

脳研究と生態学的妥当性

岡ノ谷一夫

<指定論文(Jarvis et al. Neuron, Vol.21, 775-788, 1998; 『For Whom The Bird Sings; Context-Dependent Gene Expression』)について>

予習を指定した論文の大事な点は、この論文は今まで不明だった行動の意味合いが神経解剖学の方から分かったという点でかなり画期的な論文だと思われる。神経解剖学の研究のスタイルというのは行動の研究の方から出てきた問題を神経解剖学のほうに落として見てみようというのが普通のやり方である。例えば、「動物がこうやって行動しているのだが、その仕組みはどうなっているのか」というふうに見るようなやり方である。この論文はその反対をやっている。つまり神経解剖学の知見から行動の意味合いがかなり分かるようになったという、反対方向の研究の仕方である。この論文のように神経解剖学、神経科学が行動の理解にも役立つ。もちろん行動の研究は神経科学に必要であるが、双方向的に役に立つということが、この論文が伝えている大事なメッセージである。

<参考文献について>

これから話する鳥の歌の話に関するものは『Bird Song』という本が売っている。進化生態学に関する本については『生き物の進化ゲーム』という、この分野に関してはかなり分かりやすい本がある。テキストの方に書いたことに関しては今日話を聞いて頂いて自分で読めば多分分かるようになると思う。こちらは相当教科書的に書いておいた。

<心を研究するためになぜ動物実験をするのか>

なぜモデル動物を使うのか。特にサルとかネズミとか、なぜモデル動物を使うのかということであるが、サルやネズミなどを使う場合というのはヒトのかわりとして使うわけである。ヒトに近いから、ヒトの脳に似ているから、ヒトでできないことができるだろうということであるけれども、これからどんどん非侵襲的方法が進歩していくであろうから、こうした根拠はどんどん薄弱になっていくと思われる。そういったときに、モデル動物を使う意義が残るのかということ、なくなってくるのではないかと。

ただしモデル動物ではなくて比較動物という考え方をしてヒトのやり方、動物のやり方を知ってなぜそのようなやり方になったのかという進化の歴史を考慮に入れ、脳と心がどのように進化したのかというのを知る上ではいつまでも動物実験は必要なものとなっていくと考えられる。この問題については後でまた時間があったら戻ろうと思う。

さて、脳と心とよく言うけれども、心があることはなぜ良いことなのかというのを考えないとナンセンスだ。脳は存在する。その脳が本当に心を作っているかどうか。心の定義についてはさておくと、皆さんが「これが心だ」と思っているところのその心がどうやってできているのか、このことを考えるためには、心が何の役に立つのかということを考える

必要がある。

例えばよく「植物に心がある、サボテンには心があってモーツァルトを聴かせると喜ぶ」とかという話があるが、例えばサボテンに心があってどうするのか。多分どうにもならないだろう。つまり、心があることによってその動物の適応度の増加があるような動物に関しては心があるだろうと考えるべきである。心があることによって適応度の増加があり得るような動物というのはどういう動物か、それはかなり発達したコミュニケーション構造を持っていて、相手の行動が自分の適応度にかなりストレートに反映してくる、相手とうまくやっていくことが自分の適応度を上げる、そのような動物においては、相手の行動の予測機構の1つとして心をもっている方がよいであろう。相手の行動を予測する際に相手が心を持つという仮定に立って相手の行動を見ることによって、それを客観的に自分にあてはめてみることで心が、「あ、自分にもあった」と気付くのではないであろうか。というふうに私はとらえている。心がどうやってできているのかというのを研究するための対象動物というのは、心があることによって適応度が上がるような動物でないと意味がない。

Q 心というのはどういうふうな。

岡ノ谷 だから定義しないとしました。

< 言語を理解するための方略について >

言語を理解しようとするのは、我々自身を理解するための第1ステップとして言語を理解したいのだという前提がある。言語を理解するための方略として(1)構成的方法(「作ってしまう」という方法)と、(2)イメージング(言語の脳相関を「探る」という方法)と、(3)生成文法(「トップダウン」による方法)、などの方法が考えられる。けれども、ここで私が提案したいのは、第四の方法として、生物学的言語起源論というものを考えたい。これは研究のための仮定として、「言語はまず進化の産物である」ということを第1に仮定する。わざわざ仮定するのは、仮定しない人たちもいるためである。言語は進化の産物ではないと考える人たちもいるからである。生成文法学派の極端な人たちは、言語は進化の産物ではないと考えている。「言語は進化の産物ではないとしたらどうやってできたのか?」という問いに対して、生成文法の立場の人たちは「言語はいきなり淘汰を経ずに、漸進的に少しずつ洗練されていくという格好を経ずに、いきなりできたのだ」と主張する。つまりいきなり最適なものができたと考えているのである。なぜそう考えるかという、いきなり最適なものができない限りこんな物はでき得ないからだという。できてしまったからにはもうあるのだと、生成文法の人たちはストラテジーとしてそうやって考える場合が多い。そのように考えない人たちもこの頃出てきましたけれども。それに対して我々は、言語は進化の産物であるということの大前提とする。

進化の産物であるということは、言語を可能にした前適応があったはずだと考えられる。私の考えは、「言語を可能にした認知モジュールの一部はヒト以外の動物にも存在する。

ただし、これは言語に直通したモジュールではない。言語を可能にした認知モジュールの一部は、ヒト以外の動物にほかの行動を可能にするために存在する。つまり、ほかの動物はしゃべらない、言語を持たないけれども、言語を可能にした認知モジュールは、他の動物が他の行動をするために存在している。」と考える（今年の十二月号の『数理科学』に載る予定なので参考にしてほしい）。

Q ここでのいう言語とは。

岡ノ谷 ヒトの言語です。ヒトの言語以外は言語と呼ばないことにする。

ヒトの言語を可能にした認知モジュールというのは、言語を持たない動物の他の行動を可能にしている認知モジュールとして既に存在している。言語を可能にする認知モジュールを仮定して、それらがどのような淘汰圧で進化し得るかを検討する。それぞれ研究するのに相応しい動物種を選ぶというのは、言語を可能にするであろう認知モジュールを仮定しておき、それらのモジュールを持つことによって、適応度が上がる動物を考える。私のいう言語を理解するための方略というのは、そういう動物を選んで個別モジュールの動作原理を解明するというやり方である。つまり、ヒトの言語活動においてそれぞれ仮定された認知モジュールが活動する様子を観察し、これを実験動物から得られた知見と比較する。その後、それぞれのモジュールがどう統合されれば言語が成立するのかということを経験的にモデルをつくって理解しようというやり方である。

大きな前提として、「表象と形式の独立進化仮説」ということを考えている。これは、意味と文法は独立に進化した（つまり文法のない意味もあるし、意味のない文法もある）ということである。

ここでいう意味とは何のことか？状況を自己組織的に分節化して、同時に連続した刺激の流れを分節化して、分節化された刺激と状況とを双方向的に関連づけることで意味が成立すると考えている（図1）。連続した刺激の流れがあって、状況が分節化された内的な表現がある。区切られていくのは連続した刺激の流れ自体の統計的な性質のみならず、それだけではなく、そのときに同時に存在している状況が同時に分節化されている。両方がこうやって作用することで分節化と

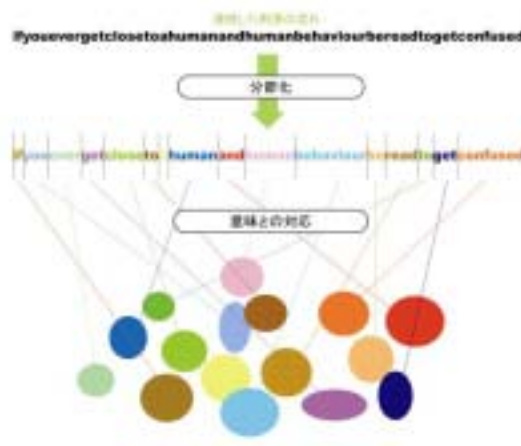


図1 意味の獲得と分節化は同時に起こる

というようなことが起こるのではないか。

これよりは文法のほうがまだちゃんとした定義ができる(図2)。有限の記号を組み合わせて、配列するための規則である。結果として、ヒトの言語では無限の意味が創出されることになる。ヒトが使っている文法というものは、対称的な配列に沿って動いている。文があって、例えば「アイラブユー」というのは、「アイ」というのは noun phrase、verb phrase は「ラブ」という、このような対象構造があって文が産出されると考えている。

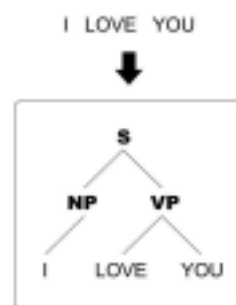


図2 文法:階層的な配列規則

<なぜ小鳥の歌とヒトの言葉を比較するのがよいか>

これから小鳥の歌とヒトの言葉をなぜ比較することがよいかを話す。

岡ノ谷 そういえば、昨日モルモットの言葉という人がいましたが、モルモットはしゃべりません。モルモットの会話というのが成り立つとすると、モルモットの会話というのは状況依存的なエモーショナルな発声ですので、乳児の会話というのも成り立つことになる。乳児だって泣いたり怒ったりしますから。モルモットの発声というのはそういうものだけです。ある状況に応じてある鳴き声が出てくるというだけですから、それを会話というのはやめておいたほうがいいと思うわけです。というのは、そうやって言っていくと全部ごちゃごちゃになってしまいます。それは会話とは言わないでコミュニケーションと言った方がいいと思います。

小鳥の発声にも色々なものがある、大きく分けると、歌と地鳴きとに分けられる。歌というのは求愛や縄張り防衛に使われる複数音節からなる音声信号で、これは学習を必要とする。親から学ばなければならない。地鳴きというのは状況依存的に使われる単音節からなる発声信号で、これは生まれつき鳴けて学習は必要ない。モルモットの言葉といった場合には、地鳴きに対応する。つまり、地鳴きは1音節、学習は必要ない、歌は複数音節、学習が必要である。

一方、歌はヒトの言葉と比較すると、文法構造はある、要素の並べ方に関する規則はある、しかし意味がない。要素の並べ方に関する規則を使って色々な並べ方を作ってみたところでそれらの意味が異ならない。色々な記号配列は作れるが、意味は全部同じである。例えば求愛のための歌というのは色々な記号配列で歌うが、すべて求愛の意味しか持たない。それに対して地鳴きは、1個1個の鳴き声が特定の意味を持っているが、文法構造はない。地鳴きをいくつか並べても新しい意味が創出されることはない。地鳴きは状況依存的で1音節で学習不要で意味を伝える。歌は、求愛、縄張り防衛の機能を持っており、組み合わせ

せによる意味の創発はない。つまり、複数音節で文法規則があり、学習が必要である。このように歌と地鳴きに違いがある。

なぜ鳥の歌を研究しようとするのかというと、ヒトの言語と多くの共通点があるためである。どちらも臨界期のある音声学習である。生後限られた時期しかできない音声の学習である。そして、呼気、発声器、構音器の3つの独立したシステムが相互作用している極めて複雑な行動である。小鳥の歌もヒトの言葉も、空気を吐く時に発声器を振動させ、構音器でフィルターをかけて色々な音をつくる。これら3つの完全に独立したシステムが非常にうまく協調されないと可能にならない大変複雑な行動である。さらに、どちらも脳の側性化のある行動である。脳の側性化というのは、脳の片半球が他の半球より優位にその行動を制御しているということである。ヒトの言語の場合は左半球が制御していることが多く、鳥の歌の場合は左の場合もあれば、右の場合もある。さらに詳しいことにふれると、どちらも大脳基底核と皮質の相互作用で音声学習が可能になっている。

< 臨界期のある学習ということについて >

臨界期のある学習ということについて、小鳥の場合（ジュウシマツ、キンカチョウ）で、感覚学習期と運動学習期と言われるものがある（図3）。生まれて20日ぐらいから30～40日ぐらいまで歌をひたすら聞いている感覚学習期がある。30～40日から90～120日ぐらいまで、聞いて覚えた聴覚的なモデルを基に、自分の発声器官を色々と試してみ、聞いた音と似たものが出せるように練習をする運動学習期がある。これは人でいう喃語のような時期である。

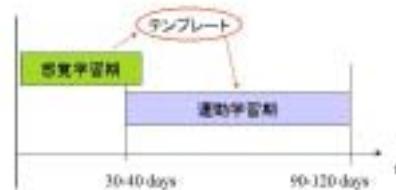


図3 感覚学習期と運動学習期

感覚学習期にはお父さんの歌をひたすらじっくり聞く。歌を聞くと頭の中のどこかにそのお父さんの歌の感覚表象が作られて、（これがどこに作られているかということさえまだ解明されていないが、）それをモデルにして自分で色々な音を出す、それを繰り返し（運動学習期）、マッチングがちゃんととれたところで完成ということになる。発声の仕組みの方については、ヒトは喉頭でしゃべるが、鳥は鳴管で鳴く（図

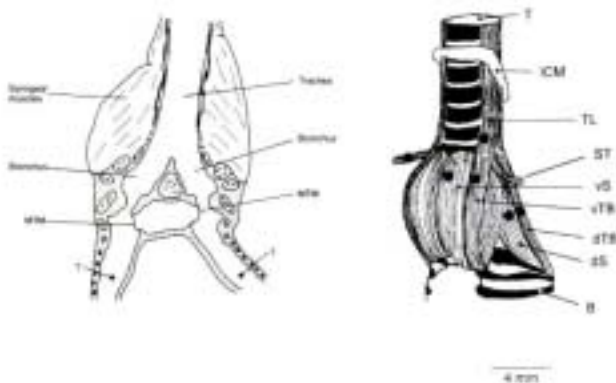


図4 鳥の鳴管(syrinx) (Modified from Goller & Suthers 1996)

4)。ヒトは喉頭で音をつく

る。だからヒトの場合音源は1つである。これに対して鳥の場合も気管支から先に肺がついているが、肺に分かれる気管支のところに鳴管があり、1つずつ内側に膜をもっている。肺からの空気がここを通るときに、この筋肉を使ってこの空気の通り道の太さをいろいろ変えて、膜の振動を制御する。だから、鳥の場合は左右の鳴管から2つ音が出る。2つの独立した音が操れる。

今まで鳥の脳(図5)というのはどこを見ても striatum、線条体(大脳基底核)だと思われていた(詳しくは Jarvis のホームページ

<http://jarvis.neuro.duke.edu/index.html>参照)。

哺乳類の脳と比較しても、皮質と思われる部位が非常に薄いわけです。その中に丸い構造体があるのでこれはきっと基底核に違いない、線条体に違いないということで、これは全部 striatum という名前を昔の解剖学者がつけてしまった。その部位を細分化し

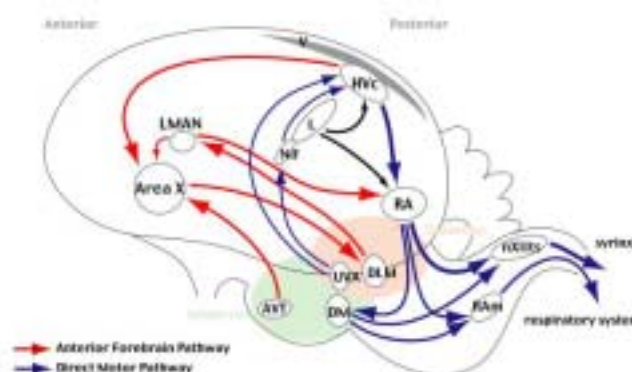


図5 鳴禽類の脳(模式図)

て、hyperstriatum, neostriatum, archistriatum というように少しずつ分化しているように見えるからこういうふうになんかをつけてしまった。

このことと、鳥は上手に空を飛べることが結びついて、鳥というのは基底核が発達していて上手に空を飛べて本能的な行動はちゃんとできるけれども、皮質が薄い、だから行動の可塑性がないという話がとてもまことしやかに進んでいる。依然として、日本で出版されている脳の本のいくつかには、鳥の大脳基底核は大きく、鳥の大脳はほとんど基底核であったというようなことを書いているが、これはただ見た目比べて名前がついただけである。

新しい見方の1つの例として、鳥の大脳は哺乳類の大脳皮質のそれぞれの層に対応した部分が層をつくらずに固まりをつくって存在しているという見方がある。この考え方は解剖学的に神経細胞の連結を調べるやり方で提出されてきた。このことから、鳥の脳でいまままで基底核と考えられてきたのは、そうではなく、cortex homologue であるという考え方が出てきたわけである。この考え方はさらに分子生物学的方法でも裏付けがされてきている。

鳥の大脳がすべて基底核であるという誤解がまだ存在することを示す一つの例として 『Aldridge JW & Berridge KC (1998) Coding of serial order by neostriatal neurons: a

"natural action" approach to movement sequence. J.Neurosci. 18:2777-2787.』に、ネズミのグルーミング行動の論文が出ている。そこには鳥はネズミのグルーミング行動で使われているような皮質基底核系が非常に発達していて、大脳皮質はほとんどないが、鳥においてはグルーミング行動に使われるような pathway は、歌の制御に使われているということが述べられてしまっている。HVC や RA などの基底核の核であるというふうに、大変なことが書いてあってそれが出版されてしまっているという恐ろしいことがまだある。

それはあまりに不幸なので、不幸というのは、いつまでも誤解が歩き続けると困るので、来年（2002年）の夏にこの名前を変えよう運動というのをやっている人が Jarvis という人で、鳥の大脳の名前を変えましょうという会議をやることになっている。やはりまだ解剖学用語って歴史を引きずってしまう。歴史を引きずってしまった結果、名称に機能がくっついているので良くない。そこで名前をどう変えるかというのは問題で、全部変えてしまうと昔の論文との対応がつかないため、なかなか難しい。僕が一番いいと思うのは、striatum という名前を全部 pallium という外套という名前にする方法である。そうすると、基底核という意味から離れて、何か被さっているものというそれだけの意味になるのでいいのではないかと私は思っている。とにかく、鳥の脳は全部基底核と思われていたが、基底核はここだけで後は新皮質だということを覚えておいて欲しい。

Q 基底核だと思われていたというのはなぜ。

岡ノ谷 マクロな形だけ。

Q 細胞構築的とか、分子生物学的に新しい見方にきちんとした裏付けはあるのですか。

岡ノ谷 細胞構築的分子生物学的、新しい見方に裏付けはあるのか。

和多君発言してくれる？

和多 分子生物学的な手法をもちいた知見があつまりつつあると思われます。わたし自身の data ですが Glutamate receptor の songbird brain における遺伝子発現パターンも mammalian brain の発現パターンとも似ています。

岡ノ谷 そういった分子生物学的並びに神経解剖学的な裏付けは蓄積されつつある。完璧に対応しているわけでもない。ただしこれは3億5千万年前に哺乳類と鳥類は分かれているので、3億5千万年前に分かれていたものが全部同じはずはないし、実は同じ哺乳類の中でもリセプターの分布などを調べてみると種によって大きな違いがあることが知られている。つまり、哺乳類型のリセプター分布というのが特にあるわけではない。そういったことに加えて、電気生理学的な実験や破壊実験などにおいて出てくる神経細胞の応答の様式、破壊した場合の行動の変容などが新皮質であることを裏付けるデータとして新皮質が homologue であることを裏付けるデータとして貴重だと私は思っている。

Q ヒトの脳の形が哺乳類だからという理由じゃなくて、なぜそうなったかという。別の見方があるのか。

岡ノ谷 滋賀医大の工藤先生が、有袋類の脳構造を調べておられて、その脳の構造は鳥と哺乳類の間みたいなもの、微妙に皮質になっているけど微妙に皮質になってないというものが見られつつあるというデータを出して注目している。なぜこうなったかというのは、それぞれに理由があるであろう。例えば、ちょっとふざけますけれど、鳥の脳構造だといいいのは研究者にとってはいい。機能モジュールが本当に機能モジュールとして個性的に分かれているためである。

哺乳類型の脳だといいいことは、ふざけないでまじめに言うと、連続した cortex なので、必要に応じて機能分化させることができる。鳥型の脳は連続していませんので、必要に応じて機能分化できない。例えば、ferret (イタチ)の実験なんかで視覚入力を閉ざすと visual cortex に聴覚入力を送ってしまうという話がある。そういうことは、哺乳類型の脳だからこそ可能なのであると考えられる。あと定藤さんという人のヒトのイメージングの研究で、目が見えない方が点字を触るときに visual cortex が活動しているという話がある。そういう可塑性、そういう非常に大きな可塑性というのは使ってないものをそのまま使わずにいるのではなくて使ってしまおうという哺乳類型の脳、つまり cortex だからできることです。

それに対して、鳥の脳構造である、コンパートメント構造は何がいいかということと研究する上でいいということ以外に、こういう構造をとってしまったことによって、鳥は相当頭がよくなっているが、もう一步先に飛び出せない、だから鳥はしゃべれないのではないか？というようなことを最近漠然と考えてしまう。哺乳類が cortex 構造をとることによって何がいいのか？やはり cortex 構造をとったことが、かなり広い可能性をつくったのではないかと考える。

Q 名前に関する論争があったといわれたが、場所のパーセレーションに関する論争というのは鳥にはないのか？

岡ノ谷 境界は細胞構築でわかってしまう場合もあるし、ニューロペプチドでわかる場合もあるし、リセプターでわかる場合もあって、それぞれそういった手法を全部加味して考えている。ここに書いてある境界、この境界に関しては全部細胞構築でわかる。ニッスル染色して見てみればこういう構造が見える。

Q 鳥にも cortex があると考えていいのか？

岡ノ谷 cortex というのを文字通り皮質と、皮が層になったものという言い方に限定すると、鳥は cortex はない。cortex という言い方で、我々は高次な処理をしているところという意味を内包していて、鳥には cortex がないという言い方をすることで、鳥が高次な処理をしないという言い方に今度はなってしまう。そういう間違いを犯さないように、これ

は形はたしかに cortex ではないが、機能的、生化学的、解剖学的に皮質と同じようなことをしているので、cortex と呼んでいいのではないかとということである。

Q 今まで鳥で cortex といわれてきたのはどこの部位になるのか。

岡ノ谷 今まで cortex と言われているのはこの皮です。hyperstriatum ですね。Hippocampus もふくまれています。hyperstriatum のほうは視覚の高次領域です。

鳥と哺乳類は3億2500万年前ぐらいに分かれている。最近では恐竜から鳥ができたという話がかかなり本物らしくなってきた。長い間独立に進化していて、それなりに両方ともうまく適応している動物種であるから、完全に対応をつけるというのは難しい。ただし、機能的な面から考えると、鳥は皮質に対応するものがあると考えべきである。

ヒトの言語に関する脳部位としてブローカとウエルニッケというのが知られている。臨床例による研究では、ブローカの損傷は産出の障害で、ウエルニッケの損傷は理解の障害であるというのが古典的な考え方であった、つまり、ブローカが運動性言語障害、ウエルニッケが感覚性言語障害というようなことを言われてきた、しかし、最近のイメージングによる研究では、「ブローカは言語に関わらず基本の配列、動作の配列にかかわっているのではないか」、「ウエルニッケは意味付けをやっているのではないか」というように考え方が変わりつつある。鳥の歌の神経機構について、脳の形から投射系について話したい。von Essen の視覚の投射図に比べると単純であるが、なかなか大変な複雑な神経機構を持っている。歌に関係する神経核、神経細胞の集団は、脳全体に分布しているというのが今わかっている。ヒトの脳のシステムと比べても、遜色ない複雑さ、大変な複雑さを持っている。

< 歌文法の研究について >

ここで、私のおこなっている研究、ジュウシマツをもちいた歌文法の研究を紹介させていただく。歌は何のために歌うかという、テリトリーの防衛や求愛のために歌う。歌は学習によって獲得される。歌学習には臨界期があって、感覚学習期と運動学習期に分けられる。ジュウシマツの場合には歌の機能は求愛に限られている。テリトリー防衛の機能は持っていない、テリトリーを作らないためである。なぜテリトリーを作らないかという、のんきなところに住んでいるからである。のんきなところに住んでいると縄張りをつくる必要がなく、争うべきものというのはつがいの獲得だけになる。人間が飼ってきたからである。原種も東アジアの穀倉地帯に生息していて、エサはいっぱいある。

Q テリトリー防衛と求愛の歌を使い分けて歌うような鳥はいないのか。

岡ノ谷 歌というよりは、チーチョ、チーチョ、チーチョという単純な地鳴きだけで縄張りは防衛して、求愛のためには複数の音声を入れた歌をうたう種もいる。たいていの鳥が同じ1つの歌で、オス相手には縄張り、メス相手には求愛と2つの機能を同時に果たし

ている。

ジュウシマツの歌をお聞かせする。(ジュウシマツの鳴き声)

同じパターンの繰り返しがあるようには聞こえるかもしれないが、まったく同じ繰り返しではない。微妙に変奏しながら歌っていることがお分かりかと思う。我々は歌のシラブルを似た要素にアルファベットをふり、このような記号列が出てくるためにはどういう規則



図6 ジュウシマツの歌

を考えたらいいかということに着目して分析している(図6)。ジュウシマツは極めて特殊で、普通、多くの鳥はまったく同じ順番でまったく同じ歌を繰り返して歌う。ほとんどの鳥はabcd、abcd、abcdと歌う。キンカチョウも含めて、ほとんどの鳥はまったく同じパターン、まったく同じ記号配列で歌う。ジュウシマツはそうではなく、このようにダイナミックに変化させた記号配列で歌う。

これを分析するには何をしているかということ、バイグラムモデルといって、単純なマルコフモデルを使っている(図7a)。ある要素の次に他の要素がどういう確率で来るかということ計算して分析する、というやり方でやっていたが、これだと限界がある。つまり1つ前の要素だけではだめなので、最近は可変長 N-gram モデルというのを使っていて、これは場合に応じて直前の複数の要素から予測する。つまり、3つ abc という並びが来たときに e が来るけれども、ace という並びが来たときには f が来るというような場合があった場合は、1個前だけではわからなくて、3つ前まで遡らなければいけない。a と来たら必ず b と来るということであれば1個前まで遡る。ということで、L をとってきたときの予測の精度と L + 1 個とってきたときの予測の精度が、L + 1 のほうがいい場合はそっちを採用するというふうにして、どんどん遡ってやっている。こういう分析をすると、最大5つぐらいの要素まで遡る。

例えばある鳥の歌が、abcd、abcdefg 何かかんとかかずと歌っていたとすると、ab と cde と fg があるじゃないかというのが分かる。これをどういう順番で出したらいいかというと、ab という歌と cde という歌と、ab という歌とこうやって歌う場合もあれば、abcde と歌って、fg といって歌う場合もある。この歌は、これだけではだめだけれども、2分ぶ

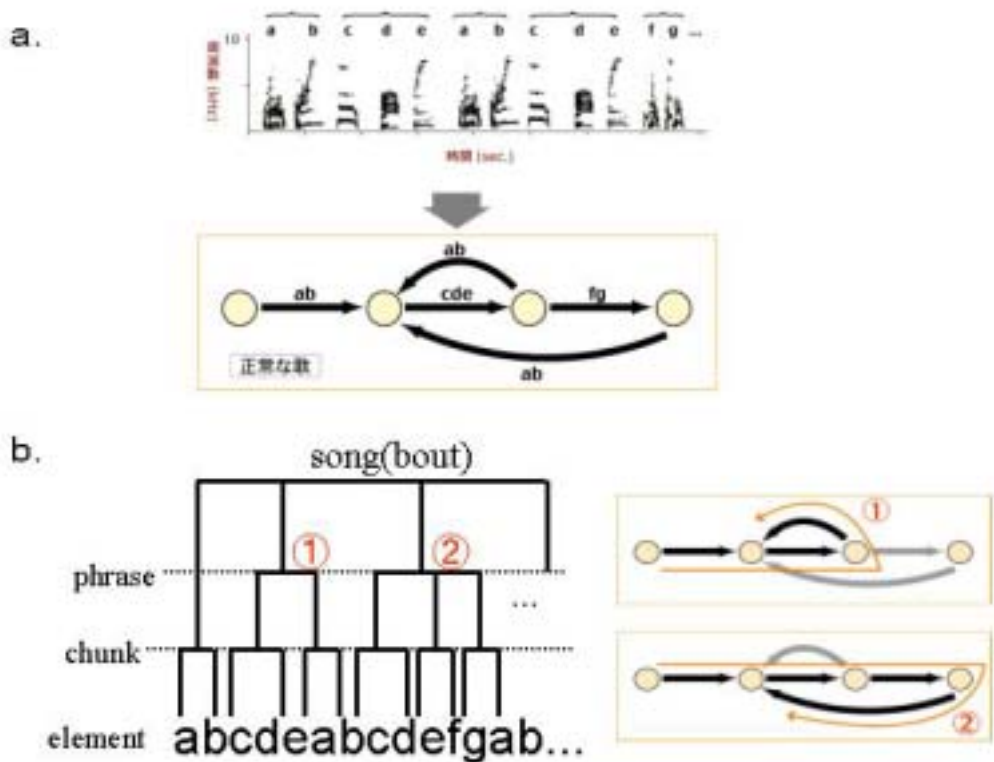


図7 ジュウシマツの歌のパターン解析

んぐらいずっと分析すると、こういう仕組みがあれば無限の歌を作れるということが分かる。

さっきと同じ歌ですが、図 7b の ように歌う場合と のように歌う場合で違うフレーズ、違う記号列が出来ます。これを 2 回やってこれを 1 回やるとか、これを 1 回やってこれを 2 回やるとか色々な歌い方ができる。たったこれだけの仕組みで実際に無限の記号列が出来る。

歌はこのように階層構造を作っていて、1 個 1 個の要素レベル（エレメントレベル）、これがどうやって組み合わせられるかというチャンクレベル、このチャンクをどういう順番で並ぶかというフレーズレベル、こういう階層があるということが分かる。

さて言語と歌の階層性を比較すると、「げんごとうたのかいそうこうぞう」というように音素があって単語があって文がある。歌の場合はエレメントがあって、チャンクがあってフレーズがある。形だけを見るという限定であるが、こういう比較

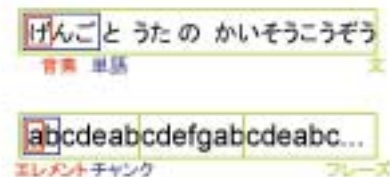


図8 言語と歌の階層性

ができる（図8）。

なぜ私はジュウシマツを使うのかと言うと、キンカチョウの歌は同一配列の繰り返しなので単純でよいが、分節化と制御の階層性が研究できない。まったくいつも同じ記号列なのでこういう研究ができない。ジュウシマツの歌はそれが可能であるからジュウシマツを使っている。

<ティンバーゲンの4つの質問に基づいた分析>

テキストの方に書いたティンバーゲンの4つの質問という考え方に基づいて、この構造の分析をおこなう。4つの質問というのは、直接要因、メカニズムの研究、機能（ファンクション）の研究、進化の研究、そして発達の研究で、この4つを並行して問うていくことで行動の理解が容易に進むであろうということである。

まずメカニズムについて。斜め下から見ると中脳はせり出している。これを **medial** に切ったときと **lateral** に切った時で、**cytochrom oxidase** で活性を見ると（図9）、活性の高いところは歌制御に関わっているところが多いことがわかる。**lateral** に切ったときに、ここに見える **Nif** と、**HVc** と **RA**、これはすべて歌を直接制御するのに関わっている神経核である。**medial** に切ったときに見える、**LMAN** と **AreaX**、これは歌の学習に関わっている。ここに濃く見えるのは、一次聴覚野である。



図9 鳴禽類の脳(スライス標本)

このように大脳があり、**Nif**、**HVc**、**RA** があって、ここから先にいろいろな舌下神経核という延髄の神経核を経由して発声器官に行く。だから **Nif**、**HVc**、**RA** というのは直接発声器官につながっている（図5、**posterior pathway**）。これとは別に、**HVc** から出発して、**AreaX**（大脳基底核の神経核）というところを経て、視床神経核、**DLM** に一度下降して、再び新皮質の神経核 **LMAN** に行く、再び **RA** につながる（図5、**anterior pathway**）。このように直接歌制御系と、直接歌制御系を迂回してつないでいる系がある。この **AreaX**、大脳基底核の神経核には、中脳の **Area ventral Tsai** というところからドーパミンの入力を受けている。広島大学の筒井和義という人のデータだが、鳴管の筋肉の感覚受容器の感覚情報は **AVT** に行っている。だからドーパミンの投射であると同時に鳴管がどうやって動いたかという、体性感覚のフィードバックも多分いっていると考えられる。これはオスの系である。メスでは、**HVc**、**RA** は極めて小さくなっているか、痕跡的にしか存在せず見え

ない。メスで歌制御系であるものというものは、LMAN と DLM だけである。大脳だけで言えば LMAN だけある。歌うときには HVC、RA が必要であるが、歌を歌わないメスにとってはどうも LMAN だけあればいい。これは学習に関与している神経核なので、歌は歌わないけれども、歌を認知学習していると思われる。

さて、この Nif、HVC、RA という3つの神経核であるが、3つあるからにはきっとフレーズ、チャンク、エレメントに対応しているのではないかと極めて乱暴なことを考えるとその通りになってしまっただけにちょっとびっくりした(図 10a)。Nif というところを破

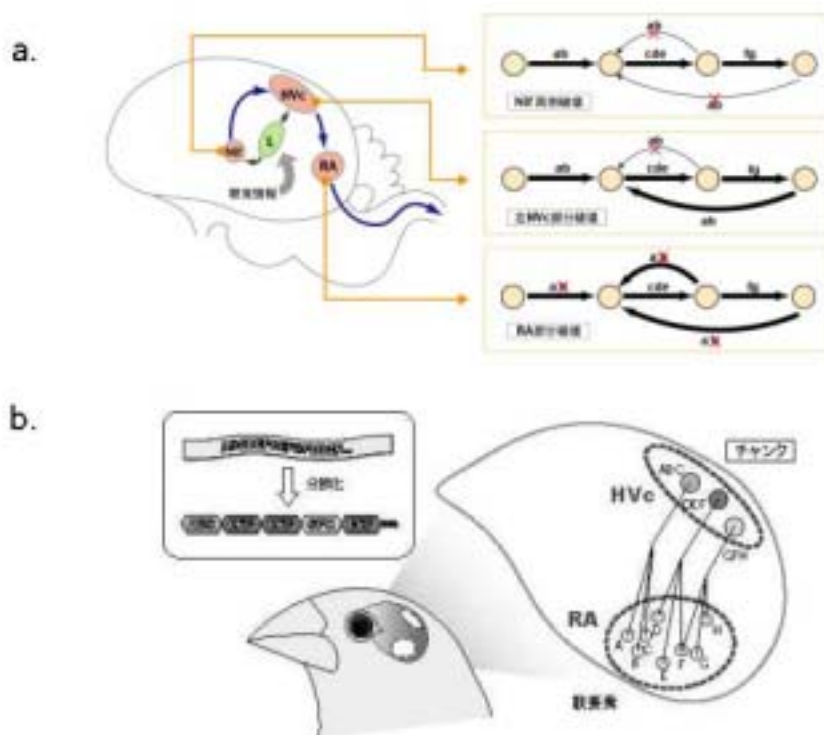


図 10 歌と神経核の階層構造 a. 破壊実験 b. 電気生理実験

壊すると有限状態文法を持っていた歌が完全にリニアな歌になってしまった。HVC というところを部分的に破壊する(全部壊すと歌わなくなってしまう)と、歌の遷移のうちいくつかのチャンクが落ちる。ここでは模式的に ab というチャンクが落ちたということを示している。ここを部分的に壊すと、リニアになるのではないが、遷移が部分的に落ちて歌が少しだけ単純になる。RA を部分的に破壊すると、遷移規則全体は保持されるが、その中の特定の要素が落ちる。これはそれぞれ5例以上あるデータなので、全体として、Nif、HVC、RA といった階層構造が行動の階層構造に見事に対応していたわけである。これらは学生の星野君、ポスドクの宇野君らとの研究である。

ニューロン活動に関して、RA に電極を刺して本人の歌を聞かせると、1個1個の音要素

に対して反応する。そのため、例えば本人の歌の時系列を変化させても、この RA の神経細胞はみんな反応する。つまり組み合わせ選択性をもっていない。HVc はチャンクレベルに対する反応があって、特定の組み合わせが出たときにだけ反応する領域というのがここにある。破壊実験で運動のほうを見ると、HVc はチャンクをセーブしていると言えるし、RA は 1 個 1 個の要素を制御していると言える。電気生理で感覚のほうを見ると、HVc は音の連なりに対して、組み合わせに対して選択性を持ったニューロンがあるし、RA には 1 個 1 個の音に対して選択性を持った領域があるということで、こういう模式図が書ける(図 10b)。これは必ずしもローカライズしているというわけではない。破壊場所と消える音要素の対応というのはとれていない。なので、便宜上ローカライズしているかのように書いてあるが、(機能的にはそうであるが)、現実にはどうかはまだ分かっていない。これらはポスドクの中村君との研究である。

<鳥の歌における皮質基底核系(迂回系)の機能について>

迂回系について述べると、HVc から AreaX という大脳基底核の神経核には運動指令と感覚入力が入っている。この迂回系を経て誤差情報が計算されて、HVc と RA の接続様式を変更しているのではないかというのが、銅谷賢治の強化学習のモデルである。合っているかどうかというフィードバックがあって、このつながり方を更新しているのではないかという考え方である。歌直接御系があって、HVc と RA のつながり方をこの迂回系が変更しているという考え方である。迂回系には、聴覚記憶が入力して、自分が歌ったものと聴覚記憶との比較をして、比較した結果、正しければそのままでよいが、正しくなければ変えてみなさいというふうになっている。

この迂回系が強化学習を行なっているのか?今やっていることは、ヘリウムの中で小鳥を歌わせると声が変わることを利用して、大学院生の山田さんと研究を始めている。鳥がヘリウム 70%、酸素 30%のヘリウム酸素中で歌うと音の伝達速度が変わる(1.5 倍ぐらいになる)。そのためフィルター特性が変わる。結果として音質が変わる。高次倍音がより多く出るようになる。そうすると、ジュウシマツは聴覚フィードバックにもものすごく依存している動物であるため、自分の声が変わったことで今度時系列まで変わってしまう。時系列まで変わってしまうというのは、自分の声が変わったのでなんかこっちが activate されて違う歌い方をしてしまったのではないかと考える。そこで、迂回系からクロニックに記録をとりながらヘリウム中で歌わせよう。そうしたら、誤差信号がスカラで出ているのか、ベクトルで出ているのかというのが分かるようなデータがとれるのではないかと期待している。

Q エlementが変わるのか。

岡ノ谷 エlementも変わる。物理特性が変わるからElementも変わる。さらに配列が変わるということ。

メスに向かって歌う求愛の歌を directed song (DS) と言う。これは予習の論文で皆さん読んでいただいた。雄は体をふるわせて激しく踊りながら歌う。一人で歌う歌は、undirected song、US と呼んで、頭を左右に振りながら歌い、あまり踊らない。でも、音響構造はまったく DS と同じである。まったく同じ歌であるが違う context で歌われる。

これは院生の高橋さんと山田さんが撮ったビデオである。(ビデオを見ながら) オスは新奇な個体を見ると DS を歌う。新奇な個体というのは新奇な同種個体であればいいのでオスでもメスでもかまわない。メスはオスの DS の踊りを見ながら品定めをする。もしメスがオスを気に入ると、背を湾曲させ尾羽を震動させる交尾受け入れ姿勢というのを示す。それを確認したオスはメスにマウントする。CSD、交尾受け入れ姿勢を示さなかったのにマウントすると逃げられてしまう。新奇個体であればオスにも歌ってしまう場合があるが、歌われたほうはすぐ自分でオスであることを示し、歌は止まる。このときに雄が歌っている歌が DS である。DS を歌う時は雄は雌のそばにいないといけない。ジュウシマツは縄張り作らない動物なので、不特定多数に向かって歌を宣伝するということはない。すぐそばにいるメスに対して、自分が歌われているのだというのをメスが確認できる距離で歌う。

DS と US がどう違うかということ、音響構造が同じで、相手がいるかどうかが違うが、実は脳の活性部位が異なる。それが予習で指定した論文である。メスに対して歌っているときは Area X での即初期遺伝子(immediate early gene; IEG)の遺伝子発現は低い、一人で歌っているときは Area X、基底核の部分が非常に発現が高いという発見があった。これは、もう一回言うと、メスに向かって歌う際には、大脳皮質、感覚運動系の神経核に即初期遺伝子が発現して、一人で歌う際には、それに加えて大脳基底核にすぐに初期遺伝子が発現する。大脳基底核の参入はその際、学習が生じていることを示唆する。例えば人の第二言語使用時にもこの大脳基底核が活動しているという話がある。では、US は何のために歌っているのかということ、DS はもちろん求愛のために歌っているが、US は何のために歌っているのかということ、私の解釈では、自分の歌をじっくり聞いてお手本として保存されている記憶との誤差を修正しているのではないかと考えている。練習ではないかと考えている。実際、小林と最近やった研究で、雑音、背景雑音、ホワイトノイズがある中で歌わせると、US の場合には背景雑音レベルに応じて大きい声で歌えるようになる。ところが DS の場合は背景雑音レベルに応じて音圧を変化させない。これは、DS の場合自分が聞いてないということを示しているのではないかと私たちは考えている。よって、US と DS というのは音声の学習と維持について研究するための大変によいシステムであろうと考えている。

さらに皮質基底核系の機能について最近の進展をお話する。1960 年代には小西正一という人の研究によって、大人になった鳥では耳が聞こえなくても歌は変わらないということが定説であった。1997 年に私と山口さんが、大人のジュウシマツにおいて内耳をとると歌の時系列構造が即座に劣化するというのを報告した。即座というのは手術をして麻酔から覚めるやいなや、歌の時系列構造が劣化するというのを発見した。小西さんの説で

ある成鳥では聴覚入力がなくなっても歌は変化しないという説がここで崩れた。崩れたというのは簡単であるが、この論文を出すのは大変だった。こういう定説があって小西さんもなかなか信じなかったのが、相当大変だった。おかげでよい論文に仕上がった。

また97年に undirected song には基底核系が関与しているという Jarvis の発見があった。ここから、undirected song は練習で、基底核系は皮質間連絡を更新しているのではないかという仮説が出て、これらのものをひっくり返して、Brainard と Doupe が極めて賢い実験を行なった。皮質の基底核系の出力を破壊すると、耳を聞こえなくしても歌が劣化しないという、そういう発見があった。聴覚剥奪による、つまり耳を聞こえなくして歌が劣化するということを改めて私たちが発見したわけですが、こうやって起こる劣化というのは劣化ではなくて積極的な修正過程ではないかということになったわけである。つまり、皮質で基底核系の出力を破壊すると内耳をとっても歌がそのままであるということは、耳をとると、自分が歌ったのにこういう聴覚入力が入ってこないから、自分が歌ったのが変ではないかということで、積極的に皮質基底核系が動いて、皮質間連絡を更新して歌を変えていくのではないかと、その結果として歌がどんどん劣化していくのではないかという説です。皮質基底核系の出力を破壊することで、聴覚剥奪をしても歌が劣化しない。これはダブルインサルトスタディという。2回インサルトする。皮質基底核系の出力を破壊しても何も変化しないけれども、耳をとっておいて皮質基底核系の出力を破壊すると歌の劣化が生ずる。こちらを読まれるといいと思う。

< 歌の発達について >

(大人の歌。次に子供の歌。)

生後 80 日位の息子の歌は、父鳥と歌が同じようになっていく過程が聞き取れる。けれども、1個1個の音要素の形がざわざわしてまだ綺麗な音にはなっていない。また、音の系列、音要素を並べるやり方が親とは違うというのが分かる。その過程をまとめると、生後 30 日位から歌の記憶が始まる、そして 40 日位から歌いはじめる。歌い始めはシンプルな雑音の連続で、「キッキッキッキッキ」ただそれだけ。そのうち色々な歌の要素ができてきて、80 日位で大体完成して、100 日位から要素配列が父親に似てくる。一旦かなり似たところで要素配列に独自性が表れてくる。このような発達過程を経る。

歌の発達過程を学部生の河村君の作った可変長 N-gram モデルで分析して、オートマトンを作ったときのオートマトンのエントロピーを計算すると、最初の方はエントロピーが高いが、だんだん収まってくる。けれども、再び上昇してくる。すべてのエントロピーの比をゼロにして、総体的にプロットするとU字型を描く。これはどういうことかということ、最初めちゃくちゃな順番で歌っていたのが、だんだんある一定の順番で歌うようになったのち、それが再び色々な順番が出てくるようになって歌うというふうに見える。これは一つの解釈であるが、はじめのエントロピーが減っていく過程は歌の乱雑さが減っていく過程であって、再び上昇してくるのは歌の複雑さが増えていく過程であろうという仮説のも

とに研究を進めている(図 11)。

<ジュウシマツの歌文法 ~
歌はメスへの求愛~ >

さて、こういった複雑な歌は一体何で歌うのか。ここで皆さんにかなり新しい概念を学んでもらうことになる。ジュウシマツはメスへの求愛として歌をうたうが、これは行動の進化として獲得されたものだと考えられる。進化というと大抵の皆さんは自然淘汰のことを

考えると思う。自然淘汰というのは環境に適応した変異を持つ個体がより効率よく次世代を残すというものである。しかし、自然淘汰だけでは生き物は進化していない。特に高等動物、特に個体間のコミュニケーション活動が活発な高等動物においては、自然淘汰だけでは動物の形質は説明できない。大事なのは性淘汰である。性淘汰というのは、例えばメスが複雑な歌を好めば複雑な歌が進化するというものである。歌うことは生存上不利だが、その反面歌うことによってメスを惹き付けられるならば、歌うことが性淘汰によって発達していく。このことはもう少し詳しく後で説明するが、『生き物の進化ゲーム』という本によく説明されている。自然淘汰というのは環境に適応することで次世代に遺伝子がより伝わるという考え方、性淘汰というのは、異性に選ばれることによって遺伝子が次世代に伝わっていくという考え方である。

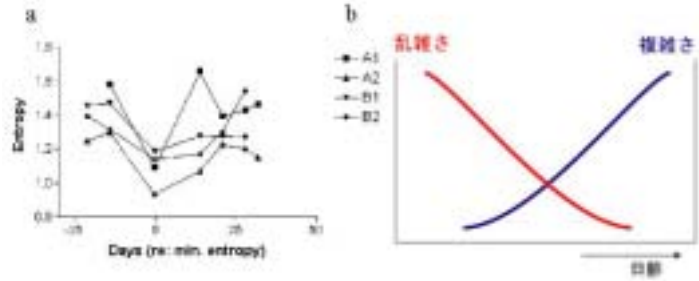


図11 鳥の歌発達のエントロピーの増減と要因
a 歌オートマトンのエントロピーの、歌発達過程における変化
b エントロピーの増減の2つの因子

こういう前提で『巣材運び実験』というのを行なった(図 12)。学部生の鷹島さんが主にやってくれた。巣材を入れて、メスを一羽で住まわしておく。単純な生成規則である歌と、複雑な生成規則である歌(ただし歌要素数は同じ)を作り、これらを箱の中でプレイバックして、メスがどのくらいまじめに巣づくりをするかというのを勘定する。そ

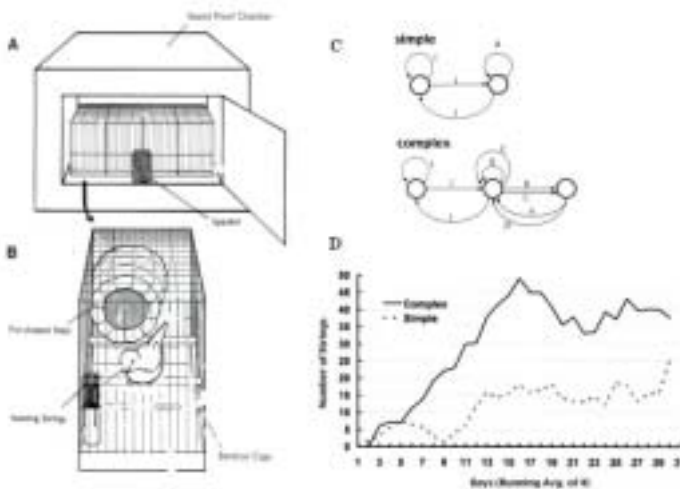


図12 巣材運び実験 メスは繁殖に積極的なほど、巣材をたくさん運ぶ。

うすると、複雑な歌を聞いたグループでは、2週間位たつと、毎日40本から運ぶようになる。ところが、単純な歌を聞いたグループでは2週間位たつても、一日に15本くらいしか運ばない。このように複雑な歌を聞いたグループのメスでは、一生懸命巣づくりをすることが分かった。ではランダムだったらどうか。複雑な歌と単純な歌とランダムな配列とを作って比べてみると、この実験ではなかなか違いがここまで出てないが、最終的には複雑な歌の方が、単純な歌及びランダムな歌配列よりも効果的に巣材を運んだという結果が出ている。

< 性淘汰の作動原理 >

なぜ性淘汰が作動するのかということを考えよう。性淘汰というのはダーウィンの進化論の一部にすでにこの考えは出ている。ダーウィンの有名な手紙で、クジャクを見ると頭が痛くなるという知り合いに出した手紙がある。ダーウィンは、クジャクのオスの立派なきれいな尾羽を自然淘汰でどうしても説明できなかった。このような尾羽が生えているとよけい邪魔だし、動きが鈍くなるし、その結果としてとって喰われることが多くなる。そのような訳でダーウィンは自然淘汰説の行き詰まりを感じて悩んだ。でも、『人間の由来と性淘汰』という本の中で、ダーウィンはこれを解決するアイデアを出している。性淘汰で異性が選ぶことによって、環境への適応とは無関係にある形質が進化する、という考えである。

ダーウィンが出したアイデアが100年位たった70年代以降にさらに発展した。性淘汰が作動するには、優良遺伝子仮説、ランナウェイ仮説、寄生虫仮説、ハンディキャップ原理といういろいろな考え方があるが、これらの考え方は相互に排他的ではない。いくつかの考え方で1つの現象が説明できることがある。

優良遺伝子仮説というのは、オスの特定の形質（例えばクジャクの立派な尾羽と）直接繁殖に関わる形質が遺伝的に相関している、という考え方である。例えば歌が上手に歌えるやつは巣づくりを真面目にやるとか、歌が上手に歌えるやつは子育てを真面目にやるとか、そういう遺伝的な相関があるという考え方である。だから、歌をちゃんと歌っている個体を選べばそいつは明らかに完全にいつも子供を真面目に世話をするのでそいつを選んだ方がいいということになる。これは遺伝的なメカニズムを解明しない限りこれは言えないわけである。実際に本当にそういうリンクがあるのかということも解明しない限りこれは言えない。

ランナウェイ仮説（または**セクシーな息子仮説**）というのは、オスの特定の形質を好む傾向が集団内のメスに一定量広がれば、その形質の適応度に無関係にセクシーな息子を生むため、その形質を持ったオスが人気を集める。例えば人間界で、「耳の先端がとんがった人がステキ」と女性が突然言い出したとする。そうすると、耳の先端がとんがっていても何もいいこともないけれども、耳の先端がとんがっている人がステキということが、メスのポピュレーションにある程度広がる。つまり耳のこの辺がとんがっている人と結婚して、

耳のこの辺がとんがっている子供を産めば、自分の遺伝子も非常に拡散しやすくなるわけである。何の根拠もないのだが、セクシーな息子を生むために、メスの好みが一定方向に向いたことで、その方向にランナウェイするのである。ちなみに、セクシーさというのはそれがメスにどのくらい好まれるかということで定義されるのであって、セクシーさは独立には定義されない。

Q メスにそういう傾向が広がるというのは自然なのか。というのは、メスにとっては、自分の遺伝子をたくさん残したいのだからあえて競争が激しいオスをみんなで選ぼうとするのは不自然な気がする。耳のとがっている人がすごくもてるのだったら、違う戦略として全然耳のとがっていない人を選ぶというのがあってもいいような気がするが。

岡ノ谷 耳がとんがっている人がもてるのに、耳がとがっていない人と結婚しても、その子供は全然もてないですよ。競争が激しくてもそっちに好みが集まります。

Q ある程度例えば耳がとがった人が好きなどの傾向がある場合に、このランナウェイが働くと考えていいのか。

岡ノ谷 これは何か種がないと始まらない。例えばこういう種があったところでこういうメカニズムが働けば、そういった傾向を示す。これ独立では行かないけれども、押し進めていく原動力としてランナウェイ仮説というのはいいですよ。

Q メスの側の好みも世代を超えて伝わっていくのか。

岡ノ谷 そうです。メスの好みとオスの形質の共進化ということは、実際にショウホクバエという変な虫がいて、確かめられている。変な虫というのは目玉が端っこのほうについていて、目玉が両端に飛び出しているのです。それが、飛び出していれば飛び出しているほどいいということになりまして、飛び出している形質をもっているオスのほうがメスに選ばれる。そのメスが生んだオスというのは目が飛び出していることが多いのですが、そのメスが生んだメスというのは、より目が飛び出しているオスを好む傾向があります。これはリンクしていることが必然ではないのですが、たまたまリンクしているのです。

もう1つ**寄生虫仮説**というのがあるが、これはハンディキャップ原理の一部と考えてもいい。派手な装飾（例えば派手なクジャクの羽など）というのは寄生虫がつきやすく、寄生虫がつくとたやすくだめになる。派手な装飾を維持できるというのはその個体が優良で寄生虫がいらないことを示す。寄生虫がいればすぐにボロになってしまうが、それはメスが見てすぐ分かるから派手な装飾を維持できているものを選ぶというものである。

最後に**ハンディキャップ原理**(図 13)。あなたがサッカーの監督で、新しい選手を雇うときに、普通の野人岡野と、重りがついている野人岡野が来て、同じくらい上手にプレイしていたら、あなたは重りのついた野人岡野を雇いますよね。何故かという、これが重く

て大変なのに同じくらい上手にプレイしているとすれば、こいつのほうが上手だろうと考えるからです。



図13 ハンディキャップ原理(Zahavi)

Q 野人岡野のときは重りをはずすことができると思うが、クジャクは尾は切れないわけですね。だから立派な尾羽を持ったクジャクの生存力が高いという意味が分からないですけど。

岡ノ谷 あまりクリアな言い方ではないのですが、野人岡野は重りをはずせないにせよ、こういったゲームのドメインじゃないところで、こいつの優秀さが発揮できるのではないかと考えられるのではないのでしょうか。こいつはとにかく全般的に優秀でして、重りはもっていてもほかのドメインでこいつの優秀さが発揮できると考えられます。クジャクは羽がはえていて、羽を維持するのは大変だということはあるのですが、それでも生きていくということは全般的に優秀で、見た目以外の優秀さを維持しているということのサインになるんじゃないかと思います。

Q ハンディキャップがつくのは基本的にはオスが多いわけですか。

岡ノ谷 機能性比 (functional sex ratio) という考え方がありまして、オスとメスの数というのは常に1対1なのです。というのは、オスがいっぱいいてメスがちょっとしかいなかったら、次の世代はメスを生めばもてるからメスを生もうとなるじゃないですか。でメスが増え、オスが減る。そうすると今度は次の世代はオスを生めばもてるのでオスを生む。そうやって平衡に達して1対1になります。実際のオスとメスの率は1対1なのですが、オスは、精子のコストというのは非常に安いのです。一方、メスは生涯一定量の卵子しかつくれません。交尾のコストもメスのほうが高く、交尾した場合に卵を生むのも妊娠するのもメスです。ですから、メスは多くのオスと交尾すればいいというものではなくて、優良なオスを選んで交尾すべきです。それに対してオスは、ヒトとか小鳥なんかでは少し事情は違うのですが、多くの哺乳類は、オスは交尾するだけであまり子育ては手伝いません。そういうわけで、メスがオスを選ぶのです。

Q 重りをつけた岡野の子供がメスだった場合は、そのメスは明らかに生存力が高い、ハンディキャップを持たずして高くなる可能性があるわけですか。

岡ノ谷 このオスが装飾を持っている、そしてこのオスより装飾以外の形質も優れてい

るであろうということでこのオスを選ぶわけですけれども、このとき、メスには装飾はできませんから、一般的な生存力の高いメスはできるであろう。そのメスが、つまり娘が生むオスは装飾が強いオスになる可能性が高い。といったことで交尾の過程は進んでいくのではないのでしょうか。

Q ハンディキャップ原理にしたがってメスが選ぶというのは、メスは進化の過程でそれを得たのですか。

岡ノ谷 派手な装飾を選ぶことが結果的に優良な個体を選んでいたことになれば、そういう派手な装飾を選ぶという傾向は進化しますよね。

Q 最初はでもハンディキャップ原理を持ってなかったわけですよね。どこかで進化の過程でハンディキャップ原理が得られたと考えていいのですか。

岡ノ谷 そうですね。

<なぜハンディキャップ原理が成り立つのか？>

なぜハンディキャップ原理が成り立つのかということ、オスの資質を見極めるためのメスのコストが少なくすむためである。野人岡野の重りをみれば、一目でわかる。重りがない二人を比べるとしたらなかなか難しい。オスの資質を見極めるためのメスのコストが少なくすむということで、ハンディキャップ原理が成り立つのだと考えられている。例えばメスはオスの資質を見極めるためのコストを減らそうとしているものでありまして、メイトチョイスコピーイングという現象がある。つまり、立派なメスが、子供を今までにいっぱい生んでいるメスがあるオスを選んだとしたら、そのオスは根拠なくほかのメスにも選ばれることが多いと。これはなぜミーハー（死語）が成立するのかを説明するものであるが。

<歌を維持するコスト>

歌を維持するコストは何があるかということ、まず**認知的コスト**があり、複雑な歌を歌っている間は単に注意が向けにくいので捕食される危険が増える。だから歌を歌うことはハンディキャップになる。

また、**免疫的なコスト**というものもあって、歌は雄性行動であって、テストステロンが関与する。一方雄性ホルモンは免疫系に有害である。だから、いっぱい歌っているのに元気だということは免疫系が強固であるということの指標にもなる。免疫的なコストについては最近論文があって、「歌をいっぱい歌って、歌のレパートリー数が多いほど、脾臓が小さい。脾臓が小さいということは免疫力が強い」という論文があった。

そのほかにも**時間的なコスト**（歌を歌っている間は餌がとれないから時間的なコスト）と、**脳容量のコスト**（複雑な歌を維持するための神経系が脳の他の領域を圧迫する）などのコストがある。これらのコストにも関わらず歌がちゃんと歌えるということは、こうい

った認知的に優れている、免疫的に優れている、採餌効率がとても高い、脳容量がひょっとしたら高い、そういったことを物語るのではないかということでメスが選ぶのではないかと考えられる。

< ジュウシマツの歌文法 ~ 複雑な歌の進化 ~ >

ジュウシマツの祖先と考えられるコシジロキンバラという鳥がいます(図 14)。私たちは実際、コシジロキンバラとジュウシマツとを使って遺伝子の比較をした。RAPD 法というのを使って、コシジロキンバラと日本にいるジュウシマツ、ヨーロッパにいるヨーロッパジュウシマツというものの系統関係を調べた。そうすると、コシジロキンバラから両方も派生しているということが分かった。

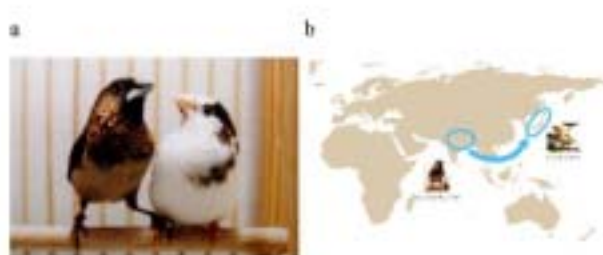


図 14 a.コシジロキンバラとジュウシマツ(Bengalese finches)
b.ジュウシマツの由来

ジュウシマツの歌は複雑であるが、コシジロキンバラの歌というのは単純である。コシジロキンバラは同じ歌の繰り返しです(図 15)。何でコシジロキンバラは単純な歌の繰り返しなのに、ジュウシマツは複雑な歌を歌うように変わったのか。

これを調べるためにキメラ歌を作った。コシジロキンバラの単純な歌をバシバシ切っ要素をバラバラにして、そのバラバラの要素をジュウシマツの複雑な歌の文法に入れて、

キメラ歌をつくった。つまり、入れ物はジュウシマツ、中身はコシジロキンバラという歌をつくって巣材運び実験をした。結果を簡単に言うと、コシジロキンバラの歌を聞かせた時に運んだ素材の量に比べて、キメラ歌を聞かせたときは有意に多くの素材を運び出した。つまり、コシジロキンバラ(すなわちジュウシマツの祖先・原種)のオスは、単純な歌を歌っているけれども、メスは複雑な文法

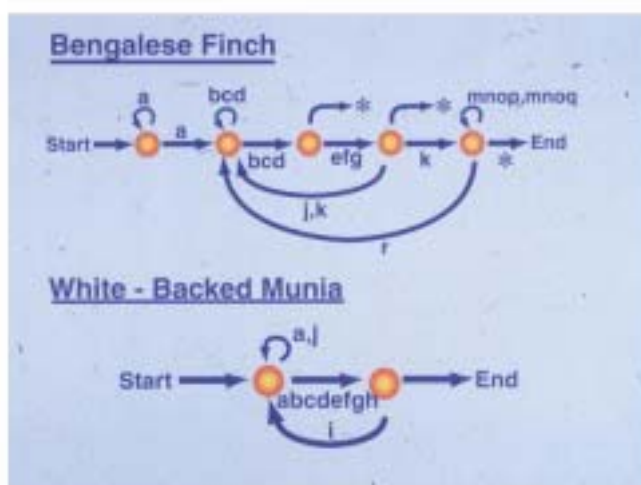


図 15 ジュウシマツとコシジロキンバラの歌文法

を好むということになる。

つまり、ハンディキャップ原理より複雑な歌をうたっているオスは生存力が高いだろうということをもスが分かったため、メスはもともと複雑性に対する好みがあった。それで、潜在的に複雑な歌への好みがあるけれども、コシジロキンパラであった頃というのは、捕食圧が強くて歌を歌っているうちに喰われてしまった。ペットになってから捕食圧がなくなったので、メスの好みの方向に進化していったのであろうと思われる(図16)。この構図を調べるため、私の学生の山田さんが来年からタイに行きまして、野生のコシジロキンパラの歌と捕食の関係を調べる予定である。

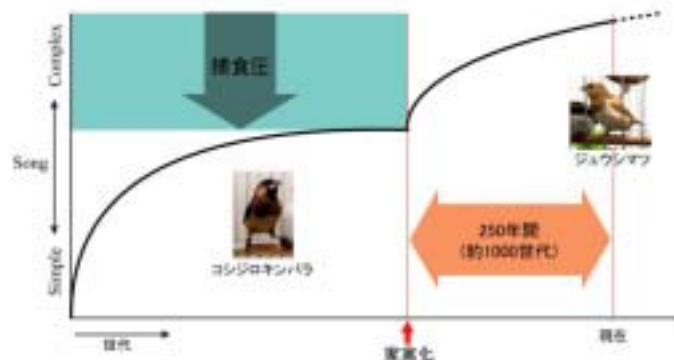


図16 捕食圧からの解放

さてそういうわけで、これまでの仕事を要約すると(1)ジュウシマツの歌は有限状態規則をなす。(2)歌の発達はU字形を描く。(3)聴神経は階層的な処理をしている。(4)歌文法は階層的な脳構造に対応している。(5)メスは複雑な構造を持った歌を好む。(6)歌文法は性淘汰で進化をした。ということなる。

<さて意味をどう扱うか>

ヘレン・ケラーとサリバン先生の話をしよと思ったが、時間がないので簡単に説明する。

この映画を見て下さい(映画:「ヘレン・ケラー 奇跡の人」の一部)。有名な「Water!」と叫ぶところです。「Water」という指文字があって、水の感触があるということはサリバン先生によってヘレンはずっと知っていたわけである。ところがその反対に水の感触が「Water」という指文字で表現されるということがこの瞬間に分かった。だから、AならばBという関係が了解されて、それと同時にBならばAという関係が了解されると、ここで言語のシンボリック表象が成立するのではないかという話をしていくつもりだったが、時間の関係でここまでにしておく。なぜこの話をしたいかということ、私は生物学的言語起源論というのをやっていこうと思っているからである。文法構造の進化については、ジュウシマツの歌の研究から、性行動としての時系列行動が進化していた結果、有限状態文法を持つようになったという絵が描けた。同じ構図を人間の言語の進化について描くことが

可能かどうかというのはまだ分からないが、人間の言語というのも文法は性行動で進化したのだというシナリオをかいてみた。そうすると割といい。今までの言語起源論というのは、単語に意味ができて、その単語を並べる仕組みができて言語になったと考えれば、単語を並べる仕組みがどうやってできたのかという説明に窮する。結局はこの説明をいろいろ、いろいろアドホックなことをやることになる。そこで、私はまったく別に、意味と文法はまったく独立に進化したと考えている。文法というのは実は性行動のための、性的なディスプレイとしての時系列行動が複雑化した結果、有限状態文法を作り、それが入れ物になった。その入れ物の中に意味を持つトークンが植わってきた結果、言語ができたという考え方をしている。

やはり新しい説は突拍子もない方がいいので、かなり突拍子もないと思ってはいたが、なかなか賛同者が多く現れてきて、言語起源論の有力な説になりつつある。というのは、単語から文法を持った言語へのジャンプに説明するのにみんな窮していたわけである。単語レベルの1個1個の離散的な意味を持ったトークンを使うようになったというのは500万年くらい前からあったのではないかとされているが、シンタクティカルな言語を使うようになったのはほんの2万年位だと考えられている。その間一体何をしていたのか。この間というのはまったく意味とは別のドメインで時系列行動が複雑化していったと考えている。時系列行動が恣意的な複雑性を持つためには、それが自然淘汰にかかるような時系列行動ではいけない。自然淘汰というのは恣意的なものを進化させない。性淘汰というのは、恣意的な複雑さというのを進化させることができる。恣意的な複雑さが進化した結果、有限状態文法を扱う能力ができ、それが皮質基底核系でできたと思うが、それに今度は意味を持つようになったトークンを押し込めて使うようになれば、言語になるのではないかというふうに考えた。意味を持つトークンがどうやってできるかという話をヘレン・ケラーでしようと思っていた。

AならばBが与えられたときに、BならばAであるというふうに自動的に思うのは論理的に間違いである。「私のお母さんは女です。」なら「女はみんなお母さんです」というのは間違いだから、AならばBでかつ同時にBならばAが出てくるとするのは間違いである。ところが人間の認知機構というのは、AならばBが与えられると、BならばAを自動的に推測してしまう。この認知的なバイアスが言語の誕生に大事であったろうということを考えている。どうしてそう思うかということ、動物でAならばBを訓練しておいて、BならばAが即座に分かる動物は今までに何もいない。AならばBの訓練からBならばAというふうに逆転させると、まったくやらない。やらないほうが正しいわけである。人間がやるほうがおかしいのだが、そういった間違っただけの認知スタイルを持つことによって、トークンがシンボル化するということが起き得たのではないかと思う。

この2つの系統を2つの流れを研究することで生物学的な言語起源論を作ることができるというふうに考えている。