

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 10 日現在

機関番号：10101
 研究種目：若手研究(A)
 研究期間：2011～2014
 課題番号：23680027
 研究課題名(和文) 視聴覚コミュニケーションの社会的機能と進化：歌鳥を用いた比較認知アプローチ

 研究課題名(英文) Function and evolution of audio-visual communication: songbird study from comparative cognitive aspects

 研究代表者
 相馬 雅代 (Soma, Masayo)

 北海道大学・理学(系)研究科(研究院)・准教授

 研究者番号：00578875

 交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 17,600,000円

研究成果の概要(和文)：鳴禽類の中でもカエデチョウ科は、歌・ダンス・装飾的羽装、という複数の性淘汰形質を持っている。本研究では特に歌とダンスに主な焦点をあて、なぜ複数シグナルが進化し機能しているか検討した。カエデチョウ科の鳥達は、複数の要素にまたがるシグナル(ダンス・歌・嘴音)をうまく協調させて同時に求愛ディスプレイ中に表出していることが分かった。のみならず、発達のごく早い時期からダンスの「練習」様の行動がみられるのは、ダンスと歌の協調を発達させるためである可能性がある。しかし、歌とダンスの協調した表出がみられるにもかかわらず、系統進化史的には両行動は独立に進化しており、メカニズムと機能面も独立であることもわかった。

研究成果の概要(英文)：Estrildid finches have multiple sexual traits, including courtship display that is composed of song and dance and ornamental plumage colors. This study shed light on song and dance, and asked why multiple sexual signals evolved and how they function. Estrildid finches showed a capacity to coordinate multimodal signals, such as singing, dancing, and bill sounds. In addition, young finches of a Estrildid species show practicing behavior of dance very early in their life, which might contribute to master fine coordination between singing and dancing. As dances are often displayed in parallel with songs, they are likely to evolve non-independently of songs. However, by using phylogenetic comparative approaches I found that dance and song evolved independently. The mechanisms and functions of the two behaviors are at least partially independent.

研究分野：動物行動

キーワード：社会性 進化 コミュニケーション 鳴禽類 認知

1. 研究開始当初の背景

鳥類や霊長類の高度な社会性は、複雑なコミュニケーションによって担われている。コミュニケーションの基盤となる認知機能の進化には、社会関係の維持が大きな淘汰圧として働いたはずである。たとえばヒト同士の交わりの中では、発話に加えて身振り手振りや顔表情などが組合わさり様々なメッセージが伝達されるように、視覚情報と聴覚情報はともにコミュニケーションに欠くことのできない役割を果たしている。特にヒトや歌鳥においては、発声学習能力によって情報が多様な音信号にコードされる一方で、身体の動きや色・形といった視覚信号も情報伝達に大きく寄与している。このような視聴覚モダリティーにまたがるコミュニケーション行動は、なぜ進化したのだろうか？ 歌鳥をモデルに用い、視聴覚シグナルが「何を伝えているのか」という機能側面に着目することで、社会性と認知進化の関連を明らかにしたい。

2. 研究の目的

コミュニケーションを視聴覚の両面から検討することで大きく次の2点について明らかにしたい。

(1) 信号の相補性

まず、「音を真似る」という発声学習の能力は、脊椎動物の中でもごく限られた分類群にのみ進化してきた。霊長類の中ではヒトにのみ、鳥類の中では歌鳥（スズメ目鳴禽類）をはじめとする3分類群にのみ、発声学習能力が確認されている。このような能力を獲得することで、音声を通じてコードできる情報は飛躍的に複雑化し、非常に汎用性の高いコミュニケーション手段を得たのは確かであり、それはヒトの言語においてとりわけ顕著である。しかし、霊長類においても鳥類においても、多くの近縁他種が発声学習能力を持たないまま支障なく社会生活を営んでいることを考えるなら、発声学習能力が特定の種に生じ保持されてきた進化的必然性は、いまだ大きな謎である。この問題に挑むひとつのアプローチとして、発声学習機能を持つ動物が、学習に依存する音声と、それ以外の視聴覚シグナルによって、それぞれどのような情報をコードしているか、機能的側面から検討することで、発声学習能力が「必要」となった理由を考察したい。具体的には、異なるモダリティーを介する情報間には、相補性やトレードオフがあると予測し、これに焦点をあてて検討する。

(2) 信号の同調性

近年、ジェスチャのような身振り運動と発声との同調性が、発声学習能力の起源を握る鍵として着目され始めている。すなわち、大脳前頭皮質のミラーニューロン・システムは、自己による行為の表出と他者による行為の知覚とを鏡のように対応づける

際に働くが、これが発話と言語知覚から成る言語能力の先駆けとして進化した可能性が指摘されており、実際、歌鳥の発声制御系にもミラーニューロンの存在が報告されている。ヒトのコミュニケーションにおいても、身振り動作の役割が実は発声に並ぶほどの重要性を帯びているという機能側面だけではなく、発話と手振りの不可避な同調性のように、発声運動と身体運動とが密接に関連していることを示す知見がもたらされつつある。もし、視聴覚信号がきわめて高い同調性を示すなら、両行動を制御するメカニズムは重複している可能性が高いだろう。しかし一方で、そのような場合、視聴覚にまたがる信号であっても情報量は倍加しない（ある信号は別の信号の付加的要素にすぎなくなる）と予測される。

3. 研究の方法

カエデチョウ科歌鳥（ジュウシマツ・ブンチョウ・セイキチョウ）の飼育個体を対象に、コミュニケーション行動の個体内および個体間変異に寄与する要因として、生活史段階（繁殖段階と発達段階）の推移と個体のコンディションの変化とに焦点をあてることで、求愛ディスプレイの各シグナルが、家族間のどのような文脈において伝達され、それは視聴覚信号にどのようにコードされているか検討をおこなった（信号機能の検討）。これとあわせて、発声学習機構の進化的起源に対するアプローチとして、求愛ディスプレイ行動の発現時や歌学習成立時における、発声と身体運動の同調性についても検討した（信号の時系列メカニズムの検討）。さらに、コミュニケーション行動の種間レベルの変異に関わる要因に焦点をあて、種間比較および系統比較を行うことで、視聴覚コミュニケーション機能の進化に対し多角的な解明を目指した。

4. 研究成果

(1) 音声信号のコンディション依存性

歌は、学習性の信号であることはよく知られており、発達の過程で臨界期に獲得された発声パターンが固定化することが分かっている。この学習-固定化のメカニズムばかりが着目されるあまり、成熟後（学習後）の歌の個体内変異はほとんど知られてこなかった。

本研究では、学習によって固定化した歌の音響特性は当然ながら長期にわたって変化がないものの、テンポや持続時間といった、発声運動のパフォーマンスに関わる側面では、年齢に伴う向上がみられることが分かった。このことは、歌にコードされる信号が、初期発達期のコンディションや学習条件だけでなく、成熟後のコンディションによっても変化することを意味する。

さらに、メスは持続時間の長い歌をうたうオスを好みそのようなオスとつがった場合

に、卵への繁殖投資を増加させる、という結果とあわせて考えると、生活史全体と相関する歌形質は、性淘汰の影響を大きくうけて進化してきたといえるだろう。

(2) 身振り信号の性差と発達

既述のように、音声信号の学習獲得のメカニズムは解明がすすんでいる一方、身振り信号の獲得・生成メカニズムは理解がすすんでいなかった。特に、カエデチョウ科鳥類は、求愛ディスプレイの際に歌とダンスの双方を並行して呈するが、明らかになっているのは歌の学習・維持に関わる神経メカニズム（歌神経系）のみである。

本研究により、ブンチョウの場合、歌をうたうオスだけでなく、うたわないメスにもオスとほぼ同様のダンスの表出が確認された。このことから、歌神経系以外のダンス行動への寄与が強く示唆される。さらに、歌に含まれる音素は学習内容を反映して個体差が著しいのに対し、ダンスの動作要素はすべての個体に共通していた（下図）。すなわち、ダンスの獲得は学習によらない可能性が高い。

しかしそれにも関わらず、ブンチョウの幼鳥は、巣立ち後のごく早い時期からダンスの練習を開始することも明らかになった。ダンスの練習が歌の表出より時間的に先行するのは、驚くべき知見である。この理由としては、身体運動のトレーニングが必要だということだけでなく、社会的文脈での行動調整に経験を要するということや、歌とダンスの協調的表出に調整が必要だということが挙げられるだろう。



さらに、カエデチョウ科鳥類では、求愛ディスプレイの際に巣材をくわえる行動が特徴的にみられる。発達期の巣材に対する経験を実験的に統制して比較したところ、幼鳥時期に巣材に対する経験を多く積んだ個体は、求愛ディスプレイ時にも高い巣材保持能力を呈し、さらにそれは造巣行動に反映されていた。すなわち、求愛ディスプレイ中の巣材保持行動は、造巣能力の正直なシグナルとして機能している可能性が高い。このことは、求愛ディスプレイの身体運動に関わる要素には、発達期の経験が影響しており、さらにそれが後の繁殖成功に影響する可能性を示唆している。

(3) 複数の信号の同調性

上記の成果により、歌とダンスは独立なメカニズムにより制御されており、異なる情報内容を伝えていることが明らかになった。し

かし、同時に並列して表出される求愛ディスプレイの各要素は、時間軸上でも独立なのだろうか？

ブンチョウは求愛歌とあわせて嘴でクリック音を発する。この嘴音と求愛歌中の音素との関係を解析してみると、両者の間には一定の組み合わせパターンがみられることが明らかになった。他方、セイキチョウは、うたいながら頭を上下に振り、ジャンプして足で数回ステップをふむ、という複雑なダンスを呈する。このジャンプとステップのテンポは、うたっているかないかによって変化することも分かった。

これらの結果は、機能上および神経メカニズム上はほぼ独立なシグナルであっても、複数の求愛にかかわる信号が時間軸上では精緻な協調を示すことを意味している。

(4) 性淘汰とマルチモダリティ信号の進化

すでに述べたように、カエデチョウ科の鳥類は、マルチモダリティにまたがるコミュニケーションの進化を考える上で、興味深い特徴を有している。しかしそもそも、なぜこれらの鳥種にはマルチモダリティにまたがる信号が備わったのだろうか？ 過去の研究では、レック種や一夫多妻種などの強い性淘汰圧下では、オスの派手な装飾形質や目を引くディスプレイ行動が進化することが明らかにされていた。それとは対照的に、カエデチョウ科は一夫一妻であり、鳥種によってはメスも歌をうたいダンスする。羽装の派手さ・ダンスの複雑さ・歌という3つの形質がなぜいかに進化したか、系統種間比較による検討をおこなった。

その結果、羽装・ダンス・歌の3形質は、ほぼ独立に進化してきたことが分かった。具体的には、羽装の華やかさとダンスの複雑さの間には種間で相関はなく、メスがダンスを呈するかどうかと歌をうたうかどうかにも種間で相関はなかった。このことは、ブンチョウに関して確認したように、歌の発声制御に必要な歌神経をもつことが、ダンスの表出には関わっていないということも示している。また、系統シグナルが歌に関しては強く、ダンスに関しては弱かったことから鑑みて、ダンスの進化の方が系統進化史上より可塑的におこってきたことが推定される。

他方、雌雄間で形質の派手さ・複雑さに関して正の相関がみられたことから、雌雄間での双方向的な性選択がこれらの形質の進化にかかわっていると推測される。さらに、ダンスの進化に関しては、種内托卵のある種で複雑化する傾向がみられたことから、種内で繁殖をめぐる競争が激しい状況では、雌雄間でつがいの絆をつたえる行動が進化したと考えられる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計8件)

- ① Soma M*, Mori C (2015) The songbird as a percussionist: syntactic rules for non-vocal sound and song production in Java sparrows. *Plos One*. 10: e0124876. 査読有
- ② Soma M*, Garamszegi LZ* (2015) Evolution of courtship display in Estrildid finches: dance in relation to female song and plumage ornamentation. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 3: 4. 査読有
- ③ Ota N, Soma M* (2014) Age-dependent song changes in a closed-ended vocal learner: elevation of song performance after song crystallization. *Journal of Avian Biology* 45: 566-573. 査読有
- ④ Soma M*, Okanoya K (2013) Differential allocation in relation to mate song quality in the Bengalese finch. *Behaviour* 150: 1491-1508. 査読有
- ⑤ Kagawa K*, Soma M* (2013) Song performance and elaboration as potential indicators of male quality in Java sparrows. *Behavioural Processes* 99: 138-144. 査読有
- ⑥ Soma MF* (2011) Social factors in song learning: A review of Estrildid finch research. *Ornithological Science* 10: 89-100. (日本鳥学会黒田賞受賞論文) 査読有
- ⑦ Soma M, Garamszegi LZ* (2011) Rethinking birdsong evolution: meta-analysis of the relationship between song complexity and reproductive success. *Behavioral Ecology* 22: 363-371. 査読有
- ⑧ Hasegawa A*, Soma M, Hasegawa T (2011) Male traits and female choice in Java Sparrows: preference for large body size. *Ornithological Science* 10: 73-80. 査読有
- [学会発表] (計22件)
- ① Soma M, Garamszegi LZ. Evolution of Courtship dance in Estrildid finches. International Ornithological Congress. 2014年8月24日. 立教大学(東京都豊島区)
- ② Soma M, Garamszegi LZ. Evolution of mutual courtship dance in monogamous songbirds. Modern Phylogenetic Comparative Methods. 2014年11月13日. セビリア(スペイン)
- ③ Ota N, Soma M. Female preference for syntactically complex trills in the Java sparrow. International Ornithological Congress. 2014年8月24日. 立教大学(東京都豊島区)
- ④ 相馬雅代「愛をうたい踊る:カエデチョウ科鳥類の求愛行動の進化」動物行動学会. 2014年11月1~2日. 長崎大学(長崎県長崎市)
- ⑤ 阿部万純・相馬雅代「文鳥の造巢における雌雄の労働分担とヒナ時の経験」動物行動学会. 2014年11月2~3日. 長崎大学(長崎県長崎市)
- ⑥ 松田和紗・相馬雅代「歌発達における親子関係の重要性:社会性は歌学習を促進するか?」動物行動学会. 2014年11月2~3日. 長崎大学(長崎県長崎市)
- ⑦ 太田菜央・Manfred Gahr・相馬雅代「ルリガシラセイキチョウのタップダンス様求愛ディスプレイ」動物行動学会. 2014年11月2日. 長崎大学(長崎県長崎市)
- ⑧ Soma M. Syntactic rules for non-vocal sound production in a songbird. *Behaviour* 2013. 2013年8月4~8日. ニューカッスル(イギリス)
- ⑨ Ota N, Soma M. Relationship between song traits and long-term life history in the Java sparrow. *Behaviour* 2013. 2013年8月4~8日. ニューカッスル(イギリス)
- ⑩ Soma M. Non-vocal courtship sounds in a songbird, the Java sparrow. *IBAC* 2013. 2013年9月8~13日. ピレノポリス(ブラジル)
- ⑪ Soma M. Differential allocation as a maternal reproductive strategy in songbirds. 個体群生態学会. 2013年10月11~13日. 大阪府立大学(大阪府堺市)
- ⑫ 相馬雅代・太田菜央「セイキチョウの求愛タップダンス:高速度カメラによる解析」動物行動学会. 2013年11月29日~12月1日. 広島大学(広島県東広島市)
- ⑬ 太田菜央・相馬雅代「求愛ディスプレイを介した文鳥のコミュニケーション:メスの選考性の検討」動物行動学会. 2013年11月29日~12月1日. 広島大学(広島県東広島市)
- ⑭ 阿部万純・相馬雅代「ブンチョウの繁殖における行動の性差とその発達」動物行動学会. 2013年11月29日~12月1日. 広島大学(広島県東広島市)

- ⑮ 原田芽生・太田菜央・相馬雅代「セイキ
 チョウ2種の求愛ディスプレイの解析」鳥
 学会. 2012年9月14～17日. 東京大学(東
 京都文京区)
- ⑯ Kagawa H, Soma M. Vocal performance and
 elaboration in the Java sparrow.
 International Society for Behavioral
 Ecology. 2012年8月12～17日. ルンド
 (スウェーデン)
- ⑰ 岡野淳一・相馬雅代・阿部万純「ブンチ
 ヨウにおける草遊び行動がおよぼす採餌
 タスク学習への影響」動物行動学会. 2012
 年11月23～25日. 奈良女子大学(奈良県
 奈良市)
- ⑱ 太田菜央・相馬雅代「学習臨界期以降の加
 齢に伴うブンチョウの歌の変化」動物行動
 学会. 2012年11月23～25日. 奈良女子
 大学(奈良県奈良市)
- ⑲ 香川紘子・相馬雅代「文鳥における歌の
 パフォーマンスと複雑さの進化」動物行動
 学会. 2012年11月23～25日. 奈良女子
 大学(奈良県奈良市)
- ⑳ 相馬雅代「発声学習種の発声によらない
 求愛音」動物行動学会. 2012年11月23
 ～25日. 奈良女子大学(奈良県奈良市)
- ㉑ 岩間翠・相馬雅代「文鳥の求愛ディスプ
 レイダンスの構成・社会文脈・発達」動
 物行動学会. 2012年11月23～25日. 奈
 良女子大学(奈良県奈良市)
- ㉒ 相馬雅代「鳴禽類の歌行動の進化:ジュウ
 シマツから系統種間比較へ」鳥学会. 2011
 年9月19日. 大阪市立大学(大阪府大阪
 市)

〔図書〕(計1件)

- ① 相馬雅代「第8章 親子関係・発達」『行
 動生態学(シリーズ現代の生態学5)』沓
 掛展之・古賀庸憲編. P166～178. 共立出
 版. 2012年【著書・分担執筆】

〔産業財産権〕

- 出願状況(計0件)
 ○取得状況(計0件)

〔その他〕

アウトリーチ活動

- ①2014年 札幌国際芸術祭 連携事業「北大
 アーティストカフェ」話題提供
 ②2011～2012年度 北海道大学「未来の科学
 者」養成講座第3期生受入

6. 研究組織

- (1) 研究代表者

相馬 雅代 (SOMA, Masayo)
 北海道大学・大学院理学研究院・准教授
 研究者番号: 00578875

- (2) 研究分担者
 なし

- (3) 連携研究者
 なし