

運動検出機構の座標依存性

The reference frame of motion mechanisms

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

運動知覚は複数の運動検出機構に担われていることが知られている。本研究では、視覚運動プライミングという先行する運動刺激により後続の多義運動刺激の見かけの運動方向が変化する現象を利用し、運動検出機構が機能する座標系を検討した。先行刺激と逆方向の運動知覚には低次の、同方向の運動知覚には高次の運動検出機構が関与すると考えられている。先行刺激提示後、サッカードにより注視位置を変化させ、網膜上の位置に基づく網膜座標と空間上の位置に基づく空間座標において多義運動刺激の知覚される運動方向を判断したところ、網膜座標では先行刺激と逆方向の運動が知覚され、空間座標では同方向の運動が知覚された。また、空間座標ではすぐにはプライミングが生じなかった。以上の結果から、低次運動検出機構は網膜座標で機能し、高次運動検出機構は空間座標で機能すること、そして空間座標の構築は遅いシステムによりもたらされることが示唆された。

[Abstract]

There are several different types of motion mechanisms. The purpose of this study was to determine the type of coordinate bases (retinotopic or spatiotopic) that are associated with these different motion mechanisms. To achieve this, we utilized a phenomenon called visual motion priming, in which the perceived direction of a directionally ambiguous test stimulus is influenced by the movement direction of a preceding priming stimulus. Previous studies have indicated that negative motion priming is induced by a low-level motion mechanism, whereas positive motion priming is induced by a high-level motion mechanism. In this study, we estimated the strength of the priming stimulus's effect on the test stimulus presented after saccades in retinotopic and spatiotopic coordinates. We found that negative priming was observed in retinotopic coordinates soon after saccades, whereas positive priming was observed in spatiotopic coordinates only when the interval between the priming and test stimuli was longer than a certain time. On the basis of these results, we suggest that the low-level motion mechanism functions via retinotopic coordinates, whereas the high-level motion mechanism functions via spatiotopic coordinates, in which the representation builds up slowly.

はじめに

私たちの視覚系は、絶えず入力される時空間的に広範囲に渡る視覚情報を処理している。様々な視覚情報から、どのように運動情報を抽出しているのでしょうか。視覚系には、運動する物体の速度情報の抽出に特化したメカニズムが存在し (Anstis, 1980; Braddick, 1980), 視覚運動の知覚は複数の運動検出機構によりもたらされることが知られている (e.g., Burr & Thompson, 2011; Cavanagh & Mather, 1989; Lu & Sperling, 1995; Nishida, 2011)。最も低次の運動検出機構としては、運動刺激が持つ輝度成分 (フーリエ成分) の検出に関わる一次運動検出機構がある (Adelson & Bergen, 1985; Burr, Ross, & Morrone, 1986; De Valois, Cottaris, Mahon, Elfar, & Wilson, 2000; Emerson, Bergen, & Adelson, 1992; van Santen & Sperling, 1984, 1985; Watson & Ahumada, 1985)。より高次の運動検出機構としては、二次運動検出機構や三次運動検出機構、あるいは特徴追跡機構といったシステムが提案されている。二次運動検出機構は、輝度コントラストや両眼視差などの二次統計量の運動検出を担うと考えられている (Chubb & Sperling, 1988; Smith, 1994)。三次運動検出機構、あるいは特徴追跡機構は、注意により刺激の顕著な特徴を追跡することで運動印象を生成すると考えられている (Bowns, 2002; Cavanagh, 1992, 1994; Dawson, 1991; Del Viva & Morrone, 1998; Derrington, Allen, & Delicato, 2004; Lu & Sperling, 1995; Seiffert & Cavanagh, 1998; Ullman, 1979)。本研究では、低次あるいは高次の運動検出機構がどのような座標系で機能しているか明らかにすることを目的とした。

実環境下で物体の動きを認識する時、視対象そのものの運動だけでなく、眼球や頭部を含む自己の身体運動を伴う。そのため、網膜に投射される像の動きは非常に複雑なものとなるが、多くの場合、私たちは対象の運動を正しく知覚することができる。これは、初期視覚野において網膜座標系で符号化された視覚情報を実世界の空間座標系に変換するなど、視覚系が様々な座標系に基づく処理を行っているためであると考えられている。

Turi and Burr (2012) は、運動残効 (一定方向の運動を見続けた後に静止したのを見ると、それが順応時とは反対方向に動いて見えるという現象) のような、比較的 low level のレベルで生じると考えられている現象は網膜座標系で処理される一方で、位置運動残効 (一定方向の運動への順応により刺激の見かけの位置が変化する現象) のような、比較的高次のレベルで生じると考えられている現象は空間座標系で処理されることを示した。運動残効が空間座標系において処理されるという報告もあるが (Ezzati, Golzar, & Afraz, 2008), 近年では運動残効は網膜座標系において処理されるということで意見が一致している (Biber & Ilg, 2011; Boi, Ögmen, & Herzog, 2011; Cavanagh, Hunt, Afraz, & Rolfs, 2010; Knapen, Rolfs, & Cavanagh, 2009; Wenderoth & Wiese, 2008)。

Hein and Cavanagh (2012) による Ternus display における運動対応の決定に関する研究では、刺激の特徴など比較的高次の情報処理が関与している場合には、空間座標系で処理されると議論している。Morrone, Cicchini, and Burr (2010) は、高速に運動する正弦波格子刺激への順応により、後続の刺激が空間上の同じ位置に提示された場合にのみ、その見かけの持続時間が短くなることから、高次の順応は空間座標系で生じると報告した。

上述した先行研究から、一次運動検出機構といった低次の運動検出機構は網膜座標系で機能

し、一方で特徴追跡機構といった高次の運動検出機構は空間座標系で機能することが予測される。本研究では、視覚運動プライミングという現象を用い、この予測について検討した。

視覚運動プライミングとは、運動する先行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; Takeuchi, Tuladhar, & Yoshimoto, 2011; Raymond, O'Donnell, & Tipper, 1998)。Ramachandran and Anstis (1983) が報告した視覚的慣性というプライミング現象では、先行刺激の提示時間が短い場合、後続のドットから構成された多義運動刺激は先行刺激と同方向に運動して知覚される。Pinkus and Pantle (1997) は、運動する正弦波格子を用いた場合にも視覚的慣性が観察されることを報告した。180° 位相が反転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を約 300 ms 以下と短時間提示すると、テスト刺激は先行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、先行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、先行刺激の提示時間が長い場合には、テスト刺激は先行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。Kanai and Verstraten (2005) においても同様の現象が観察された。彼らの研究では、先行刺激の持続時間が長くなるにつれ正のプライミングの強さは徐々に弱まっていき、先行刺激の提示時間が 640 ms の時にはテスト刺激の知覚される運動方向は反転した。彼らは負の視覚運動プライミングを通常の運動残効よりもずっと短い順応により生じる運動残効 (e.g., Mather, Verstraten, & Anstis, 1998) として「高速運動残効」と呼んだ。このように、視覚運動プライミングの知覚は先行刺激の持続時間に依存することが知られている。

正のプライミングの知覚頻度が高い時には負のプライミングの知覚頻度は低くなるなど、両プライミング現象は拮抗的に観察される現象であるため、その誘発に関与する運動検出機構は正のプライミングと負のプライミングで異なることが示唆されている (Pantle et al., 2000)。

ところで、刺激の速度感度や輝度コントラスト感度は運動検出機構によって異なることが知られている (e.g., Hawken, Gegenfurtner, & Tang, 1994; Lu & Sperling, 1995)。一次運動検出機構のコントラスト感度は、他の運動検出機構よりも高い (Doshier, Landy, & Sperling, 1989; Lu & Sperling, 1995; Nishida, 1993; Smith, Hess, & Baker, 1994; Solomon & Sperling, 1994; Sperling, 1989; Takeuchi & De Valois, 1997)。また、高速で運動する刺激に対して感度の高い方向選択的な運動検出器は運動エネルギーモデルに基づくこととされる (Burr & Ross, 1982; Burr, Ross, & Morrone, 1986; Lappin, Tadin, Nyquist, & Corn, 2009; Lu & Sperling, 1995)。反対に、より高次の運動検出機構は高速で運動する刺激に対する感度は低いことが示されている (Lu & Sperling, 1995)。

視覚運動プライミングの知覚は上述したように先行刺激の持続時間に依存するが、刺激の速度や輝度コントラストによる影響も受ける。Takeuchi et al. (2011) によると、刺激の速度が 3 Hz よりも遅い場合には、先行刺激の持続時間に依存せず正のプライミングの知覚頻度が高まる

が、それよりも速い場合には、正のプライミングは観察されず、負のプライミングが優位となる。Yoshimoto and Takeuchi (2013) は、刺激の速度が 2 Hz と遅く、かつ輝度コントラストが運動方向弁別輝度コントラスト閾の 8 倍と高い時に正のプライミングが観察され、刺激の速度が 4 Hz と速い時や、輝度コントラストが閾値の 2 倍と低い時には、負のプライミングが観察されることを報告した。以上より、負のプライミングの知覚頻度は刺激の速度が速い条件や輝度コントラストが低い条件で高まり、一方で正のプライミングの知覚頻度は刺激の速度が遅く輝度コントラストが高い条件で高まると言える。このことは、負のプライミングの誘発には一次運動検出機構といった低次の運動検出機構が関与し、正のプライミングの誘発には特徴追跡機構といった高次の運動検出機構が関与することを示唆する (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013)。

視覚運動プライミングの誘発に関与する運動検出機構については、神経生理学的な研究からも予測される。例えば、運動する刺激の持続時間が数百ミリ秒というわずかな時間であっても、第一次視覚野にある運動方向選択細胞の順応状態が変容するのに充分であることが示されている (Lisberger & Movshon, 1999; Priebe, Churchland, & Lisberger, 2002)。また、心理物理学的な研究から、運動方向選択細胞の急速な順応が負のプライミングの神経基盤となることが示唆されている (Glasser, Tsui, Pack, & Tadin, 2011; Kanai & Verstraten, 2005; Pantle et al., 2000; Pavan et al., 2009)。さらに Jiang et al. (2002) は、実験参加者が正のプライミングを観察している間の事象関連電位を測定することで、その誘発に高次の運動検出機構が関与することを報告した。高次の運動検出機構として提案されている特徴追跡機構は、運動刺激を追跡するために注意資源を要し、刺激の顕著な特徴が空間上のどこに位置するかを正確に把握することが重要であると考えられている。空間上の位置情報に関する正確さは低網膜照度下では低下することが知られているため (Livingstone & Hubel, 1994)、低網膜照度下では正のプライミングは観察されにくくなると考えられるが、このことは実際に確認されている (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013)。

本研究では、関与する運動検出機構が異なると、異なる知覚が得られる可能性のある視覚運動プライミングの特徴を利用し、運動検出機構が機能する座標系を推定した。この目的を検討するため、先行研究で行われてきた実験手法 (Knapen et al., 2009; Turi & Burr, 2012) を踏襲し、網膜座標と空間座標における視覚運動プライミングの効果を測定した。Turi and Burr (2012) の結果から、一次運動検出機構といった低次の運動検出機構により誘発されると考えられる負のプライミングは網膜座標系で観察され、一方で特徴追跡機構といった高次の運動検出機構により誘発されると考えられる正のプライミングは空間座標系で観察されると予測される。本研究では、先行刺激の持続時間、速度、および輝度コントラストといった視覚運動プライミングの知覚に影響を及ぼし得るパラメータを操作することにより、その予測について検討した。

さらに本研究では、先行刺激とテスト刺激の間の時間間隔 (interstimulus interval, ISI) を操作した。先行研究から、空間座標系など非網膜座標系における処理には時間が掛かると考えられている (Burr & Morrone, 2011, 2012; Golomb, Marino, Chun, & Mazer, 2011; Golomb, Pulido, Albrecht, Chun, & Mazer, 2010; Morrone et al., 2010; Wurtz, 2008; Zimmermann, Morrone, Fink, & Burr, 2013)。Zimmermann et al. (2013) は、方位残効 (正弦波格子や線分における特

定の方位を見続けた後に他の方位を持つものを観察すると、その見かけの方位が変化する現象)が空間座標系で生じるためには、順応刺激提示後からサッカードを行いテスト刺激を提示するまでに、少なくとも 500 ms の時間間隔を要することを示した。彼らは、方位残効は運動残効と同様に網膜座標系のみで生じ、空間座標系では生じないという報告 (Boi et al., 2011; Knapen, Rolfs, Wexler, & Cavanagh, 2010) に対し、空間座標系が構築されるまでに十分な時間がなかった可能性を指摘している。運動知覚に関しても同様のことが言えるのであれば、先行刺激のプライミング効果が得られるまでにいくらか時間を要するかもしれない。負のプライミングは網膜座標系で生じ、正のプライミングは空間座標系で生じるとすれば、空間座標系で正のプライミングが観察されるためには比較的長い ISI を要すると考えられる。

方法

1. 実験参加者

成人 4 名 (男性 1 名, 女性 3 名) が実験に参加した。内 2 名は筆者および実験の目的を知っている心理物理実験の経験者であり、その他の 2 名は実験の目的を知らず、かつ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 (Color CALII, Cambridge Research System Ltd.) により行った。視距離は 57 cm とし、両眼で観察した。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 42.0 cd/m² であった。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。

サッカードを検出するため、眼球運動計測器 (EyeTracker 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.) により、実験参加者の右目の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。眼球運動の測定はオフラインで行った。サッカードは速度と加速度により検出された (Krauzlis & Miles, 1996)。

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。先行刺激としては、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 $10.0H^\circ \times 3.3V^\circ$ とし、エッジをぼかすためにガウス窓をかけた ($\sigma^s = 1.0^\circ$)。先行刺激の空間周波数は 0.5 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。先行刺激の運動方向は、右方向か左方向のいずれかであった。

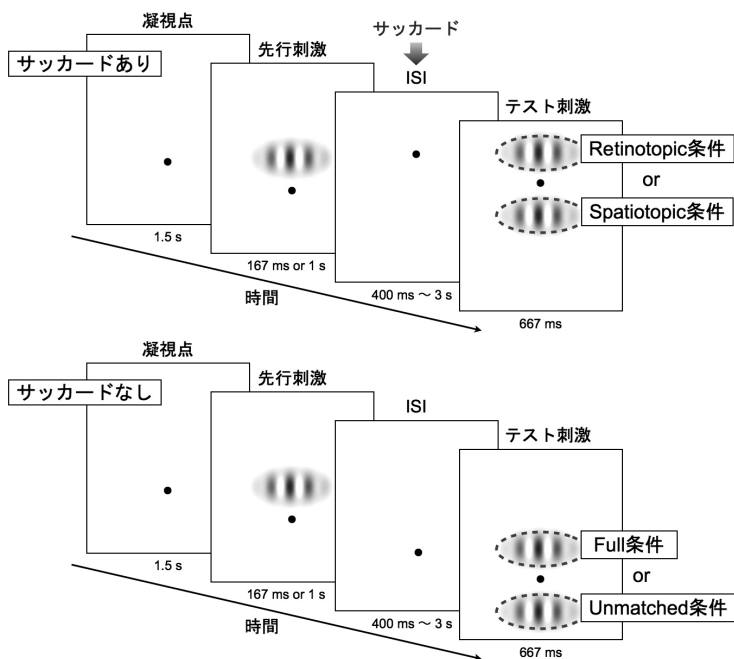


図 1 刺激の模式図と一試行の流れ

表 1 刺激パラメータの組み合わせと Full 条件において予測されるプライミングの効果

先行刺激の持続時間 (ms)	速度 (Hz)	コントラスト (%)	予測されるプライミング効果 (Full 条件)
167	3	5	負
167	3	50	正
167	4	50	負
1000	2	50	正
1000	3	50	負

本研究で使用した刺激パラメータの組み合わせと予測されるプライミングの効果を表 1 に示す。Takeuchi et al. (2011) は、刺激の速度が 3 Hz で輝度コントラストが運動方向弁別閾の 10 倍の条件において、先行刺激の持続時間が 150 ms の場合に正のプライミングが優位に観察され、600 ms よりも長い場合には負のプライミングが優位に観察されることを報告した。一方で、刺激の速度が 3 Hz よりも速い条件では、先行刺激の持続時間に依存せず負のプライミングが常に優位になり、それよりも遅い条件では、正のプライミングが常に優位になることを示した。また、Yoshimoto and Takeuchi (2013) によると、刺激の輝度コントラストが閾値の 2 倍と低い場合には、先行刺激の持続時間や速度に依存せず常に負のプライミングが観察される。以上の先

行研究と予備観察に基づき、本研究では先行刺激の持続時間は 167 ms か 1000 ms とした。刺激の速度は 2～4 Hz で操作し、輝度コントラストは 50% か 5% とした。刺激パラメータ値の組み合わせとしては、正のプライミングが観察されると予測される 2 条件 (167 ms, 3 Hz, 50%; 1000 ms, 2 Hz, 50%) と負のプライミングが観察されると予測される 3 条件 (167 ms, 3 Hz, 5%; 167 ms, 4 Hz, 50%; 1000 ms, 3 Hz, 50%) の計 5 条件であった。

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 4 フレーム提示した。空間周波数は先行刺激と同じ 0.5 c/° であった。先行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先行刺激の速度に基づいて決めた。輝度コントラストは先行刺激と同じであった。

先行刺激は常に画面中央に提示し、凝視点 (半径 0.25°) とテスト刺激の提示位置を操作した。図 1 に示したように、4 つの実験条件を行った。Retinotopic 条件：先行刺激提示後すぐに凝視点が垂直に移動し、ISI を挟んだ後、テスト刺激が凝視点を基準に先行刺激と網膜上同じ位置に提示された (網膜座標系)。Spatiotopic 条件：先行刺激提示後すぐに凝視点が垂直に移動し、ISI を挟んだ後、テスト刺激が先行刺激と画面上同じ位置に提示された (空間座標系)。Full 条件：試行を通じて凝視点の提示位置が変わらず、ISI の前後で先行刺激とテスト刺激の提示位置が網膜上も画面上も同じであった (網膜・空間座標系)。Unmatched 条件：試行を通じて凝視点の位置は変わらないが、ISI の前後で先行刺激とテスト刺激の提示位置が網膜上も画面上も異なるように提示された (非網膜・非空間座標系)。Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件では実験参加者はサックードを行ったが、Full 条件と Unmatched 条件では行わなかった。なお、Spatiotopic 条件は凝視点の位置のみ移動するため、刺激を観察する視野の領域は Retinotopic 条件や Full 条件よりも広くなる。そのため、視覚情報の空間的寄せ集めにより、空間座標系とは無関係にプライミングが生じる可能性がある。この点を検討するために、Unmatched 条件を行った。

網膜座標系と空間座標系における視覚情報処理の時間特性を検討するため、先行刺激とテスト刺激の ISI を 400～3000 ms で操作した。Full 条件と Unmatched 条件ではサックードを含まなかったが、Retinotopic 条件や Spatiotopic 条件と同様に ISI を設けた。

全条件に共通して、先行刺激と凝視点の midpoint 間距離は 3.3° とした。Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件では、実験参加者は凝視点の移動に伴い 6.7° 上方にサックードを行った。

予備観察から、先行刺激を凝視点上方の視野上部に提示した時と、凝視点下方の視野下部に提示した時それぞれでデータを取得し、視野上部と下部でシステムティックな違いはないことを確認した。そのため、本研究では先行刺激は視野上部でのみ実験を実施した。

4. 手続き

各実験条件における一試行の流れを図 1 に示す。試行開始時にピープ音とともに凝視点が提示され、その 1.5 s 後に先行刺激が提示された。先行刺激提示後、Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件では凝視点が 6.7° 画面上方に移動したため、参加者はサックードにより注視位置を変えた。ISI を挟んだ後、運動方向が曖昧なテスト刺激が提示された。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、矢印キーにより回答することであった。試行中、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、前の試行の影響をなくするため、一様な灰色の画面が1 s 提示された。本研究では、サッカードを行う条件（Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件）と、サッカードを行わない条件（Full 条件と Unmatched 条件）を異なるセッションで実施した。1セッションは、テスト刺激の提示条件2通り（サッカードあり：Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件、サッカードなし：Full 条件と Unmatched 条件）× 先行刺激とテスト刺激の ISI 8通り（400, 600, 800, 1000, 1200, 1600, 2000, 3000 ms）× 先行刺激の運動方向2通り（左右）× 繰り返し数4回の128試行で構成されており、順番はランダムであった。セッション中、先行刺激の持続時間、速度、および輝度コントラストは一定であった。各参加者とも、表1に示した刺激パラメータの組み合わせ5条件について、サッカードを行うセッションと行わないセッションを4セッションずつランダムな順番で実施した（計40セッション）。また、練習として約20試行を事前に行った。

結果

眼球運動の計測から、Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件におけるサッカード潜時は141～277 ms の範囲に収まっていた。したがって、本研究で用いた先行刺激とテスト刺激の ISI はいずれも6.7°のサッカードを行うには十分な時間であったと言える。実験中、参加者の視線位置が凝視点から1.5°以上外れた試行は全体の3.3%であり、そのデータは以下の分析から除いた。

各実験条件における参加者4名の結果の平均を図2に示す。横軸は先行刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正の視覚運動プライミングが知覚された割合を示す。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、反対に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。

Full 条件において、刺激の速度が3 Hz で輝度コントラストが50%の時、従来の視覚運動プライミングに関する研究（Kanai & Verstraten, 2005; Pantle et al., 2000; Takeuchi et al., 2011）と同様に、先行刺激の持続時間が167 ms と短い条件では正のプライミングの知覚頻度が高く、1000 ms と長い条件では負のプライミングの知覚頻度が高かった。一方で、先行刺激の持続時間が167 ms の時に刺激の速度を4 Hz まで高めた場合や、輝度コントラストを5%まで低減した場合には、負のプライミングの知覚頻度が高まり、先行刺激の持続時間が1000 ms の時に刺激の速度を2 Hz まで低減した場合には、正のプライミングの知覚頻度が高まった。つまり、先行刺激の持続時間や速度、および輝度コントラストといった刺激パラメータの組み合わせに依存してプライミングの効果は変化した。この結果は予測の通りであり（表1）、Takeuchi et al. (2011) や Yoshimoto and Takeuchi (2013) で報告された結果と一貫していた。また、Kanai and Verstraten (2005) によると、先行刺激とテスト刺激の ISI の増加に伴いプライミングの効果は徐々に弱まるが、本研究においても ISI が長くなるにつれプライミングの効果は弱まり、50%に収束する傾向にあった。

以上の結果は、統計的にも支持された。2要因分散分析の結果、刺激パラメータの組み合わせ

の主効果 ($F(4, 12) = 84.95, p < 0.0001$), および ISI の主効果 ($F(7, 21) = 2.64, p < 0.05$) いずれも有意であった。また、刺激パラメータの組み合わせと ISI の交互作用もみられた ($F(28, 84) = 9.45, p < 0.0001$)。

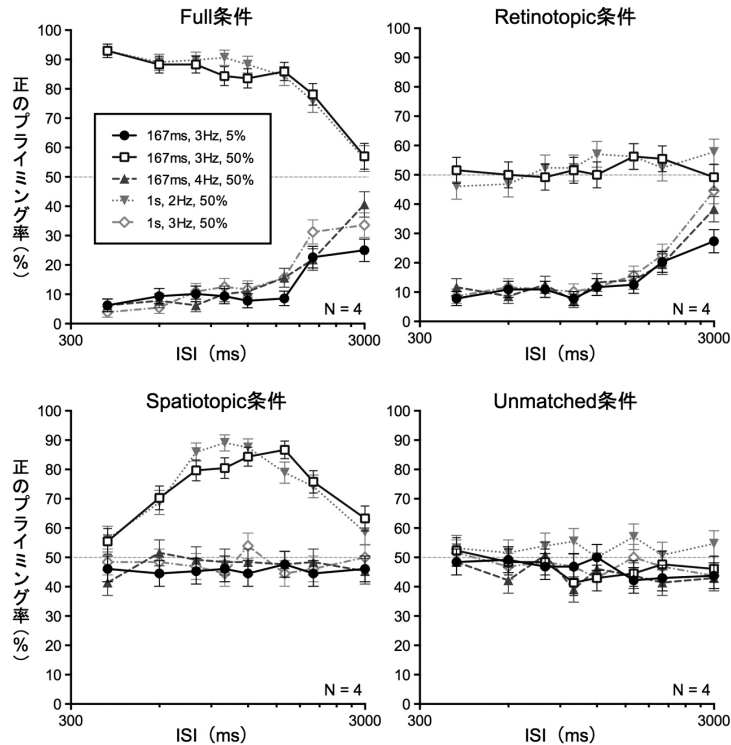


図2 各実験条件と刺激パラメータの組み合わせにおけるプライミングの効果

本研究では、負のプライミングは網膜座標系で観察され、正のプライミングは空間座標系で観察されるという予測を検討した。その結果、予測したように、Full条件で正のプライミングが優位に観察された条件においては、Spatiotopic条件では同様に正のプライミングが観察されたが、Retinotopic条件ではプライミングの効果は消失し、正負いずれのプライミングも優位にならなかった。一方で、Full条件で負のプライミングが優位に観察された条件においては、Retinotopic条件では同様に負のプライミングが観察されたが、Spatiotopic条件ではプライミングは消失した。また、Spatiotopic条件で観察された正のプライミングと、Retinotopic条件で観察された負のプライミングにおいて、ISIの効果に違いがみられた。Retinotopic条件で観察された負のプライミングは、ISIが400 msの時に全試行の約90%で観察されたが、Spatiotopic条件で観察された正のプライミングは、ISIが600 ms以上の時に優位に観察された。なお、Retinotopic条件、Spatiotopic条件ともに、ISIが3000 msの時にはプライミングの効果が弱まり、ほぼ50%に収束した。

以上の結果は、統計的にも支持された。Retinotopic条件において、2要因分散分析の結果、刺激パラメータの組み合わせの主効果 ($F(4, 12) = 45.61, p < 0.0001$), および ISI の主効果 (F

(7, 21) = 11.26, $p < 0.0001$) いずれも有意であった。また、刺激パラメータの組み合わせと ISI の交互作用もみられた ($F(28, 84) = 2.67, p < 0.001$)。一方、Spatiotopic 条件において、刺激パラメータの組み合わせの主効果 ($F(4, 12) = 41.93, p < 0.0001$)、および ISI の主効果 ($F(7, 21) = 8.18, p < 0.0001$) いずれも有意であった。また、刺激パラメータの組み合わせと ISI の交互作用もみられた ($F(28, 84) = 2.67, p < 0.001$)。

Unmatched 条件では、いずれの条件においても視覚運動プライミングの効果は消失した。2 要因分散分析の結果、刺激パラメータの組み合わせの主効果 ($F(4, 12) = 1.67, n.s.$)、および ISI の主効果 ($F(7, 21) = 2.4, n.s.$) いずれも有意ではなかった。刺激パラメータの組み合わせと ISI の交互作用もみられなかった ($F(28, 84) = 0.51, n.s.$)。

考察

本研究では、視覚運動プライミングという現象から運動検出機構が機能する座標系を明らかにすることを目的とし、網膜座標系と空間座標系におけるプライミングの効果を推定した。その結果、正のプライミングは空間座標系でのみ生じる一方で、負のプライミングは網膜座標系でのみ生じることがわかった。これは、先行刺激の持続時間や速度、および輝度コントラストといったある特定の刺激パラメータによるものではなく、視覚運動プライミングの効果そのものに依存した結果であった。

Takeuchi et al. (2011) や Yoshimoto and Takeuchi (2013) で示唆されていたように、刺激が高速度で運動する条件や輝度コントラストが低い条件など、一次運動検出機構の貢献度が高まりやすい条件下で負のプライミングが優位に観察された。したがって、低次の運動検出機構は網膜座標系で機能すると考えられる。このことは、低次機構の関与が強いと考えられる運動残効 (Pavan, Contillo, & Mather, 2013) が網膜座標系で生じることからも支持される (Biber & Ilg, 2011; Boi et al., 2011; Cavanagh et al., 2010; Knapen et al., 2009; Turi & Burr, 2012; Wenderoth & Wiese, 2008)。

正のプライミングと負のプライミングは拮抗的に観察される現象であることから、両プライミングはそれぞれ異なる運動検出機構により誘発されると考えられている (Kanai & Verstraten, 2005; Pantle et al., 2000; Takeuchi et al., 2011)。正のプライミングは、刺激の速度が遅く、かつ輝度コントラストが高いなど、空間における刺激の顕著な特徴の位置情報を捕捉しやすいような状況下でのみ観察された。したがって、特徴追跡機構といった高次の運動検出機構は空間座標系で機能すると考えられる。このことは、運動対応の決定が網膜座標系でなく空間座標系で処理されるという報告と一貫している (Hein & Cavanagh, 2012)。運動対応の決定にはある注意機構 (Cavanagh et al., 2010) が関与すると議論されているが、おそらくは同様のメカニズムが正のプライミングの誘発にも関与しているであろう。Melcher and Morrone (2003) によると、サッカー前後の運動情報の統合が空間座標系で生じるが、高次の運動検出機構が空間座標系で機能した可能性がある。

運動情報の抽出に関して、低次機構が網膜座標系で機能し、高次機構が空間座標系で機能することは、近年の神経生理学的な研究からも支持される。ヒトの脳機能イメージングの研究から、

MT や MST を含む背側領域においては空間座標系に選択的な BOLD 応答がみられる一方で、V1 や V2 など初期の視覚野では網膜座標系に選択的であることが報告されている (Crespi, Biagi, d'Avossa, Burr, Tosetti, & Morrone, 2011; d'Avossa, Tosetti, Crespi, Biagi, Burr, & Morrone, 2007)。また、MT における短期記憶に関する運動情報は空間座標系で処理されることが示されている (Ong, Hooshvar, Zhang, and Bisley, 2009)。

なお、サッカードを行わずに先行刺激とテスト刺激が空間的に離れて提示される条件 (Unmatched 条件) では、視覚運動プライミングの効果は消失し、正負いずれのプライミングも観察されなかった。したがって、空間座標系で正のプライミングが観察されたことは、単に空間的に広い領域に提示された視覚情報が統合されたことによるものではないと言える。ただし、運動残効においては、順応した空間領域にテスト刺激が提示されない場合にも残効が生じるという報告がある (Arman, Ciaramitaro, & Boynton, 2006; Meng, Mazzoni, & Qian, 2006; von Grünau & Dubé, 1992)。本研究では、先行刺激とテスト刺激の空間位置が離れている場合には、高速運動残効とも呼ばれる負のプライミングは生じなかった。このことは、順応刺激とテスト刺激の空間位置が離れている時に運動残効が生じるには、従来の運動残効のようにある一定の運動方向に対して十分な順応時間が必要であることを示唆している。

本研究では、先行刺激とテスト刺激の ISI を操作した。網膜座標系で生じた負のプライミングは、ISI が最も短い 400 ms の時から顕著に観察されたが、空間座標系で生じた正のプライミングは、ISI が 600 ms 以上の時に顕著に観察された。この結果は、空間座標系 (非網膜座標系) における表象の構築には時間が掛かるという報告と一貫している (Burr & Morrone, 2011, 2012; Golomb et al., 2010, 2011; Morrone et al., 2010; Wurtz, 2008; Zimmermann et al., 2013)。Golomb et al. (2011) は、サッカード毎に網膜座標系の情報を空間座標系へ変換するために、サッカードの潜時 (~ 250 ms) を含めおよそ 500 ~ 600 ms 程度の時間を要することを示した。Zimmermann et al. (2013) は、方位残効は網膜座標系と空間座標系いずれにおいても生じるが、空間座標系ではサッカードを行う前に 500 ~ 1000 ms 程度の時間間隔がなければ順応の効果が得られないことを報告している。以上の先行研究から、空間座標系における表象の構築には少なくとも 500 ms の時間を要するとされているが、本研究の結果から、空間座標系における視覚運動の表象にも同程度の時間を要することがわかった。

Burr and Morrone (2011, 2012) は、サッカード後に予測される視野領域に応答がずれる神経細胞の発見 (Duhamel, Colby, & Goldberg, 1992) に基づき、一時的に空間座標系における処理を可能とする時空間的に傾いた受容野モデルを提案した。彼らによると、眼球運動時には瞬間的に様々な時空間的な処理がなされており、このような時空間的に傾いたメカニズムにより一時的に局所的な空間座標系の表象が構築される。本研究で観察された空間座標系における正のプライミングは、ISI が約 600 ~ 2000 ms の時のみ顕著であった。このように、空間座標系でみられたプライミングの効果が一時的なものであったことは、空間座標系の表象を構築する時空間的に傾いた受容野モデルと一貫すると考えられる。

本研究から、一次運動検出機構のような低次の運動検出機構は網膜座標系で機能し、一方で特徴追跡機構のような高次の運動検出機構は空間座標系で機能することが示唆された。また、空間座標系における処理は遅いシステムにより担われている可能性があることがわかった。ただし、

本研究では眼球運動のみ考慮し、頭部や身体の運動は考慮しなかった。したがって、高次の運動検出機構が単に頭部を中心とした空間座標系でなく、世界を中心とした空間座標系で機能するかを明らかにするためには、今後さらなる検討が必要である。

文献

- Adelson, E. H., & Bergen, J. R. (1985). Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *Journal of the Optical Society of America A*, **2**, 284–299.
- Anstis, S. M. (1980). The perception of apparent movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **290**, 153–168.
- Anstis, S., & Ramachandran, V. S. (1987). Visual inertia in apparent motion. *Vision Research*, **27**, 755–764.
- Arman, A. C., Ciaramitaro, V. M., & Boynton, G. M. (2006). Effects of feature-based attention on the motion aftereffect at remote locations. *Vision Research*, **46**, 2968–2976.
- Biber, U., & Ilg, U. J. (2011). Visual stability and the motion aftereffect: A psychophysical study revealing spatial updating. *PLoS One*, **6**, e16265.
- Boi, M., Ögmen, H., & Herzog, M. H. (2011). Motion and tilt aftereffects occur largely in retinal, not in object, coordinates in the Ternus-Pikler display. *Journal of Vision*, **11** (3) :7, 1–11.
- Bowns, L. (2002). Can spatio-temporal energy models of motion predict feature motion? *Vision Research*, **42**, 1671–1681.
- Braddick, O. J. (1980). Low-level and high-level processes in apparent motion. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **290**, 137–151.
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision*, **10**, 433–436.
- Burr, D. C., & Morrone, M. C. (2011). Spatiotopic coding and remapping in humans. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **366**, 504–515.
- Burr, D. C., & Morrone, M. C. (2012). Constructing stable spatial maps of the world. *Perception*, **41**, 1355–1372.
- Burr, D. C., & Ross, J. (1982). Contrast sensitivity at high velocities. *Vision Research*, **22**, 479–484.
- Burr, D. C., Ross, J., & Morrone, M. C. (1986). Seeing objects in motion. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **227**, 249–265.
- Burr, D., & Thompson, P. (2011). Motion psychophysics: 1985–2010. *Vision Research*, **51**, 1431–1456.
- Campana, G., Pavan, A., & Casco, C. (2008). Priming of first- and second-order motion: Mechanisms and neural substrates. *Neuropsychologia*, **46**, 393–398.
- Cavanagh, P. (1992). Attention-based motion perception. *Science*, **257**, 1563–1565.
- Cavanagh, P. (1994). Is there low-level motion processing for non-luminance-based stimuli? In T. V. Papathomas, C. Chubb, A. Gorea, & E. Kowler (Eds.), *Early vision and beyond*. Cambridge, MA: MIT Press, pp. 113–120.
- Cavanagh, P., Hunt, A. R., Afraz, A., & Rolfs, M. (2010). Visual stability based on remapping of attention pointers. *Trends in Cognitive Sciences*, **14**, 147–153.
- Cavanagh, P., & Mather, G. (1989). Motion: The long and short of it. *Spatial Vision*, **4**, 103–129.
- Chubb, C., & Sperling, G. (1988). Drift-balanced random stimuli: A general basis for studying non-Fourier motion perception. *Journal of the Optical Society of America A*, **5**, 1986–2007.
- Crespi, S., Biagi, L., d'Avossa, G., Burr, D. C., Tosetti, M., & Morrone, M. C. (2011). Spatiotopic coding of BOLD signal in human visual cortex depends on spatial attention. *PLoS One*, **6**, e21661.
- d'Avossa, G., Tosetti, M., Crespi, S., Biagi, L., Burr, D. C., & Morrone, M. C. (2007). Spatiotopic selectivity of BOLD responses to visual motion in human area MT. *Nature Neuroscience*, **10**, 249–255.
- Dawson, M. R. (1991). The how and why of what went where in apparent motion: Modeling solutions

- to the motion correspondence problem. *Psychological Review*, **98**, 569–603.
- Del Viva, M. M., & Morrone, M. C. (1998). Motion analysis by feature tracking. *Vision Research*, **38**, 3633–3653.
- Derrington, A. M., Allen, H. A., & Delicato, L. S. (2004). Visual mechanisms of motion analysis and motion perception. *Annual Review of Psychology*, **55**, 181–205.
- De Valois, R. L., Cottaris, N. P., Mahon, L. E., Elfar, S. D., & Wilson, J. A. (2000). Spatial and temporal receptive fields of geniculate and cortical cells and directional selectivity. *Vision Research*, **40**, 3685–3702.
- Doshier, B. A., Landy, M. S., & Sperling, G. (1989). Kinetic depth effect and optic flow—I. 3D shape from Fourier motion. *Vision Research*, **29**, 1789–1813.
- Duhamel, J. R., Colby, C. L., & Goldberg, M. E. (1992). The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science*, **255**, 90–92.
- Emerson, R. C., Bergen, J. R., & Adelson, E. H. (1992). Directionally selective complex cells and the computation of motion energy in cat visual cortex. *Vision Research*, **32**, 203–218.
- Ezzati, A., Golzar, A., & Afraz, A. S. R. (2008). Topography of the motion aftereffect with and without eye movements. *Journal of Vision*, **8** (14) :23, 1–16.
- Glasser, D. M., Tsui, J. M., Pack, C. C., & Tadin, D. (2011). Perceptual and neural consequences of rapid motion adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **108** (45) , E1080–E1088.
- Golomb, J. D., Marino, A. C., Chun, M. M., & Mazer, J. A. (2011). Attention doesn't slide: Spatiotopic updating after eye movements instantiates a new, discrete attentional locus. *Attention, Perception & Psychophysics*, **73**, 7–14.
- Golomb, J. D., Pulido, V. Z., Albrecht, A. R., Chun, M. M., & Mazer, J. A. (2010). Robustness of the retinotopic attentional trace after eye movements. *Journal of Vision*, **10** (3) :19, 1–12.
- Hawken, M. J., Gegenfurtner, K. R., & Tang, C. (1994). Contrast dependence of colour and luminance motion mechanisms in human vision. *Nature*, **367**, 268–270.
- Hein, E., & Cavanagh, P. (2012). Motion correspondence in the Ternus display shows feature bias in spatiotopic coordinates. *Journal of Vision*, **12** (7) :16, 1–14.
- 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.
- Knapen, T., Rolfs, M., & Cavanagh, P. (2009). The reference frame of the motion aftereffect is retinotopic. *Journal of Vision*, **9** (5) :16, 1–6.
- Knapen, T., Rolfs, M., Wexler, M., & Cavanagh, P. (2010). The reference frame of the tilt aftereffect. *Journal of Vision*, **10** (1) :8, 1–13.
- Krauzlis, R. J., & Miles, F. A. (1996). Release of fixation for pursuit and saccades in humans: Evidence for shared inputs acting on different neural substrates. *Journal of Neurophysiology*, **76**, 2822–2833.
- Lappin, J. S., Tadin, D., Nyquist, J. B., & Corn, A. L. (2009). Spatial and temporal limits of motion perception across variations in speed, eccentricity, and low vision. *Journal of Vision*, **9** (1) :30, 1–14.
- Lisberger, S. G., & Movshon, J. A. (1999). Visual motion analysis for pursuit eye movements in area MT of macaque monkeys. *Journal of Neuroscience*, **19** (6) , 2224–2246.
- Livingstone, M. S., & Hubel, D. H. (1994). Stereopsis and positional acuity under dark adaptation. *Vision Research*, **34**, 799–802.
- Lu, Z. L., & Sperling, G. (1995). The functional architecture of human visual motion perception. *Vision*

Research, **35**, 2697–2722.

- Mather, G., Verstraten, F. A. J., & Anstis, S. M. (1998). *The motion aftereffect: A modern perspective*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Melcher, D., & Morrone, M. C. (2003). Spatiotopic temporal integration of visual motion across saccadic eye movements. *Nature Neuroscience*, **6**, 877–881.
- Meng, X., Mazzoni, P., & Qian, N. (2006). Cross-fixation transfer of motion aftereffects with expansion motion. *Vision Research*, **46**, 3681–3689.
- Morrone, M. C., Cicchini, M., & Burr, D. C. (2010). Spatial maps for time and motion. *Experimental Brain Research*, **206**, 121–128.
- Nishida, S. (1993). Spatiotemporal properties of motion perception for random-check contrast modulations. *Vision Research*, **33**, 633–645.
- Nishida, S. (2011). Advancement of motion psycho-physics: Review 2001–2010. *Journal of Vision*, **11** (5) :11, 1–53.
- Ong, W. S., Hooshvar, N., Zhang, M., & Bisley, J. W. (2009). Psychophysical evidence for spatiotopic processing in area MT in a short-term memory for motion task. *Journal of Neurophysiology*, **102**, 2435–2440.
- 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** (11) :27, 1–16.
- Pavan, A., Contillo, A., & Mather, G. (2013). Modelling adaptation to directional motion using the Adelson-Bergen energy sensor. *PLoS One*, **8**, e59298.
- 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.
- Priebe, N. J., Churchland, M. M., & Lisberger, S. G. (2002). Constraints on the source of short-term motion adaptation in macaque area MT. I. the role of input and intrinsic mechanisms. *Journal of Neurophysiology*, **88**, 354–369.
- 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.
- Seiffert, A. E., & Cavanagh, P. (1998). Position displacement, not velocity, is the cue to motion detection of second-order stimuli. *Vision Research*, **38**, 3569–3582.
- Smith, A. T. (1994). Correspondence-based and energy-based detection of second-order motion in human vision. *Journal of the Optical Society of America A*, **11**, 1940–1948.
- Smith, A. T., Hess, R. F., & Baker, C. L., Jr. (1994). Direction identification thresholds for second-order motion in central and peripheral vision. *Journal of the Optical Society of America A*, **11**, 506–514.
- Solomon, J. A., & Sperling, G. (1994). Full-wave and half-wave rectification in second-order motion perception. *Vision Research*, **34**, 2239–2257.
- Sperling, G. (1989). Three stages and two systems of visual processing. *Spatial Vision*, **4**, 183–207.
- Takeuchi, T., & De Valois, K. K. (1997). Motion-reversal reveals two motion mechanisms functioning in scotopic vision. *Vision Research*, **37**, 745–755.
- Takeuchi, T., Tuladhar, A., & Yoshimoto, S. (2011). The effect of retinal illuminance on visual motion

- priming. *Vision Research*, **51**, 1137–1145.
- Turi, M., & Burr, D. (2012). Spatiotopic perceptual maps in humans: Evidence from motion adaptation. *Proceedings of the Royal Society B*, **279**, 3091–3097.
- Ullman, S. (1979). *The interpretation of visual motion*. Cambridge, MA: MIT Press.
- van Santen, J. P., & Sperling, G. (1984). Temporal covariance model of human motion perception. *Journal of the Optical Society of America A*, **1**, 451–473.
- van Santen, J. P., & Sperling, G. (1985). Elaborated Reichardt detectors. *Journal of the Optical Society of America A*, **2**, 300–321.
- von Grünau, M., & Dubé, S. (1992). Comparing local and remote motion aftereffects. *Spatial Vision*, **6**, 303–314.
- Watson, A. B., & Ahumada, A. J., Jr. (1985). Model of human visual-motion sensing. *Journal of the Optical Society of America A*, **2**, 322–341.
- Wenderoth, P., & Wiese, M. (2008). Retinotopic encoding of the direction aftereffect. *Vision Research*, **48**, 1949–1954.
- Wurtz, R. H. (2008). Neuronal mechanisms of visual stability. *Vision Research*, **48**, 2070–2089.
- Yoshimoto, S., & Takeuchi, T. (2013). Visual motion priming reveals why motion perception deteriorates during mesopic vision. *Journal of Vision*, **13** (8) :8, 1–21.
- Zimmermann, E., Morrone, M. C., Fink, G. R., & Burr, D. (2013). Spatiotopic neural representations develop slowly across saccades. *Current Biology*, **23**, R193–R194.

