

## 知覚学習研究における近年の成果

伊藤 希\*・渡邊 武郎\*・佐々木 由香\*\*

\* Department of Psychology, Boston University

\*\* Marinos Center for Biomedical Imaging, Department of Radiology,  
Massachusetts General Hospital, Harvard Medical School

ヒトの感覚・知覚システムは、周囲を取り巻く環境に応じて常に変化する。こうした変化の大半は、発達早期の決まった段階、すなわち「臨界期」と呼ばれる時期に起こる<sup>1)</sup>。しかし、成人においても、周辺環境の重要な変化に適應できる程度には感覚・知覚システムの可塑性が保たれる<sup>2,3)</sup>。たとえば、成人が特定の知覚刺激を使った訓練を受けたり特定の知覚刺激に曝露されることによって、その訓練課題の成績あるいは知覚刺激への感度が向上し、さらに、その訓練結果が数ヶ月から数年間維持されることが報告されている<sup>4,5)</sup>。こうした変化は知覚学習と呼ばれ、すべての感覚器、すなわち視覚、聴覚<sup>6)</sup>、嗅覚<sup>7)</sup>、味覚<sup>8)</sup>、触覚<sup>9)</sup>のそれぞれにおいて起こることが確認されている。知覚学習はカテゴリー化学習とは通常区別されている(ただし、異論<sup>10)</sup>も参照のこと)。本論では特に、基礎的な視覚刺激における知覚学習に焦点をおく。

多くの心理物理学研究では、知覚学習は視野の中でも刺激の提示された特定の位置にしか起こらないこと、つまり、あらかじめ訓練された視野位置にふたたび同じ課題が提示されたときのみ課題の成績が向上するが、それ以外の位置では成績向上が見られないことを報告している<sup>5,11–22)</sup>。ただし、この傾向は、課題の難易度による、という報告もある<sup>23)</sup>。

知覚学習は、用いられた刺激の特徴に特異的であることも示されている。たとえば、提示された刺激のオリエンテーション、たとえばそれ

が垂直だったら、その知覚学習効果は、90度変化した水平のオリエンテーションには転移しないこと<sup>15,18,24)</sup>、また訓練された知覚刺激が運動刺激であれば、その訓練された刺激の運動方向に特有であること<sup>5,25–27)</sup>、さらに、訓練を行った眼球に特異的であること、つまり、もう一方の眼球で同じ課題を行っても学習の成果が見られないか、あるいは成績の向上の幅が小さいなど、が報告されている<sup>16,28,29)</sup>。ただし、このような眼球特異性については、知覚学習の基盤となる下位のメカニズムのどれが関与しているかに依存するという説<sup>30)</sup>や、知覚学習の時間経過により異なるという知見<sup>16)</sup>、または、把握しきれない何らかの実験変数に左右されるという研究結果もある<sup>31)</sup>。

上で示したような知覚学習の特異性は、知覚学習が低次の視覚野に関与していることの証拠と考えることができる。さらに、以下に述べる神経生理学的知見に基づいても、知覚学習が低次視覚野に関与している可能性が高いと考えられる。第一に、低次視覚野の細胞は、高次視覚野の細胞と比べて受容野が小さい傾向があり<sup>32)</sup>、場所特異性の基礎となりうると考えられる。第二に、刺激のオリエンテーションや運動方向といった基本要素的な知覚刺激に対する特異性は、高次視覚野の細胞よりも低次視覚野の細胞で強く観察される傾向がある<sup>33)</sup>。

他にも、外部から与えられるフィードバック(被験者の実験課題反応についての正誤を被験者に教える聴覚信号などを与えること)は、知覚学習の成立に必須ではないという興味深い研

究成果がある<sup>18,34)</sup>。外部フィードバックが知覚学習に必要でないという事実は、知覚学習が低次かつ初期の視覚処理システムと深く関わること、また、知覚学習が曝露依存性の知覚処理ルール（提示された刺激の特徴に応じて神経統合の強さが調整される）に従うという仮説を強力に裏付けるものと考えられる。

知覚学習に強い刺激特徴特異性があることとフィードバックが必要ではないことが発見された後にも、知覚学習についてのさまざまな疑問点が探求されてきた。たとえば (1) 視覚処理のどの段階で知覚学習が起こるか、(2) 知覚学習の訓練タイプが異なると、どのような影響があるか、(3) 学習の起こる過程で、神経処理にはどのような時間的変化が起こるか、(4) 被験者の反応の正誤を知らせるフィードバックが知覚学習にどのような影響を与えるか、などである。以下に、これらの疑問点への答えとして今日までに発表された研究成果をまとめる。

## 1. 視覚処理のどの段階で知覚学習が起こるか

刺激の位置や種類による高い特異性、あるいはフィードバックの不要性は、第一視覚野 (V1) をはじめとする低次視覚処理過程の関与を証明すると考えられてきた (上記参照)。

しかし、それ以外の可能性を示唆する研究も存在する。例えば、Petrov ら<sup>35)</sup> のモデルは、Doshier と Lu<sup>36)</sup> のモデルに基づいているが、これは知覚学習における特徴特異性を高次視覚処理過程を使って説明している。いわく、訓練に用いられた知覚刺激に特異的に、低次視覚処理とそれより上位にある視覚処理段階 (意思決定段階のことであるが、これは視覚刺激をどのように解釈して課題への反応につなげるかの意思決定が行われる段階である) との「重みづけ」あるいは別の言葉で言えば「神経統合の強さ」が、変化するのが知覚学習である、というモデルである。神経生理学研究には、この Doshier と Lu のモデルを支持しているものもある。例えば、動物を使ったあるシングルユニット・レ

コーディングの実験では、知覚学習の結果、サルの第四次視覚野にある細胞の反応が変化したが、第一視覚野の細胞では変化しなかった<sup>37)</sup>。別のシングルユニット・レコーディングの実験では、視覚的運動刺激に関する知覚学習で外側頭頂間野 (LIP) の細胞変化が生じたと報告されている<sup>38)</sup>。LIP は、視覚的な運動信号をサッカード反応に変換すること、すなわち、知覚的決定を示すことで知られている<sup>39)</sup>。

恐らく、知覚学習においてどの視覚処理ステージが関与するのか、という問題は、トレーニング課題の種類、時間経過あるいは訓練時間の長さ、フィードバックの有無 (それぞれの項目については以下に述べてあるので参照のこと) などさまざまな要因に依存するのであろう。さらに、全体として知覚学習が関与する神経段階には何段階もあり、視覚の基本的要素が表象されるような低次元レベルの知覚処理段階から、感覚表象が運動反応に変換されるような、より高次の意思決定を行なう神経ユニットにまで範囲がおよぶ可能性があるといえる<sup>22, 23)</sup>。

## 2. 知覚学習のトレーニングの種類とその影響

課題のトレーニングは、課題関連学習 (訓練中に注意を向けた感覚特徴が学習されること) と課題無関連学習 (訓練中に注意を向けなかった感覚特徴が学習されること) の 2 種類に分類できる。

知覚学習にはフィードバックが必要ではないという研究結果から、知覚学習は曝露依存性の法則に基づいてのみ起こる (つまり、単純に刺激に曝露されるだけで知覚学習が生じるのに充分である) と提言する研究者がいる一方<sup>18,27,34,40-42)</sup>、必ずしもそうとは限らないと指摘する研究も存在する。特に、被験者が課題として取り組んでいた刺激 (課題関連刺激) における成績は向上したが、訓練中にその課題とは別に提示された刺激 (課題無関連刺激) における成績には有意な向上が見られなかったため、視覚刺激の学習には、学習すべき知覚刺激に注意を向けること

が必要であると主張する学派もある<sup>21,23,43,44</sup>。つまり、これらの研究者は視覚刺激の学習には訓練中にその知覚刺激に注意を向けることが必要条件であると主張しているのである。

しかしながら、重要な事柄と事柄や、互いに関連しあう重要な知覚刺激同士は、自然界では何度も繰り返し提示される傾向がある。そのため、注意を向けられることもなく単に繰り返し提示された刺激にも知覚学習が発生するだろうという主張も、あながち的外な仮説とはいえない。渡邊武郎、ホセ・E・ナネツ・シニア、佐々木由香による近年の研究<sup>45</sup>)では、被験者が注意を向けていなかった知覚刺激においても視覚可塑性が観測されるという、新しいタイプの知覚学習の存在を確認した。つまり、課題無関連の知覚学習を発見したのである。この研究では多くの実験が行われており、これらの実験では、被験者に繰り返しある実験画面の背景（これが課題無関連刺激）を提示しており、この背景に創意工夫があった。この背景には、ある一定方向へ向かって同速度で動く少数の点と、それよりはるかに多数の、不規則に動く点が混ざったものが提示された。この画面背景の運動方向の強さ（コヒーレンス）は、被験者の知覚閾値以下、つまり、「見た」とは感じないレベルに設定され、さらに被験者に課せられた中心的課題とは無関係な内容であったのだが（つまり背景の運動刺激は課題無関連刺激）、一定方向に動く運動刺激を繰り返し見せられることにより、被験者のこの運動方向に対する感受性が向上した。この種の学習は、「課題無関連知覚学習」と呼ばれ、課題関連刺激の知覚学習とは区別される。

これに続く研究で、上記の渡邊、ナネツ、佐々木により報告された刺激感受性の向上は、閾値以下の課題無関連運動刺激と中心課題におけるターゲットとの時間的な組み合わせ（課題無関連刺激と課題関連刺激の同時表示）によって起こる、と報告された<sup>46</sup>。ここで行われた実験では、中心課題のターゲットと同時に提示された課題無関連運動刺激の運動方向についてのみ

学習が起こる、すなわち感受性上昇が起こるが、これに対して非ターゲットと同時に提示された課題無関連刺激の運動方向については感受性上昇が起こらなかった。このことから、課題無関連刺激に注意を向けることは無関連刺激の学習に必要な条件ではないが、中心課題で提示されるなにかしかの中心的な刺激との時間的関連が不可欠であることがわかる。

これらの結果からサイツと渡邊は、課題関連知覚学習と課題無関連知覚学習とを同時に説明する知覚学習の統一モデルの構築を試みた<sup>47</sup>。このモデルでは、ボトムアップ式の知覚信号と、学習確率を増進させるようなトップダウン式の強化信号との相互作用により知覚学習が成立すると説明する。強化信号には報酬、注意、覚醒水準などが含まれる。このモデルによれば、課題関連知覚学習は課題関連刺激と強化信号との相互作用により、および、課題無関連学習は課題無関連刺激と強化信号との相互作用によってそれぞれ起こるとされている。

### 3. 知覚学習の訓練における時系列的変化

これまでに、訓練の時系列に注目した知覚学習研究は少なくとも2流派存在する。ひとつは知覚学習における視覚刺激トレーニングの短期間（2~3週間以内）の効果、もうひとつは長期間（数ヶ月から数年）にわたる効果に注目している。

四本、渡邊、佐々木による方位弁別課題の短期的訓練効果についての研究<sup>22</sup>)により、課題成績の向上と機能的磁気共鳴撮影（functional magnetic resonance imaging）で測定されたヒトの脳神経活動との間にダイナミックな関係があり、そこに2つの特徴的フェーズがあることが明らかになった。視野のある場所に提示された視覚刺激は、網膜部位対応に則り、特定のV1内の部分的な領域の神経活動を活性化させることがこれまでに知られている。初めの1~2週間に行われた訓練では、課題成績の向上とともに、視覚刺激が提示された視野の場所に網膜部位的に対応する特定のV1の局所領域における神経

活動が増加した。しかし、その後、課題成績の向上が飽和に至った時点でこの局所領域で増加した神経活動は消失し、訓練前と同じレベルに戻った。一方で、課題成績は向上したまま維持された。ここから、知覚学習の第1フェーズでは、学習が獲得されるにつれ、V1の局所神経ネットワークのなんらかの再構築が起これると考えることができる。さらに興味深い事に知覚学習の第2フェーズでは、新たに再構築及び固定されたシステムのおかげで、神経ネットワークにさらなる修正を加えなくとも課題成績の向上が維持されることを示唆する。

知覚学習が長期的な効果を持つか短期間で消滅するかについても実験が行われている。方位弁別課題を使った課題関連視覚学習では、トレーニング課題終了から1.5年後まで学習効果が持続することがわかっている<sup>4)</sup>。また、課題無関連知覚学習では、学習効果は、被験者が最後に刺激を曝露されてから少なくとも4~6ヶ月持続することが確認されている<sup>5)</sup>。以上のことから、課題関連ならびに課題無関連知覚学習において視覚刺激によって引き起こされた変化は、実験が終ればすぐに消滅してしまうような効果ではなく、むしろ長期的で持続性のある神経の可塑性を示すといえる。

#### 4. フィードバックの効果

知覚学習での被験者の反応の正誤を被験者に教えること、つまりフィードバックの影響について、これまでに広く研究されてきた。このフィードバックの影響の問題は、知覚学習にかかわる脳アルゴリズム (theoretical internal calculations) と密接に関連する問題である。1980年代初期の研究では、反応のフィードバックがなくても知覚学習が成立することが示され、ひいては、知覚学習が知覚刺激によって引き起こされた内部処理であることがわかった。フィードバックが必要でないという事実をもとに、一部の研究者は知覚学習が「教師なし学習 (unsupervised learning)」アルゴリズムに則って起こると結論づけた。すなわち、知覚学習はトップ

ダウン処理 (内部フィードバック信号) とは無関係に起こるフィードフォワード (ボトムアップ) の形態で発生するとしたのである。

のちにマイケル・ハーゾックとマンフレッド・ファーレ<sup>48)</sup>によって、知覚学習におけるフィードバックの効果についての系統立った再検討が行われた。一回のトライアルごとに反応フィードバック (反応が正しいか間違っていたか) を与えることで知覚学習は促進されるものの、実験ブロックごとに平均正答率を与えられるブロック・フィードバック条件 (複数のトライアルからなる1ブロックが完了した直後にフィードバックが与えられる条件) でも、トライアルごとのフィードバックと同程度に学習を促進することがわかった。

さらにハーゾックとファーレは、3点バーニヤ弁別課題で被験者の訓練を行い、正しく反応の正誤を伝える真のフィードバックと偽のフィードバックを組み合わせた。この課題では、垂直に並べられた3つの点のうち、中心の点が他の2点に対して相対的に左右のどちらにずれているかを弁別するよう指示される。その上で、中心の点がいずれにずれているときには、偽のフィードバックが出されるように設定された。たとえば、中心の点がいずれにずれていたときに、被験者が「右」と反応したら、「間違い」と伝え、被験者が「左」と反応したら「正しい」と偽のフィードバックが与えられるのである。一方で、中心の点がいずれにずれていた場合は、被験者の反応について反応の正誤が偽りなく正しく伝えられた。このような条件でトレーニングを行った後には、被験者の解答は実際の中央の点がいずれにずれていても「左」を多く示すようになる、つまり、真のフィードバックでも偽のフィードバックでも、与えられたフィードバックにつられる傾向を示した。興味深いことに、この偽のフィードバックにあわせるようになっていた被験者でも、真のフィードバックを与えられるようになると、より難易度の高い課題にたいしてでさえ、すぐに正答しだすことがわかった。以上のことから、ハー

ゾックとファーレは、知覚学習訓練におけるフィードバックは視覚刺激特徴に対する感受性にかかわる機序を変化させるのではないと結論づけた。

## ま と め

以上をまとめると、視覚処理のどの段階が知覚学習に関わっているかは、トレーニング課題の種類、時間的条件（あるいはトレーニング期間の長さ）、フィードバックの有無といったさまざまな要因に左右されるであろうことがわかる。さらに研究を全体的に見渡すと、知覚学習とは、知覚特徴を表象する初期の低次視覚処理機構から、知覚特徴から課題への反応への変換が生じるような高度な意思決定段階にたずさわる神経ユニットまで、複数の処理段階がかかわるプロセスであるといえる<sup>22,23)</sup>。今後の研究では、以上に述べたそれぞれの項目の相互作用を明らかにし、まだ十分に探求されていない、または特定されていない知覚学習の重要項目についてさらなるデータを得ることが必要であろう。

## 文 献

- 1) H. Morishita and T. K. Hensch: Critical period revisited: impact on vision. *Current Opinion in Neurobiology*, **18**, 101–107, 2008.
- 2) E. J. Gibson: Perceptual learning. *Annual Review of Psychology*, **14**, 29–56, 1963.
- 3) M. Fahle and T. Poggio: *Perceptual learning*. MIT Press, Cambridge, MA, 2002.
- 4) A. Karni and D. Sagi: The time course of learning a visual skill. *Nature*, **365**, 250–252, 1993.
- 5) T. Watanabe, J. E. Nanez Sr, S. Koyama, I. Mukai, J. Liederman and Y. Sasaki: Greater plasticity in lower-level than higher-level visual motion processing in a passive perceptual learning task. *Nature Neuroscience*, **5**, 1003–1009, 2002.
- 6) D. B. Polley, E. E. Steinberg and M. M. Merzenich: Perceptual learning directs auditory cortical map reorganization through top-down influences. *Journal of Neuroscience*, **26**, 4970–4982, 2006.
- 7) D. A. Wilson, M. L. Fletcher and R. M. Sullivan: Acetylcholine and olfactory perceptual learning. *Learning and Memory*, **11**, 28–34, 2004.
- 8) C. M. Davis, G. W. Stevenson, F. Canadas, T. Ullrich, K. C. Rice and A. L. Riley: Discriminative stimulus properties of naloxone in Long-Evans rats: assessment with the conditioned taste aversion baseline of drug discrimination learning. *Psychopharmacology, Berlin*, **203**, 421–429, 2009.
- 9) H. R. Dinse, P. Ragert, B. Pleger, P. Schwenkreis and M. Tegenthoff: Pharmacological modulation of perceptual learning and associated cortical reorganization. *Science* **301**, 91–94, 2003.
- 10) R. L. Goldstone: Perceptual learning. *Annual Review of Psychology* **49**, 585–612, 1998.
- 11) Y. Adini, D. Sagi and M. Tsodyks: Context-enabled learning in the human visual system. *Nature* **415**, 790–793, 2002.
- 12) K. Ball and R. Sekuler: Direction-specific improvement in motion discrimination. *Vision Research*, **27**, 953–965, 1987.
- 13) R. E. Crist, M. K. Kapadia, G. Westheimer and C. D. Gilbert: Perceptual learning of spatial localization: specificity for orientation, position, and context. *Journal of Neurophysiology*, **78**, 2889–2894, 1997.
- 14) M. Fahle and S. Edelman: Long-term learning in vernier acuity: effects of stimulus orientation, range and of feedback. *Vision Research*, **33**, 397–412, 1993.
- 15) A. Fiorentini and N. Berardi: Perceptual learning specific for orientation and spatial frequency. *Nature* **287**, 43–44, 1980.
- 16) A. Karni and D. Sagi: Where practice makes perfect in texture discrimination: evidence for primary visual cortex plasticity. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, **88**, 4966–4970, 1991.
- 17) S. P. McKee and G. Westheimer: Improvement

- in vernier acuity with practice. *Perception & Psychophysics*, **24**, 258–262, 1978.
- 18) T. Poggio, M. Fahle and S. Edelman: Fast perceptual learning in visual hyperacuity. *Science*, **256**, 1018–1021, 1992.
  - 19) J. Saarinen and D. M. Levi: Perceptual learning in vernier acuity: what is learned? *Vision Research*, **35**, 519–527, 1995.
  - 20) D. Sagi and D. Tanne: Perceptual learning: learning to see. *Current Opinion in Neurobiology*, **4**, 195–199, 1994.
  - 21) L. P. Shiu and H. Pashler: Improvement in line orientation discrimination is retinally local but dependent on cognitive set. *Perception & Psychophysics*, **52**, 582–588, 1992.
  - 22) Y. Yotsumoto, T. Watanabe and Y. Sasaki: Different dynamics of performance and brain activation in the time course of perceptual learning. *Neuron* **57**, 827–833, 2008.
  - 23) M. Ahissar and S. Hochstein: Task difficulty and the specificity of perceptual learning. *Nature*, **387**, 401–406, 1997.
  - 24) A. A. Schoups, R. Vogels and G. A. Orban: Human perceptual learning in identifying the oblique orientation: retinotopy, orientation specificity and monocularly. *Journal of Physiology*, **483.3**, 797–810, 1995.
  - 25) K. Ball and R. Sekuler: Adaptive processing of visual motion. *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, **7**, 780–794, 1981.
  - 26) S. Koyama, A. Harner and T. Watanabe: Task-dependent changes of the psychophysical motion-tuning functions in the course of perceptual learning. *Perception*, **33**, 1139–1147, 2004.
  - 27) L. M. Vaina, J. W. Belliveau, E. B. des Roziers and T. A. Zeffiro: Neural systems underlying learning and representation of global motion. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, **95**, 12657–12662, 1998.
  - 28) C. Aslin, R. Blake and M. M. Chun: Perceptual learning of temporal structure. *Vision Research*, **42**, 3019–3030, 2002.
  - 29) A. R. Seitz, D. Kim and T. Watanabe: Rewards evoke learning of unconsciously processed visual stimuli in adult humans. *Neuron*, **61**, 700–707, 2009.
  - 30) Z. L. Lu, W. Chu, B. A. Doshier and S. Lee: Independent perceptual learning in monocular and binocular motion systems. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, **102**, 5624–5629, 2005.
  - 31) A. A. Schoups and G. A. Orban: Interocular transfer in perceptual learning of a pop-out discrimination task. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, **93**, 7358–7362, 1996.
  - 32) J. H. Maunsell and W. T. Newsome: Visual processing in monkey extrastriate cortex. *Annual Review of Neuroscience*, **10**, 363–401, 1987.
  - 33) T. D. Albright: Direction and orientation selectivity of neurons in visual area MT of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, **52**, 1106–1130, 1984.
  - 34) M. Fahle, S. Edelman and T. Poggio: Fast perceptual learning in hyperacuity. *Vision Research*, **35**, 3003–3013, 1995.
  - 35) A. A. Petrov, B. A. Doshier and Z. L. Lu: The dynamics of perceptual learning: an incremental reweighting model. *Psychological Review*, **112**, 715–743, 2005.
  - 36) B. A. Doshier and Z. L. Lu: Perceptual learning reflects external noise filtering and internal noise reduction through channel reweighting. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, **95**, 13988–13993, 1998.
  - 37) T. Yang and J. H. Maunsell: The effect of perceptual learning on neuronal responses in monkey visual area V4. *Journal of Neuroscience*, **24**, 1617–1626, 2004.
  - 38) C. T. Law and J. I. Gold: Neural correlates of perceptual learning in a sensory-motor, but not a sensory, cortical area. *Nature Neuroscience*, **11**, 505–513, 2008.
  - 39) J. I. Gold and M. N. Shadlen: Representation of a perceptual decision in developing

- oculomotor commands. *Nature* **404**, 390–394, 2000.
- 40) Y. Moses, G. Schechtman and S. Ullman: Self-calibrated collineary detector. *Biological Cybernetics* **63**, 163–475, 1990.
- 41) U. Polat and D. Sagi: Spatial interactions in human vision: from near to far via experience-dependent cascades of connections. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, **91**, 1206–1209, 1994.
- 42) Y. S. Weiss, S. Edelman and M. Fahle: Models of perceptual learning in vernier acuity. *Neural Computation* **5**, 695–718, 1993.
- 43) M. Ahissar and S. Hochstein: Attentional control of early perceptual learning. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, **90**, 5718–5722, 1993.
- 44) A. Schoups, R. Vogels, N. Qian and G. Orban: Practising orientation identification improves orientation coding in V1 neurons. *Nature*, **412**, 549–553, 2001.
- 45) T. Watanabe, J. E. Nanez and Y. Sasaki: Perceptual learning without perception. *Nature*, **413**, 844–848, 2001.
- 46) A. R. Seitz and T. Watanabe: Psychophysics: Is subliminal learning really passive? *Nature*, **422**, 36, 2003.
- 47) A. Seitz. and T. Watanabe: A unified model for perceptual learning. *Trends in Cognitive Sciences*, **9**, 329–334, 2005.
- 48) M. H. Herzog. and M. Fahle: Modeling perceptual learning: difficulties and how they can be overcome. *Biological Cybernetics* **78**, 107–117, 1998.