

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
Type	Thesis or Dissertation
Text version	author
URL	http://hdl.handle.net/10119/18293
Rights	
Description	Supervisor: 日高 昇平, 先端科学技術研究科, 修士(知識科学)

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 identi-

cal. 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 whole-response 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

第1章 序論	1
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	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	15
3.1 実験背景	15
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
3.4 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
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
4.2.2 運動エネルギーの計算	26

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
	参考文献	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 (<i>amplitude</i>)	82
A.1.2 分散変化 (<i>variance</i>)	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	92
A.2.1 高さ変化 (<i>amplitude</i>)	92
A.2.2 分散変化 (<i>variance</i>)	97

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。
- 一次視覚皮質 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。

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 $H_{fast}(t)$ および $H_{slow}(t)$ のイメージ	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 順応パターン）	64
6.4	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（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 (分散変化神経順応パターン)	71
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)	72
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	73
A.1	$x_{adapt} = 2$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>amplitude</i>)	82
A.2	$x_{adapt} = 3$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>amplitude</i>)	83
A.3	$x_{adapt} = 4$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>amplitude</i>)	83
A.4	$x_{adapt} = 5$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>amplitude</i>)	83
A.5	$x_{adapt} = 6$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>amplitude</i>)	84
A.6	$x_{adapt} = 7$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>amplitude</i>)	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 (<i>amplitude</i>)	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 (<i>amplitude</i>)	85
A.11	$x_{adapt} = 12$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>amplitude</i>)	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 (<i>variance</i>)	87
A.15	$x_{adapt} = 3$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>variance</i>)	87
A.16	$x_{adapt} = 4$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>variance</i>)	88
A.17	$x_{adapt} = 5$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>variance</i>)	88
A.18	$x_{adapt} = 6$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>variance</i>)	88
A.19	$x_{adapt} = 7$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>variance</i>)	89
A.20	$x_{adapt} = 8$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>variance</i>)	89
A.21	$x_{adapt} = 9$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>variance</i>)	89
A.22	$x_{adapt} = 10$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>variance</i>)	90
A.23	$x_{adapt} = 11$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>variance</i>)	90
A.24	$x_{adapt} = 12$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>variance</i>)	90
A.25	$x_{adapt} = 13$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>variance</i>)	91
A.26	$x_{adapt} = 14$ (° /s) 順応後の反応曲線 (<i>variance</i>)	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 (<i>amplitude</i>)	95
A.35	$x_{adapt} = 10$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>amplitude</i>)	95
A.36	$x_{adapt} = 11$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>amplitude</i>)	95
A.37	$x_{adapt} = 12$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>amplitude</i>)	96
A.38	$x_{adapt} = 13$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>amplitude</i>)	96
A.39	$x_{adapt} = 14$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>amplitude</i>)	96
A.40	$x_{adapt} = 2$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>variance</i>)	97
A.41	$x_{adapt} = 3$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>variance</i>)	97
A.42	$x_{adapt} = 4$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>variance</i>)	98
A.43	$x_{adapt} = 5$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>variance</i>)	98
A.44	$x_{adapt} = 6$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>variance</i>)	98
A.45	$x_{adapt} = 7$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>variance</i>)	99
A.46	$x_{adapt} = 8$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>variance</i>)	99
A.47	$x_{adapt} = 9$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>variance</i>)	99
A.48	$x_{adapt} = 10$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>variance</i>)	100
A.49	$x_{adapt} = 11$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>variance</i>)	100
A.50	$x_{adapt} = 12$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>variance</i>)	100
A.51	$x_{adapt} = 13$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>variance</i>)	101
A.52	$x_{adapt} = 14$ (° /s)	順応後の0速度への反応 (<i>variance</i>)	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（高さ変化）	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もある．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、大脳の特異的な加工機構や外界条件の特異的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、動いているものとする現象が「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火率 (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、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全体応答解釈は、MT神経細胞の電気活動から運動知覚情報を解釈する方法である。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とともに、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られる。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、その一般的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、大脳は視網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, Cassanella, 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団と見られるが、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ンネルがあり、各チャンネルは特定の刺激レベルに敏感である。刺激は、多くの異なるチャンネルの全体的な反応性によって評価される。順応は、刺激に敏感なチャン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ン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ン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ルリングする。

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 (Ca^{2+}) 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。

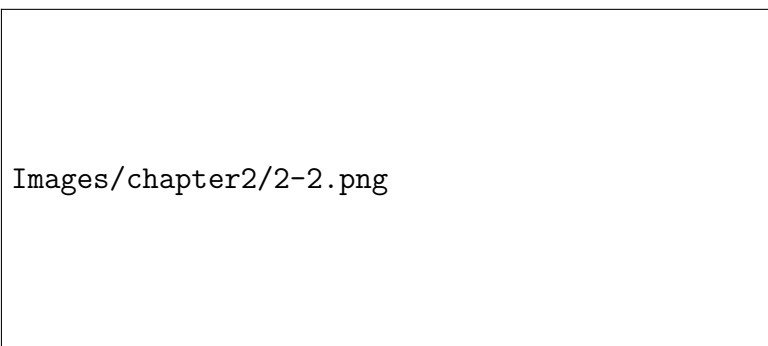


図 2.1: Pavan モデルでの MAE 発生の説明の概念図

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。正值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、モデルは正值を出力し、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。

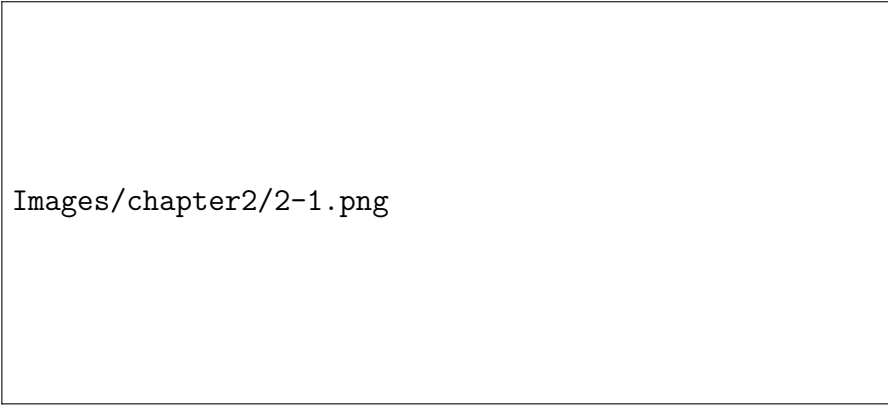
¹Pavan の論文では「強度」の物理的意味が明示されていない。著者は、Pavan モデルの出力が所謂 MAE の「強度」に対応するかどうかについては慎重な見解を持っているが、Pavan モデルは比率理論の具体的なモデルであると考えている。

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、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であって、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、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学的研究で、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 $2\text{mm} \times 2\text{mm}$ であり、ランダムドットは $1.5\text{mm} \times 1.5\text{mm}$ とした。

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。

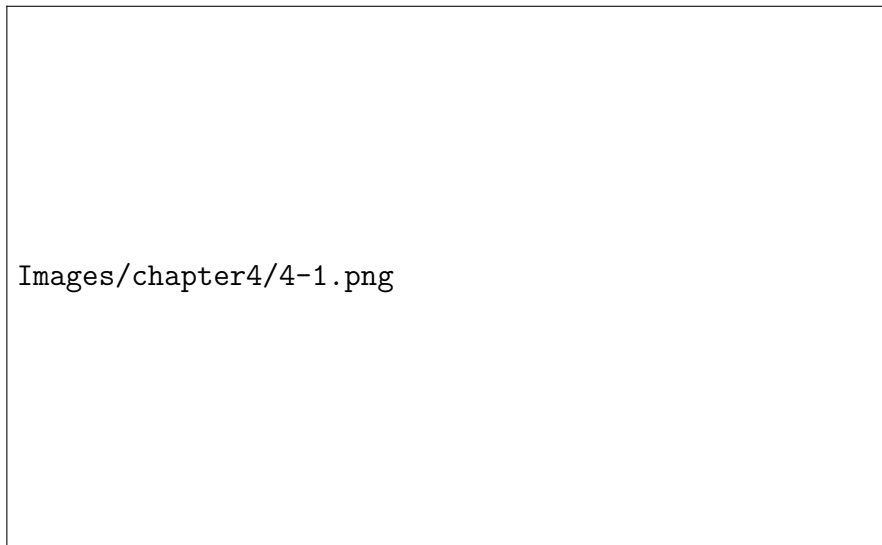


図 3.1: 実験でのランキング点平行運動刺激のイメージ

3.3.3 実験手続き

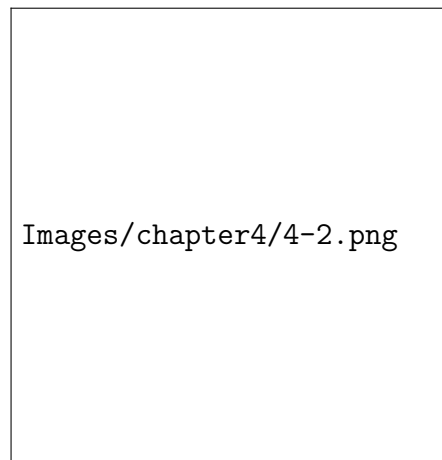
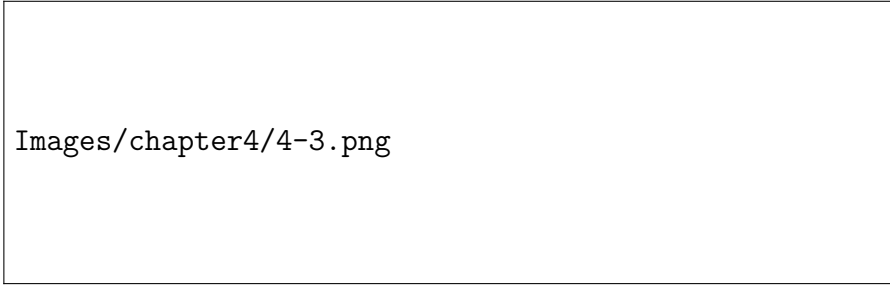


図 3.2: 実験実施環境を示すイメージ

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[®] GeForce[™] GTX3060 (12 GB) のグラフィックカード, Intel[®] Core[™] 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 296cm × 72.5cm 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度は $1^{\circ}/s$ から $14^{\circ}/s$ まで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 ($F(13,52)=12.17, p<.05$)。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 $1^{\circ}/s$ の場合は、8, 9, 10, 11, 12, 13, $14^{\circ}/s$ の場合より、MAE の平均持続時間は有意に長かった。速さ $2^{\circ}/s$ の場合は、6, 8, 9, 10, 11, 12, 13, $14^{\circ}/s$ の場合より、MAE の平均持続時間は有意に長かった。速さ $3^{\circ}/s$ の場合は、8, 9, 10, 11, 12, 13, $14^{\circ}/s$ の場合より、MAE の平均持続時間は有意に長かった。速さ $4^{\circ}/s$ の場合は、9, 10, 11, 12, 13, $14^{\circ}/s$ の場合より、MAE の平均持続時間は有意に長かった。速さ $7^{\circ}/s$ の場合は、9, 12, 13 $^{\circ}/s$ の場合より、MAE の平均持続時間は有意に長かった。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。

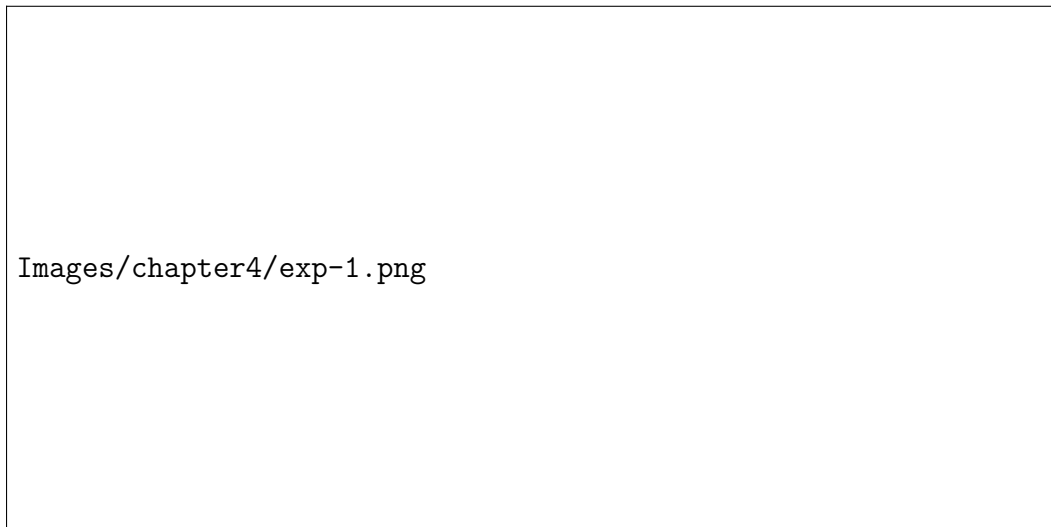


図 3.4: ランダムドット運動刺激の速度と MAE の持続時間の関係

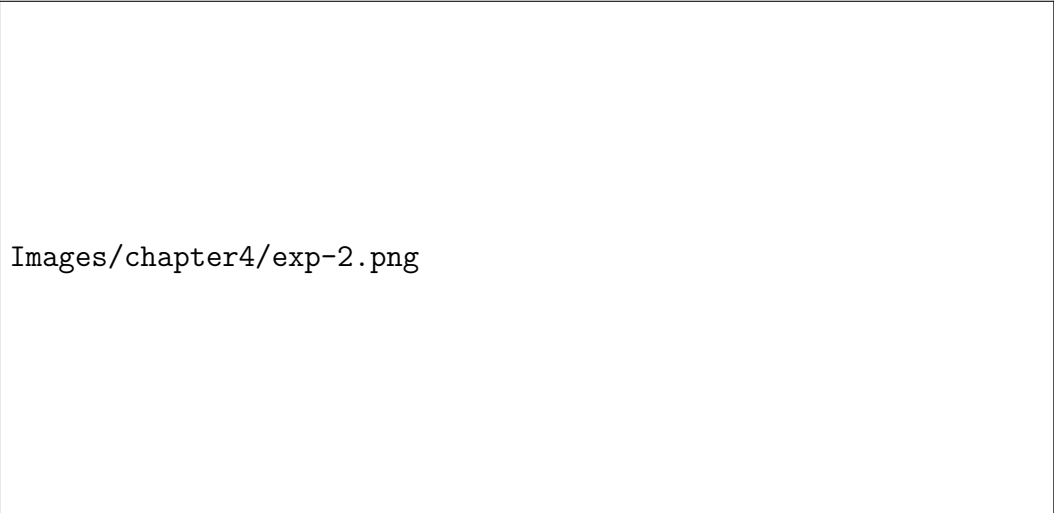
3.5 実験考察

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。

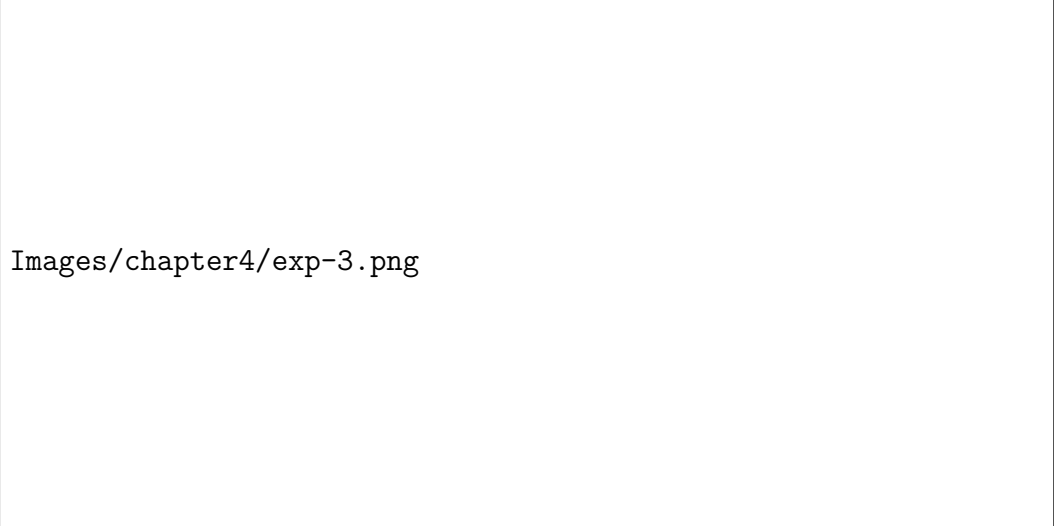
神経生理学の研究によると、運動情報の処理は段階的である。情報処理の初期段階では、視野内のローカル情報が最初に処理される。視覚系の初期段階では、回転運動と平行移動をうまく区別することができず、どちらも平行移動のように処理される。回転運動と平行移動といった2つの運動パターンによって生成される MAE は類似しているため、視覚系の初期段階での情報処理プロセスが MAE と強く関連していると考えられる。

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の違いに関連するのではないか



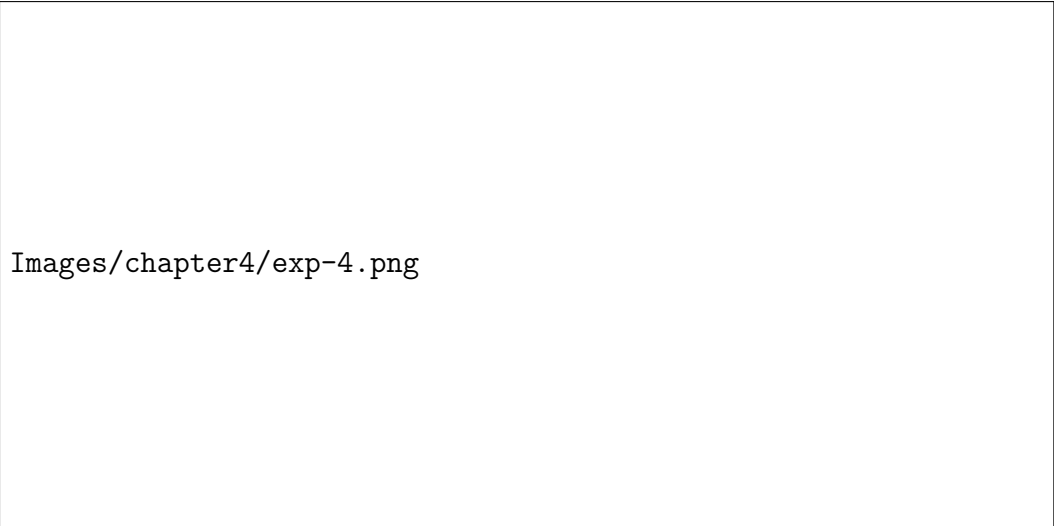
Images/chapter4/exp-2.png

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.



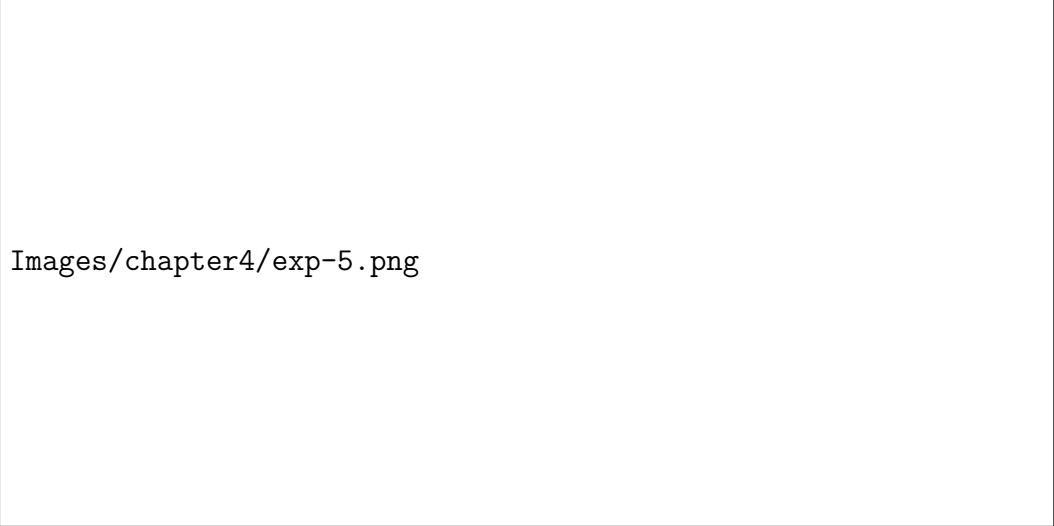
Images/chapter4/exp-3.png

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



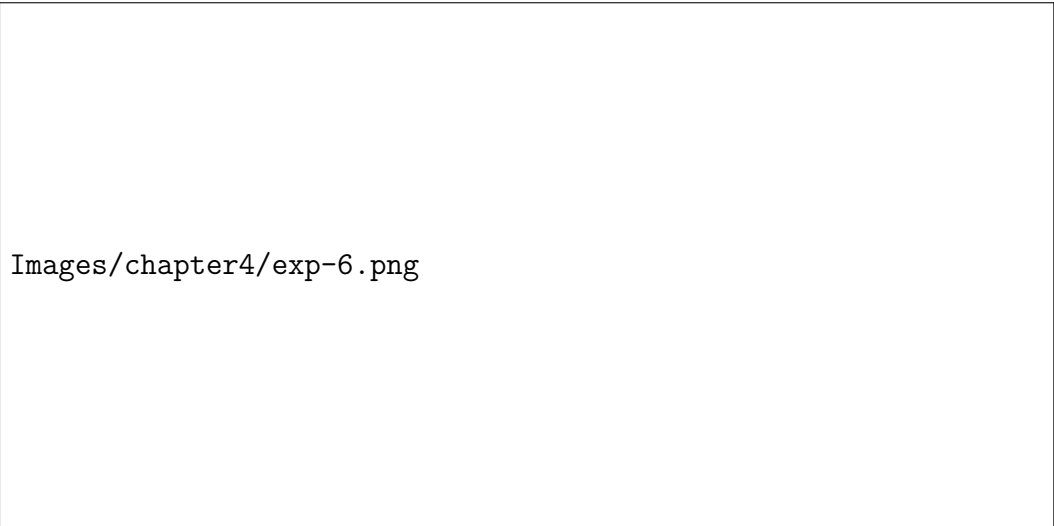
Images/chapter4/exp-4.png

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．

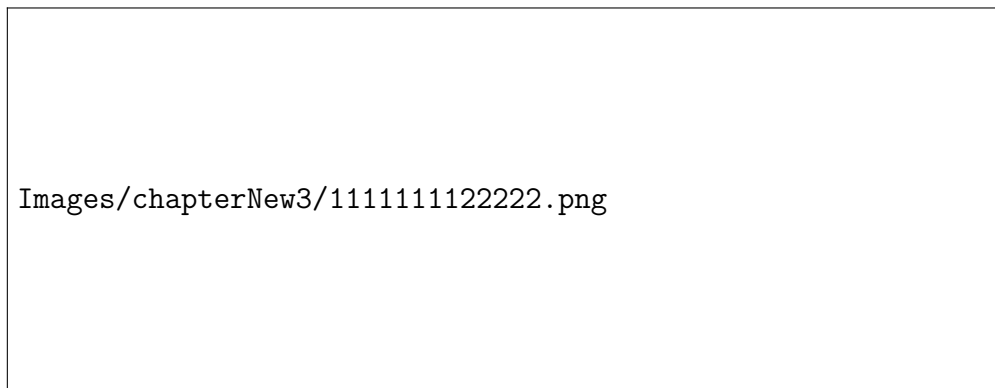


図 4.1: V1 単純細胞のデータにフィットする 2 次元ガボール関数 (出典 Ringach, Shapley, and Hawken 2002)

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 は運動エネルギー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 運動エネルギー

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。

$$NE = (RE - LE) \quad (4.1)$$

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經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 (LE) は式 (4.2) のように計算可能である。

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

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

* 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經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。

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

$F^{L_1}(x, y, t)$, $F^{L_2}(x, y, t)$, $F^{R_1}(x, y, t)$, $F^{R_2}(x, y, t)$ 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。

$$F^{L_1}(x, y, t) = F^{odd}(x, y) \cdot H_{slow}(t) + F^{even}(x, y) \cdot H_{fast}(t) \quad (4.5)$$

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

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

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。

$$F^{R2}(x, y, t) = F^{odd}(x, y) \cdot H_{fast}(t) + F^{even}(x, y) \cdot H_{slow}(t) \quad (4.8)$$

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、 $H_{fast}(t)$ と $H_{slow}(t)$ は2つの作用時間が異なる時間関数である。 $F_{\theta}^{odd}(x, y)$ と $F_{\theta}^{even}(x, y)$ は次のように定義可能である。

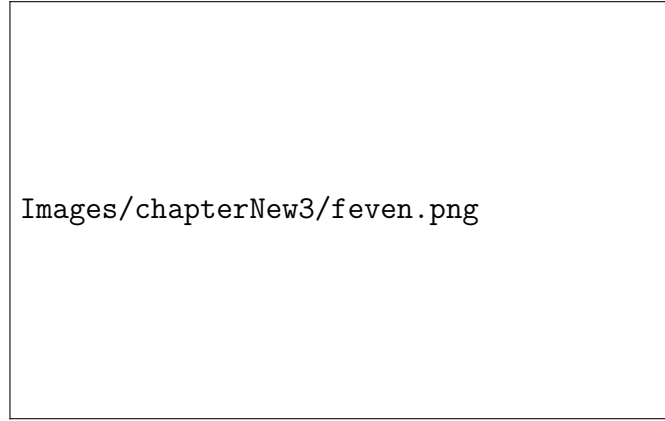


図 4.3: $F^{even}(x, y)$ フィルタのイメージ

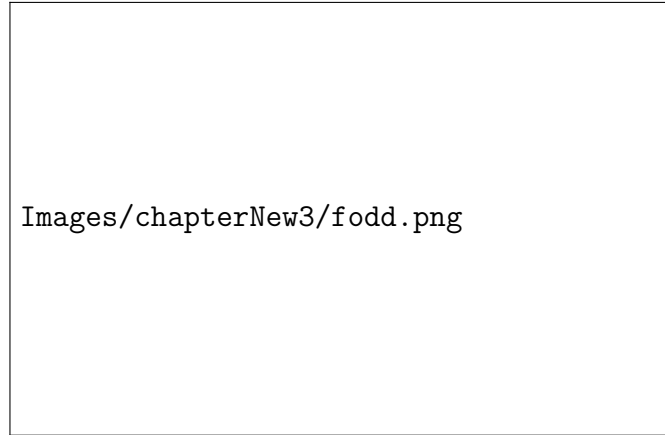


図 4.4: $F^{odd}(x, y)$ フィルタのイメージ

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

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

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ゐる。 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。 縦に配置された座標は、フィルタのカーネル関数の強度を表している。

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



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

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

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

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、 $H_{fast}(t)$ の影響時間は約 0.2 秒、 $H_{slow}(t)$ の影響時間は約 0.3 秒である。 図 4.5 では、時間関数 $H_{fast}(t)$ および $H_{slow}(t)$ 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 $H_{fast}(t)$ と $H_{slow}(t)$ 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な計算モデルである。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。

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

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

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。

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

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

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

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

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 $r^{L1}(t)$, $r^{L2}(t)$, $r^{R1}(t)$, $r^{R2}(t)$ を追加する。

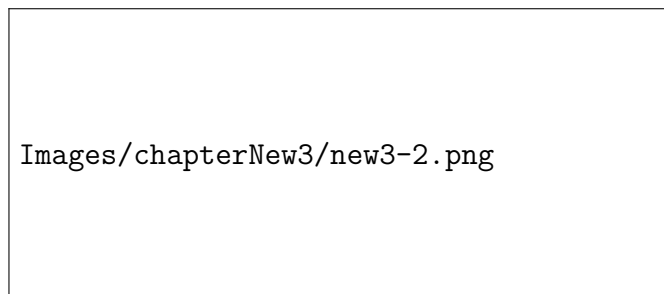


図 4.8: Pavan モデルでの積分回路

$r^{L1}(t)$, $r^{L2}(t)$, $r^{R1}(t)$, $r^{R2}(t)$ 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。

$$V_{out} = V_{in} - V_C \quad (4.19)$$

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、 V_C は次の式で表すことが可能である。

$$\begin{aligned} V_C &= I_{R_2} \cdot R_2 = (I_{R_1} - I_C) \cdot R_2 \\ &= \left(\frac{V_{out}}{R_1} - I_C \right) \cdot R_2 \\ &= \left(\frac{V_{in} - V_C}{R_1} - I_C \right) \cdot R_2 \end{aligned} \quad (4.20)$$

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。

$$I_C = \frac{dQ_C}{dt} = C \frac{dV_C}{dt} \quad (4.21)$$

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。

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

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、

$$V_C = c_1 e^{-\frac{t}{R_1 C} - \frac{t}{R_2 C}} + \frac{1}{R_1 C} e^{-\frac{t}{R_1 C} - \frac{t}{R_2 C}} \int_0^t e^{\frac{\xi}{R_1 C} + \frac{\xi}{R_2 C}} \cdot V_{in}(\xi) d\xi \quad (4.23)$$

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。

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

そのため、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：

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

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。 $z^{(\cdot)}(t)$ はチャンネルの出力である $(F^{(\cdot)}(x, y, t) * L(x, y, t))^2$ の空間的平均値である。 (\cdot) 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® GeForce™ GTX3060 (12 GB) のグラフィックカード、Intel® Core™ 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Mathematica™ 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	τ	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)。



Images/chapterNew3/PPPPP.png

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

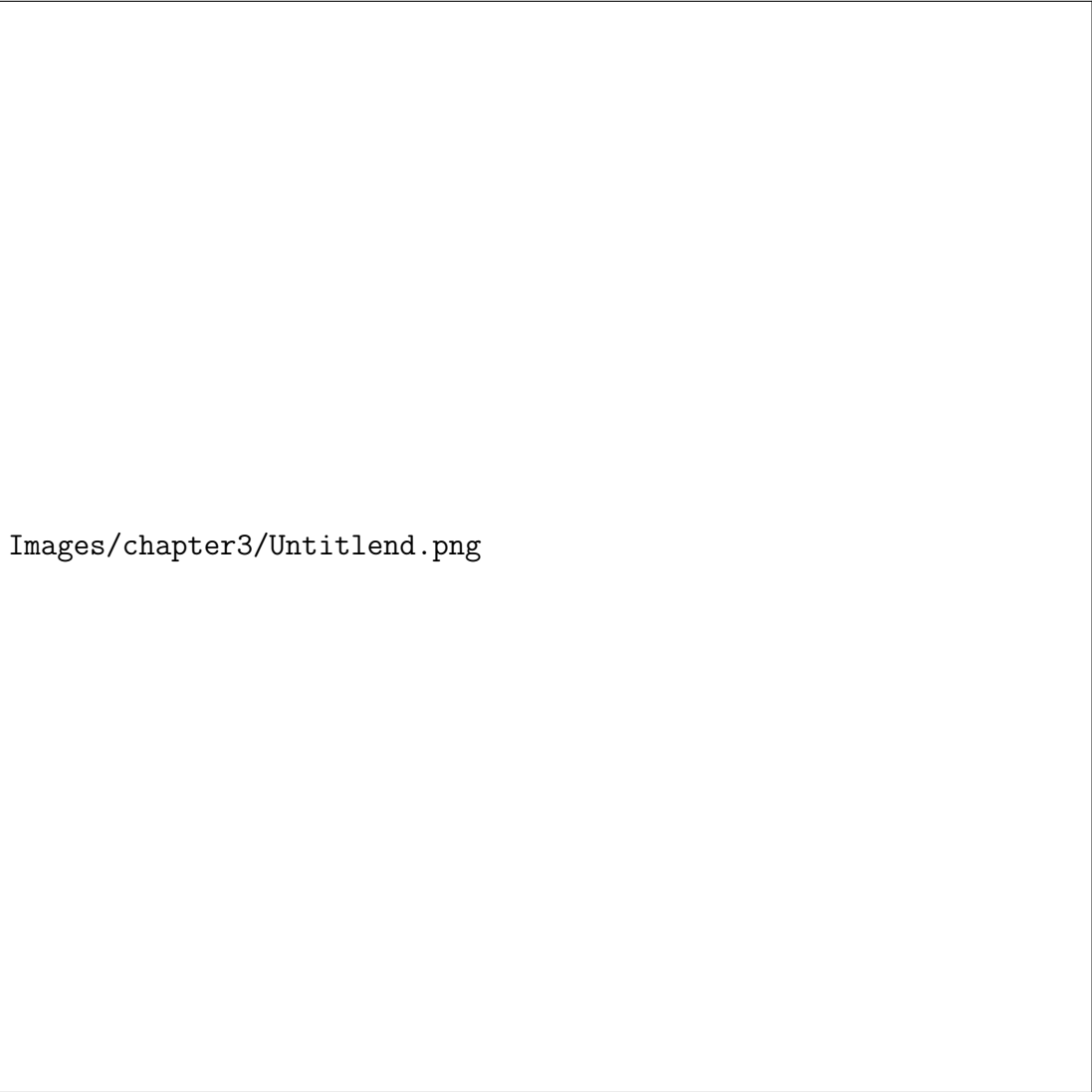
Pavan モデルでは、「MAEの速さ特性」を説明できないが分かったため、本章では、「観察者モデル」と呼ぶ計算モデルを構築し、「MAEの速さ特性」を数学上で定式化することである。本章は、神経心理学的研究に基づいて、MAEの速度特性を説明可能な神経メカニズムを明らかにするための「観察者モデル」を構築した。最初に「観察者モデル」の考え方を述べ、その後詳細な計算プロセスを述べる。

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/Untitled.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 $0 \sim 20^\circ / \text{s}$ 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 $1, 2, 3, \dots, 20^\circ / \text{s}$ ということを示す¹。 $^\circ / \text{s}$ の中で、 $^\circ$ 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略的に紹介する。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選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、神経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ルリングする。

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 (Ca^{2+}) 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 $MT_{pref}^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_0}$ 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 $MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_0}$ は式 (5.1) で表す。

$$MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_0} = e^{-\frac{(x_{stim} - x_{pref}^i)^2}{2\sigma_0^2}} \alpha_0 \quad (5.1)$$

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。

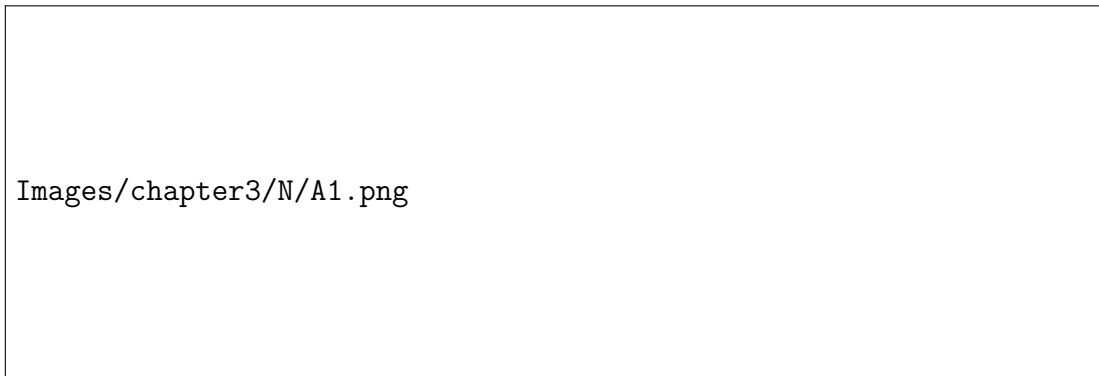


図 5.2: 異なる入力模擬運動刺激に対する模擬神経細胞の反応 (ア)

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。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する反応曲線と「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する反応曲線である。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する応答が異なるため、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 $MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_0}$ 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_{pref}^i 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。

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

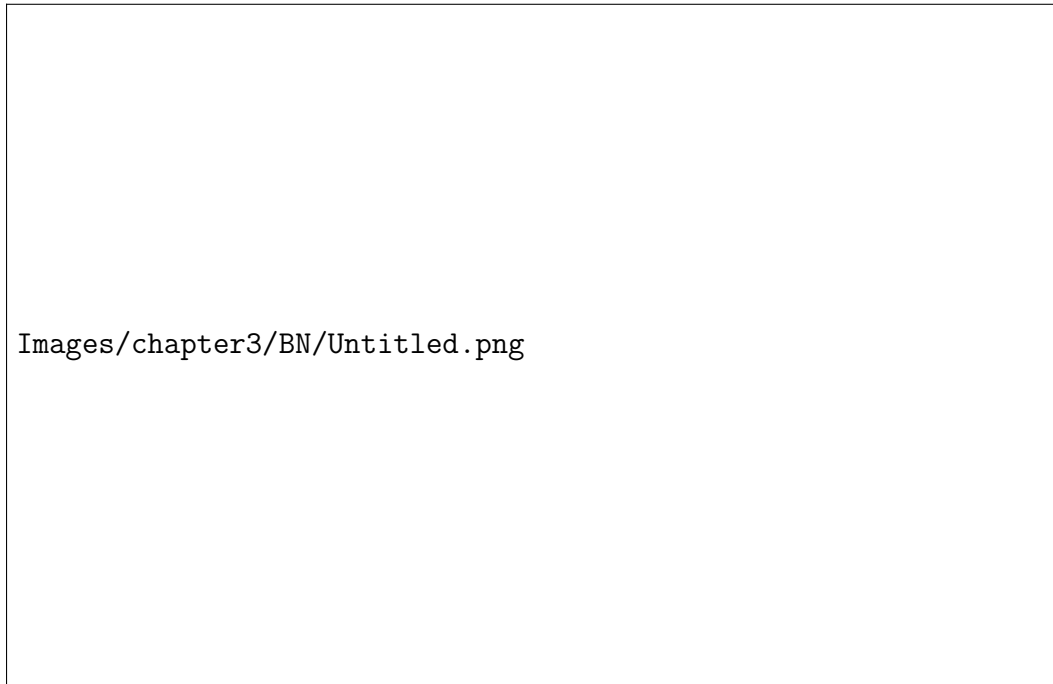


図 5.6: 速度 $x_{stim} = 5$ の入力模擬運動刺激に対する各模擬神経細胞の反応

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 $MT^i(x_{pref}^i, x_{stim}) | \alpha_0, \sigma_0$ 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 $MT_{(.)}^i(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})$ 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 $MT_{amplitude}^i$ 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 $MT_{variance}^i$ 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 $MT_{peak-shift}^i$ 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する反応曲線

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 $MT_{amplitude}^i(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})|_{A_a, \sigma_a, \sigma_0}$ は以下のように定義される:

$$\begin{aligned} & MT_{amplitude}^i(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})|_{A_a, \sigma_a, \sigma_0, \alpha_0} \\ &= MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\sigma_0, \alpha^{i, adapt}(x_{pref}^i, x_{adapt})|_{A_a, \sigma_a, \alpha_0}} \end{aligned} \quad (5.3)$$

その中,

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

$\alpha^{i, adapt}(x_{pref}^i, x_{adapt})|_{A_a, \sigma_a}$ 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、神経順応影響の下での模擬神経細胞 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。



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 $x_{adapt} = 2(^{\circ}/s)$ 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高さが低下する程度が最大である。

分散の変化 (variance) 分散の变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 $MT_{variance}^i(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})|_{\alpha_0, \sigma_0, A_v, \sigma_v}$ は、次のように定義される:

$$MT_{variance}^i(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})|_{\alpha_0, \sigma_0, A_v, \sigma_v} = MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_{\phi}^{i, adapt}(x_{pref}^i, x_{adapt})|_{\sigma_0, A_v, \sigma_v}} \quad (5.5)$$

$$\sigma_{\phi}^{i, adapt}(x_{pref}^i, x_{adapt})|_{\sigma_0, A_v, \sigma_v} = A_v \cdot \frac{e^{-\frac{(x_{pref}^i - x_{adapt})^2}{2\sigma_0^2}}}{\sigma_v} + \sigma_0 \quad (5.6)$$

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、非神経順応の下での模擬神経細胞 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、非神経順応の下での選好速度が 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 $MT_{peakshift}^i(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})|_{A_p, \sigma_p, \alpha_0, \sigma_0}$ は、次のように定義される。

$$\begin{aligned} & MT_{peakshift}^i(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})|_{A_p, \sigma_p, \alpha_0, \sigma_0} \\ &= MT^i(x_{pref}^{i, adapt}(x_{pref}^i, x_{adapt})|_{A_p, \sigma_p}, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_0} \end{aligned} \quad (5.7)$$

$$x_{pref}^{i, adapt}(x_{pref}^i, x_{adapt})|_{A_p, \sigma_p} = x_{pref}^i + e^{-\frac{(x_{pref}^i - x_{adapt})^2}{2\sigma_p^2}} \cdot A_p \cdot (x_{pref}^i - x_{adapt}) \quad (5.8)$$

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．



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 $x_{adapt} = 2(^{\circ}/s)$ であるため、選好速度 $x_{pref}^i = 2(^{\circ}/s)$ 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はズレが生じないが、選好速度 x_{pref}^i が $2^{\circ}/s$ 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 $MT_{(.)}^{i, recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t)$ (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。

$$MT_{(.)}^{i, recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t) = MT^i(x_{pref}^i, x_{stim}) - (MT^i(x_{pref}^i, x_{stim}) - MT_{(.)}^i(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt}))e^{-\frac{t}{\tau}} \quad (5.9)$$

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、神経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。この追加の仮定は「全体応答理論」に含まれる必要のあるものではない。

高さ変化（*amplitude*）の場合，

$$MT_{amplitude}^{i,recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_a, \sigma_a} = MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_0} - (MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_0} - MT_{amplitude}^i(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})|_{A_a, \sigma_a, \sigma_0})e^{-\frac{t}{\tau}} \quad (5.10)$$

分散変化（*variance*）の場合，

$$MT_{variance}^{i,recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_v, \sigma_v} = MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_0} - (MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_0} - MT_{variance}^i(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})|_{\alpha_0, \sigma_0, A_v, \sigma_v})e^{-\frac{t}{\tau}} \quad (5.11)$$

ピークシフト（*peak - shift*）の場合，

$$MT_{peakshift}^{i,recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t)|_{\alpha_0, \sigma_0, \tau, A_p, \sigma_p} = MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_0} - (MT^i(x_{pref}^i, x_{stim})|_{\alpha_0, \sigma_0} - MT_{peakshift}^i(x_{pref}^i, x_{stim}, x_{adapt})|_{A_p, \sigma_p, \alpha_0, \sigma_0})e^{-\frac{t}{\tau}} \quad (5.12)$$

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． $MT_{(.)}^{i,recover}(x_{pref}^i, x_{stim}, t)$ 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_{pref}^i はシミュレートニューロン i の選好スピードを表す．

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

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，

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

分散変化（*variance*）の場合，

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

ピークシフト（*peak - shift*）の場合，

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

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。

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

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 $T(x_{adapt})$ と書き直すことが可能である。つまり


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

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

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

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 に等しい時までには時間を「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
τ	模擬神経細胞の回復の時間係数
独立変数	意味
x_{pref}^i	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 $T_{(\cdot)}(x_{adapt})$ の各パラメータを計算する必要がある。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值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® GeForce™ GTX3060 (12 GB) のグラフィックカード, Intel® Core™ 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 Mathematica™ 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, 正值) 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	初期値 A	初期値 B	初期値 C	初期値 D
σ_0	2.12	3.21	1.06	5.21
α_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
τ	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*) $T_{(\cdot)}(x_{adapt})$ は式 (5.17) によって定義される隠関数である。したがって、 $T_{(\cdot)}(x_{adapt})$ を実験データに適合させる前に、筆者は各パラメータが $T_{(\cdot)}(x_{adapt})$ 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



Images/chapter7/amplitudeN/amplitudeN-0.png

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) $T_{(\cdot)}(x_{adapt})$ は式 (5.17) によって定義される隠関数である。したがって、 $T_{(\cdot)}(x_{adapt})$ を実験データに適合させる前に、筆者は各パラメータが $T_{(\cdot)}(x_{adapt})$ 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	初期値 A	初期値 B	初期値 C	初期値 D
σ_0	3.54	2.12	4.33	2.14
α_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
τ	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 の目的は、「観察者モデル」における MAE の速度特性を表現する $T_{(\cdot)}(x_{adapt})$ 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® GeForce™ GTX3060 (12 GB) のグラフィックカード、Intel® Core™ 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 Mathematica™ 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 $T_{(\cdot)}(x_{adapt})$ 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 $T_{(\cdot)}(x_{adapt})$ 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 Mathematica™ 13.1 (Inc. n.d.) の標準機能である `NonlinearModelFit[]` 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、 $T_{(\cdot)}(x_{adapt})$ 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、`NonlinearModelFit[]` 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。

$$FitFunction_{(.)}((*), x_{adapt}) := T_{(.)}, \quad (6.1)$$

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

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と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。 $\sigma_0 = 2.22, \alpha_0 = 30.9, A_a = 0.29, \sigma_a = 4.28, \tau = 1.4$ 及び $\epsilon = -0.0001$ 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係数 $R^2 = 0.9972$ 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, $\sigma_0 = 2.22, \alpha_0 = 30.9, A_a = 0.29, \sigma_a = 4.28, \tau = 1.4$ 及び $\epsilon = -0.0001$ の条件下で, 速度 $x_{adapt} = 1(^{\circ}/s)$ 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 6.3 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速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
τ	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)



図 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 $x_{adapt} = 1(^{\circ}/s)$ 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



図 6.4: 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 (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 ($V_{amplitude}^{recover}(0, x_{adapt}, 0)$)。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 の発生の中のモデル知覚速度 ($V_{amplitude}^{recover}(0, x_{adapt}, t)$) 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、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 に等しい時までを時間を「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

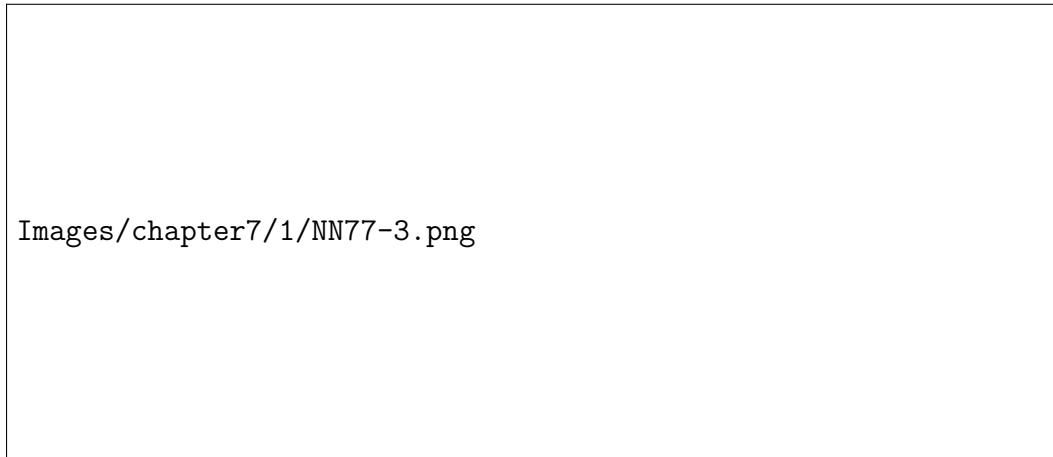


図 6.5: 順応前/後 ($x_{adapt} = 1(^{\circ}/s)$) 後の 0 速度の入力模擬運動刺激に対する各模擬神経細胞の反応の比較 (高さ変化神経順応パターン)

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表示されていない.

	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
α_0	21.9	12.54	0.12
τ	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 $x_{adapt} = 1(^{\circ}/s)$ 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速度に対する反応曲線は付録 A.1.2 に示す.

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



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 $x_{adapt} = 1(^{\circ}/s)$ 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 ($V_{variance}^{recover}(0, x_{adapt}, 0)$)。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 の発生の中のモデル

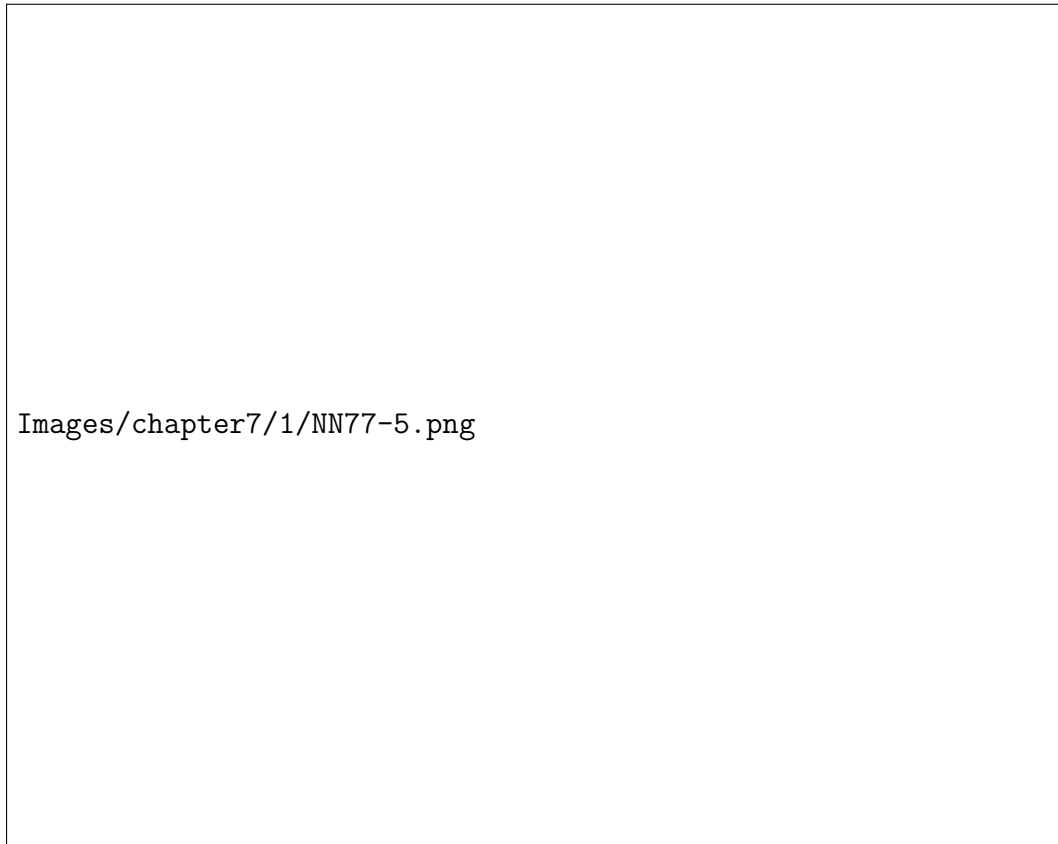
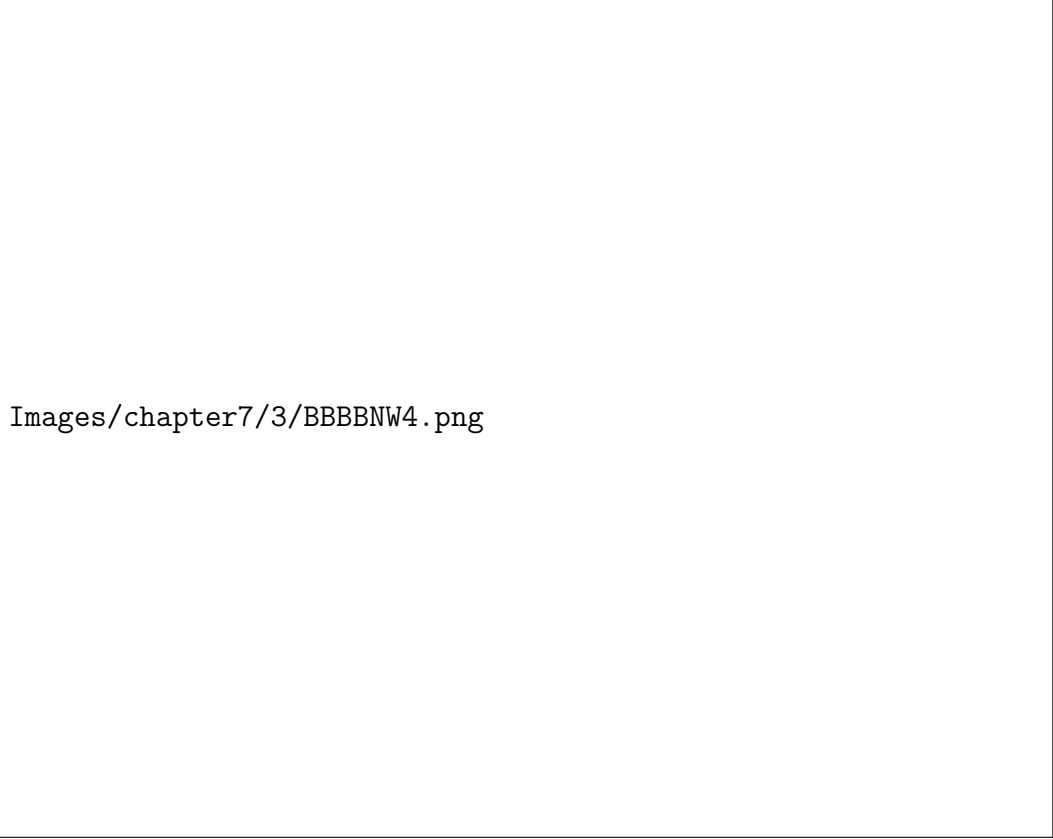


図 6.7: 異なる速度 x_{adapt} の順応模擬運動刺激の順応前/後における 0 速度の入力模擬運動刺激に対するモデル知覚速度の経時変化（高さ変化神経順応パターン）

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 ($T_{varianc}(x_{adapt})$) 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 $T_{varianc}(x_{adapt})$ 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係数 $R^2 = 0.9972$ 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係数 $R^2 = 0.9676$ 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。



図 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)



図 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)

Images/chapter7/3/BBBBNW3.png

図 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)

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)

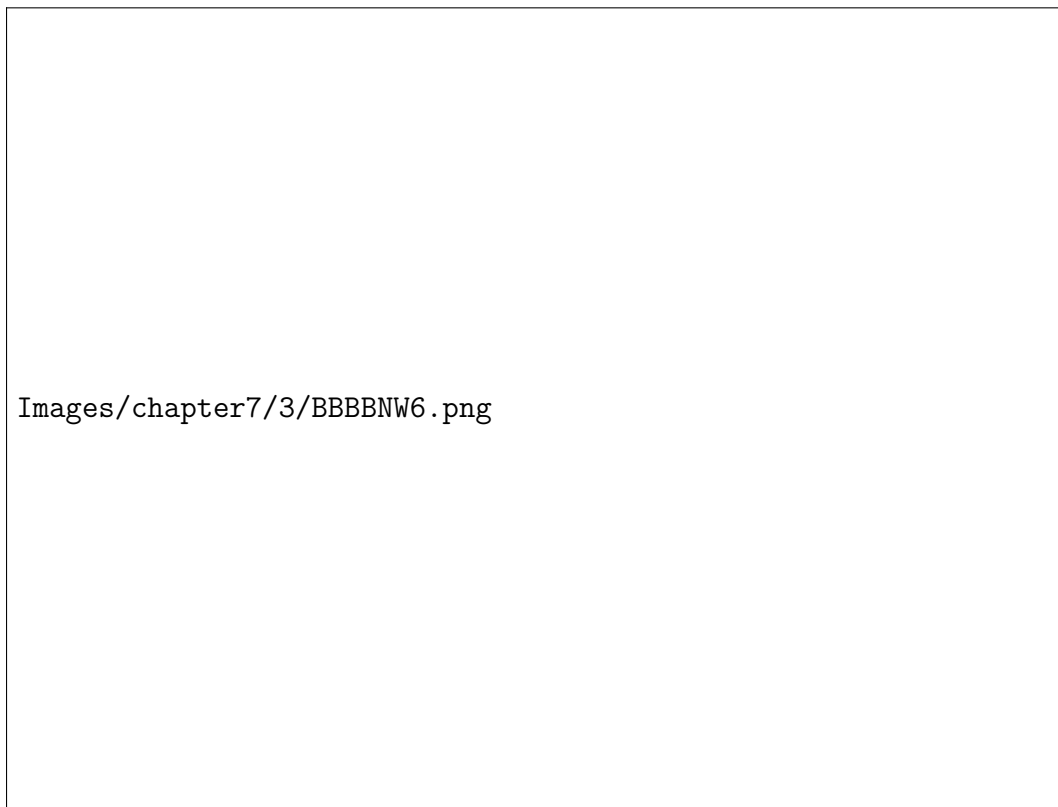



図 6.13: 異なる速度 x_{adapt} の順応模擬運動刺激の順応前/後における 0 速度の入力模擬運動刺激に対するモデル知覚速度の経時変化 (分散変化神経順応パターン)



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ン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」のチャン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」のチャン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 $4^\circ/\text{s}$ 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 numpy-compatible library for nvidia gpu calculations”. In: *31st confernce on neural information processing systems* 151.7.
- Pantle, Allan (1974). “Motion aftereffect magnitude as a measure of the spatio-temporal 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 Neuroscience* 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つてこそ、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。鳥居先生の授業に参加することで、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*)



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: $x_{adapt} = 9$ ($^{\circ}/s$) 順応後の反応曲線 (*amplitude*)

Images/appendix/2/AAPP9.png

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

Images/appendix/2/AAPP10.png

図 A.10: $x_{adapt} = 11$ ($^{\circ}/s$) 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*)

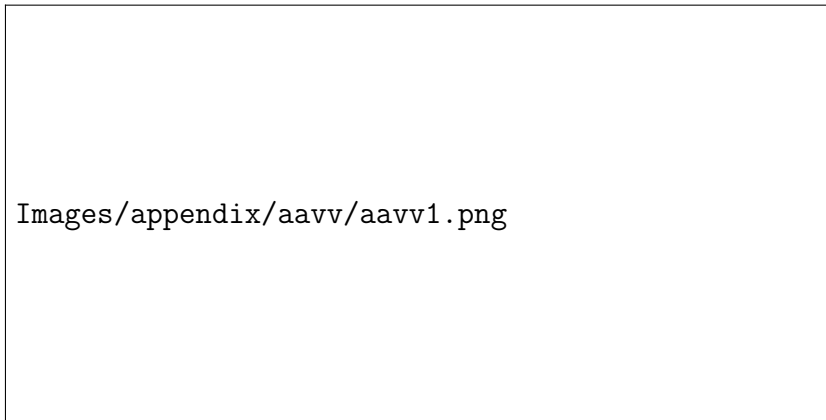


図 A.14: $x_{adapt} = 2$ (°/s) 順応後の反応曲線 (*variance*)



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: $x_{adapt} = 7$ ($^{\circ}/s$) 順応後の反応曲線 (*variance*)

Images/appendix/aavv/aavv7.png

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

Images/appendix/aavv/aavv8.png

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

Images/appendix/aavv/aavv9.png

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

Images/appendix/aavv/aavv10.png

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

Images/appendix/aavv/aavv11.png

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

Images/appendix/aavv/aavv12.png

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

Images/appendix/aavv/aavv13.png

図 A.26: $x_{adapt} = 14$ ($^{\circ}/s$) 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*)

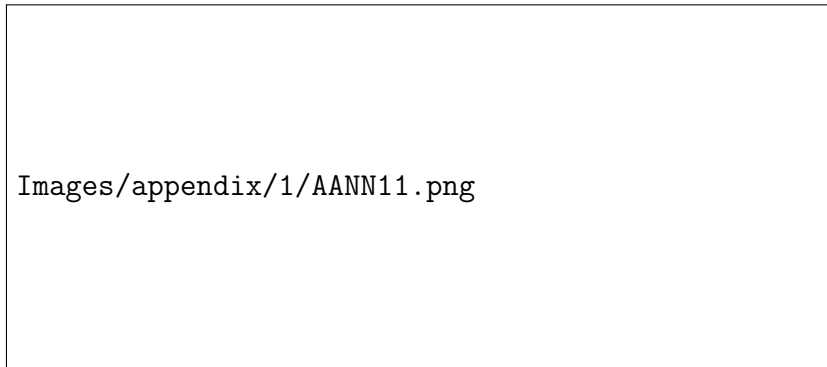


図 A.27: $x_{adapt} = 2$ ($^{\circ}/s$) 順応後の0速度への反応 (*amplitude*)

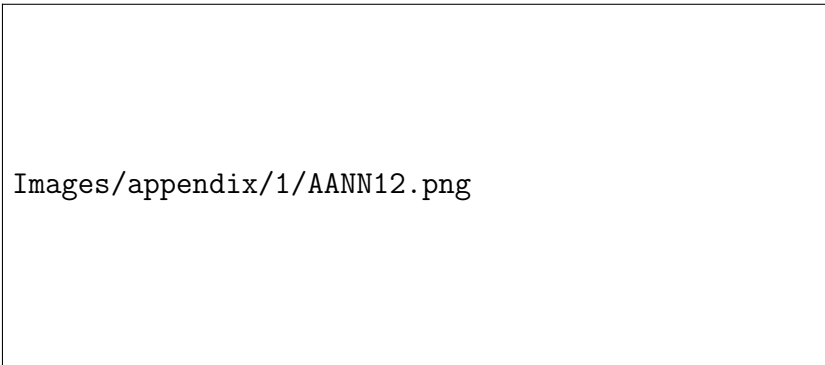


図 A.28: $x_{adapt} = 3$ ($^{\circ}/s$) 順応後の 0 速度への反応 (*amplitude*)

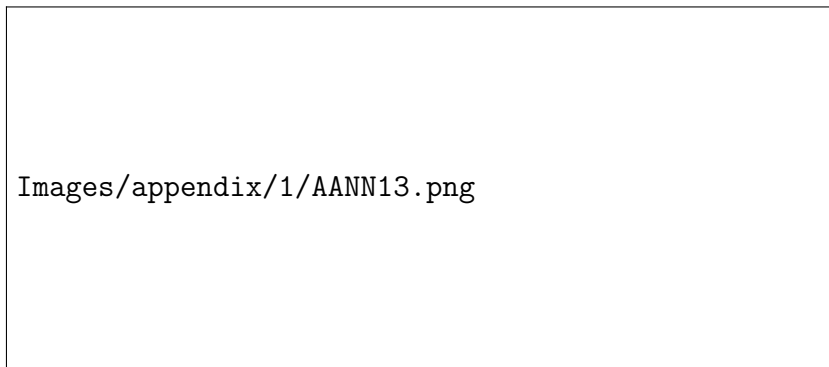


図 A.29: $x_{adapt} = 4$ ($^{\circ}/s$) 順応後の 0 速度への反応 (*amplitude*)

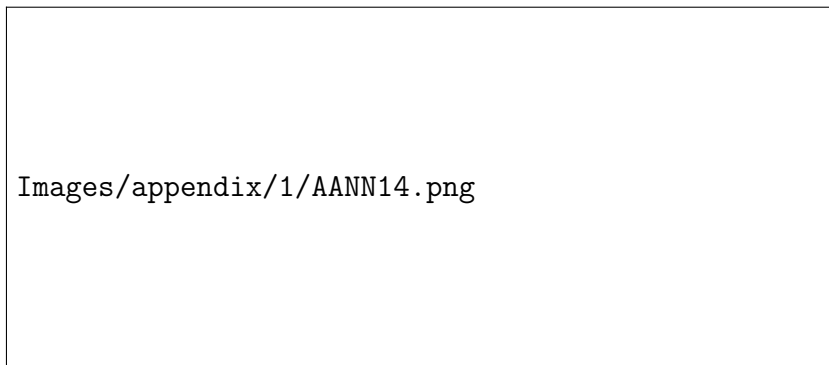


図 A.30: $x_{adapt} = 5$ ($^{\circ}/s$) 順応後の 0 速度への反応 (*amplitude*)

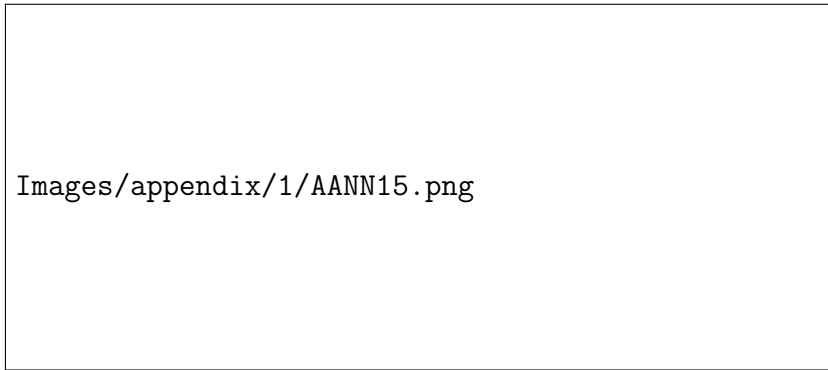


図 A.31: $x_{adapt} = 6$ ($^{\circ}/s$) 順応後の 0 速度への反応 (*amplitude*)

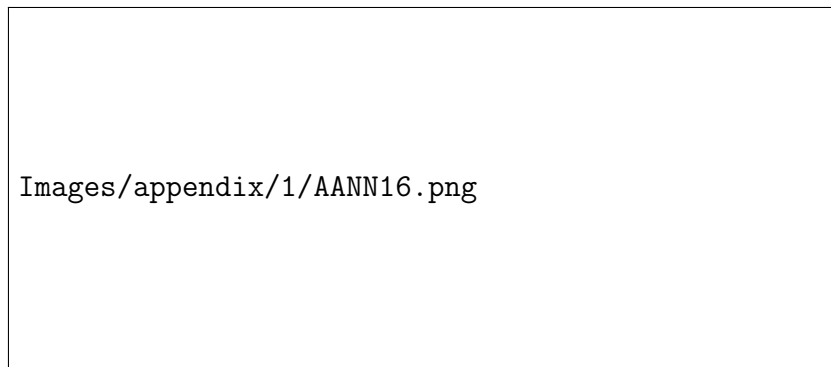


図 A.32: $x_{adapt} = 7$ ($^{\circ}/s$) 順応後の 0 速度への反応 (*amplitude*)

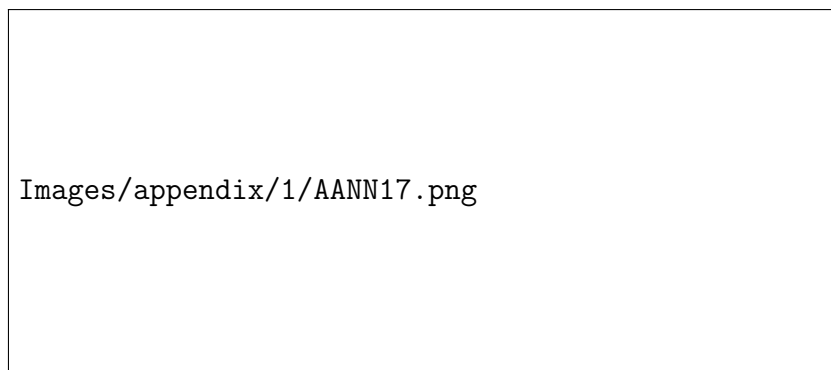


図 A.33: $x_{adapt} = 8$ ($^{\circ}/s$) 順応後の 0 速度への反応 (*amplitude*)

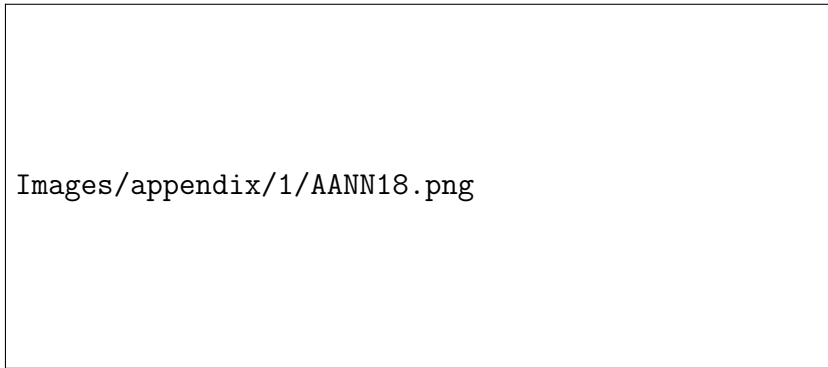


図 A.34: $x_{adapt} = 9$ ($^{\circ}/s$) 順応後の 0 速度への反応 (*amplitude*)

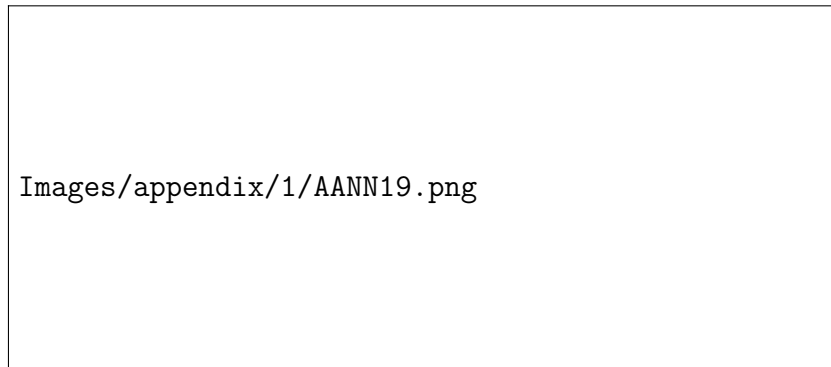


図 A.35: $x_{adapt} = 10$ ($^{\circ}/s$) 順応後の 0 速度への反応 (*amplitude*)

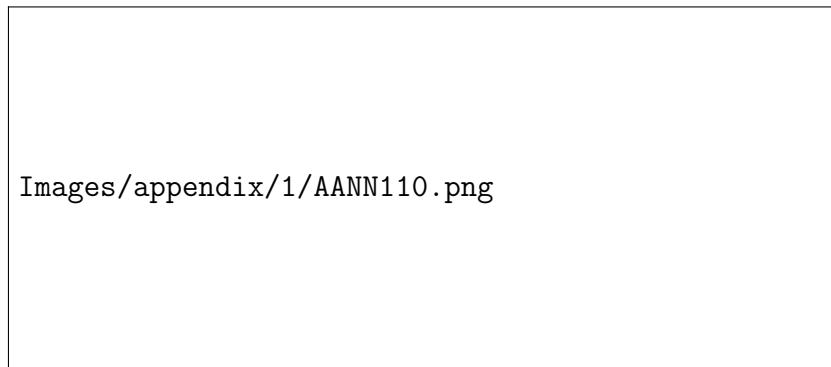


図 A.36: $x_{adapt} = 11$ ($^{\circ}/s$) 順応後の 0 速度への反応 (*amplitude*)

Images/appendix/1/AANN111.png

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


Images/appendix/1/AANN112.png

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

Images/appendix/1/AANN113.png


図 A.39: $x_{adapt} = 14$ ($^{\circ}/s$) 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: $x_{adapt} = 2$ ($^{\circ}/s$) 順応後の0速度への反応 (*variance*)



Images/appendix/aavv1/aavv112.png

図 A.41: $x_{adapt} = 3$ ($^{\circ}/s$) 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*)



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



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



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*)



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



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