

眼球運動由来の網膜入力による視覚短期記憶の妨害

Distraction effect of smooth pursuit-induced retinal image motion on visual short-term memory for motion

宮本 健史[†]
Takeshi Miyamoto

[†]名古屋大学
Nagoya University
miyamoto@i.nagoya-u.ac.jp

概要

視覚短期記憶 (VSTM) は、記憶保持中のディストラクタにより偏ることがある。通説では、このバイアスはディストラクタが意識的に知覚される場合のみ生じるとされるが、根拠となる行動実験では、刺激の統制など方法論的課題が残されている。本研究では眼球運動を用い、同一の網膜入力から異なる知覚を誘発するディストラクタ刺激を構築することで、先行研究の課題を克服した。その結果、VSTM バイアスは知覚が抑制されたディストラクタでも生じることを見出した。

キーワード：視覚運動 (visual motion), 作業記憶 (working memory), attractive bias

1. はじめに

視覚短期記憶 (VSTM) は、網膜上から物理的な信号が消失した後でもその情報を短時間保持する機能である。多くの VSTM 研究にて、記憶保持中 (遅延期間) に呈示される、タスクと無関係な視覚入力 (ディストラクタ) によって、記憶内容が引き寄せられるバイアス (attractive bias) が一貫して報告されている (Lorenc et al., 2021)。ディストラクタによるバイアスは VSTM の有効性を低下させる主な要因であり、その影響は広範な認知機能や行動に及ぶことから (Soto et al., 2008)、バイアスが生じるメカニズムの解明が求められている。

現在一般に受け入れられているのは、ディストラクタが意識的に知覚される場合に限り VSTM と干渉する、という主張である。この根拠とされている行動実験では、ディストラクタを非常に短い時間のみ呈示したサブリミナル条件や (Wildegger et al., 2015)、両眼視野競争における非優勢眼に呈示した条件では (Rademaker et al., 2015)、VSTM にバイアスが生じないことを報告している。しかし、これらの非知覚ディストラクタは網膜入力が極端に小さいかノイズを多く含むため、知覚可能なディストラクタとの直接的な比較は困難であった。

一方で、VSTM とディストラクタとの干渉を説明する神経計算モデルでは、ディストラクタの抑制が、網膜入力に近い初期視覚野からの信号を利用して行われる

ことが示唆されている (Murray et al., 2017; Zahorodnii et al., 2025)。これが真であれば、知覚を伴わない場合でも、網膜入力が存在すれば VSTM にバイアスが生じることが予想される。しかし、関連する神経科学研究では、網膜入力とそれによる知覚とは明確に区別されておらず、行動データとしての裏付けはない。

従来の行動実験の課題を克服し、神経計算モデルの行動予測を実証するためには、ディストラクタによる物理的な網膜入力と、それにより生じる知覚とが分離されたディストラクタ条件が必要である。これを達成するため、本研究では移動物体を追視する眼球運動である smooth pursuit とそれに伴う知覚補償機能に着目した。Smooth pursuit 中、背景の静止物体は網膜上で眼球運動と反対方向に動くが、これは物体運動として意識的に知覚されない (Furman & Gur, 2012)。これは眼球運動中でも世界座標系での物体運動を安定的に知覚するための機能であるが、本研究ではこれを利用することで、同一の網膜入力から異なる知覚を誘発した。具体的には、世界座標系で物理的に動く物体によって生じる網膜像運動 (固視条件: 運動知覚抑制なし) と、静止物体と smooth pursuit との組み合わせによって生じる同等の網膜像運動 (追視条件: 運動知覚抑制あり) を設定した。これらをディストラクタとして呈示し、物体運動速度に関する VSTM のバイアスを評価した。もしディストラクタの知覚が VSTM バイアスに不可欠であれば、バイアスは固視条件でのみ観察され、そうでなければ、両条件で同程度のバイアスが生じると予想される。

2. 方法

2.1. 観測者

正常な視機能を有する成人男性 8 名が実験に参加した (24.8 ± 2.1 歳, mean $\pm$ SD)。

2.2. 視覚刺激と実験課題

視覚刺激は 0.96 deg の標準偏差を持つガウス窓によ

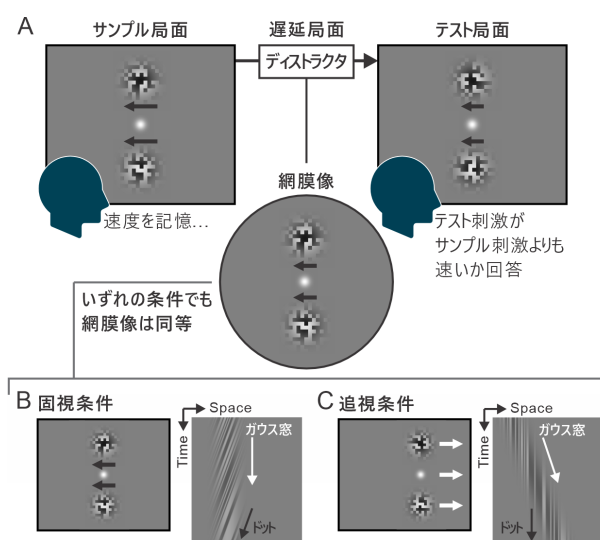


図 1. 実験の概要. (A) 実験手続き. (B) 固視条件のディストラクタ. 静止したガウス窓内をドットが移動する. (C) 追視条件のディストラクタ. 静止したドット上をガウス窓が移動する.

ってコントラストが変調された、50%の密度を持つランダムドットキネマトグラム (RDK) で構成された。これは、20%以上のコントラストで呈示される RDK の範囲が直径約 2.4 deg であることに相当する。視覚刺激は常に注視点から上下 4.0 deg 離れた位置に呈示され、観測者は実験を通じて刺激ではなく固視点を注視するよう求められた。刺激は観測者から 57.0 cm 離れた LCD モニタ (AW2524HF; Dell Technologies Inc.; サイズ: 24.5 インチ, 解像度: 1920 × 1080 ピクセル) に 120 Hz で呈示された。

実験課題は、記憶対象の刺激 (サンプル刺激) が呈示されるサンプル局面、ディストラクタ刺激が呈示される遅延局面、およびサンプル刺激と比較するための刺激 (テスト刺激) が呈示されるテスト局面で構成された (図 1A)。一連の刺激の後、観測者は記憶したサンプル刺激と直前に呈示されたテスト刺激の速度を比較し、どちらが大きいかを回答した。ディストラクタ刺激は、後述する固視条件と追視条件のいずれかで定義された。サンプル刺激とテスト刺激の呈示方法は条件間で同一であった。

サンプル局面では、画面中央で静止した固視点の上下に刺激が呈示され、静止したガウス窓内で RDK が 6, 7, または 8 deg/s の速度で左右どちらかへ 0.4 秒間移動した。観測者はこの刺激の運動速度を記憶するよう指示された。その後、0.01 秒ごとに RDK の各ドットの位置が再配置されるランダムノイズ刺激が 0.2 秒間呈示

された。ランダムノイズ刺激は、視覚運動刺激による運動残効を抑制する意図で導入された。その後、2.0 秒間の固視期間があり、この期間中に遅延局面における条件がテキストで教示された (固視条件 or 追視条件)。

遅延局面では、与えられるディストラクタ刺激は記憶せずに無視するよう指示された。固視条件のディストラクタ刺激は、サンプル刺激と同様、静止した固視点の上下に呈示されたガウス窓内を移動する RDK で定義された (図 1B)。RDK の速度は、サンプル刺激速度に対して ± 0.0 , および ± 2.0 deg/s のいずれかであった。追視条件では、固視点がサンプル刺激と反対方向へ等速で移動し、観測者はそれを視線で追跡するよう求められた。ディストラクタ刺激は、移動する固視点の上下を同じ速度で移動するガウス窓と静止した RDK で定義された (図 1C)。つまり観測者が固視点を追跡している間、RDK は世界座標系では動かないが、眼球運動と同じ速度かつ反対方向への網膜像運動を誘発した。固視点の速度はサンプル刺激速度に対して ± 0.0 , ± 1.0 , または ± 2.0 deg/s のいずれかであった。いずれの条件でも、0.4 秒間のディストラクタ刺激呈示の後、0.2 秒間のランダムノイズ刺激が与えられた。

テスト局面では、サンプル刺激と同様、静止した固視点の上下に呈示されたガウス窓内を RDK が移動し、その速度はサンプル刺激に対して ± 0.0 , ± 1.0 , および ± 2.0 deg/s のいずれかであった。0.4 秒間のテスト刺激と 0.2 秒間のランダムノイズ刺激のあと、観測者はキーボードを用いてテスト刺激速度がサンプル刺激速度よりも大きいかどうかを回答した。正誤のフィードバックは与えられなかった。

各観測者の試技数は 450 回 (2 条件 × 3 ディストラクタ刺激速度 × 5 テスト刺激速度 × 15 試技) とし、順序を無作為化したうえで 10 ブロックに分割して実施した。

実験中の眼球運動を赤外線カメラ (GS3-U3-41C6NIR; FLIR Systems Inc.) を用いて 500 Hz で記録し、以下の基準のいずれかに該当する試技は無効とした。

- (1) 1 つ以上の局面にて、刺激呈示中に瞬きをする,
 - (2) サンプルまたはテスト局面にて、固視点から 1.0 deg 以上視線が外れる,
 - (3) ディストラクタ局面の固視条件にて、固視点から 1.0 deg 以上視線が外れる,
 - (4) ディストラクタ局面の追視条件にて、刺激呈示中にサッカーボールが検出される (> 1000 deg/s² または > 30 deg/s),
 - (5) ディストラクタ局面の追視条件にて、追跡ゲイン (固視点の速度と眼球速度との比) が 0.5 未満または 1.5 を超える。
- 最終的に、8 名の観測者から得られた 3600 試技

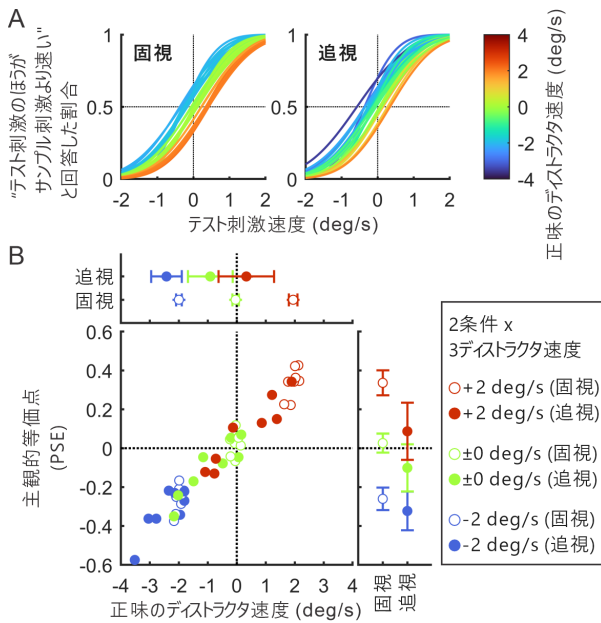


図 2. ディストラクタ刺激速度に応じたバイアス。
(A) テスト刺激速度に対する回答の心理物理
曲線。(B) PSE とディストラクタ速度との関係。

のうち、3353 試技 (93.1%) が解析に用いられた。

実験およびすべての解析は MATLAB (Mathworks) の自作スクリプトで実施した。

3. データ解析と結果

ディストラクタによる VSTM のバイアスを評価するため、probit 関数をリンク関数とした一般化線形混合モデル (GLMM) を用いて、“テスト刺激速度がサンプル刺激速度よりも大きい”とする観測者の応答 (response) を予測した。固定効果が異なる 3 種類のモデルを設定し、それぞれ異なる組み合わせで観測者 (observer) のランダム傾きを組み込むことで、合計 20 個のモデルを設計した (モデル 1 と 2 ではそれぞれ 8 モデル、モデル 3 では 4 モデル)。すべてのモデルには、原則として観測者のランダム切片を組み込んだ。

モデル 1 では、固定効果としてディストラクタ条件 (condition. ダミー変数)、ディストラクタ刺激速度 (dist-speed. -2, ±0, +2 deg/s)、テスト刺激速度 (test-speed. -2, -1, ±0, +1, +2 deg/s)、およびこれらの交互作用項を組み込んだ [base formula: response ~ 1 + condition*dist-speed*test-speed + (1 | observer)]。このモデルは実験条件を反映したものである。他方で、観測者が経験する正味のディストラクタ刺激速度は刺激呈示中の眼球速度に依存するため、ディストラクタの効果を正確に評価す

るためには眼球速度の補正が必要であると考えられる。実際、追視条件の平均追跡ゲインは 0.88 であった。

これを受けてモデル 2 では、固定効果として投入されるディストラクタ刺激速度を、各試技における眼球速度に基づいて補正した (actual-dist-speed)。なお、この補正は追視条件だけでなく、固視条件中のわずかな眼球運動に対しても適用した。それ以外の変数はモデル 1 と同様であった [base formula: response ~ 1 + condition*actual-dist-speed*test-speed + (1 | observer)]。

モデル 3 では、モデル 2 の固定効果からディストラクタ条件を取り除き、正味のディストラクタ刺激速度とテスト刺激速度、およびそれらの交互作用項を投入した [base formula: response ~ 1 + actual-dist-speed*test-speed + (1 | observer)]。このモデルは、遅延局面の網膜像運動が、眼球運動由来かに関わらず VSTM のバイアスを説明できる、という仮説に基づいている。

赤池情報量規準 (AIC) に基づき、モデル 3 に正味のディストラクタ刺激速度、テスト刺激速度、および両者の交互作用項のランダム傾きを組み込んだモデルが採択された (formula: response ~ 1 + actual-dist-speed*test-speed + (1 + actual-dist-speed*test-speed | observer))。このモデルの決定係数 R^2 は 0.92 で、正味のディストラクタ刺激速度 [estimate: -0.16 (95% CI: -0.20, -0.12), $t_{3349} = -8.47$, $p = 3.61 \times 10^{-17}$] とテスト刺激速度 [estimate: 1.05 (95% CI: 0.96, 1.15), $t_{3349} = -21.57$, $p = 9.93 \times 10^{-97}$] の固定効果に統計的有意性が認められた。ディストラクタ刺激速度の負の固定効果は、記憶されたサンプル刺激の速度がディストラクタ方向に偏っていることを意味しており、幅広い視覚的特徴に関する VSTM で報告されている attractive bias と一致している (Lorenc et al., 2021)。

VSTM のバイアスは、テスト刺激速度に対する観測者の応答から得られる、心理物理曲線の系統的なシフトによって視覚化される。ここでは、観測者ごとに 6 つの条件の組み合わせにおいて (2 条件×3 ディストラクタ刺激速度)、正味のディストラクタ刺激速度の平均値を算出し、採択された GLMM に代入することで心理物理曲線を得た (図 2A)。心理物理曲線のシフト (バイアス) の指標である主観的等価点 (PSE) とディストラクタ速度との関係を図 2B に示す。固視条件と比較して、追視条件では PSE の値が負方向へシフトしているが、これは smooth pursuit 中の追跡ゲインが 1.0 未満であったことによる、正味のディストラクタ刺激速度の減少によって説明できる。

以上の結果より、眼球運動によって誘発される網膜

像運動は、知覚的に抑制されているにも関わらず、物体運動速度に関する VSTM をバイアスすることが示された。なお、誌面のスペースの都合で詳細は割愛するが、追加実験により、追視条件の視覚刺激が運動知覚を誘発しないこと、ならびに追視条件で観察された *attractive bias* は眼球運動そのものに由来する効果ではないことを確認した (Miyamoto & Numasawa, 2025)。

4. 考察

本研究の結果は、従来の行動実験によって支持されてきた通説とは対照的であり、むしろ初期視覚野からの信号を用いたディストラクタのフィルタリングを仮定する神経計算モデルを支持するものであった。既存のモデルでは、ディストラクタの抑制が行われる候補領域として、背側経路の比較的初期段階にあたる MST 野や (Zahorodnii et al., 2025)、背側経路からの入力を受け取る後頭頂皮質 (PPC) が挙げられている (Murray et al., 2017)。これらの領域では記憶内容と類似したディストラクタ刺激を十分に抑制できず、それにより VSTM のバイアスが生じると考えられている。視覚運動情報は、背側経路の初期領域である MT 野の段階では網膜座標系で表現されており、網膜像運動が世界座標系での実際の運動か、あるいは眼球運動に由来する見かけ上の運動かはほとんど区別できない (Inaba et al., 2007)。その後の背側経路の階層処理や分散した脳内ネットワークにおいて、網膜信号と網膜外信号 (眼球運動信号など) とが統合され、世界座標系での運動知覚が形成される (Furman & Gur, 2012)。これらを踏まえると、背側経路以外の情報処理を経ていない MST 野や PPC の段階では知覚補償は不完全な段階にあり、これらの領域において、ディストラクタの抑制のための計算に利用できる信号は最終的な知覚とは一致していない可能性がある。これにより、主観的な運動知覚が生じない網膜像運動であっても、VSTM と干渉すると考えられる。

本研究の知見を、物体運動以外の視覚的特徴に関する VSTM に一般化するためには、さらなる検証が必要である。特に、主に腹側経路で処理される物体の色や形状といった視覚的特徴に関する VSTM は、背側経路で処理される視覚運動情報とは異なる機構が働いている可能性がある。他方で、VSTM 全般の保持機構として有力視されているアトラクターモデル (再帰性神経接続による持続的なバンプ状態によって、連続的な視覚情報を短時間保持するモデル) は、網膜像の視覚的特

徴に選択性を持つ初期視覚野細胞からの入力と親和性が高い (Chaudhuri & Fiete, 2016)。つまり、特に低次の視覚的特徴に関しては、物体運動以外に関しても、最終的な知覚より網膜入力に直接対応した神経表現に基づいて VSTM が構成されている可能性がある。もしそうであれば、ディストラクタと VSTM との干渉も、知覚レベルよりも網膜入力レベルでの類似性によって規定されると考えられる。

文献

- Chaudhuri, R., & Fiete, I. (2016). Computational principles of memory. *Nature Neuroscience*, 19, 394–403. <https://doi.org/10.1038/nn.4237>
- Furman, M., & Gur, M. (2012). And yet it moves: Perceptual illusions and neural mechanisms of pursuit compensation during smooth pursuit eye movements. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 36(1), 143–151. <https://doi.org/10.1016/J.NEUBIOREV.2011.05.005>
- Inaba, N., Shinomoto, S., Yamane, S., Takemura, A., & Kawano, K. (2007). MST neurons code for visual motion in space independent of pursuit eye movements. *Journal of Neurophysiology*, 97(5), 3473–3483. <https://doi.org/10.1152/JN.01054.2006>
- Lorenc, E. S., Mallett, R., & Lewis-Peacock, J. A. (2021). Distraction in visual working memory: Resistance is not futile. *Trends in Cognitive Sciences*, 25(3), 228–239. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.12.004>
- Miyamoto, T., & Numasawa, K. (2025). Retinal image motion distracts visual motion memory even when generated by eye movement. *BioRxiv*, 2025.05.07.652578. <https://doi.org/10.1101/2025.05.07.652578>
- Murray, J. D., Jaramillo, J., & Wang, X. J. (2017). Working memory and decision-making in a frontoparietal circuit model. *Journal of Neuroscience*, 37(50), 12167–12186. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0343-17.2017>
- Rademaker, R. L., Bloem, I. M., De Weerd, P., & Sack, A. T. (2015). The impact of interference on short-term memory for visual orientation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 41(6), 1650–1665. <https://doi.org/10.1037/xhp0000110>
- Soto, D., Hodsoll, J., Rotshtein, P., & Humphreys, G. W. (2008). Automatic guidance of attention from working memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(9), 342–348. <https://doi.org/10.1016/J.TICS.2008.05.007>
- Wildegger, T., Myers, N. E., Humphreys, G., & Nobre, A. C. (2015). Supraliminal but not subliminal distracters bias working memory recall. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 41(3), 826–839. <https://doi.org/10.1037/xhp0000052>
- Zahorodnii, A., Mendoza-Halliday, D., Martinez-Trujillo, J. C., Qian, N., Desimone, R., & Cueva, C. J. (2025). Overcoming sensory-memory interference in working memory circuits. *BioRxiv*, 2025.03.17.643652. <https://doi.org/10.1101/2025.03.17.643652>