

7章 3次元視の発生と発達

1. 人間の3次元視の発生と発達

1.1 過去25年間の視覚機能の発達のレビュー

Braddick & Atkinson (2011) は、過去25年間の視覚機能の発達をレビューしている。それによると、次のようである。

(1) 乳児の視覚中枢機能については、対象の方向、運動方向、両眼視差、注視時の皮質下での眼球運動のコントロール、そして視線運動性眼振を通して研究され、皮質下に対する皮質の優位性が発達に伴いさらに増大していくことを見いだした。

(2) 外線条皮質では、ハイパー視力、テクスチャの分擬、グローバルな形状知覚そして運動コヒーレンス（ドットなどが同じ方向にまとまって動くように知覚）の研究を通して知覚の統合過程の発達が研究された。この研究領域では、背側と腹側の視覚経路での処理過程もしらべられ、これら2つの視覚経路の発達が同期していないこと、およびこれらの過程でのそれぞれの脆弱性が先天的あるいは後天的な視覚障害の原因となることが示唆されている。

(3) 小児科領域の神経学と眼科学の研究が進展し、とくに乳児の現在顕れている視覚障害ばかりでなく将来起きる視覚と認知の障害も予測できるようになった。また、初期の白内障に対する適切な治療は視覚障害を軽減するとともに、視覚システムの可塑性と限界を実証した。(4) 新しいイメージング法や眼球追跡法の開発により、乳児期以降の視覚発達の研究がこれから進展すると期待される。

1.2 乳児を対象とした研究

方向検出の発達

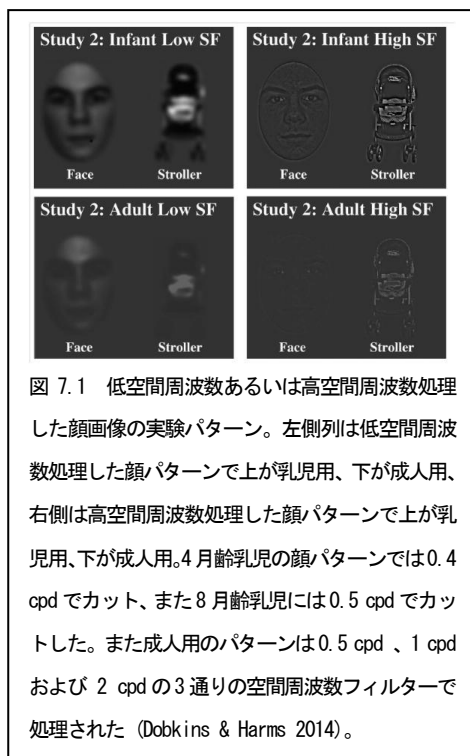
1週齢の乳児は、たとえば45度と135度の方向差を別可能(Atkinson, et al 1988; Slater, et al. 1988)であるし、4ヶ月齢の乳児は10度の方向差(Bornstein, et al. 1986)を識別可能である。さらに、VEP(visually evoked Potential)を指標にすると、3ヶ月齢乳児はおよそ1度の方向差が識別できる(Manny 1992)。

Baker, et al. (2011) は、3ヶ月齢乳児の刺激の方向識別能力をVEPを用いて測定した。刺激パターンは空間周波数パターンで、テスト刺激(counterphase は3.14Hzで反転)

とマスク刺激（counterphase は 5.27Hz で反転）をオーバーラップさせるが、テスト刺激は垂直格子パターンで固定し、マスク刺激は空間周波数パターンを設定した方向で回転させて提示した。測定の結果、加算された周波数のコンポーネントの大きさは、テスト刺激とマスク刺激間の相対的な方向差に依存して変化することが示された。この結果は同一の条件で実施された成人のものと同等であったし、また VEP による方向検出帯域も 3 ヶ月齢乳児のそれは成人とほぼ同等であった。これは、刺激の方向に対するニューロンの検出は、3 ヶ月齢乳児で成人とほぼ同等に発達していることを示唆する。

乳児における顔画像の正立パターンの偏好

3 月齢乳児は倒立した顔より正立した顔パターンを偏好する (Turati et al 2004



2005)。そこで、顔パターンの視覚情報処理の発達過程を検討するために、Dobkins & Harms (2014) は、低もしくは高空間周波数フィルターを通して処理した正立あるいは倒立の顔パターンのいずれを偏好するかを、4 月齢と 8 月齢乳児を対象にしらべた。実験に使われた刺激パターンは、図 7.1 に示されている。これらは低空間周波数あるいは高空間周波数処理したパターンで、左側列は低空間周波数処理した顔パターンで上が乳児用、下が成人用、右側は高空間周波数処理した顔パターンで上が乳児用、下が成人用である。4 月齢乳児の顔パターンでは 0.4 cpd でカット、また 8 月齢乳児には 0.5 cpd でカットした。成人用のパターンは 0.5 cpd、

1 cpd および 2 cpd の 3 通りの空間周波数フィルターで処理された。刺激は正立顔パターンと倒立顔パターンを対にして提示し、乳児および成人の頭部の偏好選択をビデオに録画し分析した。刺激には顔とベビーカーの 2 種類とした(Dobkins & Harms 2014)。4 月齢乳児、8 月齢乳児、そして成人群では、その視認度の閾値(コントラスト感度)が異なるので、それに基づいて提示する刺激パターンのコントラストを各被験者の視認度の 3.3 倍にそれぞれ設定した。

実験の結果、成人群では、正立パターン(顔とベビーカー)に対しては倒立パターンに対するよりその選択偏好度は低空間周波数と高空間周波数条件ともに高いこと、またとくに正立顔パターンの偏好度が高くなることが示された。一方、4 月齢と 8 月齢の乳児群の正立パターン偏好度は、低空間周波数条件では顔パターンとベビーカーパターンの両方で差は生じなかったが、高空間周波数条件では顔パターンで有意に高かった。乳児における高・低空間周波数での正立顔パターンの偏好度は、空間周波数フィルターを通さない自然な条件と相違しなかった。このことから、乳児ははじめに高空間周波数成分に担われている顔の特徴に注意を向け、ついで低空間周波数成分に担われている顔の輪郭を追加して注視するようになると考えられる。

1.3 加齢効果

3 次元の形状面の触運動知覚(haptic perception)と加齢効果

Norman et al. (2011)は、触運動による 3 次元形状知覚が加齢とともにどのように変化するかをしらべた。被験者は 64 歳齢から 84 歳齢(平均 71.6 歳)の者 10 名、および 27 歳齢から 18 歳齢(平均 22.9 歳)の者 10 名であった。3 次元形状刺激は、図 7.2 の A に示すように、球、シリンダー、サドル、楕円曲率をもつもので凹と凸型を用意した。形状指標を-1.0 から 1.0 の範囲で設定し、-1.0 と 1.0 は半球の曲率、-0.5 と +0.5 はシリンダーの曲率、0 はサドル、0 と 0.5 の範囲はいろいろな曲率のサドル、0.5 と 1 の範囲はいろいろな曲率の楕円とした。曲率の設定では曲率が大きい条件(2m-1)と小さい条件(0.5m-1)を設けた。3 次元形状刺激物には、手のひら大の大きさのもの(直径 20cm)と人差し指大の大きさのもの(直径 5cm)を用意し、被験者は大きい刺激条件では手のひら全体を動かして、あるいは小さい刺激条件では人差し指のみを動かして、形

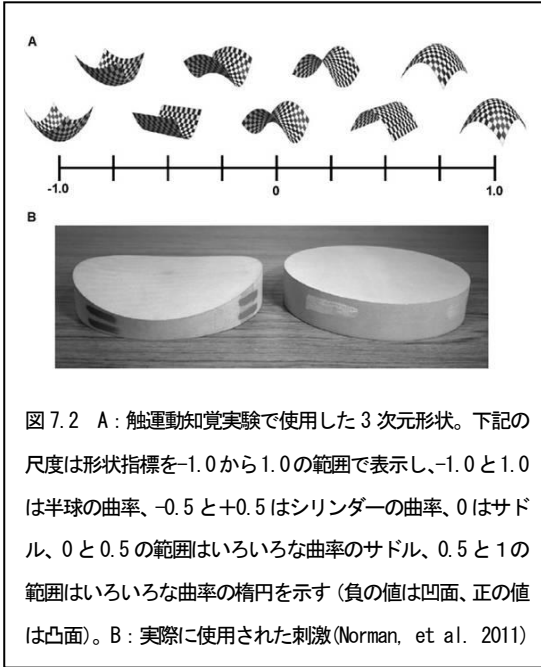


図 7.2 A: 触運動知覚実験で使用した 3 次元形状。下記の尺度は形状指標を-1.0から1.0の範囲で表示し、-1.0と1.0は半球の曲率、-0.5と+0.5はシリンダーの曲率、0はサドル、0と0.5の範囲はいろいろな曲率のサドル、0.5と1の範囲はいろいろな曲率の楕円を示す(負の値は凹面、正の値は凸面)。B: 実際に使用された刺激(Norman, et al. 2011)

状を知覚し、その曲率をパソコン上で再現させた。

実験の結果、3次元形状の曲率が変化しても触運動によって正確に知覚できること、高齢者群と若年者群間には差がないこと、手のひら全体の触運動と人差し指の触運動条件間にも差がないことなどが示された。この結果から、高齢者群は触覚の識別能力は若年者群より劣るが、触運動知覚能力には衰えは生じていないことがわかる。

1.4 両眼立体視の発達

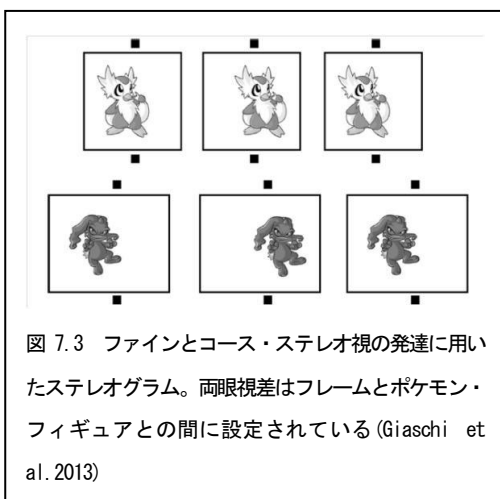
ファインとコース・ステレオ視の発達

両眼立体視は両眼視差から単一像を形成して立体視するファイン・ステレオ視(fine stereopsis)と単一像は形成できなく二重像視となるが対象間の奥行は知覚できるコース・ステレオ視(coarse stereopsis)とがある。Wilcox & Hess(1995, 1996, 1997, 1998)は、ファイン・ステレオ視とコース・ステレオ視を担う脳部位が違っていることを明らかにした。ファイン・ステレオ視能力は6歳齢から9歳齢になって成人のレベルに達する(Ciner et al, 1989; Cooper et al. 1979; Fox et al.1986; Heron et al., 1985; Leat et al., 2001; Romano et al. 1975; Simons, 1981; Tomac & Altay, 2000)。一方、コース・ステレオ視の発達は未だ明らかになっていない。視野内にある多くの対象はバツムの融合域の範囲外にあるので、それらは二重像視となっている。これらの二重像はファイン・ステレオ視では知覚できないので、これらの奥行を知覚するのはコース・

ステレオ視ということになる。

Simons(1993)によれば、コース・ステレオ視は両眼からの刺激の位置を調整してファイン・ステレオ視能力の発達を促すように働くという。ファイン・ステレオ視能力が発達するまでは、したがって、コース・ステレオ視が局所的な奥行情報を検出して視覚システムに提供することになる。もしこの仮説が正しければ、ファイン・ステレオ視の発達より前にコース・ステレオ視が発達することになると考えられる。

そこで、Giaschi, et al.(2013)は、ファインとコース・ステレオ視の発達をしらべた。被験者は4-5歳児(25名)、6-7歳児(25名)、8-9歳児(27名)、10-11歳児(26名)そして12-14歳児(22名)の5グループに18-40歳齢の成人グループだった。ステレオグラムは図7.3に示したもので、フレームとポケモン・フィギュアとの間に視差が設定された。テストに用いた視差は、0.08、0.17、0.33、0.67、1.0、2.0、3.0 degに設定し、これらのステレオグラムは液晶シャッター眼鏡で提示された。被験者には、各ステレオグラムに対してそれが二重像であるか(二重像視)、フレームに対してポケモンが前か後か(奥行弁別)を問うた。



実験の結果、年少児および成人においてのファイン・ステレオ視は視差1.0 deg以下で、コース・ステレオ視は2.0以上で起こること、コース・ステレオ視では視差が大きくなると奥行弁別の正確度はやや下がるが年齢による差は生じないこと、ファイン・ステレオ視では成人の場合すべての視差で奥行弁別の正確度は変化しないが、年少児の場合には視差が大きくなるとその正確度も高まること、年少児はテストした

視差がもっとも小さい場合には奥行弁別が不正確で未成熟であることなどが示された。

これらのことから、コース・ステレオ視は4歳齢までに成熟するが、最も視差の小さなファイン・ステレオ視では14歳齢になるまで発達し続けると考えられる。

両眼視差、不明瞭刺激、接近する刺激に対する眼球調節と輻輳の発達

対象を明瞭に知覚するためには眼球調節と輻輳の精緻な発達が必要である。Horwood & Riddell (2013)は、眼球調節をリモートで測定できるハプロスコープ式の測定装置を利用し、乳児の長期的な眼球調節の発達をしらべた。実験では、異なる奥行距離に提示した対象の明瞭度(ぼけ)、両眼視差、そして対象の接近(対象の大きさを連続的に変化)の各手がかりをすべて組み合わせた条件を設定して提示し、その際の眼球調節と輻輳を測定した。

測定の結果、もっとも自然に近い条件での眼球調節は6~7週齢で、また輻輳では8~9週齢で成人と同等となることが示された。さらに、対象の連続的大小変化による接近条件での調節と輻輳は14週齢以下でもっとも影響を受けて反応し、それ以降では影響されないこと、12~28週齢の間では対象の明瞭度、両眼視差、対象の接近の各手がかりに対する調節と輻輳反応は同等となること(成人と児童では視差にもっとも強く反応)、さらに乳児の視力の発達速度に関わらず明瞭度に対する反応は変化しないことなどが示された。乳児では調節と輻輳は特定の手がかりに依存するのではなく、調節と輻輳の適切な適用にどの手がかりでも利用していると考えられる。

両眼立体視の発達

Kavšek (2014)は両眼視差による立体視の発現時期を5~6月齢乳児で探った。乳児には水平交差、水平非交差視差(視差 0.5°)および垂直視差(視差 0.5°)をもつダイナミック・ランダム・ステレオグラム、または静止したランダム・ステレオグラムを提示した。これらのステレオグラムを両眼立体視すると四角形が出現して見える。

実験の結果、乳児は交差視差ターゲットを非交差視差のそれより注視すること、また垂直視差より水平視差のターゲットを注視することが示された。これらのことから、5~6月齢乳児はすでに水平交差視差と非交差視差に反応できることを示している。

1.5 運動要因による立体視の発達

運動からの立体形状知覚における加齢の影響

Norman et al. (2013) は、運動からの立体形状知覚における加齢の影響をしらべた。運動からの立体形状はキネティック・デプス効果を利用して作成された。立体形状はランダム・ドット(800 個)で構成され、回転提示すると中心にサイン波形状に落ち込む目玉模様(Bullet eye)、中心から放射状に凹凸のサイン波形状に延びるパターン(Star)、そしてサイン波形状に凹凸を繰り返す卵の詰め箱状パターン(Egg crate)とした。これらのパターンの平均空間周波数は0.3 cycle、パターン内の凹凸は1.0 cm一定とし、左右方向22度の範囲で1フレーム当たり2度の速度で回転提示された(総計で88フレーム)。またパターンを構成するひとつのドットの継続条件を5通り(2, 4, 8, 12, 16 views)設定した。たとえば、4viewsでは、1フレームのすべてのドットの内でおおよそ1/4が消失し、他のドットに入れ替わる。つまり、ドットの時間的対応を妨害することによって運動からの立体知覚の成立を困難にした。被験者は、若者群(平均年齢27.3歳)、中年群(平均年齢50.9歳)、老年群(平均年齢75.1歳)で、3種類のどのパターンが知覚できたかを答えるように求めた。

その結果、若者群と中年群は4views程度あれば立体を正確に知覚できたが、老年群は9views程度が必要となることがわかった。それでは、年齢が高くなるとどうして運動からの立体知覚が衰えるのか。多くの研究は、高齢になると対象の速度差が知覚できにくくなることを明らかにしている(Bidwell et al.2006, Norman et al.2003 2010, Raghuram et al.2005, Snowden & Kavanagh 2006)。最近、Liang et al. (2010)は、運動視の年齢に伴う衰えは、視覚領V1とMT野における抑制性神経伝達物質(GABA, gamma-aminobutyric acid)の劣化にあると報告した。Leventhal et al. (2003)は、サルを用いた研究でも、GABAあるいは作用薬ムシモールを投与すると、運動視が改善されることを示した。さらに、Edden et al. (2009)は、運動対象の方向識別能力がGABAと強く関連することを明らかにした。そこでNorman et al.は引き続き、高齢者の運動速度と方向の識別能力を高齢者の被験者でしらべた。運動速度刺激は注視点の上下に別々に提示したドットから構成された細長いストリップ状刺激で左から右に3秒間移動し、右端に到達するとはじめの位置に戻り再度移動した。ひとつの刺激は一定の速度(5.48/deg)で、

他方はこれよりも低い速度で移動する。被験者には上下どちらのストリップの速度が速いかを判断させた。運動方向刺激は2通りのグレーティングパターンで、これらを継時的に提示し、最初の刺激に対する後続の刺激のグレーティングの方向の差を報告させた。

個々の高齢者における運動からの立体知覚能力に対する速度識別能力および方向識別能力の相関をとったところ、運動からの立体知覚能力と速度識別能力の間には相関が見られなかったが、運動からの立体知覚能力と方向識別能力の間ではわずかに有意な相関関係 ($r=-0.392$) が示された。この結果は、運動からの立体視能力の減退は、視覚領とMT野におけるGABA神経伝達物質の低減と関係することを示唆する。

1.6 視空間知覚の発達

乳児の相対的奥行距離知覚における床面と天井面の効果

Kavšek & Granrud (2013) は、2つの対象が床面と天井面の間に提示された事態では、

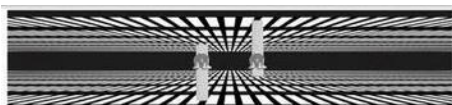


図7.4 ディスプレーに描画された床面と天井面で、その間におもちゃが天井に近く床面からは遠くに（左）、あるいはその逆に（右）配置されている (Kavšek & Granrud 2013)

乳児は床面あるいは天井面のいずれを奥行距離情報として優位に選択するかをしらべた。実験事態は、図7.4に示したように、パースペクティブ要因をもつ床面と天井面の間に2つの対象物（おもちゃ）が、一方は天井面に近づけて（左側）、他方は床面に近づけて（右側）配置された（た

だし、観察者から見た両対象の高さの位置は等しく設定）。これをディスプレイに提示し、5月齢と7月齢乳児の手伸ばし反応がどちらに行くかが単眼視条件でしらべられた。その結果、どちらの乳児群も床面に近い方の対象に手伸ばし反応が出現した。これは、5～7月齢乳児は、すでに天井面よりは床面からの奥行情報を優位に選択することを示す。

2. 動物を対象とした研究

ラットの両眼視融合

Wallace et al. (2013) は、自由に移動するラットの両眼視融合範囲を、開発した特殊なビデオカメラをラットの頭部に装着し、左右眼の瞳孔の位置を検出することで調べた。両眼視融合を維持するためには眼球を精緻にコントロールすることが必要となるが、人間の場合、中心視した条件での左右眼球視野の不整合は3/1から1度の範囲で、これを越すと二重視となる。ラットの場合、左右眼視野の不整合は水平方向で40度、垂直方向で60度となり、常時、両眼視融合が起きていることは不可能である。しかしラットは視野の上方の重なりを常時維持し続けることはできる。これは、ラットには中心窩がなく、視力が悪く、眼球調整能力がないことを考慮すると当然の結果である。

これらの結果から、ラットにはステレオ視が全く存在しないとは言えない。ラットは対象を正確に知覚するために、左右眼で融合できる視野範囲を頭部で固定して見ることによって、あるいは左右視野間で対応づけをすることによってステレオ視を可能にさせると考えられる。このしくみは、非捕食性の鳥類がパノラミック視とステレオ視とを組み合わせて、捕食動物を探知するやりかたと同じである。ラットの眼球運動は左右で非対称的であり、移動中、特定の対象を連続的に注視することはできないが、そのかわり左右眼の上方の視野を融合させ、上方から来る捕食動物の探知を効果的に行うと推定される。

ネコを対象とした単眼視剥夺からの回復におよぼす両眼視覚訓練の効果

レンズで矯正しても回復しない視力をもつ場合を弱視というが、その回復には健常眼を一時的に遮蔽し、弱視眼だけでものを見る治療がとられる。しかし、両眼視に復帰すると回復した弱視側の視力がしばしば失われてしまう (Murphy & Mitchell 1986, 1987)。一方、弱視修復訓練においてノイズを付加した視覚刺激を提示し集中的に訓練すると、視力回復に効果があることが報告された (Levi & Li 2009, Zhou et al. 2006)。これは、この種の視覚訓練が神経過程でのノイズを軽減することによって信号-ノイズの処理過程を改善するためと考えられている。最近では、弱視眼側の抑制を減じるためにこの種の集中視覚訓練を両眼視で実施する研究が行われているが、これは健常眼の視る力を弱めて両眼間の視る力のバランスを回復させようと意図されている (Hess et al. 2010, Ooi et al. 2013)。

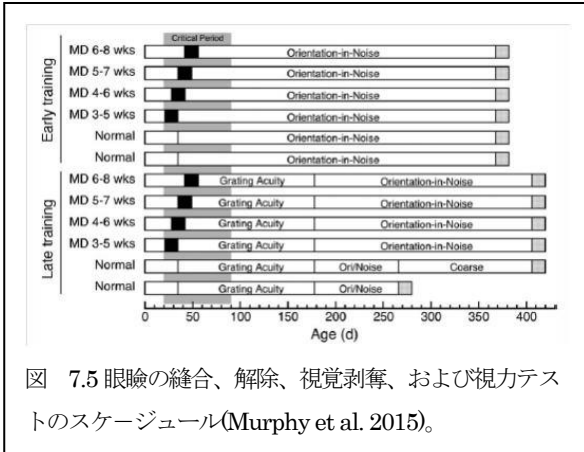
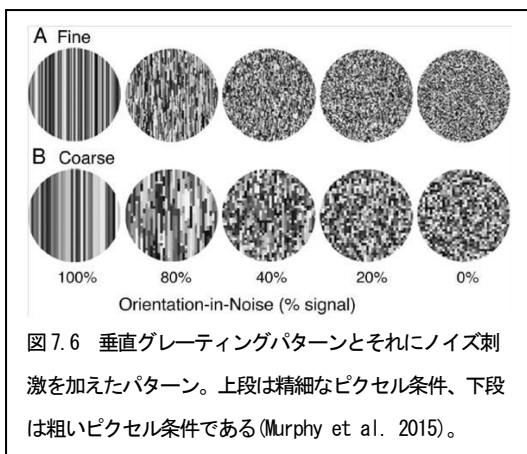


図 7.5 眼瞼の縫合、解除、視覚剥奪、および視力テストのスケジュール(Murphy et al. 2015)。

そこで、健常片眼へのパッチによる視覚遮断による方法より両眼視経験を与えた方が弱視の視力をいっそう回復させることを確かめるために、Murphy et al (2015)はネコ(実験群8個体、統制群4個体)を被験体として片眼の視覚経験を剥奪し、その後刺激の方向を乱すノイズ

を付けた高輝度コントラスト刺激を両眼に与える視覚経験処置が、片眼の視力回復を促進するかどうかを検討した。ネコの片眼は視覚発達の重要期間である生後20日から60日に外科的に2週間にわたって縫合された。縫合解除後に視力回復訓練を実施したが、訓練開始時期に2通り、早期開始(生後5週齢から6週齢)条件と晚期開始(生後1歳齢)を設定した。訓練は生後約1年間継続して実施した(実験スケジュールは図7.5参照)。訓練には跳躍法(jumping stand)を用い、図7.6に示すような垂直グレーティング・パターンとそれにノイズ刺激を加えたパターンを左右いずれかの扉に貼り付けて両眼視で訓練した。ここでは正刺激を選択すればドアが開放されて餌報酬にありつけ、負刺激を選択すれば報酬が取り上げられた。また、同様な跳躍法で垂直グレーティングパターンの視力訓練も実施された。ここではノイズ刺激が垂直縞に見分けられなくなるまで操作された。視力テストでは、垂直縞の方向弁別と垂直縞パターンの弁別閾値が、訓練の後でそれぞれ求められた。



向識別がさらに向上する統制群との間に相違が生じた。これは片眼の視覚剥奪が永久的な後遺症を与えていることを示唆する。

実験の結果、人為的な視覚経験剥奪による弱視眼の視力は両眼視による訓練日数を追う毎に回復を示し、早期および晩期の訓練開始条件で差は生じなかった。しかし、視覚経験剥奪のない統制条件群と比較すると、片眼剥奪を受けた実験群の視力回復は訓練開始 20 日前後でストップしてしまい、垂直縞の方

3. 得られた成果

(1) 過去 25 年間の視覚機能の発達がレビューされ、次のように研究成果が示された。

(i) 乳児の視覚中枢機能については、対象の方向、運動方向、両眼視差、注視時の皮質下での眼球運動のコントロール、そして視線運動性眼振を通して研究され、皮質下に対する皮質の優位性が発達に伴いだいたい増大、(ii) 外線条皮質では、ハイパー視力、テクスチャの分擬、グローバルな形状知覚そして運動コヒーレンス（ドットなどが同じ方向にまとまって動くように知覚）の研究を通して知覚の統合過程の発達が研究され、とくに背側と腹側の視覚径路の発達が同期していないこと、およびこれらの過程での脆弱性が先天的あるいは後天的な視覚障害の原因となる、(iii) 小児科領域の神経学と眼科学の研究が進展し、とくに乳児の現在顕れている視覚障害ばかりでなく将来起きるであろう視覚と認知の障害も予測できる、(iv) 初期の白内障に対する適切な治療は視覚障害を軽減するが、視覚システムには可塑性と限界もある、(v) 新しいイメージング法や眼球追跡法の開発により、乳児期以降の視覚発達の研究がこれから進展すると期待される。

(2) 3 ヶ月齢乳児の刺激の方向識別能力を VEP を用いて測定した結果、VEP による方向検出帯域は 3 ヶ月齢乳児は成人とほぼ同等である。

(3) コース・ステレオ視は 4 歳齢までに成熟するが、最も視差の小さなファイン・ステレオ視では 14 歳齢になるまで発達し続ける。

(4) もっとも自然に近い条件での眼球調節は 6~7 週齢で、また輻輳では 8~9 週齢で成人と同等となること、対象の連続的大きさ変化による接近条件での調節と輻輳は 14 週齢以下でもっとも影響を受けて反応し、それ以降では影響されないこと、12~28 週齢の間では対象の明瞭度、両眼視差、対象の接近の各手がかりに対する調節と輻輳反応は同等となること（成人と児童では視差にもっとも強く反応）、さらに乳児の視力の発達速度に関わらず明瞭度に対する反応は変化しないことなどが示された。

(5) 運動からの立体視能力の減退は、視覚領と MT 野における GABA 神経伝達物質の低減と関係する。

(6) ネコを対象とした単眼視剥奪からの回復におよぼす両眼視覚訓練の効果の実験の結果、人為的な視覚経験剥奪による弱視眼の視力は両眼視による訓練日数を追う毎に回復を示し、早期および晩期の訓練開始条件で差は生じなかったが、視覚経験剥奪のない統

制条件群に比較すると、片眼剥奪を受けた実験群の視力回復は訓練開始 20 日前後でストップしてしまい、垂直縞の方向識別がさらに向上する統制群との間に相違が生じた。これは片眼の視覚剥奪が永久的な後遺症を与えていることを示唆する。