

注視時およびサッカード時 における定位誤差

則武 厚・八木 昭宏

1. はじめに

ヒトは何かを見るときには、その対象物をじっと見て、眼を逸らさない。これは注視 (fixation) と呼ばれる。そして、対象物を変更する時にはヒトは眼球を急速に移動させ、その対象物を注視する。このような急速眼球運動はサッカード (saccade) と呼ばれる。ヒトの網膜の視細胞の分布には偏りがあり、網膜の中心部分には集中しており、密度が高いが、周辺になるにつれその密度が減少していく。密度が高い網膜の中心部分は中心窩 (fovea) と呼ばれる。

どのようにヒトは対象とする物体の位置を表象しているのかという位置知覚のメカニズムを知ることは、我々が自らの視覚系を理解する上で重要であると考えられる。本論文は注視時・サッカード時の定位誤差を扱った研究を紹介し、それらを通じて、眼球から入力される対象の位置情報をヒトはどのように表象し、処理しているのかを考察する。

2. 注視時における定位誤差

注視時において、刺激の呈示が中心窩であり、十分な時間呈示されれば、定位の精度は極めて高いことがわかっている (Badcock & Westheimer, 1985; Westheimer, 1981)。しかし、刺激の呈示を数ミリ秒視野の周辺に呈示すると、必ずしも正確には刺激の位置を定位できないことも報告されている

(Osaka, 1977; Rauk & Luuk, 1978; Mitrani & Dimitrov, 1982; Mateeff & Gourevich, 1983)。この周辺視に呈示された刺激の定位は、通常中心窩方向にずれ、周辺に向かうほどその誤差が大きくなる傾向にある。O'regan (1984)によれば、中心窩から視角 7.2 度の位置での位置知覚は、1 度程度も中心窩方向にずれることが報告されている。

このように中心窩方向に定位がずれるということは、人間の脳内において瞬間的に呈示された物体の位置表象は実際の物体の位置よりも中心窩方向に表象されていることを意味する。そこで、注視時において、中心窩方向に誤定位するという傾向が、何に起因するのかを明らかにするために、様々なアプローチが試みられた。

これまでの実験手法はほとんど、光点 1 点から成る刺激を呈示し、それを被験者は自身の指でポインティングまたはマウスを使用しカーソル等で定位するというものであった。このような定位方法は運動的的定位と呼ばれる。これに対し、Müsseler, Heijden, Mahmud, Deubel and Ertsey (1999) は刺激の位置判断を比較刺激と相対的に判断させるという手法を用いた。水平に配された 6 つの点からなる配列の位置 (S) を用意し、その刺激の中心と水平に配された 5 つの点からなる配列の比較刺激 (CS) の中心のどちらがより周辺にあるのかを被験者に判断させるというものであった。その結果、S と CS を同時呈示した条件では、S の中心位置は正しく知覚されていたが、S と CS の呈示が時間的に数百ミリ秒ずれた条件、すなわち、stimulus onset asynchrony (SOA) が生じた条件では、S の中心は中心窩方向へとずれて知覚された。則武・八木 (2000) は Müsseler et al. (1999) と同様の実験手法で刺激と比較刺激にコントラストの有無を条件に設けた。その結果、刺激と比較刺激にコントラストがあった方がより S の中心が中心窩方向にずれて知覚されやすかった。

また、Sheth & Shimojo (2001) は注視時に瞬間呈示された刺激の定位をマウスによる運動的的定位方法と、刺激と比較刺激のどちらが中心窩からの距離が遠いと感じるかという視覚的的定位によって、定位誤差がどのように違うのか

を調べた。その結果、運動的的定位では中心窩方向に定位され、視覚的定位では刺激と比較刺激に時間差、すなわち inter stimulus interval (ISI) を設けた場合、より中心窩方向に定位誤差が生じた。Sheth & Shimojo (2001) は、ISI が中心窩方向に定位誤差を生む非常に重要な要因であると考え、空間の位置情報は時間によって中心窩方向に収縮されて歪められて表象されている結論付けている。Sheth & Shimojo (2001) の結果を考慮すると、中心窩方向に誤定位される要因において、定位方法による誤差の可能性は除かれたといえよう。以上から、注視時において呈示された刺激の位置情報は、中心窩からの距離に比例して誤差が中心窩方向へと大きくなり、刺激と比較刺激の呈示までの SOA やコントラスト、そして、刺激の消失から定位までの時間によって影響を受けることが明らかとなった。

3. サッカー時に瞬間呈示された刺激の定位誤差

注視時における定位誤差は中心窩方向に系統的にずれていたが、それでは眼球運動時では定位誤差はどのようになっているのであろうか。ここでは、急速眼球運動時（サッカー）に呈示された刺激の位置の定位についての実験を以下で紹介する。

サッカーの直前・最中・直後に瞬間呈示された光点の位置を被験者に定位させると、サッカーの開始からの時間に依存して誤差が生じることがわかっている（Honda, 1990, 1991; Mateeff, 1978; Matin, 1965; Matin, Matin, & Pearce, 1969; Matin, Matin, & Pola, 1970）。

実験は大抵完全暗室下で行われ、被験者の課題は図 1- のように、注視点 (F) からサッカーの目標点 (T) までサッカーを行い、知覚された刺激 (S) の位置を定位することである。刺激呈示のタイミングは被験者のサッカー開始を基準として ± 200 ミリ秒以内であり、呈示時間は数ミリ秒である。このとき、+ はサッカー後を、- はサッカー開始前を意味している。

このようにして収集した定位された位置と実際の S の位置との差を定位誤

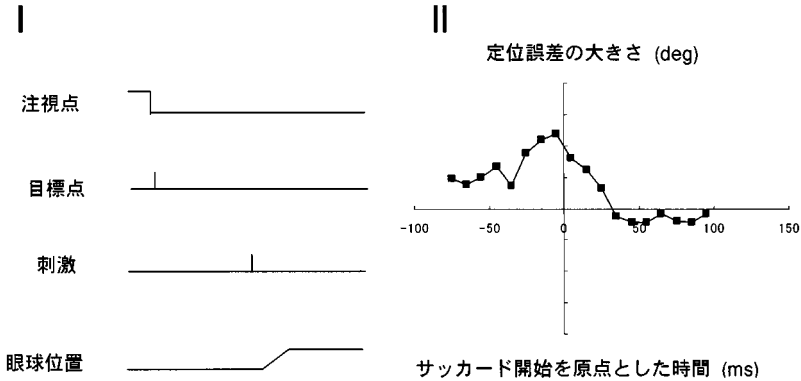


図1 サッカード時付近で瞬間呈示された刺激の定位誤差 (Noritake & Yagi, 2001)

: 被験者は注視点を注視し、注視点が消失した後に提示される目標点に向かってサッカードを行う。刺激はサッカード開始付近にランダムに呈示される。その後、被験者は知覚された刺激の位置を定位する。

: 横軸はサッカード開始を原点とした時間であり、縦軸は実際の刺激位置と定位された位置との視角 (degree) を示している。■ は 10 ms 毎の試行の平均値を示している。

差の大きさとし、サッカードの開始時を原点として、その原点からの S の呈示の時間差に対してその定位誤差の大きさを表したものが図 1- である (Honda, 1990, 1991; Mateeff, 1978; Matin, et al., 1970; Noritake & Yagi, 2001)。通常、定位誤差はサッカード開始前 100 ミリ秒から、サッカード方向に生じ始め、サッカードの開始時にピークを迎える。サッカードの開始後は徐々に定位誤差は減少し始め、一旦サッカード方向とは反対方向に振れ、サッカード開始後から 100 ミリ秒ほど持続する。Honda (1990) は視角 8 度の水平のサッカードを行ったときに、最大視角 2 度を越す定位誤差が認められたと報告している。このようなサッカードに付随して定位誤差が生じる現象は Honda (1990, 1991, 1993, 1995, 1999) によって系統的に調べられ、saccadic-contingent mislocalization (SCM) と呼ばれている。

3.1. 刺激が呈示される網膜位置による影響

この SCM に関して、Ross, Morrone and Burr (1997) は様々な網膜位置に視覚刺激を呈示することによって、定位誤差がどのように生じるのかを調べた。Ross et al. (1997) は正中線を基準として、左に視角 10 度に位置する注視点から右に視角 10 度に位置する目標点までサッカードを被験者に行わせ、刺激の位置を定位するというものであった。刺激は CRT 上にて提示された。赤色の背景に垂直方向に画面いっぱいに緑色の線分がサッカード付近でランダムに瞬間呈示されるというものであった。刺激の呈示位置は正中線より視角において左 20 度 (-20 度)、正中線 (0 度)、右 20 度 (+20 度) の網膜位置であった。その結果、呈示された網膜の位置によって、定位誤差の生じ方が異なった。-20 度、0 度に呈示された刺激の定位誤差の変移はこれまでの SCM と同様であったが、+20 度に呈示された刺激の定位誤差の変移は、-20 度、0 度に呈示された定位誤差とは定位誤差の変移方向が反転していたのである。この結果をもって、Ross et al. (1997) は「視空間の収縮 (compression of visual space)」と呼んだ。この視空間の収縮はサッカードを行わずにサッカード時の画像をシミュレートして呈示した場合には起こらなかったことから、サッカードそのものが重要な要因となっていることが明らかとなった。

3.2. 参照点が及ぼす影響

SCM に関する実験の重要な点は、刺激が呈示された瞬間には刺激以外の光刺激は存在しないということである。しかし、その刺激呈示時に刺激以外の光刺激が存在した場合、定位誤差はどのように影響を受けるのであろうか。Honda (1999) は SCM に関する実験で、光点だけではなく、背景として枠を呈示する条件を設けた。設けられた枠は、視覚刺激に対して網膜上で参照として働いた。Honda (1999) は枠の有無、すなわち視覚的参照点の有無で視覚刺激に対する定位がどのように変容するのかを調べた。その結果、枠無し条件に比べ枠有り条件では視覚刺激に対する定位誤差が小さくなった。このことは、視覚的参照点があることによって SCM の定位誤差が減少することを

示唆している。また、Dassonville, Schlag, & Schlag-Rey (1995) は、網膜座標系ではなく空間座標系における視覚的参照点が定位誤差を減じる役割があることを報告している。どちらの実験もこのような参照点を与えられた結果、定位誤差は小さくなった。

このように網膜位置や参照点の有無によって SCM の定位誤差が影響を受けることは明らかである。以下では、これらの空間的な要因を操作した実験とは別に、時間的な要因を操作した実験を紹介する。

3.3. 網膜情報における時間的要因の影響

Lappe, Awater and Krekelberg (2000) は Ross et al. (1997) の視空間が圧縮するという実験についてさらに詳しく調べた。Lappe et al. (2000) は参照点を呈示するタイミングでどのように視空間が変容するのかを Ross et al. と同様の実験手法を用いて確認した。その結果、サッカード前やその最中よりもむしろ、サッカード後に視覚的な参照が得られるときのみ視空間の収縮が生じていることを報告した。このことから Lappe et al. (2000) はサッカードの前後での空間定位に関する処理は主にサッカード後の視覚刺激を元に行っていることを示唆した。

また、Hershberger (1987) はフリッカーしている単一の光点をまたいでサッカードを行うと、図2のような「点の配列」が知覚される、と報告している。このような点の配列を Hershberger (1987) はファントム・アレイ (phantom array) と呼んでいる。ファントム・アレイは眼球運動を起こすことによって、フリッカー刺激である光点が点灯したときに投影される網膜位置がずれることによって生じると考えられる。フリッカー刺激は単なる光点が点滅しているのみであるので、光点がサッカード方向とは逆方向に、移動しているかのように知覚されるはずである。しかし、点は移動しているようには知覚されず、ファントム・アレイが知覚されている。このように知覚される原因として、残像が考えられる。しかし、純粋に残像だけの効果だけであるとは考えにくい。なぜならば、Hershberger (1987) の実験で知覚されたファントム

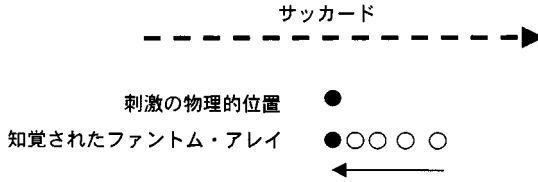


図2 ファントム・アレイ

注視点から目標点までフリッカーしている刺激をまたがるようにしてサッカードをすると、ファントム・アレイが知覚される。破線の矢印はサッカードの方向とその大きさを示しており、実線の矢印は点の配列が知覚される方向を示している。サッカード方向とは逆方向に知覚されていることがわかる。

・アレイの長さは視角 8 度のサッカードで視角 4 度であったからである。網膜上では視角 8 度分の移動（網膜座標系）のはずであるにも関わらず、報告された長さはその半分程度（空間座標系）であった。このように網膜座標上と報告された空間座標上の相違がなぜ起こるのかは現在のところ明らかとなっていない。

おそらく、網膜座標系から空間座標系へと変換する機能があると考えられる。このように網膜座標系から空間座標系の変換に関する理論を Bridgeman, Heijden, & Velichkovski (1994) は “ translation theory ” と呼んでいる。

4. 相殺説と SCM 現象

通常、サッカードを行えば、サッカードの前後の網膜像は異なる。注視時であれば、網膜像の変化は対象の位置が変化したと知覚されるはずである。では、眼球運動時に生じた網膜像の変化によって我々は対象（この場合、外界全体）が移動したかのように知覚するかというと、そうではない。このように、眼球運動によって網膜像が変化するにも関わらず、外界が移動したかのように知覚されない視覚系の性質を「視野の安定性 (visual stability)」という。このような視野の安定性がどのように成立しているのかというメカニズムは古くから論議的であった。Von Helmholtz (1866) はこの視野の安定性を説明するために、相殺説 (cancellation theory) を提唱した。相殺説とは、実際に

対象が網膜に投影される網膜情報 (retinal information, RI) と、RI 以外の眼球の位置に関する網膜外眼球位置情報 (extraretinal eye position information, EEPI) との比較によって、眼球運動中の網膜像のずれが知覚レベルにおいて相殺され、視野の安定性を実現しているという仮説である。

これとは別に、視野の安定性が動きを知覚するか否かに依存し、動きを感じない場合には視野が安定するとの仮説を立てると、視野の安定を、動きに対するサッカード抑制の問題に帰着することができる。サッカード抑制とは、サッカード時に視覚刺激に対する閾値が注視時における閾値よりも上昇する現象のことである。すなわち、動きに対しサッカード抑制が働き、動いたという知覚がなければ視野の安定性は保たれる。上述した考えと類似した仮説を Mackay (1973) が提唱している。その仮説とは、人間は「視野は安定している」という帰無仮説を有しており、網膜像 (RI) や網膜外眼球位置情報 (EEPI) がある閾値を越えたときのみ、対象の位置が変化したとみなす、というものである。

しかしながら、頻繁に起こるサッカード前後の異なる網膜像のずれによって知覚されるはずの空間のずれを、どのように補正、統合しているのか、そしてそれにはどのような情報がどの時点で影響しているのかということもサッカード抑制や Mackay の仮説では説明できない。サッカード抑制や Mackay の仮説による視野の安定性の説明は単に「動きの知覚」だけを否定するものであり、サッカード前後の網膜像の対応を考慮していない。

5. 相殺説再考

これまで、相殺説は「視野の安定性」を説明してきた。では、ある種の「視野の安定」の崩壊とも呼べるサッカード時における位置情報の歪みは相殺説の立場からはどのように説明されるのであろうか。相殺説に従えば、網膜情報 (RI) と、網膜外眼球位置情報 (EEPI) により現在の刺激の位置が表現されているはずであり、眼球運動時に変化した EEPI を差し引けば SCM 現象は

生じないはずである。そこで、実際の眼球の位置はその瞬間に正確に脳で表象されず、少し遅れて表象されるため、SCM 現象が生じると考えられた (e. g. Honda, 1997)。このとき、RI は「網膜上の視細胞の位置」を表しているので、サッカードの影響を受けないと仮定される。

EEPI は実際のサッカード時のように急速にその位置を変化せずに、実際の眼球位置の変化と比較して、より緩慢に変化するという仮説が提出された (Honda, 1990; Dassonville, Schlag, & Schlag-Rey, 1992; Schlag, & Schlag-Rey, 1995)。このような考えはサッカード時に瞬間呈示された刺激の定位誤差が生じる要因を説明する際、相殺説をそのままでは適用できないということを明らかにした。すなわち、脳内における EEPI の時間特性を考慮する必要性を示唆したのである。その後、EEPI の時間特性を詳細に調べるために連続サッカードを行ったときの EEPI の時間特性を扱った研究が成された (Honda, 1997)。これに対し、前出した Hershberger (1987) は、EEPI の変化は徐々にではなく、サッカード前に先立ちサッカード後の EEPI に変化するという仮説を提唱した。その例がファントム・アレイである、と主張した。しかし、この説を支持するような研究結果は今のところ認められていない。これとは別に、Sogo & Osaka (2001) はサッカード前に継時的に呈示された 2 点の刺激位置の相対的な知覚を実験的に検討し、その結果から「たとえ刺激が瞬間呈示されようとも、その前後の網膜像と無関係に相殺説が成り立っているわけではない」ということを主張した。

また、Noritake & Yagi (2000) は Hershberger (1987) と 200-Hz のフリッカー刺激に加え、刺激の特性を定常光にした条件を設けた。これらをサッカードの持続時間の 1/4 の地点から 31 ミリ秒間呈示し、被験者には知覚されたファントム・アレイや線分の両端点を報告するように教示した (フリッカー刺激ではファントム・アレイ、定常光刺激では線分に知覚される)。両条件とも刺激が投影された網膜上の位置は同じであるので相殺説における RI は同じはずである。しかし、知覚されたフリッカー刺激の長さのほうが知覚された線分の長さよりも長く報告された。このことから、サッカード時における網膜情

報 (RI) も正確ではない可能性がある。

以上から、サッカード時付近においては、単なる写像の計算で「視野の安定性」を説明してきた従来の相殺説では不十分であることが示唆された。すなわち、相殺説が表す網膜外位置情報 (EEPI) がある種の時間特性を持つという概念を導入する必要があったといえる。また、前後の網膜像と無関係に相殺説が成り立っているとはいえないということや、網膜情報 (RI) もサッカード時には正確ではない可能性があることが明らかとなったといえよう。

6. ま と め

注視時・サッカード時付近における瞬間呈示された光点を定位するという実験を紹介してきた。これらを通じて、以下では、位置知覚の原理を考察する。

サッカード時付近における相殺説に対して、網膜情報 (RI) は「網膜上の視細胞の位置」を表象しているので、サッカードの影響を受けないと仮定された。では、サッカード時においても RI が正確に表象されているのであろうか。すなわち、RI は眼球運動の影響を受けないと仮定してよいのか、という問題はまだ解決されていない。また、注視時における定位誤差が系統的に中心窩方向にずれるという現象を考慮すると、入力された RI がそのまま定位に反映されているとは考えにくい。すなわち、網膜座標系から空間座標系に変換するなんらかの機構の存在があり、一定のバイアスがあると考えられる。網膜外眼球位置情報 (EEPI) の時間特性を考慮した相殺説だけでは「視野の安定性」を説明するには不十分である。前後の網膜像がどのように位置知覚に影響を与えるのか、例えば、どの程度時間的に近接していれば位置知覚に影響を与えるのか、空間的な配置によって相対的な位置知覚が影響をうけるのかという問題は未だに解決されていない。また、網膜座標系から空間座標系に関する機構がどのように相殺説に影響しているのかという問題も解決する必要がある。

今後の研究は、視野の安定性を相殺説に基づいて考察した場合、相殺説が利用する RI や EEPI の詳細な時間特性や相互作用、多くの実験では単一の

光点刺激しか呈示していないので、構造をもったオブジェクトの知覚やオブジェクト同士の位置関係の知覚、網膜座標系から空間座標系への変換の特性、を調べることによって日常における我々の位置知覚を成り立たせているメカニズムの理解がさらに深いものとなると考えられる。

References

- Badcock, D. R., & Westheimer, G. (1985). Spatial location and hyperacuity: the centre/surround localization contribution function has two substrates. *Vision Research*, *25*, 1259–1267.
- Bridgeman, B., Heijden, A. H. C., & Velichovsky, B. M. (1994). A theory of visual stability across saccadic eye movements. *Behavioral and Brain Science*, *17*, 247–292.
- Dassonville, P., Schlag, J., & Schlag-Rey, M. (1995). The use of egocentric and exocentric location cues in saccadic programming. *Vision Research*, *35*, 2191–2199.
- Helmholtz, H. von (1866). *Handbuch der physiologischen Optik*. Dritter Abschnitt Leipzig. 204–205
- Hershberger, W. (1987). Saccadic eye movements and the perception of visual direction. *Perception and Psychophysics*, *41*, 35–44.
- Honda, H. (1990). Eye movements to a visual stimulus flashed before, during, or after a saccade. In M. Jeannerod (Ed.), *Attention and performance* (Vol. 13, pp. 567–582). Hillsdale, N. J.: Erlbaum.
- 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.
- 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. (1997). Interaction of extraretinal eye position signals in a double-step saccade task: psychophysical estimation. *Experimental Brain Research*, *113*, 327–336.
- Honda, H. (1999). Modification of saccade-contingent visual mislocalization by the presence of a visual frame of reference. *Vision Research*, *39*, 51–57.
- Lappe, M., Awater, H., & Krekelberg, B. (2000). Postsaccadic visual references generate presaccadic compression of space. *Nature*, *403*, 892–895.

- MacKay, D. M. (1973). *Visual stability and voluntary eye movements*. In R. Jung (Ed.), *Handbook of sensory physiology* (Vol. 7). pp. 307–331 New York: Springer-Verlag.
- Mateeff, S. (1978). Saccadic eye movements and localization of visual stimuli. *Perception and Psychophysics*, *24*, 215–224.
- Mateeff, S., & Gourevich, A. (1983). Peripheral vision and perceived visual direction. *Biological Cybernetics*, *49*, 111–118.
- Matin, L., Matin, E., & Pearce, D. G. (1969). Visual perception of direction when voluntary saccades occur: I. Relation of visual direction of a fixation target extinguished before a saccade to a flash presented during the saccade. *Perception and Psychophysics*, *5*, 65–80
- Matin, L., Matin, E., & Pola, J. (1970). Visual perception of direction when voluntary saccades occur: II. Relation of visual direction of a fixation target extinguished before a saccade to a subsequent test flash presented before the saccade. *Perception and Psychophysics*, *8*, 9–14
- Matin, L. A. (1965). Visual perception of direction for stimuli flashed during voluntary saccadic eye movements. *Science*, *148*, 1485–1487.
- Mitrani, L., & Dimitrov, G. (1982). Retinal location and visual localization during pursuit eye movement. *Vision Research*, *22*, 1047–1051.
- Müsseler, J., van der Heijden, A. H., Mahmud, S. H., Deubel, H., & Ertsey, S. (1999). Relative mislocalization of briefly presented stimuli in the retinal periphery. *Perception and Psychophysics*, *61*, 1646–1661.
- Noritake, A., & Yagi, A. (2000). Frickering retinal signal induces larger saccade-conditional mislocalization. *Perception*, *29*, 91 b
- Noritake, A., & Yagi, A. (2001). Proceeding of First Asian Conference on Vision: Frickering retinal signal induces longer perceived length than continuous retinal signal at about saccades onset. (*in press*)
- 則武 厚・八木昭宏 (2000) 周辺視知覚における短時間呈示された刺激輝度の影響
関西心理学会第 112 回大会発表論文集 6
- 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.
- Osaka, N. (1977). Effect of refraction on perceived locus of a target in the peripheral visual field. *Journal of Psychology*, *95* (1st Half), 59–62.
- Ross, J., Morrone, M. C., & Burr, D. C. (1997). Compression of visual space before saccades [see comments]. *Nature*, *386*, 598–601.

- Schlag, J., & Schlag-Rey, M. (1995). Illusory localization of stimuli flashed in the dark before saccades. *Vision Research*, 35, 2347–2357.
- Sogo, H., & Osaka, N. (2001). Perception of relation of stimuli locations successively flashed before saccade. *Vision Research*, 41, 935–942.
- Sheth, B. R., & Shimojo, S. (2001). Compression of space in visual memory. *Vision Research*, 41, 329–341.
- Westheimer, G. (1981). Visual hyperacuity. *Progress in Sensory Physiology*, 1, 1–30.

則武 厚 大学文学研究科博士課程後期課程
八木昭宏 文学部教授