

令和 5 年 6 月 22 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(C)（特設分野研究）

研究期間：2019～2022

課題番号：19KT0023

研究課題名（和文）鳴禽の鳴きかわしは社会結合を促進するか

研究課題名（英文）Promotion of social bonding via vocal exchange in songbirds.

研究代表者

橘 亮輔（Tachibana, Ryosuke）

東京大学・大学院総合文化研究科・特任准教授

研究者番号：50610929

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）：本研究は、音声グルーミング仮説に基づき、発声交換と社会結合促進の関連性とその神経基盤を明らかにすることを目的として、鳴禽類（キンカチョウとジュウシマツ）を対象に、鳴き交わり行動とその神経活動を測定した。社会的報酬に基づいた鳴き返し行動の条件づけが可能かを調べたところ、制約はあるものの可能であることが分かった。また、3羽以上の集団で各個体の発声時刻と位置を追跡する手法を確立し、鳴き交わり行動が社会的親密さと関連することが分かった。加えて、自由行動下での脳神経活動を計測する手法を確立した。この研究により、音声グルーミング仮説を支持するメカニズムの一端を明らかにできた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

声のやりとりは社会基盤の一つである。ダンバーの音声グルーミング仮説は、言語内容によらず声を交わすこと自体が社会集団を形成し維持するのに貢献すると説いた。このメカニズムを明らかにできれば、我々の社会がどのようにして形成されるのかを知る手掛かりとなる。本研究では、社会と声の関連性（socio-vocal coupling）が形成される仕組みを明らかにするアプローチの一つとして、社会的フィードバックが発声行動を変容させるかを、鳴禽類を対象にして調べた。結果、鳴き返し行動が社会的報酬によって操作される可能性が示された。このことは、音声グルーミング仮説を可能にするメカニズムの存在を支持する。

研究成果の概要（英文）：Based on the vocal grooming hypothesis, we aimed to elucidate the relationship between vocal exchanges and the promotion of social bonds, as well as their neural basis. For this aim, we examined vocal exchange behavior and corresponding neural activity in songbirds, Bengalese finches and zebra finches. We found that birds could be conditioned to increase vocal replies for dummy cues according to social reward feedback. We also established a method for tracking the timing and location of individual vocalizations in groups of three or more birds, revealing a possible link between vocal exchange behavior and social familiarity. Furthermore, we established techniques for measuring neuronal activity under free-moving conditions. Through this study, we have accumulated findings to elucidate the mechanisms that support the vocal grooming hypothesis.

研究分野：行動神経科学

キーワード：発声学習 音声グルーミング 鳴き交わり オペラント条件づけ 音源分離

1. 研究開始当初の背景

音声コミュニケーションは社会の基盤のひとつである。声を交わすことが社会的な関係性を築くのに重要な役割を果たしていることは想像に難くない。このメカニズムはどのようなものだろうか。霊長類の毛づくろい(グルーミング)は集団内の結合・親和性を高める機能があることが知られている (Schino et al., 1998, Am. J. Primatol)。一方、ヒトの集団サイズは他の霊長類に比べて格段に大きい。円滑に維持するために直接触れて毛づくろいをしては時間と手間がかかる。霊長類の集団サイズの研究で著名なダンバー (Robin Dunbar) は、ヒトは毛づくろいを声の掛け合いに置き換えることで、形成・保持可能な集団サイズを飛躍的に高めたと考えた (Dunbar, 1993, Behav. Brain Sci.)。これを「音声グルーミング仮説」と呼ぶ。この仮説では、音声の意味内容は重要ではなく、音声をやり取りすること自体が社会結合を強化するのに有効であるとしている。しかし、声の掛け合いがどのようにして社会的結合の強化に寄与するのだろうか。

これまで、霊長類をはじめ多様な動物種で、声の掛け合い頻度や音声の種類と社会的親和性の相関が報告されてきた。例えば、チンパンジーは社会的な関係がある仲間とのほうが、そうでない相手よりも長い時間、pant-hoot 音声の合唱をするということが知られている (Fedurek et al., 2013, Anim. Behav.)。しかし、声の掛け合いが社会結合に与える影響の具体的な検証は十分でない。人間社会においても、単純な声の掛け合いが社会的連帯を強めるということは想像に難くない。その行動学的・生物学的な基盤を実験的に検証することは、情報技術により人同士が常時接続可能になった現代社会において、コミュニケーション機構の設計や最適化に貢献する原理的な知見を与えると考えた。

2. 研究の目的

本研究は、声の掛け合いと社会的結合との因果的な関連性およびその神経基盤を調べることを目的とした。音声グルーミング仮説には2つの面がある。すなわち、音声交換により社会結合が強化するという面と、他者の存在を確認するなどの社会的フィードバックが発声行動を強化するという面である。本研究は特に後者について、鳴禽類を対象とした実験的検証をおこなった。

鳴禽類、特にジュウシマツやキンカチョウは鳴き交わしを頻繁に行い、かつ、音声コミュニケーションの行動神経科学的な研究の蓄積がある (例えば、Tachibana et al., 2017, Dev. Neurobiol; Yanagihara & Yazaki-Sugiyama, 2016, Nat. Comm.)。そこで、彼らを対象として、(1) 鳴き返し行動が社会的報酬によって増強されるかを検証した。また、(2) 3羽以上の群において、2個体間の鳴き交わし行動と親密さにどのような関係性があるかを調べた。加えて、(3) これらの行動実験中に神経活動を記録するための基盤技術開発もおこなった。

3. 研究の方法

(1) 社会報酬にもとづく発声オペラント条件づけ

キンカチョウを対象とし、社会的な報酬を提示することで、短い雑音に対して鳴き返すように発声を条件づけることが可能かを検証した。キンカチョウは同居個体に接近するという性質を持つ。このことから、同居個体を視覚的に提示することを、発声行動を強化する社会報酬として用いた。2つのアクリルケージを向かい合わせに置き、それぞれのケージに1羽ずつ鳥を配置した (図1A)。2つのケージの間に仕切りを設置した。この仕切りの中央には電圧をかけると透明化するスクリーンを設置した。鳥の発声は各ケージ内に置いたマイクで収録した。発声を検出すると条件に従ってスクリーンを透明にするような実験制御プログラムを作製し、オペラント条件づけ実験を可能にした。各ケージにはLEDとスピーカーも設置した。

各試行では、まずLEDが2~3秒間点灯したのちに、100msの短い雑音が提示された (図1B)。雑音提示から8秒以内に鳥が発声すれば、スクリーンが透明になることで社会報酬が提示された。LEDには緑・青・赤の3色があり、試行ごとに異なる色を提示した。例えば、緑色の場合は自身が (self 条件)、青色の場合は相手が (other 条件) 発声すれば報酬が提示され、赤色の場合は発声の有無によらず報酬が提示されない (none 条件) といったような条件を設けた。これにより、文脈によって適切に発声行動を制御できるかを検討した。

(2) 集団における鳴き交わしと近接性の計測

ジュウシマツを対象とし、3羽以上の集団における鳴き交わしと親密性に関連があるかを調べた。この実験のために、45 cm³ 程度の大きなケージと専用の防音箱を作製した (図2)。どのトリが鳴いたかを同定するために、ケージ中央に卵型の8chマイクアレイを設置して音源方向推定に用いた。また、個体の位置追跡のためにGoPro社製の小型カメラをケージ直上に設置し

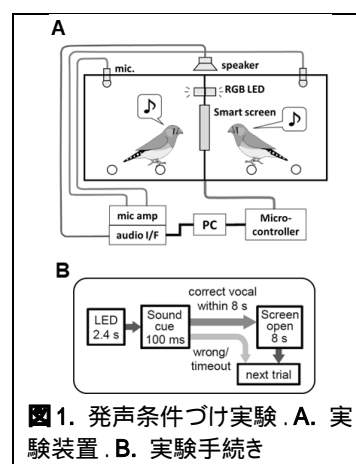


図1. 発声条件づけ実験. A. 実験装置. B. 実験手続き

た。発声個体の推定精度向上のため、吸音材を適宜とりつけ、止まり木にトリのホップに伴う雑音が生じにくい素材を使用するなど、静粛性を保つ工夫を施した。

マイクアレイとビデオカメラを組み合わせることで個体ごとの音節の開始・終了時刻と位置を特定する手法を開発した。まず、マイクアレイで取得した音声データから、MUSIC 法による音源方向推定手法により、発声の方位を推定した。次に、ビデオカメラで収録した映像データから、個体追跡ソフトウェア DeepLabCut を用いて、各個体の座標を同定した。これらの発声時刻・方位情報と、その時刻の個体の座標を組み合わせることで、発声と個体を対応付けた。

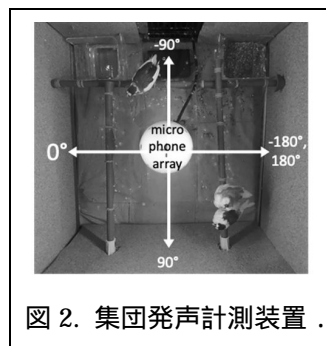


図 2. 集団発声計測装置 .

(3) 自由行動下の神経活動計測

ジュウシマツを対象として、自由に鳴き交わしている際の神経活動を電気生理学的に記録する手法の開発に取り組んだ。特に、軽量で高精度な慢性記録用電極の作成と、デジタル収録のためのシステム構築をおこなった。脳内に刺入する電極には、直径 15 μ m の被覆付きニクロム線を 4 本よじり合わせた「テトロード」を用いた。4 本のテトロードをコネクタに接着し、刺入端の金属露出部には金メッキを施した。これを歌神経核 (HVC) に刺入し、コネクタを頭骨にデンタルセメントで固定した。小型軽量な A/D 変換チップを搭載したヘッドアンプをコネクタに接続し、頭部上でデジタル変換して PC に神経活動データを取り込んだ (図 3)。これにより発声時の歌神経核からの神経活動記録が可能となった。

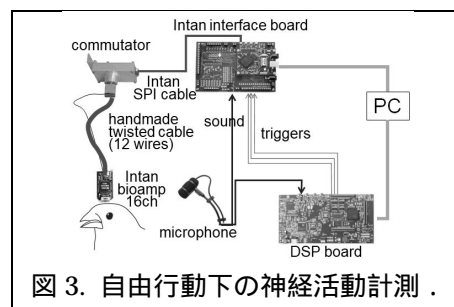


図 3. 自由行動下の神経活動計測 .

4. 研究成果

(1) 社会報酬にもとづく発声オペラント条件づけ

条件づけ学習の円滑な成立を目指し、1 日の試行数やスクリーンの透明化時間長、発声応答を待機する時間長など、様々な実験条件を試行錯誤し最適化した。さらに、手続きを 3 段階に分けて実験をおこなった。第一段階では、発声とスクリーンの関連性を学習させることを目指した。雑音の代わりに発声に似せた音 (ダミーコール) を再生することで、鳴き返し行動を誘発できることが分かった。第二段階では、ダミーコールを雑音に置き換えても鳴き返し行動が継続されるかを調べ、多くのトリでこれが可能であることが分かった。第三段階は、other 条件で自身が発声した際に中断するように変更し、発声を抑制できるかを調べたが、抑制できない可能性が高いことが分かった。

雑音提示時刻をゼロとした発声頻度を調べると、self・other 条件では発声頻度が高くなり、それに比して none 条件では発声頻度が低いが増加しないことが分かった (論文未発表データにつき図省略)。また、ペア間では発声の優先順位があり、片方が常に率先して発生するという関係性が見られた。このことは、2 羽を同じケージに置くと、スピーカーから提示されるコールに対してすぐさま鳴き返す個体と、少し待ってから鳴き返す個体に分けられるという過去の報告と一致する。この順位性の影響が、self 条件と other 条件ではまったく差がつかなかった。鳴き返しの順位が固定されてしまうと、先に発声する個体の行動だけが条件づけにより強化されてしまうのかもしれない。複雑性を下げるため none 条件を廃して self・other 条件しかない実験を行っても、この区別は生じないことが分かった。

(2) 集団における鳴き交わりと近接性の計測

コミュニケーションを追跡するシステムの実装を目指し、様々な手法を試行した結果、マイクアレイによる音源定位と深層学習による位置情報推定を組み合わせる手法を確立した。この手法を用いて、3 個体の集団について、2 回のセッションに分けての社会相互作用を計測した。得られたデータについて分析し比較したところ、1 回目の鳴き返し率が高い個体間ほど、2 回目の鳴き返し潜時が短縮されていた。このことは、鳴き返しが鳴禽類におけるコミットメントシグナルとして機能している可能性を示唆する。

(3) 自由行動下の神経活動計測

1 か月以上の長期にわたって歌神経核の神経活動を計測できることが分かった。これにより、(1) の行動実験などの遂行中にも、実験環境の電磁ノイズを抑制する方策を施せば、条件づけ学習が生じる神経メカニズムを調べることができるようになった。

総じて、本研究により鳴き返し行動が社会的報酬によって操作されうる可能性が示された。このことは、当初の目的である音声グルーミング仮説を可能にするメカニズムの存在を支持する。このような成果は国内外においても他に例がなく、音声と社会構築の関係性、ひいては声をもつ社会性・文化性の理解を進める上で重要な知見となる。ただし、その神経基盤を明らかにするには、本研究で確立した神経活動計測手法を組み合わせ、さらなる研究が必要となる。今後は得られたデータを改めて精査し論文化するとともに、神経メカニズムについての検討を進める。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計10件（うち査読付論文 8件 / うち国際共著 4件 / うちオープンアクセス 8件）

| | |
|---|---------------------------|
| 1. 著者名 Tachibana Ryosuke O., Lee Dahyun, Kai Kazuki, Kojima Satoshi | 4. 巻 42 |
| 2. 論文標題 Performance-Dependent Consolidation of Learned Vocal Changes in Adult Songbirds | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 The Journal of Neuroscience | 6. 最初と最後の頁 1974 ~ 1986 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1523/jneurosci.1942-21.2021 | 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 該当する |
| 1. 著者名 Morita Takashi, Koda Hiroki, Okanoya Kazuo, Tachibana Ryosuke O. | 4. 巻 17 |
| 2. 論文標題 Measuring context dependency in birdsong using artificial neural networks | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 PLOS Computational Biology | 6. 最初と最後の頁 e1009707 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pcbi.1009707 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Yanagihara Shin, Ikebuchi Maki, Mori Chihiro, Tachibana Ryosuke O., Okanoya Kazuo | 4. 巻 11 |
| 2. 論文標題 Neural correlates of vocal initiation in the VTA/SNC of juvenile male zebra finches | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Scientific Reports | 6. 最初と最後の頁 22388 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-021-01955-3 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 - |
| 1. 著者名 O'Rourke Thomas, Martins Pedro Tiago, Asano Rie, Tachibana Ryosuke O., Okanoya Kazuo, Boeckx Cedric | 4. 巻 25 |
| 2. 論文標題 Capturing the Effects of Domestication on Vocal Learning Complexity | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Trends in Cognitive Sciences | 6. 最初と最後の頁 462 ~ 474 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.tics.2021.03.007 | 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 該当する |

| | |
|---|--------------------|
| 1. 著者名 TACHIBANA RYOSUKE O. | 4. 巻 71 |
| 2. 論文標題 Vocal learning mechanism in songbirds: findings from noise-avoidance experiments | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Japanese Journal of Animal Psychology | 6. 最初と最後の頁 1~11 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2502/janip.71.1.3 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 - |

| | |
|--|-------------------------------|
| 1. 著者名 During Daniel N., Dittrich Falk, Rocha Mariana D., Tachibana Ryosuke O., Mori Chihiro, Okanoya Kazuo, Boehringer Roman, Ehret Benjamin, Grewe Benjamin F., Gerber Stefan, Ma Shouwen, Rauch Melanie, Paterna Jean-Charles, Kasper Robert, Gahr Manfred, Hahnloser Richard H.R. | 4. 巻 33 |
| 2. 論文標題 Fast Retrograde Access to Projection Neuron Circuits Underlying Vocal Learning in Songbirds | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 Cell Reports | 6. 最初と最後の頁 108364 - 108364 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.celrep.2020.108364 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 該当する |

| | |
|--|------------------------|
| 1. 著者名 Yamahachi Homare, Zai Anja T., Tachibana Ryosuke O., Stepien Anna E., Rodrigues Diana I., Cave-Lopez Sophie, Lorenz Corinna, Arneodo Ezequiel M., Giret Nicolas, Hahnloser Richard H. R. | 4. 巻 15 |
| 2. 論文標題 Undirected singing rate as a non-invasive tool for welfare monitoring in isolated male zebra finches | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 PLOS ONE | 6. 最初と最後の頁 e0236333 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0236333 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 該当する |

| | |
|--|-------------------|
| 1. 著者名 Yanagihara Shin, Ikebuchi Maki, Mori Chihiro, Tachibana Ryosuke O., Okanoya Kazuo | 4. 巻 14 |
| 2. 論文標題 Arousal State-Dependent Alterations in Neural Activity in the Zebra Finch VTA/SNc | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 Frontiers in Neuroscience | 6. 最初と最後の頁 897 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fnins.2020.00897 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 - |

| | |
|---|--------------------|
| 1. 著者名 TACHIBANA RYOSUKE O. | 4. 巻 71 |
| 2. 論文標題 Vocal learning mechanism in songbirds: findings from noise-avoidance experiments | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Japanese Journal of Animal Psychology | 6. 最初と最後の頁 1~11 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2502/janip.71.1.3 | 査読の有無 無 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 - |

| | |
|---|---------------------|
| 1. 著者名 橘 亮輔 | 4. 巻 79 |
| 2. 論文標題 小鳥の音声伝えるもの | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 日本音響学会誌 | 6. 最初と最後の頁 28~33 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.20697/jasj.79.1_28 | 査読の有無 無 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 - |

[学会発表] 計8件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 2件)

| |
|----------------------------------|
| 1. 発表者名 橘亮輔, 池淵万季, 岡ノ谷一夫, 柳原真 |
| 2. 発表標題 社会報酬による鳴禽の発声条件づけ: 第二報 |
| 3. 学会等名 日本音響学会 聴覚研究会 2022年2月 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 鳴禽を対象とした社会的報酬による発声オペラント条件づけ |
| 2. 発表標題 橘亮輔, 池淵万季, 岡ノ谷一夫, 柳原真 |
| 3. 学会等名 日本音響学会 聴覚研究会 2021年10月 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Operant control of songbird's vocal production with social reward |
| 2. 発表標題 Ryosuke O. Tachibana, Maki Ikebuchi, Kazuo Okanoya, Shin Yanagihara |
| 3. 学会等名 日本動物心理学会第81回大会 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|-----------------------------------|
| 1. 発表者名 橘亮輔 |
| 2. 発表標題 音楽能力の生物基盤としての発声学習機構 |
| 3. 学会等名 合同学術シンポジウム「音楽科学の意義と展望」 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Operant conditioning of songbird's vocalization with social reward |
| 2. 発表標題 Ryosuke O. Tachibana, Maki Ikebuchi, Kazuo Okanoya, Shin Yanagihara |
| 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 Ryosuke O. Tachibana, Kazuo Okanoya |
| 2. 発表標題 In vivo calcium imaging of singing-related neural activities in premotor nuclei of Bengalese finches |
| 3. 学会等名 Annual Meeting of Society for Neuroscience (Neuroscience 2019) (国際学会) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 外谷 弦太, 水本 武志, 岡ノ谷 一夫, 橘 亮輔 |
| 2. 発表標題 音源定位および運動追跡システムを用いた鳴禽の社会相互作用分析 |
| 3. 学会等名 日本音響学会聴覚研究会 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Ryosuke O. Tachibana, Maki Ikebuchi, Kauzo Okanoya, Shin Yanagihara |
| 2. 発表標題 Vocal operant conditioning by social contingency in songbirds |
| 3. 学会等名 Joint Conference on Language Evolution (国際学会) |
| 4. 発表年 2022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 |
|-----------|---|-------------------------------------|----|
| 研究 分担者 | 柳原 真 (Yanagihara Shin) (60392156) | 帝京大学・先端総合研究機構・講師 (32643) | |

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 |
|---------|---------|