

セキセイインコのペア形成時における音声学習

兼定 彩¹, 藤原 宏子², 佐藤 亮平³, 宮本 武典^{1,2}

¹日本女子大・院理・物質生物機能科学

²日本女子大学・理・物質生物科学

³北里大学・医・生理学

(2006年12月5日受理)

要旨 ヒト以外のいくつかの高等な動物が音声学習を行うことが良く知られている。これまで、音声学習についてのメカニズムの研究は多くなされてきたが、学習の機能に関する研究は遅れている。セキセイインコ (*Melopsittacus undulatus*) は、コンタクトコールという短い鳴き声を使い、同じ群れの仲間や繁殖ペア間でコミュニケーションをとっている。コンタクトコールは、個体ごとに全く違う音響構造を示す。全く別の場所で育ったオスとメスをペアリングすると、しばらくして、元々全く違う音響構造であった2個体のコールがほぼ同じ音響構造を示すようになる。これは、セキセイインコのオスが、ペア相手のメスのコールをほぼ完璧にまねたことにより起こる。オスによる学習は求愛過程において重要な機能を果たしているのかもしれない。そこで、よく音声学習を行ったオスほど繁殖成功率が高いかどうかを検討し、音声学習の機能を調べることを目的とした。

全く別々の群のオスとメス21羽を任意に5週間ペアリングさせた。ペアリングから3週目と5週目に録音をし、オスによる音声学習の状況を調べた。その結果、3週目までの間に21ペアのうち8ペアのオスがメスのコールをまねたこと (Imitation) が確認された。これと同時に、繁殖成功率の指標と考えられる卵数の観察とメスによる巣箱行動の観察を行った。その結果、imitationがおきたペアでは、imitationが起きなかったペアに比べ、卵数及び巣箱行動が多いという結果が得られた。これにより、オスは音声を学習することにより、自らの繁殖成功率を高めるとことが示唆された。

キーワード：セキセイインコ、音声学習、動物行動学

はじめに

音声を学習によって習得する動物は限られており、哺乳類 (鯨類, ヒト, コウモリ) と鳥類のみである。鳥類の中では、スズメ目鳴禽亜目, オウム目, ハチドリ目に属する鳥が音声学習することが知られている (Catchpole & Slater 1995)。これまで、音声学習を支える神経機構などのメカニズムについての研究は、盛んに行われている (藤原ら 2004)。しかし、学習が果たす役割、つまり学習の機能についてはよくわかっていない。音声学習の機能について、いくつかの仮説が提唱されているが、実験的証拠が乏しいのが現状である (Catchpole & Slater 1995)。

オウム目に属するセキセイインコ (*Melopsittacus undulatus*) は、オーストラリアの乾燥地に生息し、大群を作って生活する。群れを維持するためには、ある程度高度なコミュニケーション能力を有する必要がある。そのため、セキセイインコは、コールという短い鳴き声とソングと呼ばれる複雑な鳴き声を使い、同じ群れの仲間や繁殖ペア間でコミュニケーションをとっている。また、セキセイインコは発達した音声学習能をもっている (Eda-Fujiwara & Okumura 1992, Farabaugh *et al.* 1994)。そこで、本研究はこの鳥を材料にして音声学習の機能を調べることを目的とした。

セキセイインコは、社会的・環境的状况に応じて異なるコールを発する。それらの中で、コンタクトコールは、同種の個体が接近遭遇した際に挨拶がわりに用いられる鳴き声である。セキセイインコのコンタクトコールには、

Contribution No.: CB 06-1

種内の個体間に共通な特徴（音響構造）がある。一方、この鳴き声の音響構造に性差は見られない。さらに、コンタクトコールには、種の特徴を保持した上での個体差があることが知られている（Farabaugh *et al.* 1994）。セキセイインコでは、同じ群れのメンバーは、学習によって同じ音響構造のコンタクトコールを持つようになる（Farabaugh *et al.* 1994）。一方、全く別の群れで育った個体は、それぞれ違う音響構造のコールで鳴く。全く別の場所で育ったオスとメスをペアリングすると、しばらくして、元々全く違う音響構造であった2個体のコールがほぼ同じ音響構造を示すようになる（Hile *et al.* 2000）。これは、オスがメスのコールを学習したことにより起こる。オスで起こる音声学習は、求愛過程において重要な機能を果たすことが最近の研究で示唆された（Hile *et al.* 2005）。よく音声学習をするオスほど、繁殖成功率（次世代に残す子供の数と定義される）が高いのではないだろうか。兼定（2004）は、音声学習能の高いオスとペアを形成したメスが多くの卵を産み、活発な巣箱行動を示す可能性があることを指摘した。本研究では、音声分析および行動観察を行い、よく音声学習を行ったオスほど繁殖成功率が高いかどうかを検討した。

材料・方法

セキセイインコ成鳥について、ペアリング前の1～3週間の期間にオスとメスのすべての個体からコールを録音し音声分析を行った。ソナグラムを目視して、コンタクトコールが違うもの同士をペアリングした。その後、3週目・5週目にオスとメスのコールを録音し音声分析を行った。また、ペアリング開始後21日目で、繁殖成功率の指標として行動観察・産卵数を計測した。このペアリング実験を、2003年と2004年にそれぞれ別の鳥を用いて行った。

1. 材料

浅田鳥獣貿易より、全く別の場所で育ったオス21羽（2003年の9羽、2004年の12羽）、メス21羽（2003年の9羽、2004年の12羽）を購入し繁殖ペアを作った。また、刺激用の鳥として、オス6羽（2003年の3羽、2004年の3羽）を別に用意した。これら6羽は繁殖ペア用の42羽の鳥とは、別の場所で生活していたものであるため、strangerと呼ぶことにする。

2. 飼育方法

〈ペアリング前〉 繁殖ペア用のオスメスは、それぞれ1羽ずつケージ（22×17×33 cm）に入れて個飼いにした。それぞれには、餌、水を与え、止まり木を設置した。温度は24～25度とし、日照条件はL14h: D10hとした。

〈ペアリング後〉 オスメス1羽ずつを繁殖用ケージ（45×45×57 cm）に入れ、ケージ（2003年では9ケージ、2004年では12ケージ）を同一の飼育室において共に飼育した。ケージには、餌、水、栄養飼料のカナリーシード、カトルボンを与え、塩土、止まり木、木製の巣箱を設置した。視覚的刺激を極力揃えるために、他のペアが見えないように仕切りを設置した。室温25°C、L14h: D10hの人工的な条件のもとで飼育した。

〈3週目・5週目録音期間中〉 ペアリング後に録音する際すべてのペアの条件を揃える為、オスとメスを別々にして、1羽ずつのケージ（22×17×33 cm）で飼育した。ケージには、餌、水を与え、止まり木を設置した。室温25°C、L14h: D10hの人工的な条件に設定した。それぞれのペアのオスとメスの間は視覚的に仕切ることせず、ペア外のケージの間は視覚的な仕切りを設置した。

3. 録音方法

〈ペアリング前〉 オス21羽、メス21羽から、各個体、オスは100コールずつ、メスは80コールずつを防音箱内で録音した。防音箱内は透明アクリル板で仕切り、2部屋を作った。録音個体とstrangerの個体とを防音箱のそれぞれの部屋に入れ、録音を行った。また、右の個体の音声、左の個体の音声がわかるようにそれぞれの部屋の天井にコンデンサーマイクをセッティングし、DATテープレコーダー（SONY TCD-D8）でステレオ録音を行った。セキセイインコは集団行動をする種なので、録音中のストレスを減らすため、自然状態のセキセイインコの群れの鳴き声を録音してきて、それを録音中に流した。環境に順応させるため、録音前2時間程度の防音箱内で慣らしの期間を設けた。セキセイインコは時間帯によりよく鳴く時間やそうでない時間がある。また、元々は4タイプのコールを持っているのに、ある時間は1タイプのコールしか鳴かないこともある。したがって、録音が一回のみの場合、鳥ごとのコールタイプ数を把握しきれない可能性がある。そのため、録音は最低2日に分け、1回目は午前、2回目は午後、と時間帯を変えて行った。

〈ペアリング後〉 ペアリング開始から、3週目・5週目にオス100コール、メス80コールを録音した。セッティングは、ペアリング前と同様である。しかし、今回は、ペアを個飼いにした後、ペアを同時に同一の防音箱に入れて録音を行った。

4. 行動観察

ペアリング開始日から数えて、2日目・16日目の午前9時から2時間観察を行った。セキセイインコの繁殖行動として知られているメスの巣箱行動の出現頻度を記録した。各ペアにつき、one-zero サンプリング法を用い15

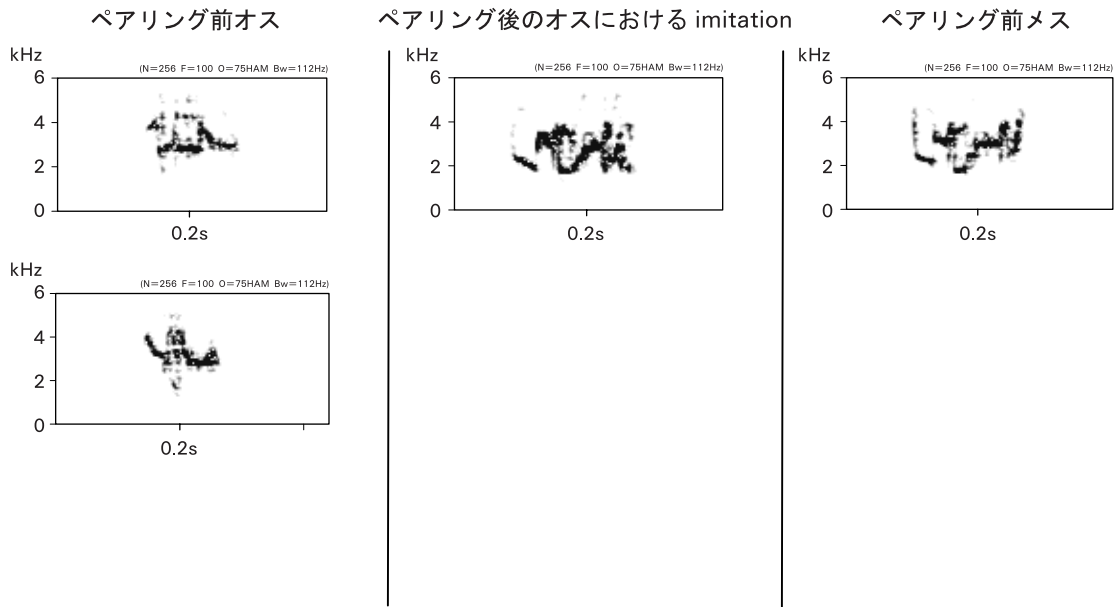


図1 ペア⑥における音声学習の経過

ペアリング前オスは2つのタイプを、メスは、1タイプのみを持っていた。この中に、メスと似たソナグラムはなかった。ペアリング開始後3週目の段階で、オスはペア前とは異なる4タイプのコールを鳴くようになった。このうち1タイプ(上段)の形態は、ペアリング前のメスと似ていた。

秒間ずつサンプリングを行った(つまり、40サンプリング/ペア/1日)。

5. 音声分析方法

〈定性的分析方法〉 録音した各個体のコールの分析には、音声解析ソフト(Avisoft SasLab Pro)を使用した。録音されたコールをデジタルフィルター(1.5~5.5 kHz)にかけ、セキセイインコが最もよく聴こえるとされる2~4 kHzを含む周波数帯域を分析の対象とした。各個体は、ソナグラムの形の違うコンタクトコールを平均2, 3タイプ持つ(Striedter *et al.* 2003)。ソナグラムの形を目視し、コンタクトコールをタイプ分けし、各個体のもつコールタイプを確認した。ペアリング後のオスのコンタクトコールとペアリング前のメスのコンタクトコールのソナグラムが「似た」と判断されたとき、imitationが起きたと定義する。さらに、同じソナグラムの目視を、2~3人の観察者によって行い、観察者間の一致度を計算した。

〈定量的分析方法〉 オスがメスのコールをまねたことを定量的に確認する為、ペア前のメスのコールとペア後のオスのコールとを相互相関係数を用い類似度を数値化し、学習の程度を定量的に示した。相互相関係数は、0~1の数字で表される。コールが似ていれば似ている程、1に近い数字を表すものである。

6. 統計学的解析方法

non-imitator 群と imitator 群の間で、1) メスが産んだ卵の数、2) メスの巣箱行動、に差があるかどうかを検討するため、Mann-Whitney のU検定により統計学的に解析した。Mann-Whitney のU検定とは、データの正規分布性を重要視しないノンパラメトリック検定である。2003年と2004年の結果は同様な傾向を示したので、2年分の実験結果をプールして検定を行った。

結 果

I. ソナグラム

本研究では、目視によるソナグラムの比較によって、ペアリング前のメスのコールとペアリング後のオスのコールが似た場合、imitation が起こったとした。図1は、imitation が起きたペアの一例を示す。このオスは、ペアリング前には3タイプのコンタクトコールを鳴いていた。ペアリング前の段階で、この3つのコンタクトコールの中にメスと似たコンタクトコールは含まれていなかった。しかし、ペアリング開始から3週目の段階で、メスとよく似たコンタクトコールを鳴くようになっていたので、imitation が起こったと判定した。つまり、このオスはメスのコンタクトコールを学習したと考えられる。ペアリング後3週目の段階で21ペアのうち8ペアのオスにおいて、ペアリング前とは異なる新しいコール、しかもペアリング前のメスとよく似たコンタクトコールが見られ

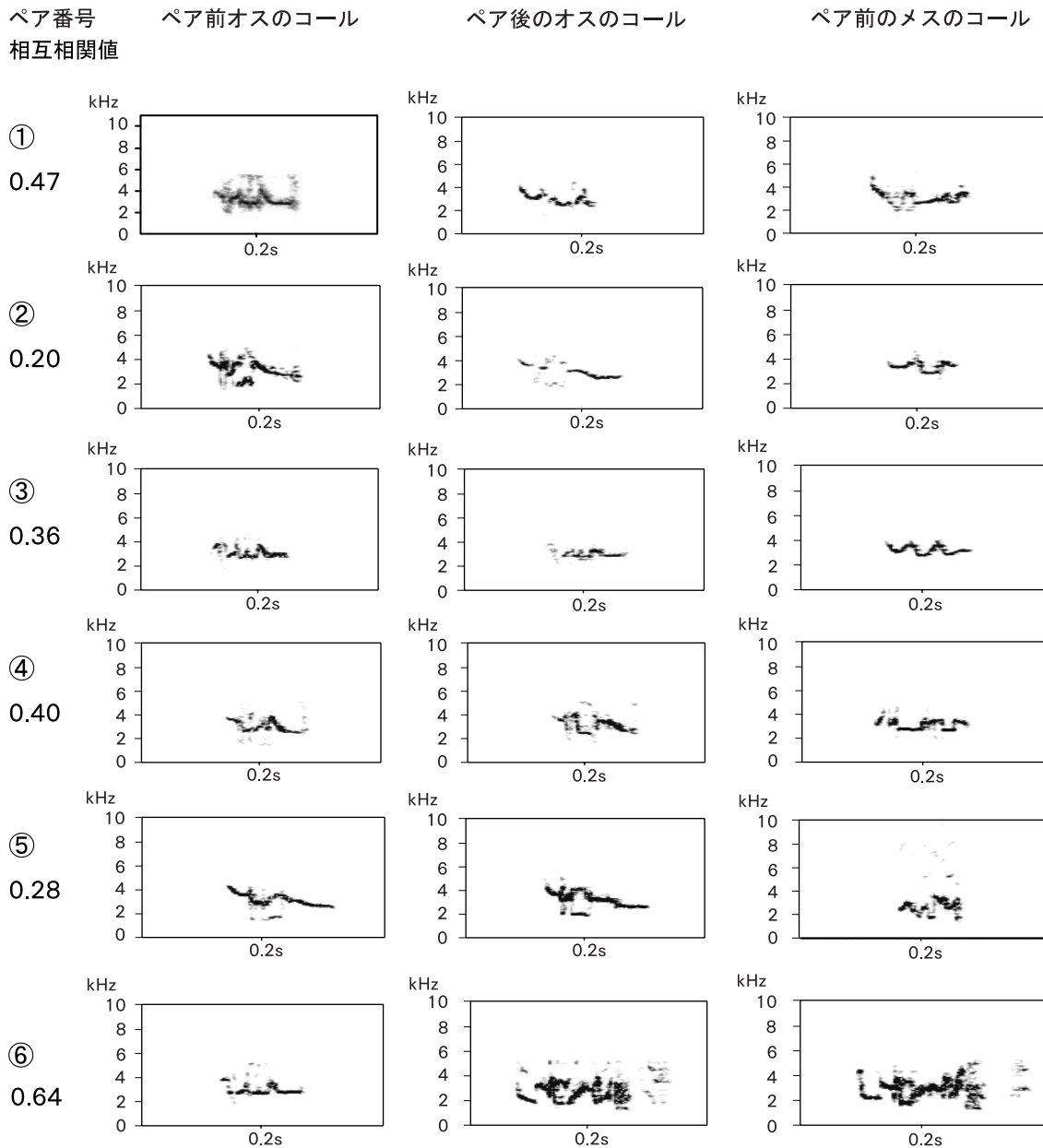
るようになったので、これら 8 ペアでは imitation が起こったと判定された。他の 13 ペアでは、imitation と判断はできなかったが、ソナグラムの形態が似てきつあった。2004 年のオス 12 個体からペアリング前に得られたコールを用いて、3 人の観察者がコールのタイプ分けを行った。その結果 3 人の観察者間一致度は多くの結果が 90% 以上の一致率を示した。

次に、定量的な結果を得る為に、2004 年の鳥からの音声を使い相互相関係数を用いて調査を行った (図 2)。この結果、imitation が起きたペアにおいては相互相関値が 0.6 以上の値を示し、高いものでは 0.83 という結果が得られた。これに反し、imitation がおきていないペアに

おいては、0.2~0.47 という低い結果が得られた。視覚的にも imitation が起きたと分かる場合には、0.6 以上の結果が得られたことから、imitation のボーダーラインは 0.6 となることが分かった。しかし、ペア⑩において例外的な結果が得られた。このペアでは、目視した結果 imitation が起きたと言えた。しかし、相互相関係数は、0.39 と低い値しか得られなかった。

II. imitation と卵数・巣箱行動

imitation と卵数になんらかの関係があるのではないかと考え、imitation を行ったペアを imitator 群、行わなかったペアを non-imitator 群として比較した。imitator



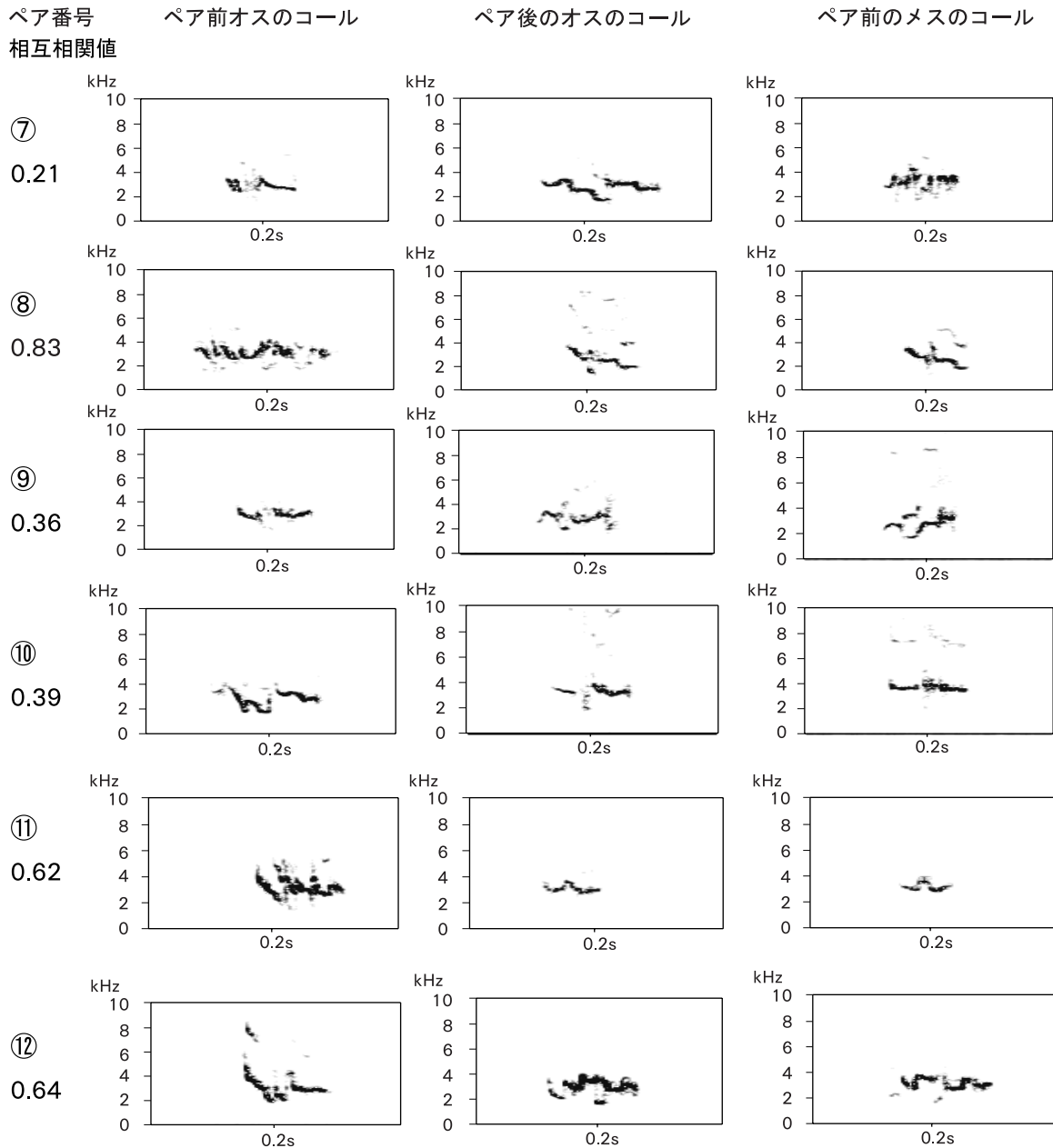


図2 各ペアのソナグラムの結果

左：ペアリング前のオスのコンタクトコール。各オスは、複数コールタイプを持っている。ここでは、その中から最も出現頻度の高いコール（ドミナントコール）のソナグラムを示す。

中：ペアリング後のオスのコンタクトコール。ペアリング前のメスのコールに似た場合はそのコール。それ以外は、3週目のドミナントコールを載せた。

右：ペアリング前のメスのコンタクトコール（ドミナントコール）。ペア⑥、⑧、⑩、⑪、⑫において、imitationが確認された。相互相関係数の太字は、imitationが起きたことを示す。

群において卵を産むメスが有意に多いことがわかった ($U=22.5, p<0.01$, 図3)。

ペアリング開始から2日目・16日目に行動の観察を行ったが、16日目には巣箱行動が増えた。メスにおける

巣箱行動は、21ペア中8ペアにおいて盛んに行われる傾向がみられた。そこで、imitator群とnon-imitator群との間で巣箱行動を比較した。imitator群においてメスの巣箱行動が有意に多かった ($U=20.0, p=0.01$, 図4)。

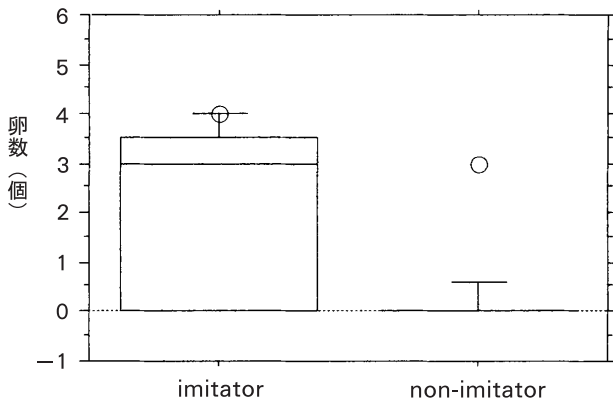


図3 Imitation と卵数の関係を示す箱ひげ図

箱内の横棒は卵数の中央値を、箱の上端と下端はそれぞれ75, 25パーセントイルを示す。エラーバーの上端と下端はそれぞれ90, 10パーセントイルを示す。○は各個体の値を示す。imitator 群 (n=8) のメスは、non-imitator 群 (n=13) のメスよりも卵を有意に多く産んだ (Mann-Whitney $U=22.5$, $p<0.01$)。

考察・まとめ

先にも述べたが、本実験では、21ペアのうち8ペアにおいて imitation が認められた。つまりこれら8ペアでは、ペアリング前のメスのコールとペアリング後のオスのコールのソナグラムが類似していると視覚的に判断された。2つのソナグラムの類似度を比較する方法として、大きく2つの方法がある (Jones *et al.* 2001)。一方は、観察者がソナグラムを視覚的に比較する方法 (定性的方法) で、他方は相互相関係数を算出する等の方法 (定量的方法) である。2つの鳴き声の類似度を知る上で、どちらの方法の信頼性が高いかは、現在議論されており、それぞれに長所短所がある (Jones *et al.* 2001)。本研究では、定性的に imitation が起きているかを判断した後、ソナグラムの類似度を定量化した。Imitation が起きているものに関しては、相互相関係数値が0.6以上の結果が得られた。imitation の有無を定量的に判断する場合、0.6を境に判断することが出来ると考えられる。

しかし、imitation が起きたものの中に一つだけ、例外的に0.39という低い値を示したものがあつた。2つのソナグラムの形態が似ていても、一方の周波数が他方に比べて低い (もしくは高い) 場合、相互相関係数が低くなってしまうことが知られている。この場合、例えば定性的にみて似ていると判断したとしたものであっても定量的には類似しているという結果が得られないこともある。よって、今回ペア⑩において、定性的には imitation がおきたと判断できたが、相互相関係数値が低かった。今後、このペアの結果においては、周波数の調整を行ったりするなどし、更なる検討が必要と考えられる。

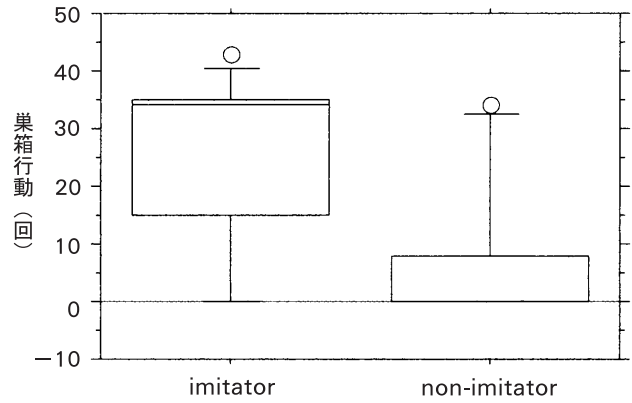


図4 巣箱行動と imitation の関係を示す箱ひげ図

imitator 群 (n=8) のメスは、non-imitator 群 (n=13) のメスよりも巣箱行動を有意に多く行った。(Mann-Whitney $U=20.0$, $p<0.01$)。

音声学習とオスの繁殖成功度との関係を明らかにするため、本研究では、メスにおける巣箱行動と卵数を調べた。繁殖成功度は、一般に、個体が遺す生殖可能な子供の数として定義される。鳥類種によっては、巣箱行動をオスが行うものもいれば、托卵することで全く別の他者に行わせるものもある。セキセイインコにおいては、メスのみが巣箱に入り抱卵する (Brockway 1964)。つまり、セキセイインコではメスの巣箱行動によって、卵が孵化する。従って、メスの巣箱行動はオスの繁殖成功度をあげる上で大変重要である。卵数と imitation, 巣箱行動と imitation の両方の検定において、imitator 群と non-imitator 群の間で有意な差を得ることができた。これにより、音声学習能の高いオスほど繁殖成功度を高めることができるということが示唆された。

Hile ら (2005) は、終脳の聴覚野である the lateral portion of the frontal nidopallium (NFL) を破壊されたオス・セキセイインコ (実験群) と正常のオス (対照群) とでは、それぞれの配偶者であるメスの行動が違うことを明らかにした。実験群のオスは、メスのコールを学習することができなかった。実験群と対照群のオスとでは、配偶者を獲得することにおいては差が見られなかった。しかし、実験群とペアになったメスは、夫以外の正常オスと婚外交渉を行うということがわかった。つまり、オスが配偶者であるメスのコールをまねることが重要であるということが明らかとなった。Hile ら (2005) の研究は、本研究と同様に、音声学習能の高いオスほど繁殖成功度を高めることを支持している。

参考文献

- 1) CATCHPOLE CK & SLATER PJB: "Bird song" Cambridge University Press, Cambridge (1995).

- 2) 藤原宏子, 佐藤亮平, 宮本武典: 比較生理生化学. **21** 80-89 (2004).
- 3) EDA-FUJIWARA H & OKUMURA H: 山階鳥研報. **24** 18-31 (1992).
- 4) FARABAUGH SM, LINZENBOLD A & DOOLING RJ: *Journal of Comparative Psychology* **108** 81-92 (1994).
- 5) HILE AG, PLUMMER TK & STRIEDTER GF: *Animal Behaviour* **59** 1209-1218 (2000).
- 6) HILE AG, BURLEY NT, COOPERSMITH CB, FOSTER VS, STRIEDTER GF: *Ethology* **111** 10 901-923 (2005).
- 7) 兼定 彩: 日本女子大学卒業論文. (2004).
- 8) BROCKWAY BF: *Behaviour* **23** 294-324 (1964).
- 9) JONES AE, CATE CT & BIJLEVELD CCJH: *Animal Behaviour* **62** 791-801 (2001).
- 10) STRIEDTER GF, FREIBOTT L, HILE AG & BURLEY NT: *Animal Behaviour* **65** 875-882 (2003).

Vocal Learning During Pair Bonding in the Budgerigar, *Melopsittacus undulatus*

Aya Kanesada¹, Hiroko Eda-Fujiwara², Ryohei Satoh³ and Takenori Miyamoto^{1, 2}

¹Division of Material and Biological Sciences, Graduate School of Science, Japan Women's University

²Department of Chemical and Biological Sciences, Japan Women's University

³Department of Physiology, School of Medicine, Kitasato University

(Received December 5, 2006)

Abstract: Vocal learning is known to occur only in two groups of animals: birds and mammals. In contrast to many studies about mechanism of vocal learning, little is known about its behavioral role. Some birds do not alter their vocalizations as adults, but others do. The budgerigar can learn new vocalizations throughout life and is thus widely used as a model system for studying vocal learning in adulthood. Budgerigars possess acquired contact calls whose acoustic structures are highly stereotyped for individual birds but vary among birds. We recorded contact calls from each of 21 male and 21 female adult birds. Then we divided them into 21 pairs so that a male and a female of each pair could have different types of contact calls at the beginning of pairing. Within 3 weeks after pairing, 8 males imitated the contact calls of their assigned mates. The females paired with males which had imitated mate's calls (imitating males) laid more eggs within 21 days after pairing, and showed more nest behavior on, which is strongly related to egg-laying behaviour, day 15 after pairing than females paired with non-imitating males. These results suggest that vocal learning can enhance male reproductive success.

Key words: *Melopsittacus undulatus*, vocal learning, ethology

