

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 6 日現在

機関番号：32670

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2013～2016

課題番号：25285205

研究課題名(和文)変動する環境光下における視知覚への加齢の影響の解明

研究課題名(英文)Understanding the effect of age and ambient light level on visual perception

研究代表者

竹内 龍人(TAKEUCHI, TATSUTO)

日本女子大学・人間社会学部・教授

研究者番号：50396165

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 5,000,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、運動視における環境光と加齢の効果を実験的に調べることを目的とした。先行刺激により後続のテスト刺激の見え方が変わる視覚運動プライミングは、錐体と桿体が同時に機能する薄明視や環境座標において消失することを見出した。錯視の消失は若年層では顕著であったが、加齢と共にこの傾向は弱まった。その一方で、中心興奮-周辺抑制拮抗型メカニズムがもたらす空間抑制効果に関しては、薄明視において全般的にその効果が弱まると同時に、明所視と異なり加齢に特有の効果はみられなかった。以上の実験結果から、運動視における加齢の効果は錐体と桿体が相互作用するレベルにおいて影響を及ぼしていると結論づけられる。

研究成果の概要(英文)：The purpose of this study was to examine the effect of adapting light level and age of participants on the visual motion perception. We utilized a phenomenon called visual motion priming, in which the perceived direction of a directionally ambiguous test stimulus is influenced by the moving direction of a preceding stimulus. It was found that, under mesopic conditions, the strength of motion priming was greatly reduced under spatiotopic conditions especially for the younger participants. We also examined spatial center-surround antagonistic mechanisms in visual motion processing by measuring the minimum presentation duration for direction discrimination. Spatial suppression strength significantly correlated with age, and the older participants showed a lower spatial suppression. The overall suppression strength was reduced under mesopic vision. These results indicate that the effect of age appears at the level of visual motion processing where the cones and the rods interact.

研究分野：実験心理学

キーワード：視覚 運動視 錐体・桿体 薄明視 暗所視 加齢

1. 研究開始当初の背景

(1) 真夏の日光が降り注ぐ浜辺から星明かりで照らされた山道まで、私たちが住む世界の環境光は一千億倍という大きな範囲で変化している。個々の視覚神経細胞のダイナミックレンジは2対数単位程度であるため、錐体系・桿体系という二つのシステムが機能し環境の変化に対応している。錐体のみが機能する明所視 (photopic vision)、錐体と桿体が同時に機能する薄明視 (mesopic vision)、そして桿体のみが機能する暗所視 (scotopic vision) に分けられる。暗所視や薄明視はどれほど注目すべき問題なのであろうか。昼行性であるヒトの視覚の時空間・波長解像度は明所視下で最大となるが、薄明視と暗所視は日常で遭遇する環境光の範囲の半分、つまり6対数単位に達する範囲で機能している。視覚システム全体を理解するためには、環境光の変化の内の半分を担当する暗所視や薄明視のメカニズム解明が必要となる。

(2) 視覚への環境光(順応光)レベルの影響を調べた先行研究では、光点や格子模様など比較的単純なパターンの検出閾や弁別閾の測定に基づく視感度変化の解明に重点が置かれてきた。一方で、実環境における環境光レベルの影響という視点から考えると、単純なパターンの検出や弁別に関する知見だけでは不十分であり、日常生活において重要な視機能である運動視 (visual motion perception) が環境光の影響をどのように受けるかを知ることが必須である。低環境光下で交通事故が多発することや、高齢者の視覚機能は低環境光下における時間応答特性が遅くなるといった事実を考え合わせると、環境光が運動視に及ぼす影響の解明は、重要な問題設定だといえる。

環境光の影響は視感度の問題だけではないことを示した著者の研究を二例挙げる。(A) フレーム間に一樣な画面を挟んだ運動刺激 (ISI リバーサル) を観察すると、明所視下と暗所視下では正反対の方向に動いて見える (Takeuchi & De Valois, 1997, *Vision Research*)。 (B) 先行する運動刺激が後続刺激の運動印象を誘導する視覚運動プライミングという現象は、薄明視で最も観察されにくい (Yoshimoto & Takeuchi, 2013, *Journal of Vision*)。これらの知見は、運動知覚に関するかぎり、視感度の低下という視点だけでは環境光の影響が理解できないことを示している。視覚運動を検出するメカニズムの時間特性や、視覚運動情報を空間的に統合するメカニズムが環境光に依存してどのように変化するか、その理解が必須となる。

(3) 光点検出課題から算出された時間インパルス応答関数の形状は加齢に伴いなだらかになるが、これが高齢者における運動視機能低下の一つの要因であると考えられている。一方で、加齢による変化は運動視の課題に依

存するという報告もあることから、現状では運動視機能が加齢により必ず低下するのか、あるいは個人差があるのか、薄明視や暗所視において特に機能低下が顕著なのか、薄明視における特異性 (Billino, et al., 2008, *Journal of Vision*) が存在するのか、といった点も不明である。

2. 研究の目的

(1) 上述の通り、視感度の低下という視点からだけでは環境光と知覚との関係はわからない。本研究では運動視に焦点を当てる。そして、視覚運動情報統合の時間/空間特性や視覚運動が知覚される座標系が環境光に依存してどのように変化するかを実験的に調べ、その背後のメカニズムを解明することを第一の目的とする。

(2) 環境光と加齢による視覚認知機能、とくに運動視機能の変化との関連については明確な知見がない状況である。そこで本研究では、異なる環境光下における複数の視覚運動課題のパフォーマンスと年齢との関連性を実験的に明らかにすることを第二の目的とする。

3. 研究の方法

(1) 先行研究や著者の研究に基づき、ISI リバーサル、視覚運動プライミング、そして空間抑制課題 (Tadin, et al., 2003, *Nature*) という3種類の運動視課題を、幅広い年齢層の実験参加者に対して遂行するという実験心理学的研究を行った。

(2) ISI リバーサルでは、位相が90度シフトする二枚の正弦波格子を提示する。その正弦波格子の間に、平均輝度を持つ一樣なフレームを挟む。周辺視野で観察した場合、明所視下ではこのフレームの提示時間が30ミリ秒の時に運動の反転が生じる。暗所視下では反転が生じる時間が80~100ミリ秒にまで延びる。また、視覚の時間インパルス応答は順応レベルによりピークに至る時間が長くなり、暗所視化では条件により20~100ミリ秒遅くなる (Takeuchi & De Valois, 2009, *Vision Research*)。このように、ISI リバーサルは視覚の時間インパルス応答特性の現象的な現れであるために、ISI リバーサルにより時間インパルス応答特性が推定可能になる。

視覚運動プライミングでは、一方向に運動する先行刺激を提示した直後に、位相反転するために見かけの運動方向が曖昧なテスト刺激を提示する (図1上)。先行刺激の持続時間に依存してテスト刺激の見えの方向が切りかわる。先行刺激の持続時間が短い場合には、テスト刺激が先行刺激と同方向に見える正のプライミング (運動の同化) が、持続時間が長い場合にはテスト刺激が先行刺激と反対方向に見える負のプライミング (運動の対

比)が生じる。この課題により、運動視の時間的統合の特性が検討できると考えられる。

空間抑制効果では、一方向に運動するガボールパターンの運動方向弁別提示時間閾を測定する。その際にはパターンの面積を変数とする(図1下)。パターンの面積が大きくなるほど弁別が困難になることが知られている。その理由としては、パターンの面積が大きくなるにつれて、周辺視野からの空間抑制量が大きくなるからであると考えられている。この空間抑制効果により、運動知覚に関する中心興奮-周辺抑制型の空間特性が検討できる。

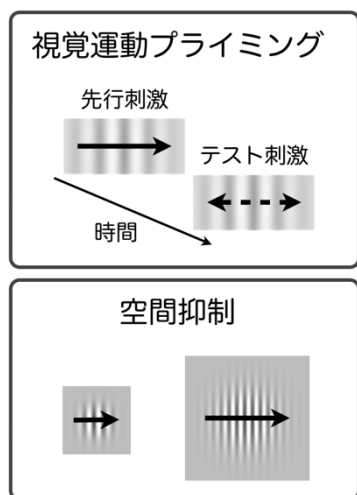


図1 視覚刺激布置

(3) これらの視覚課題を行う際には、提示するディスプレイを減光フィルタで覆うことにより環境光レベルを操作した。減光した後の各輝度レベルが明所視、薄明視、暗所視のどのレベルにあるかを同定するために、あらかじめ実験参加者の瞳孔径を各輝度レベルにおいて測定した。瞳孔径から網膜照度を算出した。先行研究に基づき、網膜照度が $-1 \log$ scotopic troland ($\log \text{scot td}$) 以下であった場合には暗所視、 $-1 \sim 2.3 \log \text{scot td}$ の範囲にあった場合には薄明視、 $2.3 \log \text{scot td}$ 以上の場合には明所視という順応レベルにそれぞれであると推定した。

各順応レベルにおける視覚刺激の視認性を確保するために、各実験参加者に対して運動方向弁別のためのコントラスト閾を事前に測定した。そして本実験における視覚刺激の輝度コントラストをコントラスト閾の等倍に設定した。

4. 研究成果

(1) 先行研究 (Billino, et al., 2008, *Journal of Vision*) から、薄明視における運動知覚は、錐体と桿体の双方が機能するために、明所視や暗所視とは異なる可能性がある。そこで、明所視や暗所視に対する薄明視の特異性が視

覚運動プライミングにより確認できるかを検討した。その際に、視野の中心には錐体が密集し、視野の周辺には桿体が密集しているという神経生理学的特性を利用した。先行刺激とテスト刺激を別々の視野で観察すれば、錐体と桿体の統合という問題を、先行刺激とテスト刺激の統合に基づく錯視がどう見えるかという実験データにより検討できる。実験では、環境光の明るさや先行刺激(運動する正弦波格子)の種類を様々に変えて、後続するテスト刺激がどのように見えるかを実験参加者に報告させた。実験の結果、明所視や暗所視では、テスト刺激の見え方が一義に決まり、負のプライミング(運動の対比)が観察された。ところが薄明視ではテスト刺激が先行刺激の影響を受けにくくなり、錐体と桿体の活性化率がほぼ等しくなる明るさの時に錯視が完全に消失することを見出した。正のプライミング(運動の同化)においても、同様の現象が生じることを発見した。

薄明視において錯視が消失する原因として、錐体と桿体における情報処理の速度差が考えられる。情報処理の速度は、錐体よりも桿体のほうが最大で80ミリ秒遅い。そこで、桿体が集中する周辺視野におけるテスト刺激の提示を時間的に早め、桿体の時間遅れを補償したところ、薄明視においても錯視が見られるようになった。このことから、薄明視における錯視の消失は、桿体における情報処理の遅れにより錐体からの情報と桿体からの情報が適切に結合されなかったためだと結論づけられる。

(2) 球技や自動車運転の例にみられるように、薄明視下での特異的な現象は視覚情報に基づく行動(体の動き)と関連していることが多い。日常で物を見るとき、眼球運動や体の動きなどにより、網膜像は激しく複雑に変化する。そのため網膜像の情報だけに基づいて行動することはまず不可能である。しかし通常は、私たちの視覚は適切な行動を導くように機能しているように感じる。その理由は、網膜像中心ではなく、実世界(外界)を中心とした環境座標表現を利用することにより視野の安定が保たれ、視対象の位置に関する記憶が作られているからだと考えられる。薄明視における特異性は視覚に基づく行動との関係が深いことから、薄明視では環境座標表現の利用に問題がある可能性がある。そこで視覚運動プライミングを利用し、この可能性を検証した。

実験参加者は、先行刺激提示後すぐに他所へ目を動かし、その直後に先行刺激と同じ画面位置に提示されるテスト刺激がどのように動いて見えたかを回答した。この条件では、先行刺激は視野上方、テスト刺激は視野下方に提示されることになるため、網膜上の位置関係は異なっているが、環境座標上の位置関係は同じである。したがって、もしこの条件で視覚運動プライミングによる錯視が生じる

場合には、環境座標系に基づいて先行刺激とテスト刺激の情報が統合されたと結論づけることができる。一方で錯視が生じない場合は、環境座標表現が適切に使用されなされたことを意味する。

実験の結果、明所視ではプライミングによる錯視がこの提示条件で生じることがわかった。錯視は刺激の速度や輝度コントラスト、眼球運動の回数に依存せず、コンスタントに観察された。同じ実験を薄明視および暗所視で遂行した結果を図2に示す。

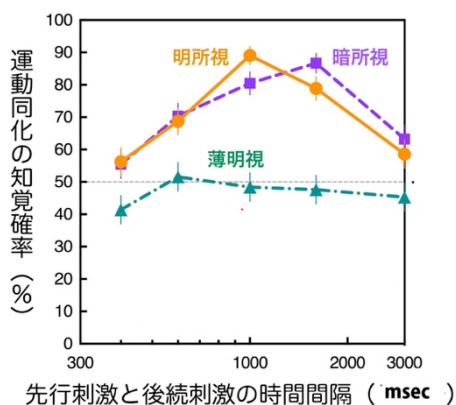


図2 視覚運動プライミングにおける順応レベルと座標系との関係

暗所視では明所視と同様に錯視が観察されるが、薄明視においてのみ錯視が消失することを発見した。この結果は、刺激のコントラストや眼球運動の回数といった要因に依存することはなかった。錯視の消失が顕著だったのは、錐体と桿体の活性化率が同程度になる時のみであった。これは、錐体と桿体が同時に機能する薄明視においてのみ、脳内で環境座標表現が適切に使用されていないことを示唆する。それ故、運動知覚に関連したパフォーマンス（球技や運転など）が薄暮時に低下するのだと考えられる。

以上の研究から、環境光への順応により運動知覚が大きく変容すること、特に薄明視は特異的であり、明所視と暗所視の単なる中間地点ではないということが実証された。順応の基本原理として、最適化（例えば環境に適した視感度の調整）が想定されているが、数秒から数十分程度のオーダーで生じる短期的な順応ではそのような最適化は生じない可能性がある。順応とは、複数のサブシステムから成る複雑なメカニズムであることが示唆される。

なお、視覚運動プライミングにおいては薄明視における特異性がみられた一方で、ISIリバーサルではそうした特異性はみられなかった。つまり、順応レベルが低下すると共に、運動反転がピークにくるISI（輝度が一樣なフレーム）の持続時間は単調に増加した。このことは、ISIリバーサルは順応レベ

ルに伴い単調に変化する時間インパルス応答特性に依存する一方で、視覚運動プライミングは錐体と桿体の相互作用に基づいて変化することを示している。

(3) 上述した運動視現象のうち、視覚運動プライミングと空間抑制効果における年齢の影響を調べた。先行研究では以下の2点が報告されている。(A) 視覚運動プライミングでは加齢と共に運動の同化、つまり正のプライミングが弱まる一方で、負のプライミング（運動の対比）の知覚確率が高まる (Jiang et al., 2002, *Neuropsychology*)。 (B) 空間抑制効果では、加齢と共に面積の効果が減じる (Betts, et al., 2005, *Neuron*)。これは、加齢により中心興奮-周辺抑制型のメカニズムにおける空間抑制が弱まったために、運動方向弁別が阻害されなかったと解釈されている。これらの結論はおもに、実験参加者を若年群と高齢群という2グループに分けることにより得られている。高齢群においてはそもそもコントラスト感度が低下していたために若年層とは異なる結果が得られたのではないかと、という指摘がある。実際、実験参加者のコントラスト感度を2グループ間で統制した研究では、年齢の影響は確認できなかったという報告がある (Aaen-Stockdale, et al., 2009, *Journal of Vision*)。

そこで本研究では、実験参加者の年齢層を若年と高齢というようにカテゴリー分けするのではなく、連続的に変化させるようにした。つまり、20~60歳台という年齢層の実験参加者に上記の視覚心理実験を遂行してもらった。実験の結果、視覚運動プライミングでは年齢と負のプライミングとの間には弱い相関がみられたが、有意なものではなかった ($r=0.26, ns$)。つまり先行研究と異なり、加齢と共にテスト刺激が先行刺激と異方向に知覚される確率が高まるとは言い切れない、ということである。しかしデータを精査すると、加齢の効果は性別により異なることがわかった。男性の場合には加齢とプライミングとの間には高い相関がみられなかった一方で、女性の場合には加齢と共に正のプライミングの知覚確率が有意に高まった ($r=0.67, p<0.05$)。特に50歳台、60歳台の女性実験参加者は、先行刺激の持続時間が50ミリ秒台という短い場合でも負のプライミングを知覚する傾向にあった。こうした性差が何を意味しているのか、現状では説明できない。しかし、運動視における時間的統合のメカニズムが、加齢に伴い性差を反映する形で変容する可能性を示唆しているといえる。

続いて空間抑制効果における年齢の影響を調べた。その結果、年齢と空間抑制量との間に負の相関がみられた (図3, $r=-0.38, p<0.05$)。つまり、加齢と共に空間抑制量が徐々に減少していくという傾向があったということである。ただし図3からわかるように、先行研究と異なり、若年群と高齢群とで

結果が二分されたわけではなかった。若年者でも空間抑制量が少ないケースもみられることから、個人差が大きいことが示唆された。

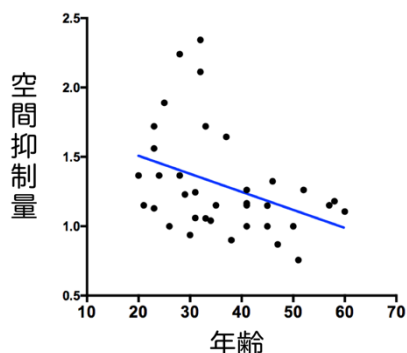


図3 年齢と空間抑制量の関係

(4) 以上の結果に基づき、年齢との有意な関連性がみられた現象について、環境光の効果と年齢との関係を検討した。環境光については明所視と薄明視という二つの順応レベルで比較を行った。視覚運動プライミングについては、正のプライミングが生じる一般的な刺激布置の状況 (Yoshimoto & Takeuchi, 2013, *Journal of Vision*) について検討した。明所視では (3) に記したとおり、年齢と正のプライミングとの間に弱い負の相関がみられている。若年層では明所視下では生起する正のプライミングが、薄明視下ではほぼ消失する。

この実験をいろいろな年齢の参加者に対して行ったところ、薄明視においてはプライミングの知覚確率と年齢との間に弱い正の相関がみられた ($r=0.31, p<0.10$)。これは、加齢と共に正のプライミングの消失度合いが減じることを意味している。そもそも薄明視下において正のプライミングの消失は、錐体系と桿体系の時間特性の違いによりもたらされているが、加齢と共にこうした特性の違いが知覚に反映されにくくなることを示唆している。その理由としては、加齢と共に錐体反応における時間的遅れが生じ、結果として錐体反応と桿体反応との間の時間応答差分が小さくなるからなのかもしれない。もう一つの可能性は、加齢と共に低網膜照度下において周辺抑制の強さが減じ、結果として同化が強く知覚されるようになったということである。これら点については今後の検討が必要である。

続いて空間抑制効果について検討した。実験の結果、薄明視下においても明所視下とほぼ同等の年齢の影響がみられた ($r=0.31, p<0.05$)。また、年齢に関わらず空間抑制量自体が大きく減少したことから、そもそも薄明視では空間抑制が生じにくいことがわかった。これは、視野周辺の桿体系は視野中心の錐体系に抑制的な影響を及ぼしにくいことを示している。この結果から、明所視で働く中

心興奮-周辺抑制型の受容野は、錐体と桿体の情報が統合された時点で機能しているわけではないといえる。もしその時点で機能しているのであれば、順応レベルに関わらず空間抑制効果が生じると予測されるからである。空間抑制の生成機序が第一次視覚野 (V1) のレベルにあるのか、あるいはより高次のレベルにあるのかについては現在、結論が出ていない (Tadin, 2015, *Vision Research*)。薄明視で空間抑制が消失するのであれば、本結果は空間抑制が V1 など低次のレベルで生成されるとする説を支持することになる。

以上の結果から、環境光変動の運動視に対する効果は、加齢に伴い変容することがわかった。変容する理由としては、視野中心の錐体系と視野周辺の桿体系との相互作用の強さが加齢と共に変わることが挙げられる。こうした変容は、視覚情報から速度情報を導き出す時に不正確さを高める要因となりうる。そのメカニズムに関する詳細や、こうした変容をどのように補正するかといった問題については、今後さらなる検討が必要であろう。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計6件)

- ① Takeuchi, T., Yoshimoto, S., Shimada, Y., Kochiyama, T., Kondo, H. M. Individual differences in visual motion perception and neurotransmitter concentrations in the human brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 査読有, Vol.372, Issue.174, 2017, pp.1-8, DOI: 10.1098/rstb.2016.0111
- ② Yoshimoto, S., Okajima, K., Takeuchi, T. Motion perception under mesopic vision. *Journal of Vision*, 査読有, Vol.16, No.1, 2016, pp.1-15, DOI: 10.1167/16.1.16.
- ③ Kihara, K., Takeuchi, T., Yoshimoto, S., Kondo, H. M., Kawahara, J. Pupillometric evidence for the locus coeruleus-noradrenaline system facilitating attentional processing of action-triggered visual stimuli. *Frontiers in Psychology*, 査読有, Vol.6, No.827, pp.1-9, DOI: 10.3389/fpsyg.2015.00827
- ④ 吉本早苗, 竹内龍人. 視覚運動プライミングにおける空間的距離の効果. 基礎心理学研究, 査読有, Vol.33, No.1, 2014, pp.19-27, DOI: 10.14947/psychono.33.3
- ⑤ Yoshimoto, S., Uchida-Ota, M., Takeuchi, T. Effect of light level on the reference frames of visual motion processing. *Journal of Vision*, 査読有, Vol.14, No.13, 2014, pp.1-28, DOI: 10.1167/14.13.6.

⑥ Yoshimoto, S., Uchida-Ota, M., Takeuchi, T.
The reference frame of visual motion priming
depends on underlying motion mechanisms.
Journal of Vision, 査読有, Vol.14, No.1, 2014,
pp.1-19,
DOI: 10.1167/14.1.10.

〔学会発表〕（計 6 件）

① Iwahara, A., Yoshimoto, S., Takeuchi, T.
Motion aftereffect under low light levels. *The
31th International Congress of Psychology*, 2016,
Yokohama, Japan.

② Takeuchi, T., Yoshimoto, S., Shimada, Y.,
Kochiyama, T., Kondo, H. M. Individual
difference in visual motion perception and the
associated excitatory and inhibitory
neurotransmitter concentrations in the brain. *OSA
Fall Vision Meeting*, 2016, San Jose, USA.

③ 竹内龍人, 吉本早苗, 近藤洋史. 運動視
の同化と対比における個人差とその神経メカ
ニズム. 日本視覚学会夏季大会, 2016, 新潟コ
ンベンションセンター.

④ Yoshimoto, S., Takeuchi, T. Effect of light
level on the postdictive perception of visual
motion. *Vision Sciences Society*, 2015, St. Pete
Beach, USA.

⑤ Yoshimoto, S., Uchida-Ota, M., Takeuchi, T.
Motion processing in retinotopic and spatiotopic
coordinates at low light levels. *Asia-Pacific
Conference on Vision*, 2014, Takamatsu, Japan.

⑥ Yoshimoto, S., Uchida-Ota, M., Okajima,
K., Takeuchi, T. Deterioration of visual motion
perception in mesopic vision. *Vision Sciences
Society*, 2014, St. Pete Beach, USA.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

竹内 龍人 (TAKEUCHI, Tatsuto)
日本女子大学・人間社会学部・教授
研究者番号 : 50396165

(4) 研究協力者

吉本 早苗 (YOSHIMOTO Sanae)