

ランダム点運動の順応による運動知覚の変化

Changes in motion perception by adaptation to random point motion

朱 剣[†], 日高 昇平[†]
ZHU Jian, Shohei Hidaka

[†]北陸先端科学技術大学院大学
Japan Advanced Institute of Science and Technology
s2320026@jaist.ac.jp

概要

運動残効(Motion After Effect; MAE)は^[1], ある方向に動く刺激を長時間観察した後, 静止している物体が直前に提示された動きとは逆方向に動いているように見えるというものである. 本研究では順応運動刺激の速度と MAE の持続時間の関係を予測する計算モデルを構築し, MAE に関する心理物理学実験の結果を, 計算論的に説明することである.

キーワード: 運動残効, 神経順応

1. はじめに

運動する視覚刺激をしばらく見た場合, その刺激が物理的に停止した後, 主観的には逆方向の運動を知覚する場合がある(図 1). この知覚的な現象を Motion After Effect (MAE)と呼ぶ. 本研究の目的は, 順応運動刺激の速度と MAE の持続時間の関係を予測する計算モデルを構築し, MAE を, 計算論的に説明することである.

2. 実験

本研究は MAE の時間的な性質を調べる 3 つの実験を行った. 実験 1 と 2 は MAE の持続時間と順応運動刺激の速度との関係の明確を目的とし, 水平方向(Exp1)と多方向運動(Exp2)における MAE の持続時間を測定した. 実験 3 は MAE の幻覚運動の速度変化を明らかにすることを目的として幻覚運動速度の主観的等価値を測定した.

2.1. 実験参加者

北陸先端科学技術大学院大学の院生 6 名と社会人 4 名(年齢 $M=24.4$, $SD=3.16$)が実験に参加した. なお, 被験者は全員, 正常視力であった. 院生のうち 1 名と社会人の 4 名はすべての心理物理学実験を参加した. 院生のうち, 5 名は Exp1 のみを参加した.

2.2. 実験刺激と実験環境

刺激は 15 cm の円型のアパチャーの中で提示された. 中央の十字形は $2\text{mm} \times 2\text{mm}$ であり, ランダムドットは $1.5\text{mm} \times 1.5\text{mm}$ とし, アパチャー内に 450 個あった. 実験プログラムは PsychoPy[®]3.2.0 で作成した. 実験に使用したモニターは, 解像度が 1920×1080 であった. 実験

中は顎台を用いて画面と目の距離を 60cm に固定した.

2.3. 実験手続き

水平運動における MAE の持続時間(Exp 1)

各試行の最初に, 画面の中心に「十」を 1s 提示した. 次に運動刺激を 30s 提示した. 被験者は続けて中心点を注目させた. 30s 後に静止刺激(静止ドット)が表示されるが, 被験者は中心点を注目しつづけた. 運動刺激の運動方向と反対の動きを知覚した被験者は, この現象が止まったと判断する時点で Enter を押すと要求された. この手続きを 1 試行とし, 14 試行を行った. 各試行で提示された運動刺激の運動速度は $1^\circ/\text{s} \sim 14^\circ/\text{s}$ の範囲で $1^\circ/\text{s}$ の間隔繰り返しのないランダムな設定とした.

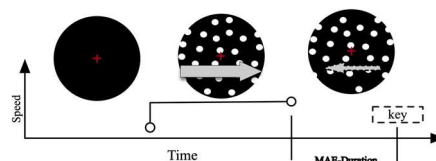


図1 Exp 1 の 1 試行の手続き

多方向運動における MAE の持続時間(Exp 2)

速度知覚の異方性^[2]を配慮し, 多方向運動による MAE 持続時間を測定した. 実験手続きは Exp1 から, 運動方向の 90 度, 180 度, 270 度を実験設計に追加した. 運動刺激の運動速度は $1^\circ/\text{s} \sim 6^\circ/\text{s}$.

MAE により幻覚運動の速さ(Exp 3)

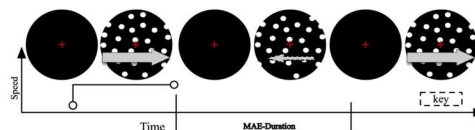


図2 Exp3 の 1 試行の手続き

水平運動による MAE の幻覚運動の知覚速度は時間とともに変化するので, 時間ごとの知覚速度を測定した. 30s の運動刺激が観察させた後, 0s, 4s, 8s, 12s, 16s, 18s の空白-1(ドットなし)があった. その後, 静止刺激を 1s 提示してから 30s の空白-2 があった. そして, 運動の速さが被験者に調整されるテスト刺激を示した. 被験者は「→」キー/「←」キーによってテスト刺激の運動速さを, 静止刺激の間の幻覚運動の速さと同じように調整し, 幻覚運動の知覚速度の主観的等価値を報告させた.

3. 水平運動の観察者の計算モデル

本研究では、水平に運動する刺激に対して、その速度（速さと方向）を推定するモデルとして「観察者モデル A」を考える。その入力として、模擬的な運動刺激の物理的速さと物理的方向を設定した。左方向と右方向に敏感な一組の神経細胞が存在し、選好速度は $0\sim 20^\circ/s$ の範囲内に $1^\circ/s$ の間隔で平均分布しているという仮定が設定されている。「観察者モデル A」の計算スケジュールは以下のである。

$$\{MT_{(i)}^{i, recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t) | i = 1, 2, \dots\} \xrightarrow{\text{Observer-A}} V_{(i)}^{i, recover}(x_{stim}, x_{adapt}, t)$$

ここで、 $MT_{(i)}^{i, recover}$ は、神経細胞の回復過程における t 時刻の反応で、 $V_{(i)}^{i, recover}$ は異なる神経順応効果に対して、時間に従う知覚速度の推定値である。(.)は異なる神経順応を表す。

知覚速度の推定値は時間に従って、限りなくゼロに近い。 $V_{(i)}^{i, recover}$ は一定の値 ϵ より小さい場合、 $V_{(i)}^{i, recover}$ を 0 として扱う。MAEの消失の時、時間を T とすると、この時において $V_{(i)}^{i, recover}(x_{stim}, x_{adapt}, T)$ であるため、観察者モデルによるMAEの持続時間の推定値と運動刺激の運動速度との関係は、以下の式で決定される。

$$V_{(i)}^{i, recover}(0, x_{adapt}, T) = \epsilon$$

ここでは、MAEが生じる間に観察する運動刺激の速度は 0 ため、 x_{stim} は 0 になる。

模擬神経細胞の反応

x_{pref}^i の選好速度を持つ模擬神経細胞 i は非神経順応状態の下で、入力模擬運動刺激の速度 x_{stim} に対する反応は $MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_0}$ である。

$$MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_0} = e^{-\frac{(x_{stim} - x_{pref}^i)^2}{2\sigma_0^2}} \alpha_0$$

反応 MT^i が入力模擬運動刺激の速度 x_{stim} と選好速度 x_{pref}^i との離れ程度に従って減少する傾向はベルカーブ型関数に従い、分散は σ_0 である。

順応効果

神経順応の下での模擬神経細胞の反応を $MT_{(i)}^i(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})$ とし、 x_{adapt} は順応刺激の運動速さである。「観察者モデル A」では、3種類の既知の可能な順応効果をシミュレートした。

(1) 模擬神経細胞の反応曲線の高さが変化する神経順応パターン — 高さ変化(amplitude)^[3] :

$$MT_{(i)}^{i, amplitude}(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})|_{\alpha_0, \sigma_0, \alpha_0} = MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\sigma_0, \alpha^i, \alpha_0} \cdot \alpha^i$$

$$\alpha^i(x_{pref}^i, x_{adapt})|_{\alpha_0, \sigma_0, \alpha_0} = \alpha_0 \left(1 - e^{-\frac{(x_{pref}^i - x_{adapt})^2}{2\sigma_0^2}} \cdot A_a \right)$$

$\alpha^i(x_{pref}^i, x_{adapt})$ は、神経順応が模擬神経細胞 i の反応に与える

影響を表す。選好速度 x_{pref}^i が順応刺激速度 x_{adapt} から離れる模擬神経細胞 i は、神経順応の影響が小さい。

(2) 模擬神経細胞の反応曲線の幅が変化する神経順応パターン — 分散変化(variance)^[4] :

$$MT_{(i)}^{i, variance}(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})|_{\alpha_0, \sigma_0, \sigma_0} = MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_\phi^i, \alpha_0} \cdot \sigma_\phi^i$$

$$\sigma_\phi^i(x_{pref}^i, x_{adapt})|_{\sigma_0, \alpha_0, \sigma_0} = \sigma_0 \cdot \frac{e^{-\frac{(x_{pref}^i - x_{adapt})^2}{2\sigma_0^2}}}{\sigma_0} + \sigma_0$$

$\sigma_\phi^i(x_{pref}^i, x_{adapt})$ は、神経順応が模擬神経細胞 i の反応の標準偏差に与える影響を表す。 x_{adapt} と同じ選好速度 x_{pref}^i を持つ模擬神経細胞 i は、神経順応の影響が最大である。

(3) 模擬神経細胞の反応カーブの峰の位置を変える神経順応パターン — ピークシフト(peak-shift)^[5] :

$$MT_{(i)}^{i, peakshift}(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})|_{A_p, \sigma_p, \alpha_0, \sigma_0} = MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{A_p, \sigma_p, \alpha_0} \cdot x_{pref}^i$$

$$x_{pref}^i(x_{pref}^i, x_{adapt})|_{A_p, \sigma_p} = x_{pref}^i + e^{-\frac{(x_{pref}^i - x_{adapt})^2}{2\sigma_p^2}} \cdot A_p \cdot (x_{pref}^i - x_{adapt})$$

$x_{pref}^i(x_{pref}^i, x_{adapt})$ は、神経順応の影響によって、模擬神経細胞 i の選好速度を表す。

順応した模擬神経細胞の反応の回復

神経細胞の回復過程における t 時刻の反応 $MT_{(i)}^{i, recover}$ は、以下の式で定義される。

$$MT_{(i)}^{i, recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t) = MT^i(x_{pref}^i, x_{stim}) - (MT^i(x_{pref}^i, x_{stim}) - MT_{(i)}^i(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})) e^{-\frac{t}{\tau}}$$

その中で、 $MT_{(i)}^i$ は模擬神経細胞 i が神経順応の影響下の反応である。

「観察者モデル A」のモデル知覚速度

異なる神経順応効果に対して、時間に従う知覚速度の推定値は、以下のように定義される^[6]。

$$V_{(i)}^{i, recover}(x_{stim}, x_{adapt}, t) = \frac{\sum_i \{x_{pref}^i \cdot MT_{(i)}^{i, recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t)\}}{\sum_i MT_{(i)}^{i, recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t)}$$

3.1. 多方向運動に対する観察者のモデル

次に、多方向の運動刺激を観察してその速度を推定する「観察者モデル B」を考える。観察者モデル Bは 0 度 ~ 360 度の範囲で、 15 度の間隔で分布し、それぞれの方角には選好速度が $0\sim 20^\circ/s$ の範囲内に $1^\circ/s$ の間隔で平均分布していると設定されている。多方向運動に適用する「観察者モデル B」は入力信号としての画像シーケンス $L(x, y, t)$ から、知覚速度 $Velocity^{adapt}(t)$ を推定する。

$$L(x, y, t) \xrightarrow{\text{Observer-B}} Velocity^{adapt}(t)$$

$L(x, y, t)$ は、画像シーケンス中の時刻 t において、画像空間位置 (\bar{x}, \bar{y}) における輝度(0~255)を表している。画像シーケンスは時間上で2つの部分で構成した。 $0s \sim T_m$ の間はExp2の運動刺激と同じなランキングドット運動映

像, $T_m \sim 60s$ の間は静止的なランキングドットをシーケンス化した映像であった. ここで, T_m は 30s に固定した.

$Velocity^{adapt}(t)$ は観察者モデルにより知覚速度の推定値である. $Velocity^{adapt}(t)$ は一定の値 ε より小さい場合, $Velocity^{adapt}(t)$ を 0 として扱う. MAE の消失の時, 時間を T とすると, 観察者モデルによるシミュレーションされる MAE の持続時間 T_{MAE} は以下の式で決定される.

$$Velocity^{adapt}(T) = \varepsilon \quad \text{and} \quad T_m + T_{MAE} = T$$

3.1.1. 「観察者モデル B」 計算スケジュール

$$L(x, y, t) \xrightarrow{Stage1} \{MT^i(t) | i = 1, 2, \dots\} \xrightarrow{Stage2} Velocity^{adapt}(t)$$

Stage1: 運動刺激映像の処理

模擬神経細胞 i の反応 $MT^i(t)$ は運動情報に対する反応 $NE^i(t)$ と順応効果 $A^i(t)$ との 2 つの部分で分かれる.

$$MT^i(t) = NE^i(t) \cdot A^i(t)$$

$NE^i(t)$ は運動エネルギーと呼ばれ, 通常は視覚野のニューロンの放電率に正比例していると考えられる^[7]. i は, 選好速度 $V_{pref}^i = (x_{pref}^i, y_{pref}^i)^T$ ($()^T$ はベクトルの転置を表す) の模擬神経細胞を指している. $A^i(t)$ は順応効果の時間過程である.

運動エネルギーの算出

運動エネルギーは, 運動刺激がフィルタを通して得られる符号化された情報(または情報のエネルギー)を意味し, 選好速度 $V_{pref}^i = (x_{pref}^i, y_{pref}^i)^T$ の模擬 MT 神経細胞 i の放電率は反対方向の運動エネルギーの差に正比例し, 画像シーケンス $L(x, y, t)$ の関数になる.

$$NE^i(t) = RE^i(t) - LE^i(t)$$

水平方向の右方向の運動エネルギー (RE^i), および左方向の運動エネルギー (LE^i) は式のように計算可能である.

$$RE^i(t) = \sum_x \sum_y (F_{R_1}^i(\bar{x}, \bar{y}, t) * L(x, y, t))^2 + (F_{R_2}^i(\bar{x}, \bar{y}, t) * L(x, y, t))^2$$

$$LE^i(t) = \sum_x \sum_y (F_{L_1}^i(\bar{x}, \bar{y}, t) * L(x, y, t))^2 + (F_{L_2}^i(\bar{x}, \bar{y}, t) * L(x, y, t))^2$$

* は畳み込み演算を表す. \bar{x} と \bar{y} は, 空間フィルタとしての Gabor 関数の空間座標を表し, 座標の原点は画像の左上に位置する. $F_{L_1}^i(\bar{x}, \bar{y}, t)$, $F_{L_2}^i(\bar{x}, \bar{y}, t)$, $F_{R_1}^i(\bar{x}, \bar{y}, t)$, $F_{R_2}^i(\bar{x}, \bar{y}, t)$ は, 初期視覚野における単純型細胞に相当する 4 つのフィルタを表し, 畳み込みカーネルとしている. この 4 つフィルタの定義は, 以下の通りである.

$$F_{L_1}^i(\bar{x}, \bar{y}, t) = F_{odd}^i(\bar{x}, \bar{y}) \cdot H_{slow}^i(t) + F_{even}^i(\bar{x}, \bar{y}) \cdot H_{fast}^i(t)$$

$$F_{L_2}^i(\bar{x}, \bar{y}, t) = F_{odd}^i(\bar{x}, \bar{y}) \cdot H_{fast}^i(t) - F_{even}^i(\bar{x}, \bar{y}) \cdot H_{slow}^i(t)$$

$$F_{R_1}^i(\bar{x}, \bar{y}, t) = F_{odd}^i(\bar{x}, \bar{y}) \cdot H_{slow}^i(t) - F_{even}^i(\bar{x}, \bar{y}) \cdot H_{fast}^i(t)$$

$$F_{R_2}^i(\bar{x}, \bar{y}, t) = F_{odd}^i(\bar{x}, \bar{y}) \cdot H_{fast}^i(t) + F_{even}^i(\bar{x}, \bar{y}) \cdot H_{slow}^i(t)$$

$F_{odd}^i(\bar{x}, \bar{y})$ と $F_{even}^i(\bar{x}, \bar{y})$ は 2 つの直交している Gabor 関数であり, $H_{fast}^i(t)$ と $H_{slow}^i(t)$ は 2 つの作用時間が異なる時間関数である. $F_{odd}^i(\bar{x}, \bar{y})$ と $F_{even}^i(\bar{x}, \bar{y})$ は次のように定義可能である.

$$F_{odd}^i(\bar{x}, \bar{y}) = \cos^4 \tan^{-1} \left(\frac{\bar{x}}{\sigma_c} \right) \cos \left(4 \tan^{-1} \left(\frac{\bar{x}}{\sigma_c} \right) \exp \left(-\frac{\bar{y}^2}{2\sigma_g^2} \right) \right)$$

$$F_{even}^i(\bar{x}, \bar{y}) = \cos^4 \tan^{-1} \left(\frac{\bar{x}}{\sigma_c} \right) \sin \left(4 \tan^{-1} \left(\frac{\bar{x}}{\sigma_c} \right) \exp \left(-\frac{\bar{y}^2}{2\sigma_g^2} \right) \right)$$

ここで, σ_g はガウス分布の標準偏差. σ_c は, サイン波成分の周波数に関する係数である. $even$ および odd は, 偶數位相(コサイン)と奇數位相(サイン)を表し, $F_{odd}^i(\bar{x}, \bar{y})$ および $F_{even}^i(\bar{x}, \bar{y})$ の敏感方向は反対であることを示している. 時間関数 $H_{fast}^i(t)$ および $H_{slow}^i(t)$ はそれぞれ次のように定義可能である.

$$H_{fast}^i(t) = (kt)^3 \exp(-kt) \left[\frac{1}{3!} - \frac{(kt)^2}{(3+2)!} \right]$$

$$H_{slow}^i(t) = (kt)^5 \exp(-kt) \left[\frac{1}{5!} - \frac{(kt)^2}{(5+2)!} \right]$$

その中で, t は時間を表し, k は時間係数であり, 時間関数の作用時間に関する係数である. $fast$ および $slow$ はそれぞれ時間関数の影響時間の長短を表す.

順応効果の時間過程

神経順応の影響下での模擬神経細胞 i の順応効果は以下のように定義される.

$$A^i(t) = 1 - (1 - |1 - e^{-\frac{t-T_m}{\tau}}|)^{\alpha \varepsilon} \frac{\frac{1}{2} \left(\frac{(x - x_{pref}^i)^2}{\sigma_a^2} + \frac{(y - y_{pref}^i)^2}{\sigma_b^2} \right) \cdot \frac{x^2 + y^2}{b}}{2\pi\sigma_a^2}$$

ここで神経細胞の反応は最大値が減少する順応効果(高さ変化)のみ模擬した. 順応刺激の速度を (x_{adapt}, y_{adapt}) とする. (x_{adapt}, y_{adapt}) と同じ偏好速度を持つ神経細胞 i は, 神経順応の影響が最大になる.

Stage2: 知覚速度の推定値

$V_{pref}^i = (x_{pref}^i, y_{pref}^i)^T$ の選好速度を持つ模擬 MT 神経細胞 i の反応は $MT^i(t)$ である. 時間に従った知覚速度の推定値は以下のように定義される. $Velocity^{adapt}(t)$ の x 分量は $v_x^{adapt}(t) = \frac{\sum_i (x_{pref}^i \cdot MT^i(t))}{\sum_i MT^i(t)}$ であり, $Velocity^{adapt}(t)$ の y 分量は $v_y^{adapt}(t) = \frac{\sum_i (y_{pref}^i \cdot MT^i(t))}{\sum_i MT^i(t)}$ である^[6].

4. 実験結果とモデルの推定値の比較

水平運動における MAE の持続時間(Exp 1)

Exp 1 で測定した MAE の持続時間の実験結果と「観察者モデル A」での MAE の持続時間の推定値との比較(図 3)から見ると, 「高さ変化」の神経順応効果はより妥当的である. なお, 「ピークシフト」の神経順応効果で

の模擬は有意な結果が出なかった。

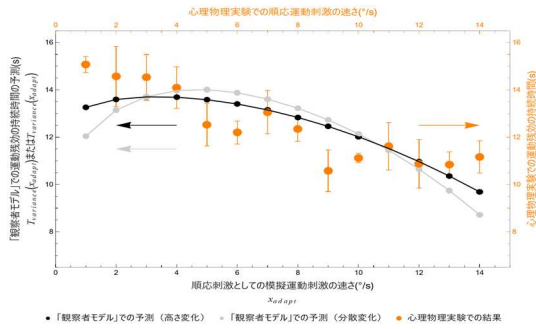


図3 Exp 1 で異なる速度の水平運動における MAE に持続時間の実験結果と「観察者モデル A」モデルの推定値の比較
多方向運動における MAE の持続時間 (Exp 2)

Exp 2 での多方向運動の MAE 持続時間の実験結果(図 4 の点線)からみると、横方向運動の MAE 持続時間より、縦方向運動の MAE 持続時間のほうが短い傾向がみられた。「観察者モデル B」は「高さ変化」の神経順応効果により、Exp 2 で示した傾向を推測(図 4 の実線)したことが分かった。

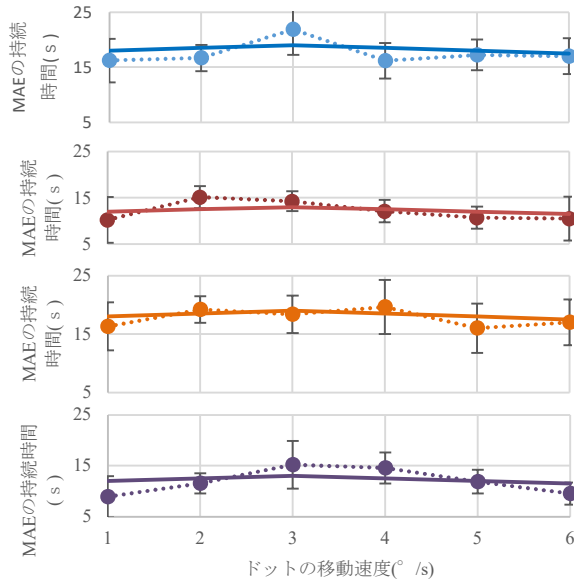


図4 多方向運動における MAE の持続時間の実験結果(点線)と「観察者モデル B」の推定値(実線)の比較
(青: 0度, 赤: 90度, オレンジ: 180度, 紫: 270度)

MAE により幻覚運動の速さ (Exp 3)

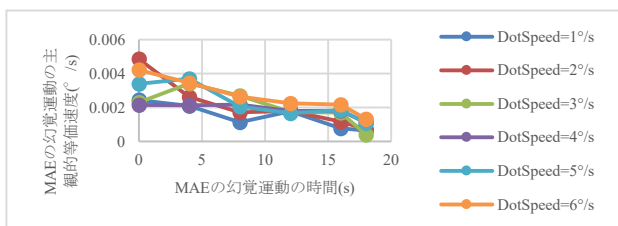


図5 Exp 3 で運動残効により幻覚運動の速さの実験結果

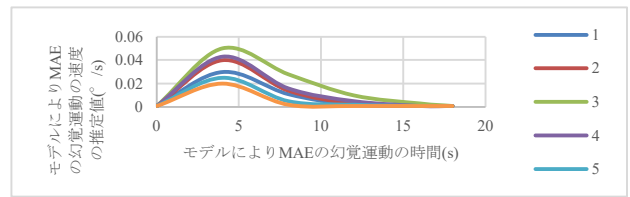


図6 「観察者モデル B」により MAE の幻覚運動の速さの推定値

図 5 に示したように幻覚運動の主観的速さは単調的に減少する傾向が示した一方、「観察者モデル B」の推定値はピークのある曲線の傾向を示した(図 6)。「観察者モデル B」の妥当性をさらに検討する必要があると考える。

5. 考察

「観察者モデル A」によるシミュレーションからみると、「高さ変化」の神経順応効果は MAE の発生に関連することを示唆している。そして、多方向に適用する「観察者モデル B」では「高さ変化」の神経順応効果を用いており、多方向運動による MAE の持続時間の異方性も反映する可能性を示した。

ただし、Exp 3 での幻覚運動の主観的速さと「観察者モデル B」により幻覚運動の速度の推定値を比較からみると、「観察者モデル B」は幻覚運動の主観的速度の予測は実験結果と一致していない。したがって、「観察者モデル」の妥当性をさらに検討する必要性があると考えられる。

謝辞

本研究は科研費基盤研究 B(一般) JP23H0369, 挑戦的研究(萌芽) JP22K19790, JST さきがけ JPMJPR20C9 の助成を受けて行われた。

文献

- [1] Mather, George (1980). "The movement aftereffect and a distribution-shift model for coding the direction of visual movement". In: Perception 9.4, pp. 379-392.
- [2] Giaschi, D., Zwicker, A., Young, S. A., & Bjornson, B. (2007). The role of cortical area V5/MT+ in speed-tuned directional anisotropies in global motion perception. Vision research, 47(7), 887-898.
- [3] Kohn, A., & Movshon, J. A. (2003). Neuronal adaptation to visual motion in area MT of the macaque. Neuron, 39(4), 681-691.
- [4] Kohn, A., & Movshon, J. A. (2004). Adaptation changes the direction tuning of macaque MT neurons. Nature neuroscience, 7(7), 764-772.
- [5] Gilbert, C. D., & Sigman, M. (2007). Brain states: top-down influences in sensory processing. Neuron, 54(5), 677-696.
- [6] Nichols, M. J., & Newsome, W. T. (2002). Middle temporal visual area microstimulation influences veridical judgments of motion direction. Journal of Neuroscience, 22(21), 9530-9540.
- [7] Adelson, E. H., & Bergen, J. R. (1985). Spatiotemporal energy models for the perception of motion. Josa a, 2(2), 284-299.