

論文の内容の要旨

論文題目 ラットの情動コミュニケーション音声を対象にしたカテゴリー的知覚とそのメカニズムの検討

(Categorical perception and processing of emotional calls: The study of rat ultrasonic vocalizations)

氏名 齋藤優実

第一章：序論

音声のうち、あるきまった情動状態が反映される音声を情動音声と呼び、さらに情動音声は社会的な文脈で利用される、すなわち社会的機能をもつ（情動コミュニケーション音声）場合がある。ラット（*Rattus Norvegicus*）の超音波発声（ultrasonic vocalizations :USV）はこの情動コミュニケーション音声であり、発声者が快情動下で発声する USV（快 USV）と、不快情動下で発声する USV（不快 USV）の二種類が存在する。これらの音声は、1 コールのもつ平均周波数（Mean frequency: MF）、コールの持続時間（Duration: D）、周波数変調パターンから算出した 1 コールの変動値（Frequency modulation index: FMI）の三つの音響特徴によって区別されうる。

USV は情動コミュニケーション音声研究のモデルとして有用であるにも関わらず、その知覚に関する研究は発声研究と比較して非常に少なく、内容が限られていた。とりわけ問題なのは、聴取側が USV を異なった二種類の音声のカテゴリと知覚しているかが実証されていない点である。そのため本研究においては、第一の目的として、快 USV と不快 USV が聴取者にカテゴリー的に知覚されるかを検討した。カテゴリー的知覚とは、連続的な無数の物理刺激のうち、ある範囲までの物理値をもつものを同じカテゴリの刺激として知覚し、それに応じた行動や反応を示すことである。すなわち、運動系にゆらぎをもつために、常に異なった出力を強いられる発声という物理刺激のうち、快・不快 USV という枠に対しての知覚と反応が同一に保たれているかを調べた。更に第二の目的として、これらの USV を特徴づけ、知覚手がかりとなると考えられる音響特徴量の MF、D、FMI のうちラットがどの変数を元にカテゴリー的知覚を形成しているのか調べた。これにより、USV 知覚メカニズムを計算理論的に理解する端緒となると考えられる。各音響特徴パラメータは互いの値に影響を及ぼさない独立の値として算出しているため、各実験ではこれらの主効果ないし相互作用の足し合わせである線形モデルの推定を解析に採用した。

第二章：実験準備

ラットの USV をコミュニケーション文脈から録音した。快 USV は二者間の親近的な遊び文脈で、不快 USV は雄間闘争で敗北し、劣位に置かれた雄の社会的ストレス文脈で発声されたものであった。これらの個々の平均周波数 (MF)、持続時間 (D)、周波数変調指標 (FMI) をすべて算出し、その平均値を元にプローブ刺激を作成した。プローブ刺激は MF と D そして FMI が快 USV 的か不快 USV 的な数値をもつように入れ替え、調整した刺激である。たとえば MF と D が快 USV 的、FMI が不快 USV 的なプローブなどが例としてあげられ、組み合わせは計六種類存在する。このような音声を用いて、本来の快 USV・不快 USV と比較し、どのパラメータが入れ替わった際に反応が変化するかを解析することで、各音響特徴量のカテゴリ的知覚への影響を検討することができる。

第三章：研究 1

ラットが快・不快 USV に対する汎化・弁別が可能かどうか検討することで、USV がカテゴリ的かを論じた。汎化とは複数の刺激に対して同一の反応が誘起されること、弁別とは複数の刺激間で異なった反応が誘起されることを示す。すなわち、複数の快 USV と不快 USV を用いた場合は、快 USV (あるいは不快 USV) 内では同じ反応が学習されることが汎化、快 USV と不快 USV 間で異なった反応が学習されることが弁別と定義される。このため、二肢選択オペラント条件づけパラダイムが用いられた。快 USV と不快 USV の見本刺激を呈示した際に、それぞれ右レバーと左レバーを押すよう訓練したのち、新奇の快 USV と不快 USV を呈示した。ラットは連合学習された適切なレバー押し反応を示したことから、快 USV (不快 USV) 内の汎化・快 USV と不快 USV 間の弁別が実証され、USV カテゴリをもつことが示唆された。

条件づけ成立後、通常の USV に 10% の確率でプローブ刺激を呈示した。刺激に対するレバー押しを調べることで音響特徴量の汎化・弁別に対する影響を調べた。たとえば MF が快 USV 的かつ D と FMI が不快 USV 的なプローブを呈示した際、快 USV と連合したレバーが頻繁に押されるようであれば、MF の影響が強固であることが示唆される。このような仮説のもと、一般化線形混合モデルによるロジスティック回帰を実施した結果、MF が非常に強く汎化・弁別反応に影響を及ぼすことが分かった。また、D と FMI も平均周波数ほどではないものの有意に影響を与えていたことが明らかになった。

第四章：研究 2

研究 1 ではオペラント条件づけを快 USV・不快 USV 両者に対して実施しているため、どちらの USV も報酬と連合されており、USV のもつ情動的影響は無視されている。そのため研究 2 では快 USV・不快 USV に対する情動反応を検討することを目的とし、心拍および USV を呈示するスピーカ音源への接近反応が調べられた。これは情動反応が

興奮—鎮静の覚醒度と、快—不快の情動価の二軸で表現されるためである。覚醒度は自律神経系で制御されるため、代表的な自律神経系応答である心拍の計測が採用された。一方の情動価は動物が刺激に対して接近する場合は快、回避する場合は不快であると考えられるため、音源に対する接近反応が測定された。また、研究 1 と同様、音響特徴が及ぼす影響についても同時に調べられた。

まず心拍計測は非侵襲的貼り付け電極を用い、隔離したラットから心電図を記録しながら、複数回 USV 刺激および研究 1 でも用いたプローブ刺激を呈示し、心拍の変化を調べた。結果、快 USV 呈示では心拍のピーク (R 波) の間隔 (RR 間隔) が減少し、単位時間あたりの心拍数が増加していることがわかった。これは交感神経系優位の興奮を示唆する。対照的に不快 USV 呈示では RR 間隔が増大し、心拍数が減少していることがわかった。これは副交感神経系優位の鎮静を示唆する結果であった。

また、音源接近実験では放射状アーム迷路が用いられ、どれかひとつのアームに超音波スピーカが設置された。音源呈示中のスピーカへの接近を調べたところ、快 USV 呈示ではアームへの接近が、不快 USV 呈示ではアームへの非接近がみられ、これらの音声それぞれ快・不快の情動価をもつことが示唆された。すなわち、USV 発声者の快 (不快) が聴取側へも同様の情動的影響を有することが明らかになり、USV のもつ情動的共感性をもっている可能性が呈示された。

更に音響特徴の影響は、心拍・音源接近実験ともに音声の MF と D が有意であることがわかり、一貫した結果となった。

第五章：研究 3

研究 3 では快・不快 USV に対する神経活動を測定した。第一に興奮性神経活動時に迅速かつ一過性に転写を行う最初期遺伝子を神経活動マーカーとし、USV に対して賦活化する脳領域を調べた。プレイバックのない統制条件と比較したところ、扁桃体や島皮質などの情動関連領域が USV 呈示によって活動していたことがわかった。しかしながら、快・不快 USV プレイバック間では空間的な差異はみられなかった。

続いて扁桃体および島皮質から単一ニューロン記録を行った。自由行動下では扁桃体において両 USV に対し異なった反応を示すニューロンが発見された。快 USV プレイバックでは自発発火頻度と比較して、発火頻度が有意に低下する選択的抑制性応答ニューロンがみられた。また、不快 USV プレイバックでは発火頻度が有意に上昇する選択的興奮性応答ニューロンがみつかった。一方麻酔下では USV に広く応答するニューロンのみ発見され、カテゴリ選択的ニューロンはみつからなかった。そのため覚醒度などの内的状態が USV のカテゴリ的知覚、特に情動的知覚に影響しうると考えられた。

更にこれらのニューロンの記録中にも各プローブ刺激を呈示し、音響特徴の影響を調べたところ、記録された USV 選択性ニューロンはすべて MF と D の影響を受けていた。

第六章：総合考察

これまでの結果から以下の結論が導かれた。本研究は USV 知覚が快・不快 USV の二者間でカテゴリー的かどうかを検討し、またカテゴリー的知覚であるとするればどのような音響特徴が影響を及ぼすか調べることを目的とした。それぞれプレイバック時に汎化と弁別、対照的な情動反応、神経応答がみられ、快 USV と不快 USV がそれぞれ発声者だけではなく聴取側にも各カテゴリーとして知覚されていることがわかった。USV カテゴリー的知覚の至近要因として、神経内分泌系における神経修飾が聴覚的処理に影響を及ぼし、快 USV と不快 USV をそれぞれカテゴリー化しているのではないかと考えた。また、究極要因として USV は情動コミュニケーション音声であり、このような音声をカテゴリー的に知覚することは、包括的適応度の観点から意義があると考えた。

また、USV のカテゴリー化の知覚手がかりとなるのは主に平均周波数 (MF) と持続時間 (D) であった。超音波帯域の MF は、ラットよりも身体 (すなわち内耳) の大きい天敵からの検出を逃れることができ、また音源定位に用いられるなど、空間的情報を含むこともある。そのため、生体は、周波数に依存した聴覚処理を行っているのではないかとこの結果から示唆された。また、D はラットの動きに応じて変化すると考えられる。頻繁に動く場合は短い呼吸から D は短くなり、動きを止める場合は長い呼吸ができるため D も長くすることができる。そのため、D は生体の置かれた環境や内的状態、すなわち情動を反映する手がかりとして用いられるのではないかと考えた。今後、これらの仮説を検討していくことで、情動コミュニケーション音声の処理基盤や進化系統に対する更なる理解が得られると考えられた。