

博士論文

# 環境光への順応による運動知覚の変容

日本女子大学人間社会研究科心理学専攻

博士課程後期2年 吉本 早苗

# 目次

<b>第 1 章 序論</b> .....	<b>1</b>
1.1 環境光のレベルと運動知覚 .....	1
1.2 薄明視における運動知覚 .....	4
1.3 視覚運動プライミング .....	8
1.4 本稿の構成 .....	14
<b>第 2 章 環境光への順応が運動知覚に及ぼす影響</b> .....	<b>16</b>
2.1 目的 .....	16
2.1.1 薄明視における視覚運動プライミングの消失 .....	17
2.1.2 錐体系と桿体系の時間応答特性 .....	20
2.1.3 視覚運動プライミングが消失する薄明視領域 .....	22
2.2 実験 1. 運動情報の統合が不完全となる薄明視領域の特定 .....	25
2.2.1 目的 .....	25
2.2.2 方法 .....	26
2.2.3 結果 .....	33
2.2.4 考察 .....	39
2.3 実験 2. 薄明視下の桿体系における情報処理の遅延の補償 .....	42
2.3.1 目的 .....	42
2.3.2 方法 .....	42
2.3.3 結果 .....	44
2.3.4 考察 .....	46
2.4 第 2 章のまとめ .....	50
<b>第 3 章 薄明視下の網膜座標系と環境座標系における運動知覚</b> .....	<b>52</b>
3.1 目的 .....	52
3.1.1 網膜座標系や環境座標系における運動情報の処理 .....	54
3.1.2 視覚運動プライミングに関与する運動検出機構 .....	55
3.1.3 運動検出機構が機能する座標系 .....	57
3.2 実験 3. 明所視において運動検出機構が機能する座標系の検討 .....	59
3.2.1 目的 .....	59
3.2.2 方法 .....	59



3.2.3	結果	66
3.2.4	考察	71
3.3	実験 4. 明所視下の座標系における速度と輝度コントラストの影響	74
3.3.1	目的	74
3.3.2	方法	74
3.3.3	結果	77
3.3.4	考察	84
3.4	実験 5. 明所視下の環境座標系におけるサッカードの影響	86
3.4.1	目的	86
3.4.2	方法	86
3.4.3	結果	88
3.4.4	考察	90
3.5	実験 6. 環境光が網膜座標系と環境座標系における運動知覚に及ぼす影響	99
3.5.1	目的	99
3.5.2	方法	99
3.5.3	結果	104
3.5.4	考察	113
3.6	実験 7. 薄明視下の環境座標系における輝度コントラストの影響	117
3.6.1	目的	117
3.6.2	方法	117
3.6.3	結果	118
3.6.4	考察	123
3.7	実験 8. 薄明視下の環境座標系におけるサッカードの影響	124
3.7.1	目的	124
3.7.2	方法	124
3.7.3	結果	125
3.7.4	考察	129
3.8	実験 9. 環境座標系の構築と錐体・桿体の活性化率の関係	131
3.8.1	目的	131
3.8.2	方法	131
3.8.3	結果	132
3.8.4	考察	135
3.9	第 3 章のまとめ	137

<b>第 4 章 薄明視下のポストディクシオンに基づく運動知覚</b> .....	<b>139</b>
4.1 目的 .....	139
4.1.1 視知覚におけるポストディクシオン .....	140
4.1.2 ポストディクシオンに関与するメカニズム .....	141
4.1.3 薄明視における遡及的な視覚運動プライミング .....	143
4.2 実験 10. 遡及的な視覚運動プライミングが生じる薄明視領域の検討 .....	145
4.2.1 目的 .....	145
4.2.2 方法 .....	145
4.2.3 結果 .....	152
4.2.4 考察 .....	152
4.3 実験 11. 遡及的な視覚運動プライミングと錐体・桿体の活性化率の関係 .....	161
4.3.1 目的 .....	161
4.3.2 方法 .....	161
4.3.3 結果 .....	162
4.3.4 考察 .....	165
4.4 実験 12. 薄明視下の遡及的な視覚運動プライミングに及ぼす速度の影響 .....	169
4.4.1 目的 .....	169
4.4.2 方法 .....	170
4.4.3 結果 .....	171
4.4.4 考察 .....	174
4.5 実験 13. 薄明視における遡及的な視覚運動プライミングの時間特性 .....	177
4.5.1 目的 .....	177
4.5.2 方法 .....	178
4.5.3 結果 .....	179
4.5.4 考察 .....	182
4.6 第 4 章のまとめ .....	184
<b>第 5 章 総合考察</b> .....	<b>185</b>
5.1 結果のまとめ .....	185
5.2 環境光への順応による運動知覚の変容をもたらすメカニズム .....	189
5.2.1 明所視と暗所視における運動情報の処理 .....	189
5.2.2 薄明視における運動情報の処理 .....	192

5.3 視覚運動プライミングにおける速度と時間周波数 .....	195
5.4 今後の展望 .....	199
5.5 結論 .....	202
謝辞 .....	203
引用文献 .....	204
付録 .....	225

# 第 1 章 序論

## 1.1 環境光のレベルと運動知覚

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間空間特性の異なる 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. 日常でヒトが晒される環境光のレベルと視機能を模式的に表したものを図 1.1 に示す. 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 (100 万倍) に達する範囲で機能している (図 1.1). 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).

環境光の変化に伴い, 空間視, 運動視, 色覚, 立体視など様々な視覚属性の知覚が変容することが知られている (e.g., Hess et al., 1990; Livingstone & Hubel, 1994; Pokorny, Lutze, Cao, & Zele, 2006). 運動知覚は視覚刺激の時空間的な変化によりもたらされるが, 視覚の時間特性と空間特性はともに環境光により変化することから, 両特性に依存する運動知覚は環境光の変化に伴い大きく変容しうる. また, 桿体経路を介する視覚情報は外側膝状体 (lateral geniculate nucleus, LGN) の大細胞層 (magnocellular layer) へ選択的に投射される

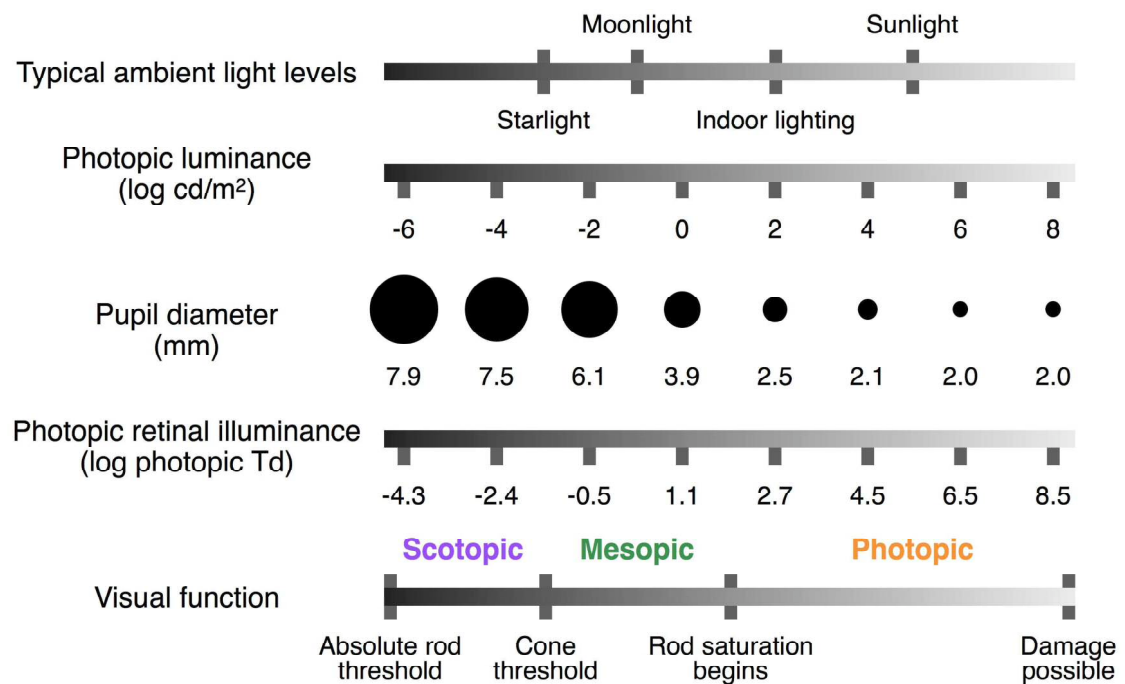


図 1.1 環境光のレベルと視機能

代表的な環境光のレベル, 平均輝度 (log cd/m<sup>2</sup>), 瞳孔径 (mm), 網膜照度 (log photopic Td), および視機能を示す. 網膜照度については 2.2.2 節で詳しく説明する. 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), 桿体のみが機能している状態を暗所視 (scotopic vision) という. Stockman and Sharpe (2006) の Figure 1 を元に作図.

(Benedek, Benedek, Kéri, Letoha, & Janáky, 2003; Purpura, Kaplan, & Shapley, 1988). LGN の大細胞層は運動方向の検出や局所的な運動情報の統合に関与する V5/MT に投射するため、桿体系は視覚運動情報の処理に影響する可能性がある (Hadjikhani & Tootell, 2000; Maunsell, Nealey, & DePriest, 1990; Maunsell & van Essen, 1983). 実験室内で行われた心理物理実験から、環境光の変化により運動知覚が変容することが報告されている。見かけの速度 (Gegenfurtner, Maysner, & Sharpe, 2000; Hammett, Champion, Thompson, & Morland, 2007; Peterson, Ohzawa, & Freeman, 2001; Pritchard & Hammett, 2012; Vaziri-Paskham & Cavanagh, 2008), 速度弁別閾 (Takeuchi & De Valois, 2000), 短距離運動 (short-range motion) (Dawson & Di Lollo, 1990), 放射フローによる進行方向知覚 (Billino, Bremmer, & Gegenfurtner, 2008), バイオロジカルモーション知覚 (Billino et al., 2008; Grossman & Blake, 1999), 蛇の回転錯視 (Hisakata & Murakami, 2008), 刺激間間隔 (inter-stimulus interval, ISI) による運動方向知覚の反転 (ISI リバーサル) (Sheliga, Chen, FitsGibbon, & Miles, 2006; Takeuchi & De Valois, 1997, 2009; Takeuchi, De Valois, & Motoyoshi, 2001), 2 ストローク仮現運動 (two-stroke apparent motion) (Mather & Challinor, 2009), コヒーレント運動検出閾 (Billino et al., 2008; Lankheet, van Doorn, & van de Grind, 2002; van de Grind, Koenderink, & van Doorn, 2000), 運動するテクスチャによる運動領域の分割 (Takeuchi, Yokosawa, & De Valois, 2004), そして視覚運動プライミング (visual motion priming) (Takeuchi, Tuladhar, & Yoshimoto, 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013; Yoshimoto, Uchida-Ota, & Takeuchi, 2014b) は、全て環境光のレベルに依存して変容することが報告されている。

## 1.2 薄明視における運動知覚

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 (Bloomfield & Dacheux, 2001; 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いる (Owens, Wood, & Owens, 2007)。この状況は日本でも同じであり、16 時台から 17 時台に致命的な交通事故が急増する。図 1.2 は日本の警視庁により公表されている高速道路における時間帯別交通事故件数 (平成 21 年から 25 年の平均) であるが、特に普通乗用車の交通事故が 17 時台に多発することがわかる。夕暮れ時に交通事故が多発する理由として西日や交通量の増加などが挙げられるが、運動物体への視覚的な感度の低下も可能性の一つとして指摘されている (Owens et al., 2007)。また、車のヘッドライトや街灯といった光源が多数存在することから、夜間運転時は暗所視ではなく薄明視となる。夜間の高齢者による交通事故は、加齢により薄明視下の視機能が選択的に低下するためである可能性がある (Gruber, Mosimann, Müri, & Nef, 2013; Lachenmayr, Berger, Buser, & Keller, 1998; Puell, Palomo, Sánchez-Ramos, & Villena, 2004; Sivak & Olson, 1982; Sturr, Kline, & Taub, 1990; van Rijn et al., 2002; von Hebenstreit, 1984; Werner, Peterzell, & Scheetz, 1990)。ドイツ眼科学会 (Deutsche Ophthalmologische Gesellschaft, DOG) は、運転免許の取得や更新に際しては明所視における視力だけでなく薄明視における視力も測定することを推奨している (DOG, 2009)。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とりわけ薄暮時に見えにくくなるという経験談はよく聞くとこである。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。外野手にとっては打ち上げられたボールを取り損なってしまうなど、薄暮時はパフォーマンスが低下する最も厄介な魔の時間帯である。一

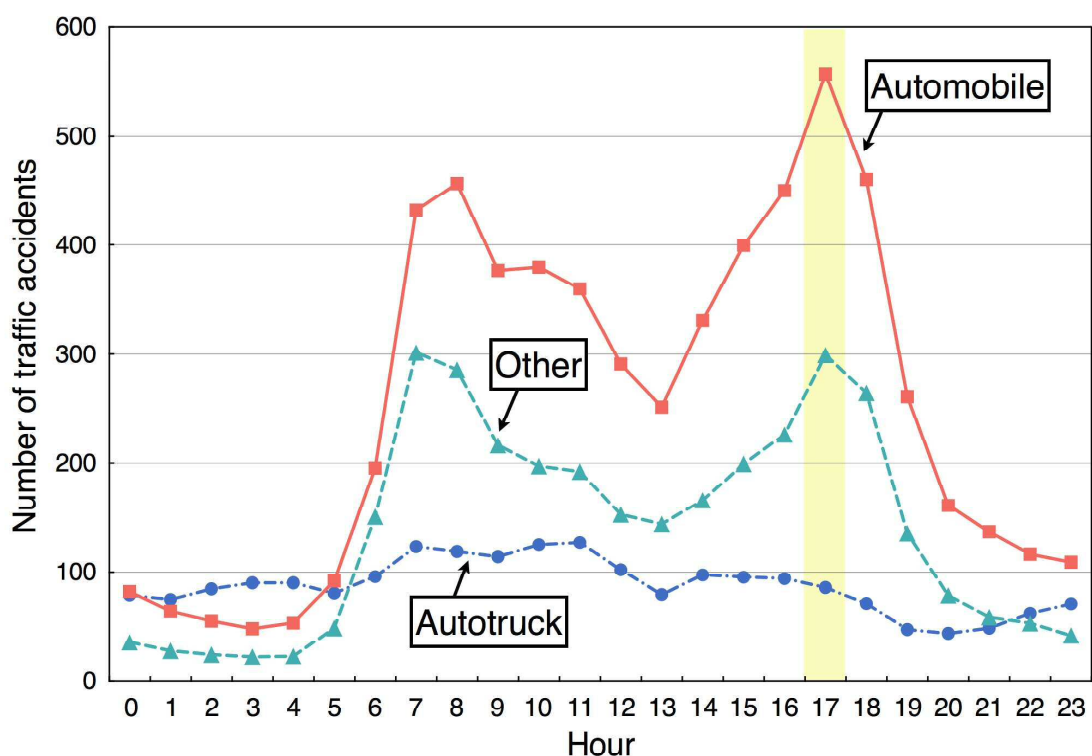


図 1.2 高速道路における当事者種別および時間帯別交通事故件数

高速道路において平成 21 年から 25 年に発生した交通事故件数の平均を示す。横軸は時間帯を示し、縦軸は交通事故件数を示す。当事者とは第一当事者を指し、最初に交通事故に関与した車両等の運転者または歩行者の内、当該交通事故における過失が重い者をいう。過失が同程度の場合には人身損傷程度が軽い者をいう。この図から、薄暮となる 17 時台に特に普通乗用車 (automobile) の事故件数が増加することがわかる。警察庁交通局の報告書を元に作図 (出典: <https://www.npa.go.jp/toukei/koutuu48/toukei.htm>)。



流のプロ野球選手として知られるイチローでさえも、薄暮時には「絶対にフライは来るな！」と強く念じるほどであり、それでもフライが来てしまった場合には、その念力が弱かったと自責するという（津川，2007）。このようなパフォーマンスの低下を招く原因として、ボールの色が薄暮の空に紛れて見失いやすくなることが挙げられるが、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。この場合、ボールの視認性は十分に確保されていたため、ボールを見失ったことで取り損なったわけではない。むしろ、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のだと考えられる。薄暮時における外野手のエラーの増加は、ボールが空の色に紛れることだけでなく、運動物体に対する視覚的な感度の低下も原因となっているのであろう。テニス経験者によると、薄暮時にはボールのちらつきを感じることも多く、やはり速度の評価が困難になるという。こういった現実的状况を鑑みても、薄明視における運動知覚の解明は重要な問題であると言える。

薄明視における運動知覚に関連したパフォーマンスの低下はかねてから経験的に知られていたものの、それがなぜ生じるかは明らかでない。その問題解明の重要性とは裏腹に、薄明視における運動視研究はほとんど進んでいない。その理由として、薄明視が明所視から暗所視への単なる中間段階として見過ごされてきたという経緯がある。運動知覚は環境光の変化に依存して変容するが（1.1 節）、視覚パターンの運動方向や運動速度の検出感度を測定すると、明所視から暗所視へと環境光のレベルが低下するにつれ感度は滑らかに減衰することがほとんどである。これは、錐体と桿体の時空間特性を比較すれば容易に予測できるため、運動知覚に対する環境光レベルの影響は関心が持たれなかった。ところが近年、空間的に点在した運動情報により生体の動きが認識されるバイオリジカルモーションへの感度は薄明視下で最も低下するという意外な結果が報告された。Billino et al.（2008）は、明所視、薄明視、暗所視に相当する輝度下において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、バイオロ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対し、薄明視下では著しく低下することがわかった。これは、錐体系と桿体系から構成される視覚情報処理経路を介することによりバイオロ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議論されている。錐体系を介する入力情報と桿体系を介する入力情報は視覚運動情報が生成される前のプロセスで統合されると長い間考えられてきたが (e.g., DeYoe, Felleman, van Essen, & McClendon, 1994; DeYoe & van Essen, 1985; Maunsell & Newsome, 1987; Shipp & Zeki, 1985; Zeki & Shipp, 1988), Billino et al. (2008) による発見は、その統合が終了した以降のプロセスにまで両系の働きが影響することを示唆している。薄明視における運動知覚に関連したパフォーマンスの低下は、錐体系と桿体系が同時に機能することが視覚運動情報処理に何らかの影響を及ぼし、課題を行う上で適切な運動知覚がもたらされなくなることが原因となっている可能性がある。

本研究では、薄明視や暗所視といった異なる環境光下において運動知覚がどのように担われているのか、なぜ薄明視下で運動知覚に関連した課題のパフォーマンスが低下するのか明らかにすることを目的とした。上述したように、薄明視の問題を視覚パターンの運動方向や運動速度といった「感度」という量的な観点から捉えると、感度は暗くなるにつれ徐々に低下することがほとんどであるため、その問題点は見えにくくなってしまうと考えられる。そこで本研究では、運動方向の「見え方」といった運動知覚の質的な違いに着目する。例えば、環境光レベルによって見かけの運動方向が反転する、すなわち明所視下で右に動いて見えたものが、暗所視下では左に動いて見えるという錯視現象が報告されている (Takeuchi & De Valois, 2009)。これは、環境光レベルを減じることによる視感度の低下といった量的な変動とは異なる質的な視知覚の変化 (運動方向の反転) の存在を示している。このような見かけの変容には、視覚運動情報処理方略の違いが反映されると考えられる。本研究では、環境光に基づく質的な視知覚の変化を推定するために、視覚運動プライミングという現象を利用した。

### 1.3 視覚運動プライミング

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見かけの運動方向を変調する現象である (Anstis & Ramachandran, 1987; Campana, Pavan, & Casco, 2008; Jiang, Luo, & Parasuraman, 2002; Jiang, Pantle, & Mark, 1998; 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). Ramachandran and Anstis (1983) が報告した「視覚的慣性 (visual inertia)」というプライミング現象では、2 フレームで構成されたドット刺激による仮現運動の運動方向が曖昧な時、1 フレーム目を提示する前に提示されたドット刺激により後続の仮現運動の運動方向が一義に定まる (図 1.3). Pinkus and Pantle (1997) は、運動する正弦波格子パターン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. 彼らは、位相が  $180^\circ$  反転する正弦波格子パターン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見えることを示した. 彼らはこの現象を「正の視覚運動プライミング (positive motion priming)」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見えることを示し、これを「負の視覚運動プライミング (negative motion priming)」とした (図 1.4). Kanai and Verstraten (2005) においても、同様の現象が報告されている. 彼らの研究では、プライム刺激の持続時間が長くなるにつれ正の視覚運動プライミングの強さは徐々に弱まっていき、プライム刺激の持続時間が 640 ms の時にテスト刺激の見かけの運動方向が反転した. 彼らは、負の視覚運動プライミングを通常の運動残効 (motion after-effect, MAE) よりもずっと短い順応により生じる運動残効 (e.g., Mather, Pavan, Campana, & Casco, 2008; Mather, Verstraten, & Anstis, 1998) として、「高速運動残効

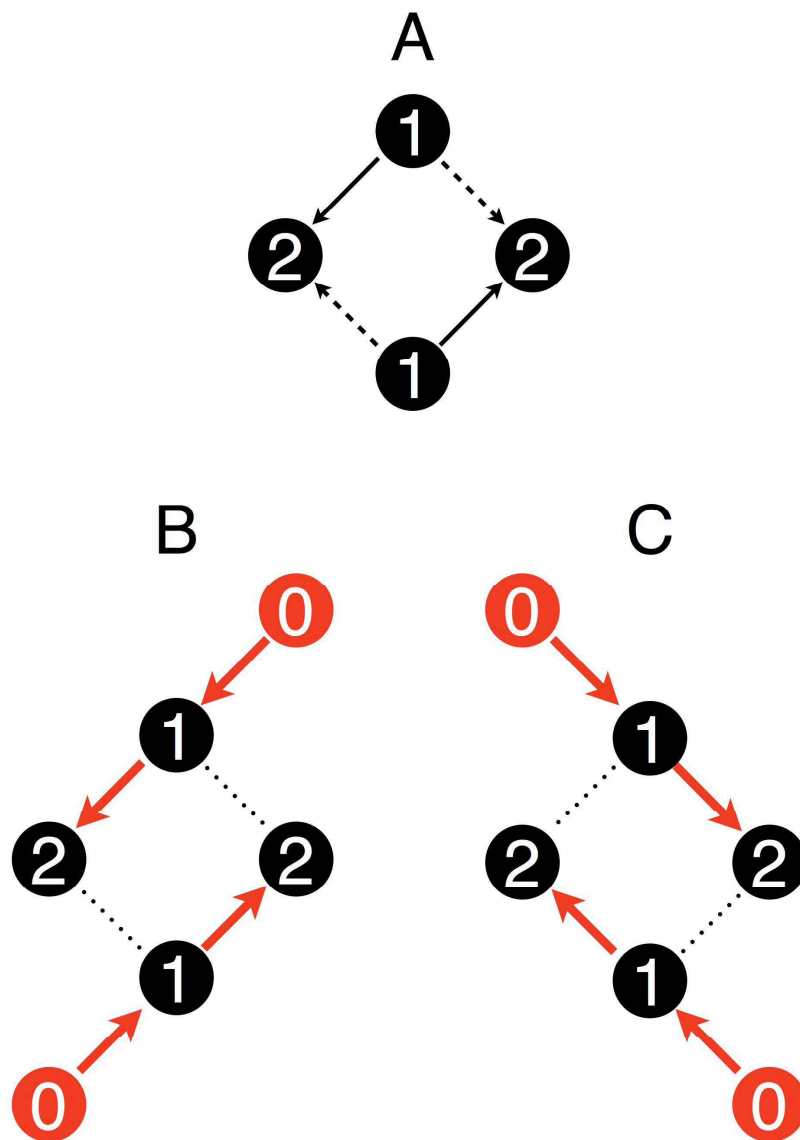


図 1.3 ドット刺激による視覚的慣性

(A) 菱形に並べられたドットが記載した番号の順番に点滅すると、左斜め下への運動と右斜め上への運動か（実線）、あるいは右斜め下への運動と左斜め上への運動（点線）が知覚される多義運動刺激となる。これに先行して、運動が知覚されるパス上でドットを提示すると、見かけの運動方向が一義に定まる。(B) 左斜め下への運動と右斜め上への運動が知覚される刺激布置、(C) 右斜め下への運動と左斜め上への運動が知覚される刺激布置。Anstis and Ramachandran (1987) の Figure 1 を元に作図。

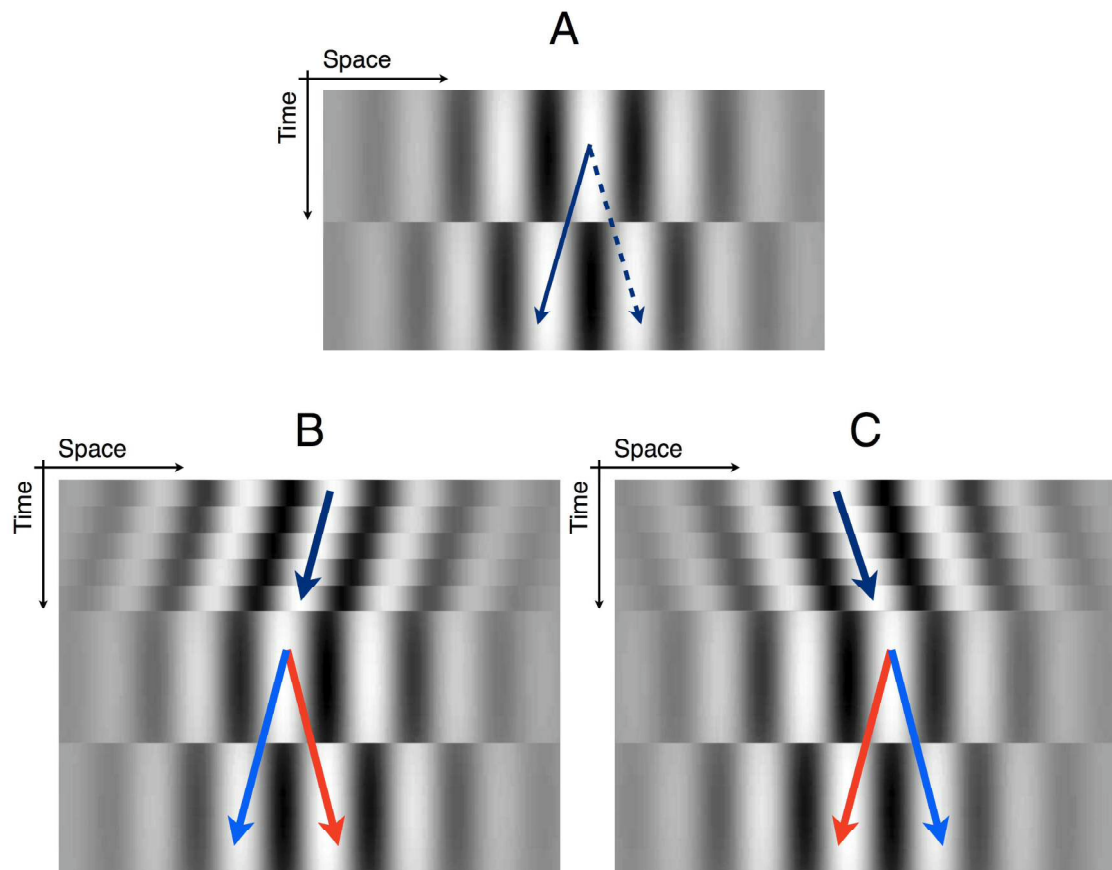


図 1.4 正弦波格子パターンによる視覚運動プライミング

正弦波格子パターンの時空間プロットを示す. 横軸は空間を示し, 縦軸は時間を示す.  
 (A) 正弦波格子パターンの位相がフレーム間で  $180^\circ$  変化すると, 右方向の運動か左方向の運動が知覚される多義運動刺激 (テスト刺激) となる. (B) これに先行し, 左方向に運動する正弦波格子刺激をプライム刺激として提示すると, 青い矢印で示したようにテスト刺激の見かけの運動方向はプライム刺激と同じ左方向に定まるか (正のプライミング), 赤い矢印で示したようにプライム刺激とは反対の右方向に定まる (負のプライミング), (C) 右方向に運動する正弦波格子刺激をプライム刺激として提示すると, テスト刺激の見かけの運動方向はプライム刺激と同じ右方向に定まるか (正のプライミング), プライム刺激とは反対の左方向に定まる (負のプライミング). Kanai and Verstraten (2005) の Figure 1 を参考に作図.

(rapid MAE)」と呼んだ。本研究では、視覚運動プライミングの効果について、「正のプライミング」と「負のプライミング」という用語を使用する。

正負いずれの視覚運動プライミングが生じるかは、上述したようにプライム刺激の持続時間に依存することがよく知られている。しかしながら、筆者らの近年の研究 (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013; Yoshimoto, Uchida-Ota, & Takeuchi, 2014a) から、視覚運動プライミングの効果はプライム刺激の持続時間だけでなく、速度や輝度コントラスト、プライム刺激とテスト刺激の提示位置、および環境光レベルといった様々なパラメータにより変容する複雑な現象であることがわかった。例えば、プライム刺激の速度が遅い条件では、プライム刺激の持続時間が長くなっても正のプライミングから負のプライミングへ切り替わらず、常に正のプライミングが観察される。一方で、プライム刺激の速度が速い条件では、プライム刺激の持続時間が短い場合であっても、正のプライミングは観察されず、負のプライミングが観察されやすくなる (図 1.5)。また、輝度コントラストや環境光レベルが低く刺激の視認性が十分に確保されていない条件下では、視認性が高い条件下で正のプライミングが生じる刺激パラメータであっても、負のプライミングへ切り替わる事が報告されている。ただし、これまでに報告されているプライム刺激の速度や輝度コントラスト、環境光レベルによる視覚運動プライミングの効果の変容は、プライム刺激とテスト刺激が離れて提示される条件や、プライム刺激とテスト刺激がともに周辺視野に提示される条件において観察されたものであり、プライム刺激とテスト刺激がともに中心視野に提示される場合には、従来報告されてきたように、プライム刺激の持続時間が視覚運動プライミングの効果の決定因となることが多い (Kanai & Verstraten, 2005; Pantle et al., 2000)。

1.2 節で述べたように、本研究では環境光の変化に応じた視知覚の質的な変化に注目する。刺激の輝度コントラストが閾上であることを保証すれば、視覚運動プライミングを用いることにより、テスト刺激が左右どちらかに動いて見えるか、という質的な観点から環境光の効果について推定することが可能になる。また、視覚運動プライミングはプライム

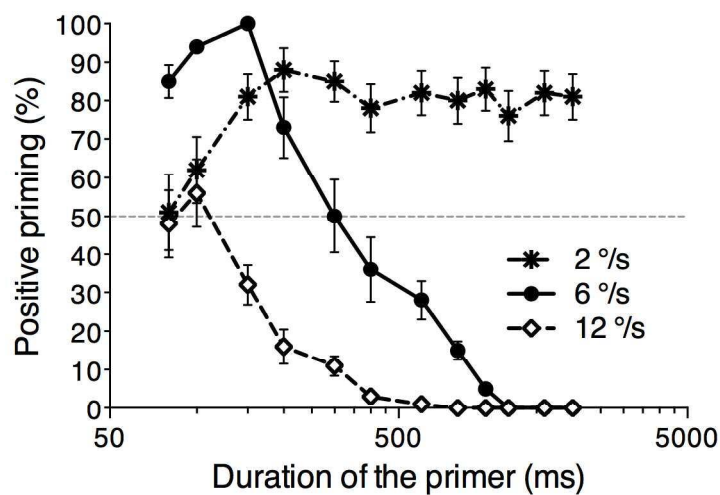


図 1.5 視覚運動プライミングにおける刺激の速度の効果

3種類の速度 (2, 6, 12 %/s) において測定された視覚運動プライミングを示す。横軸はプライム刺激の持続時間を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。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ため、知覚確率が 50%を上回る場合には正のプライミングが観察されたことを示し、下回る場合には負のプライミングが観察されたことを示す。刺激の速度が 6 %/s の時は、プライム刺激の持続時間に依存して正のプライミングから負のプライミングに切り替わったが、速度が 2 %/s と遅い場合には常に正のプライミングが観察され、12 %/s と速い場合には負のプライミングが観察されやすくなった。Takeuchi et al. (2011) の Figure 7 を元に作図。

刺激とテスト刺激という時空間的に離れた運動情報の統合の結果もたらされる現象である。そのため、視覚運動プライミングは運動情報の統合を反映していると考えられる。異なる環境光下で視覚運動プライミングの知覚頻度を測定することにより、各順応レベルにおける運動情報の時空間的な統合の強さを検討することができる。さらに、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。つまり、正のプライミングの知覚頻度が高い場合には負のプライミングの知覚頻度は低くなり、反対に正のプライミングの知覚頻度が低い場合には負のプライミングの知覚頻度は高くなる。このことから、正のプライミングと負のプライミングの誘発にはそれぞれ異なるメカニズムが関与していることが示唆されている (Kanai & Verstraten, 2005; Pantle et al., 2000)。詳細は 3.1.2 節に譲るが、正のプライミングの誘発には高次の運動検出機構が関与し、負のプライミングの誘発には低次の運動検出機構が関与することが推定されている (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013)。したがって、正負いずれのプライミング効果が観察されるかを調べることにより、環境光レベルが視覚運動情報処理過程のどの段階に影響するか推定することができると考えられる。



## 1.4 本稿の構成

第2章以降の本稿の構成を述べる。第2章では、錐体系と桿体系が同時に機能することにより運動知覚が影響されるか明らかにすることを目的とした。実験1では、Yoshimoto and Takeuchi (2013) の手法を踏襲し、環境光のレベルを操作することで視覚運動プライミングの知覚頻度がどのように変化するか測定した。錐体系と桿体系の活性化率は環境光レベルに依存して変化することから、時空間的に離れた運動情報の統合に錐体系と桿体系がどのように関与しているか検討することができると考えられる。実験2では、錐体系と桿体系における時間応答特性の違いが運動知覚の形成に影響を及ぼすか検討した。第2章から、錐体系と桿体系における視覚情報処理過程の分離が運動知覚に反映されており、かつ両系の時間応答特性の違いが原因で運動情報の統合が不完全になることがわかった。

第3章では、運動視に関わる網膜座標表現 (retinotopic representation) と環境座標表現 (spatiotopic representation) を構築するシステムが環境光レベルの変化による影響を受けるか検討した。特に環境座標表現は適切な身体運動の遂行に関与することが示唆されているため (Burr & Morrone, 2012), 薄明視下では環境座標表現がうまく構築されず、結果として運動知覚に関連した課題におけるパフォーマンスの低下を招く可能性がある。実験3~5では、まずは明所視下で網膜座標系と環境座標系における視覚運動プライミングの効果を測定した。正のプライミングと負のプライミングは階層的な視覚運動情報処理過程の異なる段階で誘発されるため (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013), 網膜座標系と環境座標系において形成される運動知覚表象がどの段階で構築されるか推定することができると考えられる。実験6~9では、薄明視において錐体系と桿体系が同時に機能することが環境座標表現の構築に影響するか明らかにすることに主眼を置き、実験3~5と同様の課題を異なる環境光下で実施した。実験3~5の結果と比較することにより、環境光レベルの影響が視覚運動情報処理過程におけるどの段階にまで及ぶか議論することができるであろう。第3章から、運動統合メカニズムが錐体系と桿体系双方から情報入力を受けることが

環境座標表現を構築する高次のプロセスにまで影響し、その結果、課題を行う上で適切な運動知覚がもたらされない可能性があることがわかった。

第4章では、異なる環境光下において時間的に後で入力される運動情報を利用した情報統合が成立するか検討した。視覚系は時間的に前の視覚情報だけでなく、後の視覚情報を利用して視知覚を遡及的に形成することがある。実験10～11では、プライム刺激に先んじてテスト刺激を提示することにより、視覚運動プライミングが遡及的に生じるか、また、生じるのであれば、遡及的なプライミングの効果が錐体・桿体の活性化率に依存して変化するか推定した。実験12～13では、遡及的な視覚運動プライミングにおける時間特性を検討した。第4章から、時間的には前に入力される運動情報を利用した情報統合が不完全となる薄明視下では、時間的に後で利用可能な運動情報により運動知覚が遡及的にもたらされていることが明らかになった。

本稿の最終章である第5章では、まずは本研究における実験結果を総括する。運動視や環境光レベルに依存した視知覚変容に関する心理物理学的研究、および関連すると考えられている神経生理学的研究に基づき、薄明視や暗所視といった異なる環境光下において運動知覚がどのようにもたらされているか、そのメカニズムについて運動情報の時空間的な統合という観点から考察する。

## 第 2 章 環境光への順応が運動知覚に及ぼす影響

### 2.1 目的

第 2 章では、環境光レベルの変化により運動知覚がどのように変容するか検討するために、明所視から暗所視までの様々な環境光下で視覚運動プライミングの効果を測定した。薄明視下では運動知覚に関連した課題のパフォーマンスが低下することが経験的に知られているが、ダイナミックレンジや時空間特性の異なる錐体系と桿体系という 2 つのシステムが同時に機能することにより、運動情報の抽出に何らかの支障をきたすことが原因として挙げられる (1.2 節)。錐体経路を介した視覚入力と桿体経路を介した視覚入力は LGN 以降のプロセスで統合され、V1 においては錐体由来の入力情報と桿体由来の入力情報が区別されることはないと考えられてきた (e.g., DeYoe et al., 1994; DeYoe & van Essen, 1985; Maunsell & Newsome, 1987; Shipp & Zeki, 1985; Zeki & Shipp, 1988)。しかしながら、Hadjikhani and Tootell (2000) によるヒト脳機能イメージングを用いた研究から、少なくとも V1 レベルでは錐体経路を介する視覚入力と桿体経路を介する視覚入力はそれぞれ分離して投射されることがわかった。彼らは、明所視下と暗所視下で等輝度色変調刺激を観察している時の脳活動を計測したところ、V1, V2, V3/VP, V4v において、明所視下では全域に渡って脳活動の賦活がみられたが、暗所視下では視野中心部から入力を受けた脳領域で賦活がみられなかったことを報告した。つまり、V1, V2, V3/VP, V4v といった脳領域では錐体由来の視覚入力と桿体由来の視覚入力が分離して投射されることを示した。ヒトの網膜には運動検出細胞が存在しないため、視覚運動情報は V1 以降で生成される。運動情報が抽出される段階でも錐体由来の入力情報と桿体由来の入力情報が分離しているのであるとすれば、薄明視においては課題を遂行する上で適切な運動知覚をもたらす情報統合が選択的に影響され、その結果、パフォーマンスが低下する可能性がある。実際に、筆者らは

視覚運動プライミングを利用した先行研究において、薄明視下で錐体系と桿体系が同時に機能する場合にのみ視覚運動プライミングの効果が消失するなど、薄明視下の運動知覚が特異的であることを示した (Yoshimoto & Takeuchi, 2013)。次節では、その研究について概観する。

### 2.1.1 薄明視における視覚運動プライミングの消失

視覚運動プライミングに関する従来の研究 (e.g., Kanai & Verstraten, 2005; Pantle et al., 2000) においては、プライム刺激とテスト刺激は常に同じ視野領域に提示されていた。一方で、Yoshimoto and Takeuchi (2013) では、プライム刺激とテスト刺激を中心視野と周辺視野に分けて提示した。この操作を行った理由は、環境光レベルの低下に伴う錐体から桿体への機能の切り替わりが網膜上で一様ではないこと、すなわち薄明視下では網膜偏心度によって錐体と桿体の活性化率が異なることにある (Hwang, Lee, Park, & Park, 2013; Raphael & MacLeod, 2011)。Raphael and MacLeod (2011) は、フリッカーする環状刺激を用いた最小運動閾法による測光 (minimum motion photometry) を行い、明所視から暗所視までの異なる輝度レベル下で  $1^{\circ}$  から  $18^{\circ}$  までの網膜偏心度における錐体と桿体の活性化率を推定した。その結果、薄明視において、偏心度  $1^{\circ}$  の網膜中心部では錐体のみが機能しているが、網膜偏心度が大きくなるにつれ錐体の活性化率が徐々に低下し、一方で桿体の活性化率が高まることを示した。Raphael and MacLeod (2011) が示した結果と、それを元に作成した明所視、薄明視、暗所視における偏心度と視機能の模式図を図 2.1 に示す。図 2.1 より、中心視野は錐体視 (明所視) に近い状態であり、周辺視野は桿体視 (暗所視) に近い状態となっていることがわかる。そのため、プライム刺激とテスト刺激を中心視野と周辺視野に分けて提示することで、錐体系において処理される運動情報と、桿体系において処理される運動情報の統合を検討することができると期待される。

Yoshimoto and Takeuchi (2013) において観察された結果を図 2.2 に示す。プライム刺激を中心視野に提示し、テスト刺激を周辺視野 (網膜偏心度:  $3.3^{\circ}$  ~  $10.0^{\circ}$ ) に提示した条件

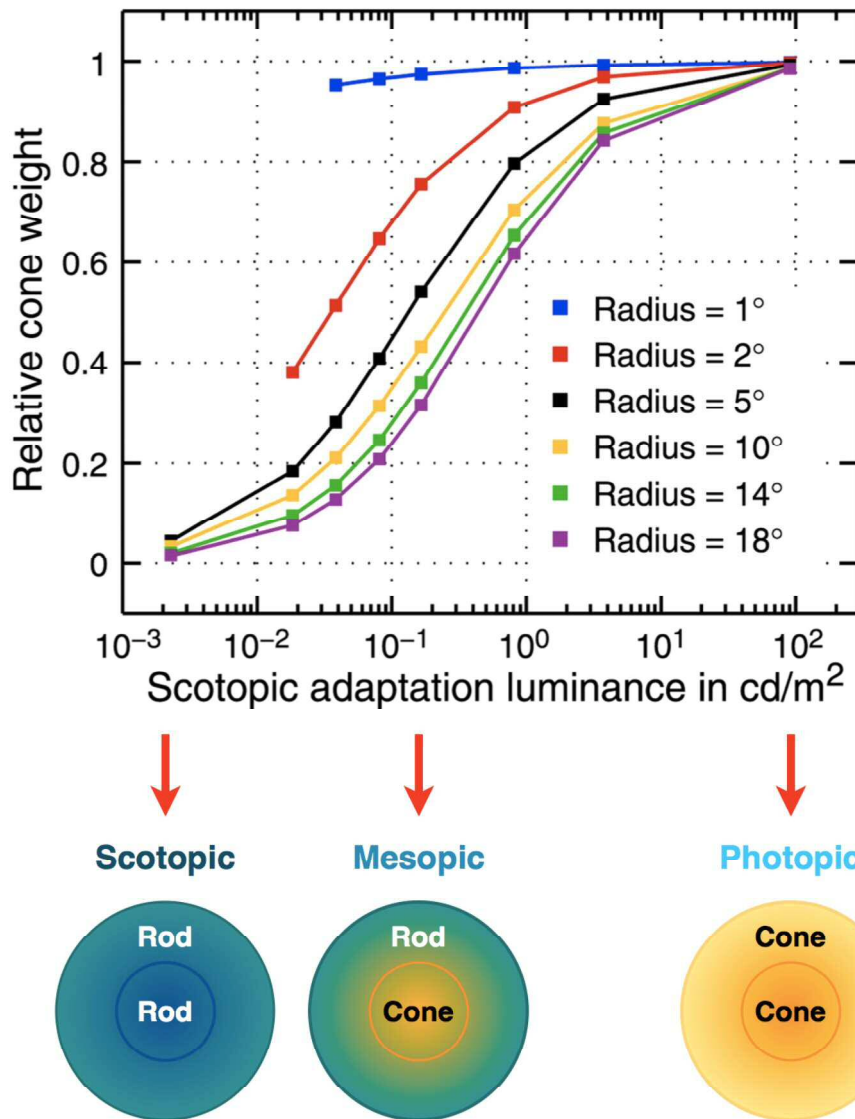


図 2.1 輝度レベルおよび網膜偏心度と錐体・桿体の活性化率の関係

最小運動法による測光から推定された各輝度レベルおよび網膜偏心度における錐体の活性化率 (Raphael and MacLeod (2011) の Figure 8 を元に作図) と、それに基づく視野のモデル図を示す。測光には環状刺激が用いられ、その半径は網膜偏心度を示す。縦軸は錐体の活性化率を示す。錐体の活性化率は桿体の活性化率との比較によるため、数値が低いほど桿体の活性化率が高いことを意味する。視野のモデル図は、明所視、薄明視、暗所視下の視野中心部と周辺部における錐体と桿体の活性化率の一例を模式的に表したものである。

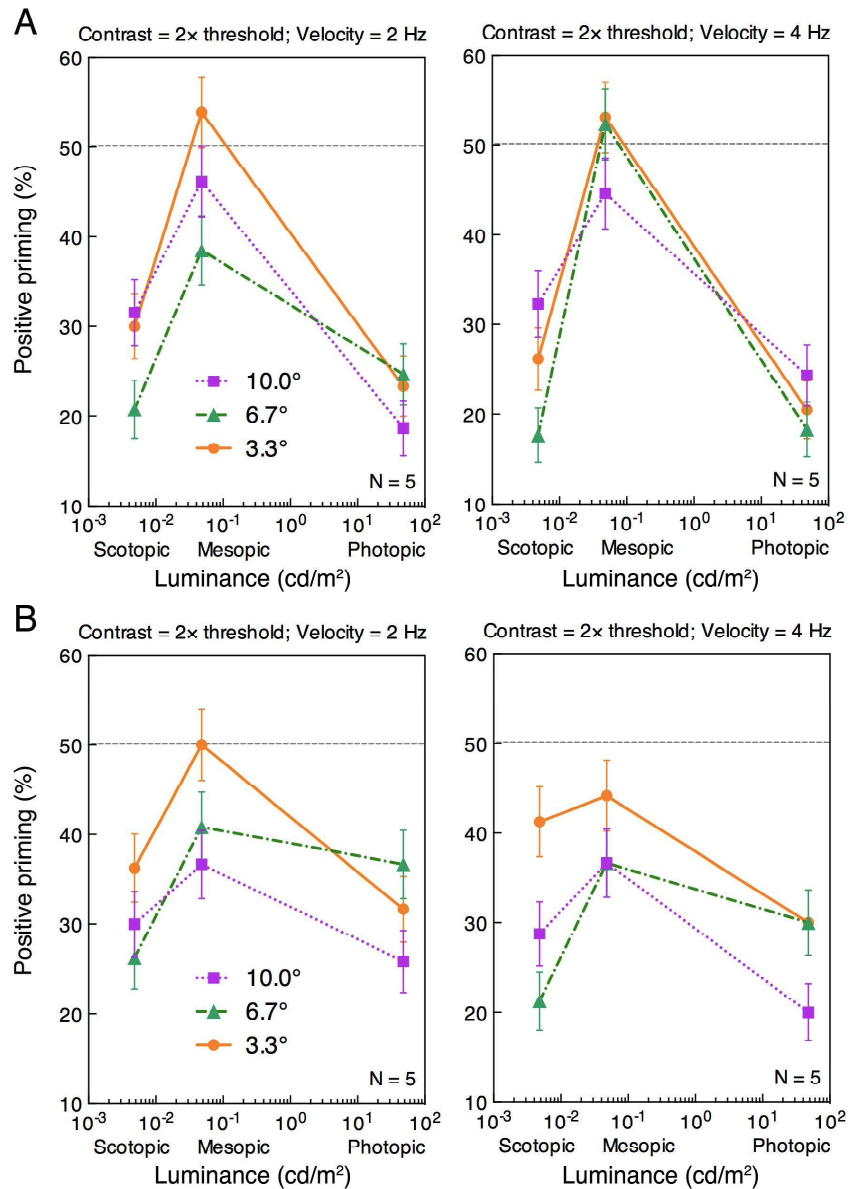


図 2.2 輝度レベルの変化が視覚運動プライミングに及ぼす影響

明所視 (photopic), 薄明視 (mesopic), 暗所視 (scotopic) においてテスト刺激の運動方向を判断した結果の一例を示す (Yoshimoto and Takeuchi (2013) の Figure 6, 7 を元に作図). 横軸は輝度を示し, 縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す. エラーバーは標準誤差 ( $\pm 1\text{SEM}$ ) を示す. 刺激の速度は 2 Hz か 4 Hz (それぞれ 4 %/s と 8 %/s に相当) であり, 輝度コントラストは運動方向弁別輝度コントラスト閾の 2 倍であった. (A) プライム刺激を中心視野に提示し, テスト刺激を周辺視野 (網膜偏心度: 3.3°, 6.7°, 10.0°) に提示した条件 (周辺視判断条件), (B) テスト刺激を中心視野に提示し, プライム刺激を周辺視野に提示した条件 (中心視判断条件).

(周辺視判断条件) で得られた結果を図 2.2A に、プライム刺激を周辺視野に提示し、テスト刺激を中心視野に提示した条件 (中心視判断条件) で得られた結果を図 2.2B に示す。横軸は輝度を示し、縦軸は正のプライミングが知覚された割合を示す。正のプライミングと負のプライミングは拮抗的な現象であるため (1.3 節)、50%を上回る反応はテスト刺激がプライム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 50%を下回る反応はテスト刺激がプライム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。周辺視判断条件 (図 2.2A) および中心視判断条件 (図 2.2B) とともに、プライム刺激の速度や輝度コントラストといったパラメータに関わらず、明所視下 ( $48 \text{ cd/m}^2$ ) と暗所視下 ( $0.0048 \text{ cd/m}^2$ ) では負のプライミングが顕著に観察された。しかしながら、薄明視 ( $0.048 \text{ cd/m}^2$ ) においてはプライミングの効果が弱まり、正負いずれのプライミングも観察されず、50%に収束する傾向がみられた。

1.3 節で述べたように、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時空間的な統合の結果として知覚される現象である。また、薄明視下の明るさ知覚に関するモデルとして、明所視の測光システムと暗所視の測光システムを組み合わせたモデルが提案されているように (e.g., Goodman et al., 2007; Ikeda & Shimozone, 1981; Palmer, 1966; Sagawa & Takeichi, 1992; Trezona, 1991), 薄明視下の視知覚は、錐体経路を介した入力情報と桿体経路を介した入力情報が統合された結果もたらされると考えられる。薄明視において、プライム刺激とテスト刺激を錐体がほぼ単独で機能する中心視野と桿体がほぼ単独で機能する周辺視野に分けて提示することにより、視覚運動プライミングの効果が弱まるか消失するという以上の結果は、錐体系を介する運動情報と、桿体系を介する運動情報の統合が不完全であることを意味する。

### 2.1.2 錐体系と桿体系の時間応答特性

では、なぜ薄明視下で錐体・桿体間における時空間的な情報統合が不完全になるのだろうか。その原因の一つとして、錐体系と桿体系における時間応答特性の違いが挙げられ

る。視覚系の時間応答は、輝度レベルの低下に伴い桿体の活性化率が高まるにつれ、徐々に遅くなることが知られている (Burr & Morrone, 1993; Hess, 1990; Hess, Waugh, & Nordby, 1996; Kelly, 1971; Sharpe & Stockman, 1999; Snowden, Hess, & Waugh, 1995; Swanson, Ueno, Smith, & Pokorny, 1987)。これは、錐体と桿体そのものの時間特性の違いや、錐体と桿体双方から出力を受ける網膜内神経細胞群の時間特性の違いに起因することが確認されている (Baylor, 1987; Buck, 2004; MacLeod, 1972; Sharpe & Stockman, 1999)。例えば、視覚刺激のオンセットに対する参加者の反応を測定することにより、桿体経路の時間応答を心理物理的に推定した研究から、暗所視下では明所視下に比べ応答が最大で約 80 ms 遅れることが推定されている (MacLeod, 1972; Plainis & Murray, 2000; Walkey, Harlow, & Barbur, 2006)。このような輝度レベルの低下に伴う応答の遅延は、視覚パターンの見かけの運動方向を変えることも報告されている。Takeuchi and De Valois (2009) によると、2 フレームから構成される正弦波格子刺激のフレーム間に ISI を挟むことで見かけの運動方向が反転する現象として知られる ISI リバーサル (Braddick, 1980) は、明所視下では ISI が約 30 ms の時に最も観察され、暗所視下では ISI が約 100 ms の時に最も観察された。つまり、暗所視下では ISI リバーサルの生起が約 70 ms 遅れたことになり、輝度レベルの低下に伴う桿体系の遅延量とほぼ一致している。以上から、薄明視下では桿体系を介する情報処理の遅延により錐体・桿体間で情報統合が不完全となり、その結果、視覚運動プライミングの効果が弱まるのだと考えられる。

この仮説は、図 2.2 に示した結果からも支持される。周辺視判断条件 (図 2.2A) および中心視判断条件 (図 2.2B) とともに、薄明視下では視覚運動プライミングの効果が弱まるが、その減少量は周辺視判断条件において顕著であり、中心視判断条件では薄明視下でも比較的負のプライミングが観察される傾向にあった。周辺視判断条件は、プライム刺激を錐体がほぼ単独で機能すると推定される中心視野に提示し、テスト刺激を桿体がほぼ単独で機能すると推定される周辺視野に提示する条件であった。上述したように、桿体系において処理された情報が時間的に遅れるのであれば、テスト刺激に関する運動情報の処理が遅れ、



プライム刺激とテスト刺激の間に ISI が発生すると考えられる。プライム刺激とテスト刺激が空間上同じ位置、すなわち同じ視野領域に提示される場合、ISI を挟むと視覚運動プライミングの効果が弱まることが報告されているが (Kanai & Verstraten, 2005)、図 2.3A に示したように、プライム刺激とテスト刺激が空間的に離れて提示される場合であっても、ISI を挟むことでプライミングの効果は弱まる (吉本, 2013)。周辺視判断条件でプライミングの効果が大幅に減少し、ほぼ消失したことは、桿体系における情報処理の遅延によりプライム刺激とテスト刺激の間に ISI が発生したためと考えられる。中心視野判断条件では薄明視においても比較的負のプライミングが観察されたのは、テスト刺激を中心視野に提示していたため、そのような ISI が生じなかったからであろう。そうであるとすれば、周辺視判断条件において、薄明視下で桿体系を介するテスト刺激のオンセットを早め、プライム刺激とオーバーラップさせることにより、テスト刺激に関する情報処理の遅延を補償することができ、結果としてプライミングの効果が復帰するであろう。Yoshimoto and Takeuchi (2013) では、この可能性についても検討した。結果を図 2.3B に示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激がオーバーラップする時間を示し、縦軸は正のプライミングが知覚された割合を示す。予測したように、薄明視においても、オーバーラップの時間が長くなるにつれ徐々にプライミングの効果が復帰し、負のプライミングの知覚頻度が高まった。この結果は、薄明視下では桿体系を介する情報処理が遅れることにより、運動知覚をもたらす情報統合が不完全になるという仮説を支持する。

### 2.1.3 視覚運動プライミングが消失する薄明視領域

Yoshimoto and Takeuchi (2013) から、薄明視下では桿体系を介する情報処理の遅延により視覚運動プライミングが生じなくなる可能性があることがわかった。しかしながら、プライミングの効果が弱まると推定された薄明視に相当する輝度レベルは  $0.48 \text{ cd/m}^2$  の 1 条件のみであった。図 1.1 に示したように、薄明視は日常で遭遇する環境光レベルの約 3~4 対数単位に渡って機能する。そのため、薄明視が機能する環境光レベルの内、どれくらい

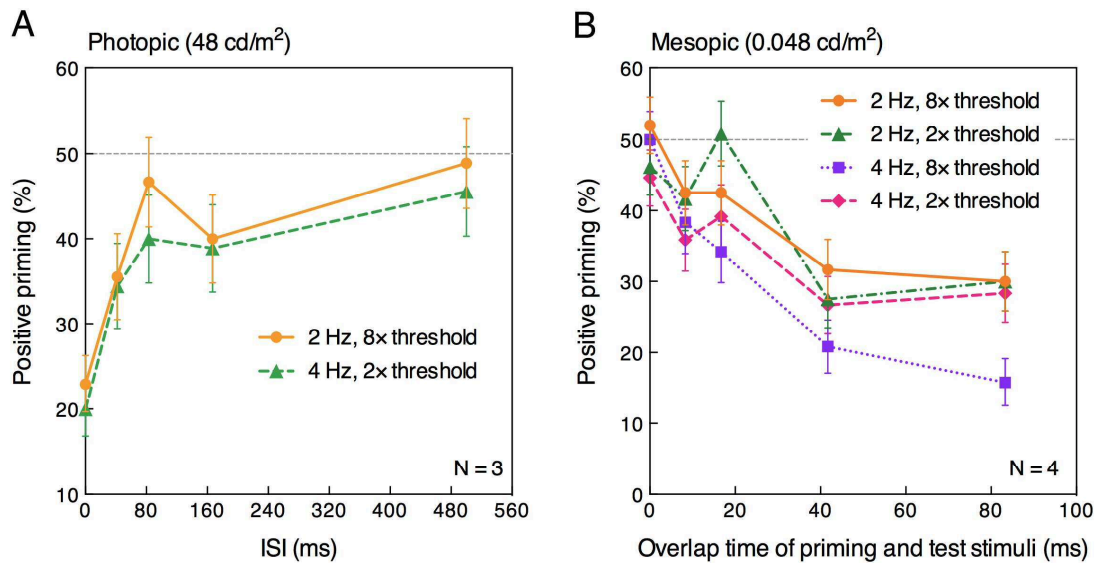


図 2.3 視覚運動プライミングにおける ISI の効果とその補償

(A) 明所視 (48 cd/m<sup>2</sup>) においてテスト刺激の運動方向を周辺視野で判断した結果の一例を示す (吉本 (2013) の図 5.2 を元に作図). 横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し, 縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す. エラーバーは標準誤差 ( $\pm 1\text{SEM}$ ) を示す. 刺激の速度は 2 Hz か 4 Hz (それぞれ 4 %/s と 8 %/s に相当) とし, 輝度コントラストは運動方向弁別輝度コントラスト閾の 2 倍か 8 倍とした. (B) 薄明視 (0.048 cd/m<sup>2</sup>) においてテスト刺激の運動方向を周辺視野で判断した結果を示す (Yoshimoto and Takeuchi (2013) の Figure 10 を元に作図). 横軸はプライム刺激とテスト刺激がオーバーラップする時間を示し, 縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す. エラーバーは標準誤差 ( $\pm 1\text{SEM}$ ) を示す. 刺激の速度は 2 Hz か 4 Hz (それぞれ 4 %/s と 8 %/s に相当) とし, 輝度コントラストは運動方向弁別輝度コントラスト閾の 2 倍か 8 倍とした.

の範囲に渡って視覚運動プライミングの効果が消失するかはわかっていない。そこで、第2章では、Yoshimoto and Takeuchi (2013) の手法を踏襲し、薄明視に相当する様々な輝度レベル下で視覚運動プライミングの効果を測定した。視覚運動プライミングは、プライム刺激とテスト刺激が時空間的に統合されることでもたらされる運動知覚現象である。したがって、プライミングの効果が消失する薄明視領域を探ることは、時空間的に離れた運動情報の統合が不完全となる薄明視領域を特定することに他ならない。また、そのような薄明視領域で推定される錐体と桿体の活性化率 (Raphael & MacLeod, 2011) から、運動情報の統合における錐体系と桿体系の貢献度に関して議論することができる。

## 2.2 実験 1. 運動情報の統合が不完全となる薄明視領域の特定

### 2.2.1 目的

実験 1 では、視覚運動プライミングの効果が消失する薄明視領域を推定することを目的とした。Yoshimoto and Takeuchi (2013) と同様、プライム刺激は中心視野に提示し、テスト刺激は周辺視野に提示した。Yoshimoto and Takeuchi (2013) において、薄明視条件として輝度を  $0.046 \text{ cd/m}^2$  に設定したが、この輝度レベルは、中心視野（～偏心度  $2^\circ$ ）では錐体の活性化率が桿体の活性化率を大きく上回り、一方で周辺視野（偏心度  $10^\circ$ ）では桿体の活性化率が錐体の活性化率を大きく上回ると推定されるものであった (Raphael & MacLeod, 2011)。このように、薄明視下では中心視野と周辺視野で錐体と桿体の活性化率が大きく異なることが推定されているが、これは視野全域に渡って錐体と桿体の活性化率がほぼ同程度となる薄明視レベルに限られる。例えば、輝度が約  $1.0 \text{ cd/m}^2$  と比較的明るい薄明視下であれば、周辺視野であっても錐体の活性化率が桿体の活性化率よりも高いままであると推定されている。一方で、輝度が約  $0.01 \text{ cd/m}^2$  と比較的暗い薄明視下であれば、中心視野であっても桿体が存在しない中心窩を除いて桿体の活性化率が錐体の活性化率に比べ高くなると推定されている (図 2.1)。薄明視において、桿体系を介する情報伝達の遅延により視覚運動プライミングの効果が弱まるのであれば、プライミング効果の知覚頻度は中心視野と周辺視野における錐体と桿体の活性化率に依存する可能性がある。そうであるとすれば、プライミング効果の消失は、中心視野における錐体の活性化率と周辺視野における桿体の活性化率が同程度となる限られた薄明視下で見られる一方で、視野全域に渡って錐体がほぼ単独で機能する明るい薄明視下や、視野全域に渡って桿体がほぼ単独で機能する暗い薄明視下では、明所視下や暗所視下と同様にプライミングの効果がみられると予測される。

## 2.2.2 方法

### 参加者

実験1の参加者は成人女性3名(EA, SY, YI)であった。内1名(SY)は著者であり、その他の2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。

### 装置

プログラミング言語 MATLAB (MathWorks Inc., Natick, MA, USA) と視覚実験用の関数群 Psychtoolbox 3 (Brainard, 1997; Pelli, 1997) により作成した視覚刺激をパーソナルコンピュータ (MacPro, Apple Inc., Cupertino, CA, USA) で制御し、21 インチカラーCRT ディスプレイ (SONY GDM-F520, Sony Corporation, Tokyo, Japan) に提示した。CRT ディスプレイの時間解像度は 120 Hz, 空間解像度は 1024×768 pixel とした。CRT ディスプレイのガンマ補正は色彩輝度計 (ColorCAL MKII, Cambridge Research System Ltd., Rochester, UK) により行った。画面の平均輝度は、42, 3.0, 0.78, 0.21, 0.062, 0.022, 0.0065, 0.0024, 0.00062  $\text{cd/m}^2$  の9条件とした。最も明るい 42  $\text{cd/m}^2$  以外の条件では、CRT ディスプレイの前に減光フィルター (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。後述するように、各輝度条件における網膜照度 (retinal illuminance) を実験参加者の瞳孔面積に基づいて算出し、それに基づいて実験1で使用した9条件の平均輝度が明所視、薄明視、暗所視のいずれかに相当することを確認した。画面は無彩色 (灰色) とした (CIE1931  $x = 0.31, y = 0.32$ )。視距離は 57 cm とし、右目単眼で観察した。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。網膜照度の算出のための瞳孔径および実験時における視線位置の測定には眼球運動計測器 (EyeTracker 220 fps USB system, Arrington Research Inc., Scottsdale, AZ, USA) と眼球運動計測用ソフトウェア (ViewPoint ver 2.8, Arrington Research Inc., Scottsdale, AZ, USA) を使用した。眼球運動計測器の時間解像度は 220 Hz, 空間解像度は  $0.15^\circ$  であった。瞳孔径および視線位置の同定はオフラインで行った。

網膜照度とは、瞳孔径を考慮して網膜上の照度を表す特殊な測光量として定義され、単位はトロランド (troland, Td) で与えられる。ある輝度  $L$  ( $\text{cd}/\text{m}^2$ ) の画面を半径  $r$  (mm) の瞳孔を通して見た時の網膜照度を  $E_r$  (Td) とすると、網膜照度  $E_r$  は以下の式によって算出される。

$$E_r = \pi r^2 L \quad (2.1)$$

実験 1 では、9 条件の各平均輝度下において参加者の瞳孔径を測定し、式 (2.1) から各輝度条件下の網膜照度を算出した。瞳孔径測定時は一様の灰色画面を提示し、参加者はおおよそその画面中央部を瞬きせずに注視するよう教示された。各参加者とも、輝度条件毎に瞳孔径を 5 秒間測定し、その平均を網膜照度の算出に用いた。瞳孔径の測定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。参加者 3 名の瞳孔径と網膜照度、およびその平均を図 2.4 に示す。各輝度条件下で得られた平均網膜照度は、およそ  $2.9 \log \text{Td}$  から  $-1.5 \log \text{Td}$  の範囲にあると推定された。Hood and Finkelstein (1986) および Stockman and Sharpe (2006) から、得られた網膜照度の内、 $2.9 \log \text{Td}$  ( $42 \text{ cd}/\text{m}^2$ ) と  $1.9 \log \text{Td}$  ( $3.0 \text{ cd}/\text{m}^2$ ) の 2 条件は明所視、 $1.4 \log \text{Td}$  ( $0.78 \text{ cd}/\text{m}^2$ )、 $0.88 \log \text{Td}$  ( $0.21 \text{ cd}/\text{m}^2$ )、 $0.39 \log \text{Td}$  ( $0.062 \text{ cd}/\text{m}^2$ )、 $-0.049 \log \text{Td}$  ( $0.022 \text{ cd}/\text{m}^2$ )、 $-0.55 \log \text{Td}$  ( $0.0065 \text{ cd}/\text{m}^2$ )、 $-1.0 \log \text{Td}$  ( $0.0024 \text{ cd}/\text{m}^2$ ) の 6 条件は薄明視、 $-1.5 \log \text{Td}$  ( $0.00062 \text{ cd}/\text{m}^2$ ) の 1 条件は暗所視に分類できる。ただし、輝度が  $3.0 \text{ cd}/\text{m}^2$  の条件では、瞳孔の縮瞳量が大きかった参加者 (YI) にとっては薄明視となっていた可能性がある (図 2.4)。

なお、ある平均輝度下で実際に機能している錐体と桿体の活性化率を知るためには、Raphael and MacLeod (2011) が行ったような最小運動閾法による測光や眼電位 (electro-oculogram, EOG) の測定が必要である。しかしながら、現状では本研究のような心理実験を遂行している間にそういった錐体・桿体の活性化率の測定を実施することは技術的に困難である。そのため本研究では、錐体と桿体がどれだけ機能しているか、各参加

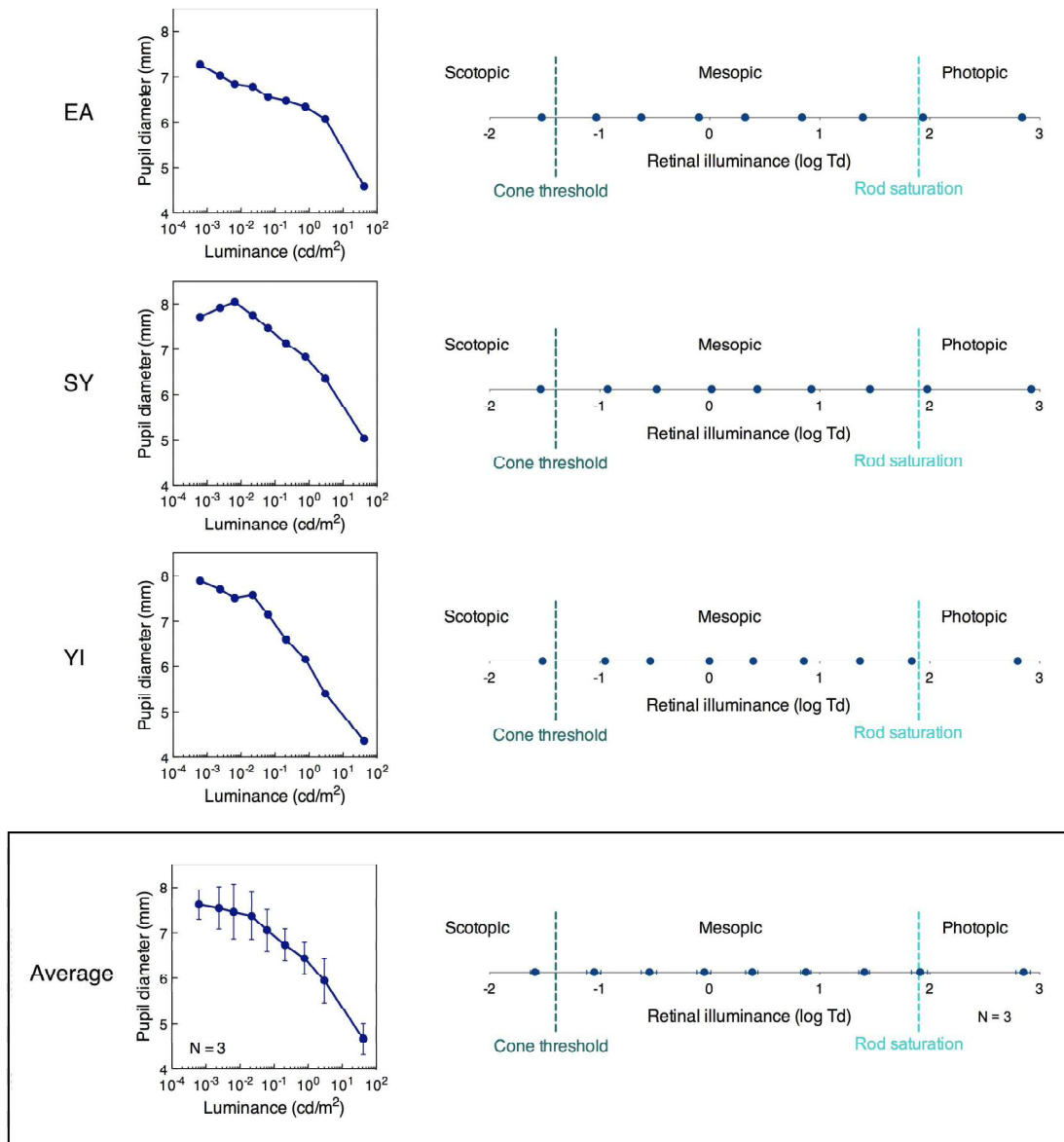


図 2.4 実験 1 における瞳孔径と網膜照度

9 条件の輝度下における参加者 3 名の瞳孔径と網膜照度、およびその平均を示す。瞳孔径のグラフにおいて (左), 横軸は平均輝度を示し, 縦軸は瞳孔径を示す。エラーバーは標準偏差 ( $\pm 1SD$ ) を示す。網膜照度のグラフにおいて (右), 横軸は網膜照度を示す。エラーバーは標準偏差 ( $\pm 1SD$ ) を示す。Hood and Finkelstein (1986) に基づき, 錐体が応答する閾値 (cone threshold) と桿体が飽和状態となる網膜照度 (rod saturation) をそれぞれ破線で示す。これより, 平均網膜照度は明所視 2 条件 (2.9, 1.9 log Td), 薄明視 6 条件 (1.4, 0.88, 0.39, -0.55, -1.0 log Td), 暗所視 1 条件 (-1.5 log Td) と推定された。

者の網膜照度から先行研究 (Hood & Finkelstein, 1986) に基づいて推定した。網膜照度でなく平均輝度からもこのような推定は可能であるが、環境光レベルの変化による瞳孔径の変動率は個人差がある (図 2.4)。本研究ではこの点を考慮し、網膜照度を指標として用いた。

## 視覚刺激

刺激の模式図と 1 試行の流れを図 2.5 に示す。視覚運動プライミングが薄明視下で消失する可能性があることを示した筆者らの先行研究との比較のため、Yoshimoto and Takeuchi (2013) と同様の刺激を用いた。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  $19.8 H^\circ \times 3.3 V^\circ$  とし、縦のエッジをぼかすため、ガウス窓をかけた ( $\sigma_s = 2.8^\circ$ )。低輝度下では高空間周波数刺激に対する視認性が低下するため (Hess et al., 1990)、プライム刺激の空間周波数は  $0.5 c^\circ$  とした。実験 1 で用いた正弦波格子パターン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。Yoshimoto and Takeuchi (2013) および予備観察に基づき、プライム刺激の持続時間は 167 ms とし、速度は  $6^\circ/s$  とした。時間周波数では 3 Hz に相当する。これは、プライム刺激が中心視野に提示され、テスト刺激が周辺視野に提示される条件 (図 2.5) において、明所視下では負のプライミングがロバストに観察されるパラメータである。

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; Pinkus & Pantle, 1997; Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013) と同様、フレーム毎に位相が  $180^\circ$  変化する垂直正弦波格子を 4 フレーム提示した。空間周波数はプライム刺激と同じ  $0.5 c^\circ$  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 167 ms とした。これは、速度が  $6^\circ/s$  のプライム刺激が  $180^\circ$  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 667 ms であった。

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。2.1.2 節で述べたように、



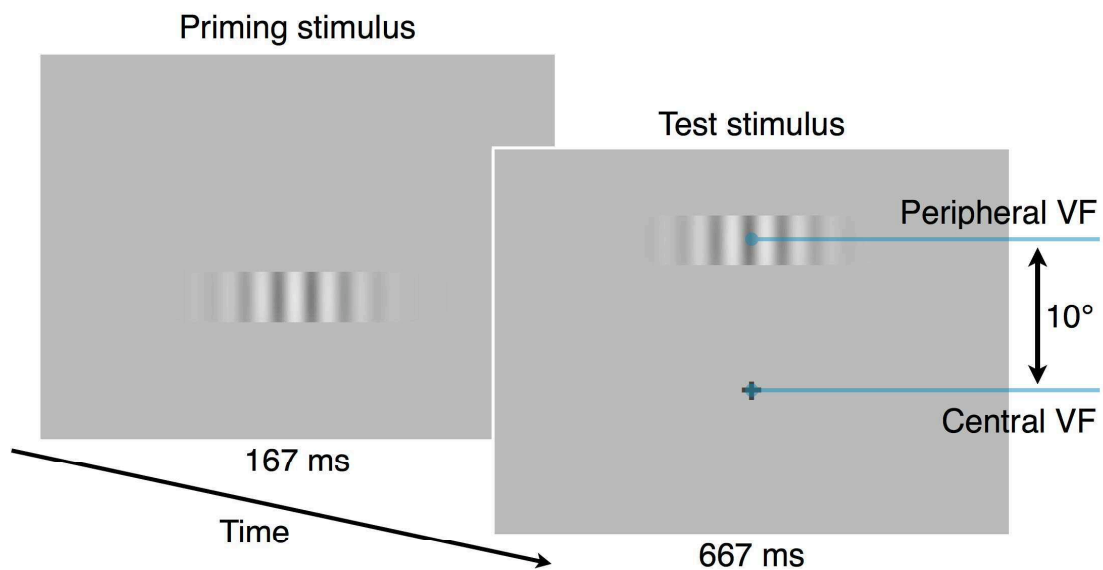


図 2.5 実験 1 の刺激の模式図と 1 試行の流れ

プライム刺激は中心視野 (central visual field, central VF) に、テスト刺激は周辺視野 (peripheral VF) に提示した。プライム刺激とテスト刺激の間の空間距離は  $10^\circ$  とした。刺激が周辺視野に提示されている間、凝視点として黒い十字 ( $1.0^\circ \times 1.0^\circ$ ) が提示された。プライム刺激が 167 ms 提示された後、すぐにテスト刺激が提示された。参加者は異なる輝度条件下でテスト刺激の見かけの運動方向を回答した。刺激の速度は  $6^\circ/\text{s}$  とし、輝度コントラストは運動方向弁別輝度コントラスト閾の 2 倍とした。

プライム刺激とテスト刺激の間に ISI があると、視覚運動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)。プライミングの効果が弱まらないようにするために、ISI は設けなかった。

Yoshimoto and Takeuchi (2013) と同様に、プライム刺激は中心視野 (網膜偏心度:  $0^\circ$ ) に提示し、テスト刺激は周辺視野上方 (網膜偏心度:  $10^\circ$ ) に提示した (図 2.5)。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、後述するように網膜偏心度毎に運動方向弁別輝度コントラスト閾を測定し、それを等倍する方法によって刺激の視認性を揃えても、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。そのため、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。プライム刺激とテスト刺激の中心間距離 (空間距離) は  $10^\circ$  とした。刺激が周辺視野に提示されている間は、黒い十字形の凝視点 ( $1.0^\circ \times 1.0^\circ$ ) を常に中心視野に提示していた。刺激が中心視野に提示されている間は、凝視点は消去した。実験中、参加者の視線位置が凝視点や中心視野に提示される刺激の中心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。

本研究で用いたプライム刺激やテスト刺激など、運動する視覚パターンのコントラスト感度は画面の平均輝度に依存して変容することが知られている (e.g., Conner, 1982; Hess et al., 1990; Kelly, 1971; Snowden et al., 1995; Takeuchi & De Valois, 2000)。そのため、刺激の輝度コントラストを一定にすると、画面の平均輝度によって刺激の視認性が異なってしまう。例えば、輝度コントラストが低い場合、画面の平均輝度が高い時には刺激の視認性が十分に確保されていたとしても、画面の平均輝度が低い時には視認性が低下し、刺激が見えなくなってしまう可能性がある。そこで実験 1 では、異なる輝度条件下で刺激の視認性を揃えるために、視覚運動プライミングの効果を測定する実験に先立ち、各条件における運動方向弁別輝度コントラスト閾を測定した。プライム刺激およびテスト刺激の輝度コントラスト (マイケルソンコントラスト) は、各条件下で測定した閾値の等倍とした。

## コントラスト感度測定

異なる輝度条件間で刺激の視認性を揃えるため、各輝度条件下で中心視野および周辺視野における運動する正弦波格子の運動方向弁別輝度コントラスト閾を測定した。測定に使用した正弦波格子の空間周波数および運動持続時間は、プライム刺激と同じとした（空間周波数：0.5 c/°，持続時間：167 ms）。1 試行の流れとしては、まず凝視点が 1 s 提示され、続いて刺激が中心視野（網膜偏心度：0°）か周辺視野（網膜偏心度：10°）のいずれかにランダムで提示された。刺激の速度はプライム刺激と同じ 6 °/s とした。参加者は強制 2 肢選択法により、刺激の運動方向が左右どちらであったかを回答した。正誤のフィードバックは行わなかった。刺激の輝度コントラストは階段法に則って変化させ、正答率が 79% となるコントラスト値を求めた（Levitt, 1971）。正答が 3 試行連続した時にコントラストは減少し、誤反応した時に増加した。測定開始後は 0.4 対数単位で増減し、増減の反転を 2 回繰り返した後は 0.1 対数単位で増減した。増減の反転が 6 回になった時点で測定は終了した。全 6 回の反転の内、最後の 3 回分のコントラストの平均を求め、その平均値を各条件における運動方向弁別輝度コントラスト閾とした。実験は最も暗い輝度条件から最も明るい輝度条件の順に実施し、各参加者とも事前に 30 分の暗順応を行った。

## 運動方向判断課題

運動方向弁別輝度コントラスト閾を測定後、視覚運動プライミングの効果を測定した。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。実験開始後、まずはビープ音とともに凝視点が 500 ms 提示され、その後プライム刺激が 167 ms 提示された。プライム刺激のオフセット後、すぐに運動方向が曖昧なテスト刺激が提示された（図 2.5）。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。キー押しによる回答後、次の試行に影響を残さないよう、1 s のインターバルを挟んだ。この間、一様の灰色画面のみ提示し、凝視点を含め刺激は一切提示しなかった。実験中、凝視点が提示されている間は、参加者は常に凝視点を注視す

るよう教示された。1セッションの試行数は、プライム刺激の運動方向2通り×繰り返し16回の計32試行であった。プ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。各参加者とも、9通りの輝度条件（42, 3.0, 0.78, 0.21, 0.062, 0.022, 0.0065, 0.0024, 0.00062 cd/m<sup>2</sup>）において、それぞれ1セッションずつ行った。セッション内では、輝度は一定とした。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。

### 2.2.3 結果

参加者の実験遂行時の眼球運動の一例を図2.6に示す。各参加者とも、瞬きを除き、ほぼ全ての試行で視線位置が凝視点の中心から約1.5°以内の範囲（図2.6の赤枠内）に収まっていた。その範囲を超えて視線位置が大きく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かった。そのため、実験1では全データを解析に用いた。

### コントラスト感度測定

各参加者における運動方向弁別輝度コントラスト閾の測定結果および参加者3名の閾値の平均を図2.7に示す。9条件の輝度レベル下で、中心視野（網膜偏心率：0°）と周辺視野（網膜偏心率：10°）それぞれにおける閾値を求めた。参加者毎のグラフから、個人差はあるものの、基本的には参加者間で同様の結果が得られたことがわかった。したがって、参加者3名の平均の結果を解析に用いた。

運動方向弁別輝度コントラスト閾が画面の平均輝度や網膜偏心率によって異なるかを検討するため、輝度と偏心率を要因とする2要因分散分析を行った。また、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 $\eta^2$ （generalized eta squared,  $\eta^2_G$ ）を報告した。 $\eta^2_G$ とは、反復測定要因を含む分散分析の効果量として推奨されている指標の一

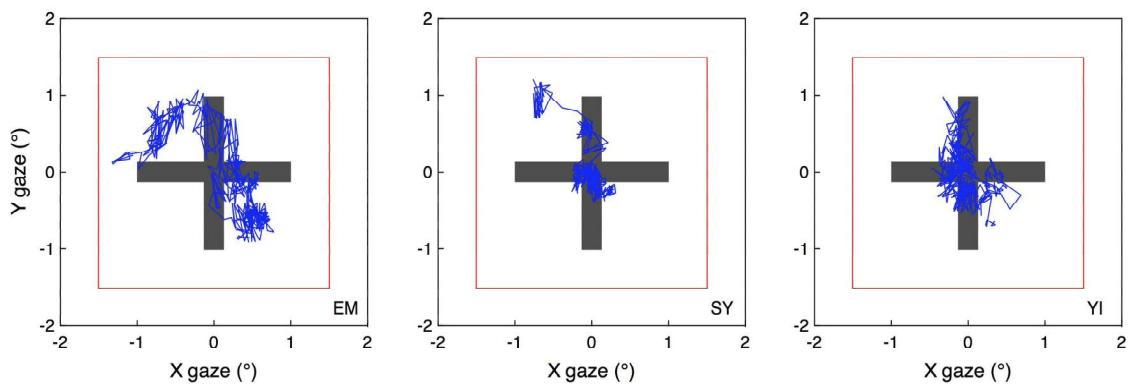


図 2.6 実験遂行時の眼球運動の一例

参加者 3 名の実験遂行時の眼球運動の一例を示す。横軸は水平方向の眼球運動を示し、縦軸は垂直方向の眼球運動を示す。凝視点 ( $1.0^{\circ} \times 1.0^{\circ}$ ) の中心を  $0^{\circ}$  とした。中心から  $1.5^{\circ}$  の範囲を赤枠で示す。図に示した眼球運動の例は各参加者においてある一試行中に得られたものである。

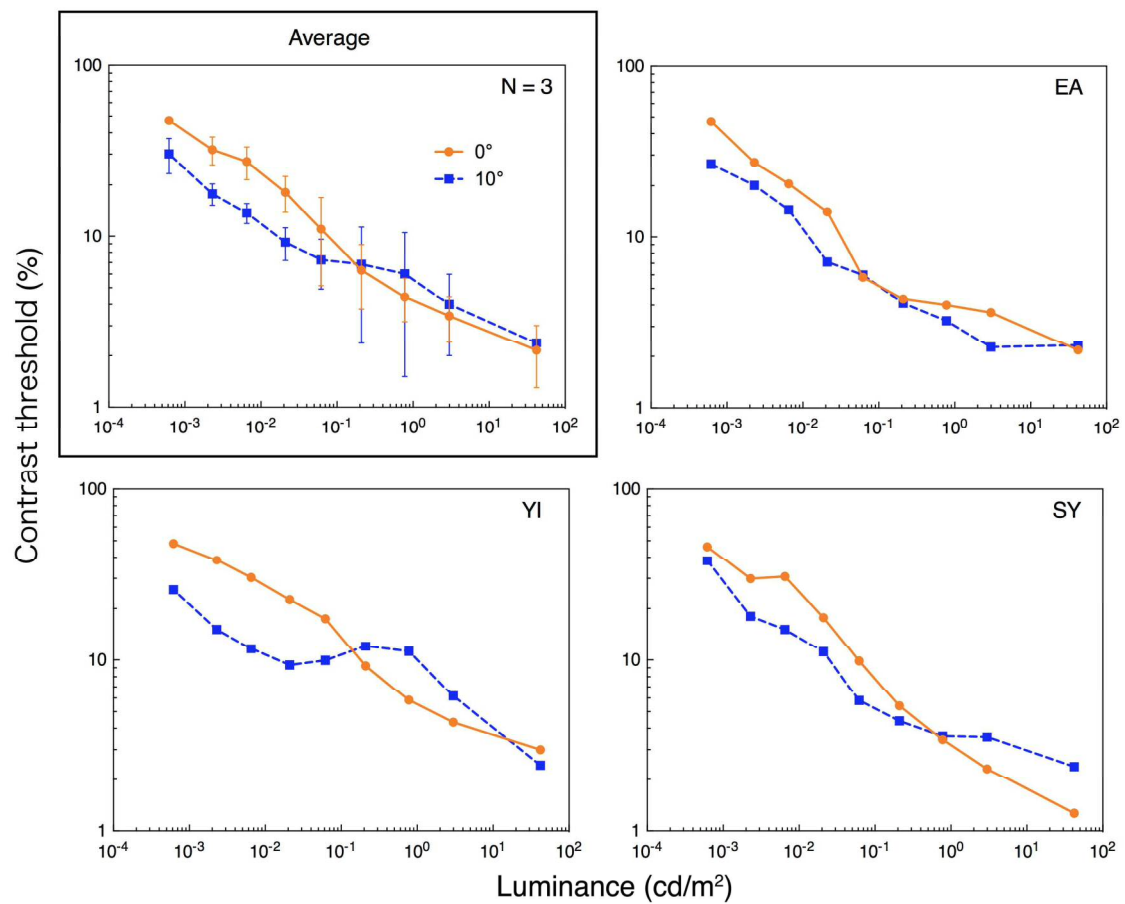


図 2.7 実験 1 における運動方向弁別輝度コントラスト閾

中心視野（網膜偏心度：0°）と周辺視野（網膜偏心度：10°）における参加者 3 名の運動方向弁別輝度コントラスト閾とその平均を示す。横軸は輝度を示し、縦軸は運動方向弁別輝度コントラスト閾を示す。エラーバーは標準偏差（±1SD）を示す。

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)。 $\eta^2_G$ の算出法は付録に示す。図2.7に示した結果について、2要因分散分析を行ったところ、輝度の主効果( $F(9, 18) = 107.63, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.94$ )および網膜偏心率の主効果( $F(1, 2) = 24.74, p < 0.05, \eta^2_G = 0.47$ )がそれぞれ有意であった。輝度と網膜偏心率の交互作用も有意であった( $F(9, 18) = 7.67, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.60$ )。 $\eta^2_G$ の値から、輝度と網膜偏心率の主効果、および両要因の交互作用とも、その効果量は大きいと言える。

図2.7から、画面の平均輝度の低下に伴い閾値が上昇していること、すなわちコントラスト感が低下していることがわかる。また、高輝度レベル下では中心視野における閾値の方が周辺視野における閾値よりも低かったが、低輝度レベル下では結果は逆転し、周辺視野における閾値の方が中心視野における閾値よりも低い傾向にあった。このことは、暗所視下における運動する対象への感度が中心視野よりも周辺視野で高まること(e.g., Hess et al., 1990)と一致する。

2.2.2節で述べたように、運動方向判断課題においては、プライム刺激とテスト刺激の輝度コントラストを図2.7に示した運動方向弁別輝度コントラスト閾の等倍とした。各参加者とも、各輝度条件下で等倍した輝度コントラスト値が100%を超えないよう、刺激の輝度コントラストは閾値の2倍に設定した。

### 運動方向判断課題

各輝度レベルにおいて、テスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者3名の結果とその平均を図2.8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。参加者毎のグラフから、個人差はあるものの、基本的には参加者間で類似した結果が得られたことがわかった。そのため、以下の解析には参加者3名の結果の平均を用いた。

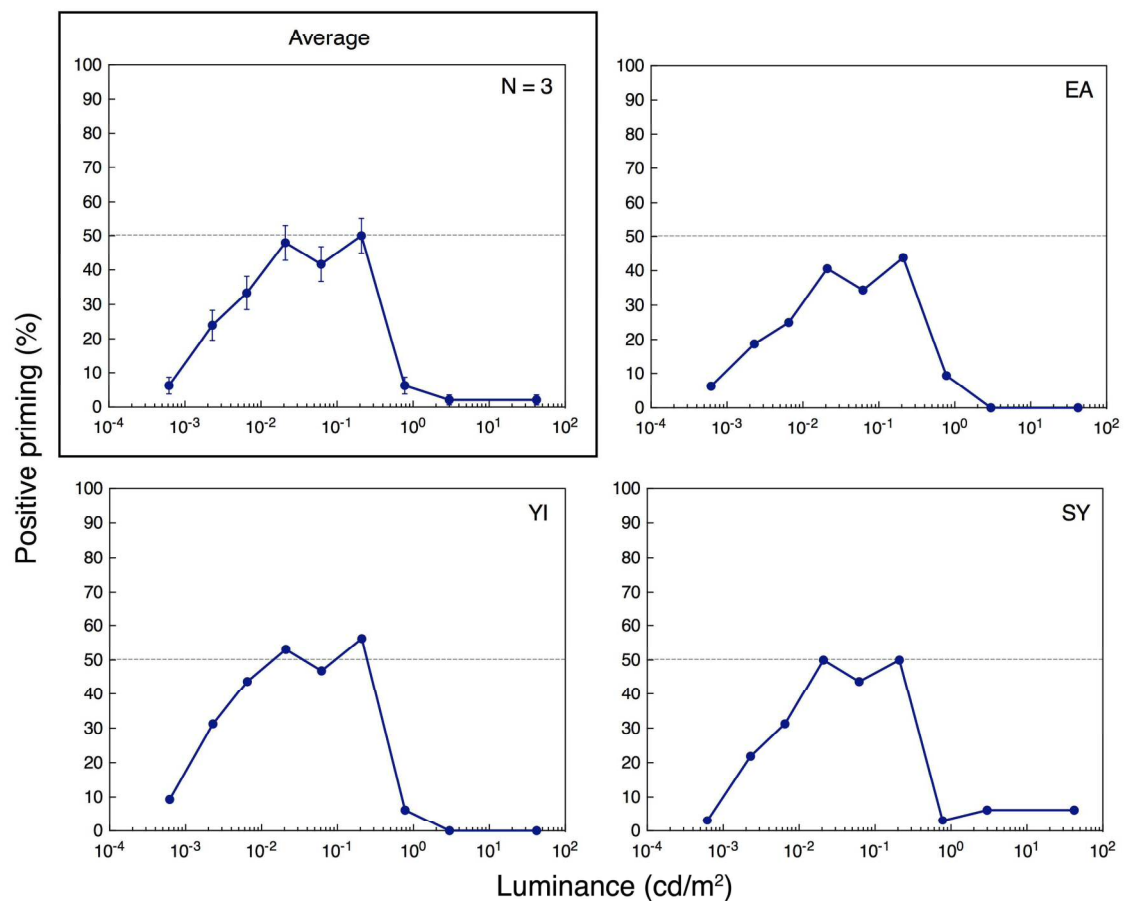


図 2.8 実験 1 におけるテスト刺激の運動方向判断課題の結果

9 条件の輝度下でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 3 名の結果とその平均を示す。横軸は輝度を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。エラーバーは標準誤差 ( $\pm 1\text{SEM}$ ) を示す。



輝度により視覚運動プライミングの効果が変容することを確認するため、まずは輝度を主効果とした 1 要因分散分析を行った。続いて、視覚運動プライミングの効果の消失がみられる薄明視領域を特定するため、各輝度レベルにおける正のプライミングの知覚頻度と 50% に有意な差がみられるか 1 標本  $t$  検定により分析した。1 標本  $t$  検定において、有意水準は Bonferroni 法による補正を行った。正のプライミングと負のプライミングは拮抗的な現象であり、正のプライミングの知覚頻度が高い場合には 100% に近づき、負のプライミングの知覚頻度が高い場合には 0% に近づく。したがって、プライミングの効果が正負いずれかに定まらない場合、すなわちプライミングの効果が生じない場合には、50% に収束する。

なお、本研究では比率データを扱っている。比率データは 2 項分布に従うため、そのままでは分散分析や  $t$  検定を行う上で前提となる正規性を仮定できない。そこで本研究では、比率データを角変換することで 2 項分布の正規近似を行った (Fernandez, 1992)。効果量は、1 要因分散分析においては  $\eta^2_G$  を報告し、1 標本  $t$  検定においては Cohen's  $d$  を報告した。画面の平均輝度を主効果とする 1 要因分散分析を行ったところ、有意な効果が認められた ( $F(8, 16) = 31.55, p < 0.05, \eta^2_G = 0.93$ )。  $\eta^2_G$  の値から、その効果量は大きいと言える。また、1 標本  $t$  検定の結果、薄明視に相当する輝度の内、 $0.21 \text{ cd/m}^2$  ( $t(2) = 0.049, n.s.$ )、 $0.062 \text{ cd/m}^2$  ( $t(2) = 2.19, n.s.$ )、 $0.022 \text{ cd/m}^2$  ( $t(2) = 0.56, n.s.$ )、 $0.0065 \text{ cd/m}^2$  ( $t(2) = 2.95, n.s.$ ) では 50% と有意な差がみられなかった。それ以外の薄明視に相当する輝度  $0.78 \text{ cd/m}^2$  ( $t(2) = 13.93, p < 0.01, \text{Cohen's } d = 2.08$ )、 $0.0024 \text{ cd/m}^2$  ( $t(2) = 6.36, p < 0.05, \text{Cohen's } d = 1.01$ )、および明所視に相当する輝度  $42 \text{ cd/m}^2$  ( $t(2) = 8.33, p < 0.05, \text{Cohen's } d = 1.84$ )、 $3.0 \text{ cd/m}^2$  ( $t(2) = 9.39, p < 0.05, \text{Cohen's } d = 1.96$ )、暗所視に相当する輝度  $0.00062 \text{ cd/m}^2$  ( $t(2) = 14.03, p < 0.01, \text{Cohen's } d = 2.10$ ) における正のプライミングの知覚頻度は、50% よりも有意に低かった。つまり、負のプライミングが有意に観察されたと言える。Cohen's  $d$  は、0.2 を「効果量小」、0.5 を「効果量中」、そして、0.8 を「効果量大」とみなすことができるため (Cohen, 1988)、負のプライミングが有意に観察された条件における効果量は

いずれも大きかったと言える。

#### 2.2.4 考察

実験1の目的は、Yoshimoto and Takeuchi (2013) で示した薄明視下における視覚運動プライミングの消失がどれくらいの薄明視領域でみられるか、その範囲を推定することであった。その結果、 $0.21\sim 0.0065\text{ cd/m}^2$ の約1.5対数単位の薄明視領域においてプライミングの効果が消失することがわかった。実際に、薄明視下で運動情報の抽出が困難になる可能性があることを示した先行研究で薄明視条件として用いられた輝度は、この範囲内にある。Billino et al. (2008) は、バイオロジカルモーションの検出感度が薄明視下で特異的に低下することを報告したが(1.2節)、薄明視として用いた輝度は $0.285\text{ cd/m}^2$ であった。これは、実験1において視覚運動プライミングの効果が消失した薄明視領域の内、最も高い輝度とほぼ一致する。また、Yoshimoto and Takeuchi (2013) でプライミングの効果が弱まるか消失した薄明視条件は $0.048\text{ cd/m}^2$ であり、やはりこの範囲内にあった。

2.2.1節で予測したように、薄明視に相当する輝度であっても、 $0.21\text{ cd/m}^2$ よりも明るい薄明視下や、 $0.0065\text{ cd/m}^2$ よりも暗い薄明視下では、明所視下や暗所視下と同様に負のプライミングが観察された(図2.8)。以上の結果は、プライミング効果の強さは中心視野と周辺視野における錐体と桿体の活性化率に依存することを示唆する。薄明視領域の内、明るい薄明視下や暗い薄明視下では負のプライミングが観察されたことから、視覚運動プライミングの効果は、中心視野における錐体の活性化率と周辺視野における桿体の活性化率が同程度となるような薄明視領域で消失すると考えられる。ただし、錐体と桿体の活性化率が同程度となる時のみプライミング効果が消失するわけではない。図2.8に示したグラフの形状は非対称的であり、明所視( $3.0\text{ cd/m}^2$ )から薄明視( $0.21\text{ cd/m}^2$ )へと輝度を減じた時にプライミングの効果は急激に消失した。図2.7に示した運動方向弁別輝度コントラスト閾も、 $0.21\text{ cd/m}^2$ を境に中心視野と周辺視野で結果が反転した。この原因として、一つには桿体系の方が錐体系よりも運動知覚に影響を与えることが考えられる。1.1節で述

べたように、桿体系は V5/MT への視覚入力経路を持つ LGN の大細胞層に投射するため、桿体系を介した入力情報は視覚運動情報の処理に選択的に影響しうる (Benedek et al., 2003; Hadjikhani & Tootell, 2000; Maunsell et al., 1990; Maunsell & van Essen, 1983; Purpura et al., 1988). 明所視から薄明視へ輝度を減じる過程でみられた急激なプライミング効果の消失が、桿体の関与が錐体に比べてわずかなものであっても運動情報の処理に影響することを反映しているのであれば、桿体の活性化率が錐体の活性化率を下回る場合にもプライミングの効果は消失すると考えられる. 薄明視 ( $0.0065 \text{ cd/m}^2$ ) から暗所視 ( $0.00062 \text{ cd/m}^2$ ) へ輝度を減じた時にはプライミングの効果が徐々にみられるようになったことも、錐体系と桿体系では運動知覚をもたらす情報統合における貢献度に差があることを示唆する.

なお、本研究で用いたテスト刺激はいわゆるフリッカー刺激であるが、常に明滅して見えるわけではない. テスト刺激のみ観察すると、明滅して見えることもあれば、右方向や左方向に運動して見えることもある. このように、テスト刺激の見え方はそもそも定義することができないため、正解というものがない. 一方で、明所視や暗所視においてテスト刺激に先立ってプライム刺激を提示すると、テスト刺激の見かけの運動方向がプライム刺激に依存して一義に定まる頻度が高まる. これは、プライム刺激とテスト刺激に関する運動情報が時空間的に統合された結果である. したがって、薄明視においてプライミングの効果が消失すること、すなわちテスト刺激に対するプライム刺激の影響が消失するということは、運動情報の統合が成立しないことを意味しており、テスト刺激が正しく見えるということにはならない.

薄明視下で視覚運動プライミングが消失する原因としては、桿体経路における情報処理の遅延が考えられている (Yoshimoto & Takeuchi, 2013). 桿体がほぼ単独で機能する周辺視野に提示したテスト刺激に関する情報処理が遅れることにより、錐体がほぼ単独で機能する中心視野に提示したプライム刺激との間に ISI が生じ、それが原因でプライミングの効果が弱まると説明できる (2.1.2 節). 実際に、テスト刺激のオンセットを早め、プライム刺激とテスト刺激をオーバーラップさせることで桿体系における時間遅れを補償すると、

プライミングの効果が復帰することがわかっている（図 2.3B）。では，このような錐体経路と桿体経路において生じる時間応答の差は，錐体と桿体の活性化率と関係しているであろうか。つまり，実験 1 でみられたプライミング効果の知覚頻度は，錐体と桿体の活性化率に依存した両経路の時間差を反映しているのだろうか。この可能性について，実験 2 で検討した。

## 2.3 実験 2. 薄明視下の桿体系における情報処理の遅延の補償

### 2.3.1 目的

Yoshimoto and Takeuchi (2013) と同様に、テスト刺激のオンセットを早め、プライム刺激とテスト刺激をオーバーラップさせることにより、実験 1 で視覚運動プライミングの効果が弱まった薄明視領域において、プライミングの効果が復帰するか検討した。図 2.8 に示した実験 1 の結果が錐体と桿体の活性化率に依存した両経路の時間差によるのであれば、プライム刺激とテスト刺激がオーバーラップする時間の増加に伴い徐々に時間差がなくなり、負のプライミングの知覚頻度が高まると予測される。

### 2.3.2 方法

#### 視覚刺激

基本的には実験 1 と同じ装置、刺激を用いた。ただし、実験 2 では、テスト刺激のオンセットを早めることにより、プライム刺激とテスト刺激が一部時間的にオーバーラップする時間を操作した。プライム刺激とテスト刺激の時間的な関係を図 2.9 に示す。2.1.2 節で述べたように、桿体視における時間応答は、錐体視に比べ最大で約 80 ms 遅れることが推定されている (MacLeod, 1972; Plainis & Murray, 2000; Walkey et al., 2006)。そのため、プライム刺激とテスト刺激がオーバーラップする時間は、8.3~83.3 ms で 6 段階に操作した (8.3, 16.7, 25.0, 33.3, 41.7, 83.3 ms)。なお、明所視と推定された  $42 \text{ cd/m}^2$  と  $3.0 \text{ cd/m}^2$  における実験 1 の結果はよく似ており、いずれの輝度条件においても負のプライミングの知覚頻度が高かった。そのため、実験 2 では明所視に相当する画面の平均輝度として  $3.0 \text{ cd/m}^2$  のみ使用し、 $42 \text{ cd/m}^2$  は実験条件から除外した。その他のパラメータは実験 1 と同じであった。

#### 手続き

参加者は実験 1 と同じであった。実験開始後、まずはビーブ音とともに凝視点が 500 ms

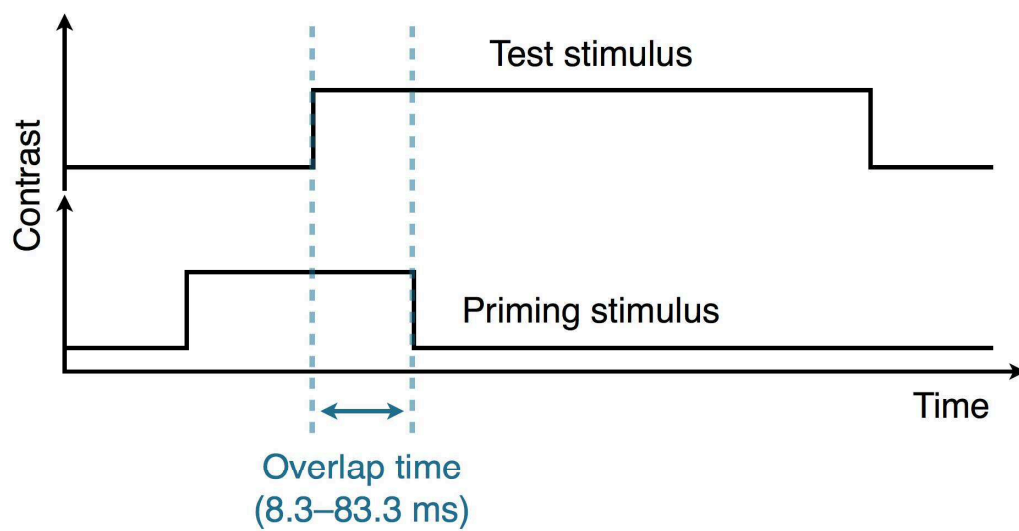


図 2.9 実験 2 における刺激のオンセットとオフセットの模式図

プライム刺激とテスト刺激のオンセットとオフセットをそれぞれ示す。横軸は時間を示し、縦軸はコントラストを示す。プライム刺激とテスト刺激がオーバーラップする時間は 8.3~83.3 ms で操作した。

提示され、その後プライム刺激が 167 ms 提示された。実験 1 とは異なり、プライム刺激のオフセット前にテスト刺激を提示した (図 2.9)。参加者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を回答した。1 セッションは、プライム刺激とテスト刺激がオーバーラップする時間 6 通り × プライム刺激の運動方向 2 通り × 繰り返し 8 回の計 96 試行で構成され、順番はランダムであった。各参加者とも、8 通りの輝度レベル (3.0, 0.78, 0.21, 0.062, 0.022, 0.0065, 0.0024, 0.00062  $\text{cd/m}^2$ ) について、それぞれ 2 セッションずつ行った。したがって、各参加者とも各オーバーラップする時間・輝度条件につき 32 試行実施した。セッション内では、輝度レベルは一定とした。実験は最も暗い輝度レベルから最も明るい輝度レベルまで順に実施し、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。

### 2.3.3 結果

実験 2 で得られた参加者 3 名の結果とその平均を図 2.10 に示す。横軸は輝度を示し、縦軸は正のプライミングが知覚された割合を示す。実験 1 で得られた結果との比較のため、プライム刺激とテスト刺激が 0.0 ms オーバーラップする条件、つまりプライム刺激のオフセット後すぐにテスト刺激が提示された条件として実験 1 の結果を再掲した。ただし、実験 1 の 42  $\text{cd/m}^2$  において得られた結果については、以下の解析からは除外した。参加者毎のグラフから、個人差はあるものの、基本的には参加者間で同様の結果が得られたことがわかった。そのため、参加者 3 名の結果の平均を以下の解析に用いた。

視覚運動プライミングの効果がプライム刺激とテスト刺激のオーバーラップする時間によって異なるかを検討するため、両刺激がオーバーラップする時間と輝度を要因とする 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  $\eta^2_G$  を報告した。2 要因分散分析の結果、オーバーラップする時間の主効果 ( $F(6, 12) = 23.29$ ,  $p < 0.0001$ ,  $\eta^2_G = 0.44$ ) および輝度の主効果 ( $F(7, 14) = 8.22$ ,  $p < 0.001$ ,  $\eta^2_G = 0.56$ ) がそれぞれ有意であった。オーバーラップする時間と輝度の交互作用も有意であった ( $F(42,$

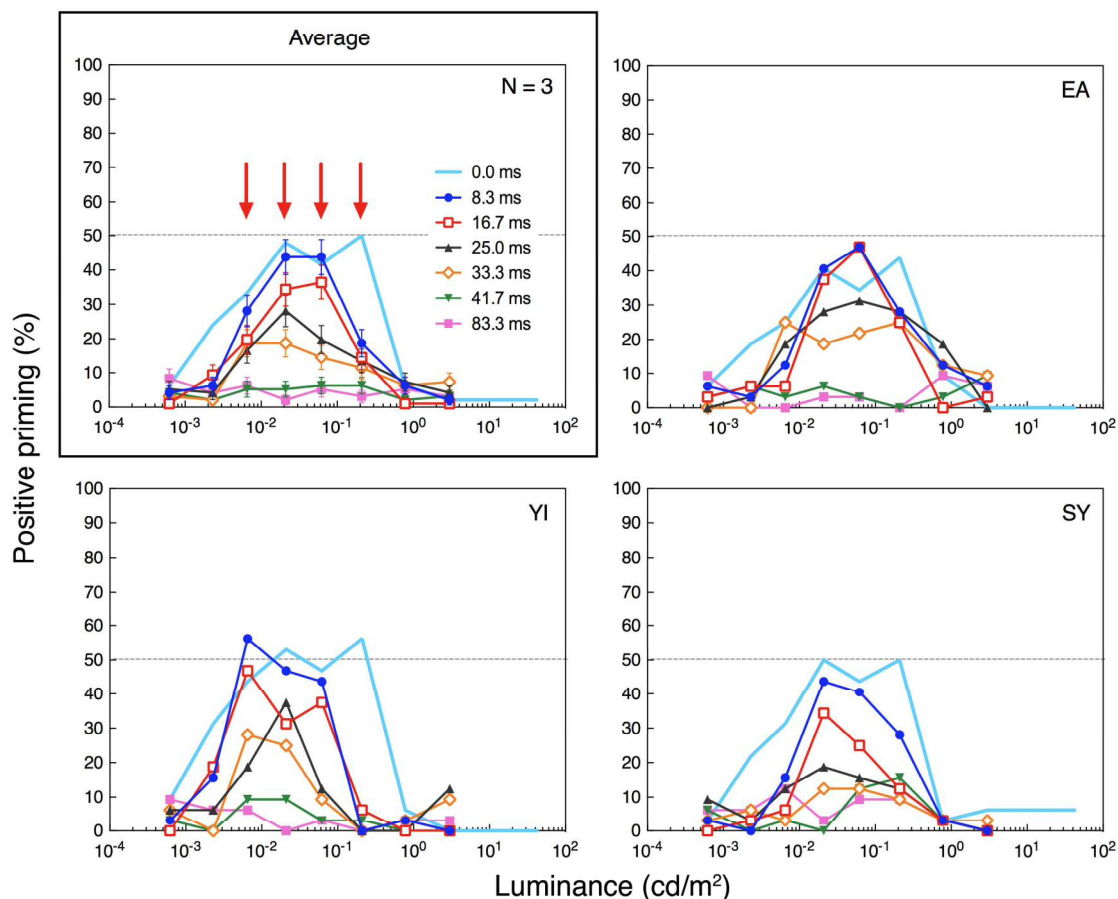


図 2.10 実験 2 におけるテスト刺激の運動方向判断課題の結果

各輝度条件下でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 3 名の結果とその平均を示す。横軸は輝度を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。エラーバーは標準誤差 ( $\pm 1\text{SEM}$ ) を示す。プライム刺激とテスト刺激がオーバーラップする時間を操作した。オーバーラップする時間が 0.0 ms の条件 (水色の関数) は、実験 1 の結果の再掲である。平均のグラフにおいて、実験 1 でプライミング効果が消失した輝度 ( $0.21, 0.062, 0.022, 0.0065 \text{ cd/m}^2$ ) を赤い矢印で示す。



84) = 2.86,  $p < 0.0001$ ,  $\eta^2_G = 0.47$ ).  $\eta^2_G$  の値から、オーバーラップする時間と輝度の主効果、および両要因の交互作用とも、その効果量は大きいと言える。

#### 2.3.4 考察

図 2.10 に示した平均のグラフにおいて、実験 1 (オーバーラップする時間 : 0.0 ms) で視覚運動プライミングの効果が消失した薄明視条件 ( $0.21 \sim 0.0065 \text{ cd/m}^2$ ) を赤い矢印で示す。2.3.1 節で予測したように、プライム刺激とテスト刺激がオーバーラップする時間の増加に伴いプライミングの効果が徐々に復帰し、オーバーラップする時間が 41.7 ms 以上の条件では、負のプライミングが全試行のおよそ 90%以上 (正のプライミングの知覚頻度が 10%以下) で観察されるようになった。ここで、プライム刺激とテスト刺激がオーバーラップする時間と輝度に交互作用が有意にみられたように、プライミングの効果が生じるために必要なオーバーラップの時間が輝度によって異なったことに着目する。図 2.10 の平均のグラフにおいて赤い矢印で示した薄明視条件の内、比較的明るい薄明視条件 ( $0.21 \text{ cd/m}^2$ ) と、比較的暗い薄明視条件 ( $0.0065 \text{ cd/m}^2$ ) では、負のプライミングが全試行の 70%以上 (正のプライミングの知覚頻度が 30%以下) で観察されるようになるために要した最小のオーバーラップの時間は 8.3 ms であった。一方で、その中間に位置する薄明視条件 ( $0.062, 0.022 \text{ cd/m}^2$ ) では、負のプライミングが全試行の 70%以上と高頻度で観察されるようになるためには、少なくとも 25.0 ms のオーバーラップが必要であった。つまり、錐体と桿体の活性化率が同程度であると推定される場合の方がより長いオーバーラップを要した。以上の結果は、薄明視における視覚運動プライミングの知覚頻度が、中心視野における錐体と周辺視野における桿体の活性化率に依存した両経路の時間応答の差によるという仮説を支持する。

第 2 章では、視覚運動プライミングが生じるとすれば、負のプライミングとなるような刺激パラメータを用いた。負のプライミングは正のプライミングよりもロバストな現象であるため (Pantle et al., 2000), プライミング効果が消失する薄明視領域を探る上では、ま

ずは負のプライミング効果を測定する課題が適していると考えられる。また、詳細は後に譲るが(3.1.2節)、負のプライミングは低次の運動検出機構により誘発される現象であり、V1など低次の段階が関与していることが示唆されている(Campana, Pavan, Maniglia, & Casco, 2011; Glasser, Tsui, Pack, & Tadin, 2011; Kanai & Verstraten, 2005; Pantle et al., 2000; Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013)。視覚運動プライミングは複雑な現象であり、その誘発に関与する神経部位については議論されているが(3.4.4節)、負のプライミングにV1といった低次の段階が関与しているのであれば、薄明視において錐体経路を介した運動情報と桿体経路を介した運動情報が統合されないという仮説は、V1レベルでは錐体由来の入力情報と桿体由来の入力情報が分離しているという報告(Hadjikhani & Tootell, 2000)からも支持される。また、輝度レベルにより変化する視覚系の時空間的な感度を揃えると、運動知覚は輝度レベルに依存せず一貫して同種の運動検出機構によりもたらされることが示されている(Hess & Zaharia, 2010; Lankheet et al., 2002; Takeuchi & De Valois, 2000; van de Grind et al., 2000)。このことは、プライミングの効果が消失した薄明視下であっても、プライム刺激とテスト刺激を時間的にオーバーラップさせることで桿体経路における情報処理の遅延を補償した時に明所視下や暗所視下と同様に負のプライミングが観察されるようになったこと(図2.10)と一致する。

ところで、プライム刺激が中心視野に提示され、テスト刺激が周辺視野に提示されるなど、両刺激が空間的に離れて提示される時(図2.5)、なぜ負のプライミングが観察されるのであろうか。これに関連する現象として、ファントム運動残効(phantom MAE)、あるいはリモート運動残効(remote MAE)と呼ばれる現象が挙げられる。運動残効とは、一定方向の運動に30~60秒ほど順応した後で静止したのを見ると、それが順応した運動方向とは反対の方向に動いて見える現象であるが、ファントム運動残効においては、順応時とは異なる視野領域で運動残効が生じる(Arman, Ciaramitaro, & Boynton, 2006; Meng, Mazzoni, & Qian, 2006; Snowden & Milne, 1997; von Grünau & Dubé, 1992)。Snowden and Milne (1997)は、ファントム運動残効が直径5°以内の領域で観察されることから、ファントム運動残効

の誘発には広い視野領域に応答する運動検出器が関与していると結論づけた。本研究において、高速運動残効 (rapid MAE) とも呼ばれる負のプライミングが観察されたのは、このような運動検出器の働きによるのかもしれない。しかしながら、筆者らの先行研究 (Yoshimoto & Takeuchi, 2013) において、実験 1 で用いたパラメータ値 (プライム刺激の持続時間 : 167 ms, 速度 : 6 °/s, 輝度コントラスト : 運動方向弁別輝度コントラスト閾の 2 倍) に設定したプライム刺激とテスト刺激をともに視野中心部の同じ位置に提示したところ、テスト刺激の見かけの運動方向がプライム刺激と同方向になる正のプライミングが観察された。この点において、順応した運動方向とは常に反対方向の運動が知覚される従来の運動残効とは大きく異なる。視覚運動プライミングの効果を説明するためには、単に広い視野領域の運動に応答するというだけでなく、刺激間の空間的な距離の効果を説明できなければならない。

視覚運動プライミングの効果がプライム刺激とテスト刺激の空間的な距離に依存することに関する説明として、一つには中心部と周辺部が互いに抑制し合う中心周辺拮抗型の空間構造を持つ運動検出機構の関与が考えられる (Baker & Graf, 2010; Golomb, Andersen, Nakayama, MacLeod, & Wong, 1985; Ido, Ohtani, & Ejima, 1997; Murakami & Shimojo, 1993, 1996; Sachtler & Zaidi, 1995; Shioiri, Ito, Sakurai, & Yaguchi, 2002; Tadin, Lappin, Gilroy, & Blake, 2003)。Murakami and Shimojo (1993) は、運動するパターン (誘導刺激) により囲まれた静止パターン (ターゲット刺激) が運動して見えるという誘導運動 (induced motion) の研究から、刺激が小さく、視野中心部に収まる場合には、ターゲット刺激が誘導刺激と同方向に動いて見える運動同化が観察される一方で、刺激が大きく、視野中心部から周辺部に及ぶ場合には、ターゲット刺激が誘導刺激と逆方向に動いて見える運動対比が観察されることを示した。視覚運動プライミングにおいて、プライム刺激とテスト刺激が中心視野と周辺視野に離れて提示される場合には、中心視野と周辺視野において抑制が生じ、その結果、負のプライミングが観察されると考えられる。一方で、プライム刺激とテスト刺激が同じ視野領域に提示される場合には、そのような抑制が生じず正のプライミングが観

察されるのであろう。実験 2 において、明所視下や暗所視下など実験 1 ですでに負のプライミングの知覚頻度が高かった条件では、プライム刺激とテスト刺激がオーバーラップする時間の長さに関わらず、常に負のプライミングが観察されたことも、同様に説明できる。明所視下や暗所視下のように、視野中心部の錐体系と周辺部の桿体系において時間応答に差がない条件では、プライム刺激とテスト刺激が時間的にオーバーラップする時、神経生理学的にも入力情報は時間的にオーバーラップして処理されると考えられるが、中心周辺拮抗型の空間構造を持つ運動検出機構により負のプライミングが誘発されるのであろう。このような運動検出機構を仮定すると、広い視野領域の運動に応答する運動検出器を仮定する必要はなくなる。

また、Duffy and Hubel (2007) による神経生理学的研究から、霊長類の V1 における細胞の応答から運動方向選択性は明所視下から暗所視下まで変化しないことが報告されており、V1 の細胞が持つ中心周辺拮抗型の受容野構造は輝度レベルにより変化しないと議論されている。負のプライミングが明所視下と暗所視下いずれにおいても観察されたことから、負のプライミングはこのような中心周辺型の時空間構造を持つ運動検出機構の働きによりもたらされるという仮説を支持する。

ただし、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、それぞれ異なる運動検出機構が関与していると考えられている (Pantle et al., 2000; Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013)。詳細は後述の 3.1.2 節に譲るが、Takeuchi et al. (2011) および Yoshimoto and Takeuchi (2013) は、正のプライミングは負のプライミングよりも高次の運動検出機構により誘発されることを報告した。そのため、負のプライミングはファントム MAE と同様に Snowden and Milne (1997) が提案したような広い視野領域の運動に応答する運動検出器により誘発される可能性も残る。このことについては、3.2.4 節で再度議論する。

## 2.4 第2章のまとめ

第2章では、環境光レベルの変化が運動知覚にどのような影響を及ぼすか検討するために、Yoshimoto and Takeuchi (2013) の手法を踏襲し、明所視から暗所視まで様々な輝度条件下で視覚運動プライミングの効果を測定した。視覚運動プライミングは、プライム刺激とテスト刺激の時空間的な情報統合の結果として知覚される視覚運動である (1.3 節)。そのため、異なる輝度条件下でプライミングの効果を測定することによって、輝度に依存して変化する錐体と桿体の活性化率と運動情報の統合との関係进行评估することができると考えられる。実験1では、視覚運動プライミングの効果が消失する薄明視領域を推定した。その結果、およそ1.5対数単位に及ぶ薄明視領域 ( $0.21 \sim 0.0065 \text{ cd/m}^2$ ) においてプライミングの効果が消失することがわかった。それ以外の薄明視下や、明所視下および暗所視下では、負のプライミングが観察された (図2.8)。実験2において、薄明視下で桿体の活性化率が錐体の活性化率よりも高い周辺視野で発生しうる時間応答の遅延を補償するよう、テスト刺激のオンセットを早めることでプライム刺激とテスト刺激を時間的にオーバーラップさせたところ、両刺激がオーバーラップする時間の増加に伴いプライミングの効果が徐々にみられるようになった (図2.10)。以上の結果は、プライミング効果の消失がみられた薄明視領域においては、桿体経路を介する情報処理の遅延により運動情報の時空間的な統合が不完全となることを示唆する。

第2章から、網膜レベルの錐体と桿体の活性化率に依存した時間応答特性の違いがV1以降で行われる運動情報の統合に影響することがわかった。薄明視においては、このような不完全な情報統合が原因で課題を遂行するために必要な運動知覚がもたらされず、結果としてパフォーマンスが低下する可能性がある。しかしながら、第2章では低次の運動検出機構が関与すると考えられる負のプライミングが生じる条件でしか検討していない。運動統合メカニズムが錐体系と桿体系双方から情報入力を受けることは、より高次の運動検出機構が関与する運動知覚にまで影響するであろうか。第3章では、正のプライミングの

誘発には負のプライミングよりも高次の運動検出機構が関与しうる視覚運動プライミングの性質を利用し、薄明視において錐体経路と桿体経路双方から視覚入力を受けることで、より高次の段階における運動情報の時空間的な統合が影響を受けるか検討した。

## 第3章 薄明視下の網膜座標系と環境座標系における運動知覚

### 3.1 目的

第3章では、視覚情報処理過程の高次の段階における運動情報の時空間的な統合により運動知覚がもたらされる時、その統合に錐体系と桿体系が同時に機能することが影響するか検討した。運動知覚に関連した課題は、眼球や頭部の運動を含む身体全体の運動を伴う。そのため、課題遂行中の視対象の網膜像はきわめて複雑に変化するが、多くの場合、私たちは視対象の動きを正しく認識することができる。このような視野の安定をもたらすメカニズムに関しては未解明の点が多いが、一説にはV1をはじめとする初期視覚野において網膜座標系 (retinotopic coordinates) で符号化された視覚入力 (e.g., Wandell, Brewer, & Dougherty, 2005) を実世界の空間的な位置関係に基づく環境座標系 (spatiotopic coordinates) に変換することで視野の安定を達成していると考えられている (Burr & Morrone, 2011, 2012; Cavanagh, Hunt, Afraz, & Rolfs, 2010; Wurtz, 2008)。Burr and Morrone (2012) は、環境座標系は身体運動に関連した表象を構築し、物体と身体とのインタラクションを誘導する役割を担っている可能性があることを指摘している。例えば、目を瞑るなどして視覚情報が一時的に利用できないような状況下で体を動かした後でも、何がどこにあるかを指し示すことができる (Byrne, Becker, & Burgess, 2007)。これは、適切な行動ができるよう、身体運動に伴い外界に関する心的モデルの構築・更新が行われるためであると議論されている (Land, 2012)。薄明視において経験される運動知覚に関連した課題のパフォーマンスの低下は (1.2 節)、時空間特性の異なる錐体系と桿体系が同時に機能することにより課題を遂行するために必要な環境座標表現がうまく構築されないことが原因となっているのかもしれない。

運動視に関する環境座標表現が薄明視下で構築されるかを検討する前に、まずは網膜座

標系や環境座標系において運動情報がどのように処理されるかを調べた。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), 運動知覚は階層構造を成す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 (first-order motion mechanism) 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 (second-order motion mechanism) や三次運動検出機構 (third-order motion mechanism) あるいは特徴追跡機構 (feature-tracking mechanism) 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当すると考えられている (e.g., 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 (e.g., Bowns, 2002; Cavanagh, 1992, 1994; Dawson, 1991; Del Viva & Morrone, 1998; Derrington, Allen, & Delicato, 2004; Seiffert & Cavanagh, 1998; Ullman, 1979)。本研究では, 三次運動検出機構と特徴追跡機構の区別はせず, 特徴追跡機構という用語を用いる。刺激の速度感度や輝度コントラスト感度などは運動検出機構間で異なるため (e.g., Hawken, Gegenfurtner, & Tang, 1994), 運動知覚がどのような運動検出機構によりもたらされるかは刺激パラメータに依存する。一方で, 運動検出機構が網膜座標系や環境座標系に依存して機能するかは定かではない。そこで第3章の前半 (3.2~3.4 節) では, 低次の運動検出機構として一次運動検出機構に, 高次の運動検出機構として特徴追跡機構に着目し, それぞれが座標依存性を示すか, まずは明所視において検討した。第3章の後半 (3.5~3.9 節) では, 薄明視下の網膜座標系や環境座標系において運動知覚がどのように担われているかを検討した。なお, 拡大・縮小運動や回転運動といった複雑運動刺激を用いた時の運動検出機構の座標依存性や, 輝度コントラストなど



二次統計量の運動検出を担う二次運動検出機構の座標依存性については本研究では検討しなかった。この点については、後述の 3.4.4 節で本研究の結果と併せて議論する。

### 3.1.1 網膜座標系や環境座標系における運動情報の処理

網膜座標系や環境座標系において、どのような運動検出機構が機能するであろうか。視覚運動に関連した先行研究から、網膜座標系では低次の情報処理機構が関与し、環境座標系では高次の情報処理機構が関与することが示唆されている。Turi and Burr (2012) は、一定方向の運動に順応し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従来の運動残効と、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位置運動残効 (positional MAE) を利用した心理物理実験から、運動残効は網膜座標系で生じ、位置運動残効は環境座標系で生じることを示した。彼らは、従来の運動残効は V1 など低次の段階で処理され、位置運動残効は MT といったより高次の段階で処理されるという仮定 (McKeefry, Laviers, & McGraw, 2006) に基づき、網膜座標系では低次の情報処理が行われ、環境座標系では高次の情報処理が行われていることを示唆した。なお、従来の運動残効については、網膜座標系でなく環境座標系で生じ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生じるということで意見が一致している (Biber & Ilg, 2011; Boi, Ögmen, & Herzog, 2011; Cavanagh et al., 2010; Knapen, Rolfs, & Cavanagh, 2009; Wenderoth & Wiese, 2008)。

Hein and Cavanagh (2012) は、Ternus display を用いた仮現運動における対応問題 (corresponding problem) に関する研究から、刺激の特徴検出など高次の情報処理機構が関与していると想定される場合には環境座標系で処理されると議論している。Morrone, Cicchini, and Burr (2010) は、高速で運動する正弦波格子パターンへの順応により、後続の刺激が順応刺激と画面上同じ位置に提示された場合にのみその見かけの運動持続時間が短くなることから、時間知覚に関する順応効果など高次の段階で生じると考えられる現象は環境座標系で生じると結論づけた。

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環境座標系で機能することが予測される。第3章の前半（3.2～3.4節）では、第2章と同様に水平方向に並進運動する輝度変調刺激を用いた視覚運動プライミングを利用し、この予測について検討した、

### 3.1.2 視覚運動プライミングに関与する運動検出機構

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が時空間的に統合された結果として知覚される現象である。そのため、薄明視において視覚運動プライミングの効果を測定することで運動情報の時空間的な統合を調べることができると考えられる（1.3節）。実際に第2章において様々な輝度レベル下で視覚運動プライミングの効果を測定したところ、ある薄明視領域においてプライミングの効果がみられなくなったことから、時間応答特性の異なる錐体系と桿体系双方から入力を受けることにより運動情報がうまく統合されない可能性があることがわかった（2.4節）。また、視覚運動プライミングにおいて、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、正のプライミングと負のプライミングの誘発には異なるメカニズムが関与すると考えられている（Kanai & Verstraten, 2005; Pantle et al., 2000）。これに関して、筆者らの先行研究（Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013）から、少なくとも並進運動する正弦波格子パターンを刺激として用いた視覚運動プライミングにおいては、プライミングの効果が正か負かで関与する運動検出機構が異なることが示唆されている。したがって、網膜座標系や環境座標系において正負いずれのプライミング効果が生じるか調べることにより、各座標系における運動情報の時空間的な統合を検討するだけでなく、関与する運動検出機構を推定することができると期待される。

では、正のプライミングと負のプライミングの誘発にはどのような運動検出機構が関与しているのだろうか。以下、まずは負のプライミングの誘発に関与する運動検出機構について、これまでに得られている知見をまとめながら論じる。

## 負のプライミングの誘発に關与する運動検出機構

第2章で行った実験のように、テスト刺激が周辺視野に提示される条件（図2.5）や、刺激の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2倍といった低い条件、あるいは刺激の運動速度が6%/s（時間周波数では3 Hzに相当）よりも速い条件では、プライム刺激の持続時間に依存せず負のプライミングが観察される頻度が高まる（Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013）。一方、運動検出機構の貢献度は中心視野と周辺視野で異なることが報告されている（Ashida, Seiffert, & Osaka, 2001; Chubb & Sperling, 1989; Edwards & Nishida, 2004; Lu & Sperling, 1999; Maruya, Mugishima, & Sato, 2003; Pantle, 1992; Smith, Hess, & Baker, 1994; Solomon & Sperling, 1994; Takeuchi & De Valois, 2009; Wang, Hess, & Baker, 1997; Zanker, 1997）。Takeuchi and De Valois（2009）によると、中心視野では注意資源を要する特徴追跡機構の貢献度が高く、周辺視野では運動エネルギーモデル（Adelson & Bergen, 1985）に基づく二相性の時間インパルス応答特性を基盤とした一次運動検出機構の貢献度が高い。また、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ことが報告されている（e.g., Doshier, Landy, & Sperling, 1989; Nishida, 1993; Takeuchi & De Valois, 1997）。さらに、高速で運動する刺激に対して感度の高い運動方向選択性を持つ運動検出器は運動エネルギーモデルにより説明できる（Burr & Ross, 1982; Burr et al., 1986; Lappin, Tadin, Nyquist, & Corn, 2009; Lu & Sperling, 1995）。以上から、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すると考えられる（Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013）。

負のプライミングが低次の運動検出機構により誘発されることは、神経生理学的研究からも予測される。例えば、運動刺激への順応が数百ミリ秒というわずかな時間であっても、V1の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、心理物理実験から、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 et al., 2011; Kanai & Verstraten, 2005; Pantle et al., 2000; Pavan et al., 2009）。

## 正のプライミングの誘発に関与する運動検出機構

では、正のプライミングの誘発にはどのような運動検出機構が関与するであろうか。上述したように、正のプライミングの知覚頻度が高い時は負のプライミングの知覚頻度は低くなるなど、両プライミングは拮抗的に観察される現象であることから、それぞれ異なるメカニズムが関与することが考えられている (Kanai & Verstraten, 2005; Pantle et al., 2000)。そのため、負のプライミングが一次運動検出機構のような運動エネルギーモデルに基づく運動方向選択メカニズムにより誘発されるのであれば、正のプライミングにはそれ以外の運動検出機構が関与していると考えられる。そうであるとすれば、特徴追跡機構といった高次運動検出機構が関与する可能性がある。特徴追跡機構に関しては、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捕捉することが重要であると考えられている。刺激の特徴の空間位置を把握する上で、テスト刺激を周辺視野に提示することや、刺激の輝度コントラストを低下させること、また、刺激の速度を上げることは、不利な状況を招くであろう。実際に、正のプライミングは、テスト刺激が視野中心部に提示され、刺激の速度が 6 °/s (時間周波数では 3 Hz に相当) よりも遅く、かつ輝度コントラストが運動方向弁別閾の 8 倍以上と高い時に観察される (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013)。したがって、正のプライミングは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。これは、Jiang et al. (2002) による神経生理学的研究からも予測される。彼らは、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 (event-related potential, ERP) を測定し、V5/MT といった比較的高次の段階が関与していることを報告した。

### 3.1.3 運動検出機構が機能する座標系

正のプライミングと負のプライミングで関与する運動検出機構が異なる可能性がある視覚運動プライミングの性質を利用し、網膜座標系や環境座標系でどのような運動検出機構が機能するか推定した。Turi and Burr (2012) は、従来の運動残効が網膜座標系で観察さ

れ、位置運動残効が環境座標系で観察されたことから、低次の情報処理機構は網膜座標系で機能し、高次の情報処理機構は環境座標系で機能すると結論づけた。ただし、運動残効と位置運動残効は、いずれも運動刺激を用いた現象ではあるが、位置運動残効は運動刺激への順応により後続の刺激の見かけの位置が変化する現象である（3.1.1 節）。そのため、従来の運動残効を用いた条件においては刺激の見かけの運動方向を判断する課題を行い、位置運動残効を用いた条件においては刺激の見かけの位置関係を判断する課題を行うなど、両条件間で全く異なる課題を行っていた。それに対し、視覚運動プライミングを利用した本研究では、テスト刺激の見かけの運動方向を判断する課題のみ行った。運動方向知覚に関する課題に統一することにより、運動視システムの階層構造（e.g., Lu & Sperling, 1995）に基づいて議論することができる。

## 3.2 実験 3. 明所視において運動検出機構が機能する座標系の検討

### 3.2.1 目的

実験 3 では、明所視において網膜座標系や環境座標系における運動知覚がどのような運動検出機構によりもたらされるかを推定するため、先行研究で行われた実験手法 (Knapen et al., 2009; Turi & Burr, 2012) を踏襲し、各座標系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) による運動刺激を用いた心理物理実験から、低次の情報処理機構は網膜座標系で機能し、高次の情報処理機構は環境座標系で機能することが示唆されている (3.1.1 節)。そうであるとすれば、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負のプライミングは網膜座標系で観察され、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正のプライミングは環境座標系で観察されると予測される。

### 3.2.2 方法

#### 参加者

実験 3 の参加者は、実験 1 と同じ成人女性 3 名 (EA, SY, YI) と、心理物理実験の経験者であり、かつ実験の目的を知っている成人男性 1 名 (TT) の計 4 名であった。全員が矯正視力を含む正常な視力を有していた。

#### 装置

実験 1 と同様、プログラミング言語 MATLAB (MathWorks Inc., Natick, MA, USA) と視覚実験用の関数群 Psychtoolbox 3 (Brainard, 1997; Pelli, 1997) により作成した視覚刺激をパーソナルコンピュータ (MacPro, Apple Inc., Cupertino, CA, USA) で制御し、21 インチカラー CRT ディスプレイ (SONY GDM-F520, Sony Corporation, Tokyo, Japan) に提示した。CRT ディスプレイの時間解像度は 120 Hz、空間解像度は 1024×768 pixel とした。CRT ディス

プレイのガンマ補正は色彩輝度計 (Color CALII, Cambridge Research System Ltd., Rochester, UK) により行った。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  $42 \text{ cd/m}^2$  とした。これは、実験 1 で明所視と推定された輝度と同じであった。視距離は  $57 \text{ cm}$  とし、両目で観察した。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., Scottsdale, AZ, USA) と眼球運動計測用ソフトウェア (ViewPoint ver 2.8, Arrington Research Inc., Scottsdale, AZ, USA) を使用し、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  $220 \text{ Hz}$ 、空間解像度は  $0.15^\circ$  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  $40^\circ/\text{s}$ 、加速度  $800^\circ/\text{s}$  を基準に検出された (Krauzlis & Miles, 1996)。

## 視覚刺激

刺激の模式図と 1 試行の流れを図 3.1 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。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  $10.0 H^\circ \times 3.3 V^\circ$  とし、エッジをぼかすためにガウス窓をかけた ( $\sigma_s = 1.0^\circ$ )。プライム刺激の空間周波数は  $0.5 \text{ c/}^\circ$  とした。本研究で用いた正弦波格子パターン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。視覚運動プライミングの効果は、プライム刺激の持続時間や速度、輝度コントラストといった様々な刺激パラメータによって変容するが (1.3 節)、刺激の速度や輝度コントラストが一定の場合には、プライミングの効果はプライム刺激の持続時間に依存する傾向にあることが知られている

(Kanai & Verstraten, 2005; Pantle et al., 2000; Takeuchi et al., 2011)。Takeuchi et al. (2011) は、明所視においてプライム刺激とテスト刺激が中心視野付近で同じ位置に提示される場

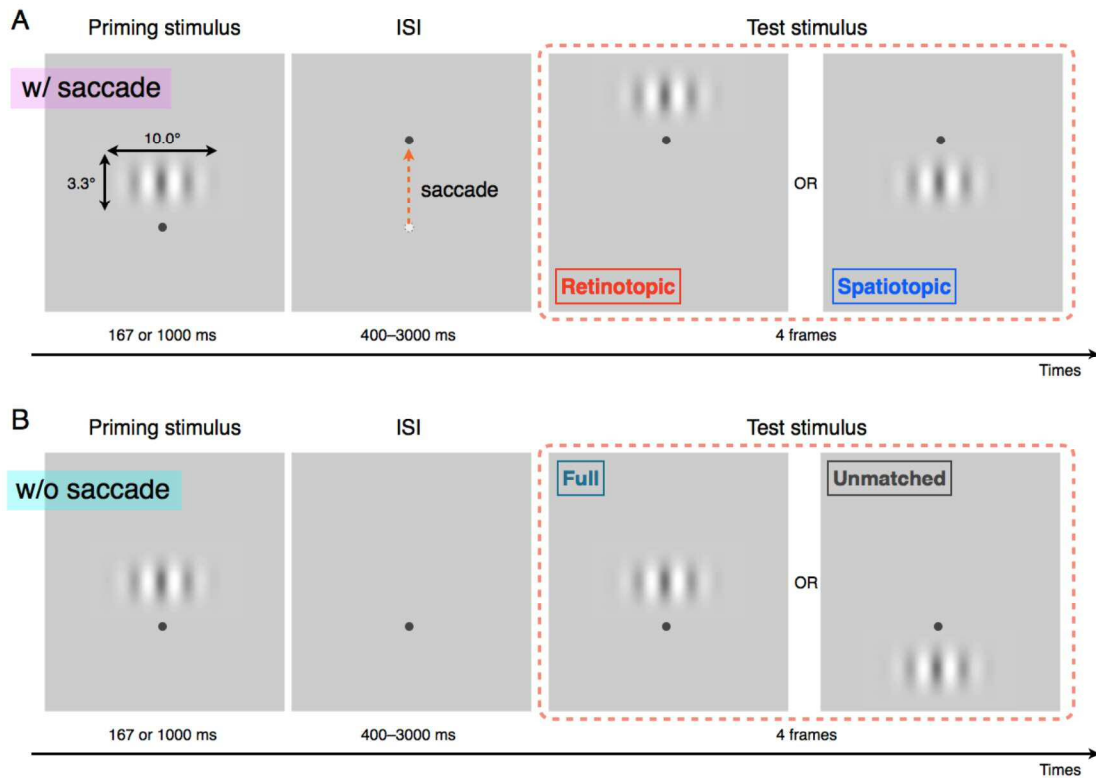


図 3.1 実験 3 の刺激の模式図と 1 試行の流れ

凝視点として、黒いドット（半径  $0.25^\circ$ ）が提示された。プライム刺激の持続時間は 167 ms か 1000 ms とした。(A) Retinotopic 条件（プライミングが生じるために網膜座標系が構築される必要のある条件）と Spatiotopic 条件（プライミングが生じるために環境座標系が構築される必要のある条件）では、プライム刺激のオフセット後すぐに凝視点が画面上方に移動した。参加者は凝視点の動きに合わせてサックードを行った。ISI（400～3000 ms）を挟んだ後、テスト刺激が凝視点上方（Retinotopic 条件）か下方（Spatiotopic 条件）に提示された。(B) Full 条件（プライミングが生じるために網膜座標系と環境座標系がともに構築されるか、あるいはそのいずれか一方が構築される必要のある条件）と Unmatched 条件（構築される座標系に関わらず、プライミングが生じるためには空間的に離れた刺激が統合される必要のある条件）では、凝視点は移動しなかったため、参加者はサックードを行わなかった。ISI を挟んだ後、テスト刺激が凝視点上方（Full 条件）か下方（Unmatched 条件）に提示された。参加者はテスト刺激の見かけの運動方向を回答した。



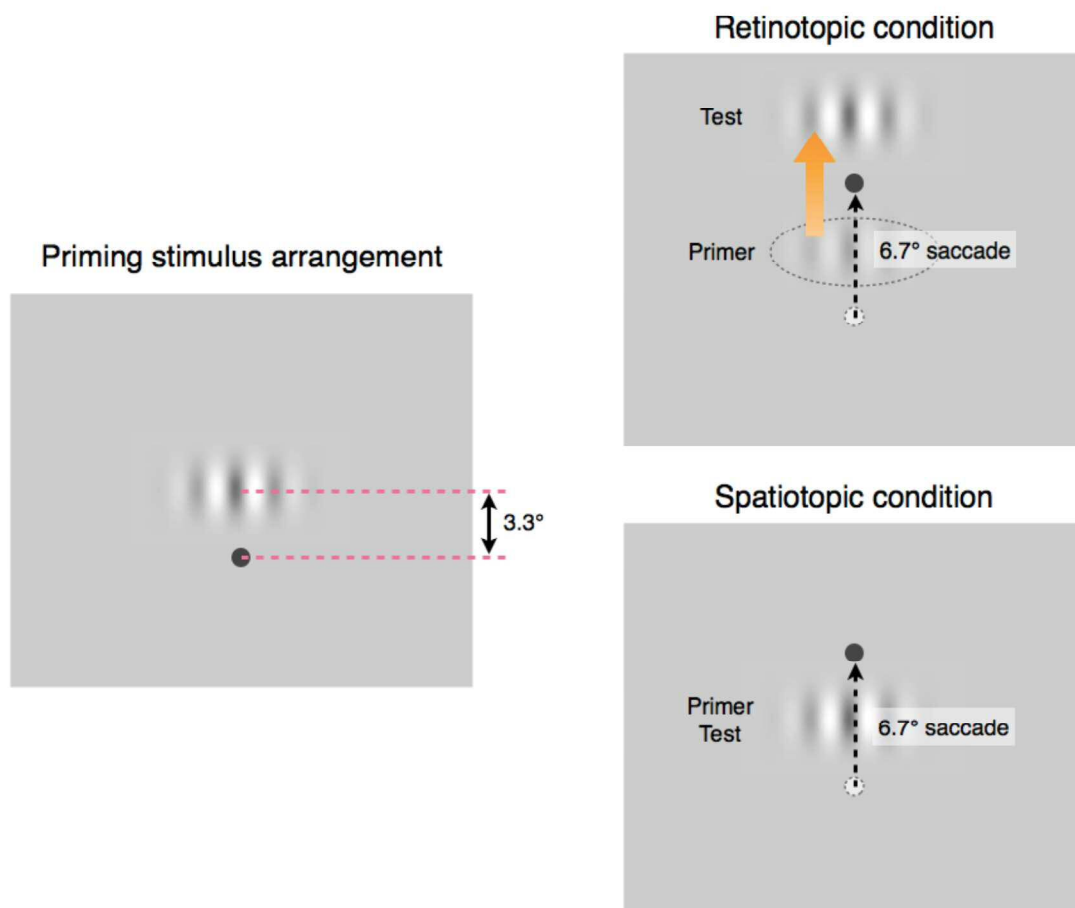
合、刺激の速度を  $6^\circ/\text{s}$  (時間周波数では  $3\text{ Hz}$  に相当) とし、輝度コントラストを運動方向弁別輝度コントラスト閾の  $10$  倍とした時、プライム刺激の持続時間が  $150\text{ ms}$  と短い条件では正のプライミングが観察される一方で、 $600\text{ ms}$  よりも長い条件では負のプライミングが観察されることを示した (図 1.5)。実験 3 では、正のプライミングと負のプライミングがそれぞれロバストに観察されるよう、Takeuchi et al. (2011) と予備観察に基づき、プライム刺激の持続時間は  $167\text{ ms}$  か  $1000\text{ ms}$  とした。プライム刺激の速度は  $6^\circ/\text{s}$  とした。時間周波数では  $3\text{ Hz}$  に相当する。輝度コントラストは  $50\%$  とした。プライム刺激の持続時間が  $167\text{ ms}$  の条件では正のプライミングが観察され、 $1000\text{ ms}$  の条件では負のプライミングが観察されると予測される。なお、実験 1 ではプライム刺激の持続時間が  $167\text{ ms}$  の条件で負のプライミングが観察されたが、それはプライム刺激とテスト刺激を異なる視野領域に提示し、かつテスト刺激を周辺視野で観察したからである。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) のように、プライム刺激とテスト刺激が視野中心部で同じ位置に提示され、速度と輝度コントラストが一定であれば、プライム刺激の持続時間がおよそ  $300\text{ ms}$  より短い場合に正のプライミングが観察され、それよりも長い場合には負のプライミングが観察されることが報告されている (1.3 節)。

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) と同様、フレーム毎に位相が  $180^\circ$  変化する垂直正弦波格子を 4 フレーム提示した。空間周波数はプライム刺激と同じ  $0.5\text{ c}^\circ$  とした。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  $167\text{ ms}$  とした。これは、速度が  $6^\circ/\text{s}$  のプライム刺激が  $180^\circ$  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  $667\text{ ms}$  であった。輝度コントラストはプライム刺激と同じ  $50\%$  とした。

プライム刺激は常に画面中央に提示した。Turi and Burr (2012) と同様に、以下の 4 つ

の座標条件を用いた (図 3.1). **Retinotopic** 条件: プライム刺激のオフセット後すぐに凝視点が垂直に移動し, ISI を挟んだ後, 凝視点を基準にテスト刺激をプライム刺激と網膜上同じ位置に提示した (プライミング効果が生じるために網膜座標系が構築される必要のある条件). **Spatiotopic** 条件: プライム刺激のオフセット後すぐに凝視点が垂直に移動し, ISI を挟んだ後, テスト刺激をプライム刺激と画面上同じ位置に提示した (プライミング効果が生じるために環境座標系が構築される必要のある条件). **Full** 条件: 試行を通じて凝視点の提示位置が変わらず, ISI の前後でプライム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 (プライミング効果が生じるために網膜座標系と環境座標系がともに構築されるか, あるいはそのいずれか一方が構築される必要のある条件). **Unmatched** 条件: 試行を通じて凝視点の提示位置は変わらないが, ISI の前後でプライム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 (構築される座標系に関わりなく, プライミング効果が生じるためには空間的に離れた刺激が統合される必要のある条件). 全ての条件において, 凝視点とプライム刺激 (あるいはテスト刺激) の中心間距離は  $3.3^\circ$  であった. 実験 3 では, 凝視点として半径  $0.25^\circ$  の黒いドットを用いた. 予備観察から, プライム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マティックな違いはみられないことを確認した. そのため, 実験 3 ではプライム刺激を視野上部に提示する条件のみ検討した (図 3.1). **Retinotopic** 条件と **Spatiotopic** 条件におけるプライム刺激とテスト刺激の位置関係を図 3.2 に示す. 図 3.2 に示したように, **Retinotopic** 条件と **Spatiotopic** 条件では, 実験参加者は凝視点の移動に伴い  $6.7^\circ$  上方に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, 環境座標系の構築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.

近年の研究から, 環境座標系における表象の構築には時間が掛かることが示唆されてい



**図 3.2 Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件における刺激の位置関係**

凝視点はプライム刺激の中心より  $3.3^\circ$  下方に提示した。Retinotopic 条件においては、凝視点が画面上方に  $6.7^\circ$  移動し、その後テスト刺激が凝視点を基準にプライム刺激と網膜上同じ位置に提示された。Spatiotopic 条件においては、凝視点が移動した後、テスト刺激がプライム刺激と画面上同じ位置に提示された。

る (Burr & Morrone, 2011, 2012; Golomb, Marino, Chun, & Mazer, 2011; Golomb, Pulido, Albrecht, Chun, & Mazer, 2010; Morrone et al., 2010; Wurts, 2008; Zimmermann, Morrone, & Burr, 2014; Zimmermann, Morrone, Fink, & Burr, 2013). Zimmermann et al. (2013) は、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として知られる方位残効 (tilt after-effect) が環境座標系で生じるためには、順応刺激のオフセット後にサッカードを行い、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においてのみ生じ、環境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、環境座標系における表象が構築されるまでに十分な時間がなかったのではないかと指摘している。運動知覚に関しても同様のことが言えるのであれば、環境座標系においては、視覚運動プライミングの効果が生じるまでに時間が掛かる可能性がある。この点について検討するために、プライム刺激とテスト刺激の ISI を 400, 600, 800, 1000, 1200, 1600, 2000, 3000 ms の 8 段階で操作した。Full 条件と Unmatched 条件ではサッカードを行わなかったが、Retinotopic 条件や Spatiotopic 条件と同様に ISI を挟んだ。

なお、実験 3 の操作では、サッカードを行う条件 (Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件) と行わない条件 (Full 条件と Unmatched 条件) があるため、サッカードの効果は統制できていない。サッカードの効果を統制するためには、各座標条件でサッカードの回数と振幅を揃える必要がある (Knapen et al., 2009)。本研究では、環境座標系の時間特性を調べるためにプライム刺激とテスト刺激の ISI を操作する必要性があったことから、サッカードの回数と振幅を条件間で揃えることは困難であった。そのため、実験 3 ではサッカードを行う条件と行わない条件に分けて実験を行ったが、実験 5 (3.4 節) では Full 条件においてサッカードを 2 回行うことによりこの点を統制した。

## 手続き

各座標条件における 1 試行の流れを図 3.1 に示す。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。実験開始後、まずはビープ音とともに凝視点が 1.5 s 提示され、その後プライム刺激が提示された。プライム刺激のオフセット後、Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件では凝視点が画面上方に移動したため、参加者はサッカ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、対応する矢印キーを押すことで回答することであった。キー押しによる回答後、次の試行に影響を残さないよう、一様の灰色画面が 1 s 提示された。実験中、凝視点が提示されている間は、参加者は常に凝視点を注視するよう教示された。実験 3 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（サッカードを行うセッション：Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件、サッカードを行わないセッション：Full 条件と Unmatched 条件）×プライム刺激とテスト刺激の ISI 8 通り×プライム刺激の運動方向 2 通り×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、プライム刺激の持続時間は一定であった。各参加者とも、プライム刺激の持続時間 2 通りについて、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 16 セッション）。したがって、各参加者とも各実験条件につき 32 試行実施した。また、各条件で少なくとも 20 試行の練習試行を事前に行った。

### 3.2.3 結果

参加者の実験遂行時の眼球運動の一例を図 3.3 に示す。Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件においては、各参加者とも凝視点の移動に伴いサッカードを行っていたことを確認した。プライム刺激のオフセットからサッカード終了時の時間は 141~277 ms の範囲に収まって

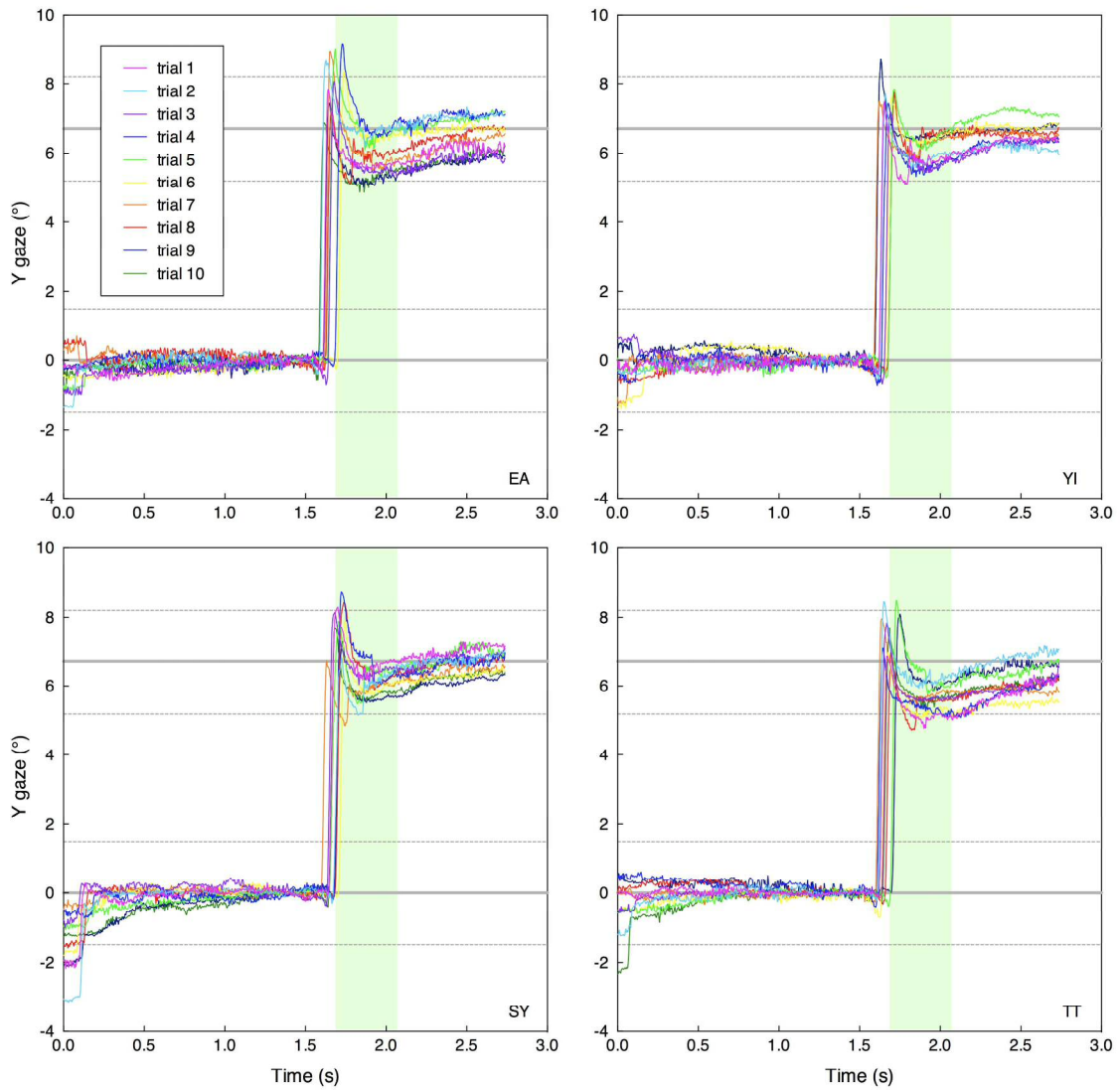


図 3.3 実験 3 における眼球運動の一例

凝視点のオンセットからテスト刺激のオフセットまでの参加者 4 名の眼球運動の一例を示す。横軸は時間を示し、縦軸は垂直方向の眼球運動を示す。試行開始時に提示された凝視点の中心を  $0^\circ$  とした。凝視点の中心から  $1.5^\circ$  の範囲を点線で示す。凝視点は、プライム刺激のオフセット後に  $6.7^\circ$  画面上方へ移動した。プライム刺激とテスト刺激の ISI を淡い緑色のハイライトで示す。図に示した眼球運動の例は全て ISI が 400 ms の時に各参加者において得られた 10 試行分のものである。

いた。したがって、本実験で用いたプライム刺激とテスト刺激の ISI（最短 400 ms）は、6.7°のサッカードを行うために十分な長さであったと言える。実験中、サッカードを除いて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解析から除外した。

実験 3 で得られた参加者 4 名の結果とその平均をそれぞれ図 3.4 と図 3.5 に示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI 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。図 3.5 におけるエラーバーは 95%信頼区間を示す。参加者毎のグラフから、個人差はあるものの、参加者間で同様の傾向がみられた。そのため、以下の解析には参加者 4 名の結果の平均を用いた。

視覚運動プライミングの効果が刺激提示条件や ISI によって異なるかを検討するため、刺激提示条件と ISI 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  $\eta^2_G$  を報告した。プライム刺激の持続時間が 167 ms の時に得られた結果（図 3.5A）について 2 要因分散分析を行ったところ、刺激提示条件の主効果 ( $F(3, 9) = 16.85, p < 0.001, \eta^2_G = 0.74$ ) および ISI の主効果 ( $F(7, 21) = 4.86, p < 0.01, \eta^2_G = 0.18$ ) がそれぞれ有意であった。刺激提示条件と ISI の交互作用も有意であった ( $F(21, 63) = 5.48, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.37$ )。  $\eta^2_G$  の値から、ISI の主効果の効果量は中程度であり、刺激提示条件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。同様に、プライム刺激の持続時間が 1000 ms の時に得られた結果（図 3.5B）について 2 要因分散分析を行ったところ、刺激提示条件の主効果 ( $F(3, 9) = 77.67, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.80$ ) および ISI の主効果 ( $F(7, 21) = 7.13, p < 0.001, \eta^2_G = 0.34$ ) がそれぞれ有意であった。刺激提示条件と ISI の交互作用も有意であった ( $F(21, 63) = 4.74, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.43$ )。  $\eta^2_G$  の値から、刺激提示条件と ISI の主効果、および両要因の交互作用とも、その効果量は大きいと言える。

Full 条件において、刺激の速度が 6°/s で輝度コントラストが 50%の時、先行研究 (Kanai & Verstraten, 2005; Pantle et al., 2000; Takeuchi et al., 2011) と同様にプライム刺激の持続時間

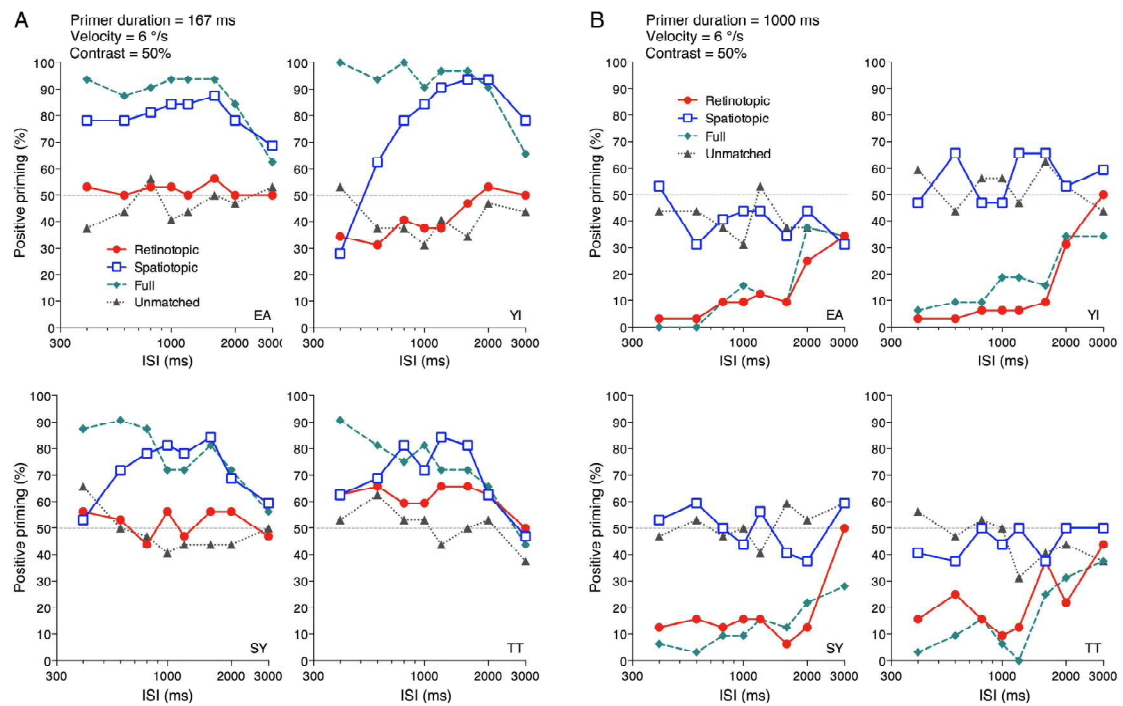


図 3.4 実験 3 における参加者 4 名の結果

各座標条件 (Retinotopic, Spatiotopic, Full, Unmatched) においてテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。刺激の速度は  $6^\circ/s$  とし、輝度コントラストは 50% とした。(A) プライム刺激の持続時間を 167 ms とした条件、(B) プライム刺激の持続時間を 1000 ms とした条件。



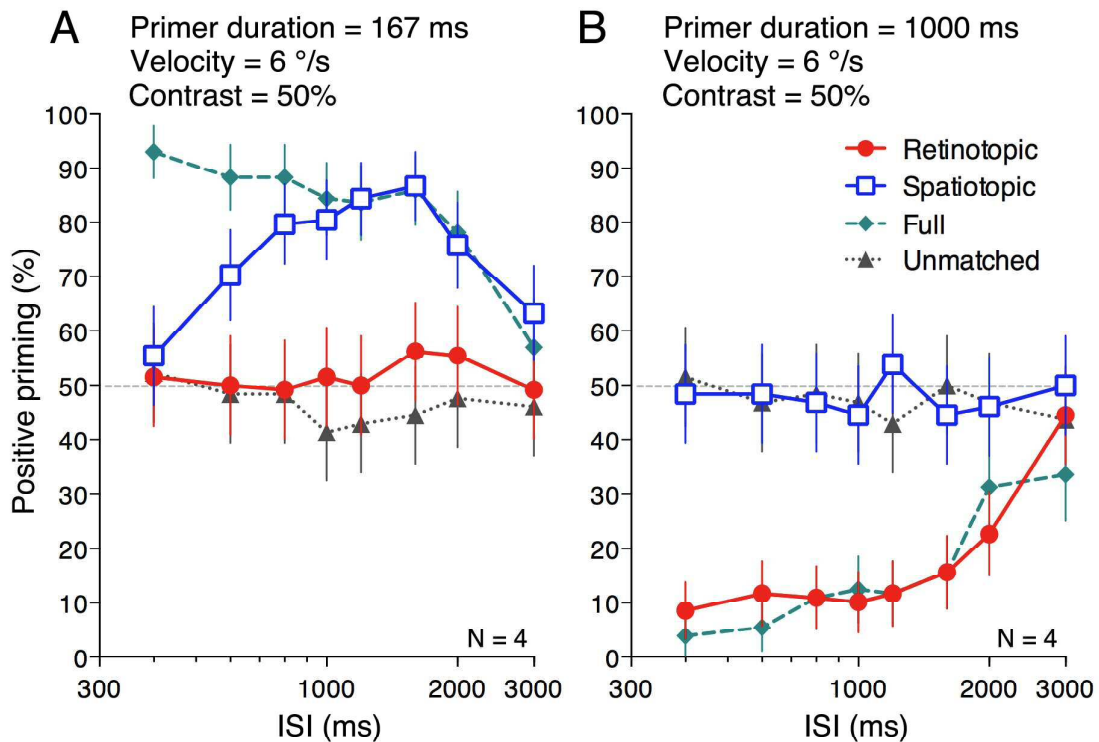


図 3.5 実験 3 における参加者 4 名の結果の平均

各座標条件 (Retinotopic, Spatiotopic, Full, Unmatched) においてテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果の平均を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。エラーバーは 95%信頼区間を示す。刺激の速度は 6 °/s とし、輝度コントラストは 50%とした。(A) プライム刺激の持続時間を 167 ms とした条件、(B) プライム刺激の持続時間を 1000 ms とした条件。

によってプライミングの効果が変容し、プライム刺激の持続時間が 167 ms と短い条件では正のプライミングが観察され (図 3.5A), 1000 ms と長い条件では負のプライミングが観察された (図 3.5B). Kanai and Verstraten (2005) において, プライム刺激とテスト刺激の ISI が増加するにつれプライミングの効果は弱まることが報告されているが, 本実験においても ISI の増加に伴いプライミングの効果は徐々に弱まり, ISI が 3000 ms の条件では 50% に収束する傾向がみられた.

本実験では, 正のプライミングは環境座標系で生じ, 負のプライミングは網膜座標系で生じるか検討した. その結果, 予測したように, Full 条件で正のプライミングが観察された条件 (図 3.5A) では, Spatiotopic 条件において同様に正のプライミングが観察された. Retinotopic 条件では, 得られた結果の 95% 信頼区間から 50% と差がないことがわかった. つまり, プライミングの効果は消失した. 一方で, Full 条件で負のプライミングが観察された条件 (図 3.5B) 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. Spatiotopic 条件ではプライミングの効果は消失した.

#### 3.2.4 考察

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し, 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ていると仮定すると (Jiang et al., 2002; Pantle et al., 2000; Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013), 実験 3 の結果は, 明所視においては高次の運動検出機構は環境座標系で機能し, 低次の運動検出機構は網膜座標系で機能することを示唆する. 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では, 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, Full 条件と同様に ISI が短い場合に全試行のおよそ 90% (正のプライミングの知覚頻度が 10%) で観察された. それに対し, Spatiotopic 条件で観察された正のプライミングは, ISI が 400 ms と短い条件では観察されず, 600 ms 以上の条件で観察されるようになった. これは, 環境座標

系における視覚運動の表象の構築には時間が掛かることを意味する (Burr & Morrone, 2012; Golomb et al., 2010, 2011; Morrone et al., 2010; Zimmermann et al., 2013, 2014).

なお, Unmatched 条件においては, 得られた結果の 95%信頼区間から推定されるようにプライム刺激の持続時間に関わらずプライミングの効果は消失した. Unmatched 条件は, サッカードを行わずにプライム刺激とテスト刺激が空間的に離れて提示される条件であり, Spatiotopic 条件と同じ視野領域を用いた (図 3.1). したがって, Spatiotopic 条件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, 2.4 節で述べたように, ファントム運動残効など順応した視野領域にテスト刺激が提示されない場合にも運動残効が生じるという報告がある (Arman et al., 2006; Meng et al., 2006; Snowden & Milne, 1997; von Grünau & Dubé, 1992). 視覚運動プライミングにおいては, Unmatched 条件のようにプライム刺激とテスト刺激が空間的に離れて提示される場合には, 高速運動残効 (rapid MAE) 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, 2.3.4 節でも論じたように, 負のプライミングはファントム運動残効の誘発に関与するような広い視野領域の運動に応答する運動検出器によるものではないことを示唆する. そうであるとすれば, プライム刺激とテスト刺激が空間的に離れて提示される時に生じる負のプライミングには, 中心周辺拮抗型の時空間構造を持つ運動検出機構 (e.g., Murakami & Shimojo, 1993, 1996; Tadin et al., 2003) が関与すると考えられる. なお, 中心周辺拮抗型の時空間構造を持つ運動検出機構を仮定すると, Unmatched 条件のようにプライム刺激が視野下部に提示され, テスト刺激が視野上部に提示されるなど, いずれも周辺視野に提示される場合には, 中心周辺の拮抗による抑制がかかりにくくなり, 正のプライミングが観察されやすくなると予測されるが, 実際にはプライミングの効果は消失した. これは, 正のプライミングは中心周辺拮抗型の時空間構造を持つ運動検出機構からは誘発されないことを示唆する. 3.1.2 節で述べたように, 正のプライミングは特徴追跡機構など比較的高次の運動検出機構により誘発されるのであろう.

実験3では、刺激の速度と輝度コントラストは一定とし、プライム刺激の持続時間のみ操作することで正のプライミングと負のプライミングの切り替えを行った。そのため、実験3の結果がプライミングの効果そのものに依存するのか、そうではなくプライム刺激の持続時間に依存するのか、現状ではその切り分けができない。プライミングの効果とは無関係に、プライム刺激の持続時間が短い場合には環境座標系で表象が構築され、長い場合には網膜座標系で表象が構築される可能性がある。この点について、実験4で検討した。

### 3.3 実験 4. 明所視下の座標系における速度と輝度コントラストの影響

#### 3.3.1 目的

実験 4 では、明所視において実験 3 で得られた結果がプライミングの効果そのものに依存するか検討した。プライミングの効果は、プライム刺激の持続時間だけでなく、刺激の速度や輝度コントラストといった様々な刺激パラメータに依存して変容する (1.3 節)。刺激の速度を  $6\%/s$  とし、輝度コントラストを  $50\%$  とした実験 3 では、Full 条件においてプライム刺激の持続時間が  $167\text{ ms}$  の時に正のプライミングが観察された (図 3.5A)。上述した筆者らの先行研究によると、プライム刺激の持続時間が  $167\text{ ms}$  であっても、速度を  $6\%/s$  よりも速くするか、あるいは輝度コントラストを減じることで負のプライミングが観察されるようになると予測される。一方で、実験 3 の Full 条件においてはプライム刺激の持続時間が  $1000\text{ ms}$  の時に負のプライミングが観察されたが (図 3.5B)、速度を  $6\%/s$  よりも遅くすることで正のプライミングが観察されるようになると予測される。実験 4 では、明所視下で刺激の速度と輝度コントラストを操作し、プライミングの効果が正方向に生じるか負方向に生じるかに依存してプライミングの生じる座標系が切り替わるか検討した。実験 3 で得られた結果がプライミングの効果そのものではなく刺激の持続時間によるのであれば、プライム刺激の持続時間が短い条件では環境座標系でプライミングが生じ、長い条件では網膜座標系でプライミングが生じるであろう。そうではなく、プライミングの効果そのものによるのであれば、ある特定の刺激パラメータに依存せず正のプライミングは環境座標系で生じ、負のプライミングは網膜座標系で生じるであろう。

#### 3.3.2 方法

##### 視覚刺激

基本的には実験 3 と同じ装置、刺激を用いた。ただし、実験 4 では刺激の速度と輝度コントラストを操作した。実験 4 で用いたプライム刺激の持続時間、速度、および輝度コン

トラストの組み合わせと、Full 条件において予測されるプライミングの効果を表 3.1 に示す。比較のため、実験 3 で用いた刺激パラメータ値の組み合わせと Full 条件で得られた結果を併せて記載する。表 3.1 に示したように、実験 3 で正のプライミングが観察されたプライム刺激の持続時間 (167 ms) を用いる条件では、輝度コントラストは 50% から変えずに速度を 8 %/s まで高めるか、あるいは速度は 6 %/s から変えずに輝度コントラストを 5% まで減じた。5% の輝度コントラストは、運動方向弁別輝度コントラスト閾 (平均 = 2.41%,  $SD = 0.44%$ ) のおよそ 2 倍に相当する。運動方向弁別輝度コントラスト閾は、2.2.2 節に示した手法で測定した。一方で、実験 3 で負のプライミングが観察されたプライム刺激の持続時間 (1000 ms) を用いる条件では、輝度コントラストは 50% から変えずに速度を 4 %/s まで減じた。その他のパラメータは実験 3 と同じであった。

予備観察において、プライム刺激の速度を 2 %/s まで下げるか、あるいは 10 %/s まで上げたところ、プライミングの効果は大幅に弱まり、ほぼ消失した。したがって、刺激の速度は 4~8 %/s の範囲で操作した。時間周波数では、2~4 Hz の範囲に相当する。また、実験 3 を刺激の輝度コントラストだけ上限の 100 % に変更して実施したところ、輝度コントラストが 50% の条件 (図 3.5) と結果は変わらなかったことを確認した。そのため、輝度コントラストを 50% より高くする操作は行わなかった。

## 手続き

参加者は実験 3 と同じであった。実験開始後、まずはビーブ音とともに凝視点が 1.5 s 提示され、その後プライム刺激が提示された。プライム刺激のオフセット後、Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件では凝視点が画面上方に移動したため、参加者はサッカ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を回答した。実験 3 と同様、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

表 3.1 実験 3, 4 の刺激パラメータの組み合わせとプライミングの効果

	プライム刺激の持続時間 (ms)	速度 (°/s)	コントラスト (%)	観察されたプライミング (Full 条件)
実験 3	167	6	50	正
	1000	6	50	負
	プライム刺激の持続時間 (ms)	速度 (°/s)	コントラスト (%)	予測されるプライミング (Full 条件)
実験 4	167	8	50	負
	167	6	5	負
	1000	4	50	正

提示条件 2 通り（サッカードを行うセッション：Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件，サッカードを行わないセッション：Full 条件と Unmatched 条件）×プライム刺激とテスト刺激の ISI 8 通り×プライム刺激の運動方向 2 通り×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，プライム刺激の持続時間，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 3.1 に示した刺激パラメータ値の組み合わせ 3 通りについて，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 24 セッション）．したがって，各参加者とも各実験条件につき 32 試行実施した．

### 3.3.3 結果

実験 3 と同様に，Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件においては，各参加者とも凝視点の移動に伴いサッカードを行っていたことを確認した．プライム刺激のオフセットからサッカード終了時の時間は 163～269 ms の範囲にあり，テスト刺激のオンセットより前にサッカードを終えていた．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 4.1%であり，そのデータは以下の解析から除外した．刺激の速度や輝度コントラストを操作することにより実験 3 の結果からどのように変容するかを明確に示すため，実験 4 の結果は，実験 3 で用いた刺激布置から速度のみ変更した条件と，輝度コントラストのみ変更した条件に分けて示す．

#### 速度を操作した条件

実験 3 で用いた刺激布置から速度のみ変更した条件で得られた参加者 4 名の結果とその平均をそれぞれ図 3.6 と図 3.7 に示す．横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI 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．図 3.7 におけるエラーバーは 95%信頼区間を示す．個人差はあるものの，基本的には参加者間で同様の傾向がみられた．そのため，参加者 4 名の結果の平均を以下の解析に用いた．



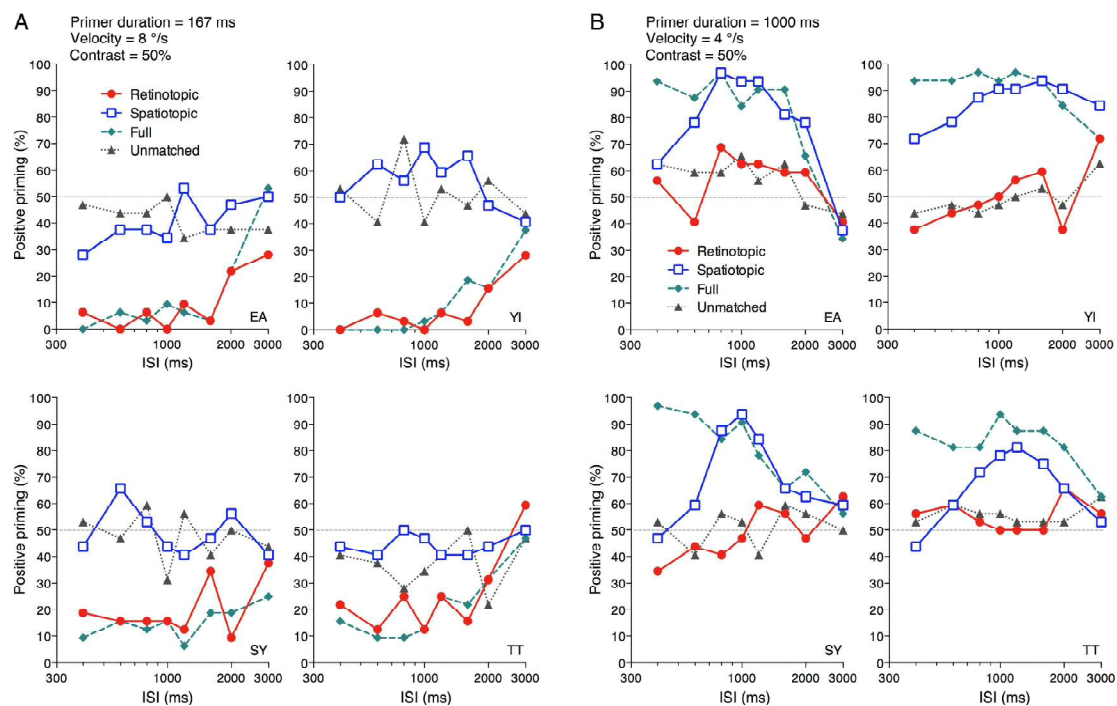


図 3.6 実験 4 で速度を操作した時の参加者 4 名の結果

各座標条件 (Retinotopic, Spatiotopic, Full, Unmatched) においてテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。輝度コントラストは 50%とした。

(A) プライム刺激の持続時間を 167 ms とし、速度を 8 %/s とした条件、(B) プライム刺激の持続時間を 1000 ms とし、速度を 4 %/s とした条件。

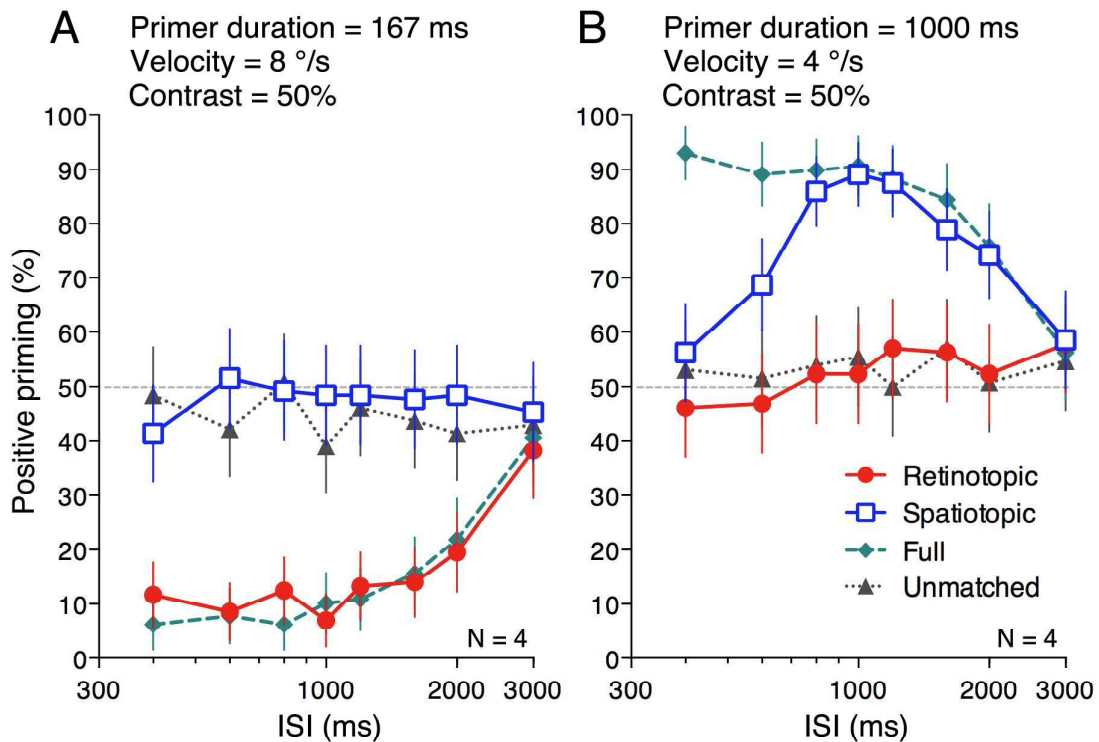


図 3.7 実験 4 で速度を操作した時の参加者 4 名の結果の平均

各座標条件 (Retinotopic, Spatiotopic, Full, Unmatched) においてテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果の平均を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。エラーバーは 95%信頼区間を示す。輝度コントラストは 50%とした。(A) プライム刺激の持続時間を 167 ms とし、速度を 8 °/s とした条件、(B) プライム刺激の持続時間を 1000 ms とし、速度を 4 °/s とした条件。

速度変更後、視覚運動プライミングの効果が刺激提示条件やプライム刺激とテスト刺激の ISI によって異なるかを検討するため、刺激提示条件と ISI 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  $\eta^2_G$  を報告した。プライム刺激の持続時間が 167 ms の時に速度を 8 %/s とした条件で得られた結果 (図 3.7A) について 2 要因分散分析を行ったところ、刺激提示条件の主効果 ( $F(3, 9) = 21.54, p < 0.001, \eta^2_G = 0.72$ ) および ISI の主効果 ( $F(7, 21) = 7.33, p < 0.001, \eta^2_G = 0.24$ ) がそれぞれ有意であった。刺激提示条件と ISI の交互作用も有意であった ( $F(21, 63) = 3.87, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.32$ )。  $\eta^2_G$  の値から、ISI の主効果の効果量は中程度であり、刺激提示条件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。同様に、プライム刺激の持続時間が 1000 ms の時に速度を 4 %/s とした条件で得られた結果 (図 3.7B) について 2 要因分散分析を行ったところ、刺激提示条件の主効果 ( $F(3, 9) = 30.43, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.72$ ) および ISI の主効果 ( $F(7, 21) = 3.43, p < 0.05, \eta^2_G = 0.27$ ) がそれぞれ有意であった。刺激提示条件と ISI の交互作用も有意であった ( $F(21, 63) = 7.05, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.43$ )。  $\eta^2_G$  の値から、刺激提示条件と ISI の主効果、および両要因の交互作用とも、その効果量は大きいと言える。

Full 条件について、実験 3 ではプライム刺激の持続時間が 167 ms の時に正のプライミングが観察されたが (図 3.5A)、速度を 8 %/s まで高めた場合には負のプライミングが観察されるようになった (図 3.7A)。一方で、実験 3 ではプライム刺激の持続時間が 1000 ms の時に負のプライミングが観察されたが (図 3.5B)、速度を 4 %/s まで減じた場合には正のプライミングが観察されるようになった (図 3.7B)。これは、表 3.1 で予測した通りの結果である。実験 3 と同様、プライム刺激の持続時間が長くなるにつれプライミングの効果は徐々に弱まった。また、プライム刺激の持続時間が 1000 ms であっても、Full 条件で正のプライミングが観察された場合には **Spatiotopic** 条件で正のプライミングが観察され、**Retinotopic** 条件ではプライミングの効果は消失した (図 3.7B)。一方で、プライム刺激の持続時間が 167 ms であっても、Full 条件で負のプライミングが観察された場合には **Retinotopic** 条件で

負のプライミングが観察され、Spatiotopic 条件ではプライミングの効果は消失した (3.7A)。実験 3 で観察されたように、Spatiotopic 条件において正のプライミングが全試行のおよそ 70% と高い確率で観察されるようになるためには、プライム刺激とテスト刺激の ISI が 600 ms 以上でなければならなかった。それに対し、Retinotopic 条件で負のプライミングが観察される場合には、ISI が 400 ms の条件ですでに全試行のおよそ 90% (正のプライミングの知覚確率が 10%) で負のプライミングが観察された。実験 3 と同様、Unmatched 条件ではプライミングの効果はみられなかった。

### 輝度コントラストを操作した条件

実験 3 で用いた刺激布置 (プライム刺激の持続時間が 1000 ms の条件は除く) から輝度コントラストのみ減じた条件で得られた参加者 4 名の結果とその平均をそれぞれ図 3.8 と図 3.9 に示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI 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。図 3.9 におけるエラーバーは 95% 信頼区間を示す。個人差はあるものの、基本的には参加者間で同様の傾向がみられた。そのため、参加者 4 名の結果の平均を以下の解析に用いた。

輝度コントラスト変更後、視覚運動プライミングの効果が刺激提示条件やプライム刺激とテスト刺激の ISI によって異なるかを検討するため、刺激提示条件と ISI 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  $\eta^2_G$  を報告した。図 3.9 に示したデータを用いて 2 要因分散分析を行ったところ、刺激提示条件の主効果 ( $F(3, 9) = 23.33, p < 0.001, \eta^2_G = 0.77$ ) および ISI の主効果 ( $F(7, 21) = 11.52, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.14$ ) がそれぞれ有意であった。刺激提示条件と ISI の交互作用も有意であった ( $F(21, 63) = 2.52, p < 0.01, \eta^2_G = 0.21$ )。  $\eta^2_G$  の値から、ISI の主効果および両要因の交互作用の効果量は中程度であり、刺激提示条件の効果量は大きいと言える。

Full 条件について、実験 3 ではプライム刺激の持続時間が 167 ms の時に正のプライミングが観察されたが (図 3.5A)、速度を 8 %/s まで高めた時と同様に (図 3.7A)、輝度コント

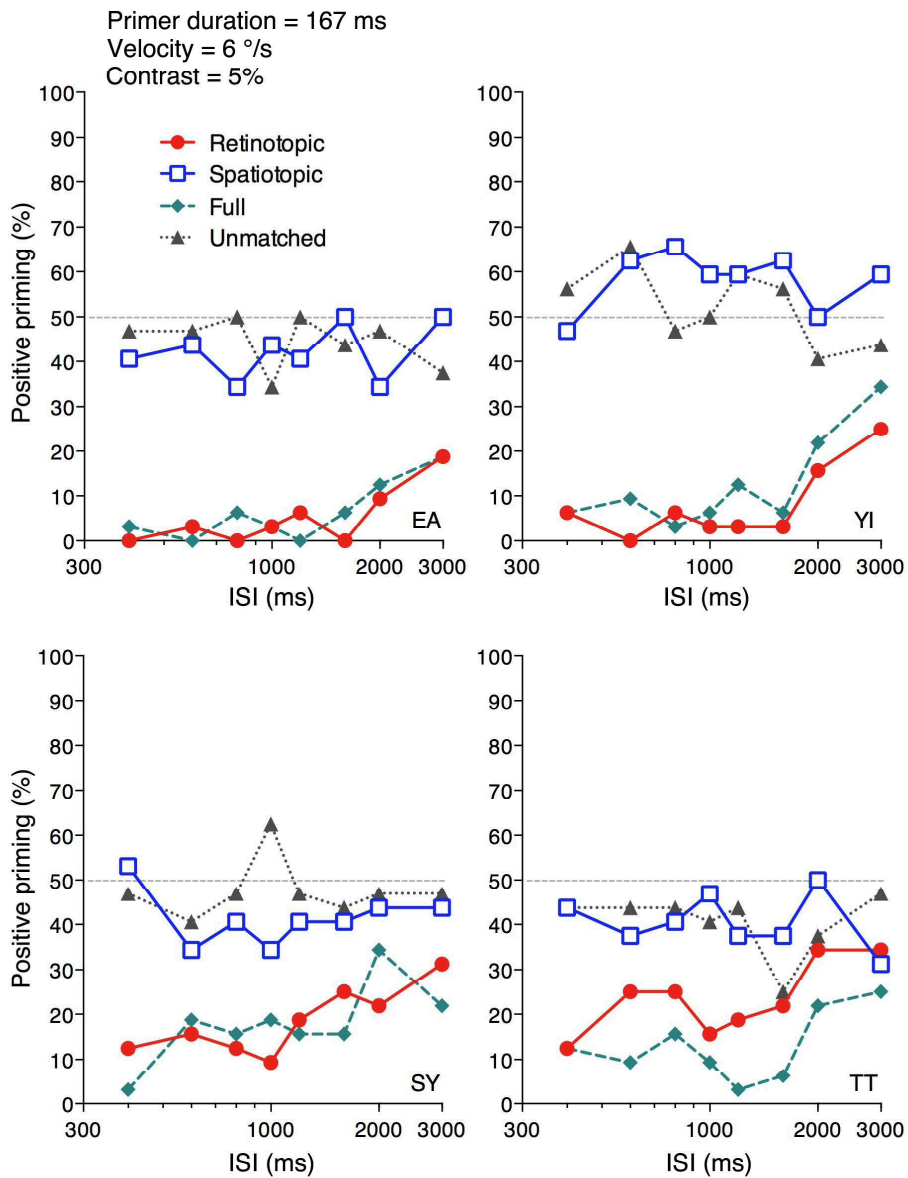


図 3.8 実験 4 で輝度コントラストを操作した時の参加者 4 名の結果

各座標条件 (Retinotopic, Spatiotopic, Full, Unmatched) においてテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。プライム刺激の持続時間は 167 ms とし、速度は 6 °/s とした。輝度コントラストは 5% とした。

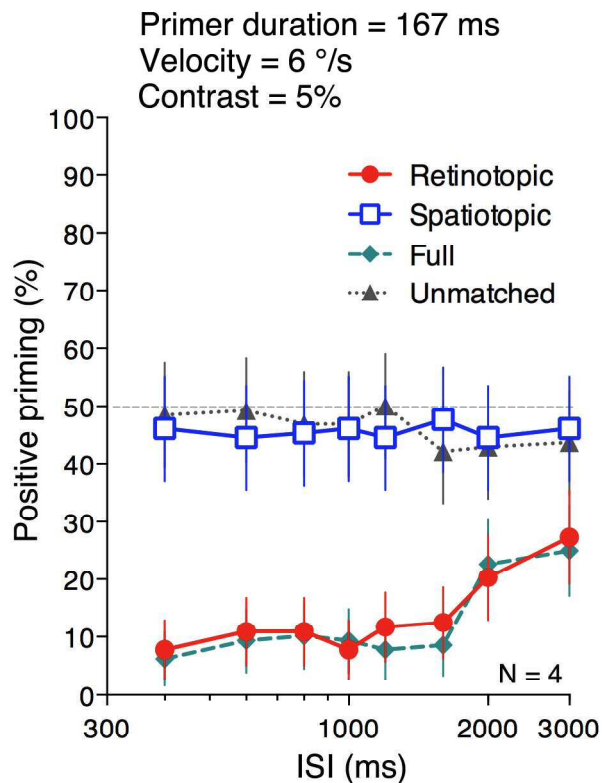


図 3.9 実験 4 で輝度コントラストを操作した時の参加者 4 名の結果の平均

各座標条件 (Retinotopic, Spatiotopic, Full, Unmatched) においてテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果の平均を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。エラーバーは 95%信頼区間を示す。プライム刺激の持続時間は 167 ms とし、速度は 6 °/s とした。輝度コントラストは 5% とした。

ラストを 5%まで下げた場合にも負のプライミングが観察されるようになった (図 3.9). これは, 表 3.1 で予測した通りの結果である. 実験 3 と同様, プライム刺激の持続時間が長くなるにつれプライミングの効果は徐々に弱まった. また, 輝度コントラストを減じることによって Full 条件で負のプライミングが観察された場合にも, Retinotopic 条件で負のプライミングが観察され, Spatiotopic 条件ではプライミングの効果は消失した. Retinotopic 条件においては, Full 条件と同様に ISI が 400 ms の条件で全試行のおよそ 90% (正のプライミングの知覚確率が 10%) で負のプライミングが観察された. 実験 3 と同様, Unmatched 条件ではプライミングの効果はみられなかった.

#### 3.3.4 考察

実験 4 では, 実験 3 の結果がプライミングの効果そのものに起因するか, あるいは, プライム刺激の持続時間に起因するかを検討するため, 刺激の速度と輝度コントラストを操作した. その結果, 実験 3 で正のプライミングが観察されたプライム刺激の持続時間 (167 ms) であっても, 刺激の速度が速い条件 (図 3.7A) や, 輝度コントラストが低い条件 (図 3.9) において負のプライミングに切り替わった場合には, プライミングが生じる座標系も環境座標系から網膜座標系へと切り替わった. 反対に, 実験 3 で負のプライミングが観察されたプライム刺激の持続時間 (1000 ms) であっても, 刺激の速度が遅い条件 (図 3.7B) において正のプライミングに切り替わった場合には, プライミングが生じる座標系も網膜座標系から環境座標系へと切り替わった. 以上のことから, 視覚運動プライミングが生じる座標系は, 明所視においてはプライム刺激の持続時間といったある特定の刺激パラメータではなく, プライミングの効果そのものに依存して切り替わることが示唆された. 正のプライミングには高次の運動検出機構が関与し, 負のプライミングには低次の運動検出機構が関与しているとすれば (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013), 正のプライミングが観察される環境座標系では高次の運動検出機構が機能し, 負のプライミングが観察される網膜座標系では低次の運動検出機構が機能すると考えられる.

Full 条件において刺激の速度や輝度コントラストを操作することにより正のプライミングが観察されるようになった場合であっても、実験 3 と同様に、Spatiotopic 条件においてはプライム刺激とテスト刺激の ISI が 600 ms 以上にならなければ正のプライミングの知覚頻度は高まらなかった。この結果は、環境座標系における視覚表象の構築には時間が掛かるといふ報告と一致する (Burr & Morrone, 2011, 2012; Golomb et al., 2010, 2011; Morrone et al., 2010; Wurtz, 2008; Zimmermann et al., 2013, 2014)。Golomb et al. (2011) は、サッカード時に網膜座標系の情報を環境座標系へ変換するために、サッカードの潜時 (~250 ms) を含め 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環境座標系いずれにおいても生じるが、環境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。以上の先行研究は、環境座標系における視覚表象の構築には少なくとも 500 ms の時間を要することを示唆している。本研究の結果から、環境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明らかになった。

では、なぜ環境座標表現の構築には時間が掛かるのであろうか。その理由として、一つにはサッカードの影響が考えられる。Full 条件は、網膜座標系も環境座標系も構築される条件である (3.2.2 節)。そのため、Full 条件で正のプライミングが生じるのであれば、それはおそらく環境座標系が構築されているのだと考えられるが、Full 条件における正のプライミングは ISI が最短の 400 ms の時から観察されていた (図 3.5A, 図 3.7B)。Spatiotopic 条件と Full 条件における相違点は、サッカードを行うか行わないかである。視覚系がサッカードを行う度に時間を掛けて環境座標系を構築するが故にサッカードを伴う環境座標系における表象の形成が遅れるのであるとすれば、Full 条件でサッカードを行うことにより、Spatiotopic 条件と同様、プライミングの効果が生じるまでに 600 ms 程度の ISI を要すると考えられる。この可能性について、実験 5 で検討した。



### 3.4 実験 5. 明所視下の環境座標系におけるサッカードの影響

#### 3.4.1 目的

実験 5 では、実験 3, 4 でみられた Spatiotopic 条件におけるプライミング効果の生起の遅延がサッカードによるものかを検討するために、明所視において Full 条件でテスト刺激の運動方向を判断する前にサッカードを行った。サッカードが原因でプライミングの効果が生じるまでにある程度の時間間隔が必要になるのであれば、Full 条件でサッカードを行う場合には、プライム刺激とテスト刺激の ISI が短い時にプライミングの効果が弱まるか消失すると予測される。

次節で詳細を述べるが、実験 3, 4 とは異なり、実験 5 ではサッカードを 2 回行うことにより注視位置を元の位置に戻した (図 3.10)。そのため、サッカードを 1 回だけ行った実験 3, 4 とは本来の結果が異なる可能性がある。比較のため、Spatiotopic 条件において正のプライミングが生じた条件だけでなく、Retinotopic 条件において負のプライミングが生じた条件についても、Full 条件でサッカードを 2 回行うことによりプライミングの効果が影響を受けるか検討した。

#### 3.4.2 方法

##### 視覚刺激

基本的には実験 3 と同じ装置、刺激を用いた。実験 5 の刺激の模式図と 1 試行の流れを図 3.10 に示す。実験 5 では、プライム刺激のオフセット後すぐに凝視点が画面上方へ垂直に移動したが、プライム刺激とテスト刺激の ISI の間にまた元の提示位置に戻り、テスト刺激がプライム刺激と網膜上も画面上も同じ位置に提示された。参加者は凝視点の移動に合わせて 2 回サッカードを行った。そのため、プライム刺激とテスト刺激の位置関係は実験 3 の Full 条件 (図 3.1B) と同じであった。プライム刺激の持続時間は 167 ms か 1000 ms とした。刺激の速度は 6°/s とし、輝度コントラストは 50% とした。プライム刺激とテスト

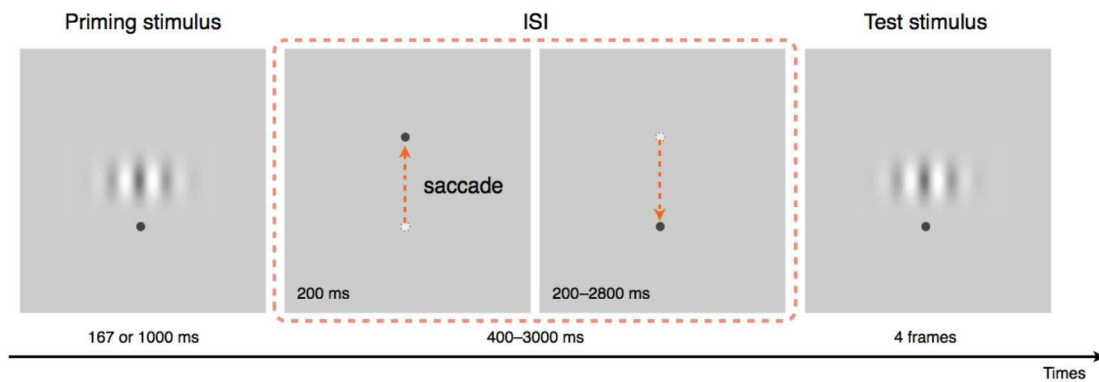


図 3.10 実験 5 の刺激の模式図と 1 試行の流れ

プライム刺激の持続時間は 167 ms か 1000 ms とした。プライム刺激のオフセット後すぐに凝視点が画面上方に移動した。そのまま 200 ms 提示された後、凝視点は再び元の位置に提示された。参加者は凝視点の動きに合わせてサックードを 2 回行った。ISI (400~3000 ms) を挟んだ後、テスト刺激がプライム刺激と網膜上も画面上も同じ位置に提示された。参加者はテスト刺激の見かけの運動方向を回答した。

刺激の ISI は 400, 800, 1600, 3000 ms の 4 段階で操作した．その他のパラメータは実験 3 と同じであった．

### 手続き

参加者は実験 3 と同じであった．実験開始後，まずはビーブ音とともに凝視点が 1.5 s 提示され，その後プライム刺激が提示された．プライム刺激のオフセット後，凝視点が画面上方に移動し，そのまま 200 ms 提示された後でまた元の位置に戻った．参加者は凝視点の移動に合わせて 2 回サッカードを行うことにより，最初の注視位置から目を離した後，すぐにまた元の位置を注視した．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を回答した．1 セッションは，プライム刺激とテスト刺激の ISI 4 通り×プライム刺激の運動方向 2 通り×繰り返し数 8 回の 64 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，プライム刺激の持続時間は一定であった．各参加者とも，プライム刺激の持続時間 2 通りについて 2 セッションずつランダムな順番で実施した（計 4 セッション）．したがって，各参加者とも各実験条件につき 32 試行実施した．

### 3.4.3 結果

参加者の実験遂行時の眼球運動の一例を図 3.11 に示す．各参加者とも凝視点の移動に伴いサッカードを 2 回行っていたことを確認した．プライム刺激のオフセットから 2 回目のサッカード終了時の時間は 242～485 ms の範囲に収まっていた．プライム刺激とテスト刺激の ISI が 400 ms の条件で 2 回目のサッカードが終わらなかった試行は全参加者を通じて 17.2 %であった．また，実験中に参加者の注視位置が凝視点から 1.5°以上外れた試行は全体の 3.7%であった．以上のデータは，以下の解析から除外した．なお，1 回目のサッカードを 200 ms 以内に終える必要はなかった．凝視点の動きは参加者のサッカードを誘導するためのものであったことから，テスト刺激のオンセットより前に 2 回目のサッカードが終

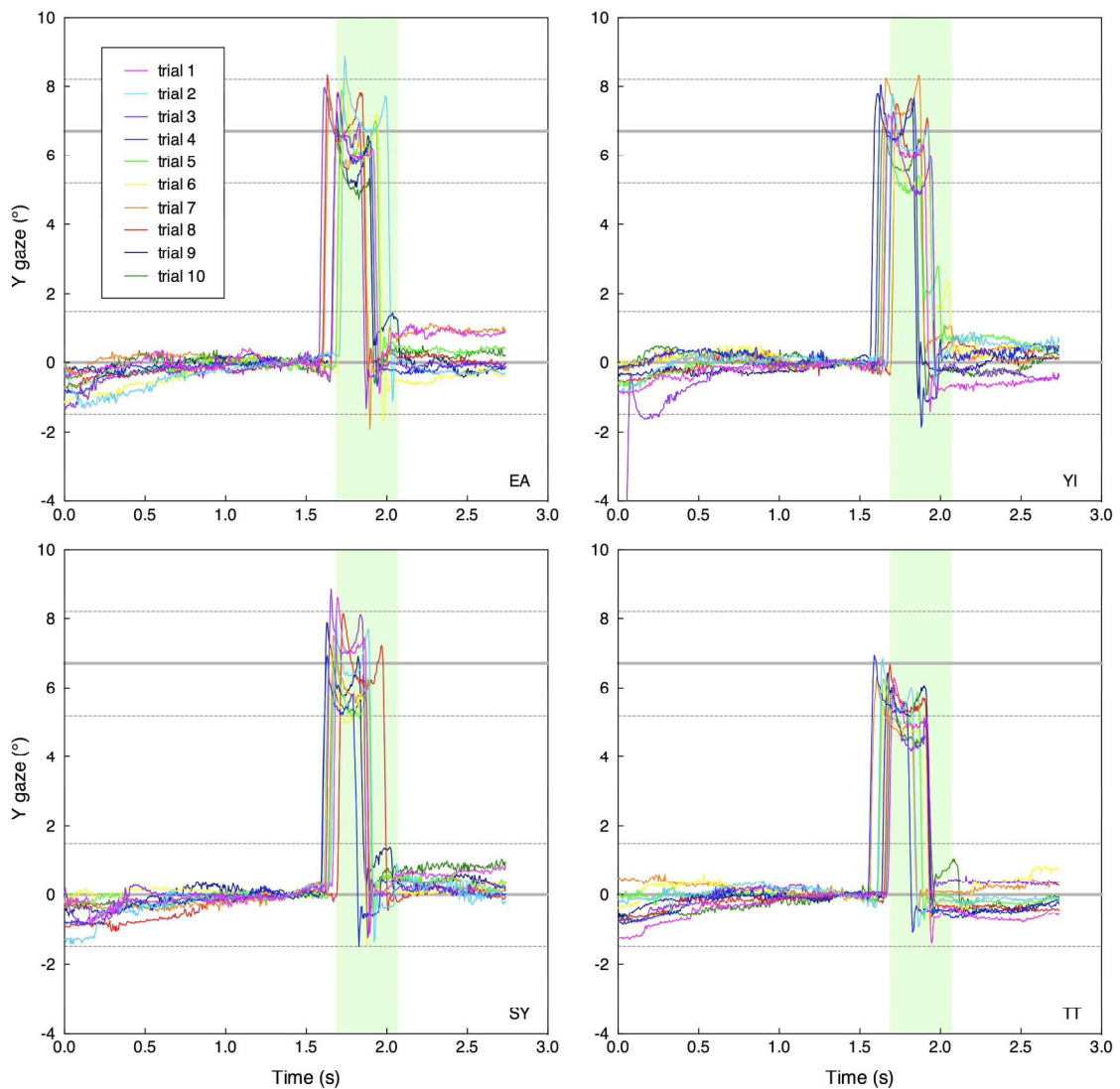


図 3.11 実験 5 における眼球運動の一例

凝視点のオンセットからテスト刺激のオフセットまでの参加者 4 名の眼球運動の一例を示す。横軸は時間を示し、縦軸は垂直方向の眼球運動を示す。試行開始時に提示された凝視点の中心を  $0^\circ$  とした。凝視点の中心から  $1.5^\circ$  の範囲を点線で示す。凝視点は、プライム刺激のオフセット後に  $6.7^\circ$  画面上方へ移動し、その 200 ms 後にまた元の位置へ戻った。プライム刺激とテスト刺激の ISI を淡い緑色のハイライトで示す。図に示した眼球運動の例は全て ISI が 400 ms の時に各参加者において得られた 10 試行分のものである。

了していればよいものとした。

実験 5 で得られた参加者 4 名の結果とその平均を図 3.12 と図 3.13 にそれぞれ示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI 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。比較のため、サッカードを行わなかった実験 3 の Full 条件の結果を併せて示す。図 3.13 におけるエラーバーは 95%信頼区間を示す。参加者間で同様の傾向がみられたため、以下の解析には参加者 4 名の結果の平均を用いた。

Full 条件において、プライム刺激とテスト刺激の ISI が短い条件でサッカードを行うことにより視覚運動プライミングの効果が弱まるかを検討するため、サッカードと ISI を要因とする 2 要因分散分析を行った。実験 3 の Full 条件からは、実験 5 と対応する条件 (ISI : 400, 800, 1600, 3000 ms) で得られたデータのみ分析に用いた。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  $\eta^2_G$  を報告した。プライム刺激の持続時間が 167 ms の条件で得られた結果について 2 要因分散分析を行ったところ、サッカードの主効果は有意ではなかったが ( $F(1, 3) = 1.16, n.s.$ )、ISI の主効果は有意であった ( $F(3, 9) = 48.99, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.71$ )。サッカードと ISI の交互作用は有意ではなかった ( $F(3, 9) = 0.19, n.s.$ )。  $\eta^2_G$  の値から、ISI の主効果の効果量は大きいと言える。同様に、プライム刺激の持続時間が 1000 ms の条件で得られた結果について 2 要因分散分析を行ったところ、サッカードの主効果は有意ではなかったが ( $F(1, 3) = 0.11, n.s.$ )、ISI の主効果は有意であった ( $F(3, 9) = 50.62, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.85$ )。サッカードと ISI の交互作用は有意ではなかった ( $F(3, 9) = 3.27, n.s.$ )。  $\eta^2_G$  の値から、ISI の主効果の効果量は大きいと言える。

#### 3.4.4 考察

実験 3 の Spatiotopic 条件において、サッカードが原因で ISI が短い時に正のプライミングが生じなかったのであれば、Full 条件でサッカードをすることにより ISI が短い時に正のプライミングの知覚頻度が低下すると予測された。しかしながら、2 要因分散分析の結果、サッカードの主効果が有意でなかったように、実験 3 の Spatiotopic 条件において正の

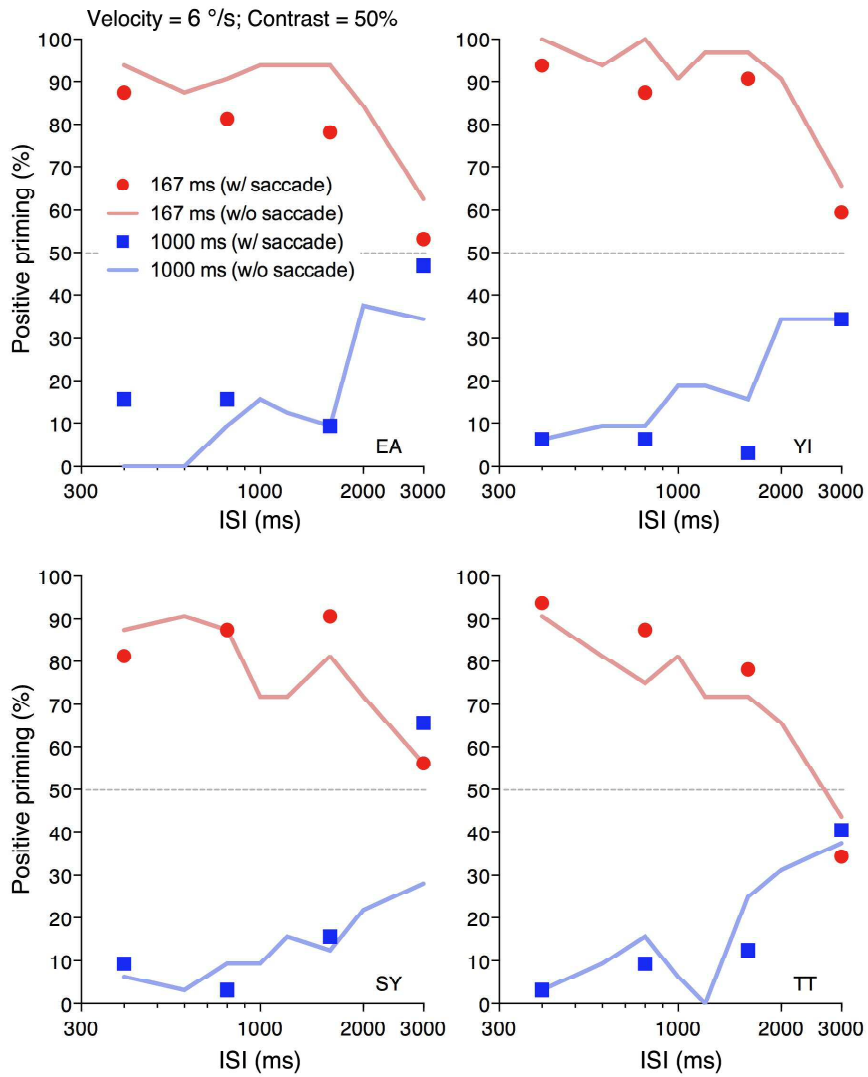


図 3.12 実験 5 における参加者 4 名の結果

2 条件のプライム刺激の持続時間 (167 ms, 1000 ms) においてテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。刺激の速度は 6 °/s とし、輝度コントラストは 50% とした。実線は実験 3 の Full 条件で得られた結果 (図 3.4) の再掲である。

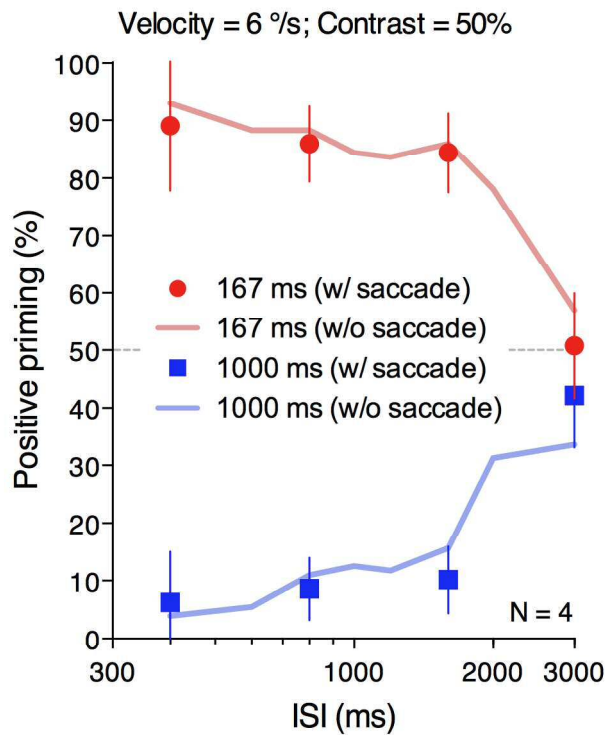


図 3.13 実験 5 における参加者 4 名の結果の平均

2 条件のプライム刺激の持続時間 (167 ms, 1000 ms) においてテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果の平均を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。エラーバーは 95%信頼区間を示す。刺激の速度は 6 %/s とし、輝度コントラストは 50%とした。実線は実験 3 の Full 条件で得られた結果 (図 3.5) の再掲である。

プライミングが観察された条件（プライム刺激の持続時間：167 ms）では、Full 条件でサッカードを行うか行わないかによって結果は変わらなかった（図 3.13）。この結果は、95% 信頼区間からも支持される。したがって、実験 3 でみられた Full 条件と Spatiotopic 条件における結果の違いがサッカードによるものではないと言える。なお、実験 3 の Spatiotopic 条件と実験 5 の Full 条件ではサッカードの回数が異なるが、実験 3 の Retinotopic 条件で負のプライミングが観察された条件（プライム刺激の持続時間：1000 ms）においては、実験 3 において Retinotopic 条件と Full 条件で結果は変わらず（図 3.5）、かつ実験 5 において Full 条件でサッカードを行うことによる影響もみられなかった（図 3.13）。このことは、実験 3 の Spatiotopic 条件とは異なり実験 5 の Full 条件で ISI が短い時に正のプライミングが観察されたのは、サッカードの回数に起因するものではないことを示す。

3.3.4 節の最後に、サッカードを行う度に環境座標系が構築されるとすれば、Full 条件でサッカードを行うことにより正のプライミングが生じるまでにある程度の ISI を要する可能性があることについて言及した。実際には、Full 条件でサッカードを行っても、正のプライミングが観察されるまでに遅延が生じることはなかった（図 3.13）。このことは、環境座標系はサッカード毎に構築されるのではなく、サッカードにより注視位置を変更した場合にのみ構築されることを示唆する。しかし、それでは Full 条件において正のプライミングが観察されたことを説明することができない。環境座標系の構築にサッカードによる注視位置の変更を要するのであれば、サッカードを行わないか、あるいはサッカードを行っても注視位置を変更しない Full 条件では環境座標系が構築されず、正のプライミングは観察されなくなると考えられる。Full 条件で正のプライミングが観察されたということは、環境座標系が構築されたことを意味する。

では、なぜ Full 条件と Spatiotopic 条件では正のプライミングが観察されるまでに必要とする時間間隔が異なったのであろうか。その理由として、環境座標系にはいくつかの種類があることが考えられる。Burr and Morrone (2012) は、表象が徐々に構築される環境座標系だけでなく、表象がすぐに構築される環境座標系 (Burr & Morrone, 2011; Cavanagh et al.,



2010; Cicchini, Binda, Burr, & Morrone, 2013; Duhamel, Colby, & Goldberg, 1992; Melcher & Colby, 2008; Sommer & Wurtz, 2004; Wurtz, 2008) が存在することを指摘している。彼らは、眼球運動後に視覚入力を受けると予測される視野領域に応答がずれる神経細胞 (Duhamel et al., 1992) の働きに基づき、一時的に環境座標表現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。このような環境座標系では、局所的な表象がすぐに構築されると議論されている。サッカードを行わないか、あるいはサッカードを行ってもすぐにまた元の位置を注視することによりサッカード前後でプライム刺激とテスト刺激の網膜上の位置関係が変わらない Full 条件においては、表象の形成に時間の掛からない環境座標系が構築されると仮定すれば、正のプライミングの生起に遅延がみられなかったことを説明することができる。一方で、表象の構築に時間の掛かる環境座標系は物体の位置情報の保持に関与することが示唆されているため (Zimmermann et al, 2014)、サッカード前後でプライム刺激とテスト刺激の網膜上の位置関係が変わってしまう Spatiotopic 条件で時空間的に離れた運動情報が統合されるためには、そういった環境座標系が必要であると考えられる。

### 明所視下の運動検出機構における網膜座標および環境座標依存性

第3章の主眼は、薄明視下で網膜座標系や環境座標系における運動情報がどのように処理されるかを検討することにあるが、そもそも網膜座標系や環境座標系で運動知覚がどのような運動検出機構により担われているのかが明らかでなかった。そこで、実験3~5にかけて、まずは明所視下において運動検出機構が網膜座標系や環境座標系に依存して機能するか、視覚運動プライミングの効果を測定することにより推定した。

図3.5, 図3.7, および図3.9で示した結果をまとめたものを図3.14に示す。図3.14に示したように、正のプライミングは環境座標系でのみ観察され、一方で負のプライミングは網膜座標系でのみ観察された。これは、プライム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てみられた結果であった。

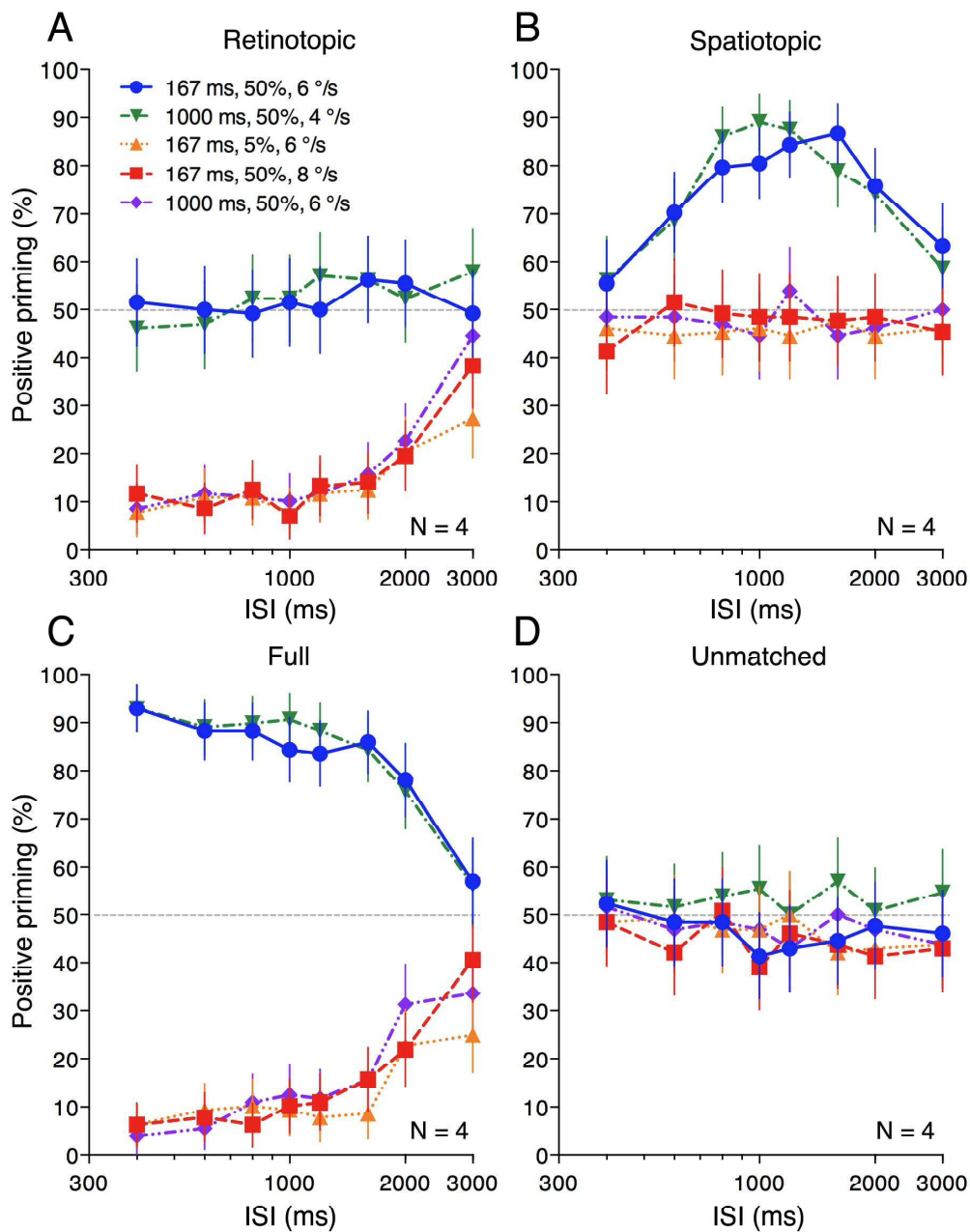


図 3.14 実験 3, 4 における結果のまとめ

図 3.5, 図 3.7, および図 3.9 に示した結果をまとめたものを示す. 横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し, 縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す. エラーバーは 95%信頼区間を示す. (A) Retinotopic 条件, (B) Spatiotopic 条件, (C) Full 条件, (D) Unmatched 条件.

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顕著に観察された。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、低次機構の関与が高いと考えられている運動残効 (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、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; Yoshimoto & Takeuchi, 2013)。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、刺激が目立った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環境座標系で機能すると考えられる。このことは、運動対応が網膜座標系でなく環境座標系で決定されるという報告と一貫している (Hein & Cavanagh, 2012)。運動対応は、特徴の位置情報の検出に関与する注意機構 (Cavanagh, 1992, 1994) が環境座標系で機能することによりもたらされると議論されている。おそらく、これと同様の注意機構が正のプライミングの誘発にも関与しているのであろう。Melcher and Morrone (2003) によると、サッカード前後のコヒーレント運動における運動統合は環境座標系で生じるが、これは高次の運動検出機構が環境座標系で機能したことによる可能性がある。

運動情報の処理に関して、低次機構が網膜座標系で機能し、高次機構が環境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。ヒト脳機能イメージングを用いた研究から、MT や MST を含む背側領域においては環境座標系に選択的な BOLD 反応 (blood oxygenation level-dependent response) がみられる一方で、V1 や V2 など初期視野では網膜座標系に選択的な BOLD 反応がみられることが報告されている (Crespi et al., 2011; d'Avossa et al., 2007)。MT や MST を含め、後頭葉における BOLD 反応は網膜座標系

に選択的であるという報告もあるが (Gardner, Marriam, Movshon, & Heeger, 2008), これは中心窩における注意水準の違いによるものと説明されている (Crespi et al., 2011). また, MT が関与する短期記憶に関する運動情報は環境座標系で処理されることが示されている (Ong, Hooshvar, Zhang, & Bisley, 2009).

第3章では, 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といった性質が視覚運動プライミングにあることを前提に実験を行った. ただし, 3.1.2 節でも述べたように, 視覚運動プライミングはそれ自体が様々なパラメータにより影響される複雑な現象であり, その誘発に関与するメカニズムに関しては議論されている. 例えば, 本研究では並進運動する輝度変調刺激のみ用いたが, 拡大・縮小運動や回転運動といった複雑運動刺激を用いた視覚運動プライミングも検討されている. 本研究と同様に並進運動刺激を用いた先行研究 (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013) に基づき, 高速運動残効とも呼ばれる負のプライミングは低次の運動検出機構により誘発されることを仮定したが, 運動残効は運動視システムの様々な段階で生じる複雑な現象であることが報告されている (e.g., Mather et al., 2008). 反復経頭蓋磁気刺激法 (repetitive transcranial magnetic stimulation, rTMS) を用いた研究から, 従来の運動残効や高速運動残効 (負のプライミング), および動的運動残効 (dynamic MAE) あるいはフリッカー残効 (flicker MAE) は, それぞれ異なる神経基盤を持つことが示唆されている (Campana, Maniglia, & Pavan, 2013; Campana et al., 2011). また, 複雑運動は高次の段階で処理されることから (Morrone et al., 2000), 並進運動刺激を用いた時の運動残効と複雑運動刺激を用いた時の運動残効とは関与する段階が異なる可能性が指摘されている (Théoret, Kobayashi, Ganis, Di Capua, & Pascual-Leone, 2002).

正のプライミングに関しては, 本研究では高次の運動検出機構がその誘発に関与すると述べた. それに対し, Pavan, Campana, Maniglia, and Casco (2010) は, 拡大・縮小運動を刺激として用いた場合には正のプライミングが観察されないことを示した. 拡大・縮小運動

をはじめとする複雑運動は運動視システムの高次の段階で処理されることから (e.g., Morrone et al., 2000), 正のプライミングは低次の運動検出機構により誘発される可能性がある。ただし、彼らはプライム刺激の持続時間のみ操作し、刺激の速度や輝度コントラストは一定としていた。Takeuchi et al. (2011) や Yoshimoto and Takeuchi (2013) で示したように、視覚運動プライミングの効果は速度や輝度コントラストに依存して変化する。そのため、刺激の速度や輝度コントラストを操作することで、複雑運動刺激を用いた場合でも正のプライミングが観察される可能性がある。一方で、Campana et al. (2008) は、一次運動刺激と二次運動刺激を用い相互間でプライミングの効果が生じるか検討したところ、一次運動刺激か二次運動刺激いずれか一方のみ使用した条件で生じた正のプライミングには低次の運動検出機構が関与し、両刺激の相互間で生じたプライミングの効果は高次の運動検出機構により担われることを報告した (Kristjánsson & Campana, 2010)。視覚運動プライミングに関与する運動検出機構を明らかにするためには、並進運動刺激だけでなく拡大・縮小運動や回転運動といった複雑運動刺激を用いて検討する必要がある。また、複雑運動刺激を用いた視覚運動プライミング課題を網膜座標系や環境座標系で行うことで、本研究の結論を検証することができるであろう。

実験 3~5 から、明所視においては網膜座標系では一次運動検出機構といった低次の運動検出機構により運動知覚が担われ、環境座標系では特徴追跡機構といった高次の運動検出機構により運動知覚が担われていることが示唆された。では、網膜座標系や環境座標系においては、薄明視下や暗所視下といった異なる環境光下でも明所視下と同様に運動知覚がもたらされるであろうか。実験 6 では、この点について検討した。

### 3.5 実験 6. 環境光が網膜座標系と環境座標系における運動知覚に及ぼす影響

#### 3.5.1. 目的

実験 6 では、実験 3 の手法を踏襲し、薄明視や暗所視といった異なる環境光下で網膜座標系や環境座標系における運動知覚がどのようにもたらされるか検討した。3.1 節で述べたように、環境座標系は適切な行動を誘導する知覚表象の構築に関与することが議論されている (Burr & Morrone, 2012)。薄明視における運動知覚に関連した課題のパフォーマンスの低下が、その課題を行うために必要な視覚運動の表象が環境座標系でうまく構築されないことに起因するとすれば、薄明視下では時空間特性の異なる錐体系と桿体系が同時に機能することにより環境座標系がうまく構築されず、結果として適切な視覚運動が知覚されなくなる可能性がある。そうであるとすれば、環境座標系においては暗所視下では明所視下と同様に高次の運動検出機構により正のプライミングが誘発され、薄明視下ではプライミングの効果が消失すると予測される。一方で、網膜座標系では画面の平均輝度のレベルに関わらず低次の運動検出機構により負のプライミングが観察されると予測される。

#### 3.5.2. 方法

##### 参加者

実験 6 の参加者は、著者である成人女性 1 名 (SY) と、心理物理実験の経験者であり、かつ実験の目的を知っている成人男性 1 名 (TT)、および実験の目的を知らず、心理物理実験も初めてであった成人女性 2 名 (MI, YK) の計 4 名であった。全員が矯正視力を含む正常な視力を有していた。

##### 視覚刺激

基本的には実験 3 と同じ装置、刺激を用いた (図 3.1)。画面の平均輝度は、42, 0.062, 0.00062  $\text{cd/m}^2$  の 3 条件とした。最も明るい 42  $\text{cd/m}^2$  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。実験 1 と同様の方法 (2.2.2 節) で各輝度条件下における参加者の右目の瞳孔径を測定し、網膜照度を算出した。参加者 4 名の瞳孔径と網膜照度、およびその平均を図 3.15 に示す。実験 1 に参加した参加者 (SY) の瞳孔径と網膜照度は、図 2.4 に示したグラフの一部再掲である。各輝度条件下で得られた平均網膜照度は、最も明るい条件から 2.86, 0.34,  $-1.56 \log \text{Td}$  と推定された。Hood and Finkelstein (1986) および Stockman and Sharpe (2006) から、推定された網膜照度は、実験 1 と同様、最も明るい条件からそれぞれ明所視、薄明視、暗所視に分類された。

実験 3, 4 の結果に基づき、明所視下の Full 条件で正負のプライミングが両方とも観察されるよう、プライム刺激の持続時間は 167 ms か 1000 ms とし、速度は 4~8 %/s で操作した。実験 6 で用いたプライム刺激の持続時間と速度の組み合わせ、および予測されるプライミングの効果を表 3.2 に示す。刺激の輝度コントラストは上限の 100%とした。2.2.2 節で述べたように、運動する視覚パターンのコントラスト感度は輝度に依存して変容するため (e.g., Conner, 1982; Hess et al., 1990; Kelly, 1971; Snowden et al., 1995; Takeuchi & De Valois, 2000), 明所視下では刺激の視認性が十分に確保されていたとしても、薄明視下や暗所視下では見えなくなってしまう、課題を遂行することが困難になる可能性がある。2.2.2 節において述べた方法で事前に薄明視下と暗所視下で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、参加者 4 名の閾値の平均は、薄明視下において 4.48% ( $SD = 0.63\%$ ), 暗所視下においては 16.87% ( $SD = 3.76\%$ ) であり、いずれも 100%より大きく下回ることがわかった。このことから、明所視下から暗所視下まで課題を遂行するために必要な刺激の視認性は確保されていたと言える。なお、実験 4 で示したように、プライミングの効果は輝度コントラストによっても変化する。刺激の輝度コントラストが高い条件では、プライム刺激の持続時間や速度により正のプライミングや負のプライミングが観察されるが、刺激の輝度コントラストが低い条件では、負のプライミングが観察されやすくなる (図 3.9)。視覚運動プライミングにおける輝度コントラストの効果については、後述の実験 7 (3.6 節) で検討した。

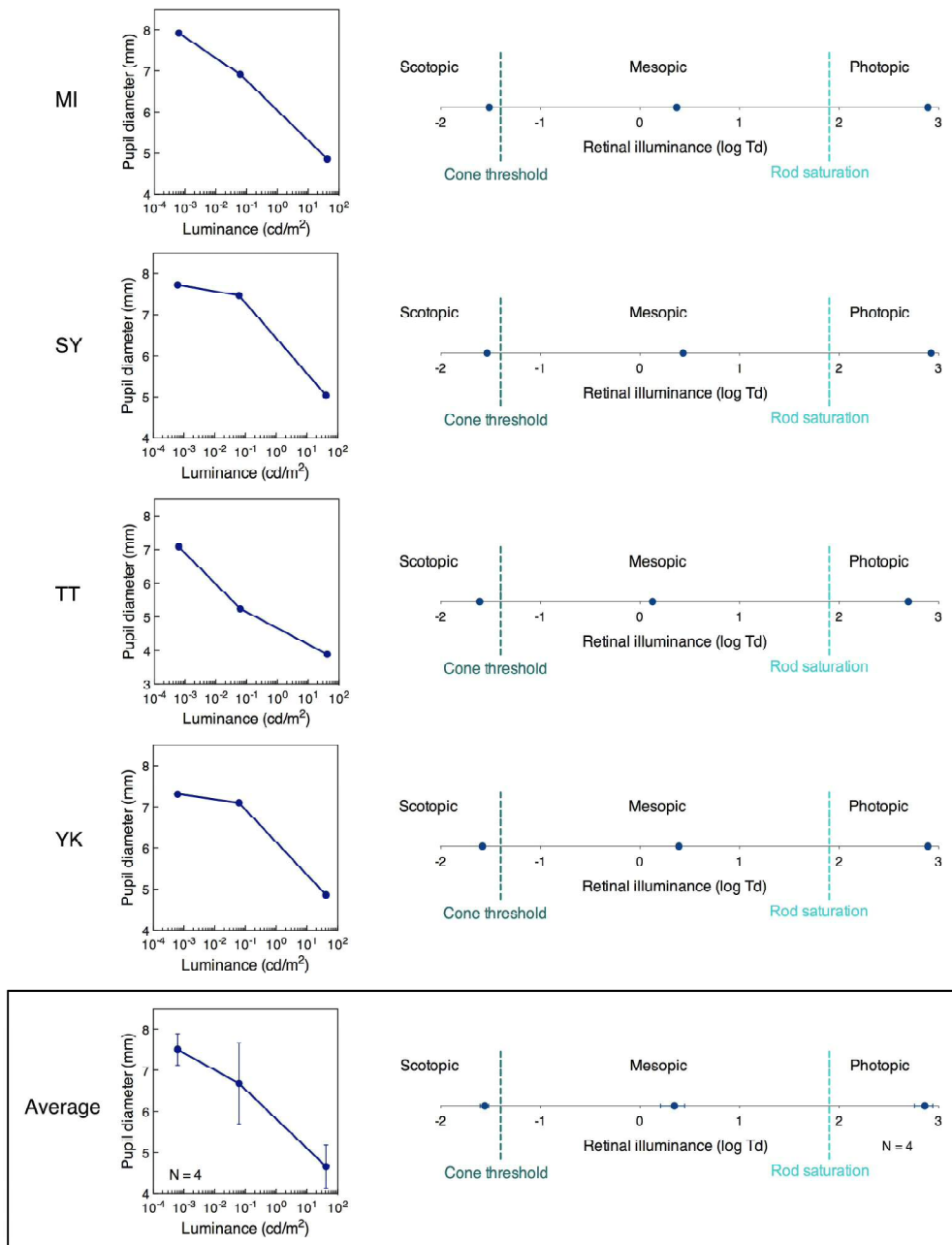


図 3.15 実験 6 における瞳孔径と網膜照度

3 条件の輝度下 (42, 0.062, 0.00062 cd/m<sup>2</sup>) における参加者 4 名の瞳孔径と網膜照度, およびその平均を示す. 瞳孔径のグラフにおいて (左), 横軸は平均輝度を示し, 縦軸は瞳孔径を示す. エラーバーは標準偏差 ( $\pm 1SD$ ) を示す. 網膜照度のグラフにおいて (右), 横軸は網膜照度を示す. エラーバーは標準偏差 ( $\pm 1SD$ ) を示す. Hood and Finkelstein (1986) に基づき, 錐体が応答する閾値 (cone threshold) と桿体が飽和状態となる網膜照度 (rod saturation) をそれぞれ破線で示す. これより, 平均網膜照度は明所視 (2.86 log Td), 薄明視 (0.34 log Td), 暗所視 (-1.56 log Td) と推定された.



表 3.2 実験 6 の刺激パラメータの組み合わせとプライミングの効果

プライム刺激の持続時間 (ms)	速度 (°/s)	明所視下で予測されるプライミング
167	6	Spatiotopic 条件と Full 条件：正 Retinotopic 条件と Unmatched 条件：消失
167	8	Retinotopic 条件と Full 条件：負 Spatiotopic 条件と Unmatched 条件：消失
1000	4	Spatiotopic 条件と Full 条件：正 Retinotopic 条件と Unmatched 条件：消失
1000	6	Retinotopic 条件と Full 条件：負 Spatiotopic 条件と Unmatched 条件：消失

実験 3 の方法を踏襲し、図 3.1 に示した 4 種類の座標条件（Retinotopic 条件、Spatiotopic 条件、Full 条件、Unmatched 条件）で視覚運動プライミングの効果を測定した。プライム刺激は常に画面中央に提示し、凝視点とテスト刺激の提示位置を操作した。実験 3 と同様、凝視点とプライム刺激（あるいはテスト刺激）の中心間距離は  $3.3^\circ$  であった。図 3.2 に示したように、Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件では実験参加者は凝視点の移動に伴い  $6.7^\circ$  上方に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。薄明視下や暗所視下においても、環境座標系では視覚運動の表象が構築されるまでに時間が掛かるか検討するため、実験 3 と同様にプライム刺激とテスト刺激の間に ISI を挟んだ。ISI は 400, 600, 1000, 1600, 3000 ms の 5 段階で操作した。Full 条件と Unmatched 条件ではサックードは行わなかったが、Retinotopic 条件や Spatiotopic 条件と同様に ISI を挟んだ。

3.2.2 節で述べたように、Spatiotopic 条件では Retinotopic 条件や Full 条件よりも広い視野領域で刺激を観察することになるため、視覚情報が空間的に寄せ集められた結果としてプライミングが生じる可能性がある。実験 3, 4 において、Spatiotopic 条件では正のプライミングが観察されたが、Spatiotopic 条件と同じ広さの視野領域で刺激を観察する Unmatched 条件ではプライミングの効果はみられなかった（図 3.14）。そのため、少なくとも明所視においては Spatiotopic 条件で観察された正のプライミングが視覚情報の空間的寄せ集めによるものではないと言える。ただし、薄明視下や暗所視下で同様のことが言えるかはわからない。視覚情報の空間的寄せ集めが生じる視野領域は、輝度の低下に伴い拡張することが知られている（Hess et al., 1990; Zuidema, Verschuure, Bouman, & Koenderink, 1981）。したがって、薄明視下や暗所視下の Spatiotopic 条件でプライミングの効果が生じたとしても、環境座標系が構築されたことによるものではなく、視覚情報が空間的に寄せ集められたことによるものである可能性がある。この点を明らかにするために、実験 6 においても Unmatched 条件でプライミングの効果を測定した。

## 手続き

実験開始後、まずはビーブ音とともに凝視点が 1.5 s 提示され、その後プライム刺激が提示された。プライム刺激のオフセット後、Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件では凝視点が画面上方に移動したため、参加者はサッカ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を回答した。実験 3 と同様、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 (サッカードを行うセッション: Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件, サッカードを行わないセッション: Full 条件と Unmatched 条件) × プライム刺激とテスト刺激の ISI 5 通り × プライム刺激の運動方向 2 通り × 繰り返し数 8 回の 160 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、プライム刺激の持続時間、速度、および輝度条件は一定であった。各参加者とも、表 3.2 に示した刺激パラメータ値の組み合わせ 4 通りについて、3 条件の輝度下でサッカードを行うセッションと行わないセッションを 2 セッションずつ実施した (計 48 セッション)。したがって、各参加者とも各実験条件につき 32 試行実施した。実験は暗所視条件、薄明視条件、明所視条件の順に実施し、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。

### 3.5.3. 結果

Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件においては、各参加者とも凝視点の移動に伴いサッカードを行っていたことを確認した。全ての輝度条件下において、プライム刺激のオフセットからサッカード終了時の時間は 136~315 ms の範囲に収まっていた。したがって、本実験で用いたプライム刺激とテスト刺激の ISI (最短 400 ms) は、薄明視下や暗所視下であっても 6.7° のサッカードを行うために十分な長さであったと言える。実験中、サッカードを除いて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 5.1% であり、そのデ

ータは以下の解析から除外した。

### 負のプライミングが生じると予測された条件

実験 6 で得られた参加者 4 名の結果の内、プライム刺激の持続時間が 167 ms で速度が 8 %/s の条件で得られた結果を図 3.16 に示し、プライム刺激の持続時間が 1000 ms で速度が 6 %/s の条件で得られた結果を図 3.17 に示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI 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。個人差はあるものの、基本的には参加者間で同様の傾向がみられた。そのため、参加者 4 名の結果の平均（図 3.18）を以下の解析に用いた。

プライム刺激の持続時間が 167 ms で速度が 8 %/s の条件で得られた結果を図 3.18A に、プライム刺激の持続時間が 1000 ms で速度が 6 %/s の条件で得られた結果を図 3.18B にそれぞれ示す。図 3.18 におけるエラーバーは 95%信頼区間を示す。実験 3, 4 から予測されたように（表 3.2）、図 3.18 に示した条件においては、明所視下では負のプライミングが Retinotopic 条件と Full 条件で観察された。得られた結果の 95%信頼区間からも推定されるように、Spatiotopic 条件や Unmatched 条件ではプライミングの効果は生じなかった。明所視下で負のプライミングが観察された条件では、薄明視下や暗所視下でも同様の結果が得られた。つまり、全ての輝度条件下においてプライム刺激とテスト刺激の ISI が長くなるにつれプライミングの効果が徐々に弱まり、50%に収束する傾向にあった。

網膜座標系において観察された負のプライミングが画面の平均輝度やプライム刺激とテスト刺激の ISI によって異なるかを検討するため、Retinotopic 条件で得られたデータを用い、輝度と ISI 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  $\eta^2_G$  を報告した。プライム刺激の持続時間を 167 ms とし、速度を 8 %/s とした条件で得られた結果（図 3.18A）について 2 要因分散分析を行ったところ、輝度の主効果は有意ではなかったが ( $F(2, 6) = 3.10, n.s.$ )、ISI の主効果は有意であった ( $F(4, 12) = 44.39, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.63$ )。輝度と ISI の交互作用は有意ではなかった ( $F$

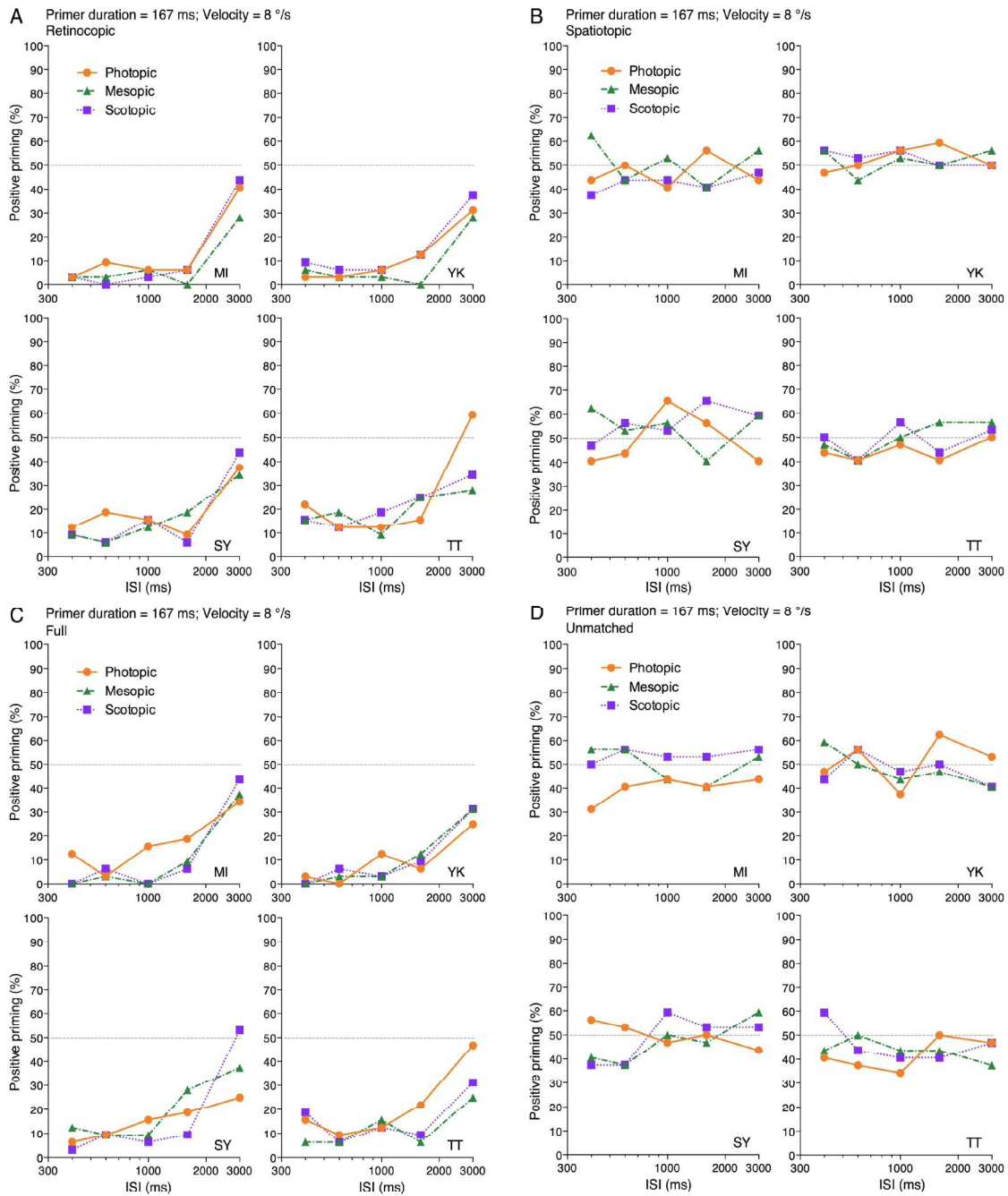


図 3.16 実験 6 における参加者 4 名の結果

プライム刺激の持続時間が 167 ms で速度が 8 %/s の時に、3 条件の輝度レベル下（明所視、薄明視、暗所視）においてテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。輝度コントラストは 100% とした。(A) Retinotopic 条件、(B) Spatiotopic 条件、(C) Full 条件、(D) Unmatched 条件。

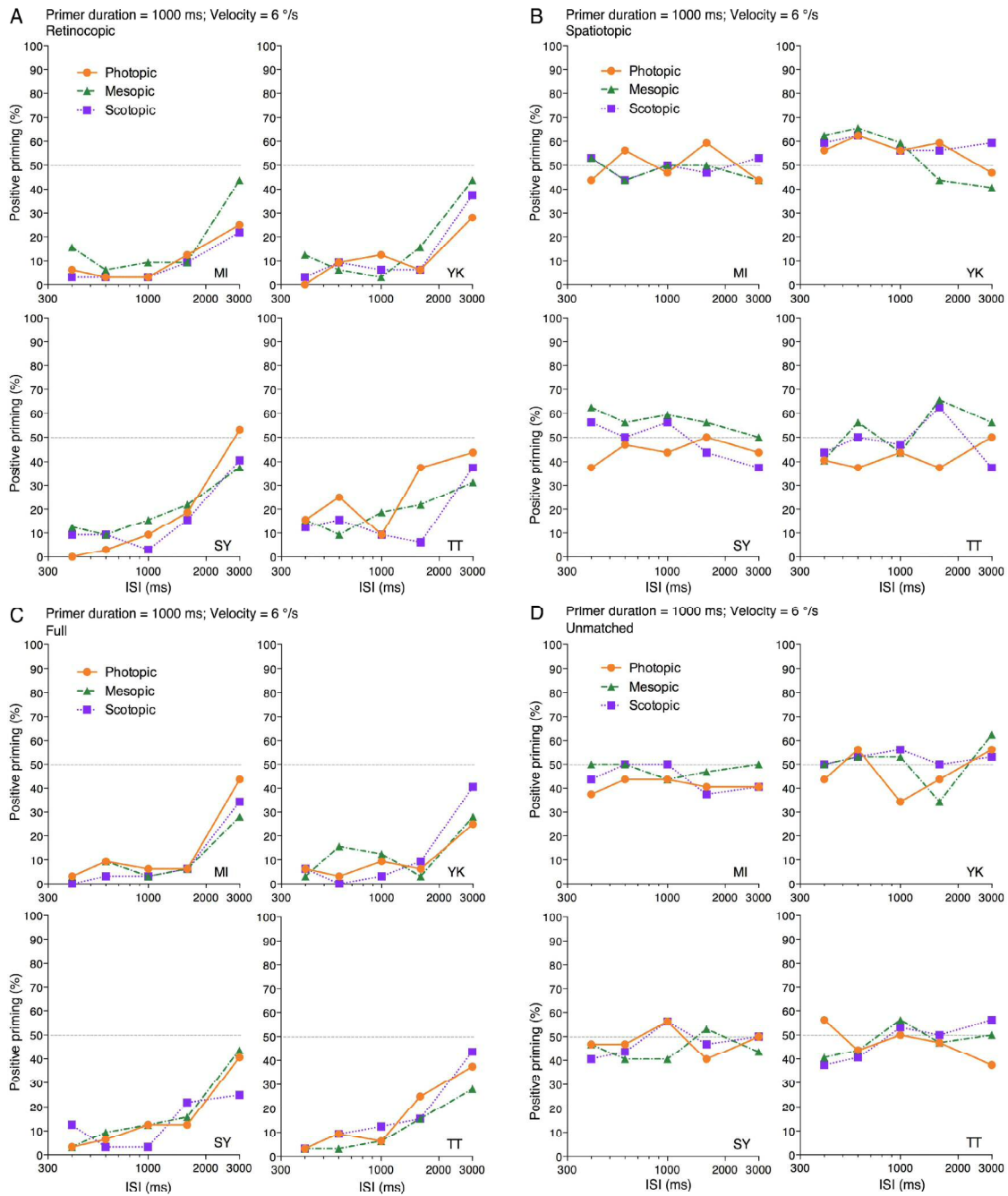


図 3.17 実験 6 における参加者 4 名の結果

プライム刺激の持続時間が 1000 ms で速度が 6 °/s の時に、3 条件の輝度レベル下 (明所視, 薄明視, 暗所視) においてテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。輝度コントラストは 100% とした。(A) Retinotopic 条件, (B) Spatiotopic 条件, (C) Full 条件, (D) Unmatched 条件。

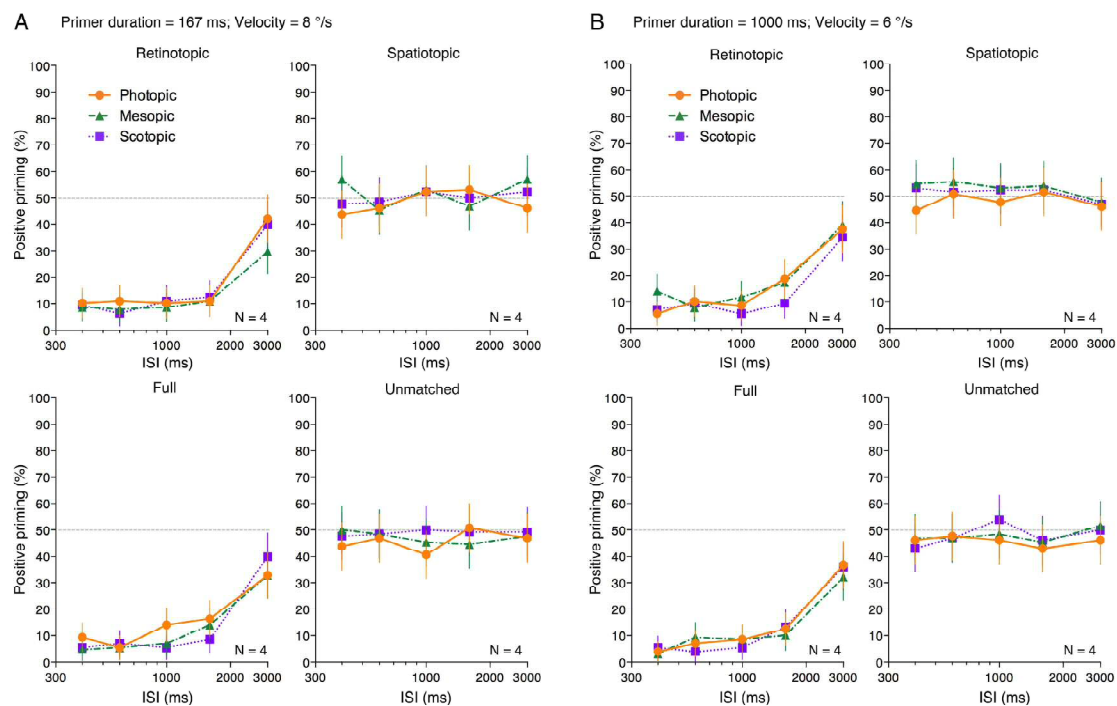


図 3.18 実験 6 における参加者 4 名の結果の平均

3 条件の輝度レベル下（明所視，薄明視，暗所視）において，各座標条件（Retinotopic, Spatiotopic, Full, Unmatched）でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果の平均を示す．横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し，縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す．エラーバーは 95%信頼区間を示す．輝度コントラストは 100% とした．（A）プライム刺激の持続時間は 167 ms とし，速度は 8 °/s とした条件，（B）プライム刺激の持続時間は 1000 ms とし，速度は 6 °/s とした条件．

(8, 24) = 0.63, *n.s.*). 同様に, プライム刺激の持続時間を 1000 ms とし, 速度を 6 °/s とした条件で得られた結果 (図 3.18B) について 2 要因分散分析を行ったところ, 輝度の主効果は有意ではなかったが ( $F(2, 6) = 2.52, n.s.$ ), ISI の主効果は有意であった ( $F(4, 12) = 37.72, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.69$ ). 輝度と ISI の交互作用は有意ではなかった ( $F(8, 24) = 1.46, n.s.$ ). 以上の結果から, 網膜座標系においては輝度レベルに関わらず負のプライミングが生じると言える. また,  $\eta^2_G$  の値から, いずれの条件においても ISI の主効果の効果量は大きいと言える.

### 正のプライミングが生じると予測された条件

実験 6 で得られた参加者 4 名の結果の内, プライム刺激の持続時間が 167 ms で速度が 6 °/s の条件で得られた結果を図 3.19 に示し, プライム刺激の持続時間が 1000 ms で速度が 4 °/s の条件で得られた結果を図 3.20 に示す. 横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI 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. 個人差はあるものの, 基本的には参加者間で同様の傾向がみられた. そのため, 参加者 4 名の結果の平均 (図 3.21) を以下の解析に用いた.

プライム刺激の持続時間が 167 ms で速度が 6 °/s の条件で得られた結果を図 3.21A に, プライム刺激の持続時間が 1000 ms で速度が 4 °/s の条件で得られた結果を図 3.21B にそれぞれ示す. 図 3.21 におけるエラーバーは 95%信頼区間を示す. 実験 3, 4 から予測されたように (表 3.2), 図 3.21 に示した条件においては, 明所視下では正のプライミングが Spatiotopic 条件と Full 条件で観察された. 得られた結果の 95%信頼区間から推定されるように, Retinotopic 条件や Unmatched 条件ではプライミングの効果は生じなかった. 明所視下で正のプライミングが観察された条件では, 暗所視下でも同様の結果が得られた. また, 実験 3, 4 と同様に, Spatiotopic 条件においてはプライム刺激とテスト刺激の ISI が 600 ms 以上の時に正のプライミングが観察されるようになった. この傾向は暗所視下でも同様にみられた. しかしながら, 薄明視においては, Full 条件では正のプライミングが観察され



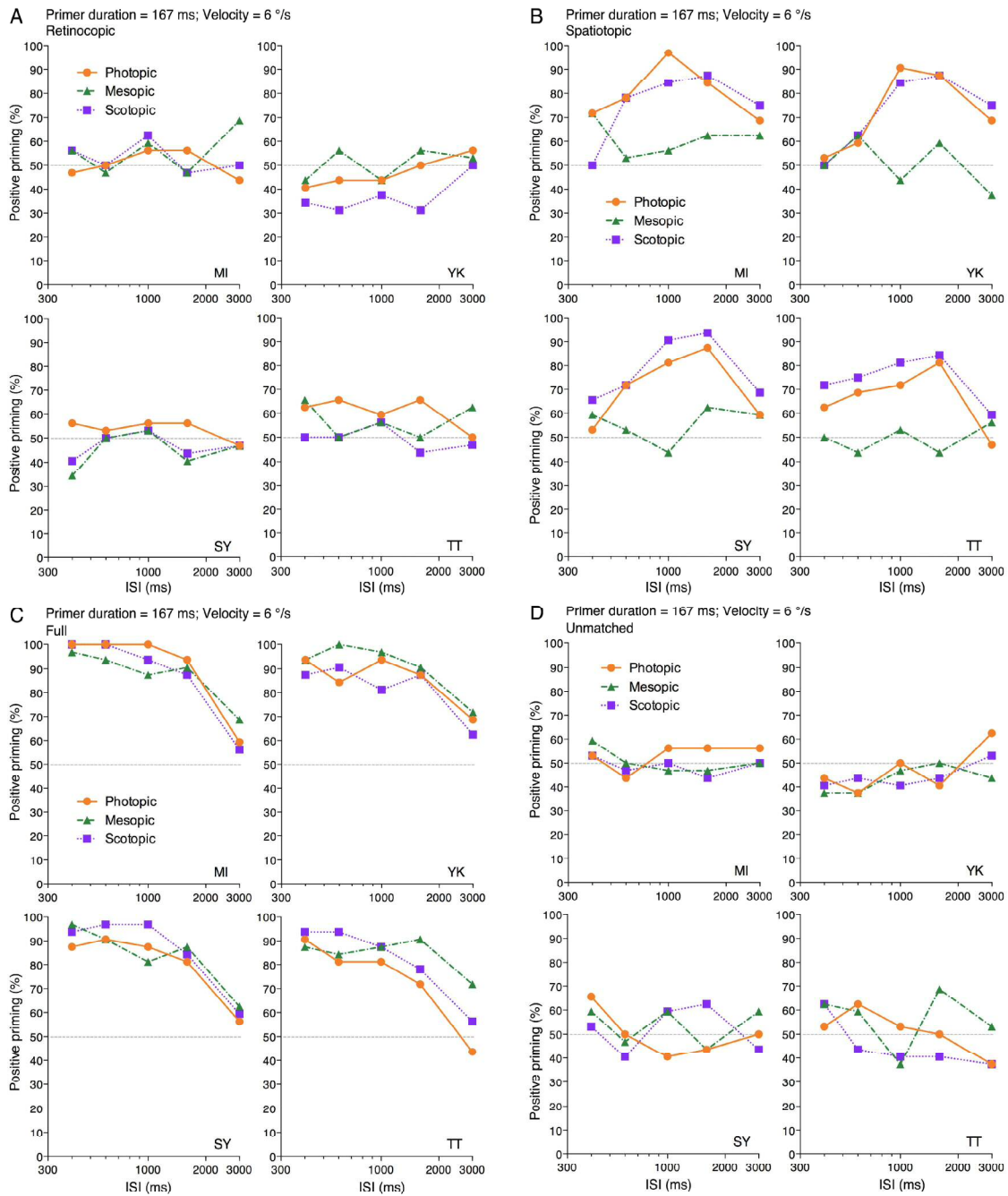


図 3.19 実験 6 における参加者 4 名の結果

プライム刺激の持続時間が 167 ms で速度が 6 %/s の時に、3 条件の輝度レベル下 (明所視, 薄明視, 暗所視) においてテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し, 縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。輝度コントラストは 100% とした。(A) Retinotopic 条件, (B) Spatiotopic 条件, (C) Full 条件, (D) Unmatched 条件。

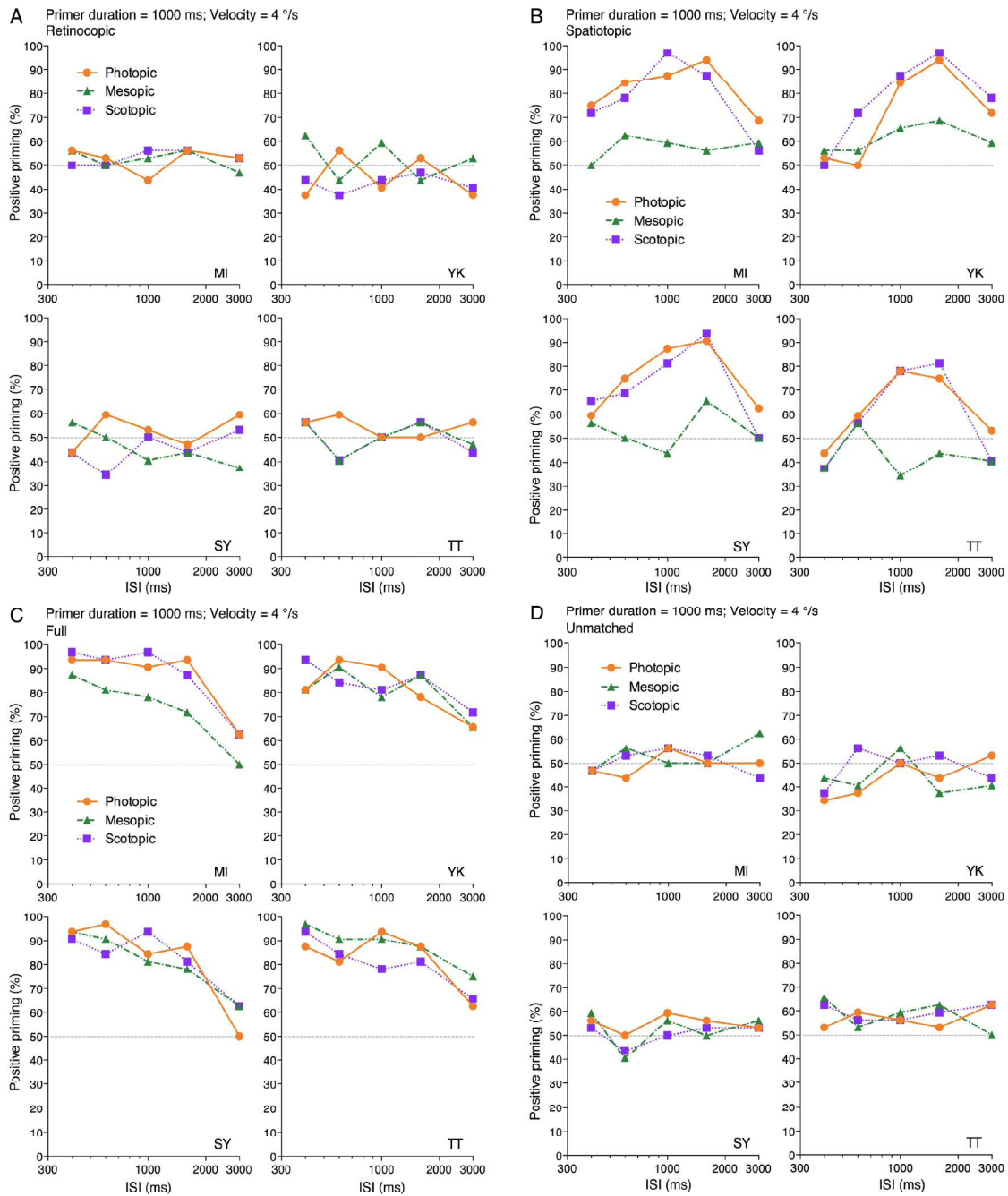


図 3.20 実験 6 における参加者 4 名の結果

プライム刺激の持続時間が 1000 ms で速度が 4 °/s の時に、3 条件の輝度レベル下 (明所視, 薄明視, 暗所視) においてテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。輝度コントラストは 100% とした。(A) Retinotopic 条件, (B) Spatiotopic 条件, (C) Full 条件, (D) Unmatched 条件。

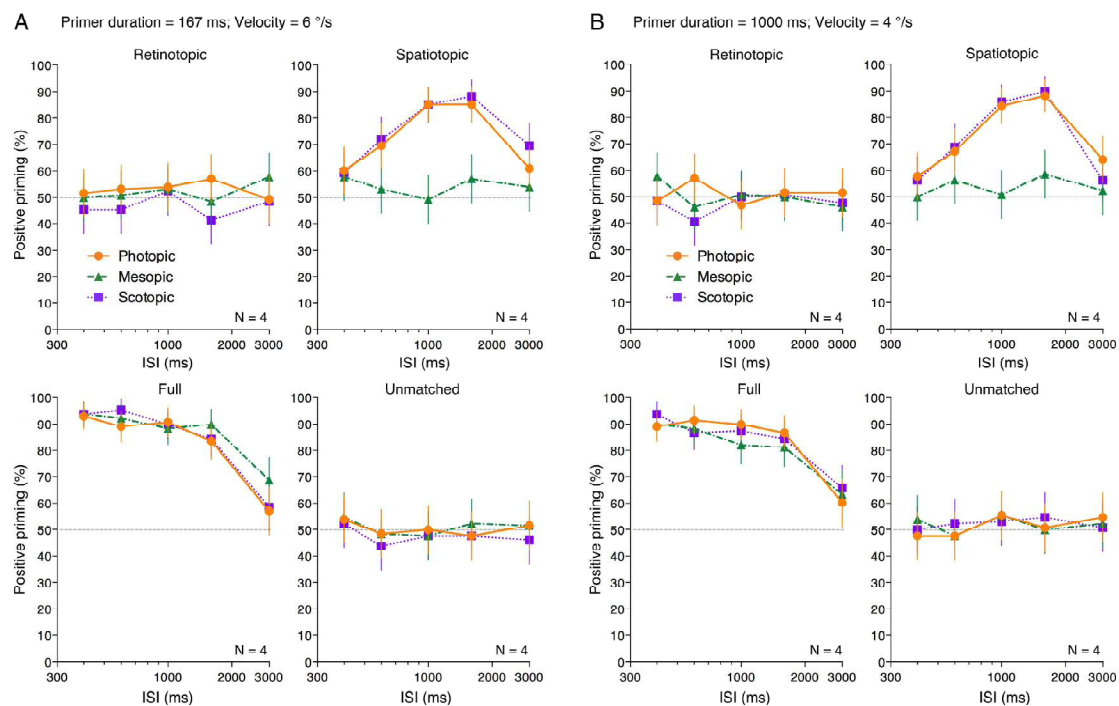


図 3.21 実験 6 における参加者 4 名の結果の平均

3 条件の輝度レベル下（明所視，薄明視，暗所視）において，各座標条件（Retinotopic, Spatiotopic, Full, Unmatched）でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果の平均を示す．横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し，縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す．エラーバーは 95%信頼区間を示す．輝度コントラストは 100% とした．（A）プライム刺激の持続時間は 167 ms とし，速度は 6 °/s とした条件，（B）プライム刺激の持続時間は 1000 ms とし，速度は 4 °/s とした条件．

たものの、Spatiotopic 条件では ISI の長さに関わらずプライミングの効果は消失した。なお、プライミングの効果が生じた座標条件については、全ての輝度条件下において ISI が長くなるにつれプライミングの効果が徐々に弱まり、50%に収束する傾向がみられた。

環境座標系において観察されたプライミングの効果が画面の平均輝度やプライム刺激とテスト刺激の ISI によって異なるかを検討するため、Spatiotopic 条件で得られたデータを用い、輝度と ISI を要因とする 2 要因分散分析を行った。プライム刺激の持続時間を 167 ms とし、速度を 6 %/s とした条件で得られた結果 (図 3.21A) について 2 要因分散分析を行ったところ、輝度の主効果 ( $F(2, 6) = 38.00, p < 0.001, \eta^2_G = 0.61$ ) および ISI の主効果 ( $F(4, 12) = 19.66, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.51$ ) がそれぞれ有意であった。輝度と ISI の交互作用も有意であった ( $F(8, 24) = 4.49, p < 0.01, \eta^2_G = 0.43$ )。同様に、プライム刺激の持続時間を 1000 ms とし、速度を 4 %/s とした条件で得られた結果 (図 3.21B) について 2 要因分散分析を行ったところ、輝度の主効果 ( $F(2, 6) = 39.52, p < 0.001, \eta^2_G = 0.47$ ) および ISI の主効果 ( $F(4, 12) = 15.44, p < 0.001, \eta^2_G = 0.52$ ) がそれぞれ有意であった。輝度と ISI の交互作用も有意であった ( $F(8, 24) = 7.18, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.30$ )。  $\eta^2_G$  の値から、輝度と ISI の主効果、および両要因の交互作用とも、その効果量は大きいと言える。

#### 3.5.4. 考察

続いて、明所視下および暗所視下において得られた結果について論じる。これまでの実験から、網膜座標系においては、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するという仮定に基づき (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013)、少なくとも明所視下においては低次の運動検出機構が機能することが示唆された (3.4 節)。Retinotopic 条件において薄明視下や暗所視下でも明所視下と同様に負のプライミングが生じたことから、環境座標系における運動知覚は輝度に依存せず同一の低次運動検出機構によりもたらされると言える。これは、運動する視覚パターンへの時空間的な感度が輝度により変化しないよう補正した場合には、明所視下から暗所視下まで同

一の運動検出機構が機能するという報告 (Hess & Zaharia, 2010; Lankheet et al., 2002; Takeuchi & De Valois, 2000; van de Grind et al., 2000) と合致する。

環境座標系においては、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という仮定に基づき (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013), 少なくとも明所視下においては高次の運動検出機構が機能することが示唆されている (3.4 節)。Spatiotopic 条件において暗所視下では明所視下と同様に正のプライミングが生じたことから、環境座標系における運動知覚は、明所視下と暗所視下では同一の高次運動検出機構によりもたらされると考えられる。また、暗所視下においても Spatiotopic 条件で正のプライミングが観察されるようになるために少なくとも 600 ms の ISI が必要であった。明所視下において、環境座標系の構築にはある一定の時間を要することが報告されている (Burr & Morrone, 2011, 2012; Golomb et al., 2010, 2011; Morrone et al., 2010; Zimmermann et al., 2013, 2014), 暗所視下においても同様のことが言えるであろう。

3.5.1 節で予測したように、薄明視においては Spatiotopic 条件でプライミングの効果が消失した。これは、環境座標系が薄明視下で構築されなくなることを示唆する。その原因として、薄明視下では時空間特性の異なる錐体系と桿体系が同時に機能することにより環境座標系の構築に必要な情報統合がうまく成立しないことが考えられる。

なお、低輝度レベル下では高輝度レベル下よりも視覚情報が空間的に寄せ集められる視野領域が広いことが推定されているため (Hess et al., 1990; Zuidema et al., 1981), 薄明視下や暗所視下における Spatiotopic 条件では、空間的に広い領域に提示された視覚情報が統合された結果としてプライミングが生じる可能性がある。しかしながら、Spatiotopic 条件と同じ広さの視野領域に刺激が提示される Unmatched 条件 (図 3.1) においては、明所視下と同様にプライミングの効果はみられなかった (図 3.21)。したがって、Spatiotopic 条件における正のプライミングは、輝度レベルに関わらず視覚情報の空間的寄せ集めによるものではないと言える。

明所視下でのみ実験を行った実験 3, 4 とは異なり、環境光レベルを操作した実験 6 では

実験は全て右目単眼で行った。Lam, Thompson, and Corbett (1987) によると、目に疾患がなく正常な視機能を有している者であっても、瞳孔径の大きさは左右で異なることがある。これは瞳孔不同 (anisocoria) と呼ばれ、瞳孔径の左右差がおよそ 0.5 mm 以上の状態を指す。本研究では、瞳孔面積と輝度に基づく網膜照度の正確さを期するために暗順応を要する実験は全て単眼視で遂行した。V1 をはじめとする初期視覚野や MT における細胞は両眼視差に感度が高いことが知られているが (Grove, Ashida, Kaneko, & Ono, 2008), V1 が関与しうる網膜座標系や MT が関与しうる環境座標系 (Crespi et al., 2011; d'Avossa et al., 2007) における視覚運動プライミングの効果は、少なくとも明所視においては単眼視 (図 3.14) か両眼視 (図 3.18, 図 3.21) かで変わらなかった。したがって、本研究の結果は単眼視か両眼視かに依存しないと考えられる。

実験 6 ではプライム刺激の持続時間と速度を操作し、刺激の輝度コントラストは上限の 100% に設定していた。実験 4 で示したように、視覚運動プライミングの効果は輝度コントラストによる影響も受ける。筆者らのこれまでの研究から、実験 6 のようにテスト刺激が中心視野付近に提示される場合 (図 3.2) には、刺激の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 倍と高い条件では、プライム刺激の持続時間や速度といったパラメータにより正負のプライミング効果が観察され、一方で刺激の輝度コントラストが閾値の 2 倍と低い条件では、他のパラメータに依存せず負のプライミングのみ観察されることがわかっている (Yoshimoto & Takeuchi, 2013)。実験 4 では、明所視下で刺激の輝度コントラストを 5% (運動方向弁別輝度コントラスト閾の約 2 倍) まで減じたところ、負のプライミングが網膜座標系で観察されるようになった。実験 6 において、明所視下や暗所視下では Spatiotopic 条件で正のプライミングが観察され、薄明視下ではプライミングの効果が消失した条件 (図 3.21) で刺激の輝度コントラストを 100% から減じることにより、薄明視下でも負のプライミングが観察されるようになると予測されるが、それが明所視下のように網膜座標系で生じるか、あるいは環境座標系で生じるかはわからない。この点について、実験 7 (3.6 節) で検討した。

また、薄明視下の **Spatiotopic** 条件におけるプライミング効果の消失にサッカードが関与しているかについても調べる必要がある。薄明視下であっても、サッカードを行わない **Full** 条件では正のプライミングが観察されたため、**Spatiotopic** 条件ではサッカードを行ったことでプライミングの効果が弱まった可能性がある。実験 5 から、明所視においては **Full** 条件でサッカードを行うか行わないかによりプライミングの効果が影響されないことを確認したが、薄明視においても同様のことが言えるかはわからない。この点については、実験 8 (3.7 節) で検討した。

### 3.6 実験 7. 薄明視下の環境座標系における輝度コントラストの影響

#### 3.6.1 目的

実験 7 では、刺激の輝度コントラストを操作することにより、薄明視下の Spatiotopic 条件において視覚運動プライミングの効果がみられるようになるか検討した。実験 6 において、薄明視下の Spatiotopic 条件でプライミングの効果が消失した条件では、明所視下や暗所視下では正のプライミングが観察された (図 3.21)。Yoshimoto and Takeuchi (2013) によると、刺激の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約 2 倍と低い条件では負のプライミングが観察されやすくなるため、図 3.21 に示した条件で刺激の輝度コントラストを減じることにより、薄明視下においても負のプライミングが Retinotopic 条件か Spatiotopic 条件において観察されるようになると考えられる。

#### 3.6.2 方法

##### 視覚刺激

基本的には実験 6 と同じ装置、刺激を用いた。ただし、実験 7 では、輝度は薄明視に相当する  $0.062 \text{ cd/m}^2$  のみ検討した。プライム刺激の持続時間は 167 ms か 1000 ms とした。刺激の速度は、プライム刺激の持続時間が 167 ms の時に  $6^\circ/\text{s}$  とし、1000 ms の時に  $4^\circ/\text{s}$  とした。これは、実験 6 において、明所視下や暗所視下では Spatiotopic 条件で正のプライミングが観察され、薄明視下ではプライミングの効果が消失した条件であった (図 3.21)。刺激の輝度コントラストは、50%か 15%とした。薄明視における全参加者の運動方向弁別輝度コントラスト閾の平均は 4.48% ( $SD = 0.63\%$ ) であったため (3.5.2 節)、50%の輝度コントラストは閾値の約 11 倍に相当し、15%の輝度コントラストは閾値の約 3 倍に相当した。これは Yoshimoto and Takeuchi (2013) において、プライム刺激の持続時間や速度といったパラメータによって正負のプライミング効果が切り替わった輝度コントラスト (閾値の約 8 倍) と、他のパラメータに依存せず負のプライミングが観察されやすくなった輝度コン



トラスト（閾値の約 2 倍）に近い値であった。

## 手続き

参加者は実験 6 と同じであった。実験開始後、まずはビープ音とともに凝視点が 1.5 s 提示され、その後プライム刺激が提示された。プライム刺激のオフセット後、Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件では凝視点が画面上方に移動したため、参加者はサッカ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を回答した。実験 6 と同様、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 (サッカードを行うセッション: Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件, サッカードを行わないセッション: Full 条件と Unmatched 条件) × プライム刺激とテスト刺激の ISI 5 通り × プライム刺激の運動方向 2 通り × 繰り返し数 8 回の 160 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、プライム刺激の持続時間、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、プライム刺激の持続時間と速度の組み合わせ 2 通りと輝度コントラスト 2 通りについて、サッカードを行うセッションと行わないセッションを 2 セッションずつランダムな順番で実施した (計 16 セッション)。したがって、各参加者とも各実験条件につき 32 試行実施した。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。

### 3.6.3 結果

実験 6 と同様に、Retinotopic 条件と Spatiotopic 条件においては、各参加者とも凝視点の移動に伴いサッカードを行っていたことを確認した。プライム刺激のオフセットからサッカード終了時の時間は 187~331ms の範囲にあり、テスト刺激のオンセットより前にサッカードを終えていた。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 3.8%であり、そのデータは以下の解析から除外した。

実験 7 で得られた参加者 4 名の結果を図 3.22 と図 3.23 に、その平均を図 3.24 にそれぞれ示す。比較のため、輝度コントラストが 100%の時に薄明視下で得られた結果（図 3.19～3.21）を併せて示す。プライム刺激の持続時間が 167 ms で速度が 6 %s 時に得られた結果を図 3.22 と図 3.24A に、プライム刺激の持続時間が 1000 ms で速度が 4 %s の時に得られた結果を図 3.23 と図 3.24B にそれぞれ示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI 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。図 3.24 におけるエラーバーは 95%信頼区間を示す。参加者間で同様の傾向がみられたため、参加者 4 名の結果の平均を以下の解析に用いた。

Retinotopic 条件においては、輝度コントラストが 15%の条件で負のプライミングが観察され、それよりも高い輝度コントラスト条件では、得られた結果の 95%信頼区間から推定されるように、プライミングの効果はみられなかった。Full 条件においては、輝度コントラストが 15%の条件では Retinotopic 条件と同様に負のプライミングが観察されたが、それよりも高い輝度コントラスト条件では正のプライミングが観察された。Spatiotopic 条件や Unmatched 条件では、得られた結果の 95%信頼区間から推定されるように、どの輝度コントラスト条件においてもプライミングの効果はみられなかった。正負いずれかのプライミング効果が生じた条件においては、プライム刺激とテスト刺激の ISI が長くなるにつれプライミングの効果が徐々に弱まり、50%に収束する傾向にあった。

薄明視下の環境座標系において、視覚運動プライミングの効果が刺激の輝度コントラストやプライム刺激とテスト刺激の ISI により異なるかを検討するため、Spatiotopic 条件で得られたデータを用い、輝度コントラストと ISI を要因とする 2 要因分散分析を行った。プライム刺激の持続時間を 167 ms とし、速度を 6 %s とした条件で得られた結果（図 3.24A）について 2 要因分散分析を行ったところ、輝度コントラストの主効果 ( $F(2, 6) = 2.62, n.s.$ ) および ISI の主効果 ( $F(4, 12) = 0.68, n.s.$ ) いずれも有意ではなかった。輝度コントラストと ISI の交互作用も有意ではなかった ( $F(8, 24) = 0.60, n.s.$ )。同様に、プライム刺激の

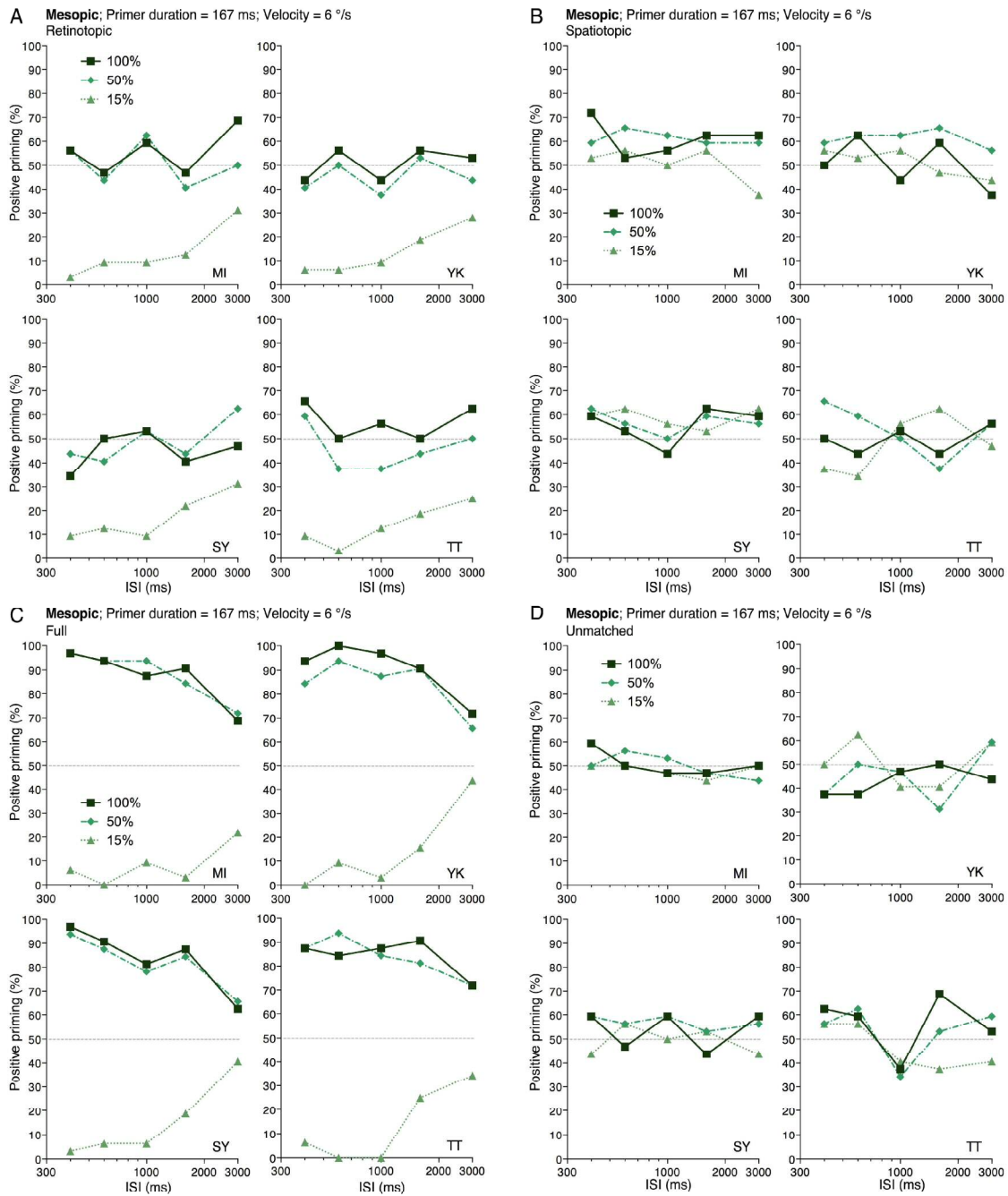


図 3.22 実験 7 における参加者 4 名の結果

プライム刺激の持続時間が 167 ms で速度が 6 %/s の時に、薄明視下においてテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。輝度コントラストは 3 条件 (15%, 50%, 100%) とした。100%コントラスト条件の結果は図 3.19 からの再掲である。(A) Retinotopic 条件, (B) Spatiotopic 条件, (C) Full 条件, (D) Unmatched 条件。

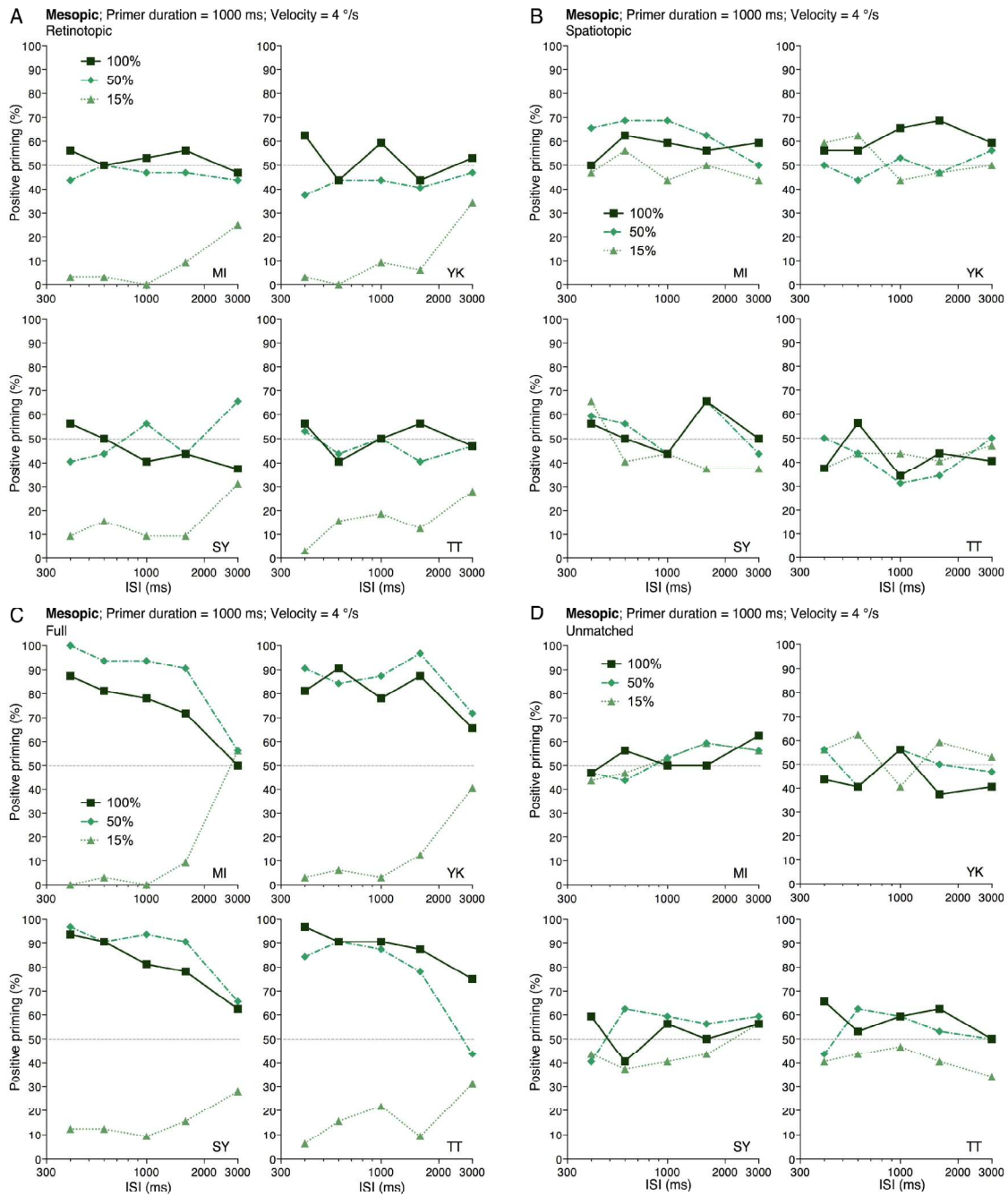


図 3.23 実験 7 における参加者 4 名の結果

プライム刺激の持続時間が 1000 ms で速度が 4 °/s の時に、薄明視下においてテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。輝度コントラストは 3 条件 (15%, 50%, 100%) とした。100%コントラスト条件の結果は図 3.20 からの再掲である。(A) Retinotopic 条件, (B) Spatiotopic 条件, (C) Full 条件, (D) Unmatched 条件。

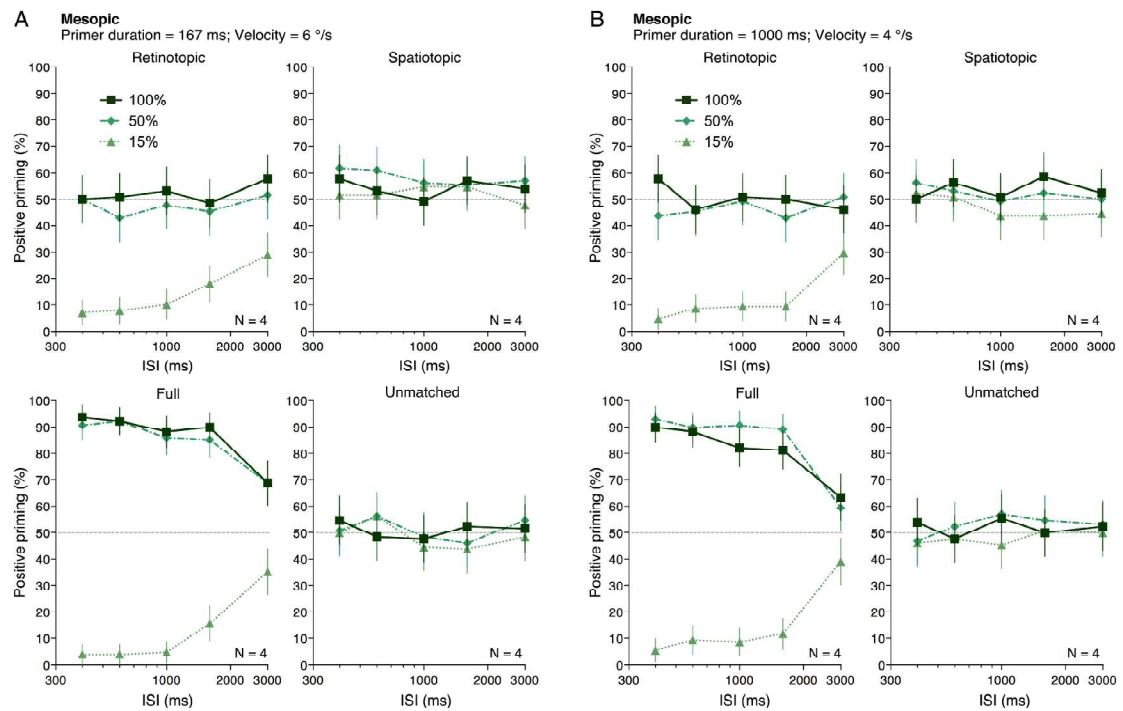


図 3.24 実験 7 における参加者 4 名の結果の平均

薄明視下において各座標条件 (Retinotopic, Spatiotopic, Full, Unmatched) でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果の平均を示す. 横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し, 縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す. エラーバーは 95% 信頼区間を示す. 輝度コントラストは 3 条件 (15%, 50%, 100%) とした. 100% コントラスト条件の結果は図 3.21 からの再掲である. (A) プライム刺激の持続時間は 167 ms とし, 速度は 6 °/s とした条件, (B) プライム刺激の持続時間は 1000 ms とし, 速度は 4 °/s とした条件.

持続時間を 1000 ms とし、速度を 4 %s とした条件で得られた結果 (図 3.24B) について 2 要因分散分析を行ったところ、輝度コントラストの主効果 ( $F(2, 6) = 2.05, n.s.$ ) および ISI の主効果 ( $F(4, 12) = 0.95, n.s.$ ) いずれも有意ではなかった。輝度コントラストと ISI の交互作用も有意ではなかった ( $F(8, 24) = 0.81, n.s.$ )。

#### 3.6.4 考察

Yoshimoto and Takeuchi (2013) において、刺激の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 2 倍と低い条件では負のプライミングが観察されやすくなることを示したように、薄明視下で刺激の輝度コントラストが 15% (閾値の約 3 倍) と低い条件では、負のプライミングが観察されるようになった。ただし、負のプライミングが観察されたのは Retinotopic 条件においてであり、Spatiotopic 条件では輝度コントラストに関わらずプライミングの効果は消失した。この結果は、薄明視においては環境座標系が構築されないという仮説を支持する。また、輝度コントラストの操作によりもたらされた負のプライミングが Retinotopic 条件で観察されたことは、負のプライミングの誘発に關与する運動検出機構は輝度レベルに依存せず一貫して網膜座標系で機能するという仮説を支持する。

### 3.7 実験 8. 薄明視下の環境座標系におけるサッカードの影響

#### 3.7.1 目的

実験 8 では、実験 6 でみられた薄明視下の Spatiotopic 条件におけるプライミング効果の消失がサッカードによるものかを検討するため、実験 5 の方法を踏襲し、Full 条件でテスト刺激の運動方向を判断する前にサッカードを行った。薄明視においてサッカードが原因でプライミングの効果が消失したのであれば、Full 条件でサッカードを行うことでプライミングの効果が消失すると考えられる。

また、暗所視下の Spatiotopic 条件におけるプライミング効果の生起の遅延がサッカードによるものか、併せて検討した。実験 6 から、暗所視下でも明所視下と同様に Spatiotopic 条件において正のプライミングが観察されたが、いずれもプライム刺激とテスト刺激の ISI が 400 ms と短い条件ではプライミングの効果はみられなかった。Full 条件では ISI が 400 ms の条件で正のプライミングが顕著に観察されたことから、Spatiotopic 条件ではサッカードが原因で ISI が短い時にプライミングの効果が弱まった可能性がある。なお、明所視に関してはこの可能性について実験 5 で検討したため、実験 8 では検討しなかった。

#### 3.7.2 方法

##### 視覚刺激

基本的には実験 6 と同じ装置、刺激を用いた。実験 8 では、実験 5 と同様にプライム刺激のオフセット後すぐに凝視点が画面上方へ垂直に移動したが、テスト刺激のオンセットより前に再び元の位置に戻った。ISI を挟んだ後、テスト刺激がプライム刺激と網膜上も画面上も同じ位置に提示された (図 3.10)。参加者は凝視点の移動に合わせて 2 回サッカードを行った。そのため、プライム刺激とテスト刺激の位置関係は実験 6 の Full 条件 (図 3.1B) と同じであった。プライム刺激の持続時間は 167 ms か 1000 ms とした。刺激の速度は、プライム刺激の持続時間が 167 ms の時に 6°/s とし、1000 ms の時に 4°/s とした。輝度コン

トラストは 100%とした。これは実験 6 において、明所視下や暗所視下では Spatiotopic 条件で正のプライミングが観察され、薄明視下ではプライミングの効果が消失した条件であった (図 3.21)。明所視においては、Full 条件でサッカードを 2 回行うことによるプライミング効果への影響について実験 5 で検討したため、実験 8 では、輝度は薄明視に相当する  $0.062 \text{ cd/m}^2$  か、暗所視に相当する  $0.00062 \text{ cd/m}^2$  とした。その他のパラメータは実験 6 と同じであった。

### 手続き

参加者は実験 6 と同じであった。実験開始後、まずはビープ音とともに凝視点が 1.5 s 提示され、その後プライム刺激が提示された。プライム刺激のオフセット後、凝視点が画面上方に移動し、そのまま 200 ms 提示された後でまた元の位置に戻った。参加者は凝視点の移動に合わせて 2 回サッカードを行うことにより、最初の注視位置から目を離した後、すぐにまた元の位置を注視した。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を回答した。1 セッションは、プライム刺激とテスト刺激の ISI 5 通り × プライム刺激の運動方向 2 通り × 繰り返し数 8 回の 80 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、プライム刺激の持続時間と速度は一定であった。各参加者とも、プライム刺激の持続時間と速度の組み合わせ 2 通りについて、2 条件の輝度下で 2 セッションずつ実施した (計 8 セッション)。したがって、各参加者とも各実験条件につき 32 試行実施した。実験は暗所視条件から薄明視条件の順に実施し、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。

### 3.7.3 結果

各参加者とも凝視点の移動に伴いサッカードを 2 回行っていたことを確認した。プライム刺激のオフセットから 2 回目のサッカード終了時の時間は、薄明視下では 287~523 ms



の範囲に、暗所視下では 415～673 ms の範囲にそれぞれ収まっていた。いずれの範囲も、実験 5 の明所視下のもの (242～485 ms) に比べ長かった (3.4.3 節)。これは、輝度の低下に伴いサッカードの潜時が長くなったことによるものと考えられる (Doma & Hallett, 1988)。薄明視下と暗所視下では、プライム刺激とテスト刺激の ISI が 400 ms の条件で 2 回目のサッカードを終えることがほとんどできなかった。そのため、ISI が 400 ms の条件は以下の解析から除外した。また暗所視下においては、ISI が 600 ms の条件で 2 回目のサッカードが終わらなかった試行は全参加者を通じて 18.3 %であった。実験中に参加者の注視位置が凝視点から 1.5°以上外れた試行は全体の 3.7%であった。以上のデータは、以下の解析から除外した。

#### 薄明視下におけるサッカードの影響

実験 8 で得られた参加者 4 名の結果とその平均を図 3.25 と図 3.26 にそれぞれ示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI 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。比較のため、サッカードを行わなかった実験 6 の Full 条件の結果を併せて示す。図 3.26 におけるエラーバーは 95%信頼区間を示す。参加者間で同様の傾向がみられたため、以下の解析には参加者 4 名の結果の平均を用いた。

Full 条件において、プライム刺激とテスト刺激の ISI が短い条件でサッカードを行うことにより視覚運動プライミングの効果が弱まるかを検討するため、サッカードと ISI を要因とする 2 要因分散分析を行った。実験 6 の Full 条件からは、実験 8 と対応する条件 (ISI : 600, 1000, 1600, 3000 ms) で得られたデータのみ分析に用いた。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  $\eta^2_G$  を報告した。薄明視下において、プライム刺激の持続時間を 167 ms とし、速度を 6 %/s とした条件で得られた結果 (図 3.26A) について 2 要因分散分析を行ったところ、サッカードの主効果は有意ではなかったが ( $F(1, 3) = 0.24, n.s.$ )、ISI の主効果は有意であった ( $F(3, 9) = 73.40, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.75$ )。サッカードと ISI の交互作用は有意ではなかった ( $F(3, 9) = 0.29, n.s.$ )。同様に、プライム刺激の持続時間

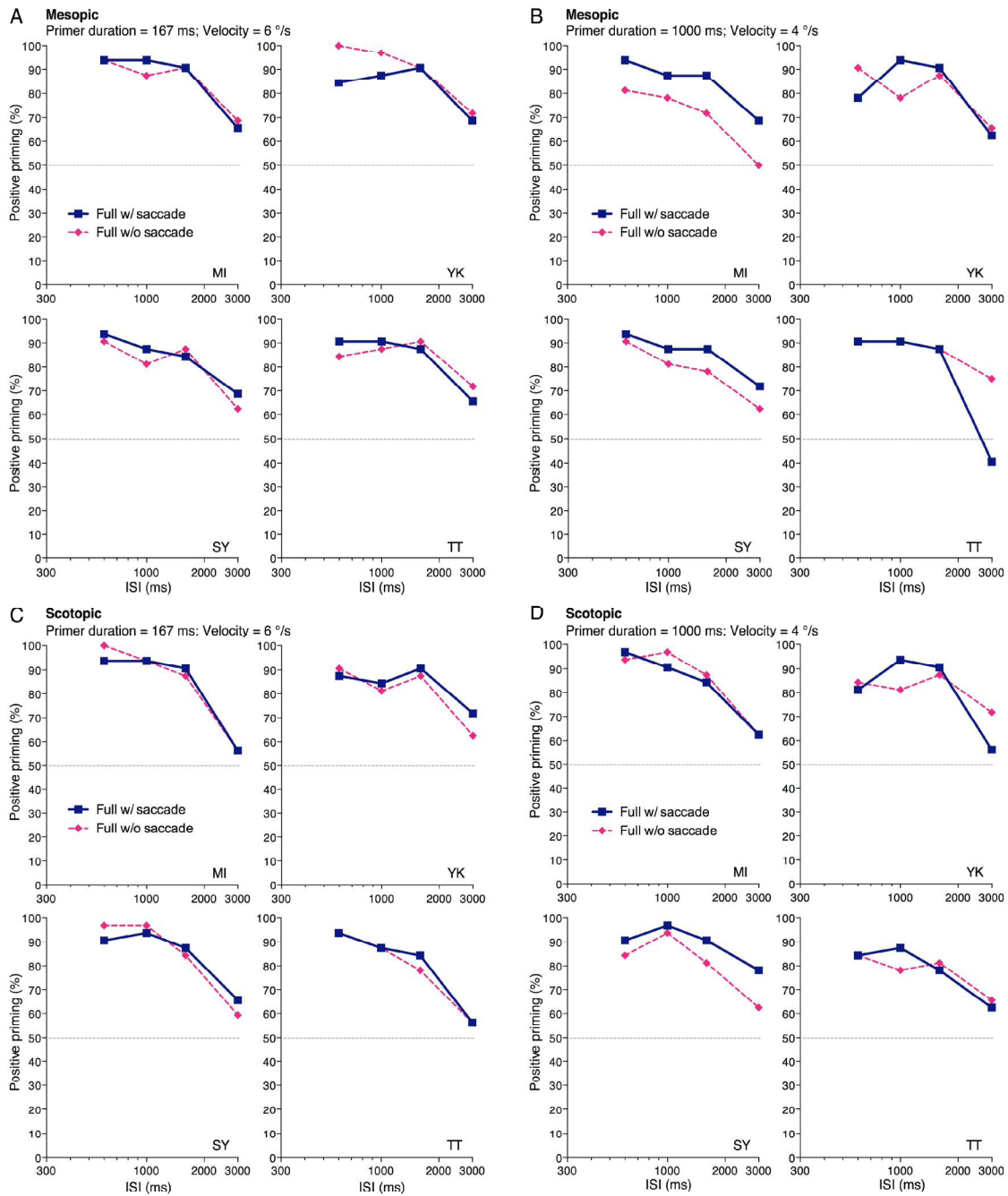


図 3.25 実験 8 における参加者 4 名の結果

テスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。輝度コントラストは 100%であった。サッカードを行わない Full 条件の結果は図 3.19, 図 3.20 からの再掲である。(A, B) 薄明視条件, (C, D) 暗所視条件。(A, C) プライム刺激の持続時間は 167 ms とし、速度は 6 %/s とした条件, (B, D) プライム刺激の持続時間は 1000 ms とし、速度は 4 %/s とした条件。

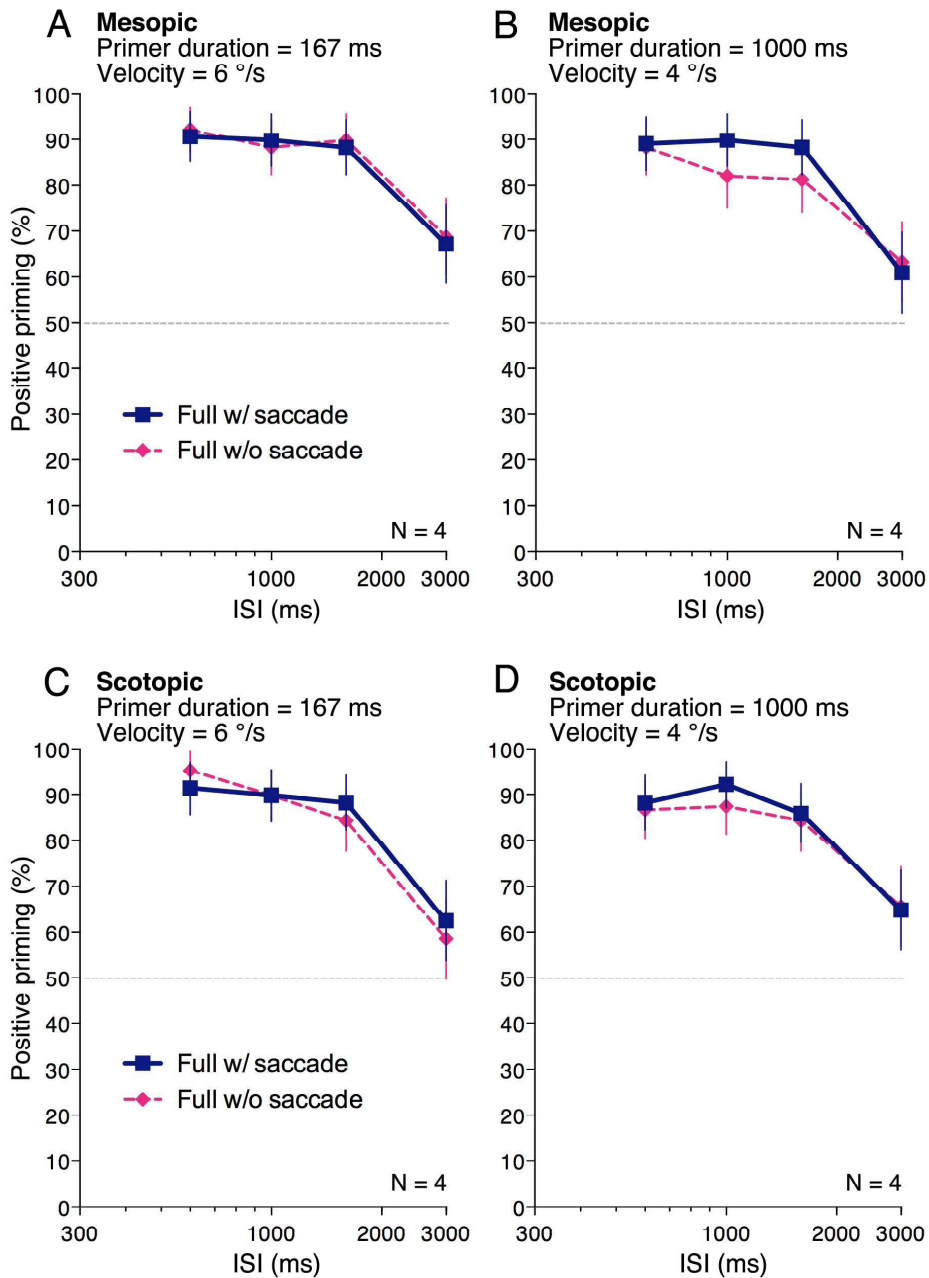


図 3.26 実験 8 における参加者 4 名の結果の平均

テスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果の平均を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。エラーバーは 95%信頼区間を示す。輝度コントラストは 100%とした。サカドを行わない Full 条件の結果は図 3.21 からの再掲である。(A, B) 薄明視条件, (C, D) 暗所視条件。(A, C) プライム刺激の持続時間は 167 ms とし、速度は 6 °/s とした条件, (B, D) プライム刺激の持続時間は 1000 ms とし、速度は 4 °/s とした条件。

を 1000 ms とし、速度を 4 °/s とした条件で得られた結果 (図 3.26B) について 2 要因分散分析を行ったところ、サッカードの主効果は有意ではなかったが ( $F(1, 3) = 0.78, n.s.$ ), ISI の主効果は有意であった ( $F(3, 9) = 36.13, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.72$ ). サッカードと ISI の交互作用は有意ではなかった ( $F(3, 9) = 1.03, n.s.$ ).  $\eta^2_G$  の値から、いずれの条件においても ISI の主効果の効果量は大きいと言える。

### 暗所視下におけるサッカードの影響

薄明視下と同様の解析を暗所視下でも行った。暗所視下において、プライム刺激の持続時間を 167 ms とし、速度を 6 °/s とした条件で得られた結果 (図 3.26C) について 2 要因分散分析を行ったところ、サッカードの主効果は有意ではなかったが ( $F(1, 3) = 1.63, n.s.$ ), ISI の主効果は有意であった ( $F(3, 9) = 29.24, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.84$ ). サッカードと ISI の交互作用は有意ではなかった ( $F(3, 9) = 0.59, n.s.$ ). 同様に、プライム刺激の持続時間を 1000 ms とし、速度を 4 °/s とした条件で得られた結果 (図 3.26D) について 2 要因分散分析を行ったところ、サッカードの主効果は有意ではなかったが ( $F(1, 3) = 0.87, n.s.$ ), ISI の主効果は有意であった ( $F(3, 9) = 20.21, p < 0.001, \eta^2_G = 0.70$ ). サッカードと ISI の交互作用は有意ではなかった ( $F(3, 9) = 0.30, n.s.$ ). いずれの条件においても ISI の主効果の効果量は大きかった。

### 3.7.4 考察

以上の結果から、薄明視下や暗所視下においても、Full 条件と Spatiotopic 条件におけるプライミング効果の違いがサッカードによるものではないことがわかった。明所視下で同様の実験を行った実験 5 から、この違いの説明として、表象がすぐに形成される環境座標系と表象が形成されるまでに時間の掛かる環境座標系など、時間特性の異なる環境座標系が複数存在しうることが挙げられた (Burr, & Morrone, 2012)。実験 6 において、薄明視下の Spatiotopic 条件ではプライミングの効果は消失し、Full 条件では明所視下や暗所視下と

同様に正のプライミングが観察された。Spatiotopic 条件では表象が形成されるまでに時間の掛かる環境座標系が構築され、Full 条件では表象がすぐに形成される環境座標系が構築されるとすれば、薄明視下では前者の環境座標系が構築されなくなると考えられる。構築されるまでに時間を要する環境座標系がどのような役割を担っているかは明らかでないが、これこそがサッカード前後で物体の位置情報を保持し、課題を行う上で適切な行動を誘導するのであると議論されている (Burr & Morrone, 2012; Zimmermann et al., 2014)。

薄明視において表象の形成に時間の掛かる環境座標系がうまく構築されなくなる原因として、時空間特性の異なる錐体系と桿体系が同時に機能することが考えられる。では、薄明視下であっても錐体系あるいは桿体系いずれか一方から視覚入力を受けるような状況下であれば、Spatiotopic 条件においてプライミングの効果が生じるようになるであろうか。この点について、実験 9 で検討した。

### 3.8 実験 9. 環境座標系の構築と錐体・桿体の活性化率の関係

#### 3.8.1 目的

実験 9 では、薄明視下の環境座標系におけるプライミング効果の消失が錐体系と桿体系双方が関与することによるものかを検討するため、刺激の提示位置を操作した。Raphael and MacLeod (2011) によると、薄明視下では網膜偏心率が増加するにつれ桿体の活性化率が高まり、錐体の活性化率は低下する (図 2.1)。錐体系と桿体系が同時に機能する場合に環境座標系でプライミングの効果が消失するのであれば、薄明視下においても桿体系がほぼ単独で機能する視野周辺部に刺激を提示することでプライミングの効果がみられるようになるかと予測される。

#### 3.8.2 方法

##### 視覚刺激

基本的には実験 6 と同じ装置、刺激を用いた。ただし、実験 9 では Spatiotopic 条件のみを用いた (図 3.1A, 図 3.2)。刺激の偏心率は  $6.7^\circ$  か  $10.0^\circ$  とした。ここで、偏心率は凝視点とプライム刺激 (あるいはテスト刺激) の中心間距離を指す。したがって、実験参加者は凝視点の移動に伴い  $13.3^\circ$  か  $20.0^\circ$  上方にサックードを行った。プライム刺激の持続時間は  $167\text{ ms}$  か  $1000\text{ ms}$  とした。刺激の速度は、プライム刺激の持続時間が  $167\text{ ms}$  の時に  $6\%$  とし、 $1000\text{ ms}$  の時に  $4\%$  とした。輝度コントラストは  $100\%$  とした。これは実験 6 において、明所視下や暗所視下では Spatiotopic 条件で正のプライミングが観察され、薄明視下ではプライミングの効果が消失した条件であった (図 3.21)。その他のパラメータは実験 6 と同じであった。

##### 手続き

実験 6 の参加者の内、SY と TT が実験 9 に参加した。実験開始後、まずはビーブ音とと

もに凝視点が 1.5 s 提示され、その後プライム刺激が提示された。プライム刺激のオフセット後、凝視点が画面上方に移動したため、参加者はサッカードにより注視位置を変更した。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を回答した。1セッションは、プライム刺激とテスト刺激の ISI 5 通り×プライム刺激の運動方向 2 通り×繰り返し数 8 回の 80 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、プライム刺激の持続時間、速度、および刺激の偏心度は一定であった。各参加者とも、プライム刺激の持続時間と速度の組み合わせ 2 通りと、刺激の偏心度 2 通りについて、3 通りの輝度条件下でそれぞれ 2 セッションずつ実施した（計 24 セッション）。したがって、各参加者とも各実験条件につき 32 試行実施した。実験は暗所視条件、薄明視条件、明所視条件の順に実施し、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。

### 3.8.3 結果

各参加者とも凝視点の移動に伴いサッカードを行っていたことを確認した。プライム刺激のオフセットからサッカード終了時の時間は、凝視点の移動距離が  $13.3^\circ$  の条件と  $20.0^\circ$  の条件を通じ 203~378ms の範囲にあった。したがって、各参加者ともテスト刺激のオンセットより前にサッカードを終えていた。実験中、参加者の視線位置が凝視点から  $1.5^\circ$  以上外れた試行は全体の 2.1% であり、そのデータは以下の解析から除外した。

実験 9 で得られた参加者 2 名の結果の内、プライム刺激の持続時間が 167 ms で速度が  $6^\circ/s$  の条件で得られた結果を図 3.27 に、プライム刺激の持続時間が 1000 ms で速度が  $4^\circ/s$  の条件で得られた結果を図 3.28 にそれぞれ示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI 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。比較のため、刺激の偏心度を  $3.3^\circ$  とした実験 6 の Spatiotopic 条件の結果（図 3.19, 図 3.20）を併せて示す。各参加者とも、刺激の偏心度が  $3.3^\circ$  の条件では薄明視下でプライミングの効果がみられず、50% に収

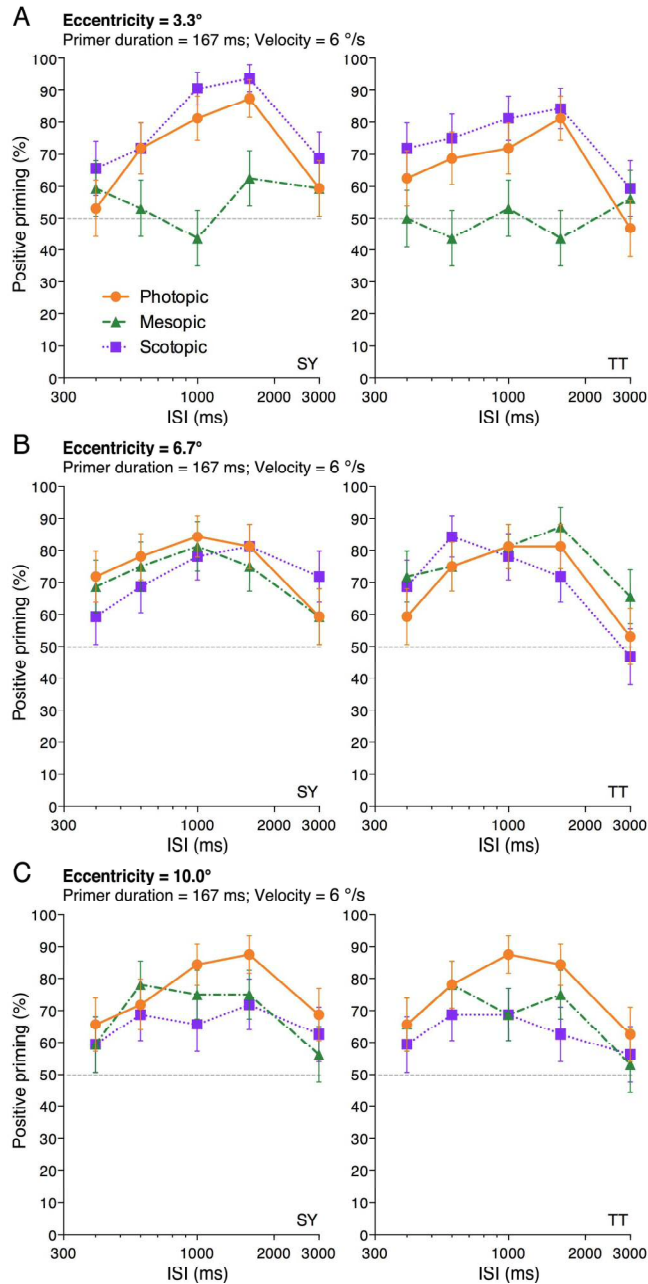


図 3.27 実験 9 における参加者 2 名の結果

プライム刺激の持続時間が 167 ms、速度が 6 °/s の時に、3 条件の輝度レベル下（明所視、薄明視、暗所視）において、Spatiotopic 条件でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 2 名の結果の平均を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。エラーバーは標準誤差 ( $\pm 1\text{SEM}$ ) を示す。輝度コントラストは 100% とした。(A) 刺激の偏心度 (eccentricity) が 3.3° の条件 (図 3.19 からの再掲)、(B) 刺激の偏心度が 6.7° の条件、(C) 刺激の偏心度が 10.0° の条件。



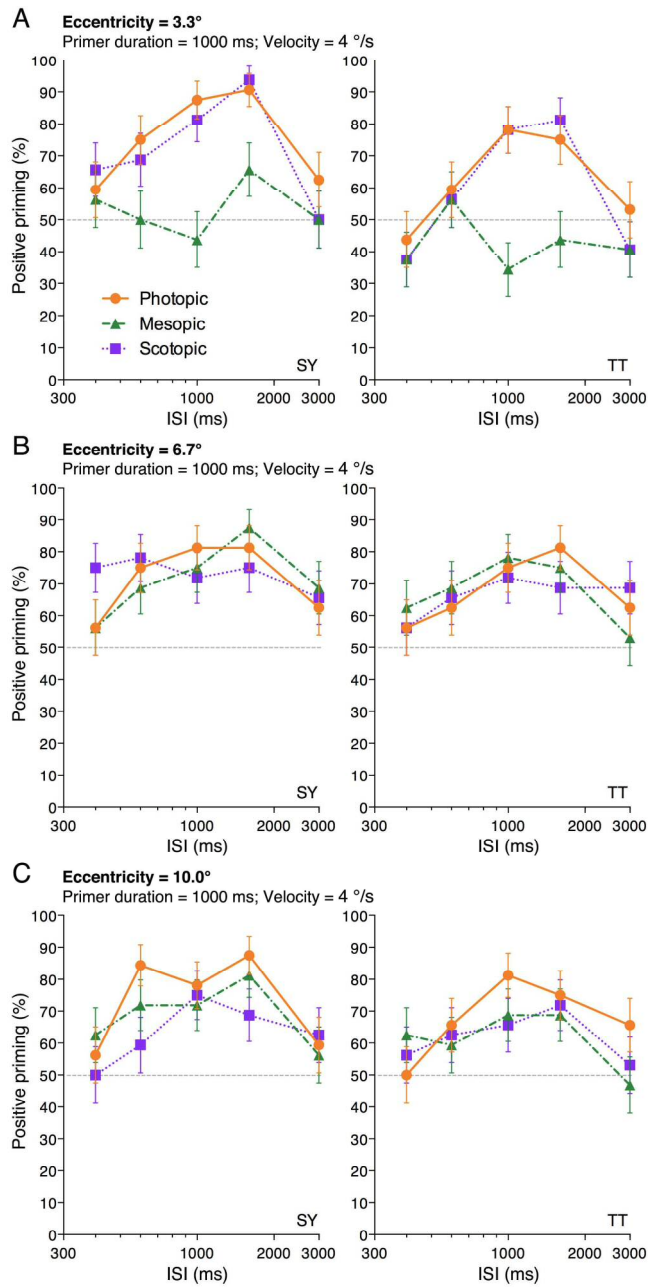


図 3.28 実験 9 における参加者 2 名の結果

プライム刺激の持続時間が 1000 ms、速度が 4 %/s の時に、3 条件の輝度レベル下（明所視，薄明視，暗所視）において，Spatiotopic 条件でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 2 名の結果の平均を示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激の ISI を示し，縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。エラーバーは標準誤差 ( $\pm 1\text{SEM}$ ) を示す。輝度コントラストは 100% とした。(A) 刺激の偏心度 (eccentricity) が  $3.3^\circ$  の条件 (図 3.20 からの再掲)，(B) 刺激の偏心度が  $6.7^\circ$  の条件，(C) 刺激の偏心度が  $10.0^\circ$  の条件。

束する傾向にあったが、偏心度が 6.7°や 10.0°の条件では、予測したように薄明視においても明所視下や暗所視下と同様に正のプライミングが高い頻度で観察される傾向がみられた。

#### 3.8.4 考察

Raphael and MacLeod (2011) から、薄明視下では網膜偏心度が増加するにつれ桿体の活性化率が高まり、錐体の活性化率は低下することが推定されている (図 2.1)。薄明視において、プライム刺激とテスト刺激の偏心度の増加に伴いプライミングの効果が生じるようになったことは、暗所視下のように主に桿体経路を介した情報処理が行われたためであると考えられる。このことは、薄明視下の Spatiotopic 条件におけるプライミング効果の消失は、時空間特性の異なる錐体系と桿体系が同時に機能することにより、表象の形成に時間の掛かる環境座標系の構築に必要な情報統合が不完全になることによるという仮説を支持する。

ヒト脳機能イメージングを用いた研究から、少なくとも V1 においては錐体由来の入力情報と桿体由来の入力情報は区別されるが、MT においては区別されないことが報告されている (Hadjikhani & Tootell, 2000)。3.4 節で述べたように、MT においては環境座標系に選択的な BOLD 反応がみられる一方で、V1 では網膜座標系に選択的な BOLD 反応がみられることが報告されていることから (Crespi et al., 2011; d'Avossa et al., 2007)、表象が形成されるまでに時間の掛かる環境座標系の構築に必要な情報統合は、視覚入力が V1 から MT に達するまでのどこかの段階で行われると考えられる。薄明視下では、初期視覚野において錐体経路を介した入力情報と桿体経路を介した入力情報が分離して投射されることにより、この情報統合が不完全となるのであろう。

ところで、いずれの参加者においても、刺激の偏心度が 10.0°の条件では薄明視下と暗所視下においてプライミングの効果がやや弱まる傾向がみられた。正のプライミングの誘発に関与する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、刺激の目立った特徴が空間上のどこに位置するかを正確に捕捉

することが重要であると考えられている (3.1.2 節). 空間上の位置情報に関する正確さは, 低輝度レベル下では低下するため (Livingstone & Hubel, 1994), 薄明視下や暗所視下では特徴追跡機構の働きが弱まり, 正のプライミングが観察されにくくなる可能性がある. 刺激が提示される偏心度が大きい条件で薄明視下や暗所視下において正のプライミングの知覚頻度が低下したことは, そのためであると考えられる. なお, 低輝度レベル下で正のプライミングが観察されにくくなることは, 筆者らの先行研究において実際に確認されている (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013).

### 3.9 第3章のまとめ

第3章では、視野の安定をもたらすメカニズムとして提案されている環境座標系といった高次のシステムが視覚運動の認識に関与する時、その認識に必要な情報統合が錐体系と桿体系双方を介する情報処理により影響されるか、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。まずは明所視において網膜座標系と環境座標系でプライミングの効果を測定したところ、網膜座標系では負のプライミングが観察され、環境座標系では正のプライミングが観察された(図3.14)。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と推定されていることから(Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013)、網膜座標系では低次の運動検出機構が機能し、環境座標系では高次の運動検出機構が機能すると言える。

網膜座標系では、薄明視下や暗所視下でも明所視下と同様に負のプライミングが観察された(図3.18)。これは、網膜座標系では輝度レベルに関わらず低次の運動検出機構により運動知覚が担われていることを示唆する。一方で、環境座標系では、暗所視下では明所視下と同様に正のプライミングが観察されたが、薄明視下ではプライミングの効果が消失した(図3.21)。ただし、薄明視下であっても、桿体がほぼ単独で機能する視野周辺部(Raphael & MacLeod, 2011)に刺激が提示される場合には、明所視下や暗所視下と同様に環境座標系で正のプライミングが観察された(図3.27, 図3.28)。以上の結果から、時空間特性の異なる錐体系か桿体系いずれか一方が機能する場合には、環境座標系が構築され高次の運動検出機構により運動知覚がもたらされるが、錐体系と桿体系が同時に機能する場合には、環境座標系を構築するために必要な情報統合がうまく成立しなくなることが示唆された。

第3章から、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、適切に行動するために必要な環境座標表現が薄明視下ではうまく構築されなくなる可能性が

あることがわかった。これは、第2章(2.4節)で議論したような錐体経路と桿体経路における時間応答特性の違いをはじめ、錐体・桿体間の様々な特性差により環境座標系の構築に要する時空間的な情報統合が起きにくくなるためだと考えられる。錐体系と桿体系という網膜レベルで分離した視覚情報処理過程は、比較的高次の段階における情報統合にまで影響を及ぼすと言える。薄暮時には、このような環境座標表現がうまく構築されないことが原因で運動知覚に関連したパフォーマンスの低下がみられるのかもしれない。しかしながら、ある特別な状況下を除いて薄明視に相当する環境光下で日常生活に支障を来すほどの運動知覚の変容が経験されることはまずない。通常は、薄明視下において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。薄明視においても、何らかの補償するシステムが機能することにより適切な運動知覚がもたらされているのであろう。第4章では、この点について検討した。

## 第4章 薄明視下のポストディクションに基づく運動知覚

### 4.1 目的

第4章では、薄明視下で時間的に先行する視覚情報を利用した情報統合が不完全になるような状況下において、時間的に後続する視覚情報を利用した情報統合により課題を遂行する上で適切な運動知覚が遡及的にもたらされるか明らかにすることを目的とした。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り、視覚刺激を閾下で提示するために利用されることが多い (e.g., Yoshimoto, Imai, Kashino, & Takeuchi, 2014)。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遡及的に行う特性を遡及的推測もしくはポストディクション (postdiction) と呼ぶ。前章まで、薄明視においては、錐体系と桿体系における時間応答特性の違いをはじめとする両系の特性差により環境座標表現がうまく構築されず、その結果、運動知覚に関連した課題におけるパフォーマンスの低下がみられる可能性があることを論じてきた。ただし、そのような経験をする状況は限られており、薄明視下であっても大抵は適切な運動知覚がもたらされているように思われる。これはおそらく、何らかの補償をもたらすシステムが機能しているためであると考えられる。そういったシステムがあるとすれば、それは時間応答特性の異なる錐体系と桿体系が同時に活性化している薄明視下で機能するであろう。4.1.2節で後述するように、視覚系において時間応答特性の異なるサブシステムが同時に機能する時には、ポストディクションに基づく視知覚がもたらされることがある。そこで本章では、薄明視においてもこのようなポストディクションがなされるか、また、それによって薄明視における不完全

な情報統合が補償されるか、その可能性について検討した。

#### 4.1.1 視知覚におけるポストディクション

仮現運動を利用した研究から、明所視においてはポストディクション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ることを示した。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、ポストディクション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得られることが報告されている (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)。Nadasdy and Shimojo (2010) は、仮現運動そのものがポストディクションにより生成された運動印象であると議論している。仮現運動における視覚運動の滑らかな軌跡は、2 フレーム目の刺激が提示されてはじめて知覚されるからである (Shimojo, 2014)。

運動刺激により視知覚が逆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る時、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、ポストディクション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 (Fröhlich 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知覚現象であることが示唆されている (Eagleman & Sejnowski, 2007).

Kamitani and Shimojo (1999) は, TMS により一過性の知覚的暗点を誘発し, その暗点が時間的に前の視覚情報から補完されるか, あるいは時間的に後の視覚情報から補完されるか検討した. その結果, 暗点はそれより後に提示された視覚情報により遡及的に補完されること, すなわちポストディクシオンに基づく視知覚がもたらされることを示した. 例えば, 暗点より時間的に前に提示された刺激が赤色で, それよりも後に提示された刺激が緑色の場合には, 暗点は緑色に観察された. これは色に限ったことではなく, パターン刺激を用いた場合にも同様に遡及的な補完が生じた. 彼らは, 視覚刺激と知覚的暗点が生じる時間間隔から, ポストディクシオンに基づく視知覚は 100~200 ms の時間幅で情報統合が生じた結果もたらされる現象であると結論づけた. ポストディクシオン現象は, 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.

#### 4.1.2 ポストディクシオンに関するメカニズム

ポストディクシオン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. Moutoussis 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, 脳神経活動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.

ポストディクシオン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投射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処理経路と遅い情報処理経路を介する. 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). 逆向性マスクングをはじめ, 視知覚におけるポストディクシオン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, 速い経路と

遅い経路にはそれぞれ 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) が関与することが知られている (Breitmeyer, 1993; Breitmeyer & Ganz, 1976). 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.

2.1.2 節で述べたように, 錐体系と桿体系では時間応答特性が異なることが推定されている (Buck, 2004; Burr & Morrone, 1993; Hess, 1990; Kelly, 1971; MacLeod, 1972; Sharpe & Stockman, 1999; Snowden et al., 1995; Swanson et al., 1987; Walkey et al., 2006). また, Purpura et al. (1988) によると, 桿体経路を介した入力情報は LGN の大細胞層に選択的に投射される (1.1 節). これまでに報告されている視知覚のポストディクシオン現象 (4.1.1 節) 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ける処理がポストディクシオンを引き起こす可能性がある. 第 4 章では, 前章までと同様に視覚運動プライミングを利用し, 薄明視においてポストディクシオンに基づく運動知覚がもたらされるか検討した.

#### 4.1.3 薄明視における遡及的な視覚運動プライミング

1.3 節で述べたように, 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. 第 2 章から第 3 章まで, この特性を利用して特に薄明視における運動知覚がどのように担われているか検討してきた. 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であろう. 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遡及的に生じ, 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遡及的に生じるかを調べることにより, 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考えられる。

## 4.2 実験 10. 遡及的な視覚運動プライミングが生じる薄明視領域の検討

### 4.2.1 目的

実験 10 では、薄明視において時間的に後の運動情報を利用した情報統合により運動知覚が遡及的にもたらされるか検討するため、プライム刺激にテスト刺激が後続する通常の視覚運動プライミングと、テスト刺激にプライム刺激が後続する遡及的な視覚運動プライミングの効果を明所視から薄明視に相当する様々な画面の平均輝度下で測定した。時間的に前の入力情報を利用した情報統合が行われる場合には通常の視覚運動プライミングが観察され、時間的に後で利用可能な入力情報による情報統合が行われる場合には遡及的な視覚運動プライミングが観察されることが考えられる。

### 4.2.2 方法

#### 参加者

実験 1 の参加者は成人女性 4 名 (AM, HM, MM, SY) であった。内 1 名 (SY) は著者であり、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。

#### 装置

基本的には実験 1 と同じ装置を用いた。画面の平均輝度は、42, 3.0, 0.78, 0.21, 0.062, 0.022, 0.0065, 0.0024  $\text{cd/m}^2$  の 8 条件とした。最も明るい 42  $\text{cd/m}^2$  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。実験 1 と同様の方法 (2.2.2 節) により各輝度条件下における参加者の右目の瞳孔径を測定し、網膜照度を算出した。参加者 4 名の瞳孔径と網膜照度、およびその平均を図 4.1 に示す。実験 1 に参加した参加者 (SY) の瞳孔径と網膜照度は、図 2.4 に示したグラフの一部を再掲したものである。各輝度条件下で得られた平均網膜照度の内、 $2.9 \log Td$  (42  $\text{cd/m}^2$ ) と

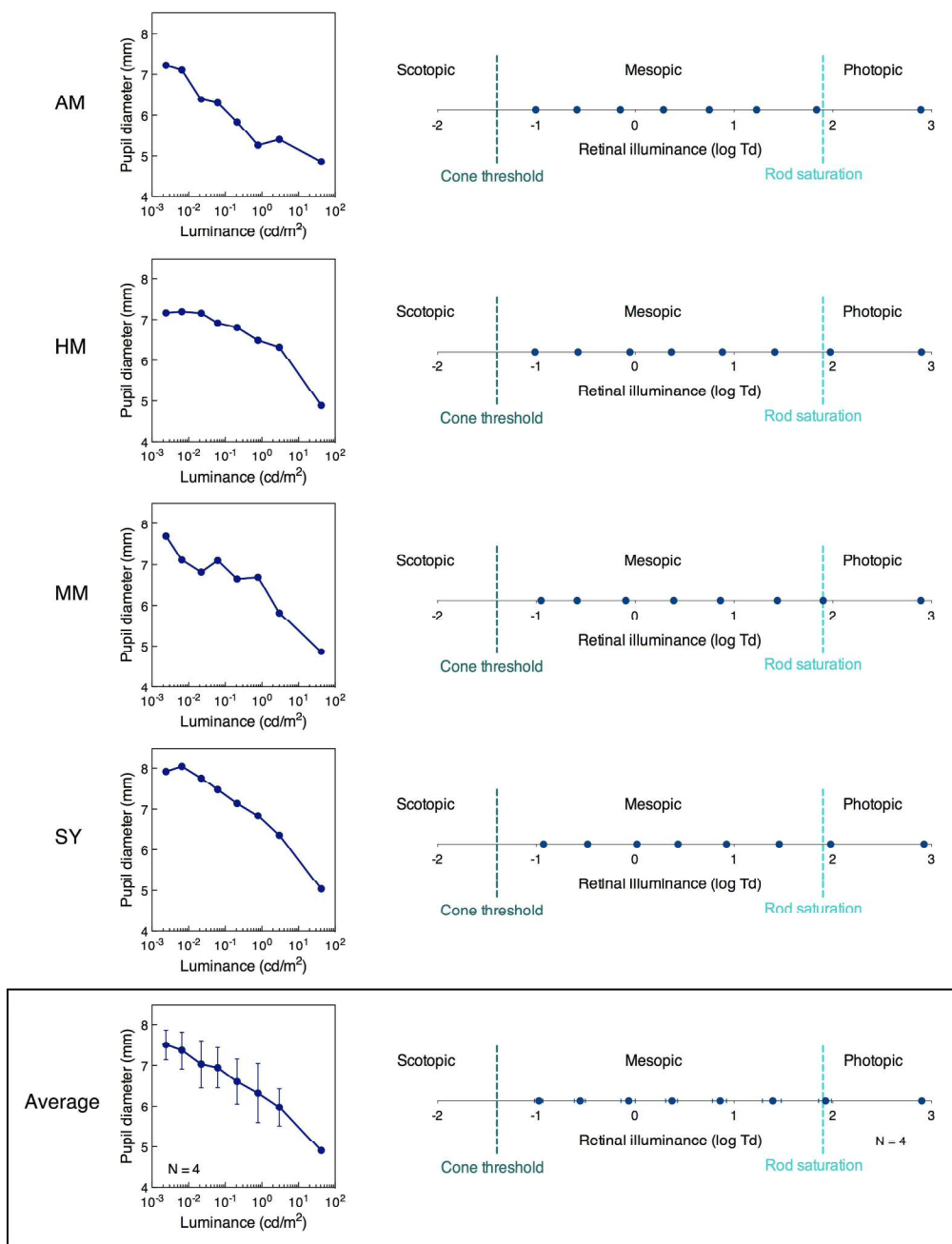


図 4.1 瞳孔径と網膜照度

8 条件の輝度下における参加者 4 名の瞳孔径と網膜照度，およびその平均を示す．瞳孔径のグラフにおいて（左），横軸は平均輝度を示し，縦軸は瞳孔径を示す．エラーバーは標準偏差（ $\pm 1SD$ ）を示す．網膜照度のグラフにおいて（右），横軸は網膜照度を示す．エラーバーは標準偏差（ $\pm 1SD$ ）を示す．Hood and Finkelstein (1986) に基づき，錐体が応答する閾値（cone threshold）と桿体が飽和状態となる網膜照度（rod saturation）をそれぞれ破線で示す．これより，平均網膜照度は明所視 2 条件（2.9, 1.9 log Td），薄明視 6 条件（1.4, 0.86, 0.37, -0.066, -0.56, -0.97 log Td）と推定された．

1.9 log Td (3.0 cd/m<sup>2</sup>) の 2 条件は明所視, 1.4 log Td (0.78 cd/m<sup>2</sup>), 0.86 log Td (0.21 cd/m<sup>2</sup>), 0.37 log Td (0.062 cd/m<sup>2</sup>), -0.066 log Td (0.022 cd/m<sup>2</sup>), -0.56 log Td (0.0065 cd/m<sup>2</sup>), -0.97 log Td (0.0024 cd/m<sup>2</sup>) の 6 条件は薄明視に分類できる. ただし, 輝度が 3.0 cd/m<sup>2</sup> の条件では, 瞳孔の縮瞳量が大きかった参加者 (AM) にとっては薄明視となっていた可能性がある (図 4.1).

実験 1 とは異なり, 実験 10 では網膜照度から暗所視と推定される輝度は用いらなかった. 本節で後述するが, 実験 10 において使用した正弦波格子刺激の空間周波数は 0.75 c/°であり, 前章までの実験で使用したもの (0.5 c/°) よりも高かった. 低輝度下では高空間周波数刺激に対する視認性が低下することが知られているように (Hess et al., 1990), 実験 10 で使用した刺激は, 実験 1 で暗所視に相当した輝度下 (0.00062 cd/m<sup>2</sup>) において視認性が著しく低下し, 課題を行うことが困難であった. そのため, 実験 10 では 0.0024 cd/m<sup>2</sup> を最も低い輝度条件として用いた. 実験 1 において, 0.0024 cd/m<sup>2</sup> では暗所視に相当した 0.00062 cd/m<sup>2</sup> と同様の結果が得られたことから (図 2.8), 実験 10 においても 0.0024 cd/m<sup>2</sup> と暗所視下では結果は変わらないと考えられる.

## 視覚刺激

刺激の模式図と 1 試行の流れを図 4.2 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. プライム刺激としては, 水平方向に移動する垂直正弦波格子を用いた. この正弦波格子パターンは輝度変調刺激であり, その平均輝度は背景輝度と同じであった. 刺激の大きさは 6.0 H° × 3.3 V° とし, エッジをぼかすためにガウス窓をかけた ( $\sigma_s = 0.8^\circ$ ). 運動する正弦波格子刺激を用いたポストディクションに基づく位置知覚に関する先行研究 (Arnold et al., 2007; Chung et al., 2007; Kosovicheva et al., 2014) において, 空間周波数は 0.75 c/°以上と高く設定されていた. ポストディクションに基づく運動知覚における空間周波数の効果はわからないが, 刺激の空間周波数を高くすることで適

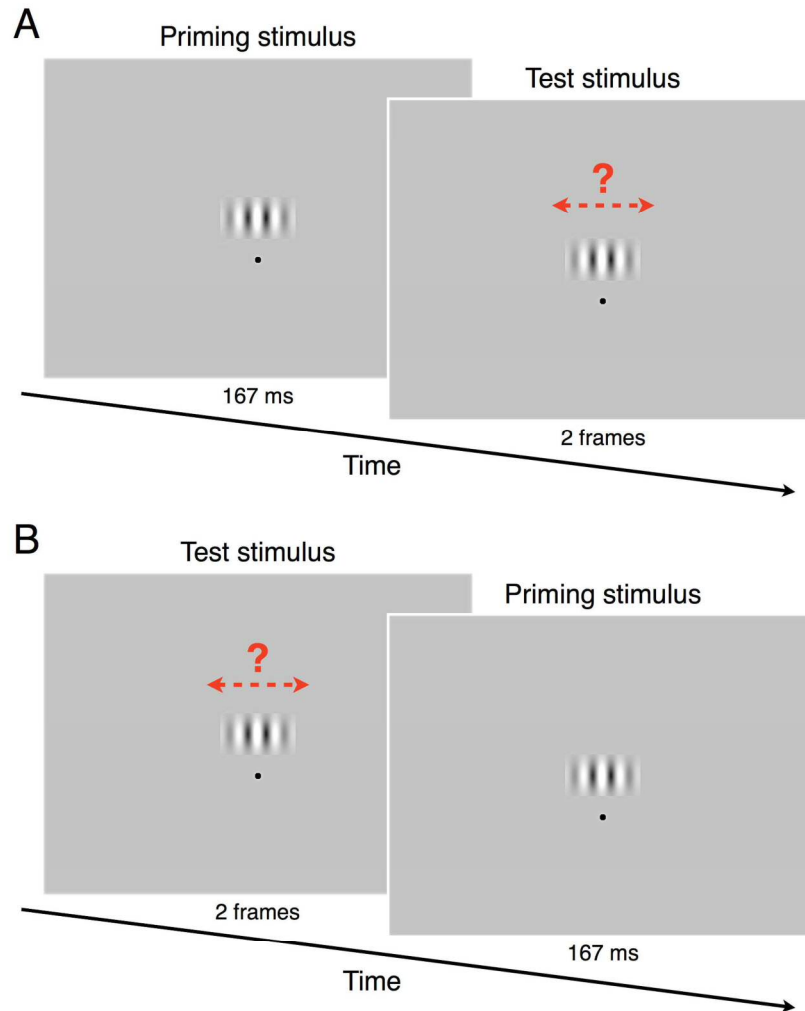


図 4.2 実験 10 における刺激の模式図と 1 試行の流れ

凝視点として、黒いドット（半径  $0.25^\circ$ ）が提示された。プライム刺激の持続時間は  $167\text{ ms}$  とし、テスト刺激は 2 フレーム提示した。刺激の速度は  $6.0\text{ }^\circ/\text{s}$  とし、輝度コントラストは  $100\%$  とした。刺激の偏心度は  $3.3^\circ$  とした。(A) プライム刺激のオフセット後、ISI を挟まずにテスト刺激が提示された (Forward 条件)、(B) テスト刺激のオフセット後、ISI を挟まずにプライム刺激が提示された (Backward 条件)。最後に提示した刺激のオフセット後、参加者はテスト刺激の見かけの運動方向（左右）を回答した。

及的な視覚運動プライミングが生じやすくなる可能性がある。そのため、プライム刺激の空間周波数は  $0.75 \text{ c}^\circ$  とした。これは、前章までの実験で使用した空間周波数 ( $0.5 \text{ c}^\circ$ ) よりも高い空間周波数であったが、明所視においては視覚運動プライミングの効果は空間周波数による影響を受けないことが報告されている (Pinkus & Pantle, 1997)。そのため、少なくとも明所視下では通常の視覚運動プライミングの効果が前章までの結果から大きく逸脱することはないと考えられる。

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  $167 \text{ ms}$  とし、速度は  $6.0 \text{ }^\circ/\text{s}$  (時間周波数では  $3.0 \text{ Hz}$  に相当) とした。輝度コントラストは  $100 \%$  であった。これは、通常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)。2.2.2 節で説明した方法により、各輝度下で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実験 10 の最低輝度条件 ( $0.0024 \text{ cd/m}^2$ ) 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、先行研究 (Kanai & Verstraten, 2005; Pinkus & Pantle, 1997; Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013) と同様、フレーム毎に位相が  $180^\circ$  変化する垂直正弦波格子により見かけの運動方向が曖昧となる多義運動刺激を用いた。ただし、実験 1~9 とは異なり、実験 10 ではテスト刺激を 2 フレームで提示した。明所視下のポストディクシオンに基づく視知覚に関する先行研究から、ポストディクシオンは  $100\sim 200 \text{ ms}$  程度の短い時間幅の中でしか生じないことが推定されている (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  $0.75 \text{ c}^\circ$  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  $125 \text{ ms}$  とした。これは、速度が  $6.0 \text{ }^\circ/\text{s}$



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逆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の間に ISI があると、視覚運動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、上述したようにポストディクシオンに基づく視知覚が生じる時間幅はおよそ 100~200 ms 程度と短い (Arnold et al., 2007; Chung et al., 2007; Eagleman & Sejnowski, 2000, 2007; Kawabe, 2012; Shimojo, 2014)。また、ポストディクシオンによる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ポストディクシオンは生じ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。そこで実験 10 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 は設けなかった。なお、Backward 条件における ISI の効果は Forward 条件とともに実験 13 (4.5 節) で検討した。

凝視点として、半径 0.25°の黒いドットを用いた。ポストディクシオンによる視知覚に関する先行研究 (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、実験 10 においても同様に刺激は周辺視野に提示した (図 4.2)。刺激の偏心度は 3.3°とした。ここで、偏心度は凝視点とプライム刺激 (あるいはテスト刺激) の中心間距離を指す。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。

## 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。実験開始後、まずはビープ音とともに凝視点が 1.5 s 提示された。Forward 条件では、凝視点のオフセット後すぐにプ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 (図 4.2A)。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 を挟まずにプライム刺激が提示された (図 4.2B)。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を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。キー押しによる回答後、次の試行に影響を残さないよう、1 s のインターバルを挟んだ。この間、一様の灰色画面のみ提示し、凝視点を含め刺激は一切提示しなかった。実験中、凝視点が提示されている間は、参加者は常に凝視点を注視するよう教示された。1セッションの試行数は、プライム刺激の運動方向 2 通り×繰り返し 16 回の計 32 試行であった。プ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、輝度およびプ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 (42, 3.0, 0.78, 0.21, 0.062, 0.022, 0.0065, 0.0024 cd/m<sup>2</sup>) 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。

### 4.2.3 結果

参加者の実験遂行時の眼球運動の一例を図 4.3 に示す。実験 1 と同様、各参加者とも瞬きを除き、ほぼ全ての試行で視線位置が凝視点の中心から約 1.5°以内の範囲（図 4.3 の赤枠内）に収まっていた。その範囲を超えて視線位置が大きく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かった。そのため、実験 10 では全データを解析に用いた。

各輝度レベルにおいて、テスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果とその平均を図 4.4 と図 4.5 にそれぞれ示す。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。図 4.5 におけるエラーバーは 95%信頼区間を示す。参加者毎のグラフから、個人差はあるものの、ある輝度条件では Forward 条件における正のプライミングの知覚頻度が減少する一方で Backward 条件における正のプライミングの知覚頻度が増加するなど、基本的には参加者間で同様の傾向がみられた。そのため、以下の解析には参加者 4 名の結果の平均を用いた。

視覚運動プライミングの効果が画面の平均輝度およびプライム刺激とテスト刺激の提示順序（Forward 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  $\eta^2_G$  を報告した。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 ( $F(7, 21) = 30.50, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.75$ )。  $\eta^2_G$  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。

### 4.2.4 考察

明所視 ( $42, 3.0 \text{ cd/m}^2$ ) において、プライム刺激にテスト刺激が後続する Forward 条件（図 4.2A）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;

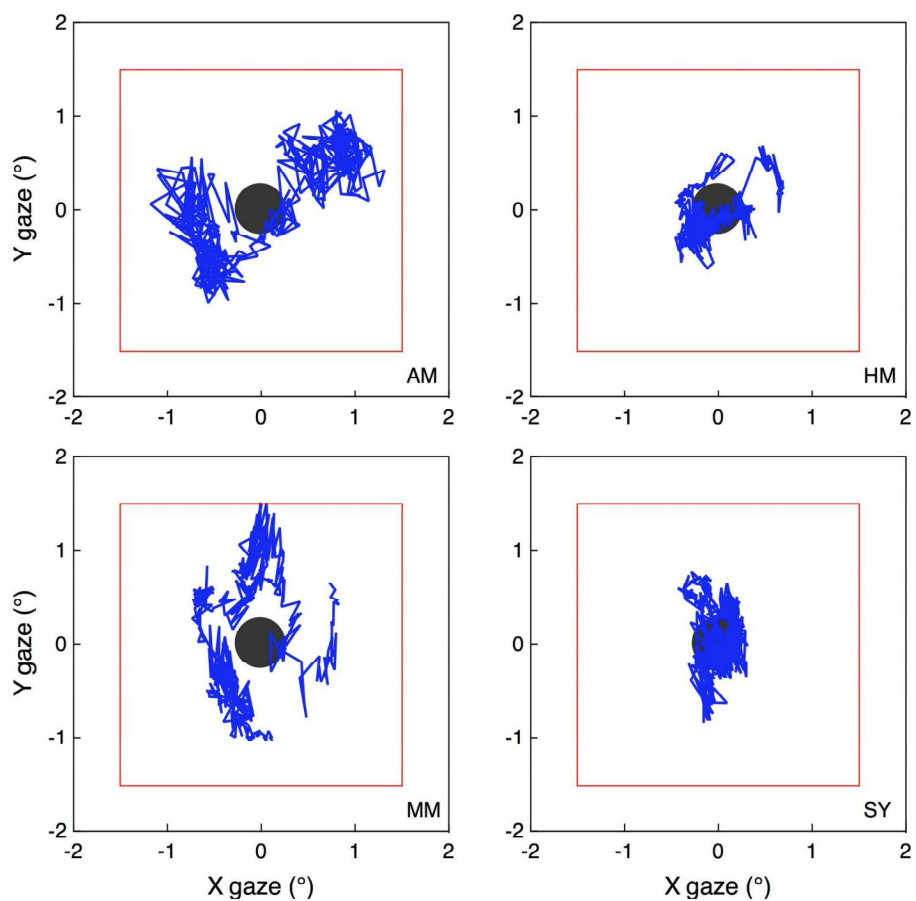


図 4.3 実験遂行時の眼球運動の一例

参加者 3 名の実験遂行時の眼球運動の一例を示す。横軸は水平方向の眼球運動を示し、縦軸は垂直方向の眼球運動を示す。凝視点（半径  $0.25^\circ$ ）の中心を  $0^\circ$  とした。中心から  $1.5^\circ$  の範囲を赤枠で示す。図に示した眼球運動の例は各参加者においてある一試行中に得られたものである。

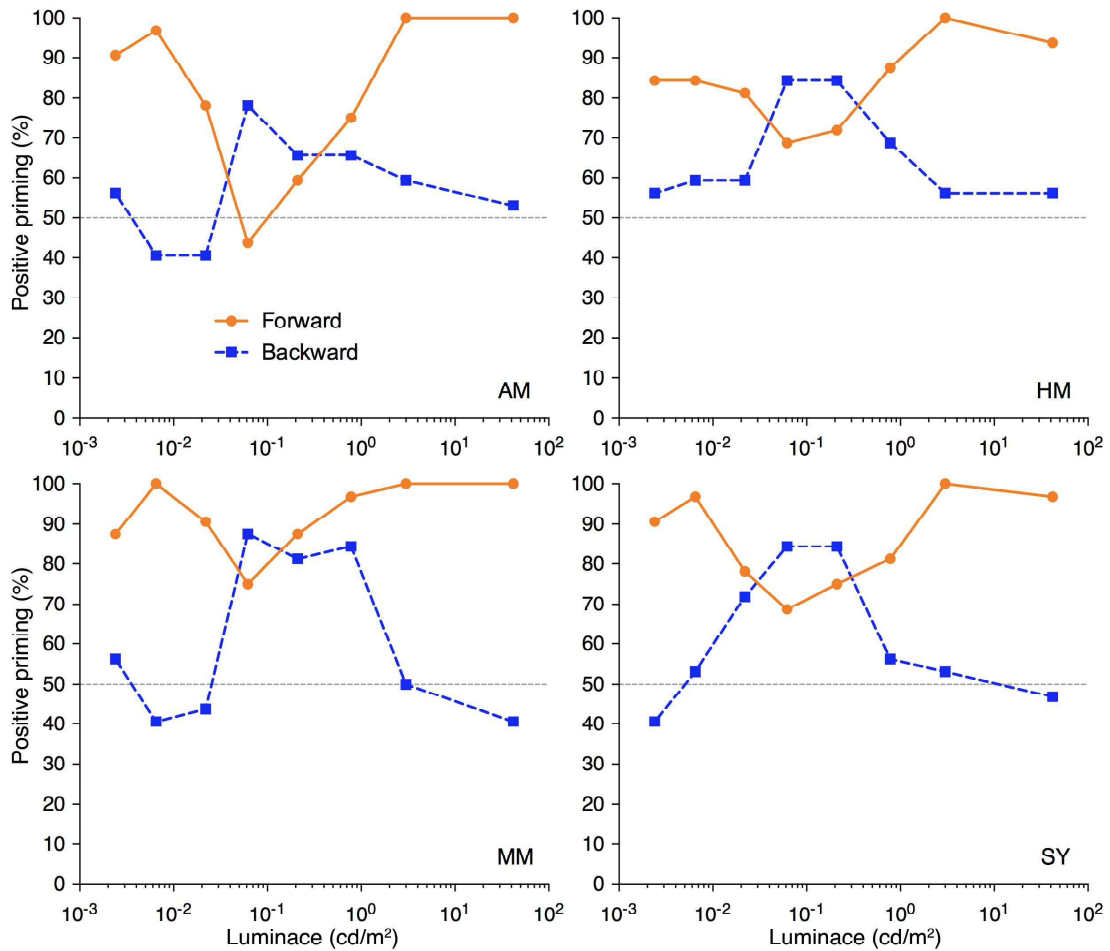


図 4.4 実験 10 における参加者 4 名の結果

Forward 条件と Backward 条件において、8 条件の輝度下でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す。横軸は輝度を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。刺激の速度は 6.0 °/s とし、輝度コントラストは 100% とした。刺激の偏心度は 3.3° とした。

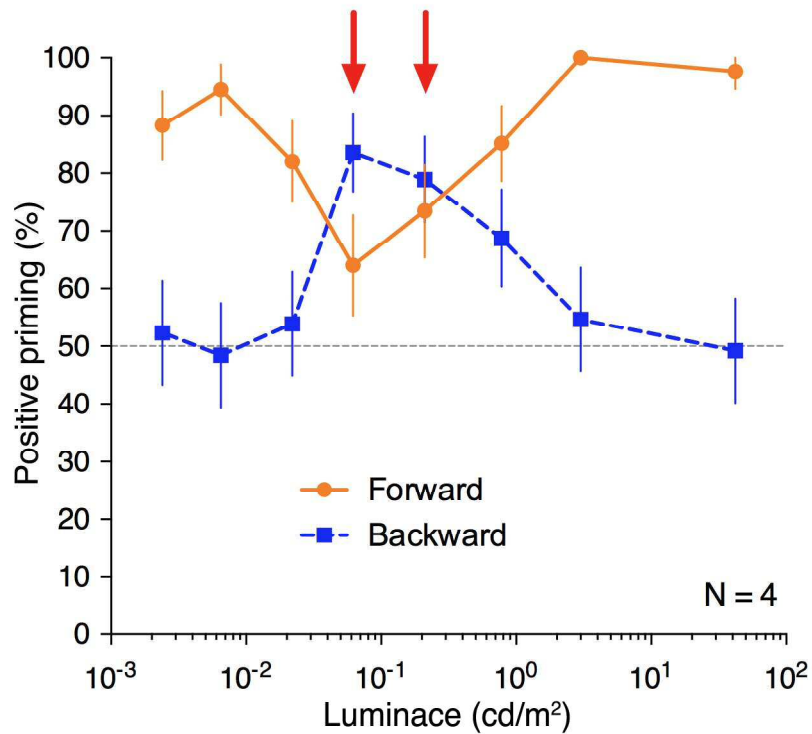


図 4.5 実験 10 における参加者 4 名の結果の平均

Forward 条件と Backward 条件において、8 条件の輝度下でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果の平均を示す。横軸は輝度を示し、縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す。エラーバーは 95%信頼区間を示す。刺激の速度は 6.0 °/s とし、輝度コントラストは 100%とした。刺激の偏心度は 3.3°とした。Forward 条件で正のプライミングの知覚頻度が減少し、Backward 条件で正のプライミングの知覚頻度が増加した輝度 (0.21, 0.062 cd/m<sup>2</sup>) を赤い矢印で示す。

Yoshimoto & Takeuchi, 2013) や前章までの実験において得られた結果から予測された通りである。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 (図 4.2B) 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、 $0.21 \text{ cd/m}^2$  と  $0.062 \text{ cd/m}^2$  の 2 輝度条件 (図 4.5 において赤い矢印で示した輝度条件) では 60~70%程度にまで低下した。これは、プライム刺激とテスト刺激が空間的に離れて提示される条件や、サッカードによる注視位置の変更を伴う環境座標系において、薄明視に相当する輝度下 ( $0.048 \sim 0.062 \text{ cd/m}^2$ ) では視覚運動プライミングの効果が弱まるか消失するという前章までの実験や先行研究 (Yoshimoto & Takeuchi, 2013) で得られた結果と一貫する。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 4.5 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  $0.062 \text{ cd/m}^2$  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。以上の結果は、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可能性があることを示唆する。

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掛かる可能性がある。しかしながら、Backward 条件において正のプライミングが遡及的に観察されたのは、薄明視に相当する輝

度条件の内、 $0.21 \text{ cd/m}^2$ と $0.062 \text{ cd/m}^2$ 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、輝度条件に関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適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。また詳細は次節に譲るが、Backward 条件で正のプライミングが観察された薄明視条件であっても、網膜偏心度によっては適及的なプライミングの効果がみられなかったことから、薄明視下でのみ反応バイアスが生じたわけでもないと考えられる。

実験 10 から、薄明視において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効果が生じるようになるという傾向がみられた。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。 $0.78 \text{ cd/m}^2$ 以上の明るい薄明視下や $0.0065 \text{ cd/m}^2$ 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 4.5)。これは、錐体と桿体の活性化率によるものと考えられる。プライム刺激とテスト刺激が空間的に離れて提示される場合に通常の視覚運動プライミングの効果が消失する薄明視領域を推定した実験 1 においても、プライミングの効果が弱まるか消失した薄明視領域は限られていた(図 2.8)。実験 1 では、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プライミングの効果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プライミングの効果が消失すると結論づけた。同様に、実験 10 において、Forward 条件でプライミングの効果が弱まり、Backward 条件で正のプライミングが観察される傾向が顕著であった薄明視条件は、錐体と桿体の活性化率が同程度であったと考えられる。Forward 条件と Backward 条件で得られた参加者 4 名の結果の平均において、Raphael and MacLeod

(2011) から網膜偏心度が  $5.0^\circ$  の時に各輝度下で推定された錐体と桿体の活性化率をプロ



ットしたものを図 4.6 に示す。これは、Raphael and MacLeod (2011) が錐体と桿体の活性化率を推定した網膜偏心度の内、実験 10 において刺激を提示した位置（凝視点から 3.3° 上方）に最も近い条件のものである。横軸は輝度を示し、左の縦軸は Forward 条件における正のプライミングの知覚頻度から Backward 条件における正のプライミングの知覚頻度を引いた値を示す。したがって、知覚頻度が正の値を取る場合には Forward 条件における正のプライミングの知覚頻度が Backward 条件に比べ高く、負の値を取る場合には Backward 条件における正のプライミングの知覚頻度が Forward 条件に比べ高かったことを意味する。右の縦軸は桿体の活性化率に対する錐体の相対的な活性化率を示す。つまり、錐体の活性化率が 100% の場合には桿体の活性化率は 0% であり、錐体の活性化率が 0% の場合には桿体の活性化率は 100% となる。図 4.6 から、Forward 条件と Backward 条件の差分が負の値を取る時（図 4.6 において淡い黄色でハイライトした条件）、すなわち正のプライミングの知覚頻度が Forward 条件において低下する一方で Backward 条件において増加する薄明視条件では、錐体と桿体の活性化率が 50% 程度であったと推定される。これは、錐体系と桿体系が同時に機能することによって適及的な視覚運動プライミングが生じることを示唆する。なお、実験 10 では暗所視に相当する輝度下において適及的な視覚運動プライミングの効果は測定しなかったが、 $0.0065 \text{ cd/m}^2$  以下の輝度下では結果は変わらなかったことから、暗所視下でも通常のプライミング効果が生じ、適及的なプライミング効果はみられないと推定される。

Forward 条件において正のプライミングの知覚頻度が低下し、Backward 条件において正のプライミングの知覚頻度が増加するという傾向は、明所視 ( $3.0 \text{ cd/m}^2$ ) から薄明視 ( $0.78 \text{ cd/m}^2$ ) へ輝度を減じた時点でみられた。 $0.21 \text{ cd/m}^2$  における錐体の活性化率は約 70%（桿体の活性化率は約 30%）と推定されるが（Raphael & MacLeod, 2011）、Backward 条件の正のプライミングの知覚頻度は Forward 条件の正のプライミングの知覚頻度を上回った（図 4.6）。これは、桿体系の介入が錐体系に比べわずかなものであっても運動知覚に影響することを示唆する結果であり、通常のプライミング効果の消失が明所視から薄明視へ画面の

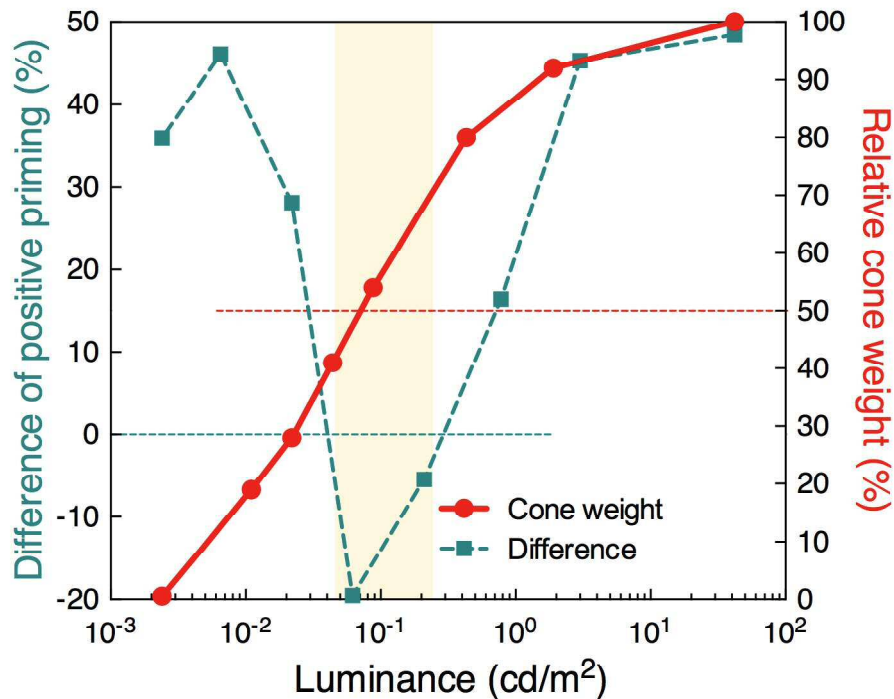


図 4.6 実験 10 の結果および錐体と桿体の活性化率

Forward 条件と Backward 条件における参加者 4 名の結果の平均からその差分を計算し、網膜偏心度が 5.0°の時に各輝度下で推定された錐体と桿体の活性化率 (Raphael & MacLeod, 2011) とともにプロットした。横軸は輝度を示す。左の縦軸は Forward 条件における正のプライミングの知覚確率から Backward 条件における正のプライミング率を引いた値を示し、差分が 0 となる点を緑色の破線で示す。右の縦軸は桿体の活性化率に対する錐体の相対的な活性化率を示し、活性化率が 50%となる点を赤色の破線で示す。Forward 条件と Backward 条件における正のプライミングの知覚確率の差分が負の値となる条件を淡い黄色のハイライトで示す。

平均輝度を減じる過程で急激にみられるという実験 1 の結果 (図 2.8) と一貫する。

視覚運動情報の処理に選択的に影響しうる桿体系 (Hadjikhani & Tootell, 2000; Maunsell et al., 1990; Maunsell & van Essen, 1983) には、神経節細胞に達するまでの経路が複数存在する (Sharpe & Stockman, 1999; Stockman, Sharpe, R  ther, & Nordby, 1995; Stockman, Sharpe, Zrenner, & Nordby, 1991)。およそ 1.0 Td よりも明るい薄明視においては、視覚情報は錐体と桿体のギャップ結合を介して瞬時に処理され、それよりも暗い薄明視や暗所視においては、桿体水平細胞や A2 アマクリン細胞を介してゆっくりと処理される。実験 1, 10 から、桿体系の介入が開始する明るい薄明視において運動知覚が急激に変化することがわかったが、錐体と桿体のギャップ結合による速い経路を介した入力情報が後の統合プロセスに影響し、結果として運動知覚の変容を招く可能性がある。とりわけ実験 10 において、参加者 4 名の網膜照度の平均が 0.89 Td となる 0.022 cd/m<sup>2</sup> 以下の暗所視に近い低薄明視下では明所視下と同様の傾向がみられるようになったことも、この可能性を支持する。バイオロジカルモーションへの感度が薄明視下で最も低下することを示した Billino et al. (2008) は、薄明視下では速い桿体経路を介する情報処理がバイオロジカルモーションの認識に必要な時間構造の抽出に影響すると論じている。

では、正のプライミングが遡及的に観察された薄明視において、網膜偏心度の効果はみられるであろうか。2.1.1 節で述べたように、Raphael and MacLeod (2011) から、薄明視においては、視野中心部では錐体の活性化率が桿体の活性化率に比べ高く、一方で視野周辺部では桿体の活性化率が錐体の活性化率に比べ高いなど、網膜偏心度により錐体と桿体の活性化率が異なることが推定されている (図 2.1)。図 4.6 に示したように、錐体と桿体の活性化率が同程度となる場合に正のプライミングが遡及的に観察されるのであれば、プライム刺激とテスト刺激をともに視野中心部に提示するか、あるいは実験 10 で提示した位置 (凝視点から 3.3° 上方) よりもさらに周辺部に提示することで Backward 条件における正のプライミングの効果は消失し、一方で Forward 条件において正のプライミングが観察されるようになると考えられる。この可能性について、実験 11 で検討した。

### 4.3 実験 11. 邇及的な視覚運動プライミングと錐体・桿体の活性化率の関係

#### 4.3.1 目的

実験 11 では、実験 10 において一部の薄明視下でみられた Forward 条件における正のプライミングの知覚頻度の低下、および Backward 条件における正のプライミングの知覚頻度の増加が、錐体系と桿体系双方を介した情報処理によるものかを検討するため、プライム刺激とテスト刺激の提示位置を操作した。2.1.1 節で述べたように、薄明視における錐体と桿体の活性化率は網膜偏心度により異なることが推定されている。Raphael and MacLeod (2011)によると、中心視野では錐体の活性化率が高く桿体はほとんど機能していないが、網膜偏心度が増加するにつれ桿体の活性化率が高まり、錐体の活性化率は低下する(図 2.1)。錐体系と桿体系が同時に機能する場合に、通常のプライミング効果は生じにくくなる一方で、邇及的なプライミング効果が生じやすくなるのであれば、薄明視下においても、錐体がほぼ単独で機能する視野中心部や、桿体がほぼ単独で機能する視野周辺部に刺激を提示することにより、明所視下や暗所視に近い低薄明視下と同様に Forward 条件においては正のプライミングが観察され、Backward 条件においてはプライミングの効果は消失すると予測される。それに対し、明所視下や暗所視に近い低薄明視下においては、刺激の提示位置に関わらず結果は変わらないと考えられる。

#### 4.3.2 方法

##### 視覚刺激

基本的には実験 10 と同じ装置、刺激を用いた。ただし、実験 11 における画面の輝度は 42, 0.062, 0.0024  $\text{cd/m}^2$  の 3 条件で操作した。42  $\text{cd/m}^2$  と 0.0024  $\text{cd/m}^2$  は、実験 10 において Forward 条件で正のプライミングが生じ、Backward 条件でプライミングの効果がみられなかった輝度レベルの内、最も高い輝度条件と最も低い輝度条件であった。一方、0.062  $\text{cd/m}^2$  は、実験 10 において Forward 条件でプライミングの効果が弱まり、Barckward 条件で正の

プライミングの観察頻度が高まる傾向が最も顕著であった輝度条件であった。便宜上、最も明るい輝度条件からそれぞれ「明所視」、「薄明視」、「低薄明視」条件と呼ぶ。刺激の偏心度は、 $0.0^\circ$ 、 $1.7^\circ$ 、 $3.3^\circ$ 、 $5.0^\circ$ 、 $6.7^\circ$ 、 $8.3^\circ$ 、 $10.0^\circ$ の7条件で操作した。偏心度が $0.0^\circ$ の時は、プライム刺激とテスト刺激がともに中心視野に提示された。その間、凝視点は消去した。その他のパラメータは実験10と同じであった。

### 手続き

参加者は実験10と同じであった。実験開始後、まずはビーブ音とともに凝視点が1.5 s提示された。Forward条件では、凝視点のオフセット後すぐにプ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(図4.2A)。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を挟まずにプライム刺激が提示された(図4.2B)。参加者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を回答した。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。1セッションの試行数は、刺激の偏心度7条件×プライム刺激の運動方向2通り×繰り返し8回の計112試行であった。刺激の偏心度およびプライム刺激の運動方向はランダムであった。セッション中、輝度およびプ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、3条件の輝度下において、Forward条件とBackward条件でそれぞれ2セッションずつ行った(計12セッション)。したがって、各参加者とも各実験条件につき32試行実施した。実験は低薄明視条件、薄明視条件、明所視条件の順に実施し、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。

### 4.3.3 結果

実験11で得られた参加者4名の結果とその平均を図4.7と図4.8にそれぞれ示す。Forward条件で得られた結果を図4.7Aと図4.8Aに示し、Backward条件で得られた結果を図4.7Bと図4.8Bに示す。横軸は刺激の偏心度を示し、縦軸は正のプライミングが観察された割合

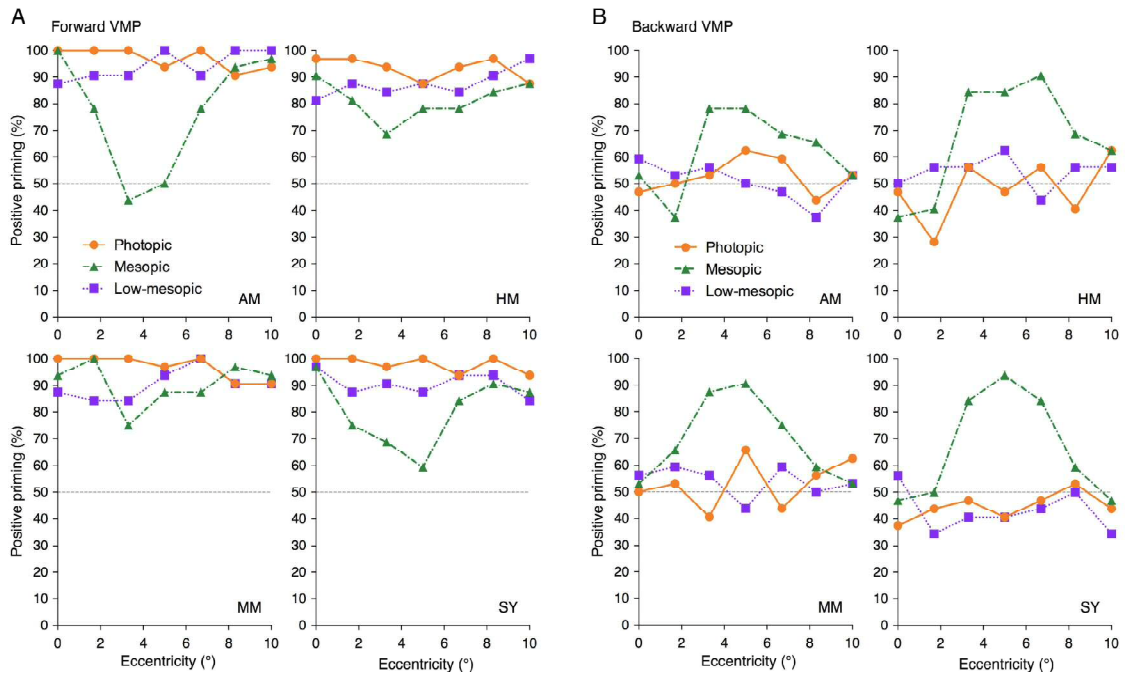


図 4.7 実験 11 における参加者 4 名の結果

明所視，薄明視，低薄明視において，7 条件の刺激の偏心度でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す．横軸は刺激の偏心度を示し，縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す．刺激の速度は 6.0 °/s とし，輝度コントラストは 100% とした．(A) Forward 条件，(B) Backward 条件．

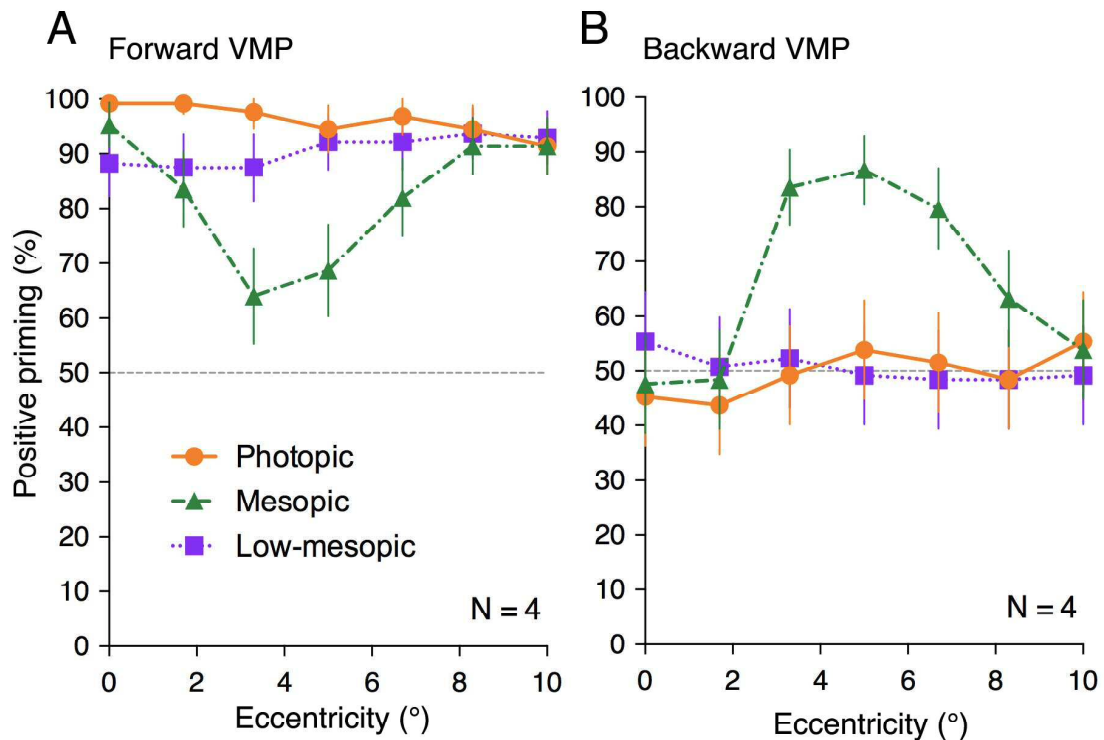


図 4.8 実験 11 における参加者 4 名の結果の平均

明所視, 薄明視, 低薄明視において, 7 条件の刺激の偏心度でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果の平均を示す. 横軸は刺激の偏心度を示し, 縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す. エラーバーは 95%信頼区間を示す. 刺激の速度は 6.0 %/s とし, 輝度コントラストは 100%とした. (A) Forward 条件, (B) Backward 条件.

を示す。図 4.8 におけるエラーバーは 95%信頼区間を示す。参加者毎のグラフから、Forward 条件における結果は個人差が大きいことがわかる。参加者 AM と SY においては、薄明視下で刺激の偏心度に依存して正のプライミングの知覚頻度が大きく変化したが、参加者 HM と MM においては、輝度や偏心度の効果は顕著ではなく、正のプライミングが常に観察される傾向にあった。ただし、AM や SY において薄明視下で正のプライミングの知覚頻度が大幅に減少した偏心度では、HM や MM においてもプライミングの効果が弱まる傾向にあった。Backward 条件における結果の個人差は比較的小さく、各参加者とも薄明視下では刺激の偏心度によって正のプライミングの知覚頻度が変化した。

Forward 条件と Backward 条件において、視覚運動プライミングの効果が画面の平均輝度や刺激の偏心度により異なるかを検討するため、参加者 4 名の結果の平均を用い、輝度と偏心度を要因とする 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  $\eta^2_G$  を報告した。Forward 条件において得られた結果 (図 4.8A) について 2 要因分散分析を行ったところ、輝度の主効果 ( $F(2, 6) = 16.05, p < 0.01, \eta^2_G = 0.47$ ) および偏心度の主効果 ( $F(6, 18) = 4.74, p < 0.01, \eta^2_G = 0.24$ ) がそれぞれ有意であった。輝度と偏心度の交互作用も有意であった ( $F(12, 36) = 4.22, p < 0.001, \eta^2_G = 0.42$ )。  $\eta^2_G$  の値から、偏心度の主効果は中程度で、輝度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。同様に、Backward 条件において得られた結果 (図 4.8B) について 2 要因分散分析を行ったところ、輝度の主効果 ( $F(2, 6) = 27.83, p < 0.001, \eta^2_G = 0.55$ ) および偏心度の主効果 ( $F(6, 18) = 8.92, p < 0.001, \eta^2_G = 0.41$ ) がそれぞれ有意であった。輝度と偏心度の交互作用も有意であった ( $F(12, 36) = 6.92, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.54$ )。  $\eta^2_G$  の値から、輝度と偏心度の主効果、および両要因の交互作用の効果量は大きいと言える。

#### 4.3.4 考察

2 要因分散分析において輝度と偏心度の交互作用が有意であったように、薄明視においては刺激の偏心度に依存してプライミング効果が変容した。4.3.1 節で予測したように、薄



明視下の Forward 条件では刺激の偏心度が  $3.3^{\circ}\sim 5.0^{\circ}$  の場合に正のプライミングが弱まる傾向にあったが、それよりも偏心度が小さい条件や大きい条件では正のプライミングが観察された。それに対し、Backward 条件では、刺激の偏心度が  $3.3^{\circ}\sim 6.7^{\circ}$  の場合に正のプライミングが観察されたが、それよりも偏心度が小さい条件や大きい条件ではプライミングの効果はみられなかった。明所視下や低薄明視下ではそのような刺激の偏心度による効果はみられず、Forward 条件では常に正のプライミングが観察され、一方で Backward 条件ではプライミングの効果はみられず、50%に収束した。実験 10 と同様に、薄明視下の Forward 条件と Backward 条件で得られた参加者 4 名の結果の平均において、Raphael and MacLeod (2011) から輝度が  $0.044\text{ cd/m}^2$  の時に各偏心度で推定された錐体と桿体の活性化率をプロットしたものを図 4.9 に示す。これは、Raphael and MacLeod (2011) が錐体と桿体の活性化率を推定した輝度の内、実験 11 における薄明視条件 ( $0.062\text{ cd/m}^2$ ) に最も近い条件のものである。横軸は偏心度を示し、左の縦軸は Forward 条件と Backward 条件における正のプライミングの知覚頻度の差分を示す。右の縦軸は桿体の活性化率に対する錐体の相対的な活性化率を示す。図 4.9 から、Forward 条件と Backward 条件の差分が負の値を取る時 (図 4.9 において淡い黄色でハイライトした条件)、すなわち正のプライミングの知覚頻度が Forward 条件において低下する一方で Backward 条件において増加する偏心度では、錐体と桿体の活性化率が 50%程度であったと推定される。したがって、Backward 条件における適応的な正のプライミングは錐体と桿体が同時に機能することに起因すると考えられる。なお、薄明視下でのみ反応バイアスが生じたことにより Backward 条件において正のプライミングが観察された可能性について前節で言及したが、薄明視下であっても刺激の偏心度によっては Backward 条件におけるプライミングの効果は消失した。そのため、得られた結果は反応バイアスによるものではないと言える。

実験 10, 11 から、運動統合メカニズムが錐体系と桿体系双方から視覚入力を受ける薄明視においては、時間的に前の入力情報によりそれ以降の入力情報が影響を受ける通常の視覚運動プライミングの効果は弱まる一方で、時間的に後の入力情報によりそれ以前の入力

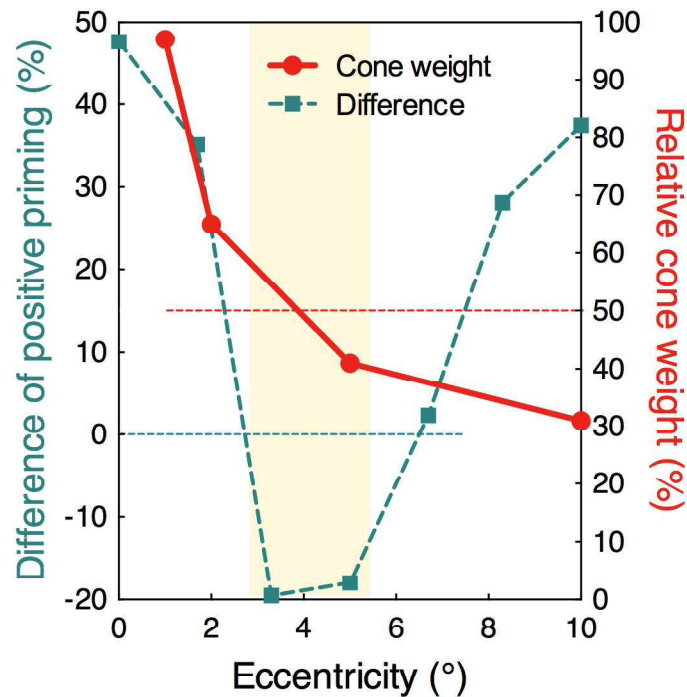


図 4.9 実験 11 の結果および錐体と桿体の活性化率

Forward 条件と Backward 条件における参加者 4 名の結果の平均からその差分を計算し、輝度が  $0.044 \text{ cd/m}^2$  の時に各偏心度で推定された錐体と桿体の活性化率 (Raphael & MacLeod, 2011) とともにプロットした。横軸は輝度を示す。左の縦軸は Forward 条件における正のプライミングの知覚確率から Backward 条件における正のプライミング率を引いた値を示し、差分が 0 となる点を緑色の破線で示す。右の縦軸は桿体の活性化率に対する錐体の相対的な活性化率を示し、活性化率が 50%となる点を赤色の破線で示す。Forward 条件と Backward 条件における正のプライミングの知覚確率の差分が負の値となる条件を淡い黄色のハイライトで示す。

情報が影響を受ける遡及的な視覚運動プライミングの効果が生じる可能性があることがわかった。ただし、実験 10, 11 では、先行研究 (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013) に基づき通常の視覚運動プライミングにおいて正のプライミングが観察されるパラメータを使用した。前章までの実験で示してきたように、通常の視覚運動プライミングの効果は刺激の速度をはじめ様々なパラメータに依存する。明所視下の Forward 条件において負のプライミングが観察されるような場合にも、薄明視において通常の負のプライミングは弱まり、一方で遡及的なプライミングが生じるであろうか。この点について、実験 12 で検討した。

#### 4.4 実験 12. 薄明視下の遡及的な視覚運動プライミングに及ぼす速度の影響

##### 4.4.1 目的

実験 12 では、明所視において通常の視覚運動プライミングが負の方向に生じる時、薄明視においてプライミングの効果が遡及的に生じるかを検討するため、刺激の速度を操作した。通常の視覚運動プライミングにおいては、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 10 倍と高い時、刺激の速度が 6.0 %s 以下の場合には正のプライミングが顕著に観察されるプライム刺激の持続時間 (150 ms) であっても、刺激の速度がそれよりも高い場合には負のプライミングに切り替わる (図 1.5) ことが報告されている (Takeuchi et al., 2011)。本研究の Forward 条件においても、明所視下では速度を上げることで負のプライミングの知覚頻度が高まると考えられる。3.1.2 節で述べたように、通常の視覚運動プライミングにおいては、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し、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することが推定されている (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013)。一方で、仮現運動を利用したポストディクシオンに関する研究から、ポストディクシオンは視覚情報の時空間的な特徴マッチングといった高次の情報処理機構により決定される運動対応に基づいて生じることが示唆されている (Kawabe, 2012; Kawachi, Kawabe, & Gyoba, 2011; Prins, 2008)。通常の視覚運動プライミングにおいて負のプライミングが観察されるような刺激パラメータを用いた場合には、低次の運動検出機構の貢献度が高くなると考えられるため、薄明視においても遡及的なプライミングの効果はみられなくなると予測される。

また、刺激の速度を下げる操作も行った。6.0 %s 以下の速度であれば、プライム刺激の持続時間に関わらず正のプライミングが観察されるため (Takeuchi et al., 2011)、実験 10、11 と同様の傾向がみられるであろう。ただし、本研究では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プライム刺激が 180°

移動するために必要とする持続時間に基づいて決めた。したがって、テスト刺激の持続時間はプライム刺激の速度に依存する。4.2.2 節で述べたように、明所視においては、ポストディクシオンに基づく視知覚は 100~200 ms 程度の短い時間幅でのみもたらされることが知られている (Arnold et al., 2007; Chung et al., 2007; Eagleman & Sejnowski, 2000, 2007; Kawabe, 2012; Shimojo, 2014)。プライム刺激の速度を遅くすると、テスト刺激全体の持続時間が増加するため、ポストディクシオンが生じる時間幅を超えてしまう可能性がある。そうであるとすれば、たとえ通常の視覚運動プライミングにおいて正のプライミングが観察される条件であっても、薄明視における遡及的なプライミングの効果は生じないかもしれない。

#### 4.4.2 方法

##### 視覚刺激

基本的には実験 10 と同じ装置，刺激を用いた。ただし，実験 12 における画面の平均輝度は実験 11 と同様に 42, 0.062, 0.0024  $\text{cd/m}^2$  の 3 条件とし，それぞれ「明所視」，「薄明視」，「低薄明視」とした。42  $\text{cd/m}^2$  と 0.0024  $\text{cd/m}^2$  は，実験 10 において Forward 条件で正のプライミングが生じ，Backward 条件でプライミングの効果がみられなかった輝度レベルの内，最も高い輝度条件と最も低い輝度条件であった。一方，0.062  $\text{cd/m}^2$  は，実験 10 において Forward 条件でプライミングの効果が弱まり，Backward 条件で正のプライミングの観察頻度が高まる傾向が最も顕著であった輝度条件であった。プライム刺激の速度は 9.0  $^\circ/\text{s}$  か 3.8  $^\circ/\text{s}$  とした。時間周波数では，それぞれ 6.8 Hz と 2.8 Hz に相当する。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 83 ms か 200 ms とした。これは，速度が 9.0  $^\circ/\text{s}$  のプライム刺激が 180 $^\circ$ 移動するために必要とする持続時間と，速度が 3.8  $^\circ/\text{s}$  のプライム刺激が 180 $^\circ$ 移動するために必要とする持続時間にそれぞれ一致する。したがって，テスト刺激全体の持続時間は 167 ms か 400 ms であった。その他のパラメータは実験 10 と同じであった。

## 手続き

参加者は実験 10 と同じであった。実験開始後、まずはビーブ音とともに凝視点が 1.5 s 提示された。Forward 条件では、凝視点のオフセット後すぐにプ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 (図 4.2A)。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 を挟まずにプライム刺激が提示された (図 4.2B)。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。参加者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を回答した。1セッションの試行数は、刺激の速度 2 条件×プライム刺激の運動方向 2 通り×繰り返し 16 回の計 64 試行であった。プライム刺激の速度および運動方向はランダムであった。セッション中、輝度およびプ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、3 条件の輝度下において、Forward 条件と Backward 条件でそれぞれ 1 セッションずつ行った (計 6 セッション)。したがって、各参加者とも各実験条件につき 32 試行実施した。実験は低薄明視条件、薄明視条件、明所視条件の順に実施し、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。

### 4.4.3 結果

実験 12 で得られた参加者 4 名の結果とその平均を図 4.10 と図 4.11 にそれぞれ示す。刺激の速度が 9.0 %/s の条件で得られた結果を図 4.10A と図 4.11A に示し、3.8 %/s の条件で得られた結果を図 4.10B と図 4.11B 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。図 4.11 におけるエラーバーは 95%信頼区間を示す。参加者毎のグラフから、個人差はあるものの、基本的には参加者間で同様の傾向がみられた。そのため、以下の解析には参加者 4 名の結果の平均を用いた。

各速度条件において、視覚運動プライミングの効果が画面の平均輝度およびプライム刺激とテスト刺激の提示順序 (Forward 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

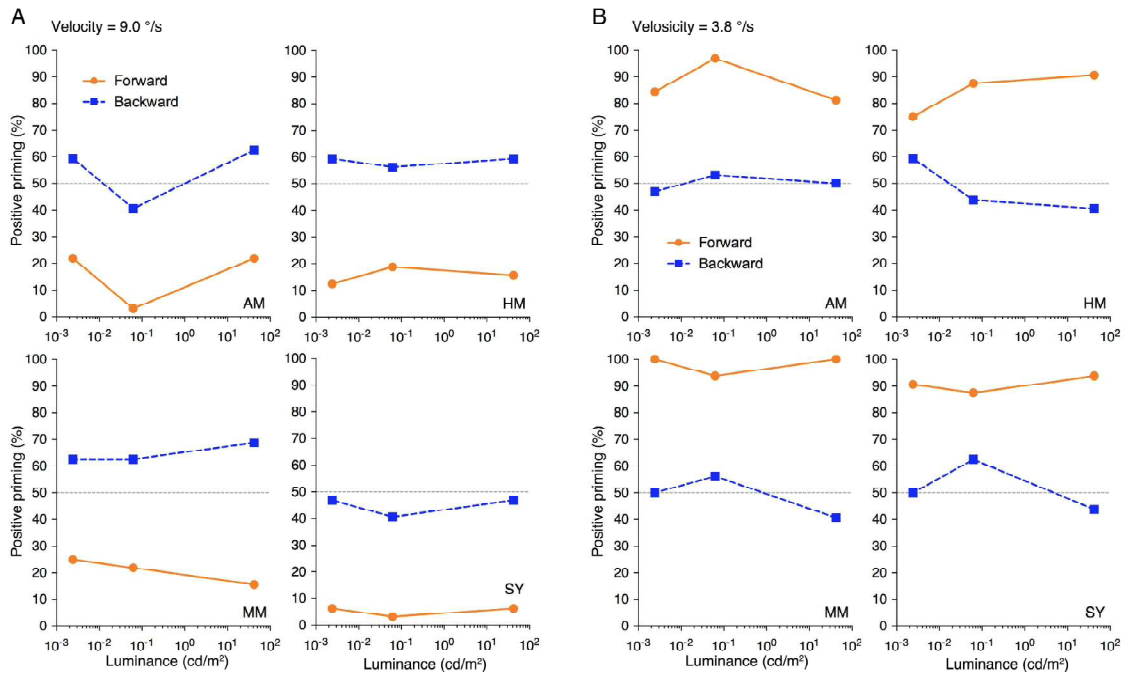


図 4.10 実験 12 における参加者 4 名の結果

Forward 条件と Backward 条件において, 明所視下 ( $42 \text{ cd/m}^2$ ), 薄明視下 ( $0.062 \text{ cd/m}^2$ ), 低薄明視下 ( $0.0024 \text{ cd/m}^2$ ) でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す. 横軸は輝度を示し, 縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す. 刺激の輝度コントラストは 100%とし, 偏心度は  $3.3^\circ$ とした. (A) 刺激の速度は  $9.0^\circ/\text{s}$ とした条件, (B) 刺激の速度は  $3.8^\circ/\text{s}$ とした条件.

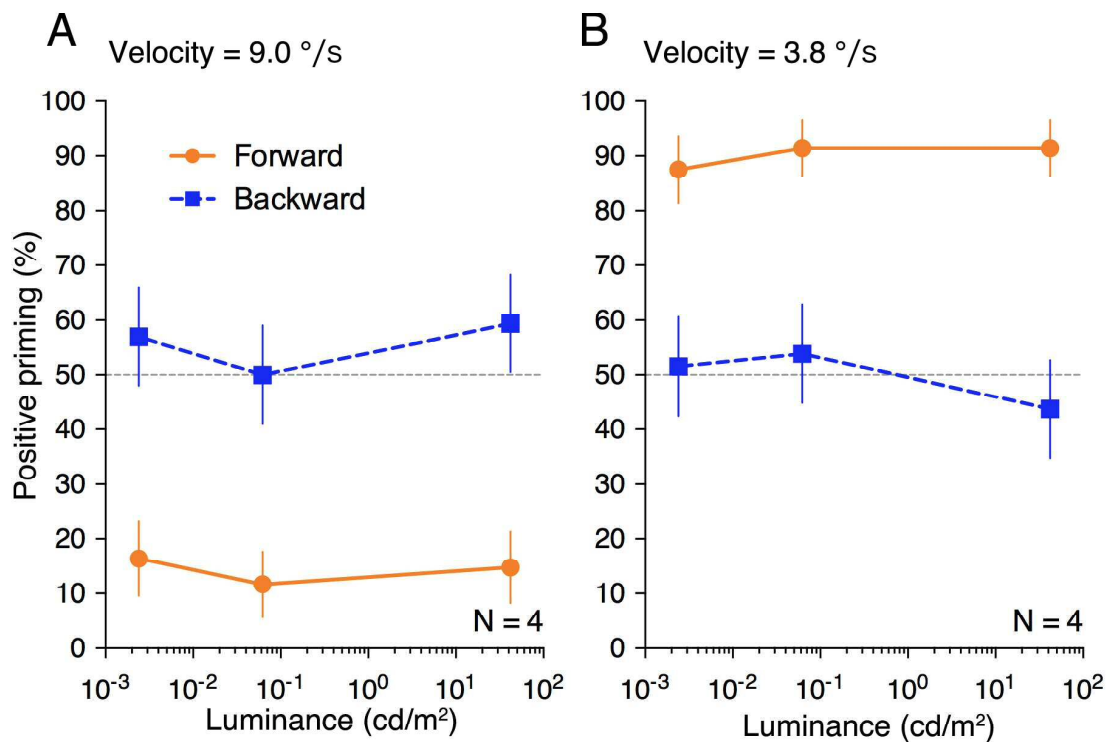


図 4.11 実験 12 における参加者 4 名の結果の平均

Forward 条件と Backward 条件において, 明所視下 ( $42 \text{ cd/m}^2$ ), 薄明視下 ( $0.062 \text{ cd/m}^2$ ), 低薄明視下 ( $0.0024 \text{ cd/m}^2$ ) でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果の平均を示す. 横軸は輝度を示し, 縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す. エラーバーは 95%信頼区間を示す. 刺激の輝度コントラストは 100%とし, 偏心率は  $3.3^\circ$  とした. (A) 刺激の速度は  $9.0 \text{ }^\circ/\text{s}$  とした条件, (B) 刺激の速度は  $3.8 \text{ }^\circ/\text{s}$  とした条件.



と認められた場合には、その効果量として  $\eta^2_G$  を報告した。刺激の速度が 9.0 °/s で得られた結果 (図 4.11A) について 2 要因分散分析を行ったところ、輝度の主効果は有意ではなかったが ( $F(2, 6) = 1.58, n.s.$ )、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 ( $F(1, 3) = 1290.23, p < 0.0001, \eta^2_G = 0.85$ )。両要因の交互作用は有意ではなかった ( $F(2, 6) = 0.38, n.s.$ )。同様に、刺激の速度が 3.8 °/s の条件で得られた結果 (図 4.11B) について 2 要因分散分析を行ったところ、輝度の主効果は有意ではなかったが ( $F(2, 6) = 1.00, n.s.$ )、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 ( $F(1, 3) = 78.09, p < 0.01, \eta^2_G = 0.87$ )。両要因の交互作用は有意ではなかった ( $F(2, 6) = 0.73, n.s.$ )。  $\eta^2_G$  の値から、いずれの速度条件においてもプライム刺激とテスト刺激の提示順序の主効果の効果量は大きいと言える。

#### 4.4.4 考察

明所視下の Forward 条件においては、刺激の速度が 9.0 °/s と高い条件では負のプライミングが観察され (図 4.11A)、刺激の速度が 3.8 °/s と低い条件では正のプライミングが観察された (図 4.11B)。これは、Takeuchi et al. (2011) の結果と一貫している。Backward 条件ではいずれの速度条件においてもプライミングの効果はみられなかった。低薄明視下でも明所視下と同様の結果が得られたことから、明所視下や低薄明視下では正負いずれのプライミングも適及的に生じることはないと言える。

4.4.1 節で予測したように、明所視下の Forward 条件で負のプライミングが観察された場合には、薄明視下であっても Backward 条件でプライミングの効果はみられなかった (図 4.11A)。仮現運動を利用した先行研究から、ポストディクションに基づく視知覚は高次の機構によりもたらされることが示唆されている (Kawabe, 2012; Prins, 2008)。Kawabe (2012) は、刺激の輝度コントラストが低い場合には方位知覚におけるポストディクションが生じなくなることを示した。これは、刺激の視認性が低下したことで高次機構による特徴マッチングがうまく機能しなかったためであると論じている。本研究においても同様に、刺激

の速度が高い条件では特徴の追跡が困難となり、結果として適及的なプライミングの効果がみられなかったのだと考えられる。

明所視下の Forward 条件で正のプライミングが観察された条件では、実験 10 とは異なり、薄明視下の Backward 条件で正のプライミングが生じることはなかった (図 4.11B)。これはおそらく、ポストディクションが生じる時間幅を超えてテスト刺激が提示されたためであろう。本研究では、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プライム刺激が 180°移動するために要する時間に基づいて決めた。そのため、プライム刺激の速度が 3.8 %/s と低い条件では、テスト刺激全体の持続時間は 400 ms とした。ポストディクションにより視知覚がもたらされる時間幅は 100～200 ms 程度であると推定されていることから (Arnold et al., 2007; Chung et al., 2007; Eagleman & Sejnowski, 2000, 2007; Kawabe, 2012; Shimojo, 2014), 適及的な視覚運動プライミングは生じなかったのだと考えられる。

なお、薄明視において、いずれの速度条件においても Backward 条件ではプライミングの効果はみられなかったが、Forward 条件では明所視下と同様に刺激の速度が高い条件では負のプライミングが観察された (図 4.11A)。3.1.2 節で述べたように、高速度の運動刺激に対して感度の高い運動方向選択性を持つ運動検出器は運動エネルギーモデルにより説明できることから (Burr & Ross, 1982; Burr et al., 1986; Lappin et al., 2009; Lu & Sperling, 1995), 通常の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すると考えられる (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013)。4.1.2 節で述べたように、ポストディクションは実際に視覚入力を受けてから入力情報の処理に要する時間と、知覚が生じるまでに掛かる時間が乖離していることで生じる現象であるが、低次の視覚表象に関しては脳神経活動における処理時間と知覚される時間が一対一対応することが示唆されている (Shimojo, 2014)。通常の視覚運動プライミングの効果が負方向に生じる時のように、低次の運動検出機構が機能するような場合には、おそらく輝度レベルに依存せず実際に視覚入力を受けた順番で情報が統合されるのであろう。

速度が低い条件では，薄明視下においても明所視下と同様に Forward 条件で正のプライミングが観察された（図 4.11B）．実験 10 とは異なり，薄明視下で通常の正のプライミングが観察されたのは，特徴追跡機構の貢献度が高まったためであろう．刺激の速度が遅い場合には，特徴の捕捉が容易になると考えられる（3.1.2 節）．以上の結果は，時空間特性の異なる錐体と桿体が同時に機能するような薄明視においても，時間的に前の入力情報を利用した時空間的な情報統合が行われる場合があることを示唆する．そのような時には遡及的なプライミング効果は生じないことから，時間的に後で利用可能な入力情報による情報統合は行われないと考えられる．

実験 12 から，低次の運動検出機構により運動知覚がもたらされる場合には，薄明視においても時間的に後の入力情報を利用した情報統合は行われず，明所視下と同様に時間的に前の情報を利用した情報統合が行われることが示唆された．また，特徴追跡機構といった高次の運動検出機構が関与するような状況であっても，100～200 ms 以内に事後情報が利用できなければ，時間的に前の情報を利用した情報統合が行われる可能性があることがわかった．では，薄明視下で遡及的なプライミング効果が生じた条件において，テスト刺激に後続するプライム刺激がすぐには提示されない場合，遡及的なプライミング効果は消失し，通常のプライミング効果が生じるようになるであろうか．この可能性について，実験 13 で検討した．

## 4.5 実験 13. 薄明視における適及的なプライミングの時間特性

### 4.5.1 目的

実験 13 では、プライム刺激とテスト刺激の間に ISI を挟むことにより、薄明視において適及的なプライミング効果が生じなくなる一方で通常のプライミング効果が観察されるようになるか検討した。Arnold et al. (2007), Chung et al. (2007), および Eagleman and Sejnowski (2000, 2007) によると、運動刺激を用いたポストディクシオンに基づく位置知覚は 80~100 ms という短い時間幅の中で生じる。方位知覚におけるポストディクシオンに関する研究からも、同様のことが報告されている。Kawabe (2012) は、ターゲット刺激のオンセットから後続の誘導刺激のオンセットまでの時間間隔 (stimulus onset asynchrony, SOA) を操作し、正弦波格子刺激における見かけの方位が適及的に変容するか測定したところ、SOA が 100 ms までであればポストディクシオンが生じ、それよりも長い条件では生じなくなることを示した。Shimojo (2014) は、時間的に後で利用可能な視覚情報によるポストディクシオンは 100~200 ms という限られた時間幅の中で生じるとまとめている。適及的な視覚運動プライミングも同様の時間幅の中で生じるのであれば、薄明視下の Backward 条件においてテスト刺激とプライム刺激の間に 100~200 ms 程度の ISI を挟むことにより、プライミングの効果が消失すると予測される。薄明視において事後情報を利用することができない場合、それより前の入力情報を利用した情報統合が成立するであろうか。そうであるとすれば、薄明視下では Backward 条件においては ISI が増加するにつれてプライミングの効果が弱まる一方で、Forward 条件においてはプライミングの効果が徐々に復帰する可能性がある。

通常のプライミング効果に関しても、プライム刺激とテスト刺激の間に ISI を挟むことでプライミングの効果が弱まることが知られているが (Kanai & Verstraten, 2005), 実験 10 における Forward 条件と同様の刺激布置であった実験 3, 4 の Full 条件 (図 3.1B) から、プライム刺激とテスト刺激の ISI が 2000 ms 程度まではプライミングの効果が持続するこ

とがわかった (図 3.14C). そのため, 100~200 ms 程度の ISI であれば, 通常のプライミング効果が顕著に減少することはないと考えられる.

#### 4.5.2 方法

##### 視覚刺激

基本的には実験 10 と同じ装置, 刺激を用いた. ただし, 実験 13 における画面の平均輝度は, 実験 12 と同様に 42, 0.062, 0.0024  $\text{cd/m}^2$  の 3 条件とし, それぞれ「明所視」, 「薄明視」, 「低薄明視」とした. 42  $\text{cd/m}^2$  と 0.0024  $\text{cd/m}^2$  は, 実験 10 において Forward 条件で正のプライミングが生じ, Backward 条件でプライミングの効果がみられなかった輝度レベルの内, 最も高い輝度条件と最も低い輝度条件であった. 一方, 0.062  $\text{cd/m}^2$  は, 実験 10 において Forward 条件でプライミングの効果が弱まり, Backward 条件で正のプライミングの観察頻度が高まる傾向が最も顕著であった輝度条件であった. プライム刺激とテスト刺激の ISI は 100, 200, 400 ms の 3 条件で操作した. その他のパラメータは実験 10 と同じであった.

##### 手続き

参加者は実験 10 と同じであった. 実験開始後, まずはビーブ音とともに凝視点が 1.5 s 提示された. Forward 条件では, 凝視点のオフセット後すぐにプライム刺激が提示され, ISI を挟んだ後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 を挟んだ後にプライム刺激が提示された. 参加者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を回答した. 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. 1 セッションの試行数は, プライム刺激とテスト刺激の ISI 3 条件  $\times$  プライム刺激の運動方向 2 通り  $\times$  繰り返し 16 回の計 96 試行であった. プライム刺激とテスト刺激の ISI およびプライム刺激の運動方向はランダムであった. セッション中, 輝度およびプ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、3条件の輝度下において、Forward条件とBackward条件でそれぞれ1セッションずつ行った（計6セッション）。したがって、各参加者とも各実験条件につき32試行実施した。実験は低薄明視条件、薄明視条件、明所視条件の順に実施し、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。

### 4.5.3 結果

実験13で得られた参加者4名の結果とその平均を図4.12と図4.13にそれぞれ示す。Forward条件で得られた結果を図4.12Aと図4.13Aに示し、Backward条件で得られた結果を図4.12Bと図4.13Bに示す。横軸はプライム刺激とテスト刺激のISI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。図4.13におけるエラーバーは95%信頼区間を示す。図4.12と図4.13におけるプライム刺激とテスト刺激のISIが0msの結果は、それぞれ図4.4と図4.5で示した実験10の結果の再掲である。参加者毎のグラフから、Forward条件では基本的に正のプライミングが観察され、薄明視下でやや弱まる傾向がみられた。ただし、参加者AMにおいては薄明視下でプライミングの効果が消失し、正のプライミングの知覚頻度は50%に収束した。一方で、Backward条件では、ISIが0msの時に薄明視において観察された正のプライミングがISIの増加に伴い徐々に弱まり、ISIが400msの時には各参加者ともプライミングの効果はほぼ消失した。

Forward条件とBackward条件において、視覚運動プライミングの効果が画面の平均輝度およびプライム刺激とテスト刺激のISIにより異なるかを検討するため、参加者4名の結果の平均を用い輝度とISI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 $\eta^2_G$ を報告した。Forward条件において得られた結果（図4.13A）について2要因分散分析を行ったところ、輝度の主効果は有意であったが（ $F(2, 6) = 20.78, p < 0.01, \eta^2_G = 0.61$ ）、ISIの主効果は有意ではなかった（ $F(3, 9) = 2.30, n.s.$ ）。輝度とISIの交互作用は有意であった（ $F(6, 18) = 4.53, p < 0.01, \eta^2_G = 0.18$ ）。 $\eta^2_G$

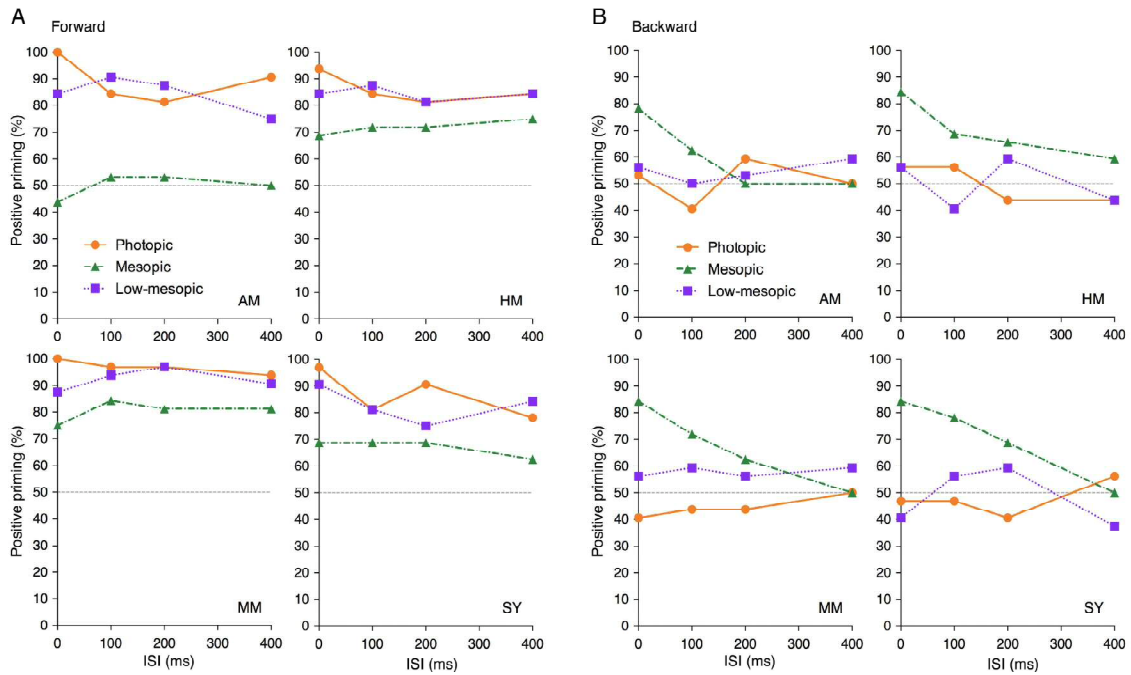


図 4.12 実験 13 における参加者 4 名の結果

明所視，薄明視，低薄明視において，4 条件の ISI でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果を示す．横軸は ISI を示し，縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す．ISI が 0 ms の結果は，図 4.4 に示した実験 10 の結果の再掲である．刺激の速度は 6.0 °/s とし，輝度コントラストは 100%とした．刺激の偏心度は 3.3°とした．  
 (A) Forward 条件，(B) Backward 条件．

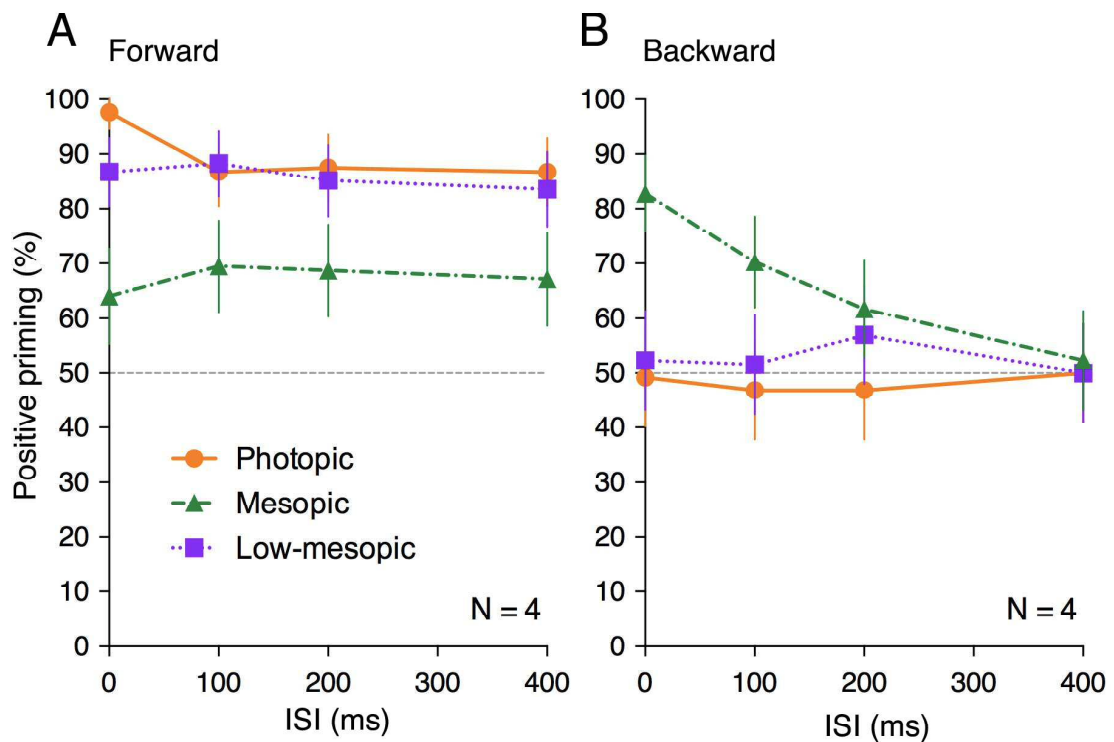


図 4.13 実験 13 における参加者 4 名の結果の平均

明所視，薄明視，低薄明視において，4 条件の ISI でテスト刺激の見かけの運動方向を判断した参加者 4 名の結果の平均を示す．横軸は ISI を示し，縦軸は正のプライミングの知覚確率を示す．エラーバーは 95%信頼区間を示す．ISI が 0 ms の結果は，図 4.5 に示した実験 10 の結果の再掲である．刺激の速度は 6.0 %/s とし，輝度コントラストは 100%とした．刺激の偏心度は 3.3°とした．(A) Forward 条件，(B) Backward 条件．



の値から、輝度の主効果は大きく、輝度と ISI の交互作用の効果量は中程度であると言える。同様に、Backward 条件において得られた結果 (図 4.13B) について 2 要因分散分析を行ったところ、輝度の主効果 ( $F(2, 6) = 16.80, p < 0.01, \eta^2_G = 0.65$ ) および ISI の主効果 ( $F(3, 9) = 7.42, p < 0.01, \eta^2_G = 0.31$ ) がそれぞれ有意であった。輝度と ISI の交互作用も有意であった ( $F(6, 18) = 5.85, p < 0.01, \eta^2_G = 0.49$ )。  $\eta^2_G$  の値から、輝度と ISI 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。

#### 4.5.4 考察

Forward 条件においては、基本的には正のプライミングが観察されたが、輝度の主効果が有意であったようにその知覚頻度が異なり、明所視下や低薄所視下では正のプライミングの知覚頻度は 80%以上であったが、薄明視下では 60~70%であった。この傾向は ISI に依存せずみられた。ISI が 400 ms までであれば明所視下や低薄明視下では常に正のプライミングが顕著に観察されるという結果は、実験 3, 4 における Full 条件で得られた結果 (図 3.14C) と合致する。このことから、400 ms 程度の ISI であれば通常の視覚運動プライミングの効果は弱まらなると考えられる。一方で、Backward 条件においては、輝度と ISI の交互作用が有意であったように、薄明視における遡及的な正のプライミングは ISI の増加に伴い徐々に弱まり、50%に収束する傾向にあった (図 4.13B)。明所視下や低薄明視下では ISI に関わらずプライミングの効果は生じなかった。これは、4.5.1 節で予測した通りの結果である。

視知覚におけるポストディクシオン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 & 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遡及的に変化すると説

明されている。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処理が行われるため (2.1.2 節), 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, ポストディクシオンが生じやすくなる可能性がある。明所視においては, 視知覚におけるポストディクシオンは約 100~200 ms 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議論されている (Arnold et al., 2007; Chung et al., 2007; Eagleman & Sejnowski, 2000, 2007; Kawabe, 2012; Shimojo, 2014)。本研究においても, 薄明視下の Backward 条件で正のプライミングが適及的に観察されるのは ISI が 100 ms 以下の時であった。ただし, テスト刺激に関する運動情報とプ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るとすれば, 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。薄明視において適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 300~400ms 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広い時間幅でポストディクシオンが生じると言える。

なお, Forward 条件においては, 薄明視下の Backward 条件でプライミングが弱まるか消失した ISI (200~400 ms) で正のプライミングが顕著に観察されるようになることはなく, 常に全試行の約 60~70%において正のプライミングが観察された (図 4.13A)。以上の結果は, 薄明視においては, 時間的に前の入力情報も後の入力情報も利用できず, 時空間的な情報統合が成立しないことがあることを意味する。

#### 4.6 第4章のまとめ

第4章では、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がもたらされるか、遡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、遡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4.5)。また、薄明視下であっても、錐体がほぼ単独で機能する視野中心部や、桿体がほぼ単独で機能する視野周辺部(Raphael & MacLeod, 2011)に刺激を提示した場合には遡及的なプライミング効果は観察されず、通常のプライム刺激にテスト刺激が後続するプライミング効果が観察された(図4.8)。以上の結果は、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は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、事後情報を利用したポストディクシオンに基づく運動知覚がもたらされることを示唆する。

第3章において、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系を構築するために必要な情報統合が起きないと論じたが、薄明視における環境座標表現は遡及的に達成されている可能性がある。ただし、薄明視下では時間的に前の入力情報も後の入力情報も利用できないことがある。プライム刺激とテスト刺激のISIが200~400 msの時、薄明視下では遡及的な視覚運動プライミングの効果は弱まり、一方で通常の正のプライミングの知覚頻度も60~70%程度と明所視下や低薄明視下に比べ低かった(図4.13)。交通事故や野球におけるエラーの増加といった薄暮時にみられるパフォーマンスの低下は、環境座標表現が遡及的にも構築されず、結果として課題を遂行する上で適切な運動知覚がもたらされないことに起因すると考えられる。

## 第 5 章 総合考察

### 5.1 結果のまとめ

本研究では、薄明視や暗所視といった異なる環境光下において運動知覚がどのように担われているか、また、なぜ薄明視下では運動知覚に関連した課題のパフォーマンスが低下するのか明らかにすることを目的とし、視覚運動プライミング現象から環境光レベルの変化による運動知覚の変容を検討した。

第 2 章では、Yoshimoto and Takeuchi (2013) の手法を踏襲し、明所視から暗所視まで様々な画面の平均輝度下で視覚運動プライミングの効果を測定した。ほぼ錐体のみが機能する中心視野と、ほぼ桿体のみが機能する周辺視野 (Raphael & MacLeod, 2011) にプライム刺激とテスト刺激をそれぞれ提示したところ、約 1.5 対数単位に及ぶ薄明視領域 ( $0.21 \sim 0.0065 \text{ cd/m}^2$ ) においてプライミングの効果が消失することがわかった (実験 1)。テスト刺激のオンセットを早めることで桿体系における情報処理の遅延 (e.g., MacLeod, 1972; Sharpe & Stockman, 1999) を補償することにより明所視下や暗所視下と同様に負のプライミングが観察されるようになったことから、薄明視下では錐体系と桿体系における時間応答特性の違いによって時空間的に離れた運動情報がうまく統合されず、結果としてプライミングの効果が消失することが示唆された (実験 2)。以上の結果は、錐体系と桿体系における網膜レベルの時間特性の違いが V1 以降の視覚運動情報処理に影響することを示している。

第 3 章では、網膜座標系や環境座標系が視覚運動の認識に関与する時、その認識が環境光レベルの変化による影響を受けるか明らかにすることに主眼を置いた。まずは座標系により運動知覚表象が形成されるレベルが異なるかを調べるため、明所視下でプライミング効果が生じるためには網膜座標系が構築される必要のある条件 (Retinotopic 条件) と、プ

ライミング効果が生じるためには環境座標系が構築される必要のある条件 (Spatiotopic 条件) における視覚運動プライミングの効果を測定した。その結果, Retinotopic 条件では負のプライミングのみが観察され, Spatiotopic 条件では正のプライミングのみが観察された (実験 3)。これは, プライム刺激の持続時間, 速度, 輝度コントラストの組み合わせにより切り替わったプライミングの効果に依存するものであり, ある特定のパラメータに依存するものではなかった (実験 4)。負のプライミングは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, 正のプライミングは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推定されていることから (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013), 網膜座標系では低次の運動検出機構が機能し, 環境座標系では高次の運動検出機構が機能すると言える。なお, Spatiotopic 条件においてはサッカードによる注視位置の変更を伴うが, その場合には正のプライミングが観察されるまでに約 600 ms 以上の時間を要する一方で, サッカードを行わないか, あるいはサッカードを行ってもまた元の位置に視線を戻すことで注視位置の変更を伴わずに環境座標系が構築される条件 (Full 条件) においては正のプライミングがすぐに観察されることがわかった (実験 5)。これは, 時間特性の異なる環境座標系が複数存在することを示唆している。

薄明視下や暗所視下で実験 3~5 と同様の実験を行ったところ, Retinotopic 条件では画面の平均輝度に依存せず負のプライミングが観察されたが, Spatiotopic 条件では薄明視下でプライミングの効果が消失した。暗所視下では明所視下と同様に正のプライミングが観察された (実験 6)。Spatiotopic 条件でプライミング効果の消失がみられた薄明視条件 ( $0.068 \text{ cd/m}^2$ ) は, 実験 1 においてプライミングの効果が消失した薄明視領域 ( $0.021 \sim 0.0065 \text{ cd/m}^2$ ) に含まれるものであった。実験 6 では輝度コントラストを 100% に設定していたが, 実験 3, 4 と同じ 50% や, それよりも低い 15% に変更しても, 薄明視下の Spatiotopic 条件でプライミングの効果が観察されることはなかった (実験 7)。以上の結果は, 薄明視下では環境座標表現が構築されないことを示している。ただし, 薄明視下でプライミング効果の消失がみられるのは Spatiotopic 条件のみであり, Full 条件ではサッカードによる注視位置変更の

有無に関わらず明所視下や暗所視下と同様に正のプライミングが観察された（実験 8）。実験 5 から時間特性の異なる複数の環境座標系の存在が示唆されたが、表象の形成にある程度の時間を要する環境座標系のみ薄明視下で構築されなくなると言える。サッカード前後で物体の位置情報を保持し、身体とのインタラクションを誘導する行動に関連した環境座標表現が徐々に構築されるのであるとすれば（Burr & Morrone, 2012; Zimmermann et al., 2014）、表象の形成に時間の掛かる環境座標系がうまく構築されなくなることが薄明視における運動知覚に関連したパフォーマンスの低下を招く一因になっていると考えられる。なお、薄明視下では網膜偏心度の増加に伴い桿体の活性化率が増加し、視野周辺部では桿体がほぼ単独で機能する状態になるが（Raphael & MacLeod, 2011）、刺激の偏心度（凝視点と刺激の中心間距離）を増加させると、薄明視下であっても **Spatiotopic** 条件において正のプライミングが観察されるようになることがわかった（実験 9）。このことから、錐体と桿体における時空間特性の違いが原因で表象の形成に時間の掛かる環境座標系の構築に必要な情報統合が生じなくなると言える。以上の結果は、環境座標表現を構築する高次のシステムにまで錐体系と桿体系における視覚情報処理過程の分離が影響することを示している。

第 4 章では、薄明視において時間的には前に入力された視覚情報を利用できない場合、時間的に後で利用可能な視覚情報により適切な運動知覚が適及的にもたらされるか検討した。その結果、明所視において通常の正のプライミングが顕著に観察される場合に、薄明視下では通常の正のプライミングは弱まる一方で適及的な正のプライミングが観察されるようになった（実験 10）。プライミングの効果が適及的にもたらされた薄明視条件（0.21, 0.068 cd/m<sup>2</sup>）は、実験 1~9 においてプライミングの効果が消失した薄明視条件と一致する。また、薄明視下であっても、錐体がほぼ単独で機能する中心視野や桿体がほぼ単独で機能する周辺視野（Raphael & MacLeod, 2011）に刺激を提示した場合には適及的なプライミング効果は観察されず、通常のプライミング効果が観察された（実験 11）。このことから、錐体系と桿体系が同時に機能する時、時間的に前の入力情報を利用した情報統合は成立しないことがあり、そのような場合には、時間的に後の入力情報を利用した情報統合により

適切な運動知覚がもたらされることがわかった。

視覚運動プライミングが遡及的に生じるとすれば、それは明所視下で正のプライミングが観察される条件においてであり、明所視下で負のプライミングが観察される条件では遡及的なプライミング効果はみられなかった（実験 12）。通常の視覚運動プライミングにおいて、正のプライミングが観察されるような条件では特徴追跡機構といった高次の運動検出機構の貢献度が高く、負のプライミングが観察されるような条件では一次運動検出機構といった低次の運動検出機構の貢献度が高いことから（Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013）、遡及的なプライミング効果は高次の運動検出機構により担われると考えられる。これは、ポストディクシオンに基づく視知覚の変容には時間的に前後する刺激の特徴を照合するような高次の情報処理機構が関与するという仮説と一貫している（Kawabe, 2012; Prins, 2008）。

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、ポストディクシオンに基づく運動知覚がもたらされるなど、明所視下や暗所視下とは異なる方略により運動知覚が担われていることが明らかとなった。しかしながら、薄明視下では時間的に前後する入力情報のいずれも利用できないことがある。プライム刺激とテスト刺激の ISI が 200～400 ms 以内の時、明所視下では通常の正のプライミングが顕著に観察されたが、薄明視下では遡及的なプライミング効果はほぼ消失し、かつ通常の正のプライミングも明所視下ほどには観察されなかった（実験 13）。次節では、本研究の結果とこれまでに得られている心理物理学的知見、および神経生理学的知見に基づき、異なる環境光下において運動知覚をもたらすメカニズムについて考察する。

## 5.2 環境光への順応による運動知覚の変容をもたらすメカニズム

これまでに論じてきた明所視, 薄明視, 暗所視における視覚運動情報処理方略について, 運動情報の時空間的な統合という機能的な観点からまとめた全体像を図 5.1 に示す. 図 5.1 において, S1, S2 はそれぞれ時空間的に離れた運動信号を示す. 本研究においては, プライム刺激とテスト刺激が S1 と S2 に該当する. また, CS1, CS2 は錐体系を介した S1, S2 を示し, RS1, RS2 は桿体系を介した S1, S2 を示す. したがって, 明所視下と暗所視下では CS1, CS2 あるいは RS1, RS2 のみとなるが, 薄明視下では運動統合メカニズムが錐体系と桿体系双方から情報入力を受けるため, CS1, CS2, RS1, RS2 が混在する状態となっている. 運動情報が統合されるメカニズムとして, (i) 網膜座標系, (ii) 表象がすぐに形成される環境座標系, (iii) 表象の形成に時間の掛かる環境座標系, (iv) ポストディクシオンを仮定する. 運動情報の統合によりもたらされる運動知覚は, (a) 低次の運動検出機構により担われる (視覚運動プライミングにおける負のプライミング) か, (b) 高次の運動検出機構により担われる (視覚運動プライミングにおける正のプライミング). 運動情報が統合されない場合には, (c) S1, S2 に関する分断された運動知覚がもたらされる (視覚運動プライミングにおけるプライミング効果の消失). 各環境光レベルで運動情報がどのように統合されるか, まずは明所視と暗所視について議論する.

### 5.2.1 明所視と暗所視における運動情報の処理

明所視下では錐体系のみ機能する. V1 をはじめ初期視覚野では網膜部位再現性 (retinotopy) が保たれているため (e.g., Wandell et al., 2005), 錐体系を介した運動情報は網膜座標に基づいて投射される (図 5.1 (i)). 実験 3, 4 から, 網膜座標系では一次運動検出機構といった低次の運動検出機構により負のプライミングが誘発されることが推定された. したがって, S1 と S2 が網膜上同じ位置から入力される場合には, 低次の運動検出機構により両情報が統合された視覚運動が認識されることが考えられる (図 5.1 (a)). これは,



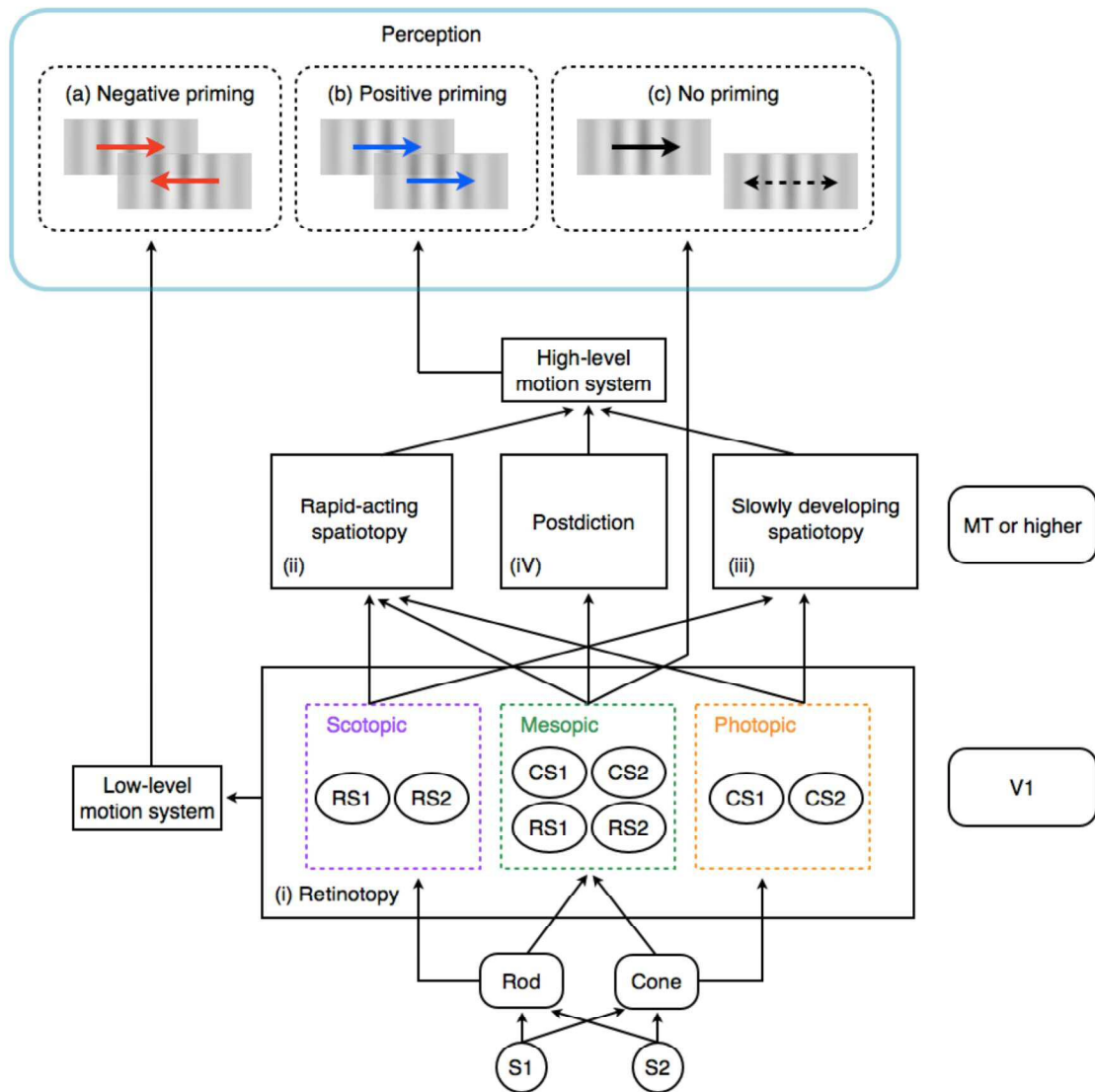


図 5.1 異なる環境光レベルにおける視覚運動情報処理方略の全体像

本研究から推定される異なる環境光レベル下の視覚運動情報処理方略について、視覚情報の時空間的な統合という機能的観点からまとめた全体像を示す。S1, S2 は時空間的に離れた運動信号を示す。CS1, CS2 は錐体系を介した S1, S2 を示し、RS1, RS2 は桿体系を介した S1, S2 を示す。仮想的なメカニズムとして、(i) 網膜座標系、(ii) 表象がすぐに形成される環境座標系、(iii) 表象の形成に時間の掛かる環境座標系、(iv) ポストディクションを示す。(a) 低次の運動検出機構により情報が統合された結果もたらされる知覚（負のプライミング）、(b) 高次の運動検出機構により情報が統合された結果もたらされる知覚（正のプライミング）、(c) 情報がうまく統合されなかった結果もたらされる知覚（プライミング効果の消失）。

低次の運動検出機構が関与すると考えられている運動残効が網膜座標系で観察されることから支持される (Biber & Ilg, 2011; Boi et al., 2011; Cavanagh et al., 2010; Knapen et al., 2009; Turi & Burr, 2012; Wenderoth & Wiese, 2008).

S1 と S2 の位置関係が実世界上で変化しない場合、環境座標系において表象が形成される。ただし、Burr and Morrone (2012) で議論されているように、実験 3~5 の結果から時間特性の異なる 2 種類の環境座標系の存在が示唆された。眼球運動の有無に関わらず S1 と S2 の位置関係が環境上だけでなく網膜上も変化しない場合には、表象がすぐに形成される環境座標系が構築され (図 5.1 (ii)), 眼球運動により注視位置を変更し S1 と S2 の網膜上の位置関係が変化する場合には、表象の形成に約 600 ms の時間を要する環境座標系が構築される (図 5.1 (iii)). 表象がすぐに形成される環境座標系 (図 5.1 (ii)) については、サッカード後に情報入力を受ける視野領域へ応答を予測的にずらす神経細胞の働きを基盤としたモデルが提案されている (Burr & Morrone, 2011, 2012; Cavanagh et al., 2010; Cicchini et al., 2013; Duhamel et al., 1992; Melcher & Colby, 2008; Sommer & Wurtz, 2004; Wurtz, 2008). 実験 3~5 において、いずれの環境座標系においても特徴追跡機構といった高次の運動検出機構が関与する正のプライミングが観察されたことから、環境座標系ではその時間特性の違いに関わらず高次の運動検出機構により運動情報が統合されると考えられる (図 5.1 (b)). これは、位置運動残効、運動対応、時間知覚、コヒーレント運動における運動統合といった高次機構の関与が想定される現象が環境座標系で生じることと一貫する (Turi & Burr, 2012; Hein & Cavanagh, 2012; Melcher & Morrone, 2003; Morrone et al., 2010).

ヒト脳機能イメージングを利用した神経生理学的研究から、V1 においては網膜座標系に選択的な BOLD 反応が生じ、MT においては環境座標系に選択的な BOLD 反応が生じることが報告されている (Crespi et al., 2011; d'Avossa et al., 2007). 実験 3~5 から、網膜座標系では低次の運動検出機構により負のプライミングが誘発され (図 5.1 (a)), 環境座標系では高次の運動検出機構により正のプライミングが誘発されること (図 5.1 (b)) が推定された。負のプライミングについては、V1 における運動方向選択細胞の数百ミリ秒オーダー

の急速な順応がその神経基盤となることが示唆されている (Lisberger & Movshon, 1999; Priebe et al., 2002; Glasser et al., 2011; Kanai & Verstraten, 2005; Pantle et al., 2000; Pavan et al., 2009). rTMS を用いた研究から, 実際に負のプライミングの誘発には MT よりも V1 の関与が大きいことが示されている (Campana et al., 2011). 一方で, Jiang et al. (2002) は, 正のプライミングが観察された時の ERP から, 正のプライミングの誘発には MT といったより高次の段階が関与していることを報告した. 以上から, 時空間的に離れた運動情報は, 網膜座標系では V1 といった低次の段階で処理され, 環境座標系では MT といったより高次の段階で処理されると考えられる.

明所視下とは異なり, 暗所視下では桿体系のみが機能するが, 実験 1~9 を通じて暗所視下では明所視下と同様の結果が得られた. したがって, 時空間的に離れた運動情報の統合に関しては, 明所視下と暗所視下では同様のメカニズムにより担われているとみなすことができる. ただし, 錐体系と桿体系では時空間特性が異なる. 例えば, 2.1.2 節で述べたように, 桿体系の時間応答は錐体系の時間応答に比べ最大で約 80 ms 遅れることが心理物理実験から推定されている (MacLeod, 1972; Plainis & Murray, 2000; Walkey et al., 2006). そのため, 暗所視下では運動情報の処理に要する時間が全体的に増加し, 最終的に運動知覚がもたらされるのは明所視下よりも遅い可能性がある.

### 5.2.2 薄明視における運動情報の処理

錐体系と桿体系がともに機能する薄明視においても, 網膜部位再現性が保たれている V1 では両系を介した運動情報は網膜座標に基づいて投射される (図 5.1 (i)). 実験 6~9 において, 薄明視下であっても明所視下や暗所視下と同様に網膜座標系では負のプライミングが観察され, 表象がすぐに形成される環境座標系 (図 5.1 (ii)) では正のプライミングが観察されたことから, 網膜座標系では低次の, 表象がすぐに形成される環境座標系では高次の運動検出機構によりそれぞれ運動情報の統合が担われると言える. しかしながら, 実験 6~9 で示したように, 薄明視下では表象の形成に時間の掛かる環境座標系 (図 5.1 (iii))

においてプライミングの効果が消失し、テスト刺激の見かけの運動方向は一義に定まらなかった。薄明視下であっても、主に桿体系が機能する視野周辺部 (Raphael & MacLeod, 2011) では環境座標系においても正のプライミングが徐々に観察されるようになったことから、錐体系と桿体系における時空間特性の違いにより表象の形成に時間の掛かる環境座標系がうまく構築されなくなることが示唆される。一方で、実験 10, 11 において錐体系と桿体系が同時に機能する薄明視下でのみ正のプライミングが適及的に観察されたように、薄明視下では時間的に後で入力される視覚情報を利用したポストディクションに基づく運動知覚がもたらされていることが明らかになった (図 5.1 (iv))。薄明視における適及的な正のプライミングは、明所視において通常の正のプライミングが観察された条件と同様の刺激を用いた時に観察されたことから、適及的な情報統合は特徴追跡機構といった高次の運動検出機構により担われていると推定される。

時空間的に離れた運動情報の統合という観点から、薄明視下では明所視下や暗所視下とは異なり、時間的に前の入力情報を利用した情報統合が成立しにくくなる一方で、時間的に後の入力情報を利用した情報統合が成立することを示した。ただし、実験 13, 14 から、そのようなポストディクションに基づく運動知覚はせいぜい 300 ms 程度の限られた時間幅でしか生じず、その範囲を超える場合には時間的に前の入力情報も後の入力情報も利用できない可能性があることがわかった。そのような場合には、時空間的に離れた運動情報は統合されず、テスト刺激の見かけの運動方向は一義に定まらない (図 5.1 (c))。

上述したように、通常の正のプライミングには MT が関与していることが報告されている (Jiang et al., 2002)。適及的な正のプライミングが通常の正のプライミングと同様の運動検出機構により誘発されるのであれば、適及的な正のプライミングの誘発にも MT 以降の高次の段階が関与していると考えられる。実験 1, 2 から、薄明視において錐体系がほぼ単独で機能する中心視野と桿体系がほぼ単独で機能する周辺視野 (Raphael & MacLeod, 2011) にプライム刺激とテスト刺激を提示するとプライミングの効果が消失することがわかったが、これは桿体系を介する情報処理の遅延が原因であった。Hadjikhani and Tootell

(2000) が示したように、V1 レベルでは錐体由来の入力情報 (CS1, CS2) と桿体由来の入力情報 (RS1, RS2) が分離して投射されることを示している。

コントラスト感度関数により推定される視覚の時間・空間周波数特性は、環境光のレベルにより大きく変化する。コントラスト感度関数は、錐体系が機能する明所視下では帯域通過型 (バンドパス型) の形状を示すが、環境光レベルの低下に伴い桿体系の関与が高まるにつれ、(1) 時間・空間周波数に依存した形で感度が低下する、(2) ピーク感度を示す時間・空間周波数が低下する、(3) 感度がゼロになる時間・空間周波数値であるカットオフ時間・空間周波数が低下する、(4) 形状全体が帯域通過型から低域通過型 (ローパス型) に近づく、といった形状変化がみられる (Conner, 1982; Hess et al., 1990; Kelly, 1971; Snowden et al., 1995; van Nes, Koenderink, Nas, & Bouman, 1967)。薄明視においては、図 5.1 に示した運動統合メカニズムへの入り口となる錐体系と桿体系における時空間特性の違いが運動情報の統合に影響を及ぼしていると考えられる。

### 5.3 視覚運動プライミングにおける速度と時間周波数

今後の展望や結論に移る前に、視覚運動プライミングにおける速度と時間周波数の関係について論じる。速度を  $V$  (°/s)、時間周波数を  $TF$  (Hz)、空間周波数を  $SF$  (c/°) とすると、速度と時間周波数の関係は以下の式により表される。

$$V = \frac{TF}{SF} \quad (5.1)$$

式 (5.1) からわかるように、時間周波数には時間次元のみ含まれる一方で、速度には時間次元だけでなく空間次元が含まれる。そのため、速度と時間周波数の関係は空間周波数に依存して変化する。本研究で用いた刺激の空間周波数は、実験 1～9 では 0.5 c/°とし、実験 10～13 では 0.75 c/°としたことから、実験 1～9 と実験 10～13 では速度と時間周波数の関係が異なる。視覚運動プライミングの効果は、速度と時間周波数のどちらに依存して変化するのだろうか。実験 6 および実験 10, 12 において、明所視下でプライム刺激の持続時間を 167 ms とし、輝度コントラストを 100%とした時に得られた結果を表 5.1 にまとめる。プライム刺激とテスト刺激はともに凝視点から 3.3°上方に提示されていた。表 5.1 から、時間周波数に依存せず速度が 6.0 °/s を境に正負のプライミング効果が切り替わることがわかる。これは、視覚運動プライミングが時間周波数ではなく速度に依存したメカニズムにより誘発されることを示している。

McKee, Silverman, and Nakayama (1986) は、空間周波数が一定である時、速度は時間周波数とともに変化するが、空間周波数を変化させることで時間周波数を乱数化しても、速度の弁別閾は大きく影響されないことを報告した。一方で、Smith and Edgar (1990) によると、速度を乱数化した場合にも時間周波数の弁別は可能であるが、かなりの訓練を要する。以上のことは、視覚情報処理過程の初期の段階において、時間は時間次元だけでなく空間次元が混在した形で表現されていることを示唆する。Adelson and Bergen (1985) によ

表 5.1 実験 6 および実験 10, 12 で得られた結果の比較

	速度 (°/s)	時間周波数 (Hz)	プライミング効果 (Full 条件)
実験 6	6.0	3.0	正
	8.0	4.0	負
	速度 (°/s)	時間周波数 (Hz)	プライミング効果 (Forward 条件)
実験 10, 12	3.8	2.8	正
	6.0	4.5	正
	9.0	6.8	負

り考案された運動エネルギーモデルはこの仮説に則ったものであるが、本研究の結果は、負のプライミングの誘発には運動エネルギーモデルに基づく一次運動検出機構が関与すること (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013) と一貫している。

なお、速度知覚の処理機構については、2~3種類の異なる時間周波数チャンネルに基づいて算出されるというモデルが提案されている (Anderson & Burr, 1985; Cass & Alais, 2006; Fredericksen & Hess, 1998; Hess & Snowden, 1992; Holliday & Ruddock, 1983; Kulikowski & Tolhurst, 1973; Mandler & Makous, 1984; Snowden & Hess, 1992)。このモデルはローパス型とバンドパス型の時間周波数チャンネルから構成され、応答のピークは空間周波数に依存する (Kulikowski & Tolhurst, 1973; Anderson & Burr, 1985; Hess & Snowden, 1992)。Hess and Snowden (1992) は、 $3\text{ c}^\circ$ に応答のピークを持つローパス型のシステムと低空間周波数帯への感度がよいバンドパス型のシステムの存在を示している。時間周波数チャンネルに基づいた速度知覚のモデルは運動速度の検出閾や弁別閾を説明する上で適していると考えられる。例えば、Takeuchi and De Valois (2000) は運動速度の弁別閾を低輝度条件下で測定し、暗所視における運動する正弦波格子パターン弁別閾が低輝度下の時間周波数チャンネルに基づくモデル (Snowden et al., 1995; Waugh & Hess, 1994) により説明されることを報告している。しかしながら、表 5.1 に示した結果は明所視下で刺激の輝度コントラストが 100%と運動方向弁別閾を大きく上回る時に得られたものであるため、時間周波数チャンネルが複数存在するのであれば、その全てが同時に機能していたはずである。また、正のプライミングの誘発には注意資源を要する高次の運動検出機構が関与すると推定されている (Takeuchi et al., 2011; Yoshimoto & Takeuchi, 2013)。したがって、輝度コントラストが最大である時に正のプライミングと負のプライミングが観察される場合には、時間周波数チャンネルに基づくモデルのみでは説明できないと考えられる。一方で、明所視下で刺激の輝度コントラスト閾が 5%と運動方向弁別閾の約 2 倍に相当する低い条件では、プライム刺激の持続時間や速度といった他のパラメータに依存せず負のプライミングが観察された (図 3.9)。これは、Snowden et al. (1995) や Waugh and Hess (1994) により提案された



ような低輝度下の時空間周波数チャンネルに基づくモデルにより説明できる可能性がある.

#### 5.4 今後の展望

本稿の最後に、今後考えるべき問題について論じる。一点目は、薄明視における環境座標表現についてである。構築に時間の掛かる環境座標表現（図 5.1 (iii)）の機能として、物体の位置情報の保持および適切な身体行動の誘導が挙げられているが（Burr & Morrone, 2012; Zimmermann et al., 2014）、薄明視下ではこれがうまく構築されないことが原因で運動知覚に関連した課題のパフォーマンスが低下する可能性があることがわかった。一方で、薄明視下では環境座標表現が適及的に構築されている可能性も示唆された。Kawabe (2011) は、ポストディクシオン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。これは明所視における知見であるが、本研究において観察された薄明視における適及的な視覚運動プライミングも環境座標系で構築された表象であった可能性がある。この点については、今後検討する必要がある。

二点目は、身体全体の運動を加味した環境座標表現に関するものである。視野の安定をもたらす環境座標表現は眼球や頭部を含む身体全体の運動の中で達成されるものであるが、本研究では眼球運動のみ考慮し、頭部その他の身体の運動は固定されているという仮定の元に議論を進めてきた。そのため、本研究の結果は実世界を中心とした環境座標表現ではなく、頭部を中心とした環境座標表現（craniotopic representation）にのみ適用される可能性がある。頭部を含む身体全体の運動を付加した上で、高次の運動検出機構が実世界を中心とした環境座標系で機能するか、また、そのような座標系は薄明視下では構築されなくなるかは、今後の検討課題である。

三点目は、運動情報の時空間的な統合における刺激の空間特性の影響である。実験 10, 11 における刺激布置は実験 6~9 のサッカードを行わない環境座標系（Full 条件）に類似した刺激布置であったが、錐体系と桿体系が同時に機能する薄明視下でも Full 条件では正のプライミングが顕著に観察された実験 6~9 とは異なり、実験 10, 11 ではプライミングの効果が弱まる傾向にあった。その原因として、刺激の空間周波数の違いが挙げられる。

前節でも述べたように、実験 6~9 では刺激の空間周波数を  $0.5 \text{ c/}^\circ$  としたことに對し、実験 10, 11 では  $0.75 \text{ c/}^\circ$  とした。Pinkus and Pantle (1997) によると、明所視下では空間周波数は視覚運動プライミングの効果に大きく影響しないが、空間特性の異なる錐体系と桿体系が同時に機能する薄明視下ではその限りではないのかもしれない。薄明視においては、空間周波数に依存してプライミングの効果が変わる可能性がある。

四点目は、例えば両眼立体視 (binocular stereopsis) など運動視以外においても錐体系と桿体系という網膜レベルで分離した視覚情報処理過程が高次のレベルにおける情報統合に影響するかに関してである。運動視の場合は時間的に離れた視覚情報の対応を取るが、立体視の場合は両眼間で離れた視覚情報の対応を取るため、運動視と立体視は似たようなメカニズムを想定することができる。実際に、Ohzawa, DeAngelis, and Freeman (1997) により立体視のモデルとして提案されている視差エネルギーモデル (stereo energy model) は運動エネルギーモデル (Adelson & Bergen, 1985) と類似しており、両者とも神経生理学的な基盤があると考えられている。そのため、立体視においても錐体系と桿体系が同時に機能することにより時空間的な情報統合への影響がみられると予測される。例えば、本研究で利用した視覚運動プライミングについて、プライム刺激とテスト刺激を右目と左目で分けて提示することにより、薄明視における両眼間情報の統合を検討することができると考えられる。

五点目は、急激な環境光レベルの変化が視知覚にどのような影響を及ぼすかという問題である。現実的な状況を考えると、環境光はダイナミックに変化しており、順応する時間が常に充分にあるわけではない。例えば、部屋を移動しただけで環境光のレベルが大きく変化することもある。したがって、視知覚における環境光の影響を明らかにするためには、環境光のダイナミックな変化という要因を考慮する必要がある。例えば Takeuchi et al.

(2001) は、この問題について輝度のレベルにより見かけの運動方向が変わる ISI リバーサルから検討した。彼らは、2 フレーム目の刺激を提示すると同時に輝度を増減することにより、網膜照度を 1.5 対数単位変化させてから約 0.5~1 秒後に運動方向の見え方が変

化することを示した。環境光のレベルが急激に変化する時、運動視をはじめとする様々な視覚モダリティにおいてどのような影響があるか、よくわかっていない。例えば運動視に関しては、速度の判断や運動する物体の空間上の位置判断に何らかの影響を及ぼす可能性がある。本研究で用いた視覚運動プライミングに関して言えば、プライム刺激からテスト刺激へと切り替わるタイミングで輝度レベルが変化する時、テスト刺激の運動方向知覚がどのように影響されるかは興味深い検討課題である。

六点目は、加齢による視知覚への影響である。本研究では主に若年層の参加者からデータを取得したが、高齢者では薄明視下で視機能が選択的に低下することが知られているため (e.g., Werner et al. 1990), 若年者とは異なる結果が得られる可能性がある。高齢者による夜間の交通事故は薄明視における視力の低下が原因と考えられていることから (e.g., Gruber et al., 2013; Puell et al., 2004), 様々な環境光下における視知覚への加齢の影響を明らかにすることは、学術的にも実践的にも重要な課題である。

環境光レベルの変化により視知覚がどのようにもたらされるか、特に薄明視下の視覚情報の処理に関しては未解明の点が多い (Stockman & Sharpe, 2006)。本研究では運動視に関して時空間的に離れた視覚情報の統合を検討したが、運動視に限らず様々な視覚モダリティから検討する必要がある。また、視知覚をもたらす情報統合がどのように生じるか、そのプロセスを明らかにすることは、薄明視における視覚メカニズムを解明する上で必須である。上述したような問題を検討し、本研究で得られた知見をさらに発展させることは、薄明視や暗所視といった環境光要因を含む視覚システム全体の理解に繋がるであろう。また、薄明視下の視覚システムへの理解が深まることで、薄暮時の交通事故の減少や高齢者が安全に暮らせる環境づくりなど、QOLの向上に貢献することが期待される。

## 5.5 結論

本研究から、局所的な運動情報の時空間的な統合や環境座標表現の構築，そしてポストディクシオンに基づく運動知覚の形成が行われる高次のプロセスにおいても，錐体系と桿体系という網膜レベルで分離した視覚情報処理過程が影響し，結果として運動知覚が変容することが明らかになった．つまり，錐体系のみが機能する明所視や桿体系のみが機能する暗所視においては同様の運動知覚がもたらされるが，錐体系と桿体系が同時に機能する薄明視においては特異的であるなど，薄明視を明所視と暗所視の単なる中間段階として捉えられないことが判明した．薄明視下では明所視下や暗所視下とは異なる方略により運動知覚が担われているが，それがうまく機能しないことがあり，そのような時に課題を行う上で適切な視覚運動が認識されず，結果として交通事故の増加や球技におけるパフォーマンスの低下を招くのだと考えられる．

## 謝辞

本研究を遂行し博士学位論文としてまとめるにあたり、指導教員である竹内龍人教授（日本女子大学人間社会学部）には、多大なご支援とご鞭撻を賜りました。卒業論文研究から現在に至るまで、長きに渡って大変熱心にご指導いただき、辛抱強く見守ってくださいましたこと、心より感謝申し上げます。また、内田真理子助教（日本女子大学人間社会学部）には、眼球運動データの分析において多くのご助言をいただきましたこと、深く感謝いたします。

論文審査におきましては、岡本安晴教授（日本女子大学人間社会学部）、金沢創教授（日本女子大学人間社会学部）、木村英司教授（千葉大学文学部）、岡嶋克典准教授（横浜国立大学大学院環境情報研究院）より丁寧なご指摘、ご助言をいただき、本論文の完成に至りました。心より感謝申し上げます。

国際会議や国内学会における発表、また、学術雑誌への論文投稿に際しては、視覚研究を専門とする研究者の方々から、多数のご助言、ご示唆をいただき、本研究をさらに発展させることができました。

本研究の実験に快くご参加いただいた皆様には、心より感謝申し上げます。また、同期の稲田祐奈さんの存在は、研究を進めていく上で大きな励みとなりました。深く感謝いたします。

本研究の一部は、独立行政法人日本学術振興会 科学研究費補助金(特別研究員奨励費)、日本女子大学大学院学生 特別研究奨励金、ならびに日本女子大学 特別重点化資金により実施されました。ここに記して感謝の意を表します。

最後に、博士課程に進学することを快諾し、あたたかく見守り続けてくれた両親に深い感謝の意を表して謝辞といたします。

## 引用文献

- 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.
- Anderson, S. J., & Burr, D. C. (1985). Spatial and temporal selectivity of the human motion detection system. *Vision Research*, **25**, 1147–1154.
- 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.
- Arnold, D. H., Thompson, M., & Johnston, A. (2007). Motion and position coding. *Vision Research*, **47**, 2403–2410.
- Ashida, H., Seiffert, A. E., & Osaka, N. (2001). Inefficient visual search for second-order motion. *Journal of the Optical Society of America A*, **18**, 2255–2266.
- Bakeman, R. (2005). Recommended effect size statistics for repeated measures designs. *Behaviour Research Methods*, **37**, 379–384.
- Baker, D. H., & Graf, E. W. (2010). Extrinsic factors in the perception of bistable motion stimuli. *Vision Research*, **50**, 1257–1265.
- Baylor, D. A. (1987). Photoreceptor signals and vision. Proctor lecture. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, **28**, 34–49.
- Benedek, G., Benedek, K., Kéri, S., Letoha, T., & Janáky, M. (2003). Human scotopic spatiotemporal sensitivity: A comparison of psychophysical and electrophysiological data.

- Documenta Ophthalmologica*, **106**, 201–207.
- Biber, U., & Ilg, U. J. (2011). Visual stability and the motion aftereffect: A psychophysical study revealing spatial updating. *PLoS One*, **6**, 1–11.
- 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.
- Bloomfield, S. A., & Dacheux, R. F. (2001). Rod vision: Pathways and processing in the mammalian retina. *Progress in Retinal and Eye Research*, **20**, 351–384.
- 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**, 1–11.
- 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.
- Breitmeyer, B. G. (1993). Sustained (P) and transient (M) channels in vision: A review and implications for reading. In D. M. Williams, R. Kruk, & E. Corcos (Eds.) *Visual processes in reading and reading disabilities* (Chap. 5, pp. 95–110), New York, NY: Lawrence Erlbaum.
- Breitmeyer, B. G., Ganz, L. (1976). Implications of sustained and transient channels for theories of visual pattern masking, saccadic suppression, and information processing. *Psychological Review*, **83**, 1–36.
- 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. (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. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **227**, 249–265.
- Burr, D., & Thompson, P. (2011). Motion psychophysics: 1985–2010. *Vision Research*, **51**, 1431–1456.
- Bowns, L. (2002). Can spatio-temporal energy models of motion predict feature motion? *Vision Research*, **42**, 1671–1681.
- Byrne, P., Becker, S., & Burgess, N. (2007). Remembering the past and imagining the future: A neural model of spatial memory and imagery. *Psychological Review*, **114**, 340–375.
- Campana, G., Maniglia, M., & Pavan, A. (2013). Common (and multiple) neural substrates for static and dynamic motion after-effects: A rTMS investigation. *Cortex*, **49**, 2590–2594.
- Campana, G., Pavan, A., & Casco, C. (2008). Priming of first- and second-order motion: Mechanisms and neural substrates. *Neuropsychologia*, **46**, 393–398.
- Campana, G., Pavan, A., Maniglia, M., & Casco, C. (2011). The fastest (and simplest), the earliest: The locus of processing of rapid forms of motion aftereffect. *Neuropsychologia*, **49**, 2929–2934.
- Cass, J., & Alais, D. (2006). The mechanisms of collinear integration. *Journal of Vision*, **11**, 915–922.
- 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*. (pp. 113–120). Cambridge, MA: MIT Press.
- 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.
- Chubb, C., & Sperling, G. (1989). Two motion perception mechanisms revealed through distance-driven reversal of apparent motion. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **86**, 2985–2989.
- 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.
- Cicchini, G. M., Binda, P., Burr, D. C., & Morrone, M. C. (2013). Transient spatiotopic integration across saccadic eye movements mediates visual stability. *Journal of Neurophysiology*, **109**, 1117–1125.
- Cohen, J. (1988). *Statistical power analysis for the behavioral sciences* (2nd ed.). New York, NY: Academic Press.
- Conner, J. D. (1982). The temporal properties of rod vision. *Journal of Physiology*, **332**, 139–155.
- 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**, 1–14.
- 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.
- Dawson, M., & Di Lollo, V. (1990). Effects of adapting luminance and stimulus contrast on the temporal and spatial limits of short-range motion. *Vision Research*, **30**, 415–429.
- 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.
- Deutsche Ophthalmologische Gesellschaft. (2009). *DOG-Recommendations for Quality Assurance of Neurophysiological Assessments and Examination Devices*. München, Germany: Deutsche Ophthalmologische Gesellschaft.
- 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.
- De Valois, R. L., & De Valois, K. K. (1991). Vernier acuity with stationary moving Gabors. *Vision Research*, **31**, 1619–1926.
- DeYoe, E. A., Felleman, D. J., van Essen, D. C., & McClendon, E. (1994). Multiple processing streams in occipitotemporal visual cortex. *Nature*, **371**, 151–154.
- DeYoe, E. A., & van Essen, D. C. (1985). Segregation of efferent connections and receptive field properties in visual area V2 of the macaque. *Nature*, **317**, 58–61.
- Doma, H., & Hallett, P. E. (1988). Rod-cone dependence of saccadic eye-movement latency in a foveating task. *Vision Research*, **28**, 899–913.
- Dosher, 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.
- Duffy, K. R., & Hubel, D. H. (2007). Receptive field properties of neurons in the primary visual cortex under photopic and scotopic lighting conditions. *Vision Research*, **47**, 2569–2574.

- 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.
- 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.
- Edwards, M., & Nishida, S. (2004). Contrast-reversing global-motion stimuli reveal local interactions between first- and second-order motion signals. *Vision Research*, **44**, 1941–1950.
- 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**, 1–16.
- Fernandez, G. C. J. (1992). Residual analysis and data transformations: Important tools in statistical analysis. *HortScience*, **27**, 297–300.
- Fredericksen, R. E., & Hess, R. F. (1998). Estimating multiple temporal mechanisms in human vision. *Vision Research*, **38**, 1023–1040.
- Gardner, J. L., Merriam, E. P., Movshon, J. A., & Heeger, D. J. (2008). Maps of visual space in human occipital cortex are retinotopic, not spatiotopic. *Journal of Neuroscience*, **28**, 3988–3999.
- Gegenfurtner, K. R., Mayser, H. M., & Sharpe, L. T. (2000). Motion perception at scotopic light levels. *Journal of the Optical Society of America A*, **17**, 1505–1515.
- Glasser, D. M., Tsui, J. M. G., Pack, C. C., & Tadin, D. (2011). Perceptual and neural consequences of rapid motion adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **108**, E1080–E1088.

- Golomb, B., Andersen, R. A., Nakayama, K., MacLeod, D. I., & Wong, A. (1985). Visual thresholds for shearing motion in monkey and man. *Vision Research*, **25**, 813–820.
- 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**, 1–12.
- Goodman, T., Forbes, A., Walkey, H., Eloholma, M., Halonen, L., Alferdinck, J., Freiding, A., Bodrogi, P., Várady, G., & Szalman, A. (2007). Mesopic visual efficiency IV: A model with relevance to nighttime driving and other applications. *Lighting Research & Technology*, **39**, 365–392.
- Grossman, E. D., & Blake, R. (1999). Perception of coherent motion, biological motion and form-from-motion under dim-light conditions. *Vision Research*, **39**, 3721–3727.
- Grove, P. M., Ashida, H., Kaneko, H., & Ono, H. (2008). Interocular transfer of a rotational motion aftereffect as a function of eccentricity. *Perception*, **37**, 1152–1159.
- Gruber, N., Mosimann, U. P., Müri, R. M., & Nef, T. (2013). Vision and night driving abilities of elderly drivers. *Traffic Injury Prevention*, **14**, 477–485.
- Hadjikhani, N., & Tootell, R. B. H. (2000). Projection of rods and cones within human visual cortex. *Human Brain Mapping*, **9**, 55–63.
- Hammett, S. T., Champion, R. A., Thompson, P. G., & Morland, A. B. (2007). Perceptual distortions of speed at low luminance: Evidence inconsistent with a Bayesian account of speed encoding. *Vision Research*, **47**, 564–568.
- 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**, 1–14.
- 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.
- Hess, R. F., & Snowden, R. J. (1992). Temporal properties of human visual filters: Number, shapes and spatial covariation. *Vision Research*, **32**, 47–59.
- Hess, R. F., Waugh, S. J., & Nordby, K. (1996). Rod temporal channels. *Vision Research*, **36**, 613–619.
- Hess, R. F., & Zaharia, A. G. (2010). Global motion processing: Invariance with mean luminance. *Journal of Vision*, **10**, 1–10.
- Hisakata, R., & Murakami, I. (2008). The effects of eccentricity and retinal illuminance on the illusory motion seen in a stationary luminance gradient. *Vision Research*, **48**, 1940–1948.
- Holliday, I. E., & Ruddock, K. H. (1983). Two spatio-temporal filters in human vision. 1. Temporal and spatial frequency response characteristics. *Biological Cybernetics*, **47**, 173–190.
- 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, NY: Wiley.
- Hwang, J., Lee, D. H., Park, S., & Park, S. N. (2013). Measurement of rod and cone effects in mesopic visual sensitivity by varying viewing field. *Journal of the Optical Society of America A*, **30**, 1929–1936.
- Ido, K., Ohtani, Y., & Ejima, Y. (1997). Dependencies of motion assimilation and motion contrast on spatial properties of stimuli: Spatial-frequency nonselective and selective interactions between local motion detectors. *Vision Research*, **37**, 1565–1574.

- Ikeda, M., & Shimozono, H. (1981). Mesopic luminous-efficiency functions. *Journal of the Optical Society of America*, **71**, 280–284.
- 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.
- Kamitani, Y., & Shimojo, S. (1999). Manifestation of scotomas created by transcranial magnetic stimulation of human visual cortex. *Nature Neuroscience*, **2**, 767–771.
- 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.
- 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.
- Kawachi, Y., Kawabe, T., & Gyoba, J. (2011). Stream/bounce event perception reveals a temporal limit of motion correspondence based on surface feature over space and time. *i-Perception*, **2**, 428–439.
- Kelly, D. H. (1971). Theory of flicker and transient responses. I. Uniform fields. *Journal of the Optical Society of America*, **61**, 537–546.
- Kirschfeld, K., & Kammer, T. (1999). The Fröhlich effect: A consequence of the interaction of visual focal attention and metacontrast. *Vision Research*, **39**, 3702–3709.
- Knapen, T., Rolfs, M., & Cavanagh, P. (2009). The reference frame of the motion aftereffect is retinotopic. *Journal of Vision*, **9**, 1–6.
- Knapen, T., Rolfs, M., Wexler, M., & Cavanagh, P. (2010). The reference frame of the tilt aftereffect. *Journal of Vision*, **10**, 1–13.

- 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.
- 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.
- Kristjánsson, A., & Campana, G. (2010). Where perception meets memory: A review of repetition priming in visual search tasks. *Attention, Perception & Psychophysics*, **72**, 5–18.
- Kulikowski, J. J., & Tolhurst, D. J. (1973). Psychophysical evidence for sustained and transient detectors in human vision. *Journal of Physiology*, **232**, 149–162.
- Lachenmayr, B., Berger, J., Buser, A., & Keller, O. (1998). Reduced visual capacity increases the risk of accidents in street traffic. *Ophthalmologe*, **95**, 44–50.
- Lam, B. L., Thompson, H. S., & Corbett, J. J. (1987). The prevalence of simple anisocoria. *American Journal of Ophthalmology*, **104**, 69–73.
- Land, M. F. (2012). The operation of the visual system in relation to action. *Current Biology*, **22**, R811–R817.
- Lankheet, M. J. M., van Doorn, A. J., & van de Grind, W. A. (2002). Spatio-temporal tuning of motion coherence detection at different luminance levels. *Vision Research*, **42**, 65–73.
- 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**, 1–14.
- Levitt, H. (1971). Transformed up-down methods in psychoacoustics. *Journal of the Acoustical Society of America*, **49**, 467–477.



- Lisberger, S., & Movshon, J. (1999). Visual motion analysis for pursuit eye movements in area MT of macaque monkeys. *Journal of Neuroscience*, **19**, 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.
- Lu, Z. L., & Sperling, G. (1999). Second-order reversed phi. *Perception & Psychophysics*, **61**, 1075–1088.
- MacLeod, D. I. A. (1972). Rods cancel cones in flicker. *Nature*, **235**, 173–174.
- Mandler, M. B., & Makous, W. (1984). A three channel model of temporal frequency perception. *Vision Research*, **24**, 1881–1887.
- Maruya, K., Mugishima, Y., & Sato, T. (2003). Reversed-phi perception with motion defined motion stimuli. *Vision Research*, **43**, 2517–2526.
- Mather, G., & Challinor, K. L. (2009). Psychophysical properties of two-stroke apparent motion. *Journal of Vision*, **9**, 1–6.
- Mather, G., Pavan, A., Campana, G., & Casco, C. (2008). The motion after-effect reloaded. *Trends in Cognitive Sciences*, **12**, 481–487.
- Mather, G., Verstraten, F. A. J., & Anstis, S. M. (1998). *The motion aftereffect: A modern perspective*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Maunsell, J. H., Nealey, T. A., & DePriest, D. D. (1990). Magnocellular and parvocellular contributions to responses in the middle temporal visual area (MT) of the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, **10**, 3323–3334.
- Maunsell, J. H., & Newsome, W. T. (1987). Visual processing in monkey extrastriate cortex. *Annual Review of Neuroscience*, **10**, 363–401.
- Maunsell, J. H., & van Essen, D. C. (1983). The connections of the middle temporal visual area

- (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, **3**, 2563–2586.
- McKee, S. P., Silverman, G. H., & Nakayama, K. (1986). Precise velocity discrimination despite random variations in temporal frequency and contrast. *Vision Research*, **26**, 609–619.
- McKeefry, D. J., Laviers, E. G., & McGraw, P. V. (2006). The segregation and integration of colour in motion processing revealed by motion after-effects. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **273**, 91–99.
- Melcher, D., & Colby, C. L. (2008). Trans-saccadic perception. *Trends in Cognitive Sciences*, **12**, 466–473.
- 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.
- Morrone, M. C., Tosetti, M., Montanaro, D., Fiorentini, A., Cioni, G., & Burr, D. C. (2000). A cortical area that responds specifically to optic flow, revealed by fMRI. *Nature Neuroscience*, **3**, 1322–1328.
- Moutoussis, K., and Zeki, S. (1997). A direct demonstration of perceptual asynchrony in vision. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. **264**, 393–399.
- Murakami, I., & Shimojo, S. (1993). Motion capture changes to induced motion at higher luminance contrasts, smaller eccentricities, and larger inducer sizes. *Vision Research*, **33**, 2091–2107.
- Murakami, I., & Shimojo, S. (1996). Assimilation-type and contrast-type bias of motion induced by the surround in a random-dot display: evidence for center-surround antagonism. *Vision*

*Research*, **36**, 3629–3639.

- 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.
- Nadasdy, Z., & Shimojo, S. (2010). Perception of apparent motion relies on postdictive interpolation. *Journal of Vision*, **10**, 801 (Suppl.).
- Nijhawan, R. (1994). Motion extrapolation in catching. *Nature*, **370**, 256–257.
- Nijhawan, R. (2008). Visual prediction: Psychophysics and neurophysiology of compensation for time delays. *Behavioral and Brain Sciences*, **31**, 179–239.
- Nishida, S. (1993). Spatiotemporal properties of motion perception for random-check contrast modulations. *Vision Research*, **33**, 633–645.
- Nishida, S. (2011). Advancement of motion psychophysics: Review 2001-2010. *Journal of Vision*, **11**, 1–53.
- Nishida, S., & Johnston, A. (2002). Marker correspondence, not processing latency, determines temporal binding of visual attributes. *Current Biology*, **12**, 359–368.
- Ohzawa, I., DeAngelis, G. C., & Freeman, R. D. (1997). Encoding of binocular disparity by complex cells in the cat's visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, **77**, 2879–2909.
- 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.
- 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.
- 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.
- Palmer, D. A. (1966). A system of mesopic photometry. *Nature*, **209**, 276–281.
- Pantle, A. (1992). Immobility of some second-order stimuli in human peripheral vision. *Journal of the Optical Society of America A*, **9**, 863–867.
- 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., Guerresch, 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.
- Pavan, A., Campana, G., Maniglia, M., & Casco, C. (2010). The role of high-level visual areas in short- and longer-lasting forms of neural plasticity. *Neuropsychologia*, **48**, 3069–3079.
- Pavan, A., Contillo, A., & Mather, G. (2013). Modelling adaptation to directional motion using the Adelson-Bergen energy sensor. *PLoS One*, **8**, 1–7.
- Pelli, D. G. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: Transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, **10**, 437–442.
- Peterson, M., Ohzawa, I., & Freeman, R. (2001). Neural and perceptual adjustments to dim light. *Visual Neuroscience*, **18**, 203–208.
- 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.
- Plainis, S., & Murray, I. J. (2000). Neurophysiological interpretation of human visual reaction times: Effect of contrast, spatial frequency and luminance. *Neuropsychologia*, **38**, 1555–1564.
- Pokorny, J., Lutze, M., Cao, D., & Zele, A. J. (2006). The color of night: Surface color perception

- under dim illuminations. *Visual Neuroscience*, **23**, 525–530.
- 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.
- Prins, N. (2008). Correspondence matching in long-range apparent motion precede featural analysis. *Perception*, **37**, 1022–1036.
- Pritchard, S. J., & Hammett, S. T. (2012). The effect of luminance on simulated driving speed. *Vision Research*, **52**, 54–60.
- Puell, M. C., Palomo, C., Sánchez-Ramos, C., & Villena, C. (2004). Mesopic contrast sensitivity in the presence or absence of glare in a large driver population. *Graefe's Archive for Clinical and Experimental Ophthalmology*, **242**, 755–761.
- 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.
- Raphael, S., & MacLeod, D. I. A. (2011). Mesopic luminance assessed with minimum motion photometry. *Journal of Vision*, **11**, 1–21.
- Raymond, J. E., O'Donnell, H. L., & Tipper, S. P. (1998). Priming reveals attentional modulation of human motion sensitivity. *Vision Research*, **38**, 2863–2867.
- Sachtler, W. L., & Zaidi, Q. (1995). Visual processing of motion boundaries. *Vision Research*, **35**, 807–826.
- Sagawa, K., & Takeichi, K. (1992). System of mesopic photometry for evaluating lights in terms of comparative brightness relationships. *Journal of the Optical Society of America A*, **9**, 1240–1246.

- 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.
- Sharpe, L. T., & Stockman, A. (1999). Rod pathways: The importance of seeing nothing. *Trends in Neuroscience*, **22**, 497–504.
- Sheliga, B. M., Chen, K. J., FitzGibbon, E. J., & Miles, F. A. (2006). The initial ocular following responses elicited by apparent-motion stimuli: Reversal by inter-stimulus intervals. *Vision Research*, **46**, 979–992.
- Shimojo, S. (2014). Postdiction: Its implications on visual awareness, hindsight, and sense of agency. *Frontiers in Psychology*, **5**, 1–19.
- Shioiri, S., Ito, S., Sakurai, K., & Yaguchi, H. (2002). Detection of relative and uniform motion. *Journal of the Optical Society of America A*, **19**, 2169–2179.
- Shipp, S., & Zeki, S. (1985). Segregation of pathways leading from area V2 to areas V4 and V5 of macaque monkey visual cortex. *Nature*, **315**, 322–325.
- Sivak, M., & Olson, P. L. (1982). Nighttime legibility of traffic signs: Conditions eliminating the effects of driver age and disability glare. *Accident Analysis & Prevention*, **14**, 87–93.
- 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., & Edgar, G. K. (1990). The influence of spatial frequency on perceived temporal frequency and perceived speed. *Vision Research*, **30**, 1467–1474.
- 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.
- Snowden, R. J., & Hess, R. F. (1992). Temporal frequency filters in the human peripheral visual field. *Vision Research*, **32**, 61–72.
- 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.
- Snowden, R. J., & Milne, A. B. (1997). Phantom motion after effects: Evidence of detectors for the analysis of optic flow. *Current Biology*, **7**, 717–722.
- Solomon, J. A., & Sperling, G. (1994). Full-wave and half-wave rectification in second-order motion perception. *Vision Research*, **34**, 2239–2257.
- Sommer, M. A., & Wurtz, R. H. (2004). What the brain stem tells the frontal cortex. II. Role of the SC- MD-FEF pathway in corollary discharge. *Journal of Neurophysiology*, **91**, 1403–1423.
- Sperling, G. (1989). Three stages and two systems of visual processing. *Spatial Vision*, **4**, 183–207.
- Stockman, A., & Sharpe, L. T. (2006). Into the twilight zone: The complexities of mesopic vision and luminous efficiency. *Ophthalmic & Physiological Optics*, **26**, 225–239.
- Stockman, A., Sharpe, L. T., R  ther, K., & Nordby, K. (1995). Two signals in the human rod visual system: A model based on electrophysiological data. *Visual Neuroscience*, **12**, 951–970.
- Stockman, A., Sharpe, L. T., Zrenner, E., & Nordby, K. (1991). Slow and fast pathways in the human rod visual system: Electrophysiology and psychophysics. *Journal of the Optical Society of America A*, **8**, 1657–1665.
- Sturr, J. F., Kline, G. E., Taub, H. A. (1990). Performance of young and older drivers on a static acuity test under photopic and mesopic luminance conditions. *Human Factors*, **32**, 1–8.
- 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.
- Tadin, D., Lappin, J. S., Gilroy, L. A., & Blake, R. (2003). Perceptual consequences of center-surround antagonism in visual motion processing. *Nature*, **424**, 312–315.
- Takeuchi, T., & De Valois, K. K. (1997). Motion-reversal reveals two motion mechanisms functioning in scotopic vision. *Vision Research*, **37**, 745–755.
- Takeuchi, T., & De Valois, K. K. (2000). Velocity discrimination in scotopic vision. *Vision*

- Research*, **40**, 2011–2024.
- Takeuchi, T., & De Valois, K. K. (2009). Visual motion mechanisms under low retinal illuminance revealed by motion reversal. *Vision Research*, **49**, 801–809.
- Takeuchi, T., De Valois, K. K., & Motoyoshi, I. (2001). Light adaptation in motion direction judgments. *Journal of the Optical Society of America A*, **18**, 755–764.
- Takeuchi, T., Tuladhar, A., & Yoshimoto, S. (2011). The effect of retinal illuminance on visual motion priming. *Vision Research*, **51**, 1137–1145.
- Takeuchi, T., Yokosawa, K., & De Valois, K. K. (2004). Texture segregation by motion under low luminance levels. *Vision Research*, **44**, 157–166.
- Théoret, H., Kobayashi, M., Ganis, G., Di Capua, P., & Pascual-Leone, A. (2002). Repetitive transcranial magnetic stimulation of human area MT/V5 disrupts perception and storage of the motion aftereffect. *Neuropsychologia*, **40**, 2280–2287.
- Trezona, P. W. (1991). A system of mesopic photometry. *Color Research & Application*, **16**, 202–216.
- 津川晋一 (2007). 反射神経を超えた, イチローの思考. Sports Graphic Number 2007年6月28日 <<http://number.bunshun.jp/articles/-/10682>>
- Turi, M., & Burr, D. (2012). Spatiotopic perceptual maps in humans: Evidence from motion adaptation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **279**, 3091–3097.
- Ullman, S. (1979). *The interpretation of visual motion*. Cambridge, MA: MIT Press.
- van de Grind, W. A., Koenderink, J. J., & van Doorn, A. J. (2000). Motion detection from photopic to low scotopic luminance levels. *Vision Research*, **40**, 187–199.
- van Nes, F. L., Koenderink, J. J., Nas, H., & Bouman, M. A. (1967). Spatiotemporal modulation transfer in the human eye. *Journal of the Optical Society of America*, **57**, 1082–1088.
- van Rijn, L. J., Wilhelm, H., Emesz, M., Kaper, R., Heine, S., Nitsch, S., Grabner, G., &



- Völker-Dieben, H. J. (2002). Relation between perceived driving disability and scores of vision screening tests. *British Journal of Ophthalmology*, **86**, 1262–1264.
- 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. H., & Sperling, G. (1985). Elaborated Reichardt detectors. *Journal of the Optical Society of America A*, **2**, 300–321.
- Vaziri-Pashkam, M., & Cavanagh, P. (2008). Apparent speed increases at low luminance. *Journal of Vision*, **8**, 1–12.
- von Grünau, M., & Dubé, S. (1992). Comparing local and remote motion aftereffects. *Spatial Vision*, **6**, 303–314.
- von Hebenstreit, B. (1984). Visual acuity and traffic accidents. *Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde*, **185**, 86–90.
- 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.
- Wandell, B. A., Brewer, A. A., & Dougherty, R. F. (2005). Visual field map clusters in human cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **360**, 693–707.
- Wang, Y. Z., Hess, R. F., & Baker, C. L., Jr. (1997). Second-order motion perception in peripheral vision: Limits of early filtering. *Journal of the Optical Society of America A*, **14**, 3145–3154.
- 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.
- Waugh, S. J., & Hess, R. F. (1994). Suprathreshold temporal-frequency discrimination in the fovea and the periphery. *Journal of the Optical Society of America A*, **11**, 1199–1121.

- Wenderoth, P., & Wiese, M. (2008). Retinotopic encoding of the direction aftereffect. *Vision Research*, **48**, 1949–1954.
- Werner, J. S., Peterzell, D. H., & Scheetz, A. J. (1990). Light, vision, and aging. *Optometry & Vision Science*. **67**, 214–229.
- Whitney, D., & Cavanagh, P. (2000). Motion distorts visual space: Shifting the perceived position of remote stationary objects. *Nature Neuroscience*, **3**, 954–959.
- Wurtz, R. H. (2008). Neuronal mechanisms of visual stability. *Vision Research*, **48**, 2070–2089.
- 吉本早苗 (2013). 薄明視下の運動知覚に関する実験心理学的研究 日本女子大学大学院人間社会研究科修士論文 (未公刊).
- Yoshimoto, S., & Takeuchi, T. (2013). Visual motion priming reveals why motion perception deteriorates during mesopic vision. *Journal of Vision*, **13**, 1–21.
- Yoshimoto, S., Imai, H., Kashino, M., & Takeuchi, T. (2014). Pupil response and the subliminal mere exposure effect. *PLoS One*, **9**, 1–8.
- Yoshimoto, S., Uchida-Ota, M., & Takeuchi, T. (2014a). The reference frame of visual motion priming depends on underlying motion mechanisms. *Journal of Vision*, **14**, 1–19.
- Yoshimoto, S., Uchida-Ota, M., & Takeuchi, T. (2014b). Effect of light level on the reference frames of visual motion processing. *Journal of Vision*, **14**, 1–28.
- Zanker, J. M. (1997). Second-order motion perception in the peripheral visual field. *Journal of the Optical Society of America A*, **14**, 1385–1392.
- Zeki, S., & Shipp, S. (1988). The functional logic of cortical connections. *Nature*, **335**, 311–317.
- Zimmermann, E., Morrone, M. C., & Burr, D. C. (2014). Buildup of spatial information over time and across eye-movements. *Behavioural Brain Research*, **275**, 281–287.
- Zimmermann, E., Morrone, M. C., Fink, G. R., & Burr, D. (2013). Spatiotopic neural representations develop slowly across saccades. *Current Biology*, **23**, R193–R194.
- Zuidema, P., Verschuure, H., Bouman, M. A., & Koenderink, J. J. (1981). Spatial and temporal

summation in the human dark-adapted retina. *Journal of the Optical Society of America*, **71**, 1472–1480.

#### 本稿を構成する発表文献（査読付原著論文）

吉本早苗・竹内龍人（2011）．網膜照度により変化する視覚運動の知覚 心理学評論, **54**, 168–178.

吉本早苗・竹内龍人（2012）．薄明視における視覚運動プライミングの反転 心理学研究, **83**, 357–362.

Yoshimoto, S., & Takeuchi, T. (2013). Visual motion priming reveals why motion perception deteriorates during mesopic vision. *Journal of Vision*, **13**(8), 1– 21.

Yoshimoto, S., Uchida-Ota, M., & Takeuchi, T. (2014a). The reference frame of visual motion priming depends on underlying motion mechanisms. *Journal of Vision*, **14**(1), 1–19.

吉本早苗・竹内龍人（2014）．視覚運動プライミングにおける空間的距離の効果 基礎心理学研究, **33**, 19–27.

Yoshimoto, S., Uchida-Ota, M., & Takeuchi, T. (2014b). Effect of light level on the reference frames of visual motion processing, *Journal of Vision*, **14**(13), 1–28.

## 付録

分散分析の効果量の指標の一つとして提案されている  $\eta^2_G$  は、以下の式で与えられる (Olejnik & Algina, 2003).

$$\eta^2_G = \frac{SS_{\text{Effect}}}{(\delta \times SS_{\text{Effect}} + \sum_{\text{Meas}} SS_{\text{Meas}} + \sum_k SS_k)} \quad (\text{A.1})$$

Meas は分析に含まれる全ての測定要因を示し、k は分析に含まれる誤差項の総数を示す。SS は分散分析により得られた平方和 (sum of squares) を示す。Effect は効果量を推定したい要因の効果を示す。その要因が操作要因 (manipulated factor) である場合には  $\delta = 1$  となり、測定要因 (measured factor) である場合には  $\delta = 0$  となる。操作要因とは実験的に操作可能な要因 (例：画面の平均輝度) のことであり、測定要因とは実験的に操作できない要因 (例：課題の熟達度) のことである。反復測定要因 (参加者内要因) は、同一の参加者が全ての実験条件に割り振られ、条件間の結果の比較が参加者内で行われるという定義から、常に操作要因となる。したがって、反復測定要因を含む 1 要因分散分析の場合、要因を A、個人差を s とすると、 $SS_{\text{Effect}} = SS_A$ 、 $\delta = 1$ 、 $\sum_{\text{Meas}} SS_{\text{Meas}} = 0$ 、 $\sum_k SS_k = SS_s + SS_{sA}$  となり、それぞれ式 (A.1) に代入した以下の式により要因 A の効果量  $\eta^2_G$  が与えられる。

$$\eta^2_G = \frac{SS_A}{SS_A + SS_s + SS_{sA}} \quad (\text{A.2})$$

2 要因分散分析であっても、反復測定要因を含む限りにおいては、 $\delta = 1$ 、 $\sum_{\text{Meas}} SS_{\text{Meas}} = 0$  となる。要因を A、B とし、個人差を s とすると、 $\sum_k SS_k = SS_s + SS_{sA} + SS_{sB} + SS_{sAB}$  となる。要因 A ( $SS_{\text{Effect}} = SS_A$ )、要因 B ( $SS_{\text{Effect}} = SS_B$ )、および両要因の交互作用 ( $SS_{\text{Effect}} = SS_{AB}$ ) の効果量  $\eta^2_G$  は以下の式で与えられる。

$$\eta_G^2 = \frac{SS_{\text{Effect}}}{SS_{\text{Effect}} + SS_s + SS_{sA} + SS_{sB} + SS_{sAB}} \quad (\text{A.3})$$

要因 A の主効果の  $\eta_G^2$  は  $SS_A$  を，要因 B の主効果の  $\eta_G^2$  は  $SS_B$  を，そして両要因の交互作用の  $\eta_G^2$  は  $SS_{AB}$  を式 (A.3) における  $SS_{\text{Effect}}$  にそれぞれ代入することで算出される。