招待講演

ジュウシマツの歌文法：その脳内表現と進化

岡ノ谷一夫

要 約：鳴禽類においては歌はオスがメスを性的に誘引するための行動である。また、この行動は幼鳥期に親から学習される行動である。一般に鳥の歌は複数の歌素を固定した順番に配列することでできている。しかし、ジュウシマツの歌は特異で、複数の歌素を非決定的に配列してうたう。この配列規則は、有限状態文法としてあらわすことができる。どうしてジュウシマツの歌はこのように複雑なのであろうか。まず、解剖学的なレベルでの局所破壊実験により、歌を制御する階層的構造が明らかになった。次に、機能を知るためのメスの好みを測定する実験により、複雑な歌はメスの性選択により進化したことが示唆された。さらに、ジュウシマツの祖先種であるコシジロキンパラのオスの歌はより単純であるが、メスは潜在的に複雑な歌に対する好みをもつことがわかった。以上の結果から、複雑な行動の進化と脳の変化について考察し、ヒトの言語の起源に迫る手がかりとしたい。

索引用語：鳥の歌、生成文法、有限状態文法、階層構造、進化

Finite-State Syntax in Bengalese Finch Song :
Brain, Behavior and Evolution

Kazuo Okanoya

Abstract : In passerine birds, song is a learned behavior used by males to attract females. Generally, a song is composed of several types of song notes and the order of these notes is stereotyped. However, unlike most songbirds studied to date, Bengalese finches sing non-deterministic songs that may be described by a finite-state syntax. Why do Bengalese finches sing such complex songs? First, to answer from the mechanical point of view, we found that the finite-state syntax is expressed in hierarchically organized brain nuclei in this species. Next, to answer from the functional point of view, we were able to show that a song with syntax is more attractive to female birds, and therefore the song syntax in Bengalese finches may have evolved through sexual selection. Furthermore, to answer from the evolutionary point of view, we found that song syntax was absent in the ancestor species of the Bengalese finch yet females of the ancestor species preferred syntactically complex songs. Based on these results, we discuss the evolution of complex behavior and

千葉大学文学部：〒263-8522 千葉市稲毛区弥生町1-33

科学技術振興事業団さきがけ研究21：〒105-0013 港区浜松町2-2-11 廣瀬ビル4F

Faculty of Letters, Chiba University : 1-33 Yayoi-cho, Inage-ku, Chiba, 263-8522

PRESTO, Japan Science and Technology Corporation : Hirose Bldg. 4F, 2-2-11 Hamamatsu-cho, Minato-ku, Tokyo 105-0013

原稿受理：1999年8月18日

associated changes in the brain. Through these considerations, we hope to propose a hypothesis on the origin of human language.

Key words : birdsong, generative syntax, finite-state syntax, hierarchical structure, evolution

はじめに

スズメ目鳥類の囀りは、複数の音素からなり、われわれ人間の耳にメロディアスに聞こえることから、“歌”と呼ばれることが多い。鳥類の歌は、主にオスによって、メスへの求愛のため、また、ライバル牽制となわばり防衛のためにうたわれる¹⁾。歌を構成する音素の音響構造や、音素の配列様式（シンタックス）は種によって一定のパターンがあるが、個体レベルでの変動も大きい。鳥類の歌は、縦軸に時間を、横軸に周波数をとった音響スペクトログラム（ソナグラム）で

表現するとわかりやすい。図1中はジュウシマツの歌、図2中はその祖先であるコシジロキンバラの歌のソナグラムである²⁾。

このような複雑な運動パターンである鳥類の歌は、2段階の学習を経て修得される。幼鳥は父親の歌を聴いて聴覚的な記憶を作り（感覚学習）、これを手本に自分の発声パターンを鍛錬して（運動学習）成鳥の完成された歌へと至るのである³⁾。小鳥の歌は、大脳の歌制御系と呼ばれる神経回路により学習され制御される。大脳歌制御系の出力は、延髄の舌下神経核を直接制御し、左右気管支にある鳴管という発声器官の6対の筋

図1 ジュウシマツ（上）とその歌のソナグラム（中）、歌の素音間推移図（下）。文献22より改変。

図2 コシジロキンバラ（上）とその歌のソナグラム（中）、歌の素音間推移図（下）。文献22より改変。

図3 ジュウシマツの歌の＜文法＞. あるジュウシマツの歌(上, 1.6秒分)を素音ごとにアルファベットで表し, 120秒分を記号列にする. この記号列の中から, 繰り返し現れてくる文字列を固まりとして切り出し, 有限状態文法であらわすことができる. 文献22より.

これらの規則で上の記号列を書き換えると,

S1: 1212 hi 312312121

S2: 1212121212 abg 12312121231

S3: aabab 1212123123121 bc 12121 bh 31 bc 1

となった. このように書き換えると, 素音全体の5%未満の切り落としでチャンク列に書き換えることができた. 切り落としをのぞいて, チャンク列に変換した記号列を産出する有限状態文法を構成すると, 図3下のようなものができた. これをさらに書き換え規則 [12 → α , 123 → β] で書き換えると,

S1: $\alpha\alpha$ 3 $\beta\alpha\alpha$

S2: $\alpha\alpha\alpha\alpha\beta\alpha\beta$ 1

S3: $\alpha\alpha\beta\beta\alpha$ 1 $\alpha\alpha$ 1 1

となった. このレベルでは, α と β の出現はランダムであるように見える.

以上のように, ジュウシマツの歌は, 素音から構成されるが, 素音 (E) の集まりであるチャンク (C), チャンクの集まりであるフレーズ (P), フレーズの集まりである歌 (S) と, 階層的な構成を持つことがわかった. このような文法はもちろん, ヒトの生成文法とは異なる. ヒトの生成文法では, 巧妙な単語連鎖の確率モデルではどうしても生成できないが, 単純なルールをさえわかれば生成可能な文が多い. ジュウシマツの＜文法＞がそのようなルールでないと記述できないものかどうか, または, ヒトの文法のような入れ子構造をもったルールが必要かどうか, まだ多くの検討を要するが, 少なくとも有限状態文法ではあることは確かである.

Pinker は, 「鳥の歌は, 同じフレーズをランダムにいじくって繰り返している. 羽の生えたチャーリー＝パーカーさ」というが⁹⁾, これはチャーリー＝パーカーに失礼なばかりではなく, ジュウシマツにも失礼である. どちらも, 音をランダムにいじくって繰り返しているのではなく, パーカーにはパーカーの, ジュウシマツにはジュウシマツの文法があるのだから.

小鳥の歌の＜文法＞の脳内表現

このような階層性を持ったジュウシマツの歌は, 脳内でどのように表現されているのだろうか. 人間言語とは異なり, 小鳥では, 歌を制御する(ためにのみ存在する)神経回路が完全に同定されている.

前述のように, ジュウシマツと同じカエデチョウ科に属するキンカチョウは小鳥の歌の神経科学的研究における標準動物となっている. キンカチョウの歌は, ジュウシマツの歌のように, 複数のフレーズから構成されておらず, たったひとつのフレーズしかない. つまり, S は常に同じ P からなり, P は常に確定的な E 列を産出する. もちろん, このような固定的な歌をうたう対象では, かえって研究がしやすいという利点はある: キンカチョウの歌産出と歌知覚においては, フレーズ単位の処理を担当する部位と要素単位の処理を担当する部位とが同定されているのである.

これらは, 脳の HVC と RA と呼ばれる部位で, HVC の神経細胞はフレーズ単位の歌に反応し, RA の神経細胞は要素単位で反応する^{10,11)}. さらに, 覚醒しているキンカチョウの HVC を微量電極で刺激すると, 歌全体が影響を受けるが, RA の刺激では, 歌の特定の要素のみ影響を受ける. これらの実験データから, S → E の制御が HVC → RA の解剖学的構造に反映されていることが示唆される. これらの成果は, 階層性をもった行動を神経レベルで明らかにした見事な例である.

ジュウシマツにおいては, さらに何層かの解剖学的構造が加わり, 変換規則に冗長性が加わることになったと予測できる(図4). 私の研究室でのデータでは, 解剖学的に HVC の上流に位置する Nif と呼ばれる部位が, フレーズ間の遷移に自由度を与えていることを示唆している. Nif を破壊されたジュウシマツの歌では, あるフレーズから他のフレーズに遷移するときの多義性が失われるのである¹²⁾. また, HVC 内ではチャンクに対応する選択性を持つ神経細胞があることが発見されつつある. これに加えて, HVC と RA を迂回して接続している伝導路 (HVC → AreaX → DLM → IMAN → RA; 図4参照)の一部が, チャンクレベル

図4 鳥の歌制御系。ジュウシマツの脳を中心から少しはずれたところで縦にスライスしたところの模式図。左が前方(大腦)。黒く塗りつぶした部分は歌を直接制御するのに必要な神経核、灰色の部分は歌を学習するのに必要な神経核。文献 23 より。

での冗長性に関与することもわかってきた。たとえば AreaX の一部を破壊すると、繰り返しのある素音の繰り返し回数が非常に不確定になる¹³⁾。AreaX は哺乳類の大脳基底核の一部と相同であるから、この症状はパーキンソン病による言語障害と相同である。

以上説明した脳内のネットワークのうち、メスの脳にも存在するのは、DLM と LMAN のみである。ところが、ジュウシマツの歌は、メスに鑑賞されてこそ意味があるものなのだ。メスがオスの歌を鑑賞するのは、どのようなメカニズムによるのだろうか。Nif, HVC と RA で構成される知覚の階層構造が、メスには全くないのである。それならば、メスはまったく別のメカニズムをもっていなければならない。にもかかわらず、心拍数変化を指標としたわれわれの最近の実験では、オスよりもメスのほうが歌の階層構造を知覚する能力が高いことが示されている¹⁴⁾。ジュウシマツのメスが歌をどのような仕組みで解釈しているのかは、今後もっとも興味ある課題のひとつである。

歌文法の学習と発達

ジュウシマツにおいて、歌は生後 35 日ころから発現し、生後 120 日ころまでゆっくりとした時間を経て発現していく¹⁵⁾。ジュウシマツの生殖可能日齢は生後 90 日くらいであるから、ジュウシマツは大人になってからも歌の発達が続いている動物である。ジュウシマツにとって、歌は時間をかけて練成する価値のある行動なのであろう。

記号列の統計的性質から、チャンクを切り出す能力

が生後 8 ヶ月の幼児にあることが Saffran らにより示されている¹⁶⁾。ジュウシマツのヒナが歌を学習する際、父親の歌にふくまれるチャンクの多くをコピーしていることから、ジュウシマツのような鳥類でも、幼児と同様に入力記号列の統計的性質から形態素を抽出する能力があることが示唆される。

われわれは、ジュウシマツの近縁種であるが固定列からなる歌をうたうキンカチョウをジュウシマツの親に里子に出すことで、キンカチョウがどのような歌をうたうのかを調べてみた¹⁷⁾。この結果、たとえ里親の歌に要素の繰り返し、あるフレーズから他のフレーズへの戻りなどの構造が含まれていても、里子のキンカチョウはこれらを見捨てて完全に線形の(状態がひとつしかない)歌をうたうようになった。このことから、キンカチョウは生得的に有限状態文法を学習する認知システムをもたないといえよう。Deacon¹⁸⁾のいい方を借りると、キンカチョウは有限状態文法をもつことに「前不適応」しているらしい。

ジュウシマツは、親の有限状態文法をどのように学習するだろうか。1 例として、あるオスジュウシマツの生後 65 日での歌とそれを産出する有限状態文法、また、その個体が成鳥となつてからの歌とその文法、その個体の父親の歌とその文法とを比較してみよう。生後 60 日で個々の素音の音響構造が完成してからも、この個体の歌は変化し続けて最終的に父親と同じ有限状態規則をもつようになった。しかし、この個体の歌は父親の歌とまったく同じではなく、状態遷移によって生ずる素音列の組み合わせが異なる。すなわち、有限状態文法は共通だが、書き換え規則の異なる歌を発達させたといえる¹⁹⁾。また、この鳥の兄弟は、用いる素音は共通であったが、父親とは全く異なる有限状態文法でうたわれる歌を発達させた¹⁹⁾。したがって、ジュウシマツの“普遍文法”は、「複数の状態を作成せよ」、「それら状態の間の遷移規則を作成せよ」という 2 つの命令を含むと考えられる。このような比較研究は、普遍文法の生物学的基礎に迫るを可能にすると期待される。

複雑さの機能と起源

どうしてジュウシマツのオスの歌にはこのような文法があるのだろうか。歌の複雑さにより、メスの知覚系をより効率よく刺激することができ、そのため複雑な歌をうたうオスの形質のほうが、単純な歌をうたう形質よりも選択されやすい、という仮説が考えられる。それならば、なぜ、ジュウシマツの原種であるコシジロキンバラの歌は単純なのだろうか？ おそら

く、複雑な歌をうたうためには、採餌時間が相対的に犠牲になる、捕食される危険が増える、脳のスペースを要するなど、コストがかかるからであろう。家禽化により、これらのコストが無くなり、配偶行動に専念することができるようになった結果、歌の複雑さが進化したのではないか⁸⁾。

私たちは、あるジュウシマツの歌を編集して単純な歌と複雑な歌を作り、これらをジュウシマツのメスに聴かせて単材を運んだ本数を数え、どちらがより効果的かを測定した。その結果、複数のフレーズをある産出規則で結合した歌を聴かせたグループのメスの方が、ただひとつのフレーズの歌を繰り返し聴かせたグループのメスよりも、有意に多くの単材を運んだのだ。また、複雑な歌を聴いたメスのほうが、より早く産卵もした²⁰⁾。この結果から、メスが潜在的に持っている複雑さへの好みによりオスのジュウシマツの歌が現在あるように進化したのだ、と考えられる²¹⁾。

おわりに

動物の行動は進化の産物であり、行動は脳に制御されている。したがって、行動の研究には脳科学と進化学の両者の視点が不可欠である。コシジロキンパラからはじまったジュウシマツの歌が複雑化を遂げるのに、わずか二百数十年しか要していない。したがって、これらの鳥の間にある神経レベルの違いは極めて小さいはずである。その差が直接歌行動の違いに結びついているだろうという私たちの推測が正しければ、この系は「複雑な規則をもった複雑な行動がどのようにに進化し、その裏にはどのような脳の変化があるのか」という疑問の解明に最適であるといえる。このような研究から、ヒトの言語の起源にせまる手がかりが得られるのではないかと思います、私たちは研究を進めている。

ここにまとめられた研究は、科学技術振興事業団さがけ研究21「知と構成」領域よりの研究費援助により可能になった。この研究についてまとめて講演する機会を与えてくださった日本音声言語医学会会長福田宏之教授に感謝する。図1、図2のイラストは千葉大学の池淵万季氏により描かれた。

文 献

- 1) Catchpole, C. K., Slater, P. J. B. : Bird Song. Cambridge University Press, Cambridge, 1995.
- 2) 岡ノ谷一夫, 池淵万季 : 鳥類の音声発達—社会化する脳と行動—。Brain Medical, 印刷中。
- 3) 小西正一 : 小鳥はなぜ歌うのか。岩波書店, 東京, 1994.
- 4) Suthers, R. A., Goller, F. : Motor correlates of vocal diversity in songbirds. Current Ornithol., 14 : 235-287, 1997.
- 5) Wild, J. M. : Descending projections of the songbird nucleus robustus archistriatalis. J Comp Neurol, 338 : 225-241, 1993.
- 6) 鷲尾光一郎 : ジュウシマツの謎を追う。近代文芸社, 1996.
- 7) Okanoya, K., Yamaguchi, A. : Adult Bengalese Finches (*Lonchura striata* var. *domestica*) Require Real-Time Auditory Feedback to Produce Normal Song Syntax. J Neurobiol, 33 : 343-356, 1997.
- 8) Honda, E., Okanoya, K. : Acoustical and syntactical comparisons between songs of the white-backed munia (*Lonchura striata*) and its domesticated strain, the Bengalese finch (*Lonchura striata* var. *domestica*). Zool Sci, 16 : 319-326, 1999.
- 9) Pinker, S. : The language instinct. William Morrow and Company, New York, 1994. (椋田訳 : 言語を生み出す本能。日本放送出版協会, 1997)
- 10) Margoliash, D. : Distributed Time-Domain Representations in the Birdsong System. Neuron, 19 : 963-966, 1997.
- 11) Yu, A. C., Margoliash, D. : Temporal Hierarchical Control of Singing in Birds. Science, 273 : 1871-1875, 1996.
- 12) Hoshino, T., Okanoya, K. : Lesion of a higher-order song control nucleus disrupts phrase-level complexity in Bengalese finches. Submitted.
- 13) Kobayashi, K., Okanoya, K. : Lesions in the anterior forebrain pathway affect song production in adult Bengalese finches. Submitted.
- 14) 二松美帆 : 千葉大学文学部卒業論文, 1999.
- 15) Okanoya, K., : Voco-auditory Behavior in the Bengalese Finch : A Comparison with the Zebra Finch. Biomedical Research, 18 : 53-70, 1997.
- 16) Saffran, J. R., Aslin, R. N., Newport, E. L. : Statistical learning by 8-month-old infants. Science, 274 : 1926-1928, 1996.
- 17) 米田智子, 岡ノ谷一夫 : 鳴禽類の音声発達と多様性の起源。日本音響学会誌, 52 : 529-535, 1996.
- 18) Deacon, T. W. : The symbolic species. Norton, New York, 1997. (金子訳 : ヒトはいかにして人

- になったか。新曜社, 1999)
- 19) 平田直樹, 岡ノ谷一夫: 動物行動学会要項集, 1998.
- 20) 鷹島あかね: 千葉大学卒業論文, 1998
- 21) 岡ノ谷一夫, 鷹島あかね: 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. 日本音響学会聴覚研究会資料, H-97-81: 1-8, 1997.
- 22) 岡ノ谷一夫: 小鳥たちの歌の<文法>-アナロジ
- ーにもとづく言語の起源の生物学-. 日本音響学会誌, 54: 457-465, 1998.
- 23) 岡ノ谷一夫: ジュウシマツの歌の<文法>, Bio-history, July: 12-13, 1998.
- 別刷請求先: 〒 263-8522 千葉市稲毛区弥生町 1-33
千葉大学文学部
岡ノ谷一夫
-