

令和 4 年 6 月 3 日現在

機関番号：12501

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2019～2021

課題番号：19K12726

研究課題名（和文）ハトをモデルとする「双頭の鷲」型視覚システムの認知処理特性の解明

研究課題名（英文）Exploration of the cognitive processing of the "double-headed eagle"-type visual system in pigeons

研究代表者

牛谷 智一（Ushitani, Tomokazu）

千葉大学・大学院人文科学研究院・准教授

研究者番号：20400806

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,300,000円

研究成果の概要（和文）：頭部左右側面に眼があり、かつ完全視交叉であるハトの左右別々の視覚システムが、左右視野にまたがって運動する刺激をどのように処理するか調べた。衝突事象の実験では、互いに向かい合って運動して、中央で重なったあとは離反する多義的な運動について、ハトは通過したと報告する傾向があった。また、運動の開始時間の弁別では、ハトはこれを学習したが、開始時間差が小さくなると弁別精度が急速に低下した。このようにハトの左右の視覚システムからの入力統合処理されているため、左右2システムの併存は、複数の物体に同時に注意を向けるような利点よりは、単に視野を広げる役割を果たしている可能性が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、使用した被験体であるハトに留まらず、頭部側面に眼のある動物がどのように視覚情報処理しているかについて示唆をもたらす重要な知見を提供した。捕食のある可能性の動物は視野を広げることで危険回避する確率を上げることができるが、複数の物体に同時に注意を向けるなど広い視野を補うような特殊な情報処理には、ハードウェアの進化に対する大きな利点がないのかも知れない。これは、運転サポートシステムなどの開発上、有益な視座を提供するものであろう。

研究成果の概要（英文）：We investigated how the separate, left and right visual systems of pigeons, which have eyes on both lateral sides of their heads exhibiting full decussation of the optic nerves, would process stimuli that moved across the left and right visual fields. In a stream/bounce discrimination paradigm, pigeons tended to report "stream" for the two objects when they moved toward each other, overlapped at the center of the monitor, and then separated. Pigeons also learned to discriminate the onset of movements, but their discrimination accuracy declined rapidly as the onset-time difference decreased. Thus, the inputs from the pigeons' left and right visual systems were processed in an integrated manner, suggesting that the coexistence of the two systems may simply serve to expand the visual field, rather than providing an advantage such as directing attention to multiple objects simultaneously.

研究分野：比較認知科学

キーワード：完全視交叉 空間的注意 比較認知 運動知覚 種間比較 ハト 資格情報処理

1. 研究開始当初の背景

猛禽などを除く多くの鳥類はハトをはじめ、頭部の左右両側面に眼球がある。これらの鳥類では、眼球から中枢神経系にのびる神経が視交叉で完全に交叉している。これは、頭部正面に眼球があり、視神経が視交叉で半分ずつ交叉しているヒトや猛禽類と対照的である。ハトの頭部は、いわば双頭の鷲のように左右を向く別々の視覚システムを擁していることになる。側面に眼が付いている理由として、「広い視野を作り出すことで、捕食者の接近に気づきやすいようにする」といった説明が一般的だが、これは独立した別々のシステムになっている理由として不十分である。本申請課題は、認知処理の進化適応の観点から、この「双頭の鷲」型視覚システムがどのように生存に有利か検討するものである。

2. 研究の目的

「双頭の鷲」型視覚システムの利点として、2つの視覚システムの併存により、多くの物体に注意を向けられる、ということが考えられる。ハトは、側面に眼球があることで、全体として340度程度の広い視野を有している。また、ハトは、視覚対象の全体よりも部分の処理を優先処理する傾向がある (Cavoto & Cook, 2001) ため、「狭い注意の範囲プラス広い視野」は、重要な刺激や出来事を見逃してしまう可能性が高い。2つの視覚システムが独立した注意機能を有していれば、それを補える可能性がある。一方で、このようなシステムは、両視野をまったくような視覚対象の動きに対して、両システム間の情報統合が必須であるという課題を有している。

実験1では、複数物体の衝突事象に関するハトの認知を調べた。2次元画面上で、2つの物体が接近してその後離反するとき、中央で重なる段階があれば、知覚的には多義的な見えが生じる。すなわち、中央で重なったあと、そのまま初期運動方向に互いに通過した、あるいは、中央で衝突して、初期運動と正反対の方向に戻ったか、どちらか曖昧であり、中央で重なったときに音を同期させたり、運動速度を遅くすることで、衝突したように見えやすくなる。動物での研究では、チンパンジーは、「通過した」と報告する傾向のあるヒトとは異なり、「衝突した」と報告する率が高い (Matsuo & Tomonaga, 2011)。前段のようなハトの「双頭の鷲」型視覚システムでは、両視野間の統合がなければ、チンパンジー同様の「衝突した」見えが優先されるであろう。

実験2では、複数の物体が運動する画面を使い、それらの複数の運動への注意を調べるべく、ハトにおける運動オンセット (運動の開始) の弁別を調べた。2つの物体について、わずかな時間差でもともに運動を開始させ、ハトには、早く動き出した側に反応することを訓練した。この課題の遂行には、複数の物体へ同時に注意を向けることが重要である。運動オンセットの時間差を小さくすれば、弁別が困難になるはずだが、ハトがどれほど小さい時間差で弁別が可能か調べることで、複数物体への注意を理解することができるはずである。

3. 研究の方法

【実験1】複数物体の衝突事象に関する認知

被験体: 自由摂食時の体重85%に統制したハト (*Columba livia*) 4個体を使用した。

装置: オペラント箱に隣接したタッチパネル付きLCDモニター上に刺激を呈示した。オペラント箱下部にフィーダーを設置し、ハトは床のフィーダー口から食物報酬を摂取できた。

刺激と手続き: 【訓練】 刺激は、黒背景上に呈示された。試行間隔後、黄色い星形のスタート刺激が呈示された。スタート刺激に反応すると、2つの白い円が呈示された。一方は、輪郭が赤く点滅した (標的) が、もう一方 (妨害刺激) は、変化しなかった。点滅後、両円は、2秒間運動した。運動が終わると両円は、輪郭が赤くなかった。標的に反応すると、食物報酬が3秒間呈示され、妨害刺激に反応すると3秒間タイムアウトとなった。

運動には、両円が左右から画面中央に向かって運動し、中央の仮想線に触れた時点で引き返す (衝突したように見える) bounce 条件とそのまますれ違う stream 条件とがあった。訓練では、bounce/stream が明らかに異なるよう、両円のスタート位置の高さをずらし、また、水平移動だけでは target の運動始点・終点の高さの一致・不一致が手がかりになる可能性があるため、始点と終点とで高さが替わる条件 (斜め移動条件) でも訓練した。1セッションは、移動パターン4種類×両円の上下関係2種類×標的の左右2種類×4 = 64試行で構成された。

この手続きにハトは困難を示したため、課題を修正した。すなわち、標的は試行冒頭で点滅せず輪郭が赤いまま運動を開始したが、運動中に赤い部分が次第に白くフェードアウトした (そのため、ハトの選択時には赤い輪郭は手がかりにならなかった)。標的の赤い輪郭は、訓練が進むにつれ、徐々に運動の早い段階でフェードアウトするようにした。

【テスト】 両円が中央で通過もしくは衝突する前に標的の輪郭がフェードアウトしきる段階まで訓練が進んだ時点で、テストを実施した。訓練と同じベースライン試行64試行に、両円が互い同じ高さのまま水平に運動し、中央で100%重なって通過する100%-overlap条件と中央

では互いの中央を貫く仮想の線に触れた時点で引き返す 50%-overlap 条件のプロープ試行を挿入した。プロープ試行は、1 セッションあたり、overlap 条件 2×標的位置の左右 2×4 = 16 試行であった（訓練試行と合わせて 80 試行）。10 セッション実施した。

【実験 2】複数物体の運動オンセット弁別

被験体：自由摂食時の体重 85% に統制したハト (*Columba livia*) 4 個体を使用した。

装置：オペラント箱に隣接したタッチパネル付き LCD モニター上に刺激を呈示した。オペラント箱下部にフィーダーを設置し、ハトは床のフィーダー口から食物報酬を摂取できた。

刺激と手続き：【訓練 1】 刺激は、黒背景上に呈示された。試行間隔後、白い円形枠のスタート刺激が呈示された。スタート刺激に反応すると、2 つの白い充実円が呈示された。片方が先に動き始め、短時間 (Δt 秒) 後遅れてもう片方が動き始めた。白い円は、画面左部 / 右部に上下に並んで、または画面上部 / 下部に左右に並んで出現し、各々、右方向 / 左方向に、または下方向 / 上方向に、並行に等速直線運動した（つまり、運動方向に 4 条件あった）。早く動き始めた方に反応すると、正答として餌が 3 秒間呈示された。誤答（遅く動き始めた方への反応）の場合、3 秒間タイムアウトが与えられ、同じ条件の試行がくり返された（矯正試行）。初期 Δt は、モニタのリフレッシュレート（60 Hz）を単位とした 30 フレーム（0.5 秒）に設定し、1 セッションは、運動方向 4 条件×正答 2×8 = 64 試行から構成され、20 セッション実施した。

【訓練 2】 正答率が 90% を 2 セッション連続で超えたところで、 Δt を 3 フレームずつ短縮していった。9 フレームまで短縮したところで正答率が基準を超えなくなったため、これ以上の学習は難しいと考え、テストに移行した。

【テスト】 Δt の値を 3-30 フレームの範囲の 3 フレーム刻み 10 条件用意し、 Δt 10×運動方向 4×正答 2×6 = 480 試行を 60 試行ずつ、8 セッションかけて実施した。

【訓練 3】 ハトが、運動のオンセットではなく、動き始めた後、視野の中心部分に先に入ってきた刺激に反応している可能性を検討するため、テスト後に訓練 3 を実施した。すなわち、スタート刺激に反応後、両円がスタート刺激を挟んで上下（または左右）に並んで出現し、左右いずれか（または上下いずれか）同方向に、並行に、両円が運動した。 Δt は、15 フレームで固定した。それ以外の詳細は、訓練 1 と同様であった。

4. 研究成果

【実験 1】複数物体の衝突事象に関する認知

4 羽中 3 個体が訓練を完遂し、テストに移行した。訓練では、stream 条件でも bounce 条件でも正答率に違いはなかった。「目的」で述べたように、ハトの部分優先の注意傾向を前提にすれば、bounce 報告が増えるはずであるため、ハトが左右 2 つの視覚システム間でなんらかの情報統合が行われていること、また、それは（刺激の運動が数秒程度であったため）数秒以内の比較的短い時間窓の中でも行われていることを示唆している。

図 1 は、テストの結果を示している。テストでは、ヒトやチンパンジーと共通して、100%-overlap 条件の方が、50%-overlap 条件より stream 報告が増えた。これは、運動

の知覚処理自体に、ハトと霊長類の共通性があることを示している。また、チンパンジーとは異なり、ヒトと共通して、stream 報告が優勢であった。stream と判断するためには、例えば、試行の最初に右の眼球の処理範囲内にあった標的が、中央を通過して、左の眼球の処理範囲内にまで到達したとき、それを最初の標的と同一であると認識して反応する必要がある。ハトの 2 つの視覚システムは、緊密に情報を交換し、統合した視覚認知を形成している可能性が示された。これは、逆に、左右 2 つ備わる視覚システム間の独立性は高くないことも意味する。

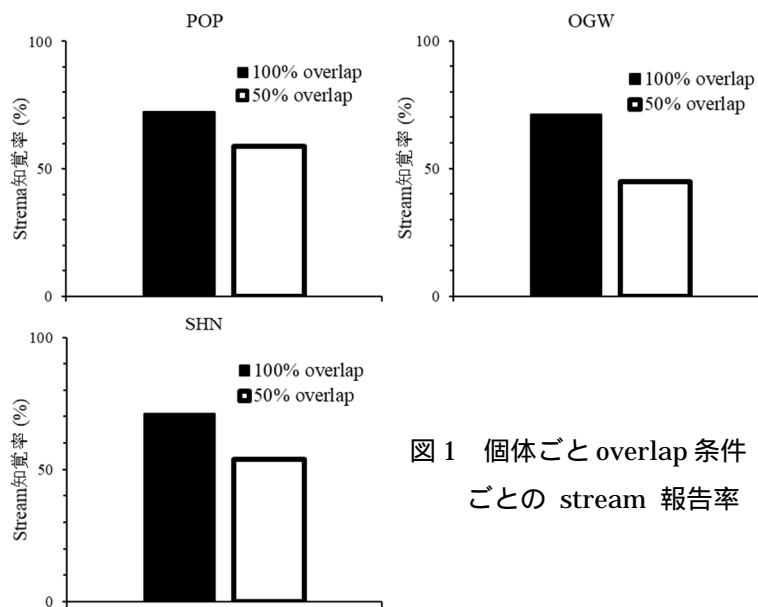


図 1 個体ごと overlap 条件ごとの stream 報告率

【実験 2】複数物体の運動オンセット弁別

全ての個体は、訓練 2 まで進み、テストされた。複数の物体に同時に注意を向けることができ

なければ、この課題は困難であり、訓練の成立は、部分優先の注意傾向のあるハトでも、複数物体の追跡が可能であったことを示している。これは、同時に実施された実験 1 と一致する結果である。

図 2 は、運動オンセット弁別の閾値測定テストの結果である。秒換算で、運動オンセット弁別が可能になる Δt の閾値は、108-204 ms であった。この結果に対し、ヒトでの比較実験が未だかつて実施されていないことから、正確な種間比較は難しい。しかし、1 秒の数分の一という、認知の世界では比較的長い時間差がなければ運動オンセットを弁別できないのであれば、ハトの 2 つの視覚システム間の情報統合は、かなり遅いと言える。

実験 2 の結果は、比較的狭い範囲に出現した複数物体の運動情報統合を扱っていた。そのため、実験 2 が複数物体への注意を調べていることは明らかだが、2 つの視覚システム間の統合とまで言える保証がない。また、当該課題は、中央視野に最初に入ってきた刺激に反応しても遂行可能であることから（この時点で運動オンセット弁別とは確定できず）、ハトの課題遂行方略の検討のため、刺激が中央から運動を開始する訓練 3 を実施した。訓練 3 では、ハトは最初から特に困難を示さなかったことから、ハトは、少なくとも中央に侵入した刺激に単に反応しているわけではないことが示された。また、左右方向の運動と上下方向の運動とで正答率に顕著な差が見られなかったことから、左右の 2 つのシステムが各々局所的な視覚処理システムを有しているのではなく、広範囲に統一した視覚世界を構成している可能性を間接的に示していると言える。

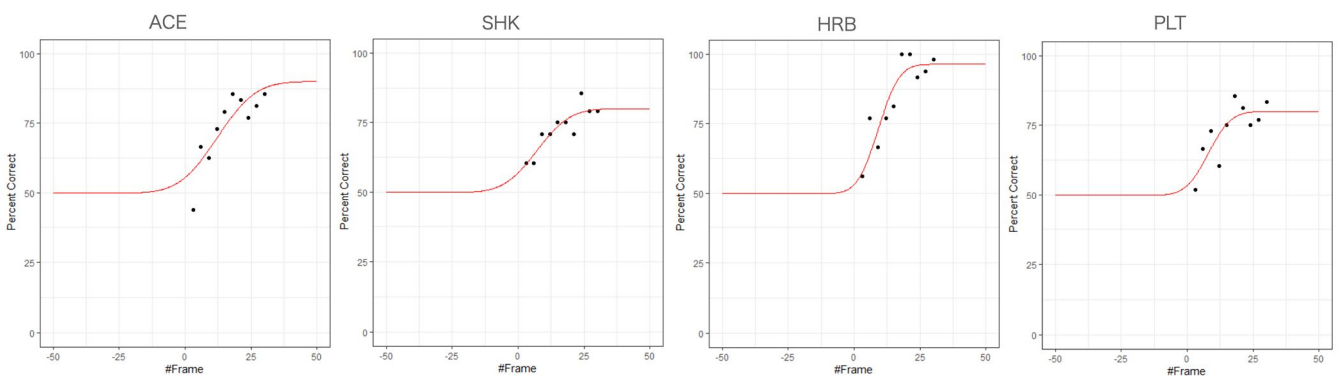


図 2 Δt (横軸; フレーム数) の関数による各個体の正答率 (縦軸; %)。赤線は、プロビット回帰による。

【まとめ】本研究課題では、衝突事象の認識と運動オンセット弁別を中心に、ハトの左右 2 つの視覚システム使用方略とその優位性 (進化的妥当性) について調べた。ハトは、ハードウェアとして左右に別々の視覚システムを共存させている一方、これらは、ただ広い視野をカバーするためだけであり、統合過程はヒトとよく似ている可能性が、本研究課題によって示された。一方、運動オンセット弁別の精度を考えても、統合の時間的な精度はそれほど高いとは言えず、これはハードウェアとしての神経メカニズムの限界を示しているのかもしれない。

本研究課題は、このように多くの成果をもたらしたが、計画の中には、両眼に与える情報を物理的に分離させて実施する実験もあった。偏光フィルタを利用した両眼分離眼鏡の作成には、ハト自体の装着不快感の解消など多くの障壁があることがわかり、今後の課題である。また、視野の広い部分にごく短時間 (長くて 100 ms 程度) 弁別手がかりを呈示し、ハトに迅速な空間注意シフトを要求する実験も実施していたが、期間内に弁別訓練が終了しなかった。実験 1、実験 2 の結果を考えても、ハトの視覚情報処理は、空間内の広い範囲を統合的に処理している一方、統合プロセスは数百ミリ秒という比較的遅い処理を示唆している。これが神経システムのハードウェアの限界であるのか、それとも何らかの生態学的利点とのトレードオフであるかは、今後の研究が必要である。

< 引用文献 >

- Cavoto, K.K., & Cook, R.G. (2001). *J Exp Psychol: Anim Behav Proc*, 27: 3-16.
 Matsuno, T., & Tomonaga, M. (2011). *Atten Percept Psychophys*, 73: 1532-1545.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Ushitani Tomokazu	4. 巻 -
2. 論文標題 Amodal Completion	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/978-3-319-47829-6_1065-1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Fujii Kazuki, Ushitani Tomokazu	4. 巻 134
2. 論文標題 Investigation of object-based attention in pigeons (<i>Columba livia</i>) and hill mynas (<i>Gracula religiosa</i>) using a spatial cueing task.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Comparative Psychology	6. 最初と最後の頁 42 ~ 51
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1037/com0000196	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計4件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 Jie YAO, Saki KURATA, Noriyuki NAKAMURA, Tomokazu USHITANI
2. 発表標題 A reversed Ebbinghaus-Titchener illusion in pigeons revisited
3. 学会等名 日本動物心理学会第80回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Aya KOKUBU, Tomokazu USHITANI
2. 発表標題 The effects of attention on accuracy of discrimination and apparent spatial frequency of Gabor stimuli in pigeons
3. 学会等名 日本動物心理学会第80回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 藤井香月・勝部真希・星野有貴子・牛谷智一
2. 発表標題 鳥類におけるオブジェクトベースの注意の検討
3. 学会等名 日本基礎心理学会第38回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Sekiguchi., Kokubu, A., & Ushitani, T.
2. 発表標題 Use of multiple landmarks by pigeons (<i>Columba livia</i>) in a goal searching task in an open field.
3. 学会等名 日本動物心理学会第79回大会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関