

博士論文

方位刺激のコントラスト検出に関する

心理物理学的検討

林 大輔

論文要旨

私たちが何かを見る時、そのもとになるのは網膜に映った光の像（網膜像）に含まれる視覚情報である。しかし視覚情報だけでは不十分であり、外の世界を見る上では「普通は外の世界はこうなっているはずである」という外の世界についての「知識」も非常に重要である。外の世界に多いものを優先的に処理したり、外の世界を知覚する上で重要性の低いものを抑制したりすることで、視覚システムは効率的に処理を行っている。そのような知識の利用は、物体認識に関わる視覚処理過程の第一段階である「局所的な方位の検出」においても見られる。物体の認識に重要であり、方位の処理が関わっているような、外の世界に多い特徴として「同一線性」がある。同一線性とは、方位が一直線上に並んでいることであり、物体の輪郭と大きく関わりと考えられている。そのため、同一線性を持った刺激を検出することは、物体認識の第一段階として非常に重要な処理の1つだと考えられる。そして、周辺の刺激が同一線性を持つ時、局所的な方位の検出が促進される現象が、同一線促進効果（Collinear Facilitation 効果：以下、CF効果）である。

CF効果とは、上下に高いコントラストを持った縦縞（フランカー）があると、その間に呈示された低いコントラストの縦縞（ターゲット）が検出しやすくなるという現象である。CF効果には、方位刺激の縞が同一線上に並ぶように呈示されることが非常に重要である。心理物理学実験から、CF効果は比較的低次の視覚特徴に選択的であること、また、高次の処理過程も関わっていることが示

されている。神経生理学実験からは、CF 効果が第一次視覚野（V1野）における方位選択性神経細胞の活動の変化と関係していることが示された。そしてCF 効果のメカニズムについては、「1つのフィルター内の非線形加算」「複数のフィルター間の相互作用」「フィードバック情報の非線形加算」という3つのメカニズムが提案されているが、どのメカニズムがどのようにCF 効果に関わっているのかは未だ明らかでない。CF効果の機能的意義については、輪郭統合との関わりが指摘される一方で、輪郭統合との特性の違いも指摘されており、やはり未だはっきりとは分かっていない。すなわち、CF 効果がどのような心理学的・生理学的メカニズムで起こっているのか、その機能的意義は何であるのか、というのが、CF 効果の研究に残された大きな課題であるといえる。CF効果が関わるV1野における方位刺激の処理には、意識にのぼらせるための、視覚的気づきの形成に連なる処理の第一段階となることと、意識にのぼらなくてもよいような、自動的な処理によって効率的な情報表現を実現することという2つの役割がある。そのため、CF効果にはそのような複数の機能的意義があり、メカニズムについてもそれぞれが別々の役割を担っている可能性が考えられる。しかしこれまでの研究では、常にフランカーの方位がはっきりと知覚できる条件のみで実験が行われてきた。そのような条件では、方位刺激の持つ方位の情報が、視覚処理過程を通じて保持されているため、どの段階の情報がCF 効果に重要なのか、CF 効果におけるフランカーとターゲットの結びつきが視覚的気づきとどのように関係しているのか、といったことが明らかにできていなかった。そこで本研究では、知覚される方位を持たないフランカーを用いることで、視

覚処理過程の初期段階のみで方位が検出され、情報が保持されているという条件で実験を行う。そして「視覚的気づきを形成することに連なる方位刺激の処理」と「無意識的で自動的な方位刺激の効率化処理」を切り分けることで、未だ明らかでないCF 効果のメカニズムや機能的意義を、これまでの研究を包括する形で明らかにすることを、本研究の目的とした。

研究1においては、そもそも知覚される方位を持たないフランカーによってCF 効果が起こるのかを調べた。まず実験1では、同心円のフランカーを用いた際にCF 効果が起こるのかを調べた。この同心円は、V1野の方位選択性神経細胞を活動させうるが、特定の方角を持たないため、知覚される方位はない。実験の結果、このようなフランカーを用いた時にCF 効果が起こることが示された。次に実験2では、横の方角を持つ図形をフランカーとして呈示する条件が、ベースライン条件として適切であることを、フランカーを呈示しない条件と比較することで明らかにした。実験3では、フランカーとターゲットを右眼と左眼に分けて呈示することで、知覚的にフランカーとターゲットが一直線に並んでいるだけではCF 効果が起こらないことを明らかにした。最後に実験4では、一方の眼にフランカーを呈示した上で、他方の眼の同じ位置にマスク刺激を呈示することで、フランカーそのものが見えない時にCF 効果が起こるのかを調べた。一方の眼には特定の方角を持ったフランカーを呈示しているため、V1野の単眼性の方位選択性神経細胞は活動するが、他方の眼に呈示されたマスク刺激によって知覚的に抑制されるため、フランカーそのものの知覚はされない。実験の

結果、そのような条件においてCF 効果が起こることが示された。以上の実験から、知覚される方位を持たないフランカーを用いても、CF効果が起こることが明らかとなった。このことは、CF 効果が視覚的気づきを必要としないメカニズムによって起こりうることを示しており、CF 効果が意識にのぼらなくてよいような自動的な処理段階において、方位の処理を効率化する機能的意義を持っていることが示唆された。

研究2では、研究1で示された知覚される方位を持たないフランカーによるCF 効果が、どのような空間パラメータにおいて起こりうるのかを調べることで、知覚される方位を持たないフランカーによるCF 効果のメカニズムにアプローチした。同時に、これまでに提案されてきたCF効果のメカニズムについて、それぞれがフランカーの知覚される方位を伴うのか、という点をもとに、それぞれの機能的意義を考察した。まず実験5では、フランカーとターゲットの位相が異なるとCF 効果が起こらないか、非常に弱くなることが示され、同心円のフランカーによるCF 効果が、複数のフィルター間の相互作用によるものではないことが示唆された。次に実験6では、フランカーとターゲットの刺激間距離が遠くなると、縦縞のフランカーによるCF 効果は起こるのに対して、同心円のフランカーによるCF 効果が起こらなくなることが示された。そのため、同心円のフランカーによるCF 効果は「1つのフィルター内の非線形加算」によって起こっていることが示唆された。実験7では、フランカーとターゲットの刺激間距離が遠くなると、縦縞のフランカーが見える時にはCF 効果が起こるにもかかわ

らず、縦縞のフランカーそのものが知覚的に抑制されて見えないと、CF 効果が起こらなくなることが示された。そのため、刺激そのものが見えないフランカーによるCF 効果も「1つのフィルター内の非線形加算」によって起こっていることが示唆された。これらの結果から、知覚される方位を持たないフランカーによるCF効果が「1つのフィルター内の非線形加算」によって起こっていることが示された。このことは、1つのフィルター内の非線形加算によるメカニズムが、意識にのぼらなくてよいような、無意識的で自動的な方位刺激の処理の効率化に関与していることを示唆している。また一方で、「複数のフィルター間の相互作用」と「フィードバック情報の非線形加算」については、フランカーの方位に対する視覚的気づきを伴うものであると考えられる。そのため、これらは意識にのぼらせるための、視覚的気づきの形成に連なる処理に関わるようなメカニズムであることが示唆された。

このように本研究では、知覚される方位を持たないフランカーを用いることで、これまでに考えられてきたCF 効果の3つのメカニズムが、それぞれ異なった機能的意義を持っていることを示し、これまでの研究を包括する形で整理することができた。

総合考察では、本研究の結果が視覚に関わる様々な研究において、どのような示唆を持つのかについて考察した。まず本研究の結果は、知覚されない刺激特徴の情報が視覚処理過程の初期段階では保持されていることを示しており、

それはこれまでの研究を支持する結果である。また、刺激に対する視覚的気づきがない時にどのような視覚処理が行われうるのかについて、新たな示唆を与えている。次に、知覚される方位を持たない刺激を用いた時にある現象が起こるのかを調べることで、その現象の機能的意義が、自動的な処理段階における効率化なのか、視覚的気づきの形成に連なる処理に関わるものなのか、という2つに大きく分けて考えることができることを示した。また、物体の認識に関わる視覚処理について調べた研究との比較では、刺激が見えなくとも輪郭統合という視覚的気づきの形成に連なる処理が行われていることを示すような先行研究の結果があり、そのような処理は方位に対する視覚的気づきを伴うとした本研究の結果と矛盾するように思われたが、それらの知見について適切な解釈を行い、包括的に理解できるものであることを示した。そして本研究の結果は、視覚処理過程において、意識にのぼるか否かにかかわらず、様々な処理において外の世界の知識が有効に利用されていることを示すものである。それぞれ異なる役割を持った様々な処理過程において、外の世界についての知識に基づいて視覚情報の処理を行い、視覚世界を構築することこそが、世界を「見る」ということである、というのが、本論文の結論である。

目次

第1章 序論	...1
1. 1 見るとはということか	...1
1. 2 視覚処理過程における役割分担	...5
1. 3 方位刺激に関わる視覚処理	...7
1. 4 同一線促進効果	...20
1. 4. 1 同一線促進効果に関する心理物理学的知見	...20
1. 4. 2 同一線促進効果に関する神経生理学的知見	...25
1. 4. 3 同一線促進効果のメカニズム	...28
1. 4. 3. 1 1つの受容野・フィルター内での非線形加算	...31
1. 4. 3. 2 複数の神経細胞・フィルター間の相互作用	...33
1. 4. 3. 3 フィードバック情報の非線形加算	...38
1. 4. 4 同一線促進効果の機能的意義	...41
1. 4. 5 同一線促進効果についてのまとめと残された課題	...44
1. 5 知覚されない方位の処理	...47
1. 6 本研究の目的	...47
第2章 研究1：知覚される方位を持たないフランカーによる 同一線促進効果	...50
2. 1 実験1：同心円のフランカーによる同一線促進効果	...51
2. 1. 1 方法	...52
2. 1. 1. 1 参加者	...52

2. 1. 1. 2	装置	...52
2. 1. 1. 3	刺激	...53
2. 1. 1. 4	条件	...56
2. 1. 1. 5	手続き	...57
2. 1. 2	結果	...60
2. 1. 3	考察	...62
2. 2	実験2：ベースライン条件の妥当性の検討	...64
2. 2. 1	方法	...65
2. 2. 2	結果	...66
2. 2. 3	考察	...67
2. 2. 4	コントロール実験	...69
2. 3	実験3：同心円のフランカーによる同一線促進効果の 単眼性	...71
2. 3. 1	方法	...72
2. 3. 2	結果	...73
2. 3. 3	考察	...74
2. 4	実験4：刺激そのものが見えないフランカーによる 同一線促進効果	...75
2. 4. 1	方法	...75
2. 4. 2	結果	...78
2. 4. 3	考察	...79

2. 4. 4	コントロール実験	...80
2. 5	研究1の総合考察	...81
2. 5. 1	実験の結果のまとめ	...81
2. 5. 2	知覚される方位を持たないフランカーによる 同一線促進効果の機能的意義	...82
第3章	研究2：フランカーの知覚される方位と同一線促進効果の メカニズムの関係	...84
3. 1	実験5：同心円のフランカーによる同一線促進効果の 位相依存性	...86
3. 1. 1	方法	...87
3. 1. 2	結果	...87
3. 1. 3	考察	...89
3. 2	実験6：同心円のフランカーによる同一線促進効果の 刺激間距離依存性	...89
3. 2. 1	方法	...90
3. 2. 2	結果	...90
3. 2. 3	考察	...92
3. 3	実験7：刺激そのものが見えないフランカーによる 同一線促進効果の刺激間距離依存性	...94
3. 3. 1	方法	...95
3. 3. 2	結果	...96

3. 3. 3 考察	...96
3. 3. 4 コントロール実験	...99
3. 4 研究2の総合考察	...101
3. 4. 1 実験の結果のまとめ	...101
3. 4. 2 それぞれの同一線促進効果のメカニズムの機能的意義	...102
第4章 総合考察	...106
4. 1 研究のまとめ	...106
4. 2 知覚されない方位の処理についての研究との関係	...107
4. 3 方位刺激に関わる視覚処理についての研究との関係	...111
4. 4 物体認識に関わる視覚処理についての研究との関係	...114
4. 5 結論	...116
引用文献	...118
付録	...131
謝辞	...132

第1章 序論

1. 1 見るとはどういうことか

ヒトはどのように世界を見ているのだろうか。視覚の入り口としての感覚器官は、眼である。眼の網膜に投影された光の像（網膜像）をもとにして、ヒトは自分の周りの環境（本論文では「外の世界」と呼ぶ）を見ている。そのような過程は、カメラのフィルムに像が結ぶ過程と、光学的に関連付けて理解することができる。そのため、カメラが何かをフィルムに写すように、外の世界を写し取った網膜像があれば、何か「見える」のではないかと考えられるかもしれない。しかし、それは正しくない。確かに、ヒトは網膜像をもとにして外の世界を見ているが、網膜像そのものを見ているわけではない。たとえば、網膜には盲点と呼ばれる、光を受容できない領域が存在する。しかし、世界に穴が空いて見えることはない。また、網膜の周辺部は中心部に比べて、解像度が低い。しかし、世界の周辺がぼやけては感じられない。さらに、網膜像は2次元であるが、私たちが見ている世界は3次元である。このように、網膜像は外の世界に比べて、様々な情報が失われている。それにもかかわらず、私たちは精彩で奥行きのある世界を見ることができる。それは、眼や脳といった視覚システムが様々な処理を行って、網膜像をもとにして、そのような網膜像を与えた外の世界がどのようなものであるかを推定し、外の世界を復元しているからである。そのような処理を経て視覚世界を構築することこそが、ヒトが外の世界を「見る」という行いである（藤田, 2013; 村上, 2012）。

では視覚世界の構築は、どのように行われているのだろうか。まず重要なのは、網膜像に含まれる情報（本論文ではこれを「視覚情報」とする）である。網膜像は外の世界が投影されたものであり、外の世界がどのようなものであるかを視覚システムに伝えている。そのため、視覚情報の処理は、視覚世界の構築に不可欠である。しかし、外の世界を見るためには、視覚情報だけでは不十分である。先述したように、網膜像は外の世界に比べて、情報が失われ、劣化している。ヒトにとって重要なのは網膜像がどのようなものであるか、ではなく、外の世界がどのようなものであるか、であるため、何らかの形で情報を補う必要がある。そこで重要になるのが「外の世界についての知識」である。外の世界は、決して無秩序な世界ではなく、物理法則に従い、一定の秩序を持った世界である。たとえば「重なり合った物体がある時、奥にある物体の輪郭は遮蔽されて見えない」というのは、物理世界のルール、制約である。そのため、図1aのような網膜像が与えられた時に、視覚システムは、図1bのような2つの図形の輪郭が接するように存在しているわけではなく、図1cのような2つの図形が重なり合っている、と解釈する。どちらの解釈も物理的には可能であるが、実際の世界において、2つの図形の輪郭がたまたま接するようにはほとんど起こらない。それに対して、2つの図形が奥行き関係を持って重なり合うことは高い確率で起こり得る。このように視覚システムは「普通は外の世界はこうなっているはずである」という制約条件を用いて、網膜像から考えられる外の世界についての膨大な解釈の中から、妥当でありそうな解に絞り込んでいき、外の世界の推定を行って視覚世界を構築している。すなわち、網膜

像に含まれる「視覚情報」と外の世界についての「知識」を利用して、視覚世界の構築は行われているのである（藤田, 2013; 村上, 2012）。

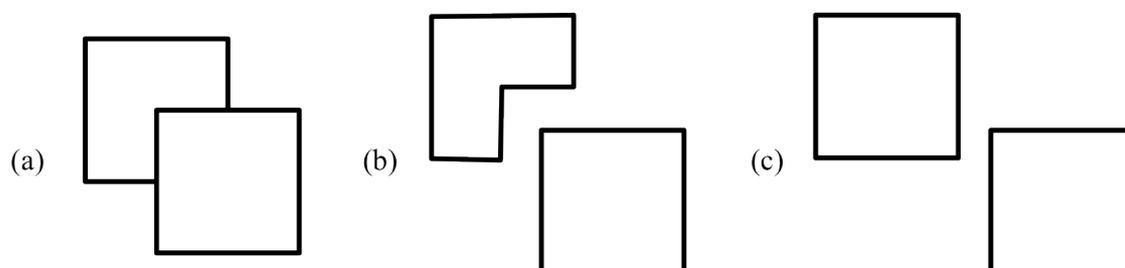


図1：図形の知覚と奥行き関係

aのような図形が呈示された時、私たちはbのような2つの図形の輪郭が接しているのではなく、cのような2つの図形が重なっているものとして知覚する傾向がある。それは、私たちの視覚システムが、外の世界についての知識を持っているからである。

また、「外の世界がどうなっているのか」という知識は、解を定めるために制約条件として用いられるだけでなく、処理を効率化する上でも利用されている。視覚処理を行う上で、神経的あるいは認知的に用いることができる資源は有限であるため、全ての情報を等しく処理することはできない。そのため、視覚処理過程においては、ヒトが生きていく上で重要な情報が優先的に処理されている。たとえば、ヒトの顔とサルの顔を用いて弁別課題を行うと、6カ月児は、ヒトの顔だけでなくサルの顔の弁別もできるが、9カ月児や大人は、ヒトの顔の弁別はできるがサルの顔の弁別はできない（Pascalis, Haan & Nelson, 2002）。このように、ヒトは発達の中で、よく見る刺激に対する感度を高め、そうでない刺激に対しては感度を下げていると考えられており、そのような発達に伴う変化は *perceptual narrowing* とよばれる（Lewkowicz & Ghazanfar, 2009）。外の世界に多く存在する刺激に選択的なメカニズムを作ったり、周辺に比べて目立つ刺激の処理を促進したり、逆に重要でない刺激の処理を抑制したりすること

で、限られた資源を有効に使っていると考えられる。このように、外の世界の統計的性質についての事前情報を「外の世界についての知識」として用いて、視覚システムは視覚情報の処理を行い、効率的に視覚世界の構築を行っている。

視覚情報と知識を用いた視覚世界の構築は、「そこに何があるのか」という意識的な体験（本論文では「視覚的気づき」と呼ぶ）の形成と大きく関わるが、その構築は無意識的な処理過程において行われている。そのため、外の世界についての知識は、一般的な意味での知識とは違って、無意識的な視覚情報の処理過程において利用されているため、普段私たちの意識にのぼることはない。つまりそのような知識は、私たちが意識の上で知っているかに関わらず、視覚システムが無意識的・自動的に利用しているものである。視覚システムが「視覚情報」をどのように処理しているのか、その過程でどのような「知識」をどのように利用しているのか、その結果としてどのような視覚世界が構築されているのか、を知ることは、無意識的な処理過程を経て私たちの視覚的気づきがどのように形作られているのか、を知ることであり、「見るとはどういうことか」を知ることである（図2）。

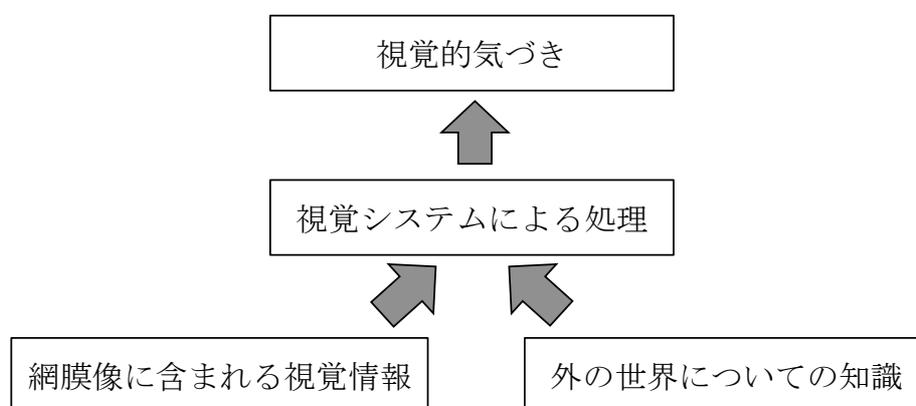


図2：視覚処理の模式図

視覚情報と知識を利用して、視覚システムによって視覚的気づきが形成される。

1. 2 視覚処理過程における役割分担

視覚システムが行う視覚情報の処理には、階層性があることが知られている (Van Essen, Anderson & Felleman, 1992)。眼に入ってきた光は、網膜の視細胞において電気信号に変換され、網膜神経節細胞、視床の外側膝状体を経て、大脳皮質の後頭葉にある第一次視覚野 (V1 野) に送られる。さらにそこから、より高次の視覚野における処理を経て、視覚的気づきが形成される。そのような低次から高次に至る過程において、様々な視覚に関わる処理を行うのが神経細胞である。それぞれの神経細胞は、視野内の全ての刺激を処理しているわけではなく、ある限られた領域内の刺激のみを処理している。そのような「ある神経細胞が処理を担当する視野内の領域」を、神経細胞の「受容野」と呼ぶ。また、受容野内にある刺激全てに反応するわけでもなく、ある限られた刺激にのみ反応する。そのような「ある神経細胞がどのような刺激に対してよく応答するのか」を、神経細胞の「刺激選択性」と呼ぶ。すなわち、神経細胞は視野内のどの位置にどのような刺激があるのかという情報を伝える。受容野内に適切な刺激があれば、その情報を次の処理段階に伝えるし、なければ応答しない。このような神経細胞のふるまいは、入力に応じて出力をする「フィルター」として考えることもできる (藤田, 2013)。そして一般に、低次の処理段階においては、神経細胞は比較的小さな受容野を持ち、単純な視覚特徴 (方位など) に選択性を持つ。それに対して、高次の処理段階においては、比較的大きな受容野を持ち、複雑な刺激 (顔や建物など) に選択性を持つ (Rousset, Thorpe & Thorpe, 2004)。このような処理の階層性は、入力された情報を局所的な特徴に分解して

処理し、その後でそれらを統合していくことで再び1つの視覚世界として構築していくことを表しており、視覚処理過程における大きな特徴の1つである。

大脳皮質の視覚処理過程においては、神経細胞がどのような刺激選択性を持つのかという特性の違いや、また機能解剖学的な部位の違いに関して、大きく2つに分かれた処理経路があると考えられている（図3）（Goodale & Milner, 1992）。1つは「それが何であるのか」という物体認識に関わる処理経路である。これは後頭葉のV1野から側頭葉に至る腹側経路であり、what経路とも呼ばれる。もう1つは「どこにあるのか」という空間配置や、それに基づいた行動に関わる処理経路である。これは後頭葉のV1野から頭頂葉に至る背側経路であり、where経路とも呼ばれる。このうち、視覚的気づきにより深く関わるのは腹側経路だと考えられている（Fang & He, 2005; Goodale & Milner, 1992）。そのため、私たちの視覚的気づきがどのように形作られているのかを知る上では、物体認識に関わる処理を調べるのが1つの有用なアプローチであると考えられる。

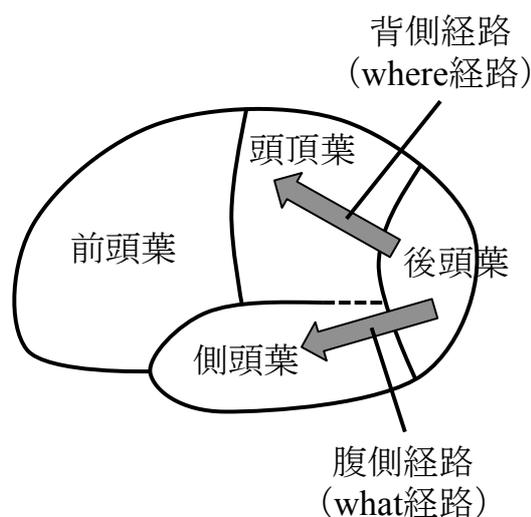


図3：大脳皮質における2つの視覚処理経路
後頭葉から側頭葉に至る「それが何であるのか」に関わる腹側経路と、後頭葉から頭頂葉に至る「どこにあるのか」や行動に関わる背側経路がある。

物体認識に関わる処理過程において、低次の段階で検出される視覚特徴の1つが、縦・横・斜めといった「方位」である。V1野には、刺激の方位に選択性を持つ神経細胞が多く存在することが知られている (Hubel & Wiesel, 1962; 1968)。また、V1野の神経細胞の受容野は比較的小さく、局所的な方位の処理を行っていると考えられる (Rousselle, Thorpe & Thorpe, 2004)。このような局所的な方位の情報は、その後の処理過程において、方位の組み合わせで表現できる角度や、複数の方位を繋いで形成される輪郭や形の処理に利用される (Loffler, 2008)。そしてそのような形の情報に色などの情報が加わり、より高次の処理段階では「それが何であるのか」という物体の認識と大きく関わる処理が行われる (Kobatake & Tanaka, 1994)。このような階層処理を経て、物体の認識は行われている。つまり方位は、物体認識の最も基礎になる視覚特徴の1つであるといえる。そのため、方位がどのように処理されているのかを明らかにすることは、物体認識の第一段階を明らかにすることである。そこで本論文では、方位を持った刺激（方位刺激）の処理に焦点を当てる。

1. 3 方位刺激に関わる視覚処理

V1野における方位に選択的な神経細胞には、いくつかの種類がある。線分のような単純な刺激を用いて、方位に選択性を持つそれぞれの神経細胞が、受容野内に存在するどのような方位刺激によく応答するのかを調べた結果から、V1野の方位選択性神経細胞には大きく3つの種類があると言われている (Hubel & Wiesel, 1962; 1965; 1968)。まず「単純型細胞」は、受容野内の特定の位置に、特

定の方位を持った明るい線分を呈示するとよく応答する、といった応答様式を示す (図 4 a)。しかし、その線分が異なる方位を持っていたり (図 4 b)、同じ方位だが受容野内での位置が異なっていたりすると (図 4 c) 応答しないため、方位選択性だけでなく、受容野内での位置選択性も持っているような神経細胞だといえる。次に「複雑型細胞」は、特定の方位を持った線分であれば、受容野内のどの位置に呈示されても応答する (図 4 a, c)。ただし、方位が異なっている場合には応答しない (図 4 b) ため、方位選択性を持った神経細胞だといえる。そして「超複雑型細胞」は、ある特定の方位を持った上で、受容野内外の境界位置に端点があるような線分に対してよく応答する (図 4 d)。同じ方位を持っていても、しかるべき位置に刺激の端点がなく刺激が受容野外まではみ出ているような条件ではあまり応答しないため (図 4 a)、方位選択性だけでなく、刺激の長さにも選択性を持っているような神経細胞だといえる。このように V1 野には、様々な選択性を持った神経細胞が存在している。また、視野内の同じ位置に受容野を持ち、異なる方位や空間周波数、位相に選択的な細胞が存在しており、逆に、同じ方位や空間周波数、位相に選択的で、視野内の異なる位置に受容野を持つ細胞も存在している。これらの、視野内の様々な位置に受容野を持ち、様々な刺激選択性を持つ神経細胞の応答によって、視野内のどの位置にどのような特性の刺激があるのかが V1 野において検出されていると考えられている。

方位刺激として、線分に加えて実験でよく用いられるのが、縞刺激である。縞刺激としては、図 5 a のような正弦波に基づいて刺激の輝度が変化するグレー

ティングや、図5bのようにグレーティングを2次元ガウス窓で空間的にぼかして切り取ったガボールパッチがよく用いられる。これらの縞刺激は、無限に続く波をもとにして作られているので、方位だけでなく、空間周波数や位相といったパラメータも定義することができ、またそれぞれのパラメータを独立に操作することができる。そのため、それぞれのパラメータを操作した刺激を用いた時の視覚システムの応答を調べることで、視覚処理過程について詳細に検討することができる。

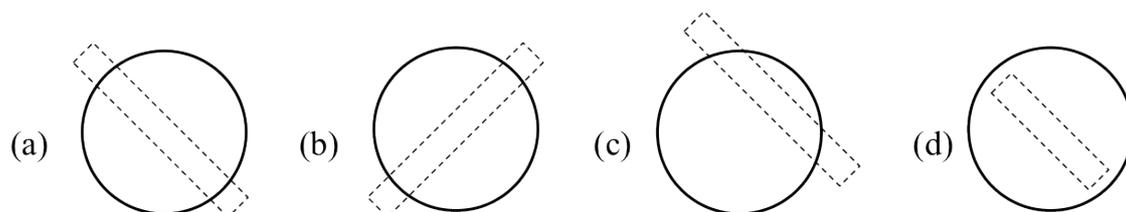


図4：V1野の方位選択性神経細胞の受容野と適刺激の模式図

(a) 単純型細胞、複雑型細胞は、選択的な方位を持った線分が呈示されると活動する。(b) 選択的でない方位を持った線分が呈示されても活動しない。(c) 単純型細胞は、受容野内での位置に選択性を持つが、複雑型細胞は持たない。(d) 超複雑型細胞は、受容野内外の境界に端点があり、かつ特定の方位を持った線分に対してよく応答する。

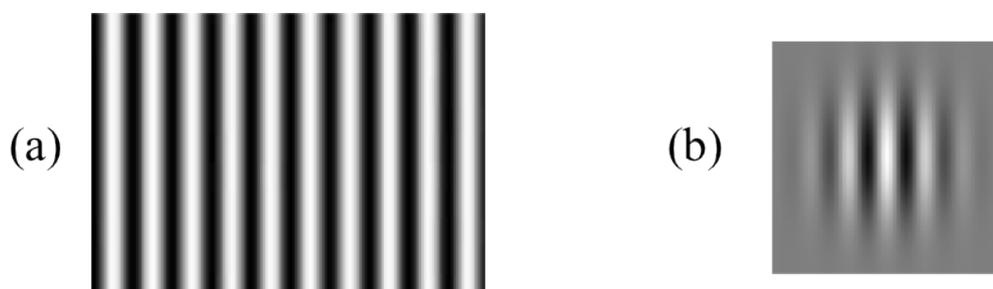


図5：縞刺激の例

(a) グレーティング。(b) ガボールパッチ。

また、縞刺激については、刺激の検出に大きく関わるコントラストというパラメータも定義することができる。コントラストの代表的な定義には、マイケルソンコントラストという、縞刺激の振幅と平均輝度の比で定義されるものがある。ある縞刺激のコントラストを C 、振幅を A 、平均輝度を L_{mean} 、輝度の最大値を L_{max} 、輝度の最小値を L_{min} とすると

$$C = \frac{A}{L_{mean}} = \frac{L_{max} - L_{min}}{L_{max} + L_{min}} \quad \dots(1)$$

という式で表される。コントラストが十分に高ければ、縞刺激ははっきりと知覚される。それに対して、コントラストが下がっていくと、最終的には一様なパターンと同じことになる ($L_{max}=L_{min}$)。一様なパターンと縞刺激が弁別できる最小のコントラストの値を、その縞刺激のコントラスト検出閾と呼ぶ。本論文で、「方位刺激の検出閾」と呼ぶ時には、このコントラスト検出閾をさす。言い換えれば、方位刺激の検出閾は「刺激があるかないかがギリギリ分かるコントラスト」を表す。また、検出閾の逆数は「検出感度」として定義され、視覚システムがどのくらい刺激を検出する能力があるのか、という指標として用いられる。ただし、本論文では方位刺激の検出については、基本的に検出閾を用いていく。

方位刺激の主観的な見かけ上のコントラスト（見えのコントラスト）は、物理的なコントラストが高くなれば、一般的に高くなる。ただし、物理的なコントラストが一定でも、見えのコントラストは必ずしも一意に決まるわけではなく、方位刺激そのもののパラメータや、同時に呈示された他の刺激によって変化しうる。同様に、方位刺激の検出閾も、方位刺激そのもののパラメータや、

周辺にどのような刺激があるのか、といったことの影響を受けて、様々に変化することが知られている。そのため、どのような条件で見えのコントラストや検出閾が変化するかを調べることで、視覚処理過程の特性や、ひいては神経細胞のふるまいをうかがい知ることができる。

まず、方位刺激の検出閾は、刺激そのもののパラメータによって変化する。たとえば、方位刺激の空間周波数を操作して検出閾を調べると、ある程度以上の網膜照度があれば、特定の空間周波数付近の時に検出閾が最も低くなり、それよりも空間周波数が低くても高くても検出閾が高くなる (Van Nes & Bouman, 1967)。また、方位刺激の方位を操作して検出閾を調べると、刺激が縦や横の方位を持つ時に比べて、斜めの方位を持つ時に検出閾が高くなることが知られている (Appelle, 1972; Thomas & Shimamura, 1975)。このように斜めの方位が検出しにくいことは、傾き効果 (oblique effect) と呼ばれており、斜めの方位に選択性を持つ神経細胞が相対的に少ないこととの関係が指摘されている (Matthew, Peterson & Freeman, 2003)。

また、空間的に重ねて呈示された他の方位刺激 (ペDESTAL) によっても、課題として検出するべき方位刺激 (ターゲット) の検出閾は変化する。まず、ペDESTALとターゲットが同じ方位、空間周波数を持っている条件で、ペDESTALのコントラストを横軸に、ターゲットの検出閾を縦軸にとると、ペDESTALのコントラストが0から大きくなるにつれて、初めはターゲットの検出閾が低くなる (促進効果) が、ある程度のコントラストより大きくなると、検出閾が高くなる (抑制効果) という、ひしゃくのような形の関数 (dipper function)

となることが知られている（図6）（Leage & Foley, 1980）。これは、ペDESTALのコントラストが検出閾より低い時には、ターゲットとペDESTALのコントラストの閾下加算が行われ、ターゲットが検出しやすくなるのに対し、ペDESTALのコントラストが一定以上大きくなると、ペDESTALからターゲットを分離するのが困難になり、結果として検出閾が高くなるためではないかと考えられている。また、ペDESTALとターゲットの方位が異なると、方位が同じ時に比べて検出閾が高くなることが知られている（Kulikowski, Abadi & King-Smith, 1973; Thomas & Shimamura, 1975）。これは、同じ位置に受容野を持ち、異なる方位に選択性を持つ神経細胞同士が、お互いの活動を抑制することが関係していると考えられる（Carandini, Heeger & Movshon, 1997; Heeger, 1992, 1993）。

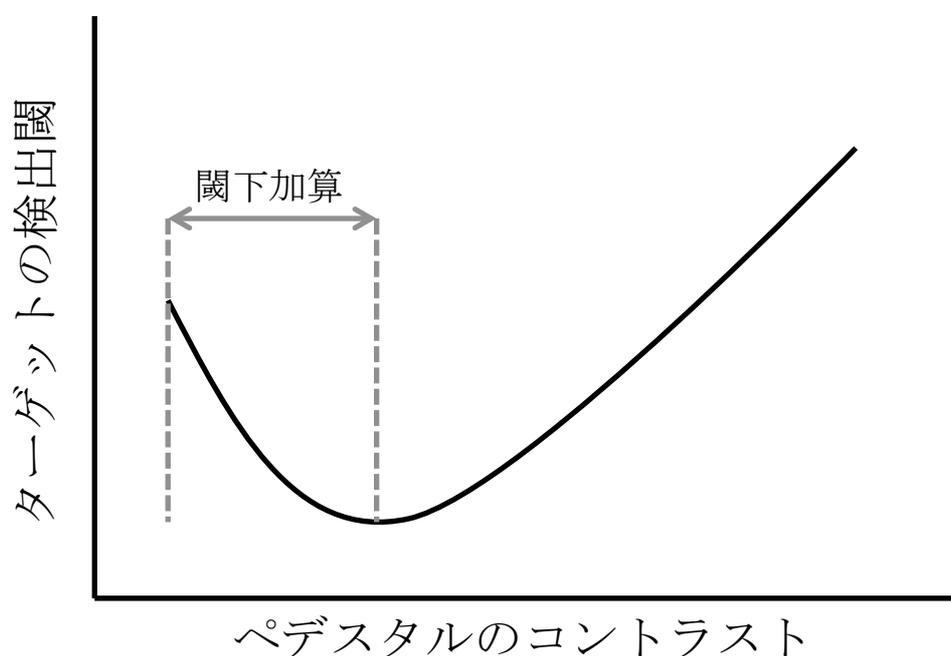


図6：ペDESTALのコントラストとターゲットの検出閾の関係
ペDESTALのコントラストが0から大きくなると、始めはターゲットの検出閾が下がる（閾下加算）。しかし、ある程度以上ペDESTALのコントラストが大きくなると、その後は検出閾が高くなる。

そして、空間的に重なっていない他の方位刺激によっても、ターゲットの見えるコントラストや検出閾は変化する。典型的には、ある方位を持ったターゲットを囲むように同じ方位を持った刺激を呈示すると、ターゲットを単独で呈示した時に比べて、ターゲットの見えるコントラストが低くなったり、検出閾が高くなったりすることが知られている（図 7 a, b）（Ejima & Takahashi, 1983, 1985; McCourt, 1982）。このように、周辺の刺激によってターゲットのコントラスト知覚が抑制的に変化する現象は、周辺抑制と呼ばれる。周辺抑制の効果は、ターゲットと周辺の刺激の方位、空間周波数が一致している時に最も強くなる（Cannon & Fullenkamp, 1991）が、位相には依存しない（Xing & Heeger, 2001）。またターゲットのコントラストに比べて周辺の刺激のコントラストが高い時に特に抑制が起こることが知られている（Xing & Heeger, 2001）。

このような周辺抑制は、知覚のレベルだけでなく、神経細胞の活動においても存在しており、特に V1 野の神経細胞の多くはそのような特性を示すことが神経生理学で示されてきた（Series, Lorenceau & Fregnac, 2003）。ターゲット（図 7 a）が呈示された領域に受容野を持つ神経細胞の活動を記録すると、周辺の刺激だけ（図 7 c）を呈示してもその神経細胞は活動しないが、ターゲットと周辺の刺激が同時に呈示される（図 7 b）とその神経細胞の活動が抑制される（Blakemore & Tobin, 1972; DeAngelis, Freeman & Ohzawa, 1994; Li & Li, 1994; Levitt & Lund, 1997; Maffei & Fiorentini, 1976; Nelson & Frost, 1978）。このような神経活動の抑制は、ターゲットと周辺の刺激の方位や空間周波数が一致している時に強く起こり、位相には依存しない（DeAngelis et al., 1994; Li & Li, 1994;

Levitt & Lund, 1997)。周辺の刺激の影響は抑制だけではなく、ターゲットと周辺の刺激の方位が直交する場合（図7d）には、ターゲットが単独で呈示された時に比べて神経細胞の活動が促進することもあることが示されている（Sillito, Grleve, Jones, Cudeiro & Davis, 1995; Sillito & Jones, 1996)。また、そのような周辺の刺激による神経活動の変化は、縞刺激ではなく線分を用いても起こることが示されている（図8）（Knierim & Van Essen, 1992)。

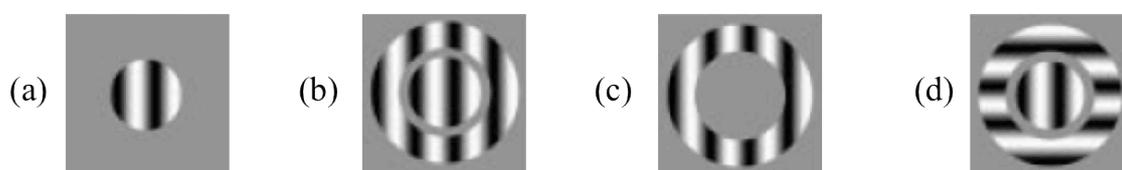


図7：周辺抑制の刺激付置の例

(a) ターゲットのみ。(b) ターゲットと、ターゲットと同じ方位を持った周辺の刺激。(c) 周辺の刺激のみ。(d) ターゲットと、ターゲットと直交する方位を持った周辺の刺激。(Cavanaugh, Bair & Movshon, 2002a, b より転載)

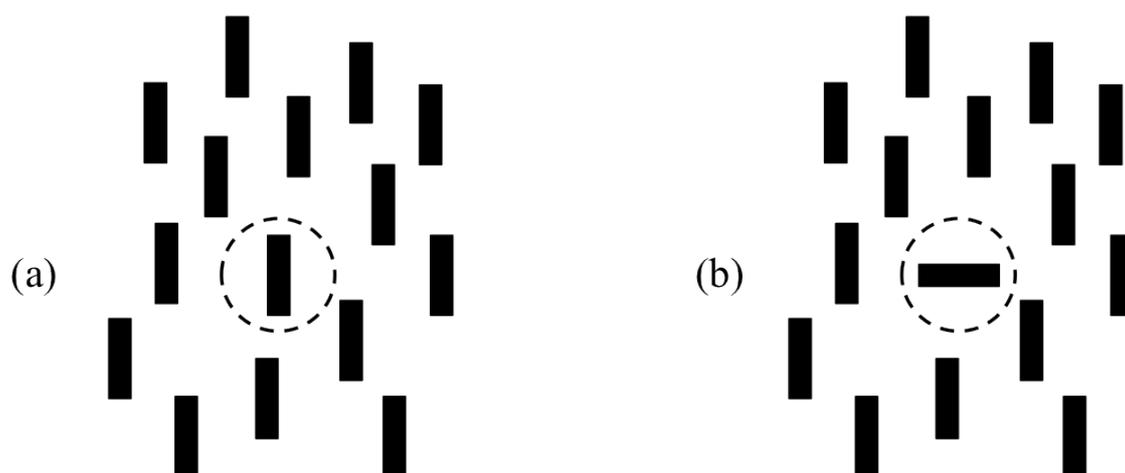


図8：線分の刺激における周辺の刺激との関わりの例

点線の円に囲まれた線分をターゲットとする。(a) ターゲットと周辺の刺激の方位が同じ場合、ターゲットに対する神経応答は低下する。(b) ターゲットと周辺の刺激の方位が直交する場合、ターゲットに対する神経応答は増加する。

このような相互作用は、それ単独ではある神経細胞を活動させないような、当該の神経細胞の受容野外に呈示された刺激が、受容野内に呈示された刺激と同時に存在すると、神経細胞の活動が変化するを示しており、異なる位置に受容野を持つ神経細胞間の相互作用が関係していると考えられている (e.g. Blakemore, Carpenter & Georgeson, 1970; Blakemore & Tobin, 1972; McIlwain, 1964; Tolhurst & Thompson, 1975)。つまり、個々の神経細胞はそれぞれが独立に受容野内の刺激だけを処理しているわけではなく、周辺の神経細胞と結びついて視覚処理を行っていると考えられ、その相互作用が知覚における周辺の刺激の影響とも関係していると考えられる。そのように、周辺の刺激によってある刺激の知覚が変化すること、あるいはある刺激に対する神経活動が変化することを、本論文では文脈効果と呼ぶ。文脈効果は、視覚処理過程において、どのような相互作用が起こっているのかを示すものであり、視覚処理過程における重要な特性の1つである (Albright & Stoner, 2002)。受容野が小さく、視野内のごく限られた一部分の視覚情報しか処理しないような V1 野の神経細胞における相互作用は、局所的な方位の情報を繋ぐような処理に相当する。小さい受容野を超えた情報が処理されることで、より広い範囲を処理する高次の視覚野に有用な情報を送ることができるため、階層的な視覚処理過程において、方位刺激の文脈効果は重要な役割を果たしていると考えられる (Allman, Miezin & McGuinness, 1985; Series et al., 2003; Spillmann, Dresch-Langley & Tseng, 2015)。

方位刺激に関する文脈効果の1つである周辺抑制には、刺激の持つ方位やその呈示位置が重要である。神経活動の上でも知覚の上でも、同じ方位を持った

刺激間で特に周辺抑制の効果は大きいと言われている (Cannon & Fullenkamp, 1991; DeAngelis et al., 1994; Li & Li, 1994; Levitt & Lund, 1997)。また、ターゲットの方位の延長線上に周辺の刺激があると、そうでない場合に比べて神経活動の変化が大きくなることも分かっている (Freeman, Ohzawa & Walker, 2001; Walker, Ohzawa & Freeman, 1999)。つまり、同じ方位に選択性を持ち、かつ、受容野の位置が方位の延長線上に並んでいるような神経細胞間で、よく結びつきが起きていると考えられる (Stemmler, Usher & Niebur, 1995)。これらのことは、方位刺激の間、あるいはそれぞれに選択的な神経細胞の間の結びつきは、ある程度の選択性を持って生じていることを示している (Series et al., 2003)。

どのような方位刺激間、あるいは方位選択性神経細胞間で相互作用が生じるのか、また、その相互作用が促進なのか抑制なのか、といったことには、「外の世界についての知識」が大きく関わっている (1. 1 節)。ある方位刺激を周辺の方位刺激と繋ぐ処理は視覚にとって重要であるが、あらゆる刺激間を繋ぐのは、実質的に不可能である。そのため、外の世界に多い刺激を処理できるように結びつきを作ったり、視覚にとって重要な目立つ刺激の処理を促進したり、あるいは視覚処理を効率化するために不要な情報の処理を抑制したり、といった形で方位刺激の文脈効果が生じることが考えられる。たとえば図 7b や図 8a のように、ターゲットと同じ方位を周辺の刺激が持っているとき、ターゲットに対する神経活動が抑制される (DeAngelis, Freeman & Ohzawa, 1994; Knierim & Van Essen, 1992; Li & Li, 1994; Levitt & Lund, 1997)。これは、ターゲットと周辺の刺激の特徴が同じなので、これらが 1 つのまとまりを持ったテクスチャとし

てみなされ、効率的にまとめて処理されるために個々の刺激に対する応答が抑制されるためではないかと考えられている (Knierim & Van Essen, 1992)。それに対して、図 7 d や図 8 b のように、周辺の刺激がターゲットと直交する方位を持っていると、ターゲットに対する神経活動が促進されうる (Knierim & Van Essen, 1992; Sillito et al., 1995; Sillito & Jones, 1996)。これは、ターゲットと周辺の刺激が異なるため、ターゲットが周辺の刺激とは別の目立つ刺激とみなされ、周辺の刺激が構成する背景と分離して処理される、すなわち図地分離が行われるために、促進が起こるのではないかと考えられている (Knierim & Van Essen, 1992; Lamme, 1995)。このように、外の世界を知覚する上での重要性が、どのような文脈効果が起こるのかに関わっていると考えられる。そしてそのことは、外の世界についての「知識」が「視覚情報」の処理に関わることの、1つの例である。

方位刺激の処理においては、外の世界についての知識が他にも用いられている、すなわち外の世界に合わせた処理が行われていると考えられている。自然画像を用いた研究から、V1野において、視野内の様々な位置に受容野を持ち、様々な方位や空間周波数や位相に選択性を持った神経細胞が存在することは、入力された視覚情報の冗長性を減らしてから、より高次の視覚野に情報を送ることができる効率的な表現である可能性が示された (Olshausen & Field, 1996)。また、縦や横の方位を持った刺激に比べて、斜めの方位を持った刺激が検出しにくい傾き効果 (Appelle, 1972; Thomas & Shimamura, 1975) についても、自然画像中には斜めの方位が相対的に少なく (Dragoi, Turcu & Sur, 2001)、斜めの方位

に選択性を持つ神経細胞も相対的に少ないことから (Matthew et al., 2003)、外の世界に多い方位が相対的に優先して処理されていることが1つの要因ではないかと考えられている。これは、外の世界に多いものをより効率的に処理できるように、神経的な実装が外の世界に合わせられていることの1つの例だといえる。方位刺激を処理する上で、外の世界がどうなっているのかは、1つの重要な要素なのである。

では、「それが何であるのか」という物体の知覚に重要であり、その第一段階である方位刺激の処理に関わり、かつ外の世界に多い特徴とはどのようなものだろうか。その1つが、「同一線性 (collinearity)」である。同一線性とは、方位が一直線上に並んでいることであり、局所的な方位と全体としての方位が一致している、と表現することもできる。つまり、局所的にある方位を持った刺激があった時に、その方位の方向の延長線上に同じ方位を持った刺激があれば、同一線性を持った刺激が存在する、ということになる。それぞれの物体を他のものから切り分ける上で、物体の輪郭は重要な情報である。そして輪郭の検出には、同一線性が重要である (図9) (Field, Hayes & Hess, 1993; Hess & Field, 1999)。また、同一線性を持った刺激は自然画像中に多く、輪郭と関係していると言われている (Geisler, Perry, Super & Gallogly, 2001; Kaschube, Wolf, Geisel & Lowel, 2001)。すなわち、物体認識に関わる視覚処理過程において、同一線性を持った刺激を検出することは、非常に重要な処理の1つだといえる (Loffler, 2008)。そして、周辺の刺激が同一線性を持つ時、局所的な方位の検出が促進される現象が知られている。それが、同一線促進効果である。

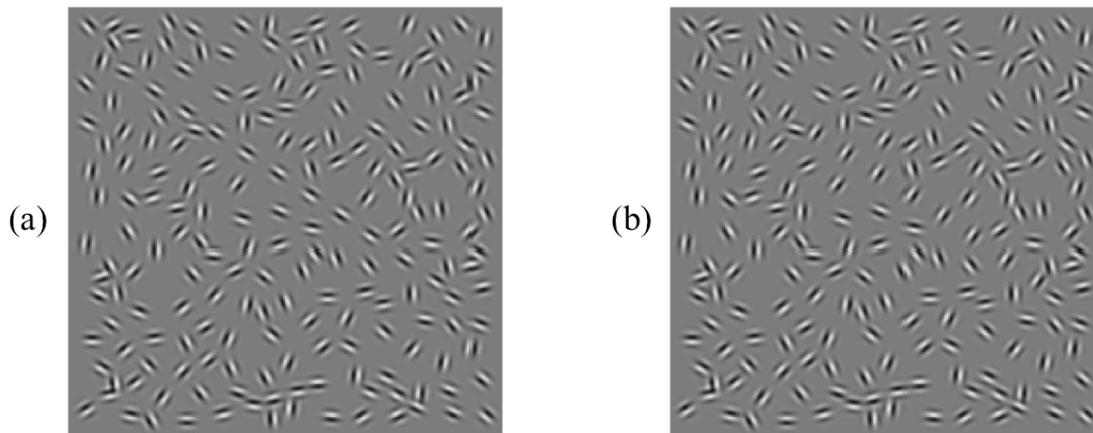


図9：同一線性と輪郭の検出の関係

画像中から、ひと繋りの輪郭を検出する課題において、aのように輪郭を形成する刺激の並びと個々の刺激の持つ方位が一致している（同一線性を持つ）と、輪郭の検出が容易であるが、bのように全体の並びと個々の方位が直交していると、輪郭の検出がしにくくなる。（Hess & Field, 1999 より転載）

同一線促進効果（Collinear Facilitation 効果：以下、CF 効果と記述する）とは、図10のように、上下に高いコントラストを持った縦縞（以下、フランカーと呼ぶ）があると、その間に呈示された低いコントラストの縦縞（以下、ターゲットと呼ぶ）の検出閾が下がる、すなわち検出しやすくなるというような現象である（Polat & Sagi, 1993）。この現象には、フランカーとターゲットの方位が同一線性を持っていることが重要である（Polat & Sagi, 1994a）。すなわち、周辺に同一線性を持った刺激があると、局所的な方位刺激の検出が促進されるような現象であり、文脈効果によって方位刺激を周辺と繋ぐような処理が関係していると考えられている（Series et al., 2003）。同一線性は物体認識の処理に大きく関わっているが、この現象は、物体認識の第一段階である方位刺激の検出において、外の世界に同一線性が多いという知識が利用されていることを示す現象である。そのため、CF 効果は、視覚システムがどのように「知識」

を用いて「視覚情報」の処理を行い、物体の認識を行っているのかを調べる上で、その基盤となる部分に関わる現象であり、非常に有用な現象であると考えられる。そこで本論文では、この CF 効果についての研究を行い、物体認識に関わる視覚処理、ひいては私たちの視覚的気づきがどのように形成されているのか、にアプローチする。

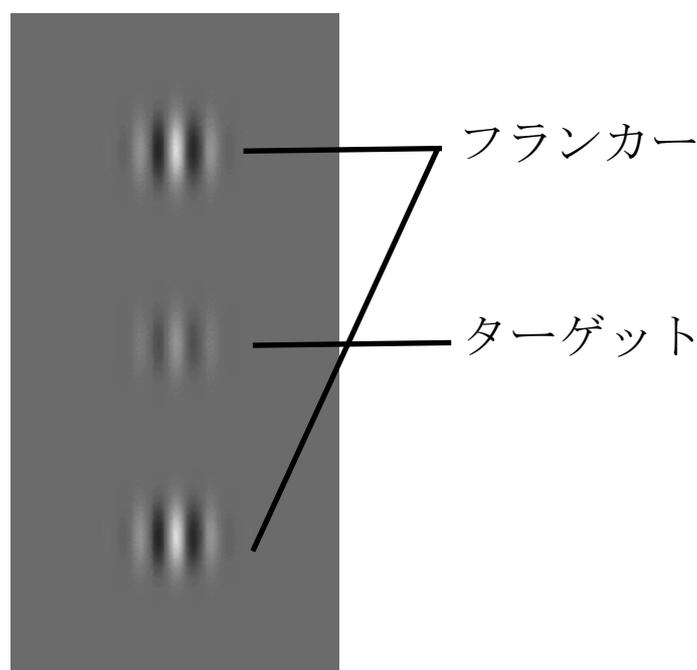


図 10 : CF 効果の刺激付置の例

上下に高いコントラストの縦縞（フランカー）が呈示されると、中心に呈示された低いコントラストの縦縞（ターゲット）が検出しやすくなる。(Polat & Sagi, 1993 より転載)

1. 4 同一線促進効果

1. 4. 1 同一線促進効果に関する心理物理学的知見

CF 効果には、フランカーとターゲットがそれぞれ持つ方位と、刺激の空間的な並びが重要である。刺激にガボールパッチを用いて、縦の方位を持ったター

ゲットの上下にフランカーを呈示する時、フランカーが縦の方位 (0°) を持っているとき CF 効果が起こるが、縦から 15° 傾くと効果量がかなり小さくなり、 30° 以上傾くと起こらなくなることが示されている (Polat & Sagi, 1993)。また、フランカーとターゲットの並び方 (グローバルな方位) と、それぞれの刺激が持つ方位 (ローカルな方位) を操作した実験では、グローバルな方位とローカルな方位が一致している時に、最も CF 効果が強く起こることが示された (図 1 1) (Polat & Sagi, 1994a)。すなわち、フランカーとターゲットが縦に並んでいるならば、それぞれが縦の方位を持つとき CF 効果が起こる。グローバルな方位とローカルな方位がともに横の場合や斜めの場合にも起こるが、縦の条件に比べると CF 効果が小さくなる (Polat & Sagi, 1994a)。このようにフランカーとターゲットの方位が一直線上に並んでいる時に起こるということが、CF 効果の最も重要な特性の 1 つである。

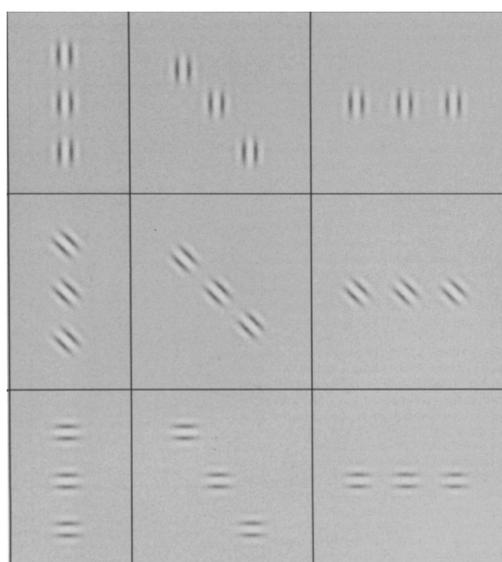


図 1 1 : 刺激の並びと方位の関係

左上、中央、右下のように、刺激の並びと個々の方位が一致している、すなわちフランカーとターゲットが同一線性を持っているとき、CF 効果が強く起こる。(Polat & Sagi, 1994a より転載)

また、ターゲットとフランカーの間の距離も CF 効果に影響する (Polat & Sagi, 1993; Polat & Sagi, 1994a)。刺激間距離が近く、ターゲットとフランカーが重なるような条件では、ターゲットの検出は抑制される。適切に離れていると CF 効果が強く起こり、距離が離れるにつれて CF 効果は弱くなっていく。この刺激間距離に応じた CF 効果の変化は、刺激の波長 (λ 、空間周波数の逆数) に依存している。刺激の絶対的な波長に関わらず、刺激間距離が $2 \sim 3 \lambda$ の時に、CF 効果は最大になることが示されている (Polat & Sagi, 1993; Polat & Sagi, 1994a)。波長が長くなると刺激間の絶対的な距離も長くなるが、それには影響されず、あくまで刺激の波長単位で、CF 効果が起こる距離は決まっていると考えられている。

ここまでで紹介した CF 効果の研究はガボールパッチを用いたものであるが、ターゲットやフランカーにドットや線分を用いても、検出閾の変化は起こる。ターゲットがドットでフランカーが線分の場合 (Dresp, 1993; Morgan & Dresp, 1995)、ターゲットが線分でフランカーがドットの場合 (Yu & Levi, 1997b)、ターゲットもフランカーも線分の場合 (Kapadia, Ito, Gilbert & Westheimer, 1995) のいずれであっても、線分の持つ方位の延長線上にターゲットもフランカーも呈示されれば、すなわち刺激が同一線性を持っていれば、ターゲットの検出閾が下がることが示された。そのため、縞刺激に特有の現象ではなく、方位を持った刺激であれば起こりうる効果だと考えられる。

このように CF 効果には、刺激の方位と位置関係が非常に重要であるが、それ以外にも様々な視覚特徴に選択的であることが知られている。まず、CF 効果は

刺激の空間周波数に選択的であり、ターゲットとフランカーの空間周波数が異なると CF 効果が起こらなくなる (Polat & Sagi, 1993; Tanaka & Sagi, 1998)。

また、ターゲットとフランカーの空間周波数が同じ場合には、空間周波数が低い時よりも高い時の方が CF 効果は強くなる (Polat, 2009)。縞刺激の位相については、ターゲットとフランカーの空間的な位相が 180° 異なると、CF 効果が起こらなくなるという報告 (Huang, Mullen & Hess, 2007; Tanaka & Sagi, 1998; Williams & Hess, 1998) がある。一方で、ターゲットとフランカーの距離がある程度遠ければ、ターゲットとフランカーの位相が異なっても弱い CF 効果が起こるとい報告もある (Solomon, Watson & Morgan, 1999; Zenger & Sagi, 1996)。

ドットや線分を用いた実験でも同様に、ターゲットとフランカーの輝度の極性が異なる時、CF 効果が起こらないという研究 (Dresp, 1993; Morgan & Dresp, 1995) もあれば、刺激間距離が遠ければ起こるとい研究 (Yu & Levi, 1997b) もある。このように、CF 効果の位相・極性選択性についての議論に決着はついていない (Loffler, 2008)。

刺激のコントラストについては、フランカーのコントラストが閾値付近であるくらい低くても、閾値より十分に高くても、CF 効果の効果量は変化しないと言われている (Polat, 1999; Polat & Sagi, 1993)。

一方で、ターゲットのコントラストについては、コントラストが閾値付近の時にしか CF 効果は起こらないと報告されている (Chen & Tyler, 2002; Huang & Hess, 2007)。

また、輝度コントラストで定義される縞刺激ではなく、等輝度で色コントラストを持つフランカーとターゲットを用いた場合には、ターゲットとフランカーの色が同じ (赤緑または青黄) 時のみ CF 効果が起

こることが示されており、色にも選択的だと考えられている (Huang et al., 2007)。このように心理学実験において、CF 効果は比較的低次の視覚特徴に選択的であることが示されており、視覚処理過程の初期の段階で起こることが示唆されている。

一方で、CF 効果には比較的高次の処理過程が関わることも示されている。たとえば CF 効果には、同一線性を持つフランカーに注意を向けることが重要だという報告がある (Freeman, Sagi & Driver, 2001)。これは、そのようなフランカーに注意を向けると、フランカーとターゲットの間の促進的な結びつきが強められ、結果として CF 効果が強くなるためであると考えられている (Freeman, Driver, Sagi & Zhaoping, 2003)。また、フランカーとターゲットの間の促進的な結びつきは、知覚学習によっても強まると考えられている。フランカーを呈示してターゲットの検出を行う、という課題を何度も繰り返すと、そのような知覚学習を行う前よりも CF 効果の効果量が大きくなるだけでなく、ターゲットとフランカーの間の距離が知覚学習を行う前には CF 効果が起こらなかったほど遠い 12λ であっても、CF 効果が起こるようになることが示されている (Polat & Sagi, 1994b)。さらに、フランカーが呈示されるとターゲットの検出閾が下がるのは、ターゲットが単独で呈示された時に比べて、ターゲットが「いつ」「どこに」出るのかがはっきりする、すなわちターゲットの呈示の時空間的な不確かさが減少することも 1 つの要因だと考えられている (Petrov, Verghese & McKee, 2006)。一般的に、刺激の呈示の不確かさが低くなると、コントラスト検出課題の成績がよくなることが知られており (Pelli, 1985)、CF 効果の効

果量の一部は、この時空間的な不確かさの減少で説明できるという報告がある (Petrov et al., 2006)。このように、注意や学習、不確かさといった、比較的高次の処理段階と関係する要素も CF 効果に関わっていると考えられている。すなわち、心理物理学実験から、初期の段階と高次の段階それぞれが関わって、CF 効果が起こっていると考えられる (図 1 2)。

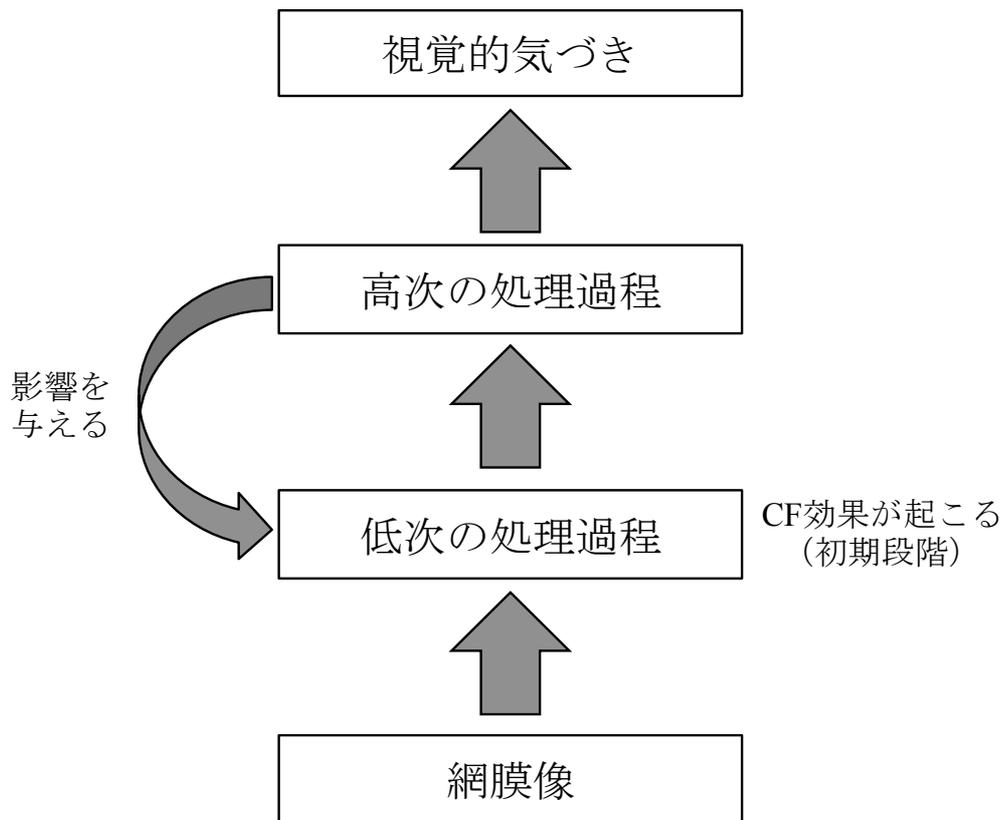


図 1 2 : 視覚処理の階層構造と CF 効果の関係
心理物理学実験の結果から、CF 効果は視覚処理過程の比較的初期の段階で起こることが示唆されている。一方で、高次の処理過程が CF 効果に影響を与えることも示唆されており、そのように低次の処理過程と高次の処理過程が協働して、方位の検出を促進していると考えられている。

1. 4. 2 同一線促進効果に関する神経生理学的知見

神経生理学の知見から、V1 野の方位選択性神経細胞において、同一線性を持

ったフランカーによる活動の促進が起こることが示されている。ターゲットとフランカーに線分を用いて、サルの V1 野の方位選択性神経細胞のうち、ターゲットの線分の位置に受容野を持つ神経細胞の発火頻度を調べた実験では、受容野外に呈示された線分は、それ単独では記録している神経細胞を活動させないが、そのような線分がターゲットの線分と同時に呈示されると、ターゲットの線分が単独で呈示された時よりも発火頻度が増すことが示された (Kapadia et al., 1995)。また、ターゲットとフランカーにガボールパッチを用いて、ネコの V1 野の方位選択性神経細胞の発火頻度を調べた実験でも同様に、それ単独では記録している神経細胞を活動させないフランカーがターゲットと同時に呈示されると、ターゲットが単独で呈示された場合に比べて発火頻度が増すことが示された (図 1 3) (Kasamatsu, Polat, Pettet & Norcia, 2001; Polat, Mizobe, Pettet, Kasamatsu & Norcia, 1998)。またこれらのネコの V1 野を調べた実験では、受容野外の刺激による活動の促進は、ターゲットが閾値付近のコントラストを持っている時にのみ起こり、ターゲットのコントラストが高くなると、逆に活動が抑制されることが示された (Kasamatsu et al., 2001; Polat et al., 1998)。このように閾値付近のみで促進が起こることは、ヒトの行動データと一致する結果である (Chen & Tyler, 2002; Huang & Hess, 2007)。また、ヒトの脳波を測定した実験でも、ターゲットと同一線性を持つフランカーが呈示されると脳波の振幅が大きくなることが示されている (Polat & Norcia, 1996)。このように、V1 野における方位選択性神経細胞の活動が、受容野外に呈示された同一線性を持つフランカーによって増加することが示されており、V1 野にお

る神経細胞間の何らかの相互作用が CF 効果に関与していることが考えられる。解剖学的にどのような相互作用の関与が考えられるかについては、1. 4. 3 項で詳しく述べる。

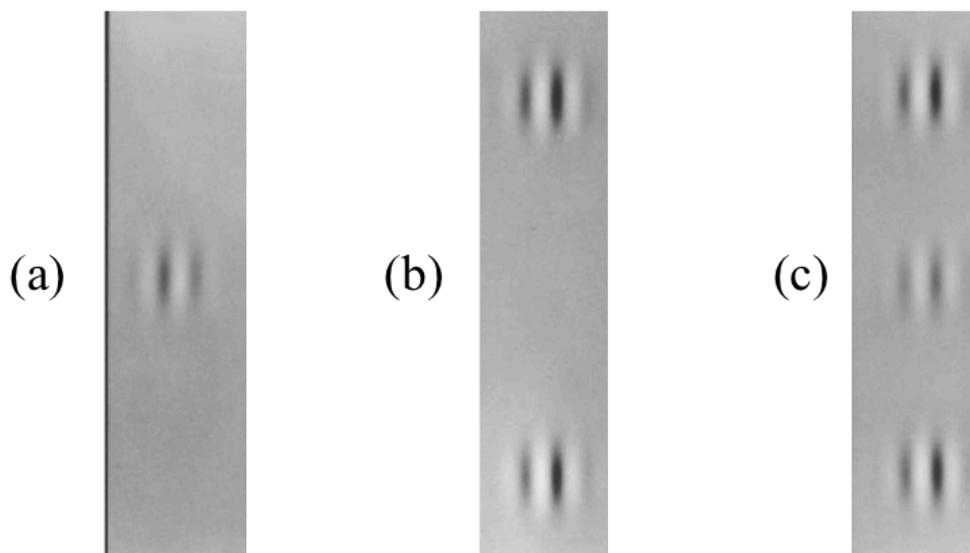


図 1 3 : CF 効果に関する神経生理学実験の刺激例

a のように単独で呈示されたターゲットの位置に受容野を持つ神経細胞の活動を記録する。b のようにフランカーだけを呈示しても、記録している神経細胞は活動しないが、c のようにターゲットとフランカーが同時に呈示されると、神経活動が促進されう。 (Polat, Mizobe, Pettet, Kasamatsu & Norcia, 1998 より転載)

また心理物理学実験において、弱視患者や統合失調症患者では、フランカーがあってもターゲットの検出閾はほとんど変化しない、すなわち CF 効果があまり起こらないことが示されている。(弱視 : Polat, Sagi & Norcia, 1997; Yu & Levi, 1997b、統合失調症 : Must, Janka, Benedek & Keri, 2004)。神経生理学実験から、CF 効果には V1 野における方位選択性神経細胞の相互作用が関係していると考えられることに基づいて、これらの疾患患者では、そのような神経細胞の結びつきが阻害されているのではないかと考えられている。

1. 4. 3 同一線促進効果のメカニズム

CF 効果は、ターゲットの方位の延長線上に、同じ方位を持ったフランカーがあると、ターゲットの検出が促進される現象である。そのような現象の背後にある生理学的・心理学的メカニズムは、どのようなものであろうか。

まず、1. 4. 2 項でも述べたように、CF 効果と同じ刺激布置を用いると、V1 野の方位選択性神経細胞の活動が増加することが、神経生理学において示されている (Kapadia et al., 1995; Kasamatsu et al., 2001; Polat et al., 1998)。そのため、同一線性を持ったフランカーによって、何らかの形で V1 野の方位選択性神経細胞の活動が変化することが、CF 効果に関与すると考えられている。

また、心理物理学実験から、刺激の形状が刺激の持つ方位と同じ方向に伸びていると、刺激が検出しやすくなることが示されている。図 1 4 a のように、刺激の伸びた方向と縞の持つ方位が同一線上にある刺激と、図 1 4 b のように、刺激の伸びた方向と縞の持つ方位が直交している刺激で検出閾を比較すると、図 1 4 a のように刺激の形と方位が一致している時に検出閾が低くなることが示された (Polat & Norcia, 1998; Polat & Tyler, 1999)。そのため、方位の検出に関わるメカニズムは同一線性を持った刺激に対してより感度が高い、すなわち、フィルターが同一線性の検出に適した構造を持っていることが考えられており、CF 効果が起こることと整合性があると考えられている。

では、V1 野の方位選択性神経細胞の活動の変化や、同一線性に感度の高いフィルター構造の背後には、生理学的あるいは心理学的に、どのようなメカニズムが考えられるだろうか。大きく分けて 3 つのメカニズムが提案されているが、

生理学的には、いずれのメカニズムにおいても、方位選択性神経細胞が視覚野において促進的な相互作用をすることが大きく関わっているのではないかと考えられている。そして心理学的には、そのような生理学的知見と整合性のあるような実験結果が得られており、フィルターのふるまいとして同じようなメカニズムが提案されている。

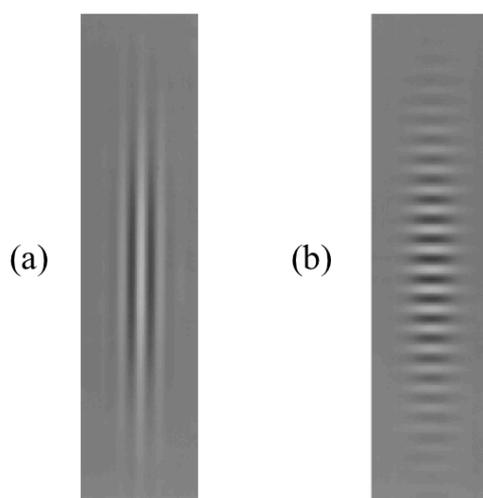


図 1 4 : 方位選択性フィルターの形状を調べた実験の刺激例

(a) 刺激の形状と、刺激の持つ方位が一致している刺激。(b) 刺激の形状と、刺激の持つ方位が直交している刺激。a のような刺激の方が、検出閾が低い。(Polat & Tyler, 1999 より転載)

ここで生理学的メカニズムを考える上で1つ重要なのが、神経細胞の「受容野」についてである。V1野の方位選択性神経細胞について調べた Hubel と Wiesel の研究では、記録している神経細胞が選択的に応答する方位の線分を用いて、それに対する応答の強さを刺激呈示位置や刺激サイズごとに調べ、受容野の大きさを測定した (Hubel & Wiesel, 1962)。これは、神経細胞の受容野としては最小単位としての大きさであり、古典的受容野 (classical receptive field: CRF) と呼ばれる (Angelucci & Bressloff, 2006; Angelucci & Bullier, 2003)。

ここまで言及してきた受容野とは、全てこの古典的受容野であった。それに対して、縞刺激に対する V1 野の方位選択性神経細胞の応答を記録すると、縞刺激のサイズが大きくなるにつれて、ある大きさまでは応答が大きくなるが、それ以上大きくなると徐々に応答が低下していくことを用いて、最も応答が大きくなった時の縞刺激のサイズを、その神経細胞の受容野、と呼ぶこともできる (Angelucci & Bressloff, 2006; Angelucci & Bullier, 2003; DeAngelis, Robson, Ohzawa & Freeman, 1992; DeAngelis et al., 1994)。また、そのようにして定義した受容野の大きさは、縞刺激のコントラストが低い時に、高い時よりも大きくなることが知られている (Sceniak, Ringach, Hawken & Shapley, 1999)。このような、低いコントラストの刺激が神経細胞内で加算されうる範囲を、本論文ではその神経細胞の非古典的受容野 (non-classical receptive field: nCRF) と定義する。すなわち本論文では、V1 野の方位選択性細胞には非常に小さな「古典的受容野」と、それよりは少し大きな「非古典的受容野」があるものとして扱う (図 1 5)。またこれ以降は、非古典的受容野も 1 つの受容野として扱い、「受容野外からの影響」を「ある神経細胞に対する、その非古典的受容野の外に呈示された刺激からの影響」と定義する。

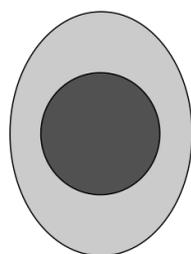


図 1 5 : 神経細胞の受容野の模式図

V1 野の方位選択性神経細胞には、非常に小さな「古典的受容野 (図の濃い灰色の領域)」と、それよりは少し大きな「非古典的受容野 (図の薄い灰色の部分を含んだ領域)」を定義できる。

1. 4. 3. 1 1つの受容野・フィルター内での非線形加算

CF効果のメカニズム候補の1つ目として、1つの非古典的受容野内での非線形加算が考えられる。非古典的受容野には、V1野内での方位選択性神経細胞間の相互作用が関与していると考えられている (Angelucci & Bressloff, 2006; Angelucci & Bullier, 2003)。そのような相互作用は、それぞれの神経細胞が選択的に応答する方位の延長線上に他の神経細胞の古典的受容野があるという関係をもった神経細胞間で起こりやすく、かつ同じ方位に選択的な神経細胞間で起こりやすいと言われている (Fitzpatrick, 1996, 2000; Stemmler et al., 1995; Walker et al., 1999)。すなわち、方位方向に伸びたような、同一線性に感度の高いフィルター構造の生理学的な基盤の1つだと考えることができる (Polat & Norcia, 1998; Polat & Tyler, 1999)。また、この非古典的受容野内の周辺部だけに刺激を呈示しても、閾下の入力しか得られないため、神経細胞は活動しない (図16a)。古典的受容野内に刺激を呈示した上で、非古典的受容野の周辺部にも刺激を呈示すると、古典的受容野内のみに刺激を呈示した場合に比べて神経活動が変化する (図16b)。つまり、非古典的受容野の周辺部は、神経活動を起こすのではなく、神経活動を変化させるような領域だということができる (Hirsch & Gilbert, 1991)。このことは、フランカーだけを呈示しても応答しない神経細胞の活動が、ターゲットとともにフランカーを呈示すると増加することと整合性がある (Kapadia et al., 1995; Kasamatsu et al., 2001; Polat et al., 1998)。これらのことから、非古典的受容野内でフランカーとターゲットが非線形に加算されることは、CF効果のメカニズムである可能性が考えられる。

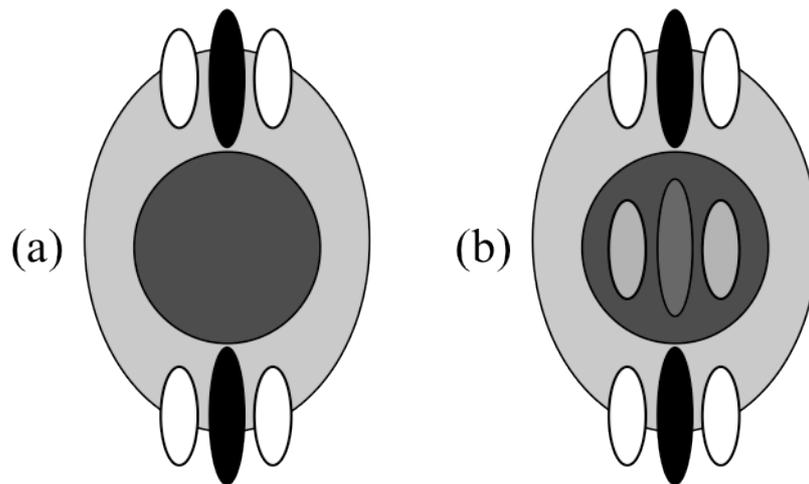


図 16 : 1つの非古典的受容野内での非線形加算の模式図
 濃い灰色の領域は古典的受容野であり、薄い灰色の領域を含むのが非古典的受容野である。どちらも、縦の方位に対して選択性を持つものとする。(a) 非古典的受容野の周辺部だけに刺激を呈示しても、神経細胞は活動しない。(b) 古典的受容野内に刺激を呈示した上で、非古典的受容野の周辺部にも刺激を呈示すると、古典的受容野内のみに刺激を呈示した場合に比べて神経活動が変化する。

このような1つの非古典的受容野内での非線形加算は、比較的狭い空間範囲のみで起こりうる。非古典的受容野の大きさは、古典的受容野に比べると大きいとはいえ空間的にある程度限局している (Angelucci & Bressloff, 2006; Angelucci & Bullier, 2003)。そのため、非古典的受容野内における非線形加算が CF 効果のメカニズムであるならば、比較的狭い範囲のみで CF 効果が起こると考えられる。実際に、ターゲットとフランカーの刺激間距離が適切に近い時に強く CF 効果が起こるという報告は多く (Dresp, 1993; Morgan & Dresp, 1995; Polat & Sagi, 1993, 1994a; Yu & Levi, 1997b)、心理学実験と整合性を持っていると考えられる。ただし、刺激間距離が 6λ のようになりに遠い条件でも CF 効果が起こりうることや (Polat & Sagi, 1993, 1994a)、知覚学習をすると 1.2λ とさらに遠い条件でも CF 効果が起こりうることも報告されてお

り (Polat & Sagi, 1994b)、必ずしも全ての結果が説明できるわけではない。

また、心理物理学実験からも、CF 効果が1つの方位選択性フィルター内での非線形加算によって起こることが提案されている (Morgan & Dresp, 1995; Solomon et al., 1999; Yu & Levi, 1997a, b)。このようなフィルターは、非古典的受容野と同様に、CF 効果が起こる刺激間距離が限られている (Morgan & Dresp, 1995; Loffler, 2008; Yu & Levi, 1997a, b)。それに加えて、1つのフィルター内での非線形加算であるならば、ターゲットとフランカーの位相が異なると、CF 効果が起こりにくくなると考えられている (Morgan & Dresp, 1995; Loffler, 2008)。心理物理学実験から、ターゲットとフランカーの位相が異なると CF 効果が起こらなくなることが示されており (Huang et al., 2007; Tanaka & Sagi, 1998; Williams & Hess, 1998)、整合性を持った結果だといえる。しかし、刺激間距離が遠ければ位相が異なっても CF 効果が起こりうることを示した結果もあり (Solomon et al., 1999; Zenger & Sagi, 1996)、説明できない実験結果もある。

まとめると、1つの受容野・フィルター内での非線形加算による CF 効果は、比較的狭い範囲のみで起こり、位相に選択的であると考えられる。

1. 4. 3. 2 複数の神経細胞・フィルター間の相互作用

CF 効果のメカニズム候補の2つ目として、受容野外の繋がりを持った複数の神経細胞間の相互作用が考えられる。このメカニズムにも V1 野内における方位選択性神経細胞の相互作用が関与しているが、それぞれの神経細胞の古典的

受容野が、影響を及ぼす相手の神経細胞の非古典的受容野の外にある状況、すなわち刺激間距離が遠い状況でも働きうるメカニズムである。生理学的に、V1野の方位選択性神経細胞は、非古典的受容野の範囲よりも遠くにそれぞれ古典的受容野を持っていても、互いに対する影響力が繋がりうることが示されている (Angelucci & Bullier, 2003; Gilbert & Wiesel, 1983; Martin & Whitteridge, 1984)。そのような相互作用は、選択的な方位の延長線上に古典的受容野がある神経細胞間で起こりやすく、かつ同じ方位に選択的な神経細胞間で起こりやすいと言われている (Fitzpatrick, 1996, 2000; Stemmler et al., 1995; Walker et al., 1999)。そのため、同一線性に感度の高いフィルター構造の生理学的な基盤の1つだと考えることができる (Polat & Norcia, 1998; Polat & Tyler, 1999)。また、ある神経細胞の古典的受容野内に刺激が呈示されても、それ単独では他の神経細胞を活動させるわけではなく、影響を及ぼす相手の神経細胞の古典的受容野内にも刺激が呈示された場合にその活動を変化させるというような影響力の繋がり方である (図17) (Hirsch & Gilbert, 1991)。そのため、CF効果に関するV1野の神経生理学的な知見と整合性がある (Kapadia et al., 1995; Kasamatsu et al., 2001; Polat et al., 1998)。これらのことから、受容野外の影響力の繋がりを持った複数の神経細胞間の相互作用は、CF効果のメカニズムである可能性が考えられる。

このような複数の神経細胞間の受容野を越えた相互作用は、比較的広い範囲で起こり得る (Angelucci & Bullier, 2003; Gilbert & Wiesel, 1983; Martin & Whitteridge, 1984)。そのため、刺激間距離が6λのようにかなり遠い条件でも

CF 効果が起こりうるということが説明できる (Polat & Sagi, 1993, 1994a)。また、神経細胞間の繋がり の可塑性を考慮すると、知覚学習によって非常に長距離で CF 効果が起こることも説明できる (Polat & Sagi, 1994b)。ただし、ターゲットとフランカーの刺激間距離が適切に近い時に強く CF 効果が起こることはこれだけでは説明できない (Dresp, 1993; Morgan & Dresp, 1995; Polat & Sagi, 1993, 1994a; Yu & Levi, 1997b)。

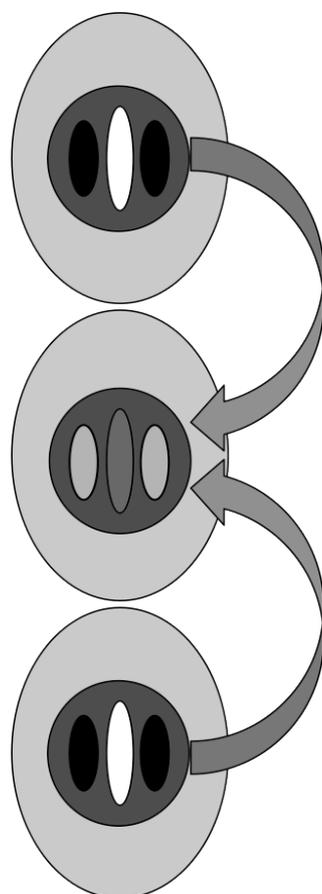


図 17 : 受容野外の繋がりを持った複数の神経細胞間の相互作用の模式図
濃い灰色の領域は古典的受容野であり、薄い灰色の領域を含むのが非古典的受容野である。いずれも、縦の方位に対して選択性を持つものとする。上下にある、フランカーの呈示位置に古典的受容野を持つ神経細胞は、フランカーが呈示されれば活動する。しかしそれだけでは中心の、ターゲットの呈示位置に古典的受容野を持つ神経細胞は活動しない。フランカーだけでなくターゲットも呈示されて初めて、ターゲットの呈示位置に古典的受容野を持つ神経細胞の活動が影響を受ける。

そして、複数の神経細胞間の受容野を越えた相互作用が長距離に及ぶ場合、距離に応じて相互作用にかかる時間が長くなる、すなわち処理の潜時が長くなるはずである。それは、V1野の内部で閉じて行われる神経細胞間の相互作用は、情報が徐々に皮質中を伝わっていくことで行われるためである (Bringuier, Chavane, Glaeser & Fregnac, 1999; Grinvald, Lieke, Frostig & Hildesheim, 1994)。CF 効果の時間特性を調べた心理物理学実験から、フランカーが先に呈示されてからターゲットが呈示されても CF 効果が起こること (Polat & Sagi, 2006) や、ターゲットとフランカーの間の距離が長くなるのに比例して、CF 効果が起こるのに必要な呈示時間が長くなったり (Cass & Spehar, 2005a)、CF 効果が強く起こる相対的な呈示タイミングが変化したりすることが示されており (Cass & Alais, 2006)、フランカーの情報がターゲットの皮質上の表現に向かって時間をかけて皮質上を水平に伝播しているのではないかと考えられている。また、それらのターゲットとフランカーの間の距離の変化に応じた時間特性の変化が、V1野における受容野を越えた神経細胞の相互作用の潜時とよく一致することも示されている (Bringuier et al., 1999; Grinvald et al., 1994)。

また、複数の神経細胞間の結びつきを心理学的に考えて、複数のフィルター間の結びつきを仮定すると、ターゲットとフランカーの位相が異なっても CF 効果が起こりうると考えられている (Loffler, 2008; Zenger & Sagi, 1996)。このことは、ターゲットとフランカーの刺激間距離が遠ければ、位相が異なっても CF 効果が起こりうるという結果と一致している (Solomon et al., 1999; Zenger & Sagi, 1996)。しかし、位相が異なると CF 効果が起こらないと

いう報告もあり (Huang et al., 2007; Tanaka & Sagi, 1998; Williams & Hess, 1998)、必ずしも一致する結果ばかりではない。

複数の神経細胞・フィルター間の相互作用を仮定すると、ターゲットの方位の延長線方向とは異なる位置に呈示された刺激の影響を考えることができる。たとえば、図 1 8 a のように同一線性を持った刺激付置は、CF 効果の典型的な配置であり、ターゲットの検出が強く促進される (Polat & Sagi, 1993, 1994a)。また、図 1 8 b のように縦縞のターゲットに対して縦縞のフランカーを左右に呈示しても、ターゲットの検出が少し促進される (Cass & Spehar, 2005b; Polat, 1999)。しかし、それらを合わせて図 1 8 c のように、縦縞のターゲットの上下左右に縦縞のフランカーを呈示すると、ターゲットの検出閾は促進されなくなる (Polat, 1999; Solomon & Morgan, 2000)。このような配置に対する CF 効果の非線形性をもとに、フランカーの持つ方位がターゲットと同じ方位であるかそうでないか、あるいはフランカーの呈示位置がターゲットの方位の延長線上であるかそうでないか、またフランカーが 3 つ以上ある場合にはどのような配置になっているのか、といったことに応じて、様々な促進および抑制の繋がりが存在するのではないかと考えられている (Loffler, 2008; Polat, 1999)。V1 野の方位選択性神経細胞同士は、同一線性を作るように結びつきやすいが、それに限らず様々な神経細胞と相互作用をしていると考えられる (Fitzpatrick, 1996, 2000; Walker et al., 1999)。

まとめると、複数の神経細胞・フィルター間の相互作用による CF 効果は、潜時は長いと比較的広い範囲で起こりうるとともに、位相が異なるもの同士でも

起こりうると考えられる。

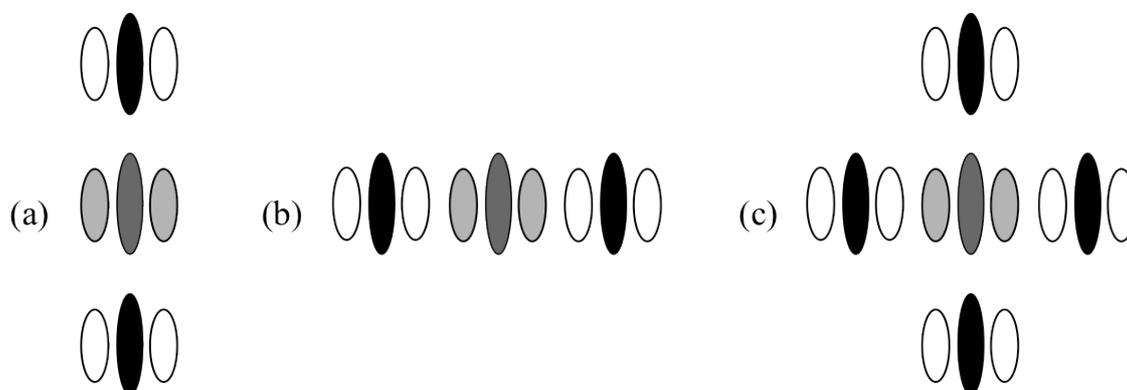


図18：CF効果における配置の非線形性

ターゲットと同じ方位を持ったフランカーが、aのように同一線上に呈示されると、ターゲットの検出が強く促進され、bのように並行に呈示されると、ターゲットの検出が少し促進される。しかし、cのように上下左右に呈示されると、ターゲットの検出が促進されなくなる。このように、呈示されたフランカーの影響は、単純に加算されるわけではなく、その配置や数によって変化し、条件によっては別のフランカーの促進的な効果を打ち消すこともある。

1. 4. 3. 3 フィードバック情報の非線形加算

CF効果のメカニズム候補の3つ目は、V1野単独ではなく、V2野のようなより高次の視覚野からのフィードバックを含むものである。階層的な視覚処理過程においては、低次の視覚野からより高次の視覚野に情報を送るフィードフォワードの結びつきだけでなく、高次の視覚野からより低次の視覚野に情報を送るフィードバックの結びつきも存在する。実際、V2野からV1野に対するフィードバックが存在することが示されており (Angelucci, Levitt, Walton, Hupe, Bullier & Lund, 2002; Girard, Hupe & Bullier, 2001)、これがCF効果に関係していると考えられている。V2野の神経細胞は、V1野の神経細胞よりも大きな受容野を持っているため (Angelucci & Bressloff, 2006; Angelucci & Bullier, 2003; Rousselet et al., 2004)、V1野の1つの神経細胞の受容野内には入らないよ

うなフランカーとターゲットの呈示位置であっても、V2野の神経細胞にはその両方の刺激を処理できる受容野がある。そしてこのフィードバック情報は、フランカーのみが呈示された時に、ターゲットの位置に受容野を持つようなV1野の神経細胞を活動させることはなく、ターゲットとフランカーが共に呈示された時のみ、ターゲットの位置に受容野を持つV1野の神経細胞の活動を増幅させる (Bullier, Hupe, James & Girard, 2001; Hupe, James, Girard, Lomber, Payne & Bullier, 2001)。このことは、フランカーだけを呈示しても応答しないV1野の神経細胞の活動が、ターゲットとともにフランカーを呈示すると増加するという知見と整合性がある (Kapadia et al., 1995; Kasamatsu et al., 2001; Polat et al., 1998)。そのため、このようなフィードバックを含む非線形的なV1野の神経活動の加算も、CF効果のメカニズムである可能性が考えられる (図19)。

このメカニズムの特性は、ターゲットとフランカーの刺激間距離が比較的遠くても起こりうること、そして、その処理の潜時の短さである。まず、V2野の神経細胞の受容野はV1野に比べて大きいいため、ターゲットとフランカーの距離が比較的長くても、フィードバック情報が存在しうる (Angelucci & Bressloff, 2006; Angelucci & Bullier, 2003)。そして、そのようなフィードバック情報は、1.4.3.2で述べたようなV1野の中で閉じた相互作用に比べて、潜時が短い (Girard et al., 2001; Series et al., 2003)。そのため、ターゲットとフランカーの刺激間距離が遠くても、短い潜時でCF効果が起こりうる。心理物理学実験において、ターゲットとフランカーの距離が6λと遠くても、非常に短い潜

時で CF 効果が起こることが示されており、フィードバック情報の関与が指摘されている (Cass & Alais, 2006; Huang & Hess, 2008)。

まとめると、フィードバック情報の非線形加算による CF 効果は、潜時が短く、かつ広い範囲で起こりうると考えられる。

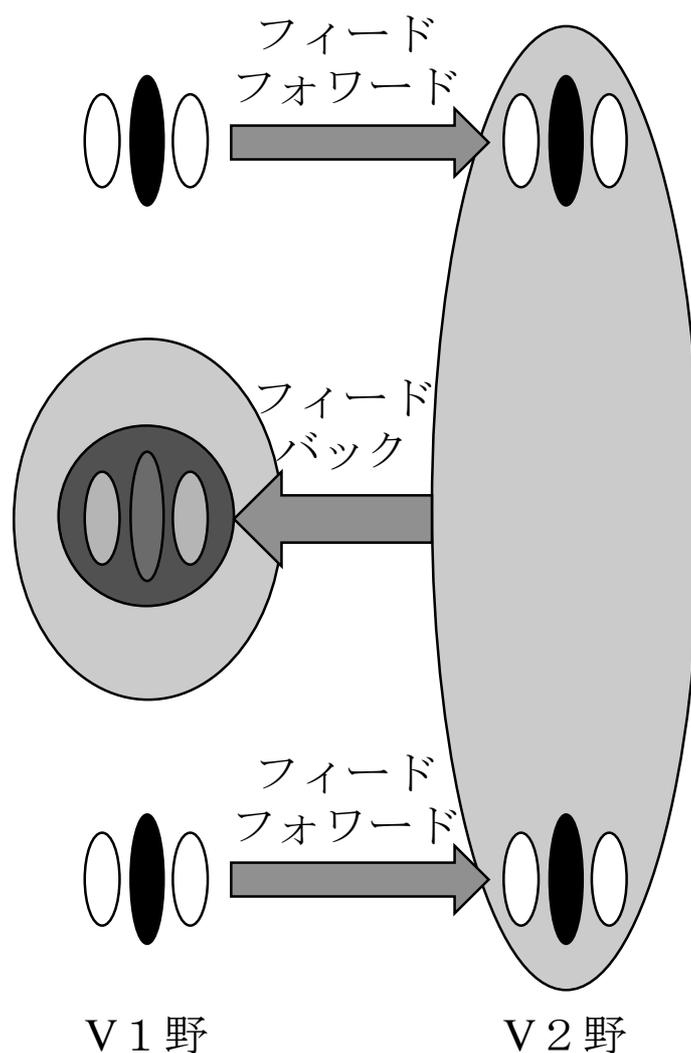


図 19 : フィードバック情報の非線形加算の模式図
ターゲットの上下に呈示されたフランカーは、V1 野より大きな受容野を持つ V2 野の神経細胞によって両方が処理されうる。その活動の情報が、V1 野のターゲットの位置に受容野を持つ神経細胞にフィードバックされ、活動が増幅される。

本項でここまで述べてきた3つのメカニズム以外にも、先述したように、CF効果はフランカーとターゲットの相互作用ではなく、フランカーがあることによってターゲットの呈示の時空間的な不確かさが減ることで起こるのではないかという研究があり (Petrov et al., 2006)、そのようなノイズの減少によってCF効果が起こっている可能性もある。しかし、ノイズの減少ではなく、フランカーによってターゲットに対する応答が増幅されることでCF効果が起こることを示した研究があり (Katkov & Sagi, 2010)、やはりターゲットとフランカーの相互作用が重要であると考えられている。

ここで紹介したメカニズムは、いずれも1つのメカニズムだけでは、CF効果に関わる全ての心理物理学実験の結果を説明できるわけではない (Loffler, 2008)。そのため、このうち複数のメカニズムがCF効果に関わっているのではないかということ指摘した研究も存在する (Cass & Alais, 2006; Huang & Hess, 2008)。しかし、これらの空間特性および時間特性が異なるメカニズムが、それぞれどのようにどの程度CF効果に関わっているのか、それぞれのメカニズムの機能は何であるのか、といったことについては、はっきりとしたことが分かっていないのが現状である。

1. 4. 4 同一線促進効果の機能的意義

CF効果の機能的意義としては、輪郭統合との関わりが指摘されている。個々の方位刺激が同一線性を持つように配置されると、その集まりとしての輪郭の検出が促進されることが知られている (図9) (Field et al., 1993; Hess & Field,

1999)。そのことから、輪郭統合には方位選択性フィルターが相互作用して方位刺激の情報を繋ぐこと、特に同じ方位を持つ刺激同士の情報の繋がりを形成することが重要だと考えられている (Field et al., 1993; Hess & Field, 1999)。そのような繋がりの形成メカニズムは、1. 4. 3項で述べた CF 効果のメカニズムと類似したものだと考えられており、多くの研究が CF 効果と輪郭統合には密接な関わりがあると考えている (e.g. Loffler, 2008; Polat, 1999; Polat & Sagi, 1993; Series et al., 2003)。すなわち、CF 効果によって弱い方位情報の検出を促進することは、滑らかに輪郭を統合する助けになると考えられている。また、CF 効果によってフランカーの間にあるターゲットの検出が促進されることは、フィリングイン (知覚的充填とも呼ばれ、視覚情報が存在しない部分を周辺とひと続きのものとなるように補って知覚する処理) や主観的輪郭を形成する処理と関係しているという指摘もある (Dresp & Bonnet, 1995; Polat & Sagi, 2007)。方位刺激の情報を繋ぐことによって輪郭を検出し、そこから形の知覚、さらには物体認識に至る処理過程において、初期の段階で同一線性に基づいて方位刺激の検出を助けるのが、CF 効果の機能的意義だというのが、これらの研究の主張である。

しかし、輪郭統合と CF 効果は、様々に異なった特性を持つことも指摘されている。たとえば、方位刺激が両眼分離呈示されたり、あるいは違う奥行きを持って呈示されたりすると、輪郭統合はできる (Hess & Field, 1995) のに対して、CF 効果は起こらなくなる (Huang, Hess & Dakin, 2006; Tanaka & Sagi, 1998)。また、周辺視で課題を行うと、中心視に比べて成績が悪くなるものの輪

輪郭統合はできる (Hess & Dakin, 1997, 1999) のに対して、CF 効果は起こらなくなる (Williams & Hess, 1998)。他にも、フランカーとターゲットの方位が少し異なるだけで CF 効果は起こらなくなる (Polat & Sagi, 1993; Williams & Hess, 1998) のに対して、輪郭統合は多少方位が異なっても起こること (Field et al., 1993) や、CF 効果はターゲットのコントラストが閾値付近の時のみ起こる現象である (Chen & Tyler, 2002; Huang & Hess, 2007) のに対して、輪郭統合は基本的に閾上の現象であること (Field et al., 1993) など、様々な特性の違いが指摘されている。ただし、中には後の研究で同じ特性を持ちうることを示されたものもある。たとえば、フランカーとターゲットが異なる奥行きを持っていても、奥行き方向について斜めに滑らかに繋がる傾きを持てば CF 効果が起こるという研究 (Huang, Chen & Tyler, 2012) や、周辺視で課題を行う際に、刺激の皮質上での大きさを考慮して適切な刺激間距離にすれば CF 効果が起こるという研究 (Lev & Polat, 2011) がある。とはいえ、一致しない特性があるのも事実であり、輪郭統合と CF 効果を同一視するのは、必ずしも正しくないのではないかという主張がある (Huang et al., 2006; Williams & Hess, 1998)。

このように、CF 効果の機能的意義についても、未だはっきりとした回答が得られていないのが現状である。

1. 4. 5 同一線促進効果についてのまとめと残された課題

上記に見てきたように、CF 効果は、方位刺激の縞が同一線上に並ぶように呈示されると、方位刺激の検出が促進される現象であり、これまでに様々な研究が行われてきた。心理物理学実験からは、CF 効果が比較的低次の視覚特徴に選択的であることが示され、高次の処理過程も関わりながら起こっていることが示された。神経生理学実験からは、CF 効果が V1 野における方位選択性神経細胞の活動の変化と関係していることが示された。そして、「位相に選択的で比較的狭い範囲のみで起こる 1 つのフィルター内の非線形加算」「位相に選択的でなく、潜時は長いが広い範囲で起こりうる複数のフィルター間の相互作用」「潜時が短く、広い範囲で起こりうるフィードバック情報の非線形加算」という 3 つのメカニズムが提案されているが、どのメカニズムがどのように CF 効果に関わっているのかは未だ明らかでない。機能的意義については、輪郭統合との関わりが指摘される一方で、輪郭統合との特性の違いも指摘されており、やはり未だはっきりとは分かっていない。すなわち、CF 効果がどのような心理学的・生理学的メカニズムで起こっているのか、その機能的意義は何であるのか、というのが、CF 効果の研究に残された大きな課題であるといえる。

CF 効果が起こると考えられている視覚処理過程の初期段階、V1 野における方位刺激の処理には、いくつかの役割があると考えられる。まず、視覚処理の初期段階で網膜像に含まれる視覚情報の冗長性を減らすこと (Olshausen & Field, 1996)。次に、周辺の刺激との関係をもとに、冗長な情報を抑制したり、重要な情報を促進したりすることで、効率的な情報表現にすること (Knierim & Van

Essen, 1992; Lamme, 1995)。そして、外の世界についての推定を行い、視覚世界を構築するために次の視覚野に情報を送り、視覚的気づきの形成に連なっていくための情報処理の第一段階となることである (Loffler, 2008)。このうち最後の、次の視覚野に情報を送る際には、たとえば輪郭統合や形の処理のように、最終的に意識にのぼる視覚体験において本質的である情報が重要となってくるため、視覚世界の構築に必要な、意識にのぼりうる情報が送られると考えられる。それに対して、視覚情報の冗長性を減らすことなどによって効率的な情報表現を行う処理は、確かに視覚世界の構築にとって重要な処理ではあるが、必ずしも意識にのぼる必要はない。むしろ、そのような処理は自動的に行われる方が、処理資源に限界がある視覚処理過程にとって有用であると考えられる。そしてそのような処理においても、同一線性が重要な要因となっている可能性が考えられる。つまり、V1野における方位刺激の処理には、意識にのぼらせるための処理と、意識にのぼらなくてもよい処理が、混在しているのではないかと考えられる (図20)。そうであるならば、CF効果の3つのメカニズムは、方位刺激の検出の促進という似た現象を起こすが、それぞれ異なる役割を担っている可能性があるのではないか。そしてもしそうなら、CF効果の機能的意義についても、メカニズムと関連付けて複数の機能的意義が存在しているのではないかと考えられる。

しかしこれまでの研究では、常にフランカーの方位がはっきりと知覚できる条件のみで実験を行ってきた。そのような条件では、方位刺激の持つ方位の情報、視覚処理過程を通じて処理され、保持されているため、どの段階の情報

が CF 効果に重要なのか、CF 効果におけるフランカーとターゲットの結びつきが視覚的気づきとどのように関係しているのか、といったことが明らかにできなかった。すなわち、「視覚的気づきを形成することに連なる方位刺激の処理」と「無意識的で自動的な方位刺激の処理」を切り分けることができず、それらの処理と CF 効果の関係が検討できていなかった。この点を切り分けて検討することができれば、未だ明らかでない CF 効果のメカニズムや機能的意義を、これまでの研究を包括する形で明らかにできるのではないか。そこで本研究では、知覚される方位を持たないフランカーを用いて、CF 効果のメカニズムや機能的意義にアプローチする。

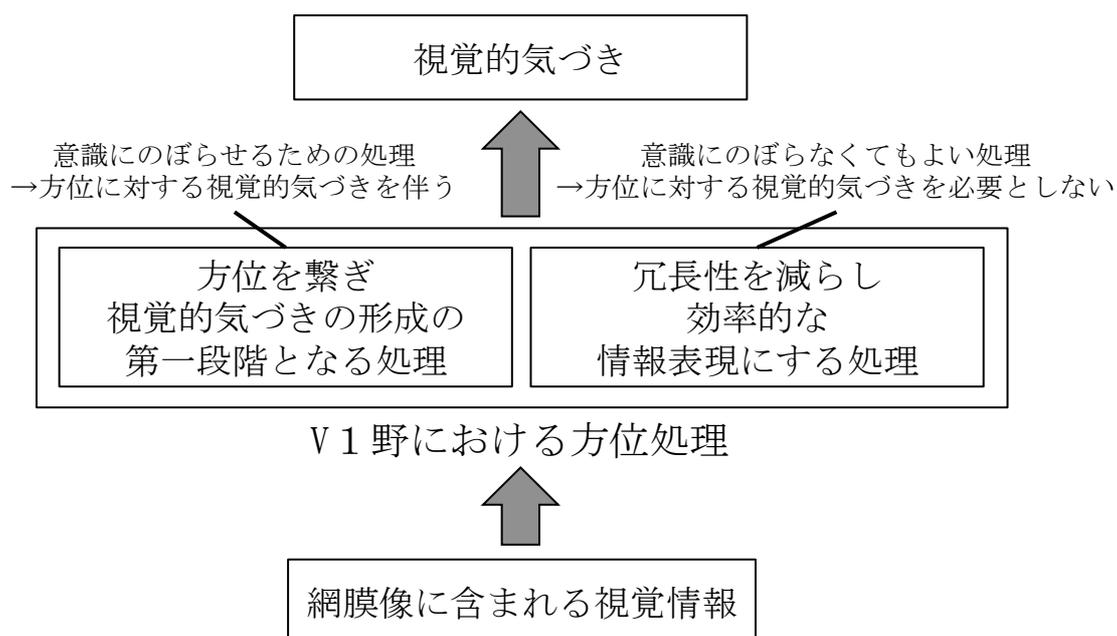


図 20 : V1 野における方位処理の 2 つの役割

V1 野における方位刺激の処理には、意識にのぼらなくてもよい「効率的な情報表現を行う処理」と、意識にのぼらせるための「視覚的気づきの形成に連なる処理」があり、前者は方位に対する視覚的気づきを必要としないのに対して、後者は視覚的気づきを伴うと考えられる。

1. 5 知覚されない方位の処理

意識の上では方位が知覚されなくとも、視覚処理過程の初期段階では方位が検出され、情報が保持されているという場合があります。たとえば、方位刺激の空間周波数がある程度以上高くなると、縞が細か過ぎるため、刺激そのものは知覚できても、その刺激が持つ方位が分からなくなる。しかし、そのような条件であっても、知覚できない方位に対して V1 野の神経細胞が方位選択的に活動すると考えられている (He & MacLeod, 2001; Rajimehr, 2004)。他にも、反対の眼の同じ位置に呈示された刺激によって抑制されていたり (このような抑制を両眼間抑制という)、刺激の時間的な変化が早すぎてちらつきの頻度が臨界融合周波数を超えていたり、近傍に妨害刺激があることでクラウディング効果と呼ばれる現象が起こっていたりすることによって、意識の上では刺激の持つ方位が知覚できなくとも、その方位に選択的な方位選択性神経細胞が活動すると考えられている (Blake & Fox, 1974; Falconbridge, Ware & MacLeod, 2010; He, Cavanagh & Intriligator, 1996; Shady, MacLeod & Fisher, 2004; Tsuchiya & Koch, 2005)。これらの実験結果は、V1 野の方位選択性神経細胞が、知覚されない方位の情報を処理していることを示している。また同時に、V1 野の神経細胞の活動だけでは、視覚的気づきを形成するのに十分ではないことを示している (Crick & Koch, 1995)。

1. 6 本研究の目的

本研究では、知覚される方位を持たないフランカーを用いて、未だ明らかで

ない CF 効果のメカニズムや機能的意義を明らかにすることを目的とする。

研究 1（第 2 章）ではまず、そもそも知覚される方位を持たないフランカーによって CF 効果が起こるのか、を明らかにする。1. 5 節で述べたように、知覚されない方位であっても、V1 野の方位選択性神経細胞が応答しうると考えられる。また、CF 効果には V1 野の方位選択性神経細胞が関わりとされているため (Kapadia et al., 1995; Kasamatsu et al., 2001; Polat et al., 1998)、フランカーに知覚される方位がなくとも、CF 効果が起こる可能性が考えられる。しかし、同一線性を持った刺激同士はまとまった上で意識にのぼりやすいことが実験で示されており (Bonneh, Cooperman & Sagi, 2001; Saarinen & Levi, 2001)、同一線性が意識にのぼる情報に重要であることが示唆されている。また、形の知覚には視覚的気づきが重要であることも実験で示されており (Schwartzkopf & Rees, 2011)、視覚世界の構築に大きく関わる処理には、意識にのぼる情報が重要だと考えられる。CF 効果が輪郭統合のような、視覚的気づきの形成に連なる処理と大きく関係しているならば、フランカーに知覚される方位がないならば、CF 効果が起こらない可能性も考えられる。研究 1 では、知覚される方位を持たないフランカーによって CF 効果が起こるのかを調べることで、CF 効果が意識にのぼらなくてもよいような、無意識的で自動的な方位刺激の処理によって起こりうるのかを明らかにし、CF 効果の機能的意義にアプローチする。

研究 2（第 3 章）では、知覚される方位を持たないフランカーによる CF 効果が、どのようなメカニズムによっているのかを明らかにする。これまでの研究から、CF 効果には「位相に選択的で比較的狭い範囲のみで起こる 1 つのフィル

ター内の非線形加算」「位相に選択的でなく、潜時は長いが広い範囲で起こりうる複数のフィルター間の相互作用」「潜時が短く、広い範囲で起こりうるフィードバック情報の非線形加算」という3つのメカニズムが提案されているが、どのメカニズムがどのようにCF効果に関わっているのかは未だ明らかでない。そこで、知覚される方位を持たないフランカーによるCF効果が、このうちどのメカニズムによって起こっているのかを、フランカーの空間パラメータを操作して調べる。そのことによって、それぞれのメカニズムが、意識にのぼらせるための「視覚的気づきの形成に連なる方位刺激の処理」と、意識にのぼらなくてもよい「無意識的で自動的な方位刺激の処理」のどちらにより関わっているのか、ひいてはどのような機能的役割を持っているのかを明らかにし、CF効果についてのこれまでの研究を包括的に理解する。

最後に総合考察（第4章）では、本章で述べた様々な知見に対して、本研究がどのような貢献をしているのか、どのような示唆を与えているのかを考え、最終的に私たちがどのような視覚処理を経て意識にのぼる視覚世界の構築をしているのかについて、本論文における結論を述べる。

第2章

研究1：知覚される方位を持たない

フランカーによる同一線促進効果

本章では、知覚される方位を持たないフランカーによって CF 効果が起こるのかを明らかにする。そのことによって、CF 効果が意識にのぼらなくてもよいような、無意識的で自動的な方位刺激の処理によって起こりうるのかを明らかにし、CF 効果の機能的意義にアプローチする。

まず実験1では、同心円のフランカーを用いた際に CF 効果が起こるのかを調べた。この同心円は、V1野の方位選択性神経細胞を活動させうると考えられる。しかし、特定の方角を持たないため、知覚される方位はない。このようなフランカーを用いた時、CF 効果が起こることを明らかにした。

次に実験2では、ベースライン条件について検討した。本研究においては一貫して、横の方角を持つ図形をフランカーとして呈示する条件をベースライン条件として用いた。このベースライン条件が適切であることを、フランカーを呈示しない条件と比較することで明らかにした。

実験3では、フランカーとターゲットを右眼と左眼に分けて呈示することで、知覚的にフランカーとターゲットが一直線に並んでいるだけでは CF 効果が起こらないことを明らかにした。

最後に実験4では、一方の眼にフランカーを呈示した上で、他方の眼の同じ

位置にマスク刺激を呈示することで、フランカーそのものが見えない時に CF 効果が起こるのかを調べた。一方の眼には特定の方角を持ったフランカーを呈示しているため、V1野の単眼性の方角選択性神経細胞は活動すると考えられる。しかし、他方の眼に呈示されたマスク刺激によって知覚的に抑制されるため、フランカーそのものの知覚はされない。そのような条件において、CF 効果が起きることを明らかにした。

以上の実験から、知覚される方角を持たないフランカーによって CF 効果が起こることが明らかとなった。そのことは、CF 効果が意識にのぼらなくてもよいような、無意識的で自動的な方角刺激の処理によって起こりうることを示している。

2. 1 実験 1 : 同心円のフランカーによる同一線促進効果

実験 1 では、同心円のフランカーを用いた時に CF 効果が起こるのかについて調べた。ターゲットとフランカーには、D2 図形を用いた。D2 図形は、縦や横といった方角を持ち、互いに直交する D2 図形同士を線形加算すると同心円になるという性質を持っている (Motoyoshi & Nishida, 2001)。ターゲットは縦縞の D2 図形であり、フランカーはその上下に呈示されたため、フランカーが縦であれば、CF 効果が起こるような条件だといえる。この同心円は、あらゆる方角のエネルギーを含んでおり、また、方角を持った D2 図形と同じ空間周波数成分を持つ。そのためこの同心円は、方角を持った D2 図形と同じ空間周波数に選択性を持った方角選択性細胞を、縦を含んだどの方角に選択的なものも等しく活動

させると考えられる。ただし、この同心円は特定の方位を持たない。そのためこの同心円は、V1野の方位選択性神経細胞を活動させるが、特定の方位が知覚されることはない、すなわち知覚される方位を持たない図形だということができる。この同心円をフランカーとして用いた際に、ターゲットである縦縞のD2図形の検出が促進されるのか、すなわちCF効果が起こるのかを調べた。

2. 1. 1 方法

2. 1. 1. 1 参加者

正常視力または矯正正常視力を有する、著者を含めた9名の大学生が実験に参加した。著者を除き、全員が実験の目的を知らなかった。他の実験の参加者との詳細な対応関係については、付録の表1に記述した (p. 131)。全ての参加者は、事前に実験について口頭と書面で説明を受けた上で、実験参加についての同意書に署名した。また、実験は東京大学の倫理委員会からの承認を受けた上で、ヘルシンキ宣言に従って行われた。実験は暗室内で行われ、観察距離は95cmであった。参加者はあご台にあごを乗せて、両眼で刺激を観察した。

2. 1. 1. 2 装置

実験では、コンピュータ (Apple PowerMac G5) を用いて刺激の作成を行い、CRT モニタ (Iiyama HM204D) を用いて刺激の呈示を行った。モニタの空間解像度は 1600pixel×1200pixel であり、リフレッシュレートは 60Hz であった。モニタの輝度についてガンマ補正を行い、線形性を確保した。Matlab (Mathworks

社) と Psychtoolbox (Brainard, 1997; Kleiner, Brainard & Pelli, 2007; Pelli, 1997) を用いてプログラミングを行い、実験刺激を作成・呈示した。

2. 1. 1. 3 刺激

実験の刺激として、D2 図形を用いた (Motoyoshi & Nishida, 2001)。D2 図形とは、2次元の等方ガウス分布の2次導関数である。D2 図形の輝度分布は

$$L(x,y|c,\theta,\sigma) = L_{mean} [1 + c \times D_2(x,y|\theta,\sigma)],$$
$$D_2(x,y|\theta,\sigma) = \frac{(x \cos \theta + y \sin \theta)^2 - \sigma^2}{\sigma^4} \exp\left[-\frac{(x^2 + y^2)}{2\sigma^2}\right], \quad (2)$$

のような式で表された。 L_{mean} は背景の平均輝度 (40 cd/m²) であり、 c はコントラスト (フランカーでは9、ターゲットでは可変) であり、 θ は方位であり、 σ は空間定数 (2.7 min) であった。D2 図形の平均輝度は、背景輝度と同様であった。この D2 図形は、縦や横といった方位を持っている (図 2 1 a, b)。また、互いに直交する D2 図形同士を線形加算すると、特定の方位を持たない、等方性の同心円図形となる (図 2 1 c)。D2 図形の2次元フーリエ解析を行った結果、この同心円の持つ輝度エネルギーは、等方性を持ち、かつ、縦や横の D2 図形と同じ空間周波数で最大となることが示された (図 2 2 a, b, c および図 2 3)。実験で用いた D2 図形の大きさは 0.3deg、最もエネルギーの強い空間周波数成分の逆数をとった波長 (λ) は 0.15deg であった。また、D2 図形に加えて、ガウス図形もフランカーとして用いた (図 2 1 d, e)。ガウス図形は、D2 図形のもとになる2次元の等方ガウス分布に従って輝度変化する図形であり、その輝度分布は

$$G(x,y) = \exp\left[\frac{-(x^2 + y^2)}{2\sigma^2}\right]. \quad (3)$$

のような式で表された。その最大輝度は、D2 図形のものと同様であった。

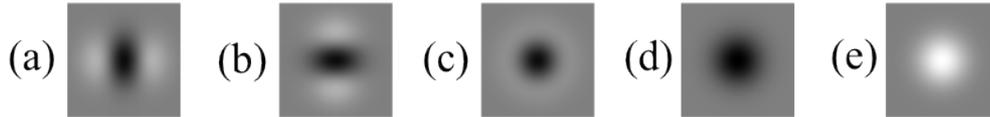


図 2 1 : 実験で用いた刺激

(a) 縦縞の D2 図形。(b) 横縞の D2 図形。(c) 同心円の図形。a の図形と b の図形を線形加算することでできる。(d) 中心が黒のガウス図形。(e) 中心が白のガウス図形。

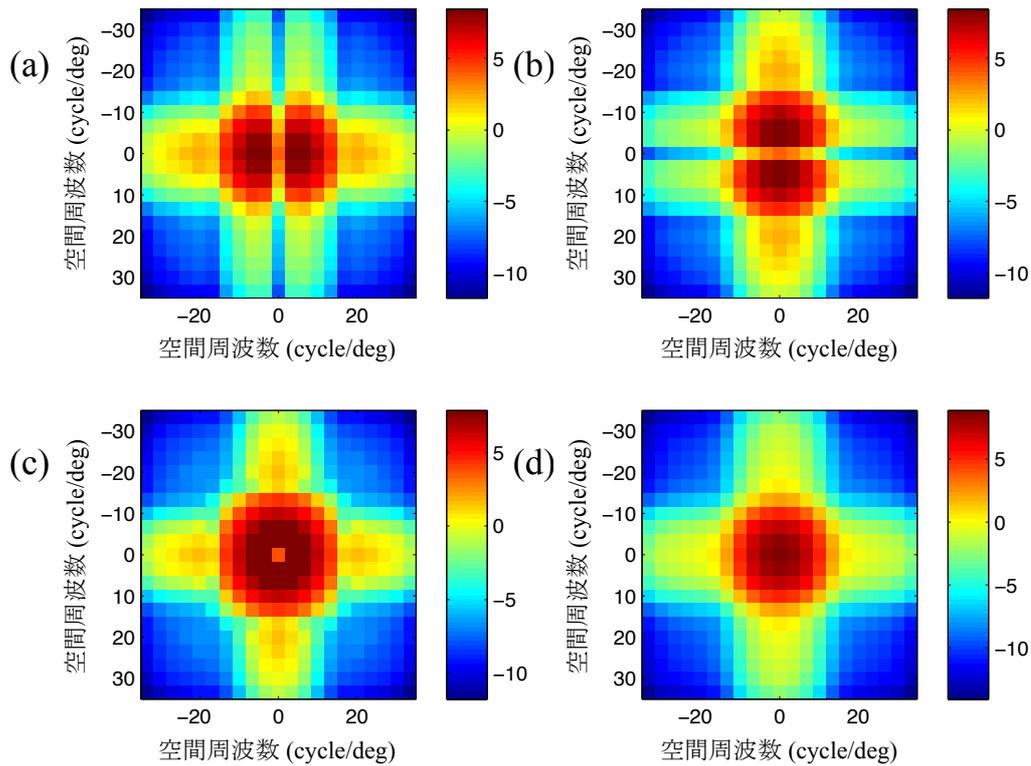


図 2 2 : 刺激の 2 次元フーリエ解析結果

(a) 縦縞の D2 図形。(b) 横縞の D2 図形。(c) 同心円の図形。(d) ガウス図形。

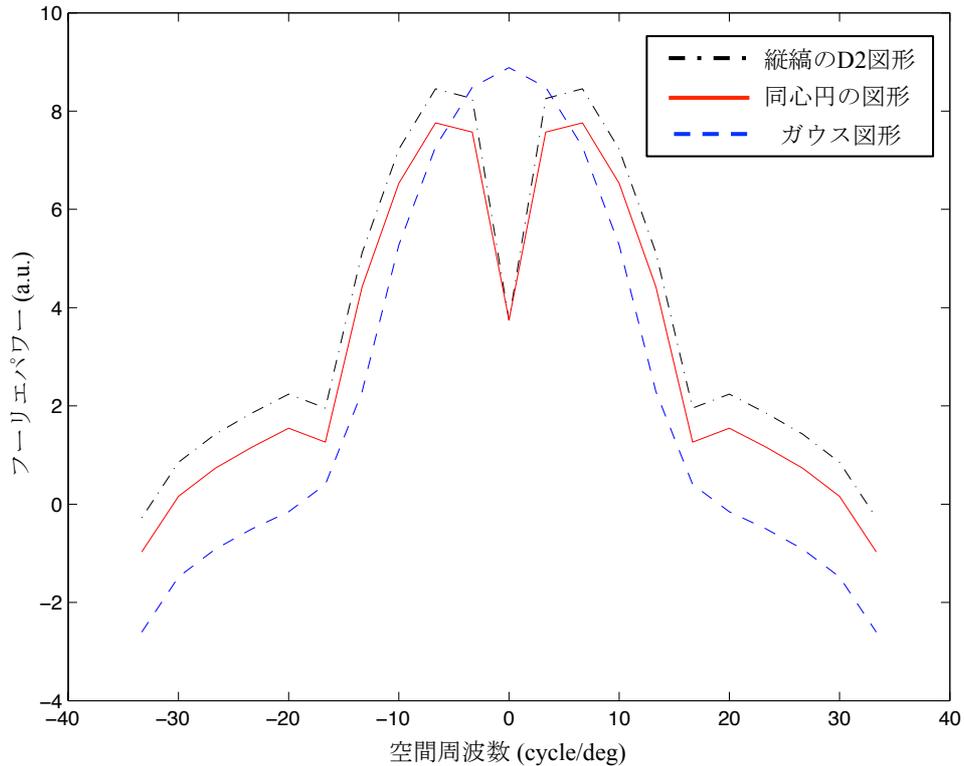


図 2 3 : 各図形の 2 次元フーリエ解析の結果の比較
縦縞の D2 図形と同心円の図形は同じ空間周波数にピークを持つが、ガウス図形は異なったピークを持つ。

ターゲットは常に縦縞の D2 図形であり、画面中央に呈示された (図 2 4)。
注視点も画面中央に呈示されるため、ターゲットは中心視野に呈示された。フランカーは 2 つ呈示され、それぞれターゲットの上と下に呈示された。1 度に呈示されるフランカーは、2 つとも同じものであった。ターゲットとそれぞれのフランカーとの中心間距離は、 0.45deg ($=3\lambda$) であった。フランカーのマイケルソンコントラストは 72% であった。ターゲットのコントラストは、手続きで示すような心理物理学的適応法に従って変化し、最終的に検出閾付近となるように操作した。フランカーは、刺激の呈示時間 ($200\text{ms}=12$ フレーム) の間、常に呈示されていた。それに対して、ターゲットは、刺激呈示の 12 フレームの

うち奇数フレームのみに呈示されたため、30Hzでフリッカーしていた。偶数フレームには、ターゲットの位置に一律な灰色背景が呈示された。この操作によって、ターゲットのコントラストは実効的に、呈示された物理コントラストの半分となった。

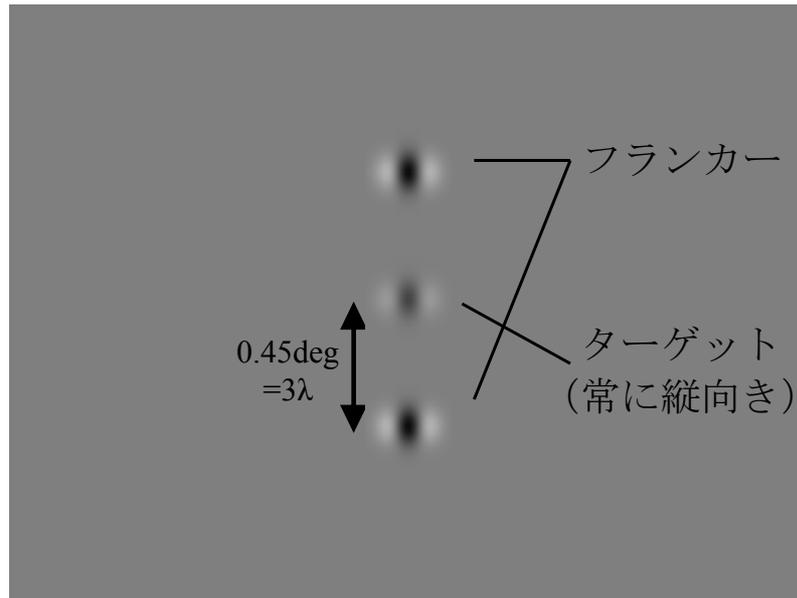


図24：実験1の刺激付置

中心視野にターゲット（縦縞のD2図形）を呈示し、その上下にフランカーを呈示した。ターゲットとフランカーの中心間距離は0.45deg（ $=3\lambda$ ）であった。

2. 1. 1. 4 条件

実験1では、4種類のフランカーを用いた。それぞれ、縦縞のD2図形（縦条件）、横縞のD2図形（横条件）、D2図形を線形加算して作った同心円の図形（同心円条件）、ガウス図形（ガウス条件）であった（図25）。ガウス条件では、中心が黒または白のガウス図形が、ランダムに呈示された。横条件は、実験のベースライン条件として用いた。縦条件は、ターゲットとフランカーの縞が同一線上に並ぶので、先行研究から考えて、横条件に比べて検出閾が低くなる、

すなわち CF 効果が起こると考えられる条件である (Polat & Sagi, 1993, 1994a)。同心円条件で用いられた同心円は、あらゆる方位のエネルギーを持っている。しかし、知覚としては等方性の同心円であり、特定の方位が知覚されることはない。同心円条件で CF 効果が起こるのかを調べることは、知覚される方位を持たないフランカーによって CF 効果が起こるのかを調べることである。ガウス条件で用いたガウス図形は、同心円と同じようにあらゆる方位のエネルギーを持つ等方性の刺激であるが、D2 図形に比べてより低い空間周波数においてエネルギーが最大となる (図 2 2 d および図 2 3)。CF 効果はターゲットとフランカーが同じ空間周波数でないと起こらないと言われているため (Polat & Sagi, 1993; Tanaka & Sagi, 1998)、ガウス条件で CF 効果が起こるのかを調べることで、同心円条件で CF 効果が起こった場合に、単に円形のフランカーが呈示されたからターゲットの検出閾が下がったのか、空間周波数に選択的な現象によってターゲットの検出閾が下がったのかを明らかにできる。

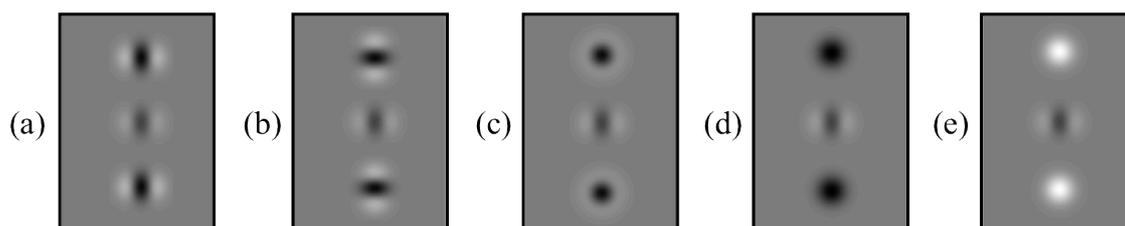


図 2 5 : 実験 1 の条件

(a) 縦条件。(b) 横条件。この条件を実験のベースライン条件として用いた。(c) 同心円条件。(d)(e) これらの 2 条件のどちらかをランダムに呈示する条件をガウス条件とした。

2. 1. 1. 5 手続き

実験では、時間的 2 肢強制選択法 (two-interval forced-choice: 2IFC) を用いて、ターゲットの検出閾を測定した。1 試行の流れは、次のようなものであった (図

26)。試行の初めには、一様な灰色背景画面の中央に、注視点である十字が呈示された。参加者が注視点を見ながらキーボードのキーを押すと、試行が開始した。まず注視点が消え、一様な背景が 500ms 呈示された後に、1 度目の刺激呈示が 200ms 行われた。その後、再び一様な背景が 1000ms 呈示された後、2 度目の刺激呈示が 200ms 行われた。その後は、参加者が回答するまで一様な背景が呈示された。刺激の呈示は、式 4 に従って刺激のコントラストを変化させることで、時間的にぼかして行われた。すなわち、刺激は緩やかに出現し、緩やかに消失した。この式における i は、刺激呈示の各フレームを表す。

$$\frac{1}{2} \left(1 + \cos \left(\frac{0.6 + 0.8(i-1) - 5}{5\pi} \right) \right) \quad (i = 1, 2, 3, \dots, 12) \quad (4)$$

フランカーは、2 度の刺激呈示部の両方において呈示されたが、ターゲットはランダムに選ばれた 1 度目か 2 度目の刺激呈示部のどちらかのみ呈示された。参加者の課題は、2 度の刺激呈示部のどちらにターゲットが呈示されたのかを判断することであった。参加者の回答が間違っていた場合には、ビーブ音によるフィードバックが行われた。検出閾の測定には、4-down-1-up の階段法を用いた。具体的には、参加者が 4 試行連続で正解した場合にはターゲットのコントラストを 0.1 log units 下げ、参加者が間違えた場合には 0.1 log units 上げた。この階段法のアルゴリズムでは、ターゲットのコントラストが、正答率が 84% となるコントラストに収束するようになっている (Levitt, 1971)。階段は、コントラストの上昇と下降が 8 回切り替わると終了した。そのうち、後半 6 回の切り替わり点におけるターゲットのコントラストの平均値を、その階段におけるターゲットの検出閾とした。10 試行に 1 度、検出閾よりも十分に高いコントラ

ストのターゲットが呈示された。この試行は、参加者のやる気と注意を維持するために行われ、階段法に従う試行の推移には含まれなかった。各参加者、各条件につき、4回の階段法による検出閾の測定が行われ、4回の検出閾の平均を、各参加者の各条件の検出閾（マイケルソンコントラストで表す、単位は%）とした。実験は1ブロックに2つの条件、すなわち2つの独立した階段が含まれており、参加者がどのようなフランカーが出るかを予測できないようにするため、試行ごとにどちらかの条件がランダムに選ばれて呈示された。実験を行う前に、十分な練習試行を行い、参加者は課題に十分に慣れてから実験に臨んだ。実験においては、ブロック間に十分な休憩を設けた。

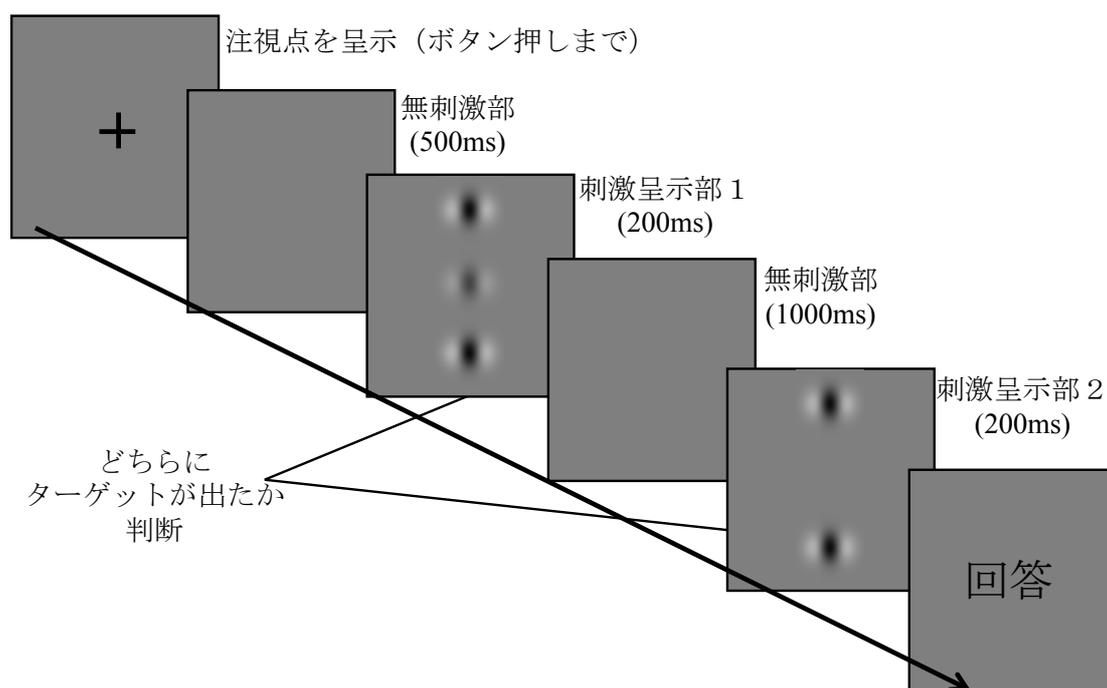


図 2 6 : 1 試行の流れ

まず画面中央に注視点が呈示され、被験者がボタンを押すと、一様な背景が 500ms 呈示された後、1 度目の刺激呈示部が 200ms あり、再び一様な背景が 1000ms 呈示されたあと、2 度目の刺激呈示部が 200ms あった。その後は、被験者の回答まで一様な背景が呈示された。2 度の刺激呈示部で、フランカーは両方に呈示されたが、ターゲットはどちらかのみ呈示された。被験者の課題は、どちらの刺激呈示部にターゲットが呈示されたかを答えることであった。

実験の結果は、ベースライン条件に比べてどのくらい検出閾が変化したのかを、log unit で表した。すなわち

検出閾の変化 (log units)

$$=\log_{10} (\text{各条件の検出閾} / \text{ベースライン条件の検出閾}) \quad (5)$$

で表された。この値が負であれば、検出閾がベースライン条件のものに比べて低くなっている、すなわちターゲットの検出が促進されていることを表す。

2. 1. 2 結果

実験1の結果を図27に示した。まず、ベースライン条件（横条件）に比べて検出閾が低くなっているのかを調べるため、対応のあるt検定を行った。その結果、縦条件では有意に検出閾が低くなっていた (-0.086 log units, $t(8) = 4.56$, $p < .001$)。このことは、先行研究と同様にCF効果が起こっていたことを示している (Polat & Sagi, 1993, 1994a)。また、同心円条件でも検出閾が有意に低くなっていた (-0.047 log units, $t(8) = 3.26$, $p < .01$)。このことは、フランカーが知覚される方位を持たなくても、CF効果が起こったことを示している。それに対して、ガウス条件では検出閾が変化しなかった ($t(8) = 0.38$, $p = 0.36$)。このことは、単純に円形のフランカーがあるだけではCF効果は起こらず、CF効果が起こるには、ターゲットとフランカーの空間周波数特性が一致している必要があることを示している (Polat & Sagi, 1993; Tanaka & Sagi, 1998)。

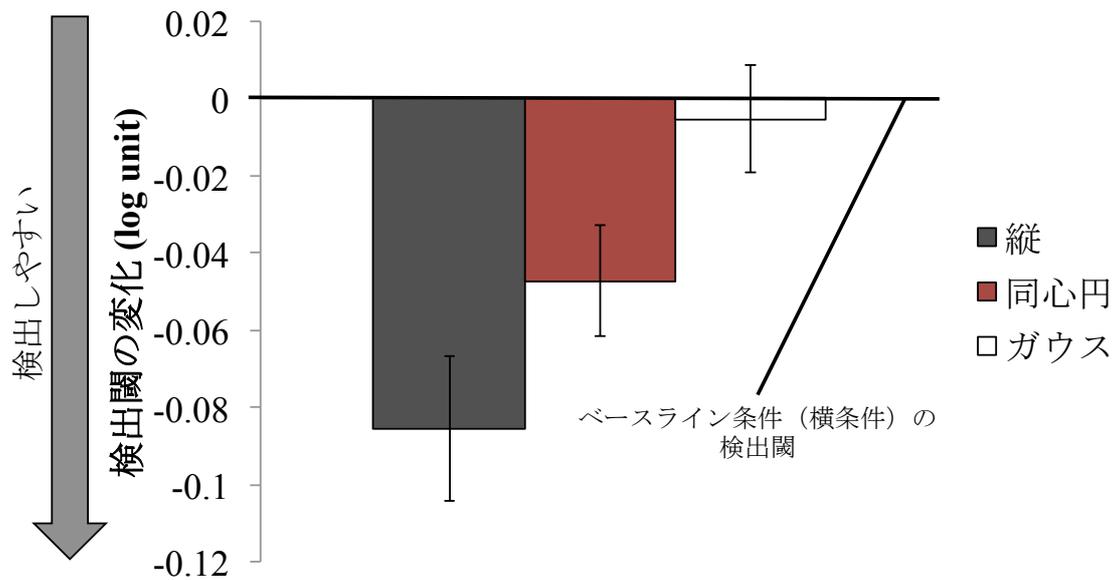


図 27：実験 1 の結果

ベースライン条件（横条件）に対する検出閾の変化で結果を記述している。この値が負であれば、検出閾がベースライン条件のものに比べて低くなっている、すなわちターゲットの検出が促進されていることを表す。エラーバーは標準誤差を表す。

次に、条件間の CF 効果の効果量の差について調べるため、検出閾の変化について、参加者内 1 要因 3 水準（縦条件・同心円条件・ガウス条件）の分散分析を行った。主効果が有意であったため ($F(2,16) = 9.77, p < .005$)、ボンフェローニの修正版多重比較を行った。その結果、縦条件とガウス条件の間、同心円条件とガウス条件の間に有意な差があった（どちらも $p < .05$ ）。しかし、縦条件と同心円条件の間には有意な差がなかった ($p = 0.11$)。これらの結果から、フランカーが知覚される方位を持たなくても、フランカーとターゲットの空間周波数成分が一致しており、フランカーが V1 野の方位選択性神経細胞を活動させようようなエネルギーを含む図形であるならば、CF 効果は起こることが示された。

2. 1. 3 考察

実験1の結果から、フランカーが知覚される方位を持たない同心円であっても、CF効果が起こることが示された。このことは、CF効果にフランカーの方位についての視覚的気づきが必要ないこと、すなわちCF効果が無意識的で自動的な方位刺激の処理によって起こりうることを示している。そのため、CF効果の機能的意義は、必ずしも輪郭統合のような、意識にのぼらせるための処理と関係しているとは限らないと考えられる。ではどのような機能的意義を持つのか、という点については、研究1の総合考察において述べる(2. 5. 2項)。

また、縦縞のフランカーによるCF効果と同心円のフランカーによるCF効果を比べると、効果量に有意な差はなかった。縦縞のフランカーと同心円のフランカーには様々な違いが存在しているが、以下に記すように、いずれも効果量に差を生じさせるものではなかったと考えられる。

まず、同心円のフランカーに含まれる縦の方位のエネルギーは、縦縞のフランカーに比べて小さい。実験で用いた同心円は縦縞のD2図形と横縞のD2図形を線形加算したものであるため、同心円に含まれる縦の方位のエネルギーは、縦縞のD2図形そのものよりも小さい。そのようなエネルギーに違いがあることが、CF効果の効果量を変化させる可能性が考えられる。しかし、実験1に参加した9名の参加者に対して、コントラストを半分にした縦縞のフランカーを用いて、コントラストが最大のフランカーに比べて検出閾が変化するかを調べるコントロール実験を行った結果、検出閾に有意な差はなかった(0.528 ± 0.024 log units vs 0.545 ± 0.027 log units, $t(8) = -1.54$, $p = 0.16$)。このことは、フランカー

のコントラストを操作しても CF 効果の効果量は変わらないことを示した先行研究と一致している (Polat, 1999; Polat & Sagi, 1993)。そのため、フランカーに含まれる縦の方位のエネルギー成分に差があっても、縦縞のフランカーによる CF 効果と同心円のフランカーによる CF 効果の間に効果量の差は生じなかったのだと考えられる。

また、同心円のフランカーは、あらゆる方位のエネルギーを持っているため、縦縞のフランカーとは違い、縦の方位に選択的なフィルターだけではなく、横や斜めといった方位に選択的なフィルターも等しく活動させうる。周辺抑制についての実験では、周辺刺激として、ターゲットと同じ方位に加えてそれと直交する方位を持った刺激を呈示すると、ターゲットと同じ方位のみを持った周辺刺激による周辺抑制に比べて、抑制が弱められることが示されており (Petrov, Carandini, & McKee, 2005)、縦以外の方位に選択性を持つフィルターの活動が、CF 効果を抑制する可能性が考えられる。しかし、異なる方位に選択性を持つ神経細胞同士よりも、同じ方位に選択性を持つ神経細胞同士の方が互いに結びつきやすく (Stemmler et al., 1995)、そのような結びつきが CF 効果に関与していると考えられている (Kapadia et al., 1995; Polat et al., 1998; Polat & Norcia, 1996)。そのため、他の方位の情報が同心円に含まれていても、CF 効果の効果量が小さくはならなかったのだと考えられる。

他にも、縦縞のフランカーは特定の方位が知覚されるのに対し、同心円のフランカーには特定の方位が知覚されない。先行研究において、刺激の持つ方位が意識の上で知覚できるかどうかによって、初期の視覚処理過程の活動の強さ

が変化する可能性が指摘されており (Blake, Tadin, Sobel, Raissian & Chong, 2006; Tsuchiya & Koch, 2005)、特定の方角が知覚されないことで CF 効果の効果量が変化する可能性も考えられる。しかし、方角が意識の上で知覚できてもできなくても、初期の視覚処理過程の活動は変化しないとする研究もある (Blake & Fox, 1974; He et al., 1996)。また、方角の視覚的気づきがない時に変化するのは、視覚処理過程の初期段階における神経細胞の活動自体だと考えられている (Blake et al., 2006)。すなわち、フランカーの方角の視覚的気づきがないと、フランカーに対する V1 野の神経細胞の活動が低くなる可能性はあるが、これはフランカーの縦成分のエネルギー量の違いと同義である。前述したように、フランカーに含まれる縦の方角のエネルギーに差があっても CF 効果の効果量は変わらないため、やはり効果量は変化しなかったのだと考えられる。

このように、縦縞のフランカーと同心円のフランカーには様々な違いが存在するが、そのいずれも CF 効果の効果量に差を生じさせる要因とはならなかったと考えられる。また、研究 1 の目的は、知覚される方角がないフランカーによって CF 効果が起こるのかを調べることである。そのため、知覚される方角の有無によって効果量に差が生じるのかという点については、これ以降は扱わない。

2. 2 実験 2 : ベースライン条件の妥当性の検討

実験 2 では、本研究で用いた横縞の D2 図形が、ベースライン条件におけるフランカーとして適しているのかを検討する。本研究の実験 2 以外の実験では、一貫して横縞のフランカーをベースライン条件として用いた。しかし先行研究

では、フランカーを呈示せず、ターゲットのみを呈示した際の検出閾をベースラインとし、そこからの検出閾の変化を調べていることが多い (e.g. Polat & Sagi, 1993; 1994a)。もし、横縞のフランカーが呈示されると、フランカーが呈示されない場合に比べてターゲットの検出閾がむしろ高くなってしまえば、横縞のフランカーを呈示する条件をベースライン条件として採用することはおかしいことになる。なぜなら、そうした場合、本研究の実験においてベースライン条件に比べて別の条件の検出閾が低くなったとしても、それは先行研究で報告された CF 効果とは別のものである可能性があることになるからである。そこで、本研究におけるベースライン条件の妥当性を調べるため、フランカーが呈示されない条件におけるターゲットの検出閾を測定し、フランカーが呈示される条件との比較を行う。

2. 2. 1 方法

参加者は、6名の大学生であった。他の実験の参加者との詳細な対応関係については、付録の表1に記述した (p. 131)。刺激は、コンピュータ (Apple Mac Pro Mid 2012) によって作成し、CRT モニタ (Iiyama HM204D) 上に呈示した。用いた条件は、縦縞の D2 図形が上下に呈示される条件 (縦条件)、横縞の D2 図形が上下に呈示される条件 (横条件)、フランカーが呈示されない条件 (フランカーなし条件) の3つであった (図28)。どの条件においても、200ms の刺激呈示の間、黒い十字がターゲットの上下の十分離れた位置 ($4.5\text{deg} = 30\lambda$) に呈示された。これは Polat と Sagi の実験にならって、ターゲットの呈示について

の時間的な手がかりとして呈示した (Polat & Sagi, 1993, 1994a)。結果は、検出閾で記述した。ここでいう検出閾は、測定された各条件のターゲットの検出閾 (マイケルソンコントラスト、単位は%) について、底が 10 の対数をとったものであった。

それ以外の方法は、実験 1 と同様であった。

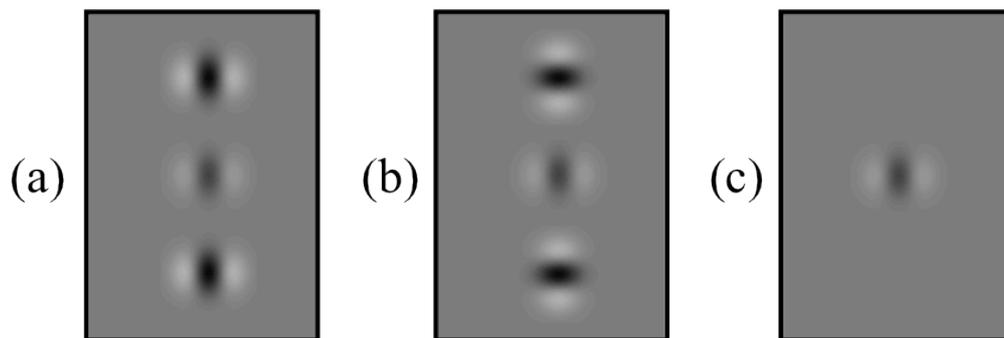


図 28 : 実験 2 の条件
(a) 縦条件。(b) 横条件。(c) フランカーなし条件。

2. 2. 2 結果

実験 2 の結果を図 29 に示した。条件間で検出閾に差があるのかを調べるため、参加者内 1 要因 3 水準の分散分析を行った。主効果が有意であったため ($F(2,10) = 15.47, p < .001$)、ボンフェローニの修正版多重比較を行った。その結果、縦条件とフランカーなし条件 ($p < .01$)、横条件とフランカーなし条件 ($p < .05$)、縦条件と横条件 ($p < .05$) の全ての条件間に有意な差があった。この結果は、フランカーが呈示されない時に比べて、フランカーが呈示されると検出閾が低くなること、また、実験 1 と同様に横縞のフランカーが呈示された時に比べて、縦縞のフランカーが呈示されると検出閾が低くなることを示している。

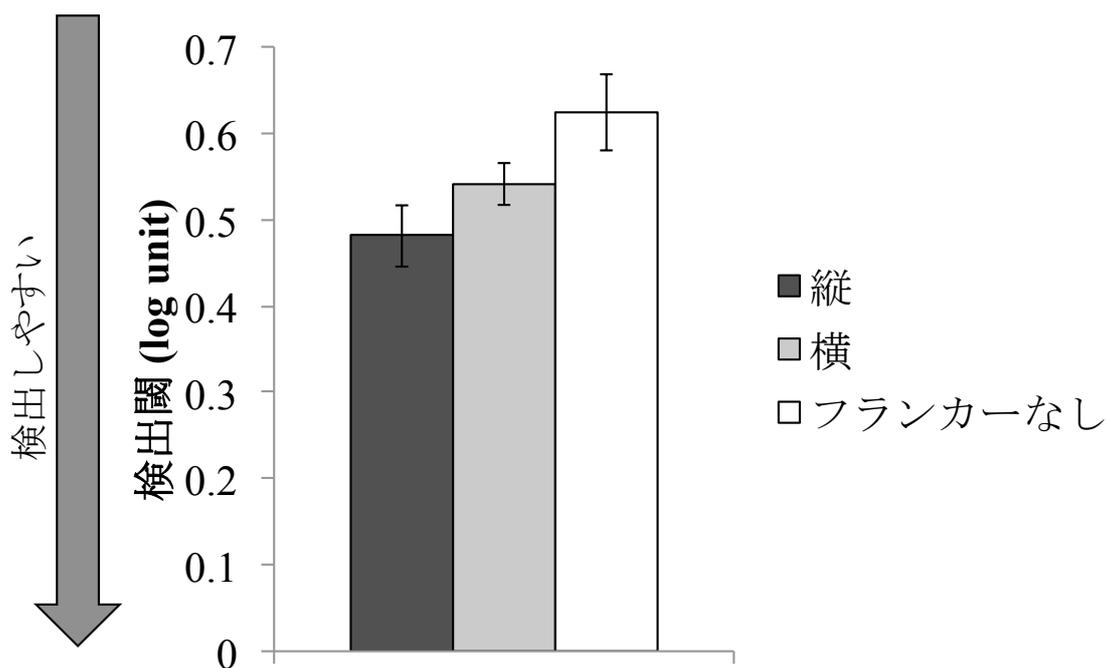


図 29 : 実験 2 の結果
 検出閾で結果を記述している。エラーバーは標準誤差を表す。

2. 2. 3 考察

実験 2 の結果から、横縞のフランカーがベースライン条件として適切であることが示された。実験の結果は、フランカーがない時に比べて、横縞のフランカーが呈示されると、ターゲットが検出しやすくなることを示している。先行研究では、フランカーが呈示されない条件をベースライン条件としていることが多い (e.g. Polat & Sagi, 1993; 1994a)。しかし、フランカーが呈示されずにターゲットのみが呈示されると、フランカーとターゲットが同時に呈示された時に比べて、ターゲットがいつ、どこに呈示されるかの情報が少なくなる。このようにターゲットの呈示についての時空間的な不確かさが高くなると、ターゲットの検出が難しくなるということが報告されている (Pelli, 1985; Petrov et al., 2006)。本研究で扱う CF 効果は、フランカーに含まれる方位のエネルギーによ

って方位選択性メカニズムが活動することによる検出閾の変化であり、ターゲットの呈示の時空間的な不確かさの変化による検出閾の変化を調べたいわけではない。そのため、ベースライン条件では何らかのフランカーを呈示し、ターゲットの呈示の時空間的な不確かさをコントロールした上で、実験を行うのが適切だと考えられる。本研究では、フランカーの方位エネルギーに着目して実験を行っているため、それ以外の空間周波数や位相といったパラメータは揃えた上で、方位エネルギーのみが異なるフランカーが、ベースライン条件として適切だと考えられる。そこで本研究における以後の実験では実験 1 と同様に、ターゲットと同じ位相、空間周波数を持つ横縞の D2 図形をフランカーとして呈示する条件を、最も適切なベースライン条件として採用することにする。

横縞のフランカーによる検出閾の変化は、先に述べたようなターゲットの呈示の時空間的な不確かさの低下による影響だと考えられる (Petrov et al., 2006)。しかし、横縞のフランカーが、方位選択性メカニズムに関わる促進的な影響を及ぼしうるとする研究もある (Cass & Spehar, 2005b)。この点については、コントロール実験において検討する (2. 2. 4 項)。

また、実験 2 の結果は、CF 効果の効果量について、先行研究と量的に整合性がある。実験 1 では、ベースライン条件 (横条件) に比べての縦条件での検出閾の変化、すなわち CF 効果の効果量は、0.086 log units である。しかし先行研究では、CF 効果の効果量は 0.1~0.3 log units だと報告されており (e.g., Polat & Sagi, 1993; 1994a)、実験 1 における CF 効果は先行研究より効果量が小さいことになる。しかし、実験 1 におけるベースライン条件は横縞のフランカーである

のに対して、これらの先行研究では、ベースライン条件としてフランカーを呈示しない条件を用いている。そのため、先行研究と実験 1 とではベースライン条件における検出閾が異なっており、その違いが CF 効果の効果量の差を生み出したと考えられる。実際、実験 2 におけるフランカーなし条件と縦条件の検出閾の差は 0.14 log units であり、実験 1 で効果量が先行研究に比べ小さかったのは、ターゲットの呈示の時空間的な不確かさの低下により、ベースライン条件の検出閾が先行研究に比べてすでに低くなっていたからだと考えられる。よって、本研究における D2 図形を用いての CF 効果は、先行研究における CF 効果と、量的に一致しているといえる。

2. 2. 4 コントロール実験

実験 2 の結果から、横縞のフランカーが呈示されると、フランカーが呈示されない時に比べてターゲットの検出閾が低くなることが示された。この横縞のフランカーによる検出閾の変化は、ターゲットの呈示の時空間的な不確かさが減少したことが 1 つの要因だと考察した (Petrov et al., 2006)。しかし、横縞のフランカーが、方位選択性メカニズムに関わる促進的な影響を及ぼしうるとする研究もある (Cass & Spehar, 2005b)。そこでこのコントロール実験では、フランカー以外に、ターゲットの呈示に関する強い時空間的な手がかりを与えた上で、フランカーがない条件と横縞のフランカーが呈示される条件の間で検出閾を比較した。

実験 2 に参加した 6 名のうち、4 名がコントロール実験に参加した。他の実

験の参加者との詳細な対応関係については、付録の表 1 に記述した (p. 131)。

ターゲットの呈示の時空間的な手がかりとして、200ms の刺激呈示の間、ターゲットの呈示位置の近傍 (右上、左上、右下、左下) に斜めの線分を 4 本呈示した。条件として、横縞の D2 図形が上下に呈示される条件 (横条件) と、フランクカーが呈示されない条件 (フランクカーなし条件) の 2 つを用いた。それ以外の方法は、全て実験 2 と同様にした上で実験を行った結果、横条件の検出閾とフランクカーなし条件の検出閾の間に有意な差はなかった (図 3 0) ($t(3) = 1.15$, $p = 0.33$)。すなわち、いずれの条件においてもターゲットの呈示に関する時空間的な強い手がかりがあれば、横縞のフランクカーが呈示されても、フランクカーが呈示されない時に比べて検出閾が低くはならないことが示された。よって、実験 2 における横縞のフランクカーによる検出閾の変化は、主にターゲットの呈示の時空間的な不確かさの減少が要因であると考えられる (Petrov et al., 2006)。

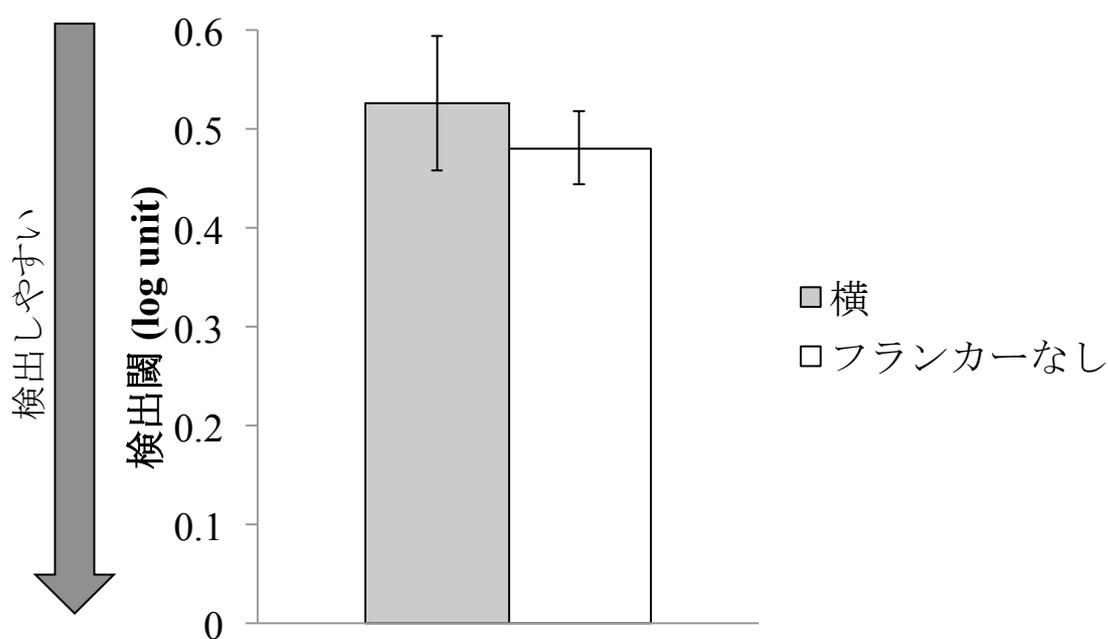


図 3 0 : 実験 2 のコントロール実験の結果
検出閾で結果を記述している。エラーバーは標準誤差を表す。

2. 3 実験3：同心円のフランカーによる

同一線促進効果の単眼性

実験1と実験2の結果から、知覚される方位を持たない同心円のフランカーを用いても、縦縞のフランカーと同様に、横縞のフランカーに比べて検出閾が低くなる、すなわちCF効果が起こることが示された。実験3では、この効果が単眼性であるのかについて検討する。先行研究において、縦縞のフランカーによるCF効果は、フランカーとターゲットを別々の眼に呈示すると起こらないことが示されている (Huang et al., 2006; Tanaka & Sagi, 1998)。そのようにフランカーとターゲットを両眼分離呈示すると、呈示される眼は異なっても、知覚的にはフランカーとターゲットが一直線に並ぶ。そのため、もし両眼分離呈示をしても同心円のフランカーによってターゲットの検出閾が低くなるならば、実験1における同心円のフランカーによるCF効果は、縦縞のフランカーによるCF効果とは異なり、「知覚の上でターゲットとフランカーが並んでいること」が何らかの関与をしている可能性が考えられる。それに対して、両眼分離呈示すると同心円のフランカーによるCF効果が起こらないならば、縦縞のフランカーによるCF効果と同様、初期の単眼性の方位選択性メカニズムが関わっていると考えられる。そこで実験3では、ターゲットとフランカーを別々の眼に呈示してもCF効果が起こるのかを調べた。

2. 3. 1 方法

参加者は、6名の大学生であった。他の実験の参加者との詳細な対応関係については、付録の表1に記述した (p. 131)。刺激は、ミラーステレオスコープを用いて、両眼分離呈示された。参加者の利き眼は、ホールインカードテストを用いて決定した。刺激は、コンピュータ (Apple PowerMac G5) で作成し、CRT モニタ (Mitsubishi Diamondtron M2 RDF223H) 上に呈示した。ターゲットは、常に利き眼に呈示された。用いたフランカーの条件は、縦縞の D2 図形が利き眼に呈示される条件 (縦同じ眼条件)、縦縞の D2 図形が非利き眼に呈示される条件 (縦違う眼条件)、横縞の D2 図形が利き眼に呈示される条件 (横同じ眼条件)、同心円が利き眼に呈示される条件 (同心円同じ眼条件)、同心円が非利き眼に呈示される条件 (同心円違う眼条件) の5条件であった (図3 1)。このうち、横同じ眼条件をベースライン条件として用いた。また、長さが 0.11deg の4本の斜めの線分を、 200ms の刺激呈示の間、ターゲットの近傍に呈示した。このうち、左上と右下の線分は利き眼に呈示され、右上と左下の線分は非利き眼に呈示された。この4本の線分は、ターゲットの呈示に関する時空間的な手がかりであったとともに、参加者の両眼それぞれに呈示された刺激が、どちらも知覚されていることを確かめるために用いた。また、両眼融合の手がかりとして、 3.0deg 四方で、太さが 0.15deg の、静止ランダムドットからなる正方形のフレームを作成し、両眼に同じものを呈示した。このフレームは実験中常に呈示され、静止ランダムドットの模様は試行ごとにランダムに変更された。

それ以外の方法は、実験1と同様であった。

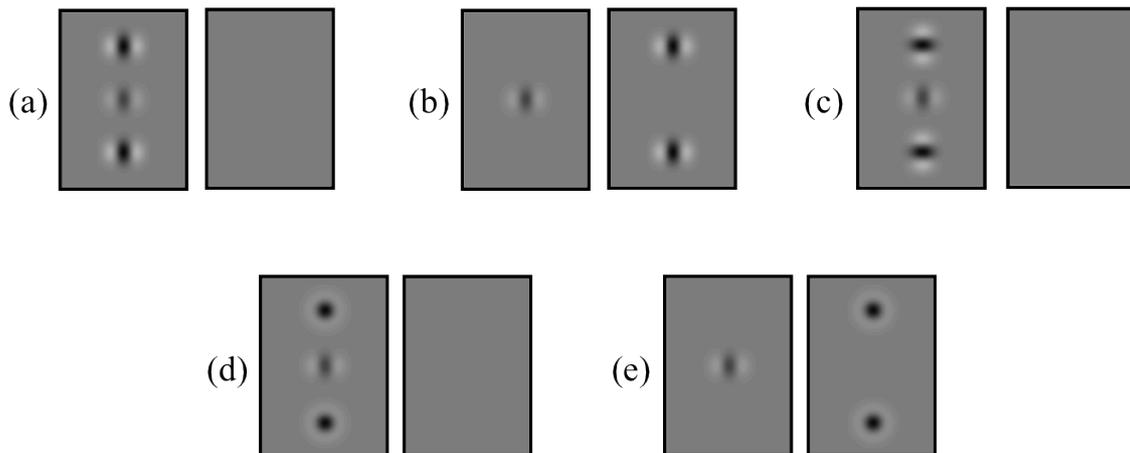


図 3 1 : 実験 3 の条件

左の刺激は利き眼、右の刺激は非利き眼に呈示された。a と b、d と e はそれぞれ、意識の上では同じように知覚される。(a) 縦同じ眼条件。(b) 縦違う眼条件。(c) 横同じ眼条件。この条件を実験のベースライン条件として用いた。(d) 同心円同じ眼条件。(e) 同心円違う眼条件。

2. 3. 2 結果

実験 3 の結果を図 3 2 に示した。各条件で、ベースライン条件（横同じ眼条件）に比べて検出閾が低くなっているのかを調べるため、対応のある t 検定を行った。その結果、縦同じ眼条件、同心円同じ眼条件では有意に検出閾が低くなっていた（縦同じ眼条件： $-0.065 \log \text{ units}$, $t(5) = 5.31$, $p < .005$, 同心円同じ眼条件： $-0.030 \log \text{ units}$, $t(5) = 2.36$, $p < .05$ ）。それに対して、縦違う眼条件、同心円違う眼条件では、検出閾が変化しなかった（縦違う眼条件： $t(5) = 0.45$, $p = 0.34$, 同心円違う眼条件： $t(5) = -0.77$, $p = 0.76$ ）。この結果は、フランカーとターゲットが同じ眼に呈示された場合には、縦縞のフランカーでも同心円のフランカーでも CF 効果が起こるのに対し、フランカーとターゲットがそれぞれ異なる眼に呈示された場合には起こらないことを示している。

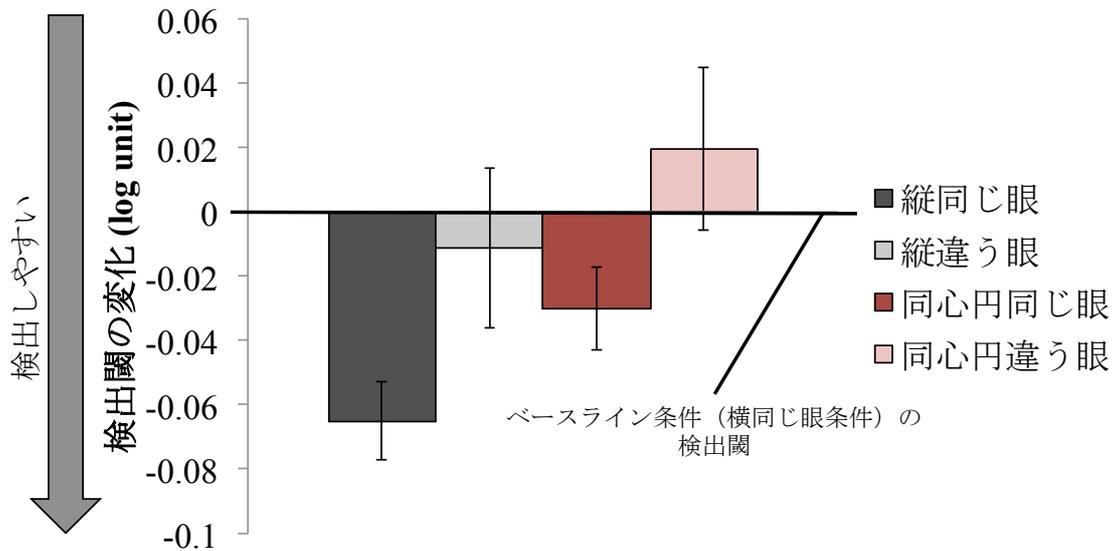


図 3 2 : 実験 3 の結果
 ベースライン条件 (横同じ眼条件) に対する検出閾の変化で結果を記述している。エラーバーは標準誤差を表す。

2. 3. 3 考察

実験 3 の結果から、ターゲットとフランカーが別々の眼に呈示されると、CF 効果が起こらないことが示された。これは、同心円のフランカーによる CF 効果が、縦縞のフランカーによる CF 効果と同様に単眼性であることを示す結果である (Huang et al., 2006; Tanaka & Sagi, 1998)。また、同心円のフランカーによる CF 効果が、知覚の上での刺激の並びのみによって起こるような現象ではなく、縦縞のフランカーによる CF 効果と同様に初期の単眼性の方位選択性メカニズムが関わるような現象であると考えられる。

2. 4 実験4：刺激そのものが見えないフランカーによる

同一線促進効果

実験1～3の結果から、フランカーが知覚される方位を持たない同心円であっても、ターゲットと同じ眼に呈示されて同じ空間周波数を持っていれば、すなわち単眼性の空間周波数・方位選択性フィルターのようメカニズムを活動させれば、CF効果が起こることが示された。このことは、CF効果にフランカーの知覚される方位が必要ないことを示している。

しかし、ここまでの実験では、刺激そのものは常に知覚できるフランカーのみを用いてきた。つまり、フランカーがどのようなものであるかが分かり、かつターゲットとフランカーが一直線に並んでいることが知覚できる条件を用いていた。そのため、ここまでの実験だけでは「CF効果にはフランカーの知覚は必要ない」ということはできない。そこで実験4では、フランカーそのものが見えない条件で実験を行うことによって、CF効果には、フランカーの知覚される方位だけでなく、「フランカーとターゲットが一直線に並んでいる」という視覚的気づきも必要ないのかを調べる。この目的のため、フランカーの呈示される眼と反対の眼にマスク刺激を呈示することにより、両眼間での知覚的抑制が起こってフランカーが知覚にのぼらないようにする事態を採用した。

2. 4. 1 方法

方法は基本的には実験3と同様であったが、次の点で異なっていた。

9名の大学生が実験に参加した。そのうち6名は実験3にも参加していた。他の実験の参加者との詳細な対応関係については、付録の表1に記述した (p. 131)。フランカーそのものを見えなくするためのマスク刺激として、無彩色の正方形の図形を用いた。この刺激は、多数のランダムな大きさ、位置、輝度（黒または灰色または白）の長方形を組み合わせてできる図形であった。マスク刺激の大きさは 0.3deg 四方であった。フランカーとターゲットは、どちらも常に利き眼に呈示された。マスク刺激は、非利き眼の、利き目におけるフランカーの位置に呈示された。マスク刺激を構成するさまざまな大きさ、位置、輝度の長方形群は 100ms ごとに新しいものに更新された。つまり、マスク刺激は 10 枚 /s で変化していた。マスク刺激は各試行において、注視点が消えた直後から呈示され、2度目の刺激呈示が終わってから 500ms 後まで呈示されていた。このようにマスク刺激を呈示することで、利き眼のフランカーは主観的には見えなくなっていた (図 3 3 および 3 4)。この手法は、Continuous Flash Suppression (CFS) と呼ばれる (Tsuchiya & Koch, 2005)。また、マスク刺激が呈示されず、フランカーが主観的に見える条件も用いた。フランカーには、縦縞の D2 図形、横縞の D2 図形の 2 種類を用いた。実験で用いた条件は、フランカーが見える条件と見えない条件、縦縞のフランカーと横縞のフランカーを組み合わせて、縦見える条件、横見える条件、縦見えない条件、横見えない条件の 4 条件であった (図 3 5)。このうち、横見える条件をベースライン条件として用いた。

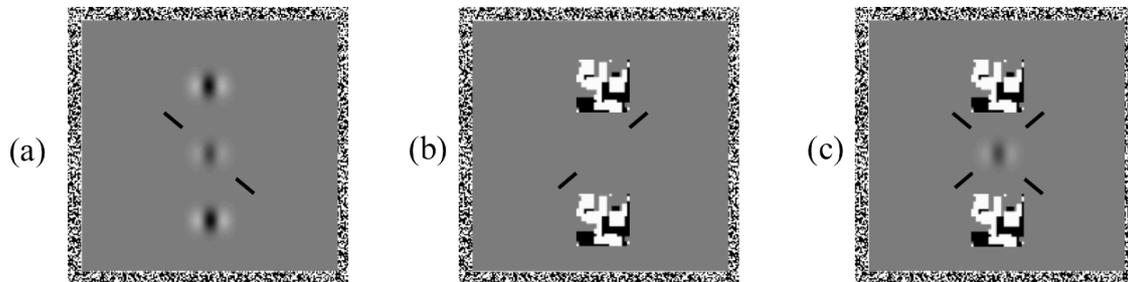


図 3 3 : 実験 4 の刺激呈示の模式図

(a) 利き目に呈示された刺激。(b) 非利き目に呈示された刺激。上下の利き眼でいうフランカーの位置にある刺激がマスク刺激であり、10枚/sで変化した。(c) 両眼に呈示された刺激を統合した際の、主観的な見え。利き目に呈示されたフランカーは見え、マスク刺激のみが知覚される。

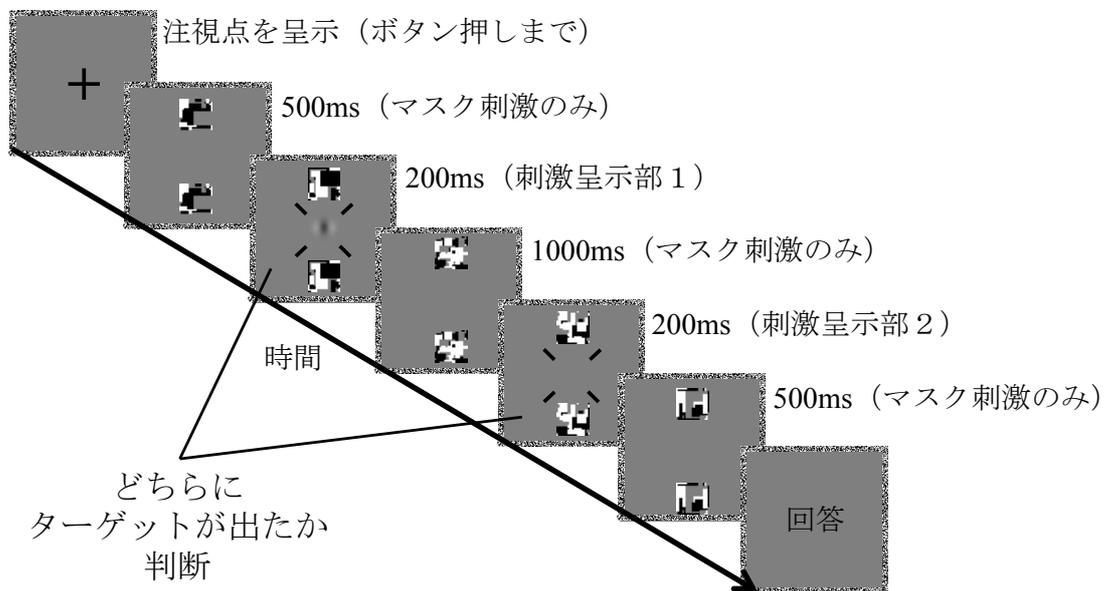


図 3 4 : 実験 4 の 1 試行の流れ

基本的には実験 1 (図 2 6) と同様であるが、マスク刺激が呈示されるとフランカーは見え、参加者は 4 本の斜めの線分を手がかりにターゲットを検出した。

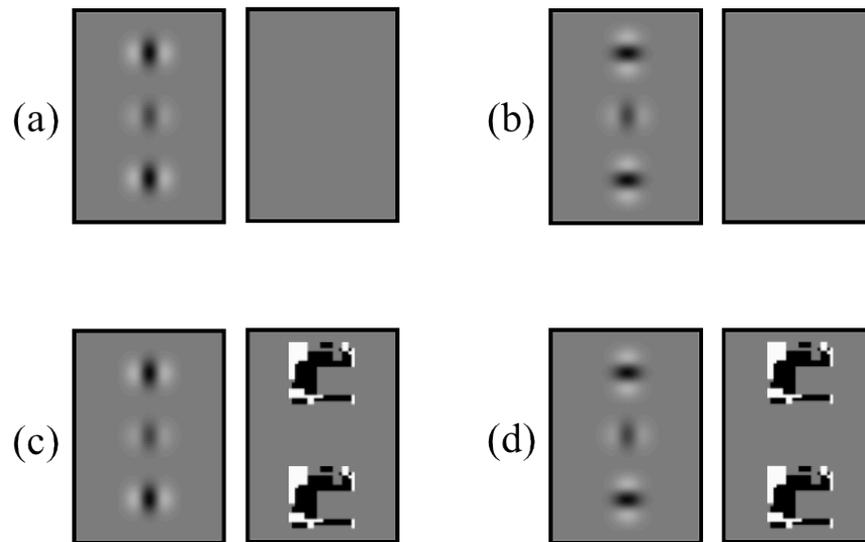


図 3.5 : 実験 4 の条件

左の刺激は利き眼、右の刺激は非利き眼に呈示された。c と d は、主観的にはフランカーが知覚されない。(a) 縦見える条件。(b) 横見える条件。この条件を実験のベースライン条件として用いた。(c) 縦見えない条件。(d) 横見えない条件。

2. 4. 2 結果

実験 4 の結果を図 3.6 に示した。各条件で、ベースライン条件（横見える条件）のものに比べて検出閾が低くなっているのかを調べるため、対応のある t 検定を行った。その結果、まず、横見えない条件では、検出閾が変化しなかった ($t(8) = 0.94, p = 0.19$)。このことは、CFS の手法にてフランカーを見えなくするの用に用いたマスク刺激の存在そのものは、ターゲットの検出閾に影響を与えないことを示している。そして、縦見える条件、縦見えない条件では、検出閾が有意に低くなっていた（縦見える条件： $-0.062 \log \text{ units}, t(8) = 2.99, p < .01$, 縦見えない条件： $-0.044 \log \text{ units}, t(8) = 2.03, p < .05$ ）。このことは、フランカーそのものが見えるかに関わらず、縦縞のフランカーが呈示されていれば CF 効果が起こったことを示している。

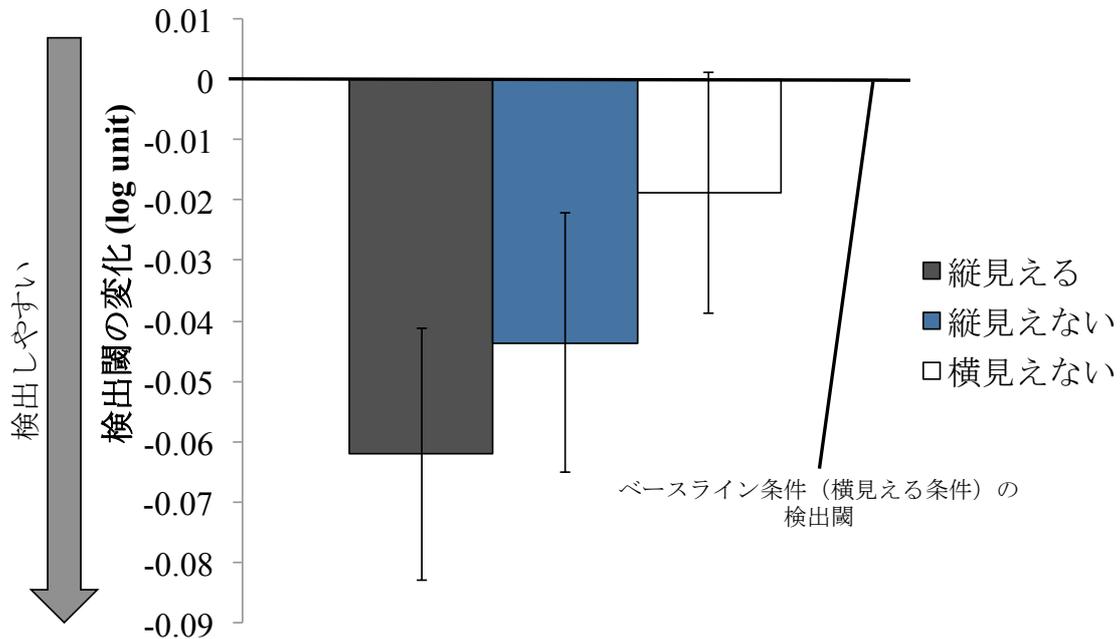


図 3 6 : 実験 4 の結果
 ベースライン条件 (横見える条件) に対する検出閾の変化で結果を記述している。エラーバーは標準誤差を表す。

2. 4. 3 考察

実験 4 の結果から、フランカーそのものが見えなくても、ターゲットと同じ眼に縦縞のフランカーが呈示されていれば、CF 効果が起こることが示された。このことは、CF 効果にはフランカーの方位の知覚だけでなく「フランカーとターゲットが一直線に並んでいる」という視覚的気づきも必要ないことを示している。すなわち CF 効果は「フランカーについての視覚的気づき」がなくとも、ターゲットと同じ方位に選択的な方位選択的メカニズムが活動すれば自動的に起こりうる現象であることが示された。

ただし、マスク刺激によって本当にフランカーそのものが見えなくなっていたのかについての指標を取ったわけではないため、フランカーが見えており、それによって CF 効果が起こった可能性が否定できない。この点について、コン

トロール実験において検討する（2. 4. 4項）。

2. 4. 4 コントロール実験

このコントロール実験では、フランカーの見えを測定する。すなわち、フランカーの方位が見えるか見えないかによって成績が左右されるはずのフランカーの方位弁別課題を行うことで、CFS が適切に働き、フランカーが見えなくなっていたのかを確かめた。

実験の方法は基本的に実験4と同様であったが、手続きが異なっていた。このコントロール実験では、フランカーの方位の見えを調べるため、ターゲットは呈示せずに実験を行った。2度の刺激呈示のうち、上下のフランカーは同じものであったが、1度目と2度目でフランカーが同じ場合と違う場合があった。1度目、2度目のそれぞれにおいて、縦または横のフランカーがランダムに選ばれて呈示された。参加者の課題は、1度目のフランカーと2度目のフランカーが、同じか違うかを回答するというものであった。非利き眼にマスク刺激が呈示される条件（マスクあり条件）と、マスク刺激が呈示されない条件（マスクなし条件）があった。それぞれがブロック内でランダム順に呈示された。1ブロックに各条件が25試行ずつ行われ、各参加者について2ブロック行われた。チャンスレベルは正答率50%であった。実験4に参加した9名全員が、コントロール実験にも参加した。

コントロール実験の結果を図37に示した。各条件における正答率について、チャンスレベル（50%）と差があるかどうかを、1標本t検定を行って調べた。

その結果、マスクなし条件では、チャンスレベルよりも有意に正答率が高く、100%に近かった (96.2%, $t(8) = 59.43$, $p < .001$)。それに対してマスクあり条件では、正答率にチャンスレベルと有意な差がなかった (53.6%, $t(8) = 1.34$, $p = 0.22$)。この結果は、フランカーの方位が弁別できなかつたことを示している。本実験で用いたフランカーは十分に高いコントラストを持っているため、フランカーが知覚できるならその方位も知覚できると考えられる。また、参加者の内観報告でも「方位は分からないが何かが見えていた」というような報告は得られなかった。そのため、コントロール実験の結果から、マスク刺激によってフランカーが見えなくなっていたことが示されたといえる。

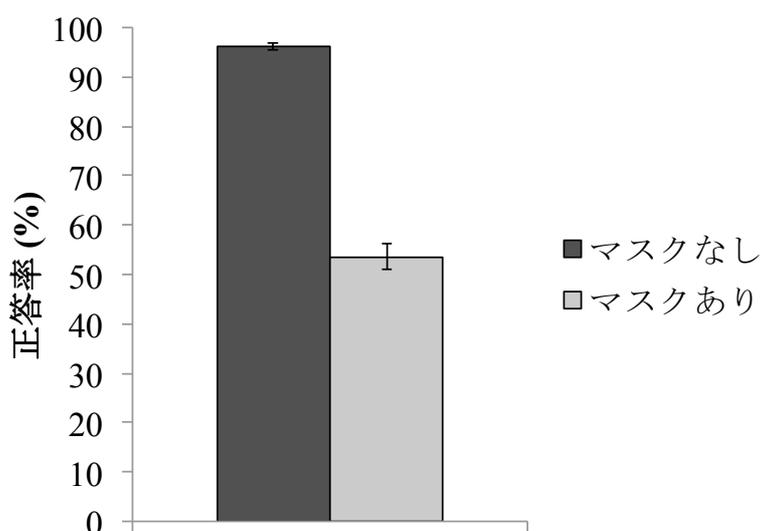


図 3 7 : 実験 4 のコントロール実験の結果
正答率で結果を記述している。エラーバーは標準誤差を表す。

2. 5 研究 1 の総合考察

2. 5. 1 実験の結果のまとめ

研究 1 では、知覚される方位を持たないフランカーによって CF 効果が起こる

のかを調べた。まず実験 1 では、同心円のフランカーを用いても CF 効果が起こることが示された。次に実験 2 では、実験においてベースライン条件として横縞のフランカーを用いることが適切であることを示した。実験 3 では、フランカーとターゲットを別々の眼に呈示すると、同心円のフランカーによる CF 効果が起こらないことを示し、知覚的にフランカーとターゲットが一直線に並んでいるだけでは CF 効果が起こらないことを明らかにした。最後に実験 4 では、刺激そのものが見えないフランカーを用いても CF 効果が起きることを明らかにした。

以上の結果から、研究 1 において、知覚される方位を持たないフランカーによって CF 効果が起こることが明らかとなった。

2. 5. 2 知覚される方位を持たないフランカーによる

同一線促進効果の機能的意義

では、知覚される方位を持たないフランカーによる CF 効果の機能的意義とは何であろうか。まず、CF 効果はターゲットが閾値付近のコントラストを持つ時のみ起こる (Chen & Tyler, 2002; Huang & Hess, 2007)。そして、そのように刺激のコントラストが低い時には、周辺の神経細胞と協調的に動作するような処理が起こりやすいことが知られている (Nauhaus, Busse, Carandini & Ringach, 2009)。コントラストが低いターゲットは、検出作業を行う側にとって「ターゲットがあるのかないのか曖昧な状態」であるが、周辺の情報も利用することで情報を増やし、「ある」方に確定させることができると考えられる。そのように、

周辺の情報を利用することによって、情報の曖昧性や冗長性を減らし、効率的な処理を行っていると考えられる。また、ターゲットのコントラストが低い、という情報だけでなく、フランカーが呈示された、という情報を利用することもできる。フランカーが呈示されると、フランカーの間に刺激があることを「予測」するかのように、ターゲットの位置に受容野を持つ神経細胞に対して閾下が入力が行われる。その時ターゲットが呈示されていれば、閾下加算によって検出の促進が行われる。そのように、自動的に予測的な処理を行って、効率的な処理を実現している可能性が考えられる (Rao & Ballard, 1999)。

このような処理は、意識にのぼらせるための、視覚的気づきの形成に連なる処理というよりは、意識にのぼらなくてもよい、V1野における方位処理の効率化であると考えられる。そのような、無意識的で自動的な方位刺激の処理が、知覚される方位を持たないフランカーによる CF 効果の機能的意義、および CF 効果に共通する機能的意義の1つであると考えられる。

このように研究1では、知覚される方位を持たないフランカーによって CF 効果が起こること、およびその機能的意義を明らかにした。このことは、これまでの研究における CF 効果の機能的意義の議論に対して、新たな示唆を与えるものである。

第3章

研究2：フランカーの知覚される方位と

同一線促進効果のメカニズムの関係

本章では、研究1において示された、知覚される方位を持たないフランカーによるCF効果が、どのような空間パラメータにおいて起こりうるのかを明らかにする。つまり、知覚される方位をフランカーが持つかどうか、CF効果にどのように影響するのかを調べ、CF効果のメカニズムにアプローチする。

研究1では、知覚される方位をフランカーが持たなくてもCF効果が起こることが示されたが、それがどのようなメカニズムによって起こっているのかは明らかでない。CF効果については、これまでの研究から3つのありうるメカニズムが提案されている（1. 4. 3項）。1つ目は「位相に選択的で、比較的狭い範囲のみで起こる1つのフィルター内の非線形加算」である。2つ目は「位相に選択的でなく、潜時は長いが広い範囲で起こりうる複数のフィルター間の相互作用」である。3つ目は「潜時が短く、広い範囲で起こりうるフィードバック情報の非線形加算」である。それぞれが異なる特性を持っているが、空間特性に着目すると「ターゲットとフランカーの位相が異なる時に起こるか」と「ターゲットとフランカーの刺激間距離が遠い時に起こるか」という点が、3つのメカニズムを切り分ける上で重要だと考えられる。そこで研究2では、これらの空間パラメータを操作して、フランカーに知覚される方位がない時にCF効果

が起こるのかを調べることで、研究1で示された知覚される方位がないフランカーによる CF 効果が、どのメカニズムによっているのかを明らかにする。そして、それぞれのメカニズムにフランカーの知覚される方位が必要なのか、という点をもとに、機能的意義を明らかにする。

まず実験5では、フランカーがターゲットと異なる位相を持っている時に、同心円のフランカーによる CF 効果が起こるのかについて調べた。そのことによって「1つのフィルター内の非線形加算」と「複数のフィルター間の相互作用」を切り分けることができる。実験の結果、フランカーとターゲットの位相が異なると CF 効果が起こらないか、非常に弱くなることが示され、同心円のフランカーによる CF 効果が、複数のフィルター間の相互作用によるものではないことが示唆された。

次に実験6では、フランカーとターゲットの刺激間距離が遠い時に、同心円のフランカーによる CF 効果が起こるのかについて調べた。そのことによって「1つのフィルター内の非線形加算」と「フィードバック情報の非線形加算」を切り分けることができる。実験の結果、フランカーとターゲットの刺激間距離が遠くなると、縦縞のフランカーによる CF 効果は起こるのに対して、同心円のフランカーによる CF 効果が起こらなくなることが示された。そのため、同心円のフランカーによる CF 効果は「1つのフィルター内の非線形加算」によって起こっていることが示唆された。

実験7では、実験6と同様にフランカーとターゲットの刺激間距離が遠い時に、刺激そのものが見えないフランカーによる CF 効果が起こるのかについて調

べた。その結果、実験6と同様に、フランカーとターゲットの刺激間距離が遠くなると、縦縞のフランカーが見える時にはCF効果が起こるにもかかわらず、縦縞のフランカーが見えないとCF効果が起こらなくなることが示された。そのため、刺激そのものが見えないフランカーによるCF効果も「1つのフィルター内の非線形加算」によって起こっていることが示唆された。

これらの結果から、知覚される方位を持たないフランカーによるCF効果は「1つのフィルター内の非線形加算」によって起こっているとする理論が最も妥当であることが明らかとなった。そのことから、「1つのフィルター内の非線形加算」は意識にのぼらなくてもよいような、無意識的で自動的な処理に関わるのに対して、「複数のフィルター間の相互作用」と「フィードバック情報の非線形加算」は、視覚的気づきの形成に連なる処理に関わるメカニズムであることが示唆された。

3. 1 実験5：同心円のフランカーによる

同一線促進効果の位相依存性

実験5では、フランカーの空間的な位相を操作して実験を行った。CF効果の考えられるメカニズムのうち「複数のフィルター間の相互作用」は、ターゲットとフランカーの位相が異なっても起こりうる(Loffler, 2008; Zenger & Sagi, 1996)。それに対して「1つのフィルター内の非線形加算」は、ターゲットとフランカーの位相が異なっていると起こらない(Morgan & Dresch, 1995; Loffler, 2008)。そこで、ターゲットとフランカーの位相が逆の場合、すなわちこれまで

用いていたフランカーのポジネガ反転画像をフランカーとして用いた場合に CF 効果が起こるのかを調べることで、同心円のフランカーによる CF 効果のメカニズムについて、上記の 2 つのメカニズムを切り分ける。

3. 1. 1 方法

8名の大学生が実験に参加した。他の実験の参加者との詳細な対応関係については、付録の表 1 に記述した (p. 131)。実験で用いたフランカーの条件は、ターゲットと同じ位相の縦縞の D2 図形 (縦同位相条件)、ターゲットと同じ位相の横縞の D2 図形 (横同位相条件)、ターゲットと同じ位相の同心円の図形 (同心円同位相条件) に加えて、位相が逆の縦縞の D2 図形 (縦逆位相条件)、位相が逆の同心円の図形 (同心円逆位相条件) であった (図 3 8)。このうち、横同位相条件をベースライン条件として用いた。それ以外は実験 1 と同様であった。

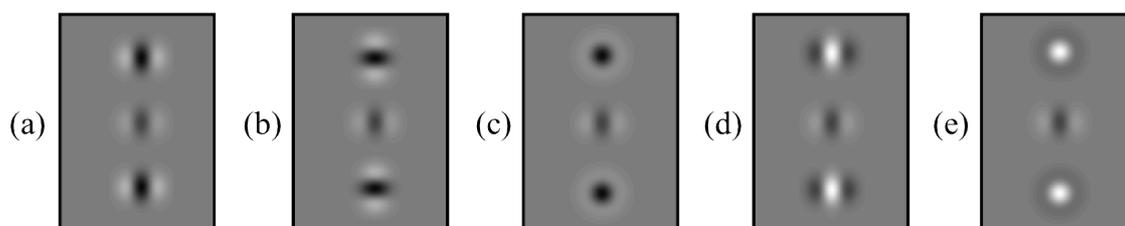


図 3 8 : 実験 5 の条件

(a) 縦同位相条件。(b) 横同位相条件。この条件を実験のベースライン条件として用いた。(c) 同心円同位相条件。(d) 縦逆位相条件。(e) 同心円逆位相条件。

3. 1. 2 結果

実験 5 の結果を図 3 9 に示した。各条件の検出閾がベースライン条件 (横同位相条件) に比べて低くなっているのかを調べるため、対応のある t 検定を行った。その結果、縦同位相条件、同心円同位相条件では、検出閾が有意に低くな

っていた（縦同位相条件：-0.090 log units, $t(7) = 6.14$, $p < .001$, 同心円同位相条件：-0.063 log units, $t(7) = 2.91$, $p < .05$ ）。それに対して、縦逆位相条件、同心円逆位相条件では、検出閾の変化は有意ではなかった（縦逆位相条件：-0.029 log units, $t(7) = 1.52$, $p = 0.09$, 同心円逆位相条件：-0.023 log units, $t(7) = 1.16$, $p = 0.14$ ）。この結果は、ターゲットとフランカーの位相が同じであれば CF 効果が起こるが、ターゲットとフランカーの位相が異なると CF 効果は起こらないことを示している。

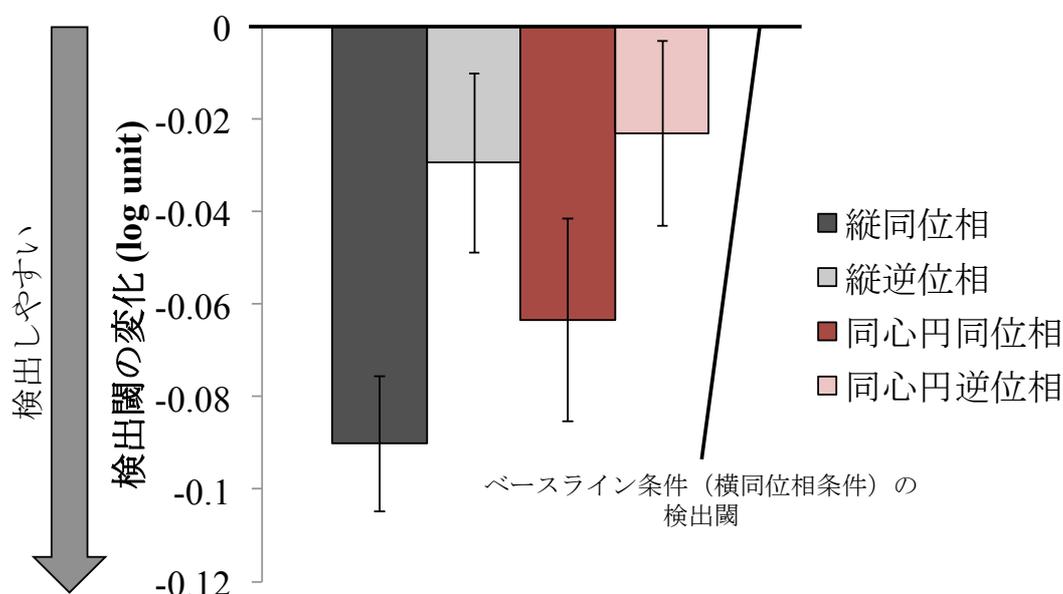


図 39：実験 5 の結果
ベースライン条件（横同位相条件）に対する検出閾の変化で結果を記述している。エラーバーは標準誤差を表す。

また、CF 効果の効果量について比較するため、検出閾の変化量について、参加者内 2 要因分散分析を行った。その結果、位相の主効果は有意であった ($F(1,7) = 26.98$, $p < .005$)。このことは、ターゲットとフランカーの位相が同じだと、位相が異なる時に比べて、CF 効果の効果量が大きいことを表している。それに対

して、フランカーの種類の主効果、および位相とフランカーの交互作用は有意ではなかった（それぞれ $F(1,7) = 1.77, p = 0.22, F(1,7) = 1.03, p = 0.34$ ）。

3. 1. 3 考察

実験5の結果から、ターゲットとフランカーの位相が異なると、CF効果が起こらないことが示された。あるいは、たとえ起こっていたとしても、その効果量は位相が同じ場合に比べて統計的有意性が得られないほど小さすぎたと考えられる。この結果は、先行研究と一致するものである（Huang et al., 2007; Tanaka & Sagi, 1998; Williams & Hess, 1998）。そして、同心円のフランカーによるCF効果は、「複数のフィルター間の相互作用」によって起こっているわけではないと考えられる。何故ならば、そのような相互作用は、ターゲットとフランカーの位相が異なっても起こりうると考えられているからである（Loffler, 2008; Zenger & Sagi, 1996）。また、縦縞のフランカーによるCF効果も位相が異なる条件では起こらなかったことから、「複数のフィルター間の相互作用」によるメカニズムは、実験5のように刺激間距離が比較的近い条件においては、主要な役割を果たしてはいないことが考えられる。

3. 2 実験6：同心円のフランカーによる

同一線促進効果の刺激間距離依存性

実験6では、ターゲットとフランカーの刺激間距離を操作して実験を行った。CF効果の考えられるメカニズムのうち、「複数のフィルター間の相互作用」と

「フィードバック情報の非線形加算」は刺激間距離が遠くても起こりうる (Angelucci & Bressloff, 2006; Angelucci & Bullier, 2003; Gilbert & Wiesel, 1983; Martin & Whitteridge, 1984)。それに対して「1つのフィルター内の非線形加算」は、刺激間距離が近くないと働かない (Angelucci & Bressloff, 2006; Angelucci & Bullier, 2003)。そこで、ターゲットとフランカーの刺激間距離が遠くても、同心円のフランカーによる CF 効果が起こるのかを調べることで、そのメカニズムを明らかにする。

3. 2. 1 方法

10名の大学生が実験に参加した。他の実験の参加者との詳細な対応関係については、付録の表1に記述した (p. 131)。フランカーとターゲットの中心間距離は、0.3deg (=2 λ) または 0.9deg (=6 λ) に操作した (図40)。フランカーは、縦縞の D2 図形 (縦条件)、横縞の D2 図形 (横条件)、同心円の図形 (同心円条件) を用いた。それぞれの距離における横条件を、ベースライン条件として用いた。それ以外は、実験2と同様であった。

3. 2. 2 結果

実験6の結果を図41に示した。各距離において、ベースライン条件 (横条件) に比べて各条件で検出閾が低くなっているかを調べるため、対応のある t 検定を行った。その結果、2 λ では、縦条件でも同心円条件でも有意に検出閾が低くなっていた (縦条件 : -0.072 log units, $t(9) = 2.93$, $p < .01$, 同心円条件 : -0.041

log units, $t(9) = 1.92, p < .05$)。6λでは、縦条件では検出閾が有意に低くなっていた (-0.042 log units, $t(9) = 2.05, p < .05$) のに対して、同心円条件では検出閾が変化しなかった ($t(9) = -0.32, p = 0.62$)。すなわち、縦縞のフランカーによる CF 効果は、刺激間距離が近くても遠くても起こるのに対して、同心円のフランカーによる CF 効果は、刺激間距離が遠くなると起こらないことが示された。

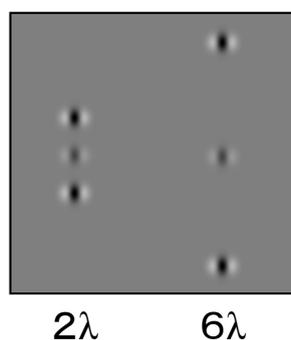


図 40 : 実験 6 の条件

距離は 2λ または 6λ であった。フランカーは縦縞の D2 図形 (縦条件)、横縞の D2 図形 (横条件) または同心円の図形 (同心円条件) であった。各距離における横条件を、実験のベースライン条件として用いた。

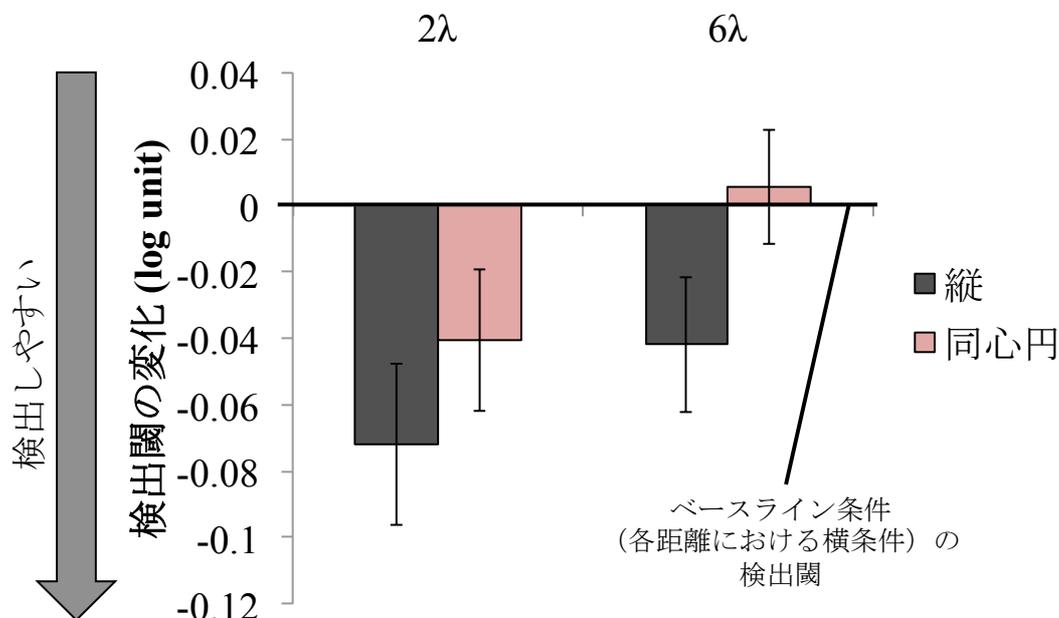


図 41 : 実験 6 の結果

ベースライン条件 (各距離の横条件) に対する検出閾の変化で結果を記述している。エラーバーは標準誤差を表す。

3. 2. 3 考察

実験6の結果から、縦縞のフランカーの場合は、距離が近くても遠くてもCF効果が起こることが示された。これは、先行研究と一致する結果である (Huang et al., 2007; Polat & Sagi, 1993; 1994a)。それに対して同心円のフランカーの場合は、距離が近い時のみ起こり、遠くなると起こらないことが示された。このことは、同心円のフランカーによるCF効果のメカニズムが、「1つのフィルター内の非線形加算」によることを示している。何故ならば、このメカニズムは適切に刺激間距離が近くないと働かないのに対し、他の2つのメカニズムは刺激間距離が遠くても働きうるからである (Angelucci & Bressloff, 2006; Angelucci & Bullier, 2003)。

では何故、「複数のフィルター間の相互作用」と「フィードバック情報の非線形加算」は、フランカーが同心円である時に働かないのだろうか。「複数のフィルター間の相互作用」は、実験6のように刺激間距離が遠い場合、働くのに時間がかかることが知られている (Bringuier et al., 1999; Grinvald et al., 1994)。そして、同心円はあらゆる方位のエネルギーを持っているが、そのように重なって存在する方位に対するフィルターの活動は、互いにその活動を抑制すること (Carandini et al., 1997; Heeger, 1992, 1993) や、周辺刺激に対する影響を弱めうることを示されている (Petrov, Carandini, & McKee, 2005)。また、CF効果に関わる方位刺激間の結びつきにおいて、抑制の情報は促進の情報よりも早く伝わることを指摘されている (Polat & Sagi, 2006)。これらのことから、複数のフィルター間で促進的な相互作用が起こる前に、同心円の持つ他の方位エネルギー

一に感度を持つフィルターによる抑制的な相互作用が働いてしまい、結果として「複数のフィルター間の相互作用」による CF 効果が起こらなかった可能性が考えられる。

「フィードバック情報の非線形加算」として第 1 章で想定していたのは、V1 野から V2 野に送られた方位の情報がもともなった V2 野での神経細胞の活動が、V1 野にフィードバックされることで働くメカニズムである (Angelucci et al., 2002; Girard et al., 2001)。つまり、V1 野から V2 野に対して、V1 野が処理した方位の情報が伝えられる必要があると考えられる。しかし先述したように、同心円はあらゆる方位のエネルギーを持っているため、それぞれの方位に対するフィルターの活動が互いにそれぞれの活動を抑制する (Carandini et al., 1997; Heeger, 1992, 1993)。そして、低次の視覚野から高次の視覚野に送られる情報は、個々の神経細胞の活動ではなく、その活動全体が情報の冗長性を減らす非線形相互作用の処理を経た後の情報表現である (Schwartz & Simoncelli, 2001)。そのため、V1 野が V2 野に伝える同心円についての情報は「特定の方位を持たない」という情報であり、V2 野の方位選択性神経細胞は活動しないと考えられる。その結果、フィードバックが行われることもないため、同心円のフランカーを用いた場合には、「フィードバック情報の非線形加算」による CF 効果が起こらなかったと考えられる。

それに対して「1つのフィルター内の非線形加算」は、近い距離でありフランカーが適切な方位を含んでいれば働きうるメカニズムであるため、同心円のフランカーが呈示されても働き、それによって CF 効果が起こったと考えられる。

3.3 実験7：刺激そのものが見えないフランカーによる

同一線促進効果の刺激間距離依存性

実験7では、実験6と同様に、ターゲットとフランカーの間の距離を操作して、刺激そのものが見えないフランカーによるCF効果のメカニズムを調べた。実験6の結果から、刺激間距離が6λの時、縦縞のフランカーを用いるとCF効果が起こるが、同心円のフランカーを用いるとCF効果が起こらないことが示され、同心円のフランカーによるCF効果が「1つのフィルター内の非線形加算」によって起こっていることが示された。そこで、刺激そのものが見えないフランカーによるCF効果についても、刺激間距離が遠い時に起こらなくなるのかを調べることで、同心円のフランカーと同様に「1つのフィルター内の非線形加算」によって起こるのかを明らかにする。

また、実験7では、同じく刺激そのものが見えないフランカーを用いた実験4とは異なり、試行中は必ずマスク刺激を呈示する。すなわち、実験4ではフランカーそのものが見える条件も並行して用いていたが、実験7では、フランカーそのものが見えない条件のみを用いる。その上で、横縞のフランカーが呈示されている時に比べて、縦縞のフランカーが呈示されている時に検出閾が低くなるのかを調べることで、フランカーそのものが見えなくてもCF効果が起こるのかを明らかにする。

3. 3. 1 方法

4名の大学生が実験に参加した。その全員が実験6にも参加していた。他の実験の参加者との詳細な対応関係については、付録の表1に記述した(p. 131)。ターゲットとフランカーの刺激間距離は、0.3deg (=2 λ)、0.45deg (=3 λ) または 0.9deg (=6 λ) に操作した。マスク刺激は、全試行で呈示された。非利き眼のマスク刺激の呈示位置は、利き眼のフランカーの位置であり、ターゲットとフランカーの刺激間距離が変化した場合にマスク刺激の呈示位置も変化した。そのため、マスク刺激とフランカーは常に重なる位置に呈示されており、フランカーは常に知覚できない条件であった(図4 2)。この操作によって、参加者はフランカーの位置に無意識的に注意を向けていたと考えられる(Freeman et al., 2001)。フランカーの条件は、縦縞の D2 図形(縦見えない条件)、横縞の D2 図形(横見えない条件)であった。各刺激間距離における横見えない条件をベースラインとして、それに比べて縦見えない条件で検出閾が低くなっているかを調べた。それ以外は実験4と同様であった。

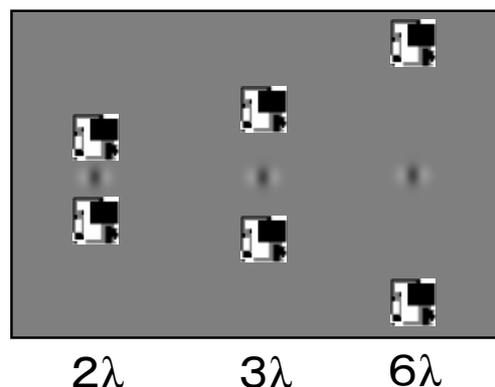


図4 2 : 実験7の条件

距離は2 λ 、3 λ または6 λ であった。フランカーは、縦縞の D2 図形(縦見えない条件)または横縞の D2 図形(横見えない条件)であった。各距離における横見えない条件を、実験のベースライン条件として用いた。

3. 3. 2 結果

実験7の結果を図43に示した。各刺激間距離において、横見えない条件に比べて縦見えない条件で検出閾が低くなっているのかを調べるため、対応のあるt検定を行った。その結果、 3λ では、縦見えない条件で検出閾が有意に低くなっていた (-0.041 log units, $t(3) = 3.77, p < .05$)。それに対して、 2λ と 6λ では、検出閾が変化しなかった (それぞれ $t(3) = -0.55, p = 0.69$; $t(3) = 0.12, p = 0.46$)。

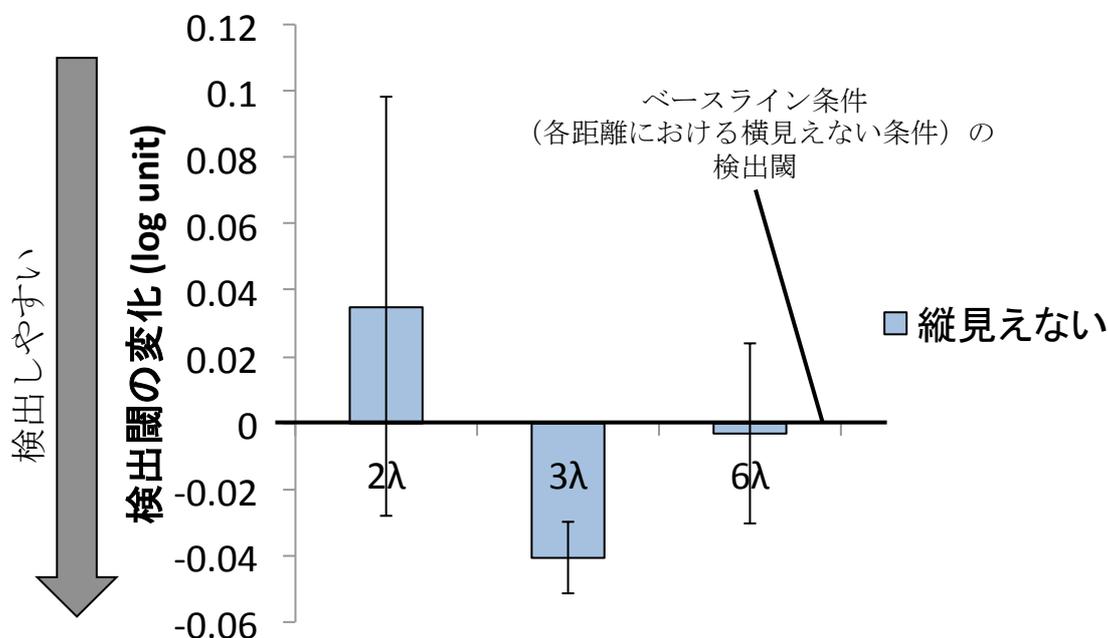


図43：実験7の結果
ベースライン条件（各距離の横見えない条件）に対する検出閾の変化で結果を記述している。エラーバーは標準誤差を表す。

3. 3. 3 考察

まず、 3λ においてCF効果が起こったことから、常にフランカーそのものが見えないような実験条件でも、横縞のフランカーが呈示された時に比べて、縦縞のフランカーが呈示されると検出閾が低くなることが示された。これは、刺

激そのものが見えないフランカーによって CF 効果が起こることを示しており、実験 4 を支持する結果である。

次に、2λ においては、CF 効果が起こらなかった。これは、刺激間距離が近過ぎたことが原因ではないかと考えられる。刺激間距離が近くなると、マスク刺激がターゲットに近づく (図 4 2)。そして、両眼視野闘争あるいはマスキングの効果がターゲットの領域にまで波及してしまい、その結果として課題が難しくなり、ターゲットの絶対的な検出閾が上がるとともに、ブロック間で検出閾が安定しなかったと考えられる。CF 効果は、ターゲットが絶対的な検出閾の時のみに起こると考えられており (Chen & Tyler, 2002; Huang & Hess, 2007)、上記の理由でターゲットの検出閾が上がったことは、CF 効果が起こらなくなる結果になったと考えられる。実際に、2λ の時の検出閾は、3λ あるいは 6λ における検出閾よりも 0.2 log units ほど高かった。また、標準誤差も 3λ や 6λ に比べて大きく、課題が難しかったことを表している。よって、2λ の刺激間距離でフランカーとマスク刺激を呈示するのは、実験操作として最適ではなかったと考えられる。

そして、6λ においては、横縞のフランカーが呈示される場合と縦縞のフランカーが呈示される場合で検出閾に差がなかった。本研究の実験 6 および先行研究において、縦縞のフランカーであれば、刺激間距離が 6λ であっても CF 効果が起こることが示されている (Huang et al., 2007; Polat & Sagi, 1993; 1994a)。しかし、6λ の刺激間距離に刺激そのものが見えない縦縞のフランカーが呈示されても、CF 効果は起こらなかった。このことは、同心円のフランカーによる CF

効果と同様に、刺激そのものが見えないフランカーによる CF 効果も、ある程度ターゲットとフランカーの距離が近くないと起こらない、すなわち「1つのフィルター内の非線形加算」によって起こると考えられる。何故ならば、このメカニズムは適切に刺激間距離が近くないと働かないのに対し、他の2つのメカニズムは刺激間距離が遠くても働きうるからである (Angelucci & Bressloff, 2006; Angelucci & Bullier, 2003)。

では何故、「複数のフィルター間の相互作用」と「フィードバック情報の非線形加算」は、フランカーそのものが見えない時に働かないのだろうか。「複数のフィルター間の相互作用」は、刺激間距離が遠い場合は働くのに時間がかかることが知られている (Bringuier et al., 1999; Grinvald et al., 1994)。実験7では CFS を用いているため、フランカーに対する抑制的な入力に常に存在する (Tsuchiya & Koch, 2005)。そのような両眼間の抑制は、同じ眼の周辺からの影響に先んじて働きうると言われており (Cass, Stuit, Bex & Alais, 2009)、そのような抑制が促進よりも早い潜時で働き (Polat & Sagi, 2006)、CF 効果が起こらなかったと考えられる。

「フィードバック情報の非線形加算」は、V2野での神経細胞の活動が、V1野にフィードバックされることで働くメカニズムである (Angelucci et al., 2002; Girard et al., 2001)。CFS によって刺激が見えなくなっている時に、V1野の方位選択性神経細胞が活動することは知られているが (Tsuchiya & Koch, 2005)、V2野の活動については明らかでない。V2野の神経細胞は主観的輪郭に対して応答する (Von Der Heydt, Peterhans & Baumgartner, 1984) など、V1野よりも知覚

により関わっていると考えられるため、V2野の神経細胞の活動はCFSのマスク刺激によって抑制されており、その結果としてフィードバックが行われない可能性が考えられる。CFSのような両眼間抑制がどの処理段階で何を抑制しているのかは、まだはっきりと分かっているわけでは必ずしもないが(Blake & Logothetis, 2002; Tong, Meng & Blake, 2006)、そのような抑制の結果、刺激そのものが見えないフランカーを用いると、「フィードバック情報の非線形加算」によるCF効果が起こらなかったと考えられる。

それに対して、「1つのフィルター内の非線形加算」は、近い距離で働くメカニズムであり、かつCFSによって刺激が見えなくてもV1野の方位選択性神経細胞は活動するので、刺激そのものが見えないフランカーを用いても働きうると考えられる。

3. 3. 4 コントロール実験

このコントロール実験では、実験4の時と同様に、CFSによってフランカーが見えなくなっているのかを確かめるため、フランカーの方位の見えを測定する実験を行った。

基本的に実験4のコントロール実験と同様の手続きで、フランカーの方位弁別課題を行った。また、フランカーの呈示位置は実験7と同様に操作した。実験7に参加した4名全員が、コントロール実験にも参加した。

実験7のコントロール実験の結果を図44に示した。各条件で正答率がチャンスレベルと差があるかについて、1標本のt検定を行って調べた。その結果、

どの刺激間距離でも、マスクなし条件ではチャンスレベルに比べて有意に正答率が高く（ 2λ : 97%, $t(3) = 47.00$, $p < .001$, 3λ : 99%, $t(3) = 84.87$, $p < .001$, 6λ : 97%, $t(3) = 47.00$, $p < .001$ ）、100%に近かった。それに対して、どの刺激間距離でも、マスクあり条件ではチャンスレベルと正答率に有意な差がなかった（ 2λ : 52%, $t(3) = 0.47$, $p = 0.67$, 3λ : 54%, $t(3) = 1.12$, $p = 0.34$, 6λ : 46.5%, $t(3) = -0.80$, $p = 0.48$ ）。この結果は、フランカーの方位が弁別できなかったことを示している。実験4のコントロール実験と同様に、この実験で用いたフランカーは十分に高いコントラストを持っているため、フランカーが知覚できるならその方位も知覚できると考えられる。そのため、コントロール実験の結果から、マスク刺激によってフランカーが見えなくなっていたことが示されたといえる。

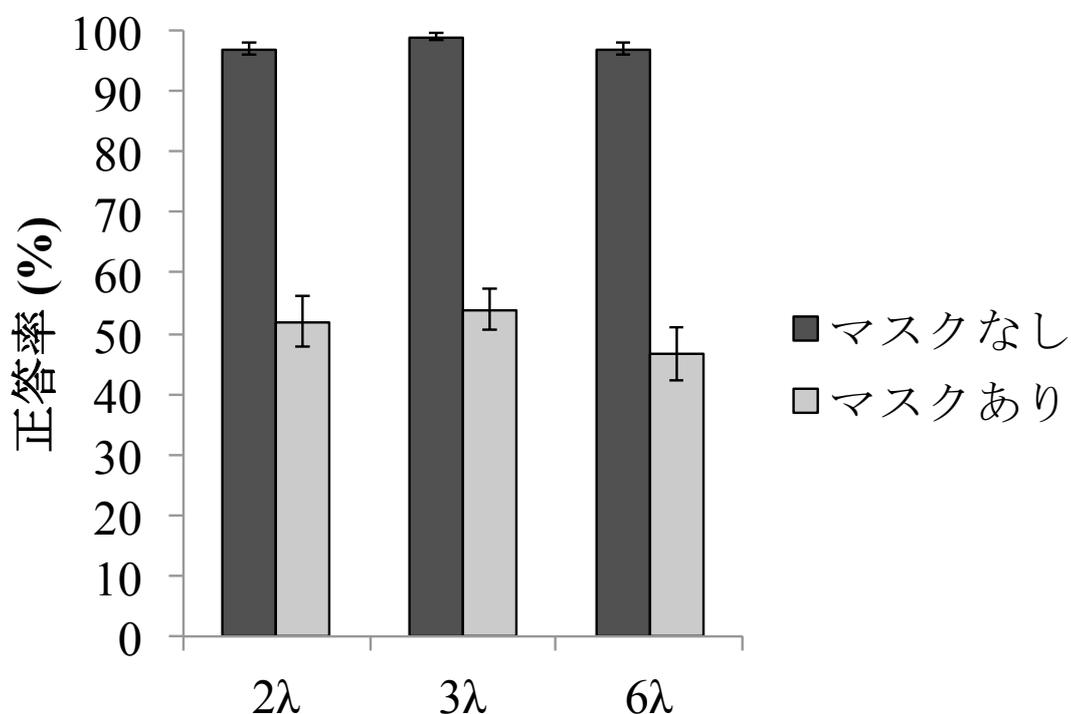


図44：実験7のコントロール実験の結果
正答率で結果を記述している。エラーバーは標準誤差を表す。

3. 4 研究2の総合考察

3. 4. 1 実験の結果のまとめ

研究2では、研究1において示された、知覚される方位を持たないフランカーによるCF効果が、どのようなメカニズムによって起こっているのかについて調べた。CF効果については、これまでの研究から3つのありうるメカニズムが提案されている(1. 4. 3項)。1つ目は「位相に選択的で、比較的狭い範囲のみで起こる1つのフィルター内の非線形加算」である。2つ目は「位相に選択的でなく、潜時は長いが広い範囲で起こりうる複数のフィルター間の相互作用」である。3つ目は「潜時が短く、広い範囲で起こりうるフィードバック情報の非線形加算」である。それぞれの空間特性の違いに着目して、研究2ではこれら3つのメカニズムを切り分けた。

まず実験5では、フランカーがターゲットと異なる位相を持っていると、縦縞のフランカーによるCF効果と同心円のフランカーによるCF効果の両方が起こりにくくなることを明らかにした。そのことは、「複数のフィルター間の相互作用」によるメカニズムが、刺激間距離が近い時にはあまり働かないことを示している。次に実験6では、フランカーとターゲットの刺激間距離が遠い時に、縦縞のフランカーによるCF効果は起こるのに対して、同心円のフランカーによるCF効果が起こらなくなることを明らかにした。このことは、同心円のフランカーによるCF効果は「1つのフィルター内の非線形加算」によって起こっていることを示している。そして実験7では、フランカーとターゲットの刺激間距離が遠い時に、刺激そのものが見えないフランカーによるCF効果が起こらなく

なることが示された。そのため、刺激そのものが見えないフランカーによる CF 効果も「1つのフィルター内の非線形加算」によって起こっていると考えられる。

これらの結果から、知覚される方位を持たないフランカーによる CF 効果は「1つのフィルター内の非線形加算」によって起こっていることが明らかとなった。そのことは、「1つのフィルター内の非線形加算」は意識にのぼらなくてもよいような、無意識的で自動的な処理に関わるのに対して、「複数のフィルター間の相互作用」と「フィードバック情報の非線形加算」は、視覚的気づきの形成に連なる処理に関わるメカニズムであることを示唆している。

3. 4. 2 それぞれの同一線促進効果のメカニズムの機能的意義

まず「1つのフィルター内の非線形加算」は、知覚される方位を持たないフランカーによる CF 効果に関わるため、その機能的意義は、意識にのぼらなくてもよいような、V1野における無意識的で自動的な方位処理の効率化であると考えられる。すなわち、研究1の総合考察で述べたような、ターゲットの情報の曖昧さを減らしたり、予測的に処理を行ったりすることが、その役割だと考えられる(2.5.2項)。

次に「複数のフィルター間の相互作用」は、網膜上の近傍位置にある方位情報同士を繋いで輪郭の視覚的気づきを形成するような処理に関わっていると考えられる。このメカニズムは、本研究の結果から、フランカーの方位の視覚的気づきを伴う条件で働くと考えられる。また、V1野における方位選択性神経細

胞間の相互作用が関わるメカニズムである (Angelucci & Bullier, 2003; Gilbert & Wiesel, 1983; Martin & Whitteridge, 1984)。さらに、この複数のフィルター間の相互作用は、刺激の持つ方位の延長線上だけでなく、様々な位置・方位間で起こりうる (Loffler, 2008; Polat, 1999)。そのため、このメカニズムは輪郭統合に関係していると考えられる。輪郭統合には、様々な方位刺激間を促進的・抑制的に繋ぐことが重要だと考えられている (Field et al., 1993)。そのため、比較的広い範囲の方位刺激を繋ぎうる複数のフィルター間の相互作用は、輪郭統合に強く関わっていることが示唆される。輪郭統合と CF 効果の関わりについては、多くの研究で指摘されている (e.g. Loffler, 2008; Polat, 1999; Polat & Sagi, 1993; Series et al., 2003)。さらに、フランカーとターゲットの刺激間距離が遠い時に、位相が異なっても CF 効果が起こりうるとする研究 (Solomon et al., 1999; Zenger & Sagi, 1996) と、中心視における輪郭統合は刺激間で位相が異なっても起こりうること (Hess & Dakin, 1997) を考えても、「複数のフィルター間の相互作用」は、輪郭統合と深く関わっており、形の処理などを経て視覚的気づきを形成するような機能的意義を持っていると考えられる。

最後に「フィードバック情報の非線形加算」は、空いた部分を補った上で線分や輪郭の視覚的気づきを形成するような処理に関わっていると考えられる。このメカニズムも、本研究の結果から、フランカーの方位の視覚的気づきを伴う条件で働くと考えられる。また、このメカニズムは V2 野での神経細胞の活動が、V1 野にフィードバックされることで働くメカニズムである (Angelucci et al., 2002; Girard et al., 2001)。V2 野の神経細胞の中には、主観的輪郭に応答する

ものがあることが分かっている (Von Der Heydt et al., 1984)。V1野の神経細胞の中にも、主観的輪郭に応答するものがあると報告されているが (Grosfeld, Shapley & Hawken, 1993)、V2野ほどではない。こういったことを考えると、フィードバック情報を含む処理は、主観的輪郭や線分補完のような、網膜上には存在しない部分を補って知覚する処理に関係していると考えられる。そのような処理とCF効果の関わりは、先行研究でも指摘されている (Dresp & Bonnet, 1995; Polat & Sagi, 2007)。また、より高次の領野からのフィードバック信号は、特に刺激強度が低い時に、図地分離に関わるとも言われており (Hupe, James, Payne, Lomber, Girard & Bullier, 1998)、これらを踏まえて考えると、「フィードバック情報の非線形加算」は、網膜像において視覚情報がない部分がどうなっているのかを補って、線分や輪郭の視覚的気づきを形成するような機能的意義をもっていると考えられる。

これまでに考えられてきたCF効果の3つのメカニズムは、このようにそれぞれに異なる機能的意義を持っていると考えられる (図4.5)。生理学的基盤も異なるこれらのメカニズムが、「ターゲットの検出の促進」という現象を、それぞれ違った役割を持って起こしている、すなわち、それぞれに異なる機能的意義を持ったメカニズムが、状況に応じて方位の検出を助けていると考えられる。

このように研究2では、知覚される方位を持たないフランカーによるCF効果のメカニズムを明らかにし、その機能的意義を明らかにした。それだけでなく、他の提案されていたメカニズムについても、それぞれの機能的意義について大

きな示唆を与えた。そして、これまでの研究で明らかとなっていなかった CF 効果の機能的意義についての議論を大きく進めるとともに、何故複数のメカニズムが考えられるのか、それぞれの機能的意義をもとに明らかにしており、CF 効果の研究を包括的に理解する助けとなるものである。

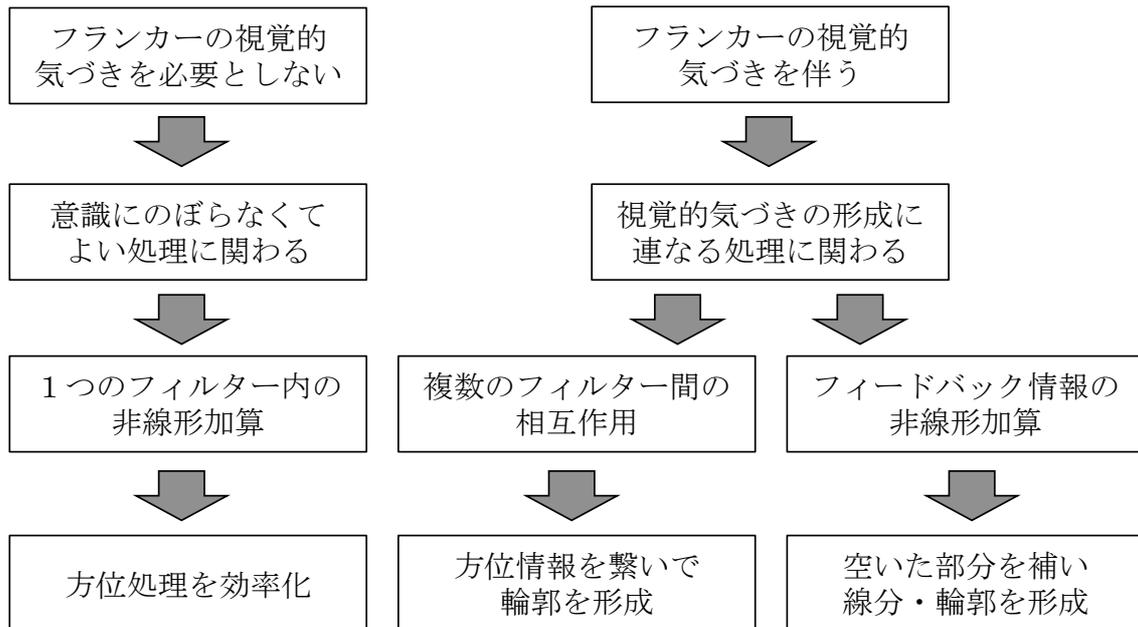


図 4 5 : 研究結果とそれぞれのメカニズムの機能的意義の模式図

まず一番上の段は「実験結果が示したこと」であり、知覚される方位を持たないフランカーによって働くか、が関係している。次の段は「V1 野における方位処理の 2 つの役割」であり、それぞれ視覚的気づきを伴うか、という点から上の段と関連づけている。2 つ目の段は「それぞれのメカニズムが関係すると示されたか」であり、3 つのメカニズムがそれぞれフランカーの視覚的気づきを伴うか、をもとに分けている。そして最後の段が、それまでの段をもとに考えられる「それぞれのメカニズムの役割」である。

第4章 総合考察

4. 1 研究のまとめ

本研究では、知覚される方位を持たないフランカーを用いて、CF 効果のメカニズムや機能的意義を明らかにすることを目的とした。

まず、研究1において、知覚される方位を持たないフランカーによって CF 効果が起こることが明らかとなった。このことは、CF 効果が視覚的気づきを必要としないメカニズムによって起こりうることを示しており、CF 効果が意識にのぼらなくてよいような自動的な処理段階において、方位の処理を効率化する機能的意義を持っていることが示唆された。

次に、研究2においては、知覚される方位を持たないフランカーによる CF 効果が「1つのフィルター内の非線形加算」によって起こっていることが示された。このことは、1つのフィルター内の非線形加算によるメカニズムが、研究1で示されたように意識にのぼらなくてよいような、無意識的で自動的な方位刺激の処理の効率化に関与していることを示唆している。また一方で、CF 効果のメカニズムとして他に提案されてきた「複数のフィルター間の相互作用」と「フィードバック情報の非線形加算」については、フランカーの方位の視覚的気づきを伴う条件で働くと考えられる。そのため、これらは意識にのぼらせるための、視覚的気づきの形成に連なる処理に関わるようなメカニズムであることが示唆された（図4.5）。

このように本研究では、知覚される方位を持たないフランカーを用いること

で、これまでに考えられてきた CF 効果の 3 つのメカニズムが、それぞれに異なった機能的意義を持っていることを示した。すなわち、現在まで盛んに議論がされている CF 効果のメカニズムや機能的意義について実証データに基づいて包括的に整理を行うことができた。そして本研究は、知覚されない方位がどのように処理されているのか、どのように利用されているのか、視覚処理過程における様々な処理の何が自動的な効率化処理であり何が視覚的気づきの形成に連なる処理なのか、といったことを調べた研究ともいえる。そのため本研究は、CF 効果だけでなく、第 1 章において述べた知覚されない刺激特徴の処理についての研究（1. 5 節）、方位刺激の処理についての研究（1. 3 節）、視覚処理過程における物体認識についての研究（1. 2 節）、そして視覚研究一般においても（1. 1 節）、様々な示唆を与えるものである。そこで本章では、これらにより広範な研究において、本研究が持つ意義について考察する。

4. 2 知覚されない方位の処理についての研究との関係

まず、本研究の結果は、先行研究と同様に、意識の上では方位が知覚されなくとも、視覚処理過程の初期段階では網膜像に含まれる視覚情報に応じて方位検出メカニズムが作動し、方位情報が保持されていることを示している。先行研究において、縞刺激の方位が知覚できなくとも、その方位に選択的な方位選択性神経細胞が活動しうることを示されてきた（Blake & Fox, 1974; Falconbridge et al., 2010; He et al., 1996; He & MacLeod, 2001; Rajimehr, 2004; Shady et al., 2004; Tsuchiya & Koch, 2005）。本研究では、CF 効果とい

う方位および空間周波数に選択的な現象が、フランカーに知覚される方位がなくても起こりうることを示されている。CF 効果には V1 野の方位選択性神経細胞が関わると考えられているため (Kapadia et al., 1995; Kasamatsu et al., 2001; Polat et al., 1998)、本研究の結果は、方位が知覚できなくても方位および空間周波数に選択的な V1 野の神経細胞が活動しうることを示す結果の 1 つだと考えることができる。また同時に、そのような V1 野の神経細胞の活動そのものが意識にのぼるわけではないこと、すなわち V1 野の神経細胞が活動するだけでは、視覚的気づきを形成するのに十分ではないことを改めて示している (図 4 6) (Crick & Koch, 1995)。

V1 野の活動は視覚的気づきの形成に十分ではないが、方位についての視覚的気づきが存在するかどうか V1 野の神経細胞の活動に影響を与えるのかについては、未だはっきりとしていない。心理物理学研究の中には、視覚的気づきがないと V1 野の神経細胞の活動が減少しうると主張する研究 (Blake et al., 2006; Tsuchiya & Koch, 2005) もあれば、変化しないとする研究もある (Blake & Fox, 1974; He et al., 1996)。また、神経生理学研究の中にも、視覚的気づきの有無が V1 野の神経活動に影響するという研究 (Maier, Wilke, Aura, Zhu, Ye & Leopold, 2008; Yuval-Greenberg & Heeger, 2013) もあれば、影響しないという研究もある (Watanabe, Cheng, Murayama, Ueno, Asamizuya, Tanaka & Logothetis, 2011)。研究 1 の結果から、たとえフランカーの方位に対する視覚的気づきがないことによって、視覚的気づきがある場合に比べて V1 野の神経細胞の活動が弱くなったとしても (Blake et al., 2006)、CF 効果の効果量は変

わらないと考えられる（2. 1. 3項）。そのため、方位に対する視覚的気づきの有無によっては、「知覚される方位を持たないフランカーによる CF 効果」に関わる V1 野内の方位選択性神経細胞間の結びつきは影響を受けないと考えられる（図46）。

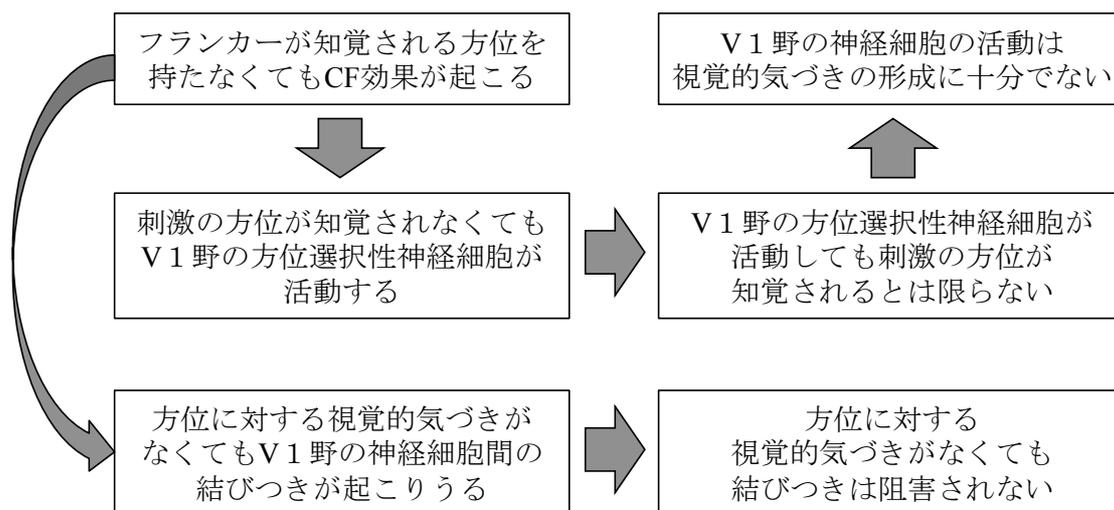


図46 知覚される方位を持たないフランカーによって CF 効果が起こることから、図のように「V1 野の神経細胞の活動は視覚的気づきの形成に十分でない」ことや「方位に対する視覚的気づきの有無は V1 野の神経細胞間の結びつきを阻害しない」ことが示唆される。

知覚される方位を持たない刺激による方位選択性神経細胞の活動は、周辺の方角刺激の処理にも影響を及ぼしうることが知られている。たとえば、周辺に呈示された方位刺激が見えなくても、周辺抑制が起こること (Cai, Zhou & Chen, 2008; Motoyoshi & Hayakawa, 2010)、傾き対比（周辺に少し時計回りに傾いた方位刺激があると、垂直な方位刺激が反時計回りに傾いて知覚される現象: Gibson, 1937) が起こること (Clifford & Harris, 2005; Motoyoshi & Hayakawa, 2010)、クラウディング効果が起こること (Ho & Cheung, 2011; Shin & Tjan, 2011; ただし Wallis & Bex, 2011) が知られている。本研究で示された、知覚

される方位を持たないフランカーによる CF 効果も、これらと並べて考えることができる。ただし、先行研究で示されてきた周辺抑制、傾き対比、クラウディング効果は、閾上のコントラストを持った方位刺激の見えに関わる現象であるのに対して、CF 効果はターゲットのコントラストが閾値付近の時のみ起こる現象である (Chen & Tyler, 2002; Huang & Hess, 2007; Polat et al., 1998)。閾値付近の刺激の処理と閾上の刺激の処理は必ずしも同じものではない (Graham, 2011) ため、本研究の結果は、知覚される方位を持たない刺激が周辺の方位刺激に及ぼす影響について、1つの新たな知見を与えるものである。

また本研究の結果から、視覚的気づきと視覚的注意の違いについても考察することができる。本研究の結果から、刺激そのものが見えないフランカーによって CF 効果が起こることが示された (実験4および7)。すなわち、CF 効果にはフランカーの視覚的気づきは必要ないことになる。それに対して、CF 効果にはフランカーに対して注意を向けることが重要だと考えられている (Freeman et al., 2001, 2003)。何かに注意を向けることと、それが意識にのぼる、すなわち視覚的気づきを形成することは、深く関わっていると考えられていたが (Posner, 1994)、それぞれは別々の処理過程であるとも考えられている (Koch & Tsuchiya, 2007; Lamme, 2003)。先行研究において、意識の上では見えない刺激であっても、それに対して視覚システムが注意を向けることができ、そのような無意識下で向けられる注意によって視覚処理が影響を受けうることを示されている (Boxel, Tsuchiya & Koch, 2010; Kanai, Tsuchiya & Verstraten, 2006)。本研究でも、刺激そのものが見えなくとも、CF 効果に重

要なフランカーに対する注意は無意識下で向いており、それによって CF 効果が起こっていた可能性が考えられ、視覚的気づきと視覚的注意が別々のものであることを示す結果の 1 つであった可能性がある。今後課題遂行中の注意を操作した上で、本研究のようにフランカーが知覚される方位を持たない条件で実験を行うことによって、そのような視覚的気づきと視覚的注意の関係について、実証的に検討して行くことができると考えられる。

4.3 方位刺激に関わる視覚処理についての研究との関係

V1 野における方位刺激の処理において、周辺方位刺激との相互作用である文脈効果は、1 つの重要な特性である (Albright & Stoner, 2002; Series et al., 2003)。4.2 節で示したように、知覚される方位がない条件であっても、方位刺激の文脈効果は起こりうる (Cai et al., 2008; Clifford & Harris, 2005; Motoyoshi & Hayakawa, 2010)。しかし、同じように方位刺激間の相互作用であっても、形の知覚に関わる処理は、方位刺激の知覚を伴う条件のみで起こる (Schwartzkopf & Rees, 2011)。本研究では、知覚される方位がなくても CF 効果が起こるのかどうかには、CF 効果に関わるそれぞれのメカニズムが意識にのぼらなくてよい自動的な処理に関わるのか、あるいは意識にのぼらせるための視覚的気づきの形成に連なる処理に関わるのかによって変化することが示唆された (図 4.5)。では、他の方位刺激の文脈効果についてはどうであろうか。

周辺抑制については、先行研究において 2 つのメカニズムが存在することが示唆されている (Webb, Dhruv, Solomon, Tailby & Lennie, 2005)。一方のメカニズ

ムは、周辺の刺激が両眼間抑制によって見えなくても働くが、もう一方は見える条件のみで働く (Cai et al., 2008)。知覚される方位がなくても働くメカニズムは、比較的初期の処理段階においてコントラストの標準化に関わる処理過程であるため、方位刺激を効率的に処理する上で重要だと考えられている。それに対して、知覚される方位を伴うメカニズムは、比較的后期の処理過程を含み、図地分離やテクスチャ弁別といった視覚的気づきの形成に連なる処理に関わるものであると考えられている (Cai et al., 2008)。このように周辺抑制においても、それぞれのメカニズムが周辺の刺激に知覚される方位がなくても働くかどうかには、その生理学的な基盤の違い (Webb et al., 2005) だけでなく、それぞれのメカニズムの機能的意義が関係していることが指摘されている。

同様に、知覚される方位がなくても起こる現象と、知覚される方位を伴う現象の違いは、その視覚処理過程における役割から考えることができる。傾き対比は、周辺の刺激との方位差を強調することによって、効率的な符号化を実現するような処理であると考えられている (Schwartz, Hsu & Dayan, 2007)。すなわち傾き対比は、自動的に行われる方位処理の効率化に関わる現象であり、そのため知覚される方位がない条件においても起こりうるのだと考えられる (Clifford & Harris, 2005; Motoyoshi & Hayakawa, 2010)。それに対して形の処理は、視覚的気づきを形成するような高次の処理過程に連なっているため (Loffler, 2008)、知覚される方位を伴う条件のみで起こると考えられる (Schwartzkopf & Rees, 2011)。このように、一概に方位刺激の文脈効果といっても、それぞれの現象の視覚処理過程における機能的意義は、自動的な処理

段階における効率化なのか、視覚的気づきの形成に連なる処理に関わるのか、という2つに大きく分かれている。そしてその違いは、本研究がCF効果を用いて示したように、知覚される方位を持たない刺激を用いた時に起こるかどうかなどという差に表れてくるものである（図47）。

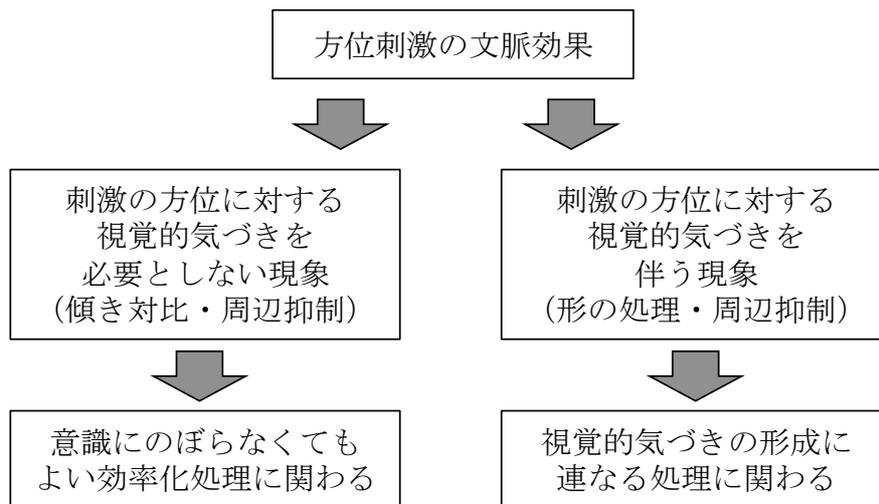


図47

図45において示したように、CF効果のメカニズムは、知覚される方位が必要かどうかによって、その機能的意義を考察することができる。他の方位刺激の文脈効果においても同様に、それぞれの現象が刺激の方位に対する視覚的気づきを伴うかどうかと、その機能的意義を関連付けて考察することができる。周辺抑制については、2つのメカニズムが示唆されており、一方は方位が知覚されなくても起こるが、もう一方は方位の知覚を伴うものであり、それぞれ異なる機能的意義を持っていると考えられている。

また、V1野における方位の検出は、輪郭や形の処理、ひいては「それが何であるのか」という物体認識に関わる処理の第一段階である。つまり、方位刺激の検出は、視覚的気づきの形成において、最も基礎となる処理の1つだといえる（Loffler, 2008）。本研究の結果は、フランカーが知覚される方位を持たなくても、CF効果という方位刺激の検出の促進が起こることを示している。また、そのような知覚される方位のないフランカーによるCF効果は、方位処理の効率

化に関係していることが示唆された。すなわち視覚システムが、意識にのぼらないような情報を利用して処理を効率化していることの例であるといえる。課題に関係しない情報による促進的な効果は、これまでも報告されており (Eriksen & Eriksen, 1974; Gilbert, 1941; Takemura & Murakami, 2010)、本研究は視覚システムがどのように意識にのぼらない情報も利用しながら、視覚世界を構築しているのかを示す研究の1つであるといえる。

4.4 物体認識に関わる視覚処理についての研究との関係

視覚処理過程には階層性があり (Van Essen et al., 1992)、物体認識に関わる腹側経路においては、低次の段階では方位のような局所的で単純な特徴が検出され、高次の段階では顔や建物といったより全体的で複雑な刺激が処理される (Rousselet et al., 2004)。そのように高次の段階では、局所的な方位を繋いで初めて表現されうると考えられる刺激に選択的な神経細胞が存在する (Rousselet et al., 2004)。そして、そのような顔や建物といった刺激が、網膜には入力されているが意識にのぼらないような条件で実験を行っても、それぞれの刺激に選択的な神経細胞が活動したり (Moutoussis & Zeki, 2002)、顔刺激の表す情動に応じて扁桃体 (情動の処理に関わるとされている脳部位) が活動したりすることが知られている (Whalen, Rauch, Etcoff, McInerney, Lee & Jenike, 1998)。そのことは、刺激に対する視覚的気づきがなくとも方位を繋ぐ処理が行われていることを示唆しているように思われるため、本研究が示したことは矛盾しているように思われる。

しかしこれらの結果は、視覚的気づきがなくても方位を繋いで形を作るような処理が行われていることを必ずしも意味しない。顔と建物の弁別については、全体としての刺激を検出できなくても、ある程度局所的な特徴を検出できれば可能であり、そのような局所的な個々の特徴の差が神経活動として表れた可能性が指摘されている (Schwartzkopf & Rees, 2011)。また、扁桃体における情動の処理は、より生物としての原始的な反応に関係するものであり、V1野を含む大脳皮質における処理を経なくても、皮質下の経路によって網膜から送られた情報によって行われうることが示されている (Morris, Ohman & Dolan, 1999)。これらのことを考えると、知覚されない顔や建物といった刺激に対する神経活動が見られることは、本研究において示された「視覚的気づきの形成に関わる視覚処理は知覚される方位を伴う」という知見と矛盾しないものであると考えられる (図48)。

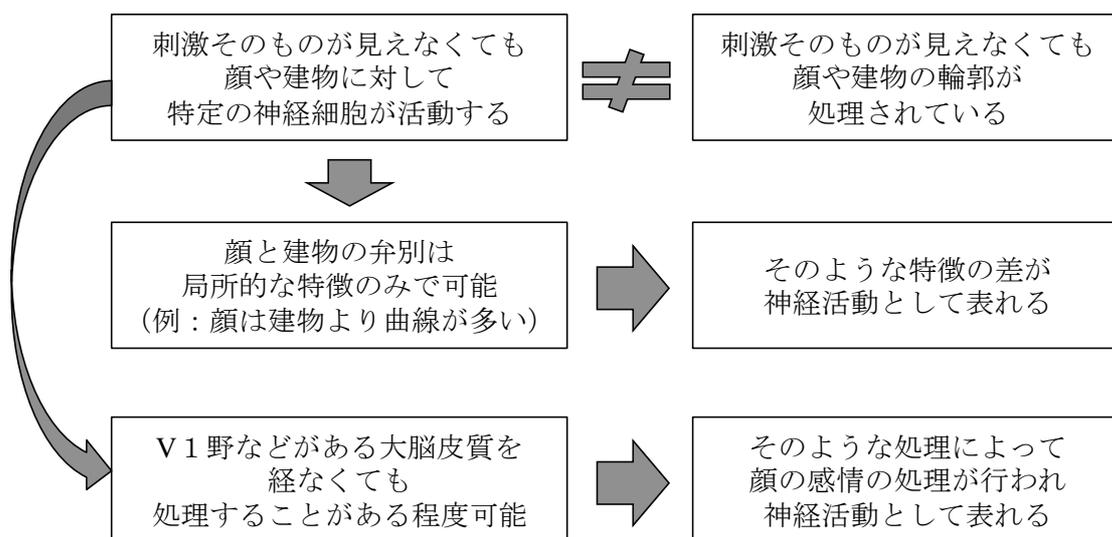


図48 刺激そのものが見えなくても、顔や建物に対する神経活動が見られる。しかしそのことは、視覚的気づきがなくても方位を繋いで輪郭を形成するような処理が行われている、ことを必ずしも意味しない。局所的な特徴による弁別や、大脳皮質を経ない処理過程によって、それらの神経活動はある程度説明できる。

4. 5 結論

視覚とは、視覚情報と知識に基づいた無意識的な推論過程である(1.1節)。そのことは、方位の検出に関わる処理でも同様である。本研究において、CF効果には、視覚処理過程の初期段階における方位処理に関わる、2つの異なる機能的意義があることが示された。1つは自動的な処理によって効率的な情報表現を実現することであり、もう1つは視覚的気づきの形成に連なる情報処理の第一段階となることである。それらの処理は、視覚処理過程においてそれぞれ重要である。その上で、CF効果の最も重要な特性は「同一線性」である。同一線性を持ったフランカーがターゲットの検出を促進するCF効果は、同一線性を持った刺激は多い、という外の世界についての知識に基づいていると考えられる。すなわち、自動的な効率化処理も、視覚的気づきの形成に連なる処理も、どちらも外の世界についての知識に基づいているといえる。そのことは、V1野という視覚処理過程の初期段階において、その機能的意義や生理学的基盤によらず、様々な処理において外の世界についての知識が有効に利用されていることを示唆している。意識にのぼらない情報も有効に利用して処理を効率化する過程、そして意識にのぼる情報を繋ぐことによって視覚的気づきを形成する過程、それぞれにおいて外の世界についての知識が利用されている。それぞれ異なる役割を持った様々な処理過程において、外の世界についての知識に基づいて視覚情報の処理を行い、視覚世界を構築する。そのようにして私たちは、世界を見ているのである。

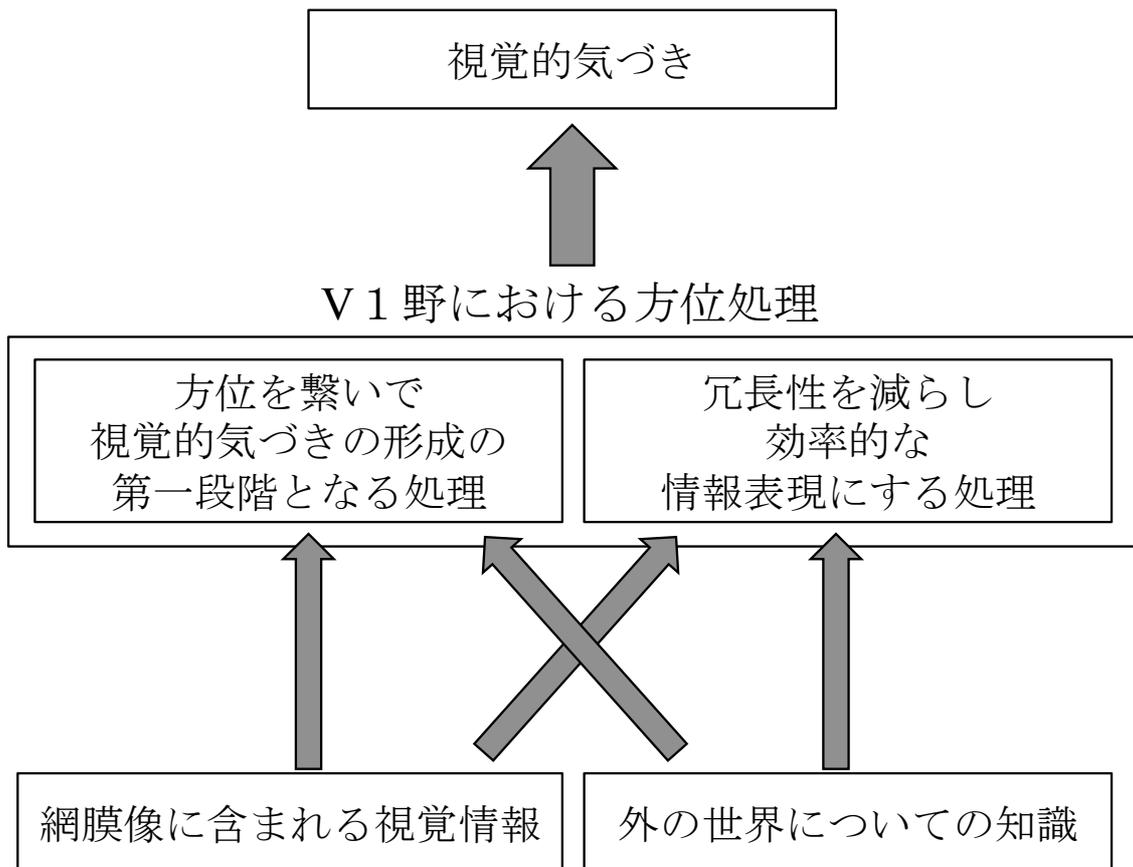


図49

V1野における方位処理は、「自動的な効率化処理」と「視覚的気づきの形成に連なる処理」からなり、そのどちらもが外の世界についての知識を利用して視覚情報を処理する、という形で行われている。

引用文献

- Albright, T. D., & Stoner, G. R. (2002). Contextual influences on visual processing. *Annual Review of Neuroscience*, 25, 339-379.
- 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, 407-430.
- Angelucci, A., & Bressloff, P. C. (2006). Contribution of feedforward, lateral and feedback connections to the classical receptive field center and extra-classical receptive field surround of primate V1 neurons. *Progress in Brain Research*, 154, 93-120.
- Angelucci, A., & Bullier, J. (2003). Reaching beyond the classical receptive field of V1 neurons: Horizontal or feedback axons? *Journal of Physiology - Paris*, 97, 141-154.
- Angelucci, A., Levitt, J. B., Walton, E. J. S., Hupe, J.-M., Bullier, J., & Lund, J. S. (2002). Circuits for local and global signal integration in primary visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, 22(19), 8633-8646.
- Appelle, S. (1972). Perception and discrimination as a function of stimulus orientation: The oblique effect in man and animals. *Psychological Bulletin*, 78, 266-278.
- Blake, R., & Fox, R. (1974). Adaptation to invisible gratings and the site of binocular rivalry suppression. *Nature*, 249, 488-490.
- Blake, R., & Logothetis, N. K. (2002). Visual competition. *Nature Reviews Neuroscience*, 3, 1-11.
- Blake, R., Tadin, D., Sobel, K. V., Raissian, T. A., & Chong, S. C. (2006). Strength of early visual adaptation depends on visual awareness. *Proceedings of the National Academy of Sciences America*, 103, 4783-4788.
- Blakemore, C., Carpenter, R. H. S., & Georgeson, M. A. (1970). Lateral inhibition between orientation detectors in the human visual system. *Nature*, 228, 37-39.
- Blakemore, C., & Tobin, E. A. (1972). Lateral inhibition between orientation detectors in the

- cat's visual cortex. *Experimental Brain Research*, *15*, 439-440.
- Bonneh, Y. S., Cooperman, A., & Sagi, D. (2001). Motion-induced blindness in normal observers. *Nature*, *411*, 798-801.
- Boxtel, J. J. A. V., Tsuchiya, N., & Koch, C. (2010). Opposing effects of attention and consciousness on afterimages. *Proceedings of the National Academy of Sciences America*, *107*, 8883-8888.
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision*, *10*, 443-446.
- Bringuiet, V., Chavane, F., Glaeser, L., & Fregnac, Y. (1999). Horizontal propagation of visual activity in the synaptic integration field of area 17 neurons. *Science*, *283*, 695-699.
- Bullier, J., Hupe, J.-M., James, A. C., & Girard, P. (2001). The role of feedback connections in shaping the responses of visual cortical neurons. *Progress in Brain Research*, *134*, 193-204.
- Cai, Y., Zhou, T., & Chen, L. (2008). Effects of binocular suppression on surround suppression. *Journal of Vision*, *8*(9):9, 1-10.
- Cannon, M. W., & Fullenkamp, S. C. (1991). Spatial interactions in apparent contrast: Inhibitory effects among grating patterns of different spatial frequencies, spatial positions and orientations. *Vision Research*, *31*(11), 1985-1998.
- Carandini, M., Heeger, D. J., & Movshon, J. A. (1997). Linearity and normalization in simple cells of the macaque primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, *17*(21), 8621-8644.
- Cass, J., & Alais, D. (2006). The mechanisms of collinear integration. *Journal of Vision*, *6*, 915-922.
- Cass, J. R., & Spehar, B. (2005a). Dynamics of collinear contrast facilitation are consistent with long-range horizontal striate transmission. *Vision Research*, *45*, 2728-2739.
- Cass, J. R., & Spehar, B. (2005b). Dynamics of cross- and iso-surround facilitation suggest distinct mechanisms. *Vision Research*, *45*, 3060-3073.
- Cass, J., Stuit, S., Bex, P., & Alais, D. (2009). Orientation bandwidths are invariant across

- spatiotemporal frequency after isotropic components are removed. *Journal of Vision*, 9(12):17, 1-14.
- Chen, C.-C., & Tyler, C., W. (2002). Lateral modulation of contrast discrimination: Flanker orientation effects. *Journal of Vision*, 2, 520-530.
- Clifford, C. W. G., & Harris, J. A. (2005). Contextual modulation outside of awareness. *Current Biology*, 15, 574-578.
- Crick, F., & Koch, C. (1995). Are we aware of neural activity in primary visual cortex? *Nature*, 375, 121-123.
- DeAngelis, G. C., Robson, J. G., Ohzawa, I., & Freeman, R. D. (1992). Organization of suppression in receptive fields of neurons in cat visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 68, 144-163.
- DeAngelis, G. C., Freeman, R. D., & Ohzawa, I. (1994). Length and width tuning of neurons in the cat's primary visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 71, 347-374.
- Dragoi, V., Turcu, C. M., & Sur, M. (2001). Stability of cortical responses and the statistics of natural scenes. *Neuron*, 32, 1181-1192.
- Dresp, B. (1993). Bright lines and edges facilitate the detection of small light targets. *Spatial Vision*, 7(3), 213-225.
- Dresp, B., & Bonnet, C. (1995). Subthreshold summation with illusory contours. *Vision Research*, 35(8), 1071-1078.
- Ejima, Y., & Takahashi, S. (1983). Effects of high-contrast peripheral patterns on the detection threshold of sinusoidal targets. *Journal of the Optical Society of America*, 73(12), 1695-1700.
- Ejima, Y., & Takahashi, S. (1985). Apparent contrast of a sinusoidal grating in the simultaneous presence of peripheral gratings. *Vision Research*, 25(9), 1223-1232.
- Eriksen, B. A., & Eriksen, C. W. (1974). Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. *Perception & Psychophysics*, 16(1), 143-149.

- Falconbridge, M., Ware, A., & MacLeod, D. I. A. (2010). Imperceptibly rapid contrast modulations processed in cortex: Evidence from psychophysics. *Journal of Vision, 10*(8):21, 1-10.
- Fang, F., & He, S. (2005). Cortical responses to invisible objects in the human dorsal and ventral pathways. *Nature Neuroscience, 8*(10), 1380-1385.
- Field, D. J., Hayes, A., & Hess, R. F. (1993). Contour integration by the human visual system: Evidence for a local “association field”. *Vision Research, 33*(2), 173-193.
- Fitzpatrick, D. (1996). The functional organization of local circuits in visual cortex: Insights from the study of tree shrew striate cortex. *Cerebral Cortex, 6*(3), 329-341.
- Fitzpatrick, D. (2000). Seeing beyond the receptive field in primary visual cortex. *Current Opinion in Neurobiology, 10*, 438-443.
- Freeman, E., Driver, J., Sagi, D., & Zhaoping, L. (2003). Top-down modulation of lateral interactions in early vision: Does attention affect integration of the whole or just perception of the parts?. *Current Biology, 13*, 985-989.
- Freeman, R. D., Ohzawa, I., & Walker, G. (2001). Beyond the classical receptive field in the visual cortex. *Progress in Brain Research, 134*, 157-170.
- Freeman, E., Sagi, D., & Driver, J. (2001). Lateral interactions between targets and flankers in low-level vision depend on attention to the flankers. *Nature Neuroscience, 4*(10), 1032-1036.
- 藤田 一郎 (2013). 脳はなにを見ているのか 角川ソフィア文庫
- Geisler, W. S., Perry, J. S., Super, B. J., & Gallogly, D. P. (2001). Edge co-occurrence in natural images predicts contour grouping performance. *Vision Research, 41*, 711-724.
- Gibson, J. J. (1937). Adaptation, after-effect, and contrast in the perception of tilted lines. II. Simultaneous contrast and the areal restriction of the after-effect. *Journal of Experimental Psychology, 20*, 553-569.
- Gilbert, G. M. (1941). Inter-sensory facilitation and inhibition. *The Journal of General*

Psychology, 24, 381-407.

Gilbert, C. D., & Wiesel, T. N. (1983). Clustered intrinsic connections in cat visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, 3(5), 1116-1133.

Girard, P., Hupe, J. M., & Bullier, J. (2001). Feedforward and feedback connections between areas V1 and V2 of the monkey have similar rapid conduction velocities. *Journal of Neurophysiology*, 85, 1328-1331.

Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences*, 15(1), 20-25.

Graham, N. V. (2011). Beyond multiple pattern analyzers modeled as linear filters (as classical V1 simple cells): Useful additions of the last 25 years. *Vision Research*, 51, 1397-1430.

Grinvald, A., Lieke, E. E., Frostig, R. D., & Hildesheim R. (1994). Cortical point-spread function and long-range lateral interactions revealed by real-time optical imaging of macaque monkey primary visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, 14(5), 2545-2568.

Grosov, D. H., Shapley, R. M., & Hawken, M. J. (1993). Macaque V1 neurons can signal 'illusory' contours. *Nature*, 365, 550-552.

He, S., Cavanagh, P., & Intriligator, J. (1996). Attentional resolution and the locus of visual awareness. *Nature*, 383, 334-337.

He, S., & MacLeod, D. I. A. (2001). Orientation-selective adaptation and tilt after-effect from invisible patterns. *Nature*, 411, 473-476.

Heeger, D. J. (1992). Normalization of cell responses in cat striate cortex. *Visual Neuroscience*, 9, 181-197.

Heeger, D. J. (1993). Modeling simple-cell direction selectivity with normalized, half-squared, linear operators. *Journal of Neurophysiology*, 70(5), 1885-1898.

Hess, R. F., & Dakin, S. C. (1997). Absence of contour linking in peripheral vision. *Nature*, 390, 602-604.

Hess, R. F., & Dakin, S. C. (1999). Contour integration in the peripheral field. *Vision Research*,

39, 947-959.

- Hess, R. F., & Field, D. J. (1995). Contour integration across depth. *Vision Research*, 35(12), 1699-1711.
- Hess, R., & Field, D. (1999). Integration of contours: New insights. *Trends in Cognitive Sciences*, 3(12), 480-486.
- Hirsch, J. A., & Gilbert, C. D. (1991). Synaptic physiology of horizontal connections in the cat's visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, 11(6), 1800-1809.
- Ho, C., & Cheung, S. -H. (2011). Crowding by invisible flankers. *PLoS ONE*, 6(12), e28814.
- Huang, P.-C., Chen, C.-C., & Tyler, C. W. (2012). Collinear facilitation over space and depth. *Journal of Vision*, 12(2):20, 1-9.
- Huang, P. -C., & Hess, R. F. (2007). Collinear facilitation: Effect of additive and multiplicative external noise. *Vision Research*, 47, 3108-3119.
- Huang, P. -C., & Hess, R. F. (2008). The dynamics of collinear facilitation: Fast but sustained. *Vision Research*, 48, 2715-2722.
- Huang, P. -C., Hess, R. F., & Dakin, S. C. (2006). Flank facilitation and contour integration: Different sites. *Vision Research*, 46, 3699-3706.
- Huang, P. -C., Mullen, K. T., & Hess, R. F. (2007). Collinear facilitation in color vision. *Journal of Vision*, 7(11), 1-14.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *Journal of Physiology*, 160, 106-154.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1965). Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 28, 229-289.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *Journal of Physiology*, 195, 215-243.
- Kanai, R., Tsuchiya, N., & Verstraten, F. A. J. (2006). The scope and limits of top-down attention in unconscious visual processing. *Current Biology*, 16, 2332-2336.

- Kapadia, M. K., Ito, M., Gilbert, C. D., & Westheimer, G. (1995). Improvement in visual sensitivity by changes in local context: Parallel studies in human observers and in V1 of alert monkeys. *Neuron*, *15*, 843-856.
- Kasamatsu, T., Polat, U., Pettet, M. W., & Norcia, A. M. (2001). *Experimental Brain Research*, *138*, 163-172.
- Kaschube, M., Wolf, F., Geisel, T., & Lowel, S. (2001). The prevalence of colinear contours in the real world. *Neurocomputing*, *38-40*, 1335-1339.
- Kleiner, M., Brainard, D., & Pelli, D. (2007). "What's new in Psychtoolbox-3?". *Perception*, *36*, ECVF Abstract Supplement.
- Knierim, J. J., & Van Essen, D. C. (1992). Neuronal responses to static texture patterns in area V1 of the alert macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, *67*, 961-980.
- Kobatake, E., & Tanaka, K. (1994). Neuronal selectivities to complex object features in the ventral visual pathway of the macaque cerebral cortex. *Journal of Neurophysiology*, *71*(3), 856-867.
- Koch, C., & Tsuchiya, N. (2007). Attention and consciousness: Two distinct brain processes. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*(1), 16-22.
- Lamme, V. A. F. (1995). The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, *15*(2), 1605-1615.
- Lamme, V. A. (2003). Why visual attention and awareness are different. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*(1), 12-18.
- Legge, G. E., & Foley, J. M. (1980). Contrast masking in human vision. *Journal of the Optical Society of America*, *70*(12), 1458-1471.
- Lev, M., & Polat, U. (2011). Collinear facilitation and suppression at the periphery. *Vision Research*, *51*, 2488-2498.
- Levitt, H. (1971). Transformed up-down methods in psychoacoustics. *Journal of the Acoustical Society of America*, *49*, 467-477.

- Levitt, J. B., & Lund, J. S. (1997). Contrast dependence of contextual effects in primate visual cortex. *Nature*, *387*, 73-76.
- Lewkowicz, D. J., & Ghazanfar, A. A. (2009). The emergence of multisensory systems through perceptual narrowing. *Trends in Cognitive Sciences*, *13*(11), 470-478.
- Li, C-Y., & Li, W. (1994). Extensive integration field beyond the classical receptive field of cat's striate cortical neurons – Classification and tuning properties. *Vision Research*, *34*(18), 2337-2355.
- Li, B., Peterson, M. R., & Freeman, R. D. (2003). Oblique effect: A neural basis in the visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, *90*, 204-217.
- Loffler, G. (2008). Perception of contours and shapes: Low and intermediate stage mechanisms. *Vision Research*, *48*, 2106-2127.
- Maffei, L., & Fiorentini, A. (1976). The unresponsive regions of visual cortical receptive fields. *Vision Research*, *16*, 1131-1139.
- Maier, A., Wilke, M., Aura, C., Zhu, C., Ye, F. Q., & Leopold, D. A. (2008). Divergence of fMRI and neural signals in V1 during perceptual suppression in the awake monkey. *Nature Neuroscience*, *11*(10), 1193-1200.
- Martin, K. A. C., & Whitteridge, D. (1984). Form, function and intracortical projections of spiny neurones in the striate visual cortex of the cat. *Journal of Physiology*, *353*, 463-504.
- McCourt, M. E. (1982). A spatial frequency dependent grating-induction effect. *Vision Research*, *22*, 119-134.
- McIlwain, J. T. (1964). Receptive fields of optic tract axons and lateral geniculate cells: Peripheral extent and barbiturate sensitivity. *Journal of Neurophysiology*, *27*, 1154-1173.
- Morgan, M. J., & Dresch, B. (1995). Contrast detection facilitation by spatially separated targets and inducers. *Vision Research*, *35*(8), 1019-1024.
- Morris, J. S., Ohman, A., & Dolan, R. J. (1999). A subcortical pathway to the right amygdala mediating “unseen” fear. *Proceedings of the National Academy of Sciences America*, *96*,

1680-1685.

- Motoyoshi, I., & Hayakawa, S. (2010). Adaptation-induced blindness to sluggish stimuli. *Journal of Vision, 10*(2):16, 1-8.
- Motoyoshi, I., & Nishida, S. (2001). Temporal resolution of orientation-based texture segregation. *Vision Research, 41*, 2089-2105.
- Moutoussis, K., & Zeki, S. (2002). The relationship between cortical activation and perception investigated with invisible stimuli. *Proceedings of the National Academy of Sciences America, 99*(14), 9527-9532.
- 村上 郁也 (2012). 視覚の目的. *Clinical Neuroscience, 30*(8), 866-869.
- Must, A., Janka, Z., Benedek, G., & Keri, S. (2004). *Neuroscience Letters, 357*, 131-134.
- Nelson, J. I., & Frost, B. J. (1978). Orientation-selective inhibition from beyond the classic visual receptive field. *Brain Research, 139*, 359-365.
- Olshausen, B. A., & Field, D. J. (1996). Emergence of simple-cell receptive field properties by learning a sparse code for natural images. *Nature, 381*, 607-609.
- Pascalis, O., de Haan, M., & Nelson, C. A. (2002). Is face processing species-specific during the first year of life? *Science, 296*, 1321-1323.
- Pelli, D. G. (1985). Uncertainty explains many aspects of visual contrast detection and discrimination. *Journal of the Optical Society of America A, 2*(9), 1508-1532.
- Pelli, D. G. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: Transforming numbers into movies. *Spatial Vision, 10*, 437-442.
- Petrov, Y., Carandini, M., & McKee, S. (2005). Two distinct mechanisms of suppression in human vision. *The Journal of Neuroscience, 25*(38), 8704-8707.
- Petrov, Y., Verghese, P., & McKee, S. P. (2006). Collinear facilitation is largely uncertainty reduction. *Journal of Vision, 6*, 170-178.
- Polat, U. (1999). Functional architecture of long-range perceptual interactions. *Spatial Vision, 12*(2), 143-162.

- Polat, U. (2009). Effect of spatial frequency on collinear facilitation. *Spatial Vision*, 22(2), 179-193.
- Polat, U., Mizobe, K., Pettet, M. W., Kasamatsu, T., & Norcia, A. M. (1998). Collinear stimuli regulate visual responses depending on cell's contrast threshold. *Nature*, 391, 580-584.
- Polat, U., & Norcia, A. M. (1996). Neurophysiological evidence for contrast dependent long-range facilitation and suppression in the human visual cortex. *Vision Research*, 36(14), 2099-2109.
- Polat, U., & Norcia, A. M. (1998). Elongated physiological summation pools in the human visual cortex. *Vision Research*, 38, 3735-3741.
- Polat, U., & Sagi, D. (1993). Lateral interactions between spatial channels: Suppression and facilitation revealed by lateral masking experiments. *Vision Research*, 33, 993-999.
- Polat, U., & Sagi, D. (1994a). The architecture of perceptual spatial interactions. *Vision Research*, 34, 73-78.
- Polat, U., & Sagi, D. (1994b). Spatial interactions in human vision: From near to far via experience-dependent cascades of connections. *Proceedings of the National Academy of Sciences America*, 91, 1206-1209.
- Polat, U., & Sagi, D. (2006). Temporal asymmetry of collinear lateral interactions. *Vision Research*, 46, 953-960.
- Polat, U., & Sagi, D. (2007). The relationship between the subjective and objective aspects of visual filling-in. *Vision Research*, 47, 2473-2481.
- Polat, U., Sagi, D., & Norcia, A. M. (1997). Abnormal long-range spatial interactions in amblyopia. *Vision Research*, 37(6), 737-744.
- Polat, U., & Tyler, C. W. (1999). What pattern the eye sees best. *Vision Research*, 39, 887-895.
- Posner, M. I. (1994). Attention: The mechanisms of consciousness. *Proceedings of the National Academy of Sciences America*, 91, 7398-7403.
- Rajimehr, R. (2004). Unconscious orientation processing. *Neuron*, 41, 663-673.

- Rao, R. P. N., & Ballard, D. H. (1999). Predictive coding in the visual cortex: a functional interpretation of some extra-classical receptive-field effects. *Nature Neurosciences*, 2(1), 79-87.
- Rousselet, G. A., Thorpe, S. J., & Fabre-Thorpe, M. (2004). How parallel is visual processing in the ventral pathway? *Trends in Cognitive Sciences*, 8(8), 363-370.
- Saarinen, J., & Levi, D. M. (2001). Integration of local features into a global shape. *Vision Research*, 41, 1785-1790.
- Sceniak, M. P., Ringach, D. L., Hawken, M. J., & Shapley, R. (1999). Contrast's effect on spatial summation by macaque V1 neurons. *Nature Neuroscience*, 2(8), 733-739.
- Schwartz, O., Hsu, A., & Dayan, P. (2007). Space and time in visual context. *Nature Reviews Neuroscience*, 8, 522-535.
- Schwartz, O., & Simoncelli, E. P. (2001). Natural signal statistics and sensory gain control. *Nature Neuroscience*, 4(8), 819-825.
- Schwarzkopf, D. S., & Rees, G. (2011). Interpreting local visual features as a global shape requires awareness. *Proceedings of the Royal Society B*, 278, 2207-2215.
- Series, P., Lorenceau, J., & Fregnac, Y. (2003). The "silent" surround of V1 receptive fields: theory and experiments. *Journal of Physiology - Paris*, 97, 453-474.
- Shady, S., MacLeod, D. I. A., & Fisher, H. S. (2004). Adaptation from invisible flicker. *Proceedings of the National Academy of Sciences America*, 101(14), 5170-5173.
- Shin, K., & Tjan, B. S. (2011). Crowding with invisible flankers. *Journal of Vision*, 11(11), 1158.
- Sillito, A. M., Grieve, K. L., Jones, H. E., Cudeiro, J., & Davis, J. (1995). Visual cortical mechanisms detecting focal orientation discontinuities. *Nature*, 378, 492-496.
- Sillito, A. M., & Jones, H. E. (1996). Context-dependent interactions and visual processing in V1. *Journal of Physiology - Paris*, 90, 205-209.
- Solomon, J. A., & Morgan, M. J. (2000). Facilitation from collinear flanks is cancelled by

- non-collinear flanks. *Vision Research*, 40, 279-286.
- Solomon, J. A., Watson, A. B., & Morgan, M. J. (1999). Transducer model produces facilitation from opposite-sign flanks. *Vision Research*, 39, 987-992.
- Spillmann, L., Dresch-Langley, B., & Tseng, C. (2015). Beyond the classical receptive field: The effect of contextual stimuli. *Journal of Vision*, 15(9):7, 1-23.
- Stemmler, M., Usher, M., & Niebur, E. (1995). Lateral interactions in primary visual cortex: A model bridging physiology and psychophysics. *Science*, 269, 1877-1880.
- Takemura, H., & Murakami, I. (2010). Visual motion detection sensitivity is enhanced by orthogonal induced motion. *Journal of Vision*, 10(2):9, 1-13.
- Tanaka, Y., & Sagi, D. (1998). Long-lasting, long-range detection facilitation. *Vision Research*, 38, 2591-2599.
- Thomas, J. P., & Shimamura, K. K. (1975). Inhibitory interaction between visual pathways tuned to different orientations. *Vision Research*, 15, 1373-1380.
- Tolhurst, D. J., & Thompson, P. G. (1975). Orientation illusions and after-effects: inhibition between channels. *Vision Research*, 15, 967-972.
- Tong, F., Meng, M., & Blake, R. (2006). Neural bases of binocular rivalry. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(11), 502-511.
- Tsuchiya, N., & Koch, C. (2005). Continuous flash suppression reduces negative afterimages. *Nature Neuroscience*, 8(8), 1096-1101.
- Van Essen, D. C., Anderson, C. H., & Felleman, D. J. (1992). Information processing in the primate visual system: An integrated systems perspective. *Science*, 255, 419-423.
- Van Nes, F. L., & Bouman, M. A. (1967). Spatial modulation transfer in the human eye. *Journal of the Optical Society of America*, 57(3), 401-406.
- Von Der Heydt, R., Peterhans, E., & Baumgartner, G. (1984). Illusory contours and cortical neuron responses. *Science*, 224, 1260-1262.
- Walker, G. A., Ohzawa, I., & Freeman, R. D. (1999). Asymmetric suppression outside the

- classical receptive field of the visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, *19*(23), 10536-10553.
- Wallis, T. S. A., & Bex, P. J. (2011). Visual crowding is correlated with awareness. *Current Biology*, *21*, 254-258.
- 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*, 829-831.
- Webb, B. S., Dhruv, N. T., Solomon, S. G., Tailby, C., & Lennie, P. (2005). Early and late mechanisms of surround suppression in striate cortex of macaque. *The Journal of Neuroscience*, *25*(50), 11666-11675.
- Whalen, P. J., Rauch, S. L., Etcoff, N. L., McInerney, S. C., Lee, M. B., & Jenike, M. A. (1998). Masked presentations of emotional facial expressions modulate amygdala activity without explicit knowledge. *The Journal of Neuroscience*, *18*(1), 411-418.
- Williams, C. B., & Hess, R. F. (1998). Relationship between facilitation at threshold and suprathreshold contour integration. *Journal of the Optical Society of America A*, *15*(8), 2046-2051.
- Xing, J., & Heeger, D. J. (2001). Measurement and modeling of center-surround suppression and enhancement. *Vision Research*, *41*, 571-583.
- Yu, C., & Levi, D. M. (1997a). Cortical end-stopped perceptive fields: Evidence from dichoptic and amblyopic studies. *Vision Research*, *37*(16), 2261-2270.
- Yu, C., & Levi, D. M. (1997b). Spatial facilitation predicted with end-stopped spatial filters. *Vision Research*, *37*(22), 3117-3127.
- Yuval-Greenberg, S., & Heeger, D. J. (2013). Continuous flash suppression modulates cortical activity in early visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, *33*(23), 9635-9643.
- Zenger, B., & Sagi, D. (1996). Isolating excitatory and inhibitory nonlinear spatial interactions involved in contrast detection. *Vision Research*, *36*(16), 2497-2513.

付録

表 1 : 各実験の参加者の対応表

A~Q のアルファベットは、実験参加者の匿名化された ID である。ただし、参加者 A は筆者である。各実験に参加した参加者は、○で表されている。また、実験 1、2、4、7 のコントロール実験に参加した場合は、(○) で表されている。

参加者	実験 1	実験 2	実験 3	実験 4	実験 5	実験 6	実験 7
A	○(○)	○(○)	○	○(○)	○	○	○(○)
B	○(○)	○			○	○	
C	○(○)			○(○)	○	○	○(○)
D	○(○)				○	○	○(○)
E	○(○)				○	○	
F	○(○)				○		
G	○(○)				○		
H	○(○)				○		
I	○(○)						
J		○(○)		○(○)		○	○(○)
K		○(○)		○(○)		○	
L		○(○)				○	
M		○	○	○(○)		○	
N			○	○(○)		○	
O			○	○(○)			
P			○	○(○)			
Q			○	○(○)			

謝辞

本博士論文の執筆にあたり、本当に多くの方々にお世話になりました。

指導教員である村上郁也先生には、学部3年生の時に研究室に配属されてから今まで、日々の実験から論文の執筆に至るまで、研究を進めていくために必要なことをご教授いただきました。村上先生の研究室に配属されていなければ、博士課程に進学しようと思うこともなかったかもしれません。知覚心理学の面白さに気付くことができ、博士論文を完成させることができたのは、本論文のもとになった実験を村上先生が提案してくれたからこそだと思います。本当にありがとうございました。

副査の佐藤隆夫先生、横澤一彦先生、今水寛先生、本吉勇先生には、口頭試問においてご質問・ご指摘を多数いただき、自分自身の論文に対する理解をさらに深め、よりより論文へと昇華させることができました。ありがとうございました。

村上郁也研究室の皆様には、研究室内での発表練習などの機会に、沢山のコメントをいただき、自分の研究を見直し、考えるきっかけを何度もいただきました。特に寺尾将彦さんと大杉尚之さんには、本博士論文の予備論文を執筆する時期に、納得のゆくまで議論をさせていただきました。その時間が、本論文の骨子を育んでくれたと感じています。ありがとうございました。

修士課程までは駒場の認知行動科学、博士課程では本郷の心理学科に所属し

ていましたが、それぞれの場所で多くの先輩・同期・後輩と出会い、議論をする機会をいただきました。切磋琢磨しながら研究できる環境に身を置けたことは、自分にとって大きな財産となりました。

また、本博士論文の内容を発表した日本視覚学会や Vision Sciences Society において、国内外の研究者の方々から、様々なコメントをいただきました。そのおかげで、今ある結果が何を意味するのか、次にどのような実験を行うのか、といった指針を見いだすことができました。

そして、自分が博士課程に進学することを快く認めてくれ、様々な面で応援してくれている両親に、心から感謝をいたします。子供の頃から自分のやりたいことをやらせてくれ、好奇心を育ててくれたことが、今の研究に対する姿勢に繋がっていると思います。

最後に、博士論文執筆の最も辛い時期を支えてくれた妻に、心から感謝を申し上げます。彼女の身体的・精神的支えがあったからこそ、執筆を終えることができたと強く感じています。自分も大変な時期であったにもかかわらず、私のことをいつも気遣い、時に励まし、時に慰めてくれました。本当に感謝しかありません。

皆様、本当にありがとうございました。