

氏名	吉本早苗
学位の種類	博士(心理学)
学位記の番号	甲第186号
学位授与年月日	2015(平成27)年3月20日
学位授与の条件	学位規則第4条第1項該当
学位論文題目	<b>環境光への順応による運動知覚の変容</b>
論文審査委員	主査 竹内龍人 (心理学専攻 教授) 副査 岡本安晴 (心理学専攻 教授) 副査 金沢 創 (心理学専攻 教授) 副査 木村英司 (千葉大学文学部行動科学科心理学講座教授) 副査 岡嶋克典 (横浜国立大学大学院 環境情報研究院准教授)

## 論文の内容の要旨

本稿は、序論(第1章)、本研究で遂行した13の実験に関する記述(第2章~第4章)、総合考察(第5章)という5章からなる。以下、各章の内容を述べる。

【第1章】 日常で遭遇する環境光の明るさは、明るい浜辺から暗い夜道まで、実に $10^{11}$ (千億)という広い範囲で変化している。目の網膜には錐体と桿体という2種類の光受容細胞が存在し、錐体のみが機能している状態(昼間)を明所視、錐体と桿体が同時に機能している状態(夕暮れ時、薄暮)を薄明視、そして桿体のみが機能している状態(夜間)を暗所視と呼ぶ。視覚系が明所視から暗所視に至る環境光変化にどのように対応しているか、すなわち明暗順応のメカニズムとは何かという問題は、かつては知覚心理学における主要な研究テーマの1つであった。実際、明所視と暗所視に関しては数多くの知見がすでに得られている。

ところが、明所視と暗所視の間である薄明視に関しては、色覚研究をのぞいて研究そのものがほとんど行われていない。薄明視が明所視や暗所視と異なるであろうことは、夕暮れ時に球技におけるボールの速度判断が困難になるといった現象や、やはり夕暮れ時に交通事故が増加したり、加齢と共に薄明視での視能力が大きく低下するといったデータから推察される。それにも関わらず薄明視研究が進展していないのは、従来の研究手法(例えば視感度の測定)を用いると、薄明視は明所視と暗所視の間地点にすぎないという結論に至ることが多かったからである。

そこで本研究では薄明視の本質に立ち返り、新たに実験手法から考え直した。薄明視では、錐体からの情報と桿体からの情報が同時に処理・統合される必要があるという点で、明所視や暗所視とは根本的に異なる。したがって、異なる情報の統合過程を捉えるような実験状況を考案すれば、薄明視における情報処理の理解につながるはずである。この論に基づき、錐体と桿体から来る情報の割合が錯視の見かけにどのように影響するかを調べるという実験心理学的手法を採ることとした。数ある錯視の中から、視覚運動プ

ライミングと呼ばれる動きの錯視を選択した。

視覚運動プライミングとは、先行する運動刺激の影響をうけて、後続する多義運動刺激（いろいろな方向に動いて見える視覚刺激）の見え方が一義に決まり、ある一定の方向に見える錯視である。先行する刺激と後続する刺激が統合されることにより生じる（A. Pinkus & A. Pantle, 1997, *Vision Research*）。この錯視の利用により、薄明視における錐体情報と桿体情報の統合という問題を、先行刺激と後続刺激の統合がもたらす錯視の見えという問題に置き換えて研究を進めることができる。

なお視覚系では、形態視、色彩視、立体視、運動視などの異なる機能がある程度独立に働いている。その中から動き（運動視）の錯視を選んだ理由は次の2点にある。1点目は、薄明視で生じる視覚の問題がおもに運動視と関連することにある。2点目としては、桿体からの出力はおもに、運動視に関与する脳の部位へ投射されているという神経生理学的知見に基づく。

**【第2章】** 本章では2つの実験を報告する。実験1では、明所視や暗所視に対する薄明視の特異性が視覚運動プライミングにより確認できるか否かを検討した。その際に、視野の中心には錐体が密集し、視野の周辺には桿体が密集しているという神経生理学的特性（S. Raphael & D. MacLeod, 2011, *Journal of Vision*）を利用した。先行刺激と後続刺激を別々の視野で観察すれば、錐体と桿体の統合という問題を、先行刺激と後続刺激の統合に基づく錯視がどう見えるかという実験データにより検討できる。実験では、環境光の明るさや先行刺激（運動する正弦波格子）の種類を様々に変えて、後続刺激がどのように見えるかを実験参加者に報告させた。実験の結果、明所視や暗所視では後続刺激の見え方が一意に決まるという錯視が観察された。ところが薄明視では後続刺激が先行刺激の影響を受けにくくなり、桿体と錐体の活性化率がほぼ等しくなる明るさの時に錯視が完全に消失することを見出した。

実験2では、実験1の結果が本当に錐体と桿体における情報処理に由来しているかを確認した。情報処理の速度は、錐体よりも桿体の方が最大で0.08秒遅い。そこで、桿体が集中する周辺視野に提示する後続刺激を時間的に早め桿体の時間遅れを補償したところ、薄明視においても錯視が見えるようになった。このことから、実験1で観察された錯視の消失は、桿体における情報処理の遅れにより錐体からの情報と桿体からの情報が適切に統合されなかったためだと結論づけられる。

以上の2つの実験から、薄明視は明所視と暗所視のたんなる中間地点ではないことを実証した。また薄明視における視覚情報処理の仕組みを探求する上で、視覚運動プライミングという錯視が有効なツールであることが確認された。

**【第3章】** 第1章で記した球技や運転の例に代表されるように、薄明視下での特異的な現象は視覚情報に基づく行動（体の動き）と関連していることが多い。日常で物を見る時、眼球運動や体の動きなどにより、網膜像は激しく複雑に変動する。そのため網膜像の情報だけに基ついて行動することはまず不可能である。しかし通常は、私たちの視覚は適切な行動を導くように機能しているように感じる。その理由は、網膜像中心ではなく、実世界（外界）を中心とした環境座標表現（spatiotopic representation）が脳内で構築されることにより視野の安定が保たれ、視対象の位置に関する記憶が作られているからだと考えられる（D. Burr & C. Morrone, 2012, *Perception*）。薄明視における特異性は視覚に基づく行動との関係が深いことから、薄明視では環境座標表現の構築に問題がある可能性がある。視覚運動プライミングを用いた7つの実験を通して、この仮説を検証することを本章の目的とした。

実験参加者は、先行刺激提示後すぐに他所へ目を動かし、その直後に先行刺激と同じ画面位置に提示される後続刺激がどのように動いて見えたかを答えた。もしこの条件で視覚運動プライミングによる錯視が生じる場合は、脳内で構築された環境座標系を基にして先行刺激と後続刺激の情報が統合されたと結論づけることができる。一方で錯視が生じない場合は、環境座標表現の構築が適切になされなかったことを意味する。

その結果、明所視ではプライミングによる錯視がこの提示条件で生じることがわかった（実験3）。錯視の生起は刺激の速度やコントラスト（実験4）、眼球運動の回数（実験5）には依存しなかった。同じ実験を薄明視および暗所視で遂行したところ、薄明視においてのみ錯視が消失することを発見した（実験6）。暗所視では明所視と同様に錯視が観察された。この結果は、刺激のコントラスト・眼球運動の回数といった要因に依存することはなかった（実験7～8）。錯視の消失が顕著だったのは、錐体と桿体の活性化率が同程度になる時のみであった（実験9）。以上の結果は、錐体と桿体が同時に機能する薄明視においてのみ、脳内で環境座標表現が適切に構築されていないことを示唆する。

【第4章】 薄明視では錐体と桿体からの情報が適切に統合されず（第2章）、そのために環境座標表現が構築されないという結果（第3章）から、薄明視では視覚系が異なる方略を用いて動きを認識している可能性が示唆される。本章ではその方略の1つとして遡及的推測（postdiction）を仮定し、4つの実験を通して検討した。遡及的推測とは、時間的には後で提示される視覚情報がそれ以前に提示される視覚情報の知覚判断を決定するという後付けに基づく認識方法であり、脳内で時間特性の異なる複数の経路が処理に介入することにより生じる（D. Eagleman & T. Sejnowski, 2007, *Journal of Vision*）。薄明視では時間特性が異なる錐体と桿体が同時に機能していることから、遡及的な推測が行われている可能性があるかと推測した。

実験10では、見かけの運動方向が曖昧な刺激を先行刺激として提示し、続いて運動方向が明確にわかる刺激を後続刺激として提示した。実験参加者は、先行刺激がどのように動いてみえるかを報告した。実験の結果、錐体と桿体の活性化率が同程度となる薄明視でのみ、先行刺激の見かけの運動方向が一義に定まるという遡及的な推測が行われていることを見出した。一方で、通常の視覚運動プライミングによる錯視はこの時に消失した。遡及的推測は刺激の網膜位置や速度、先行刺激と後続刺激の時間間隔に依存するという特性を示し、通常の錯視の特性とは異なることがわかった（実験11～13）。

以上の結果から、薄明視では、錐体と桿体が同時に機能することによる問題点を遡及的推測により補っている、と結論づけた。

【第5章】 本章では実験結果のまとめ、モデルの提案、そして今後の研究課題に関して議論を進めた。実験を通して得られた主な結果は、（1）薄明視は明所視と暗所視の単なる中間段階としては捉えられない、（2）薄明視では錐体と桿体の時間特性の違いにより、情報統合や環境座標表現の構築が適切に行われないう、（3）薄明視では遡及的推測により運動方向の認識がなされている、という3点である。

以上の結果から、薄明視における錐体情報と桿体情報の分離は視覚情報処理の初期段階で解消されるとする従来説は正しくないと結論できる。視覚運動プライミングによる錯視、環境座標表現に基づく認識、遡及的推測に基づく認識には、視覚情報処理の高次過程が関与しているからである。本章では、薄明視における錐体と桿体の分離が高次の視覚情報処理に影響を及ぼすというモデルを提案した。

最後に今後の課題として、以下の6点を挙げた。(1) 適及的推測と環境座標表現との関係は何か？(2) 頭部が動く場合に同様の議論が成り立つか？(3) 視覚刺激の空間的側面はどのように影響するか？(4) 立体知覚においても運動知覚と同様の議論が成り立つか？(5) 急速な環境光の変化はどのように影響するか？(6) なぜ加齢により薄明視で視機能が低下するのか？その補償システムとしては何が適切か？

これらの問題に取り組むことにより、環境光の変化という日常遭遇する状況に対して私たちの視覚系がどのように対処しているか、その理解がさらに深まると共に、よりよい視環境作りがもたらすQOLの向上に貢献できると考えられる。

## 論文審査結果の要旨

### 論文内容要旨

本論文では薄明視下の運動知覚を実験心理学的に検討しており、全5章から構成されている。第1章「序論」では、本研究の背景および目的を記している。まぶしい夏の浜辺から暗い夜道まで、日常で遭遇する明るさ(環境光)の範囲は実に一千億倍になる。目の網膜にある二種類の視細胞(錐体と桿体)がこの明るさ変化に対応している。錐体のみが機能している状態を明所視、錐体と桿体が同時に機能している状態を薄明視、桿体のみが機能している状態を暗所視と呼ぶ。明所視と暗所視に関しては多数の知見が得られているが、その中間である薄明視に関しては研究がほとんど行われていない。しかし、薄暮時に球技におけるボールの軌道や速度判断が困難になることや交通事故が増加すること、加齢に伴い薄明視の機能が選択的に低下するといったことから、薄明視が特異的であることが推察される。それにも関わらず薄明視研究が進展していないのは、視感度の測定といった従来手法を用いると、薄明視は明所視と暗所視の中間地点に過ぎないという結論に至ってしまうからである。そこで本論文では、物が実際とは違って見える現象である錯視を利用することとした。錯視の見え方を調べることにより、視覚入力情報が脳内でどのように処理され知覚が生じるかを推定できるからである。また、錐体情報と桿体情報という異なる情報が統合されるという薄明視の特性に目をつけた。そして、異なる入力情報の統合により生じる錯視が薄明視下でどう見えるか、それを実験的に検討すれば薄明視における知覚の理解につながるのではないかと仮定した。数ある錯視の中から本論文では、先行する視覚刺激とその後続の視覚刺激との統合により運動錯視が生じる視覚運動プライミング現象を検討することとした。

第2章「環境光の変化が運動知覚に及ぼす影響」では、環境光の変化がプライミングにより生じる運動錯視にどのように影響するかを実験的に調べた。薄明視においては視野中心部では錐体の寄与率が高く、視野周辺部では桿体の寄与率が高い。そのため先行刺激と後続刺激をそれぞれ視野中心部と周辺部で別々に観察すれば、錐体と桿体の統合という神経生理学的問題を、先行刺激と後続刺激の統合に基づく運動錯視の見え方という心理学的問題として検討できる。実験参加者はいろいろな環境光に順応した後に、ディスプレイの画面に提示された視覚刺激が動いて見える方向を報告した。実験の結果、明所視や暗所視では運動錯視が観察されたが、薄明視下では運動錯視が完全に消失することがわかった。桿体における情報処

理の速度は、錐体に比べ約 80 ミリ秒遅い。そこで桿体の寄与率が高い視野周辺部における後続刺激を 80 ミリ秒早く提示してその遅れを補償したところ、薄明視においても運動錯視が観察されるようになった。以上の結果から、薄明視での運動錯視の消失は、桿体情報と錐体情報が、前者の時間遅れにより適切に統合されなかったためだと結論づけられる。また薄明視における運動知覚は、明所視と暗所視の単なる中間点ではないことが初めて実証されたといえる。

第 3 章「薄明視下の網膜座標表現と環境座標表現」では、球技や運転における失敗に代表されるように、薄明視における知覚の特異性は視覚に基づく行動と関連しているという観察を土台とした。日常で物を見る時、眼球運動や体の動きなどにより網膜像は複雑に変動するが、世界が揺れて感じることはない。その理由は、網膜像中心ではなく、実世界を中心とした環境座標表現が脳内で構築されるからである。薄明視における特異性は行動と密接な関係にあることから、薄明視ではこの環境座標表現の構築にエラーが生じるという仮説をたて、実験的に検証した。実験参加者は、先行刺激の消失後すぐに眼を動かし、その直後に先行刺激と画面上同じ位置に提示される後続刺激の見かけの運動方向を回答した。この条件で運動錯視が生じる場合には、環境座標系を参照枠とした情報統合がなされたといえる一方で、錯視が生じない場合は、環境座標表現が適切に構築されていなかったことを意味する。実験の結果、明所視と暗所視ではこの条件で運動錯視が生じたが、薄明視においてはそれが消失した。以上の結果は、薄明視においてのみ環境座標表現が適切に構築されず、それが運動知覚に反映されることを意味する。

第 4 章「薄明視下の遡及的推測に基づく運動知覚」では、薄明視における特異性の一つとして遡及的推測（ポストディクション）を仮定し、実験的に検討した。遡及的推測とは、時間的には後で提示される視覚刺激がそれ以前に提示された視覚刺激の知覚を決定するという、後付けによる認識方法である。実験から、薄明視でプライミングによる運動錯視が消失する時には、遡及的推測に基づく錯視が知覚されることがわかった。つまり薄明視では、遡及的推測に基づく補償が知覚として生じているといえる。

第 5 章「総合考察」では、結果のまとめと考察が記載されている。本論文では 13 の実験を通して、薄明視に関して以下のように結論した。(1) 薄明視下の運動知覚は明所視と暗所視の中間段階としては捉えられない。(2) 薄明視では錐体と桿体の時間特性の違いにより、運動知覚における情報統合や環境座標表現の構築が不完全になる。(3) 薄明視では明所視／暗所視とは異なる様式で視覚運動情報が処理されている。今後の検討課題としては、急速な環境光の変化は知覚にどのように影響するか、なぜ加齢により薄明視で視機能が低下するのか、低下を補うシステムとしては何が適切か、といった問題が挙げられる。明るさの変化に対して私たちの視覚系はどのように対処しているのか、その理解を深めることにより、よりよい視環境の構築に基づく生活の質の向上に貢献できると考えられる。

## 論文審査結果

本審査委員会は、本論文における研究課題の重要性と新規性、研究手法や結果の妥当性、今後の発展性といった観点から、本論文が博士号（心理学）の授与に値する水準に達しているかを検討した。本論文の優れている点として、審査委員から特に高く評価された事項を以下の 4 点にまとめた。

・薄明視に関する研究が行われてこなかった原因の一つは、実験に手間がかかることである。本論文ではその労を厭わず、毎実験開始時に暗順応を行い、かつ全試行において眼球運動や瞳孔反応を測定しながらも計13の実験を遂行した。そして、薄明視が明所視と暗所視の中間段階だとは単純にはみなせないことを、説得力のある実験データにより国内外で初めて示した。

・薄明視における運動知覚を、錐体と桿体という二種類の視細胞の相互作用に基づいて解釈するという理論的な土台がはっきりしているために、遂行された複数の実験結果に関する説明が論文を通して一貫している。そのために、多様なテーマが絡み合った内容であるにも関わらず、全体として筋の通った理解しやすい論文となっている。

・環境座標表現の構築や遡及的推測に基づく後付けの認識といった、視覚研究においてそれら自体が未解明であり興味の対象となっているテーマについて、今後の発展が期待できる実験結果を示している。

・薄明視は、日常で遭遇する環境光レベルの広い領域を担っている。例えば夕暮れ時における自動車の運転は、薄明視における運動知覚に大きく依存している。そういった重要な視覚機能に関して本研究を通して得られた実験データは、実生活における視環境の向上といった側面へ応用的に活用できる。

また審査委員からは、今後の検討を要する点として、以下の3点の指摘がなされた。

・本論文における基礎的実験結果と薄明視下の日常生活における行動との間にどのような関係があるのか、考察を今後深めるべきであろう。

・視覚系における座標系の問題をどのように捉えるのか、遡及的推測の意義とは何か、視覚運動メカニズムを低次と高次と二分してよいのか、といった問題が残されている。これらはどれも視覚研究において未解明の問題であり、それぞれが今後の研究テーマとなりうる。

・実験参加者は何を知覚していたのか、二件法以外の方法で調べると新たな知見が得られるであろう。

これらの問題は今後検討していく価値があり、本論文で示した研究内容をさらに発展させるであろうとの指摘が審査委員からなされた。

以上の点を総合的に勘案し、本審査委員会は、本論文が博士(心理学)の学位を授与するにふさわしいものと審査委員全員が判断したことを報告する。