

身体制御と錯視

——手は騙されないか——

蘆 田 宏

一 はじめに

心理学において錯視は古くから研究の対象とされてきた。錯視は視覚の錯誤であり、感覚と知覚における意識的、無意識的な働きを端的に示す例として注目されてきた。錯視は現象そのものが興味深く一般的に親しまれるとともに、安定した世界観に不安をもたらすものでもあるためか、M. C. Escher の諸作品やその後のオブ・アートなど多くの視覚芸術にも取り入れられてきた。そして、錯視は現代の神経科学においても重要な役割を果たしうるものである。本稿では、心理学及び神経科学における錯視と行動に関する近年の研究動向を概観し、著者らの研究の紹介の後に今後の展望をもって結びとすることにした。

二 心理学と錯視

霊長類は特に視覚に頼って行動することが多い。マカクザルでは、大脳皮質の実に半分近くが何らかの形で視覚情報処理に関わっている (Van Essen, Anderson, & Felleman 1992)。人間の場合、音声言語の発達もあって比率的にはそれほどではないようであるが、肥大化した大脳のおかげで面積としてはマカクザルを超えるほどの視覚皮質が存在する

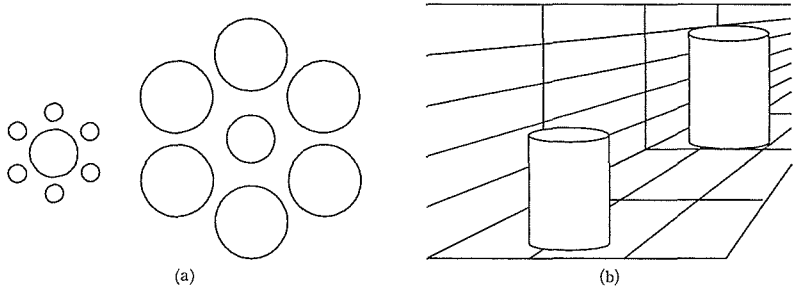


図1 (a)エビングハウス・ティチナーの同心円錯視, (b)立体的な大きさ対比錯視

(Serenio, et al., 1995)。実際、「百聞は一見に如かず」というように、一般に目で見るとは確かなことではないと思われる。見るという行為はあまりに自然で努力を要しないため、目を開ければものが見えるのは当たり前だと考えられがちで、その複雑さ、困難さは忘れられがちである。

哲学者はこの当たり前に見える視覚(を含む感覚)に疑いを向け、それがいかに可能であるか、あるいは不可能であるかが古くから論じられてきたことはあらためて説く必要もないであろう。残念ながら著者には哲学におけるこれまでの深遠な考察や知識について論じるだけの才がないが、少なくとも、神経科学者にとって知覚はすべて主観的な経験であるということは重要であると思われる。言い換えれば、視覚は神経系によって解釈、構築された内的表象であり、決して外界の客観的なコピーではない。もちろん、ここでいう解釈は意識的な行為をさすとは限らず、むしろ受動的・能動的両面を含む情報処理とでもいうべきものである。

視覚の主観性を象徴する現象のひとつが錯視(visual illusion)である。錯視とは何か、を正確に定義することは意外に難しいが、ここでは、おおまかに何らかの意味で物理的世界と整合しない知覚が得られることと考えておけば十分である。たとえば、図1(a)のエビングハウス・ティチナーの同心円錯視図形(Ebbinghaus-Titchener illusion)では、大きな円に囲まれた円が小さな円に囲まれた円より小さく見える。図1(b)では、同じ大きさ・形の円筒形のうち右のほうが大きく見える。これは有名なポンゾ錯視の応用とも考えられる。二つの円や円筒は「物理的」には

同じ大きさなので、この見え方の違いが錯視である、といえる。見かけの大きさの違いは物理的特性ではなく、心理的な、あるいは神経情報処理の結果としての内的表象の違いを反映しているはずである。そのため、錯視は通常意識しない私たちの心的な、あるいは神経的な、表現やその構築過程についての手がかりとなるのである。

多くの錯視図形は人工的・幾何学的なものであり、生活の中でそういう錯視を意識的に経験することはほとんどない。そのため、錯視の研究は生態学的に妥当ではないという批判を受けがちである。しかし、錯視を手がかりとして視覚系を理解するという点ではこのような批判はあたらない。機械やソフトウェアのチェックには限界状況でのテストが欠かせない。たとえば、通常は問題なく動作するプログラムが特殊な入力によってブレイクダウンし、侵入の手がかりを与えてしまうことが昨今大きな問題となっている。同様に、錯視は視覚システムの設計限界を超えた状況であると考えることができる。頑健に見えるシステムの弱点を知るには人工的で不自然な刺激こそが必要なのは、機械やソフトウェアの場合と同様である。また、進化を経て形成された生物システムが機械やソフトウェアのような突然の破綻をきたすことはめつたになく、不自然な入力にも緩やかに応答が変化するのが普通である。そういう緩やかな応答の乱れは突然の破綻より内部の推定に役立つとはいえ、かなり大きな錯誤が生じる状況でないと様子がわかりにくいことも確かである。よって、錯視は人工的で錯誤が大きいものほど利用価値が高いといえ、錯視を最大化する要因を探り出す現象論的研究には大きな意義があることになる。

図1(a)の同心円錯視は、通常、対比という概念で説明される。もの見え方は常に相対的である。網膜像は二次元的であり、像の大きさは直接対象の大きさを示さない。図1(b)では、円筒形は三次元的な文脈の中におかれるため、遠くの対象が近くの対象と同じ網膜上の大きさであれば、もとの大きさは異なっていると判断されてしかるべきである。たとえば教壇に立つと前列の学生は最後列の学生より何倍も大きく網膜上に投影されるが、だからといって、前列の学生が何倍も大きいと思うことはないだろう。それは意識的に知識を利用して判断しているからだけではない。視覚系は

網膜像の大きさが絶対的な指標にならないことを「知って」おり、常に対象を三次元的な文脈の中で相対化しようとする。そして、それは真の奥行きを持たない絵画や写真の場合にも同様である。両眼視差や水晶体の調節などから奥行きがわかることは確かだが、視覚系は必ずしもそういう情報を重視するとは限らず、むしろ図1(b)に見られるような絵画的奥行き情報に敏感なようにできている。図1(a)は明示的な奥行きの情報を持たず立体的にも見えないが、奥行き情報処理の一環でもある大きさの相対化処理が暗黙になされるとしても不思議ではない。

対比を説明する神経的な情報処理としては、側抑制やゲイン調整のメカニズムがあげられるだろう。ともに表現を相対化する計算原理として有効であるが、ここでは詳細に立ち入ることは控えたい。なお、知覚は総合的な情報処理の結果であり、ある特定のメカニズムが錯視のすべてを説明できると考えるべきではない。そのため、たとえば同心円錯視そのものの説明にはまだまだ不完全な点が残っているだろう。しかし、逆に錯視現象が側抑制などの神経情報処理の理解に寄与してきたことは確かである。

ここまで、錯視とその意義について簡単に論じてきたが、前提となっていたのは意識的な視知覚であった。つまり、錯視であるかどうかは文字通りどう見えるか、ということをもとに決まる問題であった。しかし、本来視覚の役割は意識的な知覚だけではない。動物に意識があるか、という問いに正しく答えることは難しいにしても、たとえば昆虫や魚に人間のような高度な意識が存在しないと考えることにはそれほど問題がないように思われる。あるいはロボットでもいいだろう。それらの中には明らかに視覚機能を持つものがある。その場合、視覚情報は詳細な視覚表象を形成するのではなく、むしろ直接的に行動あるいは身体制御に寄与している。進化的に考えるとそのような行動の制御こそが本来の視覚の役割であり、それは人間の場合でも例外ではない。私たちは見て判断してから意識的に体を動かしているとは限らず、多くの場合、ほとんど無意識に視覚情報に対して反応する。障害物を避けて歩くとき、飛んできたボールを受け、打ち、避けるとき、手や足はほとんど意識することなく動くことができる。あるいはボールを受けることは意識す

るにしても、どのタイミングでどのように手を伸ばすかなど詳細に考える必要はあまりない。もちろん失敗することもあるが、ある程度訓練が進んだ行動は意識的な制御なしに自動的に行えることは確かであろう。

本稿では、そのような自動的な視覚運動協応がどのように行われるのか、錯視というツールを用いて検討する心理学的研究について概説する。次節では主に神経心理学の知見をもとに脳内の視覚情報処理の経路について概観し、その後、そういう文脈の中で錯視がどのように用いられ論じられてきたかを紹介していきたい。

三 二つの視覚経路

眼から入った視覚情報は外側膝状体 (LGN) を経て後頭葉の視覚野から大脳に入る。サルを用いた解剖学・神経生理学的研究から、その後、視覚情報は大きく分けて二つの経路をたどることがわかってきた(図2)。一つは側頭葉へ向かう腹側経路、もう一つは頭頂葉へ向かう背側経路である。側頭葉、特に下側頭皮質 (IT) には複雑な形や顔などに応答する細胞が多く存在し、視対象の詳細な分析が行われると考えられる。そのため、腹側経路は“what”経路と呼ばれる一方、背側経路では物や自身の動きと空間的配置など、よりおおまかな構造が処理されると考えられ、“where”経路と呼ばれる (Ungerleider & Mishkin, 1982)。

この what/where という分類はどちらも知覚的な処理を意味する。しかし、Milner と Goodale (1995) はさらにラディカルな説を提唱した。腹側経路が詳細な視知覚のために働くという点では同様であるが、彼らは、意識的な視知覚には腹側経路の働きが不可欠であり、背側経路はむしろ意識的知覚を介さない直接的な行動制御のために用いられると考えた。つまり、腹側経路は意識的知覚のための視覚経路 (vision for perception)、背側経路は行動のための視覚経路 (vision for action) とされた。確かに、頭頂から前頭へさらに進むと感覚野をはさんで運動野が存在する。ある程度慣れた視覚運動協応行動をあまり意識しなくても行えるのは背側経路が何らかの形で自動的に働くためであるとしても

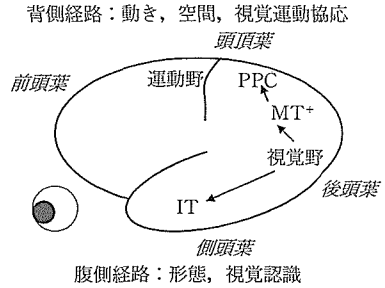


図2 二つの視覚経路
 (頭頂へ向かう背側経路は主に直接的な行動の制御を、側頭へ向かう腹側経路は主に意識的な視覚を担当すると考えられてきた)

不思議ではない。そして、意識的知覚と行動の乖離を端的に示すのが数々の脳損傷患者の症例である。

盲視 (blind sight) と呼ばれる現象が、脳損傷のため視野に欠損がある患者に生じることがある (Weiskrantz, 1986)。当然ながら視野欠損位置に光点を提示しても患者には見えず、場所もわからない。しかし、盲視現象を示した患者は欠損視野に示された光点の位置をかなり正確に指差すことができた。しかも、本人は全く見えないといい、当たっていることが信じられない様子だったという。つまり、意識的には見えないのに、身体制御機構にとっては見えていることになる。この現象は一見不可解であるが、視覚情報処理には複数の経路が存在し、その全てが意識的な視知覚につな

がるわけではないと考えると説明できる。この場合損傷の詳細な部位は明確ではないが、おそらく眼から頭頂へ向かう経路の一部の損傷が比較的軽微であったと考えられる。当然、非欠損視野への光の漏れなどいろいろなアーチファクトが考えられるが、このような例は複数報告されており、全く否定することは難しいと思われる。

Milnerらによる失認患者の症例はさらに示唆的である。患者D.Jの場合、視野が全く欠損しているわけではないが、形がわからないという障害があった(形態失認 visual form agnosia)。彼女はたとえは正方形と三角形の区別ができず、スリットの方向がわからなかった。そのため、細長いスリットを見せてその方向を尋ねても答は一貫せずランダムに近かった。しかし、彼女にカードを手渡してスリットに差し入れるように指示したところ、かなり正確にカードをスリットの方向に向けることができた (Milner et al., 1991)。また、幅の違う四角いブロックを握むために手を適切な形に開くことができた (Goodale, Milner, Jakobson, & Carey, 1991)。この患者の場合、視覚野から腹側経路への信号伝達経路

に損傷があり、形態知覚が困難になったと考えられた。単に形態情報が全く処理できないだけならば、カードの差し入れもできないはずであるが、背側経路は比較的損傷が少ないため、身体制御にはあまり差し支えなかったと考えられる。この例は、やはり意識的視知覚と視覚的身体制御の乖離を示す証拠といえる。

逆に、視覚失認 (optic ataxia)、あるいは最初の報告者からバリンント症候群 (Balint syndrome) と呼ばれる患者は、頭頂葉付近の損傷により、把持・到達運動が著しく困難になる一方、視覚認識そのものには重大な障害をきたさない。この症状は、背側経路の損傷によって視覚運動協応が正常に働かないために生じると考えられてきた (Glover, 2003; Rossetti, 2003)。形態失認とあわせると、二つの視覚経路の機能的分化を示す二重乖離が成立することになる。

人間の場合、こういった症例はあくまでも不幸な偶然であり、研究として統制することは不可能である。しかし、サルを用いた研究では、意図的に脳内の特定部位を働かなくする、いわゆる破壊実験 (lesion) による検証が行われてきた。側頭葉あるいはそちらへ向かう経路の損傷は形の弁別を困難にする一方、到達運動などには大きく影響しない。逆に、頭頂部位の損傷は視覚認識には影響しないが視覚運動協応を困難にする。ここではサルの実験の詳細には立ち入らないが、Milner と Goodale (1995) の著書などを参照されたい。サルなど動物を用いる場合、(その是非はともかく) 比較的統制された脳損傷を作り出しうる。しかし、問題は意識的知覚を直接問えないことである。その点で健常者における心理学的実験に意義があり、そこで錯視は損傷に代わる道具として用いられうる。そして、錯視は意識的知覚を伴わない視覚運動協応の研究にも用いられるようになってきた。

四 幾何学錯視と把持運動——手は騙されないか

これまで、脳内における二つの視覚経路の存在と機能分化について神経心理学や神経生理学による知見が集積されてきた。しかし、そこで明らかになった事実は私たち人間の、特に健常者の知覚や視覚に基づく行動とどのように関連し

ているだろうか。また、健常者に対するより統制された心理物理学あるいは脳機能測定などの研究によって、さらに詳細な議論を進めることはできないだろうか。そのような疑問への答えとなりうるのが、錯視を用いた研究である。最初に述べたように、錯視は私たちの視覚機能を解明する重要な鍵を与えてくれる。しかも、錯視は単にシステムの破綻を示すだけではなく、そのシステムがどのような情報処理に重点をおいているかを端的に示すものである。意識的視覚と行動制御で望ましい情報処理様式が必ずしも一致するとは限らないとすれば、同じ図形における知覚的な錯視と行動への影響は異なる可能性があり、それは心理学的実験によって測定することができるだろう。

議論のきっかけとなったのは、図1(a)の同心円錯視図形に対して中央の円を掴む動作において、見かけの大きさに関わらず手の動作に違いがなかったという報告である (Agioti, DeSouza, & Goodale, 1995)。私たちはものを掴むときに指先を開いて閉じるという動作を行うが、そのときに指を開く度合いは掴む対象によって違う。しかも、ロボットアームのように対象の寸前まで移動してから指を開いてはさむというようなぎこちない動作ではなく、到達運動と把持運動が一体となったスムーズな動きをする。そのため、対象に到達するころにはすでに指先は適切な形になっている。これをプリシェイピング (pre-shaping) と呼び、その形を測定することで「手が判断した」対象の大きさをうかがい知ることがができる。同心円図形の中央の円の大きさを知覚的に判断する実験では二つの円が異なる大きさに知覚されていることがわかったが、それらの円(立体的で掴めるようになってい)への把持動作の際、指のプリシェイピングには差がなかった。Agiotiらが言うように、眼は騙されるが手は騙されない、ということである。

もちろん、手に別の眼があるわけではなく、錯視の生じ方の違いは二つの視覚経路の応答様式の違いによると考えられる。同心円錯視の場合、先述したように、知覚の相対性を重視するために、二次元的な大きさ情報はある程度犠牲にする、あるいは積極的に抑制するといえるような情報処理が対比をもたらずと考えることができる。しかし、これはあくまでも三次元的な奥行きをもつ世界を整合の取れた知覚として表現するために必要なことである。自分の体と世界の

関係はもちろん重要であるが、少し動いたびに世界が激変しては困るので、ある程度自分の身体とは独立した外部の (allocentric) 座標系での表現が必要であろう。一方、対象に手を伸ばして掴むために必要なのは、絶対的な距離と大きさなど、動作者の身体に対する自己中心的な (egocentric) 情報である。そのためには周囲の円との対比はむしろ好ましくない。Agioti ら (1995) の結果はまさにそういう仮説を支持するものであった。

Agioti ら (1995) の報告以降、数多くの研究者が行動と錯視の関係について実験を行い、議論を進めてきた。中には Agioti らの実験結果はアーチファクトであるとして否定しつつける研究者もおり (Franz, 2001)、特に同心円錯視については確実な結論に至ったとは言い難い面もある。特に重大な問題と思われるのは、知覚的判断は一度に二つの円を比べるため結果的に周囲の円との対比を促進する面がある一方、把持運動は一つの円のみを対象とするので周囲の円を無視することを促すという点である。知覚的判断でも一度に注目する対象が一つになるように課題を工夫すると把持運動課題と差がなくなったという (Franz, 2001)。しかし、逆に、課題を工夫すると把持運動課題でも大きな錯誤が生じるという結果は報告されておらず、この批判も一面的であるように思われる。むしろ、著者としては、本質は反応形式ではなく用いる参照枠の違いであるかもしれないという Bruno (2001) の議論に説得力があると感じる。しかし、参照枠の違いが重要であることは必ずしも知覚と行動という枠組みを否定することにはならない。むしろ、Milner と Goodale (1995) が自身で指摘しているように、参照枠の違いは知覚と行動の本質的な違いの一環であると考えることができよう。

一部の強い批判にも関わらず、錯視における知覚と行動の乖離を示す結果は数多く報告されている。中でも、Dyde と Milner (2002) はある意味での二重乖離状況を示した点で興味深い。彼らは図 3 に示すような方位に関する同時対比錯視を利用した。大きさ対比と同様、線分の角度の知覚は周囲に影響される。図 3 (a) のように、中央の線は周囲と反対に傾いて見えがちである。また、図 3 (b) のように、離れたところにある枠も傾きの知覚をもたらす。このような

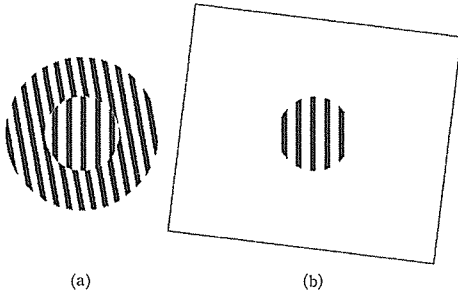


図3 角度対比錯視

(中央の円の中の縞はどちらも縦向きで互いに平行だが、左は少し時計回りに、右は少し反時計回りに傾いて見える。左は隣接領域の縞と、右は外側の枠との対比効果である。Dyde & Milner (2002) をもとに作成)

図形に対して患者D、Cに行ったようなカードの差し入れ課題を健常被験者に課す実験から、DydeとMilnerは図3(a)のような近傍どうしの角度対比は知覚のみならず行動にも影響することを示した。つまり、手は騙されることもある。この結果は、図2の視覚経路を考えると説明できる。同一箇所あるいは近傍間での角度対比は、視覚野のかなり早い段階で生じ、そこではまだ背側、腹側の経路が未分化であるために両方に影響すると考えられるのである。一方、図3(b)のような離れた枠の効果はもっと後の段階の情報処理に由来すると考えられ、実験結果からも知覚的な錯視にも関わらず手の錯視は小さいというAgliotらの同心円錯視の場合に近い結果が得られた。彼らはさらに、二つの効果を組み合わせた実験も行った。つまり、図3(a)のような図形の周りに図3(b)のような枠をつけた。ただし、近傍の縞と外側の枠は逆方向に傾いており、知覚的な錯視はほとんど相殺された。この状況で差し入れ課題を行うと、外の枠は効果がな

いため、近傍の影響だけを受ける。結果として、錯誤量は知覚より行動において大きくなった。ある条件で知覚的錯視が大きく別の条件では行動の錯誤が大きいうちの結果は二重乖離といえるだろう。

しかし、DydeとMilner(2002)の結果は脳内の処理経路という点で完全な二重乖離状況とはいえない。脳損傷患者の例では腹側経路が働かない例と背側経路が働かない例があった。それと対比してみると、DydeとMilnerは錯視を用いて腹側経路の働きで知覚的錯誤が大きい例を示したが、背側経路の働きで行動における錯誤が増大する例は示していないことになる。相殺によって見かけ上行動における錯誤のほうが大きくなったとはいえ、そこに背側経路の機能はほとんど関与していないといえる。

ではやはり、手は時として騙されるものの総じて知覚よりも行動のほう

が正確であるといえるのだろうか。先に述べたように相対的処理の必要性が違うとはいえず、行動は常に錯視に抗する(Carey, 2001)と考えるべきア priori な理由はなさそうである。意識的知覚において、錯視を生じてもなお意義があるような類の情報処理の簡略化が行われるなら、むしろ、時間的に制約が多い行動制御には異なる目的性に従った異なるショートカットが行われても不思議ではなく、ゆえに、行動には行動特有の錯視が生じてもおかしくはない。眼ではちゃんと見えているのに手は騙される、という事態は生じないのだろうか。形や大きさに関わる幾何学的錯視は、詳細な視覚分析を行う腹側経路の情報処理の結果生じる可能性が高いために知覚的な錯誤を生じると考えると、逆に背側経路が得意とする動きや位置の情報処理に関しては行動においてより大きな錯誤が生じうるのではないだろうか。著者らのこれまでの研究は、まさにそのことを証明するものであったといえる。次節では、著者らの結果を中心に、視覚的な動きの錯視と行動の関係について考察したい。

五 動体の予測と錯誤——研究紹介

動きの予測と錯視

動物の視覚情報処理は網膜像のダイナミックな変化に対応する必要がある。自身の動きだけでなく、環境中の動きも重要である。捕食動物は生きた獲物を捕まえないければならぬし、非捕食者は捕食者を速やかに発見して避けなければいけない。視覚的な動きの情報処理は生態学的に極めて重要な機能であり、詳細な視覚認識より進化的にも古いものであるといえる。問題は、対象を視覚認識してから手の動きを計画実行していたのでは獲物は決して捕まらないうとあることである。動く対象を捉えたり、逆に避けたりするには予測的に行動する必要がある。たとえば、視覚情報処理には時間がかかるので、飛んでくるボールが見えた瞬間にはボールは少し先に進んでしまっている。ボールを受けるにはそれを考慮に入れて手を出さないといけない。そのためには動き情報を用いて視覚的な予測を入れた符号化ができれば

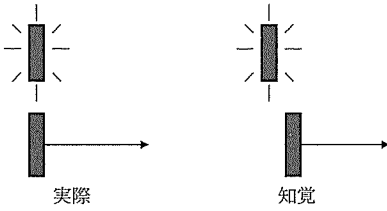


図4 フラッシュ・ラグ錯視

(たとえば、動く線分の真上に別の線分を一瞬提示すると、実際には二つの線分は直線状に並んでいたにもかかわらず、動いているほうが先へ進んでいるように見える)

ばよい。もちろん、未来の予測が完全である保証はないが、ある程度の予測率が達成できるならそれに従うほうがよいと考えられる。しかしながら、動きの視覚情報処理についてはすでに多くの知見が得られているものの、その情報を生体がどのように対象の動きの予測に用いるかについてはまだよくわかっていない点が多い。

動く対象の視覚的予測に関して、この一〇年間研究者の関心を集めてきたのがフラッシュ・ラグ (Flash-lag) と呼ばれる錯視である (図4)。ある速さで直線あるいは円周上を動く視覚対象のすぐ隣に一瞬別の対象が提示されると、一瞬出たほうの対象は実際よりかなり遅れて見える。Nijhawan (1994) は、逆に、動く対象のほうが網膜像よりも少し進んで予測的に知覚されるのだと考えた。神経系の情報伝達には電流ではなく神経インパルスが用いられる。その伝達速度は軸索の構造などによって異なるが、実際に網膜に光が到達してから視覚野に情報が伝わるには〇・一秒ほどかかる。これはわずかな時間と思えるかもしれないが、時速一四〇キロメートルの投球はこの間に三・九メートルも進んでしまうので、視覚系として予測することに意義があると思われる。残念ながら、フラッシュ・ラグ錯視については予測的符号化の結果であるということを支持しない研究結果が相次いで報告されている。特に、動く対象が突然向きを反転したときに同時に隣に比較対象を提示した場合、向きの反転は予測できないので動く対象のほうが一度行き過ぎて見えるはずであるが、そういうことは起こらない。むしろフラッシュ・ラグは反転後の方向に依存して生じる (Whitney & Murakami, 1998; Eagleman & Sejnowski, 2000)。つまり、やはり一瞬提示される対象のほうが遅れるというのが正しいようである。しかしながら、今のところ真に視覚的予測機能を反映しているとはいえないが、この現象への興味から視覚的予測という問題の関心が深まり、多くの面で新たな知見が得られたことは評価に値するだろう。

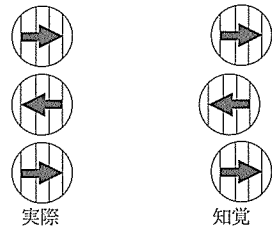


図5 動きによる知覚的位置のずれ

(縦にきちんと並んでいる三つの刺激窓の位置が、それぞれ内部の動きの方向へずれて知覚される)

動く対象への視覚的予測あるいは補外というべき情報処理を示唆するもう一つの現象が、動きに伴う知覚位置のずれという錯視である(図5)。静止した窓の中に動く縞などが提示される場合、窓自体が動きの方向にずれて見える(Go Valois & de Valois, 1991)。ただし、窓はエッジ部分が明確に見えないようになっていなければならない。視覚情報処理の遅れを補うため、動く対象の位置は少し先に補外されて見えると考えられる(Ramachandran & Anstis, 1990)が、証明されたわけではない。

なお、ここまであえて明言することを避けてきたが、身体運動の実行には視覚情報処理より大幅に大きな遅れが生じる。そのため、行動のためには必ずしも視覚的な予測符号化が必要とは限らず、身体運動の計画段階で視覚的な遅れも含めた予測を行えばよい可能性がある。しかしながら、生体の情報処理において視覚と運動制御が完全に切り分けられるとは限らない。J. J. Gibson流に考えれば知覚は行為の一環に過ぎず、進化的・発達のにも視覚運動協応は総合的に形成されてきた可能性がある。生理学的にも、頭頂葉のニューロンは複数モダリティに応答する場合が多いが、中でも視覚性応答はかなりの部分を占めるといえそうである。だとすると、行動においてどのように視覚的予測が働くか、という枠組みで検討することには一定の意義があると考えられる。

動きに伴う位置のずれと到達運動

著者らはこれまで、動きに伴う知覚位置のずれという錯視を手がかりに行動のための視覚機能について考察する研究を行ってきた。これまでの議論のように行動は知覚よりも正確である、つまり手は騙されないと考えるならば、図5のように中央の円がずれて見えていても手は正しく中心に触れることができるはずである。つまり、手の到達運動におい

て錯誤は生じないだろう。一方、機能的解釈である動きの予測という観点からすると、むしろ手で触る動作のほうが大きなずれを起こすだろうと考えることができる。少なくとも知覚的な錯視に対応する程度のずれが起こってもよいはずである。これらの予測のうちどちらが正しいかを検証するためには、図形とともに手が見える状況で手で対象に触れる実験を行ってもあまり意味がない。実際の手が見えていると知覚的に位置が修正されてしまう可能性が高いからである。もちろん、通常の行動において知覚的な情報によって運動制御が補正され、知覚と行動に乖離が生じないのは自然である。しかし、純粹に意識を介さずに生じる行動のための情報処理を調べるには、形態失認患者の症例のようにあえてこのリンクを切って純粹な視覚運動協応機能を調べるよう工夫する必要がある。ここでは鏡を使い、目の前に見える画面に向かって手を伸ばしても自分の手は見えないという状況で実験を行った。本当の画面は横にあり、斜めに置かれた鏡に映って正面にあるように見える。手は鏡の後ろにあり、画面の見かけと同じ距離に板があつて触れることができるようになってきている。この状況を、視覚フィードバックを用いて修正動作を行えないという意味で開ループ制御という。逆に視覚による修正が可能な場合はフィードバック回路が閉じているので閉ループ制御という。この研究では、視覚的な位置判断課題と開ループ到達運動課題における位置錯誤を比較することで二つの視覚機能の違いを検討した、ということになる。

なお、図1で説明したように、知覚と行動において周囲との相対関係が異なると議論が複雑になるため、実験は図5のように上下に参照刺激を配することなく、テスト刺激を一つだけ配する形で行った。刺激はいわゆるガボアパッチ、すなわち、正弦波状に輝度変化する縞刺激にガウス関数の窓をかけたものとした。これを注視点の右側に五〇〇ミリ秒提示し、刺激消去後二〇〇ミリ秒後に画面に提示した定規を読み取る知覚的判断課題及び画面（の後ろの板）に手を伸ばして触れる行動課題を別セッションで調べた。正弦波縞は右、左に動くか、フリッカーしており、ガウス窓そのものは静止していた。約二〜八Hzの三種類の速度が用いられた。

結果は、フリッカー刺激への応答を基準に、左右への動きが位置判断にどう影響するか、という形で検討された。さらに、位置錯誤量を端的に示す指標として、左向き刺激と右向き刺激に対する位置判断の平均の差を計算した。結果の全容は原論文 (Yamagishi, Anderson, & Ashida, 2001) に譲ることとして、ここでは後者のみについて簡単に紹介したい。まず、知覚、行動課題ともに速度増加に伴って位置の錯誤は増大した。特筆すべき点は、行動課題において錯誤は軽減されるどころか大幅に増大したということである。つまり、先に述べたように、手は騙されないのではなくより予測的な方向により大きく騙された、ということになる。ただし、ここで騙された、あるいは間違えたという表現は適切ではない。限られた時間の視覚情報に基づき、もっとも行為の成功率を高めるにはこのように動きの先に手を伸ばすことが必要である。この課題では、実際に刺激窓は動いておらず、また、刺激が見えた位置を触れるという課題において、動きを予測して手を伸ばすことは全く要求されていなかった。それにもかかわらず大きな錯誤が生じたことは、このような予測的情報処理が全く無意識的に、自動的に行われた証拠といえるだろう。

さらに、続く実験では視覚刺激が提示されてから四秒間待った後に知覚、行動の課題を行わせると両課題における差はほとんどなくなることがわかった。視覚運動協応の情報処理は基本的に実時間で働くと考えられる。そのため、このようにある程度時間を置いた場合、反応は知覚的な記憶表象に頼らざるを得なくなり差がなくなると解釈される。これまでに同心円錯視において遅延把持運動応答は錯視の影響を受けることが示されている (Hu & Goodale, 2000)。ここでは逆に遅延によって錯誤が減ったことになるが、遅延によって知覚的表象が用いられるようになったという解釈は同じである。同時に、この結果は、最初の結果が単なる開ループ運動制御のゲイン差によるのではないことを示している点でも意義がある。つまり、単なる応答モダリティではなく内的な情報表現の違いが重要だといえる。残念ながら、この結果からだけでは予測が純粹に身体制御の計画実行において行われる可能性は完全に排除できない。視覚表象は単一で、それに対する身体制御だけが時間的に変容する、と考えられなくてもないからである。そうではなく、質的に異なる

表現が存在することは次に紹介する研究で明らかになった。

刺激消失位置の錯誤と到達運動

動きに伴う位置ずれ現象から視覚的予測を論じる際の難点は、視覚刺激が本当に動いているわけではないことである。つまり、本当はどのように予測すべきか、予測そのものが妥当なのかということが明らかでない。

では、実際に動く対象に対する位置判断はどうだろうか。動き続ける対象の位置判断は本質的に難しい。フラッシュ・ラグ錯視が生じるため、別の時間的キューを与えるわけにはいかない。そこで、多少一般的な状況からは遠ざかるが、再度錯視現象に頼ることにする。動いている視覚対象が突然消失したとき、その消失位置は実際より少し先に知覚される。フラッシュ・ラグと多少似ているが、この場合、他の対象との比較でなく動く対象そのものの位置の判断なので、対象間の相対的な遅れは問題にならない。質量を持つ物体が慣性のためすぐには止まれないように心的な量を持つ表象はすぐには消去できず行き過ぎてしまうというような意味で、この現象は表象的慣性 (representational momentum) と呼ばれてきた (Hubbard, 1995 を参照)。少し

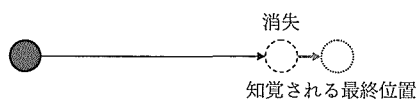


図6 表象的慣性

(動いてきた対象が突然消失すると、実際より少し先まで進んでから消えたように知覚される)

解釈の意味合いが強すぎるためより中性的な用語を用いることもあるが、必ずしも一般的でないので、ここではこの用語を用いることにする。しかし、必ずしも「慣性」に相当する心理・生理学的過程を考える必要がないばかりか、運動制御においては意識できる表象が存在するかどうかもわからないとすれば、あまり適切な用語でないことは確かである。

動く対象の予測的符号化が行われるとすると、先の位置ずれの錯視と同様、表象的慣性は知覚的判断より手の到達運動課題においてより顕著であることが予想される。実験では、画面上を小円が横切るように動き、ランダムな位置で消失する。被験者は、画面上のカーソルによって消失

位置を指示する知覚課題、手が見える状態で画面に触れる閉ループ到達運動課題、画面に触れるのは同じだがシャッター・ゴーストによって何も見えない状態で動作を行う開ループ到達運動課題、という三種の課題を行った。どの課題においても、対象そのものを指すのではなく、その消失位置を指すという間接的な課題になっていることが重要である。つまり、直接的な到達運動課題といえども、課題そのものは時間的遅れの補正を一切要求していない。それでもなお錯誤が生じるとすれば、それは対象の位置についての内的な表現に基づいているはずである。とりわけ、錯誤の起こり方が知覚課題と行動課題で異なるならば、それは異なる視覚表現の存在を支持することになる。

実験の結果は、まさに知覚と行動における表現の違いを示すものであった。第一に、対象を眼で自由に追った場合、消失位置の錯誤は開ループ課題において最も顕著で、錯誤量は動きの速度増加に伴ってほぼ線形に増加した。知覚課題においても同様の錯誤が生じたが、錯誤量は多少小さく、速度が上がると頭打ちになる傾向にあった。この結果は、位置の予測と補外が実際の行動において重要であることから理解可能なものである。しかし、錯誤量から推定される補外のゲインは一定の時間遅れを仮定した場合に比べて小さかった。すなわち、時間的遅れが一定であるならばもっと大きな錯誤が生じてよいはずである。この点は、この実験状況が真の動対象に対する行動ではないことによるのかもしれない。

第二に、画面に注視点を設けて自由に対象を追視できないようにすると知覚課題における錯誤はほとんどなくなった。しかし、開ループ到達運動課題の錯誤には全く変化が見られなかった。行動のための視覚表現は、眼球の動きや網膜像上での位置に依存しない。つまり、眼の位置に関わらない自己中心的な (egocentric) 座標表現になっていることが示唆される。一方、知覚課題における錯誤は、眼球が対象を追っているときにのみ顕著に生じる。これは純粹な視覚的補外処理の結果ではなく、眼球の行き過ぎなどによるアーチファクトである可能性がある (Kenner, 2000)。眼球が止まっている場合には錯誤がほとんどなくなるので、この場合対象は網膜座標上で正確な位置に表現されていることになる。

あるいは、憶測的になるが、視知覚が自分の位置に依存しない他者中心的な (allocentric) 参照枠における表象を目指すと考えれば、その座標系では錯視が生じないのかもしれない。その場合、追従眼球運動によって他者中心的な座標上での定位が妨害され、錯視が生じると考えられる。いずれにせよ、意識的知覚が運動制御に用いられる自己中心的表現を参照していないことは確かであろう。これは、両者が異なる視覚表現を用いていることの証拠といえる。

第三に、閉ループ到達運動課題の結果は、知覚課題とほとんど一致するものであった。この課題においては知覚的表現とフィードバック制御が利用可能であるため、それらが行動のための表現を上書きして用いられたと考えられる。こゝでも、反応のモダリティそのものではなく、利用される表現の違いを考える必要があることがわかる。これまで、この点が明確でないために、手は必ず正確かというある意味で不毛な議論が続いてきたといっても過言ではないだろう。続く実験では、先と同様に反応の遅延によって結果の違いがなくなることや、外的な参照枠（座標系）の操作は結果にはほとんど影響しないことなどが示された。詳しくは原論文を参照いただきたい (Ashida, 2004)。

行動のための視覚と背側経路

これらの心理物理学的研究は、脳内の情報処理に関して大きな示唆を与えるものであるが、それらの結果は、直接脳内の処理経路を示すものではない。これは心理物理学的研究の限界であるとともに利点でもある。つまり、たとえ今後の脳科学の進展によって脳内の経路の考え方が根本的に変わったとしても、知覚と行動の機能的な違いを示した実験結果は否定されることがない。しかしながら、直接的な脳測定を行わない限られた手法の中で、少しでも他の直接的な研究と結びついた形で議論ができるような研究方法を工夫することには意味があり、そのような努力はなされてしかるべきであろう。

著者らは現在、背側経路、特に動きに関連する領野が色の違いに敏感でないことを利用して、これまでの結果と脳内

の経路についてさらに検討する研究を進めている。視覚的な動きなどを処理する背側経路のMT (V5)野は、輝度の変化に敏感であるが、人工的に色の变化のみで作られたボタンにはほとんど応答しないことが知られている。色変化のみで作られた編刺激の動きは知覚することができるが、それは腹側経路の形態情報処理をもとにしている可能性が高い。もし、行動のための視覚が背側経路で処理されるならば、そのような色変化のみからなる刺激は、これまでに示したような、行動に特有の位置錯誤を生じない可能性が高い。逆に、そうした錯誤が輝度変化に依存するならば、それは背側経路の働きによる可能性が高いといえる。この研究は今も継続中であるが、今のところこの予想を支持する結果が得られている。

六 展望と結び

今や、手は騙されない、つまり錯視は行動に影響しないという単純な図式は成り立たない。意識的知覚と行動にはそれぞれ違った目的性があり、それに見合った錯誤が生じるのである。そういう意味で、知覚と行動のための視覚はそれぞれかなり独立に働くということは確かで、MilnerとGoodaleが主張した二つの視覚経路の違いはある程度支持されるといってよいだろう。しかし、大枠としてはよいものの、脳内経路について説明が進むにつれて、単純な二分法には問題があることがわかってきた。現時点では、まだ確実な結論で本稿を結ぶというわけにはいかない。逆にこうした問題は現在の脳神経科学にとって重要な、ホットな話題の一つであり続けているともいえる。ここでは、これからの方向性を示唆する最近の研究報告について簡単に紹介することで結びとしたい。

心理学的研究では、行動における錯視の影響を時系列的に詳しく分析することで新たな視点が得られている。先述のAglioti & (1995) は行動における同心円錯視の評価として、手の開きの最大値を指標とした。つまり、目標にかなり近い一時点のみについて議論した。Glover & Dixon (2002) は、手の開きを運動開始から終了まで詳細に分析するこ

とで、運動の初期段階では錯視の影響が見られるが次第に影響がなくなっていくことを報告した。彼らは一連の研究の結果、視覚による運動制御は大きく二つの段階に分けられると論じている。すなわち、運動の計画 (planning) と制御 (control) である。計画の段階では、意識的に見ている対象の情報幅広く用いられ、錯視による見かけの大きさの違いも影響する。そのままでは適切な把持に支障をきたすが、運動の実行中も対象を見ているのでその間に無意識的に誤差が修正され、手が最大に開くころには修正がほぼ終わっていて錯視がないことになる。彼らによると、知覚と行動という二分法は適切でなく、これまでの結果はほぼこのような運動の計画と実行という概念で説明できるといふ。Glover (2003) は、視覚失認の症例を分析し、この障害は運動の実行処理を行う部位の損傷によると考えるべきであると論じている。視覚失認患者は、時間をかければものを掴むことができないわけではない。Rossetti ら (Rossetti, Pisella, & Vighetto, 2003) は、運動のプログラミング (programming) と実時間での視覚的運動制御 (real-time visuo-motor guidance) という用語を用いて、視覚失認が運動の実施段階の障害をもたらすというかなり類似した見解を示している。ただし、これらの運動における二分法が、Milner と Goodale の説と全く矛盾すると考える必要はない。むしろ補完的な役割を果たすのではないか、と思われるが、今後の研究を待つ必要がある。

解剖学・生理学的にも二つの視覚経路の役割が見直されつつある。Rizzolatti と Matelli (2003) は、背側経路が二つの経路にわかれており、背側経路の腹側 (ventro-dorsal) は空間視の役割を持ち (ただしかなり運動と密接に関わっている)、背側経路の背側 (dorso-dorsal) は実時間の制御に関与すると論じた。彼らも視覚失認は後者の障害によって生じるといふ。彼らは、背側経路の腹側は意識的知覚のために必要であり、そのあたりを損傷すると無視 (neglect) 症状が生じると論じている点は興味深い。これは、意識的知覚は腹側経路のみに起因するとうい Milner と Goodale (1995) の説とは異なる見解である。しかしながら、Milner と Goodale が考えた背側経路の役割は背側経路の背側が担当するということになり、機能的な二分法そのものが否定されるわけではない。また、Rizzolatti と Matelli の考え

は動きや興行きの意識的知覚がどのように可能になるのかという問題への答えにつながるように思われる。仮に背側経路の情報処理が全く意識的に知覚されないならば、背側経路で処理される動きなどの情報はいったん背側経路へ送られる必要がある。そういう神経結合は実際に存在するようである。しかし、盲視のように欠損視野において動きが知覚できるという患者の例 (Barbur, Watson, Frackowiak, Zeki, 1993を参照) を考えると、MT (V5) 野を含む背側経路の腹側が直接意識的知覚につながるという Rizzolatti と Matelli の解釈のほうがより妥当なように思われる。今後さらに検討が必要であろう。

従来、直接的な脳の研究はサルなどの動物実験によるところが大きく、人間の脳については、希少な損傷患者の例に頼りしかなかった。そうした患者と接する機会がない多くの心理学者は心理物理学などの間接的な手法に頼るほかなく、それは機能的な議論については最も効果的とはいえず、直接脳の働きについて論じることは難しかった。しかし、現在では状況が大きく変わりつつある。脳機能画像技術の進展により、非侵襲的に脳の働きや構造を調べることが可能になった。特に機能的MRI (fMRI) は放射性物質などを必要とせず、心理学者にも比較的容易に利用可能なものである。fMRIは脳の血流と酸素濃度から神経活動を推定するものでまったく直接的な測定ではないとはいえ、これまでにさまざまな知見が得られてきた。視覚においてはとりわけ、マカクザルなどで詳細に調べられた視覚野の構造と機能が人間でも確かめられつつあることが重要であろう。現在、視覚及び運動機能に関する脳機能画像研究は精力的に進められており、今後も重要な成果をあげていくことが期待される。しかし、脳機能画像技術はどれも一長一短で、心理学や電気生理学などによる詳細な解析と総合することで初めてその真価を発揮するものである。著者自身、現在のところ機能的MRIを用いた視覚の研究に着手しつつあるが、心理物理学的研究の必要性が減じたとは考えていない。中でも、錯視は重要な研究の道具として今後とも探求していくことになるだろう。

(雑誌) 本研究は、文部科学省「21世紀のCOEプロジェクト」の補助を受けた。

文 献

- Ashida, H. (2004). Action-specific extrapolation of target motion in human visual system. *Neuropsychologia*, *42*, 1515-1524.
- Aglioti, S., DeSouza, J. F., & Goodale, M. A. (1995). Size-contrast illusions deceive the eye but not the hand. *Current Biology*, *5*, 679-685.
- Barbur, J. L., Watson, J. D., Frackowiak, R. S., & Zeki, S. (1993). Conscious visual perception without V1. *Brain*, *116*, 1293-1302.
- Bruno, N. (2001). When does action resist visual illusions? *Trends in Cognitive Sciences*, *5*, 379-382.
- Carey, D. P. (2001). Do action systems resist visual illusions? *Trends in Cognitive Sciences*, *5*, 109-113.
- de Valois, R. L., & de Valois, K. K. (1991). Vernier acuity with stationary moving Gabors. *Vision Research*, *31*, 1619-1626.
- Dyde, R. T., & Milner, A. D. (2002). Two illusions of perceived orientation: one fools all of the people some of the time; the other fools all of the people all of the time. *Experimental Brain Research*, *144*, 518-527.
- Eggleman, D. M., & Sejnowski, T. J. (2000). Motion integration and postdiction in visual awareness. *Science*, *287*, 2036-2038.
- Glover, S. (2003). Optic ataxia as a deficit specific to the on-line control of actions. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *27*, 447-456.
- Glover, S., & Dixon, P. (2002). Dynamic effects of the Ebbinghaus illusion in grasping: support for a planning/control model of action. *Perception and Psychophysics*, *64*, 266-278.
- Goodale, M. A., Milner, A. D., Jakobson, L. S., & Carey, D. P. (1991). A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. *Nature*, *349* (6305), 154-156.
- Hu, Y., & Goodale, M. A. (2000). Grasping after a delay shifts size-scaling from absolute to relative metrics. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *12*, 856-868.
- Hubbard, T. L. (1995). Environmental invariants in the representation of motion: Implied dynamics and representational

- momentum, gravity, friction, and centripetal force. *Psychonomic Bulletin and Review*, 2, 322-338.
- Kerzel, D. (2000). Eye movements and visible persistence explain the mislocalization of the final position of a moving target. *Vision Research*, 40, 3703-3715.
- Milner, D., & Goodale, M. A. (1995). *The visual brain in action*. Oxford: Oxford University Press.
- Milner, A. D., Perrett, D. I., Johnston, R. S., Benson, P. J., Jordan, T. R., Heeley, D. W., et al. (1991). Perception and action in 'visual form agnosia'. *Brain*, 114, 405-428.
- Nijhawan, R. (1994). Motion extrapolation in catching. *Nature*, 370, 256-257.
- Ramachandran, V. S., & Anstis, S. M. (1990). Illusory displacement of equiluminous kinetic edges. *Perception*, 19, 611-616.
- Rizzolatti, G., & Matelli, M. (2003). Two different streams form the dorsal visual system: anatomy and functions. *Experimental Brain Research*, 153, 146-157.
- Rossetti, Y., Pisella, L., & Vighetto, A. (2003). Optic ataxia revisited: visually guided action versus immediate visuomotor control. *Experimental Brain Research*, 153, 171-179.
- Sereno, M. I., Dale, A. M., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Belliveau, J. W., Brady, T. J., et al. (1995). Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science*, 268 (5212), 889-893.
- Ungerleider, L. G., & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. In D. J. Ingle, M. A. Goodale & R. J. W. Mansfield (Eds.), *Analysis of visual behavior*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Van Essen, D. C., Anderson, C. H., & Felleman, D. J. (1992). Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective. *Science*, 255 (5043), 419-423.
- Weiskrantz, L. (1986). *Blindsight: A case study and its implications*. Oxford: Oxford University Press.
- Whitney, D., & Murakami, I. (1998). Latency difference, not spatial extrapolation. *Nature Neuroscience*, 1, 656-657.
- Yamagishi, N., Anderson, S. J., & Ashida, H. (2001). Evidence for dissociation between the perceptual and visuomotor systems in humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 973-977.

prediction”), 2) “Which box does it/he think the doll is in?”(We called this “question of representation”), 3) “Which box has a doll?”(We called this “question of reality”), 4) “Which box had a doll at first?”(We called this “question of memory”). There are two main findings in this study. First, older children answered correctly whether the agent was human or robot. Second, the children tended to answer more correctly in the human condition when they were asked by using psychological verb, such that “What does it/he think?.” This seems to be very interesting results. The older children can predict both human and robot behavior correctly in FB task, however, they showed different responses when psychological verb was used in the question.

Visuomotor control and visual illusion Is the hand not deceived?

by

Hiroshi ASHIDA

Associate Professor of Psychology
Graduate School of Letters
Kyoto University

This paper discusses how visual illusions have been studied to gain insight into human vision for perception and action. Visual illusions have long been studied by psychologists, contributing to our understanding of visual perception and the underlying mechanisms. In the last decade, physiological and neuropsychological evidence has indicated that we have two distinct visual pathways in our brain for conscious perception and direct action. Again, visual illusion has been playing an important role in psychological studies after the controversial report that visual illusion does not affect action such as manual grasping. But the idea that the hand is not deceived by perceptual illusion is an oversimplification, because there are cases in which real-time manual reaching yielded larger illusion than perceptual judgement did. The frame of reference seems to be the crucial factor, which is innately selected in accordance with the goals of perception and action. Visual illusions therefore differently affect perception and action depending on information processing required, such as relative coding of objects in a three dimensional space or real-time prediction of the target trajectory for action toward it. The findings on visual illusion, when put together, support the idea of distinct visual

processing for perception and action in the two brain pathways. This conclusion is further discussed in light of recent ideas and findings in anatomy, physiology, and neuropsychology.

Neural Representation of Mentalization under a “Theory of Mind” task

by

Naoyuki OSAKA

Professor of Psychology
Graduate School of Letters
Kyoto University

The biological basis of social interaction is reviewed from the perspective of “how our brain makes it possible to read other people’s minds”. Recent developments of cognitive neuroscience coupled with cognitive psychology demonstrated that brain disorders can impair certain social interactions due to malfunction of the “social brain”. Brain imaging studies based on fMRI (functional Magnetic Resonance Imaging) studies suggest that a network of areas connecting the prefrontal and temporal cortex of the human brain forms the neural basis of mentalizing (“theory of mind”: ToM), that is, representing one’s own and other people’s mental state. Using event-related fMRI, we investigated the neural substrates of the working memory’s executive (attention control) system with respect to differences in working memory capacity. To explore individual differences in the executive control process for the mentalizing task (ToM-task), we introduced a reading span test composed of short sentences to invoke mentalizing of other people’s mental state. Two subject groups were selected: those with high working memory capacities, labeled high-span subjects (HSS) according to the reading span test, and those with low working memory capacities, labeled low-span subjects (LSS). Results showed significant activation in three regions in comparison with controls: left dorsolateral prefrontal cortex (DLPFC), left inferior frontal gyrus (IFG) and left temporo-parietal junction (TPJ) area under the ToM task. For both HSS and LSS groups, the fMRI signal intensity increased in IFG and TPJ during the RST-initiated ToM task, while the left DLPFC region was uniquely activated in HSS group. Behavioral data also showed that performance was better in HSS than in LSS. The results suggest that the working memory’s executive function related to representing one’s own and other people’s