2. 現在までの研究状況（図表を含めてもよいので、わかりやすく記述してください。様式の改変・追加は不可(以下同様)）

① これまでの研究の背景、問題点、解決方策、研究目的、研究方法、特色と独創的な点について当該分野の重要文献を挙げて記述してください。

② 申請者のこれまでの研究経過及び得られた結果について、問題点を含め①で記載したことと関連づけて説明してください。
なお、これまでの研究結果を論文あるいは学会等で発表している場合には、申請者が担当した部分を明らかにして、それらの内容を記述してください。

<背景>

ヒトとヒトとのコミュニケーションは音声によるものが多い。

音声によるコミュニケーションは動物でも行われている。鳥類の中には歌を学ぶ種がいくつか存在し、それらはヒトの音声によるコミュニケーションを研究するためのモデル動物として適している。ヒトの言語学習の過程と鳥類の歌学習の過程や、ヒトの発声に関する神経機構と鳥類の歌生成に関する神経機構が似ているためである（参考文献 1)。

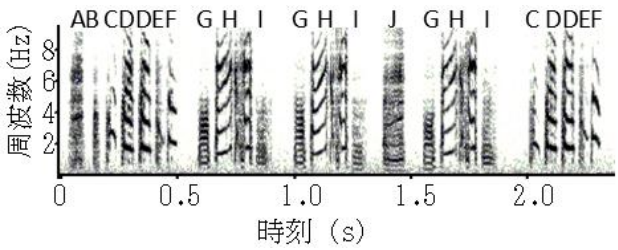

図 1：ジュウシマツの歌

特にジュウシマツの歌は複雑で、動物の発声のなかでもヒトの言語に比較的近い構造をしている（参考文献 2)。ジュウシマツの歌の例を図 1 に示した。歌は数十ミリ秒の音素から構成され、音素は音響特性に基づいて分類することができる（図 1 上部のアルファベット)。ジュウシマツの歌は音素の順番と各音素の音響特性という二段階の階層構造をしていることがわかる。

ヒトが行なっているような複雑な音声系列によるコミュニケーションを可能とする神経機構とはどのようなものなのか。それを解明するために、ジュウシマツの歌がヒトの音声コミュニケーションのモデルとして研究されている。

ジュウシマツの歌生成には複数の神経核が関与している（参考文献 1)。主要な神経核に HVC、Area X、lateral magnocellular nucleus of the anterior nidopallium (LMAN)、robust nucleus of the arcopallium (RA)、interfacial nucleus of the nidopallium (NIf)がある。脳における位置を模式図に示し、神経核間の投射関係を矢印で表した（図 2)。歌生成に関わる主な経路は HVC、Area X、LMAM、RA の順に投射のある経路と、HVC から直接 RA へ投射する経路がある。RA からは運動を制御している下位の神経へ接続している。NIf は HVC の上位に位置し、HVC へ聴覚情報を入力している。

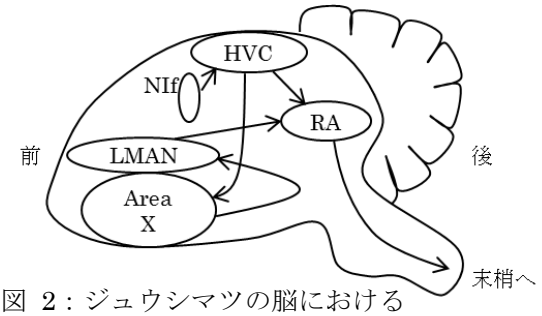

図 2：ジュウシマツの脳における主な神経核の位置と投射関係

<問題点、解決方策>

各神経核が、音素の順番と音素の音響特性の情報をどの程度保持しているかを知ることは歌生成の神経機構を明らかにする上で重要である。しかし、これについて各神経核を同じ基準で系統的に比較した研究はない。

解決方策としては、遺伝子発現解析による神経核の活性測定や、電気生理による神経活動の定量が考えられる。本研究では、ジュウシマツの主要な神経核を対象として電気生理を行い、聴覚刺激への反応を比較した。

<研究目的>

歌生成に関する主要な神経核が歌の階層構造の情報をどの程度保持しているかを明らかにする。

<研究方法>

ジュウシマツに聴覚刺激として人工的に改変した歌を提示し、HVC、Area X、LMAN、RA における歌の構造に対する反応の違いを比較した。

麻酔下のジュウシマツの HVC、Area X、LMAN、RA から電気生理により細胞外電位を記録した。

提示する聴覚刺激としては、以下の 4 種類を用いた（右側は音素をアルファベットで模式的に表したもの)。

- オリジナル刺激（ジュウシマツの歌の一部)・・・・・・・・・**a b c**
- 局所反転刺激（オリジナル刺激の各音素を反転したもの)・・・**ɑ d ɔ**
- 逆順刺激（オリジナル刺激の音素の順番を逆にしたもの)・・・**c b a**
- 全体反転刺激（オリジナル刺激全体を反転したもの)・・・・・**ɔ d ɑ**

<特色と独創的な点>

本研究の特色は、各神経核の神経活動を同じ基準で比較したという点である。

特に独創的なのは、ジュウシマツの歌を階層構造の一部のみを改変した 4 種類の刺激を用いた点である。これらの刺激への反応を比較することで、各神経核が階層構造のどの部分に選択的に反応するのかを知ることができる。

<研究経過>

ジュウシマツ 17 羽から記録を行い、オリジナル刺激に反応した神経のうち改変刺激に対する反応を比較した。その途中経過を脳と心のメカニズム第 12 回冬のワークショップにて発表した(研究業績 4-1)。

本資料の再配布、および本資料を改変したものの配布は、ご遠慮ください。
2016年 上村卓也 www.cycentum.com

名　　上村卓也

DC

（現在までの研究状況の続き）

<得られた結果>

刺激提示時の発火率の変化を聴覚刺激に対する反応とした。神経核ごとに改変刺激に対する反応をオリジナル刺激に対する反応で正規化し、図 3 に示した。負の値は、刺激提示によって発火が抑制されたことを表す。

逆順刺激への反応は、HVC、Area X、LMAN の順に小さかった。これは、HVC、Area X、LMAN の順に聴覚情報が伝わるにつれて音素の順番への選択性が高まることを示している。

局所反転刺激、全反転刺激への反応は、HVC、Area X、LMAN では逆順刺激への反応よりも小さかった。特に、HVC、Area X では逆順刺激への反応とオリジナル刺激への反応にほとんど差異がみられなかった。これは、HVC、X、LMAN が音素の順番よりも音素内の音響特性により敏感であるということを示している。また、LMAN では局所反転刺激、全反転刺激に対して抑制を受ける神経が多かった。

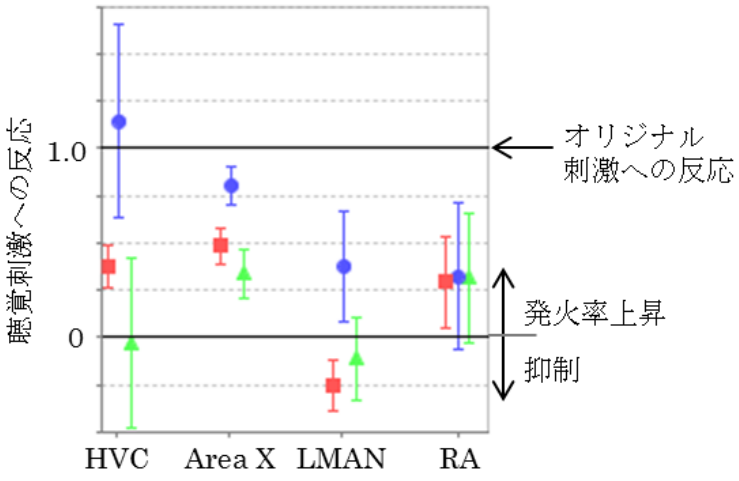

図 3：結果（平均±標準誤差）、■：局所反転刺激、●：逆順刺激、▲：全反転刺激

RA では、すべての改変刺激への反応がオリジナル刺激と比べて同程度に小さかった。つまり、RA は音素内の音響特性と音素の順番に対して同程度の選択性を持つことがわかった。RA は HVC と LMAN の両方から入力を受けているので、HVC からの情報と HVC、Area X、LMAN と伝わってきた情報が統合されて、オリジナル刺激のみへの選択性が生まれるのかもしれない。

<参考文献>

(1) Bolhuis et al. (2010) Nat. Rev. Neurosci. 11, 747-759.
(2) Berwick et al. (2011) Trends Cogn. Sci. 15, 113-121.

3. これからの研究計画

(1) 研究の背景

2. で述べた研究状況を踏まえ、これからの研究計画の背景、問題点、解決すべき点、着想に至った経緯等について参考文献を挙げて記入してください。

<背景、着想に至った経緯>

ジュウシマツの歌がヒトの言語と良く似ているといわれる大きな理由は、音素間の遷移が確率的である点である（参考文献 2）。図 4（上段）に図 1 の歌の音素をアルファベットで表し、音素間遷移がわかりやすいように示した。例えば G の次には必ず H、H の次には必ず I が現れるが、I の次に G、J、C のいずれが続くかは確率的に決まる（図 4 中段）。同様にヒトの言語においても、単語内の文字はまとまって現れることが多いので、文字間の遷移を確率的に表すことができる（図 4 下段）。

ヒトの発話に関する神経機構はどのようなものなのか。その解明に近づくために、私はジュウシマツの歌において音素間の確率的遷移を可能にする要因に着目した。

ジュウシマツの歌の音素間の確率的遷移には NIf（図 2）が重要であることが知られている（参考文献 3）。音素間の確率的遷移は NIf から HVC への文脈非依存な入力によって誘導されるという仮説がある（参考文献 4）。また、遷移前後の音素によって発火率が変化する神経が HVC に存在することも示されており（参考文献 5）、これは HVC が NIf からの入力を受けた結果であると解釈できる。

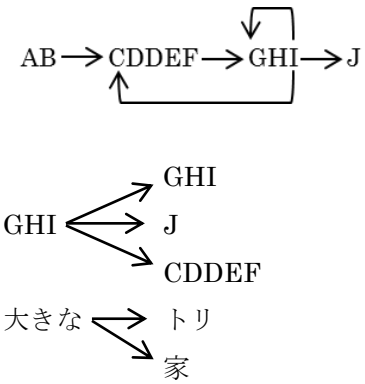

図 4、上：図 1 の歌に含まれる音素と音素間遷移、中：音素間の確率的遷移、下：ヒトの言語における確率的遷移

<問題点、解決すべき点>

NIf から HVC への入力が音素間の確率的遷移に重要であることを示した研究は存在する。しかし、実際に歌生成時のジュウシマツの NIf の神経活動を定量した研究は存在しない。よって、音素間の遷移確率を決定する要因とそれに NIf の神経活動が与える影響は不明である。ジュウシマツの歌生成に関わる神経機能を解明するには、音素間の確率的遷移と NIf の神経活動との関係を明らかにする必要がある。

<参考文献>

(3) Okanoya (2004) Ann. N. Y. Acad. Sci. 1016, 724-735.
(4) Yamashita et al. (2011) Front. Comput. Neurosci. 5(18), 1-12.
(5) Fujimoto et al. (2011) J. Neurosci. 31(27), 10023-10033

本資料の再配布、および本資料を改変したものの配布は、ご遠慮ください。
2016年 上村卓也 www.cycentum.com

(2) 研究目的・内容（図表を含めてもよいので、わかりやすく記述してください。）

① 研究目的、研究方法、研究内容について記述してください。
② どのような計画で、何を、どこまで明らかにしようとするのか、具体的に記入してください。
③ 共同研究の場合には、申請者が担当する部分を明らかにしてください。
④ 研究計画の期間中に異なった研究機関（外国の研究機関等を含む。）において研究に従事することを予定している場合はその旨を記載してください。

<研究目的>

ジュウシマツの歌における音素間の確率的遷移を可能にする神経機構、その遷移確率を決定する神経機構を解明することを最終目的とする。そのために博士課程の研究では NIf の活動が音素間の確率的遷移に与える影響を明らかにする。

<研究内容>

図 5 に概要図を示す。

音素間の確率的遷移を可能にする要因と音素間の遷移確率を決定する要因について検討するためには、遷移確率が異なる条件における神経活動を比較する必要がある。これには、ジュウシマツの歌は文脈によって音素間の遷移確率が変化するということを利用する。ジュウシマツの歌は文脈によって 2 種類に分類でき、それぞれで音素間の遷移確率が異なることが知られている。2 種類の歌とは求愛のための歌（directed song、DS)、求愛と無関係の文脈での歌（undirected song、US)である。US のほうが DS よりも音素間の遷移が複雑であることがわかっている。そこで本研究では、NIf の神経活動を DS 生成時と US 生成時について比較する。

NIf には聴覚情報を HVC へ伝えるという機能もある。ジュウシマツが歌うときは、自身が発した歌を聴覚情報として受け取ることになるため、NIf の神経活動は聴覚情報の影響を受ける。よって NIf の活動と確率的遷移の関係を調べるためには、聴覚情報の影響を考慮にいれなければならない。そこで本研究では、聴覚情報の影響を検討するために、聴覚が正常なジュウシマツと聴覚を剥奪したジュウシマツについての NIf の神経活動も比較する。

以上の研究により、NIf の活動が音素間の確率的遷移に与える影響を明らかにする。

<研究方法>

・実験 1

NIf の活動が HVC へ与える影響を定量するために、NIf と HVC から電気生理により細胞外電位を同時に記録し、神経活動の相関を定量する。自由行動下のジュウシマツでは電気生理による複数神経核からの同時記録は技術的に困難なため、この実験は睡眠状態のジュウシマツについて行う。睡眠状態のジュウシマツの神経は歌っているときと似た活動を示すことがあるので、NIf と HVC のそのような活動を示す神経を記録の対象とする。

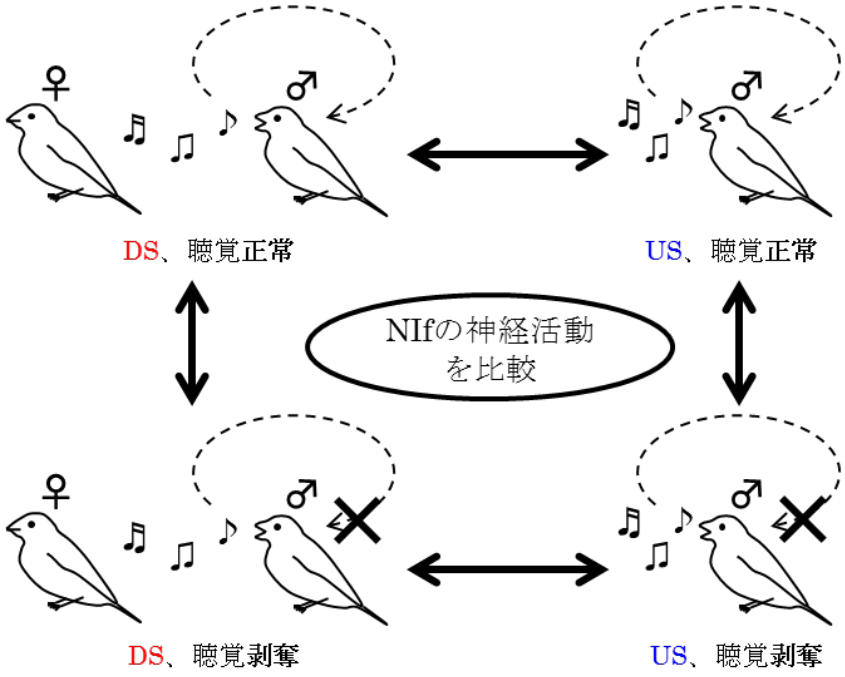

図 5：研究内容概要

・実験 2

自由行動下のジュウシマツの NIf から電気生理により細胞外電位を記録する。NIf の神経活動と音素間の確率的遷移との関係を調べるために、ジュウシマツが DS を歌っているときの神経活動と、US を歌っているときの神経活動をそれぞれ記録する。DS は求愛のための歌なので、オスにメスを提示することで歌わせることができる。US はオスを単独で放置することで歌わせることができる。特に静止時、歌生成時、歌生成時の音素間遷移の瞬間における NIf の神経活動を比較する。

・実験 3

聴覚情報の影響を考慮するために、実験 2 を終了した被験体の聴覚を剥奪する。聴覚剥奪は内耳摘出によって実現する。被験体が内耳摘出手術から回復した後、再び実験 2 と同様の実験を行う。

本資料の再配布、および本資料を改変したものの配布は、ご遠慮ください。
2016年 上村卓也 www.cycentum.com

名　上村卓也

DC

(3) 研究の特色・独創的な点

次の項目について記載してください。
① これまでの先行研究等があれば、それらと比較して、本研究の特色、着眼点、独創的な点
② 国内外の関連する研究の中での当該研究の位置づけ、意義
③ 本研究が完成したとき予想されるインパクト及び将来の見通し

① 本研究の特色、着眼点、独創的な点

歌生成時の NIf の活動を電気生理により定量した研究も、NIf と HVC を電気生理により同時記録した研究も、今までに存在しない。

本研究の特色は、ジュウシマツの歌の特徴である音素間の確率的遷移に着目し、音素間の遷移確率が異なる文脈における NIf の神経活動を比較する点である。さらに、聴覚情報による影響を考慮するため、聴覚剥奪前後で電気生理実験の結果を比較することが特に独創的な点である。

② 国内外の関連する研究の中での当該研究の位置づけ、意義

鳥類の歌の研究では、歌生成の研究、歌知覚の研究、歌学習の研究が関連し合っているが、音素間の確率的遷移を考慮に入れない研究がほとんどである。

本研究が対象とするのは鳥類の歌生成に関する神経機構である。本研究により、音素間の確率的遷移を含めた歌生成の神経機構が解明されれば、歌知覚と歌学習の研究においても音素間の確率的遷移を含めた理解につながるだろう。

③ 本研究が完成したとき予想されるインパクト及び将来の見通し

確率的遷移はヒトの言語にも存在する現象である。鳥類の歌生成や歌学習の神経機構と、ヒトの発声や言語学習の神経機構には共通する点が多くある。本研究の完成は、ヒト同士の音声コミュニケーションやヒトの言語学習に関する神経機構の解明につながることが予想される。それに伴い、発話障害への対策や効率の良い言語学習方法を発展させることになるかもしれない。

さらに、音声コミュニケーションに限定されない、確率的遷移を伴う系列生成に関する普遍的機構に示唆を与えられるかもしれない。

(4) 年次計画

DC1 申請者は１～３年目、DC2 申請者は１～２年目について、年次毎に記載してください。元の枠に収まっていれば、年次毎の配分は変更して構いません。

（１年目）
・実験 1 の準備を行う。
- NIf の脳座標を調べる。
- HVC と NIf の同時計測を行うために記録電極の配置を決定する。
- 被験体となるジュウシマツを選び、歌を録音する。

・実験 1 を行う。
・実験 1 の結果から実験 2、3 の結果を予想する。

（２年目）
・実験 2 の準備を行う。
- 自由行動下の動物を対象とした電気生理特有の観測ノイズへの対策を講じる。
- 電気生理に用いる電極操作器を作成する。
- DS 生成時の電気生理実験を行うために、オスにメスを提示した状態で神経活動の記録を取ることができる環境を整える。
- 被験体となるジュウシマツを選び、歌を録音する。
- 録音した歌の音素間遷移構造、遷移確率を解析する。

・実験 3 の準備を行う。
- 聴覚剥奪のため内耳摘出の技術を習得する。

・実験 2、実験 3 を行う。

（３年目）（DC２申請者は記入しないでください。）
・引き続き実験 2、実験 3 を行う。
・実験 2、実験 3 の結果を実験 1 の結果と合わせて解釈し、NIf の活動が音素間の確率的遷移に与える影響を明らかにする。
・さらに、音素間の確率的遷移を可能にする要因と音素間の遷移確率を決定する要因について考察を行う。

本資料の再配布、および本資料を改変したものの配布は、ご遠慮ください。
2016年 上村卓也 www.cycentum.com

(5) 人権の保護及び法令等の遵守への対応

本欄には、研究計画を遂行するに当たって、相手方の同意・協力を必要とする研究、個人情報の取り扱いの配慮を必要とする研究、生命倫理・安全対策に対する取組を必要とする研究など法令等に基づく手続きが必要な研究が含まれている場合に、どのような対策や措置を講じるのか記述してください。**例えば、個人情報を伴うアンケート調査・インタビュー調査、国内外の文化遺産の調査等、提供を受けた試料の使用、ヒト遺伝子解析研究、遺伝子組換え実験、動物実験など**、研究機関内外の情報委員会や倫理委員会等における承認手続きが必要となる調査・研究・実験などが対象となります。

なお、該当しない場合には、その旨記述してください。

本研究では、ジュウシマツの脳から神経活動記録を行う。したがって、動物愛護および法令遵守の観点から以下の点を順守して研究を実施する。

・飼育施設の整備、実験方法の改良、施術技術の向上等によって、実験に伴う動物の苦痛やストレスを最小限に抑える。

・動物実験に置き換えることのできる方法を積極的に取り入れる。

・できるだけ少数の実験動物で有効に科学的成果を生む。

実験にあたっては、東京大学動物実験実施規則および東京大学動物実験実施マニュアルに従い、東京大学の所属部局に提出して承認を受けた動物実験計画書に従って計画を遂行する。また、成果発表の際には、日本生理学会が策定した「生理学領域における動物実験に関する基本的指針」に準拠して発表や論文執筆を行う。

申請者自身は東京大学による動物実験講習会を受講済みである。

本資料の再配布、および本資料を改変したものの配布は、ご遠慮ください。
2016年 上村卓也 www.cycentum.com

名　　上村卓也

ＤＣ

4. **研究業績**（下記の項目について申請者が中心的な役割を果たしたもののみ項目に区分して記載してください。その際、通し番号を付すこととし、該当がない項目は「なし」と記載してください。申請者にアンダーラインを付してください。業績が多くて記載しきれない場合には、主要なものを抜粋し、各項目の最後に「他○報」等と記載してください。）

(1) 学術雑誌等（紀要・論文集等も含む）に発表した論文、著書（査読の有無を区分して記載してください。査読のある場合、印刷済及び採録決定済のものに限ります。査読中・投稿中のものは除く）

① 著者（申請者を含む全員の氏名を、論文と同一の順番で記載してください。）、題名、掲載誌名、発行所、巻号、pp 開始頁－最終頁、発行年をこの順で記入し、著者の所属・職については脚注に記載してください。

② 採録決定済のものについては、それを証明できるものを P. 10 の後に添付してください。

(2) 学術雑誌等又は商業誌における解説、総説

(3) 国際会議における発表（口頭・ポスターの別、査読の有無を区分して記載してください。）

著者（申請者を含む全員の氏名を、論文等と同一の順番で記載してください。）、題名、発表した学会名、論文等の番号、場所、月・年を記載してください。発表者に○印を付してください。（発表予定のものは除く。ただし、発表申し込みが受理されたものは記載しても構いません。その場合は、それを証明できるものを P. 10 の後に添付してください。）

(4) 国内学会・シンポジウム等における発表

(3)と同様に記載してください。発表申し込みが受理されたものを記載する場合は、(3)と同様に証明できるものを添付してください。

(5) 特許等（申請中、公開中、取得を明記してください。ただし、申請中のもので詳細を記述できない場合は概要のみの記述で構いません。）

(6) その他（受賞歴等）

(1) 学術雑誌等（紀要・論文集等も含む）に発表した論文、著書

なし

(2) 学術雑誌等又は商業誌における解説、総説

なし

(3) 国際会議における発表

なし

(4) 国内学会・シンポジウム等における発表

（ポスター発表、査読なし）

1) ○上村卓也、関義正、岡ノ谷一夫、「ジュウシマツの歌神経核における聴反応の個体内比較」、『脳と心のメカニズム第 12 回冬のワークショップ』、北海道、2011 年 12 月

(5) 特許等

なし

(6) その他

1) 上村卓也・・・「理学部学修奨励賞」、2011 年 3 月

本資料の再配布、および本資料を改変したものの配布は、ご遠慮ください。
2016年 上村卓也 www.cycentum.com

名　上村卓也

DC

５．自己評価

日本学術振興会特別研究員制度は、我が国の学術研究の将来を担う創造性に富んだ研究者の養成・確保に資することを目的としています。この目的に鑑み、申請者本人による自己評価を次の項目毎に記入してください。

① 研究職を志望する動機、目指す研究者像、自己の長所等

② 自己評価する上で、特に重要と思われる事項（特に優れた学業成績，受賞歴，飛び級入学，留学経験，特色ある学外活動など）

① 研究職を志望する動機、目指す研究者像、自己の長所等

<研究職を志望する動機>

答えにたどり着いた瞬間よりも、答えにたどり着くために頭を捻り試行錯誤している時間のほうが楽しい。それに気づいたとき、私は研究者になろうと思った。現役の研究者に、研究職に就いて良かったと思うことを尋ねると、辛い時間が多いけれど、閃いた瞬間のとてつもない興奮と喜びがあることだ、という回答を得ることが多い。しかし私はそうは思わない。解決の糸口が全く見えずに、ああでもないこうでもないと悶々と考え悩んでいる時間こそが研究の醍醐味ではないだろうか。研究職は、そのような私にとっては楽しく充実した時間を長く味わわせてくれる。研究職に私は就きたいと思う。

私が研究職を志望するもうひとつの動機は、私には研究職が向いていると思うからだ。自分自身の性格を挙げてみる。好奇心旺盛である。疑問に思ったことは自分で確かめる、もしくは納得のいくまで調べる。問題にぶつかると必死に解決しようとする。成功するまで諦めない。暇な時間が嫌いで、常に何かを考えていたい。何をするにも他人と同じでは面白くないと思う。向上心があり、常に前進する方法を探っている。議論をするのが好きだ。外国人とコミュニケーションを取ることに抵抗がない。挙げればあげるほど研究職に向いていそうなものばかりを思いつく。前述した試行錯誤している時間が好きだということも研究職に向いている理由のひとつになるだろう。

私が研究職を志望する主な動機は以上の２点である。もちろん、このような気持ちだけで研究職に就くことができるとは思っていない。現実と冷静に向かい合い、理想の研究者になるための努力を厭わないつもりである。

<目指す研究者像>

私は、複数領域の手法を用いてひとつの問題に様々な角度からアプローチする能力のある研究者になりたい。そのために、自分が詳しくない学問領域についても常に積極的に学び取り入れたいと思うし、実際にそうしている。これは、私が理学部生物情報科学科に進学した理由のひとつでもある。理学部生物情報科学科では、実験的手法と理論的手法の双方を用いて生物学の問題にアプローチするための基礎を学ぶことができた。

もうひとつ私が目指していることは、研究内容をわかりやすく説明することができるようになることである。万人にとってわかりやすい説明があるとは思わない。しかし、特定の読み手・聞き手を対象に、その人たちの背景知識に合わせた丁寧な説明をすることはできるだろう。読み手・聞き手が話の最初から最後まで理解できるよう丁寧に、かつ冗長にならずに相手を楽しませるような説明することができる研究者になりたい。また、これは自分の研究内容についてだけでなく、他人の研究を紹介するときや、ある分野に馴染みのない人にその分野で過去に行われてきた研究内容について説明するときについても当てはまることである。

<自己の長所>

学部では理学部生物情報科学科で生物学を研究する上での実験的手法、理論的手法の両方を習得したため、私は研究の際に実験と理論どちらの手法を用いることもできる。実際、学部卒業研究では細胞内における生化学反応のシミュレーション研究を行い、修士課程の研究では電気生理実験を行なった。

私は他人の主張を素直に受け入れることができる。これは他人の主張を全て正しいと信じるという意味ではなく、まずその人の主張の存在を受け入れてから正しさや良し悪しを判断することができるという意味である。私はこの性格は研究職に就くにあたって重要であると思う。相手の主張を頭ごなしに否定していては議論が全く進まない。どのような奇抜な主張であっても、まずは受け入れてから批判する点を考えることが、相手にとっても自分にとっても前進につながるはずである。

体力があり体調管理が良くできることも私の長所のひとつである。私は、研究者には知的な要素だけでなく、体力的な要素も必要だと思う。せっかく良いアイデアを思いついても、体調が悪ければ研究にとりかかることができない、そのようなことが起こらないように普段から気をつけている。

② 自己評価する上で、特に重要と思われる事項

<特に優れた学業成績>

学部では成績優秀のため学修奨励賞を受賞した。

<特色ある学外活動>

International Genetically Engineered Machine という学生を対象とした合成生物学の国際大会へ学部生のときに参加した。学部生が主体となって合成生物学の研究を行い、研究成果のポスター発表を行った。

本資料の再配布、および本資料を改変したものの配布は、ご遠慮ください。
2016年 上村卓也 www.cycentum.com

様名　上村卓也

ＤＣ

（このページには何も記載せず、空白のまま提出してください。）

本資料の再配布、および本資料を改変したものの配布は、ご遠慮ください。
2016年 上村卓也 www.cycentum.com