

博士論文

論文題目 視覚情報処理における輝度極性の意義

氏 名 佐藤 弘美

論文要旨

我々の視覚は、網膜における光信号の受容から始まる。網膜では錐体と桿体という視細胞が光を電気信号に変換する。だが、大脳皮質に伝達される情報は電気信号に変換された明るさの情報そのものではない。我々の生活する太陽光の下では、光強度の変化の幅は視細胞が対応できる範囲を優に超えているため、明るさの情報がそのまま脳に伝わると、すぐに情報が飽和してしまう。そのため、網膜においてまず近傍の細胞間で時空間における輝度の差分、すなわちコントラストが検出され、その情報が脳に送られている。網膜におけるコントラスト検出器には、2つのタイプがあることが知られている。一方が輝度の時空間的な増分を検出するオン中心型細胞、もう一方が輝度の減分を検出するオフ中心型細胞である。この輝度の増分(オン)と減分(オフ)のことを、輝度極性と呼ぶ。これらの情報が大脳皮質に伝達されると、第一次視覚野(V1)においてオン中心型、オフ中心型細胞の出力が統合され、特定の方位や運動方向を好んで応答する、すなわち方位や運動方向に選択性を持つ単純型細胞と呼ばれる検出器の受容野が構成される。単純型細胞は、周囲よりも明るい暗いかのどちらかの輝度極性に選択的に応答する(輝度極性選択性)。さらにV1の次の段階で、単純型細胞から出力された明暗の極性情報が統合され、特定の方位や運動方向を、輝度の増分・減分にかかわらず周囲との絶対的な輝度差があれば検出する、輝度極性に非選択的な複雑型細胞と呼

ばれる検出器の受容野が構成される。

これまでの研究では、我々のコントラスト知覚がこの周囲との絶対的な明るさの差分を検出する、輝度極性に非選択的なメカニズムによって決められると考えられてきた。コントラスト知覚だけでなく、運動や方位、奥行き、輪郭、テクスチャなど、ほとんどの視覚属性の知覚が極性に非選択的なメカニズムによって担われており、輝度の増減の極性に選択的なメカニズムはその単なる前処理にすぎない、という見方が一般的であった。

だが、絶対値のコントラストが同じでも、明暗の極性が違う画像は全く異なる印象を我々に与える。ネガポジ反転画像を例にとって考えてみよう。これは元の画像と絶対値のコントラストが等しいにもかかわらず、対象の認識の容易さや画像の質、奥行き、画像の持つ意味など、様々な点で全く異なるように感じられる。多くの視覚属性の知覚が絶対的な明るさの差分(コントラスト)を検出するメカニズムによって成立しているのであれば、ネガポジ反転画像から受ける印象は元画像とほとんど同じはずである。このような問題を考えると、明暗の極性に選択的なメカニズムがいくつかの視知覚に貢献している可能性が考えられる。

そこで本研究では、輝度極性に選択的なメカニズムが、極性非選択的なメカニズムの単なる前処理ではなく、視知覚におけるいくつかの側面に直接的に関わっている可能性を検討した。

第2章では、コントラスト対比現象を用いて見かけのコントラストが中心領域と周辺領域のコントラストの極性の組み合わせに依存するか、すなわち極性に選択的なメカニズムが見かけのコントラスト知覚に貢献しているかを検討した。コントラスト対比現象とは、高コントラストのテクスチャに囲まれると、周辺領域がない場合に比べ、中心領域のテクスチャの見かけのコントラストが低下する現象のことであり、人間の視覚系におけるコントラスト知覚の理解に有益な現象である。コントラスト対比もまた、これまで極性に非選択的なメカニズムの空間的な相互作用によって生じると考えられてきた。高密度のテクスチャを用いてコントラスト対比の極性選択性を検討した過去の研究(Solomon, Sperling, & Chubb, 1993)においても、対比効果は中心領域と周辺領域の極性の組み合わせに依存しない、すなわちコントラスト対比は極性に選択的ではないと結論付けられている。だが、本研究において低密度のテクスチャを用いて中心領域の見かけのコントラストを心理物理学的手法により測定した結果、中心領域と周辺領域が同極性の場合には見かけのコントラストが著しく低下するのに対し、逆極性の場合には全く抑制が起こらない、すなわち輝度極性選択性があることがわかった。これは、コントラスト知覚において輝度極性に選択的なメカニズムの空間的相互作用が重要であることを示している。続く実験で、コントラスト対比の極性選択性は、要素の密度が高いテクスチャにおいては現れないことを確認した。これは、高密度の

テクスチャを用いてコントラスト対比が極性に選択的でないと結論付けた過去の研究 (Solomon et al., 1993) との矛盾を解消するものであった。さらに，中心領域と周辺領域でテクスチャ要素の方位成分が異なる刺激を用いてコントラスト抑制効果を測定した結果，順応刺激とテスト刺激の方位差が大きい場合にも大きなコントラスト抑制が見られたことから，極性選択的な対比効果が強い方位選択性を持たないことが示された。

第 3 章では，コントラスト対比と同様の密度の低い刺激を用いて，コントラスト順応が順応刺激とテスト刺激のコントラストの極性の組み合わせに依存するかを検討した。コントラスト順応とは，一般的には高コントラストのテクスチャをしばらく提示すると，順応を行わない場合と比べ，その後に提示したテクスチャの見かけのコントラストが低下する現象のことである。コントラスト順応は，これまで極性に非選択的なメカニズムの時間的な相互作用によって生じると考えられてきた。順応後に提示されたテクスチャの見かけのコントラストを測定すると，順応刺激とテスト刺激の極性が同じ場合にコントラスト抑制効果が大きいという極性選択性が見出された。また，順応刺激がオフの場合の方が抑制が強いという極性非対称性も観察された。これらの結果は，順応による見かけのコントラストの低減もまた，主に極性に選択的なメカニズム間の時間的に相互作用によって担われているということ，またコントラスト知覚に関わるメカニズムがオン・

コントラストよりもオフ・コントラストに対してより大きく応答を変化させることを示している。また、極性選択的な順応効果が方位選択性をあまり持たないことも示された。

第4章では、自然画像のコントラストの正值（オン）と負値（オフ）を独立に操作することで、ぼけの知覚が振幅スペクトルだけではなく、明暗の極性に影響されるかを検討した。現在の理論では、ぼけの知覚は画像中の高空間周波数成分のパワー、または振幅のみで決定されると想定されており、明暗の極性はほとんど考慮されてこなかった。だが、画像の高空間周波数成分のうち、振幅の正值（オン成分）または負値（オフ成分）のみを低減させた画像を用いて、それぞれの画像の見かけのぼけを測定した結果、振幅スペクトルが同じ場合でもオフ成分を低減した画像の方がオン成分を低減した画像よりもぼけの印象が強くなることが明らかになった。自然画像だけでなく、陰影などの3次元形状情報を持たない人工画像を用いた場合でも、同様の結果であった。これは、ぼけの知覚において高空間周波数帯のオフ信号がオン信号よりも重要であることを示している。第3章で見出されたコントラスト知覚におけるオフの優位性は、自然画像を用いた画像のぼけの判断においても表出したと言える。

これらの一連の実験によって、本研究では、これまで輝度極性に非選択的なメカニズムの前処理にすぎず、直接的には視知覚に貢献していないと考えられるこ

とが多かった極性に選択的なメカニズムが，少なくともコントラストやぼけの知覚という，いくつかの視知覚の側面に直接的に貢献していることを示すことができた．

目次

第 1 章: 序論	1
1.1 見るということ	1
1.2 視覚情報処理における神経基盤	2
1.3 コントラスト・エネルギーに基づく視知覚の諸側面	10
1.4 視知覚における輝度極性の役割	13
1.5 本研究の目的	21
第 2 章: コントラスト対比における輝度極性選択性	23
実験 1: コントラスト対比の輝度極性選択性	27
方法	27
結果	31
追加実験 1: 各領域内における背景輝度の効果	34
追加実験 2: 要素の方位の効果	36
実験 2: コントラスト対比における密度の効果	38
方法	39
結果	40
実験 3: コントラスト対比の方位選択性	42

方法	42
結果	44
第 2 章の総合考察	47
第 3 章: コントラスト順応における輝度極性選択性と非対称性	52
実験 4: コントラスト順応の極性選択性	54
方法	54
結果	59
追加実験: 各領域内における背景輝度の効果	63
実験 5: コントラスト順応の方位選択性	65
方法	66
結果	66
実験 6: コントラスト順応の眼間転移	70
方法	71
結果	72
第 3 章の総合考察	77
第 4 章: 自然画像のぼけの知覚におけるオフ信号の優位	81
実験 7: ぼけ知覚におけるオン・オフ信号の非対称性	84
方法	84

結果	90
実験 8：陰影による形状情報の効果.....	92
方法	92
結果	95
追加実験：見かけのコントラストの効果	97
第 4 章の考察	100
第 5 章：総合考察	104
5.1 研究のまとめ	104
5.2 従来のモデルとその限界	106
5.3 オン・オフの独立性と二重経路仮説	107
5.4 視知覚におけるオン・オフの非対称性.....	111
5.5 計算論的考察	115
オン・オフ信号の独立性.....	115
オフ信号の優位性	118
5.6 結論	119
引用文献	121
謝辞	132

第 1 章: 序論

1.1 見るということ

我々の視覚，すなわち光情報が再構築され，「見え」となって我々の意識に上るまでの過程は，どのように成立しているのだろうか？我々は普段，目の前に広がる豊かな世界をあまりにありありと，あまりに瞬間的にとらえることができるため，その背後にある視覚の過程について思いを巡らせる機会はほとんどないかもしれない．だが我々は決して，網膜をスクリーンとした映像を直接的に見ているのでも，脳内の視覚野にスクリーンのようなものがあるわけでもない．そうではなく，網膜に投影された像が神経細胞のインパルスというある種の「記号的記述(Ramachandran & Blakeslee, 1998)」として符号化され，処理されている．その処理は非常に素早く一瞬で行われるため，現実の世界と我々の知覚している世界にずれがあるとは全く感じられない．だが，物が見えるまでの過程は様々な段階を含んでおり，階層的な処理がなされていることが知られている(Van Essen, Anderson, & Felleman, 1992)．視覚の入り口である網膜から脳へと情報が高次に送られるにつれて，処理される情報も明るさや暗さからコントラスト，色，方位，運動と，徐々に複雑さを増していく．

1.2 視覚情報処理における神経基盤

視覚の始まりは、網膜における光の受容である。網膜では錐体と桿体という光受容器が、光を電気信号に変換する。網膜内における視覚情報処理の最終段階は、網膜神経節細胞(Retinal Ganglion Cell: RGC)である。網膜神経節細胞で処理された情報は、中継核である外側膝状体(Lateral Geniculate Nucleus, LGN)を中継し、大脳皮質に搬送される。大脳皮質には性質の異なる多数の小領域が存在し、これを領野と呼ぶ。LGN から情報を受け取る、大脳の視覚入力の入り口は第一次視覚野(V1)であり、そこからさらに V2, V3, V4, MT などの領野に情報が伝達される(図 1)。

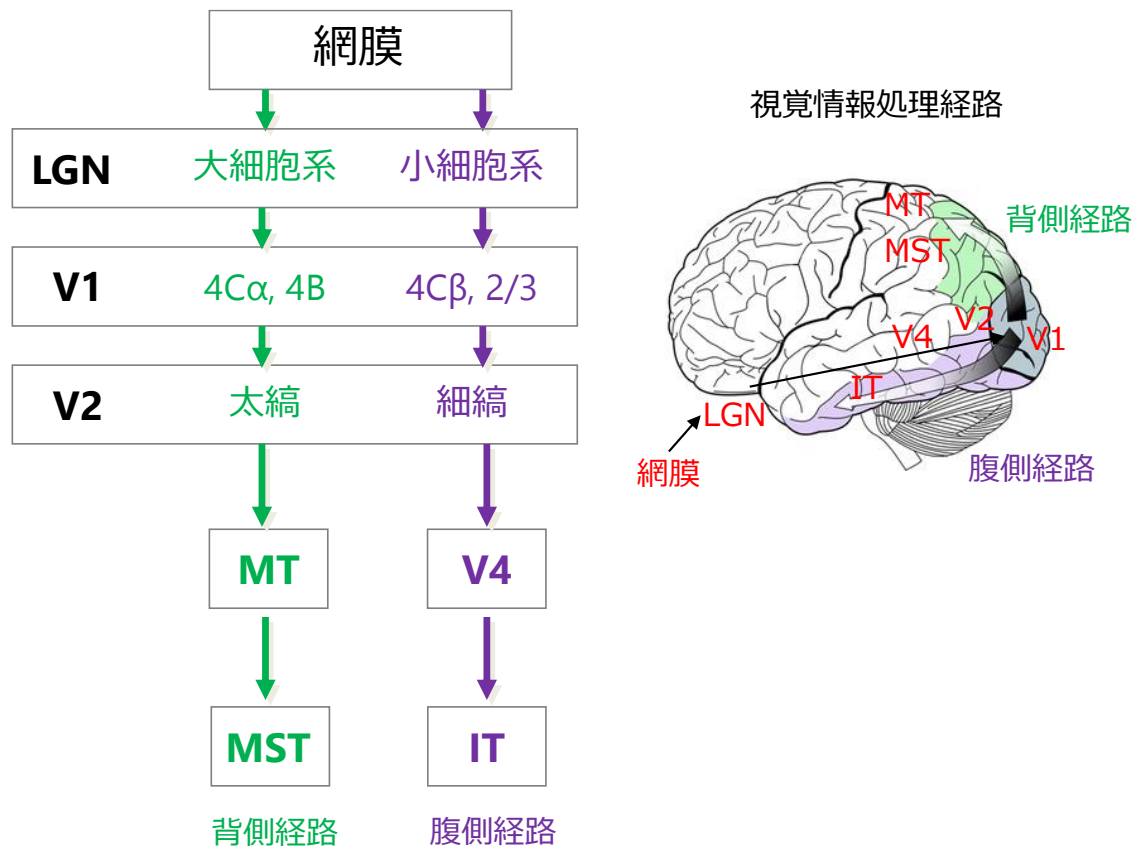


図 1. 視覚情報処理の流れ. Treisman, Cavanagh, Fischer, Ramachandran, & von der Heydt(1990), 内川(2009), 村上(2010)などを要約.

網膜や LGN, 初期の視覚皮質における神経細胞は, 視野内のある範囲の光の変化に対して応答しており, その範囲を受容野(Receptive field)と呼ぶ. 網膜神経節細胞や LGN の細胞は, オン中心型とオフ中心型の二つの種類に大別される. 図 2 にオン中心型とオフ中心型の受容野構造を表す. オン中心型は, 中心領域に光を当てると活動電位の頻度が増加する(ON 応答)一方で, 受容野内の周辺部に光を当てると活動電位の頻度が減少する(OFF 応答). 対称に, オフ中心型は中心領域に

光を当てると活動電位の頻度が減少する(OFF 応答)一方で、受容野内の周辺部に光を当てると活動電位の頻度が増加する(ON 応答). このように、網膜神経節細胞や LGN の細胞は中心領域と周辺領域で反対の応答パターンを示すため、これらの受容野構造を中心周辺拮抗型と呼ぶ. 中心周辺拮抗型の受容野構造を持つ神経細胞は、受容野内を一様な光で照らされた場合にはあまり強く応答しない. つまり、この視覚の最初期の段階での神経細胞の基本設計は「何も変化がなければ、何も報告するな(横澤, 2010, p.7)」というものであり、明るさや暗さそのものではなく、光の時空間的な変化、すなわちコントラストを検出していることがわかる.

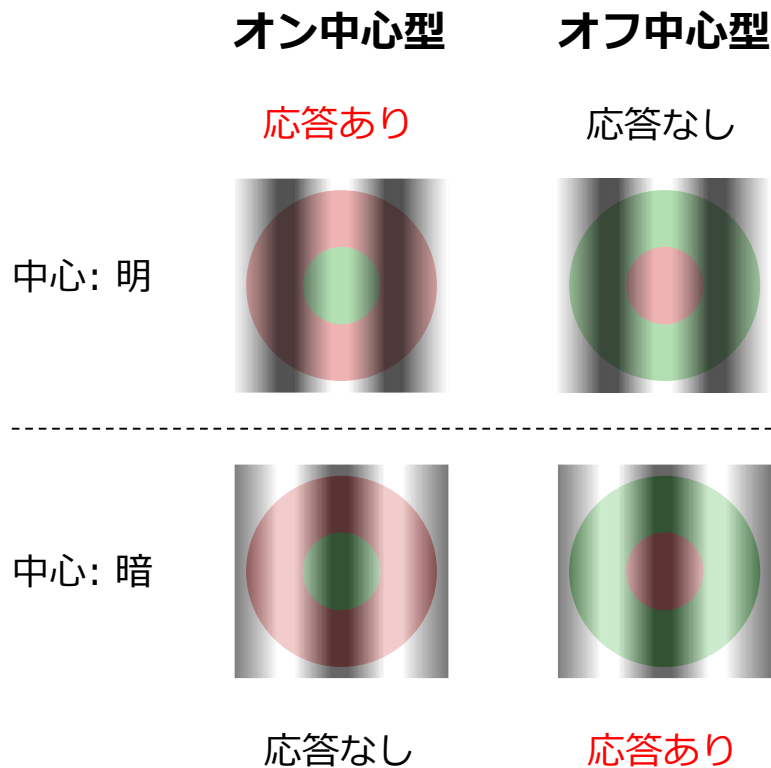
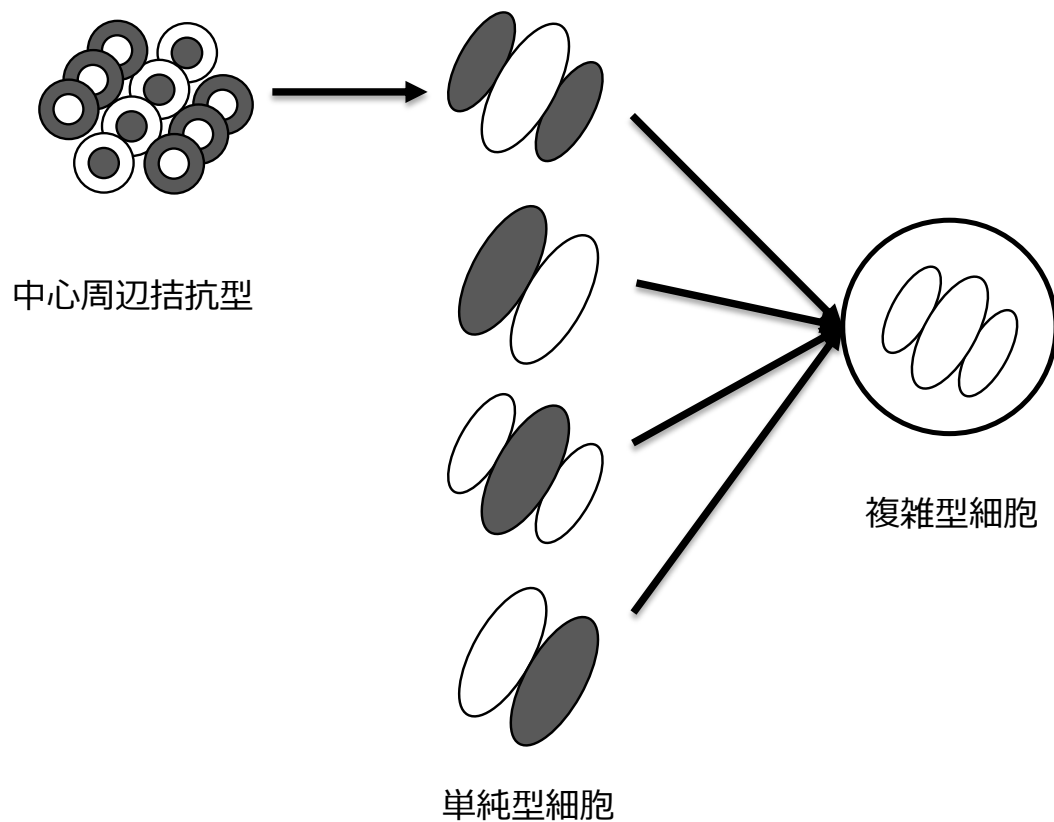


図 2. オン中心型・オフ中心型細胞の受容野構造と応答特性. オン中心型は, 受容野の中心部に明るい部分が, 周辺部に暗い部分がくると強い応答を示す. 反対に, オフ中心型は, 受容野の中心部に暗い部分が, 周辺部に明るい部分がくると強い応答を示す.

網膜神経節細胞や LGN の細胞からの情報が脳に送られると, V1 でオン中心型, オフ中心型細胞の出力が統合され, 単純型細胞(Simple cell)と呼ばれる検出器が構成される. この単純型細胞の受容野構造は中心周辺拮抗型の細胞のように同心円状ではなく, 図 3 に示すような縞型をしている. この特徴から予想されるように, 単純型細胞はある特定の方位の縞にのみ選択的に応答する, 方位選択性と呼ばれる特性を持つことが, Hubel & Wiesel (1962)によって明らかとなった. 単

純型細胞には、中心に縦長のオン領域を、周辺にオフ領域を持つもの、その反対のもの、縦長の受容野の片側がオン領域もう片側がオフ領域の4つの種類が存在していることが知られている(DeAngelis, Ohzawa, & Freeman, 1993a, 1993b).

単純型細胞の受容野構造は、図3に示されるようなガボール(Gabor)と呼ばれる、ガウス関数と正弦波の積で表される関数によってよく近似できることが知られており、ガボールは単純細胞の一般的なモデルとして用いられている(Jones & Palmer, 1987).



Hubel & Wiesel (1962)

図 3. Hubel & Wiesel (1962)によって提唱された，初期視覚系の受容野構成を説明する階層モデル。

単純型細胞は選好方位を持つ明るい棒状の刺激をオン領域に提示した場合に最も良く応答し，同様の刺激をオフ領域に提示した場合には応答を示さない。これを輝度極性選択性という。一方で，V1には明るい暗いにかかわらず，受容野のどこに棒状の刺激を提示しても応答を示す複雑型細胞(Complex cell)と呼ばれる細胞

があることも知られている(Hubel & Wiesel,1962). 複雑型細胞は、輝度の増分・減分にかかわらず応答するため、輝度極性には選択的でないと言えるが、単純型細胞と同様の方位選択性を有している。Hubel と Wiesel は、単純型細胞と複雑型細胞に関する一連の研究の中で、複雑型細胞の受容野が、最適な位相(極性)の異なる複数の単純型細胞からの興奮入力を受け取ることによって構成されたとする、図 3 のような階層モデルを提唱している(Hubel & Wiesel, 1962, 1968). このモデルは、位相(極性)にかかわらず応答し、かつ方位選択的であるという一見複雑型細胞の特徴を容易に説明することができる。だが、その後の研究により、多くの複雑細胞が LGN の細胞からの入力を直接受け取ること(Hoffmann & Stone, 1971; Tanaka, 1983), 複雑細胞の特徴選択性が皮質内の抑制性結合によって成り立っていることなどが示されている(Sillito, 1975).

複雑型細胞は提示されたバーの傾きが選好方位であるならば(方位選択性)、受容野内のどの場所に提示されたバー刺激に対しても応答する(極性非選択性)。この複雑型細胞の応答特性を最も単純に実現する神経回路として、Pollen & Ronner (1982)によって図 4 のようなモデルが提案され、現在でも複雑型細胞の応答特性を表すモデルとして広く受け入れられている。このモデルでは、同じ位置に受容野を持ち、単純型細胞を模した位相の 90 deg 異なる 2 つのサブユニットからの出力をそれぞれ全波整流(Full-wave rectification)する。全波整流とは電源回路の整

流素子を表す言葉で、信号の正の部分はそのままに、負の部分を振幅値の負号を取り除いて正の値にする、すなわち絶対値を取る操作を行うことである(Rosen & Howell, 1998). したがって、図 4a のサブユニットが中心にオン領域を持っていたとしてもオフ領域を持っていたとしても、あるいは図 4b のサブユニットがどちらにオン領域を持っていたとしても、全波整流後に得られる出力は同じである. 全波整流という処理を経て応答が形成される以上、複雑型細胞は輝度極性選択性を持ち得ない. 全波整流は数学的には 2 乗和の平方根で近似することが可能であり、これは局所フーリエ変換におけるエネルギー(振幅)に対応することから、図 4 のようなモデルはエネルギー・モデルと呼ばれている(Adelson & Bergen, 1985; DeAngelis et al., 1993a, 1993b; Ohzawa, DeAngelis, & Freeman, 1996, 1997)

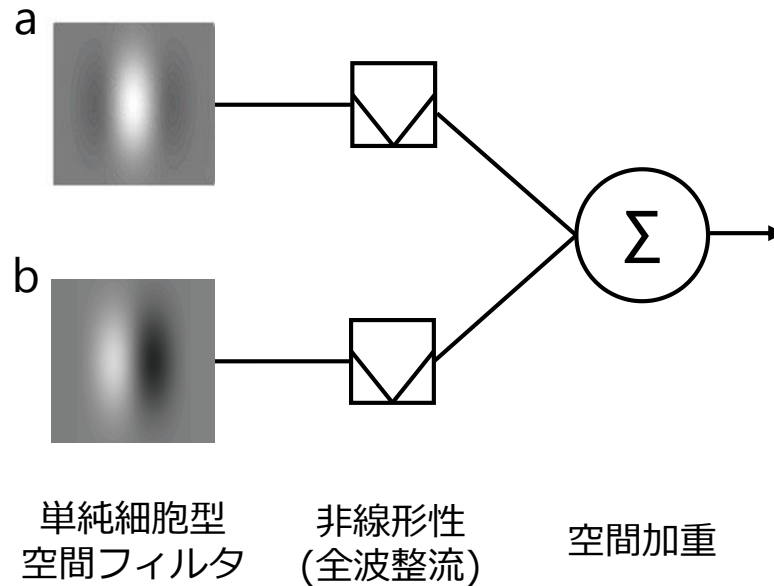


図 4. 複雑型細胞の受容野モデル. このモデルでは, まず同じ位置に受容野を持ち, 単純型細胞を模した位相の 90 deg 異なる 2 つのサブユニットからの出力をそれぞれ全波整流する. それらの結果を足し合わせたものが複雑型細胞の出力となる.

1.3 コントラスト・エネルギーに基づく視知覚の諸側面

これまでの研究では, コントラスト知覚はこのオン・オフの極性にかかわらず絶対値のコントラストを符号化する, 複雑細胞型のメカニズムによって決められると考えられてきた(Manahilov & Simpson, 1999, 2001; Watson, 2000). コントラスト知覚だけでなく, 運動(Adelson & Bergen, 1985; Wilson, Ferrera, & Yo, 1992), 両眼視差(Ohzawa et al., 1996, 1997), 空間周波数(Graham & Nachmias,

1971; Graham, Robson, & Nachmias, 1978), 方位(Graham, 1992; Landy & Bergen, 1991), テクスチャ分離(Bergen & Adelson, 1988; Landy & Bergen, 1991), 輪郭分析(Morrone & Burr, 1988), 画像ぼけ(Hess, Pointer, & Watt, 1989; Watt & Morgan, 1983)など, 非常に多くの視覚属性の知覚が極性に非選択的なメカニズムによって担われており, オン・オフの極性に選択的なメカニズムはその単なる前処理にすぎない, と考えられることが多かった(図 5).

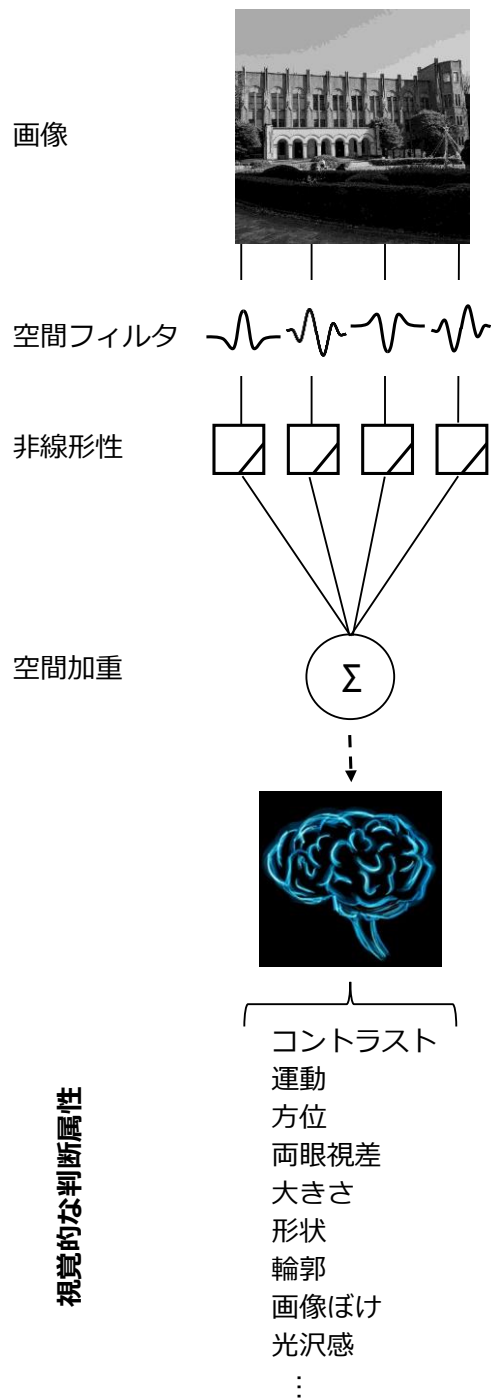


図 5. エネルギー・ベースの視知覚のモデル. コントラストや運動, 方位, 奥行き, 空間周波数, 形状など, 視知覚の様々な側面が極性に非選択的なメカニズムによって担われていると考えられてきた.

1.4 視知覚における輝度極性の役割

コントラストなどの明暗以上の処理は輝度極性に非選択的なメカニズムが担っていると考えられている一方で、我々は絶対値のコントラストが同じでも明暗の極性が違う画像を様々な点で異なるものとして知覚する。たとえば、ネガポジ反転画像(図 6)は元の画像と絶対値のコントラストは等しいが、対象の知覚の容易さや画像の質、立体感、顔表情などにおいて著しく異なる画像に見える。コントラスト知覚が絶対的な輝度差を符号化する（極性非選択的な）メカニズムによって担われているとすれば、2つの画像はこれほどまでに著しく異なる画像には見えなはずである。この問題からだけでも、明暗の極性に選択的なメカニズムが明るさ以外の知覚に貢献している可能性が浮かび上がる。



図 6. ネガポジ反転画像(平均輝度は等しい)

さらにいくつかの研究では、視知覚の側面における、輝度極性に選択的なメカニズムの役割が報告されている。De Valois (1977)はサイズ残効において、順応刺激とテスト刺激のバーの位相が同じ時だけ矩形波縞のサイズが変化して見えることを示した。これは、サイズ残効、あるいは空間周波数残効が明暗の極性に選択的であることを意味している。Malik & Perona (1990)は領域ごとに輝度極性の異なる要素を持つテクスチャを用いて、絶対値のコントラストが同じでも極性の違うテクスチャを容易に見分けられることを示した。これは、テクスチャ分凝に極性選択的なメカニズムが関わっている可能性を示唆している。

Motoyoshi, Nishida, Sharan, & Adelson (2007)は、全体の輝度が同じ画像でも、輝度の分布が明るい方に偏ると光沢感のある画像に、暗いほうに偏るとマットな画像に見えることを示した。視覚系にはオン・オフの応答を比較するメカニ

ズムが存在し、そのメカニズムが光沢感の知覚に関わっているようである。

これらの、テクスチャ知覚に輝度極性に選択的なメカニズムが関わっているという知見に鑑みると、コントラスト知覚にもまた、極性に選択的なメカニズムが深く関わっている可能性が考えられる。ある知覚における輝度極性選択性を検討する手段としては、対比現象や順応現象を利用する方法が考えられる。対比現象とは周辺刺激の影響でその中心にある刺激の特徴(明るさや色、大きさ、方位など)が物理的なそれと異なって知覚される現象である。一方で順応現象とは、直前に観察した刺激の影響で直後に観察した刺激の特徴が変化して知覚される、あるいは刺激に対する検出閾が上昇する現象である。これらの現象は、刺激特徴検出器間の時空間における相互作用によって生じるものと考えられている。そのため、**Blakemore & Campbell (1969)**が選択的順応によって複数の空間周波数チャンネルが存在するとする多重チャンネルモデルを提唱したように、対比や順応は、空間周波数や方位、輝度極性などのある刺激ドメインにおいて対比や順応の効果が生じる範囲を検討することによって、視覚系がその刺激ドメインに対して選択性を持っているか、つまり視覚系にその刺激ドメインに選択的なメカニズムが存在するかを検討する際に頻繁に利用されてきた現象である。

そこで、コントラスト知覚における輝度極性選択性を検討する手段として、コントラスト対比、あるいはコントラスト順応という現象を用いるという方法が考

えられる。コントラスト対比現象とは、高コントラストのテクスチャに囲まれると、周辺領域が提示されない場合と比べて中心のテクスチャの見かけのコントラストが低減する現象である(Cannon & Fullenkamp, 1993; Chubb, Sperling, & Solomon, 1989; Ejima & Takahashi, 1985; Petrov, Carandini, & McKee, 2005; Xing & Heeger, 2000)。つまり、コントラストに関する空間的相互作用である。コントラスト対比(2 次の相互作用)は、古典的な明るさ対比(1 次の相互作用)とは区別して考えられている(McCourt, 2005)。この現象を初めて報告したのは Ejima & Takahashi (1985)であるが、同様の現象が Chubb et al. (1989)によって報告されて以降より広く知られるところとなった。そのため Chubb illusion とも呼ばれるようになり、Chubb et al. (1989)によって発見されたと考えられがちである(Lotto & Purves, 2001)。Ejima & Takahashi (1985) は、縞状のグレーティング・パターンを用いて、周辺領域のコントラストが高くなると中心領域のコントラストが低く見えること、この効果が、周辺領域と中心領域の位相が 180 deg ずれている場合にも生じることを報告している。Chubb et al.(1989)はランダムドットで構成されたテクスチャ・パターンのコントラストが、高コントラストのランダムドット・パターンの周辺領域の影響により低く見えること、またこのコントラスト抑制効果が周波数選択的であることを示した。コントラスト対比現象における極性選択性の問題については、Solomon, Sperling, & Chubb (1993)が検討している。彼らはオン経路を刺激するような暗い背景に明るいドットで構成された高密

度のテクスチャ，あるいはオフ経路を刺激するような明るい背景に暗いドットで構成された高密度のテクスチャを用いて(図 7)，このコントラスト対比現象の極性選択性と方位選択性について検討した．その結果，多少の方位選択性は見られたが，極性選択性に関しては，中心領域のコントラスト抑制効果は中心領域と周辺領域の輝度極性の組み合わせに影響されない，すなわち極性選択性は見られなかったと結論づけている．

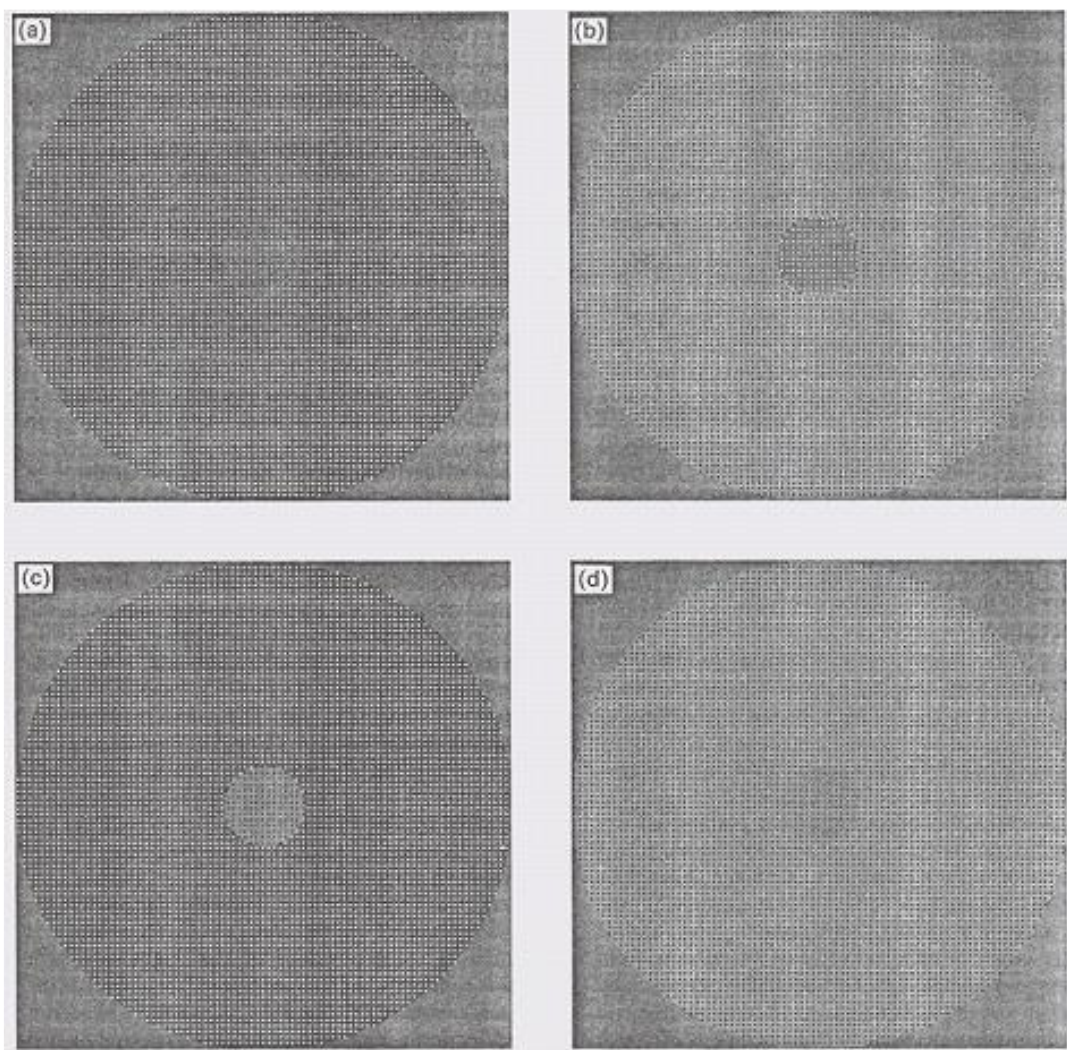


図 7. Solomon et al. (1993)の用いた刺激. 刺激は非常に高密度の要素で構成されていた. (a)中心・周辺領域ともにオンを (b)中心領域はオン, 周辺領域はオフを (c)中心領域はオフ, 周辺領域はオンを (d)中心・周辺領域ともにオフを刺激するように作成されたテクスチャ.

一方コントラスト順応とは, 一般的には高コントラストのテクスチャに順応することによって, その後のコントラスト感度が低下する現象である(Blakemore & Campbell, 1969; Graham, 1989; Tolhurst, 1973; De Valois, 1977 など. 順応一般

の詳細については Webster, 2011 を参照のこと)。また、高コントラストのテクスチャをしばらく提示すると、コントラスト感度だけでなくその後に提示されたテクスチャの見かけのコントラストも順応を行わない場合に比べ低減する。つまり、コントラストに関する時間的相互作用である。コントラスト順応に関しては、その仕組みを調べるために、生理学的にも心理物理学的にも膨大な数の研究がなされてきた(Baccus & Meister, 2002; Derrington, Krauskopf, & Lennie, 1984; Kelly & Burbeck, 1987; Movshon & Lennie, 1979; Ohzawa, Sclar, & Freeman, 1982; Shapley & Enroth-Cugell, 1984; Solomon, Peirce, Dhruv, & Lennie, 2004)。また、コントラスト順応そのものの性質を調べるためだけでなく、Blakemore & Campbell (1969)がコントラスト順応を用いて空間周波数チャネルの特性を検討したように、低次の視覚系の特性を調べるためのツールとしても広く用いられてきた(Blakemore & Campbell, 1969; Graham; 1989; Ross & Speed, 1991)。だが、コントラスト順応における輝度極性選択性はいまだ調べられていない。

ところで、コントラスト対比現象に関して、その極性選択性がすでに Solomon et al. (1993)によって検討されていることは前述の通りである。だが、彼らの用いたような密度の高い刺激では(図 7)、極性に選択的なオン経路、オフ経路をそれぞれ独立に刺激することは難しい。図 8 の上段のカーブは密度の低い(左)および高い(右)テクスチャの輝度プロファイルを示している(点線は平均輝度)。初期視覚系

のオン/オフ・メカニズムはそれぞれ、視覚系が感度を持つ空間周波数成分(中段)における正と負の変動が閾を越えたときに反応するとする(下段)。低密度のテクスチャでは(左)、正の変動が閾を超えるためオン・メカニズムが強く応答するが、負の変動は閾を超えないためオフ・メカニズムは応答しない。一方、高密度のテクスチャでは(右)、近隣の要素間で負の変動が足し合わされるためオン/オフ・メカニズムが両方とも応答することになる。これは、仮に極性に選択的なオン/オフ・メカニズムがコントラスト知覚を媒介したとしても、Solomon et al. (1993)が用いたような密度が高い刺激では極性に対する選択性は現れないことを示している。

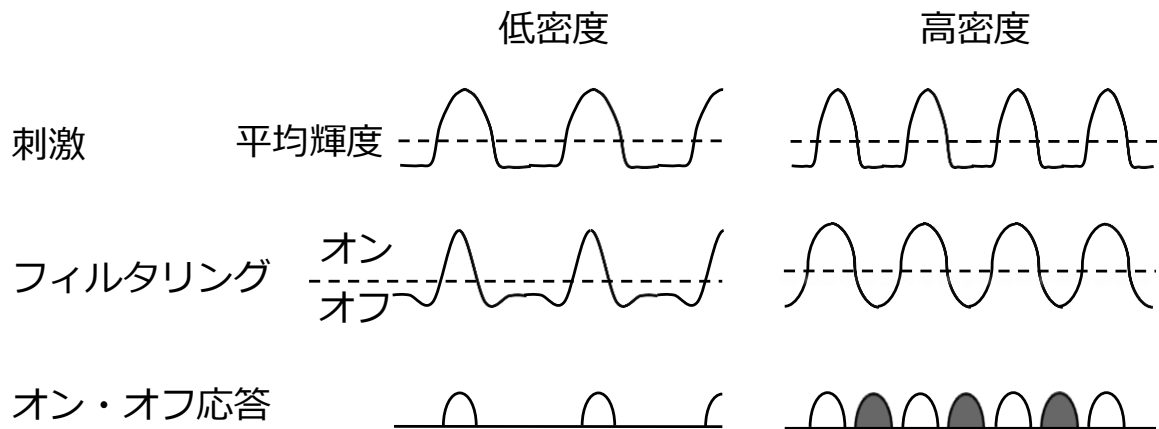


図 8. 異なる密度のテクスチャ刺激に対するオン・オフ応答. 上段のカーブは密度の低い (左) および高い (右) テクスチャの輝度プロフィールを示している (点線は平均輝度). 初期視覚系のオン/オフ・メカニズムはそれぞれ, 視覚系が感度を持つ空間周波数成分 (中段) における正と負の変動が閾を越えたときに反応するとする (下段). 低密度のテクスチャでは (左), 正の変動が閾を超えるためオン・メカニズムが強く応答するが, 負の変動は閾を超えないためオフ・メカニズムは応答しない. 一方, 高密度のテクスチャでは (右), 近隣の要素間で負の変動が足し合わされるためオン/オフ・メカニズムが両方とも応答する.

1.5 本研究の目的

本研究の目的は, 輝度極性に選択的なメカニズムが, 極性非選択的なメカニズムの単なる前処理ではなく, 視知覚のいくつかの側面に直接的に関わっている可能性を検討することである. 第 2 章では, コントラスト知覚における輝度極性の役割を検討するために, 密度の低い刺激を用いて, コントラスト対比が明暗の極性に選択的かを検討すると同時に, コントラスト対比の極性選択性におけるテク

スチャ密度の効果を検討する．第 3 章では，第 2 章と同様の低密度のテクスチャを用いて，コントラスト順応における極性選択性を検討する．第 4 章では，より現実的な環境におけるコントラスト極性の役割を確認するため，自然画像のコントラストの正值（オン）と負値（オフ）を独立に操作することで，画像ぼけの知覚における極性の役割を検討する．

第2章: コントラスト対比における輝度極性選択性

高コントラストのテクスチャに囲まれるとテクスチャの見かけのコントラストが単独のときよりも低く見えることはよく知られている。このコントラスト対比現象は、人間の視覚系におけるコントラスト符号化のメカニズムを理解するための有益な現象として広く調べられてきた(Cannon & Fullenkamp, 1993; Chubb et al., 1989; Petrov et al., 2005; Sagi & Hochstein, 1985; Solomon et al., 1993; Xing & Heeger, 2000)。また対比現象は、中心・周辺刺激に対応するメカニズム間の空間的な相互作用の有無を調べることによって、空間周波数や方位、輝度極性などの任意の特徴に対する選択性を検討する一般的な手段として広く用いられている。

多くの心理物理学的研究で、対比効果は中心と周辺のテクスチャの間で方位(Petrov et al., 2005; Solomon et al., 1993; Xing & Heeger, 2000)や空間周波数(Chubb et al., 1989)が異なると低減する、つまり方位や空間周波数に選択的なこと、周辺テクスチャが意識にのぼらなくても生じること(Motoyoshi & Hayakawa, 2010)などが示されている。これらの知見から、コントラスト対比は比較的低次の皮質処理において、中心のテクスチャに対応する神経メカニズムの応答が周辺のそれに対する応答により抑制されるために起こると考えられている(Cannon & Fullenkamp, 1993; Chubb et al., 1989; Ejima & Takahashi, 1985; Sagi &

Hochstein, 1985).

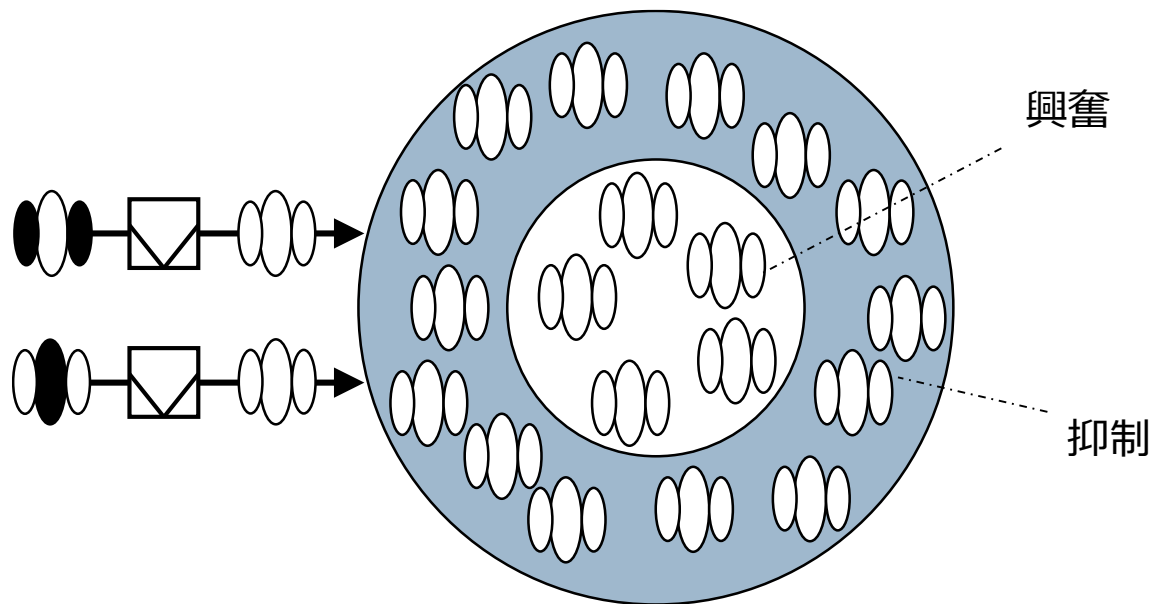


図 9. コントラスト対比現象の既存のモデル. コントラスト対比は絶対的な(極性に関係ない)輝度コントラストに応答するメカニズム間の空間的相互作用に基づくと考えられている.

このようなモデルでは、絶対的なコントラストに応答するメカニズム間の相互作用が仮定され、明暗の極性に選択的なメカニズムはほとんど問題とされてこなかった(図 9). しかし、輝度コントラストには増分と減分の極性があり、多くの種の視覚系が増分、減分に独立に応答する細胞群を持っていることが神経生理学的知見から知られている. 増分に応答する細胞の一群はオン経路、減分に応答する細胞の一群はオフ経路と呼ばれる.

過去のいくつかの心理物理学的研究でも、コントラストや空間周波数、大きさの知覚における極性(あるいは位相)の重要性が指摘されている(Hanly & Mackay, 1979; De Valois, 1977). さらに、近年のテクスチャ知覚の研究も、符号付きのコ

ントラストがテクスチャの弁別や光沢感の知覚において重要な役割を果たすことを示している(Motoyoshi & Kingdom, 2007; Sharan, Adelson, Motoyoshi, & Nishida, 2007). こうしたことから, 視覚系には, オン・オフの極性ごとにコントラストを符号化し, それらを空間的に見分けたり, オン・オフの間を比較したりするメカニズムがあると考えられる.

このようなテクスチャ知覚に極性選択的なメカニズムが深く関わるという知見を参照すると, コントラスト対比にも極性に選択的なメカニズムが関わる可能性が考えられる. 本研究の目的はこの可能性を検討することである.

この問題は, Solomon et al. (1993)によってすでに検討されている. 彼らの結論は, コントラスト対比は輝度極性に選択的ではない, というものである. しかし, 序論で述べたように, それは Solomon et al. (1993)用いた刺激の密度が高すぎたためであり(図 7), 低密度の刺激を用いた場合には極性選択性が現れる可能性がある. そこで本研究では密度の低い刺激を用いて, コントラスト対比における明暗の極性選択性を検討した. また, 我々の実験と Solomon et al. (1993)の実験結果を比較するため, 実験 2 では様々な密度の刺激について極性選択性が現れるかどうかを確かめた.

実験 1 : コントラスト対比の輝度極性選択性

方法

観察者

著者(HS)と 5 名が実験に参加した。著者以外の 5 名のうち 1 人(IM)は実験の目的を知っており、残りの 4 名は目的について知らされていなかった。すべての観察者は正常な矯正視力を持っていた。

装置

刺激をパーソナル・コンピュータ(自作)で制御したグラフィックス・カード (CRS ViSaGe) を使って作成し、20 インチの CRT (Eizo FlexScan T962) に提示した。CRT のフレーム・レートは 160 Hz だった。ピクセル解像度は我々が用いた 1 m の観察距離で 1.72 min/pixel だった。背景の平均輝度は 53 cd/m² だった。

刺激

刺激は円形の中心領域と周辺領域で構成されるテクスチャ・パターンだった(図 10)。中心領域の直径は 2.9 deg, 周辺領域の円の直径は 8.6 deg とした。それぞれの領域のテクスチャは二次元のガウス関数で定義された小さな楕円形の要素パターンで構成されていた。この実験では、要素パターンの方位は 0 deg(垂直)、要素の短軸と長軸の標準偏差はそれぞれ 0.07, 0.23 deg だった。各要素は中心間の距離が

0.6 deg 以上という条件付きでランダムに配置された。このテクスチャ・パターンは、等質なグレイの背景に配置されていた。等質なグレイの背景輝度は 53.7 cd/m² だった。テクスチャ・パタンの中心領域と周辺領域の背景輝度を調整し、各領域の平均輝度を等質なグレイの背景と等しくした。中心領域と周辺領域の境界には幅 0.06 deg の黒いリングを重ね合わせた。テクスチャのコントラストは、要素の極性が正のときには $|L_{\max} - L_0| / L_0$ 、極性が負のときには $|L_{\min} - L_0| / L_0$ （ただし、 L_0 はテクスチャの背景輝度、 L_{\max} と L_{\min} はそれぞれテクスチャ要素のピークを表す）と定義された。周辺領域の要素のコントラストの絶対値は 1.0 に固定し、中心領域のそれを 0.125, 0.25, 0.5 に変化させた。図 10 に示すように、中心・周辺領域のコントラスト極性は正(オン)と負(オフ)の場合があった。また、中心・周辺領域の極性の組み合わせは同極性の場合と逆極性の場合があった。したがって、実験条件は全部で中心領域のコントラスト(3 水準) × 中心領域の極性(2 水準) × 中心・周辺領域の極性の組み合わせ(2 水準) の 12 条件であった。

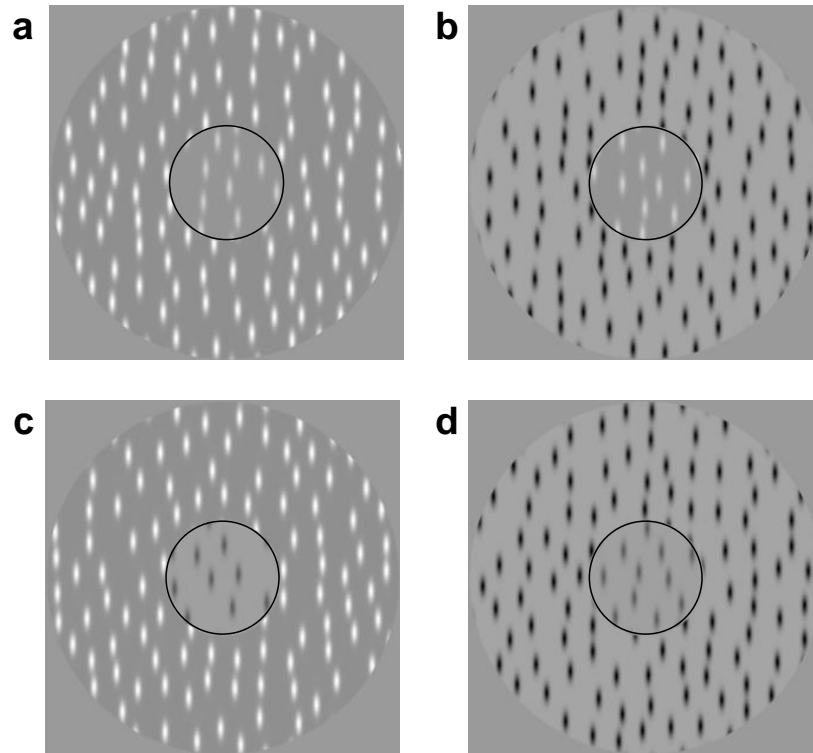


図 10. 実験 1 で用いた刺激の例. (a)明るい要素の中心領域と明るい要素の周辺領域. (b) 明るい要素の中心領域と暗い要素の周辺領域. (c) 暗い要素の中心領域と明るい要素の周辺領域. (d) 暗い要素の中心領域と暗い要素の周辺領域.

手続き

強制二肢選択法(2AFC)により, 中心領域のテクスチャの見かけのコントラスト (PSE)を測定した. 各試行では, 始めに等質な背景(22.9 x 17.2 deg)の中央に黒い注視点(0.1 x 0.1 deg)とその左右に黒い輪郭線が単独で 500ms 提示された. その後すぐ, 注視点の左右いずれかにテスト刺激, その反対側に中心領域のみの参照刺激が 500 ms 提示された. テスト刺激と参照刺激が消失してから 500ms 後に,

黒の輪郭線が消失した。輪郭線は中心領域と周辺領域を容易に分離するために設けられた。注視点からテスト・参照刺激の中心までの距離(偏心度)は 5.73 deg だった。

観察者は両眼で注視点に視線をあわせ、テスト刺激の中心領域と参照刺激のどちらのコントラストが高く見えるかを、ボタンを押して答えた。観察者は i) 中心領域の内部の全体の明るさではなくテクスチャの要素の持つコントラストを答えるよう、ii) 周辺領域を無視し中心領域のコントラストだけを判断するよう、教示された。観察者が回答すると、その 333ms 後に自動的に次の試行の黒の輪郭線が現れた。反応に対するフィードバックはなかった。

階段法を用いてテストと参照刺激の見かけのコントラストが等しくなる点、すなわち主観的等価点(PSE)を測定した。観察者が、参照刺激のコントラストがテスト刺激のコントラストよりも高いと答えると、次の試行では参照刺激のコントラストが 0.1 log unit 下がり、低いと答えると、次の試行では参照刺激のコントラストが 0.1 log unit 上がった。1つのセッション内では、テスト刺激の極性は固定されていた。各セッションでは、テスト・コントラスト(3水準) × 周辺領域の極性(2水準)に対応した 6つの系列をランダムな順序で提示した。各条件につき少なくとも 120 試行(AYのみ 83 試行)を実施した。

実験後、得られた反応率データに logistic 関数を最尤推定で当てはめることによ

り (Maxwell, 1959), 反応率が 0.5 となる参照刺激のコントラスト, すなわち主観的等価点(PSE)を推定した. PSE の誤差はブートストラップ法(Wichmann & Hill, 2001)により求めた(5000 サンプル).

結果

図 11a はテスト刺激の見かけのコントラスト(PSE)をテスト刺激の物理的なコントラストの関数として示したものである. 左のパネルは観察者の平均を, 右の小さなパネルは個々の観察者の結果を示す. 赤いシンボルは中心領域の輝度極性が正のときの結果, 青いシンボルは負のときの結果である. 正・負それぞれについて, 白抜きのシンボルは中心領域と周辺領域の極性が同じ場合の結果, 塗りつぶしのシンボルは極性が反対の場合の結果である. この結果は, 中心領域のコントラストは, 周辺領域がある場合には実際よりも低く知覚される, つまり空間的なコントラスト抑制が起こることを示している.

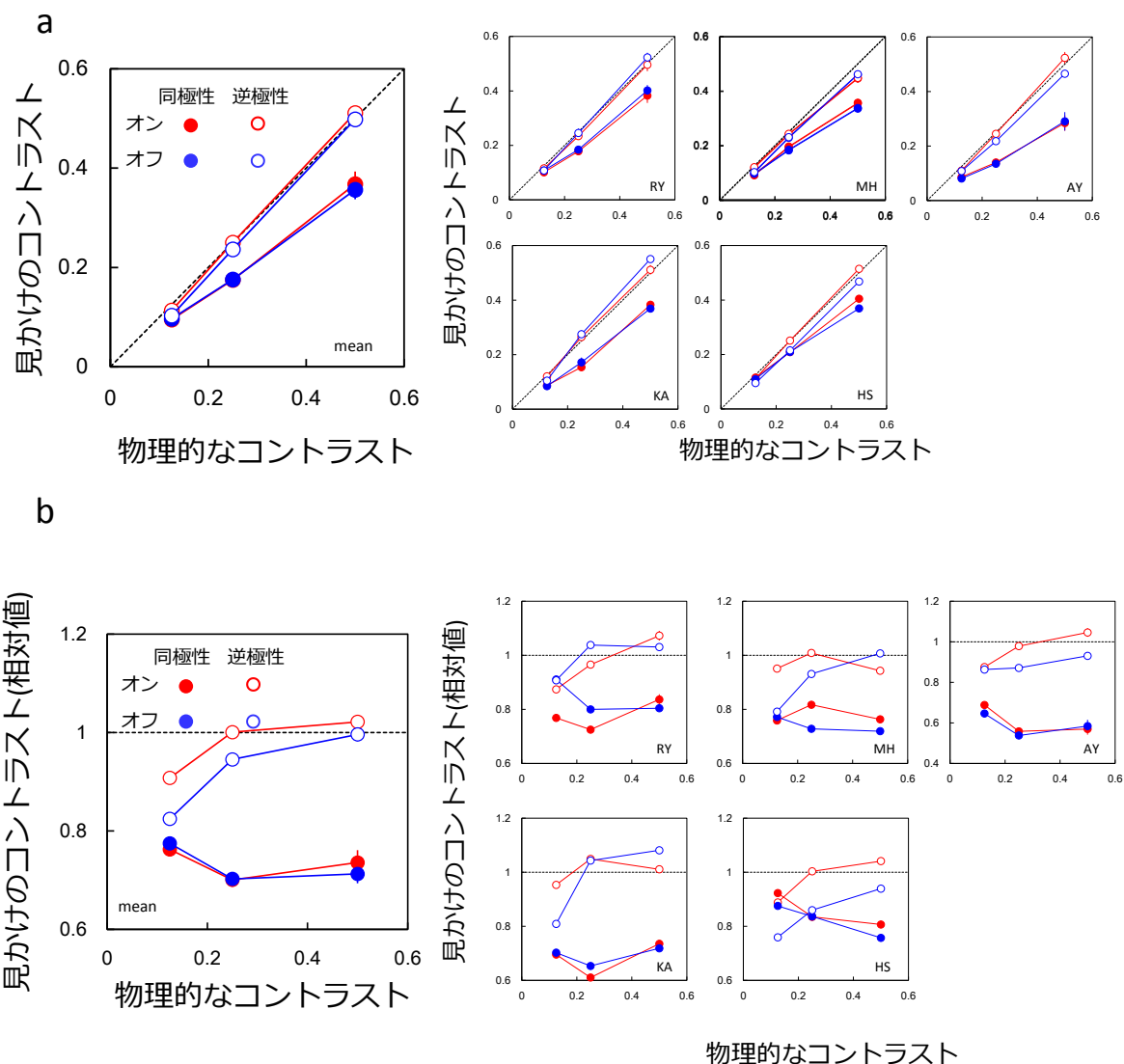


図 11. (a) 空間的コントラスト対比の極性に対する選択性。横軸はテスト刺激の中心領域のコントラスト、縦軸は見かけのコントラスト(PSE)である。赤いシンボルは中心領域の極性が正のときの結果、青いシンボルは負のときの結果である。正(赤)・負(青)それぞれについて、白抜きのシンボルは中心領域と周辺領域のコントラスト極性が同じ場合の結果、塗りつぶしのシンボルは極性が反対の場合の結果を示す。左のパネルは観察者の平均を、右の小さなパネルは各観察者の結果を示す。エラーバーは ± 1 S.E. (b) 物理的なコントラストと見かけのコントラストの比(PSE/物理的なコントラスト)をプロットしたもの。1 以下の値は見かけのコントラストの抑制を、1 以上の値は向上を表す。

図 11b は、中心の物理的なコントラストと、得られた PSE 値の比を、物理的なコントラストの関数として表したものである。図から明らかなように、中心・周辺領域の極性が同じときには、物理的なコントラストによらず中心領域の見かけのコントラストは強く抑制される。一方、中心・周辺領域の極性が一致しないと、物理的なコントラストが一番低い条件(0.125)以外ではほとんど抑制が生じない。

極性選択性について確認するため、テスト・コントラストが 0.125, 0.25, 0.5 のそれぞれの場合について、順応刺激の極性と、順応・テスト刺激の極性の組み合わせに対し二要因分散分析(極性の一致・不一致×順応刺激の極性(正・負))を行った。その結果、テスト・コントラストが 0.25($F(1, 4) = 16.29, p < .05$), 0.5($F(1, 4) = 35.15, p < .005$)の場合ともに、極性の一致・不一致の主効果は有意であった。交互作用は有意ではなかった。テスト・コントラストが 0.125 の場合には、極性の一致・不一致の主効果は有意ではなく($F(1, 4) = 3.49, p = .14$)、交互作用は有意傾向であった($F(1, 4) = 6.57, p < .10$)。これらの結果は、比較的高いコントラスト(テスト・コントラスト 0.25 以上)で生じるコントラスト対比が、輝度コントラストの極性に対して選択的であることを示している。

追加実験 1: 各領域内における背景輝度の効果

上記の実験では、中心領域と周辺領域の間に生じる明るさ対比の効果を最小限にするため、中心領域の平均輝度、あるいは周辺領域の平均輝度がそれぞれ刺激の外側の背景の輝度と等しくなるよう統制していた。この操作によって、刺激の極性やコントラストによってそれぞれの刺激領域内の背景の輝度が異なり、特に中心領域と周辺領域で逆極性の場合に、刺激間の境界にシャープな輝度エッジが生じていた。このエッジは中心領域と周辺領域の境界に設けられた黒いリングによって隠されていたが、それでもなお、この背景輝度の差が結果に何か影響を与えた可能性がある。

この可能性を検討するために、極性によらず刺激内の背景輝度を一定にした刺激(図 12a)を用いて対比によるコントラスト抑制を測定する追加実験を実施した。この追加実験では、中心領域内のコントラストは 0.5、周辺領域内のコントラストは 1.0 であった。各刺激内の背景輝度は円形、あるいは同心円状のテクスチャ領域を囲む背景部の輝度(54 cd/m²)と等しく保たれていた。図 12b に示されるように、結果は基本的に実験 1 と同様のものではあった。コントラスト抑制は同極性の刺激には見られたが (PSE 0.38, ± 0.04 SEM; 観察者 4 名)、逆極性のものには見られなかった(PSE 0.51, ± 0.02 SEM)。この結果は、平均輝度の統制の結果生じていた刺激境界における背景間の輝度の差は、実験 1 で得られていたコントラ

ト対比の極性選択性の主な原因ではないことを示している.

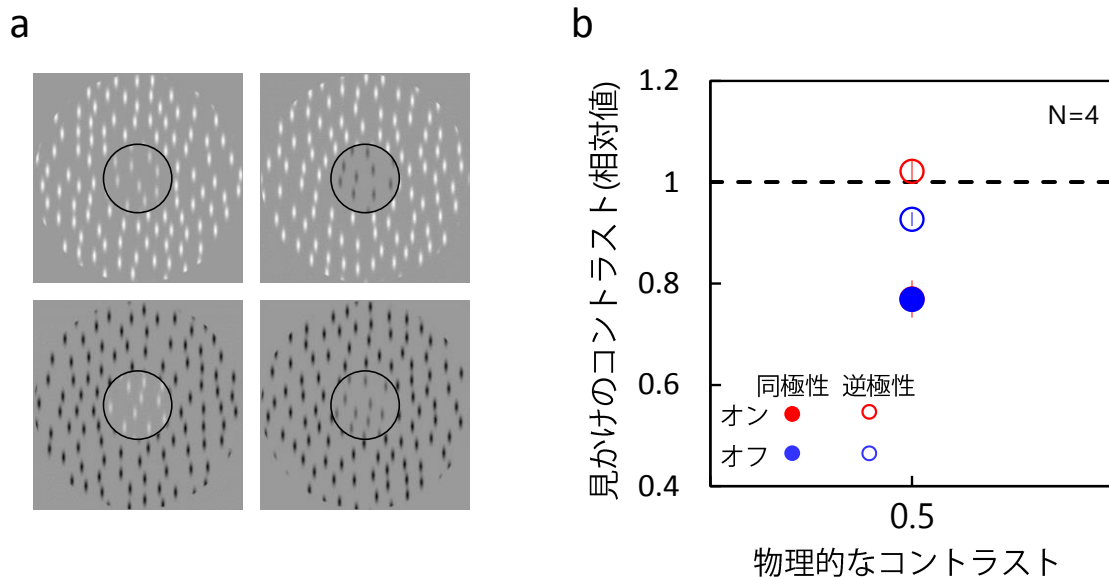


図 12. (a) 追加実験 1 で用いられた刺激。中心・周辺各領域内の背景輝度は、刺激が提示されていた等質なグレイの背景の輝度(53 cd/m^2)と等しかった。(b) 刺激間の背景輝度を等しくした場合の、テスト刺激の見かけのコントラスト。横軸は刺激の物理的なコントラスト、縦軸は物理的なコントラストと見かけのコントラストの比(PSE/物理的なコントラスト)であり、4 人の観察者の平均値を表している。赤いシンボルは中心領域の極性が正のときの結果、青いシンボルは負のときの結果である。正(赤)・負(青)それぞれについて、白抜きシンボルは中心領域と周辺領域のコントラスト極性が同じ場合の結果、塗りつぶしのシンボルは極性が反対の場合の結果を示す。1 以下の値は見かけのコントラストの抑制を、1 以上の値は向上を表す。エラーバーは $\pm 1 \text{ S.E.}$

追加実験 2: 要素の方位の効果

コントラスト対比の極性選択性が実験 1 で用いたような特定の方位を持つパターンに特有なものかを調べるため、方位を持ったガウス関数型の要素ではなく、等方性、すなわち円形の Difference-of-Gaussian (DoG) パターンを構成要素とするテクスチャ刺激を用いて、コントラスト抑制を測定した(図 13a)。DoG パターンは 2

つのガウス関数の差分で表されたパターンであり，方位を持たない中心周辺拮抗型の受容野構造のモデルとして一般的に用いられている(Rodieck, 1965). DoG パターンの中心のガウス関数の標準偏差は 0.07 deg, 周辺の標準偏差は 0.18 deg であった. 中心領域内のコントラストは 0.3, 周辺領域内のコントラストは 1.0 であった. 図 13b に示すように，この実験においても，コントラスト抑制効果は同極性の刺激のみにおいて認められ (PSE=0.22, ± 0.02 SEM; 観察者 4 名), 逆極性の刺激には認められなかった (PSE=0.30, ± 0.02 SEM). この結果は，極性選択性はテクスチャの要素が方位を持つか円形であるかに依存しないということを示している.

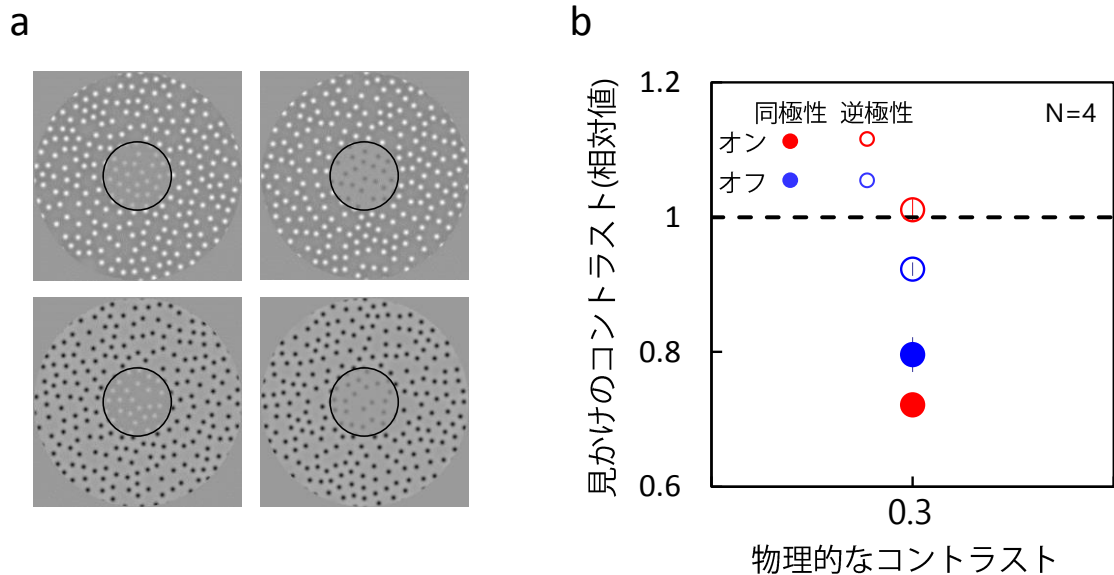


図 13. (a) 追加実験 2 で用いられた刺激. 刺激の要素は同心円状の DoG パタンで構成されていた. (b) DoG パタンを要素とした場合の, テスト刺激の見かけのコントラスト. 横軸は刺激の物理的なコントラスト, 縦軸は物理的なコントラストと見かけのコントラストの比(PSE/物理的なコントラスト)であり, 4 人の観察者の平均値を表している. 赤いシンボルは中心領域の極性が正のときの結果, 青いシンボルは負のときの結果である. 正(赤)・負(青)それぞれについて, 白抜きのシンボルは中心領域と周辺領域のコントラスト極性が同じ場合の結果, 塗りつぶしのシンボルは極性が反対の場合の結果を示す. 1 以下の値は見かけのコントラストの抑制を, 1 以上の値は向上を表す. エラーバーは ± 1 .S.E.

実験 2 : コントラスト対比における密度の効果

Solomon et al. (1993)は, 実験 1 と同様にコントラスト対比における輝度極性選択性を検討し, コントラスト抑制に極性選択性がないことを示している. 序論で述べたように, 今回の結果と彼らの結果の不一致は, 彼らが非常に密度の高いテ

クスチャ刺激を用いたためである可能性がある。高密度のテクスチャでは、仮に極性に選択的なオン・オフ・メカニズムがコントラスト知覚を媒介したとしても、Solomon et al. (1993)が用いたような密度が高い刺激では、極性に対する選択性が現れにくい。このことが我々の刺激でも成り立つかを確認するため、実験2では様々な密度の刺激を用いてコントラスト対比の極性選択性をテストした。

方法

刺激は実験1同様、中心・周辺テクスチャ・パターンだった。各要素の中心間の平均距離は0.29, 0.36, 0.50, 0.64 degに変化させた(図14)。中心領域内のコントラストは0.5、周辺領域内のコントラストは1.0だった。すべての密度条件で、中心領域と周辺領域の平均輝度は常に等しく保たれた。その他の条件は実験1と同じであった。

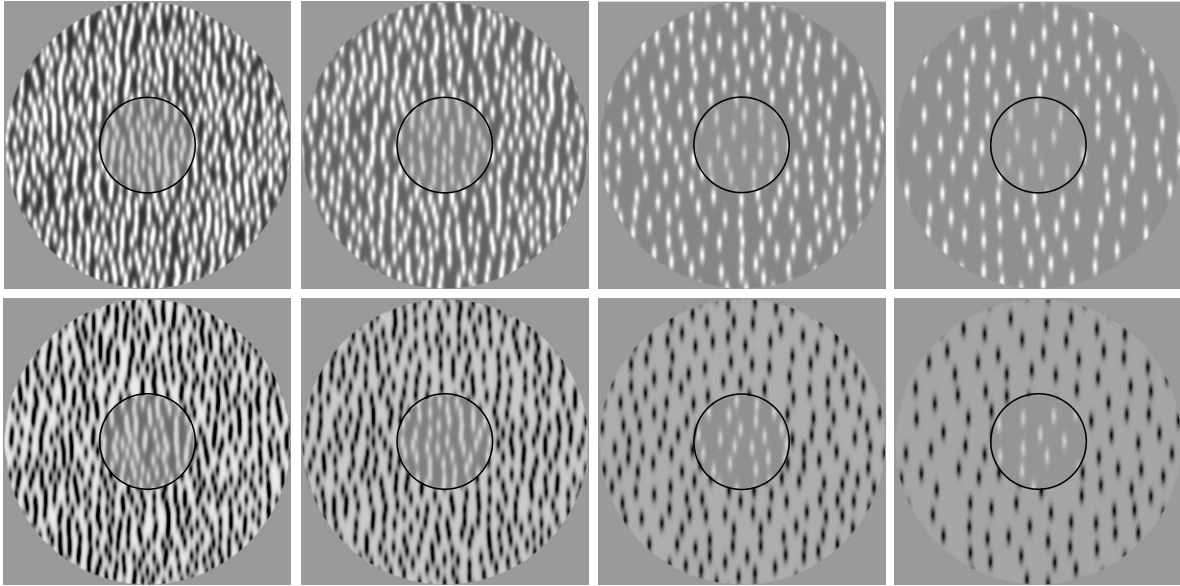


図 14. 実験 2 の刺激の例. 要素の中心間距離は左から順に 0.29, 0.36, 0.50, 0.64 deg.

結果

図 15 は密度を変化させた場合の、物理的なコントラストと見かけのコントラスト(PSE)の比である。グラフからわかるように、密度が比較的高い(要素間距離 0.29, 0.36 deg)ときには中心・周辺領域の極性の組み合わせによらず見かけのコントラストが抑制されている。一方、密度が低い(要素間距離 0.50, 0.64 deg)ときには極性が同じときにだけ見かけのコントラストの抑制が認められる。密度が低く中心・周辺領域が異極性の場合には一部の観察者で見かけのコントラストの若干の向上が認められた。

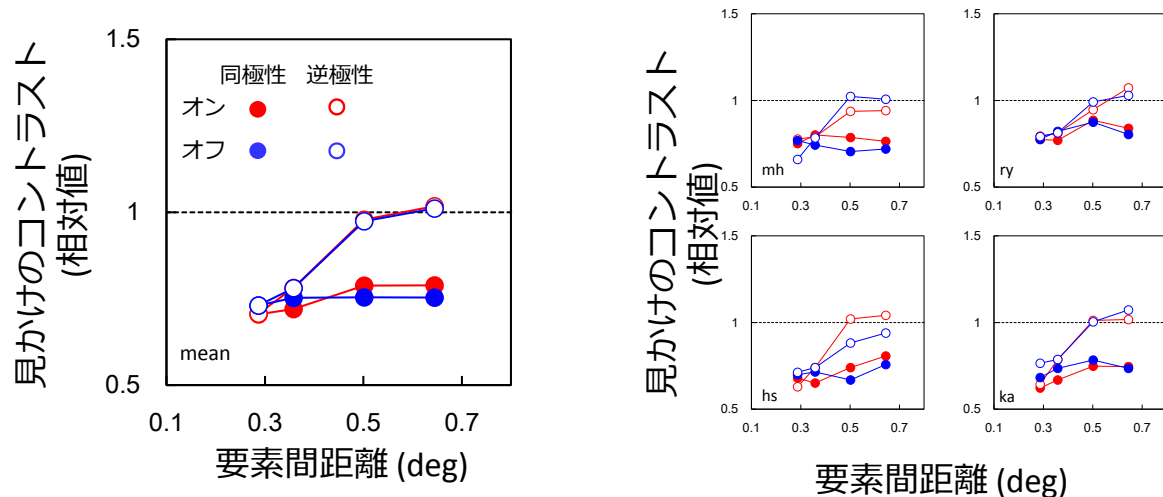


図 15. コントラスト対比におけるテクスチャ密度の効果。横軸は要素間距離，縦軸は物理的なコントラストと見かけのコントラストの比(PSE/物理的なコントラスト)である。赤いシンボルは中心領域の極性が正のときの結果，青いシンボルは負のときの結果である。正(赤)・負(青)それぞれについて，白抜きシンボルは中心領域と周辺領域のコントラスト極性が同じ場合の結果，塗りつぶしのシンボルは極性が反対の場合の結果を示す。1 以下の値は見かけのコントラストの抑制を，1 以上の値は向上を表す。左のパネルは観察者の平均を，右の小さなパネルは各観察者の結果を示す。エラーバーは ± 1 S.E.

密度の効果を確認するため，それぞれの要素間距離について，順応刺激の極性と，順応・テスト刺激の極性の組み合わせに対し二要因分散分析(極性の一致・不一致 \times 順応刺激の極性(正・負))を行った。その結果，要素間距離が 0.29($F(1, 3) = 11.04$, $p=.38$), 0.36($F(1, 3) = 1.64$, $p=.29$)の場合には，極性の一致・不一致の主効果は有意でないのに対し，要素間距離が 0.50($F(1, 3) = 6.99$, $p<.10$), 0.64($F(1, 3) = 12.77$, $p<.05$)の場合には，極性の一致・不一致の主効果は有意，あるいは有意傾

向であった。どの条件においても、交互作用は有意ではなかった。

この結果から、密度が高いときにはコントラスト対比現象に極性選択性は見られず、密度が低いときには極性選択性が見られることがわかった。これは、コントラスト対比は刺激の輝度極性に選択的であるが、Solomon et al. (1993)の実験の場合はテクスチャ刺激の要素の密度が高すぎたために、図8で示したような原理で極性に選択的な成分が現れなかった可能性を支持している。

実験3：コントラスト対比の方位選択性

序論で述べたように、コントラスト対比は中心領域と周辺領域の方位差に依存することが知られている(Petrov et al., 2005; Solomon et al., 1993; Xing & Heeger, 2000)。しかし、これまでの研究では密度の高い刺激だけが扱われてきたため、その方位選択性が極性に感度を持つメカニズムの特性なのか感度をもたないメカニズムの特性なのかはよくわからない。そこで次に、本実験のテクスチャで得られた極性に選択的な対比効果が、中心領域と周辺領域の方位差に依存するかどうかを検討した。

方法

刺激は実験1, 2と同様に方位を持つ要素で構成されるテクスチャだった。中心

領域の要素の方位は垂直とし，周辺領域の要素の方位を左右に 0 , 30, 60, 90 deg に変化させた(図 16). 中心領域内のコントラストは 0.5, 周辺領域内のコントラストは 1.0, 要素間の中心間距離は 0.64 deg または 0.36 deg だった. その他の点は実験 1, 2 と同様だった. 分析において，左右対称の方位(たとえば 30 deg と -30 deg)のデータは同じものとして扱い，まとめて PSE を求めた.

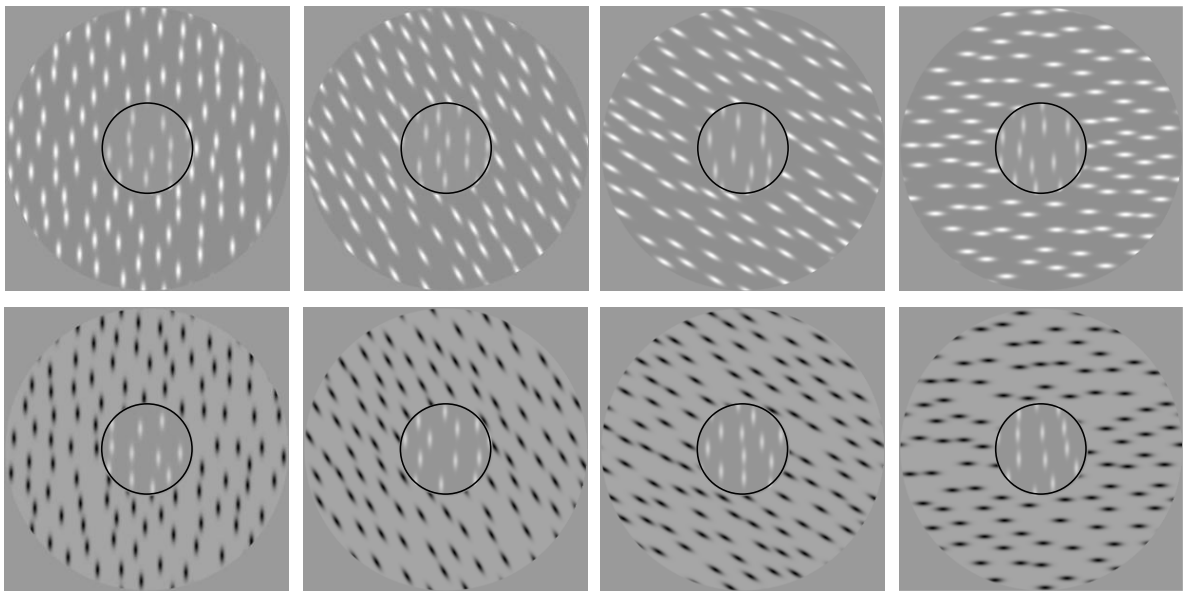


図 16. 実験 3 の刺激の例. 周辺領域の要素の方位は左から 0, 30, 60, 90 deg. 刺激の中心間距離は 0.64 deg.

結果

図 17 は物理的なコントラストと見かけのコントラスト(PSE)の比を中心領域と周辺領域の方位差の関数として示したものである. a は密度が低い場合の結果を, b は密度が高い場合の結果を表す.

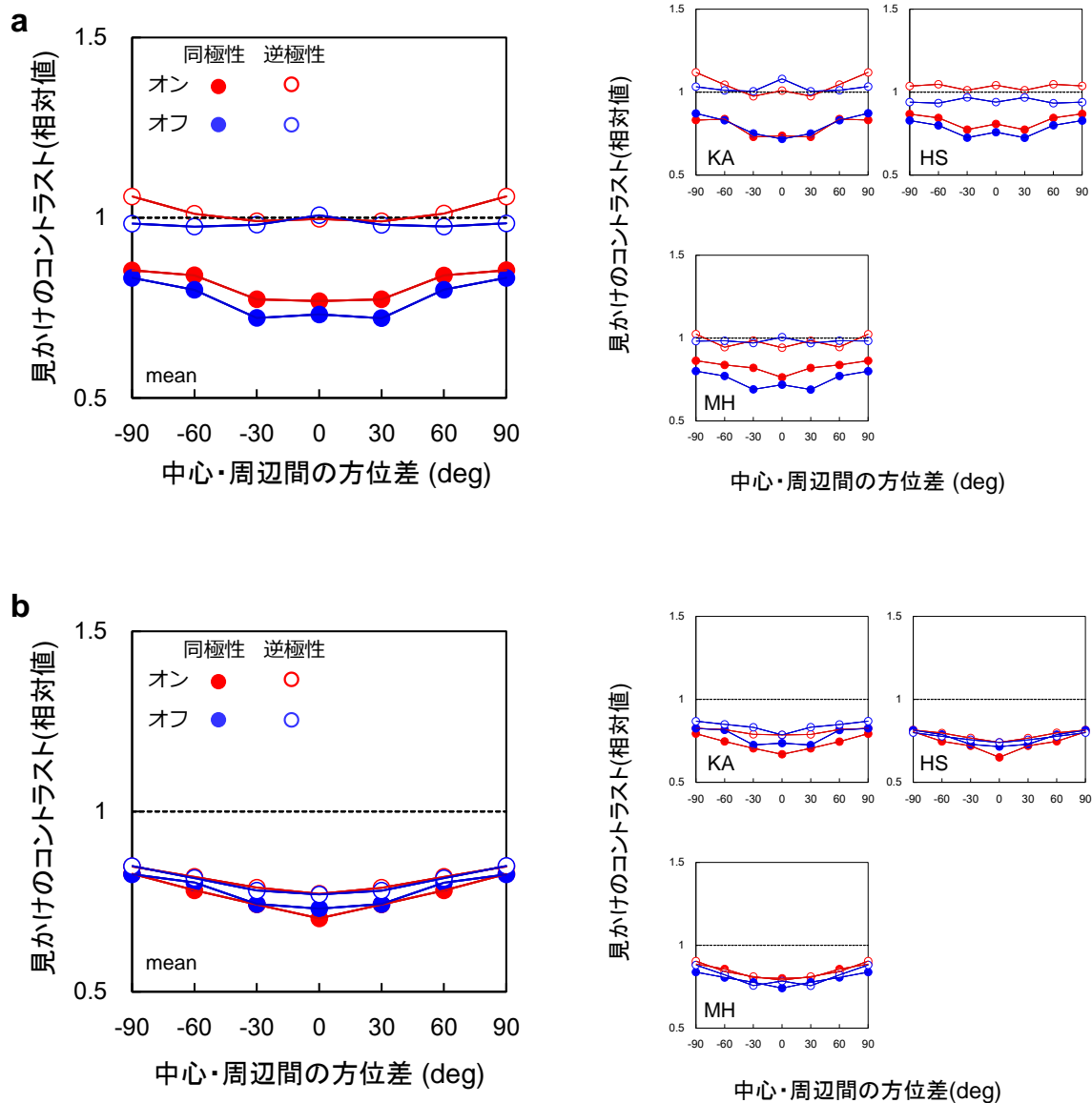


図 17. 物理的なコントラストと見かけのコントラストの比。横軸は中心領域と周辺領域の方位差，縦軸は物理的なコントラストに対する見かけのコントラスト(PSE)の相対値である。赤いシンボルは中心領域の極性が正のときの結果，青いシンボルは負のときの結果である。正(赤)・負(青)それぞれについて，白抜きのシンボルは中心領域と周辺領域のコントラスト極性が同じ場合の結果，塗りつぶしのシンボルは極性が反対の場合の結果を示す。1 以下の値は見かけのコントラストの抑制を，1 以上の値は向上を表す。左のパネルは観察者の平均を，右の小さなパネルは各観察者の結果を示す。エラーバーは ± 1 .S.E.

図 17a から、密度が低い場合には、中心・周辺領域が同極性の場合、見かけのコントラストの低下は要素の方位差が大きくなるにつれ若干弱くなっているが、方位差が最大の 90 deg の場合でも見かけのコントラストは大きく抑制されている。この結果は、コントラスト対比が方位にはあまり選択的でないことを示していると考えられる。低密度のテクスチャにおける方位ドメインのパワースペクトルにガウス関数を当てはめると、ガウス関数の標準偏差は約 20 deg であった。したがって、方位差 90 deg の条件では中心領域と周辺領域で要素の方位エネルギーが標準偏差の 4 倍以上離れていた。そのため、「実際にはコントラスト対比に方位に選択的なメカニズムが関わっているのだが、方位差 90 deg 条件において抑制効果が生じたのは中心・周辺領域の要素の方位エネルギーが重なっているためである」、という可能性は考えにくい。一方、実験 1 で示されたのと同様に、中心・周辺領域の極性が逆の場合、抑制そのものがほとんど認められない。

図 17b の結果から、密度が高い場合には、中心・周辺領域の極性にかかわらずすべての条件においてコントラスト抑制が生じており、極性選択性は見られないことがわかる。これは実験 2 や Solomon et al.(1993)の結果と一致している。またこの場合も、コントラスト抑制効果は中心・周辺領域の方位差が拡大するにつれてやや減少している。

これらの結果は、極性に選択的なコントラスト対比は中心・周辺領域の方位差あまり依存しないことを示している。したがって、コントラスト対比の極性選択的な成分には、方位に選択的でないメカニズムが主に関わっていると考えられる。

第 2 章の総合考察

これまで、コントラスト対比は輝度極性によらず刺激の絶対的なコントラスト、すなわちエネルギーに応答するメカニズムの相互作用によって説明されており、明暗の輝度極性に選択的なメカニズムは関わっていないと考えられてきた。しかし、今回の実験結果からコントラスト対比には極性に対する選択性があることが示された。こうした結果から、極性に選択的なメカニズムはコントラスト知覚にこれまで考えられてきたよりもずっと深く関与していると考えられる。この極性選択性はテスト刺激のコントラストが比較的高い刺激に関してより顕著であった。テスト刺激のコントラストが一番低い条件では同極性・逆極性にかかわらず抑制が認められたことから、低いコントラストでのコントラスト知覚は極性に非選択的なメカニズムで決定されると推測される。一方、テスト刺激のコントラストが十分に高いと、同極性では抑制が大きくなったのに対して逆極性では抑制がほとんど消失しており、このことから高コントラストでのコントラスト知覚は

もっぱら極性に選択的なメカニズムによって決定されと言えるだろう。

極性に選択的なメカニズムがコントラスト対比に関わっているという今回の結果は、同様の問題を先に検討した Solomon et al. (1993)の結果と必ずしも一致しない。これは、Solomon et al. (1993)の用いた刺激の密度が高かったためであると考えられる。前述のように、密度が高いテクスチャはオン・オフ両方のメカニズムを刺激してしまうため、コントラスト対比が極性に選択的であったとしても、見かけ上極性に非選択的なメカニズムが関わっていたかのような結果となってしまう(図 8, 実験 2 参照)。様々な密度でコントラスト対比の極性選択性を検討した実験 2 では、やはり密度が低い場合には極性選択性が現れ、密度が高い場合には極性選択性が現れないという結果が得られた。この結果によって、Solomon et al. (1993)と実験 1 の結果の矛盾が説明できるものと考えられる。

本研究では中心・周辺各領域内で輝度が一様ではなく、輝度変化を持つ刺激を扱っていた。また、各領域内の平均輝度が等しくなるよう統制していた。そのため、本研究で見られた極性選択性は基本的には 1 次の明るさ誘導ではなく、コントラスト・ドメインにおける 2 次の相互作用によるものだと考えるべきであろう。ただし、相互作用を中心・周辺領域全体の相互作用ではなく、要素間のみの相互作用と考えれば、極性選択性が 1 次の明るさ対比の産物だとしても矛盾はない。明るさ対比とは、同じ輝度の領域でも、輝度の高い領域に囲まれると、輝

度の低い領域に囲まれた場合よりも暗く見える現象のことであり(Hess & Pretori, 1994), これは明るさ誘導, すなわち 1 次の相互作用だと考えられている. 周辺領域が明るい要素で構成されたオン刺激は中心領域の要素の見かけの明るさを低下させる. その結果, 図 10(a)のような明るい要素で構成されたテスト刺激の見かけのコントラストは低下し, 図 10(c)のような暗い要素で構成されたテスト刺激の見かけのコントラストは向上するか, 少なくとも低下しない. このようにして, 中心・周辺の要素間で相互作用が生じたと考えれば, 本研究で見出された極性選択性を 1 次の相互作用である明るさ対比で説明することが可能である. 高密度の刺激において極性選択性が見られなかったのは(実験 2, Solomon et al., 1989), 背景と要素の分離が困難なことから, 1 次の相互作用から 2 次の相互作用へ移行したことを示しているかもしれない(McCourt, 2005). しかしながら, この解釈は背景と要素を分離する別の過程の存在を前提としているため, 極性選択性は極性に選択的な空間フィルタ間における 2 次の相互作用だと解釈した方がより単純に説明することができると考えられる.

Motoyoshi & Kingdom (2010)や Sharan et al. (2007), は, テクスチャのなかの明暗の割合あるいは輝度ヒストグラムの歪度の弁別が, 極性に選択的だが方位には全く選択的でないメカニズムに基づくと主張している. コントラスト対比における極性選択的な成分の方位選択性を検討した実験 3 では, 方位差が最大の 90

deg の場合にも対比効果が大きく残存していた。ただし、中心領域と周辺領域の方位差が大きくなるにつれて極性選択的な成分の対比効果は小さくなっていた。この結果から、コントラスト対比には極性に選択的だが方位には非選択的なメカニズムが大きく関わっているが、極性にも方位にも選択的なメカニズムの関与も否定できないことがわかる。輝度ヒストグラムの歪度の弁別が極性に選択的だが方位には全く選択的でないという Motoyoshi & Kingdom (2007) の主張との部分的な不一致から、コントラスト知覚は明暗の知覚とは別のメカニズムによって媒介される可能性も示唆される。

実験 1 では、中心領域の物理的なコントラストが低い場合には極性選択性もコントラスト抑制効果そのものも弱く、中心領域のコントラストが高い場合には極性選択性も強かった。この違いは、中心領域と周辺領域の物理的なコントラストの比の違いによるものかもしれない。しかし、中心領域のコントラストを 0.5 に固定し、周辺領域のコントラストを 0.125 から 1.0 まで変化させて観察した結果では、4 人の観察者全員について周辺領域のコントラストが 0.5 以上の場合に 1.0 の場合と同程度のコントラスト抑制が観測された(同極性の場合のみ)。これは、コントラスト対比効果や極性選択性の大きさに違いが生じたのは、中心領域と周辺領域のコントラスト比の違いによるのではなく、中心領域の物理的なコントラストの違いによるものであることを示している。

本研究では見かけのコントラストの対比現象を扱ったが、対比現象は方位(Colin Blakemore & Tobin, 1972)や運動(Tynan & Sekuler, 1975)、空間周波数(Klein & Stromeyer, 1980)など様々な視覚属性の知覚でも起こることが知られている。これらの多様な対比現象についても、同様にコントラスト極性に対する選択性が認められるかどうかを検証することは今後の課題として興味深いものと思われる。

第3章: コントラスト順応における輝度極性選択性と非対称性

第2章で扱ったコントラスト対比と同様に人間の視覚系におけるコントラスト処理のメカニズムを理解する上で有益な現象として、コントラスト順応が知られている(Blakemore & Campbell, 1969; Graham, 1989). コントラスト順応とは、高コントラストの刺激を長く観察するとその後の刺激の見かけのコントラストが低下する現象である。このコントラスト順応もまた、コントラスト知覚に関わる初期視覚メカニズムを解明するための心理物理学的ツールとして広く用いられてきており、その生理学的基盤も盛んに研究されている(Derrington et al., 1984; Kim & Rieke, 2001; Ohzawa et al., 1982; Victor, 1987). また順応現象も対比現象同様に、対応するメカニズム間の時間的な相互作用の有無を調べることで、任意の特徴に対する選択性を検討する一般的な手段として広く用いられている。

コントラスト対比と同様にコントラスト順応も、方位や空間周波数に選択性であることから、第1次視覚野(V1)をはじめとする低次視覚皮質における神経メカニズム間の相互作用や神経メカニズムの自動的な利得制御の産物であると考えられており、いくつかのモデルが提案されている(Ohzawa et al., 1982; Shapley & Enroth-Cugell, 1984). これらのモデルでは、コントラストの知覚は絶対的なコントラスト(エネルギー)を符号化するメカニズムにより媒介されると想定されてきており、明暗の極性に選択的なメカニズムはほとんど問題とされてこなかった。

第2章では、オン・オフのメカニズムを選択的に刺激する低密度のテクスチャ・パターンを用いて、コントラスト対比現象が、中心領域と周辺領域の輝度極性が同じ場合にだけ生起し、極性が逆のときにはほとんど生起しないことを示した。これは、コントラスト対比が輝度極性を選択的なメカニズムの相互作用によって生じていることを示している。

コントラスト対比が空間的に近接するものに影響されて見かけのコントラストの変化を引き起こす現象であるのに対し、コントラスト順応は時間的に近接するものに影響されて見かけのコントラストが変化する現象であり、両者は異なるドメインにおける類似現象だと考えることができる。コントラスト対比が輝度極性を選択的だという前章の結果は、コントラスト順応もまた、輝度極性を選択的だという可能性を示唆している。実際、過去の心理物理研究には、極性を選択的な順応の効果を示す知見が散見される。たとえば、De Valois (1977)は明暗の縞の太さの異なる矩形波格子、または黒字に白と白地に黒のバーに順応した後の見かけのバーの幅を測定し、順応刺激の明相(暗相)の幅が狭ければ、テスト刺激の明相(暗相)の見かけの幅が実際よりも広くなることを示した。これはサイズ残効が明暗の極性(位相)に対して独立に生じていることを示唆している。また Gheorghiu & Kingdom (2006)は順応・テスト刺激として明るい輪郭線と暗い輪郭線を用いて、shape-frequency after-effect が順応刺激とテスト刺激の輝度極性が同じときにだ

け生じることを示した。これは shape-frequency after effect が輝度極性に選択的だという考えを支持する結果である。さらに、Hanly & Mackay (1979)は、鋸歯状波フリッカに順応すると、同波形のフリッカの検出閾は上昇するのに対し、逆波形の検出閾はほとんど上がらないことを示し、明るさを知覚するメカニズムと暗さを知覚するメカニズムがそれぞれ独立に機能していることを示している (Anstis, 1967)。これらの研究はテクスチャ・パタンの見かけのコントラストを直接測定したものではないが、輝度極性の異同によって順応後のある種の視覚属性の知覚が変化することを示すものと見ることができるだろう。

そこで本章では、第 2 章で用いたものと類似した低密度のテクスチャ・パタンを用いて、順応による見かけのコントラストの変化が、順応・テスト刺激の輝度極性の組み合わせに依存するかどうかを検討した。

実験 4 : コントラスト順応の極性選択性

方法

観察者

著者(HS)と 9 名の大学生・大学院生(AM, AW, LSO, MM, MH, NK, SK, TI, TS)が実験に参加した。著者以外は実験の意図について知らされておらず、すべての

観察者は正常な矯正視力を持っていた。

装置

刺激はパーソナル・コンピュータ(DELTA Precision T1600)で制御したグラフィックス・カード(CRS ViSaGe)により生成され CRT (MITSUBISHI Diamondtron RD21G または SONY GDM-F500)に提示された。CRT のフレーム・レートは 60 Hz, ピクセル解像度は本研究で用いた 1 m の観察距離で 1.72 min/pixel だった。背景の平均輝度は AM, AW, LSO, MM, MH, NK, SK, TI, TS の場合には 53cd/m², それ以外の観察者の場合には 30 cd/m² だった。

刺激

刺激は直径 3.4 deg の円形のテクスチャ・パターンだった (図 18)。テクスチャは二次元のガウス関数で定義された小さな楕円形の要素パターンで構成された。短軸の標準偏差は 0.09 deg, 長軸の標準偏差は 0.29 deg であり, 要素の方位は垂直(0 deg)だった。各要素は中心間の距離が 0.86 deg 以上という条件付きでランダムに配置された。要素のコントラスト極性は正(オン)あるいは負(オフ)のいずれかであった。テクスチャ領域内の背景輝度を調整し, 領域内の平均輝度と等質なグレイの背景輝度を等しくした。そのため, 円形のテクスチャ領域内の背景輝度は, 要素の極性が正のときにはやや低く, 要素の極性が負のときにはやや高くなっていた。

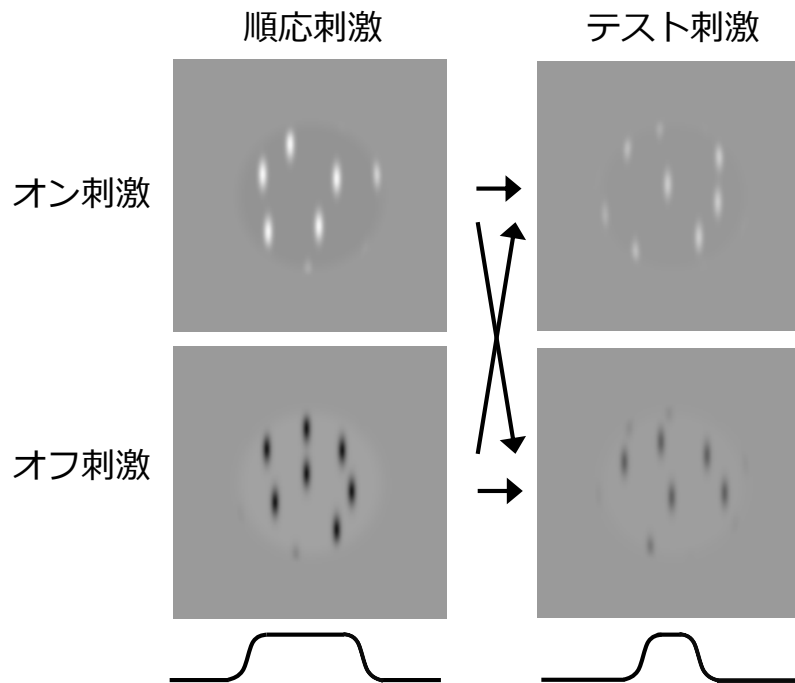


図 18. 実験 4 で用いた刺激.

手続き

順応した位置に提示されたテスト刺激と、別の位置に提示された参照刺激のコントラストを比較することで、順応後のテストの見かけのコントラスト(PSE)を測定した。画面の中央には常に $0.1 \times 0.1 \text{ deg}$ の注視点が提示されていた。各試行は順応フェイズとテストフェイズで構成された。各試行の始めには図 18 に示されている順応刺激が注視点の左右どちらかに 6 秒間提示された。注視点から順応刺激の中心までの距離は 5.7 deg だった。順応フェイズの 333 ms 後にテストフェイズが続いた。テストフェイズでは、テスト刺激と参照刺激が 1 秒間提示された。テスト刺激は順応刺激の提示されていた位置に、参照刺激は注視点を挟んで反対

側に提示された。テスト刺激と参照刺激のオンセット・オフセットには1周期666msのコサインランプ状の輝度変調を施したため、両刺激はゆっくりと生起し、ゆっくりと消失した。テストフェイズが終了すると、その333ms後に自動的に次の試行の順応フェイズが続いた。順応刺激の絶対コントラストは1.0に固定された。テストの絶対コントラストは0.3または0.5だった。テスト刺激のコントラストを0.3以下にすると試行によっては刺激が全く見えなくなることがあったため、0.3より低いテスト・コントラストは用いなかった。参照刺激のコントラストは階段法にしたがって変化させられた。順応刺激の要素の位置は1000msごと(1Hz)にランダムに切り替えられた。また、5名の観察者(HS, LSO, NK, MH, TS)に対して、順応刺激を100msごと(10Hz)に切り替える追加的な実験を行った。

順応刺激とテスト刺激の極性は正の場合と負の場合とがあった。図18に示すように、極性の組み合わせは、順応とテストで一致している場合(ON-ON または OFF-OFF)と不一致の場合(ON-OFF または OFF-ON)があった。したがって、実験条件は全部で16条件であった(順応刺激の極性 × 順応・テストの極性の組み合わせ × テスト刺激のコントラスト × 時間周波数)。

観察者は両眼で1.0 mの距離から画面を観察し、テスト刺激と参照刺激のどちらのコントラストが高く見えるかを、ボタンを押して答えた。観察者は i) 注視点を見続けてテスト刺激と参照刺激を周辺視で観察するよう、 ii) テクスチャ領域の

全体の明るさではなくテクスチャの要素の持つコントラストを答えるよう、教示された。反応に対するフィードバックはなかった。観察者は各セッションの前にグレイの背景に 2 分間順応した。各セッションの始めには 90 秒の初期順応を設けた。

階段法を用いてテストと参照刺激の見えが等しくなる点、すなわち主観的等価点(PSE)を測定した。観察者が、参照刺激のコントラストがテスト刺激のコントラストよりも高いと答えると、次の試行では参照刺激のコントラストが 0.1 log unit 下がり、低いと答えると、次の試行では参照刺激のコントラストが 0.1 log unit 上がった。1つのセッション内では順応刺激の極性、位置(注視点の右か左か)、時間周波数は固定されていた。順応刺激の極性はセッションごとに交互に変えられ、位置はセッション間でランダムに決められた。各セッションでは、各条件(2 test contrasts \times 2 polarity configurations)に対応した 4 つの階段法の系列をランダムな順序で提示した。階段法は各系列の試行数が 30 を超えると打ち切られた。各条件につき少なくとも 100 試行を実施した。

実験後、最尤法を用いて得られた反応率データに logistic 関数を当てはめ(Maxwell, 1959)、反応率が 0.5 となる参照刺激のコントラスト、すなわち主観的等価点(PSE)を推定した。PSE の標準誤差はブートストラップ法(Wichmann & Hill, 2001)により求められた(5000 サンプル)。

結果

図 19 はテスト刺激の物理的なコントラストの関数としての見かけのコントラスト(PSE)である。破線は見かけのコントラストと物理的なコントラストが一致するポイントを示している。

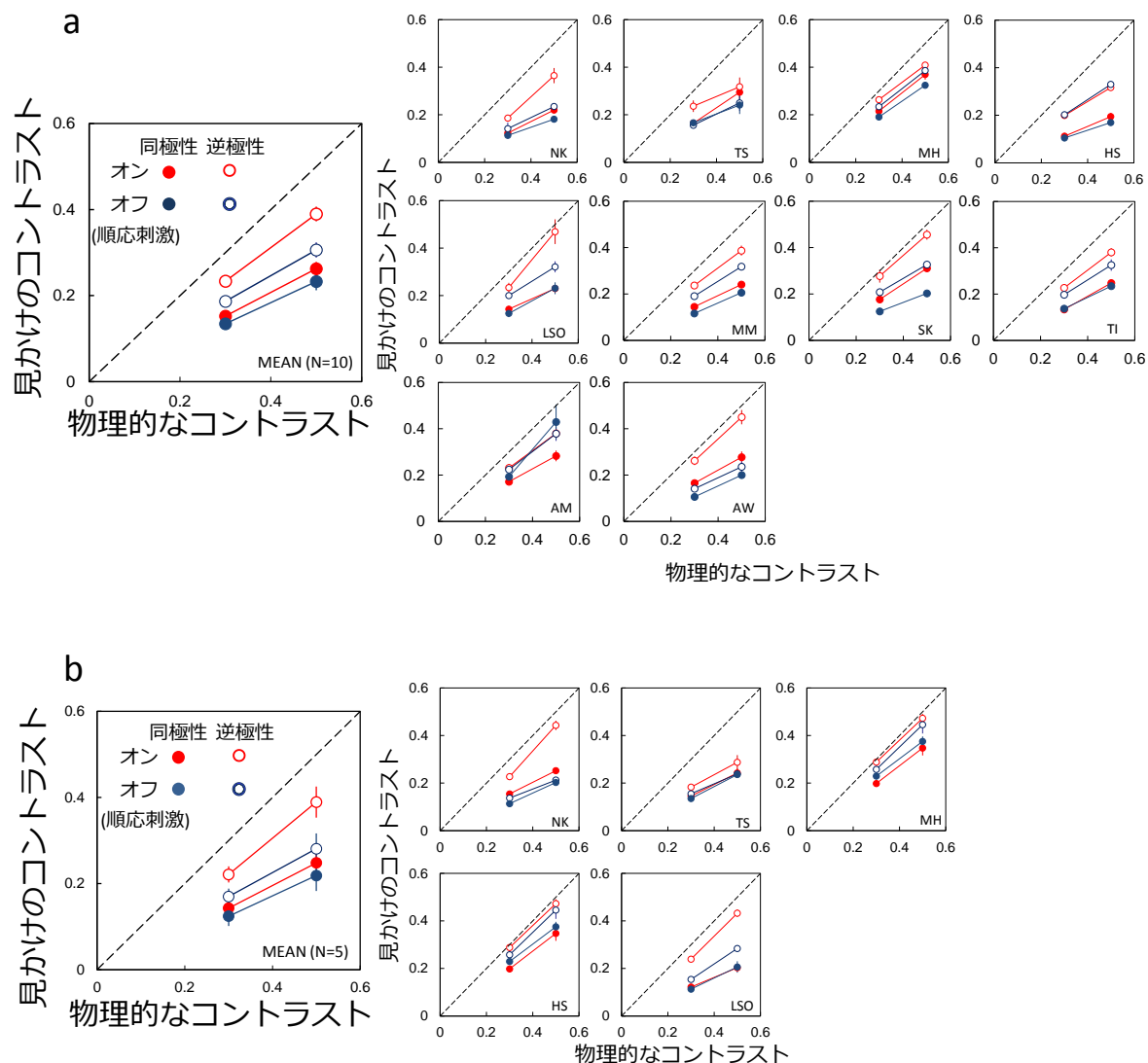


図 19. 順応・テスト刺激の組み合わせによる残効の大きさの違い。(a)は順応刺激の要素が 10 Hz で切り替わった場合の結果，(b)は 1 Hz だった場合の結果である．横軸はテスト刺激の物理的なコントラスト，縦軸はそれと等しく見えた参照刺激のコントラスト(テスト刺激の見かけのコントラスト)である．左の大きなパネルは観察者間の平均，その他の小さなパネルはそれぞれの観察者についての結果を示している．赤いシンボルは順応刺激の極性が正のときの結果，青のシンボルは負のときの結果である．正・負それぞれについて，白抜きのシンボルは順応・テスト刺激のコントラスト極性が同じ場合の結果，塗りつぶしのシンボルは極性が反対の場合の結果である．エラーバーは ± 1 S.E

すべての被験者でテスト刺激の見かけのコントラストが低下しており，順応による残効が生じていることが確認できる．ただし，その程度は順応・テスト刺激の輝度極性の組み合わせによって異なっており，同極性のときに特に順応効果が強くなっていることがわかる．これは，閾上でのコントラスト順応が極性に選択的であることを示している(極性選択性)．この極性選択性について確認するため，テスト・コントラストが 0.3, 0.5 のそれぞれの場合，順応刺激の時間周波数が 1Hz, 10Hz それぞれの場合について，順応刺激の極性と，順応・テスト刺激の極性の組み合わせに対し二要因分散分析(極性の一致・不一致×順応刺激の極性(正・負))を行った(表 1)．その結果，テスト・コントラストが 0.3, 0.5 の場合とも，また順応刺激の要素の切り替えが 1Hz, 10Hz の場合ともに，極性の一致・不一致の主効果は有意であった．交互作用はなかった．これは，テスト刺激のコントラストや順応刺激の時間周波数によらず，コントラスト順応が極性に選択的であることを示している．

表 1. 二要因の分散分析表

Temporal Frequency	Test Contrast	Source of Variation	Sum of Square	Degree of Freedom	Mean Square	<i>F</i>	η_p^2	Power (1- β)
1Hz	0.3	Polarity Congruency (A)	0.0740	1	0.0740	8.69*	0.49	1.00
		Polarity of Adapter (B)	0.0576	1	0.0576	11.61**	0.56	1.00
		A * B Interactions	0.0992	1	0.0992	12.00**	0.57	1.00
		Total	0.5674	39				
	0.5	A	0.2109	1	0.2109	33.54****	0.49	1.00
		B	0.0616	1	0.0616	8.78*	0.79	1.00
		A * B Interactions	0.0069	1	0.0069	3.26	0.27	0.86
		Total	0.5609	39				
	0.3	A	0.1323	1	0.1323	17.67*	0.82	1.00
		B	0.0384	1	0.0384	8.06*	0.67	1.00
		A * B Interactions	0.0037	1	0.0037	1.23	0.23	0.71
		Total	0.4086	19				
	0.5	A	0.0885	1	0.0885	35.13**	0.90	1.00
		B	0.0688	1	0.0688	6.58	0.62	0.98
		A * B Interactions	0.0000	1	0.0000	0.00	0.00	0.05
		Total	0.3948	19				

* $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .005$, **** $p < .001$

また、同極性・逆極性ともに順応刺激の極性によって見かけのコントラストの低下の度合いは異なっており、順応刺激の極性が負(オフ)のときの方が正(オン)の

ときよりも見かけのコントラストの低下の度合いが強い傾向も見受けられた(極性非対称性). 上記の2要因の分散分析の結果, テスト・コントラスト 0.5 × 時間周波数 10Hz の条件以外では, 順応刺激の極性の主効果があった. これは, コントラスト順応の効果が順応刺激の極性によって非対称であること, すなわち極性非対称性があることを示している.

追加実験: 各領域内における背景輝度の効果

実験 4 では, 輝度順応の効果を最小にする工夫として, 第 2 章で用いた刺激と同様に, 各刺激の平均輝度を円形のテクスチャ領域を囲む背景部の輝度と等しくなるよう操作していた. だがこの操作により, 順応・テストの各刺激内の背景輝度は刺激の極性やコントラストによって異なっていた. これにより, 極性やコントラストによって視覚系の背景輝度に対する輝度順応レベルに違いが生じ, そのことが実験で認められた極性選択性や極性非対称性に影響を与えた可能性が考えられる.

この可能性を検証するため, 極性によらず各刺激内の背景輝度が等しい刺激を用いてコントラスト残効を検討した(図 20a). この場合, 各刺激の円形領域内における平均輝度は極性やコントラストにより異なっていた. テストのコントラストは 0.5, 順応刺激のコントラストは 1.0 であった. 各刺激の背景輝度は, 円形のテ

クスチャ領域を囲む背景部の輝度 (53 cd/m^2) と等しくなるよう統制されていた。

図 20b に示すように、結果は実験 4 と同様の極性選択性と非対称性を示していた。極性選択性に関しては、残効は逆極性(PSE 0.4, $\pm 0.40 \text{ SEM}$; 観察者 6 名)より同極性(PSE 0.23, $\pm 0.01 \text{ SEM}$)の方が強かった。極性非対称性については、オフの順応刺激(PSE 0.30, $\pm 0.03 \text{ SEM}$)の場合の方がオンの順応刺激(PSE 0.33, $\pm 0.03 \text{ SEM}$)よりもわずかではあるが残効が大きかった。PSE を対数変換したものに関して繰り返しのある二要因分散分析を行うと、順応・テストの極性の組み合わせの主効果($F(1, 5) = 20.49$, $p < .01$, $\eta^2 = 0.80$, $\text{power}(1-\beta) = 0.99$; 極性選択性), 順応刺激の極性の主効果($F(1, 5) = 7.66$, $p < .05$, $\eta^2 = 0.61$, $\text{power}(1-\beta) = 0.98$; 極性非対称性)ともに有意であった。交互作用は有意ではなかった($F(1, 5) = 0.01$, $p = .94$, $\eta^2 = 0.00$, $\text{power}(1-\beta) = 0.05$)。この結果は、順応・テスト刺激間の背景輝度の違いはコントラスト順応における極性選択性・非対称性の主な原因ではないということを示している。

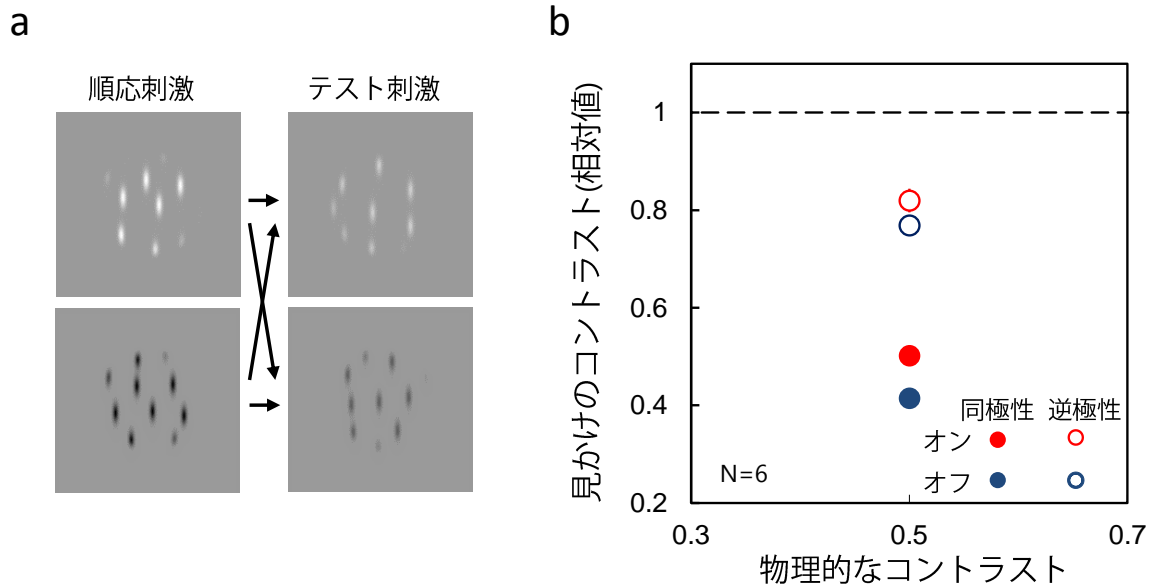


図 20. (a) 追加実験で用いられた刺激。順応刺激とテスト刺激の各領域内の背景輝度は、刺激が提示されていた等質なグレイの背景の輝度(53 cd/m^2)と等しかった。(b) 刺激間の背景輝度を等しくした場合の、順応後のテスト刺激の見かけのコントラスト。横軸は刺激の物理的なコントラスト、縦軸は物理的なコントラストと見かけのコントラストの比(PSE/物理的なコントラスト)であり、6 人の観察者の平均値を表している。赤いシンボルはテスト刺激の極性が正のときの結果、青いシンボルは負のときの結果である。正(赤)・負(青)それぞれについて、白抜きのシンボルは順応刺激とテスト刺激のコントラスト極性が同じ場合の結果、塗りつぶしのシンボルは極性が反対の場合の結果を示す。1 以下の値は見かけのコントラストの抑制を、1 以上の値は向上を表す。エラーバーは $\pm 1 \text{ S.E.}$

実験 5 : コントラスト順応の方位選択性

実験 5 では、実験 4 から明らかになったコントラスト順応に関わる極性選択的なメカニズムが方位に選択的かどうかを検討した。過去の研究から、コントラスト

ト順応は順応刺激とテスト刺激の相対的な方位差に選択的であることが知られているが(Blakemore & Nachmias, 1971; Blakemore & Campbell, 1969), コントラスト順応の極性に選択的な成分が方位にも選択的かどうかはいまだ検討されていない. コントラスト対比現象を用いた第 2 章では, コントラスト対比の輝度極性に選択的な成分は方位にあまり選択性を示さないことが確認されている(実験 3).

方法

刺激と方法は実験 4 と同様であった. ただし, 実験 5 ではテスト刺激の要素の方位は順応刺激と等しい(0 deg)か, または 90 deg の方位差を持っていた. 著者を含む 9 名(HS, MF, MW, RI, RK, MM, SK, TI, AM, AW)が実験に参加した. 9 人の観察者のうち, RI, RK の 2 名は順応刺激の方位が水平であり, 残りの 7 名は順応刺激の方位が垂直だった. テスト・フェイズでは, テスト・参照刺激は順応刺激に対して平行なものと垂直なものがあった. 背景の平均輝度は, HS, MF, MW, MM, SK, AM, AW は 53 cd/m², 残りの観察者は 30 cd/m²だった.

結果

図 21 はテスト刺激の見かけのコントラスト(PSE)の相対値を, 順応・テスト刺激の方位差ごとに表したものである. 横軸は順応刺激とテスト刺激の要素の方位差を示している. 縦軸は物理的なコントラストと見かけのコントラストの比(PSE/物理的なコントラスト)を示している. 1 以下の値は順応によるテスト刺激の見か

けのコントラストの低下を，1 以上の値は増加を示す．

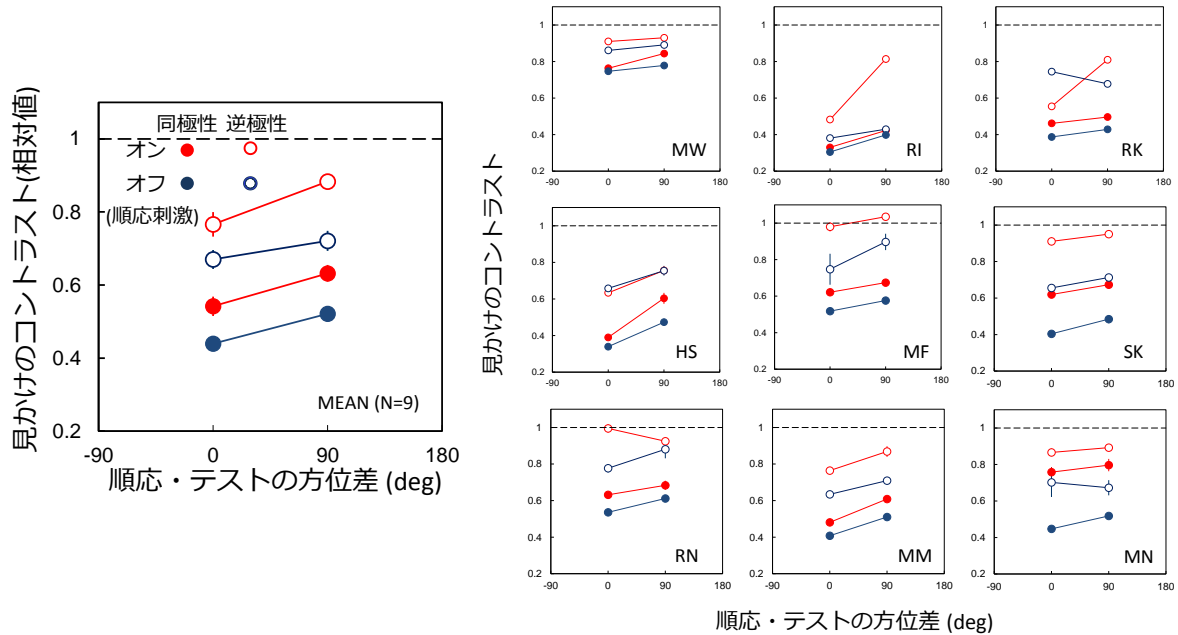


図 21. コントラスト順応における輝度極性選択的な成分の方位選択性. 横軸は順応刺激とテスト刺激の要素の方位差を, 縦軸は物理的なコントラストと見かけのコントラストの比(PSE/物理的なコントラスト)を示している. 左のパネルは 9 名の観察者の平均, その他のパネルはそれぞれの観察者についての結果である. 赤いシンボルは順応刺激の極性が正のときの結果, 青のシンボルは負のときの結果を示す. 正・負それぞれについて, 白抜きのシンボルは順応・テストのコントラスト極性が同じ場合の結果, 塗りつぶしのシンボルは極性が反対の場合の結果である. エラーバーは ± 1 S.E.

もしコントラスト順応が完全に方位に選択的であれば, 方位差 90 deg(最大)のときにはまったく残効が生じないはずである. 一方, 完全に方位に非選択的であれば, 方位差 90 deg での残効が方位差 0 deg のときと同レベルになるはずである.

図 21 から明らかなように, いずれの条件においても順応後の相対的な見かけの

コントラストは1より小さかった。これは、順応によって見かけのコントラストが実際のコントラストよりも低下したことを示している。極性選択的な成分(図 21 の中塗りのシンボル)について、方位差 90 deg の条件でも十分なコントラストの抑制効果が見られたことから、コントラスト順応の極性選択的な成分には方位に非選択的なメカニズムが関与している可能性が考えられる。だが一方で、極性選択的な残効の大きさはテストと順応刺激の方位が直交しているときよりも平行なときの方が大きかった。これは、コントラスト順応の極性選択的な成分が方位にも選択的である可能性を示唆している。

極性選択的かつ方位に選択的な成分を統計的に検討するため、順応・テスト刺激の方位差、順応・テスト刺激の極性の組み合わせ(異/同)、順応刺激の極性(正/負)を要因とした三要因の分散分析を行った。その結果、順応・テスト刺激の方位差($F(1, 8) = 19.77, p < .005, \eta_p^2 = 0.71, \text{power}(1-\beta) = 1.00$)、極性の組み合わせ($F(1, 8) = 102.68, p < .0001, \eta_p^2 = 0.93, \text{power}(1-\beta) = 1.00$)、順応刺激の極性($F(1, 8) = 22.53, p < .005, \eta_p^2 = 0.74, \text{power}(1-\beta) = 1.00$)のいずれの主効果も有意であった。交互作用はどの要因間においても有意とはならなかった。この結果は方位差が大きいほど順応効果が小さい、すなわち順応効果はある程度の方位選択性を示すということを意味しているように見える。

一方で、極性選択的かつ方位に非選択的な成分、すなわち方位差が 90 deg、か

つ同極性の条件でのコントラスト抑制効果を検討するため、同極性・垂直条件について一標本の両側 t 検定を行った。その結果、順応後の見かけのコントラスト(相対値)は 1 よりも有意に小さいことがわかった($p < .001$, $d = 17.569$, power ($1 - \beta$) = 1.00)。P 値が極めて小さいこと、また効果量が極めて大きい($d = 17.569$)を考えると、極性に選択的なコントラスト順応には方位に非選択的なメカニズムが大きく関わっている可能性が高いと考えるのが自然である。コントラスト対比を用いた研究でも、輝度極性に選択的な成分は非常に弱い方位選択性を示していた。よって、今回の結果はコントラスト対比の結果と整合的なものであると考えてよいだろう。

実験 6 : コントラスト順応の眼間転移

実験 4, 5 から、コントラスト順応による残効は輝度極性に選択的で、かつ残効の度合いは極性非対称的であるということがわかった。この極性選択性と非対称性は、視覚情報処理のごく初期の段階で生じているのだろうか、それとも比較的后期の段階で生じているのだろうか？この疑問を解決する方法の一つは、順応刺激とテスト刺激を異なる眼に提示した場合にも、選択性と非対称性が残存するかを検討することである。眼間転移が生じれば、その性質に関与しているメカニズムは両眼からの信号が統合されて以降、つまり皮質またはそれ以上のレベルにある

ということになる(Blake, Overton, & Lema-Stern, 1981; Maffei, Fiorentini, & Bisti, 1973). そこで極性選択性と非対称性の起源を探るために, 順応刺激とテスト刺激を左右異なる眼に提示して順応効果を検討した.

方法

実験 4, 5 同様テクスチャ・パタンの順応・テスト刺激を用い, テスト刺激の見かけのコントラスト(PSE)を測定した. まず順応刺激が左右どちらかの眼に提示され, その後テスト刺激が順応刺激と同じ眼, または異なる眼に提示された. 順応刺激とテスト刺激が同じ眼に提示された条件を同眼条件, 異なる眼に提示された条件を異眼条件と呼ぶ. 片側の眼に刺激が提示されているとき, 反対の眼の対応する網膜位置には平均輝度と等しい輝度の均一背景(グレイ)を提示した. 観察者は, 順応刺激またはテスト刺激が左右どちらの眼に提示されているか知らされておらず, かつ知覚することもできなかった. 順応刺激のコントラストは 1.0, テスト刺激のコントラストは 0.5 に固定されていた. 各刺激の直径は 3.4 deg, 偏心度は 3.6 deg だった. その他の条件は実験 4, 5 と同様であった. 順応刺激・テスト刺激をどちらの眼に提示するかにかかわらず, 同眼条件・異眼条件はそれぞれまとめて分析した. 著者を含む 4 名(HS, AH, MF, YM)が実験に参加した. いずれの観察者も正常な矯正視力を持っていた. 背景の平均輝度は 53cd/m² だった.

結果

図 22 は両眼・異眼条件におけるテスト刺激の見かけのコントラスト(PSE)の相対値を表す。横軸は提示条件(同眼・異眼)を示している。縦軸は物理的なコントラストと見かけのコントラストの比($PSE/\text{物理的なコントラスト}$)を示している。1 以下の値は順応によるテスト刺激の見かけのコントラストの低下を、1 以上の値は増加を示す。左のパネルは 4 名の観察者の平均を、その他のパネルはそれぞれの観察者についての結果を表す。赤いシンボルは順応刺激の極性が正のときの結果を、青のシンボルは負のときの結果を示している。正・負それぞれについて、塗りつぶしのシンボルは順応・テスト刺激のコントラスト極性が同じ場合の結果、白抜きのシンボルは極性が反対の場合の結果である。

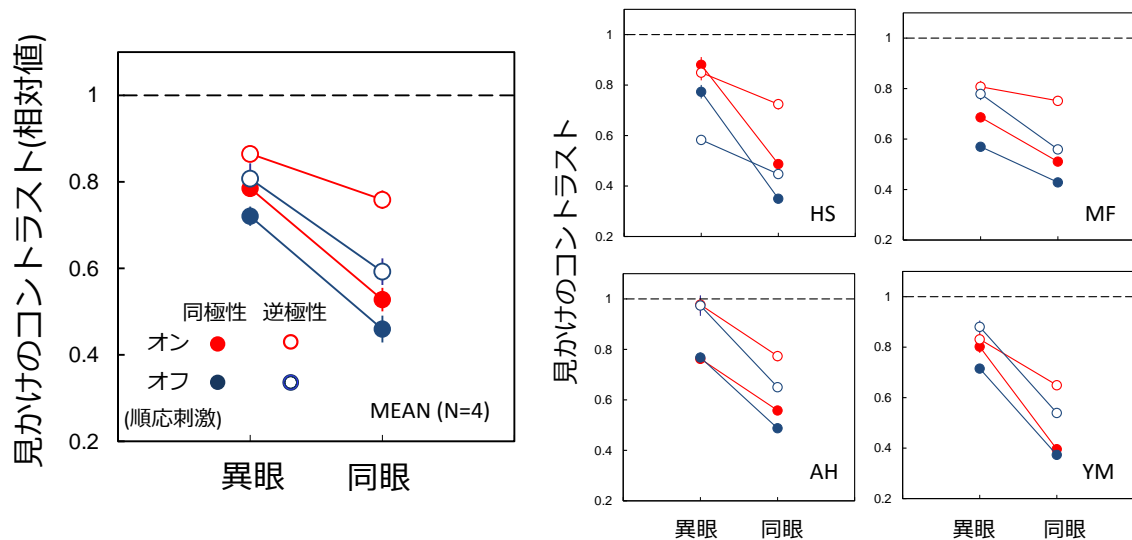


図 22. コントラスト抑制の眼間転移. 横軸は提示条件(同眼・異眼)を示している. 縦軸はテスト刺激の物理的なコントラストと見かけのコントラストの比(PSE/物理的なコントラスト)を示している. 1 以下の値は順応によるテスト刺激の見かけのコントラストの低下を, 1 以上の値は増加を示す. 左のパネルは 4 名の観察者の平均を, その他のパネルはそれぞれの観察者についての結果を表す. 赤いシンボルは順応刺激の極性が正のときの結果を, 青のシンボルは負のときの結果を示している. 正・負それぞれについて, 塗りつぶしのシンボルは順応・テスト刺激のコントラスト極性が同じ場合の結果, 白抜きのシンボルは極性が反対の場合の結果である.

順応・テスト刺激を同眼に提示した場合, 見かけのコントラストの低下の度合いはいずれの条件においても両眼の場合と同程度であった. また, 同極性の場合も逆極性の場合も, 順応刺激とテスト刺激を異眼に提示した場合は同眼に提示した場合と比較して残効は大きく減少している. ただし, 異眼に提示した場合でも残効は完全には消失していない.

図 23a は順応・テスト刺激が逆極性だった場合の見かけのコントラストに対し

て、同極性だった場合にどの程度のコントラストに見えていたかを、順応刺激の極性ごとに示したグラフである。ここに示されているのは4名の観察者の平均である。横軸は提示条件(同眼・異眼)を示している。縦軸は順応・テスト刺激が同極性の場合の見かけのコントラストを、逆極性の場合の見かけのコントラストで割った値である。これは、極性選択性の指標である。1以下の値は同極性のときに見かけのコントラスト低下がより大きかったことを、1以上の値は逆極性のときにコントラスト低下がより大きかったことを表す。赤のシンボルは順応刺激の極性が正のときの、青のシンボルは負のときの結果である。

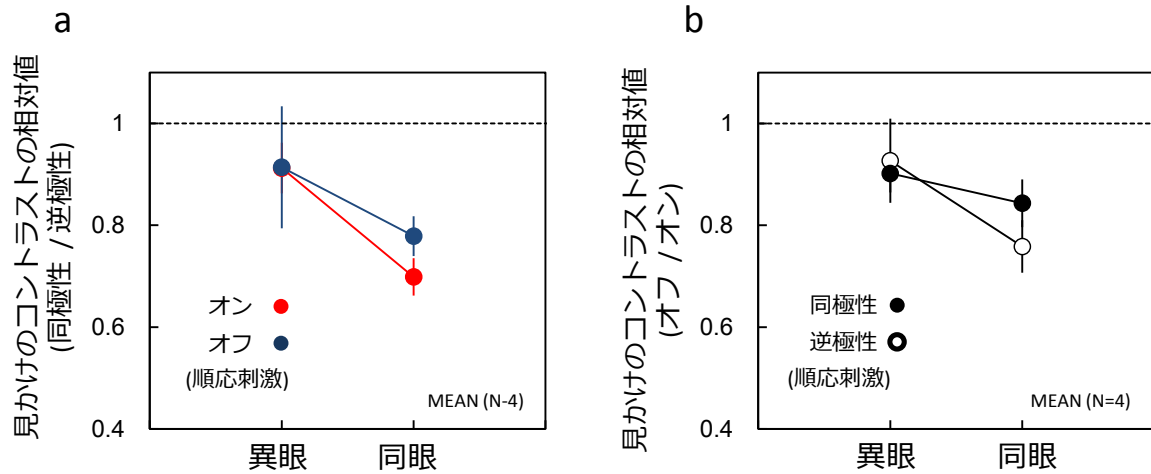


図 23. (a)極性選択性の眼間転移. 横軸は提示条件(同眼・異眼)を示している. 縦軸は順応・テスト刺激が同極性の場合の見かけのコントラストを, 逆極性の場合の見かけのコントラストで割った値である. 1 以下の値は同極性のときに見かけのコントラスト低下がより大きかったことを, 1 以上の値は逆極性のときにコントラスト低下がより大きかったことを表す. 赤のシンボルは順応刺激の極性が正のときの, 青のシンボルは負のときの結果である. (b)極性非対称性の眼間転移. ここに示されているのは 4 名の観察者の平均である. 横軸は提示条件(同眼・異眼)を示している. 縦軸は順応刺激の極性が正の場合の見かけのコントラストを, 負の場合の見かけのコントラストで割った値である. 1 以下の値は見かけのコントラストの低下がより大きかったことを, 1 以上の値は正のときにコントラスト低下がより大きかったことを表す. 中塗りのシンボルはテストと順応刺激が同極性のときの, 白抜きのシンボルは逆極性のときの結果である.

極性選択性が完全に両眼性であれば同眼・異眼条件における順応効果の度合いは同程度になるはずであるが, グラフからは, 異眼条件では極性選択性の度合いが小さくなっていることが読み取れ, 単眼性の成分も少なからず存在することがわかる. コントラスト残効の極性選択的な成分における単眼性の成分を検討するために, 順応刺激の極性(オン・オフ), 極性の組み合わせ(異・同), 提示眼条件(同

眼・異眼)を要因とする三要因の分散分析を行った。その結果、提示眼条件($F(1, 3) = 42.24, p < .01, \eta_p^2 = 0.93, \text{power}(1-\beta) = 1.00$)と極性の組み合わせ($F(1, 3) = 21.54, p < .05, \eta_p^2 = 0.88, \text{power}(1-\beta) = 1.00$)の主効果は有意であった。極性の組み合わせと提示眼条件の交互作用は有意ではなかった($F(1, 3) = 5.74, p = 0.10$)。したがって、同眼提示、異眼提示ともに極性選択性が見られた。この結果は、極性選択的な成分には単眼性・両眼性の両方のメカニズムが関わっていることを示している。これらの結果を総合すると、単眼性の段階ですでに輝度極性に選択的なコントラストのゲイン・コントロールがなされ、さらに両眼性の段階でも輝度極性に選択的なゲイン・コントロールがなされていると考えられる。

図 23b は順応刺激が正(オン)だった場合の見かけのコントラストに対して、負(オフ)だった場合に見かけのコントラストがどの程度であったかを、順応・テスト刺激の極性の組み合わせごとに示したグラフである。ここに示されているのは 4 名の観察者の平均である。横軸は提示条件(同眼・異眼)を示している。縦軸は順応刺激の極性が正の場合の見かけのコントラストを、負の場合の見かけのコントラストで割った値である。これは、極性非対称性の指標である。1 以下の値は極性が負のときに見かけのコントラストの低下がより大きかったことを、1 以上の値は正のときにコントラスト低下がより大きかったことを表す。中塗りのシンボルはテ

ストと順応刺激が同極性のときの、白抜きのシンボルは逆極性のときの結果である。

異眼条件における極性非対称性の度合いは、同眼条件と比較すると小さくなっている。異眼条件で極性非対称性が小さくなっているということは、単眼性のメカニズムにおける順応が非対称性に寄与していることを示唆している。先述の三要因の分散分析の結果、順応刺激の極性の主効果は有意ではなく($F(1, 3) = 7.44$, $p = .07$, $\eta_p^2 = 0.71$, $\text{power}(1-\beta) = 1.00$)、順応刺激の極性と提示眼条件の有意な交互作用が示された($F(1, 3) = 82.06$, $p < 0.005$)。下位検定では、同眼条件における順応刺激の極性の単純主効果は有意である($F(1, 6) = 14.44$, $p < 0.01$)一方、異眼条件における極性の単純主効果は有意ではなかった($F(1, 6) = 2.60$, $p = 0.16$)。この結果は、極性非対称性が同眼条件においてのみ現れることを示している。したがって、オン/オフ・メカニズムの順応効果の大きさの非対称性には、少なくとも単眼性のメカニズムが関与していると考えられる。

第3章の総合考察

見かけのコントラストに対する順応の効果は、コントラスト・エネルギーを符号化する低次視覚皮質メカニズムのゲイン・コントロールによって生じると想定されてきた(Baccus & Meister, 2002; Geisler & Albrecht, 1992; Ohzawa et al.,

1982; Solomon et al., 2004). しかし、今回の実験の結果は、順応刺激とテスト刺激の輝度極性が異なると残効が弱まることを示している。この結果は、順応による見かけのコントラストの減少には、コントラスト・エネルギーを符号化するメカニズムに加えて、オン・オフ極性に選択的なメカニズムが関与することを示している。

順応効果は、極性選択的なものも非選択的なものも、刺激の方位に対してほとんど選択性を示さなかった(実験 5)。この方位に対する非選択性は、空間的なコントラスト対比についても得られており(実験 3)、閾上のコントラスト知覚のかなりの部分が方位に非選択的な、たとえば同心円状の受容野を持つメカニズムの出力に由来することを示している。この考えは、輝度極性の違いに基づくテクスチャ分離や知覚が方位に対して全く選択性を示さないことを示す知見とも合致する(Motoyoshi & Kingdom, 2007; Sharan et al., 2007)。

順応・テスト刺激を異なる眼に提示すると、極性の組み合わせによらず、順応効果は低減したが消失はしなかった(実験 6)。閾付近・閾上のコントラスト順応が部分的な眼間転移をすることは多くの先行研究でも示されている(Baker & Meese, 2012; Bjørklund & Magnussen, 1981; Blake et al., 1981; Maffei et al., 1973)。本研究の刺激では、順応効果の眼間転移が約 40%であり、これはコントラスト順応における眼間転移を測定した先行研究の結果の範囲内にある。極性選択的な成分

が部分的な眼間転移を示した今回の結果は、閾上のコントラスト知覚に関与するオン・オフ選択的なメカニズムにもエネルギーベースのメカニズムにも、ともに単眼性のものと両眼性のものがある(それぞれのレベルでゲイン・コントロールが起こる)という仮説を支持している。

見かけのコントラスト残効は順応刺激の極性がオフの場合の方がオンの場合よりも明らかに大きかった(実験 4)。だが、この極性に対する非対称性は両眼分離提示では低減した(実験 6)、これらの結果は、コントラスト知覚に関わる(少なくとも単眼性の)メカニズムがオンよりもオフ・コントラストに対して大きなゲインを持つと考えたと説明がつく。人間や哺乳類の視覚系がオフ・コントラストに対して高い感度を持つことは多くの研究で示されている。人間はオンよりもオフの刺激に対する検出感度が高く (Bowen, Pokorny, & Smith, 1989; Kelly, 1979; Komban, Alonso, & Zaidi, 2011; Short, 1966)、反応時間も短く (Komban et al., 2011)、潜伏時間が短い (Komban et al., 2014) ことが知られている。網膜や LGN においては、オフ・センサの方が数が多く (Ahmad, Klug, Herr, Sterling, & Schein, 2003; Dacey & Petersen, 1992; Jiang, Purushothaman, & Casagrande, 2015)、V1 においてポピュレーション応答や視覚誘発電位の振幅も大きい (Olman, Boyaci, & Doerschner, 2008; Xing, Yeh, & Shapley, 2010; Yeh, Xing, & Shapley, 2009; Zemon, Gordon, & Welch, 1987; Zemon, Eisner, Gordon, Grose-Fifer, Tenedios, & Shoup, 1995)。より重要なことは、空間的なテクスチャ・パタンの弁別や見か

けのコントラストの判断は、オンよりもオフの信号によってより優位に決定されていることである(Chubb, Econopouly, & Landy, 1994; Chubb & Nam, 2000; Chubb, Landy, & Econopouly, 2004). 最近の研究は、こうしたオフ優位は自然画像の情報量を最大化するために有益であることを指摘している(Ratliff, Borghuis, Kao, Sterling, & Balasubramanian, 2010).

第 4 章：自然画像のぼけの知覚におけるオフ信号の優位

第 3 章では、コントラスト順応において、同極性・逆極性にかかわらず順応刺激の極性がオフの場合の方がオンの場合よりも残効が大きいという極性非対称性が見られた。第 3 章の考察でも論じたように、このようなオンに対するオフの優位性は、検出感度や速度(Bowen et al., 1989; Kelly, 1979, Komban et al., 2011), 見かけのコントラスト(Chubb & Nam, 2000), 図地分離(Chubb et al., 1994, 2004; Komban et al., 2014)など、いくつかの心理物理学的研究においても報告されている。これらの研究では、いずれもオン成分とオフ成分を独立に操作した人工的なテクスチャが刺激として用いられている。また、自然風景自体、オン成分よりもオフ成分の方が要素が細かく範囲が広いという統計的に非対称な性質を持っているという報告もある(Ratliff et al., 2010)。だが、自然画像を用いて人間の知覚のオン・オフ非対称性を直接的に検討した研究はこれまで行われていない。そこで第 4 章では、自然画像中に含まれるオン成分とオフ成分の振幅をそれぞれ独立に操作することで、第 3 章で見られたようなオフ信号の優位性が、自然画像においても見られるかを検討した。

人間の自然画像の知覚について、これまで絶対的なコントラスト、すなわちエネルギーによって決定されると考えられてきたものの一つに、画像ぼけの知覚がある。不適切な調節などのために光が網膜上で焦点を結ばないとき、我々はぼけた

像を知覚する。このような調節の誤差は典型的には高空間周波数帯域の振幅が低下した画像を形成する。また、焦点の合ったシャープな画像の高空間周波数帯域の振幅を人工的に低下させると、その画像はぼけているように知覚される。それゆえ従来の心理物理学的研究では、ぼけ知覚はおしなべて画像の空間周波数特性(サブバンドのエネルギー)により本質的に決定づけられると定義され、その計算メカニズムが分析されてきた(Field & Brady, 1997; Watson & Ahumada, 2011; Watt & Morgan, 1983)。

しかし、現実世界においては、ぼけ知覚は単純な非焦点以外の様々な原因によってももたらされる。たとえば、物体表面から反射した光線は、霧や蒸気に代表される大気中の粒子、あるいはレンズの曇りや眼球内の濁りなどにより散乱することがある(He, Sun, & Tang, 2011; van de Hulst, 2012)。図 24d に示すように、こうした散乱の影響を受けた自然画像にも我々は強いぼけを知覚する。また、図 24c に示すように、球面収差の強いレンズを通した画像も、独特のぼけ印象を観察者に与える。二つの画像をよく見ると、我々は物体の明るい領域が少し拡散していることに気づく。つまり、散乱や収差は画像の明るい・暗い部分に異なる影響を与えることがあるように思われる。ここから、様々な自然画像に知覚されるぼけは、常にサブバンドの絶対的なエネルギーのみにより決定されるのではなく、オン・オフの明暗極性にも依存するという可能性が見えてくる。

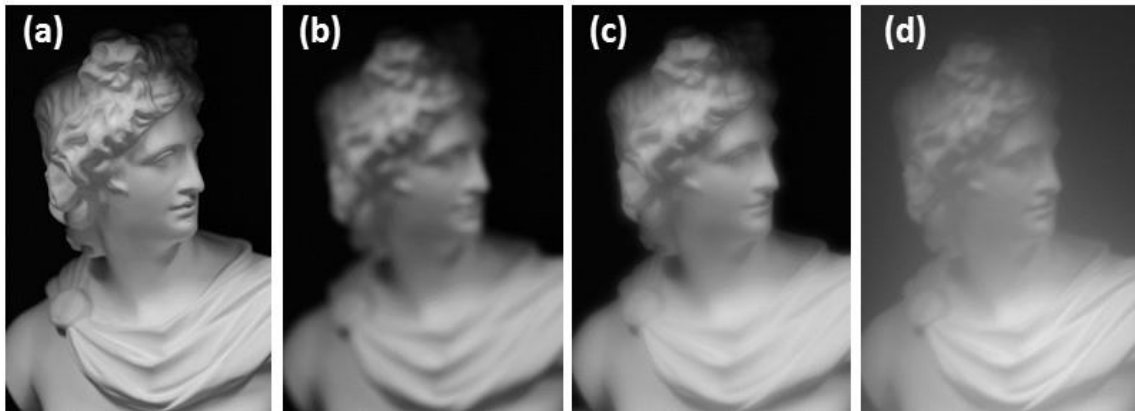


図 24. 写真における様々な視覚的ぼけ. (a)ハード・フォーカス画像, (b)デフォーカス画像, (c)ソフトフォーカスレンズを通して撮影した画像, (d)半透明の版を通して撮影した画像.

このアイデアは画像のオン・オフ信号を実際に操作することにより簡単に検証できる. 図 25 は自然画像の高空間周波数バンドの振幅の正值(a)あるいは負値(b)のみをそれぞれ低減させた画像である(作成方法の詳細は方法の項参照). 二つの画像の絶対的な空間周波数スペクトルはほとんど同じであるにもかかわらず, 高周波数帯域の負値を低減させた画像の方がよりぼけて見える. 二つの画像の対比は, 高空間周波数バンドにおけるオフ信号がぼけの知覚にとって格別に重要な役割を持つことを例証している. この点をより定量的に検討するため, 高空間周波数帯の振幅の正值(オン成分), あるいは負値(オフ成分)のみを独立に変調した自然画像の見かけのぼけを, 高周波数帯のオン・オフ成分の両者を等しく様々な度合いで変調した(一般的なぼけを生じさせた)画像と比較する実験を行った.



図 25. 高空間周波数帯域の振幅の正值(a)あるいは負値(b)のみをそれぞれ低減させた画像の例.

実験 7 : ぼけ知覚におけるオン・オフ信号の非対称性

方法

観察者

著者(HS)と 4 名の大学生・大学院生(AH, DH, HS, SK, YM)が実験に参加した.

著者以外は実験の目的について知らされておらず, すべての観察者は正常な矯正視力を持っていた.

装置

刺激はパーソナル・コンピュータ(DELL Precision T1600)で制御したグラフィックス・カード(NVIDIA Quadro 600)により生成され CRT (SONY GDM-F500)

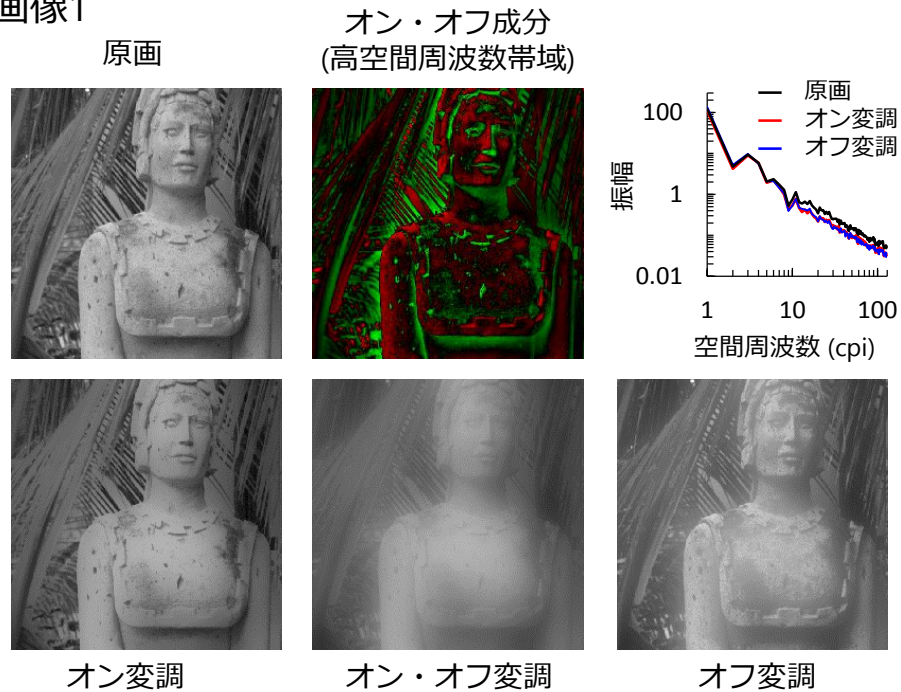
に提示された。CRT のフレーム・レートは 75Hz, ピクセル解像度は本研究で用いた 1m の観察距離で 1.09 min/pixel だった。背景の平均輝度 53 cd/m² だった。

刺激

視覚刺激は図 26 に示すような 4.6 × 4.6 deg(256 × 256 pixels)の 2 枚の階調のある白黒画像であった。2 枚の画像は McGill calibrated natural image database より抜粋した(Olmos & Kingdom, 2004: merry_mexico0080, merry_mexico0125)。刺激は以下のようにして作られた。まず、それぞれの原画から、カットオフ周波数 16 c/image の等方性のハイパスフィルタ(スロープは 1.0)により高空間周波数成分を切り出した。原画からその高空間周波数成分を取り除いたものを、低空間周波数成分とした。フィルタのインパルス応答関数はメキシカン・ハット型と呼ばれるプロフィールを持っていた。これは、一般的にオン中心型の神経細胞の受容野を模したものとして用いられ、このフィルタの極性を反転させたものはオフ中心型の神経細胞の受容野を模したものとして用いられる(Rodieck, 1965)。フィルタリング後に得られた高空間周波数画像は、図 26a 上段中央の赤い部分のような正のコントラストを持つ部分(オン成分)と、緑の部分のような負のコントラストを持つ部分(オフ成分)に分けられる。オン変調画像は、この高空間周波数成分中のオン成分のみの振幅を 0, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8 倍に変調したものの(オフ成分はそのまま)に、原画の低空間周波数成分を線形合成することによって

作成された．一方オフ変調画像は，高空間周波数成分中のオフ成分のみの振幅を 0, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8 倍に変調したもの(オン成分はそのまま)に，原画の低空間周波数成分を線形合成することによって作成された．それぞれの画像について，変調画像の RMS コントラストは原画のそれと等しくし，また平均輝度は乗数法によって原画のそれに正規化された．

(a) 画像1



(b) 画像2



図 26. 実験 7 で用いた刺激. (a)画像 1. 上段左: 画像 1 の原画. 上段中: 画像 1 にハイパスフィルタをかけることで得られた高空間周波数成分. 赤は振幅の正值(オン成分)を, 緑は負値(オフ成分)を表す. 上段右: 画像 1 の原画, オン変調画像, オフ変調画像の振幅スペクトル. 変調画像の高空間周波数帯の振幅は原画の 0.2 倍. 下段左: 原画の高空間周波数帯の振幅の正值(オン成分)を 0.2 倍に変調したオン変調画像. 下段中: オン・オフ成分ともに原画の 0.2 倍に変調した画像. 下段右: 原画の高空間周波数帯の振幅の負値(オフ成分)を 0.2 倍に変調したオフ変調画像. (b)画像 2. 左から, オン変調画像, 原画, オフ変調画像, それぞれの画像についての振幅スペクトルを表す. 変調画像の高空間周波数帯の振幅は, 原画の 0.2 倍.

オン・オフ変調画像の空間周波数スペクトルに違いがあるかを確認するため、それぞれの画像について二次元高速フーリエ変換(Fast Fourier transform; FFT)を行うことによって振幅スペクトルを求めた。得られた結果を、図 26a の上段右、図 26b の右のパネルに示す。どちらの画像も、振幅スペクトルはオン変調画像(赤線)とオフ変調画像(青線)でほとんど変わらなかった。そのため、後述するオン・オフ変調画像間における知覚的な違いはそれらの間の空間周波数スペクトルの違いによるものとは考えにくい。

オン成分、あるいはオフ成分を変調したテスト刺激と同時に、比較のための 8 枚の参照刺激が提示された(図 27)。参照刺激は、上記のフィルタを用いて高空間周波数成分の振幅をオン・オフ成分ともに log スケールで 0.2-1.0 倍に変調した(一般的なぼけを生じさせた)画像だった。



図 27. 画像 1 の参照刺激. 高空間周波数帯の振幅は, オン・オフ成分ともに原画のそれに対して左上からそれぞれ 0.20, 0.25, 0.32, 0.40, 0.50, 0.63, 0.80, 1.00 倍に変調されていた.

手続き

様々な変調度の画像について知覚されるぼけの度合いをマッチング法によって評価した. 各試行では, 画面の上部にテスト刺激が提示され, 画面の下部には様々な度合いのぼけを与えた 8 枚の参照刺激が提示された. 観察者は刺激を両眼で自由に観察し, テスト刺激と同程度にぼけて見える参照刺激を選びボタン押し (1-8) で回答した. 回答までの制限時間はなかった. テスト刺激がどの参照刺激よりもぼけて見える場合は 0 を, またははっきりして見える場合は 9 を, それぞれ選択した. 観察者は, 見かけのコントラストを無視してぼけのみを選択の基準とするよう強く教示された. 各テスト刺激はランダムな順序で提示され, それぞれ 6 試行を実施した. 各試行で選択された参照刺激の高空間周波数成分の振幅の幾何

平均を算出し，テスト刺激の見かけの明瞭さとした．

結果

図 28 は，テスト刺激とぼけ強度が等しく見えた参照刺激の高空間周波数成分の変調度(テスト刺激の知覚的な明瞭度)を，高周波数成分のオン成分およびオフ成分の変調度の関数として示したものである．明瞭度 1 は，変調画像が原画と同程度にはっきり見えたことを表し，値が小さいほど画像がぼけて見えたことを示している．左のパネルは画像 1 についての観察者の平均を，右のパネルは画像 2 についての平均を表す．赤いシンボルは高空間周波数帯域のオン成分を変調した刺激についての結果，青いシンボルはオフ成分を変調した刺激についての結果である．すべての条件で，オフ成分のみの振幅を小さくした場合の方がオン成分のみを小さくした場合よりも強いぼけが知覚されることがわかる．

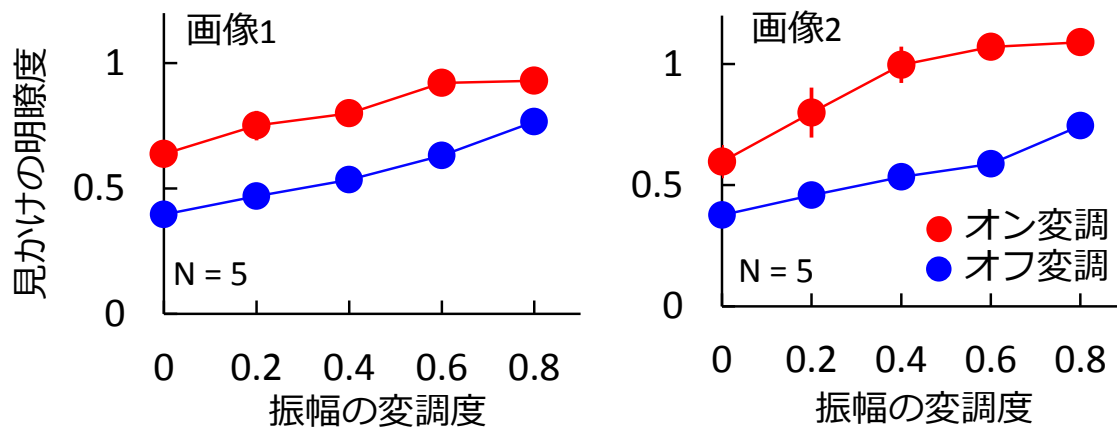


図 28. 高空間周波数のオン・オフ成分の変調度合いの関数としての自然画像の知覚される明瞭さ。横軸はテスト刺激の高空間周波数帯域のオン成分およびオフ成分の変調度、縦軸はテスト刺激とぼけ強度が等しく見えた参照刺激の高空間周波数帯域の変調度(テスト刺激の知覚的な明瞭度)である。左のパネルは画像 1 についての観察者の平均を、右のパネルは画像 2 についての平均を表す。赤いシンボルは高空間周波数帯域のオン成分を変調した刺激についての結果、青いシンボルはオフ成分を変調した刺激についての結果である。エラーバーは ± 1 S.E.

このことを確かめるために、変調極性と変調度合いを要因とする、二要因分散分析(参加者内)を行った。その結果、画像 1、画像 2 ともに変調極性(画像 1: $F(1,4) = 56.90, p < .005$; 画像 2: $F(1,4) = 30.32, p < .01$)と変調度合い(画像 1: $F(4,16) = 49.81, p < .001$; 画像 2: $F(4,16) = 38.33, p < .001$)の主効果が有意であった。画像 1 については有意な交互作用が認められなかったが($F(4,16) = 2.81, p = .06$)、画像 2 については認められた($F(4,16) = 10.19, p < .001$)。画像 2 について下位検定を行うと、すべての変調度合いについて変調極性の単純主効果が有意であった($p < .01$)。これらの結果は、画像の高空間周波数帯域のオン成分が低減した

場合よりも、オフ成分が低減した場合の方がよりぼけて見えることを示している。

実験 8 : 陰影による形状情報の効果

自然画像においては高空間周波数のオフ成分はしばしば物体の凹部分など陰になる部分に由来する。そのため、オフ変調画像がよりぼけて見えたのは陰影に由来する重要な形状情報が曖昧になったせいである可能性もある。この可能性を検証するため、実験 8 では、より多くの自然画像やその自然画像の位相スクランブル画像(Thomson, 1999)、文字やモンドリアン図形、矩形波縞パターンなどの人工的な図形(陰影による形状情報を含まない図形)を用いて、実験 7 同様に見かけのぼけを測定した。

方法

刺激は、11 枚の階調のある白黒の自然画像、その自然画像を位相スクランブルした画像(11 枚)、白文字(1 枚)、黒文字(1 枚)、モンドリアン図形(1 枚)、ランダムドット・パターン(2 枚)の計 27 枚の画像であった(図 29)。自然画像は、実験 7 と同様に McGill calibrated natural image database より抜粋したものであった(Olmos & Kingdom, 2004)。位相スクランブル画像は、以下の要領で作成された。まず、11 枚の自然画像について二次元高速フーリエ変換を行うことで周波数

ごとの振幅と位相を取り出した。次に、振幅はそのままに、得られた位相に対して $-\pi$ から π の範囲でランダムな値を割り当てた。これに逆フーリエ変換を行うことで位相スクランブル画像が得られた。得られた位相スクランブル画像は、位相情報のみがランダム化され、振幅スペクトルは原画のまま保存されていた。白文字・黒文字はそれぞれグレイの背景に白または黒の文字が描かれた画像であった。ランダムドット・パターンには、白と黒のドットのみで構成されたものと、白から黒まで階調のあるドットで構成されたものの 2 枚があった。これらの 27 枚の画像のオン成分、あるいはオフ成分の振幅を原画のそれに対して 0.4 倍に変調したものを、テスト刺激として用いた。実験 7 同様、テスト刺激と同時に、比較のための 8 枚の参照刺激を提示した。参照刺激は、高空間周波数成分の振幅をオン・オフ成分ともに log スケールで 0.2-1.0 倍に変調した(一般的なぼけを生じさせた)画像だった。

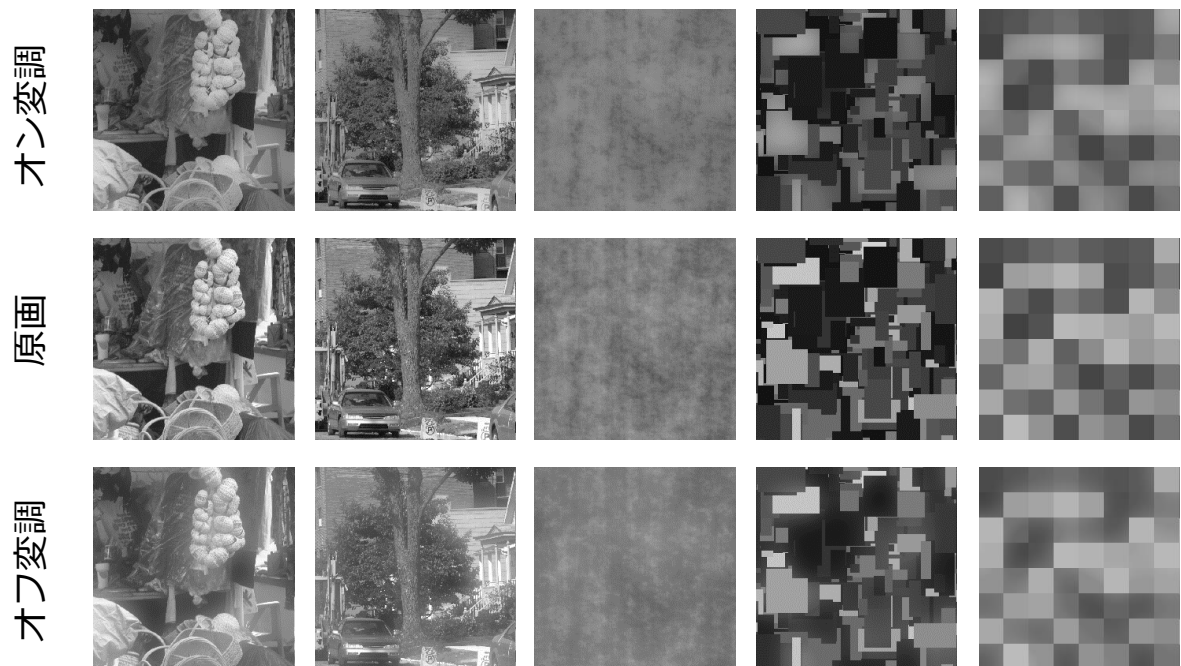


図 29. 実験 8 で用いた刺激の例. 左から自然画像 2 枚, 一番左の自然画像を位相スクランブルした画像, モンドリアン図形, 階調のある白黒ランダムドット・パターン. 位相スクランブル画像のオン・オフ変調画像は, 原画のオン・オフ変調画像を位相スクランブルしたものではなく, 原画を位相スクランブルしたものに対してオン・オフ変調を行うことで作成した.

観察者は刺激を両眼で自由に観察し, テスト刺激と同程度にぼけて見える参照刺激を選びボタン押し(1-8)で回答した. 回答までの制限時間はなかった. その他の条件は実験 7 と同じであった. 自然画像, 白文字, 黒文字, モンドリアン図形を刺激とした実験には著者(HS)と 6 名の学生(AH, DH, HK, MM, RN, SK)が, 位相スクランブル画像とランダムドット・パターンを刺激とした実験には著者(HS)と 4 名の学生(MM, RN, SK)が参加した. 著者以外は実験の目的について知らされておらず, 観察者は全員, 正常な矯正視力を持っていた.

結果

図 30 は様々な画像をオン・オフ成分変調した場合の知覚される明瞭さを示している。横軸はテスト刺激の種類、縦軸はテスト刺激とぼけ強度が等しく見えた参照刺激の高空間周波数帯域の変調度(テスト刺激の知覚的な明瞭度)であり、参加者の平均値を示している。上段は自然画像、文字、モンドリアン図形についての結果を、下段は自然画像の位相スクランブル画像、ランダムドット・パターンについての結果を表す。

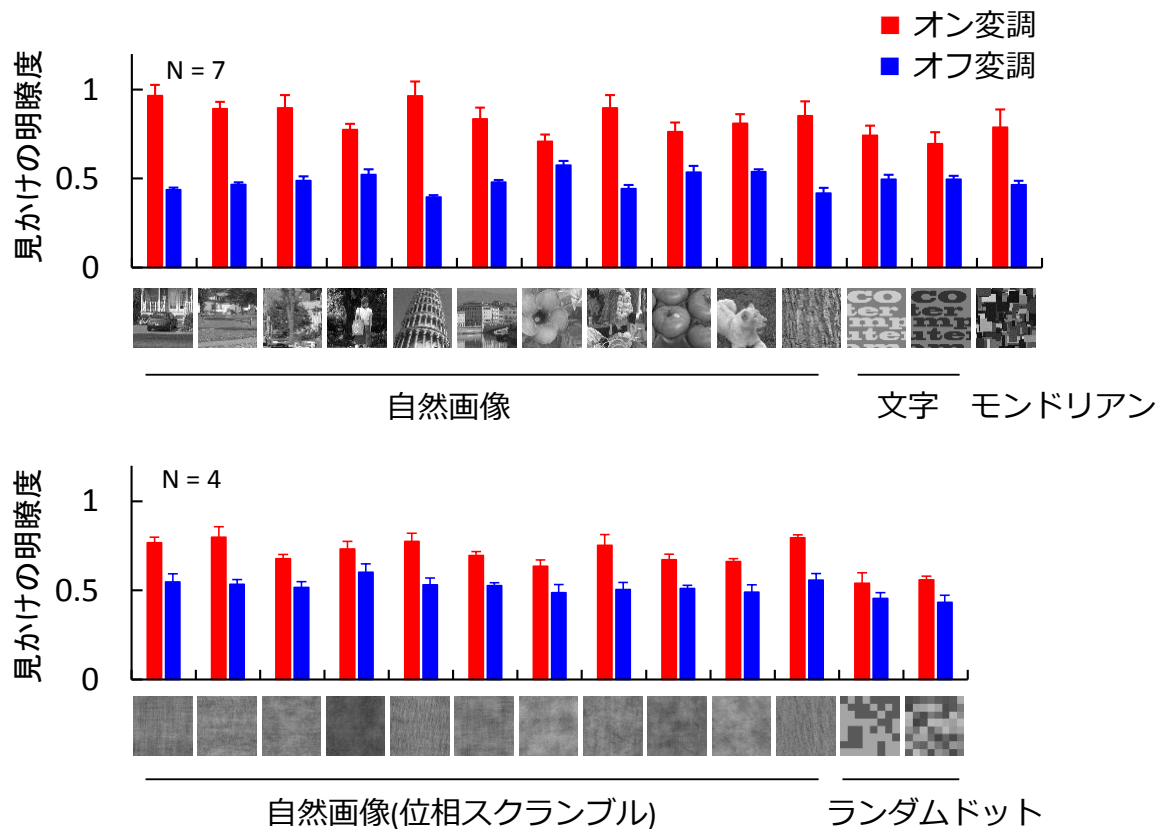


図 30. 様々な画像をオン・オフ成分変調した場合の知覚される明瞭さ。横軸はテスト画像の種類、縦軸はテスト刺激とぼけ強度が等しく見えた参照刺激の高空間周波数帯域の変調度(テスト刺激の見かけの明瞭度)であり、全参加者の平均値を示している。赤いシンボルは高空間周波数帯域のオン成分を、青いシンボルはオフ成分を変調した刺激である。エラーバーは ± 1 S.E.

自然画像 11 枚のみならず、位相スクランブル画像、文字、モンドリアン図形などの人工画像を含めた計 27 枚すべてに関して、オン成分を変調した画像よりオフ成分を変調した画像の方がぼけて知覚されていることがわかる。ただし、その効果の強さは画像によって大きく異なっている。

上段と下段の結果について、それぞれ画像の変調極性と画像の種類を要因とす

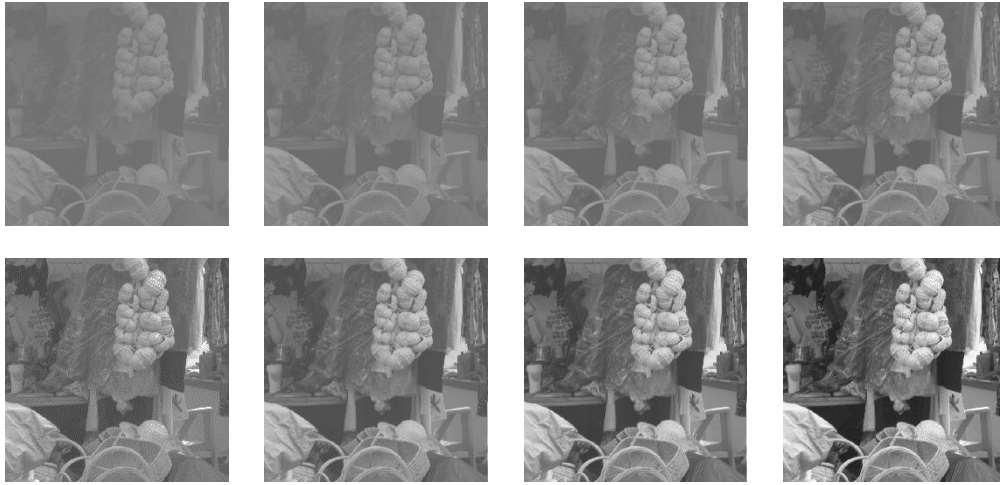
る二要因分散分析(参加者内)を行った。まず、上段については、変調極性($F(1,6) = 45.64, p < .001$)と画像の種類($F(12,72) = 6.93, p < .001$)の主効果がともに有意であり、交互作用も有意であった($F(12,72) = 3.36, p < .001$)。下位検定の結果では、白文字のみ、変調極性の主効果が有意ではなかったが($p = .055$)、その他の画像についてはすべて変調極性の主効果が有意であった($p < .017$)。下段については、変調極性($F(1,3) = 45.72, p < .01$)、画像の種類($F(12,36) = 10.74, p < .001$)の主効果がともに有意であり、交互作用は有意ではなかった($F(12,36) = 1.52, p = 0.16$)。これらの結果は、白文字の画像を除いては、自然画像だけでなく陰影を持たない人工画像を含むすべて種類の画像について、オン変調画像の方がオフ変調画像よりもぼけて見えることを示している。このことから、ぼけ知覚におけるオフ信号の優位性は、陰影に由来する形状情報などの高次の情報と関連するものではなく、低次の画像特徴検出段階に由来するものであると考えられる。

追加実験: 見かけのコントラストの効果

Chubb & Nam (2000)は見かけのコントラストの判断において負のコントラストが正のコントラストより大きなインパクトを持つことを報告している。これは、本研究において、オフ変調画像がオン変調画像よりぼけて見えたのは、単にオフ変調画像の方が見かけのコントラストが低下していたためである可能性を暗

示している。本研究の観察者は見かけのコントラストを無視するように強く教示されていたが、やはり見かけのコントラストがぼけの知覚に影響を与えていた可能性は拭えない。そこで、実験 8 で用いた 11 枚の自然画像と 3 枚の人工画像(白文字, 黒文字, 矩形波)の合計 14 枚について、オン変調画像とオフ変調画像の見かけのコントラストを測定する追加実験を行った。各試行では、14 枚の画像のオン・オフ変調画像のいずれか 1 枚がテスト刺激として提示され、テスト刺激と同時に比較のための 8 枚の参照刺激が提示された。参照刺激は、テスト刺激の原画の RMS コントラストを 0.2-1.0 倍に変化させたものであった(図 31a)。観察者の課題は、刺激を両眼で自由に観察し、テスト刺激とコントラストが同じに見える参照刺激を選びボタン押しで回答することだった。実験後、各試行で選択された参照刺激のコントラストの幾何平均を算出することで、テスト刺激の見かけのコントラストとした。結果は、図 31b に示すように、オン変調画像の見かけのコントラスト(平均値=1.01, ± 0.02 SEM; 観察者 3 名)とオフ変調画像の見かけのコントラスト(平均値=1.00, ± 0.02 SEM)の間に有意な差はなく(一標本の両側 t 検定; $p < .55$)、どちらも見かけのコントラストは原画と同程度だった。それゆえ、本研究においてオフ変調画像がよりぼけて知覚された原因を、見かけのコントラストの低下やオン変調画像との見かけのコントラストの違いに帰着させるのは難しいだろう。

a



b

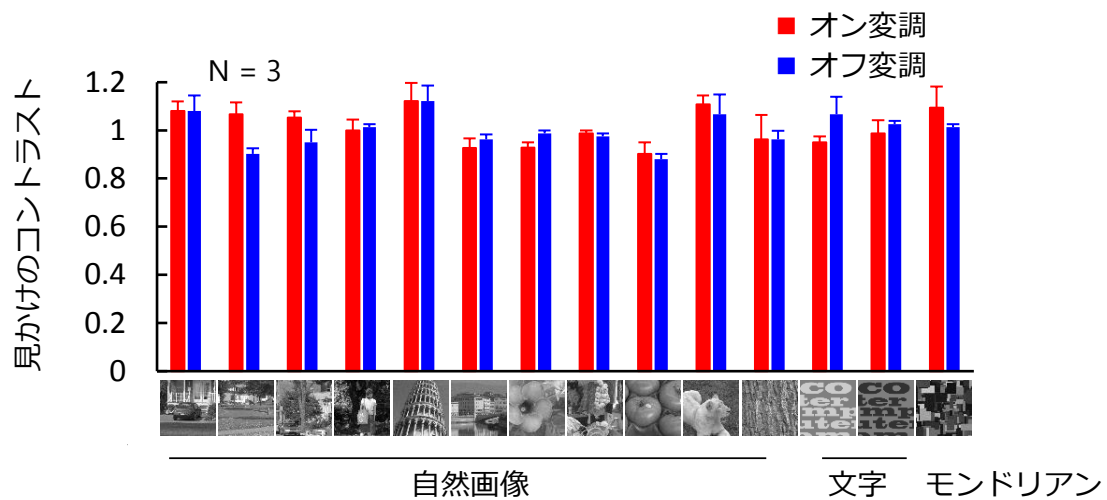


図 31. (a) 追加実験の参照刺激の例. テスト刺激の原画の全空間周波数帯の RMS コントラストを, 原画に対して左上からそれぞれ 0.20, 0.25, 0.32, 0.40, 0.50, 0.63, 0.80, 1.00 倍に変調した. (b) 追加実験の結果. オン・オフ変調画像の見かけのコントラスト. 横軸はテスト画像の種類, 縦軸はテスト刺激とコントラストが等しく見えた参照刺激の高空間周波数帯域の変調度(オン・オフ変調画像の見かけのコントラスト)であり, 観察者 3 名の平均値を示している. 赤いシンボルは高空間周波数帯域のオン成分を, 青いシンボルはオフ成分を変調した刺激についての結果である. エラーバーは ± 1 S.E.

第4章の考察

従来の研究では、画像ぼけの知覚は一義的に画像の空間周波数スペクトルのみにより決定づけられると想定されてきた。しかし本研究は、高空間周波数帯域のコントラストのオンもしくはオフ成分のみを弱めた画像を用いて、ぼけの知覚がコントラスト極性に大きく依存することを明らかにした。この結果は、オフ信号は画像のぼけ知覚にとってオン信号よりも重要な役割を持つことを示している。この結果は、第3章で見出されたコントラスト知覚におけるオフの優位性が、より現実世界に近い自然画像を用いた画像のぼけの判断においても表出したと捉えることができる。

第3章の考察でも述べたように、このような視知覚におけるオフの優位性は、コントラスト検出(Bowen et al., 1989; Kelly, 1979), 見かけのコントラスト(Chubb & Nam, 2000), 応答速度(Komban et al., 2011), 図地分離(Chubb et al., 1994, 2004; Komban et al., 2014)など、いくつかの心理物理学的研究の中でも見られている。これらは部分的には網膜においてオフ型の神経節細胞の分布密度がオン型よりも高いこと(Ahmad et al., 2003; Dacey & Petersen, 1992), オフ型の網膜神経節細胞の方が感度が高いこと(Zaghloul, Boahen, & Demb, 2003), 視床や皮質においてオフ型の方が応答が大きいこと(Kremkow et al., 2014)に由来するかもしれない。最近の情報論的分析は、こうした非対称性が自然画像のヒストグ

ラムの非対称性に視覚系が適応した産物であるという考えを支持している(Ratliff et al., 2010). 本研究で得られたぼけ知覚におけるオフ信号の優位は、これらの知見と整合性があると考えてよいだろう.

実験 8 の自然画像の結果に着目すると、オン変調画像では高空間周波数帯の成分の一部(オン成分)の振幅を低減させているにもかかわらず、見かけの明瞭度が原画に対してほとんど低下していないことがわかる. 実験 8 では、自然画像でも人工画像でも、オン変調画像とオフ変調画像の間の見かけの明瞭度に有意な差が見られたことから、ぼけの知覚において画像中のオフ成分そのものが重要だと解釈した. だが、自然画像と、それに対応する位相スクランブル画像について比較してみると、オフ変調画像は見かけの明瞭度に有意な差がない(一標本の両側 t 検定: $p = .07$)のに対し、オン変調画像は位相スクランブル画像で見かけの明瞭度が有意に低下していた($p < .001$). この結果から、オン変調画像が原画に対してあまりぼけて知覚されないのは自然画像に特有の現象であり、自然画像に特有の高空間周波数帯のオン成分(たとえばハイライトなど)が、ぼけの知覚とあまり関係ないと捉えることもできる.

本研究では、高空間周波数成分の振幅を様々な度合いに低下させ、一般的なぼけを生じさせた参照刺激と、オン・オフ変調画像のぼけの度合いを比較することで見かけのぼけ、あるいは見かけの明瞭度を測定した. だが、位相スクランブル

画像などの人工画像においてはぼけの判断が難しいものもあった。特に、オフ変調画像の中には、ぼけの知覚とともに「ハロー効果(Halo effect)」として一般に知られているような、画像補正の際に暗い部分に隣接する明るい部分が過剰に強調され、物体周りが白く縁取られたように輝いて見える現象(Sato, Katagiri, Kamon, Yasuyuki, 2007)が生じているように見える画像もあった。画面全体が輝いているように知覚されることもあった。人によっては被写体の表面が柔らかく輝いている(glow)ように知覚されるものがあったかもしれない。今回の実験において、観察者は刺激の見かけのぼけを高空間周波数バンドのエネルギーの異なる参照刺激とマッチさせるよう教示されていたが、彼らがぼけを halo や glow や全体の輝きといった異なる印象とどのように分離していたかは不明である。高空間周波数バンドにおけるヒストグラムのオン・オフ非対称性は、表面の鏡面反射とも強い相関を持つことが知られている(Motoyoshi et al., 2007)ことから、halo や glow の知覚に関してもオン・オフ非対称性が観測される可能性もある。現時点では、halo や glow の知覚を量的に操作する一般的な方法が知られていないため、オン・オフ変調画像の見かけのぼけがどの程度 halo や glow に影響されていたかを測定することはできなかったが、これらの知覚属性が互いにどのような関係にあり、互いにどのように区別され、画像の中のどのような情報により特徴づけられるかを理解することは今後の研究課題として重要だと考えられる。

なお、第 2 章と第 3 章を通してコントラスト知覚における極性選択性について議論してきたのに対し、第 4 章ではぼけの知覚における極性非対称性について論じてきた。これは、第 3 章でコントラスト順応において観測されたオフの優位性が、ぼけという一種の自然画像の知覚にも拡張して見られたものとも言えるだろう。極性非対称性の原因は、極性に選択的なオン/オフ・メカニズムの入出力特性の非対称性、または極性非選択的なメカニズムにおける、オン入力・オフ入力に対する入出力特性の非対称性のいずれかが考えられる。いずれにせよ第 4 章の結果は、これまで高空間周波数成分の絶対的なコントラストのみによって決まると考えられてきたぼけの知覚が、明暗の輝度極性に影響されることを示すものであり、明暗極性の傍証だといえる。ただし、極性選択性は輝度極性に選択的なメカニズムの関与を直接的に示すものであるのに対し、極性非対称性は極性選択的なメカニズムの関与を直接的に示すものではないことに注意が必要である。

第 5 章: 総合考察

5.1 研究のまとめ

本研究の主要な目的は、これまで絶対的なコントラストを検出するメカニズムの単なる前処理にすぎないと考えられがちであったオン・オフの輝度極性に選択的なメカニズムが、視覚認知に直接的に関わっている可能性を検討することであった。

第 2 章では、コントラスト対比を用いて見かけのコントラストが中心領域と周辺領域のコントラストの極性の組み合わせに依存するか、すなわち極性に選択的なメカニズムが見かけのコントラスト知覚に貢献しているかを検討した。中心領域の見かけのコントラストを心理物理学的手法により測定した結果、同極性の場合には見かけのコントラストが著しく低下するのに対し、逆極性の場合には全く抑制が起こらない(輝度極性に選択的)ことがわかった。これは、コントラスト知覚において輝度極性に選択的なメカニズムの空間的相互作用が重要であることを示している。続く実験で、コントラスト対比の極性選択性は、要素の密度が高いテクスチャにおいては現れないことを確認した。これは、高密度のテクスチャを用いてコントラスト対比が極性に選択的でないと結論付けた過去の研究(Solomon et al., 1993)との矛盾を解消するものであった。さらに、中心領域と周辺領域でテク

スチャ要素の方位成分が異なる刺激を用いて、極性選択的な対比効果が強い方位選択性を持たないことを示した。

第3章では、コントラスト対比と同様の密度の低い刺激を用いて、コントラスト順応が順応刺激とテスト刺激のコントラストの極性の組み合わせに依存するかを検討した。コントラスト順応は、処理メカニズム内の時間的な相互作用によって見かけのコントラストが低減する現象であると考えられている。順応後のテスト刺激の見かけのコントラストを測定すると、順応刺激とテスト刺激の極性が同じ場合にコントラスト抑制効果が強いという極性選択性が見出された。また、順応刺激がオフの場合の方が抑制が強いという極性非対称性も観察された。これらの結果は、順応による見かけのコントラスト・シフトもまた主に極性に選択的なメカニズム間の時間的な相互作用によって担われていること、またコントラスト知覚に関わるメカニズムがオンよりもオフ・コントラストに対して大きなゲインを持つことを示している。また、極性選択的な順応効果が方位選択性をあまり持たないことも明らかとなった。

第4章では、自然画像の高空間周波数帯のコントラストの正值(オン)と負値(オフ)を独立に操作することで、ぼけの知覚が振幅スペクトルだけではなく、明暗の極性に影響されるかを検討した。現在の理論では、ぼけの知覚は画像中の高空間周波数成分のパワー、または振幅のみで決定されると想定されており、明暗の極

性はほとんど考慮されてこなかった。だが、画像の高空間周波数成分のうち、振幅の正值(オン成分)または負値(オフ成分)のみを低減させた画像を用いて、それぞれの画像の見かけのぼけを測定した結果、振幅スペクトルが同じ場合でもオフ成分を低減した画像の方がオン成分を低減した画像よりもぼけの印象が強くなることが明らかになった。自然画像だけでなく、陰影などの3次元形状情報を持たない人工画像を用いた場合でも、同様の結果が得られた。これは、ぼけの知覚において高空間周波数帯のオフ信号がオン信号よりも重要であることを示している。第3章で見出されたコントラスト知覚におけるオフの優位性は、自然画像を用いた画像のぼけの判断においても表出したと言える。

5.2 従来のモデルとその限界

初期視覚系には輝度の増分に応答するオン・メカニズムと、減分に応答するオフ・メカニズムが独立に存在することは古くからよく知られてきた(Hubel & Wiesel, 1962; Schiller, 1992; Schiller, et al., 1986)。その構造と機能は半世紀以上前より盛んに検討され、各メカニズムは視覚像の明るさや暗さの知覚を媒介すると考えられてきた(e.g. Jung, 1973)。従来の研究では、コントラスト知覚(Langley, Fleet, & Hibbard, 1996; Mareschal & Baker, 1998; Sutter, Sperling, & Chubb, 1995)をはじめ、運動(Adelson & Bergen, 1985; Wilson et al., 1992)や両眼視差

(Ohzawa et al., 1996, 1997), 空間周波数(Graham & Nachmias, 1971; Graham et al., 1978), 方位(Graham et al., 1992; Landy & Bergen, 1991), テクスチャ分離(Bergen & Adelson, 1988; Landy & Bergen, 1991), 輪郭分析(Morrone & Burr, 1988), 画像ぼけ(Hess et al., 1989; Watt & Morgan, 1983)など, 非常に多くの視覚属性の知覚が, 主に輝度の増分・減分の極性に関係なく絶対的な輝度差を符号化するメカニズム(極性に非選択的なメカニズム)に基づくと考えられてきた. そして, 一般的にはオン・オフの輝度極性選択的なメカニズムはその単なる前処理にすぎず, コントラストの内部表象には貢献していないと考えられることが多かった.

だが, 本研究によって, 極性に選択的なオン・オフ信号が様々な視知覚の単なる前処理ではなく, 少なくともコントラストやぼけの知覚において重要な役割を持つことがわかった.

5.3 オン・オフの独立性と二重経路仮説

本研究により, コントラスト対比現象(第2章)およびコントラスト順応(第3章)が輝度極性に選択的であることが確認された. これらの結果は, 極性に選択的なメカニズムがコントラスト知覚に深く関わっていることを示している.

これまでに, コントラスト知覚以外にも, いくつかの視知覚における輝度極性

選択性が直接的に検討されてきた(表 2). そのうちのいくつかは, 極性選択性の存在に対して否定的な結果を示した. たとえば, ランダムに運動するドット(ノイズ)の中で一部のドット(シグナル)が特定の方向に運動するグローバル・モーション(Williams & Sekuler, 1984)の知覚において, 明るい(暗い)ノイズ・ドットが暗い(明るい)シグナル・ドットの運動方向の知覚を妨げること(Edwards & Badcock, 1994), 明るい(暗い)バーを提示した後に暗い(明るい)バーを提示しても傾き残効が生じること(Magnussen & Kurtenbach, 1979), 線分要素を知覚的に滑らかになぎ合わせて大局的な輪郭を知覚する課題である path-paradiagn(Field, Hayes, & Hess, 1993)において線分要素の位相(極性)が異なっても輪郭統合が可能であること(Hansen & Hess, 2006)がわかっている. これらの知見はそれぞれ, 運動知覚における信号加算, 傾き残効, 輪郭形状認知が, 極性に選択的ではないことを示していると言える. 一方で, 本研究において確認されたコントラスト対比とコントラスト順応に加え, 空間周波数残効あるいはサイズ残効(De Valois, 1977), テクスチャ分離(Motoyoshi & Kingdom, 2007), 光沢感の知覚(Sharan et al., 2007)が極性に選択的であることがわかっている.

表 2. 極性選択性と方位選択性に関するこれまでの知見

知覚属性	極性選択性	検討手段	方位選択性
運動	非選択的	信号加算(Edwards & Badcock, 1994)	
方位	非選択的	残効(Magnussen & Kurtenbach, 1979)	
輪郭	非選択的	輪郭統合(Hansen & Hess, 2006)	
空間周波数	選択的	残効(De Valois, 1977)	不明
テクスチャ	選択的	領域分離(Motoyoshi & Kingdom, 2007)	非選択的
コントラスト	選択的	対比(第 2 章), 残効(第 3 章)	非選択的
光沢感	選択的	歪度残効(Sharan et al., 2007)	非選択的

極性に選択的な知覚のうち、コントラスト対比・コントラスト順応に関しては、方位にほぼ選択性を持たないことが、本研究により示されている(第 2, 3 章)。空間周波数順応の極性選択的な成分については、方位選択性は検討されていないが(De Valois, 1977)、テクスチャ分離と光沢感の知覚に関しては、極性選択的な成分の方位選択性が検討されており(Motoyoshi & Kingdom, 2007; Sharan et al., 2007)、両者とも方位に全く選択的ではないという結論が得られている。

これらの知見を単純に説明するモデルとして、視知覚における 2 つの独立な処理経路が存在するモデルを考えることができる。一つは、方位選択的かつ極性非選択的な経路であり、もう一方は極性選択的かつ方位非選択的な経路である。図

32 に示すように，方位選択的な経路は，第一次視覚野における複雑細胞(Hubel & Wiesel, 1962)のような，方位に選択性を持つガボール状のフィルタからの出力を全波整流した結果からの入力を受ける．この経路は方位に選択的かつ極性に非選択的となる．一方，極性選択的な経路は，網膜神経節細胞や LGN，V1 におけるオン中心型 / オフ中心型細胞のような(Schiller, 1992)，同心円状のフィルタからの出力を半波整流した入力を受ける．この経路は極性に選択的かつ方位に非選択的となる．上記の極性選択性と方位選択性について検討した知見から，方位選択的な経路は形状や運動などの，極性選択的な経路はコントラストや空間周波数，大きさの知覚を決定している可能性が考えられる．この二重経路モデルは，Motoyoshi & Kingdom (2007)によっても提案されている．

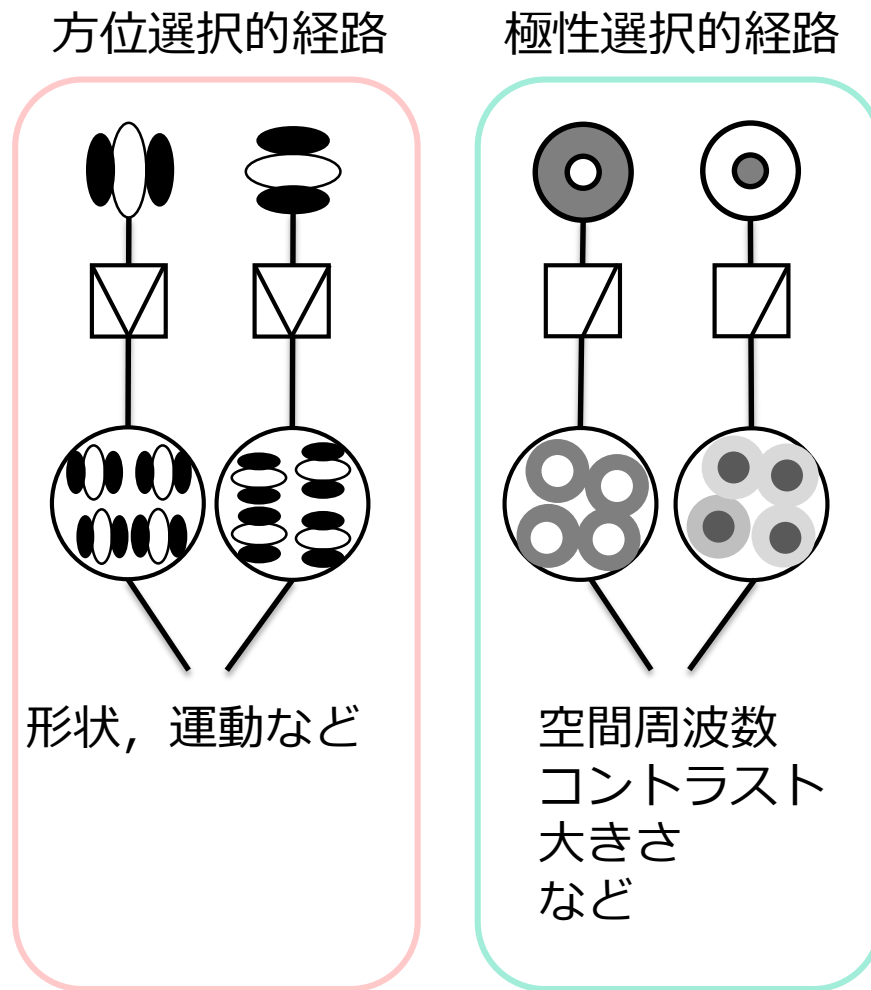


図 32. 二重経路モデル. 方位選択的経路は方位に選択性を持つガボール状のフィルタからの出力を全波整流した入力を受ける. この経路は方位に選択的かつ極性に非選択的となる. 一方, 極性選択的経路は同心円状のフィルタからの出力を半波整流した入力を受ける. この経路は極性に選択的かつ方位に非選択的となる.

5.4 視知覚におけるオン・オフの非対称性

第 3 章では, コントラスト順応における極性選択性を検討し, その結果極性選択性のみならず順応刺激がオフの場合の方がオンの場合よりも残効が大きいとい

う極性非対称性が見られた。また、第4章では、画像の高空間周波数帯域のうち、振幅の正值(オン成分)または負値(オフ成分)のみを低減させた画像を用いて、ぼけの知覚が明暗の極性に影響されるかを検討し、オフ成分のみを低減させた場合の方がオン成分のみを低減させた場合よりもぼけて見えることがわかった。

オン信号に対するオフ信号の処理の優位性は、これまで心理物理学的側面からも解剖・神経生理学的側面からも指摘されてきた。心理物理学的には、ノイズの中から標的のドットを検出する際に暗いドットの方が検出感度が高いこと(Kelly, 1979; Komban et al., 2011, 2014)、輝度の減分に対する順応の方が増分に対する順応よりも速いこと(Poot, Snippe & Van Hateren, 1997)、見かけのコントラストがオフ・コントラスト優位に決まっていること(Chubb & Nam, 2000)、明るい刺激よりも暗い刺激の検出の方が潜時が短く正確であり(Komban et al., 2011, Bauer & Cavonius, 1980)、図地分離にはオン信号よりもオフ信号がより重要だということ(Chubb et al., 1994, 2004; Komban et al., 2014)が知られている。解剖学的には、多くの哺乳類の網膜においてオフに応答する神経細胞の方が樹状突起が小さくかつ数が多い、すなわち密度が高いことが知られている(マカクザルの双極細胞: Ahmad et al., 2003, ラットとネコの神経節細胞: Morigiwa, Tauchi, & Fukuda, 1989; ウサギの神経節細胞: Devries & Baylor, 1997; マカクザルの神経節細胞: Chichilnisky & Kalmar, 2002; ヒトのミジェット細胞とパラソル細胞:

Dacey & Petersen, 1992). また神経生理学的側面からは、大脳皮質のより多くの細胞がオン・コントラストよりもオフ・コントラストに応答すること(Jin et al., 2008), オフ刺激を提示した場合の方がオン刺激を提示した場合に比べ視覚誘発電位の振幅が大きいことがわかっている(Zemon et al, 1988, 1995).

本研究で見出されたコントラスト順応による残効、あるいはぼけ知覚におけるオフの優位性が、前述の二重経路のうち極性選択的かつ方位非選択的な経路のオフ・メカニズムの相対的な感度の高さに起因するのか、極性非選択的かつ方位選択的な経路のオフ信号に対する感度の高さに起因するのかは不明である(図 33). ただし、オフ優位性は V1 の 4c 層までは見られず、方位選択的な神経細胞のあると考えられている 2/3 層から見られるという知見(マカクザルのインパルス応答: Yeh et al., 2009)に鑑みると、オフの優位性は主に極性非選択的・方位選択的な経路のオフ信号に対する感度の高さに由来している可能性がある。もしそうであるならば、形状・運動を処理する経路において極性非対称性が生じる可能性が考えられる。この形状・運動分析におけるオフ優位性は今後の検討課題である。

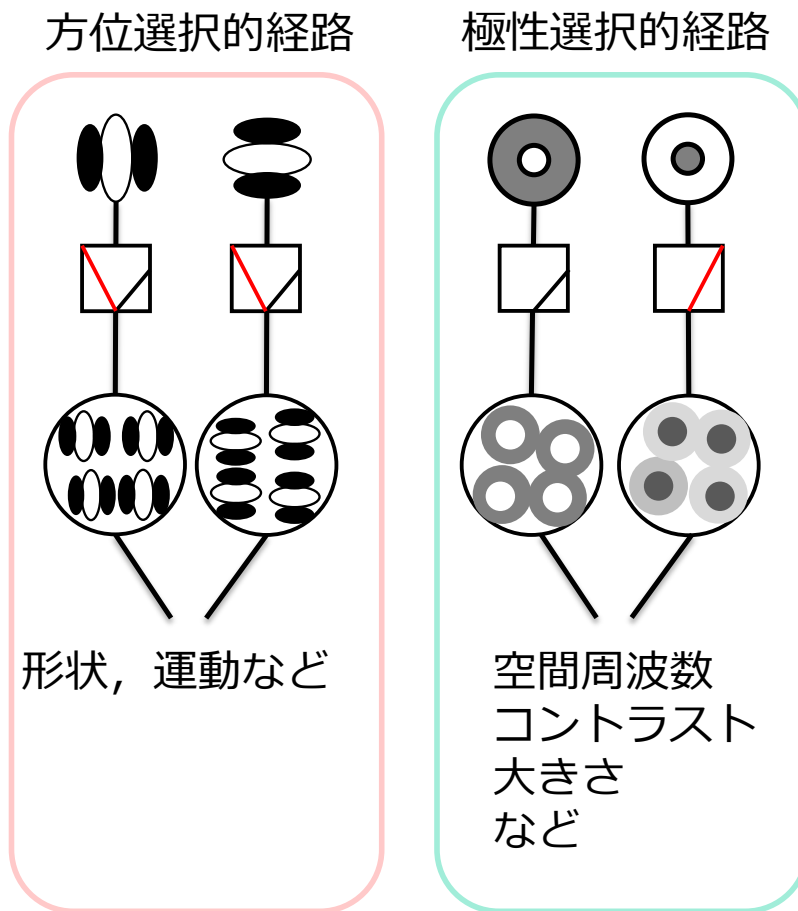


図 33. 本研究で観察されたオフ優位性の考えうる起源。方位選択的経路のオフ信号に対する感度の高さに起因するか、あるいは極性選択的経路のオフ・メカニズムの相対的な感度の高さに起因するという 2 つの可能性が考えられる。

コントラスト順応を扱った第 3 章では、オフの順応刺激が後続の刺激の見かけのコントラストに与える影響はオンの順応刺激よりも大きかった。この非対称性は、順応刺激の要素の切り替え速度によらず現れた(実験 4)。また、テスト刺激を順応刺激と反対の眼に提示した場合にも、多少弱まるものの、極性非対称性が見

られた(実験 6). だが, このような極性非対称性はコントラスト対比を扱った第 2 章では全く認められなかった. コントラスト順応にのみオフ信号の優位性が見られた原因は, 視覚系がオフの過渡的信号に対してオンの過渡的信号よりも感度が高いという知見から説明可能かもしれない(Bowen et al., 1989; Kelly, 1979; Short, 1966; Komban et al., 2011, 2014). コントラスト順応においては, 順応刺激の消失の直後に続いてテスト刺激が出現する. このような条件では, コントラスト対比においてテスト刺激が周辺領域と同時に提示される場合よりも, 過渡的成分がテスト刺激の見かけのコントラストに与える影響が大きくなると考えられる. この過渡的信号の影響の違いが, コントラスト順応では極性非対称性が見られた一方でコントラスト対比では見られなかった原因かもしれない. ただし, 現時点ではコントラスト対比とコントラスト順応の結果の不一致のはっきりとした原因は不明であり, 今後の検討が必要である.

5.5 計算論的考察

オン・オフ信号の独立性

視覚系が輝度の増加に感度を持つオン信号と輝度の減少に感度を持つオフ信号を独立に処理しているということは, 解剖学的・神経生理学的にも古くから報告されている. だが, なぜそもそもオン信号とオフ信号は独立に処理されているの

だろうか？この二つの独立する経路の存在意義に関しては、処理効率(Fiorentini, Baumgartner, Magnussen, Schiller, & Thomas, 1990 など)と、「明るさ」と「暗さ」の感覚の質的な違い(Jung, 1961 など)という観点から議論がなされている。

まず、処理効率の観点から考察する。我々の視覚系では、明るさはオン中心型細胞が受容野の中心部に明るい光を受けて興奮する(オン応答)ことによって処理され、一方で暗さはオフ中心型細胞が中心部に暗い光を受けて興奮する(オフ応答)ことによって処理される(Kuffler, 1953)。単に明るさ・暗さの時空間的な輝度変化を検出するのであれば、輝度情報を処理するチャンネルは単一のチャンネルで十分である。視覚系の神経細胞では、刺激が与えられていない状況でも自発放電と呼ばれる散発的なインパルスが生じている。この自発放電頻度の増加、あるいは減少によって、それぞれ明るさと暗さを処理することは、理論的には可能である(Hebb, 1966)。だが、このレベルでの神経細胞における自発放電は輝度の細かな増減を符号化するには不十分であり(Levick, 1973)、また輝度の減分を符号化するのに十分な自発放電頻度を保つのは非効率的だと指摘されている(Fiorentini et al., 1990)。したがって、オン・オフの二つの独立する経路が存在する理由として、輝度のより細かな増減を、効率的に符号化するためだということが考えられる。

また、明るさと暗さというのは一つの尺度上の反対に位置する感覚と捉えられ

がちであるが、オン経路とオフ経路が独立に存在するというのは、明るさと暗さが質的に異なる可能性を示唆しているとも考えられる(Jung et al., 1961 など).

「明るさ」と「暗さ」の感覚の質的な違いについては、古くは 19 世紀から議論されてきた(Bergson, 1889 服部訳, 1937; Izmailov & Sokolov, 1991; Jung, 1961; Ward, 1905). 彼らの多くは「暗さ」というのはある感覚の欠如ではなく、それ自体が実在的なクオリアを持った感覚だと主張している. 彼らの主張は哲学としても興味深く、またその主張を間接的に支持するような研究も存在するにもかかわらず(Heggelund, 1992; Logvinenko & Maloney; 2006), これまで明るさと暗さが知覚的に別の次元だということを示す直接的な証拠はなかった. また、オン経路とオフ経路はそれぞれ明るさの増分と減分を検出するため、直観的には明るさと暗さを媒介しているものだと捉えられるが、オン経路とオフ経路が実際にそれぞれ知覚的な明るさと暗さを媒介しているかということ自体、意見が分かれている(Magnussen, 1975; Rossi & Paradiso, 1999; Schiller, 1992). だが近年、明るさ対比において明るい誘導刺激と暗い誘導刺激による見かけの明るさの変化が同時に生じるなど(Vladusich, Lucassen, & Cornelissen, 2007), 明るさと暗さが知覚的に異なる次元だとする直接的な証拠と考えられる研究報告もあり、明るさと暗さの質的な違いについての議論が再燃しつつある(Vladusich, Lucassen, & Cornelissen, 2006, 2007).

オフ信号の優位性

第5章第4節で述べたように、オン経路とオフ経路には解剖・生理学的にも心理物理学的にも様々な差異が見られ、そのほとんどすべてにおいて、オフ経路の優位性が確認されている。Ratliff et al. (2010)は、情報処理の効率化の観点からオン・オフ非対称性について説明している。彼らは様々な空間的規模の自然風景について統計的な構造分析を行い、自然風景におけるオフの要素がより細かく、範囲も広いことを示した。網膜や LGN などにおけるオフ経路がオン経路よりも密度が高い(Ahmad et al., 2003; Dacey & Petersen, 1992 など)のは、このような構造を持つ自然風景をより効率的に素早く処理するためだと考えられる。検出感度や処理速度など、神経細胞の密度以外のオフの優位性も、このような自然風景の特徴という観点から説明できるかもしれない。

自然画像においては、オフ信号はしばしば物体の凹みによる陰に由来する。この凹みによる陰は、照明の位置や強さなどの照明環境によらず常に暗くなるため、オフ信号に対応する物体の陰は、立体形状判断の有効な手がかりとなりうる。したがって、物体の形状判断を効率的に行うために、オフ信号が優位に処理されているという可能性も考えられる。第4章の考察で述べたように、オフの優位性が、V1において方位選択的な細胞のあると考えられている2/3層から見られるという知見がある(Yeh et al., 2009; Zemon et al., 1988, 1995; Olman et al.,

2008). このことから、方位選択的な経路によって決定されていると考えられる物体形状や運動方向の知覚(第5章第4節項参照)の処理はオン・オフ非対称的である可能性が示唆される。物体形状判断におけるオフ信号の優位性についての検討は、今後の研究課題として重要であろう。

5.6 結論

人間の視覚系に、輝度の増分(オン)と減分(オフ)に選択的に応答するメカニズムと、増分・減分に関係なく、絶対的な輝度差に応答するメカニズムが存在することは古くから知られていた(Hubel & Wiesel, 1962 など)。この明暗の輝度極性に選択的・非選択的なメカニズムの機能と構造は半世紀以上前から盛んに検討され、様々な種類の細胞が存在する視覚系の中でも非常に理解が進んでいる。これまで、コントラストや運動、両眼視差など、多くの視知覚の属性について、絶対的な輝度差(エネルギー)に応答する複雑細胞型のメカニズムを前提としたエネルギー・モデルが理論的に提案され、また実際に複雑型細胞がこれらの属性の処理を行っていることを示す神経生理学的な証拠も示されてきた(Adelson & Bergen, 1985; DeAngelis et al., 1993a, 1993b; Ohzawa, DeAngelis, & Freeman, 1996, 1997)。そのため、コントラストなどの明暗以上の処理はこの輝度極性に非選択的なメカニズムが主要な役割を担っており、一般的には輝度極性に選択的なメカニズムは

その前処理に過ぎないという考え方が定着していた。

本研究では、コントラスト対比やコントラスト順応という、コントラスト知覚に関わる現象を用いて、これらの現象が輝度極性に選択的であること、またコントラスト順応においては、明暗のうち暗刺激の方が、明刺激よりも順応効果が高いという非対称性があることを示した。さらに、自然画像を用いて、ぼけの知覚において高空間周波数帯のオフ信号がオン信号よりも重要であることを示した。これらの研究は、これまで極性に非選択的なメカニズムの単なる前処理であり、視知覚に直接的には貢献していないと考えられることが多かった極性に選択的なメカニズムが、コントラストや画像ぼけの知覚など、いくつかの視知覚に直接的に影響していることを例証するものである。これら一連の研究によって、人間の初期視覚情報処理の古典的なモデルの一部に新たな側面を提案したことが、本研究の意義である。

引用文献

- Adelson, E. H., & Bergen, J. R. (1985). Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *Journal of the Optical Society of America A, Optics and Image Science*, 2(2), 284–299.
- Ahmad, K. M., Klug, K., Herr, S., Sterling, P., & Schein, S. (2003). Cell density ratios in a foveal patch in macaque retina. *Visual Neuroscience*, 20(2), 189–209.
- Anstis, S. M. (1967). Visual adaptation to gradual change of intensity. *Science*, 155(3763), 710–2.
- Baccus, S. A., & Meister, M. (2002). Fast and slow contrast adaptation in retinal circuitry. *Neuron*, 36(5), 909–19.
- Baccus, S. A., & Meister, M. (2004). Retina versus Cortex: Contrast Adaptation in Parallel Visual Pathways. *Neuron*, 42(1), 5–7.
- Baker, D. H., & Meese, T. S. (2012). Interocular transfer of spatial adaptation is weak at low spatial frequencies. *Vision Research*, 63, 81–7.
- Bergen, J. R., & Adelson, E. H. (1988). Early vision and texture perception. *Nature*, 333(6171), 363–364.
- Bergson, H. (1989). 時間と自由. 服部紀訳, 東京: 岩波文庫, 原書刊行年 1953.
- Björklund, R. A., & Magnussen, S. (1981). A study of interocular transfer of spatial adaptation. *Perception*, 10(5), 511–8.
- Blake, R., Overton, R., & Lema-Stern, S. (1981). Interocular transfer of visual aftereffects. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 7(2), 367–81.
- Blakemore, C., & Campbell, F. W. (1969). On the existence of neurons in the human visual system selectivity sensitive to the orientation and size of retinal images. *Journal of Physiology*, 203, 237–260.
- Blakemore, C., & Nachmias, J. (1971). The orientation specificity of two visual after-effects. *The Journal of Physiology*, 213, 157–174.

- Blakemore, C., & Tobin, E. A. (1972). Lateral inhibition between orientation detectors in the cat's visual cortex. *Experimental Brain Research*, 15, 439–440.
- Bowen, R. W., Pokorny, J., & Smith, V. C. (1989). Sawtooth contrast sensitivity: decrements have the edge. *Vision Research*, 29(11), 1501–9.
- Cannon, M. W., & Fullenkamp, S. C. (1993). Spatial interactions in apparent contrast: individual differences in enhancement and suppression effects. *Vision Research*, 33(12), 1685–95.
- Chichilnisky, E. J., & Kalmar, R. S. (2002). Functional asymmetries in ON and OFF ganglion cells of primate retina. *The Journal of Neuroscience*, 22(7), 2737–47.
- Chubb, C., Econopouly, J., & Landy, M. S. (1994). Histogram contrast analysis and the visual segregation of IID textures. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics and Image Science*, 11(9), 2350–74.
- Chubb, C., Landy, M. S., & Econopouly, J. (2004). A visual mechanism tuned to black. *Vision Research*, 44(27), 3223–32.
- Chubb, C., & Nam, J. H. (2000). Variance of high contrast textures is sensed using negative half-wave rectification. *Vision Research*, 40(13), 1677–94.
- Chubb, C., Sperling, G., & Solomon, J. A. (1989). Texture interactions determine perceived contrast. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 86, 9631–5.
- Dacey, D. M., & Petersen, M. R. (1992). Dendritic field size and morphology of midget and parasol ganglion cells of the human retina. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89(20), 9666–70.
- De Valois, K. K. (1977). Independence of black and white: phase-specific adaptation. *Vision Research*, 17, 209–15.
- DeAngelis, G. C., Ohzawa, I., & Freeman, R. D. (1993a). Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. I. General characteristics and postnatal development. *Journal of Neurophysiology*, 69(4), 1091–117.
- DeAngelis, G. C., Ohzawa, I., & Freeman, R. D. (1993b). Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. II. Linearity of temporal and spatial summation. *Journal of Neurophysiology*, 69(4), 1118–35.

- Derrington, A. M., Krauskopf, J., & Lennie, P. (1984). Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *The Journal of Physiology*, *357*, 241–65.
- Devries, S. H., & Baylor, D. A. (1997). Mosaic arrangement of ganglion cell receptive fields in rabbit retina. *Journal of Neurophysiology*, *78*(4), 2048–60.
- Edwards, M., & Badcock, D. R. (1994). Global motion perception: Interaction of the ON and OFF pathways. *Vision Research*, *34*(21), 2849–58.
- Ejima, Y., & Takahashi, S. (1985). Apparent contrast of a sinusoidal grating in the simultaneous presence of peripheral gratings. *Vision Research*, *25*(9), 1223–32.
- Field, D. J., & Brady, N. (1997). Visual sensitivity, blur and the sources of variability in the amplitude spectra of natural scenes. *Vision Research*, *37*(23), 3367–83.
- Field, D. J., Hayes, A., & Hess, R. F. (1993). Contour integration by the human visual system: Evidence for a local “association field.” *Vision Research*, *33*(2), 173–93.
- Fiorentini, A., Baumgartner, G., Magnussen, S., Schiller, P. H., & Thomas, J. P. (1990). The perception of brightness and darkness. In Spillmann, L., & Werner, J., S. (Ed.), *Visual Perception: The neurophysiological foundations* (p.159). San Diego: Academic Press, Inc.
- Geisler, W. S., & Albrecht, D. G. (1992). Cortical neurons: Isolation of contrast gain control. *Vision Research*, *32*(8), 1409–10.
- Gheorghiu, E., & Kingdom, F. A. A. (2006). Luminance-contrast properties of contour-shape processing revealed through the shape-frequency after-effect. *Vision Research*, *46*(21), 3603–15.
- Graham, N. (1989). Low-level visual processes and texture segregation. *Physica Scripta*, *39*(1), 147–52.
- Graham, N., Beck, J., & Sutter, A. (1992). Nonlinear processes in spatial-frequency channel models of perceived texture segregation: Effects of sign and amount of contrast. *Vision Research*.
- Graham, N., & Nachmias, J. (1971). Detection of grating patterns containing two spatial frequencies: a comparison of single-channel and multiple-channels models. *Vision Research*, *11*(3), 251–9.
- Graham, N., Robson, J. G., & Nachmias, J. (1978). Grating summation in fovea and periphery. *Vision Research*, *18*(7), 815–25.

- Hanly, M. I., & Mackay, D. M. (1979). Brain polarity-sensitive perceptual adaptation to temporal sawtooth modulation of luminance. *Experimental Brain Research*, 35, 37–46.
- Hansen, B. C., & Hess, R. F. (2006). The role of spatial phase in texture segmentation and contour integration. *Journal of Vision*, 6, 594–615.
- He, K., Sun, J., & Tang, X. (2011). Single Image Haze Removal Using Dark Channel Prior. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, 33(12), 2341–53.
- Hebb, D. O. (1966). *A textbook of psychology*. 2nd ed. Philadelphia: Saunders.
- Heggelund, P. (1992). A bidimensional theory of achromatic color vision. *Vision research*, 32, 2107–19.
- Hess, R. F., Pointer, J. S., & Watt, R. J. (1989). How are spatial filters used in fovea and parafovea? *Journal of the Optical Society of America. A, Optics and Image Science*, 6(2), 329–39.
- Hess, C., & Pretori, H. (1894). Messende Untersuchungen über die Gesetzmässigkeit des simultanen Helligkeits-Contrastes. *Albrecht von Graefes Archiv für Ophthalmologie*, 40(4), 1–24.
- Hoffmann, K.-P., & Stone, J. (1971). Conduction velocity of afferents to cat visual cortex: a correlation with cortical receptive field properties. *Brain Research*, 32(2), 460–6.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *The Journal of Physiology*, 160, 106–54.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1968). Receptive Fields and Functional Architecture of Monkey Striate Cortex. *Journal of Physiology*, 195, 215–43.
- Izmailov, C. A., & Sokolov, E. N. (1991). Spherical model of color and brightness discrimination. *Psychological Science*, 249–59.
- Jiang, Y., Purushothaman, G., & Casagrande, V. A. (2015). The functional asymmetry of ON and OFF channels in the perception of contrast. *Journal of Neurophysiology*, 114, 2816–29.
- Jin, J. Z., Weng, C., Yeh, C.-I., Gordon, J. A., Ruthazer, E. S., Stryker, M. P., Swadlow, H. A., & Alonso, J.-M. (2008). On and off domains of geniculate afferents in cat primary visual cortex. *Nature Neuroscience*, 11(1), 88–94.

- Jones, J. P., & Palmer, L. A. (1987). An evaluation of the two-dimensional Gabor filter model of simple receptive fields in cat striate cortex. *Journal of Neurophysiology*, 58(6), 1233–58.
- Jung, R. (1973). Visual perception and neurophysiology. In R. Jung (Ed.), *Handbook of sensory physiology. Volume VII/3. Central processing of visual information. Part A* (pp. 3–152). New York: Springer.
- Kelly, D. H. (1979). Motion and vision. II. Stabilized spatio-temporal threshold surface. *Journal of the Optical Society of America*, 69(10), 1340–49.
- Kelly, D. H., & Burbeck, C. A. (1987). Further evidence for a broadband, isotropic mechanism sensitive to high-velocity stimuli. *Vision Research*, 27(9), 1527–37.
- Kim, K. J., & Rieke, F. (2001). Temporal contrast adaptation in the input and output signals of salamander retinal ganglion cells. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 21(1), 287–99.
- Klein, S. A., & Stromeyer, C. F. (1980). On inhibition between spatial frequency channels: Adaptation to complex gratings. *Vision Research*, 20(5), 459–66.
- Komban, S. J., Alonso, J.-M., & Zaidi, Q. (2011). Darks are processed faster than lights. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 31(23), 8654–8.
- Komban, S. J., Kremkow, J., Jin, J., Wang, Y., Lashgari, R., Li, X., Zaidi, Q., & Alonso, J.-M. (2014). Neuronal and perceptual differences in the temporal processing of darks and lights. *Neuron*, 82(1), 224–34.
- Kremkow, J., Jin, J., Komban, S. J., Wang, Y., Lashgari, R., Li, X., Jansen, M., & Alonso, J.-M. (2014). Neuronal nonlinearity explains greater visual spatial resolution for darks than lights. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(8), 3170–5.
- Kuffler, S. W. (1953). Discharge Patterns and Functional Organization of Mammalian Retina. *Journal of Neurophysiology*, 16(1), 37–68.
- Landy, M. S., & Bergen, J. R. (1991). Texture segregation and orientation gradient. *Vision Research*, 31(4), 679–91.
- Langley, K., Fleet, D. J., & Hibbard, P. B. (1996). Linear filtering precedes nonlinear

- processing in early vision. *Current Biology*, 6(7), 891–6.
- Levick, W. R. (1973). Maintained discharge in the visual system and its role for information processing. In R. Jung (Ed.), *Handbook of Sensory Physiology. Volume VII/3. Central processing of visual information. Part A* (pp. 575–598). New York: Springer.
- Logvinenko, A. D., & Maloney, L. T. (2006). The proximity structure of achromatic surface colors and the impossibility of asymmetric lightness matching. *Percept Psychophys*, 68, 76–83.
- Lotto, R. B., & Purves, D. (2001). An empirical explanation of the Chubb illusion. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(5), 547–55.
- McCourt, M.E. (2005). Comparing the spatial-frequency response of first-order and second-order lateral visual interactions: Grating induction and contrast-contrast. *Perception*, 34, 501–10.
- Maxwell, A. E. (1959). Maximum likelihood estimates of item parameters using the logistic function. *Psychometrika*, 4(3), 221–7.
- Maffei, L., Fiorentini, A., & Bisti, S. (1973). Neural correlate of perceptual adaptation to gratings. *Science (New York, N.Y.)*, 182(4116), 1036–8.
- Magnussen, S., & Glad, A. (1975). Brightness and darkness enhancement during flicker: Perceptual correlates of neuronal B- and D-systems in human vision. *Experimental Brain Research*, 22, 399–413.
- Magnussen, & Kurtenbach. (1979). A test for contrast-polarity selectivity in the tilt aftereffect. *Perception*, 8, 523–8.
- Malik, J., & Perona, P. (1990). Preattentive texture discrimination with early vision mechanisms. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics and Image Science*, 7(5), 923–32.
- Manahilov, V., & Simpson, W. A. (1999). Energy model for contrast detection: spatiotemporal characteristics of threshold vision. *Biological Cybernetics*, 81(1), 61–71.
- Manahilov, V., & Simpson, W. A. (2001). Energy model for contrast detection: spatial-frequency and orientation selectivity in grating summation. *Vision Research*, 41(12), 1547–60.
- Mareschal, I., & Baker, C. L. (1998). A cortical locus for the processing of contrast-defined

- contours. *Nature Neuroscience*, 1(2), 150–4.
- Morigiwa, K., Tauchi, M., & Fukuda, Y. (1989). Fractal analysis of Ganglion cell dendritic branching patterns of the rat and cat retinae. *Neuroscience Research*, 10, 131–9.
- Morrone, M. C., & Burr, D. C. (1988). Feature detection in human vision: a phase-dependent energy model. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 235, 221–45.
- Motoyoshi, I., & Hayakawa, S. (2010). Adaptation-induced blindness to sluggish stimuli. *Journal of Vision*, 10(2), 16.1–8.
- Motoyoshi, I., & Kingdom, F. A. A. (2007). Differential roles of contrast polarity reveal two streams of second-order visual processing. *Vision Research*, 47(15), 2047–54.
- Motoyoshi, I., Nishida, S., Sharan, L., & Adelson, E. H. (2007). Image statistics and the perception of surface qualities. *Nature*, 447(7141), 206–9.
- Movshon, J. A., & Lennie, P. (1979). Pattern-selective adaptation in visual cortical neurones. *Nature*.
- 村上郁也編 (2010). イラストレクチャー 認知神経科学 –心理学と脳科学が解く心の仕組み– 東京：オーム社.
- Ohzawa, I., DeAngelis, G. C., & Freeman, R. D. (1996). Encoding of Binocular Disparity by Complex Cells in the Cat's Visual Cortex. *Journal of Neurophysiology*, 75, 1779–1805.
- Ohzawa, I., DeAngelis, G. C., & Freeman, R. D. (1997). Encoding of binocular disparity by complex cells in the cat's visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 77(6), 2879–909.
- Ohzawa, I., Sclar, G., & Freeman, R. D. (1982). Contrast gain control in the cat visual cortex. *Nature*, 298, 266–7.
- Olman, C., Boyaci, H., Fang, F., & Doerschner, K. (2008). V1 responses to different types of luminance histogram contrast. *Journal of Vision*, 8(6), 345.
- Olmos, A., & Kingdom, F. A. A. (2004). A biologically inspired algorithm for the recovery of shading and reflectance images. *Perception*, 33(12), 1463–73.
- Petrov, Y., Carandini, M., & McKee, S. (2005). Two distinct mechanisms of suppression in human vision. *The Journal of Neuroscience*, 25(38), 8704–7.
- Pollen, D. A., & Ronner, S. F. (1982). Spatial computation performed by simple and complex

- cells in the visual cortex of the cat. *Vision Research*, 22(1), 101–18.
- Ramachandran, V. S., & Blakeslee, S. (1999). *Phantoms in the brain*. 山下篤子訳, 東京：角川書店, 原書刊行年 1998.
- Ratliff, C. P., Borghuis, B. G., Kao, Y., Sterling, P., & Balasubramanian, V. (2010). Retina is structured to process an excess of darkness in natural scenes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(40), 1–6.
- Rodieck, R. W. (1965). Quantitative analysis of cat retinal ganglion cell response to visual stimuli. *Vision Research*, 5(12), 583–601.
- Rosen, S., & Howell, P. (1998). *Signals and systems for speech and hearing*. 荒井隆行・菅原勉監訳, 東京：海文堂, 原書刊行年 1990.
- Ross, J., & Speed, H. D. (1991). Contrast adaptation and contrast masking in human vision. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 246, 61–9.
- Rossi, A. F., & Paradiso, M. A. (1999). Neural correlates of perceived brightness in the retina, lateral geniculate nucleus, and striate cortex. *Journal of Neuroscience*, 19, 6145–56.
- Sagi, D., & Hochstein, S. (1985). Lateral inhibition between spatially adjacent spatial-frequency channels? *Perception & Psychophysics*, 37(4), 315–22.
- Sato, K., Katagiri, T., Kamon, K., & Serita, Y. (2007). Contrast Improvement for a Linear/Log CMOS Image Sensor. *Konica Minolta Technology Report*. 4, 82–7. (In Japanese with English abstract)
- Schiller, P. H. (1992). The ON and OFF channels of the visual system. *Trends in Neurosciences*, 15(3), 86–92.
- Schiller, P. H., Sandell, J. H., & Maunsell, J. H. (1986). Functions of the ON and OFF channels of the visual system. *Nature*, 322, 824–5.
- Shapley, R., & Enroth-Cugell, C. (1984). Visual adaptation and retinal gain controls. *Progress in Retinal Research*, 3, 264–346.
- Sharan, L., Adelson, E., Motoyoshi, I., & Nishida, S. (2007). Non-oriented filters are better than oriented filters for skewness detection. *Perception*, 36, 6a.

- Short, A. D. (1966). Decremental and incremental visual thresholds. *The Journal of Physiology*, 185(3), 646–54.
- Sillito, A. M. (1975). The contribution of inhibitory mechanisms to the receptive field properties of neurones in the striate cortex of the cat. *The Journal of Physiology*, 250(2), 305–29.
- Solomon, J. A., Sperling, G., & Chubb, C. (1993). The lateral inhibition of perceived contrast is indifferent to on-center/off-center segregation, but specific to orientation. *Vision Research*, 33(18), 2671–83.
- Solomon, S. G., Peirce, J. W., Dhruv, N. T., & Lennie, P. (2004). Early in the Visual Pathway. *Neuron*, 42, 155–62.
- Sutter, A., Sperling, G., & Chubb, C. (1995). Measuring the spatial frequency selectivity of second-order texture mechanisms. *Vision Research*, 35(7), 915–24.
- Tanaka, K. (1983). Cross-correlation analysis of geniculostriate neuronal relationships in cats. *Journal of Neurophysiology*, 49(6), 1303–18.
- Thomson, M. G. (1999). Visual coding and the phase structure of natural scenes. *Network*, 10(2), 123–32.
- Treisman, A., Cavanagh, P., Fischer, B., Ramachandran, V. S., & von der Heydt, R. (1990). Form perception and attention, In Spillmann, L., & Werner, J., S. (Ed.), *Visual Perception: The neurophysiological foundations* (p.284). San Diego: Academic Press, Inc.
- Tynan, P., & Sekuler, R. (1975). Simultaneous motion contrast: velocity, sensitivity and depth response. *Vision Research*, 15(11), 1231–8.
- 内川恵二 (1999). 視覚心理入門 – 基礎から応用まで – 東京：オーム社.
- van de Hulst, C. H. (2012). *Light scattering by small particles*. New York, NY: Dover Publications.
- Van Essen, D. C., Anderson, C. H., & Felleman, D. J. (1992). Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective. *Science*, 255, 419–23.
- Victor, J. D. (1987). The dynamics of the cat retinal X cell centre. *Journal of Physiology*, 386, 219–46.
- Vladusich, T., Lucassen, M. P., & Cornelissen, F. W. (2007). Brightness and darkness as

- perceptual dimensions. *PLoS Computational Biology*, *3*(10), e179.
- Ward, J. (1905). Is “black” a sensation? *Physiologische Optik*, *322*, 407–27.
- Watson, A. B. (2000). Visual detection of spatial contrast patterns: evaluation of five simple models. *Optics Express*, *6*(1), 12–33.
- Watson, A. B., & Ahumada, A. J. (2011). Blur clarified: a review and synthesis of blur discrimination. *Journal of Vision*, *11*(5), 1–23.
- Watt, R. J., & Morgan, M. J. (1983). The recognition and representation of edge blur: Evidence for spatial promotives in human vision. *Vision Research*, *23*(12), 1465–77.
- Wichmann, A. F., & Hill, N. J. (2001). The psychometric function: II. Bootstrap-based confidence intervals and sampling. *Perception & Psychophysics*, *63*(8), 1314–29.
- Williams, D. W., & Sekuler, R. (1984). Coherent global motion percepts from stochastic local motions. *Computer Graphics*, *24*.
- Wilson, H. R., Ferrera, V. P., & Yo, C. (1992). A psychophysically motivated model for two-dimensional motion perception. *Visual Neuroscience*, *9*, 79–97.
- Xing, D., Yeh, C.-I., & Shapley, R. M. (2010). Generation of black-dominant responses in V1 cortex. *The Journal of Neuroscience*, *30*(40), 13504–12.
- Xing, J., & Heeger, D. J. (2000). Center-surround interactions in foveal and peripheral vision. *Vision Research*, *40*(22), 3065–72.
- Yeh, C.-I., Xing, D., & Shapley, R. M. (2009). “Black” responses dominate macaque primary visual cortex v1. *The Journal of Neuroscience*, *29*(38), 11753–60.
- 横澤一彦 (2010). 視覚科学. 東京：勁草書房.
- Zaghloul, K. A., Boahen, K., & Demb, J. B. (2003). Different circuits for ON and OFF retinal ganglion cells cause different contrast sensitivities. *The Journal of Neuroscience*, *23*(7), 2645–54.
- Zemon, V., Eisner, W., Gordon, J., Grose-Fifer, J., Tenedios, F., & Shoup, H. (1995). Contrast-dependent responses in the human visual system: childhood through adulthood. *The International Journal of Neuroscience*, *80*(1-4), 181–201.
- Zemon, V., Gordon, J. & Welch, J. (1988) Asymmetries in ON and OFF visual pathways of

humans revealed using contrast-evoked cortical potentials. *Visual Neuroscience*. 1. 145-50.

謝辞

本研究を遂行し、博士学位論文をまとめるにあたっては、本当に多くのご支援とご指導を賜りました。指導教官の佐藤隆夫教授には、始終暖かく見守ってください、またお忙しい中お時間を割いて鋭いご意見や的確なご指摘をいただきました。それまで経済学を専攻していた私がこの分野に足を踏み入れ、まがりなりにも研究生活を送ってこられたのも、私を快く受け入れてくださった佐藤教授の懐の深い包容力とご指導の賜物です。深く感謝の念を申し上げます。

東京大学大学院総合文化研究科認知行動講座の本吉勇准教授には、共同研究者という立場から、研究の立案から実験スキル、論文の執筆法まで、研究に必要なことすべてを教えていただきました。何よりも、本吉准教授の研究に対するひた向きで真摯な姿勢には尊敬と畏怖の念が絶えません。このような心から尊敬できる理想の研究者が身近にいたことは私にとって宝です。今後も本吉准教授の姿勢をお手本に、研究に邁進したいと思います。

また、心理学研究室の高野陽太郎教授、横澤一彦教授、今水寛教授、村上郁也准教授、昨年退官されました立花政夫名誉教授には、大学院研究会や博士審査会などの機会を通じて多くの示唆をいただきました。同じく心理学研究室の新美亮補助教授、事務員の萬木真理子さん、松葉啓子さんには、博士論文執筆にあたり多くのサポートをしていただきました。深く感謝しています。

研究室の先輩である中嶋豊さん、金谷英俊さん、細川研知さん、同期の中山遼平さん、後輩の渡辺真澄さん、幡多彬史さん、川下翔平さん、森田磨里絵さんには日常的に有益なご助言やご協力をいただき、大変お世話になりました。また、末筆になりましたが、大学院在学中常に私の支えであり続けてくれた家族にも感謝を申し上げます。家族の支えがなければ、博士論文の完成はおろか、研究者を目指すことさえ叶わなかったことでしょう。

未熟者ではありますが、皆様への感謝の念を胸に、一研究者としての自覚を持って今後ともさらに研究に邁進し、科学の発展にわずかでも多く貢献すべく努力を続けていく所存です。