

### 3. 視覚系による三次元面構造の復元

藤田一郎

脳が行っている情報処理の多くが、不良設定問題（そのままでは、解を1つに定めることができない問題）の解決である。網膜像から三次元物体の面構造を復元する過程はその1つである。この過程で、ヒトは、一般像抽出原則と呼ばれる心理法則に沿って面を知覚する。最近、サルもヒトと同様に面の知覚を行っていることが示され、面構造復元の神経機構を電気生理学的に追求する道が開かれた。腹側視覚系路の終点である下側頭葉皮質に、両眼視差情報が到達しており、一部の細胞が面の奥行き順序を伝えていることが明らかになった。

#### はじめに

「ものを見る」際に、脳が行っている仕事は膨大である。物理学者R. ファインマンは、視覚を、「プールに一角に浮かぶ昆虫が、四方八方からやってくる波の様子から、プールの中の人たちの数、位置、動きを検出する」ことにたとえた。この比喩は、網膜で受容した電磁波情報から、見ているものの位置、形、色、明るさ、動き等を計算している私たちの脳の働きの規模と難しさを、見事に要約している。その難しさの1つが、三次元構造の知覚である。

網膜において、視細胞1つ1つは、自分が受けている光の強度と波長の時間変化を情報として伝えるが、その光がどの距離から来たかを伝えることはできない。

#### [キーワード]

不良設定問題 (ill-posed computational problem), 両眼視差 (binocular disparity), 一般像抽出原則 (principle of generic image sampling), 錯視 (visual illusion), 下側頭葉皮質 (inferior temporal cortex), 補間 (interpolation), 充填 (filling-in), ネオン色拡散 (neon-color spreading)

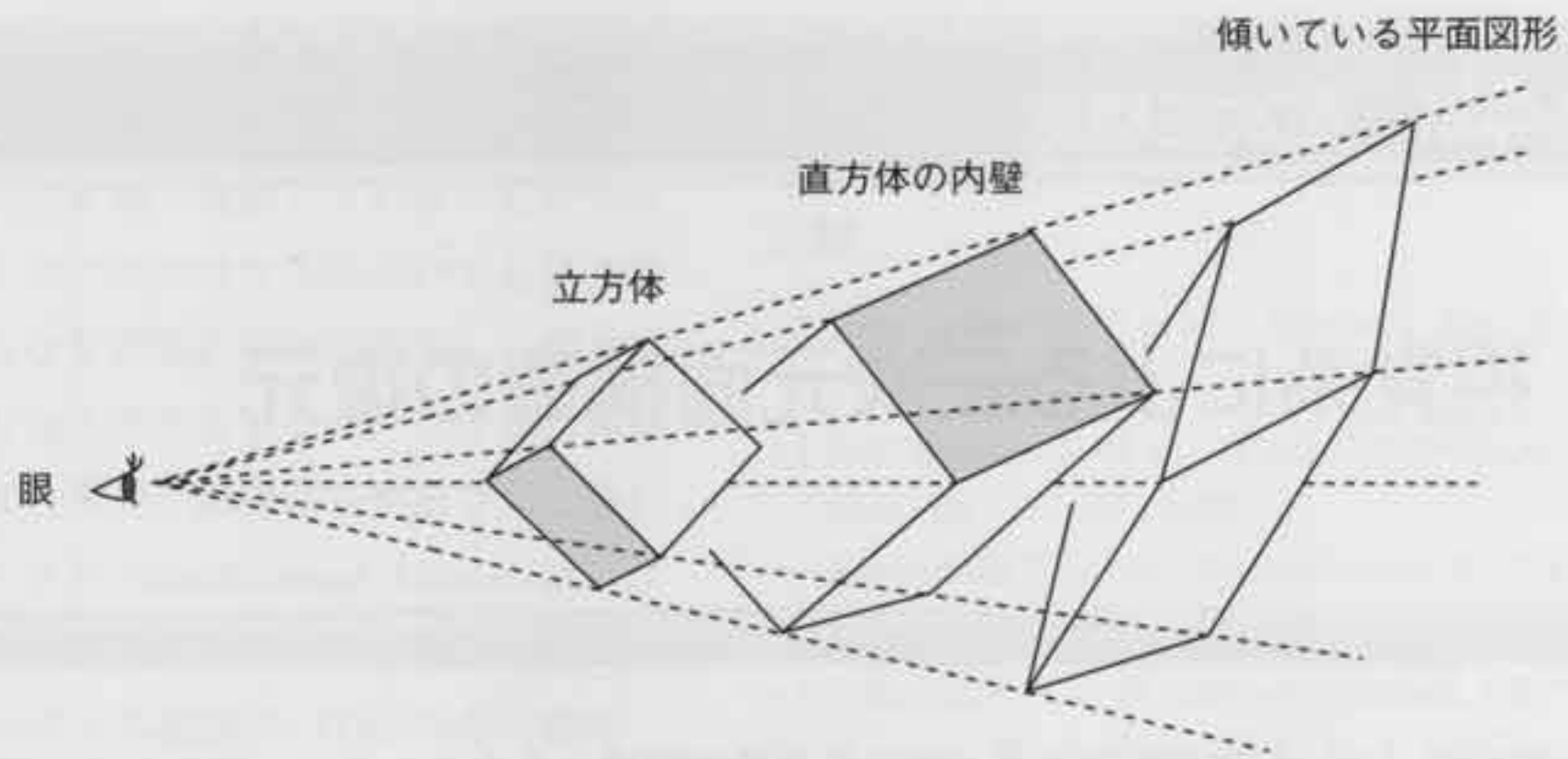
この段階で、外界世界の奥行きを明示的に与える情報は失われている。しかし、私たちが主観的に感じる世界は、明白な立体感をもっている。脳は、二次元網膜像から三次元世界を復元しているのである。そのメカニズムに関する計算論的考察、心理学的ならびに生理学的アプローチを紹介する。

#### 1 不良設定問題としての視覚

答を1つに定めることのできない計算問題は不良設定問題と呼ばれる<sup>1)</sup>。例えば、2つの未知数 $x$ ,  $y$ と、両者の関係を示す2つの一次元方程式が与えられれば、 $x$ ,  $y$ を一組の数として求めることができるが、未知数が $x$ ,  $y$ ,  $z$ と3つあるにもかかわらず、2つの一次元方程式しかない場合には、解を一組の数として定めることはできない。2つの方程式を満足する $x$ ,  $y$ ,  $z$ は無数に存在するからである。

同様に、1つの網膜像が与えられたとき、その網膜像の元となる三次元物体は無数に存在する(図1A)。にもかかわらず、私たちが知覚する世界は安定であり、複数の見え方の間を行ったり来たりするようなことは、通常、ありえない。脳は、数多くある可能性の中か

A)



B)

与えられた問題	ヒント (拘束条件)	答
連立方程式の場合 $2X+3Y+Z=7$ $X+2Y+Z=5$	X, Yはともに 正の整数	X=1 Y=1 Z=2
視覚の場合 網膜二次元像	物理世界のルール	物体の三次元構造

図1 脳はヒントを使って網膜像から物体像を再構成している  
 ある特定の網膜像を与える物体は1つとは限らない (A, 文献3より改変). 連立方程式を, 解の範囲を拘束するヒントを使って解くように, 脳が網膜像から物体の三次元面構造を復元する際には何らかの計算拘束条件が必要となる. 外界世界の物理法則がそのような拘束条件となっている

ら, 1つの立体構造を復元するメカニズムを備えているのである (図1).

そのようなことが可能なのは, 脳がヒントを使っているからである. 例えば, 図1Bの方程式に「x, y, zはともに正の整数である」というヒント (拘束条件) が与えられると, 解を一組の数字に決めることができる. 脳が, 二次元網膜像から三次元構造を復元する際に用いている拘束条件は, 一言で言えば, 三次元物理世界のルールである<sup>2)3)</sup>. 例えば, 「物体表面は滑らかである」, 「2つの物体の境目では, 視覚情報は唐突に変化する」, 「手前の物体は奥の物体の輪郭を遮蔽する」などが, それらの例である.

そのような拘束条件を計算過程に組込むことにより, 情報としては不完全な網膜画像をもとに, その像を与える可能性の最も高い三次元構造を選んでいる. どのような拘束条件が用いられ, なぜそれがわれわれにとって「適応的」なのか, その拘束条件がいかに脳に実装されているのかを問うことは, 視覚のメカニズ

ム研究の重要な切り口である<sup>4)</sup>.

## 2 一般像抽出原則

一点を注視すると, その網膜像は, 左右の網膜それぞれの中心窩に投影される. 注視点と同じ面上の別の点は, 右眼, 左眼で, 中心窩から同じ距離だけ移動した位置に投影される. しかし, 注視点より手前や奥にある点は, 両眼の網膜の上で中心窩から異なった距離に投影される. この差を両眼視差と呼ぶ. 輪郭に両眼視差が与えられると, 脳は, その輪郭の注視点に対する相対的奥行きを決めることができ, 図1Aに示したような解釈のあいまいさは大幅に減る. しかし, それでも, 網膜像が複数の可能な解釈を有する場合があり, そのようなときでも, 脳はその中から1つを選んでいる.

例えば, 図2aに示す十字の中心を注視しているときに, 水平腕の両端に交叉視差 (注視面に対して手前に見えるような視差) を与えると, 水平腕の両端の奥



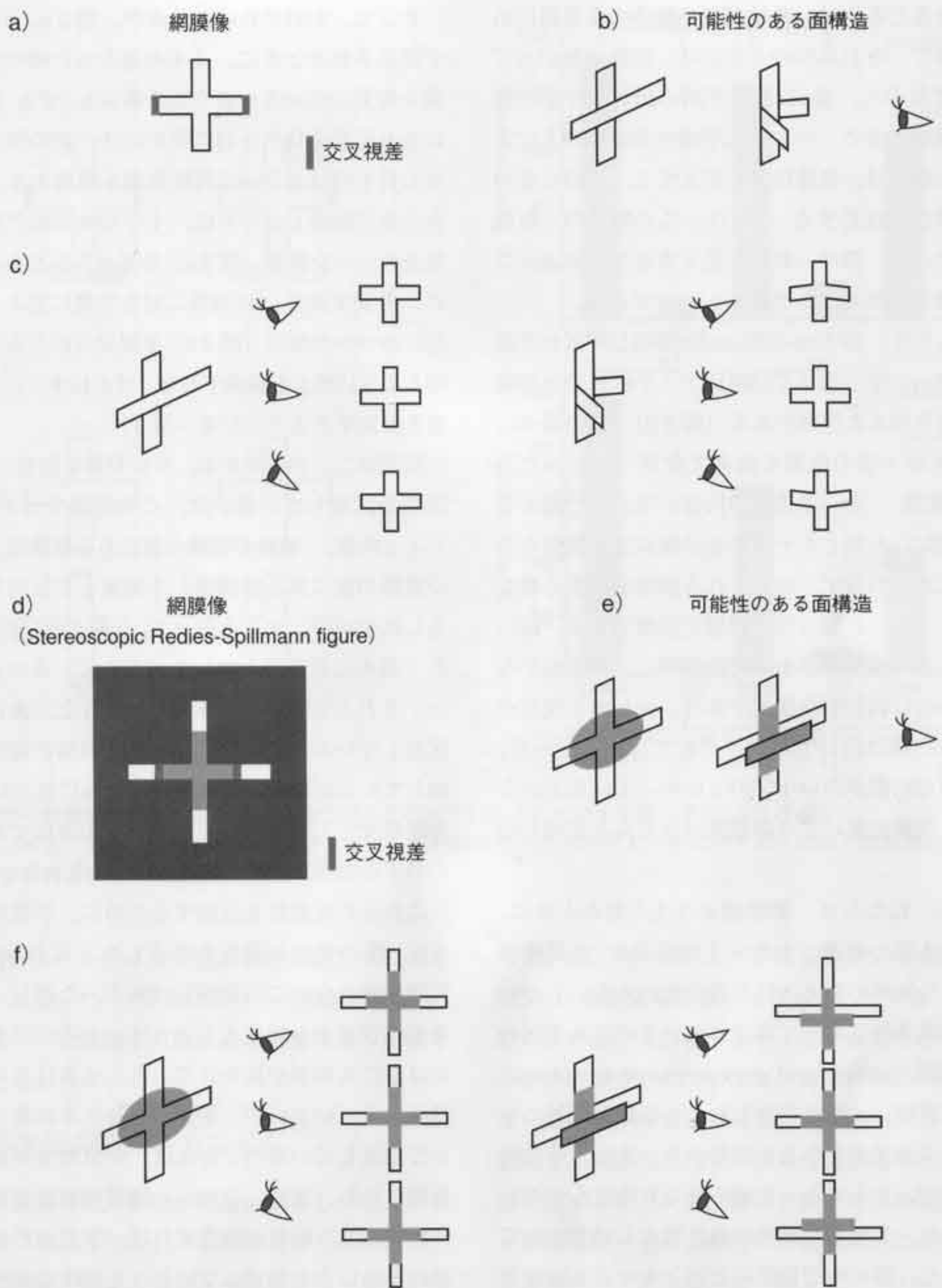


図2 一般像抽出原則 (文献6より改変)

1つの網膜像に対して複数の面構造が対応するような図形を提示されたとき、ヒトは、その網膜像を「一般的な見え」とするような面構造の解釈を選び、「偶発的な見え」とするような面構造の解釈を避ける

行きは注視面より手前に一意的に規定される。しかし、このような網膜像を与える三次元物体は、少なくとも2つ存在する。「横棒が縦棒の前に重なっている物体」と「腕が手前に折れた十字」である(図2b)。ところが、ほとんどの被検者は横棒が縦棒の前にある構造を

知覚し、腕の折れた十字を知覚することはない。

NakayamaとShimojo<sup>5)</sup>はこの現象を以下のように説明した(図2c)。網膜像aを与えた元の物体が腕の折れた十字であると解釈してもおかしくはない。が、この物体が「縦腕と横腕が直角をなすような十字型の

網膜像」を生じるのは、視線がこの物体の真正面にあるときだけで、それ以外のときには、横腕は曲がって見える。すなわち、像aは、水平腕の折れた十字の偶発的な網膜像である。一方、水平棒が垂直棒の上に重なっている物体は、視線位置を変えても、質的に変わらない網膜像を投影する。像aは、この物体の一般的な見え方であり、脳は一般的な見え方を生じるような三次元面構造を復元する性質をもつのである。

別の例として、Redies-Spillmann図形と呼ばれる錯視図形の赤い十字（図2では薄いアミかけ）の水平腕に交叉視差を加えた図形がある（図2d）。この場合には、赤い色が十字の輪郭を越えて背景へにじみだし（ネオン色拡散）、赤い半透明の円盤が浮かんで見える（図2e）。図2aと同じく十字の水平腕に交叉視差を与えたのにもかかわらず、知覚される面構造は全く異なる。しかし、この錯視も同じ理屈で説明できる。白い十字の上に赤い横棒が浮かんだ物体では、両者がそろって見えるのは偶発的な状況であり、少しでも視点が変われば赤い棒は白い十字からずれてしまう。一方、赤い半透明な円盤が白い十字の上ののっているという面構造は、視線位置により網膜像はほとんど変化しない（図2f）。

すなわち、私たちは、網膜像を与えられたときに、その像を最も高い確率でもたらず面構造を、「視線を少し変えても物体の見え方は大きく変わらない」という物理的拘束条件に沿って推定しているのである（一般像抽出原則、principle of generic image sampling）。一般像抽出原則は、図2で示した2つの図形以外にも多くの図形の知覚のあり方を説明する。また、その拘束条件がなぜ、ヒトにとって適応的な意味をもつのかも自明であり、知覚の生態光学的説明としてすぐれている。しかし、脳の中で実際にどのようなことが起きているのかというメカニズムに関しては、あまり多くのヒントを与えない。

### 3 サルにおける面構造の知覚

面構造復元の神経メカニズムを探求するには、視覚系の解析が進んでおり、かつ、ヒトと同じように一般像抽出原則にのっとった面の知覚を行っている動物を解析対象としなくてはならない。マカカ属サルが実験対象の候補となりうるが、サルの知覚が一般像抽出原則に沿っているかの検証はなかった。

そこで、われわれは、サルが、図2a, dに示す図形を提示されたときに、2本の重なった棒やネオン色拡散を知覚しているかどうかを検討した<sup>6)</sup>。まず、サルにある図形を見たら右に目を向け、別の図形を見たら左に目を向けるという行動課題を訓練する。この課題を完全に修得したのちに、十字の水平腕の両端に交叉視差のついた図形（図2a）を見せられたら右に目を向け、非交叉視差（注視面に対して奥に見えるような視差）のついた図形（図3a）を見せられたら左に目を向けるようにサルを訓練すると、サルはすぐに学習し、両者を弁別できるようになる（図3）。

問題はここからである。サルが何を知覚して図3aの図形を区別しているかは、この段階では不明である。ヒトと同様、「横棒が縦棒の前にある面構造」と「縦棒が横棒の前にある面構造」を知覚して区別しているかもしれないが、ヒトと違って、「腕が前に折れた十字」と「後ろに折れた十字」を知覚しているのかもしれない。それどころか、サルはそのような三次元面構造を区別しているのではなく、水平腕両端の局所視差を検知しているだけかもしれない。さらに言えば、サルは両眼視すらしておらず、両眼視差の原因である片目像のわずかな差を弁別しているのかもしれない（図3）。

これらの可能性を区別するために、学習成立後、図3b上段のテスト図形を提示した。これらの図形は、両眼視差のない二次元図形である。ただし、水平棒と垂直棒が重なって見えるように、十字の交差点に横または縦に実輪郭が描かれている。サルはこの図形を訓練時に見ていないが、学習図形を2本の重なった棒として知覚しているのであれば、学習効果が転移すると予想される。また、これらの図形は両眼視差を有していないので、転移が成立すれば、学習図形の弁別が視差の検出によるのではないことも同時に意味する。一方、サルの知覚が一般像抽出原則に従わず、腕が手前に折れたり、奥に折れたりしている十字を知覚していれば、両者とも腕の交差点に生じる主観的輪郭は縦方向に形成されており、学習効果の転移は起きない。

この実験を行ってみると、学習の効果は見事に転移し、サルは、手前に水平棒が描かれている線画を見ると右に眼を向け、水平棒が奥に描かれている線画には左に眼を向けた（図3c）。片目像には学習効果は転移せず、サルがこの課題を行うには両眼融像が必要なことも確認した。同様の実験をRedies-Spillmann図形に



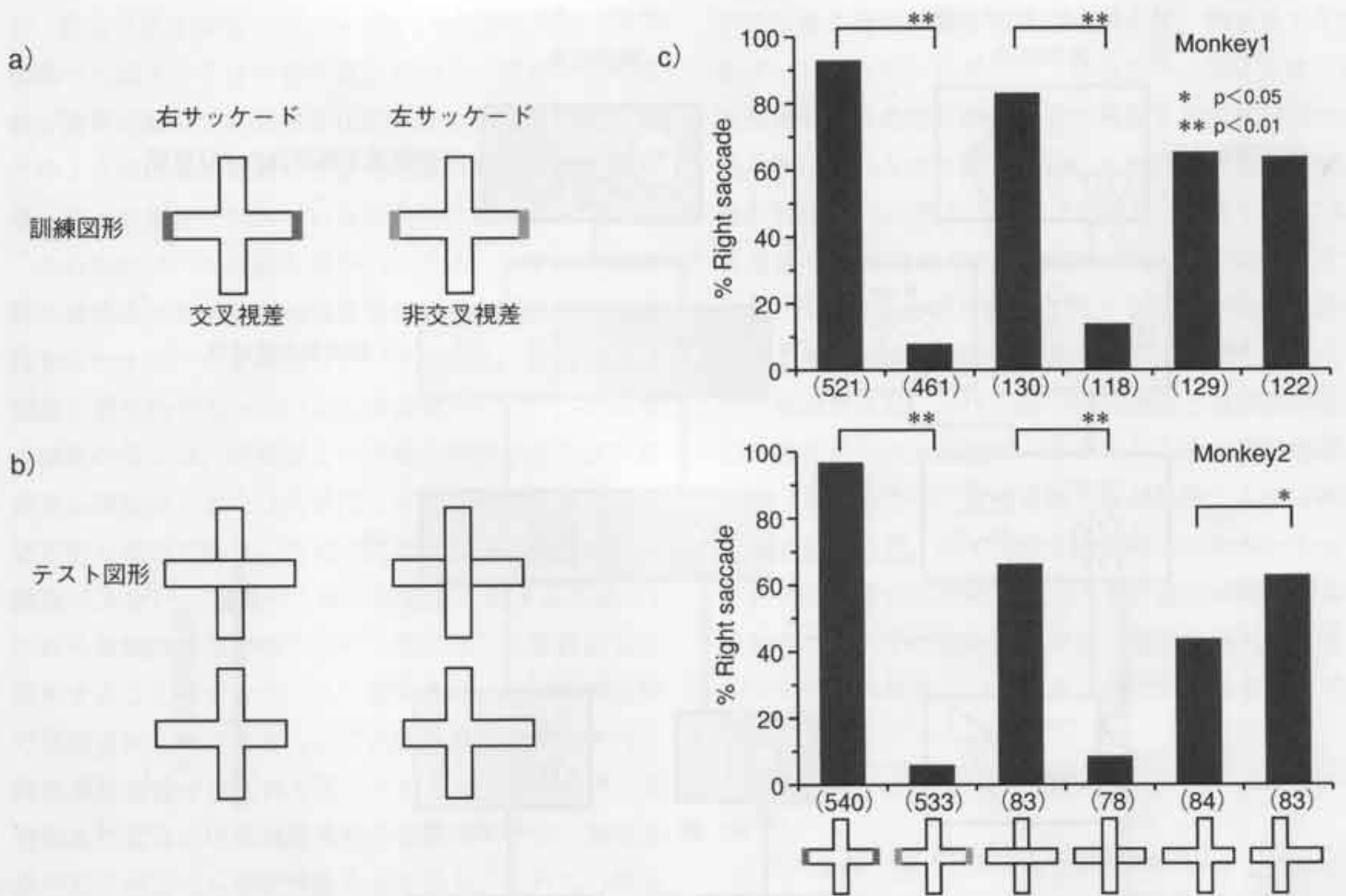


図3 サルが一般像抽出原則に従って面構造の復元を行っていることを示す実験 (文献6より改変)  
 詳細は本文. このテストの際には, サルに対して報酬はランダムに与え, サルがテスト図形と眼球運動との新たな連合を形成することは避けてある

対しても行い, サルがネオン色拡散を知覚していることも明らかとなった<sup>6)</sup>. サルはこれらの刺激図形から, ヒトと同様, 一般像抽出原則に従った面構造の知覚を得ていると考えられる.

#### 4 面構造復元の脳内メカニズム

サルの大脳皮質は, 機能や構造の異なる30以上の領野からなる. これら30以上の領野およびその中に含まれるサブ領野は, 視覚の異なった側面を担う並列かつ階層的な経路を形成している. 網膜から外側膝状体, 一次視覚野4層までは, 大細胞経路と小細胞経路の2つ, 一次視覚野の2, 3層から二次視覚野までは, プロブ-細い縞, インタープロブ-淡い縞, 4B層-太い縞の3経路, それ以後は, 頭頂葉へ向かう背側経路と側頭葉に向かう腹側経路の2経路に大別される (これら3経路の関係については文献7, 8を参照). 図4の模式図<sup>9)</sup>は, 代表的な領野とそれぞれに含まれる細胞が担っている視覚情報を示している. 両眼視差情報を扱う細胞 (メガネのアイコン) は, 大細胞経路か

ら太い縞, その後は, 背側経路沿いの領域 (MT, MST, 後頭頂葉皮質) で見つかっている. 二次視覚野の淡い縞にも存在するが, 太い縞に比べその数は少ないと報告されている<sup>9)</sup>. 面の傾き等の情報を伝えている細胞が後頭頂葉皮質に見出されており<sup>10)</sup>, 背側経路で, 両眼視差情報や面の情報が処理されているのは間違いない. 一方, 腹側経路での両眼視差情報処理や面構造復元過程の存在の可能性は, これまでほとんど考慮されてこなかった (図4).

しかし, われわれは以下の考察から, 図2で示す知覚が生じるための処理過程には, むしろ腹側経路が重要でないかと考えた. 図2aの十字では, 水平腕と垂直腕の垂直輪郭の視差値は物理的に確定しているものの, 水平輪郭の視差値は不確定である. そこにどのように視差値を補間するかは脳が決めている. その際, 水平腕両端の視差値の間を補間する方法と, 水平腕の両端と垂直腕の間を補間を行う方法の2通りが考えられる. 2本の重なった棒を知覚するという事は, 前者の補間が行われていることを意味する (もしも, 水

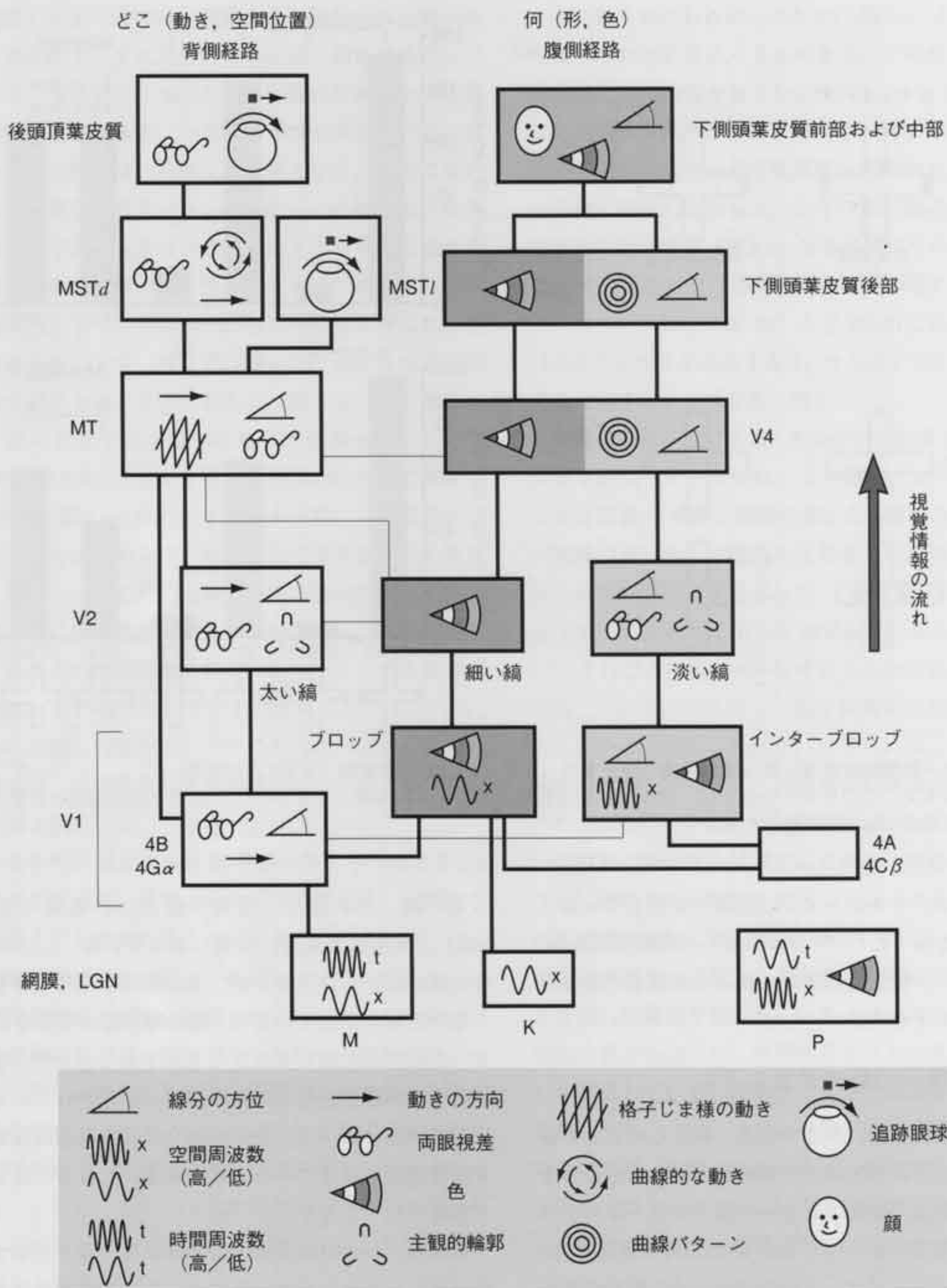


図4 サルの視覚領野の結合と刺激選択性 (文献8, 15より改変)

各ボックスは視覚領野またはそのサブ領野を示し、太線は主要な結合を、細線は弱い結合を示す。アイコンは、それぞれの領域における細胞の刺激選択性を表し、その意味は図下に示す

平腕の両端の交叉視差と垂直腕のO視差の間を補間していれば、腕が手前に折れた十字を知覚することになる)。一方、Redies-Spillmann図形の場合は、水平腕と垂直腕の先端部分の間が円弧を描くように補間さ

れ、円の内部を物理的に存在しない色が充填する。この現象は、赤い十字の先端にある白い棒がなければ起きないし、また、この白い棒が赤より暗い灰色であっても起きない。すなわち、これらの知覚現象では、脳



が、周辺にある図形やコントラストの関係に依存して、補間や充填を行う場所を決定している。図形や色の情報が腹側経路で主に処理されていることを考えると<sup>11)</sup>、このような情報処理過程が腹側経路内もしくは腹側経路への入力部位で起きている可能性は高い。

われわれはこの仮説を確かめるため、まず、腹側経路の最終段である下側頭葉皮質の細胞が両眼視差感受性をもつかどうかを検討した。その結果、半数以上の細胞が感受性をもっていることが判明した<sup>12)</sup>。これらの細胞の多くは、注視面より手前に刺激があれば反応が出る細胞か、または注視面より奥に刺激があれば反応が出る細胞であり、特定の視差に鋭い選択性をもつ細胞は少ない。右眼や左眼への刺激に対する反応や、これら単眼性応答の線形和や平均では、両眼性応答を説明することはできず、視差感受性は、下側頭葉皮質で獲得されるのではなく、この領野以前で検出された両眼視差情報が送られてきたものと考えられる<sup>13)</sup>。下側頭葉皮質における視差選択性細胞はすべて、視覚刺激の形に対しても選択性をもっており、これらの細胞の活動を集めれば、特定の形がどの奥行き位置にあるかを情報として知ることができる。

さらに、下側頭葉皮質細胞の中で十字型に反応し、しかも視差選択性をもつ細胞に対して、両眼視差を与えることで横棒が縦棒の前に見える図形と縦棒が横棒の前に見える図形を提示したところ、両者を区別して反応する細胞が見つかった。行動実験の場合(図3)と同じく、この反応の違いが何を意味しているのかの解釈は注意しなくてはならない。われわれはいくつかのコントロール実験を行い、この反応が、面の奥行き順序(横棒が手前か縦棒が手前か)または面の相対的奥行き(順序のみならず、2つの棒がどれだけ離れているか)を伝えていることを示した<sup>14)</sup>。

## おわりに

面構造の復元に関する計算理論的考察を経て、ヒトそしてサル心理実験の結果に導かれて行った電気生理学的実験は、われわれに、従来の視覚系路の捉え方に変更をせまる発見をもたらした。形、色、テクスチャー等の物体の二次元特徴が下側頭葉皮質へ伝えられ物体の認識に役に立っており、一方、動き、位置、両眼視差等の物体の三次元空間情報が頭頂葉へ伝えられ、

空間知覚や視覚誘導性の運動(例えば、物を見て手を延ばし、つかむ)に役立っているという考え方は、両眼視差情報の処理や面の復元の過程を背側経路にのみ割り振っている点で誤っていた。われわれは、下側頭葉皮質後部TEO野やさらにその前段であるV4野にも、視差感受性細胞の存在を確認しており(未発表データ)、両眼視差や面の復元に関する処理が腹側経路に沿っても行われていると提案する。

下側頭葉皮質における面の復元過程と後頭頂葉皮質における面の復元過程は、おそらく、その機能的意義が異なるであろう。背側経路と腹側経路における両眼視差情報の処理、面の再構成の過程の詳細がわかってくれば、両者の処理様式に、大きな違いが見つかると思われ。その違いの意義は、視覚情報処理の結果が何に使われるかという文脈の中で問われるべきであろう<sup>14)</sup>。

## 文献

- 1) 川人光男: "脳の計算理論", 産業図書, 1995
- 2) デビッド・マー: "ビジョン", 産業図書, 1987
- 3) 下條信輔: "視覚の冒険〜イリュージョンから認知科学へ", 産業図書, 1995
- 4) 宇賀貴紀, 藤田一郎: 臨床科学, 33: 348-356, 1997
- 5) Nakayama, K. & Shimojo, S.: Science, 257: 1357-1363, 1992
- 6) Uka, T. et al.: Vision Res., 39: 2399-2410, 1999
- 7) 藤田一郎: "視覚の生理学(岩波認知科学講座3「視覚・聴覚」)", pp41-88, 岩波書店, 1999
- 8) 田中宏喜, 藤田一郎: 細胞工学, 17: 969-979, 1998
- 9) Petehans, E. & von der Heydt, R.: Europ. J. Neurosci., 5: 509-524, 1993
- 10) Sakata, H. et al.: Trends Neurosci., 20: 350-357, 1997
- 11) Fujita, I. et al.: Nature, 360: 343-346, 1992
- 12) Uka, T. et al.: Soc. Neurosci. Abstr., 23: 2063, 1997
- 13) Uka, T. et al.: Neurosci. Res. Suppl., in press (1999)
- 14) Milner, A. D. & Goodale, M. A.: in "The Visual Brain in Action", Oxford Univ. Press, 1995

## <著者プロフィール>

藤田一郎: 1956年生まれ、'79年東京大学理学部生物学科卒業、'84年同大学院修了。生理学研究所、CALTECH、理化学研究所、新技術事業団(現、科学技術振興事業団)を経て、'94年より大阪大学教授。コイの嗅覚、ヒメマスやサルの性行動、フクロウの音源定位の研究を経て、10年前より霊長類の視覚の研究を行っている。現在の研究テーマに熱中しているが、心の片隅で、フィールドワークが自分の研究活動の中にないことを不満に思っている。