

論文の内容の要旨

論文題目 マウスの発声パターンの多様性とその機能

Types and functions of ultrasonic vocalizations in adult mice

氏名 松本結

背景と目的

マウスは様々な社会的文脈下で超音波帯域の音声を発する。特にオスからメスに対する求愛時の発声は、2005年のHolyらの研究から“歌”のような複雑な構造を持っていることが明らかとなり、注目を集めている (Holy et al., 2005)。しかしながらその発声構造や機能については不明瞭な部分が多い。マウスの音声コミュニケーションがどのような構造を持ち、どのような機能を持つのかについて明らかにすることができれば、発声の発達研究や自閉症などのコミュニケーション障害のモデル研究など、幅広い分野の研究を発展させることが可能となる。そこで本博士学位論文ではマウスの発声、特に求愛時の発声についてその発声構造を明瞭化し、マウスの音声コミュニケーションの成り立ちを明らかにすることを目的とした。

本学位論文は六章から構成される。第一章でマウスの発声に関する基礎的な知見を述べた後、第二章ではオスマウスが求愛時に発する発声パターンについて、第三章、四章、五章では第二章で得られた発声パターンをもとにその制御機構 (第三章) と発声場面 (第四章)、そしてその機能 (第五章) について検討した。第六章では得られた結果をもとに総合考察を行った。

第二章 求愛発声構造

第二章ではオスの求愛時の発声構造を明らかにすることを目的とし、オスにメスを提示した際の音声を録音・解析した。その結果、オスマウスの求愛時の発声には単純、複雑、倍音の3つの発声パターンが存在し、オスは相互作用時間や行動に応じた発声パターンを発していることが示された。この結果はマウスの音声コミュニケーションの基礎的な構造を示すものである。

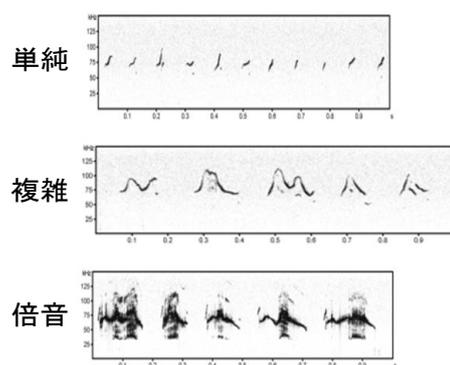


図1 3つの発声パターン

第三章 発声制御

第三章では、第二章で得られた発声構造の制御機構を解明するため、発声制御に関わる可能性の高い脳領域の一つである扁桃体を損傷し、オスの発声がどのような影響を受けるのか検討した。結果、扁桃体を損傷したオスマウスは単純発声の発声割合が増加する一方で倍音発声の発声割合が減少した。また、扁桃体を損傷したオスはメスに対する匂い嗅ぎ行動をより示すようになったが、マウント行動をほとんど示さなかった。単純発声は初期のメスに対する匂い嗅ぎ行動時に観察される発声であり、単純発声の発声割合の増加は扁桃体の情動に関連する側面が損傷したことによって新規個体への警戒応答が減少し、新規個体への探索行動が増加したためと考えられる。一方で、倍音発声はマウント行動時に観察されることから、扁桃体の性行動関連領域の損傷が性行動と性行動に伴う発声を抑制した可能性が高い。複雑発声においては有意な差は見られなかったものの、扁桃体損傷手術前後で複雑発声の一部が減少傾向を示した。この結果は倍音発声と同様に、複雑発声の一部の減少は扁桃体損傷による性行動の抑制が影響した可能性が高い。これらの結果から扁桃体損傷が発声行動に直接的に影響を及ぼしたのか身体的行動を介して間接的に影響を及ぼしたのかを明らかにすることはできないが、発声パターンのうち単純発声の出力は扁桃体を介さずとも可能であり、複雑発声の一部と倍音発声の出力は扁桃体の性行動回路と強い関連があることが示唆された。

第四章 発声の社会的文脈間比較

マウスの発声は求愛以外の文脈においても観察されており、発声を構成するシラブル（無音区間で区切った音の単位）の種類や音響特徴に雌雄差はないことから、発声の機能は求愛文脈に特異的なわけではなく、複数の文脈間で重複している可能性が過去の研究から示されている（Hammerschmidt et al., 2012）。しかしながら、これまでの研究の多くは文脈内の発声構造にまで言及しておらず、発声全体を比較するのみであった。そのため、第四章では他の文脈における発声構造を明らかにし、文脈間の発声比較をすることで、第二章で得られた発声パターンの役割について検討することを目的とした。

異性間のみでなく同性間の発声も録音・解析した結果、同性間では異性間の発声とは異なる文脈内で発声パターンの変化は見られず、オス-オス間では単純発声が、メス-メス間では複雑発声が相互作用全体を通して観察された。この結果は異性間・同性間といった異なる文脈間であるにもかかわらず、単純・複雑発声の2つの発声パターンが共通して用いられていることを示している。オス-オス間とオス-メス間の初期に観察される単純発声はどちらもオスが発する発声であり、縄張り行動を持つオスが頻繁に発することが知られている (Chabout et al., 2012)。このことから、単純発声は警戒心の高い場面で発せられる縄張り行動の一種である可能性が示された。一方で、メス-メス間とオス-メス間の中期以降に観察される複雑発声は、集団生活の中で協力行動を示すことの多いメス同士の相互作用と性行動に至るまでのオスのメスに対する接近行動時において観察されることから、より親密な関係を構築する場面で観察される発声であると考えられる。倍音発声はオス-メス間のマウント行動時にのみ発せられ、マウント回数と高い相関を示すことからオスの性行動と強く関連している可能性が高い。したがって、これらの結果から、マウスは3つの発声パターンを文脈特異的というよりは特定の場面に応じて発していることが示唆された。

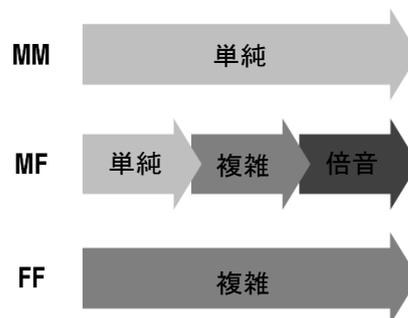


図2 オス-オス間 (MM)、オス-メス間 (MF)、メス-メス間 (FF) における発声パターン

第五章 発声の機能

第二章、三章、四章では、音声を発する側 (送り手) の行動や文脈・発声制御機構からマウスが相互作用の場面に応じた発声パターンを発していることが明らかとなった。それぞれの発声パターンの機能を解明するためには、音声を聴く側 (聞き手) への影響について検討する必要がある。そこで第五章では音声再生実験を行い、聞き手の応答を検討した。この研究ではオスの求愛時の直接的な聞き手であるメスと第三者的立場にあるといえるオスの、オスの発声に対する探索時間を測定した。

その結果、発声に対する探索時間は性別や異性との同居経験の有無によって異なることが明らかとなった。異性との同居経験のないメスは単純な発声をより探索するのに対し、同居経験のあるメスは発声に対する選好性にばらつきが出た。このことは、メスのオスの発声に対する選好性がオスとの同居経験の影響を受けることを示唆している。一方オスの場合、個別飼育され、かつメスとの同居経験を持つオスは性行動特異的な倍音発声に対してより探索行動を示した。個別飼育や同居経験は縄張り行動を促進する効果があり、この結果は、縄張りをもつ第三者的立場のオスが別のオスの性行動場面に対してより接近行動を示すことを示唆する。このことは、オスの性戦略の一つとして、発声を手がかりに別のオス個体の様子を伺い、自身の性行

動の機会を待っているという可能性が考えられる。これらの結果は聞き手が送り手の発声を送り手の行動や状態を示す手がかりにしており、自身の経験や状態によって戦略を変えていることを示唆する。

結論

本論文の研究結果から、マウスは少なくとも3つの発声パターンを持っており、それぞれの機能は聞き手の性別や経験によって異なることが明らかとなった。マウスの発声パターンの基礎的な部分は遺伝的要素に規定される部分が多いが、その発声の質や聞き手側の応答は経験等の生後の環境に影響を受けうるものであり、様々な環境要因が関与することが予想される。本論文の成果は、マウスの音声コミュニケーションの詳細な発声構造と機能の解明において重要な基盤となる。また、マウスの音声コミュニケーションの成り立ちはヒトを含む多くの動物に共通する部分があり、発声研究やヒトのコミュニケーションに関する研究において大きく貢献するだろう。