

令和 3 年 6 月 16 日現在

機関番号：32689

研究種目：若手研究

研究期間：2019～2020

課題番号：19K16284

研究課題名(和文)模倣の対象を選択する神経機構

研究課題名(英文)Neural mechanisms for selecting the imitation model

研究代表者

田中 雅史(Tanaka, Masashi)

早稲田大学・文学大学院・専任講師

研究者番号：20835128

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)：本研究では、優れた模倣能力をもつスズメ亜目の鳥の一種キンカチョウを用い、歌の模倣対象を選択する神経メカニズムを探究している。本研究では、歌の模倣効率や、その音響特性の分析を行うプログラムを新規に開発し、鳥の歌のリズムの安定性が、世代を超えて伝わる文化的形質であり、そのオシレーター機構によって維持される時間的特性は、人の音楽的な歌とも共通していることが示唆された。リズム模倣の神経基盤として、感覚運動野HVCでも類似のリズム性神経活動を記録でき、HVCを介して模倣学習を駆動できる中脳水道周囲灰白質へは、扁桃体などが出力していることがわかったため、現在これらの神経回路の機能の同定を進めている。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究によって、キンカチョウの模倣学習を促進できる要因として、テンポの安定性という新しい特性を同定できた。とりわけ、その時間的特性が、以前より類似性が指摘されていたヒトの言語より、むしろ音楽に近い一面をもつことは興味深い発見であった。キンカチョウなどスズメ亜目の鳥は、ヒトの発話学習と同様、幼少期に音声の模倣学習を行って人の芸術にも似た美しい歌をさえずるようになるが、その一方、群れの特定の個体と、長期間、強固な社会的結合を維持するようになる。こうした文化的・社会的行動がどのように成熟するのか、今後、鳥とヒトが共有する運動関連領域への密なドーパミン投射を中心に、神経基盤を探求する予定である。

研究成果の概要(英文)：This study focused on a songbird species, the zebra finch, to elucidate the neural mechanisms for selecting the imitation model. By using our new algorithms that can analyze imitation efficacy and imitated song features, we found that the tempo stability of the song is one of the cultural traits that the songbirds can transmit across generations. Computational simulations suggest that the song tempo is maintained by an oscillatory mechanism, which could also generate the stable tempo of musical songs sung by humans. Neural recordings in HVC suggest that the oscillatory mechanism may emerge in HVC after song learning. Song learning can evoke neural activity in the midbrain periaqueductal gray (PAG) to induce synaptic plasticity in HVC neurons. We have identified several nuclei that project to PAG, including the amygdala. We are currently exploring the roles of these neural circuits in imitative learning.

研究分野：神経科学

キーワード：キンカチョウ 模倣学習 中脳水道周囲灰白質 ドーパミン 文化的伝承 歌鳥 鳴禽 ソングバード

1. 研究開始当初の背景

模倣は、規範的モデルとなる他者の行動を認識・記憶し、自らの行動で正確に再現することを可能にする極めて効率的な学習能力であり、模倣能力を有する数少ない動物は、優れた行動の世代間継承を行うことで、それぞれ固有の文化や技術を発展させてきた (Whiten et al., 2017 *Annu Rev Psychol* 68,129-154)。模倣能力は、言語獲得や社会性などの高次脳機能も支えていることが知られ、自閉症スペクトラム障害などの神経疾患における言語障害やコミュニケーション障害の一因とも指摘されてきた (Williams et al., 2004 *J Autism Dev Disord* 34, 285-299)。しかし、ヒトのような正確な模倣を行う動物は珍しく、模倣という内発的学習を研究するための簡便な行動実験の手続きも確立されていないため、模倣学習を制御する神経メカニズムの詳細はほとんど明らかになっていない。

そこで、本研究は、模倣学習を調べるための新しい動物モデルとして、他者の歌を正確に模倣する能力を有するスズメ亜目の一種、キンカチョウを用いる (図 1)。キンカチョウは、親の歌を正確に模倣し、その歌を子孫へ伝え、世代を超えた文化として歌の伝承を行う能力を持つ (Marler and Tamura, 1964 *Science* 146, 1483-1486; Fehér et al., 2009 *Nature* 459, 564-568)。キンカチョウは、幼少期に歌を聞かせることで容易に模倣行動を誘導できる上、その模倣対象である歌も定量化が容易であり、効率よくデータを取得することが可能である。またキンカチョウは、体も小さく、安価で成長も比較的速いため、様々な実験的手法を適用することが可能であり、近年の神経科学の発展によって注目を集めて、歌に関連する神経回路の同定が急速に進んでいる。さらに、近年、研究代表者の研究 (Tanaka et al., 2018 *Nature* 563, 117-120) によって、幼少期のキンカチョウの中脳の水道灰白質 (PAG: periaqueductal gray) 内に存在するドーパミン作動性神経が、適切な模倣対象である成熟したオスの歌を聞くときにだけ強く活動し、皮質の感覚運動野 HVC へドーパミンを放出して、HVC 内の情報処理に可塑的变化を引き起こすことで、その歌の模倣学習を開始させることが発見された (図 2)。この結果は、模倣学習を發動させる神経回路を初めて明らかにしたもので、模倣行動を制御する神経回路を解明する一つの鍵となると期待できる。そこで、本研究は、この PAG から HVC へ投射するドーパミン作動性神経細胞へシグナルを送る神経回路を同定し、その神経回路の機能を探索することを目的とした。

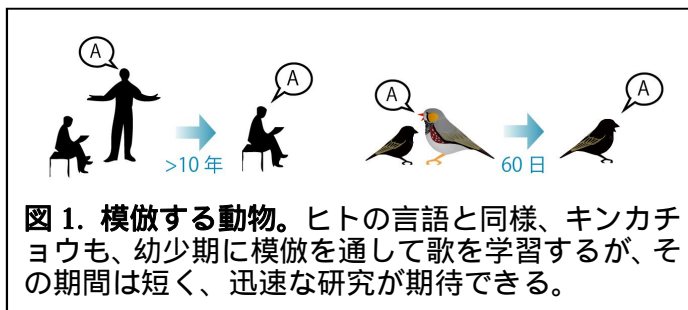


図 1. 模倣する動物。ヒトの言語と同様、キンカチョウも、幼少期に模倣を通して歌を学習するが、その期間は短く、迅速な研究が期待できる。

そこで、本研究は、模倣学習を調べるための新しい動物モデルとして、他者の歌を正確に模倣する能力を有するスズメ亜目の一種、キンカチョウを用いる (図 1)。キンカチョウは、親の歌を正確に模倣し、その歌を子孫へ伝え、世代を超えた文化として歌の伝承を行う能力を持つ (Marler and Tamura, 1964 *Science* 146, 1483-1486; Fehér et al., 2009 *Nature* 459, 564-568)。キンカチョウは、幼少期に歌を聞かせることで容易に模倣行動を誘導できる上、その模倣対象である歌も定量化が容易であり、効率よくデータを取得することが可能である。またキンカチョウは、体も小さく、安価で成長も比較的速いため、様々な実験的手法を適用することが可能であり、近年の神経科学の発展によって注目を集めて、歌に関連する神経回路の同定が急速に進んでいる。さらに、近年、研究代表者の研究 (Tanaka et al., 2018 *Nature* 563, 117-120) によって、幼少期のキンカチョウの中脳の水道灰白質 (PAG: periaqueductal gray) 内に存在するドーパミン

作動性神経が、適切な模倣対象である成熟したオスの歌を聞くときにだけ強く活動し、皮質の感覚運動野 HVC へドーパミンを放出して、HVC 内の情報処理に可塑的变化を引き起こすことで、その歌の模倣学習を開始させることが発見された (図 2)。この結果は、模倣学習を發動させる神経回路を初めて明らかにしたもので、模倣行動を制御する神経回路を解明する一つの鍵となると期待できる。そこで、本研究は、この PAG から HVC へ投射するドーパミン作動性神経細胞へシグナルを送る神経回路を同定し、その神経回路の機能を探索することを目的とした。

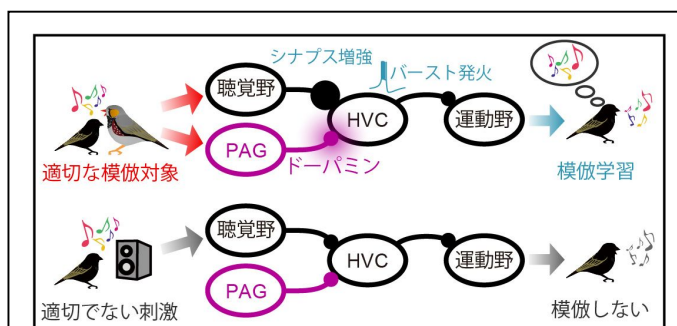


図 2. 模倣を駆動する神経回路。若いキンカチョウの PAG から HVC へのドーパミン出力は、適切な模倣対象であるオスの成鳥から直接歌いかけられると活動して模倣を促進するが、同じ歌をスピーカーから流しても活動せず、模倣も生じない。

2. 研究の目的

本研究の目的は、優れた模倣能力を有するスズメ亜目の鳥 (songbird, 歌鳥) の一種キンカチョウを用いて、歌の模倣対象を選択する神経メカニズムを探究することである。模倣能力の研究は、従来、ヒトなどの霊長類を対象に行われており、適用できる実験法が限られていた。本研究の独自性は、小型で発達の速い、新しい模倣研究のモデル動物としてのキンカチョウの有用性に着目し、効率よく模倣を支える神経機構の解明を進める点にある。キンカチョウは、模倣学習の誘導が容易である上、安価で様々な神経科学的手法を用いることができる。本研究では、幼少期のキンカチョウにさまざまな条件で歌の模倣を行わせ、その歌の模倣を定量的に評価するプログラムを新規に開発しつつ、多様な神経科学的手法を用いて、模倣の選択にかかわる神経メカニズムを探究する。

3. 研究の方法

本研究では、幼少期のキンカチョウを親鳥から隔離し、異なる歌が再生される2つのボタンを呈示し、ボタンを押す頻度を記録してキンカチョウの歌への嗜好を定量化するとともに、その模倣学習の効率を定量化した。模倣学習の効率の定量化には新規に開発したプログラムを用い、スペクトログラムの相関係数をベースとして、モデルの歌との類似度を計算した。また、模倣の選択にかかわる神経回路を同定するために、幼少期のキンカチョウのPAGへ、蛍光トレーサーや蛍光タンパク質を組み込んだウイルスベクターをインジェクションして、PAGと結合する神経回路を探索した。これらの神経回路の機能を調べるために、テトドド多点電極を慢性的に埋め込み、自由行動下での神経活動を記録した。

4. 研究成果

本研究では、まず、模倣によって文化的に伝承される歌の特徴を調べるため、キンカチョウの模倣学習の効率を定量化するプログラム(図3)や、歌の様々な音響的性質を解析するプログラムを開発した。これらの新しいプログラムを用いた解析によって、キンカチョウは、リズムが安定した歌をよりよく学習することが示され、リズムの安定性が、個体から個体へと伝承される文化的形質である可能性が示唆された。ただし、模倣によってリズムの速度やリズムのパターンは必ずしも学習されるとは限らなかった。たとえば個々のシラブルの音響特性やシラブル順序のような運動シーケンスは高い正確性で学習できていても、シラブル間のインターバルが長いなどの理由により歌のリズムパターンが模倣対象とは異なっている例もあり、リズムの安定性以外のこれらのリズム特徴が、重要な文化的形質であるのかどうかはいまだ不明である。このように、学習によって速度やパターンは完全に模倣されないこともあったが、それでも学習後の歌には10 Hz程度の安定したリズムが認められており、個体は、リズムの安定性のような文化を受け継ぎながらも、新しい歌のパターンを探索していることが示唆された。

さらに、キンカチョウの歌の発声の順序を人工的に入れ替えて、時間的にシャッフルすると、テンポの安定性が崩れるという興味深い現象も発見した。このテンポの発声順序依存性は、リズムをもった音声なら必ず見られる特性というわけではなく、たとえばマウスが求愛時に発する超音波域の発声や、ヒトの言語的な音声も一定のテンポを持つが、その発声の順序を入れ替えてもテンポの安定性は変化しなかった。しかし、興味深いことに、ヒトの音楽的な歌(独唱)は、キンカチョウの歌のように、順序を入れ替えることでテンポの安定性が崩れることがわかった。シミュレーションの結果から、キンカチョウの歌やヒトの歌に見られる発声順序依存性は、オシレーターのようなメカニズムでそのリズムが維持されているという可能性が示唆されている。歌を学習した後のキンカチョウの感覚運動野HVCの神経活動には、この10 Hz程度の安定したリズムが認められたため、キンカチョウが、歌のリズム安定性を模倣する際には、HVC内で可塑的な変化が生じている可能性がある。

研究代表者の研究で、中脳のPAGはHVCへとドーパミンを放出することで、模倣学習を駆動できることが明らかになっている(Tanaka et al., 2018 *Nature* 563, 117-120)。そこで、PAGの上流の神経回路を探索したところ、他の中脳ドーパミン神経核である腹側被蓋野(ventral tegmental area: VTA)や黒質緻密部(substantia nigra compacta: SNc)のみならず、視床下部の視索前野(preoptic area: POA)や扁桃核(nucleus basalis of the amygdala: TnA)など広範な神経核からPAGへの神経連絡を確認することができた。今後は、これらの成果を発展させ、これらの広範な神経回路の機能、たとえば、リズムのある歌への嗜好など、模倣学習を促進する機能を担っている神経回路の同定を目指したい。

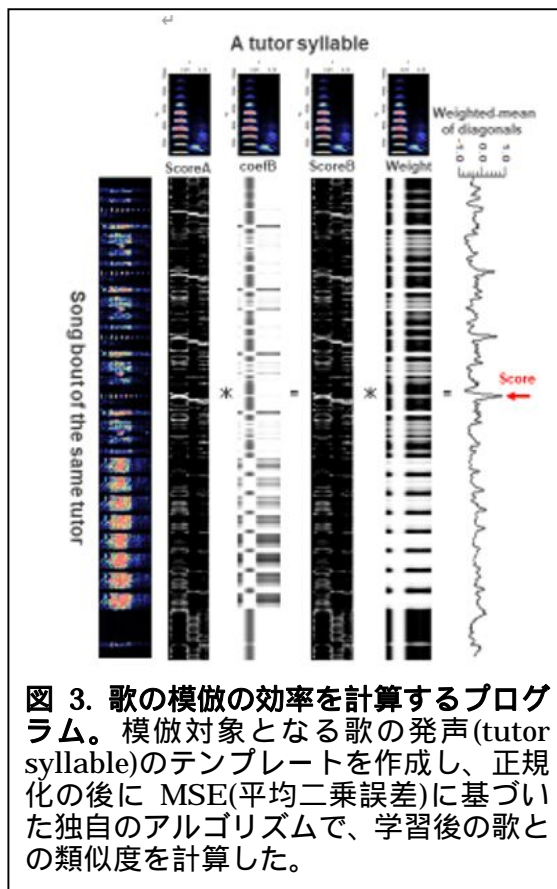


図3. 歌の模倣の効率を計算するプログラム。模倣対象となる歌の発声(tutor syllable)のテンプレートを作成し、正規化の後にMSE(平均二乗誤差)に基づいた独自のアルゴリズムで、学習後の歌との類似度を計算した。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 Tanaka, M. & Abe, K.
2. 発表標題 Vocal rhythm as useful information for social behaviors in the songbird
3. 学会等名 10th IBRO annual meeting (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tanaka, M. & Abe, K.
2. 発表標題 Rhythmicity of singing matures through cultural learning in the songbird
3. 学会等名 The 42th Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society (国際学会)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 田中雅史	4. 発行年 2019年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 464
3. 書名 生き物と音の事典「歌の認知と生成の神経機構」	

〔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
---------------------------	-----------------------	----

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
---------	---------