

聴覚入力による音声パターン学習・維持の神経機構

学習で獲得された発声パターンはいかに維持されるか？

堀田悠人, 和多和宏

ヒトの言語獲得・生成と同様, ソングバードの発声学習・行動は聴覚フィードバックに大きく依存している。聴覚除去により, 発声パターンを構成する音素音響構造と音素時系列配列がともに崩れる。しかし, 大脳皮質(外套)-基底核-視床ループから運動経路への入力の有無によって, 聴覚除去後の音素の音響構造変化と音素時系列配列変化が異なることが明らかになってきた。音響構造と音素配列の維持には別々の神経機構が関与していると考えられる。本稿では, 音声発声学習の聴覚障害モデルとしてのソングバードの発声学習行動研究を概説する。

キーワード ● 音声発声学習, 聴覚フィードバック, 聴覚除去(障害), 構音変化, 時系列制御, 大脳皮質(外套)-基底核-視床ループ

はじめに

多くの動物は, 後天的に学習によって獲得される行動パターンをもつ。その行動パターン出力にはそれを構成する行動素因を複合的に連動させ, ミリ秒スケールで時系列的にコントロールする必要がある。ヒトの言語発話, 楽器演奏, 運動選手の運動フォームなどがこれに該当する。その行動パターンの生成・維持は, 学習によって獲得されることで自動的に, そして永続的に同質の出力が保障されているのでない。運動出力と, それをモニターしフィードバックする感覚入力・神経回路の存在によってはじめて維持することができる。

本稿では, 発声パターン学習・維持機構にフォーカスし, この研究領域で有用な動物モデルとして知られるソングバード(鳴禽類)を用いた研究から近年得られている知見を概説する。

1 ソングバード, その音声発声学習とそれを支える神経システム

ソングバードは「小鳥の囀(さえず)り」として知られる種特異的な発声パターンを後天的に学ぶ数少ない動物種の1つである。多くの動物種では, 音声コミュニケーションの手段として一見複雑に聞こえる発声をしていても生得的に獲得されている音声パターンを出しているに過ぎない。一方でソングバードの発声パターンは, 周波数変調などの制御を受けた音響特性をもつ複数の音素が時系列的に規則性のあるパターンで配列されることによって構成される。その学習には臨界(適応)期が存在し, また神経解剖学的にもヒトの言語野と同様, その発声学習・生成に特化した神経回路をもつことなど, ヒト言語獲得・生成との類似点が多く, 動物行動学・神経生理学研究が進んでいる。

Neural basis for maintenance of learned vocal patterns

Haruhito Horita^{1) 2)} / Kazuhiro Wada³⁾ : Keio Advanced Research Centers¹⁾ / Biosystems Science Course, Graduate School of Life Science, Hokkaido University²⁾ / Department of Biological Sciences, Faculty of Science, Hokkaido University³⁾ (慶應義塾大学先端研究センター¹⁾ / 北海道大学大学院生命科学院生命システム科学コース²⁾ / 北海道大学大学院理学研究院生物科学部門³⁾)

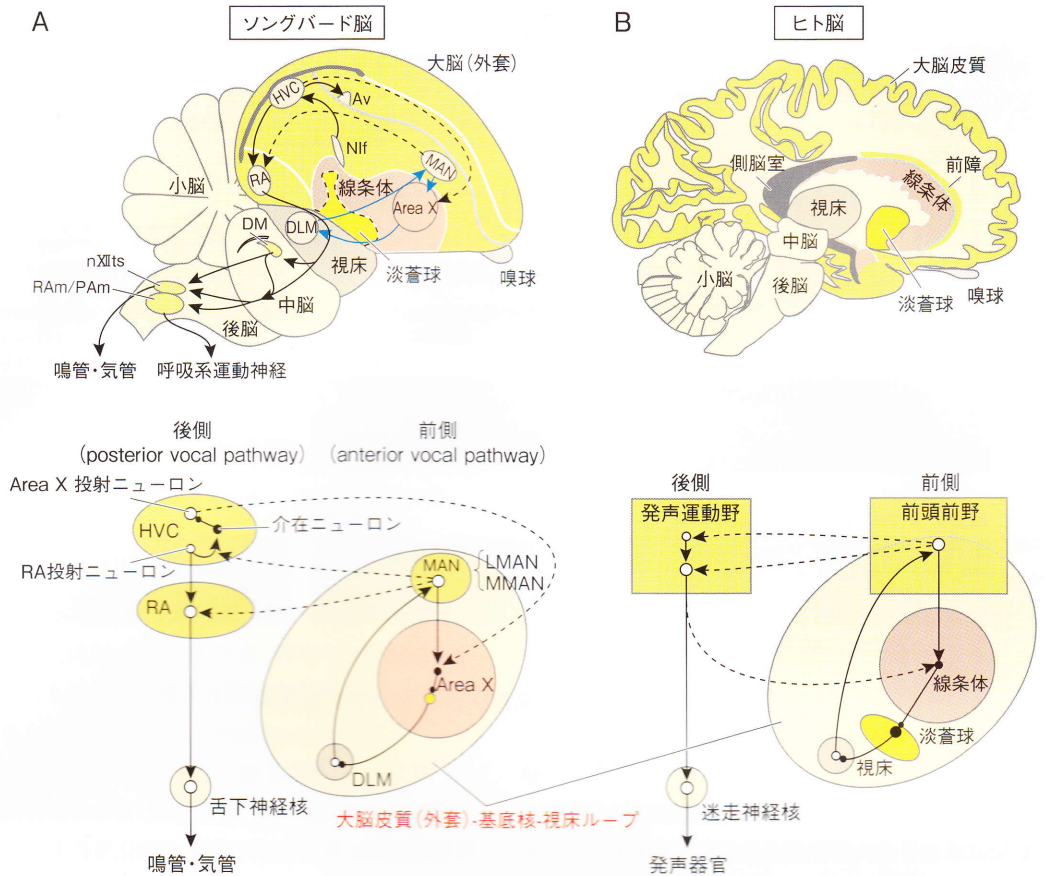


図1 ソングバード脳とヒト脳

上段：ソングバード（鳥類）とヒト（哺乳類）ともに、大脳皮質（外套）・線条体・淡蒼球・視床・中脳・小脳といった中枢脳神経構造をもつ。最近の研究から、鳥類大脳外套は哺乳類大脳皮質のような層構造に対応したセグメント化された構造をもっていると考えられている。下段：ソングバードとヒトの発声学習・生成にかかわる神経回路。ともに運動制御系（ソングバードではHVC→RA→舌下神経核）に大脳皮質（外套）-基底核-視床ループからの入力を受ける。HVC：a vocal nucleus (no acronym), RA：robust nucleus of the arcopallium, DM：dorsal medial nucleus of the midbrain, DLM：dorsal lateral medial nucleus of the thalamus, Av：nucleus avalanche, Nif：interfacial nucleus of the nidopallium, MAN：magnocellular nucleus of the anterior nidopallium, LMAN：lateral MAN, MMAN：medial MAN, nXIIts：12th nucleus, tracheosyringeal part（舌下神経核）, RAm/PAm：nucleus retroambiguus/parambiguus（文献4より引用）

① ソングバードの音声発声学習を支える神経システム

発声学習をする動物種のみが終脳に音素およびその時系列配列を制御する脳部位をもつことが知られている¹⁾。ソングバードの音声発声学習・生成制御脳部位は、ソングシステムとよばれ、終脳後側（尾側）の運動制御系（posterior vocal pathway）と終脳前側（吻側）の迂回学習系〔anterior vocal (forebrain)

pathway〕の2つに大別される（図1 A）。運動制御系はHVC→RA→舌下神経核への投射からなる発声運動制御系である²⁾。迂回学習系は、HVC（大脳皮質に相当）からArea X（基底核）・DLM（視床）・LMAN（大脳皮質に相当）を経てRA（大脳皮質第5層に相当）に投射する経路である（図1 A, B）^{3) 4)}。

運動制御系は、哺乳類脳の運動野に相当し、学習によって獲得した「発声パターンの生成」に必須な経路

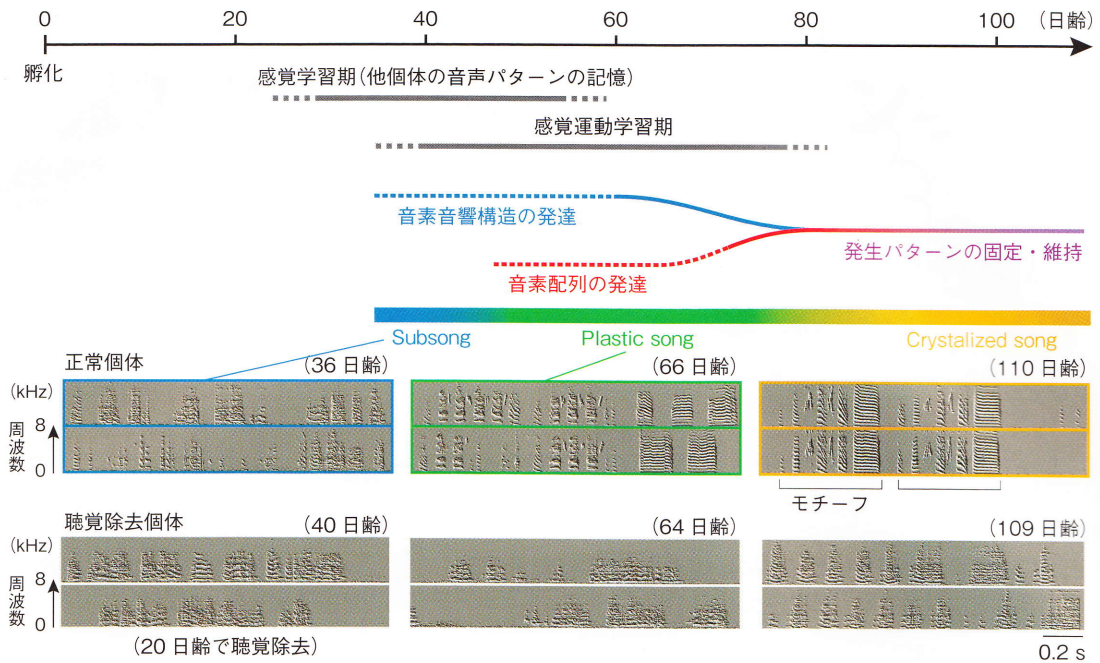


図2 ソングバードの発声学習とその学習臨界期
詳細は本文を参照

である。発声パターン生成の機能的階層性をもち、HVCでは構成音素の時系列偏移制御にかかわり、RAでは各構成音素の生成にかかわっている⁵⁾。迂回学習系は、哺乳類の大脳皮質-基底核-視床ループに相当し、「発声パターンの学習」に必要な経路である。実際、このループ回路を構成するLMANやArea Xといった神経核を破壊することで発声学習に障害が起きる⁶⁾⁷⁾。この大脳皮質(外套)-基底核-視床下部ループは、記憶した鋳型音声パターンと実際の音声出力との誤差を減少させていくような探索(vocal exploration)を運動制御系に与え、目的指向性学習(goal-directed learning)を実行させる役割を担う神経回路と考えられている。しかし、後述するように聴覚を除去した際には、この回路の存在こそが、内部モデルと運動出力の不一致から、せっかく学習した運動パターンを「積極的に」変化させていく実行因子となるのである。

② ソングバードの音声発声学習

ソングバードの音声発声学習・生成には学習臨界(適応)期が存在し、個体発達過程で一定期間内にその

学習が成立する。ソングバードとして一般的に研究に用いるzebra finchにおいては、孵化後約1~3カ月間が音声発声学習の臨界期として知られ、この間に、父親や他の成鳥の囀りパターンを感覚学習期において記憶し、自ら発声練習をくり返すことで音声パターンを学習・獲得していく。

Zebra finchの発声パターンは、3~6個の音素によって構成され、各々の音素ごとに異なる音響特性構造をもつ。これら複数音素を並べ常時同時系列順序に配置するモチーフ構造とよばれる発声パターンをつくる。このモチーフ構造を構成する音素の数・種類・時系列順序によって、個体識別を可能とする個体シグナルの意味をもつと考えられている⁸⁾。

Zebra finchの幼鳥は、孵化後約35日齢から自ら発声subsong(サブソング)をはじめようとなる。このサブソングは、音圧が低く不明瞭な音響特性をもつ音素により構成され、規則的な配列もたない(図2青色)。その後、孵化後~約85日齢までには学習が進み、明確な音響特性をもつ音素群が形成される。しかし、その構成音素の時系列配列の固定化はまだされない[図2

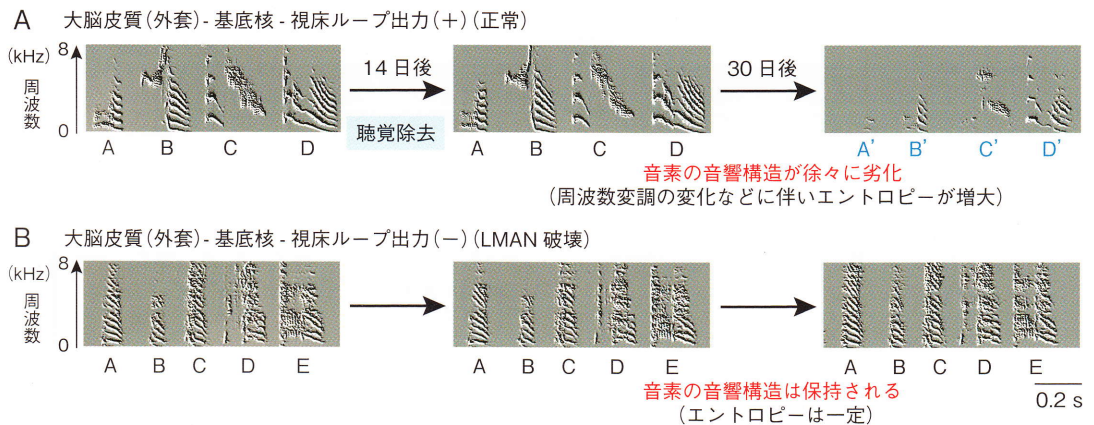


図3 聴覚除去による音素の音響構造変化の例

詳細は本文を参照

緑色：plastic song (プラスチックソング)]. 性的に成熟する孵化後90日齢以降では、明確な音響特性をもつ音素群とともに、その構成音素が規則性をもった時系列順序をもつようになり、crystalized song (クリスタライズドソング)とよばれる(図2 橙色)。つまり、音声発声パターンの学習は行動発達の視点から2つの要素に分別できる。「音素の音響特性学習(構音学習：syllable learning)」と「音素の時系列配列学習(sequence learning)」^{*1}である。

ソングバードの音声発声学習は聴覚に依存した学習であり、学習臨界期前に実験的に内耳除去による聴覚剥奪を受けたソングバードは明確な音声要素の規則的な配列からなる正常な発声パターンを学習することができない(図2下)。

2 学習後の音声パターン維持のための聴覚フィードバック

ヒト・ソングバードとともに、後天的に学習によって得た音声発声パターンは、その後自動的に、そして永続的に同質の出力が保障されているのではない。学習時と同様に運動出力と、それをモニターしフィードバックされる感覚系(聴覚)の存在によってはじめて維持できる。事実、ヒトにおいても先天的聴覚障害のみならず、若年～青年時における言語習得後の聴覚障害に

よっても後年発話パターンの維持が困難になる^{9) 10)}。また成人以降においても遅延聴覚フィードバック^{*2}(delayed auditory feedback：DAF)環境下で、発話出力と聴覚入力を数十～百数十ミリ秒ずらすだけで瞬時に発話異常が起こる¹¹⁾。

このような学習後の音声パターン維持のための聴覚フィードバックのかかりについて、ソングバードが実質的な唯一の動物モデル系としてその有用性を示してきた。言語獲得後の聴覚フィードバック異常に付随するヒトの発話パターンへの影響と行動学的に類似した影響がソングバードの発声行動においてもみられるのである^{12) 13)}。これはaging-dependent効果(齢が若い個体ほど聴覚フィードバック異常の影響は強く、かつ即時に発声パターン出力に影響すること)やDAFによる聴覚フィードバック攪乱実験によって検証されて

※1 音素の音響特性学習と音素の時系列配列学習

例えば「北海道」と発声する場合、「ホッ」「カ」「イ」「ド」「ウ」という1音、1音の音響特性を音として出力することを学ぶことが「音素の音響特性学習(syllable learning)」である。これに対して、それぞれの音素を「ホッ」→「カ」→「イ」→「ド」→「ウ」という時系列順序に並べることが「音素の時系列配列学習(sequence learning)」である。この2つの学習が成立できてはじめて「北海道(ホッカイドウ)」という音声パターンが生成される。

※2 遅延聴覚フィードバック

発話した音声を録音し、時間遅れを加えて録音した音を再生することで、通常時より時間遅れ分だけずれたタイミングで自らの発話を聞くこと。

ループからの出力の有無にかかわらずに止めることはできない。しかし、構成音素が保持されるため、モチーフの部分構造は維持される(図4 B, C)。

また聴覚阻害による発声パターン変化として音素音響特性・配列変化が起きてしまった後においても大脳皮質(外套)-基底核-視床ループからの出力をなくすことで、聴覚除去前の音響特性をもつもの発声パターンに近いものに一時的に戻るが、モチーフ構造が崩れるほどに音声パターンに変化が起きた個体ではそのような回復がみられないことが報告された¹⁷⁾。これは、大脳皮質(外套)-基底核-視床ループが、聴覚を除去した際には内部モデルと運動出力の不一致から、せっかく学習した運動パターンを「積極的」に変化させていく実行因子として働いていることを示唆する。と同時に、音響構造と音素配列の維持には複数の神経回路が各々の機能配分をもって関与していると考えられる(図5)。聴覚除去時の音素配列変化は、変化しづらいモチーフ配列と変化しやすいそれ以外の配列に区別される。音素配列はHVCにおいて制御されていることがわかってきている。このHVCへの神経投射元であるNIifなどの神経核がモチーフのような複数音素群間の遷移にかかわり、大脳皮質(外套)-基底核-視床ループとは別に聴覚除去による発声パターン配列変化に働いている可能性もある。どのように聴覚を除去した際に内部モデルと運動出力の不一致を検出しているのか、また実際に音素時系列配列の制御・維持がどのようになされているのかは、現在精力的に研究が進んでいる。

おわりに

「問題を解決するためにはその問題解決に最も適した動物を厳選することが重要である」、1920年にノーベル医学生理学賞を受賞したAugust Kroghの言葉である。昨今の次世代シーケンサー技術などによるゲノム・遺伝子発現情報の蓄積、遺伝子改変技術の進歩からも、「何をどのように研究するか」の自由度が大きく変わっているのではないかと思う。従来のモデル動物がもつ行動をうまく利用し、深く理解してだけでなく、研究目的に合ったさまざまな行動様式をもつ動物を用いることの重要性が高まっている。音声発声学

習能をもつ動物種は数少なく、聴覚障害に起因する発話障害や失語症・吃音などの音声コミュニケーション障害の動物モデルとしても、ソングバードに着目した研究は今後、大きな可能性をもっている。

文献

- 1) Jarvis, E. D. : Encyclopedia of Neuroscience, 2 (Squire, L. R. ed.), Elsevier Press, pp217-225, 2009
- 2) Nottebohm, F. et al. : J. Comp. Neurol. 165 : 457-486, 1976
- 3) Okuhata, S. & Saito, N. : Brain Res. Bull. 18 : 35-44, 1987
- 4) Jarvis, E. D. : New Encyclopedia of Neuroscience (Squire, L. R. ed.), Elsevier Press, pp1390-1400, 2009
- 5) Hahnloser, R. H. et al. : Nature, 419 : 65-70, 2002
- 6) Bottjer, S. W. et al. : Science, 224 : 901-903, 1984
- 7) Scharff, C. & Nottebohm, F. : J. Neurosci., 11 : 2896-2913, 1991
- 8) Zann, R. A. : The zebra finch: a synthesis of field and laboratory studies. Oxford University Press, pp196-247, 1996
- 9) Cowie, R. et al. : J. Laryngol. Otol., 96 : 101-112, 1982
- 10) Waldstein, R. S. : J. Acoust. Soc. Am., 88 : 2099-2114, 1990
- 11) Houde, J. F. & Jordan, M. I. : Science, 279 : 1213-1216, 1998
- 12) Nordeen, K. W. & Nordeen, E. J. : Behav. Neural Biol., 57 : 58-66, 1992
- 13) Okanoya, K. & Yamaguchi, A. : J. Neurobiol., 33 : 343-356, 1997
- 14) Lombardino, A. J. & Nottebohm, F. : J. Neurosci., 20 : 5054-5064, 2000
- 15) Leonardo, A. & Konishi, M. : Nature, 399 : 466-470, 1999
- 16) Horita, H. et al. : Eur. J. Neurosci., 28 : 2519-2532, 2008
- 17) Nordeen, K. W. & Nordeen, E. J. : J. Neurosci., 30 : 7392-7400, 2010

Profile

著者プロフィール

堀田悠人：2002年、慶應義塾大学大学院理工学研究科博士課程入学。同年より、米国デューク大学医療センター神経生物学部Dr. Erich Jarvis研究室研究員として'09年までソングバードの発声学習および聴覚除去時の発声変化についての研究に従事。'09年、大学院単位取得満期退学。現在、慶應義塾大学先端研究センター研究員。および北海道大学大学院生命科学院行動知能学講座において博士号取得のために鋭意論文作成中。

和多和宏：2005年、東京医科歯科大学大学院博士(医学)、米国デューク大学医療センター神経生物部リサーチアソシエイトを経て、'09年より現所属准教授。「生まれと育ち」と「行動の種特異性・進化」の観点から「行動の個体差」が生まれる神経生物基盤を理解していくことを志しています。人と接しながらサイエンスを通して研究・教育を通して自分らしく生きていきたい。動物の行動から何かを考えていこうとする大学院生・ポスドク募集中です。