九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

パーシュート眼球運動情報に基づく速度知覚

米村, 朋子
九州大学大学院人間環境学府

https://doi.org/10.15017/10279

出版情報：九州大学心理学研究. 8, pp.143-154, 2007-03-31. 九州大学大学院人間環境学研究院
バージョン：
権利関係：

Kyushu University Psychological Research
2007, Vol.8, 143-154

パーシュート眼球運動情報に基づく速度知覚

米村　朋子　九州大学大学院人間環境学府

Velocity perception based on pursuit eye movements

Tomoko Yonemura (*Graduate School of Human-Environment Studies, Kyushu University*)

To see a moving object clearly, we must rotate our eyes with the same velocity as that of the moving object while keeping the object's image on the foveae. Such ocular rotations are called pursuit eye movements. Recently, there has been an increased interest in motion perception during eye movements driven by *Eye-Head system*. However, a question how pursuit eye movements affect velocity perception still remains unsolved. This paper reviews velocity perception based on pursuit eye movements. First, characteristics of pursuit movements were described. Second, perceptual phenomena including Aubert-Fleischl phenomenon, sigma-movement and the anisotropy of perceived velocity, which depend on pursuit eye movements, were discussed. Third, other perceptual factors associated with velocity perception were discussed. Finally, pursuit eye movements as one of very effective behaviors to see moving targets were discussed.

Keywords: pursuit eye movement, eye-head system, velocity perception

1. はじめに

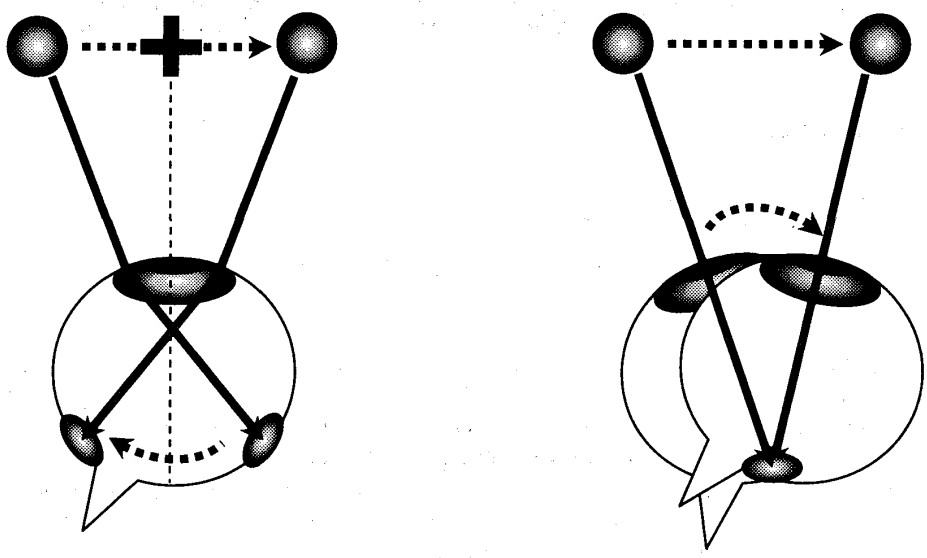
情報伝達が高速自動化された現代社会において，我々は誤知覚にもとづくヒューマンエラーによって起こる事故に脅かされている。エラーを起こさないためには，外界の事物の物理的特性と正確に対応した知覚が不可欠である。事物の物理的特性の１つに運動がある。事物の運動を知覚することは，視覚系がもつ最も重要な機能の１つであり，運動知覚は環境に対する適応的行動を成功に導く上で必要不可欠な機能であるとさえ言える。

通常，ヒトは動く事物を観察する時，眼球や頭部を動かすことが多い。例えば，動く人や車を眼で追い（パーシュート眼球運動，pursuit eye movement，以下パーシュート運動，２章参照）ながら，それらの速度・方向を判断している。日常場面における様々な知覚は，事物の運動に伴って起こる眼球運動の影響を受けることが示唆されている（例えばStone, Miles & Banks, 2003）。知覚と行動の関係を明らかにする研究は，エラー防止などを目的とした安全な環境を実現する上で必要性が高まっている。本稿では，事物の運動の知覚，とりわけ速度知覚に及ぼすパーシュート運動の効果を示す研究について概観し，その知覚メカニズムについて考察することを目的とする。

従来の運動視研究によって，運動対象の速度知覚には２つの異なる運動検出機構が関与していることがわかっており，それぞれ像－網膜系（Image-Retina system）と眼－頭系（Eye-Head system）と呼ばれてきた（Gregory, 1998）。視野上のある１点を固視することによって眼球が‘比較的’静止している場合[1]には，網膜座標に相対的な対象の運動を検出することで速度知覚が生じる。これが像－網膜系による速度知覚（Fig.1a）である。一方，連続的に位置を移動するような運動対象を眼で追いかける（パーシュート運動する）場合は，対象像は網膜上でほとんど動かず，中心窩にほぼ固定されるので，運動を検出するためには像－網膜系とは異なる機構が必要になる。これが眼－頭系における速度知覚（Fig.1b）であり，視覚系は頭部座標に相対的な眼球の運動情報を利用して速度知覚を生み出すと考えられている。２つの機構は，運動対象の網膜像が網膜上で移動しているかまたは静止しているかによって区別されている。前者では，網膜座標系での像の運動速度（網膜信号，retinal signal）が検出され，後者では，頭部座標系での眼球の運動速度（網膜外信号，extra-retinal signal）が検出されている。視覚系は，最終的に像－網膜系と眼－頭系の２つの機構が生み出す速度信号を統合して，対象の運動速度を算出しているという考えがある（Turano & Massof, 2001）。

２章では眼－頭系で処理される信号を生起させるパーシュート運動について，３章では像－網膜系と眼－頭系の機能的な差を示す速度知覚現象について，４章では速度知覚以外のパーシュート運動の影響についてそれぞれ

[1] 厳密には固視微動（ミニチュア運動，Carpenters, 1988）が起こっているので，眼球が静止しているとは言えない。



a）像－網膜系　　b）眼－頭系

Fig.1 2つの運動検出機構

a）固視時に網膜上の対象位置・速度を検出する像－網膜系を示す。
b）パーシュート運動時に眼球の位置・速度を検出する眼－頭系を示す。

概観する。

2. パーシュート眼球運動

本章では運動対象の網膜像を安定化し，対象をより詳細に分析することを可能にする機能を持つパーシュート運動の諸特性とその脳内基盤について述べる。

2.1 パーシュート運動の諸特性

a） 生 起

パーシュート運動は，連続的に動く視覚対象を最も鮮明に知覚するために，対象像を網膜上の中心窩（fovea）に固定させる機能を持つ。パーシュート運動を誘発する直接的刺激は，網膜に結像した対象が網膜上をすべるように移動すること（retinal slip，以下，網膜スリップ）である。パーシュート運動は，一定の速度範囲内（1-60°/s）で運動する対象に対して，利得（gain，眼球速度／対象速度）がほぼ1，すなわち対象とほぼ同じ速度で眼球を滑らかに動かす眼球運動であり，追従眼球運動や滑動性眼球運動とも呼ばれている（例えば，古賀，1998; 芋阪・中溝・古賀，1993; Robinson, 1965）。

その一方で，パーシュート運動は網膜スリップよって生じる単純な反応ではなく，複雑な知覚過程を経て生じる反応であることを示す研究もある（松岡，1981; Steinbach, 1976; Stone, Beutter & Lorenceau, 2000）。松岡（1981）は網膜スリップ方向と反対方向の仮想的な運動対象を提示した場合，網膜スリップとは逆方向のパーシュート運動が生じることを報告した。このことはパーシュート運動生起において，必ずパーシュート運動と同方向の運動成分を持つ網膜スリップが存在することが重要ではないことを示している。すなわちパーシュート運動は網膜情報だけではなく高次知覚の影響も受けることを示唆している。

b） 外眼筋

すべての眼球運動は，眼球を支えている外眼筋（extra-ocular muscle）と動眼中枢によって制御されている（篠田，2003; von Noorden, 1980）。外眼筋は，眼球の左右上下と斜め2箇所に計6本あり，各筋が伸縮することで眼球が回転する。左右の外・内直筋は水平方向への運動，上下の上・下直筋と斜め2箇所の上・下斜筋は垂直方向への運動，6本全ての筋は回転を伴う全方向への運動を実現させる。外眼筋を支配している動眼中枢の神経も筋ごとで異なる（von Noorden, 1980）。

c） 動特性

パーシュート運動の潜時は約150ms（Rashbass, 1961; Robinson, 1965），最大速度は約60°/sであり，それ以上の高速運動対象の像をとらえる時には，自動的に連続的サッカードに変わる（古賀，1998; Schalén, 1980）といわれている。最大速度に関しては研究によって異なっており，75°/s（Buizza & Schmid, 1986）や100°/s（Meyer,

Lasker & Robinson, 1985）という知見があるが，運動方向・速度についての予測可能性が最大速度に大きく影響すると言われている。

d）予測・制御可能性

パーシュート運動の精度には，対象の運動の予測・制御可能性が影響する。対象の運動に周期性があるほど対象の運動に一致したパーシュート運動が生じ，予測が容易なほど高速の動きにも精度の高いパーシュート運動が可能であること（Buizza & Schmid, 1986）や，対象の運動軌道の一部が見えなくても動きが予期できればパーシュート運動ができること（Carpenter, 2005）が報告されている。また，自分で動かすことのできる対象に対するパーシュート運動は容易だが，動きを制御できないと難しくなる（Steinbach, 1969）こともわかっている。これらの知見は，パーシュート運動には対象の運動方向・速度の予測が必要であることを示唆している。

e）速度・位置情報依存性

パーシュート運動は，主に運動対象の速度情報に依存して生起する（Rashbass, 1961; Yasui & Young, 1975）。パーシュート運動時は，網膜スリップから得た速度情報（網膜信号）と眼球速度情報（網膜外信号）を統合した処理を行うことで，速度知覚が成立する。網膜信号がない場合は，眼球運動情報のみで速度知覚が生じる。

その一方で，パーシュート運動の精度には対象の位置情報も影響することを示す報告もある。Pola & Wyatt（2001）は，対象の網膜上における位置情報がある場合に，パーシュート運動の減速や終了（静止）がより正確になることを報告した。Jordan & Harry（1980）は，パーシュート運動システムの入力段階において，速度・位置の２チャンネルが存在することを示した。これらの知見は，パーシュート運動時には速度情報と位置情報を統合して，知覚を生起させていることを示唆している。

f）発 達

パーシュート運動は生後発達し，生後２ヶ月頃から観察される（Jacobs, Harris, Shawkat & Taylor, 1997）。8-19歳のパーシュート運動利得を横断的に調べた研究からは，子どもの利得は成人よりも低く，対象に追いつけないことが多い（利得＜１）ことが示されている（Salman, Sharpe, Lillakas, Dennis & Steinbach, 2006）。

また，パーシュート運動の方向による発達の違いも報告されている。垂直方向のパーシュート運動は水平方向と比べ，特に上方への運動の発達は遅れ（Takeichi, Fukushima, Kurkin, Yamanobe, Shinmei & Fukushima, 2003），水平方向よりも垂直方向の利得が低いと言われている（Salman et al, 2006）。

2.2 パーシュート運動速度情報（網膜外信号）の処理過程

正確なパーシュート運動を行っている時には，主に眼－頭系における眼球速度信号を使って対象速度の知覚が生みだされる（Jung, 1973）。この時に使われる信号は，網膜外速度信号と呼ばれている。しかし，すべてのパーシュート運動が正確であるとは限らない。その場合，対象の運動速度と眼球の運動速度との間には差が生じて，網膜上を対象の像が移動することになる。本節では，パーシュート運動の速度に関する情報がどのような過程を経て処理されるのか，その脳内基盤を明らかにした神経生理学的研究結果について概説する。

パーシュート運動とその時の知覚に使われる速度情報は，２種類の信号から得られていると考えられている。１つは，対象像の網膜スリップによる信号（網膜信号）であり，もう１つは眼球が動くことで生じる信号（網膜外信号）である。網膜信号とは，網膜から入力される運動対象像の速度・方向情報を持つ信号である。網膜信号は，視覚野（V1・V2）から背側経路（dorsal pathway）を進み，MT（middle temporal area）・MST（medial superior temporal area）で処理される求心性信号（afferent signal）である（例えば，Gregory, 1998）。一方，網膜外信号とは，眼球運動の速度・方向情報を持つ信号のことで，ｉ）外眼筋から入力される自己受容感覚信号（proprioceptive sensory signal, Yasui & Young, 1975），ii）パーシュート運動ために眼球を動かす運動指令として運動視中枢（MT・MST）から動眼中枢（oculomotor system）を介して外眼筋に出力される遠心性信号（efferent signal, Newsome, Wurtz & Komatsu, 1988），iii）動眼中枢から運動視中枢へフィードバックされる眼球運動信号のコピーである遠心性コピー信号（efference copy signal, von Holst, 1954）の３つに大別できる。

パーシュート運動時は，遠心性コピー信号によって最適な運動知覚を維持しているという‘知覚的フィードバック仮説（Yasui & Young, 1975）’が支持されている。遠心性コピー信号は，眼球運動についてのリアルタイムな情報をもつ信号であり（Pack, 2001），常に網膜信号と比較される（Morvan & Wexler, 2005）。比較された後，網膜信号との差分（すなわち網膜エラーのこと）だけが運動視中枢（MT・MST）へ入力され，その差を元に運動指令が修正されることによって，精度の高いパーシート運動と正確な運動知覚を維持することができる（古賀，1998; von Holst, 1954）。パーシュート運動やその時の知覚についてのモデルは，Behrens et al.（1979）や Stone et al.（2000）によって提案されている（Fig.2）。今後はこのモデルの妥当性を検討していく必要がある。

パーシュート運動に関わる神経機構についての知見をまとめておこう。パーシュート運動の動眼中枢は，脳幹（brainstem）にあることがわかっている（篠田，2003）。脳幹では，眼球運動情報（網膜外信号）を水平系と垂直系の２つに分けた処理が行われている（脳幹プレモーター

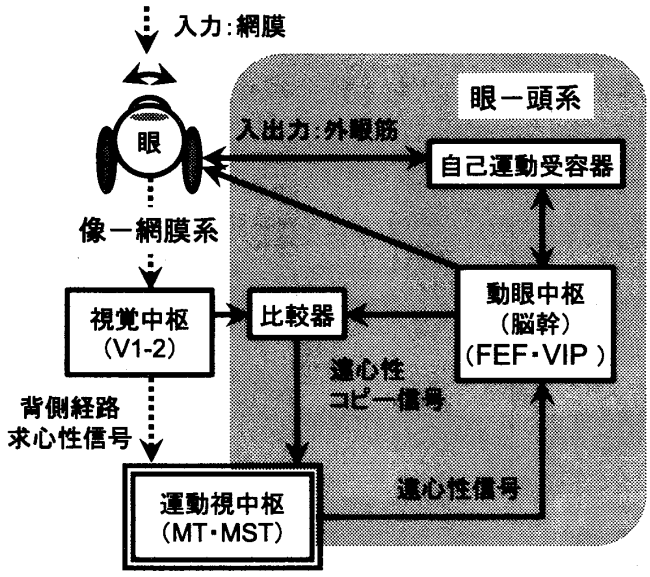


Fig.2　パーシュート運動時の知覚モデル

運動視システムの脳内経路が概念化されている。網膜から運動視中枢（MT・MST）への入力経路が像ー網膜系を示す（破線）。運動視中枢と外眼筋・動眼中枢を通る入出力経路が眼ー頭系を示す（実線）。Behrens et al.（1979）および Stone et al.（2000）を統合，改編した。

回路）。水平眼球運動情報は PPRF（傍正中部橋網様体，paramedian pontine reticular formation）で，垂直眼球運動情報は riMLF（内側縦束吻側間質核，rostral interstitial nucleus of medial longitudinal fasciculus）で別々に処理されている（例えば，篠田，2003）。

パーシュート運動時の網膜外信号は MT・MST で処理されている（Komatsu & Wurtz, 1989; Pack, 2001; Wallace, Stone & Masson, 2005）。MT・MST の中心視野再現部に電気刺激を与えるとパーシュート運動に影響が生じること（Komatsu & Wurtz, 1989），パーシュート運動時に網膜信号が全くなくても MST に反応がみられるという報告がある。

また，MT・MST 以外のパーシュート運動に関与する部位もいくつか挙げられている。例えば，眼球位置の制御に関係している FEF（前頭眼野，frontal eye field）や，眼球運動と頭部運動の統合を行っている VIP（腹側頭頂間溝領域，ventral intraparietal area）である。FEF には，パーシュート運動に応答するニューロン（Fukushima, Sato, Fukushima, Shinmei & Kaneko, 2000）や運動対象に対する予期性の視覚応答を示すニューロン（Fukushima, Yamanobe, Shinmei & Fukushima, 2002）が存在する。一方，VIP では，より高速の運動（約40°/s 程度）に対する選択的反応があること（Schlack, Hoffmann & Bremmer, 2003）が示され，パーシュート運動の速度によって機能する部位が異なることがわかっている。これらの知見は，パーシュート運動時の知覚が低次・高次処理の両方の影響を受けていることを示唆する。

3. パーシュート眼球運動時の速度知覚

本章ではパーシュート運動が速度知覚へ影響を与えることを示した研究について紹介する。既に述べたように，パーシュート運動時の対象の速度知覚は，パーシュート運動を生起させるメカニズムで利用されている速度信号（網膜外信号）によって作り出されている。例えば，暗室で，網膜に照射された残像光（静止対象）をパーシュート運動することで，パーシュート運動方向とは逆の方向に動いて見えるというフィレーネ錯視（Filehne illusion, Filehne, 1922; Freeman & Sumnall, 2002）は，視覚系が網膜外信号を使っていることを示唆する現象の1つである。

3.1　アウベルト・フライシュル現象

アウベルト・フライシュル現象（Aubert-Fleischl phenomenon，以下 A-F 現象）は，運動対象の物理速度が同じ場合に，空間内のある一点を固視して観察した時よりも，パーシュート運動によって対象を眼で追いかけて観察した時のほうが遅い速度に知覚されるという現象である（例えば，Dichgans, Wist, Diener & Brandt, 1975; Howard, 1982; Wertheim, 1994）。この現象は一般に，像ー網膜系と眼ー頭系という2つの運動検出機構（1章参照）

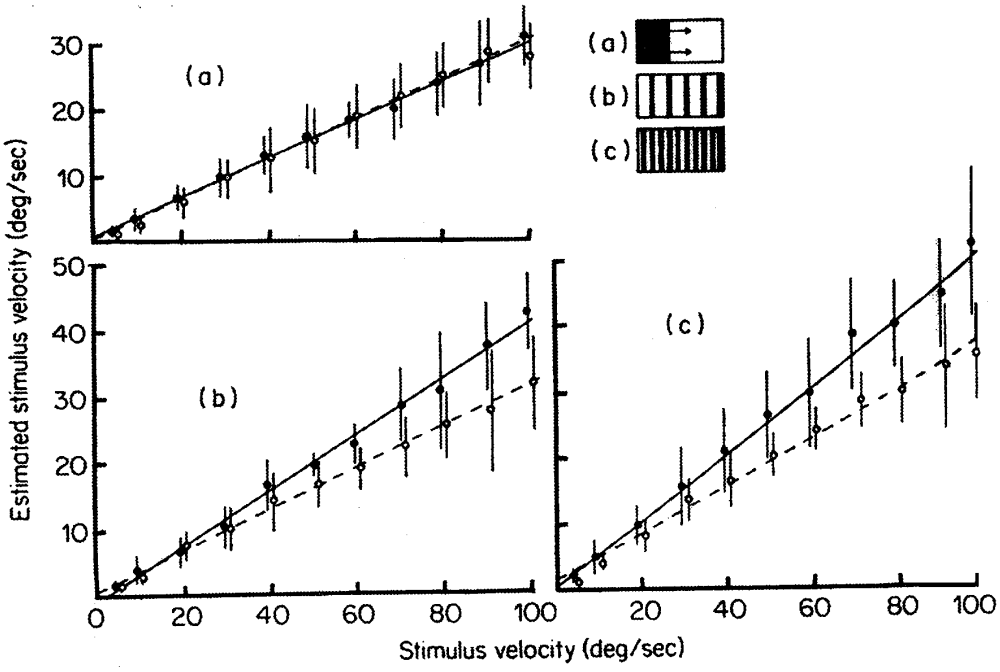


Fig.3　アウベルト・フライシュル現象に及ぼす運動刺激の空間周波数の影響

知覚速度（縦軸）が対象の物理速度（横軸）の関数としてプロットされている。実線は固視観察条件時（像－網膜系），破線はパーシュート運動観察条件時（眼－頭系）の知覚速度を示す。(a) 単一エッジの運動を観察した。知覚速度は観察条件間に差はない。(b)，(c) はそれぞれ低，高空間周波数グレーティングパターンの運動を観察した。知覚速度は固視時がパーシュート運動時よりも速い。誤差棒は標準偏差を示す（Dichgans et al., 1975）。

による速度知覚の違いに基づいて起こると解釈されている。

しかし，A-F 現象は運動対象の種類や運動速度に依存することを示す証拠も報告されている。米村・中溝（2003; 2005a）は，運動対象（単一ドット，チェッカーボード・グレーティングパターン）の知覚速度を測定した結果，ｉ)A-F 現象はパターン運動時にのみ生起する（単一ドット運動時には認められなかった）こと，ii)A-R 現象の生起する対象の運動速度には限界があること（約15°/s 以下）を示した。

Dichgans et al.（1975）は，A-F 現象が運動対象の空間周波数の影響を受けることを示した。彼らは，空間周波数が高くなるほど固視時とパーシュート運動時の速度差が大きくなる（A-F 現象は顕著になる）ことを示した。彼らによれば，固視時は対象の空間周波数に依存する網膜信号の入力の時間周期性成分が影響することで，網膜信号の入力がほとんどないパーシュート運動時よりも知覚速度が速いという説明がなされている（Howard, 1982, Fig.3）。米村・中溝（2003; 2005a）が用いた単一ドット運動の空間周波数情報は，Dichgans et al.（1975）の用いた単一のエッジ運動（低空間周波数要因）と同等のものであり，そのため A-F 現象が生起しなかった可能性が考えられる。

また，A-F 現象を調べた従来の研究（Dichgans, Körner & Voigt, 1969; Dichgans et al., 1975）では，対象の運動速度がパーシュート運動の最高速度（2.1節参照）を超えた100°/s 近くの高速条件でも A-F 現象が生起することを示している。しかし，このような高速運動条件では，運動パターンに誘引された OKN（視運動性眼振，optokinetic nystagmus, Carpenter, 1988）が起こっていた可能性が高いので，得られた A-F 現象が純粋なパーシュート運動の効果だとは言いがたい。OKN の緩徐相はパーシュート運動と同様の特性をもつ眼球運動成分であるが，運動生起の受動・能動性という点でパーシュート運動とは異なっている。米村・中溝（2003; 2005a）が示した低速時のみの A-F 現象生起は，速度知覚に使われる OKN 情報とパーシュート運動情報の影響の違いを示唆しているのかもしれない。

3.2　シグマ運動現象

パーシュート運動に依存して起こる運動錯視の1つに，シグマ運動（sigma-movement，以下σ運動）現象がある。σ運動とは，グレーティングやチェッカーボードのような空間的周期性をもつパターン（Fig.4）が一定の時間周期でストロボまたはフリッカー呈示される画面上を，パーシュート運動することによって知覚される，パターン全体のパーシュート運動方向への滑らかな運動のことをいう（例えば，Behrens & Grüsser, 1979; Lamontagne, 1973; Lamontagne, Gosselin & Pivik, 2002）。Behrens & Grüsser（1979）は，パーシュート運動速度と対象の空間周波数（パターン周期）および時間周波数（ストロボ頻度）との間に線形関係があることを示した。この事実は，σ運動が刺激の時空間特性とパーシュート運動速度依存の現象であることを示唆する。

また神経生理学的研究において，σ運動は，眼－頭系で処理される遠心性コピー信号によって生起していること，脳内基盤がMSTであることが報告されている（Behrens, Grüsser & Weiss, 1999）。この知見は，σ運動の生起に，パーシュート運動の制御機構が強く関与していることを示唆している。

σ運動に関する心理物理的研究から，現象生起に影響する刺激要因がわかってきた。米村・中溝（2004）は，σ運動の知覚速度に及ぼす刺激要因（輝度・色情報，運動領域の大きさ）の効果を調べた。実験の結果，σ運動の知覚速度はi）輝度定義パターン（輝度運動）と等輝度色定義パターン（色運動）の間で差がないこと，ii）運動領域（パターンサイズ）が小さいほど速いことがわかった。σ運動はパーシュート運動時にのみ知覚されることから，結果はパーシュート運動時の速度知覚特性を示している。

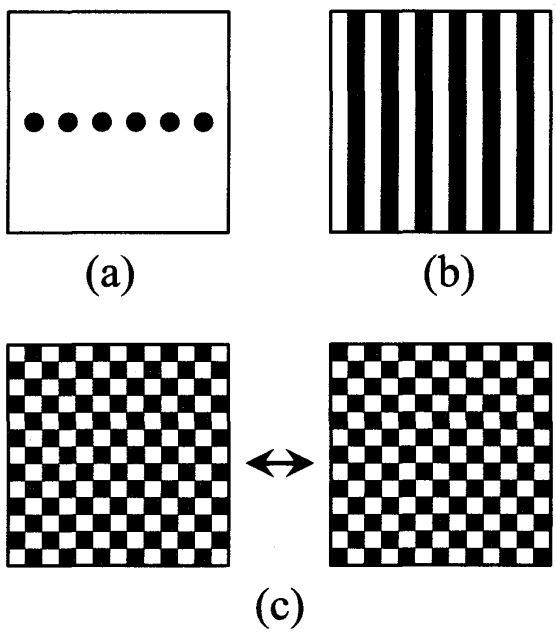


Fig.4　シグマ運動を生起させるパターンの例

(a) ドット列，(b) グレーティングパターン，(c) チェッカーボードパターン。米村・中溝（2004）の実験では，白黒極性の異なる2枚のパターンが高速転換（フリッカー）呈示された。

米村・中溝（2004）の研究結果は，等輝度色運動の情報処理と2つの異なる運動検出機構（眼－頭系と像－網膜系）との関係について新しい解釈を示唆している。従来の像－網膜系にもとづく研究では物理的に等しい速度の場合，輝度運動より等輝度色運動の知覚速度が小さいという知見が得られている（例えば，Cavanagh, Tyler & Favreau, 1984）。この知覚速度の差は，輝度情報と等輝度色情報が独立した経路で処理される（Mullen & Boulton, 1992）ことによると解釈されている。しかし，パーシュート運動時に限定されて起こるσ運動において，輝度運動と等輝度色運動との間で知覚速度の差が得られなかったという米村・中溝（2004）の結果は，運動視に及ぼす輝度・色情報の影響が，眼－頭系と像－網膜系で異なることを示唆している。この問題については，今後さらに研究が必要である。

運動領域が大きくなるにつれてσ運動の知覚速度が減少したという結果は，眼－頭系が網膜情報の影響を受けていることを示していると考えられる。像－網膜系の知覚に関する研究（Brown, 1931; Oyama, 1970; Raymond, 1988）では，運動対象と周辺対象（例えば，対象が呈示される枠組み，静止している場合が多い）との相対的大きさが知覚速度に影響することがわかっている。例えば，運動対象の呈示枠が大きくなると知覚速度が遅くなる（Oyama, 1970）といったことである。米村・中溝（2004）の実験でも，対象の構成要素（チェッカーボードの格子）の大きさは一定であったので，対象全体の大きさ（呈示枠の大きさで定義）が増加すると対象全体の運動に対する構成要素の相対的な大きさの比が減少した。このことが，知覚速度の減少を生み出したのかもしれない。また，運動対象の呈示枠が大きくなると，知覚される運動距離・時間が長くなるために知覚速度が減少したという報告（Oyama, 1970）がある。米村・中溝（2004）の実験でも，対象が大きくなるとσ運動が知覚された距離・時間が増加した。このことが知覚速度の減少を生み出した可能性は大きいと考えられる。

3.3　速度知覚の異方性現象

本節では，速度知覚の異方性とその原因について調べた研究を概説する。像－網膜系による運動知覚を調べた

従来の研究において，運動閾（Pollock, 1958）や知覚速度（Oyama, 1970）に異方性があることが報告されている。例えば，運動閾が垂直方向のほうが低く，垂直方向のほうが水平方向よりも速い速度に知覚されるといったことである。しかし，この種の異方性は，眼－頭系による運動知覚にも観察されるのだろうか。

米村・中溝（2003; 2005a）は，パーシュート運動時の速度知覚に異方性が観察されることを示した。彼らは，座位観察時の運動対象の知覚速度に及ぼすパーシュート運動方向（水平・垂直・斜め）の効果について，固視時との比較を行った。その結果，ｉ)パーシュート運動時にのみ，水平・斜め・垂直方向の順に知覚速度が増加する（水平方向より垂直は約10％速い速度に知覚される）という異方性があること，ii)異方性は低速条件（約15°/s 以下）で観察されることがわかった。固視時では対象の運動方向による知覚速度に違いが認められなかったことから，この異方性の生起因は，パーシュート運動時の速度処理機構である眼－頭系にあると考えられる。

σ運動においても同様の異方性が観察されている（米村・中溝，2004）。σ運動の知覚速度は，運動定義（輝度・色情報）や運動領域の大きさに関わらず，水平方向より垂直が速い速度に知覚された。σ運動は，パーシュート運動依存の現象であるので，観察された異方性は，眼－頭系に起因すると考えられる。

パーシュート運動に起因する速度知覚の異方性と重力軸の関係を調べた研究がある。米村・中溝（2005b）は，異方性が重力軸（垂直方向）と一致する眼筋の影響であるかどうかを検討した。先行研究（米村・中溝，2005a）で得られたパーシュート運動時の異方性は，重力軸と一致する方向へ作用する外眼筋（上下直筋）を使う垂直眼球運動時が，重力軸に直交する筋（内外直筋）を使う水平眼球運動時よりも知覚速度が大きいというものであった。そこで，観察時の姿勢を操作して外眼筋と重力軸の関係を水平・垂直で逆転させた場合の運動対象の知覚速度を測定した。その結果，重力軸が変化しても内外直筋を使う水平眼球運動時よりも上下直筋を使う垂直眼球運動時の知覚速度が速いことがわかった。この結果から，速度知覚の異方性の生起には，重力軸ではなく網膜外速度信号の水平垂直差が影響していることが示唆された。一方，姿勢を変えたことによってパーシュート運動時の異方性の程度（知覚速度の方向差）が減少した。このことから，外眼筋に対する重力軸が逆転し，眼球運動制御系や網膜外信号量が変化したことによって，知覚速度の方向差が縮まった可能性が考えられる。水平方向のパーシュート運動は重力軸に影響されるのに対して，垂直方向は影響されない（Moore, Cohen, Raphan, Berthoz & Clément, 2005）ことがわかっている。今後，重力軸が眼球運動の制御系や運動量に与える影響を調べる必要がある。

速度知覚の異方性には眼球自体の動特性が関与していることも考えられる。眼球の動的特性には水平・垂直方向差がある。例えば，眼球回転の可能範囲は，水平方向よりも垂直が小さいが，これは眼球と眼筋の接合部位が各直筋で異なるためである（von Noorden, 1980）。また，眼球運動の制御能力は，水平方向よりも垂直が低く，視線の不随意的動きの範囲は水平方向よりも垂直に広い（Fender, 1964）。これらの動的特性の水平・垂直方向差が異方性とどのような関係をもつかについて，今後検討していく必要がある。

また，異方性は眼－頭系で生み出される速度信号の方向差に起因することが考えられる。Yonemura & Nakamizo（2005）は，米村・中溝（2003; 2005a）が扱った速度条件における垂直・水平方向別の眼球運動を分析した結果，パーシュート運動が方向に関わらずほぼ正確である（つまりパーシュート運動中，運動対象の網膜像が中心窩にほぼ固定されている）ことがわかった。神経生理学的研究（Mulligan, 2003）でもパーシュート運動時のインパルス応答に水平・垂直方向差があることが報告されている。これらの知見は，眼－頭系で生み出される網膜外速度信号（2.2節参照）にパーシュート運動方向による差が生じていることを強く示唆している。

4. パーシュート眼球運動時の速度知覚に影響する知覚要因

パーシュート運動時の速度知覚には速度以外の知覚要因が影響することも考えられる。本章ではパーシュート運動時に特異的に生起するいくつかの知覚現象を紹介する。これらの知覚がパーシュート運動時の速度知覚にどのように影響するのか今後検討していく必要がある。

4.1 位置知覚

パーシュート運動時にはターゲットの定位がパーシュート運動方向にずれることが報告されている。例えば，運動対象の消失位置が運動経路の延長上にずれて知覚されるという現象（Representational momentum, Hubbard, 2005）がある。対象消失の物理位置と知覚位置のずれは，対象をパーシュート運動した場合に増加するという結果が示されている（Kerzel, 2000; Kerzel, Jordan & Müsseler, 2001）。

また，フラッシュラグ効果（flash-lag-effect）と呼ばれている現象でも，パーシュート運動が定位を変化させるという報告がある。例えば，ディスプレイ上に等速で左から右に移動する光点を提示し，光点がディスプレイの中央あたりに達した時，光点の（物理的な）真下に別の光点を一瞬点灯（フラッシュ）させる。フラッシュラ

グ効果とは，移動する光点が点灯した位置よりも移動方向（ここでは右）にずれて見える現象である（例えば，Nijhawan, 2002）。この対象の物理位置と知覚位置のずれは，パーシュート運動時には生じないという知見（Nijhawan, 2001）は，パーシュート運動時に特有の視覚情報処理がフラッシュラグ効果を消失させていることを意味する。パーシュート運動時の運動対象の位置同定時に生じるタイミングエラーがパーシュート運動速度に依存する（Brenner, Smeets & van den Berg, 2001）ことも示されている。

4.2 距離知覚

パーシュート運動時には対象の移動距離が過小視されることが報告されている。運動する光点に対してパーシュート運動すると，光点の移動距離は，対象の速度に関わらすサッカードした場合より約10-20%短く知覚され（Mack & Herman, 1972; Honda, 1990），往復運動する時には更に短く知覚される（Festinger, Sedgwick & Holtzman, 1976）。本田（1991）はパーシュート運動時の知覚距離の過小評価について，網膜外情報が眼球位置や眼球運動量（大きさ）に関してあまり正確な情報をもたらさないためであると説明している。

また，パーシュート運動方向によって知覚距離が変わることが報告されている。米村・中溝（2005c）は，パーシュート運動方向が距離知覚に及ぼす影響を調べ，水平，斜め，垂直の順で知覚距離が大きくなることを示した。

4.3 軌道知覚

パーシュート運動時に運動対象の知覚軌道が変わることが報告されている。例えば，暗闇で運動光点をパーシュートすると実際の軌道とは異なって知覚される（Dodge, 1904; 藤井，1943; Mack, 1986）。Festinger & Easton（1974）は，運動対象に対して正確なパーシュート運動が行われていても，運動軌跡が歪んで知覚されることを示した（Fig.5）。彼らは，運動軌道が変わった後の対象の動きを知覚するための位置情報が不完全であるために知覚軌道が歪むと解釈している（Festinger & Easton, 1974; 本田，1991）。

また，パーシュート運動方向と一致しない対象の運動軌跡がパーシュート運動方向へ誘引され，歪んで知覚されることが報告されている。垂直方向に運動する対象を水平方向へのパーシュート運動時に観察すると，対象の運動軌道が垂直軸から25-50°傾いて知覚される（Souman, Ignace, Hooge & Wertheim, 2005）。この現象は眼球情報（網膜外情報）の処理に網膜情報が影響していることを示唆している。

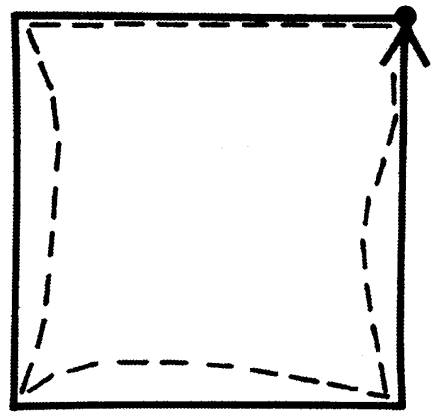


Fig.5 パーシュート運動時の知覚運動軌道の歪み

実線は等速で動く光点の物理的運動軌道（正方形），破線は知覚された運動軌道を示す（藤井，1943, Festinger & Easton, 1974より）。

5. おわりに

本稿では，パーシュート運動時に駆動する眼－頭系の仕組みと，速度知覚をはじめとした眼－頭系における様々な知覚現象を概観してきた。最後に，パーシュート運動情報がもたらす知覚への影響について，今後更に検討すべき課題とその意義について述べる。

本稿で扱ってきたパーシュート運動の情報は，外界の知覚を促進させる情報であることが多い。例えば，図となる運動対象をパーシュートすることによって背景運動への感度が上がり，相対運動検出を促進させること（Suehiro, Miura, Kodaka, Inoue, Takemura & Kawano, 1999），また速度変化検出を促進させること（Haarmeier & Their, 2005），オプティカルフローの方向を正確に推定できること（Haarmeier, Bunjes, Lindner, Berret & Their, 2001）などが報告されている。これらの知見はパーシュート運動のもたらすポジティブ効果を示している。

また，パーシュート運動が高次知覚の決定要因となることも示されている。例えば，仮現運動（β運動）や極性反転フリッカー呈示されるパターン運動（例えば，Fig.4c）など運動方向が曖昧な（多義的）対象を，随意的にパーシュート運動することで見えの運動方向が決まる（Pomerantz, 1970; Cavanagh, 1992）ことがわかっている。逆に，知覚された運動方向によって眼球の運動方向が決まる（Madelain & Krauzlis, 2003）という高次知覚との交互作用について示唆する研究もある。

Stone et al.（2003）は，視知覚と眼球運動の関係を考

える上で解決すべき3つの疑問をあげている：i)眼球運動は視行動にどのように影響するのか，ii)眼球運動は低次感覚信号や高次知覚信号によってどの程度制約されるのか，iii)視知覚は網膜信号や動眼信号によってどの程度誘引されるのか。これらの答えは本稿で紹介してきたいくつかの心理物理学的研究で得られている：例えば，i)については速度知覚の異方性現象（3.3節参照）や，速度知覚に関わる運動対象の始・終点の位置や軌跡知覚が，眼球運動方向へ誘引される現象（4.1, 4.3節参照）。ii)については，曖昧図形の知覚で眼球運動方向が決まること(Madelain & Krauzlis, 2003)，iii)については，網膜情報が全くない場合でも眼球運動情報のみで運動知覚が生じること（Freeman & Sumnall, 2002)。

従来，運動対象の速度を認識するメカニズムの多くは，眼球や身体を固定した場合の受動的情報処理である像－網膜系の枠組みで議論されてきた。しかし，知覚者自身の能動的行動による眼－頭系の影響については相対的に議論されることが少なかった。今後，視知覚と眼球運動の相互作用メカニズム解明に必要な実験的知見をさらに充実させるとともに，各現象の生起メカニズムを感覚－運動間で説明できる総合的な外界認識モデルを構築することが求められる。

また，視覚系がパーシュート運動の情報を用いて知覚速度をどのようにして‘計算’しているのかを明らかにする必要がある。像－網膜系についての研究においては，物理速度が時間と距離の積として求められるように，運動の時間や距離などの空間情報から計算されるという報告がある（Oyama, 1974)。その一方で，運動視に関与する脳活動について，機能的磁気共鳴画像（fMRI, functional magnetic resonance imaging）や脳磁図（MEG, magneto encephalogram）を用いて調べた神経生理学的研究において，運動時間・距離の情報から計算するのではなく，速度そのものを検出する機構が脳に存在することが報告されている（Kawakami, Kaneoke, Maruyama, Kakigi, Okada, Sadato & Yonekura, 2002)。このことは，速度情報の検出が調節されることを示唆している。しかし，眼－頭系による網膜外信号がもたらす知覚（4章参照）が，速度知覚とどのように関わるかについてはいまだ明らかにされていない。今後はこの問題について，視覚心理学的及び神経生理学的研究の両面から検討していく必要がある。

パーシュート運動情報による速度知覚を多角的に検討していくことは，外界を正確に知覚するために必要な‘適応的行動’の獲得過程の一側面を明らかにし，正確な知覚を維持するための行動指標を示すことができる。これらの成果は，ヒューマンエラーの防止など，より実生活場面での要求に応える応用研究分野に有益な知見を提供することになる。視覚心理学の微視的アプローチによる知見が他の研究分野にも還元され，さらに実生活にも有効に応用することができると考えられる。

謝　辞

本稿を作成するにあたり，ご指導いただいた九州大学人間環境学研究院教授の箱田裕司先生，三浦佳世先生，および同大学院名誉教授の中溝幸夫先生に深く感謝致します。

引用文献

Behrens, F., & Grüsser, O. -J. (1979). Smooth pursuit eye movements and optokinetic nystagmus elicited by intermittently illuminated stationary patterns. *Experimental Brain Research,* **37**, 317-336.

Behrens, F., Grüsser, O. -J., & Weiss, L. -R. (1999). Sigma-optokinetic nystagmus in squirrel monkeys elicited by stationary stripe patterns illuminated by regular and random-interval flash sequences. *Experimental Brain Research*, **124**, 455-468.

Brenner, E., Smeets, J. B., & van den Berg, A. V. (2001). Smooth eye movements and spatial localisation. *Vision Research*, **41**, 2253-2259.

Brown, J. F. (1931). The visual perception of velocity. *Psychologische Forschung*, **14**, 199-232.

Buizza, A., & Schmid, R. (1986). Velocity characteristics of smooth pursuit eye movements to different patterns of target motion. *Experimental Brain Research*, **63**, 395-401.

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

Carpenter, R. H. (2005). Visual pursuit: an instructive area of cortex. *Current Biology*, **15**, 638-640.

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

Cavanagh, P., Tyler, C. W., & Favreau, O. E. (1984). Perceived velocity of moving chromatic grating. *Journal of the Optical Society of America*, **A**, **1**, 893-899.

Dichgans, J., Körner, F., & Voigt, K. (1969). Vergleichende Skalierung des afferenten und efferenten Bewegungssehens beim Menschen: Lineare Funktionen mit verschiedener Anstiegssteilheit. *Psychologische Forschung*, **32**, 277-295.

Dichgans, J., Wist, E., Diener, H. C., & Brandt, T. (1975). The Aubert-Fleischl phenomenon: a temporal frequency effect on perceived velocity in afferent motion perception. *Experimental Brain Research*, **23**, 529-533.

Dodge, R. (1904). The participation of the eye movements in the visual perception of motion. *Psychological Review,* **11**, 1-14.

Fender, D. H. (1964). Control mechanisms of the eye. *Scientific American*, **211**, 24-33.

Festinger, L., & Easton, A. M. (1974). Inferences about the efferent system based on a perceptual illusion produced by eye movements. Psychological Review, **81**, 44-58.

Festinger, L., Sedgwick, H. A., & Holtzman, J. D. (1976). Visual-perception during smooth pursuit eye-movements. *Vision Research*, **16**, 1377-1386.

Filehne, W. (1922). Uber das optische Wahrnehmen von Bewegungen. *Zeitschrift für Sinnephysiologie*, **53**, 134-145.

Freeman, T. C. A., & Sumnall, J. H. (2002). Motion versus position in the perception of head- centred movement. *Perception*, **31**, 603-615.

藤井悦雄 (1943). 光点の運動による図形の形成について *心理学研究*, **18**, 196-232.
(Fujii, E. (1943). Forming a figure by movements of a luminous point. *Japanese Journal of Psychology*, **18**, 196-232.)

Fukushima, K., Sato, T., Fukushima, J., Shinmei, Y., & Kaneko, C. R. S. (2000). Activity of smooth pursuit-related neurons in the monkey periarcuate cortex during pursuit and passive whole-body rotation. *Journal of Neurophysiology*, **83**, 563-587.

Fukushima, K., Yamanobe, T., Shinmei, Y., & Fukushima, J. (2002). Predictive responses of periarcuate pursuit neurons to visual target motion. *Experimental Brain Research*, **145**, 104-120.

Gregory, R. L. (1998). Eye and Brain: The psychology of seeing. 5th ed. Oxford University Press.

Haarmeier, T., Bunjes, F., Lindner, A., Berret, E., & Their, P. (2001). Optimizing visual motion perception during eye movements. *Neuron*, **32**, 527-535.

Haarmeier, T., & Their, P. (2005). Detection of speed changes during pursuit eye movements. *Experimental Brain Research*, **170**, 345-357.

Howard, I. P. (1982). *Human visual orientation*. New Delhi: Thomson Press.

Honda, H. (1990). The extraretinal signal from the pursuit-eye-movement system: its role in the perceptual and the egocentric localization systems. *Perception & psychophysics*, **48**, 509-515.

本田仁視 (1991). 視覚的位置の恒常性と眼球位置情報 *心理学評論*, **34**, 17-36.
(Honda, H. (1991). Position constancy and eye position information. *Japanese Psychological Review*, **34**, 17-36.)

Hubbard, T. L. (2005). Representational momentum and related displacements in spatial memory: A review of the findings. *Psychonomic Bulletin & Review*, **12**, 822-851.

Jacobs, M., Harris, C. M., Shawkat, F., & Taylor, D. (1997). Smooth pursuit development in infants. *Australian and New Zealand journal of ophthalmology*, **25**, 199-206.

Jordan, P. & Harry, W. J. (1980). Target position and velocity: the stimuli for smooth pursuit movement. *Vision Research*, **20**, 523-534.

Jung, R. (1973). Visual perception and neurophysiology. In Jung, R. (Ed.). Handbook of sensory physiology, Ⅶ/3A. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. pp.1-152.

Kawakami, O., Kaneoke, Y., Maruyama, K., Kakigi, R., Okada, T., Sadato, N., & Yonekura, Y. (2002). Visual detection of motion speed in humans: Spatiotemporal analysis by fMRI and MEG. *Human Brain Mapping*, **16**, 104-118.

Kerzel, D. (2000). Eye movements and visible persistence explain the mislocalization of the final position of a moving target. *Vision Research*, **40**, 3703-3715.

Kerzel, D., Jordan, J. S., & Müsseler, J. (2001). The role of perception in the mislocalization of the final position of a moving target. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **27**, 829-840.

古賀一男 (1998). 眼球運動実験ミニ・ハンドブック 労働科学研究所出版.
(Koga, K.)

Komatsu, H. & Wurtz, R. H. (1989). Modulation of pursuit eye movements by stimulation of cortical areas MT and MST. *Journal of neurophysiology*, **62**, 31-47.

Lamontagne, C. (1973). A new experimental paradigm for the investigation of the secondary system of human visual motion perception. *Perception*, **2**, 167-180.

Lamontagne, C., Gosselin, F., & Pivik, R. T. (2002). Sigma smooth pursuit eye tracking: constant k values revisited. *Experimental Brain Research*, **143**, 130-132.

Mack, A. (1986). Perceptual aspects of motion in the frontal plane. (Cap. 17). In Boff, K. R., Kaufman, L., & Thomas, J. P. (Eds.), *Handbook of perception and human performance*, Ⅰ: *Sensory processes and perception*. New York: John Wiley & Sons.

Mack, A., & Herman, E. (1972). A new illusion: The underestimation of distance during smooth pursuit eye

movements. *Perception & Psychophysics*, **12**, 471-473

Madelain, L., & Krauzlis, R. J. (2003). Pursuit of the ineffable: perceptual and motor reversals during the tracking of apparent motion. Journal of Vision, 3, 642-653, http://journalofvision.org/3/11/1/, doi:10. 1167/3. 11. 1.

松岡清利 (1981). 運動知覚と滑動性眼球運動 人間工学, **17**, 285-289.
(Matsuoka, K. (1981). Motion perception and smooth pursuit eye movement. *The Japanese Journal of Ergonomics,* **17**, 285-289.)

Meyer, C. H., Lasker, A. G., & Robinson, D. A. (1985). The upper limit of human smooth pursuit velocity. *Vision Research*, **25**, 561-563.

Moore, S. T., Cohen, B., Raphan, T., Berthoz, A., & Clément, G. (2005). Spatial orientation of optokinetic nystagmus and ocular pursuit during orbital space flight. *Experimental Brain Research*, **160**, 38-59.

Morvan, C., & Wexler, M. (2005). Reference frames in early motion detection. *Journal of vision*, **5**, 131-138. http://journalofvision.org//5/2/4/. doi:10.1167/5.2.4.

Mullen, K. T., & Boulton, J. C. (1992). Absence of smooth motion perception in color vision. *Vision Research*, **32**, 483-488.

Mulligan, J. B. (2003). Anisotropy in the eye-movement correlogram. *Perception*, **32** (Suppl.), 23. (Abstract)

Newsome, W. T, Wurtz, R. H., & Komatsu, H. (1988). Relation of cortical areas MT and MST to pursuit eye movements. II. Differentiation of retinal from extraretinal inputs. *Journal of neurophysiology*, **60**, 604-620.

Nijhawan, R. (2001). The flash-lag phenomenon: object motion and eye movements. *Perception*, **30**, 263-282.

Nijhawan, R. (2002). Neural delays, visual motion and the flash-lag effect. *Trends in Cognitive Sciences*, **6**, 387-393.

苧阪良二・中溝幸夫・古賀一男 (1993). 眼球運動の実験心理学 名古屋大学出版.
(Osaka, R., Nakamizo, S., & Koga, K. (1993). *Experimental psychology of eye movements.*)

Oyama, T. (1970). The visually perceived velocity as a function of aperture size, stripe size, luminance, and motion direction. *Japanese Psychological Research*, **12**, 163-171.

Oyama, T. (1974). Inference of causal relation in perception of space and motion. *Psychologia*, **17**, 166-178.

Pack, C., Grossberg, S., & Mingolla, E. (2001). A neural model of smooth pursuit control and motion perception by cortical area MST. *Journal of cognitive neuroscience,* **13**, 102-120.

Pola, J., & Wyatt, H. J. (2001). The role of target position in smooth pursuit deceleration and termination. *Vision Research*, **41**, 655-669.

Pollock, W. T. (1958). The visibility of a target as a function of its speed of movement. *Journal of Experimental Psychology*, **45**, 449-451.

Pomerantz, J. R. (1970). Eye movements affect perception of apparent (beta) movement. *Psychonomic Science*, **19,** 193-194.

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

Raymond, J. E. (1988). The interaction of target size and background pattern on perceived velocity during visual tracking. *Perception & Psychophysics*, **43**, 425-430.

Robinson, D. A. (1965). The mechanics of human smooth pursuit eye movement. *Journal of Physiology*, **180**, 569-591.

Salman, M. S., Sharpe, J. A., Lillakas, L., Dennis, M., & Steinbach, M. J. (2006). Smooth pursuit eye movements in children. *Experimental Brain Research*, **169**, 139-143.

Schalén, L. (1980). Quantification of tracking eye movements in normal subjects. *Acta oto-laryngologica*, **90**, 404-413.

Schlack, A., Hoffmann, K. P., & Bremmer, F. (2003). Selectivity of macaque ventral intraparietal area (area VIP) for smooth pursuit eye movements. *Journal of physiology*, **551**, 551-561.

篠田義一 (2003). 眼球運動系 伊藤正男 (監) 脳神経科学 三輪書店 pp.471-487.
(Shinoda, Y.)

Souman, J. L., Ignace, A., Hooge, T.C., & Wertheim, A. H. (2005). Perceived motion direction during smooth pursuit eye movements. *Experimental Brain Research*, **164**, 376-386.

Steinbach, M. J. (1969). Eye tracking of self-moved targets: the role of efference. *Journal of experimental psychology*, **82**, 366-376.

Steinbach, M. J. (1976). Pursuing the perceptual rather than the retinal stimulus. *Vision Research*, **16**, 1371-1376.

Stone, L. S., Beutter, B. R., & Lorenceau, J. (2000). Visual motion integration for perception and pursuit. *Perception*, **29**, 771-787.

Stone, L. S., Miles, F. A., & Banks, M. S. (2003). Linking eye movements and perception. *Journal of Vision*, **3**, i-iii. http://journalofvision.org/3/11/i/. doi: 10.1167/3.11.i.

Suehiro, K., Miura, K., Kodaka, Y., Inoue, Y., Takemura, A., & Kawano, K. (1999). Effects of smooth pursuit eye movement on ocular responses to sudden background motion in humans. *Neuroscience Research*, **35**, 329-338.

Takeichi, N., Fukushima, J., Kurkin, S., Yamanobe, T., Shinmei, Y., & Fukushima, K. (2003). Directional asymmetry in smooth ocular tracking in the presence of visual background in young and adult primates. *Experimental Brain Research*, **149**, 380-390.

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

von Holst, E. (1954). Relations between the central nervous system and the peripheral organs. *British Journal of Animal Behavior*, **2**, 89-94.

von Noorden, K. G. (1980). *Binocular vision and ocular motility: theory and management of strabismus*. St. Louis: Mosby.

Wallace, J. M., Stone, L. S., & Masson, G. S. (2005). Object motion computation for the initiation of smooth pursuit eye movements in humans. *Journal of Neurophysiology*, **93**, 2279-2293.

Wertheim, A. H. (1994). Motion perception during self-motion the direct versus inferential controversy revisited. *Behavioral and Brain Sciences*, **17**, 293-311.

Yasui, S., & Young, L. R. (1975). Perceived visual motion as effective stimulus to pursuit eye movement system. *Science*, **190**, 906-908.

米村朋子・中溝幸夫 (2003). 速度知覚におけるパーシュート眼球運動の効果の有無と方向の効果 基礎心理学研究, **22**, 237. (要旨)
(Yonemura, T., & Nakamizo, S.)

米村朋子・中溝幸夫 (2004). シグマ運動の知覚速度に及ぼすパーシュート眼球運動方向と刺激要因の効果. *Vision*, **16**, 209-221.
(Yonemura, T., & Nakamizo, S. (2004). Effects of Pursuit Eye Movement and Stimulus Factors on Perceived Velocity of 'Sigma Movement'. *Vision*, **16**, 209-221.)

米村朋子・中溝幸夫 (2005a). 速度知覚に及ぼす対象の運動方向の効果 —斜め, 水平, 垂直方向の比較— 日本心理学会第69回大会発表論文集, 567.
(Yonemura, T., & Nakamizo, S.)

米村朋子・中溝幸夫 (2005b). 外眼筋に対する重力負荷方向の変化が速度知覚に及ぼす影響 基礎心理学研究, **24**, 222. (要旨)
(Yonemura, T., & Nakamizo, S.)

米村朋子・中溝幸夫 (2005c). パーシュート眼球運動時の距離知覚：速度知覚との関係 九州心理学会第66回大会発表論文集, 2.
(Yonemura, T., & Nakamizo, S.)

Yonemura, T., & Nakamizo, S. (2005). Anisotropy of velocity perception during pursuit eye movements. *Perception*, **34** (Suppl.), 234. (Abstract)