社団法人 電子情報通信学会
THE INSTITUTE OF ELECTRONICS,
INFORMATION AND COMMUNICATION ENGINEERS

信学技報
TECHNICAL REPORT OF IEICE

サル V4 野神経細胞における両眼視差選択性と大きさ選択性の相互関係

田中 慎吾† 藤田 一郎‡

†, ‡ 大阪大学大学院生命機能研究科 〒560-8531 大阪府豊中市待兼山町 1-3

E-mail: †stanaka@bpe.es.osaka-u.ac.jp, ‡fujita@fbs.osaka-u.ac.jp

あらまし 観察者から物体までの距離が変化するとその物体の網膜投影像の大きさが変化するにも関わらず、ヒトはその物体の大きさをほぼ一定であると知覚することができる。これは大きさ恒常性と呼ばれる知覚現象であり、脳は網膜投影像の大きさと物体までの距離を用いて、物体の大きさを計算していると考えられている。本研究では距離情報として両眼視差に注目し、サル V4 野における両眼視差表現と大きさ表現の関係を調べた。単一細胞活動を記録した結果、約半数の細胞で両眼視差選択性と大きさ選択性の間に相互作用がみられた。この相互作用は、ヒトを被験者として行った心理物理学実験の結果と一致していた。これらの結果は、大きさ恒常性に対する V4 野の寄与を示唆する。

キーワード サル、視覚野、両眼視差、大きさ知覚、大きさ恒常性

Interactions between binocular disparity and size tuning in the macaque area V4

Shingo Tanaka† and Ichiro Fujijta‡

†, ‡ Graduate School of Frontier Biosciences, Osaka University

1-3 Machikaneyama, Toyonaka, Osaka, 560-8531, Japan

E-mail: †stanaka@bpe.es.osaka-u.ac.jp, ‡fujita@fbs.osaka-u.ac.jp

Abstract The perceived size of an object remains relatively stable despite changes in the size of retinal images accompanying changes in distance from the observer. In this perceptual phenomenon (size constancy), the brain uses distance information for calibrating the perceived size. Binocular disparity provides a clue about distance. To examine interaction between binocular disparity and stimulus size information, we recorded neuronal responses in the macaque cortical are V4. Half of V4 cells showed significant interaction between the tunings for binocular disparity and size. This behavior of V4 cells was consistent with psychophysical performance of human observers. The results suggest that V4 cells contribute to size constancy.

Keyword Monkey, Visual area, Binocular disparity, Size perception, Size constancy

1. 背景

1.1. 大きさ恒常性

ある物体までの距離が変化すると、その物体の網膜投影像の大きさは変化する。しかし、ヒトはその物体の大きさが一定であると知覚できる。この心理現象は大きさ恒常性と呼ばれる[1]。物体の物理的な大きさを知覚するためには、その物体が与える網膜投影像の大きさに加え、物体までの距離が必要である。脳は物体までの距離と、網膜投影像の大きさを利用することによって、その物体の大きさを見積もっている。

距離に関する視覚手がかりとして、様々なものがある。単眼像に含まれる距離情報としては、テクスチャーの勾配や、絵画的距離手がかりなどが利用されている。しかし、これらの距離情報は正確性に欠け、解が一つに定まらない。単眼像に含まれる距離情報に加え、両眼が必要となる距離情報を利用することで、距離の推定を正確にすることができる。両眼が必要となる距離情報として、輻輳角や両眼視差がある。

1.2. 脳における大きさ情報と距離情報

大きさ知覚の神経基盤はいまだ明らかになっていない。網膜像の大きさ弁別には下側頭葉皮質が、大きさ恒常性には前線条皮質が関与している [2]。V4 野を破壊すると、大きさ弁別能力が低下する [3]。一方、距離情報も視覚経路に入力している。V1 野, V2 野, V4 野の神経細胞は、刺激までの物理的な距離が変化することにより、応答特性を変化させる[4,5]。また、網膜像から計算される距離情報である両眼視差も、これらの視覚野で表現されている[6]。これらのことから、V4 野において網膜像の大きさに関する情報と物体までの距離に関する情報が統合され、大きさ恒常性の神経基盤が形成されている可能性がある。

1.3. 研究の目的

本研究では、視覚経路において、網膜像の大きさに関する情報と物体までの距離に関する情報がどのように統合されているのか、を明らかにすることを目的とする。大きさ知覚に関係する視覚野として V4 野に注目し、V4 野において表現されている距離情報として両眼視差に注目した。

1.4. 両眼視差

両眼視差は網膜像から計算される距離情報の一つである。注視点より奥や手前にある物体の像が左右眼に投影されると、左右眼の網膜上における像の位置にずれが生じる。このずれの大きさから、物体の奥行き関係を知覚することができる。注視点より手前にある物体からの網膜投影像に生じる両眼視差を交差視差といい、負の符号で表す。一方、注視点より奥にある物体からの網膜投影像に生じる両眼視差を非交差視差といい、正の符号で表す。

両眼視差の研究においては、単眼からの距離情報を排除することが重要である。ランダムドットステレオグラム（RDS）は、その単眼像に距離や刺激形状などの情報を含まず、両眼像を融像することで初めて物体を知覚できる視覚刺激である。本研究ではこの刺激を用いることで、単眼像に含まれる距離情報や大きさ情報を排除した。

1.5. 研究の概要

これまでに、線分などの単眼像に大きさ情報が含まれる刺激に対して、両眼視差を距離情報とした大きさ恒常性が成立することが明らかとなっている[7]。しかし、両眼融像することによって知覚される刺激に対しても大きさ恒常性が成立するかどうかは分かっていない。そこで、ヒトを被験者とした心理物理学実験を行った結果、ヒトは RDS に対して大きさ恒常性を示すことが分かった。

多くの視覚野の神経細胞は網膜投影像の大きさ(刺激サイズ)に対して選択性を示す。神経細胞の最適刺激サイズとして物体の大きさが表現されていると仮定すると、大きさ恒常性が成立するには刺激までの距離に依存して細胞の最適刺激サイズが変化することが必要であると予測される。物体の大きさに対する選択性が距離に依存せず一定であるとすると、刺激サイズに対する選択性が、距離に依存してスケーリングすると考えられる。刺激までの距離と最適刺激サイズとの関係が、大きさ恒常性における距離と網膜投影像の大きさとの関係と一致していれば、その神経細胞が大きさ恒常性の神経基盤となりうると考えられる。もし、神経細胞が単純に網膜像の大きさのみを表現しているのであれば、刺激までの距離に依存した刺激サイズ選択性の変化は見られないと予測される。

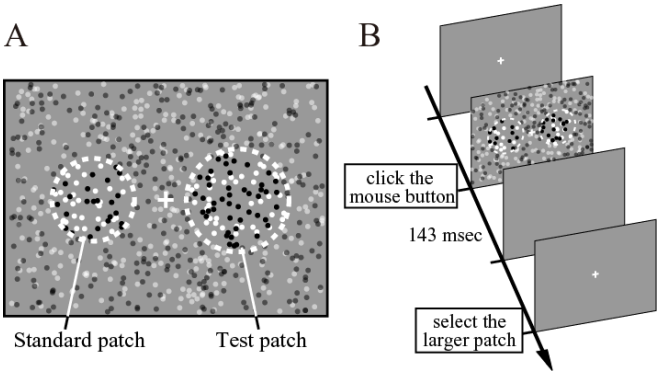

図 1. 心理物理学実験の概要

A. 心理物理学実験に用いた視覚刺激を模式的に表す。注視店の左右に cRDS 領域が提示される。一方がテスト刺激であり、他方は標準刺激である。B. 心理物理学実験におけるタスクを表す。

V4 野神経細胞の活動を記録した結果、V4 野神経細胞の最適刺激サイズが、両眼視差に依存して変化することが分かった。この両眼視差に依存した最適刺激サイズの変化は、大きさ恒常性における両眼視差と網膜像の大きさの関係に一致していた。これらの結果から、V4 野が大きさ恒常性に関与していることが示唆された。

2. 方法

2.1. 心理物理学実験

被験者は 3 人であり、正常な視力を有していた。被験者は視覚刺激の大きさ弁別課題を行った。

視覚刺激として、中間輝度の背景に明点と暗点からなるランダムドットステレオグラム(RDS)を呈示した。RDS をコンピュータディスプレイ全体に表示し、ドットパターンは 43ms ごとに更新した。刺激は両眼に呈示されるドットパターンが一致しており、両眼融像することで円盤が見える領域(cRDS 領域)と、両眼に呈示されるドットパターンが異なっており、両眼で見ても構造が知覚されない領域(uRDS 領域)から成るように作成した(図 1A)。cRDS 領域は注視点の左右 5°の位置に呈示した。左右に呈示した cRDS 領域の一方は直径 6°、両眼視差 0°の標準刺激であり、他方は直径、両眼視差共に変化するテスト刺激であった。テスト刺激の直径は 6°を標準とし、変化の程度は各被験者の大きさ弁別精度により決定した。両眼視差は-0.3°から 0.3°まで 0.15°刻みで変化するように設定した。標準刺激、テスト刺激の左右の位置は各試行において無作為に決めた。各刺激条件につき 30 試行繰り返した。

実験は暗室内で行った。ステレオシャッターメガネを装着した被験者の頭部を、刺激呈示ディスプレイ(21

inch)から 57cm の位置に固定した。ディスプレイの更新速度は 85Hz であり右眼刺激と左眼刺激を交互に呈示した。被験者がマウスボタンをクリックするとディスプレイの中央に注視点が呈示された。注視が完了し、被験者がマウスボタンをクリックすると、注視点の左右に視覚刺激を 143ms 間呈示した。被験者はどちらの刺激が大きいかをマウスボタンをクリックすることで答えた(図 1B)。

2.2. 電気生理学実験

一頭のニホンザルを用いた。麻酔下において、サルの頭部に頭部固定用ヘッドポストと電極操作装置を固定するためのチャンバーを埋め込んだ。実験中の眼球の向きを測定するために、サーチコイルを両眼の結膜下に埋め込んだ。

サルはディスプレイの中央に呈示される注視点(0.2°四方の正方形)を 1.5s 間注視するように訓練した。注視課題遂行中にサルの視線が注視点の中心から 0.6°以上外れなければ、報酬として水を与えた。

視覚刺激として、心理物理学実験と同様の cRDS 領域と uRDS 領域から成る RDS を使用した。cRDS 領域は記録している細胞の古典的受容野と中心が一致するように呈示した。cRDS 領域の両眼視差は、-0.6°から 0.6°まで 0.15°刻み、-0.9°から 0.9°まで 0.3°刻み、もしくは-0.75°から 0.75°まで 0.25°刻みのいずれかに設定した。cRDS 領域の直径は、古典的受容野の直径とほぼ一致するように 100%を設定し、0%から 200%まで 25%ずつ変化させた(図 3B)。

実験は暗室内で行った。ステレオシャッターメガネを装着したサルの頭部を、刺激呈示ディスプレイ(21 inch)から 57cm の位置に固定した。ガラスコートタングステン電極を月状溝前回に刺入した(図 3A)。電圧信号を増幅し、テンプレート照合スパイク単離システムを用いて活動電位を分離した。活動電位の発生時刻を 1ms の時間解像度で記録した。V4 野の同定は記録される細胞の受容野の大きさや偏心度をもとに行った。各刺激条件につき最大 10 試行繰り返した。

2.3. データ解析

2.3.1. 心理物理学実験のデータ解析

全ての刺激条件の組み合わせにおいて、被験者がテスト刺激を選んだ割合を計算した。その割合を縦軸に、テスト刺激の面積を横軸にとり、心理測定関数をプロットした(図 2A)。実験結果を定量的に解析するために心理測定関数を最尤推定により累積ガウス関数に近似した。

$$y = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{x} \exp\left\{ \frac{-(t-\mu)^2}{2\sigma^2} \right\} dt$$

x はテスト刺激の面積、y はテスト刺激が大きいと答えた割合、t は大きさの感覚量、μ, σ はそれぞれ大きさ感覚量の確率分布の平均と分散である。μ の値は主観的等価点(PSE; Point of Subjective Equality)を表す。

2.3.2. 電気生理学実験のデータ解析

刺激呈示による神経細胞の活動として、刺激呈示後 80ms 後から 500ms 間の平均発火頻度を計算した。

実験結果を定量的に解析するために、記録された細胞の応答を二次元ガウス·DoE(Difference of Error)関数に近似した。

$$R(x, y) = r_0 + A \cdot \exp\left(-\frac{(x-x_0)^2}{2\sigma^2} \right) \cdot \left(erf\left(\frac{y \cdot S(x)}{w_c} \right) - k \cdot erf\left(\frac{y \cdot S(x)}{w_s} \right) \right)$$

$$S(x) = \left(\frac{\tan\left(\arctan\left(\frac{2d}{i} \right) + \frac{x}{2} \right)}{\frac{2d}{i}} \right)^{SI} = \left(\frac{d'}{d} \right)^{SI}$$

$$erf(y) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left(-\frac{y^2}{2\sigma^2} \right)$$

x は両眼視差、y は刺激の直径、r_0 はベースライン、A は振幅、x_0 は両眼視差のオフセット、w_c は中心興奮領域の半径、w_s は周辺抑制領域の半径、k は周辺抑制の振幅率、i は瞳孔間距離、d は瞳孔から注視点までの距離、d'は各両眼視差において幾何的に計算された瞳孔から刺激までの距離、SI はスケーリングインデックスを表す。

近似が十分に V4 野神経細胞の応答を記述できているかを調べるために、goodness-of-fit R^2 値を計算した。

3. 結果

3.1. RDS に対する大きさ恒常性

注視課題遂行中の被験者は、呈示される二つの刺激のうち、どちらが大きいかを答えた。テスト刺激の面積に対するテスト刺激を選んだ割合をプロットした(図 2A)。刺激の両眼視差がともにゼロである場合(図 2A; ○)、それらの刺激までの距離は等しくなる。この条件において被験者は、両刺激の面積が等しいときにほぼ 50%の確率でテスト刺激を選択した。このことは、両刺激の大きさが等しいときに、被験者は二つの刺激を同じ大きさであると知覚していることを示す。このような、テスト刺激を選ぶ確率が 50%となるときのテスト刺激の大きさを主観的等価点(PSE)という。刺激の両眼視差が共に 0°の場合、PSE は 0.99 であり、標準刺激とテスト刺激がほぼ同じ面積のときに同じ大きさであると知覚することが確認された。

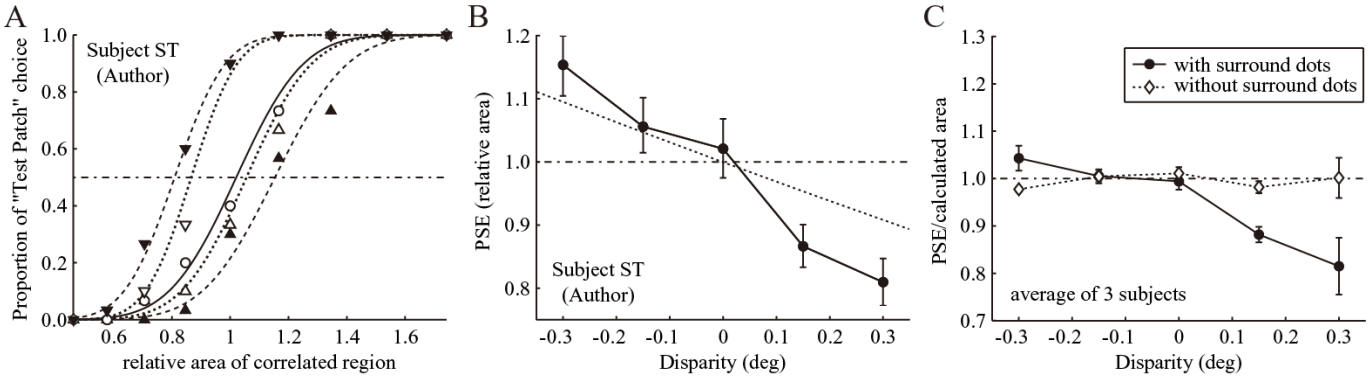

図 2. 心理物理学実験の結果

A. 一人の被験者から得られた心理測定関数を表す(▲:-0.3°, △:-0.15°, ○:0.0°, ▽:0.15°, ▼:0.3°)。曲線は近似した累積ガウス関数を表す。縦軸が 0.5 の直線と各曲線が交わる際の横軸の値が PSE である。B. 刺激の持つ両眼視差と PSE の関係を表す。エラーバーはブートストラップ法により得られた 95%信頼区間を表す。点線は幾何的に計算された、ある物体が与える網膜像の面積の変化を表す。C. 刺激の両眼視差と、大きさ知覚の正確性との関係を表す。3 人の被験者の平均であり、エラーバーは標準誤差を表す。実線は周囲に uRDS 領域がある刺激、点線は uRDS 領域がない刺激を用いた場合

テスト刺激が非交差視差を持つ場合、テスト刺激は標準刺激より遠くになる。この条件において、心理測定関数は右に移動し、PSE も 1 より大きくなった(-0.3°のとき 1.15、-0.15°のとき 1.06) (図 2A; ▲,△)。つまり、被験者はテスト刺激が近くにあると場合、より面積の大きなテスト刺激を標準刺激と同じ大きさであると知覚していた。逆に、テスト刺激が非交差視差を持つ場合、テスト刺激は標準刺激より遠くなる。この条件では心理測定関数は左に移動し、PSE は 1 より小さくなった(0.3°のとき 0.8、0.15°のとき 0.87) (図 2A; ▼,▽)。被験者はテスト刺激が標準刺激より遠くにある場合、より小さなテスト刺激を標準刺激と同じ大きさであると知覚していた。

テスト刺激の両眼視差と PSE の関係を調べた(図 2B)。テスト刺激の視差が 0°以外では、信頼区間に 1 が含まれていないので、PSE は有意に 1 とは異なっていた。各両眼視差における PSE は、両眼視差が正になる、つまり刺激が遠ざかるのに従い減少した。幾何的に計算された同じ大きさの物体から投影される網膜像の面積(図 2B; 点線)も、刺激が遠ざかるのに従い、減少した。

大きさ恒常性の正確性を調べるために、テスト刺激が各両眼視差を持つときの、PSE と計算された網膜像の面積との比を計算した(図 2C)。大きさ恒常性が正確であれば PSE と計算された網膜像の面積との比は 1 となる。刺激周囲に uRDS 領域があると、テスト刺激の視差が非交差視差の場合に、比の値が 1 より小さくなった(0.3°のとき 0.81±0.06、0.15°のとき 0.88±0.016)。テスト刺激の視差が交差視差の場合、比の値が 1 より大きくなったが(-0.3°のとき 1.043±0.026)、その程度は非交差視差の場合より小さかった。一方、刺激周囲に uRDS 領域がなければ、比の値と 1 との差は最大で 0.03±0.005 であった。

3.2. サル視覚皮質 V4 野神経細胞の刺激サイズ、両眼視差に対する応答特性

一頭のサルの右半球から 50 個の細胞応答を記録した。39 個の細胞は両眼視差、刺激サイズの両方に選択性を示した(two-way ANOVA; $p < 0.05$)。両眼視差、刺激サイズの両方に選択性を示した細胞を解析対象とした。両眼視差に依存して最適刺激サイズが変化する細胞応答がみられた(図 4A)。交差視差が大きくなる、つまり刺激が遠くなるに従い最適刺激サイズが小さくなった。データポイント間を線形補完し三次元表面で表すことで、応答表面の分布形状を調べた(図 4B)。応答表面の分布は直交軸から傾いており、この傾きは心理物理学実験における両眼視差と PSE の関係(図 2B)と一致していた。一方、両眼視差によらず刺激サイズ選択性が一定である細胞も観察された。両眼視差が変化しても最適刺激サイズはほとんど変化しなかった(図 4C)。三次元応答表面の分布は直交軸とほぼ平行であった(図 4*D*)。

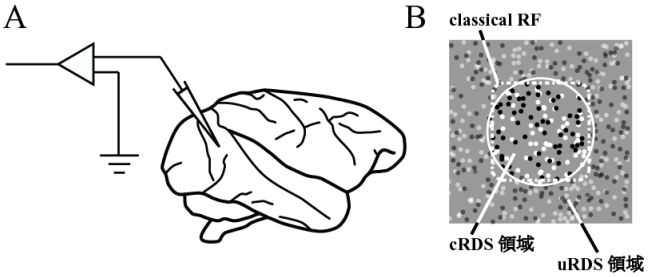

図 3. 電気生理学実験の概要

A. サル視覚皮質 V4 野から細胞外単一細胞活動記録を行った。B. 視覚刺激の模式図。神経細胞の古典的受容野を覆うように、標準となる刺激サイズを決定した。

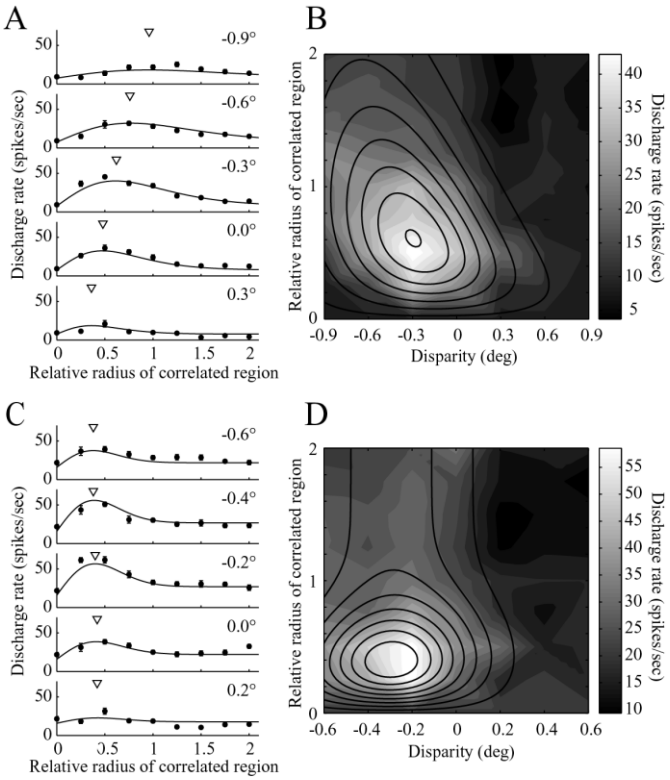

図 4. 両眼視差、刺激サイズに対する神経細胞の応答

A, C. 各両眼視差における刺激サイズに対する応答特性を表す。横軸は相対的な刺激サイズ、縦軸は発火率を表す。実線は近似したガウス·DoE 関数を表す。三角は最適刺激サイズを表している。B, D. 両眼視差・刺激サイズに対する応答を三次元表面で表す。横軸が両眼視差、縦軸が相対的な刺激サイズを表す。発火頻度は右に示したグレースケールで表される。等高線は近似された二次元ガウス·DoE 関数である。A,B は両眼視差に依存して最適刺激サイズが変化する細胞の活動例であり、C,D は両眼視差に関わらず最適刺激サイズがほぼ一定な細胞の活動例である。

より定量的に解析するために、得られた応答特性を二次元ガウス·DoE 関数で近似した。その際に両眼視差に依存して、どの程度刺激サイズ選択性のスケーリングが起きるのかを解析するために、Scaling index(*SI*)を定義した。*SI* が 1 であれば、この実験条件下において正確に物体の大きさを表現できるスケーリングが起こっていることを表す。*SI* が 0 であれば、両眼視差に依存したスケーリングが起こっていないことを表す。計算された R^2 値が 0.7 以下のものは細胞の応答特性を十分に記述できていないため、解析対象から除外し、残りの 22 個の細胞について解析した。*SI* の分布は有意に正に偏っており(signed-rank test; $p < 0.001$)、その中央値は 1.75 であった(図 5)。また、その中央値は 1 とも有意に異なっていた(signed-rank test; $p = 0.024$)。

以上の結果から、サル V4 野神経細胞の刺激サイズ選択性は両眼視差に依存して変化することが分かった。刺激が近くなるにつれて、最適刺激サイズは大きくなっており、両眼視差と最適刺激サイズの関係は心理物理学実験における両眼視差と PSE の関係と一致していた(図 2*B*, 4*B*)。

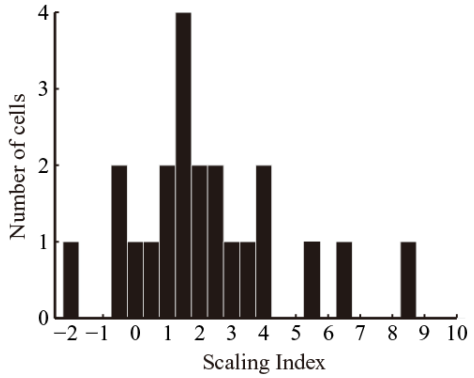

図 5. Scaling index の分布

記録した V4 野神経細胞の *SI* の分布を表す。横軸は *SI* の値、縦軸は細胞数である。分布は有意に正に偏っていた(sign-rank test; $p < 0.01$)。中央値は 1.75 であった。(n = 22)

4. 考察

4.1. 両眼視差と大きさ恒常性

大きさ恒常性には、距離情報として両眼視差が利用されている。例えば、線分を刺激として用いる実験では、両眼視差に依存して知覚される線分の長さが変化する [7]。本研究では視覚刺激として RDS を用いた。線分とは異なり、RDS には単眼像に大きさ情報が含まれないにもかかわらず大きさ恒常性が成立した。このことから、両眼が必要となる距離情報や大きさ情報のみを利用しても、大きさ恒常性が成立することがわかった。その精度は刺激周囲に uRDS 領域がなく、単眼像に大きさ情報が含まれる場合よりも低かった。特に、刺激が遠くに知覚される場合では、幾何的に計算される物体の網膜像よりも PSE の値は小さくなっており、より大きく物体を知覚する傾向にあった。単眼像に大きさ情報が含まれる場合に、より正確な大きさ恒常性が観察されたことは、単眼像に含まれる鮮明な境界線が大きさ知覚に利用されていると考えることができる。両眼像を融像することで知覚される物体に含まれる境界線情報は不鮮明であり、大きさ恒常性の精度が減少したと考えられる。本研究で用いた RDS は、周囲に存在するのが構造を持たない uRDS 領域である。このことが境界線情報をより不鮮明にしていると考えられる。

4.2. 大きさ選択性のスケーリング

本研究では神経細胞の刺激サイズ選択性が物体の大きさ知覚に寄与している可能性を考えた。神経細胞の最適刺激サイズとして物体の大きさが表現されているとすれば、刺激までの距離に依存して細胞の最適刺

激サイズが変化すると予測される。V4 野神経細胞は両眼視差に依存して刺激サイズ選択性を変化させており、両眼視差と最適刺激サイズの関係は、心理物理学実験における両眼視差と PSE の関係と一致していた。このことは V4 野が大きさ恒常性の神経基盤と成りうることを示唆している。

本研究で観察された最適刺激サイズの変化は、受容野構造の変化が原因であると考えられる。本研究と同様に、視覚野神経細胞の受容野構造の変化が大きさ知覚に関与する可能性についての報告がなされている[8, 9]。これらのことから、大きさ知覚の形成には視覚野における神経細胞の受容野構造の変化が関与していることが推測される。

4.3. 物体の大きさの表現

両眼視差により表される距離は、注視点までの距離によって変化する。注視点までの距離が遠くなるほど、ある値の両眼視差から計算される距離の値は大きくなる。このため、物体の大きさを表現するには注視点までの距離に応じて、両眼視差に依存したスケーリングを最適化する必要があると考えられる。

一つの可能性として、様々な距離に対応した、両眼視差と最適刺激サイズの関係を示す細胞が存在しており、注視点までの距離に応じて最適な細胞からの読み出しが行われていることが考えられる。本研究ではスケーリングの程度を定量化するために *SI* を定義した。近似の際に用いた注視点までの距離は、実験時のディスプレイまでの距離である 57cm である。このため、*SI* が 1 となれば、57cm の距離を注視しているときに物体の大きさを正確に表現できることを表している。記録した V4 野細胞が示した *SI* の中央値は 1.75 であり、1 とは有意に異なっていた。*SI* の値を 1 に固定して近似すると、様々な注視点までの距離が得られた。このことは、V4 野神経細胞の応答特性が様々な距離に対応している可能性を支持するものであると考えられる。

別の可能性として、注視点までの距離に応じて細胞の応答特性が変化することが考えられる。注視点までの距離に応じて、両眼視差に依存した刺激サイズ選択性のスケーリングが変化することにより、正確な大きさ恒常性が成立すると考えられる。V1 野, V2 野, V4 野神経細胞は刺激までの物理的な距離によって応答特性を変化させることが明らかになっている[4, 5]。このことは、距離に関する情報が視覚野に統合されていることを示唆しており、注視点までの距離に応じて、刺激サイズ選択性のスケーリングが変化する可能性を支持している。

文　献

[1] R. H. Day, Visual spatial illusions: A general explanation, Science, 175, pp1335-1340, 1972.

[2] L. G. Ungerleider, L.Ganz and K. H. Pribram, Size Constancy in rhesus monkeys: effects of pulvinar, prestriate, and inferotemporal lesions, Exp. Brain Res., 27, pp.251-269, 1977.

[3] P. H. Sciller and K. Lee, The roll of the primate extrastriate area V4 in vision, Science, 251, pp1251-1253, 1991.

[4] A. C. Dobbins, R. M. Jeo, J. Fiser, J. M. Allman, Distance modulation of neural activity in the visual cortex, Science, 281, pp552-555, 1998.

[5] D. Rosenbluth and J. M. Allman, The effect of gaze angle and fixation distance on the responses of neurons in V1, V2, and V4, Neuron, 33, pp143-149, 2002.

[6] P. Neri, A stereoscopic look at visual cortex, J. Neurophysiol., 93, pp1823-1826, 2005.

[7] S. P. MaKee, L. Welch, The precision of size constancy, Vision Res., 32, pp1447-1460, 1992.

[8] K. Anton-Erxleben, C. Henrich, S. Treue, Attention changes perceived size of moving visual patterns. J. Vis. 7, pp1-9, 2007.

[9] T. Womelsdorf, K. Anton-Erxleben, F. Pieper, S. Treue, Dynamic shifts of visual receptive fields in cortical area MT by spatial attention, Nat. Neurosci., 9, pp1156-1160, 2006.