音楽リズムに対する同調運動の起源に挑む比較認知研究

関 義正¹⁾

Comparative approaches for cognitive studies exploring the origin of synchronization of movements to musical rhythms

YOSHIMASA SEKI¹⁾

Abstract Rhythmic entrainment, or synchronization, to musical rhythm is universally observed in almost all human culture; however, in non-human animals, this kind of behavior has been demonstrated only by some specific species. Thus, exploring the evolutionary origin and the psychological substrate for this capability is an attractive research topic. This article reviews recent studies tackling this question and relevant researches, then, introduces a hypothesis explaining the origin of the prominent capability for rhythmic synchronization in humans.

Key words : 発声学習, 感覚運動協調, 個体間相互作用, オウム

ある事象が時系列に沿って繰り返し生じ、その時間的な構造が一定の規則に基づいて周期的に変化する場合、その変化のパターンはリズムと称される。それらには、生物の生理反応に見られるような分・時間単位、日単位・季節単位での変動、一部の天体の振る舞いに表れるような年単位での変化も含まれるが、本稿では、ヒトの音楽に見られるような数十ミリ秒から数秒の時間幅に着目し、その範囲で（特に生物の生理機構に由来する生得的な時系列なパターンから離れた）規則的な事象の変化のパターンをリズムとして扱う。

さて、ヒト (*Homo sapiens sapiens*) は行進曲に合わせて歩行したり、音楽に合わせてダンスをしたりする。それらの運動を引き出すリズム・テンポは、刺激ごとに異なる。つまり、ヒトは一定の時間範囲内であれば、多様で複雑なリズムとの同調運動を生成できる。

このような同調運動は、ときに、意図せずして生じることさえある。たとえば、ビートの効いた音楽を聴いているときには、それに合わせて自然に体を

動かしていることがある。歩行のパターンが行進曲に引き込まれ、それに抗うのが難しいことすらある。加えて、音楽を聞くと、感情の高ぶりとともに、誰に見られるでもなく、（実際に動かすかどうかは別として）体の一部を動かしたくなることがある。これらは、ヒトがリズムに対する同調運動への強い傾向を持つことを示す例である。

Snowball のダンスの報告により提起された問題

リズムに対する同調運動はヒトにおいては普遍的に観察されるが、ヒト以外の動物においてはそうではない、あるいは、そうではないとされてきた。ところが、オウムの仲間であるキバタン (*Cacatua galerita*) の中に、音楽の拍に合わせて自発的に運動する個体がいることが知られるようになった。このトリは Snowball と名づけられた飼い鳥で、YouTube などを通じ、音楽に合わせてダンスをするとして有名になった。そして、後に、統制された実験と分析により、このトリのリズム同調運動が単なる寓話的・逸話的なものではないことが確認され

1) 愛知大学文学部心理学科

〒441-8522 豊橋市町畑町1-1

連絡先: 関 義正

E-mail: yoshimasa.seki@gmail.com

1) Department of Psychology, Aichi University
Corresponding author: YOSHIMASA SEKI

J-STAGE Advance Published Date: July 18, 2019.
doi: 10.2502/janip.69.1.9

た (Patel, Iversen, Bregman & Schulz, 2009)。

この報告に続いて、いくつかの動物種による実験環境下での研究がなされ、ヒト以外の動物によるリズム同調行動に関する議論が展開されてきた。そこで、本稿は、それらの研究を概観し、ヒトとヒト以外の動物に見られる行動の比較から、ヒトが持つ音楽へのリズム同調能力の特殊性について読者の理解を深めることを目標とする。後半では、この特異な能力を生み出す機構および系統発生的基盤についてもいくらか議論する。リズムへの同調は心理学、神経科学、その他理学系の学問の研究者からの関心を引く話題であるが、このテーマに関しては、誤解が生じやすいようで、結果として議論が噛み合わなくなり、話題が拡散し、次第に要点が不明瞭になることも多い。関連分野の研究に携わり、周辺知識について一定程度の共通認識をもつ研究者間でなされる議論の過程においてさえ、たびたびそのようなことが生じる。それゆえ、以降、比較心理・認知の視点から問題を整理しつつ議論していくことにする。まず、著者らによる研究を紹介し、続いて、同調運動とリズム知覚・リズム生成の違いを論じる。さらに、個体間相互作用による同調、特に繁殖成功の向上につながるような生得的な行動の同調と、音楽のような任意の人工的なリズムに対して生じる同調運動の違いについて論じる。さらに、タイミング予測と運動「系列」生成の違いについて論じた後に、音楽リズムに対する同調運動のようなものが獲得された理由をどのように説明できるかを考えていく。

セキセイインコを用いたオペラント条件づけによる研究

先述の Snowball による研究報告を受け、本稿著者らは、キバタン同様にオウム目に分類されるセキセイインコ (*Melopsittacus undulatus*) の一群を対象に、オペラント条件づけ技術を使って、それらトリにおけるリズムに合わせた身体運動の生成能力を実証的に検討した (Hasegawa, Okanoya, Hasegawa & Seki, 2011)。これは、Snowball の研究に対する批判 (個体履歴、実験デザイン、分析などに関するもの) を踏まえ、統制条件下でデータを取る試みでもあった。この研究では、一定間隔で提示される (LED の点灯と純音からなる) 視聴覚メトロノーム (450–1800 ミリ秒までの範囲。セッション内では固定の間隔；後に聴覚のみのメトロノームも使用) に応じてキーをつつくようトリを訓練した。次に、数回連続してヒットする、つまり、一定間隔で提示される刺激に対し、その提示ごとに一定のタイムウィンドウの範囲内で一度だけキーをつつき、それを繰り返すようトリを訓練した。そして、そのつつきタ

イミングを分析したところ、セキセイインコのつつき運動は、個々の刺激に対する単なる個々の応答として生じたものではなく、先に提示された刺激から、その後に続く刺激のタイミングを予測して生成されたものであることが示された。この課題においては、トリは報酬を得るために、刺激に対する単純な応答としてキーをつつくこともできた。そのような戦略を採る場合、必ず、刺激提示後に反応が生じるまでの反応潜時がある。しかし、実際には、つつきタイミングの頻度は、刺激のオンセットすなわち刺激提示の開始時点前後に分布していた。このことは、トリにとっては個々の刺激に対して応答するよりも、繰り返されるリズムに基づいて、次に提示される刺激のタイミングを予測して運動するほうが容易であり、それゆえに、自発的にそのような戦略を採ったことを示唆する。なお、ヒトがリズムに同調して運動する場合にも同様に振る舞うことが知られており、加えてその運動のタイミングを平均すると、刺激提示オンセットにわずかに先立つあたりにそのピークが現れる *negative mean asynchrony* と呼ばれる現象が生じる (Repp, 2005)。そして、同様の傾向がトリの行動にも表れた。

もし、トリがリズムを構成する個別の刺激に対して、ひとつひとつ応答し、その結果として刺激系列と同様のリズムが生じたに過ぎなかったのであれば、本研究の結果はとりわけ興味を引くものとはならなかった。リズムカルな刺激が与えられたとき、その刺激に丁寧に応答していけば、結果として刺激と似た間隔のリズムカルな運動が生じるのはごく普通のことだからである。もちろん、それを実行するのにも、被験体には課題に対する相応の注意の集中が求められるだろう。しかし、これまで多数の実験が繰り返し明らかにしてきたとおり、ヒト以外の動物は往々にして、ヒトよりも粘り強く、集中して課題に取り組むことから、それはとりわけ難しいことでもなかったかもしれない。しかし、実際には、トリはそのような戦略を採らず、刺激に同調して運動することを選んだ。なお、これは、刺激同調するように訓練した結果であり、ヒトの行動に例えれば、歩行パターンが勝手に曲に引き込まれたかどうかを見るよりも、曲にあわせた行進の練習の結果、拍のタイミングを予想してぎくしゃくせずに歩くことができるようになったかを検討するのに似たものと言える。

リズム同調と単純な定間隔の運動生成の違い

ここで、定間隔のリズムへの同調と (非常に多くの動物に見られる) 単純な定間隔の運動生成がいかに異なるかを議論する。当然ながら、リズムへの同調は、定間隔で運動するだけでは成立しない。例え

ば、バッタ (*Schistocerca gregaria*) の飛行、魚類の泳動、ネコ (*Felis silvestris catus*) の歩行などから明らかなように、脊椎・無脊椎の別を問わず、動物全般は定間隔の運動を出力する。しかしながら、それらの動物がリズムへの同調運動を示すことは知られていない。

これら単純な運動パターンは、外部からの入力が必要としない自発的なものであり、中枢パターン生成器 (Central Pattern Generator; CPG) により生み出される。例えば、上述のバッタの翅の運動は (脳とも呼ばれる大きな神経節のある) 頭部ではなく、胸部の神経節により制御される (Wilson & Wyman, 1965)。脊椎動物においても、歩行のパターンは脳ではなく脊髄レベルの神経回路で実現される (Brown, 1911)。すなわち、このような運動パターンの生成それ自体は高次認知機構を必要としない。もちろん、鳴禽による学習性のさえずりの生成機構などを考えると、中枢神経系の働きと CPG の働きを明確に切り離せるわけではない (Zeigler & Marler, 2004)。さらに、CPG により生得的でリズムカルな運動を生じる動物種について仮想してみると、個体間での運動生成間隔のばらつきが小さければ、個体間の運動のオンセットタイミングを合わせるだけで一定程度の個体間運動同調が生じるであろう。とはいえ、リズムへの同調運動、とりわけ、同調の対象となる外部のリズムが多様なパターンを取り得るものへの同調運動については、(感覚刺激の知覚・認知から始まり、それに続く) 感覚情報と運動出力の協調が必須である。そのため、それら運動が脳における一定水準の認知過程を要することは明らかであり、この点において、リズム同調運動と CPG のみにより生成される運動とははっきり異なる。そのため、問題を整理するために、まず、リズム「同調」運動の生成と、外部からの入力から独立した単なるリズムカルな運動の違い、および運動を伴わないリズム知覚との違いについて以下に論じる。

リズム同調とリズムの知覚の違い

当然ながら、リズムへの同調運動は時間やリズムを知覚できるだけ自動的に生じるものではない。「刺激へのタイミング同調」と「刺激タイミングの知覚」の違いは自明であるように思われる。しかし、実際には、議論を進めていく中で、あるいは関連資料を参照している過程で、この違いについて混乱が生じることがあるようだ。そのことを示す一例を挙げる。動物の時間知覚については、古典的な実験心理学的手法により調べられてきた。殆どの本稿読者には説明不要だが、例えば、固定間隔 (Fixed Interval: FI) スケジュールを用いたオペラント条件づけに

よる学習においては、後述する特徴的な累積反応曲線のパターン (FI Scallop) が見られる。そして、このパターンは動物が一定の時間の経過を知覚することを示す。この種の実験でハト (*Columba livia*) を用いる場合には、つつき運動が繰り返されるという類似性もあってか、一部の研究者からそれら古典的な時間知覚の研究と比較して、先の研究 (Hasegawa, Okanoya, Hasegawa et al., 2011) の結果は何が異なるのかとの疑問が提起された。しかし、これらの研究の間には大きな違いがある。

FI スケジュールによるオペラント条件づけにおいては、前回の強化時点から、あらかじめ定められた時間経過後の最初の反応 (レバー押し、キーつつきなど) が強化される。学習が進むと、設定された時点までにまだ時間がある間は、動物の反応頻度は少なく、その時点が近づいてくるにつれ、動物の反応数が増していくようになる。この反応パターンの分析により、動物による時間間隔知覚の能力を検討できる。この実験デザインにおいては、動物は好きな時に好きなだけ反応して構わない。加えて、それらの反応を生み出す運動間隔自体にはリズムは不要である。また、被験体の心的処理においては、単一の、つまり前回の強化時点から現在までの時間知覚が重要で、それ以前に遡って強化時点の系列について認知処理を行うことはそれほど重要ではないと推測される。一方で、著者らの実験においては、トリには一度の刺激呈示に対して一度の応答を要求するため、結果として、トリからはメトロノーム刺激の呈示と同じ回数分の応答が得られるようになる。さらに、その反応系列には、メトロノームと似た一定の運動のパターンが生じる。そして、そのパターンと運動タイミングを分析することで、トリが自発的に同調するかどうか、すなわち、呈示された刺激に単に反応する以上のことを行うかが検討される。加えて、刺激も系列として提示されるため、被験体はその刺激系列の間隔から次の刺激タイミングを予測することとなり、その心的処理においては複数の時間間隔の知覚が関わるものと推測される。そのため、Hasegawa et al. (2011) が用いた手続きは、FI Scallop に基づいてタイミングの知覚を分析するのとは大きく異なる、運動によるリズムへの同調を調べるための新たな実験手法の提案となった。

それと前後して、ほかの方法によっても動物のリズム知覚研究が行われてきた。たとえば、行動および脳での遺伝子発現実験の結果に基づいて、ハツカネズミ (*Mus musculus*) は定間隔の音列と不定間隔の音列の違いを弁別すると報告されている (Herry et al., 2007)。また、発声学習能力 (後述) のあるムクドリ (*Sturnis vulgaris*) がテンポの弁別を

する (Hulse & Kline, 1993) 一方で、発声学習能力のないハトはリズムの弁別が苦手である (Hagman & Cook, 2010) ことが示された。ほかにも、いくつかの動物種においてはヒトの音楽の弁別や選好実験が行われてきたが、たとえば、発声学習能力を持つブンチョウ (*Lonchura oryzivora*) は音楽を弁別し (Watanabe & Sato, 1999), 音楽に対する好みを示した (Watanabe & Nemoto, 1998) のことである。最近では、セキセイインコによるリズムミカルな音列とそうでない音列への選好を調べた研究が行われ、その選好のパターンにオスとメスの間で違いがあったと報告されている (Hoeschele & Bowling, 2016)。これらの実験結果は、リズム同調運動に関連のある、タイミング知覚能力についての比較認知的知見を提供するが、しかし、これらとリズム同調運動ができるかどうかとは別の問題である。

トリによる発声行動「以外」のリズム生成の他の例

先述の通り、本稿の議論の焦点は、身体運動におけるリズム同調である。先に挙げた研究 (Patel, Iversen, Bregman & Schulz, 2009; Hasegawa et al., 2011) の結果が興味深い理由は、発声器官ではなく、四肢などの運動による聴覚刺激系列への同調を報告したことにある。私たちは、自身の経験により、さらには、聴覚情報と発声とともに音響信号であることにより、聴覚と発声の間に相互の強い関連があることは容易に理解できる。しかし、ここでは、聴覚と発声器官以外の身体部位の運動の協調について論じている。

なお、最近、野生環境でのオウムの一種による発声以外の特異でリズムミカルな運動が報告された。それによると、ヤシオウム (*Probosciger aterrimus*) は声を出しつつ、トリ自らが加工した道具を木の枝などに打ち付けて音を出す、その音列のパターンにはリズムがあることが示された (Heinsohn, Zdenek, Cunningham, Endler & Langmore, 2017)。この研究が示したのはリズムの生成であり、同調運動ではない。とはいえ、この報告は、オウムの仲間が野生環境においても発声のみならず身体を用いてリズムを生み出す傾向を持っていること、および、リズム同調研究の対象動物として優れた候補になる可能性を示唆する。

オウムの仲間による身体運動同調の由来として、head bobbing と呼ばれる、頭を繰り返し上下に振る生得的な行動を挙げる研究者もいる (ten Cate, Spierings, Hubert & Honing, 2016)。しかしながら、セイキチョウ (*Uraeginthus cyanocephalus*) のような歌鳥は、リズムミカルな身体運動を生成する能力を持ちながらも (Ota, Gahr & Soma, 2015),

音楽に合わせた同調運動を示さない。このことからすれば、head bobbing は、検討の余地があるとはいえ、リズム同調運動の由来を説明するものとしては限定的な力しかないと言わざるを得ないだろう。

個体間の相互作用を伴わない人工刺激へのリズム同調

もうひとつ強調すべきなのは、Patel, Iversen, Bregman et al. (2009) や Hasegawa et al. (2011) において同調運動を引き起こしたのが、動物が生成する音ではなく、任意の人工的な音列刺激であったことである。動物の行動を適応の視点から考えるのが重要であることはいうまでもない。一方で、本稿の話題は、ヒトに見られる音楽のリズムへの同調能力の起源である。ヒトの進化が要した時間の長大さに比して、極めて短時間に起きた音楽の文化的発展を考えると、この問題に関しては過度に行動生態学的視点に固執しないことも有用かもしれない。言い方を変えると、音楽の知覚・生成・同調能力が生物としてのヒトが進化の過程で獲得した生得的基盤に由来することに疑いの余地はないが、だからといって、ヒトの音楽性を検討する研究において、ヒトの発声や手を打ち鳴らす音などを刺激として用いた実験がより適切であるとはならないだろう。ヒトの研究においては、わずか数百年の歴史しか持たない楽器で演奏されるクラシック音楽や、電子音で作られるポピュラー音楽をさえ刺激として用いることができる。

しかし、殊、ヒト以外の動物を用いてこのテーマに取り組む際、純音で構成される音列などを刺激にすると、「生態学的に妥当な」動物の音声を用いるべきとの批判を受けることがある。しかし、実際には、このテーマにおいて特に興味深い点の一つが、任意の人工音楽のような生態学的応答を引き出す理由がなさそうな刺激に対してさえ、運動同調が引き起こされるのはなぜかという問いである。

というのは生態学的に妥当な刺激および状況下に限定すれば、多様な動物種において、外部からもたらされる感覚入力と関連した、CPG だけでは生成できないリズムミカルな行動が古くから多数報告されているからである。無脊椎動物でさえ、例えば、ホタル (*Photuris pensylvanica*) の一群は完全にばらばらではなく、ある程度同期して発光する (Buck, 1938)。さらに、シオマネキの一部 (*Uca mjoebergi*) は、他個体と動きを同調するように、もしくはかぶらないように、タイミングを計りながらハサミを振る (Kahn, Holman & Backwell, 2014)。とはいえ、それら行動のタイミング制御は、配偶者選択に関わる行動であり、あくまで生得的な運動リズムの枠内に限定されたものである。加えて、それらは個体間

の相互作用によって生み出されるものであり、かつ、即時に繁殖成功に関わる、すなわち直接的に適応度を高める行動である。この点で言えば、歌をうたう類人猿として注目されるテナガザルによる、ペアで生成される印象的なデュエットの例を取り上げることできる（例えば、Geissmann & Orgeldinger, 2000）。これは高い精度の運動協調を必要とする行動であるが、そのデュエットは個体間の相互作用により引き出された生得的な発声系列である。そのため、興味深い行動であるとはいえ、これまで述べてきた理由から音楽へのリズム同調とは異なる。

このような見方からすると、ヒトおよび Snowball が示す音楽へのリズム同調は、それらの例とは何かが大きく異なるように思われる。あるいは、行動の般化などによって説明する向きもあるかもしれないが、それにしては、これに類する行動を示す動物種があまりにも限定されている。そして、周囲に他個体がない状況でも生じるものであるため、これらの行動の結果が即時、繁殖成功に結び付くこともなさそうであるし、個体間相互作用によって生じる同調行動とも区別できる。これらの点からすれば、音楽へのリズム同調は特別な行動であると考えられる。そして、ヒト以外の動物一般が、音楽に同調して運動しないことからすれば、その基盤には、より複雑あるいはユニークな認知メカニズムがあるものと考えられる。なお、この分野における最近の総説である Wilson & Cook (2016) は、音楽やそれに合わせたダンスの生物学的起源に言及しながら、それと並行して、グループ内の運動や呼吸タイミングの同調には、重要な環境音を知覚可能にするための適応的意義があるとする仮説を述べたり、水生動物の泳動タイミングを同調させる適応的意義、母親の背中に乗って移動する子が母親と筋肉の収縮・弛緩を同調させる利点を議論するなどしたりしている。中には興味深い考察もあるものの、やはり、本稿著者は、そういった生態学的に直接議論可能な行動と音楽へのリズム同調の起源を並列に論じるのは難しく感じる。

タイミングを予測した運動と同調運動「系列」の違い

もう一点、本稿で論じているのが、単なるタイミング予測やそれに基づく単発的な運動ではなく、一連の刺激に対する運動系列（一連の運動）の同調であることも強調できる。他個体の発声に応じて、タイミングを高精度で調整しながら発声する動物がいることは、以前から知られている。たとえば、キンカチョウ (*Taeniopygia guttata*) を対にしておくと、片方が発するコール（単発の短い発声）に対し、もう片方がすばやく鳴き返すが、この潜時はほぼ一定

である。そして、このような鳴き交わしは秒単位で何度も繰り返されることがある。結果として、2 個体による、ある種の音列のようなものが生じることがある。

この現象に着目した最近の研究は、トリロボットを本物のトリと対にして、発声の交換を行わせる実験系を作り、キンカチョウの発声タイミングの調整能力と精度について検討した (Benichov, Benezra, Vallentin, Globerson, Long & Tchernichovski, 2016)。彼らはロボットの発声に対してトリが応える潜時をもとにタイミングを調整し、ロボットがトリの発声の上にかぶせるように発声する（つまり jamming をかける）ようにした。これをロボットに繰り返させるところ、本物のトリは数分のうちにその発声のタイミングを学び、かぶることがないように自身の発声タイミングを調整するようになったとのことである。これはたしかに興味深い報告であるが、この行動は鳴き交わしであるから、生来、1 回のコールに対して 1 回の応答が生じるのが基本と考えられる。つまり、このキンカチョウの研究が調べたのは、タイミングの知覚とそれに基づく単発的な応答の時間精度であり、リズム・音楽への運動同調とは異なるものである。さらに言えば、著者らはこの研究を synchronization の研究と位置付けているが、これは、複数の事象が同じタイミングに生じるという意味での同期の研究ではない。それに対し、同調運動の例である音楽に合わせた行進は、運動系列である歩行がまず存在し、連続して流れる音の拍に対し、その歩行運動の一連のパターンが一致するようになり、しかも同時に生じる結果として可能になる。なお、Hasegawa et al. (2011) もそのような行動の実験条件下での再現を狙ったがゆえに、トリに連続したキーつつきを要求したのであり、本稿著者の続く研究（後述）も同じ流れに沿ったものである。

にもかかわらず、リズム同調運動についての研究と先のキンカチョウの研究を関連づけるよう促されることがある。このことからすると、似た分野で活躍する多くの研究者でさえ、その違いを気に留めず、問いを混同しているように思われる。加えて、このキンカチョウの行動は個体間の相互作用から生じるものである。そして、このような同調は繁殖成功と直接的に関わるものだろう。これらの点からも、この研究結果は、音楽リズムへの同調という主題からは離れたところに位置するものである。

発声学習とリズム同調仮説

一方で、キバタンの Snowball のダンスは、ヒトの音楽 (Back Street Boys の楽曲) に合わせたも

のである。しかも、この研究は、音楽の再生速度を変えると、トリがそれに応じて運動のタイミングを調整する、つまり、生得的な運動様式との偶然の一致では説明できないリズム同調運動を生成することを示した。しかし、キバタンの進化の歴史において、ヒトの音楽に合わせた運動を生成するような淘汰圧を受けたとは考えにくい。では、なぜヒトやキバタンの Snowball はリズムに合わせて運動することができ、他の多くの動物にはそれができないのか。本節では、その理由を説明する一つの仮説を紹介する。

系統発生的には遠く離れたオウムとヒトに共通する珍しい特徴の一つは発声学習能力である。オウム・インコによる優れた声まね、すなわち発声模倣（もしくは発声学習）については良く知られている。どの分類群に属する動物がこの能力を有するかに関しては意見の相違があるものの、この分野の研究者間で、程度の差こそあれ、発声模倣能力があるとの共通認識が得られているのは、哺乳類ではヒト、鯨類の一部、ゾウ、アザラシの一部個体、コウモリの一部、鳥類ではオウム目、スズメ目とハチドリの仲間限定されている。

さて、Snowball によるリズムに合わせた運動を報告した Patel は、それに先立って「発声学習とリズム同調」仮説を発表している (Patel, 2006)。発声学習能力とは、つまりは、関連する諸器官の運動により、聴覚として与えられたのと同様の音を発声として出力する能力のことである。そして、この能力は、感覚フィードバックに基づいた実時間の運動制御を要することがわかっている。それゆえ、要約すれば、この仮説は、この発声学習能力の神経・心理基盤が発声器官の運動ではなく、(副産物として)四肢の運動に適用されるようになれば、リズムに合わせた身体運動が可能になるのではないかというものである。Snowball のダンスについての報告は、このアイデアを支持する事例となった。加えて、Schachner, Brady, Pepperberg & Hauser (2009) は、YouTube を検索し、“音楽に合わせてダンスをする”動物の膨大な動画像について、音楽の拍と身体運動のタイミングを分析した。音楽を聞かせると、イヌその他の発声学習能力を持たない種を含め動物が動き回ることがある。そして、その運動タイミングは音楽のリズムにあっていように見えるかもしれない。しかし、この研究は、実際に動画像を分析してみると、ほとんどの動物については、その動きのパターンには音楽の拍との同期が見られないことを示した。ところが、同時に、彼らは発声学習能力を持つ動物種に限れば、その一部において、身体運動がリズムと同調している例が見つかることを報告した。それに加え、先述のように、本稿著者らによる研究

の結果 (Hasegawa et al., 2011) は、発声学習能力のあるセキセイインコが訓練によってリズムに合わせた身体運動を生成し、ある意味では自発的にリズムに同調することを示した。そのため、この研究も発声学習とリズム同調仮説を支持するものとなったと言える（とはいえ、先の Schachner, Brady, Pepperberg et al. (2009) においては、音楽に合わせて運動するセキセイインコの動画は確認されていない。この点については後にふたたび言及する。なお、彼らの研究については YouTube にアップロードされる動画にはユーザーによる偏向がある、人気の高い伴侶動物の動画の数が増えることが避けられないため、調査対象となるデータベースとして問題があるなどの批判もある）。

その後、オペラント条件づけを用いた1頭のアシカ (*Zalophus californianus*) を対象とした実験が行われた (Cook, Rouse, Wilson & Reichmuth, 2012)。そのアシカは訓練の結果、Snowball がダンスを踊るときに流された「Back Street Boys」の曲に合わせて頭を上下させる運動を生成するようになり、その運動タイミングを分析したところ、リズムへの同調が確認された。これは、先のセキセイインコのオペラント条件づけ実験と同様に、エサを報酬とした訓練により獲得されたものであって、Snowball のダンスとは異なる行動であるとも言えるが、いずれにせよ、アシカにおいては発声学習能力が認められていないため、彼らは発声学習とリズム同調仮説に否定的な議論を展開した。とはいえ、アシカと近縁のアザラシ (*Phoca vitulina*) については発声模倣の報告例があることから (Ralls, Fiorelli & Gish, 1985)、この点については議論が収束していない（なお、系統発生の上ではアシカとアザラシは（ヒトとチンパンジーの分岐に先立つ）2300万年以上前に分岐しているとの指摘もある；Wilson & Cook, 2016）。一方で発声学習能力を持たないとされるチンパンジー (*Pan troglodytes verus*) を訓練し、一定の条件に限定されたものではあるものの、リズム同調とみられる行動を確認したという報告もある (Hattori, Tomonaga & Matsuzawa, 2012)。その後、チンパンジーについては、さらなる研究が行われ、自己ペースでのタッピングを行わせながら聴覚メトロノームを聞かせたところ、一部の条件でチンパンジーのタップタイミングがメトロノームのリズムと似るとの報告もなされた (Hattori, Tomonaga & Matsuzawa, 2015)。こちらは、定間隔で生じる自発運動のタイミングが、外部からもたらされる周期的な音列により影響を受けるかを、言い換えれば、ヒトの歩行テンポが意図せず行進曲に合ってしまうような現象が生じるかを検討したも

のである。

本稿著者らは、セキセイインコの一群に対し、自己ペースで2つのキーを交互につつき訓練を行い、2番目のチンパンジー研究と似た実験を行った(Seki & Tomyta, 2018)。その結果、一部のトリにおいて、メトロノームの速度を変えると、つつき間隔が変化し、メトロノームの呈示によりつつきタイミングの偏向が生じることが示された。とはいえ、予想していたほどの強いリズムへの引き込みは見られなかった。しかしながら、大学生の被験者を対象として同様の実験を行ったところ、ヒトのリズム同調傾向は、セキセイインコのそれよりも強かったとはいえ、ヒトにおいてさえ、口頭または文章による教示がない場合には、つまり意図的ではないときには、必ずしもリズム同調を示すとは限らないことも示された。この例は、オペラント条件づけを用いた実験の限界を示したものとも言える。一般に、この種の実験ではことばによる教示をしないため、被験体は報酬を得るための戦略を自由に決められる。ゆえに、何らかの能力の存在を検出できないとしても、その能力がないと結論づけることは適当ではない。とはいえ、オペラント条件づけを用いることに利点があるのはいうまでもない(Snowballを使った研究のように、特定の個体が示す自発的な運動を待つ必要がない、ランダムにリクルートした複数個体を用いることで、特定の個体に依存しない、より一般的なデータを得られる、等)。実際に、セキセイインコのリズム同調能力はオペラント条件づけを用いて検出された(Hasegawa et al., 2011)。ゆえに、やはり、動物の自発的な行動について調べるためには、事例的な研究も含めた包括的な検討が必要だろう。

なお、本稿著者らは、ジュウシマツ(*Lonchura striata* var. *domestica*)を対象に、Hasegawa et al.(2011)とほぼ同様の実験を行った(Seki, Okanoya & Ikkatai, 改稿中)。ジュウシマツはオウムの仲間と比して、限定的な発声学習能力を持つため、発声学習とリズム同調仮説の妥当性を比較・検討する種として適している。実験の結果、ジュウシマツの応答は、およそ刺激呈示後に生じ、そのタイミングの遅れは別に計測した反応潜時とほぼ一致した。これは、ジュウシマツがメトロノームのリズムを手掛かりにしてつつき行動を生成していたのではなく、メトロノームを構成する個々の刺激それぞれに一つ一つ応答していたことを示唆する。つまり、この実験においては、ジュウシマツが積極的にリズムと同調して反応することを示す証拠は得られなかった。この結果は、Hasegawa et al. (2011) が示したセキセイインコによる自発的な同調運動の生成の意義を改めて際立たせるとともに、発声学習能力を持つ

というだけで動物が積極的にリズムへの同調運動を生じるわけではないことを示すものともなった(ただし、実験に用いられたジュウシマツはすべて成鳥であったため、発声パターンを獲得するための可塑性が失われていたことが結果に関係したかもしれない)。

さて、近年、ほかにもリズム同調運動の種間比較を議論する材料が得られつつある。発声学習能力を持たないニホンザル(*Macaca fuscata*)を使った研究報告によると、オペラント条件づけにより、ディスプレイ上に左右交互に、かつリズムカルに呈示される視覚刺激を視線で追跡するよう訓練したところ、サルはリズムに同調し、視覚刺激の呈示を予想した眼球運動を示すようになった(Takeya, Kameda, Patel & Tanaka, 2017; Takeya, Patel & Tanaka, 2018)。さらに、対面する2頭のサルに左右2つのボタンを交互に押す課題を行わせたところ、さらに、対面するサルをビデオ動画に変え、腕の動きの速度をコントロールして実験した場合でも、腕の動きが同調したとする研究報告もある(Nagasaka, Chao, Hasegawa, Notoya & Fujii, 2013)。なお、この研究においては、同調運動が聴覚よりも視覚情報によって強く引き起こされたことも興味深い。

これら一連の研究結果は、音楽のリズムへの同調という限定を外せば、リズム同調能力が発声学習能力とは異なるメカニズムに由来することを示すものにも思われる。さらに、聴覚刺激として提示される音列への同調についても、その由来を発声学習能力以外に求める余地は多分に残されていると考えるべきだろう。例えば、gradual audiomotor evolution 仮説(Merchant & Honing, 2014)は、リズムに乗った運動を生じる神経系は、発声制御・発声学習に関わる神経系との重複があるとしても、密接に関わるものではないと主張している。

一方で、リズム同調能力の由来を単一の要因に求める必然性はない。というのは、身体形状におけるのと同様、行動においても収斂進化は生じるため、同じように見える行動であっても、必ずしも、それらがすべて同様の進化過程を経て成立したとは限らないからである。さらに、ヒトの認知や身体システムのような、大きく複雑な系の一部に異常が生じた場合には、その系の他の機構がそれを補完することが起きる。それと似たことがリズム同調運動システムの進化において生じなかったと断言することもできないだろう。

このように検討できる可能性が他にも幾つかあるとはいえ、やはり、ヒトが四肢を使って生成する優れたリズム同調能力には、発声との関連を想起させる事象が多いことも事実である。たとえば、ポート

漕ぎや綱引きなどにおいては、一般に、掛け声を通じて身体運動のタイミングを一致させる。加えて、ヒト乳児の発達において、リズムカルな身体運動の頻度と基準喃語の開始の時期に関連があることを指摘した報告もある (Ejiri, 1998)。

発声学習に関わる神経系からの考察

それで、どのような立場をとるにせよ、リズム同調運動の由来を探る際に、発声学習能力を完全に除外して考えることは、その答えに近づくために不利に働くのではないだろうか。実際に、この視点に立脚することにより、オウムの仲間が発声器官以外の身体部位を使って優れたリズム同調を見せる理由を考察するために、その神経系の構造からヒントが得られている。

ヒト以外の動物における発声学習を可能にする神経回路については、キンカチョウやジュウシマツなどの歌鳥を中心に研究が進められ、膨大な知見が蓄積されてきた。その回路は神経細胞が密集してできている複数の「歌神経核」が接続されて構成される。即初期遺伝子の発現研究により、さえずり後にそれら歌神経核のいくつかにおいて、遺伝子発現が起こることが示された。それに加え、興味深いことに、いくつかの歌神経核の周辺には、それらの核を取り囲むように、ホッピングなどの身体運動に関連して遺伝子が発現する領域があることがわかった (Feender et al., 2008)。オウムの仲間の発声学習に関わる中枢神経系については、歌鳥ほどたくさんの知見があるわけではない。しかし、発声学習に関わる歌鳥に類似した神経回路があることはわかっており、同時に、歌鳥のそれとはいくらかの相違点があることも知られている。その一つは、それら神経核のいくつかには、さらに核 (コア) と外殻 (シェル) からなる構造が存在し、それらが独自に接続された2重の回路となっているという点である (Chakraborty et al., 2015)。つまり、オウムの仲間は、発声学習を行う神経系と身体運動に関わる領域に挟まれた形で (主として発声制御のために機能するものであるとはいえ) もう一つの回路を持っていることになる。この構造の違いによって、オウムの仲間と歌鳥の間にみられる、身体運動によるリズム同調能力の違い、例えば、求愛の際にリズムカルに運動する歌鳥 (e.g. Ota, Gahr & Soma, 2015) の仲間について、音楽リズムへの同調運動を示す資料が見つからないこと (先述の YouTube の動画調査研究: Schachner, Brady, Pepperberg et al., 2009)、オペラント条件づけによるメトロノーム刺激に合わせたタッピング課題において、歌鳥であるジュウシマツが刺激のタイミングを予測した運動を生じないこと (Seki,

Okanoya & Ikkatai, 改稿中) などが説明できるのかもしれない (ten Cate, Spierings, Hubert et al., 2016)。

発声学習能力と社会性が促したヒトのリズム同調能力の進化というシナリオ

以上の議論を踏まえ、終わりに、ヒトが極めて優れたリズム同調能力を持つのはなぜかという問題をまとめる。キバタンの例など一部の例外はあるものの、やはり他の動物と比較すると、ヒトのリズム同調能力は際立って優れている。そして、発声学習能力との関連を考えるのは筋が良いと思われる。一方で、本稿著者らの研究結果は、発声学習能力だけでその理由を説明するのには限界があることも示唆しているように思われる。加えて、チンパンジーやアシカによる研究報告は発声学習能力以外にも、その由来を求め得ることを示しているのかもしれない。例えば、高度に社会的な動物であったヒトの先祖において、他個体との協調能力が高いことが、繁殖成功度を高めた、すなわち適応的に働いたことは想像に難くない。そういったものが前適応になり、他個体の運動以外のリズムへの同調を可能にしたとするシナリオも考えられるだろう。一方で、非常に社会性の高いイヌなどの動物においてさえ、音楽へのリズム同調を示すデータがないことからすれば、社会的な協調だけで説明をつけることは難しいだろう。

そうすると、現時点で得られている知見に基づくならば、ヒトに見られる高度なリズム同調運動能力は、霊長類においてはヒトだけが有する発声学習能力とヒト集団に見られる高度な社会性が要求する協調、これらが結びついて獲得されたものであると仮定するのが最も尤もらしいのではないか。そして、そのスピンオフとして、適応には直接関係のない、音楽などのリズムへの運動同調能力が生じたというシナリオが描ける (Figure 1)。発声学習能力がヒトの先祖においてどのように獲得されたのか、トリその他の動物の発声学習能力の獲得と同様の進化的な選択圧がかかったのか、などは不明であるが、一つの見方として、その能力が恣意的な呼吸制御と関わるとするものもある。この立場に立脚すれば、ヒトの先祖において、まず発声学習能力が社会的協調とは独立に獲得されたのち、優れた音声コミュニケーション能力を持つ個体が選択された結果として、その能力が精緻化されたと考えられる。発声学習能力を持つ動物は必然的に、音声を構成する要素の知覚に敏感であると考えられる。一方の社会的協調は同期をとまなう協力行動が物理的な利益をもたらし、さらに、心理的な親密さや友好関係を築くのに役立つなどの理由から、社会性動物であったヒトの先祖

Figure 1. A scenario explaining the origin of synchronization of movements to musical rhythms in humans.

およびその他多くの霊長類に共通であったかもしれないと考えられる。先述のように、サルにおいても視覚刺激に対する同調の報告があるが、そのような能力の起源はこの社会的協調が適応的であったことに由来すると考えられるかもしれない。これら2つの能力を高度に発達させたヒトなど一部の動物においては結果として、音楽の拍のように生得的なものとは言えない多様なパターンのリズムにも同調しやすい傾向が、副産物として生じたとするシナリオを考えることができるかもしれない。

現在、本稿著者はオカメインコ (*Nymphicus hollandicus*) を被験体として同調行動を研究している。セキセイインコは米国を含む多くの国でもっとも人気のある伴侶動物であるにもかかわらず、先述の YouTube の動画調査の研究においては、セキセイインコによる音楽に合わせた自発的な運動の例は見出されなかった (Schachner, Brady, Pepperberg et al., 2009)。一方、オカメインコは分類学的にはセキセイインコよりもキバタンに近い。したがって、オカメインコにおいては、自己ペースで運動している間に、外部から聴覚刺激のリズムを与えると、それに対する同調運動が見られるかもしれない。現時点では、キーつつきによる同調運動の実験は行っていないが、すでに、いくらかの興味を

引く行動が確認されている。例えば、ヒナの時期から餌付けをして育てることで、ヒトとの強い社会的関係を築いた個体が、ヒトが生成するリズムカルな音列を発声により自発的に模倣し、さらには、それに対する自発的な発声同調を見せるようになっている (Seki, 準備中)。こういった現象を通じて、ヒトとヒト以外の動物を対象として、比較・発達認知の視点から「発声学習能力と高度な社会的協調能力の双方が促進した音楽のリズムへの同調運動能力の進化」というシナリオを検証できるようになることを期待している。

なお、今後このテーマに取り組む際には、本稿が議論してきたように、音楽のリズムに対する運動同調とそれ以外に対するものとを区別することに加え、さらに、研究の対象が、刺激のタイミングと完全に同期した運動なのか、刺激のタイミングに同期しない (たとえば裏拍などの) 音楽のリズムに乗った運動なのか、または、単純なメトロノームのような定間隔の音列に対する運動なのか、あるいは、しばしば音楽に見られるような強弱を入れた複雑な拍に対する運動なのか (Fitch, 2013) などを分けて考えることも重要かもしれない。そして、それらにつき、それぞれが異なるメカニズムによって実現する可能性を検討する必要もあるかもしれない。その他、訓

練せずとも同調運動を生じる動物と、訓練すれば同調運動を習得できる動物、および訓練してもそれを獲得することのできない動物の違いがどこにあるのか (Schachner, 2013), 加えて、訓練された同調運動の中に見られる自発性の違いなど、考えられる問いも多く残されている。さらに、本稿では様々な鳥類種を取り上げたが、それらを含む種ごとの発声や運動についての生態学的な知見 (雌雄で鳴き交わす、雄が一方向的にディスプレイをするなど) に基づいて、リズムの生成・知覚・同調に関わる傾向をまとめる試みはなされていない。そのような試みは、音楽リズムへの同調の起源の探求に直接結び付くものとはならないかもしれないが、その萌芽についての理解を深めるものになるかもしれない。今後の研究で、これらを整理し、総合的・包括的に検討することで、ヒトの持つ極めて高度なリズム同調運動の由来についての理解を進めることができるだろう。

謝辞

本研究は JSPS 科研費 17H06380, 17H01015 の助成を受けたものです。

引用文献

- Benichov, J. I., Benezra, S. E., Vallentin, D., Globerson, E., Long, M. A., & Tchernichovski, O. 2016 The forebrain song system mediates predictive call timing in female and male zebra finches. *Current Biology*, **26**(3), 309-318.
- Brown, T. G. 1911 The intrinsic factors in the act of progression in the mammal. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **84**(572), 308-319.
- Buck, J. B. 1938 Synchronous rhythmic flashing of fireflies. *The Quarterly Review of Biology*, **13**(3), 301-314.
- ten Cate, C., Spierings, M., Hubert, J., & Honing, H. 2016 Can birds perceive rhythmic patterns? A review and experiments on a songbird and a parrot species. *Frontiers in Psychology*, **7**, 730.
- Chakraborty, M., Walløe, S., Nedergaard, S., Fridel, E. E., Dabelsteen, T., Pakkenberg, B., ... Jarvis, E. D. 2015 Core and shell song systems unique to the parrot brain. *PLoS One*, **10**(6), e0118496.
- Cook, P., Rouse, A., Wilson, M., & Reichmuth, C. 2013 A California sea lion (*Zalophus californianus*) can keep the beat: motor entrainment to rhythmic auditory stimuli in a non vocal mimic. *Journal of Comparative Psychology*, **127**(4), 412.
- Ejiri, K. 1998 Relationship between rhythmic behavior and canonical babbling in infant vocal development. *Phonetica*, **55**(4), 226-237.
- Feenders, G., Liedvogel, M., Rivas, M., Zapka, M., Horita, H., Hara, E., ... Jarvis, E. D. 2008 Molecular mapping of movement-associated areas in the avian brain: a motor theory for vocal learning origin. *PLoS One*, **3**(3), e1768.
- Ferster, C. B., & Skinner, B. F. 1957 Schedules of reinforcement. East Norwalk, CT: Appleton-Century-Crofts.
- Fitch, W. 2013 Rhythmic cognition in humans and animals: distinguishing meter and pulse perception. *Frontiers in Systems Neuroscience*, **7**, 68.
- Geissmann, T., & Orgeldinger, M. 2000 The relationship between duet songs and pair bonds in siamangs, *Hylobates syndactylus*. *Animal Behaviour*, **60**(6), 805-809.
- Hagmann, C. E., & Cook, R. G. 2010 Testing meter, rhythm, and tempo discriminations in pigeons. *Behavioural Processes*, **85**(2), 99-110.
- Hasegawa, A., Okanoya, K., Hasegawa, T., & Seki, Y. 2011 Rhythmic synchronization tapping to an audio-visual metronome in budgerigars. *Scientific Reports*, **1**, 120.
- Hattori, Y., Tomonaga, M., & Matsuzawa, T. 2013 Spontaneous synchronized tapping to an auditory rhythm in a chimpanzee. *Scientific Reports*, **3**, srep01566.
- Hattori, Y., Tomonaga, M., & Matsuzawa, T. 2015 Distractor effect of auditory rhythms on self-paced tapping in chimpanzees and humans. *PLoS One*, **10**(7), e0130682.
- Heinsohn, R., Zdenek, C. N., Cunningham, R. B., Endler, J. A., & Langmore, N. E. 2017 Tool-assisted rhythmic drumming in palm cockatoos shares key elements of human instrumental music. *Science Advances*, **3**(6), e1602399.
- Herry, C., Bach, D. R., Esposito, F., Di Salle, F., Perrig, W. J., Scheffler, K., ... Seifritz,

- E. 2007 Processing of temporal unpredictability in human and animal amygdala. *Journal of Neuroscience*, **27**(22), 5958–5966.
- Hoeschele, M., & Bowling, D. L. 2016 Sex differences in rhythmic preferences in the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*): a comparative study with humans. *Frontiers in Psychology*, **7**, 1543.
- Hulse, S. H., & Kline, C. L. 1993 The perception of time relations in auditory tempo discrimination. *Animal Learning & Behavior*, **21**(3), 281–288.
- Kahn, A. T., Holman, L., & Backwell, P. R. 2014 Female preferences for timing in a fiddler crab with synchronous courtship waving displays. *Animal Behaviour*, **98**, 35–39.
- Merchant, H., & Honing, H. 2014 Are non-human primates capable of rhythmic entrainment? Evidence for the gradual audiomotor evolution hypothesis. *Frontiers in Neuroscience*, **7**, 274.
- Ota, N., Gahr, M., & Soma, M. 2015 Tap dancing birds: the multimodal mutual courtship display of males and females in a socially monogamous songbird. *Scientific reports*, **5**, 16614.
- Nagasaka, Y., Chao, Z. C., Hasegawa, N., Notoya, T., & Fujii, N. 2013 Spontaneous synchronization of arm motion between Japanese macaques. *Scientific Reports*, **3**, 1151.
- Patel, A. D. 2006 Musical rhythm, linguistic rhythm, and human evolution. *Music Perception: An Interdisciplinary Journal*, **24**(1), 99–104.
- Patel, A. D., Iversen, J. R., Bregman, M. R., & Schulz, I. 2009 Experimental evidence for synchronization to a musical beat in a nonhuman animal. *Current Biology*, **19**(10), 827–830.
- Ralls, K., Fiorelli, P., & Gish, S. 1985 Vocalizations and vocal mimicry in captive harbor seals, *Phoca vitulina*. *Canadian Journal of Zoology*, **63**(5), 1050–1056.
- Repp, B. H. 2005 Sensorimotor synchronization: a review of the tapping literature. *Psychonomic Bulletin & Review*, **12**(6), 969–992.
- Schachner, A. 2013 If horses entrain, don't entirely reject vocal learning: An experience-based vocal learning hypothesis. *Empirical Musicology Review*, **7**(3–4), 157–159.
- Schachner, A., Brady, T. F., Pepperberg, I. M., & Hauser, M. D. 2009 Spontaneous motor entrainment to music in multiple vocal mimicking species. *Current Biology*, **19**(10), 831–836.
- Seki, Y., & Tomyta, K. 2018 Effects of metronomic sounds on a self-paced tapping task in budgerigars and humans. *Current Zoology*. 10.1093/cz/zoy075
- Takeya, R., Kameda, M., Patel, A. D., & Tanaka, M. 2017 Predictive and tempo-flexible synchronization to a visual metronome in monkeys. *Scientific Reports*, **7**(1), 6127.
- Takeya, R., Patel, A., & Tanaka, M. 2018 Temporal generalization of synchronized saccades beyond the trained range in monkeys. *Frontiers in Psychology*, **9**, 2172.
- Watanabe, S., & Nemoto, M. 1998 Reinforcing property of music in Java sparrows (*Padda oryzivora*). *Behavioural Processes*, **43**(2), 211–218.
- Watanabe, S., & Sato, K. 1999 Discriminative stimulus properties of music in Java sparrows. *Behavioural Processes*, **47**(1), 53–57.
- Wilson, D. M., & Wyman, R. J. 1965 Motor output patterns during random and rhythmic stimulation of locust thoracic ganglia. *Biophysical Journal*, **5**(2), 121.
- Wilson, M., & Cook, P. F. 2016 Rhythmic entrainment: why humans want to, fireflies can't help it, pet birds try, and sea lions have to be bribed. *Psychonomic bulletin & review*, **23**(6), 1647–1659.
- Zeigler, H. P., & Marler, P. (Eds.). 2004 *Annals of the New York Academy of Sciences: Vol. 1016. Behavioral neurobiology of birdsong*. New York, NY, US: New York Academy of Sciences.

(2018.12.31 受稿, 2019.5.29 受理)