

両眼視野闘争研究の進展

松宮一道

東京工業大学大学院 理工学研究科 像情報工学研究施設

〒226-8503 横浜市緑区長津田町 4259

1. はじめに

我々は水平方向にずれた2つの眼を持っている。この水平方向にずれた2つの眼はそれぞれわずかに異なった視覚世界を見ている。それにもかかわらず、通常、我々はそのことに気づくことはなく、それぞれの眼から入った視覚情報は1つに融合され、奥行きを持った3次元の視覚世界を知覚する。しかしながら、2つの眼に全く異なった像が投影されると、それぞれの眼に投影された像が現れては消え、そしてまた現れるというような知覚を体験する。それらの像は網膜上では何も変化せず、単に物理的に2つの眼に投影されているにすぎない。しかし、我々の意識では、一方の像が現れたり、もう一方の像が現れたりとダイナミックな知覚交替が生じる。このような知覚交替を両眼視野闘争と呼ぶ。図1に示された2つのイメージを重ねるように2つの眼の方向を交差させると、両眼視野闘争を体験することができる。

最初に両眼視野闘争の体系的な研究を行ったのは、Wheatstone¹⁾だった。当時、彼が発明したミラー式ステレオスコープを使って、彼は両眼視野闘争を引き起こすための条件について言及した。その後、このWheatstoneの独創的な研

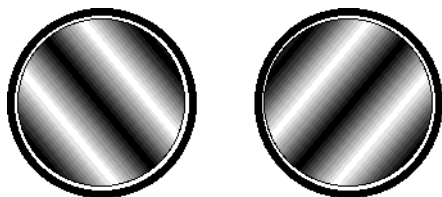


図1 闘争刺激。左右2つの像を重ねるように輻輳眼球運動を調整すると両眼視野闘争を体験できる。

究報告に触発されて、Helmholtz²⁾、James³⁾、Sherrington⁴⁾、そして、Levelt⁵⁾といった研究者たちによって両眼視野闘争が研究されるようになった。Helmholtz、James、Sherringtonは、両眼視野闘争を高次の認知的なプロセスであると主張し、両眼視野闘争時には矛盾する知覚的解釈が競合していると考えた。一方、Leveltは、両眼視野闘争を比較的低次のプロセスであると主張し、両眼視野闘争時には視覚像の輝度やコントラストといった特徴間で競合していると考えた。近年になって、両眼視野闘争の様々な心理物理学実験に加えて、電気生理学実験やイメージング技術により、両眼視野闘争のメカニズムは脳の低次レベルから高次レベルにかけて幅広い領域が関与していることが明らかになってきている(これらは、この本文の中で紹介していく)。したがって、現在では、Helmholtz、James、Sherringtonの考えとLeveltの考えの両方を考慮するべきであると考えられている。

ここ最近の間に、両眼視野闘争に関する研究は活発に行われ、多くの興味深い知見を与えた。そして、それに伴い多くの両眼視野闘争に関するレビュー論文が書かれた⁶⁻¹¹⁾。ここでは、視野闘争の知覚特性、神経活動と視野闘争の相関、立体視と視野闘争に関して、すでに出版されている多くのレビュー論文を基に古典的研究から最近の研究までを概説し、両眼視野闘争の研究が現在どのような局面を迎えているかを紹介していく。

2. 視野闘争の知覚特性

2.1 視野闘争時の知覚交替のダイナミクス

視野闘争時に生じる知覚交替は時間的に不規

則であることが知られている。右眼あるいは左眼に呈示された視覚刺激が知覚的に優位になる期間はいつも同じというわけではなく、それはでたらめであるかのように見える^{5,12)}。しかし、どちらか一方の眼の闘争刺激の強度を変化させれば、この時間的に不規則に変化する知覚交替のダイナミクスを変えることができる。例えば、両眼間で視野闘争を引き起こす刺激を呈示し、以下のような操作を行えば知覚交替のダイナミクスは変化する。(i) 一方の眼に呈示される刺激を高コントラストにし、もう一方の眼に呈示される刺激を低コントラストにすると、高コントラスト側の刺激がより優位に見える¹³⁾。(ii) 一方の眼に呈示された刺激をより明るくし、もう一方の眼に呈示された刺激を暗くすると、より明るい側の刺激がより優位に見える¹⁴⁾。(iii) 一方の眼に動いている刺激を、もう一方の眼に静止している刺激を呈示すると、動いている刺激がより優位に見える¹⁵⁾。このように両眼間でどちらか一方の刺激強度を変えると、刺激強度の強い刺激は弱い刺激に比べて知覚される時間が長くなる。さらに、この両眼間の刺激強度差による知覚交替ダイナミクスの変化は、強度の強い刺激の抑制期間が短縮され、その優位期間は刺激強度差によって変化しないことが報告されている^{5,16)}。

両眼間の刺激強度差以外に、視覚的文脈によっても視野闘争時の知覚交替ダイナミクスを

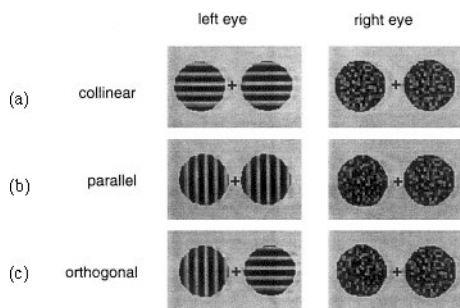


図2 視覚的文脈の異なる闘争刺激. 左眼に2つのグレーティングが呈示され、右眼に2つのランダムドットパターンが呈示される. 各々の刺激中央の+は固視点を示す. 左眼に呈示される2つのグレーティングの方向: (a) 同一直線 (collinearity). (b) 平行. (c) 直交. 文献¹⁷⁾より改変.

変化させることができる^{10,17,18)}. Alais & Blake¹⁷⁾は、図2のような視覚的文脈の異なる3種類の刺激を使って、知覚交替のダイナミクスがどう変化するかを調べた。その結果、図2 (b)と(c)の刺激と比べると、図2 (a)の刺激のときに2つのグレーティングが同期して知覚的に優位になる傾向が強かった。すなわち、図2 (a)のような方向が同一直線上にある2つのグレーティング (collinearity を持つ) が一方の眼に呈示されたときに、その2つのパターンは同期して知覚的に優位になる傾向が増大した。また、2つのグレーティング間の距離を1 degから3 degに増大すると、2つのグレーティングが同期して知覚的に優位になる傾向が減少した。したがって、二組の闘争刺激が、空間的に隣接し collinearity を持つように配置されると、それらの闘争刺激は同期して視野闘争することが示唆される。これは2.4節で述べる視覚皮質の collinear facilitation^{19,20)}と対応していると Alais & Blake は述べている。また、Bonneh & Sagi²¹⁾も刺激の collinearity が視野闘争に影響を与えることを報告しており、collinear facilitation との対応を指摘している。

さらに、視野闘争時の知覚交替のダイナミクスは、視覚刺激の属性だけでなく、刺激が呈示される網膜位置によっても変化することが報告されている。Fahle²²⁾は、視角10 degの大きさを持つ垂直グレーティングを左眼に呈示し、同じ大きさを持つ水平グレーティングを右眼に呈示した。各々のグレーティングは左眼と右眼の対応点に呈示された。その闘争刺激が固視点から左に20 deg以上の所に呈示されたとき、左目に呈示された垂直グレーティングが右目に呈示された水平グレーティングよりも2倍長く優位になり、闘争刺激が固視点から右に20 deg以上の所に呈示されたとき、その傾向は逆になることを発見した。これは、一方の眼の鼻側網膜がもう一方の眼の耳側網膜よりも優位になる傾向があることを示している。電気生理学実験により、サルの大脳半球は耳側網膜よりも鼻側網膜からの入力を多く受け取る両眼性細胞を多く含んでいることが報告されており²³⁾、Fahleの実験

結果はこの生理学的事実と対応している。また、Fahleは、外斜視と比べて、なぜ内斜視を持つ人は弱視を伴うことが多いのかを、上で述べた視野闘争時に鼻側網膜の方が耳側網膜よりも優位になるという現象から説明できると指摘した。内斜視の場合、斜視眼の中心窩は非斜視眼の鼻側網膜と競合するが、外斜視の場合、斜視眼の中心窩は非斜視眼の耳側網膜と競合する。したがって、内斜視では、非斜視眼の鼻側網膜が優位となり、斜視眼が抑制されることにより、弱視が発達すると考えられる。

2.2 視野闘争を引き起こす刺激要因

図1のようにそれぞれの眼で方向が直交するようなグレーティングを呈示すると、我々はそのグレーティング間の闘争を知覚する。このとき、一方の眼に呈示されたグレーティングはコントラストを一定に保ち、もう一方の眼に呈示されたグレーティングのコントラストを変化させるとどうなるだろうか？前節でも述べたように、両眼間の刺激に強度差があっても視野闘争は起こるが、片方の眼に呈示されたグレーティングのコントラストを0%にすると視野闘争は起こらない、もしくは、極めて起こりにくくなる。したがって、視野闘争を引き起こすためには、両方の眼にある程度の強度を持った刺激を呈示する必要がある。片方の眼に呈示されるグレーティングにおいて、視野闘争を引き起こすために最小限必要とされるコントラストを視野闘争コントラスト閾値と呼ぶ⁶⁾。Blake²⁴⁾は、両眼間でグレーティングの方向が直交するような闘争刺激を呈示し、それらのグレーティングの様々な空間周波数に対して視野闘争コントラスト閾値を測定した。その結果、視野闘争コントラスト感度関数は単眼視によるコントラスト感度関数と類似することが発見され、約4 cpdの空間周波数のとき視野闘争コントラスト閾値は最小になった。

また、Blake & Camisa²⁵⁾は、視野闘争により片方の眼の像が抑制されている状況下で、その抑制された眼に闘争刺激と別のテスト刺激を瞬間呈示し、両眼間の闘争刺激のコントラスト差

を刺激変数として、テスト刺激の検出閾値を測定した。その結果、抑制された眼に瞬間呈示されたテスト刺激の検出閾値は上昇するが、その閾値の上昇は両眼間の闘争刺激のコントラスト差に依存しないことが明らかになった。これより、Blakeらは、両眼間抑制量は闘争刺激間のコントラスト差に依存しないと結論づけた。したがって、闘争刺激間のコントラスト差の変化により、視野闘争時の知覚交替のダイナミクスが変化しても、一旦視野闘争が開始されると、両眼間抑制量は変わらないことを示唆している。

それぞれの眼に呈示された闘争刺激のコントラストが同時に変化したときも視野闘争時の知覚交替のダイナミクスに影響を与えることが報告されている²⁶⁻²⁸⁾。Liu, Tyler & Schor²⁸⁾は、それぞれの眼に呈示したグレーティングのコントラストを両方ともわずかに閾上にしたときに、視野闘争が起こるかどうか調べた。その結果、グレーティングを呈示後、数秒間は視野闘争せず、二つの直交したグレーティングが重なって格子パターンのように見えることを発見した。そして、2つのグレーティングのコントラストを増大させると視野闘争が開始するまでの時間が短くなり、また空間周波数が高くなると格子パターンが見える時間が長くなることも発見した。

さらに、視野闘争を引き起こす際に、刺激の空間特性だけでなく、時間特性にも依存する²⁹⁻³¹⁾。すなわち、闘争刺激をそれぞれの眼に同時に短時間呈示(200 ms以下)すると、視野闘争は起こらず、各々の眼に呈示された刺激が重なって見える。しかし、闘争刺激が10 msで短時間呈示されても、右眼と左眼で150 msの時間間隔を置けば、視野闘争が起こった³¹⁾。

2.3 眼間闘争と刺激間闘争

一般に、視野闘争は右眼と左眼の間で起こっていると仮定されていた。しかし、別の見解として、視野闘争は眼間ではなく2つの闘争するパターン間で起こっているかもしれない。Blake, Breitmeyer & Green³²⁾は、右眼と左眼に呈示された闘争刺激を両眼間で入れ替えても、視野闘争時の眼優位性は変わらないことを報告した。

例えば、左眼に垂直グレーティングを呈示し、右眼に水平グレーティングを呈示したとする。右眼に呈示された水平グレーティングが知覚的に優位になっているときに、右眼と左眼のグレーティングを入れ替えると、垂直グレーティングが知覚される。

しかし、Logothetis, Leopold & Sheinberg³³⁾は、Blakeらと反対の結果を得た。18 Hzでフリッカーするグレーティングを各々の眼に呈示し、それらのグレーティングは方向が直交するように配置された。各々の眼に呈示されたグレーティングは、1秒間に3回、両眼間で入れ替えられた(図3)。被験者は手元のボタンを押すことで視野闘争する2つのパターンを追跡した。ほとんどの被験者は、各々の眼に呈示されたグレーティングがずっと同じ眼に呈示されたときと同じように、2つの直交したグレーティングの視野闘争を知覚した。このことから、Logothetisらは、両眼間ではなく刺激間で視野闘争は起こっており、脳の高次レベルで視野闘争時の知覚交替は起こっていると結論づけた。

Lee & Blake³⁴⁾は、Logothetisらの実験と同様に、各々の眼に呈示されたグレーティングを18 Hzでフリッカーさせ、それらのグレーティングを両眼間で瞬時に入れ替えたときは、両眼間ではなく刺激間の視野闘争が起こることを確認した。しかし、各々の眼に呈示されたグレーティングが18 Hzでフリッカーしなかったり、あるいは、両眼間でグレーティングを、瞬時ではなく徐々に入れ替えたりすると、刺激間ではなく両眼間の視

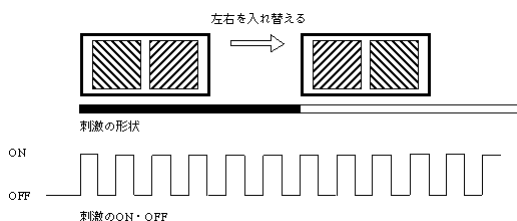


図3 Logothetisらが使った実験手続き。18 Hzでフリッカーする左右眼に呈示されたグレーティングを333 msごとに左眼と右眼のグレーティングを入れ替える。視野闘争時に、ほとんどの被験者は左右が入れ替わったことに気づかなかった。文献³³⁾より改変。

野闘争が起こった。すなわち、これは、Logothetisらが示した実験結果はかなり制限された刺激条件下でのみ得られることを示している。

Bonneh, Sagi & Karni³⁵⁾は、各々の眼に複数のガボールパッチを並べ、各ガボールパッチの方向が両眼間で直交するような刺激を使い、各ガボールパッチの方向の一様性、各ガボールパッチの空間的隣接性、そして、ガボールパッチのサイズ(図4)が、眼間闘争と刺激間闘争にどのような影響を与えるかを調べた。その結果、各ガボールパッチが空間的に近接し、方向が一様で、サイズが大きいつきに、刺激間闘争が起こった。逆に、各ガボールパッチが空間的に離れていて、方向が一様でなく、サイズが小さいときに、眼間闘争が起こった。これは、空間的にコヒーレントでないパターンのときは眼間闘争するが、空間的にコヒーレントなパターンのときは刺激間闘争することを示唆している。

2.4 視野闘争の空間領域

刺激の大きさが比較的小さいとき、視野闘争時に一方の眼に呈示された刺激だけが知覚され、もう一方の眼に呈示された刺激は完全に抑制され、その後、その関係が逆になるような知覚交替を示す。これは、exclusive dominanceと呼ばれている。一方、刺激の大きさが比較的大きいとき、視野上のある領域では一方の眼に呈示された刺激の一部分が知覚され、別の領域ではもう一方の眼に呈示された刺激の一部分が知覚される。すなわち、視野上の様々な領域で断片的にどちらかの刺激が知覚され、各々の領域で知覚

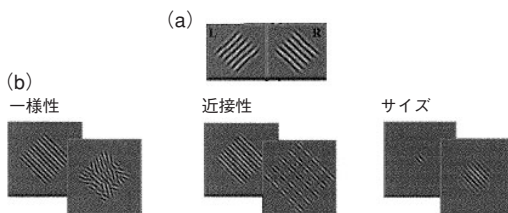


図4 Bonnehらが使った刺激。(a)被験者が観察する刺激の一例。刺激は複数のガボールパッチにより構成されている。L: 左眼に呈示, R: 右眼に呈示。(b)片方の眼の刺激に呈示されるガボールパッチに対して、各々の方向の一様性、各々のパッチ間の近接性、パッチのサイズを刺激変数とした。文献³⁵⁾より改変。

交替が生じる。これは、mosaic dominance と呼ばれている^{6,36)}。この mosaic dominance が生じているとき、視野上の様々な領域で起こっている知覚交替はそれぞれが exclusive dominance と考えられる。すなわち、mosaic dominance は exclusive dominance の集合体と見なすことができる。このことから、視野闘争の空間領域は、exclusive dominance が起こる視野上の範囲と行うことができる³⁶⁾。

Blake, O' Shea & Mueller³⁶⁾ は、右眼と左眼に円形の輪郭を持つグレーティングを呈示し、それらの方向が直交するようにした。そして、その円形パッチのサイズと呈示する網膜位置を変化させたときの exclusive dominance を示す時間の割合を測定した。中心窩において、観察時間の95%が exclusive dominance を示す円形パッチの直径は3人の被験者の平均で8.1 arc min だった。これは、サル³⁷⁾の視覚皮質上で測定されたハイパーコラムのサイズ³⁷⁾と類似していた。また、円形パッチのサイズの増加とともに exclusive dominance を示す時間は減少し、円形パッチのサイズを固定し呈示する網膜部位を変えると網膜偏位角の増加とともに exclusive dominance を示す時間は増大した。さらに、Blakeらは、実験で用いられた様々な刺激サイズに対して exclusive dominance が観察時間の50%になるときの網膜偏位角を実験データに基づいて算出した。その結果、網膜偏位角の変化に伴って同じ割合で exclusive dominance を示す刺激サイズの変化は、Cowey & Rolls³⁸⁾ が報告した Human cortical magnification による見積もりとよく一致していた。

刺激の大きさが比較的大きいとき、mosaic dominance が生じる。この mosaic dominance が起こるような視覚刺激を観察していると、知覚交替が起こっている各々の領域は拡張したり、縮小したりしているように見える。このとき、視野闘争時に知覚的に優位になる刺激はまるで波が伝搬するかのよう意識に現れる。Wilson, Blake & Lee³⁹⁾ は、この現象は視覚皮質にある神経細胞間の結合を通して広がる神経活動の伝

搬によるのではないかと考えた。この仮説を検証するために、彼らは図5のような刺激を使って、視野闘争の伝搬速度を測定した。一方の眼には低コントラストの radial grating (図5の左) あるいは concentric grating (図5の右) が呈示され、もう一方の眼には高コントラストの spiral pattern (図5の中央) が呈示された。被験者は grating が spiral pattern によって完全に知覚的に抑制されたときにキーボードのボタンを押した。その被験者の動作をトリガーにして、grating の8カ所のうちの1つでコントラストが100 ms 間増大した。コントラストが増大した地点から grating の知覚的優位が誘発され、そこから闘争刺激の環に沿って grating の知覚的優位の波が伝搬した。そして、被験者は、その知覚的優位の波が闘争刺激の環上の目標地点に到達したときにキーボードのボタンから手を放した。コントラスト増大後、被験者がキーボードのボタンを手放すまでの時間を測定した。このようにして得られた視野闘争の伝搬時間から伝搬速度を算出すると、radial grating のときに3.6 deg/s で、concentric grating のときに9.6 deg/s だった。Radial grating と spiral pattern が成す角度も、concentric grating と spiral pattern が成す角度も共に45度だった。それゆえ、視野闘争の伝搬速度が concentric grating のときに速くなった原因は、視覚皮質の神経細胞が同一線上にあって類似した方向選択性を持つ細胞と相互に連結している (Collinear facilitation) という事実^{19,20)} によると考えられる。さらに、Wilsonらは、闘争刺激の環の半径を1.8 deg から3.6 deg に増大し

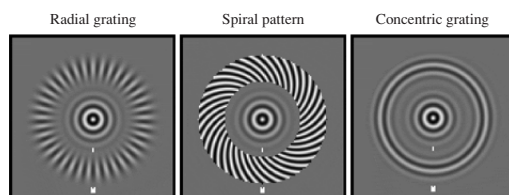


図5 Wilsonらが用いた刺激。左: Radial grating, 中央: Spiral pattern, 右: Concentric grating. すべてのパターンにおいて、中心の同心円上パターンが固視点であった。実験では、Spiral pattern よりも、Radial と Concentric grating のコントラストが低かった。文献³⁹⁾より改変。

たときに、視野闘争の伝搬速度がより速くなることを発見した。これらのデータを、cortical magnification factor を使って、視覚皮質上の距離に対する知覚的に優位になる波の伝搬時間として表現すると、闘争刺激の環の半径が1.8 deg のときも 3.6 deg のときも視覚皮質上を平均 2.24 cm/s の速度でその波が伝搬されていることがわかった。以上より、これらの結果は、視野闘争の伝搬速度の特性は、視覚皮質が持つ collinear facilitation と cortical magnification といった特性と関連していることを示している。これは、視野闘争は視覚皮質、特にV1で起こっているという考えを支持する。しかし、電気生理学的実験⁴⁰⁻⁴²⁾やfMRIを用いた実験^{43, 44)}が示しているように、脳の高次レベルでも視野闘争に同期して反応することが報告されている。それゆえ、視野闘争は、V1だけでなく、いくつかの脳の部位が相互作用することで起こっているのかもしれない。

3. 神経活動と視野闘争

3.1 視覚誘発電位の測定

Lansing⁴⁵⁾は、両眼視野闘争時の知覚交替に伴って、人の脳における誘発電位が変化することを報告した。左眼には時間周波数 8 Hz で周期的に比較的大きい領域をフリッカーさせ、右眼には縞模様を 5 秒間呈示した。縞模様が呈示されたとき、被験者は縞模様が知覚的に優位になり、フリッカー刺激の知覚は抑制されると報告した。そして、このとき、フリッカー刺激の知覚と同期して視覚誘発電位が減少した。Lehmann & Fender⁴⁶⁾やMacKay⁴⁷⁾によっても同様な結果が報告されている。

Brown & Norcia⁴⁸⁾は、各々の眼に、同じ方向を持ったグレーティング、もしくは、方向が直交するグレーティングを呈示し、両眼視野闘争と視覚誘発電位の間の関係を調べた。一方の眼に呈示されたグレーティングの各縞を 5.5 Hz でフリッカーさせ、もう一方の眼では 6.6 Hz でフリッカーさせた。この時間周波数の違いにより、各々の眼に呈示されたグレーティングの視覚誘発電位がラベル付けされた。右眼と左眼の

グレーティングの方向が直交していたとき、各々のグレーティングに対する誘発電位は、知覚された視野闘争と同期して、交互に増減した。右眼と左眼のグレーティングの方向が同じとき、誘発電位の増減はなくなった。

したがって、視覚誘発電位の測定により、視野闘争時の知覚交替と脳の信号の間には相関があることが明らかになった。

3.2 MEG を用いた実験

Srinivasan, Russell, Edelman & Tononi⁴⁹⁾は、被験者が視野闘争を知覚しているときのMEG信号の変化を測定した。実験に用いられた視覚刺激は、上記で述べた視覚誘発電位の実験⁴⁸⁾とほとんど同じであった。そして、後頭葉、頭頂葉、側頭葉、前頭葉を取り囲むようにセンサーを配置した。その結果、どのセンサーからも、視野闘争時の知覚交替に同期したMEG信号の変化が得られた。その中でも前頭葉に配置されたセンサーで、最も顕著な変化が得られた。

3.3 fMRIを用いた実験

Lumer, Friston & Rees⁵⁰⁾は、一方の眼にグレーティングを呈示し、もう一方の眼に顔画像を呈示したときの脳の活動を fMRI を使って測定した。その結果、視野闘争時の知覚交替と同期して fMRI の信号は変化し、その変化は、顔の情報処理に関係する紡錘状回と、空間的注意に関係する右脳の頭頂連合野で起こった。また、Tong, Nakayama, Vaughan & Kanwisher⁴³⁾は、一方の眼に顔の画像を、もう一方の眼に家の画像を呈示したときの脳の活動を fMRI を使って測定した。その結果、顔の画像が知覚的に優位になったときに海馬と比べて紡錘状回から得られる fMRI の信号が増大し、家の画像が知覚的に優位になったときに紡錘状回と比べて海馬から得られる fMRI の信号が増大した。したがって、視野闘争時の知覚交替に関連する神経活動は脳の高次レベルで生じていることが示唆される。

さらに、Lumerらは、V1では視野闘争の知覚交替と同期した活動は得られないことを発見した。これより、彼らは、V1で刺激の特徴が分析された後、V1よりも高次の部位で視野闘争が起

こると結論づけた。しかしながら、Lumerらの研究では顔の画像が用いられたために、視野闘争時の知覚交替と同期したV1の活動が得られなかったのかもしれない。すなわち、顔や家のような複雑な刺激ではなく、グレーティングのようなより単純な刺激を使えばV1でも視野闘争時の知覚交替と同期した活動が得られるかもしれない。Polonsky, Blake, Braun & Heeger⁴⁴⁾は、一方の眼に低コントラストのグレーティングを、もう一方の眼に、高コントラストでかつ一方の眼のグレーティングと直交するグレーティングを呈示し、被験者が視野闘争時の知覚交替を経験しているときのV1, V2, V3, V4での活動を測定した。その結果、V1からV4のどの部位でも、物理的に2つのグレーティングを交互に呈示したときに得られるfMRIの信号の変化と類似した変化が、視野闘争時の知覚交替のときに得られた。また、Tong & Engel⁵¹⁾は、同側性の眼からのみ入力を受け取る盲点に対応したV1の領域に着目し、視野闘争時のその領域における活動を調べた。その結果、同側性の眼に呈示されたグレーティングが知覚的に優位になると、盲点に対応したV1の領域におけるfMRIの信号が増大し、反側性の眼に呈示されたグレーティングが知覚的に優位になると、その領域でのfMRIの信号は増大しなかった。したがって、Polonskyらの結果とTongらの結果は、V1でも視野闘争は起きていることを示唆している。

これらのfMRIを用いた研究は、視野闘争時には大脳視覚野のかなり広い領域に跨って脳は活動していることを示しており、これはMEGを用いた研究が示した結果と一致している。

3.4 電気生理学実験

Logothetis & Schall⁵²⁾は、視覚刺激が左に動いたときと右に動いたときで異なったボタンを押すように、サルを訓練した。訓練後、サル的一方の眼に左に動く刺激を、もう一方の眼に右に動く刺激を呈示した。このとき、サルは、視野闘争時の知覚交替が起きているかのように、2つのボタンを交互に切り替えた。これと同時に、Logothetisらは、上側頭溝（おそらくMT）の動

きに感度を持つ両眼性細胞の活動を記録した。その結果、サルがボタンによって応答した動きの方向と、細胞が選択性を示す方向が一致したときだけ活動する細胞がいくつか見つかった。しかし、大部分の細胞はサルのボタンを押す行動と関係なく活動した。さらに、Leopold & Logothetis⁴⁰⁾は、サルを使って他の視覚野に対しても知覚と対応して活動する細胞があるかどうか調べた。その結果、サルが知覚したグレーティングの方位と細胞が示す方位選択性が一致するとき、V1とV2では約20%の細胞が活動を増大させ、V4では約40%の細胞が活動を増大させた。V1, V2, V4, MTでは比較的少数の細胞だけが視野闘争時の知覚交替に同期して活動することが示唆される。一方、Sheinberg & Logothetis⁴¹⁾は、視野闘争時の知覚交替に同期して活動する細胞がサルの下側頭連合皮質(IT)では約90%もあることを発見した。これは、すでにCrick⁵³⁾が指摘していた視覚意識の座はV1よりも高次レベルにあるのではないかという推測と一致する傾向にある。しかしながら、Polonskyら⁴⁴⁾が指摘するように、V1, V2, V4の神経細胞の活動を測定したときに用いられた刺激はグレーティングであったが、ITの神経細胞の活動を測定したときは一方の眼に動物の顔の画像、もう一方の眼に放射状のパターンを呈示していた。したがって、脳の部位に応じて用いられた刺激が異なったため、単純には結果を比較することはできないのかもしれない。また、サルと違って、人では、前節で述べたように、V1でも十分視野闘争時の知覚交替に同期して活動することをfMRIによる研究が示している。

サル以外にも、ネコを使って視野闘争時の知覚交替に同期した神経細胞の活動が測定された。Fries, Roelfsema, Engel, König & Singer⁵⁴⁾は、斜視眼を持つネコのV1の神経細胞の活動を記録した。一方の眼に左に動くグレーティングを、もう一方の眼に右に動くグレーティングを呈示した。刺激が動いているため、ネコの眼球は視運動性眼振(OKN)を引き起こした。OKNの方向は刺激の方向に依存して変わる。それゆ

え、ネコが右眼と左眼のどちらか一方のグレーティングを優位に知覚しているときは、その動きに対応したOKNを示す。これより、ネコの眼球運動を測定することでネコが右眼と左眼のどちらの刺激を優位に知覚しているかを知ることができた。視野闘争時に2つのうち一方のグレーティングが優位に知覚されると、そのグレーティングに選択的に反応するV1の細胞集団は同期して活動した。しかし、そのグレーティングが知覚的に抑制されると、V1の細胞集団は同期して活動しなかった。したがって、V1では、個々の細胞の活動の大きさよりもむしろ、細胞集団の同期した活動が視野闘争と関連していることを示唆している。しかしながら、この研究では斜視を持つネコを使っていたため、斜視でないネコでも同様の結果が得られるかどうかは疑問がある。実際、斜視を持つ人の場合、視野闘争時の両眼間抑制は正視者と異なった特性を持つことが報告されている^{55,56)}。

4. 立体視と視野闘争

Wheatstoneが、両眼視差が立体視の基盤を作ることを見証して以来、視覚系はどのようにしてわずかに異なった右眼と左眼の像を1つに融合するのかという問題が議論された。その後、両眼融合と視野闘争の関係に関する4つの理論が提案され、Howard & Roger⁶⁾は、これら4つの理論をそれぞれ、メンタル理論、抑制理論、2チャンネル理論、二重応答理論と呼んだ。

メンタル理論では、各々の眼の像は生理学的メカニズムによって融合されることなく別々に意識に到達し、右眼と左眼の像は精神的な活動(Psychic act)によって1つに融合されると考える²⁾。抑制理論では、各々の眼に呈示される刺激が同じでも異なっても、視野闘争は起こると考え、視野闘争が両眼間相互作用の唯一の方法であると考え⁵⁷⁾。2チャンネル理論では、視野闘争と立体視による両眼融合は視覚系の別々のチャンネルで処理されると考える⁵⁸⁾。二重応答理論では、視野闘争は各々の眼に呈示される刺激が異なったときのみ起こると考える。

そして、各々の眼に同じ刺激が呈示されたときは、視野闘争は起こらず、それらの像は融合され、視差検出システムにそれらの像の情報が渡されると考える。すなわち、視野闘争と両眼融合は同じ神経回路による異なった処理モードを反映していると考え⁶⁾。

これらのうち、抑制理論、2チャンネル理論、二重応答理論に関しては、多くの研究者によって検証されている。それらの研究によれば、抑制理論に関しては否定的な結果が報告されており、2チャンネル理論と二重応答理論に関しては意見が分かれている。以下に、それらの詳細を述べる。

4.1 抑制理論の検証

抑制理論を検証するにあたって、視野闘争時の片方の眼における抑制期と優位期のそれぞれでテスト刺激を呈示し、両者のテスト刺激に対するパフォーマンスの差が抑制の指標として用いられた。Fox & Check⁵⁹⁾は、一方の眼に垂直グレーティングを、もう一方の眼に水平グレーティングを呈示し、片方の眼にテスト刺激を呈示した。被験者は、視野闘争を観察している際にテスト刺激を見たらできるだけ早く応答するように指示された。その結果、視野闘争時の優位期よりも抑制期にテスト刺激が呈示されたときに被験者の反応時間はより長くなった。さらに、Fox & Checkは、両方の眼でグレーティングの方向が一致している条件でも同様の実験を行った。その結果、片方の眼に呈示されたテスト刺激への反応時間は、単眼でグレーティングを観察したときのテスト刺激への反応時間と変わらなかった。したがって、これらの結果は、右眼と左眼で像が一致するときに両眼間抑制は起こらないことを示唆している。

また、Blake & Camisa⁶⁰⁾は、右眼と左眼に呈示されるグレーティングに対して、奥行き方向に傾いた面を生成するような視差を与えたとき、どちらの眼でもテスト刺激は十分検出されることを発見した。これより、奥行き知覚を与えるような刺激でも、両眼間抑制は起こらないことを示唆している。この場合、右眼と左眼で異

なった刺激を呈示しているにもかかわらず、抑制理論の予測とは一致しなかった。

さらに、Fox & Check⁶¹⁾ は、闘争刺激の上に重ねて呈示された文字の認識能力を、視野闘争時の優位期と抑制期で比較した。その結果、優位期には文字は認識されたが、抑制期には文字は認識されなかった。しかし、右眼と左眼で刺激が一致するとき、片方の眼にその刺激の上に重ねて呈示された文字は十分認識された。それは単眼で刺激を観察したときと同じパフォーマンスを示した。したがって、反応時間の実験と同様に、右眼と左眼で像が一致したときに両眼間抑制は起こらないことを示している。

これらの実験が示すように、両眼間で刺激が一致するときには視野闘争は起こらない。また、たとえ両眼間で刺激が一致していなくても、奥行き知覚を生み出すような両眼視差を与えた刺激では、視野闘争は起こらない。抑制理論は、両眼に同じ刺激を呈示しても視野闘争が起こることを予測するが、これらの実験結果は明らかに抑制理論の予測と一致していない。

4.2 2チャンネル理論と二重応答理論の本質的差違

2チャンネル理論では、融合と闘争は異なったチャンネルで処理されると考えるため、視野の同じ位置で融合と闘争は共存することになり、同じ刺激によって融合と闘争が引き起こされる。一方、二重応答理論では、一つのみかみずみの中で、融合に失敗した時に闘争が起こると考えるため、視野の同じ位置で同時に融合と闘争が起こることはなく、同じ刺激によって融合と闘争が引き起こされることもない。このように、2チャンネル理論からの予測と二重応答理論からの予測には本質的な違いがある。

Kaufman⁵⁷⁾ は、一方の眼に赤い背景に黒いドットを呈示し、もう一方の眼に緑の背景に黒いドットを呈示した。各々の眼に呈示された黒いドットには視差がつけられ、被験者はその黒いドットから奥行きを知覚した。そして、赤と緑の背景が色の視野闘争を引き起こした。これより、Kaufmanは、色の視野闘争(color-rivalry)と黒いドットが生み出す1つの奥行きを持った面

の融合(fusion-stereopsis)が視野上の同じ位置で同時に生じていると結論づけた。color-rivalryが色チャンネルで処理され、fusion-stereopsisが輝度チャンネルで処理されていると考えれば、Kaufmanが報告した現象は2チャンネル理論と対応する。他にも、Tyler & Sutter⁶²⁾とWolfe⁵⁸⁾が、闘争と融合は同じ刺激によって同時に引き起こされると報告しており、2チャンネル理論を支持している。

Julesz & Miller⁶³⁾ は、ランダムドット・ステレオグラムを使って、ステレオグラムの空間周波数よりも2オクターブ高い空間周波数のランダムドット・ノイズを片方の眼だけに加えた。このとき、被験者は視野闘争を知覚したが、まだ奥行きを知覚することができた。それゆえ、Julesz & Millerは、同じ領域の中で、ある空間周波数を持った刺激が奥行き知覚を生み出し、それと同時に別の空間周波数を持った刺激が闘争を引き起こすことができると主張した。一方、Blake, Yang & Wilson⁶⁴⁾ は、Julesz & Millerと同じような刺激を用いて、奥行き知覚と視野闘争が視野の同じ領域の中で共存するかどうかを調べた。その結果、片方の眼に呈示されるランダムドット・ノイズが低コントラストのときは、被験者は奥行きだけを知覚し、視野闘争は知覚しなかった。ランダムドット・ノイズが中間のコントラストのときは、被験者は奥行きと視野闘争を知覚したが、それらは視野の同じ場所ではなかった。そして、ランダムドット・ノイズが高コントラストのときは、そのノイズが知覚的に優位になり、奥行きは知覚されなかった。これより、Blakeらは、全体としては奥行き知覚と視野闘争の両方が知覚されても、奥行き知覚と視野闘争は同じ領域の中では共存せず、領域ごとに奥行き知覚か視野闘争のどちらか一方だけが起きていると結論づけた。すなわち、これは2チャンネル理論ではなく二重応答理論を支持していることになる。

二重応答理論によれば、視野闘争と両眼融合は同じメカニズムであるが、異なったモードで処理される。視野闘争と両眼視差の処理に関し

でもこれと同じ事が言えるのだろうか。もし、視野闘争と視差の処理が、同じメカニズムでかつ、異なったモードで処理されているとすれば、そのメカニズムが視野闘争モードから視差モードに切り替わるときにある程度の時間を要すると考えられる。Harrad, McKee, Blake & Yang⁶⁵⁾が、この仮説を検証した。左眼に奥行き知覚を与えるためのステレオターゲットのハーフイメージ(二本の垂直状の棒)を呈示し、右眼にステレオターゲットのハーフイメージと視野闘争を起こすためのグリッドを呈示した。最初、右眼にはグリッドだけが呈示され、そのグリッドが左眼に呈示されたステレオターゲットのハーフイメージを知覚的に抑制したとき、被験者はボタンを押すよう教示された。被験者がボタンを押すと、様々なタイミングで右眼にもステレオターゲットのハーフイメージが呈示された。被験者のタスクは、二本の垂直状の棒のステレオターゲットの相対的な奥行きを判断することであった。その結果、被験者がボタンを押してから150 ms までは奥行き検出閾値が上昇した。これより、Harrad らは、ステレオターゲットのオンセットが視野闘争を止めてしまうが、視野闘争時の知覚的抑制の状態から両眼視差による奥行き知覚が得られるまでに時間を要すると結論づけた。したがって、視野闘争と視差の処理は、同じメカニズムで処理されているが、異なったモードで処理されていると考えられる。視差による奥行き知覚は右眼と左眼でわずかに異なった刺激が1つに両眼融合されることで生じる。それゆえ、Harrad らの結果は、二重応答理論を支持している。

4.3 両眼視差選択性細胞が存在する脳の部位

サルを用いた電気生理学実験により、両眼視差に選択性を示す細胞はV1, V2, V3, V3A, MT, そしてMSTで発見されている^{66,67)}。これは、両眼視差がまずV1で検出された後、頭頂葉に至る背側視覚経路に沿って両眼視差情報が処理されていくことを示している。一方、側頭葉に至る腹側視覚経路では、物体形状の情報が処理されていることが報告されており⁶⁸⁾、両眼視差は主に

背側視覚経路で処理されると考えられていた。しかし、近年になって、腹側視覚経路にあるV4やITでも両眼視差に選択性を示す細胞が発見され^{69,70)}、両眼視差は大脳皮質の様々な領域で処理されていることが明らかになってきた。

両眼視差の処理と同様に、両眼視野闘争も大脳皮質の様々な領域で処理されて生じることを3章で述べた。両眼視差に選択的な細胞が両眼視野闘争に関与しているかどうかはまだ生理学的な証拠はないが、いくつかの心理物理学実験によって支持されている二重応答理論によれば、両眼視差選択性細胞が両眼視野闘争に関与している可能性はあるように思われる。

4.4 両眼視野闘争からの奥行き知覚

Howard⁷¹⁾は、図6のような刺激を両眼融合すると奥行き知覚が得られることを発見し、この奥行き知覚現象をSieve effectと呼んだ。図6に示される刺激には、両眼網膜像差や単眼性の奥行き手がかりは含まれておらず、唯一、奥行きの手がかりとなるのは白黒の反転パターンだけである。白黒反転パターンからの奥行き知覚は古くから報告されているが^{2, 72, 73)}、これらの研究が用いた刺激はすべて両眼網膜像差を含んだ刺激であった⁷¹⁾。一方、Sieve effectを生み出す刺激は両眼網膜像差を含まず、白と黒の闘争だけが両眼視差となっている。すなわち、この輝度闘争だけが手がかりとなって奥行き知覚を生み出している。

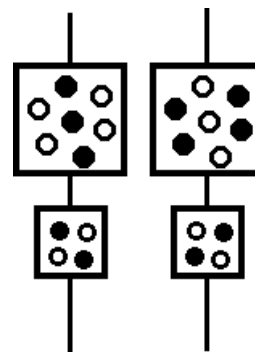


図6 Sieve effect. 左右の刺激を両眼融合すると、各々の穴の向こうに面があるような印象を創り出す。文献⁷¹⁾より改変。

さらに、Howardは、Sieve effectに影響を与える刺激変数を発見した。図7のように、個々の闘争パターンコントラストを減少したり、それらのサイズを大きくしたり、それらを取り囲む枠を太くすると、Sieve effectは弱まった。このことから、Howardは視野闘争時の exclusive dominanceの減少がSieve effectを弱めたのではないかと考えた。実際、闘争パターンコントラストを減少すると、闘争は起こらずそれぞれの眼に呈示された輝度が混合されたように見える。闘争パターンサイズを大きくすると、binocular lustreと呼ばれる奥行きのない光沢面を知覚するようになる。そして、闘争パターン周辺の枠を太くすると、白いパターンが比較的安定して見えるようになる。すわなち、このよう

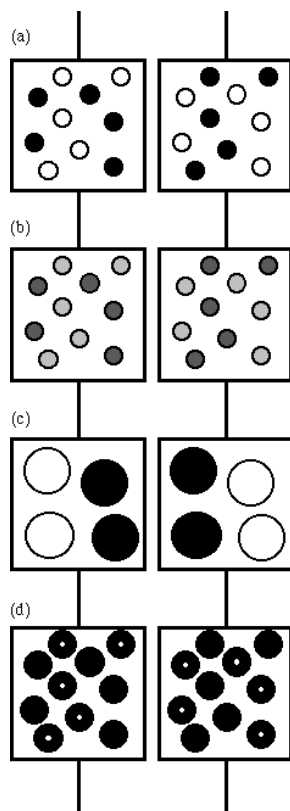


図7 Sieve effectに影響を与える刺激変数。(a) Sieve effectが生じる条件、(b) 闘争パターンコントラストが低い、(c) 闘争パターンのサイズが大きい、(d) 闘争パターンの枠が太い。(a)では奥行きの印象が強いが、(b)、(c)、(d)では奥行きの印象が弱まる。文献⁷¹⁾より改変。

な刺激変数の変化によって、exclusive dominanceが破壊され、その結果、sieve effectが弱まったと考えられる。さらに、Matsumiya & Howard⁷⁴⁾は、Sieve effectによって知覚される奥行き量と exclusive dominanceの闘争頻度の相関を調べた。その結果、闘争パターンコントラスト、サイズ、枠の太さのいずれを変化させても、exclusive dominanceの闘争頻度が高いときにSieve effectによる奥行き知覚量が増大した。

しかしながら、Sieve effectを生み出す刺激は、occlusionとしての解釈が成立する(図8)。そのため、視野闘争以外に、このocclusionによる解釈がSieve effectによる奥行き知覚を生み出している可能性がある。Tsai & Victor⁷⁵⁾は、occlusionによる幾何学的制約がSieve effectにどのような影響を与えるかを調べた。Sieve effectを生み出す刺激において、闘争パターンの水平方向のサイズが変化するとocclusionによる幾何学的制約条件が変化すが、闘争パターンの垂直方向のサイズ変化はocclusionによる幾何学的制約に何ら影響を与えない。ところが、闘争パターンのサイズが水平方向に変化しても垂直方向に変化しても、Sieve effectによる奥行き知覚量はわずかではあるが変化した。これより、Tsai & Victorは、Sieve effectはocclusionによる幾何学的制約で説明することはできないと主張している。

4.5 奥行き知覚と視野闘争のリンク

立体視と両眼視野闘争に関する二重応答理論

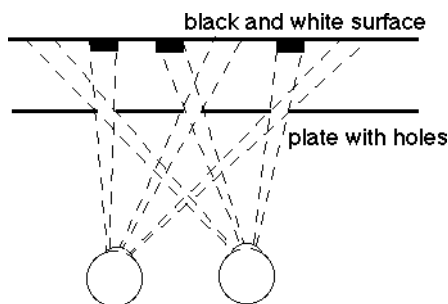


図8 Sieve effectを生み出す刺激に対する occlusion としての解釈。眼球に対して、手前にある面に穴があり、その穴より奥にある白と黒の模様が入った面を覗いていると解釈できる。文献⁷¹⁾より。

では、奥行き知覚と視野闘争は、モードは異なるが、同じメカニズムによって生じていると考え、いくつかの心理物理学実験がこれを支持した。また、イメージング技術を用いた研究により、両眼視野闘争は脳皮質の様々な領域と関連していることが報告され、偶然にも両眼視差の処理についても同様のことが電気生理学実験によって報告された。さらに、両眼網膜像差を含まない、視野闘争を引き起こすパターンだけでも奥行き知覚を生み出すことができる (Sieve effect) ことが報告された。以上より、一つの可能性として、視野闘争のメカニズムは、システムのエラーという消極的な働きだけではなく、2次元の網膜情報から3次元の奥行き知覚を生み出すためのより積極的な働きにも関与しているのかもしれない。

謝 辞

私がカナダ・ヨーク大学へ留学した時に、両眼視野闘争を勉強する機会を与えて下さったアン・ハワード博士に感謝いたします。今回、この解説記事を書くにあたって、ハワード博士が著された二冊の本「Binocular Vision and Stereopsis」⁶⁾と「Seeing in Depth」¹¹⁾を参考にさせていただきました。

文 献

- 1) C. Wheatstone: On some remarkable, and hitherto unobserved, phenomena of binocular vision. *Philosophical Transactions on Royal Society of London*, **128**, 371-394, 1838.
- 2) H. von Helmholtz: Handbuch der Physiologischen Optik. 1909. (J. P. C. Southall (trans & ed): Helmholtz's Treatise on Physiological Optics. Dover, New York, 1962.)
- 3) W. James: The Principles of Psychology. Macmillan, London, 1891.
- 4) C. S. Sherrington: Integrative Action of the Nervous System. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut, 1906.
- 5) W. Levelt: On Binocular Rivalry. Institute for Perception RVO-TNO, Soesterberg, The Netherlands, 1965.
- 6) I. P. Howard and B. J. Rogers: Binocular Vision and Stereopsis. Oxford, New York, 1995.
- 7) N. K. Logothetis: Single units and conscious vision. *Philosophical Transactions on Royal Society of London B*, **353**, 1801-1818, 1998.
- 8) D. A. Leopold and N. K. Logothetis: Multistable phenomena: Changing views in perception. *Trends in Cognitive Sciences*, **3**, 254-264, 1999.
- 9) A. K. Engel, P. Fries, P. König, M. Brecht and W. Singer: Temporal binding, binocular rivalry, and consciousness. *Consciousness and Cognition*, **8**, 128-151, 1999.
- 10) R. Blake and N. K. Logothetis: Visual competition. *Nature Reviews Neuroscience*, **3**, 13-23, 2002.
- 11) I. P. Howard: Seeing in Depth, Vol. 1. Basic Mechanisms. I. Porteous, Toronto, 2002.
- 12) R. Fox and J. Herrmann: Stochastic properties of binocular rivalry alternations. *Perception and Psychophysics*, **2**, 432-436, 1967.
- 13) T. J. Mueller and R. Blake: A fresh look at the temporal dynamics of binocular rivalry. *Biological Cybernetics*, **61**, 223-232, 1989.
- 14) I. T. Kaplan and W. Metlay: Light intensity and binocular rivalry. *Journal of Experimental Psychology*, **67**, 22-26, 1964.
- 15) B. B. Breese: Binocular rivalry. *Psychological Review*, **16**, 410-415, 1909.
- 16) R. Fox and F. Rasche: Binocular rivalry and reciprocal inhibition. *Perception and Psychophysics*, **5**, 215-217, 1969.
- 17) D. Alais and R. Blake: Grouping visual features during binocular rivalry. *Vision Research*, **39**, 4341-4353, 1999.
- 18) K. Yu and R. Blake: Do recognizable figures enjoy an advantage in binocular rivalry? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **18**, 1158-1173, 1992.
- 19) D. J. Field, A. Hayes and R. F. Hess: Contour integrations by the human visual system: Evidence for a local 'association' field. *Vision Research*, **33**, 173-193, 1993.
- 20) A. Das and C. D. Gilbert: Long-range horizontal connections and their role in cortical reorganization revealed by optical recording of cat primary visual

- cortex. *Nature*, **375**, 780-784, 1995.
- 21) Y. Bonnef and D. Sagi: Configuration saliency revealed in short duration binocular rivalry. *Vision Research*, **39**, 271-281, 1999.
 - 22) M. Fahle: Naso-temporal asymmetry of binocular inhibition. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, **28**, 1016-1017, 1987.
 - 23) S. LeVay, M. Connolly, J. Houde and D. C. Van Essen: The complete pattern of ocular dominance stripes in the striate cortex and visual field of the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, **5**, 486-501, 1985.
 - 24) R. Blake: Threshold conditions for binocular rivalry. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **3**, 251-257, 1977.
 - 25) R. Blake and J. Camisa: On the inhibitory nature of binocular rivalry suppression. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **5**, 315-323, 1979.
 - 26) L. T. Alexander: The influence of figure-ground relationships on binocular rivalry. *Journal of Experimental Psychology*, **41**, 376-381, 1951.
 - 27) M. Hollins: The effect of contrast on the completeness of binocular rivalry suppression. *Perception and Psychophysics*, **27**, 550-556, 1980.
 - 28) L. Liu, C. W. Tyler and C. M. Schor: Failure of rivalry at low contrast: Evidence of a suprathreshold binocular summation process. *Vision Research*, **32**, 1471-1479, 1992.
 - 29) L. Kaufman: On the spread of suppression and binocular rivalry. *Vision Research*, **3**, 401-415, 1963.
 - 30) J. D. Anderson, H. P. Bechtoldt and G. L. Dunlap: Binocular integration in line rivalry. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **11**, 399-402, 1978.
 - 31) J. M. Wolfe: Afterimages, binocular rivalry, and the temporal properties of dominance and suppression. *Perception*, **12**, 439-445, 1983.
 - 32) R. Blake, B. Breitmeyer and M. Green: Contrast sensitivity and binocular brightness: dioptic and dichoptic luminance conditions. *Perception and Psychophysics*, **27**, 180-181, 1980.
 - 33) N. K. Logothetis, D. A. Leopold and D. L. Scheinberg: What is rivaling during binocular rivalry. *Nature*, **380**, 621-624, 1996.
 - 34) S. H. Lee and R. Blake: Rival ideas about rivalry. *Vision Research*, **39**, 1447-1454, 1999.
 - 35) Y. Bonnef, D. Sagi and A. Karni: A transition between eye and object rivalry determined by stimulus coherence. *Vision Research*, **41**, 981-989, 2001.
 - 36) R. Blake, R. P. O'Shea and T. J. Mueller: Spatial zones of binocular rivalry in central and peripheral vision. *Visual Neuroscience*, **8**, 469-478, 1992.
 - 37) S. J. Schein and F. M. Monasterio: Mapping of retinal and geniculate neurons onto striate cortex of macaque. *Journal of Neuroscience*, **7**, 996-1009, 1987.
 - 38) A. Cowey and E. T. Rolls: Human cortical magnification factor and its relation to visual acuity. *Experimental Brain Research*, **21**, 447-454, 1974.
 - 39) H. R. Wilson, R. Blake and S. H. Lee: Dynamics of travelling waves in visual perception. *Nature*, **412**, 907-910, 2001.
 - 40) D. A. Leopold and N. K. Logothetis: Activity changes in early visual cortex reflect monkeys' percepts during binocular rivalry. *Nature*, **379**, 549-553, 1996.
 - 41) D. L. Scheinberg and N. K. Logothetis: The role of temporal cortical areas in perceptual organization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **94**, 3408-3413, 1997.
 - 42) I. Kovacs, T. V. Papathomas, M. Yang and A. Feher: When the brain changes its mind: Interocular grouping during binocular rivalry. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **93**, 15508-15511, 1996.
 - 43) F. Tong, K. Nakayama, J. T. Vaughan and N. Kanwisher: Binocular rivalry and visual awareness in human extrastriate cortex. *Neuron*, **21**, 753-759, 1998.
 - 44) A. Polonsky, R. Blake, J. Braun and D. Heeger: Neuronal activity in human primary visual cortex correlates with perception during binocular rivalry. *Nature Neuroscience*, **3**, 1153-1159, 2000.
 - 45) R. W. Lansing: Electroencephalographic correlates of binocular rivalry in man. *Science*, **146**, 1325-1327, 1964.
 - 46) D. Lehmann and D. H. Fender: Monocularly evoked electroencephalogram potentials: Influence of target structure presented to the other eye. *Nature*, **215**, 204-205, 1967.
 - 47) D. M. MacKay: Evoked potentials reflecting interocular and monocular suppression. *Nature*,

- 217, 81-83, 1968.
- 48) R. J. Brown and A. M. Norcia: A method for investigating binocular rivalry in real-time with the steady-state VEP. *Vision Research*, **37**, 2701-2708, 1997.
 - 49) R. Srinivasan, D. P. Russel, G. M. Edelman and G. Tonini: Increased synchronization of neuromagnetic responses during conscious perception. *Journal of Neuroscience*, **19**, 5435-5448, 1999.
 - 50) E. D. Lumer, K. K. Friston and G. Rees: Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain. *Science*, **280**, 1930-1934, 1998.
 - 51) F. Tong and S. A. Engel: Interocular rivalry revealed in the human cortical blind-spot representation. *Nature*, **411**, 195-199, 2001.
 - 52) N. K. Logothetis and J. D. Schall: Neuronal correlates of subjective visual perception. *Science*, **275**, 761-763, 1989.
 - 53) F. Crick: Visual perception: rivalry and consciousness. *Nature*, **379**, 485-486, 1996.
 - 54) P. Fries, P. R. Roelfsema, A. K. Engel, P. König and W. Singer: Synchronization of oscillatory responses in visual cortex correlates with perception in interocular rivalry. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **94**, 12699-12704, 1997.
 - 55) C. M. Schor: Visual stimuli for strabismic suppression. *Perception*, **6**, 583-593, 1977.
 - 56) E. L. Smith, D. M. Levi, R. E. Manny, R. S. Harwerth and J. M. White: The relationship between binocular rivalry and strabismic suppression. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, **26**, 80-87, 1985.
 - 57) L. Kaufman: Suppression and fusion in viewing complex stereograms. *American Journal of Psychology*, **77**, 193-205, 1964.
 - 58) J. M. Wolfe: Stereopsis and binocular rivalry. *Psychological Review*, **93**, 269-282, 1986.
 - 59) R. Fox and R. Check: Binocular fusion: A test of the suppression theory. *Perception and Psychophysics*, **1**, 331-334, 1966.
 - 60) R. Blake and J. Camisa: Is binocular vision always monocular? *Science*, **200**, 1497-1499, 1978.
 - 61) R. Fox and R. Check: Forced-choice form recognition during binocular rivalry. *Psychonomic Science*, **6**, 471-472, 1966.
 - 62) C. W. Tyler and E. E. Sutter: Depth from spatial frequency difference: An old kind of stereopsis? *Vision Research*, **19**, 859-865, 1979.
 - 63) B. Julesz and J. E. Miller: Independent spatial frequency tuned channels in binocular fusion and rivalry. *Perception*, **4**, 125-143, 1975.
 - 64) R. Blake, Y. Yang and H. R. Wilson: On the coexistence of stereopsis and binocular rivalry. *Vision Research*, **31**, 1191-1203, 1991.
 - 65) R. A. Harrad, S. P. McKee, R. Blake and Y. Yang: Binocular rivalry disrupts stereopsis. *Perception*, **23**, 15-28, 1994.
 - 66) G. C. DeAngelis: Seeing in three dimensions: the neurophysiology of stereopsis. *Trends in Cognitive Sciences*, **4**, 3, 80-90, 2000.
 - 67) B. G. Cumming and G. C. DeAngelis: The physiology of stereopsis. *Annual Review of Neuroscience*, **24**, 303-338, 2001.
 - 68) K. Tanaka: Inferotemporal cortex and object vision. *Annual Review of Neuroscience*, **19**, 109-139, 1996.
 - 69) P. Janssen, R. Vogels and G. A. Orban: Selectivity for 3D shape that reveals distinct areas within macaque inferior temporal cortex. *Science*, **288**, 2054-2056, 2000.
 - 70) 藤田一郎, 田中宏喜, 谷川 久: 腹側視覚経路における両眼視差と面の情報処理. *VISION*, **13**, 87-91, 2001.
 - 71) I. P. Howard: Depth from binocular rivalry without spatial disparity. *Perception*, **24**, 67-74, 1995.
 - 72) L. Kaufman and C. B. Pitblado: Stereopsis with opposite contrast conditions. *Perception and Psychophysics*, **6**, 10-12, 1969.
 - 73) J. D. Krol and W. A. van de Grind: Depth from dichoptic edges depends on vergence tuning. *Perception*, **12**, 425-438, 1983.
 - 74) K. Matsumiya and I. P. Howard: Relation between depth produced by the sieve effect and frequency of binocular rivalry. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, **42** (Suppl), S403 (Abstract), 2001.
 - 75) J. J. Tsai and J. D. Victor: Neither occlusion constraint nor binocular disparity accounts for the perceived depth in the 'sieve effect'. *Vision Research*, **40**, 2265-2276, 2000.