- 4) Newsome, W. T., Britten, K. H., Movshon, J. A. (1989) *Nature*, **341**, 52-54.
- 5) Newsome, W. T., Wurtz, R. H., Dürsteler, M. R., Mikami, A. (1985) *J. Neurosci.*, **5**, 825-840.
- 6) Newsome, W. T., Pare, E. B. (1988) *J. Neurosci.*, **8**, 2201-2211.
- 7) Komatsu, H., Wurtz, R. H. (1989) *J. Neurophysiol.*, **62**, 31-47.
- 8) Saltzman, C. D., Britten, K. H., Newsome, W. T. (1990) *Nature*, **346**, 174-177.
- 9) Saltzman, C. D., Murasugi, C. M., Britten, K. H., Newsome, W. T. (1992) *J. Neurosci.*, **12**, 2331-2355.
- 10) Rodman, H. R., Albright, T. D. (1989) *Esp. Brain Res.*, **75**, 53-64.
- 11) Stoner, G. R., Albright, T. D., Ramachandran, V. S. (1990) *Nature*, **344**, 153-155.
- 12) Stoner, G. R., Albright, T. D. (1992) *Nature*, **358**, 412-414.
- 13) Stoner, G. R., Albright, T. D. (1993) *J. Cognitive Neurosci.*, **5**, 129-149.

心理学と [脳] 研究：表面と遮蔽輪郭の知覚

理化学研究所 竹市博臣

This paper summarizes a series of psychophysical studies to suggest representation of visible surfaces at an early level in the visual pathway, taking two phenomena as subjects; the depth propagation effect, where quite localized binocular disparity determines the perceived depth of the surrounding surface by means of extrapolation, and the neon effect, where localized figural cues to transparency have an effect on perceived color and brightness of the surrounding surface by filling-in or spreading. Critical roles of monocular-level information in occurrence of these effects suggest early origin of these perceptual surface formation.

Visual Perception/Visual Psychophysics/Illusory Contours Human Subjects (ADULTS)/Binocular vision

1. はじめに

Hubel & Wiesel (1962) をひな形とする大脳視覚情報処理の電気生理学は、基本的には単一神経細胞を情報処理の単位と考え、個々の神経がどのような刺激で活動するかを調べることによって進められる。いわば、神経活動の必要十分条件の同定が基礎になる。1次、2次の低次視覚皮質の神経は、一般に、視野上で神経ごとに特定の視角1、2度程度の受容野と呼ばれる小範囲に呈示された光刺激にのみ応答し、応答をひきおこす刺激は、特定の方位を持つエッジ、特定の方向に運動する線分、特定の波長の単色光点など、神経ごとに特定の属性に特異性を持つと考えられてきた^{4), 5)}。

受容野は感覚生理学で最も基本的な概念の一つであ

る。しかし、近年の電気生理学実験の結果、従来の意味での受容野、すなわちその領域の刺激のみに神経が応答するという意味での受容野（古典的受容野と呼ばれることがある）の外に呈示された刺激が、低次視覚皮質を含む多くの領野で神経の応答に影響を及ぼし得るということがわかり（文献9）などを参照）、受容野の概念も変化しつつある。古典受容野外刺激の影響について最近までわからなかった理由のひとつは、従来の低次視覚皮質の研究で用いられてきた、視野中に単純な棒状や点状の図形をただ1つ呈示するという方法であると思われる。

古典受容野外刺激の効果は、低次視覚皮質の神経の最適刺激がそうした単純な棒状や点状の図形ではない可能性を示唆している。これまで低次視覚皮質の神経の機能は、応答がエッジの方位や運動方向に特異であることから、エッジの方位や運動の検出であると考えられてきたが、応答特性の規定要因が違うということは推定される機能も違っているのではないかと

Brain research and psychology: perception of surfaces and occluding contour.

Hiroshige TAKEICHI

The Institute of Physical and Chemical Research (RIKEN)

うことにもなりかねない。

以下では、筆者らの研究にもとづく、低次視覚皮質で表面の表現の存在を示唆する心理物理学的知見を述べる。筆者は低次視覚皮質の機能の一つは、高次領野の機能と思われがちな表面の知覚を成立させることであり、低次視覚皮質に遮蔽輪郭の知覚、表面属性の知覚、その統合によって表面の知覚を成立させる過程があると考えている。

2. 表面の知覚

物が見えるのは生物の生態環境である外界に光があり、光が物の表面で反射されて眼に届くからである。眼に入る光のボタンは、投影の光学や幾何学の法則、生物の眼の構造に規定される。そのため外界から眼に入る光は無秩序な光のモザイクではなく、光のボタンの規定要因である生態環境を反映した秩序を持ち、この秩序が視知覚の成立に決定的に重要である。このような考えを生態学的視覚論という。

上のことを最初に指摘したのは心理学者の Gibson (1950) であるといわれる。生態学的視覚論から、Marr らは計算理論と呼ばれる視覚研究プログラムを発展させた⁸⁾。このアプローチでは、視覚情報処理は、三次元の外界→物体表面→二次元の網膜画像という投影の過程を遡り、二次元の網膜画像から物体表面、最終的には三次元の外界に関する情報を再構成する計算であると考えられる。再構成ということばが使われるのは、三次元の外界が二次元の網膜画像に投影される過程で次元の減少にともなう情報の欠落があり、視覚処理過程でそれを補う必要があるからである。再構成の過程が投影の過程を逆にたどるのだとすれば、網膜画像から外界の知覚へいたる前に、いったん物体表面の表現を通らなければならない。また物体表面はその境界である輪郭と内部の視覚属性（奥行き構造、反射率、透明性など）で定義される。これに対応して視覚処理過程での表面の表現も輪郭の表現と視覚属性の表現およびそれらの統合というかたちをとるように思われる。

3. 遮蔽輪郭の知覚

輪郭とは、前述のように事物と事物の境目にある奥行き不連続のことであり、視覚入力である網膜像上で手前の物がその後ろ側の物を被い隠す、つまり遮蔽する場所にあたるので、とくに遮蔽輪郭ともよばれる。遮蔽輪郭は視覚に特異的なものである。例えば、漫画のように輪郭だけが描かれた線画でも物体認識と空間

知覚（事物の場所と位置関係の知覚）の両方が成立するが、輪郭の知覚が視覚と運動感覚（触覚ともよばれる。立体複写機などで輪郭を凹凸で示し、手でなぞって運動感覚で「見る」場合）で異なることは古くから知られている。また、空間知覚を成立させる感覚様式には視覚、聴覚、運動感覚の3つがあるが、このうち視覚だけが遮蔽の知覚を直接に成立させる。実際聴覚による通信が視覚による通信に優れているのは遮蔽物にさえぎられないという点である。

遮蔽輪郭の知覚は形態、両眼視差、運動、テクスチャなどさまざまな次元で成立するが、ここで形態にもとづく遮蔽輪郭の錯視の例を示す。図1は Kanizsa の四角と呼ばれる主観的輪郭図形である。図の中央に、4つの黒円の上に背景よりわずかに明るい白色の四角が置かれているように見えるが、実際には図の中央部と周囲に明るさや奥行きの違いの輪郭はない。この、「実際には存在しない」輪郭を主観的輪郭という。主観的輪郭の知覚には4つの扇型の形や配列、つまり形態の情報が重要であることがわかっている。

4. 表面属性の知覚

輪郭とともに表面の知覚を構成する表面属性には明るさや色（表面反射率や透過率）、奥行き構造、テクスチャ、などさまざまなものがある。ここではまず両眼立体視に基づく奥行きをとりあげる。

人間の2つの眼は左右に少し離れているために左眼と右眼でわずかに違う画像を得る。このことは、手をまっすぐに延ばし人差し指を立てて左右の眼を交互につむって外界と指の位置関係に注目すれば容易に理解できる。この左右の画像の違いを両眼視差という。両眼視差から奥行きの知覚が生じることは古くから知られており両眼立体視とよばれる。かつては、両眼視差は、左右片眼像それぞれ単独で検出できる形態にもとづいて両眼間で輪郭の対応を定め、対応する輪郭の位置関

図1

係から計測されるものだと考えられていた。これに対する強い反証となったのが、図2に示すランダムドットステレオグラム（文献6）参照）である。図2の各片眼像には左右眼画像の間の対応を定めることができるような形の情報がまったくなく、古い考え方によれば両眼視差を測ることができず、したがって両眼立体視は成立しないはずであるが、実際にこのステレオグラムを両眼視してみると、明確な四角が中央部に手前に浮かんで見え、両眼立体視は成立することがわかる。ランダムドットステレオグラムは形態の処理と立体視の処理との独立性を強く示唆している。神経生理学でも、低次視覚皮質神経の応答特性に基づいて、輪郭と属性の表現は独立のものだと考えられるようになった。例えば、エッジの方位に特異的な神経は形の情報を表現していると考えられ、両眼視差に特異的な神経は奥行き構造の情報を表現していると考えられるが、両者は解剖学的に異なる情報処理の経路を持つ⁵⁾。

5. 奥行き伝播効果

しかし、表面の表現を構成するためには、この2つ、形態に基づく輪郭の情報と、両眼立体視に基づく奥行きの情報を統合しなければならない。この輪郭と属性の統合、表面知覚のかなめの部分はどのような過程なのであろうか。

図3のステレオグラムでは、輪郭と両眼視差情報の統合で表面の知覚が生じる。主観的輪郭図形（四角形）の内部に両眼視差を持った点を加えられている。主観的輪郭には両眼視差はない。このステレオグラム

図2

を両眼視すると、内部の点が図形が描かれた紙面の手前の奥行きに見える場合には、両眼視しない場合と同じような主観的輪郭と、紙面の上に浮かんだ点が見えるだけで、特に変わった知覚は生じない。ところが内部の点が紙面の向こう側の奥行きに見える場合には、点だけではなく、点を囲む四角形全体が1つの表面として、あたかも点に引っ張られたように紙面の向こう側の奥行きに定位される。四角形の外側は紙面と同じ奥行きに定位されるが、その背後には四角形の表面が主観的輪郭をこえて広がっているように見える。四角の主観的輪郭は紙面にあいた窓のように見え、鋭い奥行きの不連続として強調される。この一連の現象を奥行き伝播効果という¹⁰⁾。

この効果は3つの点で、まばらなランダムドットステレオグラム（図4参照）などで観察される一般的な立体視の内挿とは異なっている。まず第1に、主観的輪郭には両眼視差の情報はないので、これは奥行きの外挿であり、点の両眼視差の影響が波及する範囲を主観的輪郭が規定している。第2に、この効果をひきおこした主観的輪郭じたいも点の両眼視差情報によって鋭い奥行きの不連続として強調される。換言すれば、この効果では主観的輪郭（形態視）と両眼立体視の双方向に相互作用にもとづいて表面の知覚が成立する。第3にこの効果は後ろの奥行きを持った点でしか観察されず、点が紙面の手前の奥行きに定位される場合には生じない。

第3の点が最も重要である。なぜならこの奥行き方向に関する非対称性は「後ろの奥行き」がこの効果に決定的に重要だということを示しており、この問題に対する答えは形態視と両眼立体視の統合—表面知覚の成立—を解明する鍵になるとと思われるからである。

6. 遮蔽制約条件

この問題に答えるためには、遮蔽制約条件とよばれる両眼視下での結像法則について述べる必要がある。

両眼視差は左右の画像の相対的な位置関係の違いだけでなく、左右いずれかの片眼だけに見える部分をも

図3

図 4

図 5

図 6

たらず、この部分を両眼間非対応領域と呼ぶことにする（図 5 参照）。両眼間非対応領域の周囲の奥行きは必ず以下の規則にしたがう。図 6 に示したように、左眼のみに見える非対応領域はその左側の領域と同じ奥行きである。これに対し、その右側の領域は非対応領域より手前になる。逆に、図には示さないが、右眼のみに見える非対応領域の右側は同じ奥行きで、左側領域は手前になる。したがって、左眼の非対応領域の右端（および右眼の非対応領域の左端）は奥行き不連続に対応する遮蔽の輪郭になり得るが、逆の端は奥行きの不連続には対応しない。奥行き不連続に対応する非対応領域の端を遮蔽端（図 6 参照）、この法則を遮蔽制約条件と呼ぶことにする。

この法則は、奥行き伝播効果の奥行きに関する非対称性を説明し得る。図 7 は、奥行き伝播効果の刺激図形に、両眼間非対応領域になる部分をあみかけで示したものである。点が後ろの奥行きに定位される場合には、両眼間非対応領域の遮蔽端と主観的輪郭が一致し得るが、手前の奥行きでは一致し得ないということがわかる。言い換えれば、形態視と両眼立体視による奥行きの情報が表面の表現に統合されるのは、両者の情報（とくに主観的輪郭と両眼間非対応領域の遮蔽端）が 1 つの遮蔽輪郭を構成するときだということである。さらに、両眼間非対応領域の表現は低次視覚野の左右眼の入力が別々の表現を持つところにあると思われる。

点が前のときの両眼間非対応領域
（黒い矢つきの線が遮蔽端）

点が後ろのときの両眼間非対応領域
（白い矢つきの線が遮蔽端）

図 7

ことから、この場合の表面の知覚は低次視覚野で成立するものと考えられる。

7. ネオン効果

低次視覚野で成立すると考えられる表面知覚のもう一つの例を示す。図8aはネオン効果とよばれる錯視で、主観的輪郭図形の「欠けた部分」に色のついた図形を「補う」と、主観的輪郭図形全体が、あたかも補った部分の色あるいは明るさが拡散したかのように、その色あるいは灰色に染まり、透明な表面の知覚が生じるという現象である（口絵参照）。形態視と、色と明るさにもとづく透明性の知覚の統合で生じる表面の知覚で、この効果でも、主観的輪郭が色や明るさの拡散の範囲と強度を規定し、逆に拡散による透明性の知覚が主観的輪郭の強度を規定するという、形態視（主観的輪郭）と透明性の知覚の相互依存関係がみつめられる¹³⁾。

奥行き伝播効果でも、ネオン効果でも、主観的輪郭図形内部の個々の場所の奥行きや色と明るさの知覚は、最大数度離れた点や図形の持つ情報に依存する。サルの大脳低次視覚皮質の視差応答性神経の古典受容野の大きさが中心窩でただだか1度程度であることを考えると、こうした効果は高次視覚野の機能によるものであるように思われるかもしれない。しかし、筆者らは両眼分離呈示という方法で、ネオン効果（とくに表面属性の知覚である透明視）が低次視覚皮質で生じている可能性を示すデータを得た¹¹⁾。

実験には図8bのような図形を用いた。この図形では主観的輪郭の知覚は生じないが透明性の知覚を生じ、拡散した色や明るさが、形のあいまいな透明な膜あるいは光の照射のように見える。図形bをさらに半分にわけ(c)、その1つを左眼、もう1つを右眼に呈示する。この手続きを両眼分離呈示という。透明視が起きためには灰色線素の両端に黒線素がなければならないことがわかっており、cの2つの図形は、1つずつでは透明視を起こさない。両眼分離呈示したc図形が両眼融合（立体視のときのように両眼視して両眼入力を重ね合わせる）こと。この場合両眼視差がなく視差にもとづく奥行きの知覚がないのでふつう立体視とはいわない）すると、見かけの融合知覚像は分離前のb図形にもどる。

両眼視野闘争などの要因を統制すれば、両眼融合後の情報を受け取る高次視覚野では、分離しないb図形を観察する場合と、一旦分離したc図形を融合観察する場合で違いはないと推定される。これに対し、低次視覚野の両眼情報が合わさる前のところでは、片眼に与えられた情報しか参照できず反対側の刺激はまっ

図 8

たく関与しないので、分離しないbと分離したcではまったく異なる情報を処理することになり、特にこの場合明るさ拡散と透明性の知覚について、bでは十分な入力を得るがcでは得られないということになる。実験の結果、両眼分離呈示ではこの効果は失われることがわかった。つまり、この場合の透明性の知覚は、両眼情報の統合の前の低次視覚野で成立することが示されたといえる。同様の実験で主観的輪郭の知覚は両眼情報の統合の後に成立することが示されている。ネオン効果は主観的輪郭の知覚と透明性の知覚の相互作用にもとづいて成立することから、この効果には低次視覚皮質が関与していると推定される。

奥行き伝播効果やネオン効果を用いた表面知覚の研

究の結果は、低次視覚皮質で遮蔽輪郭と表面属性の処理の統合が起こって表面の知覚を成立させているという筆者の考えを支持し、また、最初にあげた低次視覚皮質の神経の活動が古典的受容野外の刺激に影響を受けるという報告と密接に関連している⁹⁾。

8. おわりに

本稿では表面の知覚が低次視覚皮質の機能の一つであるという仮説を支持する研究を述べた。こうした心理学的研究は微小な神経回路の解剖学的な解析や光学的記録などの神経生理学的手法とも接点を見いだし得ると思う。「低次視覚皮質の神経は成体では固定された結合を持ち、単純な刺激に刺激依存的に応答する」という古い考えに対する挑戦の例は、低次視覚皮質の成体での短期・長期での可塑性^{7),12)}、注意など高次の過程の初期視覚過程への影響²⁾などにも見られる。

文 献

- 1) Gibson, J. J. (1950) The perception of the visual world.

(Houghton Mifflin)

- 2) Hikosaka, O. et. al. (1993) *Perception*, **22**, 517-526.
- 3) Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. (1962) *J. Physiol.*, **160**, 106-154.
- 4) Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. (1968) *J. Physiol.*, **195**, 215-243.
- 5) Hubel, D. H. & Livingstone, M. S. (1987) *J. Neurosci.*, **7**, 3378-3415.
- 6) Julesz, B. (1971) *Foundations of Cyclopean perception*. (Chicago Univ. Press)
- 7) Karni, A. & Sagi, D. (1991) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **88**, 4966-4970.
- 8) Marr, D. (1982). *Vision*. (Freeman)
- 9) Pettet, M. W. & Gilbert, C. D. (1992) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **89**, 8366-8370.
- 10) Takeichi, H. et. al. (1992a) *Perception*, **21**, 177-184.
- 11) Tekeichi, H. et. al. (1992b) *Perception*, **21**, 313-324.
- 12) Ramachandran, V. S. & Gregory, R. L. (1991) *Nature*, **350**, 699-702.
- 13) Watanabe, T. & Takeichi, H. (1990) *Perc. Psych.*, **47**, 457-467.

こまつ ひでひこ

1982年大阪大学基礎工学部博士課程修了。弘前大学医学部、米国 NIH をへて88年より現職。知覚、認識、思考といった高等な機能のメカニズムに関心がある。

連絡先 〒305 つくば市梅園1-1

電子技術総合研究所脳機能研究室

TEL 0298-58-5847 email: komatsu@etl. go. jp

たけいち ひろしげ

1992年3月東京大学人文科学研究科修了。博士(心理学)。東京大学教養学部助手を経て、現在、理化学研究所情報科学研究室勤務。

〒351-01 埼玉県和光市広沢2-1,

TEL 048-462-1111 [内線3256],

FAX 048-462-4651 e-mail: takeichi@riken. go. jp