

小鳥の音声コミュニケーションとその学習

森 千紘[†]

概要: 小鳥の歌（さえずり）はヒトの言語と同様に学習により獲得される。小鳥の歌学習について、ヒトの言語獲得との共通点を主軸に紹介し、歌学習中とその後の聴覚の役割を概説する。

キーワード: 鳴禽、歌学習、発声学習、聴覚フィードバック

Vocal communication and learning in songbird

CHIIHIRO MORI[†]

Abstract: Like humans, songbirds are one of the few animal groups that learn vocalization. In this article, I highlight the parallels between human speech and birdsong, and introduce the behavioral and neural traits of birdsong, with particular focus on auditory input.

Keywords: songbird, song learning, vocal learning, auditory feedback

1. はじめに

多くの動物は音声によってコミュニケーションを行う。その中でヒトの言語獲得と同様に音声パターンを発声学習により獲得する動物は非常に珍しい。現在までに哺乳類の一部（コウモリ、ゾウ、クジラ・イルカ）と鳥類の一部（インコ・オウム、ハチドリ、鳴禽）のみがこの能力を持つと報告されている[1,2]。哺乳類と鳥類の共通祖先は約3億年前に分岐したとされるが、ヒトと鳴禽は進化の過程で別々に発声学習の能力を獲得した[3]。鳥類は10,000種おり、そのうち約半数が発声学習を行うといわれている。鳴禽は約4,000種存在し、それぞれが種特異的な音声パターンや発声学習の形態をもっている。中でも、キンカチョウやジュウシマツ、カナリアなどは研究室で飼育・繁殖が容易である。これらの特徴から、鳴禽は発声学習や音声パターン制御の進化・機能・発達・メカニズムを研究するための有用な動物モデルである。本稿では、系統的に離れたヒトの言語と鳴禽の歌の共通点を通して発声学習の研究を紹介し、鳴禽の音声パターン獲得・維持における聴覚の役割について概説する。

2. ヒトの言語と鳴禽の歌獲得における共通点

ヒトの言語と鳴禽の歌における共通点は大きく4つ挙げられる[4]。まず1つ目に、新しく聞いた音声パターンを記憶する感覚学習と、それを真似て発声するという感覚運動学習によって成立する点である。感覚学習が先行して始まり、幼児（幼鳥）は親や周囲の大人（成鳥）の音声パターンを聞き、真似するための手本として記憶する。続いて感

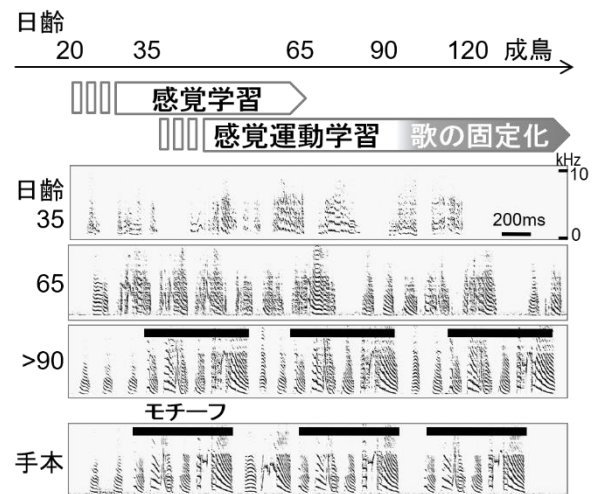


図1 鳴禽の歌学習。キンカチョウの例。数種類の音要素が決まった配列で並んだ構造はモチーフと呼ばれ、キンカチョウの特徴である。

覚運動学習期に入ると、自発的な発声を繰り返し、記憶した手本に自らの音声パターンを近づけるように聴覚フィードバックを介した練習が行われる（図1）。

2つ目に、発声学習により獲得した音声パターンは複雑な時系列構造をもつことが共通点として挙げられる。ヒトの語音が文法規則にしたがった単語の時系列で構成されているように、鳴禽の歌も様々な音要素が規則性をもって並んだ時系列構造をもつ。ただし、ヒトの言語では音の並びが異なれば伝える意味が変わるが、鳴禽の歌の音の並びに

[†] 東京大学 大学院総合文化研究科
Graduate School of Arts and Sciences, The University of Tokyo

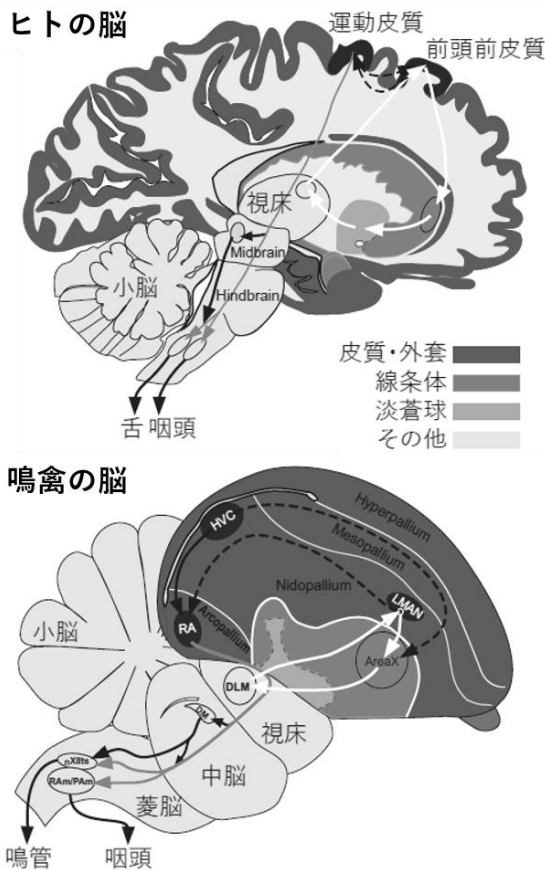


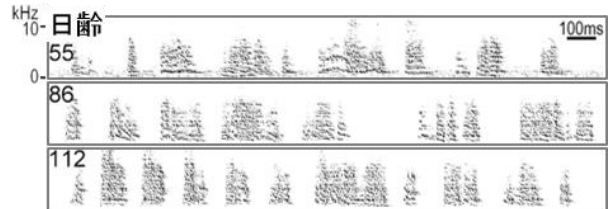
図 2 発声学習・発声制御に関わる脳領域のヒトの脳と鳴禽の脳の比較図。それぞれの脳の色が対応領域を示す。黒色実線の矢印が VMP, 黒色点線が AFP, 白色の矢印が外套-基底核-視床ループ。

はそのような意味性はない。歌では大まかには個体識別の情報の伝達と、求愛と縄張り防衛の2つの意味しかないと言われている[5]。

3 つ目は、発声学習が一般的には発達過程の初期に限られた時期に行われることである。この期間を臨界期と呼ぶ。臨界期に適切な聴覚入力と社会状況の中で発声学習を行わなければ、正常な音声パターンの獲得は困難となる。ヒトの場合、若い時に比べ効率や達成度の違いはあるものの、一生を通じて新しい単語を覚えたり、母国語と異なる言語を習得したりすることが可能である。鳴禽の発声学習臨界期は、closed-ended vocal learners と open-ended vocal learners の2つに分けられる。キンカチョウやジュウシマツなどの closed-ended vocal learners は、成鳥になると新しい歌を学ぶことは出来ない。一方、カナリアなどの open-ended vocal learners は、成鳥になってからもある程度新しい歌を学ぶ能力がある。

4 つ目は、ヒトも鳴禽も共に発声学習・発声制御に特化した脳の神経回路をもつことである。哺乳類と鳥類の大まかな中枢脳神経構造は、大脳皮質(外套), 線条体, 淡蒼

学習前聴覚障害



学習後聴覚障害

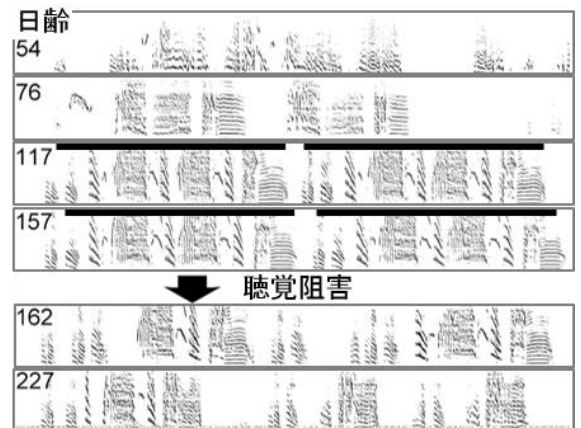


図 3 キンカチョウの聴覚障害による歌への影響。学習前に耳が聞こえなくなると、通常モチーフが現れる時期になっても不定形な音声パターンのままである。学習後、モチーフが獲得され(黒線)維持されているのを確認してから聴覚障害を行うと、歌が変化してモチーフ構造がなくなる。

球, 視床, 中脳, 小脳からなる。鳥類の大脳外套は哺乳類の大脳皮質の層構造に相当するセグメント化された構造をもち、また、線条体や淡蒼球は哺乳類のものとの相同性が高いと考えられている[3][6] (図 2)。ヒトでは、前頭葉のブローカ野や側頭葉のウェルニッケ野に発話とその知覚に関わる脳領域のネットワークが存在する。また、大脳基底核が第二言語獲得に関与するという報告もある[7][8]。鳴禽では、大脳背側の発声運動経路 (vocal motor pathway; VMP) と、外套-基底核-視床ループからなる大脳吻側の前脳経路 (anterior forebrain pathway; AFP) の2つが歌構造の発達と維持に関与している。VMP は歌の音要素の時系列配列や音響構造を制御する[9,10]。AFP は聴覚フィードバックによる歌の発達と維持に関与する[11-14]。以上のように、ヒトと鳴禽は発声学習において類似した行動表現型と神経機構をもつといえる。

3. 歌の発達・維持における聴覚の役割

上述したように発声学習において聴覚は、手本となる音声パターンの記憶と自分の発声を聞くという点において重

要である。ある音声パターンを真似するためには、聴覚フィードバックを介して自分の音声パターンを記憶した手本にすり合わせる必要があるからである。

発声学習が始まる前、感覚学習期の前に幼鳥の聴覚を阻害し耳が聞こえない状態にすると、音声パターンを正常に発達させることができない。通常、規則性をもった定型的な音声パターンをうたうようになる時期に耳が聞こえないと、不明瞭で配列が安定しない歌をうたう[15] (図3)。一方で、近縁種であるウタズメとヌマウタズメの歌を比較すると、正常個体でも聴覚阻害個体でもヌマウタズメの方が全体的に音要素の周波数が高いなどの種差が見られる[16]。これは、遺伝的要因が歌発達に寄与していることを示唆する。さらに、臨界期に誰とどのようなコミュニケーションをとるかといった社会交渉が、誰からどのような歌を学ぶかに大きく影響する。その極端な例として、スピーカーから手本の歌を流して聞かせながら育てた場合より、成鳥と直接交流できる状況で育てた場合のほうがより正確に歌を学習することが知られている[17]。このことは、聴覚情報に加え、視覚的な刺激が発声学習において重要な役割をもつことを意味する。

成鳥になってからの音声パターンの維持にも聴覚フィードバックは重要である[18-20]。発声学習によって獲得した音声パターンは、臨界期後も聴覚フィードバックを介し変化しないように常にモニタリングされ維持されている。発声学習が終わった後に聴覚を阻害すると、歌の構造が変化する(図3)。聴覚フィードバックを阻害したことで、自分の発声を記憶した手本にすり合わせる事が出来なくなったためである。キンカチョウを用いた研究から、このような聴覚阻害による学習後の歌の変化は、若い鳥ほど起きやすく老齢になると起きにくいことが報告されている[21]。学習が終わってすぐの若い個体の耳を聞こえなくすると、歌の変化は数日で起きる。しかし、学習が終わって1, 2年経った個体の聴覚を阻害すると、その後数か月観察を続けても歌はほとんど変化しない。これは聴覚情報にもとづく音声パターンの制御可能性が、日齢が進むにつれて減少することを示唆する。

4. おわりに

鳴禽類を用いた発声学習の研究は、主に神経生理学的研究によって神経接続が詳細に調べられ、神経回路のもつ機能が明らかにされつつある。また、技術の進展にともない大規模ゲノム情報を利用し、広く扱われているキンカチョウの全ゲノム情報が解読され、続いて現生鳥類48種のゲノムが解読されるなど、発声学習に関わる神経分子機構やその進化を解明するための研究が精力的に進められている。今後、鳴禽の発声学習メカニズムの研究が進捗し、そこから得られた知見がヒトの発声学習の神経科学的理解にもつながることが期待される。さらに、鳴禽類の歌は発声学習

だけでなく、音声コミュニケーションの機能とメカニズムについての研究としても広がりをもつ可能性があると考えられる。鳴禽類は歌だけでなく嘴音や身振り(ダンス)などを組み合わせたコミュニケーションを行う。ヒトの発話にも身振りや表情が伴うことで情動などの多様な情報が伝えられている。このような発声と他の感覚信号を用いたコミュニケーションのメカニズムについての研究の進展にも注目したい。

謝辞 本稿執筆にあたりご協力いただいた東京大学の橋亮輔博士および Korea Brain Research Institute の小島哲博士に謹んで感謝の意を表する。

参考文献

- [1] Janik, V.M. and Slater, P.J.B. 1997. Vocal learning in mammals. *Adv. Stud. Behav.* 26: 59-99.
- [2] Jarvis, E.D. 2004. Learned birdsong and the neurobiology of human language. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1016: 749-777.
- [3] Jarvis, E.D., Güntürkün, O., Bruce, L., Csillag, A., Karten, H., Kuenzel, W., Medina, L., Paxinos, G., Perkel, D.J., Shimizu, T., Striedter, G., Wild, J.M., Ball, G.F., Dugas-Ford, J., Durand, S.E., Hough, G.E., Husband, S., Kubikova, L., Lee, D.W., Mello, C.V., Powers, A., Siang, C., Smulders, T.V., Wada, K., White, S.A., Yamamoto, K., Yu, J., Reiner, A., Butler, A.B., Avian Brain Nomenclature Consortium 2005. Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nat. Rev. Neurosci.* 6: 151-159.
- [4] Doupe, A.J. and Kuhl, P.K. 1999. Birdsong and human speech: common themes and mechanisms. *Annu. Rev. Neurosci.* 22: 567-631.
- [5] Marler, P. and Slabbekoom, H. 2004. *Nature's music: The science of birdsong.* Elsevier.
- [6] Jarvis, E.D., Yu, J., Rivas, M.V., Horita, H., Feenders, G., Whitney, O., Jarvis, S.C., Jarvis, E.R., Kubikova, L., Puck, A.E.P., Siang-Bakshi, C., Martin, S., McElroy, M., Hara, E., Howard, J., Pfennig, A., Mouritsen, H., Chen, C.C., and Wada, K. 2013. Global view of the functional molecular organization of the avian cerebrum: mirror images and functional columns. *J. Comp. Neurol.* 521: 3614-3665.
- [7] Klein, D., Zatorre, R.J., Milner, B., Meyer, E., and Evans, A.C. 1994. Left putaminal activation when speaking a second language: evidence from PET. *Neuroreport* 5: 2295-2297.
- [8] Frenck-Mestre, C., Anton, J.L., Roth, M., Vaid, J., and Viallet, F. 2005. Articulation in early and late bilinguals' two languages: evidence from functional magnetic resonance imaging. *Neuroreport* 16: 761-765.
- [9] Yu, A.C. and Margoliash, D. 1996. Temporal hierarchical control of singing in birds. *Science* 273: 1871-1875.
- [10] Hahnloser, R.H., Kozhevnikov, A.A., and Fee, M.S. 2002. An ultra-sparse code underlies the generation of neural sequences in a songbird. *Nature* 419: 65-70.
- [11] Bottjer, S.W., Miesner, E.A., and Arnold, A.P. 1984. Forebrain lesions disrupt development but not maintenance of song in passerine birds. *Science* 224: 901-903.
- [12] Scharff, C. and Nottebohm, F. 1991. A comparative study of the behavioral deficits following lesions of various parts of the zebra finch song system: implications for vocal learning. *J. Neurosci.* 11: 2896-2913.
- [13] Kao, M.H., Doupe, A.J., and Brainard, M.S. 2005. Contributions of

- an avian basal ganglia-forebrain circuit to realtime modulation of song. *Nature* 433: 638–643.
- [14] Andalman, A.S. and Fee, M.S. 2009. A basal ganglia-forebrain circuit in the songbird biases motor output to avoid vocal errors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 12518–12523.
- [15] Konishi, M. 1965. Effects of deafening on song development in American robins and black-headed grosbeaks. *Z. Tierpsychol.* 22: 584–599.
- [16] Marler, P., and Sherman, V. 1983. Song structure without auditory feedback: emendations of the auditory template hypothesis. *J. Neurosci.* 3(3), 517–531.
- [17] Catchpole, C.K. and Slater, P.J.B. 2008 *Bird Song*. Cambridge Univ Press.
- [18] Nordeen, K.W. and Nordeen, E.J. 1992. Auditory feedback is necessary for the maintenance of stereotyped song in adult zebra finches. *Behav. Neural Biol.* 57: 58–66.
- [19] Leonardo, A. and Konishi, M. 1999. Decrystallization of adult birdsong by perturbation of auditory feedback. *Nature* 399: 466–470.
- [20] Horita, H., Wada, K., and Jarvis, E.D. 2008. Early onset of deafening-induced song deterioration and differential requirements of the pallial-basal ganglia vocal pathway. *Eur. J. Neurosci.* 28: 2519–2532.
- [21] Lombardino, A.J. and Nottebohm, F. 2000. Age at deafening affects the stability of learned song in adult male zebra finches. *J. Neurosci.* 20: 5054–5064.