

薄明視下の視覚運動知覚における遡及的推測

Postdictive Modulation of Visual Motion Perception during Mesopic Vision

吉 本 早 苗

Sanae YOSHIMOTO

(日本女子大学人間社会研究科 心理学専攻博士課程後期)

要 約

薄明視下では錐体と桿体というダイナミックレンジや時空間特性の異なる二つのシステムが同時に機能する。そのため、視覚運動知覚は薄明視下で大きく変容しうることが、それに気づくことはあまりない。多くの場合、適切な視覚運動を知覚することができているように思われる。薄明視において、運動知覚はどのようなにもたらされているのであろうか。本研究では、運動方向が曖昧な多義運動刺激の運動方向知覚が時間的に前後する運動刺激により変化するか、明所視から薄明視まで様々な輝度下で推定した。その結果、多義運動刺激の運動方向知覚は、明所視下では時間的に前の運動刺激に依存して変化した。薄明視下では時間的に後の運動刺激に依存して変化する事がわかった。以上の結果から、薄明視においては時間的に後で利用可能な運動情報による遡及的推測が生じ、それによって適切な視覚運動知覚がもたらされることが示唆された。

[Abstract]

During mesopic vision, motion perception could be specifically affected because input signals are processed via the rod and cone pathways, which have different dynamic ranges and spatiotemporal properties. However, in many circumstances, we unintentionally perceive the motion of an object veridically. The purpose of this study was to clarify the underlying mechanisms of motion processing under mesopic light conditions. We investigated how the perceived direction of a directionally ambiguous test stimulus is influenced by the direction of motion of a preceding or subsequent stimulus. Subjects judged the perceived direction of a 180° phase-shifted sine-wave grating, which either followed or preceded a smoothly drifting stimulus under different light conditions. We found that the perceived direction of the test stimulus was modulated by the preceding stimulus under photopic light conditions, whereas its perceived direction was modulated by the subsequent stimulus under mesopic light conditions. These results suggest that the integration of motion signals, which leads to a veridical motion perception, occurs in a postdictive manner during mesopic vision due to the coactivity of the rods and cones.

はじめに

真夏の太陽が降り注ぐ眩しい浜辺から月明かりで照らされた暗い夜道まで、日常で遭遇する環境光のレベルは 10^{11} という広い範囲に及ぶ (Hood & Finkelstein, 1986; Stockman & Sharpe,

2006)。視覚を担う個々の視覚神経細胞のダイナミックレンジはせいぜい 10^2 程度であるため(Wandell, 1995),「錐体経路」と「桿体経路」というダイナミックレンジや時空間特性の異なる2つのシステムが環境光の変化に対処している。錐体のみが機能している状態を明所視(photopic vision), 錐体と桿体が同時に機能している状態を薄明視(mesopic vision), そして、桿体のみが機能している状態を暗所視(scotopic vision)と呼ぶ。昼行性であるヒトの視覚の時空間解像度や波長解像度は明所視下で最大となるため、視覚研究は明所視下で行われることがほとんどである。しかしながら、薄明視と暗所視は、日常で遭遇する環境光の範囲の半分、つまり6対数単位に達する範囲で機能している。したがって、視覚システム全体を理解するためには、明所視だけでなく、環境光の変化の内の半分以上を担当する暗所視や薄明視のメカニズム解明が必要となる(Hess, 1990; Hess, Sharpe, & Nordby, 1990)。

本研究では、特に薄明視下の運動知覚に着目した。暗所視に関しては分子レベルから行動レベルまで知見が蓄積されているが(e.g., Hess et al., 1990), 薄明視に関しては体系的な研究は極めて少なく、未解明の点が多い(Stockman & Sharpe, 2006)。一方で、現実的な状況に目を向けると、運動知覚に関連した課題におけるパフォーマンスは薄明視下で低下する。例えば、夕暮れ時など薄明視に相当する環境光レベルにおいて交通事故が増加することが米国で報告されており、運動物体への視覚的な感度の低下がその原因の一つとして指摘されている(Owens, Wood, & Owens, 2007)。自動車の運転以外にも、野球やテニスといった球技においてボールの動きが薄暮時に見えにくくなるという経験談はよく聞くところである。野球経験者によると、薄暮時にはボールの軌道が読みにくくなったり、見かけの速度が変化したりする。Oudejans, Michaels, Bakker, and Davids (1999)による研究から、暗所で光を放つボールをキャッチする課題では、ボールの落下点の予測は明所視下と同程度に遂行することができる一方で、ボールを取り損なう回数そのものは増加することが示されている。光を放つボールの周辺部が薄明視の状態となっており、それがパフォーマンスの低下を招いた可能性がある。

実験室内で行われた心理物理実験からも、薄明視下の運動視が特異的であることが報告されている。Billino, Bremmer, and Gegenfurtner (2008)は、明所視、薄明視、暗所視に相当する輝度下において光点から生体の運動が認識されるバイオリジカルモーションの検出閾を測定した。その結果、バイオリジカルモーションへの感度は明所視下と暗所視下では同程度であったことに對し、薄明視下では著しく低下することがわかった。これは、錐体系と桿体系が同時に機能することによりバイオリジカルモーションの認識に必要な時間構造がうまく抽出されなかったことに起因すると考えられている。またYoshimoto and Takeuchi (2013)は、後述する視覚運動ブライミングという現象が薄明視においてのみ弱まるか消失することを示した。錐体系と桿体系における時間応答特性の違いが原因で時空間的に離れた運動情報の統合が成立せず、結果として明所視下や暗所視下とは異なる運動知覚がもたらされると論じている。Yoshimoto, Uchida-Ota, and Takeuchi (2014)によると、薄明視下では実世界の位置関係に基づく環境座標表現(spatiotopic representation)が構築されない可能性がある。環境座標表現は眼球や頭部など身体全体が目まぐるしく動く中で視野の安定を達成し、適切な身体行動を誘導する上で重要であるという指摘から(Burr & Morrone, 2012), 薄明視下では運動視に関連した環境座標表現がうまく構築されないことが原因で上述したようなパフォーマンスの低下がみられると考えられる。

しかしながら、自動車の運転や球技といったある特別な状況を除き、薄明視における運動知覚が特異的であると意識されることはない。多くの場合、薄明視下でも明所視下や暗所視下に比べて遜色のない運動知覚がもたらされているように思われる。薄明視における運動知覚はどのように担われているのであろうか。薄明視下でのみ消失する視覚運動プライミング (Yoshimoto & Takeuchi, 2013; Yoshimoto et al., 2014) は、時間的に先んじて入力される運動情報がそれより後に入力される運動情報に影響する現象である。薄明視において、そのような時間的に先行する運動情報を利用した情報統合がうまく成立しないのであれば、時間的に後続する運動情報を利用した情報統合が逡及的に成立することにより課題を行う上で適切な運動知覚がもたらされている可能性がある。

ある瞬間に入力された視覚情報は、その瞬間より時間的に前の視覚情報だけでなく、時間的に後の視覚情報による影響も受ける。よく知られる現象として、逆行性マスキング (backward masking) が挙げられる。これは、時間的に連続した2つの視覚刺激が提示された時、先に提示された刺激の視認性が後続の刺激により抑制される現象である。このように、時間的に後で利用可能な情報によってそれ以前の知覚判断を逡及的に行う特性を逡及的推測 (postdiction) と呼ぶ。仮現運動を利用した研究から、明所視においては逡及的推測による視知覚の変容が様々な視覚属性で生じることが報告されている。Kolers and von Grünau (1976) は、2フレームから成る仮現運動において、1フレーム目と2フレーム目で形状の異なる刺激 (長方形と円形) を用いたところ、刺激の形状が1フレーム目のものから2フレーム目のものへと滑らかに変容するよう知覚されたことを示した。これは、1フレーム目と2フレーム目を繰り返さず、かつ2フレーム目に提示される刺激が何か事前に知らされていない状況においても生じることから、逡及的推測によるものであると結論づけられている。1フレーム目と2フレーム目で大きさが異なる刺激を用いた場合にも同様の結果が報告されている (Eagleman & Sejnowski, 2007 ; Kawabe, 2012)。なお、1フレーム目と2フレーム目で色が異なる刺激 (緑と赤) を用いた場合には、1フレーム目の色から2フレーム目の色へと徐々に変容するようには知覚されず、ある時点で見かけの色が急激に変化することが報告されている (Kolers & von Grünau, 1975)。

運動刺激により視知覚が逡及的に変容する現象は他にも多数報告されている。フラッシュ・ラグ効果 (flash-lag effect) は、運動刺激と他の瞬間提示された刺激 (フラッシュ刺激) が空間的に同一線上にある揃った位置に提示された時、運動刺激の位置がその運動と同方向側にずれて知覚される現象として知られているが (Nijhawan, 1994), 運動刺激のオフセット時にフラッシュ刺激を提示してもフラッシュ・ラグ効果は生じず、一方で運動刺激のオンセット時にフラッシュ刺激を提示すると十分な効果がみられることから、逡及的推測により位置ずれが知覚される現象であると考えられている (Eagleman & Sejnowski, 2000; Nijhawan, 2008)。フラッシュ・ラグ効果の他、運動刺激により空間上の見かけの位置が変化する現象として、運動刺激の運動開始位置がずれて知覚されるフレーリッヒ効果 (Frohlich effect) (Kirschfeld & Kammer, 1999 ; Müsseler & Aschersleben, 1998), フラッシュ刺激の近傍にある運動刺激によりフラッシュ刺激の位置がずれて知覚されるフラッシュ・ドラッグ効果 (flash-drag effect) (Whitney & Cavanagh, 2000), および運動刺激そのものの位置が内在する運動パターンの運動方向と同方向側へずれて知覚されるような運動による位置ずれ現象 (motion-induced position shift, MIPS)

(Arnold, Thompson, & Johnston, 2007; Chung, Patel, Bedell, & Yilmaz, 2007; De Valois & De Valois, 1991; Kosovicheva, Wolfe, & Whitney, 2014) が挙げられるが、いずれも時間的に後の運動情報により誘発される遡及的な現象であることが示唆されている (Eagleman & Sejnowski, 2007)。遡及的推測は、視覚系が常に視覚入力を受けた順に入力情報を処理して知覚表象を構築しているわけではないこと、つまり、実世界における時間と知覚世界における時間が乖離していることを示唆する。

遡及的推測の誘発にはどのようなメカニズムが関与しているのだろうか。この問題は、物理的に視覚入力を受ける時間 (External Time) と、視覚入力により引き起こされた脳神経活動の処理に要する時間 (Brain Time)、および視知覚がもたらされる時間 (Mind Time) を、それぞれ独立した時間軸を持つものとして考えることで説明される (Shimojo, 2014)。ある瞬間に視覚入力 A を受け、その後に視覚入力 B を受けた時、直観的には脳神経活動においてもその順番で処理され、先に A に関する知覚が生じ、それから B に関する知覚が生じると考えられる。しかしながら、実際にはそのような一義的な関係にはない。両入力情報の処理に要する時間 (Brain Time) や、知覚が生じるまでの時間 (Mind Time) は、実世界における物理的な時間 (External Time) とは異なるため、A に関する処理速度よりも B に関する処理速度の方が速いこともあれば、A に関する知覚に先んじて B に関する知覚が生じることもある。なお、Brain Time と Mind Time は同じものあるいは一義的な関係にあるものとしてみなされがちだが、両者は異なる時間軸を持つことに留意する。Mountoussis and Zeki (1997) は、色が運動に先立って知覚されることから、脳神経における色情報の処理速度は運動情報の処理速度に比べ速いと結論づけた。それに対し、Nishida and Johnston (2002) は、脳神経活動と知覚判断はそれぞれ異なる時間軸の中で行われるため、脳神経においてある入力情報が速く処理されたとしても、その入力情報に関する知覚が先に生じる必然性はないと指摘している。

遡及的推測を説明するモデルはいくつか提案されているが、その一つとして、ある時点で受けた視覚入力の処理がそれ以前に受けた視覚入力の処理に追いつき、その知覚判断に影響するというモデルがある (Shimojo, 2014)。これは、網膜上で受けた同一の視覚入力に関する情報が様々なタイミングで初期視覚野に伝達されるという仮定に基づく。例えば、時間的に連続した視覚入力 A と B を受ける時、A と B はそれぞれ速い情報伝達経路と遅い情報伝達経路を介する。そのため、物理的には A から B の順番で視覚入力があったとしても (External Time)、速い経路を介した入力情報 B は遅い経路を介した入力情報 A に追いつき (Brain Time)、A に対する知覚判断に影響すると考えられる (Mind Time)。逆向性マスキングをはじめ、視知覚における遡及的推測現象の多くはこのモデルにより説明できる (e.g., Breitmeyer & Williams, 1990)。神経生理学的研究から、速い情報伝達と遅い情報伝達にはそれぞれ M 経路と呼ばれる大細胞経路 (magnocellular pathway) と P 経路と呼ばれる小細胞経路 (parvocellular pathway) が関与することが示唆されている (Breitmeyer, 1993; Breitmeyer & Williams, 1990)。M 経路は時間的に鋭い応答を示す過渡経路 (transient pathway) とも呼ばれ、P 経路は時間的になだらかな応答を示す持続経路 (sustained pathway) とも呼ばれる。

錐体系と桿体系では時間応答特性が異なることが知られている (Buck, 2004; Burr & Morrone, 1993; Hess, 1990; Kelly, 1971; MacLeod, 1972; Sharpe & Stockman, 1999; Snowden, Hess, &

Waugh, 1995; Swanson, Ueno, Smith, & Pokorny, 1987; Walkey et al., 2006)。また, Purpura, Kaplan, and Shapley (1988) によると, 桿体経路を介した入力情報は外側膝状体の大細胞層に選択的に投射される。これまでに報告されている逡及的推測に基づく視知覚はいずれも明所視下で検討されたものであり, 環境光レベルの効果は検討されていないが, 薄明視下では錐体系と桿体系が同時に機能するため, 上述したような速い経路と遅い経路においてより大きな時間差が生じる可能性がある。その結果, 薄明視下では明所視下や暗所視下に比べ逡及的推測が生じやすくなるかもしれない。本研究では, 視覚運動プライミングという現象を利用し, この可能性について検討した。

視覚運動プライミングとは, 運動するプライム刺激が後続の運動方向が曖昧な多義運動刺激の知覚される運動方向を変調する現象である (Anstis & Ramachandran, 1987; Campana, Pavan, & Casco, 2008; Jiang, Pantle, & Mark, 1998; Jiang, Luo, & Parasuraman, 2002; Kanai & Verstraten, 2005; Pantle, Gallogly, & Piehler, 2000; Pavan, Campana, Guerresch, Manassi, & Casco, 2009; Piehler & Pantle, 2001; Pinkus & Pantle, 1997; Ramachandran & Anstis, 1983; Raymond, O'Donnell, & Tipper, 1998; Takeuchi, Tuladhar, & Yoshimoto, 2011)。Pinkus and Pantle (1997) は, 180° 位相が変化する正弦波格子を運動方向が曖昧な多義運動刺激 (テスト刺激) として用い, それに先行して運動する正弦波格子 (プライム刺激) を約 300 ms 以下と短時間提示すると, テスト刺激はプライム刺激と同方向に運動して知覚された。彼らはこの現象を「正の視覚運動プライミング」と呼んだ。Pantle et al. (2000) は, プライム刺激の持続時間が短い場合に正の視覚運動プライミングが観察される一方で, プライム刺激の提示時間が長い場合には, テスト刺激はプライム刺激と逆方向に運動して知覚されることを示し, これを「負の視覚運動プライミング」とした。このように, 視覚運動プライミングはプライム刺激の持続時間に依存するが, それだけでなく刺激の速度や輝度コントラストなど様々なパラメータに依存することが報告されている (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013)。

視覚運動プライミングはプライム刺激とテスト刺激に関する運動情報の統合によりもたらされる現象である。この特性は, プライム刺激とテスト刺激の提示順序を反転させた場合にも利用できると考えられる。つまり, テスト刺激を提示してからプライム刺激を提示した場合にもプライミングの効果が逡及的に生じ, テスト刺激の見かけの運動方向が一義に定まるとすれば, それはやはり両刺激に関する運動情報の時空間的な統合の結果であるとみなすことができる。したがって, 薄明視においてプライミングの効果が逡及的に生じるか調べることにより, 時間的に後で利用可能な運動情報を利用した情報統合が成立するか検討することができると期待される。

方 法

1. 実験参加者

成人女性 4 名が実験に参加した。内 1 名は筆者であり, その他の 3 名は実験の目的を知らず, 心理物理実験も初めてであった。全員が矯正視力を含む正常な視力を有していた。

2. 装 置

プログラミング言語 MATLAB ver 7.8 (MathWorks Inc.) と視覚実験用の関数群 Psychtoolbox 3 (Brainard, 1997; Pelli, 1997) によって作成した視覚刺激をパーソナルコンピュータ (MacPro, Apple Inc.) で制御し, 21 インチカラー CRT (SONY GDM-F520, SONY) に提示した。CRT の時間解像度は 120 Hz, 空間解像度は 1024×768 pixel とした。CRT のガンマ補正は色彩輝度計 (ColorCAL MKII, Cambridge Research System Ltd.) により行った。視距離は 57cm とし, 右目単眼で観察した。画面は無彩色 (灰色) とした (CIE1931 $x = 0.31$, $y = 0.32$)。画面の平均輝度は $42 \sim 0.0024 \text{ cd/m}^2$ の 8 条件とした。最も明るい 42 cd/m^2 以外の条件では, CRT ディスプレイの前に ND フィルターを設置することにより画面の平均輝度を減じた。各参加者の瞳孔径値に基づいて算出した網膜照度 (troland, Td) から, 各平均輝度の内, 42 cd/m^2 ($2.9 \log \text{ Td}$), 3.0 cd/m^2 ($1.9 \log \text{ Td}$) の 2 条件は明所視, 0.78 cd/m^2 ($1.4 \log \text{ Td}$), 0.21 cd/m^2 ($0.86 \log \text{ Td}$), 0.062 cd/m^2 ($0.37 \log \text{ Td}$), 0.022 cd/m^2 ($-0.066 \log \text{ Td}$), 0.0065 cd/m^2 ($-0.56 \log \text{ Td}$), 0.0024 cd/m^2 ($-0.97 \log \text{ Td}$) の 6 条件は薄明視と推定された (Hood & Finkelstein, 1986)。実験は暗幕で覆った室内で実施し, 顎台により参加者の頭部を固定した。

視線位置の同定および瞳孔径の測定には眼球運動計測器 (Eye Tracker 220 fps USB system, Arrington Research, Inc.) と眼球運動計測用ソフトウェア (ViewPoint ver 2.8, Arrington Research Inc.) を用い, 参加者の右目の瞳孔径と眼球運動を測定した。眼球運動計測器の時間解像度は 220 Hz, 空間解像度は 0.15° であった。視線位置の同定および瞳孔径の測定はオフラインで行った。

3. 視覚刺激

刺激の模式図と一試行の流れを図 1 に示す。従来の視覚運動プライミングに関する先行研究と

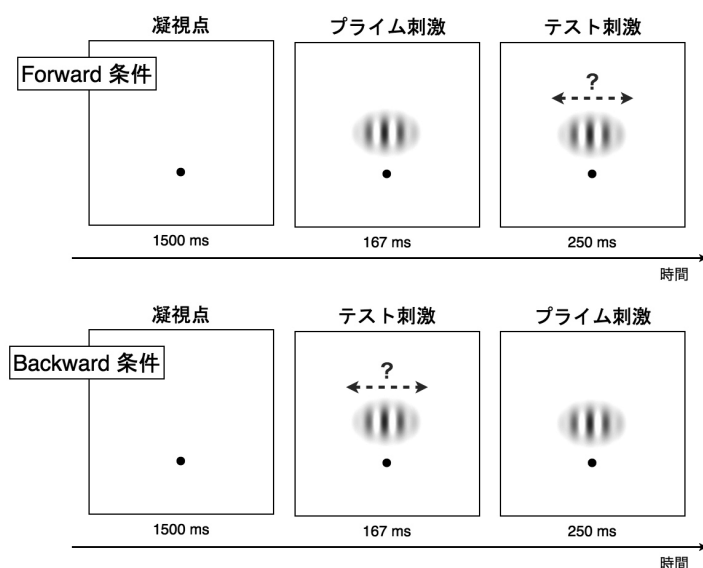


図 1 刺激の模式図と一試行の流れ

の比較のため、Kanai and Verstraten (2005), Pantle et al. (2000), および Takeuchi et al. (2011) と類似した刺激を用いた。プライム刺激としては、水平方向に運動する垂直正弦波格子を用いた。刺激の大きさは $6.0^\circ \times 3.3^\circ$ とし、エッジをぼかすためにガウス窓をかけた ($\sigma_s = 0.8^\circ$)。プライム刺激の空間周波数は 0.75 c/° とした。本実験で用いた正弦波格子は輝度変調刺激であり、その平均輝度は背景の平均輝度と同じであった。

プライム刺激の運動方向は、右方向か左方向のいずれかであった。プライム刺激の持続時間は 167 ms とし、速度は $6.0^\circ/\text{s}$ とした。輝度コントラストは 100% であった。これは、従来の視覚運動プライミングにおいて、明所視下では正のプライミングがロバストに観察されると予測されるパラメータである (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013)。各輝度条件において刺激の運動方向弁別輝度コントラスト閾を測定したところ、最も高かった輝度コントラスト閾は最低輝度条件 (0.0024 cd/m^2) における 37.14% ($SD = 6.63\%$) であり、 100% を大きく下回るものであった。したがって、全ての輝度条件において課題を行う上で十分な視認性が確保されていたと言える。

テスト刺激としては、見かけの運動方向が曖昧となる多義運動刺激を用いた。先行研究 (Kanai & Verstraten, 2005; Pantle et al., 2000; Pinkus & Pantle, 1997; Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013) と同様、フレーム毎に位相が 180° 変化する垂直正弦波格子を 2 フレーム提示した。明所視において、週及的推測に基づく視知覚の変容は $100 \sim 200 \text{ ms}$ 程度の短い時間幅の中でしか生じないことが報告されている (Arnold et al., 2007; Chung et al., 2007; Eagleman & Sejnowski, 2000, 2007; Kawabe, 2012; Shimojo, 2014)。そのため、テスト刺激のフレーム数は最小限に留め、テスト刺激の持続時間が短くなるようにした。空間周波数はプライム刺激と同じ 0.75 c/° であった。プライム刺激とテスト刺激の見かけの速度を等しくするため、テスト刺激の 1 フレームの持続時間は 125 ms とした。これは、速度が $6.0^\circ/\text{s}$ のプライム刺激が 180° 移動するために必要とする持続時間と一致する。したがって、テスト刺激全体の持続時間は 250 ms であった。テスト刺激の輝度コントラストはプライム刺激と同じ 100% であった。

本研究では、プライム刺激とテスト刺激の提示順序を操作した。プライム刺激が先に提示され、テスト刺激が後に提示される従来の視覚運動プライミング (Forward 条件) では、テスト刺激はプライム刺激のオフセット後すぐに提示された。一方、テスト刺激が先に提示され、プライム刺激が後に提示される週及的な視覚運動プライミング (Backward 条件) では、プライム刺激はテスト刺激のオフセット後すぐに提示された。Forward 条件においては、プライム刺激とテスト刺激に刺激間間隔 (inter-stimulus interval, ISI) を挟むとプライミングの効果が弱まることが知られている (Kanai & Verstraten, 2005)。Backward 条件における ISI の効果はわからないが、上述したように週及的推測に基づいて視知覚が変容する時間幅は $100 \sim 200 \text{ ms}$ 程度と短い (Arnold et al., 2007; Chung et al., 2007; Eagleman & Sejnowski, 2000, 2007; Kawabe, 2012; Shimojo, 2014)。また、週及的推測に基づく方位知覚に関する研究から、ターゲット刺激とそれよりも時間的に後に提示される誘導刺激の間に時間間隔があると週及的推測による方位知覚の変容はみられなくなることが報告されている (Kawabe, 2012)。運動知覚に関しても同様のことが言えるのであれば、Backward 条件においても ISI があることでプライミングの効果が弱まる可能性がある。そこで本研究では、プライミングの効果が弱まらないようにするために、Forward

条件, Backward 条件とも ISI は挟まなかった。

凝視点として, 半径 0.25° の黒いドットを用いた。適及的推測に関する先行研究 (Arnold et al., 2007; Chung et al., 2007; Eagleman & Sejnowski, 2000, 2007; Kawabe, 2012) では, 刺激は周辺視野に提示されていた。そのため, 本研究においても同様に刺激は周辺視野に提示した。凝視点とブライム刺激 (あるいはテスト刺激) の中心間距離は 3.3° とした。予備実験において, 視野の周辺上方部と下方部それぞれで実験を行ったところ, 視野上方部と下方部で結果にシステマティックな違いはみられなかったことを確認した。したがって, 周辺視野に提示する刺激の提示位置は視野上方部のみとした。実験中, 参加者の視線位置が凝視点から外れていないことを眼球運動計測器により確認した。

4. 手続き

実験は参加者がキーボードの任意のキーを押すことで開始した。試行開始時にはビーブ音とともに凝視点が 1500 ms 提示された。Forward 条件では, 凝視点のオフセット後すぐにブライム刺激が提示され, ISI を挟まずにテスト刺激が提示された。Backward 条件では, 凝視点のオフセット後すぐにテスト刺激が提示され, ISI を挟まずにブライム刺激が提示された。参加者の課題は, テスト刺激の見かけの運動方向が左右どちらであったか, 対応する矢印キーにより回答することであった。いずれの条件においても, 回答は最後に提示された刺激のオフセット後に行った。刺激が提示されている間はキー押しによる反応は受け付けなかった。実験中, 参加者は常に凝視点を注視するよう教示された。キー押しによる回答後, 前の試行に影響を残さないよう, 一様な灰色の画面が 1000 ms 提示された。1 セッションは, ブライム刺激の運動方向 2 通り (左右) \times 繰り返し数 16 回の 32 試行で構成されており, ブライム刺激の運動方向が左右いずれかはランダムであった。セッション中, 輝度およびブライム刺激とテスト刺激の提示順序は一定であった。各参加者とも, 8 通りの輝度条件において Forward 条件と Backward 条件でそれぞれ 1 セッションずつ行った (計 16 セッション)。実験は最も暗い輝度条件から最も明るい輝度条件まで順に実施し, 各参加者とも事前に 30 分の暗順応を行った。また, 各条件につき少なくとも 20 試行の練習試行を事前に行った。

結 果

眼球運動の計測から, 瞬きを除いて視線位置が凝視点より 1.5° 以上外れた試行は全体の 1% 未満であり, データ解析に影響を及ぼすほどのものではないことがわかった。そのため, 本研究では全てのデータを以下の解析に用いた。

参加者 4 名の結果の平均を図 2 に示す。横軸は輝度を示し, 縦軸は正のプライミングが観察された割合を示す。したがって, 50% を上回る反応はテスト刺激が先行刺激と同方向の運動として知覚されたこと (正のプライミング) を示し, それを下回る反応はテスト刺激が先行刺激と逆方向の運動として知覚されたこと (負のプライミング) を示す。エラーバーは 95% 信頼区間を示す。視覚運動プライミングの効果が輝度およびブライム刺激とテスト刺激の提示順序 (Forward

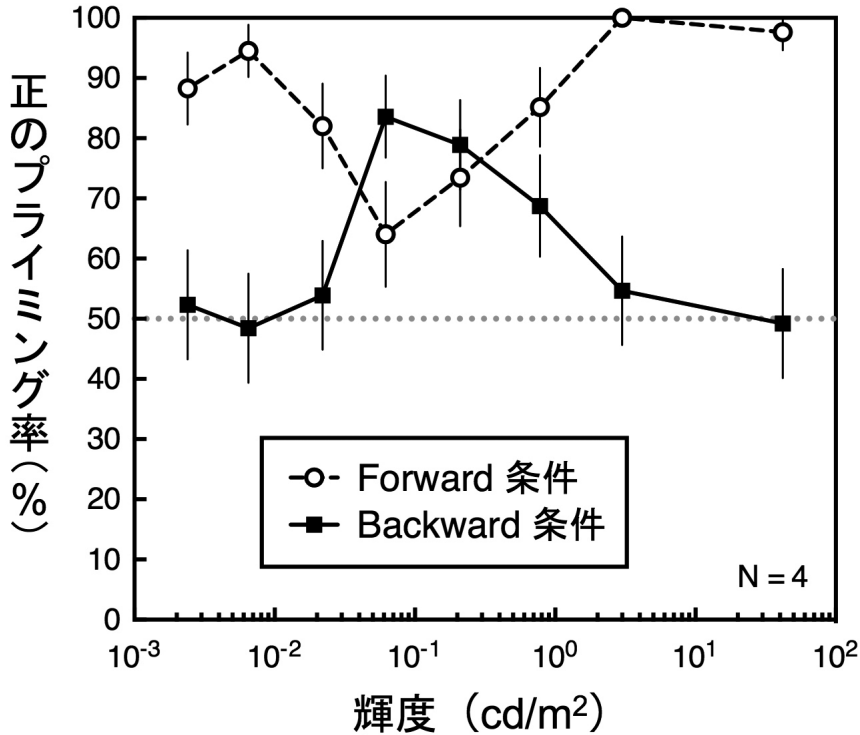


図2 実験の結果

条件と Backward 条件) により異なるかを検討するため、輝度と両刺激の提示順序を要因とする 2 要因分散分析を行った。効果が有意であると認められた場合には、その効果量として一般化 η^2 (generalized eta squared, η^2_G) を報告した。 η^2_G とは、反復測定要因を含む分散分析の効果量の指標の一つであり、その大きさは、0.02 を「効果量小」、0.13 を「効果量中」、そして 0.26 を「効果量大」とする Cohen (1988) が提案した効果量の大きさの基準に従う (Bakeman, 2005; Olejnik & Algina, 2003)。2 要因分散分析の結果、輝度の主効果は有意ではなかったが ($F(7, 21) = 2.21, n.s.$)、プライム刺激とテスト刺激の提示順序の主効果は有意であった ($F(1, 3) = 68.32, p < 0.01, \eta^2_G = 0.76$)。輝度と両刺激の提示順序の交互作用は有意であった ($F(7, 21) = 30.50, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.75$)。 η^2_G の値から、プライム刺激とテスト刺激の提示順序の主効果および両要因の交互作用の効果量は大きいと言える。

明所視 (42, 3.0 cd/m²) において、プライム刺激にテスト刺激が後続する Forward 条件では正のプライミングが観察された。これは、先行研究 (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013) から予測された通りの結果である。一方、95% 信頼区間からも推定されるように、テスト刺激にプライム刺激が後続する Backward 条件ではプライミングの効果はみられず、正のプライミングの知覚頻度は 50% に収束する傾向にあった。それに対し、薄明視に相当する輝度条件では、Forward 条件においては輝度の低下に伴い徐々に正のプライミングの知覚頻度が減少し、0.21 cd/m² と 0.062 cd/m² の 2 輝度条件では 60 ~ 70% 程度にまで低下した。一方で、Backward 条件においては正のプライミングの知覚頻度が徐々に増加し、最大でおよそ 80% に

まで及んだ。それよりも暗い輝度条件においては、Forward 条件では正のプライミングの効果が高まり、Backward 条件ではプライミングの効果は消失するなど、明所視下と同様の結果が得られた。図2に示したグラフの形状は、Forward 条件ではV字型で、Backward 条件では逆V字型である。両者のピークとなる輝度が 0.062cd/m^2 で一致していることからわかるように、薄明視下ではForward 条件でプライミングの効果が弱まる場合にBackward 条件で正のプライミングが観察されるようになった。

考 察

本研究では、薄明視において時間的に前の入力情報を利用した運動知覚判断が困難になる場合、時間的に後で利用可能な入力情報により運動知覚判断がなされるか、適及的な視覚運動プライミングの効果を測定することで検討した。その結果、明所視下や暗所視に近い低薄明視下で通常の視覚運動プライミングの効果が正方向に生じた時、薄明視下では通常の視覚運動プライミングの効果は弱まる一方で、適及的なプライミングの効果が正方向に生じることがわかった（図2）。これは、薄明視においては時間的に前の運動情報を利用した情報統合が成立しない一方で、時間的に後の運動情報を利用した情報統合が成立することを示唆する。

ただし、この傾向が薄明視と推定された全ての輝度条件でみられることはなかった。 0.78cd/m^2 以上の明るい薄明視下や 0.0065cd/m^2 以下の暗い薄明視下においては、明所視下と同様にForward 条件で正のプライミングが観察され、Backward 条件ではプライミングの効果はみられなかった（図2）。これは、錐体と桿体の活性化率によるものと考えられる。明所視に近い明るい薄明視下や、暗所視に近い暗い薄明視下など、錐体あるいは桿体いずれか一方の活性化率が高い場合にはForward 条件で通常の正のプライミングがみられたことから、錐体と桿体の活性化率が同程度となる薄明視において時間的に前の入力情報を利用した運動知覚がもたらされないことがあり、そのような状況下では、時間的に後の入力情報を利用した適及的な運動知覚がもたらされる可能性があることがわかった。

視知覚における適及的推測を説明するモデルの一つとして、ある瞬間に受けた視覚入力の処理がそれ以前に受けた視覚入力の処理に追いつき、その知覚判断に影響を及ぼすというモデルが提案されている（Breitmeyer, 1993; Breitmeyer & Williams, 1990; Shimojo, 2014）。このモデルでは、視覚入力は処理速度が異なる複数の情報処理経路を介するため、時間的には先に受けた視覚入力の遅い経路を介するものにそれよりも後で受けた視覚入力の速い経路を介するものが追いつき、それによって前の視覚入力に関する知覚が適及的に変化すると説明されている。上述したように、薄明視においては時間応答特性の異なる錐体経路と桿体経路双方を介した情報入力が行われるため、遅い情報処理経路と速い情報処理経路における時間差が明所視下や暗所視下よりも大きくなり、適及的推測が生じやすくなる可能性がある。明所視においては、視知覚における適及的推測は約100～200msという限られた時間幅で視覚情報が時空間的に統合されることによって生じると考えられている（Arnold et al., 2007; Chung et al., 2007; Eagleman & Sejnowski, 2000, 2007; Kawabe, 2012; Shimojo, 2014）。本研究において、薄明視下でテスト刺激に関する運動情報とブライム刺激に関する運動情報が時空間的に統合された結果として適及的な視覚運動プ

ライミングが生じたとすれば、情報統合はテスト刺激のオンセットからプライム刺激の最初の数フレームが提示されるまでの時間幅で行われたものと考えられる。逡及的なプライミング効果が生じた時のテスト刺激全体の持続時間は 250 ms であったため、その時間幅は 300 ms 程度であったと推定される。そうであるとすれば、薄明視下では明所視下よりも比較的長い時間幅で逡及的推測が生じると言える。

なお、Backward 条件のように、テスト刺激にプライム刺激が後続する条件で正のプライミングが観察された場合には、それは反応バイアスによる可能性があることに留意しなければならない。Backward 条件においては、テスト刺激に後続するプライム刺激のオフセット後にテスト刺激の見かけの運動方向判断を行うため、判断する直前に観察したプライム刺激の運動方向を回答しやすくなるというバイアスがかかる可能性がある。しかしながら、Backward 条件において正のプライミングが逡及的に観察されたのは、薄明視に相当する輝度条件の内、 0.21 cd/m^2 と 0.062 cd/m^2 においてのみであり、それ以外の薄明視条件や明所視条件においては Backward 条件で正のプライミングが観察されることはなかった。Backward 条件における正のプライミングが反応バイアスによるものであれば、輝度条件にかかわらず常に正のプライミングの知覚頻度が高まると考えられるが、実際にはそうはならなかった。したがって、いくつかの薄明視条件において観察された逡及的な正のプライミングは反応バイアスによるものではないと言える。

本研究から、時間応答特性の異なる錐体系と桿体系が同時に機能するような薄明視下において、時間的に前の入力情報をうまく利用できないような状況下では、事後情報を利用した運動知覚がもたらされていることが示唆された。薄明視においては、そのような明所視下や暗所視下とは異なるシステムにより運動知覚が担われていると考えられる。Yoshimoto et al. (2014) においては、薄明視下では錐体系と桿体系の時空間特性の違いにより環境座標表現を構築するために必要な情報統合が成立せず、結果として課題を行う上で適切な運動知覚がもたらされなくなる可能性があることを指摘した。しかしながら、そのような経験をする状況は限られており、多くの場合、薄明視下でも課題を行う上で適切な視覚運動が認識されている。これは、おそらく環境座標表現が逡及的に構築されているからである。Kawabe (2011) は、逡及的推測による刺激の大きさ知覚の変容が環境座標系で生じることを示している。薄明視において運動視にかかわる環境座標表現が逡及的に構築されるか、今後さらなる検討が必要である。

【文献】

- Arnold, D. H., Thompson, M., & Johnston, A. (2007). Motion and position coding. *Vision Research*, *47*, 2403–2410.
- Anstis, S., & Ramachandran, V. S. (1987). Visual inertia in apparent motion. *Vision Research*, *27*, 755–764.
- Bakeman, R. (2005). Recommended effect size statistics for repeated measures designs. *Behaviour Research Methods*, *37*, 379–384.
- Billino, J., Bremmer, F., & Gegenfurtner, K. R. (2008). Motion processing at low light levels: Differential effects on the perception of specific motion types. *Journal of Vision*, *8*, 1–10.
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision*, *10*, 433–436.
- Breitmeyer, B. G. (1993). Sustained (P) and transient (M) channels in vision: A review and

- implications for reading. In E. M. Williams, R. Kruk, & E. Corcos (Eds.), *Visual processes in reading and reading disabilities* (Chap. 5, pp. 95-110). New York: Lawrence Erlbaum.
- Breitmeyer, B. G., & Williams, M. C. (1990). Effects of isoluminant-background color on metacontrast and stroboscopic motion: Interactions between sustained (P) and transient (M) channels. *Vision Research*, **30**, 1069-1075.
- Buck, S. L. (2004). Rod-cone interactions in human vision. In L. M. Chalupa & J. S. Werner (Eds.), *The visual neurosciences* (Vol. 1, Chap. 55, pp. 863-878). Cambridge, MA: MIT Press.
- Burr, D. C., & Morrone, M. C. (1993). Impulse-response functions for chromatic and achromatic stimuli. *Journal of the Optical Society of America A*, **10**, 1706-1713.
- Burr, D. C., & Morrone, M. C. (2012). Constructing stable spatial maps of the world. *Perception*, **41**, 1355-1372.
- Campana, G., Pavan, A., & Casco, C. (2008). Priming of first- and second-order motion: Mechanisms and neural substrates. *Neuropsychologia*, **46**, 393-398.
- Chung, S. T. L., Patel, S. S., Bedell, H. E., & Yilmaz, O. (2007). Spatial and temporal properties of the illusory motion-induced position shift for drifting stimuli. *Vision Research*, **47**, 231-243.
- Cohen, J. (1988). *Statistical power analysis for the behavioral sciences* (2nd ed.). New York: Academic Press.
- De Valois, R. L., & De Valois, K. K. (1991). Vernier acuity with stationary moving Gabors. *Vision Research*, **31**, 1619-1926.
- Eagleman, D. M., & Sejnowski, T. J. (2000). Motion integration and postdiction in visual awareness. *Science*, **237**, 2036-2038.
- Eagleman, D. M., & Sejnowski, T. J. (2007). Motion signals bias localization judgments: A unified explanation for the flash-lag, flash-drag, flash-jump and Frohlich illusions. *Journal of Vision*, **7**, 1-12.
- Hess, R. F. (1990). The Edridge-Green lecture. Vision at low light levels; role of spatial, temporal and contrast filters. *Ophthalmic & Physiological Optics*, **10**, 351-359.
- Hess, R. F., Sharpe, L. T., & Nordby, K. (1990). *Night vision: Basic, clinical and applied aspects*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Hood, D. C., & Finkelstein, M. A. (1986). Visual sensitivity. In K. Boff, L. Kaufman, & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance* (Vol. 1, Chap. 5, pp. 1-66). New York: Wiley.
- Jiang, Y., Luo, Y. J., & Parasuraman, R. (2002). Neural correlates of perceptual priming of visual motion. *Brain Research Bulletin*, **57**, 211-219.
- Jiang, Y., Pantle, A. J., & Mark, L. S. (1998). Visual inertia of rotating 3-D objects. *Perception & Psychophysics*, **60**, 275-286.
- Kanai, R., & Verstraten, F. A. (2005). Perceptual manifestations of fast neural plasticity: Motion priming, rapid motion aftereffect and perceptual sensitization. *Vision Research*, **45**, 3109-3116.
- Kelly, D. H. (1971). Theory of flicker and transient responses. I. Uniform fields. *Journal of the Optical Society of America*, **61**, 537-546.
- Kawabe, T. (2011). Nonretinotopic processing is related to postdictive size modulation in apparent motion. *Attention, Perception, & Psychophysics*, **73**, 1522-1531.
- Kawabe, T. (2012). Postdictive modulation of visual orientation. *PLoS ONE*, **7**, 1-7.
- Kirschfeld, K., & Kammer, T. (1999). The Fröhlich effect: A consequence of the interaction of visual focal attention and metacontrast. *Vision Research*, **39**, 3702-3709.
- Kolers, P. A., & von Grünau, M. (1975). Visual construction of color is digital. *Science*, **187**, 757-759.
- Kolers, P. A., & von Grünau, M. (1976). Shape and color in apparent motion. *Vision Research*, **16**, 329-335.
- Kosovicheva, A. A., Wolfe, B. A., & Whitney, D. (2014). Visual motion shifts saccade targets. *Attention, Perception, & Psychophysics*, **76**, 1778-1788.

- MacLeod, D. I. A. (1972). Rods cancel cones in flicker. *Nature*, **235**, 173-174.
- Mountoussis, K., & Zeki, S. (1997). A direct demonstration of perceptual asynchrony in vision. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **264**, 393-399.
- Müsseler, J., & Aschersleben, G. (1998). Localizing the first position of a moving stimulus: The Fröhlich effect and an attention-shifting explanation. *Perception & Psychophysics*, **60**, 683-695.
- Nijihawan, R. (1994). Motion extrapolation in catching. *Nature*, **370**, 256-257.
- Nijihawan, R. (2008). Visual prediction: Psychophysics and neurophysiology of compensation for time delays. *Behavioral and Brain Sciences*, **31**, 179-239.
- Nishida, S., & Johnston, A. (2002). Marker correspondence, not processing latency, determines temporal binding of visual attributes. *Current Biology*, **12**, 359-368.
- Olejnik, S., & Algina, J. (2003). Generalized eta and omega squared statistics: Measures of effect size for some common research designs. *Psychological Methods*, **8**, 434-447.
- Oudejans, R. R. D., Michaels, C. F., Bakker, F. C., & Davids, K. (1999). Shedding some light on catching in the dark: Perceptual mechanisms for catching fly balls. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **25**, 531-542.
- Owens, D. A., Wood, J. M., & Owens, J. M. (2007). Effects of age and illumination on night driving: A road test. *Human Factors*, **49**, 1115-1131.
- Pantle, A. J., Gallogly, D. P., & Piehler, O. C. (2000). Direction biasing by brief apparent motion stimuli. *Vision Research*, **40**, 1979-1991.
- Pavan, A., Campana, G., Guerreschi, M., Manassi, M., & Casco, C. (2009). Separate motion-detecting mechanisms for first- and second-order patterns revealed by rapid forms of visual motion priming and motion aftereffect. *Journal of Vision*, **9**, 1-16.
- Pelli, D. G. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: Transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, **10**, 437-442.
- Piehler, O. C., & Pantle, A. J. (2001). Direction-specific changes of sensitivity after brief apparent motion stimuli. *Vision Research*, **41**, 2195-2205.
- Pinkus, A., & Pantle, A. (1997). Probing visual motion signals with a priming paradigm. *Vision Research*, **37**, 541-552.
- Purpura, K., Kaplan, E., & Shapley, R. M. (1988). Background light and the contrast gain of primate P and M retinal ganglion cells. *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA*, **85**, 4534-4537.
- Ramachandran, V. S., & Anstis, S. M. (1983). Extrapolation of motion path in human visual perception. *Vision Research*, **23**, 83-85.
- Raymond, J. E., O'Donnell, H. L., & Tipper, S. P. (1998). Priming reveals attentional modulation of human motion sensitivity. *Vision Research*, **38**, 2863-2867.
- Sharpe, L. T., & Stockman, A. (1999). Rod pathways: The importance of seeing nothing. *Trends in Neuroscience*, **22**, 497-504.
- Shimojo, S. (2014). Postdiction: Its implications on visual awareness, hindsight, and sense of agency. *Frontiers in Psychology*, **5**, 1-19.
- Snowden, R. J., Hess, R. F., & Waugh, S. J. (1995). The processing of temporal modulation at different levels of retinal illuminance. *Vision Research*, **35**, 775-789.
- Swanson, W. H., Ueno, T., Smith, V. C., & Pokorny, J. (1987). Temporal modulation sensitivity and pulse-detection thresholds for chromatic and luminance perturbations. *Journal of the Optical Society of America A*, **4**, 1992-2005.
- Stockman, A., & Sharpe, L. T. (2006). Into the twilight zone: The complexities of mesopic vision and luminous efficiency. *Ophthalmic & Physiological Optics*, **26**, 225-239.
- Takeuchi, T., Tuladhar, A., & Yoshimoto, S. (2011). The effect of retinal illuminance on visual motion priming. *Vision Research*, **51**, 1137-1145.

- Walkey, H. C., Harlow, J. A., & Barbur, J. L. (2006). Changes in reaction time and search time with background luminance in the mesopic range. *Ophthalmic & Physiological Optics*, **26**, 288-299.
- Wandell, B. A. (1995). *Foundations of vision: Behavior, neuroscience and computation*, Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Whitney, D., & Cavanagh, P. (2000). Motion distorts visual space : Shifting the perceived position of remote stationary objects. *Nature Neuroscience*, **3**, 954-959.
- Yoshimoto, S., & Takeuchi, T. (2013). Visual motion priming reveals why motion perception deteriorates during mesopic vision. *Journal of Vision*, **13**, 1-21.
- Yoshimoto, S., Uchida-Ota, M., & Takeuchi, T. (2014). Effect of light level on the reference frames of visual motion processing. *Journal of Vision*. **14**, 1-28.