

視線方向の遅延標本非照合課題における マカクザルの解決方略の検討

A Strategy to Solve a Delayed Non-Matching to Sample Task Based on Gaze Directions in Macaque Monkeys

田積 徹^{1,3}・堀 悦郎^{2,3}・小野武年^{2,3}・西条寿夫^{2,3}
TAZUMI Tooru, HORI Etsuro, ONO Taketoshi, & NISHIJO Hisao

要 旨

本研究では、マカクザルにおける視線方向の遅延標本非照合課題の解決方略をプローブテストによって調べた。その結果、サルは目の持つ幾何学的情報や輝度情報を手がかりにして視線方向の遅延標本非照合課題を遂行していた可能性は低いことが明らかになった。これらの結果は、サルは視線方向の遅延標本非照合課題において、ヒトの顔が自分を見ているのか見ていないのかを手がかりにして遂行していた可能性が高いことを示唆する。したがって、マカクザルが他個体の視線が自分に向いているのか向いていないのかを認知する能力が備わっていると考えられる。

Key Words : 視線, 社会的認知, マカクザル, 課題解決方略

眼状刺激は多くの動物種にとって生物学的な意味を持つことが示唆されてきた。たとえば、グレイネズミレムール (*Microcebus murinus*) は、1つの円い図形刺激、2つの円い図形を垂直方向に並べた刺激、あるいは2つ以上の円い図形からなる刺激と比べて、2つの円い図形を水平に並べた刺激を見る行動が有意に少ないと報告されている (Coss, 1978)。このような眼状刺激に対する嫌悪的行動は魚類 (Coss, 1979) や鳥類 (Jones, 1980) においても報告されている。眼状刺激に対して嫌悪的行動を行うことは捕食者に発見されない可能性を高めるが、捕食者の視線が自分に向いているのか向いて

1. 聖泉大学人間学部人間心理学科
2. 富山大学大学院医学系研究科システム情動科学講座
3. 科学技術振興機構

いないのかを認知し、それに応じて行動するほうが生存のためにはより適応的と考えられる。なぜなら、捕食者が自分を見ていないのに目が存在するというだけで行動を起こせば、捕食者に発見される可能性が高くなるからである。

これまでに、社会集団を形成するマカク属のサル (Cheney & Seyfarth, 1990) は他個体の視線が自分に向いているのか向いていないのかを認知する能力が備わっている可能性を示唆する研究が報告されている (Keating & Keating, 1982; Perrett & Mistlin, 1991; Sato & Nakamura, 2001)。たとえば、Keating & Keating (1982) は、アカゲザル (*Macaca mulatta*) が同種他個体、ヒト、あるいはチンパンジーの顔を見ているときの目の動きを調べた。その結果、すべての顔に対して鼻や口と比べて目や目の周辺領域をよく見ることが明らかとなった。この結果はアカゲザルにとって他個体の目が生物学的な意味を持つ可能性を示唆する。さらに、アカゲザルは、表情を表出している同種他個体のスライドが呈示された時、他個体の視線が被験体に向いていないスライドと比較して、他個体の視線が被験体に向いているスライドに対して、表情の種類に関係なくスライドの中の他個体の目や目の周辺領域をよく見ることが報告されている (Keating & Keating, 1982)。また、Perrett & Mistlin (1991) は支配的な他個体の写真に対するスタンプサルの服従行動の数を調べた。この実験では、2種類の頭の方角 (正面あるいは横に45° 傾いている) と2種類の視線の方角 (正面あるいは横に45° 傾いている) を組み合わせた4つのパターンの写真を用いた。その結果、スタンプサルは、頭の方角に関係なく、視線が被験体に向いている時に多くの服従行動を示した。これらの結果はマカクザルが他個体の視線が自分に向いているのか向いていないのかを認知する能力が備わっている可能性を示唆する。

しかしながら、これらの結果は眼状刺激や他個体の特定方向の視線に対してサルが反射的に反応しただけであるという行動主義的な解釈も可能であり、マカクザルが他個体の視線が自分に向いていることを認知できると結論づける証拠としては不十分である。この行動主義的な可能性を排除するためには、

ある学習課題を遂行するにあたり、解決方略として他個体の視線が自分に向いているのか向いていないのかを手がかりとして利用できることを示す必要がある。もしそれらを手がかりとして利用出来ることを示すことができれば、マカクザルがそのような認知能力を持つと結論づけることができる。

本研究では、マカクザルに属するニホンザルを被験体にして、ヒトの視線方向の遅延標本非照合課題の解決方略をプローブテストによって調べ、マカクザルが他個体の視線が自分に向いているのか向いていないのかを認知する能力が備わっているかどうかを明らかにすることを目的とした。

実 験

プローブテスト1

視線方向の遅延標本非照合課題の解決方略として、サルは刺激として継時的に呈示される顔写真の視線方向の変化によって必然的に生じる幾何学的情報の変化も手がかりに利用することができる。プローブテスト1では、サルが視線方向と幾何学的情報の変化のいずれの情報を利用して視線方向の遅延標本非照合課題を遂行しているのかを検討した。

方 法

被験体 過去にGo/No-go課題を経験したニホンザル (*Macaca Fuscata*) のメス1匹 (体重4.5kg) を使用した。実験期間中、サルは摂水制限下に置かれた。その日の実験で報酬として摂取したジュースの量に応じて、1日あたりの摂取量が300mlになるように実験終了後に水を与えた。実験期間中、サルはエサを自由に摂取できる個別のケージに入れられ、12時間ごとの明暗サイクル (午前7時に点灯、午後7時に消灯) の飼育室 (室温25℃) で飼育された。飼育環境の設定および本研究の実施は富山大学の動物実験に関する指針、ならびに米国国立衛生研究所の動物実験ガイドラインに基づいて行われた。

装 置 行動実験およびプローブテストは防音された実験室で行われた。

サルの中から50cm離れた位置に17 inch (43.18cm) のコンピューターディスプレイ (Model 20sf3, Sony) を設置した。前面のパネルの内側にボタンを取り付けたモンキーチェアにサルを座らせ、実験中は頭部固定装置によってサルの頭が動かないように固定した。サルがどこを見ているのかをモニターするために、CCDカメラ (Model XC-75, Sony) によるアイポジション測定システム (Matsuda, 1996) を使用した。視覚刺激の呈示およびサルのボタン押し反応のデータの記録はPsyscopeソフトウェアシステムとパーソナルコンピューター (Model Mac G3, Apple) によって行われた。

刺激 視覚刺激として、ヒトの中性表情の顔写真 (フルカラー, 360×360 pixels) をデジタル化して、前述のコンピューターディスプレイでサルに呈示した (視角範囲42°×42°)。顔写真の視線方向は視線が被験体のサルを見ている正面方向 (Center) と、視線が被験体のサルから30度逸れた左 (Left) あるいは右 (Right) 方向であり (Figure 1の上), 男性1人と女性1人の計2セットの顔写真を使用した。顔写真の髪の毛と耳は背景色 (黒) で消した。また, LeftあるいはRightの顔写真は各顔写真から切り取った目をCenterの顔写真に合成したものを使用した。この合成した顔写真を用いることによって, 顔写真の目の領域以外に課題を遂行する手がかりを与えないように統制した。

手続き 視線方向の遅延標本非照合課題: 視線方向の遅延標本非照合課題の手続きをFigure 1の下に示した。この課題はRight→Center, Left→Center, Center→Left, Center→Rightの4つのTrial typeから構成された。いずれのTrial typeもビーブ音によって試行が開始され, 試行開始4秒後に, Sample 1として顔写真を2秒間呈示した。遅延期間の後に, Sample 1と同じ顔写真をSample 2として0.5秒間呈示した。次に, 各Trial typeはSample 1, 2と同じ顔写真を同じ持続時間で0, 1, 2, 3回のいずれかの回数で呈示した (Intervening)。Interveningの後, 視線方向が違う顔写真を0.5秒間呈示した (Target)。刺激間隔は2秒であった。Targetの呈示期間中およびTargetの呈示終了後2秒以内にボタンを押せばジュースを与え,

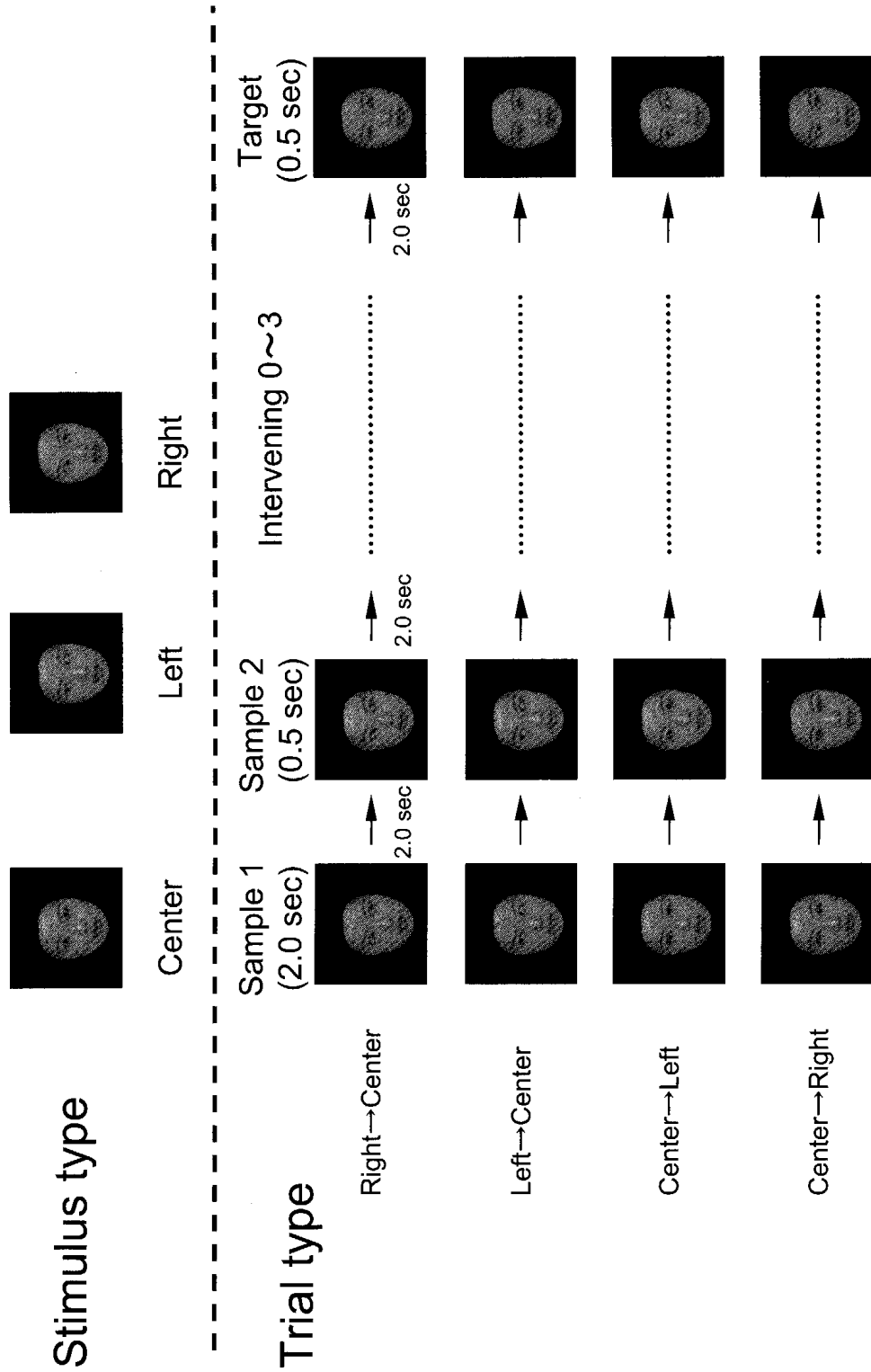


Figure 1 Facial stimuli with different gaze directions (upper panel) and trial types in delayed non-matching to sample task based on gaze directions (lower panel) .

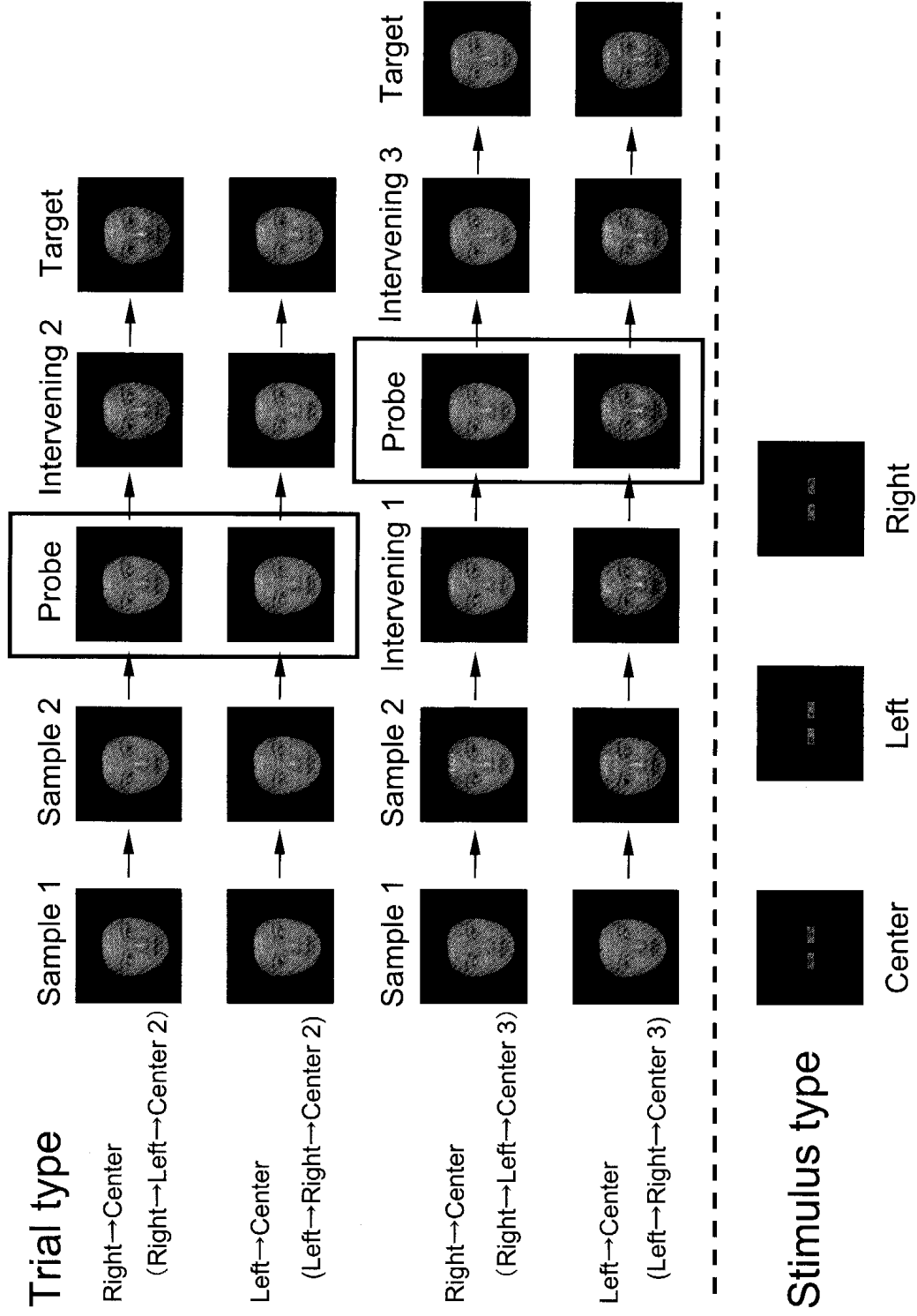


Figure 2 Trial types (upper panel) and stimulus types (lower panel) used in the probe tests 1 and 2, respectively.

20秒後に次の試行を開始した。Targetの呈示終了後2秒以内に押さない場合やこれらの期間以外にボタンを押した場合はエラー音を鳴らして試行を終了し、60秒後に次の試行を開始した。1つの顔写真のセットで合計16試行(4つのTrial type×4つのIntervening)が構成された。

プローブテスト1：約10カ月間の訓練により視線方向の遅延標本非照合課題の成績が安定した後、さらに3カ月間の訓練を継続し、その間にプローブテスト1を挿入した。プローブテスト1は、サルは顔写真が持つ幾何学的情報を手がかりにしてこの課題を遂行しているのか、それとも、顔写真の視線が自分に向いているのかそうでないのかを手がかりにしているのかを明らかにするために、Figure 2の上を示した手続きで行った。プローブテスト1は、遅延標本非照合課題のRight→CenterとLeft→Centerの2つのTrial typeにInterveningが2回あるいは3回(Intervening 2とIntervening 3)挟まれる4種類の試行(Right→Left→Center 2, Left→Right→Center 2, Right→Left→Center 3, Left→Right→Center 3)から構成され、各種類4試行を行った(合計16試行)。Right→Left→Center 2とLeft→Right→Center 2の試行では、1回目のInterveningにプローブ刺激として、Sample 1と2の視線とは逆の方向の視線を持つ顔写真を挿入した。2回目のInterveningはプローブ刺激と同じ刺激を呈示し、その後はTargetにCenterを呈示した。一方、Right→Left→Center 3とLeft→Right→Center 3の試行では、2回目のInterveningにプローブ刺激として、Sample 1と2と1回目のInterveningの視線とは逆の方向の視線を持つ顔写真を挿入した。3回目のIntervening刺激はプローブ刺激と同じ刺激を呈示し、その後はTargetにCenterを呈示した。刺激間間隔および刺激の呈示時間は視線方向の遅延標本非照合課題と同じであった。プローブ刺激の呈示期間中およびプローブ刺激呈示終了後2秒以内にボタンを押せばジュースを与えて試行を終了し、20秒後に次の試行を開始した。また、プローブ刺激を呈示してもボタンを押さない場合は、引きつづき次の刺激を呈示し、Targetの呈示期間中およびTargetの呈示終了後2秒以内にボタンを押せばジュースを与え、20秒後に次の試行を開始した。

Targetの呈示終了後2秒以内に押さない場合やこれらの期間以外にボタンを押した場合はエラー音を鳴らして試行を終了し、60秒後に次の試行を開始した。プローブテスト1は、同じ刺激セットを用いた視線方向の遅延標本非照合課題を行った後に挿入し、同じ日に2つの顔写真のセットに対して行った。

このプローブテスト1では以下の仮説を検討した。もしサルが目の幾何学的情報を手がかりにしてこの課題を遂行しているのであれば、プローブ刺激の呈示に対してボタンを押すと考えられる。一方、呈示した顔写真が自分を見ているのか見ていないのかを手がかりにしているのであれば、プローブ刺激を呈示してもボタンを押さないと考えられる。

結 果

32試行のプローブテスト1において、サルはプローブ刺激の呈示に対して1度もボタンを押さず、Target刺激の呈示に対してボタンを押した。これらの結果はサルが幾何学的情報よりも、呈示した顔写真が自分を見ているのか見ていないのかを手がかりにして視線方向の遅延標本非照合課題を遂行していた可能性を示唆する。

プローブテスト2

最近、ヒトの目は暗い虹彩と瞳孔（黒目）および明るい強膜（白目）で構成されているので、表情による目の周辺領域の変化によって生じる輝度の変化も情報として目に含まれていることが示唆されている（安藤, 2003）。プローブテスト1では、Right→CenterとLeft→Centerの2つのTrial typeから構成されており、プローブ刺激とその前に呈示された顔写真では幾何学的情報は異なっているが、輝度情報は同じである。このことから、サルは輝度情報を手がかりにして視線方向の遅延標本非照合課題を遂行していたために、プローブ刺激の呈示に対して1度もボタンを押さなかった可能性がある。この可能性を検討するために、プローブテスト2を行った。

方 法

被験体, 装 置 実験1と同じであった。

刺 激 Figure 2の下に示した刺激を用いた。これらの刺激は、顔の情報を排除するために、視線方向の遅延標本非照合課題で使用した顔写真の目と目の周辺以外の領域を背景色（黒）で消したものを使用した。

手続き プローブテスト2の手続きは、呈示する刺激を除いて視線方向の遅延標本非照合課題の手続きと同じであった。このプローブテスト2では以下の仮説を検討した。もしサルはヒトの顔写真が自分を見ているのか見ていないのかを手がかりにして遅延標本非照合課題を遂行しているのではなく、目の持つ輝度情報を手がかりにしてこの課題を遂行しているのであれば、顔の情報を消して呈示したプローブテスト2の遂行は遅延標本非照合課題の遂行と同じになると考えられる。一方、もしサルはヒトの顔写真が自分を見ているのか見ていないのかを手がかりにして遅延標本非照合課題を遂行しているのであれば、顔の情報を消して呈示したプローブテスト2の遂行は遅延標本非照合課題の遂行よりも悪くなると考えられる。プローブテスト2の成績が低下した場合、このテストで用いた刺激の新奇性による影響を確かめるために、1週間後に再び同じプローブテストを行った。もし、刺激の新奇性によって1回目のプローブテスト2の成績が低下したのであれば、2回目のプローブテストでは成績が回復すると考えられる。

結 果

Figure 3にプローブテストを挿入する直前の遅延標本非照合課題（各モデル16試行ずつ）の成績とプローブテスト2（各モデル16試行ずつ）の結果を示した。1回目のプローブテスト2の成績は、いずれのモデルにおいても、直前の遅延標本非照合課題の成績と比較して、低下した。2回目のプローブテストの成績は回復せず、1回目と同じ傾向が見られた。

考 察

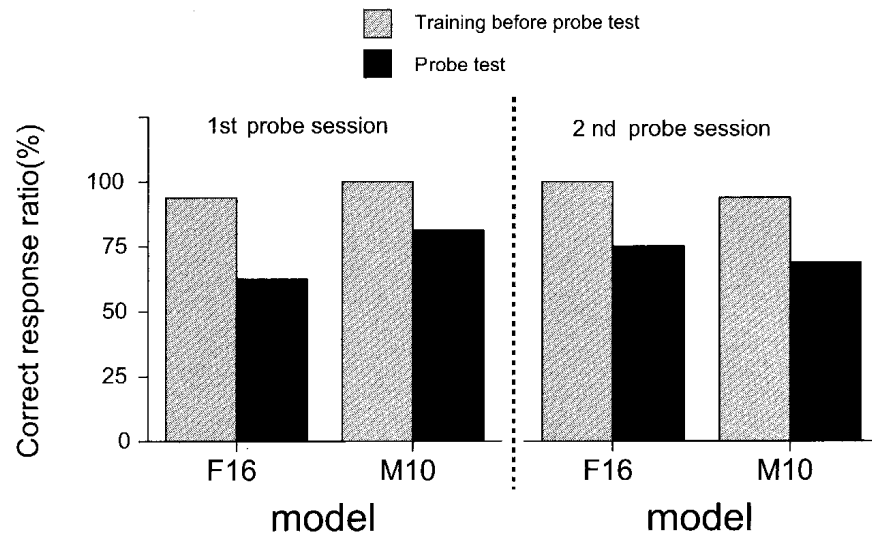


Figure 3 Correct response ratio in each session (left panel, 1st probe test; right panel, 2nd probe test) of the delayed non-matching to sample task and the probe test 2.

本研究では、マカクザルにおける視線方向の遅延標本非照合課題の解決方略をプローブテストによって調べた。プローブテスト1と2により、サルが目の持つ幾何学的情報や輝度情報を手がかりにして視線方向の遅延標本非照合課題を遂行していた可能性は低いと考えられる。また、プローブテスト2の成績の低下は2回目も同じ傾向を示したので、この結果は刺激の新奇性による影響は少ないと考えられる。これらの結果から、サルは視線方向の遅延標本非照合課題において、ヒトの顔が自分を見ているのか見ていないのかを手がかりにして遂行していた可能性が高い。したがって、マカクザルが他個体の視線が自分に向いているのか向いていないのかを認知する能力が備わっていると考えられる。しかしながら、本研究では1個体のデータしか得ておらず、今後、被験体を増やしてデータを蓄積していく必要がある。

近年、ヒトを被験者とした非侵襲的脳機能画像法を用いて、他者の表情や視線方向の認知に関する脳内機構の解明を目指した研究が行われている (Allison, Puce, & McCarthy, 2000; 田積・西条・小野, 2004; Tazumi, Hori, Tabuchi, Umeno, Ono, & Nishijo, 2004; 2005)。非侵襲的脳機能画像法を用いた研究は脳の機能について有益な知見をもたらすことができる (Gallagher

& Frith, 2003; Zald, 2003)。しかしながら、最近、測定条件や実験条件によって、脳血流量の変化とニューロン活動の相関が認められない問題が論議されている (Raichle, 2001)。したがって、他者の表情や視線方向の認知に関係する脳内機構の解明するには、動物を用いた侵襲的手法により得られた知見が必要不可欠である。ただし、そのような研究を行う場合には、被験体として用いる動物種に他個体の表情や視線方向を認知する能力が備わっていることが前提条件となってくる。本研究の知見は、神経科学的研究が明らかにした視線方向の認知に関係する脳内機構の知見の妥当性を高める基礎的なデータとして寄与できると思われる。

Eifuku, De Souza, Tamura, Nishijo, & Ono (2004) は、サルの情報利用能力を明らかにできる興味深い継時的見本合わせ課題の手続きを考案している。この手続きでは、正面の顔が見本刺激として呈示され、その後に継時的に呈示されるテスト刺激の中からその個体の横顔を選択させた。テスト刺激にはさまざまな個体の横顔や斜めの顔から構成された。したがって、サルは単なる画像の幾何学的情報などではなく、見本刺激で呈示された個体のアイデンティティを情報として利用しなければ課題を遂行できない。マカクザルの視線方向の認知能力のさらなる解明には、本研究で行ったプローブテストによる知見に加えて、Tazumi et al. (2004) の手続きに基づいて、視線方向を利用しなければ遂行できない課題を考案し、サルが視線方向を情報として利用できることを示す必要がある。

引用文献

- Allison, T., Puce, A., & McCarthy, G. (2000) . Social perception from visual cues: role of the STS region. *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 267-278.
- 安藤新樹 (2003) . 日本人の視線方向知覚に及ぼす輝度の効果 心理学研究, 74, 104-111.
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (1990) . *How monkeys see the world : inside the mind of another species*. Chicago: University of Chicago Press.

- Coss, R. G. (1978) . Perceptual determinants of gaze aversion by the lesser mouse lemur (*Microcerbus murinus*) , the role of two facing eyes. *Behaviour*, **64**, 248-267.
- Coss, R. G. (1979) . Delayed plasticity of an instinct: recognition and avoidance of 2 facing eyes by the jewel fish. *Developmental Psychobiology*, **12**, 335-345.
- Eifuku S, De Souza WC, Tamura R, Nishijo H, Ono T. (2004) . Neuronal correlates of face identification in the monkey anterior temporal cortical areas. *Journal of Neurophysiology*, **91**, 358-371.
- Gallagher, H. L., & Frith, C. D. (2003) . Functional imaging of 'theory of mind'. *Trends in Cognitive Sciences*, **7**, 77-83.
- Jones, R. B. (1980) . Reactions of male domestic chicks to two-dimensional eye-like shapes. *Animal Behaviour*, **28**, 212-218.
- Keating, C. F., & Keating, E. G. (1982) . Visual scan patterns of rhesus monkeys viewing faces. *Perception*, **11**, 211-219.
- Matsuda, K. (1996) . Measurement system of the eye positions by using oval fitting of a pupil. *Neuroscience Research Supplement*, **20**, S270.
- Perrett, D. I., & Mistlin, A. J. (1991) . Perception of facial characteristics by monkeys. In W. C. Stebbins & M. A. Berkley (Eds.) , *Comparative Perception* (pp. 187-215) . New York: John Wiley.
- Raichle, M. E. (2001) . Cognitive neuroscience. Bold insights. *Nature*, **412**, 128-130.
- Sato, N., & Nakamura, K. (2001) . Detection of directed gaze in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) . *Journal of Comparative Psychology*, **115**, 115-121.
- Tazumi, T., Hori, E., Tabuchi, E., Umeno, K., Ono, T., Nishijo, H. (2004) . Neuronal responses to gaze and head directions of other individuals in and around the monkey amygdala. Society for Neuroscience, Abstract,

670.1.

田積徹・小野武年・西条寿夫（2004）. 自己の情動反応の表出と他個体の情動反応の認知における扁桃体の役割－動物を対象にした侵襲的脳研究の動向－ 心理学評論, 47, 8-28.

Tazumi, T., Hori, E., Tabuchi, E., Umeno, K., Ono, T., Nishijo, H. (2005) . Monkey amygdalar neurons discriminated gaze and head directions of other individuals. *Neuroscience Research Supplement*, **52**, S53.

Zald, D. H. (2003) . The human amygdala and the emotional evaluation of sensory stimuli. *Brain Research Reviews*, **41**, 88-123.

付 記

本稿は平成17年度私立大学等経常費補助金（私立大学教育研究高度化推進特別補助）学術研究推進特別経費共同研究経費の助成による研究成果の一部である。