

知覚の構図

—その行動的側面—

中村光世

一、はじめに

私たちの日常生活では視覚情報がさまざまな活動の手がかりとなつてゐることは言うまでもないが、視覚がいかんして成立するのか、またその結果得られた視覚情報がどのようにして私たちの行動決定に貢献するのかを考えると、ここには大きな謎がいくつも潜んでゐるのに気づかされる。たしかに何かが見えるということは、私たちの視野の中にどのような物体があり、またそれらの物体が相互にどのような位置関係にあるのか、さらに私自身との位置関係がどのようなようになってゐるのかを知ることであると言へば、少なくとも視覚の「役割」については指摘したことになると考えられるかもしれない。しかし、私たちの身体に実装されている視覚系と環境との相互作用の實際に注目するなら、そのような「役割」を演じることのできる視覚が成立していること自体が実に不可解な出来事のように思われてくるのである。

たとえば、網膜の視細胞が検出できるのは光の強度と波長の時間変化の情報だけであり、網膜にその反射光を投射する物体表面と私との距離の情報（奥行き情報）は含まれていない。それなのに、私たちは安定した立体的な世界を「見る」。これが離れ業であることを納得するには、一つの網膜像を生じさせる無数に多くの立体構造がありうることに気づくだけでよい。形や大きさがまったく異なる物体であっても、それらを見る距離と角度を適当に調節することによつてまったく同じ網膜像を成立させることができるが、それでも私たちの視覚系はそのような可能な見え方の間をゆらぐことなく、通常は安定した視覚世界を構成するのに成功している。では、どのようにして私たちの視覚系は、網膜の二次元情報から三次元世界を復元するというこの難問を解決しているのだろうか。

物体の運動が見えるということも、けつして自明のことではない。視覚系は網膜像の変化が物体自身の動きによるのか、それとも私自身の動きによるものなのかを瞬時に判定して、私に「物体の運動」を見せてくれるが、網膜情報だけからどのようにしてその運動を判定することができるのだろうか。

視覚の成立をめぐる謎の中でも私にとつて特に興味深くまた不可解に思われるのは、視野の中の刺激の存在しない場所に、周囲と同じ刺激が存在するかのようない見えを作り出す「充填」と呼ばれる現象である。網膜で像を結ぶ光刺激に反応する視細胞の活動によつて対応する物体表面の情報が獲得されるが、視神経乳頭には視細胞が存在しないので、私たちはこの部位に対応する物体表面の情報を得ることができない。これが左右の視野の中に存在する盲点であり、普段はこの盲点の存在は気づかれなままになっている。それというのも、盲点内部にその周囲と類似した光景が知覚されてしまうからである。つまり、視覚系には盲点に「書き込み」をする能動的な働きがあることになるが、視覚系はそれをどのようにして実行しているのだろうか。また、おそらくは充填と同様のメカニズムが働いているのではないかと思われるが、要素的な個々の視細胞の活動から「面」を構成することがどうして

きるのだろうか。

これらは数多くの謎の中のごく一部に過ぎないが、こうした視知覚の成立をめぐる問題の多くが、現在では哲学的認識論の観点からではなく、実験的な基礎を持った学際的な科学研究（認知神経科学）の中で取り上げられ、かなりの程度までその解明が進んでいる（丹治・吉澤、2011）。しかし、視知覚に限らず、一般に知覚の「成立」（環境の知覚的再現）に関わる問題は、知覚の本性を考えると私たちが取り組まなければならない問題の一面に過ぎないように思われる。なぜなら、私たちは環境についての知覚像を獲得するだけではなく、それが私たちの行動に対してもつ意義も同時に知覚しているからである。日常活動の中では、知覚はそれだけで完結した活動ではない。知覚情報は状況の変化に即した柔軟な行動選択のための重要なファクターであり、ヒトは最大限にそのような柔軟性を発揮する動物だからこそ、その基礎にある知覚の本性を理解することが、よりよい人間理解にとって不可欠だと考えられもするのであろう。そして、知覚が行動に貢献すると言うとき、私たちは得られた知覚像がもつ行動上の意義を把握できることが前提されているはずである。この小論では、どのようにして私たちは、そのような行動的意義の把握（環境刺激が示唆する行動種類の知覚的読みとり）を行うことができるのか、また、それを理解するのに「構え」や「態度」などの伝統的な心理学的概念に訴えずに済むのかどうかを検討してみよう。私が主張したいのは次の二点である。

第一に、環境の知覚的再現を達成するだけではなく、それに伴って知覚像のもつ行動的意義も把握する知覚活動の基礎となるのは、何かが見えた、何かを聞いた、何かに触れたといった過去の知覚経験そのものではなく、さまざまな知覚状況下で私たちが行った応答活動の多様性である。ここで重要なのは、刺激と反応の連合であって、あなたが刺激を受容し何かを知覚したという単なる知覚経験そのものではない。そして、この刺激と反応の連合が環

境の知覚的再現とともに私たちに開かれてくる環境世界の「意味」（刺激のもつ行動上の意義）の把握を可能にし、行動を誘導することによって行動選択を可能にする。

第二に、刺激の行動的意義を把握し、随意的に行動を選択するその能力は、「構え」や「態度」といった心理学的虚構に訴えずに、前頭連合野のニューロン活動として因果的に理解することができるとも、少なくとも、そのような理解を目ざした研究は確かな成果を上げてきている。

まず最初に、「ストループ効果」と呼ばれる古くから知られている現象に目を向けてみよう。そうすることによって、環境の知覚的再現と同時にその行動的意義を把握する私たちの能力が、過去に形成された刺激と反応の連合に基礎を置いていることを見て取ることができらるだろう。

二、ストループ効果

一九三五年にその当時大学院生だったストループ (Stroop, 1935) は連続的な言語反応に見られる奇妙な現象を報告し、続いてそれに関する研究を発表した (Stroop, 1938)。たとえば「青」という文字を赤インクで書いてから、その文字の色名を答えさせると、同じ「青」という文字を青インクで書いたときよりも時間がかかる。後年「ストループ効果」と呼ばれることになったこの現象は、容易に再現できる安定性をもっており、現在でも十分に説明されたとは言えないことから、多数の心理学者による研究が続けられている (ストループ効果の研究史および最近の認知心理学的研究に関しては、嶋田博行, 1984参照)。ストループ自身もそうであったが、初期の研究者たちは、これをヒトの言語処理に特有の現象とみなしてきた。しかし、一九七〇年代以降の認知心理学的研究の中では、注意プ

ロセスにおけるチャンネル間の干渉効果と考えられるようになっていく。もしそうなら、選択的な注意機能をもっている動物であれば、ヒト以外の動物でもストループ効果を引き起こすことは原理的に可能なはずであり、実際にアカゲサルでその効果を引き起こし、同時にその効果の基礎にあるニューロン活動を解析する実験研究が行われている (Sakagami, Tsutsui, Koizumi, et al., 1998)。上に述べたように、ここで私がストループ効果に言及するのは、感覚情報から再現された環境の知覚像が私たちの行動に対してもつ意義を把握することが、刺激と反応の間に連合を形成するという、どちらかと言えば機械的で単純なプロセスを基礎にしていることを理解する手掛かりになると思われるからである。

ストループ自身の実験は三つの場面に分けられる(以下では説明の便宜上、色名を日本語に置き換えている)。最初の実験では、「赤、青、緑、茶、紫」という5文字を、それぞれの文字が表している色とは異なるインクで1行10文字づつ10行(合計100文字)を印刷した用紙が準備された(カラー文字用紙)。どの行にも、同じインクの色が2回ずつ隣り合うことなく登場する。たとえば、赤インクで印刷された「緑」の次には青インクで印刷された「茶」が、その次にはまた赤インクで印刷された「青」が登場するという具合で、同じインクの色が連続することはない。また、インクの色には関わりなく、同じ文字がやはり隣り合うことなしに1行にかならず2回登場する。対照のために、同じ文字の並びをすべて黒インクで印刷した用紙(黒文字用紙)も準備された。被験者にできるだけ速く100文字を読みあげてもらい、その平均所要時間を測定したところ、どちらの用紙を読み上げるのにもほぼ同じ時間がかかり有意な差は見られなかった。つまり、文字を印刷したインクの色は、その文字を読むのに要する時間に影響を与えてはいないことが確かめられたわけで、これは予想通りの結果であった。

しかし、二番目の実験では興味深い結果が出た。今度は被験者はカラー文字用紙を見ながら文字を読み上げるの

でなく、その文字を印刷したインクの色を答えなければならない。たとえば同じ「青」という文字でも、インクの色が赤色なら「赤」と答えなければならないし、インクの色が緑色なら「緑」と答えることになる。対照のために、文字を正方形に置き換えてから、その正方形を元の文字が表す色のインクで印刷した用紙が準備された（カラー図形用紙）。被験者はカラー文字用紙とカラー図形用紙のどちらの場合にも100個の文字ないしは正方形のインクの色名を答えるよう求められたが、そのために要した平均時間は、カラー図形用紙の場合で63秒ほどだったのに、カラー文字用紙では110秒であった。これは、たとえば赤インクで印刷された「青」という文字を見ながら文字の色である「赤」と答えるときには、赤インクで印刷された四角形を見て「赤」と答えるときよりも1.7倍ほど時間がかかっていることを意味する。

文字を見たときにそれを印刷したインクの色も見えているが、文字そのものを読み上げるのではなく、それが何色のインクで印刷されているかにあえて注目して報告するというのは、日常の場面ではあまりないことであろう。むしろ、文字を印刷するのに使ったインクの色には頓着せずに、私たちはその文字を読む訓練を積んできているのである。したがって、文字を読むのではなく、その文字の印刷インクの色名を答えなければならない状況に置かれた場合でも、これまでの訓練により自動的に立ち上がってしまう文字読みのプロセスが、色名を答えるプロセスを妨害してしまうと考えることができるかもしれない。もしそうなら、文字を見て印刷インクの色名を答える訓練を積むことによつて、妨害効果を減少させて平均所要時間の110秒を短縮させることができるのではないだろうか。ストループの実験の第三の場面は、同一被験者たちに8日間にわたつて同じ実験を行い、予想された学習効果が見られるかどうかを試すことだった。実験開始から3日後には所要時間を72秒に、7日後には68秒に短縮できたから、色名を答える課題に関して学習効果があることは確認されたが、文字読みのプロセスからの妨害効果がゼロになるこ

とはなかつた。

さて、ストループの実験はヒトの認知的行動に関して何を示唆しているのだろうか。文字については、それを目にする状況や文字の書体、大きさ、色などには関わりなく、私たちはそれを文字として読むことを繰り返して学習してきた。その結果、文字を目にすると、あえてそのつもりがなくても読むという処理プロセスが私たちの中では自動的に進行してしまう。ところが、文字を見てもその文字を読むのではなく、文字の色だけに注目して色名を口に出さずしようとすれば、見ると同時に進行してしまう文字読みのための処理プロセスを抑制しなければならない。ところが、その抑制が完全には行われずに干渉してくるのがストループ効果であると考えられている。もしこのような認知的心理学的解釈が正しいなら、ここでは同じ視覚刺激が同時に二種類の異なる行動と結びついていることになる。

一つは、これまでの学習により視覚刺激そのものよりも強い結びつきをもつようになった行動であり、これは環境の脈絡とは無関係にほぼ自動的に出力される（文字読み）。もう一つの種類の行動は、環境の脈絡（今の場合には実験者の教示）に合わせて「その場しのぎ」的に変更を加えていかなければならない行動であり、環境変化に柔軟に対応するための行動である（色名を答える）。そして、ストループ効果は、出力されるこうした行動種類の違いに応じて、同じ視覚刺激が異なる行動的意義をもちうることを端的に示しているのである。では、視覚刺激のもつこの行動的意義の違いは、私たちの脳のいったいどこに、どのような仕方方でコードされているのだろうか。あるいは、それはかつてそうであったように、「構え」や「態度」のようなメンタルな用語で指示されるほかないものなのだろうか。

三、行動的意義の把握を表現するニューロン活動

大脳皮質の中心溝から後方部には感覺情報処理する領域が広がっており、その領域では、全身に分布する感覺受容器で受容された環境情報（光や音や匂いや温度など）が、それぞれの感覺モダリティーごとに「再構成」される。たとえば視覚を例にとると、100億個を越える網膜細胞の活動は、外側膝状体を經由して後頭葉の第一次視覚野へ伝えられるが、視覚伝導路を構成する神経節細胞の軸索は約1億本にすぎず、網膜で受容された光情報は100分の1に圧縮されて伝達されることになる。したがって、目の前のリングを見るといった単純な知覚でも、実際に脳がそのような知覚的再現を達成するためには、文字通りに受容器からの情報の「再構成」を必要としており、それなしには、私たちは環境に関する有意義な情報を獲得することはできないだろう。

次に視覚皮質では、光を手掛かりにして知りうる環境情報（ものの輪郭、色、大きさ、テクスチャ、運動の方向や速さ、奥行きなど）が、大きく二つの経路に分かれて処理される。一つは頭頂葉へ至る経路であり、対象の相対的な位置関係だけではなく、運動の方向や速度などの広い意味での空間認知に関係した処理が行われる。いま一つは側頭葉へ至る経路だが、こちらでは対象が何であるかの認知に関係した処理が行われる。こうした感覺情報処理の最終段階と考えられる感覺連合野では、それぞれに処理されてきた各感覺モダリティが統合されるが、この領域のニューロン活動と実際の知覚はよく対応していることが分かっている (Miyashita, 1993)。しかし、先のストループの実験で言えば、同じカラー文字用紙を見ていても、課題の違い（文字を読み上げる場合と、色名を答える場合との違い）に応じて反応を変えるようなニューロンは報告されておらず、感覺連合野で達成されるのは明瞭な知覚像の形成の段階までだと考えられる。では、課題の違いに応じて、同じカラー文字が異なる行動的意義をもつてく

ることは、どの領域のニューロン活動によってコードされているのだろうか。もしそのようなニューロンが見つかるなら、自分のおかれた特殊な環境や行動の脈絡に依じて目標と行動パターンを変更する融通性(すなわち、「随意的」行動に顕著な特性)について、「構え」や「態度」といったメンタルな用語で曖昧に語られる段階から、より進んだ分析レベルへと探求を進める重要な手掛かりが得られることになるだろう。最近、そのようなニューロンが前頭連合野で相次いで発見されている。ここでは坂上雅道氏たちの興味深い実験を取り上げることにした(Sakagami & Niki, 1994a)。

まず最初に、前頭連合野の特徴を見ておこう。前頭連合野は霊長類(特にヒト)で最もよく発達しており、高次の認知活動に重要な役割を演じているのではないかと推測されるにもかかわらず、その領野を損傷しても直ちに顕著な障害が見られないことが多いため、かつては脳の中でまったく役割不明の暗黒部分とみなされていたこともある。しかし、テストがさまざまに工夫された結果、現在では前頭連合野損傷患者が、通常の知能テストでは検出されにくい深刻な障害を抱えていることが分かってきた。たとえば、ミルナーたち (Petrides & Milner, 1982) は、患者に10個前後の刺激項目を描いた紙をいくつも準備し、それらの項目を自分で決めた順番で次々と指さす自己順序づけ課題を与えた。どの紙にも同じ刺激項目が描かれているが、それらの配置は変えてある。前頭連合野損傷患者の場合、指さしの速さ、また、すでに指さしたものを再び指さしてしまう誤りをおかさずにすむかどうかについても、健常者と比べて有意に劣っていた。この課題を速く誤りなく行うには、試行の間、すでに指さしたものとまだ指さしていないものとを次々と区別しながら記憶に保持し、それに基づいて次の行動を決めていかななくてはならない。だが、患者は、そうした組織的な行動のプログラムを作り、それを指さしのたびごとに変化する状況に合わせて実行することができない。

条件性弁別課題でも、前頭連合野損傷患者たちは顕著な障害を示す。たとえば、テーパーの上白い6枚のカードを1列に並べ、これらとは別に不規則に6個の青いランプを置いておく。それぞれのカードは6個のランプのどれかとペアになっているが、患者はそれを知らされていないので、一つのランプが点灯すると、当てずっぽうでペアになっているカードを指さす。実験者は正しい反応だったかどうかだけを伝えて、また別のランプを点灯し、患者にまたカードの指さしを求める。ここでは正しい指さしとそうではなかった場合から、正しいペアを絞り込んでいくルールを学習できるかどうかを試されているが、患者はそうしたルールの学習に著しい障害を示す (Miller & Petrides, 1984)。

前頭連合野の損傷によって生じるこれらの障害から推測して、前頭連合野は定型的な行動では対処できない状況で、行動を適切に組織化する役割を演じていることが予想される。実際にそうだとするならば、この領域には定型的な行動の生成プロセスを抑制し、課題状況に応じて、同じ感覚刺激（ストロークの実験ではカラー印刷された文字）が異なる行動的な意義をもつことを表現するニューロン活動が見つつかつてもおかしくないはずである。もちろん、そのようなニューロンを発見するには、無麻酔で行動中のサル的大脑活動を記録する電気生理的な技術が必要になる。40年ほど前にその技術が開発されて以来、いろいろな脳領野で課題に関連して変化するニューロンの活動が記録されてきているが、坂上氏たちが前頭連合野外側部で記録したニューロンも、課題に関連して反応特性を変えることが発見された。そして、坂上氏たちによれば、それらのニューロンは課題に関連して反応特性を変えようというだけではなく、刺激の行動的な意義をコードしていると考えられている。しかし、ニューロンの反応特性に関するそのような解釈は直ちに納得できることではない。それらのニューロンの活動が実際に刺激が指示する行動の違いをコードしているのであって、たとえば刺激の視覚的特徴に反応しているわけではないということは、いったいどの

ようにして確かめられるのであろうか。少し実験に立ち入って検討してみよう。

坂上氏たちが行った実験では、サルは視覚刺激を利用した go / no go 課題を訓練された。サルが見つめるテレビモニターには、サルがレバーを押したときに凝視点が表示される。次に、サルがその凝視点を見つめていると、凝視点の近くに眼球運動を引き起こさない程度の短時間、課題の手掛かりになる刺激（「○」「十」「□」「Ⅲ」）が呈示される。どのような手掛かりが呈示されるかによつて、サルは次の行動を変えるよう求められる。たとえば、go 刺激として「○」か「Ⅲ」が呈示されると、それから 2 秒後に凝視点が暗くなるが、その瞬間から 0.8 秒以内にサルはレバーから手を離さなければならぬ。ところが、no go 刺激である「十」か「□」が手掛かりとして呈示されたときには、凝視点が暗くなつても手を離してはならず、1.2 秒後に凝視点が再び明るくなるのが、レバーから手を離す合図になる。課題が「go」なのか「no go」なのかはランダムに入れ替わるので、サルはどちらの課題が要求されるかを予測することができず、手掛かり刺激が呈示された直後に行動を決定しなければならない。坂上氏たちが記録したのは、この課題遂行中のサルの前頭連合野の外側部で刺激呈示の直後に大きく活動を変化させる多数のニューロンの活動であった。その活動が本当に行動的意義をコードしていると言ふことができるためには、明らかにいくつかの条件をクリアーする必要がある。実験に即して言えば、たとえば次のような条件が考えられるだろう。

まず第一に、記録されたニューロン活動が、視覚刺激に応答する活動ではないことを確かめておかなくてはならない。なぜなら、記録部位、特に前頭連合野外側部の下膨隆部には視覚皮質（下側頭葉や第四次視覚野など）からの直接の入力があり、記録された活動が刺激の視覚的特徴に対する応答にすぎない可能性がたねにあるからである。しかし、もしニューロンの活動パターンが、同じく go 刺激である「○」と「Ⅲ」の呈示直後に活動が高まり、同じく no go 刺激である「十」と「□」の呈示直後にはそうではない（あるいは、その逆）とすれば、そのニューロンは

手掛かり刺激の視覚的特徴に反応しているわけではないことになる。いつそのこと、手掛かり刺激をディスプレイ上に提示するのではなく、たとえば聴覚刺激を用いることにすれば、この点をクリアに確かめることができるはずである。聴覚刺激のときでも同じパターンの活動が見られるなら、そのニューロンの活動が感覚刺激の特徴と関わりのないものであることを疑うことはできなくなるだろう。最近、坂上氏たちは、上に記録した同じニューロンで手掛かりを聴覚刺激に変えたときにも、視覚的手掛かりのときと同じ活動パターンが見られるかどうかの検討を進めている（坂上雅道氏談）。

第二に、あるニューロンの活動が行動の遂行そのものではなく、行動の選択や決定に関わりをもつとするなら、現実にはレバーから手を離す行動段階では、すでにそのニューロンの活動は役割を終えているから、ニューロンの活動レベルは通常レベルまで低下しているはずである。つまり、このニューロンの活動は、たとえばgo課題の場合には最も長く見積もっても、手掛かり刺激呈示直後からレバーからサルが手を離すまでの0.8秒以内にピークをもつ鋭くエッジのたった活動パターンを示すのでなければならぬ（実際には運動指令の筋への伝達時間があるから、このニューロンの活動の高まりは0.8秒よりもさらに短い時間範囲に限定されるだろう）。

第三に、サルは課題遂行前に、刺激を手掛かりにして行動を選択し決定する以外にも、凝視点を見つめ続けるよう求められており、この行動に関係したニューロン活動である可能性も排除する必要があるだろう。これは簡単に判定ができる。もしニューロンの活動開始の時点が刺激呈示以前なら、その可能性を排除することはできないが、しかし手掛かり刺激提示後に活動するニューロンについてはその可能性を否定することができるからである。

第四に、特定の筋の運動に関わる活動である可能性も否定しておかなければならない。なぜなら、もしgo試行とno-go試行で異なる種類の動作（たとえば、go試行ではレバーを押し、no-go試行ではレバーを引く）を要求する場合

には、課題の違いに応じて変化するニューロンの活動パターンは、実際には手掛かり刺激がもつ行動的意義の違いそのものではなく、異なる行動遂行のために異なる筋運動を必要とすることを単に反映するにすぎない可能性が残るからである。しかし、坂上氏たちの実験では、この点を危惧する必要はないだろう。なぜなら、サルはgo試行でもno go試行でも、レバーを離すという同じ動作を要求されているからである。違いは、レバーを離すタイミングだけである（go試行では0.8秒以内に、no go試行では1.2秒後にレバーを離す）。

さて、下膨隆部を中心にして坂上氏たちが記録したニューロンの大多数は、これらの条件をクリアしていることが分かった。これは、膨大な数の刺激と反応の連合がこの領域で形成されていることを意味する。いわゆる「随意的」行動の中には、あらかじめ準備されているこうした刺激と反応の多数の組み合わせから、特殊な状況で遭遇する手掛かり刺激の違いに応じて、特定の組み合わせが自動的に「選択」された結果であるような行動も多数含まれているのではないかと考えられる。もちろん、この機械的なメカニズムの発動の結果であるという事情は、自分の行動が「随意的」であると私たちが確信し続けることを妨げるわけではない。ディスプレイの前にいるサルは、たとえば「○」を見ることによって自動的に手がレバーを離れたとは思わずに、「+」や「□」が見えたわけではないからレバーを離す行動を「選択」したのだと思いつけることができる。そして、正反応すると報酬としてジュースをもらうことができるから、サルはジュースがほしいという内発的な欲求に基づいて、あるいはジュースをもらうという明瞭な目的意識をもって、レバーを離したのだと自分を解釈し続けることもできるだろう。私は「随意的」で「選択的」な行動が存在しないと断言したいのではない。たしかにそのような行動は存在するが、それを自動的に立ち上げる内部の「機械的」プロセスと相容れないものとア・プリアオリに決めてかかることには根拠がないということを指摘したいだけである。いずれにせよ、上に述べた条件を満足するニューロン活動がサルの前頭連合野で

多数発見されるということは、少なくともサルが視覚刺激の行動的意義を捉えることができることを示す有力な証拠となるだろう。

四、ルールの学習

サルが上述のような実験に取り組むには、一年前後に及ぶ毎日の訓練が必要である。どの動物実験にも付きまとう困難の一つだが、刺激状況と行動とのつながりを示す一般的なルールを実験者が言語的に教示することは不可能である。したがって、サルは凝視点の近くに短時間表示される図形とレバーを離すタイミング、そして報酬との間につながりがあることを独力で学習していかなくてはならないし、実際にそれを学習することができる。そして、上述のような実験を通して、サルが手掛かり刺激のもつ行動的な意義を捉えることができることが分かった。しかし、サルの場合、それはたまたま訓練を受けた特殊な刺激と反応の連合を学習しただけのことかもしれないという疑いは残る。はたしてサルはその学習結果をさらに汎化して、一般的なルールを理解するところまで学習を進めていると行うことができるのだろうか。そして、それを確信させる直接の証拠があるのだろうか。

特定の手掛かり刺激で go/no go 課題の訓練を受けたサルに、次々と刺激を変えながら新しい go (および no go) 刺激と反応の連合を学習させていくと、100 パーセントの正反応が見られる段階までの到達期間が短縮されていく。もしサルが go/no go 課題の一般ルールを学習できているとすれば、次に刺激を変えて go/no go 課題に取り組ませたときには、学習期間のかなりの短縮が見込まれると考えるもよいはずである。実際には、一般的なルールを学習したと考えられるサルはわずか 20 分以内 (200 試行以内) で新しい刺激と反応の関係を学習してしまう。最初の学習に一年

前後を要したことを考えるなら、これは驚異的なことである。しかし、そうした行動的証拠をいくらあげても、それらは別の解釈も許すかなり弱い状況証拠以上のものではないだろう。実際にサルが一般的なルールを学習することができていると主張するなら、その学習の成立を示すもつと直接的な証拠が必要であり、やはり学習の現場（サルの脳皮質の活動）にそれを求めるほかない。

二木宏明氏たち (Niki, Sugita & Watanabe, 1990) は、あらかじめ特定の刺激と反応の連合を学習しているサルの前頭連合野で、上述の実験に登場したような刺激の行動的意義に応答すると考えられるニューロンを探しだし、新しい刺激と反応の連合を学習する期間にそのニューロンの反応特性がどのように変化するかを調べてみた。もしサルが異なる刺激と反応の組み合わせを次々と学習しているだけで、一般的なルールを理解している（汎化が起きている）わけではないとするなら、特定の課題で go 刺激や no-go 刺激の行動的意義をコードしていたニューロン (go/no-go ニューロン) が、次の新しい課題状況でも go/no-go ニューロンに特有の反応特性を示すとは考えられないだろう。実験の結果は、この予想とまったく異なるものであった。二木氏たちが記録したニューロン活動の変化は、サルが一般ルールを学習していることを示していたのである。

たとえば以前は別の go 刺激に選択的に反応していた go ニューロンの活動を、新しく「*」を go 刺激、「★」を no go 刺激とした課題に取り組んでいるときに調べてみると、その反応特性に興味深い変化が見られた。新しい課題での正答率 50 パーセントまでの段階では、どちらの刺激が呈示されても活動に違いは見られない。ところが、学習が進み正答率が高くなるにつれて、「*」と「★」に対する活動レベルにはつきりとした違いが見られるようになる。そして、学習が完了した段階では、このニューロンは以前と同じく go 刺激である「*」にのみ反応するようになった。つまり、このニューロンは新しい刺激に対しても go ニューロンとして働くようになったわけで、これはサルの脳の

中でルールが学習されている（汎化が起きている）ことを示す見事な証拠である。

五、より柔軟な行動を可能にする前頭連合野ニューロンの活動

ここまでの実験結果を見て、行動の融通性の基礎にある肝心かなめの神経情報処理プロセスがかならずしも捉えられてはいないのではないかと感じられる読者がいるかもしれない。実際、その通りである。坂上氏と二木氏たちのいずれの実験でも、サルが遭遇しているのは手掛かり刺激の違いが異なる反応を誘発するという事態であって、同じ刺激が状況に依存して異なる反応を誘発しているという事態ではないからである。私たちは同じ刺激に対して、状況次第で（異なる文脈情報を手掛かりにして）即座に反応を変えていくことができるし、同じ刺激が示唆する異なる行動上の意義を即座に把握できる。このような能力を、これまでの刺激と反応の連合を基礎にして説明することができるのである。想像をたくましくする前に必ずしておかなければならないのは、実際に私たちの脳の中でどのような事態が進行しているのかを確かめておくことである。脳の中で実際に進行しているその処理プロセスを垣間見るために、坂上氏たちは次のような実験を行った (Sakagami, M. & Niki, H., 1994b)。

サルが見つめるディスプレイ上に、紫か黄いずれかの色のランダムドットを6個同時に表示する。それらのドットは一斉に右か左に移動する。ドットの色の違いとドットの移動方向を組み合わせると四通りの刺激が呈示されることになる。サルはこれらの刺激を前にして、ドットの色か移動方向のいずれかに注目して反応の仕方を変えなくてはならない。たとえば、色に注目するときには、紫はgo刺激、黄はno go刺激となり、移動方向に注目するときには、ドットが左に動くのがgo刺激、右に動くのがno go刺激となる。すぐに気づかれるように、これはかなり複雑な

選択注意課題である。たとえば、左に動く黄のドットは、色に注目するときには no-go 刺激だが、動きに注目しているときには go 刺激になる。また、右へ動く紫のドットは、色に注目するときには go 刺激だが、動きに注目するときには no-go 刺激になってしまう。これら二種類の刺激に対して、サルはそれらのもつ行動上の意義（刺激が指示する行動種類の違い）を自分の頭の中で切り替えて理解しなければならぬ。

さて、前頭連合野の go/no-go ニューロンは、この実験の最中に次のような応答特性を示した。たとえば、あるニューロンは、色に注目しても動きに注目しても go 刺激となる左に動く紫のドットに対して応答し、色と動きのどちらに注目しても no-go 刺激となる右に動く黄のドットに対しては応答しなかった。では、左に動く黄のドット（注目すべきなのが色のときには no-go、動きなら go）と右に動く紫のドット（注目すべきなのが色なら go、動きなら no-go）に対してこのニューロンはどのように応答しているのだろうか。まず左に動く黄のドットに対しては、注目条件が動きのとぎだけ応答する。また、左へ動く紫のドットに対しては、色に注目するときだけ応答する。つまり、このニューロンは刺激の視覚的特徴（色や動き）のどれかに応答しているのではなく、完璧に刺激の行動的意義に対して応答しているのである。二木氏の右の実験では、ルールを把握したサルはわずか 20 分以内で新しい課題でも 100 パーセント正反応できるようになったが、今度の場合、新しい状況への適応は、サルが注意を移動させるだけで瞬時に起こるのである。これは私たちが同じ刺激に対しても文脈情報の違いを手掛かりにして直ちに応答の仕方を変えるのと同等の柔軟な処理が、サルでも行われていることを示している。

このように前頭連合野の下膨隆部を中心とした領域には、刺激と反応の連合だけではなく、それを基礎にして知覚世界から読みとった「意味」をコードし、その意味の違いに応じて柔軟に行動を変えることを可能にする特異な反応特性をもったニューロンが多数存在している。記録されたニューロンのそのような特異な反応特性は、もちろ

ん、それらのニューロンと他のニューロンとの相互作用の中で実現されているのであって、それらのニューロンを含む神経回路の行う情報処理の一つの段階を代表して表現しているにすぎない。では、そのようなニューロンの反応特性を可能にするのは、ニューロン間のどのような回路結合なのだろうか。現在、その詳細は不明なままだが、その探求の成果は知覚と行動との結びつきの内部メカニズム（の重要な一側面）を暴き出すことになり、私たちが推測して単なる理論上の仮説的モデルを提出することしかできなかった問題群が、実験的探求によって制圧されることを意味するだろう。

六、教訓

以上の簡単な議論から、いくつかの教訓を引き出すことができる。第一に、環境の知覚的再現と同時に、私たちが知覚像のもつ行動的意義を察知するためには、あらかじめ膨大な数の刺激と反応の連合が形成されていなければならない。当面の知覚状況でそれらの連合のどれが呼び出されるかは、どのような手掛かりが与えられているかによって決まる。熟慮する間もなく連続的に積み重ねられていく日常の状況適応的な行動の多くは、そうした自動的な行動「選択」のメカニズムによって実現されていると考えられる。また、そのように考えざるを得ない内部メカニズムの動作機序を示唆する実験的証拠が得られつつある。これは、ヒトに顕著な選択的行動の能力の研究が、単に異なる観点からの解釈を戦わせるだけで済んでいた（済ませざるを得なかった）探求のレベルをすでに超えて、現実的な証拠による確証・反証にどの理論もさらされざるをえないレベルまで進んできたことを意味するだろう。

そして第二に、知覚と行動の間の結びつきを説明するのに、「構え」や「態度」といった心理学的概念は、私たち

が解明しなければならぬ問題群の所在を示すだけで、かつてそれらがもっていた説明概念としての意義を失いつつあるように思われる。それというのも、刺激と反応の連合を学習する基礎的な事態についても、また一般的なルールを学習するより抽象的な場合についても、さらには注目次元をシフトするだけで瞬時に行動をスイッチするより柔軟性をもった行動選択の場合についても、生体のとる「構え」や「態度」の違いに訴えずに、入力側の感覚座標系から出力側の行動座標系への情報変換の一局面として、それらの事態を理解する道が開かれてきているからである。これは、私たちが「構え」や「態度」と呼ばれてきた心理的機序を持ち合わせていないことを意味しているのではない。ただ単にそうした心理的機序を表現するのにそれらの概念を使用するのは、もはや啓発的ではないというだけのことである。

認知現象をそれだけで孤立させてとらえるのではなく、それをつねに行動とのつながりで考察することによって、行動全体の発現メカニズムの一部としての認知プロセスの本来の役割とその実行メカニズムをあまり歪めずに考察することができるようになる。そして、知覚には環境情報の取得という役割だけではなく、その情報に基づいて行動を誘導する重大な役割がある。どういう意味で、またどのような仕方では知覚は行動を誘導しているのだろうか。こういった角度からの知覚論ももつと論じられる必要があるように思われる。

文 献

- Milner, B. & Petrides, M., "Behavioral effects of frontal-lobe lesions in man." *Trends in Neurosciences*, 7, 403-407, 1984.
- Miyashita, Y., "The inferior temporal cortex, where perception meets memory." *Ann. Rev. Neurosci.*, 16, 245-263, 1993.
- Niki, H., Sugita, S. & Watanabe, M., "Modification of the activity of primate frontal neurons during learning of a go/no-go discrimination and its reversal, a progress report." In *Vision, Memory and The Temporal Lobe*, ed by Iwai, E. & Mishkin, M., 295-304, Elsevier, New York, 1990.

- Petrides, M. & Milner, B., "Deficits on subject-ordered tasks after frontal- and temporal-lobe lesions in man." *Neuropsychologia*, 20, 249-262, 1982.
- Sakagami, M. & Niki, H., "Encoding of behavioral significance of visual stimuli by primate prefrontal neurons, relation to relevant task condition." *Exp. Brain Res.*, 97, 423-436, 1994a.
- Sakagami, M. & Niki, H., "Spatial selectivity of go/no-go neurons in monkey prefrontal cortex." *Exp. Brain Res.*, 100, 165-169, 1994b.
- Sakagami, M., Tsutsui, K., Koizumi, M. et al., "Neural correlates of "Stroop-like effect" in primate prefrontal cortex." *Soc. Neurosci. Abstr.*, 28, 464-468, 1998.
- 嶋田博行『ストロープ効果—認知心理学からのアプローチ』培風館 1994.
- Stroop, J.R., "Studies of interference in serial verbal reactions." *Journal of Experimental Psychology*, 18, 6, 643-661, 1935.
- Stroop, J.R., "Factors affecting speed in serial verbal reactions." *Psychological Monographs*, 50, 5, 38-48, 1938.
- 丹治順・井澤修治編『脳の高次機能』朝倉書店 2001.