

奥行き残効研究の近年の動向

田谷 修一郎

金沢大学大学院 社会環境科学研究科
〒920-1192 金沢市角間町金沢大学

1. 背景

立体刺激を一定時間注視すると、注視後に呈示される刺激には注視前とは異なる奥行きが知覚される。例えば観察者に向かって湾曲した凸面を数分間注視した後では、物理的な前額面は凹面に見える。この現象を奥行き残効 (depth aftereffect) と呼ぶ¹⁾。

原理的には、符号化された個々の奥行き手がかりが下位の手がかり処理モジュールを経て統合され、最終的な奥行きの見えが生じるまでのいずれの過程における順応も奥行き残効を生起させうる²⁾。このため、奥行き残効がどの過程の順応に由来するかを特定することが、奥行き残効の研究における主要な目的の一つとなっている。

Blakemore & Julesz (1971)³⁾ が水平網膜像差 [以下網膜像差と略す。本稿では特に断らない限り網膜像差という語は水平網膜像差を指す] のみを奥行き手がかりとする刺激 (random dot stereogram, 以下 RDS) にも奥行き残効が生じることを報告して以来、奥行き残効は網膜像差に選択的な細胞 (網膜像差検出器) の疲労に起因する現象であると説明されてきた³⁻⁵⁾。古典的な説明モデルのひとつでは、奥行き残効は交差網膜像差検出器と非交差網膜像差検出器のそれぞれで構成される二つのチャンネルの疲労によって生じるとされる (図1)。順応前の二つのチャンネルの出力は拮抗しているため、網膜像差のない刺激を観察しても奥行きは知覚されない。しかし例えば凸面のステレオグラムを長時間注視すると、交差網膜像差検出器が疲労してその出力が低下し、チャンネル間に出力の不均

衡が生じる。その結果、非交差網膜像差検出器の出力の方が交差網膜像差検出器の出力よりも相対的に大きくなり、網膜像差のない刺激に凹面が知覚される (すなわち奥行き残効が現れる) のである^{1,4)}。

しかしながら近年の研究は、網膜像差検出器の疲労に基づく古典的なモデルだけでは奥行き残効の生起水準 (どの処理レベルが順応するのか?) とメカニズム (順応とは視覚系のどのような変化を指すのか?) が十分に説明できないことを指摘している。それらの研究では、網膜像差の処理よりも高次の奥行き処理過程における順応が奥行き残効の生起に重要な役割を果た

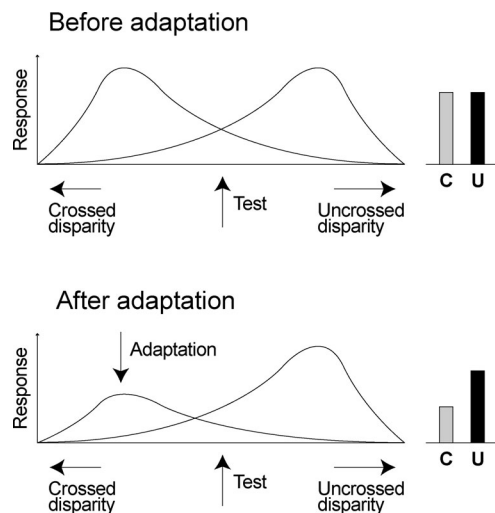


図1 奥行き残効の古典的モデル (Howard & Rogers¹⁾ より修正して作図)。順応前のテスト刺激 (前額面) に対する交差網膜像差検出器と非交差網膜像差検出器の出力は等しいが (上図)、長時間刺激され続けることで交差網膜像差検出器が疲労すると、相対的に非交差網膜像差の出力の方が大きくなる (下図)。

していること^{2,6-12)}、および、単なる細胞の疲労だけでなく、網膜像差と見えの奥行き関係の再校正 (re-calibration) が残効の生起に関与していることが示唆されている¹⁸⁻²⁰⁾。本稿は、第2節から第4節にかけて順応の生起水準について、第5節では順応のメカニズムについて近年の成果を中心に概説し、今後の展望を示すことを目的とする。なお、奥行き残効については Howard & Rogers (2002)¹⁾ に詳細なレビューが著されているので、本稿と併せて参考にしていただきたい。

2. 見えの奥行きに対する残効

過去の研究では RDS に奥行き残効が生じたという結果から、単純に残効が網膜像差レベルの順応に由来すると結論されていた³⁻⁵⁾。しかし実際には RDS に生じる奥行き残効は、網膜像差を処理する過程と見えの奥行きを処理する過程のいずれにおける順応にもその原因を帰属できるため、どの過程で順応が生じているのかは明らかではなかった。

近年の研究は、網膜像差と見えの奥行きを独立に操作した刺激を作成することでこの問題を解決している。そうした刺激を用いて観察された残効の大きさが、網膜像差の大きさと見えの奥行き量のいずれの関数となるかを検討することにより、どの水準で順応が生じるのかを知ることができる。以下に概説するように、この方法によって順応の生起水準を求めた近年の研究は見えの奥行きレベルの順応を示唆する結果を得ている。

刺激の網膜像差と見えの奥行きを独立に操作する方法の一つは視距離を操作することである。任意の大きさの網膜像差に対応する外界の奥行きは無数に存在するため、網膜像差だけでは奥行きを一意に特定することはできない。この問題を解決するため、視覚系は視距離の情報を変数として網膜像差から奥行きを換算している。したがって、網膜像差を手がかりとする刺激の見えの奥行き量は視距離の関数となる¹³⁾。Domini, Adams & Banks (2001)⁶⁾ は視距離を6段

階に操作することで、網膜像差は等しいが見えの曲率の異なる曲面の RDS を六つ作成し、それらを順応刺激として奥行き残効の大きさを比較した。実験の結果、観察された奥行き残効の大きさは網膜像差の大きさと無関係であり、見えの曲率の関数となることが明らかとなった。また、Berends, Liu & Schor (2005)²⁾ は傾斜面の RDS を刺激とし、視距離 57 cm に位置する順応刺激を注視した後に生じる残効の大きさを、四つの異なる視距離に置かれたテスト刺激を用いて測定した。この結果得られた残効の大きさは、見かけの傾きに対する順応から予測されるものと一致した。

網膜像差と独立に見えの奥行きを操作するもう一つの方法は、網膜像差と別の奥行き手がかりの組み合わせで刺激の奥行きを定義するというものである。Duke & Wilcox (2003)⁷⁾ は水平網膜像差と垂直網膜像差を利用して曲面の RDS を描き、垂直網膜像差のみを操作することで、刺激が凸面か平面または凹面に知覚されるように見かけの曲率を操作した。この刺激に順応した後に水平網膜像差のみで描かれたテスト刺激を用いて奥行き残効の大きさを計測した結果、残効の大きさは見かけの曲率から予測されるものと一致した。

3. 奥行き手がかり間の残効の転移

順応が高次の奥行き処理過程に生じることを示すもう一つの証拠に、交差順応 (cross adaptation) による奥行き残効が挙げられる。交差順応とは、ある奥行き手がかり (例えば水平網膜像差) で定義された刺激を順応刺激、別の奥行き手がかり (例えばテクスチャー勾配) で定義された刺激をテスト刺激として、手がかり間で残効が転移するか否かを調べるといふ実験パラダイムを指す。

奥行き残効が網膜像差レベルの順応に由来するならば、手がかり間で奥行き残効の転移は認められないはずである。しかし Balch, Milewski & Yonas (1977)⁸⁾ は網膜像差とテクスチャー勾配を奥行き手がかりとする傾斜面を刺激とし、

両手がかり間で残効が転移することを報告した。また、Graham & Rogers (1982)⁹⁾ および Bradshaw & Rogers (1996)¹⁰⁾ は網膜像差と運動視差の間で、さらに、Poom & Borjesson (1999)¹¹⁾ は網膜像差、運動視差、テクスチャー勾配の三つの奥行き手がかり間で残効が転移することを報告している。

交差順応によって生じる奥行き残効は、各奥行き手がかりの間に相互作用がないという仮定 (weak fusion model)¹⁴⁾ に基づくならば、手がかりが統合された後の奥行き形状 (見えの奥行き) に対する順応が奥行き残効に関わっていることを示唆する。しかし Poom & Borjesson (1999)¹¹⁾ は手がかり間に相互作用があることを仮定し、順応によって各手がかりの結びつきの強さが変化することで残効の転移が生じると論じた。また、網膜像差と運動視差からは原理的に同じメカニズムで奥行きを算出するため、両手がかり間の残効の転移は高次の過程における順応の結果というよりも、むしろ下位モジュールにおける処理の共通性を反映した結果とも考えられる^{9,10)}。このように、交差順応によって生じる奥行き残効には解釈に幅があり、残効の転移がどのレベルの順応を反映するかという点を明らかにすることは今後の検討課題の一つである。

4. 網膜位置に依存しない残効

一般に、受容野の大きさは低次の領野では小さく高次の領野ほど大きくなるため、順応の生じる過程が高次であるほど、順応刺激とテスト刺激の呈示位置の違いが残効に影響を及ぼしにくくなると考えられる¹⁵⁾。したがって、残効の網膜位置依存性を調べることは順応の生起水準を知る上で有効である。

奥行き残効の網膜位置依存性を検討した研究は、相反する二つの結果を報告している。Mitchell & Baker (1973)⁵⁾ は奥行き残効が網膜位置に依存すると報告した。彼らは前額面に対し平行な垂直線分が注視面から浮き出て見えるステレオグラムを刺激とし、この刺激の順応時

とテスト時の網膜上の呈示位置の違いを変数として奥行き残効の大きさを測定した。この結果、残効の大きさは順応刺激とテスト刺激の呈示位置が離れるに従って減衰し、両者が視角で10分以上離れると残効が生じないことが示された。一方 Taya, Sato & Nakamizo (2005)¹²⁾ は傾斜面の RDS に順応する場合、奥行き残効が網膜位置に依存しないことを示した。彼らは順応刺激とテスト刺激が同じ位置に呈示される同位置呈示条件と、異なる位置に提示される異位置呈示条件で残効の大きさを比較した。この結果、順応刺激とテスト刺激が視野の中心か周辺、または上部か下部に視角で0.5~20度のギャップを空けて呈示された場合にも、残効が生じることが示された。また、同位置呈示条件と異位置呈示条件の間で残効の大きさに差がないことが示された。

上の二つの結果の矛盾は、数段階の過程における順応が奥行き残効の生起に関与していることを示唆する。網膜像差に選択的な細胞は受容野の小さな初期視覚野に多く存在するため¹⁶⁾、Mitchell & Baker (1973)⁵⁾ が示したような位置依存の奥行き残効は網膜像差レベルの順応に由来すると考えられる。一方近年の生理学的研究は、傾斜面に選択的な細胞が下位側頭葉 (inferior temporal cortex) に存在することを報告している¹⁷⁾。この領野の受容野は視野全体を覆うほど大きいため、この領野の順応に起因する残効は刺激の呈示網膜位置に依存せず生じると考えられる。Taya, Sato & Nakamizo (2005)¹²⁾ の結果はこのような高次領野における順応が奥行き残効の生起に関わっている可能性を示唆する。

5. 網膜像差の再較正

第1節で紹介した網膜像差検出器の疲労を仮定したモデルは、さまざまな奥行き検出器の疲労を仮定したモデルに一般化することができる。例えば、交差網膜像差検出器のチャンネルと非交差網膜像差検出器のチャンネルを、凸面検出器のチャンネルと凹面検出器のチャンネルに置き換えるだけで、見えの奥行きレベルの順応と

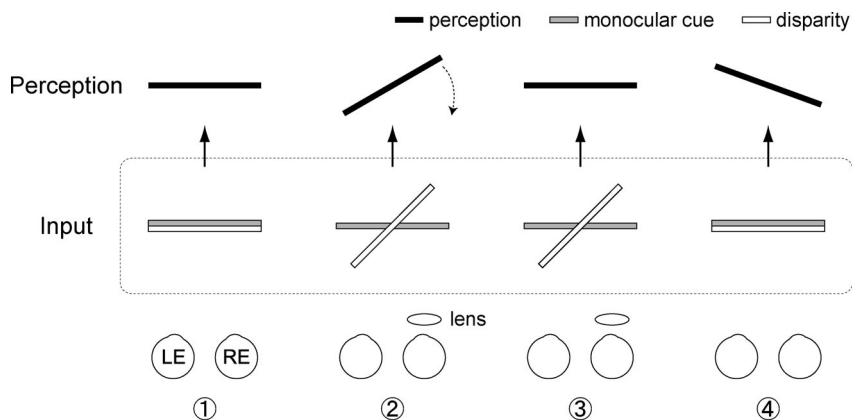


図2 網膜像差の再校正 (disparity recalibration) の模式図. 上段の黒いバーの傾きは刺激の見えの傾き, 中段の灰色と白のバーの傾きはそれぞれ, 単眼奥行き手がかりと網膜像差の示す傾きを表す. ①順応前の前額面の見えと両手がかりの関係. ②レンズを片目に装着した直後はレンズの誘導する水平大きさ像差によって前額面が傾いて見えるが, ③時間の経過とともに網膜像差の出力が低下し (網膜像差の再校正), 再び前額面が知覚されるようになる. ④この結果, 順応後にレンズをはずすと順応前には前額面を示していた網膜像差から傾きが知覚される.

それに伴う奥行き残効を説明することができる.

しかしながら, 刺激を定義する奥行き手がかりに矛盾があるときに生じる残効は, 奥行きチャンネルの疲労だけでは説明できない. 以下に述べるように, そうした残効は網膜像差と見えの奥行きの関係を再校正する視覚系の働きによって説明される¹⁸⁾ (図2).

網膜像を水平方向に拡大するレンズ (horizontal magnifier) を右眼に装着すると, 物理的な前額面は右側が奥に傾いて知覚される. この見えの奥行きの歪みは約1週間レンズを装着し続けると消失するが, その後レンズをはずすと物理的な前額面は逆に左側が奥に傾いて知覚される. このような長期順応による奥行き残効は以下のように説明される. レンズを片眼に装着すると右目の網膜像は水平方向に拡大され, レンズの装着前よりも大きな水平大きさ像差 (horizontal size disparity) が生じる. 一方, 単眼奥行き手がかりは装着前と大きく変わらないため, 両手がかりの示す奥行きには矛盾が生じる. この矛盾を解消すべく, 視覚系は網膜像差の出力を時間の経過とともに低減させる (この過程を再校正と呼ぶ). この結果, レンズをはずし網膜像差の入力が元に戻ると, 前額面には

順応前と逆の奥行きが知覚されるのである.

このような数日間にわたる長期順応で生じる残効と, 数分間の短期順応で生じる残効が同じメカニズムで説明できるか否かは議論の余地がある. 例えば長期順応では触覚からのフィードバックが網膜像差の再校正を促す手がかりとして重要な役割を果たすと考えられる¹⁹⁾. しかし Taya & Sato (in preparation)²⁰⁾ は, 触覚を伴わない短期順応でも, 奥行き手がかり間に矛盾がある場合には網膜像差の再校正が行われることを示唆する. 彼らは, 網膜像差とパースペクティブで定義される傾斜面の RDS を刺激とし, 両手がかりがともに同じ傾きを示す手がかり一致条件と, 網膜像差は傾斜面, パースペクティブは前額面を示す手がかり矛盾条件で残効の大きさを比較した. また, 傾きを知覚する際の両手がかりの重み付けを被験者毎に測定し, 網膜像差を重視する被験者とパースペクティブを重視する被験者の間でも比較を行った. 2分間の順応後に生じた残効の大きさは, 網膜像差重視型の被験者では手がかり一致条件の方が手がかり矛盾条件よりも大きかった. 刺激の網膜像差は両条件で等しいため, この結果は網膜像差検出器の疲労だけでは説明できない. また, 見え

の傾きは手がかり一致条件の方が大きいため、見えの奥行きレベルの順応もこの結果を説明できない。両条件の残効の大きさの差は、手がかり矛盾条件では網膜像差の再較正が行われ、手がかり一致条件では行われなかったと考えると説明可能である。

6. 展 望

本稿では特に見えの奥行きレベルの順応が奥行き残効の生起に深く関与していることを示す近年の研究を概説した。しかし、網膜像差レベルの順応が奥行き残効の生起に関与していることを示唆する結果も近年なお報告されている。例えば Berends & Erkerens (2001)²¹⁾ や Hayashi, Miyauchi, Maeda & Tachi (2003)²²⁾ は奥行きが知覚されないステレオグラムにも残効が生じることを報告している。この結果は、網膜像差に対する順応が奥行き残効の生起に十分であり、見えの奥行きに対する順応が必ずしも必要ではないということを示唆する。

要約すると、どのレベルの順応が残効の主要因であるのかについては先行研究間で結論が一貫しておらず、まだはっきりしないというのが現状である。先行研究間における結論の矛盾は、おそらく刺激の形状や順応時間など実験条件が研究間で統一されていないことに起因する。そうした条件を統制し順応の生起水準を系統的に検討することが今後の課題である。また、fMRI や PET を用いて順応時の脳画像を撮影し、順応に関わる領野をより直接的に検討することも必要であると考えられる。

奥行き残効が網膜像差検出細胞の疲労に起因するという見解はごく最近まで非常に一般的であった。このため、この網膜像差レベルの順応を前提にデータを解釈し、高次過程の順応を無視した結論を導いているものが近年の研究にもいくつか見られる。例えば Pianta & Gillam (2003)²³⁾ は単眼遮蔽 (monocular occlusion)²⁴⁾ に基づくステレオグラムと網膜像差に基づく古典的なステレオグラムの間で奥行き残効が転移することを示し、単眼遮蔽のみならず擬似的な

網膜像差が一般的な網膜像差と共通の下位モジュールで処理されると結論した。しかし順応はさらに高次の見えの奥行きレベルで生じている可能性もあり、この結論には議論の余地がある。また、Rose, Bradshaw & Hibbard (2003)²⁵⁾ は観察者が順応刺激に注意を向けない条件では注意を向ける条件よりも奥行き残効の持続時間が短くなることを示し、認知的なトップダウンの処理が初期視覚 (網膜像差の処理) に影響を及ぼすと結論したが、奥行き残効が高次過程における順応に由来するならば、この結論も不適切である。こうした過去の研究結果について再検討することもまた今後の課題である。

謝辞 本稿の執筆にあたり有意義なコメントをくださった河邊隆寛氏 (九州大学ユーザーインターフェイス機構) と光藤宏行氏 (ATR 人間情報科学研究所 / 日本学術振興会) の両名に深く感謝申し上げます。

文 献

- 1) I. P. Howard and B. J. Rogers: Seeing in Depth Vol. 2. Depth Perception. I. Porteous, Toronto, 2002.
- 2) E. M. Berends, B. Lui and C. M. Schor: Stereoslant adaptation is high level and does not involve disparity coding. *Journal of Vision*, **5**, 71-80, 2005.
- 3) C. Blakemore and B. Julesz: Stereoscopic depth aftereffects produced without monocular cues. *Science*, **171**, 286-288, 1971.
- 4) N. Long and R. Over: Stereoscopic depth aftereffects with random-dot patterns. *Vision Research*, **13**, 1283-1287, 1973.
- 5) D. E. Mitchell and A. Baker: Stereoscopic aftereffects: evidence for disparity-specific neurons in the human visual system. *Vision Research*, **13**, 2273-2288, 1973.
- 6) F. Domini, W. Adams and S. M. Banks: 3D after-effects are due to shape and not disparity adaptation. *Vision Research*, **41**, 2733-2739,

- 2001.
- 7) P. A. Duke and L. M. Wilcox: Adaptation to vertical disparity induced-depth: Implications for disparity processing. *Vision Research*, **43**, 135–147, 2003.
 - 8) W. Balch, A. Milewski and A. Yonas: Mechanisms underlying the slant aftereffect, *Perception and Psychophysics*, **21**, 581–585, 1977.
 - 9) M. E. Graham and B. J. Rogers: Simultaneous and successive contrast effects in the perception of depth from motion-parallax and stereoscopic information. *Perception*, **11**, 247–262, 1982.
 - 10) M. F. Bradshaw and B. J. Rogers: The interaction of binocular disparity and motion parallax in the computation of depth. *Vision Research*, **36**, 3457–3468, 1996.
 - 11) L. Poom and E. Borjesson: Perceptual depth synthesis in the visual system as revealed by selective adaptation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **25**, 504–517, 1999.
 - 12) S. Taya, M. Sato and S. Nakamizo: Stereoscopic depth aftereffects without retinal position correspondence between adaptation and test stimuli. *Vision Research*, **45**, 1857–1866, 2005.
 - 13) 中溝幸夫, 下野幸一: 視覚系による絶対距離情報を用いた奥行きのスケーリング. *Vision*, **13**, 163–180, 2001.
 - 14) M. S. Landy, L. T. Maloney, E. B. Johnston and M. Young: Measurement and modeling of depth cue combination: In defense of weak fusion. *Vision Research*, **35**, 389–412, 1995.
 - 15) S. Suzuki and P. Cavanagh: A shape-contrast effect for briefly presented stimuli. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **24**, 1315–1341, 1998.
 - 16) H. B. Barlow, C. Blakemore and J. D. Pettigrew: The neural mechanism of binocular depth discrimination. *Journal of Physiology*, **193**, 327–342, 1967.
 - 17) P. Janssen, R. Vogels and G. A. Orban: Three-dimensional shape coding in inferior temporal cortex. *Neuron*, **27**, 385–397, 2000.
 - 18) W. J. Adams, M. S. Banks and R. van Ee: Adaptation to three-dimensional distortions in human vision. *Nature Neuroscience*, **4**, 1063–1064, 2001.
 - 19) M. O. Ernst, M. S. Banks and H. H. Bühlhoff: Touch can change visual slant perception. *Nature Neuroscience*, **3**, 69–73, 2000.
 - 20) S. Taya and M. Sato: The disparity re-calibration process in short term stereo-slant adaptation: Evidence from stereo-perspective conflicted stimuli (manuscript for submission).
 - 21) E. M. Berends and C. J. Erkelens: Adaptation to disparity but not to perceived depth. *Vision Research*, **41**, 883–892, 2001.
 - 22) R. Hayashi, Y. Miyawaki, T. Maeda and S. Tachi: Unconscious adaptation: A new illusion of depth induced by stimulus features without depth. *Vision Research*, **43**, 2773–2782, 2003.
 - 23) M. J. Pianta and B. J. Gillam: Paired and unpaired features can be equally effective in human depth perception. *Vision Research*, **43**, 1–6, 2003.
 - 24) B. J. Gillam, S. Blackburn and K. Nakayama: Stereopsis based on monocular gaps: Metrical encoding of depth and slant without matching contours. *Vision Research*, **39**, 493–502, 1999.
 - 25) D. Rose, M. F. Bradshaw and H. B. Hibbard: Attention affects the stereoscopic depth aftereffect. *Perception*, **32**, 635–640, 2003.