

# 論文の内容の要旨

## 論文題目 鳴禽の歌系列に履歴および時間帯が与える影響

氏名 上村卓也

多くの動物種が複雑な運動系列を学習する。複雑な運動系列の例として、連続した発声である系列発声がある。系列発声は主に音声によるコミュニケーションに用いられ、精密な運動制御を必要とすることが多い。特に、系列発声の一種である鳴禽の歌は、学習によって獲得され、能動的に維持される。私は、学習された複雑な運動系列がどのように生成・維持されるのかを理解するために、鳴禽を対象として歌の生成・維持に関する研究を行った。

鳴禽の歌は百ミリ秒程度の要素が十ミリ秒程度の無音区間を空けて並んだ、数秒間の系列発声である（図 1）。これらの要素は、音響構造の類似度を元に分類することができる。要素分



図 1 | ジュウシマツの歌

類の出現順序には個体ごとに異なる規則があり、歌文法と呼ばれる。ジュウシマツの歌は、少数種類の要素が様々に組み合わせられて複雑な系列となるという興味深い性質を持っている。ジュウシマツの歌文法には次に出現する要素が複数の候補から確率的に決まるという特徴がある（図 2）。このような点を分岐点と呼ぶ。分岐点は要素系列を複雑にしている要因の 1 つである。

ジュウシマツは、歌文法を自身の歌の聴覚フィードバックを用いて能動的に維持すると考えられている。一般に、効率よい運動学習には、行動を適切に探索することが重要である。よってジュウシマツも歌文法を効率良く維持するために、発

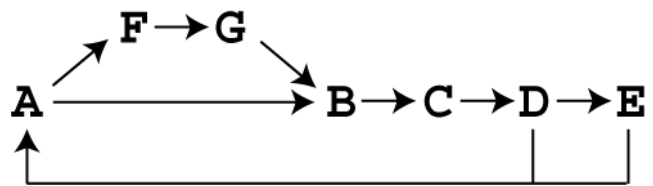


図 2 | ジュウシマツの歌文法

声の際に歌文法を変動させているかもしれない。本研究ではこの可能性について検討するために、数日間にわたって記録した歌を解析し、歌文法の変動を定量した。

歌文法の変動を調べるためには、大量の歌を解析する必要がある。そこで、本研究ではまず、大量の歌を効率よく解析するための自動認識手法を確立した。鳴禽の歌を解析する際には、歌要素が分類できること、要素の時刻などの時間情報が重要であること、要素の出現順序に規則があること、を考慮しなければならない。本研究では歌認識の問題をこれらの 3 点と対応する小問題に分割することにより、問題の見通しを良くした。結果として、十分精度の良い認識手法を確立することができた。3 通りの認識手法を比較したところ、目的によって手法を使い分けると良いことがわかった。要素分類の精度が優先され時間情報が重要でない場合は、連続した音声から音圧と要素長を用いて事前に要素を切り出すと良いことがわかった。また、要素分類と時間情報の精度が両方とも重要である場合は、3 要素程度からなる連続した音声をまず分類し、分類結果を元に要素区間を検出すると良いことがわかった。さらに、本研究では要素分類と時間情報を同時に評価するための指標を新たに考案した。これらの手法は本質的には特定の動物種に依存しない。よって、本研究によって多くの動物種を対象とした系列発声の研究が進展することが期待できる。

次に、確立した歌認識手法を用いて数日間にわたる音声から歌要素を抽出・分類し、歌文法の定量を行った。ジュウシマツの歌文法は複雑なので、要素系列を観察して手動で歌文法を推定することは難しい。よって観測された要素系列を客観的に精度よく説明するモデルを構築することが有用である。これまでにいくつかの研究が歌文法のモデル化を行ってきた。本研究ではそれらの知見を考慮に入れ、観測された系列を最も良く説明するモデルを複数種類の候補から選択した。結果として、ジュウシマツの歌文法には次の 3 つの特徴があることがわかった。1 点目の特徴は、要素分類の出現確率が直前の系列パターンに依

存することである。どのくらい過去の系列に依存するかは、その系列のパターンによって異なっていた。

2点目の特徴は、歌の開始部では要素の出現確率が他の部分と異なるという点である。この結果は、歌開始部には歌の準備という特別な機能があることを示唆する過去の研究結果と無矛盾である。3点目の特徴は、1種類の要素の繰り返しを、他の分岐点と同様のモデルで表現できるという点である。この結果は、鳴禽の脳における神経回路網をモデル化した過去の研究によって得られた結果と無矛盾である。本研究によって、観測された要素系列を精度よく表現できる歌文法のモデルを構築することができた。そして、このモデルを用いて歌文法を定量することにより、歌文法が時間帯や日によって変動し、時間帯による変動が日をまたいで類似することがわかった。この結果から、ジュウシマツの歌文法が概日リズムやその日の調子などの個体の状態に影響を受ける可能性が示唆された。一方、このモデルは行動を説明するために作成したもので、その奥にある神経機構にまで言及することはできない。そこで私は、モデル選択によって明らかになった歌の3特徴を参考に、生体内で実装可能なモデルを新たに構築した。このモデルは、直前の系列の履歴情報を入力として受け取り、ニューラルネットワークにより要素分類の出現確率を予測する。結果として、観測された要素系列をこのモデルによりさらに良く説明することができた。よって、実際の生体内でも、要素系列の生成に系列の履歴情報が用いられている可能性が示唆された。

最後に、モデルによる予測を実験的に検証した。本研究で構築したモデルから、鳴禽は直前の系列の履歴情報を用いて次の要素の出現確率を決定しているという仮説が予想できる。生体内では系列の履歴情報は歌のフィードバックとして表現されていると考えることができる。そこで本研究では歌のフィードバックとして聴覚フィードバックと脳内フィードバックを想定し、フィードバックの処理に重要であると予想される神経核の活動と系列の履歴情報を比較した。鳴禽の脳には歌に特化した歌神経核と呼ばれる神経核が存在する。本研究ではその中で特に歌の維持に重要であるといわれている、哺乳類の運動前野と基底核に対応する神経核を対象とした。結果として、これらの神経核において系列の履歴情報を表現する神経活動が存在することがわかった。つまり、歌生成に系列の履歴情報を用いているというモデルを支持する結果が得られた。さらに、自身の歌に対する神経活動の変化を調べることで、これらの神経核が自身の歌の局所的な時間構造に敏感に反応することがわかった。

本研究では、観測された行動を説明する計算モデルを主に用いて研究を進めた。計算モデルを用いた研

究の利点は、様々な段階の現象の間をつなぐような理解ができるという点である。本研究では、初めに、観測された行動を説明するモデルを構築し、次に、そこから得られた知見を元に神経機構に言及することのできる生体内で実装可能なモデルを構築した。そして、生体内で実装可能なモデルから予測された神経活動が実際に存在することを確認した。このような流れで研究を進めることで、行動との対応がわかりやすく、かつ神経機構に言及できる結果を得ることができた。

本研究によって、ジュウシマツの歌文法の変動には、時間帯による緩やかな変動と、直前の系列による速い変動が存在することがわかった（図3）。時間帯による緩やかな変動には、時間帯による個体の状態の変動により歌神経核に神経修飾物質が作用し、歌神経核の活動を変化させることが原因であるかもしれない。一方で、直前の系列

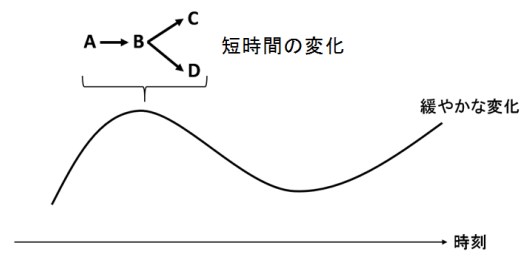


図3 | 歌文法の変動

による速い変動は、聴覚フィードバックと脳内フィードバックを受け取る歌神経核に履歴情報が直接作用することによるものかもしれない。ジュウシマツは、歌文法を効果的に維持するために、これらの変動により歌文法の探索を行っていると予想できる。また、時間帯よって歌文法は確かに変動していたが、その強度が小さかったことも興味深い。歌学習完了後には、強度の小さな変動が歌文法の効果的な維持に繋がるのかもしれない。