

小鳥の歌から言語の起源へ

—生成文法を表現する脳のしくみと進化—

岡ノ谷 一夫

■ 研究のねらい

小鳥の歌は学習によって修得される音声信号であり、ヒトの言語と類似した淘汰圧のもとに進化した行動であると考えられる。なかでも鳴禽類カエデチョウ科に属する小鳥であるジュウシマツは、要素配列の複雑な歌をうたうことから、歌の文法規則を進化させた種であるといえる。この研究では、ジュウシマツの歌を生成する文法規則を抽出し、それがどのような脳内表象で可能となっているかを解剖学的に明らかにした。また、ジュウシマツの歌をその祖先種の歌と比較し、文法的な産出規則が進化した原動力を探った。

■ 研究成果

1. 歌の文法的解析

ジュウシマツの歌はさまざまな形をした複数の歌要素（エレメント）がいろいろな組み合わせにより「チャンク」をなし、これらのチャンクがさらに組み合わせられて複数の「フレーズ」をなす。これら「フレーズ」がさらに組み合わせられ、歌をつくるのである。こうした構造は大きな個体差があり、父親から息子へとバリエーションを含んで学習される。

このような歌の階層構造に至るには、まず個体の歌を最低2分間録音し、これをソナグラム（周波数×時間表示）に変換する。ソナグラム上で同じ形態をしたエレメントに同じアルファベット小文字をふり、ソナグラムのデータを記号列に変換する。これらの記号列のなかからチャンクをなすエレメントを探し、それぞれのチャンクを他の記号（たとえばアルファベット大文字）で置き換えて、縮約された記号列を産出する有限状態文法を作るのである。

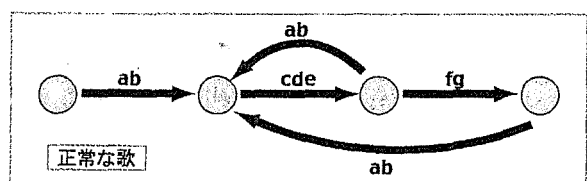
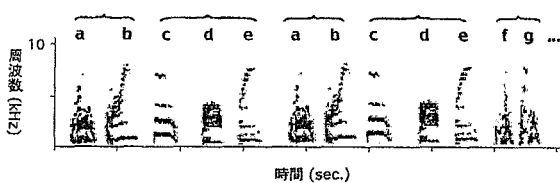


fig.1

fig.1: a,b,...などとアルファベットのふってあるのがエレメント。ab, cde, fgなどのひとまとまりがチャンク。

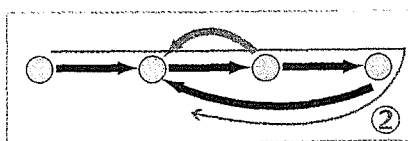
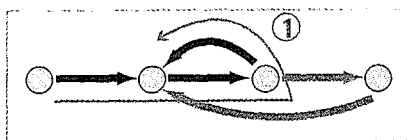


fig.2

fig.2: ①,②などのチャンクの連続がフレーズ。

以上の過程を統計的に行うには、マルコフモデルによる分析を用いる。ある長さの記号列の後にどの記号がどのくらいの確率であられるかを計算し、遷移図を作る。この研究により、ジュウシマツの歌は三重マルコフモデルで分析するともっとも低いエントロピーの遷移図を作れることがわかった。

前ページの図に歌の分析の一例をあげる。この歌の記号列は、abcdeabcdefg...と表せる。この記号列から、a b、c d e、f gという3つのチャンクが抽出された。これらのチャンクをそれぞれ A、B、C と置いて、もとの記号列をより縮約された記号列に変換すると、ABABC...となる。それぞれの状態遷移でそれぞれのチャンクが生ずるものとして、もとの記号列を産出する有限状態文法を作ると前図のようになる。

2. 歌文法の脳内表現

このような階層性を持った歌は、ジュウシマツの脳のなかでどのように表現されているのだろうか。ジュウシマツの脳に同定されている3つの歌制御神経核、Nif、Hvc、RAが歌の階層構造に対応していると仮定して、破壊実験を行った。

Nifは一次聴覚野であるフィールドL2に隣接した神経核で、L2から聴覚情報を、視床から運動情報を受け取り、両者を統合する部位であると考えられている。この部位を両側破壊すると、複雑な遷移パターンを持った歌が線形な歌に変化してしまった。この部位はしたがって、フレーズレベルの多義性を司っていると考えられる。このような変化は片側破壊では生じなかった。

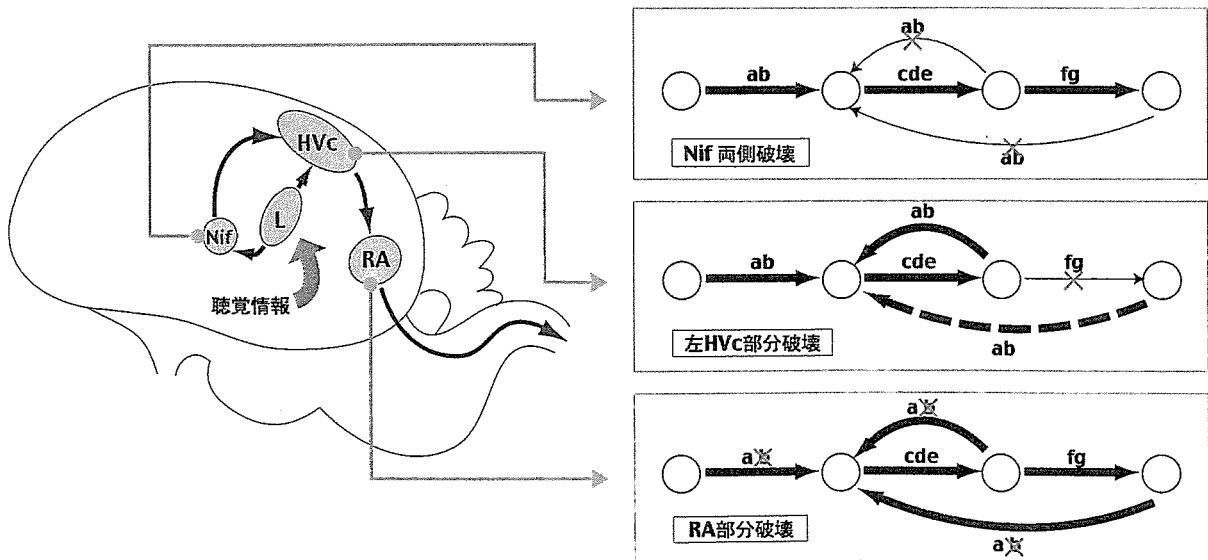


fig.3

NI fからの入力HV cにつながる。右HV cの全破壊では、破壊後2週間ほどで歌は完全に術前の歌と同じに回復した。しかし左HV cの全破壊では歌は単純なノイズ列になり、回復しなかった。そこで左HV cを微小破壊すると、歌の各要素の形態は保持されたが、特定のチャンクが消失した。破壊部位と消失チャンクとの間には相関がなかった。したがって、HV cはチャンクレベルの分散表象を持っていると仮定できる。

HV cからは太い神経束によりRAへと連絡される。右RAの破壊では、歌エメントのうち基本周波数が低い(1 kHz以下)ものがいくつか消失した。また、左RAの破壊では反対に基本周波数が高い(2 kHz以上)ものがいくつか消失した。この結果から、RAではエレメントレベルの歌表象があり、さらに左右で表象されるエレメントの音響特性が異なることがわかった。

3. 複雑な歌の機能

ではなぜ、このように複雑な「文法」様行動がジュウシマツにおいて進化したのであろうか。ジュウシマツの歌は、オスによってメスへの求愛のためにうたわれる。このように、雌雄間で交わされる信号は、メスの好みによって性淘汰を受け進化したものが多い。したがって、ここでも、「ジュウシマツの歌はメスの好みにより複雑化した」という仮説を検討した。

あるジュウシマツの歌を分析し、これを産出する有限状態モデルをソフトウェアで作らした。さらにこれを編集して、単純な歌しか作らないモデルも準備した。ジュウシマツのメスを一羽ずつ竹かごで飼育し、それぞれに壺巣と巣材を与え、一日に2時間、複雑な歌または単純な歌とを聴かせ、壺巣に運ばれた巣材の数を指標として歌の好みを測定した。

この結果、仮説のとおり、複雑な歌を聴いたメスジュウシマツは、単純な歌を聴いたグループより、活発に巣作り行動をすることがわかった。さらにこれらのジュウシマツの血中エストラダイオールレベルを測定すると、複雑な歌を聴いたグループでのみ性ステロイドが有意に増加していることがわかった。複雑な歌はメスに好まれるだけでなく、メスの生殖行動を活発にするのである。

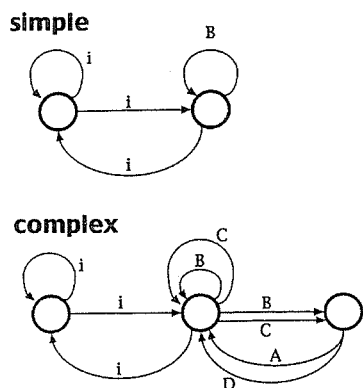


fig.4

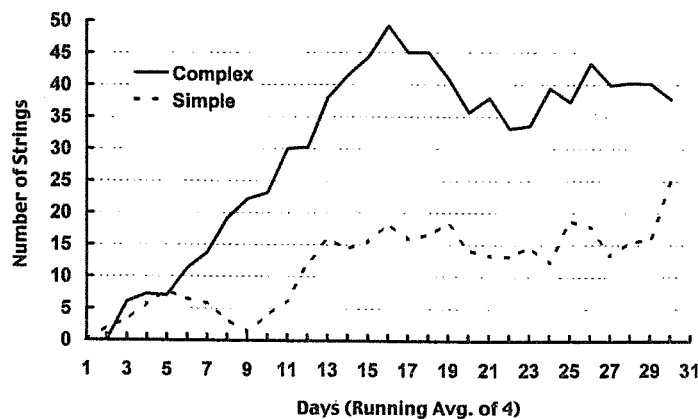


fig.5

複雑な歌をうたうことは、自然界ではハンディキャップになる。そのような歌をうたうことは、単純な歌をうたうことに比べ捕食の危険を増すであろうし、うたうことに費やす時間が採餌の時間を削ることは明らかである。つまり、そのようなハンディキャップにも関わらず複雑な歌をうたう個体は、生存力一般に優れているはずである。以上が複雑な歌がなぜメスに好まれるのかの説明として妥当であると思われる。

4. 歌の発達

オスのジュウシマツは、生後35日くらいから自発的に歌を発し始めるが、この段階では個々のエレメントを特定できない。生後70日くらいの幼鳥の歌になるとようやくエレメントが特定できるようになる。しかし、この時点で観察される歌の産出規則は、その個体が成長してうたう歌の産出規則とは異なる。したがって、ジュウシマツの歌においてはまずそれぞれのエレメントの構造が発達し、そのあとこれらエレメントの配列規則が決まってくるのである。

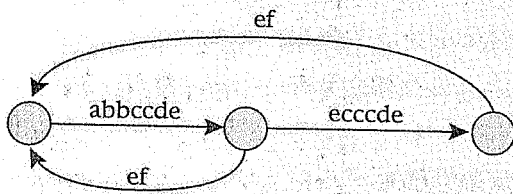


fig.7

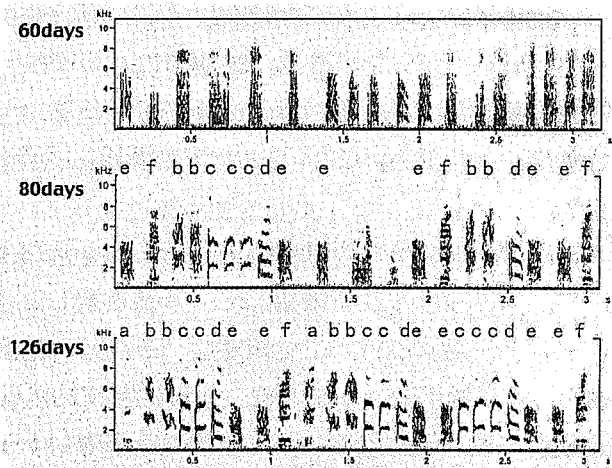


fig.6

5. 歌の進化

ジュウシマツの祖先であるコシジロキンバラは、ジュウシマツに比べてずっと単純な歌をうたう。ジュウシマツの歌は複雑な遷移規則をもち、多義性のあるエレメント間推移をもつが、コシジロキンバラの歌は基本的に線形であり、いつも同じ順序でエレメントが配置されている。

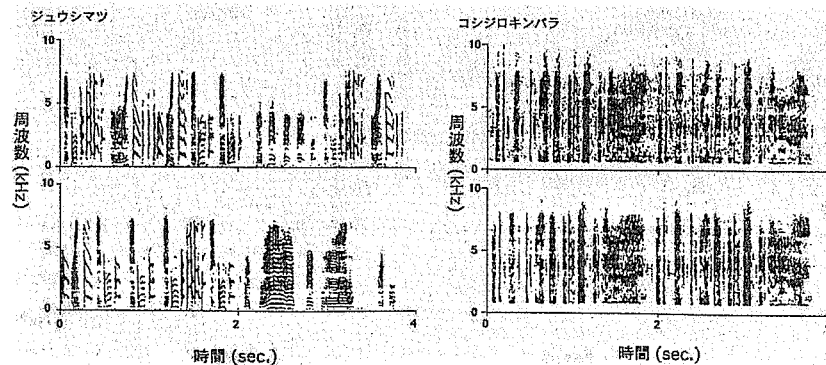


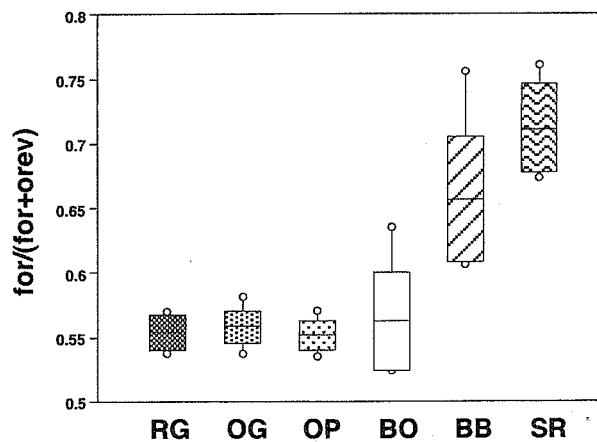
fig.8

6. 歌認知のアルゴリズム

ジュウシマツの歌は、メスによる複雑さへの好み淘汰圧となり、大脳の離散的な神経核により階層的に制御するシステムを使って進化したと考えられる。このような階層性を持った行動がどのような神経活動によって可能になるのか、非常に興味深いところである。そこでまず、HVcにおいてジュウシマツの歌のチャンク構造に対応するような生理学的な仕組みが存在するかどうかを検討した。

ジュウシマツのオスから歌を収録し、これを編集して約3秒間の刺激を作成した（正順序刺激）。また、この刺激をもとに、個々のエレメントを切り離し、エレメントの出現順のみ逆転させた刺激（順序逆転刺激）も作成した。HVcのマルチニューロン活動を記録し、正順序刺激と順序逆転刺激への反応の比率を比較すれば、この部位での聴覚選択性がエレメントレベルなのかチャンクレベルなのかを検討することができる。

ジュウシマツの歌の複雑性には個体差が大きい。ほとんど常に一定の要素配列でうたうものもあれば、たいへん複雑な有限状態規則でうたうものもある。常に一定の要素配列でうたうということは、歌全体がひとつのチャンクとなっているということである。このような歌をうたう個体のHVcニューロンにおいては、より複雑な歌（より細かい多くのチャンクを持つ歌）をうたう個体のものより、正順序刺激に対する選択性が高いこと予想される。歌の複雑性の順に選択性データを配列すると、確かにそのようになっていることがわかった。同様な測定をNIfとRAのニューロンに対しても行い、歌解析のアルゴリズムに迫っていきたい。



7. まとめ

以上の研究から、ジュウシマツの歌は、メスの聴覚系と生殖システムをより効率よく刺激するために複雑化し、その結果として文法をもったのではないかと考えられる。もちろん、ジュウシマツの文法は私たちの言語の文法とは異なり、それによって意味を多様化させるものではない。しかし、ジュウシマツの歌文法の存在は、「形式的な文法は意味とは独立に進化し得る」ことを証明している。

■ 今後の展開

現在、文法的な階層構造を持った歌がどのように知覚されるのか、さらにデータを収集しているところである。破壊実験で予想されるように、HVcではチャンクに相当する知

覚単位をもったニューロンが同定された。同様に、RAではエレメントに、Nifではフレーズに対応する知覚単位をもったニューロンがあるかどうか検討している。

こうした検討の後には、実際に歌をうたっている鳥においてこれら神経核の活動パターンを記録する必要がある。これらのデータが集積してはじめて、文法的な階層構造をもった歌がどのような仕組みで産出され認知されるのかについて議論できるようになる。

この研究はもちろんジュウシマツの歌についてのみの研究で終わるつもりはない。「文法の起源の生物学」としてさらなる展開を計画している。そのひとつは、系統発生的な比較による音声学習の起源の研究である。霊長類のなかでも、ヒトのみが音声学習をする。非常に近縁であるチンパンジーでも音声学習をしない。しかし、チンパンジーとヒトとの音声学習の有無に対応する脳機構の違いはごく僅かなはずである。ジュウシマツなどが属するスズメ目には、音声学習をする種としない種とがある。これらの種の違いも、脳機構のごく僅かな違いに帰せられるであろう。どのような突然変異が起これば音声学習が誕生するのであろうか。これらの疑問を鳥類を使って比較解剖学的に解明しながら、霊長類のなかで唯一音声学習を獲得した我々自身の特異性について思いを馳せてゆくつもりである。

■ 成果リスト (印刷物)

原著論文

- Okanoya, K. Tsumaki, S. & Honda, E. (in press). Perception of temporal structures in self-generated songs by Bengalese finches. *Journal of Comparative Psychology*.
- Okanoya, K. (in press). Perception of missing fundamentals in Zebra finches and Bengalese finches. *Journal of Acoustical Society of Japan (E)*.
- Honda, E. & Okanoya, K. (1999). Acoustical and syntactical comparisons between songs of the white-backed munias and its domesticated strain, the Bengalese finch. *Zoological Science*. 16, 319-326.
- Ikebuchi, M. & Okanoya, K. (1999). Male zebra finches and Bengalese finches emit directed songs to the video images of conspecific females projected onto a TFT display. *Zoological Science*. 16, 63-70.

総説・解説

- 岡ノ谷 (1999出版予定) 「言語の発生：表象と形式の独立進化仮説」、渡辺 (編)、比較認知科学、ミネルヴァ書房。
- 岡ノ谷、池淵 (1999). 鳥類の音声発達 — 社会化する脳と行動 — *Brain Medical*, 225-232.
- 岡ノ谷 (1998) 「小鳥たちの歌の文法—アナロジーに基づく言語の起源の生物学—」、日本音響学会誌 7月号。

Proceedings

- 宇野、岡ノ谷 (1999). ジュウシマツの高次発声制御中枢における聴覚符号化。Trans. Tech. Com. Psycho. Physio. Acoust. H-99., Acoust. Soc. Jpn.
- 中村、岡ノ谷 (1999). ジュウシマツにおける歌遷移規則と歌制御神経核HVcの歌選択性との関係。Trans. Tech. Com. Psycho. Physio. Acoust. H-99., Acoust. Soc. Jpn.
- 岡ノ谷、二松、池淵、宇野 (1998). 鳥類の歌によるジュウシマツの高次発声制御中枢における聴覚符号化。Trans. Tech. Com. Psycho. Physio. Acoust. H-98-109., Acoust. Soc. Jpn.
- 宇野、岡ノ谷 (1998). ジュウシマツ歌の時系列制御 — 高次発声制御中枢部分破壊の影響 — Tech. Report. Of IEICE, SP97-137.
- 岡ノ谷、鷹島 (1997). ジュウシマツの歌の進化を規定する要因としての雌の聴覚的偏好。Trans. Tech. Com. Psycho. Physio. Acoust. H-97-81., Acoust. Soc. Jpn.