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

サッカード眼球運動と知覚的安定

光藤, 宏行
九州大学大学院人間環境学研究院

https://doi.org/10.15017/20077

出版情報：九州大学心理学研究. 12, pp.61-68, 2011-03-31. Faculty of Human-Environment Studies, Kyushu University
バージョン：
権利関係：

Kyushu University Psychological Research
2011, Vol.12, 61-68

サッカード眼球運動と知覚的安定

光藤　宏行[1]　九州大学大学院人間環境学研究院

Saccadic eye movements and perceptual stability

Hiroyuki Mitsudo (*Faculty of Human-Environment Studies, Kyushu University*)

In spite of rapid and frequent eye movements, called saccades, human vision appears stable in daily life. Numerous psychophysical studies have reported that saccades are also known to alter visual perception transiently: they reduce sensitivity to visual stimuli (saccadic suppression) and distort the spatial position of briefly presented stimuli (saccadic image-displacement). In this article, I review recent psychophysical studies that examined these saccade-produced visual phenomena, and discuss how these phenomena are related to neural mechanisms underlying perceptual stability. Both extraretinal signals and visual stimuli are likely to play important roles in maintaining visual stability.

Key Words: saccade, visual stability, saccadic suppression, saccadic mislocalization

眼の動きは眼球の回転であり，その時空間的特性によって，サッカード・微小眼球運動・追従眼球運動などに分類される。頭部および環境が静止している場面で眼を動かす際の最も明白な眼球運動は，サッカードと呼ばれる短時間の高速な眼球運動である（Fig. 1）。例えば，眼が正面を向いているとき，視野周辺の気になる対象に気がつき，眼を向けるとする。その際の眼の動きは，急速に移動を開始し，およそ 50ms 以内に急速に停止する。この動きがサッカードである。人間の場合，大きさが約 1°以上の通常のサッカードは両眼でおよそ同方向，同時に生じる（ただし，Collewijn, Erkelens, & Steinman, 1988a, 1988b；Liversedge, Rayner, White, Findlay, & McSorley, 2006）。サッカードは通常の状態ではおよそ 1 秒間に 2-3 回程度の頻度で生じている。サッカードの最大速度はその大きさに比例し，例えば 60° の大きさのサッカードで 500° /s 程度となる（Collewijn et al., 1988a, 1988b）。微小眼球運動とは，視野中のどこかの場所を固視しているときに不随意的に生じる眼球運動であり，その大きさはおよそ視角 1° 以内である。微小眼球運動の一つであるマイクロサッカードの場合，片方の眼のみ動く単眼性の運動も，ある程度の頻度で生じる（Engbert & Kliegl, 2003）。追従眼球運動は，典型的には連続的に移動する視標を眼で追う場合に生じる。その速度はサッカードよりかなり遅く，最大でも 100° /s 程度である（Meyer, Lasker, & Robinson, 1985）。この他に，両眼間で回転の方向が異なる輻輳眼球運動などがある。

視覚系の重要な達成目標の一つに，サッカードによって生じる網膜像変化を視覚的に打ち消す働き，知覚的安定（perceptual stability）が挙げられる（近年の概説として Morrone & Burr, 2009；Wurtz, 2008；本田, 2009）。頭部に対して静止している環境の中で眼を動かす場合，眼球運動の種類とは関係なく，眼球運動の方向とは逆に網膜像全体が移動する。例えば，左視野の静止視対象に向かってサッカードを行う場面では，視対象の像はサッカードの大きさの分だけ右方向に移動する。網膜像の移動は通常は運動の知覚をもたらすが，眼球運動によって

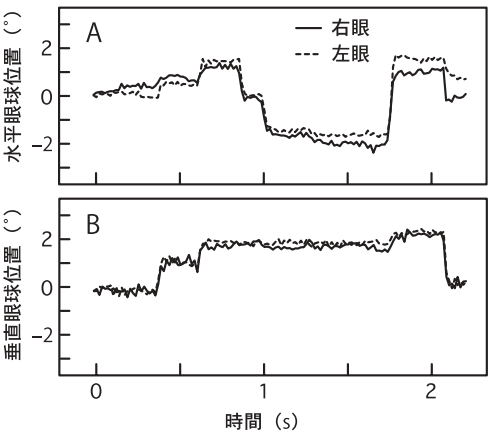

Fig. 1 顔画像観察時の眼球運動の例。刺激は視角で約 6×6 ° の大きさであり，静止画像であった。A は眼球の水平位置，B は垂直位置を時間の関数として表したものである（プラス方向はそれぞれ左および上）。急速に起こる位置移動がサッカードであり，両眼間でほぼ同時かつほぼ同じ大きさであることが分かる。

[1] 本原稿の草稿に関して，酒井歩さんと田谷修一郎さんにコメントを頂いたことに感謝致します。本研究は科学研究費補助金（若手研究 B　20730478）の助成を受けた。

引き起こされた場合には見かけの運動は生じず，視対象や視環境は安定して見える。日常場面ではサッカードを行っても視対象や視環境は全く動いて見えないことから，通常の視覚条件ではサッカード時の知覚的安定は完全に保持されている（つまり，サッカードによって生じる網膜像変化は完全に打ち消されている）と考えられる。知覚的安定は，視覚的安定（visual stability）または空間的恒常性（spatial constancy）とも呼ばれる。また，固視時も眼球は絶えず小さく運動しており，その場合にも知覚的安定を保持する仕組みが働いていると考えられている（例えば Murakami & Cavanagh, 1998）。

サッカード時の知覚的安定と関わりがあると考えられてきた視覚現象に，サッカード抑制およびサッカードによる見かけの位置変化がある。それぞれの現象の生起とその仕組みについての議論は 19 世紀から続いている(本田, 2009)。ただし，論理的に言えば，これらの現象はサッカードに付随して生じる視覚的変化であり，サッカードによる網膜像の変化を打ち消す働きである知覚的安定との間には自明な因果関係があるわけではない。本研究では，サッカードに付随して生じる視覚的変化を調べた近年の心理物理学的・神経科学的研究を概観し，それらが知覚的安定を保持する仕組みとどのように関わっているかを議論する。具体的には，サッカード抑制とサッカードによる位置変化について，(a) これらの現象が起こる時間条件は類似しており，(b) 網膜外信号と画像情報の両方が何らかの役割を担っており，(c) 複数の視覚領野が関与しており，(d) これらは知覚的安定を実現するための能動的な補正機構と関係している可能性が高い，ということを論じる。

サッカード抑制

サッカード抑制の基本特性

サッカード抑制（saccadic suppression）とは，サッカード中またはサッカード前後±50ms 程度に呈示される視覚刺激およびその変化が見えにくくなる現象を指す（概説として Matin, 1974；中溝, 1974)。サッカード抑制は，呈示時間が 10ms 程度以下のフラッシュ刺激（Volkmann, Schick, & Riggs, 1968），呈示刺激の画像移動（Bridgeman, Hendry, & Stark, 1975；Shioiri & Cavanagh, 1989）などについて生じる（Fig. 2)。画像移動のサッカード抑制とは，比較的長い時間（500ms 程度）呈示される静止画像を観察しながらサッカードを行う場合，画像の移動（や変化）がサッカード時に挿入されるとそれに気づきにくくなる知覚現象を指す。この現象は，光点のような単純な刺激（Bridgeman et al., 1975），ランダムドット刺激（Shioiri & Cavanagh, 1989），複雑な風景の画像刺激（McConkie & Curie, 1996）について生じることが報告されている。

その一方，高空間周波数成分を多く含む輝度定義の図形，および色刺激についてはサッカード抑制は起こりにくいことが，フラッシュ刺激（Burr, Morrone, & Ross, 1994；Uchikawa & Sato, 1995）および画像移動をもつ刺激（Bridgeman & Macknik, 1995）を用いた研究で確認されている。またフラッシュ刺激のサッカード抑制は背景が暗い方が効果は小さくなるが（Diamond, Ross, & Morrone, 2000），画像移動のサッカード抑制は背景が暗い方が効果は大きくなる（MacAskill, Jones, & Anderson, 2003）という刺激依存性が報告されている。

サッカード抑制の時間要因

サッカード中に呈示される視覚刺激は，サッカード直後に画像を呈示することによってさらに見えにくくなる(Campbell & Wurtz, 1978)。つまり，フラッシュ刺激に対するサッカード抑制はサッカード直後に呈示される視覚刺激によって増加する。これは，時間的マスキング効果の一種と考えられている（塩入, 1993)。それに対し，画像移動のサッカード抑制の場合には，サッカード後の視覚刺激の呈示時間が長い方が抑制量は少なくなる。例えば，サッカード後の刺激呈示が約 50ms であれば，1

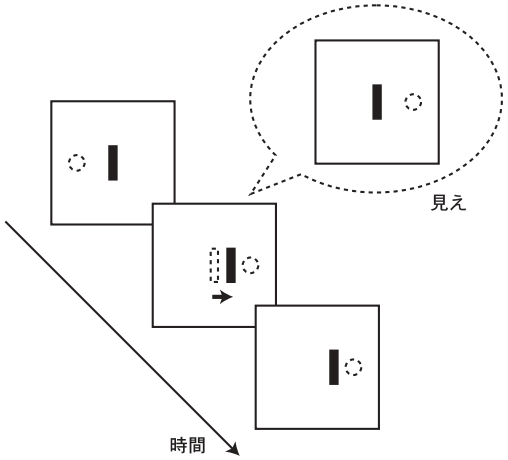

Fig. 2　画像移動のサッカード抑制の模式図。ここでは点線の小さな円が注視位置を示し，判断対象は画面中央の垂直線分である。2 番目のフレームで円が移動しており，垂直線分を飛び越す右向きのサッカードが生じたことを意味している。同時に，2番目のフレームでは垂直線分が同じく右向きに移動しており，それを模式的に右向きの矢印で示す。移動量が小さい場合には，このような移動は知覚されない（例えば，Bridgeman et al., 1975)。その場合の見えを，右上の点線で囲んだフレームに模式的に示す。

秒程度の刺激呈示と比べて，画像移動検出の閾値はおよそ倍になる（Li & Matin, 1991）。

画像移動のサッカード抑制については，変化画面の間に空白を挟んだり，刺激呈示の時間周波数を低くすると抑制量が減少することが知られている。例えば，Macknik, Fisher, & Bridgeman（1991）は，刺激が 70Hz より低い時間周波数で呈示される場合，画像移動の検出は容易となることを報告している。また，サッカード前後で連続的に呈示される刺激について，サッカード直後に 50-300ms 程度刺激を呈示しない空白の期間を設けると画像移動方向の弁別成績は大きく向上する（Deubel, Schneider, & Bridgeman, 1996）。サッカード直後に空白期間をもつそのような視対象は，もたない対象より，“移動した” という知覚を生じさせやすい（Deubel, Bridgeman, & Schneider, 1998）。

画像移動のサッカード抑制を日常的に体験できる有名な例として，鏡を通して自分自身のサッカードを見ることは出来ないことが知られている（Dodge, 1900）。この体験に関する興味深い現象として，通過する光の量を減少させるフィルタを通して片眼からもう片方の眼を鏡越しに見る場合，自分自身のサッカードを見ることができるという報告がある（Tatler & Troscianco, 2002）。フィルタを通して見た視覚像の処理は，通さない場合より時間がかかると考えられるので，画像移動のサッカード抑制には処理潜時が重要な役割を果たしていると考えられる。

サッカード抑制の仕組みと神経基盤

サッカード抑制の生起機構については，コロラリ放電（corollary discharge）と呼ばれる網膜外信号と，呈示されている刺激自体の両方が重要であると考えられている（近年の総説として，Wurtz, 2008）。コロラリ放電によって，サッカード眼球運動の指令信号のコピーが視覚情報処理過程のいずれかの段階に転送され，視覚刺激に対する感度を低下させる。このような網膜外信号による抑制効果の重要性は，サッカードによって視覚情報が大きく変化しない画像（例えば，水平方向のサッカードを行う課題における横縞画像）に対してもサッカード抑制が生じるという心理物理学的知見と整合的である（Burr et al., 1994；Burr, Morgan, & Morrone, 1999）。また，サッカード直前直後の連続的な視覚刺激による抑制効果（時間的マスキング）によって，サッカード付近に短時間呈示される視覚刺激に対する感度が低下する（Campbell & Wurtz, 1978）。この結果は，（網膜外信号に加えて）サッカード前後の視覚情報もサッカード抑制に貢献していることを示唆する。

Sylvester, Haynes, & Rees（2005）は，サッカードに伴う網膜像の変化ではなくサッカードの実行自体が視覚野の活動を変化させるかどうかを調べるため，機能的磁気共鳴画像法（functional magnetic resonance imaging, fMRI）を用いて暗中条件と明滅刺激条件でのサッカード時の脳活動を比較した。その結果，暗中ではサッカードは外側膝状体（lateral geniculate nucleus, LGN）や第一次視覚野（V1）の活動を上昇させるが，画面全体が明滅する条件ではサッカードはこれらの部位の活動を低下させることが明らかとなった（Sylvester et al., 2005）。この傾向は第二次視覚野（V2）や第三次視覚野（V3）でも確認された（Sylvester & Rees, 2006）。

Thilo, Santoro, Walsh, & Blakemore（2004）は，視覚野への経頭蓋磁気刺激（transcranial magnetic stimulation, TMS）によって生成される眼内閃光（phosphene）と呼ばれる見かけのフラッシュについてはサッカード抑制が生じないことを示し，サッカード抑制には V1 かそれより前の段階が関与していると推測している。画像を連続的に呈示する条件でサッカード抑制と一致する活動を示す神経細胞は，サルの MT 野（middle temporal area）と MST 野（middle superior temporal area）で発見されている（Thiele, Henning, Kubischik, & Hoffmann, 2002）。また，後頭頂葉（posterior parietal cortex, PPC）への TMS は画像移動のサッカード抑制を増加させる（Chang & Ro, 2007）。

これらの神経科学的知見から，サッカード抑制には複数の視覚領野が関与していることが示唆される。このようなアイデアと一致する心理物理学的知見が近年報告されている。Burr et al.（1994）は，サッカード抑制における色・空間周波数選択性に基づき，フラッシュ刺激に対するサッカード抑制には LGN が関与していることを提案している。その一方，Chahine & Krekelberg（2009）は両眼分離刺激呈示時のサッカード抑制を測定し，サッカード抑制の量はターゲットを呈示しない方の眼の背景輝度の影響を受けることを報告している。これは，両眼情報統合後の過程（つまり，V1 以降）もまたサッカード抑制に関与していることを示唆する。

サッカードによる見かけの位置変化

サッカードによる位置変化の基本特性

サッカードの開始時または開始直前に短時間呈示される視覚刺激の見かけの位置は，実際の位置からずれて見える（概説として，塩入，1993）。例えば Honda（1990, 1991）は，暗中で単独の光点が短時間呈示される場合，サッカード開始 20ms 前にはサッカードと同じ方向にずれて見え，サッカード開始から 30ms 後にはサッカードとは反対の方向にずれて見えることを報告している（Fig. 3）。この現象は，サッカードによる誤定位（saccadic mislocalization）とも呼ばれる。しかしながら，サッ

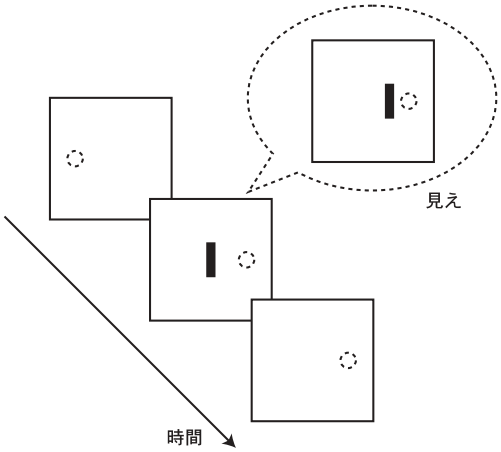

Fig. 3 サッカードによる見かけの位置変化の模式図。Fig. 2 と同じく点線の小さな円が注視位置を示す。2 番目のフレームで右向きのサッカードが生じると同時に，垂直線分が画面中央に短時間呈示される。判断対象の刺激呈示がサッカード中の場合，見かけの位置はサッカードと同じ方向にずれて知覚される（例えば，Honda, 1990, 1995）。その場合の見えを，右上の点線で囲んだフレームに模式的に示す。

カードを行う際に得られる網膜像の移動をシミュレートしたものを画面に呈示し，眼球運動を行わずに観察する場合でも，見かけの位置は正しい位置からずれて知覚されるという報告もある（MacKay, 1970；Honda, 1995）。したがって，この現象はサッカードに固有のものではなく，短時間呈示される視覚刺激について生じるものなのかもしれない。この効果は，単独のターゲットが呈示される場合より参照基準となる刺激も呈示される場合に顕著であり，参照刺激の呈示タイミングによっても変位量が異なる（Ostendorf, Fischer, Gaymard, & Ploner, 2006）。

サッカードによる位置変化の時間要因

短時間呈示される刺激の位置がサッカード中は変化して見えるとすると，刺激が連続して呈示される場合は，運動が知覚されることが予想される。この予測と一致して，スクリーン上で静止している刺激をサッカードのタイミング付近で呈示すると，サッカードとは逆方向の運動が知覚される。例えば，ある方向に移動する光点をサッカード直後に呈示する場合，見かけの運動方向はサッカードと反対方向の成分を含む（Park, Lee, & Lee, 2001）。また，刺激が輝度定義の低空間周波数画像の場合にはスクリーン上で静止していてもサッカードとは反対方向の運動が知覚される（Castet, Jeanjean, & Masson, 2002）。サッカードによる見かけの運動（または位置移動）は短時間の刺激呈示で顕著に起こり，サッカード直後に静止刺激が 50ms 以上呈示されると消失する（Castet et al., 2002；Honda, 2006）。この結果は，前節で述べたフラッシュ刺激に対する時間的マスキング効果（塩入, 1993）と類似している。したがって，サッカード抑制とサッカードによる位置変化は処理過程を部分的に共有している可能性もある。

サッカードによる位置変化の仕組みと神経基盤

もし視覚系が，いかなる時も眼球位置情報と網膜像を正確に得ているとすれば，サッカードを行ったとしても呈示刺激の位置は正しく判断できるはずである。しかし，サッカードによる見かけの位置変化が刺激条件に依存して生じることから，視覚系は正確な眼球位置または網膜像を得ていないことが推測される。眼を動かさない場合，刺激呈示位置の再生や再認は正確であると仮定すると[2]，視覚系はサッカード時には正確な眼球位置情報を得ていないことが推測される。上記のような論理により Honda（1990, 1991）は，サッカードによる網膜像信号に比べて網膜外信号の変化は緩慢であるので，その違いが見かけの位置変化をもたらすと提案している。加えて，サッカードによる位置変化の量は，サッカードの目標刺激や参照刺激の存在および判断対象の網膜位置によって変化する（Honda, 1995；本田, 2009）。したがって，サッカードによる見かけの位置変化には，網膜外信号と視覚情報の両方が関与していることが推測される。

サッカードによる見かけの位置変化に対応する反応を示す神経細胞は，サルの背側視覚経路で見つかっている（Krekelberg, Kubischik, Hoffmann, & Bremmer, 2003）。Krekelberg et al.（2003）は，サッカード時に呈示されるフラッシュ刺激を観察するサルの MT 野，MST 野，VIP 野（ventral intraparietal area），および LIP 野（lateral intraparietal area）の神経細胞の反応を解析し，MT 野と MST 野においてフラッシュ刺激の位置は網膜座標系において誤って表現され，また VIP 野および LIP 野では頭部中心座標系を用いた表現に近づくことを報告した。また，サッカードに先立ち，受容野の位置を変化させる神経細胞がサルの LIP 野で発見されている（Duhamel, Colby, & Goldberg, 1992）。したがって，サッカードによる位置変化は複数の視覚領野の処理を経ることで生じると考えられる。

[2] ただし，Mateeff & Gourevich（1983）によれば，定位課題では再生時に中心窩方向への定位の偏りがある。サッカードによる位置変化は，呈示刺激の網膜位置によって結果が若干異なることから，中心窩方向への定位の偏りが何らかの役割を果たしている可能性がある。

知覚的安定

前節までで，サッカード抑制とサッカードによる見かけの位置変化に関する基礎的知見，時間特性，および神経基盤について概観した。このような現象は，サッカード時の知覚的安定の保持とどのように関係しているのだろうか。主要なアイデアは 2 種類に分類できる。一方の立場では，知覚的安定は毎回のサッカードに伴って視覚表象と網膜像の位置関係を能動的に補正する機構によって保持されると考える。もう一方の立場では，知覚的安定は視覚系の処理能力の限界に起因する付随的な事象であると考える。ここではそれぞれ位置補正説および処理限界説と呼び，概観する。

位置補正説

視覚系が知覚的安定のための能動的な補正機構をもつとすれば，それはサッカードが起こるたびに自動的に網膜像の位置ずれを補正・相殺しているはずである。近年，そのような能動的な機構の関与を示す証拠として，異なる網膜位置間で生じる知覚的残効が報告されている。例えば，Melcher（2007）は，傾きに対して順応した後，テスト刺激を短時間呈示すると，サッカードに対する呈示タイミングに依存して傾き残効がサッカード前後で異なる網膜位置に転移することを発見した。これは，サッカード前後で視覚表象の空間情報が更新されていることを示唆する[3]。色の残効もまた，サッカード前後で異なる網膜位置に転移することが報告されている（Wittenberg, Bremmer, & Wachtler, 2008）。このような心理物理学的知見は，先に説明した，サッカードに伴って受容野の位置を変化させる神経細胞（Duhamel et al., 1992）と整合的であり，そのような神経細胞は恐らく視覚表象の空間的位置の更新を行っていると考えられる。人間においても，視覚表象の空間的更新に頭頂皮質が関与していることが fMRI の実験結果から示唆されている（Merriam, Genovese, & Colby, 2003）。また近年の心理物理学的実験から，視覚表象の更新は，空間位置というより物体を基準とした仕組みである可能性も示唆されている（Melcher, 2008）。

処理限界説

知覚的安定は視覚系が能動的に保持しているのではなく，視覚系が高速な画像運動を処理できない，あるいはそれを抑制することによって保持しているとする考え方がある（Burr, Holt, Johnstone, & Ross, 1982；Burr et al., 1999；Curie, McConkie, Carlson-Radvansky, & Irwin, 2000；Deubel et al., 1998）。一般的に，サッカードによって引き起こされるような高速な画像移動に対する視覚系の感度は高くなく，かつその場合の運動刺激の呈示時間は極めて短い。したがって，安定させるべき視覚情報はほとんど存在していないと考えることも可能である。加えて，通常の場面ではサッカード直後に刺激が呈示されることによる時間的マスキングが十分に生じる。このような前提のもとで，視覚系が“世界は静止している”という仮説を採用していると考えるならば，サッカードに伴う画像運動は符号化されず，それは当然意識に上らない。この考え方は，サッカード前後で連続的な視覚表象を保持する必要はないとする説（金井, 2009；O’Regan, 1992）と近い。

また，前節までで見てきたように，サッカード抑制が起こる時間条件は，サッカードによる位置変化が起こる時間条件と類似している。サッカードによる位置変化を，知覚的安定が失われる例であるとみなすならば，知覚的安定の保持にはサッカード抑制がある程度の役割を果たしていると考えることも可能である（Matin, 1974；Curie et al., 2000）。ただし，サッカード中の画像移動の検出閾値は固視時の閾値に比べては大きいが（例えば 25 倍，Li & Matin, 1990），それでもサッカードの大きさに対しては小さい。例えば，MacAskill et al.（2003）は，背景が暗くない画面の場合，サッカードの大きさに対して画像移動の量が 1/5 を超えると 50%の確率で移動が知覚できることを報告している。したがって，サッカード抑制のみで知覚的安定を説明できるわけではない。このような考え方は，サッカード抑制によって先行刺激が知覚されない場合でも形の継時対比が生じるという報告（Watson & Krekelberg, 2009）とも一致する。

総合考察

本稿では，サッカード抑制とサッカードによる位置変化を調べた心理物理学的・神経科学的研究を概観し，それらと知覚的安定との関わりについて議論した。知見を整理すると，サッカード抑制とサッカードによる位置変化について，(a) これらの現象が起こる時間条件は類似しており，(b) 網膜外信号と画像情報の両方が何らかの役割を担っており，(c) 複数の視覚領野が関与している，ということが明らかとなってきている。残されている問題として，(a) サッカード抑制とサッカードによる位置変化の神経基盤はどの程度処理過程を共有しているのか，また (b) 各視覚領野は知覚的安定を実現するにあたってどのような働きをしているのか，という点が挙げられる。

サッカードに付随して起こる知覚現象として他に，視空間の圧縮（Ross, Morrone, & Burr, 1997）および時間

[3] ただし，傾き残効の転移は空間的更新と関係していないとする報告もある（Knapen, Rolfs, Wexler, & Cavanagh, 2010）。

の圧縮（Binda, Cicchini, Burr, & Morrone, 2009；Morrone, Ross, & Burr, 2005）が知られている。視空間の圧縮については，刺激布置依存性が報告されており（Lappe, Awater, & Krekelberg, 2000），時間の圧縮の場合にはサッカードを行わなくとも刺激条件によっては圧縮が生じることが報告されている（Terao, Watanabe, Yagi, & Nishida, 2008）。したがって，両者が同じ神経機構で生じているのか，また知覚的安定とどの程度関連があるのかについて，心理物理学的知見から結論を導くことは難しい。

最後に，サッカード以外の眼球運動を行う時には知覚的安定はどのように保持されているかを調べた研究について言及する。固視中の微小眼球運動の場合，網膜外信号の貢献は小さく，視覚情報自体による補正が行われているという説が提案されている（Murakami, 2003；Murakami & Cavanagh, 1998, 2001）。Deubel, Koch, & Bridgeman（2010）は，固視時あるいはサッカード眼球運動時に関わらず，連続して呈示される視対象の位置移動の検出は困難であることを報告している。したがって，知覚的安定を保持する機構の一部は，眼球運動のありなしに関わらず働いている可能性がある。

追従眼球運動の場合，眼球の回転速度に関する網膜外信号と画像運動速度を足し合わせる仕組みが働くことで，知覚的安定がもたらされていると考えられている（Freeman, 2001）。ただし，画面上あるいは環境内で静止している対象は，他の対象に対して追従眼球運動を行うと眼の動きとは逆方向に運動して見える（Filehne, 1922）。これは，追従眼球運動場面では知覚的安定は完全には保持されてないことを示している。追従眼球運動を相殺し，安定した知覚を生じさせるためには，画像運動の量より追従眼球運動の量を増やすことが必要である（Freeman, 2001；Freeman, Champion, & Warren, 2010）。このような網膜外信号の過小評価を考慮することで，運動視差からの奥行き復元における知覚的安定も説明できる（Mitsudo & Ono, 2007）。

引 用 文 献

Binda, P., Cicchini, G. M., Burr, D. C., & Morrone, M. C. (2009). Spatiotemporal distortions of visual perception at the time of saccades. *The Journal of Neuroscience,* **29**, 13147-13157.

Bridgeman, B., Hendry, D., & Stark, L. (1975). Failure to detect displacement of the visual world during saccadic eye movements. *Vision Research*, **15**, 719-722.

Bridgeman, B., & Macknik, S. L. (1995). Saccadic suppression relies on luminance information. *Psychological Research*, **58**, 163-168.

Burr, D. C., Holt, J., Johnstone, J. R., & Ross, J. (1982). Selective depression of motion sensitivity during saccades. *The Journal of Physiology*, **333**, 1-15.

Burr, D. C., Morgan, M. J., & Morrone, M. C. (1999). Saccadic suppression precedes visual motion analysis. *Current Biology*, **9**, 1207-1209.

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

Campbell, F. W., & Wurtz, R. H. (1978). Saccadic omission: why we do not see a grey-out during a saccadic eye movement. *Vision Research*, **18**, 1297-1303.

Castet, E., Jeanjean, S., & Masson, G. S. (2002). Motion perception of saccade-induced retinal translation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 15159-15163.

Chahine, G., & Krekelberg, B. (2009). Cortical contributions to saccadic suppression. *PLoS One*, **4**, e6900.

Chang, E., & Ro, T. (2007). Maintenance of visual stability in the human posterior parietal cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **19**, 266-274.

Collewijn, H., Erkelens, C. J., & Steinman, R. M. (1988a). Binocular co-ordination of human horizontal saccadic eye movements. *The Journal of Physiology*, **404**, 157-182.

Collewijn, H., Erkelens, C. J., & Steinman, R. M. (1988b). Binocular co-ordination of human vertical saccadic eye movements. *The Journal of Physiology*, **404**, 183-197.

Currie, C. B., McConkie, G. W., Carlson-Radvansky, L. A., & Irwin, D. E. (2000). The role of the saccade target object in the perception of a visually stable world. *Perception & Psychophysics*, **62**, 673-683.

Deubel, H., Bridgeman, B., & Schneider, W. X. (1998). Immediate post-saccadic information mediates space constancy. *Vision Research*, **38**, 3147-3159.

Deubel, H., Koch, C., & Bridgeman, B. (2010). Landmarks facilitate visual space constancy across saccades and during fixation. *Vision Research*, **50**, 249-259.

Deubel, H., Schneider, W. X., & Bridgeman, B. (1996). Postsaccadic target blanking prevents saccadic suppression of image displacement. *Vision Research*, **36**, 985-996.

Diamond, M. R., Ross, J., & Morrone, M. C. (2000). Extraretinal control of saccadic suppression. *The Journal of Neuroscience*, **20**, 3449-3455.

Dodge, R. (1900). Visual perception during eye movement. *Psychological Review*, **7**, 454-465.

Duhamel, J. R., Colby, C. L., & Goldberg, M. E. (1992).

The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science*, **255**, 90-92.

Engbert, R., Kliegl, R. (2003). Binocular coordination in microsaccades. In R. R. J. Hyönä, H. Deubel (Eds.), *The mind's eyes: Cognitive and applied aspects of eye movements.* Oxford: Elsevier, pp. 103-117.

Filehne, W. (1922). About the visual perception of movements [Über das optische Wahrnehmen von Bewegungen]. *Zeitschrift für Sinnesphysiologie*, **53**, 134-144.

Freeman, T. C. A. (2001). Transducer models of head-centred motion perception. *Vision Research*, **41**, 2741-2755.

Freeman, T. C. A., Champion, R. A., & Warren, P. A. (2010). A Bayesian model of perceived head-centered velocity during smooth pursuit eye movement. *Current Biology*, **20**, 757-762.

Honda, H. (1990). Eye movements to a visual stimulus flashed before, during, or after a saccade. In M. Jeannerod (Ed.), *Attention and performance XIII: Motor representation and control*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, pp. 567-582.

Honda, H. (1991). The time courses of visual mislocalization and of extraretinal eye position signals at the time of vertical saccades. *Vision Research*, **31**, 1915-1921.

Honda, H. (1995). Visual mislocalization produced by a rapid image displacement on the retina: examination by means of dichoptic presentation of a target and its background scene. *Vision Research*, **35**, 3021-3028.

Honda, H. (2006). Achievement of transsaccadic visual stability using presaccadic and postsaccadic visual information. *Vision Research*, **46**, 3483-3493.

本田仁視 (2009). 視覚世界はなぜ安定して見えるのか 知泉書館.

金井良太 (2008). 視覚のリセット　心理学評論, **51**, 263-274.

Knapen, T., Rolfs, M., Wexler, M., & Cavanagh, P. (2010). The reference frame of the tilt aftereffect. *Journal of Vision*, **10**(1): 8, 1-13.

Krekelberg, B., Kubischik, M., Hoffmann, K.-P., & Bremmer, F. (2003). Neural correlates of visual localization and perisaccadic mislocalization. *Neuron*, **37**, 537-545.

Lappe, M., Awater, H., & Krekelberg, B. (2000). Postsaccadic visual references generate presaccadic compression of space. *Nature*, **403**, 892-895.

Li, W. X., & Matin, L. (1990). Saccadic suppression of displacement: influence of postsaccadic exposure duration and of saccadic stimulus elimination. *Vision Research*, **30**, 945-955.

Liversedge, S. P., Rayner, K., White, S. J., Findlay, J. M., & McSorley, E. (2006). Binocular coordination of the eyes during reading. *Current Biology*, **16**, 1726-1729.

MacAskill, M. R., Jones, R. D., & Anderson, T. J. (2003). Saccadic suppression of displacement: effects of illumination and background manipulation. *Perception*, **32**, 463-474.

Mackay, D. M. (1970). Mislocation of test flashes during saccadic image displacements. *Nature*, **227**, 731-733.

Macknik, S. L., Fisher, B. D., & Bridgeman, B. (1991). Flicker distorts visual space constancy. *Vision Research,* **31**, 2057-2064.

Mateeff, S., & Gourevich, A. (1983). Peripheral vision and perceived visual direction. *Biological Cybernetics*, **49**, 111-118.

Matin, E. (1974). Saccadic suppression: a review and an analysis. *Psychological Bulletin*, **81**, 899-917.

McConkie, G. W., & Currie, C. B. (1996). Visual stability across saccades while viewing complex pictures. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **22**, 563-581.

Melcher, D. (2007). Predictive remapping of visual features precedes saccadic eye movements. *Nature Neuroscience,* **10**, 903-907.

Melcher, D. (2008). Dynamic, object-based remapping of visual features in trans-saccadic perception. *Journal of Vision*, **8**(14): 2, 1-17.

Merriam, E. P., Genovese, C. R., & Colby, C. L. (2003). Spatial updating in human parietal cortex. *Neuron*, **39**, 361-373.

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

Mitsudo, H., & Ono, H. (2007). Additivity of retinal and pursuit velocity in the perceptions of depth and rigidity from object-produced motion parallax. *Perception*, **36**, 125-134.

Morrone, C., & Burr, D. (2009). Visual stability during saccadic eye movements. In M. S. Gazzaniga (Ed.), *The Cognitive Neurosciences*. 4th ed. Cambridge, MA: MIT Press, pp. 511-524.

Morrone, M. C., Ross, J., & Burr, D. (2005). Saccadic eye movements cause compression of time as well as space. *Nature Neuroscience*, **8**, 950-954.

Murakami, I. (2003). Illusory jitter in a static stimulus

surrounded by a synchronously flickering pattern. *Vision Research,* **43**, 957-969.

Murakami, I., & Cavanagh, P. (1998). A jitter after-effect reveals motion-based stabilization of vision. *Nature*, **395**, 798-801.

Murakami, I., & Cavanagh, P. (2001). Visual jitter: evidence for visual-motion-based compensation of retinal slip due to small eye movements. *Vision Research*, **41**, 173-186.

中溝幸夫 (1974). Saccadic suppression をめぐる諸問題 心理学評論, **17**, 319-339.

O'Regan, J. K. (1992). Solving the "real" mysteries of visual perception: the world as an outside memory. *Canadian Journal of Psychology,* **46**, 461-488.

Ostendorf, F., Fischer, C., Gaymard, B., & Ploner, C. J. (2006). Perisaccadic mislocalization without saccadic eye movements. *Neuroscience*, **137**, 737-745.

Park, J., Lee, J., & Lee, C. (2001). Non-veridical visual motion perception immediately after saccades. *Vision Research*, **41**, 3751-3761.

Ross, J., Morrone, M. C., & Burr, D. C. (1997). Compression of visual space before saccades. *Nature*, **386**, 598-601.

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　芋阪良二・中溝幸夫・古賀一男 (編) 眼球運動の実験心理学　名古屋大学出版会　pp. 101-122.

Shioiri, S., & Cavanagh, P. (1989). Saccadic suppression of low-level motion. *Vision Research*, **29**, 915-928.

Sylvester, R., Haynes, J.-D., & Rees, G. (2005). Saccades differentially modulate human LGN and V1 responses in the presence and absence of visual stimulation. *Current Biology,* **15**, 37-41.

Sylvester, R., & Rees, G. (2006). Extraretinal saccadic signals in human LGN and early retinotopic cortex. *Neuroimage*, **30**, 214-219.

Tatler, B. W., & Troscianko, T. (2002). A rare glimpse of the eye in motion. *Perception*, **31**, 1403-1406.

Terao, M., Watanabe, J., Yagi, A., & Nishida, S. (2008). Reduction of stimulus visibility compresses apparent time intervals. *Nature Neuroscience*, **11**, 541-542.

Thiele, A., Henning, P., Kubischik, M., & Hoffmann, K.-P. (2002). Neural mechanisms of saccadic suppression. *Science*, **295**, 2460-2462.

Thilo, K. V., Santoro, L., Walsh, V., & Blakemore, C. (2004). The site of saccadic suppression. *Nature Neuroscience*, **7**, 13-14.

Uchikawa, K., & Sato, M. (1995). Saccadic suppression of achromatic and chromatic responses measured by increment-threshold spectral sensitivity. *Journal of the Optical Society of America A: Optics, Image Science, and Vision*, **12**, 661-666.

Volkmann, F. C., Schick, A. M. L., & Riggs, L. A. (1968). Time course of visual inhibition during voluntary saccades. *Journal of the Optical Society of America*, **58**, 562-569.

Watson, T. L., & Krekelberg, B. (2009). The relationship between saccadic suppression and perceptual stability. *Current Biology*, **19**, 1040-1043.

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

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