

審査の結果の要旨

論文提出者氏名 藤井 朋子

藤井朋子氏は、本博士論文において、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した。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もっていると定義される。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、経験依存的に選好が獲得されることもある。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。

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。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。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が見られたが、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。

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。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。

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。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。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。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。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。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。

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、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。

審査会では、脳損傷の度合いの評価の方法や、論文が当該領域に与える影響について総合的に議論すべきであると言った質問や意見がなされた。藤井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、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った。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。