

鳥類から探る奥行き・運動視進化の比較認知科学的検討

幡地 祐哉

目次

| | |
|-------------------------------------|-----------|
| 目次..... | 1 |
| 第1章 鳥類の視覚特性 | 3 |
| 第1節 鳥類の視覚認知能力..... | 4 |
| 第2節 鳥類視覚系の形態・解剖学的特徴 | 5 |
| 第3節 本稿の構成..... | 7 |
| 第2章 鳥類における両眼情報の利用(要約)..... | 10 |
| 第3章 鳥類における単眼奥行き手がかりの利用..... | 12 |
| 第1節 序論 | 13 |
| 第2節 絵画的手がかりの優位性（実験 3-1） | 16 |
| 第3節 自己運動により生じる運動視差の利用（実験 3-2） | 26 |
| 第4節 第3章総合考察..... | 33 |
| 第4章 鳥類における視覚運動処理 | 37 |
| 第1節 序論 | 38 |
| 第2節 バーバーポール刺激の知覚（実験 4-1） | 40 |
| 第3節 プラッド刺激の知覚①（実験 4-2） | 46 |
| 第4節 プラッド刺激の知覚②（実験 4-3） | 52 |
| 第5節 第4章総合考察..... | 57 |
| 第5章 総合考察..... | 60 |

| | |
|-------------------------------|----|
| 第1節 本稿のまとめ | 61 |
| 第2節 想定される奥行視・運動視の進化シナリオ | 63 |
| 第3節 本研究の限界と今後の研究の方向性 | 70 |
| 引用文献 | 73 |
| 著者業績目録 | 90 |
| 業績対応表 | 94 |
| 謝辞 | 95 |

第 1 章

鳥類の視覚特性

1.1. 鳥類の視覚認知能力

私たちヒトを含め、多くの動物は眼で捉えた視覚情報を頼りに生活している。カンブリア紀以降の化石から複雑な眼を持つ動物が確認されることは (Parker, 2003 渡辺・今西訳 2006)、眼の進化的起源が古いとともに、視覚機能の獲得が動物の生活様式の多様化と種分化を推し進めたことを意味している。哺乳類の中では特に霊長類が視覚情報に依存しており、大脳半球における視覚領域の割合が大きいことが知られている (Kaas, 2014)。しかし、霊長類以外にも視覚に強く依存する動物が存在する。鳥類である。

鳥類が視覚的な動物であることは、彼らの網膜視細胞密度が高いことから推察される (Rodrigues, Krawcizyk, Skowronska-Krawczyk, Matter-Sadzinski, & Matter, 2016)。ハトにおける中心窩の網膜神経節細胞密度は 100,000 cells/mm² であり (Querubin, Lee, Provis, & O'Brien, 2009)、ヒトの密度 (38,000 cells/mm², Curcio, & Allen, 1990) を凌駕する。また、神経節細胞の主な投射先である中脳視蓋は 15 層からなる層構造を取っており (Reiner, & Karten, 1982)、複雑な視覚処理を実行していることが窺える。このように、ヒトとは系統的に離れつつも高い視覚能力を持つ鳥類を調べることによって、視覚機能の一般性と多様性を検討することができ、そこから視覚機能の進化における放散と収斂の過程を明らかにできる。

これまで、種比較から視覚機能の進化を探るという比較認知科学的なアプローチで、鳥類に視覚刺激を弁別させる様々な行動実験が行われてきた。明るさ (Hodos, & Bonbright, 1972)、色 (Wright, & Cumming, 1971)、運動 (Mello, 1968) など、基本的な視覚パラメータの弁別ができるのに加え、バイオロジカルモーション (Troje, & Aust, 2013; Yamamoto, Goto, & Watanabe, 2015)、アクションパターン (Qadri, Asen, & Cook, 2014)、絵画 (Watanabe, Wakita, & Sakamoto, 1995) といった複雑な視覚刺激も鳥類は弁別することができる。

こうした鳥類の行動実験では、ヒトの知覚と一致した行動が示される場合もあれば、ヒトの知覚から予測されるものとは異なる行動が示される場合もある。例えば、複数のアルファベットの O を S 字型に配置した刺激を提示すると、ヒトでは全体的な形である S の形が最初に知覚される、全体優先的な知覚特性を示す。Cavoto, & Cook (2001) は同様の刺激をハトに提示し、要素の形を弁別させる群と全体の形を弁別させる群の学習速度を比較した。ハトでは要素の弁別学習が早く、ヒトとは異なり、刺激の要素が優先して知覚されることが示された。他にも、一部の錯視刺激に対し鳥類がヒトと反対方向の錯視を知覚することや (Nakamura, Watanabe, & Fujita, 2008; Watanabe, Nakamura, & Fujita, 2011)、形や運動のグルーピングに関するゲシュタルト則がヒトと異なることが示されている (Goto, & Watanabe, 2020; Otaki, Watanabe, & Fujita, 2014)。行動における種差がみられた場合には、それぞれの種の生態を考慮した、機能の面からの説明が必要であることに加え、眼球の構造と配置、神経連絡と脳内の視覚処理領域など、それぞれの種の形態・解剖学的特徴を考慮したメカニズムの面からの説明が必要である。これは行動に種差がみられない場合も同様で、メカニズムの種差を考慮しなければ、当該の視覚機能が相同か相似か結論付けることができない。次節では、鳥類の視覚機能に関連する形態・解剖学的特徴について概観する。

1.2. 鳥類視覚系の形態・解剖学的特徴

鳥類の眼球の構成要素はヒトとほぼ同じだが、大きく異なるのはその形状である。ヒトの眼球が球形であるのに対し、鳥類の眼球は扁平な形を取っているため眼球の可動範囲が狭い (< 20°, Bloch, Rivaud, & Martinoya, 1984; Wohlschläger, Jäger, & Delius, 1993)。一方で、頸椎の数が多いことから頭部の可動範囲は広く、視野の移

動、視野安定、追従など、ヒトの眼球運動に備わる視覚機能は鳥類では頭部運動が担うとされている (Dunlap, & Mowrer, 1930; Friedman, 1975; Frost, 1978)。

眼球の配置もヒトと鳥類では大きく異なる。ヒトでは眼球の視軸が前方に向くため広い両眼視野を持つが、鳥類では視軸が側方に向くため両眼視野は狭い。ハトでは 18 から 37°程度である (Hayes, Hodos, Holden, & Low, 1987; Martin, & Young, 1983; Mcfadden, & Reymond, 1985; Nalbach, Wolf-Oberhollenzer, & Kirschfeld, 1990)。鳥類で両眼視野が大きいのはフクロウやタカなど猛禽類であるが、それでも両眼視野は 40 から 60°程度であり (Martin, 1984; Potier, Duriez, Cunningham, Bonhomme, & O'Rourke, 2018)、これは哺乳類の中で両眼視野が広いとは言えないウシやマウスと同程度である (Heesy, 2004)。鳥類では概して眼球が側方に位置しており、両眼視野は狭いといえる。

眼球から脳半球までの視神経連絡も、ヒトと鳥類では異なる。ヒトでは視神経がおよそ半数ずつ同側と対側の脳半球に投射する。左右眼それぞれの右視野の情報は左脳、左視野の情報は右脳に投射されることで、左右眼から得られた同視野の情報が同じ脳半球内で処理される構造をとっている。一方鳥類では視神経は全て対側の脳半球に投射される (Walls, 1942)。左右眼で得られる情報は異なる脳半球で処理されるため、鳥類では左右半球の機能差を調べる方法として、左眼と右眼にそれぞれ刺激を提示したときの行動の差異を調べる手法が用いられてきた (Rogers, 2014)。

眼球から脳へ投射される経路も、ヒトと鳥類では異なる。脊椎動物は、毛体経路 (lemnthalamic pathway)、丘体経路 (collothalamic pathway)、副視神経経路 (accessory optic system, AOS) の 3 つの経路を有する。AOS は自己運動に伴うオプティックフローの処理により (Wylie, Bischof, & Frost, 1998)、視運動性反応や身体のバランス制御の機能を担うとされている。残る 2 つの経路が意識的な知覚処理を担うわけだが、霊長類では間脳の外側膝状体を經由して大脳の一次視覚野に至る経路である

毛体経路が発達しており、中脳の上丘に投射される神経節細胞は 10 %に満たない (Perry, & Cowey, 1984)。一方の鳥類では中脳に投射する丘体経路が発達している (Shimizu, & Watanabe, 2012)。ハトでは中脳の損傷により、明るさやパタンの視覚弁別が困難になることが明らかになっている (Hodos, & Karten, 1974)。ハトの毛体経路の損傷は行動の柔軟性には影響を与えるものの、視覚弁別自体は保持される (Macphail, 1971; Watanabe, 1992)。フクロウなど猛禽類やカラスなど両眼視野が広い鳥類では、間脳の円形核を經由し終脳の Wulst に投射する毛体経路が発達している (Iwaniuk, Heesy, Hall, & Wylie, 2008)。

このように、ヒトと比較したとき鳥類の視覚系は、眼球の形状と配置、視神経連絡、脳への投射経路など形態・解剖学的な様々な点が異なっている (図 1-1)。これらの点を考慮した上で鳥類の視覚特性を行動実験により調べることが、視覚特性の種差と類似性に妥当な解釈を与え、視覚機能の進化の解明につながるのである。

1.3. 本稿の構成

本稿では、鳥類の中でも特にヒトと異なる形態・解剖学的特徴を持つ側方視鳥類であるハト (*Columba livia*) を対象に、両眼視、単眼奥行視、運動視の特性を行動実験から調べた。

第 2 章では両眼視特性について、両眼統合と両眼立体視の 2 つの機能を検討した。ハトの視神経は全交差しており、両眼視野は狭いことから、ヒトとは異なる両眼視機能を持つ可能性がある。アナグリフ法を用いてハトの左右眼の異なる視野位置に刺激を提示し、ハトが左右像を統合した位置に対してつき行動を行うのか、また、左右像のずれである両眼視差の大きさを奥行き手がかりとして用いるのか調べた。

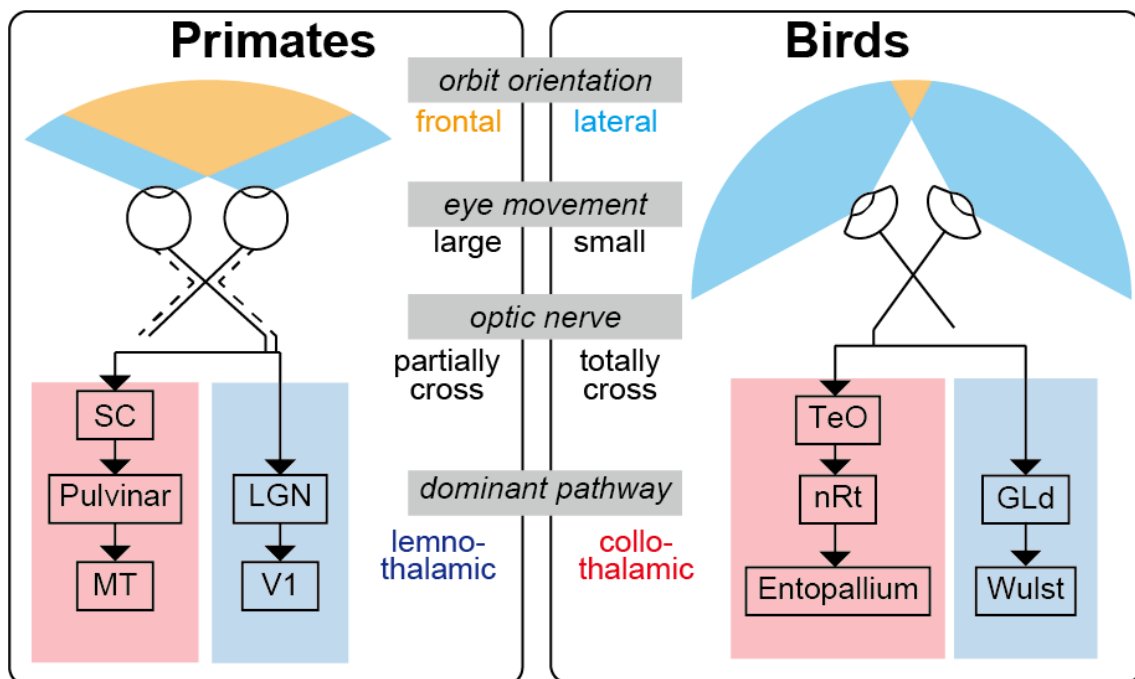


Figure 1-1 Schematic illustrations of morphological and anatomical features related to visual functions in primates (left) and birds (right). SC: superior colliculus, MT: middle temporal area, LGN: lateral geniculate nucleus, V1: primary visual area, TeO: optic tectum, nRt: nucleus rotundus, GLd: geniclatis lateralis pars dorsalis.

第3章では、単眼性の奥行き手がかりとして、絵画的奥行き手がかりと運動視差手がかりの利用について検討した。ハトは両眼立体視に適した形態をとらないものの、これら単眼性の手がかりの利用についてはヒトと類似した特性を示す可能性がある。また、眼球の可動範囲が狭いハトでは、頭部運動によって視野移動を行い、視野移動に伴う網膜上の位置変化から運動視差手がかりを得ている可能性がある。ハトに対し絵画的奥行き手がかりと運動視差手がかりを含む刺激を提示し、これらの奥行き手がかりが物体の大きさ知覚に影響を与えるか調べた。

第4章では、運動視特性について、特に局所運動の統合過程について検討した。ヒトでは、毛体経路において局所運動の検出とその統合が異なる脳領域で行われる、階層的な処理構造を有する。一方ハトの丘体系では、複数の脳領域が運動刺激へ選択性を持つものの、ヒトのような階層的な処理構造を有するかは明らかでない。運動統合過程を調べるためにヒトの心理物理学実験に用いられてきた刺激である、バーバーポール刺激とプラットフォーム運動刺激を用い、ハトがこれらの刺激に対し知覚する運動方向を調べた。

第5章では、第2章から第4章までの結果を、ヒトとの類似・相違点に区分してまとめた。行動の類似と相違を形態・解剖学的視点から解釈することによって、それぞれの視覚機能について考えられうる進化のシナリオを提案した。最後に、視覚機能の進化を明らかにするために本研究で不足する点と今後の研究の方向性を示した。

第 2 章

鳥類における両眼情報の利用(要約)

(本章の研究は大瀧翔氏との共同研究であり、本稿ではその要約を記す。研究の詳細については大瀧 (2015) 第3章を参照。)

霊長類と比較し、鳥類は両眼視野が狭く、視神経は全交差している。このような形態的特徴と視覚特性との関係を明らかにするため、ハトを対象として両眼視機能を調べる2つの行動実験を行った。

実験1では、ハトが両眼情報を統合するか調べた。ハトに対し左右に異なる色のレンズを備えたアナグリフ眼鏡を装着した。モニタ上に異なる色の正方形を水平方向に並べた刺激を配置し、刺激に対するつつき行動をハトに訓練した。それぞれのレンズ越しに片方の正方形のみ検出できるように刺激の色を調整することで、左右眼に映る正方形の網膜位置をずらし、両眼視差を再現した。ハトが単眼の情報を手がかりにつつき行動を行うならば、2つの正方形のどちらか、もしくは両正方形へ分散したつつき行動がみられると予測された。一方、両眼情報を統合するならば両正方形の中間部分へつつき行動を行うことが予測された。

実験1の結果、ハトの刺激に対するつつき位置は両正方形の中間に集中していた。刺激の色を調整し、両眼から2つの正方形が検出できる統制条件では、つつき位置は2つの正方形の中心に分散した。また、正方形間の距離が小さい場合には中間部分へのつつき反応がみられたが、距離が大きい場合には一方の正方形へのつつき反応、もしくは2つの正方形へ分散したつつき反応がみられた。これらの結果は、ハトが両眼情報からつつき位置を決定していることを示しており、ハトが両眼情報を統合することを示唆している。

実験2では、ハトが両眼視差から奥行き手がかりを得ているか検討するため、つつきを行う際の視距離を測定した。モニタより奥の物体の両眼視差を再現するよう正方形間の距離を設定した刺激に対しては、モニタからの視距離が減少することが予測されたが、正方形間距離の操作は視距離に影響を与えなかった。よって本研究からハトが両眼立体視を行う証拠は得られなかった。

第3章

鳥類における単眼奥行き手がかりの利用

3-1. 序論

視覚を用いる動物は、網膜の 2 次元平面に投影される光刺激からいかに 3 次元の視覚世界を再構成するかという問題に直面する。ヒトは両眼視差、運動視差、絵画的奥行き手がかりなど多様な視覚的奥行き手がかりを用いるが (Howard, 2012)、全ての動物がヒトと同様の奥行き手がかりを用いているとは限らない。例えばフクロウではレンズ調節手がかりを (Wagner, & Schaeffel, 1991)、ハエトリグモでは色収差による視覚像のぼやけ具合を奥行き手がかりとして用いることが示されている (Nagata, et al., 2012)。

鳥類はどのような奥行き手がかりを用いているだろうか。第 2 章ではハトにおける両眼立体視の証拠が示されなかったことから、側方視の鳥類種は単眼性の奥行き手がかりを用いることが考えられる。実際、複数の研究でハトが絵画的奥行き手がかりを視覚弁別に利用することが示唆されている (Cavoto, & Cook, 2006; Reid, & Spetch, 1998)。Reid, & Spetch (1998) はハトに対し、絵画的手がかりである線遠近手がかりと陰影手がかりを含む立体的な画像とそれらの手がかりを含まない平面的な画像の弁別を訓練した。ハトはいずれの絵画的手がかりの有無も弁別でき、新しい刺激に対して般化を示した。Cavoto, & Cook (2006) はモニタに提示される 3 つの物体の奥行方向の並びを弁別する課題をハトに訓練した。重なり手がかり、大きさの手がかり、肌理の勾配手がかりを操作し、これらの絵画的手がかりの種類が増えるほど弁別が容易であることを示した。しかし、これらの研究は奥行き手がかりを含む視覚刺激の弁別を行っているだけであり、ハトがそれらの弁別手がかりを奥行き情報として処理しているかは不明である。

奥行き手がかりを真に奥行き情報として利用しているか調べるために「大きさの恒常性」が利用できる (Fineman, 1981)。これは、2 つの視角サイズが同一の物体を提示された場合、奥行き手がかりが遠い位置を示す物体のほうが大きく知覚されるとい

う現象である。回廊錯視は絵画的手がかりによる大きさの恒常性を利用した錯視で、チンパンジー (Imura, Tomonaga, & Yagi, 2008; Imura, & Tomonaga, 2009)、ヒヒ (Barbet, & Fagot, 2002, 2007) でヒトと同様の回廊錯視が生じることが示されている。一方、鳥類における回廊錯視はこれまで調べられていないが、回廊錯視を単純化したポンゾ錯視はハトで確認されている (Fujita, Blough, & Blough, 1991, 1993)。様々な絵画的手がかりを弁別できることとポンゾ錯視が生じることから、ハトにおいても回廊錯視が生じることが予測される。

絵画的手がかり以外の奥行き手がかりとして、ハトが運動視差手がかりを用いることが主張されている (Davies, & Green, 1988; Ros, et al., 2017)。Davies, & Green (1988) はハトが止まり木に着地する直前に前後の頭部運動を行うことから、Ros, et al. (2017) はハトが飛行中障害物を避ける直前に頭部運動を行うことから、彼らが頭部運動により運動視差手がかりを得ていると主張している。ハト以外でも、フクロウが止まり木から獲物を観察する際に頭部を左右に動かすことが報告されている (Fux, & Eilam, 2009)。鳥類における運動視差の利用を直接的に示したのは、van der Willigen, Frost and Wagner (2002) によるフクロウの研究である。フクロウは両眼視差でのみ奥行きが知覚される刺激の奥行方向の弁別を訓練された後、運動視差でのみ奥行きが知覚されるプローブ刺激を提示された。フクロウはプローブ刺激に対しても奥行きに基づいて反応し、両眼視差と運動視差から同様の奥行きを知覚することが示された。両眼立体視を行うフクロウが運動視差を用いること、フクロウとハトが共に距離を推定する場面で頭部運動を行うことから、ハトも運動視差手がかりを利用することが予測される。

本章では回廊錯視を改良することで、絵画的奥行き手がかりと運動視差手がかりが大きさ知覚に与える影響を調べた。また、複数の奥行き手がかりを同時に操作することは手がかりの選択性を調べるうえで有効な手段となる。ヒトでは奥行き知覚におい

て運動視差と比較して絵画の手がかりを優先する傾向がみられ (Gregory, 1970; Wade, & Hughes, 1999)、大きさの恒常性についても運動視差より絵画の手がかりの寄与が大きいことが示されている (Luo, Kenyon, Kamper, Sandin, & DeFanti, 2007; Watt, & Bradshaw, 2003)。ハトでも絵画の手がかりが優先される傾向を持つのか調べることで、複数の奥行き手がかりの統合に関する一般則を明らかにできる。

本章で行った研究は大きく 2 つに分かれる。実験 3-1 では絵画の手がかりのみを含む静的な回廊錯視に加え、絵画の手がかりと運動視差を含むよう左右に運動する動的な回廊錯視を用い、各手がかりがハトの大きさ知覚に与える影響を調べた。各手がかりが矛盾した方向を指示する条件を設定することで、奥行き手がかりの選択性を調べた。実験の結果、ハトは絵画の手がかりによる大きさの恒常性を有するが、運動視差の影響はみられなかった。また、ヒトを対象に同様の実験を行ったところ、ハトと同様に絵画手がかりを優先する大きさ恒常性を示した。続く実験 3-2 では物体運動ではなく自己運動による運動視差を再現し、大きさ恒常性への影響を調べた。実験 3-1 と同様、大きさ恒常性への運動視差の影響はみられなかった。一方、つつき運動の制御に対しては運動視差の影響がみられた。これらの結果から、ハトは絵画の手がかりと運動視差手がかりの両方を利用するが、利用する視覚機能 (大きさの恒常性、視覚運動制御) が異なることが示された。

3.2. 絵画手がかりの優位性 (実験 3-1)

3.2.1 方法

被験体

ハト実験

オスのデンショバト (*Columba livia*) 6 個体を被験体として用いた。年齢は 3 から 15 歳であり、平均年齢は 8.5 歳であった。全ての個体は本実験と別の視覚弁別課題を経験していたが、大きさの弁別課題の経験はなかった。各個体は 12 時間毎の明暗サイクルの飼育室で個別飼育された。各個体は自由摂食時の 85 から 95 %の体重になるよう食餌制限されたが、鉱物飼料と水は飼育ケージ内で自由摂食が可能であった。実験は京都大学動物実験委員会の承認を受け実施された。

ヒト実験

6 人の成人 (内 3 人が女性) が実験に参加した。全員が正常視力、もしくは矯正視力であった。実験参加者は論文著者である 1 名を除き、実験の目的を知らなかった。実験はヘルシンキ宣言に準じた実験倫理規定に則って行われ、実験前に実験参加者からインフォームドコンセントを得た。

装置

ハト実験

35cm 立方のオペラント箱を 4 台用いた。前面に備えた LCD モニタ (Sharp, LL-t1520 or EIZO, FlexScan L357, resolution, 1024 by 768 pixels; refresh rate, 60Hz; dot pitch, 0.298 mm) に刺激の提示を行い、赤外線方式のタッチセンサ (Touch Panel Systems, UniTouch or Minato Holdings, ARTS-015N-02B) によりモニタへのつつき反応の位置を記録した。左側面のグレインホッパーから食餌報酬である混合穀物飼料

を提示した。実験は MATLAB 及び Psychtoolbox (Brainard, 1997) によりパーソナルコンピュータ (Mouse Computer, LM-i500SC, Third Wave Corporation, Diginos Series) を用いて制御された。

ヒト実験

実験参加者は椅子に座り、机の上に置かれた LCD モニタ (BENQ, ET-0027-B, resolution, 1920 by 1080 pix; refresh rate, 60 Hz, dot pitch, 0.277 mm) に提示された刺激に対してキーボードで反応した。ハト実験において視距離を統制していないため、ヒト実験においても実験参加者の頭部は固定されず、実験参加者は自由な位置から刺激を見るよう教示された。

刺激

ハト実験

黒色画面上に、5 個の異なる大きさの正方形 (80–500 pix) とそれらを結ぶ 32 本の直線から構成される回廊状の背景刺激を提示した (図 3-1A)。線の色は白色であった。6 種類いずれかの大きさの白円刺激が回廊背景上に提示された (25, 29, 35, 41, 47 or 55 pix)。静止条件では回廊と白円はともにモニタ上で静止した。運動条件では背景と白円は正弦波状に左右運動を行った。回廊背景では遠い部分ほど運動幅を小さくし、最も大きい正方形と小さい正方形がそれぞれ 160, 40 pix の幅で左右に運動した。白円の運動幅は 70 pix、白円の垂直位置は静止条件運動条件ともに回廊背景の下端から 135 pix であった。

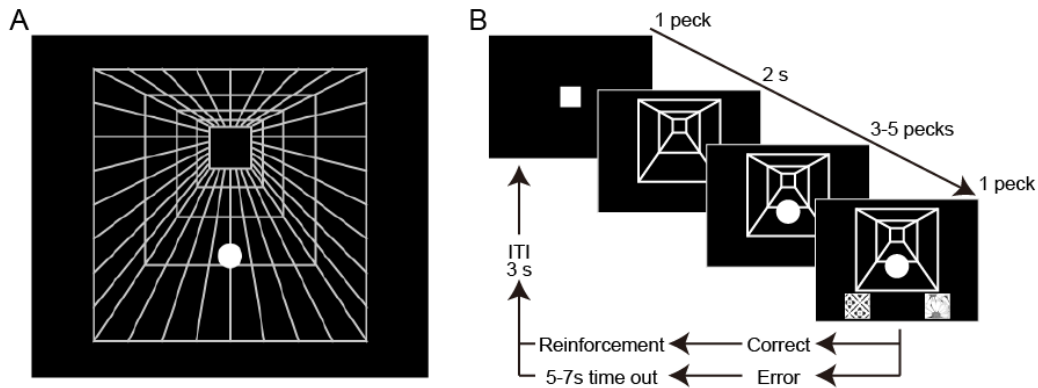


Figure 3-1 Stimulus and procedure of Experiment 1. (A) The corridor illusion stimulus used in Experiment 1. One white circle was depicted on a corridor background made of white grid. In the dynamic condition, the circle and background moved horizontally so that the nearer parts moved faster. (B) Schematic illustration of trial sequence in Experiment 1. Note that the relative sizes of stimulus components changed, and the backgrounds was simplified for illustration purpose.

ヒト実験

ハト実験と同様の刺激が用いられたが、運動条件のみ用いる点、サンプル刺激と比較刺激の2つの白円刺激が回廊背景上に同時に提示される点が異なっていた。比較刺激は回廊の下端から 135 pix の高さに提示され、運動幅は 70 pix であった。大きさは 15 から 65 pix の範囲で毎試行ランダムに決定された。サンプル刺激は比較刺激に対して 95 pix 上部、もしくは下部に提示された。運動幅は比較刺激に対して 40 pix 大きい、もしくは小さかった。大きさは 29, 33, 37, 43, 49 pix のいずれかであった。

手続き

ハト実験

ハトは大きさの分類課題を行った (図 3-1B)。モニタ上に提示されたスタートキー (50 pix white square) をつつくと回廊背景が提示され、2 秒後に背景上に白円刺激が提示された。白円刺激を 3–5 回つつくと背景下部に 2 つの選択キーが提示された。小さい 3 種類いずれかの白円が提示される試行では一方のキー、大きい 3 種類の白円が提示される試行ではもう一方のキーをつつことが強化された。被験体 6 個体の内 3 個体は小さい刺激に対して左のキー、別の 3 個体は右のキーが正解キーであった。強化では 1 次性強化子である 2.5–6 秒間の食餌報酬へのアクセスと 2 次性強化子であるグレインホッパー上部のライトの点灯、もしくは 2 次性強化子のライトの点灯のみが提示された。不正解キーの選択は 5 秒のタイムアウトにより弱化された。反応バイアスを防ぐため、タイムアウト後に同じ刺激が提示される矯正試行を行った。矯正試行では不正解キーへの選択はカウントされず、正解キーを選択するまで刺激が提示され続けた。食餌報酬の提示時間は被験体の体重とモチベーションを元に調整した。

初期訓練では静止条件のみ行い、最も大きい白円刺激と小さい白円刺激 (25 and 55 pix) を用いて大きさ分類課題を行った。1 セッションは 96 試行で構成され、1 次性強化子の提示率は 100 %であった。セッション正答率が 90 %を超えると、試行数を 96 から 360 試行に増やし、それに伴い 1 次性強化子提示率を 25 %に減じた。その後、半分の試行を運動条件にし、背景と白円の運動幅を 4 段階で大きくした。最後に 6 種類の白円刺激で訓練を行い、連続する 2 セッションで正答率が 85 %を超えた段階でテストセッションに移行した。

テストセッションでは 288 の訓練試行に 72 のプローブ試行を挿入した。プローブ試行の内半分は静止条件であり、白円の位置を訓練試行より 20 pix 高い (Pictorial cue-Far, PF)、もしくは低い (Pictorial cue-Near, PN) 位置に提示した。残りの半分

の試行は運動条件であり、白円の提示位置を高く (PF)、もしくは低く (PN) 提示し、白円の運動幅を小さく (Motion parallax-Far, MF)、もしくは大きくした (Motion parallax, near, MN)。よって運動条件において 4 種類の刺激を設定した (PF/MF, PN/MN, PF/MN, PN/MN)。プローブ試行では白円の大きさに関わらずいずれの選択キーの反応も強化した。プローブ試行の挿入による正答率の低下を防ぐため、テストセッションの間に少なくとも 1 セッションの訓練セッションを行った。テストセッションは各個体 20 セッション行った。

ヒト実験

実験参加者は回廊背景上に提示される比較刺激の大きさを調整し、サンプル刺激の大きさと合わせるよう教示された。2 秒間回廊背景が提示され、その後背景上にサンプル刺激と比較刺激が提示された。実験参加者はキーボードの上矢印キーと下矢印キーを押すことで比較刺激の大きさを調整し、知覚される大きさが等しくなった段階でエンターキーを押して報告した。3 秒間のブランク画面を挟み次の試行を開始した。

刺激は、サンプル刺激の位置が高い (Pictorial cue-Far, PF)、もしくは低い (Pictorial cue-Near, PN)、サンプル刺激の運動幅が小さい (Motion parallax-Far, MF)、もしくは大きい (Motion parallax-Near, MN) 操作を行い、合計 4 種類の刺激を提示した (PF/MF, PN/MN, PF/MN, PN/MF)。各実験参加者は 1 セッション 80 試行を行った。

3.2.2 結果

ハト実験

ハトは 39 から 66 訓練セッションで基準に達し、テストセッションに進んだ。テスト移行前の訓練セッション正答率は 84.5 から 89.2 % であり、テストセッション中も訓練試行の正答率は低下しなかった (85.8–90 %)。

ハトは静止条件において、PF 条件で大キーの選択割合が増加し、PN 条件で低下した (図 3-2A)。各個体データをシグモイド関数でフィッティングし、大キーの選択割合が 50 % となる主観的等価点 (PSE) を条件ごとに算出した。訓練時の PSE に対する PF 条件と PN 条件の PSE 変動を従属変数とし、刺激位置を固定効果、個体を変量効果とする線形混合モデルを当てはめたところ、刺激位置の効果が有意であった ($F(1, 5) = 63.118, p = .000, \beta_{std} = 0.794$) (図 3-2B)。PF 条件の PSE 変動は 1.0 より小さく ($t \text{ test}, t(5) = 2.169, p = .082, d = 0.886$)、PN 条件の PSE 変動は 1.0 より大きかった ($t(5) = 3.526, p = .017, d = 1.439$)。絵画的奥行き手がかりの操作に対してヒトと同方向に大きさ知覚が変容していることから、ハトが絵画手がかりを用いた大きさの恒常性を有することが示された。

ハトは運動条件において、運動視差の操作に関わらず刺激の提示位置が高い条件 (PF/MF, PF/MN) で大キーの選択割合が増加し、提示位置が低い条件 (PN/MN, PN/MF) で大キーの選択割合が減少した (図 3-2C)。静止条件と同様、各条件の PSE 変動を算出し、刺激位置 (PF, PN) と運動幅 (MF, MN) を固定効果、個体を変動効果とする線形混合モデルを当てはめたところ、刺激位置の主効果のみ有意であった ($F(1, 5) = 39.591, p = .001, \beta_{std} = 0.668$) (図 3-2D)。PF/MN 条件の PSE 変動は 1.0 より有意に小さかった ($t(5) = 3.504, p = .017, d = 1.430$)。他の 3 条件では PSE の有意な変動はみられなかった。この結果は、ハトにおいて絵画的奥行き手がかりが主に大きさの恒常性に用いられ、運動視差の影響が少ないことを示している。

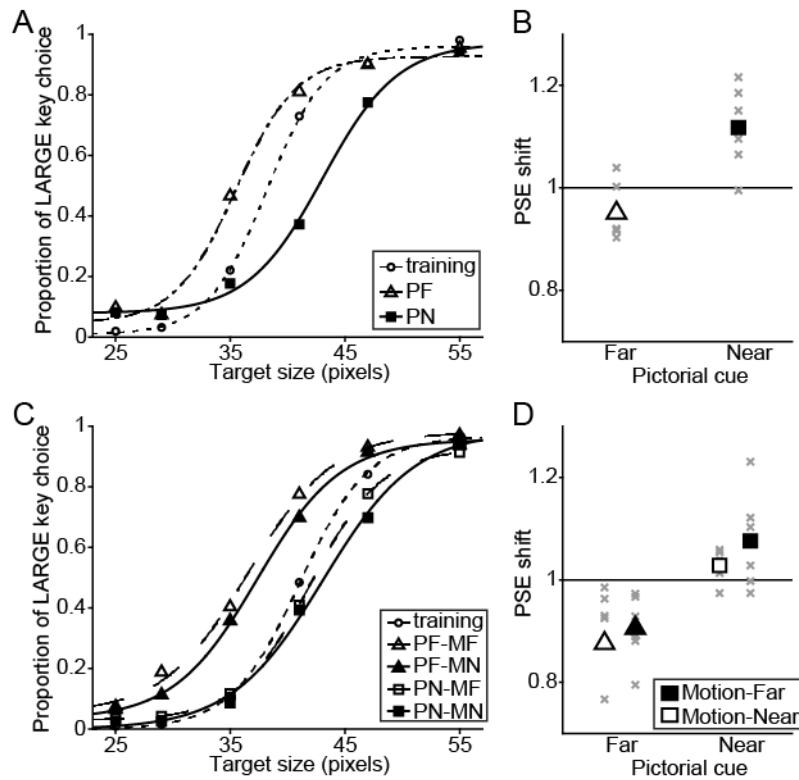


Figure 3-2 Results of pigeon experiment. (A, C) Proportion of “LARGE” key choice was plotted as a function of target size for static (A) and dynamic conditions (C), respectively. Curved lines represent fitted sigmoidal functions for each condition. (B, D) PSE shift from training condition for static (B) and dynamic conditions (D). Marker positions represent mean PSE shifts across individuals, and marker colors and shapes represent conditions depicted in A and C. Gray crosses represent individual data.

ヒト実験

サンプル刺激の大きさを調節された比較刺激の大きさを割ることで知覚サイズを算出した。知覚サイズはサンプル刺激の位置が高い条件で大きく (PF/MF, PF/MN)、位置が低い条件で小さくなった (PN/MN, PN/MF, 図 3-3)。サンプル刺激の位置 (PF,

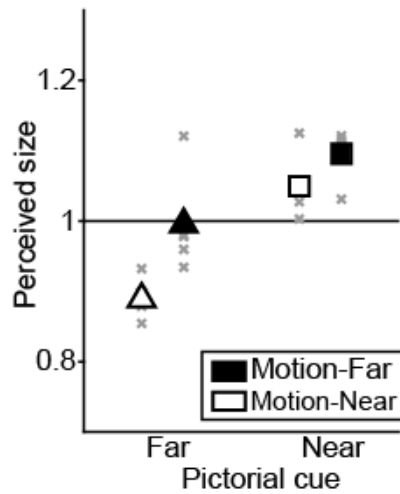


Figure 3-3 Results of human experiment. Group mean of perceived size of target circle for each condition. Gray crosses represent mean values of each individual data.

PN) と運動幅 (MF, MN) を固定効果、個体を変動効果とする線形混合モデルを当てはめたところ、刺激位置の主効果が有意であった ($F(1, 5) = 52.108, p = .000, \beta_{std} = 0.924$)。また、運動幅の主効果も有意であった ($F(1, 5) = 18.386, p = .008, \beta_{std} = 0.611$)。PF/MF 条件の知覚サイズは 1.0 より有意に小さく ($t(5) = 10.549, p = .000, d = 4.306$)、PN/MN と PN/MF 条件の知覚サイズは 1.0 より有意に大きかった (PNMN, $t(5) = 7.038, p = .001, d = 2.873$; PN/MF, $t(5) = 2.946, p = .032, d = 1.203$)。

ヒトとハト両種のデータをプールし、刺激位置、運動幅、種を固定効果とし、個体を変動効果とした線形混合モデルを当てはめたところ、刺激位置と運動幅の主効果が有意であった (position, $F(1, 10) = 74.578, p = .000, \beta_{std} = 0.781$; moving width, $F(1, 10) = 15.652, p = .003, \beta_{std} = 0.517$)。種の主効果及び他の固定効果との交互作用は有意でなかった。

3.2.3 考察

ハト実験の静止条件において絵画手がかりが遠い条件で白円刺激の過大視が生じ、近い条件で過小視が生じた。この錯視はヒトや他の霊長類で確認されている回廊錯視と同方向である (Barbet, & Fagot, 2002, 2007; Imura, et al., 2008; Imura, & Tomonaga, 2009)。また、回廊錯視を単純化し斜めの線 2 本のみをコンテキストとするポンゾ錯視がハトで生じることも、本実験の結果と一致する (Fujita, et al., 1991, 1993)。絵画的奥行き手がかりを用いた大きさの恒常性は霊長類のみでなく鳥類も有する、一般的な視覚機能だと考えられる。

一方で、絵画的奥行き手がかりに含まれるどの要素が大きさの恒常性に寄与しているかは、本実験からは明らかにされていない。Fujita, et al (1991) はポンゾ錯視の斜め線の外側により傾いた斜め線を加え、線遠近手がかりを強調した場合の大きさ知覚への効果を検討した。ハトは線遠近手がかりの操作に関わらず、斜め線と目標刺激の距離に基づいた知覚バイアスを示したことから、ポンゾ錯視が奥行き手がかりそのものではなく、2 次元的な刺激の配置に基づく同化と対比で説明できると結論づけられた。本実験における回廊錯視が奥行き手がかり自体かそれに伴う 2 次元的な視覚特徴のいずれに基づいて生じるか明らかにするためには、刺激を改良したさらなる実験が必要である。

ヒトは複数の視覚的な奥行き手がかりを利用するが、奥行き手がかりが矛盾する場合には絵画的な手がかりを優先する傾向を持つ (Gregory, 1970; Wade, & Hughes, 1999)。大きさ知覚においては運動視差の影響が少ないことも報告されている (Luo, et al., 2007; Watt, & Bradshaw, 2003)。こうした奥行き手がかりの選択性がハトにおいてもみられるか調べるため、運動条件では絵画手がかりと運動視差手がかりが一致した条件に加え (PF/MF, PN/MN)、両者が矛盾した条件を提示した (PF/MN, PN/MF)。ハトは運動視差の操作に関わらず、絵画手がかりの遠近に基づいた大きさ

の恒常性を示した。また、同様の刺激を用いたヒト実験でも絵画手がかりに基づいた大きさの恒常性がみられたことから、ヒトとハトで奥行き手がかり利用の選択性が類似していることが示された。

ヒト実験では運動視差の主効果がみられたが、ハトではみられなかった。ハトは運動視差手がかりを全く利用しないのだろうか。本実験では回廊と白円を左右に動かすことで運動視差を再現したが、日常場面ではほとんどの場合、運動視差は自己運動に伴う視野全体の運動によって生じている。運動視差の利用を示す多くの動物研究はこうした自己誘発性の運動視差を刺激として用いており (Goodale, Ellard, & Booth, 1990; Sobel, 1990; Stewart, Kinoshita, & Arikawa, 2015; Wallace, 1959; for review, Kral, 2003)、フクロウの研究では自己誘発性の運動視差からは奥行きを知覚するが、物体運動による運動視差からは奥行きが知覚されないことが示唆されている (van der Willigen, et al., 2002)。ヒトにおいても自己誘発性運動視差の方が頑健な奥行き知覚を生じさせることから (Wexler, Panerai, Lamouret, & Droulez, 2001)、物体運動による奥行き知覚を運動視差の定義に含めない意見もある (Lillakas, Ono, Ujike, & Wade, 2004)。そこで実験 3-2 では、ハトの頭部をトラッキングして頭部位置に応じてリアルタイムでモニタ上の刺激位置を操作することにより、自己誘発性の運動視差を持つ刺激をハトに提示した。実験 3-1 と同様、運動視差が物体の大きさ知覚に与える影響を調べるとともに、運動視差がつつき運動の制御に与える影響も併せて調べた。

3.3. 自己運動により生じる運動視差の利用（実験 3-2）

3.3.1 方法

被験体

オスのデンショバト (*Columba livia*) 3 個体を被験体として用いた。実験開始時の年齢はそれぞれ 4, 7, 7 歳であった。全ての個体は実験 3-1 に参加していた。

装置

35cm 立方のオペラント箱を 1 台用いた (図 3-4A)。前面に備えた LCD モニタ (FlexScan L357, resolution, 1024 by 768 pixels; refresh rate, 60Hz; dot pitch, 0.298 mm) に刺激を提示し、赤外線方式のタッチセンサ (Minato Holdings, ARTS-015N-02B) によりモニタへのつつき反応の位置を記録した。左側面のグレインホッパーから食餌報酬である混合穀物飼料を提示した。オペラント箱背部外側に光学カメラを 2 台設置し (Allied Vision Technologies, GE680)、ハトの頭部に接着した赤色マーカーの位置を追跡した。実験は MATLAB 及び Psychtoolbox (Brainard, 1997) によりパーソナルコンピュータ (Third Wave Corporation, Diginos Series) を用いて制御された。

トラッキング

実験セッション開始前に、2 台のカメラのレンズ歪み補正とカメラ同士の相対位置の測定を MATLAB の stereoCameraCalibrator 関数で行った。ハトの後頭部に直径 7 mm の赤色円のマーカーを貼り付けた。実験セッション中、2 台のカメラはそれぞれマーカーの重心位置を色フィルタにより検出した。カメラの 2 次元画面上のマーカー位置は 3 次元ではカメラから伸びる直線として表現されるため、各カメラから伸びる直線が最も接近する位置をマーカーの 3 次元位置とした。3 次元のマーカー位置情報

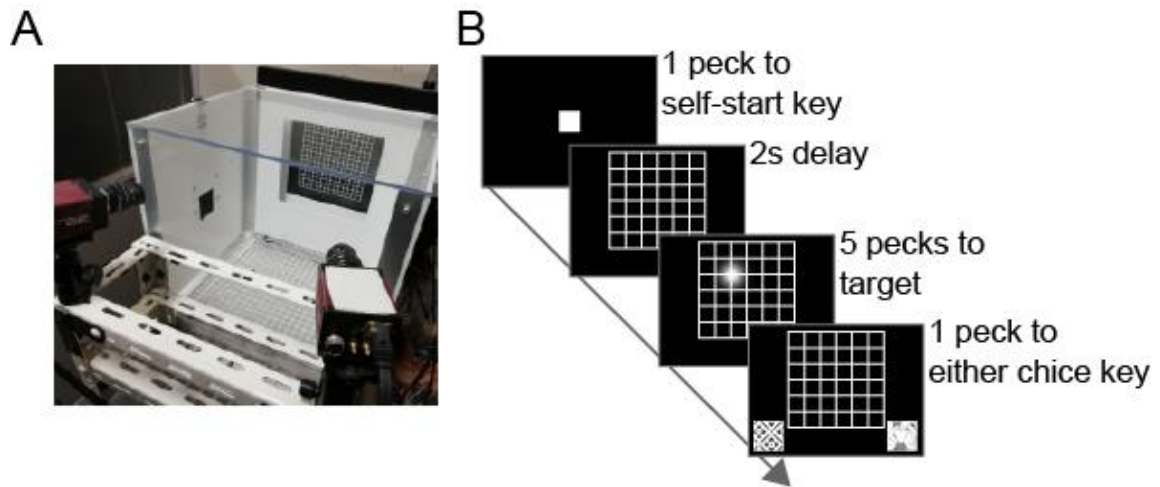


Figure 3-4 Apparatus and procedure of Experiment 2. (A) Two cameras were placed behind an operant box with touch monitor for real-time head tracking and presentation of stimuli with virtual depth. (B) Schematic illustration of classification task of target visual size. Note that for illustration purposes sizes and positions of visual elements were different from those used in experiments.

は刺激の提示のためにリアルタイムで使用されるとともに、頭部運動の解析に用いられた。

刺激

黒画面上に 2 次元ガウス分布で輝度変化する白円刺激を提示した。刺激の大きさ (2 σ of Gaussian function) は 14.9, 17.8, 20.5, 21.7, 24.7, 29.7 mm のいずれかであった。白円刺激の位置変化を目立たせるため、25 本の垂直・水平の白線から構成される格子背景刺激が提示された。背景の大きさは縦横 148.5 mm であった。

モニタ上、モニタ手前もしくはモニタ奥に仮想的な白円の 3 次元位置を設定し、その運動視差をモニタ上で再現した。モニタ面に沿った水平 (x_t)、垂直位置 (y_t) はそれ

ぞれモニタ中心から 60, 30 mm の範囲で毎試行ランダムに決定された。モニタ面に対する垂直位置 (z_i) は訓練試行では 0 mm、プローブ試行では ± 10 mm であった。白円 3 次元位置 (x_t, y_t, z_t) とハトの頭部位置 (x_h, y_h, z_h) から、モニタ上に提示される白円位置 (X, Y) は以下の式から決定された。

$$X = \frac{x_t z_h - x_h z_t}{z_h - z_t} \dots (1)$$

$$Y = \frac{y_t z_h - y_h z_t}{z_h - z_t} \dots (2)$$

モニタ上で運動視差を再現するためには、頭部位置の検出からそれに応じたモニタ上の刺激位置の変更までの遅延が小さい必要がある (in humans, less than 485 mm, Yuan, Sachtler, Durlach, & Shinn-Cunningham, 2000)。本実験での遅延を調べるため Stewart et al. (2015) の方法を踏襲した。オペラント箱内に設置した LED を点灯させてから、それを 2 台のカメラで検出し 3 次元位置を計測した直後の画面のフリックが実行されるまでの潜時を 1000 回計測した。平均潜時と標準偏差はそれぞれ 74 と 11 ms であった。

手続き

ハトは白円の大きさ分類課題を行った (図 3-4B)。モニタ中央に提示された 14.9 mm の白正方形のスタートキーをつつくと格子背景が提示された。2 秒後、格子背景上に白円刺激が提示された。5 回つつくと白円刺激は消失し、格子背景の下部に選択キーが 2 つ提示された。白円刺激提示中の頭部運動を誘発するため、白円の仮想的な 3 次元位置は毎試行毎にランダムに変更された。なお、モニタ面に対する垂直位置 (z_i) は試行内で固定された。被験体 3 個体の内 2 個体 (Bird1, Bird2) は小さい白円刺激に対して左キーを、残りの 1 個体 (Bird 3) は右キーをつつくことを強化した。強化では 3 から 6 秒間の食餌報酬へのアクセスおよび 2 次性強化子であるグレインホッパー上部ライトの点灯、もしくはグレインホッパーのライトの点灯のみが提示された。

食餌報酬の提示率は 50 %であった。不正解キーへの反応は 5 から 7 秒間のタイムアウトにより弱化され、反応バイアスを防ぐため、同じ刺激を提示する矯正試行を行った。矯正試行では不正解キーへの反応はカウントされず、正解キーへ反応するまで刺激が提示され続けた。食餌報酬へのアクセスとタイムアウトの時間は、個体毎に体重とモチベーションに基づいて調節された。被験体がモニタに顔を向けずカメラにマーカーが映らない間は、白円刺激と選択キーを提示しなかった。

訓練セッションでは、白円刺激のモニタに対する垂直距離は 0 mm であったので、ハトの頭部運動に関わらず白円刺激はモニタ上で静止していた。6 種類の大きさの白円刺激を各 30 試行提示し、1 セッション 180 試行行った。連続する 2 セッションの正答率が 80 %を超えるとテストセッションに移行した。

テストセッションでは、180 訓練試行に加え、32 プローブ試行を行った。プローブ試行では白円刺激のモニタに対する垂直位置をモニタ面から 10 mm 手前、もしくは 10 mm 奥に設定した。これらの条件では白円刺激はハトの頭部運動と同期してモニタ上で運動した。手前の条件ではハトの頭部と反対方向に、奥の条件ではハトの頭部と同方向に白円刺激はモニタ上を運動した。プローブ試行では白円刺激の大きさに関わらず、いずれのキーの選択も強化された。テストセッションの間には少なくとも 1 セッションの訓練セッションを行い、正答率が 75 %を超えた場合のみテストセッションを行った。各個体 15 テストセッションを行った。

3.3.2 結果

ハトは訓練試行、プローブ試行いずれにおいても白円刺激が大きくなるほど大キーの選択割合が増加した (図 3-5)。しかし、いずれの個体についても運動視差による奥行きの変化に応じた大キー選択割合の変化はみられなかった。白円刺激サイズと運動視差による奥行きを固定効果、個体を変動効果とする一般化線形混合モデルを当ては

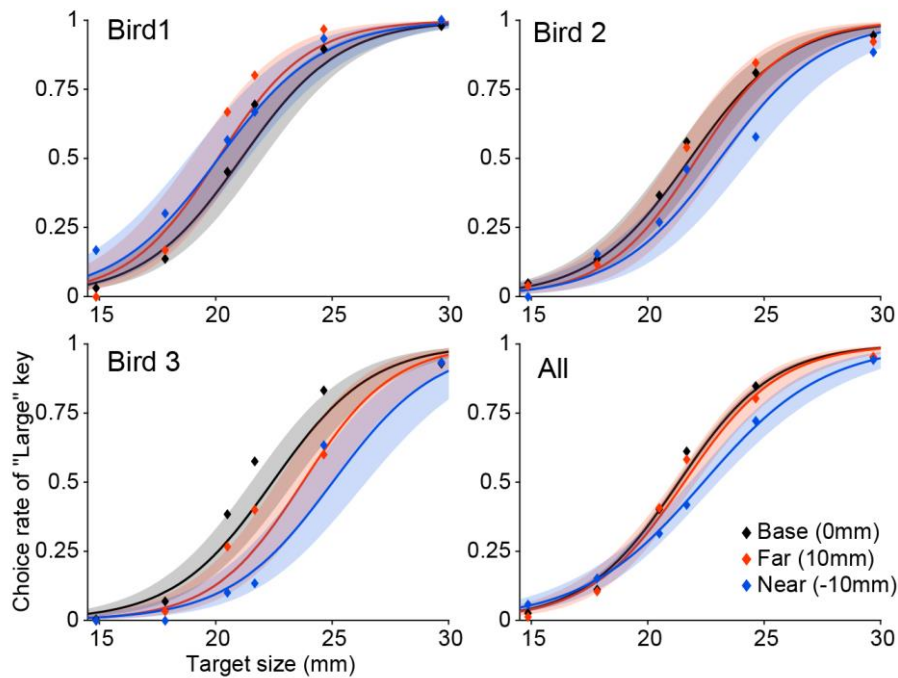


Figure 3-5 Size discrimination is not affected by the virtual depth. Choice rates of “large” key are plotted against target size for each virtual depth condition. Each panel represents data from individuals and summed data. Curved lines indicate fitted function from GLMM with 95% confidence intervals.

めた結果、刺激サイズの主効果は有意であったものの ($F(1,7732) = 266.9, p < 0.0001$)、奥行きの主効果および刺激サイズとの交互作用は有意でなかった (main effect, $F(1,7732) = 0.5, p = 0.6$; interaction with target size, $F(1,7732) = 0.7, p = 0.5$)。実験 3-1 と同じく、本実験においても運動視差による大きさ恒常性は確認されなかった。

次に、運動視差が頭部運動の制御に与える影響を調べるため、トラッキングした頭部位置データを分析した (図 3-6A)。ハトは歩行運動やつつき運動中に急激に頭部を動かすフェイズと空間中で頭部を静止させるフェイズを繰り返す (Dunlap, & Mowrer,

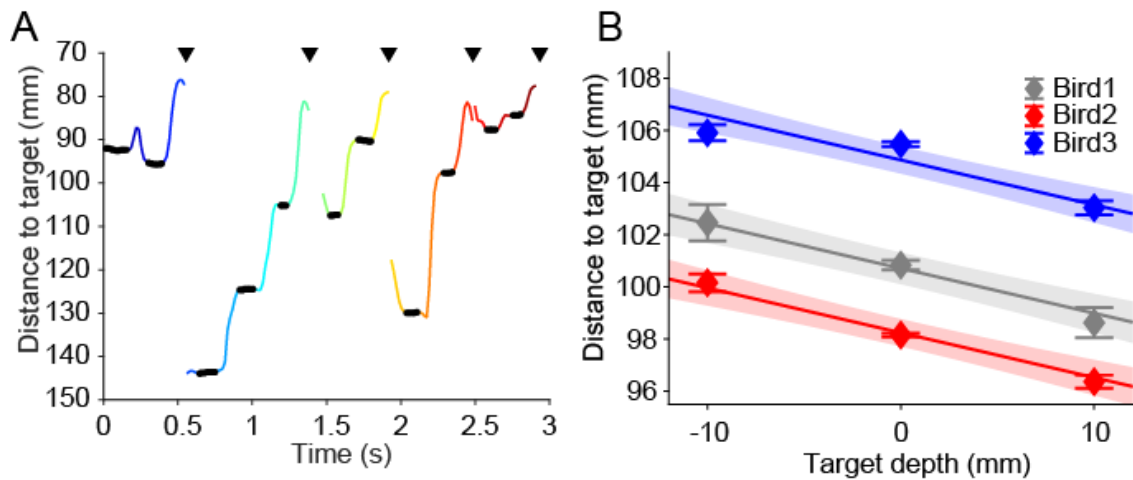


Figure 3-6 Head distance was affected by motion parallax. (A) Head distances to target on the monitor surface are plotted as a function of time from stimulus presentation. Black circles indicate hold phases. Triangles indicates time points when a pecking is detected by the touch monitor. (B) Mean head distances to target on the monitor surface during hold phases are plotted as a function of virtual depth. Positive values of target depth indicate further position than monitor surface. Error bars represent SEM of repeated measures within individuals. Solid lines and shaded areas indicate fitted functions from LMM and their 95% confidence intervals.

1930; Friedman, 1975; Theunissen, Reid, & Troje, 2017)。特につつき運動直前の静止フェイズの視距離は標的から常に一定であることから (Goodale, 1983)、運動視差の操作によって視距離が変化することが予測された。頭部位置の x, y, z 座標それぞれの時間推移を、17 ms 幅のガウスクアーネルで平滑化処理した。先行研究と同様、つつき運動中のハトの頭部運動は急激に位置が変化するフェイズと空間中で静止するフェ

イズから構成されていた。前後の1フレームを含む3フレーム間の運動速度が30 mm/sより低い時点を静止フェイズと定義した。

つつき行動直前の静止フェイズにおける頭部のマーカーからモニタ上の白円刺激までの距離である視距離は、運動視差による奥行きが遠くなるほど減少した(図 3-6B)。運動視差による奥行きを固定効果、個体を変動効果とする線形混合モデルを当てはめたところ、奥行きの主効果が有意であった($F(1,55584) = 32.1, p < 0.001$)。これは、運動視差による奥行き手がかりに基づいてつつく直前の視距離をハトが調整していることを示している。しかし、この結果は運動視差による奥行きの効果でなく、モニタ上で再現した運動視差の物理的な性質から生じた可能性がある。奥行が遠い条件ではモニタ上の刺激は頭部と同じ方向に動いており、こうしたモニタ上の刺激の挙動が視距離の違いに反映しているかもしれない。モニタ上の動きの結果生じる視距離の変化が含まれない指標として、頭部マーカーからモニタ画面までの垂直距離を用い、先ほどと同様の分析を行った。垂直距離を従属変数とした場合でも奥行きの主効果が有意であったことから、この効果は刺激のモニタ上での挙動の違いではなく、モニタ上の動きから得られる奥行き手がかりを反映したものであることが示された($F(1,55584) = 39.78, p < 0.001$)。

3.3.3 考察

本実験では自己誘発性の運動視差を含む刺激を用いたが、物体運動による運動視差を用いた実験 3-1 と同様、大きさの恒常性への運動視差の寄与は確認されなかった。

一方、つつき運動中の頭部運動の制御には運動視差の影響がみられた。モニタ上で再現された奥行き手がかりが遠くなるほど、つつき運動直前の静止フェイズにおいてモニタからの視距離が短くなった。ハトはつつき運動する際に標的からの視距離を一

定に保つことから (Goodale, 1983)、視距離を調節する際の手がかりとして頭部運動により生じる運動視差を利用していると考えられる。過去の動物研究における運動視差の利用ではいずれも跳躍や飛翔などの運動制御を行動指標として用いていることから、こうした視覚運動制御への運動視差の利用は多くの種に共有された視覚システムの一一般則だと考えられる (Goodale, et al., 1990; Sobel, 1990; Stewart, et al., 2015; Wallace, 1959)。

本実験ではモニタから±10 mm の奥行を再現する運動視差を提示したが、それに対するハトの視距離の調整範囲は 2 mm 程度と小さかった。これにはいくつかの要因が考えられる。ハトは訓練段階で視差 0 mm の刺激に対するつつき行動を繰り返し行ったため、モニタへのつつき行動が定型化し、奥行き手がかりの効果が弱まったことが考えられる。また、ハトの頭部運動と刺激運動の間には 74 ms の遅延があったことから、提示された運動視差が不完全だった可能性もある。ヒトでは 500 ms 程度の遅延までなら運動視差による奥行きを知覚するが (Yuan, et al., 2000)、ハトの視覚系はヒトより高い時間解像度を示すことから、運動視差の遅延閾値がより低い可能性がある (Dodt, & Wirth, 1954; Hendricks, 1966)。

3.4. 第3章総合考察

第3章では、第2章で論じた両眼視差以外の視覚奥行き手がかりを鳥類種であるハトがどのように利用するのか検討した。2つの行動実験を通して絵画的奥行き手がかりと運動視差奥行き手がかりの利用を調べた。実験の結果、1) ハトは絵画的手がかりを大きさの恒常性に利用する、2) ハトは運動視差を視覚運動制御に利用する、3) ハトは運動視差手がかりを大きさの恒常性には利用しない、という3点が明らかになった。

実験 3-1 より、ハトがヒトやその他の種と同様、絵画的手がかりによる大きさの恒常性を有することが示された。絵画的手がかりを用いた大きさの恒常性による生じるとされる回廊錯視やそれを単純化したポンゾ錯視は、チンパンジー (Imura, et al., 2008, 2009)、アカゲザル (Fujita, 1996, 1997)、ヒヒ (Barbet, & Fagot, 2002, 2007)、ラット (Nakagawa, 2002)、ウマ (Timney, & Keil, 1996)、と多くの種で示されてきた。第 2 章で検討した両眼視差奥行き手がかりはその利用の前提として視神経の半交差構造や広い両眼視野を有していることが必要だが、絵画的奥行き手がかりに含まれる線遠近手がかりや肌理の勾配手がかりなどは、眼の配置や神経連絡などに関わらず、ある程度の空間解像度を持つ眼で得られる一般的な視覚特徴である。そのため、系統発生や生息環境の違いに関わらず多くの種で利用される奥行き手がかりなのだろう。

実験 3-2 より、ハトが運動視差手がかりを用いてつつき運動の制御を行うことが示された。ハトは飛翔中障害物を避ける際や着陸する直前に頭部運動を行うことから、自己誘発的な運動視差手がかりを得ていることが主張されてきた (Davies, & Green, 1988; Ros, et al., 2017)。本実験は実験的な運動視差の操作を行うことで、頭部運動により生じる運動視差の利用を直接的に示した。鳥類における運動視差の利用を示したのは van der Willigen, et al. (2002) によるフクロウの研究のみだが、柔軟な頭部運動は哺乳類の倍近い数の頸椎を持つ鳥類の一般的な形態特徴であるため、多くの鳥類が頭部運動により生じる運動視差手がかりを利用していると考えられる。動物の運動視差の利用は Wallace (1959) によるバッタの研究を始め、カマキリ (Poteser, & Kral, 1995)、ハエ (Schster, & Strauss, & Götz, 2002)、アゲハチョウ (Stewart, et al., 2015) など、昆虫で数多く示されてきた。これらの研究からも、運動視差も絵画的手がかりと同様、系統発生や生息環境によらず多くの種で利用される奥行き手がかりだと考えられる。

実験 3-1、実験 3-2 とともに、運動視差への大きさ恒常性の影響は見られなかった。こうした奥行き手がかりの選択性はヒトの研究からも確認されている (Gregory, 1970; Luo, et al., 2007; Wade, & Hughes, 1999; Watt, & Bradshaw, 2003)。なぜこのような奥行き手がかりの選択性がみられるのだろうか。1つの可能性として考えられるのは奥行き手がかりの信頼性の差異である。Rogers, & Giani (2010) は逆遠近錯視において運動視差より絵画的手がかりが優先される理由について、運動視差からの奥行の計算には外界の物体が静止しかつ形状が変化しないという前提が必要であるため、他の手がかりと比べて運動視差の信頼性が低いからだと説明している。

また、運動視差が視覚運動制御に影響を与える一方で大きさの恒常性への影響はみられなかったことは、運動と知覚の乖離を反映している可能性もある。Aglioti, DeSouza, & Goodale (1995) はヒトにおいて、エビングハウス錯視図形の周辺円の大きさが中心円の大きさ知覚に影響を与えるが、中心円の把持行動の調節には影響を与えないことを示した。こうした乖離は、視覚野における運動制御のための処理と大きさ知覚の処理がそれぞれ背側経路と背側経路で処理されるために生じることが主張されている (Milner, & Goodale, 1995)。霊長類において大きさの恒常性は腹側経路で処理されており (Frassinetti et al., 1999; Tanaka & Fujita, 2015; Xia et al., 2017; for review, see Sperandio & Chouinard, 2015)、初期視覚野へのフィードバックによる受容野のシフトがサイズ知覚を変容させている (He, Mo, Wang, & Fang, 2015; Murray, Boyaci, & Kersten, 2006; Ni, Murray, & Horwitz, 2014)。一方、運動視差は背側経路で処理されている (Kim, Angelaki, & DeAngelis, 2016)。霊長類の腹側・背側経路と同様、ハトの丘体視覚経路でも静的・動的な視覚情報が並列に処理されている (Cook, Paton, & Shimizu, 2013; Nguyen et al., 2004; but see Stacho et al., 2016)。ハトとヒト両種において「絵画手がかり—大きさ恒常性」、「運動視差—視覚運動制御」といっ

た奥行き手がかりの選択性がみられることは、静的・動的な視覚情報を並列に処理するという視覚システム的一般則を反映しているかもしれない。

第4章

鳥類における視覚運動処理

4.1. 序論

視覚によって動きを捉える運動視は、多くの動物種にとって必須の能力である。それは獲物、天敵、同種他個体など環境中の自分以外の個体について、その存在や位置、移動方向に関する情報を伝える。

視運動の最も基礎的な検出は、異なる位置の受容野を持つ輝度変化応答ニューロンの時間的な応答パターン、つまり時空間的な輝度パターンの変化によって検出される (Adelson, & Bergen, 1985)。この方法は脊椎動物から無脊椎動物まで多くの種に共有された運動検出の一般則である (Borst, & Helmstaedter, 2015)。

しかし、局所的な輝度パターンの変化から検出される運動成分は方向と速度が一意に定まらない「窓問題」が生じるため、異なる方向や位置の局所運動成分を統合する必要がある (Adelson, & Movshon, 1982)。運動統合過程を調べるため、心理物理学の実験では異なる方向の正弦波縞の要素運動を重ねたプラッド運動刺激が用いられてきた (図 4-1C) (Adelson, & Movshon, 1982)。それぞれの要素運動が取りうる運動方向は縞と水平な制約線として表されるため、この制約線の交点 (intersection of constraints, IOC) 方向にヒトは統合された運動を知覚する (図 4-1D)。プラッド運動は要素運動の構成により 2 種類に分類される。同じ速度の要素運動を重ねた場合は IOC 方向と要素のベクトル平均 (vector average, VA) 方向が一致する type 1 プラッド運動となるのに対し、異なる速度の要素運動を重ねた場合には IOC と VA 方向が異なる type 2 プラッド運動となる。

バーバーポール刺激もまた、運動統合過程を調べるために用いられてきた視覚刺激である (図 4-1B) (Wallach, 1935)。楕円窓内に、窓の長軸に対して斜め方向の正弦波縞刺激を提示すると、ヒトは縞の直交方向ではなく窓の長軸方向の運動を知覚する。バーバーポール刺激の知覚に関してはいくつかの理論が提案されているが (Sun, Chubb, & Sperling, 2014; 2015)、その 1 つとして、縞刺激の終点に含まれる曖昧でな

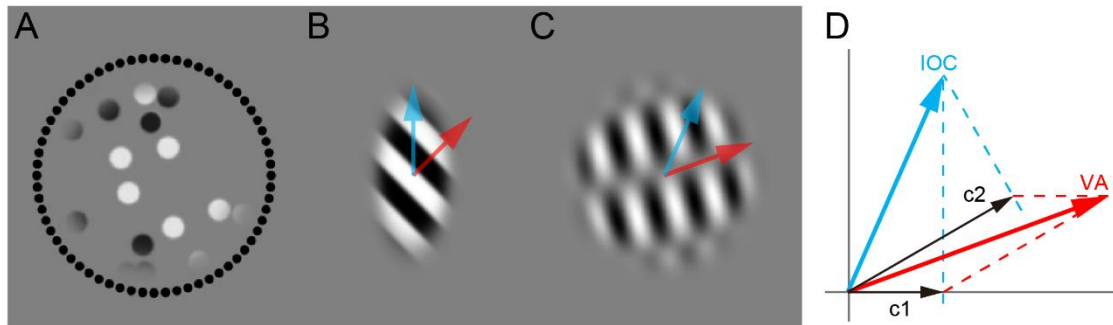


Figure 4-1 Illustrations of the stimuli used in Experiment 1 and 2. (A) A random dot motion stimulus used for the discrimination task of motion direction, with surrounding black response dots. (B) A barber-pole stimulus used in Experiment 1 (window ratio is 2:1). The oblique grating (red arrow) is perceived to move along the ellipse window (blue arrow) by integrating rigid 2D motions included in bar ends. (C,D) A plaid stimulus used in Experiment 2 (relative motion direction is 30°). Red and blue arrows indicate two possible solutions of motion integration: the intersection of constraint lines (IOC) and the vector average (VA).

い運動成分が中心部の曖昧な運動成分と統合されることで生じることが主張されている (end-stop theory, Fisher, & Zanker, 2001; Pack, Livingstone, Duffy, & Born, 2003)。

ヒトを含む霊長類では、局所運動成分の検出とその統合という階層的な運動処理過程が上記の刺激を用いて示されてきたが、霊長類以外の種において運動統合過程はほとんど検討されていない。鳥類ではハトの副視神経経路 (accessory optic system, AOS) に含まれる nBOR (nucleus of basal optic root) の神経細胞がプラッド刺激に対して統合された方向に選択性を持つが (Crowder, & Wylie, 2002)、AOS は意識的な知

覚ではなく視野安定や姿勢制御のための視覚処理を担うとされており、ハトがプラッド刺激に対して知覚する運動方向は明らかでない。

本実験では、鳥類における運動統合過程を明らかにするために、行動実験によってハトにおけるプラッド刺激とバーバーポール刺激の運動知覚特性を調べた。3つの実験を行った。実験 4-1 ではタッチパネルを用いてバーバーポール刺激の知覚される運動方向を調べ、続く実験 4-2 ではプラッド刺激の知覚方向を調べた。両実験ともハトはランダムドットの運動方向について、周囲にある反応キーをつついて反応する課題を訓練された (図 4-1A)。訓練完了後プローブ刺激としてバーバーポール刺激とプラッド刺激を提示した。ハトは両刺激ともヒトとは異なる方向の反応キーをつついたことから、ヒトとは異なる方向の運動を知覚することが示唆された。実験 4-1, 4-2 で得られた結果は、タッチパネルを用いヒトの知覚実験と比べて視距離が短かったことによって生じた可能性がある。実験 4-3 ではこの可能性を排除するため、モニタ距離を 0 cm と 40 cm に設定した状態でプラッド刺激の知覚方向を調べた。ハトはいずれの視距離の場合もヒトとは異なる方向の運動を知覚することが示された。

4.2. バーバーポール刺激の知覚 (実験 4-1)

4.2.1 方法

被験体

オスのデンショバト (*Columba livia*) 4 個体を被験体として用いた。実験開始時の年齢は 4 から 16 歳で、平均年齢は 10.2 歳であった。全ての個体は本実験と直接関係しない視覚課題を経験しており、内 2 個体はドットの回転方向に関する運動弁別課題を経験していた (Otaki, Watanabe, & Fujita, 2014)。各個体は 12 時間毎の明暗サイクルの飼育室で個別飼育された。各個体は自由摂食時の 80 から 90 %の体重になるよ

う食餌制限されたが、鉱物飼料と水は飼育ケージ内で自由摂食が可能であった。実験は京都大学動物実験委員会の承認を受け実施された。

装置

35cm 立方のオペラント箱を 4 台用いた。前面に備えた LCD モニタ (EIZO, FlexScan L357, 1024 by 768 pixels, 60Hz) に刺激の提示を行い、赤外線方式のタッチセンサ (MINATO HOLDINGS, ARTS-015N-02B) によりモニタへのつつき反応の位置を記録した。左側面のグレインホッパーから食餌報酬である混合穀物飼料を提示した。実験は MATLAB 及び Psychtoolbox (Brainard, 1997) によりパーソナルコンピュータ (Mouse Computer, LM-i500SC, Third Wave Corporation, Diginos Series) を用いて制御された。

刺激

訓練刺激として、灰色背景の直径 89.1 mm の窓内に一定方向に運動する白黒ドットを提示した (図 4-1A)。ドットの数、サイズ、コントラスト、速度は試行毎にランダムに変更した (dot number, 20–40; size, 4.5–10.4 mm; contrast, 0.6–1.0; speed, 71.3–142.6 mm/s)。運動方向は上方向から 11.25°間隔で 32 条件設定した。

プローブ刺激として、ドリフト縞刺激を提示した (図 4-1B)。窓の形について、直径 89.1 mm の真円と、長軸 89.1 mm で縦横比 2:1 の楕円を設定した。縞刺激はエッジを強調するために、通常の正弦波に対し累積正規分布 ($\mu = 0.5$, $\sigma = 0.12$) でコントラスト変調をかけた。縞の速度は 71.3 mm/s であった。縞の空間周波数とコントラストは毎試行ランダムに変更した (spatial frequency, 8.9–20.8 mm/cycle; contrast, 0.6–1.0)。縞のドリフト方向は上方向から 11.25°間隔で 32 条件設定した。楕円窓の傾きは垂直方向から 22.5°間隔で 8 条件設定した。

手続き

被験体は提示された運動刺激の方向を答える課題を学習した (図 4-2)。モニタ上に提示されたスタートキー (14.9 mm white square) をつつくと運動刺激が提示され、2 秒後に刺激の周囲に 64 個の黒円の反応キーが提示された。刺激の運動方向を中心に 90°の範囲に位置する反応キーをつつことが食餌報酬によって強化された。強化では 50–60 %の確率でグレインホッパーから食餌報酬が 2.8–5 秒間提示され、2 次性強化子として食餌報酬が提示されるか否かに関わらずグレインホッパー内部のライトが 3 秒間点灯した。他の領域のキーをつつことは 5–7 秒のタイムアウトで弱体化され、反応バイアスを防ぐために同じ刺激を提示する矯正試行が挿入された。矯正試行では不正解領域のキーへの反応はカウントされないため、ハトが正解領域をつつくまで刺激が提示された。食餌報酬の提示時間と確率、タイムアウトの時間は個体の体重とモチベーションに応じて変更した。

224 試行から構成される訓練セッションでは 32 方向いずれかの方向に運動するドット刺激が提示された。これを各個体少なくとも 51 セッション行い、正答率がチャンスレベル 25%以上を確認した上でテストセッションに移行した。テストセッションではドット刺激を提示する 192 の訓練試行に加え、縞刺激を提示するプローブ試行を 32 試行行った。プローブ刺激は運動方向 32 条件、窓の形 2 条件 (円、楕円)、窓の傾き 8 条件の計 512 種類が、16 セッションに渡ってそれぞれ 1 回ずつ提示された。プローブ試行では正解領域の方向はランダムに決定され、正解領域の範囲は直前のセッションにおける訓練試行の正答率に一致させた。例えば、直前のセッションの訓練試行の正答率が 60%であった場合、プローブ試行の正解領域の範囲は $360 * 0.6 = 216^\circ$ であった。テストセッションの間には少なくとも 1 セッションの訓練セッションを行うことで、プローブ試行を挿入することによる正答率の低下を防いだ。

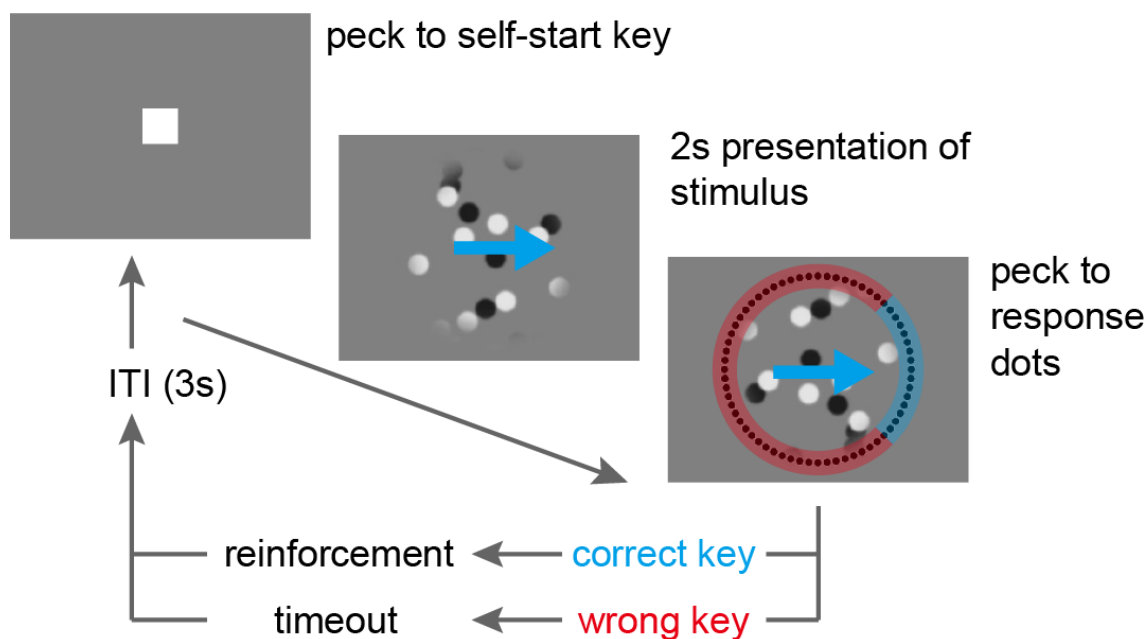


Figure 4-2 Procedure of Experiment 1 and 2. The subjects were rewarded by pecking to the response dots in the same direction as the direction of motion stimulus (blue shaded area) and punished by pecking to the other response dots (red shaded area).

4.2.2 結果

テストセッションに移行する直前の正答率は 56.6—81.4%であり、チャンスレベル 25%を大きく上回っていた (図 4-3)。ドットの数、大きさ、コントラスト、速度に関わらず正答率が高いことから、いずれの個体も運動方向の弁別を学習したといえる。

プローブ刺激に対して、ハトは窓の形に関わらず縞がドリフトする方向に反応した (図 4-4)。縞の方向と窓の形を要因とする Harrison-Kanji test を行ったところ、縞の方向の主効果は有意であったものの ($F(8, 54) = 5.96, p < 0.001, \eta^2 = 0.42$)、窓の形の主効果及び両要因の交互作用は有意でなかった ($F(1, 54) = 1.85, p = 0.18, \eta^2 = 0.02$)

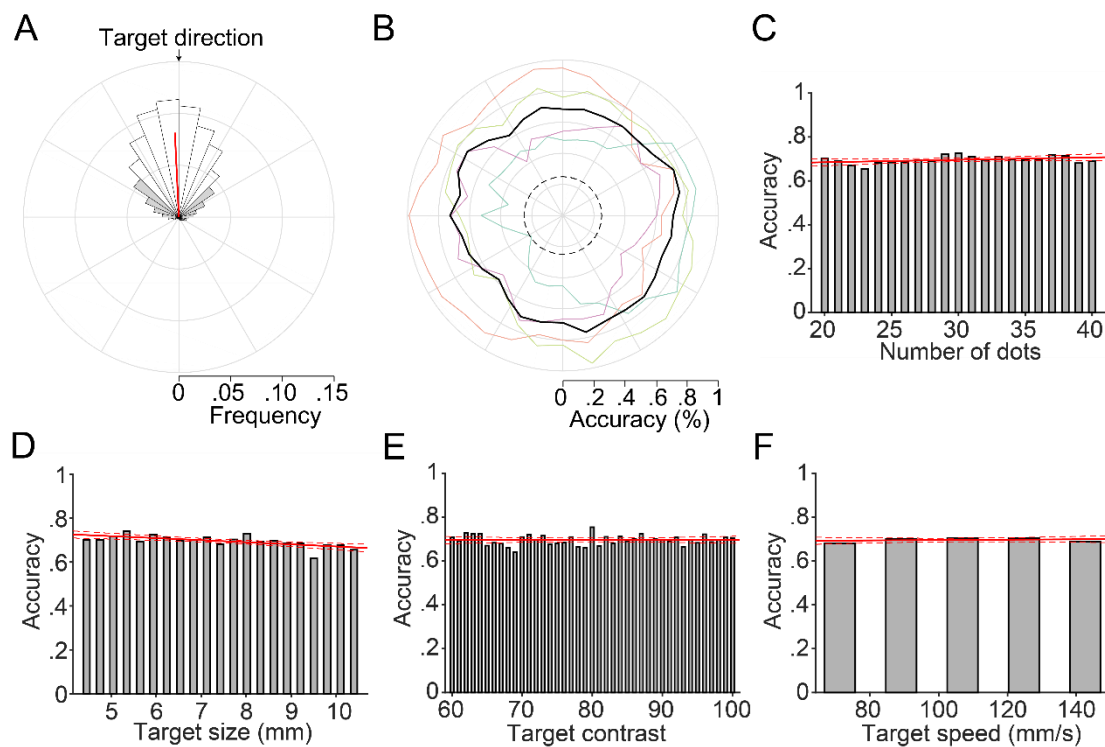


Figure 4-3 Performance of training trials in Experiment 1. (A) Distribution of pecking direction relative to the target direction. White and gray bars were counted as correct and wrong responses. A red line indicate the circular mean of pecking direction. (B) Accuracy for each target direction. Colored thin lines and black thick line indicate individual and summed performance. A dotted line indicates chance level (25%). (C-F) Effects of secondary stimulus factors on the pigeon's performance. Red lines indicates regression lines fitted with GLM.

for the main effect of window ratio; $F(8, 54) = 0.58$, $p = 0.79$, $\eta^2 = 0.04$ for the interaction between window ratio and grating direction).

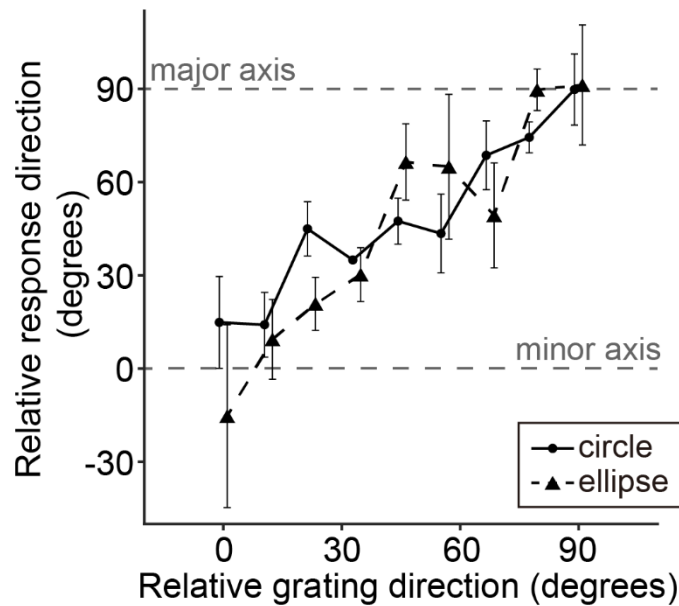


Figure 4-4 The pigeons' responses to the barber pole stimulus. Circular means of pigeons' response directions are plotted as a function of grating direction. The response and grating direction are relative to the window orientation (0 indicates minor axis of ellipse window). The solid and dotted black lines indicate circular and ellipse window conditions, respectively. The upper and lower gray dotted lines indicate the major and minor axis of ellipse window, respectively. Error bars indicate SEM.

4.2.3 考察

プローブ刺激に対する反応方向について窓の形の主効果と縞方向との交互作用がみられなかった。ヒトでは楕円窓に提示された縞刺激が楕円の長軸方向に運動するよう知覚されるが、ハトでは楕円の傾きに関わらず縞と直交する方向に運動を知覚することが示された。ヒトでは刺激周辺にある縞の終端の運動成分が、方向が曖昧な中心部の運動成分と空間的に統合されることでバーバーポール刺激の知覚が生起すると考え

られている (Fisher, & Zanker, 2001; Pack, et al., 2003)。本実験の結果は、ハトが最終端の運動を含む広い範囲の運動成分を統合していないことを示唆している。これは、ハトが視覚弁別の際に局所的な手がかりに依存するという傾向や (Cavoto, & Cook, 2001)、ハト中脳の前蓋から間脳の円形核への視覚経路において、受容野内の一部の情報のみが下流の脳領域に送られるという性質と一致する (Marín, et al., 2012)。今後、バーバーポールの刺激サイズを操作し、ハトにおける運動成分の空間的統合範囲を検証することが必要である。

続く実験 4-2 ではプラッド刺激を用いることで、ハトにおいて異なる方向の運動成分が統合される過程を調べた。

4.3. プラッド刺激の知覚① (実験 4-2)

4.3.1 方法

被験体

オスのデンシヨバト 5 個体を用いた。内 3 個体は実験 4-1 に参加していた。残りの 2 個体はタッチパネルに対するつつき行動は形成されていたが、弁別課題の経験がない個体であった。実験開始時の年齢は 1 から 11 歳であり、平均年齢は 5.4 歳であった。

装置

タッチパネル付きのオペラント箱 5 台を用いた。装置の構成は実験 4-1 と同様であった。

刺激

訓練刺激として実験 4-1 と同じドット運動を用いたが、サイズを 5.94–11.88 mm、速度を 17.8–71.3 mm/s、コントラストを 1.0 に変更した。

プローブ刺激として、異なる方向の正弦波縞の要素運動を 2 つ重ねたブラッド刺激を用いた (図 4-1C)。空間周波数は 11.9 mm/cycle、コントラストは 1.0 であった。速度は一方の要素運動は 17.8 mm/s、もう一方は 35.6 mm/s であった。ブラッド刺激の IOC 方向と VA 方向が異なるよう、要素運動の速度を 1:2 に設定した (図 4-1D)。遅い要素運動の方向を上方向から 22.5° 間隔で 16 条件、遅い要素運動に対する速い要素運動の方向を ±15–90° の 12 条件設定し、192 種類のプローブ刺激を用意した。

手続き

実験 4-1 と同様の運動方向弁別課題を行った。192 試行からなる訓練セッションでは、16 方向いずれかのドット運動刺激が提示された。テストセッションではドット運動を提示する 192 試行の訓練試行に加え、プローブ試行を 16 試行行った。プローブ試行では 192 種類のプローブ刺激を 12 セッションに渡って 1 回ずつ提示された。

4.3.2 結果

テストセッションに移行する直前の訓練セッションの正答率は 62.1–74.7% であった (図 4-5)。ドットの数、大きさ、速度に関わらず正答率が高いことから、いずれの個体も運動方向の弁別を学習したといえる。

ブラッド刺激に対するハトの反応方向は IOC 方向ではなく VA 方向と一致していた (図 4-6)。VA 方向と IOC 方向のいずれがハトの反応方向を予測するか調べるため、線形混合モデルを用いた。VA 方向の主効果が有意であり ($F(1, 2847) = 53.18, p <$

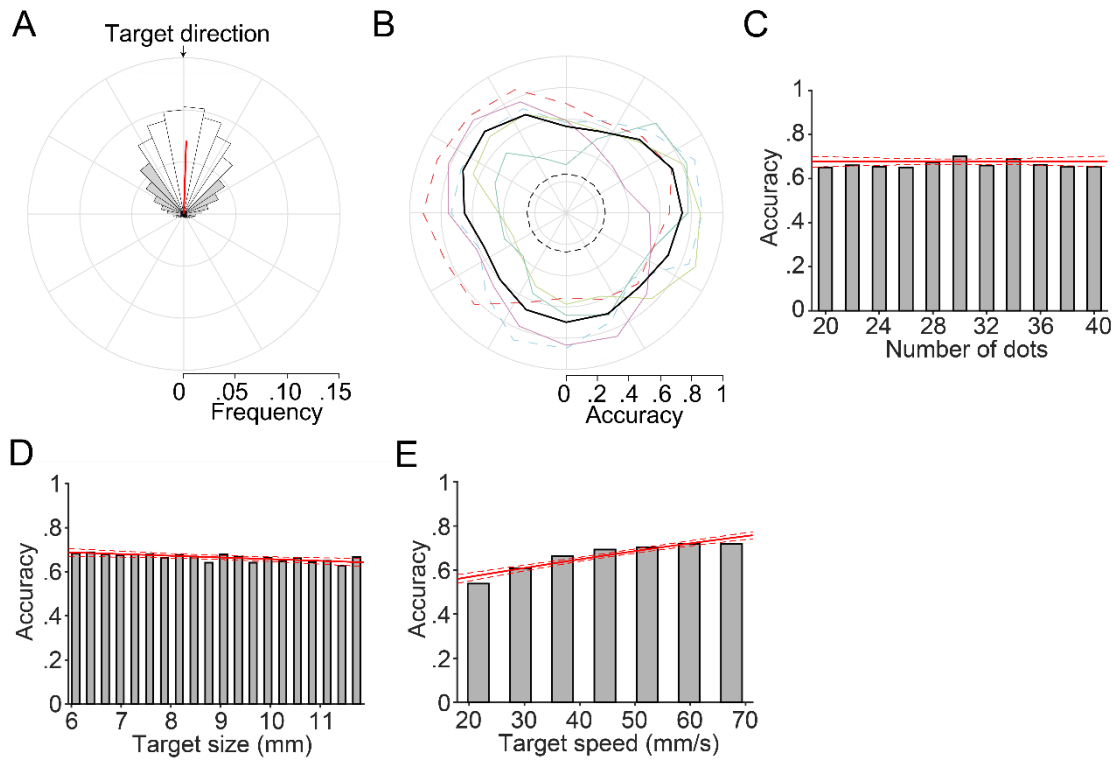


Figure 4-5 Performance of training trials in Experiment 2. (A) Distribution of pecking direction relative to the target direction. White and gray bars were counted as correct and wrong responses. A red line indicate the circular mean of pecking direction. (B) Accuracy for each target direction. Colored thin lines and black thick line indicate individual and summed performance. A dotted black line indicates chance level (25%). (C-E) Effects of secondary stimulus factors on the pigeon's performance. Red lines indicates regression lines fitted with GLM.

0.001)、尤度比検定より、IOC 方向を加えることはモデルの当てはまりの良さに影響しなかった (表 4-1)。

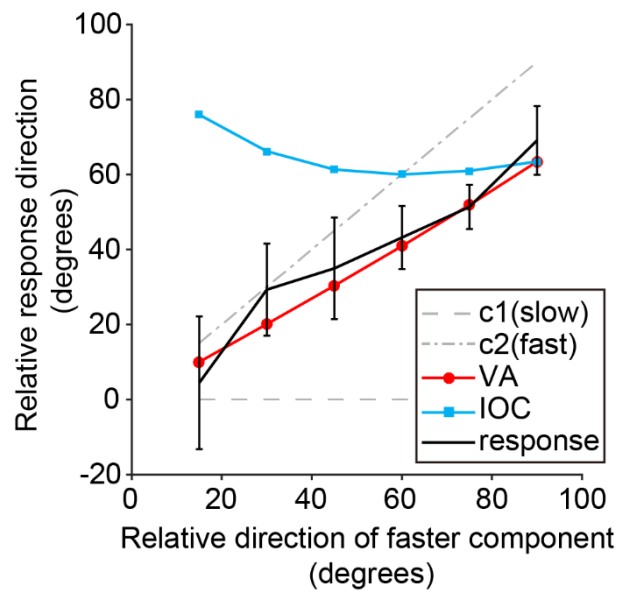


Figure 4-6 The pigeons' responses were consistent with VA direction of plaid stimulus. A black line with error bars indicates circular means and SE of response direction relative to the component 1 direction calculated from circular means of individual data. Red and blue lines represent directions of vector average (VA) and intersection of constraint (IOC) for each faster component direction.

Table 4-1 Result of likelihood ratio test. A LMM model with the fixed effect of VA was compared to a model with the effects of VA and IOC to investigate whether adding IOC value better modeled the pigeon's response.

| Model | DF | AIC | BIC | LR stat | deltaDF | p-value |
|---|----|-------|-------|---------|---------|---------|
| Response ~ 1 + VA + (1 Subject) | 4 | 10580 | 10604 | | | |
| Response ~ 1 + IOC + VA + (1 Subject) | 5 | 10582 | 10611 | 0.455 | 1 | 0.500 |

4.3.3 考察

ヒトはプラッド刺激に対して IOC 方向の運動を知覚するが、ハトは VA 方向へのつき反応を示した。これはハトとヒトで異なる方向の運動成分の統合方略が異なることを示唆している。しかし、別の可能性として、ハトが各要素運動の方向に反応した結果、それらの間の方向である VA 方向への反応頻度が高くなったことも考えられる。この可能性を排除するため、要素運動の角度差による反応のばらつきの大きさを調べた (図 4-7)。要素運動に反応しているならば角度差が大きくなるほどばらつきが大きくなることが予測されたが、得られたデータでは角度差が大きくなるほどばらつきが小さくなっていった。ハトは要素運動に対して反応しておらず、VA 方向に反応していると考えられる。

ヒトとヒト以外の動物の知覚実験は、装置などの実験セッティングにおいて様々な点が異なっており、それが両者の研究の直接比較を難しくしている。特にタッチパネルに対する接触行動を訓練する課題では、ヒトの知覚実験と比べ画面からの視距離が短くなる結果、刺激の視角サイズや速度などのパラメータに影響を与える。ヒトでも刺激パラメータによってはプラッド刺激が VA 方向に見えることから (Bowns, & Alais, 2006; Yo, & Wilson, 1992)、本実験で得られた結果は運動統合方略の種差ではなく、視距離の違いを反映している可能性が考えられる。続く実験 4-3 ではこの可能性を検討するため、視距離を操作したときのプラッド刺激に対する反応の変化を調べた。

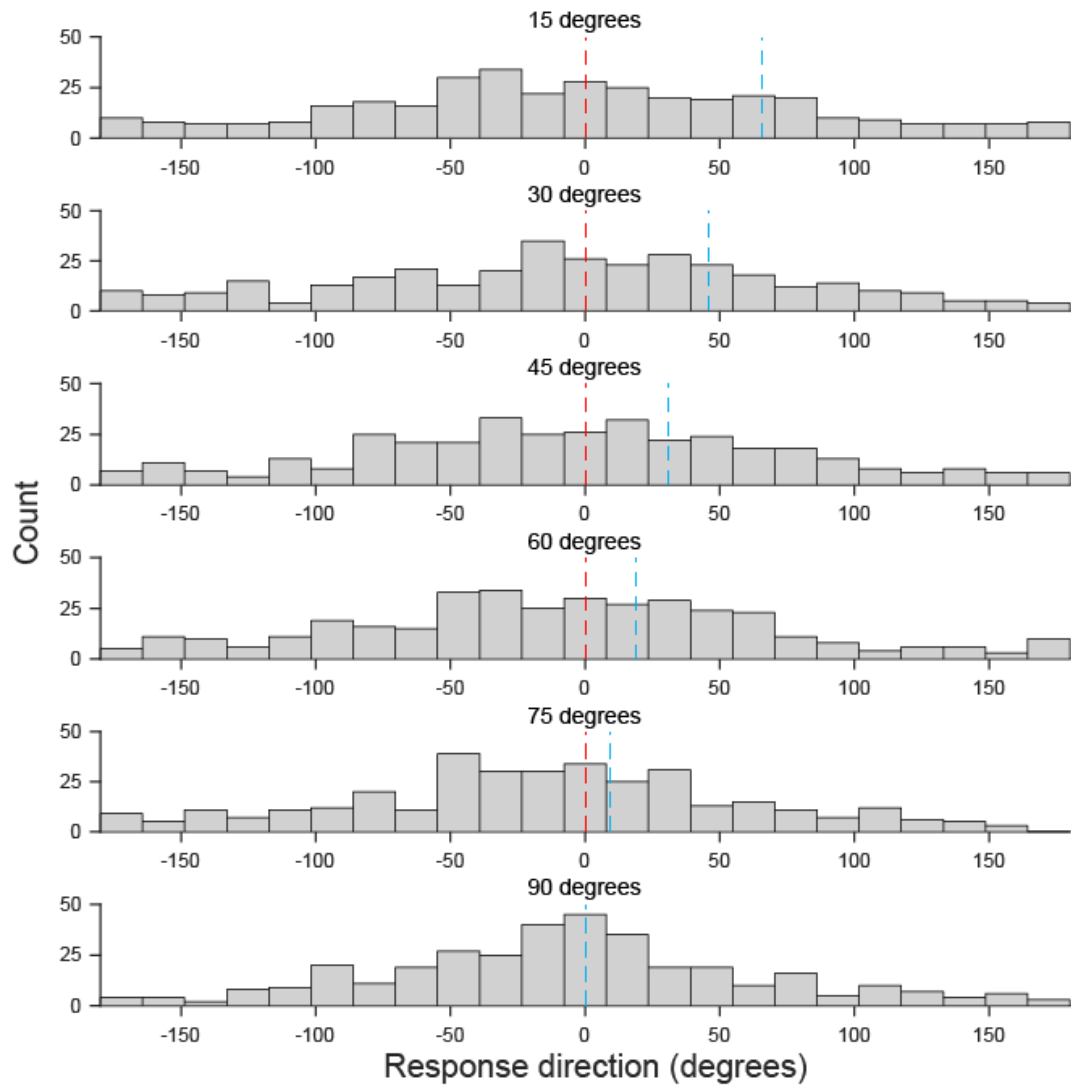


Figure 4-7 The pigeons' responses were not deviated from the VA direction as difference of direction between components increased. Histograms represents distributions of response direction relative to the VA direction of plaid for each condition about difference of directions between components. Red and blue dotted lines represent the VA and IOC direction of plaid, respectively.

4.4. プラッド刺激の知覚② (実験 4-3)

4.4.1 方法

被験体

オスのデンショバト 6 個体を用いた。内 2 個体は実験 4-2 に参加し、1 個体は実験 4-1 と実験 4-2 に参加していた。残りの 2 個体は視覚弁別課題を経験していたが、運動弁別の学習経験はなかった。実験開始時の年齢は 2 から 9 歳であり、平均年齢は 4.5 歳であった。

装置

実験 4-1、実験 4-2 で用いたオペラント箱の仕様を一部変更したものを 1 台用いた (図 4-8A)。前面の窓を透明アクリル板で覆い、上部と左右に LED を備えた物理キーを配置した。前面窓の外側 0、もしくは 40 cm の位置に LCD モニタを設置した。視距離 40 cm は、ハトがこの距離で縞運動刺激の方向を弁別できることから決定された (Martinoya, Rivaud, & Bloch, 1983)。窓の外側はモニタ以外の物が見えないよう、周囲を黒色のプラスチック段ボールで覆った。

刺激

訓練刺激として実験 4-2 と同様ドット運動刺激を用いたが、窓のサイズを 119 mm、ドット数を 30–50、サイズを 8.9–14.9 mm、速度を 35.6–142.6 mm/s に変更した。ドットの運動方向は上方向を 0°として±18, 54, 90, 126, 162°の 10 条件設定した。

また、訓練刺激としてドット刺激に加え、type 1 プラッド刺激を用いた。type 1 プラッドは同じ速度の要素運動から構成され、IOC 方向と VA 方向が一致しているため、訓練で用いてもどちらかの方向を明示的に訓練することにはならないため訓練刺

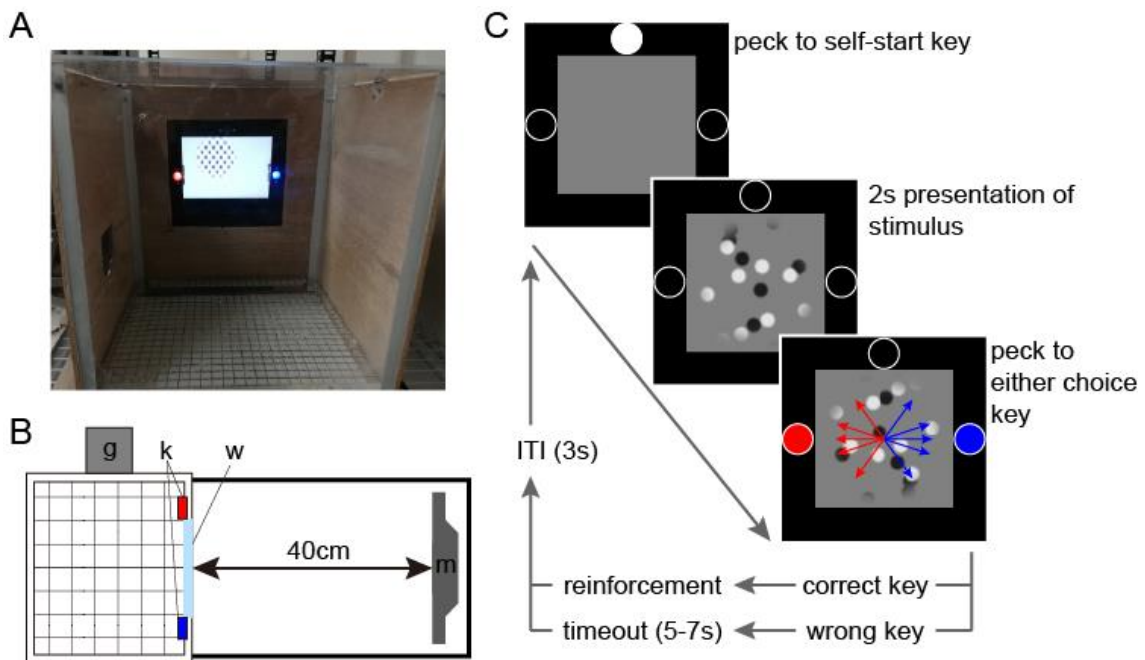


Figure 4-8 Apparatus and procedure of Experiment 3. (A, B) The apparatus used in the present study. A LCD monitor (m) was placed 0 or 40 cm from a transparent window (w) of an operant chamber. Three response keys (k) were attached on the front wall. A grain hopper (g) on the left wall delivered food rewards. (C) Schematic illustration of trial sequence of the motion discrimination task. The pigeons were trained to peck the left or right key depending on whether the motion direction was tilted left- or rightward (represented with arrows on the stimulus)

激として導入した。コントラストは 1.0 で、空間周波数速度、要素運動の角度差は試行毎にランダムに決定された (spatial frequency: 11.9–29.7 mm/cycle, speed: 35.6–142.6 mm/s, relative orientation: 15–90°)。プラッド刺激の統合された運動方向について、上方向を 0°として±18, 54, 90, 126, 162°の 10 条件設定した。

プローブ刺激として、実験 4-2 と同様、異なる速度の要素運動から構成される type 2 プラッド刺激を用いた。空間周波数は 20.8 mm/cycle、コントラストは 1.0 であった。速度は一方の要素運動は 35.6 mm/s、もう一方は 71.2 mm/s であった。遅い要素運動の方向は上方向を 0°として±18, 54, 90, 126, 162°の 10 条件設定した。遅い要素運動に対する速い要素運動の方向は反時計回りに 30°であった。

手続き

ハトは 2 肢選択による運動方向弁別課題を行った (図 4-8B)。スタート刺激である上部の物理キーの点灯に対しつき反応を行うと、キーは消灯しモニタに刺激が提示された。2 秒後左キーで赤色、右キーで青色の LED が点灯した。運動方向が左に傾いている場合は左キー、右に傾いている場合は右キーをつつく行動が強化された。強化では 50%の確率で食餌報酬が提示され、また 2 次性強化子として食餌報酬の提示に関わらずグレインホッパー上部のライトが点灯した。不正解キーへの反応は 5-7 秒のタイムアウトで弱化され、同じ刺激が提示される矯正試行が挿入された。食餌報酬の提示時間、タイムアウトの時間は個体毎に体重とモチベーションに基づいて調整された。

ハトはまず、モニタ距離が 0cm の状態で 1 セッション 200 試行から構成される左右方向 2 条件のドット運動の弁別課題を行った。セッション正答率が 80%を超えると、斜め方向の 8 条件を加えて弁別訓練を行った。その後、セッションの半分の試行で type 1 プラッド刺激を提示した。type 1 プラッドは統合された運動方向が左右どちらに傾いているかを基準に強化を行った。セッション正答率が 80%以上でテストセッションに移行した。

テストセッションはドット刺激と type 1 プラッドを提示するそれぞれ 90 試行の訓練試行に加え、type 2 プラッドを提示するプローブ試行を 20 試行行った。プローブ試行ではどちらのキーを選択したかに関わらず強化を行った。テストセッション間で

少なくとも 1 セッションの訓練セッションを行い、正答率が 75%を超えた場合のみ次のテストセッションを行った。各個体 10 テストセッション行った。

テストセッション終了後、ドットと type 1 プラッドを提示する訓練を再び行い、10 cm ステップでモニタ距離を大きくしていった。正答率が 70%を下回った場合はモニタ距離を 3 cm ステップで大きくした。モニタ距離が 40 cm の段階で先と同様のテストセッションを 10 セッション行った。

4.4.2 結果

6 個体中 5 個体が弁別学習し、全てのテストセッションを完遂した。1 個体は視距離 40cm のテストセッションにおいて正答率が低下したため、8 セッション分のデータのみ解析に用いた。

ハトは視距離に関わらず、訓練試行において刺激の運動方向に従ったキー選択を行った (図 4-9A, C 灰プロット)。プローブ試行における type 2 プラッドに対する反応を、遅い要素運動の方向を横軸としてプロットすると、両視距離の条件とも、右キーの反応割合が高い位置は IOC 方向ではなく VA 方向から予測される位置と一致していた (図 4-9A, C 黒プロット)。いずれの個体においても、右キーの反応割合を von Mises 分布でフィッティングさせた場合の頂点位置は、IOC ではなく VA から予測される位置と一致していた (図 4-9B, D)。IOC と VA 方向からのピーク位置の距離をそれぞれ算出し、ピーク位置の距離を応答変数、統合モデル (IOC or VA)、視距離 (0 or 40 cm) を固定効果、個体を変動効果とするガンマ分布を用いた一般化線形混合モデルを当てはめたところ、VA 方向からの距離がより小さく ($X^2(1) = 53.777, p = 0.000, \beta_{std} = 2.542$)、視距離の効果および統合モデルとの交互作用はみられなかった (main effect, $X^2(1) = 0.450, p = 0.502, \beta_{std} = 0.321$, interaction with the VA/IOC model, $X^2(1) = 0.125, p = 0.724, \beta_{std} = 0.192$)。

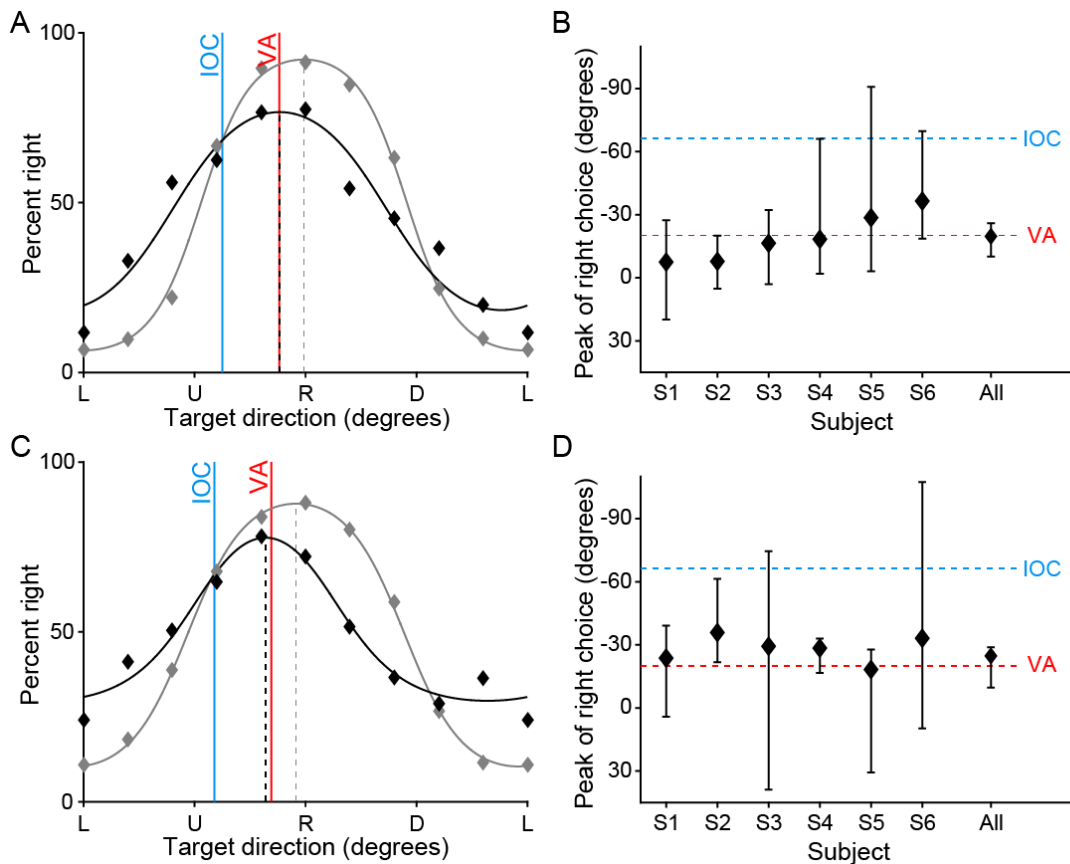


Figure 4-9 The pigeons' responses were aligned with VA rule. (A, C) The proportion of right key choices is plotted as a function of the direction of motion stimulus when the viewing distance was 0 (A) and 40 cm (C). For the training data (gray plots), the horizontal axis represents the dot direction and integrated direction of type 1 plaid; for the probe data (black plots), it represents the direction of the slower component of type 2 plaid. Curved lines and vertical dotted lines represent the fitted function and its peak position. Red and blue lines represent the positions where the peak for probe data should be placed based on the VA and IOC rules, respectively. (B, D) The shift in peak position was calculated from the difference in peak positions between training and probe conditions. Error bars represent bootstrapped 95% confidence intervals. Red and blue dotted lines represent the VA and IOC directions, respectively.

4.4.3 考察

ハトは視距離に関わらず type 2 プラッド刺激に対し、VA 方向に基づいたキー選択反応を示したことから、ハトの VA 方向への反応はヒトの知覚実験より視距離が近いことにより生じるアーティファクトではなく、ヒトとハトの間で視運動の統合方略が異なることを示唆している。

VA 方向は 2 つの要素運動の中間に位置することから、ハトが統合された VA 方向ではなく各要素運動を知覚しており、要素運動への反応を平均した結果見かけ上 VA 方向に基づいた反応がみられた可能性がある。この可能性を排除するため、訓練で用いた type 1 プラッドに対する反応を分析した。ハトが要素運動に基づいて反応したならば、要素運動方向の角度差が小さいほど type 1 プラッドの正答率が高いことが予測されたが、実際には角度差が大きいほど正答率が高かった（角度差 15–25°, 68.4%, 角度差 80–90°, 81.7%, $X^2(1) = 80.482$, $p = 0.000$, $\beta_{std} = 0.420$ ）。この結果はハトが要素運動ではなく、要素運動を統合した VA 方向に運動を知覚することを示唆している。

4.5. 第 4 章総合考察

本章では鳥類における視運動処理の特性を検討し、特にハトにおける視運動情報の統合過程をバーバーポール刺激とプラッド刺激を用いて調べた。

ヒトはバーバーポール刺激に対し知覚される運動方向が楕円窓の方向へバイアスを受け、これは刺激周辺の縞終端に含まれる運動成分が空間的に統合されるために生じるとされている (Fisher, & Zanker, 2001; Pack, et al., 2003)。一方ハトでは、こうした楕円方向への知覚バイアスは観察されず、ヒトと比較して運動成分の空間的な統合範囲が狭いことを示唆している。これはハトが一般的に、視覚刺激を弁別する際に局所手がかりに依存しやすいという先行研究の知見や (Cavoto, & Cook, 2001)、ハ

トの丘体視覚経路において、広い視野内で一部の情報のみが高次視覚領域で表象されるという知見と一致する(Marín, et al., 2012)。今後、バーバーポール刺激のサイズを操作した際の知覚方向を調べることによって、ハトにおける運動統合の空間範囲を特定し、ヒトなど他の種と比較していく必要がある。

異なる方向の運動成分の統合は正弦波縞を 2 枚重ねたプラッド刺激を用いて検討されてきた。ヒトでは要素運動それぞれが取り得る運動方向の集合である制約線の交点 (IOC) 方向に運動を知覚することが知られているが、ハトを対象とした 2 つの実験から、ハトではプラッド刺激をベクトル平均 (VA) 方向に知覚することが示唆された。ヒトでも刺激の提示位置や提示時間によっては VA 方向に見えることから IOC と VA の 2 つの運動統合システムを持つとされているが (Bowns, & Alais, 2006)、本研究の結果からハトでは VA システムのみ持つ、もしくは VA システムがより優先されると考えられる。ヒトではプラッド刺激の提示時間が短い場合に VA 方向に見えることから (Yo, & Wilson, 1992)、VA 方向への運動統合の方が処理時間が短く、飛翔するハトにとって都合の良い統合システムなのかもしれない。また、IOC システムによる、処理時間は長いが精確な運動処理は、ヒトにおけるスムーズな追跡眼球運動や視覚的な把持行動の制御に用いられている (Masson, & Stone, 2002; Whitney, et al., 2007)。ハトではつき行動を行う際に閉眼するため細かい視覚性制御は必要とされず、IOC システムが積極的に選択されてこなかったのかもしれない (Goodale, 1983)。ハトで優位な視覚経路である丘体系では複数の領域が運動刺激に対する選択性を持つが (Frost, & Nakayama, 1983; Nguyen, et al., 2004; Wang, & Frost, 1992)、それぞれの領域でどのような運動成分が検出、統合されているのかは明らかでない。これらの丘体系経路のいずれかの領域でプラッド刺激の VA 領域に対する選択性が確認されれば、行動実験による本研究の結果を裏付ける証拠となるだろう。

ハトの丘体経路がヒトの毛体経路と異なる視運動処理を行うという仮説は、ヒトの盲視患者の運動視研究の知見とも一致する (Azzopardi, & Hock, 2011)。初期視覚野に損傷を受けた盲視患者は丘体経路による視覚処理を行うとされているが、そうした人では刺激の 2 次元の特徴 (形や位置の変化) ではなく輝度の時空間的な変化に基づいて運動方向を答えた。

また、本研究でハトが示した視運動特性は、運動統合の方略ではなく、初期視覚野の受容野特性を反映している可能性もある。ハトの視蓋の運動方向の選択性は霊長類の初期視覚野ほど鋭くない (Frost, & Nakayama, 1983; Leresche, Hardy, & Jassik-Gerschenfeld, 1983)。マーモセットの初期視覚野では、運動方向のチューニング幅によって、プラッド刺激に対する応答が変化する (Tisley, et al., 2003)。ヒトの視覚系が方位選択性によりプラッド刺激を要素運動に分解するのに対し、ハトの視覚系では広いチューニング幅を持つ視蓋ニューロンがプラッド刺激の VA 方向を直接検出している可能性がある。

第 4 章ではハトにおける視覚運動の統合過程がヒトとは異なることが示唆された。これは、両種にとって運動情報が必要とされる場面やその精確さ、運動機能の違いが異なること、また両種で優位な視覚処理経路が異なることを反映しているかもしれない。

第5章

総合考察

5.1. 本稿のまとめ

これまで鳥類の視覚機能に関する行動研究が数多く行われ、ヒトを含む霊長類との共通点とともに、相違点があることが示されてきた。これらの共通点と相違点に妥当な説明を与えるためには、それぞれの種の生態に要求される機能的側面を考察するとともに、当該の視覚機能に関わる形態・解剖学上の種差を考慮する必要がある。本稿ではヒトと鳥類の形態・解剖学的差異に着目した上で、ハトにおける両眼視、単眼性奥行視、運動視についてそれぞれ実験を行った。実験から、ハトの視覚系についてヒトとの共通性と相違点が示された。

5.1.1 ヒトとの共通点

第2章では、視神経の全交差構造を持ち、両眼視野が狭いハトにおける両眼視機能を検討した。ハトは両眼視差を持つ刺激に対し左右像の中間位置に対してつつき行動を行ったことから、両眼情報を統合する機能を有することが示された。ハトで優位な視覚経路である丘体経路では、左右眼それぞれの視神経は対側の中脳視蓋に投射されるが、視蓋から間脳円形核の投射経路において両側への投射が確認されている。霊長類では毛体経路の初期視覚野で両眼情報の統合を行うが、鳥類では丘体経路の円形核が両眼統合の機能を担うことが考えられる。

第3章では、単眼性の奥行き手がかりの利用を検討した。両眼立体視に適した形態をとらないハトでは単眼性の手がかりを利用することが予測された。ハトは絵画的奥行き手がかりを大きさの恒常性に、運動視差手がかりを視覚運動制御に用いることが示された。それぞれの手がかりを用いるという点だけでなく、各視覚機能への奥行き手がかりの選択性においても、ヒトとの共通性を示した。ヒトにおける奥行き手がかりの選択性のメカニズムは明らかではないが、絵画手がかりによる大きさ恒常性が大脳の腹側系、運動視差の処理と視覚運動制御が背側系で処理されていることから、静

的・動的な視覚情報を並列に処理する機構が関係しているかもしれない。ハトの丘体経路においても静的・動的処理が平行して処理されていることから、相似の視覚処理構造が2種の間で同一の奥行き手がかり選択性を生じさせているかもしれない。

5.1.2 ヒトとの相違点

第2章では両眼統合の機能においてハトはヒトと同一の視覚特性を示したが、両眼視差の大きさに応じて視距離が変化しなかったことから、両眼立体視の行動的証拠は得られなかった。ハトにおいて両眼情報が投射される円形核のニューロンは受容野が大きく、左右眼のおおまかな対応を取ることで両眼情報を統合することはできても、細かい視差の検出を行い奥行き手がかりを得ることはできないと考えられる。鳥類で両眼立体視が確認されているフクロウでは丘体経路ではなく毛体経路が発達しており、終脳の投射先である Wulst の受容野はヒトの初期視覚野同様小さい。両眼立体視には、両眼情報が投射される脳領域の受容野サイズが一定程度小さいことが求められるのだろう。

第4章では視運動統合の特性を調べるため、バーバーポール刺激とプラッド運動刺激に対して、ハトが知覚する運動方向を調べた。ヒトは毛体経路において、初期視覚野で局所運動成分が検出され、高次視覚野でそれらが統合されるという階層的な視運動処理機構を備える。一方ハトの丘体経路では複数の領域が運動刺激への選択性を示すが、階層的な処理機構を持つのかは明らかでない。ハトは両刺激とも、ヒトとは異なる方向に運動を知覚することが示唆された。また、プラッド刺激に関しては弁別課題や視距離を変更しても一貫した行動がみられたことから、観察された種差はヒト実験との手続きの違いに起因するものではなく、運動統合特性の種差を反映するものであることが確認された。ここから、ハトの丘体経路はヒトの毛体経路とは異なる視運動の統合方略をとることが推測される。

5.2. 想定される奥行視・運動視の進化シナリオ

本節では、前節で整理したヒトとハトの視覚特性の共通点と相違点を元に 2 種以外の知見も取り入れることで、本稿で検討した両眼視、単眼性奥行視、運動視それぞれの進化シナリオを提案する。

5.2.1 両眼視の進化シナリオ

哺乳類では両眼視野が広い霊長類や食肉目のみならず、両眼視野が狭いウマも両眼立体視を行うことが示されている (Timmney, & Keil, 1999)。他にもマウス、ウサギ、ヒツジで両眼視差に選択性を持つニューロンが確認されていることから (Clarke, Donaldson, & Whitteridge, 1976; Hughes, & Vaney, 1982; Scholl, Burge, & Periebe, 2013)、両眼立体視は両眼視野の広さに関わらず哺乳類が持つ共通の視覚機能だといえる。これは、鯨類以外の哺乳類で視神経が半交差しており、全視野における両眼視野の割合に応じて視神経から同側への投射割合が増加するという解剖学的特徴と一致する (Jacobs, Morgane, & McFarland, 1975; Walls, 1942)。また、鳥類と比較したとき哺乳類は概して両眼視野が大きい (Heesy, 2004)。これは、夜行性であった祖先種が S/N 比を上げるために両眼視野を広くしたという説や (Heesy, & Hall, 2010)、前肢による把持行動などの運動制御のために、各前肢が投影される視野情報が前肢を制御するのと同じ脳半球に投射されるようになったという説がある (Larsson, 2011, 2015)。哺乳類では、祖先種が獲得した両眼立体視が多くの種に引き継がれていると考えてよいだろう。

鳥類では、第 2 章の実験よりハトが両眼の統合能力を有することが示された。この機能を支えるのが視蓋から円形核への両側性の投射構造だと考えられ、同様の構造はニワトリでも確認されていることから (Rogers, & Deng, 1999)、両眼統合は多くの鳥類で共有された機能だといえる。

一方、ハトにおける両眼立体視の証拠は確認得られなかったことから、両眼立体視を有する種は一部に限られると考えられる。鳥類においてこれまで両眼立体視が確認されているのはフクロウとハヤブサであり (Fox, et al., 1977; Pettigrew, & Konishi, 1976; van der Willigen, 2011)、いずれの種も両眼視野は鳥類の中では広い。また、フクロウは毛体経路で両眼視差の検出を行っていること (Pettigrew, & Konishi, 1976)、両眼視野の広さと毛体経路の終脳投射先である Wulst の大きさに相関があることから (Iwaniuk, et al., 2008)、何らかの環境への適応のために、いくつかの鳥類種が毛体経路を発達させ、両眼立体視を獲得したと考えられる。フクロウ、ヨタカなど夜行性の種で両眼視野が大きいことから、哺乳類と同様、夜行性への適応により両眼立体視を獲得したのかもしれない。また、Martin (2014) は鳥類の両眼視野は採餌形態と関係しており、特に嘴を細かく操作する種ほど両眼視野が大きいと述べている (ただし、両眼視野が広いことが必ずしも両眼立体視を伴うとは限らないとも述べている)。地面の種子を食べるハトなどの種は複雑な視覚運動制御を必要としないため、嘴の先は視野に入っていない。一方、動く獲物を追う種では自らの嘴と獲物の位置関係を知るために嘴を視野に捉える必要があり、結果として両眼視野が大きくなる。嘴で道具を巧みに操作するニューカレドニアカラスは 60° の両眼視野を持つ (Troscianko, von Bayen, Chaappell, Rutz, & Martin, 2012)。

以上、哺乳類と鳥類の知見から、両眼統合は多くの種が有する機能である一方、両眼立体視は夜行性への適応、もしくは前肢や嘴の制御のために広い両眼視野と毛体経路を発達させた一部の種で進化してきた機能だと考えられる (図 5-1)。

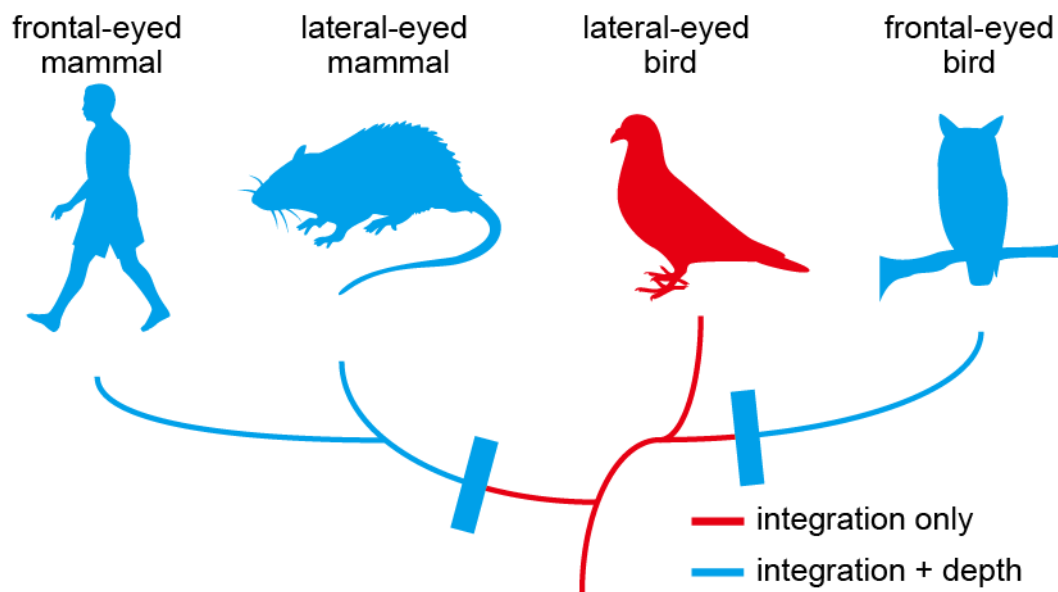


Figure 5-1 Schematic illustration of how binocular function evolved in vertebrates.

Binocular integration is considered to be implemented in all mammals and birds.

Nocturnal activity or precise forelimb (beak) control drove the evolution of stereopsis in almost all mammals and some frontal-eyed birds.

5.2.2 単眼性奥行視の進化シナリオ

単眼性の奥行き手がかりの利用はいくつかの種で確認されており、いずれもヒトと同じ特性を持つことが示されている。絵画的奥行き手がかりによる大きさ恒常性は、哺乳類では霊長類 (Barbet, & Fagot, 2002, 2007; Fujita, 1996; 1997; Imura, et al., 2008; Imura, & Tomonaga, 2009)、げっ歯類 (Nakagawa, 2002)、ウマ (Timney, & Keil, 1996) で、鳥類では Fujita, et al. (1991) に加え本稿の第3章でもハトにおいて確認されている。運動視差についても、霊長類 (Nadler, Angelaki, & DeAngelis, 2008)、げっ歯類 (Goodale, et al., 1990)、フクロウ (ven der Willigen, et al., 2002)、ハト (本稿第3章)、昆虫 (Poteser, & Kral, 1995; Stewart, et al., 2015; Wallace, 1959) と多くの種で確認されている。これらの視覚機能が相同か相似か結論付けるに

は形態・解剖学的な知見が不足しているが、少なくともヒトとハトにおける単眼奥行き手がかりの利用は相似の機能だと考えられる。理由を2つ挙げる。

まず、運動視差の計算手がかりが種によって異なる可能性がある。運動視差について、霊長類は自己運動に伴う眼球運動を奥行きを計算する際の手がかりとして用いているが (Nadler, et al., 2008)、ハトでは眼球の可動範囲が狭く、特に頭部運動と同時に生じる眼球運動の可動範囲は2°程度である (Wohlschläger, et al., 1993)。ハトは眼球運動ではなく、頭部運動の情報を運動視差の計算に用いているかもしれない。

もう1つは、脳の処理領域の違いである。ヒトは高次視覚野からのフィードバック信号を初期視覚野に送り受容野をシフトさせることで大きさの恒常性を実現しているとされるが、ハトの相同部位である Wulst は受容野が大きく (3–6°)、また視野と対応したレチノトピーを持つのかは不明である (Gusel'nikov, & Morenkov, 1977; Ng, Grabska-Barwinska, Güntürkün, & Jancke, 2010)。むしろ、ハトでは丘体系の視蓋の、特に受容野が小さい浅層領域において大きさの恒常性の実現されているのではないだろうか。

異なる形態・解剖学的基盤を持つにも関わらずヒトとハトが同様の奥行き手がかりを用いるのは、それが光学的な特性によって生じる普遍的でかつ顕著な視覚情報だからであろう。一部の種のみが獲得した両眼立体視とは異なり、絵画的奥行き手がかりや運動視差手がかりは、生態や系統に関わらず多くの種で利用されると考えられる (図 5-2)。

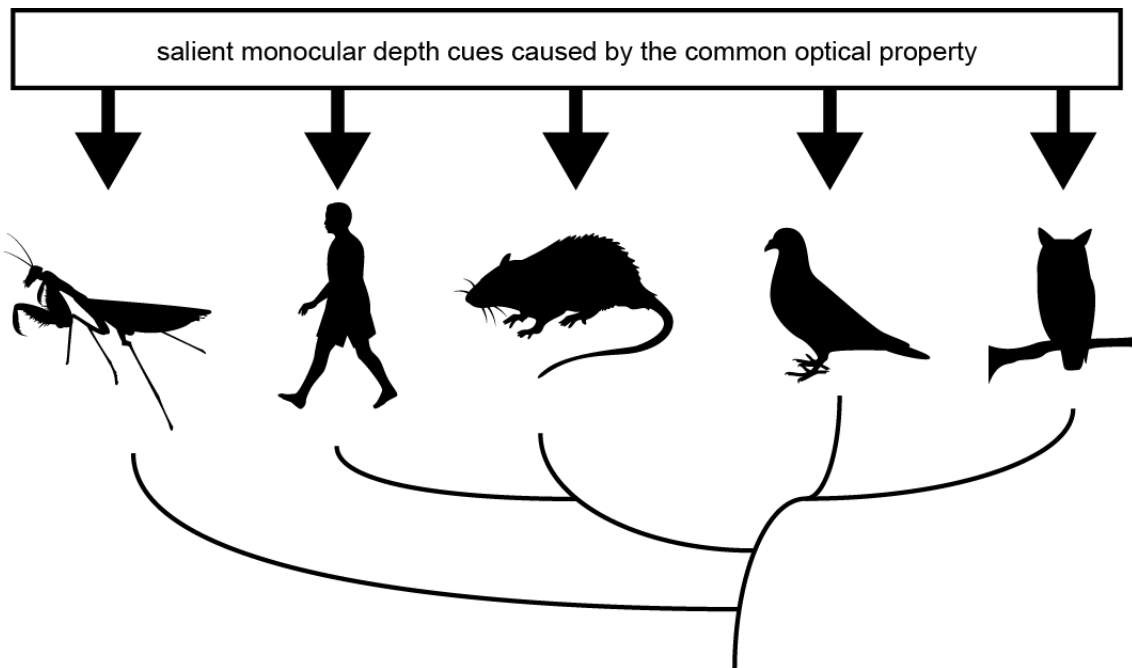


Figure 5-2 Schematic illustration of how utilization of monocular depth cues evolved in vertebrates. Pictorial and motion-parallax depth cues are utilized by species from different taxa, because these cues are caused by the common optical property of eye, thus considered to be available by sighted animals with a certain level of spatial resolution.

5.2.3 運動視の進化シナリオ

局所運動の検出機構は脊椎動物から無脊椎動物まで共通することから (Borst, & Helmstaedter, 2016)、運動情報を効率的に検出する単一の方略が多くの動物種に採用されているといえる。一方、検出された局所運動の統合については、第4章の結果より、種によって異なる方略が取られると考えられる。異なる運動統合の方略はどのような過程で進化してきたのだろうか。

哺乳類では、霊長目の他、ネコやフェレットといった食肉目で、局所運動検出とその統合が異なる脳領域で処理される、運動処理の階層性が確認されている (Lampel, & Nielsen, 2018; Movshon, Adelson, Gizzi, Newsome, 1985; Scannell, et al., 1996)。これらの研究では type 1 プラッド刺激に対する運動方向の選択性を調べたため type 2 プラッド刺激を IOC 方向に知覚するかは不明であるが、ヒトと類似した階層的処理構造を持つことからヒト同様 IOC 方向へ知覚すると考えられる。一方、マウスでは明確な階層的運動処理機構は見つかっておらず (Juvinnat, & Callaway, 2015; Muir, 2015; Palagina, Meyer, & Smirnakis, 2017)、霊長目や食肉目とは異なる運動処理を行っている可能性がある。

鳥類における階層的な運動処理機構についてはほとんど分かっていない。第4章の実験結果から、少なくともハトはヒトと異なる運動統合の方略をとることが示唆される。ハトの丘体経路の複数の領域が視運動に選択性を持つことから (Frost, & Nakayama, 1983; Nguyen, et al., 2004; Wang, & Frost, 1992)、これらの領域での運動処理機構が、霊長類や食肉目のものと異なる可能性が考えられる。ハト以外の鳥類では、フクロウの Wulst がプラッド刺激の要素運動に選択性を持つことが示されている (Baron, Pinto, Dias, Lima, & Neuenschwander, 2007)。霊長類の高次視覚野のような、プラッド刺激の統合された運動方向に選択性を持つ脳領域はフクロウではみつからないが、プラッド刺激に対する Wulst の振舞いが霊長類の初期視覚野と酷似していることから、Wulst から投射を受ける高次視覚野において局所運動が統合されている可能性がある。フクロウがプラッド刺激をどのように知覚するかは明らかにされていないが、霊長類と類似した階層的処理機構を持つならば、ヒトと同様 IOC 方向に知覚するのではないだろうか。

以上の哺乳類と鳥類の知見から、霊長目、食肉目、フクロウ目は毛体経路に依存する視運動統合（プラッドを IOC 方向に知覚）を、ハトは丘体経路に依存する視運動統

合 (VA 方向に知覚) を発達させていると考えられる (図 5-3)。マウスは霊長類と異なる統合方略をとることが示唆されているが、これがハトと同一のものは不明である。こうした運動統合の区分は先の両眼視進化の系統的区分と似ている。両眼立体視の進化には前肢、もしくは嘴の精確な運動制御が必要であると述べたが、こうした視覚運動制御には視運動の精確な検出が必要である。獲物への追従運動を行う霊長目、食肉目、フクロウ目では IOC 方略に則った運動統合が強化されたのではないだろうか。また、VA 方略の運動統合は処理時間が短いことから (Barthélemy, Fleuriet, & Masson, 2009; Yo, & Wilson, 1992)、ハトなど、丘体経路に依存する鳥類種では精確な運動方向よりも処理時間を優先する VA 方略が選択されてきたことが推察される。哺乳類以外の多くの脊椎動物は丘体経路が発達していることから、ハトと同様の運動統合方略がデフォルトであったと考えてよいだろう。マウスの運動統合方略が不明であることから、哺乳類の祖先種が霊長目や食肉目と同一の統合方略を持っていたのか、霊長目と食肉目が独立に類似した統合方略を進化させたかは不明である。

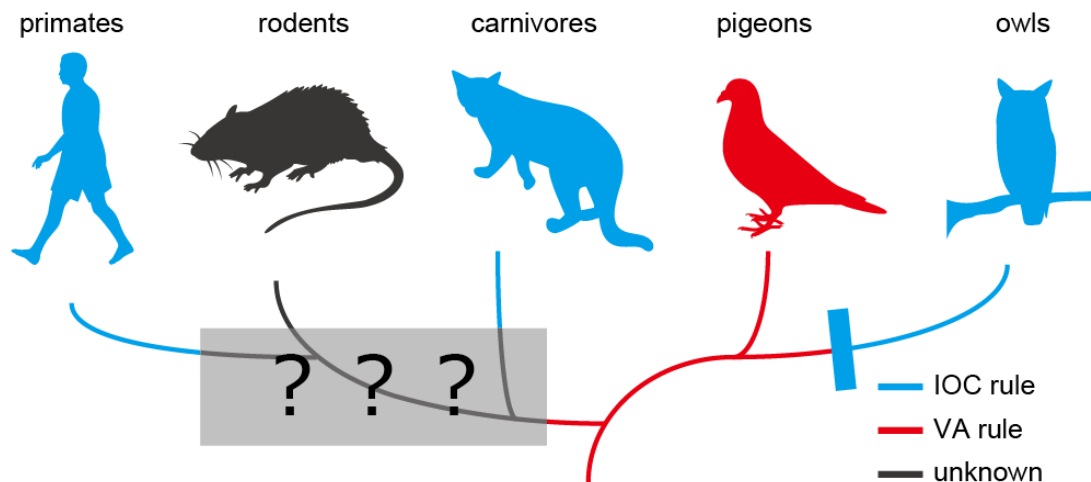


Figure 5-3 Schematic illustration of how different rules of motion integration evolved in vertebrates. The VA rule may have been implemented in the common ancestor considering that the most non-mammalian species depend on the collothalamic pathway. Precise visuo-motor control of forelimb or beak drove the evolution of IOC rule in primates, carnivores and owls. The motion integration rule is unknown for rodents (possibly different from primates).

5.3. 本研究の限界と今後の研究の方向性

本稿は、鳥類種の手を対象に両眼視、単眼奥行視、運動視に関する視覚特性を調べ、行動実験から得られた結果に対し、ヒトやその他の種との共通点と相違点を整理した。それぞれの種が持つ形態・解剖学的特性から共通点と相違点を説明することを試みることで、それぞれの視覚機能に関する進化シナリオを提案した。特に、両眼立体視と運動統合方略については、前肢や嘴の精確な視覚運動制御を獲得する過程で毛体経路が発達してきた結果、出現してきた視覚特性であることを本稿は提言する。

しかし、提案した進化シナリオは、直接的な証拠がない仮定も多分に含まれる、あくまで暫定的なものである。まず、両眼視に関してであるが、フクロウ以外の両眼視

視野が広い鳥類種が両眼立体視を有するかは不明である。カラス科の鳥類は概して両眼視野が広いが (35–61°, Fernandez-Juricic, O'Rourke, & Pitlik, 2010; Troscianko, et al., 2013)、両眼立体視の直接的な証拠はこれまで得られていない。また、ハトの両眼統合は円形核で行われることが予測されるが、円形核の両眼性刺激に対する振舞いも調べられていない。

単眼奥行視については、大きさの恒常性は鳥類ではハトでしか示されておらず、他の種でも検討する必要がある。視点の高さによって得られる奥行き手がかりの範囲が異なることから、地上性の種 (ニワトリ、ダチョウなど) と比較することで、視点の高さが奥行き手がかり利用に与える影響を調べることができる。また、運動視差は大きさ恒常性に用いられないことは示したが、絵画的手がかりが視覚運動制御に用いられるかは本稿では検討していない。奥行き手がかりの選択性が視覚情報の静的・動的処理を反映しているならば、絵画的手がかりは視覚運動制御には影響を与えないことが予測される。また、大きさの恒常性がハトにおいて視蓋で処理されるかも今の段階では分かっておらず、神経生理学的研究が必要である。

運動視については、ヒトとハト以外の種の研究では type 1 プラッド刺激を用いているため、IOC, VA いずれの方略をそれぞれの種が用いるか直接的な証拠は得られていない。type 2 プラッド刺激を用いた行動実験、もしくは神経生理学的実験が必要である。また、ハトの VA 方略による運動統合は丘体系で処理されていると想定されるが、丘体系の各領域におけるプラッド刺激に対する応答特性もこれまで検討されていない。視蓋浅層、視蓋深層、円形核、内外套で運動刺激に対する選択性が確認されていることから、これらの領域のいずれかでプラッド運動の VA 方向に選択性を示すニューロン群が見つかる想定される。

最後に、本稿では哺乳類と鳥類の種比較に焦点を当ててきたが、脊椎動物の視覚機能の進化を明らかにするには、魚類、両生類、爬虫類も含む包括的な比較研究が必要

となる。特に、鳥類、哺乳類以外の種においても広い両眼視野を持つ種では、発達した毛体経路、両眼立体視、IOC 方略に基づく運動統合という視覚特性を示すのか検討することは興味深い。この検討は、そもそも脊椎動物においてなぜ丘体・毛体系の2つの経路が存在するのかという問いに対して答えを与えてくれるかもしれない。原生脊椎動物から最初に分岐した系統である円口類においても丘体経路と毛体経路に類似した間脳投射がみられる (Buttler, 2008)。脊椎動物の広範な種で形態・解剖・行動特性を調べることにより、なぜ種によって異なる視覚経路が発達しているか明らかにでき、ひいては2つの視覚経路の進化の道を明らかにできるだろう。

引用文献

- Adelson E. H., & Bergen, J. R. (1985). Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *Journal of the Optical Society of America A*, 2(2), 284–299.
- Adelson, E. H., & Movshon, J. A. (1982). Phenomenal coherence of moving visual patterns. *Nature*, 300, 523–525.
- Aglioti, S., DeSouza, J. F., & Goodale, M. A. (1995). Size-contrast illusions deceive the eye but not the hand. *Current Biology*, 5(6), 679–685.
- Azzopardi, P., & Hock, H. S. (2011). Illusory motion perception in blindsight. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(2), 876–881.
- Barbet, I., & Fagot, J. (2002). Perception of the corridor illusion by baboons (*Papio papio*). *Behavioural Brain Research*, 132, 111–115.
- Barbet, I., & Fagot, J. (2007). Control of the corridor illusion in baboons (*Papio papio*) by gradient and linear-perspective depth cues. *Perception*, 36, 391–402.
- Baron, J., Pinto, L., Dias, M. O., Lima, B., & Neuenschwander, S. (2007). Directional responses of visual wulst neurones to grating and plaid patterns in the awake owl. *European Journal of Neuroscience*, 26(7), 1950–1968.
- Barthélemy, F. V., Fleuriet, J., & Masson, G. S. (2010). Temporal dynamics of 2D motion integration for ocular following in macaque monkeys. *Journal of Neurophysiology*, 103(3), 1275–1282.
- Binggeli, R. L., & Paule, W. J. (1969). The pigeon retina: quantitative aspects of the optic nerve and ganglion cell layer. *Journal of Comparative Neurology*, 137(1), 1–18.

- Blakemore, C. (1970). The range and scope of binocular depth discrimination in man. *The Journal of Physiology*, *211* (3), 599–622.
- Bloch, S., Rivaud, S., & Martinoya, C. (1984). Comparing frontal and lateral viewing in the pigeon. III. Different patterns of eye movements for binocular and monocular fixation. *Behavioural Brain Research*, *13* (2), 173–182.
- Borst, A., & Helmstaedter, M. (2015). Common circuit design in fly and mammalian motion vision. *Nature Neuroscience*, *18* (8), 1067–1076.
- Bowns, L., & Alais, D. (2006). Large shifts in perceived motion direction reveal multiple global motion solutions. *Vision Research*, *46*, 1170–1177.
- Brainard, D. H. (1997). The psychophysics toolbox. *Spatial Vision*, *10*, 433–436.
- Butler, A. B. (2008). Evolution of the thalamus: A morphological and functional review. *Thalamus & Related Systems*, *4* (1), 35–58.
- Cavoto, K. K., & Cook, R. G. (2001). Cognitive precedence for local information in hierarchical stimulus processing by pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *27* (1), 3–16.
- Cavoto, B. R., & Cook, R. G. (2006). The contribution of monocular depth cues to scene perception by pigeons. *Psychological Science*, *17* (7), 628–634.
- Clarke, P. G., Donaldson, I. M., & Whitteridge, D. (1976). Binocular visual mechanisms in cortical areas I and II of the sheep. *The Journal of Physiology*, *256* (3), 509–526.
- Cook, R. G., Patton, T. B., & Shimizu, T. (2013). Functional segregation of the entopallium in pigeons. *Philosophy*, *130*, 59–86.

- Crowder, N. A., & Wylie, D. R. (2002). Responses of optokinetic neurons in the pretectum and accessory optic system of the pigeon to large-field plaids. *Journal of Comparative Physiology A*, *188*, 109–119.
- Curcio, C. A., & Allen, K. A. (1990). Topography of ganglion cells in human retina. *Journal of comparative Neurology*, *300*(1), 5–25.
- Davies, M. N., & Green, P. R. (1988). Head-bobbing during walking, running and flying: Relative motion perception in the pigeon. *Journal of Experimental Biology*, *138*(1), 71–91.
- De Groof, G., Jonckers, E., Güntürkün, O., Denolf, P., Van Auderkerke, J., & Van der Linden, A. (2013). Functional MRI and functional connectivity of the visual system of awake pigeons. *Behavioural Brain Research*, *239*, 43–50.
- Dodt, E., & Wirth, A. (1954). Differentiation between rods and cones by flicker electroretinography in pigeon and guinea pig. *Acta Physiologica Scandinavica*, *30*(1), 80–89.
- Dunlap, K., & Mowrer, O. H. (1930). Head movements and eye functions of birds. *Journal of Comparative Psychology*, *11*(1), 99–113.
- Fineman, M. B. (1981). Complexity of context and orientation of figure in the corridor illusion. *Perceptual and Motor Skills*, *53*(1), 11–14.
- Fisher, N., & Zanker, J. M. (2001). The directional tuning of the barber-pole illusion. *Perception*, *30*, 1321–1336.
- Fox, R., Lehmkuhle, S. W., & Bush, R. C. (1977). Stereopsis in the falcon. *Science*, *197*, 79-81.
- Frassinetti, F., Nichelli, P., & Di Pellegrino, G. (1999). Selective horizontal dysmetropsia following prestriate lesion. *Brain*, *122*, 339–350.

- Friedman, M. B. (1975). Visual control of head movements during avian locomotion. *Nature*, *255*, 67–69.
- Frost, B. J. (1978). The optokinetic basis of head-bobbing in the pigeon. *Journal of Experimental Biology*, *74*, 187–195.
- Frost, B. J., & Nakayama, K. (1983). Single visual neurons code opposing motion independent of direction. *Science*, *220*, 744–745.
- Frost, B. J., Wylie, D. R., & Wang, Y. C. (1994). The analysis of motion in the visual systems of birds. In Davies, M. N. O. & Green, P. R. (Ed.), *Perception and motor control in birds* (pp. 248–269). Berlin: Springer-Verlag.
- Fujita, K. (1996). Linear perspective and the Ponzo illusion: a comparison between rhesus monkeys and humans. *Japanese Psychological Research*, *38*(3), 136–145.
- Fujita, K. (1997). Perception of the Ponzo illusion by rhesus monkeys, chimpanzees, and humans: Similarity and difference in the three primate species. *Perception and Psychophysics*, *59*, 284–292.
- Fujita, K., Blough, D. S., & Blough, P. M. (1991). Pigeons see the Ponzo illusion. *Animal Learning and Behavior*, *19*, 283–293.
- Fujita, K., Blough, D. S., & Blough, P. M. (1993). Effects of the inclination of context lines on perception of the Ponzo illusion by pigeons. *Animal Learning and Behavior*, *21*, 29–34.
- Fux, M., & Eilam, D. (2009). How barn owls (*Tyto alba*) visually follow moving voles (*Microtus socialis*) before attacking them. *Physiology and Behavior*, *98*(3), 359–366.

- Goto, K., & Watanabe, S. (2020). The whole is equal to the sum of its parts: pigeons (*Columba livia*) and crows (*Corvus macrorhynchos*) do not perceive emergent configurations. *Learning and Behavior*, *48*, 53–65.
- Goodale, M. A. (1983). Visually guided pecking in the pigeon (*Columba livia*). *Brain, Behavior and Evolution*, *22*, 22–41.
- Goodale, M. A., Ellard, C. G., & Booth, L. (1990). The role of image size and retinal motion in the computation of absolute distance by the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Vision Research*, *30*(3), 399–413.
- Gregory, R. L. (1970). *The intelligent eye*. London, UK: Weidenfeld & Nicolson.
- Gusel'nikov, V. I., & Morenkov, E. D. (1977). Responses and properties of receptive fields of neurons in the visual projection zone of the pigeon hyperstriatum. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, *8*, 210–215.
- Hayes, B. P., Hodos, W., Holden, A. L., & Low, J. C. (1987). The projection of the visual field upon the retina of the pigeon. *Vision Research*, *27*(1), 31–40.
- Hayes, B., & Holden, A. L. (1983). The distribution of displaced ganglion cells in the retina of the pigeon. *Experimental Brain Research*, *49*, 181–188.
- He, D., Mo, C., Wang, Y., & Fang, F. (2015). Position shifts of fMRI-based population receptive fields in human visual cortex induced by Ponzo illusion. *Experimental Brain Research*, *233*(12), 3535–3541.
- Heesy, C. P. (2004). On the relationship between orbit orientation and binocular visual field overlap in mammals. *The Anatomical Record Part A*, *281A*, 1104–1110.
- Heesy, C. P., & Hall, M. I. (2010). The nocturnal bottleneck and the evolution of mammalian vision. *Brain, Behavior and Evolution*, *75*, 195–203.

- Hendricks, J. (1966). Flicker thresholds as determined by a modified conditioned suppression procedure. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *9* (5), 501–506.
- Hodos, W., & Bonbright Jr, J. C. (1972). The detection of visual intensity differences by pigeons. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *18* (3), 471–479.
- Howard, I. P. (2012). *Perceiving in depth, volume 1: Basic mechanisms*. Oxford: Oxford University Press.
- Hughes, A., & Vaney, D. I. (1982). The organization of binocular cortex in the primary visual area of the rabbit. *Journal of Comparative Neurology*, *204* (2), 151–164.
- Imura, T., & Tomonaga, M. (2009). Moving shadows contribute to the corridor illusion in a chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, *123*, 280–286.
- Imura, T., Tomonaga, M., & Yagi, A. (2008). The effects of linear perspective on relative size discrimination in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and humans (*Homo sapiens*). *Behavioural Processes*, *77*, 306–312.
- Iwaniuk, A. N., Heesy, C. P., Hall, M. I., & Wylie, D. R. (2008). Relative Wulst volume is correlated with orbit orientation and binocular visual field in birds. *Journal of Comparative Physiology A*, *194*, 267–282.
- Jacobs, M. S., Morgane, P. J., & McFarland, W. L. (1975). Degeneration of visual pathways in the bottlenose dolphin. *Brain Research*, *88* (2), 346–352.
- Jager, R., & Zeigler, H. P. (1991). Visual field organization and peck localization in the pigeon (*Columba livia*). *Behavioural Brain Research*, *45* (1), 65–69.

- Juavinett, A. L., & Callaway, E. M. (2015). Pattern and component motion responses in mouse visual cortical areas. *Current Biology*, *25*(13), 1759–1764.
- Kaas, J. H. (2013). The evolution of the visual system in primates. In: Wener, J., Chalupa, L. (Eds.), *The new visual neuroscience*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Kim, H. R., Angelaki, D. E., & DeAngelis, G. C. (2016). The neural basis of depth perception from motion parallax. *Philosophical Transaction of the Royal Society B: Biological Sciences*, *371*, 20150256.
- Kral, K. (2003). Behavioural–analytical studies of the role of head movements in depth perception in insects, birds and mammals. *Behavioural Processes*, *64*(1), 1–12.
- Lempel, A. A., & Nielsen, K. J. (2019). Ferrets as a model for higher-level visual motion processing. *Current Biology*, *29*(2), 179–191.
- Larsson, M. (2011). Binocular vision and ipsilateral retinal projections in relation to eye and forelimb coordination. *Brain, Behavior and Evolution*, *77*, 219–230.
- Larsson, M. L. (2015). Binocular vision, the optic chiasm, and their associations with vertebrate motor behavior. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *3*(89), 1–12.
- Leresche, N., Hardy, O., & Jassik-Gerschenfeld, D. (1983). Receptive field properties of single cells in the pigeon's optic tectum during cooling of the 'visual Wulst'. *Brain Research*, *267*(2), 225–236.
- Lillakas, L., Ono, H., Ujike, H., & Wade N. (2004). On the definition of motion parallax, *VISION*, *16*(2), 83–92.

- Lugtigheid, A. J., Wilcox, L. M., Allison, R. S., & Howard, I. P. (2014). Vergence eye movements are not essential for stereoscopic depth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281* (1776): 20132118, 1–6.
- Luo, X., Kenyon, R. V., Kamper, D., Sandin, D., & DeFanti, T. (2007). The effects of scene complexity, stereovision, and motion parallax on size constancy in a virtual environment. *Paper Presented at Proceedings of IEEE Virtual Reality Conference* (Charlotte, NC, United States).
- Macphail, E. M. (1971). Hyperstriatal lesions in pigeons: Effects on response inhibition, behavioral contrast, and reversal learning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *75* (3), 500–507.
- Marín, G. J., Durán, E., Morales, C., González-Cabrera, C., Sentis, E., Mpodozis, J., & Letelier, J. C. (2012). Attentional capture? Synchronized feedback signals from the isthmi boost retinal signals to higher visual areas. *Journal of Neuroscience*, *32* (3), 1110–1122.
- Martin, G. R. (1984). The visual fields of the tawny owl, *Strix aluco* L. *Vision Research*, *24* (12), 1739–1751.
- Martin, G. R. (2014). The subtlety of simple eyes: the tuning of visual fields to perceptual challenges in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *369* (1636): 20130040, 1–12.
- Martin, G. R., & Young, S. R. (1983). The retinal binocular field of the pigeon (*Columba livia*: English racing homer). *Vision Research*, *23* (9), 911–915.
- Martinoya C, Rivaud S, Bloch S (1983) Comparing frontal and lateral viewing in the pigeon. II. Velocity thresholds for movement discrimination. *Behavioural Brain Research*, *8*, 375–385.

- Martinoya, C., Le Houezec, J., & Bloch, S. (1984). Pigeon's eyes converge during feeding: evidence for frontal binocular fixation in a lateral-eyed bird. *Neuroscience Letters*, *45* (3), 335–339.
- Masson, G. S., & Stone, L. S. (2002). From following edges to pursuing objects. *Journal of Neurophysiology*, *88* (5), 2869–2873.
- Milner, A. D., & Goodale, M. A. (1995). *The visual brain in action*. Oxford: Oxford University Press.
- McFadden, S. A., & Reymond, L. (1985). A further look at the binocular visual field of the pigeon (*Columba livia*). *Vision Research*, *25* (11), 1741–1746.
- McFadden, S. A., & Wild, J. M. (1986). Binocular depth perception in the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *45* (2), 149–160.
- Mello, N. K. (1968). Interhemispheric transfer of a discrimination of moving patterns in pigeon. *Brain Research*, *7* (3), 390–398.
- Movshon J. A., Adelson E. H., Gizzi M. S., Newsome W. T. (1985). The analysis of moving visual patterns. In Chagas, C., Gattass, R., Gross, C. (Ed.) *S Pattern recognition mechanisms*. (pp. 117–151), Rome: Vatican Press.
- Muir, D. R., Roth, M., Helmchen, F., & Kampa, B. (2015). Model-based analysis of pattern motion processing in mouse primary visual cortex. *Frontiers in Neural Circuits*, *9* (38), 1–14.
- Murray, S. O., Boyaci, H., & Kersten, D. (2006). The representation of perceived angular size in human primary visual cortex. *Nature Neuroscience*, *9*, 429–434.
- Nadler, J. W., Angelaki, D. E., & DeAngelis, G. C. (2008). A neural representation of depth from motion parallax in macaque visual cortex. *Nature*, *452*, 642–645.

- Nagata, T., Koyanagi, M., Tsukamoto, H., Saeki, S., Isono, K., Shichida, Y., ... & Terakita, A. (2012). Depth perception from image defocus in a jumping spider. *Science, 335*, 469–471.
- Nakagawa, E. (2002). Rats respond to configurations of stimuli. *The Psychological Record, 52*, 531–558.
- Nakamura, N., Watanabe, S., & Fujita, K. (2008). Pigeons perceive the Ebbinghaus-Titchener circles as an assimilation illusion. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes, 34* (3), 375–378.
- Nalbach, H. O., Wolf-Oberhollenzer, F., & Kirschfeld, K. (1990). The pigeon's eye viewed through an ophthalmoscopic microscope: orientation of retinal landmarks and significance of eye movements. *Vision Research, 30* (4), 529–540.
- Ng, B. S. W., Grabska-Barwińska, A., Güntürkün, O., & Jancke, D. (2010). Dominant vertical orientation processing without clustered maps: early visual brain dynamics imaged with voltage-sensitive dye in the pigeon visual Wulst. *Journal of Neuroscience, 30* (19), 6713–6725.
- Nguyen, A. P., Spetch, M. L., Crowder, N. A., Winship, I. R., Hurd, P. L., & Wylie, D. R. (2004). A dissociation of motion and spatial-pattern vision in the avian telencephalon: Implications for the evolution of “visual streams”. *Journal of Neuroscience, 24*, 4962–4970.
- Ni, A. M., Murray, S. O., & Horwitz, G. D. (2014). Object-centered shifts of receptive field positions in monkey primary visual cortex. *Current Biology, 24* (14), 1653–1658.

- Ogle, K. N. (1952). On the limits of stereoscopic vision. *Journal of Experimental Psychology*, 44 (4), 253–259.
- O'Rourke, C. T., Hall, M. I., Pitlik, T., & Fernández-Juricic, E. (2010). Hawk eyes I: diurnal raptors differ in visual fields and degree of eye movement. *PloS One*, 5 (9): e12802, 1–8.
- 大瀧翔 (2015). 鳥類視知覚の比較形態認知科学的解析 京都大学 文学研究科博士論文 (未刊行)
- Otaki, S., Watanabe, S., & Fujita, K. (2014). Differential motion processing between species facing Ternus–Pikler display: Non-retinotopic humans versus retinotopic pigeons. *Vision Research*, 103, 32–40.
- Pack, C. C., Livingstone, M. S., Duffy, K. R., & Born, R. T. (2003). End-stopping and the aperture problem: two-dimensional motion signals in macaque V1. *Neuron*, 39 (4), 671–680.
- Palagina, G., Meyer, J. F., & Smirnakis, S. M. (2017). Complex visual motion representation in mouse area V1. *Journal of Neuroscience*, 37(1), 164–183.
- Parker, A. (2003). *In the blink of an eye: the cause of the most dramatic event in the history of life*. UK: The Free Press.
- (パーカー, A. 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)
- Perry, V. H., Oehler, R., & Cowey, A. (1984). Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. *Neuroscience*, 12 (4), 1101–1123.

- Pettigrew, J. D., & Konishi, M. (1976). Neurons selective for orientation and binocular disparity in the visual Wulst of the barn owl (*Tyto alba*). *Science*, *193*, 675–678.
- Poteser, M., Kral, K., Zoologie, I., & Graz, A. (1995). Visual distance discrimination between stationary targets in praying mantis: an index of the use of motion parallax. *Journal of Experimental Biology*, *198*, 2127–2137.
- Potier, S., Duriez, O., Cunningham, G. B., Bonhomme, V., O'Rourke, C., Fernández-Juricic, E., & Bonadonna, F. (2018). Visual field shape and foraging ecology in diurnal raptors. *Journal of Experimental Biology*, *221*: jeb177295, 1–9.
- Qadri, M. A. J., Asen, Y., & Cook, R. G. (2014). Visual control of an action discrimination in pigeons. *Journal of Vision*, *14* (5): 16, 1–19.
- Querubin, A., Lee, H. R., Provis, J. M., & O'Brien, K. M. B. (2009). Photoreceptor and ganglion cell topographies correlate with information convergence and high acuity regions in the adult pigeon (*Columba livia*) retina. *Journal of Comparative Neurology*, *517*(5), 711–722.
- Reid, S. L., & Spetch, M. L. (1998). Perception of pictorial depth cues by pigeons. *Psychonomic Bulletin and Review*, *5*, 698–704.
- Reiner, A., & Karten, H. J. (1982). Laminar distribution of the cells of origin of the descending tectofugal pathways in the pigeon (*Columba livia*). *Journal of Comparative Neurology*, *204* (2), 165–187.
- Remy, M., & Güntürkün, O. (1991). Retinal afferents to the tectum opticum and the nucleus opticus principalis thalami in the pigeon. *Journal of Comparative Neurology*, *305* (1), 57–70.

- Rodrigues, T., Krawczyk, M., Skowronska-Krawczyk, D., Matter-Sadzinski, L., & Matter, J. M. (2016). Delayed neurogenesis with respect to eye growth shapes the pigeon retina for high visual acuity. *Development*, *143*(24), 4701–4712.
- Rogers, L. J., & Deng, C. (1999). Light experience and lateralization of the two visual pathways in the chick. *Behavioural Brain Research*, *98*(2), 277–287.
- Rogers, B., & Gyani, A. (2010). Binocular disparities, motion parallax, and geometric perspective in Patrick Hughes's 'reverspectives': Theoretical analysis and empirical findings. *Perception*, *39*, 330–348.
- Rogers, L. J. (2014). Asymmetry of brain and behavior in animals: Its development, function, and human relevance. *Genesis*, *52*(6), 555–571.
- Ros, I. G., & Biewener, A. A. (2017). Pigeons (*C. livia*) follow their head during turning flight: head stabilization underlies the visual control of flight. *Frontiers in Neuroscience*, *11*(655), 1–12.
- Scannell, J. W., Sengpiel, F., Tovee, M. J., Benson, P. J., Blakemore, C., & Young, M. P. (1996). Visual motion processing in the anterior ectosylvian sulcus of the cat. *Journal of Neurophysiology*, *76*(2), 895–907.
- Scholl, B., Burge, J., & Priebe, N. J. (2013). Binocular integration and disparity selectivity in mouse primary visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, *109*(12), 3013–3024.
- Schuster, S., Strauss, R., & Götz, K. G. (2002). Virtual-reality techniques resolve the visual cues used by fruit flies to evaluate object distances. *Current Biology*, *12*(18), 1591–1594.

- Shimizu T. & Watanabe S. (2012). The avian visual system: overview. In Lazareva, O. F. S., Shimizu, T. & Wasserman, E. (Ed.), *How Animals See the World* (pp. 473–482). Oxford: Oxford University Press.
- Sobel, E. C. (1990). The locust's use of motion parallax to measure distance. *Journal of Comparative Physiology A*, *167*, 579–588.
- Sperandio, I., & Chouinard, P. A. (2015). The mechanisms of size constancy. *Multisensory Research*, *28*, 253–283.
- Stacho, M., Ströckens, F., Xiao, Q., & Güntürkün, O. (2016). Functional organization of telencephalic visual association fields in pigeons. *Behavioural Brain Research*, *303*, 93–102.
- Stewart, F. J., Kinoshita, M., & Arikawa, K. (2015). The roles of visual parallax and edge attraction in the foraging behaviour of the butterfly *Papilio xuthus*. *Journal of Experimental Biology*, *218*, 1725–1732.
- Ströckens, F., Freund, N., Manns, M., Ocklenburg, S., & Güntürkün, O. (2013). Visual asymmetries and the ascending thalamofugal pathway in pigeons. *Brain Structure and Function*, *218*, 1197–1209.
- Sun, P., Chubb, C., & Sperling, G. (2014). A moving-barber-pole illusion. *Journal of Vision*, *14*(5), 1–27.
- Sun, P., Chubb, C., & Sperling, G. (2015). Two mechanisms that determine the Barber-Pole Illusion. *Vision Research*, *111*, 43–54.
- Tanaka, S., & Fujita, I. (2015). Computation of object size in visual cortical area v4 as a neural basis for size constancy. *Journal of Neuroscience*, *35*, 12033–12046.
- Theunissen, L. M., Reid, T., & Troje, N. F. (2017). Pigeons use distinct stop phases to control pecking. *Journal of Experimental Biology*, *220*, 437–444.

- Timney, B., & Keil, K. (1996). Horses are sensitive to pictorial depth cues. *Perception, 25* (9), 1121–1128.
- Tinsley, C. J., Webb, B. S., Barraclough, N. E., Vincent, C. J., Parker, A., & Derrington, A. M. (2003). The nature of V1 neural responses to 2D moving patterns depends on receptive-field structure in the marmoset monkey. *Journal of Neurophysiology, 90* (2), 930–937.
- Troje, N. F., & Aust, U. (2013). What do you mean with “direction”? Local and global cues to biological motion perception in pigeons. *Vision Research, 79*, 47–55.
- Troschianko, J., Von Bayern, A. M., Chappell, J., Rutz, C., & Martin, G. R. (2012). Extreme binocular vision and a straight bill facilitate tool use in New Caledonian crows. *Nature Communications, 3* (1110), 1–7.
- Valencia-Alfonso, C. E., Verhaal, J., & Güntürkün, O. (2009). Ascending and descending mechanisms of visual lateralization in pigeons. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 364*, 955–963.
- van der Willigen, R. F. (2011). Owls see in stereo much like humans do. *Journal of Vision, 11* (7): 10, 1–27.
- van der Willigen, R. F., Frost, B. J., & Wagner, H. (2002). Depth generalization from stereo to motion parallax in the owl. *Journal of Comparative Physiology A, 187*, 997–1007.
- Wade, N. J., & Hughes, P. (1999). Fooling the eyes: Trompe l’oeil and reverse perspective. *Perception, 28* (9), 1115–1119.
- Wagner, H., & Schaeffel, F. (1991). Barn owls (*Tyto alba*) use accommodation as a distance cue. *Journal of Comparative Physiology A, 169*, 515–521.

- Wallace, G. K. (1959). Visual scanning in the desert locust *Schistocerca gregaria* Forskal. *Journal of Experimental Biology*, *36*, 512–525.
- Wallach, H. (1935). Über visuell wahrgenommene bewegungsrichtung (English translation: Wuerger, S., Shapley, R. & Rubin, N. (1996). “On the visually perceived direction of motion” by Hans Wallach: 60 years later. *Perception*, *25*, 1317–1367.) *Psychologische Forschung*, *20*, 325–380.
- Walls, G.L. (1942). *The vertebrate eye and its adaptive radiation*. New York: Hafner Publishing Company.
- Wang, Y., & Frost, B. J. (1992). Time to collision is signalled by neurons in the nucleus rotundus of pigeons. *Nature*, *356*, 236–238.
- Watanabe, S. (1992). Effect of lesions in the ectostriatum and Wulst on species and individual discrimination in pigeons. *Behavioural Brain Research*, *49*(2), 197–203.
- Watanabe, S., Nakamura, N., & Fujita, K. (2011). Pigeons perceive a reversed Zöllner illusion. *Cognition*, *119*(1), 137–141.
- Watanabe, S., Sakamoto, J., & Wakita, M. (1995). Pigeons’ discrimination of paintings by Monet and Picasso. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *63*(2), 165–174.
- Watt, S. J., & Bradshaw, M. F. (2003). The visual control of reaching and grasping: Binocular disparity and motion parallax. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *29*(2), 404–415.
- Wexler, M., Panerai, F., Lamouret, I., & Droulez, J. (2001). Self-motion and the perception of stationary objects. *Nature*, *409*(6816), 85–88.

- Whitney, D., Ellison, A., Rice, N. J., Arnold, D., Goodale, M., Walsh, V., & Milner, D. (2007). Visually guided reaching depends on motion area MT+. *Cerebral Cortex*, *17*(11), 2644–2649.
- Wohlschläger, A., Jäger, R., & Delius, J. D. (1993). Head and eye movements in unrestrained pigeons (*Columba livia*). *Journal of Comparative Psychology*, *107*(3), 313–319.
- Wright, A. A., & Cumming, W. W. (1971). Color-naming functions for the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *15*(1), 7–17.
- Wylie, D. R. W., Bischof, W. F., & Frost, B. J. (1998). Common reference frame for neural coding of translational and rotational optic flow. *Nature*, *392*, 278–282.
- Xia, J., Wang, P., & Chen, Q. (2017). Neural correlates underlying size constancy in virtual three-dimensional space. *Scientific Reports*, *7*(1): 3279, 1–14.
- Yamamoto, E., Goto, K., & Watanabe, S. (2015). Pigeons (*Columba livia*) fail to connect dots in learning biological motion. *Animal Cognition*, *18*, 1187–1191.
- Yo, C., & Wilson, H. R. (1992). Perceived direction of moving two-dimensional patterns depends on duration, contrast and eccentricity. *Vision Research*, *32*(1), 135–147.
- Yuan, H., Sachtler, W. L., Durlach, N., & Shinn-Cunningham, B. (2000). Effects of time delay on depth perception via head-motion parallax in virtual environment systems. *Presence: Teleoperators and Virtual Environments*, *9*(6), 638–647.

著者業績目録

(1) 査読付き学術雑誌等

1. Takagi, S., Arahori, M., Chijiwa, H., Tsuzuki, M., Hataji, Y., & Fujita, K. (2016). There's no ball without sound: Cats' prediction of an object from noise. *Animal Cognition*, *19*, 1043–1047.
2. Hataji, Y., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2019). Pigeons integrate visual motion signals differently than humans. *Scientific Reports*, *9*(13411), 1–8.
3. Hataji, Y., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2020). Dynamic corridor illusion in pigeons: humanlike pictorial cue precedence over motion parallax cue in size constancy. *i-Perception*, *11* (2), 1–13.
4. Hataji, Y., Fujita, K., & Kuroshima, H. (2020). Pigeons (*Columba livia*) integrate visual motion using the vector average rule: effect of viewing distance. *Animal Cognition*, *23*, 819–825.
5. Hotta, T., Ueno, K., Hataji, Y., Kuroshima, H., Fujita, K., & Kohda, M. (2020). Transitive inference in cleaner wrasses (*Labroides dimidiatus*). *PloS ONE*, *15* (8), e0237817.
6. 後藤和宏・幡地祐哉 (2020). タッチモニタを用いたマウスにおける視覚弁別の訓練手続き. *動物心理学研究*, 2020, *70* (1), 1–13.
7. Hataji, Y., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2021). Motion parallax via head movements modulates visuo-motor control in pigeons. *Journal of Experimental Biology*, *224*, jeb236547.
8. Otaki, S., Hataji, Y., & Fujita, K. (in revision). Binocular fusion in pigeons despite totally crossing optic nerves. *Journal of Vision*.

(2) 国際学会における発表

(口頭発表)

1. Otaki, S., Hataji, Y., & Fujita, K. Pigeons have cyclopean eyes like humans. *The 20th International Conference on Comparative Cognition*, Florida, USA. (March 2013).

(ポスター発表)

2. Hataji, Y., & Fujita, K. Visually elicited head movements during walking in chickens. *34th International Ethological Conference*, Cairns, Australia. (August 2015).
3. Takagi, S., Chijiwa, H., Arahori, M., Hataji, Y., & Fujita, K. Physical understanding from sound in domestic cats (*Felis catus*). *34th International Ethological Conference*, Cairns, Australia. (August, 2015).
4. Hataji, Y., & Fujita, K. Effect of static and dynamic visual depth cues on size perception in pigeons: or do they perceive a dynamic corridor illusion? *The 23th International Conference on Comparative Cognition*, Florida, USA. (April 2016).
5. Hataji, Y., & Fujita, K. Dynamic corridor illusion in pigeons. *The 31th International Congress of Psychology*, Yokohama, Japan. (July 2016).
6. Hataji, Y., & Fujita, K. Pigeons use motion-parallax depth cue from head movements for pecking motor control, but not for visual size perception. *35th International Ethological Conference*, Estoril, Portugal. (July 2017).
7. Hataji, Y., Kuroshima, H., & Fujita, K. Pigeons (*Columba livia*) perceive different directions than humans from hierarchically structured motion. *59th annual meeting of Psychonomic Society*, New Orleans, USA. (November 2018)

(3) 国内学会・シンポジウム等における発表

(口頭発表)

1. 幡地祐哉・大瀧翔・藤田和生. ハトは両眼情報を統合して知覚する. *日本動物心理学会第73回大会*, 筑波大学, 2013年9月.
2. 幡地祐哉・大瀧翔・藤田和生. ハトは両眼情報を統合して知覚する. *関西心理学会第125回大会*, 和歌山大学, 2013年11月.
3. Hataji Y., Otaki S., & Fujita K. Visual motion modulates head-bobbing in bantams. *74th Annual meeting of the Japanese Society for Animal Psychology*, the Primate Research Institute, Kyoto University, 2014年7月.
4. Otaki S., Bucher B., Hataji Y., & Fujita K. Pigeons perceive an integrated motion patterns. *74th Annual meeting of the Japanese Society for Animal Psychology*, the Primate Research Institute, Kyoto University, 2014年7月.
5. 幡地祐哉・藤田和生. ハトにおける動的回廊錯視. *関西心理学会第128回大会*, 京都大学, 2016年11月.
6. Hataji, Y., & Fujita, K. Effects of pictorial and motion-parallax depth cues on size constancy in pigeons. *76th Annual meeting of the Japanese Society for Animal Psychology*, Hokkaido University, 2016年11月.
7. 幡地祐哉・藤田和生. 運動視差が大きさ知覚と頭部運動制御に与える影響. *第50回知覚コロキウム*, 2017年3月.
8. Hataji, Y., Kuroshima, H., & Fujita, K. Pigeons do not see 2D visual motion from barber-pole and plaid stimuli. *78th Annual meeting of the Japanese Society for Animal Psychology*, Higashi Hiroshima Arts & Culture Hall, 2018年8月.

(ポスター発表)

9. 幡地祐哉・大瀧翔・藤田和生. ハトは両眼情報を統合して知覚する. *日本基礎心理学会第32回大会*, 金沢大学, 2013年12月.
10. 幡地祐哉・藤田和生. ハト及びヒトの大きさ恒常性における絵画手がかりの優位性. *日本基礎心理学会第35回大会*, 東京女子大学, 2016年10月.
11. 幡地祐哉・藤田和生. 頭部運動による運動視差がハトの大きさ知覚とつつき運動制御に与える影響. *KOUDOU 2017*, 東京大学, 2017年8月.
12. 幡地祐哉・藤田和生. ハトは首振りにより生じる運動視差奥行き手がかりを利用するのか. *日本基礎心理学会第36回大会*, 立命館大学, 2017年12月.
13. 幡地祐哉・黒島妃香・藤田和生. ハト(*Columba livia*)の視運動における1次運動の優位性. *日本基礎心理学会第37回大会*, 専修大学, 2018年11月.
14. Shiotani, K., Hataji, Y., Kuroshima, H., & Fujita, K. Do cockatiels map numbers spatially? *79th Annual meeting of the Japanese Society for Animal Psychology*, Senshu University, 2019年10月.
15. Hataji, Y., Goto, K. Mice primarily use plaid orientation but not motion cues in a visual motion discrimination task. *80th Annual meeting of the Japanese Society for Animal Psychology*, Kagoshima University, 2020年11月.

(4) 受賞

1. 関西心理学会第125回大会, 研究奨励賞, 2013年11月(業績(3)-2に対して授与).
2. 日本動物心理学会第76回大会, 優秀発表賞, 2016年11月(業績(3)-6に対して授与).
3. 日本動物心理学会第78回大会, 最優秀発表賞, 2018年8月(業績(3)-8に対して授与).
4. 日本基礎心理学会第37回大会, 優秀発表賞, 2018年11月(業績(3)-13に対して授与).

業績対応表

第3章

第2節

Hataji, Y., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2020). Dynamic corridor illusion in pigeons: humanlike pictorial cue precedence over motion parallax cue in size constancy. *i-Perception, 11* (2), 1–13.

第3節

Hataji, Y., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2021). Motion parallax via head movements modulates visuo-motor control in pigeons. *Journal of Experimental Biology, 224*, jeb236547.

第4章

第2節および第3節

Hataji, Y., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2019). Pigeons integrate visual motion signals differently than humans. *Scientific Reports, 9*(13411), 1–8.

第4節

Hataji, Y., Fujita, K., & Kuroshima, H. (2020). Pigeons (*Columba livia*) integrate visual motion using the vector average rule: effect of viewing distance. *Animal Cognition, 23*, 819–825.

謝辞

はじめに、動物のこころへ興味を持つきっかけを与えていただき、学部から、修士課程、博士課程に渡ってご指導を頂いた、藤田和生先生に心より感謝を申し上げます。藤田先生には実験の計画、実験の実施、論文の執筆まで、研究全体に渡って助言と指導を賜りました。

黒島妃香先生、James Anderson 先生には研究に関する助言と論文の執筆に関するサポートを頂きました。櫻井芳雄先生、板倉昭二先生、蘆田宏先生からは研究内容に関して鋭い指摘を数多く頂きました。深く感謝いたします。

大瀧翔氏からは、装置の作成やプログラミングなど具体的な実験手法とともに、鳥類研究でどのような問いを立てるべきかという点に関しても一から教えていただきました。兼子峰明氏には、実験計画などについて助言をいただくとともに、鳥類の生理・解剖学的知見についても数多く教えていただきました。別役透氏、高岡祥子氏、岩崎純衣氏、堀裕亮氏には、先輩として研究に関する助言や動物の飼育に関して多くのことを教えていただきました。高木佐保氏、千々岩眸氏、岸本励季氏は、互いの研究について意見し合う同輩として、研究生活を支えてくださいました。特に、高木佐保氏は同輩としてだけでなく妻としても、公私ともに私の生活を支えてくれました。他にも私の研究生活の中で関わってきた全ての方に感謝を申し上げたいと思います。

本稿の実験は、日本学術振興会科学研究費補助金 (No. 15J02739, 研究代表者：幡地祐哉; No. 25118002, 16H01505, 16H01726, 16H06301, 研究代表者：藤田和生) の助成を受けて実施されました。ここに感謝の意を表します。