

マウスの発声の分類と文脈依存的発声パターン

松本結^{†1†2} 岡ノ谷一夫^{†1}

マウスはコミュニケーション場面において超音波帯域の音声を発する。この発声は音響特性からいくつかのタイプに分類されるが、マウスがそのような発声を文脈や行動に応じて使い分けしているかどうかは明確ではない。そこで本研究では求愛時の発声を録音し、インタラクション時間や行動によって発声パターンが変化するかどうかを検討した。その結果、主に4種類の発声タイプの発声頻度が文脈や行動の段階に応じて変化することが分かった。また、発声頻度の変化から、従来の分類法ではいくつかの発声タイプが同じ機能を持つにもかかわらず異なるタイプとして分類されていた可能性が示唆された。本研究の結果はマウスが音声を目的に応じて使い分けしている可能性を示唆し、今後の音声研究において文脈や行動との関連性を考慮する必要性を示した。

1. はじめに

マウスは様々な構造を持った超音波帯域の音声を発する。この超音波発声は特にマウス同士の接触時に観察されることからコミュニケーションに使われていると考えられており、近年自閉症などのコミュニケーション障害モデルとしても研究が進められている。超音波発声には様々なパターンがあり、一例としてオス-メス条件下では複雑なオスの発声が観察される。このような発声はメスを惹きつける効果があることから求愛発声であると考えられている[1][2]。しかし一方で、マウスの超音波発声はその構造の複雑さから未解明な部分が多く、発声パターンとその機能関連についても明確ではない。そこで本研究では発声に伴うマウスの行動や接触時間から発声を分類することにより、マウスの超音波発声の機能を検討した。

2. 方法

2.1 録音テスト

オスの C57BL/6Ncr マウス (10~20 週齢) を被検体として用い、オス-メス対峙条件下における超音波発声を録音した。オスは録音テストの前にメスと 3 日間同居させた。提示メスは発情状態を同一条件にするため、卵巣除去を行い β -estradiol 3-benzoate を含むチューブを体内に埋め込む手術を行った。

すべての音声録音は防音箱 (Muromachi Kikai, Tokyo, Japan) 内で行われ、テスト中被検体と提示メスは防音箱内に設置されたテストケージ (17 × 28 × 17 cm) に入れられた。オスとメスのインタラクション中の音声録音は 1 日 1 セッション (10 分間) とし、これを 7 日間行った。超音波録音装置には Avisoft Bioacoustics 社のマイク (UltraSoundGate CM16/CPMA, Avisoft Bioacoustics, Berlin, Germany) と A/D converter (UltraSoundGate 116) を使用し、ソフトウェアは

Avisoft RECORDER を用いた。防音箱の天井には行動観察用のビデオカメラを設置し、主要なコミュニケーション行動である匂い嗅ぎ行動と性行動の一つであるマウント行動の時間を計測した。

オスとメスのインタラクション中に観察されるほとんどの発声はオスの発声であることが先行研究から明らかにされている[3][4][5]。また、アプローチをする側が音声を発することがほとんどであり、本研究の実験においてもほとんどの発声がオスからのアプローチ行動中であったことから、本研究で録音された音声はオスの発声であると見なした。

2.2 音声解析

解析には第 1 セッションを除いた残りの 6 セッションのうち最も発声数の多かったセッションの音声を使用した。マウスの発声は無音区間で区切られた単位であるシラブルによって構成される。多くの先行研究では 10 種類前後のシラブルタイプに分類されるが[6][7][8][9]、本研究ではさらに周波数ジャンプをもつ“One jump”と“More jumps”を発声時間(short, long)で分け、計 12 種類のシラブルタイプに分類した (図 1)。













Upward 	Downward 	Flat 	Chevron 	U shape 	Wave 
Complex 	One jump (short) 	One jump (long) 	More jumps (short) 	More jumps (long) 	Harmonics 

図 1 シラブルの分類タイプ

録音したマウスの発声はインタラクション時間 (初期 Early phase: E, 中期 Middle phase: M, 後期 Late phase: L) と行動 (匂い嗅ぎ行動 Sniffing: S, マウント行動 Mounting: M) から、初期匂い嗅ぎ行動時の発声 (ES), 中期匂い嗅ぎ行動時の発声 (MS), 後期匂い嗅ぎ行動時の発声 (LS), 中期マウント行動時の発声 (MM: マウント行動を 3 回以

†1 東京大学大学院総合文化研究科広域科学専攻
Department of Life Sciences, Graduate School of Arts and Sciences, The University of Tokyo.

†2 日本学術振興機構特別研究員 (DC1)
The Japan Society for The Promotion of Science (DC1)

上含む)に分類し解析を行った。初期と後期にはマウント行動を示す個体が少なかったため、解析には含めなかった。

3. 結果と考察

3.1 各インタラクション期間における音響特性

ESの発声はシラブル単位あたりの発声時間が短く、それ以降のMSやLS、MMなどの発声は長かった ($p < 0.01$; 表1)。一方で、MMは総発声時間が最も長く ($p < 0.05$; 表1)、基本周波数はESの発声よりも有意に低かった ($p < 0.05$; 表1)。これらの結果からシラブル単位あたりの発声時間はメスと対峙した直後は短いその後増加し、総発声時間や基本周波数は行動によって変化することが示唆された。

Groups	Acoustic features		
	total duration / min (s)	mean syllable duration (ms)	fundamental frequency (kHz)
ES	9.10 ± 1.73	37.75 ± 3.73	68.67 ± 1.63
MS	4.56 ± 0.57	70.79 ± 7.64	64.68 ± 1.93
LS	4.59 ± 0.71	72.72 ± 7.75	64.37 ± 1.97
MM	14.12 ± 1.86	86.97 ± 8.44	59.32 ± 2.13

表1 4条件におけるマウスの発声の総発声時間、シラブル単位あたりの平均時間、基本周波数

3.2 求愛行動中における発声パターンの変化

分類したシラブルの発声割合が求愛行動中にどのように変化するかを検討するため、4条件(ES, MS, LS, MM)における発声パターンを比較した。その結果、ESの発声はその他の条件下と比較し、UpwardやOne jump shortの割合が多かった (Upward: $p < 0.0001$, One jumps short: $p < 0.05$; 図2)。一方で、MS, LS, MMの発声はESの発声よりもMore jumps longやHarmonicsの割合が多く ($p < 0.05$; 図2)、特にHarmonicsはMMの発声において連続して出現することが観察された ($p < 0.0001$; 図2)。MSとLSの発生パターンにはほとんど変化はなく、音響特性にも有意な差は見られなかった。これらの結果から、オス・メスの対峙場面では上記4種類のシラブルがインタラクション時間や行動によって大きく変化することが示された。マウント行動時には倍音構造をもつ発声が増加することは先行研究の結果と一致している[3][10]。また、マウスの発声は系統依存的であるとされているが[7][9]、先行研究と異なる系統でもこのような変化が観察出来たことから性行動による発声の変化は系統に関係なく起こりうる可能性が示唆された[10]。したがって、Harmonicsのような複雑な周波数変調と倍音構造をもつシラブルがマウスの性行動に重要な役割を果たしている可能性が高い。マウスの音嗜好性を検討した先行研究では、メスマウスはUpwardやOne jump short

など短くシンプルなシラブルを多く含む発声よりもシラブル発声時間の長いMore jumpsやHarmonicsを多く含んだ発声への探索時間が増加した[12]。このことはより複雑なシラブルの方がシンプルな発声よりもメスの嗜好性が高く、また、それらの発声にそれぞれ文脈に応じた役割があることを示唆する。

上記4種類のシラブルのうち、UpwardとOne jump short、More jumpsとHarmonicsは時間による変化や行動による変化において同じような変化パターンを示した。また、比較的発声割合の多いOne jumps longとMore jumps longもまた、類似した時間的変化を示した。このような時間的変化の類似性から、これらのシラブルタイプが機能的に重複している可能性が考えられる。メスマウスの音嗜好性はシラブル単位当たりの平均時間や周波数帯域によって変化するが[2][13]、本研究の結果も同様に平均時間や周波数変化によって大きく分類できることが示された。今後の研究ではこのような発声の識別に重要であると考えられる特性と発声の役割との関連をより詳細に検討していく予定である。

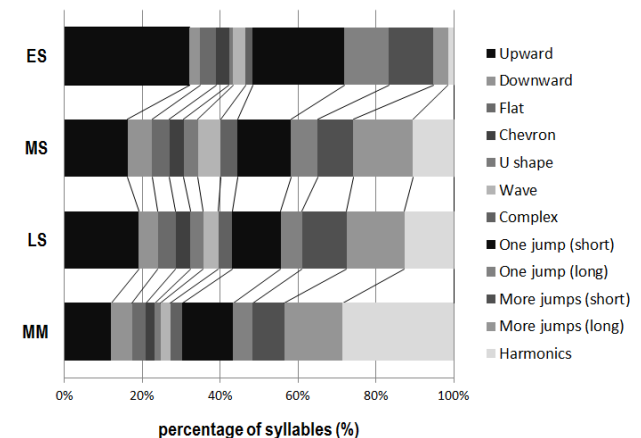


図2 各シラブルタイプの発声割合の変化

4. まとめ

本研究は、マウス求愛文脈のいくつかの段階においてそれぞれ異なる発声パターンを発することを明らかにした。発声のパターンは大きく3つにわかれ、特に倍音構造をもつシラブルを多く含む発声は性行動に特異的な発声であると考えられる。

参考文献

- 1) Hammerschmidt, K., Radyushkin, K., Ehrenreich, H. & Fischer, J.: Female mice respond to male ultrasonic 'songs' with approach behaviour. *Biology letters* 5, 589-592 (2009).
- 2) Asaba, A. et al. Developmental social environment imprints female preference for male song in mice. *PloS one* 9, e87186(2014).
- 3) Wang, H., Liang, S., Burgdorf, J., Wess, J. & Yeomans, J. Ultrasonic vocalizations induced by sex and amphetamine in M2, M4, M5 muscarinic and D2 dopamine receptor knockout mice. *PloS one* 3,

e1893 (2008).

- 4) Holy, T. E. & Guo, Z. Ultrasonic songs of male mice. *PLoS biology* 3, e386 (2005).
- 5) Nyby, J. & Zakeski, D. Elicitation of male mouse ultrasounds: bladder urine and aged urine from females. *Physiology & behavior* 24, 737-740 (1980).
- 6) Scattoni, M. L., Ricceri, L. & Crawley, J. N. Unusual repertoire of vocalizations in adult BTBR T+tf/J mice during three types of social encounters. *Genes, brain, and behavior* 10, 44-56 (2011).
- 7) Kikusui, T. et al. Cross fostering experiments suggest that mice songs are innate. *PLoS one* 6, e17721 (2011).
- 8) Chabout, J. et al. Adult male mice emit context-specific ultrasonic vocalizations that are modulated by prior isolation or group rearing environment. *PLoS one* 7, e29401 (2012).
- 9) Mahrt, E. J., Perkel, D. J., Tong, L., Rubel, E. W. & Portfors, C. V. Engineered deafness reveals that mouse courtship vocalizations do not require auditory experience. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 33, 5573-5583 (2013).
- 10) Hanson, J. L. & Hurley, L. M. Female presence and estrous state influence mouse ultrasonic courtship vocalizations. *PLoS one* 7, e40782 (2012).
- 11) Chabout, J., Sarkar, A., Dunson, D. B. & Jarvis, E. D. Male mice song syntax depends on social contexts and influences female preferences. *Frontiers in behavioral neuroscience* 9, 76 (2015).
- 12) Sugimoto, H. et al. A role for strain differences in waveforms of ultrasonic vocalizations during male-female interaction. *PLoS one* 6, e22093 (2011).