

## 時間的 2 刺激光法で計測した両眼間の時間的足し合わせ

平山 正治\*・篠森 敬三\*\*

\*高知工科大学大学院基盤工学専攻 〒782-8502 香美市土佐山田町宮ノ口 185

\*\*高知工科大学工学部情報システム工学教室 〒782-8502 香美市土佐山田町宮ノ口 185

### Temporal Binocular Summation Measured by Temporal Double-Pulse Method

Masaharu HIRAYAMA\* and Keizo SHINOMORI\*\*

\*Department of Engineering, Graduate School of Engineering, Kochi University of Technology, 185 Miyanokuchi, Tosayamada, Kami 782-8502

\*\*Department of Information Systems Engineering, Kochi University of Technology, 185 Miyanokuchi, Tosayamada, Kami 782-8502

Contrast detection thresholds for two brief flashes presented binocularly with one of several spatial frequencies were measured by a temporal double-pulse method. In order to confirm the existence of temporal binocular summation, the first flash was presented to one eye and the second flash was presented to the other eye. In luminous pulse experiment, the detection thresholds clearly decreased at short inter-stimulus intervals (ISIs) when the spatial frequency was around from 1.7 to 2.2 cpd and from 3.7 to 4.7 cpd. However, the detection thresholds were almost constant regardless of ISI in other spatial frequencies (from 0.4 to 1.2 cpd and from 2.7 to 3.2 cpd). In chromatic pulse (white-red grating) experiment, the detection thresholds approximately remained constant regardless of ISI in all spatial frequencies. These results suggest that temporal binocular summation exists only in pathways transferring luminous signals and it depends on the spatial frequency of visual stimulus.

**Key words:** temporal summation, binocular vision, impulse response, spatial frequency

### 1. はじめに

われわれは視対象を観察するとき、左右の眼を同時に利用している。2つの眼がそれぞれ独立した検出器として機能するならば、多くの条件下で刺激検出に確率的に有利だと考えられる<sup>1)</sup>。両眼足し合わせに関する過去の研究では、単眼でのコントラスト検出感度は、両眼の同一視野に刺激を呈示したときよりも40%悪くなるという報告<sup>2)</sup>がある一方で、刺激のコントラストや呈示時間、被験者のタスクによっても異なるなどの報告<sup>3,4)</sup>もある。これらの報告は、視野で同一位置上の視覚情報が視覚情報処理過程で統合され、高次レベルの知覚に影響を与える可能性を示している。両眼からの情報は、両眼網膜像差(両眼視差)を生じさせる。それを奥行き手がかりとして利用していることはよく知られており、異なる眼からの情報を統合して処理し、知覚する例といえる。

しかし、両眼間の情報の統合と、その高次の処理段階へ

の伝達に関しては不明な点もある。ヒトやサルの場合、網膜から大脳一次視覚野(V1)に至る経路の視神経や外側膝状体(LGN)では、左視野の情報は右のLGNへ、右視野の情報は左のLGNへそれぞれ投射され、LGN以降は同側のV1へ投射されている<sup>5)</sup>。これは、右半球のV1は左視野の情報を処理し、左半球のV1は右視野の情報を処理することを意味する。このとき、網膜上で同一視野に対応する点は、LGNやV1において比較的近い場所で処理され、さらに、左右視野の境界に対応する部分からは両半球に対してオーバーラップした投射がある<sup>6)</sup>ことから、同一視野からの各眼への視覚信号に対してなんらかの時間的な相互作用が生じているのではないかと予測し、検証のための実験を行った。

単眼の場合には、刺激光のエネルギーを、時間的に足し合わせて1つの応答にする「時間的足し合わせ」が存在する。刺激検出閾値については、足し合わせが成立している

\*\* E-mail: shinomori.keizo@kochi-tech.ac.jp

時間範囲において、刺激呈示時間と閾値の積が一定となるブロックの法則 (Block's law) が成立する。これは、ある時間範囲内に刺激光のエネルギーがどのように分散していても、刺激光内のエネルギー総量がある値になれば、刺激光が検出されることを示している。暗い背景条件では刺激呈示条件が 100 ms 以内であれば、明るい背景の条件であっても刺激呈示時間が 20 ms 以内であれば、ブロックの法則は成立する<sup>7)</sup>。

このような時間的足し合わせを検証する心理物理的手法として、時間的 2 刺激光法がある。この手法は、ある呈示時間間隔 (inter-stimulus interval: ISI) をおいて刺激光を短時間に 2 回呈示し、その検出閾値を測定する手法である。ISI が十分大きければ、2 刺激に相互作用は生じず、その検出閾値は、確率的足し合わせの影響を除外すれば単一刺激呈示と変わらない。ISI が十分短い条件では、2 刺激間に相互作用が生じる場合に、検出閾値は減少する。また、輝度変化刺激光を用いた実験では、2 刺激光による応答が足し合わされて閾値が減少するだけでなく、ある一定範囲内の ISI においては興奮性信号と抑制性信号との足し合わせにより閾値が上昇することも報告されている<sup>8-14)</sup>。

時間的に変化する任意の刺激に対するコントラスト検出閾値は、ノイズを考慮しながら線形フィルターの時間応答  $R(t)$  を確率的足し合わせを含んで時間積分することによって予測することが可能である<sup>15,16)</sup>。 $R(t)$  は、フィルターのインパルス応答と刺激の時間波形の畳み込み積分によって求められる。ここでインパルス応答関数 (impulse response function: IRF) は、時間  $t$  の関数で、視覚系全体の時間特性を反映する関数である。IRF を導出することで、非侵略的手法によって、時間的足し合わせによる視覚系の時間特性を求めることができる。さらに、IRF は刺激の空間周波数の影響を受ける<sup>13,14,17)</sup> ため、視覚系全体を通した時空間周波数特性を表す関数であるといえる。

そこで本研究では、時間的 2 刺激光法を用いてさまざまな空間周波数をもつ視覚刺激に対するコントラスト検出閾値を測定し、時間的足し合わせが両眼間にも存在するかどうかを検証した。その結果、輝度コントラスト変化実験では、刺激の空間周波数が 1.7~2.2 cpd (cycle/degree) と 3.7~4.7 cpd の条件で、ISI が比較的短いときにコントラスト検出閾値は減少した。これは、両眼それぞれに呈示された刺激光の応答が時間的に足し合わされていることを示している。しかしながら、0.4~1.2 cpd と 2.7~3.2 cpd の条件では、検出閾値は ISI によらずほぼ一定であった。また、等輝度色コントラスト変化実験 (L 錐体刺激量コントラスト変化の白赤グレーティング使用) では、検出閾値は

すべての空間周波数条件で ISI によらず一定の値を示し、両眼間の時間的足し合わせはこの色変化では生じていないことを示した。本実験の結果は、両眼間の時間的足し合わせはある空間周波数に同調した輝度チャンネルにのみ存在することを示している。

## 2. 実験手法

実験では、時間的 2 刺激光法を用いて、輝度コントラスト刺激あるいは等輝度色コントラスト刺激に対するコントラスト検出閾値を測定した。右視野あるいは左視野のどちらか一方に、左右眼それぞれ 1 刺激ずつ ISI をおいて連続的に呈示することで、両眼間の時間的足し合わせによる検出閾値の変化を測定した。刺激は、両眼融合した場合に視野上の同一位置に呈示した。両眼間に時間的な足し合わせが存在するならば、2 刺激の呈示間隔が十分短い条件では、刺激光に対するコントラスト検出閾値が減少することが予測される。反対に、両眼間に時間的な相互作用が存在しなければ、ISI によらず、刺激の検出閾値は一定の値を示すことが予測される。

### 2.1 刺激と装置

実験刺激は、コンピューター (DOS/V) に装着されたビデオカード (VSG2/4, Cambridge Research Systems 社製) によって生成され、CRT ディスプレイ (Sony G-500) 上に呈示された。CRT ディスプレイの表示領域は、左右眼刺激呈示のために水平方向に二分割され、被験者は 4 枚のミラーを通して CRT ディスプレイを観察する (Fig. 1 (a))。その結果、被験者は長方形の表示領域を知覚する (Fig. 1 (b))。実験中、被験者の頭部は顎台と額当てによって固定された。実験環境は、CRT ディスプレイの表示領域を除いて暗黒であった。被験者から CRT ディスプレイまでの光学距離は 65.5 cm であった。

実験は、輝度コントラスト刺激実験と、背景から L 錐体混同色線上で背景白色から赤方向に彩度に変化する等輝度色コントラスト刺激実験の 2 種類が行われ、さまざまな空間周波数をもつグレーティングにガウス関数の包絡線かけたものを実験刺激として使用した。グレーティングは、中心部分の強度が最も高くなるコサイングレーティングを用いた。刺激呈示時の眼球運動による網膜像のブレを軽減するため、格子縞を横縞に設定した。刺激サイズはガウス関数の SD 直径が視角  $2^\circ$  であり、刺激の空間周波数は 0.43~4.71 cpd の範囲から 15 種類を選択した。0.43 cpd は、ガウス関数自身の主空間周波数であるので刺激に縞は存在しない。実験中は常に、等エネルギー白色背景 (10 cd/m<sup>2</sup>: 視野サイズは視角で縦  $13^\circ$  × 横  $9^\circ$ ) と両眼視野の中心

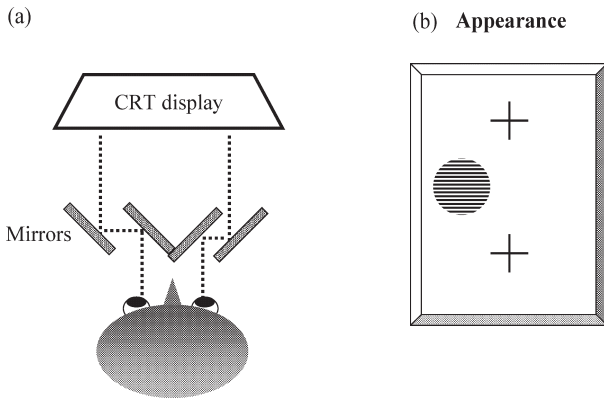


Fig. 1 (a) Scheme of the apparatus. The first flash and the second flash were presented on different eye respectively and fused through four mirrors. (b) Appearance of fused image.

垂直方向の上下に融合線 (cross) が 2 箇所に表示されていた (Fig. 1 (b)).

本実験で用いた空間周波数は、輝度コントラスト刺激実験では 15 種類 (0.43, 0.74, 1.24, 1.49, 1.74, 1.98, 2.23, 2.48, 2.73, 3.23, 3.72, 3.97, 4.22, 4.47, 4.71 cpd), 等輝度色コントラスト刺激実験では 10 種類 (0.43, 0.74, 1.24, 1.74, 2.23, 2.73, 3.23, 3.72, 4.22, 4.71 cpd) の中から選択され、左右眼に表示される刺激の空間周波数は同一であった。また、2 刺激の空間周波数は、実験の 1 セッション中には変化しなかった。

CRT ディスプレイの垂直同期周波数を 100 Hz に設定し、実験中の時間制御はすべて CRT ディスプレイのフレーム数 (1 frame = 10 ms) で制御した。1 つのパルスは 1 フレームで表示されたので、刺激表示時間は 10 ms 以下 (CRT 蛍光体の減衰時間で決まる一定値) となる。刺激表示間隔 (ISI) は、輝度刺激実験では 10~180 ms の範囲の 14 種類が設定され、等輝度色刺激条件では 10~260 ms の範囲から 14 種類が設定された。ISI は、トライアルごとに擬似ランダムに選ばれた。この擬似ランダム法においては、異なる ISI 間で終了トライアル数が 4 つ以上違わないようにしながら ISI を選択した。これにより、被験者の疲労等の影響が各 ISI に対してできるだけ均等に現れるようにした。

## 2.2 実験手順

実験セッションは、5 分の暗順応と 5 分の背景順応から開始された。Fig. 1 (a) に示されるように、被験者は 4 枚のミラーを通して CRT ディスプレイを観察し、左右眼の視野を融合させて知覚する。CRT 画面上の刺激は、Fig. 2 にあるように時間的に変化させた。短い high-tone 信号の 1 秒後に、右視野あるいは左視野のどちらか一方に、14

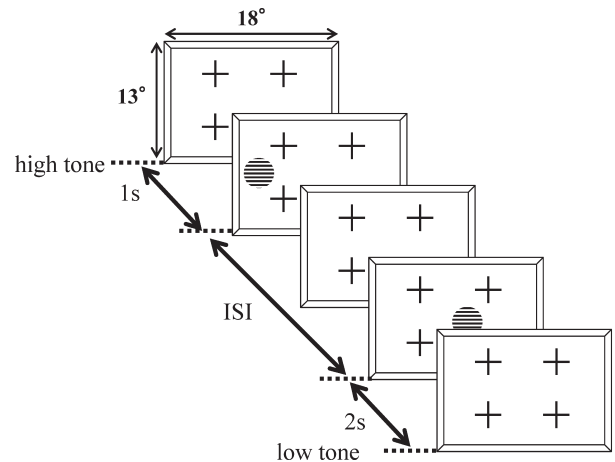


Fig. 2 Temporal flow of test flash presentation on CRT. The screen was divided into two parts for the right eye around right two crosses and the left eye around left two crosses. Each flash was presented only on the right side or the left side from two crosses but at different part for the different eye with ISI. Observers perceived as if two flashes were presented at the same position under binocular fusion.

種類の中から擬似ランダムに選択された ISI をおいて左右眼それぞれ 1 回ずつ刺激が表示された。2 秒後、短い low-tone 信号が鳴り、被験者は刺激が左右視野のどちらに呈示されたかをボタンスイッチを押すことで応答した。このとき、被験者は強制二者択一 (2AFC) 法で応答した。再び短い high-tone 信号が鳴り、刺激の呈示と被験者の応答が繰り返された。刺激の第 1 呈示が右眼に呈示されるか、左眼に呈示されるか、あるいは、2 つの連続的の刺激が右視野に呈示されるか、左視野に呈示されるかはランダムに決定された。

刺激の輝度あるいは色コントラストは、階段法 (two-down one-up) で変化させた。ある ISI 条件で、被験者の応答が 2 回連続して正解であれば、同じ ISI で次に呈示される刺激のコントラストは 0.005 log step (約 0.23%) 減少した。被験者の応答が誤りであれば、同じ ISI で次に呈示される刺激のコントラストは 0.005 log step 増加した。第 2 変極点が得られるまでは、その 5 倍量 (0.025 log step) で変化した。等輝度色コントラスト実験では、標準被験者の L 錐体刺激量コントラストを変化させた。実験開始前に、被験者ごとに色交替フリッカーを用いて三色蛍光管 (RGB) 相互の感度比を測定し、各蛍光管輝度を被験者ごとに調整して等輝度色刺激を作成した。この際、比較的長波長である赤蛍光体刺激に対する水晶体濃度変化の影響は微小であることもあり<sup>18)</sup> (被験者間輝度調整値の相違の最大値は 11.2%)、被験者によって背景白色の見えが若干異なる可能性はあっても、赤 (L 錐体刺激量増加) 方向に彩



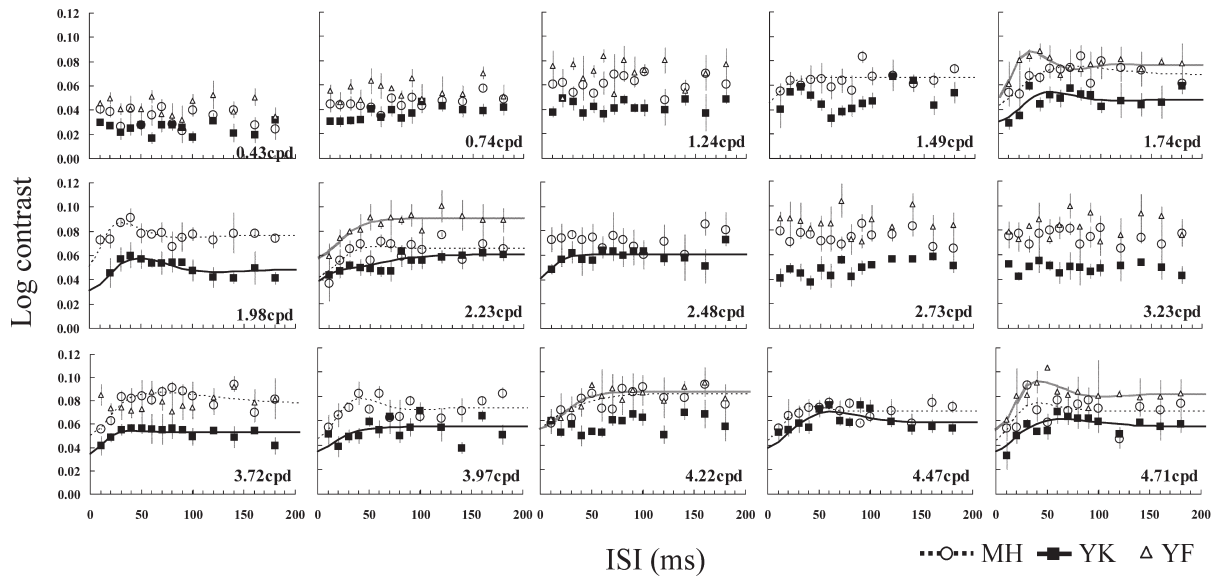


Fig. 3 Detection thresholds for luminous flashes. Log contrast luminous thresholds were plotted as a function of ISI for each spatial frequency condition. Different symbols denote the data for different observers. Black and gray solid lines and dashed-line drawn along symbols denote model fittings by equations (1), (2) and (3) for the data of observers YK, YF and MH, respectively, when the binocular temporal summation can be existed.

度が変化する等輝度色刺激の等輝度状態については十分な精度を確保している。

1セッションは、14種類すべてのISI条件において、第6番目の変極点が得られるまで繰り返された。1セッションの実験から得られた各ISI条件での第3番目から第6番目の変極点の値の幾何平均を、そのISI条件におけるコントラスト検出閾値とした。1セッション中、刺激の空間周波数は固定で変化しない。1つの空間周波数条件について4セッション以上の実験を行い、その幾何平均値をその空間周波数条件かつISI条件でのコントラスト検出閾値として採用した。実験の各セッションは、被験者の疲労を避けるため30分以上の間隔をおいて行われた。

### 2.3 被験者

被験者は筆者1名を含む21~26歳の学生4名(MH, YF, YK, TH)で、全員視力正常あるいは矯正済み(視力0.8以上)である。等輝度色刺激実験に参加した3名の被験者(MH, YK, TH)は、事前に石原表およびパネルD-15テストにより色覚正常であると判定された。筆者MHを除く3名の被験者は、本実験の目的について何も知らされていなかった。

### 2.4 インパルス応答関数の導出

筆者らは、実験で得られたコントラスト検出閾値からインパルス応答関数(IRF)を導出した。IRFを導出するモデルは多数提案されている<sup>19,20)</sup>が、他のモデルよりもパラメーターが少なく、また最小位相フィルターの仮定が必要ないという理由<sup>12)</sup>から、BurrとMorrone<sup>11)</sup>が提唱した

モデル(式(1))を採用した。ただし、両眼間に時間的足し合わせが存在するかどうかについては、ISIを変えたときのコントラスト検出閾値の増加あるいは減少によって明らかであるので、IRF導出モデルの選択は本論文の結果には影響しない。

$$IRF(t) = a_0 H(t) t \sin[2\pi\{a_1 t(t+1)\}^{-a_2}] \exp(-a_3 t) \quad (1)$$

式(1)において、 $a_0 \sim a_3$ はすべて正数で、関数全体のゲイン、振動の基本周波数、周波数変調、指数関数的な減衰をそれぞれ制御するパラメーターである。求められたIRFからコントラスト検出閾値を予測するために、Watson<sup>15)</sup>が提唱するモデル(式(2))を用いた。

$$p = 1 - (1-r) \exp\left[-\left\{\int_0^T |R(t, \tau)|^p dt\right\}\right] \quad (2)$$

ただし、検出確率 $p$ を式(2)により求めるに当たって、応答量 $R(t, \tau)$ を式(3)のように定めた。

$$R(t, \tau) = k\{IRF(t) + IRF(t+\tau)\} \quad (3)$$

式(2)において $r$ は偶然確率であり、2AFC法では $r = 0.5$ である。心理測定関数の傾きに関与する $\beta$ の値は、4.0を仮定した<sup>15)</sup>。two-down one-upの階段法を用いたので、 $p$ は閾値においては $0.707 (= \sqrt{2}/2)$ となる。実験から得られたコントラスト検出閾値と、式(1)と式(2)によって計算されたコントラスト検出閾値( $k(\text{cd}/\text{m}^2)/10(\text{cd}/\text{m}^2)$ )の差が最小となるように、 $a_0 \sim a_3$ の値を最小二乗法によって決定し、その条件の空間周波数でのIRFとした。

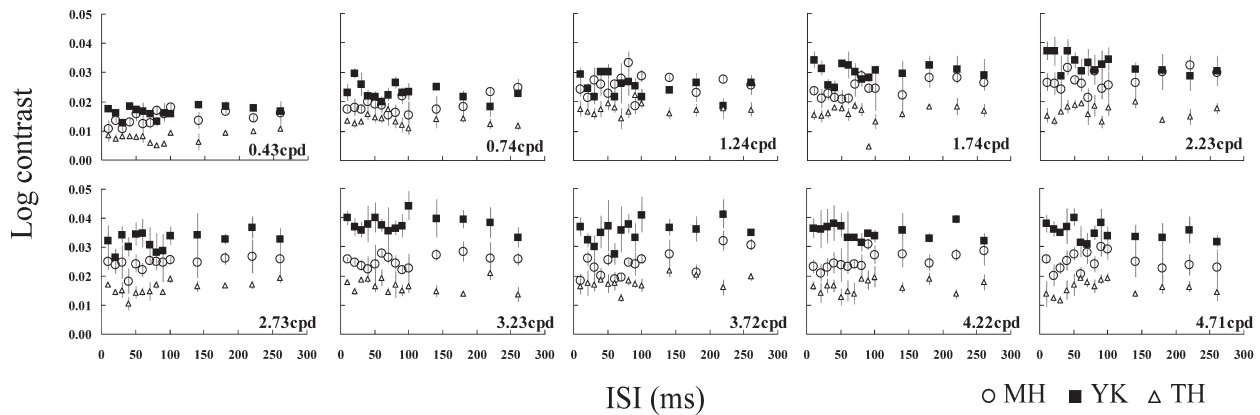


Fig. 4 Detection thresholds for two chromatic (red) flashes. Log chromatic (L-cone) contrast thresholds were plotted as a function of ISI for each spatial frequency condition. Different symbols denote the data for different observers. Temporal summation could not be obtained for all observers at all spatial frequency conditions.

### 3. 実験結果

#### 3.1 輝度刺激実験の結果

Fig. 3に、被験者3名(MH, YK, YF)の輝度刺激に対する対数輝度コントラスト検出閾値を、ISIの関数として示した。シンボルは各被験者を示し、誤差線は標準誤差(SEM)を示す。刺激の空間周波数が0.43~1.24 cpd, 2.73~3.23 cpdの条件では、ISIの増加に伴うコントラスト検出閾値の統一的な傾向の変化はなく、ほぼ一定の値を示した。これより、これらの空間周波数をもつ輝度刺激に対する視覚応答には、両眼間で時間的足し合わせは存在しないことが示された。

しかし、刺激の空間周波数が1.74~2.23 cpd, 3.72~4.71 cpdの条件では、ISIの増加に伴って、コントラスト検出閾値は一定の傾向をもって変化した。2刺激による応答の時間的足し合わせにより、ISIが比較的短い条件ではコントラスト検出閾値は最も小さく、ISIの増加に伴い検出閾値はいったん増加し、ISIが十分に長くなると検出は一定の値に収束している。これは、2刺激光法を用いた単眼での結果<sup>8-14)</sup>と同じ傾向である。これらの空間周波数をもつ輝度刺激に対しては、両眼間で時間的に足し合わせが存在することを示している。ただし、この空間周波数範囲でも、被験者YFの3.72 cpdの条件、被験者YKの4.22 cpdの条件ではISIによらず検出閾値はほぼ一定の値となり、時間的足し合わせは存在しない結果を示した。

両眼間で時間的足し合わせが、刺激の空間周波数に依存することから、視覚系に複数存在する空間周波数チャンネルの一部のみが、両眼間で時間的な相互作用をもつと考えられる。

#### 3.2 等輝度色刺激実験の結果

Fig. 4は、被験者3名(MH, YK, TH)の等輝度色刺

激に対する対数L錐体刺激量コントラスト検出閾値を、ISIの関数として示す。輝度刺激実験とは異なり、等輝度色刺激実験の結果は、3名の被験者に共通して、すべての空間周波数において、コントラスト検出閾値はISIの変化によらずほぼ一定の値を示した。本実験の結果は、今回用いた色相が赤の条件の場合では、色チャンネルでは両眼間の時間的な足し合わせはないことを示している。

#### 3.3 閾値変動における統計的有意差

以上の実験結果において、両眼間の時間的足し合わせが存在すること、および刺激の空間周波数に依存していることを確認するためTable 1を作成した。時間的足し合わせが存在する証拠のひとつとして、ある被験者のある空間周波数条件における幾何平均コントラスト閾値が最大となるISIのデータ点すべて(例えば4点)と、ISIが10 msのときのデータ点すべてとを、分散が等しくないと仮定した2標本としてt検定を実施して統計的有意差(有意水準5%)を求めた。表中の◎は、両側検定において統計的有意差が存在することを示しており、ある被験者のその空間周波数刺激において、足し合わせか抑制かによらず、両眼間刺激に相互作用が存在することを意味している。また、○は片側検定のみで有意差が存在する場合であり、このときは、ISIが10 msのときに足し合わせによる閾値減少、閾値が最大となるISIのときは相互作用なしで確率的足し合わせのみ、あるいは抑制性の相互作用で閾値がより高くなる、という仮定のもとで統計的有意差が存在している。△は、データ点がばらついていないために、あるいは閾値の変動幅が小さいために統計的有意差は存在しないが、閾値が連続的に変化しており、インパルス応答関数を妥当に計算できる場合である。等輝度色刺激の場合の●は、片側検定において統計的有意差が存在するが、妥当なイン

Table 1 Binocular temporal summation for luminous and chromatic (red) two flashes.

cpd	0.43	0.74	1.24	1.49	1.74	1.98	2.23	2.48	2.73	3.23	3.72	3.97	4.22	4.47	4.71
(a) Luminous flashes															
MH	×	×	×	○	○	○	◎	×	×	×	◎	○	◎	◎	◎
YK	×	×	×	×	◎	△	◎	◎	×	×	△	△	×	◎	○
YF	×	×	×	—	◎	—	◎	—	×	×	×	—	△	—	◎
(b) Chromatic (red) flashes															
MH	×	●	×	—	×	—	×	—	×	×	●	—	●	—	×
YK	×	×	×	—	×	—	×	—	×	×	×	—	×	—	×
YF	×	●	×	—	×	—	×	—	×	×	×	—	×	—	×

◎, ○: Binocular temporal summation existed (◎: statistically-significant in a two-sided test, ○: in a one-sided test).

△: Thresholds can be fitted reasonably by the model of equation (1), (2) and (3) but no statistical significance.

●: Statistically-significant difference in a one-sided test but thresholds can not be fitted by the model.

×: No summation. —: No data.

(Statistical significance is defined as the separation between data points at ISI=10 ms and at maximum threshold in unpaired *t*-test for two-sample assuming unequal variance (5% significant level).)

パルス応答関数が得られなかった場合である (4章参照)。統計的有意差の強度および被験者間の空間周波数のばらつきはあるものの、輝度刺激の場合には、刺激の空間周波数が1.49~2.48 cpdの範囲と3.72~4.71 cpdの範囲において、統計的に有意な閾値変動がみられる。その一方、等輝

度色刺激の場合には、いくつかの条件で片側検定による統計的有意差がみられるものの、全体として両眼間の時間的足し合わせを確認することはできなかった。

## 4. 考察

### 4.1 両眼間の時間的足し合わせとインパルス応答関数

人間の視覚系には、ある特定の空間周波数に感度のピークをもち、一定のバンド幅を備えた空間周波数チャンネルが複数存在する<sup>21,22</sup>。輝度刺激実験において、両眼間の時間的足し合わせが刺激の空間周波数に依存しており (Table 1), 刺激の空間周波数が1.49~2.48 cpdの範囲と3.72~4.71 cpdの範囲との間の空間周波数 (例えば2.73, 3.23 cpd) に対応する空間周波数チャンネルも存在するはずであるから、Table 1の結果は、複数存在する空間周波数チャンネルのいくつかのみで両眼間の時間的相互作用が存在することを示している。

そこで、時間的な相互作用が生じた空間周波数におけるそれぞれのインパルス応答関数を導出し、その違いを検証した。この際、等輝度色刺激の閾値からは、妥当なインパルス応答関数を計算することができなかった。等輝度色刺激の場合の片側検定の統計的有意差は、ISI=10 msや閾値が最大になるISIにおけるデータ点のばらつきが極端に小さい場合に生じたアーティファクトである可能性が大きいと考えられる。

Fig. 5に、2章4節で述べた手順で計算された被験者YKの輝度IRFを示す。横軸は時間 (ms) を示し、縦軸は応答強度を示す。計算されたIRFは、その波形から次の2種類に分けることができた。刺激の空間周波数が1.74, 1.98 (Fig. 5 (a)), 4.47, 4.71 cpd (Fig. 5 (d)) の条件では、興奮相の後に抑制相を伴う2相性を示した一方で、刺激の空間周波数が2.23, 2.48 cpd (Fig. 5 (b)) およ

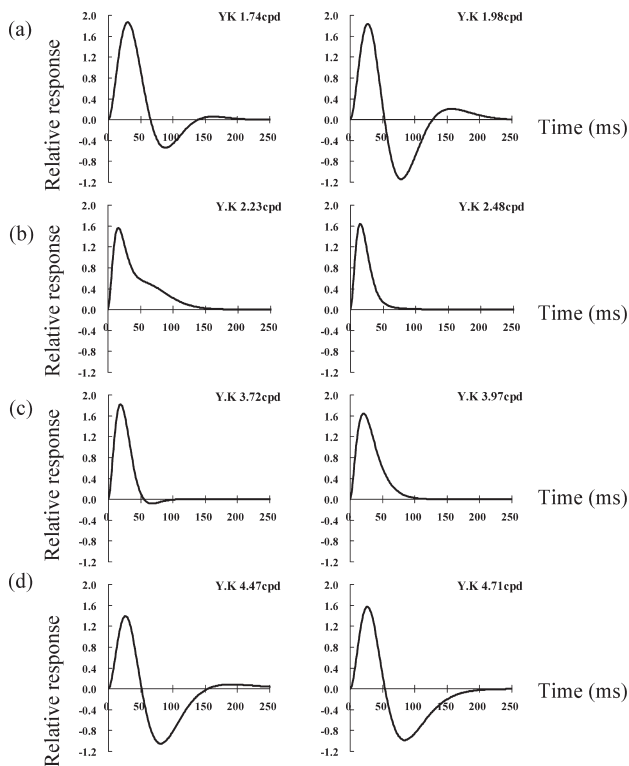


Fig. 5 Impulse response functions (IRFs) for observer YK calculated from the detection thresholds by the model (equations (1), (2) and (3)) when the temporal summation existed. (a) At lower spatial frequencies (1.74 and 1.98 cpd), (b) At lower-middle spatial frequencies (2.23 and 2.48 cpd), (c) At middle spatial frequencies (3.72 and 3.97 cpd), (d) At higher spatial frequencies (4.47 and 4.71 cpd). IRFs in (a) and (d) have a secondary (negative) phase but not in (b) and (c).



び 3.72, 3.97 cpd (Fig. 5 (c)) の条件では、抑制相をもたない単相性を示した。刺激の空間周波数に依存して IRF が変化したことから、求められた IRF は空間周波数チャンネルの時間応答特性を反映していることを示唆しており、両眼間で時間的な相互作用をもつ空間周波数チャンネルには、抑制信号を伝達するチャンネルと伝達しないチャンネルの 2 種類が存在する可能性がある。

今回得られた結果は、刺激の空間周波数が 1.74~1.98 cpd と 4.47~4.71 cpd の範囲では、抑制信号を伝達する両眼性の空間周波数チャンネルが存在し、刺激の空間周波数が 2.23~3.97 cpd では、抑制信号を伝達しない両眼性の空間周波数チャンネルが関与していると考えられる。両眼呈示の結果を単眼呈示の結果と比較すると、刺激の空間周波数による IRF の違いは、単眼における異なる空間周波数で得られた IRF の持続時間が変化すること<sup>13,14)</sup>と一致している。さらに、2 cpd 付近で刺激検出に参与する空間周波数チャンネルが切り替わるとする報告<sup>13,14)</sup>と、今回足し合わせが得られた 1.74~1.98 cpd および 2.23~2.48 cpd の空間周波数領域の境界とが一致していることから、少なくとも、1.74~1.98 cpd および 2.23~2.48 cpd のそれぞれに同調した空間周波数チャンネルが存在し、その両方の空間周波数チャンネルにおいて両眼間の足し合わせがあると考えられる。

ただし、Fig. 6 に示された 1 人の被験者の結果にみられるように、同じ空間周波数における IRF が、単眼呈示条件<sup>13,14)</sup>と今回の両眼呈示条件とで一致していない点については、さらなる研究によってその理由が明らかにされる必要があるだろう。

一方で、等輝度色刺激に対する IRF は、コントラスト検出閾値が ISI によらず一定であるため、IRF を導出することはできない。これは、2つのフラッシュ光に対する視覚応答に時間的な相互作用が存在しない場合には、IRF を導出することができないという時間的 2 刺激光法の実験原理によるものである。同じ理由から、両眼間で時間的な足し合わせが得られなかった輝度条件においても、IRF を導出することはできなかった。

#### 4.2 視覚系における両眼間の時間的足し合わせ

4 章 1 節の結果は、視覚情報伝達経路を構成する細胞層の特性を反映している可能性が考えられる。網膜から V1 へ至る初期の視覚情報伝達経路は、外側膝状体の小細胞層で伝達される小細胞系 (Parvo 系) と、大細胞層で伝達される大細胞系 (Magno 系) から構成され<sup>23)</sup>、両者は V1 以降でも分離して処理されていることが知られている。Parvo 系は小さな受容野をもつため、高い空間周波数に感度をもち、色選択性をもつ。それに対して Magno 系

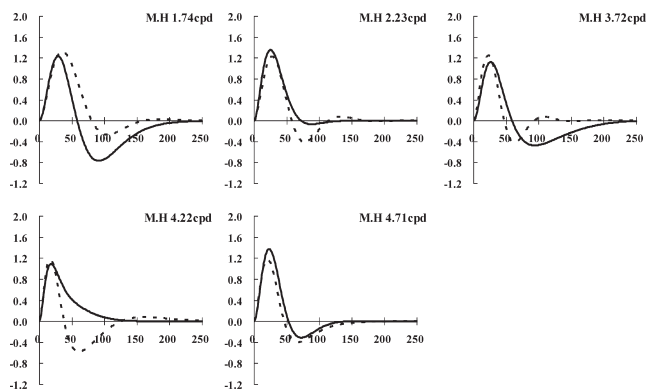


Fig. 6 Luminous IRF for observer MH from binocular condition (black lines) and monocular condition (graylines; from refs. 13 and 14). The IRFs consist of a positive phase and a negative phase at monocular condition, however, there is no or little negative phase at binocular 2.23 and 4.22 cpd conditions.

は、比較的大きな受容野をもつために、低空間周波数に感度をもつという特徴がある<sup>23)</sup>。

等輝度色刺激実験では、両眼間に時間的足し合わせが存在しなかったことから、色選択性をもつ Parvo 経路で構成される空間周波数チャンネルには、両眼間で時間的な相互作用は存在しないと考えられる。しかしながら、輝度刺激実験では、1.74~2.23 cpd と 3.72~4.71 cpd の空間周波数で両眼間の時間的足し合わせが得られた。このように 2つの空間周波数領域に分離しているという結果は、輝度チャンネルにおいて、低空間周波数に感度をもつ Magno 系から構成される空間周波数チャンネルと、高空間周波数に感度をもつ Parvo 系から構成される空間周波数チャンネルをそれぞれ反映しているとも考えられる。さらに単相性と 2 相性を示した異なる 2 種類の IRF は、伝達経路を構成する 2 種類の細胞層の特性の違いを反映している可能性がある。ただし、4 章 1 節で述べたように、同じ空間周波数であっても単眼呈示条件と両眼呈示条件とで IRF が異なる (Fig. 6) 点については、本節での説明では十分に説明できないこともあり、今後さらなる検討が必要である。

また、輝度変化実験において、被験者 YF の 3.72 cpd の条件と被験者 YK の 4.22 cpd の条件で、他の被験者と異なり時間的足し合わせが得られなかったことは、空間周波数チャンネルの感度のピーク周波数やバンド幅に個人差があることを反映している可能性がある。

いずれにしても、本研究は、どのような空間周波数の刺激であっても両眼間の時間的足し合わせが存在するというのではなく、刺激の空間周波数がある特定の範囲の場合でのみ、両眼間の時間的足し合わせが存在することを明らかにした。ただし、両眼間で時間的足し合わせが得られた

空間周波数領域が、両眼立体視に関与しているかどうかは本実験の結果だけからは不明である。例えば、両眼間足し合わせを行っている空間周波数チャンネルは、「入力が両眼性であるから立体視に寄与している」と考えることができる一方、「足し合わせを行っているので両眼視差など両眼間での刺激情報の差分を検出していない」と考えることも可能である。しかし、どちらの場合においても、両眼間の時間的足し合わせが特定の空間周波数領域でのみ存在することは、視野統合の処理過程における情報量圧縮、処理速度の点から考えると合理的なメカニズムであるといえよう。

## 5. ま と め

時間的2刺激光法を用いて両眼間の時間的足し合わせを検討した結果、輝度刺激条件でのみISIに伴ってコントラスト検出閾値が変化し、両眼間に時間的足し合わせが存在する結果を示した。さらに、それは刺激の空間周波数に依存していた。本実験の結果から、両眼間の時間的足し合わせは、輝度チャンネルの特定の空間周波数領域にのみ存在することが示され、両眼性の空間周波数チャンネルが存在することを示唆している。また、IRFを導出し比較した結果、単相性と二相性の2種類に分離できた。これは、異なる伝達経路(Magno経路とParvo経路の相違など)の特性を反映している可能性がある。

最後に、本論文作成にあたり、科学研究費(基盤研究(C)15500147)と私立大学教育研究高度化推進特別補助(大学院高度化特別経費(研究科特別経費))より研究費助成を受けたことと、査読者より有意義なご指摘をいただいたことに感謝いたします。

## 文 献

- 1) M. H. Pirenne: "Binocular and unocular thresholds of vision," *Nature*, **152** (1943) 698-699.
- 2) F. W. Campbell and D. G. Green: "Monocular vs. binocular visual acuity," *Nature*, **208** (1965) 191-192.
- 3) M. A. Bearse, Jr. and R. D. Freeman: "Binocular summation in orientation discrimination depends on stimulus contrast and duration," *Vision Res.*, **34** (1994) 19-29.
- 4) D. R. Simmons and F. A. Kingdom: "On the binocular summation of chromatic contrast," *Vision Res.*, **38** (1998) 1063-1071.
- 5) D. H. Hubel and T. N. Wiesel: "Functional architecture of macaque monkey visual cortex," *Proc. R. Soc. Lond. B*, **198** (1977) 1-59.
- 6) Y. Fukada, H. Sawai, M. Watanabe and K. Morigiwa: "Nasotemporal overlap of crossed and uncrossed retinal ganglion cell projections in the Japanese monkey (*Macaca Fuscata*)," *J. Neurosci.*, **9** (1989) 2353-2373.
- 7) J. A. J. Roufs: "Dynamic properties of vision. I. Experimental relationships between flicker and flash thresholds," *Vision Res.*, **12** (1972) 261-278.
- 8) M. Ikeda: "Temporal summation of positive and negative flashes in the visual system," *J. Opt. Soc. Am.*, **55** (1965) 1527-1534.
- 9) R. W. Bowen: "Two pulses seen as three flashes: A superposition analysis," *Vision Res.*, **29** (1989) 409-417.
- 10) K. Uchikawa and T. Yoshizawa: "Temporal responses to chromatic and achromatic change inferred from temporal double-pulse integration," *J. Opt. Soc. Am. A*, **10** (1993) 1697-1705.
- 11) D. C. Burr and M. C. Morrone: "Impulse-response functions for chromatic and achromatic stimuli," *J. Opt. Soc. Am. A*, **10** (1993) 1706-1713.
- 12) K. Shinomori and J. S. Werner: "Senescence of the temporal impulse response to a luminous pulse," *Vision Res.*, **43** (2003) 617-627.
- 13) M. Hirayama and K. Shinomori: "Change in shape of impulse response function in different spatial frequencies," *Proceedings of the Second Asian Conference on Vision* (2002) p. 46.
- 14) M. Hirayama and K. Shinomori: "Spatial frequency-tuned channels measured by luminous impulse response functions," *Proceedings of International Conference Next Era Information Networking (NEINE)* (2004) pp. 147-154.
- 15) A. B. Watson: "Probability summation over time," *Vision Res.*, **19** (1979) 515-522.
- 16) R. F. Quick: "A vector-Magnitude model of contrast detection," *Kybernetik*, **16** (1974) 65-67.
- 17) Y. Ohtani and Y. Ejima: "Relation between flicker and two-pulse sensitivities for sinusoidal gratings," *Vision Res.*, **28** (1988) 145-156.
- 18) 篠森敬三: "加齢効果に伴う世代間・世代内の視覚感度の個人差," *光学*, **34** (2005) 299-305.
- 19) A. B. Watson: "Derivation of the impulse response: Comments on the method of Roufs and Bloommaert," *Vision Res.*, **22** (1982) 1335-1337.
- 20) W. H. Swanson, T. Ueno, V. C. Smith and J. Pokorny: "Temporal modulation sensitivity and pulse-detection thresholds for chromatic and luminance perturbations," *J. Opt. Soc. Am. A*, **4** (1987) 1992-2005.
- 21) H. R. Wilson, D. K. McFarlane and G. C. Phillips: "Spatial frequency tuning of orientation selective units estimated by oblique masking," *Vision Res.*, **23** (1983) 873-882.
- 22) C. Blackmore and F. W. Campbell: "On the existence of neurons in the human visual system selectively sensitive to the orientation and size of retinal images," *J. Physiol.*, **203** (1969) 237-260.
- 23) M. Livingstone and D. Hubel: "Segregation of form, color, movement, and depth: Anatomy physiology, and perception," *Science*, **240** (1988) 740-749.