JAIST Repository

https://dspace.jaist.ac.jp/

Title	ランダム点平行運動の順応による運動知覚の変化
Author(s)	Zhu, Jian
Citation	
Issue Date	2023-03
Туре	Thesis or Dissertation
Text version	author
URL	http://hdl.handle.net/10119/18293
Rights	
Description	Supervisor:日髙昇平,先端科学技術研究科,修 士(知識科学)



Japan Advanced Institute of Science and Technology

修士論文

ランダム点平行運動の順応による運動知覚の変化

1910249 ZHU Jian

主指導教員 日高 昇平

北陸先端科学技術大学院大学 先端科学技術研究科 (知識科学)

令和5年3月

Abstract

The motion illusion is a phenomenon in which a physically stationary object is seen as moving. A typical and widely known type of motion illusion is motion after-effect. The traditional definition of Motion After-Effect (MAE) is that, after prolonged observation of a stimulus moving in one direction, a stationary object appears to move in the opposite direction. The duration of the MAE is the most crucial measure in MAE experiments.

The aim of this study is to construct a computational model that predicts the relationship between the speed of the adaptation motion stimulus and the duration of the MAE (the Speed Property of MAE) and to explain the findings of psychophysical experiments on MAE in computational terms.

In this study, a video of random point parallel motion stimulus was used as stimuli in a psychophysical experiment to investigate the Speed Property of MAE. The perception of motion in random point parallel motion is thought to occur in the middle temporal visual area. This study investigated the Speed Property of the MAE using random point parallel motion as the visual stimulus and showed that the duration of MAEs tends to shorten as the speed of the adaptive motion stimulus increases.

Neurons that observe long-duration motion are less likely to fire and perceive salient motion in the opposite direction. According to the ratio theory, paired direction-sensitive neurons jointly respond to the perceptual process of motion. No motion is perceived when the two paired neurons are equally active (equilibrium). When a more robust activation of one neuron unbalances the two neuronal activities, motion is perceived. The activation of that neuron causes adaptation, meaning that the response is weakened. After the motion has disappeared, the active neuron will send fewer signals than its paired neuron.

Pavan's modelling studies illustrated the principles of ratio theory and its concrete realisation. The kinetic energy model is a theoretical model that explains how the visual system perceives the direction of motion and is one of the concrete realisations of the ratio theory.

To investigate whether existing research (Pavan-model) can explain the Speed Property of MAE, Numerical Experiment 1 was conducted. The aim of Numerical Experiment 1 was to examine whether the duration of MAE predicted by the Pavan-model correlated with the speed of the adaptation motion stimulus. The random point motion video stimuli used in each computational experiment were randomly generated, and the predicted MAE durations varied with the same combination of parameters, but it was found that the predicted MAE durations produced by the adaptive motion stimuli at different speeds were almost identical. In other words, the MAE durations predicted by the Pavan-model did not correlate with the speed of the adaptive-motor stimulus.

Whole-response theory offers a new explanation for direct perception and speed perception. The authors assume that a computational model based on the wholeresponse theory could explain the relationship between the speed of the adaptation motion stimulus and the MAE duration. In this study, the Speed Property of MAE was mathematically formulated by constructing a computational model, which is called the 'Observer Model'. In addition, the 'Observer Model' simulated the effects of three different types of neural changes on the response of the simulated neurons, looking for potentially relevant neural adaptation patterns in the relationship between the speed of the adaptation motion stimulus and the duration of the MAE.

The physical speed and physical direction of the simulated motion stimulus were set as inputs to the 'Observer Model'. The absolute value of the variable used as input represents the physical speed of the simulated motion stimulus, and the positive or negative value of the variable represents the physical direction of the simulated motion stimulus. If the variable given as input is a positive number, the physical direction of the simulated motion stimulus is horizontal right. If the variable given as input is a negative number, the physical direction of the simulated motion stimulus is the horizontal left. This simplification makes it possible to represent physical velocity and physical direction simultaneously.

The outputs of the 'Observer Model' are the perceived speed and perceived direction of the model. The absolute values of the explanatory variables as outputs represent the perceived speed of the model and positive and negative values represent the perceived direction of the model. Positive and negative values indicate whether the perceived direction of the model is horizontally right or horizontally left.Similarly, the explanatory variable as output is called the 'perceived speed of the model'. The responses of the simulated neurons using the 'Observer Model' and their preference speeds are used to calculate the overall response. The response of each simulated neuron is a function of its preferred speed and the 'speed of the simulated motion stimulus'. The overall response is a weighted average of the responses of all the simulated neurons, with the preferred speed of the simulated neuron as a weight.

The validity of the 'Observer Model' was explored by analyzing the goodness of fit of its predictions to the results of psychophysical experiments. In addition, neural adaptation patterns that may be related to the Speed Property of MAE were explored. As a result, it was found that the 'Observer Model' based on the whole-response theory can explain the occurrence of MAE. It was also found that neural adaptation, which decreases the intensity of neuronal responses, can explain the Speed Property of MAE.

目 次

1.1 研究の動機と背景 1 1.1.1 動機 1 1.1.2 背景 2 1.2 研究目的 4 1.3 研究方法 5 1.4 論文の流れ 6 第2章 運動知覚と運動残効 7 2.1 運動知覚と運動残効 7 2.2 運動知覚に関する視覚情報の分析 7 2.3 運動知覚に関する視覚情報の分析 8 2.4 神経順応に関連する神経生理学的研究 6 2.5 比率理論における MAE の説明 11 2.6 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 15 2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 15 第3章 運動残効に関する心理物理実験 16 3.1 実験背景 16 3.2 実験目的 16 3.3 実験方法 16 3.3.1 実験教訓 16 3.3.2 実験利激 16 3.3.4 実験参加者 18 3.4 実験参加者 18 3.4 実験参加者 18 3.5 実験考察 15 第4章 運動知覚の教理モデル: Aderson 運動工業のルギーモデル <td< th=""><th>第1章</th><th>序論</th><th>1</th></td<>	第1章	序論	1
1.1.1 動機 1 1.1.2 背景 2 1.2 研究目的 4 1.3 研究方法 5 1.4 論文の流れ 6 第2章 運動知覚と運動残効 7 2.1 運動知覚 7 2.2 運動知覚の形成プロセス 7 2.3 運動知覚に関する視覚情報の分析 7 2.3 運動知覚に関する視覚情報の分析 8 2.4 神経順応に関連する神経生理学的研究 7 2.5 比率理論における MAE の説明 11 2.6 知覚形成の視点から見る比率理論の暗黙的な前提:「最大値決定」 12 2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 12 2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 12 第 3章 運動残効に関する心理物理実験 16 3.1 実験背景 16 3.2 実験刺激 16 3.3 実験方法 16 3.3.1 実験設計 16 3.3.3 実験手続き 17 3.4 実験参加者 18 3.4 実験考察 16 3.5 実験考察 16 3.4 実験考察 16 3.5 実験考察 16 3.4 実験考加者 12 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の教理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	1.1	研究の動機と背景	1
1.1.2 背景 2 1.2 研究目的 4 1.3 研究方法 5 1.4 論文の流れ 6 第2章 運動知覚と運動残効 7 2.1 運動知覚 7 2.2 運動知覚に関する視覚情報の分析 7 2.3 運動知覚に関する視覚情報の分析 7 2.3 運動知覚に関する視覚情報の分析 7 2.3 運動知覚に関する視覚情報の分析 8 2.4 神経順応に関連する神経生理学的研究 7 2.5 比率理論におけるMAEの説明 11 2.6 知覚形成の視点から見る比率理論の暗黙的な前提:「最大値決定」 12 2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 12 2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 13 第 3章 運動残効に関する心理物理実験 16 3.1 実験背景 16 3.2 実験目的 16 3.3.1 実験資素 16 3.3.3 実験手続き 17 3.4 実験参加者 16 3.5 実験考察 16 3.4 実験考索 16 3.5 実験考察 16 3.4 実験考示 12 運動知覚の神経生理基盤 23 4.1 運動知覚の教理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25		1.1.1 動機	1
1.2 研究目的 2 1.3 研究方法 5 1.4 論文の流れ 6 第2章 運動知覚と運動残効 7 2.1 運動知覚の形成プロセス 7 2.2 運動知覚の形成プロセス 7 2.3 運動知覚に関する視覚情報の分析 8 2.4 神経順応に関連する神経生理学的研究 6 2.5 比率理論における MAE の説明 11 2.6 知覚形成の視点から見る比率理論の暗黙的な前提:「最大値決定」 12 2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 12 第3章 運動残効に関する心理物理実験 16 3.1 実験背景 16 3.3 実験方法 16 3.3.1 実験設計 16 3.3.2 実験刺激 16 3.3.3 実験手続き 17 3.3.4 実験参加者 18 3.5 実験考察 19 第4章 運動知覚の教理モデル 25 第41 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25		1.1.2 背景	2
1.3 研究方法 第 1.4 論文の流れ (6) 第 2章 運動知覚と運動残効 7 2.1 運動知覚の形成プロセス 7 2.2 運動知覚の形成プロセス 7 2.3 運動知覚に関する視覚情報の分析 8 2.4 神経順応に関連する神経生理学的研究 7 2.5 比率理論における MAE の説明 11 2.6 知覚形成の視点から見る比率理論の暗黙的な前提:「最大値決定」 12 2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 13 第 3章 運動残効に関する心理物理実験 16 3.1 実験背景 16 3.2 実験目的 16 3.3.1 実験設計 16 3.3.2 実験刺激 16 3.3.3 実験手続き 17 3.3.4 実験参加者 18 3.5 実験考察 19 第4章 運動対じの教理モデル 25 4.1 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	1.2	研究目的	4
1.4 論文の流れ (第2章 運動知覚と運動残効 7 2.1 運動知覚の形成プロセス 7 2.2 運動知覚の形成プロセス 7 2.3 運動知覚に関する視覚情報の分析 7 2.4 神経順応に関連する神経生理学的研究 6 2.5 比率理論における MAE の説明 11 2.6 知覚形成の視点から見る比率理論の暗黙的な前提:「最大値決定」 12 2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 13 第3章 運動残効に関する心理物理実験 15 3.1 実験背景 16 3.2 実験削散 16 3.3.1 実験設計 16 3.3.2 実験刺激 16 3.3.3 実験手続き 17 3.3.4 実験参加者 18 3.5 実験考察 19 第4章 運動検出の数理モデル 25 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	1.3	研究方法	5
第2章 運動知覚と運動残効 7 2.1 運動知覚の形成プロセス 7 2.2 運動知覚の形成プロセス 7 2.3 運動知覚に関する視覚情報の分析 8 2.4 神経順応に関連する神経生理学的研究 9 2.5 比率理論における MAE の説明 11 2.6 知覚形成の視点から見る比率理論の暗黙的な前提:「最大値決定」 12 2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 13 第3章 運動残効に関する心理物理実験 16 3.1 実験背景 16 3.2 実験目的 16 3.3 実験方法 16 3.3.1 実験設計 16 3.3.2 実験刺激 16 3.3.4 実験参加者 16 3.4 実験結果 16 3.5 実験考察 16 3.4 実験結果 16 3.5 実験考察 16 3.4 実験結果 16 3.5 実験考察 16 3.4 実験考察 16 3.5 実験考察 15 第4章 運動知覚の神経生理基盤 25 4.1 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エスルギーモデル <	1.4	論文の流れ	6
2.1 運動知覚 2.1 運動知覚の形成プロセス 7 2.2 運動知覚の形成プロセス 7 2.3 運動知覚に関する視覚情報の分析 7 2.4 神経順応に関連する神経生理学的研究 6 2.5 比率理論における MAE の説明 11 2.6 知覚形成の視点から見る比率理論の暗黙的な前提:「最大値決定」 12 2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 13 第3章 運動残効に関する心理物理実験 15 3.1 実験背景 16 3.2 実験目的 16 3.3 実験方法 16 3.3.1 実験設計 16 3.3.2 実験刺激 16 3.3.4 実験参加者 16 3.5 実験考察 15 第4章 運動検出の数理モデル 22 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	箆ヶ音	運動知覚と運動残効	7
2.1 運動知覚の形成プロセス	7 7 27 91	運動知覚	• 7
2.2 運動知覚に関する視覚情報の分析 8 2.3 運動知覚に関する視覚情報の分析 6 2.4 神経順応に関連する神経生理学的研究 9 2.5 比率理論における MAE の説明 11 2.6 知覚形成の視点から見る比率理論の暗黙的な前提:「最大値決定」 12 2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 13 第3章 運動残効に関する心理物理実験 15 3.1 実験背景 16 3.2 実験目的 16 3.3 実験方法 16 3.3.1 実験設計 16 3.3.2 実験刺激 16 3.3.3 実験手続き 16 3.3.4 実験参加者 16 3.5 実験考察 16 3.4 実験参加者 16 3.4 実験考察 16	2.1	運動和党 · · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	7
2.3 注動和覚に関連する神経生理学的研究 (9) 2.4 神経順応に関連する神経生理学的研究 (9) 2.5 比率理論における MAE の説明 11) 2.6 知覚形成の視点から見る比率理論の暗黙的な前提:「最大値決定」 12 2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 12 第3章 運動残効に関する心理物理実験 15 3.1 実験背景 16 3.2 実験目的 16 3.3 実験方法 16 3.3.1 実験設計 16 3.3.2 実験刺激 16 3.3.3 実験手続き 17 3.3.4 実験参加者 18 3.5 実験考察 18 3.4 実験参加者 18 3.5 実験考察 19 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	2.2	運動和党の形成ノロビス・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・	8
2.3 (平陸旗)のに関連する(中枢上)至于(1)(の)た 11 2.5 比率理論における MAE の説明 11 2.6 知覚形成の視点から見る比率理論の暗黙的な前提:「最大値決定」 12 2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 13 第3章 運動残効に関する心理物理実験 15 3.1 実験背景 16 3.2 実験目的 16 3.3 実験方法 16 3.3.1 実験設計 16 3.3.2 実験刺激 16 3.3.3 実験手続き 16 3.3.4 実験参加者 16 3.5 実験考察 16 3.5 実験考察 16 3.4 実験参加者 17 3.5 実験考察 16 3.4 実験参加者 18 3.5 実験考察 16 3.4 実験参加者 18 3.5 実験考察 16 3.4 実験考察 16 3.4 実験参加者 17 3.5 実験考察 16 3.4 実動対しの数理モデル 25 4.1 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	2.5	上町加見に因うる「見目報の力加	0
2.3 比半生論におりる MAE Only 1	2.4		11
 2.6 知覚形成の視点から見るに毕達論の相熱的な前提・報人値(人ど) 2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づいた「平均値決定」 第3章 運動残効に関する心理物理実験 3.1 実験背景 3.2 実験目的 3.3 実験方法 3.3 実験方法 3.3 実験方法 3.3.1 実験設計 3.3.2 実験刺激 3.3.3 実験手続き 3.3.4 実験参加者 3.5 実験考察 第4章 運動検出の数理モデル 4.1 運動知覚の神経生理基盤 4.1 運動知覚の神経生理基盤 25 	2.5	11年生品における MAL の肌肉	11 19
2.1 知覚形成の視点がら見る「主体心皆理論」で塗りたと「牛好値代定」」に 第3章 運動残効に関する心理物理実験 18 3.1 実験背景 18 3.2 実験目的 16 3.3 実験方法 16 3.3.1 実験設計 16 3.3.2 実験刺激 16 3.3.3 実験手続き 17 3.3.4 実験参加者 18 3.5 実験考察 18 3.5 実験考察 16 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	2.0 2.7	和見形成の祝気がら兄る比平理論の噴然的な前近・「取入値入足」	12
第3章 運動残効に関する心理物理実験 18 3.1 実験背景 18 3.2 実験目的 16 3.3 実験方法 16 3.3 実験設計 16 3.3.1 実験設計 16 3.3.2 実験刺激 16 3.3.3 実験支給 16 3.3.4 実験参加者 16 3.3.4 実験参加者 16 3.5 実験考察 17 3.5 実験考察 18 3.5 実験考察 18 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	2.1	和見形成の悦点がり元る「主体心合理論」に至ういた「十均直伏足」	10
3.1 実験背景 18 3.2 実験目的 16 3.3 実験方法 16 3.3 実験方法 16 3.3.1 実験設計 16 3.3.2 実験刺激 16 3.3.3 実験手続き 16 3.3.4 実験参加者 17 3.5 実験考察 18 3.5 実験考察 19 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25			
3.2 実験目的 16 3.3 実験方法 16 3.3.1 実験設計 16 3.3.1 実験刺激 16 3.3.2 実験刺激 16 3.3.3 実験手続き 17 3.3.4 実験参加者 18 3.4 実験結果 18 3.5 実験考察 19 第4章 運動検出の数理モデル 23 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	第3章	運動残効に関する心理物理実験	15
3.3 実験方法 16 3.3.1 実験設計 16 3.3.2 実験刺激 16 3.3.3 実験手続き 16 3.3.4 実験参加者 17 3.3.4 実験結果 18 3.5 実験考察 19 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	第3章 3.1	運動残効に関する心理物理実験 実験背景	15 15
3.3.1 実験設計 16 3.3.2 実験刺激 16 3.3.3 実験手続き 17 3.3.4 実験参加者 18 3.4 実験結果 18 3.5 実験考察 19 第4章 運動検出の数理モデル 23 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	第3章 3.1 3.2	運動残効に関する心理物理実験 実験背景	15 15 16
3.3.2 実験刺激 16 3.3.3 実験手続き 17 3.3.4 実験参加者 18 3.4 実験結果 18 3.5 実験考察 19 第4章 運動検出の数理モデル 23 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	第3章 3.1 3.2 3.3	運動残効に関する心理物理実験 実験背景	15 15 16 16
3.3.3 実験手続き 17 3.3.4 実験参加者 18 3.4 実験結果 18 3.5 実験考察 19 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 23	第3章 3.1 3.2 3.3	運動残効に関する心理物理実験 実験背景 実験目的 実験方法 3.3.1 実験設計	15 15 16 16 16
3.3.4 実験参加者 18 3.4 実験結果 18 3.4 実験結果 18 3.5 実験考察 19 第4章 運動検出の数理モデル 23 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	第3章 3.1 3.2 3.3	運動残効に関する心理物理実験 実験背景	15 15 16 16 16 16
3.4 実験結果 18 3.5 実験考察 19 第4章 運動検出の数理モデル 23 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	第3章 3.1 3.2 3.3	運動残効に関する心理物理実験 実験背景	15 15 16 16 16 16 17
3.5 実験考察 19 第4章 運動検出の数理モデル 23 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	第3章 3.1 3.2 3.3	運動残効に関する心理物理実験 実験背景	15 15 16 16 16 16 17 18
第4章 運動検出の数理モデル 23 4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	第3章 3.1 3.2 3.3	運動残効に関する心理物理実験 実験背景	15 15 16 16 16 16 17 18 18
4.1 運動知覚の神経生理基盤 23 4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	第3章 3.1 3.2 3.3 3.3	運動残効に関する心理物理実験 実験背景	 15 16 16 16 17 18 18 19
4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル 25	第3章 3.1 3.2 3.3 3.3 3.4 3.5 第4章	運動残効に関する心理物理実験 実験背景	15 15 16 16 16 16 16 17 18 18 19 23
	第3章 3.1 3.2 3.3 3.4 3.5 第4章 41	運動残効に関する心理物理実験 実験背景 実験目的 実験方法 3.3.1 実験設計 3.3.2 実験手続き 3.3.3 実験手続き 3.3.4 実験考察 実験考察 運動検出の数理モデル 運動知覚の神経生理基盤	 15 16 16 16 16 17 18 18 19 23 23
4.2.1 Aderson 運動エネルギーモデルにおける運動方向の検出 2!	第3章 3.1 3.2 3.3 3.3 3.4 3.5 第4章 4.1 4.2	運動残効に関する心理物理実験 実験背景 実験目的 実験方法 3.3.1 実験設計 3.3.2 実験刺激 3.3.3 実験手続き 3.3.4 実験参加者 実験考察 運動知覚の神経生理基盤 運動知覚の教理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル	 15 16 16 16 16 17 18 19 23 23 25
4.2.2 運動エネルギーの計算	第3章 3.1 3.2 3.3 3.3 3.4 3.5 第4章 4.1 4.2	運動残効に関する心理物理実験 実験背景 実験目的 実験方法 3.3.1 実験設計 3.3.2 実験刺激 3.3.3 実験手続き 3.3.4 実験参加者 実験考察 運動検出の数理モデル 運動知覚の神経生理基盤 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデルにおける運動方向の検出	 15 16 16 16 16 17 18 19 23 23 25 25
4.2.1 Aderson 運動エネルギーモデルにおける運動方向の検出 25	第3章 3.1 3.2 3.3 3.3 3.4 3.5 第4章 4.1 4.2	運動残効に関する心理物理実験 実験背景 実験目的 実験方法 3.3.1 実験設計 3.3.2 実験刺激 3.3.3 実験手続き 3.3.4 実験参加者 実験考察 運動検出の数理モデル 運動知覚の神経生理基盤 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギーモデル	 15 15 16 16 16 16 17 18 18 19 23 23 25

4.3	MAE に関する数理モデル:Pavan モデル	30
	4.3.1 Pavan モデルにおける MAE 発生の過程	30
	4.3.2 Pavan モデルの運動エネルギーモデルに基づく改良	31
	4.3.3 Pavan モデルの改良の仕組み	32
4.4	数値実験 1: Pavan モデルの追試	34
	4.4.1 数値実験1の目的	35
	4.4.2 数値実験1の方法	35
	4.4.3 数値実験1の結果	36
	4.4.4 数値実験1の考察	36
第5章	全体応答理論に基づくモデルの構築	38
5.1	「観察者モデル」の前提設定	38
5.2	「観察者モデル」の一般的な説明	39
5.3	「観察者モデル」で考えた3つの神経順応パターン	41
5.4	「観察者モデル」の計算過程.....................	41
	5.4.1 模擬神経細胞の反応	42
	5.4.2 各模擬神経細胞の反応曲線と「全体応答曲線」との関係	43
	5.4.3 模擬運動刺激の移動速度の推定	44
	5.4.4 神経順応状態の下での模擬神経細胞の反応	45
	5.4.5 模擬神経細胞の回復の時間プロセス	51
	5.4.6 「観察者モデル」において MAE の速さ特性の定式化	53
第6章	「観察者モデル」を用いる数値計算	57
6.1	数値実験2:係数算出のための予備数値計算	57
	6.1.1 数値実験2の目的	57
	6.1.2 数値実験2の方法	58
	6.1.3 数値実験2の結果	59
6.2	数値実験 3:「観察者モデル」における係数の算出	61
	6.2.1 数値実験3の目的	61
	6.2.2 数値実験3の方法	61
	6.2.3 数値実験3の結果	62
	6.2.4 数値実験3のまとめ	68
第7章	総合考察	74
7.1	本研究のまとめ.........................	74
7.2	研究目標と研究結果から明らかになったこと..........	75
7.3	今後の課題	76
参考文	 载	78

付録A 付録 82 A.1 異なる速度 x_{adapt} の順応模擬運動刺激で順応後の各模擬神経細胞が 異なる速度の入力模擬運動刺激に対する反応曲線 82 A.1.1 高さ変化 (amplitude) 82 A.1.2 分散変化 (variance) 87 A.2 異なる速度 x_{adapt} の順応模擬運動刺激で順応前/後の0速度の入力 模擬運動刺激に対する各模擬神経細胞の反応の比較 929297

用語集

- (神経細胞の)発火率 神経細胞が受け取った刺激に対して発火する確率である.
- (神経細胞の) 選好性 神経細胞が特定の刺激や条件に対して優先的に反応する傾向 を指す.
- (視覚的) 運動知覚 大脳がシーン内の要素である速度と方向を推測するプロセスである.
- (視覚的) 運動錯覚 相互作用する色のコントラスト,オブジェクトの形状,および 位置の認知効果により,静的な画像が動いているように見える 錯視である.
- Gabor 関数 テクスチャ分析に使用される線形フィルターであり、領域の周囲 の局所化された領域内の特定の方向の画像に特定の周波数コン テンツがあるかどうかを分析することが可能である.
- MT 野 局所的な運動信号の全体的な知覚への統合,およびいくつかの 眼球運動の誘導において主要な役割を果たしている脳の部分で ある.
- **オームの法則** 電気回路の2点間の電位差が,その2点間に流れる電流に比例すること.
- キャパシタ 電気回路において,電流の流れを一時的に貯める装置.
- **キルヒホッフの法則**回路網中の任意の閉路において,一巡する経路に含まれる起 電力(電源)の総和と電圧降下の総和は等しい.
- **フィルタ** 信号処理や画像処理などで,特定の周波数成分を抽出するため に用いられるデバイスやアルゴリズムである.
- **フーリエ空間** 周波数範囲にわたって特定の周波数帯域内に信号がどれだけあ るかを示す.
- ー次視覚皮質 静的および移動オブジェクトに関する情報の処理に高度に特化 しており、パターン認識に優れている脳の部分である.

単純型細胞 方向付けられたエッジと格子に主に反応する神経細胞である.

- 抵抗器 電流の流れを減らし,信号レベルを調整し,電圧を分割し,能 動素子にバイアスをかけ,伝送線路を終端するなどの用途に使 用される電気部品である.
- 時間周波数 信号や音声の時間的な特徴を表す指標.
- **畳み込み演算** 畳み込みは2つの関数に対する数学演算であり,一方の形状が 他方によってどのように変更されるかを表す.
- 神経細胞 神経系を構成する基本的な単位である.
- 空間周波数 画像や信号の空間的な特徴を表す指標.
- **複雑型細胞** 方向付けられたエッジとグレーティングに反応し,多数の単純 型細胞から入力を受け取る神経細胞である.
- 視覚皮質 視覚情報を処理するために重要な役割を果たす脳の部分である.

図目次

1.1	「観察者モデル」とそのフィッティングのイメージ	5
2.1	Pavan モデルでの MAE 発生の説明の概念図	11
2.2	Nichols らの実験のイメージ	14
3.1	実験でのランキング点平行運動刺激のイメージ........	17
3.2	実験実施環境を示すイメージ・・・・・・・・・・・・・・・・・	17
3.3	実験の1試行の手続きを示すイメージ.............	18
3.4	ランダムドット運動刺激の速度と MAE の持続時間の関係.....	19
3.5	実験参加者 P1 での運動刺激速度と MAE 持続時間の関係	20
3.6	実験参加者 P2 での運動刺激速度と MAE 持続時間の関係	21
3.7	実験参加者 P3 での運動刺激速度と MAE 持続時間の関係	21
3.8	実験参加者 P4 での運動刺激速度と MAE 持続時間の関係	22
3.9	実験参加者 P5 での運動刺激速度と MAE 持続時間の関係	22
4.1	V1単純細胞のデータにフィットする2次元ガボール関数(出典Ringach,	
	Shapley, and Hawken 2002)	24
4.2	Aderson 運動エネルギーモデルの計算アルゴリズム	26
4.3	$F^{even}(x,y)$ フィルタのイメージ	28
4.4	$F^{odd}(x,y)$ フィルタのイメージ	28
4.5	時間関数 $H_{\text{fast}}(t)$ および $H_{\text{slow}}(t)$ のイメージ \ldots \ldots \ldots	29
4.6	Aderson 運動エネルギーモデル(黒線)と Pavan モデル(灰色線)	
	の出力の比較(出典:(Pavan, Contillo, and Mather 2013))	30
4.7	Pavan モデルの計算アルゴリズム	31
4.8	Pavan モデルでの積分回路	33
4.9	Pavan モデルで予測する MAE 持続時間............	36
4.10	各パラメータ下の Pavan モデルでの異なる速度の順応運動刺激に対	
	する MAE の持続時間の予測結果	37
5.1	「運動知覚地図」のイメージ	39
5.2	異なる入力模擬運動刺激に対する模擬神経細胞の反応(ア)	42
5.3	異なる入力模擬運動刺激に対する模擬神経細胞の反応(イ)	43
5.4	異なる入力模擬運動刺激に対する模擬神経細胞の反応(ウ)....	43

5.5	各模擬神経細胞が異なる速度の入力模擬運動刺激に対する反応...	44
5.6	速度 x _{stim} = 5の入力模擬運動刺激に対する各模擬神経細胞の反応 .	45
5.7	各模擬神経細胞が異なる速度の模擬運動刺激に対しての反応曲線	46
5.8	神経順応パターン「高さ変化」が異なる速度の模擬運動刺激に対す	
	る各模擬神経細胞反応曲線への影響.................	47
5.9	神経順応パターン「分散変化」が異なる速度の模擬運動刺激に対す	
	る各模擬神経細胞反応曲線への影響.................	49
5.10	神経順応パターン「ピークシフト」が異なる速度の模擬運動刺激に	
	対する各模擬神経細胞反応曲線への影響	50
5.11	0 速度の入力模擬運動刺激の「観察」中の「観察者モデル」のモデ	
	ル知覚速度の経時変化(「高さ変化」)	54
5.12	0 速度の入力模擬運動刺激の「観察」中の「観察者モデル」のモデ	
	ル知覚速度の経時変化(「分散変化」)	55
6.1	数値計算の結果の一部(高さ変化)	60
6.2	「観察者モデル」のMAE 持続時間の予測と心理物理実験結果との	
	比較(高さ変化神経順応パターン)	63
6.3	速度 $x_{adapt} = 1(^{\circ}/s)$ の順応模擬運動刺激で順応後の各模擬神経細胞	
	が異なる速度の入力模擬運動刺激に対する反応曲線(高さ変化神経	
		64
6.4	速度 $x_{adapt} = 1(°/s)$ の順応模擬運動刺激での順応後の 0 速度の入力	
	模擬運動刺激の「観察」の模式図(高さ変化神経順応パターン)	65
6.5	順応前/後 $(x_{adapt} = 1(^{\circ}/s))$ 後の0速度の入力模擬運動刺激に対す	
	る各模擬神経細胞の反応の比較(高さ変化神経順応パターン)	66
6.6	異なる速度 x _{adapt} の順応模擬運動刺激の順応前/後における 0 速度	
	の入力模擬運動刺激に対するモデル知覚速度の比較(高さ変化神経	
	順応パターン)	67
6.7	異なる速度 x _{adapt} の順応模擬運動刺激の順応前/後における 0 速度	
	の入力模擬運動刺激に対するモデル知覚速度の経時変化(高さ変化	
	神経順応パターン)	68
6.8	「観察者モデル」の MAE 持続時間の予測と心理物理実験結果との	
	比較(分散変化神経順応パターン)・・・・・・・・・・・・・・・	69
6.9	速度 $x_{adapt} = 1(^{\circ}/s)$ の順応模擬運動刺激で順応後の各模擬神経細胞	
	が異なる速度の入力模擬運動刺激に対する反応曲線(分散変化神経	
	順応パターン)	70
6.10	速度 $x_{adapt} = 1(^{\circ}/s)$ の順応模擬運動刺激での順応後の 0 速度の入力	
	模擬運動刺激の「観察」の模式図(分散変化神経順応パターン)	70
6.11	順応前/後($x_{adapt} = 1(^{\circ}/s)$)後の 0 速度の入力模擬運動刺激に対す	
	る各模擬神経細胞の反応の比較(分散変化神経順応パターン)	71

6.12	異なる速度 x _{adapt} の順応模擬運動刺激の順応前/後における 0 速度 の入力模擬運動刺激に対するモデル知覚速度の比較(分散変化神経	
6.13	順応パターン) 異なる速度 x _{adapt} の順応模擬運動刺激の順応前/後における 0 速度 の入力模擬運動刺激に対するモデル知覚速度の経時変化(分散変化	71
6.14	神経順応パターン)	72
	ル」の MAE 持続時間の予測と心理物理実験結果との比較	73
A.1	$x_{adapt} = 2$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)	82
A.2	$x_{adapt} = 3$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)	83
A.3	$x_{adapt} = 4$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)	83
A.4	$x_{adapt} = 5$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)	83
A.5	$x_{adapt} = 6$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)	84
A.6	$x_{adapt} = 7$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)	84
A.7	$x_{adapt} = 8$ (°/s) 順応後の反応曲線 (<i>amplitude</i>)	84
A.8	$x_{adapt} = 9$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)	85
A.9	$x_{adapt} = 10$ (°/s) 順応後の反応曲線 (<i>amplitude</i>)	85
A.10	$x_{adapt} = 11$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)	85
A.11	$x_{adapt} = 12$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)	86
A.12	$x_{adapt} = 13$ (°/s) 順応後の反応曲線 (<i>amplitude</i>)	86
A.13	$x_{adapt} = 14$ (°/s) 順応後の反応曲線 (<i>amplitude</i>)	86
A.14	$x_{adapt} = 2$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)	87
A.15	$x_{adapt} = 3$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)	87
A.16	$x_{adapt} = 4$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)	88
A.17	$x_{adapt} = 5$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)	88
A.18	$x_{adapt} = 6$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)	88
A.19	$x_{adapt} = 7$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)	89
A.20	$x_{adapt} = 8$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)	89
A.21	$x_{adapt} = 9$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)	89
A.22	$x_{adapt} = 10$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)	90
A.23	$x_{adapt} = 11$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)	90
A.24	$x_{adapt} = 12$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)	90
A.25	$x_{adapt} = 13$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)	91
A.26	$x_{adapt} = 14$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)	91
A.27	$x_{adapt} = 2$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (<i>amplitude</i>)	92
A.28	$x_{adapt} = 3$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (<i>amplitude</i>)	93
A.29	$x_{adapt} = 4$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (<i>amplitude</i>)	93
A.30	$x_{adapt} = 5$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (<i>amplitude</i>)	93

A.31 $x_{adapt} = 6$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (<i>amplitude</i>)			94
A.32 $x_{adapt} = 7$ (°/s) 順応後の 0 速度への反応 (<i>amplitude</i>)			94
A.33 $x_{adapt} = 8$ (°/s) 順応後の 0 速度への反応 (<i>amplitude</i>)			94
A.34 $x_{adapt} = 9$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)			95
A.35 $x_{adapt} = 10$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)			95
A.36 $x_{adapt} = 11$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)			95
A.37 $x_{adapt} = 12$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)			96
A.38 $x_{adapt} = 13$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)			96
A.39 $x_{adapt} = 14$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)			96
A.40 $x_{adapt} = 2$ (°/s) 順応後の 0 速度への反応 (variance)			97
A.41 $x_{adapt} = 3$ (°/s) 順応後の 0 速度への反応 (variance)			97
A.42 $x_{adapt} = 4$ (°/s) 順応後の 0 速度への反応 (variance)			98
A.43 $x_{adapt} = 5$ (°/s) 順応後の 0 速度への反応 (variance)			98
A.44 $x_{adapt} = 6$ (°/s) 順応後の 0 速度への反応 (variance)			98
A.45 $x_{adapt} = 7$ (°/s) 順応後の 0 速度への反応 (variance)			99
A.46 $x_{adapt} = 8$ (°/s) 順応後の 0 速度への反応 (variance)			99
A.47 x _{adapt} = 9(°/s)順応後の0速度への反応(variance)			99
A.48 $x_{adapt} = 10$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)			100
A.49 $x_{adapt} = 11$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)			100
A.50 $x_{adapt} = 12$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)			100
A.51 $x_{adapt} = 13$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)			101
A.52 $x_{adapt} = 14$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)			101

表目次

4.1	数値実験1で用いたパラメータのセット	35
5.1	「観察者モデル」における各数式のパラメータ・符号・独立変数の 意味	56
6.1	数値実験にマニュアルで確定する心理物理実験の結果に近いときの 各パラメータの値の一部(高さ変化)	59
6.2	数値実験にマニュアルで確定する心理物理実験の結果に近いときの 各パラメータの値の一部(分散変化)	61
6.3	「観察者モデル」の MAE 持続時間の予測のフィッティングのパラ メータ(真さ変化)	64
6.4	「観察者モデル」の MAE 持続時間の予測のフィッティングのパラ	04
	メータ(分散変化)	66

第1章 序論

1.1 研究の動機と背景

1.1.1 動機

人間が視覚を通して物体の動きを知覚する方法,すなわち視覚運動知覚は,非 常に興味深く重要なテーマである.人間は,目で捉えた動きの情報を脳で処理す ることで,動きのプロセスを認識する.視覚運動知覚は,人間を含め多くの動物の 重要な知覚能力の一つであり,私たちの日常生活や多くの活動に不可欠かつ信頼 可能なものである.ここで,信頼性とは,知覚される動きは不正確であるものの, 日常生活に支障をきたさないことを意味する.例えば,人間は飛んでくるゴルフ ボールをかわしたり,バックボードで跳ね返ってきたバスケットボールをキャッチ したりすることが可能である一方で,視覚的な動きの認識は不正確であることが ある.その一例として,路面電車に乗っているとき,電車や人は速く動いている が,外の景色を見ると速さがそれほど速くないように感じることがある.このよ うにある物体が別の物体よりも速く特定の方向に移動していることは認識可能で あるが,その物体がどれだけ速く動いているかを知ることは容易ではない.

視覚運動知覚の信頼性には限界があるため、人々は特に視覚運動知覚の不正確 さを気にしていない.特定の条件下では、実際の物体の動きと、我々が感じる視覚 的な動きの間には、顕著なずれがある場合もある.著者はかつて、私たちの感覚が 必ずしも現実世界の物事を忠実に反映しているとは限らないことを経験した.あ る時、著者がLCDビルボードのテキストを見たとき、静止したテキストが「ジャ ンプ」しているのを感じた.著者が看板の一点をじっと見つめていても、その文 字が「ジャンプ」しているのを感じた.著者は、同じ環境下で、友人には静的なテ キストに「ジャンプ」する知覚がなかったことを繰り返し確認した.このように、 著者は、実際には変位のない静的なキャラクターに対して動きの知覚を持った経 験がある.

この経験をきっかけに,筆者は人間の視覚運動知覚のメカニズムに注目し,知 覚と現実の乖離現象に強い関心を持つようになった.特に,実際の動きが発生せ ず静止刺激によって生成される動きの「錯覚」は,著者にとって最も関心のある トピックとなっている.

1.1.2 背景

錯覚とは、人が外界を知覚する際に、大脳の特殊な加工機構や外界条件の特殊 な変化によって生じる、誤った知覚の現象のことである.視覚的錯覚は、視覚シ ステムによって引き起こされる錯覚であり、視覚的知覚が現実と異なるという状 況のことである.特に、物理的に静止している物体を、動いているものと見る現 象が「運動錯覚」である.

「運動錯覚」において代表的で広く知られている現象の一種が,運動残効である.運動残効 (Motion After-Effect,略して MAE)の伝統的な定義は、一方向に移動する刺激物を長時間観察した後に、静止したものを見ると、逆の方向に移動しているように見える現象とされる (Mather 1980).

通常,MAEは数秒続くのちに消えることが多い.MAEが消えた後は,視覚知 覚においても対象物は静止し,その対象物の実際の物理状態と一致する.MAE現 象では,物理的に静止している対象物のMAE発生から,視覚知覚が再び対象物が 静止していると感じるまでの時間をMAEの持続時間と呼ぶ.MAEの持続時間¹ は,MAEの実験で最も重要な指標である.

MAE はどのように発生するのだろうか? Sutherland (Sutherland 1961)が提唱 した比率理論によると,MAE で現れる反対方向の運動が発生する神経機理を説明 することが可能である.比率理論によると,知覚する運動の方向は,異なる方向の 運動に敏感な神経細胞の発放率 (discharge rate) に依存すると述べられている.長 時間の運動を観察する神経細胞は発火しにくいため,反対方向の顕著な運動を知 覚することになる.さらに,反対方向に敏感な神経細胞が運動の知覚プロセスに も関係すると仮定する.この2つの神経細胞が同程度に活発(平衡的,balanced) であるとき,運動は知覚されない.視覚的運動は,1つの神経細胞をより強く活性 化させることにより,2つの神経細胞の活動がアンバランスになる.これにより, 運動が知覚されることになる.その神経細胞の活性化により,順応²が生じ,反応 が弱まることになる.運動が消えると,活発だった神経細胞が,ペアとなる神経 細胞と比べて信号の活性度が減少することになる.そのため,順応が2つの神経 細胞間のバランスを崩し,錯覚的運動(MAE)が知覚されることになる.

比率理論は,MAE における方向知覚の変化の発生機構を説明することが可能 である.しかし,MAEを説明するとしている比率理論にはまだ不十分な点が含ま れている.特に,比率理論は,長時間観察される対象物の速さが変化するときに, MAE に与える影響には焦点を当てていない.

Pantle は、論文内で MAE をさらに研究した. Pantle は、回転運動に対して、 MAE の持続時間が回転速度と反比例することを明らかにした(Pantle 1974).人 は、回転運動を観察すると、対象が膨張または縮小する(対象の特性と、回転方

¹研究の目的によっては, MAE の発生期間において,「錯覚」の運動の方向を知覚することも研 究対象とされる.

²ここでの「順応」とは,神経細胞の反応が弱まる現象のことを指す.この現象は,神経細胞が 繰り返し活性化される中で疲弊していくことにより,その反応が弱まることが一般的である.

向によって異なる)と錯覚することがある.このような錯覚は,一定時間の運動 を観察した後,回転運動が停止したときに発生する.回転運動の観察で対象が膨 張していると感じられた場合,錯覚運動では収縮し,対象が収縮していると感じ られた場合,錯覚運動では膨張することになる.また,Pantleは,MAEが発生す るときに人間が知覚する錯覚運動の速さの特性も研究し,順応時の回転速度が増 加すると,錯覚運動で知覚される速さが低下することを発見した.長時間運動を 観察する対象の運動の速さがMAEの継続時間に影響することを,この研究では 「MAEの速さ特性」と呼ぶ.

Van de Grind は,運動速度を比率理論に含めることが可能である比率理論の拡張を論文で述べた(Van de Grind, Lankheet, and Tao 2003). Van de Grind は, 異なる選好速度を持つ複数の神経細胞対が存在し,実際の運動の速さが選好の速 さと等しい神経細胞対のみが方向知覚の形成に関係すると仮定した. これは,観 察される運動に関連する神経細胞が,実際の運動の速さがその神経細胞の選好の 速さと等しい場合に,その神経細胞の反応強度が最大であり,最も活発であるこ とを意味する.実際の運動物体の速さがその神経細胞の選好の速さから離れると, その反応強度は弱まり,活発ではなくなる.

ここで拡張した比率理論によると,異なる神経細胞対は,長時間観察される異 なる運動速度の刺激に反応すると考えられる.また,神経細胞対は,互いに関連 していると考えられるため,「MAEの持続時間と回転速度が反比例する」ような規 則的な変化が生じると考えられる.ただし現時点では,比率理論における神経細 胞対の関係について,より詳細に説明する研究はない.そのため,「MAEの持続時 間と回転速度が反比例する」という現象のメカニズムを説明するために,既存の 比率理論やその拡張を使用することは難しいと考えられる.

比率理論は、単純であるもののわかりやすい理論であるため広く受け入れられ ている.しかし、比率理論には限界があり、例えば MAE の速さ特性を説明するこ とはできない.そのため、MAE、特に速さ特性を説明することが可能である理論 基礎を再検討する必要があると、著者は考えている.

MT 野(第五視覚野)は,脳前部に位置し,運動知覚,注意,決定などの機能を 担う,複雑な視覚機能を有する視覚皮質領域である.よく知られているように,特 定の視覚刺激を観察すると,そのような視覚情報の処理に関連する多数の神経細 胞が同時に活性化することがある.特に,動いている物体を観察すると,MT 領 域内の多数の神経細胞が活性化することがある.

MT 全体応答解読は,MT 神経細胞の電気活動から運動知覚情報を解読する方法 である.MT 内の大量の神経細胞の活動を研究することで,視覚情報の関連特徴を 決定する.したがって,本文ではこれを全体応答理論と呼ぶ.全体応答理論によ ると,眼前で運動している物体に対して,その運動方向に関連する MT 領域内の 神経細胞の組がある場合,それらは反応パターンを示す.異なる方向に向かって 運動する物体に対しては,その組の神経細胞は異なる反応パターンを示す.反応 パターンの間の違いは,個々の神経細胞の反応活性の重み付き平均値で測ること ができ、異なる方向に向かって運動する物体では、重み付き平均値が異なる.

比率理論と全体応答理論はともに,運動知覚のメカニズムを説明するために用 いられる.比率理論では,運動方向の知覚が,2つの運動知覚単位の活性度を比較 することで実現されると考えている.特筆すべき点は,比率理論は,他に存在す る他のペアの運動知覚単位については特に言及していないことである.一般的に は,他のペアの運動知覚単位も運動刺激に反応すると考えられるが,それらの反 応強度はより上位の運動知覚単位を活性化するには十分ではない.最も活性化し たペアの運動知覚単位の情報のみが,より上位の運動知覚単位に受け取られると 考えられる.

「全体応答理論」は、電気活動データを基にした方法であり、MT の全体応答を 研究することで知覚情報を解読するものである. 視覚刺激によって活発になる一 群の神経細胞の反応は、より高次の知覚基底セルに入力として与えられる. より 高次の知覚基底セルは、この群の神経細胞の反応パターンを認識して決定を下す. 「比率理論」と「全体応答理論」の違いは、決定過程の違いと理解することも可能 である.

全体応答理論によると、知覚に関連する一群の神経細胞のいずれかの神経細胞 の活動性の変化は、知覚に影響を与える可能性がある.現在、全体応答理論に基 づき MAE の速さ特性を明確に説明する報告は私の知る限りまだない.しかし、著 者は、全体応答理論に基づいて MAE を説明するほうが、運動知覚のより多くの側 面を説明でき、特に MAE の速さ特性までもを説明可能であると考えた.

1.2 研究目的

本研究の目的は、運動刺激の速度とMAEの持続時間との関係を予測する計算モデルを構築し、MAEの心理物理実験の知見を計算論的に説明することである.

既存のモデルである比率理論などでは,方向に関する特性は説明できているものの,そのモデルでは刺激速度とMAEの関係についての予測は得られない.そのため,刺激速度とMAEの関係を説明する新しいモデルが必要であると考える. 全体応答理論は,方向知覚や速さ知覚について新しい説明を提示している.著者は,全体応答理論を基にした計算モデルが,運動刺激の速度とMAEの持続時間との関係を説明可能であるという仮説を立てた.

MAEの研究を通じて,著者は,この現象の説明に新しい考察を与え,将来の研 究の基礎を固めることを望んでいる.また,MAEの速さ特性を理解することは, 人間の視覚システムの働き方を理解する上でも役立つと考えている.MAEの速さ 特性の研究を通じて,著者は,人間の視覚システムが運動情報をいずれのように エンコードし分析しているか,そして方向知覚や速さ知覚はいずれのように形成 されるのかをさらに理解することが可能であると考えている.

1.3 研究方法

本研究では、心理物理実験の視覚刺激としてランダム点平行運動の映像を使用 し、MAEの速さ特性を調査する. Pantleの実験で使用された回転運動の刺激は、 膨張感や収縮感を生じることがあり、より高いレベルの知覚とされている.これ は比率理論や全体反応理論の範囲を超えていると考えている. 比率理論や全体反 応理論は、MT 領域での知覚プロセスを説明可能である. そのため、ランダム点平 行運動の運動知覚は、MT 領域で生じると考えられている。本研究では、ランダ ム点平行運動を視覚刺激とする MAE の速さ特性を最初に検討する. ランダムドッ ト平行運動刺激を選択するもう一つの理由は、特異な結果を生じないようにする ためである.人間の視覚システムは、空間周波数によって速さの知覚に大きな偏 差を生じることがある.移動グリッドなどの運動刺激は、特定の空間周波数を持 つ. このような運動刺激を使用した結果は、特定空間周波数における特殊な結果 である可能性がある.この影響を回避するために、ランダムに分布するドットか らなる運動刺激映像を実験刺激として選択した. 複数のランダムドットからなる 運動刺激の場合、運動刺激の空間周波数は周波数スペクトル上にほぼ均等に分布 する(スペクトルとは、画像中の各周波数成分の強度分布を指す)ため、知覚さ れる速度の差は主に画像中の各位置の輝度変化の時間周波数に依存する。詳しい 説明は本論文の2章で述べる. 既存の研究(Pavan モデル)が MAE の速度特性 を説明できるかどうかを検討するため、数値実験1を行った、数値実験1の目的 は、Pavan モデルで予測される MAE の持続時間が順応運動刺激の速度と相関が あるかどうかを検討することであった.全体応答理論は、方向知覚や速さ知覚に ついて新しい説明を提示している.著者は、全体応答理論を基にした計算モデル が、運動刺激の速度と MAE の持続時間との関係を説明可能であるという仮説を 立てた.本研究では、「観察者モデル」と呼ぶ計算モデルの構築で、「MAE の速さ 特性」を数学上で定式化した. さらに「観察者モデル」では、3 種類の異なるタイ プの神経の変化が、模擬神経細胞の反応に与える影響をシミュレートし、運動刺 激の速度と MAE の持続時間との関係に関連の可能性がある神経順応パターンを 探した.

Images/chapter1/ob.png

図 1.1: 「観察者モデル」とそのフィッティングのイメージ

1.4 論文の流れ

本論文の構成について説明する.1章では,MAEについての先行研究とMAE における反対方向の仮運動が生じるメカニズムが説明可能である「比率理論」に ついて述べた.さらに,「比率理論」の限界を論じ,新たに「全体応答理論」を検 討した経緯を述べた.3章では,ランダム点平行運動を視覚刺激とし,運動刺激の 速さとMAEの持続時間との関係を調べる心理物理実験とその結果について述べ る.4章では,MAEのメカニズム解明に関連する運動知覚の神経生理基盤及び運 動検出とMAEに関する先行研究について述べたうえ,既存モデルの追試につい ても述べる.5章では,「全体応答理論」に基づく計算モデルの構築について述べ る.6章では,「全体応答理論」に基づいた計算モデルの数値実験について述べる. 最後に7章では,5章と6章の総括および,「全体応答理論」に基づく計算モデルの 予測と心理物理実験の結果との比較から明らかになったことと,今後の課題について述べる.

第2章 運動知覚と運動残効

本章では,動きの知覚の形成プロセス,動きの情報分析について説明する.また,関連する先行研究を通じて運動知覚形成のメカニズムを解説した上で,現在 考えられている MAE 形成のメカニズムの紹介をする.

2.1 運動知覚

本節では,本研究の大テーマとしての運動知覚について,その一般なイメージ を述べる.

人間が視覚を通じて,見る物体の動きを知覚するとはどういうことだろうか.眼前に動く物体があると仮定する.その物体の位置は,時間の経過とともに連続的に変化する(物理的運動).この移動する物体を見る(物理的運動を観察する)と, 大脳は視関膜に投影される光線の明るさが時間の経過とともに変化することを通じて,眼前の移動する物体の運動の認知を形成する(運動プロセスを知覚する). この処理過程の結果は運動知覚と呼ばれ,大脳が物理的運動を内在的に表現する ものであり,「ある方向に向かって速く動く」や「遠ざかる」などの知覚になる.

動きの知覚は主観的である.例えば,静止している観察者を基準に,観察者が 見る物体が「ゆっくりと移動している」「速く移動している」「すばやく移動して いる」などの主観的知覚は物理的な動きの速さの知覚の結果であるとされ,知覚 速度と呼ばれる.物理的な動きの速度は,本文中では物理速度と呼ぶ.観察者が いる場所を基準に,観察者が見る物体が「遠ざかっている」「近づいている」「左か ら右に」などの主観的知覚は物理的な動きの方向の知覚の結果であるとされ,知 覚方向と呼ばれる.同様に,物理的な動きの方向は本文中では物理的方向と呼ぶ. 本文中で指される物理的方向と物理速度はいずれも静止している観察者を基準と する.

2.2 運動知覚の形成プロセス

本節では,後述の「全体応答理論」と「比率理論」への理解を深めるため,運動知覚の形成について3段階に分けて簡単に述べる.

「運動知覚の形成プロセス」は3つのステップにまとめることが可能である.ま ず,視網膜上の光線強度の変化が符号化され,脳の視覚皮質に伝達される.「符号 化」とは,視覚系では,光線強度が変化すると,視網膜上の感光細胞が電気信号を 生じることを指す.これらの電気信号は視神経を介して視覚皮質に伝達され,視 覚皮質で符号化される.この符号化により,光線強度の変化を視覚皮質の神経細 胞の活動状態に変換することができ,視覚皮質は視覚情報を他の脳部位に伝達す ることが可能である.

次に、大脳の視覚皮質は、符号化された動き情報に対し、特徴的な情報、例え ば空間周波数や時間周波数を分析する.分析プロセスは再符号化プロセスであり、 神経細胞と他の神経細胞間の電気信号の伝送によって実現される.神経細胞が視 覚情報を受信すると、電気信号を生じて隣接する神経細胞に伝える.これらの神 経細胞はその情報を再符号化し、大脳の他の部位に伝える.この再符号化プロセ スを通じて、大脳は視覚情報の中の異なる特徴、例えば空間周波数や時間周波数 を抽出し、大脳の他の部位に伝えることで、さらにデコードし処理することが可 能である.最後に、大脳は物理的な動きの特徴、例えば速さや方向などを推定し、 動きの知覚を形成する.

2.3 運動知覚に関する視覚情報の分析

本節では,後述の 2.5節,2.6節,2.7節への理解を深めるため,運動知覚に関する 視覚情報の分析について簡単に述べる.

人間の脳は,符号化された視覚情報をどのように分析して動きの知覚を生み出 すのだろうか.特に,速さと方向の知覚はどのように形成されるのであろうか.

視覚システムでは,視覚的シーンを記述するために,フーリエ空間内の空間と時間 の正弦波成分に基づいて動きの特性が描かれる (Priebe, Cassanello, and Lisberger 2003).例えば,正弦波光格子の特徴は「空間周波数」である.これは,1度あた りの周期を単位とした,光格子の個々の周期の逆数である.「時間周波数」は1秒 あたりの周期を単位として,個々のピクセルの強度が正弦調波される整数周期に 要する時間の逆数である.例えば,空間周波数が10次/度,時間周波数が5次/ 秒の正弦波光格子があると仮定する.これは,光格子の個々の周期の幅が0.1度で あり,個々のピクセルの強度が0.2秒ごとに正弦調波されることを意味する.

MT 野の神経細胞は、それぞれ異なる選好の空間周波数と時間周波数を有している.選好とは、ある神経細胞が、特定の空間周波数と時間周波数に一致する入力情報を受け取ると、最も活発で、極めて速いスピードで信号を出すことを意味する.入力信号が選好空間周波数と選好時間周波数から離れると、活発度が低下する.低下の程度は、それらが離れる程度に正比する.このような選好は、神経細胞が有用な情報を迅速かつ敏鋭に捉え、他の神経細胞に伝達することで、視覚情報の迅速な処理と分類を実現するのに役立つ.異なる神経細胞は異なる選好を

有しており,異なる空間と時間周波数の情報を捉えることが可能であるため,よ り多くの視覚情報を提供し,脳が処理や決定を行うことが可能である.

選好時間周波数と選好空間周波数の比の正比性が知覚の速度によって特徴づけ られるため,第五視覚野の神経細胞は異なる選好速度を有する.先行研究による と,第五視覚野は速さの選好を有する神経細胞の集群と見られるが,この組織は 厳密な柱状組織ではない(Liu and Newsome 2003).

2.4 神経順応に関連する神経生理学的研究

本節では, MAE 現象に伴う神経順応効果の理解を深めるために, 神経順応に関 する複数の研究成果を紹介する.

視覚の順応が神経反応をどのように変化させるかについて,疲労と再標準化という2つの仮説が提唱されている.

「疲労」仮説は、順応の本質はニューロンの「疲労」であると考えている. 視覚 システムには、刺激属性に応答する多くのチャネルがあり、各チャネルは特定の 刺激レベルに敏感である. 刺激は、多くの異なるチャネルの全体的な反応性によっ て評価される. 順応は、刺激に敏感なチャネルのニューロンの「疲労」を引き起 こす. つまり、これらのニューロンの応答は、順応されていない場合よりも弱く、 それによって刺激の処理チャネルの感度が低下する(Graham 1989; Sekuler and Pantle 1967).「疲労」仮説の最も直接的な証拠は、猫の視覚皮質における単一細胞 記録の研究から得られる. 研究では、高コントラストの格子刺激への順応後、一次 視覚皮質 V1 の対応する領域のニューロン応答が弱まったことを発見した(Maffei, Fiorentini, and Bisti 1973). しかし、「疲労」仮説は、非常に短い時間(67ms)で 順応、および数時間または数日の適応を説明するには十分ではない(Glasser and Tadin 2014). これは、神経疲労が 67ms ほど速く発生せず、数時間以内にすでに 回復しているためである.

一方,視覚における順応のメカニズムは神経反応の再標準化であるという仮説 がある.この理論では,視覚システムには知覚テンプレートがあり,このテンプ レートはシーンの平均刺激レベルであると考えられている.刺激は,テンプレー トからの距離によって評価される.適応により,知覚テンプレートが現在の刺激 レベルに近づく.顔順応という現象では,男性の顔に順応すると,視覚システム内 の知覚テンプレートが男性の顔に移動する.次に,中性な顔が判断されると,中 性な顔は知覚テンプレートから遠くなり,中性な顔はより女性らしいと見なされ る傾向がある (Davidenko, Witthoft, and Winawer 2008).再標準化理論は,刺激 が複数の処理チャネルによって評価される状況を説明するために使用できる.た とえば,色順応では,赤色の順応によって知覚テンプレートが赤色に移動し,白 い背景が表示されると,白い背景は緑と見なされる.

長時間の観察によって引き起こされる動きの認知の変化の生理学的メカニズム が、神経順応であるとされる.つまり、神経順応性とは、人体が一定の刺激に対 する反応能力が時間の経過とともに変化することを指す.例えば,ある人が長期 的にある種の刺激にさらされると,その刺激に対する反応能力が変化することな どが挙げられる.最も一般的な変化は反応能力が徐々に低下することであり,神 経細胞の反応速度が相対的に低下する.神経順応には多くの働きがあるとされて おり,一般的には周辺環境の変化に人体を遮応させるのに役立ち,過剰刺激によ る傷害を防ぐことが可能であると考えられている.

順応が進むと神経細胞の反応が低下する(Kohn and Movshon 2003). これは, 神経細胞が長時間同じ方向の刺激を受けると,その刺激に対する反応を自動的に 調整するためである. この場合,神経細胞の反応を減らして,新しい刺激に対す る感度を上げると考えられている. 順応は,順応方向に近い選好方向を持つ神経 細胞にも及ぶ. これらの神経細胞は優先する方向が似ているため,同じ刺激に反 応する可能性がある. 順応の影響の大きさは,順応する刺激の方向と神経細胞の 選好方向との差に伴って減少する. 刺激の方向が神経細胞の選好方向とより異なっ ている場合,神経細胞の反応はより小さくなる. このような効果は,ガウス関数 でモデル化することが可能である. また,順応は,乗法的な操作としてモデル化 することが可能である. 乗算演算により,ガウス型方向同調関数を全方向のター ゲット運動の同じ割合にスケーリングする.

順応は,感覚神経細胞の反応特性に他の変化をもたらすかもしれない. この変 化には,神経細胞の反応の同調曲線の幅が狭くなる(Kohn and Movshon 2004) こともある. 同調曲線とは,神経細胞が異なる刺激強度にどの程度反応するかを 示すものである. 未順応の状態では,同調曲線は通常ブロードな曲線となり,神 経細胞が幅広い刺激強度に反応することが示される. しかし,順応後は同調曲線 が狭くなり,特定の強さの刺激にしか反応しないことがわかる. この変化は,グ ルタミン酸受容体(GABA 受容体)とカルシウムイオン(Ca2+)の役割が関与し ていると考えられる神経細胞内部の情報伝達機構の変化によるものではないかと されている(Semyanov et al. 2004).

順応は反応の減少や同調曲線の狭小化だけでなく、神経細胞の選好方向の変化 にもつながることが生理学的研究から分かっている(Muller et al. 1999). 視覚 野 V1 では、各神経細胞が選好方向を変えることで順応させることが可能だと考え られる. この変化により、V1 で観察される方向調整曲線と同様に、神経細胞の選 好方向が適応方向に向かったり遠ざかったりすることがある. そのメカニズムは まだ完全には解明されていないが、神経細胞の可塑性の調節が関与している可能 性があると考えられる(Gilbert and Sigman 2007).

これらの研究は,主に単一神経細胞または数個の神経細胞からなる小グループ を対象としている.単一神経細胞または小グループについての研究成果と,認知 心理学の研究対象としての MAE 現象との間ににどう関連づけるかが,本研究の 困難点である.

2.5 比率理論における MAEの説明

本節では,既存の理論の一つである「比率理論」を紹介する.これについては 後述の 2.7節でさらに考察を深める.

長時間の運動を観察する神経細胞は発火しにくいため、反対方向の顕著な運動 を知覚することになる.これは、対となる方向に敏感な神経細胞が運動の知覚プ ロセスに共同で反応するという考え方である.この2つのペア神経細胞が同様に 活発(平衡的)であるとき、運動は知覚されない.1つの神経細胞をより強く活 性化させることにより、2つの神経細胞の活動のバランスが崩れると、運動が知覚 されることになる.その神経細胞の活性化により、順応が生じ、反応が弱まるこ とを意味する.運動が消えた後、活発だった神経細胞がそのペア神経細胞と比べ て信号の発信を減少させることになる.そのため、順応が2つの神経細胞間のバ ランスを崩し、錯覚的運動(MAE)が知覚されることになる.

Pavan のモデリング研究は、比率理論の理念と具体的な実現方法を説明した. Pavan のモデルは、運動エネルギーモデルに基づいて構築されている. 運動エネ ルギーモデルとは、視覚システムが動きの方向を知覚することを説明する理論モ デルであり、比率理論の具体的な実現方法の1つである.

運動モデル内で左右運動に敏感な個々のユニットの活動性の差分は,明確な方向信号を発信する.具体的には,Pavanのモデルでは,右運動に敏感な個々のユニットの活動性から,左運動に敏感な個々のユニットの活動性を引く.この差が 正の場合,モデル内で右運動に敏感な個々のユニットの出力が優位であり,モデ ルが認識する運動方向が右であることを示す.逆に,この差が負の場合,モデル が認識する運動方向が左であることを示す.

Images/chapter2/2-2.png

図 2.1: Pavan モデルでの MAE 発生の説明の概念図

Pavanは、知覚の方向がモデルに与える影響を考慮するために動きのエネルギー モデルを拡張した.彼の拡張モデルでは、まず与えられた刺激の時空表現を計算 し、次に、RC ゲイン制御回路(または「リーク積分器」とも呼ばれる)が時間要 素に対する影響を計算する.ここで「リーク積分器」は、神経細胞に対する順応 の影響を模擬的に計算している.

Pavan モデルは、右に動く格子の映像を入力とした画像シーケンスの形式となっている.出力は正数、負数、またはゼロ値である.ここで、ゼロ値はモデルが動きを知覚しなかったことを示す.正値はモデルが右に動くことを知覚したことを示し、負値は左に動くことを知覚したことを示す.右に動く格子の画像シーケンスをモデルに入力すると、モデルは正値を出力し、右に動くことを知覚したことを示す.

右に動くグリッドのビデオを入力として一定期間与え続け,突然静止するグリッ ドの画像列を入力すると,モデルの出力は負の値に変わり,モデルが左への動き を知覚したことを示す.静止するグリッドの画像列を入力として一定期間与え続 けると,モデルの出力はゼロ値に変わり,モデルが動きを知覚しなかったことを 示す,つまり静止していることを意味する.言い換えると,最初はモデルが入力 の動きの方向を「正しく」示すことが可能であるが,入力が動いてから静止する までの一定期間中には,モデルは入力の動きを「正しく」示さない.一定期間経 過後,モデルの出力の絶対値はゆっくりゼロ値に近づくようになる.このときモ デルは入力の動きの状況を「正しく」示している.つまり,静止していることを 意味している.

静止的格子画像列を入力として開始し、モデルの「正しい」出力がゼロ値にな るまでの間は、MAEのシミュレーションモデルとなっている.この間、モデルの 出力の絶対値は次第に減少し、Pavan はこれが MAEの強度¹と正比例すると考え た.そのため、Pavan はこのモデルを使って MAE 強度の実験結果を予測した.

2.6 知覚形成の視点から見る比率理論の暗黙的な前提: 「最大値決定」

比率理論では、運動方向を知覚するメカニズムが、2つの運動知覚単位の活動程 度を比較することで実現されると考えている.比率理論では、存在しうる他のペ アの運動知覚単位については特に言及していない.一般的には、他のペアの運動 知覚単位も運動刺激に反応すると考えられているが、それらの反応強度はより上 位の運動知覚単位を活性化するには十分ではない.最も活性化したペアの運動知 覚単位の情報のみ(最大値決定)が、より上位の運動知覚単位に受け取られると 考えられている.全体応答理論では、視覚刺激によって活性化される神経細胞の 反応は、より高次の知覚基底セルに入力として与えられる.より高次の知覚基底 セルは、この群の神経細胞の反応パターンを認識して決定を行う.

¹Pavan の論文では「強度」の物理的意味が明示されていない.著者は, Pavan モデルの出力が 所謂 MAE の「強度」に対応するかどうかについては慎重な見解を持っているが, Pavan モデルは 比率理論の具体的なモデルであると考えている.

2.7 知覚形成の視点から見る「全体応答理論」に基づい た「平均値決定」

簡単な移動刺激に対し,MT野の再反応はおおよそガウス形であるとされてい る(Born and Bradley 2005).ここで,「簡単」というのは,刺激が平行移動であ り,剛体であることを意味し,回転であることを意味しない.MT野が方向知覚に 関連していることを示す証拠は多くの論文で示されており,物体が動いていると きにMT領域内の多数の神経細胞が活性化することがわかっている.こういった 背景のため「全体応答理論」は,MT野内の多数の神経細胞の活動を研究するこ とで,視覚情報の関連特徴を決定することが可能であると考えられている.「全体 応答理論」に基づくと,眼前で動いている物体に対して,その動きの方向に関連 するMT野の神経細胞グループはある反応パターンを示す.もしも異なる方向に 向かって動く物体があった場合,このグループの神経細胞は異なる反応パターン を示す.

単純な移動刺激の場合,MT野の神経細胞の応答分布はおおよそベルカーブと なっている.このとき,被験者は動く刺激の方向を正確に認識することができて いる.応答分布は多くの数値,つまり多くの神経細胞の応答強度で表現されるが, 知覚の方向は単一の数値で表現される.したがって,多くの数値を1つの数値に 変換する処理が必要である.この問題を解決するには2種類の方向性が考えられ る.1つ目の方向性としては,方向の知覚が,分布のピークに由来するという考え 方である(最大値決定).つまり,決定ネットワークは,最もアクティブなニュー ロンの方向を方向信号として利用する.2つ目に考えられる方向性としては,全体 分布の平均が指向性信号を構成するという考え方である(平均値決定).

Nichols らは,2種類の手法の可能性を探るために実験を行った(Nichols and Newsome 2002). Nichols らの論文における実験では,移動する対象物と,異なる方向に調整された神経細胞の電気刺激の組を利用している.サンプルとなる動物に対象物を追跡させ,それらが感じる動きの方向を調査したものである.もし方向知覚が活動ピークから来るのであれば,動物が知覚した方向に関する反応は,対象物の方向や刺激された神経細胞がエンコードする方向に集中するはずであるとNichols らは考えた.一方,方向知覚が活動分布全体に依存する場合,知覚した方向は二者の間にあるはずである. Nichols らの実験は,方向知覚は通常,二つの極端なケースの間にあって,これは方向知覚が全体応答の平均値から来ており,活動ピークから来ていないことを明らかにした.

Images/chapter2/2-1.png

図 2.2: Nichols らの実験のイメージ

第3章 運動残効に関する心理物理 実験

3.1 実験背景

人が外界を知覚する際,大脳の特殊な加工機構や外界条件の特殊な変化によっ て生じる,誤った知覚が錯覚である.視覚的錯覚は,視覚システムによって引き 起こされる錯覚であり,その特徴は視覚的知覚が現実と異なる可能性があるとい う点にある.特に,物理的に静止している物体を,動いているものと感じる現象 が「運動錯覚」である.「運動錯覚」において代表的な現象の一種が,MAEである. MAE(Motion After-Effect,略して MAE)とは,一方向に移動する刺激物を長時間 観察した後,対象物が静止しているにもかかわらず逆の方向に移動しているよう に見える現象のことである.

Pantleは、MAE について深く研究している. Pantleは、回転運動の場合、MAE の持続時間が回転速度と反比例することを発見した. 人間が回転運動を観察する と、対象が膨張するか収縮する(対象の特性と回転の時計回りか反時計回りの方 向によって決まる)と主観的に感じる. 一定時間観察した後、回転運動が停止す ると、元々膨張すると感じていた状況では収縮しているように感じる、元々収縮 すると感じていた状況では膨張しているように感じる.

Pantleの論文では、回転運動を対象物として使用した.これは、MAE についての初期の研究では、多くが回転運動の知覚に焦点を当てていたためである.しかし、後の研究では、回転運動の知覚は運動知覚の高次段階で発生することが示されており、この段階は第七視野で発生することが明らかになっている.MT野の重要な神経生理学的研究が出現したことにより、研究者たちは、その役割が運動知覚においてどのようなものであるかにより注目するようになった.

MT 野の細胞活動と心理学実験の結果の関連性をより明確にするために、単方 向の平行運動が広く使われるようになった.しかし、Pantleの研究以降、MAE に ついての研究はほぼ全て運動方向の認知機構に集中しており、MAE の速さ特性に ついての研究はほぼない.これは、第一視野に関する神経生理的研究で、空間方 向に規則的に並んだ方向知覚細胞が発見されたにもかかわらず、それに似たよう な空間方向に規則的に並んだ「速度知覚細胞」が発見されなかったための可能性 がある.速さ知覚機構の多くの面については既に一定の総意が形成されているが、 速さ知覚の脳内の符号化方式は依然として論争状態である.これもまた、MAE の 速さ性質を直接的に研究する研究が少ない理由の一つであると考えられる.

3.2 実験目的

本研究では、心理物理実験の刺激としてランダム点平行運動の映像を使用し、 MAEの速さ特性を調査する. Pantleの実験で使用された回転運動の刺激は膨張感 や収縮感を生じることがあり、これはより高いレベルの知覚とされている. 実際 には比率理論や全体反応理論の範囲を超えていると考えられている. 比率理論や 全体反応理論は、MT 領域での知覚プロセスを説明可能である. ランダム点平行 運動の運動知覚は、MT 領域で生じると考えられている. そのため、本研究では、 ランダム点平行運動を視覚刺激とする MAE の速さ特性を最初に検討する. 本実 験では、「順応刺激の運動速度が増加するにつれ、運動残効の継続時間が短くなる」 という仮説をした

3.3 実験方法

3.3.1 実験設計

実験の設計について、1 要因 14 水準の心理物理実験を行う. 観測データに影響 を与えそうな原因を「要因」と呼び,要因の中の条件の違いのことを「水準」と 呼ぶ.本研究の場合,観測データは MAE の持続時間であり,要因はランダムドッ ト平行運動刺激の運動速さである.本実験は MAE の速さ特性の探索を目的とし, 異なる運動速さのもつランダムドット平行運動刺激を長時間観察して生じる MAE の持続時間の違いを測定する.

3.3.2 実験刺激

図 3.1 に実験における対象物のイメージを示している. 中央の十字形は 2mm × 2mm でおり, ランダムドットは 1.5 mm × 1.5mm とした.

ランダムドット平行運動刺激を選択するもう一つの理由は,特異な結果を生じ ないようにするためである.人間の視覚システムは,空間周波数によって速度の 知覚に大きな偏差を生じることがある.移動グリッドなどの運動刺激は,特定の 空間周波数を持つ.このような運動刺激を使用した結果は,特定空間周波数にお ける特殊な結果となる可能性がある.この影響を回避するために,ランダムに分 布するドットからなる運動刺激映像を実験刺激として選択した.複数のランダム ドットからなる運動刺激の場合,運動刺激の空間周波数は周波数スペクトル上に ほぼ均等に分布する(スペクトルは,画像中の各周波数成分の強度分布を指す)た め,知覚速さの差は主に画像中の各位置の輝度変化の時間周波数に依存する. Images/chapter4/4-1.png

図 3.1: 実験でのランキング点平行運動刺激のイメージ

3.3.3 実験手続き



図 3.2: 実験実施環境を示すイメージ

実験ではレーザー視距離計 (Leica 社 DISTO plus 型) および実験コンピューター を用いた. NVIDIA[®] GeForceTM GTX3060 (12 GB) のグラフィックカード, Intel[®] CoreTM i5-10600K の CPU, 32G RAM を搭載する PC であった. オペレーティン グシステムとして Windows8(64bit) を使用した. 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, 長さが 296m × 725cm であった. 実験中は顎台を用いて画面と目の距離を 57cm に固定 した.

各試行の最初に,画面の中心に点を提示する.次に運動刺激を提示する.被験 者は30秒続けて中心点を注目する.30秒後に静止刺激が表示されるが,被験者は Images/chapter4/4-3.png

図 3.3: 実験の1試行の手続きを示すイメージ

中心点を注目しつづける.元の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,キーを押す.図 3.2 では,実験の流れを示してい る.これらの手続きを1 試行とし,14 試行を行った.各試行で提示された運動刺 激の運動速さは1°/s から 14°/s までのの範囲で繰り返しのないランダムな設定 とした.

3.3.4 実験参加者

北陸先端科学技術大学院大学の院生5名(年齢 M = 24.00, SD = 2.26)が実験 に参加した.なお被験者は全員,正常視力であった.

3.4 実験結果

図 3.4 にランダムドット運動刺激の速度と MAE の持続時間の関係を示す.これ によると,提示した運動刺激の速度の増加に従い,MAE の継続時間は減少する傾 向が示された.

「MAEの平均持続時間」に対して1要因参加者内計画の分散分析を行った結果, ランダムドット運動刺激の速度の効果が有意に認められた (F(13,52)=12.17,pj.05). そこで,有意水準 5%で Holm 法による多重比較を行ったところ,速さ1°/s の場 合は,8,9,10,11,12,13,14°/s の場合より,MAEの平均持続時間は有意に長 かった.速さ2°/sの場合は,6,8,9,10,11,12,13,14°/sの場合より,MAE の平均持続時間は有意に長かった.速さ3°/sの場合は,8,9,10,11,12,13,14 °/sの場合より,MAEの平均持続時間は有意に長かった.速さ4°/sの場合は, 9,10,11,12,13,14°/sの場合より,MAEの平均持続時間は有意に長かった.速 さ7°/sの場合は,9,12,13°/sの場合より,MAEの平均持続時間は有意に長かった.速 かった.他のペアは有意差が認められなかった.

図 3.5, 図 3.6, 図 3.7, 図 3.8, 図 3.9 では各実験参加者の実験結果を示している.

Images/chapter4/exp-1.png

図 3.4: ランダムドット運動刺激の速度と MAE の持続時間の関係

3.5 実験考察

本実験では、ランダムドット運動刺激の条件下での運動速度とMAEの持続時間 との関係を調べた.

運動刺激の速度が上がるにつれて,MAEの持続時間が短くなる傾向が示されている.この結果は,筆者が提案した仮説を支持している.この結果は,回転運動によって生成されるMAEと同様の傾向を示している.つまり,MAEが回転運動と平行移動といった2つのパターンにおいて同様の要素に関連付けられていることを意味する.回転運動と平行移動は局所的に類似しているということである.典型的な運動知覚受容野の範囲内で,2種類の運動は類似している.図に示すように,回転運動と平行移動は局在な範囲から観察すると,どちらも平行移動のように見えることが分かる.

神経生理学の研究によると,運動情報の処理は段階的である.情報処理の初期 段階では,視野内のローカル情報が最初に処理される.視覚系の初期段階では,回 転運動と平行移動をうまく区別することができず,どちらも平行移動のように処 理される.回転運動と平行移動といった2つの運動パターンによって生成される MAE は類似しているため,視覚系の初期段階での情報処理プロセスが MAE と強 く関連していると考えられる.

一方, ランダムドット運動によって生成される MAE が, 運動速度の増加ととも に減少する程度は,回転運動刺激によって生成される MAE とは異なることが分 かった.本実験の実験条件下では,ランダムドット運動によって起きる MAE は, 運動速度の増加とともにゆっくりと減少する.これに対して,回転運動によって 起きる MAE は,回転速度の増加とともに急激に減少する.この違いを生み出す内 部メカニズムは,回転と平行移動の知覚プロセスに違いに関連するのではないか Images/chapter4/exp-2.png

図 3.5: 実験参加者 P1 での運動刺激速度と MAE 持続時間の関係

と筆者は考えている.

Images/chapter4/exp-3.png

図 3.6: 実験参加者 P2 での運動刺激速度と MAE 持続時間の関係

Images/chapter4/exp-4.png

図 3.7: 実験参加者 P3 での運動刺激速度と MAE 持続時間の関係
Images/chapter4/exp-5.png

図 3.8: 実験参加者 P4 での運動刺激速度と MAE 持続時間の関係

Images/chapter4/exp-6.png

図 3.9: 実験参加者 P5 での運動刺激速度と MAE 持続時間の関係

第4章 運動検出の数理モデル

本章の目的は、既存の研究が MAE の速度特性を説明できるかどうかを検討する ことである.本章では、外部の運動情報が網膜を通じて脳内情報へと符号化され る過程について見ていくことにする.特に、運動情報の脳内符号化と解析に関連 した数理モデル研究(Aderson 運動エネルギーモデル)について詳しく説明する. 本章では、まず、4.1節では数理モデル研究と密接に関連する神経生理学的な内容 を紹介する.続いて、4.2節では脳の運動検出プロセスをシミュレートする、広く 受け入れられている Aderson 運動エネルギーモデルを紹介する.最後に、4.3節と 4.4節では Aderson 運動エネルギーモデルに基づいて運動残効を説明可能と考えら れる Paven モデルを紹介し、筆者による Paven モデルの追試および考察を行う.

4.1 運動知覚の神経生理基盤

本節では, 4.2節, 4.3節と 4.4節で述べる数理モデルに関する神経生理の知見 を述べる.

ヒトの視覚系では、動き、奥行き、形、色という様々な特徴が1つのまとまりと して一緒に知覚される.最初の段階として、視覚環境中の単純な属性が分析され る.この段階は一般に低次レベル処理と呼ばれている.低次レベルで分析された 特徴は、視覚光景の区分に用いられている.局在の視覚特徴は物体の表面として 組み立てられて、物体は背景から分離される.表面の形状は陰影や運動といった 手がかりから同定される.最後に表面と輪郭から物体が同定される.この段階は、 高次レベル処理と呼ばれている.

視覚信号は水晶体を通じて網膜に投影し,網膜上の光感知桿体細胞(rod cell) と色感知錐体細胞(cone cell)を活発にする(Craxton et al. 2015). その後,双 極細胞(bipolar cell)と神経節細胞を介して外側膝状体LGNに伝達される.機能 的な観点から,信号の送信は p チャネルと m チャネルに分割され,一次視覚皮質 V1 に投影される(Schiller, Logothetis, and Charles 1990). p チャネルと m チャ ネルは一次視覚皮質 V1 にある 2 つのタイプの神経細胞に対応すると考えられる (Hubel and Wiesel 1962). 一つのタイプは単純型細胞(simple cell)であり,も う一つのタイプは複雑型細胞(complex cell)である.

単純型細胞は、特定の方向や輪郭に対して敏感である.例えば、横向きの線に

対して敏感な細胞,縦向きの線に対して敏感な細胞などがある.これらの細胞は, 特定の方向や輪郭に対して反応し,それ以外の方向や輪郭に対しては反応しない. 複雑型細胞は,高レベルの特徴に対して敏感であり,例えば物体の形状や運動方 向などを検出する.これは,単純型細胞が検出した低レベルの特徴を組み合わせ ることによって得られる.

単純型細胞の受容野は,Gabor 関数で構成する線形フィルタと非常に似ている (Jones and Palmer 1987).受容野は,特定の種類の刺激に対する神経細胞また は神経細胞の群れの反応範囲を指す.視覚神経細胞の受容野は,特定の領域や方 向を有することが可能である.この反応範囲は,神経細胞が異なる種類の刺激に 対しての敏感度を決定する.線形フィルタは,入力の大きさに比例した関数の組 み合わせだけで表せるフィルタである.図4.1では,1行目はV1単純細胞の受容 野を測定した例。2行目は最小二乗法による最適なガボール関数を示しており,ガ ボール関数がV1単純細胞の受容野の形状を表現できることがわかる.

Images/chapterNew3/1111111122222.png

図 4.1: V1 単純細胞のデータにフィットする 2 次元ガボール関数(出典 Ringach, Shapley, and Hawken 2002)

一次視覚皮質 V1 は,直線などの単純な視覚信号を符号化した後,さらに複雑 な信号処理をするため,前有線皮質 V2 に投影され,より複雑な視覚信号が符号 化される.前有線皮質 V2 から,視覚情報は2つの平行した視覚経路:背側経路と 腹側経路に分けられる(Merigan, Byrne, and Maunsell 1991).腹側経路は有線 外視覚皮質に存在する視覚野の一部である V4 領域に向けられており,主に色や形 状ないずれのオブジェクトの特徴に反応する(S. Zeki et al. 1991).背側経路は, V1, V2,および V3 領域から後頭頭頂葉に沿って分布し,第5次視覚野 MT 野を 介して後頭頭頂葉に投影される.背側経路の神経細胞は主に動きの速度や方向な どの特徴に反応し,その機能は物体の空間的位置と動きを認識することとされる (Ungerleider and Haxby 1994).

運動知覚は、一次視覚皮質 V1 と外線条皮質の一部である第5次視覚野 MT に 関連していると考えられている.第5次視覚野 MT は運動知覚の形成に関与して いると考えられている.第5次視覚野 MT には2つの主な機能がある.1つは一次 視覚野 V1の出力情報を統合することであり,もう1つは動きの統合を形成することである. V1 領域と MT 領域には,特定の移動方向に強く反応する神経細胞が存在する.しかし,これらの神経細胞は,反対方向の動きに対しては弱く反応する (S. M. Zeki 1974).また,これらの神経細胞は通常,特定の移動速度に対して最も強く反応することも示している (Shmuel and Grinvald 1996).

4.2 運動知覚の数理モデル: Aderson 運動エネルギー モデル

本節では、4.3節で説明する MAEに関する Pavan モデルと、筆者による Pavan モデルの追加実験及び議論(4.4節)をより良く理解するために、広く認められて いる初級視覚機能をシミュレートする Anderson 運動エネルギーモデルを簡単に述 べる.また、4.1節での神経生理学的基礎に基づいて、Anderson は運動能量に基 づく運動検出の数理モデルを提案した(Adelson and Bergen 1985). Anderson 運 動エネルギーモデルによる運動検出に関連する初級視覚機能のシミュレーション は、広く認められている.後に説明する MAEの数理計算モデルである Pavan モ デルは、Anderson 運動エネルギーモデルの改良モデルに基づいている.

4.2.1 Aderson 運動エネルギーモデルにおける運動方向の検出

本節では, Aderson 運動エネルギーモデルの出力である運動エネルギーが, 運動方向との関係をめぐり, Aderson 運動エネルギーモデルの基本について述べる. Aderson 運動エネルギーモデルにおける運動エネルギーの算出方法は次の 4.2.2節 で詳しく述べる.

Aderson 運動エネルギーモデルは、運動検出のメカニズムを説明する計算モデ ルである(Adelson and Bergen 1985). Aderson の運動エネルギーモデルは、運 動刺激の画像シーケンスを入力としている. 適切なパラメータを選択することに より、Aderson 運動エネルギーモデルは特定方向の運動を検出する. 特定方向へ の運動刺激を入力とする場合、Aderson 運動エネルギーモデルは運動エネルギー¹ (無次元量)を測度として運動の方向を示す.

Aderson 運動エネルギーモデルは、反対方向の運動エネルギーの差を計算する ことによって、運動方向を示す.水平方向の運動に対しては、Aderson 運動エネル

¹ここでの運動エネルギーは剛体運動物理学における運動エネルギーとは異なる. Aderson 運動 エネルギーモデルでの運動エネルギーは,運動刺激がフィルター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,通常はニューロンの放電率に正比例していると考えられ る.

ギーの出力 (NE) は、右方向の運動エネルギー (RE) から左方向の運動エネルギー (LE) の差となる.

$$NE = (RE - LE) \tag{4.1}$$

NEが0より大きい(正の値)場合,Aderson運動エネルギーモデルが右への動きを検出したことを意味する.NEが0より小さい(負の値)場合,Aderson運動エネルギーモデルは左への動きを検出したことを意味する.運動エネルギーが0になる場合,Aderson運動エネルギーモデルは入力刺激の静止状態を検出したことを意味する.



図 4.2: Aderson 運動エネルギーモデルの計算アルゴリズム

4.2.2 運動エネルギーの計算

本節では, Aderson運動エネルギーモデルにおいて, 入力とする画像シーケンスから, 出力となる運動エネルギーまでの計算の詳細について述べる.

Aderson 運動エネルギーモデルの計算過程は、入力信号の符号化を行うもので ある.この過程は、視覚信号が網膜から外側側頭葉を経由して一次視覚野に投射 する過程に相当する.また,Aderson 運動エネルギーモデルにおいて,入力画像 シーケンスの運動エネルギーの計算過程は,一次視覚野における単純型細胞の働 きをシミュレーションする.信号処理において,フィルタは,信号から不要な成 分や特徴を除去するための過程である.Aderson 運動エネルギーモデルにおいて, フィルタの役割は,単純型細胞が視覚信号を符号化する過程をシミュレーション することである.

Aderson 運動エネルギーモデルは,運動刺激の画像シーケンス $L(\bar{x}, \bar{y}, t)$ を入力 信号としている. 関数 $L(\bar{x}, \bar{y}, t)$ 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.水平方向の右方向の運動エネル ギー (*RE*),および左方向の運動エネルギー (*RE*) は式 (4.2) のように計算可能で ある.

$$RE = (F^{R_1}(x, y, t) * L(\bar{x}, \bar{y}, t))^2 + (F^{R_2}(x, y, t) * L(\bar{x}, \bar{y}, t))^2$$
(4.2)

$$LE = (F^{L_1}(x, y, t) * L(\bar{x}, \bar{y}, t))^2 + (F^{L_2}(x, y, t) * L(\bar{x}, \bar{y}, t))^2$$
(4.3)

*は畳み込み演算を表す².数学上,畳み込み演算は式(4.4)のように,2つの関 数の積分である.それは,1つの関数(畳み込みカーネル)を「スライド」し,別 の関数(入力信号)と重ね合わせ,重ね合わせた部分の積分をする方法を記述し ている.画像処理や信号処理において,畳み込み演算は,画像や信号に対してフィ ルタリングを行うために使用される.式(4.3)での畳み込み演算は,視覚信号が視 網膜から外側側頭葉を経由して一次視覚野に投射する符号化過程をシミュレーショ ンするものである.

$$(F * L)(t) := \int_{-\infty}^{\infty} F(\tau) \cdot L(t - \tau) d\tau$$
(4.4)

 $F^{L_1}(x, y, t)$, $F^{L_2}(x, y, t)$, $F^{R_1}(x, y, t)$, $F^{R_2}(x, y, t)$ は, Aderson 運動エネルギー モデルに含まれる, 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.

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

$$(4.5)$$

$$F^{L_2}(x, y, t) = F^{odd}(x, y) \cdot H_{\text{fast}}(t) - F^{even}(x, y) \cdot H_{\text{slow}}(t)$$
(4.6)

$$F^{R_1}(x, y, t) = F^{odd}(x, y) \cdot H_{slow}(t) - F^{even}(x, y) \cdot H_{fast}(t)$$
(4.7)

²関数解析において,畳み込みは2つの関数fとgから第3の関数を生成する数学的演算子であり, ここでは画像シーケンス $L(\bar{x}, \bar{y}, t)$ とフィルタ $F^{L_1}(x, y, t)$ を強調するため, $F^{R_1}(x, y, t) * L(\bar{x}, \bar{y}, t)$ のように表記した.

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

$$(4.8)$$

その中で, *R* は右に向かう運動の刺激に敏感なフィルタを表し, *L* は左に向かう運動の刺激に敏感なフィルタを表す. *x*,*y* は, フィルタの空間座標を表し, 座標の原点は画像の左上に位置する. *t* は時間を表す.

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



図 4.3: $F^{even}(x,y)$ フィルタのイメージ

Images/chapterNew3/fodd.png

図 4.4: $F^{odd}(x,y)$ フィルタのイメージ

$$F^{odd}(x,y) = \cos^4(\tan^{-1}\left(\frac{x}{\sigma_c}\right))\cos(4\tan^{-1}\left(\frac{x}{\sigma_c}\right))\exp\left(-\frac{y^2}{2\sigma_g^2}\right)$$
(4.9)

$$F^{even}(x,y) = \cos^4(\tan^{-1}\left(\frac{x}{\sigma_c}\right))\sin(4\tan^{-1}\left(\frac{x}{\sigma_c}\right))\exp\left(-\frac{y^2}{2\sigma_g^2}\right)$$
(4.10)

ここで, x,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. 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,偶数位相(コサイン)と奇数位 相(サイン)を表し, $F_{\theta}^{odd}(x,y)$ および $F_{\theta}^{even}(x,y)$ の敏感方向は反対であることを 示してる.図4.3では, $F^{even}(x,y)$ フィルタのイメージを示している.水平面上に 配置された x 軸と y 軸は,フィルタのカーネル関数の空間座標 (x,y)を表してい る.縦に配置された座標は,フィルタのカーネル関数の強度を表している.図4.4 では, $F^{odd}(x,y)$ フィルタのイメージを示している.水平面上に配置された x 軸と y 軸は,フィルタのカーネル関数の空間座標 (x,y)を表している.縦に配置された x 軸と

一方,時間関数 $H_{\text{fast}}(t)$ および $H_{\text{slow}}(t)$ はそれぞれ次のように定義可能である.

Images/chapterNew3/HfastHslow.png

図 4.5: 時間関数 H_{fast}(t) および H_{slow}(t) のイメージ

$$H_{\text{fast}}(t) = T_{3,\tau}(t) - T_{5,\tau}(t) = (kt)^3 \exp(-kt) \left[\frac{1}{3!} - \frac{(kt)^2}{(3+2)!}\right]$$
(4.11)

$$H_{\text{slow}}(t) = T_{5,\tau}(t) - T_{7,\tau}(t) = (kt)^5 \exp(-kt) \left[\frac{1}{5!} - \frac{(kt)^2}{(5+2)!}\right]$$
(4.12)

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.図4.5 に示すように, k = 60の場合, $H_{\text{fast}}(t)$ の影響時間は約 0.2 秒, $H_{\text{slow}}(t)$ の影響時 間は約 0.3 秒である.図4.5 では,時間関数 $H_{\text{fast}}(t)$ および $H_{\text{slow}}(t)$ のイメージを 示している. 横軸は時間 t であり,縦軸はそれぞれの時間関数 $H_{\text{fast}}(t)$ と $H_{\text{slow}}(t)$ の強さを表す.

4.3 MAEに関する数理モデル:Pavan モデル

本節では、4.4節で述べる追試で使用した Pavan モデル(Pavan, Contillo, and Mather 2013)の詳細について述べる. Pavan モデルは Aderson 運動エネルギー モデルに基づく MAEの生成プロセスを説明可能の計算モデルである.本節では, Pavan モデルと Aderson 運動エネルギーモデルの違いに注目している.

4.3.1 Pavan モデルにおける MAE 発生の過程

本節では, Pavan モデルによる MAE現象の発生についての一般的な説明を述べる. 次の 4.3.2 節では, Aderson 運動エネルギーに基づいた Pavan モデルの改良の 詳細について述べる.



図 4.6: Aderson 運動エネルギーモデル(黒線)と Pavan モデル(灰色線)の出力 の比較(出典:(Pavan, Contillo, and Mather 2013))

Pavan モデルは、Aderson 運動エネルギーモデルに基づく MAE の発生プロセス を説明可能とする計算モデルである(Pavan, Contillo, and Mather 2013). 図 4.6 では、Pavan モデルの計算により、グレーティング運動刺激によって引き起こさ れる MAE の発生プロセスを示している. 図 4.6 の縦軸は運動エネルギー(無次元 量)、横軸は時間(秒)である. 図 4.6 は、Pavan モデルが算出した運動エネルギー の経時変化を示している. 入力刺激であるグレーティング運動刺激が右へ運動す ると、Pavan モデルは運動エネルギーの正の値を算出した. グレーティング運動刺 激が右に移動し続ける間、Pavan モデルは常に正の運動エネルギーを出力してお り、入力刺激が右に移動し続けることを示した. グレーティング運動刺激の運動 が停止すると、Pavan モデルによって算出された運動エネルギーは瞬間的にゼロ となり、入力刺激が静止していることを示すプロンプトとなった.その後、Pavan モデルによって算出された運動エネルギーはゼロを超え、最大の負の値に達した. これは、左方向(逆方向)の動きが発生する可能性があることを意味する.最後 に、Pavan モデルによって算出された運動エネルギーは時間の経過とともに0にな る傾向を示した.これは、Pavan モデルにおいて再び入力刺激が静止しているこ とを示す.

Pavan モデルにおいて,運動エネルギーがゼロを超えて正から負の値に変化す る時点から,運動エネルギーがゼロに戻るまでの間を「MAE 生起期間」と呼ぶ. 「MAE 生起期間」は人間の MAE 錯視と同等の計算プロセスを示している. Pavan の研究によれば,「MAE 生起期間」中, Pavan モデルによって算出された運動エネ ルギーの値の絶対値は,人間によって生成された MAE の強度に相当する (Pavan, Contillo, and Mather 2013).

4.3.2 Pavan モデルの運動エネルギーモデルに基づく改良

本節では, Aderson 運動エネルギーに基づく Pavan モデルの改良の詳細について述べる.



図 4.7: Pavan モデルの計算アルゴリズム

Pavan モデルと Aderson 運動エネルギーモデルの違いは、右方向の運動エネル ギー RE と左方向の運動エネルギー LE の計算方法である. Pavan モデルでは、右 方向の運動エネルギーと左方向の運動エネルギーは以下のように RE^{Pavan}, LE^{Pavan} で示される.

$$RE^{Pavan} = (F^{R_1}(x, y, t) * L(\bar{x}, \bar{y}, t))^2 \cdot r^{R_1}(t) + (F^{R_2}(x, y, t) * L(\bar{x}, \bar{y}, t))^2 \cdot r^{R_2}(t)$$
(4.13)

$$LE^{Pavan} = (F^{L_1}(x, y, t) * L(\bar{x}, \bar{y}, t))^2 \cdot r^{L_1}(t) + (F^{L_2}(x, y, t) * L(\bar{x}, \bar{y}, t))^2 \cdot r^{L_2}(t)$$
(4.14)

ここでいう, *LE* および *RE* の意味は (4.2) と同じであり, それぞれ左方向およ び右方向の運動エネルギーを表す. 関数 L(x, y, t) は, 時間 t において, 画像の空 間位置 (x, y) における輝度 (0 255) を表す. $F^{L_1}(x, y, t)$, $F^{L_2}(x, y, t)$, $F^{R_1}(x, y, t)$, $F^{R_2}(x, y, t)$ は単純型細胞の機能をシミュレートするフィルタである. *R* は右方向の 運動に敏感なフィルタ, *L* は左方向の運動に敏感なフィルタを表す. $r^{L_1}(t)$, $r^{L_2}(t)$, $r^{R_1}(t)$, $r^{R_2}(t)$ の定義は以下の通りである.

$$r^{L_1}(t) = 1 - \frac{e^{-(1+w)t/\tau}}{z^{L_1}(t)\tau} \int_0^t e^{(1+w)s/\tau} z^{L_1}(t) ds$$
(4.15)

$$r^{L_2}(t) = 1 - \frac{e^{-(1+w)t/\tau}}{z^{L_2}(t)\tau} \int_0^t e^{(1+w)s/\tau} z^{L_2}(t) ds$$
(4.16)

$$r^{R_1}(t) = 1 - \frac{e^{-(1+w)t/\tau}}{z^{R_1}(t)\tau} \int_0^t e^{(1+w)s/\tau} z^{R_1}(t) ds$$
(4.17)

$$r^{R_2}(t) = 1 - \frac{e^{-(1+w)t/\tau}}{z^{R_2}(t)\tau} \int_0^t e^{(1+w)s/\tau} z^{R_2}(t) ds$$
(4.18)

ここで, t は時間である. τ は時間係数であり, w はマイナス信号の強さに関する係数である. $z^{L_1}(t)$, $z^{L_2}(t)$, $z^{R_1}(t)$, $z^{R_2}(t)$ は各チャンネルの出力である $(F^{L_1}(x, y, t) * L(\bar{x}, \bar{y}, t))^2$, $(F^{L_2}(x, y, t) * L(\bar{x}, \bar{y}, t))^2$, $(F^{R_1}(x, y, t) * L(\bar{x}, \bar{y}, t))^2$, $(F^{R_2}(x, y, t) * L(\bar{x}, \bar{y}, t))^2$ の空間的平均値である.

4.3.3 Pavan モデルの改良の仕組み

本節では、4.4節で実施する追加実験において計算方法を明確にするために、Pavan モデルが Aderson 運動エネルギーモデルを改良するための計算単位の導出過 程を詳述する. Pavan モデルは, Aderson 運動エネルギーモデルに基づき, 積分回路 (図 4.8) に基づく計算単位 $r^{L_1}(t)$, $r^{L_2}(t)$, $r^{R_1}(t)$, $r^{R_2}(t)$ を追加する.

Images/chapterNew3/new3-2.png

図 4.8: Pavan モデルでの積分回路

 $r^{L_1}(t), r^{L_2}(t), r^{R_1}(t), r^{R_2}(t)$ は、図 4.8 の積分回路の入力端電圧と出力端電圧 の比に基づいて定義されている.積分回路の一般的な効果は、一定強度の入力信 号の場合、出力信号の強度は入力信号の $1/\alpha(1 < \alpha < \infty)$ になる.入力信号強度 が 0 の場合、出力端は一定期間信号を出力し続け、出力信号の強度は徐々に減少 してゼロに戻る.図 4.8 に示す積分回路において、キルヒホッフの法則により、入 力端電圧 V_{in} と出力端電圧 V_{out} の関係は以下の通りである.

$$V_{out} = V_{in} - V_C \tag{4.19}$$

ここで、*V_C*は、キャパシタの接続端の電圧を表す.キャパシタは、電圧を電界 に貯める受動的な電子デバイスである.キャパシタの貯電特性は、キャパシタ容 量*C*で表すことが可能である.

オームの法則に基づくと、VC は次の式で表すことが可能である.

$$V_{C} = I_{R_{2}} \cdot R_{2} = (I_{R_{1}} - I_{C}) \cdot R_{2}$$

= $(\frac{V_{out}}{R_{1}} - I_{C}) \cdot R_{2}$
= $(\frac{V_{in} - V_{C}}{R_{1}} - I_{C}) \cdot R_{2}$ (4.20)

ここで、 R_1 、 R_2 はそれぞれ抵抗器 1、抵抗器 2の抵抗値を表し、 I_{R_1} 、 I_{R_2} はそれぞれ抵抗器 1、抵抗器 2を流れる電流を表し、 I_C はキャパシタを流れる電流を表す。

キャパシタの電流特性により、キャパシタを通る電流 *I^C* は下記の式で計算される.

$$I_C = \frac{dQ_C}{dt} = C \frac{dV_C}{dt} \tag{4.21}$$

ここで、 Q_C はキャパシタ表面にある電子量である. Cはキャパシタ容量を表し、 *t*は時間を表し、 $\frac{dV_C}{dt}$ はキャパシタ両端の電圧が時間の経過に伴って変化する微分 を表す.

そして,式(4.21)を式(4.20)に代入し,次の式が得られる.

$$V_C = \frac{R_2}{R_1} \cdot V_{in} - \frac{R_2}{R_1} \cdot V_C - R_2 C \frac{dV_c}{dt}$$
(4.22)

ここで, R_1 , R_2 はそれぞれ抵抗器 1, 抵抗器 2 の抵抗値を表す. C はキャパシタ 容量を表し, t は時間を表し, $\frac{dV_C}{dt}$ はキャパシタ両端の電圧が時間の経過に伴って 変化する微分である.

微分方程である式 (4.22) を解くと,

$$V_{C} = c_{1}e^{-\frac{t}{R_{1}C} - \frac{t}{R_{2}C}} + \frac{1}{R_{1}C}e^{-\frac{t}{R_{1}C} - \frac{t}{R_{2}C}} \int_{0}^{t} e^{\frac{\xi}{R_{1}C} + \frac{\xi}{R_{2}C}} \cdot V_{in}(\xi)d\xi$$

$$(4.23)$$

ここで, c_1 は微分方程解の係数である. R_1 , R_2 はそれぞれ抵抗器 1,抵抗器 2 の抵抗値であり,Cはキャパシタ容量である.

式 (4.23) を式 (4.19) に代入し、次の式が得られる.

$$V_{out} = V_{in} - c_1 e^{-\frac{t}{R_1 C} - \frac{t}{R_2 C}} + \frac{1}{R_1 C} e^{-\frac{t}{R_1 C} - \frac{t}{R_2 C}} \int_0^t e^{\frac{\xi}{R_1 C} + \frac{\xi}{R_2 C}} \cdot V_{in}(\xi) d\xi$$
(4.24)

それため、入力端の電圧と出力端の電圧の比は変数の代入を用いることで、入力端電圧と出力端電圧の比は以下のように表すことが可能である:

$$r^{(.)}(t) = 1 - \frac{e^{-(1+w)t/\tau}}{z^{(.)}(t)\tau} \int_0^t e^{(1+w)s/\tau} z^{(.)}(s) ds$$
(4.25)

ここで、tは時間である. τ は時間係数であり、wはマイナス信号の強さに関する 係数である. $z^{(.)}(t)$ はチャンネルの出力である $(F^{(.)}(x,y,t)*L(x,y,t))^2$ の空間的平 均値である.(.)はそれぞれ L_1 , L_2 , R_1 , R_2 に代入する場合,式(4.15),式(4.16), 式(4.17),式(4.18)になる.

4.4 数値実験1: Pavan モデルの追試

本章の目的は,既存の研究が MAEの速度特性を説明できるかどうかを検討する ことである.本節では,4.3節で述べた Pavan モデルが,MAEの速さ特性を予測 する可能性を検証するために追試を行った.

4.4.1 数値実験1の目的

数値実験1の目的は、Pavan モデルで予測される MAE の持続時間が順応運動刺激の速度と相関があるかどうかを検討することである.

4.4.2 数値実験1の方法

実験環境 シミュレーションは、NVIDIA[®] GeForceTM GTX3060 (12 GB) のグラ フィックカード、Intel[®] CoreTM i5-10600K の CPU, 32G RAM を搭載の PC で実施 した. オペレーティングシステムとして Ubuntu 20.04.5 LTS を使用した. 数値計 算のプログラミングは Python 3.9.2を用い、基本的なデータ操作は Numpy v1.20.0、 GPU 加速計算には Cupy(Nishino and Loomis 2017) v9.4.0、cudf v21.10 を使用 した. Python とすべてのモジュールは Miniconda ディストリビューションで入 手した. データをプロットするために Wolfram 社の MathematicaTM 13.1 (Inc. n.d.) を使用した.

実験設計本実験では,表4.1のパラメータのセットを用いて, Pavan モデルで 予測される MAE の持続時間が順応運動刺激の速度と相関があるかどうかを検討 した.

	σ_c	σ_g	k	au	ω
セット1	0.2	0.05	60	3	0.2
セット2	0.2	0.05	60	3	0.5
セット3	0.2	0.2	60	3	0.2
セット4	0.2	0.2	60	3	0.5
セット5	0.6	0.05	60	3	0.2
セット6	0.6	0.05	60	3	0.5
セット7	0.6	0.2	60	3	0.2
セット8	0.6	0.2	60	3	0.5

表 4.1: 数値実験1で用いたパラメータのセット

MAE 持続時間の定義 Pavan モデルにおいて,MAE 生起期間では運動エネル ギーは限りなく0に近いので,小さい閾値 ϵ を設定し,運動エネルギーが閾値 ϵ よ り小さいなら,運動エネルギーを0とみなし,「MAE が感じない」ということを意 味している.MAE 生起から「MAE が感じない」までの時間は「MAE 持続時間」 とする(図 4.9).



図 4.9: Pavan モデルで予測する MAE 持続時間

4.4.3 数値実験1の結果

図 4.10 では、各パラメータの下で、順応運動刺激の速度を変えた場合の MAE の持続時間を、Pavan モデルで予測した結果である. 横軸は順応運動刺激の速度 を示しており、3章の心理物理実験の環境条件と同じ速度に変換している. 縦軸は Pavan モデルで予測される MAE の継続時間を表している. 各パラメーターセット で複数の計算機実験が行われたため、マーカードットは複数の計算機実験セット の MAE 時間予測値の平均値であり、エラーバーは標準偏差を示す. 各計算実験で 使用したランダム点運動ビデオ刺激はランダムに生成され、MAE 持続時間の予測 値は同じパラメータの組み合わせで変化させたが、異なる速度の順応運動刺激で 生じる MAE 持続時間の予測値はほぼ同じだった. つまり、Pavan モデルで予測さ れた MAE 持続時間は順応運動刺激の速度と相関を示さなかった.

4.4.4 数値実験1の考察

4.4.3 節での数値実験結果により, Pavan モデルで予測された MAE 持続時間は 順応運動刺激の速度と相関を示さないということが分かった.

運動エネルギーモデルは本質的には速度を考慮していない. 運動エネルギーモ デルにおいて,左右の敏感単位の差分は明確な方向信号を提供するが,速度信号 ではない(Hammett et al. 2005).

Pavan の研究において,順応は積分回路の形態として見ることができ,順応単 位はそれ自身に対する継続的な強い刺激の反応を弱める.単一の神経細胞の放電 特性に関するモデリング研究において,この積分回路の数学的方法はしばしば使 用される.単一神経細胞の一部の電気学的特性は電気工学上の積分回路に似てい Images/chapterNew3/pavan11.png

図 4.10: 各パラメータ下の Pavan モデルでの異なる速度の順応運動刺激に対する MAE の持続時間の予測結果

ることから,このモデリング方法は合理性がある.しかし,平均発火率によって エンコードされた神経細胞の信号がこのモデリング方法に適合するかは,さらに 検討する必要がある.

Pavan モデルは形式的には単一方向敏感性の複雑型細胞のシミュレーションモ デルである.そのモデルを MAE の理論的説明として使用する場合,厳密かつ重要 な仮定を暗に含んでいる.それは神経細胞情報が最値符号化を使用することであ る.視覚系は,網膜像から外部の視覚刺激を再構築する.再構築とは,網膜像の 局所量を符号化することである.線段の方向や紋理元素の運動方向など,単純な 視覚刺激であっても,多数の異なる刺激偏好を持つ神経細胞を活性化することが 知られている.

第5章 全体応答理論に基づくモデル の構築

Pavan モデルでは、「MAE の速さ特性」を説明できないが分かったため、本章では、「観察者モデル」と呼ぶ計算モデルを構築し、「MAE の速さ特性」を数学上で 定式化することである.本章は、神経心理学的研究に基づいて、MAE の速度特性 を説明可能な神経メカニズムを明らかにするための「観察者モデル」を構築した. 最初に「観察者モデル」の考え方を述べ、その後詳細な計算プロセスを述べる.

5.1 「観察者モデル」の前提設定

本節では,「観察者モデル」の前提設定を紹介し, 簡略化したモデルを合理化す ることを目指す.本章および6章の「観察者モデル」は, MAEの生成過程および MAEの速度特性のモデルに焦点を当てている. 簡略化のために,「観察者モデル」 は画像シーケンスを入力としていないモデルである.

「観察者モデル」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.本研究での「観察者モデル」において、次の仮説を立てた:「大脳は ある段階で速度知覚を形成し、異なる速度の知覚は、動きの知覚に関連する一連 の神経細胞の反応パターンで区別される」.理論的には、異なる選好性を持つ神経 細胞が十分あれば、全方向かつ広い速度範囲を表す「運動知覚地図」が得られる. ここで「十分な数」とは、「MT 野中で運動刺激に関連するニューロンがあると仮 定したとき、それらの選択する方向や選択する速度が、図示された方向範囲と速 度範囲を少なくともカバーし、その範囲内でおよそ均等に分布する」ことを意味 する.

現在,視覚野のすべての神経細胞の選好速度と選好方向を測定する研究はない ため,この「運動知覚地図」は今もなお理論にとどまっている.しかし,大規模 な神経細胞を測定する研究が進んでおり,この「運動知覚地図」は実現可能であ ると考えている.「運動知覚地図」の神経細胞の活発状況を分析することで,大脳 が動きの情報をどのように知覚し処理するかを理解することが可能である.この 研究では,研究対象である(一方向平行移動の)MAEが,2方向の移動情報のみ を含むため,選好方向が0度と180度の2方向にある模擬神経細胞のみを考慮し ている. Images/chapter3/Untitlend.png

図 5.1: 「運動知覚地図」のイメージ

本研究での「観察者モデル」においては,「左方向と右方向に敏感な一組の神経 細胞が存在し,彼らの選好速度は0²⁰。/sの範囲内に平均分布している」とい う仮定が設定されている.ここで,平均分布は1,2,3,...,20°/sということを指す¹. °/sの中で,°は視野の角度を表す.

5.2 「観察者モデル」の一般的な説明

「観察者モデル」をよりよく理解するために、本節では、「観察者モデル」の入 力出力情報とモデルの構成を概要的に紹介する.モデルの計算過程は 5.4 節で詳細

¹本研究では,「観察者モデル」に含まれるシミュレーションニューロンの最小数量や各シミュ レーションニューロンの偏好速度の分布特性については,証明や検証を行っていない.

に述べる.

「観察者モデル」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.筆者は、入力として用いる変数を単純化した.入力として用いる変 数の絶対値は,模擬運動刺激の物理的速さを表し,変数の正負は,模擬運動刺激 の物理的方向を表す.入力として与えられる変数が正の数である場合、模擬運動 刺激の物理的方向を水平右とする.入力として与えられる変数が負の数である場 合,模擬運動刺激の物理的方向を水平左とする.このように単純化されることで. 物理的速度と物理的方向を同時に表すことが可能である。そのため、この変数は ベクトルのような性質を持ち、本文では「模擬運動刺激の速度」と呼ぶ.「観察者 モデル」の出力は、モデルの知覚速さと知覚方向である.また、出力としての説 明変数の絶対値は、モデルの知覚速さを表し、正負は、モデルの知覚方向を表す. 正負は、モデルの知覚方向が水平右方向または水平左方向を表す。同様に、出力 としての説明変数を「モデルの知覚速度」と呼ぶ、「全体応答理論」では、「観察者 モデル」を使用する模擬神経細胞の応答とその選好速度を用いて全体応答を計算 する. 各模擬神経細胞の応答は、その選好速度2と「模擬運動刺激の速度」の関数 である.全体応答は、模擬神経細胞の選好速度を重みとした、すべての模擬神経 細胞の応答の加重平均値である.

本研究では、3種類の異なるタイプの神経の変化が、模擬神経細胞の反応に与え る影響をシミュレートした.「観察者モデル」のモデル知覚速さ・モデル知覚方向 は、常に模擬運動刺激の物理的速さ・物理的方向と同じではない.「観察者モデル」 のモデル知覚速さ・モデル知覚方向と模擬運動刺激の物理速さ・物理方向の差異 は、人間が運動後効において生じる運動錯覚を模擬するために使用される.

「観察者モデル」における神経細胞の反応パターンは、神経順応の影響を考慮 せずの場合、「順応前反応パターン」と呼ばれる.神経順応の影響を考慮した後に おける神経細胞の反応パターンを「順応後反応パターン」と呼ぶ.特に指摘すべ きことは、順応後反応モードから順応前反応モードに戻る回復プロセス³は、単一 の模擬神経細胞の回復プロセスに基づいてモデル化されていることである.模擬 神経細胞が「順応後反応パターン」から「順応前反応パターン」まで回復でかか る時間は、MAEの持続時間を元にシミュレーションした.

²「模擬運動刺激の速度」および「モデル知覚速度」と同じである. 選好速度の絶対値は選好速 さを表し,正負は水平方向で右および左を表す.

³特に指摘すべきは、モデルを構築する過程では、筆者は動作後の神経反応の変化過程を「回復」 と表現していることである. 論文を執筆する過程で、筆者はこのような思考の一面性に気づいた. 簡単に言えば、神細胞の反応の変化が「回復過程」であるとするならば、神経細胞が自分が神経順 応の影響下にあることを「認識」し、また自分が神経順応が発生する前の状態を「記憶」している ことを仮定する必要がある. この追加仮定は「全体応答理論」に含まれる必要があるものではない.

5.3 「観察者モデル」で考えた3つの神経順応パターン

本節では、本研究の「観察者モデル」で検討した 3つの神経順応パターンについて述べる. その 3つの神経順応パターンの詳細な定式化は、5.4.4 節で述べる.

順応が進むと神経細胞の反応が低下する(Kohn and Movshon 2003). これは, 神経細胞が長時間同じ方向の刺激を受けると,その刺激に対する反応を自動的に 調整するためである. この場合,神経細胞の反応を減らして,新しい刺激に対す る感度を上げると考えられている. 順応は,順応方向に近い選好方向を持つ神経 細胞にも及ぶ. これらの神経細胞は優先する方向が似ているため,同じ刺激に反 応する可能性がある. 順応の影響の大きさは,順応する刺激の方向と神経細胞の 選好方向との差に伴って減少する. 刺激の方向が神経細胞の選好方向とより異なっ ている場合,神経細胞の反応はより小さくなる. このような効果は,ガウス関数 でモデル化することが可能である. また,順応は,乗法的な操作としてモデル化 することが可能である. 乗算演算により,ガウス型方向同調関数を全方向のター ゲット運動の同じ割合にスケーリングする.

順応は,感覚神経細胞の反応特性に他の変化をもたらすかもしれない. この変 化には,神経細胞の反応の同調曲線の幅が狭くなる(Kohn and Movshon 2004) こともある. 同調曲線とは,神経細胞が異なる刺激強度にどの程度反応するかを 示すものである. 未順応の状態では,同調曲線は通常ブロードな曲線となり,神 経細胞が幅広い刺激強度に反応することが示される. しかし,順応後は同調曲線 が狭くなり,特定の強さの刺激にしか反応しないことがわかる. この変化は,グ ルタミン酸受容体(GABA 受容体)とカルシウムイオン(Ca2+)の役割が関与し ていると考えられる神経細胞内部の情報伝達機構の変化によるものではないかと されている(Semyanov et al. 2004).

順応は反応の減少や同調曲線の狭小化だけでなく、神経細胞の選好方向の変化 にもつながることが生理学的研究から分かっている(Muller et al. 1999). 視覚 野 V1 では、各神経細胞が選好方向を変えることで順応させることが可能だと考え られる. この変化により、V1 で観察される方向調整曲線と同様に、神経細胞の選 好方向が適応方向に向かったり遠ざかったりすることがある. そのメカニズムは まだ完全には解明されていないが、神経細胞の可塑性の調節が関与している可能 性があると考えられる(Gilbert and Sigman 2007).

5.4 「観察者モデル」の計算過程

本節では、「観察者モデル」の各部分とモデルの詳細的な計算過程を述べる.

5.4.1 模擬神経細胞の反応

本節では,「観察者モデル」の構成のための基本ユニットである模擬神経細胞に ついて述べる.「観察者モデル」は複数の模擬神経細胞の反応により,模擬運動刺 激を推定する方法は 5.4 節で述べる.

 x_{pref}^{i} の選好速度を持つ模擬神経細胞順応 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} の模擬運動刺激に対する反応は $MT^{i}(x_{pref}^{i}, x_{stim})|_{\alpha_{0},\sigma_{0}}$ である. 模擬神経細胞 i の反応 $MT^{i}(x_{pref}^{i}, x_{stim})|_{\alpha_{0},\sigma_{0}}$ は入力模擬運動刺激の速度 x_{stim} が その選好速度 x_{pref}^{i} と一致する場合,最大値の α_{0} にある.入力模擬運動刺激の速度 x_{stim} が模擬神経細胞 i の選好速度 x_{pref}^{i} から離れれば離れるほど,模擬神経細胞 i の反応 $MT_{pre}^{i}(x_{pref}^{i}, x_{stim})|_{\alpha_{0},\sigma_{0}}$ は小さくなっていく.反応 $MT^{i}(x_{pref}^{i}, x_{stim})|_{\alpha_{0},\sigma_{0}}$ 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.**非**順応状態の下,模擬神経細胞 i の反応 $MT^{i}(x_{mef}^{i}, x_{stim})|_{\alpha_{0},\sigma_{0}}$ は式 (5.1) で表す.

$$MT^{i}(x_{pref}^{i}, x_{stim})|_{\alpha_{0}, \sigma_{0}} = e^{-\frac{(x_{stim} - x_{pref}^{i})^{2}}{2\sigma_{0}^{2}}}\alpha_{0}$$
(5.1)

図 5.2, 図 5.3, 図 5.4 では,仮のパラメータ α_0 と σ_0 の各条件の下,各模擬運動刺激 ($x_{stim} \in [-10, 10]$) に対して選好速度 $x_{pref}^i = 5$ の模擬神経細胞の反応を示している.

Images/chapter3/N/A1.png

図 5.2: 異なる入力模擬運動刺激に対する模擬神経細胞の反応(ア)

図 5.5 では、仮のパラメータ α_0 と σ_0 の各条件の下、各模擬運動刺激($x_{stim} \in [-10, 10]$)に対して各模擬神経細胞($x_{pref}^i \in [-10, 10]$)の反応を示している. 図 5.6 では、仮のパラメータ $\alpha_0 = 2$ と $\sigma_0 = 1$ の条件の下、入力模擬運動刺激 の速度 $x_{stim} = 5$ に対して、各模擬神経細胞($x_{pref}^i \in [-10, 10]$)の反応を示している. いる. 図 5.6 で示した反応パラメータは前述の「全体応答曲線」とみられる. Images/chapter3/N/A2.png

図 5.3: 異なる入力模擬運動刺激に対する模擬神経細胞の反応(イ)

Images/chapter3/N/A3.png

図 5.4: 異なる入力模擬運動刺激に対する模擬神経細胞の反応(ウ)

5.4.2 各模擬神経細胞の反応曲線と「全体応答曲線」との関係

本節では、入力刺激の速度に反応している複数の模擬神経細胞の反応について述べる.

図 5.6 に示されている「全体応答曲線」が「観察者モデル」の中心になっている にもかかわらず,図 5.5 に示されている各模擬神経細胞が異なる速度の模擬運動刺 激に対して反応する曲線は、後で説明する神経順応の影響を理解するのに役立つ. そのため、ここでは「全体応答曲線」と各模擬神経細胞が異なる速度の模擬運動 刺激に対して反応する曲線の関係について特に言及する.

図5.7では、各模擬神経細胞が異なる速度の模擬運動刺激に対しての反応曲線と 「全体応答曲線」の関係を示している.図示を明確にするために、11個の模擬神経 細胞の反応のみを示している.図5.7Aは、各模擬神経細胞が異なる速度の模擬運 動刺激に対しての反応曲線である.図5.7Aの白い面は、特定速度の模擬運動刺激 を表している.異なる模擬神経細胞は特定速度の模擬運動刺激に対しての応答が 異なるため、特定速度の模擬運動刺激を入力とした場合、各模擬神経細胞の応答 は図5.7Bと図5.7Cの青い点集で示される.この青い点集は「全体応答曲線」(図 Images/chapter3/BN/BBB_2.png

図 5.5: 各模擬神経細胞が異なる速度の入力模擬運動刺激に対する反応

5.7D に示されている) である.

5.4.3 模擬運動刺激の移動速度の推定

本節では,全体応答理論に基づいて,「観察者モデル」が入力模擬運動刺激の速 度に反応している複数の模擬神経細胞の反応により,模擬運動刺激の速度を推定 する方法について述べる.

図 5.6 に示されている「全体応答曲線」は、特定の模擬運動刺激に対する一群の 模擬神経細胞の反応 $MT^i(x^i_{pref}, x_{stim})|_{\alpha_0,\sigma_0}$ である.しかし、速度の知覚は数値で あるため、「全体応答曲線」から知覚速度を推測する必要がある.本研究では、模 擬神経細胞の選好速度 x^i_{pref} を重みとする全体応答の加重平均値を計算し、知覚速 度 $V(x_{stim})|_{\alpha_0,\sigma_0}$ を推測する方法を使用する.

そのため、神経細胞を用いた知覚速度 $V(x_{stim})|_{\alpha_0,\sigma_0}$ の推定値を計算するために、 以下の方法を用いる.

$$V(x_{stim})|_{\alpha_0,\sigma_0} = \frac{\sum_i \{x_{pref}^i \cdot MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0,\sigma_0}\}}{\sum_i MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0,\sigma_0}}$$
(5.2)

Images/chapter3/BN/Untitled.png

図 5.6: 速度 x_{stim} = 5の入力模擬運動刺激に対する各模擬神経細胞の反応

5.4.4 神経順応状態の下での模擬神経細胞の反応

本節では,「観察者モデル」の基本ユニットである模擬神経細胞から,神経順応が模擬神経細胞に影響を及ぼすことの定式化について述べる.

神経順応の影響は、模擬運動刺激に対する模擬神経細胞の反応 $MT^i(x^i_{pref}, x_{stim})|\alpha_0, \sigma_0$ をシミュレートする.神経順応影響下の模擬神経細胞の反応を $MT^i_{(.)}(x^i_{pref}, x_{stim}, x_{adapt})$ とし、(.) は異なる神経順応を表す.本研究では、3種類の既知の可能な神経順応 のパターンをシミュレートした.3種類の異なる神経順応で、各模擬神経細胞は異 なる速度の模擬運動刺激に対して異なる反応曲線を示す.各模擬神経細胞が異な る速度の模擬運動刺激に対する反応曲線の変化の特性に基づいて、3つの神経順応 パターンは以下のように描述可能である:

(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). この神経順応パターンの影響を受けた模擬神経細胞の反応は $MT^i_{amplitude}$ と表す.

(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*). この神経順応パターンの影響による模擬神経細胞反応は *MTⁱ_{variance}* と表す.

(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). この神経順応パターンの響下での模擬神経細胞の反応 は $MT^i_{peak - shift}$ と表す. Images/chapter3/CCNN/CCNN_1.png

図 5.7: 各模擬神経細胞が異なる速度の模擬運動刺激に対しての反応曲線

高さの変化 (amplitude) 高度の変化を示す神経順応パターンは、非神経順応下で模擬神経細胞 i の反応の最大値 α_0 を変化させることで実現される。神経順応の影響下での模擬神経細胞 i の反応 $MT^i_{amplitude}(x^i_{pref}, x_{stim}, x_{adapt})|_{A_a,\sigma_a,\sigma_0}$ は以下のように定義される:

$$MT^{i}_{amplitude}(x^{i}_{pref}, x_{stim}, x_{adapt})|_{A_{a},\sigma_{a},\sigma_{0},\alpha_{0}}$$

$$= MT^{i}(x^{i}_{pref}, x_{stim})|_{\sigma_{0},\alpha^{i,adapt}(x^{i}_{pref}, x_{adapt})|_{A_{a},\sigma_{a},\alpha_{0}}}$$
(5.3)

その中,

$$\alpha^{i,adapt}(x^i_{pref}, x_{adapt})|_{A_a, \sigma_a, \alpha_0} = \alpha_0 (1 - e^{-\frac{(x^i_{pref} - x_{adapt})^2}{2\sigma_a}} \cdot A_a)$$
(5.4)

 $\alpha^{i,adapt}(x_{pref}^{i}, x_{adapt})|_{A_{a},\sigma_{a}}$ は、神経順応が模擬神経細胞 *i* の反応の最大値に与える影響を表す.順応刺激の入力として模擬運動刺激の速度を x_{adapt} とする. x_{adapt} と同じ偏好速度を持つ模擬神経細胞 *i* は、神経順応の影響が最大になり、 x_{adapt} と同じ速度の模擬運動刺激を入力とした場合、神経順応影響の下の模擬神経細胞 *i*

の反応の減少の程度が最大になる(減少の程度は**非**神経順応下の反応の $(1 - A_a)$ 倍).

入力される模擬運動刺激の速度 x_{stim} が順応刺激としての模擬運動刺激の速度 x_{adapt} から離れるにつれ、模擬神経細胞 i の反応の減少の程度は徐々に減少し、減 少の程度は標準偏差 σ_a のベルカーブ型関数に従う.同時に、偏好速度が x_{adapt} か ら離れる模擬神経細胞(例えば模擬神経細胞(i+1) または模擬神経細胞(i-1)) は、神経順応の影響が小さい.

Images/chapter3/DDNN/DN1.png

図 5.8: 神経順応パターン「高さ変化」が異なる速度の模擬運動刺激に対する各模 擬神経細胞反応曲線への影響

図 5.8 によると、反応曲線の高さが変化する神経順応パターン「高さ変化」は、 各模擬神経細胞に対して異なる速度の模擬運動刺激に対する反応曲線に影響を与 える.図 5.8 では、実線は神経順応パターン「高さ変化」の影響下の各模擬神経 細胞に対して異なる速度の模擬運動刺激に対する反応曲線を示し、点線は神経順 応の影響を受けない場合の各模擬神経細胞に対して異なる速度の模擬運動刺激に 対する反応曲線を示す.順応運動刺激の速度 $x_{adapt} = 2(°/s)$ のため,偏好速度 $x_{pref}^{i} = 2(°/s)$ の模擬神経細胞に対して異なる速度の模擬運動刺激に対する反応曲線の高さが低下する程度が最大である.

分散の変化(*variance*) 分散の変化的な神経順応パターンは,**非**神経順応下で 模擬神経細胞 *i* の反応の標準偏差 σ_0 を変えることで実現される.神経順応の影 響下で模擬神経細胞 *i* の反応 $MT^i_{variance}(x^i_{pref}, x_{stim}, x_{adapt})|_{\alpha_0,\sigma_0,A_v,\sigma_v}$ は,次のよ うに定義される:

$$MT^{i}_{variance}(x^{i}_{pref}, x_{stim}, x_{adapt})|_{\alpha_{0},\sigma_{0},A_{v},\sigma_{v}}$$

$$= MT^{i}(x^{i}_{pref}, x_{stim})|_{\alpha_{0},\sigma^{i,adapt}_{\phi}(x^{i}_{pref}, x_{adapt})|_{\sigma_{0},A_{v},\sigma_{v}}}$$
(5.5)

$$\sigma_{\phi}^{i,adapt}(x_{pref}^{i}, x_{adapt})|_{\sigma_{0}, A_{v}, \sigma_{v}} = A_{v} \cdot \frac{e^{-\frac{(x_{pref}^{i} - x_{adapt})^{2}}{2\sigma_{v}^{2}}}}{\sigma_{v}} + \sigma_{0}$$
(5.6)

その中で、 $\sigma_{\phi}^{i,adapt}(x_{pref}^{i}, x_{adapt})|\sigma_{0}, A_{v}, \sigma_{v}$ 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.順応刺激の入力として、模擬運動刺激の速度 x_{adapt} がある. 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 の影響が最大であり、 x_{adapt} と同じ速度の模擬運動刺激を入力とした場合、神経 順応の影響下の模擬神経細胞 i の反応曲線の幅(標準偏差)の変化が最大になる(神経順応影響下の模擬神経細胞 i の反応曲線の幅は $\frac{A_{v}}{\sigma_{v}} + \sigma_{0}$ である).

入力する運動刺激の速度 x_{stim} が,順応刺激としての x_{adapt} から外れるにつれ て、模擬神経細胞 i の反応曲線の幅の変化の量は次第に減少し、減少の量は標準偏 差 σ_v のベルカーブ型関数に従う.同時に、 x_{adapt} からの偏差がある模擬神経細 胞(例えば、模擬神経細胞 i+1 または模擬神経細胞 i-1)は、神経順応の影響 が少ない.

図 5.9 は、反応曲線の幅が変化する神経順応パターンである「分散変化」が、各 模擬神経細胞に対して異なる速度の模擬運動刺激に対する反応曲線に与える影響 を示している.図 5.9 では、実線が神経順応パターン「分散変化」の影響下におい て、各模擬神経細胞に対して異なる速度の模擬運動刺激に対する反応曲線を示し ており、点線が神経順応の影響を受けない場合において、各模擬神経細胞に対し て異なる速度の模擬運動刺激に対する反応曲線を示している.順応運動刺激の速 度 $x_{adapt} = 2(^{\circ}/s)$ のため、偏好速度 $x_{pref}^{i} = 2(^{\circ}/s)$ の模擬神経細胞に対して異な る速度の模擬運動刺激に対する反応曲線の幅の縮小の程度が最も大きい.

ピークシフト(peak - shift) ピークシフトである神経順応パターンは,**非**神 経順応の下の模擬神経細胞 i の選好速度 x_{pref}^{i} を変えることで実現される. 模擬神 経細胞 i については,**非**神経順応の下の選好速度が x_{pref}^{i} であり,神経順応の影響 下では,選好速度がズレし, $x_{pref}^{i,adapt}(x_{pref}^{i}, x_{adapt})$ に変化する.神経順応の影響下の Images/chapter3/DDNN/DN2.png

図 5.9: 神経順応パターン「分散変化」が異なる速度の模擬運動刺激に対する各模 擬神経細胞反応曲線への影響

模擬神経細胞iの反応 $MT^i_{peakshift}(x^i_{pref}, x_{stim}, x_{adapt})|_{A_p, \sigma_p, \alpha_0, \sigma_0}$ は、次のように定義される.

$$MT^{i}_{peakshift}(x^{i}_{pref}, x_{stim}, x_{adapt})|_{A_{p},\sigma_{p},\alpha_{0},\sigma_{0}}$$

= $MT^{i}(x^{i,adapt}_{pref}(x^{i}_{pref}, x_{adapt})|_{A_{p},\sigma_{p}}, x_{stim})|_{\alpha_{0},\sigma_{0}}$ (5.7)

$$x_{pref}^{i,adapt}(x_{pref}^{i}, x_{adapt})|_{A_{p},\sigma_{p}} = x_{pref}^{i} + e^{-\frac{(x_{pref}^{i} - x_{adapt})^{2}}{2\sigma_{p}^{2}}} \cdot A_{p} \cdot (x_{pref}^{i} - x_{adapt})$$
(5.8)

その中で、 $x_{pref}^{i,adapt}(x_{pref}^{i}, x_{adapt})|_{A_{p},\sigma_{p}}$ 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.順応刺激としての模擬運動刺激の速度を x_{adapt} とする. x_{adapt} と同じ(**非**神経順応条件下の)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. x_{adapt} と同じ速度の模擬運動刺激を入力とした場合、神経順応の影響 下の模擬神経細胞iの ピークシフトの程度が最大(最大ズレは $A_{p} \cdot (x_{pref}^{i} - x_{adapt}))$.

入力としての模擬運動刺激の速度 x_{stim} が順応刺激としての模擬運動刺激の速度 x_{adapt} から偏った場合,模擬神経細胞 i の ピークシフトの程度は徐々に減小し,減 小の程度は標準偏差 σ_p のベルカーブ型関数に従う.また,選好速度が x_{adapt} から 偏った模擬神経細胞 (例えば模擬神経細胞 (i+1) や模擬神経細胞 (i-1)) は神経 順応の影響が小さい.

Images/chapter3/DDNN/DN3.png

図 5.10: 神経順応パターン「ピークシフト」が異なる速度の模擬運動刺激に対す る各模擬神経細胞反応曲線への影響

図 5.10 は,神経順応パターン「ピークシフト」が,各模擬神経細胞に対して異なる速度の模擬運動刺激に対する反応曲線に与える影響を示している.図 5.10 では,実線は神経順応パターン「ピークシフト」の影響下の各模擬神経細胞に対し

て異なる速度の模擬運動刺激に対する反応曲線を示し、点線は**非**神経順応での各 模擬神経細胞に対して異なる速度の模擬運動刺激に対する反応曲線を示す. 順応 運動刺激の速度 $x_{adapt} = 2(°/s)$ であるため、選好速度 $x_{pref}^{i} = 2(°/s)$ の模擬神経細 胞に対して異なる速度の模擬運動刺激に対する反応曲線はズレが生じないが、選 好速度 x_{pref}^{i} が 2°/s から離れる模擬神経細胞の反応曲線はズレを生じる.

5.4.5 模擬神経細胞の回復の時間プロセス

本節では,模擬神経細胞が神経順応の影響から回復することの定式化について 述べる.「観察者モデル」のモデル知覚速度が回復により,経時変化で MAEの持 続時間の予測については 5.4.6 で述べる.

「観察者モデル」から MAE の持続時間を算出するため,時間プロセスをシミュ レーションした.

「観察者模型」における神経細胞の反応パターンは、神経順応の影響を考慮しない場合,「順応前反応パターン」と呼ばれる.神経順応の影響を考慮した後の神経細胞の反応パターンを「順応後反応パターン」と呼ぶ.特に指摘すべきことは、順応後反応モードから順応前反応モードに戻る回復プロセス⁴は、単一の模擬神経細胞の回復プロセスに基づいてモデル化されていることである.

ここで、模擬神経細胞が「順応後反応パターン」から「順応前反応パターン」まで回復でかかる時間は MAE の持続時間をシミュレーションした.

回復過程を表す時間関数 $f(t)|_{\tau} = e^{-\frac{t}{\tau}}$ は、 τ が時間係数であり、回復時間に関係 している.神経細胞の回復過程における t 時刻の反応 $MT^{i,recover}(.)(x^{i}_{pref}, x_{stim}, t)$ (ここで (.) は異なる神経順応を示す) は、以下の式で定義される.

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

$$(5.9)$$

その中で, $MT^{i}(x_{pref}^{i}, x_{stim})$ は模擬神経細胞iが**非**神経順応の反応をシミュレー ションするものであり, $MT_{(.)}^{i}(x_{pref}^{i}, x_{stim}, x_{adapt})$ は模擬神経細胞iが神経順応の 影響下の反応をシミュレーションするものである. (.) は異なる神経順応パターン を表している. したがって, 異なる神経順応パターンについては, 模擬神経細胞iの反応の応答の時間過程は、それぞれ以下の式で定義される.

⁴特に指摘すべきは、モデルを構築する過程では、筆者は動作後の神経反応の変化過程を「回復」 と表現していることである. 論文を執筆する過程で、筆者はこのような思考の一面性に気づいた. 簡単に言えば、神細胞の反応の変化が「回復過程」であるとするならば、神細胞が自分が神経順応 の影響下にあることを「認識」し、また自分が神経順応が発生する前の状態を「記憶」しているこ とを仮定する必要がある. この追加の假定は「全体応答理論」に含まれる必要があるものではない.

高さ変化 (amplitude) の場合,

$$MT^{i,recover}_{amplitude}(x^{i}_{pref}, x_{stim}, t)|_{\alpha_{0},\sigma_{0},\tau,A_{a},\sigma_{a}} = MT^{i}(x^{i}_{pref}, x_{stim})|_{\alpha_{0},\sigma_{0}} - (MT^{i}(x^{i}_{pref}, x_{stim})|_{\alpha_{0},\sigma_{0}} - MT^{i}_{amplitude}(x^{i}_{pref}, x_{stim}, x_{adapt})|_{A_{a},\sigma_{a},\sigma_{0}})e^{-\frac{t}{\tau}}$$
(5.10)

分散変化 (variance) の場合,

$$MT_{variance}^{i,recover}(x_{pref}^{i}, x_{stim}, t)|_{\alpha_{0},\sigma_{0},\tau,A_{v},\sigma_{v}} = MT^{i}(x_{pref}^{i}, x_{stim})|_{\alpha_{0},\sigma_{0}}$$

-($MT^{i}(x_{pref}^{i}, x_{stim})|_{\alpha_{0},\sigma_{0}} - MT_{variance}^{i}(x_{pref}^{i}, x_{stim}, x_{adapt})|_{\alpha_{0},\sigma_{0},A_{v},\sigma_{v}})e^{-\frac{t}{\tau}}$
(5.11)
ビークシフト (peak - shift) の場合,

$$MT^{i,recover}_{peakshift}(x^{i}_{pref}, x_{stim}, t)|_{\alpha_{0},\sigma_{0},\tau,A_{p},\sigma_{p}} = MT^{i}(x^{i}_{pref}, x_{stim})|_{\alpha_{0},\sigma_{0}}$$
$$-(MT^{i}(x^{i}_{pref}, x_{stim})|_{\alpha_{0},\sigma_{0}} - MT^{i}_{peakshift}(x^{i}_{pref}, x_{stim}, x_{adapt})|_{A_{p},\sigma_{p},\alpha_{0},\sigma_{0}})e^{-\frac{t}{\tau}}$$
(5.12)

そこで、異なるニューロンの順応モードに対して、時間に従った知覚スピードの推定値は以下のように定義される. $MT^{i,recover}_{(.)}(x^i_{pref}, x_{stim}, t)$ は、ニューロンの回復過程中の t 時刻の反応をシミュレートし、(.) は異なるニューロンの順応モードを示す. x^i_{pref} はシミュレートニューロン i の選好スピードを表す.

$$V_{(.)}^{recover}(x_{stim}, x_{adapt}, t) = \frac{\sum_{i} \{x_{pref}^{i} \cdot MT_{(.)}^{i, recover}(x_{pref}^{i}, x_{stim}, t)\}}{\sum_{i} MT_{(.)}^{i, recover}(x_{pref}^{i}, x_{stim}, t)}$$
(5.13)

それにより、異なる神経順応モードに対して、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。 $MT_{(.)}^{i,recover}(x_{pref}^{i}, x_{stim}, t)$ は、神経細胞の回復過程にお ける t 時刻の反応をシミュレートするもので、(.) は異なる神経順応モードを示す。 x_{pref}^{i} は、シミュレートされた神経細胞 i の選好速度を示す。

高さ変化 (amplitude) の場合,

$$V_{amplitude}^{recover}(x_{stim}, x_{adapt}, t)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_a, \sigma_a}$$

$$= \frac{\sum_i \{x_{pref}^i \cdot MT_{amplitude}^{i, recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_a, \sigma_a}\}}{\sum_i MT_{amplitude}^{i, recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_a, \sigma_a}}$$
(5.14)

分散変化 (variance) の場合,

$$V_{variance}^{recover}(x_{stim}, x_{adapt}, t)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_v, \sigma_v}$$

$$= \frac{\sum_i \{x_{pref}^i \cdot MT_{variance}^{i, recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_v, \sigma_v}\}}{\sum_i MT_{variance}^{i, recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_v, \sigma_v}}$$
(5.15)

ピークシフト (peak-shift)の場合,

$$V_{peakshift}^{recover}(x_{stim}, x_{adapt}, t)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_p, \sigma_p}$$

$$= \frac{\sum_i \{x_{pref}^i \cdot MT_{peakshift}^{i, recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_p, \sigma_p}\}}{\sum_i MT_{peakshift}^{i, recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_p, \sigma_p}}$$
(5.16)

5.4.6 「観察者モデル」において MAE の速さ特性の定式化

本節では,「観察者モデル」において MAEの速さ特性の定式化について述べる. ここで定式化した MAEの速さ特性は 6章での数値時間で用いる.

本研究の目的は、MAE の持続時間と運動刺激の運動速度との関係を調査するこ とである. $V_{(.)}^{recover}(x_{stim}, x_{adapt}, t)$ が0に等しい場合は、各模擬神経細胞が神経順 応の影響から回復し、MAE が終了することを表している. 式 (5.14)、式 (5.15)、式 (5.16) では、数学上、知覚速度の推定値を意味する従属変数は時間に従って、限り なくゼロに近い. ここで MAE の消失を考えて、 $V_{(.)}^{recover}(x_{stim}, x_{adapt}, t)$ は一定の 値 ϵ より小さい場合、 $V_{(.)}^{recover}(x_{stim}, x_{adapt}, t)$ 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 $V_{(.)}^{recover}(x_{stim}, x_{adapt}, T)$ であるため、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. ここでは、MAE が生じる間に観察する運動刺激 の速度は0のため、 x_{stim} は 0 になる.

$$V_{(.)}^{recover}(0, x_{adapt}, T) = \epsilon \tag{5.17}$$

異なる神経順応の影響について,運動刺激の運動速度に対して,MAEの持続時間が異なるため,Tは x_{adapt} の関数であり,式(5.18)では $T(x_{adapt})$ と書き直しすことが可能である.つまり

$$V_{amplitude}^{recover}(0, x_{adapt}, T_{amplitude}(x_{adapt})) = \epsilon$$
(5.18)

$$V_{variance}^{recover}(0, x_{adapt}, T_{variance}(x_{adapt})) = \epsilon$$
(5.19)

$$V_{peak-shift}^{recover}(0, x_{adapt}, T_{peak-shift}(x_{adapt})) = \epsilon$$
(5.20)

ここで、各関数の中の、第一独立変数 x_{stim} がすべて 0 であるのは、MAE 発生 可能の期間に 0 速度 ($x_{stim} = 0$)の入力模擬運動刺激を「観察」するためである. 図 5.11 の 3D 図形では 3 つ座標がある. t = 0の時、MAE が発生している間の モデル知覚速度 ($V_{amplitude}^{recover}(0, x_{adapt}, t)$)と順応模擬運動刺激の速度 (x_{adapt})との 関係を示している.そして、0 速度の入力模擬運動刺激を「観察」する時間 tとと もに、モデル知覚速度 ($V_{amplitude}^{recover}(0, x_{adapt}, t)$)が減少し、限りなくゼロに近い(破 線の部分で示している). それに対して、本研究では「MAE を感じない」という 現象を配慮し、小さい閾値 ϵ を設定し、モデル知覚速度が閾値 ϵ より小さいなら、 モデル知覚速度を0 とみなし、「MAE が感じない」ということを意味している. そ のため、t = 0から、モデル知覚速度が閾値 ϵ に等しい時までに時間を「「観察者 モデル」が予測する MAE の持続時間」($T_{height}(x_{adapt})$)とする. これは図 5.11 の 各実線で示している. Images/chapter3/TT/Tam.png

図 5.11: 0速度の入力模擬運動刺激の「観察」中の「観察者モデル」のモデル知 覚速度の経時変化(「高さ変化」)

同じく、「分散変化」の神経順応の下、「観察者モデル」が予測する MAE の持続時間 $T_{variance}(x_{adapt})$ は図 5.12 に示している.

Images/chapter3/TT/Tva.png

図 5.12: 0速度の入力模擬運動刺激の「観察」中の「観察者モデル」のモデル知 覚速度の経時変化(「分散変化」)

符号	意味
i	第 i の模擬神経細胞
adapt	順応効果に関連する係数
recover	順応後正確に0速度運動刺激を知覚するように回復
amplitude	神経順応パターン「高さ変化」
variance	神経順応パターン「分散変化」
peak-shift	神経順応パターン「ピークシフト」
パラメータ	意味
α_0	模擬神経細胞の反応曲線の最大値の係数
σ_0	模擬神経細胞の反応曲線の分散
A_a	「高さ変化」の強さ
σ_a	「高さ変化」の影響範囲
A_v	「分散変化」の強さ
σ_v	「分散変化」の影響範囲
A_p	「ピークシフト」の強さ
σ_p	「ピークシフト」の影響範囲
au	模擬神経細胞の回復の時間係数
独立変数	意味
x^i_{pref}	第 i の模擬神経細胞の選好速度
x_{adapt}	順応段階の順応模擬運動刺激の運動速度
x_{stim}	観察される入力模擬運動刺激の運動速度

表 5.1: 「観察者モデル」における各数式のパラメータ・符号・独立変数の意味

第6章 「観察者モデル」を用いる数 値計算

本章の目的は、「観察者モデル」の予測結果と心理物理実験の結果との適合度を 分析することによって、「観察者モデル」の妥当性と運動残効の速さ特性にもっと も関連する神経順応パターンを検討することである.「観察者モデル」の妥当性の 検討は、(ア)運動残効の発生を「観察者モデル」がシミュレート可能であるかど うか、(イ)「観察者モデル」が3章で述べる心理物理実験の結果を予測可能である かどうかの二つの段階に分かれる.

段階 (ア) においては,「観察者モデル」において各神経順応パターンの下で,異 なる順応模擬運動刺激によって,「観察者モデル」が0速度の入力模擬運動刺激を 観察する場合のモデル知覚速度を計算する必要がある. 手順(イ)においては,「観 察者モデル」において,運動残効の速さ特性を表す T_(.)(x_{adapt})の各パラメータを 計算する必要があり,それによって「観察者モデル」が異なる速度の順応模擬運 動刺激下で予測される運動残効の持続時間が3章の心理物理学実験データと一致 するように推定計算を行う. 推定計算過程では,推定アルゴリズムが早期に収束 するために各パラメータに初期値を指定し,同時に各パラメータの範囲を制約条 件として指定する.

本章では、「観察者モデル」の妥当性を2つの数値実験によって検討する.実験 1では、各神経順応パターン下で運動残効が発生し、3章の心理物理学実験結果に 近いパラメータの値を手動で探索するための数値計算を行う.また、実験1では 各パラメータの妥当な値の範囲を確定する.実験2では、手動で探索した各パラ メータの値を初期値とし、実験1で確定した各パラメータの妥当な取値の範囲を 制約条件として、「観察者モデル」が予測する運動残効の持続時間が3章の心理物 理学実験データと偏差が最小になるような各パラメータの値を計算する.

6.1 数値実験2:係数算出のための予備数値計算

6.1.1 数値実験2の目的

予備数値計算の目的は二つある.

(A) 数値計算法を用いて,各神経順応パターンにおいて,「観察者モデル」がMAE の発生をシミュレート可能であるかを検討する.
(B)MAE の発生をシミュレート可能である場合, $T_{(.)}(x_{adapt})$ が3章の心理物理 実験に最も近いときの各パラメータの値を探し,その値をデータフィッティング時 の各パラメータの初期値とする.

6.1.2 数値実験2の方法

実験環境 シミュレーションは、NVIDIA[®] GeForceTM GTX3060 (12 GB) のグラ フィックカード、Intel[®] CoreTM i5-10600Kの CPU, 32G RAM を搭載の PCで実施 した.オペレーティングシステムとして Ubuntu 20.04.5 LTS を使用した.数値計 算のプログラミングは Python 3.9.2を用い、基本的なデータ操作は Numpy v1.20.0, GPU 加速計算には Cupy(Nishino and Loomis 2017) v9.4.0, cudf v21.10 が使用 された. Python とすべてのモジュールは Miniconda ディストリビューションで入 手した. データをプロットするために Wolfram 社の MathematicaTM 13.1 (Inc. n.d.) を使用した.

(A)MAE の発生について 本研究は, 既知の可能な3つの神経順応パターンを模擬した.各神経順応パターンにおいて MAE の発生がシミュレート可能であるかは式 (5.13)の $V_{(.)}^{recover}(x_{stim}, x_{adapt}, t)$ によって検討される.t = 0の時,「観察者モデル」が順応模擬運動刺激の順応後,0速度の入力模擬運動刺激を「観察」することを示している.

この時「観察者モデル」はモデル知覚速度 $V_{(.)}^{recover}(0, x_{adapt}, 0)$ を報告する. も し $V_{(.)}^{recover}(0, x_{adapt}, 0) < 0$ ならば,「観察者モデル」のモデル知覚速度が順応模擬 運動刺激の運動方向に反対(順応模擬運動刺激の運動方向は常に0度,正値)で あることを示し,「観察者モデル」が MAE の発生をシミュレートしたことを意味 する. $V_{(.)}^{recover}(0, x_{adapt}, 0) = 0$ または $V_{(.)}^{recover}(0, x_{adapt}, 0) > 0$ ならば,「観察者モデ ル」は MAE の発生をシミュレートできなかったことを意味する.

各神経順応パターンに基づいて, V^{recover}(0, x_{adapt}, 0) は「観察者モデル」が順応 模擬運動刺激に対して順応した後, 0 速度の入力模擬運動刺激を「観察」する時の 知覚速度は, 次のように記述される:

(1) 高さ変化 (amplitude)

 $V_{amplitude}^{recover}(0, x_{adapt}, 0)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_h, \sigma_h}$

(2) ピークシフト (peak - shift)

 $V_{variance}^{recover}(0, x_{adapt}, 0)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_b, \sigma_{b_0}, \sigma_b}$

(3) ピークシフト (peak - shift)

 $V_{peak-shift}^{recover}(0, x_{adapt}, 0)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_d, \sigma_d}$

ここで,各関数の中,第一独立変数 x_{stim} はすべて 0 であり,これは MAE 発生 可能な期間に 0 速度 ($x_{stim} = 0$)の入力模擬運動刺激を「観察」するのためであ る.各関数の中で,第三独立変数 t はすべて 0 であり,0 速度の入力模擬運動刺激 を「観察」する瞬間であることを意味している.

(B)MAEの速さ特性について 3つの異なる神経順応パターン下において,各模擬神経細胞は異なる速度の模擬運動刺激に対する反応曲線が異なる変化を示す.各神経順応パターンに基づいて,「観察者モデル」での MAE の速度特性の表現は次のように記述される:

(1) 高さ変化 (amplitude)

 $T_{amplitude}(x_{adapt})|_{\alpha_0,\sigma_0,\tau,A_h,\sigma_h,\epsilon}$

(2) 分散変化 (variance)

 $T_{variance}(x_{adapt})|_{\alpha_0,\sigma_0,\tau,A_b,\sigma_{b_0},\sigma_b,\epsilon}$

(3) ピークシフト (peak - shift)

 $T_{peak-shift}(x_{adapt})|_{\alpha_0,\sigma_0,\tau,A_d,\sigma_d,\epsilon}$

6.1.3 数値実験2の結果

パラメータ	初期值 A	初期值 B	初期值 C	初期值 D
σ_0	2.12	3.21	1.06	5.21
$lpha_0$	10.1	24.4	2.43	0.45
A_a	0.32	0.99	0.21	0.51
σ_a	4.53	6.32	3.08	7.21
au	1.56	1.47	1.98	2.99

表 6.1: 数値実験にマニュアルで確定する心理物理実験の結果に近いときの各パラ メータの値の一部(高さ変化)

高さ変化 (amplitude) $T_{(.)}(x_{adapt})$ は式 (5.17) によって定義される隠関数である. したがって, $T_{(.)}(x_{adapt})$ を実験データに適合させる前に,筆者は各パラメータが $T_{(.)}(x_{adapt})$ に及ぼす影響を数値解析によって検討した.以下は,数値計算の結果の 一部を図示する形で示す.

図 6.1 は、高さの変化(*amplitude*)の神経順応パターン下で、 $\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_h, \sigma_h, \epsilon$ の各パラメータについて $T_{amplitude}(x_{adapt})$ の数値計算の結果を示している。図 6.1 は、数値計算の結果の一部を示しており、特に二つのパラメータを座標に持つ



図 6.1: 数値計算の結果の一部(高さ変化)

 $T_{amplitude}(x_{adapt})$ の数値計算の結果では、その他のパラメータは固定し、それらのパラメータが異なる値で取られる状況は示されていない。特に、各図においては、 $\epsilon = -0.0001$ が固定されている。

分散変化(*variance***)** $T_{(.)}(x_{adapt})$ は式 (5.17) によって定義される隠関数である. したがって, $T_{(.)}(x_{adapt})$ を実験データに適合させる前に, 筆者は各パラメータが $T_{(.)}(x_{adapt})$ に及ぼす影響を数値解析によって検討した.以下は,数値計算の結果の 一部を図示する形で示す.

ピークシフト(*peak* – *shift***)** 「ピークシフト」の神経順応パターンの下,「観察者モデル」は MAE の発生がシミュレーションできないことが分かった.

パラメータ	初期值 A	初期値 B	初期値 C	初期値 D
σ_0	3.54	2.12	4.33	2.14
$lpha_0$	118	31.8	40.0	48.6
A_a	-6.7	-3.4	-11.9	-1.09
σ_a	5.32	3.43	8.32	2.23
au	4.21	3.43	5.23	1.54

表 6.2: 数値実験にマニュアルで確定する心理物理実験の結果に近いときの各パラ メータの値の一部(分散変化)

6.2 数値実験3:「観察者モデル」における係数の算出

6.2.1 数値実験3の目的

実験3目的は,「観察者モデル」における MAE の速度特性を表現する *T*_(.)(*x*_{adapt}) の各パラメータを計算することであり,「観察者モデル」は異なる速度の順応模擬 運動刺激下において予測される MAE の持続時間が3章の心理物理学実験データ と一致するようにすることである.

6.2.2 数値実験3の方法

実験環境 シミュレーションは、NVIDIA[®] GeForceTM GTX3060 (12 GB) のグラ フィックカード, Intel[®] CoreTM i5-10600KのCPU, 32G RAM を搭載のPCで実施 した.オペレーティングシステムとして Ubuntu 20.04.5 LTS を使用した. データ をプロット及びフィットするために Wolfram 社の MathematicaTM 13.1 (Inc. n.d.) を使用した.

実験設計 3章における心理物理学実験の結果を $T_{(.)}(x_{adapt})$ によってフィッティングさせる.高さの変化(*amplitude*),分散の変化(*variance*),ピークシフト(*peak – shift*)の三つの順応条件について非線形適合を行い,「観察者モデル」が予測する MAE の持続時間 $T_{(.)}(x_{adapt})$ と実験結果の偏差が最小になる係数を計算する.

本研究では、非線形モデルフィットにおいて、Wolfram 社の MathematicaTM 13.1 (Inc. n.d.)の標準機能である Nonlinear Model Fit []を用いて、非線形関数のパラメータを求めることが可能である.これにより、求められた非線形関数の理論値とデータ間の誤差を最小限に抑えることが可能である.また、 $T_{(.)}(x_{adapt})$ は方程式によって定義される隠れ関数であるため、実際の計算においては、Nonlinear Model Fit [] 関数のパラメータ形式に従った新しい関数を定義することになる.

 $FitFunction_{(.)}((*), x_{adapt}) := T_{(.)},$ where $T_{(.)}$ is a REAL root of equation $V_{(.)}^{recover}(0, x_{adapt}, T) = \epsilon$ (6.1)

式 (6.1) において, *FitFunction*(.)((*), *x*_{adapt}) は推定関数であり, (*) は推定変数 (各順応パターンの下のパラメータ)を示している.最小二乗法を使用し目的関数 と実験データの間の偏差が最小になるパラメータが計算された.計算過程では,パ ラメータの範囲を制約条件として定義し,数値計算の結果に基づき,各パラメー タについて初期値を設定した.

以下は,三つの順応パターンにおいて,推定変数とその初期値について詳細に 説明する.

高さ変化(amplitude) 高さ変化(amplitude)の神経順応パターンにおいて,固 定パラメータとして $\epsilon = -0.0001$ を選択し,変動パラメータとして $\sigma_0, A_a, \sigma_a, \alpha_0, \tau$ を用いる.計算中,パラメータの範囲を制約条件として定義する: $\alpha_0 > 0, \sigma_0 > 0, 0 < A_a < 1, \sigma_a > 0$.数値計算の結果に基づき,パラメータの初期値を表 6.1 の 各初期セットに設定する.

分散変化(*variance***)** 分散変化(*variance*)の神経順応パターンにおいて,固定 パラメータとして $\epsilon = -0.0001$ を選択し,変動パラメータとして $A_v, , \sigma_v, \sigma_0, \alpha_0, \tau$ を用いる.計算中,パラメータの範囲を制約条件として定義する: $\alpha_0 > 0, \sigma_0 > 0, \sigma_v > 1, A_v < 0$.数値計算の結果に基づき,パラメータの初期値を表 6.2 の各初 期セットに設定する.

ピークシフト(*peak – shift***)** 数値実験2では,「ピークシフト」の神経順応パ ターンの下で,「観察者モデル」は MAE の発生がシミュレーションできないこと がわかっており,数値実験3では,「ピークシフト」の神経順応パターンは計算対 象としなかった.

6.2.3 数値実験3の結果

高さ変化(amplitude) 式 (5.18) によって,異なる速度 x_{adapt} の順応模擬運動刺 激での順応後,高さ変化順応効果の「観察者モデル」が予測する MAE の持続時間 を計算することが可能である. $\sigma_0 = 2.22, \alpha_0 = 30.9, A_a = 0.29, \sigma_a = 4.28, \tau = 1.4$ 以及 $\epsilon = -0.0001$ の条件下で,「観察者モデル」が予測する運動残効の持続時間を図 6.2 で示す.図 6.2 において,黒い曲線はフィッティングされた「観察者モデル」の $T_{variance}(x_{adapt})$ 関数の画像を示す.フィッティングの決定系数 $R^2 = 0.9972$ である. 黒点は「観察者モデル」での MAE 持続時間の予測で,オレンジ点は3章の心理物 理実験の結果を示し,エラーバーは実験データの標準偏差を示している.ここで Images/chapter7/1/NMNM77-1.png

図 6.2: 「観察者モデル」の MAE 持続時間の予測と心理物理実験結果との比較(高 さ変化神経順応パターン)

特筆すべき点は, *T_{amplitude}*(*x_{adapt}*)は式 (5.18)の方程式で定義した陰関数(implicit function)であり,数値計算では方程式の解に複素数が含まれるため,フィッティング曲線の信頼区間が示されていない.

図 6.3, $\sigma_0 = 2.22, \alpha_0 = 30.9, A_a = 0.29, \sigma_a = 4.28, \tau = 1.4$ 以及 $\epsilon = -0.0001$ の 条件下で,速度 $x_{adapt} = 1(°/s)$ の順応模擬運動刺激で順応後,各模擬神経細胞が 異なる速度の入力模擬運動刺激に対する反応曲線を示している.図 6.3 中,実線は 神経順応パターン「高さ変化」の影響下で,各模擬神経細胞が異なる速度の入力 模擬運動刺激に対する反応曲線を示し,点線は**非**神経順応での各模擬神経細胞が 異なる速度の入力模擬運動刺激に対する反応曲線を示している.異なる速度 x_{adapt} の順応模擬運動刺激での順応後,各模擬神経細胞が異なる速度の入力模擬運動刺激 度に対する反応曲線は付録 A.1.1 で示す.

運動残効の発生段階時に観察される入力模擬運動刺激の速度は0であり,静止 の画像シーケンスである.順応後,「観察者モデル」が0速度の入力模擬運動刺激

	Estimate	Standard Error	P-Value
σ_0	2.22	6.66	0.95
A_a	0.29	0.53	0.51
σ_{a}	4.28	2.41	0.61
α_0	30.9	21.44	0.96
au	1.56	1.47	0.99

表 6.3: 「観察者モデル」の MAE 持続時間の予測のフィッティングのパラメータ (高さ変化)

Images/chapter7/1/NN77-1.png

図 6.3: 速度 $x_{adapt} = 1(°/s)$ の順応模擬運動刺激で順応後の各模擬神経細胞が異なる速度の入力模擬運動刺激に対する反応曲線(高さ変化神経順応パターン)

に対する反応の変化は「観察者モデル」が MAE をシミュレートすることである. 図 6.4 中の白色平面は 0 速度の入力模擬運動刺激を示している.

異なる模擬神経細胞が特定の速度の入力模擬運動刺激に対する反応は異なる.速度 x_{adapt} = 1(°/s)の順応模擬運動刺激での順応後,0速度の入力模擬運動刺激を入力とした場合,各模擬神経細胞の反応は図 6.5 に示す.図 6.5 中の黄色の点集は順応後の各模擬神経細胞の反応を示し,青色の点集は非神経順応での各模擬神経細胞の反応を示している.異なる速度 x_{adapt}の順応模擬運動刺激での順応後,各模擬神経細胞の反応は付録 A.2.1 で示す.

図 6.6 では,異なる速度 x_{adapt} の順応模擬運動刺激での順応後,「観察者モデル」 が 0 速度の入力模擬運動刺激を「観察」して,モデル知覚速度を表す(黒点).縦 軸はモデル知覚速度であり,横軸は順応模擬運動刺激の速度を表している.図 6.6 のピンク点は順応しない条件上,「観察者モデル」のモデル知覚速度.順応なしの 場合,0速度の入力模擬運動刺激に対して,モデル知覚速度は順応模擬運動刺激 Images/chapter7/1/NN77-2.png

図 6.4: 速度 $x_{adapt} = 1(°/s)$ の順応模擬運動刺激での順応後の0速度の入力模擬運動刺激の「観察」の模式図(高さ変化神経順応パターン)

の速度に関係がない.一方,順応模擬運動刺激の順応で,0速度の入力模擬運動 刺激に対して,モデル知覚速度は順応模擬運動刺激の速度に黒点が示している関 係を持っている(*V*^{recover}_{amplitude}(0, *x*_{adapt}, 0)).ここで特筆すべき点は,MAE 現象では, 「反対方向の運動錯視が発生」するのである.そのため,モデル知覚速度がマイナ スの場合,MAE の発生を意味している.

図 6.7 の 3D 図形では 3 つ座標がある. t = 0 の時, MAE の発生の間のモデル知 覚速度 ($V_{amplitude}^{recover}(0, x_{adapt}, t)$) と順応模擬運動刺激の速度 (x_{adapt}) との関係は図 6.6 で示したものと等しい. そして, O速度の入力模擬運動刺激を「観察」する時 間 t とともに, モデル知覚速度 ($V_{amplitude}^{recover}(0, x_{adapt}, t)$) が減少し,限りなくゼロに 近い (破線の部分で示している). それに対して,本研究では「MAE を感じない」 という現象に配慮し,小さい閾値 $\epsilon = -0.0001$ を設定し,モデル知覚速度が閾値 ϵ より小さいなら,モデル知覚速度をOとみなし,「MAE を感じない」ということを 意味している. そのため, t = 0 から,モデル知覚速度が閾値 ϵ に等しい時までに 時間を「「観察者モデル」が予測する MAE の持続時間」 ($T_{amplitude}(x_{adapt})$) とす る. これは図 6.7 の各実線で示している. 異なる x_{adapt} に対する $T_{amplitude}(x_{adapt})$ はまとめて,図 6.2 で示している.

分散変化(*variance*) 式 (5.19) によって,異なる速度 x_{adapt} の順応模擬運動刺激 での順応後,「観察者モデル」が予測する MAE の持続時間を計算することが可能で ある. $\sigma_0 = 3.16, \alpha_0 = 21.9, A_v = -5.99, \sigma_v = 2.43, \tau = 1.63, および \epsilon = -0.0001$ の条件下で,「観察者モデル」が予測する MAE の持続時間を図 6.8 で示す.図 6.8 において,黒い曲線はフィッティングされた「観察者モデル」の $T_{variance}(x_{adapt})$ 関 Images/chapter7/1/NN77-3.png

図 6.5: 順応前/後 ($x_{adapt} = 1(^{\circ}/s)$)後の0速度の入力模擬運動刺激に対する各模擬神経細胞の反応の比較(高さ変化神経順応パターン)

数の画像を示す.フィッティングの決定系数 $R^2 = 0.9676$ である.黒点は「観察 者モデル」での MAE 持続時間の予測で,オレンジ点は3 章の心理物理実験の結 果を示し,エラーバーは実験データの分散を示している.ここで特筆すべき点は, $T_{variance}(x_{adapt})$ は式 (5.19)の方程式で定義した陰関数(implicit function)であり, 数値計算の方程式の解には複素数が含まれるため,フィッティング曲線の信頼区間 が示されていない.

	Estimate	Standard Error	P-Value
σ_0	3.16	9.32	0.95
A_v	-5.99	3.43	0.41
σ_v	2.43	1.43	0.21
$lpha_0$	21.9	12.54	0.12
au	1.63	2.77	0.91

表 6.4: 「観察者モデル」の MAE 持続時間の予測のフィッティングのパラメータ (分散変化)

図 6.9 は, $\sigma_0 = 3.16, \alpha_0 = 21.9, A_v = -5.99, \sigma_v = 2.43, \tau = 1.63, および \epsilon = -0.0001 の条件下で,速度 <math>x_{adapt} = 1(^{\circ}/s)$ の順応模擬運動刺激で順応後,各模擬神経細胞が異なる速度の入力模擬運動刺激に対する反応曲線を示している.図 6.9 中,実線は神経順応パターン「分散変化」の影響下で,各模擬神経細胞が異なる速度の入力模擬運動刺激に対する反応曲線を示し,点線は**非**神経順応での各模擬神経細胞が異なる速度の入力模擬運動刺激に対する反応曲線を示している.異なる速度 x_{adapt} の順応模擬運動刺激での順応後,各模擬神経細胞が異なる速度の入力模擬運動刺激での順応後,各模擬神経細胞が異なる速度の入力模擬運動刺激での順応後,各模擬神経細胞が異なる速度の入力模擬運動刺激での順応後,各模擬神経細胞が異なる速度の入力

運動残効発生段階時に観察される入力模擬運動刺激の速度は0であり、静止の

Images/chapter7/1/NN77-4.png

図 6.6: 異なる速度 x_{adapt} の順応模擬運動刺激の順応前/後における 0 速度の入力 模擬運動刺激に対するモデル知覚速度の比較(高さ変化神経順応パターン)

画像シーケンスである.順応後,「観察者モデル」が0速度の入力模擬運動刺激に 対する反応の変化は「観察者モデル」がMAEをシミュレートすることである.図 6.10 中の白色平面は0速度の入力模擬運動刺激を示している.

異なる模擬神経細胞が特定の速度の入力模擬運動刺激に対する反応は異なる.速度 x_{adapt} = 1(°/s)の順応模擬運動刺激での順応後,0速度の入力模擬運動刺激を入力とした場合,各模擬神経細胞の反応は図 6.11 に示す.図 6.11 中の黄色の点集は順応後の各模擬神経細胞の反応を示し,青色の点集は非神経順応での各模擬神経細胞の反応を示している.異なる速度 x_{adapt}の順応模擬運動刺激での順応後,各 模擬神経細胞の反応は付録 A.2.2 に示す.

図 6.12 では、異なる速度 x_{adapt} の順応模擬運動刺激での順応後,「観察者モデル」 が 0 速度の入力模擬運動刺激を「観察」して、モデル知覚速度を表す(黒点).縦 軸はモデル知覚速度であり、横軸は順応模擬運動刺激の速度を表している.図 6.12 のピンク点は順応しない条件上,「観察者モデル」のモデル知覚速度.順応なしの 場合、0 速度の入力模擬運動刺激に対して、モデル知覚速度は順応模擬運動刺激 の速度に関係がないのである.一方、順応模擬運動刺激の順応で、0 速度の入力模 擬運動刺激に対して、モデル知覚速度は順応模擬運動刺激の速度に黒点が示して いる関係を持っている(V^{recover}_{variance}(0, x_{adapt}, 0)).ここで特筆すべき点は、MEA 現 象では、「反対方向の運動錯視が発生」するのである.そのため、モデル知覚速度 がマイナスの場合、MAE の発生を意味している.

図 6.13 の 3D 図形では 3 つ座標がある. t = 0 の時, MAE の発生の間のモデル

Images/chapter7/1/NN77-5.png

図 6.7:異なる速度 x_{adapt} の順応模擬運動刺激の順応前/後における 0 速度の入力 模擬運動刺激に対するモデル知覚速度の経時変化(高さ変化神経順応パターン)

知覚速度 ($V_{varianc}^{recover}(0, x_{adapt}, t)$) と順応模擬運動刺激の速度 (x_{adapt}) との関係は図 6.12 で示したものと等しい. そして, 0速度の入力模擬運動刺激を「観察」する時 間 t とともに,モデル知覚速度 ($V_{varianc}^{recover}(0, x_{adapt}, t)$) が減少し,限りなくゼロに 近い (破線の部分で示している). それに対して,本研究では「MAE を感じない」 という現象に配慮し,小さい閾値 $\epsilon = -0.0001$ を設定し,モデル知覚速度が閾値 ϵ より小さいなら,モデル知覚速度を0とみなし,「MAE を感じない」ということを 意味している. そのため, t = 0から,モデル知覚速度が閾値 ϵ に等しくなるまで の時間を「「観察者モデル」が予測する MAE の持続時間」($T_{variance}(x_{adapt})$) とす る. これは図 6.13 の各実線で示している. 異なる x_{adapt} に対する $T_{variance}(x_{adapt})$) はまとめて,図 6.8 で示している.

6.2.4 数値実験3のまとめ

図 6.14 では「高さ変化」と「分散変化」の神経順応パターンにおいて、それぞれの「観察者モデル」の MAE 持続時間の予測と心理物理実験結果との比較を示している. 黒い曲線はフィッティングされた「観察者モデル」の T_{amplitude}(x_{adapt}) 関数

Images/chapter7/3/BBBBNW4.png

図 6.8: 「観察者モデル」の MAE 持続時間の予測と心理物理実験結果との比較(分散変化神経順応パターン)

の画像を示し,黒点は「観察者モデル」での MAE 持続時間の予測である.フィッ ティングの決定系数 R² = 0.9972 であり,フィッティング曲線の信頼区間が示され ていない.グレー曲線はフィッティングされた「観察者モデル」の T_{variance}(x_{adapt} 関数の画像を示し,グレーは「観察者モデル」での MAE 持続時間の予測.フィッ ティングの決定系数 R² = 0.9676 であり,フィッティング曲線の信頼区間が示され ていない.そして,オレンジ点は3章の心理物理実験の結果を示し,エラーバー は実験データの分散を示している. Images/chapter7/3/BBBBNW1.png

図 6.9: 速度 $x_{adapt} = 1(°/s)$ の順応模擬運動刺激で順応後の各模擬神経細胞が異なる速度の入力模擬運動刺激に対する反応曲線(分散変化神経順応パターン)

Images/chapter7/3/BBBBNW2.png

図 6.10: 速度 *x_{adapt}* = 1(°/*s*)の順応模擬運動刺激での順応後の0速度の入力模擬 運動刺激の「観察」の模式図(分散変化神経順応パターン) Images/chapter7/3/BBBBNW3.png

図 6.11: 順応前/後(x_{adapt} = 1(°/s))後の0速度の入力模擬運動刺激に対する各 模擬神経細胞の反応の比較(分散変化神経順応パターン)

Images/chapter7/3/BBBBNW5.png

図 6.12: 異なる速度 x_{adapt} の順応模擬運動刺激の順応前/後における 0 速度の入力 模擬運動刺激に対するモデル知覚速度の比較(分散変化神経順応パターン) Images/chapter7/3/BBBBNW6.png

図 6.13:異なる速度 x_{adapt} の順応模擬運動刺激の順応前/後における0速度の入力 模擬運動刺激に対するモデル知覚速度の経時変化(分散変化神経順応パターン) Images/chapter7/232323.png

図 6.14: 「高さ変化」と「分散変化」の神経順応パターンでの「観察者モデル」の MAE 持続時間の予測と心理物理実験結果との比較

第7章 総合考察

7.1 本研究のまとめ

本研究の目的は,運動刺激の速度と MAE の持続時間との関係を予測する計算 モデルを構築し,MAE の心理物理実験の知見を計算論的に説明することである. 本研究では、心理物理実験の刺激としてランダム点平行運動の映像を使用し、

MAE の速さ特性を調査した. ランダム点平行運動の運動知覚は, MT 領域で生じると考えられているため,本研究では,ランダム点平行運動を視覚刺激とする MAE の速さ特性を最初に検討した. 運動刺激の速度が上がるにつれて, MAE の 持続時間が短くなる傾向が示されている.

既存の研究(Pavan モデル)が MAE の速度特性を説明できるかどうかを検討 するため,数値実験1を行った.数値実験1の目的は,Pavan モデルで予測され る MAE の持続時間が順応運動刺激の速度と相関があるかどうかを検討すること であった.各計算実験で使用したランダム点運動ビデオ刺激はランダムに生成さ れ,MAE 持続時間の予測値は同じパラメータの組み合わせで変化してあるが,異 なる速度の順応運動刺激で生じる MAE 持続時間の予測値はほぼ同じだったとい うことが分かった.つまり,Pavan モデルで予測された MAE 持続時間は順応運 動刺激の速度と相関を示さなかった.

全体応答理論は、方向知覚や速さ知覚について新しい説明を提示している.著者 は、全体応答理論を基にした計算モデルが、運動刺激の速度と MAE の持続時間 との関係を説明可能であるという仮説を立てた.本研究では、「観察者モデル」と 呼ぶ計算モデルの構築で、「MAEの速さ特性」を数学上で定式化した.さらに「観 察者モデル」では、3 種類の異なるタイプの神経の変化が、模擬神経細胞の反応に 与える影響をシミュレートし、運動刺激の速度と MAE の持続時間との関係に関 連の可能性がある神経順応パターンを探した.

「観察者モデル」の予測結果が心理物理実験の結果に対する適合度を分析することによって,「観察者モデル」の妥当性と運動残効の速さ特性にもっとも関連する神経順応パターンを探討した.「全体応答理論」を基にした「観察者モデル」が,運動残効の発生を説明可能であることが分かった.また,神経細胞の反応強度を減少させる神経順応が,運動残効の速さ特性を説明可能であることも明らかとなった.

7.2 研究目標と研究結果から明らかになったこと

本研究の目的は,適応運動刺激の速度とMAEの持続時間の関係(MAEの速度 特性)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知見を計 算論的に説明することである.

比率理論では方向に関する特性を説明できているものの,速さに関する特性に ついては議論されていない.そのため,新しいモデルを提案する必要があると考え た.全体応答理論は方向感覚や速度感覚について新しい説明を提示している.著 者は,全体応答理論を基にした計算モデルが,運動刺激の速度と運動残効の持続 時間との関係を説明可能であるという仮説を立てた.

Pantle が使用した回転運動刺激は「比率理論」や「全体応答理論」の理論範囲 を超えているため、本研究ではまずランダムドット平行移動を運動刺激として使 用し、「運動刺激の速度と運動残効の持続時間との関係」を心理物理実験を通じて 再検討することを考えた.ランダムドット平行移動は局所的には回転運動に似て いる.そのため、人間の視覚系が視覚情報を処理する段階的特性に基づいて、著 者は心理物理実験の結果を以下のように予想した:「順応刺激の運動速度が増加す るにつれ、運動残効の継続時間が短くなる」.2章で述べた実験結果は著者の仮説 を支持した.

「観察者モデル」は「全体応答理論」の具体的なモデルである.「観察者モデル」 の焦点は,「順応」が運動感覚にどのように影響を与え,運動残効を引き起こすか を検討することにある.そして,どの種類の神経的順応が運動残効の速さ特性を 決定する要因となるかを明らかにすることにある.

速度の脳内符号化の方法についていろいろな議論があるため,現段階では異な る理論が存在する.本研究では「観察者モデル」を構築する際に,速さ感覚の実 現方法の異なる議論を据え置きし,大脳がある段階で速さ感覚を形成可能である と仮定した.そして「観察者モデル」では,異なる速さの感覚は,運動感覚に関連 する一組の神経細胞の反応パターンで区別される.計算上では,これらの神経細 胞の全体的な反応の加重平均値を使用して,反応パターンの違いを測定する.し たがって「観察者モデル」は,運動対象物のビデオや画像を入力としていない.

「全体応答理論」を基にした「観察者モデル」が、6章で述べた数値実験の結果 から、運動残効の発生を説明可能であることが分かった.また、神経細胞の反応 強度を減少させる神経順応が、運動残効の速さ特性を説明可能であることも明ら かとなった.この結果は、「全体応答理論を基にした計算モデルにより、運動刺激 の速さと運動残効の持続時間との関係を説明可能である」という筆者の仮説を支 持するものである.

7.3 今後の課題

本研究は「全体応答理論」が感覚偏差を説明する上での優位性を踏まえて実施 している.そのため、本研究には次のような仮定がある:「大脳はある段階で速さ 感覚を形成しており、異なる速さの感覚は、動き感覚に関連する一連の神経細胞 の反応パターンで区別される」.しかし、この仮定には大きな曖昧さがある.つま り、大脳はいつどのような段階で「速さ感覚」を形成するのか、そして順応は大 脳が速さ感覚を形成した後にのみ決定的な影響を与えるかどうか(通常、ほぼす べての神経細胞の反応は神経順応によって変化すると考えられる).さらに、この 仮説には明らかな制限があり、特に、心理学における速さ感覚の見解と矛盾して いる.心理学では、人間の視覚系に「低速」および「高速」の2つの異なる速度 感覚チャネルが存在する可能性があるとされている.この観点に基づくと、速度 感覚の形成は「低速」および「高速」のチャネルの反応比率に基づいて形成され る(特定の論文文脈では、比率理論とも呼ばれる).本研究で構築された「観察者 モデル」は、感覚速さを計算することが可能であるが、「低速」および「高速」の チャネルを考慮することはできない.

「観察者モデル」の予測結果が心理物理実験の結果に対する適合度を分析する ことによって、「観察者モデル」の妥当性と運動残効の速さ特性にもっとも関連す る神経順応パターンを探討した.「全体応答理論」を基にした「観察者モデル」が、 運動残効の発生を説明可能であることが分かった.また、神経細胞の反応強度を 減少させる神経順応が,運動残効の速さ特性を説明可能であることも明らかとなっ た.しかし、6章からのシミュレーションの結果から見ると、「観察者モデル」のシ ミュレーション結果と心理実験の結果との間に、一つの大きな違いがあることが わかった. 心理実験の結果, 順応運動刺激の速度と MAE の持続時間との関係は, 有意に単調減少する明確な傾向を示した. 一方,「観察者モデル」シミュレーショ ンの結果では、MAEの持続時間は順応運動刺激の速度の4°/s付近でピークとな る傾向を示した. 今後,筆者はまず,心理物理学実験における MAE の持続時間 の変化を精査し直す予定である. 各実験参加者の実験結果から見ると、ヒトを被 験者の場合,順応運動刺激の速度と MAE の持続時間との関係にシングルピーク 特性が存在する可能性を否定できない.次に、筆者は入力運動刺激と「観察者モ デル」の間に直接的なリンクを確立する予定である. 本研究の「観察者モデル」 では、運動刺激の速度特性のみを考慮し、運動刺激の他の特性(空間周波数の揺 らぎなど)は考慮していない.以上の2つのレビューにより.モデルシミュレー ションの結果と実験結果の差異を詳細に検証する予定である.

また、本研究では、運動残効発生期間の模擬神経細胞の反応の変化を考慮する にあたり、「神経細胞が、自身が神経順応の影響にあることを「認識」し、そして自 身が神経順応が発生する前の状態を「記憶」することが可能である」という仮定 を潜在的に導入している.この追加仮定は、「全体応答理論」の必須条件ではない. 「視覚的運動刺激に対する観察順応時に、その運動刺激を感じるに関連する神経細 胞が「調整」され、「正しく」運動情報に反応するようになる可能性がある.その 運動が突然停止した後、これらの神経細胞は「調整」され、「正しく」静止に反応 するようになる必要がある.以前観察された運動刺激の影響により、「調整」され るのに長い時間がかかる可能性がある.」という考え方の方がより合理的である可 能性がある.この観点は、神経順応に関する研究における議論を調和する上で有 用であると考えている.この議論を簡単に記述するとすれば、長期神経順応と短 期神経順応があるか否か、という議論である.

今後の研究では,著者は速さ感覚偏差の研究を通じて,さらに運動感覚の形成 やメカニズムを探ることを検討したい.特に,今後の研究では「速さ感覚の比率 理論」と「全体応答理論」の関係や違いを検討したい.もし「全体応答理論」が 速さ感覚偏差を説明する上での優位性を示すか,または「全体応答理論」の拡張 理論が「速さ感覚の比率理論」を支持する実験結果を説明することが可能であれ ば,著者はより説得力のある「観察者モデル」の構築を検討したい.

参考文献

- Adelson, Edward H and James R Bergen (1985). "Spatiotemporal energy models for the perception of motion". In: Josa a 2.2, pp. 284–299.
- Born, Richard T and David C Bradley (2005). "Structure and function of visual area MT". In: Annu. Rev. Neurosci. 28, pp. 157–189.
- Craxton, RS et al. (2015). "Direct-drive inertial confinement fusion: A review". In: *Physics of Plasmas* 22.11, p. 110501.
- Davidenko, Nicolas, Nathan Witthoft, and Jonathan Winawer (2008). "Gender aftereffects in face silhouettes reveal face-specific mechanisms". In: Visual Cognition 16.1, pp. 99–103.
- Gilbert, Charles D and Mariano Sigman (2007). "Brain states: top-down influences in sensory processing". In: Neuron 54.5, pp. 677–696.
- Glasser, Davis M and Duje Tadin (2014). "Modularity in the motion system: independent oculomotor and perceptual processing of brief moving stimuli". In: *Journal of vision* 14.3, pp. 28–28.
- Graham, Norma Van Surdam (1989). Visual pattern analyzers. Oxford University Press.
- Hammett, Stephen T et al. (2005). "A ratio model of perceived speed in the human visual system". In: Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 272.1579, pp. 2351–2356.
- Hubel, David H and Torsten N Wiesel (1962). "Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex". In: *The Journal* of physiology 160.1, pp. 106–154.
- Inc., Wolfram Research (n.d.). Mathematica, Version 13.2. Champaign, IL, 2022.
- Jones, Judson P and Larry A Palmer (1987). "An evaluation of the two-dimensional Gabor filter model of simple receptive fields in cat striate cortex". In: *Journal* of neurophysiology 58.6, pp. 1233–1258.
- Kohn, Adam and J Anthony Movshon (2003). "Neuronal adaptation to visual motion in area MT of the macaque". In: *Neuron* 39.4, pp. 681–691.
- (2004). "Adaptation changes the direction tuning of macaque MT neurons". In: Nature neuroscience 7.7, pp. 764–772.
- Liu, Jing and William T Newsome (2003). "Functional organization of speed tuned neurons in visual area MT". In: *Journal of neurophysiology* 89.1, pp. 246–256.

- Maffei, L, A Fiorentini, and S Bisti (1973). "Neural correlate of perceptual adaptation to gratings". In: *Science* 182.4116, pp. 1036–1038.
- 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.
- Merigan, WH, CE Byrne, and JH Maunsell (1991). "Does primate motion perception depend on the magnocellular pathway?" In: *Journal of Neuroscience* 11.11, pp. 3422–3429.
- Muller, James R et al. (1999). "Rapid adaptation in visual cortex to the structure of images". In: *Science* 285.5432, pp. 1405–1408.
- Nichols, M James and William T Newsome (2002). "Middle temporal visual area microstimulation influences veridical judgments of motion direction". In: *Journal* of Neuroscience 22.21, pp. 9530–9540.
- Nishino, ROYUD and Shohei Hido Crissman Loomis (2017). "Cupy: A numpycompatible library for nvidia gpu calculations". In: 31st conference on neural information processing systems 151.7.
- Pantle, Allan (1974). "Motion aftereffect magnitude as a measure of the spatiotemporal response properties of direction-sensitive analyzers". In: Vision Research 14.11, pp. 1229–1236.
- Pavan, Andrea, Adriano Contillo, and George Mather (2013). "Modelling adaptation to directional motion using the Adelson-Bergen energy sensor". In: *PloS* one 8.3, e59298.
- Priebe, Nicholas J, Carlos R Cassanello, and Stephen G Lisberger (2003). "The neural representation of speed in macaque area MT/V5". In: *Journal of Neuro*science 23.13, pp. 5650–5661.
- Ringach, Dario L, Robert M Shapley, and Michael J Hawken (2002). "Orientation selectivity in macaque V1: diversity and laminar dependence". In: *Journal of neuroscience* 22.13, pp. 5639–5651.
- Schiller, Peter H, Nikos K Logothetis, and Eliot R Charles (1990). "Role of the color-opponent and broad-band channels in vision". In: *Visual neuroscience* 5.4, pp. 321–346.
- Sekuler, Robert and Allan Pantle (1967). "A model for after-effects of seen movement". In: Vision Research 7.5-6, pp. 427–439.
- Semyanov, Alexey et al. (2004). "Tonically active GABAA receptors: modulating gain and maintaining the tone". In: *Trends in neurosciences* 27.5, pp. 262–269.
- Shmuel, Amir and Amiram Grinvald (1996). "Functional organization for direction of motion and its relationship to orientation maps in cat area 18". In: *Journal* of Neuroscience 16.21, pp. 6945–6964.
- Sutherland, NS (1961). "Figural after-effects and apparent size". In: Quarterly Journal of Experimental Psychology 13.4, pp. 222–228.

- Ungerleider, Leslie G and James V Haxby (1994). "'What' and 'where' in the human brain". In: *Current opinion in neurobiology* 4.2, pp. 157–165.
- Van de Grind, WA, MJM Lankheet, and R Tao (2003). "A gain-control model relating nulling results to the duration of dynamic motion aftereffects". In: Vision research 43.2, pp. 117–133.
- Zeki, Semir et al. (1991). "A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex". In: *Journal of neuroscience* 11.3, pp. 641–649.
- Zeki, Semir M (1974). "Functional organization of a visual area in the posterior bank of the superior temporal sulcus of the rhesus monkey". In: *The Journal of physiology* 236.3, pp. 549–573.

謝辞

日高昇平准教授による研究環境の提供と、本研究を進める中で丁寧な指導をし ていただいたことに感謝します.特に、私が病気期間に日高先生が私に対する理 解とサポートをしてくださったことに感謝します.私が言語障壁や研究マインド セットを克服する上で、日高先生が私に対して全面的なサポートと助けをしてく ださったことにも感謝します.日高先生の励ましと助けがあってこそ、私はさま ざまな障壁を乗り越えてこの研究を完成することができました.また、私の研究 の指導と論文作成について、日高先生はさらに多くの精力と時間を費やしてくだ さいまして、重ねてお礼申し上げます.

また,鳥居拓馬助教(当時)による研究に対するアイデアや助けに感謝します. 鳥居先生の授業を参加することで,私の研究マインドセットを構築する上で助け を得ました.また,すでに卒業した亀井さん,小熊さん,岡崎さん,佐々木さん, 加藤さん,小山さん,河合さん,桜井さんにも感謝します.私の研究に対する貴 重な意見をいただいたLIさん,稲継さん,坂本さん,長田さん,細川さんに感謝 します.私の研究と生活を気遣ってくれた田澤さんに特に感謝します.また,宮本 さん,坂口さんの励ましとご理解に感謝します.修論執筆にあたり,宮本さんさ んには日本語の文法について細かく指導していただき,特に感謝しています.

そして,私の愛する人に対するサポートと励ましに感謝します.それにより,私 はさまざまな困難を乗り越えて研究を完成することができました.

最後に,この論文を,私の研究期間に惜しくも他界した母に捧げます.勉強す る環境を作るために経済的・精神的支援をして頂いた母親に心からお礼申し上げ ます.

付録A 付録

- A.1 異なる速度 x_{adapt}の順応模擬運動刺激で順応後の各 模擬神経細胞が異なる速度の入力模擬運動刺激に 対する反応曲線
- A.1.1 高さ変化 (amplitude)

Images/appendix/2/AAPP1.png

図 A.1: $x_{adapt} = 2$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)

Images/appendix/2/AAPP2.png

図 A.2: $x_{adapt} = 3$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)

Images/appendix/2/AAPP3.png

図 A.3: $x_{adapt} = 4$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)

Images/appendix/2/AAPP4.png

図 A.4: $x_{adapt} = 5$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)

Images/appendix/2/AAPP5.png

図 A.5: $x_{adapt} = 6$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)

Images/appendix/2/AAPP6.png

図 A.6: $x_{adapt} = 7$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)

Images/appendix/2/AAPP7.png

図 A.7: $x_{adapt} = 8$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)

Images/appendix/2/AAPP8.png

図 A.8: $x_{adapt} = 9$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)

Images/appendix/2/AAPP9.png

図 A.9: $x_{adapt} = 10$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)

Images/appendix/2/AAPP10.png

図 A.10: $x_{adapt} = 11$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)

Images/appendix/2/AAPP11.png

図 A.11: $x_{adapt} = 12$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)

Images/appendix/2/AAPP12.png

図 A.12: $x_{adapt} = 13$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)

Images/appendix/2/AAPP13.png

図 A.13: $x_{adapt} = 14$ (°/s) 順応後の反応曲線 (amplitude)

A.1.2 分散変化 (variance)

Images/appendix/aavv/aavv1.png

図 A.14: $x_{adapt} = 2$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)

Images/appendix/aavv/aavv2.png

図 A.15: $x_{adapt} = 3$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)

Images/appendix/aavv/aavv3.png

図 A.16: $x_{adapt} = 4$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)

Images/appendix/aavv/aavv4.png

図 A.17: $x_{adapt} = 5$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)

Images/appendix/aavv/aavv5.png

図 A.18: $x_{adapt} = 6$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)

Images/appendix/aavv/aavv6.png

図 A.19: $x_{adapt} = 7$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)

Images/appendix/aavv/aavv7.png

図 A.20: $x_{adapt} = 8$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)

Images/appendix/aavv/aavv8.png

図 A.21: $x_{adapt} = 9$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)

Images/appendix/aavv/aavv9.png

図 A.22: $x_{adapt} = 10$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)

Images/appendix/aavv/aavv10.png

図 A.23: $x_{adapt} = 11$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)

Images/appendix/aavv/aavv11.png

図 A.24: $x_{adapt} = 12$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)

Images/appendix/aavv/aavv12.png

図 A.25: $x_{adapt} = 13$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)

Images/appendix/aavv/aavv13.png

図 A.26: $x_{adapt} = 14$ (°/s) 順応後の反応曲線 (variance)

- A.2 異なる速度 x_{adapt}の順応模擬運動刺激で順応前/後の0速度の入力模擬運動刺激に対する各模擬神経細胞の反応の比較
- A.2.1 高さ変化 (amplitude)

Images/appendix/1/AANN11.png

図 A.27: $x_{adapt} = 2$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)

Images/appendix/1/AANN12.png

図 A.28: $x_{adapt} = 3$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)

Images/appendix/1/AANN13.png

図 A.29: $x_{adapt} = 4$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)

Images/appendix/1/AANN14.png

図 A.30: $x_{adapt} = 5$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)
Images/appendix/1/AANN15.png

図 A.31: $x_{adapt} = 6$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)

Images/appendix/1/AANN16.png

図 A.32: $x_{adapt} = 7$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)

Images/appendix/1/AANN17.png

図 A.33: $x_{adapt} = 8$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)

Images/appendix/1/AANN18.png

図 A.34: $x_{adapt} = 9$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)

Images/appendix/1/AANN19.png

図 A.35: $x_{adapt} = 10$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)

Images/appendix/1/AANN110.png

図 A.36: $x_{adapt} = 11$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)

Images/appendix/1/AANN111.png

図 A.37: $x_{adapt} = 12$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)

Images/appendix/1/AANN112.png

図 A.38: $x_{adapt} = 13$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)

Images/appendix/1/AANN113.png

図 A.39: $x_{adapt} = 14$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (amplitude)

A.2.2 分散変化 (variance)

Images/appendix/aavv1/aavv111.png

図 A.40: $x_{adapt} = 2$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)

Images/appendix/aavv1/aavv112.png

図 A.41: $x_{adapt} = 3$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)

Images/appendix/aavv1/aavv113.png

図 A.42: $x_{adapt} = 4$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)

Images/appendix/aavv1/aavv114.png

図 A.43: $x_{adapt} = 5$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)

Images/appendix/aavv1/aavv115.png

図 A.44: $x_{adapt} = 6$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)

Images/appendix/aavv1/aavv116.png

図 A.45: $x_{adapt} = 7$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)

Images/appendix/aavv1/aavv117.png

図 A.46: $x_{adapt} = 8$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)

Images/appendix/aavv1/aavv118.png

図 A.47: $x_{adapt} = 9$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)

Images/appendix/aavv1/aavv119.png

図 A.48: $x_{adapt} = 10$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)

Images/appendix/aavv1/aavv1110.png

図 A.49: $x_{adapt} = 11$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)

Images/appendix/aavv1/aavv1111.png

図 A.50: $x_{adapt} = 12$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)

Images/appendix/aavv1/aavv1112.png

図 A.51: $x_{adapt} = 13$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)

Images/appendix/aavv1/aavv1113.png

図 A.52: $x_{adapt} = 14$ (°/s) 順応後の0速度への反応 (variance)