

視覚における時間的唸り現象

滝浦孝之

(受付 2006年10月10日)

周波数がわずかに異なる2つの波を加算すると、それらの周波数の差に等しい周波数を持つ波が発生する。これが唸り (beat) である。2つの波がともに正弦波の場合、唸りの最大振幅と最小振幅はそれぞれ両者の振幅の和と差に等しい。聴覚研究や音楽の分野では唸りはよく知られた現象であり、唸り周波数が2つの音の周波数差に等しいという性質を利用して楽器の調律が行われる場合もある。

空間次元での唸りと時間次元での唸り

視覚の領域での唸り現象は、空間周波数次元におけるものが一般に知られている。この現象は格子などの空間的な繰り返しパターンを複数重ねて提示した際に規則的な縞模様として観察されるもので、モアレあるいは干渉縞と呼ばれている。モアレは印刷物や CRT 画面の画質を低下させるものとして嫌われるが、一方で絵画や位置の検出、体の歪みの検査などに利用される場合もある。またこのようにして発生する空間的唸りは、その周波数のフーリエエネルギーを欠く。ところが空間的唸りは、それと周波数の近い空間周波数パターンをマスクすることが見出されている (Henning, Hertz, & Broadbent, 1975)。このため、近年、視覚系の空間周波数応答における非線形性という観点から、空間的唸りに関する多くの研究がなされるようになった (Badcock & Derrington, 1987, 1989; Burton, 1973; Cropper, 1994; Cropper & Derrington, 1994; Logvinenko, 1990; Willis, Smallman, & Harris, 2000)。

しかし視覚においても、聴覚と同様、時間的な唸り現象が存在し、その研究の歴史は空間的な唸り現象よりも長い。本稿では、この視覚における時間的な唸り現象について行われた研究に関して述べる。

知覚的唸りの周波数

まず、知覚的な唸りの周波数が、物理的なそれと一致するかという問題がある。これに関して Baich & Levi (1989) は、唸りのリズムをタッピングにより測定し、両眼分離提示され

た2つのフリッカーの周波数差と知覚された唸りの周波数とは $r = .99$ の高い相関を示すことを見出した。従って物理的な唸りに対応して主観的な唸りが生じていることが強く示唆される。また Karrer & Clausen (1969) は、知覚的な唸りの周波数は網膜位置や刺激の大きさの影響を受けないことを見出した。ただし Karrer (1967) は、唸りの見かけの周波数は唸り周波数自体にわずかに依存し、物理的な唸り周波数が高い場合、知覚的な唸りの周波数は物理的な唸りの周波数よりわずかに低く、また物理的な唸り周波数が低い場合はこの逆となる傾向があることを指摘している。

単眼・両眼視と両眼分離視での唸りの知覚内容

唸りは単眼視でも両眼分離視でも明瞭に観察される (Attneave & MacReynolds, 1950)。これに関して、Baich & Levi (1989) は、刺激が左右の網膜の非対応点に落ちた場合、唸りは知覚されないことを見出している。また Baich & Levi (1988) は 18 Hz と 20 Hz の正弦波フリッカーを両眼分離提示した場合の VEP には 2 Hz の唸り成分が含まれることを報告している。しかし唸りの知覚内容は、単眼視・両眼視と両眼分離視とでは大きく異なる。

Baich & Levi (1989) は、Ganzfeld あるいはそれに近い2つの正弦波を両眼分離提示して 2 Hz の唸りを発生させた。この唸りは律動的ではあったものの、必ずしも正弦波的ではなかった。フリッカーの変調度が大きい場合、唸りとしての明るさの変調は一様野全体にわたって知覚された。この場合、唸りは運動の印象を伴い、視野内を前後左右に掃引する感じであった。これは多く、自動車のワイパーの往復運動に類似した印象と報告されたが、明らかな奥行き方向の運動印象をも伴うものであった。この運動印象はかなり強烈であり、一部の観察者には吐き気を催させるほどのものであったという。フリッカーの変調度が5%未満の場合には、唸りは刺激の中央寄りの領域において観察され、また唸りは単に明るさの変調として感じられ、運動印象は生じなかった。この場合、唸り自体は変調度が2%でも観察された。

単眼視では、唸りは緩やかで律動的な明るさの変調として知覚されるのみで、両眼分離視において報告された運動や奥行きの印象を欠き、吐き気のような内臓感覚も惹起しなかった。

O'Shea & Blake (1986) は平均輝度が 13.91 cd/m^2 で変調度が 0.3 の 4 Hz のフリッカーと 0.5, 1, 2, 4, 8, 16 Hz のフリッカーの合成刺激の見えについて調べた。フリッカーは全視野を覆う大きなものであった。この場合、合成刺激を構成する2つのフリッカーの周波数の間の不規則な周波数で視野の明るさが変調しているように見えた。唸りは時に明瞭に知覚された。両眼視と両眼分離視は、フリッカーの周波数が低ければ類似した知覚内容を生じさせた。フリッカーの周波数が高ければ、両眼視での唸りは両眼分離視での唸りよりも規則的なものであったが、その差はわずかなものであり、ナイーブな観察者はこれら2つの観察

条件の違いを区別できないほどであった。両眼視と両眼分離視とで唸りの見えが類似したものであるとの報告は、Karrer (1968) によってもなされているが、彼の実験で観察された唸りの知覚内容は、O'Shea & Blake (1986) のものと異なるようである。Karrer (1968) は唸りの見えの特徴として、運動、明るさの変化、ちらつき、線分パタンの出現、色の変化などを挙げているが、最も顕著に認められたものは、ゆっくりとした運動であったという。すなわち、明るいスポット、格子状のパタン、放射状の線分、あるいは紫色がかかったスポットが収縮・拡張運動を繰り返し、また奥行き方向での運動も知覚された。全体として楕円形の回転運動の印象が強かったという。なお Karrer の実験では、これらの唸りの知覚は40歳以上の観察者ではより困難であったというが、これは加齢により視覚系の時間的応答特性が低下するためであろう (Fiorentini, Porciatti, Morrone, & Burr, 1996; Spear, 1993; Trick & Silverman, 1991)。

CFF 以上の刺激は知覚的唸りを発生させるか

Karrer (1969) は、20 Hz と21 Hz の2つのフリッカーを両眼分離提示した場合、両者が単独でちらついて知覚されるならば、両者の輝度が $2-3 \log$ 単位程度異なっても明瞭な唸りが知覚されることを示した。この場合、唸り周波数は2つの刺激の強度差から独立であった。これは、明るさを処理する経路と、周波数に関する情報を処理する経路とが、視覚系内で比較的独立していることを示唆する。また彼は、一方の刺激の強度を減少させ、その刺激が融合して見えるようにすると、他方の刺激がちらついて知覚されていても唸りは生じなくなると報告している。融合周波数以下のフリッカーが知覚的唸りを生じさせないことは、丸山・高橋・松村 (1976) によっても報告されている。しかし Schwarz (1943) は、各々融合して知覚される $8.2^\circ \times 4.1^\circ$ の大きさでデューティ比 1:4 の2つの矩形波フリッカー (周波数比 12:13) を両眼分離提示した場合、明瞭な唸りが知覚されると述べており、Karrer (1967) 自身も、融合周波数よりわずかに高い周波数の刺激に対して、唸りとは異なるものの、ある種の明るさの律動が知覚される場合があることを認めている。主観的に融合して見えるフリッカーに対して視覚系が追従応答を示すことは、マスキング実験の結果によっても示唆されており (Boynton, Sturr, & Ikeda, 1961)、またネコの網膜神経節細胞と LGN の神経は、平均輝度 150 cd/m^2 、変調度53%のフリッカーの周波数が100 Hz 以上で明瞭な追従応答を示すという報告もある (Eysel & Burandt, 1984)。

Karrer (1969) はまた、一方のフリッカーの周波数を 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40 Hz とし、1 Hz の唸りが生じるように他方のフリッカーの周波数を設定した場合、フリッカーの周波数が高くなるほど唸りの明るさが減少することを見出した。一方のフリッカーの周波数

を10, 25, 45 Hz とし, 0.5, 1, 2 Hz の唸りが生じるようにもう一方のフリッカーの周波数を設定した場合には, 唸り周波数が大きくなるにつれ, 唸りの明るさは低下した。

知覚的唸りの生起する視覚系内の段階

Burns & Elsner (1995) は直径 90°, 平均照度 7000 td の正弦波フリッカーを用い, フリッカー閾と唸りの検出閾との関係について調べた。唸りの周波数は 2 Hz だった。その結果, フリッカー順応が生じていない場合の唸りの検出閾は, フリッカー閾より 0.1–0.3 log 単位分高くなった。しかし, 2 Hz または 24 Hz, あるいは 23 Hz と 24 Hz の合成波に順応した後では, フリッカー閾においてすでに唸りが観察された。これは, 唸り周波数に対する感度がフリッカー順応によってあまり低下しないためである。このことは, 視覚系内において唸り信号が発生するのは, 時間的順応の少なくとも 1 つの段階より前の段階においてであることを示唆する。Baich & Levi は次いで, 唸りの振幅が視野内の局所的な輝度変調と結びついていないか調べるため, 刺激サイズを縮小して実験を行った。その結果, フリッカー順応なしでの唸り検出閾とフリッカー閾との差は減少した。このことから彼らは, 時間的順応の最終段階より前に, 唸りの知覚を生起させる非線形的な処理段階が少なくとも 1 つ存在すると考えた。さらに, 高周波数領域でのコントラスト感受性の低下 (Kelly, 1961) が唸り検出閾とフリッカー閾のいずれに対しても同様にみられたことから, この非線形的処理段階は, 受容器より後の視覚系内に位置すると推測した。

Hammett & Smith (1994) は, 2 Hz, 4 Hz, 7 Hz のそれぞれの唸り周波数を持つ 2 c/deg の正弦波格子は 2 Hz と 4 Hz の 2c/deg の正弦波格子をマスクしないことを見出した。一方, 空間的唸りのマスキング効果ははっきり認められた。視覚系の周波数応答特性は時間次元と空間次元で類似していることがしばしば指摘されるが (例 Robson, 1966), この結果は, コントラスト変調の処理が両次元で質的に異なることを示す。一方, 唸り周波数に対する順応効果は時間次元, 空間次元のいずれでも認められなかった。しかしこれは, 空間的コントラストの変化を検出するメカニズムと類似した時間的メカニズムが存在することを意味するものではない。Badcock & Derrington (1987) は, 空間周波数の異なる 2 つの刺激を両眼分離提示しても空間的唸りが観察されないことを示したが, Baich & Levi (1988) は, 時間周波数の異なるフリッカーを別々の眼に提示すると時間的唸りが知覚されることを見出しており, 時間次元と空間次元とで, 視覚的唸りは共通の起源を持たないと考えられる。なお Hammett & Smith (1994) は, Burton (1973) で空間的唸りによる順応効果が観察されたのは, 極端にコントラストの高い刺激を用いたためであろうという。このような刺激事態では, 非常に初期の段階, 恐らくは網膜レベルにおいて明るさの非線形性すなわち歪成分を生じ, それに

よって皮質での処理の初期段階での低振幅の歪成分が発生し、それが空間的唸りの順応効果を生じさせたのかもしれない。しかし中程度以下の刺激コントラストでは、視覚系の末梢レベルにおいて歪成分が生じ、それが皮質中に応答の歪成分を発生させたとしても、その振幅は測定できるほどのマスキング効果や順応効果を生じさせるには十分なレベルではないと推測される。

Carlson & He (2000) は正弦波状に輝度変調する赤と緑の内向きの三角形を両眼分離提示し、二つの刺激の周波数が異なっている場合に、視野闘争と同時に唸りによる明るさの変調が知覚されるかどうか、2AFC により判断させた。その結果、強力な視野闘争が生じていたにもかかわらず、実験参加者は95%以上の正答率で唸りを含む時間窓を選択することができた。この結果は、一方の目に提示された刺激しか見えていないにもかかわらず、他方の目に提示されながらも抑制のため知覚されない刺激の輝度変調の情報（周波数と位相）が、見えている刺激の情報と相互作用することを意味する。このことから彼らは、輝度変調に関する情報は、視覚系の大細胞経路で、また色と形の情報は小細胞経路によりそれぞれ伝達・処理され、色と形の情報の両眼間での不一致による視野闘争も小細胞経路中で生じると推測している。Livingstone & Hubel (1987) は、等輝度刺激は融合しやすく、また高空間周波数域では視野闘争の過程が崩れるという知見に基づいて、視野闘争は大細胞経路中で生じると推測した。しかし Kulikowski (1992) は両眼分離提示された高コントラストの色刺激に対して強い視野闘争が生じることを報告しており、また O'Shear & Williams (1996) は青錐体により処理される等輝度刺激が視野闘争を生じさせることを報告している。このことから Carlson & He (2000) は、Livingstone & Hubel (1987) の、視野闘争は大細胞経路中で生じるとの主張の根拠は適切でないとしている。

電気刺激あるいは電気刺激と光による知覚的唸り

網膜に光刺激を提示する代わりに、目に微弱な電流を通電しても光覚が生ずることが知られている。適刺激である光は受容器細胞を刺激するが、不適刺激である電気刺激は、受容器以降の網膜内のニューロンを直接刺激すると考えられている。電気刺激を提示して視覚系の応答、さらには視覚的な諸現象の発生機序について検討しようとする試みは、今日ではほとんどないが（例 Broekhuijsen & Veringa, 1977; Shostak & Stepanyan, 1981）、戦前から1960年頃にかけては相当数のものがみられた（Gebhard, 1952; 小谷津, 1962; 本川, 1948; 東北大学医学部生理学第二教室, 1966）。電気刺激は唸りの研究においても用いられた。

Schwarz (1940) は、電気刺激によって知覚的唸りが発生することを見出した。彼は100–110 Hz の周波数の異なる2つの正弦波交流電流を目に通電し、明瞭な唸りを観察した。

用いられた交流に対する臨界融合周波数は 90–110 Hz であった。フリッカー光の提示と同時に交流電流を目に通電すると、両者の周波数差が 1–2 Hz 程度の場合に唼りが知覚されることは Schwarz (1938) により見出されているが、これはわれわれの知る限り、知覚的唼り現象の最初の報告である。光刺激と電気刺激の同時提示による知覚的唼りについては、のちに Brindley (1962) により詳しい検討がなされた。彼は直径 48° 、デューティ比 1 : 15 の矩形波フリッカー（これは 1 : 3 や 1 : 1 でも結果は同様であった）と正弦波交流電流あるいは電気パルス列とを観察者の一方の目に同時提示して、視野内に生起する現象を報告させた。フリッカーの周波数がおよそ 90 Hz 未満で電気刺激の周波数がそれとほとんど同じ場合、フリッカーの領域全体の明滅として唼りが観察された。唼りは電気刺激の周波数がフリッカーの基本周波数の整数倍となった場合にも観察された。これは Clausen & Vanderbilt (1957) も報告している。この場合、電気刺激がおよそ 100 Hz 未満ならば、唼りは基本周波数間の唼りと同様の見えを呈したが、100 Hz 以上ではフリッカーの領域内にある種の空間的パターンが出現し、それが規則的に運動するのが知覚された。この空間的パターンの形状は電流値により変化した。またフリッカーの臨界融合周波数は約 75–95 Hz（平均照度 20000 td 時）であったが、フリッカーが 90–120 Hz で電気刺激もそれとほぼ同じ周波数の場合にも、唼りは観察された。さらに驚くべきことに、フリッカーが 40 Hz で電気刺激が 441 Hz の場合にも、1 Hz の唼りが観察可能であった。これらのことは、フリッカーの周波数が高く、それに対する視覚系の応答の振幅がちらつきの知覚に必要なレベル以下にまで低下した場合でも、フリッカーによる周期的信号は、少なくとも光に対する神経信号と電気刺激とが相互作用する視覚系内の段階までは保たれることを意味するが、Clausen & Vanderbilt (1957) では、フリッカーと電気刺激の両方が融合周波数以下でなければ唼りは生じなかった。

引用文献

- Atneave, F., & McReynolds, P. (1950). A visual beat phenomenon. *American Journal of Psychology*, **63**, 107–110.
- Badcock, D. R., & Derrington, A. M. (1987). Detecting the displacements of spatial beats: a monocular capability. *Vision Research*, **27**, 793–797.
- Badcock, D. R., & Derrington, A. M. (1989). Detecting the displacements of spatial beats: no role for distortion products. *Vision Research*, **29**, 731–739.
- Baich, L. W., & Levi, D. M. (1988). Evidence for nonlinear binocular interactions in human visual cortex. *Vision Research*, **28**, 1139–1143.
- Baich, L. W., & Levi, D. M. (1989). Binocular beats: psychophysical studies of binocular interaction in normal and stereoblind humans. *Vision Research*, **29**, 27–35.
- Boynton, R. M., Sturr, J. F., & Ikeda, M. (1961). Study of flicker by increment threshold technique. *Journal of the Optical Society of America*, **51**, 196–201.
- Brindley, G. S. (1962). Beats produced by simultaneous stimulation of the human eye with intermittent light and intermittent or alternating electric current. *Journal of Physiology*, **164**, 157–167.

- Broekhuijsen, M. L., & Veringa, F. T. (1977). The threshold of electrical phosphene in relation to Rashbass' model. *Vision Research*, **17**, 157–161.
- Burns, S. A., & Elsner, A. E. (1995). Detection of temporal beats at flicker threshold. *Perception*, **24**, *Supplement*, 24–25.
- Burton, G. J. (1973). Evidence for non-linear response processes in the human visual system from measurements on the thresholds of spatial beat frequencies. *Vision Research*, **13**, 1211–1225.
- Carlson, T. A., & He, S. (2000). Visible binocular beats from invisible monocular stimuli during binocular rivalry. *Current Biology*, **10**, 1055–1058.
- Clausen, J., & Vanderbilt, C. (1957). Visual beats caused by simultaneous electrical and photic stimulation. *American Journal of Psychology*, **70**, 577–585.
- Cropper, S. J. (1994). Velocity discrimination in chromatic gratings and beats. *Vision Research*, **34**, 41–48.
- Cropper, S. J., & Derrington, A. M. (1994). Motion of chromatic stimuli: first-order or second-order? *Vision Research*, **34**, 49–58.
- Eysel, U. T., & Burandt, U. (1984). Fluorescent tube light evokes flicker responses in visual neurons. *Vision Research*, **24**, 943–948.
- Fiorntini, A., Porciatti, V., Morrone, M. C., & Burr, D. C. (1996). Visual aging: unspecific decline of the responses to luminance and colour. *Vision Research*, **36**, 3557–3566.
- Gebhard, J. W. (1953). Motokawa's studies on electric excitation of the human eye. *Psychological Bulletin*, **50**, 73–111.
- Hammett, S. T., & Smith, A. T. (1994). Temporal beats in the human visual system. *Vision Research*, **34**, 2833–2840.
- Henning, G. B., Hertz, B. G., & Broadbent, D. E. (1975). Some experiments bearing on the hypothesis that the visual system analyzes spatial patterns in independent bands of spatial frequency. *Vision Research*, **15**, 887–899.
- Karrer, R. (1967). Visual beat phenomena as an index to the temporal characteristics of perception. *Journal of Experimental Psychology*, **75**, 372–378.
- Karrer, R. (1968). Visual beats: phenomenology and preliminary data as a function of age. *Psychonomic Science*, **11**, 269–270.
- Karrer, R. (1969). Visual beats: differential brightness of the stimuli and estimation of brightness. *Vision Research*, **9**, 429–433.
- Karrer, R., Clausen, J. (1969). Visual beats: preliminary observations of perceived rate as a function of retinal locus stimulated. *Perception & Psychophysics*, **5**, 163–164.
- Kelly, D. H. (1961). Visual responses to time-dependent stimuli. I. Amplitude sensitivity measurements. *Journal of the Optical Society of America*, **51**, 422–429.
- 小谷津孝明 (1962). 網膜誘導に関する諸研究 心理学研究, **33**, 266–277.
- Kulikowski, J. J. (1992). Binocular chromatic rivalry and single vision. *Ophthalmic and Physiological Optics*, **12**, 168–170.
- Livingstone, M. S., & Hubel, D. H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience*, **7**, 3416–3468.
- Logvinenko, A. D. (1990). Nonlinear analysis of spatial vision using first-and second-order volterra transfer functions measurement. *Vision Research*, **30**, 1231–1257.
- 丸山欣哉・高橋 誠・松村正美 (1976). 閾上フリッカー視の一効果 (Visual beats) 東北心理学研究, **26**, 35–36.
- 本川弘一 (1948). 感覚の生理学的基礎 科学, **18**, 526–537.
- O'Shea, R. P., & Blake, R. (1986). Dichoptic temporal frequency differences do not lead to binocular rivalry. *Perception & Psychophysics*, **39**, 59–63.
- O'Shea, R. P., & Williams, D. R. (1996). Binocular rivalry with isoluminant stimuli visible only via short-wavelength-sensitive cones. *Vision Research*, **36**, 1561–1571.
- Robson, J. G. (1966). Spatial and temporal contrast-sensitivity functions of the visual system. *Journal of the Optical Society of America*, **56**, 1141–1142.

- Schwarz, F. (1938). Ueber die Wirkung von Wechselstrom auf das Sehorgan. *Zeitschrift für Sinnesphysiologie*, **67**, 227–244.
- Schwarz, F. (1940). Ueber die Reizung des Sehorgans durch niederfrequente elektrische Achwingungen. *Zeitschrift für Sinnesphysiologie*, **68**, 92–118.
- Schwarz, F. (1943). Ueber die binokulare Summation von Flimmerlicht. *Zeitschrift für Sinnesphysiologie*, **70**, 22–29.
- Shostak, V. I., & Stepanyan, E. B. (1981). Mechanisms of visual temporal discrimination of stimuli. *Human Physiology*, **7**, 258–261.
- Spear, P. D. (1993). Neural bases of visual deficits during aging. *Vision Research*, **33**, 2589–2609.
- 東北大学医学部生理学第二教室 (1966). 本川教授業績目録 東北大学医学部生理学第二教室
- Trick, G. L., & Silverman, S. E. (1991). Visual sensitivity to motion-age-related changes and deficits in senile dementia of Alzheimer type. *Neurology*, **41**, 1437–1440.
- Willis, A., Smallman, H. S., & Harris, J. M. (2000). Comparing contrast-modulated and luminance-modulated masking: effects of spatial frequency and phase. *Perception*, **29**, 81–100.

Summary

Temporal Beats in Vision

Takayuki Takiura

The bibliographical study on the visual beats in the temporal domain was presented. Review was given for the experimental studies on the following matters: the apparent frequency of the beats, differences in the percepts of the beat between the monocular or binocular viewing and the dichoptic viewing, the beats caused by the flicker above CFF, the stages in the visual system in which the beats is generated, and the beats produced by the electric current.