

論文審査の結果の要旨

論文提出者氏名 上村 卓也

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

上村卓也氏は博士課程において、鳴禽の歌に含まれる音声の出現規則についての研究を行った。上村氏の研究によって、直前に生成した歌の履歴が歌に与える影響を客観的に評価できるようになり、さらにその神経機構の理解に近づくことができた。また、音声の順序が日中に変化することが示され、歌の維持機構について示唆を得た。さらに、この研究において確立された歌の自動認識手法は、ヒトを含む動物の音声や行動に関する今後の研究に広く貢献すると予想される。

博士論文の第1章には、系列発声、特に鳴禽の歌についての導入と、論文の構成が記されている。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。

鳴禽の歌は複数の百ミリ秒程度の要素が並んだ、数秒間の系列発声である。また、音響構造の類似度を元に要素を分類することができる。歌における要素分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。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、自身の歌の聴覚情報を用いて歌文法を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、発声の際に歌文法を変動させているかもしれない。上村氏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、上村氏はまず、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。この研究は博士論文の第 2 章に記述されている。鳴禽の歌を解析する際には、歌要素が少数種類に分類できること、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。上村氏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、実用的に十分精度の良い認識手法を確立することができた。複数の認識手法を比較したところ、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、上村氏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ため、多くの動物種を対象とした研究の進展に貢献することが期待できる。

上村氏は次に、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。この研究は博士論文の第 3 章に記述されている。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人手により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。上村氏は過去の研究による知見を考慮に入れ、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、要素分類の出現確率が直前の系列パターンに依存するという特徴・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特徴・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特徴があることがわかった。そして、選択された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。そこで上村氏は、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。

第4章では、モデルによる予測を実験的に検証した。第3章で考案したモデルから、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。そこで上村氏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に着目し、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。上村氏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。

第5章には、総合討論を記述した。上村氏の研究によって、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。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。直前の系列による速い変動は、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ことが予想できる。また、時間帯に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。

これらの成果により、本論文は、東京大学大学院総合文化研究科博士課程（学術）の学位を授与するのにふさわしいと認定する。