

審査の結果の要旨

論文提出者氏名 齋藤優実

齋藤優実氏は、ラットの情動的な超音波発声（Ultrasonic vocalizations : USVs）が快 USV と不快 USV という対照的な音声に分かれていることに着目し、この音声を対象とした研究を行った。この快・不快 USV はコミュニケーションに利用されていることから、USV を聴取する側の知覚がカテゴリー的か実証することで USV コミュニケーションの様相を調べた。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ー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、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：平均周波数、長さ、周波数変調のうち、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。

本博士論文はまず第一章の序論において快・不快 USV の発声文脈やその生態学的機能、音声の特徴量をそれぞれ説明し、目的と研究の意義について述べた。次に第二章においてラットの音声の録音と解析方法、そしてそれを元にした刺激作成法について述べた。本研究は三つの下位研究から成り、続く第三章、第四章、第五章では研究 1 から研究 3 までの個別の背景、方法、結果、考察について説明を行った。最後に、第六章ではそれまでの結果を踏まえた総合考察が呈示された。

第三章：研究 1 ではラットが快・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 がカテゴリー的かを論じた。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 カテゴリーをもつことが示唆された。続いて、USV の音響特徴の平均周波数、長さ、周波数変調を操作したプローブ刺激を呈示し、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。結果、平均周波数が非常に強く汎化・弁別反応に影響を及ぼすことが分かった。また、長さ・周波数変調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 では快 USV・不快 USV に対する情動反応を検討するため、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。更に音響特徴の影響は、心拍・音源接近実験ともに音声の平均周波数と長さ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では快・不快 USV に対する神経活動を測定した。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。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が、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。また、扁桃体および島皮質から単一ニューロン記録を行ったところ、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も平均周波数と長さの影響を受けていた。

第六章の総合考察では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的かどうかを検討し、またカテゴリ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として知覚されていることがわかった。また、その知覚手がかりとなるのは主に平均周波数と長さであることが示された。USV はコミュニケーション音声であるにも関わらず、発声側と比較して聴取側への影響の研究が少なく、知見が不足していた。これらの結果から、本研究は USV の知覚についての基礎的知見を固め、動物を用いた音声コミュニケーション研究を前進させることに成功したといえる。

審査会では、主にモデリングの手法が適切かどうかといった質問がなされ、齋藤氏はこれらの質問に対して広範な知識と理解を持って適切に返答することができた。また、他のほとんどの質問が本論文に肯定的かつ改善に対する助言であり、齋藤氏はこれらの意見を反映させ、論文を改稿した。

これらの成果により、本論文は東京大学総合文化研究科博士課程（学術）の学位請求論文として合格であると、審査委員が全員一致で判定した。