

京都大学	博士（文学）	氏名	幡地 祐哉
論文題目	鳥類から探る奥行き・運動視進化の比較認知科学的検討		
<p>（論文内容の要旨）</p> <p>多くの哺乳類が聴覚，嗅覚優位である中，私たちヒトを含む霊長類は視覚に依存して外界の情報を得ている。霊長類とは系統発生的に離れてはいるが，鳥類もまた，高い視覚認知能力を示す動物である。異なる系統に属しながらも類似の機能を持つ霊長類と鳥類の視覚特性を比較することによって，脊椎動物の視覚機能がどのような系統と環境の制約の下で進化してきたのかを考察することができる。本研究では，鳥類種であるハトを対象に，奥行き視と運動視特性を行動実験によって示し，霊長類との共通点と相違点を明らかにすることで，形態的差異が視覚特性に与える影響を明らかにすることを目的とした。</p> <p>第1章では，鳥類の視覚に関するこれまでの行動研究を概観した。鳥類の視覚特性は多くの点で霊長類のそれと類似しているが，霊長類と異なる特性も報告されており，視覚処理のメカニズムが両系統で異なることを示唆している。メカニズムの差異は霊長類と鳥類の形態・解剖学的特徴が異なることによると考えられ，特に眼球の配置，眼球の可動範囲，視神経経路，脳内処理経路が両系統の形態的種差として挙げられる。これらの形態的種差が視覚特性に与える影響を調べるために，本研究では，両眼視，単眼奥行き視，運動視について，ハトを対象とした行動実験を行った。</p> <p>第2章ではハトにおける両眼視特性を検討した。霊長類は視神経の半交差構造により，左右眼の対応する視野の情報が同側の脳半球に投射され，両眼視差とそれに対応する奥行きの計算が可能となっている。一方，鳥類の視神経は全交差しており，左右眼の情報はそれぞれが対側の脳半球に投射され，両眼視野の割合も少ない。こうした形態・解剖学的特徴を持つ鳥類での両眼情報の利用を検討するため，アナグリフメガネをハトに装着し，両眼視差を操作した刺激に対するつつき行動を分析した。その結果，ハトは一定距離までの両眼視差を持つ刺激に対し，それを統合した上でつつき行動を行うことが示された。その一方で，つつき運動を行う際の視距離は刺激の両眼視差の影響を受けなかったことから，ハトが両眼立体視を行う証拠は得られなかった。</p> <p>第3章では，単眼奥行き視の特性を検討した。両眼立体視を行わないハトは，単眼奥行き手がかりである絵画的奥行き手がかりと，運動視差奥行き手がかりを利用することが想定された。視角サイズが同一のとき，奥行き手がかりが遠いことを示す刺激がより大きく見える「大きさの恒常性」を利用し，ハトにおけるこれらの手がかりの利用を調べた。実験3-1では，ハトに対し回廊背景上に大きさの異なる円刺激を提示し，大きさの分類課題を訓練した。円の提示位置を上下にずらすことで，絵画的手がかり</p>			

が遠い、もしくは近い刺激を提示したところ、ハトは同じ大きさの円でも、絵画的手がかりが遠い条件の円刺激をより大きいと判断した。また、回廊と円刺激を左右に動かすことで運動視差を生じさせ、絵画的手がかりと運動視差の方向が矛盾した際にどちらの手がかりを重視するか調べた。結果、ハトは運動視差よりも絵画的手がかりを重視した。これはヒトが示す絵画的手がかりの優位性と一致する。続く実験3-2では物体運動ではなく自己運動により生じる運動視差を実験的に再現し、大きさの恒常性に与える影響を調べた。眼球運動により視野移動を行う霊長類に対し、眼球の可動範囲が狭い鳥類は頭部運動による視野移動を頻繁に行うため、頭部運動により生じる運動視差を奥行き手がかりに用いると考えられる。ハト頭部の3次元位置をリアルタイムでトラッキングし、頭部位置と同期してモニタ上の刺激を変更することで、モニタより近い、もしくは遠い物体の運動視差を再現した。実験の結果、大きさ分類反応に対する運動視差操作の影響はみられず、運動視差による大きさの恒常性は確認されなかった。一方、刺激をつつく直前の頭部静止位置を調べたところ、奥行き方向で遠くにある運動視差を再現した条件ほど頭部静止位置がモニタに近くなっていた。これはハトが運動視差を手がかりに、つつき運動時の頭部位置を決定していることを示している。これらの実験から、ハトにおいて絵画的手がかりは大きさの恒常性に、運動視差は視覚運動制御にそれぞれ奥行き手がかりとして利用されていることが明らかとなった。

第4章では、ハトにおける運動視特性を検討した。初期の視運動処理は視野の局所部分における時空間輝度変化から計算され、これは多くの種で共通の検出機構だとされている。しかし、方向と速度が曖昧な局所運動成分が統合される過程が、動物種間で共通するかどうかの検討はほとんど行われていない。本章では霊長類と共通した運動情報統合特性が鳥類でもみられるのか明らかにするため、視運動の統合過程を調べる刺激として用いられてきたバーバーポール刺激とプラッド運動刺激を用いて、ハトにおけるこれらの刺激の運動方向の知覚を調べた。実験4-1では一定の方向に動くドット運動を提示し、運動刺激の周囲に提示した無数の反応キーの内、運動方向の先にあるキーをつつく運動方向弁別課題をハトに訓練した。その後、楕円窓内に正弦波縞運動を提示するバーバーポール刺激を提示し、運動方向の判断を行わせた。ヒトではこの刺激に対し知覚される運動方向が楕円の長軸方向にバイアスを受ける。しかし、実験の結果、ハトでは窓の形に関わらず、縞と直交する方向に運動を知覚することが示された。実験4-2では、実験1と同様の運動方向弁別課題を用いて、異なる方向の正弦波縞の要素運動を2枚重ねたプラッド運動刺激に対する反応を調べた。要素運動が取り得る運動ベクトルの解の集合は制約線として描かれるが、ヒトではそれぞれの要素運動の制約線の交点方向にプラッド運動を知覚する。しかし、実験の結果、ハトでは制約線の交点方向ではなく、2つの要素運動のベクトル平均方向に運動を知覚することが示された。ただしこの実験では、ヒトの知覚実験と比べて視距離が短く、プラッド運動

知覚の種差が画面からの視距離に起因するものである可能性が考えられた。そこで実験4-3では、モニタ距離を0cmと40cmに設定したときのハトのプラッド運動知覚を調べた。結果、ハトはいずれの視距離においてもベクトル平均方向に基づく反応を示したことから、プラッド運動知覚の種差は視距離によるものではないことが示された。これら3つの実験から、ハトの視運動統合過程が霊長類とは異なることが明らかとなった。

第5では第2章から第4章までの研究で明らかとなったハトの視知覚特性を、霊長類との共通点と相違点から整理した。ハトの視覚は霊長類と同様、両眼統合機能を有し、絵画的奥行き手がかりと運動視差手がかりを、奥行き情報として利用する。一方で、両眼立体視と視覚運動統合についてはヒトとの相違点がみられた。これらの共通点と相違点の背後にある処理メカニズムを形態・解剖学的特徴から考察した。さらに、ハト以外の鳥類や霊長目以外の哺乳類などの動物研究の知見を元に、両眼視、単眼奥行き視、運動視の進化シナリオを提示した。特に、両眼視と運動視は前肢や嘴の精確な視覚運動制御と関連があり、両眼立体視と霊長類型の運動統合方略は、網膜－間脳－終脳を結ぶ毛体系視覚経路の発達によって一部の脊椎動物種のみで獲得された視覚機能であることを、本論文は提案する。今後の研究として、ハトにおける奥行き視、運動視を支える、脳の神経基盤を解明することが求められる。毛体系視覚経路に依存する霊長類と異なり、ハトは網膜－中脳－間脳－終脳を結ぶ丘体系経路が著しく発達している。異なる脳領域に相似のメカニズムを有することで霊長類と共通の視覚機能を実現している一方で、受容野構造などの神経特性の違いが霊長類と異なる視覚特性の背後にあると推測される。また、ハト以外の種を対象とした奥行き視・運動視の研究も必要である。鳥類や哺乳類のみならず、魚類、両生類、爬虫類を対象とし視知覚特性の研究を行うことが、脊椎動物における視覚進化に関する包括的な理解につながると期待される。

(論文審査の結果の要旨)

空間を自律的に移動して生活する動物種にとって、空間知覚、運動知覚は必須の能力である。ヒトは主に視覚から空間・運動情報を知覚しているが、眼球の網膜に映る視覚像は2次元の情報であり、限られた情報から3次元の空間・運動情報を抽出しなければならない。ヒトでは、両眼視差、運動視差からの3次元空間への再構成や、局所運動成分から対象の運動方向を求めるための高度な計算が脳で行われていることが知られている。この能力はいかに進化してきたのだろうか。本論文は、ヒトを含む霊長類とは系統発生的に離れた動物群でありながら、同じく視覚優位な鳥類のハトを対象に、奥行き視と運動視特性を霊長類と比較することによって、視空間情報処理能力の進化を形態的特性と関係づけて考察した意欲的な論文である。

論文は5章から成る。第1章では、鳥類の視覚認知研究を概観し、ヒトとの類似点と相違点を述べ、行動レベルでの相違点を説明するためには、メカニズムの解明が必須であると論じている。鳥類と霊長類の視覚系における形態・解剖学的特性、神経基盤について、文献を基に整理することで、メカニズムを解明するための指針となる知見を提供している。本章は、コンパクトでありながらも、鳥類の形態学、解剖学、神経基盤を網羅した貴重な資料となっている。

第2章は、論者が大瀧翔氏と共同で行った、ハトにおける両眼視特性に関する研究を要約している。実験では、ハトにアナグリフ眼鏡（赤色と緑色のセロファンを左右に配置した眼鏡）を装着することで、各眼に独立した画像を提示することを可能にし、ハトが両眼視差情報を統合するのか、視差情報を奥行き知覚に用いるのかについて検討した。結果、ハトもヒトと同様に両眼統合を行うことが示唆されたが、視差を奥行き情報として用いているという証拠は得られなかった。論者らは、形態的差異に着目し、霊長類では両眼の情報が視野ごとに同一の脳半球に伝達されるのに対し、鳥類では各眼の情報が別々の半球に投射される神経連絡を持つことから、両眼情報の統合に不利な構造である点を指摘する。本研究は、両眼立体視の種差に関して重要な知見を与えるものであり、本論文の以降の研究の基盤にもなっている。

第3章では、絵画的の手がかりや運動視差などを手がかりにした、ハトの単眼奥行き視の特性を検討している。実験3-1では、網膜像の大きさが同一でも遠くの位置にあると示される刺激ほど大きく見える「大きさの恒常性」を利用して、奥行き手がかりの利用を調べた。実験では、ハトに刺激の大きさの分類課題を訓練した後、奥行きの絵画的手がかりとなる回廊背景上に、大きさの異なる円刺激を提示して、円の大きさを判定する課題を行なった。結果、ハトは絵画的の手がかりを奥行き情報として用いていることがわかった。また、回廊背景と円刺激を左右に動かすことで、ハトが運動視差を奥行き知覚に用いているかも検討している。絵画的の手がかりと運動手がかりが矛盾した刺激を提示したところ、ハトは運動手がかりとは無関係に、絵画的の手がかりの奥行きに対応した大きさの恒常性を示した。奥行き情報として、絵画的の手がかりを運動手

がかりより優先する傾向はヒトと一致する。続く実験3-2では、自己運動により生じる運動視差を実験的に再現し、大きさの恒常性への影響を調べた。鳥類は哺乳類の倍近くの数の頸椎をもつため、柔軟な頭部運動により生じる運動視差を奥行き手がかりに用いる可能性がある。ハトの頭部位置をリアルタイムで反映して動く視覚刺激を提示し、つきつき反応時のハトの頭部位置を計測した結果、ハトが運動視差による距離手がかりを用いてつきつき運動を制御することが示された。一連の実験は論者自ら開発した高度な計測技術により得られた知見であり、従来の方法論を革新するアイデアと技術力には目を見張るものがある。

第4章では、ハトの運動視特性を検討している。実験では、ヒトの視運動の統合過程を調べる刺激として頻繁に用いられてきた、バーバーポール刺激（実験4-1）とプラッド運動刺激（実験4-2, 4-3）を用いて、ハトにおける局所運動情報の統合を調べた。ヒトがバーバーポール刺激に対し知覚する運動方向は、刺激の楕円窓の長軸方向に偏ることが知られているが、ハトではこのような知覚バイアスは観察されず、縞と直行する方向に運動を知覚することが示された。また、プラッド運動刺激に対して、ヒトは要素運動の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方向に運動を知覚することが知られているが、ハトでは要素運動のベクトル平均方向に運動を知覚することが示された。この結果は、ヒトが曖昧な局所情報を最適に統合して刺激全体の運動方向を知覚しているのに対して、ハトはより単純で迅速な近似解を利用していることを示唆している。一連の実験の結果は、ヒトとハトの視空間情報処理の重要な違いを浮き彫りにした極めて価値の高い知見であるといえる。

第5章では、本研究において得られた知見から、ハトとヒトの視覚特性の共通点と相違点を整理し、その背後にある情報処理メカニズムを形態・解剖学的特徴から考察している。さらには、両眼視、単眼奥行き視、運動視の進化シナリオを打ち立て、今後はハトにおける奥行き視、運動視を支える脳内メカニズムの解明や、他の動物種による検討を加えることにより、脊椎動物における視覚進化に対する包括理解に繋がると結んでいる。形態・解剖学的特徴を元に、行動の背後にあるメカニズムとその進化の過程を解明する視点は、比較認知科学に新たな方向性を与えるものである。

研究として不十分な点を挙げるとすれば、本研究ではハトのみが扱われており、研究成果を鳥類一般のものとして位置づけることができない点であろう。しかし、鳥類の中で形態学・解剖学的知見が豊富な種はハトにおいて他に存在しないのも事実であり、方法論上、この種選択は必然であったともいえる。また、当該種の解剖学的・形態学的制約に傾注し、生活史、生態学的側面に沿った考察が見受けられない。これらは本人も自覚するところであり、今後の発展に期待したい。

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。2021年2月15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。