

セキセイインコの発声行動における基礎研究

¹ 阿部仁美 ¹ 櫻井富士郎

¹ 帝京科学大学 生命環境学部 アニマルサイエンス学科

The study of Vocal behaviors in budgerigars (*Melopsittacus undulates*) .

¹ Hitomi Abe ¹ Fujiro Sakurai

¹ Teikyo University of Science, Faculty of Life & Environmental Sciences-Department of Animal Science

Abstract

Budgerigars use contact calls and warble-songs. Previous studies have found that they acquire these songs through vocal learning, but to date, there have been no long term experimental studies of their vocalizations or social interactions. The purpose of this study was to establish a basic understanding of budgerigar vocal ethnology. We recorded all sounds made by four budgerigars (male=4, female=3) kept in separate cages in a same experimental box for fixed periods (12-h light/dark cycle) . There was great diurnal variation in vocalizations, but the variation decreased from lights up to off and during the lights-off period. The variation in vocalizations was also positively related to changes in humidity. The frequency of sounds produced by the group of males was higher than that of the group of males and females mixed together. The response rate for contact call varied among individuals which suggests that hierarchy existed in vocal communication. However, the hierarchy changed depending on the membership in a group.

Key words : セキセイインコ 発声学習 音声 コミュニケーション

Introduction

セキセイインコは、オーストラリアに大群を形成して生息するオウム目最小のインコである。彼らの群は、新たにできた家族集団がさらに群に融合して構成された社会である¹⁾。大群を維持するという事は、高い社会性とコミュニケーション能力を有することが示唆されている。彼らをつつき行動から順位付けし、数羽で群飼育すると優位個体が優先的に新奇餌場へアクセスする²⁾。第三者との攻撃交渉等により生じた葛藤を番の相手との親和行動により解消し、さらにこの行動が番関係の維持に必要であると考えられている^{3,4)}。彼らは、比較的短いコンタクトコールと複雑な音要素を持つ10秒程度のワーブルソングを用いてコミュニケーションを行う⁵⁾。これまでの研究から、これらの発声は学習性であると知られている^{6,7)}。動物における発声学習はヒトの発声学習のモデルであると考えられており、発声の学習過程の研究が求められている。しかし、これには長期的な録音実験が不可欠となる。また、他個体の発声パターンの模倣と頻繁な鳴き交わしは、この種にとっての音声コミュニケーションの重要性を示す。しかしその音声が比較的大きく、群での録音では音声を個体ごとに分離することが至難であり、彼らの個体間において一個体の発声行動を対象とした断続的研究の基盤となるようなデータは存

在しなかった。同様に、鳥類の発声が何に起因するかは明確に知られておらず、一般の野鳥においても朝夕によく鳴くという説はあるものの、発声行動を定量化した報告はない。また、高い社会性があると考えられるセキセイインコの世界では、発声が群内の個体間の関係に影響を及ぼす可能性があるが、明確な報告は存在しない。このような基礎的なデータは、断続的な発声行動研究の実験モデルを組み立てる上で考慮すべき事項である。なぜなら、これらが考慮されない実験においては発声行動の解釈そのものが異なってくるからである。そのため、発声行動が時間や飼育環境(温湿度・気圧)、個体間の関係に影響するかを明らかにすることは大変意義がある。そこで、彼らの発声行動は環境(温湿度・気圧)に影響されるのだろうか、他個体からの返答に個体差はあるのだろうか、オスのみの場合と、メスがいる場合では発声行動に違いがあるのだろうか。本研究は発声行動研究のデータ基盤を作り、このような問いに答えることを目的とし、7羽のインコを用い、個飼のケージ4個を1つの防音箱に設置して、全個体の発声による音声を一定期間継続して録音する実験を5試行を行った。得られた音声データを用いて彼らの発声行動を時刻・温湿度・気圧および他個体の発声との関連という点から分析し、検討を行った。

Material and Methods

a 対象動物と実験グループ

被験体は2009年に東京のペットショップから購入した、別の実験に参加歴をもつ⁸⁾セキセイインコ7羽を用いた(2歳、オス4羽、メス3羽)。4羽のオスのみ群とオスメス2羽ずつのオスメス群をつくり、構成メンバーが同一のオスのみ群を2回、異なるメンバーで編成されたオスメス群を3群、計5回(4群)の録音実験を行った(Table1)。餌にはヒエ、アワ、キビとボレー粉を混ぜたもの、ビタミン剤を滴下した水、時折小松菜を与えた。

b 実験装置

各ケージ(直径28cm、高さ42cmの円筒状の鳥用ケージ)には、止まり木、餌・水入れを取り付け、吸音スポンジでケージの上半分を覆い、LEDライトを個別に設置し、上部に単一指向性ピンマイク(PRO35)を取り付け、鳥に齧られないように周辺を金網で覆った。木材(5.5cm厚)で外枠を作り、コンクリートパネル、カルムーンシート(SEKISUI)、石膏ボード(1.2mm厚)とロックウール(4.5mm厚)を組み合わせ作成した、防音箱(外径90×90×75.5cm、内径76×76×60cm)の4隅に各ケージを設置した。

各ケージ間は15cm、装置中央に設置した照明との距離は各ケージ17cmであった。防音箱側面に配線口を2箇所、長時間の録音となるため天井部分に空気口を2箇所設け、チューブを挿入し、ポンプ(YP-15, 安永エアポンプ株式会社)で空気循環を常時行った(Figure 1)。防音箱内の温湿度・気圧を記録した(TR-73U)。行動はビデオカメラでモニターし、必要に応じて録画を行った。防音箱内の照明は、7時点灯、19時消灯とした。明るさは各ケージ中央部において40lx(∠II LX-100)で、およそ街灯下程の明るさであった⁹⁾。ポンプを動かした防音箱内は平均50.5dB(A)(SDT8852)であり、静かなオフィス程度の騒音であった¹⁰⁾。防音箱内において、個飼したインコは別ケージ全体の姿、発声が見聞きでき、防音箱の外の音は聴こえない状態にあった。

c 録音システム

各個体の発声は各ケージに取り付けた単一指向性ピンマイクとアンプ2台(Xenyx 802 & Fast Track Ultra)を通じ、コンピュータ用ソフトウェア(Avisoft Recorder, Avisoft Bioacoustics)を用いて録音した。Avisoft Recorderの設定画面上で、サンプル周波数は16kHz、0.05秒より長い発声が

Table1 各群の構成メンバーと実験とデータ採用期間

群	メンバー	馴化	実験	解析
オスのみ群 1回目	M1, M2, M3, M4	4/10-4/27	4/28-5/6	4/28-5/4
オスメス群 1	M2, F1, F2, M3	7/23-8/8	8/9-8/23	8/9-8/22
オスのみ群 2回目	M1, M2, M3, M4	9/10-9/17	9/18-10/3	9/18-10/1
オスメス群 2	M1, F1, F2, M4	10/12-10/18	10/19-11/3	10/19-11/1
オスメス群 3	M1, F1, F3, M4	11/11-11/22	11/21-12/7	11/21-12/6

オスメス群3は、11/30-12/1のデータが破損したため、12/3-6のデータを採用した。Mはオス個体、Fはメス個体を示す。

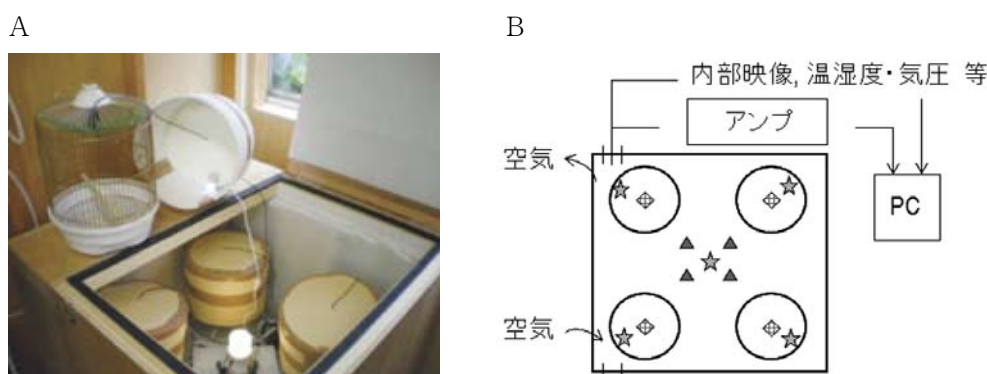


Figure 1 実験装置

A 防音箱写真、B 防音箱内部の設置物と位置関係。
菱形はマイク、星はライト、三角はカメラ、上向きの2本線は配線口を示す。

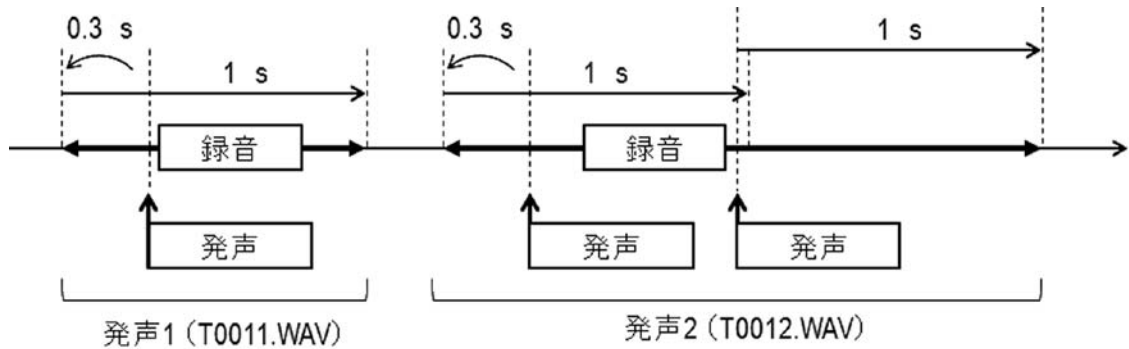


Figure 2 録音の区切り方

あった時、range が 1-8 kHz とし、energy が 0.5% 以上、雑音が 90% 未満の音を対象とした。この条件の音声から、0.3 秒戻り録音を開始し、1 秒間録音状態を保持した。録音状態を保持している間に別の発声があればさらに 1 秒間録音状態を保持した。音声は 1 鳴ずつ自動的に番号が付けられ、音声ファイルとして保存された (Figure 2)。実験環境への馴化後、録音対象の全音声を 1-2 週間、24h/day 記録した。

d 馴化

実験開始前に、インコが自然な発声行動をできるように 2 週間の馴化期間を設けた。実験環境に段階的に馴らせ、実験同様の環境下で飼育を開始し、1 日当たりの発声行動の回数、モニターでインコの様子を観察した。馴化により体を細める、隠れるといった見た目の緊張状態が解け、十分な発声行動が見られるようになった後、防音箱内部とケージの清掃、消毒、体重測定を行った。この期間に、機材を適切に調整し、他個体の音声の混入が 5% 未満となるようにした。世話は 2 日に 1 度、全ての記録を停止した状態で、ヒトの姿は見せず、5 分程度で餌と水の交換を行った。実験終了後、各個体の体重測定及び、ケージの簡易清掃、消毒を行った。

e 発声種類の分類

セキセイインコの発声は、単音、コンタクトコールとワープルソングという音声に分類できる⁵⁾。本研究では、「単音もしくはコンタクトコール」と「ワープルソング」を明確に分けるため、自動記録されたデータを自作したプログラムにより、同一のファイル内の音声、あるいはファイルの間隔が 4 秒未満の場合は一つの発声とみなし、さらに 10 秒以上連続する発声をワープルソングとした。

f 単音もしくはコンタクトコールへの他個体からの返答の割合と発声の群内における個体間の順位関係

1 鳴のコンタクトコールもしくは単音の音声終了後から 3 秒以内に他個体が発声した場合「返答した」と定義し、ある 1 個体が鳴いたコンタクトコールもしくは単音の合計回数と、各音声に返答した個体ごとののべ返答数をそれぞれカウントした。1 個体が 2 回発声した場合は 1 回とした。そして 1 日毎に合計発声回数に対する個体ごとののべ返答数の割合を他個体からの返答の割合として算出した。このカウントは、各個体のコンタクトコールもしくは単音の音声に対しそれぞれ行った。算出した他個体からの返答の割合を個体間で一元配置分散分析後、Bonferroni 補正による多重検定を行った。

群内における個体間の順位関係については、5 回の実験の各群において、他個体から返答の得られた発声回数と他個体から返答の得られなかった発声回数を各 2 個体間で Fisher's Exact test を用いて比較し、返答を得られた発声の割合の高い個体を優位、低い個体を劣位とした。

g 分析

24 時間録音した音声のうち、照明点灯中のデータをインコが起きている時間のデータとして扱い、消灯中のデータは統計分析から除外した。1 日の中で発声行動が変化するかを調べるため、Steel-Dwass test を用いて、時間帯 (3 時間ごと) による発声回数の違いを分析した。本研究では実験環境 (温湿度・気圧) の統制を行っていなかったため、それぞれの変化を 0.5℃、1%、0.5hPa ごとに記録し、各温度、湿度、気圧における 1 分あたりの発声頻度を比較するため、Spearman's rank correlation を用いて、実験環境と算出した発声行動の割合を分析した。実験前後の体重の増減の差の検定に Paired-t test を用いて、馴化前と実験終了後体重測定値の分析を行った。

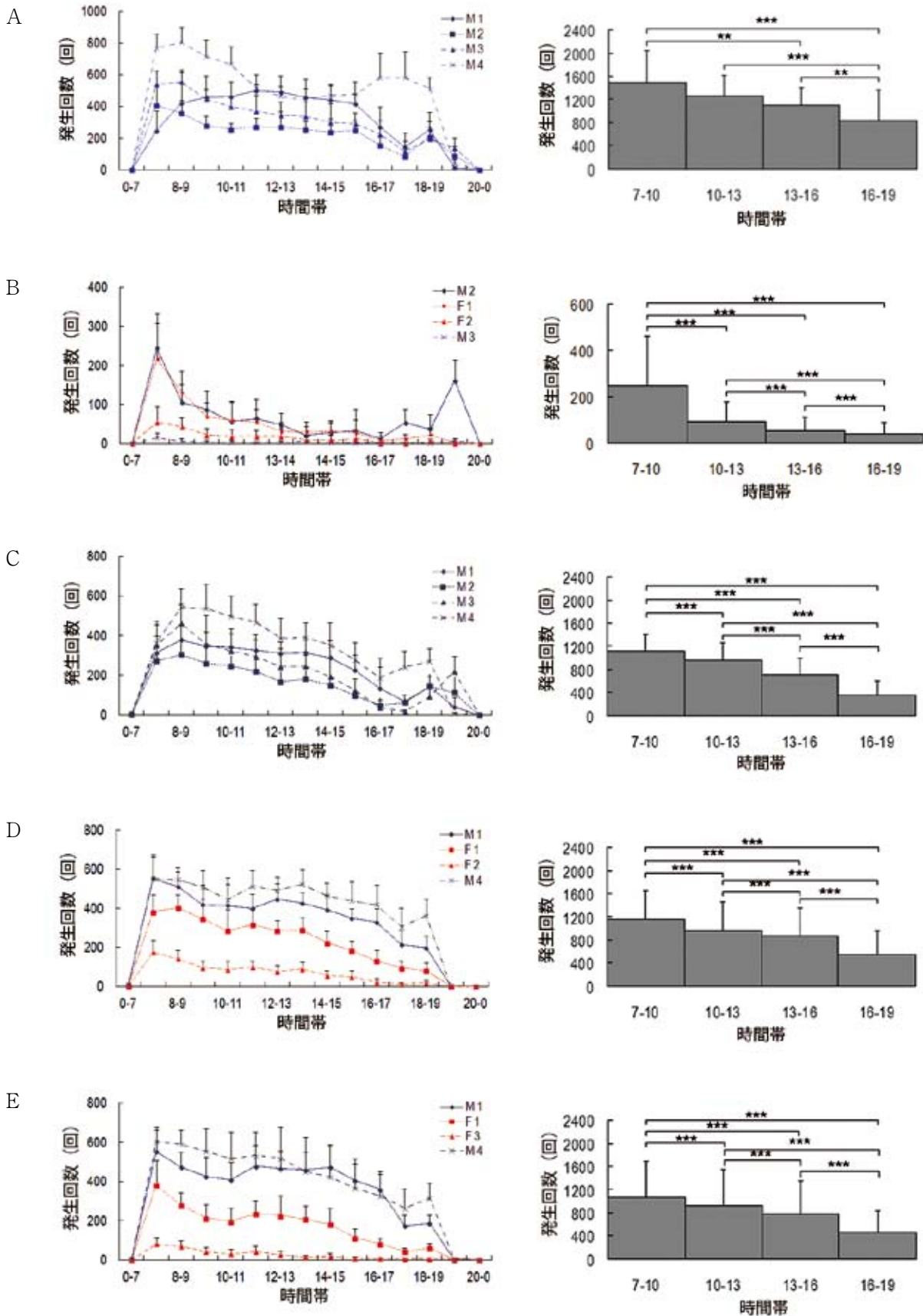


Figure 3 発声行動の日内変動 (A ~ E)

A オスのみ群1回目、B オスメス群1、D オスのみ群2回目、C オスメス群2、E オスメス群3。
 右図：発声行動の日内変動、左図：時間帯による発声頻度の違い (** $p < .01$, *** $p < .001$; Steel-Dwass test.)

Results

発声行動の頻度は日内で大きく変動し、一定時間で点灯、消灯する実験装置内でも照明点灯後によく鳴く傾向が見られた (Figure 3- 左)。発声行動は時間帯に大きな影響を受け、点灯後の7-9時に最も高頻度に発声した後、徐々に減少し、18時頃やや発声頻度が上昇し、消灯1時間後からはほとんど発声は見られなかった (Figure 3- 右)。

鳥がいない状態で測定した防音箱内の騒音状態は24時間を通してあまり変化がなかった (Figure 4)。照明点灯1時間前と消灯後1時間は、どの群でも発声行動が見られた (Table 2)。特に、照明点灯1時間前は消灯後1時間を除いた消灯時間帯の中で発声

頻度がオスのみ群1回目以外の群で高かった。消灯時間帯には、単音の発声だけでなく明確な鳴き交わしがみられ、夜間におけるコミュニケーションが確認された (Figure 5-D)。

データが欠損し、検定不可能であったオスのみ群1回目を除き、環境条件と発声行動の関係を確認したところ、すべての群の発声行動において湿度でのみ正の相関が得られた (Table 3)。湿度においては1日の間で照明点灯から上昇し、消灯から下がる一定の変動が見られた (Figure 6)。

どの群の個体も12時間中6時間以上発声行動をしておらず、オスメス群においては、オスメス群1のM2、M3を除き、どのオスもワーブルソングを

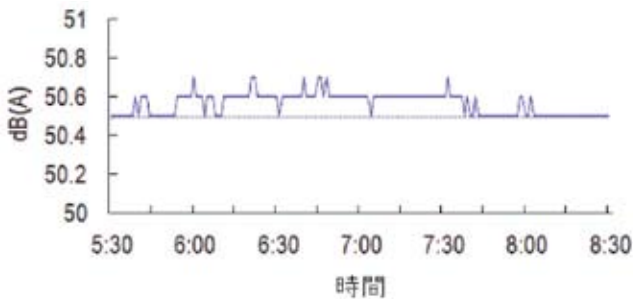


Figure 4 防音箱内の騒音状態

被検体がない状態で録音装置、空気ポンプを稼働した際の騒音状態。波線は24時間の騒音の平均。

Table 2 消灯時間帯の発声

群	時間			
	19-20	20-0	0-6	6-7
オスのみ群1回目	1947	1	1	0
オスメス群1	2424	2	1	28
オスのみ群2回目	5330	15	149	41
オスメス群2	71	1	103	38
オスメス群3	146	3	100	70

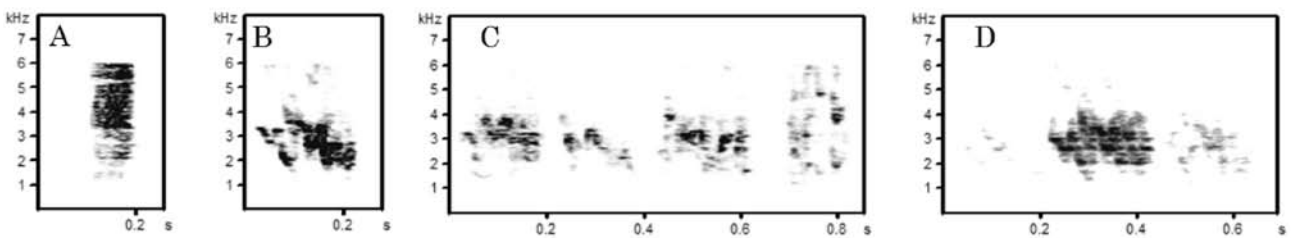


Figure 5 20時-5時に確認された発声のスペクトログラム

縦軸に周波数 (kHz)、横軸が時間 (秒)、濃淡が音圧により示されている。A 単音 (2011/11/21 2:15:04 に記録)、B コンタクトコール (2011/11/22 4:43:26 に記録)、C ワーブルソングの一部 (2011/9/27 3:17:34 に記録)、D 鳴き交わし (2011/11/25 3:35:06 に記録)。D の薄い音声は別個体のもの。

Table 3 温湿度、気圧の変化と発声行動の相関 (Spearman's rank correlation.)

群	温度			湿度			気圧		
	r	p	N	r	p	N	r	p	N
オスのみ群1回目	-	-	-	-	-	-	-	-	-
オスメス群1	r=-.35	p=.44	N=7	r=.40	p<.05	N=28	r=.57	p<.05	N=24
オスのみ群2回目	r=.28	p=.46	N=9	r=.39	p<.05	N=27	r=.22	p<.05	N=105
オスメス群2	r=-.04	p=.22	N=13	r=.55	p<.05	N=27	r=.12	p=.41	N=49
オスメス群3	r=-.94	p<.001	N=18	r=.39	p<.05	N=33	r=.18	p=.15	N=62

オスのみ群1回目は実験環境のデータが欠損していた為、相関を求めることができなかった。

よく歌い、メスはオスよりも発声行動が少なかった (Figure 7)。オスメス群 1 は他の群と比較し発声行動そのものが少ないが、オスメスの群 2、3 ではそうではなかった (Figure 3, 7)。参加した全ての群で構成メンバーが異なっていた F1 の発声行動の頻度は、オスメス群 1 とオスのメンバーが変更されたオスメス群 2 を比較すると発声頻度が大きく異なり、オスメス群 3 ではオスメス群 2 に比べワブルソングを歌う頻度が高くなった。

A オスのみ群 1 回目、B オスメス群 1、C オスのみ群 2 回目、D オスメス群 2、E オスメス群 3。

横軸は点灯時間帯を 100%とした割合。濃灰色はコンタクトコールもしくは単音の短い発声、灰色はワブルソング、無色は発声行動をしていない状態を示す。

個体により他個体からの返答の割合に差が生じた。オスのみ群の発声における群内での個体間の順位関係は 1、2 回目共に変化しなかったが、他の群において M2 と M3 の関係が異なり、その関係は群を形成するメンバーにより多少の変化がみられた (Figure 8-A,B,C)。群内における発声行動の個体間の順位は、最も発声頻度の高い M4 が劣位個体、発声頻度が低くても M2 が高順位となり、発声行動の頻度が高け

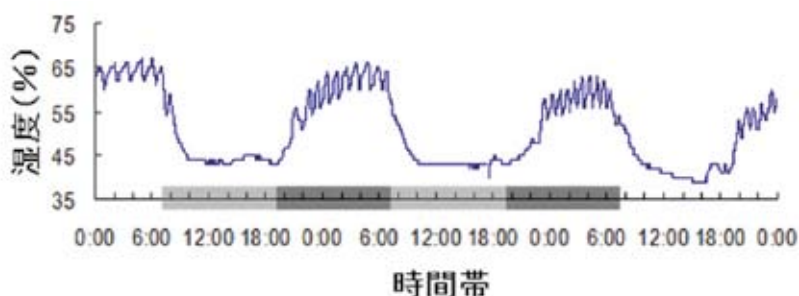


Figure 6 湿度の日内変動

灰色の部分は照明点灯時間、濃い灰色の部分は消灯時間を示す。

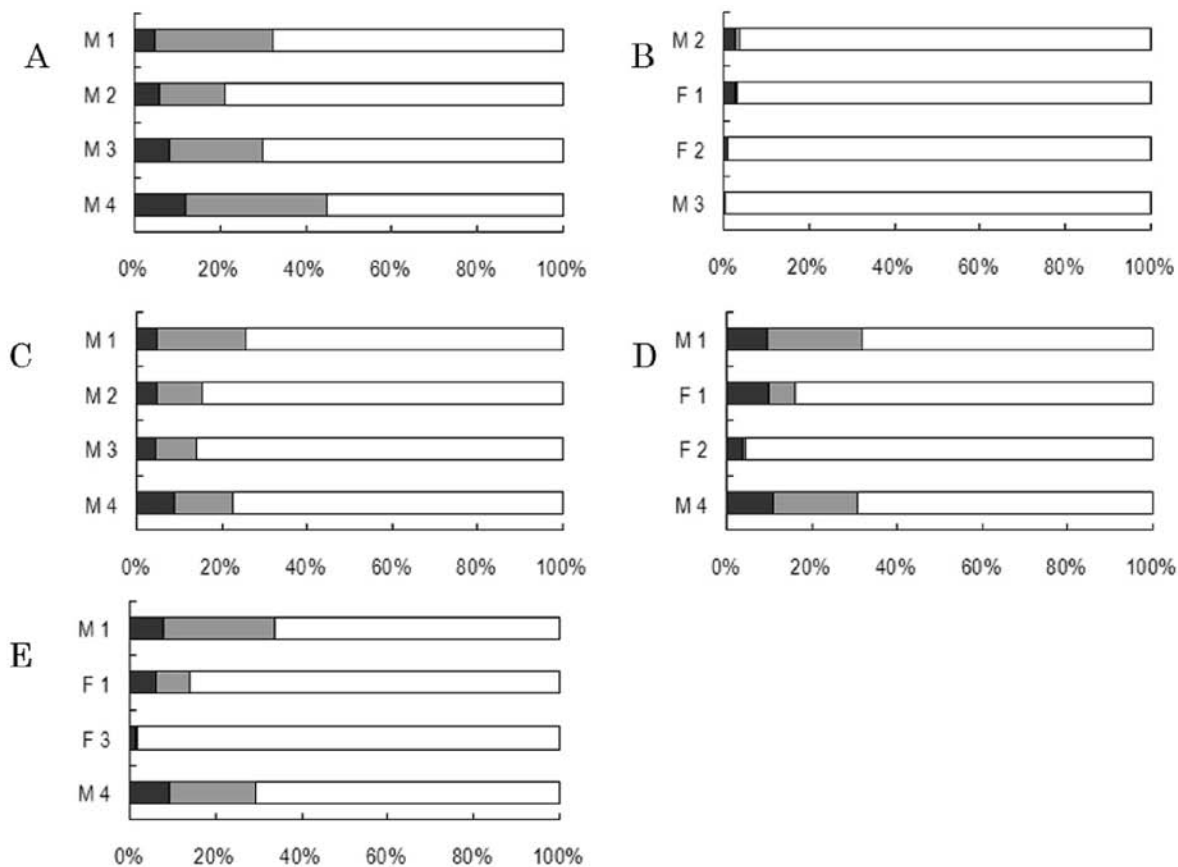


Figure 7 発声の種類ごとに示した照明点灯中に鳴いている割合

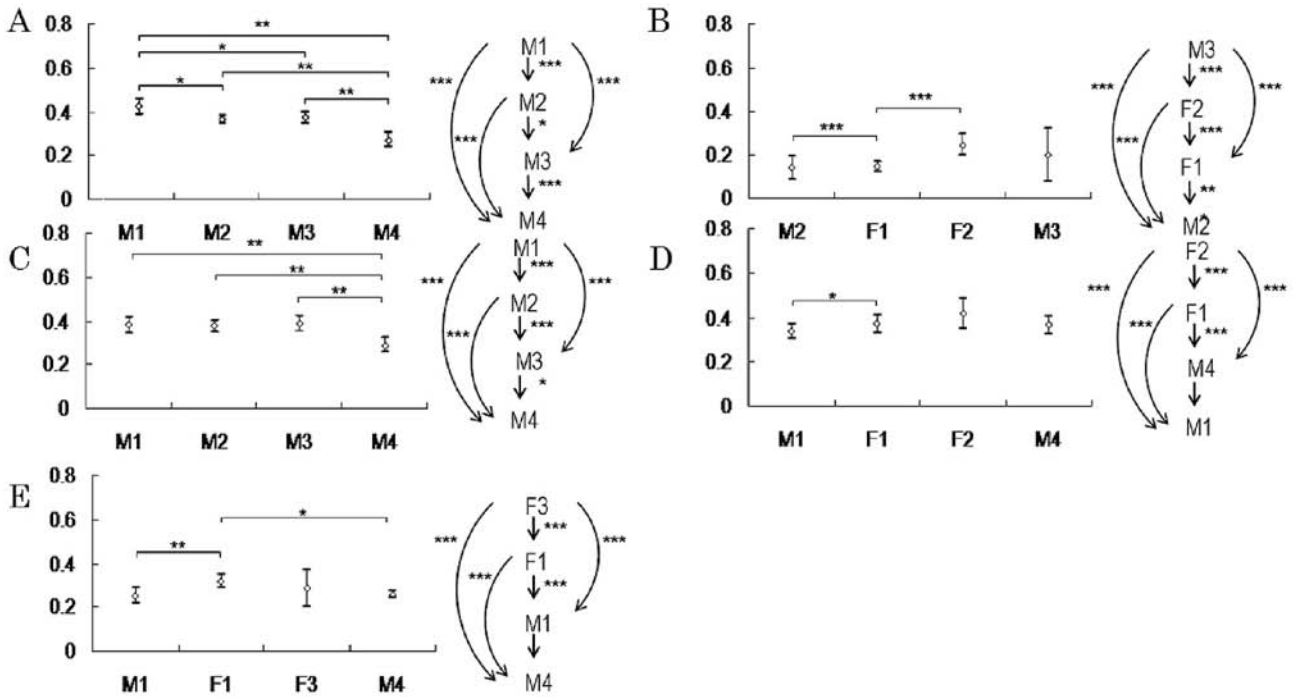


Figure 8 他個体からの返答の割合と群内における個体間の順位関係

A オスのみ群 1 回目、B オスメス群 1、C オスのみ群 2 回目、D オスメス群 2、E オスメス群 3。
 左図：単音もしくはコンタクトコールに対する他個体からの返答の割合（一元配置分散分析後、Bonferroni 補正による多重検定）。縦軸はコンタクトコールに返答してもらえる割合を示す。
 右図：各群における個体間の順位関係（* $p < .05$, ** $p < .001$, *** $p < .0001$; Fisher's Exact test.）。

れば高順位であるわけではなかった (Figure 3,7,8)。

実験前後では全個体で、平均 5.8 g の体重増加がみられた ($p < .0001$; Paired-t test) が、発声行動における順位が優・劣位程、体重が増加・減少したという変化はみられなかった。

Table 4 実験前後での体重 (g) 変化 ($p < .0001$; Paired-t test)

群	個体	馴化前	実験終了後	差
オスのみ群 1 回目	M1	36.5	41.9	5.4
	M2	39.0	41.9	2.9
	M3	32.0	35.6	3.6
	M4	35.1	35.2	0.1
オスメス群 1	M2	29.0	47.6	18.6
	F1	39.1	43.3	4.2
	F2	33.5	41.0	7.5
オスのみ 2 回目	M3	21.0	32.6	11.6
	M1	40.2	43.0	2.8
	M2	35.0	42.2	7.2
	M4	32.8	33.7	0.9
オスメス群 2	M4	37.7	43.4	5.7
	M1	39.6	43.6	4.0
	F1	40.7	43.0	2.3
	F2	35.3	43.9	8.6
オスメス群 3	M4	37.7	44.8	7.1
	M1	38.6	43.3	4.7
	F1	37.3	46.2	8.9
	F3	44.7	47.7	3.0
	M4	39.8	47.2	7.4

Discussion

野生下の観察でも認められるように、本実験でも朝・夕に発声行動の頻度が増加し、照明点灯 1 時間前に発声行動が見られることから、セキセイインコが何らかの形で時間を認知している可能性がある。しかし、発声行動が増加する 7 時前後、防音箱内の騒音状態から外部刺激により時間の推定をおこなっていたとは考えにくい。鳥類は松果体で光を感知すると、メラトニンの分泌量が減少し覚醒にいたるが、本研究デザインでは野生下と異なり、日の出・日の入による光の増減を再現していない。発声との相関が得られた湿度の変動は、照明点灯による水分の蒸発に起因するものであり、見かけの相関であると考えられる。彼らが 1 日の照明の点灯時間ではなく、環境のリズム（照明の点灯消灯する時間）に適応したのだとすると、この結果は、セキセイインコが 1-2 週間で新環境に適応する能力を有することを示唆するものである。もしくは魚類やヒトが生物時計を持つ¹¹⁾ 様に、彼らが生体内においてリズムを作り出す可能性も考えられた。

消灯後にも発声が確認された。照明がいきなり消えることから、19 時前後に発声頻度が高くなるのは、インコが警戒したためだと考えられる。実

際、消灯から頻繁な発声が見られるのは15分程度であった。しかし消灯数時間後にも単独のコールが存在した。夜間の発声は寓話的に知られているが、実験的に夜間にコミュニケーションを行っているという報告はこれまで存在しなかった。ワーブルソングと明瞭な鳴き交わりも確認されたことから、彼らは夜中に起きてコミュニケーションをとることがわかった。キンカチョウの歌制御神経系は寝ている間にさえずっているのと同様の神経活動を示すことがある¹²⁾。本研究では消灯時間帯の発声行動はシステム上確認不可能であるが、消灯中に観察された単独のコールやワーブルソングの中には睡眠時の発声行動があるかもしれない。

オスメス群1はオスのみ群1回目と比較すると極端に発声行動そのものが少ない (Figure 3,7)。しかし、他のオスメス群2、3では発声行動が多くみられることから、初めての環境に個体間で緊張が起こり、馴化期間においても発声行動が抑えられたのではないかと考えられる。一方オスのみ群1回目において新環境にも関わらず十分な発声が見られた。オスのみ群2回目でも4羽共に発声行動の頻度が高く、オスメス群ではオスメス群1のM3を除いてオスよりもメスの発声行動が少ないことから、オス間競争が起きている可能性、もしくはメスの発声がオスの発声行動量に影響することが示唆された。また、F1はオスメス群1,2,3といずれも構成メンバーが異なる群に参加したが、いずれの群でも発声行動の頻度が多少変化した。環境への馴化はしっかりとされていたため、競争、環境以外に発声行動の頻度を変化させる要因があったのだと考えられた。他の要因としては構成メンバーが考えられ、新環境下での発声行動は、馴化されているかどうかではなくメンバーによって左右されているのかもしれない。

他の社会性動物において、社会的な優劣関係に基づき、発声行動の回数に変化するという報告がある¹³⁾。本研究で発声とその返答の割合から得た群内の順位関係は、単なる発声頻度の高低での順位ではなかった。これはセキセイインコの社会的順位関係を反映しているのかもしれない。また、群内での発声における順位関係がオスのみ群では個体間の順位が変化していないのに対し、オスメス群ではオスのみ群で見られた順位が異なっていた。オスの順位が変化した可能性として、オスメス群におけるオスの順位関係は、メスのメンバーにより左右されるのではないかと考えられる。この仮説の検証には雌雄が番

で無い場合と雌雄の番形成前後とでの鳴き交わりの長期的、かつ詳細な実験が求められるだろう。

群条件での飼育において、全個体で採食におけるついでみ回数が多くなったという報告がある²⁾。採食におけるついでみ回数が増えるということは、採食行動が増えたということである。餌場の条件は異なるが、本研究では個体全体に体重の増加傾向がみられた。単独飼育と比べて採食行動が増えたことになる。本実験環境では互いの姿が見える上、他個体との餌争奪の競争の必要がないため、順位にかかわらず自由な採餌が可能であった。これは、彼らにとって豊富な餌場が確保されている時、群飼育では体重が増加しやすい傾向があることを示唆している。

参考文献

1. Wyndham, E.: Diurnal cycle, behaviour and social organization of the budgerigars, *Melopsittacus undulates*. Emu.(80) : 25-33., 1980.
2. Soma, M., Hasegawa, T.: The effect of social facilitation and social dominance on foraging success of Budgerigars in an unfamiliar environment. Behaviour.(141):1121-1134., 2004.
3. Ikkatai, Y., Ei-ich, I., and Watanabe, S.: Recognition of Third-party Pair-bond Relationships in Budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. CARLS series of advanced study of logic and sensibility. (4), 135-140., 2010.
4. Ikkatai, Y., Ei-ich, I., and Watanabe, S.: Reconciliation with Pair-bond Partner in Budgerigar, *Melopsittacus undulates*. CARLS series of advanced study of logic and sensibility. (5), 87-92, 2012
5. Farabaugh, S.M., Brown, E.D., and Dooling, R.J.: Analysis of warble song of the budgerigar *Melopsittacus undulates*. Bioacoustics.(4):111-130., 1992.
6. Farabaugh, S.M., Linzenbold, A., and Dooling, R.J.: Vocal plasticity in budgerigars (*Melopsittacus undulates*); Evidence for social factors in the learning of contact calls. Comparative Psychology. (108): 81-92. 1994.
7. Gramza, A.F.: Vocal mimicry in captive budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). University of Wisconsin, Madison Wis., USA., 1970.

8. Hasegawa, A., Okanoya, K., Hasegawa, T., and Seki, Y. : Rhythmic synchronization tapping to an audio-visual metronome in budgerigars. Scientific Reports., 2011
9. 大阪市立科学館こよみハンドブック : <http://www.sci-museum.jp>
10. 騒音レベルのめやす : <http://www.city.machida.tokyo.jp>
11. クラウズ, J.L. : 生物時計 自然界の神秘なはたらき, 同文書院, 東京, 86-92, 1981
12. Yanagihara, S. and Hessler, N. A.: Common features of neural activity during singing and sleep periods in a basal ganglia nucleus critical for vocal learning in a juvenile song bird. PLOS ONE. (6), Issue. 10, e25879. 2011.
13. 吉田重人、岡ノ谷一夫 : ハダカデバネズミ-女王・兵隊・ふとん係-, 岩波書店, 東京, 2008