

論文の内容の要旨

論文題目 ジュウシマツの歌選好：発達、機能、神経機構の検討

氏名 藤井 朋子

本博士研究は、鳴禽類における歌の選好に着目し、コミュニケーション音声の認知について、発達・機能・神経機構の観点から検討するものである。

コミュニケーションの信号は、送信者の属性や内的状態によって異なる。受信者は信号の微細な違いに応じて行動を変容させる。動物を対象とした行動学的研究では、個体がある刺激に対して選択的に接近などの反応を示すとき、個体はその刺激に対して選好を持っていると定義される (Fraser & Matthews, *Anim Welf*, 1997)。鳴禽類 (スズメ目スズメ亜目の鳥) における歌の選好も、その一例である。鳴禽類のコミュニケーション音声のなかで、多数の音節が連なった持続時間が比較的長いものは「歌」とよばれ、求愛や縄張り防衛の機能をもっている。歌は生まれつきうたえるわけではなく、父親などの成鳥の歌を手本とした発声学習を通じて獲得される。鳥は同種の歌へ選好を示し、これは強い遺伝学的な基盤にもとづく性質であることがいくつかの種で示されている一方で (Braaten & Reynolds, *Anim Behav*, 1999)、経験依存的に選好が獲得されることもある。ジュウシマツ *Lonchura striata* var. *domestica* などの一部の種では、幼鳥期に聴いた父親の歌に対して選好が形成されることが、実験室実験から明らかになっている (Kato et al., *J Ethol*, 2010)。しかし、同種の歌の中でも父親の歌に選好を示すことが、どのような適応的意義をもっているか、またどのような神経機構によって実現しているかは不明である。こうした問いに答えること

は、歌による鳴禽類のコミュニケーションの至近要因と究極要因を理解するうえで重要であると考えられる。そこで本研究では、父親歌への選好がもつ機能と行動表出のメカニズムを検討することを目的として、ジュウシマツを対象に行動実験をおこなった。博士研究は以下の4つの章から構成される。

第1章では、父親歌への選好の発達と性差を検討した。ジュウシマツを含む鳴禽類の一部では、オスのみが歌をうたい、メスは配偶者を選択するときにオスの歌を聴く。このように歌が性的二型である種においては、父親歌への選好が何らかの機能をもつならば、それは雌雄で異なるものである可能性がある。この点を検証するために、各性別・各発達段階の鳥が父親歌に対して示す行動を体系的に記述することが役立つと考えられるが、過去の研究では性別や発達の要因が網羅的に検討されてはおらず、選好の測定手法に関する生態学的妥当性の問題があった (Clayton, *Anim Behav*, 1988; Riebel et al. *Proc R Soc B*, 2002)。そこで第1章では、雌雄両方を対象として幼鳥から成鳥になるまで縦断的に、再生された歌に対する反応を調べる実験を計画した。オスとメス各10羽のジュウシマツについて、巣立ち直後の約40日齢から十分に成熟した成鳥となる180日齢までの5つの時点で歌の選好をテストした。テストでは、ケージの一方の端から父親歌を、もう一方の端から被験体が初めて聴くジュウシマツの歌をそれぞれ再生し、音源への接近と刺激呈示中の発声を記録した。各個体の接近および発声が父親歌に対してどの程度選択的に向けられていたかを、反応の頻度にもとづいて定量した。その結果、幼鳥期には雌雄で同様に父親歌に選択的な接近がみられたが、性成熟(約120日齢)を過ぎるとオスでは選択性が低下したのに対し、メスでは高いまま維持された(図1)。また、メスでは日齢を問わず個体間で一貫して父親歌の呈示中に高頻度の発声のみられたが、オスでは父親歌の呈示中にうたう行動が抑制され、歌に対する行動の現れ方は雌雄で異なることが明らかになった。これらの結果から、オスの幼鳥の歌選好は父親歌を手本とした歌生成学習において機能をもつことが、メスの成鳥では父親歌選好が配偶者選択に関連したものであることが、それぞれ予想された。前者について第2章、後者について第3章で検討をおこなった。

第2章では、オスの幼鳥における父親歌選好の機能を検討した。過去の研究では、手本の歌に対する幼鳥の注意の状態や親との社会的結びつきの強さが、歌生成学習の結果を予測すると報告されていた (Baran et al., *Proc R Soc B*, 2017; Chen et al., *PNAS*, 2016)。これらの知見にもとづき、父親歌に対する選好が歌生成学習を促進する機能をもつならば、第1章の実験で父親歌への接近の選択性が高かった個体ほど、父親からより正確に歌を学んだ

のではないかと予測した。そこで、前章の実験で用いたオスが成鳥になってから歌を録音し、発声学習の手本となった父親歌との音響的な類似度を算出した。しかし、父親歌に対する接近の選択性を独立変数、歌の音響類似度を従属変数とする線形回帰分析をおこなった結果、予想されたような関係はみられなかった。いっぽうで、幼鳥期のテストにおいて父親歌の呈示中に歌をうたっていた時間が短かった個体ほど、正確に歌を学んだという関係がみられた。したがって、父親歌への接近が歌生成学習に関連しているかどうかについては明瞭な解が得られなかったが、刺激呈示中にうたう行動が刺激に対する注意の低下によると解釈するならば、手本となる歌への注意の高さとその歌の学習の正確さが関連するものと考えられた。

第3章では、メスの成鳥における父親歌選好の機能を検討した。第1章においてメスでみられた父親歌への選択的な接近や発声は、オスとの対比において配偶者選択に関連した機能を示唆した。この章の実験では、繁殖の文脈で発現することが明らかである行動を測定することで、メスの成鳥が示す選好の動機をより直接的に検討することとした。メスの鳥はオスの求愛を受け入れる際に、交尾誘発姿勢（以下 CSD とよぶ）というディスプレイをとる。実験環境でも、エストラジオールを投与されたメスは歌の呈示に対して CSD を示し、この行動は歌の選好を測定するために使用されてきた。ここではジュウシマツのメス成鳥 8 羽を対象として、父親歌と他 4 種類のジュウシマツの歌を呈示し、CSD の頻度と持続時間を調べた。その結果、テストした 8 羽すべてにおいて父親歌がもっとも高頻度で CSD を誘起した（図 2）。また、父親歌の呈示中にみられた CSD は他の歌と比べて持続時間も長かった。これらの結果は、メスが父親歌を求愛信号として認知していることを強く示唆するものであり、ジュウシマツのメスでは父親の歌への性的刷り込みが起こるものと考えられた。

第4章では、メスの成鳥を対象として、父親歌に対する選択的な反応の神経機構について検討した。歌の認知の神経基盤に関する過去の研究では、鳴禽の脳にある高次聴覚領域の神経活動と行動との対応関係が中心に調べられてきた。歌を呈示したときの鳥の反応を、音源への接近などを指標とした行動レベル、最初期遺伝子発現を指標とした神経活動レベルの双方で測定すると、両者に正の相関がみられることがわかっている（Chen et al., *Proc R Soc B*, 2017）。しかし、将来的に歌選好のメカニズムを神経回路レベルで研究していくためにも、聴覚領域と解剖学的に接続した他の脳部位の役割を探索的に検討することは重要である。そこで本研究では、哺乳類の扁桃体に相当する神経核である扁桃核を標的と

した損傷実験をおこなった。扁桃核は聴覚系からの投射を受けており (Cheng et al., *Brain Behav Evol*, 1999)、性行動・社会行動の制御にも重要であることがわかっている (Ikebuchi et al., *Brain Behav Evol*, 2009)。実験では、損傷群 8 羽に対して両側の扁桃核にイボテン酸を注入した。統制群 6 羽のうち 4 羽には生理食塩水の注入をおこない、2 羽には操作を施さなかった。手術の前後に、歌に対する接近と発声を調べるテストを実施し、損傷群と統制群のあいだで行動を比較した。その結果、損傷群の一部の個体では父親歌に対する接近の選択性が手術後に低下したが、発声の選択性には群間での差が確認されなかった。組織学的な分析から、扁桃核の内外の損傷範囲に個体間でのばらつきがあったことがわかったため、損傷部位と行動の変化の対応については今後さらなる検討が望まれる。

研究全体を通じて、第一に、ジュウシマツのメスでは幼鳥期の聴覚経験が歌選好の個体差に大きく影響するという知見が得られた。ジュウシマツの歌は音要素の遷移規則が特徴的であり、複雑な歌への選好を研究するうえで着目されてきたが (Okanoya, *Adv Study Behav*, 2004)、過去の研究には個体発生の視点が欠けていた。本研究で発達過程に着目することの重要性を示したことは、将来的には、歌の進化に関するより妥当性の高い仮説の生成にも貢献すると期待される。第二に、接近・発声・CSD という複数の行動指標を用いた実験をおこない、各種行動の機能を検討したことで、実験の目的に応じて行動指標を使い分けることと、行動指標の生態学的妥当性を問うことの重要性があらためて明らかになった。以上の研究成果は、動物のコミュニケーションの実態に即した神経行動学的研究を進めるうえでも重要な示唆を与えるだろう。

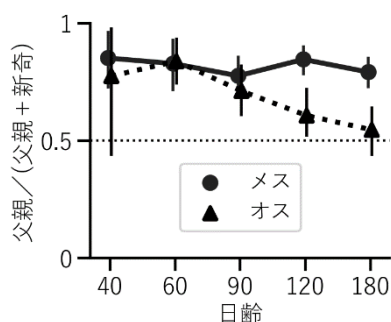


図1 第1章の実験結果
各日齢における父親歌への接近の選択性の平均値を、雌雄それぞれについて示した

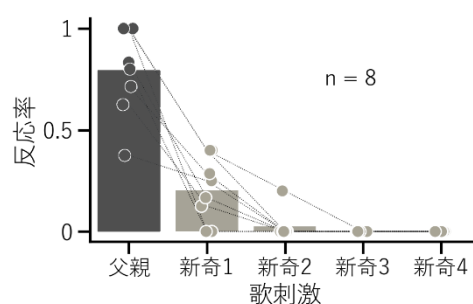


図2 第3章の実験結果
各刺激へのCSDの反応率を示した