

<原著>

感覚器と機能環 —視覚と嗅覚の進化と生態学—

水口 崇 信州大学学術研究院教育学系

概要

発達心理学は極めて初期から生物学の影響を受けてきた。学際性が高まって発達科学と称されるようになった現在も生物学は重点である。Darwin, C.の進化論は、ヒトの系統発生の観点から、ヒト以外の霊長類や哺乳類の知能の発達研究を始動させた。また生態学を取り入れ、各生物に固有の環世界の存在を提唱した Uexküll, J.V.や Gibson, J. J.の理論から、発達研究は人間を生物種の一つとして捉える視座を得た。それらを踏まえて本研究では、感覚器と機能環の有り様について論じた。また身体構造の特性と進化を検証した。その上で、視覚器と嗅覚器の進化のプロセスについて考究した。最後に、ヒト幼児の社会的知性の発達、及びそれを解明する視覚動物と嗅覚動物の他個体認知について論じた。

キーワード：陸棲, 視覚器, 嗅覚器, 環世界, 他個体認知

はじめに

発達心理学の源流の一つは生物学である(村田, 1992)。その原型は Darwin, C.の進化論と言える(Darwin, 1859/1952)。医学者で哲学者でもあった Locke, J.や全生涯を5段階に区分した Rousseau, J. J.は、18世紀迄に発達心理学の思想的源流を造った。そして19世紀、Darwin, C.の『種の起源』が公刊された(Darwin, 1859/1952)。これは生物学を含めた幾つかの科学の有り様を刷新した。当初は批判と反発が強固であったが、生物学者は系統発生と個体発生に関する研究に踏み出した。発達心理学もその大きな潮流に移乗した。初期は動物とヒトの知能の連続/非連続等が主要な研究対象であった。Galton, S. F.や Romanes, G., Morgan, L.等が、多くの足跡を残した。知能の研究における再現性の高さは、基礎科学を目指した発達心理学にとって折良く適合した。そして、科学としての発達研究が成立した。発達心理学が基礎研究に位置付けられているのは、このような学問的系譜によって確立したことに由来する。また博学的な科学者 Darwin, C.は、進化論のみでなく、自分の子どもの発達の諸相を日誌法により観察・記録、分析した。その一部は公開された。このような点も Darwin, C.は発達心理学と波長が合ったのだろう。以後、生物学の影響は、Preyer, W. T.や Stern, W., Hall, G. S.や Piaget, J.に受け継がれていく。

勿論、生物学も進展を続けてきた。現在の全体像を掴むため、世界各国で使用されている生物学のテキストを概観する。具体的には『Campbell Biology, 11th ed.(キャンベル生物学 原書 11 版)(Urry, Cain, Wasserman, Minorsky & Reece, 2017/2018)』の目次と内容を検分する。原典は全 56 章, 1284 頁から構成されている。ここでは部を単位として各部の内容を要約する。第一部の生命の化学では、原子や元素の化学結合、タンパク質等を含めた生体分子の構造や機能が論じられている。第二部の細胞では細胞の構造と機能、代謝や発酵、光合成や細胞のシグナル連絡等が取り上げられている。第三部の遺伝学では遺伝子や染色体、遺伝の分子機構や発現制御、ウイルス、バイオテクノロジーやゲノムが取り扱われている。第四部の進化のメカニズムはダーウィンの進化と淘汰、遺伝的変異、種分化、生物群の盛衰や陸上進出等である。第五部の生物多様性の進化的歴史では、系統と形態、原核生物と原生生物、植物や動物の多様性、菌類、脊椎動物の起源と進化等である。第六部の植物の形態と機能では、植物の栄養吸収や土壌等である。第七部の動物の形態と機能では、医学分野と同様、循環器系、呼吸器系、免疫系、感覚器系、神経系といった内容となっている。第八部の生態学では、いわゆる個体群生態学(捕食者と被捕食者の関係等を中心に個体群の動態を解析)や群集生態学(食物連鎖、生態的地位等を通し、生物群集の機能と構造を研究)、生態系と復元生態系等である。初版から一新された知見も大量にあると推測される。しかしながら、遺伝や進化、陸上進出、脊椎動物、感覚器や神経系、生態学といった発達心理学と関連の深いテーマは現在も重要なトピックである。

一方、発達心理学は発達科学と称される潮境を迎えた。認知心理学が認知科学に変転したのと同様である。それは 1990 年に Wiley が『Developmental Science』誌を発刊したことからも分かる。2000 年以降の過去 20 年、Scientific Ranking において発達研究のトップレベルの雑誌に定連している。発達科学は、霊長類学や系統発生等の進化論、神経科学や遺伝学等の生物学の知見を取り入れた。さらにニューラルネットやコネクショニズム、広義のコミュニケーション学、言語学や社会学も重視するようになった。こうして発達研究は学際性を強め続けている。ただ依然として、生物学は主要な領域の一つである。

例えば、近赤外光脳計測は、非侵襲的に脳機能を計測できる。大型装置に固定しないため、乳幼児の脳機能が容易に計測可能となった。ここでは、細胞の代謝等の知見が利用されると同時に、中枢神経系の発達が解明されつつある。また、ヒト幼児やヒト以外の霊長類、さらには他の哺乳類の比較認知も行われている。これはヒトの発達のみでなく、ヒト固有の精神機能の分離・抽出が試みられている。これは進化や遺伝、種分化の領域と発達研究の双方の学術的発展を支えている。また循環器系に位置付けられる血液も重要な研究材料である。出産時の臍帯から血液を得る。そこから環境由来の有害物質の含有量を測定する。それら物質は海洋生物の摂食で母体内に蓄積している。各物質と乳幼児の知能やパーソナリティ等の追跡調査を行う。そして精神機能の発達に影響する物質の特定を行う。この種の研究は、国内外で広く普及しており、重要な研究テーマとなっている。

ヒトや生物の生態学

生物学の中で、生態学も重要な意義を持つ。生態学とは、生物と生物、生物と環境の関係を究明する学問である。心理学に生態学を導入した稀有な成果は、Gibson, J. J.による『The ecological approach to visual perception(生態学的視覚論)(1979/1985)』であろう。この書では生物と環境の相互依存が論じられている。中核概念「affordance(アフォーダンス)」とは、与える・提供する・産出するといった意味の「afford」からGibson, J. J.が作った造語である(Gibson, Adolph & Wppler, 1999/2012)。環境には生物が利用可能な資源が存在している。それらは生物側が有効利用するか否かに関わらず現存する。それらが利用されるには、生物側の特性が必須となる。つまり、環境に存在する資源を利用する能力を有していなければならない。具体的には生物の身体メカニズム、即ち利用するための仕組みが必要である。生物によって身体の機構や組織は異なる。ただ、それぞれの生物は、自らにとって価値有る情報を知覚して、それを有効利用して生きる。適応するため自らの行為を制御したり、環境を整理したりする。但し、その価値有る情報は、生物の内部に存在するものではない。生物を包囲している外部・状況にある。

例えばヒトの場合、次のようなことが当てはまる。登山中に遭難したとする。我々が装備する視知覚の能力であれば、切り株を知覚して、その年輪を認識できる。それによって方位を知ることができる。資源は利用されるか否かに関係無く状況に存在する。身体の機構や組織、仕組みによって、それを有効利用できる場合がある。また時には学習や知識も関係する。年輪の特性を知識として学習していることも必要である。また、この内部と状況や周辺という区分にも哲学的命題が含有されている。例えば、ヒトが眼前の木の実を割りたいと考えたとする。その周辺に手ごろな石がある。それを使用して木の実を叩き割った。無論、環境に有る資源を知覚してそれを利用したのである。但しそれだけに留まらない。石を使う前、石は外部環境の一部である。ところが、石を持って使った時、それは身体部位の一部となる。つまり外部ではなく身体の延長になる。このように内部と外部は容易に区分できなくなる。ここでも行為を適応的に制御したり、環境を制御したりする機能が両立している。これが生物と環境の相互依存である。

Gibson, J. J.の同書が学界に与えた影響を知るため、データベース検索を行った。データベースはWeb of Science Core Collectionである(2021年3月14日時点)。Web of Scienceは1990年以降の文献がデータベース化されている。よって1979年から1989年迄の被引用論文等は検索できない。検索の結果を見ると、1990年以降の引用回数等が分かった(Table 1)。引用数の推移をみると、2007年以降に頻度が高くなっている。1990年から2021年の間で、2,289回である。なお、2020年は535回であり2021年は103回である。勿論、2021年は参考程度でしかない。Table1を参照すると、1990年代に少しずつ引用数が増加し、2000年代の後半に引用数がほぼ倍増した。2010年代では初期100回程であった時期と比較するとほぼ5倍の引用数となっている。

Table 1 「The ecological approach to visual perception」の年別引用数

年	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999
回数	103	97	130	121	121	134	112	120	126	161
年	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009
回数	155	186	146	155	154	181	169	235	259	333
年	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
回数	291	305	361	369	368	399	395	427	441	494

引用数の推移を見れば、本格的に評価されて引用されるには、一定の時間が必要であったことがわかる。Gibson, J. J.は従来の見解に対して極めて独創的な見地から生態学の議論を行った。そして「Affordance(アフォーダンス)」の概念を提唱した。新刊の書籍や新しい論文は、興味深く拝読されるが、その議論が引き継がれるとは限らない。新しい論文はそのまま埋没していくケースが枚挙に暇がない。Gibson, J. J.の研究は、現在も論議が続くような優れた論考であったと考えられる。無論、批判や新しい見解の提案も含まれているかも知れない。しかしながら、そのような議論も含めて、以前として彼の見解は議論が進行中である。一時的に消費されるような研究知見ではない。

Gibson, J. J.以前にも、生態学の知見を取り入れた議論はあった。Lewin, K.は環境に関する理論を展開した(Lewin, 1936)。彼が提唱した場理論によれば、Personality(パーソナリティ)と Environment(環境)の関数によって Behavior(行動)が決まる。それを数式にした。そして Environmentは Personの主観とし、生活空間と呼んだ。後に新しく生態学を取り入れた環境論が報告される。それは Bronfenbrenner, U.による4つの環境システムである(Bronfenbrenner, 1979/1996)。家庭や学校等、直接的な範囲のマイクロ・システム、仲間グループや学校制度のようなより大きなメゾ・システム、マスメディアや経済といった外部のより大きなエクソ・システム、文化や信仰といった比較的間接的なマクロ・システムである。このような複数のシステムによって、人間の生活は多重の影響を受けるといった見解である。このように Lewin, K.も Bronfenbrenner, U.も自らの環境論を理論化した。Bronfenbrenner, U.は現在も発達心理学でしばしば紹介される。しかしながら Lewin, K.と Bronfenbrenner, U.はあくまで人間の環境のみ論じた。その点では、人間中心主義の立場にあったと言える。現在人間を生物学上のホモサピエンスと捉えて、近隣の動物種と社会的知性等を比較する発達研究が実り多い成果を挙げている。このような研究を踏まえると、人間ではなく、生物の一種としてヒトと捉え、他の生物種と比較することも学術的に有意義である。このため、生物全体に適用可能な Gibson, J. J.の理論は現在も広範かつラディカルな影響を有すると推測される。

生態と感覚器

Lewin, K.と同時期, 自然科学等に革新をもたらす名著が発刊された。Uexküll, J.V.による『Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen(生物から見た世界)』である(Uexküll & Kriszat, 1934 / 1973)。内容は生態学の立場から環境に対して行った論議である。Uexküll, J.V.は, 諸々の生物にとって環境は同等ではないと論じた。物理的環境は単一であり同一である。そして時空は一つである。しかしながら, 生物は世界の認識の仕方がそれぞれ異なっていると提唱した。つまり, 世界は一つでもそこから何を見出すかは, 生物によって異なっている。また, 世界から何を見出すかは, 生物の身体や感覚器に依存する。そこで物理的環境と各々の生物にとっての特殊な環境を区別するため, 後者を環世界(umwelt)と呼んだ。

生物は単に外部刺激に反応しているものではない。その生物が備えている身体や感覚器官を通して, 世界を知覚する(知覚世界)。その生物が行う作用が影響をもたらす(作用世界)。そして知覚世界と作用世界が統一されて環世界が作り出される。よってそれぞれの生物の身体や感覚器, 世界に及ぼす作用が異なれば, 環世界も異なる。これが理論の大綱の一つである。Fig 1 に機能環のモデル図を示した。左周りに回転しながら, 生物主体が世界(知覚世界)を知覚器で捉えて, 作用器で世界(作用世界)に働きかける。右側の客体は無数から成り立つ。主体はその個体である。このように主体と客体は機能環で結ばれている。そしてより複雑なシステムを持った生物は, 豊かな機能環を持っている。なお, 回転は一回で終了するとは限らない。個々の生物によって, 標識を変容させながら複数回転する場合もある。

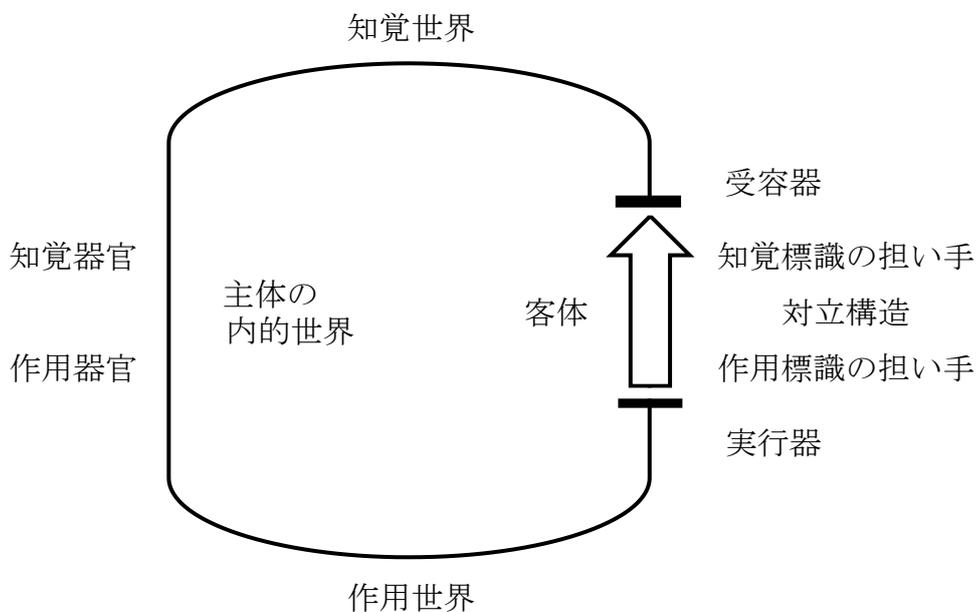


Fig 1 Uexküll, J. V. の機能環

卑近な例として、ある種のダニの環世界を取り上げる。Fig 1の左の主体はダニ、右の客体をイヌとする。ダニは木の枝に捕まって、哺乳動物を待っている。まず、右の客体からスタートする。イヌの皮膚から出た匂いの刺激が、嗅覚標識としてダニに受容され(受容器)、それを知覚する(知覚器)。そして、ダニは枝から足を離し(作用器官)、イヌの上に落ちる。ダニはイヌの毛から衝撃を受ける(作用標識)。これによって嗅覚標識が消滅して、触覚標識が誘発される。この時、作用標識が知覚標識になる。また、知覚標識が触覚標識に変換されると、触覚を受容・知覚した後、動き回るという作用が新たに生起する。そして毛の根元の皮膚に達すると、触覚標識が消滅して、温度標識が誘発される。温度を受容・知覚すると皮膚から血を吸うという作用が生じる。このように、身体と感覚器官を通して、ダニの機能環が成立する。機能環を形成しながら、ダニは固有の環世界の中で生存していく。勿論、環世界はダニに限定するものではない。Uexküll, J.V.の卓越した見識は、あらゆる生物に固有の環世界が存在することを主張した。このような見解は、アフォーダンスを提唱した Gibson, J. J.と共通する。生物の身体や組織は、環境と特殊な関係を作っている。環境から何を不得て利用するかは、生物の身体と感覚器が要所となる。この認識を指摘したのが Uexküll, J.V.である。同種の視点でアフォーダンスという概念を導入し、多量な実験から強固な理論を提唱したのが Gibson, J. J.である。

ヒトの感覚器

以上のように、身体と具有する感覚器によって、環境から得る情報が異なってくる。そこで感覚器について議論を進める。まずヒトの感覚器である。ヒトは五感(five sense)を持つとされている。具体的には視覚・聴覚・皮膚感覚・嗅覚・味覚である。内蔵感覚や平衡感覚を加える場合もある。ヒトは視覚を主な情報源とするため視覚動物に属する。以下、ヒトの五感について、久野・安藤・杉原・秋田(2017)に基づいて概説する。

視覚 視覚動物のヒトは極めて複雑な視覚器を持つ。まず眼球は強膜と呼ばれる白い膜で覆われている。これに覆われていない部分は、角膜・瞳孔・水晶体といった可視光の入り口となる。水晶体の後は硝子体や網膜となる。水晶体や硝子体が混濁しなければ、可視光が光の感覚を起こす。可視光とは、外界の電磁波の中で、害なく捉えることができる範囲の光である。光は色付いておらず、特定の波長を捉えた時、脳が色を感じる。角膜から入った可視光は網膜上で一点に集約する。網膜は極めて複雑な層構造を成す。約10層程度から成り立っている。その上で、錐体細胞・杆体細胞・水平細胞・双極細胞等、約8種類の細胞がネットワークを作り、層の中で連なっている。最後の視細胞に辿り着くと、電気信号に変換される。外側膝状体を経由して、第一次視覚野に到達する。そこから脳の様々な部分に繋がっていく。また、後頭葉全体を使って、視覚から得た情報の綿密な分析が行われる。脳は、前頭葉・側頭葉・頭頂葉・後頭葉に区分される。脳には多くの溝があるが、これを全て伸ばすと新聞紙一枚程度の面積となる。後頭葉の全体を視覚情報の

分析に使うことから、他の感覚と比較にならない程、多くの資源を使用していることになる。後頭葉の面積から、ヒトが視覚に依存していることが推測される。

聴覚 ここでは空気中における聴覚を前提とする。音は空気の振動となる。それは波動となって、空気密集の波(wave)を起こす。この空気の波が音を伝える。音は外耳道のみでなく、骨を通して骨導(born)としても伝わる。ここでは外耳道(air)のみ取り上げる。空気の密度変化は外耳道を通過する。そして鼓膜を振動させる。それは内耳に伝わることになるが、鼓膜と内耳を媒介する中耳は極めてユニークである。この部位は、進化の過程でエラ呼吸を止めたことで出来た空洞と不必要になった骨の残骸で作られた。中耳では、耳小骨と呼ばれる3つの骨が、テコ作用と面積比を使って鼓膜の振動を増幅する。内耳は液体に満たされている。液体は空気と比べて極めて音の伝達効率が悪い。そこで中耳において、鼓膜の機械振動をテコ作用で増幅する。さらに、広い鼓膜面積からエネルギーを受け取って、狭い内耳の接地面積にエネルギーを一点集中させる。これらによって、液体の内耳に電気信号として音が伝わる。その後、内耳の蝸牛で周波数が弁別される。内側膝状体を経由して、第一次聴覚野に到達する。なお、内耳の半規管は、平衡感覚を司っている。平衡感覚は重力を有する地球に住む上で重要である。音は物理的特性があり、1秒間の振動数を単位とした周波数は高さを規定する。音のパワーの単位はデシベルとなる。周波数とデシベルからも各生物の知覚可能な範囲が測定される。高さと同じでも、ヒトの声や楽器等の種類によって聞こえ方が異なる。これは音色と呼ばれ、音響分析器等によって波形を知ると違いがわかる。一般に自然界に存在する音の波形は複雑な構成である。

皮膚 皮膚は多様な役割を果たしている。よって皮膚は感覚器のみではない。皮膚は臓器とも称され、成人の表面積の1.6m²もの表面積を持ち、体重の約16%を占める。よって人体最大の臓器とも言える。皮膚の役割は、まず身体の表面を覆って保護することである。また、神経終末装置としての役割も果たしている。皮膚の機能としては、物理的保護のみではなく、触圧感覚・温度覚・痛覚等、体制感覚の受容器が高密度に分布している。常に外界を監視して、有害な刺激があれば、中枢神経に伝達する。体温調節も行う。外気と接触する面積が広いため、体温調節に果たす役割は大きい。皮膚の温度受容器は、自律神経、内分泌系、体性神経が総合的に働くように信号を送る。さらに、免疫機能も備えている。細菌やウイルスは健康な皮膚には侵入しにくい。このように様々な役割を果たしているため、皮膚は表皮・真皮・皮下組織といった層構造から成り、それらの中に多様な腺や部位が含まれている。

嗅覚 嗅覚は味覚と関連する。風邪等で鼻腔が詰まると、味覚も通常と異なる。嗅覚は他の感覚と比較して原始的な感覚とされている。一般に感覚は、光、音、圧力、温度といった物理刺激によって興奮する。ところが嗅覚は、外敵から身を守り、餌を探す生命維持の感覚である。進化上、最も早く発達した化学受容器である。刺激によって膜電位の変化を引き起こす。その振幅、頻度、持続時間等が中枢神経系に伝達される。そして刺激の

種類や大きさ、危険度等の分析が為される。匂いの分子は嗅球で受容され、嗅神経を媒介して嗅覚野に伝わる。その他にも、海馬・扁桃体・大脳辺縁系・眼窩前頭野にも伝わる。眼窩前頭野では嗅覚情報のパターンが識別される。これによって記憶されているパターンと照合して危険から生命を守ることが可能となる。

味 覚 味覚も食物の摂取前に毒等を見分けるため、進化の過程で早期に成立した。味覚は味蕾によって受容する。味蕾は固有の働きをする。味刺激の入り口は味孔であり味蕾の先端のような形状をしている。その下部に基底神経がある。味孔から刺激が入ると、伝達物質が放出されると同時に、神経終末を経由して中枢に伝達も行われる。舌表面の部位によって味蕾の密度は異なる。そして5種類の基本味に応答する。具体的には塩味(salty)、旨味(umami)、甘味(sweet)、酸味(sour)、苦味(bitter)である。塩味・旨味・甘味は有害ではないが、酸味と苦味は有害と識別される。味覚は視床 VPM 核を経由して、一次味覚野に伝達される。なお、辛味は痛覚受容器で受容される。

先般のダニと比較すると、ヒトは複雑なシステムを持ち合わせている。よって極めて豊かな機能環を有する。Gibson, J. J.の論ならば、様々な感覚器を備えたヒトは、環境内の価値有る資源を巧みに利用する。しかも状況に合わせて、五感を選択的に使用し、環境と特殊な相互依存を築いている。一方、ヒトの進化の前段階に相当する大型類人猿はヒトと認知も五感も複雑な違いはない (Tomasello. 1999/2006)。そこで次に、ヒト以外の大型類人猿やそれを凌駕した進化のタイムスケジュールから、感覚器の原基を見てみる。

生物の進化

発達心理学で精彩を放っている研究群の一つに、ソビエト心理学、特に Vygotsky, L. S. の見地に立脚した論議がある(e.g., Tomasello. 1999/2006 ; Tomasello, 2019)。多くの発達研究は自認の程度が異なっても多少の影響を受けている。Vygotskian fashion と呼ばれる思索方法、及び研究方法は、系統発生(Phylogenetically)、歴史(Historically)、個体発生(Ontogenetically)といった3つの側面からヒトの精神機能の解明に取り組む。系統発生は進化である。実験でよく比較されるのは、ヒト幼児と大型霊長類である。この他にも霊長類以外の哺乳類の認知・社会的知性の比較がなされる。例えばイヌである。イヌは視覚が弱く嗅覚が優れているため、典型的な嗅覚動物である。これらの他個体認知や社会的知性の比較から得た知見とその機能をヒト幼児がどのように発達させていくかが議論の対象となる。また、ヒトは生まれ落ちた社会に、既に文化的所産が溢れている。文化とその歴史を通じた発達も研究対象となる。最後に個体発生である。これは現前の乳幼児の発達を直接検分する。ここでは感覚器の系統発生についても論じる。感覚器は視覚と嗅覚とする。それは現在、上記の研究群から、嗅覚動物であるイヌが、大型霊長やヒト幼児の類似の精神機能を身に着けている可能性が議論されている(e.g., 水口・徳井, 2021)。そこで生物の主要な臓器等の進化について掘り下げてから、視覚と嗅覚の進化を論じる。

Table 2 地質学による古生代の区分(Lloyd, 2008 / 2012)

4億8800万年前	カンブリア紀	殻, 骨, 歯の発達
4億4300万年前	オルドビス紀	脊椎動物の登場
4億1600万年前	シルル紀	ミミズに似た原始的生物が陸に移住
3億5900万年前	デボン紀	骨の有る魚, 四肢動物
2億9900万年前	石炭紀	両生類, 爬虫類, 森林, 飛翔昆虫
	ペルム紀	哺乳類に似た爬虫類, パンゲアの形成

生物の形態と機能の進化は、古生代に遡る(Benton, M. J. et al. 2019 / 2020; Lloyd, 2008 / 2012)。古生代は、5億4200万年前から2億5200万年前である(Table 2)。生物の身体構造や進化は、水棲から陸棲になったという一点によって概ね説明できる。それは生物学の部分で紹介した『Campbell Biology, 11th ed.』の第四部に含まれる陸上進出である。呼吸器系は、無脊椎動物の場合、呼吸専用の器官を持たなかった。このため、皮膚呼吸を行っていた。鰓(エラ)を生成した生物は、鰓から水中の溶在酸素を得た。雨季と乾季を繰り返す、常に水中に居られなくなったデボン紀は、両生類を生んだ。一時的に陸に出るため、鰓の一部を体内に入れて肺とした。消化器系も陸棲進出と関連がある。石炭紀の陸棲動物は、動物より容易に得られる植物を食べ始めた。ところが肉と比べて、植物は消化が悪かった。そこで、反芻動物が誕生したり、胃の中に砂や石を入れたりした生物が出現した。砂や石は植物をすり潰し、消化を助ける上で効果的であった。また一部の生物は体内に微生物を取り入れた。微生物自身は安住の地を得ることとなった。一方、微生物を体内に入れた生物は、植物等の分解の支援を受けた。免疫系も同じく陸棲に由来する。水棲であった頃、ウイルスや細菌の恐れはなかった。ところが陸棲になって、空気中のウイルスや細菌と戦う必要が生じて免疫系を身に着けた。カンブリア紀後期、筋骨格系を持ち始めた。脊椎動物は体を支える背骨のみではない。脳や眼、臭覚器や内耳を含む臓器を守る頭蓋を手に入れた。神経が心臓を制御するようになった。これは陸棲になっても役立った。デボン紀後期から四足歩行の脊椎動物が陸棲になった。そして骨格と筋の進化により、ヒトのような二足歩行まで出現するようになった。このように、生物の身体の進化は、水棲動物から陸棲動物に変化したことに深く関係する。

ここにも Uexküll, J.V.が指摘したような機能環はある。生物は身体の構造と機能を進化

させていった。それは生物の多様性をもたらした。それぞれの生物は、自らの身体と備わった感覚器を用いて、環世界の中でその生物固有の機能環をサイクルさせて生命を維持した。単細胞から多細胞迄、様々な生物がおり、システムの複雑さは多岐に亘る。彼らは機能環が成立しなければ、滅亡した。そこに数千万年単位の環境変化の中で、身体に突然変異が見られた。高いストレス下では突然変異や遺伝子の変異が起きやすい。それが変化した環境に適した変異の場合、淘汰されずに子孫を残した。環境に適した変異とならなかった場合、その生物は淘汰された。変異して生き延びた生物は、新しい機能環によって生命維持を続けた。

視覚と嗅覚の進化

このように、生物の身体は環境変化に伴って進化した。それは感覚器も同様である。Uexküll, J.Vも Gibson, J. J.も環境、或いは環世界から必要な、或いは利用可能な情報を得るためには、それに特化した感覚器が必要と論じている。既に述べたように、生物は視覚動物と嗅覚動物に区分できる。ヒトやヒト以外の霊長類は視覚動物である。一方、嗅覚動物の代表はイヌである。水口・徳井 (2021)で指摘したように、従来ヒト固有の社会的知性とその発達を分析するため、ヒト幼児の発達とチンパンジー、ボノボ、ゴリラ、オランウータン等の大型類人猿の知見が比較されてきた。その中で、ヒト以外の霊長類は、自己以外の2個体の関係を理解できることが明らかになっている。近年、イヌを対象とした実験から、同種の能力が飼いイヌ(domestic dog)に備わっている可能性が指摘されるようになった。そこで、視覚と嗅覚の起源を検分する。

まず、古生物学と進化を専門とする Benton, M. J.の見解である(Benton, M. J. et al.; 2019 / 2020)。カンブリア紀の海生無脊椎動物の中には、光をほぼ感じない生物もいた。触覚のような管を露出して、それに触れた相手を捕獲していた。一方、オパビニアと呼ばれる節足動物は、5つの眼を持っていた。さながら飛び出たボタンのような形態の眼が、5つ生えているような状態である。カンブリア紀最大の捕食動物であったアノマロカリスもオパビニアと同種の眼を持っていた。カンブリア紀の終わり頃、脊椎動物が現れる。背骨で内臓を守り、脳・眼・嗅覚器・内耳を包み込む頭蓋を持つ。現在の魚と類似した構造を持った脊椎動物は、視覚器も嗅覚器も備えていたことがわかる。

Parker, A. (2003/2006)によれば、光受容器が本格化していることが眼となる条件である。クラゲには重力、触覚、化学物質、圧力、温度、光感知をする受容器が備わっている。しかしながら、無脊椎動物のクラゲは光を感知するのではなく、光を遮るために受容器を進化させてきた。このため本格的な光受容器ではない。一方、カンブリア紀に見られた節足動物のボタン状の眼は、確かに眼の機能を有していた。これはエビやカニのような甲殻類と同じ眼であり、身体から離れて付いている。一方、同じ節足動物の三葉虫は、複眼を装備していた。後に陸棲の昆虫等にも見られる複眼は、光の像の結び方から対象の動きを

捉えることに長けていた。無脊椎動物の場合、このような変化を遂げた。そしてそれらの起源は表皮であった。誤解を恐れずに言えば、神経が通っている皮膚が進化のプロセスで視覚器に近い機能を果し出したのだろう。ところが脊椎動物は、中枢神経系が成り立つ発生の過程で、視覚器が作り出される。表皮ではなく、中枢神経に由来する。つまり脳が出来上がる過程で視覚器も同じリソースから生成される。そして水棲から陸棲になる時、空气中で眼を乾燥させない機構等も出来ていった。

Benton, M. J.の見解に戻ると、水中でも嗅覚が発揮されていたことがわかる。また、魚類の嗅上皮には3種類の嗅細胞が混在している(佐藤, 2005)。例えば、サケは母川水中のアミノ酸組成を嗅ぎ分けることが明らかにされている(Shoji, et al., 2000)。しかしながら、各嗅細胞とそれらが受容する匂い物質の対応は十分に分かっていない。嗅覚器は進化の過程で口腔と繋がっていく。これはヒトの嗅覚が味覚と関連する所以である。陸棲になってからは、原始的な感覚器として嗅覚は、その振幅、頻度、持続時間等が中枢神経系に伝達される。そして、刺激の種類や大きさ、危険度等を記憶に基づき判断する。同時に、海馬・扁桃体・大脳辺縁系・眼窩前頭野・眼窩前頭野等、多方面に匂い情報が伝わっていく。また、イヌを含めた嗅覚動物は、において縄張りを作り、他個体の種や性、年齢等を判断する(宮崎, 2016)。敵であれば回避、同種の異性で繁殖期であれば、探して子孫を残す。種の存続において匂いは不可欠となる。ただ、嗅覚については匂いの分子構造のような化学の知見以外、匂いや香りが及ぼす効果・効能に関する漠然とした研究が多い。新村(2018)も、視覚器や聴覚器と比較し、嗅覚器やその進化は未だ不明な点が多いと指摘している。よって、視覚器と比較すると嗅覚器は、今後本格的な研究がより多く蓄積されていく必要がある。

視覚も嗅覚も長い進化の時間を経て現在に至っている。少なくとも4億8800万年前から双方の原基が備わっていた。水棲の脊椎動物が誕生した時期から視覚と嗅覚は存在していた。視覚器については多様な形態に分岐していった。但し、ヒトやヒト以外の霊長類については、視覚器の位置や視覚野に至る経路に大きな違いはない。ヒトとヒト以外の霊長類の違いは、主に前頭前野の大きさと機能にある。よって第一次視覚野に至った後、緻密で多角的な分析を行う点では近似している。一方、嗅覚器は脳の幾つかの部位に情報が伝達される。分析後に決定的な判断を行うが、視覚と比べると嗅覚情報は緻密な分析はなされていないだろう。それは、嗅覚野と視覚野の面積からも推測される。ただいずれにしても、環世界において双壁を為す感覚器であると考えられる。

他個体認知について

コミュニケーションの起源を身振りとする説がある(Tomasello, 2008 /2013)。系統発生的に、ヒトに進化する前段階の大型類人猿とヒト幼児の発達から得た知見である。ヒトの聴覚の部分でも既述したが、陸棲の場合は音声は空気密度の変化として伝わる。構音器官

やその構造は遺伝で規定されているため、ヒトと大型霊長類は構音の構造上、異なる部分はある。但し、物理的に離れていても、周囲の同種に音声を伝達することは共に可能である。音声は情動と直結している点は、受け手に注意を向けさせることに適している。しかしながら、音声を発しても、他個体に影響があったかどうか、確認できない。少なくとも視知覚可能な範囲しか、音声を発した影響がわからない。それでは、コミュニケーションの成立条件が満たされない(Clark & Marshall, 1981)。例えば、コミュニケーションの成立条件の一つ、両者が注意を共有し話題に気付くことが不十分となる。これに対して、身振りは直接効果を確認できる。ゴリラの威嚇行為として知られるドラミングを実施したとする。自らの行為に相手が注意を向けたかどうか、そして、それによって表情や仕草に変化があったかどうか視覚的に確認可能である。よって、コミュニケーションの成立条件を踏まえると、その起源は身振りと考えられている。ヒト幼児は生後1年頃から、他者に対して見境の無い協力をする。それは共有と協力の動機に支えられている。そのため、要求しか伝えられない身振りでは不完全である。そのためヒトは、文法の整った言語を造ったと論じられている。この重厚長大な理論は、水口(2020)にまとめてある。詳細はそれを参照されたい。

言語を持たない大型類人猿の場合、他個体認知は視覚である(Tomasello, 2008 /2013)。そして要求以外、コミュニケーションの動機を持たないため、身振り以上の行為を必要としない。あくまでヒト以外の類人猿は視覚に依存していることになる。視覚による機能環を巡らせているだろう。一方、イヌの他個体認知は恐らく嗅覚中心である。嗅覚によって他個体認知を実施して、嗅覚で広義のコミュニケーションを取る。但し、嗅覚を用いて如何にして他個体認知やコミュニケーションを行うのか、その詳細は不明である。またダニの例で挙げたように嗅覚以外の感覚をどの程度、どのように使用しているか不明である。相手が作用を受けて相手に変化が生じたことを了解できなければ、コミュニケーションが成立しない。ヒトとヒト以外の霊長類はコミュニケーションに一致した部分がある。よってその発達も類似した点がある。ところがイヌは不明な点が多い。よって今後、嗅覚動物の特徴や嗅覚の詳細についてさらに探求していく必要がある。

終わりに

かつて Lewin, K.や Bronfenbrenner, U.は生態学を取り入れた。但しそれは人間の環境を説明することが目的であった。人間理解を深めることが心理学の役割であれば、彼らの研究は特段問題がない。しかしながら現在、従来の生態系は瓦解し、環境も危機的状況に直面している。これは人間中心主義の成れの果てとも言えよう。結局、世界や環境は人間だけのために存立していない。本来生物にとって環境は、Uexküll, J.V.の主張通り個々の生物の多彩な環世界である。また、Gibson, J. J.が提唱するように、生物が有効利用する資源は、一義的に決まらない。よって、人間を生物種のヒトと捉えて、他の生物と同じ組

上に載せて論議することは現実的に極めて重要である。またそれは、生物学と近接する発達研究が本領を為す資性を有するだろう。

付記

本研究は科学研究費補助金(No. 17K04348)の助成を受けて行われた。

文献

- Benton, M. J. et al. (2019). *Dinosaurs and prehistoric life* Penguin Random House. (小島郁生 (監修) (2020). 生物の進化 大図鑑 河出書房新社)
- Bronfenbrenner, U. (1978). *The ecology of human development: experiments by nature and design* Cambridge, MA: Harvard University Press (磯貝芳郎・福富 護 (訳) (1996). 人間発達の生態学: 発達心理学への挑戦 川島書店)
- Clark, H. & Marshall, C. R. (1981). *Definite reference and mutual knowledge*. In Joshi, A. K., Webber, B. L., & Sag, I. A. (Eds.) *Elements of discourse understanding* (pp. 10-63) Cambridge University Press.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species* Murray(八杉龍一 (1952). (訳) 種の起源 岩波書店)
- Gibson, J. J. (1979). *The ecological approach to visual perception* Houghton Mifflin(古崎敬・古崎愛子・辻敬一郎・村瀬 旻 (訳) (1985). 生態学的視覚論 サイエンス社
久野みゆき・安藤哲司・杉原 泉・秋田恵一 (2017). 神経系 2 抹消神経系の構造・自律神経機能・感覚系 (坂井建雄・河原克雅 (編) 人体の正常構造と機能 (pp. 653-739) 日本医事新報社)
- Lloyd, C. (2008). *What on earth happened* Bloomsbury Publishing (野中香方子 (訳) (2012). 137億年の物語 宇宙が始まってから今日までの全歴史 文藝春秋)
宮崎雅雄 (2016). 哺乳動物の嗅覚コミュニケーション におい・かおり環境学学会誌 47, 25-33
- 水口 崇 (2020). 保育内容の領域複合の有効性に関する発達研究の援用—Vygotskian fashion のコミュニケーション理論から指導法へ— 信州心理臨床紀要, 19, 161-174.
- 水口 崇・徳井厚子 (2021). 乳幼児期の協力的コミュニケーションの発達—ヒト固有の精神機能とその神経学的基盤— 信州大学教育学部研究論集, 15, 221-236
- 新村芳人 (2018). 嗅覚はどの進化してきたか 岩波書店 東京大学出版会
- 村田孝次 (1992). 発達心理学史 培風館
- Parker, A. (2003). *In the blink of an eye: the cause of the most dynamic event in the history of life* Free Press (渡辺政隆・今西康子 (訳) (2006). 眼の誕生 カンブリア紀大進化の謎を解く 草思社)

- 佐藤幸治 (2005). 魚類におけるにおい受容のメカニズム におい・かおり環境学学会誌, *36*, 150-152
- Shoji, T., Ueda, H., Ohgami, T., Sakamoto, T., Katsuragi, Y., Yamauchi, K., & Kurihara, K. (2000). Amino acids dissolved in stream water as possible home stream odorants for masu salmon *Chemical Senses*, *25*, 533-540
- Tomasello, M. (1999). *The cultural origin of human cognition*. Harvard University Press
(大堀壽夫・中澤恒子・西村義樹・本田 啓 (訳) (2006). 心とことばの起源を探る 文化と認知 勁草書房)
- Tomasello, M. (2008). *Origins of human communication* A Bradford Book. (松井智子・岩田彩志 (訳) (2013). コミュニケーションの起源を探る 勁草書房)
- Tomasello, M. (2019). *Becoming human: a theory of ontogeny* Harvard University Press
- Uexküll, J.V., & Kriszat, G. (1934). *Streifzüge durch die umwelten von tieren und menschen* Springer, Berlin. (日高敏隆・羽田節子 (訳) (1973). 生物から見た世界 新思索社)
- Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V., & Reece, J. B. (2017). *Campbell Biology, 11th ed* Pearson Education(池内昌彦・伊藤元己・箸本春樹・道上達男 (監修) (翻訳) (2018). キャンベル生物学 原書 11 版 丸善書房)