

「刷り込み」(インプリンティング)をめぐって

—タブラ・ラサと甲状腺ホルモン—

北海道大学理学研究院教授 松島 俊也

はじめに

学習は知性の指標であり、知性の基礎をつくる、と広く信じられている。第一に知性が高いほど学ぶ力は高いし、第二に学ばねば知性は生まれない、という考えだ。果たしてそうだろうか。一つ目(学べる奴は偉い)は同語反復だから、意義もないが害もない。二つ目(学ぶと偉くなる)はむしろ厄介である。前提を置いているからだ。つまり、動物は(ヒトもまた)生まれたときには何も書かれていない白紙の存在であって、経験が書きこまれて初めて理解する力を得る、と信じられているのだ。

J. Lock (英国の経験論哲学者) 以来、この白紙の状態を想定して、タブラ・ラサ (tabularasa) と呼び慣わしてきた。鳥類の刷り込み研究は、この考えに更に加担したようだ。幼若期に刻み込めば何でも強く覚えるが、その時期を逃せば学習の機会は失われてしまう、と考えられてきた。だからこそ教育は重要だ、幼少期の学びが人間を強く規定しているのだと、いささか脅迫的なまでに、幼少期を強調することにつながっている。

さてさて、これは本当だろうか。

我々の学習や知性に対して持つ理解は、動物の行動研究に強く依拠しているようだが、しかし、どれほど確かな事実があつてのことか考えてみよう。この記事では、鳥類の刷り込みをめぐる研究の歴史と最近の成果を紹介する。刷り込みを特殊な学習のひとつと捉えるのは、明らかに狭い理解だし、感受性期(臨界期)についても、その存在そのものを含めて多くの誤解の中にある。

コンラート・ローレンツと刷り込み

オーストリアの動物行動学者コンラート・ローレンツ (Konrad Lorenz, 1903 ~ 1989) は多くの動物を相手に、膨大な行動記載を行っている。彼の研究は本能の定義を変え、動物の理解を現代化することに寄与し、ニコ・ティンバーゲン、カール・フォンフリッシュと共に、1973年のノーベル賞生理学医学賞を受賞した。刷り込み(インプリンティング)は彼の最大の寄与と考えられている。

ローレンツは孵化直後のハイイロガンの雛と生活を共にすることで、ローレンツを母鳥であるかのように振舞うことを見出した。ローレンツの後を追って一列に並んで歩くハイイロガンの写真は強い影響を与え、刷り込みという言葉が日常用語に定着させることになった。

この物語で語られているのは、間違っただけで人間を親だと思い込んだ、愚かなハイイロガンの姿である。幼少期でありさえすれば、曝された相手が人間(ローレンツ)であっても構わない、受け身の学習者の姿である。しかしローレンツは濃密に雛に関わり、雛の一挙手一投足に応答しつづけた有様を記載している。その記載は無視されて、愚かなガンの姿だけが人々に刷り込まれることとなった。ローレンツは擬人主義的な書き方を好んだので、この語は広く知られるようになったが、科学として深められることなく、お話として流布していったのである。

エッカート・ヘス、そしてガブリエル・ホーン

刷り込みの本格的な研究が始まったのは1950

年代、米国の心理学者エックハート・ヘス (Eckhard H. Hess, 1916～1986) による。さらに1970年代以後は、英国の神経科学者ガブリエル・ホーン (Sir Gabriel Horn, 1927～2012) が重要な寄与をした。

ヘスはドイツ移民の子で、シカゴ大学で心理学の教授を務めた。刷り込みが孵化後13から16時間をピークとする、ごく限られた期間しか成立しないことを定量的に示し、これを臨界期 (critical period) と呼んだ。デコイ (模型のカモ) を吊り下げて円周上を走らせ、その周りをヒナに追わせた。雛の走路に障害物を置く、電気ショックを与える、デコイのスピードを上げて長距離を走らせる、いずれによっても刷り込みの効果は強まっていくことを示したのである。彼はこれを努力の法則 (law of effort) と呼んでいる。臨界期も努力の法則も、従来の学習の理論の常識から大きく外れるものだった。ヘスは刷り込みの特殊性をはっきり示した、最初の心理学者となった。

刷り込みを脳科学の課題として取り上げ、深い理解を与えたのはホーンの功績である。労働者の家庭に生まれ工業高校を出て技術者となった後、軍務を経て医学部を卒業し医者になった。解剖学で博士号を取り、最初に発表した論文は奇しくも甲状腺ホルモンに関するものであったとのことである。その後、英国のケンブリッジ大学の動物学の教授として英国の脳科学のために大きな足跡を残し、2002年にはナイトの爵位を授与されている。刷り込みの分子細胞機構の業績は多岐にわたるが割愛し、一つだけを取り上げることにしよう。

刷り込みの素因 (predisposition)

リスやマーモセットを飼うとき、かごの中に輪回しを与えることをご存知だろう。中に入って走り、くるくると回す道具である。ホーンは同じような輪回しの中に雛を入れ、その前に音を立てて動くおもちゃを置いた。お盆の折に日本の家庭で仏間を飾る回り燈籠とよく似たおもちゃである。ランプを入れて内側から照明し、モーターでくるくると回る。赤い直方体、あるいは青い円筒形の

物体を用いた。

孵化して間もない雛はしばらくの間じっとしているが、やがておもちゃに向けて歩きはじめる。1時間の中に数百メートルから1キロ、雛はひたすら歩き続ける。刷り込みを受けた雛が、何に引きつけられていくか、長期にわたって調べた。

刷り込みの直後なら、確かに曝されたおもちゃへの選好性が明確であった。赤い直方体に刷り込まれれば、赤い色、あるいは直方体、どちらにも選好を示して、雛は追いかけるようになった。確かに、経験を通して受け取ったものを、雛たちは行動に出していく。色の学習が行われている、ということにまったく疑問の余地はない。問題はその翌日であった。

ホーン達は実際のニワトリの剥製を用意して、赤い直方体とどちらを好むか、検討した。その結果、時が過ぎるにつれて、初めて見る物体であるはずの剥製に向けて、強い選好性が徐々に立ち上がっていくことを見出した。その剥製の首と胴、羽をバラバラにして、まったくでたらめな配置で直方体に張り付けた物体を用意した。やはり、このグロテスクなバラバラの剥製に、雛の選好は徐々に強まっていったのである。鳥の形をしている必要すらない。その羽毛の繊細な形に、雛は生まれつき強く引かれていくのである。ただし刷り込みを経験した場合にのみ、顕著に現れた。

ホーンたちは predisposition (傾向性、素因) と呼んで重視した。あらかじめ (pre), …したい気持ちにさせ (dispose) られていること、つまりタブラ・ラサに対して疑問符を付きつけたのである。雛は親鳥の形状について「生得的な知識」を備えている。しかし、そのままでは表に出ることはない。雛がその「知識」を表出するためには、刷り込みという経験が必要である。これは学習ではない。

「生得的な知識」は、「核となる知識」(core knowledge: イタリアの心理学者、Giorgio Vallortigara による) と呼ばれる。哲学者たちはこの言葉に、抗議の声を上げる事だろう。しかし、生物学者たちは圧倒的なリアリズムと格闘し

ているので、この無茶苦茶な言葉を恐れていないようである。最近生物学者は、もっと無茶なことを言い出した。学ぶ能力も、刷り込みを通して表出してくるといっているのである。

脳の毛細血管、刷り込みと甲状腺ホルモン

帝京大学薬学部の本間光一（教授）とその仲間達は、長く筆者（松島）と刷り込みについて語り合ってきた。私は行動実験の手順書プロトコルと装置を提供し、彼ら生化学者たちは刷り込みの過程で脳にどのような変化が起こるのか、解析してきたのである。刷り込みにかかわる基本的な概念、臨界期の問題が彼らの研究を通して大きく書き換えられようとしている。親しい仲間達の研究だが、たいへん重要なので、詳しく述べてみよう。

トレッドミル（自動歩行器）の上に雛を走らせて、刷り込みを行った。レゴのブロックで四角く黄色い鳥の模型をつくり、それに向かって雛を走らせたのである。数時間にわたるトレーニングの後、大脳を摘出してメッセンジャー RNA を抽出し、マイクロアレイ法を用いて遺伝子発現の変化を網羅的に調べたのである。

実際、刷り込みの後には、たくさんの遺伝子が発現量を増やしていくことが判った。その中に奇妙な遺伝子があることに、本間教授と山口真二（准教授）は気づいた。*Dio2* という遺伝子で、甲状腺ホルモンの代謝に関わる酵素をコードしている。甲状腺は4分子のヨードを持つホルモン、チロキシン (T_4) を合成し分泌する。血中を循環する甲状腺ホルモンはほとんどこの T_4 であるが、標的器官の近傍でヨード分子を一つ失ってトリヨードチロニン (T_3) に変わる。この T_3 が強い活性を持つ。*Dio2* がコードする酵素は、 T_4 を T_3 に変えるときに働く。

山口・本間らは、雛の大脳の組織を縦横に走る毛細血管が *Dio2* を発現していること、刷り込みのあと増強すること、を見出したのである。つまり脳の血管は内分泌器官のひとつなのである。実際、刷り込みの後、大脳の T_3 の濃度は一過的に上昇する。さらに、ベースとなる T_4 の分泌量も、

孵化前後でピークとなっていた。

この実験結果を聞いたとき、私ははじめ全く信用しなかった。アーチファクト（実験操作で生じる人工産物）ではないか、とコメントしたことを、今も鮮明に覚えている。実際、刷り込みは膨大な運動を伴い、脳の活動度も高まっている。その後、代謝的な変化があっても、刷り込みとも記憶形成とも無関係な、いわば副次的並行現象と見なすのがまず常識と考えたからである。第二に、毛細血管はあまりにデリケートな組織で、しばしば偽のシグナルを発生する困りものだった。第三に、血管・刷り込み・甲状腺ホルモン、この3話題は私の想像をはるかに超えた組み合わせだった。甲状腺ホルモンは魚の海水適応や、両生類の変態、鳥の換羽などに関わると教わってきた。学習との関連もいくつか報告されていたものの、目の前の刷り込みとの深い因果的なつながりを想像することは困難だった。私のような凡人は、自分に想像できる世界しか見ることができない。しかし動物の現実には圧倒的だった。

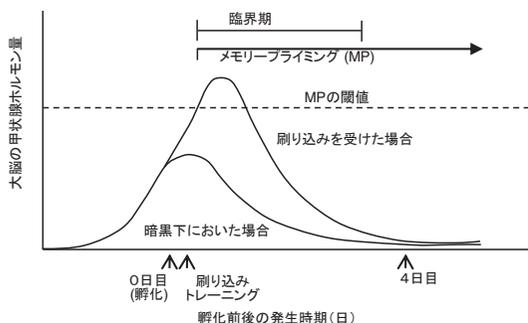
脳の中にホルモン (T_3) を打ち込んでみる：メモリープライミングの発見

刷り込みが原因となって、一過的に脳内の T_3 濃度が上昇する。ならば、強制的に T_3 を高めたら学習する能力が高まるのではないか。本間と山口は大脳に T_3 を微量投与してみた。通常、孵化後4日もたつと臨界期は過ぎて、刷り込みは成立しない。ところが、4日目まで暗黒下で育てた雛の脳に T_3 を打つと、刷り込みが成立するようになったのである。 T_3 は「頭を良くする薬」であるらしい。しかし、体内の T_3 はすぐに代謝されて脳内からも血流からも取り除かれるはずである。この薬は何度も服用すべきものだろうか？

本来、雛は親鳥と親密な社会関係をつくる。雛が暗黒下に放置されることはありえないのである。孵化日には親鳥に刷り込まれることで *Dio2* の発現も高まって、脳内の T_3 は高い状態になる。この状態は長く続かず、 T_3 の濃度はすぐに下がる。

本間と山口は孵化日の雛に、刷り込みを施さず、

その代わりに T_3 を与え、そのまま暗黒下に置いた。4日目、本来ならもはや臨界期は過ぎてている。 T_3 も落ちている。しかし、4日目に刷り込みを施すと学習が成立することが判ったのである。つまり、孵化日に高まった T_3 は、その日の記憶を増強するだけではない。4日後の学習能をも高い水準に保ち続ける働きを持っていたのである。当然、孵化日に刷り込みを施した雛も、4日目には全く別の色を用いて刷り込みをすることができた(図参照)。



図：大脳の甲状腺ホルモン (T_3) が一定の水準に達するためには、孵化日に刷り込みを受ける必要がある。一度一定の水準になるとメモリープライミングが起こり、雛は臨界期を越えて新しい色の記憶を形成できるようになる。(本間原図)

つまり刷り込みは T_3 を通して学習能力を立ち上げたのである。その作用は1回で十分であり、その後の雛はいくつもの色を重ねて覚えるようになった。刷り込みを通して学習に火がついたのである。本間たちは、このまったく新しい現象をメモリープライミング(火をつける事)と呼んだ。

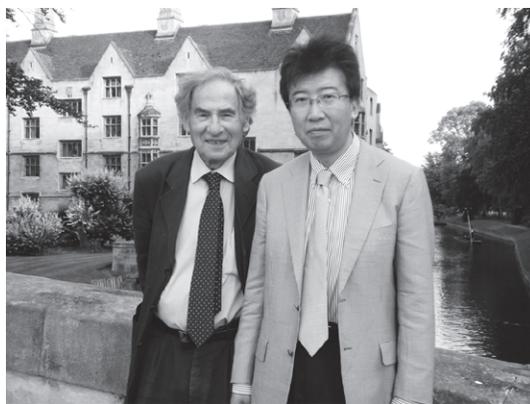
メカニズムの理解を通して解放されること

動物行動学の研究者は、自然な行動の観察を重視して進化や適応を問う研究者と、脳内で起こる生理的なメカニズムを問う研究者に分かれる。この二つは用いる動物も異なり、言葉遣いも思想も文化も大変異なるので、互いに仲が良くない。しかし、刷り込みの研究は、両者が紙の裏表のように一体であることを示している。

確かに孵化後の数日間を暗黒下に置けば、雛は学習能力を失う。それをもって、我々は学ぶ能力が時間と共に失われていくと信じていたのである。

普通に刷り込みを経験した雛がどのように知性を発達させていくのか、これを考えることはなかった。試すこともなかったのだ。刷り込みを学習の例と見なす限り、その後の学習能力に火をつける、という考え方は出てこなかったからである。ローレンツが刷り込みを記載して以来75年もの間、膨大な研究が行われた。しかし、メモリープライミングの発見まで、この単純な研究はなされなかった。

メカニズムの研究は、時計を面白がって分解する子供の遊びではない。新しい物質的過程の発見は、行動研究からだけでは想像することもできない、新しい現象を突きつける。もちろん、雛の研究が人間の学習にそのまま通用するとは思われない。しかし刷り込みがヒトの言語学習や脳の発達可塑性の研究に強く影響したように、メモリープライミングの発見も、想像力を縛る檻からわれわれを解き放ってくれるだろう。



写真：2011年7月英国ケンブリッジ、ケム川にかかる橋(Cambridge)の上で。Gabriel Horn先生と本間光一先生(撮影筆者)。この1年後、Horn教授は84才で逝去された。最期の日の朝まで自転車に乗り、研究を続けられたとのことである。

参考文献

- (1) Yamaguchi, S., Aoki, N., Kitajima, T., Iikubo, E., Katagiri, S., Matsushima, T., Homma, K.J.(2012) Thyroid hormone determines the start of the sensitive period of imprinting and primes later learning. *Nature Communications* (3:1081;DOI:10.1038/ncomms 2088)
- (2) 松島俊也 (2012)「動物に心はあるだろうか?初めての動物行動学」朝日学生新聞社