博士論文

論文題目　視覚運動情報の顕著性における座標系の役割

氏名　　中山 遼平

博士学位論文

視覚運動情報の顕著性における座標系の役割

中山 遼平

要約

視覚系において運動は格別に顕著な刺激属性であり，観察者の注意をひきつける．この顕著性は様々な視覚現象に運動刺激の優位性をもたらす．両眼視野闘争では運動刺激が静止刺激に対して優位に知覚され(Blake, Zimba, & Williams, 1985; Breese, 1899)，視覚探索では静止刺激中の運動ターゲットは運動刺激中の静止ターゲットより速く，かつ容易に検出される(運動/静止ターゲットの検出非対称性，Dick, Ullman, & Sagi, 1987; Royden, Wolfe, & Klempen, 2001; Verghese & Pelli, 1992)．しかし，視覚的な運動は網膜(網膜座標系)のみならず，他の視覚パタン(相対座標系)や観察者(実空間座標系)に相対するものとして定義することができる．過去の心理物理学的，神経生理学的研究により，視覚系は網膜上の輝度分布では説明できない高次の運動・位置表現をもつことが示唆されている．本研究では，運動刺激と同じ方向に，かつ同じ速度で，注視点及び刺激の背後の参照枠(または空間窓)のうち片方あるいは両方を同時に移動させ，さらに観察者が注視点に視線を合わせる(動く場合は追視する)ことにより，刺激が運動する座標系を切り分け，座標系ごとの運動の効果を調べることを可能とした．本研究の目的は，

視覚運動情報のもつ顕著性に網膜，相対，実空間という三つの座標系がどのように貢献しているのかを検討することであった.

第2章では，矩形波縞刺激を用いた両眼視野闘争において，異なる組み合わせの座標系で運動する刺激間の優位性が拮抗するコントラスト比を求めた．この結果，運動刺激の知覚的優位性は網膜座標系だけでは決定されず，参照枠に対する相対座標系や観察者に対する実空間座標系にも依存していることが明らかになった．この定性的な結果は，座標系ごとに重み付けされた運動の効果の加算モデルに基づいて推定された，視野闘争の優位性に対する各座標系の定量的な貢献度とも一致した．さらに，刺激コントラストが上がるにつれて，相対運動の貢献は大きくなるが，網膜運動の貢献は小さくなった．一方，実空間運動はほとんど一定の貢献を示した．これらの貢献は，二重課題による注意の全般的な低減下でも認められ，眼球運動分析の結果より固視または追視中に意図せず生じていた眼球運動が影響したとも考えにくい.

第3章では，ガボール刺激を用いた視覚探索において，運動ターゲット検出の反応時間が，ターゲットとディストラクタの運動の座標系とセットサイズにより，どのように変化するか測定した．この結果，運動/

静止ターゲット検出の非対称性は，網膜上の運動だけでは決定づけられず，刺激窓に対する相対運動に強く依存していた．比例モデルに基づく各座標系における運動の貢献度推定では，相対座標系における運動の貢献が特に大きいこと，実空間座標系における運動の貢献は網膜座標系より大きく一定の貢献を果たしていることが明らかになった．第2章の視野闘争実験により推定された貢献度との差分が，視野闘争と視覚探索という二つの視覚現象のメカニズムの違いに由来しているのか，それとも実験刺激の違いに由来しているのか検討するため，刺激をガボールパタンに置き替えて視覚探索実験と揃えた上で視野闘争実験を再度行った．実験の結果，視野闘争の優位性は第2章の視野闘争実験の結果と類似の傾向を示した．各座標系における運動，特に相対運動の貢献は，視覚現象を支えているメカニズムに依存して変化する可能性が高い．情報処理の階層性(処理水準)という観点からみると，視野闘争には両眼から入力された神経表現の競合と選択の過程が含まれており，視覚探索と比べるとより低次の処理過程が深く関与していると考えられる．第2章及び第3章の結果を考え合わせると，少なくとも本研究で用いた実験刺激において，視野闘争及び視覚探索のメカニズムの違いにも関わらず，網膜座標系だけではなく，相対座標系や実空間座標系が運動刺激の顕著性に貢献

していることが明らかになった．ただし，それらの貢献度は刺激の強度や明瞭性，視覚現象の背後にある情報処理メカニズムの階層の違いといった要因に依存して変化するものと思われる．

第4章では，第2章や第3章で見出された相対運動の貢献が，相対運動刺激がもつ物体としての不自然さに基づくものであった可能性に着目した．実世界では物体の輪郭と内部のパタンは，たいてい同じ方向に，かつ同じ速度で移動するという制約条件をもつ(Marr, 1982)．相対運動はこうした物体表現の時空間的一致性と矛盾し，刺激に不自然さや非合理性をもたした可能性がある．この問題について論じるため，ガウス窓と内部の縞パタンが異なる速度で運動/静止し，それらの間に相対運動を含みつつ移動しているガボール刺激がどのように知覚されるか観察した．この結果，物体全体に対する縞パタンの相対運動が，実空間座標上における縞と窓の間の運動方向の矛盾と一致するとき，刺激全体が点滅しつつとびとびに移動するように知覚されること(錯覚的跳躍)が明らかになった．この錯覚的跳躍には，縞の運動信号が輝度で明瞭に与えられる一方で，窓の運動がぼけたコントラスト変調などにより曖昧に定義されることが必要であった．これらの結果は，視覚系が，物体内部のパタン運動と物体全体の移動の間で蓄積される高次の運動・位置信号の乖離を，

ほぼ一定の間隔で解消するメカニズムをもつことを示唆している．このことは，座標変換後の高次の運動信号間における相互作用により，空間的，時間的な物体認識が支えられていると解釈することもできるだろう．第2章や第3章で見出された相対運動の貢献も，その程度は刺激の性質や視覚現象のメカニズムに依存して変化しつつも，相対運動刺激がもつ物体としての不自然さに部分的に依存していた可能性がある．

本研究の結果は，視覚刺激のもつ顕著性が網膜座標系における運動信号だけでは決定づけられないこと，相対座標系や実空間座標系に変換後の高次の運動信号に強く依存していることを示している．意識的知覚の生成，ターゲット検出，物体知覚という三種類の視覚現象の様相に，これらの座標系が一定の貢献を果たしていることが明らかになった．これらの貢献の程度，特に網膜運動や相対運動のそれは，刺激のもつ性質や視覚現象を支えている情報処理の階層の差異に依存して変化するものと考えられる．相対運動の貢献のメカニズムとして，視覚系は物体表現の時空間的一致という制約条件をもち，それとの矛盾が相対運動刺激に不自然さをもたらし，この不自然さが物体の顕著性と結びついている可能性がある．一方，本研究で見出された実空間運動の貢献は，刺激や視覚現象の違いに関わらず比較的安定したものであった．このことは，よ

り広い観点でみると，基本的な視覚体験や物体の空間的・時間的認識において，網膜入力によらないクロスモーダルな感覚運動情報が一定の役割をもつことを例証している.

目次

第 1 章　序論 1

1.1　視覚運動情報の顕著性 1

1.2　両眼視野闘争における運動刺激の優位性 3

1.3　視覚探索における運動ターゲット検出の非対称性 7

1.4　運動知覚における座標系の役割 12

1.5　非網膜座標系における運動知覚 18

1.6　本研究の目的 21

第 2 章　両眼視野闘争による検討 25

2.1　目的 25

2.2　方法 29

2.2.1　観察者 29

2.2.2　装置 29

2.2.3　刺激 30

2.2.4　手続き 33

2.3　結果 35

2.4　考察 42

2.4.1　各座標系における運動の相対的貢献度の推定 44

2.4.2　ロジスティック回帰分析による相対的貢献度の推定 48

2.4.3　眼球運動の再分析 50

2.4.4　観察者の注意の統制実験 52

2.4.5　視野闘争のダイナミクス 57

第 3 章　視覚探索による検討 59

3.1　目的 59

3.2　方法 65

3.2.1　観察者 65

3.2.2　装置 65

3.2.3　刺激 66

3.2.4　手続き 69

3.3　結果 71

3.4　考察 80

3.4.1　各座標系における運動の相対的貢献度の推定 81

3.4.2　眼球運動の再分析 85

3.4.3　刺激間の相対運動検出か 87

3.4.4　非網膜座標系における運動ターゲット検出 88

3.4.5　視野闘争実験との比較 89

第 4 章　物体知覚における相対運動の役割 97

4.1　目的 97

4.2　方法 101

4.2.1　観察者 101

4.2.2　装置 101

4.2.3　刺激 102

4.2.4　手続き 103

4.2.4.1　刺激の時間特性 104

4.2.4.2　空間座標系 105

4.2.4.3　等輝度刺激 106

4.3　結果 107

4.3.1　基本的な特性 109

4.3.2　座標系 110

4.3.3　等輝度刺激 111

4.3.4　その他の観察 111

4.4　考察 114

4.4.1　位置表現乖離モデル 115

4.4.2　類似の跳躍現象の報告 117

4.4.3　刺激画像や眼球運動の分析 119

4.4.4　物体知覚における異なる座標系の役割 119

第 5 章　総合考察 121

5.1　異なる視覚現象における座標系の役割 122

5.2　視覚センサのゲイン変化説 125

5.3　実空間座標における順応の影響 127

5.4　フリッカの影響 129

5.5　視覚刺激の顕著性を決定づける運動情報処理 130

5.6　結論 138

引用文献 140

謝辞 162

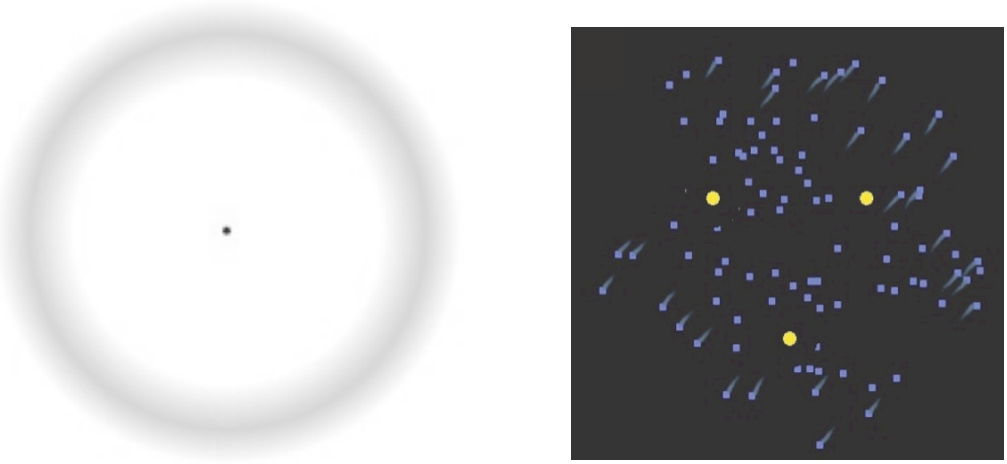
第1章　序論

1.1　視覚運動情報の顕著性

視覚系において運動は重要な役割をもつ．静止網膜像(Riggs, Ratliff, Cornsweet, & Cornsweet, 1953)やトロクスラー効果(Troxler, 1804，図1a)といった静止画像の知覚的消失，運動ターゲットのポップアウト(pop-out, Treisman & Gelade, 1980)などに認められる運動物体に対する検出特性は，基本的な視覚体験や物体知覚が運動情報に支えられていることを例証している．通常，静止物体の視認性は時間とともに低下するが，運動物体の視認性は高いまま見え続ける(cf. motion induced-blindness, Bonneh, Cooperman, & Sagi, 2001，図1b).

このように運動物体は静止物体と比べて目立ち，視野上の運動物体は観察者の注意を自動的にひきつける．注意捕捉における運動の効果に関する研究には，運動刺激の消失後に，運動刺激と同じ位置に提示された刺激に対する検出処理が促進されること(Hillstrom & Yantis, 1994)や，運動開始直後の刺激に対する検出反応が静止刺激や運動消失直後の刺激に対する反応と比べてとりわけ速いことを示した知見(Abrams & Christ, 2003, 2005)などがあるが，基本的には運動自体が注意をひきつ

けると考えられている(Abrams & Christ, 2006; Franconeri & Simons, 2003, 2005). やはり運動は格別に顕著な視覚属性であるといえよう. 運動の優位性は様々な視覚現象について観察されているが, それらはこうした注意捕捉の特性に少なくとも部分的に依存しているだろう. このような運動刺激が静止刺激に対して圧倒的に優位に知覚される視覚現象として, 例えば, 両眼視野闘争における意識的知覚の生成や視覚探索におけるターゲット検出がそれにあたる.



(a) **(b)**

図 1. (a)トロクスラー効果．中心の点を凝視し続けると，周囲の円環が次第に見えなくなる現象．低空間周波数帯域を主成分とする画像では，固視中の眼球動揺にも関わらず網膜上の視覚入力がほとんど更新されないため，順応により知覚的消失が生じる．(b)運動誘発盲(motion-induced blindness)．図内の薄い青のドットは放射状の運動を示し，黄色のドットは静止している．運動物体と静止物体を同時に視覚提示することにより，静止物体の見えが間欠的に消失する現象．図は Bonneh, Cooperman, & Sagi (2001)の figure1 より抜粋.

1.2　両眼視野闘争における運動刺激の優位性

両眼視野闘争とは，左右の眼に異なる刺激が提示されたとき，片眼の刺激が見えている間は反対眼の刺激が見えなくなる現象のことである(図2を参照)．ただし，視野闘争は左右間に異なる刺激を提示すると，直ちに，かつ必ず生じるというものではなく，刺激提示から数百ミリ秒後に生じ，左右眼の画像の重畳や断片化，画像間の交替などが間欠的に生じる(Alais & Blake, 2005)．また，一旦視野闘争が生じたとしても，知覚される刺激は平均すると数秒ごとに交替し，視野闘争の交替頻度は刺激偏心度などにも依存している(Blake, O'Shea, & Mueller, 1992)．視野闘争において左右どちらの画像が知覚的に優位となるかは刺激特性に強く依存し，注意や情動を含む様々な要因で決定されるといわれる(Blake，2001)．例えば，左右の刺激の強度(コントラスト)が異なる場合，強度が高い方の刺激が圧倒的に優位となる(Hollins, 1980)．また，片眼に提示された運動刺激はもう一方の眼に提示された静止刺激を強力に抑制する(Blake, Zimba, & Williams, 1985; Breese, 1899)．これらの刺激要因ほど支配的ではないが，見慣れた刺激や情動的な刺激，注意が向けられている刺激は抑制されにくく交替までの時間が長くなるが，視野闘争における知覚の意図的なコントロールは限定的であることが知られて

いる(Chong, Tadin, & Blake, 2005; Mitchell, Stoner, & Reynolds, 2004; Ooi & He, 1999; Paffen, Alais, & Verstraten, 2006; Walker, 1978). 運動刺激の知覚的優位性は，運動誘発盲(motion-induced blindness, MIB, Bonneh et al., 2001)や順応誘発盲(adaptation-induced blindness, AIB, Motoyoshi & Hayakawa, 2010)など他の「見えない」現象でも頑強に認められ，運動する刺激は意識から消えにくく他の刺激を意識から消す効果が強い.

一見すると，両眼視野闘争は，片方の眼から入力された刺激に対する神経信号が，もう一方の眼から入力された神経信号により単純に抑制されるというだけの効果にみえる(Lehky, 1988). 実際に左右眼に提示された刺激間で知覚が交替していることを考慮すると，視野闘争には左右眼間における神経表現の競合と選択の処理過程が関与していることは間違いないだろう．しかし興味深いことに，意識にはのぼらず主観的には抑制されているように見える刺激が，実は意識下で処理されていることが明らかにされている．Blake & Fox (1974)によると，視野闘争により抑制されていた刺激が視覚残効を生じさせる．また，Fang & He (2005)のfMRI研究では，視野闘争により抑制された刺激に対する大脳皮質の背側経路における神経活動が確認されている．これらの知見は，

両眼視野闘争が単なる視覚信号の眼間抑制の結果なのではなく，より高次の神経表現の競合の産物であることを示している(Blake & Logothetis, 2002; Leopold & Logothetis, 1996)．もしそうであるならば，視野闘争における知覚を分析することにより，高次の神経表現を意識にのぼらせるかどうかを決めているメカニズムを理解できるはずである．このメカニズムは刺激の顕著性を決定づけている情報処理と少なくとも部分的に重なるものと考えられる．

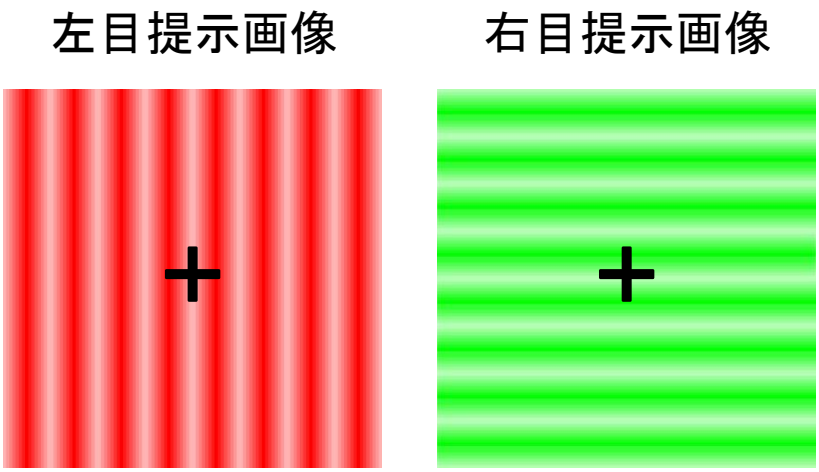


図 2. 両眼視野闘争を引き起こす刺激例．左右の画像を両眼融像することにより，赤の垂直縞パタンと緑の水平縞パタンのいずれかが知覚される．この知覚は数秒おきに画像間で交替や断片化し，互いに重畳して見えることもある．

1.3　視覚探索における運動ターゲット検出の非対称性

視覚探索では，標的刺激(ターゲット)は妨害刺激(ディストラクタ)に対して，属性内あるいは属性間の組み合わせにおける特徴の違いにより定義される(図3を参照)．探索刺激に含まれるターゲットとディストラクタの数の和(セットサイズ)とターゲット検出に要する反応時間の関数は，こうした特徴の処理過程を反映している(Itti & Koch, 2000; Koch & Ullman, 1985; Treisman & Gelade, 1980; Treisman, 1986)．視覚系は明るさや傾き，色，運動といった単純特徴(simple feature, Treisman, 1986)を空間的に並列に抽出するため，単純特徴のみにより定義されたターゲットの検出時間はセットサイズに関わらず一定となる．これは並列処理によりターゲット検出が容易となり，検出効率を高めていることを意味している．この並列処理は注意による特徴間の統合を介さないため，初期の物体処理過程に基づくといわれる．一方，単純特徴の組み合わせにより定義されたターゲットの検出時間は，セットサイズに比例して長くなる．この関数の傾きは，個々の刺激に注意を向けて特徴間の結合を行う時間に相当すると解釈される．

ターゲットの検出時間は，ターゲットとディストラクタの刺激特性の関係に強く依存する．例えば，運動方向の違いにより定義されたターゲットの検出時間は，セットサイズに関わらず一定となる(Nakayama & Silverman, 1986)．この特性は遠隔運動(long-range motion)刺激ではみられず，近傍運動(short-range motion, Braddick, 1974)刺激に限られる(Dick, Ullman, & Sagi, 1987)．運動方向が単純特徴として並列処理を受けていることは，運動方向検出器が比較的初期の視覚系において働くこととも符合している(Barlow & Levick, 1965; Hassenstein & Reichardt, 1956; Marr & Ullman, 1981)．運動属性に関する過去の諸研究を概観してみると，運動により定義されたターゲットの検出特性は必ずしも一貫したものではなく，セットサイズに依存して検出特性が変化する例も報告されている(Baldassi & Burr, 2004; Burr, Baldassi, Morrone, & Verghese, 2009)．したがって，視覚探索における運動ターゲット検出は，単純特徴に基づく低次の処理過程のみならず，注意を媒介とする物体特徴の統合過程を部分的に含む場合もあると考えられる(本研究がこれにあたる)．しかし，静止刺激中の運動ターゲットが運動刺激中の静止ターゲットより速く，かつ容易に検出され，セットサイズあたりの反応時間の増分が小さいという性質は，過去の研究に共通して

認められる(Dick et al., 1987; Royden, Wolfe, & Klempen, 2001; Verghese & Pelli, 1992). この運動刺激がもつ特有の性質は，運動/静止ターゲットの検出非対称性(search asymmetry)と呼ばれている．運動速度の差分により定義されたターゲットとディストラクタにおいても，類似の非対称性がみられる(Ivry & Cohen, 1992; Morvan & Wexler, 2005). ターゲットを定義している特徴が，その属性において基本となる特徴(basic feature)である場合の方が，そうでない場合よりターゲットは速く，かつ容易に検出される(Royden et al., 2001). このことは，基本特徴である運動が目立ち，注意をひきつけること(Hillstrom & Yantis, 1994)や，運動刺激が静止刺激に対して格別に顕著であることと符合している(Rosenholtz, 1999). これらの知見を考え合わせると，視覚探索における反応時間の非対称性を分析することにより，ターゲットとディストラクタの刺激間の顕著性の関係を調べることができるはずである.

視覚探索におけるターゲット検出は，単純特徴の並列処理または注意を媒介とする特徴統合に基づく物体処理過程に支えられているといわれる(Treisman & Gelade, 1980; Treisman, 1986). Toggweiler (1993)は，このターゲットの選択に大脳皮質の側頭領野が関与していることを

示している．一方，前節で述べたように，視野闘争の知覚的産物は高次の処理過程を経て形成されているものの，その初期の処理過程には眼間での神経表現の競合と選択が含まれる．また，課題の性質という観点からみると，視野闘争は二者間の視認性の問題であることに対して，視覚探索は刺激全体の視認性に加えてターゲット選択という問題を含んでいる．こうしたことを考慮すると，視覚探索は視野闘争に対して比較的高次の処理過程に基づく視覚現象であるといえる．この考えは，ターゲット検出に注意による特徴統合が必要とされる場合に特にあてはまるだろう．したがって，本研究では，視野闘争と視覚探索という二つの視覚現象に着目し，それらのメカニズムの階層性(処理水準)の違いを考察の切り口のひとつとする．

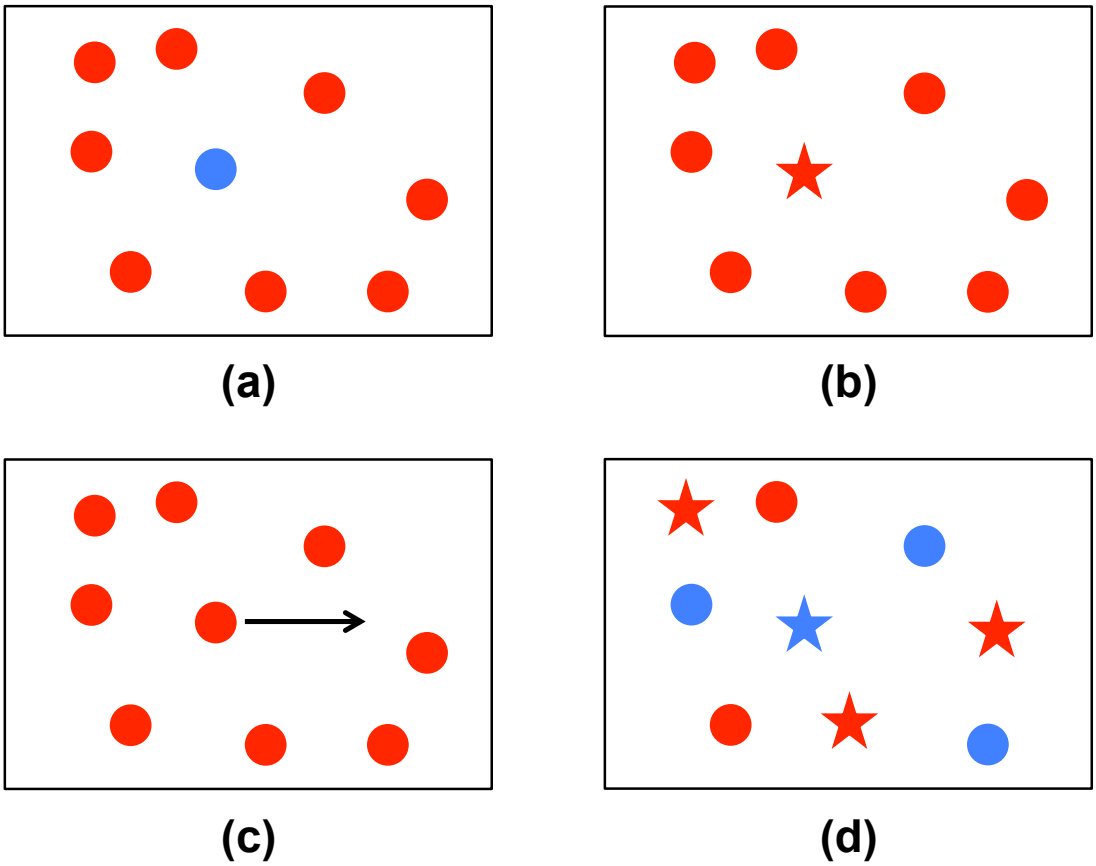


図 3. 視覚探索の刺激例. (a)異なる色により定義されたターゲット(赤)とディストラクタ(青). (b)異なる形により定義されたターゲット(星)とディストラクタ(丸). (c)運動/静止の違いにより定義されたターゲットとディストラクタ. 黒い矢印は運動ドットを表す. (d)色と形の属性間における特徴の組み合わせにより定義されたターゲット(青い星)とディストラクタ(赤丸, 青丸, 赤星). 属性内の特徴により定義されたターゲットの検出(a~c の例など)と比較すると, 要素ごとの逐次的な探索が行われるため時間を要する.

1.4　運動知覚における座標系の役割

過去の視野闘争や視覚探索に関する研究では，主に網膜上における運動を問題としてきた．網膜運動は，眼球光学系が固定されているという仮定の下であれば，画像内の一次統計量である輝度の時空間分布から推定される．この一次運動の方向と速度の検出メカニズムはよく知られている．このうち代表的なAdelson & Bergen (1985)の時空間エネルギーモデルでは，画像内の輝度分布に対する空間領域のインパルス応答と時間領域のインパルス応答の掛け合わせとして表現される，時空間エネルギーなるものと，視覚系側の時空間的に傾きをもつガボール関数フィルタの畳み込みにより，運動方向の検出が実現されていると説明している．しかし，コントラストやフリッカなど二次属性の運動検出(Cavanagh & Mather, 1989; Chubb & Sperling, 1988; Lu & Sperling, 1996)，注意を用いた特徴点のトラッキング(Cavanagh, 1992)などは，こうした一次運動の検出器だけでは説明できない.

実際には，眼球光学系が固定されることはほとんどなく，視覚的な運動は，網膜上の輝度分布以外の様々な座標系により定義することができる．例えば，目を右に動かしているときに同じ速度で右に動く物体は，背景視野や自己の身体に対しては動いているが，網膜上では静止してい

る(図4を参照)．つまり，視空間上で同じ運動であっても，それが定義される座標系に依存して，運動はいくつかの異なった意味をもつ．そうした座標系として，網膜座標系(retinotopic coordinate)，他の視覚対象や局所的な参照枠に相対する相対座標系(relative coordinate)，観察者の頭部や身体に相対する自己中心座標系(egocentric coordinate)，大局的な環境に相対する環境座標系(allocentric coordinate)などがある．視覚系は視対象と空間的，時間的近傍に存在する運動との関係や，光学的な受容器の移動に対して適応的にふるまう必要がある．Gibson (1977)により提唱された生態光学における断片視(snapshot vision)は網膜座標系，開口視(aperture vision)は頭部中心座標系，環境視(ambient vision)は身体中心座標系，移動視(ambulatory vision)は環境座標系における知覚にあたる．本研究では，観察者は常に静止し，頭部を顎台によって固定していたので，自己中心座標系によって定義される運動と環境座標系によって定義される運動は区別せず，両者をまとめて，観察者に対する運動として実空間運動(spatiotopic motion)と呼ぶ．Gregory (1998)は，網膜座標系を像-網膜系(image-retina system)，実空間座標系を眼-頭系(eye-head system)と区別し，それぞれが異なる運動検出メカニズムにより処理されていることを想定している．

網膜座標系における運動は，網膜位置依存性(retinotopy)が認められる初期視覚系における運動検出器の応答の直接の相関物であろう(DeAngelis, Ohzawa, & Freeman, 1993a, 1993b)．一方，相対座標系における運動処理は，初期の運動検出器における応答間の相互抑制や上位の検出器による運動速度の差分強調に基づいている(Allman, Miezin, & McGuinness, 1985; Born & Tootell, 1992)．異なる座標系における運動は，その定義上，多くの場合は何らかの基準に対する相対運動と重なっている．相対運動は運動知覚に直接的に，かつ強力に，働きかける．例えば，静止刺激の近傍刺激が動くとき，物理的には止まっている刺激が主観的には動いているように見える．このように相対運動により誘発される運動を誘導運動(induced motion, Duncker, 1929)と呼ぶ．誘導運動は，視覚誘導性自己運動感覚(ベクション)とも相互に依存していると考えられる．とはいえ，暗黒背景上に提示された光点が移動するとき，たとえ光点を目で追跡したとしても光点の運動は知覚されるだろう．このことは視覚系が相対運動とは独立した実空間運動の検出メカニズムをもつことを示している．実空間座標系における運動処理は，これらの運動信号と，眼球・身体運動の制御信号の遠心性コピー(efferent copy)や自

己受容感覚のフィードバックとの統合を経て行われている(Helmholtz, 1866; Wurtz, 2008).

自然界では，観察者はほとんど絶えず目を動かしているため，網膜座標上と実空間座標上とで物体は異なる速度で動いていることになる．観察者が視対象を目で追跡することにより，視対象は背景に対する相対座標系及び観察者に対する実空間座標系では動いているが，網膜座標系では静止していることとなり，視対象の運動と静止は座標間で分離される．実験環境では，これらの運動の効果を切り分けるために，頭部を固定したまま，移動している注視点に対して滑動性追跡眼球運動(smooth puersuit eye movement, SPEM)を行うことを観察者に求めることが多い(cf. Schütz, Braun, & Gegenfurtner, 2009; Schütz, Delipetkos, Braun, Kerzel, & Gegenfurtner, 2007; Schütz & Morrone, 2010; Terao, Murakami, & Nishida, 2011; Terao, Watanabe, Yagi, & Nishida, 2010; Terao & Murakami, 2011)．滑動性追跡眼球運動は，網膜中心窩と視対象の像とのずれを常に補正するよう循環的に働き，その初相には視対象の運動速度を処理するメカニズムが関与していると考えられている(Rashbass, 1961)．このずれが大きい場合や視対象の速度が約30 deg/secを超えるような場合には，視対象を中心窩に捉えるための

捕捉跳躍眼球運動(catch-up saccade, Lisberger & Westbrook, 1985; Tanaka & Lisberger, 2001)が生じる．追跡眼球運動は中心窩の発達した霊長類と一部の脊椎動物のみにみられる(Land, 1999).

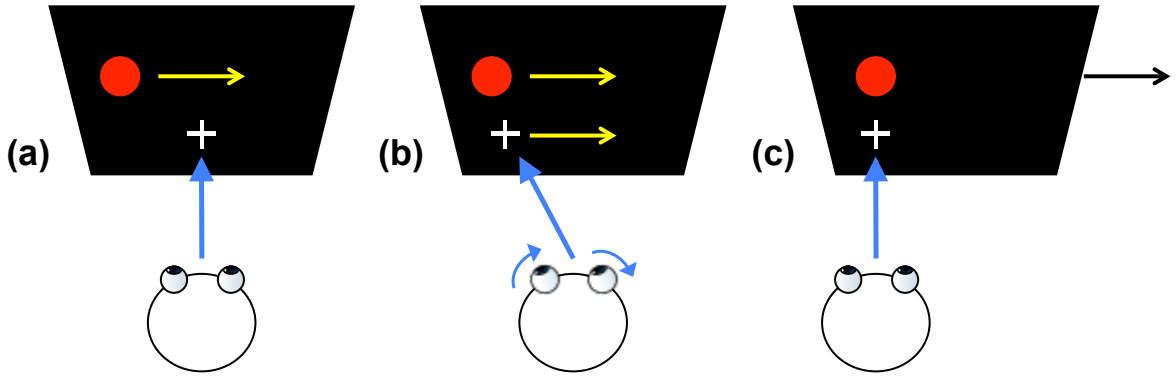


図 4. 異なる運動座標系の模式図．赤丸は視覚ターゲット，白い十字は注視点であり，黄色い矢印はターゲットまたは注視点の運動，黒い矢印は黒色背景の運動を表す．青い直線矢印は観察者の視線を，青い曲線矢印は観察者の眼球の動きを示す．(a)観察者は静止している注視点に視線を合わせながらターゲットを観察する．ターゲットは水平方向に動くため，網膜上の運動，背景に対する運動，観察者に対する運動を含んでいる．(b)ターゲットと同じ方向にかつ同じ速度で注視点が動いており，観察者は注視点をできるだけ正確に目で追いながらターゲットを観察する．追跡眼球運動によりターゲットから網膜上の運動は消失するが，背景に対する運動，観察者に対する運動は(a)と同様に含んでいる．(c)ターゲットと注視点がともに静止しており，黒い背景のみが水平方向に動いている．観察者は静止している注視点に視線を合わせながらターゲットを観察する．ターゲットは網膜上，及び観察者に対して静止しているが，背景自体の運動により背景に対する運動のみが生じる．

1.5　非網膜座標系における運動知覚

相対運動を検出するメカニズムの存在は多くの心理物理学的，神経生理学的研究により示されている．受容野にまたがる輝度運動に対し，中心部と周辺部で拮抗する応答特性をもつ神経細胞があり，例えば，MT野の一群の神経細胞は，背景が視覚刺激とは反対方向に動くときより強く発火する(Allman et al., 1985; Born & Tootell, 1992)．視覚刺激の運動・位置情報の処理に参照枠は重要な役割をもつ．例えば，暗黒背景上に提示された静止光点が揺れているように見える自動運動(Adams, 1912; Schweitzer, 1857a, 1857b)や，網膜上の固視微動にも関わらず知覚像が安定して見えることは，通常，視覚刺激と背景パタンとの像差に基づき，知覚上のずれが補正されていることを示している(Poletti, Listorti, & Rucci, 2010)．また，注意は網膜や実空間における位置ではなくオブジェクトに基づく位置に向けられることが知られており(Egly, Driver, & Rafal, 1994)，跳躍眼球運動(サッカード，saccade)前後での視覚残効がオブジェクトに基づく位置で生じるという知見(Melcher, 2008)も注意の効果により説明することができるだろう．相対運動は運動知覚の基本的な構成要素であり，面の分凝(Braddick, 1993)や知覚的群化(Wertheimer, 1938)，運動からの構造復元(Bradley, Chang, &

Andersen, 1998; Siegel & Andersen, 1988; Wallach & O'Connell, 1953)などにおいても重要な働きを担っている.

一方，運動知覚に眼球・身体運動が影響することは古くから指摘されている．動いている視対象を追跡眼球運動により追視すると，その背景が眼球運動とは反対方向へ動いて見えるフィレーネ錯視(Filehne, 1922)や，追跡された視対象の運動が追跡されないときよりも遅く感じられるアウベルト・フライシュル現象(Aubert, 1886, 1887; Dichgans, Wist, Diener, & Brandt, 1975; Fleischl, 1882)などがそれにあたる．最近では，追跡眼球運動中の運動知覚を詳細に分析して実空間運動の処理メカニズムに迫る心理物理学的研究が増えている(Turano & Massof, 2001; 米村, 2007)．Terao & Murakami (2011)は，追跡眼球運動中に提示される縞の知覚される運動は，網膜運動及び実空間運動のちょうど間で均衡することを見出した．また，サッカードの前後において，運動要素の統合(Melcher & Morrone, 2003)や様々な特性に関する視覚残効(Burr, Tozzi, & Morrone, 2007; Melcher, 2005; Turi & Burr, 2012; van Boxtel, Alais, van Ee, Boxtel, & Ee, 2008; Wittenberg, Bremmer, & Wachtler, 2008)が，実空間における位置に基づき生じることが報告されている．神経生理学的研究でも，後頭のV3a野(視覚連合野の一部,

Galletti & Battaglini, 1989)，V6野(Galletti, Battaglini, & Fattori, 1991)，頭頂の7a野(Andersen, Essick, & Siegel, 1985; Andersen & Mountcastle, 1983)，LIP野(lateral intraparietal area, 外側頭頂間野, Andersen, Bracewell, Barash, Gnadt, & Fogassi, 1990)などの領野で，一部の神経細胞が実空間における位置に選択的な応答を示すこと，FEF野(frontal eye fields, 前頭眼野)などの一部の神経細胞ではサッカード直前に受容野がサッカード方向に座標変換(remapping)されることが発見されている(Umeno & Goldberg, 1997, 2001)．さらに，V3A野(Galletti, Battaglini, & Fattori, 1990)，MST野(Erickson & Thier, 1991)，7a野(Sakata, Shibutani, Kawano, & Harrington, 1985)などでは，追跡眼球運動中，網膜運動以外に実空間運動に応答する神経細胞が見出されている．これらの知見は，比較的高次の視覚系が実空間内の運動・位置情報に選択的な神経表現をもつことを示唆している．

1.6　本研究の目的

これらの知見は，両眼視野闘争や視覚探索において観察された運動の優位性が，網膜上の運動のみならず，相対座標上や実空間座標上で定義される高次の運動により決定づけられている可能性があることを示唆している．この可能性は，視覚刺激のもつ顕著性が，他の視覚パタンの

運動情報や観察者の感覚運動情報との統合を経て形成されているという考えにもつながる．本研究では，運動刺激と同じ方向に，かつ同じ速度で，注視点及び刺激の背後にある参照枠(空間窓)のうち片方あるいは両方を同時に移動させ，さらに観察者が注視点に視線を合わせる(動く場合は追視する)ことにより，刺激が運動する座標系を切り分け，網膜，相対，実空間の三座標系における運動の組み合わせを生成した．ここでは，注視点は実際に観察者の視線が向けられた点ではなく，刺激構成上の注視点のことを指す．上記の原理を用いて，視覚運動情報のもつ顕著性に異なる座標系がどのように貢献しているか明らかにする．

第2章では，左右間で異なる座標系の組み合わせにおいて運動する矩形波格子刺激を提示し，どちらの刺激が優位に知覚されるか測定する．両眼視野闘争における運動の優位性が網膜運動のみに依存しているのか，それとも相対運動や実空間運動にも依存しているのかを検討する．さらに，この優位性の程度から，二種類の優位性決定モデルに基づき，それぞれの座標系における運動の貢献度を定量的に推定することを試みる．また，上記の結果が，意識的処理に基づくトップダウンの注意を媒介とする二次的な効果に過ぎないものなのかを検討するため，注視点付近に提示される二重課題を観察者に同時に行わせ，注意資源の低減下におい

て視野闘争の優位性を再び測定する．これらの分析を通して，視野闘争の優位性を決定づけている顕著性と運動情報処理の関係について考察を加える．

第3章では，ガボール刺激を用いた視覚探索において，それぞれ異なる座標系の組み合わせにおいて運動するターゲットとディストラクタを提示し，セットサイズを変えながらターゲットの検出反応時間を測定する．第2章で見出された非網膜座標系における運動の効果が，両眼視野闘争に含まれる比較的低次の処理過程に依存したものか，それとも比較的高次の処理過程に基づく視覚探索においても認められるのかを検討する．ここでも，運動/静止ターゲット検出の非対称性の程度から，それぞれの座標系における運動の貢献度を定量的に推定することを試みる．さらに，第2章の実験刺激をガボール刺激に置き替えて視野闘争実験を再び行う．第3章までの各実験における座標系における運動の貢献度と，実験刺激や視覚現象のメカニズムとの関係，及び諸現象において運動の優位性を決定づけている顕著性と運動情報処理の関係について論じる．

第4章では，ガウス窓と内部の縞パタンが異なる速度で運動/静止するガボール刺激を提示し，様々な時空間特性をもつ刺激について，新たに

発見した錯覚的跳躍現象の評定印象の強さを測定する．第3章で見出された相対座標系における運動の貢献の大部分が，相対運動刺激がもつ物体としての不自然さに依存していた可能性に着目する．実世界では物体の輪郭と内部のパタンは，たいてい同じ方向に，かつ同じ速度で移動するという制約条件をもつ(Marr, 1982)．こうした物体処理に関わる運動・位置信号間の時空間的一致性という観点からみると，第3章で用いたガボール刺激のように窓輪郭と内部パタンの間に相対運動を含んでいる刺激は，この制約条件とは明らかに矛盾している．この矛盾は相対運動刺激に対して物体としての不自然さをもたらしていると考えられる．相対運動が物体知覚に及ぼす影響について，錯覚的跳躍を引き起こす刺激がもつ時空間特性を切り口として検討する．

第2章　両眼視野闘争による検討

本章では，両眼視野闘争において優位に知覚される運動刺激の運動が網膜座標系だけで定義されるものなのか，それとも相対座標系や実空間座標系において定義されるのかを検討した．視野闘争の知覚的優位性に対する異なる座標系における運動の貢献についての定性的，定量的な分析を通して，視覚刺激の顕著性を決定づけている運動情報処理について考察を加えた.

2.1　目的

両眼視野闘争において，運動刺激が静止刺激より優位に知覚されることは古くから知られている(Blake et al., 1985; Breese, 1899)．しかし，視野闘争に関する過去の研究では，観察者の身体や眼球は常に固定されており，運動の優位性に対する眼球や身体運動の効果はほとんど調べられていなかった．例外として，Maruya, Yang, & Blake (2007)では，視覚刺激と同時に提示された感覚運動刺激が，視野闘争における運動刺激の優位性を促進するという結果が得られているが，座標系の観点から優位性を検討したわけではない．つまり，視野闘争の優位性と異なる座標系における運動を関連づけて調べた研究はこれまで存在せず，単純な網

膜運動が優位性の決定因だと暗黙のうちに考えられていた．本実験では，刺激の運動を定義している座標系を区別した上で，両眼視野闘争の優位性が網膜座標系における運動のみに依存しているのか，それとも相対座標系や実空間座標系における運動が貢献を果たしているのかを検討した．

この目的のため，三つの異なるタイプの運動の効果を調べることを可能にする単純な刺激を考案した(図5)．この刺激は左右眼ごとに提示される，格子パタン，注視点，グレーの参照枠から成り，それぞれの要素は独立に運動した．こうした刺激を用いて三種類の座標運動を切り分けた．例えば，格子のみが動く場合(図5aの左側)，格子は網膜上における運動，参照枠に対する相対運動，観察者に対する実空間運動を全て含む．一方，注視点が格子とともに動き，観察者が注視点を追視する場合(図5bの左側)，格子の網膜上の運動は消失するものの，参照枠や観察者に対する運動は変わらない．また，注視点は静止したまま，参照枠が格子とともに動く場合(図5cの左側)，格子の参照枠との相対運動は消失するが，網膜上や観察者に対しては同様に動いている．さらに，注視点と参照枠が同時に格子とともに動き，観察者が注視点を追視する場合(図5dの左側)，網膜運動及び参照枠との相対運動は消失し，観察者に対する運動だけが残る．こうした異なる組み合わせの座標系で運動する刺激

間の視野闘争の優位性を測定した．さらに，これらの優位性の程度から三つの座標運動の相対的な貢献度を定量的に推定した．

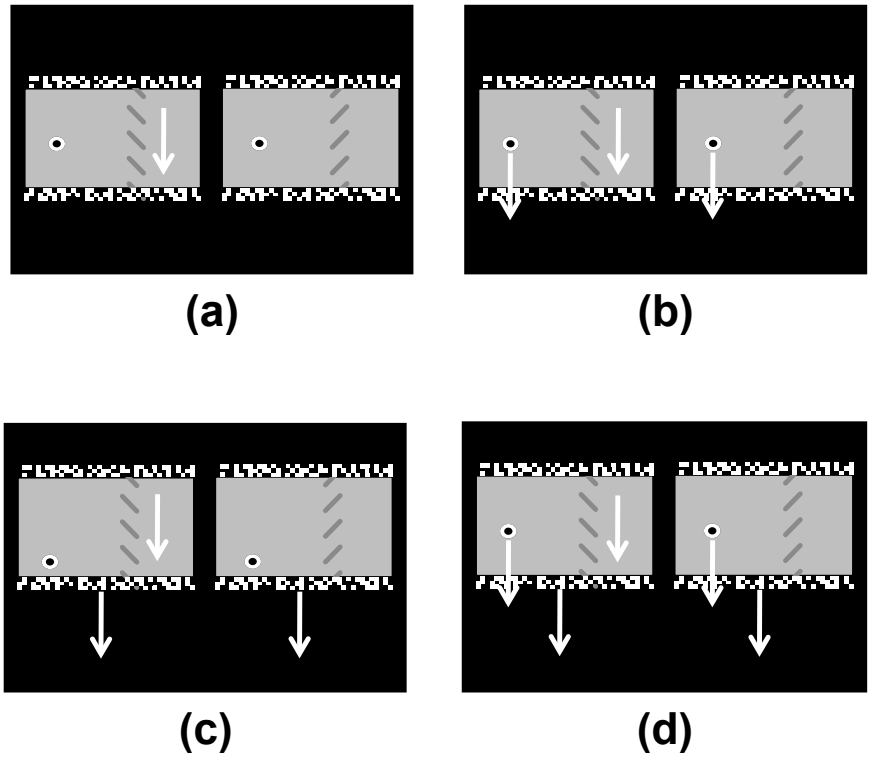


図 5. 視野闘争実験で用いた刺激. 白矢印は各要素がモニタ上で動くことを示す. (a)注視点・参照枠静止条件. 片眼の格子のみ参照枠内で運動し, 注視点及び参照枠は静止している. 網膜座標, 参照枠との相対座標, 観察者に相対する実空間座標の全てで運動する格子と, 全てで静止している格子を対置している. (b)注視点運動条件. 両眼の注視点が片眼の格子とともに運動する. 観察者が注視点を追視することにより, 格子の網膜上における運動と静止が(a)の刺激と比べて逆転する. (c)参照枠運動条件. 両眼の参照枠が片眼の格子とともに運動する. 格子の参照枠に対する運動と静止が(a)の刺激と比べて逆転する. (d)注視点・参照枠運動条件. 注視点と参照枠の両方が片眼の格子とともに運動する. 格子の参照枠に対する運動と静止に加えて, 観察者が注視点を追視することにより, 網膜上における運動と静止が(a)の刺激と比べて逆転する.

2.2　方法

2.2.1　観察者

著者を含む5名が実験に参加した．全員が正常な範囲の両眼矯正視力をもっていた．著者以外の観察者は実験の目的を知らなかった．

2.2.2　装置

刺激はPsychphysics toolbox for Matlab(Brainard, 1997; Pelli, 1997)で生成し，パーソナルコンピュータからビデオアッテネータ(Bits++, Cambridge Research Systems Inc.)を介して制御されたCRTモニタ (Mitsubishi Diamondtron M2 RDF223G, 1024×768 pixel)に提示した．CRTの解像度は本実験で用いた57 cmの観察距離で1.88 min/pixel，フレームレートは60 Hzだった．モニタを左右二分割し，それぞれに左右眼用の刺激を提示した．観察者は表面鏡で構成されるハプロスコープを通してモニタを観察した．鏡の一部は赤外線を透過するコールドミラーであり，その背後から両眼の眼球運動を，Viewpoint Eye Tracker (Arrington Research, Inc.)を用いて220 Hzで測定した．CRTの前面は透過率約23%の減光フィルムで覆われたため，実験刺激以外のCRT画面はほぼ暗黒に保たれた．

2.2.3　刺激

視覚刺激は矩形波格子パタン(デューティー比率0.2)，注視点(直径0.52 deg, 20.1 cd/m^2)，グレーの参照枠(13×8.7 deg, 10.5 cd/m^2)の三つの要素で構成された(図5)．格子の要素である各バーは長さ1.5 deg，幅0.22 degであり，0.87 deg間隔に配置されていた．運動格子は1.1x8.7 degの仮想の空間窓内において運動しており，窓の上端または下端に重なる部分に到達すると消失し，反対端から新たな格子として出現する．格子の傾きは左右刺激間で異なっていた(45 degまたは135 deg)．注視点と格子の距離は5.7 degであった．両眼融像を助けるため，背景の上下にはランダムドットパタンが設けられた．CRT前面に取り付けられた減光フィルムの効果により，CRTの枠は実験中ほぼ不可視であった．

こうした刺激において三つの要素は独立に運動した．片方の眼の格子(S1と呼ぶ)はモニタ上で垂直方向に運動し(6 deg/sec)，反対眼の格子(S2と呼ぶ)は静止していた．注視点と参照枠は実験条件ごとに，格子と同じ方向に，かつ同じ速度で運動，あるいは静止していたが，両眼での運動は必ず同一であった．この操作により，注視点，参照枠，観察者に対して各眼で異なる組み合わせの格子運動を生成した．運動刺激の提示眼(左/右)及び運動方向(上/下)はカウンタバランスをとった．

実験条件は，注視点及び参照枠の運動の有無を組み合わせ，四種類の条件を設けた(図5)．第一の条件(注視点・参照枠運動条件，図5a)は，単純な運動刺激と静止刺激の対置である．一方の眼には運動刺激を提示し，他方の眼には静止刺激を提示する．観察者は静止した注視点を固視する．運動刺激は全ての座標系で運動しており，また静止刺激は全ての座標系で静止している．この刺激を用いて，古典的な運動刺激の静止刺激に対する優位性を確認した．第二の条件(注視点運動条件，図5b)は，注視点が一方の格子と同じ方向に，かつ同じ速度で運動する点を除き，図5aの刺激と同じである，観察者が運動する注視点を追視することで，運動刺激から網膜運動は消失し，逆に静止刺激に網膜運動が生じる．しかし，参照枠との相対座標及び観察者に対する実空間座標では，依然として運動刺激のみが動いている．第三の条件(参照枠運動条件，図5c)は，注視点は静止したまま，参照枠が一方の格子と同じ方向に，かつ同じ速度で運動する．観察者が静止した注視点を固視することで，今度は運動刺激から参照枠との相対運動が消失し，逆に静止刺激には相対運動が生じる．しかし，両者における網膜運動及び実空間運動は不変である．最後の条件(注視点・参照枠運動条件，図5d)では，注視点に加えて参照枠も格子と同じ方向に，かつ同じ速度で運動する．観察者が注視点を追視

することにより，運動刺激から網膜運動及び相対運動は消失し，静止刺激にはそれらが生じる．この結果，運動刺激は実空間運動のみを，一方，静止刺激は網膜運動及び相対運動をもつこととなる．表1は，これら四種類の運動条件において，格子がもつ運動の座標系の組み合わせを示したものである．これら四つとは別に，全ての刺激要素が静止しているコントロール条件を設けた．異なる組み合わせの座標系で運動する左右の格子間の視野闘争(S1対S2)における知覚的優位性を定量化するため，左右格子の輝度コントラストの比率を変化させ，それらの知覚率が等しくなるコントラスト比(拮抗コントラスト比と呼ぶ)を算出した．左右格子のコントラストの和(トータルコントラストと呼ぶ)はブロックごとに固定し，ブロック間で三段階(0.1, 0.2, 0.8)に変化させた.

表 1．各条件における格子運動の座標系．R は網膜座標系，Rel は相対座標系，S は実空間座標系を表す．モニタ上で動いている刺激を S1，静止している刺激を S2 と呼ぶ．それぞれについて，黄色の菱形は当該座標系において運動していることを，横線は静止していることを示す．

	S1			S2		
運動座標系	R	Rel	S	R	Rel	S
コントロール	—	—	—	—	—	—
注視点・参照枠静止	◆	◆	◆	—	—	—
注視点運動	—	◆	◆	◆	—	—
参照枠運動	◆	—	◆	—	◆	—
注視点・参照枠運動	—	—	◆	◆	◆	—

2.2.4　手続き

実験は暗室で行った．各実験条件は異なるブロックにおいて実施し，ブロックの順序は観察者間でカウンタバランスした．各試行では，最初に注視点が静止したまま提示され，静止期間1 secののち，与えられた運動条件に従って刺激要素が2 sec運動あるいは静止した．左右眼の格子のコントラスト比はランダムに決められた．観察者は注視点が静止している場合はそれを固視，動く場合はそれを追視した．運動条件はあらかじめ教示し，十分練習を行った．その後，左右格子のうち「見えた」あるいは「よりはっきりと見えた」格子の傾きをキー押しにより回答した．回答後すぐに次の試行が開始された．

実験中は常に観察者の両眼の眼球運動を測定した．各試行の運動開始後500 msecから1500 msecの期間について，測定した視線位置との距離の差が最小となるようあてはめた線分を，視線に対する注視点の相対的な軌跡とし，視線と注視点の位置のずれの平均二乗誤差(RMSE)を算出した(Terao et al., 2010)．刺激の全要素が静止していたコントロール条件の平均を基準とし，RMSEが基準との誤差を示す99%信頼区間より外れた試行は分析から除外した．上記の分析は観察者ごとに行われた．

眼球運動分析後，各条件の試行数が120試行以上残るまで実験を行った．この結果，注視点・参照枠静止条件では73%の試行，注視点運動条件では74%の試行，参照枠運動条件では76%の試行，注視点・参照枠運動条件では74%の試行が有効となり，全体では13496試行中9985試行(74%)が有効であった．

2.3　結果

代表的な観察者2名(MW, RN)の結果を図6に示す．3列のパネルはそれぞれトータルコントラスト0.1，0.2，0.8ごとの結果であり，各パネルの5つの心理測定関数はそれぞれ刺激の運動によって定義された実験条件に対応する．各パネルの横軸は左右格子のコントラストの和に占める運動刺激S1(図5及び表1における左側)のコントラスト比を，縦軸は運動刺激の知覚率を表す．ただし，コントロール条件では両眼の刺激とも静止していたため，試行ごとにS1とS2にランダムに割り当てた．知覚率にロジスティック(logistic)関数を最尤推定であてはめることにより(Maxwell, 1959; Wichmann & Hill, 2001a)，反応率が0.5となるコントラスト比，すなわち主観的等価点(PSE, 本研究では拮抗コントラスト比と呼ぶ)を推定した．PSEの誤差はブートストラップ法(bootstrap method, Wichmann & Hill, 2001b)により求めた(400サンプル)．

二要因の分散分析では，トータルコントラストの主効果はなかったが(ANOVA: $F(2, 8) = 1.433$, $p = 0.29$)，運動条件の主効果(ANOVA: $F(4, 16) = 13.04$, $p = 0.0001$)及びトータルコントラストと運動条件の間に交互作用(ANOVA: $F(8, 32) = 5.35$, $p = 0.0003$)が認められた.

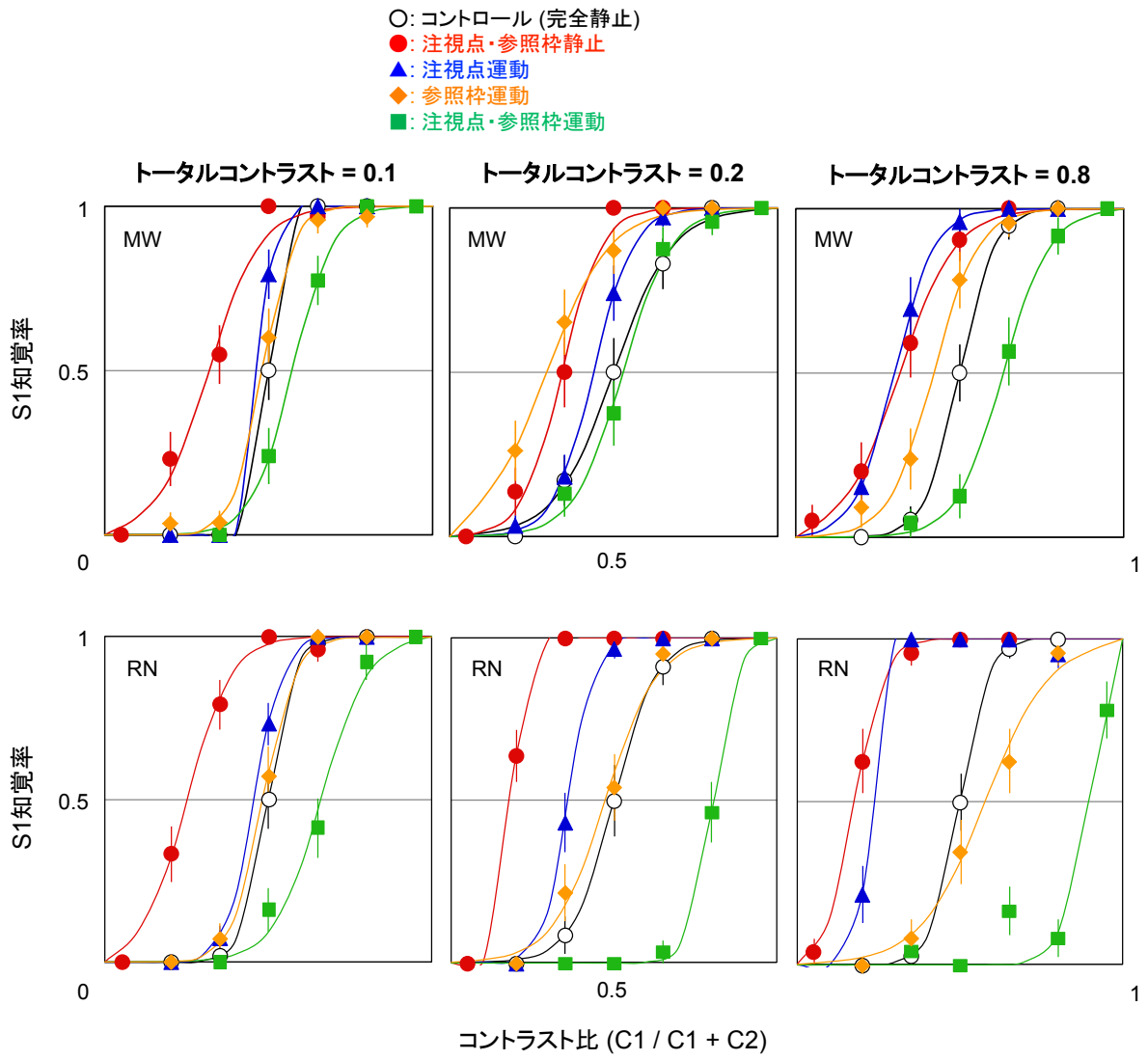


図 6. 代表的な観察者(MW, RN)における各条件の心理測定関数．横軸は左右格子のコントラスト和に占める運動刺激(モニタ上で運動している格子(S1))のコントラスト比，縦軸は運動刺激が知覚された割合を示す．赤丸は注視点・参照枠静止条件，青三角は注視点運動条件，オレンジ菱形は参照枠運動条件，緑四角は注視点・参照枠運動条件，白丸はコントロール条件の結果である．エラーバーは s.e.m.を表す．トータルコントラストは各列のパネルごとに左から 0.1，0.2，0.8 である．

図6の白丸で示した心理測定関数は，全ての座標系で静止している格子同士の視野闘争の結果である(コントロール条件)．刺激の性質上，優位性は左右刺激のコントラストにのみ依存し，測定された拮抗コントラスト比はほぼ0.5であった．ここで，実験結果の心理測定関数がコントロール条件より左側にシフトしていることは，運動刺激のコントラストが静止刺激のそれより低い場合でも，運動刺激の知覚率がチャンスレベルより高いこと，つまり運動刺激(S1)が優位であることを示す．一方，右側にシフトしている場合は静止刺激(S2)が優位であることを示す．

図6の左上のパネルにおいて赤丸で示した心理測定関数は，トータルコントラスト0.1における，注視点と参照枠がともに静止時の運動刺激と静止刺激の視野闘争の結果である(注視点・参照枠静止条件)．この心理測定関数はコントロール条件より明らかに左側にシフトし，コントラスト比0.3の点で，知覚率0.5の線と交差している．このことは，コントラスト0.03の運動刺激と，0.07の静止刺激の知覚率が拮抗していたこと，つまり，運動刺激が静止刺激に対して，圧倒的な優位性をもっていたことを示しているわけである．これらの定性的な結果は，全てのトータルコントラストにおいて同様であり，過去の研究で示された運動優位性の知見ともよく一致している(Blake et al., 1985; Breese, 1899).

注視点運動条件(青三角)では，観察者に運動刺激とともに動く注視点を追視することを求め，この追視により運動刺激は網膜上で静止し，反対眼の静止刺激に網膜運動が生じていた．もし網膜上の運動が視野闘争における優位性を決定づけているのであれば，注視点・参照枠静止条件と比べて優位性は逆転し，図で示された青三角の心理測定関数はコントロール条件より右側にシフトするはずである．しかし，視野闘争の結果，心理測定関数はコントロール条件とほとんど重なり，コントラスト比0.5付近で知覚率0.5の線と交差した．さらに，トータルコントラスト0.8の心理測定関数は明らかにコントロール条件より左側に位置し，ほとんど注視点・参照枠静止条件の赤丸の心理測定関数と重なっていることからも，運動刺激からの網膜運動の消失と静止刺激への網膜運動の出現によって，優位性の逆転は生じなかった，といえる．

参照枠運動条件(オレンジ菱形)では，注視点は静止したまま，参照枠が運動刺激とともに動き，追視はない．したがって，運動刺激から参照枠との相対運動は消失し，反対限の静止刺激には相対運動が生まれるが，網膜上の運動はほとんど変わらない．もし網膜運動が視野闘争の優位性を決定しているのであれば，網膜座標系及び実空間座標系における運動を含む運動刺激の知覚率を表す心理測定関数は，注視点・参照枠静止条

件と重なるか，少なくともその付近に位置するはずである．しかし，観察者MWにおけるトータルコントラスト0.2の結果を除き，心理測定関数はコントロール条件の付近にまでシフトしている．このことは，網膜運動単独では視野闘争の優位性が決定づけられないことを示している．

注視点・参照枠運動条件(緑四角)では，注視点及び参照枠が運動刺激とともに動き，観察者が注視点を追視することにより，運動刺激から網膜上及び参照枠に対する運動は消失し，モニタ上でのみ運動する．一方，静止刺激には網膜運動と相対運動が生じる．この結果，緑四角の心理測定関数はコントロール条件より右側にシフトし，静止刺激が運動刺激に対して優位となり，知覚的優位性は注視点・参照枠静止条件と比べて逆転した．

これらの結果は，網膜運動単独では視野闘争の優位性を決定づけないこと，刺激が網膜運動と相対運動を同時に含むとき，はじめて，その刺激が優位に知覚されることを示している．

さらに優位の関係を定量化するため，それぞれの心理測定関数について，運動刺激と静止刺激の知覚率が拮抗する(0.5になる)コントラスト比を求めた．表2に観察者ごとの拮抗コントラスト比を示す．図7aの各

バーは各トータルコントラストにおける運動条件ごとの拮抗コントラスト比の観察者間平均である．このグラフでは，コントロール条件の拮抗コントラスト比(ほぼ0.5となる)に対して，実験条件における拮抗コントラスト比が低い場合には運動刺激(S1)が，高い場合には静止刺激(S2)が優位に見えたことを示している．赤色バーは注視点・参照枠静止条件の拮抗コントラスト比であり，いずれのトータルコントラストにおいてもコントロール条件より有意に低く，運動刺激は静止刺激に対して圧倒的に優位に知覚された ((*t*(8) = 6.76, *p* = .002), (*t*(8) = 6.76, *p* = .002), (*t*(8) = 5.22, *p* = .006); それぞれトータルコントラスト0.1，0.2，0.8の検定統計量を表す)．注視点運動条件(青色のバー)の拮抗コントラスト比は，いずれのトータルコントラストでもコントロール条件より有意に低く，視野闘争の優位性は網膜上の運動のみによって決定されるものではないことを示している((*t*(8) = 3.69, *p* = .021), (*t*(8) = 4.96, *p* = .007), (*t*(8) = 6.54, *p* = .003))． 参照枠運動条件(オレンジ色のバー)の拮抗コントラスト比は，コントロール条件との差は認められないことから，網膜運動か相対運動いずれか単独の運動が視野闘争の優位性を決定づけているわけではないものと考えられる((*t*(8) = 2.69, *p* = .055), (*t*(8) = 2.57, *p* = .062), (*t*(8) = 1.35, *p* = .249))．注視点・参照枠運動条件(緑色のバー)の拮抗コ

ントラスト比は，いずれのトータルコントラストでもコントロール条件より有意に高かった((*t*(8) = 4.55, *p* = .010), (*t*(8) = 3.10, *p* = .036), (*t*(8) = 3.39, *p* = .028))．左右眼いずれかの刺激に網膜運動と相対運動が同時に存在することにより，注視点・参照枠静止条件と比べて視野闘争の優位性は逆転した.

2.4　考察

両眼視野闘争における運動刺激の知覚的優位性は，網膜上の運動だけでは決定づけられなかった．優位性は網膜運動と参照枠との相対運動の両方に強く依存していた．ただし，網膜運動と相対運動がぞれぞれ異なる眼に提示された刺激に含まれている場合には，結果は一貫したものとはならなかった．注視点運動条件では相対運動を含む刺激が網膜運動に対して優位となり，一方，参照枠運動条件では網膜運動を含む刺激が相対運動に対してほとんど優位となった(トータルコントラスト0.1及び0.2では$p < .07$)．この矛盾は実空間運動の貢献により説明できることから，網膜，相対，実空間の全ての座標系における運動が一定の割合で視野闘争の優位性に貢献していると考えられる．これらの結果は，意識的知覚の生成を決定づけている視覚刺激の顕著性が，座標変換後の高次の運動信号により支えられていることを示唆している.

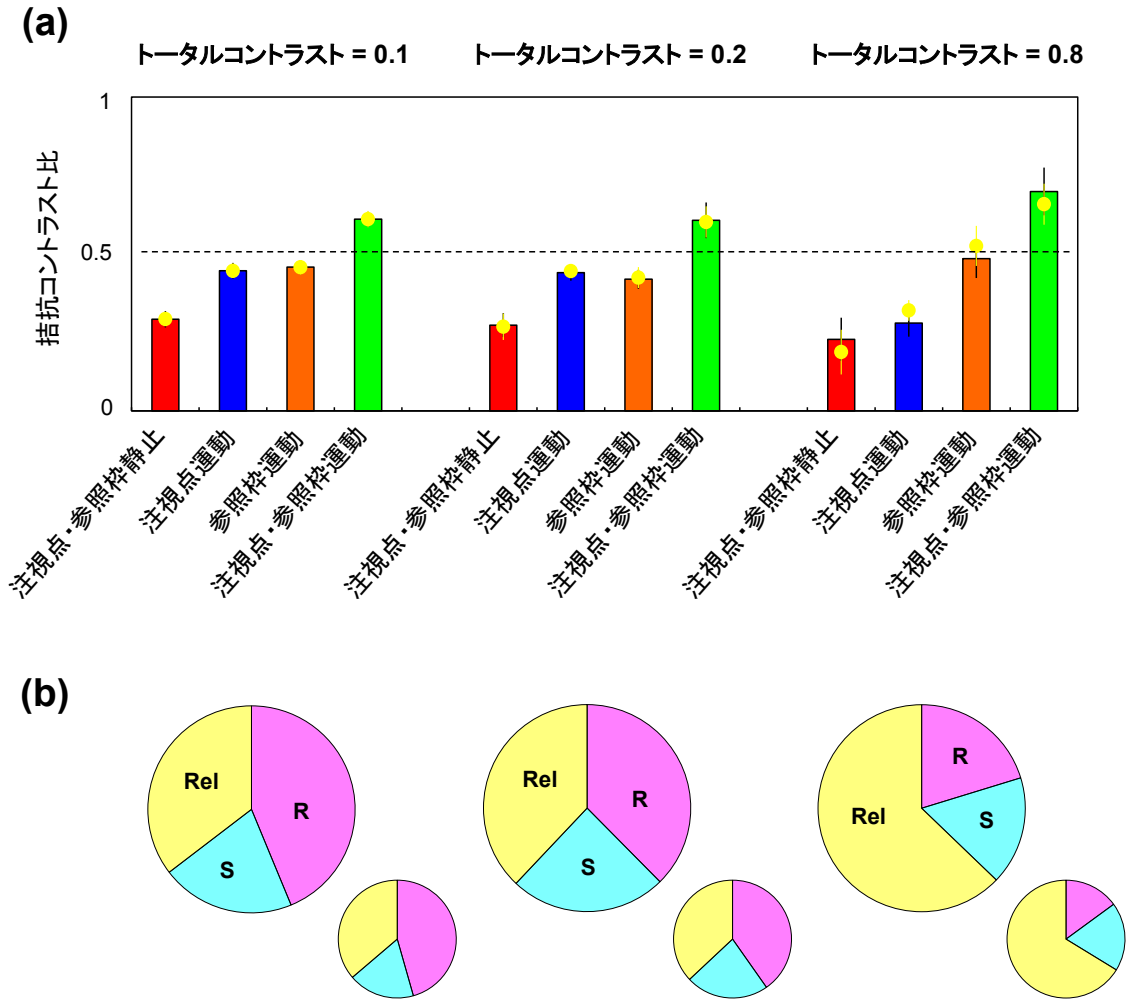


図 7. (a)各条件の拮抗コントラスト比. 各バーは左右の格子の知覚率が拮抗するコントラスト比(心理測定関数の中央値)の測定値の平均. 黄色丸は加算モデルから予測される拮抗コントラスト比の平均. エラーバーは s.e.m.を表す. トータルコントラストはそれぞれ 0.1, 0.2, 0.8 であった. (b)各座標系の相対的貢献度. 大きい円グラフは, 各条件の拮抗コントラスト比に基づく加算モデルにより推定された各座標系の運動の重みの相対的な割合を示す. 小さい円グラフは, 全試行での反応率に基づく(ロジスティック回帰)加算モデルにより推定された各座標系の運動の重みの相対的な割合を示す.

表 2. 観察者ごとの拮抗コントラスト比. 各トータルコントラスト, 各条件における心理測定関数の運動刺激(S1)知覚率が 0.5 となるコントラスト比を表す.

	観察者	コントロール	注視点・参照枠静止	注視点運動	参照枠運動	注視点・参照枠運動
トータルコントラスト = 0.1	MW	0.5	0.32	0.48	0.48	0.57
	RN	0.5	0.25	0.46	0.49	0.66
	HS	0.5	0.27	0.49	0.37	0.58
	TK	0.5	0.27	0.5	0.4	0.69
	MF	0.5	0.44	0.47	0.5	0.53
	平均	0.5	0.31	0.48	0.45	0.61
トータルコントラスト = 0.2	MW	0.5	0.34	0.44	0.3	0.53
	RN	0.5	019	0.36	0.47	0.8
	HS	0.5	0.25	0.46	0.43	0.59
	TK	0.5	0.19	0.43	0.51	0.73
	MF	0.5	0.39	0.45	0.44	0.53
	平均	0.5	0.27	0.43	0.43	0.64
トータルコントラスト = 0.8	MW	0.5	0.32	0.3	0.42	0.63
	RN	0.5	0.18	0.22	0.58	0.9
	HS	0.5	0.06	0.35	0.39	0.68
	TK	0.5	0.15	0.23	0.8	0.9
	MF	0.5	0.42	0.41	0.58	0.48
	平均	0.5	0.22	0.3	0.55	0.72

2.4.1　各座標系における運動の相対的貢献度の推定

ここで，各座標系の運動がどの程度，運動刺激(S1)の知覚の有無に貢献しているかを定量的に理解するため，奥行き視における異なる手がかりの効果を定量化するために用いられる重み付け線形加算モデル(Clark & Yuille, 1990; Johnston, Cumming, & Landy, 1994; Landy, Maloney, Johnston, & Young, 1995)を利用した．このモデルでは，拮抗コントラスト比が左右格子の各座標系における運動の重み付け和の差で決まると仮定する．

$$C_{balanced} = 0.5 + (W_R*R_m + W_{Rel}*Rel_m + W_S*S_m) - (W_R*R_s + W_{Rel}*Rel_s + W_S*S_s) \quad (1)$$

ここでR_m, Rel_m, S_mは運動刺激の各座標系(R: 網膜，Rel: 相対，S: 実空間)における運動の有無(1/0)であり，R_s, Rel_s, S_sは静止刺激のそれである．W_R, W_{Rel}, W_Sはそれぞれの座標系に対する重みを表し，フリーパラメータである．各トータルコントラストについて，最小二乗回帰により各座標系の重みを推定した．

図7に加算モデルに基づく重み推定の結果を示す．バー上の黄色丸は，加算モデルにより予測された拮抗コントラスト比の観察者間平均である．

推定された重みは，トータルコントラスト0.1では(W_R, W_{Rel}, W_S) = (0.08, 0.07, 0.04) (s.e.m. = 0.02, 0.01, 0.01)，トータルコントラスト0.2では(W_R, W_{Rel}, W_S) = (0.09, 0.09, 0.06) (s.e.m = 0.02, 0.03, 0.01)，トータルコントラスト0.8では(W_R, W_{Rel}, W_S) = (0.06, 0.19, 0.05) (s.e.m = 0.03, 0.05, 0.03) であった．図7bに示した円グラフのうち大きい方は，推定された重みを正規化した比を表す．トータルコントラスト0.1及び0.2では，いずれの座標運動の貢献もゼロより有意に大きく，トータルコントラスト0.8でも相対運動の貢献はゼロより有意に大きかった(t-test, $p < .05$)．これらの結果は，視野闘争の知覚的優位性に網膜運動のみならず，参照枠との相対運動や観察者に対する実空間運動が貢献していることを定量的に示したといえる．また，コントラストが高くなるにつれて，相対運動の貢献は大きくなる一方，網膜運動の貢献は小さくなった．さらに，実空間運動がコントラストによらず一定の貢献を果たしていることがわかった．

刺激のコントラストが増すにつれ，視野闘争の優位性に対する相対運動の貢献は増大した．これは相対運動検出器の中心周辺拮抗特性がコントラストにともない顕著になること(Levitt & Lund, 1997; Tadin, Lappin, Gilroy, & Blake, 2003)を考えると自然なことであろう．一方，

実空間運動は刺激コントラストによらず一定の貢献をしていた．実空間運動の処理は，視覚入力の特性に必然的に依存する網膜運動や相対運動の処理とは比較的独立しているのかもしれない．Terao, Murakami, & Nishida(2011)では，追跡眼球運動中に網膜座標上でフリッカする格子は，コントラ ストが低いと追跡と同方向に，高いと反対方向に動いて見えることが報告されている．これは我々の結果と異なり，低コントラストで実空間運動の貢献が大きくなることを示しているように見える．ただし，この結果は，高コントラストでは片方の可視な格子の，他方の可視な格子(追跡と同方向に動く格子)に相対する運動が知覚された，と解釈することもできる．いずれにせよ，Terao et al. (2011)と我々の実験は行動課題(運動方向判断と視認性)や刺激が大きく異なっており，単純な比較は難しい．ここで，相対運動と実空間運動の寄与は刺激やモニタ枠の存在に強く依存すること(Poletti et al., 2010; Tadin et al., 2003)にも注意すべきである．パイロット実験ではモニタ枠が暗いものの可視であったために，ここで報告したデータとはやや異なる結果が得られた．視野闘争に限らず，知覚における相対運動や実空間運動の相対的な貢献度は刺激のコントラストに強く依存している可能性がある．

2.4.2　ロジスティック回帰分析による相対的貢献度の推定

上述の加算モデルでは，座標系間や眼間比較において運動の効果の線形性を仮定しており，それらの間の交互作用について考慮されていない．そのため網膜信号の分析と相対運動検出，さらに身体信号との統合過程という座標変換の階層的な原理とは乖離がある．推定された重みの妥当性を検証するため，ロジスティック回帰分析により，視野闘争の優位性の決定における各座標運動の効果，運動間の交互作用，格子の輝度コントラストの効果を定量的に評価した．この分析のため以下の式に示すモデルをたてた．

$$\log(p / (1 - p)) = E0 + C * (E_R*R + E_{Rel}*Rel + E_S*S + I_{RRel}*RRel + I_{RelS}*RelS + I_{SR}*SR + I_{RRelS}*RRelS + E_C) \quad (2)$$

ここで，pは特定の座標系で運動している格子，すなわち各条件における運動刺激(S1)と静止刺激(S2)の全試行を合わせた知覚率である．E0はモデルにおける切片(誤差項)，E_R，E_{Rel}，E_Sはそれぞれ網膜，相対，実空間運動の効果，I_{RRel}，I_{RelS}，I_{SR}，I_{RRelS}は各運動間での交互作用の効果，E_Cはコントラストの効果を表し，これらは全てフリーパラメータである．R，Rel，Sには刺激の各座標系における運動，静止をそれぞれ1,

0として与え，RRel，RelS，SR，RRelSには全ての当該座標系において運動していれば１を，そうでなければ0を与えた．Cは視野闘争で対となる刺激間のコントラスト割合(C1/C2)を表す．各トータルコントラストについて，コントロール条件を含む五条件における運動刺激(S1)，静止刺激(S2)それぞれの知覚率を表す十個の方程式に基づき，これらの効果の値を推定した．推定値の観察者平均は，トータルコントラスト0.1では(E_R，E_{Rel}，E_S，I_{RRel}，I_{RelS}，I_{SR}，I_{RRelS}，E_C) = (2.05, 0.81, 1.63, 0.76, 0.62, 1.18, 0.55, 1.66) (s.e.m. = 0.49, 0.37, 0.31, 0.49, 0.37, 0.31, 0.49, 0.17, 0.60, 0.71, 0.28)，トータルコントラスト0.2では(E_R，E_{Rel}，E_S，I_{RRel}，I_{RelS}，I_{SR}，I_{RRelS}，E_C) = (1.41, 0.79, 1.29,1.39, 1.79, 3.99, -0.5, 1.4) (s.e.m = 0.33, 0.30, 0.61, 0.57, 0.79, 2.72, 1.55, 0.27)，トータルコントラスト0.8では(E_R，E_{Rel}，E_S，I_{RRel}，I_{RelS}，I_{SR}，I_{RRelS}，E_C) = (0.45, 0.57, 2.01, 0.92, 2.56, 2.63, 2.31, 0.78) (s.e.m = 0.28, 0.30, 0.34, 0.66, 1.09, 1.20, 4.15, 0.39) であった．図7の小さな円グラフは，推定された各座標運動の効果を正規化した比を表す．座標系間の交互作用を考慮したロジスティック回帰分析においても，前節で用いた線形加算モデルによる推定値とほぼ同じ割合が得られた．これらの相対的貢献度は，座標変換を含む運動情報処理の原理という観点からみても，一定の妥当性をもつものといえる．

2.4.3　眼球運動の再分析

方法で述べたように，観察者ごとの眼球運動を測定し，注視点からの視線のずれ(RMSE)がコントロール条件の平均より有意に大きい試行は全て分析から除外した．本実験の注視点運動条件や注視点・参照枠運動条件では，観察者が移動中の注視点を追視することにより，運動刺激(S1)から網膜上の運動は消失する一方，実空間座標上では動いていたことになる．しかし，注視点に対する視線の遅れを補うため，観察者の眼球運動に捕捉跳躍眼球運動(catch-up saccade, Lisberger & Westbrook, 1985; Tanaka & Lisberger, 2001)が含まれていたとすると，運動刺激は網膜上でも動いていたこととなり，本実験で見出された実空間運動の貢献は，網膜上の刺激運動に依存していた可能性がある．跳躍眼球運動を含む試行は，方法で述べた眼球運動分析により一定の基準で除外されたと考えられるが，この精度は研究目的の本質に関わる重要な問題であるため，より厳密な基準を用いて眼球運動の再分析を行った.

全ての条件の眼球運動データについて，2次のButterworthフィルタリング(cut-off = 20 Hz)後に，30 deg/sec以上の眼球運動を含む試行を分析から除外した(Schütz, Trommershauser, & Gegenfurtner, 2012; Terao & Murakami, 2011)．さらに，残っている試行について，最初の

分析と同様に，注視点からの視線のずれ(RMSE)がコントロール条件の平均より有意に大きい試行は全て分析から除外した．この結果，全体で13496試行中4851試行(36%)が有効であった．図8に眼球運動再分析後の結果を示す．試行数が半分程度に減少したにも関わらず，最初の分析に基づく結果とほぼ同じ結果が得られた(ANOVA: $F(1,4) = 3.98$, $p = 0.12$). このことは，実空間運動の貢献が捕捉跳躍眼球運動のアーチファクトによるものではないことを支持している．ただし，注視点が固定されていた注視点・参照枠静止条件や参照枠運動条件でも，刺激に含まれる運動信号により運動開始後数百ミリ秒間は眼振(Ocular Following Response, OFR, Carpenter, 1988; Optkinetic Nystagmus, OKN, Miles, Kawano, & Optican, 1986)が誘発されていたかもしれない．この眼振が運動刺激とほぼ同じ速度で生じていたとすると，刺激の網膜上の運動/静止は逆転するため，視野闘争の優位性に影響を及ぼした可能性がある．とはいえ，注視点・参照枠静止条件と参照枠運動条件いずれにおいても，網膜上で静止していたと想定される刺激が優位に知覚されたわけではないため，網膜上における運動/静止の逆転を仮定したとしても，視野闘争の定性的な優位性は変わらないはずである．

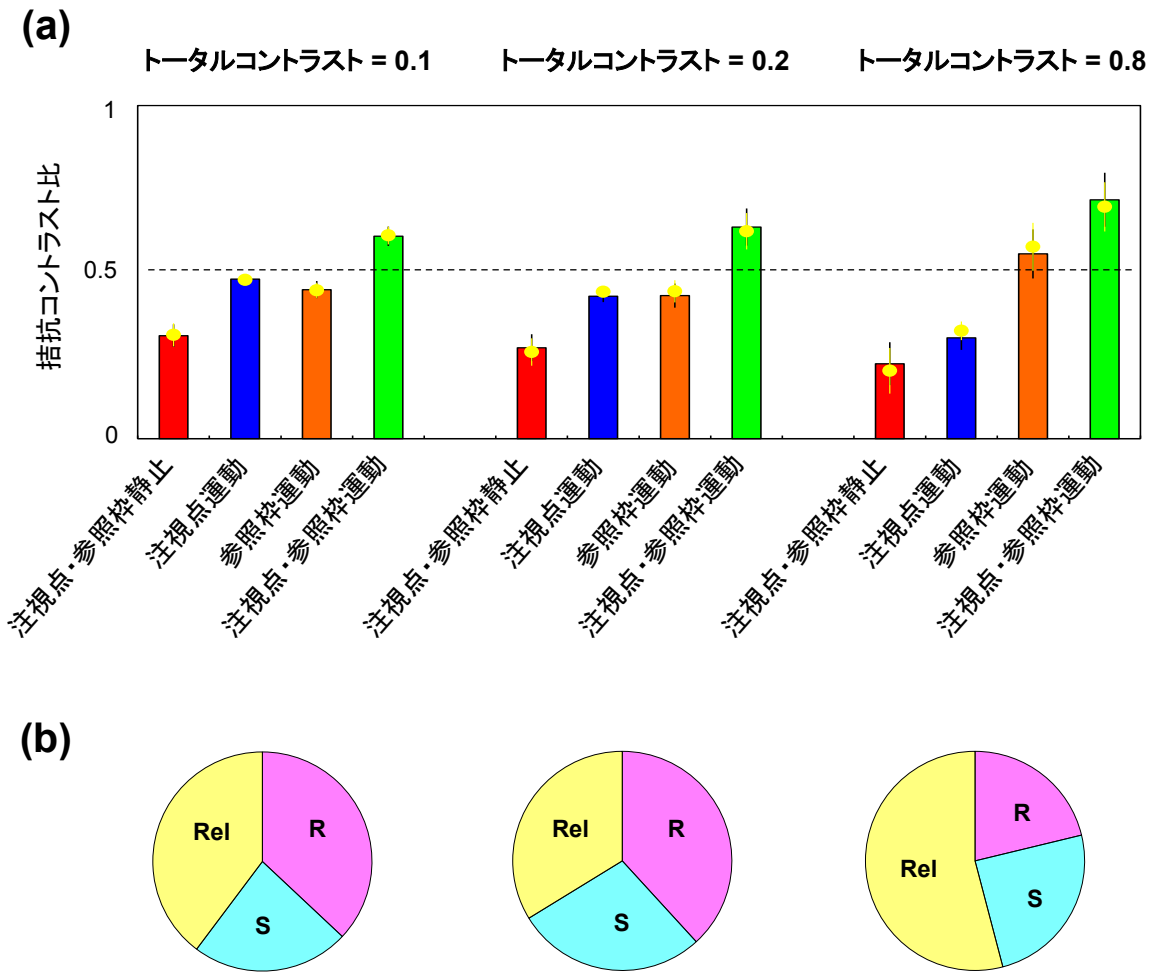


図 8. 眼球運動再分析後の結果. (a)各条件の拮抗コントラスト比. 各バーは左右の格子の知覚率が拮抗するコントラスト比(心理測定関数の中央値)の測定値の平均. 黄色丸は加算モデルから予測される拮抗コントラスト比の平均. エラーバーは s.e.m.を表す. トータルコントラストはそれぞれ 0.1, 0.2, 0.8 であった. (b)各座標系の相対的貢献度. 円グラフは, 各条件の拮抗コントラスト比に基づく加算モデルにより推定された各座標系の運動の重みの相対的な割合を示す.

2.4.4　観察者の注意の統制実験

様々な視覚現象において，空間的注意が低次よりも高次の視覚処理に大きく影響を及ぼし，かつ網膜位置ではなく他の視覚パタンや身体との相対位置に向けられることが知られている(Crespi et al., 2011; Mitchell et al., 2004)．また，視野闘争が意識的処理に基づく注意の影響を受けることも古くから指摘されている(Ooi & He, 1999; Watanabe et al., 2011)．これらは，実空間における位置や運動の視野闘争に対する貢献の多くが，空間的注意の産物にすぎない可能性を示唆している．さらに，追視中，注意の集中により注視点付近における課題成績が相対的に向上することも知られている(Van Donkelaar & Drew, 2002)．本研究の結果にはこうした注意の効果が混在していた可能性がある．例えば，注視点を追視する条件ではターゲット格子に向けられる注意がいくらか減じていたのかもしれない．これらの可能性を検証するため，全ての条件について，注視点で二重課題を行わせることにより観察者の注意を統制した上で，結果で述べた元の実験と同様の視野闘争実験を行った．

各実験条件は異なるブロックにおいて実施し，ブロックの順序は観察者間でカウンタバランスした．各試行では，最初に注視点が静止した

まま提示され，静止期間1 secののち，与えられた運動条件に従って刺激要素が2 sec運動あるいは静止した．観察者は注視点が静止している場合はそれを固視，動く場合はそれを追視した．左右眼の格子のコントラスト比はランダムに決められ，トータルコントラストは0.2に固定した．刺激の運動期間の中央1800 msecの間に，注視点(外直径:0.52 deg, 内直径0.26 deg)の外側の円環(白色部分)の内部を色付きに変化させた．色変化の回数(1-3回)，色(赤・緑・青)はランダムで，一回につき200 msec続き，複数回変化する場合は600 msec以上の間隔が取られた．観察者5名は元の実験と同じであり，各試行後に最後に変化した色を答え，その後，左右格子のうち「見えた」あるいは「よりはっきりと見えた」格子の傾きをキー押しにより回答した．回答後すぐに次の試行が開始された．実験中は常に観察者の両眼の眼球運動を測定し，注視点からの視線のずれ(RMSE)が観察者ごとのコントロール条件の平均より有意に大きい試行は全て分析から除外した．眼球運動分析後，各条件の試行数が120試行以上残るまで実験を行った．この結果， 注視点・参照枠静止条件では75%の試行， 注視点運動条件では70%の試行， 参照枠運動条件では81%の試行， 注視点・参照枠運動条件では78%の試行が有効となり，全体では4840試行中3747試行(77%)が有効であった．

図9に統制実験の結果を示す．色の濃いバー及びその上の黄色丸は，視野闘争課題と同時に注視点で二重課題を行ったときの，拮抗コントラスト比の観測値と加算モデルによる予測値である．隣接する色の薄いバー及びその上の黄色丸は，視野闘争課題のみを行った，元の実験における拮抗コントラスト比の観測値と加算モデルによる予測値である．注視点課題の有無に関わらず，ほぼ同じ傾向を示す結果が得られた(ANOVA: $F(1,4) = 4.30$, $p = 0.11$)．つまり，単純な運動刺激は静止刺激に対して優位に知覚され(注視点・参照枠静止条件)，観察者が動いている注視点を追視することにより網膜上の運動と静止が刺激間で逆転した場合(注視点運動条件)や，あるいは参照枠を動かすことにより相対運動の有無が逆転した場合(参照枠運動条件)でも，優位性の関係が入れ替わることはなかった．注視点と参照枠が一緒に移動し，注視点を追視することにより網膜運動と相対運動の両方が同時に刺激間で逆転する場合のみ優位性は逆転した(注視点・参照枠運動条件).

これらの結果は，負荷課題による注意資源の全般的な低減のもとでも，網膜以外の相対，実空間運動が視野闘争の優位性に貢献することを示している．また，元の実験の結果に，追視にともなう注意配分の差が影響を及ぼしたとも考えにくい．本実験の二重課題では取り除けなかっ

た部分的な注意が結果に影響した可能性はあるが，元の実験と統制実験の結果の類似性を考え合わせると，本実験の結果がトップダウンの注意に起因するとみなすことは難しいと思われる．とはいえ，本実験の結果は，視野闘争の優位性に対する注意の影響を論じた先行研究(Mitchell et al., 2004)と矛盾するものではない．Mitchell et al. (2004)では，直接的に視野闘争の刺激自体あるいはその一部に観察者の注意を向けさせた上で優位性に対する注意の効果を測定しているが，本実験では視野闘争の刺激に含まれる特定要素に注意を向けさせたわけではなく，二重課題による全般的な注意の低減下における優位性を測定した．したがって，本実験で見出された非網膜座標系の貢献は，トップダウンの意識的処理に基づくものではなく，意識的知覚の生成と高次の運動処理を支えている脳内メカニズムが重要な役割を担っているものと考えられる．

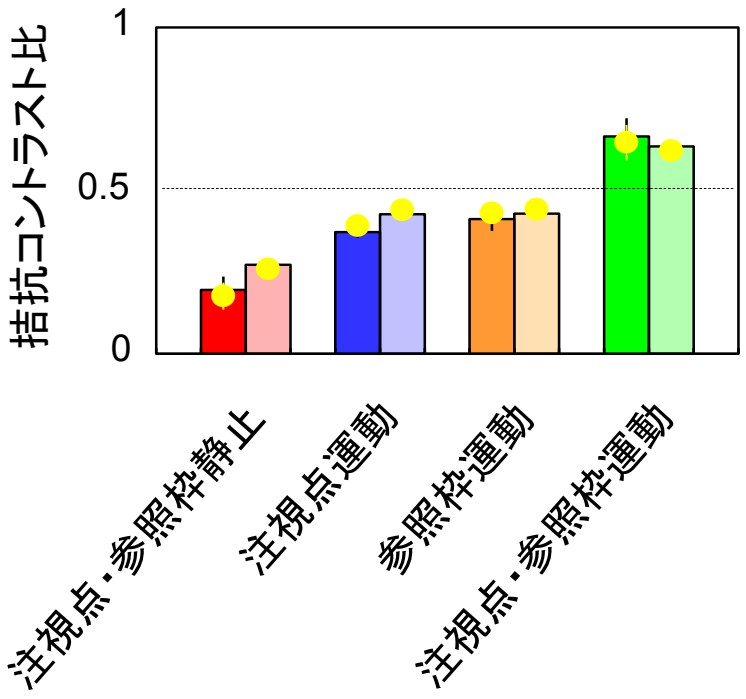


図 9. 二重課題における拮抗コントラスト比. バーは各条件の拮抗コントラスト比の測定値の平均, 黄色丸は加算モデルから予測される拮抗コントラスト比の平均である. 色の濃いバーが二重課題, 隣接する色の薄いバーがシングルタスクの結果を示す. エラーバーは s.e.m.を表す. トータルコントラストは 0.2.

2.4.5　視野闘争のダイナミクス

視野闘争研究全般にともなう問題であるが，視野闘争の状態は刻々と変化する．左右眼に提示された画像の重畳や断片化，画像間の交替などが間欠的に生じる．そのため，本実験において測定された優位性も視野闘争のメカニズムを反映したものではない可能性がある．本実験の観察者は1試行を通した画像の優位性を判断したわけであるが，観察者の心理測定関数の一貫性に着目すると，観察者は一定の優位性の基準のもと判断を行っていたと考えられる．通常，視野闘争は刺激提示の数百ミリ秒後から始まり，秒単位の間隔で交替が続く(Blake & Logothetis, 2002)ことを考え合わせると，本実験の刺激提示時間は2 secであり，測定された優位性の大部分は，視野闘争の初期の様相を反映している可能性が高い．しかし，この視野闘争初期の優位性は，視野闘争の中長期におけるメカニズムとは必ずしも一致しないことが知られている(Mitchell et al., 2004)．本実験で見出された非網膜座標系の貢献も，視野闘争の一般的メカニズムというより，初期の様相に限定的なメカニズムに基づき形成されたと考えられる．

第3章　視覚探索による検討

本章では，第2章で観測された非網膜座標系における運動の効果が，両眼視野闘争の初期メカニズム，すなわち最終的には意識的知覚の生成に連なるものではあるが，その第一段階としての両眼入力の選択という比較的低次であると想定される情報処理，に特異的に働くものであるのか，それとも視覚ターゲット検出に代表される比較的高次の情報処理においても認められるのかを検討した．第2章と類似の刺激構成により座標系を切り分け，異なる組み合わせの座標系において運動しているターゲットの検出反応時間を測定した.

3.1　目的

第2章では，両眼視野闘争の優位性の決定に網膜運動のみならず，相対運動や実空間運動が一定の貢献を果たしていることが明らかになった．視野闘争による意識的知覚の生成には，眼間での神経表現の競合と選択(Lehky, 1988)のみならず，大脳皮質のV1以降における神経表現の競合と選択(Fang & He, 2005; Leopold & Logothetis, 1996)が関与している．情報処理の階層性という観点からみると，視野闘争には視覚系初期の低次の処理過程と高次の処理過程の両方が含まれているだろう．また，第

2章で行われた注意の統制実験が示しているように，視野闘争における競合刺激の神経表現は，少なくとも本研究で用いた刺激では，意識的処理による注意の効果やフィードバックを受けにくいため，通常の意識化された刺激の神経表現と比べると視覚情報として決定的ではない曖昧なものと考えられる．この性質は視野闘争に限らず，運動誘発盲(Bonneh et al., 2001)など刺激間における神経表現の競合の結果として片方の刺激しか意識にのぼらない(winner-take-all)タイプの視覚現象に広くあてはまるだろう．このため，第2章で見出された相対運動や実空間運動の貢献は，視野闘争が比較的低次の処理過程を含んでいることやその神経表現の曖昧性に依存して生じていた可能性がある．これは，運動刺激の顕著性を決定づけているメカニズムの情報処理原理を明らかにする上で重要な問題であろう．

本章では，視覚運動情報の顕著性及び情報処理の階層性という観点から，視覚探索に着目する．序論で述べたように，静止刺激中の運動ターゲットは運動刺激中の静止ターゲットより速く，かつ容易に検出される(Dick et al., 1987; Ivry & Cohen, 1992; Royden et al., 2001; Verghese & Pelli, 1992)．この運動/静止ターゲットの検出非対称性は，視覚探索における運動の優位性を示しているわけであるが，ターゲット

を定義している運動が属性内の基本特徴であることを同時に意味している(Treisman & Gelade, 1980; Treisman, 1986). このことは，基本特徴である運動が注意をひきつけること(Hillstrom & Yantis, 1994)や，運動ターゲットが静止ターゲットに対して格別に顕著であること(Rosenholtz, 1999)とも符合している．これらの知見より，視覚探索における運動/静止ターゲットの検出非対称性と運動刺激の顕著性とは相互に結びついているものと考えられる． この非対称性は，反応時間そのもの，あるいはセットサイズに対する反応時間の増分という二つの側面から検討するべきであるが，このあと述べるように，本研究では特にセットサイズと反応時間の関係に分析の重点を置いた.

情報処理の階層性という観点からみると，序論で述べたように，刺激のセットサイズが増えるにつれてターゲット検出の反応時間が長くなる場合，ターゲット検出には注意による特徴統合過程が関与しているものと解釈することができる(Treisman & Gelade, 1980; Treisman, 1986). 運動ターゲット検出において，こうした関係が観察されたとすると，初期の神経表現の競合過程を含んでいる視野闘争に対して，運動ターゲット検出は比較的高次の処理過程に依存しているとみなすことができるだろう．このことから，運動ターゲット検出におけるセットサイ

ズとターゲット検出時間の関係を調べることにより，運動刺激の顕著性を生み出しているメカニズムに，情報処理の階層性の観点から迫ることができると考えられる．本章では，探索ターゲットの運動座標系を第2章の視野闘争実験と同様の手法を用いて切り分けることにより，運動/静止ターゲットの検出非対称性と，網膜，相対，実空間，三つの座標系によって定義された運動との関係を検討した．これらの分析を通して，視覚刺激の顕著性が各座標系にどのように依存しているのか考察を加えることを試みた.

この目的のため，視野闘争実験と同様の原理に基づいた，三つの異なるタイプの運動の効果を調べることを可能とする刺激を用いた(図10). この刺激は複数の縞刺激，それらの空間窓(ガウス窓)，注視点から成り，それぞれの要素は独立に運動した．こうした刺激を用いて三種類の座標運動を切り分けた．縞刺激のうち運動(静止)がひとつだけほかとは異なるものをターゲット(図10の赤矢印で示された運動を含む縞刺激)とし，それ以外の縞刺激をディストラクタとした．例えば，ターゲットの縞のみが動く場合(図10a)，ターゲットは網膜上の運動，窓に対する相対運動，観察者に対する実空間運動，を全て含む．このときディストラクタは全ての座標系で静止している．一方，注視点がターゲットの縞とと

に動き，観察者が注視点を追視する場合(図10b)，ターゲットの注視点に対する網膜運動は消失するものの，窓や観察者に対する運動は変わらない．このときディストラクタには網膜上の運動が生じる．また，注視点は静止したまま，窓がターゲットの縞とともに動く場合(図10c)，ターゲットの窓との相対運動は消失するが，網膜上や観察者に対しては同様に動いている．このときディストラクタには窓との相対運動が生じる．さらに，注視点と窓が同時にターゲットの縞とともに動き，観察者が注視点を追視する場合(図10d)，ターゲットから網膜運動及び窓との相対運動は消失し，観察者に対する実空間運動だけが残る．一方，ディストラクタにはこれらの運動が生じる．こうした異なる組み合わせの座標系で運動するターゲット及びディストラクタのペアを生成し，各ペアのターゲットとディストラクタの運動と静止を入れ替えながら，観察者のターゲット検出時間を測定した．このターゲット検出時間の分布から，運動ターゲットの検出において，三つの座標運動が果たしている相対的貢献の大きさを定量的に推定した．

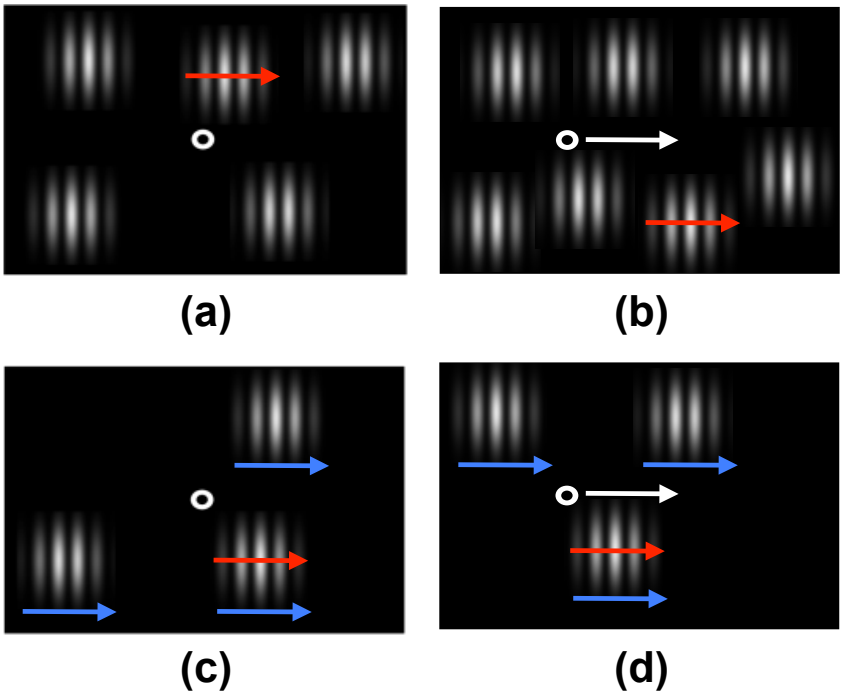


図 10. 視覚探索実験で用いた刺激. 赤色の矢印は縞(図ではターゲットを表す), 白色の矢印は注視点, 青色の矢印はガウス窓がモニタ上で動くことを示す. (a)注視点・窓静止条件. ターゲットの縞のみ窓内で運動し, 注視点及び窓は静止している. この図では, ターゲット縞は網膜座標系, 窓との相対座標, 観察者に相対する実空間座標の全てにおける運動を含むが, ディストラクタ縞はこれら全ての座標系で静止している. (b)注視点運動条件. 注視点がターゲットの縞とともに運動する. 観察者が注視点を追視することにより, 縞の網膜上の運動と静止が(a)の刺激と比べて逆転する. (c)窓運動条件. 窓がターゲットの縞とともに運動する. 縞の窓に対する運動と静止が(a)の刺激と比べて逆転する. (d)注視点・窓運動条件. 注視点と窓の両方がターゲットの縞とともに運動する. 縞の窓に対する運動と静止に加えて, 観察者が注視点を追視することにより, 網膜上における運動と静止が(a)の刺激と比べて逆転する.

3.2　方法

3.2.1　観察者

著者を含む7名が実験に参加した．全員が正常な範囲の両眼矯正視力をもっていた．著者以外の観察者は実験の目的を知らなかった．

3.2.2　装置

刺激はPsychtoolbox(Brainard, 1997; Pelli, 1997)で生成し，パーソナルコンピュータからビデオアッテネータ(Bits++, Cambridge Research Systems Inc.)を介して制御されたCRTモニタ(Mitsubishi Diamondtron M^2 RDF223G, 800×600 pixel)に提示した．CRTの解像度は本実験で用いた57 cmの観察距離で3.0 min/pixel，フレームレートは150 Hzだった．モニタの枠に対する相対運動の効果を最小化するため，モニタの前面には減光フィルムを取り付けた(透過率約23%)．その結果，モニタの背景輝度は0.012 cd/m^2となり枠は実験中ほぼ不可視だった．実験中，観察者の両眼の眼球運動をViewpoint Eye Tracker (Arrington Research, Inc.)を用いて220 Hzで測定した．

3.2.3　刺激

視覚刺激には，垂直方位の正弦波縞を，2次元ガウス型(SD = 0.8 cycle, cut-off = 6.4 cycle)の空間窓に従い輝度変調した刺激を用いた(図10)．縞の空間周波数は1.0 cycle/deg，平均輝度は10.5 cd/m^{2}であった．注視点はモニタ中央，あるいは注視点が移動する条件では水平軸上に移動距離のちょうど半分ずらした位置に提示された(直径0.6 deg, 20.1 cd/m^2)．それぞれの縞刺激は，試行中央の時点で注視点との距離が10 deg以内の位置にあるよう，また互いに重ならないようランダムに配置した．

こうした刺激において三つの要素は独立に運動した．視覚探索のターゲットはモニタ上における縞の運動/静止の違いにより定義された．複数の縞刺激のうちひとつ(ターゲット)のみが運動する場合(6 deg/sec)，それ以外の縞刺激(ディストラクタ)は静止し，逆にターゲットの縞のみが静止している場合，ディストラクタの縞は運動していた(6 deg/sec)．注視点と窓は実験条件ごとに，運動縞と同じ方向に，かつ同じ速度で運動，あるいは静止していた．この操作により，注視点，窓，観察者のうちターゲットとディストラクタで異なる組み合わせに対する縞運動を生

成した．ターゲットとディストラクタの運動条件，運動方向(左/右)はカウンタバランスをとった．

実験条件は，注視点及び窓の運動の有無を組み合わせ，四種類の条件を設けた(図10)．第一の条件(注視点・窓静止条件，図10a)は単純な運動縞と静止縞から成る．窓は固定したまま，ターゲットとディストラクタいずれかの縞が運動し，もう一方の縞は静止している．観察者は静止した注視点を固視する．運動縞は全ての座標系で運動しており，また静止縞は全ての座標系で静止している．この刺激を用いて，静止刺激中の運動ターゲットがその逆よりも速く，かつ容易に検出されるか，古典的な運動/静止ターゲットの検出非対称性について検討した．第二から第四の条件では，運動縞と同じ方向に，かつ同じ速度で，注視点及び窓のうち片方あるいは両方を同時に移動させ，さらに観察者が注視点に視線を合わせる(動く場合は追視する)ことにより，網膜上の運動に加えて，窓に対する運動，観察者に対する運動の有無の組み合わせを条件間で変化させた．この操作により，異なる座標系がターゲットの検出反応時間に及ぼす影響を検討した．第二の条件(注視点運動条件，図10b)は，注視点が運動縞と同じ方向に，かつ同じ速度で運動する点を除き，図10aの刺激と等しい．観察者が動いている注視点を追視することにより，運

動縞から網膜運動は消失し，逆に静止縞に網膜運動が生じる．しかし，窓との相対座標及び観察者に対する実空間座標では，依然として運動縞のみが動いている．第三の条件(窓運動条件，図10c)は，注視点は静止したまま，窓が運動縞と同じ方向に，かつ同じ速度で運動する．観察者が静止した注視点を固視することで，今度は運動縞から窓との相対運動が消失し，逆に静止縞には相対運動が生じる．しかし，両者における網膜運動及び実空間運動は不変である．最後の条件(注視点・窓運動条件，図10d)では，注視点に加えて窓も運動縞と同じ方向に，かつ同じ速度で運動する．観察者が注視点を追視することにより，運動縞から網膜運動及び相対運動は消失し，静止縞にはそれらが生じる．この結果，運動縞は実空間運動のみをもち，一方で静止縞は網膜運動及び相対運動をもつこととなる．表3は，これら四種類の運動条件において，ターゲット，ディストラクタの縞がもつ運動の座標系の組み合わせを示したものである．

表 3. 各条件における縞運動の座標系. R は網膜座標系, Rel は相対座標系, S は実空間座標系を表す. 黄色の菱形は当該座標系において運動していることを, 横線は静止していることを示す. ターゲット(T)とディストラクタ(D)の関係は試行間でランダムに入れ替わった.

	T / D			D / T		
運動座標系	R	Rel	S	R	Rel	S
注視点・窓静止	◆	◆	◆	—	—	—
注視点運動	—	◆	◆	◆	—	—
窓運動	◆	—	◆	—	◆	—
注視点・窓運動	—	—	◆	◆	◆	—

3.2.4　手続き

実験は暗室で行った．条件ごとに異なるブロックで実験を実施し，ブロックの順序は観察者間でカウンタバランスした．それぞれの条件について，全体の半分の試行は，注視点及び窓の運動または静止は同様だが，縞刺激が全て等しく運動または静止している「ターゲットなし」試行であった．

各試行では，最初に注視点が静止したまま提示され，静止期間1 secののち，与えられた運動条件に従って刺激要素が3 sec運動あるいは静止した．観察者は注視点が静止している場合はそれを固視，動く場合はそれを追視した．運動条件はあらかじめ教示し，十分練習を行った．注視点が動く場合，できるだけ滑らかに追視できるようステップランプ法(Rashbass, 1961)を用い，静止期間のあと注視点は一度消失し，元の位置から追視とちょうど反対の方向に1.2 degずらした位置に出現，そこから動き始めた．縞刺激は一次元ガウス型の時間窓(SD = 300 msec)に従う輝度変調を用いて提示した．観察者はターゲットの有無をできるだけ速く，かつ正確にキー押しにより回答した．刺激要素の運動開始から観察者がキーを押すまでの反応時間を測定した．

実験中は常に観察者の両眼の眼球運動を測定した．各試行の運動開始後500 msecから2500 msecの期間について，測定した視線位置との距離の差が最小となるようあてはめた線分を，視線に対する注視点の相対的な軌跡とし，視線と注視点の位置のずれの平均二乗誤差(RMSE)を算出した(Terao et al., 2010)．注視点・窓静止条件の全試行の平均を基準とし，RMSEが基準との誤差を示す99%信頼区間より外れた試行を分析から除外した．さらに，反応時間が1 sec未満または3 sec以上であった試行を分析から除外した．観察者ごとに行われた上記の分析後，各条件のターゲットあり/なし試行それぞれの試行数が120試行以上残るまで実験を行った．この結果，注視点・窓静止条件では74%の試行，注視点運動条件では76%の試行，窓運動条件では68%の試行，注視点・窓運動条件では74%の試行が有効となり，全体では9960試行中7270試行(73%)が有効であった．

3.3　結果

ターゲット検出課題が誤答であった試行は分析から除外した．全試行中，ターゲットあり試行で88%，ターゲットなし試行で97%の試行が正答であった．反応時間の累積分布を，最小二乗法によりべきガウス(Exponentially Modified Gaussian)関数にあてはめた(Wichmann &

Hill, 2001a). べきガウス関数は反応時間の分析に頻繁に用いられる(Burbeck & Luce, 1982; Hohle, 1965).

$$\mathrm{Prop}_{CD} = \frac{1+\mathrm{erf}\left(\frac{\lambda(RT-\mu)}{\sqrt{2*(\lambda*\sigma)^2}}\right)}{2} - \exp\left[-\lambda*(RT-\mu)+\frac{(\lambda*\sigma)^2}{2}+\log\left(\frac{1+\mathrm{erf}\left(\frac{(\lambda(RT-\mu)-(\lambda*\sigma)^2)}{\sqrt{2*(\lambda*\sigma)^2}}\right)}{2}\right)\right]$$

(3)

ただし, $\mathrm{erf}(x) = \frac{2}{\sqrt{\pi}}\int_0^x e^{-t^2}dt$ (4)

ここで, μは平均, σ^2は分散, λは指数レートを表す変数である. RTは反応時間, Prop_{CD}は累積分布の割合を表す. あてはめた関数において, 累積分布の割合がちょうど半分(0.5)となる反応時間を代表値とし, 各観察者, 各運動条件について, ターゲットとディストラクタの関係を入れ替えて算出した.

ターゲットあり試行における反応時間の観察者平均を図11に示す. 4つのパネルはそれぞれ刺激の運動によって定義された実験条件の結果に対応する. パネル外側のプロットはセットサイズ(縞刺激の個数)に対する反応時間を, パネル内側のバーはそれら各ポイントの線形補間による直線の傾き, すなわち単位セットサイズあたりの反応時間の増分を示す.

この傾きの値が大きいことは，刺激の数が増えるにつれてターゲットの検出に要する時間が増えること，すなわち，ターゲット検出の効率性の低下を意味している．赤いプロットはモニタ上で運動しているターゲット縞，白いプロットは静止しているターゲット縞の結果である．

図11aのパネルは，注視点・窓静止条件の結果である．赤丸表示はターゲットの縞のみが運動し，ディストラクタは全て静止している場合，白丸表示はターゲットの縞が静止し，ディストラクタの縞は運動している場合の結果を示す．静止刺激中の運動ターゲットに対する反応の方が，運動刺激中の静止ターゲットに対する反応に比べ，平均検出時間は短かった (ANOVA: $F(1,6) = 11.25$, $p = 0.002$)．この結果は，過去の知見で示された運動/静止ターゲットの検出非対称性と一致している(Dick et al., 1987; Ivry & Cohen, 1992; Royden et al., 2001; Verghese & Pelli, 1992)．図11bのパネルは注視点運動条件の結果であり，観察者に運動縞とともに動く注視点を追視することを求め，この追視により運動縞は網膜上で静止し，静止縞に網膜運動が生じていた．もし網膜上の運動が運動/静止ターゲットの検出非対称性を決定づけているとすると，注視点・窓静止条件における運動ターゲットと静止ターゲットの検出反応時間の関係は逆転し，白丸で表示された静止ターゲットに対する反応の方

が，赤丸で表示された運動ターゲットに対する反応より速いはずである．しかし，実験の結果，運動ターゲットの方が静止ターゲットより速く検出され(ANOVA: $F(1,6) = 9.05$, $p = 0.004$)，網膜運動の運動縞からの消失及び静止縞への生成による反応時間の逆転は生じなかったことが示された．図11cのパネルは窓運動条件の結果であり，注視点は静止したまま，窓が運動縞とともに動き，追視はない．したがって，運動縞から窓との相対運動は消失し，静止縞には相対運動が生まれるが，網膜上の運動はほとんど変わらない．もし網膜運動が運動/静止ターゲットの検出非対称性にとって重要であるならば，注視点・窓静止条件と同様に，網膜上及び観察者に対する運動を含む運動ターゲットへの反応(赤丸)の方が，窓との相対運動のみを含む静止ターゲットへの反応(白丸)より速いはずである．しかし，実験の結果は，静止ターゲットの方が運動ターゲットより速く検出されることを示している(ANOVA: $F(1,6) = 14.85$, $p = 0.0004$)．つまり，検出非対称性が逆転し，網膜運動が運動ターゲットの優位性を決定づけていることを示す結果は得られなかった．図11dのパネルは注視点・窓運動条件の結果であり，注視点及び窓が運動縞とともに動き，観察者が注視点を追視することにより，運動縞から網膜上及び窓に対する運動は消失し，モニタ上でのみ運動する．一方，静止縞に

は網膜運動と相対運動が生じる．実験の結果，静止ターゲット(白丸)の方が運動ターゲット(赤丸)より速く検出された(ANOVA: $F(1,6) = 13.14$, $p = 0.0007$)．以上の結果は全て，窓との相対運動を含むターゲットは，窓内で静止しているターゲットより速く検出されることを示しているとみなすことができる．

さらに，ターゲット検出の効率性を定量化するため，単位セットサイズあたりの反応時間の増分(セットサイズに対する反応時間の関数の傾き)を求めた．注視点・窓静止条件(図11a)のセットサイズに対する反応時間の関数の傾きは，運動ターゲットの方が静止ターゲットより小さくなった．このことは静止刺激中の運動ターゲットは運動刺激中の静止ターゲットより容易に検出されることを示している(t-test: $p = 0.01$)．注視点運動条件(図11b)のセットサイズに対する反応時間の関数の傾きは，追視により網膜運動を消失する運動ターゲットと網膜運動を生じる静止ターゲットの間で有意な差はなかった．このことは，網膜運動が運動/静止ターゲットの検出非対称性を決定づけているわけではないことを示唆している(t-test: $p = 0.27$)．窓運動条件(図11c)のセットサイズに対する反応時間の関数の傾きは，窓との相対運動をもつ静止ターゲットの方が，相対運動を消失した網膜及び実空間運動ターゲットより小さい．

このことは，運動/静止ターゲットの検出非対称性は網膜上の運動のみによって決定されるものではないことを示している(t-test: $p = 0.02$).

注視点・窓運動条件(図11d)のセットサイズに対する反応時間の関数の傾きは，網膜運動及び相対運動をもつ静止ターゲットの方が，観察者に対する実空間運動のみをもつ運動ターゲットより小さい．このことは，運動/静止ターゲットの検出非対称性が，窓との相対運動に強く依存していることを示している(t-test: $p = 0.04$)．図12はターゲットなし試行における反応時間の観察者平均である．反応時間，セットサイズに対する反応時間の関数の傾きともに，各条件の非対称性はターゲットあり試行と完全に一致した.

また，ターゲットあり試行において，注視点・窓静止条件の運動ターゲットと静止ターゲットのセットサイズに対する反応時間の関数の傾きはいずれもゼロより有意に大きかった(t-test: $p = 0.0002$, $p = 0.0001$).

注視点運動条件では，追視により網膜運動を消失する運動ターゲットのセットサイズに対する反応時間の関数の傾きとゼロとの間に有意差は認められなかったものの有意傾向にあり(t-test: $p = 0.052$)，一方，追視により網膜運動を生じる静止ターゲットのそれはゼロより有意に大きかった(t-test: $p = 0.003$)．窓運動条件では，窓との相対運動を消失した運動

ターゲットと相対運動をもつ静止ターゲットのセットサイズに対する反応時間の関数の傾きはいずれもゼロより有意に大きかった (t-test: $p = 0.003$, $p = 0.01$)．注視点・窓運動条件では，実空間運動のみをもつ運動ターゲットと網膜運動及び相対運動をもつ静止ターゲットのセットサイズに対する反応時間の関数の傾きはいずれもゼロより有意に大きかった (t-test: $p = 0.001$, $p = 0.003$)．ターゲットなし試行において，注視点・窓静止条件の運動ターゲットと静止ターゲットのセットサイズに対する反応時間の関数の傾きはいずれもゼロより有意に大きかった(t-test: $p = 0.001$, $p = 0.001$)．注視点運動条件でも，追視により網膜運動を消失する運動ターゲットと網膜運動を生じる静止ターゲットのセットサイズに対する反応時間の関数の傾きはいずれもゼロより有意に大きかった(t-test: $p = 0.001$，$p = 0.001$)．窓運動条件では，窓との相対運動を消失した運動ターゲットのセットサイズに対する反応時間の関数の傾きはゼロより有意に大きく(t-test: $p = 0.0001$)，一方，窓との相対運動をもつ静止ターゲットのそれはゼロとの間に有意差は認められなかったものの有意傾向にあった(t-test: $p = 0.06$)．注視点・窓運動条件では，実空間運動のみをもつ運動ターゲットと網膜運動及び相対運動をもつ静止ターゲ

ットのセットサイズに対する反応時間の関数の傾きはいずれもゼロより有意に大きかった(t-test: $p = 0.003$, $p = 0.01$).

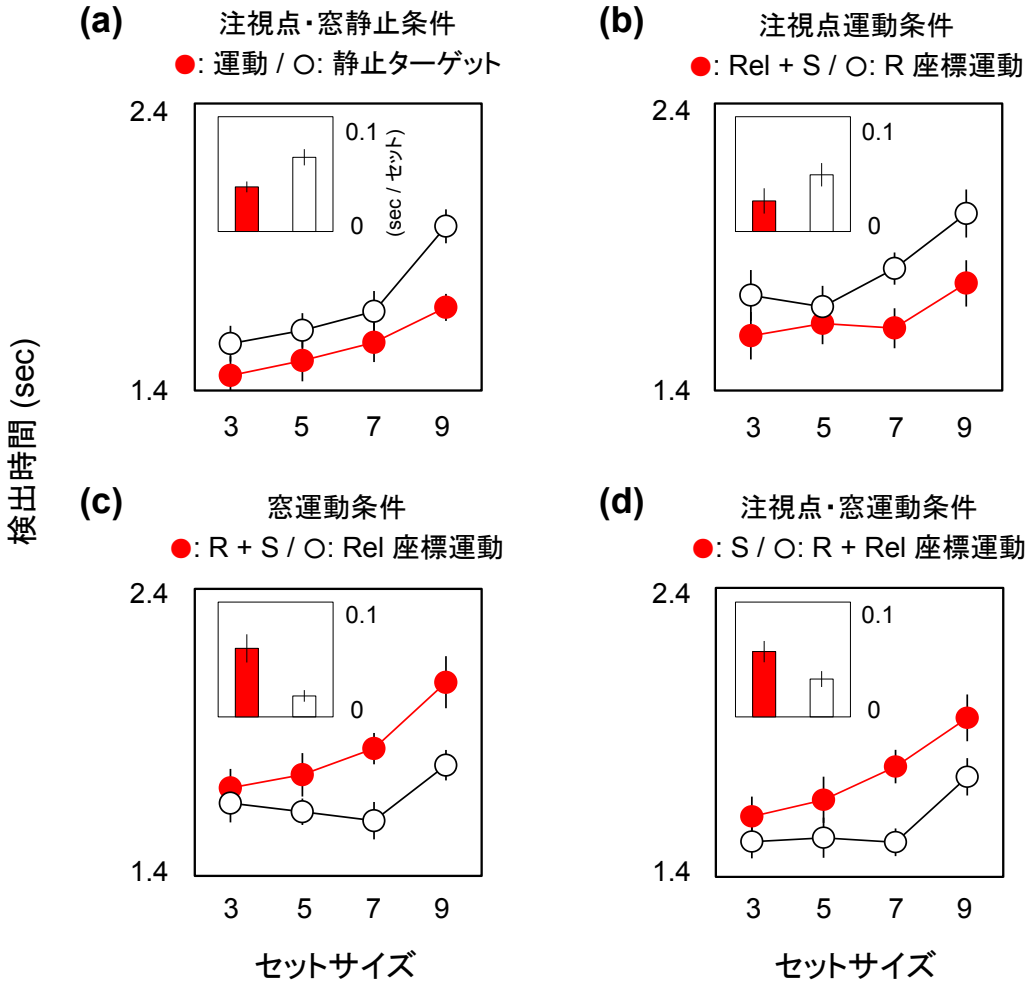


図 11. ターゲットあり試行における各条件の反応時間，及び単位セットサイズあたりの反応時間の増分の観察者平均．外側のパネルの横軸はセットサイズ，縦軸は反応時間の代表値である．内側のパネルは各セットサイズにおける反応時間の線形補間による直線の傾きを示す．赤丸はターゲットの縞がモニタ上で運動している場合，白丸は静止している場合の結果である．(a)は注視点・窓静止条件，(b)は注視点運動条件，(c)は窓運動条件，(d)は注視点・窓運動条件の結果であり，R は網膜座標系，Rel は相対座標系，S は実空間座標系における運動を含んでいることを表す．エラーバーは s.e.m.．

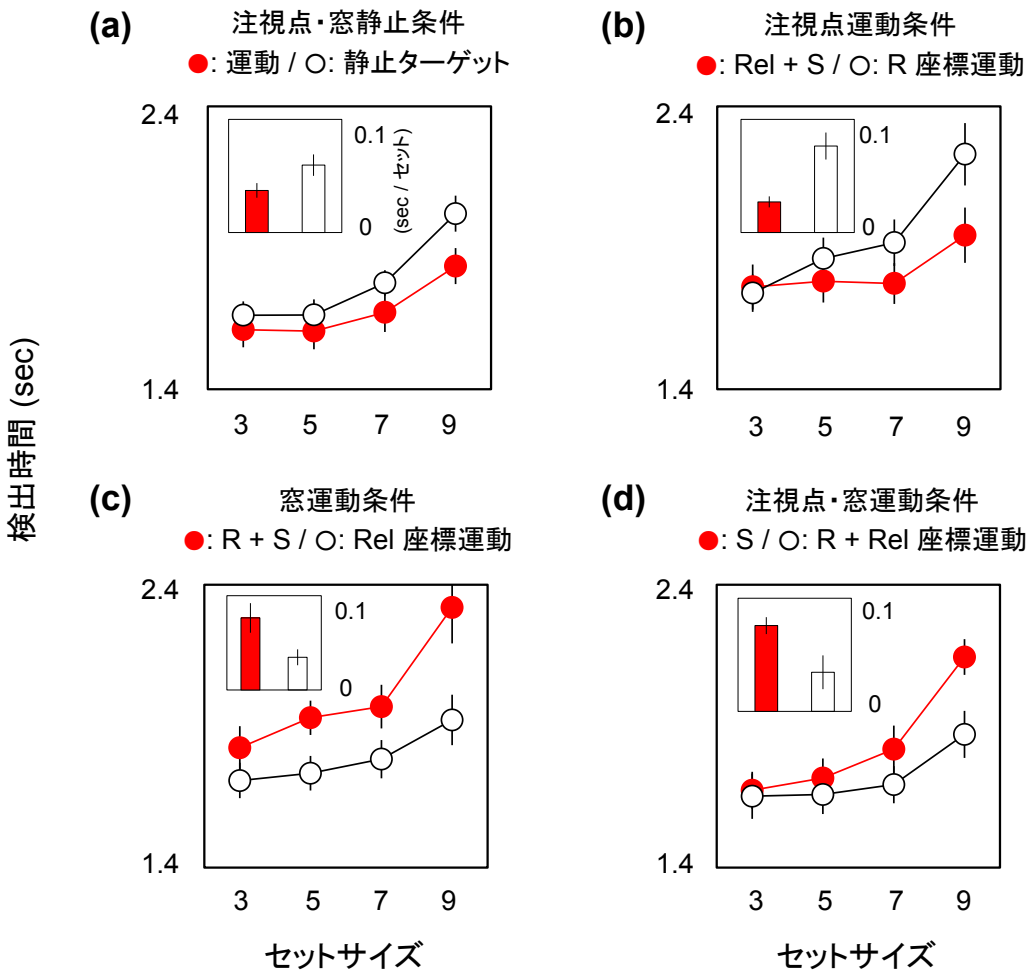


図 12. ターゲットなし試行における各条件の反応時間，及び単位セットサイズあたりの反応時間の増分の観察者平均．図の見方は図 11 と同様である．

3.4　考察

視覚探索における運動/静止ターゲットの検出非対称性は，網膜上の運動だけでは決定づけられず，刺激窓との相対運動に強く依存していることが明らかになった．反応時間と，セットサイズに対する反応時間の増分の両方について非対称性が全ての条件で一貫していたことは，相対運動がターゲット検出における反応の速さ及び効率性をともに促進することを示している．

3.4.1　各座標系における運動の相対的貢献度の推定

ここで，各座標系の運動がどの程度ターゲットの検出に貢献しているかを定量的に理解するため，視野闘争実験の分析と同様の重み付け線形加算モデル(Clark & Yuille, 1990; Johnston et al., 1994; Landy et al., 1995)を利用した．ターゲット検出の容易さはターゲットとディストラクタの類似性に反比例し，ディストラクタ同士の類似性と比例関係にあることを示した過去の知見(Duncan & Humphreys, 1989; Nothdurft, 1993; Rosenholtz, 1999)に基づき，以下の式で表されるモデルをたてた．このモデルでは，ターゲットあり試行における単位セットサイズあたりの反応時間の増分(セットサイズに対する反応時間の関数の傾き)が，座

標系ごとに重み付けされた運動成分の，ディストラクタにおける分散と，ターゲットとディストラクタ間の座標空間上の距離の比で決まると仮定した.

$$\mathrm{Slope} = \frac{\mathrm{Variance}(W_R * R_D,\ W_{Rel} * Rel_D,\ W_S * S_D)}{\{(W_R * R_T - W_R * R_D)^2 + (W_{Rel} * Rel_T - W_{Rel} * Rel_D)^2 + (W_S * S_T - W_S * S_D)^2\}^{1/2}} + \mathrm{Base_slope}$$

(5)

ここでSlopeはセットサイズに対する反応時間の関数の傾き，R_T, Rel_T, S_Tはターゲットの各座標系(Retinal, Relative, Spatiotopic)における運動の有無(1/0)であり，R_D, Rel_D, S_Dはディストラクタのそれである. W_R, W_{Rel}, W_Sはそれぞれの座標系に対する重みを表し，Base_slopeはターゲットが全ての座標系で静止している(注視点・窓静止条件: (5)式の左項が0となる)場合でもセットサイズに対する反応時間の関数の傾きが0にならないことを示し，これらはフリーパラメータである．観察者ごとに最小二乗回帰により各座標系の重みを推定した.

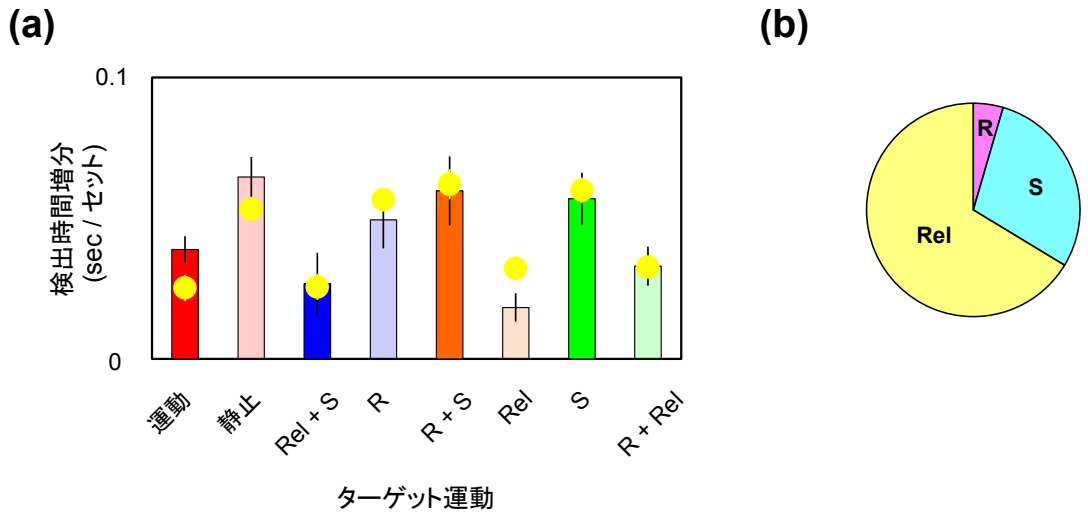


図 13. (a)各条件における単位セットサイズあたりの反応時間の増分．各バーはターゲット検出におけるセットサイズに対する反応時間の関数の傾き，黄色丸は比例モデルから予測されるセットサイズに対する反応時間の関数の傾きの観察者平均である．R は網膜座標系，Rel は相対座標系，S は実空間座標系における運動を含んでいることを表す．エラーバーは s.e.m.．(b)各座標系の相対的貢献度．円グラフは，比例モデルにより推定された各座標系の運動の重みの相対的な割合を示す．

図13に比例モデルに基づく重み推定の結果を示す．バー上の黄色丸は，比例モデルにより予測されたセットサイズに対する反応時間の関数の傾きの観察者間平均である．推定された重みは，$(W_R, W_{Rel}, W_S) = (0.01, 0.12, 0.05)$ (s.e.m. = 0.01, 0.02, 0.02)であった．上に示した円グラフは，推定された重みを正規化した比を表す．重み推定の結果，相対運動の貢献がゼロより有意に大きく(t-test, $p < 0.01$)最も大きいものの，実空間運動も一定の貢献を果たしていた(t-test, $p = 0.07$)．一方，網膜運動の貢献は非常に小さいことがわかった．これらの結果は，運動ターゲットの検出には純粋な網膜運動はほとんど関与せず，窓との相対運動や観察者に相対する実空間運動が貢献していることを定量的に示したといえる．したがって，第2章で観測された非網膜座標系における運動の貢献は，両眼視野闘争に含まれる眼間抑制など比較的低次の処理過程に特異的に働くものではなかった．

序論で述べたように，セットサイズの増加とともに反応時間が長くなることは，注意を媒介とする特徴統合過程が関与していることを示している．本実験では単純な静止刺激中の運動ターゲット検出において反応時間がセットサイズに依存して長くなった(図11a)．この結果は，本実験の刺激において，ターゲット検出に比較的高次の処理過程が関与し

ていたことを示している．こうしたことから，本研究における視覚探索のメカニズムは視野闘争と比べると高次の処理過程に依存している割合が大きいものと考えられるが，その運動ターゲット検出においても，実空間運動や，とりわけ相対運動の効果が強く認められた．このことは，視野闘争と視覚探索それぞれを支えている情報処理メカニズムやその階層性の差異に関わらず，視覚刺激の顕著性という観点において，非網膜的な高次の運動情報が一定の影響をもつことを示唆している．

3.4.2　眼球運動の再分析

方法で述べたように，観察者ごとの眼球運動を測定し，注視点からの視線のずれ(RMSE)がコントロール条件の平均より有意に大きい試行は全て分析から除外した．しかし，第2章の視野闘争実験と同様に，注視点に対する視線の遅れを補うため，観察者の眼球運動に捕捉跳躍眼球運動(catch-up saccade, Lisberger & Westbrook, 1985; Tanaka & Lisberger, 2001)が混入していた可能性がある．この可能性について検討するため，第2章の眼球運動再分析と同様の眼球運動速度に基づく再分析を加えた．

全ての条件の眼球運動データについて，2次のButterworthフィルタリング(cut-off = 20 Hz)後に，30 deg/sec以上の眼球運動を含む試行を分析から除外した(Schütz et al., 2012; Terao & Murakami, 2011)．さらに，残っている試行について，最初の分析と同様に注視点からの視線のずれ(RMSE)が注視点・窓静止条件の平均より有意に大きい試行は全て分析から除外した．この結果，有効な試行がほとんど残らない1名を除いた6名について，全体で9000試行中5208試行(58%)が有効であった．図14に眼球運動再分析後の結果を示す．試行数が減少したにも関わらず，最初の分析に基づく結果とほぼ同じ結果が得られた(ANOVA: $F(1,5) = 0.901$, $p = 0.39$)．このことは，本実験の結果が捕捉跳躍眼球運動のアーチファクトによるものではないことを支持している．さらに，注視点が固定されていた場合，刺激に含まれる運動信号により運動開始後数百ミリ秒間は眼振(Ocular Following Response, OFR, Carpenter, 1988; Optkinetic Nystagmus, OKN, Miles et al., 1986)が誘発されていたかもしれない．しかし，本実験の刺激は試行開始後，数百ミリ秒に渡って緩やかに提示されたため，運動刺激提示後の比較的早期に生じやすいといわれる眼振の影響は極めて限定的であるものと考えられる．

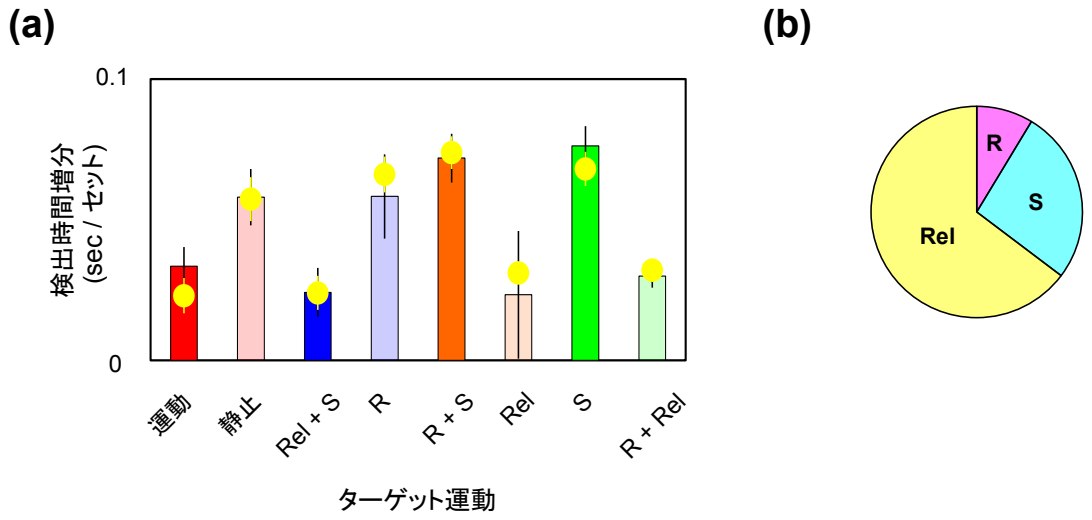


図 14. 眼球運動再分析後の結果. (a)各条件における単位セットサイズあたりの反応時間の増分. 各バーはターゲット検出におけるセットサイズに対する反応時間の関数の傾き, 黄色丸は比例モデルから予測されるセットサイズに対する反応時間の関数の傾きの観察者平均である. R は網膜座標系, Rel は相対座標系, S は実空間座標系における運動を含んでいることを表す. エラーバーは s.e.m.. (b)各座標系の相対的貢献度. 円グラフは, 比例モデルにより推定された各座標系の運動の重みの相対的な割合を示す.

3.4.3　刺激間の相対運動検出か

実験中，観察者は，ターゲットとディストラクタ間の相対運動の有無を検出していた可能性がある．刺激間の相対運動はターゲットの定義と一致するため，本実験で用いた刺激とは不可分である．しかし，この相対運動は全ての実験条件に等しく含まれているため，条件間における検出時間の差分は，本実験で意図的に切り分けられた座標運動の効果に帰することができるだろう．

3.4.4　非網膜座標系における運動ターゲット検出

Morvan & Wexler (2005)は，運動刺激と同方向への追跡眼球運動を観察者に行わせることにより，ひとつだけ運動速度が異なるターゲットの検出率に，網膜上のみならずモニタ上の刺激運動速度が影響することを示した．これに対して，本実験では，問題を刺激の運動と静止という質的な差に帰することで単純化し，また質的差分に基づく定量分析を可能とした．さらに，従来の運動視研究にほぼ必ず伴ったモニタ枠の影響を最小化した上で，他の視覚パタン(空間窓)に対するターゲットの相対運動を切り分けた．

Morvan & Wexler (2005)では，ターゲット検出率の非対称性は，刺激提示時間が100 msecまでは網膜上の運動速度に完全に依存するものの，130 msec以上では観察者に対する運動速度の影響が認められた．刺激提示時間と座標系の関係という観点では，本実験における観察者ごとの平均反応時間と，推定された各座標系の重みとの相関係数は，網膜座標系が-0.47，相対座標系が0.09，実空間座標系が0.42であった．反応時間が長い観察者ほど網膜運動の貢献は小さい一方，実空間運動の貢献は大きいこととなる．観察者中心への座標変換は，網膜信号と眼球・身体運動情報の統合過程を含むことを考え合わせると，本実験で観測された実空間運動の貢献は，比較的高次の視覚運動処理に基づくことを示唆している．とはいえ，Morvan & Wexler (2005)とは刺激や課題が異なるため，単純な比較はできないだろう．しかし，いずれにしろ，刺激窓との相対運動の貢献は顕著であり，Morvan & Wexler (2005)で認められた実空間運動の貢献にはモニタ枠に対する相対運動の効果が混在していた可能性がある．

3.4.5　視野闘争実験との比較

本実験では，運動ターゲット検出に相対運動が重要な役割を果たしていることが明らかになった．モデルにより推定された各座標系の重み

の比は1:12:5(網膜:相対:実空間)となり，定量分析の結果とも一致した．これらの結果は，運動ターゲットの検出に関わる情報処理メカニズムとターゲットの顕著性が相互に依存しているという仮定のもと，運動刺激の顕著性は網膜座標系だけでは決定されず，相対座標系や実空間座系が一定の貢献を果たしているという考えを支持している．

第2章の視野闘争実験の結果より推定された，視野闘争の優位性を決定づけている運動における各座標系の重みの比は，トータルコントラスト0.1では8:7:4，トータルコントラスト0.2では3:3:2，トータルコントラスト0.8では6:19:5であった．本章の視覚探索実験における重みはこれらと明らかに異なり，特に相対座標系の重みは著しく大きいものであった．この差分は，視野闘争と視覚探索という二つの視覚現象の情報処理メカニズムの違いにより説明することができるかもしれない．つまり，本章の目的で述べたように，視野闘争は視覚探索と比べて低次の処理過程と深く関与しており，比較的高次の処理過程に基づくであろう視覚探索には相対運動がより強く影響した可能性がある．あるいは，推定された重みの差分は第2章と本章における実験刺激の違いによるものかもしれない．つまり，第2章では矩形波格子パタンはグレーの参照枠に重畳して提示されているため，格子パタンに対して参照枠は単純な背景とし

て認識されやすく，一方，本実験では刺激窓そのものが正弦波縞の輝度変調により定義されているため，縞パタンは窓を含めて単一のオブジェクトとして認識されやすいはずである．この刺激の性質の違い(オブジェクト性の有無)が，相対運動の貢献に強く影響した可能性がある．加えて，本実験の刺激は，モニタ枠を不可視化するため，暗黒背景上に提示されており，対数法則に従うと，刺激の明瞭性(実効コントラスト)は高かったはずである．第2章の視野闘争実験で得られた各座標系の重みは，コントラストが高くなるにつれて，相対運動の貢献は大きくなる一方，網膜運動の貢献は小さくなった．こうした性質を考慮すると，本実験の結果，すなわちターゲット検出に相対運動が決定的に貢献していること，及び網膜運動がほとんど貢献していないことは，刺激の実効コントラストに依存していた可能性がある．こうした問題を検討するため，刺激を通常のガボールパタンに置き替えて(トータルコントラストは0.2に固定)，第2章と同様の視野闘争実験を繰り返した．刺激窓にオブジェクト性をもたせることにより，各座標系の重みがどのように変化するか分析した．正弦波縞(0.8 cycle/deg)に2次元ガウス型(SD = 0.8 cycle, cut-off = 6.4 cycle)のコントラスト変調を加えたパタンを平均輝度(133 cd/m^2)と等価背景上に提示した．正弦波縞の方位は左右(眼)で異なり，

各要素(正弦波縞，注視点，ガウス窓)は独立に運動(11 deg/sec)または静止していた．視野闘争の優位性を正確に測定するため，刺激提示中に両眼の画像が重畳して見えた試行は観察者の報告により分析から除外した．観察者は著者を含む5名であった．このほかの手続きは第2章の視野闘争実験と同様であった．

図15aに拮抗コントラスト比を示す．赤色バーは注視点・窓静止条件の拮抗コントラスト比であり，コントロール条件より有意に低く，運動刺激は静止刺激に対して圧倒的に優位に知覚された($t(8) = 5.08$, $p = .007$)．注視点運動条件(青色のバー)の拮抗コントラスト比は，コントロール条件との差は認められないことから，視野闘争の優位性は網膜上の運動のみによって決定されるものではないようだ($t(8) = 2.57$, $p = .06$)．窓運動条件(オレンジ色のバー)の拮抗コントラスト比は，コントロール条件より有意に低く，視野闘争の優位性は相対運動だけでも決まらないことを示している($t(8) = 12.2$, $p = .0003$)．第2章の実験結果と比較すると，網膜上及び観察者に対して動いている刺激側に拮抗点がシフトしており，これは網膜運動と実空間運動による効果と考えられる．注視点・窓運動条件(緑色のバー)の拮抗コントラスト比は，コントロール条件との差は認められず，左右眼いずれかの刺激に網膜運動と相対運動が同時

に存在しているにもかかわらず，視野闘争の優位性は定まらなかった($t(8) = 1.7$, $p = .16$)．このことは，実空間運動の効果が網膜運動や相対運動と同程度に強いことを意味している．図15bに第2章と同様の加算モデルに基づく重み推定の結果を示す．バー上の黄色丸は，加算モデルにより予測された拮抗コントラスト比の観察者間平均である．推定された重みは，(W_R, W_{Rel}, W_S) = (0.11, 0.05, 0.09) (s.e.m. = 0.03, 0.03, 0.02)であった．第2章及び本章の実験により得られた各座標系の重みと比較すると，相対運動の貢献が小さい一方，網膜運動と実空間運動の貢献は大きくなり，このことは定性的な結果とも一致している．

ガボール刺激間における視野闘争実験の結果，相対運動の貢献度は，視覚探索実験において得られた相対運動の貢献度より明らかに小さく，どちらかというと第2章の矩形波格子パタンを用いた視野闘争実験の刺激コントラストが低い場合において得られた相対運動の貢献度に近いものであった．したがって，相対運動の貢献の大きさは，視野闘争及び視覚探索の情報処理メカニズムの違いに依存して変化した可能性が高い．一方，刺激窓のオブジェクト性の有無が相対運動の貢献度に直接的に影響した可能性は低いと考えられる．ほかにも，これらの結果は刺激の明瞭性という観点から説明することもできるだろう．第2章及び本章の実

験刺激はともに一次の輝度変調のみ含んでいるが，ガボール刺激はコントラスト変調により定義された二次属性の窓をもつため，これらに比べて刺激窓の明瞭性は低いといえる．ガボール刺激間の視野闘争では相対運動の貢献が低下し，網膜運動の貢献が増加したことは刺激の明瞭性の低下によるものと考えると辻褄が合う．とはいえ，刺激の明瞭性だけでは実空間運動の貢献が増加したことは説明できず，厳密に刺激を統制した上で検討する余地がある．本節では，第2章及び本章の実験結果より推定された，相対運動の貢献度の変化を，視覚現象に関わる情報処理メカニズムの違いに帰するか，実験刺激の違いに帰するか，どちらが妥当かを論じてきたが，これらの可能性は互いに矛盾するものではない．視野闘争及び視覚探索における運動刺激の優位性は，座標変換後の高次の運動信号に基づき顕著性の分布を決定づけている過程と，この顕著性の影響を受けながら個々の視覚現象が生成されるまでの二つの情報処理過程に基づいていると考えられる．各座標系における運動の貢献度に対する刺激の強度や明瞭性の効果と，視覚現象のメカニズムによる影響は，それぞれの処理過程において現れるものである可能性がある．そうであるならば，第2章の視野闘争実験の高コントラスト刺激や本章の視覚探索実験のように明瞭性が高い刺激では，網膜運動の貢献が低下する一方，

相対運動の貢献が増加したこと，本章で扱われたガボール刺激間の視野闘争実験のように明瞭性が低い刺激では逆の結果となったことは刺激の性質に基づく変化と説明できる．一方，本章の視覚探索実験で相対運動の貢献が特に大きかったことや，ガボール刺激間の視野闘争実験で視覚探索実験と比べて実空間運動の貢献が増加したことなどは視覚現象のメカニズムに基づく変化と説明できる．つまり，相対運動の効果は比較的高次の処理過程において強調され，実空間運動の効果は比較的低次の処理過程において強調されるというわけである．ただし，この考えに従うと，第2章の視野闘争実験における実空間運動の貢献が，視覚探索実験やガボール刺激間の視野闘争実験における実空間運動の貢献より小さいことと矛盾している．しかし，そもそも実空間運動の貢献度の変化は，相対運動や網膜運動の貢献度の変化と比較すると格段に小さく安定しており，第2章の考察でも述べたように，実空間座標に変換後の高次の運動信号は視覚入力の特性や視覚現象の生起メカニズムに依らずに一定の貢献を果たしているのかもしれない．

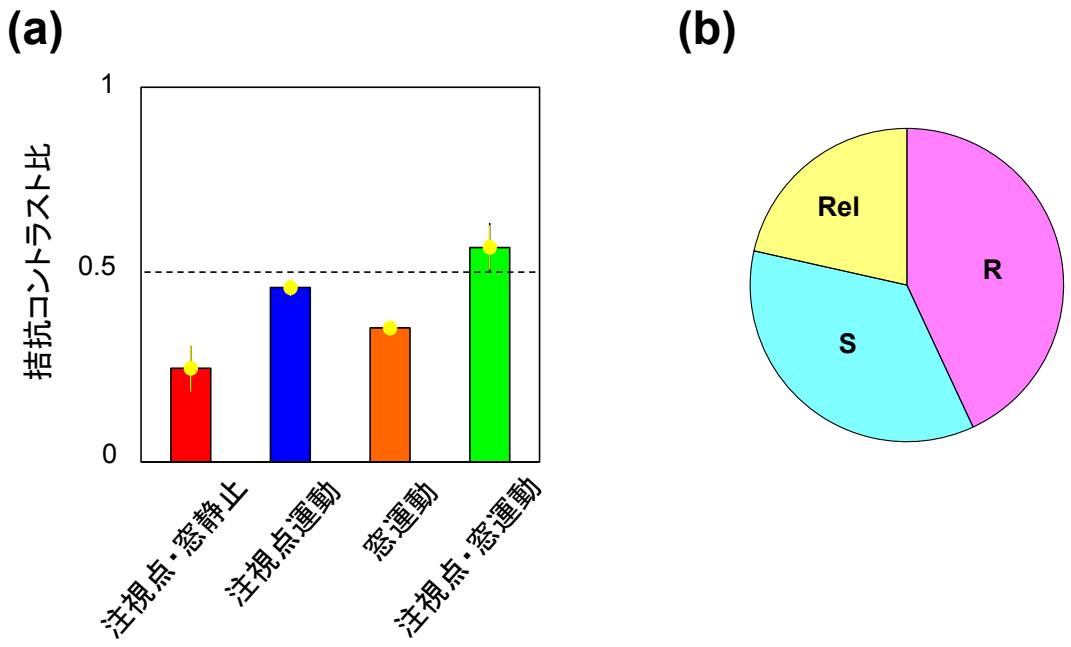


図 15. (a)異なる方位をもつガボール刺激間の視野闘争における各条件の拮抗コントラスト比. 各バーは左右眼に提示されたガボールパタンの知覚率が拮抗するコントラスト比(心理測定関数の中央値)の測定値の平均(5 名). 黄色丸は線形加算モデルから予測される拮抗コントラスト比の平均. エラーバーは s.e.m.を表す. トータルコントラストは 0.2 であった. (b)各座標系の相対的貢献度. 円グラフは, 各条件の拮抗コントラスト比に基づく加算モデルにより推定された各座標系の運動の重みの相対的な割合を示す.

第4章　物体知覚における相対運動の役割

本章では，第3章において見出された相対座標系における運動の貢献の大部分が，相対運動刺激がもつ物体としての不自然さに依存していた可能性に着目する．実世界では物体の輪郭と内部のパタンは，たいてい同じ方向に，かつ同じ速度で移動するという制約条件をもつ(Marr, 1982)．こうした物体処理に関わる運動・位置信号間の時空間的一致性という観点からみると，第3章で用いたガボール刺激のように窓輪郭と内部パタンの間に相対運動を含んでいる刺激は，この制約条件とは明らかに矛盾している．この矛盾は相対運動刺激に対して物体としての不自然さをもたらしていると考えられる．そこで，相対運動が物体知覚に及ぼす影響について，新たに発見した錯覚的跳躍現象の時空間特性を切り口として検討した.

4.1　目的

第2章及び第3章では，視野闘争及び視覚探索という二つの異なるタイプの視覚現象について非網膜座標上での運動信号の貢献を見出すことができた．さらに，ガボール刺激を用いた視野闘争実験の結果を考え合わせると，各座標系における運動の貢献度は刺激の明瞭性や視覚現象の

メカニズムに依存して変化するものと推測される．第3章では，運動/静止ターゲット検出の非対称性が相対運動にとりわけ強く依存していることがわかった．本章では，相対運動のどのような性質が運動刺激のもつ顕著性を決定づけ，運動や物体の知覚に貢献しているのかという問題を論じるため，相対運動刺激がもたらす物体としての不自然さに着目する．実世界では，物体が移動するとき，内部のパタンや他の属性はほぼ同様の速度で移動する．視覚系は，物体の全体的な位置と内部パタンの運動情報の時空間的一致を仮定し，運動物体処理を行っているものと思われる(Marr, 1982)．しかし，第3章で用いたガボール刺激の多くは相対運動により刺激全体(空間窓)と縞の間で運動方向が異なり，時空間的一致の制約条件と矛盾していた．運動物体処理の基本原理と矛盾していることは，刺激に不自然さを生じさせるはずであり，この不自然さが，相対運動の貢献を部分的に生み出していたかもしれない．第3章の考察で述べたように，相対運動の効果は比較的高次の処理過程において強調されている可能性があり，物体知覚の様相に直接的に影響を与えているかもしれない．

こうした問題を明らかにするため，ガウス窓と内部の縞パタンが異なる速度で運動/静止するガボール刺激を観察した．その結果，極めて

単純な事態において，滑らかに運動する視覚刺激が離散的に知覚される新しい錯視を発見した．空間的にぼけた窓をもつ正弦波縞パタン(ガボール刺激)が画面上を移動すると，それは滑らかに動いて見える．しかし，縞が画面上で静止し窓だけが画面を移動すると，刺激全体が点滅しつつとびとびに移動するように知覚されるのである．図16に，錯視を生じさせる運動刺激の時空間(x-t)における軌跡とその知覚的な様相を模式的に示す.

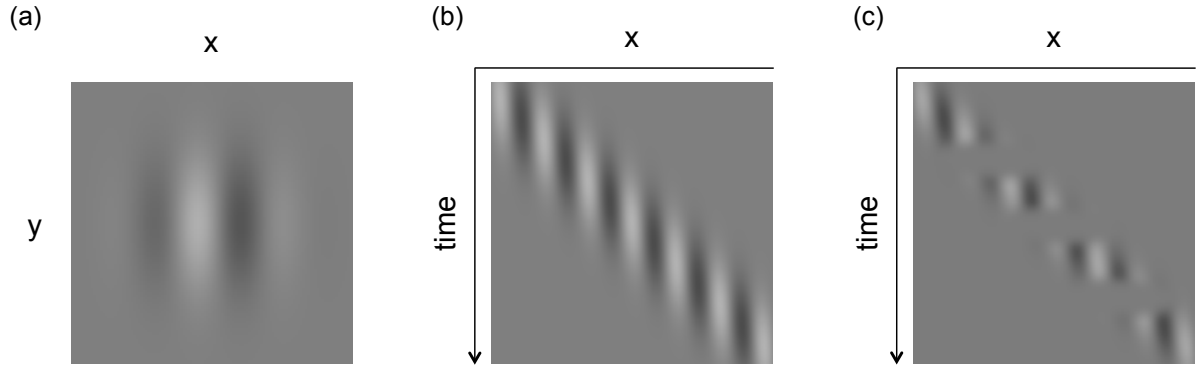


図 16. 刺激と錯覚的跳躍. (a)刺激の xy プロット. ガウス窓に従いコントラスト変調した正弦波縞を観察刺激とした. (b)刺激の xt プロット. モニタ上で静止している垂直縞の上を窓が水平方向に移動した. (c)錯覚的跳躍の xt プロット. 刺激全体がとびとびに異なる位置に跳躍しているように知覚される.

本章では，この錯視の分析を通して，相対運動にともなう物体としての不自然さが，運動物体の知覚にどのように影響しているのか，さらに座標系という観点からみるとき，この物体知覚の様相が異なる座標系における運動信号にどのように依存しているのかを検討した．具体的には，どのような事態で跳躍が生じる，あるいは生じないかを調べるため，広範囲の時空間特性をもつ運動刺激，実空間座標系における運動刺激，等輝度刺激，を含む様々な内部の刺激について，観察者の主観的な跳躍印象の強さを測定した.

4.2　方法

4.2.1　観察者

著者を含む5名(等輝度刺激条件のみ3名)が実験に参加した．全員が正常な範囲の両眼矯正視力をもっていた．著者以外の観察者は実験の目的を知らなかった.

4.2.2　装置

刺激はPsychtoolbox(Brainard, 1997; Pelli, 1997)で生成し，パーソナルコンピュータからビデオアッテネータ(Bits++, Cambridge

Research Systems Inc.)を介して制御されたCRTモニタ(Mitsubishi Diamondtron M² RDF223G, 800×600 pixel)に提示した．CRTの解像度は本実験で用いた57 cmの観察距離で3.0 min/pixel，フレームレートは150 Hzだった．背景の平均輝度は49.3 cd/m²であり，R,G,B各チャンネルのCIE色度(x, y)はそれぞれ(0.62, 0.37)，(0.32, 0.65)，(0.14, 0.23)だった．全ての実験は暗室で行った．実験中，観察者の両眼の眼球運動をViewpoint Eye Tracker (Arrington Research, Inc.)を用いて220 Hzで測定した.

4.2.3　刺激

視覚刺激はガウス状の空間窓でコントラスト変調された垂直方位の正弦波縞(ガボールパタン)だった．縞と窓はそれぞれ独立に様々な速度で水平方向に運動した(図17)．各試行では，最初に注視点が静止したまま提示され，静止期間1 secののち，刺激は正弦波状の時間窓に従いコントラスト変調されながら2 sec提示され，緩やかに出現及び消失した．特に断りがない限り，ガウス窓のサイズ(SD)は0.5 cycle(cut-off = 4.0 cycle)，縞の空間周波数は0.5 cycle/deg，縞の輝度コントラストは0.2だった．刺激は注視点(直径0.8 deg)から8 deg上方の水平線上に提示された.

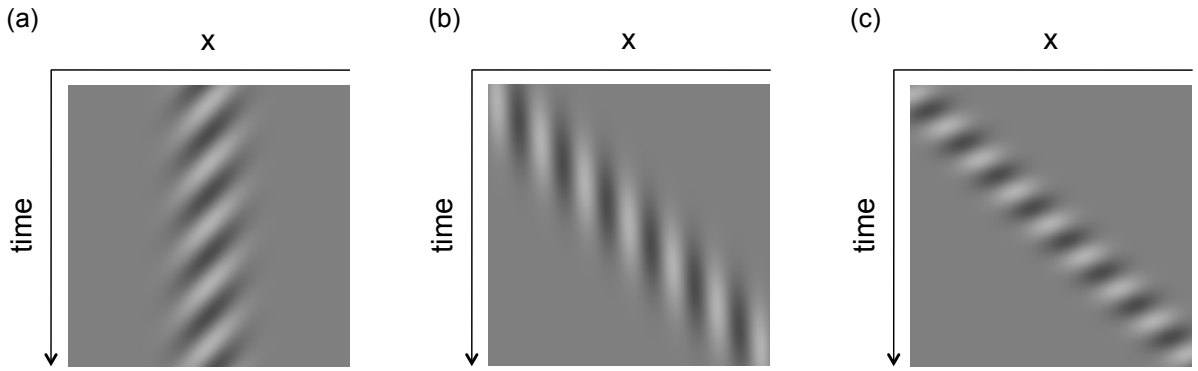


図 17. 実験で用いた刺激の例(xt プロット). 垂直正弦波縞とそのガウス窓がそれぞれ独立に様々な速度で水平方向に運動した. (a)モニタ上で静止している窓の内部で縞が運動している. (b)モニタ上で静止している縞の上を窓が移動する. (c)モニタ上で運動する縞とは反対方向に窓が移動する.

4.2.4　手続き

後述する様々なタイプの刺激について，錯覚的跳躍の見かけの強度を測定した．観察者は注視点に視線を合わせながら刺激を観察し，刺激が跳んで見える主観的な強さを9段階で評定した．例えば，完全に滑らかに運動している場合は0，時折跳躍しているように見える場合は4，明らかに跳躍しているように見える場合は8と答えた．縞と窓(及び注視点)の運動方向は試行ごとに左右交互であった．測定は以下のブロックごとに行われ，各ブロック内でこれらの運動条件はカウンタバランスされた．

4.2.4.1　刺激の時間特性

跳躍錯視が縞と窓の速度(時間周波数)にどのように依存するかを調べるため．窓の移動速度を0 deg/secから16 deg/secまで変化させるとともに，窓に対する縞の運動速度を-40 deg/secから32 deg/secまで変化させた．縞速度の正の値は窓の移動と同方向，負の値は反対方向に縞が運動していたことを意味する．それぞれの窓速度ごとに160試行以上を行った．

4.2.4.2　空間座標系

跳躍錯視の生起が網膜上の運動に依存しているのか，モニタあるいは観察者に対する運動に依存しているのかを検討するため，刺激の運動とともに注視点を移動させ，観察者にそれをできるだけ正確に追視させた．注視点の移動速度は8 deg/secだった．モニタ上での窓の速度は固視条件と同様に広範囲に変化させた．注視点と窓が同じ方向に，かつ同じ速度で動くとき，観察者が注視点を追視することにより窓は網膜上では静止していた．一方，窓が静止したまま注視点が動くとき，網膜上で窓は注視点とは反対方向に動いたことになる．各試行の運動開始後500 msecから1500 msecの期間について，測定した視線位置との距離の差が最小となるようあてはめた線分を，視線に対する注視点の相対的な軌跡とし，視線と注視点の位置のずれの平均二乗誤差(RMSE)を算出した(Terao et al., 2010)．固視条件の平均よりRMSEが有意に大きい(99%信頼区間から外れる)追視試行を分析から除外した．上記の分析は観察者ごとに行われた．眼球運動分析後，窓速度ごとの試行数が160試行以上残るまで実験を行った．この結果，3878試行中3490試行(90%)が有効であった．

4.2.4.3　等輝度刺激

跳躍錯視における輝度運動信号の役割を検討するため，輝度刺激に加えて2種類の等輝度色彩刺激(RG/YB等輝度刺激，図19a)を用いた．RG等輝度刺激では，青成分(B)の画素値を背景(平均)輝度と等しい割合で固定したまま，赤成分(R)と緑成分(G)の画素値の割合を互いに逆位相となるよう背景(平均)輝度を中心に正弦波状に変調し，それらを足し合わせることにより生成した．YB等輝度刺激では，赤成分と緑成分の画素値の割合を同位相で，青成分の画素値の割合を逆位相で正弦波状に変調し，それらを足し合わせることにより生成した．この画素値の合成の比は，最小運動法(Anstis & Cavanagh, 1983)を用いて，色彩刺激の運動感が最小となる主観的等輝度点を観察者ごとに測定することにより求めた．RG等輝度刺激はDKL色空間(Derrington, Krauskopf, & Lennie, 1984)におけるL-M軸の変調にほぼ対応し，YB等輝度刺激はDKL色空間におけるS-(L+M)軸の変調にほぼ対応するものである．窓の速度は16 deg/sec，縞はモニタ上で静止とし，それぞれのコントラストを変化させて跳躍の主観的強度を測定した．輝度刺激，RG等輝度刺激，YB等輝度刺激ごとに60試行以上を行った．

4.3　結果

図18に結果のグラフを示す.

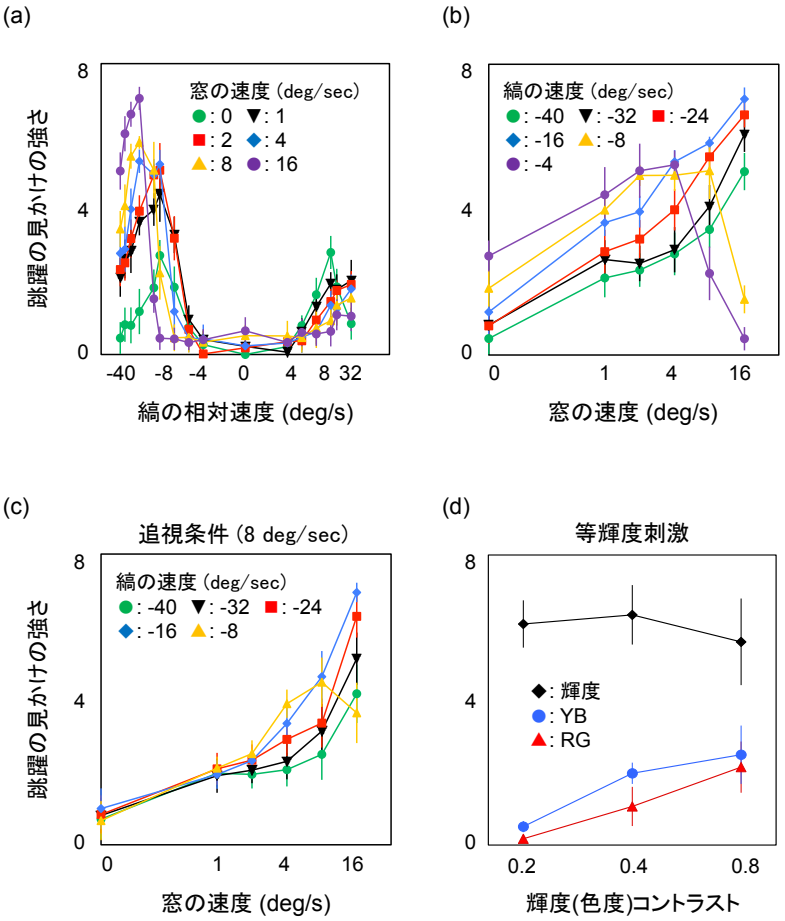


図 18. 様々な刺激条件における錯覚的跳躍の主観的強度(縦軸). (a)(窓に対する)縞の速度と跳躍の強さの関係. 異なる色のシンボルはモニタ上での窓の速度を表す. (b)窓の速度を横軸にとり(a)と同じデータ(一部省略)をリプロットした. 異なる色のシンボルは縞の速度を表す. (c)追視条件(8 deg/s)における窓の速度と跳躍の強さの関係. 異なる色のシンボルは縞の速度を表す. (d)等輝度条件. 縞の輝度または色強度のコントラストと跳躍の強さの関係. 黒菱形は輝度刺激, 赤三角は RG 等輝度刺激, 青丸は YB 等輝度刺激についての結果である. このときモニタ上で静止している縞の上を 16 deg/s で窓が移動した. それぞれのグラフは観察者平均であり, エラーバーは s.e.m.を示す.

4.3.1　基本的な特性

図18aは，窓に対する縞の相対的な速度の関数としての錯視的跳躍の強さである．それぞれのシンボルは異なる窓の移動速度を表す．窓に対して縞が完全に静止のとき(0 deg/sec)，跳躍印象の評定値はほぼゼロとなり，窓に対する縞の運動速度が8 deg/secから16 deg/secまたは-16 deg/secから-8 deg/sec程度になるとゼロより大きくなる．

ただし，窓が静止している場合ですら評定値は3程度になることに注意すべきである．静止した窓のなかで運動する縞刺激の見えを検討した多くの研究，例えば運動誘導性位置シフトの研究において(Ramachandran & Anstis, 1990; Valois & Valois, 1991)，刺激が跳躍して知覚されると報告されたことはない．それゆえ，この小さな評定値は，刺激が完全に滑らかな印象をもたなかったことを意味するにすぎないだろう．明らかな跳躍の印象が生じるのは，窓に対して縞が逆方向に運動するとき(-16 deg/secから-8 deg/sec程度)に限定されるといえる．

図18bは，窓が縞と互いに逆方向に運動する場合について，窓の速度を横軸にして評定値をリプロットしたものである．それぞれのシンボルは窓に対する縞の相対的な運動速度を表す．縞が窓とは逆方向に一定速

度で運動するとき，いずれの縞速度でも，窓の移動が速くなるにつれて，跳躍の印象も強くなる．しかし，一旦窓の移動が縞の運動速度を超えると途端に跳躍の印象が弱くなった．例えば，縞が-8 deg/secで運動し窓が16 deg/secで移動する場合(黄三角)や，縞が-4 deg/secで運動し窓が8 deg/secまたは16 deg/secで移動する場合(紫丸)がこれにあたる．つまり，窓の移動とは逆方向に縞が運動していることに加えて，縞自体がモニタ上でその方向に動いていることが跳躍の生起に必要だと考えられる．

4.3.2　座標系

図18cは，観察者が8 deg/secで移動する注視点を追視しながら刺激を観察した場合の結果である．横軸は窓がモニタ上で移動する速度を示す．それぞれのシンボルは窓に対する縞の相対的な運動速度を表す．観察者が動いている窓を追視することにより，モニタ上で8 deg/secで動いている窓は網膜上では静止する．この場合，もし跳躍が網膜運動により生じるならば，跳躍は生じないはずである．しかし，いずれの縞速度でも，窓の移動が速くなるにつれて跳躍の印象は強くなった．これらの結果を網膜上の窓速度に対してリプロットすると(図には示していない)，このような系統的な増加は全く認められない．錯視的跳躍を生み出す運動は，網膜座標系ではなく，主に実空間座標系で定義されていると考えられる．

ただし，固視の場合(図18b)と結果は完全には一致していないことから，網膜座標系における窓の運動も錯視に影響するようではある．

4.3.3　等輝度刺激

図18dは，輝度刺激，RG等輝度刺激，及びYB等輝度刺激における跳躍印象の評定値を，Michelsonコントラストの関数として示したものである．輝度刺激については，実験で用いたコントラスト0.2から0.8の範囲で等しく跳躍は強く生じるのに対して，等輝度刺激については，いずれの色度コントラストでも跳躍は非常に弱く，評定値は最大でも3以下であった．色度コントラストに比例して評定値が高くなっているのは，刺激に含まれたわずかな輝度アーチファクトである可能性もある．この結果は，錯覚的跳躍において，輝度運動信号が重要な役割を果たしていることを示唆している．

4.3.4　その他の観察

上記の刺激特性以外にも，空間周波数，及び縞と窓の輝度変調タイプの違いについて，それらが跳躍の生起に及ぼす影響を検討した．空間周波数については，これまでと同様の輝度ガボール刺激を用いて，縞と窓の運動速度を跳躍がはっきりと見える速度(縞の速度: -8, -16 deg/sec,

窓の速度: 8 deg/sec)に固定したまま，刺激の空間周波数を変化させた．この結果，跳躍の印象は，空間周波数が0.5 cycle/degから1 cycle/degの間で最大となる一方，4 cycle/degでほぼ消失した．このほか，窓内部の輝度正弦波縞を矩形波またはチェッカーボードなどに置き替えた場合でも跳躍は生じたが，図19bのような古典的な二次のコントラスト変調縞(Chubb & Sperling, 1988)では跳躍は生じなかった．一方，縞が輝度正弦波であっても，窓がステップ状のコントラスト変調あるいはガウス状の一次の輝度変調を含むとき(図19c)，跳躍は生じないことも認められた．これらの刺激の空間周波数及び縞と窓の速度は広範に変化させた．これらの結果は，跳躍の生起には，縞の運動が輝度により定義され，かつ刺激窓が輝度ではなくコントラスト変調により二次的に定義されていることが必要であることを示していると解釈できる．

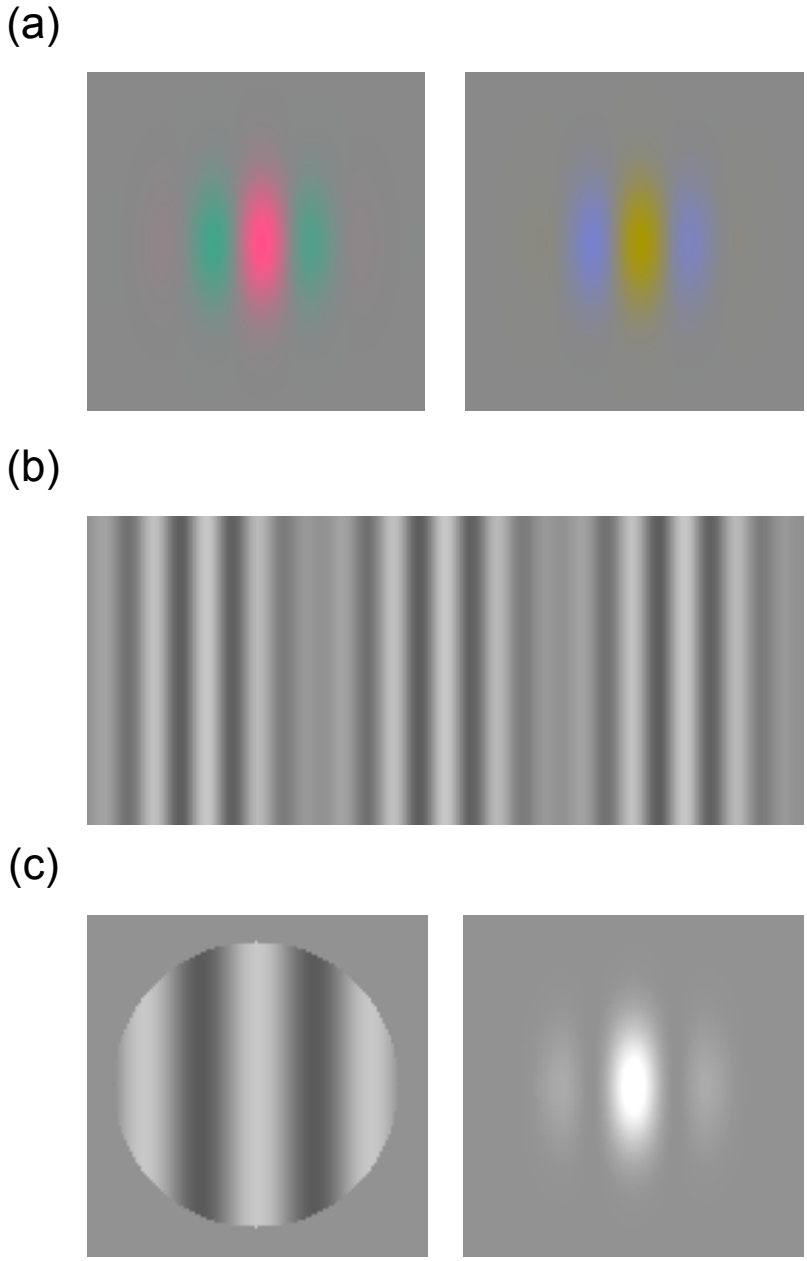


図 19. 様々なタイプの観察刺激. (a)左は RG, 右は YB 等輝度正弦波縞. ガウス窓に従い色度コントラスト変調を加えた. (b)輝度縞に正弦波状のコントラスト変調を加えた二次のコントラスト変調縞. 輝度正弦波縞は静止したまま, コントラスト変調窓が移動した. (c)左はステップ状のコントラスト変調窓をもつ正弦波縞. 右はガウス状の輝度変調窓をもつ極性に非対称な正弦波縞.

4.4　考察

本章ではまず，運動刺激のどのような時空間特性に依存し，錯覚的跳躍が生じているかを検討した．縞と窓の運動の関係について，窓の移動とは逆方向に縞が運動していることに加えて，縞自体がモニタ上でその方向に動いていることが跳躍の生起に必要であった．なおかつ窓の移動が速くなるにつれて，跳躍の印象も強くなった．同様の結果は，観察者が窓の移動と同じ速度で運動する注視点を追視し，網膜上で窓が静止している場合にも観察された．これらの結果は，実空間座標系における縞と窓の間の運動方向の矛盾が錯視の生起を決定づけていることを示している．したがって，相対座標系と実空間座標系の両方が錯視の生起に関与していると考えられる．

一方，等輝度刺激に対して跳躍がほとんど生じないことは，跳躍の生起に大細胞系の信号に基づく運動処理(Livingstone & Hubel, 1988)が関与していることを示唆している．さらに，窓がシャープなエッジや輝度変調を含む場合に錯視は生じない．これらの結果より，錯覚的跳躍は，実空間座標系における，縞の明瞭な運動信号と窓の曖昧な位置信号の相互作用の産物だと考えられる．また，これらの結果は，縞の運動信号が輝度で明瞭に与えられる一方で，窓の運動がぼけたコントラスト変調な

どにより曖昧に与えられることが，跳躍の生起にとって重要であることを示唆している．

4.4.1　位置表現乖離モデル

これらの結果と本章の目的で述べた時空間的一致の制約条件を踏まえると，相対運動にともなう物体としての不自然さは運動が進むほど拡大していくはずであるが，視覚系はこの矛盾を解決しようとするメカニズムをもち，特定の刺激条件下において，その動作により錯覚的跳躍が生じていると推測される．このメカニズムとして，次のようなモデルが想定できる(図20)．本実験で用いた刺激は，縞の運動が指示する予測的な輝度運動信号と，コントラスト変調により定義される曖昧な窓の二次信号(実空間座標系において定義される，大細胞系の運動信号)とを含む．縞と窓の運動の間での矛盾(運動速度が異なる，とりわけ互いに反対方向への運動)により，その運動が進むにつれて，これらの空間位置に関する神経表現の乖離は次第に大きくなる．運動誘導性位置シフト(Ramachandran & Anstis, 1990; Valois & Valois, 1991)も，これらの神経表現の相互作用の産物だと考えられる．視覚系はこの乖離を一定値まで許容するが，乖離が一定値に到達する度に矛盾を解消する必要がある．そうでなければ，縞と窓がひとつの物体として成立せず分離してし

まうだろう．このほぼ一定の間隔で訪れる解消の過程で錯覚的跳躍が生じると考えられる．

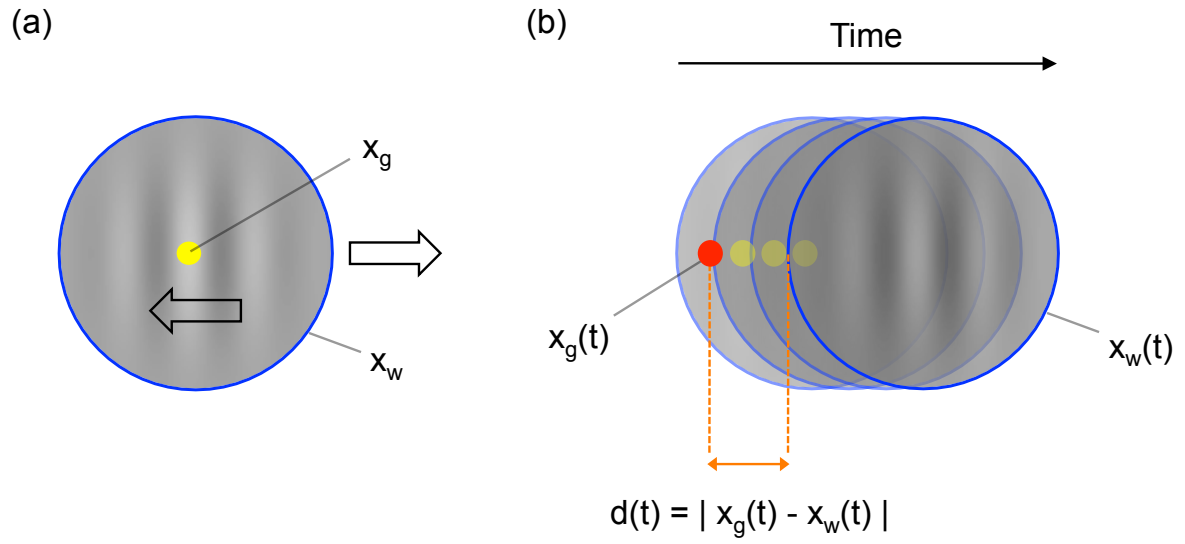


図 20．位置表現乖離モデルによる跳躍の説明．(a)縞と窓がそれぞれ，矢印が示すように，モニタ上で異なる方向に運動するガボール刺激を例とする．黄色の丸は運動縞が指示する内部的な位置表現(Xg)を，青色の円は窓の位置表現(Xw)を表す． (b)各時刻(t)における，縞と窓の物理的な位置及びそれぞれの位置表現のシフト(Xg(t), Xw(t))を重ねて，時刻に従い色合いが濃くなるよう描出した．この場合，窓は右方向に移動する一方，縞は左方向に運動している．オレンジの破線及び矢印で表される，時刻 t における縞と窓との位置表現の乖離(d(t))は，運動が進むにつれて拡大する．視覚系はこの乖離が一定値(赤色の丸で示される乖離の許容限界)に達する度に矛盾を解消する．このほぼ一定の間隔で訪れる解消の過程で錯覚的跳躍が生じると考えられる．

4.4.2　類似の跳躍現象の報告

Mackay (1976)は，本実験より複雑な刺激を用いているものの類似の跳躍現象を報告した．動的ノイズを背景とする静止ノイズパタンが移動し，動的ノイズが静止ノイズパタンの空間窓となるとき，静止パタン全体が離散的に運動しているように見える．これはノイズのタイプを入れ替えた場合や，観察者が移動する静止ノイズパタンを追視した場合には消失する．輝度運動信号と動的ノイズにより定義される位置の神経表現との乖離が原因と考えられる．Arnold & Johnston (2003)は，輝度で定義される運動面にそれと同じ速度で運動する等輝度色定義のパタンが含まれるとき，色パタン全体がジターしつつ運動しているように知覚される現象を報告した．ただし，このジターも観察者が運動面を追視した場合には消失する．これは輝度または等輝度色により定義されるエッジの間で知覚速度が異なることが原因であり，輝度信号及び色信号に基づく運動(位置)の神経表現の乖離を解消する過程でジターが生じていると考えられる．これらの刺激と比べると，本実験で用いた刺激は非常に単純であり，観察者が刺激を追視した場合にも生じる．とはいえ，この違いは刺激に含まれる信号の種類に基づくものに過ぎないとすると，これら

の現象は運動や位置に関わる神経表現の乖離という共通の原理によって引き起こされた可能性は高い.

4.4.3　刺激画像や眼球運動の分析

ガボールパタンのスペクトルは，正弦波縞とガウス窓の掛け合わせによる側波帯を含み，窓の移動は側波帯成分の変化をともなう．刺激のスペクトル分析の結果，窓の移動に関わらず側波帯成分はほとんど同様であり，わずかな変化が跳躍を引き起こしたとは考えにくい．したがって，刺激画像が物理的に跳躍していた可能性は極めて低い．また，刺激観察中の眼球運動のスペクトル分析の結果，滑らかな運動刺激(縞と窓が一緒に運動)と跳躍刺激の間に顕著な差は認められず，跳躍の生起が眼球運動の周期的な成分によるものである可能性は低い.

4.4.4　物体知覚における異なる座標系の役割

本章の実験の結果，相対運動を含みつつ移動する物体の知覚は，特定の刺激条件下において空間的，時間的に離散化し，刺激全体が点滅しつつとびとびに移動するように知覚されること(錯覚的跳躍)がわかった. 実空間座標系において定義される，縞と窓の運動信号の間の矛盾が錯覚的跳躍を引き起こしていることが明らかになったが，この矛盾は常に相

対運動を生じさせることから，相対座標系と実空間座標系の両方が錯視の生起に関与しているとみられる．このことは，座標変換後の高次の運動信号間における相互作用により，空間的，時間的な物体認識が支えられていることを示唆している．第2章や第3章で見出された相対運動の貢献も，その程度は刺激の性質や視覚現象のメカニズムに依存して変化するものの，相対運動刺激がもつ物体としての不自然さに部分的に依存していた可能性がある．物体認識上の不自然さ，あるいは非合理性をともなうような物体に対して，視覚的注意が引きつけられること(Yantis, 1996)や検出が促進されること(Oliva, Torralba, Castelhano, & Henderson, 2003)はよく知られている．相対運動刺激の優位性を支えている顕著性も，物体のもつ不自然さあるいは非合理性を媒介として決定づけられているのかもしれない.

第5章　総合考察

本研究の目的は，視覚運動情報のもつ顕著性に網膜，相対，実空間という三つの座標系がどのように貢献しているのかを検討することであった．この目的のため，第2章では両眼視野闘争における運動刺激の知覚的優位性について，第3章では視覚探索における運動/静止ターゲット検出の非対称性について，それらが網膜座標系のみによって決定づけられるのか，あるいは相対座標系や実空間座標系にも依存しているのか調べた．意識的知覚の生成やターゲット検出の様相は，視覚刺激の顕著性を少なくとも部分的には反映しているものと思われること，また視野闘争は視覚探索と比較して低次の処理過程を含んでいることに着目した．これらの分析を通して，運動刺激の顕著性という観点において，異なる座標系の働きを支えている情報処理メカニズムの階層間の差異について考察を加えた．さらに第4章では，第3章において見出された相対座標系における運動の貢献が，相対運動刺激がもつ物体としての不自然さに依存している可能性に着目し，相対運動が物体知覚に及ぼす影響について，錯覚的跳躍という新たに発見した錯視現象の時空間特性を切り口として検討した．この分析を通して，相対運動を含む，三つの座標系が物体や時空の認識において果たしている役割について論じた．

5.1　異なる視覚現象における座標系の役割

第2章では，両眼視野闘争において異なる組み合わせの座標系で運動する刺激間の優位性が拮抗するコントラスト比を求めた．この結果，運動刺激の知覚的優位性は網膜座標系だけでは決定されず，参照枠に対する相対座標系や観察者に対する実空間座標系にも依存していることが明らかになった．この定性的な結果は，座標系ごとに重み付けされた運動の効果の加算モデルに基づいて推定された，視野闘争の優位性に対する各座標系の定量的な貢献度とも一致した．さらに，刺激コントラストが上がるにつれて，相対運動の貢献は大きくなるが，網膜運動の貢献は小さくなった．一方，実空間運動はほとんど一定の貢献を示した．これらの貢献は，二重課題による注意の全般的な低減下でも認められ，眼球運動分析の結果より固視または追視中に意図せず生じていた微小眼球運動が影響したとも考えにくい．

第3章では，視覚探索における運動ターゲット検出の反応時間が，ターゲットとディストラクタの運動の座標系とセットサイズにより，どのように変化するかを測定した．この結果，運動/静止ターゲット検出の非対称性は，網膜上の運動だけでは決定づけられず，刺激窓に対する相対運動に強く依存していた．比例モデルにより推定された各座標系にお

ける運動の貢献度は，相対座標系における運動の貢献が特に大きいこと，実空間座標系における運動の貢献は網膜座標系より大きく一定の貢献を果たしていることが明らかになった．これらは，第2章の視野闘争実験で得られた貢献度とは乖離がある．第2章の視野闘争実験では矩形波縞パタンを用いたが，第3章の視覚探索実験ではガボールパタンを用いており刺激が異なっていた．貢献度の乖離が，視野闘争と視覚探索という二つの視覚現象のメカニズムの違いに由来しているのか，それとも実験刺激の違いに由来しているのかを検討するため，刺激をガボールパタンに置き替えて視覚探索実験と揃えた上で視野闘争実験を再度行った．実験の結果，視野闘争の優位性は第2章の視野闘争実験の結果と類似の傾向を示した．各座標系における運動，特に相対運動，の貢献度は，視覚現象に依存して変化する可能性が高い．情報処理の階層性という観点からみると，視野闘争には両眼から入力された神経表現の競合と選択の過程が含まれており，視覚探索と比べると，より低次の処理過程が深く関与していると考えられる．第2章及び第3章の結果を考え合わせると，少なくとも本研究で用いた実験刺激において，視野闘争及び視覚探索のメカニズムの違いにも関わらず，網膜座標系だけではなく，相対座標系や実空間座標系が運動刺激の顕著性に貢献していることが明らかになった．

ただし，それらの貢献度は刺激の強度や明瞭性，視覚現象の背後にある情報処理メカニズムの階層の違いといった要因に依存して変化するものと思われる．

第4章では，第2章や第3章で観測された相対運動の貢献が，相対運動刺激がもつ物体としての不自然さに基づくものであった可能性について論じるために，ガウス窓と内部の縞パタンが異なる速度で運動/静止し，それらの間に相対運動を含みつつ移動しているガボール刺激がどのように知覚されるか観察した．この結果，物体全体に対する縞パタンの相対運動が，実空間座標上における縞と窓の間の運動方向の矛盾と一致するとき，刺激全体が点滅しつつとびとびに移動するように知覚されること(錯覚的跳躍)が明らかになった．この錯覚的跳躍には，縞の運動信号が輝度で明瞭に与えられる一方で，窓の運動がぼけたコントラスト変調などにより曖昧に定義されることが必要であった．これらの結果は，視覚系が，物体内部のパタン運動と物体全体の移動の間で蓄積される高次の運動・位置信号の乖離を，ほぼ一定の間隔で解消するメカニズムをもつことを示唆している．このことは，座標変換後の高次の運動信号間における相互作用により，空間的，時間的な物体認識が支えられていると解釈することもできるだろう．第2章や第3章で見出された相対運動の貢献

も，その程度は刺激の性質や視覚現象のメカニズムに依存して変化しつつも，相対運動刺激がもつ物体としての不自然さに部分的に依存していた可能性がある．

5.2　視覚センサのゲイン変化説

本研究で見出された非網膜情報の貢献は，視覚系のどのレベルで形成されているのだろうか．サッカードや追跡眼球運動にともない輝度及び色刺激に対するコントラスト感度(Burr, Morrone, & Ross, 1994; Schütz, Braun, Kerzel, & Gegenfurtner, 2008)や時間解像度(Terao et al., 2010)が変化することは知られている．これらは大細胞系または小細胞系の検出器のゲインの増減と関連づけられてきた．Schütz, Delipetkos, Braun, Kerzel, & Gegenfurtner (2007)は，追視中，静止しているガボールパタンに対するコントラスト検出感度は，追視と同方向に，かつ同速度で内部の縞のみ運動しているガボールに対するコントラス検出感度より高いことを報告している．つまり，網膜上における運動刺激の方が，参照枠(ガウス窓)や観察者(モニタ)に対する運動刺激より検出されやすいということである．これは，仮に視野闘争や視覚探索における運動刺激の優位性が検出閾の差によって決定されているとすると，第2章及び第3章の実験結果とは矛盾する．おそらく，本研究で検討した

閾上の刺激に対する行動データと，閾付近の刺激に対する検出感度には乖離があるのだろう．ただし，Schütz et al. (2007)では，背景(平均)輝度に対して対称的なガボールパタンをステップ状の時間波形により提示しており，本研究とは刺激の種類や提示波形などが異なることに留意しなければならない．一方で，Schütz et al. (2007)は，彼らの実験全般における検出感度の差を追視に付随した注意の効果と解釈している．そうであるならば，本研究で観察された，追視と等速での運動刺激が静止刺激に対して優位であることも，追視と同方向に動いている刺激特徴に向けられる注意により説明できる．しかし，本研究の刺激においては注視点に加えて参照枠も動かすと優位性が逆転した．このことは，本研究の結果が，必ずしも追視にともない移動する注意の効果ではないことを示している．

本研究の結果が注意の効果だけで説明できるものではないとすると，異なる座標系で運動する刺激に対する感度，あるいは実効的な刺激強度の差により説明することができるかもしれない．こうした感度の変化は，一見，低次の検出器におけるゲインや時空間特性が実空間運動により直接変化することを示唆しているようにもみえる．しかし，行動的なコントラスト閾は初期視覚系における検出器の応答と必ずしも相関しない

(Motoyoshi & Hayakawa, 2010)．そもそも，網膜情報と眼球・身体運動情報の統合を含む高次の運動処理と結びついた顕著性が，低次の検出器における単純なゲインや時空間特性の変化のみに起因するとは考えにくいため，運動刺激の顕著性における実空間座標系の効果は，比較的高次の処理段階において現れるという解釈の方が妥当だろう．この考えは，実空間運動に選択的に応答する神経細胞がV1野よりもV3A野，MST野，7a野などにおいて多く見出されていること(Erickson & Thier, 1991; Galletti & Fattori, 2003; Ilg & Thier, 1996)，サッカードにともなう受容野の座標変換がLIP野，FEF野，MT野，MST野など高次皮質でよく認められること(Duhamel, Colby, & Goldberg, 1992; Nakamura & Colby, 2002; Sommer & Wurtz, 2002, 2006; Umeno & Goldberg, 1997, 2001)などの知見とも一致する．

5.3　実空間座標における順応の影響

最近の多くの心理物理学的(Burr et al., 2007; Melcher & Morrone, 2003; Melcher, 2005; Turi & Burr, 2012; van Boxtel et al., 2008; Wittenberg et al., 2008)，神経生理学的(Andersen et al., 1990, 1985; Andersen & Mountcastle, 1983; Galletti et al., 1991; Galletti & Battaglini, 1989)研究は，実空間「位置」に基づいた神経表現の存在を

示唆している．van Boxtel et al. (2008)は視野闘争における実空間位置に選択的な順応の効果を検討している．彼らは，刺激に先行順応すると，それと網膜上では異なるが実空間では同じ位置に提示されるターゲットの知覚が同じ網膜位置に提示される場合と同程度抑制されることを示した．これは顕著性の表現が網膜ではなく実空間の位置に基づいており，それが順応により低減したと考えると辻褄が合う．本研究で得られた実空間運動の効果も，この位置選択的な順応の結果として解釈できるかもしれない．つまり，実空間で静止している刺激は，順応の結果，実空間で運動する刺激より顕著性が低下するというわけである．だが逆に，順応の実空間位置選択性が実空間運動により引き起こされたと考えることも可能である．実空間で位置の同じ順応・テスト刺激は，実際に運動が知覚されるかどうかには関わらず，内部表現としては実空間運動を生まないため，結果として順応の効果が観測されたのかもしれない．ただし，van Boxtel et al. (2008)の結果において，この実空間位置に選択的な順応は顔などの高次特徴については認められるものの，縞の方位のような低次特徴については認められなかった．本研究で用いた縞刺激は空間パタンとしては彼らの分類における低次特徴にあたると考えられる．したがって，本研究の結果を縞パタンへの実空間位置に選択的な順応の産物

とみなすのは難しいだろう．一方で，縞は運動刺激としては，初期運動検出器で抽出される低次の信号とトラッキングなど高次のメカニズムに由来する信号の両方を含んでいる(Cavanagh, 1992; Lu & Sperling, 1995)．前節で述べたように，高次の運動表現は非網膜情報の影響を受けやすい．これらの知見を考え合わせると，本研究の結果はvan Boxtel et al. (2008)のそれとともに，視野闘争や視覚探索を決定づける顕著性が比較的高次における運動・パタンの神経表現に基づくという考えを支持している．一方，運動と位置の神経表現が独立ではないことは広く主張されている(Nishida & Johnston, 1999)．実空間運動が網膜運動から直接変換されているのか，実空間位置の変化として符号化されているのかは現在のところ不明である．位置が運動から計算されている可能性もあるが，これらは今後の研究で解決されるべき重要な問題といえよう．

5.4　フリッカの影響

網膜運動は相対運動や実空間運動と異なり「フリッカ」の感覚をもたらす．片眼に提示されたフラッシュ刺激が他方の眼の見えをマスクする連続フラッシュ抑制(Tsuchiya & Koch, 2005)などにより例証されるように，フリッカは視野闘争の重要な決定因である．同様にフリッカはディストラクタ中のターゲット検出も促進する(Franconeri & Simons,

2003; Verghese & Pelli, 1992; Yantis & Jonides, 1984). 第2章及び第3章の実験では純粋な網膜運動とフリッカを分離できるようにはデザインされていなかったが，分析で導かれた網膜運動の貢献の多くがフリッカに帰される可能性もある．とはいえ，本研究の結果は，視野闘争や視覚探索におけるフリッカの役割は相対運動や実空間運動のそれと比べて大きくないことを明らかに示している．

5.5　視覚刺激の顕著性を決定づける運動情報処理

視覚運動情報の座標変換を支えている情報処理について，過去の研究では主に視覚世界の安定性という視点から論じられてきた．眼球運動の前後で網膜像は大きく変化するにも関わらず，視空間内の物体の属性は主観的にもほぼ同じ位置に保たれている．こうした座標変換の仕組みには，網膜情報と眼球・身体運動情報を統合し，網膜上の物体の位置の変化が観察者側の眼球・身体運動によるものなのか，それとも物体側の移動によるものなのかを特定するための計算過程が必要となる(Helmholtz, 1866; Wurtz, 2008). この眼球運動情報の入力信号として，眼球運動の制御信号の遠心性コピー(随伴反射，corollary dischargeとも呼ばれる)が重要な役割を果たしており，皮質下の上丘(superior colliculus)から発せられ，視床のMD野(mediodorsal thalamus, 視床背

内側野)を経て，FEF野に伝達されることが神経生理学的研究により示されている(Sommer & Wurtz, 2002, 2006)．また，序論で述べたように，サッカードの前後において運動要素の統合(Melcher & Morrone, 2003)や様々な特性に関する視覚残効(Burr et al., 2007; Melcher, 2005; Turi & Burr, 2012; van Boxtel et al., 2008; Wittenberg et al., 2008)が，実空間における位置に基づき生じることが報告されている．これらの知見は，視覚系が実空間座標系に基づく位置表現をもつことを示唆しており，その座標変換には視覚的注意が関わっているといわれている(Burr & Morrone, 2011)．本章の第3節で述べたように運動情報と位置情報の間に互換性があることも考え合わせると，視覚系は実空間座標系における運動表現をもつ可能性が高い．本研究の結果も，こうした座標変換の仕組みに基づいて説明することができるだろう．

一方，視覚運動情報と顕著性の関係について，Rosenholtz (1999)のモデルでは，運動(速度)により定義されたターゲットの視覚探索において，ターゲットの速度とディストラクタの平均速度の間の標準偏差から求められるターゲット刺激の顕著性により，過去の視覚探索研究における運動の優位性を説明している．本研究の第3章では， Rosenholtz (1999)のモデルを利用し，運動ターゲット検出における各座標運動の貢

献度を推定した上で，この貢献度を運動刺激のもつ顕著性と関連付けている．このように顕著性の観点から説明可能な運動の優位性について，異なる座標系上で定義された運動の効果に帰着させることにより，メカニズムの異なる視覚現象間で包括的に説明している研究は過去にみられない．

ここで，本研究及び過去の研究で得られた知見に基づき，視覚刺激の顕著性という観点から，異なる座標系における一連の運動情報処理について，ひとつのモデルを提案しておきたい．このモデルにおける情報処理の流れを図21に示す．図21の下段に示した初期過程では，網膜上の輝度あるいはコントラストやフリッカといった二次統計量の分析に基づく視覚運動信号と，眼球運動の制御信号の遠心性コピーや自己受容感覚からのフィードバックに基づく感覚運動信号が並列的に入力される．視覚運動信号は，網膜信号の入力や視覚系の初期の運動検出器における応答(DeAngelis et al., 1993a, 1993b)と，意識的処理に基づく注意やノイズによる変調の掛け合わせとして得られる(Barlow, 1956; Motoyoshi, 2011; Stocker & Simoncelli, 2006)．二次統計量により定義された視覚運動信号が，異なる座標系における知覚の様相に輝度運動信号と同様に貢献にしているかという問題は今後の検討を要するだろう．図21の中段

(背景が淡青色の箇所)は，運動信号の座標変換と顕著性マップへの入力過程を表している．網膜座標系は視覚運動信号に依存し，閾付近の運動やフリッカ検出感度に直接的に影響することが知られている(Kelly, 1979; Robson, 1966; Schütz et al., 2007)．こうした閾付近の知覚と網膜運動の関与は，本研究の実験においてコントラストや刺激の明瞭性が比較的低い場合に，網膜運動の貢献が大きくなったこととも一致するものだろう．この視覚運動信号間の差分強調メカニズムに基づき，相対運動の神経表現が生み出されているはずである．視覚系がそうしたメカニズムをもつことは，神経生理学的知見により明らかにされている(Allman et al., 1985; Born & Tootell, 1992)．一方，実空間運動の神経表現の生成には，視覚(輝度)運動信号と感覚運動信号とのクロスモーダルな統合過程が関与しているはずである(Helmholtz, 1866; Wurtz, 2008)．このことは本節で述べた神経生理学的知見とも一致している(Sommer & Wurtz, 2002, 2006)．本研究では，観察者の身体に対して頭部，頭部に対して眼球を固定することにより，それぞれに対する運動をまとめて実空間運動と定義したが，視覚系は眼球以外にも，頭部や上肢などを中心とする運動・位置の計算過程を独立にもつという考えがある(前田 ・ 舘, 1993)．例えば，視覚刺激と同時に提示された感覚運動刺

激が，視野闘争の優位性に影響を与えることが知られており(Maruya et al., 2007)，頭部や上肢に対する運動が視覚刺激の顕著性に対する効果をもつ可能性もある．

本研究の実験結果は，他の視覚パタンに対する相対座標系，観察者の身体(眼球)に対する実空間座標系に変換後の高次の運動信号が，網膜上の輝度分布に基づく運動信号とともに，運動刺激の顕著性に寄与していることを示唆している．三つの座標系における運動信号は，それぞれ独立に一定の割合で，視覚刺激がもつ顕著性の時空間分布(顕著性マップ，saliency map, Itti & Koch, 2000)の決定に貢献しているというわけである．このように異なる座標系が独立に顕著性に寄与しているという構図は，Itti & Koch(2000)により提唱された視覚探索モデルにおいて，物体の属性ごとに分析された特徴表現の線形的統合により顕著性マップが形成されていることとも符合している．また本研究において，各座標系における運動の貢献の程度，特に網膜座標系や相対座標系のそれは，刺激の強度や明瞭性に依存して顕著性マップへの入力以前の過程において変化するものと考えられる．このことは相対運動検出器の中心周辺拮抗特性がコントラストの上昇にともない顕著になること(Levitt & Lund, 1997; Tadin et al., 2003)や，空間窓と内部の縞パタンとの間に相対運動

を含みつつ移動している刺激全体の主観的な速度が窓輪郭の明瞭性により変化すること(Zhang, Yeh, & De Valois, 1993)などとも一致している．

図21の上段(背景が薄緑色の箇所)は，異なる視覚現象における顕著性の入力過程を表している．顕著性は運動情報の影響を強く受け，ボトムアップの注意と重なりつつ，両眼視野闘争における意識的知覚の生成や視覚探索におけるターゲット検出の反応速度を決定づけていると考えられる．これらのうち視野闘争については第2章で，視覚探索については第3章で心理物理学的検討を行った．各座標系における運動の貢献の程度は，視覚現象を支えている情報処理メカニズムの階層(処理水準)の違いにも依存して変化する可能性が高い．例えば，視覚探索は初期の神経表現の競合過程を含む視野闘争と比べて，より高次の処理過程に基づく割合が高いことから，相対座標系の影響が特に強く現れたものと思われる．一方，実空間運動の処理はそのほかの座標系における運動の処理とは部分的に独立しているため，刺激やメカニズムの影響を受けにくいのかもしれない．また，第2章の二重課題による統制実験の結果が示唆しているように，意識的処理に基づく注意が競合刺激間の選択に及ぼす影響は限定的である．このトップダウンの注意は主に閾付近の検出(Motoyoshi, 2011; Schütz et al., 2007)や，意識化あるいは検出された

刺激の処理を再帰的に促進する働きをもつのだろう(Chong et al., 2005).座標変換を含む高次の運動信号間における相互作用は，第4章で検討した錯覚的跳躍の生起や主観的な速度(Terao & Murakami, 2011)を決定づけており，顕著性はボトムアップの注意と結びつきながら空間的，時間的な物体認識とも深く関わっていると推察される.

上記のモデルは，先行研究で報告されている神経生理学的，心理物理学的知見に基づき，網膜，相対，実空間という三つの座標系における運動表現を視覚系がもち，知覚に影響を及ぼすことを仮定している．その上で，本研究の実験結果に基づき，異なる視覚現象の間で認められる視覚運動情報の知覚的優位性について，網膜座標系以外の，相対及び実空間座標系に基づく運動，すなわち比較的高次の処理を要する運動が果たしている定性的，定量的な貢献を明示した．視覚運動信号間の差分強調や感覚運動信号との統合過程など座標変換に関わる情報処理メカニズムと，個々の視覚現象を支えている注意や意識の働きを結びつける概念として顕著性を加えている点が本研究独自の着眼点である．また，第2章の視野闘争実験における線形加算モデルやロジスティック回帰分析，第3章の視覚探索実験における比例モデルに基づく各座標系の重みの推定値が一定の妥当性をもつと考えれば，異なる種類の運動信号は座標系

ごとにある程度独立して顕著性に寄与していると推測される.

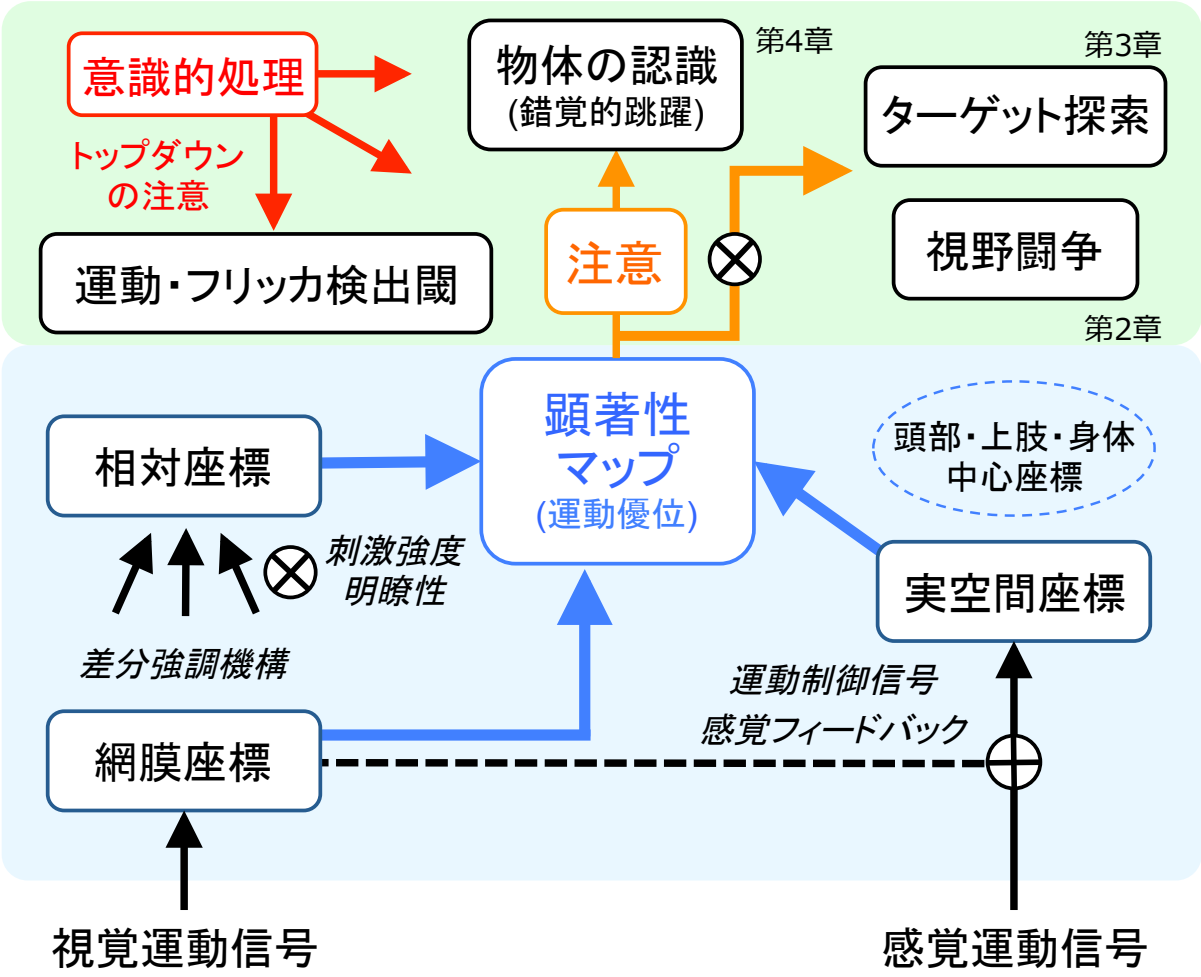


図 21. 顕著性に基づく視覚運動情報処理モデル．矢印は情報処理の流れ，加算記号は情報の統合過程，乗算記号は各座標系における運動信号の貢献の促進または抑制の過程を表す．このモデルでは，先行研究に基づく三つの座標系における運動信号の入力過程と，運動刺激のもつ顕著性を媒介とし，それらが異なる視覚現象の生成に果たしている定性的，定量的な貢献を示している．

5.6　結論

本研究の結果は，視覚刺激のもつ顕著性が網膜座標系における運動信号だけでは決定づけられないこと，相対座標系や実空間座標系に変換後の高次の運動信号に強く依存していることを示している．意識的知覚の生成，ターゲット検出，物体知覚という三種類の視覚現象の様相に，これらの座標系における運動が一定の貢献を果たしていることが明らかになった．これらの貢献の程度，特に網膜運動や相対運動のそれは，刺激のもつ性質や視覚現象を支えている情報処理メカニズムの階層的差異(処理水準の違い)に依存して変化するものと考えられる．相対運動の貢献のメカニズムとして，視覚系は物体表現の時空間的一致という制約条件をもち，制約条件との矛盾が相対運動刺激に不自然さをもたらし，この不自然さが物体の顕著性に結びついている可能性がある．一方，本研究で見出された実空間運動の貢献は，刺激や視覚現象の違いに関わらず比較的安定したものであった．このことは，より広い観点でみると，基本的な視覚体験や物体の空間的・時間的認識において，網膜入力によらないクロスモーダルな感覚運動情報が一定の役割をもつことを例証している．

引用文献

Abrams, R. A., & Christ, S. E. (2003). Motion onset captures attention. *Psychological Science*, *14*(5), 427–432.

Abrams, R. A., & Christ, S. E. (2005). The onset of receding motion captures attention: Comment on Franconeri and Simons (2003). *Perception & Psychophysics*, *67*(2), 219–223.

Abrams, R. A., & Christ, S. E. (2006). Motion onset captures attention: A rejoinder to Franconeri and Simons (2005). *Perception & Psychophysics*, *68*(1), 114–117.

Adams, H. (1912). Autokinetic sensations. *Psychological Monographs*, *14*(2), 1–45.

Adelson, E. H., & Bergen, J. R. (1985). Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics and Image Science*, *2*(2), 284–99.

Alais, D., & Blake, R. (2005). *Binocular rivalry*. MIT press.

Allman, J., Miezin, F., & McGuinness, E. (1985). Stimulus specific responses from beyond the classical receptive field: neurophysiological mechanisms for local-global comparisons in visual neurons. *Annual Review of Neuroscience*, *8*(1), 407–430.

Andersen, R. A., Bracewell, R. M., Barash, S., Gnadt, J. W., & Fogassi, L. (1990). Eye position effects on visual, memory, and saccade-related activity in areas LIP and 7a of macaque. *Journal of Neuroscience*, *10*(4), 1176–1196.

Andersen, R. A., Essick, G. K., & Siegel, R. M. (1985). Encoding of Spatial Location by posterior parietal neurons. *Science*, *230*(4724), 456–458.

Andersen, R. A., & Mountcastle, V. B. (1983). The Influence of the Angle of Gaze Upon the Excitability of the Light-Sensitive Neurons of the Posterior Parietal Cortex. *Journal of Neuroscience*, *3*(3), 532–548.

Anstis, S., & Cavanagh, P. (1983). A Minimum Motion Technique for Judging Equiluminance. *Colour Vision: Physiology and Psychophysics*, 155–166.

Arnold, D., & Johnston, A. (2003). Motion-induced spatial conflict. *Nature*, *425*(September), 181–184.

Aubert, H. (1886). Die Bewegungsempfindung. *Pfliigers Arch. Ges. Physiol*, *39*, 347–370.

Aubert, H. (1887). Die Bewegungsempfindung. *Pfliigers Arch. Ges. Physiol*, *40*, 459–480.

Baldassi, S., & Burr, D. C. (2004). “Pop-out” of targets modulated in luminance or colour: The effect of intrinsic and extrinsic uncertainty. *Vision Research*, *44*(12), 1227–1233.

Barlow, H. B. (1956). Retinal noise and absolute threshold. *Journal of the Optical Society of America*, *46*(8), 634–639.

Barlow, H. B., & Levick, W. R. (1965). The Mechanism of Directionally Selective Units in Rabbit’s Retina. *Journal of Physiology*, 477–504.

Blake, R. (2001). A primer on binocular rivalry, including current controversies. *Brain and Mind*, *2*(1), 5–38.

Blake, R., & Fox, R. (1974). Adaptation to invisible gratings and the site of binocular rivalry suppression. *Nature*, *249*(456), 488–490.

Blake, R., & Logothetis, N. K. (2002). Visual competition. *Nature Reviews. Neuroscience*, *3*(1), 13–21.

Blake, R., O’Shea, R. P., & Mueller, T. J. (1992). Spatial zones of binocular rivalry in central and peripheral vision. *Visual Neuroscience*, *8*(5), 469–478.

Blake, R., Zimba, L., & Williams, D. (1985). Visual motion, binocular correspondence and binocular rivalry. *Biological Cybernetics*, *52*(6), 391–397.

Bonneh, Y. S., Cooperman, A., & Sagi, D. (2001). Motion-induced blindness in normal observers. *Nature*, *411*(6839), 798–801.

Born, R. T., & Tootell, R. B. H. (1992). Segregation of global and local motion processing in primate middle temporal visual area. *Nature*, *357*(6378), 497–499.

Braddick, O. (1974). A short-range process in apparent motion. *Vision Research*, *14*(7), 519–527.

Braddick, O. (1993). Segmentation versus integration in visual motion processing. *Trends in Neuroscience*, *16*(7), 263–268.

Bradley, D. C., Chang, G. C., & Andersen, R. A. (1998). Encoding of three-dimensional structure-from-motion by primate area MT neurons. *Nature*, *392*(April), 714–717.

Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision*, *10*(4), 433–436.

Breese, B. B. (1899). On inhibition. *The Psychological Review: Monograph Supplements*, *3*(1), i.

Burbeck, S. L., & Luce, R. D. (1982). Evidence from auditory simple reaction times for both change and level detectors. *Perception & Psychophysics*, *32*(2), 117–133.

Burr, D. C., Baldassi, S., Morrone, M. C., & Verghese, P. (2009). Pooling and segmenting motion signals. *Vision Research*, *49*(10), 1065–1072.

Burr, D. C., & Morrone, M. C. (2011). Spatiotopic coding and remapping in humans. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *366*(1564), 504–515.

Burr, D. C., Morrone, M. C., & Ross, J. (1994). Selective suppression of the magnocellular visual pathway during saccadic eye movements. *Nature*, *371*(6497), 511–513.

Burr, D. C., Tozzi, A., & Morrone, M. C. (2007). Neural mechanisms for timing visual events are spatially selective in real-world coordinates. *Nature Neuroscience*, *10*(4), 423–425.

Carpenter, R. H. (1988). *Movements of the eyes (2nd rev.* Pion Limited.

Cavanagh, P. (1992). Attention-based motion perception. *Science*, *257*(5076), 1563–1565.

Cavanagh, P., & Mather, G. (1989). Motion: The long and short of it. *Spatial Vision*, *4*(2/3), 103–129.

Chong, S. C., Tadin, D., & Blake, R. (2005). Endogenous attention prolongs dominance durations in binocular rivalry. *Journal of Vision*, *5*(11), 1004–1012.

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, Optics and Image Science*, *5*(11), 1986–2007.

Clark, J. J., & Yuille, A. L. (1990). *Data fusion for sensory information processing systems. Kluwer international series in engineering and computer science*. Boston: Kluwer Academic Publishers.

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*(7), e21661.

DeAngelis, G. C., Ohzawa, I., & Freeman, R. D. (1993a). Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. I. General characteristics and postnatal development. *Journal of Neurophysiology*, *69*(4), 1091–1117.

DeAngelis, G. C., Ohzawa, I., & Freeman, R. D. (1993b). Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. II. Linearity of temporal and spatial summation. *Journal of Neurophysiology*, *69*(4), 1118–1135.

Derrington, A. M., Krauskopf, J., & Lennie, P. (1984). Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *The Journal of Physiology*, *357*, 241–265.

Dichgans, J., Wist, E., Diener, H. C., & Brandt, T. (1975). The Aubert-Fleischl phenomenon: a temporal frequency effect on perceived velocity in afferent motion perception. *Experimental Brain Research*, *23*(5), 529–33.

Dick, M., Ullman, S., & Sagi, D. (1987). Parallel and Serial Processes in Motion Detection. *Science*, *237*(4813), 400–402.

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*(5040), 90–92.

Duncan, J., & Humphreys, G. W. (1989). Visual search and stimulus similarity. *Psychological Review*, *96*(3), 433–458.

Duncker, K. (1929). Über induzierte Bewegung. *Psychologische Forschung*, *12*, 180–259.

Egly, R., Driver, J., & Rafal, R. D. (1994). Shifting Visual-Attention between Objects and Locations - Evidence from Normal and Parietal Lesion Subjects. *Journal of Experimental Psychology-General*, *123*(2), 161–177.

Erickson, R. G., & Thier, P. (1991). A neuronal correlate of spatial stability during periods of self-induced visual motion. *Experimental Brain Research*, *86*(3), 608–616.

Fang, F., & He, S. (2005). Cortical responses to invisible objects in the human dorsal and ventral pathways. *Nature Neuroscience*, *8*(10), 1380–1385.

Filehne, W. (1922). Uber das optische Wahrnehmen von Bewegungen. *Z Sinnephysiol*, *53*, 134–145.

Fleischl, E. V. (1882). Physiologiseh-optisehe. *Notizen. 2. Mitt. S.B. Akad. Wiss. Wien*, *86*(Abt. 3), 8–25.

Franconeri, S. L., & Simons, D. J. (2003). Moving and looming stimuli capture attention. *Perception & Psychophysics*, *65*(7), 999–1010.

Franconeri, S. L., & Simons, D. J. (2005). The dynamic events that capture visual attention: A reply to Abrams and Christ (2005). *Perception & Psychophysics*, *67*(6), 962–966.

Galletti, C., & Battaglini, P. P. (1989). Gaze-dependent visual neurons in area V3A of monkey prestriate cortex. *Journal of Neurophysiology*, *9*(4), 1112–1125.

Galletti, C., Battaglini, P. P., & Fattori, P. (1990). "Real-motion"cells in area V3A of macaque visual cortex. *Experimental Brain Research*, *82*(1), 67–76.

Galletti, C., Battaglini, P. P., & Fattori, P. (1991). Functional Properties of Neurons in the Anterior Bank of the Parieto-occipital Sulcus of the Macaque Monkey. *Eur J Neurosci*, *3*(5), 452–461.

Galletti, C., & Fattori, P. (2003). Neuronal mechanisms for detection of motion in the field of view. *Neuropsychologia*, *41*(13), 1717–1727.

Gibson, J. J. (1977). *The Ecological Approach to Visual Perception. Contemporary Urban Ecology* (Classic Ed). Psychology Press.

Gregory, R. L. (1998). *Eye and Brain: The Psychology of Seeing: The Psychology of Seeing*. Princeton university press.

Hassenstein, B., & Reichardt, W. (1956). Systemtheoretische Analyse der Zeit, Reihenfolgen, und Vorzeichenauswertung bei der Bewegungsperzepion des Russelkafers Chlorophanus. *Z. Naturforsch.*, *11b*, 513–524.

Helmholtz, H. (1866). Concerning the perceptions in general. In S. Yantis (Ed.), *Treatise on physiological optics* (Vol. 3). Psychology Press.

Hillstrom, A. P., & Yantis, S. (1994). Visual-Motion and Attentional Capture. *Perception & Psychophysics*, *55*(4), 399–411.

Hohle, R. H. (1965). Functions of Foreperiod Duration, *69*(4), 382–386.

Hollins, M. (1980). The effect of contrast on the completeness of binocular rivalry suppression. *Perception & Psychophysics*, *27*(6), 550–556.

Ilg, U. J., & Thier, P. (1996). Inability of rhesus monkey area V1 to discriminate between self-induced and externally induced retinal image slip. *European Journal of Neuroscience*, *8*(6), 1156–1166.

Itti, L., & Koch, C. (2000). A saliency-based search mechanism for overt and covert shifts of visual attention. *Vision Research*, *40*(10-12), 1489–1506.

Ivry, R. B., & Cohen, A. (1992). Asymmetry in visual search for targets defined by differences in movement speed. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *18*(4), 1045–1057.

Johnston, E. B., Cumming, B. G., & Landy, M. S. (1994). Integration of stereopsis and motion shape cues. *Vision Research*, *34*(17), 2259–2275.

Kelly, D. H. (1979). Motion and vision. 11. Stabilized spatio-temporal threshold surface, *69*(10), 1340–1349.

Koch, C., & Ullman, S. (1985). Shifts in Selective Visual-Attention - Towards the Underlying Neural Circuitry. *Human Neurobiology*, *4*(4), 219–227.

Land, M. F. (1999). Motion and vision: why animals move their eyes. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, *185*(4), 341–352.

Landy, M. S., Maloney, L. T., Johnston, E. B., & Young, M. (1995). Measurement and modeling of depth cue combination: In defense of weak fusion. *Vision Research*, *35*(3), 389–412.

Lehky, S. R. (1988). An astable multivibrator model of binocular rivalry. *Perception*, *17*(2), 215–228.

Leopold, D. A., & Logothetis, N. K. (1996). Activity changes in early visual cortex reflect monkeys' percepts during binocular rivalry. *Nature*, *379*(6565), 549–553.

Levitt, J. B., & Lund, J. S. (1997). Contrast dependence of contextual effects in primate visual cortex. *Nature*, *387*(6628), 73–76.

Lisberger, S. G., & Westbrook, L. E. (1985). Properties of visual inputs that initiate horizontal smooth pursuit eye movements in monkeys. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *5*(6), 1662–1673.

Livingstone, M., & Hubel, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, *240*, 740–749.

Lu, Z., & Sperling, G. (1995). Attention-generated apparent motion. *Nature*, *377*(6546), 237–239.

Lu, Z., & Sperling, G. (1996). Three systems for visual motion perception. *Current Directions in Psychological Science*, 44–53.

MacKay, D. (1976). Perceptual conflict between visual motion and change of location. *Vision Research*, *16*(5), 557–558.

前田太郎 & 舘暲. (1993). 体性感覚性注視運動における両眼視と上肢位置感覚の統合. 電子情報通信学会論文誌, *J76D-II*(3), 717–728.

Marr, D. (1982). *Vision: A Computational Investigation into the Human Representation and Processing of Visual Information. New York: Freeman.*

Marr, D., & Ullman, S. (1981). Directional selectivity and its use in early visual processing. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, *211*, 150–180.

Maruya, K., Yang, E., & Blake, R. (2007). Voluntary action influences visual competition. *Psychological Science*, *18*(12), 1090–1098.

Maxwell, A. E. (1959). Maximum likelihood estimates of item parameters using the logistic function. *Psychometrika*, *24*(3), 221–227.

Melcher, D. (2005). Spatiotopic transfer of visual-form adaptation across saccadic eye movements. *Current Biology*, *15*(19), 1745–1748.

Melcher, D. (2008). Dynamic, object-based remapping of visual features in trans-saccadic perception. *Journal of Vision*, *8*(14), 1–17.

Melcher, D., & Morrone, M. C. (2003). Spatiotopic temporal integration of visual motion across saccadic eye movements. *Nature Neuroscience*, *6*(8), 877–881.

Miles, F., Kawano, K., & Optican, L. (1986). Short-latency ocular following responses of monkey . I . Dependence on temporospatial properties of visual input. *Journal of Neurophysiology*, *56*(5), 1321–1354.

Mitchell, J. F., Stoner, G. R., & Reynolds, J. H. (2004). Object-based attention determines dominance in binocular rivalry. *Nature*, *429*(6990), 410–413.

Morvan, C., & Wexler, M. (2005). Reference frames in early motion detection. *Journal of Vision*, *5*, 131–138.

Motoyoshi, I. (2011). Attentional modulation of temporal contrast sensitivity in human vision. *PLoS One*, *6*(4), e19303.

Motoyoshi, I., & Hayakawa, S. (2010). Adaptation-induced blindness to sluggish stimuli. *Journal of Vision*, *10*(2), 1–8.

Nakamura, K., & Colby, C. L. (2002). Updating of the visual representation in monkey striate and extrastriate cortex during saccades. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *99*(6), 4026–4031.

Nakayama, K., & Silverman, G. H. (1986). Serial and parallel processing of visual feature conjunctions. *Nature*, *320*, 264–265.

Nishida, S., & Johnston, a. (1999). Influence of motion signals on the perceived position of spatial pattern. *Nature*, *397*(6720), 610–2.

Nothdurft, H. C. (1993). The role of features in preattentive vision: Comparison of orientation, motion and color cues. *Vision Research*, *33*(14), 1937–1958.

Oliva, A., Torralba, A., Castelhano, M., & Henderson, J. (2003). Top-down control of visual attention in object detection. *Proc. IEEE Int. Conf. Image Processing*, *1*(x), 253–256.

Ooi, T. L., & He, Z. J. J. (1999). Binocular rivalry and visual awareness: the role of attention. *Perception*, *28*(5), 551–574.

Paffen, C. L., Alais, D., & Verstraten, F. A. (2006). Attention speeds binocular rivalry. *Psychological Science*, *17*(9), 752–756.

Pelli, D. G. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: Transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, *10*(4), 437–442.

Poletti, M., Listorti, C., & Rucci, M. (2010). Stability of the visual world during eye drift. *Journal of Neurophysiology*, *30*(33), 11143–11150.

Ramachandran, V. S., & Anstis, S. M. (1990). Illusory displacement of equiluminous kinetic edges. *Perception*, *19*(5), 611–616.

Rashbass, C. (1961). The relationship between saccadic and smooth tracking eye movements. *The Journal of Physiology*, *159*, 326–338.

Riggs, L. a, Ratliff, F., Cornsweet, J. C., & Cornsweet, T. N. (1953). The disappearance of steadily fixated visual test objects. *Journal of the Optical Society of America*, *43*(6), 495–501.

Robson, J. (1966). Spatial and temporal contrast sensitivity functions of the visual system. *Journal of the Optical Society of America*, *56*(August), 1141–1142.

Rosenholtz, R. (1999). A simple saliency model predicts a number of motion popout phenomena. *Vision Research*, *39*(19), 3157–3163.

Royden, C. S., Wolfe, J. M., & Klempen, N. (2001). Visual search asymmetries in motion and optic flow fields. *Perception & Psychophysics*, *63*(3), 436–444.

Sakata, H., Shibutani, H., Kawano, K., & Harrington, T. L. (1985). Neural mechanisms of space vision in the parietal association cortex of the monkey. *Vision Research*, *25*(3), 453–463.

Schütz, A. C., Braun, D. I., & Gegenfurtner, K. R. (2009). Improved visual sensitivity during smooth pursuit eye movements: Temporal and spatial characteristics. *Visual Neuroscience*, *26*(03), 329–340.

Schütz, A. C., Braun, D. I., Kerzel, D., & Gegenfurtner, K. R. (2008). Improved visual sensitivity during smooth pursuit eye movements. *Nature Neuroscience*, *11*(10), 1211–1216.

Schütz, A. C., Delipetkos, E., Braun, D. I., Kerzel, D., & Gegenfurtner, K. R. (2007). Temporal contrast sensitivity during smooth pursuit eye movements. *Journal of Vision*, *7*(13), 1–15.

Schütz, A. C., & Morrone, M. C. (2010). Compression of time during smooth pursuit eye movements. *Vision Research*, *50*(24), 2702–2713.

Schütz, A. C., Trommershauser, J., & Gegenfurtner, K. R. (2012). Dynamic integration of information about salience and value for saccadic eye movements. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(19), 7547–7552.

Schweitzer, G. (1857a). Über das Sternschwanken. *Bulletin de La Société Impériale Des Naturalistes de Moscou*, *30*, 440–457.

Schweitzer, G. (1857b). Über das Sternschwanken. *Bulletin de La Société Impériale Des Naturalistes de Moscou*, *31*, 477–500.

Siegel, R. M., & Andersen, R. A. (1988). Perception of three-dimensional structure from motion in monkey and man. *Nature*, *331*(6153), 259–261.

Sommer, M. A., & Wurtz, R. H. (2002). A pathway in primate brain for internal monitoring of movements. *Science*, *296*(5572), 1480–1482.

Sommer, M. A., & Wurtz, R. H. (2006). Influence of the thalamus on spatial visual processing in frontal cortex. *Nature*, *444*(7117), 374–377.

Stocker, A. A., & Simoncelli, E. P. (2006). Noise characteristics and prior expectations in human visual speed perception. *Nature Neuroscience*, *9*(4), 578–585.

Tadin, D., Lappin, J. S., Gilroy, L. A., & Blake, R. (2003). Perceptual consequences of centre-surround antagonism in visual motion processing. *Nature*, *424*(6946), 312–315.

Tanaka, M., & Lisberger, S. G. (2001). Regulation of the gain of visually guided smooth-pursuit eye movements by frontal cortex. *Nature*, *409*(6817), 191–194.

Terao, M., & Murakami, I. (2011). Compensation for equiluminant color motion during smooth pursuit eye movement. *Journal of Vision*, *11*(6), 1–12.

Terao, M., Murakami, I., & Nishida, S. (2011). Contrast-dependent effects of smooth pursuit eye movement on the perceived direction of ambiguous retinal motion. *The Japanese Journal of Psychonomic Science*, *30*(1), 133–134.

Terao, M., Watanabe, J., Yagi, A., & Nishida, S. (2010). Smooth pursuit eye movements improve temporal resolution for color perception. *PLoS One*, *5*(6), e11214.

Toggweiler, J. R. (1993). A neural basis for visual search in inferior temporal cortex. *Nature*, *363*, 210–211.

Treisman, A. (1986). Features and Objects in Visual Processing. *Scientific American*.

Treisman, A., & Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cogn Psychol*, *12*(1), 97–136.

Troxler, D. (1804). Ueber das Verschwinden gegebener Gegenstande innerhalb unseres Gesichtskreises. *In Himly K., Schmidt J. A. (Eds.), Ophthalmologisches Bibliothek*, 1–53.

Tsuchiya, N., & Koch, C. (2005). Continuous flash suppression reduces negative afterimages. *Nature Neuroscience*, *8*(8), 1096–1101.

Turano, K. a., & Massof, R. W. (2001). Nonlinear contribution of eye velocity to motion perception. *Vision Research*, *41*, 385–395.

Turi, M., & Burr, D. (2012). Spatiotopic perceptual maps in humans: evidence from motion adaptation. *Proc Biol Sci*, *279*(1740), 3091–3097.

Umeno, M. M., & Goldberg, M. E. (1997). Spatial processing in the monkey frontal eye field. I. Predictive visual responses. *Journal of Neurophysiology*, *78*(3), 1373–1383.

Umeno, M. M., & Goldberg, M. E. (2001). Spatial processing in the monkey frontal eye field. II. Memory responses. *Journal of Neurophysiology*, *86*(5), 2344–2352.

Valois, R. De, & Valois, K. De. (1991). Vernier acuity with stationary moving Gabors. *Vision Research*, *31*(9), 1619–1926.

van Boxtel, J. J., Alais, D., van Ee, R., Boxtel, J. van, & Ee, R. Van. (2008). Retinotopic and non-retinotopic stimulus encoding in binocular rivalry and the involvement of feedback. *Journal of Vision*, *8*(5), 1–10.

Van Donkelaar, P., & Drew, A. S. (2002). The allocation of attention during smooth pursuit eye movements. *Prog Brain Res*, *140*, 267–277.

Verghese, P., & Pelli, D. (1992). The information capacity of visual attention. *Vision Research*, *32*(5), 983–995.

Walker, P. (1978). Binocular rivalry: Central or peripheral selective processes? *Psychological Bulletin*, *85*(2), 376–389.

Wallach, H., & O'Connell, D. N. (1953). The kinetic depth effect. *Journal of Experimental Psychology*, *45*(4), 205–217.

Watanabe, M., Cheng, K., Murayama, Y., Ueno, K., Asamizuya, T., Tanaka, K., & Logothetis, N. (2011). Attention but not awareness modulates the BOLD signal in the human V1 during binocular suppression. *Science*, *334*(6057), 829–831.

Wertheimer, M. (1938). Laws of organization in perceptual forms. *A Source Book of Gestalt Psychology*, (1923), 71–88.

Wichmann, A. F., & Hill, N. J. (2001a). The psychometric function: I. Fitting, sampling, and goodness of fit. *Perception & Psychophysics*, *63*(8), 1293–1313.

Wichmann, A. F., & Hill, N. J. (2001b). The psychometric function: II. Bootstrap-based confidence intervals and sampling. *Perception & Psychophysics*, *63*(8), 1314–1329.

Wittenberg, M., Bremmer, F., & Wachtler, T. (2008). Perceptual evidence for saccadic updating of color stimuli. *Journal of Vision*, *8*(14), 1–9.

Wurtz, R. H. (2008). Neuronal mechanisms of visual stability. *Vision Research*, *48*(20), 2070–2089.

Yantis, S. (1996). Attentional Capture in Vision. *Converging Operations in the Study of Visual Selective Attention*, 45–76.

Yantis, S., & Jonides, J. (1984). Abrupt visual onsets and selective attention: evidence from visual search. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *10*(5), 601–621.

Zhang, J., Yeh, S. L., & De Valois, K. K. (1993). Motion contrast and motion integration. *Vision Research*, *33*(18), 2721–2732.

米村朋子. (2007). パーシュート眼球運動情報に基づく速度知覚. *Kyushu University Psychological Research*, *8*, 143–154.

謝辞

大学院進学後，この博士論文の完成に至るまで，研究に関する議論や準備，実験，分析，成果発表，論文執筆と，全てのプロセスにおいて，様々な方に多大なるご助力を頂きました．特に指導教官である佐藤隆夫教授には，学部時代から続けてご指導を賜り，議論が深夜に及ぶこともたびたびありましたが，私が実験や執筆その他色々と悩む際には常に最善のアドバイスを下さったと今更ながら感謝の念は尽きません．佐藤先生の柔軟な発想や純粋な探求心，そして研究者として妥協を許さない姿勢をお手本とし，今後も目標に向かって邁進していきたいと思います．駒場の総合文化研究科，認知行動科学講座の本吉勇准教授にも，学部時代からご指導頂き，研究の立案から方法論まで文字通りゼロから教わり，研究者に必要とされる考え方や技術の基礎を身に付けることができたことはご指導の賜物と感じています．本吉先生には大変お世話になり，心より感謝と尊敬の念を抱いています．

心理学研究室の高野陽太郎教授，横澤一彦教授，今水寛教授，村上郁也准教授，昨年退官されました立花政夫名誉教授には，今回の博論審査会や大学院研究会，その他の機会を通じて，私の研究について示唆に富んだ鋭い助言を数多く頂きました．先生方の助言なくしては，博士論

文の完成はあり得ませんでした．同じく心理学研究室の新美亮輔助教授，事務員の萬木真理子さん，松葉啓子さんにも，学事や研究活動を遂行するなかで大変お世話になりました．また，研究室の先輩である中嶋豊さん，金谷英俊さん，細川研知さん，同期の佐藤弘美さん，後輩の渡辺真澄さん，幡多彬史さん，川下翔平さん，森田磨里絵さんには何千試行という実験にご協力いただくとともに，最も身近で様々な相談に乗ってもらい，良き友人でもあり続けてくれました．末筆になりましたが，私の家族にも感謝を捧げます．家族の支援があってこそ研究を続け，博士論文の完成に到達することができました．これから少しずつですが恩返ししていきたいと思います．皆様のこれまでのご助力に心より感謝を申し上げます．まだまだ未熟な身ではありますが，一研究者として実験心理学の分野の発展に貢献できるよう精進していく所存です．今後ともご指導ご鞭撻を賜りますよう，どうぞよろしくお願い致します．

2016年3月31日