

小鳥の歌の科学 —複雑な音声パターンを学習により獲得するメカニズム—

小島 哲[†]

概要: 音声の発声学習のメカニズムを調べるモデルとして知られている小鳥の歌学習について、鳥が複雑な歌を獲得・維持するメカニズムに焦点を絞り、行動および神経回路レベルでの最近の知見を概説する。

キーワード: 鳴禽、歌学習、発声学習、聴覚フィードバック、強化学習、探索行動、ばらつき

Science of birdsong: Mechanisms of how animals acquire complex vocal patterns by learning

SATOSHI KOJIMA[†]

Abstract: This article provides an overview of the behavioral and neuroscientific studies on birdsong learning, a great model system for studying mechanisms of imitative vocal learning in humans. Special focus is given to the recent advances in understanding how songbirds acquire and maintain complex vocal patterns of their song.

Keywords: songbird, song learning, vocal learning, auditory feedback, reinforcement learning, motor exploration, variability

1. はじめに

音や声は昆虫から人間まで非常に多くの生物において個体間コミュニケーションに使われており、種や性別、行動学的文脈によって異なる音声パターンを持つ生物も多い。しかしほとんどの生物においてその音のパターンは生得的に決まっており、言葉を学ぶ人間のように音声を他個体からの模倣によって後天的に獲得する生物は驚くほど少ない。そのような「発声学習」と呼ばれる能力を持つ数少ない動物の一つである鳴禽（歌をさえずる小鳥類）は、その実験室での扱いやすさなどから発声学習のメカニズムを調べるモデル動物として広く研究されている。本稿では、鳴禽が複雑な音声パターンを獲得・維持するメカニズムについての最新の知見を中心に紹介する。

2. 聴覚フィードバックを介した歌の発達・維持

鳴禽は幼鳥期に、同種の成鳥が発する手本の歌を聞いて記憶し、その後、その記憶をもとに手本の歌とそっくりな音声パターンを多数の発声練習を通して作り上げる。その発声練習の際、鳥は手本の歌の記憶を鋳型のように用い、自身が発する歌の聴覚入力（聴覚フィードバック）とその鋳型との誤差を最小化させるように歌の構造を変えることによって、手本の歌と同様な音声パターンを獲得すると広く考えられている[1]。このような個体自身の行動によって得られる感覚フィードバック情報をもとにその行動を最適化してゆく学習は一般に「感覚運動学習」と呼ばれ、言語

や歩行、スポーツ技能や楽器演奏など、複雑な運動機能の獲得に不可欠な学習である。

なおキンカチョウやジュウシマツなど多くの鳴禽は、通常、成鳥になり歌を完成させるとその後は同じ構造の歌をうたい続けるが、そのような成鳥でも聴覚フィードバックを用いて歌の構造を能動的に維持・調整していることが知られている。これは「成鳥の耳を聞こえなくして聴覚フィードバックを阻害すると、通常は変わらない歌が徐々に変化する」という実験結果により最初に確かめられた[2-4]。つまり、成鳥の歌の構造が変化しないのは、「歌を作り出す神経回路が固定化されてしまっている」からではなく、「歌の聴覚フィードバックが手本の歌の鋳型に良くマッチしているために、鳥が歌を能動的に維持している」からであると考えられる。そして、神経組織や末梢組織の老化やターンオーバーあるいは損傷などによって歌の構造が変化し、聴覚フィードバックが手本の歌の鋳型から少しでもずれた場合には、幼鳥の歌発達と同様なメカニズムでその誤差を修正していると考えられる。この考えをより直接的に証明したのが Tumer らのノイズフィードバックの実験である[5]。彼らは鳴禽の歌の特定の部分の基本周波数が鳥がうたうごとにわずかに異なる（ばらつく）ことに着目し、「鳥がある閾値以下の基本周波数の歌をうたった時にだけその直後にスピーカーから大きなノイズ音を流す」ことで基本周波数とノイズ音の間の条件付けを行った(図 1)。その結果、鳥は歌を繰り返すにつれて基本周波数を徐々に上げ、

[†] 韓国脳研究院
Korea Brain Research Institute (KBRI)

最終的にはほとんどノイズ音が流れない基本周波数の歌ばかりをうたうようになった。これは鳥が低い基本周波数の歌をうたう時にはノイズ音が歌に重なり聴覚フィードバックが乱れるため（手本の歌とのミスマッチが生じるため）、鳥は基本周波数を上げることによりノイズ音を回避し、より正常な聴覚フィードバックを回復させたと考えられる。

3. 歌学習の強化学習モデル

上述の Tumer らのノイズフィードバックを用いた実験は、ノイズ音という負の強化子による「強化学習」のアルゴリズムを用いて歌の構造を実験的に変化させたものであるが、鳴禽の通常の歌学習もそれと類似した学習アルゴリズムで行われていると近年広く考えられている。つまり鳥は Tumer らが実験で注目したような歌のばらつきを能動的に作り出し、それを用いてより上手な（手本の歌に近い）歌を探索し、そしてその上手な歌を作り出した運動神経活動を保持するように神経回路を強化することによって歌を発達・維持させていると考えられている。この「探索行動＋上手な歌の神経回路の強化」からなる強化学習モデル自体は1990年代に銅谷らによってすでに提唱されていたが[6]、この10年ほどの間にそれを支持する行動学的・神経生理学的知見が多数報告され、その妥当性が広く信じられるようになってきた。以下にそれらの知見を概説する。

歌構造の発達・維持には、vocal motor pathway (VMP) と anterior forebrain pathway (AFP) という二つの神経経路が関わっている（図2）。VMPは直接投射系とも呼ばれ、歌の音響学的構造や呼吸パターンを直接制御する。一方、迂回投射系とも呼ばれるAFPは歌の生成自体には必要ではないが、幼鳥における歌の発達および成鳥における歌の可塑性に不可欠であることなどから、聴覚フィードバックが手本の歌の鋳型からずれている際にその誤差を減少させ、歌を上達させる働きがあると以前から考えられていた。筆者が以前所属していた Allison J. Doupe 博士のグループや Michale S. Fee 博士のグループは鳥が歌をうたった時のAFPの神経細胞を記録し、その活動パターンが歌の構造と比べて非常にばらつくことを示し[7-11]、さらにそれがVMPの活動に影響を与えて、歌の基本周波数に小さなばらつきを作り出すことを見出した[12-14]。この歌の基本周波数のばらつきは、前述したノイズフィードバック実験などによって強化学習の探索行動として歌の可塑性に寄与することが示され[5,15,16]、また歌の可塑性の高い若鳥ではそのばらつきが大きいこと[12]などから、鳥はそのようなばらつきを用いて歌の構造を発達・維持させていると考えられている。

さらに、AFPは歌の基本周波数に一様でランダムなばらつきを作り出すだけでなく、学習が進行すると学習の進む方向（つまり聴覚フィードバックの誤差を減少させる方向）に大きく偏ったばらつきを作り出すことが明らかとなった

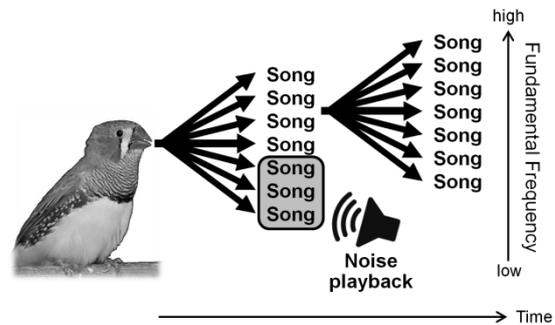


図1 ノイズ音を用いて歌の基本周波数を操作する実験の模式図。

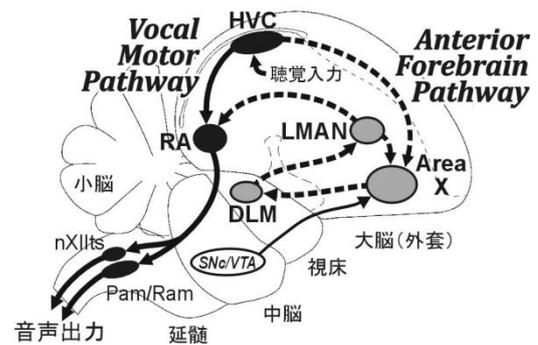


図2 鳴禽の歌学習に関わる主要な神経経路。楕円は神経核（同様な神経細胞が集まっている脳領域）、矢印は神経核の間の接続を表す。Vocal Motor Pathway は黒色の神経核と実線の矢印、Anterior Forebrain Pathway は灰色の神経核と破線で表す。

[16,17]。歌のばらつきは鳥がより上手な歌を見つけるための探索行動であると考えられるので、この「学習の方向に偏ったばらつき」によって鳥は上手な歌を見つけ易くなり、より効率的な学習につながるものと考えられる。AFPがそのような偏ったばらつきを作り出すメカニズムについてはまだ推測の域を出ないが、最近、中脳からAFPの神経核Area Xに投射するドーパミン作動性神経細胞（図2参照）が歌の良し悪しをコードし[18]、さらにその活動が基本周波数の学習に寄与していることが明らかとなった[19,20]ので、AFPの神経細胞はその情報を用いて、より良い歌が多く生成されるような出力をVMPへ送っていると考えられている。なお、このドーパミンを介した強化学習は、鳴禽の歌学習だけでなく一般的な運動学習や意思決定行動にも関わることが知られている。鳴禽の歌学習に関わる神経経路は他の脳領域から独立し且つ比較的シンプルな構造を持つため、一般的な運動学習の神経メカニズムを詳細に調べる上でも良いモデルになると考えられ、近年注目を集めている。

4. おわりに

鳴禽の歌学習をモデルとした発声学習メカニズムの研究は、同様な発声学習である英語の発音習得に苦労している我々日本人にとって非常に重要であると思われるが、その研究室は米国に集中しており日本を含むアジア地域には非常に少ない。もちろん鳥での知見が直接ヒトに適用できるわけではないが、常日頃から自分の英語発音の下手さを実感している筆者としては、外国語を学ぶ必要のない米国人研究者とは異なる視点での研究ができるのではないかと密かに思っている。

謝辞 本原稿の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森千紘博士に、謹んで感謝の意を表する。

参考文献

- [1] Konishi, M.. The role of auditory feedback in the control of vocalization in the white-crowned sparrow. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 1965, vol. 22, p. 770–783.
- [2] Okanoya, K. and Yamaguchi, A.. Adult Bengalese finches (*Lonchura striata* var. *domestica*) require real-time auditory feedback to produce normal song syntax. *J. Neurobiol.*, 1997, vol. 33, p. 343–356.
- [3] Lombardino, A. J. and Nottebohm, F.. Age at deafening affects the stability of learned song in adult male zebra finches. *J. Neurosci.*, 2000, vol. 20, p. 5054–5064.
- [4] Brainard, M. S. and Doupe, A. J.. Postlearning consolidation of birdsong: stabilizing effects of age and anterior forebrain lesions. *J. Neurosci.*, 2001, vol. 21, p. 2501–2517.
- [5] Tumer, E. C. and Brainard, M. S.. Performance variability enables adaptive plasticity of “crystallized” adult birdsong. *Nature*, 2007, vol. 450, p. 1240–1244.
- [6] Doya, K. and Sejnowski, T. J.. *Advances in Neural Information Processing Systems*, MIT Press, 1995, vol. 7, p. 101–108.
- [7] Hessler, N. A. and Doupe, A. J.. Singing-related neural activity in a dorsal forebrain-basal ganglia circuit of adult zebra finches. *J. Neurosci.*, 1999, vol. 19, p. 10461–10481.
- [8] Ölveczky, B. P., Andalman, A. S., and Fee M. S.. Vocal experimentation in the juvenile songbird requires a basal ganglia circuit. *PLoS Biol.*, 2005, vol. 3, p. e153.
- [9] Kao, M. H., Wright, B. D., and Doupe, A. J.. Neurons in a forebrain nucleus required for vocal plasticity rapidly switch between precise firing and variable bursting depending on social context. *J. Neurosci.*, 2008, vol. 28, p. 13232–13247.
- [10] Goldberg, J. H., Adler, A., Bergman, H., and Fee M. S.. Singing-related neural activity distinguishes two putative pallidal cell types in the songbird basal ganglia: comparison to the primate internal and external pallidal segments. *J. Neurosci.*, 2010, vol. 30, p. 7088–7098.
- [11] Woolley, S. C., Rajan, R., Joshua, M., Doupe, A. J.. Emergence of context-dependent variability across a basal ganglia network. *Neuron*, 2014, vol. 82, p. 208–223.
- [12] Kao M. H., and Brainard M. S.. Lesions of an avian basal ganglia circuit prevent context-dependent changes to song variability. *J. Neurophysiol.*, 2006, vol. 96, p.1441–1455.
- [13] Kao, M. H., Doupe, A. J., and Brainard, M. S.. Contributions of an avian basal ganglia-forebrain circuit to real-time modulation of song. *Nature*, 2005, vol. 433, p. 638–643.
- [14] Kojima, S., Kao, M. H., and Doupe, A. J.. Task-related “cortical” bursting depends critically on basal ganglia input and is linked to vocal plasticity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2013, vol. 110, p. 4756–4761.
- [15] Charlesworth, J. D., Tumer, E. C., Warren, T. L., and Brainard, M. S.. Learning the microstructure of successful behavior. *Nat. Neurosci.*, 2011, vol. 14, p. 373–380.
- [16] Andalman, A. S., Fee, M. S.. A basal ganglia-forebrain circuit in the songbird biases motor output to avoid vocal errors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2009, vol. 106, p. 12518–12523.
- [17] Warren, T. L., Tumer, E. C., Charlesworth, J. D., and Brainard, M. S.. Mechanisms and time course of vocal learning and consolidation in the adult songbird. *J. Neurophysiol.*, 2011, vol. 106, p. 1806–21.
- [18] Gadagkar, V., Puzerey, P. A., Chen, R., Baird-Daniel, E., Farhang, A. R., and Goldberg, J. H.. Dopamine neurons encode performance error in singing birds. *Science*, 2016, vol. 354, p. 1278–1282.
- [19] Xiao, L., Chattree, G., Oscos, F. G. Cao, M., Wanat, M. J., and Roberts, T. F.. A Basal Ganglia Circuit Sufficient to Guide Birdsong Learning. *Neuron*, 2018, vol. 98, p. 208–221.e5.
- [20] Hisey, E., Kearney, M. G., and Mooney, R.. A common neural circuit mechanism for internally guided and externally reinforced forms of motor learning. *Nat. Neurosci.*, 2018, vol. 21, p. 589–597.