視能訓練士協会
第19回講演会

両眼視と意識にのぼる「見え」 — 視覚的意識を創り出す脳のメカニズム —

村 田 勉

(独) 情報通信研究機構 関西先端研究センター 脳情報グループ

Binocular Vision and Conscious Percepts — Neural Mechanisms of Visual Consciousness —

Tsutomu Murata, Ph.D.

National Institute of Information and Communications Technology

要 約

融合できないくらい異なる2つの画像を両眼で同時に観察すると、両眼視野闘争 (binocular rivalry) が起きて左右の画像が交互に見える。この古くから知られている現象の神経メカニズムについては多くの研究がなされてきたが、未だに解決をみていない。むしろ近年の非侵襲計測法 (機能的磁気共鳴画像法 (fMRI) など) を用いた研究により、新しい観点の問題提起がなされつつある。また、両眼視野闘争では観察している刺激自体は変わらないのに意識にのぼる「見え」が自発的に変化するため、90年代に「両眼視野闘争は意識の視覚的側面の研究のすぐれた題材である」という指摘がなされ、脳神経科学者の広い関心と呼ぶようになっていく。いわば、両眼視野闘争は古くて新しい研究課題である。

この講演では、両眼視野闘争に関するこれまでの主な研究経緯と最新状況を説明する。さらに、私達の研究グループのオリジナルな研究成果として、両眼視野闘争が多義図形知覚などを含む双安定視知覚というより広い現象の1つとしてとらえることができ、脳のシステム的な働きが重要な役割を果たしているという考え方について説明する。

別冊請求先 (〒651-2492) 兵庫県神戸市西区岩岡町岩岡588-2

情報通信研究機構 関西先端研究センター 脳情報グループ

Tel. 078-969-2273 Fax. 078-969-2279

Key words: 両眼視野闘争、視覚的意識、機能的磁気共鳴画像法、多義図形、視知覚

binocular rivalry, visual consciousness, fMRI, ambiguous figure, visual perception

Abstract

When we observe two different images dichoptically, our conscious percept alternates between these two images resulting in "binocular rivalry". Despite a long history of scientific researches, the neural mechanism of this phenomenon is not clarified yet. On the contrary, the conventional research paradigm of this field is being altered by the recent results from new observation technology such as functional MRI. During the last decade binocular rivalry has been attracting wide interests of neuroscientists because it can provide useful experimental paradigms for neural correlates of conscious perception. We can regard binocular rivalry as a today's hot topic as well as a century-long scientific issue.

In this lecture, I will review the research history of binocular rivalry, and explain the latest situation. I will also introduce our original researches which found that binocular rivalry is one branch of a wider category "multiple visual perception" and that it may share common neural mechanisms with the other branches such as ambiguous figure perception.

I. 両眼視野闘争の脳内部位をめぐって

図1のように、融合できない2つの刺激を左右眼のそれぞれで観察すると、単純に重なった像が見えるわけではなく、視野の各場所で2つの像が交替して見える。また、特にどちらかを見ようと意図しなくても、自発的に交替が起きるのを経験する。これが両眼視野闘争である。両眼視野闘争は「見ているもの（網膜への画像入力）」と「見えているもの（意識にのぼる見え）」が単に同じではないことを意味しており、意識の知覚的側面（視覚的意識）の神経機構の研究題材としても優れていると考えられる¹⁾。

図1 両眼視野闘争刺激の例。ステレオグラムを見る要領で、左右の図を左右眼それぞれで観察すると両眼視野闘争を経験できる。

1960年代以降の脳生理学の発展の中で、Hubel と Wiesel の業績に代表されるように大脳視覚野の構造が解明されてきた²⁾。左右眼からの情報は網膜から大脳皮質にいたる視覚経路の

途中では基本的には交じることはなく、大脳視覚野に入ってから初めて相互作用する。視覚野の入り口にあたる第1次視覚野（V1）には、どちらかの眼への刺激だけでもほぼ反応する単眼性細胞があり、左右の単眼性細胞同士の間には抑制性の相互結合がある。これらの大脳生理学的知見から、両眼視野闘争はV1における左右の単眼性細胞の抑制的相互作用によるという理論がとねえられた。つまり、V1において左右眼からの入力競争し、一方が他方の単眼性細胞の活動を抑制してしまうため勝った方の眼の画像だけが見える。活動を続けていると神経細胞が疲労するため、やがて今まで抑制されていた側の単眼性細胞の方が盛り返して見えが交替する、というものである。この理論はV1に着目するため低次レベル説と呼ばれ、単眼性細胞間の相互抑制を利用したニューラルネットモデルも多数提案された^{3~5)}。

1990年代後半にLogothetisらの研究グループが、サル電気生理実験で両眼視野闘争時の脳活動を調べた結果を報告した^{6~8)}。サルは今見えてみるものをレバーで報告するように訓練することができる。そして、両眼視野闘争を起こさせながら脳の神経細胞の活動を電極で記録すると、サル自身の見えの報告と神経活動との関係を調べることができるのである。彼らの結果では、見えの交替と相関して活動が変化した神経細胞は、低次レベル説で言われたようなV1

(あるいは隣接するV2という領野)では少なかった(20%程度)。むしろ、視覚情報処理経路の中では最終段階(高次レベル)にあたると言われる側頭葉の領野(下側頭皮質や上側頭溝付近)において、高い割合の神経細胞が見えの交替と相関して活動することがわかった(90%)(図2)。側頭葉には顔、動物、虫、(人間では)家や道具といった、対象あるいは特定のパターンに選択的に反応する細胞が存在している。このことから、Logothetisらは両眼視野闘争の見えるの交替はV1ではなく側頭葉などの高次レベルにおける対象表現間の競争によるものであるという理論を提出した。この理論は高次レベル説と呼ばれる。さらに、Logothetisらのグループは高次レベル説を支持する心理実験も報告している⁹⁾。両眼視野闘争している左右眼の画像をすばやく交換(3Hzなど)すると、1つの画像が提示されている眼はすばやく入れ替わっているにもかかわらず、見えている画像はあたかも画像交換がないときのように長い時間スケールで交替することがわかった。このことは、交替しているのが左右眼の入力ではなく、高次の対象表現であるという考えに一致するものである。

図2 サルにおいて両眼視野闘争の見えるの交替と相関した活動を示した神経細胞の割合(電気生理実験の結果)(文献8)より改変)。

一方、1990年代には非侵襲脳活動計測法としての機能的磁気共鳴画像法(functional magnetic resonance imaging: fMRI)が発展し、両眼視野闘争で見えが交替することに相関して

活動する部位を人間の脳について調べることができるようになった。Tongらのグループは「顔」の画像と「家」の画像を左右眼に別々に提示して両眼視野闘争を起こさせ、fMRIによって活動部位を調べた¹⁰⁾。上述のように顔や家といった対象は視覚系の高次レベルの活動によって表現されるが、顔の知覚は紡錘状回、家の知覚は海馬傍回という部位の活動と結びついていることがわかっている。fMRI実験の結果、両眼視野闘争で顔の見えるが優位になるときは紡錘状回のfMRI信号、家の見えるが優位になるときは海馬傍回のfMRI信号が増加した。このことは、意識にのぼる見えるの交替と側頭葉の領野の活動が相関しているというLogothetisらの結果と一致しており、高次レベル説を支持するものである。

ところが、fMRIを用いて両眼視野闘争時のV1の活動を調べてみると、高次レベルと同様の相関した活動が見られることがわかった。Polonskyらのグループは、コントラストが異なる直交するグレーティングを左右眼に与えて両眼視野闘争を起こさせた¹¹⁾。刺激のコントラストが強いほどV1の活動も強くなるが、V1(およびそれに続くV2, V3, V4といった領野)のfMRI信号の強度変化は、高コントラストグレーティングが見えているとき増加し低コントラストグレーティングが見えているときには低下して、見えるの交替と相関していた。また、Tong & Engelは直交するグレーティングで両眼視野闘争が起きているときの、盲点に対応するV1の部位のfMRI信号を調べた¹²⁾。盲点に対応するV1の部位は同側性の眼のみからの入力を受けるが、両眼視野闘争時のfMRI信号は同側性眼に提示されたグレーティングが見えるときには増加し、反対側眼が見えているときには減少した。これらの結果は、V1でも両眼視野闘争に関わる活動が起きていることを示している。サルではV1では相関した活動を示す細胞の割合が少なかったが、人間のfMRI実験の結果との差が何の原因によるのかという点は現在議論されている。

上記のfMRI実験では視覚系の領域に絞った撮像法が用いられていたが、Lumerらは脳全体にわたる撮像を行った¹³⁾。すると、両眼視野闘争と関連した活動は視覚系内に限られるわけでは

なく、前頭葉（腹外側前頭前野、背側運動前野、腹側運動前野）や頭頂葉（上頭頂小葉、下頭頂溝）に渡る複数の部位が関わっていることが示された。

ここまでの説明をまとめると、両眼視野闘争において左右眼からの画像情報の選択が起きる部位がどこなのかという点について、低次レベル説（V1など）と高次レベル説（下側頭皮質など）が競い合ってきたが、双方の説を支持する科学的証拠が蓄積しているので、どちらかに決着できない。そこで、むしろ視覚経路の中でも様々な処理水準のプロセスが関与しているのではないか、という新しい考え方が提起されるようになってきた¹⁴⁾。さらに、視覚系以外の前頭葉や頭頂葉にわたる複数の部位がどのように関与しているのかという問題も重要である。両眼視野闘争の研究は、闘争の「部位」を決めるための努力を重ねてきたが、そのような部位が単一ではなく様々なレベルと領野にわたって複数存在している可能性が高くなってきた。つまり、「脳の部位」というよりも「脳内のシステムの相互作用」を明らかにする必要が生じてきたと考えることができる。

Ⅱ. 意識にのぼる「見え」の確率的ダイナミクス

前節では、両眼視野闘争の神経メカニズムが脳の単一部位に局在したものではなく、複数の部位間の相互作用が重要な役割を果たしている可能性が得られてきていることを説明した。活動の関与が見られた部位は、両眼視野闘争以外の様々な課題（注意や記憶などを要求する課題）でも活動することがわかっている¹⁵⁾。したがって、両眼視野闘争は特殊な状況下で発生する特異な現象ではなく、感覚データから視覚的意識をつくり出す視覚の一般的なメカニズムの働きを反映するものと考えられるべきかもしれない。そのような観点から、両眼視野闘争と類似したより一般的な視覚現象との比較検討を行うことは興味深い。

両眼視野闘争と同様、同じ画像を観察しているにもかかわらず2つの異なる見え方が交互に

意識にのぼる現象に、多義図形知覚（ambiguous figure perception）がある。多義図形には多くの例があるが、有名なものとしては「ネッカーの立方体」、「ボーリングの嫁と姑」、「ルビンの顔と盃」などがあり、それ以外にも見かけの動きが2通りに見える「双安定仮現運動」などもあげられる（図3）。私達の研究グループは、様々な種類の多義図形と両眼視野闘争にどのような共通の（普遍的な）性質があるのかという点について研究した。そして、両眼視野闘争を多義図形知覚の双方について心理実験を行い、見えが自発的に切り替わる時間インターバルの分布形が共通であることを見出した（図4）。切替りの時間インターバルがガンマ分布という一定の確率分布によく合うという経験則が1960-70年代から報告されていた¹⁶⁻¹⁹⁾。私達は、この経験則について多数の被験者（各刺激20名程度）と十分な回数の切替りを得る

図3 多義図形の例。左から、ネッカーキューブ（2つの立体）、ルビンの顔と杯、ボーリングの嫁と姑、双安定仮現運動（2枚の画像の交互提示により、白い円盤の垂直方向と水平方向の運動が見える）。

図4 心理実験の概略。被験者は見えの交替を2つのスイッチのどちらかに指で触れることによって報告する。1試行は6分間行い、休憩しながら10試行行う。実験結果の1例にフィットさせたガンマ分布を示す（ α 、 β は最適フィットしたガンマ分布のパラメータである）（文献20）より改変）。

だけの観察時間（各計1時間、平均700回の切替り）によって調査し、切替り時間を精密に測定した。そして、実験から得られた時間分布にガンマ分布を最適フィットさせて適合度を定量的に解析することにより、刺激の種類によらずガンマ分布がよくフィットすることを明らかにした。

私達はさらに、ガンマ分布が発生する原因となるメカニズムを明らかにすることにも成功した。ここで要点のみ説明すると、ガンマ分布は2つのパラメータ α 、 β （それぞれ任意の正実数）によって定義される：

$$f_{\alpha\beta}(t) = \frac{\beta^\alpha t^{\alpha-1} e^{-\beta t}}{\Gamma(\alpha)} \quad (\alpha > 0, \beta > 0, \Gamma(\alpha) = \int_0^\infty x^{\alpha-1} e^{-x} dx)$$

数学的には、 α が自然数のときに限りそのガンマ分布はポアソン過程という離散的な確率過程から生じることを証明できる。ポアソン過程とは、1回、2回、と数えられるような離散的な事象が確率的に起きるようなプロセスである。（例として、放射性物質から放出される粒子をガイガーカウンターで検出するプロセスは、粒子が確率的に1つ、2つ、と飛び出してくるのでポアソン過程とみなすことができる。）この離散的な確率事象が α 回起きるまでにかかる所要時間の分布が、その自然数 α で決まるガンマ分布となる。（このとき、単位時間あたりに起きる事象数の平均が β である。）

私達が心理実験で得たガンマ分布のパラメータについて調べたところ、 α のヒストグラムにおいて、 α の値が2、3、4という自然数をとることがわかった（図5）。（ $\alpha=5$ 以上にピークがあるのかどうかは、度数が小さいため判別できない。）このことはとりもなおさず、両眼視野闘争と多義図形知覚では、見えが切り替わるまでに α 個のサブステップの間を確率的に遷移していくようなポアソン過程が存在することを意味している。つまり、 $(\alpha-1)$ 個の意識にのぼらないサブステップを経て、 α 番目のステップに到達したとき見えの切替りを意識的に経験する、という離散的確率メカニズムがあることになる（図6）^{20~22)}。ところで、 $\alpha=1$ のときにはガンマ分布は単調に減少する指数分布にな

る。このとき、非常に短いインターバルが多数発生することになるが、今回の心理実験のように被験者が指で見えを報告するような方法では、少なくとも指の反応時間よりも短いインターバルは報告しきれない。そこで、ポアソン過程をコンピュータシミュレーションし、人間の反応時間程度（ここでは280ミリ秒）よりも短いインターバルを除いたインターバル分布にガンマ分布をフィットさせてみた。すると、本来は $\alpha=1$ のところに現れるピークが2側に近いところにシフトした。このことから、人間の見えの切

図5 心理実験から得られたガンマ分布のパラメータ α のヒストグラム（のべ120名の被験者から得られた結果）。 α が2, 3, 4といった自然数に集まる様子が認められる。1と2の間にあるピークについては本文参照（文献20）より改変）。

図6 両眼視野闘争と多義図形知覚を引き起こしている脳の離散的確率メカニズム。離散的状態の間を速度 β で遷移していき（ポアソン過程）、 α 番目の状態に達すると意識上の見えが切り替わる（文献20）より改変）。

替り分布でもともと $a=1$ の分布があったのだが、指報告の時間的制限のために $a=1.6$ 付近のピークとして観察されたものと考えられる。

私達はさらに、両眼視野闘争と多義図形の各刺激について多数の被験者（約90名）を依頼した拡大追試実験を行うことによって、どの刺激でも離散的確率メカニズムの存在を明らかにした。そして、ステップ数 a は刺激の種類によって固定された値をとらず、むしろ被験者個人において刺激によらない固有な値をとることを示した²³⁾。

以上の結果から、両眼視野闘争と多義図形知覚は共通な離散的確率メカニズムによって引き起こされていること、そしてそれは被験者に固有な個数の脳の離散的サブステップ状態とその間の確率遷移というダイナミックなプロセスであることがわかった。つまり、両眼視野闘争と多義図形知覚は、与えられる視覚情報の内容は個別に異なっているが（例えば顔であったり立方体であったりする）、意識にのぼる見えを選択して切り替えるというメカニズムは共通である。このことから、これら2種類の現象はまとめて双安定視覚（bistable vision）としてとらえるべきではないかと思われる。（ネッカーの立方体は主たる見えは2つだが、長時間観察していると単なる平面図形としての見えが意識されてくることがある。一般に多義図形の見え方は2つとは限らず、第3、第4の見え方が可能な場合もあるため、「多安定（multistable）」という用語の方が一般性がある。しかしここでは主たる見えが2つの場合を扱っているため、「双安定」と呼ぶことにする。）

Ⅲ. 「見え」を切り替える 脳の広域ネットワーク

前節で、双安定視覚では共通の離散的確率プロセスが関わっていることを説明した。それでは、第1節で解説したような両眼視野闘争における脳活動は、多義図形知覚も含む双安定視覚にも一般的に見られるのだろうか。Kleinschmidtのグループは多義図形知覚における脳活動をfMRIを用いて調べ、両眼視野闘争と

類似した部位の活動を報告している^{24~25)}。しかし、両眼視野闘争と多義図形知覚のfMRI研究は別々の研究グループによって行われており、活動パターンがどの程度まで共通なのかという点がはっきりしない。そこで、私達の研究グループは、5名の被験者全員に4種類の双安定刺激（両眼視野闘争、ルビンの壺、ネッカーの立方体、双安定仮現運動）を観察してもらうfMRI実験を行った。典型的な1名の被験者の活動パターンを図7（a）に示すが、ここで4種類の刺激を通じて活動パターンがかなり共通しているようすが認められる。また、被験者5名、刺激4種類による計20の観察条件について、共通に活動がみられた部位をconjunctionという方法で抽出したものが図7（b）である。その結果、後頭葉（前有線野）、頭頂葉（上頭頂小葉）、前頭葉（腹外側前頭前野、背側運動前野、中運動前野、腹側運動前野）の活動が認められた²⁶⁾。

図7 4種類の双安定刺激を観察したときのfMRI実験の結果。

- (a) 典型的な被験者1名の脳活動のパターン。
(b) 被験者5名において共通に見られた活動パターン。

Ⅳ. ま と め

両眼視野闘争は提示される刺激自体は変化しないにもかかわらず意識にのぼる見えが自発的に交替するため、意識の知覚的側面の脳内メカニズムという観点からも広く関心を集めている。歴史的には、左右眼の画像を選択している脳内

部位がどこなのかという疑問に対して低次レベル説と高次レベル説の論争が続いてきた。しかし、近年の人間の脳のfMRI計測法の発展の中で、両眼視野闘争を引き起こしている部位は単一ではなく、脳の広い範囲にわたって分散して複数存在していることが明らかにされてきた。また、私達が心理実験によって示したように、両眼視野闘争と多義図形知覚は共通の離散的確率メカニズムに従っていることがわかってきた。fMRIによってこの2つの現象が共通の脳活動と結びついていることが明らかになったことも、メカニズムが共通であることを支持している。あいまいさ(多義的)や矛盾(闘争的)を含む感覚刺激が与えられたとき、脳はどのようにして整合的に意味のある知覚像を意識にのぼらせるのか。両眼視野闘争を初めとする双安定視覚の研究は、この問題に答えるためには脳のシステムとしての振舞いを解明する必要があることを示している。

参考文献

- 1) Crick F, Koch C: Consciousness and neuroscience. *Cereb Cortex* 8: 97-107, 1998.
- 2) Hubel DH: Eye, Brain, and Vision (Scientific American Library, No 22). W H Freeman & Co, 1995.
- 3) Sugie N: Neural models of brightness perception and retinal rivalry in binocular vision. *Biological Cybernetics* 43: 13-21, 1982.
- 4) Matsuoka K: The dynamic model of binocular rivalry. *Biological Cybernetics* 49: 201-208, 1984.
- 5) Blake RA: neural theory of binocular rivalry. *Psychological Review* 96: 145-167, 1989.
- 6) Leopold DA, Logothetis NK: Activity changes in early visual cortex reflect monkeys' percepts during binocular rivalry. *Nature* 379: 549-553, 1996.
- 7) Sheinberg DL, Logothetis NK: The role of temporal cortical areas in perceptual organization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94: 3408-3413, 1997.
- 8) Leopold DA, Logothetis NK: Multistable phenomena: changing views in perception. *Trends in Cognitive Sciences* 3: 254-264, 1999.
- 9) Logothetis NK, Leopold DA & Sheinberg DL: What is rivalling during binocular rivalry? *Nature* 380: 621-624, 1996.
- 10) Tong F, Nakayama, K, Vaughan JT, Kanwisher N: Binocular rivalry and visual awareness in human extrastriate cortex. *Neuron* 21: 753-759, 1998.
- 11) Polonsky A, Blake R, Braun J, Heeger DJ: Neuronal activity in human primary visual cortex correlates with perception during binocular rivalry. *Nature Neuroscience* 3: 1153-1159, 2000.
- 12) Tong F, Engel SA: Interocular rivalry revealed in the human cortical blind-spot representation. *Nature* 411: 195-199, 2001.
- 13) Lumer ED, Friston KJ, Rees G: Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain. *Science* 280: 1930-1934, 1998.
- 14) Blake R, Logothetis NK: Visual competition. *Nature Reviews Neuroscience* 3: 13-23 2002.
- 15) Rees G: Neuroimaging of visual awareness in patients and normal subjects. *Current Opinion in Neurobiology* 11: 150-156, 2001.
- 16) Levelt WJ: Note on the distribution of dominance times in binocular rivalry. *British Journal of Psychology* 58: 143-145, 1967.
- 17) Fox R, Herrmann J: Stochastic properties of binocular rivalry alternations. *Perception and Psychophysics* 2: 432-436, 1967.
- 18) Borsellino A, De Marco A, Allazetta A, Rinesi S, Bartolini B: Reversal time distribution in the perception of visual ambiguous stimuli. *Kybernetik* 10: 139-144, 1972.
- 19) Walker P: Stochastic properties of binocular rivalry alternation. *Perception and Psychophysics* 18: 467-473, 1975.
- 20) Murata T, Matsui N, Miyauchi S, Kakita Y, Yanagida T: Discrete stochastic process underlying perceptual rivalry. *Neuroreport*

- 14: 1347-1352, 2003.
- 21) 村田 勉: 視覚的意識のゆらぎと脳内確率機構. 別冊数理科学SGCライブラリ24「脳の謎に挑む (茂木健一郎編著、サイエンス社)」: 74-82, 2003.
- 22) 村田 勉, 柳田敏雄: 視覚的意識のゆらぎの背後にある脳の量子的状態と確率ダイナミクス. 日本神経回路学会誌 8: 139-146, 2001.
- 23) Murata T, Hamada T, Kakita Y, Yanagida T (in preparation).
- 24) Kleinschmidt A, Buchel C, Zeki S, Frackowiak RSJ: Human brain activity during spontaneously reversing perception of ambiguous figures. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 265: 2427-2433, 1998.
- 25) Sterzer P, Russ MO, Preibisch C, Kleinschmidt A: Neural correlates of spontaneous direction reversals in ambiguous apparent visual motion. *NeuroImage* 15: 908-916, 2002.
- 26) Tanabe HC, Murata T, Holroyd T, Hayashi S, Miyauchi S, Yanagida T (in preparation).
-