

論文 / 著書情報
Article / Book Information

題目(和文)	サッケード抑制の視覚経路選択性に関する研究
Title(English)	
著者(和文)	佐藤雅之
Author(English)	Masayuki Sato
出典(和文)	学位:博士(工学), 学位授与機関:東京工業大学, 報告番号:甲第3299号, 授与年月日:1996年3月26日, 学位の種別:課程博士, 審査員:
Citation(English)	Degree:Doctor (Engineering), Conferring organization: Tokyo Institute of Technology, Report number:甲第3299号, Conferred date:1996/3/26, Degree Type:Course doctor, Examiner:
学位種別(和文)	博士論文
Type(English)	Doctoral Thesis

サッケード抑制の視覚経路選択性に関する研究

1996年1月

指導教官 内川 恵二 教授

提出者 東京工業大学

大学院総合理工学研究科

知能科学専攻 93D31040

佐藤 雅之

目次

第1章 序論

- 1.1 はじめに 1
- 1.2 サッケード眼球運動 2
- 1.3 サッケード時の視覚情報処理 4
- 1.4 視覚情報処理経路 7
- 1.5 本研究の目的と本論文の構成 10

第2章 実験1：サッケード時の分光感度

- 2.1 はじめに 12
- 2.2 実験1.1 サッケード時の増分閾分光感度関数の測定
 - 2.2.1 目的と原理 12
 - 2.2.2 装置と刺激 16
 - 2.2.3 手続きと被験者 22
 - 2.2.4 結果と考察 23
- 2.3 実験1.2 サッケードに追従させるテスト刺激呈示条件
 - 2.3.1 目的と原理 33
 - 2.3.2 装置と刺激 33
 - 2.3.3 手続きと被験者 35
 - 2.3.4 結果と考察 35
- 2.4 実験1.3 全視野一様刺激
 - 2.4.1 目的と原理 42
 - 2.4.2 装置と刺激 43
 - 2.4.3 手続きと被験者 45
 - 2.4.4 結果と考察 47
- 2.5 実験1.4 抑制効果の時間経過
 - 2.5.1 目的と原理 60

2.5.2 装置と刺激	60
2.5.3 手続きと被験者	61
2.5.4 結果と考察	61
2.6 まとめ	65

第3章 実験2：サッケード時の見えの持続

3.1 はじめに	66
3.2 実験2.1 増分刺激の見えの持続	
3.2.1 目的と原理	69
3.2.2 装置と刺激	70
3.2.3 手続きと被験者	72
3.2.4 結果と考察	72
3.3 実験2.2 等輝度刺激の見えの持続	
3.3.1 目的と原理	78
3.3.2 装置と刺激	78
3.3.3 手続きと被験者	79
3.3.4 結果と考察	79
3.4 実験2.3 テスト刺激の強度低下による効果	
3.4.1 目的と原理	82
3.4.2 装置と刺激	84
3.4.3 手続きと被験者	84
3.4.4 結果と考察	85
3.5 まとめ	88

第4章 実験3：サッケード時の色・輝度刺激の定位

4.1 はじめに	89
4.2 実験方法	
4.2.1 目的と原理	89
4.2.2 装置と刺激	90

4.2.3 手続きと被験者	93
4.2.4 結果と考察	94
4.3 まとめ	117

第5章 実験4：コントラストの変化が運動知覚に及ぼす効果

5.1 はじめに	118
5.2 実験4.1 等輝度刺激の運動知覚	
5.2.1 目的と原理	119
5.2.2 装置と刺激	120
5.2.3 手続きと被験者	124
5.2.4 結果と考察	125
5.3 実験4.2 コントラストの変化が運動方向の知覚に与える影響	
5.3.1 目的と原理	128
5.3.2 装置と刺激	128
5.3.3 手続きと被験者	130
5.3.4 結果と考察	130
5.4 実験4.3 運動の印象を直接比較する	
5.4.1 目的と原理	132
5.4.2 装置と刺激	133
5.4.3 手続きと被験者	133
5.4.4 結果と考察	134
5.5 まとめ	136

第6章 総合的考察

6.1 サッケード時の感度低下の色・輝度応答への効果	137
6.2 感度低下のメカニズムと抑制効果の働くレベル	137
6.3 抑制効果の大きさ	138
6.4 Campbell and Wurtzの研究 (1978) の問題点	139
6.5 サッケード時の視覚情報処理	140

6.6 サッケード抑制の運動知覚への効果	141
6.7 網膜情報の統合, 空間認識および刺激の定位とサッケード抑制の関係	142
6.8 今後の研究課題	143

第7章 結論	144
--------	-----

謝辞	146
----	-----

参考文献	147
------	-----

本研究に関する論文

本研究に関する国際会議における発表

本研究に関する講演要旨

本研究に関する口頭発表

第1章 序論

1.1 はじめに

「百聞は一見に如かず」という諺がある。数多くの説明を聞くよりもそのものを見た方がよくわかるという意味である。英語でも、Seeing is believing. という同じ意味の諺がある。確かに目で見たものは疑いようがない。「百聞は一見に如かず」と似た意味を持つことわざとして「論より証拠」がある。「百聞は一見に如かず」を「論より証拠」の意味に解釈するなら、「一见」が「証拠」と同じということになる。見ることはそれくらい確かであるということなのだろう。これらの表現は視覚と認識は極めて密接な関係にあることを言っている。複雑でわかりにくい概念も図を用いて示されると文字どおり一目瞭然になることは日常誰もが経験することである。これは脳が視覚情報の処理を非常に得意としていることと無関係ではないと思われる。大脳新皮質の半分は視覚情報処理を主要な機能とする領野である (Felleman and Van Essen, 1991)。

画像情報はデータ量が非常に多い。しかも視覚系が実際に処理している日常的な場面は時々刻々と変化する動画像である。視覚系は独特の情報処理によって必要な情報を外界から獲得している。視覚系の情報処理の独特な点として視機能の空間的な不均一性と眼球運動が挙げられる。われわれは見たいものを視野の中心で捕えるために眼球を回転させ、視線の向きを変える。視野の端にあるものはよく見えないからである。網膜の中心窩には他の部分よりもかなりの高密度で視細胞が密集している。大脳皮質におけるマッピングでも中心視野には多くの面積が割り当てられている。中心視野に情報処理を集中するというやり方は限られた処理能力を有効に活用する上で優れた方法であると言えるだろう。中心視野のみ高精細な情報を獲得するというやり方は必然的に眼球運動を要する。視覚系は視線の向きを自由に変えることによって広い鮮明な視空間を形成している。眼球は回

転し向きを変えるのには最適な形状をしている。中心視のみが高い視力や色覚を有すること、眼球の運動がかなり頻繁に行われていること、この二つの事実にわれわれは普段ほとんど気付かない。この気付かないということは視覚システムがいかにかつ巧妙に機能しているかの現れである。しかし、視覚系が実際に採用している、眼球運動を多用するという戦略は実は多くの困難な問題を内在している。眼球運動に伴って次々と変化する網膜情報を視覚系はどのように処理しているのだろうか。本論文は、眼球運動時の視覚情報処理メカニズムに関する心理物理学的研究に関するものである。

1.2 サッケード眼球運動

図1.1は上の絵を見ているときの眼球運動の記録である。横軸は横方向の視線の向きを表している。被験者の正面が 0 deg の方向である。縦軸は時間である。下向きが正である。一点に目を留めしばらく見た後に次の注視点にすばやく跳躍的に目を動かしている様子がわかる。目を留めて見ることを固視という。跳躍的な眼球運動はサッケードと呼ばれている。本を読んでいるときや外の景色を眺めているときなど一般にものを見ているときにはわれわれは無意識のうちに固視とサッケードを繰り返しながら視覚情報を獲得している。

Shioiri (1993) は被験者が絵を見ているときの1回の固視時間の長さの分布を測定している。刺激は山や森などの風景写真である。(被験者は50枚の絵を見た後に100枚の絵を見せられ、見たことがあるかどうかを答えるという課題を与えられている。1枚の絵の観察時間は5sであった。) 1回の固視時間の平均は331.6 ms, 標準偏差は162 msであった。普段ものを見るときにも毎秒数回サッケードが起きていると考えられる。

Robinson (1964), Yarbus (1956), Hyde (1959) らはサッケードの大きさと所要時間の関係を測定している。Carpenter (1988) は彼らのデータに基づいて、

$$D = 2.2 \times A + 21$$

の近似式を得ている。ただし、 D はサッケードの所要時間 (ms) , A はサッケードの大きさ (deg) である。5 deg程度のサッケードに30 ms程度の時間が必要であることがわかる。

数百ミリ秒の固視と数十ミリ秒のサッケードを繰り返すことにより、網膜上での外界の像は非常にあわただしく変化する。視覚系はこのように次々と変化する網膜情報を巧みに処理することによって外界を認識している。

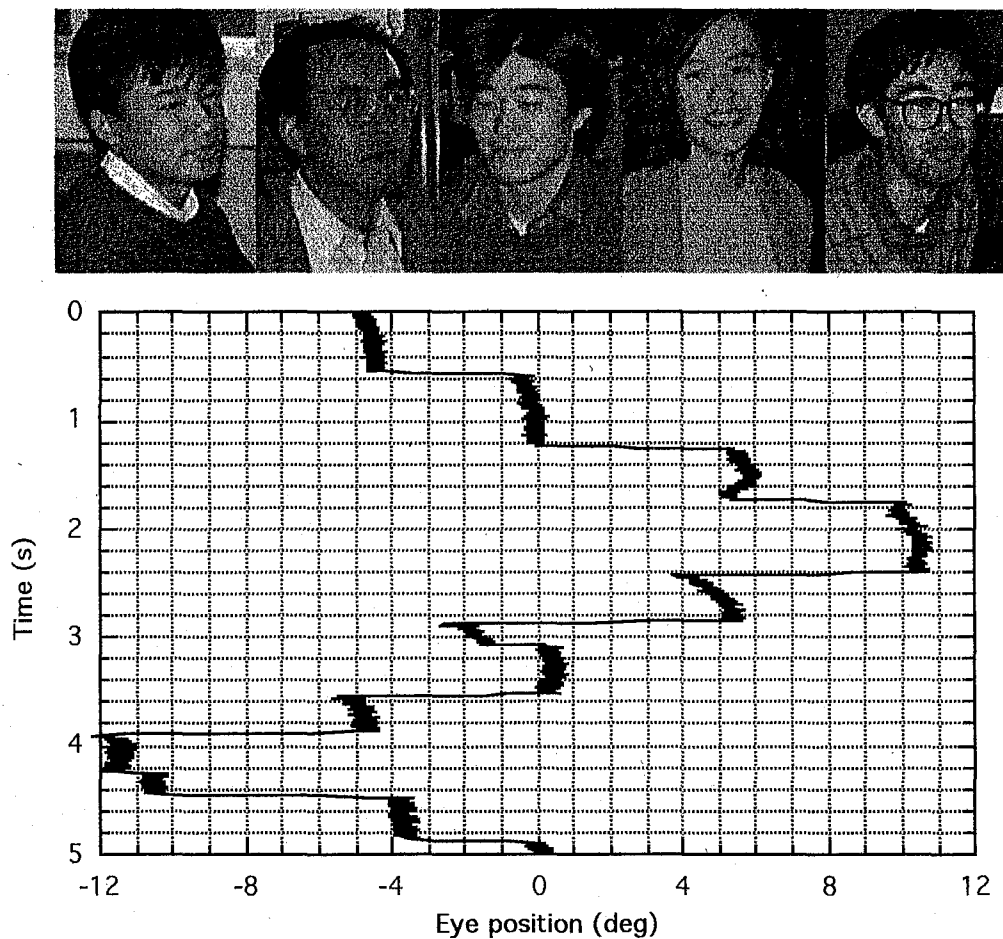


図1.1. 眼球運動の記録.

1.3 サッケード時の視覚情報処理

サッケード時には網膜像が大きく変化するが、われわれが知覚する世界は安定している。サッケード時にはどのような視覚情報処理が行われているのであろうか。

[サッケード抑制]

今世紀の初めにはいくつかの実験的観察が行われ、サッケード時の視覚情報処理メカニズムに関して議論された (Dodge, 1900, 1905; Holt, 1903, 1906; Woodworth, 1906, 1938; レビューとして, 中溝, 1974; Matin, 1974, Volkmann, 1986)。洗練された実験手法によってサッケード時の視覚特性が測定されるようになったのは1960年代になってからである。Volkmann (1962) は固視時とサッケード時の光点の検出の閾値を測定した。眼球運動によって刺激が網膜上で流れる効果を小さくするために呈示時間を20 μ sにしている。サッケードによって感度が0.5 log程度低下することが明らかになった。Latour (1962) はサッケード時の視覚の感度の時間経過を測定した。閾上3 log, 呈示時間50 μ sのテスト刺激をサッケードの始点と終点の中間点に呈示し、サッケードの前からサッケードの後にかけての検出確率の変化を測定した。サッケード開始の40 ms前から検出確率の低下が始まり、サッケード中に最低になることを見つけている。その後様々な実験条件において固視時とサッケード時の視覚特性の比較が行われ、サッケード時の視覚特性に関して多くの知見が得られている (Matin, 1974; Volkmann, 1986; 塩入, 1993)。例えば、感度低下の大きさがサッケードの大きさに依存すること、すなわち、大きいサッケードの時には大きく感度が低下すること (Brooks et al., 1980; Stevenson et al., 1986)、順応レベルが高いときには感度低下が大きいこと (Brooks et al., 1980)、空間周波数の低い刺激の方が感度低下が大きいこと (Volkmann et al., 1978; Burr et al., 1982)、動きや変位の知覚に対しても感度の低下があること (Bridgeman et al., 1975; Burr et al., 1982; Shioiri and Cavanagh, 1989) などが明らかにされている。

今日広く用いられているサッケード抑制 (saccadic suppression) という術語を初めて用いたのはZuber et al. (1964) である (Matin, 1974) . サッケード時の視覚の感度の低下という現象そのものを指してサッケード抑制と呼ぶ用法も見受けられるが、本研究では、サッケード時に働き眼球運動に由来する抑制のことをサッケード抑制と呼ぶ。すなわち、ここではマス킹効果などの網膜性の抑制はサッケード抑制には含めない。同様の定義はVolkmann (1986) の論文にも見られる。ただし、本論文の中では紛らわしいサッケード抑制なる術語はあまり用いないで、中枢性の抑制、網膜性の抑制などと明確に区別し表現するようにした。

[サッケード時の感度低下のメカニズム]

視覚系の時間分解能以上にサッケードは高速であるから、サッケードの時には細かいものは流れてしまい見えなくなるはずである。それならば、なぜ流れた像がサッケード時には知覚されないのだろうか。Campbell and Wurtz (1978) はこの問題に答えるために次のような実験を行った。実験室の照明を被験者のサッケードに同期させる。暗黒の室内がサッケードの時だけ明るくなる。このような条件の下で照明の時間と被験者の見えの関係を測定した。照明がサッケード中に限られる場合には被験者は流れて不鮮明になった実験室の風景を知覚した。サッケード中でも視覚系が機能していることがわかる。照明をサッケード後まで延長すると鮮明な像のみが知覚されることが明らかになった。サッケード中の不鮮明な像を知覚から取り除くためにはサッケード後の鮮明な像が必要であることが明らかになった。サッケード時の感度の低下のメカニズムを網膜性の効果に求める研究はCampbell and Wurtzの研究以前から数多く報告されている (例えば, MacKay, 1970 ; Mitrani et al., 1971 ; Brooks et al., 1980) . サッケードとは本質的には無関係な視覚の特性としてマス킹効果と呼ばれる現象が知られている (Alpern, 1953 ; Lefton, 1973 ; Breitmeyer and Ganz, 1976 ; Breitmeyer et al., 1980) . 短時間呈示された視覚刺激はその前もしくはその後に呈示された刺激の存在によって知覚されなくなる。テスト刺激とマスク刺激は空間的に離

れていてもマスキングは起こる。サッケードのときにはマスキング効果を生じさせる条件が成立する。サッケード中の流れ像の前後には鮮明な像が存在する。サッケード時の流れ像が知覚されないのはマスキング効果によるところが大きいとする説は多くの研究者によって受け入れられている (Matin, 1974; Volkman, 1986; 塩入, 1993; 石田, 1994;) .

マスキング効果が働かないように十分工夫された条件下においてもサッケード時には視覚の感度は低下する (Riggs et al., 1974; Riggs and Manning, 1982; Riggs et al., 1982) . Riggs and Manning (1982) は全視野一様条件においてサッケード時の感度低下の大きさを測定した。16 degのサッケードにおいて0.69から1.11 logの感度低下が見られた。眼球運動固有の抑制効果すなわちサッケード抑制が存在することを示唆している。サッケード時の感度低下の大きさを初めて定量的に測定したVolkman (1962) は自分が測定した0.5 logの抑制効果に対して、日常的な視環境において鮮明な視野を得るための抑制としては効果が小さ過ぎるとしている。多くの研究によってその存在が示された0.5から1 log程度の効果を持つサッケード抑制の役割は解明されていない。

[サッケード前後の情報の統合]

サッケード中の変化が知覚レベルに伝達されなかったとしても、それだけでは広くて安定した視空間を形成することはできない。サッケードの前後では、サッケードの大きさの分だけずれた網膜像からの情報を統合することが必要である。脳の中で外界がどのように表現され、新しい情報と古い情報がいかにして統合されるのかについてはほとんどわかっていない。

単純に画像を重ね合わせるようなやり方で情報の統合が行われているわけではないことは明らかにされている (O'Regan and Levy-Schoen, 1983; Irwin et al., 1990) . O'ReganとLevy-Schoen (1983) は2枚を重ね合わせれば三つの文字になるような線分からなるパターンを1枚ずつ空間的に同じ位置に呈示した。固視時に2枚呈示された場合には文字は認識されたが、サッケードの前後に呈示した

場合には認識されなかった。サッケード前後の情報の統合はビットマップイメージ的な画像情報ではなく、より抽象的な情報により行われていると考えられる。

篠宮ら（1994）は画像情報のうちのサッケードの目標物とそれ以外の背景の情報の統合における働きの違いに着目した。サッケードの前後で目標物と背景を別々に変位させた。目標物よりも背景の変位は検出にくいこと、背景の変位と目標物の変位が同じ方向である場合には目標物の変位が知覚されにくいことが明らかになった。彼らはサッケード前後の網膜情報の統合の基準として背景刺激が用いられているとしている。画像情報が背景と新しいサッケードの目標という形で保持されていることを示唆している。

1.4 視覚情報処理経路

視覚系は主に二つの階層的で並列的な情報処理経路を持ち、それぞれが異なる処理をしていることが解剖学、生理学、心理物理学の研究によって明らかにされている（Lennie, 1980；Livingstone and Hubel, 1987, 1988；DeYoe and Van Essen, 1988；Merigan and Maunsell, 1993, 三上, 1993；水野, 1993）。

[網膜神経節細胞]

経路の分離は視覚系の低次のレベルにおいては鮮明である。分離は網膜の神経節細胞において始まる。神経節細胞には刺激の波長により応答の興奮と抑制が交代する細胞（反対色細胞）と刺激の波長を識別しない細胞（非反対色細胞）がある。反対色細胞は小さな受容野を持ち、持続的な応答特性を示す。非反対色細胞は大きな受容野を持ち、過渡的な応答特性を示す。細胞が大きく、応答の伝導速度が速い。視神経は網膜神経節細胞の軸索の集合である。左右の視神経は脳底部で合流し、視交叉を形成した後に再び二分して外側膝状体につながる。視神経（optic nerve）は視交叉（optic chiasm）を過ぎると視索（optic tract）と呼ばれるが、両者は同じ神経線維束の延長である。

[外側膝状体]

外側膝状体は視神経の主要な終止部であり，第一次視覚野に投射線維を送る起始核であるが，単なる中継核ではない．外側膝状体は大腦皮質視覚野，上丘，視蓋前域，視床網様核，二丘体傍核，脳幹網様体，青斑核，縫線核などから投射線維を受ける．外側膝状体において視覚情報の処理，修飾が行われる．外側膝状体は6層の層構造を持つ．1層と2層は大細胞層（magnocellular layer）と呼ばれる．3層から6層は小細胞層（parvocellular layer）と呼ばれる．大細胞層，小細胞層にある大型，小型のニューロンの応答特性はそれぞれが受ける網膜神経節細胞からの入力によって特徴付けられている．大細胞層には非反対色細胞からの，小細胞層には反対色細胞からの信号が入力される．マカクザルでは，神経節細胞の約10%が大細胞層に線維を送るY型細胞であり，約80%が小細胞層に線維を送るX型細胞であるとする報告がある（Perry et al., 1984）．外側膝状体の1，4，6層は反対側の網膜から起こる視神経が終止し，2，3，5層は同側の網膜から起こる視神経が終止する．

[第一次視覚野]

第一次視覚野は皮質表面と平行な6層の層構造を持つ．第一次視覚野では第4層がよく発達しており，第4層はさらにA，B，C α ，C β の4層に分れる．外側膝状体大細胞層からの投射線維はC α 層へ入る．小細胞層からの投射線維はA層とC β 層へ入る．第一次視覚野では，片方の目からの情報を受け取る細胞がコラムを構成する．片眼優位のコラムは交互に並び，眼球優位コラムと呼ばれる構造をなしている．第4層では左右の目の情報はよく分離している．それより上の層あるいは下の層では左右の目からの情報は混ざり合う．

図1.2は第一次視覚野以降の視覚野の接続と応答の選択性の概要を表す（DeYoe and Van Essen, 1988）．太線は主要な経路である．細い線は弱い接続を表す．破線は存在が報告されている接続を表している．図中のアイコンは応答の刺激選択性を表している．外側膝状体大細胞層から第一次視覚野4C α 層，4B層からMT野を経て頭頂野（parietal areas）へつながる経路（ここではM経路と呼ぶ）

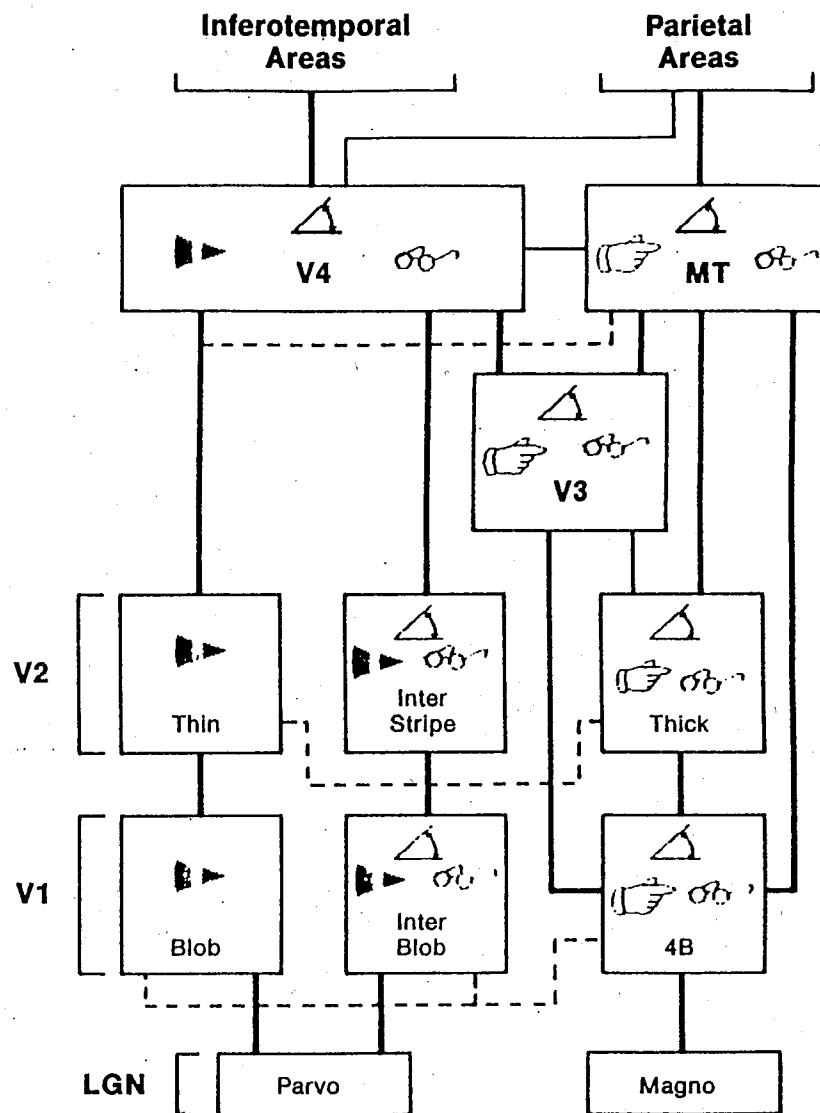


図1.2. 視覚情報処理経路の接続と細胞の応答の視覚刺激選択性 (DeYoe and Van Essen, 1988). 図中のアイコンは応答の選択性を表す. 虹: 反対色性, 角度: 傾き選択性, 眼鏡: 両眼視差, 手: 運動方向.

は刺激の運動方向に選択性を示す。小細胞層から下側頭野 (inferotemporal areas) へつながる経路 (ここではP経路と呼ぶ) は刺激の色に選択性を示す。

[頭頂連合野と側頭連合野]

頭頂野は空間視に関する処理を行っていると考えられている。MT野からの入力を受けるMST野には回転運動、拡大運動、縮小運動などの視野の広い部分に関わる複雑な運動に選択性を持つニューロンが存在する。頭頂連合野には目標物をじっと見ているときに持続的に活動するニューロンが見つかる。注視ニューロンは頭の位置に対する注視の方向により応答の強度が変化する。サルの頭頂連合野を破壊すると餌や目標物の位置の判断ができなくなる。頭頂連合野に障害を持つヒトの症例では、物の位置、距離、大きさの判断ができなくなったり、道順がわからなくなることが報告されている。一方、側頭野は形態視に関する処理を行っていると考えられている。側頭野の細胞は複雑なパターンに対して選択的に応答する。手や顔に選択的に応答するニューロンの存在が報告されている。波長に対する応答選択性も鋭い。下部側頭連合野の破壊は二次元の図形や三次元の物体の識別と記憶の障害を引き起こす。

時間応答の速いM経路-頭頂野経路が運動や空間認識に関する処理を行い、空間分解能の高い、色もよく識別するP経路-側頭野経路が物体認識を行うという構想は広く受け入れられつつある。

1.5 本研究の目的と本論文の構成

視覚系の大細胞 (M) 経路と小細胞 (P) 経路はサッケード時の視覚情報処理においても異なる役割を果たしているのではないだろうか。サッケード時に働く抑制効果すなわちサッケード抑制がサッケード時の視覚情報処理において重要な役割を担っているのであれば、その役割に応じて視覚経路に対して選択的な効果を持っているかも知れない。逆に、サッケード抑制が視覚経路に選択的であるならば、サッケード抑制の意味やサッケード時の視覚情報処理について多くのこと

を知ることができるかも知れない。本研究は、サッケード抑制が視覚経路に対して選択的であるのか否かを明らかにすることを第一の目的とする。そして、次にその選択性の意味について明らかにする。

第1章序論では本研究の背景と目的について詳しく述べる。第2章実験1ではサッケード時の視覚系の分光感度関数を測定した実験について述べる。P経路は主に反対色細胞によって構成される経路である。M経路は主に非反対色細胞によって構成される経路である。したがって、両経路は刺激の波長に対する応答特性すなわち分光特性が異なる。サッケード時と固視時の分光感度関数を測定することにより、それぞれの条件におけるP経路とM経路の刺激検出における寄与が明らかになる。両者を比較することによりサッケード抑制の選択性を知ることができる。第3章実験2では、サッケード抑制が刺激の見える持続に及ぼす効果を測定した実験について述べる。P経路とM経路は時間応答特性が異なる。サッケード時の刺激の見える時間的な特性を調べることにより、サッケード抑制の視覚経路への選択性を知ることができる。実験1と実験2の結果はサッケード抑制がM経路に選択的な効果を持つことを示した。第4章実験3では、サッケード時の色・輝度刺激の定位を測定した実験について述べる。第5章実験4では、サッケード抑制によって生じるようなコントラストの変化が動きの知覚にどのような効果を持つか測定した実験について述べる。実験3と実験4はサッケード抑制の選択性の持つ意味について明らかにすることを目的としている。第6章総合的考察では、サッケード抑制の特性とその意味について、本研究によって得られた実験結果に基づき考察する。第7章結論では、本研究によって得られた主な成果についてまとめる。

第2章 実験1：サッケード時の分光感度

2.1 はじめに

視覚系の階層的並列情報処理メカニズムはサッケード時の情報処理においても異なる処理を分担しているのではないだろうか。サッケード時に必要となる視覚情報の処理は、新しい視覚情報や眼球位置情報に基づく視空間の形成と新しい視対象の認識である。前者はM経路-頭頂野経路が、後者はP経路-側頭野経路が担っていると予想される。

サッケード抑制はサッケード時の視覚情報処理においてどのような役割を担っているのだろうか。サッケード抑制が特別の任務を担っているのであればその働きに応じて、サッケード抑制は視覚経路に対して選択的な効果を持っているかも知れない。実験1ではサッケード時と固視時の分光感度関数を測定することにより、サッケード抑制の視覚経路選択性を明らかにする。

2.2 実験1.1 サッケード時の増分閾分光感度関数の測定

2.2.1 目的と原理

Richards (1969) はサッケード時の感度低下の大きさが刺激の波長に依存することを報告している。彼はまた、背景刺激のオンセットとオフセット時に見られる過渡的な閾値上昇がサッケードのときには見られなくなることを報告している。彼は実験結果からサッケード抑制のメカニズムについて言及しているが、これらの実験結果はサッケード抑制のM経路への選択性を示しているのではないだろうか。

ここでは、サッケード時と固視時の分光感度関数を測定することにより、サッケード抑制がM経路とP経路のどちらに強く働くのか、それともどちらにも等し

く働くのかを明らかにする。

P経路は主に反対色細胞によって構成される。反対色細胞は刺激の波長に応じて興奮と抑制が変化する細胞である。錐体から異符号の入力を受け取ると考えられる。P経路は色の情報を処理していると考えられる。M経路は主に非反対色細胞によって構成される。非反対色細胞は刺激の波長によらず興奮または抑制される細胞である。錐体から同符号の入力を受け取ると考えられる。したがって、これらの経路は刺激の波長に対する応答特性すなわち分光感度特性が異なる。

分光感度関数を測定することにより視覚刺激の検出に寄与するメカニズムを推定するという方法は心理物理学的研究が頻繁に用いる手法である。図2.1は増分閾値による分光感度関数を測定した研究 (King-Smith and Carden, 1976) の例である。○はテスト刺激の大きさが1 deg, 呈示時間が200 ms, □はテスト刺激の大きさが1 deg, 呈示時間が10 ms, ●はテスト刺激の大きさが0.05 deg, 呈示時間が200 ms, ■はテスト刺激の大きさが0.05 deg, 呈示時間が10 msにしたときの結果を表している。テスト刺激を大きくすることにより短波長領域にピークが現れる。これは中心窩にS錐体がない (de Monasterio et al., 1985) ことを反映していると考えられる。テスト刺激の呈示時間を長くすることにより分光感度曲線に570 nm付近にへこみが現れる。L錐体とM錐体はブロードな分光感度特性を持っており、このへこみを説明することができない。反対色メカニズムはL, Mの錐体から拮抗する入力を受けている。570 nm付近のへこみは反対色メカニズムの特徴であると考えられている。実験結果は反対色メカニズムが長い足し合わせ時間を持つことを示唆している。Snelgar et al. (1987) は分光感度曲線の形状と色の見えの関係について調べている。単純な刺激検出課題では570 nm付近にへこみは現れなかったが、色の検出課題ではへこみが現れた。反対色メカニズムが色知覚の初期過程を担っていることを示している。Harwerth and Levi (1977) は不同視の弱視の目と正常の目の分光感度を測定した。弱視の目では正常の目で現れる570 nm付近のへこみが現れないことを見付けている。L錐体と

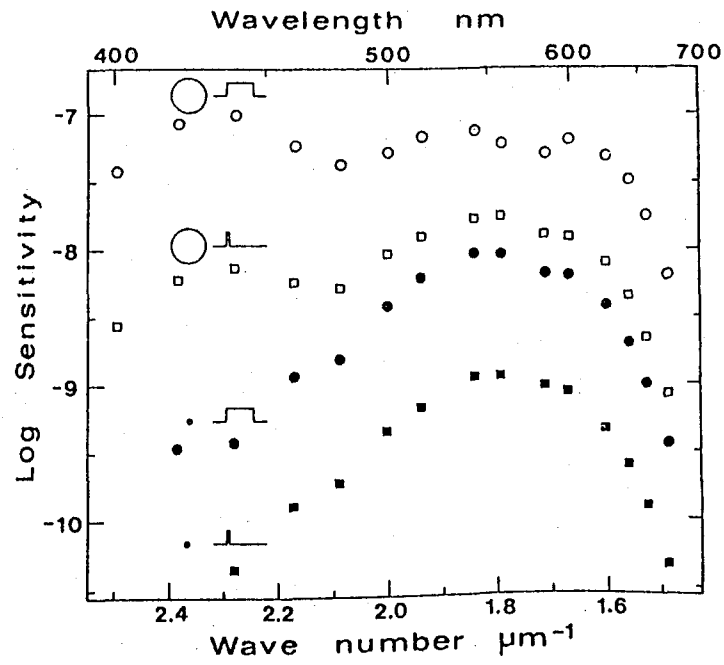


図2.1. 増分閾値による分光感度関数 (King-Smith and Carden, 1976) .
 ○ : テスト刺激の大きさ 1 deg, 呈示時間 200 ms, □ : 1 deg, 10 ms,
 ● : 0.05 deg, 200 ms, ■ : 0.05 deg, 10 ms.

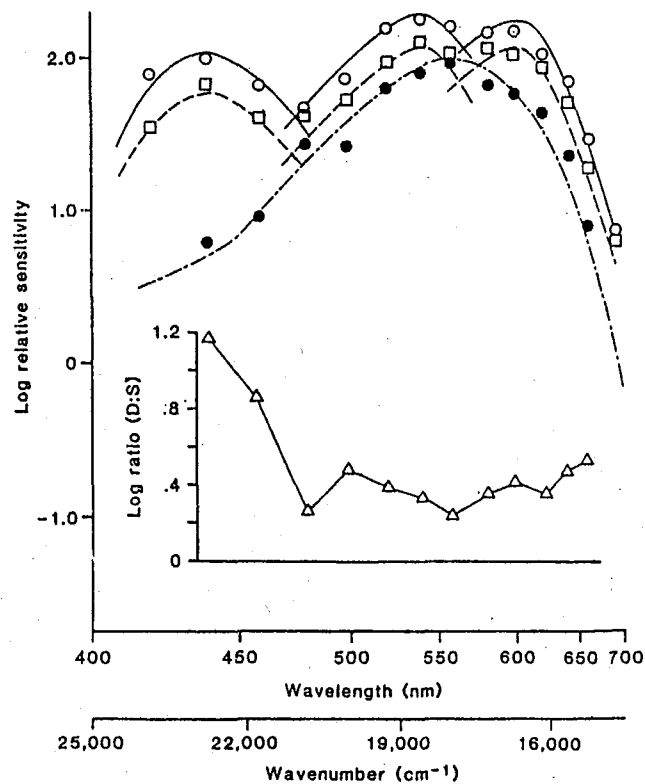


図2.2. 視野闘争時の分光感度関数 (Smith et al., 1982) .
 □ : 視野闘争のない観察条件, ○ : 視野闘争優位相,
 ● : 抑制相.

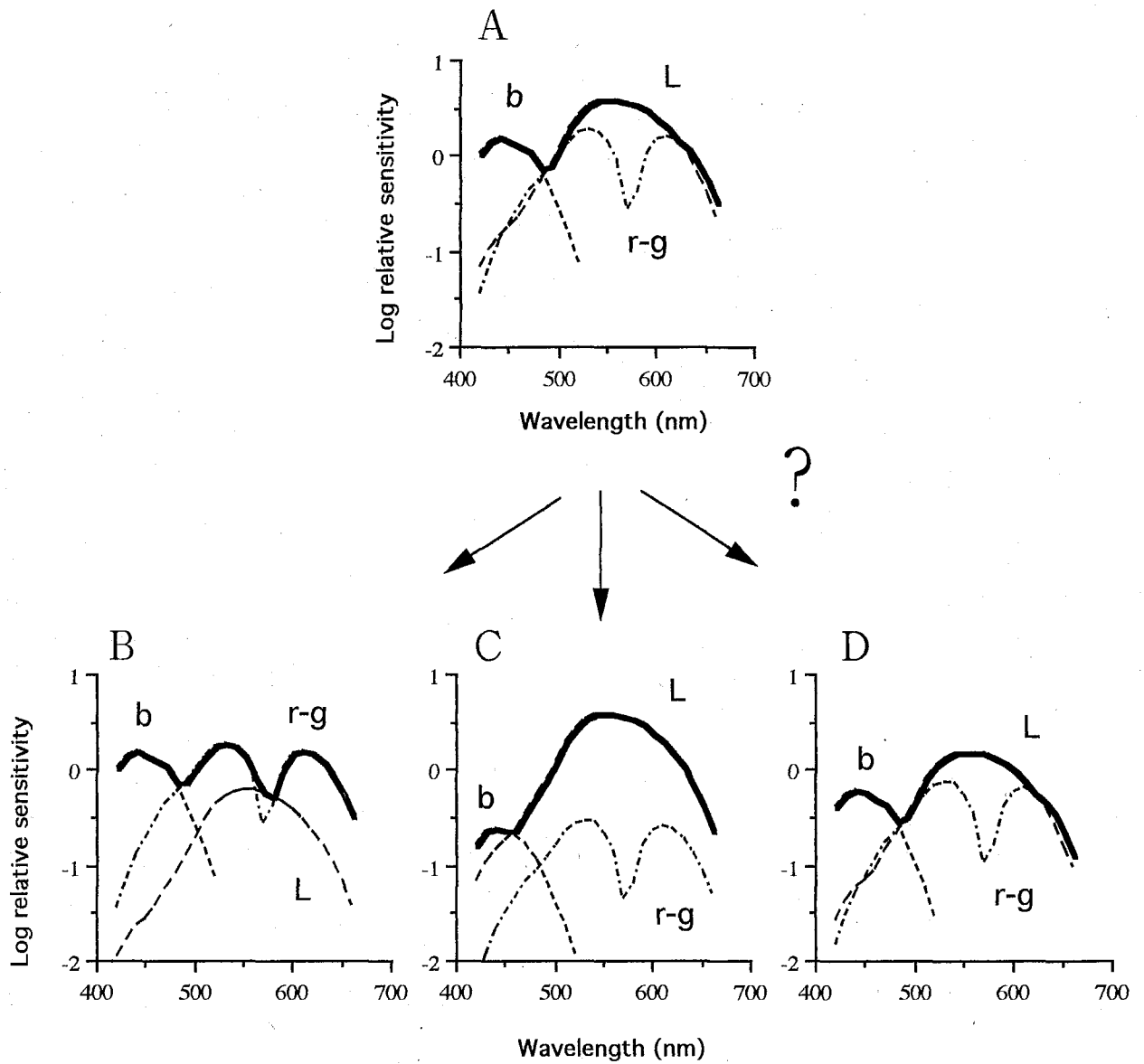


図2.3. 分光感度関数を測定することにより，刺激の検出のメカニズムを知ることができる．固視時とサッケード時の曲線を比較することによりサッケード抑制の選択性を知ることができる．

M錐体の側抑制の構造が弱視の目では正常に発達していないとしている。

図2.2は視野闘争時の分光感度関数を表している (Smith et al., 1982) . 視野闘争時の抑制相 (●) では輝度型の分光感度特性を示し, 優位相 (○) では反対色型の分光感度特性を示した. これは視野闘争の抑制効果が反対色メカニズムに選択的効果を持つことを示している。

刺激の検出には異なる分光感度特性を持つ複数のサブメカニズムが寄与していると考えられる. そのメカニズムとして, 錐体や反対色メカニズムや非反対色メカニズムなどが候補として挙げられる. 分光感度曲線はこれらのメカニズムの包絡線である. 固視時とサッケード時の分光感度関数を比較することにより刺激検出に寄与するメカニズムの変化を知ることができる. 図2.3は分光感度がS錐体 (b) と反対色メカニズム (r-g) と輝度メカニズム (L) によって決まると仮定したときの仮想的な分光感度関数である. 実験によって得られる分光感度関数は太線で示す各メカニズムの分光感度曲線の包絡線である. サッケード抑制によって輝度メカニズムの感度が選択的に低下した場合にはBのようになる. S錐体と反対色メカニズムの感度が低下した場合にはCのようになる. すべてのメカニズムが等しく抑制を受けた場合には分光感度曲線の形状は変化せずに, 感度だけが低下し, Dのようになる. 逆に, 分光感度曲線の形状を比較することにより, サッケード抑制の選択性を知ることができる。

2.2.2 装置と刺激

実験装置は刺激呈示のための光学系と眼球運動を検出するための回路系からなる。

[眼球位置の測定]

眼球位置を測定するためにリンバストラッカー法 (井上, 1991) を用いた. 赤外線が発光ダイオードと受光素子からなる眼球位置測定器を左目の前に置き, さらに入射光をさえぎるための射光壁を置いた (図2.6参照). 刺激は右目に呈

示した。

[シャッターのトリガー信号の発生方法]

テスト刺激呈示のためのシャッターのトリガー信号を眼球位置の信号を用いて発生させた。図2.4にフォトトランジスタからの出力をトリガー信号に変換するまでの過程を示す。まず初めに2個のフォトトランジスタからの出力の差分を増幅する。このアナログ信号aは被験者の横方向の目の位置を表す。次に微分・絶対値回路を用いて、眼球の速さbを得る。次にコンパレータ回路を用いて二値化する。コンパレータは入力が設定した値を越えている間だけlowの値を返す。眼球の速度があらかじめ設定した閾値を越えている間コンパレータはlowの値を示す。次にフリップフロップを用いて時間的なエッジを検出する。フリップフロップはリセット信号によりlowにセットされる。入力信号の時間的なエッジに同期して立ち上がり、次のリセット信号まで状態を保持する。さらにパルス信号に変換し、シャッターを制御するタイマーユニットに送る。

この処理によって得られたトリガー信号はサッケードの開始から若干の時間遅れを持つ。その大きさはコンパレータの閾値によって決まる。閾値を低く与えることによって時間遅れを小さくすることができる。電気的なノイズによってトリガー信号が発生しない程度に低く閾値を設定したときの時間遅れは約 5 msである。本研究ではコンパレータがlowの値を示している時間をサッケードの継続時間と定義する。

サッケードを行わない条件では被験者はリセットボタンを押し、引き続き刺激呈示ボタンを押す。刺激呈示ボタンによってcに相当する信号を発生する。その後の処理はサッケードの条件と同じである。

[シャッターの制御]

シャッターを制御するタイマーユニットは4個のタイマーによって構成される。図2.5にその動作を示す。タイマー1はトリガー信号の入力から T_1 を計測してパルス信号を出力する。この信号はタイマー2とタイマー3に入力される。タイマー

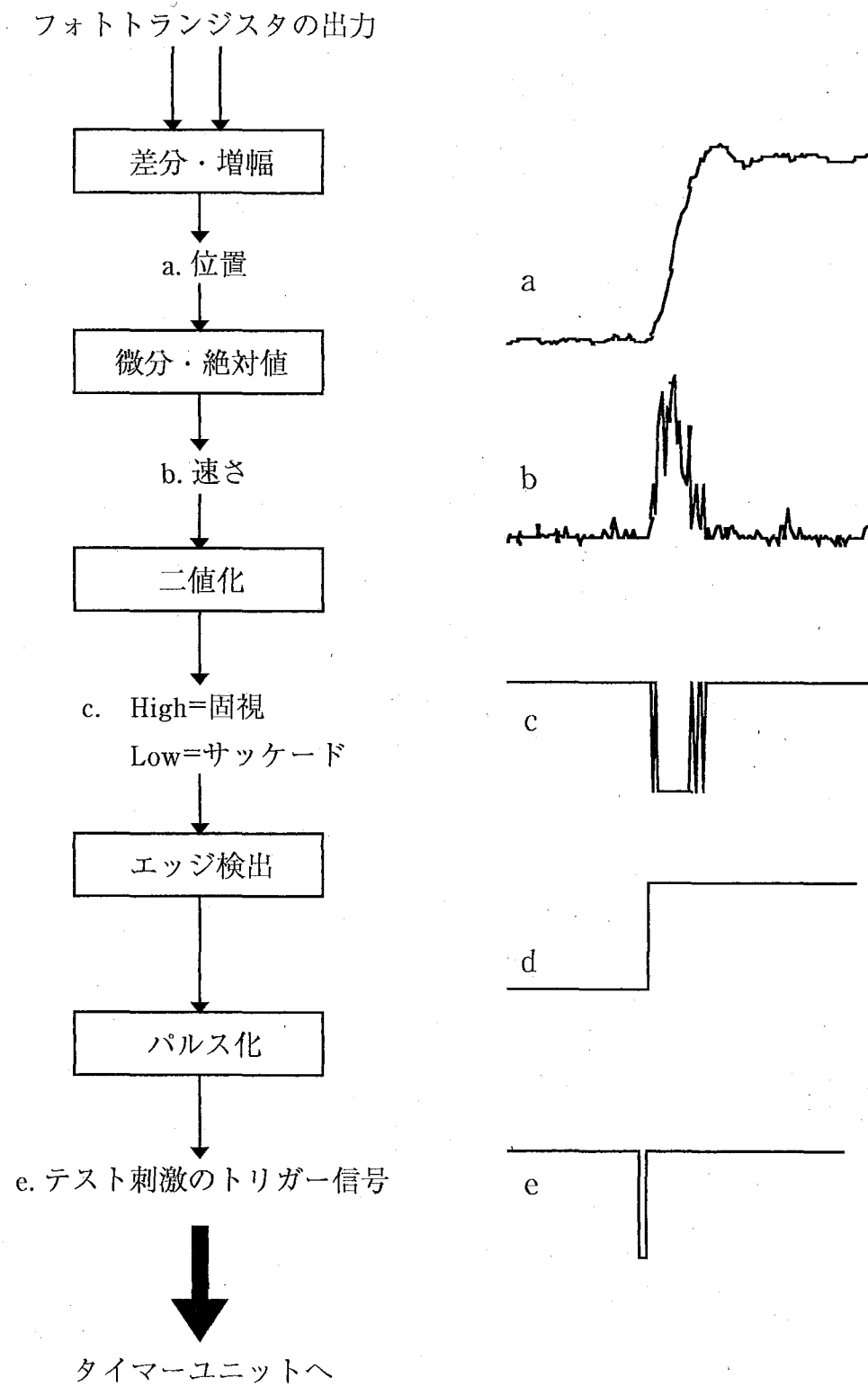


図2.4. トリガー信号の発生過程.

2はシャッターを開けるための信号を5 ms間発生する．タイマー3は T_3 を計測してパルス信号を出力する．この信号はタイマー4に入力される．タイマー4はシャッターを閉じるための信号を5 ms間発生する．

シャッターを開けるための信号の立ち上がりから実際にシャッターが開くまでには約5 msの時間遅れがある．シャッターが閉じるときにも同様の時間遅れがある．したがって、シャッターが開くのはトリガー信号の (T_1+5) ms後であり、シャッターが開いている時間は T_3 である． T_1 と T_3 によってテスト刺激の時間遅れと呈示時間を調節する．

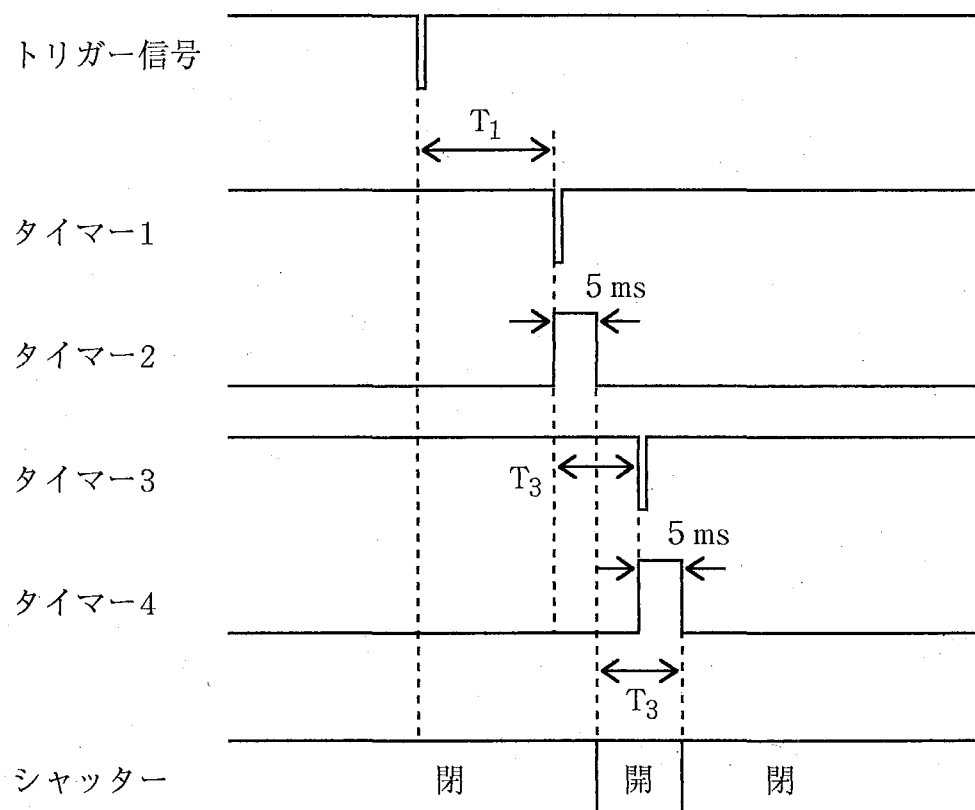


図2.5. タイマーとシャッターの動作.

[光学系]

図2.6に光学系の概略を示す．光路1と3によりスクリーンを白色光で照明する．光路2によりテスト刺激を作る．

[白色背景刺激]

図2.7に白色背景刺激を示す．輝度は 109 cd/m^2 ，CIE1931xy色度座標は(0.361, 0.360)である．スクリーンの大きさは縦16 cm，横23 cmで，視距離は17 cmである．スクリーンには固視位置を示すためのマークが上下に5個ずつ張ってある．マークの輝度は 108 cd/m^2 である．

[単色光テスト刺激]

テスト刺激は干渉フィルターを用いて作った単色光である．直径12 degの円形で，スクリーンの中心に呈示される．ピーク波長はそれぞれ418, 441, 461, 479, 504, 526, 542, 558, 567, 580, 597, 621, 642, 665 nmである．半値幅は約11 nmである．呈示時間は10 msである．

[テスト刺激の強度のキャリブレーション]

ウェッジフィルターの回転軸にはポテンシオメーターが取り付けられており，ウェッジの回転角が0から1999までの数値として読み出せるようになっている．この値をここではウェッジスケールと呼ぶ．ウェッジスケールとウェッジの濃度の関係を測定した．照度計（EG&G, model 550）を干渉フィルターのすぐ後に配置した．410, 453, 492, 535, 567, 609, 668 nmにピークを持つ7枚の干渉フィルターについて，ウェッジスケールを50刻みで変え，照度の値を読み取った．ウェッジスケール1965の値を基準として相対的な濃度を計算した．実際に測定しなかった値は線型に補完した．

光路の分光エネルギーを測定するために分光放射輝度計（トプコン，SR1）を用いた．ウェッジスケールを1965で固定し，14枚の干渉フィルターについてスクリーン上でのテスト刺激の放射輝度を測定した．この値とウェッジの濃度からテスト刺激の相対的な強度を計算した．

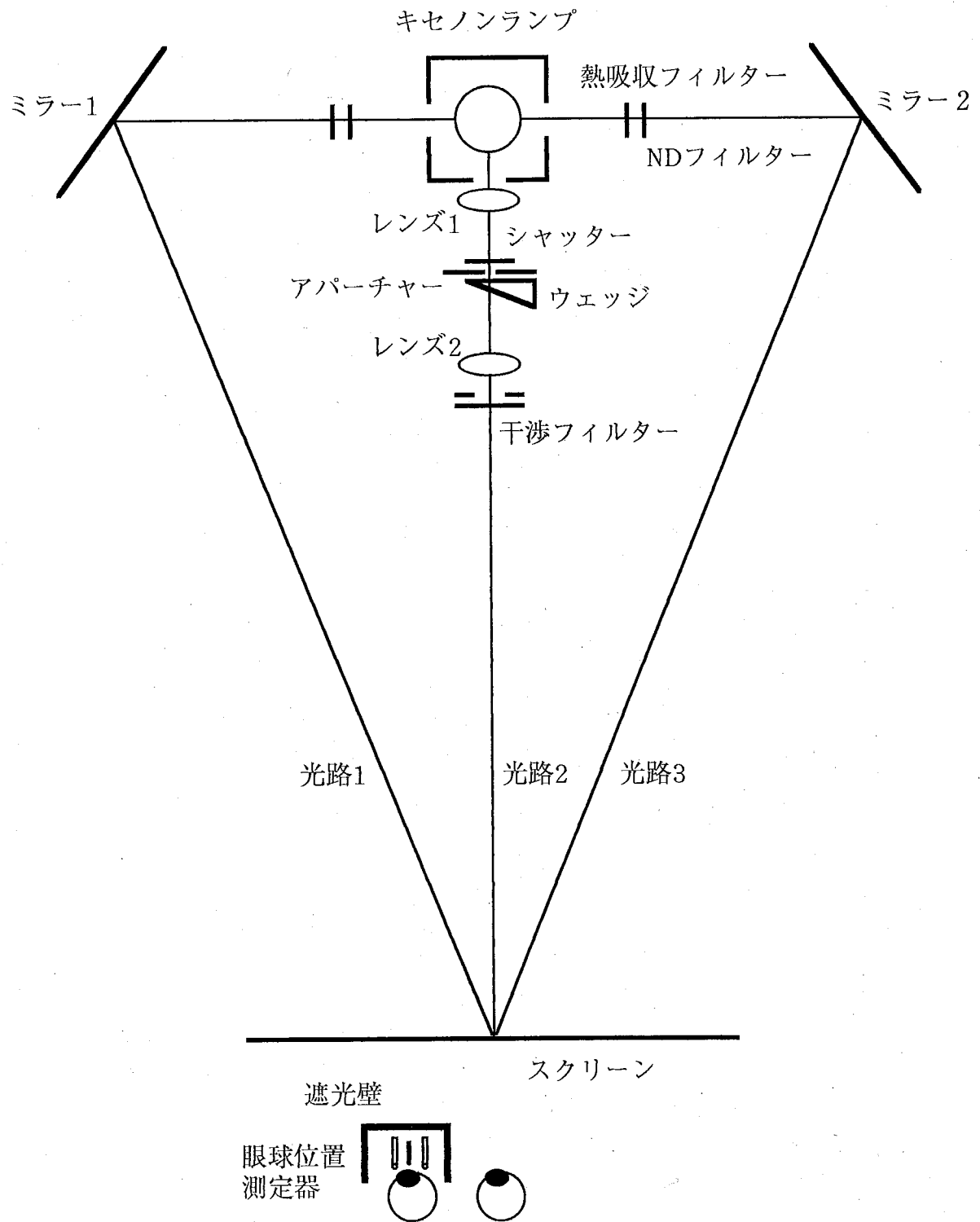


図2.6. 光学系.

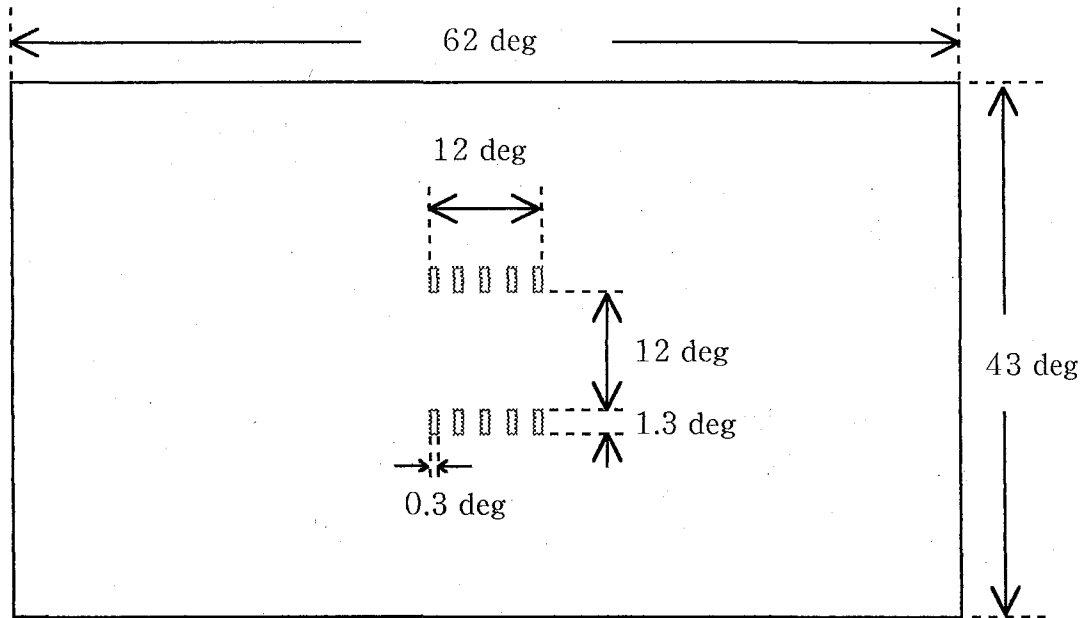


図2.7. 白色背景刺激. スクリーンの中心に直径12 degの円形の単色光テスト刺激が呈示される.

2.2.3 手続きと被験者

[サッケード中]

被験者は白色背景刺激に3分間明順応する. 歯型により頭部を固定する.

被験者は左から2個目のマークの中間を固視し, リセットボタンを押す. 次に4個目のマークの中間に向けて右向き6 degのサッケードを行う. タイマー1の時間遅れを1 msとした. サッケードの開始から6 ms後にテスト刺激が10 ms間呈示される. 被験者は何らかの変化を検出したかどうかを二者択一的に応答する. サッケードの継続時間は約30 msである. サッケードの継続時間が25 ms以下あるいは35 ms以上となった場合は失敗とし, 同じ条件で試行を繰り返した. ただし, 失敗はほとんどなかった. 以上が一回の試行の手順である.

極限法により閾値を決定した. テスト刺激の波長を固定し, テスト刺激の強度を閾上約0.2 logからウェッジスケールで10 (約0.008 log) 刻みで下げていき, テスト刺激が検出できなくなる点を求めた. 2回続けて検出できなかったときの

2回目の試行におけるテスト刺激の強度を下降系列の閾値とした。次に閾下約0.2 logから強度を上げていき、テスト刺激が検出されはじめる点を求めた。2回続けて検出されたときの2回目の試行におけるテスト刺激の強度を上昇系列の閾値とした。上昇と下降の二つの閾値の平均をそのセッションにおける閾値とした。その後にテスト刺激の波長を変える。波長の呈示の順序はランダムである。

[サッケード後]

タイマー1の時間遅れを30 msとした。サッケード開始から36 ms後にテスト刺激が10 ms間呈示される。

[固視中]

被験者は3個目のマークの中間点を固視した後にリセットボタンを押し、引き続き刺激呈示ボタンを押す。0.4 s後にテスト刺激が呈示される。

[被験者]

被験者は2名の男性である。HK (27歳), MS (23歳) はともに色覚正常である。2名とも近視であるが、スクリーンが近いので、実験中には視力の矯正は行っていない。

2.2.4 結果と考察

サッケード中、サッケード後、固視中の3条件についてそれぞれ3セッションずつ実験を行った。図2.8は固視中の分光感度関数を表す。上は被験者HK、下はMSの結果である。誤差棒は標準偏差を表す。図2.9はサッケード中の分光感度関数を表す。図2.10はサッケード直後の分光感度関数を表す。

図2.11は固視中 (□), サッケード中 (■), サッケード後 (△) の各条件で得られた分光感度曲線を重ねてプロットしたものである。固視時に比べてサッケード中には感度が低下し、サッケード後に回復する様子がわかる。サッケードによる感度の低下の大きさには波長依存性があることがわかる。

図2.12は感度値の比を示している。■はサッケード中対固視中、△はサッケード後対固視中、□はサッケード中対サッケード後を示している。

ド後対固視中である。569 nmでサッケードによる感度低下の効果が最大となっていることがわかる。長波長と短波長領域では感度低下の大きさが小さくなっている。この傾向はRichards (1969) の報告とよく一致する。この曲線の形状は彩度関数 (Uchikawa et al., 1982) と非常によく似ている。サッケード時の感度低下は色みの強い刺激に対しては効果が小さいということがわかる。

次に、閾値を錐体応答のコントラストの平面 (Stromeyer et al., 1985) にプロットした (図2.13)。錐体の分光感度としてSmithとPokorny (1975) のデータを用いた。□は固視中の閾値を表している。■はサッケード中の閾値を表している。△はサッケード後の閾値を表している。サッケード中の閾値 (■) が正の傾きを持った直線上に乗っている。これはサッケード中の刺激の検出が反対色メカニズムの寄与によることを示唆している。閾値の輪郭がサッケードの効果によって右上の方向に大きく延びていることはサッケードによる感度の低下の効果が非反対色メカニズムに対してより大きいことを示している。

刺激の検出がS錐体と反対色チャンネルと輝度チャンネルによって行われると仮定し、実験結果にフィットさせた (図2.14)。固視中 (□) とサッケード中 (■) の感度の差から、これらのチャンネルに対する抑制効果の大きさを計算した。反対色チャンネルとして(L-kM)、輝度チャンネルとして(L+M)を用いた。ただし、L、Mは長波長と中波長に感度を持つ錐体の分光感度 (Smith and Pokorny, 1975) である。kは被験者ごとに決定する定数である。被験者HKでは2.1、MSでは2.3であった。分光感度関数の変化がこれらのメカニズムによってよく説明できることがわかる。輝度チャンネル、反対色チャンネル、S錐体メカニズムに対する感度低下の大きさは、被験者HKでは、それぞれ0.54, 0.18, 0.15 logであった。MSでは、それぞれ0.90, 0.41, 0.37 logであった。

サッケード時と固視時の感度を測定した結果が数多く報告されている。サッケードによる感度低下の大きさは0.5ないし1 log程度と報告されている。これらの研究は実験条件から推定して主に輝度チャンネルへの効果を測定したものと考えら

れる。本研究で得られた輝度チャンネルの感度低下の大きさは過去の研究結果とよく一致している。本研究によって、Richards (1969) が報告しているように、感度低下の大きさが刺激の波長に依存することが確認された。さらに、分光感度曲線の形状を詳しく分析することによって、サッケード時の感度低下が輝度チャンネルに対して強い効果をもつことが示された。

サッケード時の閾値上昇の原因としていくつかの効果が考えられる。一つは、像が流れる効果である。二つめは、サッケード前後の像によるマスキング効果である。三つめは、中枢性の抑制、すなわちサッケード抑制である。普段の視環境においてはこれらすべての効果が協調し、サッケード中の像の抑制に役立っていると考えられる。これらの効果によりサッケード中の変化は知覚から取り除かれ、さらにサッケード前後の鮮明な像を統合することにより、われわれの知覚する視空間が形成されることが考えられる。

実験1.1で得られた輝度応答に効果を持つ効果はどのようなメカニズムによるのであろうか。実験1.2 によって、像の流れの効果について検討する。実験1.3 によって、マスキング効果について検討する。

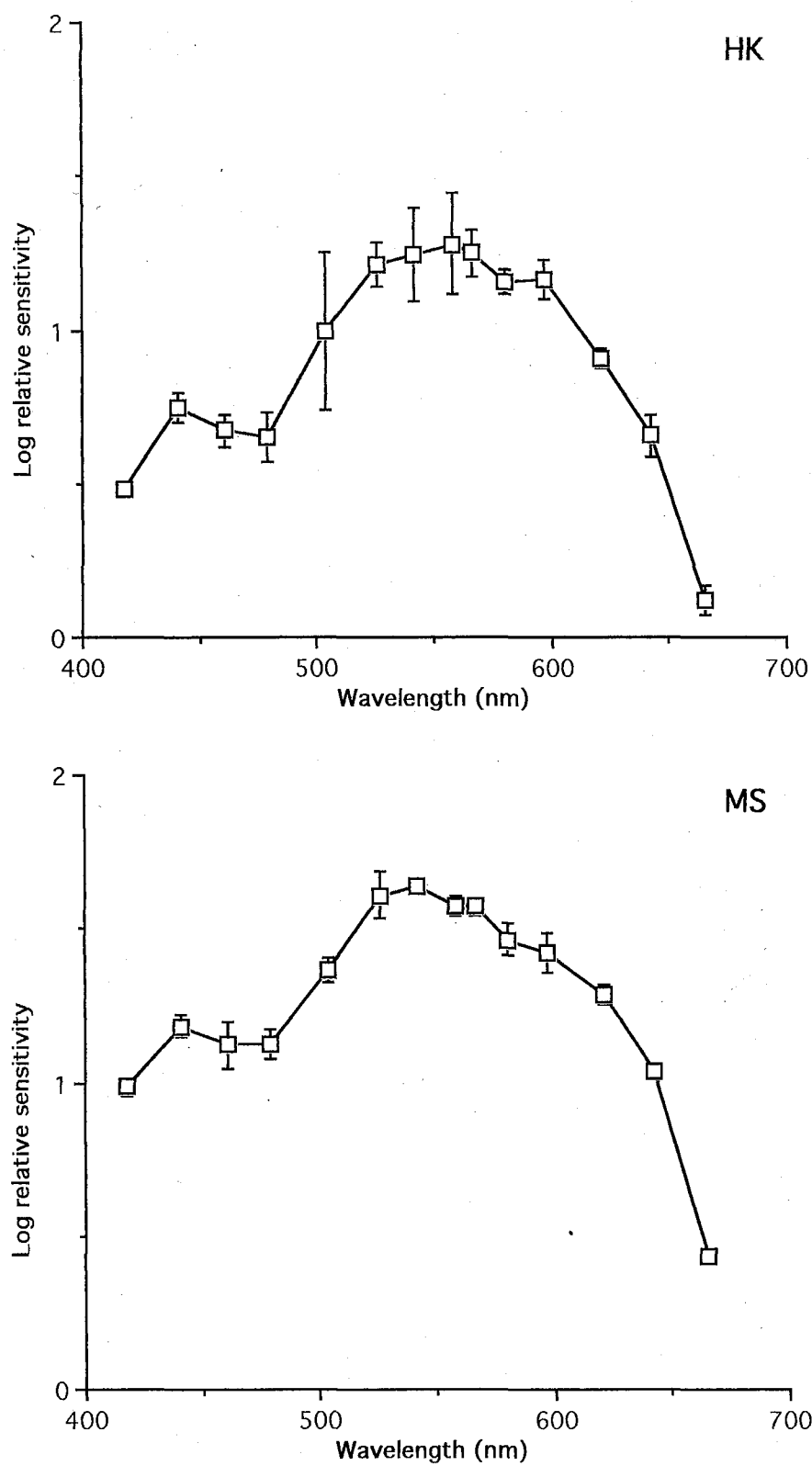


図2.8. 固視中の分光感度関数.
上：被験者HK, 下：MS.

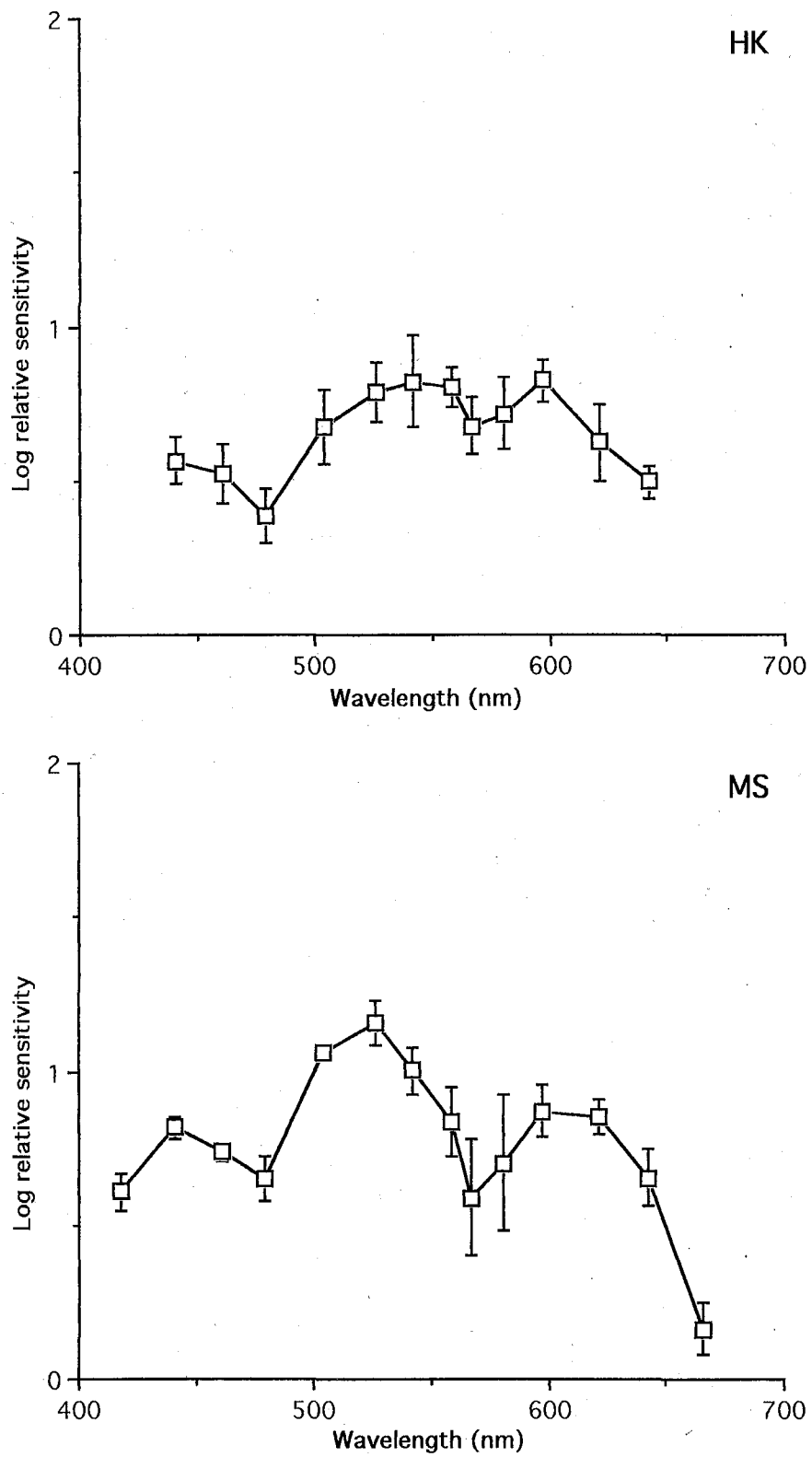


図2.9. サッケード中の分光感度関数.
上：被験者HK，下：MS.

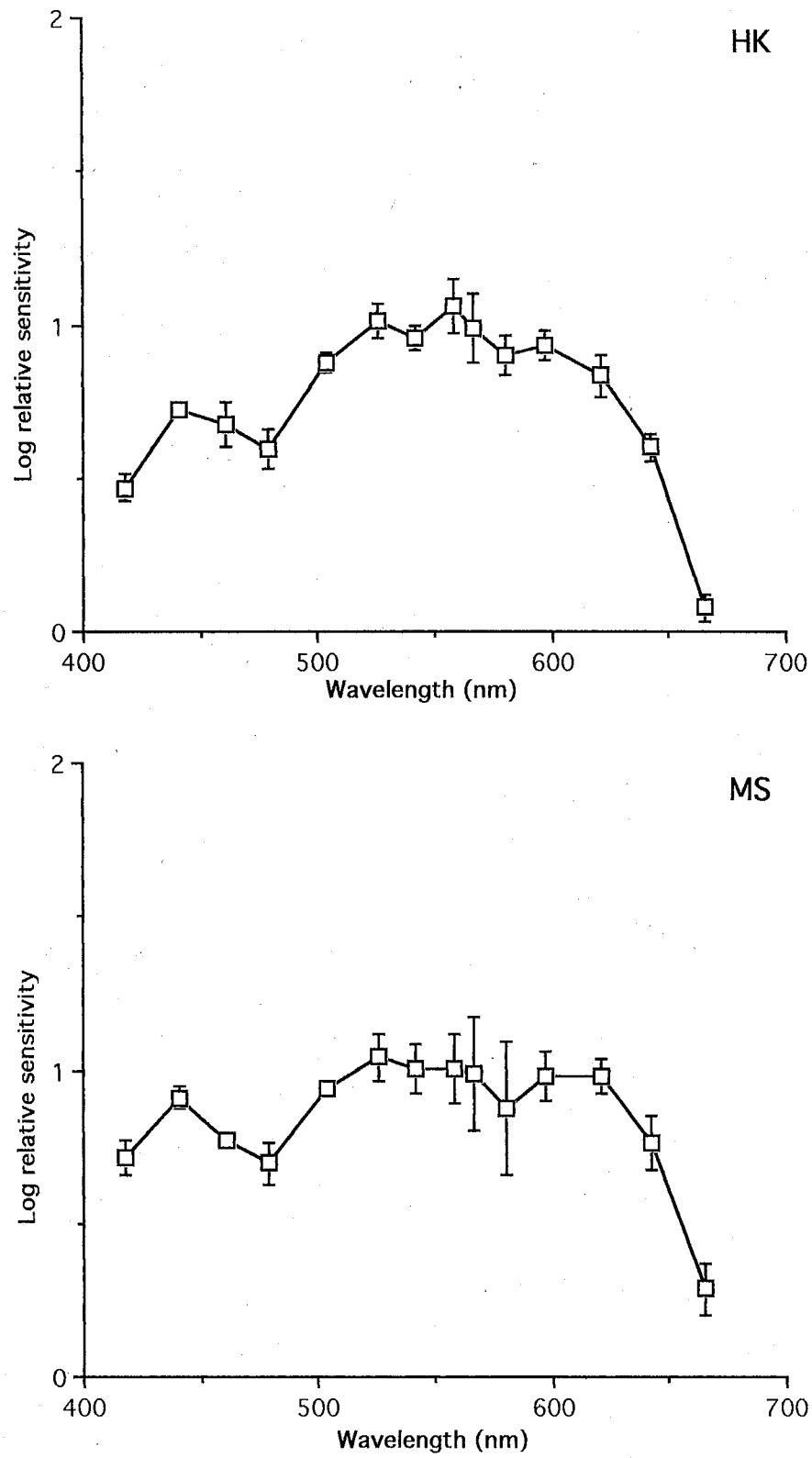


図2.10. サッケード直後の分光感度関数.
上：被験者HK, 下：MS.

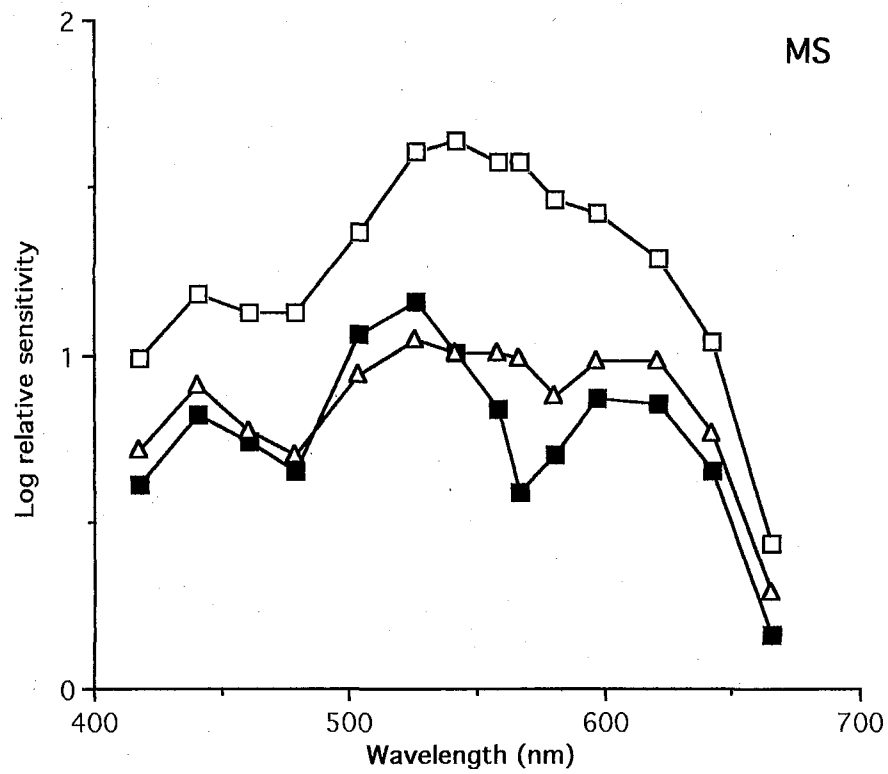
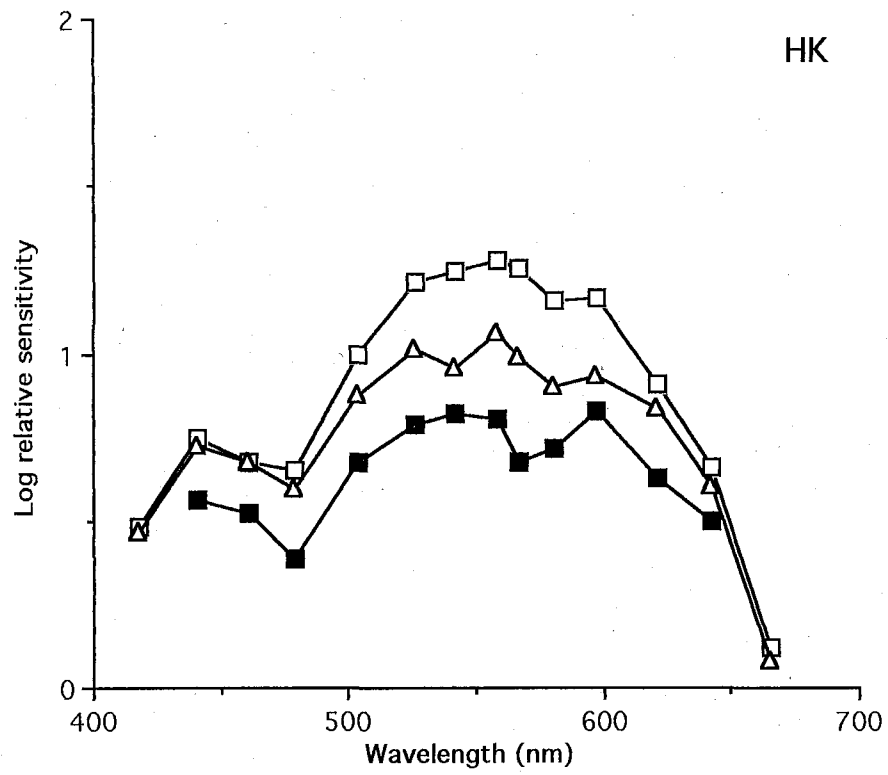


図2.11. 分光感度関数の比較. □：固視,
 ■：サッケード中, △：サッケード直後.

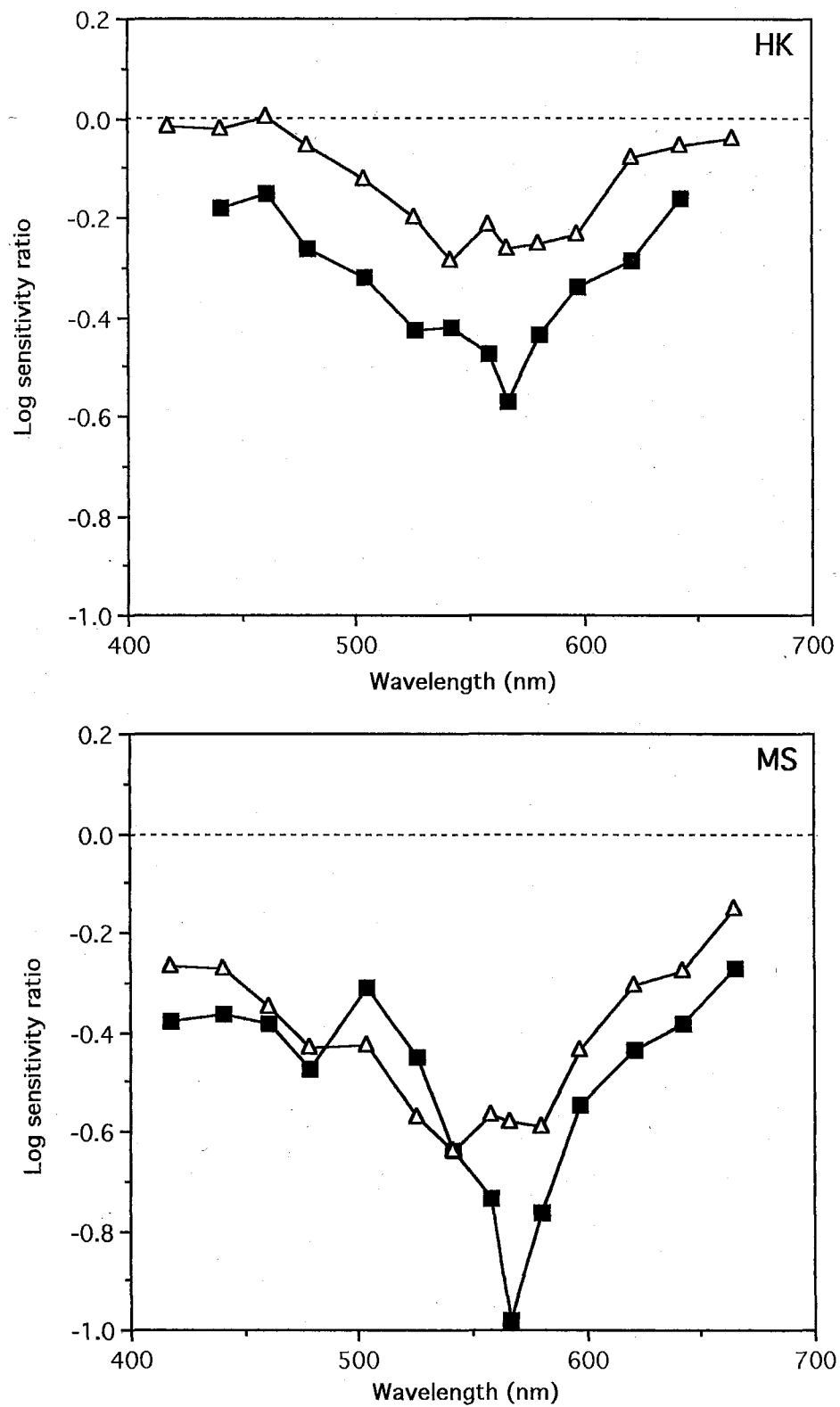


図2.12. 感度値の比. ■：サッケード中対固視中, △：サッケード直後対固視中.

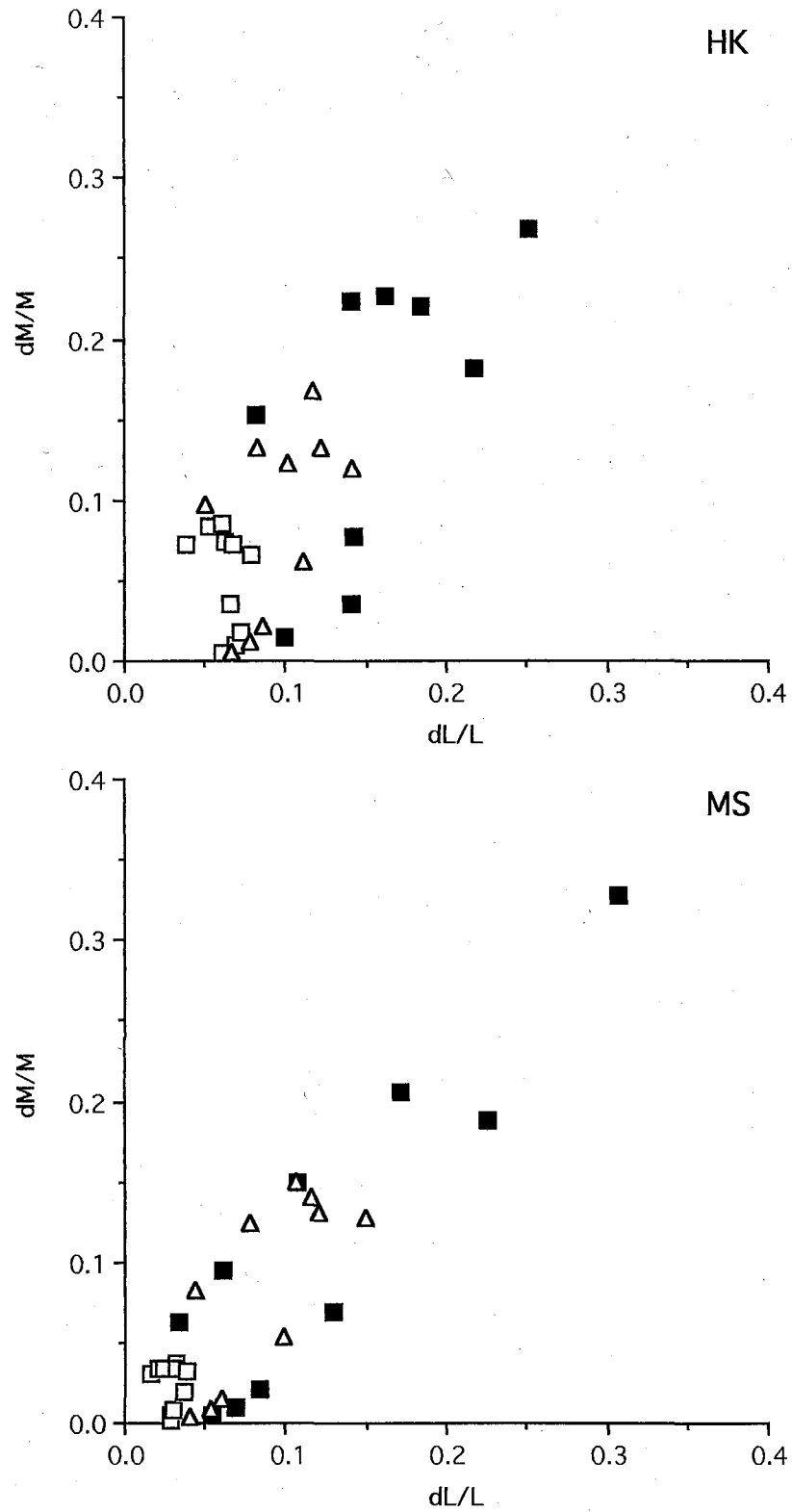


図2.13. 閾値を錐体コントラスト平面にプロットした。□：固視中，■：サッケード中，△：サッケード直後。

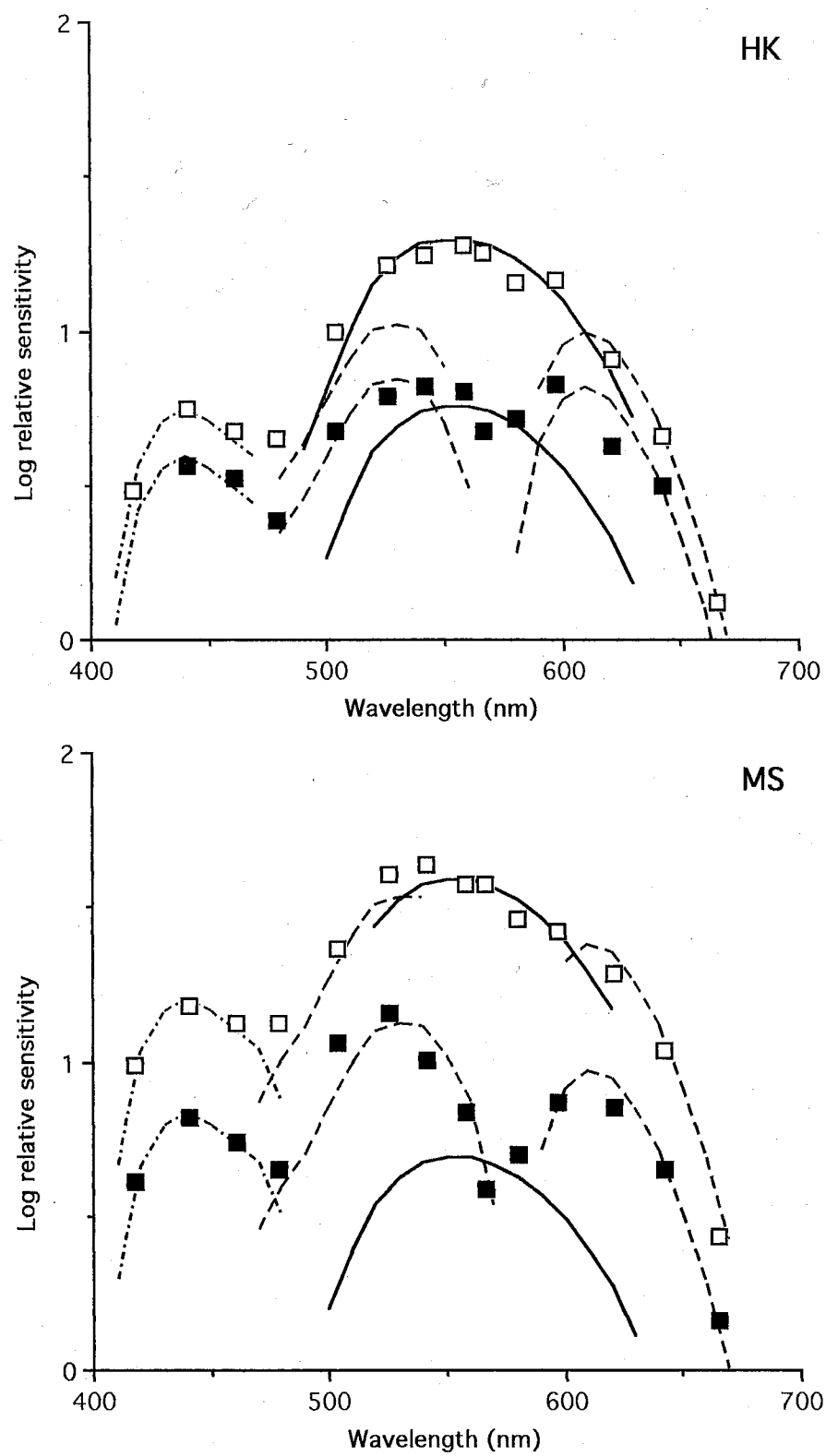


図2.14. 分光感度曲線の変化はS錐体（一点破線），輝度チャンネル（実線），反対色チャンネル（破線）によって説明できる。

2.3 実験1.2 サッケードに追従させるテスト刺激呈示条件

2.3.1 目的と原理

実験1.1によって、サッケード時には固視時に比べ視覚系の感度が低下し、分光感度曲線の形状が輝度型から色型に変化することが明らかになった。サッケードに伴う感度の低下が輝度チャンネルに特異的であると考えられる。サッケード時の感度の低下の原因として、サッケードに伴いテスト刺激が流れる効果が考えられる。テスト刺激の大きさに対してサッケードの大きさは小さくテスト刺激の呈示時間は短いので、テスト刺激が流れる効果は刺激の周辺部分に限定されるが、エッジがにじむ効果を軽視することはできない。例えば、MDB (minimally distinct border) を判断基準とした視感効率の分光特性を示す (Boynton and Kaiser, 1968)。エッジがにじんだことによりこのメカニズムが刺激の検出に寄与できなくなったのかも知れない。サッケードに伴いテスト刺激の網膜像が流れる効果が感度の低下にどれほど寄与しているのか、また、その効果が色・輝度チャンネルに選択的であるのかどうかをここでは明らかにする。

次の4条件で分光感度を測定し、結果を比較する。条件1は固視中にテスト刺激をスクリーン上で一定の位置に呈示する条件である。条件2は固視中にテスト刺激をスクリーン上で動かしながら呈示する条件である。条件3はサッケード中にテスト刺激をスクリーン上で一定の位置に呈示する条件である。条件4はサッケード中にテスト刺激をサッケードに追従するようにスクリーン上で動かしながら呈示する条件である。条件1と2または3と4を比較することにより像が流れる効果を知ることができる。ここでは、条件2と4について新たに測定し、実験1.1の結果と比較する。

2.3.2 装置と刺激

テスト刺激をスクリーン上で動かすために光学系の一部を変更した。図2.15に

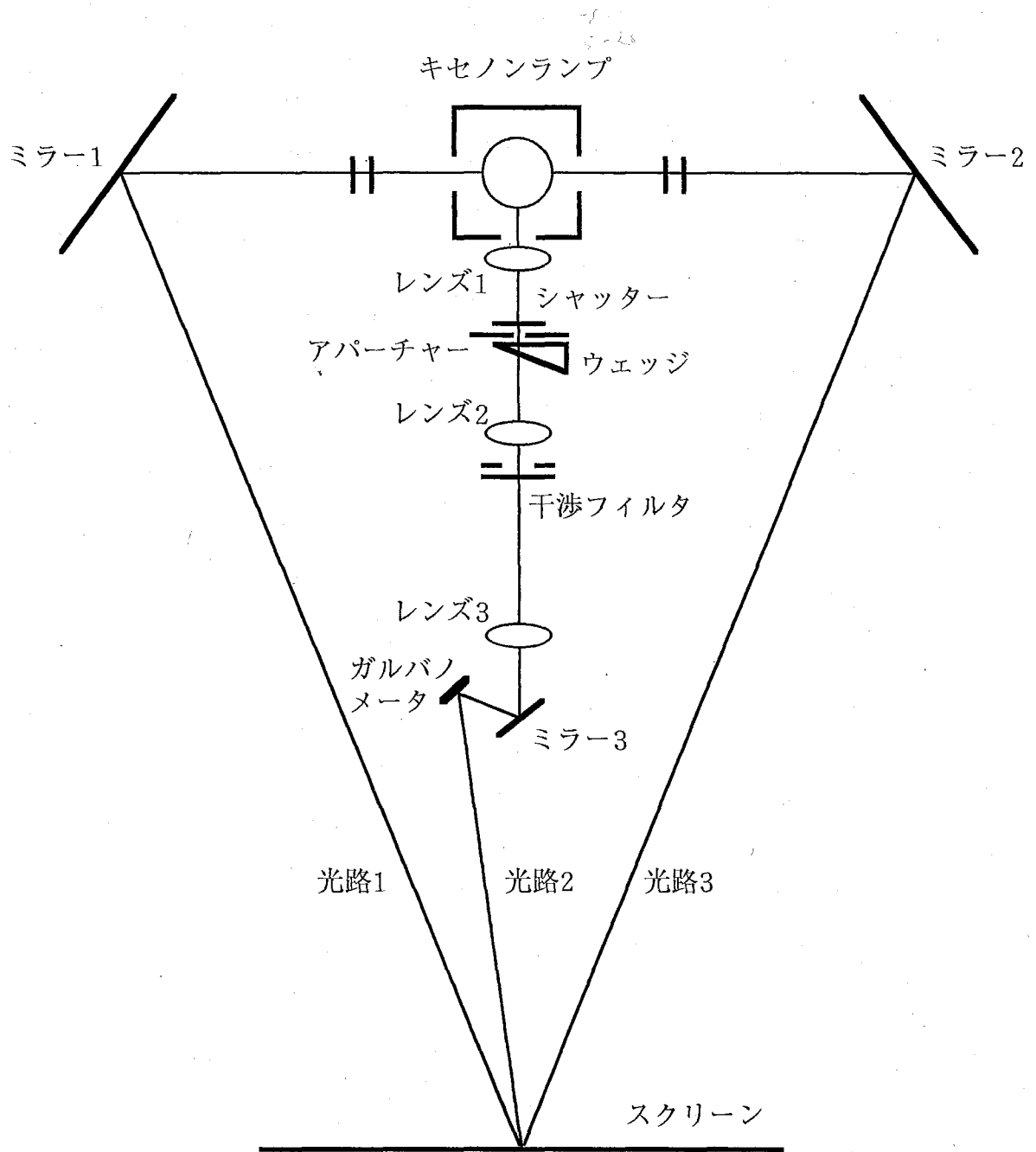


図2.15. 光路2にガルバノメータを入れた.

示すように、光路2にガルバノメータを挿入した。ガルバノメータ（三栄測器、オプティカルスキャナ形式3401）は入力電流に応じてミラーの回転角が変化するデバイスである。35 Hzまで追従する。レンズ3により光路を絞りミラーに反射させスクリーンに照射した。スクリーン上でのテスト刺激の大きさが実験1.1と同じになるように光路の長さを調節した。

実験1.1と同じ要領で再び光路の分光エネルギーを測定した。

固視中に刺激を動かす条件ではガルバノメータの入力に12.5 Hzの正弦波を用いた。スクリーン上で刺激の振幅が6 degになるように入力波形の振幅を調節した。テスト刺激をサッケードに追従させる条件では三角波を用いた。テスト刺激のスクリーン上での速さが220 deg/sになるようにした。

2.3.3 手続きと被験者

手続きは実験1.1と同様である。極限法により閾値を測定した。

被験者は実験1.1と同じ2名である。

2.3.4 結果と考察

固視中にテスト刺激を動かしながら呈示する条件、サッケード中にサッケードに追従させながら呈示する条件、それぞれについて3セッションずつ実験を行った。図2.16は固視中の分光感度関数である。上は被験者HK、下はMSの結果である。誤差棒は標準偏差を表す。図2.17はサッケード中の分光感度関数である。図2.18は4条件の結果を重ねてプロットした。□は固視中で、刺激も静止している条件である。△は固視中で、刺激がサッケードを模擬して動く条件である。■はサッケード中で、刺激は静止している条件である。▲はサッケード中で、刺激が眼球運動に追従して動く条件である。□と■は実験1.1の結果のリプロットである。MSでは刺激の動きによらず、サッケードのあるときには感度が低下し、色の特徴が顕れることがわかる。HKでは、サッケードのときには色の特徴が顕

れているが、▲の条件では■に比べて高い感度を示している。これは、刺激をサッケードに追従させたことによる効果と考えていいのだろうか。一つの可能性として判断基準の変化が考えられる。□と■は1990年12月12日から1991年1月11日にかけて並行して行った。△は1991年7月15日から19日にかけて行った。▲は10月4日から16日にかけて行った。判断基準の変化の可能性があるので、4条件の感度値をそのまま比較するのは正しくないかも知れない。そこで、4条件の感度値を比較するために、追加の実験として一つのセッションですべての条件を行い、各条件間の相対的な感度の関係を決定した。ただし、ここではテスト刺激の波長を479, 526, 567, 597 nmの四つに限定した。3セッションずつ実験を行った結果を図2.19に示す。この結果に基づいて図2.20を書き直したものを図2.3.8.2に示す。

実験1.2の結論を示す。サッケードに伴い視覚系の感度は低下し、分光感度曲線の形状が色型に変化する。この効果はテスト刺激が流れることによって説明できない。本実験に関しては像が流れる効果は非常に小さかった。その他の感度低下のメカニズムが存在し、輝度応答に選択的であると考えられる。マスキング効果などの網膜性の効果と中枢性のサッケード抑制などが候補として挙げられる。

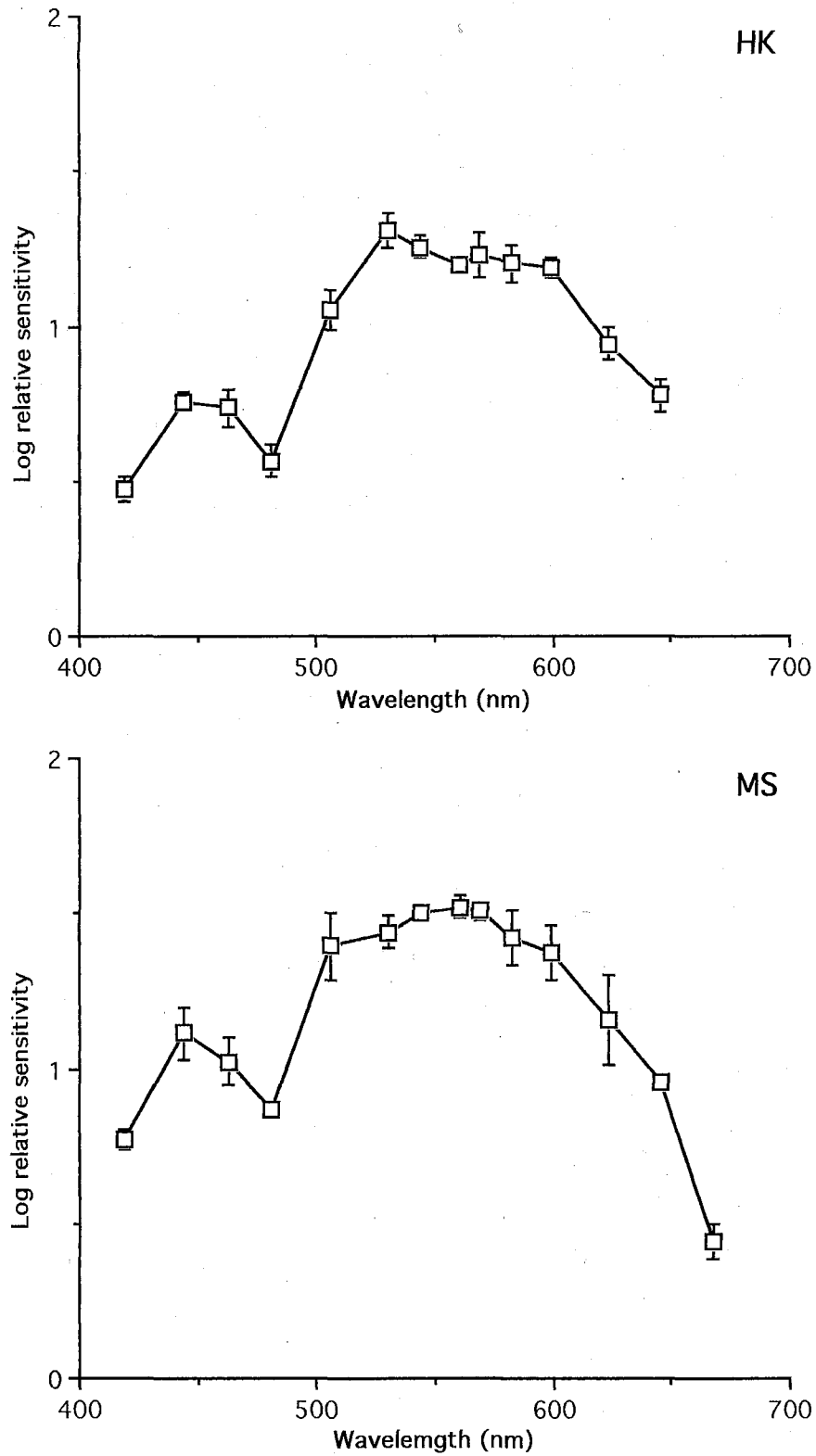


図2.16. 固視中の分光感度関数. テスト刺激をサッケードを模擬して動かした.
上: 被験者HK, 下: MS.

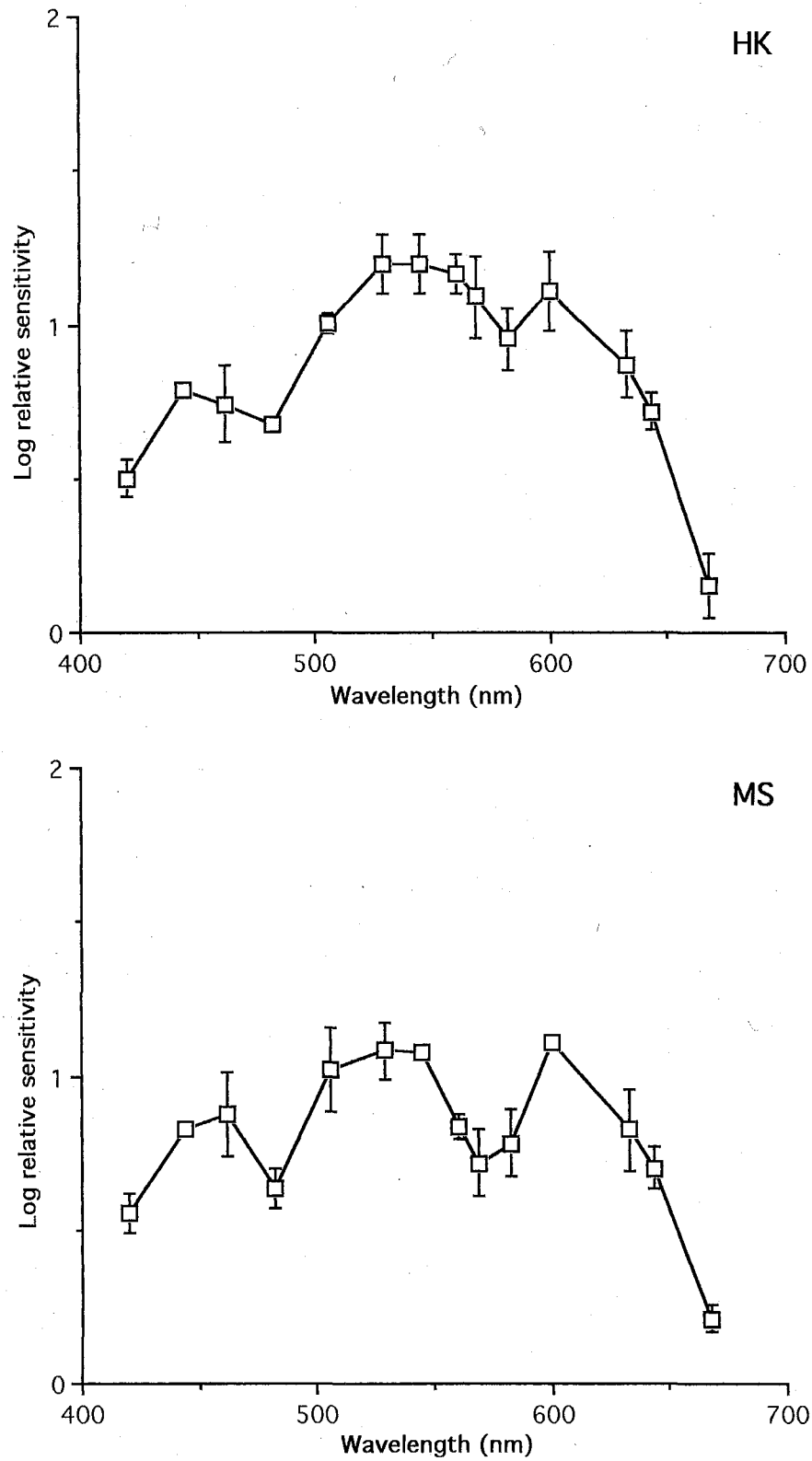


図2.17. サッケード中の分光感度関数.
テスト刺激をサッケードに追従させた.
上：被験者HK, 下：MS.

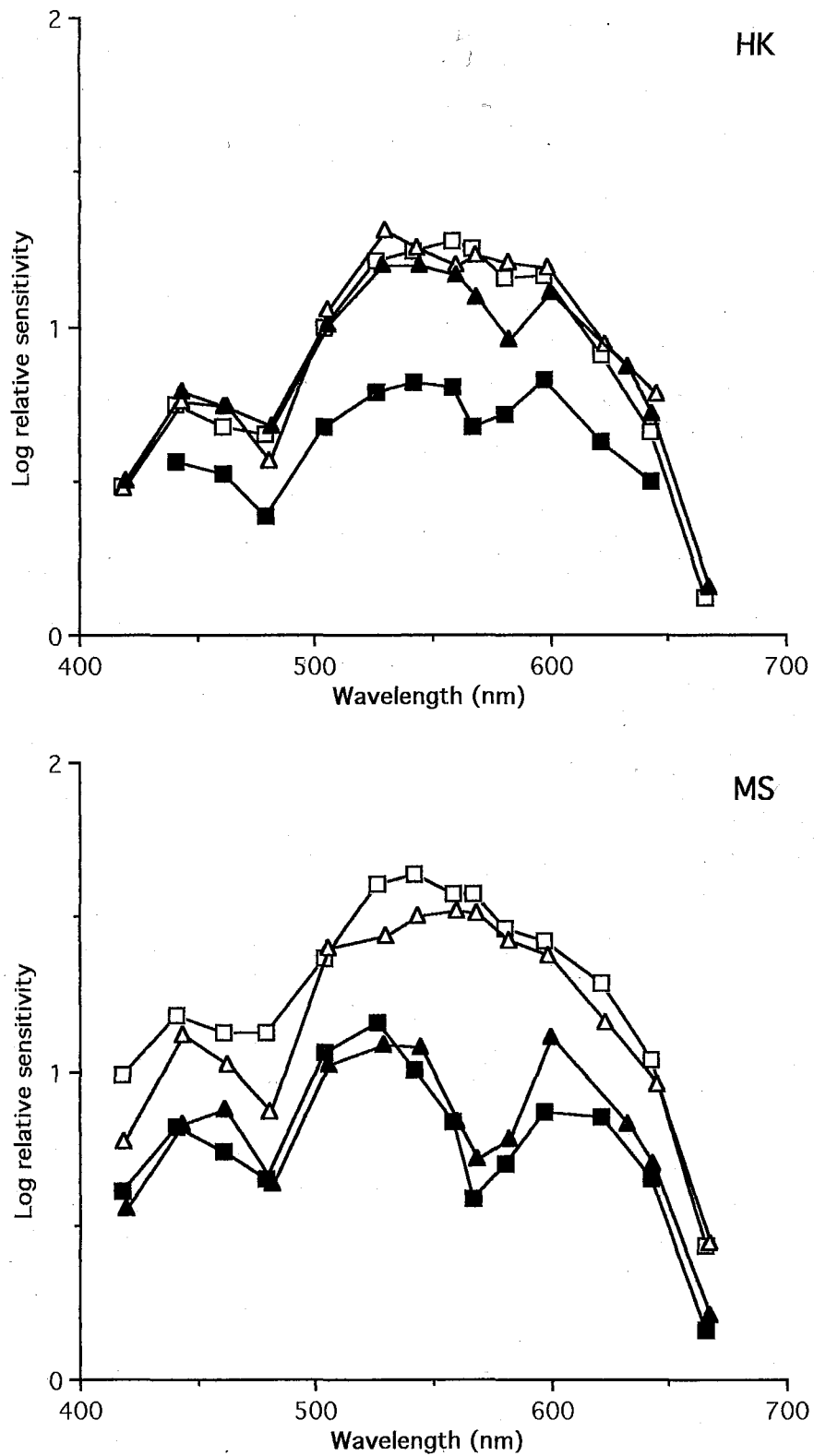


図2.18. 分光感度関数の比較. □: 固視-刺激静止, △: 固視-刺激動, ■: サッケード-刺激静止, ▲: サッケード-刺激動.

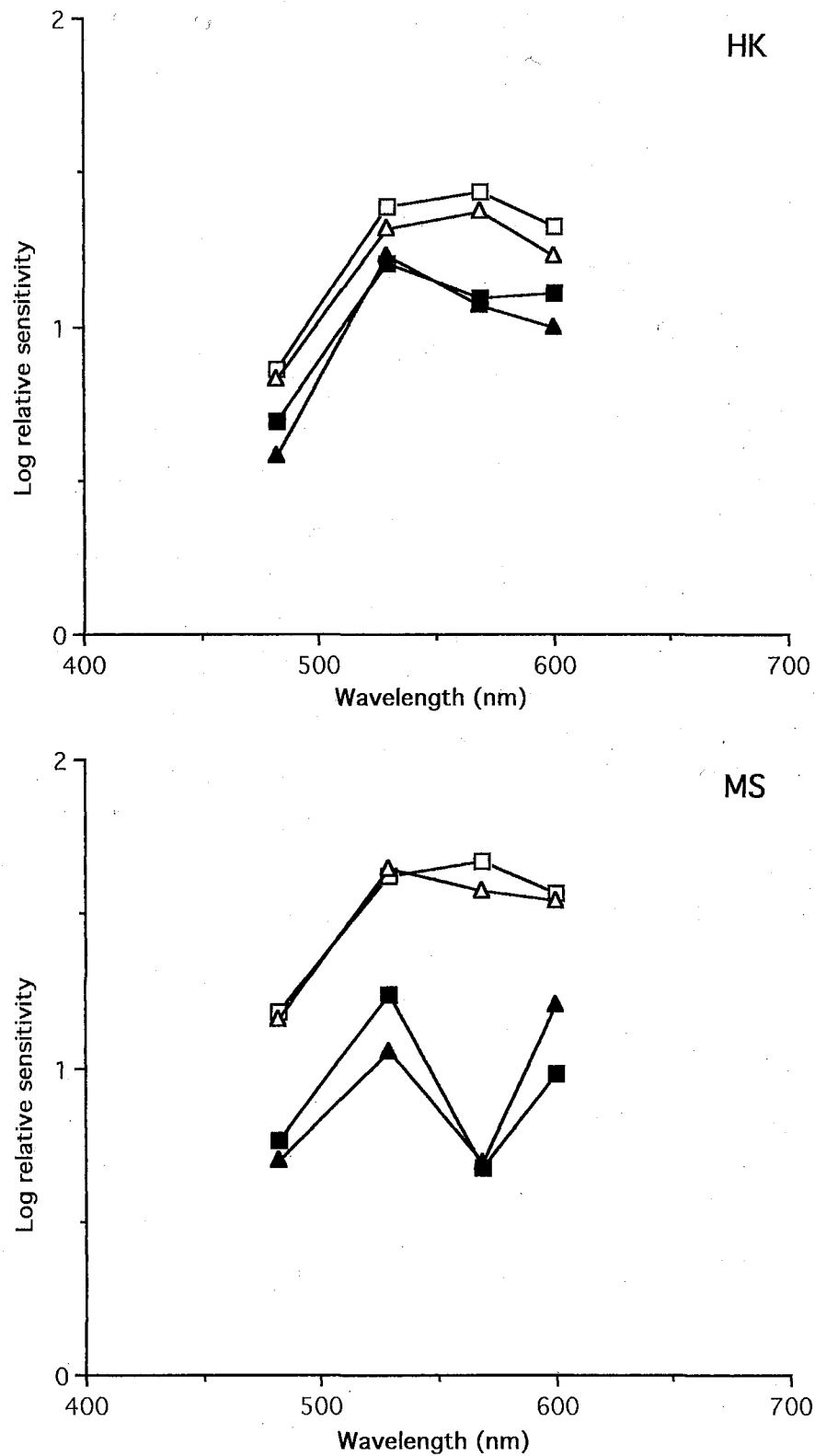


図2.19. 4条件の感度値を比較するために刺激の波長を四つに限り、1セッションで全条件を行った。
 □：固視-刺激静止，△：固視-刺激動，■：サッケード-刺激静止，▲：サッケード-刺激動。

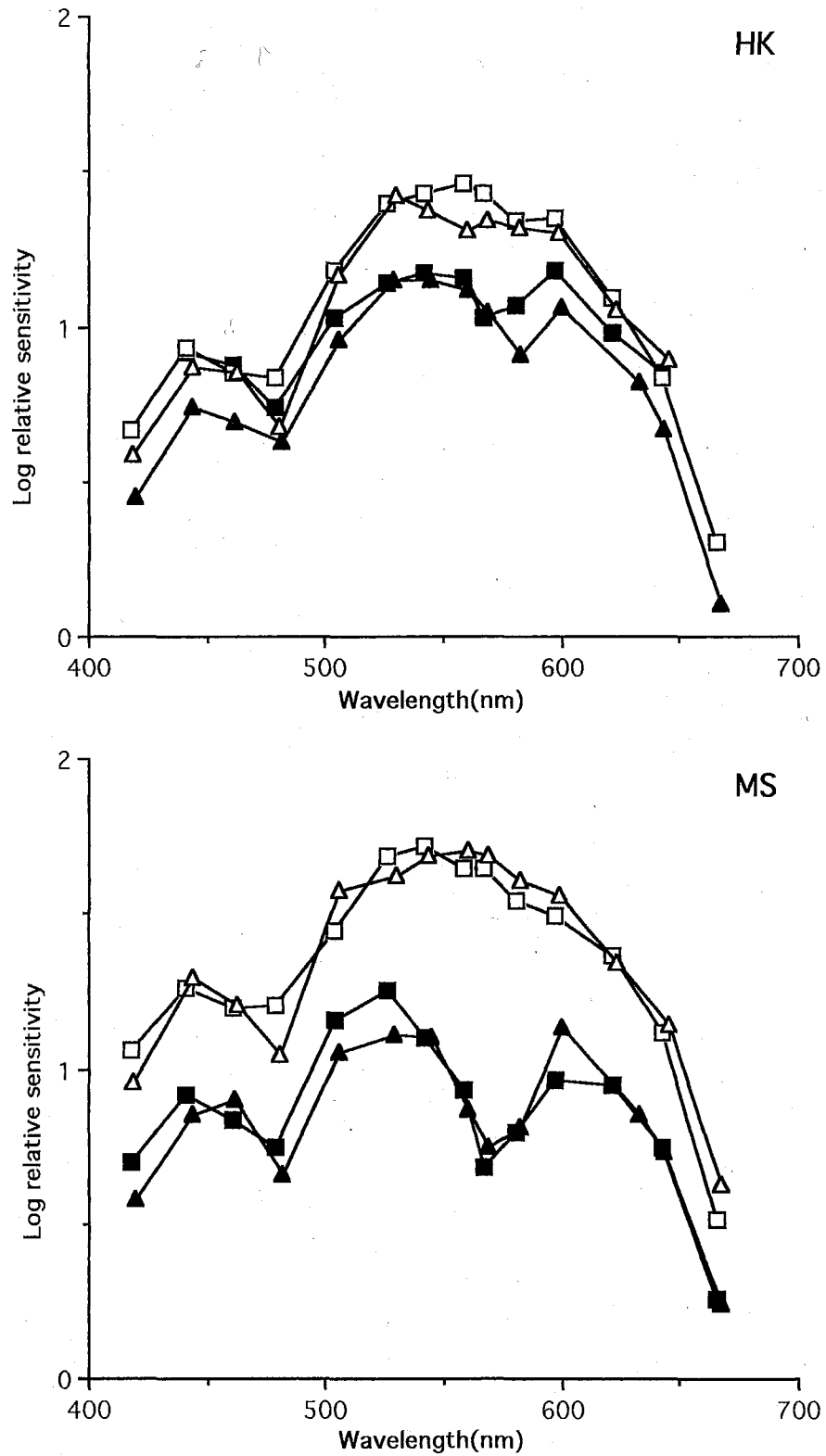


図2.20. 4波長の実験結果に基づいてグラフを補正した。□：固視-刺激静止，△：固視-刺激動，■：サッケード-刺激静止，▲：サッケード-刺激動。

2.4 実験1.3 全視野一様条件

2.4.1 目的と原理

サッケードに伴う感度低下のメカニズムとしてマスキング効果 (Alpern, 1953; Lefton, 1973; Breitmeyer and Ganz, 1976) と呼ばれる網膜性の効果が挙げられる (MacKay, 1970; Mitrani et al., 1971; Brooks et al., 1980; Breitmeyer et al., 1980). MacKay (1970) は、サッケードが実際に起こらない場合にもサッケード時の背景の変化を模擬して背景を動かすことによって刺激検出の閾値が上昇することを報告している. Brooksら (1980) は、背景の動きに伴う閾値の上昇とサッケードによる閾値の上昇がともに順応レベルに依存し、その特性がよく似ていることを報告している. これらはサッケードによる感度の低下がサッケード自身によるものではなく、サッケード時に生じる網膜像の変化によるという仮説を支持している. 一方、マスキング効果では説明できない現象が存在することも確かである (Riggs et al., 1974; Riggs and Manning, 1982; Riggs et al., 1982). RiggsとManning (1982) は全視野一様の白色背景刺激の条件において固視時とサッケード時の感度を測定した. 視野内に全く輪郭がなく、したがってサッケードによる網膜像の変化がない条件下においても、0.69から1.11 logの感度低下があることが明らかになった. サッケードに伴う感度低下はマスキング効果だけでは説明できない. 眼球運動そのものに由来する抑制効果、すなわちサッケード抑制が存在すると考えられる.

ここでは、マスキング効果が働かない条件において固視中とサッケード中の分光感度関数を測定する. これまでに明らかになった輝度チャンネルへの効果がサッケード抑制によるものであるのかどうかを明らかにする.

マスキング効果を取り除くために被験者の視野全体を覆う白色背景刺激を用いる. テスト刺激も可能な限り大きなものを用いる. サッケード中に刺激を呈示した場合と固視中に呈示した場合とで網膜上で起こることが等しくなるようにする.

この条件下で感度に違いが生じたとすればその原因を網膜性の抑制に求めることはできない。

2.4.2 装置と刺激

全視野一様の白色背景刺激を作るためにスクリーンを変更した。また背景刺激をより一様にするために白色光の光路に拡散板を挿入した。固視点によるマスキング効果を取り除くために発光ダイオードを用いて固視点を作り、テスト刺激呈示の時に固視点が消えるようにした。

[スクリーン]

図2.21に示すように、厚さ0.3 mmの白色のプラスチックの板を被験者の目の前に置きリアスクリーンとした。反対側から白色光により定常的に照明し、背景刺激とした。単色光テスト刺激を目の正面に投影した。

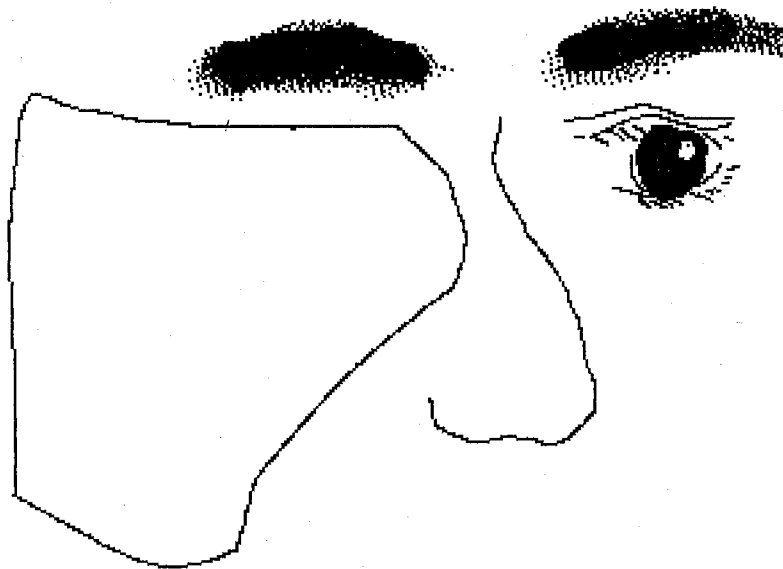


図2.21. 全視野一様条件（実験1.3）で用いた透過式スクリーン。刺激は単眼に呈示する。もう一方の目の位置を測定する。眼球位置を測定する方の目の視野を射光壁により暗黒にした。

[白色背景刺激]

白色背景刺激の輝度は 62 cd/m^2 ，CIE1931xy色度座標は(0.359, 0.353)である。視距離は約1 cmである。視野は鼻が少し見える程度のほぼ一様な白色である。被験者のもう一方の目の前には眼球位置測定器を置く。さらに外側に射光壁を置き視野を暗黒にした。被験者の見えは多くの時間において白色が優位であるが、暗黒が優位になることもある。そのようなときには被験者の判断によって試行を行わないようにした。

[固視点]

赤い発光ダイオードの前にアパーチャーを置いた。アパーチャーは4 mmの間隔で直径1 mmの穴が縦に二つあいている。レンズによりアパーチャーの像をスクリーン上に結像させた。スクリーン上には直径2 mmの赤い光点が8 mmの間隔で二つ縦に並ぶ。これを参考にして被験者は水平左向きのサッケードを行う。スクリーンが目非常に近いので、被験者はスクリーン上にある固視点に焦点を合わせることができない。被験者は直径30 degくらいのぼやけた赤い像として固視点を見る。これを目安に被験者は水平左向きにサッケードを行う。被験者は各試行の前にリセットボタンを押す。そのときから2 s間発光ダイオードは消える。発光ダイオードが消えてからテスト刺激が呈示されるまでの時間は数百msである。

[テスト刺激]

テスト刺激は干渉フィルターによる単色光である。直径2.5 cmの円形でスクリーン上に被験者の視野の中心の位置に呈示される。スクリーンは被験者の目のすぐ前にあるのでテスト刺激の視角は直径100 deg 以上である。

タイマー1によるテスト刺激の時間遅れを5, 45, 95, 195 msの4通りとした。シャッターが開くまでの時間遅れが5 msであるのでサッケードの開始からテスト刺激が呈示される間での時間遅れはそれぞれ10, 50, 100, 200 msである。テスト刺激の呈示時間は10 msである。

2.4.3 手続きと被験者

[サッケードの継続時間と振幅]

本実験では全視野が一様な白色であるためにサッケードの手がかりがない。被験者が毎回同じ大きさだけ目を動かすことは難しい。そこで被験者のサッケードの大きさをサッケードの継続時間により確認した。継続時間が一定の枠に入らないものは失敗とした。そのためにあらかじめサッケードの継続時間と振幅の関係を測定した。被験者はMS1名である。スクリーンを取り除き、視距離38 cmの位置にサッケードのための指標を置いた。図2.22にサッケードの継続時間と出現頻度の関係を示す。シンボルの違いはサッケードの振幅の違いを表す。図2.23にサッケードの継続時間と振幅の関係を示す。

[サッケードを行う条件]

初めに白色背景刺激に3分間明順応した。被験者は歯型により頭部を固定する。

被験者は準備ができたらリセットボタンを押す。このときから約2 s間固視点が消える。被験者は引き続き水平左向きにサッケードを行う。サッケードの開始をトリガーとしてテスト刺激が10 ms間呈示される。被験者は白色背景光上に何らかの変化を検出したかどうかを二者択一的に応答する。以上が1回の試行の手順である。サッケードの継続時間が55 ms以上あるいは30 ms以下となった場合は失敗として再び同じ条件で試行を行った。サッケードの継続時間の平均的な値は約45 msであった。これは振幅12 degに相当する。

実験1.1, 実験1.2と同様に極限法により閾値を決定した。テスト刺激の波長を固定し、テスト刺激の強度を変化させた。ただしここでは、被験者の応答のばらつきや実験の効率を考えて、テスト刺激の強度の刻みをウェッジスケールで20とした（実験1.1と実験1.2では10であった）。

[固視の条件]

被験者はリセットボタンを押す。固視点が約2 s間消える。被験者は引き続き刺激呈示ボタンを押す。0.4 s後にテスト刺激が10 ms間呈示される。

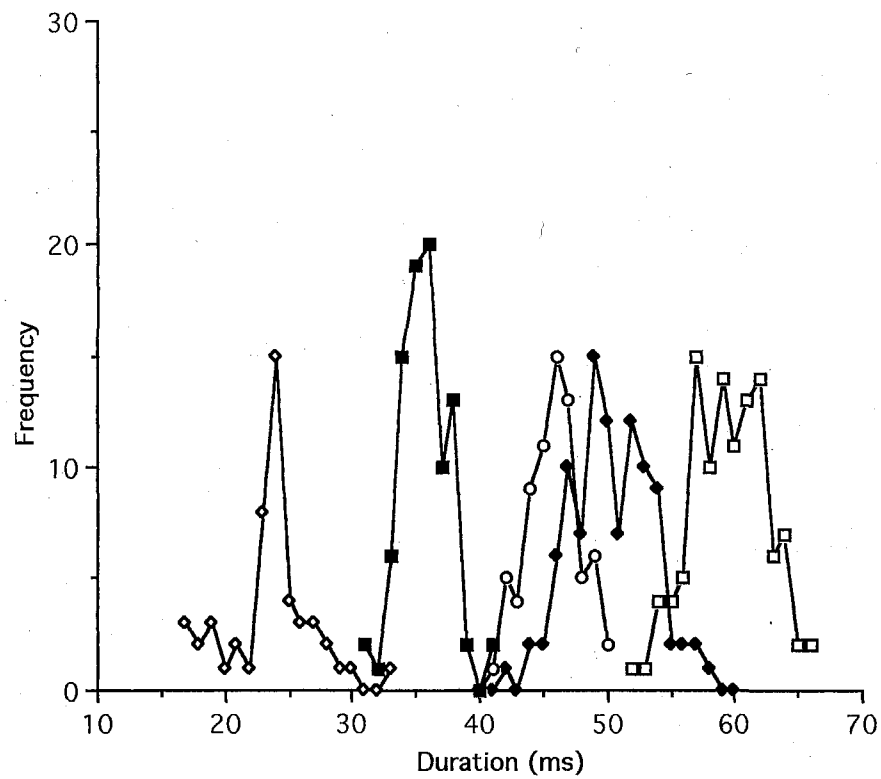


図2.22. サッケードの継続時間の頻度の分布. ◇ : 3 deg, ■ : 6 deg, ○ : 12 deg, ◆ : 15 deg, □ : 22 deg.

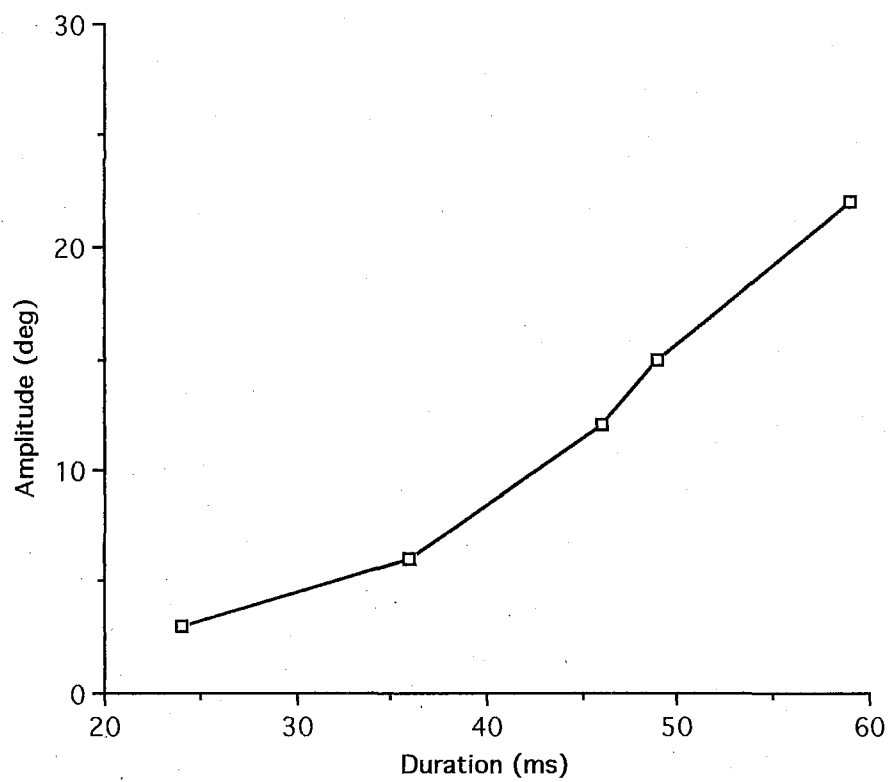


図2.23. サッケードの継続時間と振幅の関係.

[被験者]

被験者はHS (23歳) , KH (22歳) , MS (25歳) , SN (24歳) の4名の男性で、色覚正常である。MSとSNは近視である。HSとKHは不同視である。HSは右目が近視、KHは左目が近視である。実験中は視力の矯正は行っていない。MSは筆者である。

2.4.4 結果と考察

すべての被験者で左右の目を別々に測定した。図2.24は固視中の分光感度関数を表している。誤差棒は標準偏差である。図2.25はサッケード中の分光感度関数を表している。サッケードの継続時間は約45 msであった。刺激呈示のサッケードの開始からの時間遅れは10 msである。図2.26はサッケード直後の分光感度関数を表している。刺激呈示のサッケード開始からの時間遅れは50 msである。図2.27と図2.28はサッケード後の分光感度関数を表している。前者における刺激呈示のサッケード開始からの時間遅れは100 msである。後者における刺激呈示のサッケード開始からの時間遅れは200 msである。図2.29は各条件で得られた分光感度関数を重ねてプロットした。

図2.24の固視中の分光感度関数と図2.25のサッケード中の分光感度関数を比較して初めに気付くことはサッケードによる感度の低下と分光感度曲線の形状の変化である。サッケードの効果により、中波長領域で大きく感度が低下し、固視時に見られるなだらかなピークが押し潰されたような形状に変化している（ただし、この傾向は被験者HSの右目に関しては見られない）。HSの左目、KHの左目、MSの両目、SNの両目では、569 nmにへこみが見られる。これらの特徴は実験1.1、実験1.2で述べてきたように刺激の検出に反対色チャンネルが寄与していることを表す。すなわち、マスキング効果が働かない条件においてもサッケード時の感度低下は輝度チャンネルに特異的であるということである。実験結果はM経路に選択的な中枢性の抑制の存在を示している。

次に気付くことは、それぞれの被験者で見られた抑制効果の時間経過の違いである。同じ被験者でも左右の目で差がある場合もある。

図2.29aは被験者HSの分光感度関数を重ねてプロットしたものである。HSでは、サッケード中の右目の感度の低下はあまり大きくない (■)。しかし、サッケード後、サッケードの開始から100 ms後に中波長領域での感度低下が見られる (△)。さらに後、サッケードの開始から200 msでは感度の回復が見られる (▲)。しかし、固視時に比べると感度は完全には回復しないことがわかる。サッケード中 (■) とサッケード後 (▲) の感度がほとんど同じであるということは全く予想外の結果であった。左目に関してはサッケード中 (■) に感度の低下が起こり、分光感度曲線の形状に変化が見られる。

図2.29bは被験者KHの結果を表している。サッケードによって感度が低下し、分光感度曲線の形状が変化し、時間の経過とともに元に戻る様子がよくわかる。やはり、サッケード後150 ms程度 (開始から200 ms, ▲) では感度は完全には回復しない。小さい差ではあるが、被験者KHにおいても抑制効果の時間経過の左右差は見られる。右目で感度低下が最大となるのはサッケード開始から50 msの条件 (○) であるが、左目ではサッケード中 (開始から10 ms, ■) である。

図2.29cは被験者MSの結果を表している。抑制効果の時間経過は左右の目で似ている。サッケード中の分光感度曲線 (■) の形状に違いが見られる。

図2.29dは被験者SNの結果を表している。SNは感度低下の大きさが小さく、したがって、分光感度曲線の形状の変化も小さいが、569 nmで感度の低下が最大となる傾向ははっきりと現れている。

図2.30は、サッケードに伴う感度の変化の時間経過を表している。テスト刺激の波長は569 nmである。データはこれまでに示したもののリプロットである。横軸は刺激の呈示時刻を表す。サッケードの開始からの刺激呈示の時間遅れを表している。縦軸は固視中の感度に対する感度値の比を対数値で示している。KHでは左目 (■) ではサッケード中に大きな感度低下があるが、右目 (□) では見

られない。HSの右目 (□) ではサッケードに遅れて感度の低下が起こる。

実験1.3は全視野一様の背景刺激の下で行われている。このような条件ではマスキング効果は働かない。ここで明らかになった感度低下は中枢性の抑制効果の特性を反映していると考えられる。その特徴は、第一に、輝度応答に対してより強い効果を持つということ、第二に抑制効果の大きさや時間特性が左右の目で差がある場合があるということであった。これらは、サッケード抑制が生じる視覚系のレベルを示唆している。視覚情報処理経路は低いレベルでは色と輝度の情報、右目と左目の情報がよく分離している。外側膝状体は6層の層構造を持つ。1, 4, 6層は反対側の網膜の視神経が終止する。2, 3, 5層は同じ側の網膜の視神経が終止する。また、3, 4, 5, 6層は小細胞層と呼ばれ、反対色細胞が数多く存在する層である。1, 2層は大細胞層と呼ばれ、非反対色細胞が数多く存在する層である。外側膝状体は上丘からの神経が終止することが知られている。眼球運動に関連する信号を受け取っている可能性が高い。眼球運動に同期した抑制信号が外側膝状体の大細胞層に働いていると考えれば本研究で得られた結果をよく説明することができる。外側膝状体からの神経線維は第一次視覚野においては第4層に終止する。大細胞層からの信号はC α 層へ入る。小細胞層からの信号はA層とC β 層へ入る。第4層においては左右の目の情報の分離は鮮明である。これ以降、大細胞層からの情報と小細胞層からの情報、左右の目からの情報は互いに混ざり合う。サッケード抑制は第一次視覚野以下の低いレベルに作用している可能性が高い。複雑な眼球優位コラムを形成する第一次視覚野よりも単純な6層の層構造を持つ外側膝状体においてサッケード抑制が作用している可能性が高いと考えられる。

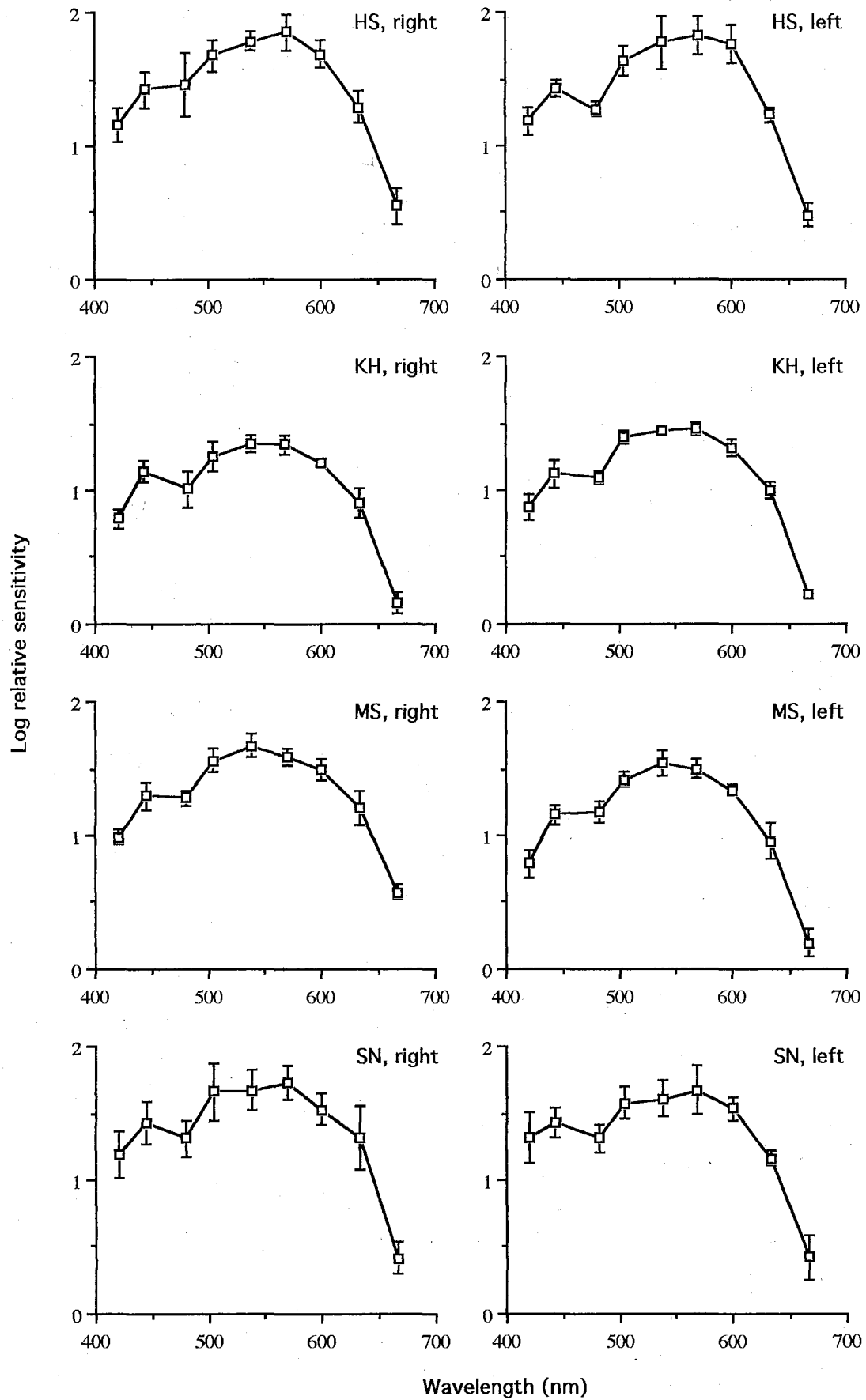


図2.24. 固視中の分光感度関数.

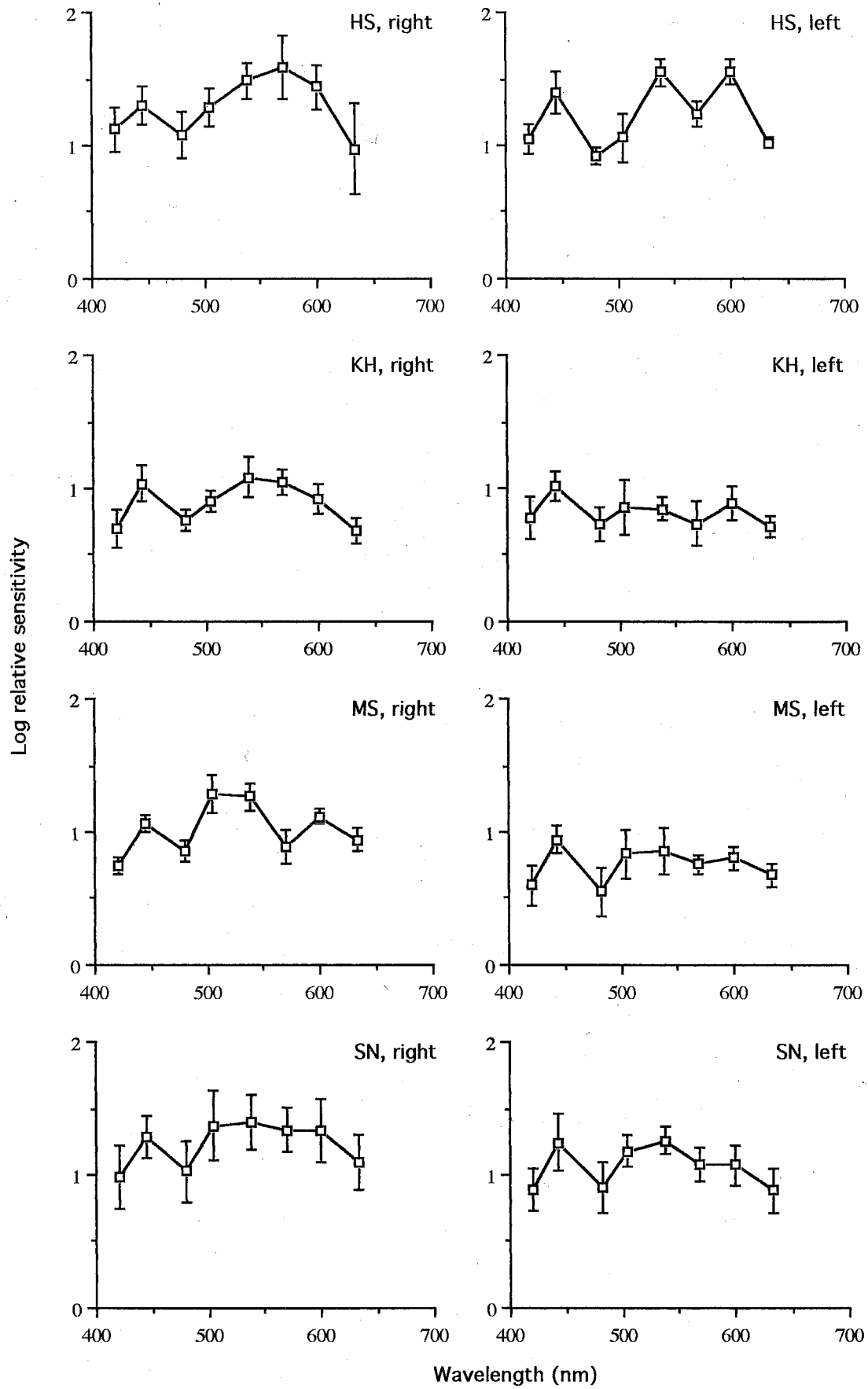


図2.25. サッケード中の分光感度関数.

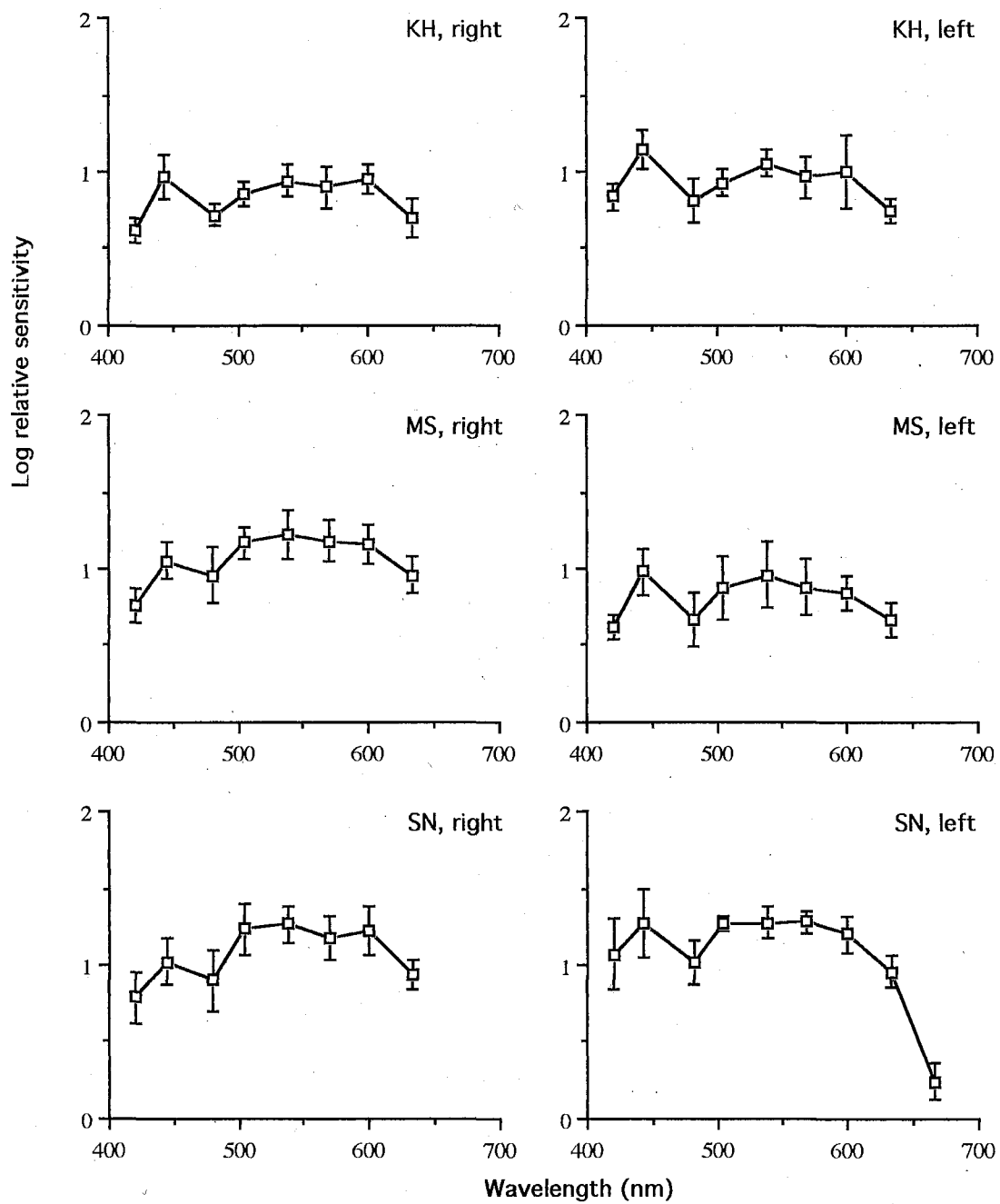


図2.26. サッケード後の分光感度関数。
刺激呈示のサッケード開始からの時間遅れ50 ms.

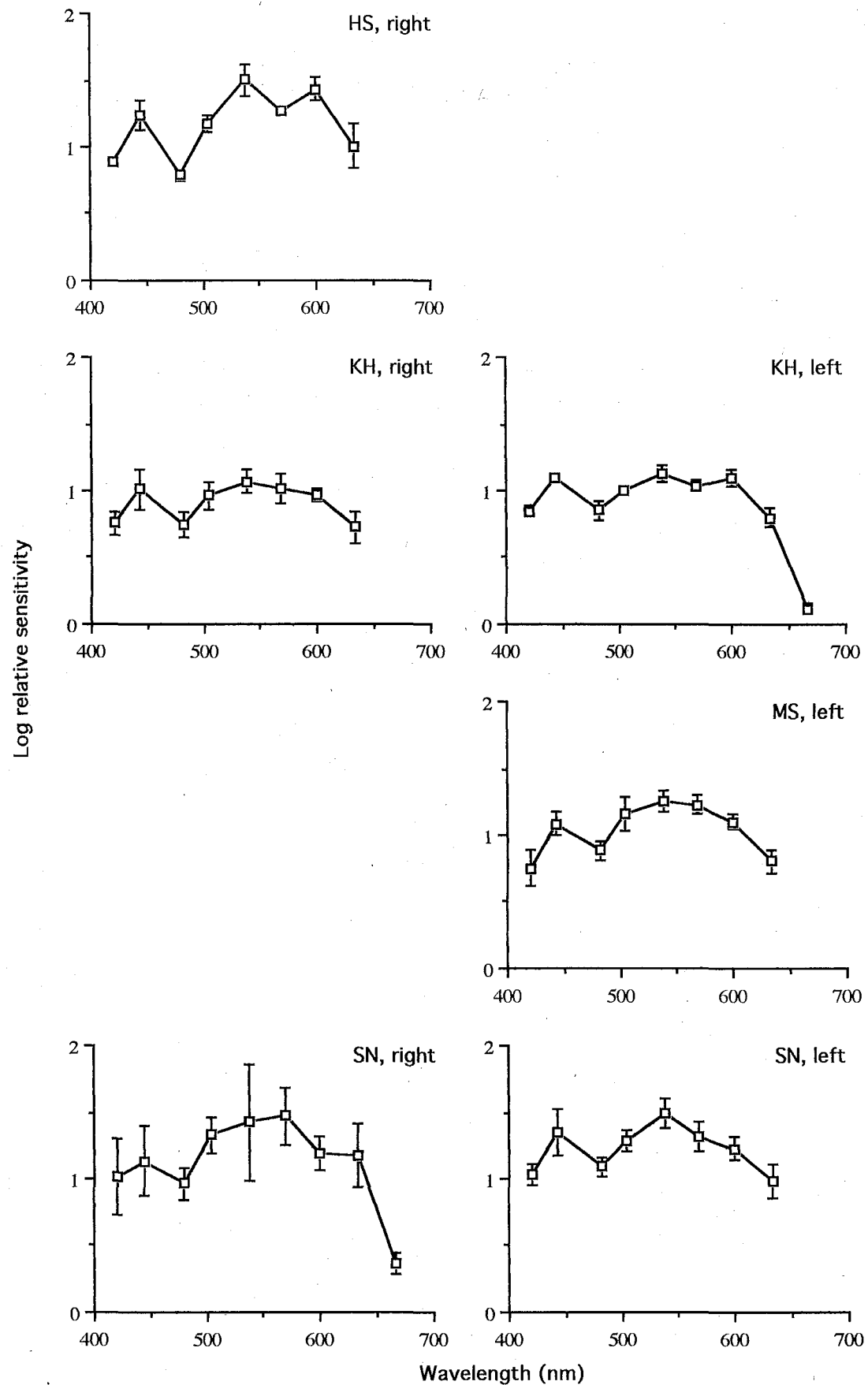


図2.27. サッケード後の分光感度関数。
刺激呈示のサッケード開始からの時間遅れ100 ms.

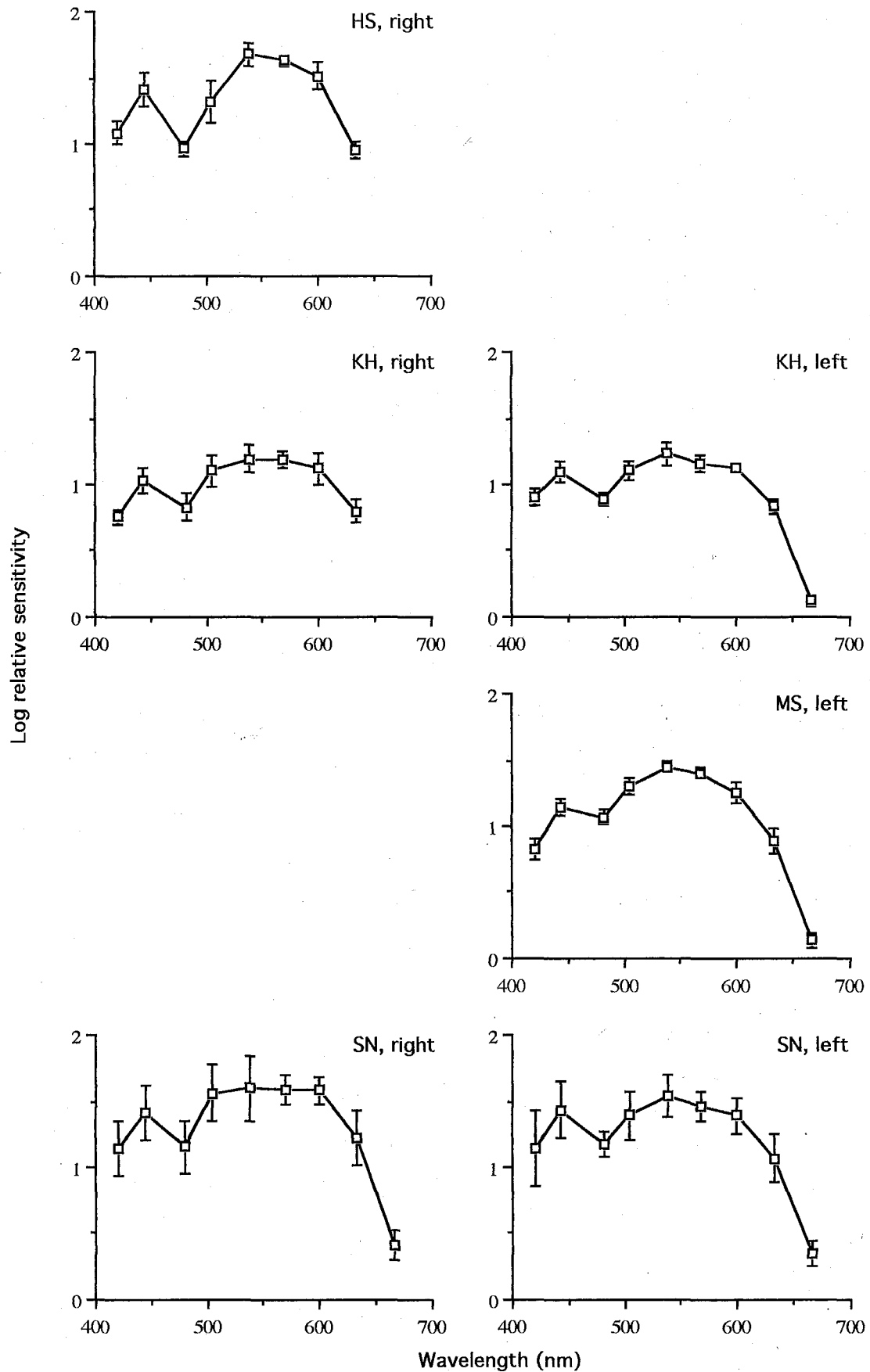


図2.28. サッケード後の分光感度関数.
刺激呈示のサッケード開始からの時間遅れ200 ms.

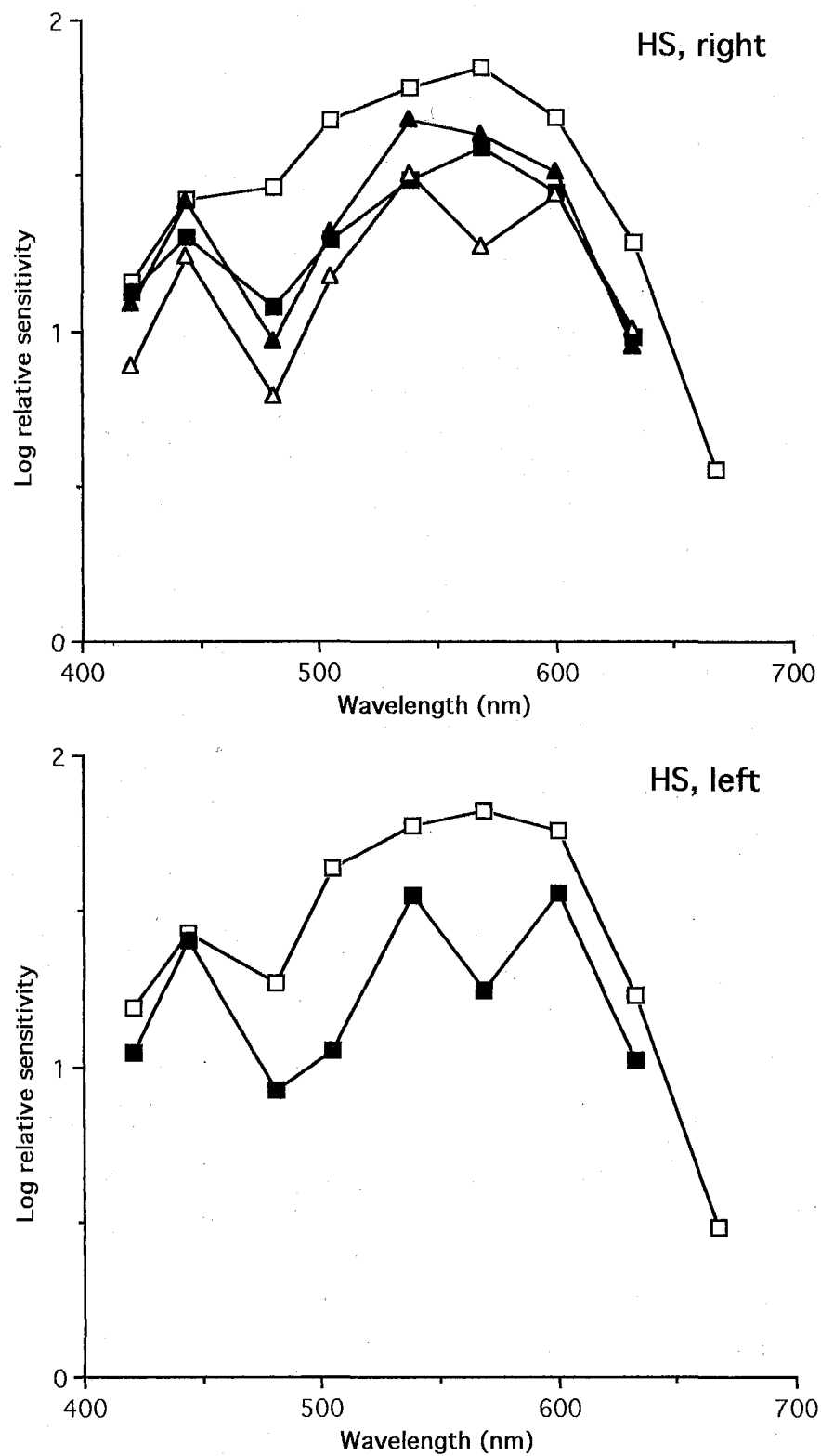


図2.29a. 全視野一様条件における分光感度関数.
 □: 固視中, ■: サッケード中, △: 刺激呈示の時間
 遅れ100 ms, ▲: 200 ms. 被験者HS.

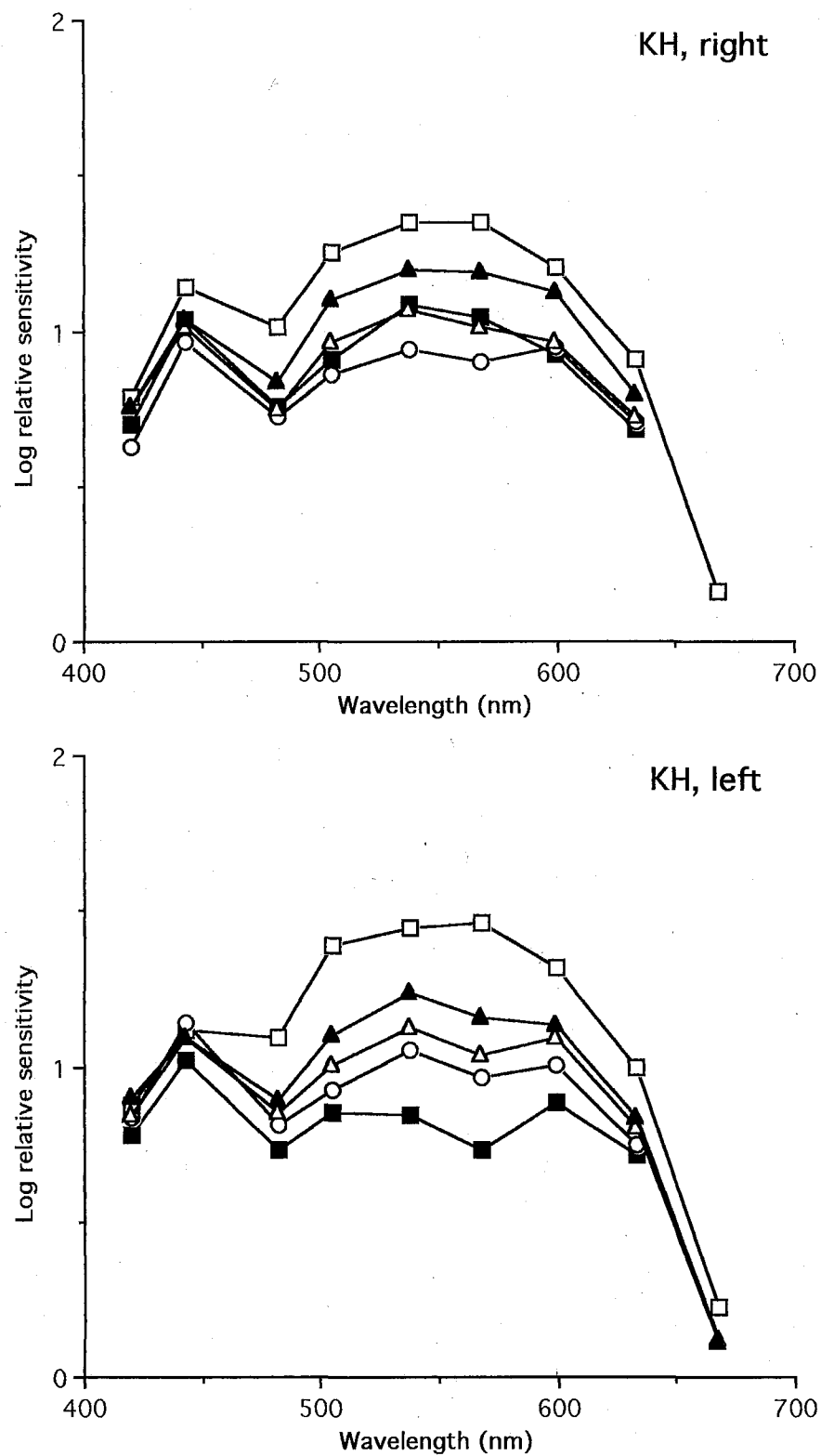


図2.29b. 全視野一様条件における分光感度関数.
 □：固視中, ■：サッケード中, ○：刺激呈示の時間
 遅れ50 ms, △：100 ms, ▲：200 ms. 被験者KH.

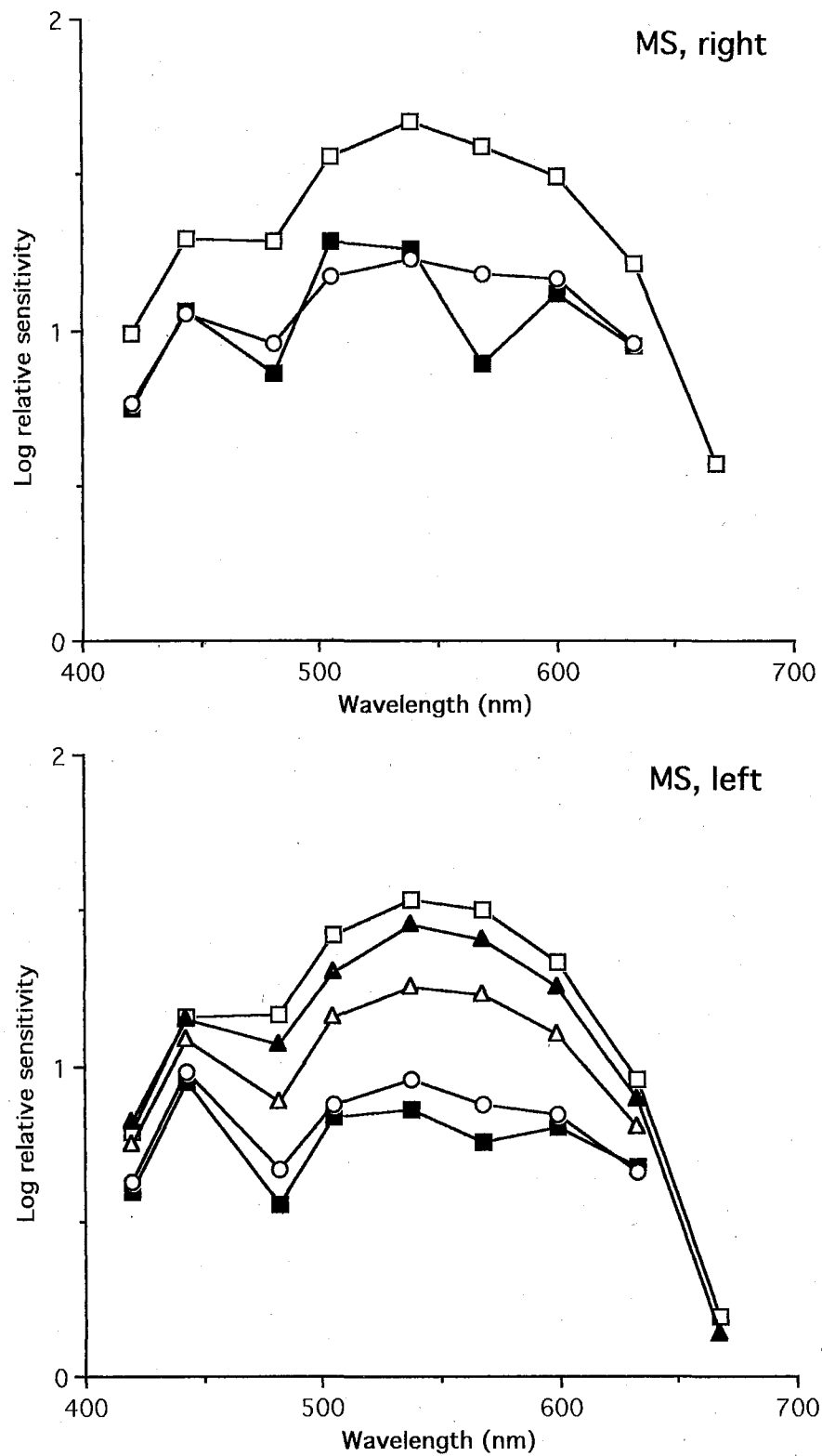


図2.29c. 全視野一様条件における分光感度関数.
 □：固視中, ■：サックード中, ○：刺激呈示の時間
 遅れ50 ms, △：100 ms, ▲：200 ms. 被験者MS.

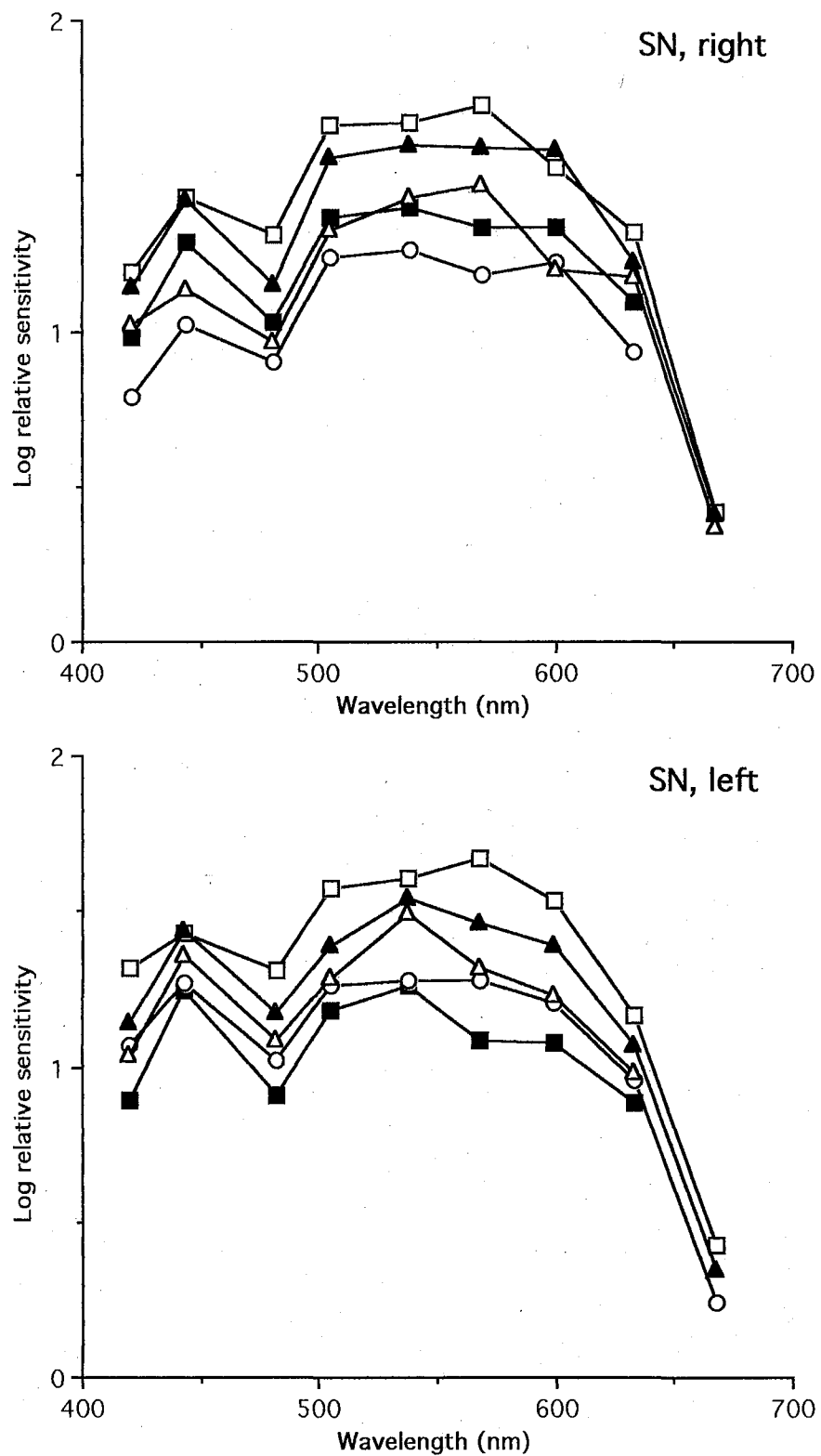


図2.29d. 全視野一様条件における分光感度関数.
 □：固視中, ■：サッケード中, ○：刺激呈示の時間
 遅れ50 ms, △：100 ms, ▲：200 ms. 被験者SN.

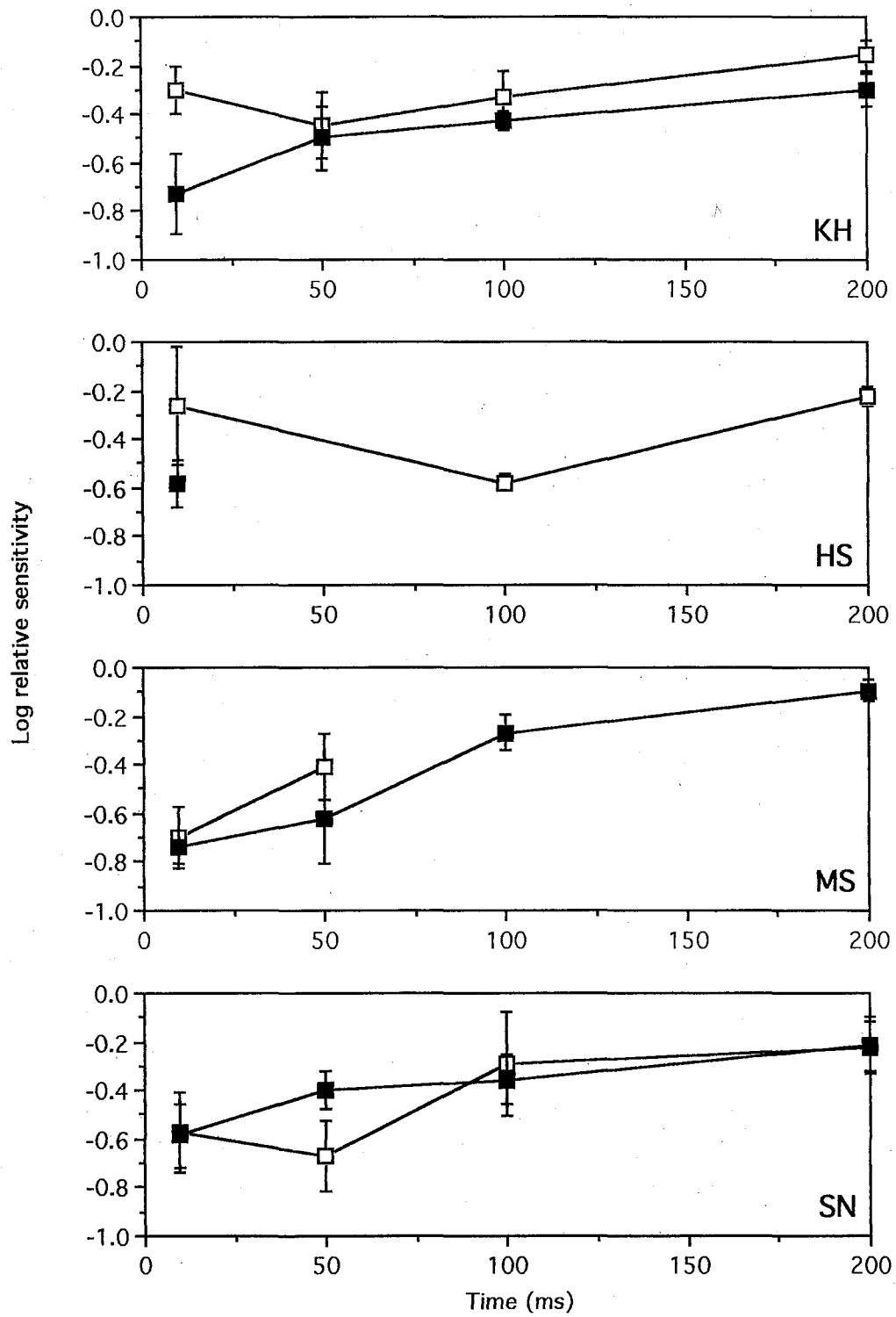


図2.30. 固視時に対する感度の時間経過.
テスト刺激569 nm. □: 右目, ■: 左目.

2.5 実験1.4 抑制効果の時間経過

2.5.1 目的と原理

実験1.1から実験1.3によってサッケード抑制が輝度応答に対して大きい効果を持つことが明らかになった。しかし、抑制効果の時間特性に被験者間で、また、同一の被験者でも左右の目で違いが見られた。これまでに用いてきた実験方法はサッケードの開始をトリガーとして用いているためにサッケードの開始の前の感度を測定することができなかった。ここではサッケード前を含めた抑制効果の時間経過を測定することを目的とする。

刺激の強度を一定にして、サッケードの前後の様々な時刻に刺激を呈示し、刺激が検出される確率を測定する。抑制効果が大きい場合には刺激の検出確率が低下すると考えられる。ここでは、眼球運動を刺激のトリガーとしない。被験者は刺激呈示ボタンを押した後サッケードを行う。サッケード開始の時間遅れが試行のたびに異なるので結果としてテスト刺激はサッケードの前やサッケード中あるいはサッケード後など様々な時刻に呈示される。

2.5.2 装置と刺激

刺激呈示のための光学系や眼球位置測定器はこれまでの実験と同じものを用いた。

デジタルストレージオシロスコープからRS232Cを介して眼球運動の記録をコンピュータに取り込んだ。コンピュータによりサッケードの開始に対するテスト刺激の呈示時刻の遅れを計算した。

刺激は右目に呈示される。444, 505, 569, 633 nmの単色光をテスト刺激として用いた。

[テスト刺激の強度]

テスト刺激の強度が高すぎるとサッケード抑制の効果の大きさによらずテスト

刺激は必ず検出される。また、強度が低すぎる場合には必ず検出されない。サッケード抑制の時間特性を測定するためにはサッケードの前後で刺激の検出確率が変化するような適当な強度を選ぶことが必要である。初めは実験1.3で得られた固視時の閾値を参考にして1 log 閾上から0.5 log 閾下の範囲で0.1 log 刻みで刺激の強度を選んだ。試行を重ねる過程で検出確率が0や1から変化しない強度は徐々に除いていき、最終的に一つの波長につき二つの強度を選び集中的に試行を重ねた。

2.5.3 手続きと被験者

実験者はウェッジに取り付けられたモーターを操作し、テスト刺激の強度を変える。被験者はサッケードの始点を固視した後にリセットボタンを押す。このときから2 s間固視点のための発光ダイオードが消える。被験者は引き続き刺激呈示ボタンを押す。ボタンが押されてから0.5 s後にテスト刺激が呈示される。被験者はサッケードを行い、刺激が検出されたかどうかを応答する。実験者はサッケードの継続時間、テスト刺激のサッケードの開始からの時間遅れ、被験者の応答を記録する。以上が1回の試行の手順である。1セッション内では刺激の波長を固定し、41回試行を行った。

[被験者]

実験1.3に参加した、HS, MS, SNの3名である。

2.5.4 結果と考察

実験結果を図2.31に示す。横軸は時刻を表している。サッケードの開始時刻が原点である。縦軸はテスト刺激の検出確率を表している。

図2.31aは被験者MSの結果を表している。サッケード中に感度の低下が起こり、サッケード後に回復する様子がわかる。サッケードが終了した後も検出確率の低下が継続している。サッケードの少し前に感度の低下が始まるが、サッケード中

やサッケード後に比べて抑制効果が小さいことがわかる。

図2.31bはHSとSNの結果を表している。MSと同様にサッケードの前の抑制は効果が小さいことがわかる。HSではサッケード中よりもサッケード後に大きな感度低下が起きることがわかる。これは実験1.3の実験結果と同様の傾向である。SNではサッケードに伴い感度の低下が見られるが、その効果は小さく、時間経過は緩やかである。これもやはり実験1.3の結果と同様の傾向であると考えることができる。

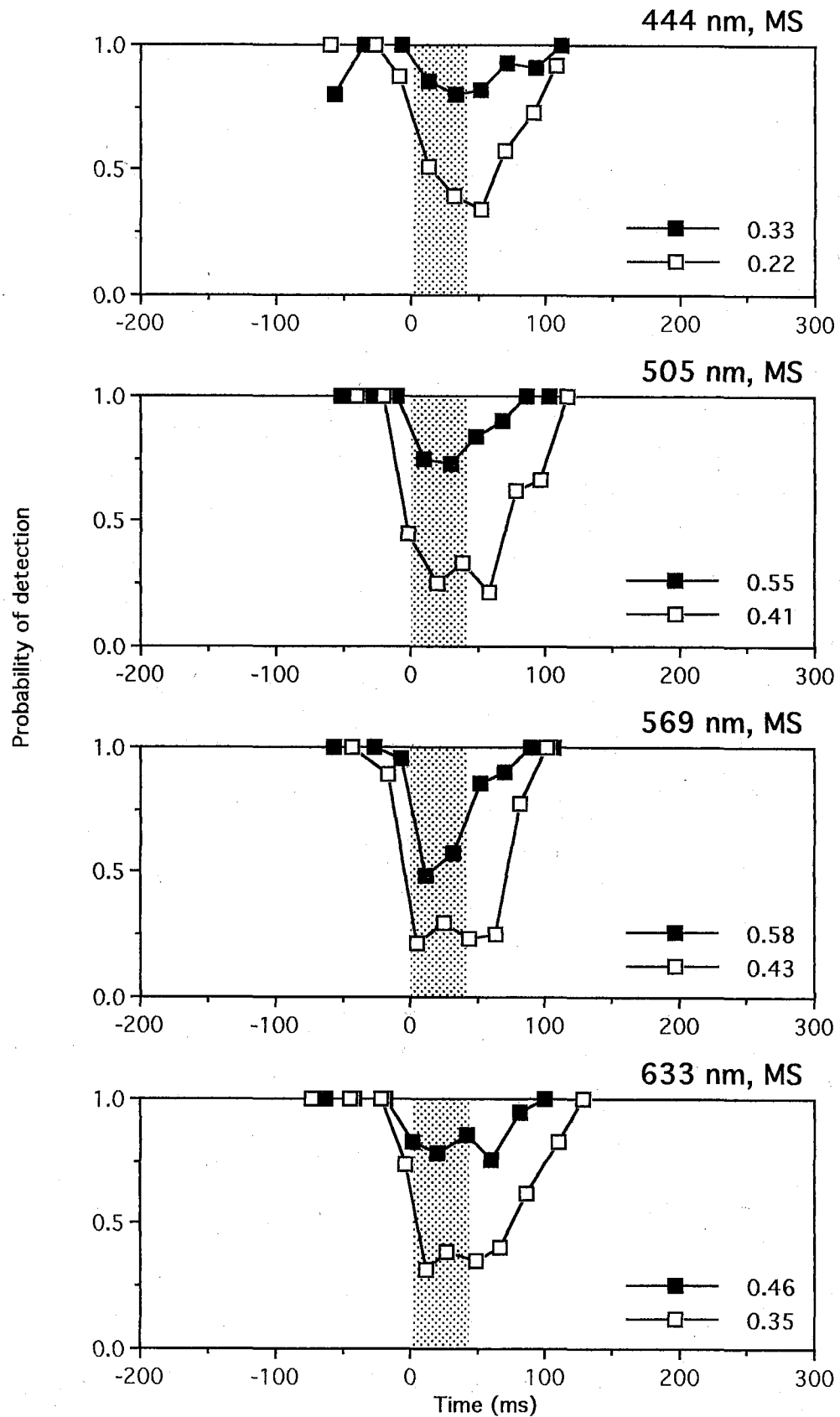


図2.31a. 刺激の検出確率の時間経過。
シンボルの違いはテスト刺激の強度を表す。

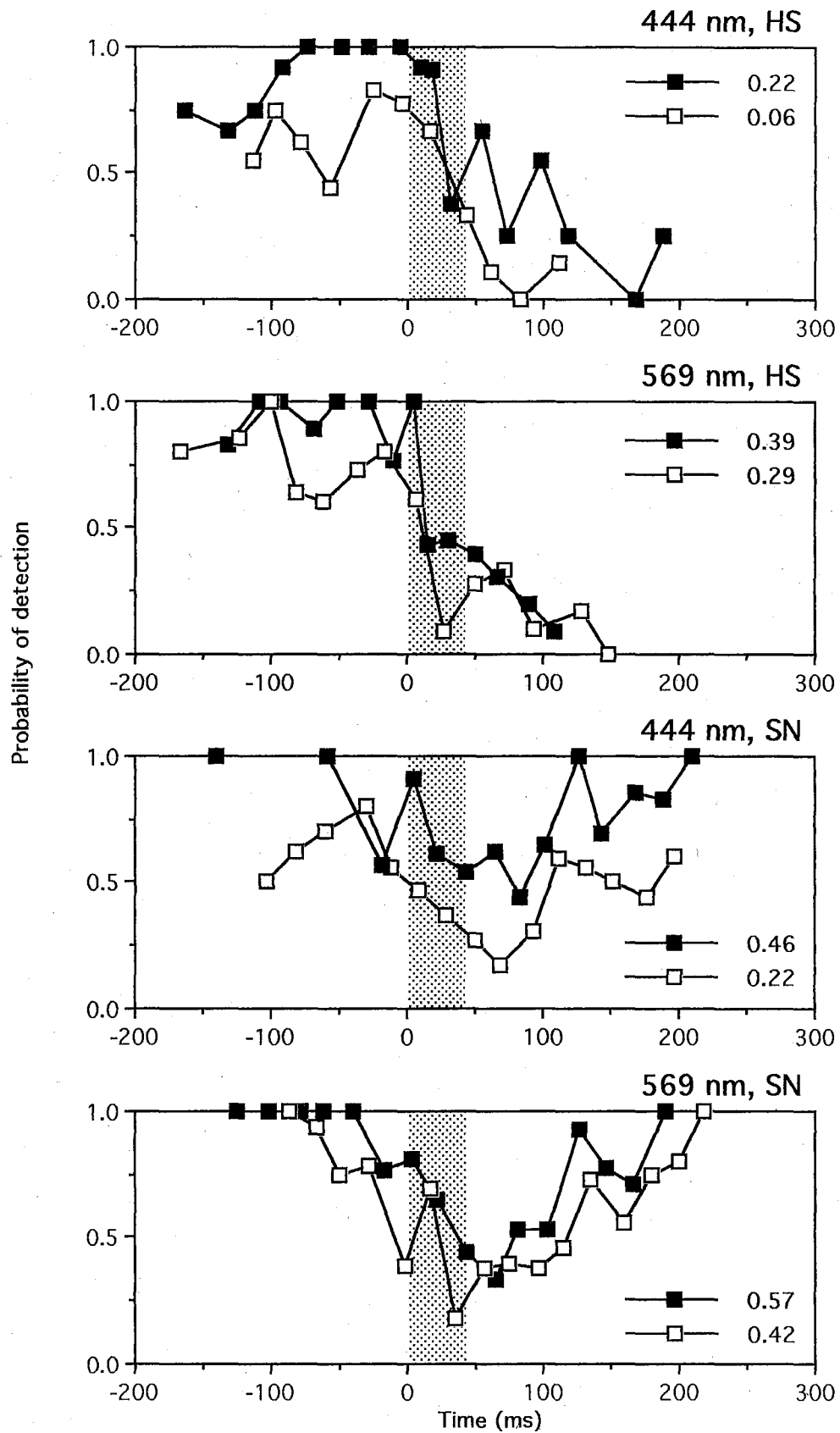


図2.31b. 刺激の検出確率の時間経過。
シンボルの違いはテスト刺激の強度を表す。

2.6 まとめ

サッケード抑制の視覚経路選択性を明らかにするために、サッケード時と固視時の分光感度関数を測定し、比較した。サッケードに伴う閾値の上昇が刺激の波長に依存することが明らかになった。570 nm付近で最大の感度低下を示した。サッケードによる分光感度関数の形状の変化は抑制効果の非反対色チャンネルへの選択的效果によって説明することができる。全視野一様の条件においても同様の効果があることから抑制はマスキング効果などの網膜性の効果では説明できないことが示された。サッケードに伴い中枢性の抑制が外側膝状体の大細胞層に働くという仮説を提案した。

第3章 実験2：サッケード時の見えの持続

3.1 はじめに

実験1により、サッケード時に視覚系の感度が低下し、分光感度曲線の形状が変化することが明らかになった。これはサッケード時の中枢性の抑制がM経路に選択的効果を持つと考えればよく説明することができる。

私は被験者として刺激を観察しているときに固視時とサッケード時では刺激の見えに質的な違いがあることに気が付いた。固視時には短波長の刺激はうっすらとした青色の変化として検出された。中・長波長の刺激は白色のフラッシュとして検出された。刺激はチカッと見える。サッケード時には、短波長の刺激は固視時と同様にうっすらとした青色の時間的にはゆっくりとした変化として検出された。中波長の刺激はうっすらとした緑色の時間的にはゆっくりとした変化として知覚された。長波長の刺激はうっすらとした赤色の変化として知覚された。固視時とサッケード時では刺激の色の見えと時間的な変化が異なるのである。色の見えの違いは分光感度曲線の形状の変化に対する解釈とも矛盾しない。時間的な見えの違いも同様に解釈することができる。M経路は時間応答の速いチャンネルである。M経路が抑制されることによりサッケード時には速い変化が知覚されなくなるのではないだろうか。このような観点から、ここでは、サッケード抑制が視覚系の時間応答特性に及ぼす効果を測定する。

これまでに視覚系の時間応答特性を調べる心理物理学的方法として、時間周波数変調の伝達関数（MTF）、臨界融合周波数（CFF）、臨界足し合わせ時間、閾下加算など様々な手法が開発され、多くの研究が行われてきた。これらの方法は刺激をある程度長い時間呈示する必要がある。しかし、サッケードという現象は一過性のものであるため、ここに挙げた方法ではサッケード時の時間応答特性を調べることができない。

刺激の見えの時間的な違いを定量的に測るために、ここでは、視覚刺激の見えの持続を測定する。視覚刺激が物理的に消失した後も知覚的には見えが持続することが知られており、見えの持続 (visual persistence) と呼ばれている (Sperling, 1960; Effron, 1970, 1970, 1970; Shioiri and Cavanagh, 1992; レビューとして, Coltheart, 1980)。Bowen (1981) は色刺激の見えの持続に及ぼす輝度変化の影響を測定している。等輝度の色刺激は長い持続時間を持つのに対し、輝度の増分があると見えの持続時間が減少することが明らかになった。図3.1に色・輝度チャンネルの時間応答のモデルを示す。輝度の増分のある色刺激は時間応答の速い輝度成分と時間応答の遅い色成分の両方を持つ。これらが知覚される時には、時間特性としては輝度の特徴が顕れる (色と輝度の応答が統合され、時間特性が決定する過程についてはさらに検討する必要があると思われる)。等輝度刺激では輝度成分がないので色応答の特性がそのまま顕れる。サッケードにより輝度応答が選択的に抑制されるのであれば、輝度増分のある色刺激はサッケード時には固視時に比べ長い見えの持続時間を持つと予想される。

実験2.1では単色光刺激を白色背景刺激に重ねて呈示する。したがって、刺激は色成分と輝度成分の両方を持つと考えられる。見えの持続時間を固視時とサッケード時で比較する。サッケードにより見えの持続が増大することが予想される。実験2.2では白色背景刺激に重ねて呈示された単色光刺激を輝度を一定に保ったままで波長を変える。したがって、刺激は色成分を持ち、輝度成分を持たない。見えの持続時間を固視時とサッケード時で比較する。見えの持続時間が変化しないことが予想される。実験2.3では、テスト刺激の強度を低下させたときの見えの持続時間の変化を測定する。低い強度の刺激は視覚系をゆっくり伝達すると考えられる。サッケード時には抑制効果によって刺激の見えの強度が低下する。サッケードによる見えの持続の変化が輝度チャンネルに対する選択的な抑制効果によるのか、単に抑制によって刺激の見えの強度が低下したことによるのかを検討する。

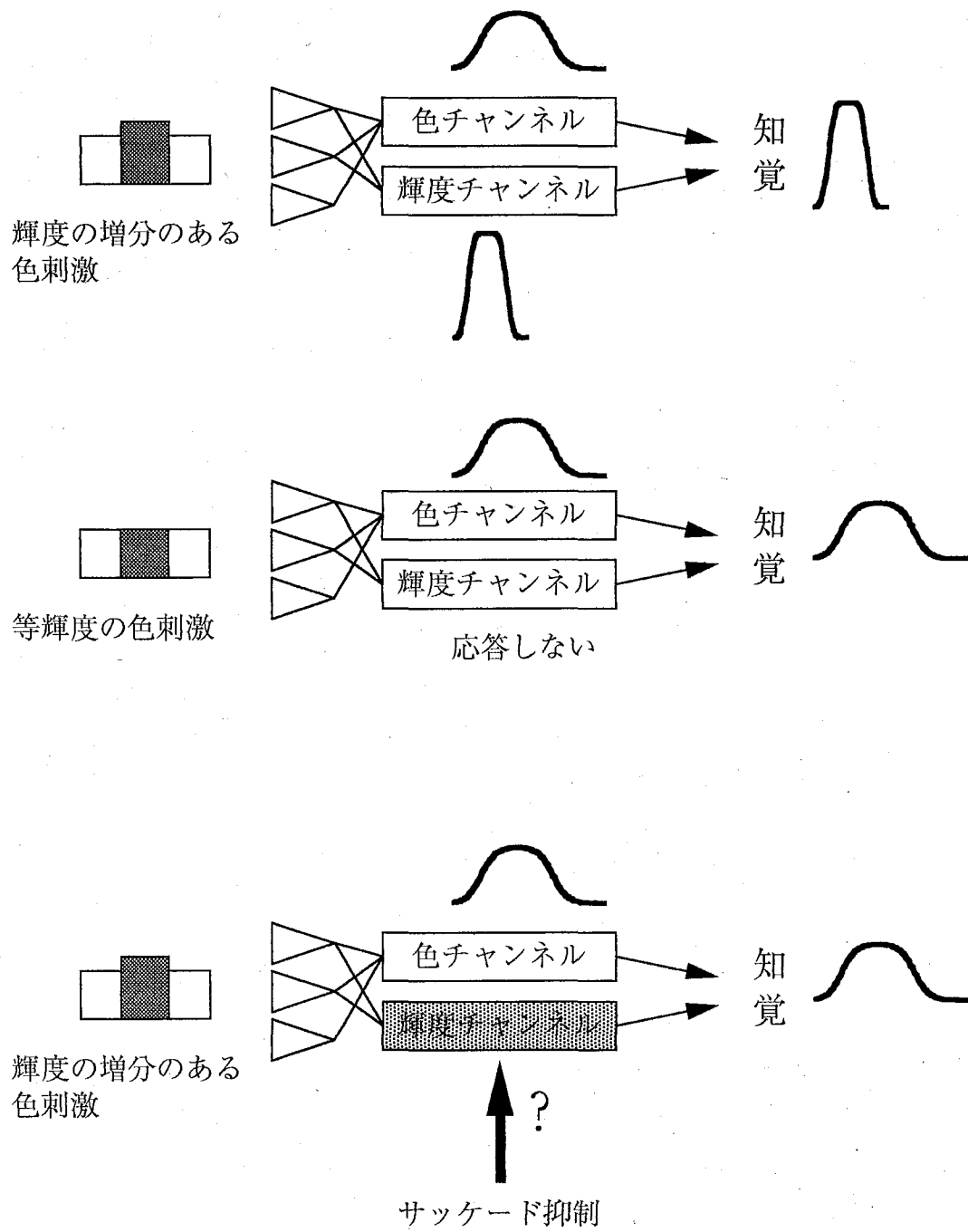


図3.1. 色・輝度チャンネルの応答の持続.

3.2 実験2.1 増分刺激の見えの持続

3.2.1 目的と原理

固視時に刺激を観察するとすばやい変化として知覚されるが、同じ刺激をサックード時に観察すると速い時間的な変化が知覚されない。これは時間変化を検出するM経路がサックード時には抑制されているためではないだろうか。刺激の見えの時間的な違いを見えの持続を測定することにより明らかにする。サックード時と固視時の見えの持続を比較する。サックード時には時間応答の速い成分が抑制されることにより見えの持続が増大することが予想される。

図3.2に刺激の時間経過を示す。

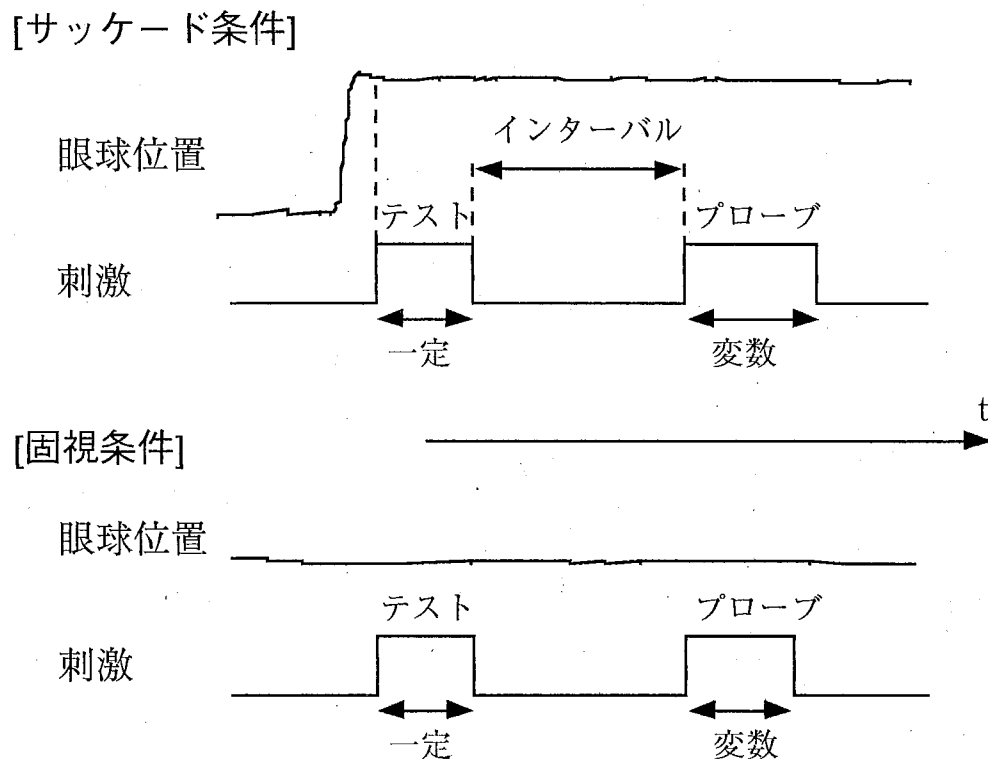


図3.2. サックード条件と固視条件におけるテスト刺激とプローブ刺激の時間的な呈示方法。

[サッケード条件]

視覚刺激をサッケードの直後に呈示する。これをテスト刺激と呼ぶ。一定の時間間隔をおいてもう一度刺激を呈示する。これをプローブ刺激と呼ぶ。テスト刺激の呈示時間は一定である。プローブ刺激の呈示時間を変数とする。テスト刺激とプローブ刺激が同じ持続時間に知覚されるプローブ刺激の呈示時間を測定する。

[固視条件]

被験者はサッケードを行わない。固視している間にテスト刺激が呈示される。サッケード条件と同じ時間間隔をおいてプローブ刺激が呈示される。テスト刺激はサッケード条件と同じ一定の呈示時間を持つ。プローブ刺激の呈示時間を変えてテスト刺激と同じ持続時間に知覚される呈示時間を測定する。

テスト刺激と同じ持続時間に知覚されるプローブ刺激の呈示時間をここでは等価時間と呼ぶ。サッケード条件と固視条件の等価時間を比較する。サッケード条件のテスト刺激はサッケードの直後に呈示されるのでサッケードの影響を受ける。固視条件のテスト刺激はサッケードの影響を受けない。サッケードによってテスト刺激の見えの持続時間が増大するのであれば、サッケード条件の等価時間は固視条件の等価時間に比べて大きい値になる。等価時間を比較することによって、視覚刺激の見えの持続に及ぼすサッケードの効果を明らかにすることができる。

3.2.2 装置と刺激

眼球運動を検出するための装置は実験1で用いたものと同じである。ここでは被験者は刺激を両眼で観察した。視野の妨げにならないように眼球位置測定器を被験者の左目の前の下の方に置いた。

[白色背景刺激]

白色のプラスチックの板をリアスクリーンとして用いた。蛍光灯により照明し背景刺激とした。図3.3は背景刺激と固視点を表す。背景刺激の大きさは縦45 deg, 横60 degである。視距離は30 cmである。サッケードの始点と終点を示すた

めにスクリーン上に4個の小さな点を配置した。被験者は左側の固視点の中間から右側の固視点の中間へ右向き10 degのサッケードを行う。

[テスト刺激]

テスト刺激は赤い発光ダイオードを光源とする光学系により呈示した。発光ダイオードの前にアパーチャーを置き、アパーチャーの像をレンズによりスクリーンに投影した。テスト刺激は直径0.5 degの赤い光点である。右側の固視点の中間に呈示される。

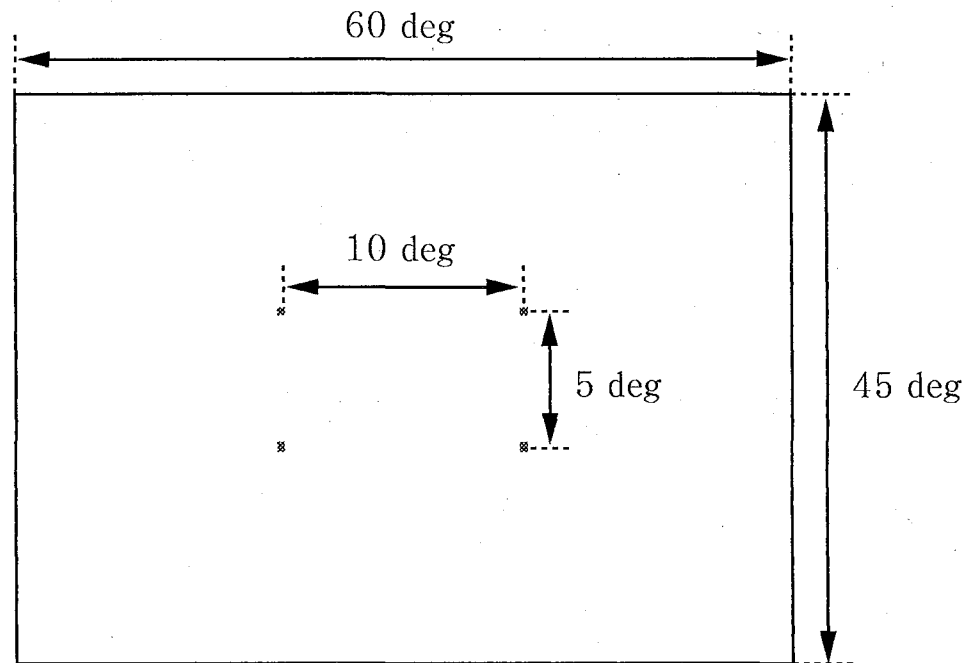


図3.3. 背景刺激と固視点。テスト刺激とプローブ刺激は右側の固視点の中間に呈示される。

3.2.3 手続きと被験者

[サッケード条件]

被験者は左側の固視点の中間を固視し、リセットボタンを押す。その後に右側の固視点の中間に向けて10 degのサッケードを行う。サッケードの継続時間は約40 msである。サッケードが開始してから45 ms後にテスト刺激が80 ms間呈示される。0.6 sのインターバルにおいてプローブ刺激が呈示される。被験者はどちらの刺激が長く知覚されたかを応答する。以上が1回の試行の手順である。

プローブ刺激の呈示時間を2系列の上下法により変化させた。一つの系列はテスト刺激が長く知覚されるようなプローブ刺激の呈示時間から開始する。もう一方の系列はプローブ刺激の方が長く知覚されるような呈示時間から開始する。次の試行におけるプローブ刺激の呈示時間は被験者の応答に基づき20 ms刻みで増減させた。両方の系列を1試行ごとに交互に行った。60回試行を行い1セッションとした。

[固視条件]

被験者は右側の固視点の中間を固視する。被験者はリセットボタンを押し、引き続き刺激呈示ボタンを押す。0.5 s後（被験者HUでは0.8 s後）にテスト刺激が80 ms間呈示される。0.6 sのインターバルの後にプローブ刺激が呈示される。被験者はどちらの刺激が長く知覚されたかを応答する。サッケード条件と同様に2系列の上下法によりプローブ刺激の呈示時間を変化させた。

[被験者]

被験者は23歳から33歳の5名の男性である。

3.2.4 結果と考察

サッケードと固視の条件でそれぞれ2セッションずつ実験を行った。背景刺激の輝度は 195 cd/m^2 、CIE1931xy色度座標は(0.365, 0.377)である。テスト刺激の輝度は 1076 cd/m^2 、色度座標は(0.723, 0.277)である。主波長は660 nm

である。

実験結果を図3.4に示す。横軸はプローブ刺激の呈示時間である。縦軸は「プローブ刺激の方が長く知覚された」という応答の割合である。刺激の呈示は上下方により行ったが、ここではすべての試行における呈示時間と応答の記録をまとめ、呈示時間に対する応答の割合というかたちで結果を整理した。■は固視条件の結果、△はサッケード条件の結果を表す。グラフは右上がりの形状を示している。プローブ刺激の呈示時間を長くするとプローブの方が長く知覚される確率が増えることを表している。応答が50%になる条件ではテスト刺激とプローブ刺激の見えの持続時間が等しく知覚されていると考えることができる。そのようなプローブ刺激の呈示時間を等価時間と呼ぶことにする。被験者KK, KA, HU, SNの4名では△のグラフが■のグラフよりも右側にある。これはサッケード条件の方が固視条件よりも等価時間が長い、すなわち、サッケードの影響により、刺激の見えの持続が増大したことを表している。しかし、YNでは反対の傾向を示している。また、固視条件における等価時間を見てみると、YN, KA, SNでは約80 msである。テスト刺激もプローブ刺激も固視中に観察しているので、等しい呈示時間の時に同じ長さに知覚されたと考えることができる。しかし、KKとHUでは固視条件の等価時間は80 msよりも大きい値を示している。テスト刺激もプローブ刺激も固視中に観察しているにもかかわらず、等しい呈示時間の場合にはテスト刺激の方が長く知覚されるということを表している。

被験者により応答関数が異なる理由として、背景刺激に対してテスト刺激の輝度が高すぎることを考えられる。テスト刺激により局所的な順応が起こり、残像が見えることなどが被験者の応答を困難にさせ、被験者間の違いを生みだすと考えられる。そこで、背景刺激の強度を上げ、テスト刺激の強度を下げ、再び実験を行った。背景刺激の輝度は 532 cd/m^2 、テスト刺激の強度は 133 cd/m^2 である。実験結果を図3.5に示す。■は固視条件、△はサッケード条件の結果を示している。実線はプロビット解析法 (Finney, 1971) を用いてフィットさせた累積正

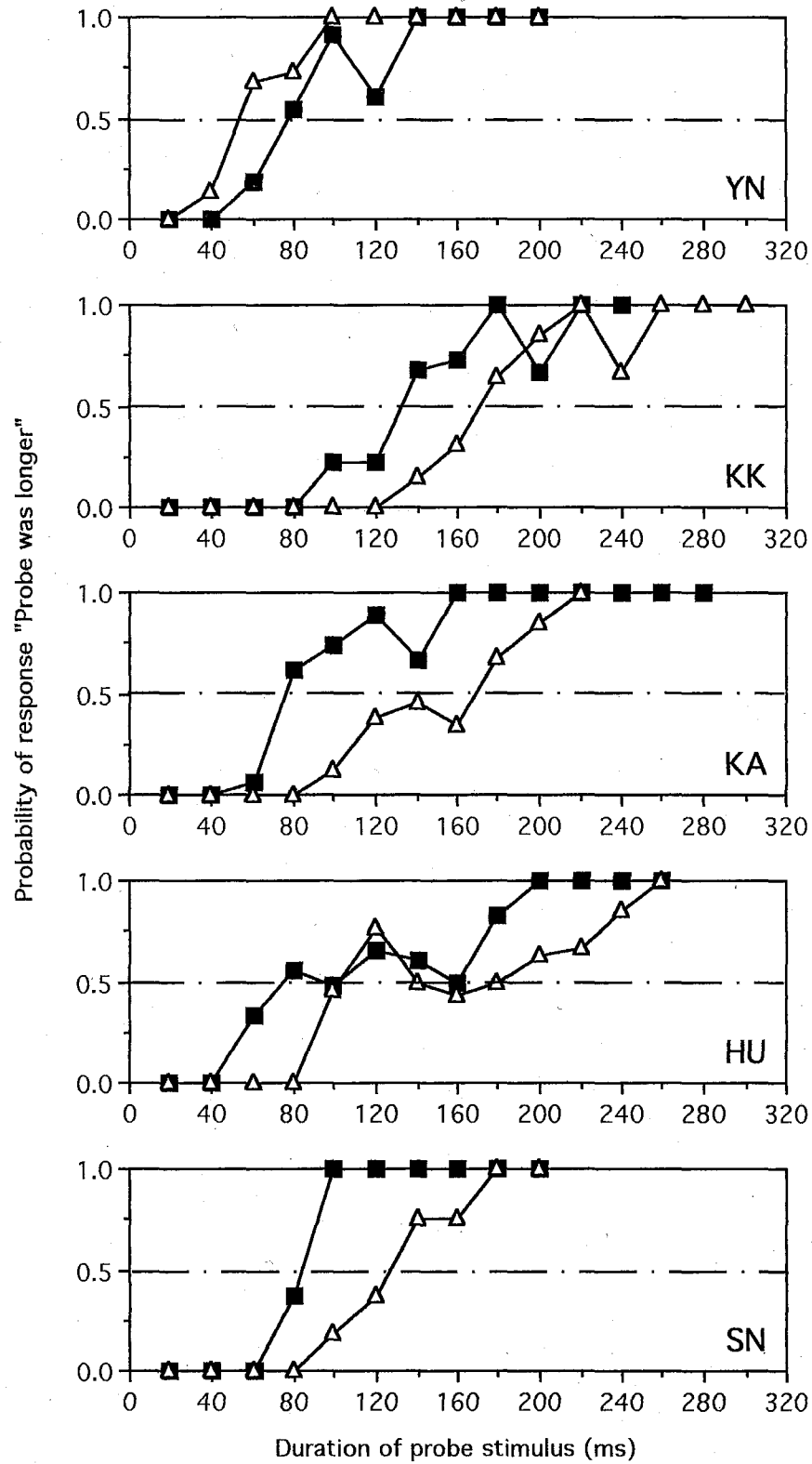


図3.4. プローブ刺激が長く知覚される割合。
 ■：固視条件，△：サッケード条件。背景の輝度
 195 cd/m^2 ，テスト刺激の輝度 1076 cd/m^2 。

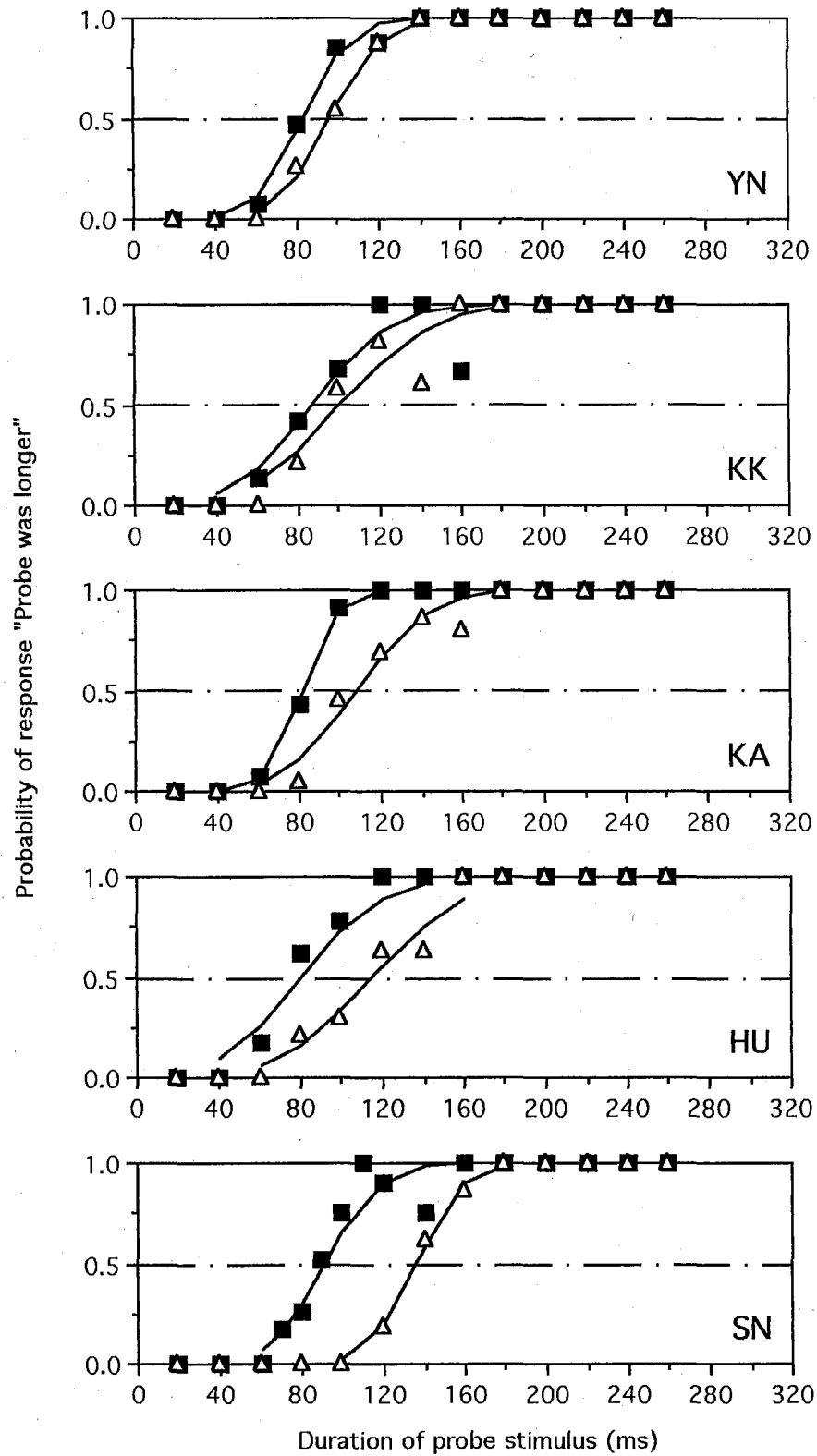


図3.5. プローブ刺激が長く知覚される割合。
 ■：固視条件，△：サッケード条件．背景の輝度
 532 cd/m²，テスト刺激の輝度133 cd/m²．

規分布関数である。すべての被験者において固視条件における等価時間が約80 msとなった。サッケード条件ではそれよりも大きい等価時間の値を示している。実線のグラフが50 %の値を示すプローブ刺激の呈示時間を求めた。結果を図3.6に示す。黒いバーは固視条件における等価時間を示している。誤差棒は標準誤差を示している。被験者YN, KK, KA, HU, SNについて等価時間はそれぞれ82.8 ms, 86.9 ms, 81.6 ms, 81.0 ms, 91.4 msであった。等価時間の5名の平均は84.7 ms, 標準偏差は4.4 msであった。グレーのバーはサッケード条件における等価時間を表している。被験者YN, KK, KA, HU, SNについてそれぞれ96.4 ms, 100.9 ms, 108.0 ms, 115.3 ms, 135.8 msであった。5名の平均は111.3 ms, 標準偏差は15.5 msであった。

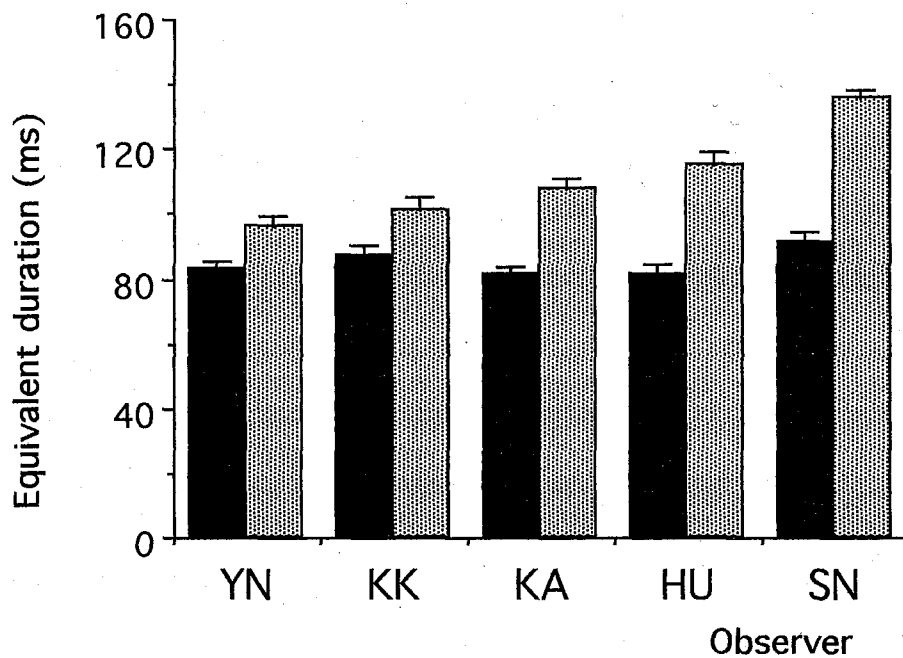


図3.6. テスト (80 ms) と同じ長さに知覚されるプローブの呈示時間。黒：固視条件，グレー：サッケード条件。背景の輝度 532 cd/m^2 ，テスト刺激の輝度 133 cd/m^2 。

サッケードの効果により刺激の見えの持続が増大することが明らかになった。これは、サッケード抑制が時間応答の速いM経路に選択的に働くことによるのではないだろうか。SchwartzとLoop (1983) は白色背景に重ねて呈示された閾値付近の強度を持つテスト刺激の時間的な現れ方について報告している。被験者は刺激の見えについて (1) 刺激はフラッシュのようなあるいはステップ状の変化として知覚された, (2) 刺激はゆっくりとしたあるいはなだらかな変化として知覚された, (3) どちらともいえない, の三つの中から一つを選ぶ。白色光刺激のときはほとんどの場合 (1) が選ばれた。680 nmもしくは620 nmの単色光刺激の場合にはほとんどの場合 (2) が選ばれた。このような見えの違いはM経路とP経路の時間応答特性の違いを反映している可能性が高い。本実験で用いた刺激は閾上の刺激であるから色の成分と輝度の成分の両方を合わせ持つと考えられる。サッケード抑制がM経路に働き時間応答の速い成分が取り除かれたために刺激の見えの時間的な現れ方が変化するのではないだろうか。Bowen (1981) は単色光刺激の見えの持続時間が、背景刺激との輝度差を取り除くことにより増大することを報告している。

サッケードのときにサッケードによって生じる網膜上での見かけの変化を知覚しないために、時間応答の速い、時間変化に感度を持つ経路を抑制することは有効である。

3.3 実験2.2 等輝度刺激の見えの持続

3.3.1 目的と原理

実験2.1により、サッケードの影響により刺激の見えの持続が増大することが明らかになった。この効果が時間応答の速い輝度チャンネルへの選択的抑制によるのであれば、輝度成分のない等輝度刺激に対してはサッケードの効果はないことが予想される。ここでは等輝度刺激の見えの持続に及ぼすサッケードの影響を測定する。

実験2.1と同じようにサッケード条件と固視条件においてテスト刺激と同じ持続時間に知覚されるプローブ刺激の呈示時間すなわち等価時間を測定し、比較する。ここでは、等輝度の色刺激を用いる。実験2.1で明らかになったサッケードによる見えの持続の増大が時間応答の速い輝度応答に対するサッケード抑制の選択的効果によるのであれば、輝度応答が存在しない等輝度刺激に対しては見えの持続の増大は起こらないと考えられる。

3.3.2 装置と刺激

[白色背景刺激]

スクリーンは実験2.1と同じである。刺激呈示に用いた2色型発光ダイオードの出力が実験2.1で用いた超高輝度LEDに比べてかなり低いので、蛍光灯の前に白色の紙を置き、背景刺激の輝度を低下させた。白色背景刺激の輝度は 16.2 cd/m^2 である。CIE1931 xy 色度座標は(0.409, 0.419)である。大きさは実験2.1と同じである。縦45 deg, 横60 degである。

[テスト刺激]

刺激呈示のための光源として2色型の発光ダイオードを用いた。テスト刺激は実験2.1と同様に右側の固視点の中間に呈示される。大きさは実験2.1と同様に直径0.5 degである。ここでは緑色の刺激が定常的に呈示されている。これが同じ

輝度を保ったままで赤い刺激に入れ替わる．これをテスト刺激とプローブ刺激とした．緑の刺激の輝度は 6.74 cd/m^2 である．xy色度座標は(0.437, 0.561)である．主波長は569 nmである．赤の刺激の輝度は各被験者ごとに交照法により緑の刺激と等輝度に合わせた．周波数は被験者YNでは14.3 Hz, その他の被験者では16.7 Hzとした．色度座標は(0.724, 0.277)である．

3.3.3 手続きと被験者

手続きは実験2.1と同様である．

被験者は実験2.1と同じ5名である．

3.3.4 結果と考察

サッケードと固視の条件についてそれぞれ2セッションずつ実験を行った．実験結果を図3.7に示す．横軸はプローブ刺激の呈示時間を表している．縦軸は「プローブ刺激の方が長く知覚された」という応答の割合である．■は固視条件，△はサッケード条件の結果を表している．

サッケード条件の応答関数(△)が固視条件の応答関数(■)の右にある場合にはサッケードによる刺激の見えの持続時間の増大を示していると考えられる．実験2.1で用いた増分刺激の条件ではすべての被験者で一致して見られたサッケードによる見えの持続の増大の傾向(図3.5)が，等輝度刺激を用いたことによりなくなっていることがわかる．被験者KAでは固視条件とサッケード条件の応答関数が重なっている．等輝度の刺激に対してはサッケードの効果がないことを示している．YN, HU, SNでは固視条件に比べてサッケード条件のグラフは右側にあるがその効果は増分刺激を用いた場合(図3.5)に比べて小さくなっている．KKではサッケードにより刺激の見えの持続時間が減少するという反対の傾向が現れている．

サッケード抑制がM経路に選択的であり，時間応答の速い成分が抑制されるこ

とによりサッケード時に見えの持続が増大するのであれば、等輝度刺激の見えの持続に対してはサッケード抑制は効果がないはずである。実験2.2では、等輝度刺激を用いて見えの持続に及ぼすサッケードの効果を測定した。増分刺激に比べて見えの持続の増大傾向が小さくなることが明らかになった。これは予想と一致する結果であると言える。

しかし、YN, HU, SNでは等輝度刺激に対してもサッケード時には見えの持続が増大する傾向が見られた。これはどのような原因によるのであろうか。一つには、等輝度刺激に残ったわずかな輝度差の効果が考えられる。白色背景刺激に重ねて呈示される赤と緑の刺激は被験者ごとに交照法により等輝度に合わせているが、どうしてもわずかな輝度差は残ってしまうと考えられる。刺激を観察すると、緑と赤の交代は時間的にはっきりとした切り替わりとして知覚された。輝度差がないときの色刺激の見えはゆっくりとしたものであると考えられる。輝度差がわずかに残っており、見えの持続時間に影響を与えている可能性は否定できない。

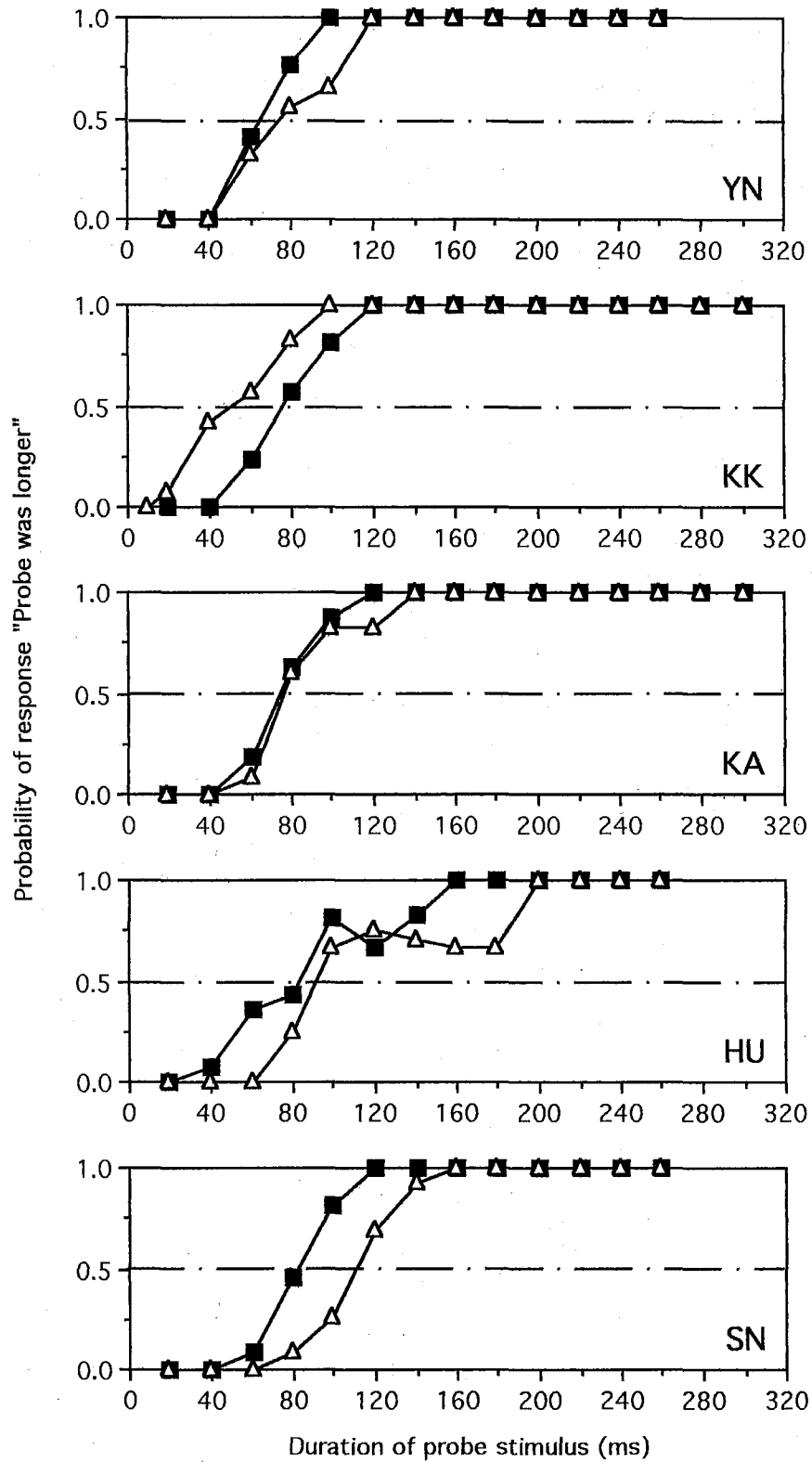


図3.7. プローブ刺激が長く知覚される割合。
 ■：固視条件，△：サッケード条件。背景の輝度 16.2 cd/m^2 ，テスト刺激（色置換刺激）の輝度 6.74 cd/m^2 。

3.4 実験2.3 テスト刺激の強度低下による効果

3.4.1 目的と原理

実験2.1により、サッケード時に呈示された輝度の増分のある色刺激の見えの持続時間は固視時に呈示されたときに比べて増大することが明らかになった。実験2.2により、等輝度刺激ではサッケードの影響が少ないことが明らかになった。これらはサッケード抑制が時間応答の速い輝度成分に選択的効果を持つと考えることができるとよく説明することができる。しかし、サッケード抑制によって刺激の見えの強度が低下することによって刺激の持続時間が増大するのもかも知れない。強度の低い刺激は視覚系をゆっくり伝達するので、持続時間が長く知覚される可能性がある。サッケード抑制の効果が色応答に対して小さいので等輝度刺激に対しては持続時間の増大が見られないのかも知れない。

ここでは、刺激の強度の低下が見えの持続時間に与える影響を測定し、サッケードによる効果と比較する。サッケードによる見えの持続の増大がサッケード抑制による見えの強度低下に伴う二次的なものであるならばサッケードの影響がない条件でも刺激の強度を低下させることにより見えの持続が増大すると考えられる。

また、ここでは聴覚刺激という視覚以外の感覚刺激を参照刺激として用いることによりテスト刺激の見えの持続時間の絶対的な値を測定するということも試みる。実験2.1と実験2.2ではテスト刺激とプローブ刺激が両方とも視覚という同じ感覚の刺激であったため、サッケードの影響により相対的に見えの持続が増大するのか減少するのかは明らかになったが、それが絶対的な値としてどれくらいの長さに知覚されているのかを知ることはできなかった。聴覚刺激を参照刺激として用い、視覚刺激のオンセットとオフセットの時間のずれを測定することにより視覚刺激の見えの持続時間の値を測定する。

図3.8に視覚テスト刺激と聴覚参照刺激の時間的な呈示条件を示す。視覚テスト刺激の呈示時間は一定である。聴覚参照刺激の呈示時刻を変数とする。視覚テ

スト刺激のオンセットと聴覚参照刺激が同時に知覚される聴覚参照刺激の呈示時刻を測定する。視覚テスト刺激のオフセットと聴覚参照刺激が同時に知覚される聴覚参照刺激の呈示時刻を測定する。両者の差によって視覚テスト刺激の見えの持続時間を知ることができる。

視覚テスト刺激の強度を変えて刺激の見えの持続時間を測定する。見えの持続時間に及ぼす刺激の強度の効果を知ることができる。

次に、視覚テスト刺激の見えの持続時間を、視覚テスト刺激をサッケードの直後に呈示する条件とサッケードが終了してからある程度の時間が経過した後に呈示する条件で測定する。これらの値を比較することによって視覚刺激の見えの持続時間に及ぼすサッケードの効果を知ることができる。サッケードによる効果とテスト刺激の強度の低下による効果を比較する。

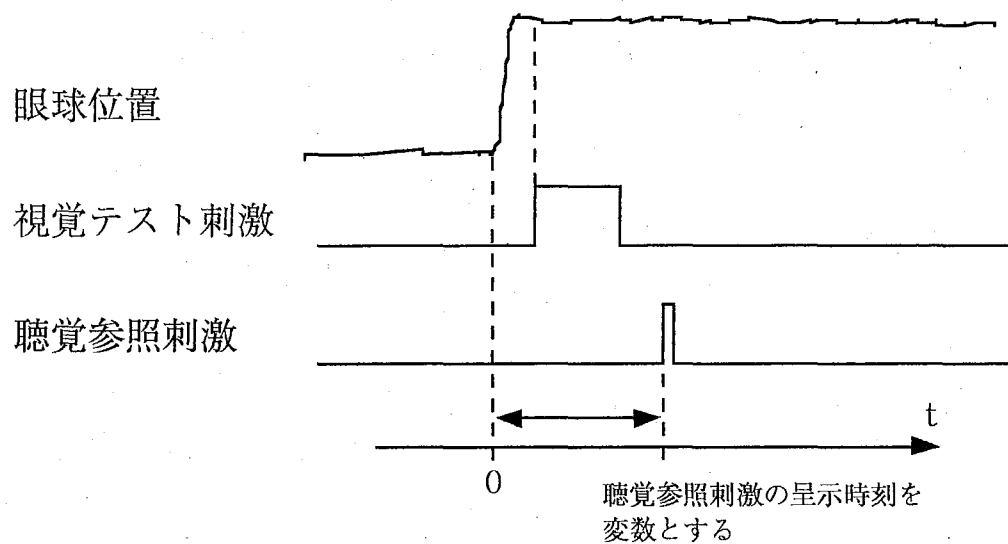


図3.8. 聴覚参照刺激の呈示時刻を変え、視覚テスト刺激のオンセットおよびオフセットと同時に知覚される聴覚参照刺激の呈示時刻を測定する。

3.4.2 装置と刺激

[白色背景刺激および視覚テスト刺激]

視覚刺激を呈示するための装置はこれまでの実験で用いたものと同じである。白色背景刺激の輝度は 532 cd/m^2 、CIE1931xy色度座標は(0.360, 0.367)である。赤い円形の視覚テスト刺激の輝度は 22.2 cd/m^2 、色度座標は(0.724, 0.277)である。主波長は660 nmである。視覚テスト刺激の強度を低下させるために、光源の赤色発光ダイオードの前にNDフィルターをおいた。フィルターの濃度は0.2, 0.4, 0.6の3種類である。

[聴覚参照刺激]

聴覚参照刺激を呈示するためにブザーを用いた。ブザーに矩形波状の電圧を1 ms間与えて短いクリック音を発生させた。ブザーによって発生したクリック音は極めて短い知覚持続時間を持ち、オンセットと同時に消失したように知覚された。視覚刺激のオンセットやオフセットと聴覚刺激を比較するという課題は、被験者にとって初めは若干の戸惑いがあったが、すぐに慣れて、違和感なく行うことができた。

3.4.3 手続きと被験者

[サッケード条件]

被験者は左側の固視点の中間を固視し、リセットボタンを押す。その後に右側の固視点の中間に向けて右向き10 degのサッケードを行う。サッケードの継続時間は約40 msである。サッケードの開始から45 ms後に80 ms間視覚刺激が呈示される。聴覚刺激もある時間遅れの後に呈示される。被験者は視覚刺激のオンセットと聴覚刺激のどちらが先に知覚されたかを応答する。聴覚刺激の呈示の時間遅れを2系列の上下法により20 ms刻みで変化させ、40回試行を繰り返す。次に視覚刺激のオフセットと聴覚刺激を比較するという判断基準で40回試行を行う。

[コントロール条件]

視覚刺激がサッケードの開始から200 ms後に呈示される。それ以外の条件はサッケード条件と同じである。この条件では視覚刺激はサッケードの影響がサッケード条件に比べて少ないと考えられる。

[被験者]

被験者は25歳の男性KA 1名である。

3.4.4 結果と考察

図3.9に実験結果を示す。上から順にサッケード条件、テスト刺激の強度を0, 0.2, 0.4, 0.6 log低下させて呈示したコントロール条件の結果を表している。3セッションずつ実験を行った。横軸は聴覚参照刺激の呈示時刻である。サッケードの開始時刻を時間軸の原点としている。縦軸は「視覚テスト刺激に比べて聴覚参照刺激の方が後に知覚された」という応答の割合である。■は視覚テスト刺激のオンセットと聴覚参照刺激を比較する試行の結果、△は視覚テスト刺激のオフセットと聴覚参照刺激を比較する試行の結果を表している。網かけは視覚テスト刺激が呈示されている時間を表している。実線はプロビット解析法によりフィットさせた累積正規分布関数を表している。この関数が50%の値をとる聴覚参照刺激の呈示時刻を等価時刻と呼ぶ。サッケード条件における視覚テスト刺激のオンセットの等価時刻は-9.4 msであった。視覚テスト刺激のオンセットの時刻は45 msであるから、聴覚参照刺激を54.4 ms先に呈示したときに同時に知覚されたことになる。視覚テスト刺激のオフセットの等価時刻は147.8 msであった。この二つの時刻の差が見えの持続時間であると考えることができる。見えの持続時間は157.2 msであった。コントロール条件のND = 0で得られたオンセットの等価時刻は141.9 msであった。視覚テスト刺激のオンセットの時刻は200 msであるから聴覚参照刺激を58.1 ms先に呈示したときに同時に知覚されたことになる。視覚テスト刺激のオフセットの等価時刻は265.0 msであった。見えの持続時間は123.1 msである。視覚テスト刺激の強度を0.2, 0.4, 0.6 log低下させたときの見

えの持続時間はそれぞれ122.8 ms, 156.0 ms, 118.7 msであった。

サッケード条件で得られた等価時間157.2 msは、コントロール条件の $ND = 0$ のときの等価時間123.1 msに比べて34.1 ms長い。これは実験2.1と同様の傾向である。サッケードの影響により、見えの持続時間が増大したためであると考えることができる。

0.4 logの条件で見えの持続の増大が見られる。サッケードによる効果と同じであると思えるべきなのだろうか。被験者は0.4 logと0.6 log強度を低下させた視覚テスト刺激がサッケード条件の視覚テスト刺激に比べて暗く、刺激が見えにくかったために刺激のオフセットの判断が困難であったと報告している。それはこれらの条件で得られた応答関数の傾きがなだらかであることにも顕れている。サッケード条件における見えの持続の増大はテスト刺激がよく見えるにもかかわらず生じる効果であり、テスト刺激がよく見えなくなるほど強度を低下させたときに生じる変化とは異なる現象であると考えられる。

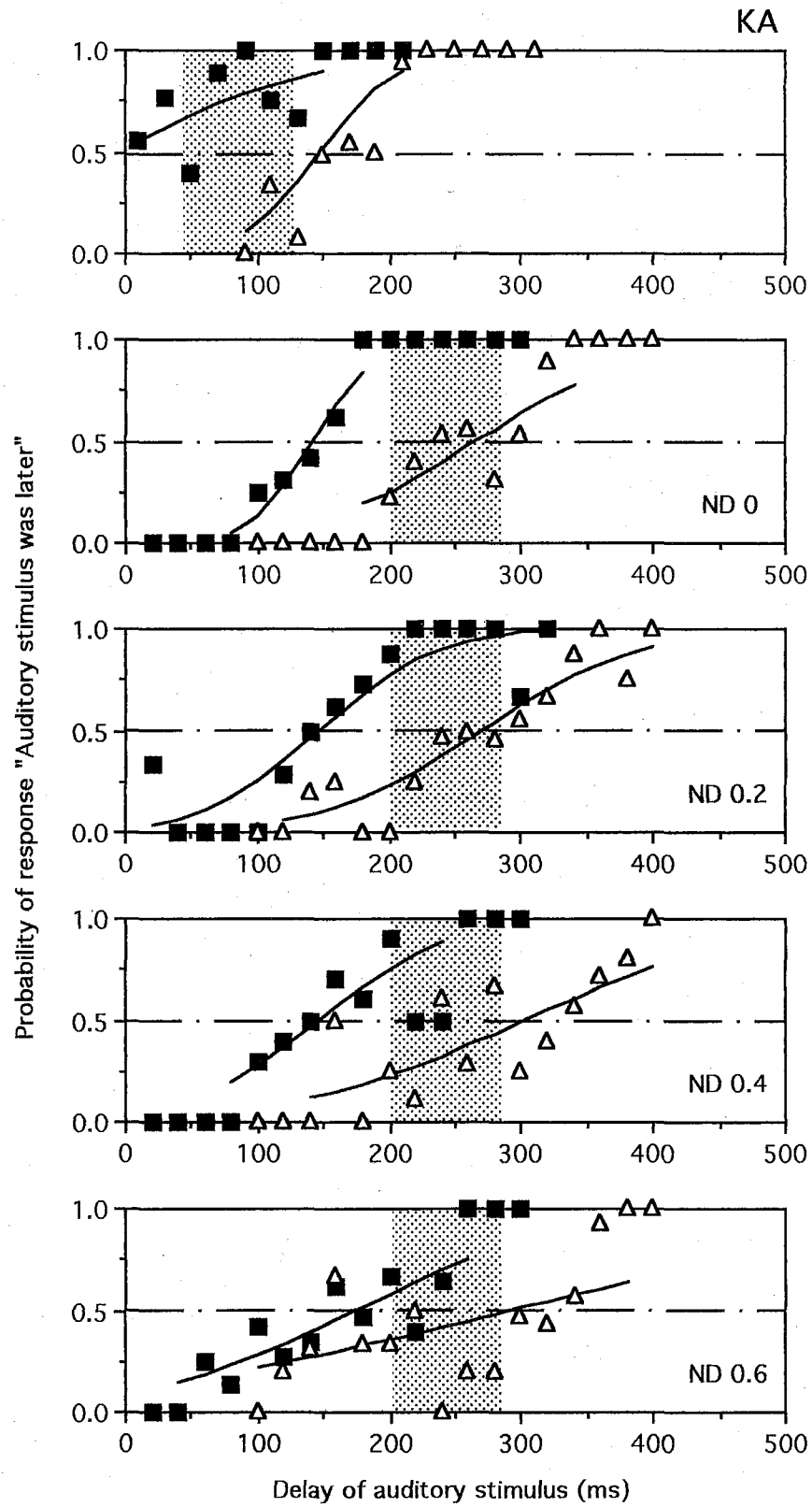


図3.9. 聴覚刺激が後に知覚される割合。

■：視覚刺激のオンセットと比べる，△：オフセットと比べる。背景の輝度 532 cd/m^2 ，テスト刺激の輝度 22.2 cd/m^2 。

3.5 まとめ

視覚刺激の見えの持続に及ぼすサッケードの影響を測定した。サッケードにより見えの持続時間が増大することが明らかになった。等輝度刺激においてはこの効果が小さいことが示された。また、見えの持続時間の増大はサッケード抑制による見えの強度の低下に伴う二次的な効果ではないことが示された。実験結果はサッケード抑制が時間応答の速いM経路に選択的であることを示唆している。

第4章 実験3：サッケード時の色・輝度刺激の定位

4.1 はじめに

実験1と実験2によって、サッケード抑制がM経路に選択的であることが示された。サッケード抑制はM経路を抑制することにより、どのような役割を果たしているのだろうか。サッケード時には網膜像が高速に移動し、網膜上の座標と外界の座標の対応関係が急速に変化する。視覚系は高速に変化する網膜情報を処理し、空間情報を更新する必要がある。M経路-頭頂野経路は空間認識に関わる処理を行うと考えられている。空間認識の更新を補助するためにサッケード抑制がM経路に選択的に働くのではないだろうか。

空間視に関わる課題では視覚経路に特異的な効果が現れるかも知れない。サッケード時に短時間呈示された刺激は実際の呈示位置からずれた位置に知覚されることが知られている (Bischof and Kramer, 1968; Mateeff, 1978など)。サッケード時の網膜座標と外界座標の対応の変化は高速である。空間認識システムがこの変化に正確に追従できないために定位の誤りが起きると考えられる。空間認識が主にM経路によってなされているのであればP経路を選択的に刺激した場合には、刺激はどのように定位されるのだろうか。サッケード時の定位のずれは視覚経路に特異的な現象なのであるだろうか。ここでは定位のずれの視覚経路による違いを測定し、サッケード抑制との関係を明らかにする。

4.2 実験方法

4.2.1 目的と原理

サッケード時に短時間呈示された刺激の定位の誤りは視覚経路に特異的な現象なのであるだろうか。これまでに報告された研究において用いられた刺激はM経路を

刺激していたと考えられる。定位のずれが空間認識システムの特徴であるならば、P経路を選択的に刺激するような刺激は異なった位置に定位されるかも知れない。ここでは、等輝度刺激のサッケード時の定位を測定し、輝度刺激と比較する。

4.2.2 装置と刺激

実験装置は刺激呈示部と眼球運動測定系とからなる。眼球位置を測定し、サッケードの開始を検出するための装置はこれまでの実験で用いてきたものと同じである。

[刺激呈示装置]

等輝度の刺激を呈示するために2色型の発光ダイオードを用いた。発光ダイオードを図4.1のように5行25列に並べる。1個のユニットには緑の発光ダイオード2個と赤の発光ダイオード1個が入っていて、赤と緑が独立に制御できるようになっている。網かけの5個のユニットは赤と緑が切り替えられるようにした。この位置にテスト刺激が呈示される。それ以外は緑の発光ダイオードが定常的に点灯する。発光ダイオードの前方3 cmの位置にディフューザを置き、刺激が一樣に見えるようにした。

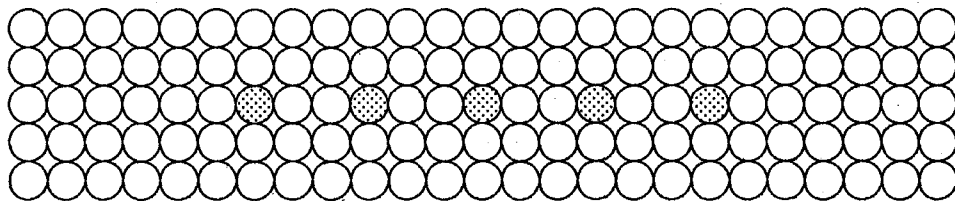


図4.1. 2色型発光ダイオードを並べ背景刺激とテスト刺激を作った。

[背景刺激]

被験者は両眼により刺激を観察する。背景刺激は緑色の発光ダイオードによる。大きさは縦3.8 cm, 横19 cmである。視距離が22 cmのときは縦10 deg, 横47 degである。視距離が44 cmのときは縦5 deg, 横24 degである。輝度は 78.6 cd/m^2 , CIE1931_{xy}色度座標は(0.455, 0.542)である。

[テスト刺激]

テスト刺激は背景刺激と等輝度で色が赤く変化する色刺激と背景刺激と同じ色度で輝度が高くなる輝度刺激の2種類がある。色刺激の色度座標は(0.626, 0.374)である。被験者ごとに交照法により背景刺激と等輝度に合わせた。周波数は27.8 Hzとした。輝度刺激の輝度は 234 cd/m^2 である。呈示時間は10 msである。

[テスト刺激の強度と視認性]

色刺激と輝度刺激は被験者にとっての強度や見やすさが等しいことが望ましい。しかし、サッケード抑制の効果は輝度刺激の方が大きく、周辺視野では色刺激は見えにくい。したがって、すべての条件において色刺激と輝度刺激の見やすさをそろえることは不可能である。ここでは、サッケード中に中心窩で刺激を見たときに色刺激と輝度刺激の視認性が等しくなるように輝度刺激の輝度を選んだ。実際に被験者KMに刺激を見比べてもらい、評価してもらった。被験者は色刺激と輝度刺激のどちらがよく見えたかを「輝度刺激がよく見えた」、「少し輝度刺激がよく見えた」、「同じ」、「少し色刺激がよく見えた」、「色刺激がよく見えた」の中から選ぶ。結果を表4.1に示す。刺激呈示のサッケード開始からの時間遅れを10 msとした条件では、被験者の視線は0 deg付近にある。被験者の応答は刺激の呈示位置により異なる。呈示位置0 degの刺激は色と輝度で同じ見やすさに知覚された。0 degから離れるにしたがって、輝度刺激の方が見やすいという応答が増えている。周辺視では色がよく見えないことによると考えられる。次に、刺激呈示のサッケード開始からの時間遅れを50 msとした。視線は3 degの位置に

表4.1. 等輝度刺激と輝度刺激の視認性（被験者KM）.

1) サッケード開始からの時間遅れ10 ms

i) 等輝度, 輝度の順で呈示

呈示位置 (deg)	1 回目	2 回目
6	輝度	輝度
3	輝度	同じ
0	同じ	同じ
-3	少し輝度	少し輝度
-6	輝度	輝度

ii) 輝度, 等輝度の順で呈示

呈示位置 (deg)	1 回目	2 回目
6	輝度	輝度
3	同じ	少し輝度
0	同じ	同じ
-3	少し輝度	少し輝度
-6	少し輝度	少し輝度

2) サッケード開始からの時間遅れ50 ms

i) 輝度, 等輝度の順で呈示

呈示位置 (deg)	1 回目	2 回目
6	同じ	同じ
3	同じ	同じ
0	同じ	同じ
-3	少し輝度	輝度
-6	輝度	等輝度見えず

ii) 等輝度, 輝度の順で呈示

呈示位置 (deg)	1 回目	2 回目
6	少し輝度	同じ
3	同じ	同じ
0	同じ	少し輝度
-3	輝度	輝度
-6	等輝度見えず	輝度

ある．3 degの刺激は同じ見やすさに知覚され，そこから離れるにしたがって輝度刺激の方が見やすいという応答が増えている．-6 degでは色刺激が見えないという応答も現れた．呈示時刻を10 msと50 msにしたときの応答の比較から，刺激の見えが刺激の物理的な強度だけでなく，被験者の視線の位置により影響を受けることがわかる．

[固視点]

赤い発光ダイオードとアパーチャーとレンズ（焦点距離85 mm，F1.7のカメラレンズ）を用いて，ディフューザの上に2個の赤い小さな点を投影した．5箇所テスト刺激のうちの左から2個目と4個目の位置に呈示した．被験者は左の点から右の点に向けてサッケードを行う．レンズの絞りを変えることにより固視点の強度を調節した．固視点が10 s間消える条件では固視点の強度はちょうど見える限界の強度に合わせた．左の固視点のレンズの絞りはF8，右はF5.6であった．固視点が定常的に呈示される条件では固視点の強度を少し上げた．レンズの絞りをF2.8とした．

[応答のためのポインタ]

被験者はレーザーポインタを用いてテスト刺激の知覚された位置を答える．被験者は手元にあるノブを回すことによりガルバノメータの入力を変える．レーザーポインタはガルバノメータのミラーを介してスクリーン上の1点を指し示す．

4.2.3 手続きと被験者

被験者は歯型により頭部を固定する．

被験者は左の固視点を固視する．リセットボタンを押す．このときから10 s間固視点は消える．引き続き被験者は刺激呈示ボタンを押す．右の固視点に向けてサッケードを行う．刺激呈示ボタンが押されてから0.5 s後にテスト刺激が呈示される．被験者は手元にあるレーザーポインタのスイッチを入れ，ノブを回し，ポインタの位置をテスト刺激が知覚された位置に合わせる．以上が1回の試行の

手順である。

呈示位置5箇所、色と輝度の2種類、それぞれ7回ずつ合計70回の試行をラ被験者は2名の男性である。KM（24歳）とMS（28歳）はともに近視である。実験中は視力を矯正している。MSは著者である。

4.2.4 結果と考察

図4.2に実験結果を示す。被験者はMS 1名である。刺激の観察距離は22 cmとした。被験者は-6 degから6degの位置に向けて水平に右向き12 degのサッケードを行う。横軸は時刻を表す。サッケードの開始が原点である。サッケードの継続時間は約46 msであった。刺激の呈示位置は12 deg, 6 deg, 0 deg, -6 deg, -12 degのうちの一つである。赤シンボルは等輝度刺激の結果を表す。白シンボルは輝度刺激の結果を表す。図4.3にこれらのデータから計算した平均値をプロットした。10個のデータの時刻と知覚された位置を平均した。等輝度刺激の呈示位置-12 degの時刻0以降のデータがないのは刺激が検出されなかったためである。呈示位置12 degの時刻0付近でデータがないのも同じ理由による。

そこで、刺激が検出できるように刺激の観察距離を2倍にした。刺激の呈示位置とサッケードの大きさが2分の1になる。実験結果を図4.4に示す。被験者はKMとMSの2名である。サッケードの始点は-3 deg, 終点は3 degである。図4.4aは刺激の呈示位置6 degの結果である。赤いシンボルは色刺激の結果、白シンボルは輝度刺激の結果を表している。図4.4bは刺激の呈示位置3 degの結果である。図4.4cは呈示位置0 degの結果である。図4.4dは呈示位置-3 degの結果である。図4.4eは呈示位置-6 degの結果である。図4.5は10個ずつのデータの平均を表している。図4.5aは被験者KMの結果である。上は等輝度刺激、下は輝度刺激の結果を表している。図4.5bは被験者MSの結果である。

日常的な視環境では、サッケードの始点と終点には被験者の注意を引く対象物が存在しているはずである。サッケードの前後に定常的に呈示されている網膜情

報が定位にどのような影響を与えるかを調べるために、固視点を定常的に点灯し、実験を行った。実験結果を図4.6に示す。被験者はKMとMSの2名である。サッケードの始点は-3 deg, 終点は3 degである。図4.6aは刺激の呈示位置6 degの結果である。赤いシンボルは色刺激の結果、白シンボルは輝度刺激の結果を表している。図4.6bは刺激の呈示位置3 degの結果である。図4.6cは呈示位置0 degの結果である。図4.6dは呈示位置-3 degの結果である。図4.6eは呈示位置-6 degの結果である。図4.7は10個ずつのデータの平均を表している。図4.7aは被験者KMの結果である。上は等輝度刺激、下は輝度刺激の結果を表している。図4.7bは被験者MSの結果である。

サッケード前からサッケード中にかけて呈示された刺激が実際の呈示位置からずれた位置に知覚されることが示された。定位のずれはサッケードの開始の約50 ms前から始まり、初めはサッケードの方向にずれて定位される。ずれはサッケードの開始時付近で最大になる。次にずれの大きさが小さくなり、サッケードと反対の方向にずれて定位される。サッケードの終了時付近ではほぼ呈示されたとおりの位置に知覚される。これらの傾向は、定位のずれの大きさやずれが起こる期間に多少の違いが見られるが、先行研究 (Bischof and Kramer, 1968 ; Mateeff, 1978 ; O'Regan, 1984 ; Honda, 1993) とよく一致している。

網膜上の座標と外界の座標の対応関係はサッケードによってサッケードの大きさの分だけずれる。サッケード時には外界の脳内表現をサッケードを考慮して更新する必要がある。サッケードのための処理はサッケードの開始前から始まると考えられる。例えば, Duhamel et al. (1992) はアカゲザルの頭頂間溝外側部 (lateral intraparietal area) に、サッケードの開始の前にサッケードの大きさの分だけ受容野が移動する細胞を見つけている。この現象と定位のずれを単純に対応付けることは難しいが、定位のずれは、サッケード時の外界の脳内表現を更新する過程の時間経過を反映した現象であると考えられる。Mateeff (1978) は網膜情報を解釈するために視覚系が利用している眼球位置の情報が実際の眼球の位

置からずれているために定位のずれが生じるとし、定位のずれと眼球位置から視覚系が参照している眼球位置情報を計算している。しかし、定位のずれの特性が背景刺激のパターンや刺激の呈示位置に依存することから、定位のずれから眼球位置情報を導くのは注意が必要であると考えられる。

本実験によって主に二つのことが明らかになった。一つは、等輝度刺激と輝度刺激が異なった位置に知覚されることがあるということである。サッケード時に同じタイミングで同じ位置に刺激を呈示しても刺激によって知覚される位置が異なることが明らかになった。色刺激と輝度刺激の知覚された位置の違いにはいくつかの特徴がある。(1) 色刺激は輝度刺激に比べてサッケードと反対の方向に定位される傾向がある、(2) 色刺激は輝度刺激に比べて定位ずれの起こる時刻が早い、の2点を指摘することができる。(1)の傾向は被験者KMにおいて顕著である。(2)の傾向はMSにおいて顕著である。ただし、(1)に関しては色刺激の方がサッケードの方向へずれる場合もあるので色刺激の方がずれが大きいと表現することも可能である。(2)は色応答が輝度応答に比べて時間応答が遅いことによって生じると説明することができる。(1)は既知の事実からは導くことができないと思われる。知覚された位置の違いは色と輝度の特性の違いではなく、単純に刺激の強度の違いなどによる効果なのかも知れない。O'Regan (1984)は刺激の強度を変えても知覚される位置に違いはなかったとしているが、どの程度の範囲で刺激の強度を変えたかに関する記述はない。この点についてさらに実験を行い、検討する必要がある。色の情報と輝度の情報は別々の経路によって処理され、最終的には統合され、知覚されと考えられる。色と輝度の情報はどのように統合され、知覚される位置がどのように決定されるのかを明らかにすることが次の課題である。以前私は他の実験の被験者をしているときに、次のような経験をした。被験者は二つの固視点の間をサッケードをする。固視点は小さい青い点である。サッケードの前後に様々なタイミングで白い四角形が呈示される。私はときどき青い四角形を知覚した。どのような条件のときにそれが

起こるのかは不明であるが、形の分析と色の分析結果が誤って統合された例であると考えられる。

本実験によって明らかになったもう一つの点は、等輝度刺激はサッケード時においても輝度差のある刺激と同じ程度に安定して定位されるということである。すべての実験条件において、輝度刺激と等輝度刺激の定位された位置のばらつきの程度はほぼ等しい。これは空間定位のメカニズムが色の違いを輝度の違いと同程度に識別することを示唆している。これは空間定位のメカニズムが視覚系の高次レベル、おそらくは頭頂連合野に存在することと関係あるのではないだろうか。頭頂野の主な入力は色の分析を得意としないM経路が担っているが、高次レベルでは視覚情報の混合が進んでいるために、色の違いを全く識別しないわけではない。また、P経路-側頭野系によって物体認識が行われるとしても、空間内における位置の知覚は必要なのだから、空間視メカニズムとのインタラクションは必要不可欠である。

[空間定位とサッケード抑制の関係]

実験1によって明らかになったことは、サッケード抑制が輝度応答に選択的であるということである。M経路が選択的に抑制されるのだとすれば、その目的は何なのか。M経路は、空間視に関する処理をしているとされる頭頂連合野の主な入力を担っている。サッケードのときの空間定位の誤りという現象が知られているが、これがM経路-頭頂野系に特異的な現象でそれを抑制するためにM経路が抑制されるというのが一つの仮説である。等輝度刺激に対しても輝度刺激と同じように定位のずれが起こるという実験結果はこの仮説に否定的である。では、なぜ色応答は抑制されないのか。周辺視では色がよく見えないということが色が抑制されない理由の一つではないだろうか。被験者として刺激を観察することにより周辺視では色が見えないということがよくわかる。6 degのサッケードを行う条件では刺激の呈示の範囲は-6 degから6 degである。サッケードの前に視線が-3 degの位置にあるときに刺激が6 degの位置に呈示された場合、刺激は網膜上では

中心窩から 9 deg 離れた位置に呈示される。どのような場合でも 9 deg の範囲内でしか刺激は呈示されない。しかし、高々 9 deg の範囲であるにもかかわらず等輝度刺激は視野の端ではよく見えなかった。表 4.2.4.1 は色と輝度の刺激の視認性を比較した結果を表している。中心窩で見たときに同じ程度の視認性になるように輝度刺激の強度を調節してあるので、刺激が中心窩に呈示される条件では「同じ」の応答が得られている。しかし、3 deg から 6 deg 程度中心窩から離れた条件では「輝度刺激の方がよく見えた」という応答となっている。9 deg 離れた条件ではそもそも等輝度刺激は見えないという応答が現れた。視野の端では色がよく見えないということがよくわかる。色の刺激は緑の背景に赤い刺激というこれ以上はない色差を持っている。しかし、9 deg の範囲より外側では知覚されない。輝度刺激は視野の広い範囲で検出されうる。輝度刺激の強度は本実験では中心窩で見たときに色刺激と同じ視認性になるように強度を調節しているが、さらに強度を上げることは可能であるし、実際の視環境においても視野の周辺に高い輝度を持つ刺激が存在する可能性は当然ありうる。サッケードの網膜像の変化は視野全体にかかわる問題である。視野の広い範囲において色が見えないのであればサッケード抑制が色応答に働かないのは合理的である。本実験では、緑地に赤い刺激という色が検出されうる刺激条件において色の定位を測定しているが、普段の視環境においては周辺視では色は知覚されないためサッケード抑制は必要ないのかも知れない。中心視の色応答がどのように処理され、輝度応答とどのように統合されるのかについては明らかにすることが今後の研究課題である。

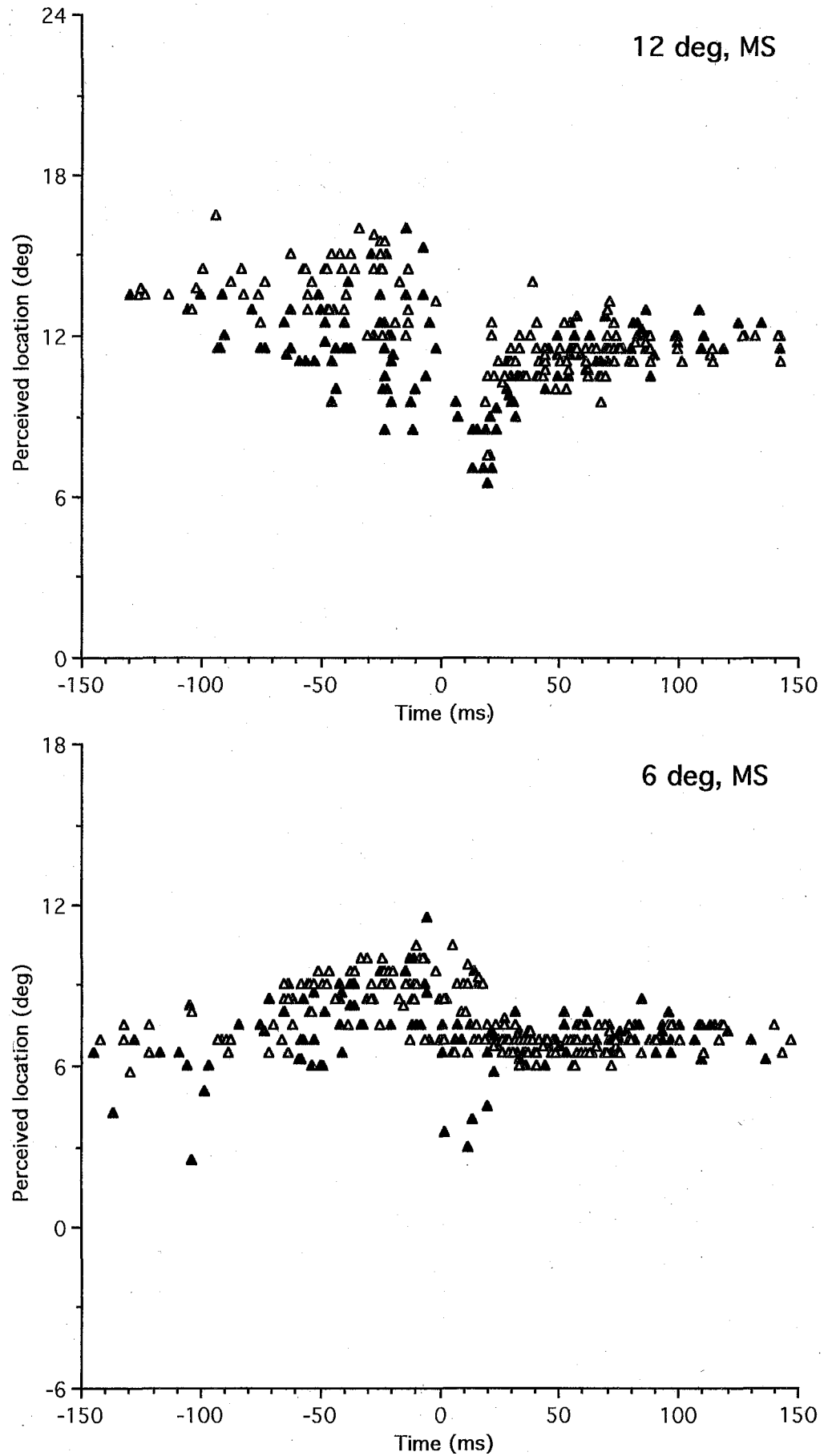


図4.2a. 刺激の知覚された位置. サッケードの始点-6 deg, 終点6 deg. 赤: 色刺激, 白: 輝度刺激.

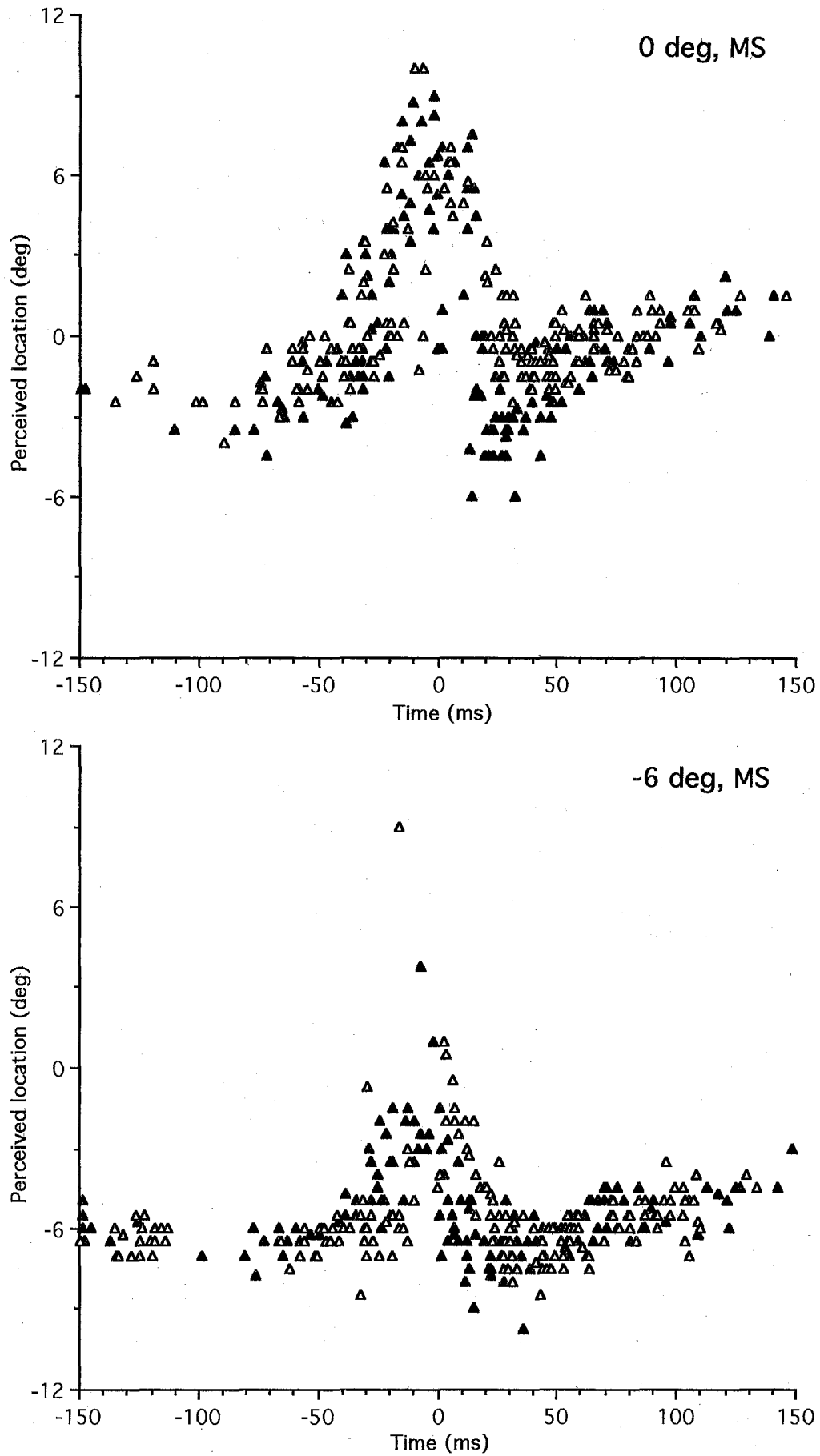


図4.2b. 刺激の知覚された位置. サッケードの始点-6 deg, 終点6 deg. 赤：色刺激, 白：輝度刺激.

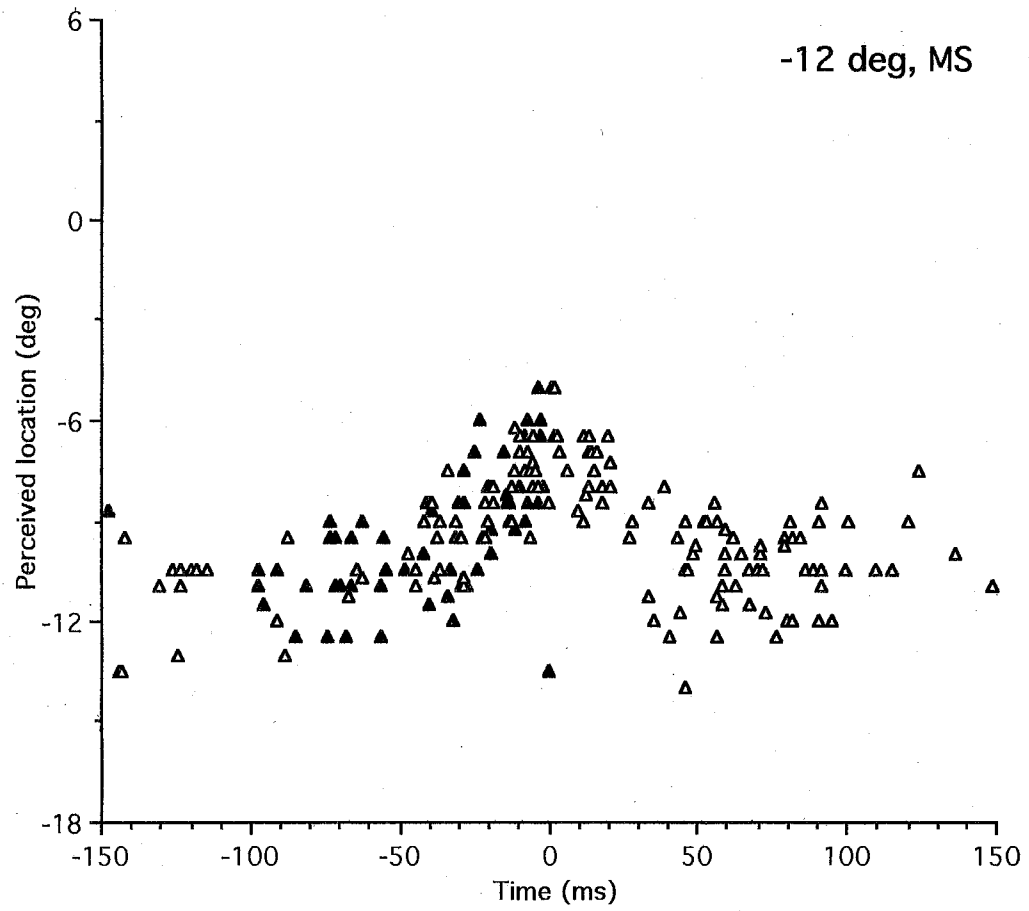


図4.2c. 刺激の知覚された位置. サッケードの始点-6 deg, 終点6 deg. 赤：色刺激, 白：輝度刺激.

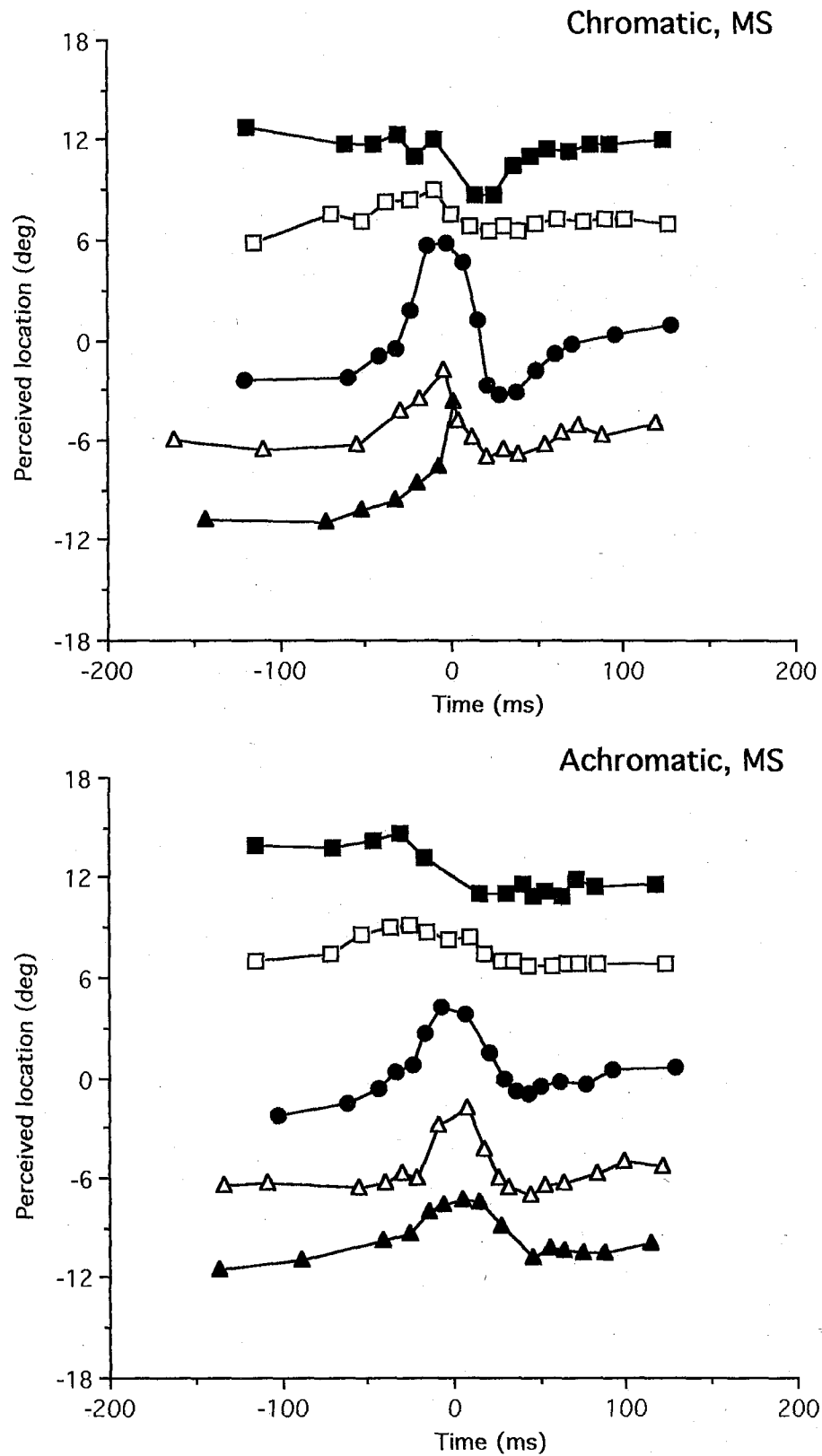


図4.3. 刺激の知覚された位置. サッケードの大きさ12 deg, 刺激の呈示位置 ■: 12 deg, □: 6 deg, ●: 0 deg, △: -6 deg, ▲: -12 deg. 被験者MS.

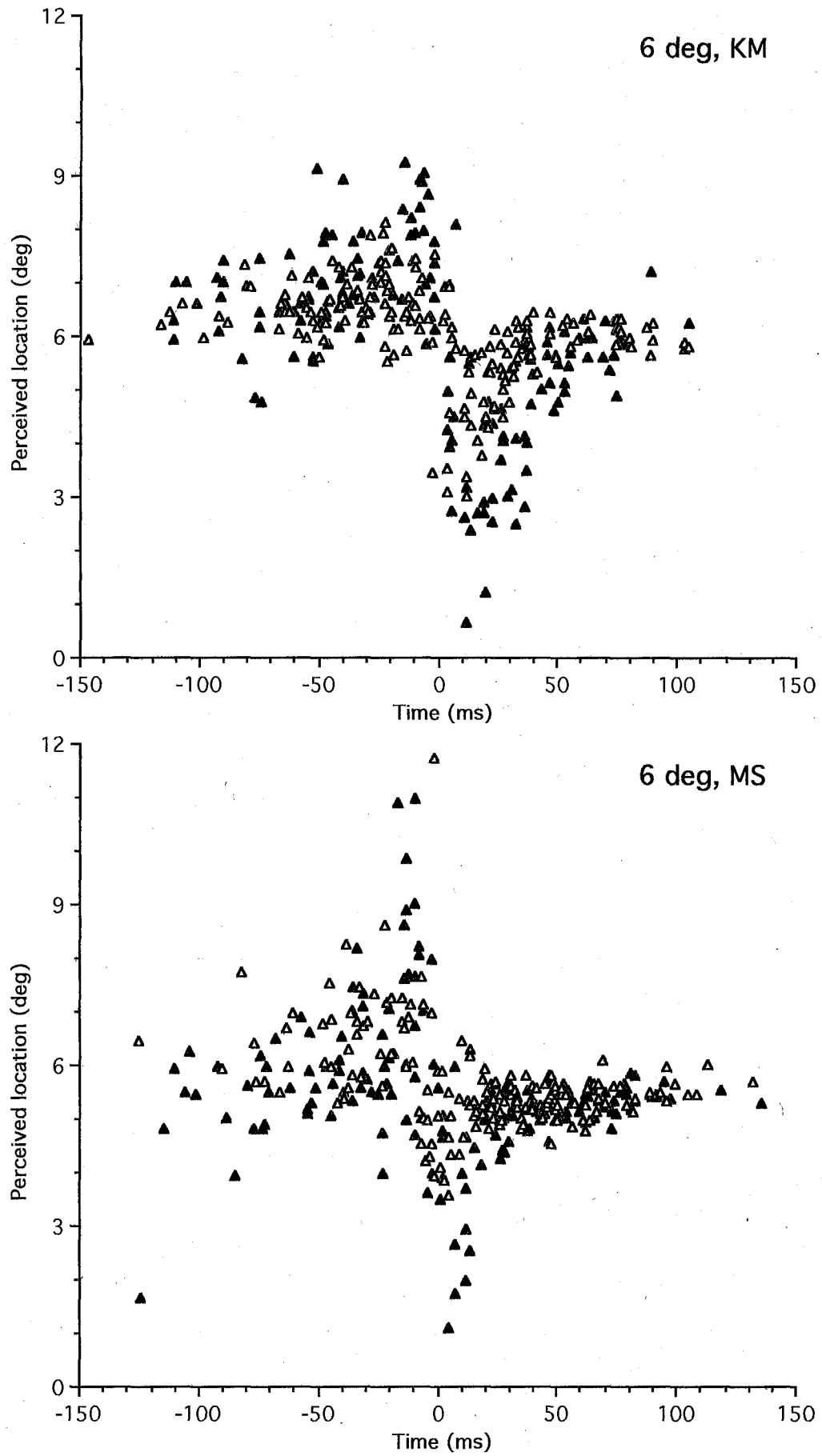


図4.4a. 刺激の知覚された位置. サッケードの始点-3 deg, 終点6 deg. 刺激呈示位置6 deg, 赤:色刺激, 白:輝度刺激.

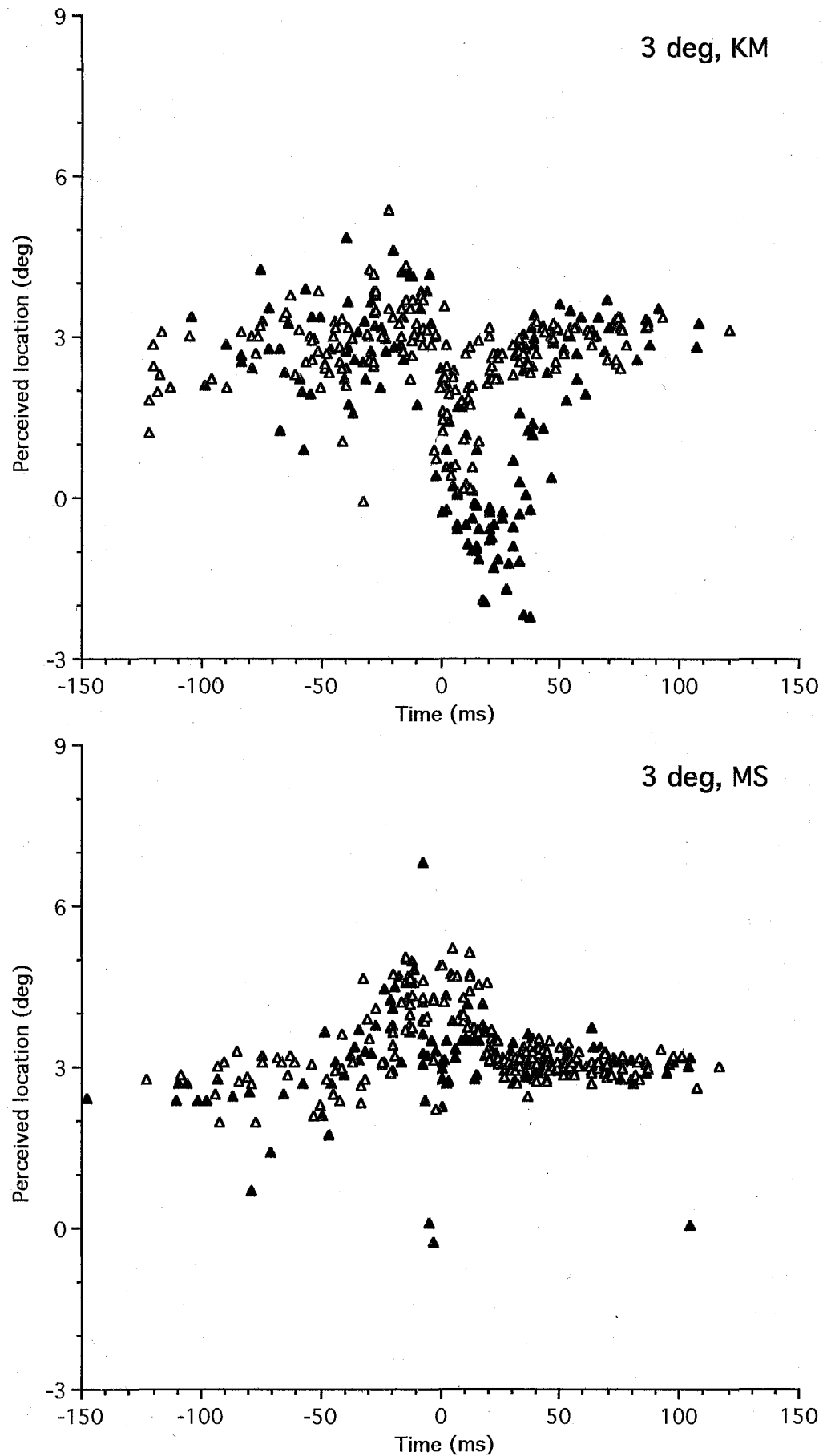


図4.4b. 刺激の知覚された位置. サッケードの始点-3 deg, 終点6 deg. 刺激呈示位置3deg, 赤：色刺激, 白：輝度刺激.

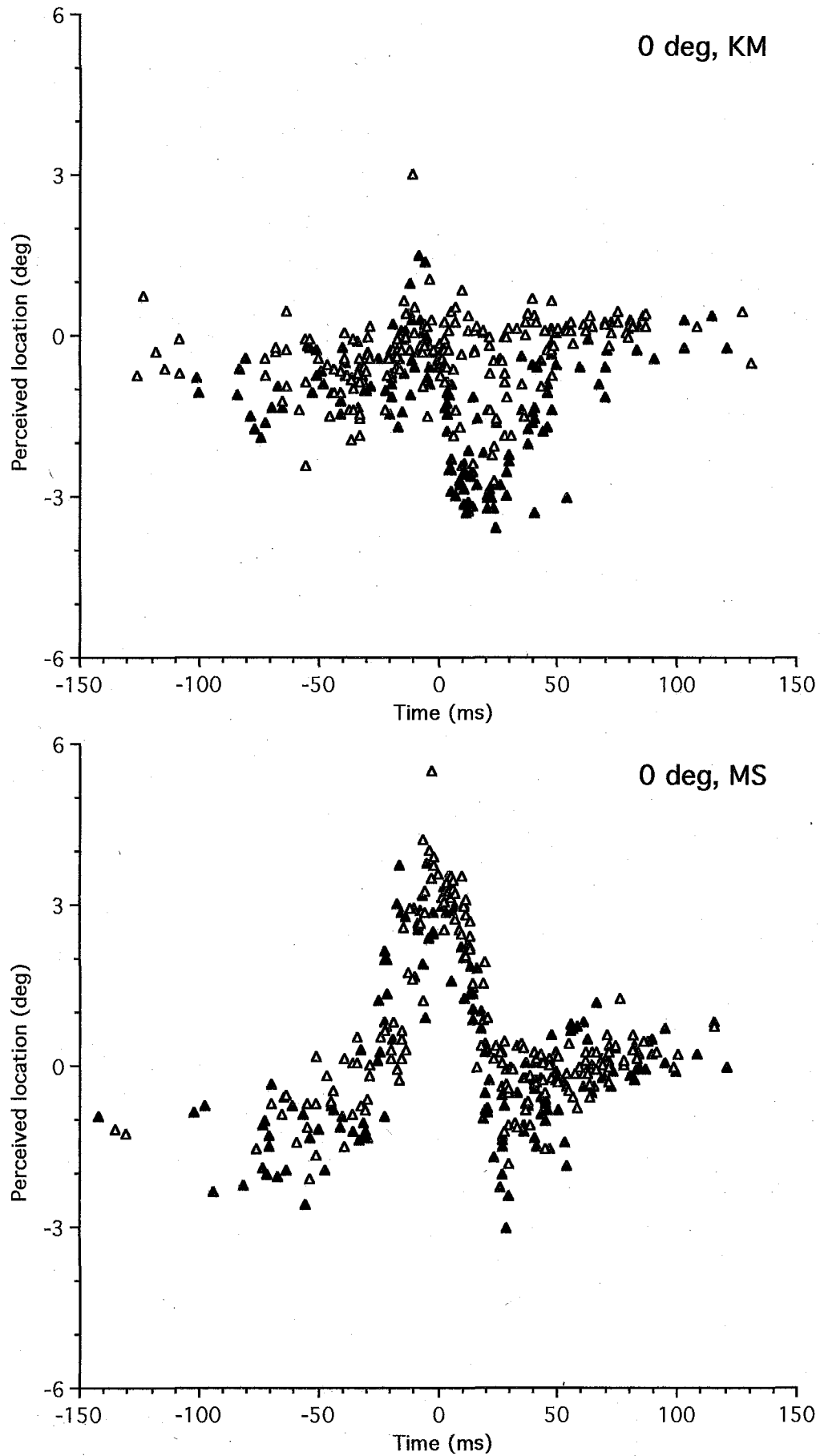


図4.4c. 刺激の知覚された位置. サッケードの始点-3 deg, 終点6 deg. 刺激呈示位置0 deg, 赤：色刺激, 白：輝度刺激.

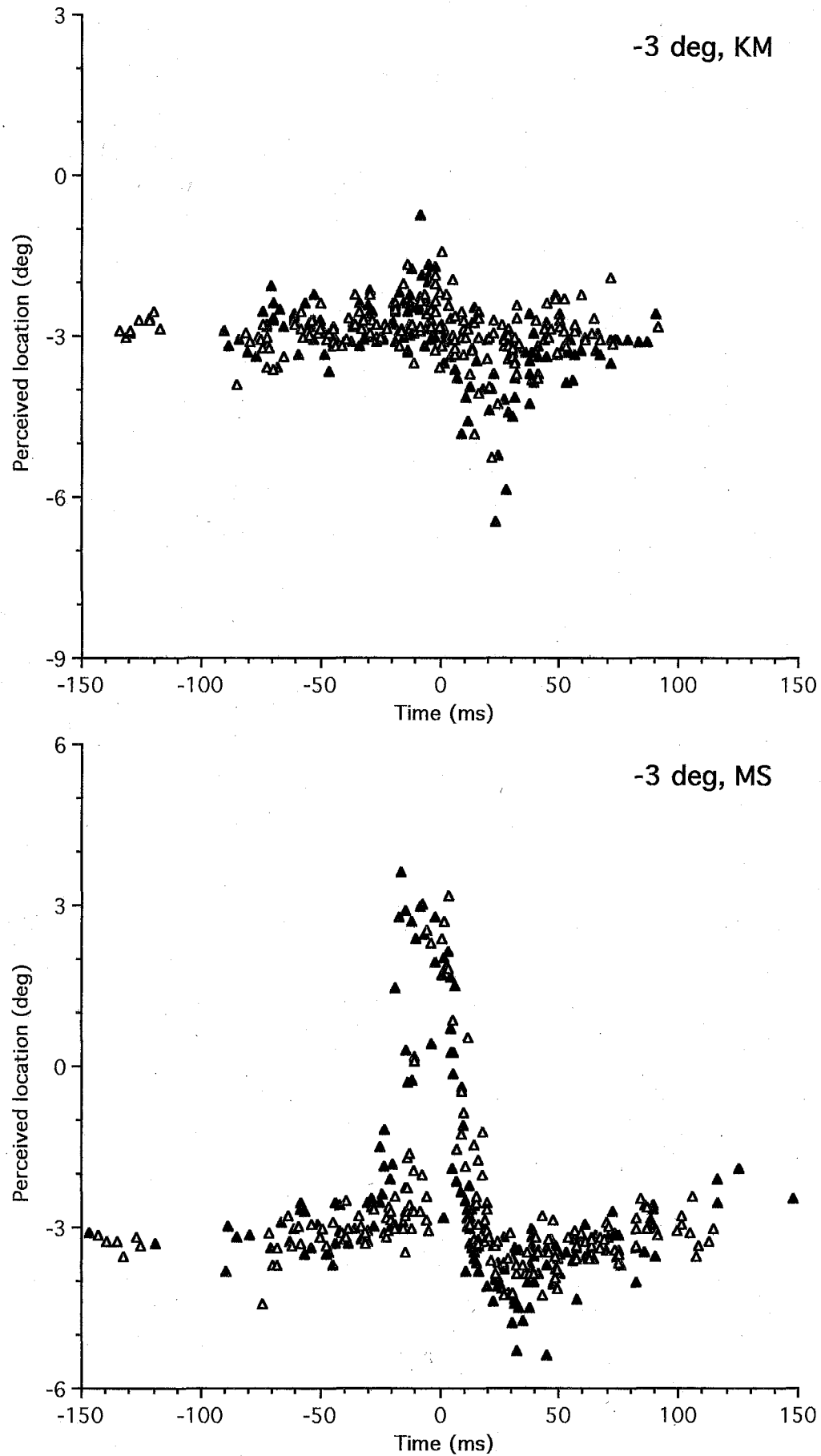


図4.4d. 刺激の知覚された位置. サッケードの始点-3 deg, 終点6 deg. 刺激呈示位置-3 deg, 赤：色刺激, 白：輝度刺激.

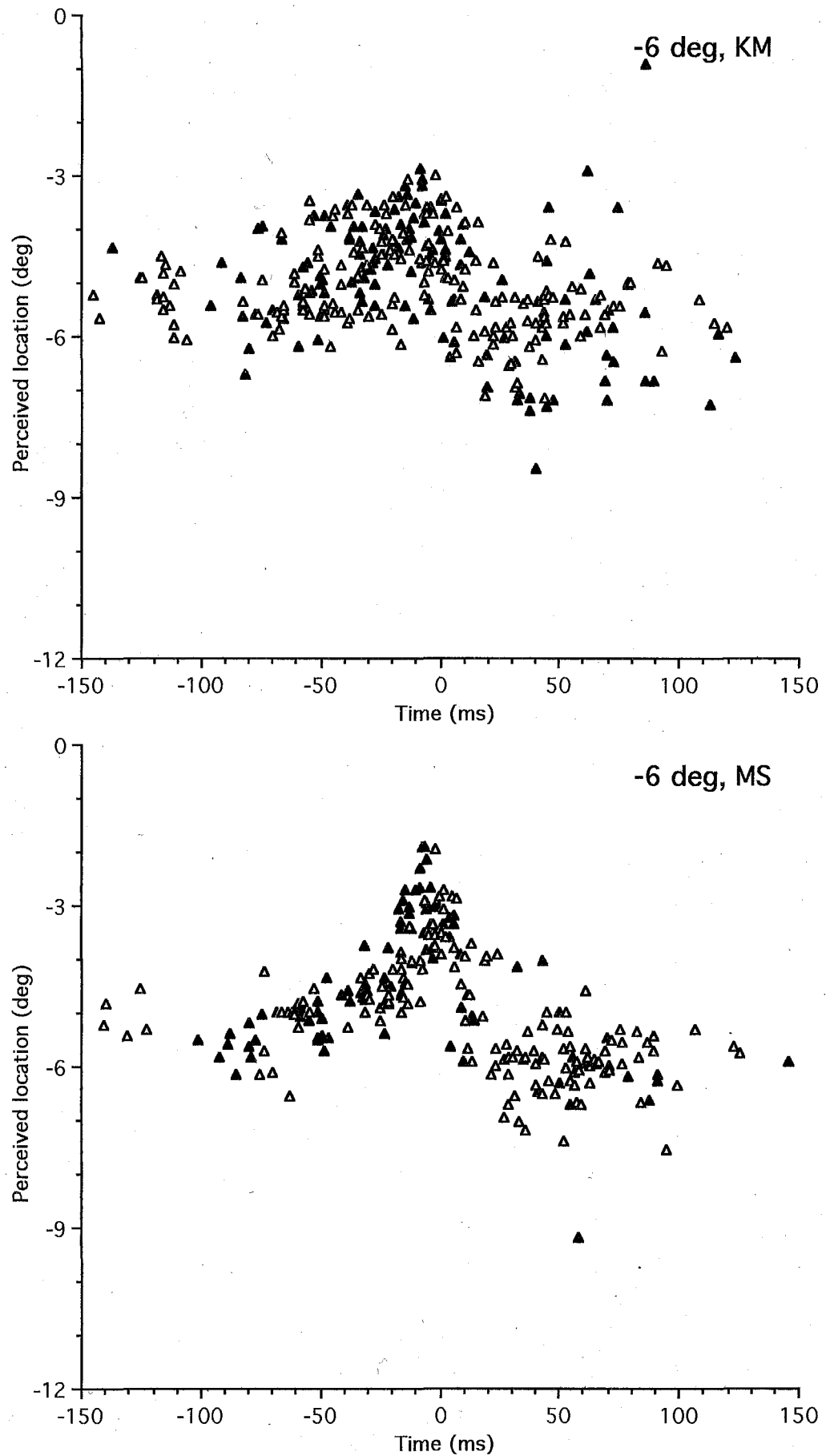


図4.4e. 刺激の知覚された位置. サッケードの始点-3 deg, 終点6 deg. 刺激呈示位置-6 deg, 赤：色刺激, 白：輝度刺激.

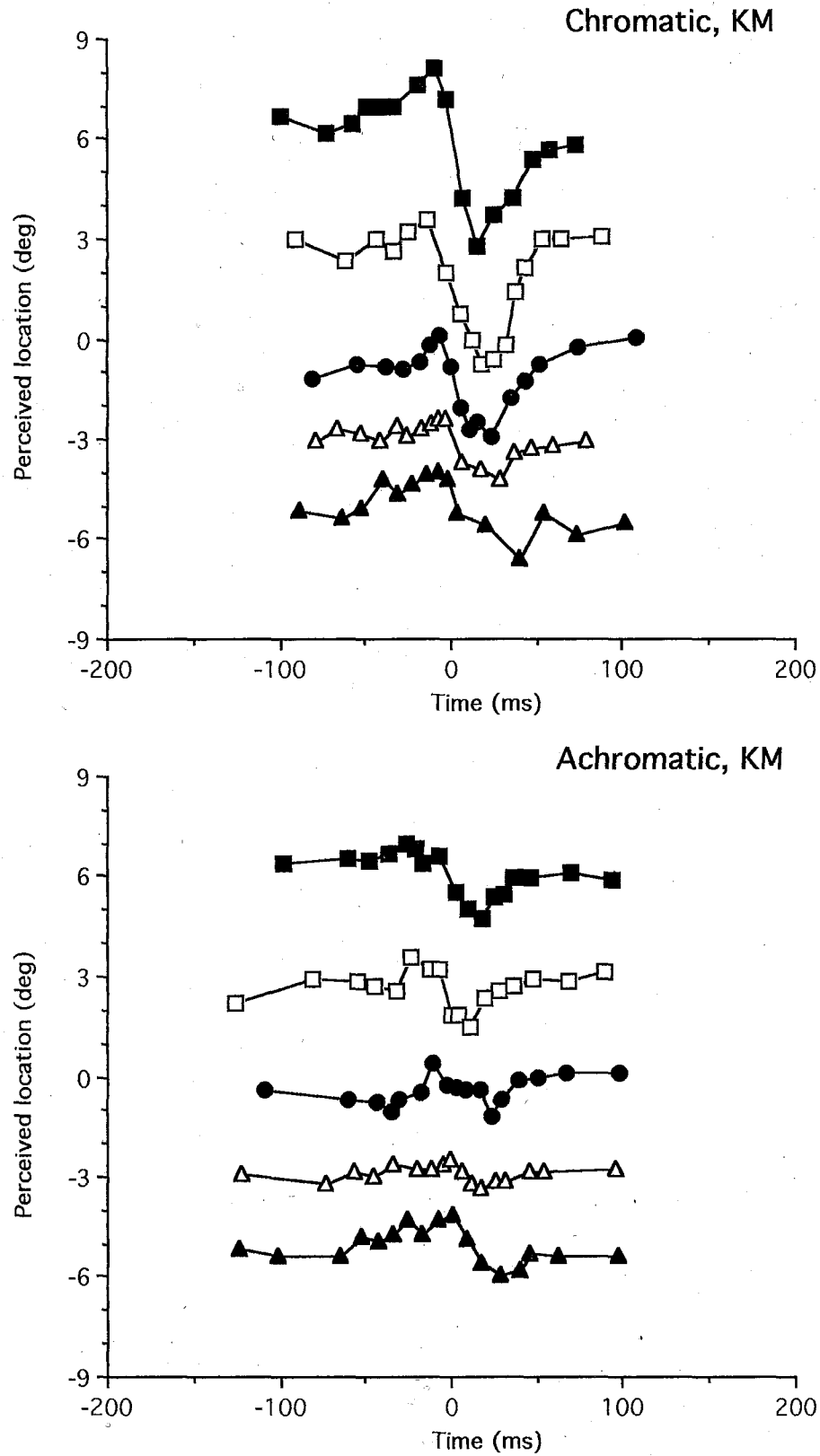


図4.5a. 刺激の知覚された位置。サッケードの大きさ6 deg, 刺激の呈示位置 ■: 6 deg, □: 3 deg, ●: 0 deg, △: -3 deg, ▲: -6 deg. 被験者KM.

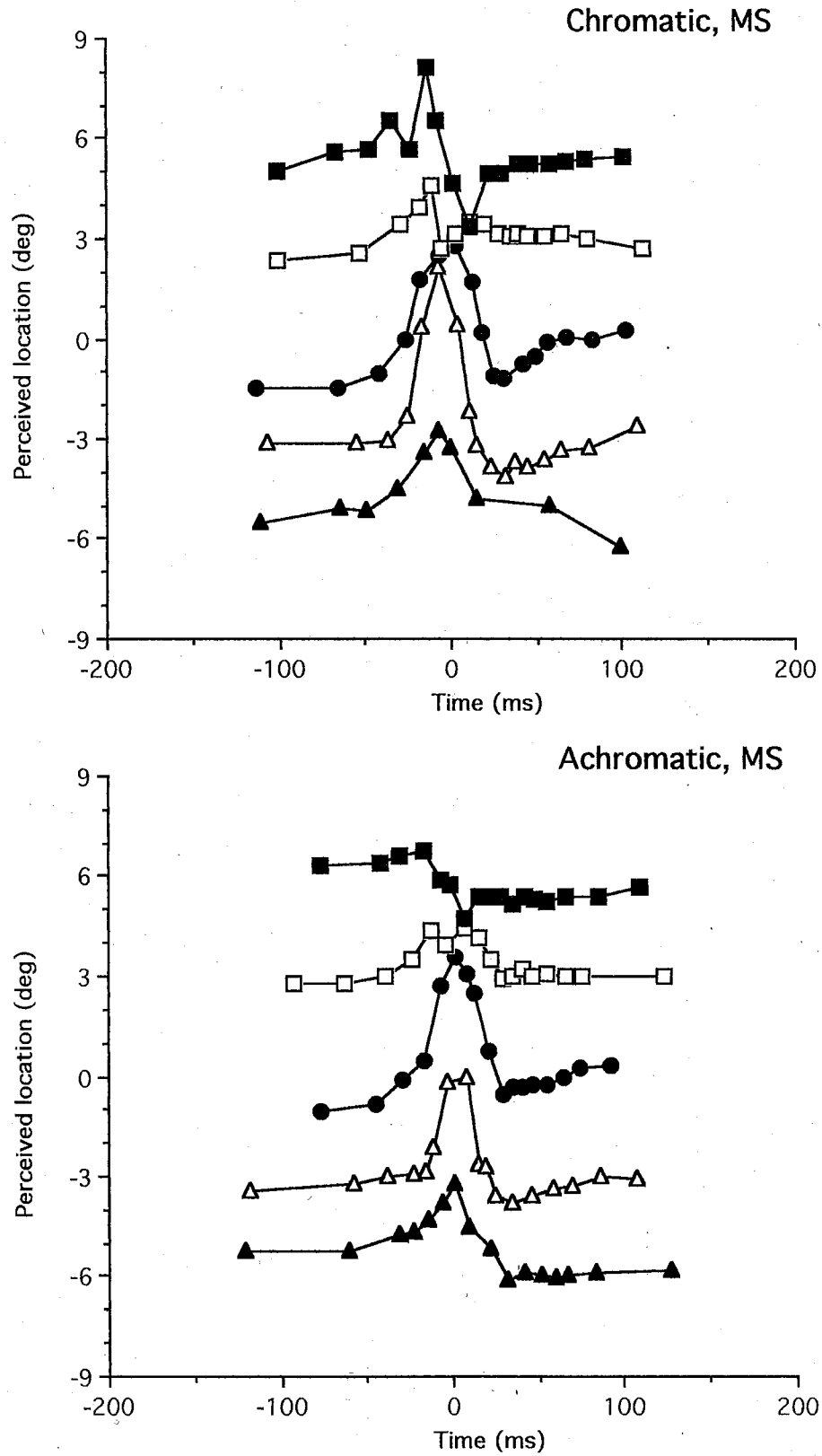


図4.5b. 刺激の知覚された位置. サッケードの大きさ6 deg, 刺激の呈示位置 ■: 6 deg, □: 3 deg, ●: 0 deg, △: -3 deg, ▲: -6 deg. 被験者MS.

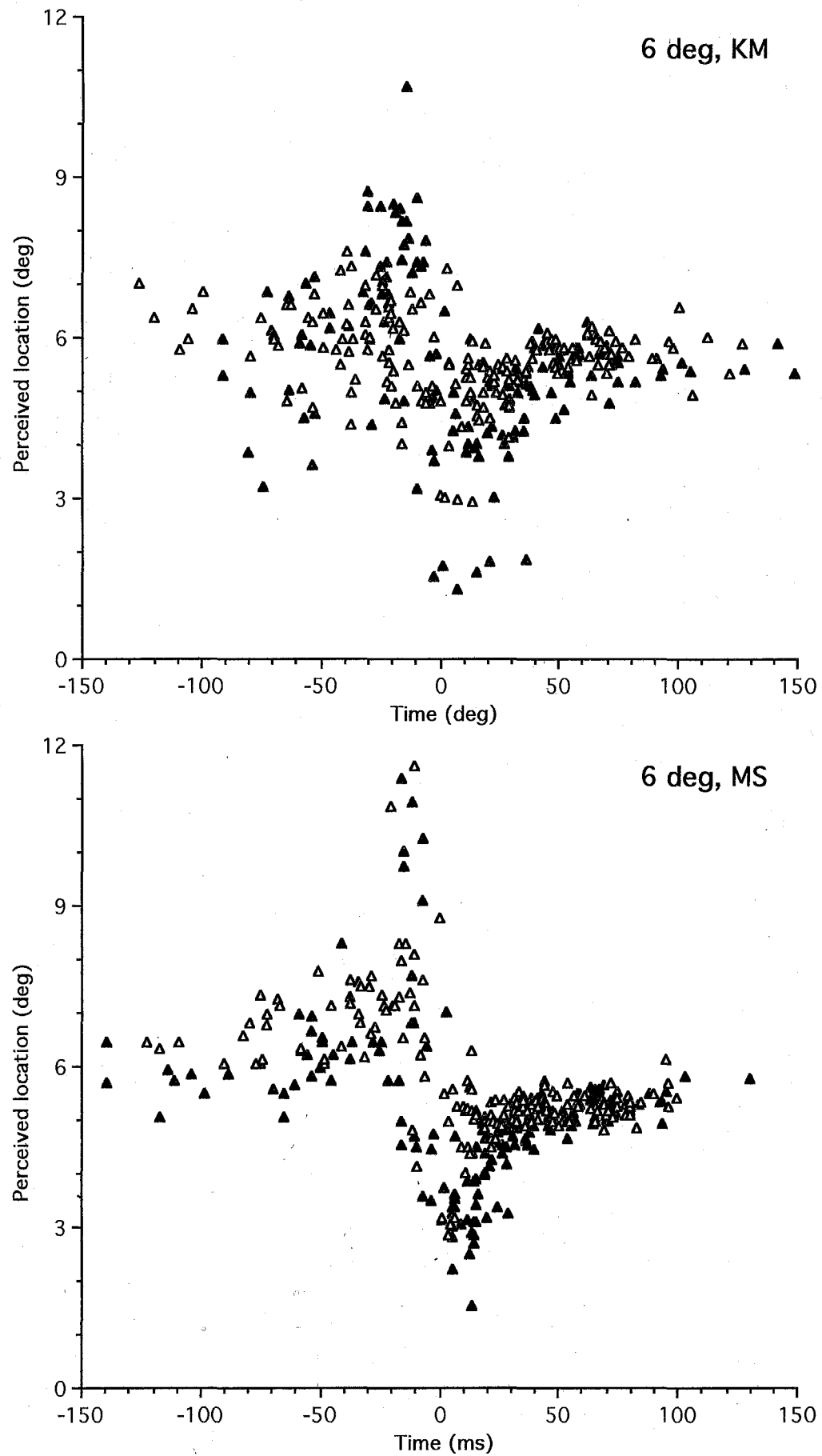


図4.6a. 刺激の知覚された位置. サッケードの始点-3 deg, 終点6 deg. 刺激呈示位置6 deg, 赤：色刺激, 白：輝度刺激. 固視点定常呈示.

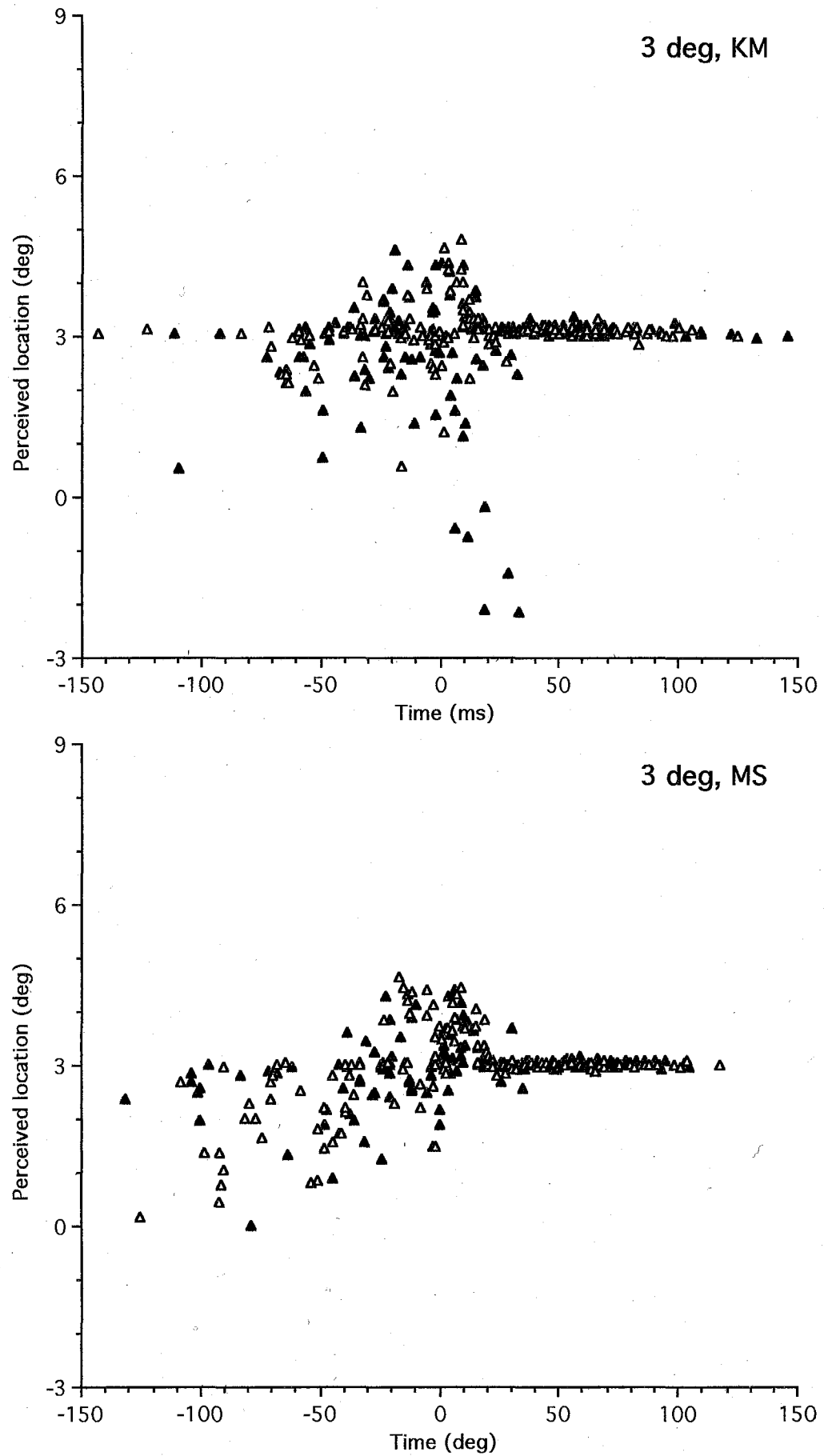


図4.6b. 刺激の知覚された位置. サッケードの始点-3 deg, 終点6 deg. 刺激呈示位置3 deg, 赤:色刺激, 白:輝度刺激. 固視点定常呈示.

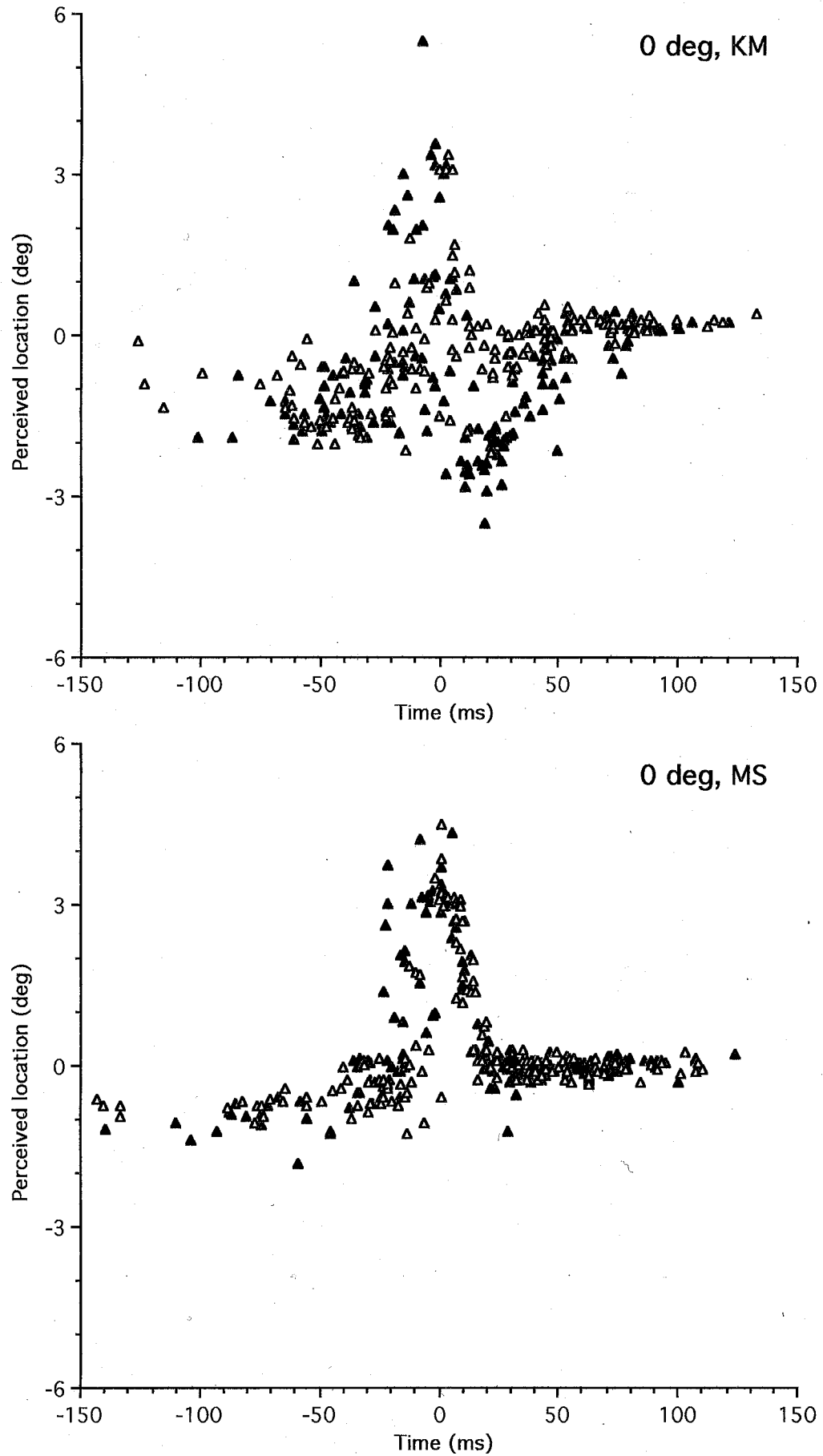


図4.6c. 刺激の知覚された位置. サッケードの始点-3 deg, 終点6 deg. 刺激呈示位置0 deg, 赤：色刺激, 白：輝度刺激. 固視点定常呈示.

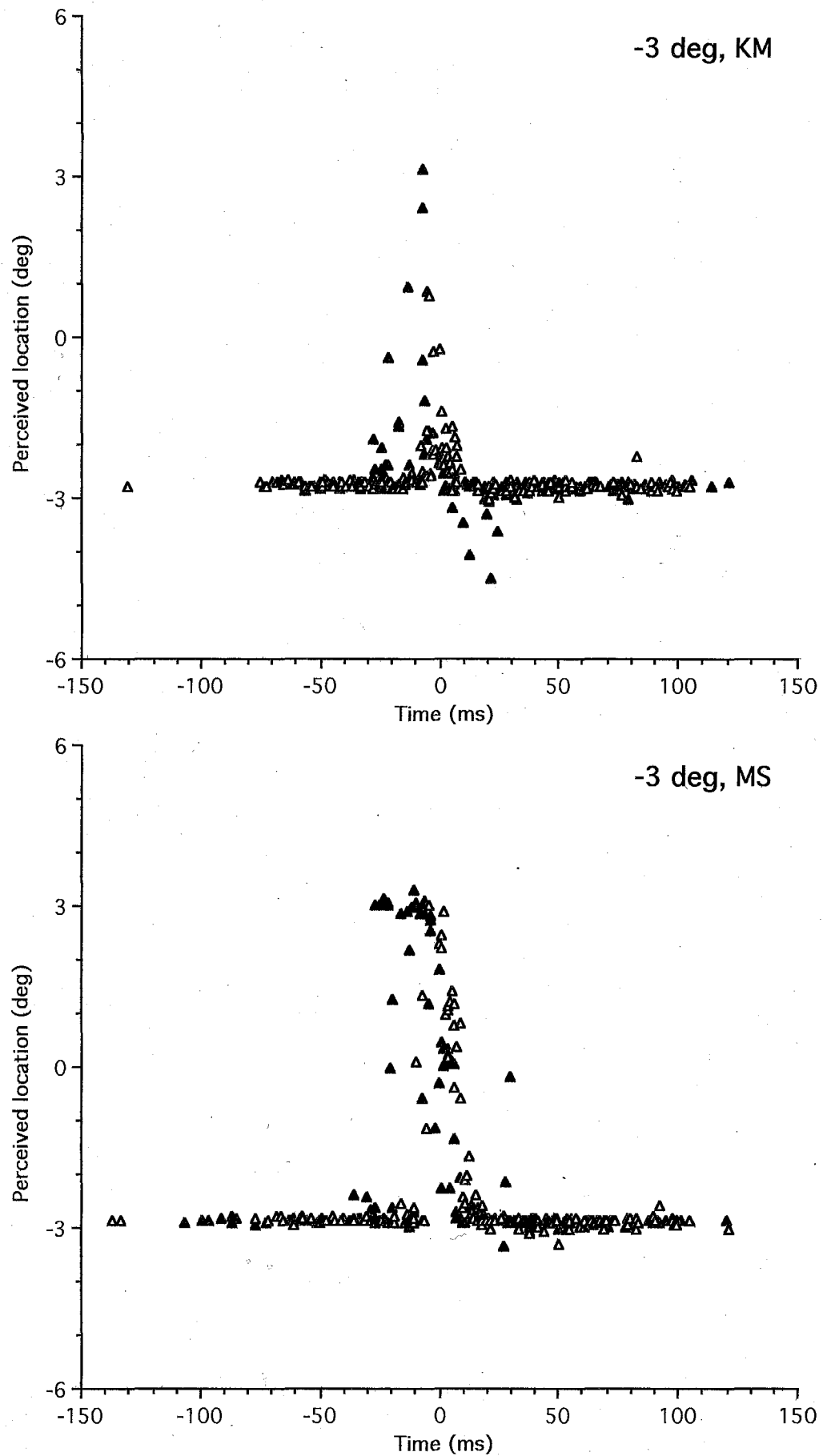


図4.6d. 刺激の知覚された位置. サッケードの始点-3 deg, 終点6 deg. 刺激呈示位置-3 deg, 赤：色刺激, 白：輝度刺激, 固視点定常呈示.

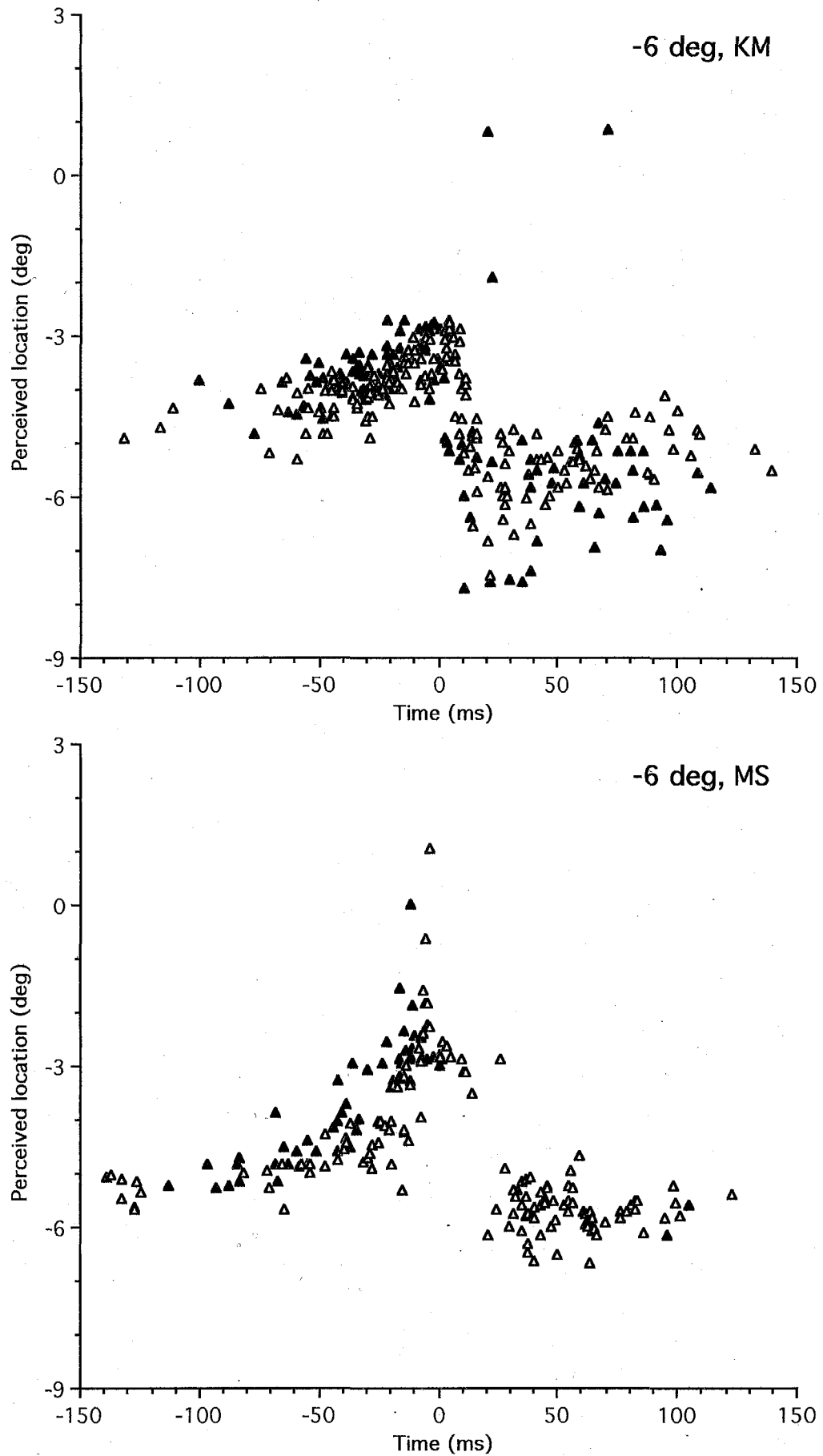


図4.6e. 刺激の知覚された位置. サッケードの始点-3 deg, 終点6 deg. 刺激呈示位置-6 deg, 赤：色刺激, 白：輝度刺激. 固視点定常呈示.

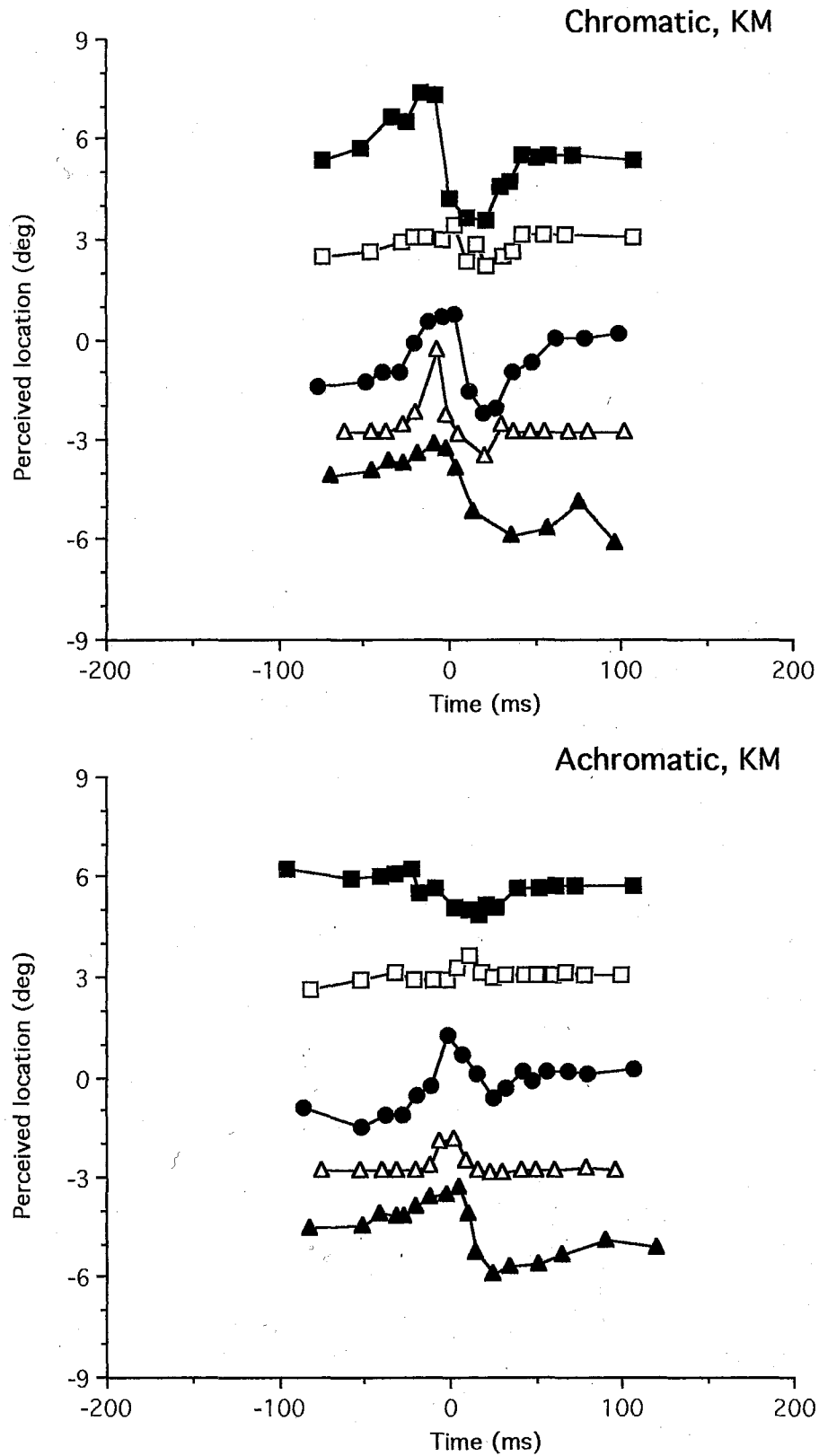


図4.7a. 刺激の知覚された位置. サッケードの大きさ6 deg, 刺激の呈示位置 ■: 6 deg, □: 3 deg, ●: 0 deg, △: -3 deg, ▲: -6 deg. 被験者KM. 固視点定常呈示.

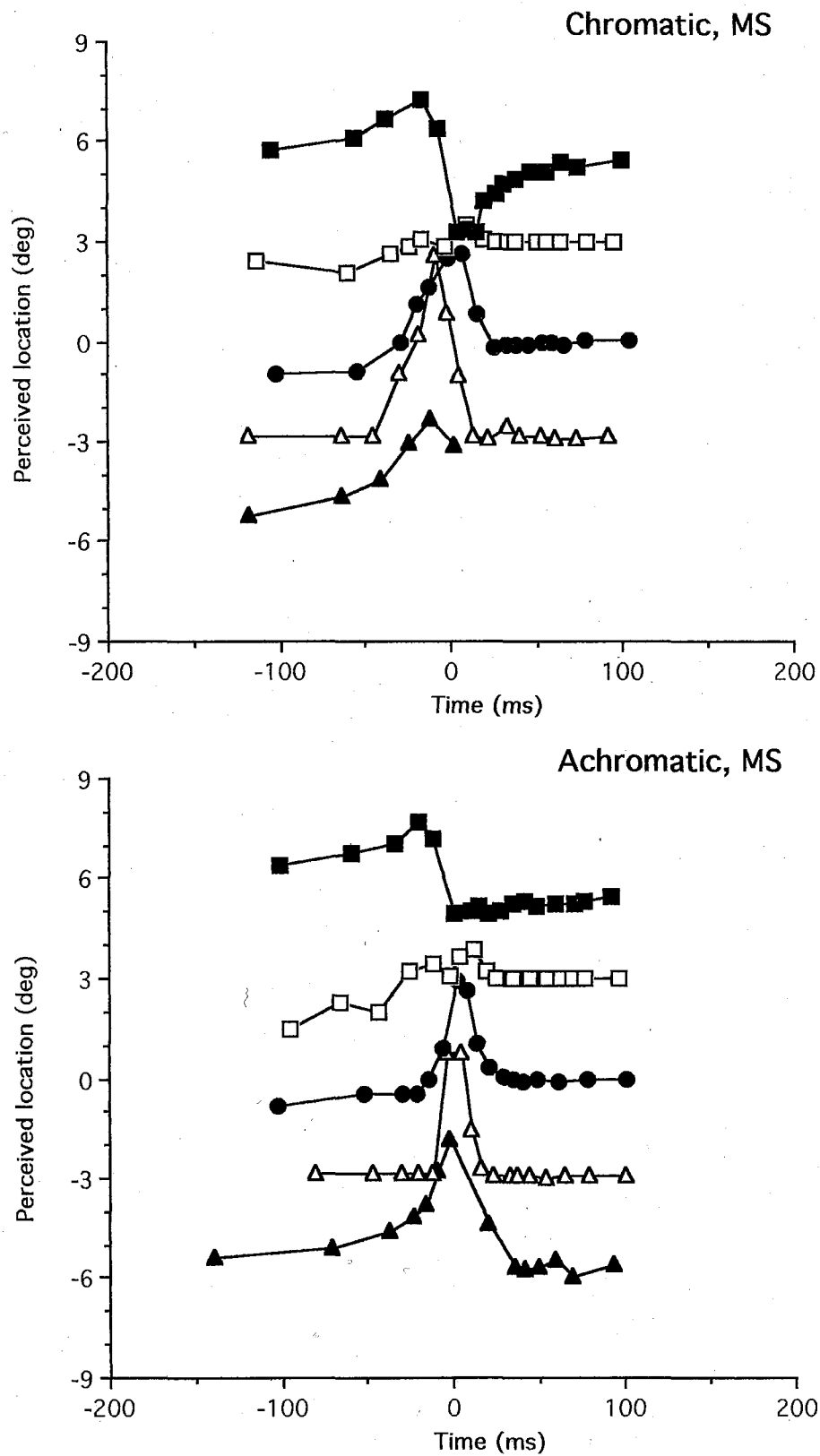


図4.7b. 刺激の知覚された位置. サッケードの大きさ6 deg, 刺激の呈示位置 ■: 6 deg, □: 3 deg, ●: 0 deg, △: -3 deg, ▲: -6 deg. 被験者MS. 固視点定常呈示.

4.3 まとめ

サックード時に短時間呈示される色刺激と輝度刺激の知覚される位置を測定した。色刺激も輝度刺激と同程度に安定して定位されることが明らかになった。これは、サックード抑制がサックード時の定位のずれから予測される見えの不安定を抑制するために働いているという仮説を否定する実験結果であった。

第5章 実験4：コントラストの変化が運動知覚に及ぼす効果

5.1 はじめに

サッケード時の分光感度曲線の形状の変化（実験1）はサッケード抑制が視覚系のM経路に選択的効果を持つことを示唆している。全視野一様の条件においても同様の効果があることから（実験1.3）、抑制は中枢性のものであると考えられる。サッケード時の見えの持続の増大（実験2）は、サッケード抑制がM経路に選択的であるという仮説を支持している。M経路に選択的であるサッケード抑制はどのような役割を果たしているのであろうか。サッケード時には眼球の動きに伴って網膜像が網膜上を移動する。しかし、われわれはこのとき視野の動きを知覚しない。サッケード時にはサッケード固有の視覚情報処理によってサッケード時の見かけの変化を外界の本当の変化から区別している。動きの知覚は、変位や時間の感覚から二次的に計算されるものではない。動きは基本的な感覚である（Nakayama, 1985）。生体にとって視野の中で動きのあるもの（外敵や餌など）を見付け出すことは生存上極めて重要である。様々な生物の視覚系は低次レベルに動き検出器と見なすことのできるメカニズムを備えている。サッケード時の見かけの動きに対してこの動き検出器が機能しないように動き検出器の主な入力であるM経路の信号に変調を加えることがサッケード抑制の役割であると考えることができる。

サッケードのような高速の網膜像の変化に対して、サッケード固有の視覚情報処理が行われなかった場合には、動きの知覚が生じるのであろうか。サッケードは高速の眼球運動であるからその網膜像の変化も高速である。視覚系の時間応答特性の制限によってこの動きがそもそも検出されないのであれば動きを抑制するためのサッケード固有の情報処理は必要ない。ここではまず初めにサッケード時に起きるような高速の網膜像の移動に対して動き知覚が生じるかどうかを調べる

ために新しいタイプのランダムドットキネマトグラムを開発し、観察した（このランダムドットキネマトグラムについては「5.2.2装置と刺激」で詳述する）。その結果サッケード時に生じるような高速の網膜像の変化が固視時に生じた場合（固視しているときに刺激が動いた場合）には鮮明に動きが知覚されることが明らかになった。サッケード時にはこの動きの知覚が生じないための特別な情報処理が行われているはずである。

サッケード抑制は動き知覚の抑制に役立つのであろうか。実験4.1では運動の知覚における色応答の寄与を明らかにする。サッケード抑制が動きの抑制のために働くと考ええる根拠はサッケード抑制が色に対して効果が小さいからである。色は動きの知覚にあまり寄与しないと考えられている。しかし、これまでに行われてきた研究は、刺激の速度がサッケード時に生じるような変化に比べてかなり低い場合に限られていた。高速の動きにおける色応答の寄与を調べる。実験4.2と4.3ではサッケード抑制を模擬したコントラストの変化によって動きの知覚がどのような影響を受けるかを明らかにする。サッケード時にはサッケード抑制によってあるレベルから上のレベルには抑制を受けた低いコントラストの情報が伝達されと考えられる。それによって動きの知覚が抑制されるのであれば固視時に運動刺激を観察する場合でも、サッケード抑制を模擬してコントラストを低下させることによって運動の知覚が抑制されることが予想される。

5.2 実験4.1 等輝度刺激の運動知覚

5.2.1 目的と原理

運動知覚にとって色情報は輝度情報に比べてあまり重要でないと考えられている。しかし、これまで行われてきた実験の条件はサッケード時に生じるような高速の運動に関してではなくそれよりもずっと低速のものであった。サッケードのような高速の動きの知覚において色情報は輝度情報のように重要であるのか、色

情報では動きは知覚されないのかを明らかにする。

低次運動メカニズムを刺激するために新型のランダムドットキネマトグラムを用いる。刺激については「5.2.2装置と刺激」で詳しく述べる。刺激は緑とグレーのドットからなる。この刺激をサッケード時の網膜像の変化を模擬して動かす。被験者は固視してこれを観察する。被験者は運動の方向を応答する。グレーのドットの輝度は一定である。緑のドットの輝度を変数とした。色差が動き知覚に寄与しないのであれば緑とグレーのドットの輝度差が等しいときに運動方向が知覚されなくなると考えられる。

5.2.2 装置と刺激

刺激呈示のために20インチのCRTカラーモニター（ソニー，GDM-2000TC）を用いた。コンピュータ（アップル，Macintosh Quadra 800）により制御した。被験者の応答をキーボードによりコンピュータに取り込んだ。

[モニターのキャリブレーション]

実験で用いたカラーモニターは赤，緑，青のフォスファ어의強度をそれぞれ256階調で独立に制御することができる。モニターに与える階調値 r, g, b と画面に呈示される刺激の三刺激値 X, Y, Z の関係式をいくつかの妥当な仮定の下で決定し，それに基づき刺激を呈示した。

X, Y, Z は各フォスファ어의三刺激値のベクトル和であるから，

$$\begin{pmatrix} X \\ Y \\ Z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} X_r \\ Y_r \\ Z_r \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} X_g \\ Y_g \\ Z_g \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} X_b \\ Y_b \\ Z_b \end{pmatrix}$$

$X = (x/y)L$, $Y = L$, $Z = (z/y)L$ であるから，この式を各フォスファ어의輝度 L と色度座標 x, y で表すと，

$$\begin{pmatrix} X \\ Y \\ Z \end{pmatrix} = \frac{L_r}{y_r} \begin{pmatrix} X_r \\ Y_r \\ Z_r \end{pmatrix} + \frac{L_g}{y_g} \begin{pmatrix} X_g \\ Y_g \\ Z_g \end{pmatrix} + \frac{L_b}{y_b} \begin{pmatrix} X_b \\ Y_b \\ Z_b \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} \frac{X_r}{y_r} & \frac{X_g}{y_g} & \frac{X_b}{y_b} \\ 1 & 1 & 1 \\ \frac{Z_r}{y_r} & \frac{Z_g}{y_g} & \frac{Z_b}{y_b} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} L_r \\ L_g \\ L_b \end{pmatrix}$$

ここで,

$$P = \begin{pmatrix} \frac{X_r}{y_r} & \frac{X_g}{y_g} & \frac{X_b}{y_b} \\ 1 & 1 & 1 \\ \frac{Z_r}{y_r} & \frac{Z_g}{y_g} & \frac{Z_b}{y_b} \end{pmatrix}$$

とおけば,

$$\begin{pmatrix} L_r \\ L_g \\ L_b \end{pmatrix} = P^{-1} \begin{pmatrix} X \\ Y \\ Z \end{pmatrix}$$

各フォスファ어의色度座標が輝度に依存しないと仮定すれば, P は一定である.

したがって, 各フォスファ어의輝度値だけを制御すれば任意の三刺激値を持つ刺激を呈示することができる. 分光放射輝度計(トプコン, SR1)により, 各フォスファ어의階調値と輝度の関係, および色度座標を測定した. それぞれのフォスファ어의輝度はその階調値のみに依存していると仮定し, 各フォスファ어ごとに階調値16刻みで輝度値を測定した. 赤, 緑, 青のフォスファ어의色度座標はそれぞれ $(0.625, 0.341)$, $(0.275, 0.606)$, $(0.151, 0.059)$ であった. 各フォスファ어의階調値と輝度の関係を次の式により近似した.

$$\ln\left(\frac{L_r}{L_{r\max}}\right) = 0.06377\left\{\ln\left(\frac{r}{r_{\max}}\right)\right\}^2 + 2.236\ln\left(\frac{r}{r_{\max}}\right) + 0.01211$$

$$\ln\left(\frac{L_g}{L_{g\max}}\right) = 0.1037\left\{\ln\left(\frac{g}{g_{\max}}\right)\right\}^2 + 2.232\ln\left(\frac{g}{g_{\max}}\right) + 0.01297$$

$$\ln\left(\frac{L_b}{L_{b\max}}\right) = 0.2429\left\{\ln\left(\frac{b}{b_{\max}}\right)\right\}^2 + 2.385\ln\left(\frac{b}{b_{\max}}\right) + 0.04773$$

ただし、 $L_{r\max}$, $L_{g\max}$, $L_{b\max}$ は各フォスファ어의輝度の最大値である。それぞれ 24.9 cd/m^2 , 61.5 cd/m^2 , 6.58 cd/m^2 であった。 $r_{\max}$, $g_{\max}$, $b_{\max}$ は階調値の最大値すなわち255である。

[ランダムドットキネマトグラム]

図5.1に本実験で用いたランダムドットキネマトグラムを示す。刺激全体の大きさは縦45 deg, 横58 degである。視距離は32 cmである。刺激は68行91列のドットからなる。1個のドットは縦0.7 deg, 横0.7 degの正方形である。半分のドットはグレーである。輝度は 14.9 cd/m^2 である。CIE1931xy色度座標は(0.314, 0.324)である。残りの半分のドットは緑である。色度座標は(0.275, 0.604)である。これはCRTの緑のフォスファ어의色度座標である。輝度を変数とした。グレーのドットと等輝度となる前後で緑のフォスファ어의階調値を1刻みで変化させた。ランダムドットはコンピュータの発生する疑似乱数により各試行のたびに新しく書き換えた。このランダムドットを右か左に移動させる。図5.1は左に動かした例である。2フレーム33.3 msかけてドット9個分6.3 deg動かす。これは右向きに6.3 degのサッケードが起こったときの網膜像の変化をシミュレートしたものである。途中の2フレームでは隣り合う4個分のドットの平均を呈示する。実際のサッケードの時には物理的には流れた像が網膜上に存在するわけではない。鮮明な像が高速で移動するのみである。しかし、視覚系の時間分解能が60 Hz以下であるならば視覚系にとっての入力はこのような流れ像と等価である。

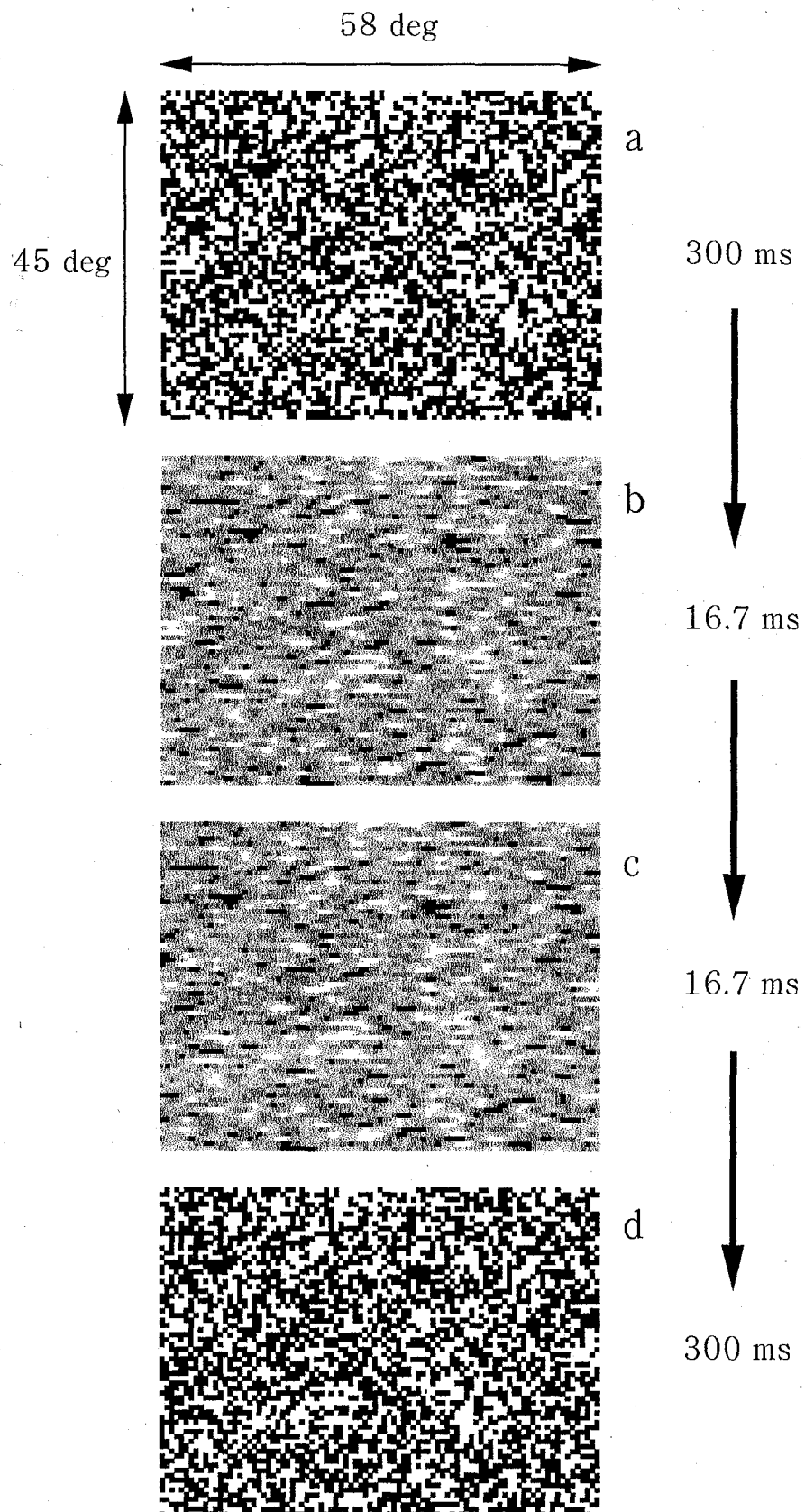


図5.1. 本実験で用いたランダムドット
キネマトグラム.

と考えられる。

[初期画面と固視点]

各試行の初めには画面全体にグレーの一樣な刺激が呈示される。輝度と色度はグレーのドットと同じである。固視点は画面の中央1 deg上方に呈示される。固視点は縦0.2 deg, 横0.2 degの正方形である。輝度は16.9 cd/m²である。

5.2.3 手続きと被験者

被験者は顎台により頭部を固定する。コンピュータはブザーにより試行の開始を促す。CRTには画面全体に一樣なグレーが呈示される。被験者はスクリーンの中央やや上方にある固視点を固視する。被験者が手元にあるキーボードのキーを押すことによって試行は開始する。0.5 s後に図5.1のaのようなランダムドットが300 ms間呈示され、引き続きb, cのような刺激が1フレーム16.7 msの間呈示される。最後にdのような刺激が300 ms間呈示され、グレーの画面に戻る。さらに0.5 s後にモニター上に被験者の応答の選択肢が呈示される。被験者はキーボードを操作することにより、「右向き」、「左向き」、「失敗」の中から一つを選ぶ。ランダムドットの動きが右向きに知覚されたときには「右向き」を、左向きに知覚されたときには「左向き」を選ぶ。どちらとも言えない場合でもどちらかを選ぶ。まばたきやよそ見などで刺激そのものを見なかったときには「失敗」を選ぶ。ただし、実際には「失敗」が選ばれることはほとんどなかった。以上が一回の試行の手順である。

緑のドットの輝度を変え、ランダムな順序で呈示し、180回試行を行い、1セッションとした。

[被験者]

被験者は3名である。KK (23歳) とMS (28歳) は男性である。KS (23歳) は女性である。MSは視力を矯正している。MSは著者である。

5.2.4 結果と考察

3名の被験者でそれぞれ4セッションずつ実験を行った。実験結果を図5.2に示す。横軸は緑のドットの輝度のグレーのドットの輝度 (14.9 cd/m^2 で一定である) に対する比を表している。1.0は測色的な等輝度である。縦軸は被験者の応答の正答の割合である。シンボルの違いは被験者の違いである。□はKK, ▲はKS, ■はMSの結果を表す。

輝度の比が1になる付近で正答率の低下が見られる。これは緑とグレーのドットの輝度の差が小さいときには運動方向の知覚があいまいになることを表している。正答率のチャンスレベルは50%である。KKとKSはこの水準まで正答率が低下している。MSでは等輝度の付近で正答率の低下は見られるが、他の被験者に比べて低下は顕著ではない。

正答率が最も低くなる緑のドットの輝度が被験者により異なっている。MSでは緑とグレーの輝度の比がほぼ1.0のあたりで正答率が最低になっている。他の被験者では緑の輝度が5%程度高いときに正答率が最低となっている。

3名の被験者の刺激の見えに関する内観報告は以下のようなものである。輝度の差が大きいときには刺激全体が同じ方向に動いて見える。その動きの印象は鮮明で、したがって、運動方向を応答するという課題は極めて容易である。輝度差が小さくなったときの見えは被験者によって若干表現が異なる。被験者KKとMSは、それぞれのドットがばらばらの方向に動くのを知覚した。KSはドットの動く大きさが小さく感じた。ドットがばらばらの方向に動くという見えも経験した。いずれにしても、このような見えに基づいて運動方向を右か左かで答えるのは容易ではなかった。

MSは他の被験者に比べて等輝度における正答率の低下が小さい。他の被験者では正答率はチャンスレベルであるが、MSだけは75%以上の正答率を保っている。被験者に与えたインストラクションは「知覚された動きの向きを右か左かで答えてください」というものである。運動方向がドットごとにばらばらに知覚さ

れたときの応答については特に指示をしなかった。KKとKSは刺激全体を見て右に動いたドットの方が多い場合には右、左に動いたドットの方が多い場合には左と答えた。MSは刺激の中に特徴的なパターンが見られた場合にはその移動の向きを答えた。刺激はランダムな配列のドットパターンであるが部分的には緑やグレーの固まりが存在し得る。その移動方向を答えると正答することができる。MS以外の被験者は呈示刺激に対してナイーブであるため、そのような方策は取らなかった。MSの正答率が高いのはそのためでもあるだろう。

そこで、そのような手がかりが使えない条件でさらに実験を行った。最初に呈示されるランダムドットの呈示時間を短くした。呈示時間がある程度長い場合には初めにドットが呈示されしばらくたった後でそれが動きだすように知覚される。特徴的なパターンを見つけてしまった場合にはそれを無視することはできない。呈示時間が短い場合には初めに現れるときに動きながら現れるように見える。これでは変位を手がかりにすることはできない。実験の結果を図5.3に示す。シンボルの違いは最初に呈示されるランダムドットの呈示時間の違いを表している。■は300 msである。図5.2のリプロットである。▲は50 msである。□は16.7 msである。呈示時間を短くすることにより正答率が大きく低下するようになった。変位の検出を応答に使うことができないためであると考えられる。正答率が100%になるための輝度の比がどの条件でも被験者でもあまり違いが見られないことは注目に値する。5から10%程度の輝度の差があるときには動きが鮮明に知覚されることが考えられる。輝度の差がそれよりも小さいときには全体が同じ方向に動いて知覚されなくなる。被験者の正答率の違いはそのような見えの時の応答の判断基準の違いによって生じると考えられる。

サッケードの時に網膜上で生じるような高速の動きに対しても、刺激に5から10%程度の小さな輝度差があれば刺激全体が同一の方向に動いて知覚されることが明らかになった。輝度差が不十分なときには緑とグレーのようなはっきりした色差があったとしても刺激全体の鮮明な動きは知覚されない。

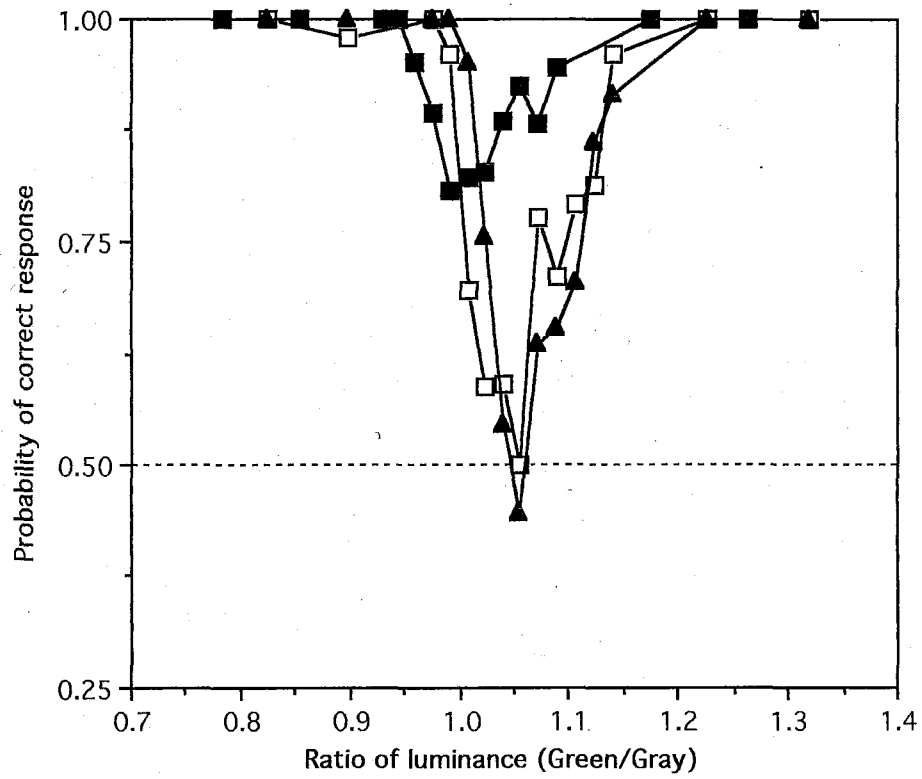


図5.2. 運動方向の正答率. □ : KK, ▲ : KS, ■ : MS.

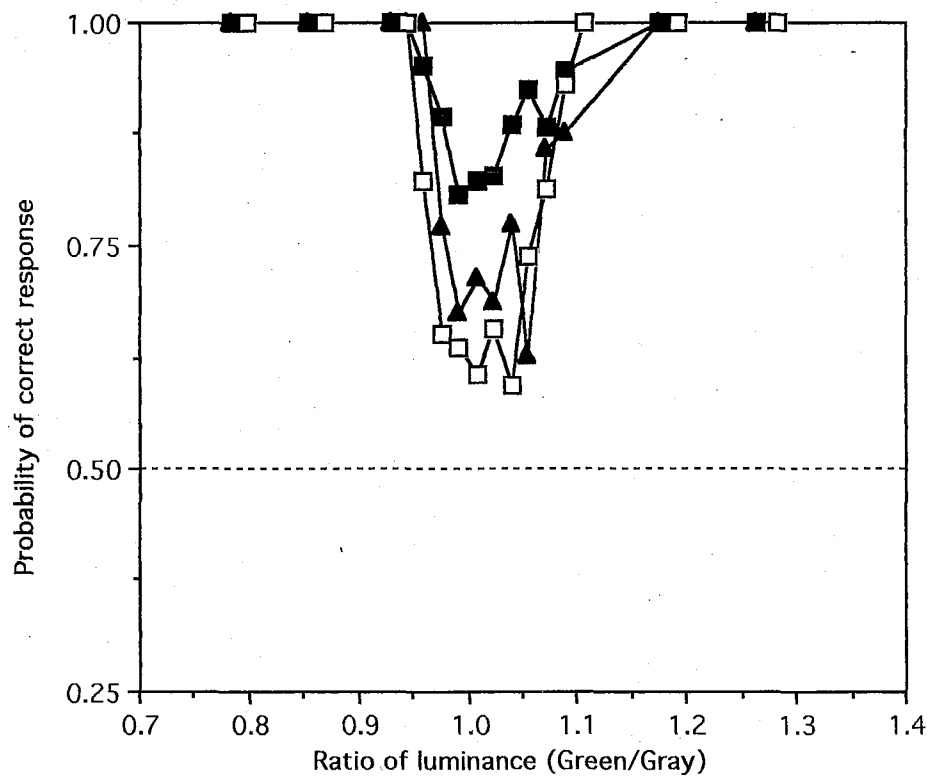


図5.3. 運動方向の正答率. 被験者MS.
最初のランダムドットの呈示時間を変えた.
■ : 300 ms, ▲ : 50 ms, □ : 16.7 ms.

5.3 実験4.2 コントラストの変化が運動方向の知覚に与える影響

5.3.1 目的と原理

サッケードの時にはサッケード抑制が働くのでサッケード抑制が働くレベルよりも高いレベルには抑制された情報しか伝達されない。この抑制にはどのような効果があるのだろうか。一つには運動知覚の抑制が考えられる。運動知覚の中核への主な入力はM経路が担っている。この経路を抑制することは運動の抑制に役に立つと考えられる。ここでは、固視時に運動刺激を観察し、サッケード抑制を模擬した輝度の変化を与えたときに運動の知覚がどのように変化するかを明らかにする。

実験4.1と同じようにランダムドットキネマトグラムを用いる。ランダムドットパターンを用いることにより低次の運動メカニズムを刺激することができると考えられる。移動中のドットのコントラストをサッケード抑制を模擬して低下させる。被験者は運動の方向を応答する。運動知覚が抑制されることにより運動方向の正答率が低下すると考えられる。

5.3.2 装置と刺激

実験4.1と同じようにコンピュータによってCRTディスプレイ上にランダムドットキネマトグラムを呈示し、刺激とした。ここでは白と黒のドットパターンを用いた。ドットの大きさや呈示時間は実験4.1と同じである。白のドットの輝度は 30.0 cd/m^2 である。CIE1931 xy 色度座標は(0.314, 0.324)である。固視点の輝度は 17.2 cd/m^2 である。色度座標は(0.313, 0.324)である。

移動時にランダムドットのコントラストを低下させた。図5.4にコントラストを低下させたランダムドットを示す。aはコントラストを低下させない場合である。b, c, dはコントラストを低下させた例である。aに対するコントラストの比の対数値を相対対数コントラストと呼ぶ。b, c, dはそれぞれ相対対数コントラ

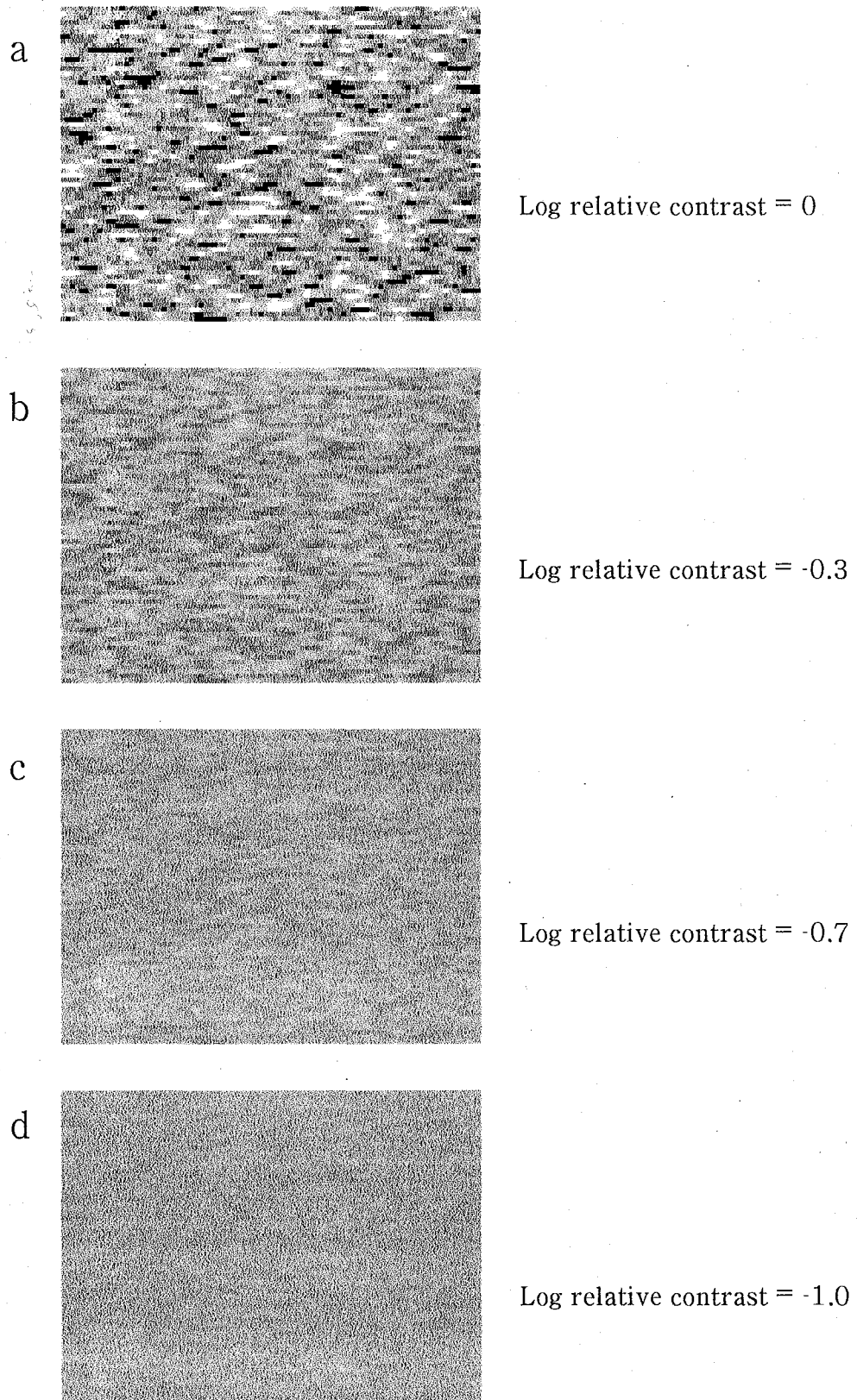


図5.4. ランダムドットのコントラストを移動時に低下させた.

スト-0.3, -0.7, -1.0である。サッケード抑制の効果の大きさを感度値の比の対数値で示すことが多いのでこのような変数を用いる。

5.3.3 手続きと被験者

被験者は顎台により頭部を固定する。コンピュータはブザーにより試行の開始を促す。CRTには画面全体に一様なグレーが呈示される。被験者はスクリーンの中央やや上方にある固視点を固視する。被験者が手元にあるキーボードのキーを押すことにより試行は開始する。キーが押されてから0.5 s後にランダムドットが300 ms間呈示される。引き続き流れ像を模擬したランダムドットが1フレーム16.7 msずつ2フレーム呈示される。最後に静止したランダムドットが300 ms呈示される。このとき、移動中の2フレームと静止した最初の1フレームのコントラストを低下させた。サッケード抑制の効果はサッケードが終了した後まで続くのでこのようにした。ランダムドットが消えてから0.5 s後に被験者の応答の選択肢が呈示される。被験者はキーボードを操作することにより「右向き」、「左向き」、「失敗」の中から一つを選ぶ。ランダムドットの動きが右向きに知覚されたときには「右向き」を、左向きに知覚されたときには「左向き」を選ぶ。どちらとも言えない場合でも必ずどちらかを選ぶ。まばたきやよそ見などによって刺激そのものを見なかったときには「失敗」を選ぶ。以上が1回の試行の手順である。

移動時のコントラストを変え、ランダムな順序で呈示し、180回試行を行い、1セッションとした。

[被験者]

実験4.1と同じ3名である。

5.3.4 結果と考察

3名の被験者でそれぞれ4セッションずつ実験を行った。実験結果を図5.5に

示す。横軸は相対対数コントラストである。縦軸は運動方向の正答率である。1番左の点は移動時のコントラストを0にした（3フレームの間一様なグレーを呈示した）ときのデータである。シンボルの違いは被験者の違いである。□はKK, ▲はKS, ■はMSの結果を表している。

コントラストを低下させないときの正答率は1である。コントラストの低下が0.5 logを越えたあたりから正答率が低下し始める。プラトーに達するまで単調に低下する。

コントラストの低下に伴い運動の方向の正答率が低下することが明らかになった。サッケード抑制によって運動が抑制されるという仮説を支持する結果である。

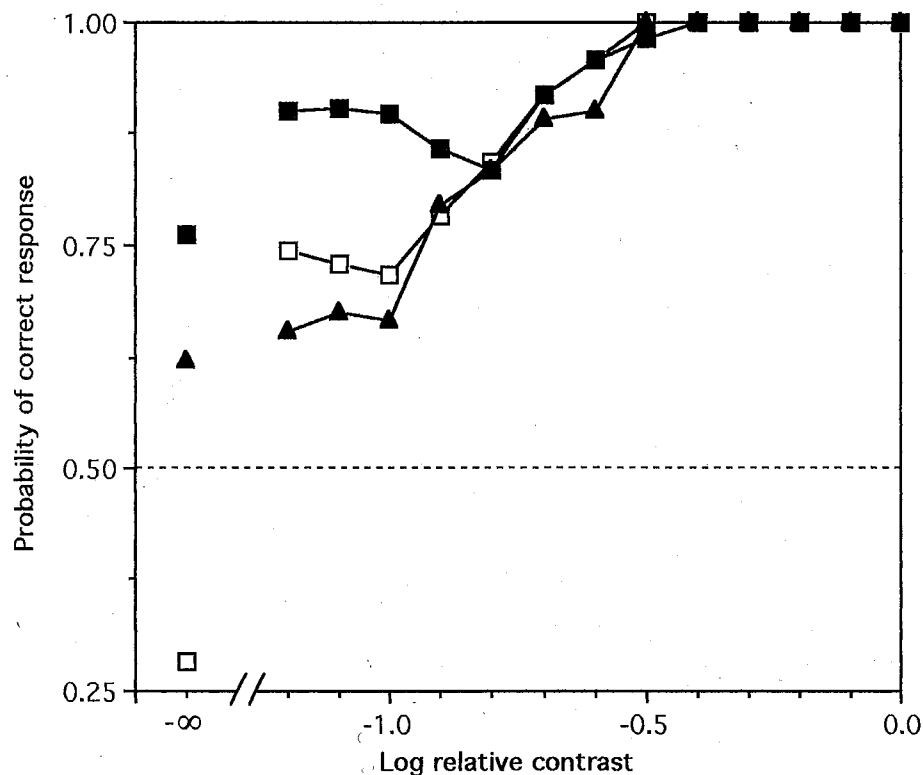


図5.5. 運動方向の正答率。□：KK, ▲：KS, ■：MS.

しかし、運動方向の正答率の低下は大きくない。サッケード抑制による感度の低下は0.5から1log程度である。相対対数コントラストが-0.5 logのときの正答率はほぼ1である。このデータを見る限りにおいては0.5 log程度のサッケード抑制はあまり意味がないと考えることも可能である。しかし、データに顕れない被験者の内観を考慮すると見方が変わってくる。コントラストの低下がないときの動きの印象は極めて鮮明であり、運動方向の知覚は明確である。コントラストを低下させると動きの印象が弱くなる。運動方向の応答も難しくなってくる。相対対数コントラストが-0.5 logのあたりでは運動方向の正答率は高い値を維持しているが、運動の印象はかなり弱くなっている。運動方向を応答するという課題もコントラストを低下させない場合に比べると難しくなっている。課題が容易であるために全体的に高い正答率を示しているが、それゆえにわずかな正答率の低下が大きな意味を持つと考えることも可能である。

5.4 実験4.3 運動の印象を直接比較する

5.4.1 目的と原理

実験4.2によって、サッケード抑制を模擬したコントラストの変化によって刺激の運動方向の正答率が低下することが明らかになった。コントラストの低下によって動き知覚が抑制されることを示している。しかし、コントラストの低下が小さいときには正答率の低下は見られなかった。被験者の内観報告によれば正答率の低下が見られないような小さなコントラスト低下の条件においてもコントラストを低下させない場合に比べて動きの印象が弱くなっていることもわかった。運動の方向の正答率を測定するというやり方ではコントラストの低下が小さいときの動き知覚の変化を表現することができなかった。ここでは運動の印象そのものを判断するという方法によって、コントラストの小さい変化によって動きの知覚が影響されるということを示す。

被験者に運動刺激を二つ継時的に呈示する。一つはコントラストを低下させない刺激であり、一つはコントラストを低下させた刺激である。呈示の順序はランダムに行う。被験者はどちらの動きが鮮明に知覚されたかを選ぶ。コントラストの低下により動きの印象が影響されないのであれば二つの刺激は同じ確率で選ばれるはずである。

5.4.2 装置と刺激

実験4.1および4.2で用いたコンピュータとCRTによって刺激を呈示した。実験4.1と同じように白と黒のランダムドットによるキネマトグラムを用いた。刺激の大きさや輝度および呈示時間は実験4.2と同じである。ただし、ここでは刺激を二つ継時的に呈示した。一つはコントラストを低下させない刺激である。もう一つは低下させた刺激である。

5.4.3 手続きと被験者

被験者は顎台により頭部を固定する。コンピュータはブザーにより試行の開始を促す。CRTには画面全体に一樣なグレーが呈示されている。被験者はスクリーンの中央やや上方にある固視点を固視する。被験者が手元にあるキーボードのキーを押すことにより試行は開始する。キーが押されてから0.5 s後にランダムドットが300 ms間呈示される。引き続き流れ像を模擬したランダムドットが1フレームずつ2フレーム呈示される。次に静止したランダムドットが300 ms間呈示され、グレーの画面に戻る。もう一度ブザーが鳴るので被験者はキーを押す。同じようにランダムドットキネマトグラムが呈示され、グレーの画面に戻る。どちらかのキネマトグラムはサッケード抑制を模擬してコントラストを低下させてある。実験4.2と同じように移動中の2フレームと静止した最初の1フレームのコントラストを低下させた。ランダムドットが消えてから0.5 s後に被験者の応答の選択肢が呈示される。被験者はキーボードを操作することにより「1」、「2」、

「失敗」の中から一つを選ぶ。先のキネマトグラムの運動印象が鮮明であったときには「1」を、後のキネマトグラムの運動印象が鮮明であったときには「2」を選ぶ。まばたきやよそ見などによって刺激そのものを見なかったときには「失敗」を選ぶ。以上が1回の試行の手順である。

コントラストの低下の大きさを変数とした。40回試行を行い1セッションとした。

[被験者]

実験4.1, 実験4.2と同じ3名の被験者である。

5.4.4 結果と考察

3名の被験者でそれぞれ4セッションずつ実験を行った。実験結果を図5.6に示す。横軸は相対対数コントラストである。縦軸は被験者の応答によってコントラストを低下させていない方の刺激が選ばれる割合である。シンボルの違いは被験者の違いである。□はKK, ▲はKS, ■はMSの結果を表している。

応答のチャンスレベルは0.5である。コントラストの変化によって刺激の運動の知覚に影響がなければデータ点は0.5に並ぶはずである。応答の確率がチャンスレベルよりも高いということはコントラストの低下によって動きの知覚が鮮明でなくなるということを表している。コントラストの低下が小さくなると（相対対数コントラストが大きくなると）、応答の確率が0.5に近づいてくる。コントラストの低下が小さければ運動知覚に及ぼす効果も小さくなるのでコントラストを低下させた刺激とさせない刺激の差が小さくなるためであると考えられる。

被験者KKは他の被験者に比べ全体的に低い応答確率を示している。相対対数コントラスト-0.1の条件では応答はチャンスレベルにいたるまで低下している。KKのその他の条件や他の被験者のすべての条件では応答の確率はチャンスレベルよりも高い値を示している。これは、0.2から0.5 log程度のコントラストの低下によって刺激の動きの知覚が抑制される効果があるということを示している。

0.2から0.5 log程度の小さなコントラストの低下によって刺激の動きの知覚が抑制されることが明らかになった。サッケード抑制の効果が0.5 log程度であったとしても、サッケード抑制が刺激の動きの知覚を抑制し、視野の安定に寄与している可能性を示した。

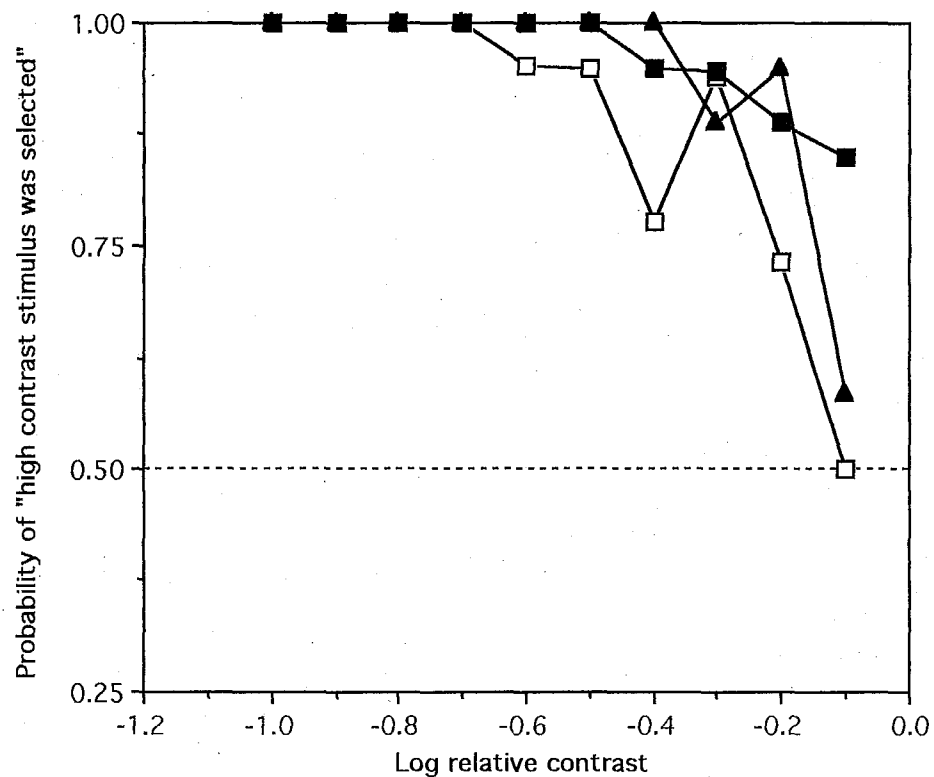


図5.6. 運動の印象の直接比較. 高コントラストの刺激の運動がより鮮明に知覚された割合.

□ : KK, ▲ : KS, ■ : MS.

5.5 まとめ

新しいタイプのランダムドットキネマトグラムを開発し観察することにより、サッケード時に網膜上で生じるような変化を固視時に観察した場合には鮮明な動きが知覚されることが明らかになった。サッケード時には動きが知覚されないための処理が行われていると考えられる。

実験4.1の結果から、動きの知覚には色差でなく輝度の差が重要であることが明らかになった。

[今後の課題]

サッケード抑制を模擬したコントラストの変化により動き知覚が抑制されるという研究結果はサッケード抑制が動き知覚を抑制し、視野の安定に寄与するという仮説を支持するものであった。この仮説が正しいならば、サッケード抑制がない場合にはサッケード時に視野の動揺を知覚するはずである。次の課題としてさらにサッケード時にサッケード抑制が働かない場合のシミュレーションを試みる必要がある。サッケード抑制が働かない場合を模擬してサッケード時にコントラストを上昇させたときに視野の動きが知覚された場合には仮説を支持する証拠であると見なすことができる。

第6章 総合的考察

6.1 サッケード時の感度低下の色・輝度応答への効果

実験1.1により、サッケード時の感度低下の効果が刺激の波長に依存することが明らかになった。これは、Richards (1969) が示しているデータとよく一致する。サッケードによる感度低下の関数は、彩度の関数 (Uchikawa et al., 1982) と負の相関がある。色みの強い刺激に対してはサッケードによる感度低下の効果が小さいことを示している。Burr et al. (1994) は色のグレーティングと輝度のグレーティングを用いてサッケード時の抑制効果を空間周波数の関数として測定した。輝度のグレーティングを用いた場合に比べて色の刺激に対してはサッケードによる感度低下の効果が小さいことを報告している。サッケード時の感度低下が色刺激に対して効果が小さいことはもはや疑う余地はないと思われる。

6.2 感度低下のメカニズムと抑制効果の働くレベル

本論文ではさらにサッケード時と固視時の分光感度関数の形状を詳しく分析した。また、閾値を錐体コントラスト平面上にプロットし分析した。その結果、サッケード時の感度低下の効果が反対色メカニズムよりも非反対色メカニズムに対して強く働くと考えることにより、感度の低下とその波長依存性がうまく説明できることが明らかになった。サッケード時にはM経路がより強く抑制されていると考えられる。実験2で明らかになったサッケード時の刺激の見える時間的な変化はこの仮説を支持している。全視野一様の条件で分光感度関数を測定した結果においても同様の傾向が現れたことから、抑制効果が網膜性の効果ではないことが明らかになった。眼球運動に由来する抑制効果すなわちサッケード抑制が存在し、M経路に対して強い効果を持つと考えられる。

抑制効果の強さがM経路とP経路で異なると考えられること、抑制効果の時間

経過において左右の目で差が見られる場合があることは、左右の目からの情報およびP経路とM経路からの情報がよく分離している視覚系の低次レベルにおいて抑制効果が働いていることを示唆している。網膜神経節細胞から第一次視覚野までがサッケード抑制の働くレベルの候補として考えられる。眼球駆動系からの修飾を受ける外側膝状体が最も可能性が高いと考えられる。Burr et al. (1994) はマスキング効果を用いた実験の結果からサッケード抑制のレベルはマスキング効果が起こるレベルよりも前であるとしている。サッケード抑制の働く部位として外側膝状体の大細胞層の可能性を指摘し、本研究の結果を支持している。

6.3 抑制効果の大きさ

抑制効果を定量化するとき、サッケード時と固視時の刺激検出の閾値強度を測定し、その大きさの比をもって抑制効果の大きさとすることが多い。サッケード時の抑制効果の大きさを洗練された実験手法を用いて定量的に測定したのはVolkman (1962) が最初である。サッケード時に0.5 logの閾値上昇があることを報告している。固視時の閾値の3倍程度の強度があれば、サッケード時にも刺激が検出されることを意味している。Volkmanは、日常的な視環境を考慮した場合0.5 logの効果は小さすぎるので、この抑制効果だけではわれわれが経験するような鮮明な視空間の認識、流れ像の抑制はできないとしている。Volkmanの研究結果は、サッケード時には視覚経路が完全に閉ざされるのではないかという単純な見方に対する反証であると考えることができる。本研究により示されたM経路に選択的であると考えられるサッケード抑制の効果も0.5から1 log程度の大きさに過ぎない。この程度の感度低下によってサッケード時の視覚情報処理のすべてが説明できるわけではないのは当然である。しかし、この抑制効果は以下に述べる理由により重要な意味を持つと考えられる。

6.4 CampbellとWurtzの研究(1978)の問題点

全視野一様の条件下において刺激を呈示してもサッケードのときには刺激検出の閾値が0.5から1 log程度上昇する(Riggs et al., 1974; Riggs and Manning, 1982; Riggs et al., 1982)。マスキング効果では説明できない抑制効果が存在し、中枢性の抑制効果の可能性が示されているにもかかわらず、この効果がしばしば軽視されるのは、MacKay (1970)を初めとする、サッケード時の感度低下のメカニズムをマスキング効果に求める研究が説得力を持つからであろう。CampbellとWurtz (1978)は「なぜ、サッケード中に流れ像(grey-out)が見えないか」と題して、サッケード中の流れ像が知覚されないのはサッケード前後の鮮明な像によるマスキング効果によるものであって、また、それは網膜性の効果であるから眼球運動は本質的には必要ないとする研究論文を発表している。被験者は暗黒の実験室の中でサッケードを行う。サッケードに同期して短い時間室内が照明される。被験者は実験室の見えを「不鮮明(Smeared)」, 「少し不鮮明(Slightly smeared)」, 「鮮明(Sharp)」の中から選ぶ。照明がサッケード中に限られる場合には被験者は不鮮明な実験室の風景を知覚した。照明をサッケード終了後20 msまで延長しても応答は変わらなかった。照明時間をさらに延長すると「不鮮明」の応答は減少し、40 msでは「鮮明」の応答が100%の割合で得られた。サッケード中のみに照明時間を限定した場合に不鮮明な像が知覚されることはVolkman (1962)の研究から予測されることである。サッケード中においても視覚情報の入力経路が完全に遮断されるわけではないので、閾上刺激は知覚される。CampbellとWurtzの研究のユニークな点はサッケード後の像の存在によってサッケード中の流れ像が知覚されなくなることを示した点にある。サッケード中の流れ像が知覚されないためにサッケード後の像が必要であるという点は興味深い。しかし、この効果はサッケード時の中枢性の抑制効果や視覚系のさらに高次レベルの視覚情報処理が伴ってこそ成立するものであり、すべてが網膜性の効果であるという結論を引き出すのは間違いではないだろうか。サッケードが不

必要であることを示すために彼らはさらに実験を行っている。サッケード中の不鮮明な像に対応するものとして白色の一樣な刺激を50 ms間呈示した。白色刺激の前もしくは後に、固視中の鮮明な像に対応するものとして視力の検査表を呈示した。固視時に白色刺激と視力検査表を継時的に呈示した場合、視力検査表の呈示時間が十分長ければ白色刺激が知覚されないことを示している。マスキング効果は効果のはっきりした現象である。彼らの実験結果は確かなものであり、再現性もあると考えられるが、しかし、この結果をサッケード時の視覚に当てはめるのには問題がある。彼らがサッケード中の流れ像に対応するものとして呈示しているのは白色の一樣な刺激である。サッケードは確かに高速の眼球運動であるが、視力検査表が一樣な白色になってしまうほど視覚系の時間分解能は低くない。私は固視時にサッケード時の変化を模擬した刺激を観察する実験（実験4）の準備のために、サッケードを模擬した流れ像と鮮明な像を継時的に呈示し、観察した。その結果、鮮明な像、流れ像、初めの像から少しずれた鮮明な像という順序で刺激を呈示した場合には、動きが鮮明に知覚されることが明らかになった。像が動きだし、再び止る。その時間経過が鮮明に知覚された。Campbell and Wurtzがいうように流れ像が網膜性の効果によってマスクされるのであれば移動前の像と移動後の像のみが知覚されるはずである。しかし、実際には時間とともに位置を変えていく変化が知覚された。流れ像と鮮明な像を継時的に呈示すると、動きながら現れる様子や動きながら消えていく様子が観察できる。サッケード中とサッケード後に実験室を照明したのにもかかわらずサッケード後の鮮明な像のみが知覚されるのであれば、そのためにはサッケード後の網膜像ともにサッケード眼球運動が本質的に必要なはずである。

6.5 サッケード時の視覚情報処理

われわれは普段ものを見るときサッケードによって短時間のうちに視線の向きをあちこちに向けている。普段はそのことすら意識されることはない。しかし、

例えば、片方の目を閉じまぶたに指を当てしばらく何げなく過ごしていると眼球がたまにぴくっと動くことに気付く。意識的に外界を観察していると眼球運動に応じて視野の中心にあるものが変化することに気付く。そのとき知覚される変化は場面の瞬時の切り替わりである。途中の像が移動していく様子は知覚されない。サッケードは高速であるから初めの注視点から次の注視点への移動にかかる時間はわずかであるが、しかし、0ではない。サッケードの時間経過を考慮した、サッケード時に網膜上で起こる変化を模擬した刺激を固視中に観察すると、刺激が時間をかけて移動していく様子が鮮明に知覚される。サッケードのときに同じ網膜像の変化に対して異なった知覚を得るのはそこにサッケード固有の視覚情報処理が存在するからである。サッケードのときに必要な処理は古くから指摘されているように大きく分けて二つある。一つはサッケード中の変化を知覚から取り除くことである。サッケード中の視覚の入力は高速の眼球運動によって流れた不鮮明なものになる。そこに中枢性の抑制と網膜性の抑制が働く。中枢性の抑制効果は本研究で明らかになったように、M経路に選択的効果を持つ。この抑制効果は、後で述べるように、運動知覚を抑制することにより視野の安定に寄与していると考えることができる。サッケード中の変化を知覚から取り除くだけではサッケードに伴い知覚的な空白が生まれてしまう。高次レベルの処理によって連続的な知覚がなされるように穴埋め的な処理が行われているはずである。視覚系はサッケード前の情報を一時的に保持するメカニズムを持つと考えられる。もう一つの重要な処理は、サッケード前後のサッケードの大きさの分だけずれた網膜情報の統合である。サッケード前後の情報がどのような形で統合されるのかについてはこれからの研究課題である。

6.6 サッケード抑制の運動知覚への効果

本研究によってサッケード抑制がM経路に選択的効果を持つことが示された。これはサッケード抑制の役割を知る上で重要な手がかりになると考えられる。M

経路は運動知覚の中枢であると考えられているMT野の重要な入力を担当している。M経路への抑制はサッケードに伴う網膜像の変化から運動の知覚が生じるのを防ぐために役に立っているのかも知れない。サッケード時には実際に運動知覚が抑制されていることが明らかにされている (Burr et al., 1982 ; Shioiri and Cavanagh, 1989) . 運動知覚は変位や時間の感覚から二次的に構成されるものではない。運動知覚はより基本的な感覚である (Nakayama, 1985) . 視野の中において動くものを瞬時に見つけだすことは生物にとって生存上極めて重要であるから、種々の生物は独特の運動検出器を視覚系の低次のレベルに進化させている。霊長類の視覚系ではMT野がこれに相当すると思われる。運動刺激に対して運動検出器は応答し、運動知覚を生じる。サッケードを模擬した高速な動きに対して鮮明な動きが知覚されたことから、われわれの運動検出器はサッケード時の網膜像の変化に対して運動知覚を生じうる時間分解能を持っていることがわかる。ここでは、外側膝状体の大細胞層にサッケード抑制が働き、MT野の入力が変化することにより運動知覚が抑制されるという仮説を提案する。実験4の結果はこの仮説を支持している。閾上刺激の運動中のコントラストをサッケード抑制の効果の程度すなわち0.5 log程度低下させることによって運動知覚が弱くなることが明らかになった。

6.7 網膜情報の統合、空間認識および刺激の定位とサッケード抑制の関係

網膜情報の統合過程においてはサッケード中の不鮮明な網膜情報はノイズであり、サッケード前後の鮮明な網膜情報のみが重要である。サッケード前後の網膜情報を統合し、外界の脳内の表現を更新する過程においては時間応答の速いM経路が優位であると考えられる。空間認識にかかわる課題、例えば定位をサッケード時に行うとM経路を伝達する刺激とP経路を伝達する刺激では異なる特性が現れるのではないかと考えた。実験3を行う過程で明らかになったことは、色刺激は中心窩以外ではそもそもよく見えないということである。サッケード抑制が輝

度応答に選択的なのは周辺視野においてはそもそも色応答が有効でないからなのかも知れない。中心視野で捕えられた色情報が輝度情報とどのように統合され、知覚されるのかを明らかにすることが今後の研究課題である。

6.8 今後の研究課題

サッケード時の視覚情報処理について総合的に解明する上で重要な問題の一つである、サッケード前後の視覚情報がどのように統合され、脳内で外界がどのように表現されているかという問題が何も明らかにされないまま残っている。篠宮ら（1994）は網膜情報の統合に関して興味深い研究結果を示している。彼らは網膜情報をサッケードの目標物とそれ以外の背景の二つに分けて、それらが網膜情報の統合において果たす役割について調べている。背景と目標物をサッケード中にそれぞれを独立に変位させたときに、目標物よりも背景の変位は検出されにくいこと、背景の変位と目標物の変位が同じ方向である場合には目標物の変位が検出されにくいことを見つけている。実験結果はサッケード前後の網膜情報の統合の基準として背景刺激が用いられていることを示唆している。網膜情報の足し合わせが単なる画像として足し合わされるのではなく、背景とサッケードの目標物という形で表現された上で統合が行われていると考えられる。彼らは背景が基準となっているとしているが、これは周辺視野のM経路の情報が基準となっていると考えることもできる。篠宮らの実験方法を発展させることにより空間認識や視野統合における並列的な視覚情報処理経路のそれぞれの役割を明らかにすることができると考えられる。

第7章 結論

本研究により得られた主な成果を以下にまとめる。

- 1) サッケード時と固視時の分光感度関数を測定した。サッケード時の感度低下の大きさがテスト刺激の波長に依存することが明らかになった。570 nm付近で最大の感度低下が見られた。サッケードに伴う抑制が反対色チャンネル、S錐体メカニズムよりも輝度チャンネルに対して強く働くと考えることにより分光感度曲線の形状の変化が説明できることを示した。全視野一様の条件においても同様の効果があることから、抑制効果は網膜性の効果ではないことが明らかになった。サッケードに伴う中枢性の抑制が外側膝状体において小細胞層よりも大細胞層に対して強く働くと考えられる。
- 2) 視覚刺激の見えの持続時間に及ぼすサッケードの影響を測定した。サッケードにより見えの持続時間が増大することが明らかになった。これはサッケード抑制がM経路に選択的効果を持つという分光感度の実験結果を支持する。
- 3) 等輝度刺激と輝度刺激をサッケード時に短時間呈示し、知覚される位置を測定した。等輝度刺激に対しても輝度刺激と同様に定位のずれがあることが明らかになった。したがって、定位のずれによる知覚の不安定を抑制するためにサッケード抑制が輝度応答に働くという説明は否定された。
- 4) 運動の知覚に及ぼすコントラストの低下の効果を測定した。固視中にサッケード時の変化を模擬して刺激を動かした場合には流れ像の存在により動き知覚が生じることが明らかになった。これは前後の鮮明な像の存在により流れ像が抑制されるという従来の説を否定する結果であった。また、サッケード抑制の効果を模擬してコントラストを低下させることにより動きの知覚が抑制されることが明らかになった。これまで効果が小さいとされてきた抑制効果が視野の安定において重要な役割を果たしている可能性が示された。

- 5) サッケード時には眼球駆動情報に随伴する抑制信号が外側膝状体の大細胞層に作用し、運動知覚の中枢であるMT野の入力が抑制されることにより視野の安定が成立するという仮説を提案した。

謝辞

本研究を終えるにあたり、学部4年の卒業研究の時から6年間にわたってご指導してくださった内川恵二教授に心から感謝の意を申し上げます。

本論文をまとめるにあたり、河原田弘教授、小杉幸夫助教授、佐藤誠助教授、熊澤逸夫助教授には数多くのご助言をいただき感謝いたします。

広島市立大学・中野靖久助教授には東工大助手時代に研究全般にわたって初歩的なことから実際的な問題に至るまで様々なことを教えていただき感謝いたします。通産省工業技術院生命工学工業技術研究所の氏家弘裕博士には同じく東工大助手時代に、また、生命研に移られてからも研究に関して多くのコメントをいただき感謝いたします。

被験者として実験に協力してくださった大学院生の金子寛彦さん、篠宮弘達さん、野本宗さん、天野欽次郎さん、加藤一憲さん、平山幸一さん、松宮一道さん、鯉田孝和さん、瀬川かおりさん、ありがとうございました。かなり強引にお願いして長時間拘束したこともあったと思います。

実験3で用いた実験装置の発光ダイオードによる刺激呈示部分は大学院生の武紀之さんが作ったものを使わせていただきました。

内川研究室の皆さんにはいろいろなことを教えていただきました。いろいろな問題に関して相談にのってくださった先輩方、同期の皆さん、後輩諸君、本当にありがとうございました。

博士後期課程の3年間は、日本学術振興会の特別研究員制度によって援助を受けました。

最後に、いつでも温かく私を励ましてくれた両親に感謝の意を表したいと思います。

参考文献

- Alpern M. (1953) Metaccontrast. *Journal of the Optical Society of America*, 43, 648-657.
- Bischof N. and Kramer E. (1968) Untersuchung und Überlegungen zur Richtungswahrnehmungen. *Psychologische Forschung*, 32, 185-218.
- Bowen R. W., Lindsey D. T. and Smith V. C. (1977) Chromatic two-pulse resolution with and without luminance transients. *Journal of the Optical Society of America*, 67, 1501-1507.
- Bowen R. W. (1981) Latencies for chromatic and achromatic visual mechanisms. *Vision Research*, 21, 1457-1466.
- Boynton R. M. and Kaiser P. K. (1968) Vision: The additivity law made to work for heterochromatic photometry with bipertite fields. *Science*, 161, 366-368.
- Bridgeman B., Hendry D. and Stark L. (1975) Failure to detect displacement of the visual world during saccadic eye movement. *Vision Research*, 15, 719-722.
- Breitmeyer B. G. and Ganz L. (1976) Implications of sustained and transient channels for theories of visual pattern masking, saccadic suppression, and information processing. *Psychological Review*, 83, 1-36.
- Breitmeyer B., Valberg A., Kurtenbach W. and Neumeier C. (1980) The lateral effect of oscillation of peripheral luminance gratings on the foveal increment threshold. *Vision Research*, 20, 799-805.
- Brooks B. A., Impelman D. M. and Lum J. T. (1980) Influence of background luminance on visual sensitivity during saccadic eye movements. *Experimental Brain Research*, 40, 322-329.
- Burr D. C., Holt J., Johnstone J. R. and Ross J. (1982) Selective depression of motion sensitivity during saccades. *Journal of Physiology*, 333, 1-15.
- Burr D. C., Morrone M. C. and Ross J. (1994) Selective suppression of the

- magnocellular visual pathway during saccadic eye movements. *Nature*, 371, 511-513.
- Campbell F. W. and Wurtz R. H. (1978) Saccadic omission: Why we do not see a grey-out during a saccadic eye movements. *Vision Research*, 18, 1297-1303.
- Carpenter R. H. S. (1988) Movements of the eyes. Pion, London, p.71.
- Cavanagh P., Tyler C. W. and Favreau O. E (1984) Perceived velocity of moving chromatic gratings. *Journal of the Optical Society of America A*, 1, 893-899.
- Coltheart M. (1980) Iconic memory and visible persistence. *Perception and Psychophysics*, 27, 183-228.
- de Monasterio F. M., McCrane E. P., Newlander J. K. and Schein S. J. (1985) Density profile of blue-sensitive cones along the horizontal meridian of macaque retina. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 26, 289-302.
- Derrington A. M. and Lennie P. (1984) Spatial and temporal contrast sensitivities of neurones in lateral geniculate nucleus of macaque. *Journal of Physiology*, 357, 219-240.
- DeYoe E. A. and Van Essen D. C. (1988) Concurrent processing streams in monkey visual cortex. *Trends in Neuroscience*, 11, 219-226.
- Dodge R. (1900) Visual perception during eye movement. *Psychological Review*, 7, 454-465.
- Dodge R. (1905) The illusions of clear vision during eye movement. *Psychological Bulletin*, 2, 193-199.
- Duhamel J.-R., Colby C. L. and Goldberg M. E. (1992) The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science*, 255, 90-92.
- Efron R. (1970) The relationship between the duration of a stimulus and the duration of a perception. *Neuropsychologia*, 8, 37-55.
- Efron R. (1970) The minimum duration of a perception. *Neuropsychologia*, 8, 57-63.

- Efron R. (1970) Effect of stimulus duration on perceptual onset and offset latencies. *Perception and Psychophysics*, 8, 231-234.
- Felleman D. J. and Van Essen D. C. (1991) Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, 1, 1-47.
- Finney D. J. (1971) Probit analysis, 3rd ed. Cambridge University Press, London.
- Gouras P. (1968) Identification of cone mechanisms in monkey ganglion cells. *Journal of Physiology*, 199, 533-547.
- Harwerth R. S. and Levi D. M. (1977) Increment threshold spectral sensitivity in anisometric amblyopia. *Vision Research*, 17, 585-590.
- Holt E. B. (1903) Eye-movement and central anaesthesia. I. The problem of anaesthesia during eye-movement. *Psychological Monographs*, 4, 3-46.
- Holt E. B. (1906) Vision during dizziness. *Psychological Bulletin*, 3, 68.
- Honda H. (1993) Saccade-contingent displacement of the apparent position of visual stimuli flashed on a dimly illuminated structured background. *Vision Research*, 33, 709-716.
- Hyde J. E. (1959) Some characteristics of ocular movements in the horizontal plane. *American Journal of Ophthalmology*, 48, 85-94.
- 井上哲理 (1991) リンバストラッカーによる眼球運動測定法：原理と実際. *Vision*, 3, 77-80.
- Irwin D. E., Zacks J. L. and Brown J. S. (1990) Visual memory and the perception of a stable visual environment. *Perception and Psychophysics*, 47, 35-46.
- 石田泰一郎 (1994) 跳躍眼球運動時の視野の安定. *光学*, 23, 9-16.
- Kelly D. H. and van Norren D. (1977) Two-band model of heterochromatic flicker. *Journal of the Optical Society of America*, 67, 1081-1091.
- King-Smith P. E. and Carden D. (1976) Luminance and opponent-color contributions to visual detection and adaptation and to temporal and spatial integration. *Journal of the Optical Society of America*, 66, 709-717.
- Latour P. L. (1962) Visual threshold during eye movements. *Vision Research*, 2, 261-262.

- Lederberg V. (1970) Color recognition during voluntary saccades. *Journal of the Optical Society of America*, 60, 835-842.
- Lefton L. A. (1973) Metacontrast: A review. *Perception and Psychophysics*, 13, 161-171.
- Lennie P. (1980) Parallel visual pathways: A review. *Vision Research*, 20, 561-594.
- Livingstone M. and Hubel D. (1987) Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience*, 7, 3416-3468.
- Livingstone M. and Hubel D. (1988) Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, 240, 740-749.
- MacKay D. M. (1970) Elevation of visual threshold by displacement of retinal image. *Nature*, 225, 90-92.
- Mateeff S. (1978) Saccadic eye movements and localization of visual stimuli. *Perception and Psychophysics*, 24, 215-224.
- Matin E. (1974) Saccadic suppression: A review and an analysis. *Psychological Bulletin*, 81, 899-917.
- Merigan W. H. and Maunsell J. H. R. (1993) How parallel are the primate visual pathways? *Annu. Rev. Neurosci.*, 16, 369-402.
- 三上章允 (1993) サルの大脳皮質の視覚情報処理. 視覚の進化と脳, 三上章允編, 朝倉書店, 105-124.
- Mitrani L., Mateeff S. and Yakimoff N. (1971) Is saccadic suppression really saccadic? *Vision Research*, 11, 1157-1161.
- 水野昇 (1993) サルの視覚入力系神経路. 視覚の進化と脳, 三上章允編, 朝倉書店, 43-62.
- 中溝幸夫 (1974) Saccadic suppressionをめぐる諸問題. *心理学評論*, 17, 319-339.
- Nakayama K. (1985) Biological image motion processing: A review. *Vision Research*, 25, 625-660.

- O'Regan J. K. and Levy-Schoen A. (1983) Integrating visual information from successive fixation: Does trans-saccadic fusion exist? *Vision Research*, 23, 765-768.
- O'Regan J. K. (1984) Retinal versus extraretinal influences in flash localization during saccadic eye movements in the presence of a visible background. *Perception and Psychophysics*, 36, 1-14.
- Perry V. H., Oehler R. and Coway A. (1984) Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. *Neuroscience*, 12, 1101-1123.
- Ramachandran V. S. (1987) Interaction between colour and motion in human vision. *Nature*, 328, 645-647.
- Richards W. (1969) Saccadic suppression. *Journal of the Optical Society of America*, 59, 617-623.
- Riggs L. A., Merton P. A. and Morton H. B. (1974) Suppression of visual phosphenes during saccadic eye movements. *Vision Research*, 14, 997-1011.
- Riggs L. A. and Manning K. A. (1982) Saccadic suppression under conditions of whiteout. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 23, 138-143.
- Riggs L. A., Volkmann F. C., Moore R. K. and Ellicott A. G. (1982) Perception of suprathreshold stimuli during saccadic eye movement. *Vision Research*, 22, 423-428.
- Robinson D. A. (1964) The mechanics of human saccadic eye movements. *Journal of Physiology*, 174, 245-264.
- Schiller P. H. and Malpeli J. G. (1978) Functional specificity of lateral geniculate nucleus laminae of the rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, 41, 788-797.
- Schwartz S. H. and Loop M. S. (1983) Differences in temporal appearance associated with activity in the chromatic and achromatic systems. *Perception and Psychophysics*, 33, 388-390.
- 塩入諭 (1993) サッカード抑制, 視野安定およびサッカード統合. 眼球運動の

- 実験心理学, 苧坂良二, 中溝幸夫, 古賀一男編, 名古屋大学出版会, 101-122.
- Shioiri S. (1993) Postsaccadic processing of the retinal image during picture scanning. *Perception and Psychophysics*, 53, 305-314.
- Shioiri S. and Cavanagh P. (1989) Saccadic suppression of low-level motion. *Vision Research*, 29, 915-928.
- Shioiri S. and Cavanagh P. (1992) Visual persistence of figures defined by relative motion. *Vision Research*, 32, 943-951.
- Smith V. C. and Pokorny J. (1975) Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500nm. *Vision Research*, 15, 161-171.
- Snelgar R. S., Foster D. H. and Scase M. O. (1987) Isolation of opponent-colour mechanisms at increment threshold. *Vision Research*, 27, 1017-1027.
- Sperling G. (1960) The information available in brief visual presentations. *Psychological Monographs*, 74, 1-29.
- Stevenson S. B., Volkman F. C., Kelly J. P. and Riggs L. A. (1986) Dependence of visual suppression on the amplitudes of saccades and blinks. *Vision Research*, 26, 1815-1824.
- Stromeyer III C. F., Cole G. R. and Kronauer R. E. (1985) Second-site adaptation in the red-green chromatic pathways. *Vision Research*, 25, 219-237.
- Swanson W. H., Ueno T., Smith V. C. and Pokorny J. (1987) Temporal modulation sensitivity and pulse-detection thresholds for chromatic and luminance perturbations. *Journal of the Optical Society of America A*, 4, 1992-2005.
- Uchikawa K. and Ikeda M. (1986) Temporal integration of chromatic double pulses for detection of equal-luminance wavelength changes. *Journal of the Optical Society of America*, 3, 2109-2115.
- Uchikawa K., Uchikawa H. and Kaiser P. K. (1982) Equating colors for saturation and brightness: The relationship to luminance. *Journal of the Optical Society of America*, 72, 1219-1224.
- Volkman F. C. (1962) Vision during voluntary saccadic eye movements. *Journal*

- of the *Optical Society of America*, 52, 571-578.
- Volkman F. C., Shick A. M. L. and Riggs L. A. (1968) Time course of visual inhibition during voluntary saccades. *Journal of the Optical Society of America*, 58, 562-569.
- Volkman F. C., Riggs L. A., White K. D. and Moore R. K. (1978) Contrast sensitivity during saccadic eye movements. *Vision Research*, 18, 1193-1199.
- Volkman F. C. (1986) Human visual suppression. *Vision Research*, 26, 1401-1416.
- Woodworth R. S. (1906) Vision and localization during eye movements. *Psychological Bulletin*, 3, 68-70.
- Woodworth R. S. (1938) *Experimental Psychology*. Holt, New York.
- Yarbus A. L. (1956) The motion of the eye in the process of changing points of fixation. *Biofizika*, 1, 76-78.
- Zuber B. L., Crider A. and Stark L. (1964) Saccadic suppression associated with microsaccades. *Q. Prog. Rep. Res. Lab. of Electronics, MIT*, 74, 244-249.

本研究に関する論文

1. 佐藤雅之, 内川恵二: サッケードに伴う増分閾分光感度の変化. 光学, 21 (1992) 477-480.
2. 篠宮弘達・佐藤雅之・内川恵二: 視覚像における対象と背景の変位検出によぼすサッケード抑制の効果. *Vision*, 6 (1994) 147-152.
3. Keiji Uchikawa and Masayuki Sato: Saccadic suppression to achromatic and chromatic responses measured by increment-threshold spectral sensitivity. *Journal of the Optical Society of America A*, 12 (1995) 661-666.
4. 佐藤雅之・内川恵二: サッケードによる視覚刺激の見える持続時間の増大. 光学 (投稿中) .

本研究に関する国際会議における発表

1. Masayuki Sato and Keiji Uchikawa: Spectral sensitivity by increment threshold during saccades. *Advances in Color Vision Topical Meeting (1992). Technical Digest Series*, 4, 63-65.
2. Masayuki Sato and Keiji Uchikawa: Selective effects of saccadic suppression on luminance and chromatic responses. *The Association for Research in Vision and Ophthalmology annual meeting (1993). Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 34, 746.
3. Masayuki Sato and Keiji Uchikawa: Does saccadic suppression selectively inhibit the transient response? *Seventeenth European Conference on Visual Perception (1994). Perception*, 23 supplement, 82-83.

本研究に関する講演要旨

1. 佐藤雅之, 内川恵二: 一様全視野中のサッケード時の増分閾分光感度. *Vision*, 4 (1992) 165-166.
2. 佐藤雅之, 内川恵二: 不同視の左右眼におけるサッケード時の分光感度の時間変化の違い. *Vision*, 5 (1993) 209-212.

本研究に関する口頭発表

1. 佐藤雅之, 内川恵二: 跳躍眼球運動時の増分閾分光感度. 日本視覚学会夏期研究会 *Vision*, 3, 173 (1991).
2. 佐藤雅之, 内川恵二: 跳躍眼球運動時の増分閾分光感度. 応用物理学会秋季講演会 講演予稿集, 886 (1991).
3. 佐藤雅之, 内川恵二: 一様全視野中のサッケード時の増分閾分光感度. 日本視覚学会夏期研究会 *Vision*, 4, 125 (1992).
4. 佐藤雅之, 内川恵二: 輝度応答に働くサッケード抑制. 応用物理学会秋季講演会 講演予稿集, 833 (1992).
5. 佐藤雅之, 内川恵二: サッケードに伴う色・輝度応答への抑制の時間特性. 応用物理学会春季講演会 講演予稿集, 921 (1993).
6. 佐藤雅之, 内川恵二: 不同視の左右眼におけるサッケード時の分光感度の時間変化の違い. 日本視覚学会夏期研究会 *Vision*, 5, 166 (1993).
7. 佐藤雅之, 内川恵二: 不同視の近視眼におけるサッケード抑制の時間特性. 光学連合シンポジウム 講演予稿集, 123-124 (1993).
8. 武紀之, 佐藤雅之, 内川恵二: サッケード時の等輝度刺激の空間定位. 応用物理学会春季講演会 講演予稿集, 886 (1994).
9. 佐藤雅之, 内川恵二: サッケード抑制による増分刺激検出メカニズムの変化. 応用物理学会春季講演会 講演予稿集, 886 (1994).

10. 佐藤雅之, 内川恵二: サッケード時に呈示された刺激の知覚される時間的長さ. 日本視覚学会夏期研究会 Vision, 6, 140 (1994).
11. 佐藤雅之, 内川恵二: 視覚系の時間応答へのサッケード抑制の効果. 応用物理学会秋季講演会 講演予稿集, 792 (1994).
12. 佐藤雅之, 内川恵二: サッケード抑制が分光感度へ及ぼす効果の左右眼の違い. 日本視覚学会冬期研究会 Vision, 7, 48 (1995).
13. 佐藤雅之・内川恵二: サッケード抑制は単眼性か? 応用物理学会春季講演会 講演予稿集, 919 (1995).
14. 佐藤雅之・内川恵二: サッケード時に呈示された等輝度刺激と等色度刺激の知覚される位置. 日本視覚学会夏期研究会 Vision, 7, 116 (1995).
15. 佐藤雅之・内川恵二: サッケード時の色刺激と輝度刺激の空間定位. 応用物理学会秋季講演会 講演予稿集, 826 (1995).
16. 佐藤雅之・内川恵二: サッケード時に呈示された色刺激と輝度刺激の知覚される位置. 日本視覚学会冬期研究会 Vision, 8, 70 (1996).
17. 佐藤雅之・内川恵二: サッケード抑制を模擬したコントラスト変化が運動知覚に及ぼす効果. 応用物理学会春季講演会 (1996).