

両眼立体視の神経機構：電気生理学、心理物理学、計算モデルによる説明

藤田一郎

大阪大学大学院生命機能研究科・
脳情報通信融合研究センター

Binocular disparity is a precise cue for depth perception. To encode binocular depth correctly, the visual system needs to find corresponding visual features in the left-eye and right-eye images. The task of finding this binocular correspondence is not achieved at the initial stage of binocular processing, the primary visual cortex (V1). V1 neurons are sensitive to disparities of falsely matched features in addition to disparities of correctly matched features, because they detect binocular disparity by computation similar to interocular cross-correlation. Further computation is required for an accurate representation of the disparity by discarding responses to false matches (matching computation). For perceiving depth, the visual system exploits both the primitive, correlation-based signal and the more elaborate, match-based signal. Human observers judge depth based on a weighted sum of outputs from the two computations. The relative weight varies under different stimulus conditions. Studies of single neuron responses in the monkey visual cortex suggest that area V4 neurons carry signals consistent with the solution to the correspondence problem, whereas area V5/MT neurons shows responses intermediate between the correlation-based and match-based representations. The correlation-based and match-based signals in these cortical areas are likely to contribute to stereo perception in a parallel manner.

Keywords: stereopsis, binocular disparity, correspondence problem, size constancy, relative disparity, primate, ventral visual stream.

はじめに

二つの目で見える世界は片目では感じることはできない奥行き感を伴う。個々の物体には厚みがあり、一定の容積を占め、別の物体との間には前後方向に空間があることが感じられる。この知覚（両眼立体視）が生じるのは、右目と左目は異なる角度から世界を眺めているからである。その結果、物体の輪郭や模様的一点など個々の視覚特徴の投影位置は左右の目の間で水平方向にわずかにずれる。このずれ（両眼視差）の大きさと符号は、視覚特徴が注視点に対してどれだけ手前あるいは奥に位置するかに依存する。脳はこの関係を利用して視覚特徴の奥行き位置を決定し、それに基づき、物体の面の構造と奥行き位置については外界の3D構成を算出する（Wheatstone, 1838）。これらの情報は、物体の立体構造を知覚し、それが何であるかを知ることに関与だけでなく、物体への働きかけ（手を物体に伸ばし、つかみ、操作する）、眼球の反射的輻輳開散、環境中での移動、さらには大きさの知覚の恒常性（Tanaka & Fujita, 2015）など、知覚や行動の幅広い側面に利用される。

両眼視差を正しく算出するには、右目に映る像のどの部分が左目に映る像のどの部分に対応するのかを決めなくてはならない。脳が直面するこの問題は両眼対応問題（stereo correspondence problem）と呼ばれる（Julesz, 1960; Marr & Poggio, 1976）。これは容易な問題ではない。なぜなら、私たちをとりまく世界は似た視覚特徴を数多く含むからである。例えば、葉の生い茂る木を見ている時、片方の目に投影されている一枚の葉の像は、もう一方の目に投影されている数多くの葉の像と一致しうる。両目に

おける像の間で無数に可能な局所的な対応関係の中から、視野の中で首尾一貫した対応（大域対応）を見出し、正しく両眼視差の視野の中における分布を推定することが視覚系には求められている（図1上）。

本稿では、両眼対応問題解決済みのシグナルと未解決のシグナルそれぞれが両眼立体視にどのように貢献しているのか、また両眼対応問題が視覚系のどこで解決されるかを議論する（Fujita & Doi, 2016）。

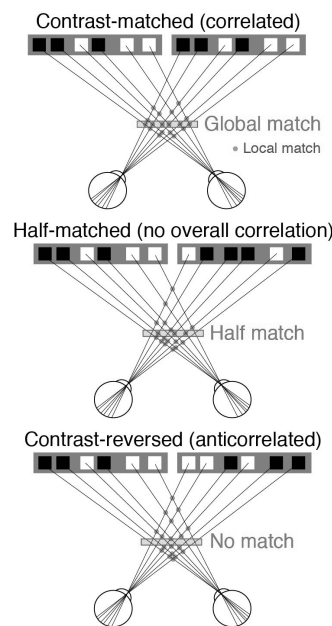


図1. 両眼対応問題と3タイプのランダムドットステレオグラム (RDS)

両視覚系は首尾一貫した左右眼像の対応（大域対応）を見出し、それ以外の対応（偽対応）を棄却する。左右眼でドットの輝度コントラストが一致している相関ランダムドットステレオグラム（cRDS）では大域対応が存在するが、輝度コントラストが反転した輝度反転RDS（aRDS）には大域対応は存在しない。半数のドットが輝度反転している半対応RDS（hmRDS）では、輝度が一致するドットの正の相関と輝度が反転しているドットの負の相関が打ち消しあうため、刺激全体として左右眼像は無相関である。

相関計算と対応計算

両眼立体視に関する情報処理は一次視覚野 (V1) で始まる。V1の複雑型細胞は左右の目からの入力を受け、受容野特性によりフィルターした右目像Rと左目像Lの和の2乗である視差エネルギー $(R+L)^2$ を検出する。この計算過程は、左右の目からの入力の交差項 $L*R$ を生み出すため、受容野内の左右像の相互相関を計算することに似ている。この計算により、V1細胞は受容野内の両眼視差に感受性を持つようになる (Ohzawa et al., 1990)。

通常のランダムドットステレオグラム (cRDS) のドットの背景に対する輝度コントラストを片目において反転させた輝度反転RDS (aRDS、図2A) に対するV1細胞の反応を調べると、両眼視差チューニング曲線が反転する。すなわち、cRDSでは交差視差に反応する細胞はaRDSでは非交差視差に反応し、cRDSでは非交差視差に反応する細胞はaRDSでは交差視差に反応する。これはaRDSが左右の目の間で負の画像相関を持つためであり、V1細胞が相関計算を行なっていることの証拠である (Ohzawa et al., 1990)。

aRDSには大域対応が存在しないため (図1下)、大域対応に基づいた両眼視差の情報を表現する細胞 (すなわち両眼対応問題を解決した細胞) は、aRDSにおける両眼視差には感受性を持たないはずである。従って、aRDS中の両眼視差に感受性を持つV1では、両眼対応問題はまだ解決されていない (Cumming & Parker, 1997)。V1で生じたaRDSに含まれるドットの両眼間偽対応に対する反応は、V1以後の視覚領野において排除されなくてはならない。この計算は対応計算と呼ばれる (Doi & Fujita, 2014)。

従来、ヒトはaRDSに与えた両眼視差には感受性を持たず、奥行きを全く感じないとされてきた (Julesz, 1960)。この前提に基づいて、cRDSの両眼視差には感受性を持つがaRDSの両眼視差には感受性を持たない細胞が、奥行き知覚の生成に直接に関わる細胞 (neural correlate) であると想定され、そのような細胞あるいは領野を同定する努力がサルを用いた電気生理学的研究 (Cumming & Parker, 1997; Janssen et al., 2003; Krug et al., 2004; Tanabe et al., 2004; Kumano et al., 2008) およびヒトを対象としたfMRI研究 (Bridge & Parler, 2007; Preston et al., 2008) でなされてきた。

ところがこの前提は正しくなかった。特定の条件が満たされると、aRDSに奥行きを感じる事ができる (Tanabe et al., 2008; Doi et al., 2011, 2013; Aoki et al., 2017)。その条件の一つは、aRDSのすぐ横にcRDSによる明確な面が奥行きと比較対象として存在することである。このとき、交差視差を持つaRDSが周りの0視差のcRDS面よりも奥に見え、非交差を持つ場合には手前見える逆転奥行き知覚 (reversed depth perception) が生じる。ただし、aRDSが明瞭な一つの面を形成しているようには見えない。様々な奥行きに散らばったドットの集団が見え、その平均的な奥行きが判別できるだけである。aRDSの中に両眼視差で定義した図形を提示してもその形を弁別する

ことはできない (Tanabe et al., 2008)。この発見は3つのことを意味している。第一に、奥行きを持った面の知覚と奥行き知覚の符号 (奥か手前か) の知覚は乖離する。第二に、相関計算の出力は対応計算を経由せずに直接に奥か手前かの判断に貢献することができる。第三は、aRDSの中の両眼視差に感受性を持つ神経細胞も、奥行き知覚に直接貢献することがありうるということである。

段階的輝度反転RDS

相関計算の出力が、両眼対応問題を解決したシグナルへと変換されなくても、奥行き知覚に貢献できるという上記の発見は、「相関計算と対応計算の出力は、両眼立体視においてどう使い分けられているのか」という新たな疑問を生んだ。この問題に取り組むために考案されたのが段階的輝度反転RDSである (図2、Doi et al., 2011)。この刺激では、RDSに含まれるドットの中で、左右眼の間で輝度反転するドットの割合を系統的に変えていく。右目で黒い (白い) 点が全て左目でも黒い (白い) 点に対応しているcRDSと、右目で黒い (白い) 点が全て左目でも白い (黒い) 点に対応しているaRDSの他に、様々な割合でドットの白黒の対応の割合を変える (図2A, B)。

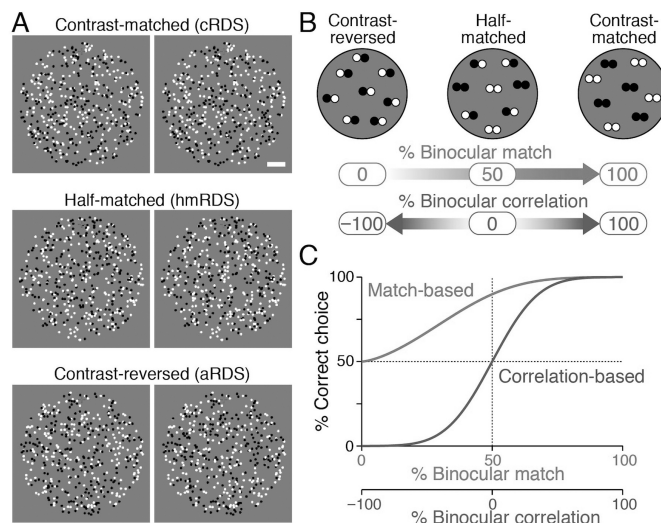


図2. 段階的輝度反転RDS (A, B)と相対計算・対応計算から予想される奥行き弁別パフォーマンス (C)

例えば半対応RDS (hmRDS) では、半数のドットは左右で輝度反転し、残りは輝度が一致している。輝度が一致しているドットの正の左右眼像間相関と輝度が反転しているドットの負の左右眼像間相関が打ち消しあうため、hmRDS全体では左右眼像は無相関である。cRDS、hmRDS、aRDSへと輝度対応ドットの割合が徐々に減ると、刺激の左右相関は100%から0%を経て-100%へと変化する。一方、この時、左右で輝度がマッチするドットペアの割合は、100%、50%、0%と変化する (図2B)。つまりhmRDSは、

両眼相関は0だが両眼対応は有限値をとり、aRDSでは両眼相関は有限値(負)だが両眼対応は0となる。この刺激に対して、RDSの左右眼相関に依存して奥行きを弁別するシステムと左右眼対応に依存して奥行きを弁別するシステムの弁別パフォーマンスは図2Cのように予想される。

相関計算と対応計算の相対的役割

以上の予想に基づき、相関計算と対応計算のそれぞれが奥行き知覚において果たす役割を検討した。一つの実験では、両眼視差の大きさを変えた時の段階的輝度反転RDSに対する奥行き知覚を調べた(Doi et al., 2011)。両眼視差が小さい時(0.03度)、左右眼対応ドットの割合が50%以上であれば、ほぼ完全に奥行き弁別ができる。割合がそれ以下になると成績が低下し、左右眼対応ドットが0(aRDS)ではチャンスレベルとなった。つまり、細かい両眼視差に対して逆転奥行きは起きず(図3B)、対応計算に基づく予測に沿っている(図2C)。視差の大きさが大きくなると、左右眼対応ドットの割合が50%未満では逆転奥行きが起き(すなわち弁別パフォーマンスがチャンスレベル以下となる)、心理物理曲線は徐々に相関計算の予測曲線に近づく(図3B)。ただし、最大視差である0.48度の時も、相関計算予測曲線とは完全に一致せず、対応計算と相関計算の中間の振る舞いを示した。

別の実験では、両眼視差の大きさを0.24度に固定し、ドットの更新速度を4段階で変動させた(Doi et al., 2013)。更新速度が低い時には、対応計算による予測に沿った心理物理曲線が得られ、更新速度を上げるにつれて曲線は、相関計算に基づいた予測曲線に近づいた(図3C)。

つまり両眼視差が大きくなるか刺激更新速度が速くなるにつれて、相関計算の結果が奥行きの知覚により強く反映されるようになる。この変化は、「相関計算と対応計算が並列に行われ、その出力の重み付け平均が奥行き判断を決定する」というモデル(図3A)で定量的に説明できる。このモデルの出力の解析解における4つのフリーパラメータのうち、二つの計算が奥行き判断へ与える相対貢献度(w)を操作することだけが、心理実験の結果を説明する(図3D)。図3B, Cに示す実線は w が特定値を取った時の解析解だが実データ(丸印)を正確に再現している。

霊長類視覚領野における両眼視差処理

従来、V1以後の両眼視差の処理は背側経路でなされているとされてきたが、2000年前後より、Guy Orban, Charles Connor, そして筆者の研究室において、腹側経路の視覚領野にも豊富な両眼視差感受性細胞が存在することがサルを用いた電気生理学的研究により明らかになった。視覚皮質のほとんど全ての領域で両眼視差の処理が行われている(Parker, 2007; Roe et al., 2012)。

これらの領野が、どのように両眼視差情報を処理し、両眼立体視のどの側面に機能的に関わっているかが広範に探求されている。V1は絶対視差を符号化しているが、

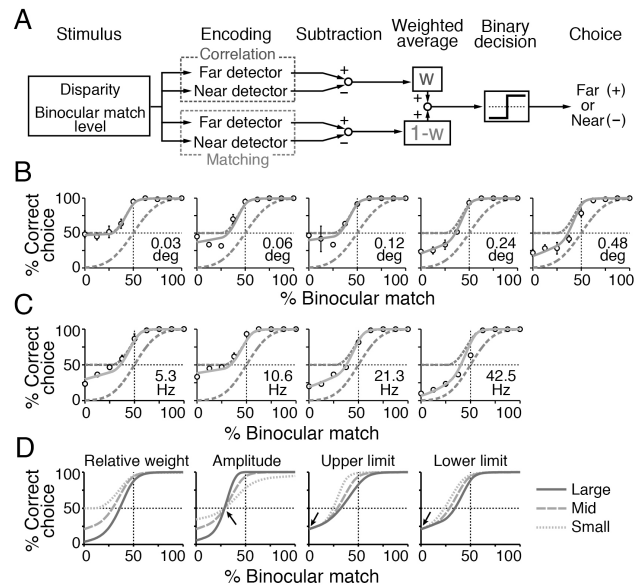


図3. 相関計算と対応計算は視差の大きさや刺激の更新速度に依存して、奥行き知覚に対する貢献度を変化させる。A. 相関計算と対応計算の重み付け平均モデル、B, C. 視差の大きさ(B)、ドットの更新速度(C)を変えた時の段階的輝度反転刺激に対する奥行き弁別パフォーマンス、D. モデルにおける4つのフリーパラメータを操作した時の予想パフォーマンス。

V2, V4, 下側頭葉皮質(IT)へと進むに連れて、相対視差に基づいた符号化へと進む。MTではV1と同様、絶対視差を符号化している。相対視差は細かい奥行き知覚に必須の視覚情報であり、それに対応するようにV4が細かい奥行き知覚に関与しており(Shiozaki et al., 2012)、その情報を持たないMTは粗い奥行き知覚に関与する(Uka & DeAngelis, 2006)。

両眼相関シグナルから両眼対応シグナルへの変換は、aRDSに含まれる両眼視差への感受性がどの領野で失われるかで検討されてきたが、結果は明白ではない。V2で変換が行われているという主張もあるが(Chen et al., 2017)、その根拠となった実験の手法が持つ問題点が指摘されている(Doi et al., 2018)。段階的輝度反転RDSを用いた最近の検討によれば、V4で両眼相関シグナルから両眼対応シグナルへの変換が行われている証拠が得られている(Abdolrahmani et al., 2016)。一方、MTでは、両眼相関シグナルと両眼対応シグナルの中間の性質を持つ細胞が大多数である(Yoshioka, Doi, Abdolrahmani, & Fujita, in prep)。さらに高次の領野に目を向けると、腹側経路のV4の次段階であるITだけでなく、背側経路のAIPにおいても両眼対応シグナルを伝えている(Janssen et al., 2003; Theys et al., 2012)。

これらサルを用いた研究からの結論は、ヒトにおいてなされている脳機能イメージング研究(Bridge & Parker, 2007; Preston et al., 2008)で得られている結論とは必ずしも一致しない。不一致が真の種差を意味するのか、計測や解析の手法の違いに起因する技術的な問題による相違なのかについては、さらなる検討が必要である。

謝辞

本研究は科学研究費補助金（16H01673, 17H01381）の助成を受けた。

引用文献

- Abdolrahmani, M., Doi, T., Shiozaki, H.M., & Fujita, I. 2016 Pooled, but not single-neuron, responses in macaque V4 represent a solution to the stereo correspondence problem. *J. Neurophysiol.*, 115, 1917-1931.
- Aoki, S.C., Shiozaki, H.M., & Fujita, I. 2017 A relative frame of reference underlies reversed depth perception in anticorrelated random-dot stereograms. *J. Vision*, 17(12):17, 1-17.
- Bridge, H., & Parker, A.J. 2007 Topographical representation of binocular depth in the human visual cortex using fMRI. *J. Vision*, 7(14), 15, 1-14.
- Chen, G., Lu, H.D., Tanigawa, H., & Roe, A.W. 2017 Solving visual correspondence between the two eyes via domain-based population encoding in nonhuman primates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 114, 13024-13029.
- Cumming, B.G., Parker, A.J. 1997 Responses of primary visual cortical neurons to binocular disparity without depth perception. *Nature*, 389, 280-283.
- Doi, T., Abdolrahmani, M., & Fujita, I. 2018 Commentary: Spatial pooling inherent to intrinsic signal optical imaging might cause V2 to resemble a solution to the stereo correspondence problem. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 115, E6967-E6968.
- Doi, T., & Fujita, I. 2014 Cross-matching: a modified cross-correlation underlying threshold energy model and match-based depth perception. *Front. Comput. Neurosci.*, 8:127, 1-15.
- Doi, T., Takano, M., & Fujita, I. 2013 Temporal channels and disparity representations in stereoscopic depth perception. *J. Vision*, 13(13):26, 1-25.
- Doi, T., Tanabe, S., & Fujita, I. 2011 Matching and correlation computations in stereoscopic depth perception. *J. Vision*, 11(3):1, 1-16.
- Fujita, I., & Doi, T. 2016 Weighted parallel contributions of binocular correlation and match signals to conscious perception of depth. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 371 (20150257), 1-12.
- Janssen, P., Vogels, R., Liu, Y., Orban, G. 2003 At least at the level of inferior temporal cortex, the stereo correspondence problem is solved. *Neuron*, 37, 693-701.
- Julesz, B. 1960 Binocular depth perception of computer-generated patterns. *Bell Syst. Tech. J.*, 39, 1152-1162.
- Krug, K., Cumming, B.G., & Parker, A.J. 2004 Comparing perceptual signals of single V5/MT neurons in two binocular depth tasks. *J. Neurophysiol.*, 92, 1586-1596.
- Kumano, H., Tanabe, S., & Fujita, I. 2007 Spatial frequency integration for binocular correspondence in macaque area V4. *J. Neurophysiol.*, 99, 402-408.
- Marr, D., & Poggio, T. 1979 A computational theory of human stereo vision. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 204, 301-328.
- Ohzawa, I., DeAngelis, G.C., Freeman, R.D. 1990 Stereoscopic depth discrimination in the visual cortex: neurons ideally suited as disparity detectors. *Science*, 249, 1037-1041.
- Parker, A.J. 2007 Binocular depth perception and the cerebral cortex. *Nature Rev. Neurosci.*, 8, 379-391.
- Roe, A.W., Chelazzi, L., Connor, C.E., Conway, B.R., Fujita, I., Gallant, J.L., Lu, H., & Vanduffel, W. 2012 Toward a unified theory of visual area V4. *Neuron*, 74, 12-29.
- Preston, T.J., Li, S., Kourtzi, Z., & Welchman, A.E. 2008 Multivoxel pattern selectivity for perceptually relevant binocular disparities in the human brain. *J. Neurosci.*, 28, 11315-11327.
- Shiozaki, H.M., Tanabe, S., Doi, T., & Fujita, I. 2012 Neural activity in cortical area V4 underlies fine disparity discrimination. *J. Neurosci.*, 32(11), 3830-3841.
- Tanaka, S. & Fujita, I. 2015 Computation of object size in visual cortical area V4 as a neural basis for size constancy. *J. Neurosci.*, 35(34), 12033-12046.
- Tanabe, S., Umeda, K., & Fujita, I. 2004 Rejection of false matches for binocular correspondence in macaque visual cortical area V4. *J. Neurosci.*, 24(37), 8170-8180.
- Tanabe, S., Yasuoka, S., & Fujita, I. 2008 Disparity-energy signals in perceived stereoscopic depth. *J. Vision*, 8(3):22, 1-10.
- Theys, T., Srivastava, S., van Loon, J., Goffin, J., Janssen, P. 2012 Selectivity for three-dimensional contours and surfaces in the anterior intraparietal area. *J. Neurophysiol.*, 107, 995-1008.
- Uka, T., & DeAngelis, G.C. 2006 Linking neural representation to function in stereoscopic depth perception: roles of middle temporal area in coarse versus fine disparity discrimination. *J. Neurosci.*, 26, 6791-6802.
- Wheatstone, C. 1838 Contributions to the physiology of vision --- part the first. On some remarkable, and hitherto unobserved, phenomena of binocular vision. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 128, 371-394.