

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 5 月 30 日現在

機関番号：32612

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2016～2017

課題番号：16K13509

研究課題名(和文)鳥の道具使用における視覚機能の解明に向けた眼球運動の非侵襲計測法の開発

研究課題名(英文) Investigating visuomotor control mechanisms in birds.

研究代表者

伊澤 栄一 (IZAWA, Ei-Ichi)

慶應義塾大学・文学部(三田)・准教授

研究者番号：10433731

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,400,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、カラスの道具使用の運動要素である頭部到達運動の感覚運動メカニズムの解明を3つの点で行った。頭部到達運動の高速撮影画像から眼球運動の計測を試みた。到達運動中の眼球運動は示唆されたが、高精度計測には至らなかった。整形樹脂でクチバシを人工延長し、ついでみ運動をカラスとハトと比較した。カラスは直ちについでみ運動を調整したが、ハトはできなかった。プリズムを用いて視野をずらし、ついでみ運動をカラスとハトと比較した。ついでみ運動軌道の誤差相関は、カラスでは、ごく微小時間でのみ生じたが、ハトではほぼ全時点で相関した。以上から、カラスは頭部運動中に視覚による運動調整を行うことが示唆された。

研究成果の概要(英文)：This study aimed to investigate visuomotor control of head-reaching in crows. We conducted three studies. (1) We tried to develop a new technique to measure the eye movement reconstructed by high-speed video images. We found some eye movement during pecking but failed to measure precisely. (2) We examined the flexibility to control pecking to the bill extension by a resin-made artificial bill comparatively in crows and pigeons. Crows showed rapid adjustment pecking immediately after bill extension, but pigeons did not. (3) We investigated the dependence between on-going and preceding head-movement during pecking by testing the effects of prism-shifted vision comparatively in crows and pigeons. In crows, dependence of movement trajectory was found only between proximate segments of the time course of pecking movement, but was found among almost all of the time courses throughout the pecking movement in pigeons. These results suggest online visual feedback in crow pecking.

研究分野：比較認知心理学

キーワード：鳥類 道具使用 到達運動 オンライン制御

1. 研究開始当初の背景

ヒトの道具使用は、2 足歩行がもたらした自由な手と、それをモニターする眼が、解剖学的に離れた身体形態に支えられた能力である。90 年代頭まで、道具使用は霊長類のみ進化したと考えられていたが、ニューカレドニアに生息するカレドニアカラス(NC カラス)が小枝や固い葉を整形し、採餌することが発見されたことでこの定説は覆された。

NC カラスの発見以来、同種の認知研究は精力的に行われ、洞察や計画能力など、道具使用に随伴すると思われる高次認知能力が解明されてきた。一方、NC カラスがどのように道具を操作するのかという感覚-運動メカニズムの研究はほとんどなされておらず、その解明は進んでいなかった。

鳥類の道具使用の感覚-運動メカニズムを理解するためには、鳥類固有の身体形態に起因する2つの制約を踏まえながらその解明に取り組みなければならない。1つは、道具把握に不向きなクチバシ形態である。そもそも鳥のクチバシは固く、かつ、曲がっているため、道具の安定把握に適さない。どのようにクチバシ形態の問題を克服しているのかをまず明らかにせねばならない。本研究に先立ち、申請者らは、NC カラスの発見者 Hunt 博士と共にこれを解明した。NC カラスと近縁 12 種のクチバシ形態を比較解析し、同種のクチバシが例外的に、下クチバシが“しゃくれ”上下の噛み合わせが平面をなすペンチ様の形態であることを発見した。つまり、NC カラスのクチバシは、通常の鳥類のそれとは大きく異なり、道具を平面で挟むことで安定把握する特殊な形に進化していたのである。これによって、道具使用におけるクチバシ形態の制約を克服していた。

もう1つの問題は残されたままであった。それは、眼とクチバシが共に頭部に位置することで、道具を使用する際の頭部運動それ自体が、視野外乱をもたらしてしまうという問題である。道具使用を使うために頭を動かすと、視野も動いてしまう問題をカラスはどのように克服しているのだろうか。そもそも、視覚がどれほど寄与しているのだろうか。NC カラスの道具使用のメカニズムの理解は、これら鳥類固有の身体形態に起因する制約を、どのように克服しているのかという感覚-運動メカニズムの解明に他ならない。

2. 研究の目的

鳥類である NC カラスは、眼とクチバシが共に頭部にあるため、道具を操作するために頭部を動かすと、視界も動き、標的物を視野内に安定させて捉えることができない。ヒトは、眼と手が独立しているからこそ、標的物を安定した視野内に捉えながら手・道具を操作することができる(視覚誘導性制御)。

本研究の目的は、ヒトと身体形態が異なる

NC カラスが、いかなる感覚-運動メカニズムによって、この身体的制約を克服しているかについて、視覚の機能を解明することである。

道具使用の基盤運動要素である頭部到達運動は、これまでハトを対象にしたついでみ行動としてその研究が進められ、視覚の役割が検討されてきた。それらの先行研究から得られた定説は、鳥類はついでみ運動中に視覚を利用していないということであった。すなわち、鳥は、ついでみ運動の開始直前に、標的(餌)を定位し、フィードフォワード的に標的位置へ到達する運動プログラムを生成、出力することで、運動中は眼を閉じ、標的位置あるいは自身の動きの視覚フィードバック情報を用いることなく、正確なついでみを実行している、というものであった。

この定説に対して、申請者らは、カラス(ハシブトガラス)がついでみ運動中に眼を開けていることを予備実験において見出していた。このことから、道具使用の基盤運動要素である頭部到達運動中に、視覚情報が用いられている可能性が高まった。そこで本研究では、眼球運動の計測を試みながら、頭部到達運動中の視覚の役割を検討することとした。

眼球運動の非侵襲的な計測技術は、ヒトを含む霊長類では今や普及技術であるが、鳥類では未確立である。本研究では、頭部と眼球の回転運動を、高速動画データを使って数理的に推定することを試みた。それによって、道具使用の運動学的な基礎要素となる頭部到達運動における眼の動きを計測し、その役割の解明を行った。

3. 研究の方法

被験体はハシブトガラス(*Corvus macrorhynchos*)、ハト(*Columba livia*)を用いた。3つの検討を行動レベルで行った。(1) 高速撮影画像データを用いた眼球運動の推定：頭部到達運動を毎秒 400 コマで高速撮影し、固定した照明条件下における眼球上の反射点を手掛かりとして、眼球の回転偏移を推定した。

(2) クチバシ延長に対するカラスとハトのついでみ運動調整の比較検討：歯科用セメントで作成した人工クチバシを装着し、実験操作的にクチバシを延長させ、ついでみ運動の調整の可否を、正答率と運動学的解析によって検討した。装着後、直ちについでみ運動が調整されれば、視覚性の運動制御がなされている可能性が高い。逆に、装着後、数日経ってもついでみ運動の調整がなされなければ、視覚性の運動制御の可能性は低い。

(3) プリズムによる視野外乱に対するカラスとハトのついでみ運動調整の比較：プリズムレンズを用いたメガネの装着によって、視野を右に 9.4 度シフトさせ、ついでみ運動の調整の可否を、正答率と運動学的解析によって検討した。ついでみ運動が視覚性のオンラインフィードバック制御下にあるならば、つ

いばみ運動の軌道が実行中に逐次修正されるため、運動中の軌道誤差は連続する微小時点間でのみ相関が高くなることが予想される。逆に、同制御下になければ、運動中の軌道修正がなされないため、運動開始時の軌道誤差と、それ以降の軌道誤差との相関は、時点によらず、高くなることが予想される。

4. 研究成果

(1) 高速撮影画像データを用いた眼球運動の推定：

頭部到達運動中、眼球が動いていることは示唆された(図1)。しかし、頭部の回転運動が想定よりも複雑であったため、画像データからその成分を十分に除去することができず、本研究期間中には、高精度の眼球運動(角変位置)を計測する技術を完全に確立するには至らなかった。首の曲げと頭部のひねりによる回転成分の精度の高い推定が不可欠である。そのためには、現在の側面2方向に加え、正面および天井面も加えた4台の高速撮影システムが必要と思われる。

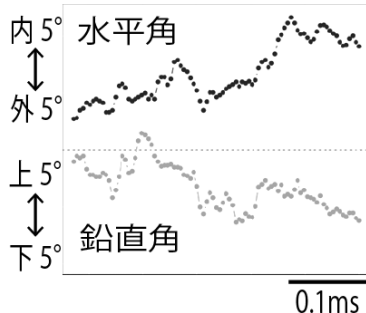


図1. 画像から推定された眼球運動の角変位.

(2) クチバシ延長に対するカラスとハトのついでみ運動調整の比較検討：

カラスはクチバシ延長に対して直後から速やかについでみ運動を調整した。延長クチバシを外した直後、カラスはついでみ運動に対する影響が殆ど見られなかった(図2)。

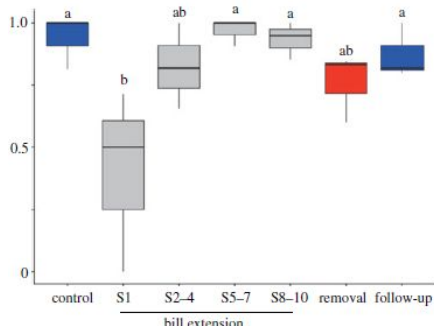


図2. クチバシ延長前後のカラスのついでみ正答率.

一方、ハトはくちばし延長後、6日間かけてもついでみ運動の明瞭な調整が生じなかった。さらに、延長クチバシを外した直後、カラスはついでみ運動に対する影響が殆ど見られなかった。一方、ハトはクチバシが餌

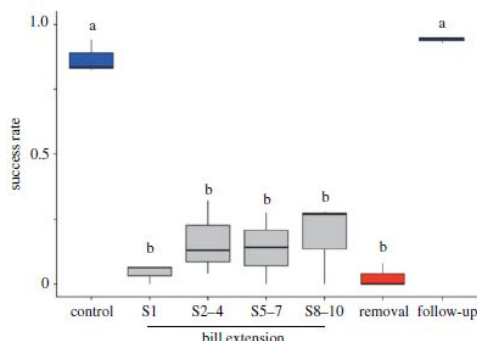


図3. クチバシ延長前後のハトのついでみ正答率.

に届かないというついでみ到達距離の短縮がみられ、1週間後には、クチバシ延長前の状態に回復した。

これらの結果から、カラスのついでみ運動は、延長された身体(クチバシ)に対して速やかに調整される可塑性、柔軟性をもつことが判明した。この結果は、カラスのついでみ運動が、視覚によるオンラインフィードバック制御を受けている可能性を支持する。一方で、ハトのついでみ運動は、即時的に調整されるわけではないことから、同フィードバック制御を受けておらず、従来の定説通り、フィードフォワード制御下にあることが示唆された。

(3) プリズムによる視野外乱に対するカラスとハトのついでみ運動調整の比較：

カラスは、プリズムによる視野外乱にあっても、ついでみ運動中の軌道誤差は連続する微小時点間でのみ相関がみられた(図4)。

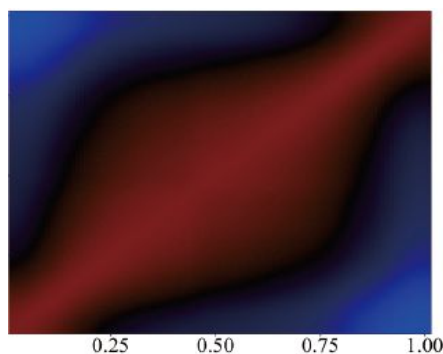


図4. プリズム装着中のカラスのついでみ運動における軌道誤差の時点間相関。X,Y軸はいずれも運動時間を標準化し100%で表した。赤は高い相関、青は低い相関を表す。

一方、ハトは、プリズムによる視覚外乱によって、ついでみ運動中の軌道誤差は時点によらず一様に相関がみられた(図5)。

これらの結果は、カラスのついでみ運動は、その運動中に調整され、ハトのそれは、運動中に調整されないことを示す。すなわち、カラスの頭部到達運動は、従来の定説と異なる視覚性のオンラインフィードバック制御メ

カニズムによって調整され、ハトのそれは、従来の定説と同じフィードフォワード制御メカニズムによって調整されることを示唆する。

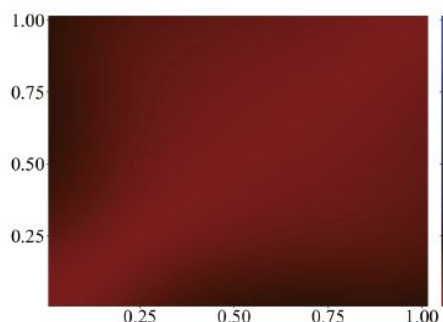


図5.プリズム装着中のハトのつばみ運動における軌道誤差の時点間相関。X,Y軸はいずれも運動時間を標準化し100%で表した。赤は高い相関、青は低い相関を表す。

以上の本研究結果は、従来の鳥類のつばみ運動調節の定説を超え、カラスでは、視覚性のオンラインフィードバック制御によって頭部到達運動が調整されているという、新たな説を提示した。おそらく、この視覚性制御メカニズムそれ自体が、頭部運動に伴う視覚の外乱を相殺する作用をもち、NCカラスの道具使用を可能にしていると考えられた。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計3件)

- (1) Nomura, T., and Izawa, E-I. (2017) Avian brains: insights from development, behaviors and evolution. *Development, Growth, & Differentiation* 59: 244-257. 査読あり (10.1111/dgd.12362)
- (2) Matsui, H., and Izawa, E-I. (2017) Flexibility of pecking motor control to artificially extended bill in crows but not in pigeons. *Royal Society open science* 4: 160796 査読あり (10.1098/rsos.160796)
- (3) Matsui, H., Hunt, G. R., Skojo, K., Ogiwara, N., McGowan, K. J., Mithraratne, K., Yamasaki, T., Gray, R. D., and Izawa, E-I. (2016) Adaptive bill morphology for enhanced tool manipulation in New Caledonian crows. *Scientific Reports* 6: 22776 査読あり (10.1038/srep22776)

[学会発表](計5件)

- (1) Matsui, H., and Izawa, E-I. (2017) Online motor adjustment to prism-induced visual shifts in crows, but not in pigeons. 比較生理生化学会

第39回大会.

- (2) Matsui, H., and Izawa, E-I. (2017) Motor adaptation to an experimentally extended bill in birds and its neural basis. Behaviour 2017.
- (3) Matsui, H., and Izawa, E-I. (2017) Neural correlates with sensorimotor adaptation of pecking to an artificial bill extension in pigeons. 第40回日本神経科学大会.
- (4) Matsui, H., and Izawa, E-I. (2016) Motor adaptation to experimentally extended bills in pigeons and the underlying sensorimotor learning mechanisms. Society for Neuroscience.
- (5) 伊澤栄一 (2016) カラスの行動と身体空間 MIMS 現象数理学拠点 共同研究集会 “比較動物学と現象数理学から考える『海の霊長類』の知の表現法”

[図書](計2件)

- (1) 伊澤栄一 (2018) もう一つの高次脳システムの出現 鳥類の脳(第10章). In: 遣伝子から解き明かす脳の不思議な世界 (村上安則, 滋野修一, 野村真 編), 一色出版
- (2) 伊澤栄一 (2017) カラスのこころ(第12章). In: 比較認知科学(藤田和生 編), Pp. 192-208, 放送大学教育振興会

[その他]

ホームページ等

- (1) Nature Japan Scientific Reports おすすめのコンテンツ 道具の操作性を向上させるカレドニアガラスのくちばしの適応的な形態 <https://www.natureasia.com/ja-jp/srep/abstracts/75140>
- (2) Keio Research Highlights <https://research-highlights.keio.ac.jp/article/67/beaks-of-canny-crows-adapted-to-tool-use>
- (3) 研究室ホームページ <https://sites.google.com/site/keiobiopsychologylab/>

6. 研究組織

- (1) 研究代表者
伊澤 栄一 (IZAWA, Ei-Ichi)
慶應義塾大学・文学部・准教授
研究者番号: 10433731
- (2) 研究分担者
なし
- (3) 連携研究者
なし
- (4) 研究協力者
松井 大 (MATSUI, Hiroshi)
慶應義塾大学・社会学研究科・博士課程大学院生