

京都大学	博士（文学）	氏名	大 瀧 翔
------	--------	----	-------

論文題目	鳥類視知覚の比較形態認知科学的解析
------	-------------------

（論文内容の要旨）

我々の視覚世界は脳による複雑な情報処理の結果である。知覚心理学や神経生理学の目覚ましい発展は、この情報処理過程の詳細を明らかにしつつある。一方で比較認知科学は、ヒト以外の動物の視覚世界を巧妙な手法で描き出してきた。その結果、動物たちの視覚世界が驚くほど精緻であり、ヒトの視覚世界と多くの類似点があることがわかってきた。しかし脳の形態は動物によって明らかに異なる。それは外見的な特徴にとどまらず、脳を構成する神経細胞の形態、神経細胞間の連絡にまで及ぶ。こうした形態上の放散にもかかわらず、視知覚には収斂が見られる。この事実は、視知覚を生み出す視覚処理に、ハードウェアに依存しない一般則が存在することを示している。一方で、形態上の放散は視知覚の違いとなって顕在化する。

本論では、「比較形態認知科学的アプローチ」と名づけた手法によって、視覚処理の一般則の解明を目指した。視覚の発達した霊長類と鳥類を対象に、視覚処理の類似点と相違点を心理物理学の実験によって明らかにし（機能的解析）、それがどのような形態的一致・不一致（形態的解析）と対応するのかを検討した。これにより、形態に左右されない視覚処理は何か、どのような形態上の放散が視覚処理の違いを生むのかを検討した。霊長類を代表する種としてヒトを実験対象とし、豊富なサル神経生理学的知見を引用した。鳥類を代表する種として関連情報の豊富なハトを選んだ。第1章では、比較形態認知科学的アプローチの実際の手順とその効用をまとめた。

第2章では形態的解析を行った。視覚を構成する最も重要な機能と考えられる両眼視・注意・運動視について、霊長類と鳥類の神経基盤にどのような形態的一致と不一致があるか精査した。形態的解析をもとに、続く機能的解析のため次の3つの問題設定を行った。① 霊長類と鳥類の視神経の交叉形態の違いは、両眼視にどのような相違となって表れるか（第3章）。② 霊長類高次視覚野と鳥類向網膜系は異なる神経基盤ながらも一致した形態的特徴を持つが、相似の注意を実現するか（第4章）。③ 霊長類視覚野と鳥類丘体経路・副視神経経路は異なる神経基盤ながらも一致した形態的特徴を持つが、相似の運動視を実現するか（第5章と第6章）。これら3つの形態と機能に関する問題設定によって、視覚処理の一般則とその進化の解明を目指した。

第3章では両眼視の機能的解析を行った。霊長類の視神経は脳に到達する前に約半分が交叉するため、各脳半球は両眼の入力を受け取る。この視神経の半交叉形態が霊長類の高度な両眼視を支える。一方で鳥類（と多くの脊椎動物）の視神経は全てが交叉する。この視神経の形態の違いは両眼視にどのような相違を生むだろうか。両眼視を両眼融像と両眼奥行視の2つの処理に分けて検討した。心理物理学の実験の結果、ハトは両眼融像をし、さらに両眼融像には両眼輻輳運動が付随していた。これは両眼融像が広く脊椎動物全般に備わっていることを示唆する。しかし両眼奥行視の積極的証拠は得られなかった。両眼融像を実現する神経基盤の違いが、ハトの限られた両眼視を説明する。ハトの両眼融像は神経連絡の形態から丘体経路円形核（nucleus rotundus: nRt）で実現されると考えられるが、nRtは両眼奥行視に必要な形態的特徴と考えられるレチノトピーを保持していない。形態的特徴はハトの両眼視を制約していた。

第4章では視覚的注意の機能的解析を行った。霊長類の高次視覚野の神経細胞は、注意を向けた視覚刺激に対する応答を増強する。一方で鳥類の向網膜系は、網膜入力の一部の出力を増強する。このように神経基盤の全く異なる2領域に形態的な一致が見られる。鳥類向網膜系は相似の注意を担うだろうか。ハト向網膜系の中心領域であ

る向網膜神経核 (isthmo-optic nucleus: ION) を電気破壊して、視覚探索成績への影響を調べたところ、ハトの視覚探索成績は有意に低下した。この効果は刺激の弁別ではあらわれないので、向網膜系が鳥類の注意を担うことが示されたといえる。すなわち、注意による情報選択は、霊長類では視覚処理の最終段階で生じるのに対し、鳥類では初期段階で生じる。

第5章では運動視の機能的解析を行った。特に運動統合の処理を種間で比較した。霊長類の運動視は、初期視覚野 (V1) による局所運動の抽出と運動野 (middle temporal area: MT) による統合の2段階処理で実現される。異なる方向にドリフト運動する正弦波縞 (要素運動) を重畳して呈示する (プラッド運動) と、サルV1の神経細胞が要素運動方向に対して応答する一方で、MTの神経細胞の30%がプラッド運動方向に対して応答する。一方で鳥類の運動統合については不明な点が多く、副視神経経路の神経核であるnBOR (nucleus of basal optic root) の神経細胞がプラッド運動方向への応答を示したという報告が1件あるのみである。しかしこれが運動統合を反映したものかどうかは不明である。心理物理学の実験の結果、ハトのプラッド運動知覚が霊長類と同じように、局所運動の抽出と統合の2段階処理の結果であることが示された。ただし、その統合のされ方の細部には相違が見られた。異なる神経基盤に相似の運動統合が実現されていたが、相違な処理が介在していた。

第6章では第5章に引き続き、運動視の機能的解析を行った。特に網膜座標系に依存しない運動視が霊長類と鳥類に共有されるか検討した。霊長類の運動視は時に網膜座標系に依存せず生じる。これは高次視覚野によって実現され、高次視覚野はV1のような単純なレチノトピーを保持しない。この形態的特徴は、鳥類の運動処理中枢である丘体経路にも見られる。異なる神経基盤ながらも一致した形態は、相似の運動視を実現するだろうか。心理物理学の実験の結果、ヒトの運動視が網膜座標系に依存せず生じた一方で、ハトの運動視は網膜座標系に強く依存していた。相似な運動処理は生じなかった。ハトの網膜入力に向網膜系によって選択される (第4章)。一部の網膜入力しか処理されないことで、ハトの運動視は網膜座標系に依存して生じると考えられる。

第7章では、形態的解析と機能的解析の対応から、視覚処理の一般則を明らかにした。①両眼融像は両眼視の一般則であるが、それを実現する神経基盤の形態的特徴が両眼奥行視を制約する。②視覚入力の取捨選択は注意の一般則であり、全く異なる神経基盤に同じような形態で実現される。③運動統合と網膜座標系依存の運動視は一般則であるが、形態的特徴が種特有の処理を介在させる。これら3つの実験結果から導き出されるのは、生物の視覚処理の多くが共有されており、しかもそれは異なる神経基盤上に、同じような形態となって実装されるという結論である。生物の視覚系が環境の要請に応じていかに柔軟にその組成を変化させるかを示している。またその解決のための方法は非常に似ている。一方で形態の違いは、ハードウェアによる制約として顕在化した。これらの結果から、視覚処理の進化について考察した。

(論文審査の結果の要旨)

何気なく外界を眺めていると、自らの経験する世界が、どのような主体にも同様に訪れるものだと思いがちである。比較認知科学はそれが間違いであることを明らかにしてきた。例えば我々は、物体の一部が隠されて見えない場合には、見えない部分をおぎなって認識するが、そうはしない動物がいる。我々が経験する錯視とは全く逆の錯視を経験する動物もいる。これらはその動物が環境から抽出しなければならない情報の性質を反映したものと考えられている。すなわち生き方は環境の処理を制約する。心の諸特徴は生活形態の反映である。

しかし、環境の処理を制約する要因にはもう1つ重要なものがあつた。それは当該動物種のハードウェア、すなわち形態的特徴である。例えば我々ヒトの2つの眼は前を向いて付いている。しかし多くの動物では横を向いて付いている。こうした違いは情報の処理を制約し、同じ生態的圧力のもとでも、異なる解決策を生むこととなる。論者は形態上の差を持つ動物種の比較研究から、共通な機能と相違のある機能を明らかにすることにより、この制約の詳細を明らかにしようとする。形態が情報処理を制約するという視点そのものは、現代の認知科学においては「身体化された認知 (embodied cognition)」として共有されているものではあるが、それを比較認知科学が取り組むべき新たな問いとして明示し、その実践的研究手法を提示した論者の力量は、若手研究者として、抜きん出たものがある。論者はこれを「比較形態認知科学的アプローチ」と呼んでいる。

論文は7章から成る。第1章では、このアプローチの手法とその意義が論じられる。ここで論者が取り上げるのは、霊長類と鳥類である。体や脳の構造は全く異なるにもかかわらず、両者はいずれも視覚依存の動物であり、例えば2つの2次元測定器からいかに3次元を復元するか、限られた視覚的注意をいかに配分するかなど、環境から共通の問題を突きつけられている。霊長類からヒト、鳥類から関連情報の豊富なハトを取り上げて、両者の種比較を進めることが宣言される。これらの種の選択は、ここで提示される問題を解く上で、きわめて妥当なものであつた。

第2章では霊長類と鳥類の神経基盤を文献から整理している。本章は、ハードウェア的には全く異なる霊長類の神経系と鳥類の神経系との対応関係を知る上で、極めてよく整理された貴重な資料となっており、読者に後の行動的分析の結果を解釈するための指針を与えるものとなっている。

第3章は、両眼視に関するヒトとハトの比較研究である。霊長類では、視神経は左右の眼から脳に到達するまでに約半数が交差し、両眼の情報が同じ大脳半球に伝達され、両眼情報が統合されるが、フクロウなどの特殊例を除くと、鳥類では視神経の全てが交差する。両眼情報を統合するには極めて不利な作りである。しかし論者は、ハトに左右で色の異なるメガネ (アナグリフメガネ) を装着することによって、ハトが両眼の像を融合していることを見事に示した。他方、興味深いことに、そこから奥行きを認識しているという示唆は得られなかった。両眼の情報統合という共通の環境的圧力のもとで解決された、ハードウェアの異なる2つのシステムの違いが浮き彫りにされたといえる。これは極めて重要な発見であり、両眼視というもののとらえ方を変革させるものである。

第4章は論者が他大学でおこなった修士研究であるが、ハトの脳の初期情報処理を担う部位の局所的破壊によって、図形の弁別は障害されないが、図形を探し出すことは障害されることを示し、この部位がハトにおける視覚的注意を担っていることを示すことに始めて成功した。霊長類では注意は視覚処理の最終段階で情報を選択するのに対し、鳥類ではごく初期にそれが生じることが示された。これも非常に重要な発見である。

第5章では、2つの縞模様の運動が統合されて1つの運動に見える現象をヒトと

ハトで比較した。運動方向を答えさせる行動課題を遂行させた結果、ハトではヒト同様に2つの運動の統合が生じること、しかし縞模様の濃淡や周波数等の変化に対する応答には相違点が見られ、ここにも異なるハードウェアで同じ認識を実現するときの制約が認められた。本章で提示された運動統合現象は、鳥類ではこれまで報告されたことがなく、極めて重要な新事実の提示といえる。

第6章では、網膜座標系に依存しない運動が鳥類にも見えるかを調べた。霊長類ではこれが高次視覚野においてなされることが知られている。巧みな実験事態を設定して比較検討した結果、ヒトでは容易に網膜座標系に依存しない運動が認識される事態でも、ハトではそれに依存した運動が認識されることが明らかにされた。これも極めて重要な新事実の提示である。ここではハードウェアの違いは大きな認識の違いとして顕在化した。

第7章では、得られた諸事実から、神経系ハードウェアの違いがいかに克服され認識の共通性を生むか、他方その違いはいかなる詳細に現れるかが明快に論じられ、その進化的変遷が議論されるとともに、比較形態認知科学的アプローチの有用性と、同時にその限界が論じられる。一方的に自身のアプローチを賛美するのではなく、バランスの取れた客観的視点を保持しているところに、論者の研究者としての誠実さとともに、その自信のほどをうかがい知ることでもある。

全体を通じていうならば、本論文は、比較認知科学はもとより、心理物理学、比較神経科学にわたる論者の視野の広さと学識の深さとともに、極めて巧妙でかつ洗練された行動的分析をおこなうだけの、類いまれなほどの技量の高さが際だつ好論であり、壮大なスケールを持った、第一級の課程博士論文であるといえることができる。

強いて難を述べるとすれば、当該の機能を生み出した選択圧についての議論が見当たらないこと、視覚以外の情報処理についての言及がないこと、注意という機能のとらえ方が一面的に過ぎること、運動統合の分析に用いられた刺激が必ずしも運動統合の結果ではないという議論もあることに触れられていないこと、などを挙げることができようが、これらは研究の壮大さに照らし合わせるとき、敢えて取り上げるべくもない些細な問題に過ぎないといえる。

以上、審査したところにより、本論文は博士（文学）の学位論文として価値あるものと認められる。なお、2015年2月24日、調査委員3名が論文内容とそれに関連した事柄について口頭試問を行った結果、合格と認めた。

なお、本論文は、京都大学学位規程第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、当分の間、当該論文の全文に代えてその内容を要約したものとすることを認める。