

進行方向知覚における parvocellular 経路の寄与： 背景色，要素サイズおよび偏心度の効果

松崎 直幸*・河口 桂大**・北崎 充晃***

* 豊橋技術科学大学未来ビークルリサーチセンター

** 豊橋技術科学大学大学院工学研究科知識情報工学専攻

*** 豊橋技術科学大学インテリジェントセンシングシステムリサーチセンター

〒441-8580 愛知県豊橋市天伯町雲雀ヶ丘1-1

(受付：2008年6月10日；受理：2008年10月3日)

Contribution of Parvocellular Pathway in Heading Perception: Effects of Background Color, Element Size, and Eccentricity

Naoyuki MATSUZAKI*, Keita KAWAGUCHI** and Michiteru KITAZAKI***

* Research Center for Future Vehicle, Toyohashi University of Technology

** Graduate School of Knowledge-based Information Engineering, Toyohashi University of Technology

*** Intelligent Sensing System Research Center, Toyohashi University of Technology

(Received 10 June 2008; Accepted 3 October 2008)

Previous studies reported that the cortical areas related to visual motion are activated in heading perception from optical flow. In this study, we have examined the contribution of magnocellular and parvocellular pathways to heading perception. The magnocellular pathway mainly carries motion information, and is suited to detecting motion. On the other hand, the parvocellular pathway mainly carries pattern information, and is suited to resolving fine patterns. Other previous studies reported that the magnocellular pathway can be attenuated by a red background. Therefore, if the magnocellular pathway mediates the information used in heading perception, the red background is expected to deteriorate heading perception. However, we found that the accuracy of heading perception was better with the red background than with the green background. The results indicate that the parvocellular pathway is related to heading perception.

1. はじめに

1.1 進行方向知覚の精度

我々は三次元空間を自由に移動しながら生活している。その際、自らの運動にともなってオプティカルフローと呼ばれる視覚的な運動が生じる。オプティカルフローは、我々自身の進行方向を知覚するための重要な視覚の手がかりである¹⁾。最も単純なのは直進する場合で、視覚的な運動は放射状の拡大運動となり、拡大中心

(FOE; Focus Of Expansion) と進行方向とが一致する。このようなとき、FOEを利用して進行方向が知覚されていると考えられる。FOEは、原理的には2つ以上の速度ベクトルがあれば、それらの外挿した交点として検出できるが、ノイズを考慮すると、FOE近傍の速度ベクトルを用いる方がFOEから離れた速度ベクトルを用いる場合よりも信頼性が高い²⁾。実際に、FOE近傍が視野に提示されていれば進行方向知覚は正確であり、FOEの周辺情報を提示してもほとん

ど精度は向上しない³⁻⁵⁾。また、オプティカルフローは、眼球運動や頭部運動を含むさまざまな自己運動を反映する。このように自己の運動が複雑である場合にはオプティカルフローも複雑になり、進行方向とFOEは一致しない。そのようなときでも、網膜上眼球運動情報および網膜外眼球運動情報を利用して、ヒトは進行方向をある程度正確に知覚できる⁶⁻¹⁰⁾。

1.2 進行方向知覚の処理経路

進行方向や自己運動の知覚と脳活動部位との関連については先行研究が多く¹¹⁻¹⁸⁾、進行方向知覚には皮質のMT野、MST野が関与していることが示唆されている¹⁹⁻²¹⁾。MT野、MST野はグローバルな運動処理に関わっており、進行方向知覚が運動処理であることが示唆される。また、Royden and Picone (2007)²²⁾は、MT野の細胞の受容野構造を模して進行方向知覚をモデル化し、モデルによりシミュレートされた知覚と実際の人間の知覚が同様であることを示している。

本研究では、MST野などの皮質による処理に至るまでの皮質下経路と進行方向知覚との関連について検討した。網膜から外側膝状体を経て一次視覚野に至る皮質下経路は、小細胞系経路(parvo系)と大細胞系経路(magno系)に分かれている²³⁾。一般的に、parvo系は空間解像度は高いが時間解像度は低いのに対して、magno系は空間解像度は低いが時間解像度が高い。そのため、形態処理にはparvo系が、運動処理にはmagno系が関与するとされることが多い。対応脳部位についての研究は進行方向知覚が運動処理であることを示唆していることから、進行方向知覚には運動処理に適したmagno系が関与すると予測される。

1.3 皮質下経路の特性と行動との関連

外側膝状体のmagno系に属する神経細胞は、中心周辺型の受容野特性を持つが、色選択性を持たない。ただし、受容野全体を覆うように赤色の光を提示している間は応答が抑制されるという色に対する応答特性を持つ²⁴⁻²⁹⁾。ここから、magno系のみが関与している行動課題であ

れば、その行動成績は背景が赤色の場合に他の色の場合より低いことが予測される。このようなmagno系の赤色に対する応答特性に基づいて心理物理学的手法により神経生理学的メカニズムを推定しようという試みがある³⁰⁻³⁶⁾。例えば、グローバル運動の検出閾が赤色背景によって上昇するという心理物理実験の結果は、magno系の処理を赤色によって妨害することが高次の運動処理に影響するためと解釈される³⁰⁾。その他、注意機能、失読症や統合失調症とmagno系との関連も示唆されている³²⁻³⁶⁾。本研究では、直進時の進行方向知覚におけるmagno系とparvo系の役割について背景色の効果を用いて検討する。

2. 実 験

2.1 被験者

研究の目的を知らない大学生・大学院生10名がインフォームド・コンセントに署名した後、実験に参加した。なお、本研究は、豊橋技術科学大学の「ヒトを対象とする研究専門部会」の研究審査を受けて実施された。実験の際には、内5名は右目で観察し、他5名は左目で観察した。

2.2 装置

刺激および実験の制御にはDELL社製コンピュータおよびグラフィックスボード(Quadro4-900XGL)を用いた。オプティカルフローのシミュレーションにはOpenGLを利用した。刺激は、21インチCRTディスプレイ(Eizo Flexscan T966、解像度1280×1024ピクセル、垂直同期周波数60Hz)に提示した。また、CRTディスプレイの観察距離が40cmになる位置にあご台を設置した。そのため、画面の表示領域は、視野角水平49.6deg(37cm)×垂直40.6deg(29.6cm)であった。

2.3 刺激

刺激はランダムドットからなるオプティカルフローであった。ドットは白色(20.3cd/m²)の正方形であった。背景は主観的に等輝度な赤色または緑色であった。CIE色座標は、赤が

x=0.56, y=0.40, 緑が x=0.27, y=0.52 であった。オプティカルフローは、水平 100 cm, 垂直 100 cm, 奥行き 100 cm の三次元空間内全体にドットをランダムに配置し、視点はその空間内の中央、すなわち水平 50 cm, 垂直 50 cm, 奥行き 50 cm の初期位置から速度 30 cm/s で移動した場合の空間内の見えをシミュレートした。この場合、ドットの運動速度は 1.1-254.0 deg/s であった。可視範囲は、視点を頂点とする奥行き方向に高さ 40 cm, 水平 37 cm, 垂直 29.6 cm の四角錐の空間であった。

光点の検出課題では、点の大きさによって背景色の効果が異なり、点がある程度の大きさであれば赤色背景によって反応時間が遅延するが、点が非常に小さい場合には赤色背景によって反応時間が速くなる³¹⁾。オプティカルフローからの進行方向知覚でも、ドットの大きさを操作した場合に背景色の効果が異なるかどうかを調べるために、ドットの一辺の長さを 2.5, 5.0, 9.9, 20.0, 39.7 min の 5 段階に操作した。多数のドットを含むオプティカルフローの場合、ドットが大きくなると隣接するドット同士の重なり合いが多くなってしまう。この問題を避けるため、今回の実験では、ドットの数とドットの大きさに反比例させた。シミュレートした空間全体内のドット数は 200000, 50000, 12500, 3125, または 781 個であり、可視範囲内の平均ドット数はそれぞれ、2921, 730, 183, 46, 11 個であった。これによって、各ドットサイズ条件間でのドットが占める画面密度を等しくしたことになる。

進行方向の偏心度は、画面中心から左右いずれかに 3, 9, 15 deg の合計 6 条件を設定した。ただし、常にそれら 6 条件のいずれかを進行方向とした場合、被験者が知覚した進行方向を再現する際に腕の運動感覚を学習してしまうなどの影響がありうる。そのような影響を避けるため、各試行では 6 条件のいずれかから左右に最大 2 deg の範囲でランダムにばらつかせた位置を実際の進行方向とした (図 1)。

2.4 手続き

まず、フリッカフォトメトリ法により物理的

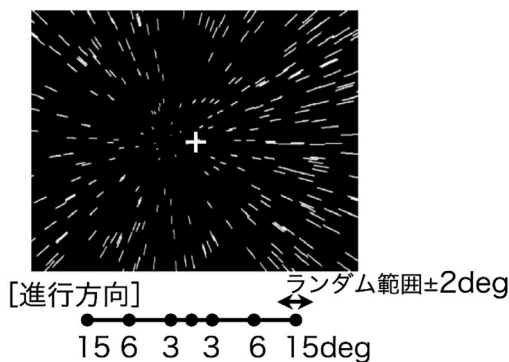


図 1 刺激の模式図と進行方向の設定。

輝度が 1.18 cd/m² の緑色と主観的に等輝度となる赤色の輝度を被験者毎に調整法により求めた。黒色背景上で、一辺 1.8 deg の正方形を 6 Hz で赤緑反転させた。被験者は、フリッカが最も知覚されにくくなるように赤色の輝度を操作した。この試行を、試行開始時の赤色の輝度が緑色よりも十分に高い、低い、低い、高いの順で 4 回行い、平均値を求めた。今実験は、背景の輝度が先行研究³⁰⁻³¹⁾よりも低い。これは、実験に使用した CRT ディスプレイの最高輝度が 20 cd/m² と低かったため、背景輝度が高い場合ドットとのコントラストが弱くなりドットが見えにくかったためである。このような低い輝度を使用したことの影響については考察で言及する。

上記の測定が終了した後、進行方向知覚の実験に入った。実験開始直後に 30 秒間暗順応した。各試行では、黒背景上に注視点 (白色十字) を 500 ms 提示した後、背景が等輝度の赤色あるいは緑色のオプティカルフロー刺激を 500 ms 提示した。オプティカルフロー刺激の提示が終わると背景色を黒に戻し、注視点と別に白色十字を表示した。その白色十字をマウスで移動させることにより知覚した進行方向を再現した。背景色 (2) × ドットの大きさ (5) × 進行方向の偏心度 (6) × 繰り返し (20) の計 1200 試行をランダムな順序で行った。

3. 結 果

各被験者によって物理的輝度が 1.18 cd/m² の

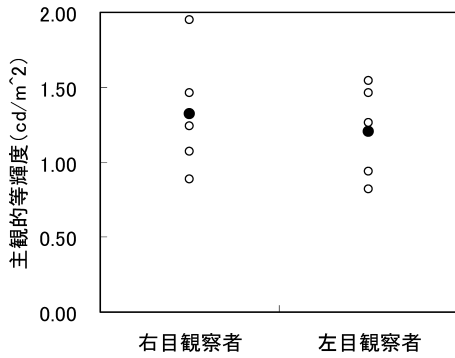


図2 右目観察者と左目観察者の 1.18 cd/m^2 の緑色（破線）と主観的に等輝度な赤色の輝度。白丸は各被験者の値，黒丸は右目観察者と左目観察者のそれぞれの平均値を表す。

緑色と主観的に等輝度と判断された赤色の物理的輝度を図2に示す。主観的に等輝度な赤色の物理的輝度は被験者間平均で 1.26 cd/m^2 であり，赤色の方が物理的輝度は高かった。つまり，背景と白色ドットとの物理的輝度コントラストは被験者間平均で赤色の方が低かったことになる。

ここでは，実際の進行方向の偏心率と知覚された進行方向の偏心率とのずれ（視角 deg）の絶対値を誤差として分析の対象とした。この誤差が小さいほど進行方向知覚の精度が高いことを意味する。本研究では，右目と左目観察者の間で結果に差がみられなかったため，両者をまとめて分析し観察眼の違いの影響については検討しなかった。また，進行方向の偏心率については左右を区別せずに偏心率の絶対値3条件として分析した。各背景色，進行方向の偏心率別に，横軸にドットの大きさ，縦軸に誤差をプロットしたのが図3a-cである。

背景色，進行方向の偏心率，ドットの大きさのそれぞれが進行方向知覚の精度に与える影響についてみていく。背景色の効果としては，ドットの大きさと進行方向の偏心率によらず，背景が赤色の場合に，緑色の場合よりも誤差が小さく精度が高かった。また，ドットが大きくなりその個数が少なくなるほど誤差は大きく精度が低かった。そして，偏心率が大きいほど誤

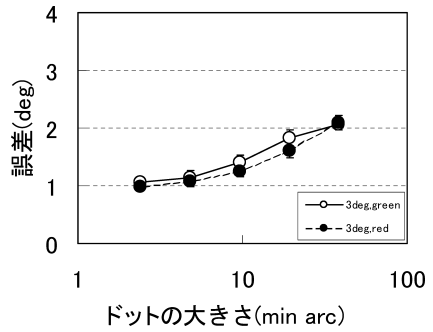


図3a 背景色毎のドットの大きさと誤差との関係（進行方向の偏心率 3 deg）白丸は緑色背景，黒丸は赤色背景の場合の成績を表す。

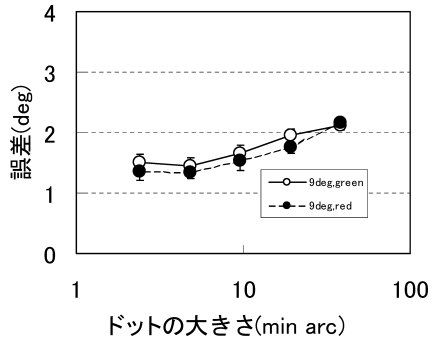


図3b 背景色毎のドットの大きさと誤差との関係（進行方向の偏心率 9 deg）白丸は緑色背景，黒丸は赤色背景の場合の成績を表す。

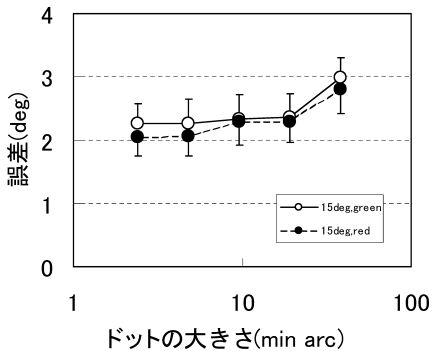


図3c 背景色毎のドットの大きさと誤差との関係（進行方向の偏心率 15 deg）白丸は緑色背景，黒丸は赤色背景の場合の成績を表す。

差が大きくなり精度が低下した。

さらに，偏心率によってドットの大きさの影

響が異なる傾向があった。偏心度が3degと小さい場合には、ドットの大きさが大きくなるのにしたがってほぼ線形に誤差が大きくなった。偏心度が9degの場合には、2.5minと5.0minに大きくなって誤差は大きく変わらないが、5.0minよりも大きくなるのにしたがって誤差も大きくなった。また、偏心度が15degと大きい場合には、ドットの一辺が20minまではほとんど誤差が変わらず、20minから39.7minに大きくすると誤差も大きくなった。

背景色、進行方向の偏心度、ドットの大きさ、という3つの要因によって誤差が異なっていることを統計的に検証するために、3元配置(背景色×偏心度×ドットの大きさ)の被験者内要因分散分析を行った。Mauchly検定によって球面性の仮定が棄却された効果についてはHuynh-Feldtの修正を行った。いずれの交互作用も有意とはならなかったが、偏心度とドットの大きさの交互作用については弱い傾向が見られた(背景色とドットの大きさと偏心度の交互作用 $F(8,80)=0.97$ $p=.46$, 偏心度とドットの大きさの交互作用 $F(3.5,34.7)=2.27$ $p=.09$, 背景色と偏心度との交互作用 $F(2,20)=0.20$ $p=.82$, 背景色とドットの大きさの交互作用 $F(4,40)=0.62$ $p=.62$)。各要因の主効果は全て有意であった(背景色の主効果 $F(1,10)=11.3$ $p<.01$, ドットの大きさの主効果 $F(1.8,18.5)=62.8$ $p<.01$, 進行方向の偏心度の主効果 $F(1.3,12.9)=6.3$ $p<.05$)。偏心度とドットの大きさの間に弱い交互作用の傾向が見られるものの有意でなかったことから、各要因はそれぞれ独立に進行方向知覚の精度に影響することが示唆される。本研究の目的であった背景色の効果については、進行方向の偏心度と点の大きさに関わらず存在することが確認された。

4. 考 察

4.1 進行方向知覚における magno 系と parvo 系の役割

進行方向知覚には magno 系が伝達する運動情報だけが関与するという仮説と、赤色背景に

よって magno 系が抑制されるという神経生理学的知見²⁴⁻²⁹⁾に基づけば、進行方向判断成績は赤色の背景によって低下することが予測された。しかし、今回の実験では、背景が赤色の場合に緑色の場合よりも進行方向知覚精度が高いという逆の結果を得た。これは、進行方向知覚に magno 系だけでなく parvo 系も関与していることを示している。

そして、本論文の実験結果を解釈するにあたって、進行方向知覚と parvo 系との関係について2つの可能性を考慮する必要がある。ひとつは、進行方向知覚には parvo 系のみが関与し、赤色背景が parvo 系を促進する、あるいは緑色背景が parvo 系を抑制するために、赤色背景において進行方向の知覚精度が高かったという可能性である。この仮説を支持するような赤色の背景による parvo 系の促進や緑色の背景による parvo 系の抑制を示すような神経生理学的実験は報告されていないが、シミュレーションによって背景色が parvo 系の各反対色神経細胞の応答に様々な影響を与えることが示されている³⁷⁾。つまり、赤色背景は magno 系を抑制するだけでなく parvo 系にも複雑に影響している可能性があり、心理物理学的実験で測定される行動にはそれら両方が影響している可能性を否定できない。このことから、赤色背景による行動成績の低下を magno 系の活動という神経生理学的メカニズムに直接結びつける事には、強い疑問が投げかけられている³⁷⁾。

もうひとつは、進行方向知覚には parvo 系と magno 系の両方が関与し、parvo 系に対して magno 系が妨害的に働く可能性である。オプティカルフローからの FOE 検出により進行方向が抽出されている場合、各ドットの運動方向と位置の知覚精度が進行方向知覚の精度に関係してくる。一方、運動方向知覚と位置知覚とは相互作用する³⁸⁾ために両方を同時に正確に知覚することは難しいという可能性がある。もし magno 系の伝達する運動情報による FOE の検出精度が parvo 系による FOE の検出精度に比べて低ければ、parvo 系の処理と magno 系の処

理が同時に働くとき、magno 系は parvo 系を妨害することになりうる。したがって、赤色背景が magno 系の出力を抑制することは、その妨害を減少させることになり、赤色背景において進行方向の知覚精度が向上したとも考えられる。

本論文の結果は、parvo 系が進行方向知覚に関与していることを示唆する。一方、進行方向知覚に関与するとされる MST 野に強い連絡を持つ MT 野³⁹⁻⁴⁰⁾は、主に magno 系から入力を受けている。これらから、magno 系と parvo 系の両方が MST 野での進行方向知覚の処理に関与していることが示唆される。実際に、一次視覚野の運動方向選択性にすでに magno 系と parvo 系の両方が関与していること⁴¹⁻⁴²⁾や、色、形、運動の情報処理経路がはっきりとは分離できず、magno 系、parvo 系が混同して入力していることが報告されている⁴³⁻⁴⁴⁾。ただし、次節で考察したように運動軌跡に基づく FOE の空間パターン分析や少数の点の特徴追跡/注意追跡によって進行方向知覚の少なくとも一部が成立しているとするなら、MST 野以外の parvo 系から入力を受ける脳部位が進行方向知覚に関与している可能性も否定できない。

4.2 進行方向知覚に parvo 系の関与するメカニズム

本研究では、進行方向知覚メカニズムには、主に magno 系が関与すると考えられている低次運動処理だけでなく、parvo 系が関与するものも存在することが示唆された。先行研究によると、頭部などの回転を含まなければ、コントラスト定義のオブティカルフローからでも進行方向を知覚できる⁴⁵⁻⁴⁶⁾。また、その精度は輝度定義、すなわち低次運動処理が関与する場合と変わらない⁴⁵⁾。また、低次運動の知覚が障害された患者でも回転を含まなければ進行方向を知覚できるという報告がある⁴⁷⁾。これらは回転を含まない進行方向知覚が低次運動処理のみに依存するわけではないことを示唆する。

低次運動処理以外の parvo 系が関与する進行方向知覚メカニズムとしては、オブティカルフロー軌跡の外挿という静的な輝度パターンの処

理と特徴追跡のような高次運動処理⁴⁸⁻⁴⁹⁾がありうる。今回の実験では、オブティカルフロー刺激の提示時間が 500 ms であったが、その間ドットのライフタイムを制限していない。また、全てのドットが FOE を中心とする拡大運動をしていた。したがって、各ドットの運動軌跡を輝度で定義されたパターン情報として検出できた可能性がある。運動軌跡の集まる焦点はすなわち FOE である。

あるいは、オブティカルフローに含まれるドットを追跡するような運動処理に基づいて FOE を検出する事も可能である。そのように物体を追跡するような運動知覚には注意やグルーピングが関与している⁵⁰⁾。例えば、ドットが大きい場合には個々のドットに注意を向け、ドットが小さい場合には個々のドットではなくグルーピングしたドット群に注意を向け、注意を向けた対象を追跡することによって知覚した運動ベクトルの交点として FOE を検出することができる。

また、静的な軌跡パターン処理と特徴追跡による運動処理は排他的ではないため、両者がともに機能していたと考えることも妥当である。

4.3 ドットの大きさの影響について

光点検出課題の場合には点の大きさによって背景色の効果が逆転する³¹⁾が、今回の実験ではドットの大きさに関わらず背景が赤色の方が緑色の場合よりも進行方向知覚の精度が高かった。また、進行方向知覚の精度は、ドットが大きく、ドットの数が少なくなると低下した。進行方向知覚の精度はドットの数 10 個程度までは低下しないことが報告されている⁵¹⁾。今回の実験で最も少ないドット数は平均 11 個であることから、今回見られた精度低下はドットの数が少ないためではなく、ドットが大きいためである可能性が示唆される。

ドットが大きくなると精度が低下する原因としては複数の原因が考えられる。まず、ドットが小さい場合は受容野の小さい parvo 系を刺激しやすいのに対して、大きい場合は受容野の大きい magno 系を刺激しやすくなる可能性がある。その場合、前述のように magno 系の情報に

よる FOE 検出の精度が高くなければ、magno 系からの妨害が強くなりうる。

また、ドットの追跡には、ドットが大きく、ドットの数が少ない方が適しているであろう。特徴追跡を含む運動処理では、運動方向と位置の知覚精度を同時に高くすることは難しい^{38,52-53}ため、特徴追跡による FOE の検出精度は低いとも考えられる。あるいは、ドットの運動方向知覚は窓問題^{54,55}のために曖昧になる可能性もある。ドットが大きい条件は、これらの FOE の検出精度が高くないメカニズムに適した刺激であったために、parvo 系への妨害が強くなり精度が低下したかもしれない。

ただし、今回と同じ実験条件でドットの数あるいはドットの大きさのみを操作した場合の進行方向知覚の検討も含めて、結論づけるには今後のより詳しい検討を要する。

4.4 等輝度について

本実験における背景の赤色と緑色はフリッカフォトメトリ法により被験者毎に測定した主観的等輝度であった。また、物理的輝度は緑色の方が低く、白色ドットとの物理的輝度コントラストは緑色の方が赤色よりも大きかった。つまり、物理的輝度コントラストの小さい赤色背景の場合に成績がよかったということである。したがって、今回得られた背景色の効果を主観的等輝度や物理的輝度コントラストの観点のみから説明するのは妥当ではなく、これまで考察してきたように背景色と parvo 系、magno 系との関係で解釈するのが適当であろう。

ただし、今回用いた背景は輝度が低く、錐体だけでなく桿体も働いた薄明視条件であったとも考えられる。フリッカフォトメトリ法は中心視野における等輝度を測定したため、桿体の影響を含んでいない。桿体が機能する場合にはプルキニエシフトが生じ、緑色に対する感度が赤色に対して相対的に上がるため、緑色背景の方が赤色背景の場合よりも実効コントラストが弱かった可能性がある。その他、桿体の色覚あるいは輝度知覚への影響は複雑である⁵⁶⁻⁵⁷ため、今回の実験結果にも桿体が複雑に影響している

可能性がある。

一方、桿体が影響したとすれば、桿体の密度分布が視野全体で均等ではないため、視野内の位置によって等輝度点が大きく異なることが予想される。したがって、桿体の影響で背景色の効果が生じていれば、偏心度によって背景色の効果に違いがあることが予想される。また、桿体の影響のない明所視条件でも、各錐体の密度分布が異なるなどの理由のため必然的に等輝度となる点は視野全体で同じではない^{49,58}。局所的な運動の知覚について赤緑の等輝度を求めると、緑色と等輝度な赤色の強さは偏心度を大きくするとともに強くなり、特に、10-20 deg 以上の偏心度では赤色を強くしなければならない⁵⁸。したがって、もし被験者が FOE 周辺だけの運動情報から進行方向を知覚している³⁻⁴とすれば、進行方向 (FOE) の偏心度によって赤緑の等輝度が異なることが予想される。しかし、今回の統計的検定では偏心度と背景色の間に交互作用は見られなかった。偏心度による等輝度の違いにも関わらず一貫した背景色の効果が見られたことから、オプティカルフローからの進行方向知覚においては、偏心度に伴う等輝度のばらつきよりも、中心視野の等輝度あるいは広い視野範囲での平均的な等輝度が知覚成績に影響している可能性が示唆される。このようなオプティカルフローにおける等輝度と視野との関係については今後のさらなる検討が必要である。

4.5 まとめ

今回、我々は進行方向知覚精度が赤色背景によって向上するという結果を得た。これは、進行方向知覚に parvo 系で運ばれる情報も関与していることを示唆している。特に、今回用いた進行方向の再現などの精度が求められる知覚課題では、magno 系よりもむしろ parvo 系の情報が優位に利用されている可能性が示唆される。これまで magno 系が主に関与すると考えられてきた進行方向知覚に対して parvo 系の関与が示されたのは新たな知見である。ただし、今回の実験では背景の輝度が低かったため、先述の桿体の影響以外にも十分に magno 系を抑制できて

いたのかといった問題点もあることから、より輝度の高い背景を使う、あるいはフリッカ刺激によって magno 系を選択的に順応させる³⁰⁾などの方法によって、さらに研究を進めていく必要があろう。

また、今回は頭部回転などを含まない場合のみを検討しているが、高次運動からの進行方向知覚が回転を含むか含まないかで異なることから、回転の有無によって進行方向知覚への parvo 系と magno 系の関与が異なることも予想される。今後、オプティカルフローからの進行方向知覚における脳内処理を考えていく上では、利用される情報の種類、腹側と背側の各経路の役割に加えて magno 系と parvo 系の役割についても検討することも重要であることを示唆している。

謝辞 本研究は、日産科学振興財団特別研究助成「人と機械の自然な共生を目指す認知科学研究:楽しく安全なクルマ生活のために」および文部科学省グローバル COE プログラム「インテリジェントセンシングのフロンティア (豊橋技術科学大学)」の補助を受けて遂行された。

引用文献

- 1) J. J. Gibson: The perception of the visual world. The Riverside Press, Cambridge, MA, 1950.
- 2) J. J. Koenderink and A. J. van Doorn: Facts on optic flow. *Biological Cybernetics*, **56**, 247–254, 1987.
- 3) W. H. Warren and K. J. Kurtz: The role of central and peripheral vision in perceiving the direction of self-motion. *Perception and Psychophysics*, **51**, 443–454, 1992.
- 4) J. A. Crowell and M. S. Banks: Perceiving heading with different retinal regions and types of optic flow. *Perception and Psychophysics*, **53**, 325–337, 1993.
- 5) J. A. Crowell and M. S. Banks: Ideal observer for heading judgments. *Vision Research*, **36**, 471–490 1996.
- 6) W. H. Warren Jr and D. J. Hannon: Eye movements and optical flow. *Journal of the Optical Society of America A*, **7**, 160–169, 1990.
- 7) C. S. Royden, M. S. Banks and J. A. Crowell: The perception of heading during eye movements. *Nature*, **360**, 583–585, 1992.
- 8) C. S. Royden, J. A. Crowell and M. S. Banks: Estimating heading during eye movements. *Vision Research*, **34**, 3197–3214, 1994.
- 9) E. C. Hildreth and C. S. Royden: Computing Observer Motion from Optical Flow. *T. Watanabe (eds): High-level motion processing computational, neurobiological, and psychophysical perspectives*. The MIT Press, 269–293, 1998.
- 10) W. H. Warren Jr: The State of Flow. *T. Watanabe (eds): High-level motion processing computational, neurobiological, and psychophysical perspectives*. The MIT Press, 315–358, 1998.
- 11) K. H. Britten and R. J. van Wezel: Electrical microstimulation of cortical area MST biases heading perception in monkeys. *Nature Neuroscience*, **1**, 59–63, 1998.
- 12) K. H. Britten and R. J. van Wezel: Area MST and heading perception in macaque monkeys. *Cerebral Cortex*, **12**, 692–701, 2002.
- 13) H. W. Heuer and K. H. Britten: Optic flow signals in extrastriate area MST: comparison of perceptual and neuronal sensitivity. *Journal of Neurophysiology*, **91**, 1314–1326, 2004.
- 14) D. J. Logan and C. J. Duffy: Cortical area MSTd combines visual cues to represent 3-D self-movement. *Cerebral Cortex*, **16**, 1494–1507, 2006.
- 15) W. K. Page and C. J. Duffy: Cortical neuronal responses to optic flow are shaped by visual strategies for steering. *Cerebral Cortex*, **18**, 727–739, 2008.
- 16) Y. Gu, P. V. Watkins, D. E. Angelaki and G. C. DeAngelis: Visual and nonvisual contributions

- to three-dimensional heading selectivity in the medial superior temporal area. *Journal of Neuroscience*, **26**, 73–85, 2006.
- 17) C. R. Fetsch, S. Wang, Y. Gu, G. C. DeAngelis and D. E. Angelaki: Spatial reference frames of visual, vestibular, and multimodal heading signals in the dorsal subdivision of the medial superior temporal area. *Journal of Neuroscience*, **27**, 700–712, 2007.
 - 18) R. E. Phinney and R. M. Siegel: Speed selectivity for optic flow in area 7a of the behaving macaque. *Cerebral Cortex*, **10**, 413–421, 2000.
 - 19) C. J. Duffy and R. H. Wurtz: Sensitivity of MST neurons to optic flow stimuli. I. A continuum of response selectivity to large-field stimuli. *Journal of Neurophysiology*, **65**, 1329–1345, 1991.
 - 20) C. J. Duffy and R. H. Wurtz: Sensitivity of MST neurons to optic flow stimuli. II. Mechanisms of response selectivity revealed by small-field stimuli. *Journal of Neurophysiology*, **65**, 1346–1359, 1991.
 - 21) M. Lappe, F. Bremmer and A. V. van den Berg: Perception of self-motion from visual flow. *Trends in Cognitive Sciences*, **3**, 329–336, 1999.
 - 22) C. S. Royden and L. J. Picone: A model for simultaneous computation of heading and depth in the presence of rotations. *Vision Research*, **47**, 3025–3040, 2007.
 - 23) M. S. Livingstone and D. H. Hubel: Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience*, **7**, 3416–3468, 1987.
 - 24) F. M. de Monasterio and S. J. Schein: Protan-like spectral sensitivity of foveal Y ganglion cells of the retina of macaque monkeys. *Journal of Physiology*, **299**, 385–396, 1980.
 - 25) B. Dreher, Y. Fukada and R. W. Rodieck: Identification, classification and anatomical segregation of cells with x-like and y-like properties in the lateral geniculate nucleus of old-world primates. *Journal of Physiology*, **258**, 433–452, 1976.
 - 26) R. Shapley: Visual Sensitivity and parallel retinocortical channels. *Annual Review of Psychology*, **41**, 635–658, 1990.
 - 27) T. N. Wiesel and D. H. Hubel: Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, **29**, 1115–1156, 1966.
 - 28) J. Kruger: Stimulus dependent colour specificity of monkey lateral geniculate neurons. *Experimental Brain Research*, **30**, 297–311, 1977.
 - 29) B. B. Lee: Receptive field structure in the primate retina. *Vision Research*, **36**, 631–644, 1996
 - 30) C. Chapman, R. Hoag and D. Giaschi: The effect of disrupting the human magnocellular pathway on global motion perception. *Vision Research*, **44**, 2551–2557, 2004.
 - 31) B. G. Breitmeyer and J. I. Breier: Effects of background color on reaction time to stimuli varying in size and contrast: Inferences about human M channels. *Vision Research*, **34**, 1039–1045, 1994.
 - 32) G. Maehara, M. Okubo and C. Michimata: Effects of background color on detecting spot stimuli in the upper and lower visual fields. *Brain and Cognition*, **55**, 558–563, 2004.
 - 33) Y. Yeshurun: Isoluminant stimuli and red background attenuate the effects of transient spatial attention on temporal resolution. *Vision Research*, **44**, 1375–1387, 2004.
 - 34) V. T. Edwards, J. H. Hogben, C. D. Clark and C. Pratt: Effects of a red background on magnocellular functioning in average and specifically disabled readers. *Vision Research*, **36**, 1037–1045, 1996.
 - 35) K. Pammer and W. Lovegrove: The influence of color on transient system activity: implications for dyslexia research. *Perception and Psychophysics*, **63**, 490–500, 2001.
 - 36) J. S. Bedwell, J. M. Brown and S. Miller: The magnocellular visual system and

- schizophrenia: what can the color red tell us? *Schizophrenia Research*, **63**, 273–284, 2003.
- 37) B. C. Skottun: On the use of red stimuli to isolate magnocellular responses in psychophysical experiments: A perspective. *Visual Neuroscience*, **21**, 63–68, 2004.
- 38) D. Whitney: Contribution of bottom-up and top-down motion processes to perceived position. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **32**, 1380–1397, 2006.
- 39) J. H. Maunsell and D. C. van Essen: The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, **3**, 2563–2586, 1983
- 40) J. H. Maunsell, T. A. Nealey and D. D. DePriest: Magnocellular and parvocellular contributions to responses in the middle temporal visual area (MT) of the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, **10**, 3323–3334, 1990.
- 41) R. L. De Valois and N. P. Cottaris: Inputs to directionally selective simple cells in macaque striate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**, 14488–14493, 1998.
- 42) T. Takeuchi, K. K. De Valois and J. L. Hardy: The influence of color on the perception of luminance motion. *Vision Research*, **43**, 1159–1175, 2003
- 43) L. C. Sincich and J. C. Horton: The circuitry of V1 and V2: integration of color, form, and motion. *Annual Review of Neuroscience*, **28**, 303–326, 2005.
- 44) L. C. Sincich, K. F. Park, M. J. Wohlgenuth and J. C. Horton: Bypassing V1: A direct geniculate input to area MT. *Nature Neuroscience*, **7**, 1123–1128, 2004.
- 45) M. Hanada and Y. Ejima: Heading judgement from second-order motion. *Vision Research*, **40**, 3319–3331, 2000.
- 46) C. Aaen-Stockdale, T. Ledgeway and R. F. Hess: Second-order optic flow processing. *Vision Research*, **47**, 1798–1808, 2007
- 47) C. S. Royden and L. M. Vaina: Is precise discrimination of low level motion needed for heading discrimination? *Neuroreport*, **15**, 1013–1017, 2004.
- 48) Z-L. Lu and G. Sperling: The functional architecture of human visual motion perception. *Vision Research*, **35**, 2697–2722, 1995
- 49) Z-L. Lu, L. A. Lesmes and G. Sperling: The mechanism of isoluminant chromatic motion perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**, 8289–8294, 1999.
- 50) M. Suganuma and K. Yokosawa: Grouping and trajectory storage in multiple object tracking: impairments due to common item motions. *Perception*, **35**, 483–495, 2006.
- 51) W. H. Warren Jr, M. W. Morris and M. Kalish: Perception of translational heading from optical flow. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **14**, 646–660, 1988.
- 52) T. Ledgeway and R. F. Hess: Failure of direction identification for briefly presented second-order motion stimuli: evidence for weak direction selectivity of the mechanisms encoding motion. *Vision Research*, **42**, 1739–1758, 2002.
- 53) H. A. Allen, T. Ledgeway and R. F. Hess: Poor encoding of position by contrast-defined motion. *Vision Research*, **44**, 1985–1999, 2004.
- 54) K. Nakayama and G. H. Silverman: The aperture problem—I. Perception of nonrigidity and motion direction in translating sinusoidal lines. *Vision Research*, **28**, 739–746, 1988.
- 55) S. Shimojo, G. H. Silverman and K. Nakayama: Occlusion and the solution to the aperture problem for motion. *Vision Research*, **29**, 619–626, 1989.
- 56) D. Cao, J. Pokorný, V. C. Smith and A. J. Zele: Rod contributions to color perception: Linear with rod contrast. *Vision Research*, **48**, 2586–2592, 2008.

- 57) K. Sagawa: Toward a CIE supplementary system of photometry: brightness at any level including mesopic range. *Ophthalmic and Physiological Optics*, **26**, 240–245, 2006.
- 58) L. Bilodeau and J. Faubert: Isoluminance and Chromatic Motion Perception Throughout the Visual Field. *Vision Research*, **37**, 2073–2081, 1997.