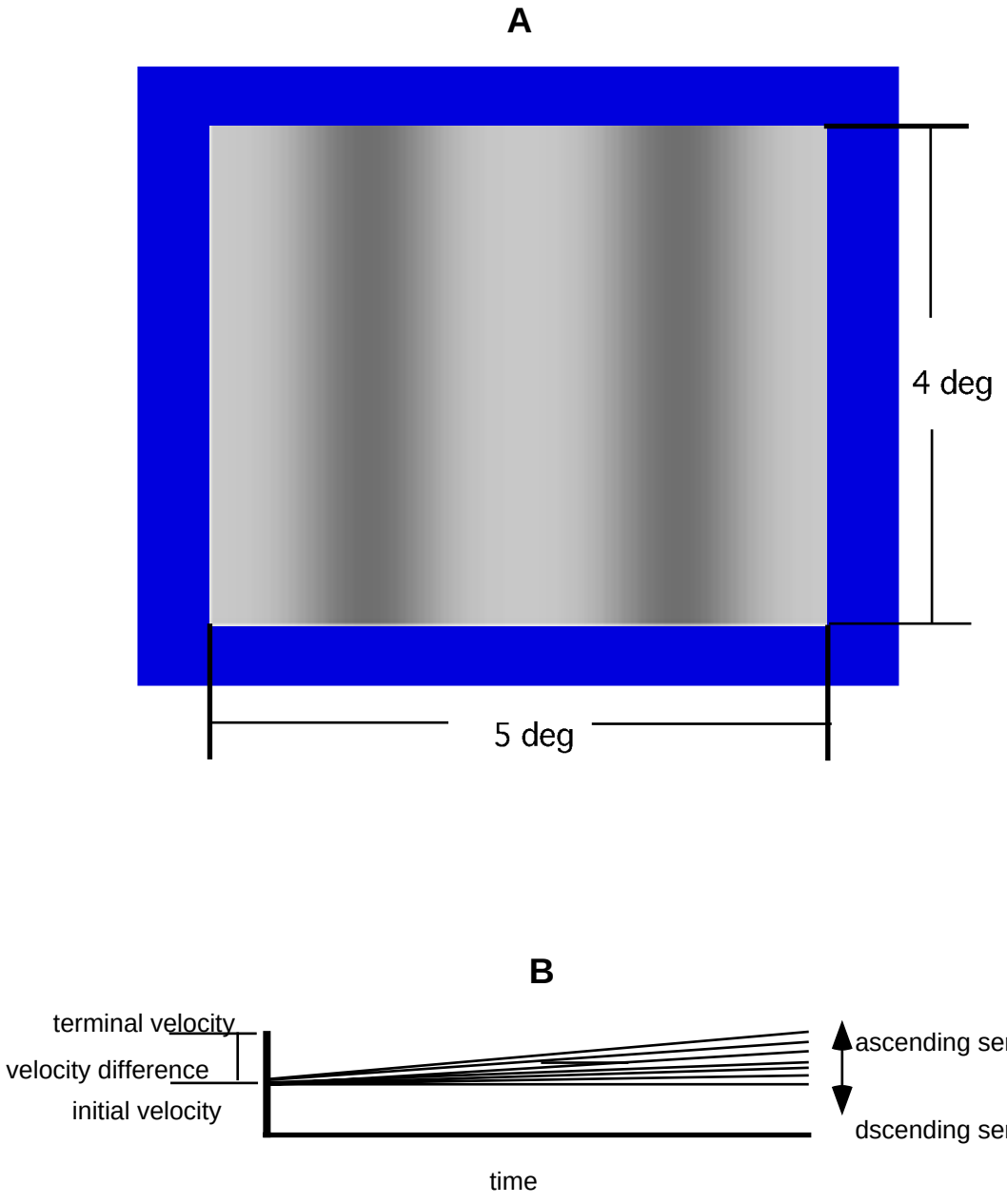


図12.2.　A: 実験で用いた水平運動する正弦波縞。B: テスト刺激の上昇系列と下降系列の速度変化勾配。

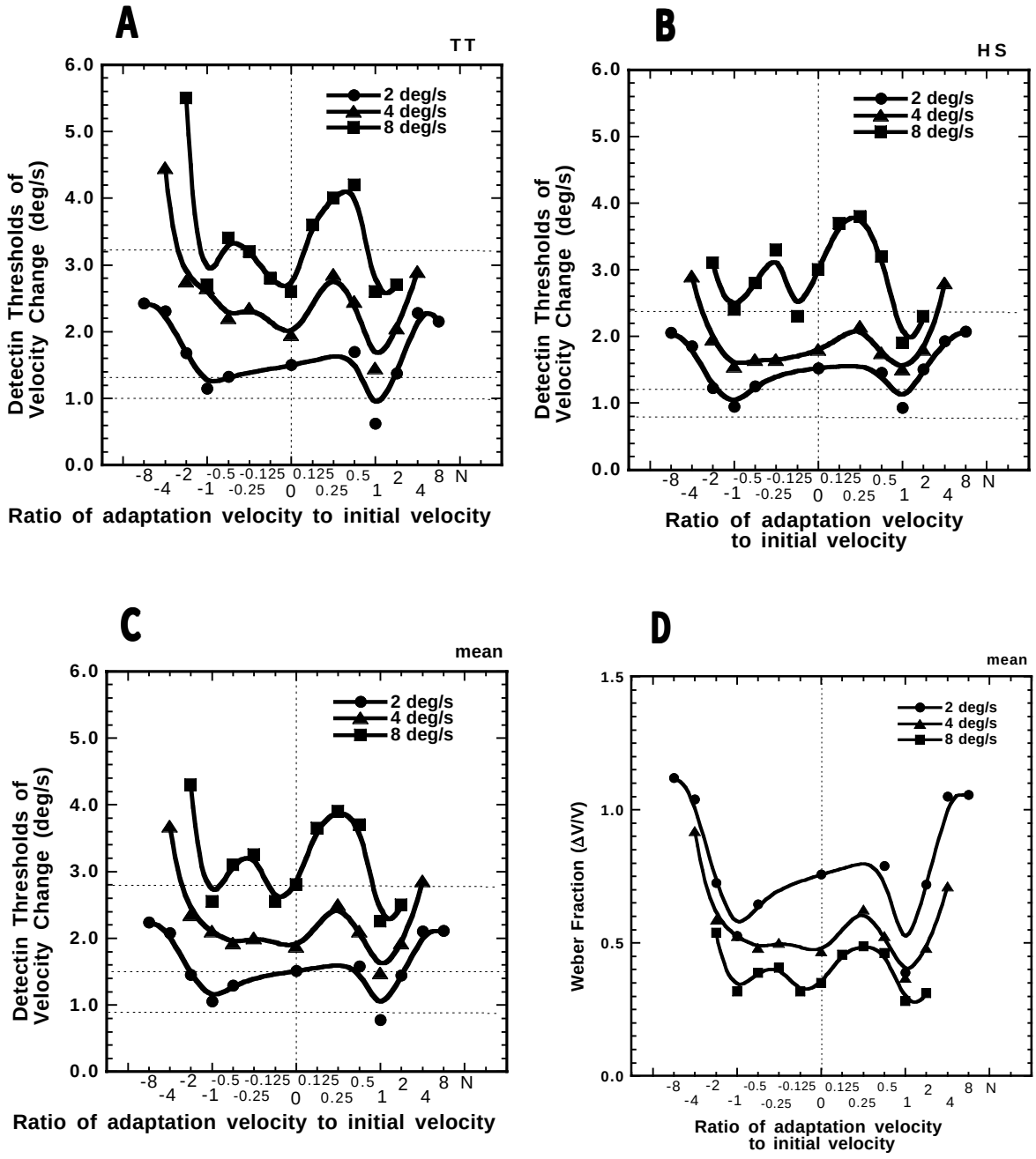


図12.3. 実験１の結果。テスト刺激の初速に対する順応速度の比率の関数としての速度変化の検出閾。AとBは各被験者の結果，Cはそれらの平均を示している。Dは，横軸はCと同じであるが，縦軸は変化率(ウェーバー比)に変換された。各パネルにおいて，水平に引かれた3本の破線は，中性条件の検出閾である。パラメータはテスト刺激の初速を示している。

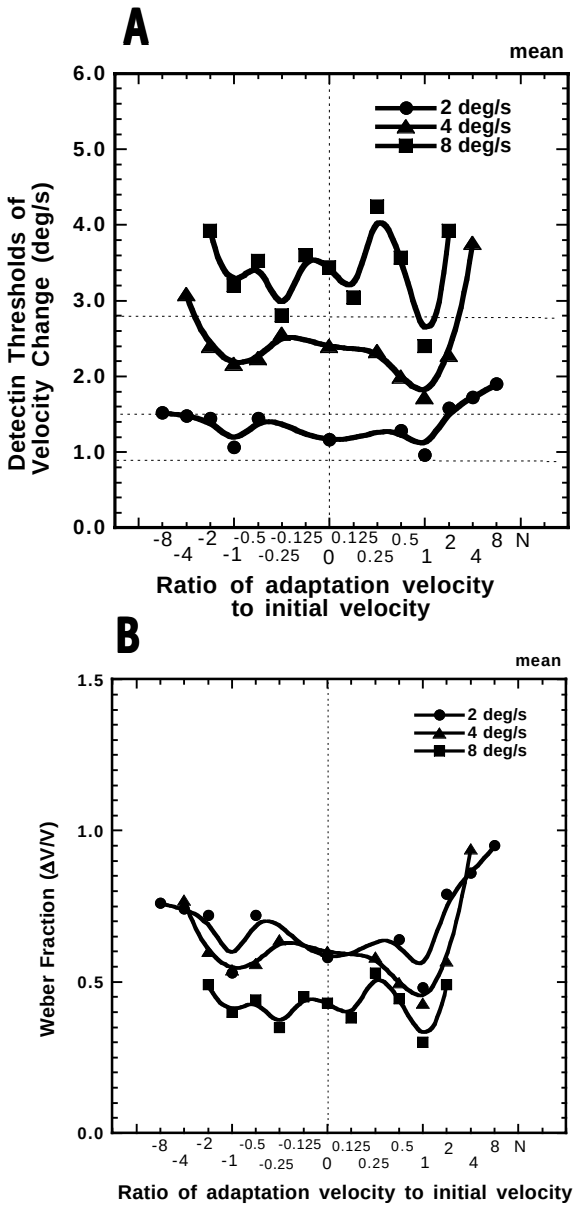


図12.4.　実験２の結果。A:　テスト刺激の初速に対する順応速度の比率の関数としての速度変化の検出閾の平均。水平に引かれた3本の破線は，中性条件の検出閾である。B:　同関数としてのウェーバー比の平均。いずれのパネルにおいても，パラメータはテスト刺激の初速を示している。

第III部　運動知覚のモデルと総合的考察

第13章　運動知覚のモデルと シミュレーション分析

速度がどのように符号化されるを明らかにするため, 前章まではこの問題に取り組んだ様々な心理物理学的実験について述べてきた。しかし, 実験結果のみによって, 速度符号化の内的過程について踏み込んだ探求ができるとは必ずしも限らない。それらの過程をより深く理解するためには, それらの実験結果を生理学的知見や計算論的モデルと照らし合わせてみることもまた重要である。本章では, 計算論的モデルによるアプローチを採用し, 速度符号化の過程に関する計算論的なモデルを作成し, そのモデルに従って速度符号化の過程と被験者の知覚的判断をシミュレートし, その結果と実験結果を比較してみる。

第5章で述べたように, 本章では, 様々な現象を同一の原理で説明するようなモデルを想定していない。無論, 同一の原理で働くモデルによって多くの速度知覚の現象が説明できるとすれば, それはそのモデルの妥当性や信憑性を高めることになる。しかし, それは実際上かなり困難なことである。以下では, 第7章から第11章にかけて示した実験結果を説明するモデルを作成し, それらのシミュレーション実験の結果を報告する。結果的には, 第7章(速度弁別), 第8章(知覚速度と空間周波数), 第10章(速度対比), そして第11章(速度残効)の実験に関わるモデルは, いずれも2つの時間周波数チャンネルの出力の比率が知覚速度となるという同一の原理を仮定している。各々に関してシミュレーション実験を行ない, それぞれの結果を実験結果と比較した。以下の13. 1はそれを示したものである。このモデルではSmith & Edgarのモデルと同様, テスト刺激の空間周波数を固定し, 実際上, 時間周波数の変化が速度の変化と見なすことができることを想定した。第9章(知覚速度の時間的側面に関する実験)の実験結果に対しては, それとは異なる原理を仮定したモデルを作成した。それは, この実験結果については, これらを固有に説明するモデルを作成した方がよいと考えたからである。13. 2では, そのモデルに基づいたシミュレーション実験の結果を実験結果と比較している。

13.1　速度符号化のモデル

4. 3. 2に示したように, Smith & Edgar(1994)は, 知覚速度が2つの時間周波数チャンネルの出力の比率で表わされることを仮定したモデルを提出した。このモデルはもともと速度残効の結果を説明するためのものであるが, それが速度符号化のモデルである以上, その他の速

度知覚の現象についても説明ができるはずである。本章では，彼らのモデルの細部の妥当性を厳密に検討することを目的としてはいない。それは本研究の主旨にそぐわないからである。例えば，彼らが仮定した数式の細部の変数の妥当性を検討しても，モデル自体を異なる現象に拡張して考えた場合に，数式の当てはまりの良さ等は議論の対象にならないであろう。ここで，彼らのモデルの妥当性を検討するとは，2つの時間周波数チャンネルの出力の比率という仮定が大局的にみて正しいか否かを検討するということである。この基本的仮定が，様々な速度知覚の現象に適応できるかどうかを検討してみる。これはかなり緩やかな基準で彼らのモデルを吟味することに他ならない。従って，それは，彼らのモデルの前提となっているHarris（1980）のモデル，あるいは時間周波数チャンネルの数に関する研究（例えば，Moulden, Renshaw, & Mather, 1984; Thompson, 1983; Kulikowski & Tolhurst, 1973, その他1．2．6参照）についても検討することを意味している。

13．1．1　基本関数

Smith & Edgar（1994）は2種類の時間周波数チャンネルとして，ローパスとバンドパスの特性をもつ2つの時間周波数フィルタを仮定した。彼らが用いた2つのフィルタの関数は以下の関数であった。

$$S_L(\omega) = 15000\,Exp\left(\frac{-0.5(\omega+50)^2}{172}\right) \qquad (13.1)$$

$$S_B(\omega) = 300\,Exp\left(\frac{-0.5(\omega-10)^2}{24+\omega}\right) \qquad (13.2)$$

S_Lはローパス・フィルタ，S_Bはバンドパス・フィルタの感度を示している。またωは時間周波数を表わしている。これらの関数は図4．12Aに示すような感度をもっており，（13.1）式を分母に（13.2）式を分子にとって，それらの比率を時間周波数の関数として求めると，図4．12Bのようになる。この比率が知覚速度に対応する。本研究では，Smith & Edgarのフィルタとは異なり，各フィルタの感度が最大で1.0となるという制約を設けた。すなわち，感度は最高感度で1.0の働きをすると仮定する。本研究では最初に，2つの時間周波数フィルタが，以下のような単純なガウス関数で表わされる感度をもつことを仮定した。

$$S_L(\omega) = Exp\left(-\frac{(\omega/8)^2}{2}\right) \qquad (13.3)$$

$$S_B(\omega) = Exp\left(-\frac{(\omega/4-2)^2}{2}\right) \qquad (13.4)$$

S_L, S_B, そしてωは上と同様である。これらは図13．1Aに示すような感度をもつ時間周波数フィルタである。速度に対する感度は2つの関数の比率で表わされるため，それを時間周波数の関係として示すと，図13．1Bのようになる。これら図13．1Aと図13．1Bを図4．12Aと図

4. 12Bと比較すると，似ていることから，(13.3)式と(13.4)式はSmith & Edgar(1994)の（1）式と(2)式と相当異なるようにみえるが，本質的な違いはそれほどない同じガウシアン・フィルタであるといえる。

13. 1. 2　速度弁別の結果を説明するモデル

ここで第7章で扱った速度弁別の過程をモデル化してみる。速度弁別におけるウェーバー比は，どの時間周波数においても一定というわけではなかった。本研究では速度弁別の典型的な結果として図7. 6Bが得られたが，これらは空間周波数の影響が示されているため，これを更に空間周波数条件をプールし，同じ速度条件の結果を平均すると，図13. 2Aの結果が得られる。これは空間周波数の影響を省いた速度弁別における典型的な結果とみなすことができる。ここではこれをシミュレーション実験の比較対象となる実験結果とする。

次にモデルについて考える。もしも，我々の視覚系が，(13.3)式と(13.4)式のような基本関数が示す感度に従って速度弁別を行っているとしよう。例えば，各時間周波数(速度)において5％の時間周波数(速度)の違いが，各チャンネル(またはフィルタ)で，どれほどの感度差となるか，それを時間周波数(速度)の関数として計算してみる。結果は図13. 2Bのようになる。ここで2つの刺激の速度弁別はこれら2種類の感度差の合計に依存して弁別されると考えてみる。ただし，感度差はそれ自体，マイナス値を含んでいるので計算に適さない。そこで，感度差それ自体ではなく感度差の2乗和の平方根を求めてそれを感度を代表する値とする。2乗和の平方根は，統計学においてもしばしば使用されており(例えばSD)，また運動検出のモデルとしても採用されているため（例えば，Adelson & Bergen，1985)，感度の代表値と考えても差し支えないであろう。しかし，2乗和の平方根が感度の大きさを代表しているとしても，その値は図13. 2Aの速度弁別閾とそのままでは比較できない。感度と閾値は逆数の関係にあるからである。そこで2乗和の平方根の逆数を時間周波数の関数として求める。以下の式に基づいてそれを計算してみる。

$$Disc(\omega, d) = \frac{1}{Sqrt((S_L(1.05\omega) - S_L(\omega))^2 + (S_B(1.05\omega) - S_B(\omega))^2)} \qquad (13.5)$$

結果は図13. 2Cに示されている。横軸は対数で示してあり，数字の1は時間周波数ω＝10に相当する。図13. 2Aのデータは，テスト刺激の空間周波数が1c/deg前後であったため，きわめて大雑把であるが，図13. 2Aの横軸の10の値は図13.2Cの1の値に対応していると考えてもよいであろう。図13. 2Aと図13. 2Cは，実験結果とシミュレーションの結果であるが，これらはきわめて類似した分布型を示している。これは，基本関数及び速度弁別の過程に関する仮定がおおよそ妥当であることを意味している。シミュレーションの結果では，基準を5％の時間周波数(速度)の違いとして設定したが，それを他の数値に置き換えても(例えば10％

に置き換えても), 分布の型にそれほど大きな違いが生じないことが確かめられている。また, Smith & Edgar(1994)の速度残効のモデルでは, 2つの感度の内の最大値が採用されている。ここでもそれを真似て, 感度差の2乗を比較し, どちらか大きい方の値を採用するというシミュレーションも行ってみた。その結果は図13. 2Dに示した。図13. 2Cと比べてそれほど大きな違いはない。また, 試みとして, 基本関数を若干変更して図13. 2Cと同様のシミュレーションを行なってみた（$S_B = Exp[-(\omega/6-3)^2/2]$を使用したことを除いて, 他は変わらない)。分布の型は大きく異なり, 図13. 2Eの結果が得られた。一見, この図13. 2Eの方が, 速度弁別の実験結果に近いようにみえるが, 必ずしもそうとはいえない。例えば, Takeuchi & De Valois(2000)は, 明所視と暗所視の速度弁別を比べ, 明所視では図13. 2Eよりも図13. 2Cのように, 2段階のステップを踏む同調曲線が描かれることを示している。また, 時間周波数弁別の研究においては, 図13. 2Cとはやや形は異なるが, 2段階のステップを踏むという結果がしばしば報告されている(例えば, Mandler(1984))。

上の速度弁別の過程のモデル及びシミュレーション実験において問題があるとすれば, 感度の大きさを示すために2乗和の平方根の逆数を用いた点である。感度の大きさを示す代わりに, 各時間周波数に対する感度の比率がいつも等しい場合に, 速度弁別閾が具体的にどのような値を取るかを計算によって求めるという方法が考えられる。そのようなシミュレーションも原理的には可能であるが, それは今後の課題としたい。

13. 1. 3　知覚速度に及ぼす空間周波数の影響を説明するモデル

次に第8章で示したテスト刺激の空間周波数の違いによって知覚速度が変化するという結果を説明するモデルを考える。ここでも, 13. 1. 1に示した基本関数を使用して実験結果を説明するモデルを構築する。比較すべき実験結果として図8. 7Aと図8. 7Bを参照する。これらは, 空間周波数の違いによって知覚速度が異なることを示しており, 空間周波数が高い条件ほど, 知覚速度も大きくなることを示している。図8. 7Aと図8. 7Bの違いは, 知覚速度の比率を時間周波数の関数として示しているか, 空間周波数の関数として示しているかの違いである。ここではこれらを図13. 3A, 図13. 3Bとして再び掲載した。ただし, これらの図は, シミュレーションの結果との比較を容易にするため, 縦軸と横軸の対数表示をいずれも普通表示に変換してある。

ここでもまず, 速度に対する感度は(13.3)式と(13.4)式の比率で表わされ, 図13. 1Bのようになることを基本的前提としている。(13.3)式と(13.4)式の比率に代入するωに対して, それをωと空間周波数υの関係式によって置き換えることを考える。これはωがυによって何らかの変化を受けるからである。ここでは次のような単純な影響関数(influence function)を考えてみた。

$$F(\omega,\upsilon) = Log(\omega) + Log(\upsilon) \qquad (13.6)$$

(13.3)式と(13.4)式の比率の式の中で，ωを上式で置き換えると，以下の(13.7)式が成立する。

$$Velo(\omega,\upsilon) = \frac{S_B[F(\omega,\upsilon)]}{S_L[F(\omega,\upsilon)]} \qquad (13.7)$$

$$RatioVelo(\omega,\upsilon) = \frac{Velo(\omega,\upsilon)}{Velo(\omega,0.625)} \qquad (13.8)$$

実験では0.625c/degを変化刺激として，その速度を様々なυを有するテスト速度にマッチングさせたため，知覚速度の比率は(13.8)式によって与えられる。シミュレーションはこの式に実際に実験で用いた時間周波数ωと空間周波数υの数値を代入することによって実現される。その結果は，図13．3Cと図13．3Dである。これらは実験結果の図13．3Aと図13．3Bの形式にほぼ対応している。比較してみると，きわめて類似しているのがわかるであろう。上の(13.7)式でローパス・チャンネルは全く関与しないと見なし，$S_L[F(\omega,\upsilon)]$に1を代入して消去すると，僅かであるが更に実験結果に類似した結果が得られる。このことは，知覚速度に及ぼす空間周波数の影響がバンドパス・チャンネルのみの影響によることを示唆する。後に示すが，これは速度対比と同様の結果である。ただし，上で最初に述べたように，これらのモデルは(13.3)式と(13.4)式の基本関数を使用しているが，(13.6)式を用いなければならないという必然性は何もなく，また(13.7)式の代わりに他の関数を用いても同様の結果が得られる可能性は残されている。(13.6)式は実験データに近似させるために試行錯誤した結果，求められた関数式である。従って，このシミュレーションは実験結果がきわめて簡単な数学的関数によって説明できることを示しただけにすぎないのかもしれない。

13．1．4　速度対比の結果を説明するモデル

次に第10章で扱った速度対比の結果を説明するモデルを作成してみる。比較すべき実験結果として，図10．3の平均の図を参照する。比較のため，この図をやや縦長に変形して，図13．4Aに再び掲載した。また，この図13．4Aにおいても，シミュレーションの結果と比較しやすくするため，図10.3の横軸の対数表示を普通表示に変換した。図13．4Aでは，横軸の誘導速度0deg/s，縦軸の比率1.0を原点として，左上と右下のデータが点対称となっており，左上から右下にかけて逆S字型をしたきわめて均整のとれた結果であった。誘導刺激とテスト刺激が同じ運動方向の場合，誘導速度と共にテスト刺激の知覚速度は増加するが，やがて減少に転じる傾向が認められた。逆方向においては，それとは逆に，知覚速度が増加から減少に転じる傾向が認められた。

この結果を説明するモデルの基本的原理は上と同じであり，2つの時間周波数フィルタとして，ローパスとバンドパスのフィルタを仮定し，それらの感度が(13.3)式と(13.4)式で示されると考える。これらのフィルタが，速度対比によって，どのような影響を受けるかを考えてみる。すなわち，誘導刺激によって，当該刺激の速度符号化に関わるローパス・フィルタとバ

ンドパス・フィルタのいずれが影響を受けるのか, それとも両方共に影響を受けるのか, また逆方向についてはどのような過程が関与するのか, 等について考える必要がある。ここではまず, 速度対比によって両フィルタが共に影響を受けると仮定してみよう。また, 逆方向の問題は不問にして, 同方向のみに関してどのような影響を受けるかを考えてみよう。モデル化にあたっては, この速度対比によって, 誘導速度に応じてどの程度感度が変化するのかを示す関数を仮定する必要がある。そのような関数をここでも影響関数(influence function)と呼ぶことにする(Tayama, 2001)。この影響関数は, 速度対比のみならず, 後述する速度残効の結果をも説明することが可能な関数であることが望ましい。そのような影響関数として, ここでは(13.9)式で定義されるような$F(\omega, i\omega)$を仮定する。

$$F(\omega, i\omega) = 1 - \frac{S[i\omega]}{(K \bullet S[\omega] + S[i\omega])} \qquad (13.9)$$

(Kは定数)

ここで, $F(\omega, i\omega)$は誘導速度(または時間周波数$i\omega$)下でのTS速度(または時間周波数ω)に対する感度を示している。またこの式は, ωや$i\omega$の大きさの相対的関係によって感度が変動することを意味している。符号のマイナスは感度の低下, もしくは細胞の抑制的作用を意味するが, これをプラスに置き換えると感度の上昇, もしくは細胞の促進的作用を意味する。$S[\omega]$はテスト速度に対する感度, $S[i\omega]$は誘導速度に対する感度を表わしている。この影響関数は, 速度対比によって当該チャンネルがどのような影響を受けるかを示しているが, この式で$i\omega$の誘導速度を$a\omega$の順応速度に置き換えると, 速度残効を説明するための影響関数として適用できる。Kは定数であり, この値が大きくなると, 全体として分母の値が大きくなり$i\omega$による影響が小さくなるが, この値が小さくなると影響が大きくなる。

ここで同方向条件における速度対比による影響を考えてみる。(13.9)式は, ローパスとバンドパスの両フィルタに対して適用されるので, 実際速度に対する知覚速度の比率は, それらの各チャンネルにおける次式のような影響関数の比率で表わされる。

$$RatioVelo(\omega, i\omega) = \frac{1 - \dfrac{S_B[i\omega]}{K_1 \bullet S_B[\omega] + S_B[i\omega]}}{1 - \dfrac{S_L[i\omega]}{K_2 \bullet S_L[\omega] + S_L[i\omega]}} \qquad (13.10)$$

ここで次に, 誘導刺激が逆方向に動く場合を考えてみよう。逆方向に動く誘導刺激の速度は$-i\omega$で示されるため, それを(13.10)式に代入する。ただし, 誘導刺激の逆方向に及ぼす影響は図13. 4Aが示すように, (13.10)式のような抑制的影響ではなく, その正反対の促進的影響であることから, 以下のように符号がプラスになる式によって示されると考える。

$$RatioVelo(\omega, i\omega) = \frac{1 + \dfrac{S_B[-i\omega]}{K_1 \bullet S_B[\omega] + S_B[-i\omega]}}{1 + \dfrac{S_L[-i\omega]}{K_2 \bullet S_L[\omega] + S_L[-i\omega]}} \qquad (13.11)$$

今, K_1＝3, K_2＝9として, (13.10)式と(13.11)式のテスト速度ωに1, 2, 4を代入し, 誘導速度$i\omega$が−16～16(deg/s)の範囲でテスト速度の比率の計算を求めると, 図13. 4Bのような結果が得られる。この図が示すパラメータは, 左半分の曲線で上から順に1, 2, 4deg/sである。このシミュレーションの結果を実際の実験結果である図13. 4Aと比較してみると, かなり類似していることから, 速度対比の実験結果にうまく適合しているといえる。

続いて, 速度対比に関わる時間周波数チャンネルが本当に両チャンネルに関わるのか検討してみる。まずバンドパス・チャンネルの影響のみを調べるため, (13.10)式と(13.11)式の分母を省略して(すなわち1を代入して)シミュレーションを実行してみる, 結果は図13. 4Cに示した通りであり, 図13. 4Bとほとんど変わらない。ローパス・チャンネルの影響は小さいため, その影響のみでは速度対比の影響は説明されない。しかし速度対比は, バンドパス・チャンネルの影響のみによって説明できることが示唆される。また, (13.10)式と(13.11)式は, 同方向と逆方向に対して別個に関数を割り当てたものであるが, (13.10)式と(13.11)式の分母を省略して, それらの関数を加算した以下の(13.12)式でも, 同様のシミュレーションが可能である。これは左右のバンドパス・チャンネルの感度の加算・減算のみで全体の感度が決定されるというモデルである。結果は図13. 4Dに示したように, やはり図13. 4Bや図13. 4Cと変わらない。これは左右のバンドパス・チャンネルの感度の加算・減算によっても速度対比が説明できることを意味している。

$$RatioVelo(\omega, i\omega) = 1 - \frac{S_B[i\omega]}{K_1 \bullet S_B[\omega] + S_B[i\omega]} + \frac{S_B[-i\omega]}{K_1 \bullet S_B[\omega] + S_B[-i\omega]} \qquad (13.12)$$

以上の結果は何を意味しているのであろうか。ます, 図13. 4Aに示した速度対比の現象を説明するためには, 必ずしもローパス・チャンネルとバンドパス・チャンネルの2つのチャンネルを仮定する必要はなく, バンドパス・チャンネルの振る舞いのみで十分説明が可能であるということである。しかも, (13.10)式と(13.11)式のように同方向と逆方向で別々の関数を仮定しなくとも, (13.12)式のような1つの式で現象が説明できるということである。この(13.12)式は, バンドパス・チャンネルが同方向と逆方向で作用の仕方が異なることを意味している。すなわち, バンドパス・チャンネルの方向選択性を示し, 逆方向に対しては正反対の作用を及ぼすことを示唆している。しかし, これはSmith & Edgar(1994)と全く正反対の考え方である。彼らは, ローパス・チャンネルは方向選択性を有するが, バンドパス・チャンネルは方向選択性がないと仮定した。上のシミュレーションでは, K_2の値をK_1よりも大きくしてローパス・チャンネルの作用を相対的に小さく設定している。そうしなければ, シミュレー

ションの結果が実験結果と大きく異なってしまうためである。従って，ローパス・チャンネルの速度対比に及ぼす影響は相対的に小さいと考えることができる。しかし，それはローパス・チャンネルの影響がない，あるいはローパス・チャンネルにおいては方向選択性がないということを必ずしも意味していない。

13．1．5　速度残効の結果を説明するモデル

次に第11章で扱った速度残効の結果を説明するモデルを作成する。比較すべき実験結果としては，図11.6の平均(mean)の図を参照する。比較のため，この図を図13．5として再び掲載した。ここでも，シミュレーションの結果との比較を容易にするため，図11.6の横軸の対数表示を普通表示に変換している。この図13．5では，図の左右を比較するとわかる通り，速度対比とは異なり，順応速度0deg/sを中心として非対称的な形を示している。一般に同方向条件では，順応速度の増加と共に，テスト刺激の知覚速度は減少するが，テスト速度が大きく順応速度が小さい条件では，知覚速度の増加が認められる。逆方向条件では，順応速度の増加と共に，徐々にテスト刺激の知覚速度は減少するが，その減少の程度は，同方向条件に比べると小さい。これらは運動方向の同逆で影響の仕方が異なる部分的な方向選択性を示していると考えられている(Smith，1985)。このような部分的な方向選択性はどのようにして説明されるのかを考えてみよう。

モデルの基本的原理は速度対比と全く同じで，感度が(13.3)式と(13.4)式で示されるローパスとバンドパスのフィルタを考える。これらのフィルタが，速度残効によって，どのような影響を受けるかを考えてみる。ここでもまず，速度対比の場合と同様，両フィルタがともに影響を受けると仮定し，同方向に関してどのような影響を受けるかを考える。モデル化にあたっては，順応速度に応じてどの程度感度が変化するかを示す影響関数を仮定する。その関数$F(\omega, a\omega)$として，(13.9)式をそのまま転用し，(13.9)式の$i\omega$を$a\omega$に置き換えて，以下の(13.13)式として定義する。$S[\omega]$はテスト速度に対する感度，$S[a\omega]$は順応速度に対する感度を表わしている。その他は，速度対比の場合と全く同じである。

$$F(\omega, a\omega) = 1 - \frac{S[a\omega]}{K \bullet S[\omega] + S[a\omega]} \qquad (13.13)$$

（Kは定数）

ここで同方向条件における速度残効による影響を考える。(13.13)式は，ローパスとバンドパスの両フィルタに対して適用されるので，実際速度に対する知覚速度の比率は，それら両フィルタにおける影響関数の比率で表わされる。

$$RatioVelo(\omega, a\omega) = \frac{1 - \dfrac{S_B[a\omega]}{K_1 \bullet S_B[\omega] + S_B[a\omega]}}{1 - \dfrac{S_L[a\omega]}{K_2 \bullet S_L[\omega] + S_L[a\omega]}} \qquad (13.14)$$

次に，順応刺激が逆方向に動く場合であるが，逆方向に動く順応刺激の速度は－$a\omega$で示されるため，それを(13.14)式に代入するが，それのみでは順応速度0deg/sを中心軸として左右対称の結果になってしまうし，また促進的影響とみなして符号をプラスになる式を想定すると，速度対比と全く同じ結果になる。(13.14)式は同方向の影響を表わす関数であるが，これを基本に据え置いたとしても，逆方向に関しては，順応刺激によって2つのチャンネルが影響を受けるケースとして，次の4つのケースが考えられる。

(1)バンドパス・チャンネルは同方向と同じ影響を受けるがローパス・チャンネルは影響を全く受けない。

(2)ローパス・チャンネルは同方向と同じ影響を受けるがバンドパス・チャンネルは影響を全く受けない。

(3)バンドパス・チャンネルは同方向と同じ影響を受けるが，ローパス・チャンネルは同方向ほどの影響を受けない。

(4)ローパス・チャンネルは同方向と同じ影響を受けるが，バンドパス・チャンネルは同方向ほどの影響を受けない。

各々のケースは，以下の関数により速度残効の実験をシミュレートすることによって説明の可能性を順にテストできる。上の(3)と(4)のように，同方向ほどの影響を受けない場合，以下の関数では，順応速度の大きさをすべてテスト速度に置き換えることで統一した。これによって極端な変化が生じないようにした。なお，以下の関数では，すべて$S_L[-a\omega] = S_L[a\omega]$となっている。

$$RatioVelo(\omega, a\omega) = 1 - \frac{S_B[-a\omega]}{K_1 \bullet S_B[\omega] + S_B[-a\omega]} \qquad (13.15)$$

$$RatioVelo(\omega, a\omega) = 1 - \frac{S_L[a\omega]}{K_2 \bullet S_L[\omega] + S_L[a\omega]} \qquad (13.16)$$

$$RatioVelo(\omega, a\omega) = \frac{1 - \dfrac{S_B[-a\omega]}{K_1 \bullet S_B[\omega] + S_B[-a\omega]}}{1 - \dfrac{S_L[\omega]}{K_2 \bullet S_L[\omega] + S_L[\omega]}} \qquad (13.17)$$

$$RatioVelo(\omega, a\omega) = \frac{1 - \dfrac{S_B[\omega]}{K_1 \bullet S_B[\omega] + S_B[\omega]}}{1 - \dfrac{S_L[a\omega]}{K_2 \bullet S_L[\omega] + S_L[a\omega]}} \qquad (13.18)$$

今, K_1＝3, K_2＝6として,（13.15）式から（13.18）式にωに2, 4, 8を代入し, $a\omega$に－16～16(deg/s)を代入してみると,（1）から（4）に対応するシミュレーションの結果は図13. 6A, B, C, Dのようになる。各図が示すパラメータは, 上から順に8, 4, 2deg/sである。図13. 5Aと比較すると, 最も実験結果に近似しているのは図13. 6CとDであり,（3）と（4）の場合である。

速度対比のモデルでは,（13.12）式に示したように, 1つの時間周波数チャンネルの出力の加算と減算によって現象を説明することが可能であった。これと同様に, 速度残効に関しても, Smith & Edgar（1994）のように2つの時間周波数チャンネルの出力の比率を仮定するのみならず, それら2つのチャンネルの出力の加算と減算によって, 説明することが可能かもしれない。その場合, 同方向に関しては,（13.14）式に代わって次の（13.19）式によって, 知覚速度が決定されると仮定できる。

$$RatioVelo(\omega, a\omega) = 1 - \frac{S_B[a\omega]}{K_1 \bullet S_B[\omega] + S_B[a\omega]} + \frac{S_L[a\omega]}{K_2 \bullet S_L[\omega] + S_L[a\omega]} \qquad (13.19)$$

逆方向に関しては, 上の（1）から（4）と全く同様のケースを想定できる。それらのケースをテストする関数としては, 以下のような関数を仮定できる。なお, 上と同様, 下式ではS_L[－$a\omega$]＝S_L[$a\omega$]である。以下の式は, 順に, 上の（1）から（4）に対応している。

$$RatioVelo(\omega, a\omega) = 1 - \frac{S_B[-a\omega]}{K_1 \bullet S_B[\omega] + S_B[-a\omega]} \qquad (13.20)$$

$$RatioVelo(\omega, a\omega) = 1 + \frac{S_L[a\omega]}{K_2 \bullet S_L[\omega] + S_L[a\omega]} \qquad (13.21)$$

$$RatioVelo(\omega, a\omega) = 1 - \frac{S_B[-a\omega]}{K_1 \bullet S_B[\omega] + S_B[-a\omega]} + \frac{S_L[\omega]}{K_2 \bullet S_L[\omega] + S_L[\omega]} \qquad (13.22)$$

$$RatioVelo(\omega, a\omega) = 1 - \frac{S_B[\omega]}{K_1 \bullet S_B[\omega] + S_B[\omega]} + \frac{S_L[a\omega]}{K_2 \bullet S_L[\omega] + S_L[a\omega]} \qquad (13.23)$$

今, K_1＝3, K_2＝6として,（13.20）から（13.23）の式にωに2, 4, 8を代入し, aωに－16～16(deg/s)を代入し, 上と同様,（1）から（4）のシミュレーションを行ってみたところ, 図13. 6E, F, G, Hのような結果が得られた。各図の示すパラメータは, 上から順に8, 4, 2deg/sである。これらを上図13. 6A, B, C, Dと比較してみると, ほとんど同じ結果であることがわかる。また, 各図を図13. 5と比較すると, 最も近似しているのは図13. 6GとHであり,（3）と（4）の場合である。ただしどちらかといえば, (3)よりも(4)の方が, 実験結果に類似している。（4）は, 順応刺激によって, ローパス・チャンネルは両方向とも同じ影響を受けるが, バンドパス・チャンネルは同方向ほどの影響を受けないという場合であり,（3）はその逆である。きわ

めて微妙な違いではあるが, 速度対比と同様, 方向の選択性に関しては, ローパス・チャンネルよりもバンドパス・チャンネルの方が, 関与が大きいことが示唆される。しかし, 速度残効の場合は, 速度対比に比べて明らかにローパス・チャンネルの影響が関与していると考えられる。このシミュレーションの結果は, 速度対比と異なり, 速度残効の部分的な方向選択性に対して, バンドパスのみならずローパス・チャンネルも関与していることを示唆している。

速度残効と速度対比の現象上の大きな違いは, 速度残効では知覚速度の増加が同方向条件で認められたが, 速度対比では逆方向条件で認められたことであった。しかし, 13. 1. 4と13. 1. 5のシミュレーションでは, 同方向条件に関しては両現象で全く同一の仮定に基づいて関数を設定し, テスト速度の範囲が異なるとはいえ, ほぼ同様の結果が示された。逆方向に関しては, (13.12)式を(13.22)式や(13.23)式と比較するとわかるように, 速度対比は方向に関して異なるバンドパス・チャンネル同士が拮抗した現象であるのに対し, 速度残効は, バンドパス・チャンネルとローパス・チャンネルが拮抗した現象であるという仮定に基づいたシミュレーションが, 実験結果に一致することが示された。

これらの結果は, 速度対比や速度残効などの現象が, 2種類の時間周波数チャンネルの仮定に基づいたモデルによって説明できることを示している。また, 知覚速度が両チャンネルの出力の比率に従っているという仮定を支持する結果を示している。しかし, 第5章で示唆したように, 両チャンネルの出力の加算と減算の計算の結果が, 比率の計算の結果と同じになることが示された。速度残効と速度対比それぞれの実験結果にフィットする関数は上で示したもの以外にも, 無論いろいろ考えられるため, 他の基本関数や影響関数などを試してみる必要があるかもしれない。例えば, 図13.6Iを参照されたい。この図は, 少々複雑な数式を組み合わせることによって, 実験結果に最も近いシミュレーションの結果が得られることを示している[注16)]。しかし, このシミュレーションでは, 背後のプロセスについては何も考慮していないため, このようなモデルはモデルといえないかもしれない。従って速度残効の過程は, ここに示したモデル以上に複雑である可能性がまだ残されている。

13.2 知覚速度の時間的側面を説明するモデル

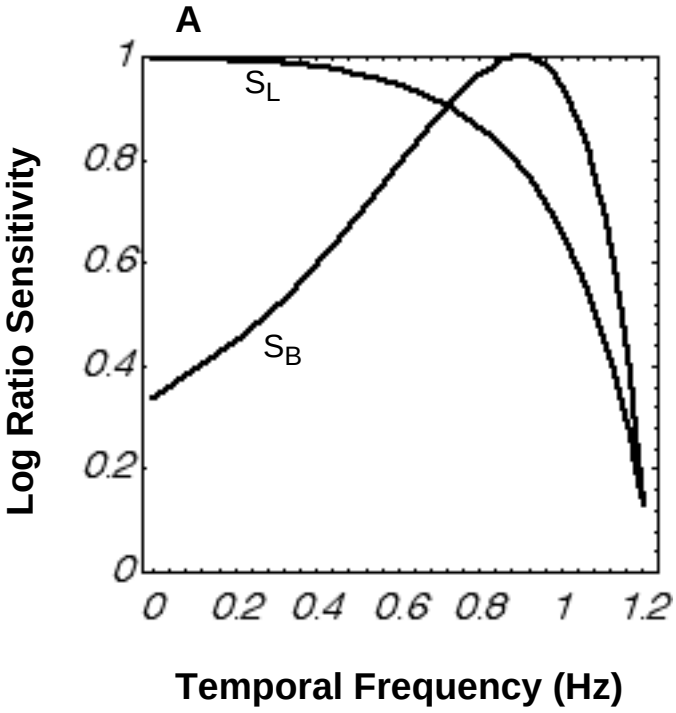
本章で最後に取り扱うのは, 第9章で示した速度知覚における時間的側面に関するモデル, すなわちテスト刺激の呈示時間の長さによって知覚速度が変化するという結果を説明

注16) このシミュレーションで使用した数式は以下の通りである。シミュレーションでは, $K_1=3, K_2=6$ とし, 順応速度$a\omega$はすべて$a\omega$-$\omega/2$に置き換えて遂行した(ωはテスト速度)。

$$RatioVelo(\omega, a\omega) = \left[1-\frac{S_B[a\omega]}{K_1 \bullet S_B[\omega]+S_B[a\omega]}+\frac{S_L[a\omega]}{K_2 \bullet S_L[\omega]+S_L[a\omega]}\right]\left[1-\frac{S_B[\omega]}{K_1 \bullet S_B[\omega]+S_B[\omega]}+\frac{S_L[a\omega]}{K_2 \bullet S_L[\omega]+S_L[a\omega]}\right]$$

するモデルである。第９章では，知覚速度を一定の大きさに知覚するためには，どれほどの時間が必要であるかを測定する実験を行った。その実験の代表的な結果は，図9.9Aと図9.9Bによって与えられていた。この図と同様のものを，図13.7Aと図13.7Bに示した。これらの結果を分析することによって明らかにされたことは，知覚速度を一定の大きさに知覚するためには，最低限の時間と空間が必要であるということであった。すなわち図9.11に示したように，運動刺激は，特定の時間(約58m秒)までは静止して(速度0deg/sとして)知覚されるが，その後，その知覚速度は動いた距離に比例して増加した。その後，その運動距離が特定の大きさ(約0.24deg)以上になって，初めてそれが一定のものとして知覚されるという結果であった。

この実験結果を説明するためのモデルは，図9.11の破線によって既に示されていた。このモデルに従えば，速度が一定に知覚されるまでの時間は，臨界時間58m秒と臨界距離0.24degを動くための時間の合計によって推定できる。それを具体的に求めると，テスト速度1deg/s，2deg/s，4deg/s，8deg/sに対して，それぞれ298m秒，178m秒，118秒，88m秒という値が得られる。また，このモデルに基づいて，第９章で行った実験2，実験3の各刺激条件において測定した比率をシミュレートすることができる。例えば，速度条件が4deg/s，呈示時間が93.3m秒の条件では，呈示時間から臨界距離(58m秒)を差し引くと35.3m秒となるため，運動距離は0.1412degとなり，それを臨界距離の0.24degで割ると，比率が0.58となる。このようにしてすべての刺激条件(36個)に対する比率をそれぞれ計算してプロットすると，図13.7Cと図13.7Dが得られる。これらの図の形式はそれぞれ図13.7Aと図13.7Bと同様である。上下の図を比較すると類似しているため，このモデルがかなりの説明力をもっているといえる。しかし，シミュレーション実験の結果は，幾つかの点で実験結果と違っている。図13.7Aと図13.7Cを比較すると特に高速条件(8deg/sの条件)において違いが認められる。シミュレーション実験の結果では，実験結果に比べて，かなり短時間の内に知覚速度が一定に達しており，これは，上に示した8deg/s条件における時間推定値(88m秒)と実験データを比較しても明らかである。モデルに従えば，速度が大きい条件ほど短い時間内に知覚速度が一定に達するが，実験の結果はそうならなかった。この違いは，速度が一定に知覚されるためには，距離(もしくは空間)という制約の他に，絶対的な時間の制約があるということを示唆している。このような時間的な制約をモデルの中に組み込めば，シミュレーションの結果は実験データに更に近似するものとなるであろう。



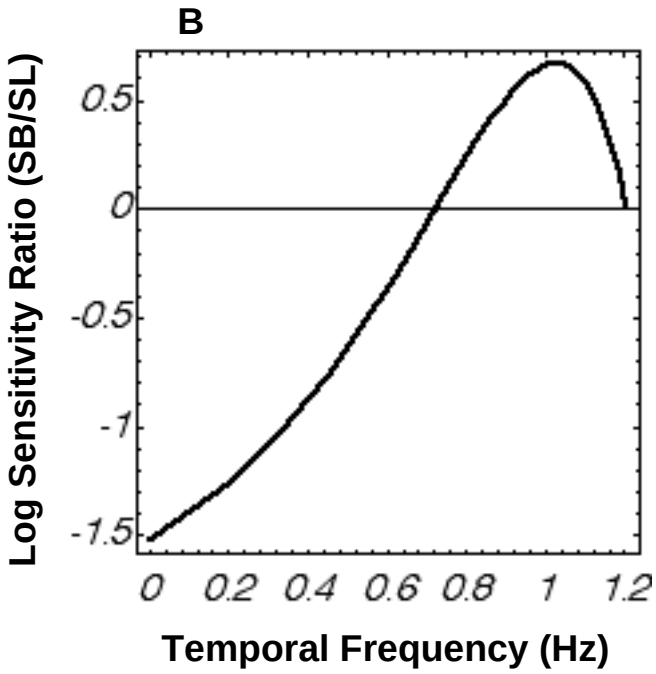


図13.1.　A: ローパス・フィルターとバンドパス・フィルターの感度。B:　それらの時間周波数の関数としての比率(バンドパス・フィルターの出力/ローパス・フィルターの出力)。

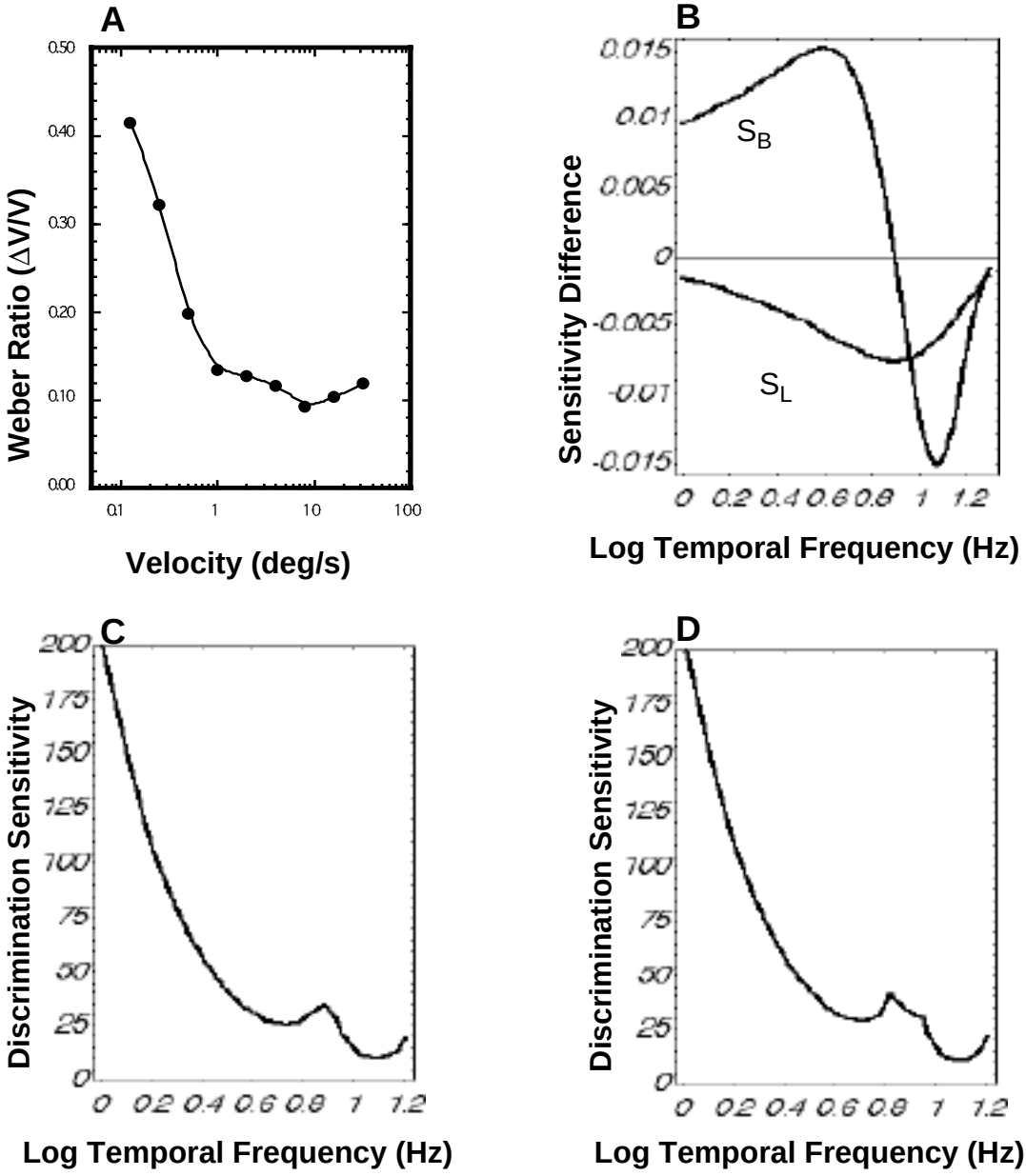


図13.2. A: 速度弁別実験の典型的な結果。図7.6Bの空間周波数条件をプールした速度の関数としてのウエーバー比。B: 5パーセントの時間周波数(速度)の違いが，各チャンネル(またはフィルター)で，どれほどの感度差となるかを時間周波数(速度)の関数として示した図。C: シミュレーションの結果1((13.5)式に基づき，感度差の2乗和の平方根の逆数を時間周波数の関数として示したもの)。D: シミュレーションの結果2(詳細は本文参照)。E: シミュレーションの結果3(詳細は本文参照)。

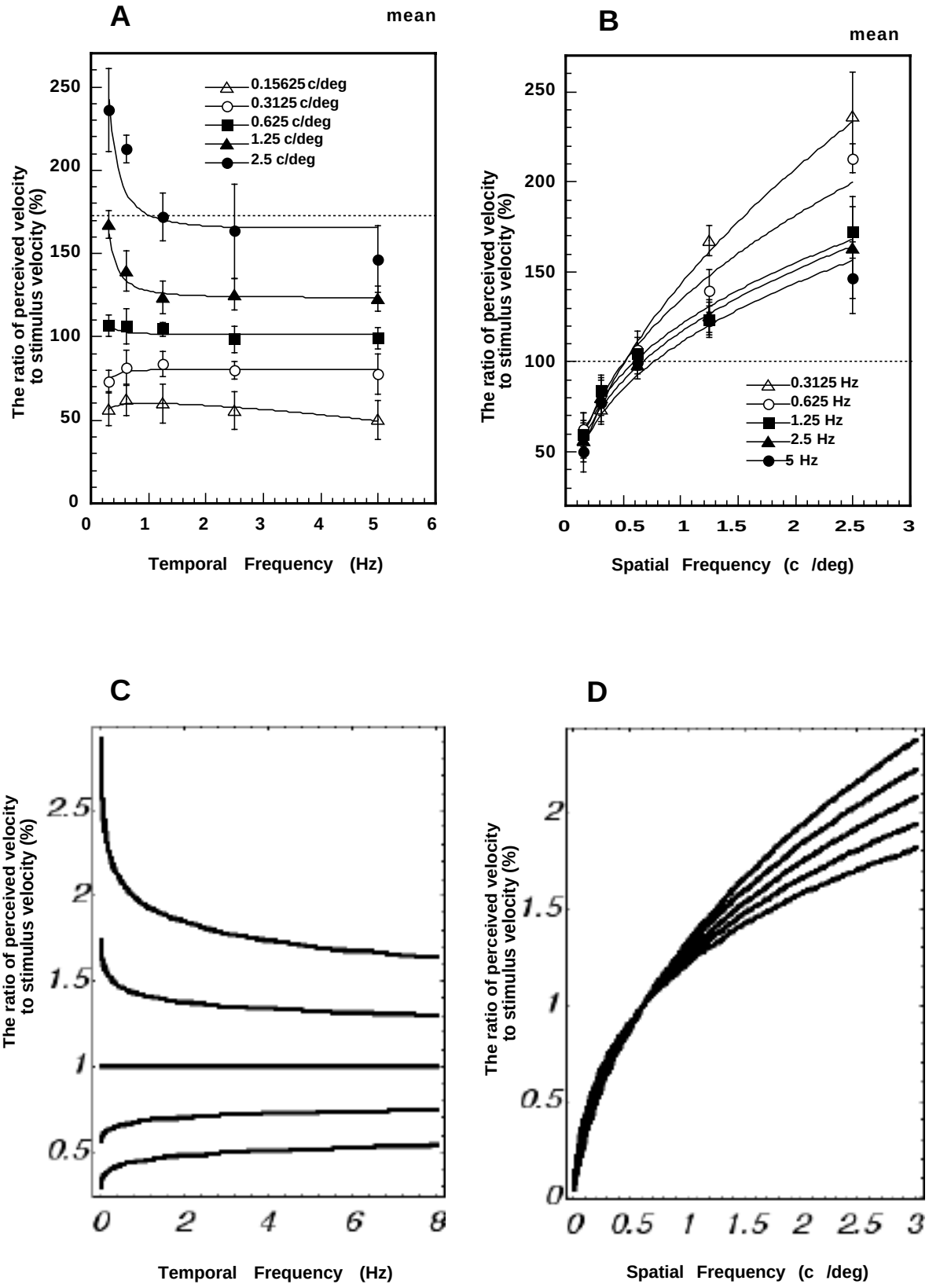


図13.3. AとBはそれぞれ図8.7Aと図8.7Bと同じものである。いずれもテスト刺激の空間周波数の違いによって知覚速度が変化することを示している。CとDは，それらに対応するシミュレーションの結果。

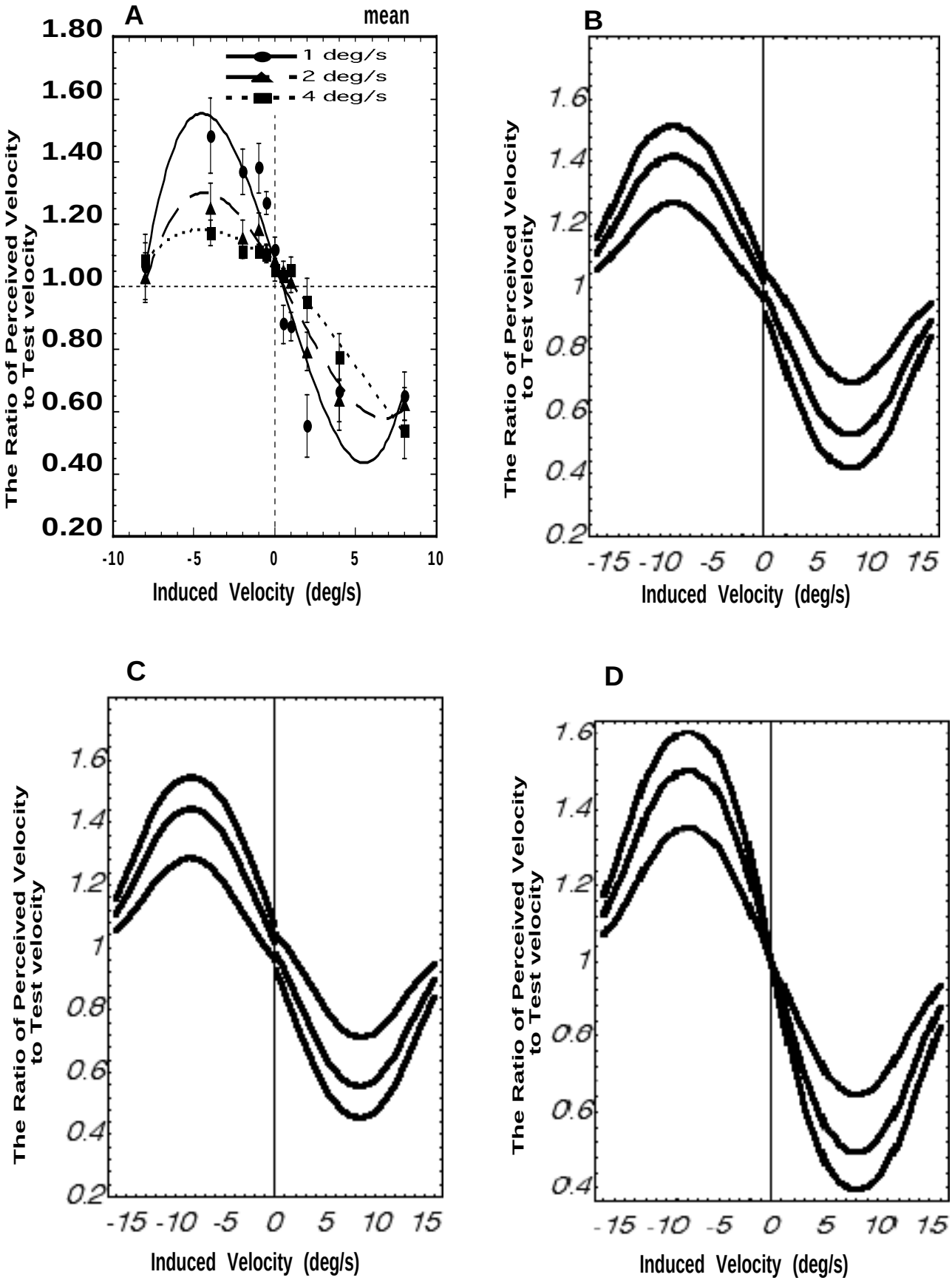


図13.4.　A:速度対比の典型的な結果。図10.3の横軸の対数表示を普通表示に変換した図。B:シミュレーションの結果１(同方向条件に関しては(13.10)式と逆方向条件に関しては(13.11)式に基づいて，テスト速度に対する知覚速度の比率を算出した結果)。C:シミュレーションの結果２((13.10)式と(13.11)式の分母を省略して，Bと全く同様のシミュレーションを行なった結果)。D: シミュレーションの結果３((13.10)式と(13.11)式の分母を省略し，それらを加算した(13.12)式に基づいたシミュレーションの結果)。

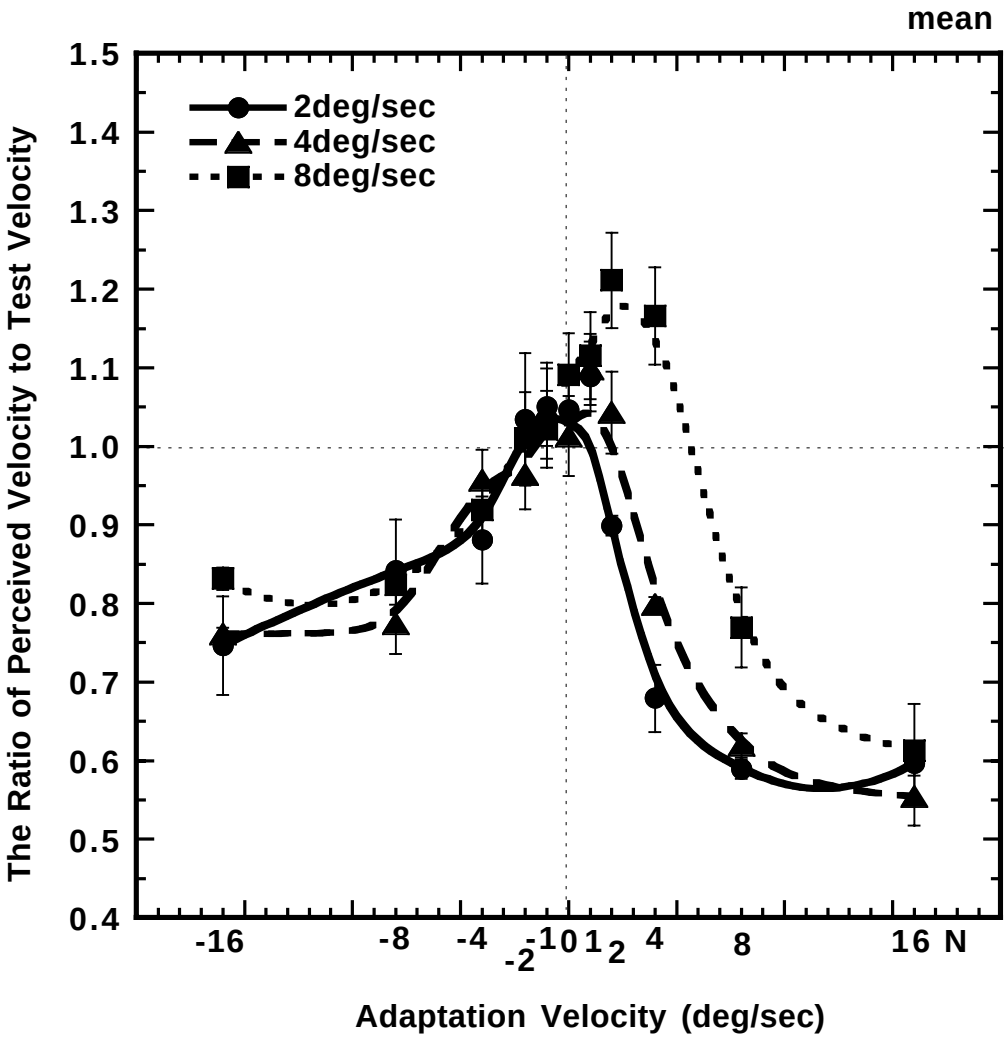


図13.5.　速度残効の典型的な結果。図11.6Dの横軸の対数表示を普通表示に変換した図。

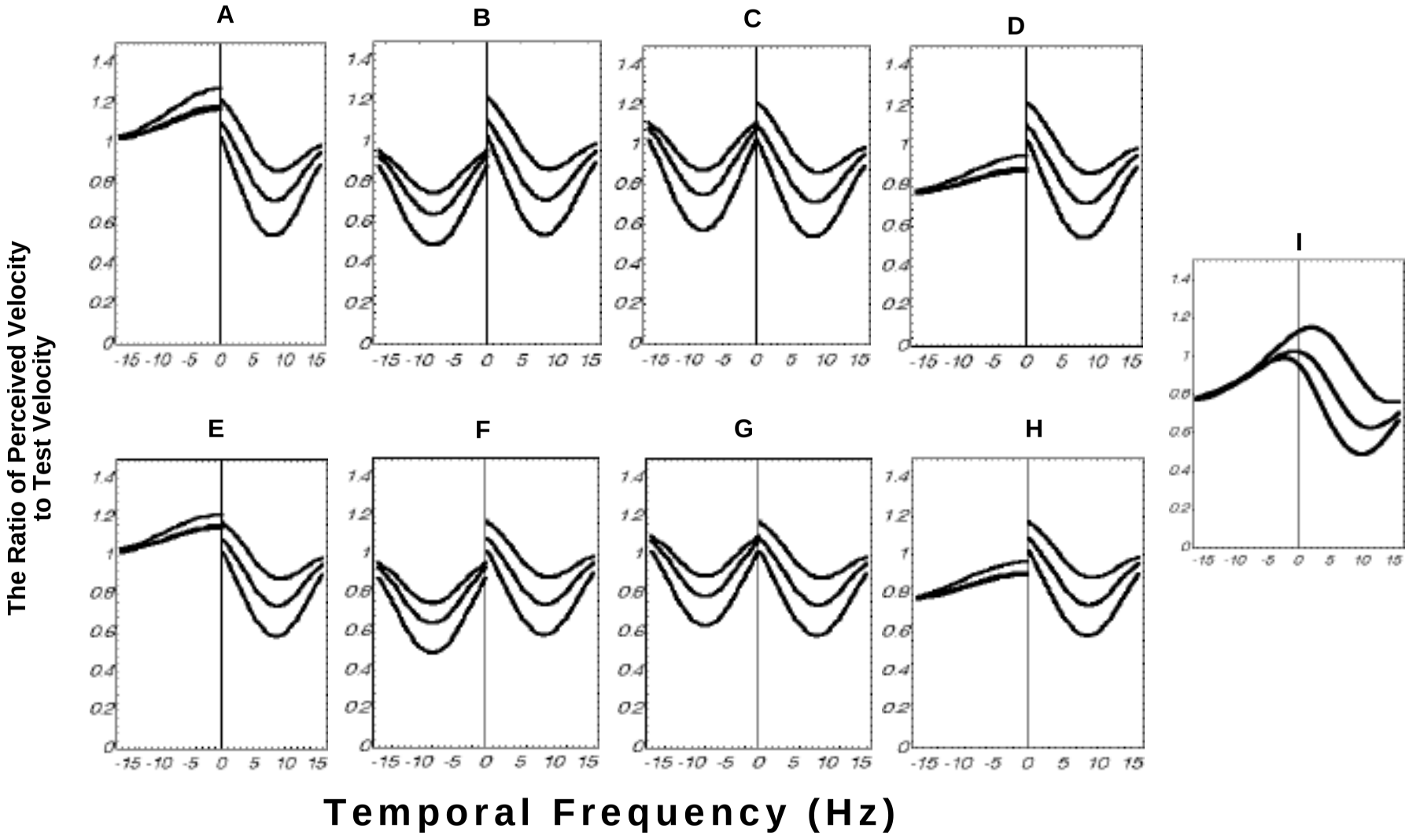


図13.6　速度残効のシミュレーションの結果。A, B, C, Dの図は，同方向条件に関しては，すべて(13.14)式に基づいているが，逆方向条件に関しては，順に(13.15)式から(13.18)式に基づいたシミュレーションの結果。E, F, G, Hの図は，２つの時間周波数チャンネルの出力の比率ではなく，加算と減算に基づいたモデル。同方向条件に関しては，すべて(13.19)式に基づいているが，逆方向条件に関しては，順に(13.20)式から(13.23)式に基づいたシミュレーションの結果。Iの図は参考のために呈示した(詳細は注を参照)。

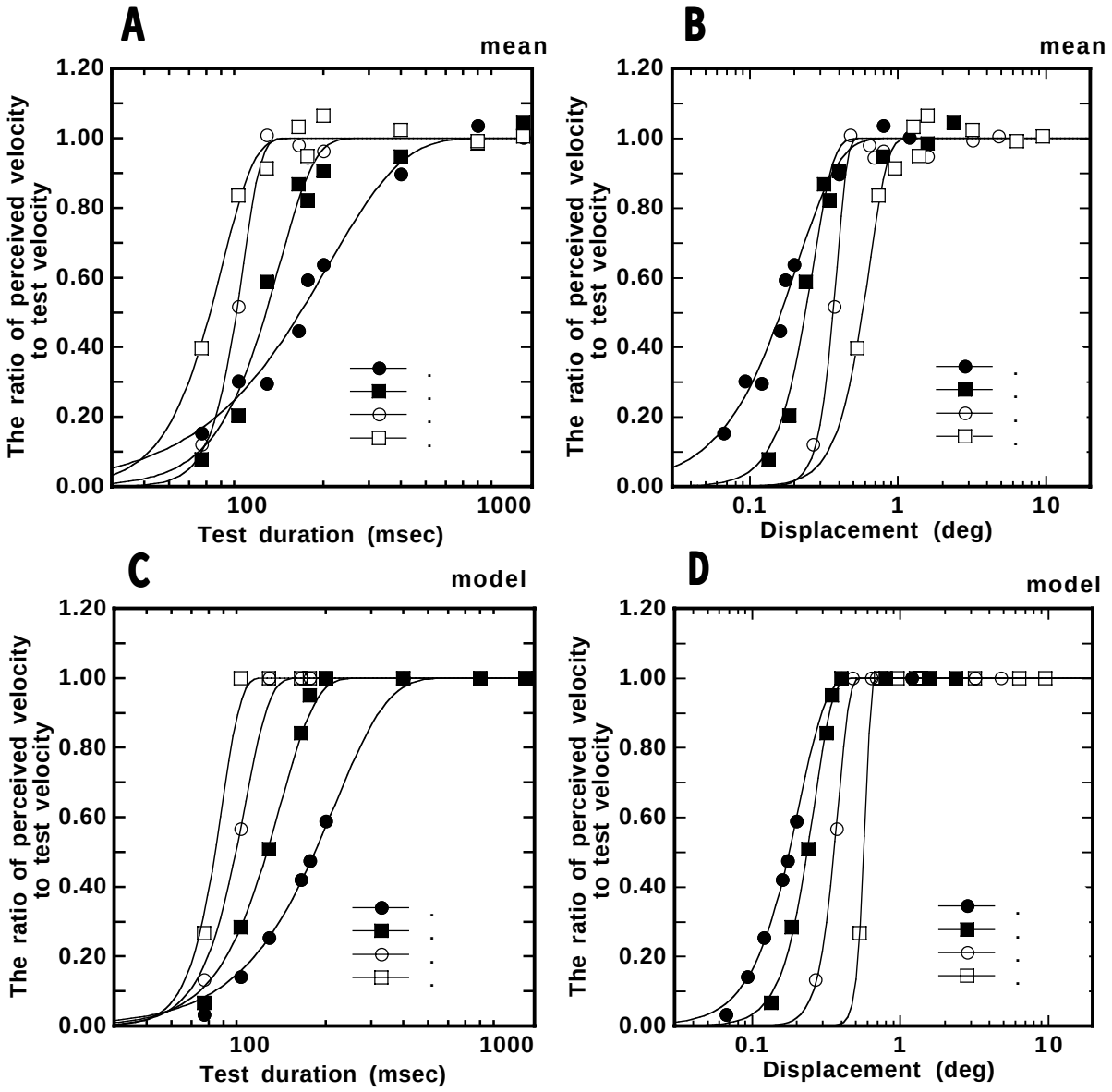


図13.7.　AとBはそれぞれ図9.9Aと図9.9Bと同じものである。CとDはそれぞれAとBに対応するシミュレーションの結果。詳細は本文参照。

第14章　総合的考察

ここでは，これまで示してきた心理物理学的実験及びモデルに基づいたシミュレーション分析の結果を振り返って総合的に考察する。実験結果の細部についての考察は各章における全体的考察で示したので，ここではもっと包括的な考察を行なう。すなわち，各章で示した実験結果は何を明らかにし，それがどのような意味をもっているのか，また，それらが他の章で示された知見とどのように関係しているのか，また，各章で示した実験的研究，シミュレーション分析の問題点などについて考察する。

14.1　知覚速度に及ぼすコントラストの影響について

第6章では，知覚速度に及ぼすコントラストの影響に関する2つの実験を示した。実験1では，輝度コントラストの違いによって知覚速度がどの程度変化するかを正弦波縞を用いた速度マッチング実験によって調べた。その結果，テスト刺激の知覚速度はコントラストが大きくなると共に増加すること，すなわち，高コントラスト条件下では知覚速度は大きいが，低コントラスト条件下では知覚速度は小さいことが確認された。このような結果は，Thompson(1982)やStone & Thompson(1992)によって既に示されていたが，彼ら以外の報告の例がほとんどなかった。そのため，コントラストの影響が実際にどの程度のものかを示した意義は大きいと考える。続く実験2では，等輝度条件を設定し，緑と赤からなる複合縞を用いて，実験１と同様，知覚速度に及ぼすコントラストの影響について調べた。その結果，実験1と同様，輝度コントラストの違いが知覚速度に大きな影響を与えることが示され，また主観的な等輝度条件において，知覚速度が最も小さくなることを確認した。この実験では，色味そのものが知覚速度に影響を与えるか否かに関して判断を下すことができなかった。この点は残された問題であるといえる。これらの2つの実験はいずれも，各々の問題を詳細に議論するためのデータの量が乏しく，各方面の対応する研究領域に対して必ずしも新しい知見を加えたとはいいがたい。しかしながら，本研究で示された多くの実験で用いた刺激のコントラストを設定する上では重要な情報を提供するものであった。また，速度の符号化との関わりという観点でみると，これら２つの実験の結果からは，刺激のコントラストという量的変数の増減に対応して，細胞の発火頻度もしくは発火する細胞の数が変化し，それが知覚速度の増減を導いたことが示唆された。すなわち，コントラストの増減が速度の符号化に関与する

ことを確認できたといえる。

14.2　速度弁別における時空間的相互作用について

第7章では，速度弁別における時空間的相互作用に関する2つの実験を示した。実験1では，比較的低速度の条件において運動する正弦波縞の速度弁別閾を測定し，速度弁別が速度と時間周波数のいずれに依存して変化するかを調べた。その結果，速度弁別は，極端に低い空間周波数の条件を除くと，空間周波数の大きさに依存せずに速度の大きさに依存して変化し，テスト速度の増加と共にウェーバー比が減少する傾向が示された。実験2では，テスト速度を実験1よりもやや大きい条件に設定して，全く同様の実験を行ったところ，速度弁別のウェーバー比が空間周波数に依存しないことについては実験1と同じであったが，実験1とは逆に，速度弁別が速度ではなく時間周波数に従って変化することが示された。両実験ではウェーバー比の最小値がいずれも5Hzの条件において得られた。従って，速度弁別は，低速度と高速度において異なる振る舞いを示し，低速度条件における速度弁別閾は空間周波数や時間周波数の影響を受けず速度に従って変化するが，高速度条件においては，時間周波数に従って変化することが示された。すなわち，低速から高速にかけて，速度弁別の手掛かりが速度それ自体から時間周波数へとシフトすることを，同じ方法を用いて明確に示した。このようなシフトを示した研究の例はこれまで報告されていない。この低速と高速における速度弁別の仕方の違いは，速度符号化の機構が，実際の刺激速度の大きさに依存してシフトすること，すなわち，低速と高速での速度の符号化のプロセスが異なることを示唆している。これは，Smith & Edgar (1994)らが仮定する速度符号化における2種類の時間周波数チャンネルの出力の仮定の妥当性を支持する結果であるともいえる。

14.3　知覚速度における時空間的相互作用について

第8章では，3つの実験によって知覚速度に及ぼす空間周波数(または時間周波数)の影響について調べた。実験1では，両眼分離視事態で矩形波縞の知覚速度に及ぼす空間周波数と離心度の影響について調べた。その結果，知覚速度は，離心度によって違いが認められなかったが，空間周波数によって変動し，空間周波数が高くなると知覚速度が増加するという結果が得られた。実験2では，正弦波縞を用いて，実験1と同様の内容について検討し，同様の結果が得られた。実験3ではテスト縞の見えのコントラストを一定に保った状態で，実験2と同じ実験を行なった。その結果，実験2とは異なり，高空間周波数でかつ低時間周波数の条件において知覚速度が増加するという結果が得られたが，その他は実験2と同様であった。これらの実験結果は，いずれも一貫しており，空間周波数が高くなると知覚速度が

増加することを示している。これはDienerら(1976)と同様の結果であり，Smith & Edgar (1990)とは正反対の結果であった。従来，これらの２つの研究については，相異なる結果であるにもかかわらず，方法や条件が異なっているためか，いずれかが間違っているということなどは議論されていない。しかし，いずれもが正しいとすれば，速度の符号化について全く正反対の考え方が成り立つことになるため，これを検証する必要があった。なぜなら，まず最初に，このような周波数の影響があるということは，知覚される速度が周波数の違いに基づいて符号化されることが示唆される。これは速度の計算が時間周波数/空間周波数に基づいて行われるという可能性を示唆している。次に，知覚速度が，もしも空間周波数(時間周波数)の増加によって減少するとすれば，速度が空間周波数に対する感度に基づいて決定されることが示唆される。なぜなら，上式において速度が減少するのは，時間周波数ではなく空間周波数が増加する場合だからである。逆に，知覚速度が，もしも時間周波数(空間周波数)の増加によって増加するとすれば，それは同じ原理で，速度が時間周波数に対する感受性に基づいて決定されることが示唆される。なぜなら，上式において速度が増加するのは，空間周波数ではなく時間周波数が増加する場合だからである。筆者は，Smith & Edgar (1990)の実験条件とかなり近い条件の下で実験を行なって彼らと正反対の結果が得られることを示した。また同時に，彼らの結果がなぜ生じたのかについても考察した。従って，この章で示した実験の結果は，速度が時間周波数に対する感受性に基づいて符号化されることを示唆する結果であったといえる。なお，本研究で問題とする速度の符号化には，V1やMT野水準の細胞が関与していると考えられるが，知覚速度に及ぼす空間周波数の影響が関与する生理学的背景としても，同様の水準が考えられる。

14．4　知覚速度と時間について

第９章では，知覚速度の時間的側面に着目し，運動の検出にどの程度の時間が必要であるか，また，速度を一定の大きさに知覚するためにどの程度の時間が必要であるかを４つの実験によって明らかにした。実験1では，比較的低速の正弦波縞を用いて運動検出に必要な時間を測定し，運動検出に必要な時間(35m秒)と空間(1 min)という制約を見いだした。この実験結果が，従来の単一刺激を用いた運動検出の実験結果と異なるところは，運動検出のための時間的制約が見いだされたことである。この時間的制約分をデータから取り除くと，運動検出に必要な時間は，速度の大きさとは無関係に，一定の空間を運動するための時間であることが明らかにされた。実験2以降の実験では，速度を一定の大きさに知覚するためにどの程度の時間が必要であるかを調べた。実験2では，継時比較法によって1秒前後の呈示時間内での知覚速度を測定し，比較的低速度のテスト条件では，呈示時間が短いほど速度が減少して見えるという結果を得た。続く実験3では，実験2よりも呈示時間が更に短い条件下で

同様の実験を行ない，高速条件においても，呈示時間が短くなると知覚速度が減少するという結果を確認した。実験2と実験3のデータを総合して分析したところ，速度を一定に知覚するために，一定の時間(58m秒)と一定の空間(0.24deg)という制約が必要であることが示された。実験4では，この空間的制約が，テスト刺激の空間周波数に依存しないことが示された。従来の研究からは，一定速度で動く運動対象は，最初は速く見えるがその後は減少してみえるというのが一般的見解であった。しかし，実験2から実験4は，それらから予測される結果とは正反対の結果であった。すなわち，速度を一定に知覚するための時間的制約と空間的制約が示された。また，これら知覚速度の実験課題に関わる生理学的部位としては，MTよりもV1水準の細胞が関与していることが推測された。このような時間的制約と空間的制約が存在することについては，従来の研究では報告されていないため，重要な知見であると考えられる。しかし，これを支持するデータは少数の熟練被験者からしか得られていない。これらの知見を確固たるものとするためには，それを支持するもっと多くのデータが必要であろう。

14.5　速度対比について

第10章では，速度対比に関する3つの実験を示した。いずれもテスト刺激の知覚速度が，隣接する誘導刺激の運動方向や速度にどのような影響を受けるかを調べた。実験1では，幾つかの誘導刺激の速度と方向を組み合わせて，テスト刺激の知覚速度がどのように変化するかを一対比較法によって調べた。実験2では，実験1と刺激布置を変更し，またテスト速度や誘導速度の条件を多くして同様の実験を行なった。両実験の結果は一貫しており，テスト刺激と誘導刺激が同じ運動方向の場合，テスト刺激の知覚速度は，誘導速度と共に減少するが，誘導速度が更に大きくなると増加に転じる。逆の方向の場合，テスト刺激の知覚速度は，誘導速度と共に増加するが，それが更に大きくなると減少に転じる。全体的には単純な逆Ｓ字型の形をとるということである。実験3では，テスト速度を低速に固定し，テスト刺激の知覚速度に及ぼす誘導刺激の空間周波数の影響を5つの条件に関して調べた。その結果，誘導刺激の空間周波数の影響はほとんど認められなかった。これらは速度対比が，誘導刺激の運動方向と速度によってほぼ決定されていることを示している。従来の研究では，速度対比がどのように現われるかはほとんど言及されてこなかったが，本研究ではその効果の現われ方を問題にした。この章で示した3つの実験の結果は，それを明確な形で示した。逆Ｓ字型となるというこの実験結果は，速度符号化のモデルの妥当性を議論する上で重要である。これらの結果に基づいて，第13章では，シミュレーション実験を行ない，2種類の時間周波数チャンネルの出力の比率を仮定しなくとも，バンドパス・チャンネルの仮定のみで結果が十分説明されること，また２つの時間周波数チャンネルを仮定する場合，それら出力の比率

ではなく，加算や減算によっても同様の結果が得られることが示された。これらの結果は以下に示す速度残効との比較においても重要な意味をもっていると考えられる。すなわち，一般に運動残効と運動対比は類似した効果であると考えられているが，これらの結果は速度対比が速度残効と明らかに異なる効果であることを示している。

14.6　速度残効について

第11章では，呈示刺激や測定方法の異なる速度残効に関する5つの実験を示した。実験1では，両眼分離視事態において，矩形波縞のテスト刺激の知覚速度が順応刺激の速度と方向によってどのように変化するかという速度残効に関する基礎的事実を検討し，先行研究とほぼ同様の結果を得た。実験2では，実験1と同様の刺激及び方法を用いて，速度残効における離心度の影響について調べた。その結果，速度残効が，離心度によって異なり，離心度が大きくなると方向の特異性が顕著になり，逆方向ではあまり変化が認められないのに対し，同方向では知覚速度の増加と減少が極端に現われるという結果を得た。実験3では，実験1と同様の刺激及び方法を用いて，速度残効によって知覚速度が増加する条件について調べた。その結果，知覚速度が増加して見える条件は，同方向において，低速で順応した後に高速のテスト縞を呈示した条件であることが示された。続く実験4では，順応の影響が時間経過と共にどのように進行するかを調べると共に，実験1と同様の基礎的事実を再検討した。その結果，速度残効は40～60秒で限界に達し，それ以上になると順応の効果がほとんど無いことが示された。また，実験4では，実験1と同様の結果が得られ，速度残効に関する基礎的事実が確認された。実験5では，テスト刺激の知覚速度が順応刺激の速度と時間周波数のいずれに基づいて影響を受けるかについて検討し，比較的低速の順応刺激の条件においては，速度残効が順応刺激の時間周波数ではなく，速度に依存していることが示された。これらの実験的知見において最も重要と思われるのは，実験1，実験3，そして実験4で示された速度残効の基礎的事実である。これまで数多くの速度残効の実験がなされているが，速度残効について明確な実験結果を得ることは難しかった。本章においてはそれをかなり明確に示したといえる。知覚速度が増加する条件を含め，一般に，運動順応によって，テスト縞の知覚速度は，同方向条件では，順応速度と共に減少するが，順応速度が更に増加すると知覚速度は増加に転じるといわれているが，本研究ではそのような傾向は見いだされなかった。逆方向条件においても，知覚速度の減少の傾向が得られたが，その程度は小さかった。これらの同方向と逆方向の違いによって部分的な方向の特異性が生じた。この方向の特異性が生じる背景を明らかにすることは，運動検出と速度符号化の過程がどのような関係を有しているのかを究明することに繋がる。ローパスとバンドパスという2種類の時間周波数チャンネルの出力の比で，知覚速度が決定されるというモデルの妥当性は，この部分的な方向の特異性

の結果をどのように説明するのかが争点となる。2種類の時間周波数チャンネルの内，一方を方向選択性を持たないと仮定すれば，それらを説明することができるかもしれない。このような観点から，第13章では，モデルを構成して速度符号化の過程についてシミュレーションによって推定を行なった。その結果，方向の特異性に関しては，ローパス・チャンネルよりもバンドパス・チャンネルの方が関与の程度が大きいことが示された。しかし，速度残効の場合は，速度対比とは異なり，明らかにローパス・チャンネルの影響が関与していることが示された。また，速度対比と同様，２つの時間周波数チャンネルを仮定する場合には，それらの出力の比率ではなく，加算や減算の演算によっても同様の結果が得られることが確認された。ただし，速度残効のシミュレーションの結果は総じて明確な結果は得られなかった。この章では，その他，速度残効における離心度の影響，速度残効が時間経過と共にどのように進行するのか，速度残効の影響は順応刺激の速度と時間周波数のいずれに基づいているのかについて調べた。これらの実験的知見も，速度の符号化を考える上で貴重な知見である。しかし，離心度の影響に関していえば，それを本格的に議論するために，本章の実験データのみからいえることは少ない。もっと様々な離心度の条件下での測定が必要であろう。また，速度残効の時間経過に伴う変化に関しては，実験4や実験5の結果が時間遅れなしに知覚速度の変化を適切に測定した結果であったか否かという技術的な問題が残されている。また同様の方法で運動順応から回復していく時間経過についても調べることができたはずであるがそれを調べていない。実験5では，速度残効の影響が順応速度に基づいていることが示されたが，テスト速度として低速度の条件しか用いていないという問題が残されている。第7章や第8章の知見に基づけば，高速のテスト刺激においては速度の符号化の仕方が異なるため，速度残効が順応刺激の時間周波数に基づくという可能性もまだ完全に否定することはできない。これらは今後の課題であるといえよう。

14.7　運動順応下の加速度の知覚について

第12章では，運動順応下の加速度の知覚に関する2つの実験を行なった。いずれも運動順応下で速度の加速的変化がどのように検出されるかを調べる実験であった。実験1では少数の被験者を用いて極限法を用いて速度変化の検出閾を測定し，実験2では，多くの被験者を用いて恒常法を用いて同様の実験を行った。いずれの実験も，順応無しの条件では，速度変化は初速の1.5倍に達する以前に検出されたが，運動順応下では，初速の1.3倍から2.1倍の範囲で速度変化が検出されることが示された。運動順応下では，初速と順応速度が同じ場合に速度変化の検出閾が相対的に低く，この条件において速度変化が最も検出されやすいことが明らかにされた。逆に速度変化の検出閾は，順応速度が初速よりも大きい場合と小さい場合の2種類のピークをもち，このピークにおいて速度変化は検出しにくかった。このような

順応の効果は，順応刺激とテスト刺激の運動方向の同逆にかかわらず認められたが，同じ方向の場合にはそれが特に顕著にみられた。これは速度変化の検出に関わる部分的な方向の選択性を示す。これらの結果がどのような過程を経て生ずるのかについて，最初に仮説的なモデルを想定し実験結果を予測したが，実験結果は必ずしもこの予測と同じではなかった。運動順応下では，初速と順応速度が一致する場合に最も速度変化が検出されやすかったが，この結果は，この種の事態に特有な機構が関与しており，速度残効の実験に基づいた単純な仮説的機構によっては説明できないことを指摘した。ただし，この章で示した実験と同様の実験はほとんど報告されておらず，また実験結果もかなり明確なものであることから，ユニークな実験的研究であったといえる。今後は，実験結果に対する論理的かつ生理学的な説明が求められるであろう。

14.8　モデルとシミュレーション分析について

第13章では，第7章から第11章で示した代表的な実験の結果を説明するモデルを作成し，それらのシミュレーションによる実験の結果を実験結果と比較した。第7章の速度弁別，第8章の知覚速度に及ぼす空間周波数の影響，第10章の速度対比，そして第11章の速度残効の結果を説明するモデルとして，いずれも2つの時間周波数チャンネルの出力の比率が知覚速度となるという同一の原理に基づいた数学的モデルを想定した。このモデルは，Smith & Edgar (1994)のモデルと同様，テスト刺激の空間周波数を固定した場合，時間周波数の変化が速度の変化と等価であると考えたモデルである。ローパスとバンドパスの特性をもつ2つの時間周波数フィルターの振る舞いとして，単純なガウス関数を仮定した。速度弁別過程のシミュレーションは，このガウス関数を基本関数とし，あるパーセンテージの時間周波数(速度)の違いが上述の2種類のフィルターにおいてどの程度の感度差となるかを求めてなされた。すなわち，上述の2種類のフィルターの感度差の2乗和の平方根の逆数を時間周波数の関数として示し，その結果を実験結果と比較した。知覚速度に及ぼす空間周波数の影響，並びに速度対比と速度残効に関しては，基本関数の他に各々の影響関数を仮定し，各影響関数に従って，2つの時間周波数フィルターを様々に組み合わせて，知覚速度の比率がどのように変化するかを調べた。その結果，知覚速度に及ぼす空間周波数の影響については，(13.6)式の影響関数の選択によって，実験結果にきわめて近似したシミュレーションの結果が得られた。しかし，なぜ(13.6)式のような対数変換値の加算式によってうまく適合するのかについては，まだ十分な説明がついていない。これが単なる偶然の産物なのか，それともきちんとした説明がつけられるのか，今後更に検討してみる必要があるであろう。速度対比の実験結果に関しては，必ずしもローパス・チャンネルとバンドパス・チャンネルの2つのチャンネルを仮定する必要がなく，バンドパス・チャンネルの振る舞いのみで実験結果が十

分説明ができることが示された。速度残効の実験結果はそれよりやや複雑であり，2つのチャンネルの仮定をもってしても，必ずしも十分な説明ができなかった。しかし，これらのシミュレーション分析では，少なくとも２種類以上のチャンネルを仮定する必要があること，また，ローパス・チャンネルとバンドパス・チャンネルを仮定する場合，後者が方向選択性を有すると仮定した方が，実験結果に近くなることが示された。これはSmith & Edgar (1994)の考え方とは正反対の仮定である。最後に，知覚速度の時間的側面についてであるが，第9章で示した実験では，運動刺激は特定の時間までは静止して知覚されるが，その知覚速度はその後に動いた距離に比例して増加し，運動距離が特定の大きさ以上になると初めて一定の大きさに知覚されるというモデルが仮定された。この章ではこの仮定がシミュレーション分析によって概ね正しいことが示された。以上のシミュレーション分析では，実験結果に近づけるために，様々な数式によってモデルが試された。しかし，本研究で示された実験結果は，これらのシミュレーション分析で試みられなかった未知の数式によって，もっとよく説明できるという可能性が十分考えられる。しかし，重要なのは数式の背後にあるプロセスであると考える。シミュレーション分析では，実験結果と一致するか否かということ以上に，そのプロセスについて様々な示唆が得られた。そのような意味では，本研究で示したシミュレーション分析の試みからも十分な成果が得られたと考える。

以上，本研究では，第7章から第11章の実験において，速度の符号化の問題に関して最も基本的な特性を示すと考えられる実験結果が示された。各章ではいずれも明確な実験結果が得られ，第13章では，それらの一部を代表的な結果と見なし，それを説明するためのモデルが考案された。それらのモデルに基づくシミュレーション実験では，第7章，第8章，第9章，第10章，そして第11章の実験結果にかなり近似した結果が得られた。これらの試みから，第５章の「問題」で提起した問題に対して，一体，どのような結論が導き出されるのであろうか。それについては，次の「結論」において述べることにする。

結　　論

本論文の第５章の「問題」では，少数の時間周波数チャンネルの相対的な出力の違いが，様々な知覚速度を導きだすと仮定するモデルとして，Smith & Edgar（1994）らのモデルにおける2種類の時間周波数チャンネルの出力の比率が速度情報となるという仮定の妥当性について検討すると述べた。また更に，運動方向の拮抗性が速度符号化においてどのような関わりをもつかについても検討すると述べた。ここでは，本研究の第II部の各章で示した実験，及び第III部のシミュレーション分析から，これらの問題に対してどのような結論が得られるのかを示すことにする。

第６章の知覚速度に及ぼすコントラストの影響に関する２つの実験からは，テスト刺激の知覚速度がコントラストと共に増加することが明らかにされた。この実験結果からは，上の時間周波数チャンネルの出力の比率の問題に関して何も解答が与えられない。しかし，総合的考察で述べたように，知覚速度に及ぼすコントラストの効果は，刺激のコントラストという量的変数の増減に対応して，細胞の発火頻度や発火する細胞の数が変化し，それが知覚速度の増減を導いたことが示唆される。すなわち，コントラストの違いが知覚速度の違いを生み出すとすれば，それが速度の符号化に基本的に関与しているということができる。

第7章では，速度弁別における時空間的相互作用に関する２つの実験を示した。比較的低速の条件を調べた実験１では，速度弁別が時間周波数ではなく速度に依存して変化し，また，比較的高速の条件を調べた実験２では，速度弁別が速度ではなく時間周波数に従って変化することが示された。これらの結果は，低速と高速での速度の符号化のプロセスが異なることを示しており，2種類の時間周波数チャンネルの出力の仮定が妥当であることを示唆している。このことは第13章のシミュレーション分析においても示した。ただし，両チャンネルの比率が速度を抽出するという仮定の妥当性に関しては何も証拠が得られていない。

第8章の知覚速度に及ぼす空間周波数の影響に関する３つの実験では，いずれも知覚速度が刺激の空間周波数によって変動し，空間周波数が高くなると知覚速度が増加するという結果が示された。この結果は，速度の計算が時間周波数に基づいて行われているという可能性を示唆している。またこのような効果が生じる生理学的背景としてV1やMT野の水準の活動を考えた。すなわち，これらの実験結果からは，速度の符号化が時間周波数に基づいているということがいえる。しかし，2種類の時間周波数チャンネルの出力の比率という仮定の妥当性について明言できることは何もない。

第9章で示した知覚速度と時間に関する４つの実験，特に後半の３つの実験では，呈示時間が短くなると知覚速度が減少するという結果が見いだされ，また速度を一定に知覚するためには，一定の時間が必要であり，一定の空間的距離を運動する必要があることが示された。また，この空間的距離の大きさが，テスト刺激の空間周波数に依存しないことも示された。また，これらの実験で被験者に課された課題が，生理学的部位としては，MTよりもV1水準の細胞が関与していることを推測した。これらの結果から，上の仮定の妥当性についていえることは何もない。しかし，これらの実験結果は，知覚される速度の大きさが運動する空間の大きさによって決定されることを示唆しており，被験者が関わっている過程は速度知覚における非常に基本的な過程であると考えられるため，上述の問題と何らかの結びつきをもつことは間違いないであろう。それがどのような結びつきであるのか関しては，今後，検討していく必要があるであろう。

第10章の速度対比に関する３つの実験では，結果は一貫しており，誘導刺激とテスト刺激の運動方向が同じ方向の場合，誘導速度が大きくなるにつれてテストの知覚速度は減少し，誘導速度が更に大きくなると増加に転じる傾向が認められた。また，運動方向が逆の場合は，誘導速度が大きくなるにつれて，テスト刺激の知覚速度が増加し，誘導速度が更に大きくなると減少に転じる傾向が認められた。全体的には逆S字型の形が得られた。これらの結果に基づいた第13章のシミュレーション分析では，2種類の時間周波数チャンネルの出力の比率を仮定しなくとも，バンドパス・チャンネルの仮定のみで結果が説明されること，また２つの時間周波数チャンネルを仮定する場合，それらの出力の比率ではなく，加算や減算によっても同様の結果が導かれることが示された。

第11章では，速度残効に関する５つの実験を行なった。実験１と実験４では，速度残効に関する基礎的事実を検討し，先行研究とほぼ同様の結果が得られた。実験２では離心度が大きくなるにつれて方向の特異性が顕著になるという結果を得た。実験３では，知覚速度が増加して見える条件が，同方向において，低速で順応した後に高速のテスト縞を呈示した場合であることが示された。また実験４と実験５では，速度残効が，40～60秒で限界に達し，それ以上になると効果がほとんど無いことを示した。実験５では，比較的低速の順応速度の条件において，速度残効が順応刺激の時間周波数ではなく，速度に依存していることが示された。実験４の結果は，速度残効の典型的結果を示し，その結果に基づいて，シミュレーション分析を行なった。その結果，速度残効に関しては，２つ以上の時間周波数チャンネルを仮定しなければ結果が説明されないことを示唆した。また，シミュレーション実験の結果は，速度対比と異なり，速度残効の部分的な方向特異性に対して，バンドパスのみならずローパス・チャンネルが関与していることが示唆された。すなわち速度残効の場合，速度対比と異なり，ローパス・チャンネルの影響を仮定しなければ，実験結果がうまく説明できないことが示された。また，速度対比と同様，出力の比率ではなく，加算や減算によっても同

様の結果が得られることが確認された。速度残効と速度対比の現象上の大きな違いは，速度残効では知覚速度の増加が同方向条件で認められたが，速度対比では逆方向条件で認められたことであった。逆方向に関しては，速度対比は方向に関して異なるバンドパス・チャンネル同士が拮抗した現象であるのに対し，速度残効は，バンドパス・チャンネルとローパス・チャンネルが拮抗した現象であるという仮定に基づいたシミュレーション実験の結果が，実験結果に最も一致することが示された。これは本研究の速度符号化に関して重要な知見であるが，13．1．5の最後に示した通り，以上のシミュレーションのみでは，実験結果は完全に説明されない。速度残効はかなり複雑な過程であるといえる。

第12章では，運動順応下の加速の知覚に関する2つの実験を行なった。いずれの実験も，速度変化が初速の1.3倍から2.1倍の範囲で検出され，また，運動順応下では，初速と順応速度が同じ場合に速度の変化が検出しやすく，またこの効果が順応刺激とテスト刺激の運動方向が同じ場合に顕著であることが示された。これらの研究は，速度知覚に関する応用的な発展的な研究であるため，上述の問題に関して何も明確な示唆を与えるものではない。しかし，これらの実験結果は，何らかの形で上述の速度符号化の過程と関係しているはずであり，今後，その関係を明らかにしていく必要があるであろう。

以上をまとめると，速度符号化の過程に時間周波数の変化に感受性の高いチャンネルが関与していることは，第7章の速度弁別，第8章の知覚速度と空間周波数の関係に関する実験からほぼ明らかにされたと考えられる。それらの時間周波数チャンネルが幾つ関与しているかに関しては，第10章の速度対比の研究及び第13章のシミュレーション実験からは，必ずしも複数のチャンネルを仮定しなくともよいことが示されたが，第7章の速度弁別，第11章の速度残効の研究，そして第13章のそれらの研究と関連するシミュレーション実験からは，少なくとも２つ以上のチャンネルが必要であることが示唆された。従って，様々な多くの現象を説明するためには，少なくとも２つ以上のチャンネルを仮定する必要があるといえるであろう。第13章のシミュレーション実験では，速度対比や速度残効の結果を説明するために，必ずしも2種類の時間周波数チャンネルの出力の比率という仮定が必要ではないことが示された。すなわち，比率モデルではなく，加算減算のモデルでも，比率モデルと同様の説明が可能であることが示された。また，運動方向の拮抗性に関しては，速度対比において見られた方向特異性は比較的単純に説明ができるが，速度残効において見られた部分的な方向特異性は複雑であり容易に説明できないということが明らかにされた。この部分的な方向特異性については今後とも検討すべき課題であるといえるであろう。

謝　　辞

本論文は，過去10数年の間に，筆者が，学生諸君と積み重ねてきた運動知覚に関する実験的研究の成果を博士論文としてまとめたものである。この研究成果をまとめるにあたっては，数多くの人々にお世話になった。この場を借りて感謝を申し上げたい。

まず最初に被験者として実験に参加してくれた学生諸君に感謝申し上げたい。論文には21個の実験を掲載したが，中には比較的多数の被験者が参加する比較的短い(２時間半程度の)実験もあったが，ほとんどが少数の被験者で行われ，各被験者が長い期間(一週間前後)参加するという実験であった。また，本論文には掲載していない予備実験や失敗実験をいくつも行なっている。それらの実験に参加してくれた被験者にも感謝申し上げたい。思えば，被験者数の少ない実験の被験者になるのは忍耐が必要であり過酷であったはずであるが，ほとんどの学生諸君に，快く実験に参加してもらった気がする。また，これらの実験の遂行に際しては，学生諸君に協力してもらった場合が幾つかある。それらの学生諸君の名前のみをここに記して感謝申し上げたい。佐光弘行(1988年卒)，西山智己(1991年卒)，川崎健一郎(1996年修了)，郡司圭昌(1998年卒)，井尻昌門(1999年卒)，重田真一(2000年卒)，吉松啓之(2001年卒)，吉田真樹(2001年卒)， 細川亜希(４年生)，新井仁美(４年生)の諸氏である。これらの学生諸君には被験者にもなっていただいた。彼らのデータは本論文の実験結果の中に度々掲載されている。

筆者がはじめて本論文の契機となる研究に触れたのはもう20年以上前のことである。このような研究のきっかけを与えていただいた恩師の相場覚先生(元北海道大学教授)には，ここで改めて感謝申し上げたい。また，筆者が学生として在籍していた当時の北海道大学文学部及び大学院の教官としては，その他に，戸田正直先生，寺岡隆先生，今井四郎先生(いずれも元北海道大学教授)などがおられ，いずれの先生からも研究魂を伝授していただいた。あれから長い年月が経ってしまって今更ながらではあるが，それらの先生達にも感謝申し上げたい。また，筆者が大学人として教育研究に従事し続ける者として基本的な心得えを教えて下さった松田隆夫先生(立命館大学教授)と岩本隆茂先生(北海道医療大学教授)には，格別の感謝を申し上げたい。また，この論文を早く執筆して完成するよう，会う度に激励していただいた三星宗雄先生(神奈川大学教授)にも，心より感謝申し上げたい。

本論文の作成に際しては，筆者が現在所属している北海道大学大学院文学研究科心理システム科学講座の上司であり，また先輩でもある阿部純一先生には，初稿から完成にいたるま

で丁寧にご指導をいただいた。深謝申し上げる次第である。また，同講座の菱谷晋介先生，川端康弘先生，また同研究科言語情報学講座の小野芳彦先生にも，原稿に目を通していただき，様々なアドバイスをいただいた。また，同講座の瀧川哲夫先生には，本論文を早く執筆して完成するよう叱咤激励をいただいた。また，本論文をまとめる時間を作るに際しては，上に示した同講座の先生達の他，同講座の安達真由美先生，また本年北海道大学を退官された西川泰夫先生(放送大学教授)にも，ご配慮をいただいた。ここに記して感謝申し上げる次第である。

最後に，本論文の印刷に関してお世話になった友人，近沢照久氏(凍土社)にも感謝申し上げたい。本論文の印字が多少とも読みやすく感じていただけたならば，それは彼の協力が得られたからである。

2002年7月

著　者

引用文献

Addams, R. (1834) An account of a peculiar optical phenomenon seen after having looked at a moving body. *London and Edinburgh Philosophical Magazine and Journal of Science*, **5**, 373-374.

Adelson, E. H., & Bergen, J. R. (1985) Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *Journal of the Optical Society of America*, **A2**, 284-299.

Adelson, E. H., & Movshon, J. A. (1982) Phenomenal coherence of moving visual patterns. *Nature*, **300**, 523-525.

Aiba, T. S., & Stevens, S. S. (1964) Relationship of brightness to duration and luminance under light-and dark-adaptation. *Vision Research*, **4**, 391-401.

Albright, T. D. (1984) Direction and orientation selectivity of neurons in visual area MT of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, **52**, 1106-1130.

Albright, T. D. (1989) Centrifugal directional bias in the middle temporal visual area (MT) of the macaque. *Visual Neuroscience*, **2**, 177-188.

Albright, T. D., & Desimone, R. (1987) Local precision of visuotopic in the middle temporal area (MT) of the macaque. *Experimental Brain Research*, **65**, 582-592.

Albright, T. D., & Desimone, R., & Gross, C. G. (1984) Columnar organization of directionally selective cells in visual area MT of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, **51**, 16-31.

Allman, J. M., & Kaas, J. (1971) A representation of the visual field in the caudal third of the temporal gyrus of the owl monkey (Aotus trivirgatus). *Brain Research*, **31**, 84-105.

Allman, J., Miezin, F., & McGuiness, E. (1985a) Direction- and velocity-specific responses from beyond the classical receptive field in the middle temporal visual area (MT). *Perception*, **14**. 105-126.

Allman, J., Miezin, F., & McGuiness, E. (1985b) Stimulus specific responses from beyond the

classical receptive field. *Annual Review of Neuroscience,* **8**, 407-430.

Anderson, S. J., & Burr, D. C. (1985) Spatial and temporal selectivity of the human motion detection system. *Vision Research,* **25**, 1147-1154.

Anstis, S. M. (1961) Aftereffect of seen movement and brightness. *Doctoral Dissertation,* University of Cambridge.

Anstis, S. (1980) The perception of apparent movement. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London*, **B290**, 153-168.

Anstis, S. (1986) Motion perception in the frontal plane: Sensory aspects. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of Human Perception and Performance. Vol.II* New York: Academic Press, Chapter 16, pp.1-27.

Anstis, S. M., & Duncan, K. (1983) Separate motion aftereffects from each eye and from both eyes. *Vision Research,* **23**, 161-169.

Anstis, S. M., & Reinhardt-Rutland, A. H. (1976) Interactions between motion aftereffects and induced movement. *Vision Research,* **16**, 1391-1394.

Anstis, S. M., & Rogers, B. J. (1975) Illusory reversal of depth and movement during changes of contrast. *Vision Research,* **15**, 957-961.

Ashida, H., & Osaka, N. (1995) Motion aftereffects with flickering test stimuli depends on adapting velocity. *Vision Research,* **35**, 1825-1834.

Aubert, H. (1886) Die bewegungsempfindung. *Archiv fur die Gesamte Physiologie*, **39**, 347-370.

Badcock, D. R., & Derrington, A. M. (1985) Detecting the displacement of periodic patterns. *Vision Research,* **25**, 1253-1258.

Badcock, D. R., & Derrington, A. M. (1989) Detecting the displacements of spatial beats: No role for distortion products. *Vision Research,* **29**. 731-739.

Baker, C. L., & Braddick, O. J. (1982) The basis of area and dot number effects in random dot motion perception. *Vision Research,* **22**, 1253-1259.

Baker, C. L., & Braddick, O. J. (1985) Temporal properties of the short-range process in

apparent motion. *Perception*, **14**, 181-192.

Banks, M. S., Sekuler, A. B., & Anderson, S. J. (1991) Peripheral spatial vision: Limits imposed by optics, photoreceptors, and receptor pooling. *Journal of the Optical Society of America*, **A8**, 1775-1787.

Barlow, H. B., & Hill, R. M. (1963) Selective sensitivity to direction of movement in ganglion cells of the retina. *Science*, **139**, 412-414.

Barlow, H. B., & Levick, W. R. (1965) The mechanism of directionally selective units in rabbit's retina. *Journal of Physiology*, **178**, 477-504.

Barmack, N. H. (1970) Dynamic visual acuity as an index of eye movement control. *Vision Research*, **10**, 1377-1391.

Basler, A. (1906) Über das Sehen von Bewegungen. I. Die Wahrnehmung kleinster Bewegungen. *Archiv fur die Gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **115**, 582-601.

Bassili, J. N., & Farber, J. M. (1977) Experiments on the locus of induced motion. *Perception & Psychophysics*, **21**, 157-161.

Bell, H. H. & Lappin, J. S. (1973) The detection of rotation in random dot patterns. *Perception & Psychophysics*, **26**, 415-417.

Beneveto, L. A., & Standage, G. P. (1983) The organization of projections of the retinorecipient and nonretinorecipient nuclei of the pretectal complex and layers of the superior colliculus to the lateral pulvinar and medial pulvinar in the macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, **271**, 307-336.

Bex, P. J., Bedingham, S., & Hammett, S. (1999) Apparent speed and speed sensitivity during adaptation to motion. *Journal of the Optical Society of America*, **A16**, 2817-2824.

Bex, P. J., & Makous, W. (1997) Radial motion looks faster. *Vision Research*, **37**, 3399-3405.

Bischof, W. F., & DiLollo, V. (1991) One the half-cycle displacement limit of sampled directional motion. *Vision Research*, **31**, 649-660.

Blake, R., & Fox, R. (1972) Interocular transfer of adaptation to spatial frequency during retinal ischaemia. *Nature New Biology*, **240**, 76-77.

Blakemore, C., & Campbell, F. W. (1969) On the existence of neurons in the visual system selectivity to the orientation and size of retinal image. *Journal of Physiology (London)*, **203**, 237-260.

Blakemore, C. , Carpenter, R. H. S., & Georgeson, M. A. (1970) Lateral inhibition between orientation detectors in the human visual system. *Nature*, **228**, 37-39.

Bloch, A. M. (1885) Experience sur la vision. *Comptes Rendus de la Societe de Biologie*, **37**, 493-495.

Bonhoeffer, T., & Grinvald, A. (1991) Iso-orientation domains in cat visual cortex are arranged in pinwheel-like patterns. *Nature*, **353**, 429-431.

Born, R. T., & Tootell, R. B. H. (1992) Segregation of global and local motion processing in primate middle temporal area. *Nature*, **357**, 497-499.

Boulton, J. C. (1987) Two mechanisms for the detection of slow motion. *Journal of the Optical Society of America*, **A4**, 1634-1642.

Braddick, O. J. (1974) A short-range process in apparent motion. *Vision Research*, **14**, 519-527.

Breitmeyer, B. G. (1973) A relationship between the detection of size, rate, orientation and direction in the human visual system. *Vision Research*, **13**, 41-58.

Broca, A., & Sulzer, D. (1902) la sensation lumineuse en fonction du temps. *Journal aux Physiologie et Pathologie Generale*, **4**, 632-640.

Brosgole, L. (1968) Analysis of induced motion. *Acta Psychologica*, **28**, 1-44.

Brown, J. F. (1931a) The thresholds for visual movements. *Psychological Forschung*, **14**, 249-268.

Brown, J. F. (1931b) On time perception in visual movement fields. *Psychological Forschung*, **14**, 232-248.

Brown, R. H. (1958) Influence of stimulus luminance upon the upper speed threshold for the visual discrimination of movement. *Journal of the Optical Society of America*, **48**, 125-128.

Brown, R. H. (1961) Visual sensitivity to differences in velocity. *Psychological Bulletin*, **58**, 89-

103.

Burbeck, C. A. (1981) Criterion-free pattern and flicker thresholds. *Journal of the Optical Society of America,* **71**, 1343-1350.

Burbeck, C. A. (1987) Position and spatial frequency in large-scale localization judgments. *Vision Research,* **27**, 417-427.

Burke, D., & Wenderoth, P. (1993) The effect of interactions between one-dimensional component gratings on two-dimensional motion perception. *Vision Research,* **33**, 343-350.

Burr, D. C., & Ross, J. (1982) Contrast sensitivity at high velocities. *Vision Research,* **22**, 479-484.

Burr, D. C., & Ross, J. (1987) Visual analysis during motion. In M. A. Arbib, & A. R. Hanson (Eds.), *Vision, Brain, and Cooperative Computation*. Cambridge: MIT Press. Chapter 5, pp.187-207.

Burr, D. C., Ross, J., & Morrone, M. C. (1986) Seeing object in motion. *Proceeding of Royal Society of London*. **B227**, 249-265.

Burt, P., & Sperling, G. (1981) Time, distance, and feature trade-offs in visual apparent motion. *Psychological Review*, **88**, 171-195.

Cameron, E. L., Baker, C. L. J., & Boulton (1992) Spatial frequency selective mechanisms underling the motion aftereffect. *Vision Research,* **32**, 561-568.

Campbell, F. W., Kulikowski, J. J., & Levinson, J. (1966) The effect of orientation on the visual resolution of gratings. *Journal of Physiology,* **187**, 427-436.

Campbell, F. W. & Maffei, L. (1979) Stopped visual motion. *Nature,* **278**, 192-193.

Campbell, F. W. & Maffei, L. (1981) The influence of spatial frequency and contrast on the perception of moving patterns. *Vision Research,* **21**, 713-721.

Campbell, F. W., & Robson, J. G. (1968) Application of fourier analysis to the visibility of gratings. *Journal of Physiology,* **197**, 551-566.

Carlson, V. R. (1962) Adaptation in the perception of visual velocity. *Journal of Experimental Psychology*, **64**, 192-197.

Carter, B. E., & Herring, G. B. (1971) The detection of gratings in narrow-band visual noise. *Journal of Physiology*, **219**, 355-365.

Cavanagh, P. (1991) Short-range vs. long-range motion: Not a valid distinction. *Spatial Vision*, **5**, 303-309.

Cavanagh, P., & Favreau, O. E. (1985) Color and luminance share a common motion pathway. *Vision Research*, **11**, 1595-1601.

Cavanagh, P., & Mather, G. (1989) Motion: The long and short of it. *Spatial Vision*, **4**, 103-129.

Cavanagh, P., Tyler, C. W., & Favreau, O. E. (1984) Perceived velocity of moving chromatic gratings. *Journal of the Optical Society of America*, **A8**, 893-899.

Chang, J. J., & Julesz, B. (1983) Displacement limits for spatial frequency filtered random-dot cinematograms in apparent motion. *Vision Research*, **23**, 1379-1385.

Chen, L. (1985) Topological structure in the perception of apparent motion. *Perception*, **14**, 197-208.

Chen, Y., Bedell, H. E., & Frishman, L. J. (1998) The precision of velocity discrimination across spatial frequency. *Perception & Psychophysics*, **60**, 1329-1336.

Chubb, C., & Sperling, G. (1988) Drift-balanced random stimuli: A general basis for studying non-Fourier motion perception. *Journal of the Optical Society of America*, **A5**, 1986-2007.

Chubb, C., & Sperling, G. (1989) Two motion perception mechanisms revealed through distance-driven reversal of apparent motion. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA***86**, 2985-2989.

Clearly, R. & Brradick, O. J. (1990) Displacement limits for spatial frequency filtered kinematograms. *Vision Research*, **30**, 303-316.

Cleland, B. G., Dubin, M. W., & Levick, W. R. (1971) Sustained and transient neurons in the cat's retina and lateral geniculate nucleus. *Journal of Physiology*, **217**, 473-496.

Cohen, R. L. (1964) *Problems in motion perception*. Uppsala, Sweden: Lundequistska

Cornsweet, T. N. (1970) *Visual Perception*. New York & London: Academic Press.

Culham, J.C., & Cavanagh, P. (1994) Motion capture of luminance stimuli by equiluminous color gratings and by attentive tracking. *Vision Research,* **34**, 2701-2706.

Day, R. H. (1981) Induced rotation with concentric patterns. *Perception & Psychophysics*, **29**, 493-499.

Day, R. H., & Dickinson, R. G. (1977) Absence of color selectivity in Duncker-type induced visual movement. *Perception & Psychophysics,* **22**, 313-320.

Debruyn, B., & Orban, G. A. (1988) Human velocity and direction discrimination measured with random dot patterns. *Vision Research,* **28**, 1323-1335.

De Lange, H. (1952) Experiments on flicker and some calculations on an electrical analogue of the foveal systems. *Physica,* **18**, 935-950.

De Lange, H. (1958) Research into the dynamic nature of the human fovea-cortex systems with intermittent and modulated light. I. Attenuation characteristics with white and colored light. *Journal of the Optical Society of America*, **48**, 777-784.

Denton, G. G. (1977) Visual motion aftereffect induced by simulated rectilinear motion. *Perception*, **6**, 711-718.

Derrington, A., & Badcock, D. R. (1985) Separate detections for simple and complex grating patterns? *Vision Research,* **25**, 1869-1878.

Derrington, A. M., Badcock, D. R., & Henning, G. B. (1993) Discriminating the direction of second-order motion at short stimulus durations. *Vision Research,* **33**, 1785-1794.

Derrington, A. M., & Henning, G. B. (1981) Pattern discrimination with flickering stimuli. *Vision Research,* **21**, 597-602.

Derrington, A., & Suero, M. (1991) Motion of complex patterns is computed from the perceived motions of their components. *Vision Research*, **31**, 139 -149.

De Silva, H. R. (1926) An experimental investigation of the determinants of apparent visual movement. *American Journal of Psychology*, **37**, 469-501.

De Valois, K. K. (1977) Spatial frequency adaptation can enhance contrast sensitivity. *Vision Research,* **17**, 1057-1065.

De Valois, R. L., & De Valois, K. K. (1988) *Spatial Vision*. New York & Oxford: Oxford University Press.

De Valois, R. L., Morgan, H., Polson, M. C., Mead, W. R., & Hull, E. M. (1974) Psychophysical studies of monkey vision. I. Macaque luminosity and color vision tests. *Vision Research,* **14**, 53-67.

Diener, H. C., Wist, E. R., Dichgans, J., & Brandt, Th. (1976) The spatial frequency effect on perceived velocity. *Vision Research,* **16**, 169-176.

Dimmick, F. L., & Karl, T. C. (1930) The effect of exposure time upon the R. L. of visible motion. *Journal of Experimental Psychology,* **13**, 365-369.

Dow, B. M., Snyder, A. Z., Vautin, R. G., & Bauer, R. (1981) Magnification factor and receptive field size in foveal striate cortex of the monkey. *Experimental Brain Research,* **44**, 213-228.

Duffy, C. J., & Wurtz, R. H. (199l) Sensitivity of MST neurons to optic flow stimuli. I. A continuum of response selectivity to large-field stimuli. *Journal of Neurophysiology,* **65**, 1329-1345.

Duncker, K. (1929) Über induzierte Bewegung. *Psychologische Forschung,* **22**, 180-259.

Duysens, J., Maes, H., & Orban, G. A. (1987) The velocity dependence of direction selectivity of visual cortical neurones in the cat. *Journal of Physiology,* **387**, 95-113.

Enroth-Cugell, C., & Robson, J. G. (1966) The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *Journal of Physiology,* **187**, 517-522.

Erickson, R. G., Dow, B. M., & Snyder, A. Z. (1989) Representation of the fovea in the superior temporal sulcus of the macaque monkey. *Experimental Brain Research,* **78**. 90-112.

Exner, S. (1875) Über das Sehen von Bewegungen und die theorie zusammengesetzen Auges. *Sitzungsberichts Akademie Wissenschaft Wein,* **72**, 156-190.

Favreau, O. E. (1976) Motion aftereffects: Evidence for parallel processing in motion perception. *Vision Research,* **16**, 181-186.

Favreau, O. E. (1981) Evidence for parallel processing in motion perception. *Acta Psychologi-*

ca, **48**, 25-34.

Favreau, O. E., & Emerson, V. F., & Corballis, M.C. (1972) Motion perception: A color contingent aftereffect. *Science*, **176**, 78-79.

Ferrera, V. P., & Wilson, H. R. (1987) Direction specific masking and the analysis of motion in two dimensions. *Vision Research*, **27**, 1783-1796.

Ferrera, V. P., & Wilson. H. R. (1990) Perceived direction of moving two-dimensional patterns. *Vision Research*, **30**, 273-287.

Ferrera, V. P., & Wilson. H. R. (1991) Perceived speed of moving two-dimensional patterns. *Vision Research*, **31**, 877-893.

Foster, K. H., Gaska, J. P., Nagler, M., & Pollen, D. A. (1985) Spatial and temporal frequency selectivity of neurons in visual cortical areas V1 and V2 of the macaque monkey. *Journal of Physiology*, **365**, 331-363.

Fourier, B. J. (1822) *Theorie Analytique de la Chaleur*. Paris: First edition.

Frisby, J. P. (1972) The effect of stimulus orientation on the phi phenomenon. *Vision Research*, **12**, 1145-1166.

Ganz, L., & Lange, A. (1973) Changes in motion sensitivity of cat visual cortex neurons during the course of dark adaptation. *Paper presented at meetings of Association of Research in Vision and Ophthalmology, Florida*: Sarasota.

Gattass, R., & Gross, C. G. (1981) Visual topography of striate projection zone (MT) in posterior superior temporal sulcus of the Macaque. *Journal of Neurophysiology*, **46**, 621-638.

Gibson, J. J. (1959) Perception as a function of stimulation. In S. Koch, (Eds), *Psychology: A Study of a Science. Vol.1*. New York: McGraw-Hill, pp.456-501.

Gibson, J. J. (1979) *The Ecological Approach to Visual Perception*. Boston: Houghton Mifflin.

Gogel, W. C. (1979) Induced motion as a function of the speed of the inducing object, measured by means of two methods. *Perception*, **8**, 255-262.

Gogel, W. C., & Koslow, M. A. (1971) The effect of perceived distance on induced movement. *Perception & Psychophysics*, **10**, 142-146.

Gogel, W. C., & Koslow, M. A. (1972) The adjacency principle and induced movement. *Psychonomic Science,* **11**, 309-314.

Golomb, B., Anderson, R. A., Nakayama, K., MacLeod, D. I. A., & Wong, A. (1985) Visual thresholds for shearing motion in monkey and man. *Vision Research,* **25**, 813-820.

Gottsdanker, R. M. (1961) How the identification of target acceleration is affected by modes of starting and of ending. *British Journal of Psychology,* **52**, 155-160.

Gottsdanker, R. M., Frick, J. W., & Lockard, R. B. (1961) Identifying the acceleration of visual targets. *British Journal of Psychology,* **52**, 31-42.

Graham, C. H. (1968) Depth and movement. *American Psychologist,* **23**. 18-26.

Graham, C. H., & Hunter, W. S. (1931) Thresholds of illumination for the visual discrimination of direction of movement and for the discrimination of discreteness. *Journal of General Psycology,* **5**, 178-190.

Graham, C. N., & Nachmias, J. (1971) Detection of grating patterns containing two spatial frequencies: A comparison of single-channel and multiple-channel models. *Vision Research,* **11**, 251-259.

Graziano, M. S. A., Andersen, R. A., & Snowden, R. J. (1994) Tuning of MST neurons to spiral stimuli. *Journal of Neuroscience,* **14**, 54-67.

Green, M. (1983) Contrast detection and direction discrimination of drifting gratings. *Vision Research,* **23**, 281-289.

Grzywacs, N. M., & Yuille, A. L. (1990) A model for the estimate of local image velocity by cells in the visual cortex. *Proceeding Royal Society of London,* **B239**, 129-161.

Harris, M. G. (1980) Velocity specificity of the flicker to pattern sensitivity ratio in human vision. *Vision Research,* **20**, 687-691.

Harris, M. G., & Georgeson, M. A. (1986) Sustained and transient temporal integration functions depend on spatial frequency, not grating area. *Vision Research,* **26**, 1779-1782.

Harvey, L. O., & Michon, J. A. (1974) Detectability of relative motion as a function of exposure duration, angular separation, and background. *Journal of Experimental Psychology,* 103, 317-325.

Hassenstein, B., & Reichardt, W. (1956) Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolgen- and Vorzeichennauswertung bei der Bewegungsperzeption des Russelkafers. *Chlorophanus. Z. Naturf,* **11b**, 513-524.

Hawken, M. J., Parker, A. J., & Lund. J. S. (1988) Laminar organization and contrast sensitivity of direction-selective cells in the striate cortex of the old world monkey. *Journal of Neuroscience,* **8**, 3541-3548.

Heeger, D. J. (1987) Model for the extraction of image flow. *Journal of the Optical Society of America,* **A4**, 1455-1471.

Hepler, N. (1968) A motion contingent aftereffect. *Science,* **162**, 376-377.

Hess, R. F., & Plant, G. T. (1985) Temporal frequency discrimination in human vision: Evidence for and additional mechanism in the low spatial and high temporal frequency region. *Vision Research,* **25**, 1493-1500.

Hess, R. F., & Snowden, R. J. (1992) Temporal properties of human visual filters: Number, shapes and spatial covariation. *Vision Research,* **32**, 47-59.

Hiris, E., & Biake, R. (1992) Another perspective on the visual motion aftereffect. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* **USA89**, 9025-9028.

Hoffman, K. P., & Stone, J. (1971) Conduction velocity of afferents to cat visual cortex: A correlation with cortical receptive field properties. *Brain Research,* **32**, 460-466.

Holland, H. C. (1965) *The Spiral After-Effect.* Oxford Pergamon.

Holub, R. A., & Morton-Gibson, M. (1981) Response of visual cortical neurons of the cat to moving sinusoidal gratings Response-contrast functions and spatiotemporal interactions. *Journal of Neurophysiology,* **46**, 1244-1259.

Hubel, D. H. (1988) *Eye, Brain, and Vision.* New York Scientific American Library.

Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1959) Receptive fields of single neurons in the cat7s striate coetex. *Journal of Physiology,* **148**, 57-524.

Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962) Receptive fields, binocular interaction and functional archtecture in the cat's striate cortex. *Journal of Physiology,* **160**, 106-154.

Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1968) Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *Journal of Physiology (London)*, **195**, 215-243.

Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1972) Laminar and columnar distribution of geniculocortical fibres in macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, **146**, 421-450.

Ido, K., Ohtani, Y., & Ejima, Y. (1997) Dependencies of motion assimilation and motion contrast on spatial properties of stimuli Spatial frequency nonselective and selective interactions between local motion detectors. *Vision Research*, **37**,1565-1574.

Ikeda, H., & Wright, M. J. (1974) Evidence for sustained and transient neurons in the cat's visual cortex. *Vision Research*, **14**, 133-136.

乾敏郎（1990）視覚情報処理の基礎　サイエンス社.

乾敏郎（1994）空間・時間周波数特性　大山正・今井省吾・和気典二(編)　新編　感覚・知覚心理学ハンドブック　第II部視覚　第９章9.1 pp.551-556.

Ishizuka, M., & Ichihara, S. (1984) Spatial frequency and orientation specificities in metacontrast. *Japanese Psychological Research*, **26**, 68-74.

Ives, H.E. （1922） Critical frequency relations in scotopic vision. *Journal of the Optical Society of America*, **6**, 254-268.

Johansson, G. (1950) Configurations in the perception of velocity. *Acta psychologica*, **7**, 25-79.

Johansson, G. (1973) Visual perception of biological motion and model for its analysis. *Perception & Psychophysics*, **14**, 201-211.

Johansson, G. (1976) Spatio-temporal differentiation and integration in visual motion perception. *Psychological Research*, **38**, 379-393.

Johnson, C. A., & Leibowitz, H. W. (1976) Velocity-time reciprocity in the perception of motion: Foveal and peripheral determinations. *Vision Research*, **16**, 177-180.

Johnson, C. A., & Scobey, R. P. (1980) Foveal and peripheral displacement thresholds as a function of stimulus luminance, line length and duration of movement. *Vision Research*, **20**, 709-715.

Johnston, A., & Wright, M. J. (1986) Matching velocity in central and peripheral vision. *Vision*

Research, **20**, 1099-1109.

Julesz, B. (1971) *Foundation of Cyclopean Perception*. Chicago University of Chicago Press.

Kahneman, D. (1967) An onset-onset lawa for one case of apparent motion and metacontrast. *Perception & Psychophysics,* **2**, 577-584.

Kahneman, D., & Wolman, R. E. (1970) Stroboscopic motion: Effects of duration and interval. *Perception & Psychophysics,* **8**, 161-164.

Katz, E., Gizzi, M. S., Cohen, B., & Malach, R. (1990) The perceived speed of an object is affected by the distance it travels. *Perception,* **19**, 387.

Kaufman, L. (1974) *Sight and Mind.* Oxford University Press.

Kaufman, L., Cyrulnick, I., Kaplowitz, L., Melnick, G., & Stof, D. (1971) The complementarity of apparent and real motion. *Psychologische Forschung,* **34**, 343-348.

Keck, M. J., Palella, T. D., & Pantle, A. (1976) Motion aftereffect as a function of the contrast of sinusoidal gratings. *Vision Research,* **16**, 187-191.

Keck, M. J., & Pentz, B. (1977) Recovery from adaptation to moving gratings. *Perception,* **6**, 719-725.

Keesey, U. T. (1972) Flicker and pattern detection: A comparison of thresholds. *Journal of the Optical Society of America,* **62**, 446-448.

Kelly, D. H. (1961) Visual responses to time-dependent stimuli, I. Amplitude sensitivity measurements. *Journal of the Optical Society of America,* **51**, 422-429.

Kelly, D. H. (1971a) Theory of flicker and transient responses. I. Uniform fields. *Journal of the Optical Society of America,* **61**, 537-546.

Kelly, D. H. (1971b) Theory of flicker and transient responses. II. Counterphase gratings. *Journal of the Optical Society of America,* **61**, 632-640.

Kelly, D. H. (1972) Adaptation effects on spatio-temporal sine-wave thresholds. *Vision Research,* **12**, 89-101.

Kelly, D. H. (1979a) Motion and vision. I. Stabilized images of stationary gratings. *Journal of the Optical Society of America,* **69**, 1266-1274.

Kelly, D. H. (1979b) Motion and vision. II. Stabilized spatio-temporal threshold surface. *Journal of the Optical Society of America*, **69**, 1340-1349.

Kenkel, F. (1913) Untersuchungen uber den Zusammenhang zwischen Erscheinungsgrosse und Erscheinungsbewegung bei einingen sog Optischen Tauschungen. *Zeitschrift fur Psychologie*, **67**, 358-449.

King-Smith, P. E., & Kulikowski, J. J. (1975) Pattern and Flicker detection analysis by subthreshold summation. *Journal of Physiology*, **249**, 519-549.

Klein, S. A., & Levi, D. M. (1987) Position sense of the peripheral retina. *Journal of the Optical Society of America*, **A4**, 1542-1553.

Koenderink, J. J., & Van Doorn, A. J. (1979) Spatiotemporal contrast detection threshold surface is bimodal. *Optics Letters*, **4**, 32-34.

Koenderink, J. J., Van Doorn, A. J., & Grind, W. A. (1985) Spatial and temporal parameters of motion detection in the peripheral visual field. *Journal of the Optical Society of America*, **2**, 252-283.

Kolers, P. A. (1972) *Aspects of Motion perception*. New York: Pergamon Press.

Kolers, P. A., & Pomerantz, J. R. (1971) Figural change in apparent motion. *Journal of Experimental Psychology*, **87**, 99-108.

Kolers, P. A., & Von Grunau, M. (1976) Shape and color in apparent motion. *Vision Research*, **16**, 329-331.

Komatsu, H., & Wurtz, R. H. (1988) Relation of cortical areas MT and MST to pursuit eye movements. I. Localization and visual properties of neurons. *Journal of Neurophysiology*, **60**, 580-603.

Korte, A. (1915) Kinematoscopische Untersuchungen. *Zeitschrift fur Psychologie*, **72**, 193-296.

Kuffler, S. (1953) Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *Journal of Neurophysiology*, **16**, 37-68.

Kulikowski, J. J. (1971) Some stimulus parameters affecting spatial and temporal resolution of human vision. *Vision Research*, **19**, 19-33.

Kulikowski, J. J., & King-Smith, P. E. (1973) Spatial arrangement of line, edge and grating detectors revealed by subthreshold summation. *Vision Research*, **13**, 1455-1478.

Kulikowski, J. J., & Tolhurst, D. J. (1973) Psychophysical evidence for sustained and transient detectors in human vision. *Journal of Physiology*, **232**, 149-162.

Lagae, L., Gulyas, B., Raiguel, S., & Orban, G. A. (1989) Laminar analysis of motion information processing in macaque V5. *Brain Research*, **496**, 361-367.

Lagae, L., Raiguel, S., & Orban, G. A. (1993) Speed and direction sensitivity of macaque middle temporal neurons. *Journal of Neuroscience*, **69**, 19-39.

Lange, R. V., Sigel, C., & Stecher, S. (1973) Adapted and unadapted spatial frequency channels in human vision. *Vision Research*, **13**, 2139-2143.

Lappin, J. S., & Bell, H. H. (1976) The detection of coherence in moving random dots pattern. *Vision Research*, **16**, 161-168.

Lappin, J. S., Bell, H. H., Harm, O. J., & Kottas, B. (1975) On the relation between time and space in the visual discrimination of velocity. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **1**, 383-394.

Ledgeway, T. (1994) Adaptation to second-order motion results in a motion aftereffect for directionally-ambiguous test stimuli. *Vision Research*, **34**, 2879-2889.

Ledgeway, T., & Smith, A. T. (1993) Separate mechanisms for the detection of first and second order motion in human vision. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, **34**, Pp.1363.

Ledgeway, T., & Smith, A. T. (1995) The perceived speed of second-order motion and its dependence on stimulus contrast. *Vision Research*, **35**, 1421-1434.

Legge, G. E. (1978) Sustained and transient mechanisms in human vision: Temporal and spatial properties. *Vision Research*, **18**, 69-81.

Legge, G. E., & Campbell, F. W. (1981) Displacement detection in human vision. *Vision Research*, **21**, 205-213.

Leibowitz, H. W. (1955) The relation between the rate threshold for the perception of movement and luminance for various durations of exposure. *Journal of Experimental Psychology*,

49, 209-214.

Levi, D. M., Klein, S. A., & Aitsebaomo, P. (1984) Detection and discrimination of the direction of motion in central and peripheral vision of normal and amblyopic observers. *Vision Research,* **24**, 789-800.

Levinson, E., & Sekuler, R. (1973) Spatio-temporal contrast sensitivities for moving and flickering stimuli. *Journal of the Optical Society of America,* **63**, Pp.1296. (abstract)

Levinson, E., & Sekuler, R. (1975) The independence of channels in human vision selective for direction of movement. *Journal of Physiology (London)*, **250**, 347-366.

Levinson, E., & Sekuler, R. (1976) Adaptation alters perceived direction of motion. *Vision Research,* **16**, 779-781.

Levitt, H. (1970) Transformed up-down methods in psychoacoustics. *Journal of the Acoustical Society of America,* **49**, 467-477.

Livingstone, M. S., & Hubel, D. H. (1987) Psychophysical evidences for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *The Journal of Neuroscience*, **7**, 3416-3468.

Loomis, J., & Nakayama, K. (1973) A velocity analogue to brightness contrast. *Vision Research,* **18**, 425-428.

Mack, A. (1986) Perceptual aspects of motion in the frontal plane. In K. R. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.) *Handbook of Perception and Human Performance. Volume 1, Sensory Processes and Perception*. Wiley, Chapter 17, 17.1-17.38.

Mack, A., Fendrich, R., & Wong, E. (1982) Is perceived motion a stimulus for smooth pursuit? *Vision Research,* **22**, 77-88.

Maffei, L., & Fiorentini, A. (1973) The visual cortex as a spatial frequency analyzer. *Vision Research,* **13**, 1255-1267.

Mandler, M. B. (1984) Temporal frequency discrimination above threshold, *Vision Research,* **24**, 1873-1880.

Mandler, M. B., & Makous, W. (1984) A three channel model of temporal frequency perception. *Vision Research,* **24**, 1881-1887.

Mandriota, F. J., Mintz, D. E., & Notterman, J. M. (1962) Visual velocity discrimination: Effects of spatial and temporal cues. *Science.* **138**, 437-438.

Marr, D. (1982) *Vision*. New York: W. H. Freeman.

Marr, D., Poggio, T., & Hildreth, E. (1980) The smallest channel in early human vision. *Journal of the Optical Society of America,* **70**, 868-870.

Marr, D., & Ullman, S. (1981) Direction selectivity and its use in early visual processing. *Proceeding of Royal Society of London*, **B211**, 151-180.

Marshak, W., & Sekuler, R. (1979) Mutual repulsion between moving visual targets. *Science,* **205**, 1399-1401.

Mashour, M. (1964) *Psychological Relations in the Perception of Velocity.* Stockholm Studies in Psychology 3, Stockholm: Amguist & Wiksell .

Mather, G. (1980) The movement aftereffect and a distribution-shift model for coding the direction of visual movement. *Perception,* **9**, 379-392.

Mather, G. (1991) First-order and second-order visual processes in the perception of motion and tilt. *Vision Research,* **31**, 161-167.

Mather, G. (1994) Motion detector models: Psychophysical evidence. in A. T. Smith, & R. J. Snowden (Eds.) *Visual Detection of Motion*, London: Academic Press, Chapter 5, pp.117-143.

Mather, G., & Moulden, B. (1980) A simultaneous shift in apparent directions: Further evidence for a 'distribution-shift' model of direction coding. *Quarterly Journal of Experimental Psychology,* **32**, 325-333.

Maudarbocus, A. Y., & Ruddock, K. H. (1973) Nonlinearity of visual signals in relation to shapesensitive adaptation responses. *Vision Research,* **13**, 1713-1737.

Maunsell, J. H. R., & Van Essen, D. C. (1983) Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *Journal of Neurophysiology,* **49**, 1127-1147.

Mayhew, J. E. W., & Anstis, S. M. (1972) Movement aftereffects contingent on color, intensity, and pattern. *Perception & Psychophysics,* **12**, 77-85.

McCarthy, J. E. (1993) Directional adaptation effects with contrast modulated stimuli. *Vision Research,* **33**, 2653-2662.

McKee, S. P. (1981) A local mechanism for differential velocity detection. *Vision Research,* **21**, 491-500.

McKee, S. P., & Nakayama, K. (1984) The detection of motion in the peripheral visual field. *Vision Research,* **21**, 491-500.

McKee, S. P., Silverman, G. H., & Nakayama, K. (1986) Precise velocity discrimination despite random variations in temporal frequency and contrast. *Vision Research,* **26**, 609-619.

McKee, S. P., & Tylor, D. G. (1984) Displacement of time: Comparison of foveal and peripheral sensitivity. *Journal of the Optical Society of America,* **A1**, 620-627.

McKee, S. P., & Watamaniuk, S. N. J. (1994) The psychophysics of motion perception. in A. T. Smith, & R. J. Snowden (Eds.) *Visual Detection of Motion*, London: Academic Press, Chapter 4, pp . 85-114.

Meyer, C. H., Lasker, A. G., & Robinson, D. A. (1985) The upper limit of human smooth pursuit velocity. *Vision Research,* **25**, 561-563.

Michotte, A. (1963) *The perception of causality.* London: Methuen.

Mikami, A., Newsome, W. T., & Wurtz, R. H. (1986) Motion selectivity in macaque visual cortex. II. Spatiotemporal range of directional interactions in MT and V1. *Journal of Neurophysiology,* **55**, 1328-1339.

Mingolla, E., Todd, J. T., & Norman, J. F. (1992) The perception of globally coherent motion. *Vision Research,* **32**, 1015-1031.

Mitchell, D. E., Freeman, R. D., & Westheimer, G. (1967) Effect of orientation on the modulation sensitivity for interference fringes on the retina. *Journal of the Optical Society of America,* **57**, 246-249.

Mitchell, D. E., & Ware, C. (1974) Interocular transfer of a visual aftereffect in normal and stereoblind humans. *Journal of Physiology (London),* **236**, 707-723.

Morgan, M. J. (1992) Spatial filtering precedes motion detection. *Nature,* **335**, 344-346.

Morgan, M. J. & Fahle, M. (1992) Effetcs of patterns element density upon displacement limits for motion detection in random binary luminance patterns. *Proceeding of Royal Society of London,* **B, 248**, 189-198.

Morgan, M. J., & Ward, R. (1980) Conditions for motion flow in dynamic visual noise. *Vision Research,* **20**, 431-435.

Moulden, B. (1980) After-effects and the integration of patterns of neural activity within a channel. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences,* **290**, 39-55.

Moulden, B., Renshaw, J., & Mather, G. (1984) Two channels for flicker in the human visual system. *Perception*, **13**, 387-400.

Movshon, J. A., Anderson, E. H., Gizzi, M. S., & Newsome, W. T. (1985) The analysis of moving visual patterns. In C. Chagas, R. Gattas, & C. G. Gross (eds.), *Study Group on Pattern Recognition Mechanisms*, Vatican City: Pontifica Academia Scientiarum, pp.117-151.

Movshon, J. A., Chambers, B., & Blakemore, C. (1972) Interocular transfer in normal humans and those who lack stereopsis. *Perception*, **1**, 483-491.

Movshon, J. A., Newsome, W. T., Gizzi, M. S., & Levitt. J. B. (1988) Spatio-temporal tuning and speed sensitivity in macaque cortical neurons. *Investigative Ophthalmology & Visual Science, Supplement,* **29**, 327.

Mullen, K. T. (1985) The contrast sensitivity of human colour vision to red-green and blue-yellow chromatic gratings. *Journal of Physiology,* **359**, 381-409.

Mullen, K. T., & Baker, C. L. (1985) A motion aftereffect from an isoluminant stimulus. *Vision Research,* **25**, 685-688.

Murakami, I., & Shimojo, S. (1993) Motion capture changes to induced motion at higher luminance contrasts, smaller eccentricities, and larger inducer sizes. *Vision Research,* **33**, 2091-2107.

Nachmias, J. (1967) The effect of exposure duration on visual contrast sensitivity with square-wave gratings. *Journal of the Optical Society of America*, **57**, 421-427.

Nachmias, J., Sansbury, R., Vassilev, A., & Weber, A. (1973) Adaptation to square-wave grat-

ings: In search of the elusive third harmonic. *Vision Research,* **13**, 1335-1342.

Nakayama, K. (1981) Differential motion hyperacuity under conditions of common image motion. *Vision Research,* **21**, 1475-1482.

Nakayama, K. (1985) Biological image motion processing: A review. *Vision Research,* **25**, 625-660.

Nakayama, K., & Silverman, G. H. (1984) Temporal and spatial characteristics of the upper displacement limit for motion in random dots. *Vision Research,* **24**, 293-299.

Nakayama, K., & Tyler, W. C. (1978) Relative motion induced between stationary lines. *Vision Research,* **18**, 1663-1668.

Nakayama, K., & Tyler, C. W. (1981) Psychophysical isolation of movement sensitivity by removal of familiar position cues. *Vision Research,* **21**, 427-433.

Navon, D. (1976) Irrelevance of figural identity for resolving ambiguities in apparent motion. *Journal of Experimental Psychology*: *Human Perception and Performance,* **1**, 130-138.

Neuhaus, W. (1930) Experimentalle Untersuchung der Scheinbewegung. *Archives fur die gesamte Psychologie (Geneve),* **75**, 315-458.

Newsome, W. T., Gizzi, M. S., & Movshon, J. A. (1983) Spatial and temporal properties of neurons in macaque MT. *Investigative Ophthalmology & Visual Science, Supplement,* **24**, 106.

Newsome, W. T., & Paren, E. B. (1988) A selective Impairment of motion perception following lesions of the middle temporal visual area (MT). *Journal of Neuroscience,* **8**, 2201-2211.

Nishida, S., Ashida, H., & Sato, T. (1994) Complete interocular transfer of motion aftereffect with flickering test. *Vision Research,* **34**, 2707-2716.

Nishida, S., Edward, M., & Sato, T. (1997) Simultaneous motion contrast across space: Involvement of second-order motion? *Vision Research,* **37**, 199-214.

Nishida, S., & Sato, T. (1995) Motion aftereffect with flickering test patterns reveals higher stages of motion processing. *Vision Research,* **35**, 477-490.

Nordman, J. P., Freeman, R. D., & Casanova, C. (1992) Contrast sensitivity in amblyopia: Masking effects of noise. *Investigative Ophthalmology & Visual Science,* **33**, 2975-2985.

Orban, G. A. (1991) Quantitative electrophysiology of visual cortical neurons. In A. G. Leventhal (Eds), *Vision and Visual Dysfunction 4*, The Neural Basis of Visual Function. Macmillan Press. Chapter 8, pp.173-222.

Orban, G. A., De Wolf, J., & Maes, H. (1984) Factors influencing velocity coding in the human visual system. *Vision Research*, **24**, 33-39.

Orban, G. A., Gulyas, B., & Spileers, W. (1987) A moving noise background modules responses to moving bars of monkey V2 cells but not of monkey V1 cells. *Investigative Ophthalmology & Visual Sceince, Supplement*, **28**, 197.

Orban, G. A., Kennedy, H., & Bullier, J. (1986) Velocity sensitivity and direction selectivity of neurons in areas V1 and V2 of the monkey: Influence of eccentricity. *Journal of Neurophysiology*, **56**, 462-480.

Orban, G. A., Kennedy, H., & Maes, H. (1981a) Velocity sensitivity of areas 17 and 18 of the cat. *Acta Psychologica*, **48**, 303-309.

Orban, G. A., Kennedy, H., & Maes, H. (1981b) Response to movement of neurons in areas 17 and 18 of the cat: Velocity sensitivity. *Journal of Neurophysiology*, **45**, 1043-1058.

Orlansky, J. (1940) The effects of similarity and difference in form on apparent movement. *Archives of psychology*, **246**, 1-85.

Over, R., & Lovegrove, W. (1973) Color selectivity in simultaneous motion contrast. *Perception & Psychophysics*, **14**, 445-448.

Oyama, T. (1974) Inference of causal relations in perception of space and motion. *Psychologia Society*, **17**, 166-178.

Pantle, A. (1970) Adaptation to pattern spatial frequency: Effects on visual movement sensitivity in humans. *Journal of the Optical Society of America*, **60**, 1120-1124.

Pantle, A. (1974) Motion aftereffect magnitude as a measure of the spatio-temporal response properties of direction sensitive analyzers. *Vision Research*. **14**, 1229-1236.

Pantle, A. (1992) Immobility of some second-order stimuli in human peripheral vision. *Journal of the Optical Society of America*, **A9**, 863-867.

Pantle, Lehmkule, & Caudill. (1978) On the capacity of directionally selective mechanisms to

encode different dimensions of moving stimuli. *Perception*, **7**, 261-267.

Pantle, A., & Sekuler, R. (1968) Velocity sensitive mechanisms in human vision. *Science*, **162**, 1146-1148.

Pantle, A. J., & Sekuler, R. (1969) Contrast response of human visual mechanisms sensitive to orientation and direction of motion. *Vision Research* **9**, 397-406.

Pasternak, T. (1987) Discrimination of differences in speed and flicker rate depends on directionally-selective mechanisms. *Vision Research,* **27**, 1881-1890.

Patterson, R., Bowd, C., Phinney, R., Pohndorf, R., et al. (1994) Properties of stereoscopic (cyclopean) motion after-effects. *Vision Research,* **34**, 1139-1147.

Pelli. (1981) Effects of visual noise. PhD Thesis, England: Cambridge University.

Petersik, J. T., Pofahl, R., & Krasnoff, E. (1983) Failure to find an absolute retinal limit of a putative short range process in apparent motion. *Vision Research,* **23**, 1663-1670.

Pollock, W. T. (1953) The visibility of target as a function of its speed of movement. *Journal of Experimental Psychology,* **45**, 449-454.

Quick, R. F. (1974) A vector-magnitude model for contrast detection. *Kybernetik,* **16**, 65-67.

Quick, R. F., & Reichert, T. A. (1975) Spatial-frequency selectivity in contrast detection. *Vision Research,* **15**, 637-643.

Rachlin, H. C. (1966) Scaling subjective velocity, distance, and duration. *Perception & Psychophysics,* **1**, 77-82.

Ramachandran, V. S. (1987) Interaction between colour and motion in human vision. *Nature,* **328**, 945-647.

Ramachandran, V. S., & Inada, V. (1985) Spatial phase and frequency in motion capture of random-dot patterns. *Spatial Vision*, **1**, 57-67.

Ramachandran, V. S., & Cavanagh, P. (1987) Motion capture anisotropy. *Vision Research,* **27**, 97-106.

Rapoport, J. (1964) Adaptation in the perception of rotary movement. *Journal of Experimental Psychology,* **67**, 263-267.

Rashbass, C. (1968) Spatio-temporal interaction in visual resolution. *Journal of Physiology*, **196**, 102-103.

Raymond, J. E. (1993a) Complete interocular transfer of motion adaptation effects on motion coherence thresholds. *Vision Research*, **33**, 1865-1870.

Raymond, J, E, (1993b) Movement direction analyzers: Independence and bandwidth. *Vision Research*, **33**, 767-775.

Raymond, J. E. (1994) The effects of displacement size and frame duration on the motion incoherence aftereffect. *Perception*, **23**, 1203-1209.

Regan, D., & Beverley, K. I. (1978) Illusory motion in depth: Aftereffect of adaptation to changing size. *Vision Research*, **18**, 209-212.

Regan, D., & Beverley, K. I. (1980) Visual responses to changing size and to sideways motion for different directions of motion in depth: Linearization of visual responses. *Journal of the Optical Society of America*, **70**, 1289-1296.

Reichardt, W. (1961) Autocorrelation, a principle for the evaluation of sensory information by the central nervous system. In W. A. Rosenblith (Ed.) *Sensory Communication*, New York: Wiley. pp.303-317.

Reinhardt-Rutland, A. H. (1988) Induced movement in the viual modality: Overview. *Psychological Bulletin*, **103**, 57-71.

Richards, W. (1971) Motion perception in man and other animals. *Brain, Behaviour, and Evolution*, **4**, 162-181.

Richards, W. (1979) Quantifying sensory channels: Generalizing colorimetry to orientation and texture, touch, and tones. *Sensory Processes*, **3**, 207-229.

Robson, J. G. (1966) Spatial and temporal contrast sensitivity functions of the visual system. *Journal of the Optical Society of America*, **56**, 1141-1142.

Rock, I., Auster, M., Schiffman, H., & Wheeler, D. (1980) Induced movement based on the subtraction of motion from the inducing object. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **6**, 391-403.

Rodman, H. R., & Albright, T. D. (1987) Coding of visual stimulus velocity in MT of the

macaque. *Vision Research,* **27**, 2035-2048.

Rodman, H. R., Gross, C. G., & Albright, T. D. (1989) Afferent basis of viual responses in area MT of the macaque. I. Effects of striate cortex removal. *Journal of Neuroscience,* **9**, 2033-2050.

Rodman, H. R., Gross, C. G., & Albright, T. D. (1990) Afferent basis of visual response properties in area MT of the macaque: II. Effects of superior colliculus removal. *Journal of Neuroscience,* **10**, 1154-1164.

Ross, P. L., & Taylor, M. M. (1964) Tracking rotary motion after-effect with different illuminations of inspection and test fields. *Perceptual and Motor Skills,* **18**, 885-888.

Runeson, S. (1974) Constant velocity-not perceived as such. *Psychological Research,* **37**, 3-23.

Sachs, M. B., Nachmias, J., & Robson, J. G. (1971) Spatial-frequency channels in human vision. *Journal of the Optical Society of America,* **61**, 1176-1186.

Sakata, H., & Kusunoki, M. (1992) Organization of space perception: Neural representation of three-dimentional space in the posterior parietal cortex. *Current Opinion in Neurobiology,* **2**, 170-174.

Salzman, C. D., Britten, K. H., & Newsome, W. T. (1990) Cortical microstimulation influences perceptual judgements of motion direction. *Nature,* **346**, 174-177.

佐藤隆夫（1991）仮現運動と運動知覚のメカニズム．心理学評論，**34**，259-278.

Schalen, L. (1980) Quantification of tracking eye movements in normal subjects. *Acta Oto Larygologica*, **90**, 404-413.

Schmerler, J. (1976) The visual perception of accelerated motion. *Perception,* **5**, 167-185.

Scott, T. R., Jordan, A. E., & Powell, D. A. (1963) Does visual aftereffect of motion add algebraically to objective motion of the test stimulus ? *Journal of Experimental Psychology*, **66**, 500-505.

Sekuler, R. (1975) Visual motion perception. In E. C. Carterette, & M.P. Friedman (Eds.), *Handbook of Perception. Vol.5.* New York: Academic Press , pp.387-430.

Sekuler, R., & Ganz, L. (1963) Aftereffect of seen motion with a stabilized retinal image. *Sci-*

ence, **139**, 419-420.

Sekuler, R., Owsley, C., & Hutman, L. (1982) Assessing spatial vision of older people. *American Journal of Optometry & Physiological Optics*, **59**, 961-998.

Sekuler, R., Pantle, A., & Levinson, E. (1978) Physiological basis of motion perception. In R. H. H. W. Leibowitz, & H. L. Teuber (Eds.), *Handbook of Sensory Physiology, Vol.VIII*, Berlin: Springer-Verlag. Chapter 3, pp.67-96.

Shade, O.H. (1956) Optical and photoelectric analog of the eye. *Journal of the Optical Society of America*, **46**, 721-739.

Shapley, R., & Hochstein, S. (1975) Visual spatial summation in two classes of geniculate cells. *Nature*, **256**, 411-413.

Shipp, S., & Zeki, S. (1985a) Segregated output to area V5 from layer 4B of macaque monkey striate cortex. *Journal of Physiology, (London)*, **369**, 32P.

Shipp, S., & Zeki, S. (1985b) Segregation of pathways leading from area V2 to are V4 and V5 of macaque monkey visual cortex. *Nature*. **315**, 322-325.

Shipp, S., & Zeki, S. (1989a) The organization of connections between areas V5 and V1 in macaque monkey visual cortex. *European Journal of Neuroscience*, 309-332.

Shipp, S., & Zeki, S. (1989b) The organization of connections between areas V5 and V2 in macaque monkey visual cortex. *European Journal of Neuroscience*, 333-354.

椎名　健（1969）運動の知覚．和田洋平・大山正・今井省吾（編）．感覚-知覚心理学ハンドブック，誠信書房，第5章視覚，24，pp.637-669.

Smith, A. T. (1985) Velocity coding: Evidence from perceived velocity shifts. *Vision Research*, **25**, 1969-1976.

Smith, A. T. (1986) Hemifield differences in perceived velocity. *Perception*, **15**, 111-117.

Smith, A. T. (1987) Velocity perception and discrimination: Relation to temporal mechanisms. *Vision Research*, **27**, 1491-1500.

Smith, A. T. (1991) Limits of velocity perception. In J.J. Kulikowski, V. Walsh, & I.J. Murray (Eds.) *Vision and Visual Dysfunction 5, Limits of Vision*. Macmillan Press. Chapter 13,

pp.160-170.

Smith, A.T. (1994) The detection of second-order motion. In A. T. Smith, R. J. Snowden (Eds.) *Visual Detection of Motion*. London: Academic Press, Chapter6, pp.145-176.

Smith, A. T., & Edgar, G. K. (1990) The influence of spatial frequency on perceived temporal frequency and perceived speed. *Vision Research*, **30**, 1467-1474.

Smith, A. T., & Edgar, G. K. (1991) The separability of temporal frequency and velocity. *Vision Research*, **31**, 321-326.

Smith, A. T., & Edgar, G. K. (1994) Antagonistic comparison of temporal frequency filter outputs as a basis for speed perception. *Vision Research*, **34**, 253-265.

Smith, A. T., & Hammond, P. (1986) Hemifield differences in perceived velocity. *Perception*, **15**, 111-117.

Smith, A.T., Hess, R. F., & Baker, C. L. Jr. (1994) Direction identification thresholds for second-order motion in central and peripheral vision. *Journal of the Optical Society of America*, **A11**, 506-514.

Smith, O. W., & Sherlock, L. (1957) A new explanation of the velocity-transposition phenomenon. *American Journal of Psychology*, **70**, 102-105.

Smith, W. M., & Gulic, W. LA.T. (1956) Visual contour and movement perception. *Science*, **124**, 316-317

Snowden, R. J., & Braddick, O. J. (1989) Extension of displacement limits in multiple-exposure sequences of apparent motion. *Vision Research*, **30**, 1211-1222.

Snowden, R. J., Treue, S., & Andersen, R. A. (1992) The response of neurons in area V1 and MT of the alert rhesus monkey to moving random dot patterns. *Experimental Brain Research*, **88**, 389-400.

Snowden, R. J., Treue, S., Erickson, R. E., & Andersen, R. A. (1991) The response of area MT and V1 neurons to transparent motion. *Journal of Neuroscience*, **11**, 2768-2785.

Solomon, J. A., & Sperling, G. (1994) Full-wave and half-wave rectification in second-order motion perception. *Vision Research*, **34**, 2239-2257.

Steiner, V. R., & Blake, R. (1994) Interocular transfer of expansion, rotation, and translation motion aftereffects. *Perception*, **23**, 1197-1202.

Stone, J. (1972) Morphology and physiology of the geniculocortical synapse in the cat: The question of parallel input to the striate cortex. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, **11**, 338-346.

Stone, L. S., & Thompson, P. (1992) Human speed perception is contrast dependent. *Vision Research*, **32**, 1535-1549.

Stromeyer, C. F., & Julesz, B. (1972) Spatial-frequency masking in vision: Critical bands and spread of masking. *Journal of the Optical Society of America*, **62**, 1221-1232.

須佐見憲史・古賀一男・間野忠明（1988）2本の運動線分によって生じる奥行運動残効. *名古屋大学環境医学研究所年報XXXIX*, 301-305.

Sutherland, N. S. (1961) Figural aftereffects and apparent size. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **13**, 222-228.

Takeuchi, T. & De Valois, K. K. (2000) Velocity discrimination in scotopic vision. *Vision Research*, **40**, 2011-2024.

Tanaka, K., Fukada. Y., & Saito, H. (1989) Underlying mechanisms of the response specificity of the expansion/contraction and rotation cells in the dorsal part of the medial superior temporal area of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, **62**, 642-656.

Tanaka, K., Hikosaka, K., Saito, H. A., Yukie, M., Fukada, Y., & Iwai, E. (1986) Analysis of local and wide-field movements in the superior temporal visual areas of the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, **6**, 134-144.

Tanaka, K., & Saito, H. (1989) Analysis of motion of the viual field by direction, expansion/contraction, and rotation cells clustered in the dorsal part of the medial superior temporal area of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, **62**, 626-641.

Tanaka, K., Sugita, Y., Moriya, M., & Saito, H. A. (1993) Analysis of object motion in the ventral part of the medial superior temporal area of the macaque visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, **69**, 128-142.

田山忠行（1984a）ランダム光点運動パターンによる速度・時間・距離の評価　信州大学教

育学部紀要，第51号， 81-92.

田山忠行（1984b）速度変化の知覚におけるグローバルマッチングとローカルマッチング. 心理学研究，第55巻，第5号，275-281.

田山忠行（1991）知覚速度に及ぼす運動順応の効果 －奥行運動と平面運動の比較－ 基礎心理学研究，第10巻，1-8.

田山忠行（1996）知覚速度の対比効果について 北海道心理学研究, 第19号, Pp55.

田山忠行（1997）知覚速度の対比効果について(2) 北海道心理学研究, 第20号, Pp30.

Tayama,T. (2000) The minimum temporal thresholds for motion detection of grating patterns. *Perception*, **29**, 761-769.

Tayama,T. (2001a) The spatial and temporal conditions for perceiving velocity as constant. *Department of Psychology, Hokkaido University, Technical Report,* **14**, 1-17.

Tayama,T. (2001b) Velocity discrimination of moving gratings with different spatial frequencies. *ACV Abstract lssue, The First Asian Conference on Vision,* **1**, Pp53.

Tayama,T. (2001c) Conditions for perceiving velocity as constant. *ECVP Abstract lssue, Perception*, **30**, Pp64.

田山忠行 (2002) 速度残効と速度対比のモデル 信学技報, *Technicqal Report of IEICE*. ITS2001-65, IE2001-204, 83-88.

田山忠行・川崎健一郎 (1994) 速度知覚をめぐる近年の運動知覚研究 北海道大学文学部紀要，43-1（通巻第82号），155-200.

Tayama, T., Nakamura, M., & Aiba, T.S. (1987) Estimated duration for rotating-dot-pattern. *Japanese Psychological Research,* **29**, 173-183.

Taylor, M. M. & Creelman, C. D. (1967) PEST: Efficient estimates on probability functions. *The Journal of the Acoustical Society of America*, **41**, 782-787.

Thompson, P. G. (1981) Velocity after-effects: The effects of adaptation to moving stimuli on the perception of subsequently seen moving stimuli. *Vision Research,* **21**, 337-345.

Thompson, P. G. (1982) Perceived rate of movement depends on contrast. *Vision Research*,

22, 377-380.

Thompson P. G. (1983) Discrimination of moving gratings at and above detection threshold. *Vision Research.* **23**, 1533-1538.

Tolhurst, D. J. (1973) Separate channels for the analysis of the shape and the movement of a moving visual stimuli. *Journal of Physiology*, **231**, 385-402.

Tolhurst, D. J. (1975) Sustained and transient channels in human vision. *Vision Research*, **15**, 1151-1155.

Tolhurst, D. J., & Movshon, J. A. (1975) Spatial and temporal contrast sensitivity of striate cortical neurons. *Nature*, **257**, 674-675.

Tolhurst, D. J ., Sharpe, C. R., & Hart, G. (1973) The analysis of the drift rate moving sinusoidal gratings. *Vision Research*, **13**, 2545-2555.

Tootell, R. B. H., Reppas, J. B., Dale, A. M., Look, R. B., Sereno, M. I., Malach, R., Brady, T.J., & Rosen, B. R. (1995) Visual motion aftereffect in human cortical area MT revealed by functional magnetic resonance imaging. *Nature*, **375**, 139-141.

Toyama, K., Komatsu, Y., Kasai, H., Fujii, K., & Umetani, K. (1985) Responsiveness of Care-Bishop neurons to visual cues associated with motion of a visual stimulus in three dimensional space. *Vision Research*, **25**, 407-414.

Turano, K., & Pantle, A. (1989) On the mechanism that encodes the movement of contrast variations: Velocity discrimination. *Vision Research*, **29**, 207-221.

Tyler, C. W., & Torres, J. (1972) Frequency response characteristics for sinusoidal movement in the fovea and periphery. *Perception & Psychophysics* **12**, 232-236.

Tynan, P., & Sekuler, R. (1975) Simultaneous motion contrast: Velocity, sensitivity and depth response. *Vision Research*, **15**, 1231-1238.

Tynan,P., & Sekuler, R. (1982) Motion processing in peripheral vision: Reaction time and perceived velocity. *Vision Research*, **22**, 61-68.

Ullman, S. (1979) *The Interpretation of Visual Motion*. Cambridge: MIT Press.

Ungerleider, L. G., & Desimone, R. (1986a) Cortical connections of the visual area MT in the

macaque. *Journal of Comparison Neurology*, **248**, 190-222.

Ungerleider, L. G., & Desimone, R. (1986b) Projections to the superior temporal sulcus from the central and peripheral field representations of V1 and V2. *Journal of Comparison Neurology*, **248**, 147-163.

Ungerleider, L. G., & Mishkin, M. (1982) Two cortical visual systems. In D. J. Ingle, M. A. Goodale, & R. J. Mansfield (Eds.) *Analysis of Visual Behaviour*. MIT Press..

Van de Grind, W. A., Koenderink, J. J., & Van Doorn, A. J. (1983) Detection of coherent movement in peripherally viewed random-dot patterns. *Journal of the Optical Society of America*, **73**, 1674-1683.

Van de Grind, W. A., Koenderink, J. J., & Van Doorn, A. J. (1986) The distribution of human motion detector properties in the monocular visual field. *Vision Research,* **26,** 797-810.

Van Doorn, A. J., Koenderink, J. J., & Van de Grind, W. A.(1985) Perception of movement and correlation in stroboscopically presented noise patterns. *Perception*, **14**, 209-224.

Van Essen, D. C. (1985) Functional organization of primate visual cortex. In A. Peters & E. G. Jones (Eds.) *Cerebral Cortex*. New York: Plenum, pp.259-329.

Van Essen, D. C., Anderson. C. H., & Felleman. D. J. (1992) Information processing in the primate visual system: An integrated systems perspective. *Science*, **255**. 419-423.

Van Meeteren, A., & Vos, J. J. (1972) Resolution and contrast sensitivity at low luminance. *Vision Research*, **12**, 825-833.

Van Nes, F. L., Koenderink, J. J., Nas, H., & Bouman, M. A. (1967) Spatio-temporal modulation transfer in the human eye. *Journal of the Optical Society of America*, **57**, 1082-1088.

Van Santen, J. P. H., & Sperling, G. (1985) Elaborated Reichardt detectors. *Journal of the Optical Society of America*, **A2**, 300-321.

Victor, J. D., & Conte, M. M. (1990) Motion mechanisms have only limited access to form information. *Vision Research*, **30**, 289-301.

Von der Heydt, R., & Peterhans, E. (1989) Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. I. Lines of pattern discontinuity. *Journal of Neuroscience*, **9**, 1731-1748.

Von der Heydt, R., Peterhans, E., & Baumgartner, G. (1984) Illusory contours and cortical neuron responses. *Science*, **224**, 1260-1262.

Von Grunau, M. W. (1979) Form information is necessary for the perception on motion. *Vision Research*, **19**, 839-841.

Von Grunau, M. W. (1986) A motion aftereffect for a long -range stroboscopic apparent motion. *Perception & Psychophysics*, **40**, 31-38.

Wade, N. J. (1994) A selective history of the study of visual motion aftereffects. *Perception*, **23**, 1111-1175.

Wade, N. J., & Verstraten, F. A. J. (1998) Introduction and historical overview. In G. Mather, F. Verstraten, S. Anstis (Eds.) *The Motion Aftereffect.* MIT. Chapter 1, pp.1-23.

Walker, P., & Powell, D. J. (1974) Lateral interaction between neural channels sensitive to velocity in human visual system. *Nature*, **252**, 732-733.

Wallach, H. (1976) *On Perception*. New York: Quadrangle.

Warden, C. J., & Brown, H. C. (1944) A preliminary investigation of form and motion acuity at low levels of illumination. *Journal of Psychology*, 34, 437-449.

Ware, C., & Mitchell, D. E. (1974) On interocular transfer of various visual aftereffects in normal and stereoblind observers. *Vision Research*, **14**, 731-734.

Warren, W. H. (1977) Visual information for object identity in apparent movement. *Perception & Psychophysics*, **61**, 161-278.

Watamanak, S. N. J., & Dunchon, A. (1992) The human visual system averages speed information. *Vision Research*, **32**, 931-941.

Watanabe, A., Mori, T., Nagata, S., & Hiwatashi, K. (1968) Spatial sine-wave responses of the human visual system. *Vision Research*, **8**, 1245-1263.

Watson, A. B. (1982) Summation of grating patches indicates many types of detector at one retinal location. *Vision Research*, **22**, 17-25.

Watson, A. B., & Ahumada, A. Jr. (1985) Models of human visual-motion sensing. *Journal of the Optical Society of America*, **A2**, 322-342.

Watson, A. B., & Robson, J. G. (1981) Discrimination at threshold: Labeled detectors in human vision. *Vision Research,* **21**, 1115-1122.

Watson, A. B., Thompson, P. G., Murphy, B. J., & Nachmias, J. (1980) Summation and discrimination of grating moving in the opposite directions. *Vision Research,* **20**, 341-347.

Watson, A. B., & Turano, K. (1995) The optimal motion stimulus. *Vision Research,* **35**, 325-336.

Weisstein, N., & Bisaha, J. (1972) Gratings mask bars and bars mask gratings: Visual frequency response to aperiodic stimuli. *Science,* **176**, 1047-1049.

Welch, L. (1989) The perception of moving plaids reveals two motion processing stages. *Nature,* **337**, 734-736.

Wertheimer, M. (1912) Experimentelle Studien uber das Sehen von Bewegung. *Zeitschrift fur Psychologie,* **61**, 161-278.

Westheimer, G. (1954) Eye movement responses to a horizontally moving visual stimuli. A. M. A. *Archives of Ophthalmology,* **52**, 932-951.

Westheimer, G. (1978) Spatial phase sensitivity for sinusoidal grating targets. *Vision Research,* **318**, 1073-1074.

Westheimer, G. (1979) Spatial sense of the eye. *Investigative Ophthalmology & Visual Science,* **18**, 893-912.

White, C. W., & Lorber, C. M. (1976) Spatial-frequency specificity in visual masking. *Perception & Psychophysics,* **19**, 281-284.

Wilson, H. R. (1986) Responses of spatial mechanisms can explain hyperacuity. *Vision Research,* **26**, 453-469.

Wilson, H. R. (1991) Psychophysical models of spatial vision and hyperacuity. In D. Regan (Eds.) *Vision and Visual Dysfunction 10, Spatial Vision*. Macmillan Press, Chapter 3, 64-86.

Wilson, H. R. (1994) Models of two-dimentional motion perception. In A. T. Smith, R. J. Snowden (Eds.) *Visual Detection of Motion*. London: Academic Press. Chapter 8, pp.219-251.

Wilson, H. R., & Bergen, J. R. (1979) A four mechanism model for threshold spatial vision. *Vision Research*, **19**, 19-33.

Wilson, H. R., Ferrera, V. P., & Yo, C. (1992) Psychophysically motivated model for two dimentional motion perception. *Visual Neuroscience*, **9**, 79-97.

Wilson, H. R., & Kim, J. (1994) Perceived motion in the vector sum directlon. *Vision Research*, **34**, 1835-1842.

Wilson, H. R., McFarlane, D. K., & Phillips, G. C. (1983) Spatial frequency tuning of the orientation selective units estimated by oblique masking. *Vision Research*, **23**, 873-882.

Wist, E. R., Gross, J. D., & Niedeggen, M (1994) Motion aftereffects with random-dot checkerboard kinematograms: Relation between psychophysical and VEP measures. *Perception*, **23**, 1155-1162.

Wohlgemuth, A. (1911) On the aftereffect of seen movement. *British Journal of Psychology Monographs*, supplement, No.1.

Wright, M. J. (1987) Spatiotemporal properties of grating motion detection in the center and the periphery of the visual field. *Journal of the Optical Society of America*, **A4**, 1627-1633.

Wright, M. J., & Johnston, A. (1985) Invariant tuning of motion aftereffect. *Vision Research*, **25**, 1947-1955.

Yo, C., & Wilson, H. R. (1992) Perceived direction of moving two-dimensional patterns depends on duration, contrast, and eccentricity. *Vision Research*, **32**, 135-147.

Zacks, J. L. (1975) Changes in responses of X and Y type cat retinal cells produced by changes in background illumination. *Paper presented at meetings of Association of Research in Vision and Ophthalmology, Florida*: Sarasota.

Zeki, S. M. (1974) Functional organization of a visual area in the posterior bank of the superior temporal sulcus of the rhesus monkey. *Journal of Physiology (London)*, **236**, 549-573.

Zeki, S. M. (1980) The respresentation of colours in the cerebral cortex. *Nature*, **284**, 412-418.

Zhang, K., Sereno, M. I., & Sereno, M. E. (1993) Emergence of position-independent detectors of sense of rotation and dilation with Hebbian learning: An analysis. *Neural Compu-*

tation, **5**, 597-612.

Zhang, K., Yeh, S. L., & De Valois, K. K. (1993) Motion contrast and motion integration. *Vision Research*, **33**, 2721-2732.

Zihl, J., Cramon, D. V., & Mai, N. (1983) Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. *Brain*, **106**, 313-340.