

Comparative perception の新たな展開： 視覚体制化をめぐる

牛谷 智一

千葉大学 文学部

〒 263-8522 千葉市稲毛区弥生町 1-33

1. はじめに

我々ヒト自身の視知覚を理解するためには、ヒト以外の動物の視知覚について理解しなければならない。ヒトの視覚を知りたいのに、わざわざ動物と比較するなどということは、一見遠回りのことのように思われるかもしれない。実際、視知覚研究者の中で種間比較を行っている者は、ほんのごく少数である。しかし、知覚の教科書を見ても、必ずと言っていいほど、ヒトとヒト以外の動物の種差について何らかの言及がある。例えば、立体視の解説では、ヒトのように頭部の前面に眼球がついている種と、ウサギのように側面に眼球がついている種を比較して、両眼立体視できる視野の大きさについて論じることがある。ヒトの持っている両眼視野の大きさを記述するだけならば、種間比較は必要ない。しかし、その視野がはたして広いのか狭いのか評価するには、比較ということ抜きに考えられない。両眼視野の大きさの比較は、いわば解剖学的な比較に過ぎないが、ヒトの空間解像度は高いのか、時間解像度は高いのか、運動を知覚する閾値は低いのか等々、ヒトの知覚機能の「評価」に関する問いは、どれも種間比較の必要性に直結している。

ヒトとヒト以外の動物、あるいはヒト以外の動物同士の知覚を比較して論じる研究分野である comparative perception (比較知覚論) は、どのようなことを問い、そして知覚研究にどのような貢献をしているのか、筆者らによる視覚的体制化の比較研究の紹介を兼ねて論説したい。

2. 運動の知覚的統合

水平面上を滑らずに転がる円盤の円周上に取り付けられた光点 (光点 A) は、サイクロイドと呼ばれるような、山をつなげたような軌道を描くが、円盤の中心にも光点 (光点 B) を取り付けると、それら複数の運動が統合され、光点 A が回転運動しているように知覚される。回転運動は、サイクロイド運動のベクトルから、水平運動のベクトルを減算した差分であり、いわば光点 A の、光点 B に対する相対運動が知覚されたといえる。光点 A がジグザグ運動をしている場合、同速度で水平運動する光点 B を付随させると、今度は垂直運動を知覚する。

ハトは、運動を統合し、相対運動を知覚するであろうか。運動の知覚的統合に関する種間比較研究は、バイオリジカルモーションに関する数件の研究 (例えば、チンパンジー^{1,2)} やハト³⁾ を被験体とする研究) を除いては、まだ報告されていない。バイオリジカルモーションは、生後の経験と遺伝的に備わったものとの交互作用の観点から非常に興味深い⁴⁾ が、運動の知覚的統合に関する基礎研究としては、いささか複雑すぎるだろう。

筆者らは、運動の知覚的統合そのものに焦点を当て、運動する 2 光点といったより単純な刺激を使用し、ハトが知覚的に運動を統合し、相対運動を知覚するか調べた⁵⁾。斜め方向 (垂直方向) に運動するターゲットの近くに、これと同期して水平に運動する別の付随光点を呈示すると、2 光点の運動は統合され、ヒトはターゲットの運動方向が垂直 (斜め) であるように

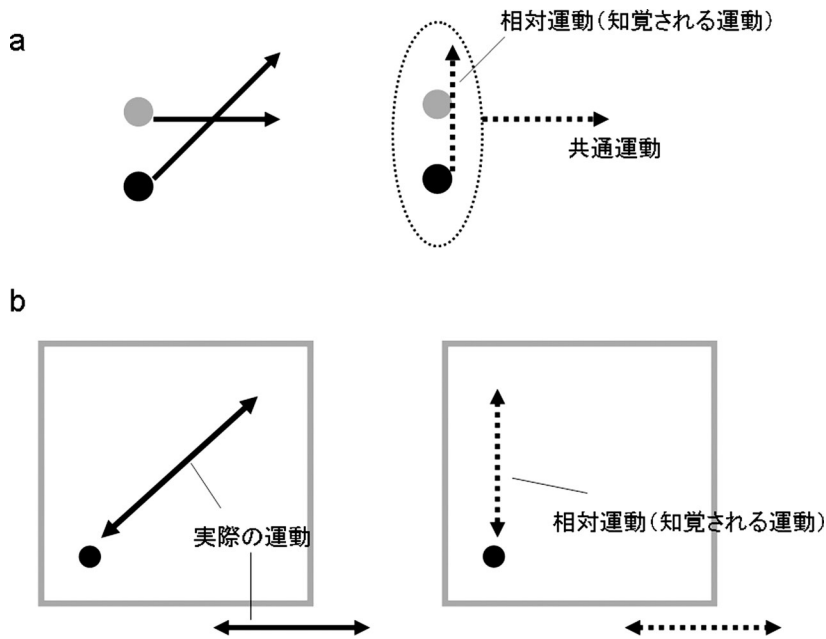


図1 a. 斜めに運動する光点に、水平に運動する光点が付随する(左)と、斜め運動している光点は、垂直運動しているように知覚される(右). b. 同様に、動く枠が付随しても(左)、垂直運動しているように知覚される(右).

知覚する(図1a).

ハトに単独で呈示したターゲットの運動方向が垂直か斜めか答えるよう訓練した後、テストで水平方向に運動する付随光点を呈示し、反応がどう変化するか調べた。

まず最初に、光点の運動方向が垂直か斜めかの弁別を、ゼロ遅延象徴見本合わせという課題を用いてハトに訓練した。すなわち、試行が始まると呈示される白い光点(ターゲット)をつつくと、垂直方向あるいは斜め45°方向に等速直線の往復運動を開始した。ハトが2回この見本をつつくと消え、赤と緑の色刺激が出現した。ターゲットの運動方向が垂直か斜めかによって、各々あらかじめ正解だと決められたほうの色刺激(例えば、垂直運動に対しては赤、斜め運動に対しては緑)をつつくと餌を呈示し、不正解の場合には罰として次の試行までに遅延を設けた。

訓練が完成した後のテストは、通常の訓練試行間にテスト試行をランダムに挿入するという方法で行われた。このようなテスト試行をプ

ローブ試行と呼ぶ。実験条件のプローブ試行では、この白色の光点に付随して水平に動く黄色の光点(付随光点)が呈示され、統制条件の試行では、離れたところで付随光点が運動した。もしハトが相対運動を知覚するならば、実験条件において、ターゲットの絶対運動方向は垂直(斜め)であるにもかかわらず、相対運動方向である「斜め(垂直)」に対応する色刺激を選択するだろう。しかしハトは、垂直(斜め)に対して「垂直(斜め)」と絶対運動方向を答え、ハトが相対運動を知覚しているという証拠は得られなかった。このあと、刺激サイズを小さくしたり(実験2)、動きを滑らかにしたり(実験3)、付随光点を2点にしたり(実験4)しても結果はほとんど変わらなかった。そこで、付随光点の代わりに、ターゲットの周りに、同期して動く黄色い正方形の枠を呈示して、枠が静止しているときと比較した(実験5; 図1b)。ハトは、枠が動いているとき、ターゲットの絶対運動方向ではなく、枠に対しての相対運動方向を答えていた。もちろん、種差については今後

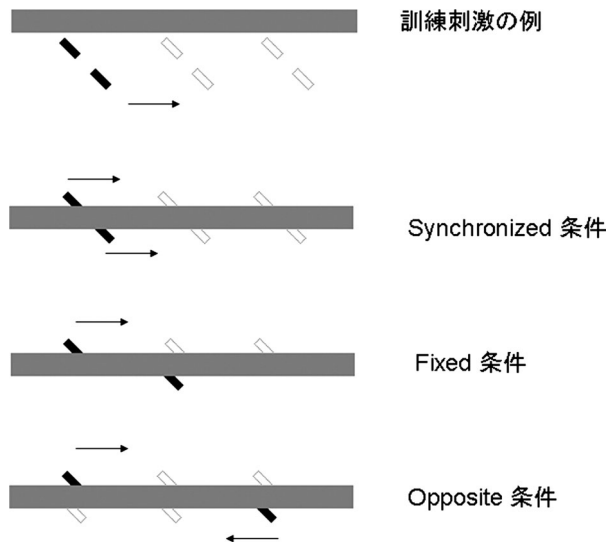


図2 動いているのが「1本の棒」か「2本の棒」か訓練した後で（一番上は、「2本の棒」の例）、テストプローブとして、3条件挿入した。Synchronized条件では、ヒトは棒の隠された中央部分を補間し、「1本の棒」が帯の後ろを動いているように知覚する。

詳細に検討する必要があるが、少なくともある一種の刺激に関しては、ハトはヒトと同じように複数の運動を知覚的に統合することを示唆している。知覚的体制化は、決してヒトの視覚認知の独占物ではないことがわかっていただけだと思う。

3. 知覚的補間

他のオブジェクトに隠された部分を補間して知覚する知覚的補間（アモーダル補間）は、見えている複数の断片部分の輪郭やテクスチャなどの連続性といった情報を使用して物体の全体像を復元する、という意味で視覚的体制化の一つの事例である。哺乳類の、いくつかの種が知覚的補間をしているという報告がある（例えば、チンパンジー⁶⁾、フサオマキザル⁷⁾、マウス⁸⁾など）。一方、ハトでは、補間に否定的なデータが繰り返して報告されてきた（今回紹介するデータを除いて6件の否定的データがある。筆者の論文のレビュー⁹⁾を参照）。

これらハトの知覚的補間を調べた研究の一つの問題点は、刺激がいずれも静止刺激であったことだ。帯状の図形の上下から棒状の断片が突

き出して、その断片の輪郭の延長線が滑らかに連続するとき、我々は帯によって隠された棒の中央部を補間して、1本のつながった棒を知覚する（図2）。共通の動きを棒の二つの部分に与え、ハトが棒の隠された部分を補間するか調べた¹⁰⁾。

最初に、2項遅延見本合わせ課題をもちいて、「1本の棒」と「2本の棒」の弁別をハトに訓練した。後者は、前者と同じ長方形の刺激だったが、中央にギャップがあり、2本に分断されていた。見本刺激の棒（「1本の棒」、「2本の棒」）は、右方向へ水平に一定速度で移動するのを繰り返した。ハトが見本を3回つくと見本は消え、比較刺激として「1本の棒」と「2本の棒」が並んで呈示された。ハトが見本と同じ棒をつつくと、ハトは餌を得ることができた。テストプローブのsynchronized条件では、棒の二つの断片が同期して動き、ヒトは、知覚的補間によって棒が1本であると知覚する。Fixed条件とopposite条件は統制条件で、一方の断片はsynchronized条件と同じように動いたが、もう一方は、各々中央に固定されたままだったり、逆に右から左へと動いた。

これらテストにおけるハトの遂行は、先行研究と同じく知覚的補間に否定的だった。Synchronized 条件では、「1本」の選択率はどの個体でも50%を切り、統計的に有意に「2本」を選択する個体もいた。おもしろいことに、すべての個体において、synchronized 条件の「1本」選択率が、統制2条件よりも低かった。つまり、動く棒の中央が隠され2本に断片化している刺激について、ハトが2本の棒が動いていると知覚していることを示唆している。このあと、棒刺激が帯刺激の「手前」を動いている訓練をしたり（実験2）、見えている部分が複雑に変化するような刺激を用いたりしても（実験3, 4）、結果は変わらなかった。

この実験の問題点の一つは、使用した幾何学的刺激がハトにとって生態学的に何ら意味のない図形だということであろう。生態学的意義のある刺激を用いれば、ハトの知覚的補間の能力を引き出すことができるかもしれない。そこで、刺激として、普段ハトが食べるコーンや麦といった食物、ネジやクリップといった非食物の写真（各々「食物」、「非食物」と表記する）を使用し、実際の摂食場面を模した実験状況でハトをテストし、彼らが隠れた部分を補間して知覚するか調べた⁹⁾。

まず、ハトに「食物」と「非食物」の弁別を、go/no-go 課題という課題で訓練した。「食物」が呈示された場合、これを1回つつくと刺激は消え、強化された。「食物」が呈示されても5秒間何も反応がなければ、刺激は消えて試行間隔へ移行した。「非食物」が呈示された場合、これをつつくと刺激は消えず、5秒間試行が延長された。5秒間何も反応がなければ、刺激は消え、試行間隔へ移行した。つまり、「食物」には反応して実際に食物を得、「非食物」には反応しないことを訓練したのである。弁別が完成した後のテストでは、完全な「食物」や「非食物」と同時に、一部をoccluderにおおわれた「食物」と、そのおおわれている部分が背景と同じ色で塗られて欠損している「食物」を呈示した（図3）。ハトが知覚的補間をするならば、

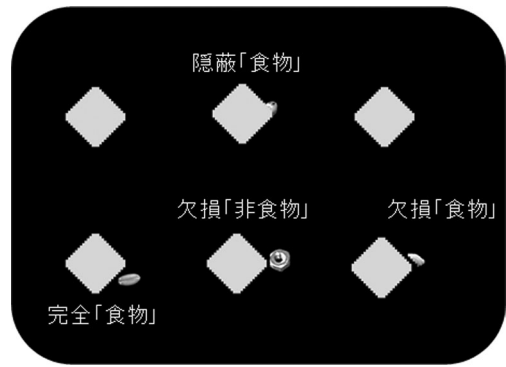


図3 テストでは、つつくよう訓練された完全な「食物」刺激と同時に、一部欠損した「食物」や、その部分が隠蔽された「食物」を呈示し、どれを優先してつつくか調べた。

完全な「食物」と一部隠蔽された「食物」はつつき、一部欠損の「食物」はつつかないであろう。

本実験のもう一つの工夫は、反応の順番を指標としたことである。これまでの研究では、弁別刺激を単独で呈示して判断を要求するか、または複数の選択肢から一つだけ選ぶことを要求するなど、反応の自由度が低かった。この実験では、複数の種類の「食物」に反応することが許されており、反応順序に関してどの種類の刺激を優先するか調べることができた。

Occluderを変えたり被験体を変えた一連のテストの結果、反応数を見ても反応順序を見ても、ハトが完全な「食物」の次に優先したのは、一部欠損した「食物」だった。一部隠蔽され、ヒトでは知覚的補間が生じて完全な「食物」のように見える刺激は、欠損「食物」と統計的に有意差はなかったものの、最も優先順位が低かった。採餌場面を模した実験状況においても、ハトの知覚的補間の証拠は得られなかった。

今回紹介したこの二つのハトの知覚的補間に関する否定的データは、厳密に言えば、「ハトが知覚的補間をするとは言えない」ことを示したに過ぎない。しかし、すでに8件にのぼる否定的データを前にすれば、そろそろハトが補間をしないことを認め、「どうして補間しないのか」という問いに答える準備をすべきであろう。

ハトが、知覚的補間をしないのは、彼らの必要とする処理の速さに関係しているかもしれない。3次元空間を自由に飛翔することによって、ハトが処理しないといけない時間あたりの視覚情報量は、地上で生活する動物よりも多いものとなるであろう。1つ1つの断片についてそれを精査し、他の断片と関連づけて体制化するよりも、断片のまま長期記憶に蓄えられた断片情報と部分的な特徴だけを照合するなどして、高速に処理するほうが適応的かもしれない。逆に、地上生活をする動物は、空間移動の制約が高く、多少の時間がかかっても、精緻な処理を優先したほうが、適応的なものかもしれない。

また、摂食行動に関する説明も可能だろう。ハトの食物は、豆類・穀類に特化しており、動く虫などを一切食べない。自ら動いて、葉陰などに隠れることのできる虫などを食べる鳥ならば、隠れた部分を補間する必要があるかもしれないが、ハトには必要ないだろう。ニワトリを用いた実験^{11,12)}では、彼らが知覚的に補間することが報告されている。ニワトリが、虫を捕食する動物であり、飛ばないことを考えると、これら2仮説は、ニワトリが補間することもうまく説明できる。

ハトが補間をしない進化上の理由はまだ明らかではないが、いずれにせよ、ハトにとって、補間をしない、ということが彼らの環境に適応した最も適切な能力の一つであることは間違いない。筆者らの最近の報告¹³⁾は、ハトが知覚的補間をしないことによって有利なる状況があることを示唆している。例えば、パックマン図形のように、円に切り欠きがある図形を、完全な円図形の中から探す課題では、切り欠きの輪郭にちょうど別の図形が接しておかれると、ヒトでは自動的に補間が起こって、円を知覚的に形成するため、探す時間が長くなる（つまり、自動的な知覚的補間によって不利益がある）。菱形に切り欠きのある図形を、完全な菱形の中から見つけてつづくという課題を訓練し、テストでは、別の正方形を、切り欠きにはめ込んで呈示した。ヒト被験者では、探索時間が著しく長

くなったのに対し、統計的に有意ではないものの、ハトではむしろ探索時間が短くなった。この結果は、ハトが補間しないことによって、断片を早く探し出すという有利な点を持っていることを示唆している。ハトが補間しないのは、決して彼らが未発達な種だからではなく、彼らの生態学的環境に最大限に適応した結果であろう。

4. 視覚的体制化の進化

以前は全く別のメカニズムだと言われてきた鳥類と哺乳類の脳は、最近の知見によって、よく似た構造をしているということがわかってきた。確かに、前脳の組織自体は、ずいぶんと違っていて、哺乳類では、似通った構造の神経ネットワークが層を形成し、それが何重にもなって新皮質を構成している。一方、爬虫類・鳥類脳では、似通った構造の神経は、塊（神経核）を作って、点在し、その間をネットワークがつかないでいる。しかし、哺乳類の大脳新皮質の層間に見られるネットワークと鳥類の神経核間に見られるネットワークは類似している¹⁴⁾。さらに、清水透によれば爬虫類・鳥類・哺乳類を含む有羊膜類の視覚経路は、いずれも2経路から成り立っているという点で類似している¹⁵⁾。その2経路とは、鳥類の脳で言えば、毛帯系経路と丘体系経路と呼ばれる2経路である。

毛帯系経路では、網膜からの情報が視床内の外側背側視核を経て背側外套の視覚野に投射される。この経路はヒトにおける、外側膝状体から第1次視覚野に至る経路と機能的に対応しているようだ。丘体系経路は、網膜からの情報が、一度中脳の視蓋に投射される経路である。視蓋からは前脳の円形核と小脳の両方に投射がある。小脳は、運動の制御にかかわることから、この経路は、反射運動など、入力から反応までの時間を節約しなければならないような行動の制御にかかわっていると考えられる。また、円形核には運動に感受性の高い神経細胞があることから、運動の知覚に関わっているととも考えられる。哺乳類では、この経路は、上丘を経る経路に対

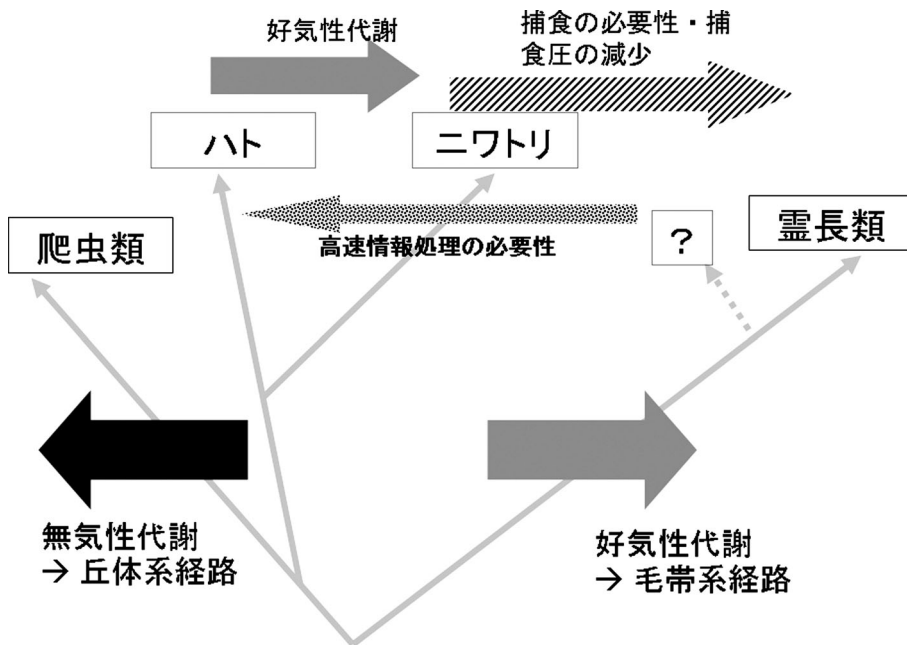


図4 知覚的補間の進化モデル。左向きの矢印は、丘体系経路優先の淘汰圧、右向きの矢印は、毛帯系経路優先の淘汰圧。

応しているようだ。ヒトの脳では前者の経路が有意な視覚経路であり、ハトの脳では後者の経路が優位となっている。

また清水は、視覚経路と代謝パターンとの関係を論じている。鳥類の先祖である爬虫類は、酸素を使わない「無気性代謝」に依存しており、長時間運動を持続できない。一方、哺乳類は、「好気性代謝」という方法を発達させた。これは、恒温動物に見られる特徴で、食物を大量に摂取する必要があるが、エネルギーを大量消費する行動を比較的長時間持続させることができる。清水は、哺乳類は、好気性代謝によって運動を持続させることができるようになり、そのため、視覚的対象の位置などを瞬時に判断する以外に、その形状や方向などについての詳細な分析をする「余裕と必要性」が生じたのではないかと推測する。直接前脳に投射する毛帯系経路は、詳細・複雑な分析をより得意としている。知覚的補間をするようになるには、毛帯系経路の発達が重要なかもしれない。一方、鳥類は、無気性代謝だった爬虫類の脳を受け継ぎ、

かつ飛翔という高速の情報処理の必要な移動様式のため、丘体系経路が優位になったのだろう。この経路が優位であれば、知覚的補間などの処理は困難なままかもしれない。

清水の説を援用しながら、知覚的補間に代表される視覚的体制化がどのように進化してきたか、想像しうるイメージを描き出してみた(図4)。

爬虫類の先祖と哺乳類の先祖が分岐したのち、爬虫類は、無気性代謝という制約によって、瞬間的判断に優れた丘体系経路を発達させた。毛帯系経路は発達せず、空間的統合は困難なままだった。一方、哺乳類は、好気性代謝を発達させるに従い、詳細な分析に優れた毛帯系経路を発達させた。これにより、知覚的補間といった体制化が可能になった。爬虫類から分岐した鳥類は、哺乳類のように好気性代謝を発達させたが、高速情報処理の必要性から、そのまま丘体系経路を発達させる戦略をとった。つまり、鳥類のデフォルトは、「知覚的補間しない」ことなのだろう。しかし、毛帯系経路が退化したわ

けではなく、もともと好気性代謝による進化圧は毛帯系経路の発達に資しているので、プラスアルファの何らかの進化的圧力がかかれば、補間を実現する毛帯系経路が優位になるよう進化する可能性がある。考えられるのは、(1) 地上に降り立つことで、高速の情報処理が必要でなくなる、(2) 捕食することにより、対象の詳細な分析が必要になる、(3) 被捕食圧が減少し、詳細な分析に時間をかける余裕が発生する、などの要因が考えられる。ニワトリは、このうち少なくとも(1)と(2)に適合している。実際、ニワトリでは、ハトとは違い、頭部前方の立体視できる範囲の視覚処理は毛帯系経路が担っている、という報告がある¹⁶⁾。

以上の仮説を裏づける報告は、本論文で紹介した研究以外なく、現段階では筆者の「妄想」の類にすぎない。しかし、これまでの比較研究は、とにかく比較することだけにこだわってきて、認知機能の生態学的意義などにはあまり関心を向けてこなかったかのように見える。冒頭で述べたように、ヒトとヒト以外の種の比較は原理的に重要ではあるが、それに加えて、今後の新しい展開として生態学的環境の異なるいくつかの種を体系的に比較することで、視覚的体制化がどのような生態学的意義を持っているのか、そしてどのような進化を遂げてきたのか示唆を得ることができるだろう。

謝辞 本論文は、筆者が京都大学文学研究科に在学中、日本学術振興会の援助を受け、藤田和生先生の指導のもとに行った研究をもとに書かれています。日本視覚学会 2006 年冬季大会(於 工学院大学)のミニシンポジウムで発表する機会をあたえていただいた木村英司先生(千葉大学)に感謝申し上げます。シンポジウム中やその後のディスカッション、特に佐藤隆夫先生(東京大学)、西田真也先生(NTTコミュニケーション科学基礎研究所)、実森正子先生(千葉大学)のご意見など、私自身自分の研究をもう一度見直してみるよい機会を得ました。本論文には十分にそのディスカッションの成果

を盛ることができませんでしたが、今後あらたな研究成果とともに稿を改めて論じたいと思います。

文 献

- 1) 石川 悟, 藤田和生, 桑畑裕子: 生物的運動の知覚. 友永雅己, 田中正之, 松沢哲郎(編): チンパンジーの認知と行動の発達. 京都大学学術出版会, 77-82, 2003.
- 2) M. Tomonaga: Visual search for biological motion patterns in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Psychologia*, **44**, 46-59, 2001.
- 3) E. Omori: Comparative study of visual perception using Johansson's stimuli. S. Watanabe and S. Chase (Eds.): *Pattern Recognition in Humans and Animals*. Tokyo: Keio Univ., 27-30, 1997.
- 4) 足立幾磨, 藤田和生, 桑畑裕子, 石川 悟: マカクザル乳児における生物的運動の知覚. 友永雅己, 田中正之, 松沢哲郎(編), チンパンジーの認知と行動の発達. 京都大学学術出版会, 333-336, 2003.
- 5) T. Ushitani, K. Fujita and A. Sato: Perceptual organization of motions in pigeons (*Columba livia*). *Japanese Psychological Research*, **46**, 170-181, 2004.
- 6) A. Sato, S. Kanazawa and K. Fujita: Perception of object unity in a chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Japanese Psychological Research*, **39**, 191-199, 1997.
- 7) K. Fujita and A. Giersch: What perceptual rules do capuchin monkeys (*Cebus apella*) follow in completing partly occluded figures? *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **31**, 387-98, 2005.
- 8) G. Kanizsa, P. Renzi, S. Conte, C. Compostela and L. Guerani: Amodal completion in mouse vision. *Perception*, **22**, 713-721, 2003.
- 9) T. Ushitani and K. Fujita: Pigeons do not perceptually complete partly occluded photos of food: An ecological approach to the "pigeon problem". *Behavioural Processes*, **69**, 67-78, 2005.

- 10) T. Ushitani, K. Fujita and R. Yamanaka: Do pigeons (*Columba livia*) perceive object unity? *Animal Cognition*, **4**, 153–161, 2001.
- 11) L. Regolin and G. Vallortigara: Perception of partly occluded objects by young chicks. *Perception and Psychophysics*, **57**, 971–976, 1995.
- 12) S. E. G. Lea, A. M. Slater and C. M. E. Ryan: Perception of object unity in chicks: A comparison with the human infant. *Infant Behavior and Development*, **19**, 501–504, 1996.
- 13) K. Fujita and T. Ushitani: Better living by not completing: A wonderful peculiarity of pigeon vision? *Behavioural Processes*, **69**, 59–66, 2005.
- 14) 渡辺 茂：ヒト型脳とハト型脳. 文藝春秋, 2005.
- 15) 清水 透：心の進化と脳の進化. 渡辺 茂 (編)：心の比較認知科学. ミネルバ書房, 28–81.
- 16) C. Deng and L. J. Rogers: Differential contributions of the two visual pathways to functional lateralization in chicks. *Behavioral Brain Research*, **87**, 173–182, 1997.