

平成 30 年 6 月 11 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K00203

研究課題名(和文) 音声の情動伝染：音声模倣の起源に関する実験的検討

研究課題名(英文) Evolutionary studies of vocal imitation by comparative cognitive approaches

研究代表者

香田 啓貴 (Koda, Hiroki)

京都大学・霊長類研究所・助教

研究者番号：70418763

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：言語は、ヒトとサルを区別する最大の特徴の一つである。音声模倣は、言語獲得に不可欠な能力であり、初語獲得前のヒト乳児から認められる。しかし、その進化的起源は明らかではなかった。本研究では、サルの発声を条件づけし、随意発声を成立させた上で、その学習の発現機序について正確にすることを第一の目標とした。また、手の随意運動についての学習機序も同時に計測し、発声の学習機序との違いについて検討と分析をした。その後、運動手掛かりと同時に聴覚刺激を呈示し、聴覚刺激が音声に与える効果について検討した。分析の結果、発声学習の成立には、運動準備が重要な役割を持つ頃、また、情動伝染は観察できないことが明らかになった。

研究成果の概要(英文)：Language or speech is a typical behavior characterizing humans, and particular the vocal imitation is a special component dividing our speech from the vocalizations of the other nonhuman primates. However, the evolutionary origins of such an ability of vocal imitation has been still unclear. In this research project, I attempted to reveal the behavioral mechanisms underlying voluntary control of vocal actions, and further search for the similar phenotypes of human "vocal imitation" in the monkeys' vocalization, by analyzing the vocal motor behavior of Japanese monkeys who were well-trained by the operant conditioning approaches. I found voluntary vocal control of monkey vocalizations requires the inhibitory control more importantly than those of touch motor control, suggesting their vocal control is substantially different from hand movements. Further, intensive experiments of auditory feedback test showed no effect of auditory stimuli on acoustic characters of macaque's vocal output.

研究分野：比較認知科学

キーワード：発声運動 霊長類 発話進化

1. 研究開始当初の背景

言語は、ヒトとサルを区別する最大の特徴の一つである。音声模倣は、言語獲得に不可欠な能力であり、初語獲得前のヒト乳児から認められる(Kuhl 2004 Nat Rev Neurosci)。一方で、ヒト以外の霊長類では音声模倣の能力は見られない。サルや類人猿は、音声の特徴を随意的に変化させる能力(音声の可塑性)が乏しいからである(Jürgens 2002 Neurosci Biobehav Rev)。

音声模倣が可能となるヒトにとって霊長類の系統で固有と考えられるいくつかの生物学的特徴をあげて考えてみると、その固有性の原因がよく説明できる。まず、霊長類の系統軍でヒトでは、発声運動(喉頭・舌・口唇・呼吸等の運動)にかかわる運動神経核へ皮質運動野からの直接投射経路が存在する。こうした運動神経の直接当社は、手の動作と類似した発声運動の随意性を支える神経解剖学的根拠とされている。一方で、解剖学的にさまざまな相同性を持ち合わせるヒト以外の霊長類(サル・類人猿を含む)では、そのような直接経路が確認されていない。ほとんどの神経連絡は、脳幹の網様体を中継し、運動神経核ならびに発声に関与する各種筋群に投射される間接経路となっている。

ここで重要な点は、脳幹が呼吸リズムなど生命維持に必要な不随意運動の中核であるという神経基盤としての特徴である。こうした生命維持で必要不可欠な制御器官は、随意的な運動の制御というよりも、むしろ忠実な実行性と不用意な進化的な構造改変により機能が致命的な欠陥を生じるよりも、基本的な保守的であることが望ましい。そのため、サルの発声運動の随意性よりも、呼吸や嚥下といったより原始的な機能が可能な限り保守されるように設計され、結果として随意性が制約された状態への進化的淘汰圧が存在したと推察される。運動の実行と制御について、サルの発声はヒト乳児の「泣き声」と相同とされ、とりわけ情動から分離された随意発声は制約され、情動状態に強く拘束されていると考えられている(Jürgens 2009, Brain Res)。

また、音声に限らず運動の「模倣」自体、ヒト以外の霊長類では確認できない能力である。そもそも、サル・類人猿は動作を模倣しない。模倣は霊長類の中でヒトに固有な能力である。模倣しない一方で、サルの芋洗「文化」的行動などの、社会学習が関与してサルの運動や行為は、集団内で伝搬する。こうした集団内伝搬では、ヒトにおいては模倣といった直接的な社会学習原理が多量に関与するが、サルにおいては模倣以外の他のメカニズムが関係していると考えられている。伝統的には、他個体の存在が、行動発現に先立ち存在する動機付けの状態に影響をあたえ伝搬効率を変化させる「社会的促進」や、他個体や物体への注意状態の変化の結果生ずる、学習機会の変動がその後の伝搬効率に影響

を与えると考える「局所的刺激強調」などの原理が知られている。

「情動の伝染」は、近年もっとも注目されている模倣や社会的促進、局所的強調以外の行為伝搬メカニズムである。このメカニズムでは、個体間の情動状態の変化と伝搬に着目する。とくに、情動状態の自動的な知覚と行動の自動的な発現が存在すると仮定する。このような、情動状態の自動知覚と自動的な伝搬が基本となり、個体間で情動を基礎として誘発される行動が個体間で「伝染」「同調」する現象である。ヒトとサルに見られるあくびの伝染は、この情動伝染メカニズムで説明されている(de Waal & Ferrari 2010 TRCS)。とりわけ重要なのは、これらの伝染メカニズムは情動を有する脊椎動物の系統では共通して存在する基盤ではないかという点である。これらの推定からすると、あくびが伝染するサルにも当然基本原理として存在していると考えられている。ヒトの共感性は動物に共通して見られる情動の伝染に起源するとも考えられ始め、国内外で関心の高い分野に成長した。

このような前提に立ち、サルの音声コミュニケーションを観察してみると、音声模倣に類する現象が存在していることに気がつく。たとえば、音声模倣の能力がないサルも、コミュニケーションでは音声を「共有」する。様々な音声レパートリーの中から、状況や場面に応じて特定の音声を利用し共有することが、コミュニケーションが成立ための基盤となっている(Ghazanfar & Takahashi 2014 TRCS)。音声を発した状況が喚起誘発する情動状態の表出と解釈によって支えられ、音声を共有してコミュニケーションを成立させている。さらに、個体間では同じ音響的特徴を持った音声で鳴き交わす現象(音声マッチング)が知られている(Egnor & Hauser 2004 TRNS)。このように、「音声模倣能力」と「音声共有現象」は表面上の類似性が認められるものの、随意性がない中で類似するその原因について、その隔たりは謎のままであった。

音声の模倣能力なしに、動物一般にみられる音声共有現象を説明するためには、模倣能力とは別のメカニズムが必要である。音声の随意模倣能力の制約と行動の情動を介した伝染現象を考慮しながら、さらに霊長類一般で見られる音声と情動の強固な結びつきを併せ考えると、情動を介した音声の伝染(Vocal contagion)が存在し、模倣いぜんに成立した進化史が推定できる。このような問題についての研究が不可欠であった。

2. 研究の目的

そこで、サルの発声を条件づけし、随意発声を成立させた上で、その学習の発現機序について正確にすることを第一の目標とした。また、そのために他の成立しやすい随意運動についての学習機序をあきらかにして、発声の学習機序との違いについて検討と分析をし

た。また、サルとヒトの発声行動において、従来の音声模倣能力で二分する考え方を改め、情動情報がサルの発声行動に与える影響について検討し、情動を介した音声の伝染現象の存在について世界で初めて明らかにすること、を目的とした。

具体的には、以下の要素について検証を進めた。

① 「音声の随意性」のメカニズムについての要素検証：随意的手動作との運動学習過程の比較

ニホンザルを対象に発声の条件づけ訓練をし、特定の手掛かりが呈示されると発声するように訓練した。十分に運動学習が成立後に、課題スケジュールを変更し、その運動実行へ及ぼす効果について検討した。さらに、発声運動の随意的な運動実行が、直接経路由来の運動実行機能と相違性がある点をあきらかにするために、手運動との比較を試みた。

② 「音声の情動伝染」現象の検証：ニホンザルの発声訓練を通じた実験的アプローチ

ニホンザルを対象に発声の条件づけ訓練をし、特定の手掛かりが呈示されると発声するように訓練した。その後、手掛かりと同時に聴覚刺激（既知/未知の他個体音声や高音/低音の音声）を呈示し、聴覚刺激が音声に与える効果について検討した。

③ 音声と各種生態生理条件との関連性の分析

情動に支配が強いと仮定されるヒト以外の霊長類の発声の生態学的意味やコミュニケーションでの意義を検討するための研究を、追加的項目として推進した。そのためにニホンザルのみならず、さまざまな霊長類の発声についての知見を蓄積し、研究論文や仮説提案論文として発表を試みた。

3. 研究の方法

方法の概要

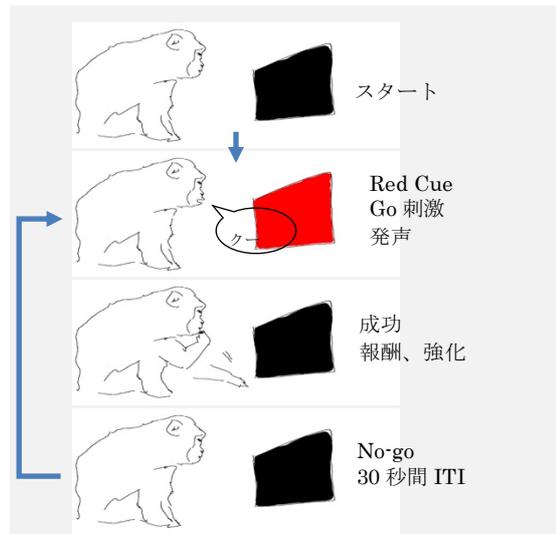
ニホンザルを対象に発声学習と情動伝染に関する実験を実施した。オペラント条件づけの手法で、任意の手掛かりに基づき発声するように3頭のニホンザルを訓練し、課題中に様々な音声刺激（悲鳴や音響特徴を加工した音声刺激）や表情刺激（攻撃交渉の表情や恐怖表出時の表情）を提示して、音声に与える影響を検討した。

手続き

ニホンザル3頭を対象（訓練中1頭が死亡したため、分析では2頭を用いた）。防音室内に設置したオペラントボックス内で、発声課題を訓練し、音声刺激や表情刺激を呈示して発声行動への影響を測定した。

訓練に先立ち、発声をよくする3歳以下の

若齢サルをスクリーニングし選定した。剪定後、防音室内での訓練前に実施した事前訓練を実施した。事前訓練は飼育室内で実施した。まず、餌を見せ発声すれば餌がもらえるように飼育し、自発発声頻度の上昇を促した。十分な発声量と、発声に対する動機づけがなされたと考えられたのち、実験室で発声の訓練を実施した。訓練で完成の目標としたことは、「先行刺激の呈示 - 個体の発声 - 報酬」という三項随伴性を成立させることであった。そのために、定反応率文化強化スケジュールを利用した Go/No-go 課題を用いて学習させた（下図）。



Go/No-go 課題の流れ

スタート後、赤い画面 (Red Cue) が呈示。5秒以内に発声すれば、報酬。発声後、画面は暗くなり、30秒間経過後、再び Red Cue。

Red Cue 呈示の時に、音声刺激、表情動画面刺激を挿入し、後続する発声の影響を探る。

Go/No-go 課題では、モニターに赤い画面 (Red Cue) を先行刺激 (Go 刺激) として呈示し、呈示5秒以内に発声すると報酬を与えた。報酬を得ると、モニターは暗転し試行間隔時間 (ITI) が30秒間保たれる。もしも発声できない場合は、倍の時間の ITI が挿入された。ITI ののち、再び Red Cue が呈示され行動を要求した。この試行の繰り返しが50回実施して、1回の訓練セッションとし訓練を継続した。ITI 中に、もしも発声すると、その時点から30秒間 ITI を延長し、Go 刺激のみに発声を行うように分化強化した。すなわち、赤い画面で速やかに発声をし、暗い画面では発声を抑制することが求められる、低反応率分化強化スケジュールによって行動形成させた。

随意性比較実験

随意性の成立がどのような学習過程を経るかどうかを検討した。一貫した学習訓練によってその学習過程を観察するとともに、同様な訓練を手の動作（画面へのタッチ）を利用して、学習過程を比較した。とりわけ、十分に学習が進んだ（一定の学習達成基準に達した）のち、般化テストを実施した。テストでは、30秒間の長いITIに対して、突然ITIを変化させた新規ITI施行（挿入施行）をランダムな順序でセッション内に挿入し、その運動への影響を調べた。発声動作、手動作ともにこの挿入施行を利用した般化テストを実施し、運動動作性の比較を実施した。

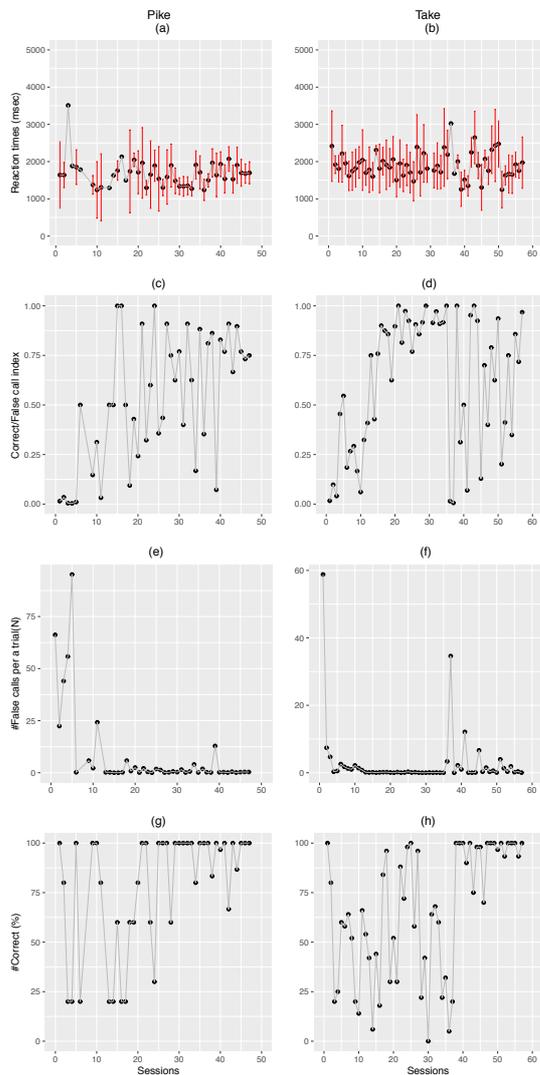
音声情動伝染実験

運動学習実験のち、情動伝染実験を実施した。実験では、1セッション50試行のうち、後半の30試行中6試行をプローブテスト試行として、Red Cueに随伴して音声刺激を同時に挿入提示した。情動状態を反映しやすい音響パラメータ（声の抑揚や音圧）を基準に準備した。刺激挿入のないときの発声反応と、刺激挿入があるときの発声反応の比較（音響分析、反応時間、正答率）を分析した。

4. 研究成果

発声運動学習過程について

下図に発声運動時の運動学習過程を示す。

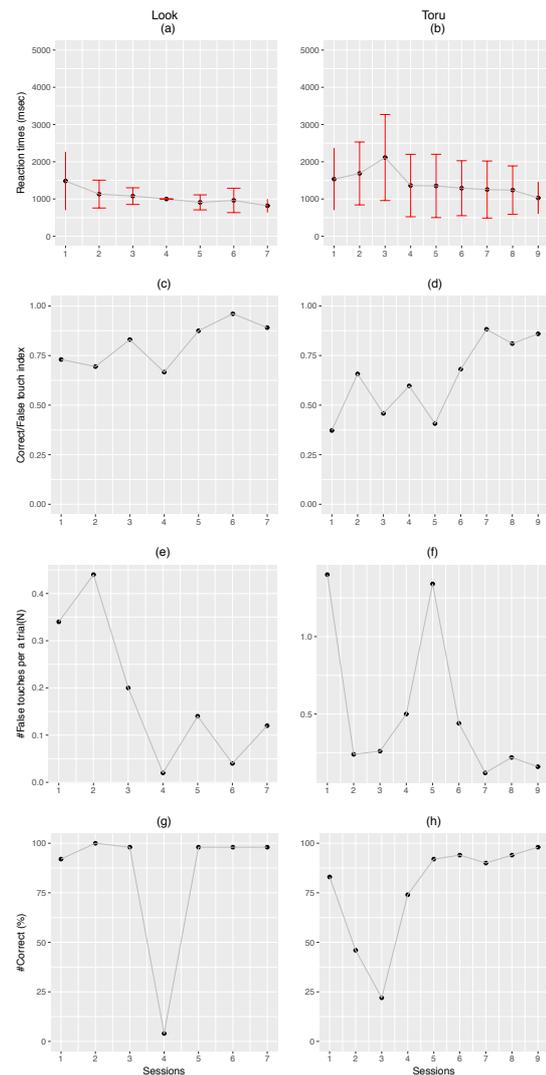


Pike と Take 二頭のデータに基づく。(a) (b) は発声反応への反応潜時、(c) (d) は成功発声数を失敗発声回数で割った、施行正解精度の指標、(e) (f) は失敗発声総数、(g) (h) は成功率を示す。

また、同様の訓練を他の2個体(Look, Toru)において、タッチ動作を条件づけする運動動作として実施、その学習過程のデータについて、下図に示す。(a)~(h)は、発声運動と同様の内容をしめす。

まず、正解80%以上、失敗回数10回以下とする達成基準に対し、発声動作とタッチ動作、双方達成基準に達し、運動の実行駆動に際し、先行する刺激に対して十分に訓練が完成したと判断できる。その一方で、これらの比較をおこなうと、同じような運動随意性を学習獲得したように思われる運動には、顕著な違いがあることがわかる。まず、訓練にかかる時間に顕著な差があることがわかる。手のタッチ動作が、定反応率文化強化スケジュールにより視覚刺激によって正しく素早く刺激統制されている反面、発声の方は、大きな時間を要していることがよくわかる。

それは、反応時間においてもよさがみとれる。タッチ動作は動作にかかる時間が短いに対し、発声動作は長くかかっている。

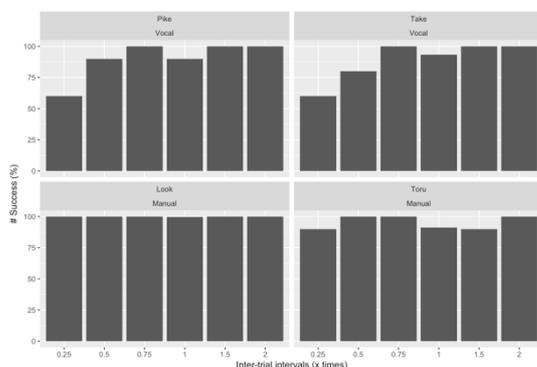


これも、発声動作の刺激統制の困難さを行動学的に表している。一方で、興味深い点として、刺激統制の困難さを示す発声運動の反応時間は、訓練の進捗とは独立だった。すなわち、訓練開始直後から見られる反応時間は訓練完了に至るまで一定であった。発声の随意性学習においては、実行機構とほかの機構とのバランスによって実現していることが推察できた。実際に、失敗した発声（つまり、発声抑制すべき時に抑制できずに発現した発声）は、訓練中一貫して多かった。いっぽうで、そのような運動抑制は、手運動では顕著な学習効果が認められた（失敗運動が著しく減少した）。これらの結果は、手運動とはことなり、発声運動は発声抑制の学習が、随意性獲得において重要で、分離不可能な状態になっていることが推察された。

運動準備時間変更実験 (ITI 変更挿入施行を取り入れた般化テスト)

運動学習成立後、ITI 変更実験を実施した。30 施行を一セッションとしたセッション内に、5 種類の ITI を変更した施行をセッション内挿入し、その運動への影響を分析した。

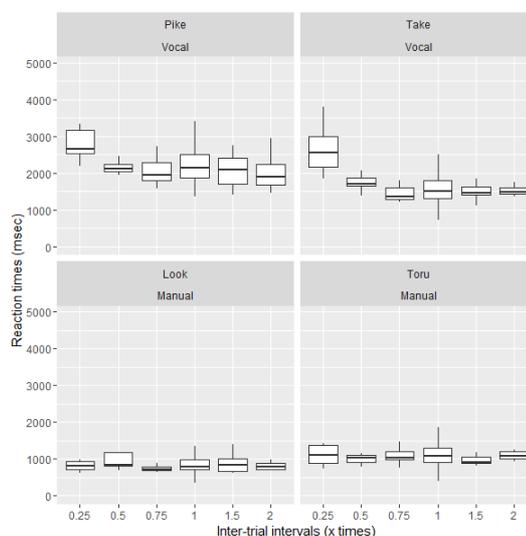
下図は正答率を示す。上の二つの図パネルが発声運動学習個体 (Pike, Take) を示し、下の二つの図パネルが手運動学習個体 (Look, Toru) を示している。また、横軸は ITI の変更時間を示しており、0.25 は訓練した ITI の時間の 0.25 倍した時（すなわち 1/4 短くした場合での ITI 挿入施行）を示している。1 は訓練と同じ ITI であり、対象制限条件として扱う。



分析の結果、発声運動個体では 0.25 並びに 0.5 条件とき、発声運動が失敗してしまうことが明らかとなった。すなわち、突然の ITI の短縮に対して運動実行が対応できないことが明らかとなった。

つぎに、反応時間（反応潜時）の分析を実施した。反応時間について、各 ITI 条件にまとめたプロットを右ページに示す。分析の結果、0.25 と 0.5 倍条件のとき、発声学習個体のみ、発声運動の遅れが観察された。これは、運動正答率の結果と同様に、急な ITI の短縮に対して、運動実行が対応できないことが示された。訓練と般化テストの結果から、発声の随意性学習において、手運動とはことなる学習機序によって成立していることが示唆

された。とりわけ、運動の準備段階にあたる運動抑制について、発声学習については困難さが生じており、抑制の制御について運動とは異なる学習機序で成立していることが示唆された。



発声情動伝染

一連の訓練が終わった後、音声の情動伝染の実験を実施した。普段の訓練で得られた発声の Pitch を音響分析し、基本周波数が 500 Hz 以上変化した音声 (LFM) と以下の音声 (LFM) の刺激音声を作成し、その音声刺激を背景挿入刺激として発声運動への影響を調べた。しかしながら、一貫して条件づけされた発声は直前に聞こえた音の影響を全く受けなかった。とりわけ、当初期待した悲鳴にいた音声など情動的に高まった状態の音声などの伝染効果を検討したが、そのような傾向は認められなかった。

そこで、追加実験として、呈示した音刺激に 1 回の発声を促す訓練実験状況下で、ランダムに 2 度発声させるような（すなわち 1 回の発声では強化しない状況試行）試行を挿入し、発声の音響的变化を観測した。その結果、報酬への期待を違反されたあとの発声には変化がある個体が認められた。すなわち、報酬への期待と発声の音響的構造になんらかの関連性が認められた。これらの結果から、事後への期待とそれに対する評価によって発声の音響構造が変化することが示唆され、情動の関与はその周辺に存在する可能性が考えられた。こうした結果を考慮しながら、発話進化についての考察も行い論文成果として発表した。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 8 件)

- ① 香田啓貴, 2015. 霊長類の音声の運動基盤および多様性とその進化的な背景. 『日本音響学会誌』 71: 334-341. 査読有

- ② S. K. Bernstein, LK Sheeran, RS Wagner, JH Li, H. Koda. 2016. The vocal repertoire of Tibetan macaques (*Macaca thibetana*): A quantitative classification. *American Journal of Primatology* 78: 937-949. 査読有
- ③ H. Koda. 2016. Gibbon songs: understanding the evolution and development of this unique form of vocal communication. In *The Evolution of Gibbons and Siamang: Molecular Phylogeny, Morphology, and Cognition of Asia's Small Apes*. (U.H. Reichard. et al. eds.) Heidelberg: Springer. 査読有
- ④ H. Koda. 2017. Search for Primate Origins of Phonological Uniqueness in Human Languages. *Journal of the Phonetic Society of Japan* 21: 16-22. 査読有.
- ⑤ T. Atsumi, H. Koda, N. Masataka. 2017. Goal attribution to inanimate moving objects by Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Scientific Reports* 7: e40033. 査読有
- ⑥ H. Bouchet, H. Koda, A. Lemasson. 2017. Age-dependent change in attention paid to vocal exchange rules in Japanese macaques. *Animal Behaviour* 129: 81-92. 査読有.
- ⑦ A. Toyoda, T Maruhashi, S Malaivijitnond, H. Koda. 2017. Speech-like orofacial oscillations in stump-tailed macaque (*Macaca arctoides*) facial and vocal signals. *American Journal of Physical Anthropology* 164: 435-439. 査読有
- ⑧ H. Koda, T. Murai, A. Tuuga, B. Goossens, S Nathan, D. Stark, D. Ramirez, J. Sha, I. Osman, R. Sipangkui, S. Seino, I. Matsuda. Accepted. Nasalization by *Nasalis larvatus*: Larger noses audiovisually advertise conspecifics in proboscis monkeys. *Science Advances* 4. eaaq0250. DOI: 10.1126/sciadv.aaq0250. 査読有

[学会発表] (計 4 件)

- ① Koda, Hiroki., Kunieda, Takumi., Nishimura, Takeshi. Vocal Inhibition Enhances to Decouple the Vocalizations from Emotion, *EvoLang 11* (The 11th Conference of Evolution of Language) (国際学会), 2016年03月21日~03月24日, Tulane University, New

Orleans, USA

- ② Koda, Hiroki. Is volitional control of macaque vocalizations really homologous with those of human speech? SPIRITS Program workshop "Biology and Evolution of Speech" (国際学会), 2017年02月22日 Kyoto University.
- ③ 香田啓貴, 豊田有, 丸橋珠樹, MALAIVIJITNOND Suchinda. ベニガオザルの表情に観察される発話相同な周期的運動. 第33回日本霊長類学会大会. 2017年7月. くらっせ福島
- ④ 香田啓貴 発話能力の進化史の推定. 第47回ホミニゼーション研究会「言語の生物学と進化」. 2017年12月. 京都大学霊長類研究所.

[図書] (計 2 件)

- ① 香田啓貴. 2016. 霊長類学者は擬人化を超えて言語能力獲得の進化史に迫れるだろうか? 『現代思想』. 青土社. 査読無
- ② 香田啓貴. 2017. 認知とコミュニケーション. 『日本のサル』. 東京大学出版会. 査読有

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)
該当無し

○取得状況 (計 0 件)
該当無し

[その他]
ホームページ等 なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者
香田 啓貴 (KODA HIROKI)
京都大学・霊長類研究所・助教
研究者番号: 70418763

(2) 分担協力者
該当無し

(3) 連携協力者
該当無し

(4) 研究協力者

① 西村剛 (NISHIMURA TAKESHI)
京都大学・霊長類研究所・准教授
研究者番号: 80452308

② 國枝匠 (KUNIEDA TAKUMI)
京都大学・霊長類研究所・技能補佐員
研究者番号: なし