

博士論文（要約）

ジュウシマツの歌選好：発達、機能、神経機構の検討

藤井 朋子

目次	
総合序論	3
1 信号とコミュニケーション	3
2 鳴禽類の歌	4
3 歌の選好	9
4 本研究の目的と構成	17
第1章 父親歌に対する選択的行動の発達と性差	19
1 序論	19
2 方法	23
3 結果	34
4 考察	44
第2章 オス幼鳥の歌選択的な行動と歌生成学習の関連	51
1 序論	51
2 方法	52
3 結果	53
4 考察	55
第3章 メスにおける父親歌選択的な行動の機能	57
1 序論	57
2 方法	59
3 結果	67
4 考察	71
第4章 メスの父親歌選択的な行動表出の神経機構	76
1 序論	76
2 方法	78
3 結果	85
4 考察	93
総合考察	96
1 研究目的と結果のまとめ	96
2 メスの歌選好とオスの歌の進化に関する考察	96
3 歌選好研究における行動指標選択への示唆	98
4 将来の展望	99
謝辞	101
引用文献	102

※博士論文のうち、第3章（57～75頁に該当）は学術雑誌に投稿中の内容であり、第4章（76～95頁に該当）は今後学術雑誌に投稿予定の内容であるため、リポジトリの公開からは除外している。

総合序論

本研究では、鳴禽類における音声の認知について、発達・機能・神経機構の観点から検討する。具体的には、鳥が発達初期に聴いた歌に示す「選好」に着目し、特定の音声の経験がどのような行動上の機能をもち、どのような神経機構によって選好が表出するか理解することを目指す。本章ではその導入として、前半で信号とコミュニケーションを行動学的に定義し、研究対象である鳴禽類の歌について概説する。後半では、歌の選好にかかわる過去の研究をまとめ、本研究の目的と構成を説明する。

1 信号とコミュニケーション

動物行動学において、ある個体の形態や運動から生じる刺激を他個体が知覚して行動を変化させるとき、この刺激を信号とよび、一連の過程をコミュニケーションという (Dawkins & Krebs, 1978; Owren et al., 2010; Rendall et al., 2009)。信号を発する個体を送信者、知覚する個体を受信者とよぶ。送信者の発する刺激が受信者に一定の反応を引き起こし、それが送信者の適応度を上昇させるものであるならば、その刺激が信号として進化する (Hasson, 1994; Maynard Smith & Harper, 1995)。信号は、光、音、化学物質、あるいは機械的な刺激であり、それぞれ受信者の視覚、聴覚、嗅覚、触覚を通じて作用する。たとえば、ヒトを含む霊長類のコミュニケーションでは、視覚と聴覚が優位である。光（視覚）信号は、送信のコストが低く定位性が非常に高いが、遮蔽物のない明所で個体間距離が比較的短い場合にしか伝達できない。いっぽう音（聴覚）信号には、送信者が外敵から検出されやすい、環境中の物体や気象条件によってゆがめられるなどの欠点があるが、明暗や遮蔽物の有無によらず広範囲に伝達可能であり、信号源の定位が比較的しやすい、といった利点がある (Catchpole & Slater, 2008; Rosenthal & Ryan, 2000)。生息環境の違いや系統発生上の制約によって、生成および知覚しやすい信号の種類が異なるため (Bradbury & Vehrencamp, 2011)、それぞれの動物が種固有のコミュニケーション体系をもち、行動文脈に応じて複数の感覚様相の信号が用いられる (Partan & Marler, 2005)。

2 鳴禽類の歌

配偶の機会を得ることは有性生殖をおこなうすべての種にとって重要であり、求愛のための信号はさまざまな動物で普遍的に観察される。多くの種では、オスよりもメスで繁殖のコストが高く、メス獲得をめぐるオス間闘争とメスによるオスの選り好みが起こる。性淘汰は、自然淘汰だけでは説明できないような、送信コストの高い信号の進化を駆動するとされる (Darwin, 1871; Zahavi & Zahavi, 1997)。鳴禽類の歌も、そのような複雑な求愛信号の一例である。鳴禽類とは、スズメ目 Passeriformes のうちスズメ亜目 Passeri に属す鳥の総称で、「鳴く鳥」という名のとおり (英語の呼称は songbird である)、音声によるコミュニケーションを頻繁におこなう。鳴禽類の歌は、もっともよく研究されてきた動物の音声のひとつであり、その機能、発達、メカニズムについて一定の知見が得られている (Catchpole & Slater, 2008; D. E. Kroodsma & Miller, 1996; Zeigler & Marler, 2008)。

2.1 歌の機能

鳴禽類の音声は、地鳴きと歌 (さえずりともいう) の2つに大別される。地鳴きは一般的に単一の音節からなり、持続時間が比較的短い。音声のパターンには雌雄差がないことが多く、捕食者に警戒する、ヒナが親に給餌を求める、といった行動の文脈によって分類することができる (Marler, 2004)。それに対して歌は、多数の音節が連なった、持続時間が比較的長い音声である。鳴禽類のなかには雌雄ともに歌をうたう種もあるが (D. E. Kroodsma et al., 1996; Webb et al., 2016)、とくに温帯には、オスのほうが歌の頻度や複雑性が高い種や、うたうのがオスのみであり歌が完全に性的二型な行動である種が多く分布している (Morton, 1996; Odom et al., 2014)。こうした地理的な理由と歴史的な理由から、歌の機能に関する研究も、オスのみがうたうか主としてオスがうたう種を対象としたものが多数を占める (Riebel, 2016)。

野外調査や実験室での音声再生実験などのさまざまな研究から、求愛と縄張り防衛が歌の主たる機能であることが明らかになっている (Catchpole & Slater, 2008)。まず、基礎的な観察として、歌の頻度にはつがい形成や産卵時期と相関する季節的な変動があることが多くの種で認められており、これは歌が繁殖に関連した機能をもつことを強く示唆する (Brenowitz et al., 1998; Catchpole, 1973; Schwabl & Kriner, 1991)。また、野外あるいは実験室で歌を再生したり、発声器官を損傷させて歌をうたえなくする操作を加えた

りする実験を通じて、歌には概して敵対するオスを退け、メスを引きつける役割があることが示されてきた (Eriksson & Wallin, 1986; D. E. Kroodsma & Byers, 1991; McDonald, 1989)。雌雄がともにさえずる種に関しては、メスの歌がオスの歌と異なる機能をもつかどうかについて今後の体系的な実証研究が待たれているものの (Riebel, 2016; Riebel, Odom, Langmore, & Hall, 2019)、オスのみがうたう種と同様に、繁殖文脈における同性間・異性間の相互作用に歌が重要であることはわかっている (Hall et al., 2015; Keen et al., 2016; Langmore et al., 1996)。

2.2 歌の発達

鳴禽の歌は発声学習によって獲得される。発声学習とは、聴いた音声を自らの発声パターンに取り入れる学習を指す。これは、多くの地鳴きが生得的な音声であり、経験に依存せずに発達するのと対照的である。鳴禽の歌学習は、手本の聴覚記憶を形成する感覚学習と、聴覚フィードバックを用いて自らの発声を手本に近づけていく感覚運動学習の2つの過程からなる (Doupe & Kuhl, 1999; Konishi, 1965; Marler, 1970)。感覚学習期の開始は感覚運動学習期の開始に先行するが、前者が完了してから後者に移行するとは限らず、種によっては2つの学習期が重複する (図 1a)。ジュウシマツ *Lonchura striata* var. *domestica* やキンカチョウ *Taeniopygia guttata* は、繁殖のしやすさなどから、実験室研究に取り入れられてきた代表的な種である。これらの種では平均的に、巣立ち前後から1~2ヶ月ほどが感覚学習期、巣立ち後から性成熟前までが感覚運動学習期に相当する (Brainard & Doupe, 2002; Okanoya, 2004)。巣立ちとは初めて巣の外に出るときを意味し、このタイミングで親鳥の姿や発声を含む外界の刺激にさらされる機会が増す。巣立ち後も身体が成熟するまでは親の保護を受けるため、家族とともに生活する。

感覚学習期には、幼鳥は父親などの身近なオスの成鳥の歌を聴いて記憶する。歌が遺伝的に継承されるものではなく、このような聴覚経験をもとにして学習されることは、幼鳥を親から隔離する実験や、異なるつがいの巣間で卵を交換する cross fostering の実験 (以下、里子実験とよぶ) から明らかにされてきた。卵を親元から離し、孵化してから他個体の歌を聴かせないように実験者の手で育てると、幼鳥は正常な歌を発達させることができない (Clayton, 1987; Marler, 1970; Price, 1979)。また、幼鳥を里親に育てさせたり、録音した歌をスピーカーから聴かせたりすると、遺伝的な親の歌ではなく孵化後に

聴いたものと似た歌をうたうようになる (Adret, 1993; Baptista & Petrinovich, 1986; Marler, 1970)。こうした感覚学習能力が保持されているのは、発達初期のある程度限定された期間である。孵化後、聴覚系が十分に発達すると感覚学習が始まるが、感覚経験と運動経験および加齢に依存して、新たに聴いた音声を自らの歌に取り入れる可塑性はいずれ失われることがわかっている (Brainard & Doupe, 2000; Doupe & Kuhl, 1999; Nottebohm, 1969)。

感覚運動学習期には、時間をかけて歌が変化していく (図 1b)。初期の歌は *subsong* とよばれ、音響特徴も時間特徴も定まらない発声である。学習が進むと、ある程度手本に近いが成鳥の歌よりもばらつきが大きく、まだ可塑性のある歌をうたうようになり、これを *plastic song* という。さらに練習を繰り返すうちに、手本と同様に一定の音響特徴をもった音要素が一定の遷移規則であらわれるような *crystallized song* となる。歌が完成することを結晶化という。感覚運動学習期に聴覚を剥奪された幼鳥は、正常な歌を発達させることができないため、歌の練習には幼鳥自身の発声の聴覚フィードバックが必要であることがわかっている (Konishi, 1965; Nottebohm, 1968; Price, 1979)。

歌の発達過程には種差があり、カナリア *Serinus canaria* のように成鳥になってからも感覚運動学習期がおとずれ、繁殖期ごとに歌を変化させる種もあるが (*open-ended learners* という)、ジュウシマツやキンカチョウなどの種では (*closed-ended learners* という) 一度結晶化した歌は基本的に変化せず、各個体が幼鳥期に獲得した歌を一生涯うたい続ける (Brainard & Doupe, 2002)。なお、発達過程は類似しているが、ジュウシマツの歌とキンカチョウの歌には音響的な特徴に差異があるのに加え、ジュウシマツのほうが音要素の遷移規則が複雑であるという違いがある (Hosino & Okanoya, 2000; Okanoya, 2004; Sakata, Hampton, & Brainard, 2008; Tachibana, Koumura, & Okanoya, 2015)。鳥種は研究の目的に応じて使い分けられている。

なお、鳴禽類の歌に関する文献では慣習的に、歌学習 *song learning* という用語はしばしば歌の発声学習を指すものとして用いられる。ただし、歌を発声するための運動パターンを獲得する送信者としての学習と、歌の知覚や認知に関する受信者としての学習とを区別するため、この論文ではこれ以降、文脈から明らかな場合を除き、前者を歌の生成学習 *song production learning* とよぶこととする。

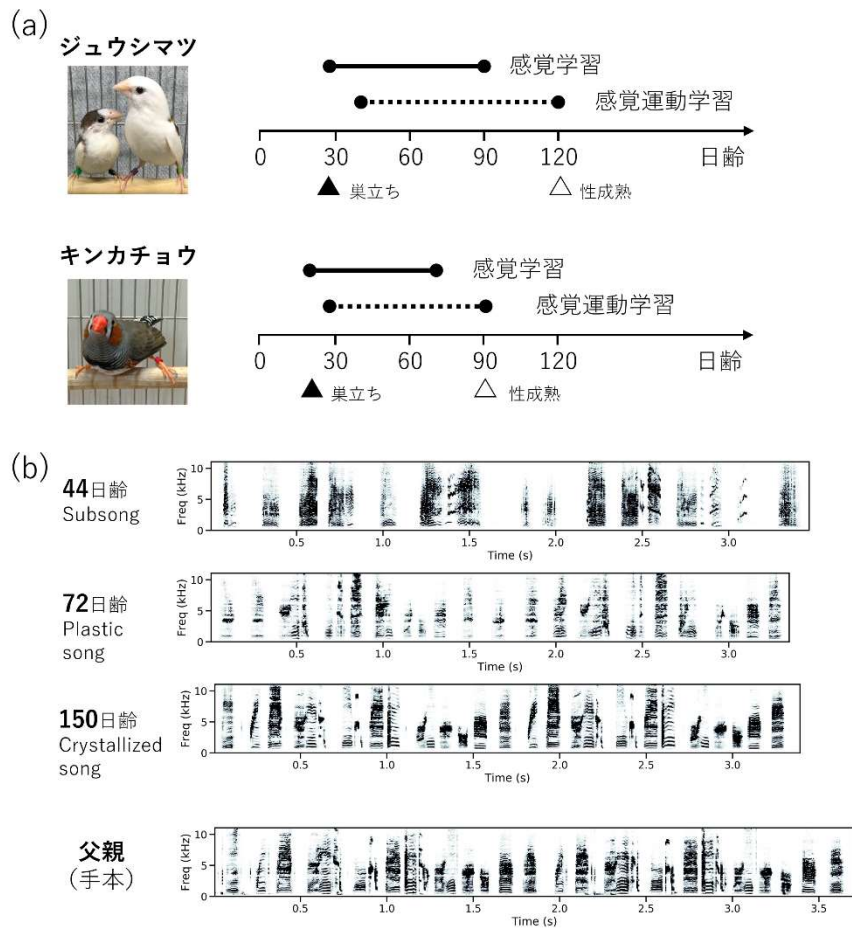


図 1：鳴禽が歌の生成を学習する過程

(a) 鳴禽の歌の実験室研究で用いられる代表的な 2 種について、歌の発達過程を示した。横軸は孵化後日齢である。実線と点線が、それぞれ感覚学習と感覚運動学習のおよその期間をあらわしている（実際には個体差がある）。これらの種では、2つの学習期は大きく重複している。▲と△はそれぞれ、巣立ちと性成熟のおよそのタイミングをあらわす。ジュウシマツの場合、孵化後およそ 4 週間（25～30 日齢）で巣立ちを、およそ 4 か月（120 日齢）で性成熟をむかえるとされる。キンカチョウは、孵化後およそ 3 週間（20～25 日齢）で巣立ちを、およそ 3 か月（90 日齢）で性成熟をむかえるとされる。

(b) ジュウシマツの歌の発達の例。各発達段階における幼鳥・若鳥の歌と、手本となった父親の歌を示した。これらの図はサウンドスペクトログラムといい、音の各周波数成分の強度（色の濃さ）を時間に対してプロットしたものである。44 日齢では音要素の特徴が一貫しない歌をうたっているが、72 日齢では歌の音響的・時間的特徴が収束しつつあり、150 日齢では音要素が完成して、手本とよく似た歌をうたえるようになっていくことがわかる。

2.3 歌の発達過程の特異性

コミュニケーションにかかわる形態や行動は、遺伝と環境との相互作用によって形成される。身体の構造はそれぞれの種に固有であり、相対的には個体ごとの経験よりも、遺伝的なプログラムに依存して発達するといえる。しかし、温度などの環境条件や栄養状態といった要因が、個体間の形態差や個体内での行動調節につながることで、節足動物や脊椎動物の複数の系統で確認されている (Beckers & Schul, 2008; Fonseca & Allen Revez, 2002; Nowicki et al., 2002)。

鳴禽類の歌学習は成鳥の歌を聴く経験に依存しているため、生体内外の物質的な条件だけでなく、社会的な条件からも決定的な影響を受ける発達過程であるといえる (Bateson & Mameli, 2007; Marler, 1999)。このような発達上の性質をもった信号は、自然界にそう多くみられるわけではない。複雑な求愛音声の使用は、無脊椎動物から脊椎動物まで非常に広範な動物種でみられるが、その多くは鳴禽類の歌とは違って生得的な発声パターンであり、他個体の信号形質という社会的な刺激の経験は当該個体の発声パターンの発達に必須ではない (Bradbury & Vehrencamp, 2011)。コオロギやカエルを発達初期に他個体から隔離して育てた場合や (Gerhardt & Huber, 2002; Greenfield, 2002)、マウスを対象として里子実験をおこなった場合 (Kikusui et al., 2011)、通常の世界環境で育てた個体と質的に変わらない求愛音声が発達することが実証されている。

物質的な環境の経験も、個体の信号形質の発達にかかわる後天的な要因であるが、発達初期に他個体 (成体) が発する信号にさらされる経験が、機能的な信号形質の獲得を左右する場合、これは物質的環境から個体差がうまれる発達過程とは大きく異なるといえる。さまざまな動物の信号のなかでも、鳴禽類の歌がさかんに研究されてきた理由のひとつは、こうした社会的な学習を含めたコミュニケーションの発達を調べることである。

2.4 ヒト言語との類似性

さらに、時間的に精緻な運動制御が必要な発声系列としての鳴禽類の歌は、ヒトの発声学習や発話制御、言語にかかわる障害や疾患について理解するためのモデルとしても有用である (Ackermann & Ziegler, 2013; Brainard & Doupe, 2002, 2013; Doupe & Kuhl, 1999)。

ヒトの発話獲得も発声学習の能力を基礎とするものであり、鳴禽類の歌学習とのあいだには、行動レベルにおいていくつかの共通点がある。言語を学習する性質そのものには遺伝的な素地があるが、子どもが言語音の発声や知覚を発達させるには、周囲の大人の発話を聴く経験が必要である。経験の時期も重要であり (Pallier, 2013)、乳幼児期に言語刺激にさらされない場合、母語話者の水準での第一言語獲得が困難となること、孤児の事例研究 (Fromkin et al., 1974) や手話の学習を対象とした研究 (Mayberry & Eichen, 1991; Newport, 1990) から示されている。第二言語についても、習得の開始年齢と最終的な熟達度には負の相関がみられる (Birdsong, 2005; DeKeyser, 2000)。また、発話も喃語とよばれる未熟な発声から始まり、徐々に成人が話すような音響特徴と規則性をもった発声へと発達していく。この過程は聴覚に依存したもので、幼児期に耳が不自由であることは、発話の発達に著しい影響を及ぼす (Oller & Eilers, 1988; Stoel-Gammon & Otomo, 1986)。こうした遺伝と社会経験の相互作用のあり方や、学習の年齢効果 (あるいは感受性期、臨界期)、聴覚への依存性は、歌の感覚学習や感覚運動学習とよく類似している。

また、ヒト以外の哺乳類では、発声学習する動物はゾウ、クジラ、イルカ、アザラシ、コウモリといった分類群のうちの一部の種に限られている。いっぽう鳥類では、鳴禽類に加え (鳴禽類は鳥類全体の種数の約半数を占める)、インコ (オウム目インコ科 Psittaciformes Psittacidae)、オウム (オウム目オウム科 Psittaciformes Cacatuidae)、ハチドリ (アマツバメ目ハチドリ科 Apodiformes Trochilidae) が発声学習をおこなう。これらの動物の中でも鳴禽類は、古くから野外での観察が盛んであったこと、研究室での飼育と実験が比較的容易であることから、歌の発達過程がよく記述されていた。このような理由で、ヒトの発話獲得や発話制御の行動学、神経科学、遺伝学的メカニズムを研究する動物モデルとしても利用されてきた経緯がある (Bolhuis, Okanoya, & Scharff, 2010; Doupe & Kuhl, 1999)。

3 歌の選好

鳴禽類に限らず動物一般を対象とした行動学的研究では、動物がある刺激に対して忌避的でない反応を示し、その頻度や強度が他の刺激に対する反応よりも高いとき、動物がその刺激に対して「選好 preference」をもっているという (Fraser & Matthews, 1997)。あるいは、複数の刺激のあいだで見られる反応の選択性のことを、選好とよぶ (Kirckden

& Pajor, 2006)。忌避的でない反応とは、動物種や刺激の様式によってさまざまであるが、典型的には刺激への接近や、刺激に注意が向いていることを示す身体の運動や発声などが挙げられる。コミュニケーション信号はその定義からして、あらゆる対象に一樣に作用するわけではなく、受信者の側は信号の種差や個体差に敏感であり、他個体に由来するすべての刺激に一樣に反応するわけではない。動物のコミュニケーションに関する研究では、信号がどのように認知されているかを理解するために、特定の社会的な刺激のあいだで選好が調べられることがある。鳴禽類における音声認知の研究でも、いくつかの観点から歌の選好が調べられてきた。

3.1 メス成鳥の配偶者選択にかかわる歌の選好

オスの歌はメスを引きつけるが、繁殖の成功のためには配偶者選択が重要であり、メスの歌の選好についていくつかの予測が立つ。まず、生殖能力のある子孫を残すためには異種のオスと交配してはならない。そこで、メスは同種の歌に対する選好をもっていると考えられ、これは複数の種で実際に確かめられている (Searcy & Yasukawa, 1996)。キンカチョウを用いた実験からは、歌を聴かずに育ったメスも同種歌に選択的な反応を示すことや (Braaten & Reynolds, 1999; Lauay et al., 2004)、孵化後の栄養状態を操作しても同種歌への選好に影響がないこと (Woodgate et al., 2011) がわかっている。これらの研究は、種認識に関する歌の選好が強い遺伝的な基盤に支えられていることを示唆する。ただし、キンカチョウをジュウシマツの里親に育てさせて歌選好を調べると、測定手法（行動指標）によっては同種歌に対する選択性が低下するという報告もある (Campbell & Hauber, 2009)。

また、いくつかの種では地域ごとの方言や亜種による歌の差異が存在する (Catchpole & Slater, 2008)。同じ地域もしくは異なる地域のオスと交配することが適応的ならば、メスはそうした違いにも感受性をもっていると考えられ、この点もいくつかの種で実証されている (ミヤマシトド Baker, Spitler-Nabors, & Bradley, 1981; キンカチョウ Clayton, 1989; ウタスズメ *Melospiza melodia* Searcy, Nowicki, Hughes, & Peters, 2002)。特定の方言や亜種の歌への選択性には、遺伝的なバイアスにくわえて孵化後の経験が作用すると考えられているが、種や実験手法の違いによって研究の結果はさまざまである (Hernandez et al., 2008)。たとえば、キンカチョウには地理的に隔離された2つの亜種 *Taeniopygia*

guttata guttata と *Taeniopygia guttata castanotis* があり、通常の繁殖をおこなった場合、メスは自分の亜種の歌に対して選択的に求愛受容のディスプレイを示す (Clayton, 1989)。しかし、里子実験によって幼鳥期の社会経験を操作した場合、*T. g. guttata* を里親として育った *T. g. castanotis* のメスは *T. g. guttata* の歌に、*T. g. castanotis* を里親として育った *T. g. guttata* のメスは *T. g. castanotis* の歌に対して、それぞれ選択的に反応するという結果が得られた (Clayton, 1990)。いっぽう、イエスズメ *Passer domesticus* で同様の里子実験をおこなうと、里親ではなく出生地の歌への選好がみられた (Hernandez & MacDougall-Shackleton, 2004)。

それに対し、同種内の歌の個体差に関する歌の選好は、発達過程での聴覚経験を通じて学習される可能性が高い。キンカチョウを対象に、正常に歌を学習したオスとそうでないオスの歌を刺激として、音源接近を用いてメスの選好を調べた研究では、孵化後の社会環境を操作すると、幼鳥期に歌を聴いて育った群のみで正常な歌への一貫した選好がみられた (Lauay et al., 2004)。また、幼鳥期に複雑性（構成する音要素の種類の高さや音響特徴の多様さ）の低い歌もしくは高い歌を聴かせる群を設け、成鳥になってから歌の選好を調べた結果、複雑な歌への選好は幼鳥期に複雑な歌を聴いた群でより顕著であった (Vyas et al., 2009)。また、配偶者選択というよりつがい維持に関連するが、同じくキンカチョウを対象とした研究から、メスは聴いたことのない同種歌よりもつがい相手の歌に選好を示すことがわかっており (Miller, 1979a; Woolley & Doupe, 2008)、成鳥になってからの繁殖経験も歌の選好を変化させると考えられる。

さらに、オスの歌は社会的文脈によっても特徴が変化することがあるが、そうしたわずかな差異に対する感受性も、発達初期に歌を聴く経験によって獲得されるようである。キンカチョウやジュウシマツのオスは、メスに向かって求愛のためにうたうほか、周囲に受信者となる個体がない状況でも単独でうたう (Jarvis et al., 1998; Sossinka & Bohner, 1980)。前者はメス指向歌 *female-directed song*、後者は無指向歌 *undirected song* とよばれ、指向歌は無指向歌よりもテンポが速く、音響的ばらつきが低い (Kao & Brainard, 2006; Sakata et al., 2008)。メスは、このような違いを検出することができ、指向歌に対して選好を示す (Woolley & Doupe, 2008)。しかし、オスの歌を聴かずに育ったメスでは、同様の選好がみられないことから、幼鳥期の聴覚経験は指向歌と無指向歌の弁別にも必要であることが示唆された (Chen et al., 2017)。

以上の例から、メスは歌の種差、地域差、個体差、行動文脈の差などに敏感であり、配偶相手としてより望ましい個体を選択できるような歌の選好を示すこと、その選好には遺伝的にプログラムされた側面と、経験によって獲得される側面があることがわかる。

3.2 オス幼鳥の手本歌選択にかかわる歌の選好

オスの幼鳥は、成鳥の歌を手本として歌を学習する。感覚学習期にあたる時期に成鳥の歌を聴くことができない場合や、異種の歌を手本とした場合には、種典型的な歌を獲得できないことになる。前の節で述べたように、メスはこうした歌の違いを聴き分けることができるため、オスが適切な手本を選択できるかどうかは、繁殖成功率に一定の影響を与えると考えられる。キンカチョウ、ヌマウタズズメ *Melospiza georgiana*、ウタズズメなどの種では、オスの幼鳥に実験室でスピーカーから歌を呈示して学習させたとき、同種歌と異種歌の両方を聴いても、同種の歌を学び取る傾向があることが示されている (Marler, 1999; Rodriguez-Saltos, 2017)。ただしこれらの研究は、被験体が最終的に獲得した歌が、どちらの手本に類似していたかを調べたものである。したがって、被験体となったオスが同種の歌を選択的に聴き覚えたのか (感覚学習における選択性)、どちらの歌も聴き覚えたが異種の歌は発声することが困難であるために自身の発声パターンとして獲得することができなかつたのか (感覚運動学習における選択性/運動上の制約)、あるいはその両方であるかを区別することはできない。

一部の研究では、同種の歌を聴いた経験のないオスの幼鳥が、異種よりも同種の歌に対して高頻度で地鳴きを発したり、同種歌の再生される止まり木に移動したりすることが報告されており (Braaten & Reynolds, 1999; Nelson & Marler, 1993)、幼鳥は「同種歌に対する注意の向けやすさ」という意味での選好を有しており、それが学習対象の選択に寄与しているとする考えもある。手本となる歌が再生されているときの刺激への注意状態が高い個体ほど、その手本と近い歌をうたえるようになるという報告は (キンカチョウ Chen, Matheson, & Sakata, 2016)、部分的にその仮説を支持する。

3.3 発達初期に聴いた歌に対する選好

配偶者選択や歌学習の手本の選択のような特定の行動文脈からは離れて、キンカチョウ、ジュウシマツ、ミヤマシトド *Zonotrichia leucophrys* など鳴禽類の一部では、発達初

期に聴いた身近なオスの歌（多くの場合は父親の歌）に対する選好がみられることが報告されている。こうした選好は、父親の歌とそれまでに聴いたことのない新奇な歌をスピーカーから呈示し、刺激に対する反応の選択性を調べる手法で測定され、キンカチョウとミヤマシトドの幼鳥では雌雄両方で確認されている (Clayton, 1988; Nelson et al., 1997)。キンカチョウやジュウシマツでは、被験体が成鳥になり父親と離れて数ヶ月から数年後に実験をおこなった場合にも、同様の刺激選択的反応がみられ、父親歌の記憶は生涯にわたって保持されるものであると考えられる(キンカチョウオス Gobes & Bolhuis, 2007; ジュウシマツメス Kato, Hasegawa, & Okanoya, 2010; キンカチョウメス Miller, 1979a; キンカチョウオス・メス Riebel, Smallegange, Terpstra, & Bolhuis, 2002)。また、遺伝的な親ではなく非血縁の里親の歌を聴いて育った幼鳥では、里親の歌への選択的な反応がみられるが、親から隔離されて育った鳥は、父親の歌に対する選択的な反応を示さない (Clayton, 1988; Nelson et al., 1997; Riebel, 2000)。これらのことから、父親歌に対する行動の選択性は遺伝的な機構にもとづくものではなく、孵化後の聴覚経験に依存すると考えられている。

ここで挙げた研究は、いずれも歌の記憶・弁別能力や、過去に聴いた親近性の高い歌への選好を調べることを目的としたものが多かった。一部の文献では、メスが父親の歌を記憶するのは性的刷り込みであり、将来の配偶者選択に影響を与える可能性が議論された (Kato, Hasegawa, et al., 2010; Miller, 1979b)。しかし、ズアオアトリ *Fringilla coelebs* では幼鳥期に聴いた歌と聴きなれない歌とのあいだの選好に個体間で一貫した傾向がみられない (Riebel & Slater, 1998)、カナリアでは育て親の歌よりも新奇な歌に対する選好がある (Trosch et al., 2017) という報告もあり、いずれの研究も近親交配回避との関連を考察していた。したがって、同種歌のなかでも発達初期に聴いた特定の歌（父親の歌）を選好することが、配偶者選択と関連するのか、また関連するとしたら具体的にどのような機能をもつかは明らかになっておらず、種によって異なる可能性もある。

また、オスが父親の歌に対する選好を獲得することに、適応的意義があるのかどうかもよくわかっていない。感覚学習において適切な個体の歌を手本として選択することを促進する可能性や (3.2 節)、成鳥になってから歌を手がかりに他のオスの出生地や血縁の近さを認識する可能性が考えられるが、いずれも直接的な検証には至っていない。

3.4 歌の選好の神経機構

以上のような歌の選好に関連した神経科学的な知見も得られている。これまでの研究は、電気生理学、免疫組織化学、あるいは分子生物学的な手法によって歌に対する聴覚領域の神経応答を調べ、行動レベルの反応との相関を示したものが中心となっている。

メスについては、3.1節で述べたような配偶者選択という文脈での歌選好に関して、刺激の性質や行動と対応する高次聴覚領域（図2）の神経活動が調べられてきた。以下の先行研究はいずれも、音声刺激を呈示し、最初期遺伝子産物のタンパク質を免疫組織化学的に検出することで、歌を聴いたあとの神経活動を定量したものである。Maneyらはミヤマシトドを対象に、歌を再生した際のメスの求愛受容ディスプレイと、高次聴覚領域 NCM (caudomedial nidopallium) および CMM (caudomedial mesopallium) の神経活動を調べた (Maney et al., 2003)。ミヤマシトドでは生息地域によって歌の方言がある。この研究から、メスは自分の地域の方言に対してより高頻度でディスプレイを示し、NCM と CMM では自分の地域の方言を聴いたあとのほうが多数の神経細胞が活動していたことがわかった。また Terpstraらは、キンカチョウのメスに父親の歌あるいは新奇な歌を聴かせて NCM と CMM の神経活動を調べ、両方の領域において父親歌を聴いたあとのほうが活動した神経細胞が多かったことを示した (Terpstra, Bolhuis, Riebel, van der Burg, & den Boer-Visser, 2006)。

指向歌に対する選好に関連した研究もある。Woolleyらは、キンカチョウのメスを対象に、つがい相手のオスと新奇なオスの指向歌と無指向歌をそれぞれ刺激として NCM と CMM の神経活動を調べた (Woolley & Doupe, 2008)。その結果、CMM では指向歌と無指向歌のあいだで、NCM ではつがい相手と新奇なオスのあいだで、活動した神経細胞数が異なることがわかった。さらに、発達初期の聴覚経験を操作した研究から、NCM の指向歌に対する感受性は、幼鳥期に同種の歌を聴く経験に依存している可能性が示唆されている (Chen et al., 2017)。

近年になって、成鳥のメスで NCM や CM (caudal mesopallium) を損傷あるいは不活性化したり (Elie et al., 2019; Tomaszycski & Blaine, 2014)、薬理的操作や光遺伝学的操作を加えたりして (Barr et al., 2019; Day et al., 2019; Elie et al., 2019)、操作前にもっていた歌の選好が変化することを示した例もあり、相関だけではなく聴覚領域の神経活動と行動の因果関係について研究が進みつつある。幼鳥期に脳損傷や神経活動操作をおこなった

例はまだない。

聴覚領域以外を標的とした研究では、幼鳥期に歌を聴いて育ったメスでは腹側被蓋野 VTA で指向歌に選択的な神経応答がみられるが、歌を聴かずに育ったメスではそのようなパターンが観察されないことがわかっている (Barr & Woolley, 2018) 。また行動との対応は確認されていないが、哺乳類の扁桃体に相当する扁桃核 TnA では、聴かせる歌の時間的な特徴もしくは親近性によって活動レベルが異なることや (Lampen et al., 2014) 、同種内の音声に対して選択的に応答する神経細胞があることが (Fujii et al., 2016) 報告されている。

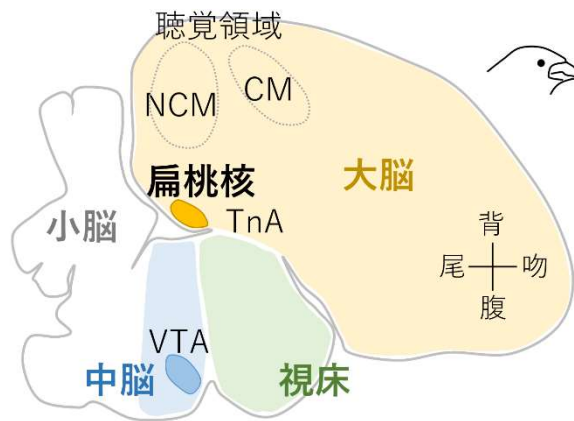


図 2：歌の知覚・認知に関連した脳部位

鳴禽の脳の矢状断面を模式的に示し、本文中で言及した、歌の知覚や認知に関連した活動がみられる脳領域と脳神経核を図示した。哺乳類の大脳の皮質構造とは異なり、鳥類の大脳では神経細胞が神経核あるいは領域としてまとまっており、神経核／領域同士がネットワークを形成する構造をもっている。しかし、哺乳類の大脳感覚皮質についても皮質以下の各脳部位についても、鳥類の脳でおおむね対応する構造があることが、細胞構築学、分子生物学、組織化学、生理学など複合的な観点から確認されている (Jarvis et al., 2013; Reiner et al., 2004) 。図中に示した脳領域／神経核の略称は次の通りである。NCM: caudomedial nidopallium; CM: caudal mesopallium; CMM: caudal medial mesopallium (CMのうち内側の下位領域) ; TnA: nucleus taeniae of the amygdala; VTA: ventral tegmental area

オスについてもメスと同様に、高次聴覚領域では刺激の生態学的価値に対応した神経活動がみられる。キンカチョウやカナリアを用いて、音刺激を呈示した後の最初期遺伝子の脳内発現を調べると、高次聴覚領域 NCM や CM では同種の歌に選択的な神経活動がみられることがわかった (Jin & Clayton, 1997; Mello et al., 1992)。また、音声刺激に対する神経活動を電気生理学的に調べた研究でも同様の結果が確認された (Chew et al., 1996)。

オスの場合には、主に歌の発声学習の神経メカニズムを調べる枠組みのなかで、感覚学習における手本の歌の記憶には NCM や CM が重要であるという仮説のもとに研究が進められてきた (Bolhuis & Gahr, 2006)。免疫組織化学的あるいは電気生理学的手法で、キンカチョウ成鳥の高次聴覚領域 NCM の神経活動を定量すると、幼鳥期に聴いた手本の歌を呈示したときのほうが、他の歌を呈示したときよりも多数の神経細胞が活動することや (Bolhuis, Hetebrij, Den Boer-Visser, De Groot, & Zijlstra, 2001; Bolhuis, Zijlstra, den Boer-Visser, & Van der Zee, 2000)、被験体が手本にどれだけ近い歌を学習できたかと、手本歌を聴いたあとに活動した神経細胞数と間に正の相関がみられることが示された (Phan, Pytte, & Vicario, 2006; Terpstra, Bolhuis, & Den Boer-Visser, 2004)。また、幼鳥が手本となる歌を聴いている際に、NCM の神経活動を薬理的に抑制すると、正常な感覚学習が阻害されることがわかっているほか (London & Clayton, 2008)、実際に手本の歌を聴く経験を経ることで、幼鳥の NCM の神経細胞に手本の歌に選択的に応答する性質が生じることが、電気生理学的に確認されている (Miller-Sims & Bottjer, 2014; Yanagihara & Yazaki-Sugiyama, 2016)。歌の発声学習ではなく、歌の選好（歌を聴いたときの反応）との関連を直接検討した研究は少ないが、オスの成鳥において NCM を薬理的に損傷すると、幼鳥期に記憶した歌に対する接近行動の選択性が低下するという報告がある (Gobes & Bolhuis, 2007)。このことから、NCM の刺激選択的な神経活動は、感覚学習だけでなく過去の経験にもとづく歌の認知の基盤にもなっていると推測される。

以上のような一連の研究から、聴覚領域 NCM や CM で、歌に対する反応と関連した神経活動がみられることが明らかであり、実際の行動制御にそうした神経活動が必要である可能性が高い。ただし、NCM や CM の神経活動が行動の出力に至るまでの神経回路レベルのメカニズムは明らかになっていない。ここで、歌の選好の機能を行動レベルで十分に検討することは、神経機構の研究方針にも大いに影響する可能性がある。これま

では、研究ごとに歌選好の測定に異なる行動指標が用いられることがあったが、異なる行動に対して同様の神経回路メカニズムを想定することの是非は問われる必要がある。また、特定の歌への選好について、その適応的意義が明瞭であれば、神経機構を調べることの妥当性は高くなるといえる。

4 本研究の目的と構成

キンカチョウやジュウシマツなどの鳴禽類では、幼鳥期に聴いた歌に対する選好がみられるという行動学的な証拠について、3.3 節で述べた。その選好にどのような機能（適応的意義）があるのか、あるいは選択的な行動がどのような神経機構によって表出するかは明らかでないが、これらの課題について検討することは、歌によるコミュニケーションの至近要因と究極要因を理解するための一助となるだろう。そこで私は、父親歌への選好がもつ機能と行動の表出機構を理解することを目的として、本博士研究をおこなった。研究対象には、主として以下の理由からジュウシマツを選択した。①歌が完全に性的二型な行動であるため、オスでは歌の生成学習、メスでは歌による配偶者選択と歌の選好との関連を検討することができる、②鳴禽類のなかでは体系的に実験がなされてきた種であり、歌の発達過程や認知について参照可能な知見がある、③メスの歌選好について歌の特徴に着目した研究が進められてきたいっぽうで、発達初期の経験の影響がほとんど検討されてこなかった。

博士研究は3種類の実験（4つの章）から構成される（図3）。まず、父親の歌に選好をもつことに適応的意義があるならば、歌を学習し生成するオスと、歌を評価するメスとでは、発達段階によって表出される行動に違いがあると予測し、雌雄両方を対象に父親歌への選好を縦断的に調べた（第1章）。そこで確認された接近および発声反応の性差にもとづき、雌雄それぞれについて選好の機能を検討した。オスに関しては、第1章の実験で得られたデータの分析することにより、幼鳥における父親歌選好と歌の感覚学習の関連性を考察した（第2章）。また、メスの成鳥における父親歌選好が配偶者選択と関連することを、より生態学的妥当性の高い行動を指標とした実験により検証した（第3章）。続いて、メスの成鳥における歌選好表出の神経機構について、これまでに研究されてきた聴覚領域だけでなく、社会行動や繁殖行動にかかわる脳部位が関与するかどうかを脳損傷実験によって検討した（第4章）。最後に、第1章から第4章の結果をまとめ、

経験によって形成される歌選好と信号の進化との関連について考察し、実験室研究における歌選好の測定手法と定義について再考するとともに、本研究の限界点と今後の展望を議論する。

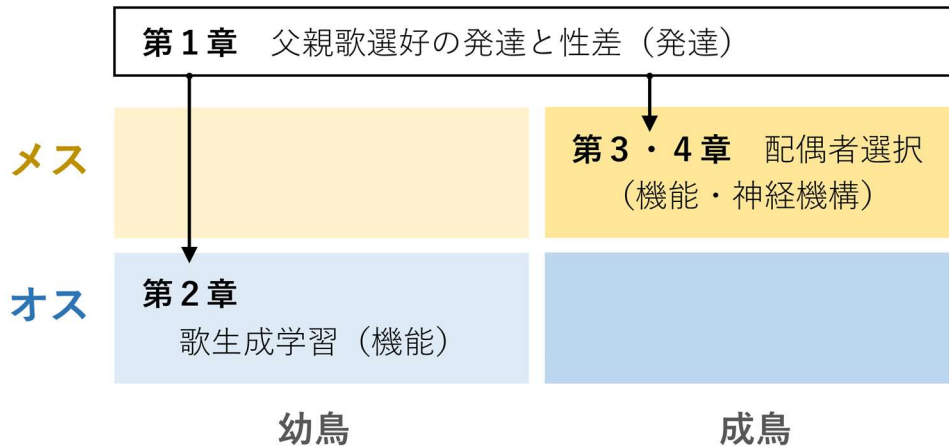


図3：研究の構成

博士論文を構成する各章の位置づけと関係性を図式的に示した。第1章では、各性別と発達段階の鳥が父親歌に対してどのように選好を示すかを調べた。そこで得られた結果をもとに、第2章と第3章でそれぞれオスの幼鳥とメスの成鳥における父親歌選好の機能を検討した。第4章では、第1章と第3章で得られたメスに関する結果にもとづいて、選好表出の神経機構を検討した。第1章が行動の発達、第2・3章が機能、第4章が神経機構に関する研究である。

第1章 父親歌に対する選択的行動の発達と性差

1 序論

総合序論で述べたように、動物を対象とした行動学的研究では、特定の刺激への選択的な反応（とくに忌避的でない反応）、あるいはその選択性のことを選好という (Kirkden & Pajor, 2006)。これまでの鳴禽類に関する研究では、異なる種、齢、性別の鳥を対象として、いくつかの手法によって歌の選好が調べられてきた（表1）。本章の実験では、性別や日齢によって父親歌への反応の選択性が異なるかどうかを検討する。この目的に対し、どのような手法（行動指標）を採用するかは本質的な問題となるため、ここで主要な手法の利点や欠点を概説したのち、実験の目的とデザインをあらためて述べる。

1.1 歌に対する選好の測定手法

鳴禽類の歌の選好を調べる実験室実験では、多くの場合、2種類の歌刺激のあいだで反応の頻度や強度を比較する。実験の方法は、スピーカーから再生した歌に対する反応を測定するものと、オペラント条件づけの手続きにより歌の再生と連合した反応を測定するものと大きく分かれる。前者では歌が聴こえたあとの行動を、後者では鳥が歌を再生させる行動を測定していることから、それぞれ受動的／能動的とよばれることもある (Gentner & Hulse, 2000; Holveck & Riebel, 2007; Kato, Hasegawa, et al., 2010)。

再生された歌を聴くと、鳥はさまざまな反応を示す。そのなかで音源接近は、実験者の目にも顕著な反応のひとつであるが、日齢や性別を問わずに観察できることから、比較的古くから近年にわたって繰り返し利用されてきた (Clayton, 1988; Gobes & Bolhuis, 2007; Lauay et al., 2004; Miller, 1979b; Woolley & Doupe, 2008)。接近行動がみられるということは、少なくともその刺激が動物の関心を引くものであり回避の対象ではないことを、場合によっては快情動価の高い刺激であることを意味する。他には、歌の再生に対する発声が行動指標とされる場合もある。過去の研究では、地鳴きの発声頻度を測定したものが多く (Chen et al., 2017; Clayton, 1988; Dunning et al., 2014; Nagle et al., 2002; Nelson et al., 1997; Nelson & Marler, 1993; Van Ruijssevelt et al., 2018; Vyas et al., 2009)。発声頻度は経験的に、注意や覚醒度を反映する指標と考えられているが、その種におけるコミュニケーションのなかで歌に対する応答に用いられることがわかっている発声の場合には、

より動物の生態に則した解釈を与える指標といえる (Dunning et al., 2014; Elie & Theunissen, 2016)。また、発声は接近行動と同様に日齢を問わず利用でき、より若齢な巣立ち前の幼鳥に適用される例もある (Wheatcroft & Qvanstrom, 2017)。音源接近や発声は自発的にみられる行動であるため、オペラント条件づけのような訓練が必要なく、観察と測定が比較的容易であることも利点である。

同様の実験系で、頭部や身体の向きの変化や運動頻度など、接近や発声以外の反応が利用されることもある (Vyas et al., 2009)。これらの行動は、記録することは容易であるが、生じる文脈や機能が必ずしも明らかではない。どちらかというところ探索的に測定され、事後的な分析から刺激呈示時の覚醒度や注意の変化にともなうものと考えられていた。また、対象がメスの成鳥に限定される場合、歌に対する交尾誘発姿勢 (Searcy, 1992) や営巣行動 (Okanoya & Takashima, 1997) のような、繁殖文脈における本来の機能が明瞭な行動を利用することができる。ただし、前者では事前にエストロゲンを導入しておく必要があるため、侵襲性と実験者のコストがやや高い。後者では、1種類の歌につき数週間ほどの実施期間が必要で (D. E. Kroodsma, 1976)、異なる歌への反応を個体内比較することが難しいという欠点がある。

他方、オペラント条件づけを利用した選好の測定は Riebel らによって導入され、その後広く用いられてきた (Anderson, 2009; Gentner & Hulse, 2000; Kato, Hasegawa, et al., 2010; Morisaka, Katahira, & Okanoya, 2008; Riebel & Slater, 1998; Schubloom & Woolley, 2016)。標準的な手続きは以下のようなものである。オペラント装置内に、つつくと歌が再生される2つのキーを用意する。鳴禽類は社会性が高く、社会的に隔離された状況では他個体の発声(歌)が報酬として働くため (Adret, 1993; Stevenson, 1967)、キーをつつく行動が強化される。ここで、一方のキーをつつくと歌 A (たとえば父親歌) が、もう一方のキーをつつくと別の歌 B (たとえば新奇な歌) が呈示される。歌 A と連合したキーをつつく頻度がもう一方のキーより相対的に高ければ、歌 A のほうが高い報酬価をもった刺激であるということになる。このような原理を用いて、キーつつき行動の頻度によって、2種類の歌のあいだで選好を測定することができる。測定する行動そのものは実験状況下で獲得させたものであるものの、接近反応や交尾誘発姿勢を用いた実験とも整合する結果が得られることから、妥当性がある程度担保されると考えられている (Anderson, 2009; Holveck & Riebel, 2007)。ただし、選好をテストする前に訓練が必要であり、すべての(上

記の例ならば2つの) 反応キーについて歌刺激との随伴性を学習するまでに要した試行の取り扱いが恣意的になることもある。別の問題として、被験体がオスの幼鳥の場合には、能動的なキーつきで再生される歌を手本とした発声学習が起りやすいという知見があり (Adret, 1993; Lipkind et al., 2013; Tchernichovski, Lints, Mitra, & Nottebohm, 1999; Tchernichovski, Mitra, Lints, & Nottebohm, 2001) 、選好を調べる手続きが歌の生成学習に干渉する可能性に注意する必要がある。

表 1：歌への選好を測定する手法の比較

過去の研究で用いられてきた行動指標について、特徴と対象を一覧とした。特徴については手法間の相対的評価として、◎ (高い) ○ (普通) △ (低い) の順で、大まかに表記した (詳細については本文を参照されたい)。実施の容易さは時間や装置など実験のコスト、統制の容易さは個体内で刺激の特性を統制できるか、対象の一般性は鳥の日齢や性別に関係なく適用可能かどうかを勘案したものである。オペラント以外の5項目はすべて、歌再生に対する反応を測定する実験手法である。本実験では音源接近と発声を反応として測定した (網掛け)。

手法	特徴			
	実施の容易さ	統制の容易さ	生態学的妥当性	対象の一般性
音源接近	◎	○	○	○
発声	◎	○	△~◎	◎
その他の運動	◎	○	△	○
交尾誘発姿勢	○	○	◎	△
営巣行動	△	△	◎	△
オペラント	○	○	△~○	○

1.2 過去の研究の問題点と本実験の目的

ジュウシマツでは、オスのみが発声学習をおこない、歌を生成する。したがって、異性間の歌を使ったコミュニケーションにおいて送信者は常にオス、受信者は常にメスである。また、縄張り防衛の同性間コミュニケーションでは送受信者がともにオスとなる。このように歌に関する行動が雌雄間で異なるため、幼鳥期に形成される歌の選好がなん

らかの機能をもつ場合、それは雌雄で異なるものである可能性がある。父親歌への選好の機能を理解するためには、父親歌に対して各性別・各発達段階の鳥が示す行動を体系的に記述することが役に立つと考えられ、これが本章の実験の目的である。

過去におこなわれた研究を総体としてみれば、幼鳥から成鳥まで、オスとメスの両方で、父親歌への選択的な反応が報告されている (Clayton, 1988; Gobes & Bolhuis, 2007; Kato, Hasegawa, et al., 2010; Miller, 1979a; Riebel et al., 2002) (表 2)。しかし個々の研究をみると、研究によって選好の測定手法や対象とした種、幼鳥の成育条件などが異なり、研究内で発達段階と性別が要因として検討されていないものもあった (Clayton, 1988)。したがって、研究間で結果を直接比較することは難しく、過去の研究を参照するだけでは性別と発達段階によって行動が異なるかどうかを知ることはできない。そこで本章では、オスとメスの両方について、幼鳥から成鳥まで縦断的にテストを実施することを計画した。また、オペラント行動によってキンカチョウ成鳥の父親歌への選好を測定した研究では、雌雄差が認められなかったと報告されているが (Riebel et al., 2002)、オペラント行動と本来のコミュニケーションにおける歌への反応の親和性が低いという手法上の理由から、性別による違いを検出できていなかった可能性も考えられる。そのため、ここでは前節で述べた測定手法の特徴を鑑み (表 1)、性別と日齢を問わない、訓練を必要としない、オス幼鳥の歌の発声学習に干渉しない、生態学的妥当性が比較的高い、という利点のある音源接近と発声を測定することとした。本章では 2 つの実験をおこなった。主軸である実験 1 では、両親によって育てられた鳥を対象に、父親の歌を刺激として行動テストを実施した。そこでみられた父親歌への選択的な反応が、経験によるものであるかを検討する目的で、実験 1 とは別の鳥を対象として、孵化後の社会環境を操作する実験 2 をおこなった。

表 2：過去の研究の対象と手法の一覧

父親の歌と新奇な歌を刺激として歌の選好を調べた過去の研究を一覧とし、比較のために末尾に本実験の条件を示した。文献はスペースの都合上、第一著者と出版年のみを記した。種について、ZF はキンカチョウ zebra finch、BF はジュウシマツ Bengalese finch、WS はミヤマシトド white-crowned sparrow の頭文字で略記したものである。

文献	実験対象			手法	注記
	種	性別	年齢		
Miller, 1979a	ZF	メス	成鳥	接近	
Clayton, 1988	ZF	メス・オス	幼鳥～成鳥	接近・発声	データ取得は縦断的に行われたが、日齢と性別による比較がなされていなかった
Nelson, 1997	WS	メス・オス	幼鳥～若鳥	発声	
Riebel, 2000	ZF	メス	若鳥・成鳥	オペラント	
Riebel, 2002	ZF	メス・メス	成鳥	オペラント	
Gobes, 2007	ZF	オス	成鳥	接近	
Kato, 2010	BF	メス	成鳥	オペラント	
本実験	BF	メス・オス	幼鳥～成鳥	接近・発声	

2 方法

行動テストの方法などは、基本的に実験 1 と 2 で共通しているため、以下では実験 2 で手続きが異なっていた場合に必要に応じてその旨を記述した。

2.1 鳥の飼育と繁殖

実験 1 ジュウシマツのオスとメスを 10 羽ずつ用いた。一部のオスとメスは同一の家族（父親）に由来する個体であった（表 3）。これら 20 羽はすべて研究室内で繁殖させた。ジュウシマツのつがいを繁殖用のケージ（幅×奥行×高さ 29.7×23.6×33 cm）に導入したのち、産卵日と孵化日を記録し、幼鳥（行動テストに用いた個体）の日齢を特定した。幼鳥が孵化後 120 日齢になるまで、両親および他のきょうだいとともに繁殖用ケージ内で飼育した。ジュウシマツは約 120 日齢で性成熟に達するとされるため、このような手続きをとった。1 つの繁殖用ケージでは 1 つの家族を飼育し、ケージどうしは不透明な仕切りによって隔てた。この環境では、どの鳥も飼育室全体の音を聴くことが可能であったが、幼鳥が十分な近距離で視覚および身体的な接触をともなって発声のやり取りができる個体は、家族に限定された。120 日齢に達したのち、被験体は繁殖用ケージから性

別ごとに分けられた集団飼育ケージ（幅×奥行×高さ 37×41.5×44 cm）に移され、以後そのケージで飼育された。集団飼育ケージ1つの個体数は8～14羽であった。

歌刺激を作成するために、被験体となった幼鳥の父親11羽を含む29羽のジュウシマツのオスを用いた。これらの個体には、研究室内で孵ったものもあれば外部から購入したものもあったが、実験に用いた時点ではいずれも成鳥（180日齢以上）であった。

以上のすべての個体は、研究の全期間を通じて明期14時間・暗期10時間の長日照明条件で飼育され、自由に飼料と水を摂取することができた。飼育室の温度と湿度は、それぞれ約25℃および約60%に維持されるよう管理した。実験の手続きは、大学院総合文化研究科に提出し、承認を受けた動物実験計画書（受付番号27-9）に従うものであった。また、東京大学動物実験実施規則および動物実験実施マニュアルを順守した。

実験2 行動テストの被験体としてジュウシマツのオスとメスそれぞれ11羽と6羽を用いた。一部のオスとメスは同一の家族（父親）に由来する個体であった（表3）。実験1と同様に繁殖を開始した後、ヒナがかえって7日後から14日後に繁殖ケージから父親だけを取り出し、繁殖ケージとは互いの発声が聴こえない別のケージへ移動させた。キンカチョウやジュウシマツでは、孵化後10日前後までは目が開いておらず、聴覚も十分に発達していないため（Amin et al., 2007）、この間に周囲の個体の歌を記憶することはないとされる。その後幼鳥は母親によって育てられたが、一度に生まれたヒナ数が4羽以上であった場合には、母鳥に過度な育雛の負担がかからないように、もう1羽のメスの成鳥を繁殖ケージに導入して母親とともに幼鳥を育てさせた。幼鳥が孵化後約40日齢に達して独力で採餌可能になった時点で巣を取り外し、幼鳥とは血縁関係のないオスの成鳥をケージに入れた。このオスは、父親の代わりに幼鳥と同じ環境で歌をうたう個体として導入したもので、被験体が約120日齢になるまで同居させた。120日齢以降は、いずれの被験体も性別ごとに分けられた集団ケージで飼育した。加えて、刺激を作成するために、先述の通り幼鳥と同居した個体9羽と、被験体が歌を聴いたことのない別のオスの成鳥20羽を使用した。ケージの大きさや温度・湿度などの飼育条件は、すべて実験1と同様であり、飼育と実験も同様の承認および倫理的配慮のもとにおこなった。

表 3：実験 1 と 2 の行動テストに用いた被験体の情報

家族 ID とは、被験体の両親（つがい）の ID である。雌雄どちらか一方の被験体数が 0 である場合、その家族に生まれたオスまたはメスが実験に用いられなかったという意味で、必ずしもその家族にオスとメスのどちらか一方しか生まれなかったことを意味するわけではない。

実験 1			実験 2		
家族 ID	被験体数		家族 ID	被験体数	
	オス	メス		オス	メス
A	2	2	L	1	1
B	1	2	M	1	1
C	1	1	N	1	1
D	2	0	O	3	0
E	1	0	P	2	0
F	1	0	Q	2	0
G	1	0	R	1	0
H	1	0	S	0	2
I	0	2	T	0	1
J	0	2			
K	0	1			
合計	10	10	合計	11	6

2.2 実験装置

行動テストは、防音室内（幅×奥行×高さ 163×163×215 cm）に設置したテストケージのなかで行った（図 4）。テストケージは樹脂製の格子状ケージで、取り外し可能な仕切り板によって区切られた 3 つの区画からなっていた（全体の大きさ 105×16×22 cm、各区画の大きさ 35×16×22 cm）。中央の区画には飼料と水が置かれ、鳥はいつでも自由に摂取することができた。後述する馴化時およびテスト間の待ち時間には、仕切り板が取り付けられ、鳥は中央の区画に滞在した。テスト時には仕切り板が取り外され、鳥は 3 つの区画内を自由に移動することができた。テストケージの両端にスピーカー（MM-SPL2N2、SANWA SUPPLY）が置かれ、歌刺激が呈示された。テスト中の鳥の動きおよび音声を、ケージの直上に設置したウェブカメラ（BSW200MBK、Buffalo）によって記録した。録

面のフレームレートは 16 Hz、録音のサンプリング周波数は 44100 Hz であった。テストを行った防音室の明暗周期は飼育室の環境と同一であった。

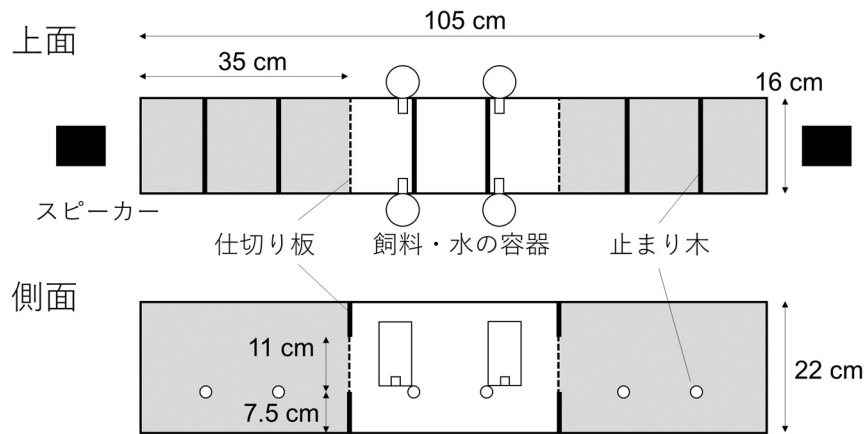


図 4：行動実験装置の概要

テストケージを上面もしくは側面からみた配置と寸法を示した。網掛けの部分接近区画である。

2.3 歌の録音と刺激の作成

行動テストでは、被験体の父親の歌と、過去に聴いたことのないジュウシマツの歌を再生し、父親の歌に対する相対的な選好を測定した。飼育室で複数の家族の繁殖を同時期におこなっていた場合、被験体の幼鳥は別の家族の父親の歌を耳にした可能性があった。ただしテストでは常に、被験体自身の父親の歌と、過去に耳にしたことのない個体の歌を刺激として使用し、後者が他の家族の父親の歌であるかどうかは問わなかった。これらの刺激を用意するため、事前に歌を録音した。対象となる個体を単独で防音箱内のケージに入れ、ケージの上に設置したマイク (PRO35、Audio-technica) から音声を記録した。マイクの出力はプリアンプ (QuadMic、RME) によって増幅されたのち、オーディオインターフェース (Delta66、M-AUDIO) によって 16 ビットの量子化ビット数、44100 Hz のサンプリング周波数でデジタル化され、コンピューターに入力された。鳥の発声のみを効率的に保存するため、Sound Analysis Pro 2011 (Tchernichovski, Nottebohm, Ho, Pesaran, & Mitra, 2000) というソフトウェアを用いてコンピューターに入力されたデータをモニターし、特定の周波数成分を含む音が閾値を超える音圧で一定時間以上持続した場合にのみ、音声ファイルとして最終的に保存された。録音環境への慣れに時間を要す

る場合があること、歌の音響特徴には日内変動が存在することから、一頭につき最低12時間の録音を継続した。

刺激を作成するために、録音ファイルからひとつづきの歌を含む区間を切り出して用いた。ジュウシマツは、各頭が一定の音要素のレパートリーを有し、一定の遷移規則の歌をうたうが、実際の音響特徴や配列はうたうたびに異なる程度ばらつく。したがって、各頭につき5つの刺激を準備した(図5)。すなわち、録音ファイルの中から歌を含む区間を5つ切り出した。1つの刺激の持続時間は 6.94 ± 0.88 秒(平均 \pm 標準偏差)であった。各刺激について、その頭の典型的な音要素がすべて含まれること、および鳥の体動などによる雑音が含まれていないことを確認した。切り出した音声ファイルは、500 kHz 未満および 10000 Hz 以上の周波数を遮断する帯域通過フィルタで処理した。フィルタリングには、Python (SciPy の signal という信号処理用のモジュール) で書いたプログラムを使用した。その後、各ファイルの波形の振幅の標準偏差をそろえることによって、同一頭の5つの刺激、また比較する頭(父親と新奇な頭)のあいだで刺激の音圧を統制した。最終的な音圧は、騒音計(NL-27、Rion)を用いて実験環境で等価騒音レベルを実測し、スピーカーから 12.5 cm の距離での測定値が 70 dB になるように調整した。

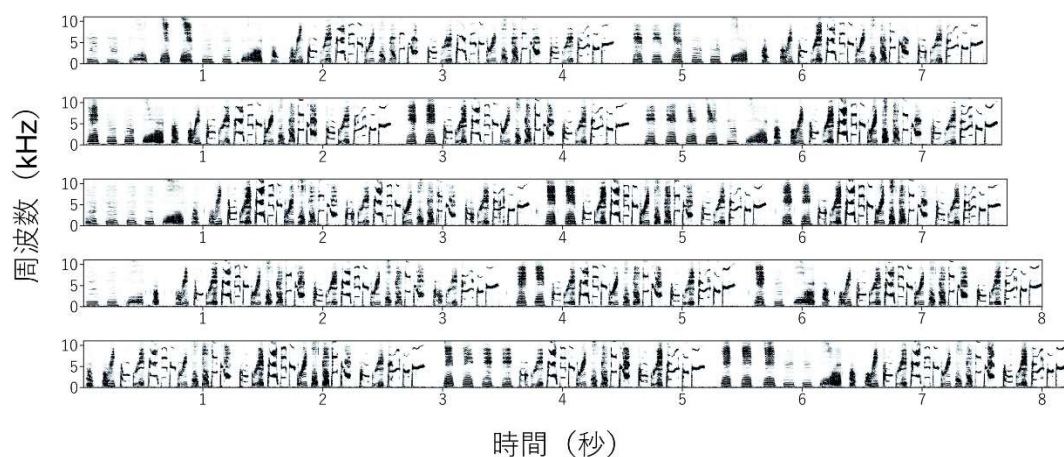


図 5：歌刺激の例

あるオスから録音した5つの刺激の例を、スペクトログラムで示した。

2.4 実験スケジュール

行動テストは、各個体に対して約 40、60、90、120、180 日齢の時点で縦断的に行った（図 6 上段）。日齢には±5 日の幅があった。10 羽のオスのうち 1 羽のみ、40 日齢でのテストを実施することができなかった。それ以外のすべての鳥は、上記の 5 つの時点でテストをした。テストを実施する日齢は、ジュウシマツの身体および行動の発達過程にもとづいて決定した。ジュウシマツは雌雄ともに、約 40 日齢で親の給餌から独立して餌をとれるようになり、約 120 日齢で性成熟に達する。オスの場合、およそ 60 日齢は手本を聴き覚える感覚学習期の後期および発声の練習をする感覚運動学習期の初期に、90 日齢は感覚運動学習期の後期にあたり、この間にもっとも大きく歌が発達する（図 1）。歌は約 120 日齢の時点でおおむね結晶化するが、それ以降にも多少の変化はみられる（James & Sakata, 2014; Okanoya, 2004）。したがって、身体および行動が完全に成熟していると考えられる約 180 日齢においても、選好が維持されているかどうかをテストした。

馴化およびテストは以下の要領で行った（図 6 下段）。テスト実施日の 3 日前に、被験体を飼育室から防音箱（テスト用の防音室とは異なる）に移動し、他個体の歌を聴かせないようにした目的はテスト時に歌を聴く動機を高めるため、過去の研究で用いられてきた標準的な方法を踏襲した（Dunning et al., 2014; Woolley & Doupe, 2008）。テスト実施日の前日の午後に、鳥を防音箱から防音室内のテストケージ中央区画に移し、実験環境への馴化を開始した。その際、被験体の母親と一緒にテストケージ中央区画に導入した。約 4 時間が経過したのち、母親のみをテストケージから取り出し、被験体は翌日のテスト開始時まで中央区画に一晩滞在した。テストの前日から母親をともなって馴化させるという手続きは、予備実験での観察にもとづいて決定した。予備実験において被験体をテスト前の数時間のみ、あるいは単独で馴化させた場合、テスト中の活動量が少なく分析に十分な接近行動や発声行動が見られない個体があった。それに対し、実験環境に他個体と同居すること、より長時間滞在することは、実験環境における鳥の恐怖を低下させるものと推測され、テスト中の活動量を増加させた。同伴させる個体を母親としたのは、被験体にとって親近性が高いこと、メスはうたわないためテストの結果に干渉しないと考えられたことによる。

1 回のテストは、2 つのセッションから構成された。1 回目のセッションは 9 時ごろ、2 回目のセッションは時間をおいて 14 時ごろに実施した。テストを開始する直前に、区

面のあいだの仕切り板を取り外した。音源への接近として左右の区画に移動する行動を調べる実験であるため、刺激呈示を開始する前に鳥が左右の区画に移動した場合、中央の区画に戻るのを待ってからテスト（刺激呈示）を開始した。各セッションにおいて、父親歌と新奇歌が左右のスピーカーから交互に呈示された。刺激オンセット間の時間間隔は、平均 30 秒（最短 25 秒から最長 35 秒）のランダムな値を取るよう設定した。父親歌と新奇歌はそれぞれ 20 回ずつ呈示された。各歌について 2.3 で記述した 5 つの刺激が 4 回ずつ（ $5 \times 4 =$ 合計 20 回）、ランダムな順序で呈示された。すなわち、セッション全体は 20 試行 \times 2 個体（父親または新奇個体）の 40 試行で構成され、所要時間は約 20 分（30 秒 \times 40 試行）であった。1 回目のセッションが終了したら仕切り板を再度取りつけて左右の区画に移動できないようにし、鳥は 2 回目のセッションまで中央の区画で待機した。刺激の呈示順序とスピーカーの位置の対応は、セッション間でカウンターバランスをとった。たとえば、1 回目のセッションにおいて父親歌／新奇歌が奇数番目／偶数番目の試行に左側／右側のスピーカーから呈示された場合、2 回目のセッションでは父親歌／新奇歌が偶数番目／奇数番目の試行に右側／左側のスピーカーから呈示された。テストが終了したら、被験体は速やかに飼育室のケージに戻された。

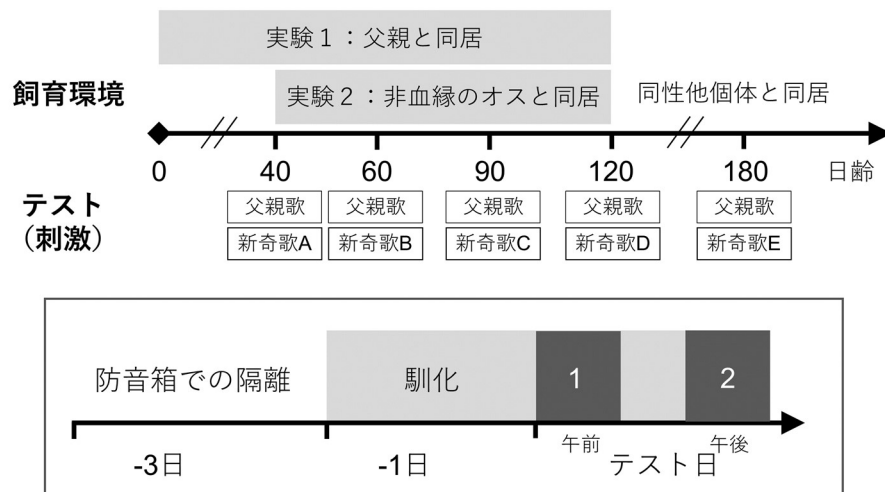


図 6：実験のスケジュール

上段には鳥の日齢に対して、飼育環境とテストのタイミングを図示した。各個体が日齢毎に異なる新奇歌でテストされ、同じ日齢でも異なる個体には異なる新奇歌を使用した。下段には一つの日齢におけるテストのスケジュールを示した。

2.5 反応の定量方法および刺激選択性の分析方法

刺激に対する反応は、音源への接近行動と呈示した歌に対する発声行動の2種類の指標について定量化した。各種の行動について、反応がどちらかの刺激に選択的にみられたかどうか、また反応の選択性が日齢や性別によって異なっていたかを調べた。

音源接近については、テストケージの3つの区画のうちスピーカーに近い左右の区画（接近区画）に、鳥が訪れた頻度と滞在した合計時間を調べた。発声については、第一に地鳴きの頻度を調べた。父親歌と新奇歌のそれぞれについて、歌の呈示中の地鳴きの回数を記録した。ここでは種類を区別せずすべての地鳴きを対象とした。刺激呈示の間隔の発声は分析の対象に含めなかった。過去の研究では雌雄で共通して観察できる地鳴きだけが測定されていたが (Clayton, 1988; Nelson et al., 1997)、本実験においては複数のオスに共通して刺激呈示中にうたう行動が確認されたため、歌の頻度も分析の対象とした。頻度は刺激呈示中に歌が発せられた試行数としてカウントした。接近頻度あるいは滞在時間、および発声の頻度は、刺激ごと（父親歌／新奇歌）に1回目と2回目のセッションを合計して、その日齢のテストにおける反応の値として扱った。次節で説明するGLMMを用いた統計解析では、各刺激に対する反応頻度のデータを使用し、刺激の種類や日齢がオスとメスの反応をどのように説明するかを検討した。

頻度を集計後、2種類の刺激に対する反応頻度の合計のうち父親歌に対する反応が占める割合を算出し、父親歌に対する反応の選択性の指標とした。つまりこの割合の値は、2種類の刺激に等しく反応すれば0.5となり、新奇歌または父親歌への反応が多いほど0または1に近くなる。割合は、データを視覚的に示す目的に使用したほか、異なる種類の反応のあいだで選択性の相関を調べるために用いた。後者は、歌への選好を測定するための行動指標の妥当性について検討するために実施した分析で、①接近頻度または滞在時間から算出した選択性（反応の割合）と、②接近行動と発声行動の選択性のあいだの相関関係を検討した。あるテストにおいて、鳥が接近区画への移動や発声をまったく示さなかった場合には割合は計算せず、グラフの作成や相関係数の算出にはその個体のその日齢のデータを使用しなかった。データが有効であった個体数は、各グラフおよび解析結果を報告する際に、その都度示した。

2.6 行動テストと反応の分析方法（実験2）

テストケージなどの行動実験に用いた装置、歌の録音と刺激の作成方法、馴化と各テストのスケジュールは、すべて実験1と同様であった。テストを実施した日齢は実験1とは異なり、40日齢を除いた約60、90、120、180日齢の4つの時点であった。日齢には±5日の幅があった。また、メスの被験体6羽のうち4羽は、90日齢と120日齢のテストを実施することができなかった。実験1では父親歌と新奇歌を呈示したのに対し、実験2では父親歌の代わりに同居させたオスの歌を呈示した。

テスト中の反応についても実験1と同様、音源への接近と発声を定量した。音源接近については鳥が左右の接近区画に移動した頻度を記録した。発声については、刺激呈示中の地鳴き頻度に加え、被験体がオスであった場合には刺激呈示中に歌をうたった試行数をカウントした。同居オスの歌に対する反応の頻度を、両方の歌に対する合計の反応頻度で割った割合を算出し、同居オスの歌に対する反応の選択性の指標とした。どちらの刺激に対しても反応がみられなかった場合には割合は計算せず、グラフの作成や相関係数の算出にはその個体のその日齢のデータを使用しなかった。データが有効であった個体数は、各グラフおよび解析結果を報告する際に、その都度示した。ここでは、各種反応に関して、実験1で父親歌に対してみられた選択性と同様の傾向があるかどうかを確認することが主目的であったため、またメスについてオスと比較するのに十分な個体数からデータを得ることができなかったため、性差や日齢に関する詳細な分析は実施しなかった。

2.7 統計解析

父親歌に対する選択的な反応が性別と発達段階によって異なるかどうかを統計的に分析するために、一般化線形混合モデル（Generalized linear mixed model; GLMM）を用いて行動テストにおける反応を解析した。概略としては、刺激の種類（父親歌／新奇歌）、テスト実施日齢およびそれらの交互作用が、各性別の反応をどのように予測するかをモデル選択によって検討した。選択性の有無や発達による変化に性差があるならば、雌雄のデータで異なるモデルが選択されると予想した。音源接近と発声について、オスとメスのデータに対してそれぞれモデルをあてはめた。つまり、音源接近（オス・メス）、地鳴き（オス・メス）、さえずり（オス）の合計5つのデータセットについて、以下に述べる

モデルの推定と比較をおこなったことになる。なお、性別を説明変数とせず、このような解析方法を採用した主な理由は、とくに発声の反応については、行動の雌雄差が量的ではなく質的である可能性が考えられたためである。仮に選択性の程度ではなく、選択性の有無や方向が異なるならば、刺激間の反応の相対値を雌雄間で量的に直接比較するよりも、各変数の反応の説明への寄与を性別間で比較する方法が適当であり、かつ音源接近と発声を同じ枠組みで解析することができると判断した。

音源接近の解析では接近頻度（各接近区画を訪れた回数）を、地鳴きの解析では発声回数を、それぞれ応答変数とした。いずれの場合も、誤差構造にポワソン分布を指定してリンク関数は対数関数とした。地鳴きのデータに関してのみ、1回以上の発声が見られた試行数の対数をオフセット項に設定した。さえずりの解析では、テスト全体40試行のうち刺激の呈示中に1回以上の発声が見られた試行数を応答変数とし、誤差構造には二項分布を指定してリンク関数はロジット関数とした。各性別の各種の反応について、刺激の種類、日齢、およびそれらの交互作用（固定効果）の可能な組み合わせを説明変数とする5種類のモデルをあてはめ(表4)、赤池情報量基準(Akaike's information criterion; AIC)にもとづくモデル選択をおこなった。AICの小さいモデルが、よりよい予測を与えるモデルであるとみなした。すべてのモデルについて、被験体のIDを切片と刺激の傾きの変量効果に指定した。

説明変数のうち刺激の種類は、便宜的に二値の変数として扱い、新奇歌に0を父親歌に1を割り当てた。日齢については、60日齢および120日齢における行動テストのデータをそれぞれ幼鳥と成鳥（性成熟の前後）の代表値とみなし、60日齢に0を120日齢に1を割り当てて二値の変数として扱った。5つの時点でテストを実施する実験計画は、ジュウシマツの歌の発達や性成熟のタイミングを考慮して設定した。しかし、実際に得られたデータの性質と制約から、統計解析においては日齢を幼鳥／成鳥というカテゴリで扱うことが適当であると判断した。第一に、40日齢において接近区画への移動もしくは刺激呈示中の発声まったくみられなかった鳥がいた（音源接近についてはオス4個体とメス1羽、地鳴きについてはオス3羽、さえずりについてはオス10羽すべて）。そのため、全個体について全日齢における反応を対象として分析を実施することが不可能であった。第二に、接近についても発声についても、選択性が日齢をまたいで複数回上下するような複雑な反応の変化はみられなかったため(図7~9)、すべての日齢の組合せ

を比較することは有用とはいえ、かつ要因の水準数が増加するため係数の推定が困難になる可能性があると考えられた。これらの理由から、日齢を上記のように二値的に扱った。GLMM のあてはめは、ラプラス近似による最尤推定法でおこなった。係数の推定値と標準誤差の推定にあたって z 値 (Wald 統計量) を算出し、有意にゼロから離れているかどうかの目安として結果に記載した。

モデルの推定と z 値の算出には、R version 4.0.2 (R Core Team, 2018) で書かれたパッケージである `lmer4` (Bates et al., 2015) と `lmerTest` (Kuznetsova et al., 2017) を使用した。各種反応の刺激間の割合について、個体間平均と 95%信頼区間の算出と、グラフを描画する目的には SciPy version 0.19.0 (Python version 3.6.0) を使用した。信頼区間はブートストラップ法 ($n=1000$) により算出された。最後に、異なる種類の反応のあいだで選択性の相関を調べるために、R の関数 `cor` および `cor.test` を使用してピアソンの積率相関係数を算出した。相関係数の算出は、個体と日齢をプールし、オスとメスそれぞれのデータについておこなった。

表 4：比較した GLMM の一覧

刺激 (新奇歌=0, 父親歌=1)、日齢 (60 日齢=0, 120 日齢=1)、刺激と日齢の交互作用のいずれか、またはそれらの組合せを説明変数とする以下のモデルをあてはめ、各性別の各種反応について AIC が最小となるモデルを選択した。モデル 0 は変量効果以外の説明変数を含まない null モデルである。

モデル	説明変数 (固定効果)			(変量効果)
0				個体 ID
1	刺激の種類			個体 ID
2		日齢		個体 ID
3	刺激の種類	日齢		個体 ID
4	刺激の種類	日齢	刺激の種類 × 日齢	個体 ID

3 結果

3.1 から 3.3 節に実験 1 の結果を、3.4 節に実験 2 の結果を記載した。

3.1 音源接近 (実験 1)

まず、接近区画を訪れた頻度を指標として音源接近の刺激選択性を分析した。雌雄ともに、いずれの日齢でも父親歌側への接近頻度の割合の個体間平均は0.5を上回り、全体の傾向としては、父親歌に対する選択的な接近がみられた (図7a)。これは、幼鳥もしくは成鳥のキンカチョウを対象として接近行動を測定した過去の研究の結果とも整合するものであった (Clayton, 1988; Gobes & Bolhuis, 2007; Miller, 1979b)。ただし、選択性には日齢によって変動がみられ、とくにオスについては90日齢以降、父親歌側への接近頻度が減少する傾向がみられた。ジュウシマツでは、90日齢から120日齢は歌の感覚運動学習の後期にあたり、身体的にも性成熟が完了に向かう時期である (図1)。

それぞれの性別において、刺激の種類と日齢がどのように接近頻度を予測するかを検討するため、GLMM のあてはめとモデル選択をおこなった (表 5)。オスの反応について AIC の値が最小だったモデルは、刺激の種類と日齢および両者の交互作用のすべてを説明変数 (固定効果) とするモデル 4 であった。いっぽう、メスの反応に関して AIC が最小となったモデルは、刺激の種類と日齢を説明変数とするモデル 3 であった。選択されたモデルの係数の推定値と標準誤差、 z 値、 p 値は表 6 の通りであった。オスとメスどちらについても、刺激の種類 (新奇歌, 父親歌=0, 1) が父親歌であるほうが、また日齢 (60日齢, 120日齢=0, 1) が高いほうが、反応が多くなるという予測が与えられた。オスの場合、モデル 4 の交互作用項の推定結果は、日齢が高いほうが刺激の種類の寄与が小さくなるというものであった。まとめると、メスでは日齢にかかわらず接近頻度の父親歌への選択性が維持されるのに対し、オスでは性成熟ごろを境に選択性が低下するという、発達軸での行動の性差が確認された。

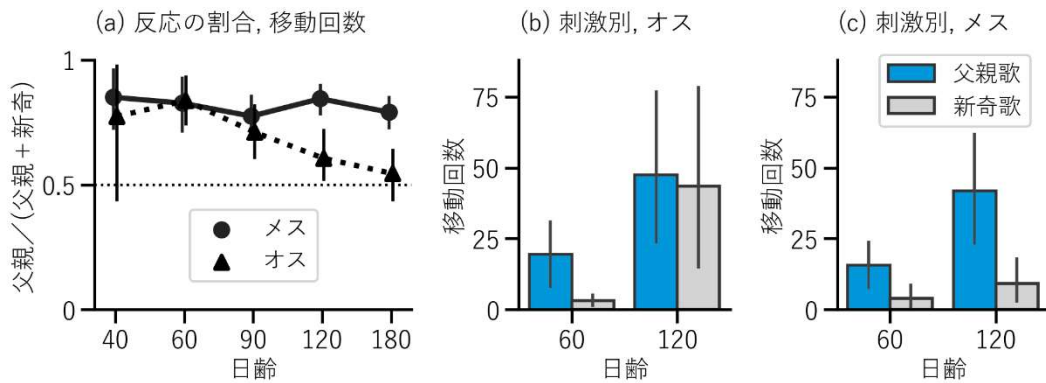


図 7：性別ごとの各日齢における接近行動の選択性

(a) 音源接近の刺激選択性を、日齢に対してプロットした。刺激選択性（グラフの縦軸）は、2種類の刺激の接近区画に移動した合計頻度に対する、父親歌の接近区画に移動した頻度の割合である。●（実線）と▲（点線）はそれぞれメスとオスの平均である。（平均値、95%信頼区間および個体数は、オス 40 日齢 $M = 0.774$, $CI = [0.464, 0.976]$, $n = 6$; 60 日齢 $M = 0.837$, $CI = [0.734, 0.932]$, $n = 9$; 90 日齢 $M = 0.710$, $CI = [0.608, 0.823]$, $n = 10$; 120 日齢 $M = 0.606$, $CI = [0.520, 0.716]$, $n = 10$; 180 日齢 $M = 0.545$, $CI = [0.441, 0.641]$, $n = 10$; メス 40 日齢 $M = 0.851$, $CI = [0.833, 0.915]$, $n = 10$; 60 日齢 $M = 0.826$, $CI = [0.724, 0.930]$, $n = 9$; 90 日齢 $M = 0.775$, $CI = [0.677, 0.851]$, $n = 9$; 120 日齢 $M = 0.844$, $CI = [0.784, 0.898]$, $n = 9$; 180 日齢 $M = 0.791$, $CI = [0.728, 0.858]$, $n = 10$)

(b, c) GLMMによる解析に使用した、60日齢と120日齢における反応の実測値（接近頻度）を示した。青色のバーが父親歌、灰色のバーが新奇歌に対応する。(b)がオス、(c)がメスの個体間平均である。(a)から(c)のすべてのパネルについて、エラーバーは95%信頼区間を表している。

表 5：モデル比較の結果（接近頻度）

オスとメスの接近頻度のデータにあてはめた各モデルの AIC を示した。最小の AIC は太字で示した。

モデル	AIC (オス)	AIC (メス)
0 (null モデル)	908.42	475.79
1 刺激の種類のみ	903.04	460.00
2 日齢のみ	449.17	331.94
3 刺激の種類 + 日齢	463.79	316.15
4 刺激の種類 + 日齢 + 交互作用	370.65	317.59

表 6：選択されたモデルの推定結果（接近頻度）

	項	推定値	標準誤差	z 値	p 値
オス	(切片)	0.443	0.458	0.968	0.333
モデル 4	刺激種類	1.945	0.240	8.120	< 0.001
	日齢	2.612	0.182	14.316	< 0.001
	交互作用	-1.719	0.201	-8.539	< 0.001
メス	(切片)	0.524	0.476	1.101	0.271
モデル 3	刺激種類	1.667	0.238	7.016	< 0.001
	日齢	0.961	0.084	11.481	< 0.001

なお過去の研究では、接近の頻度ではなく刺激付近での滞在時間をもとに父親歌への選択性を評価したものが多かった (Clayton, 1988; Gobes & Bolhuis, 2007; Holveck & Riebel, 2007)。本実験の解析方法は主に、①一方の歌の区画に移動したのちに活動量が低下し、長時間その区画内にとどまる個体が観察された、②各区画での滞在時間は独立でない、という 2 つの理由から、接近の頻度を応答変数とすることで、鳥の行動の実態に即し、かつ数学的に適切な分析が可能であると考えて選択した。しかし、解析結果が滞在時間ではなく頻度を用いたことに依存していないかどうかを確認するために、両者の相関を調べた (図 8)。接近頻度あるいは滞在時間を用いて算出した反応の割合のあいだで、ピアソンの積率相関係数を算出すると、オスのデータでは $r = 0.786$ ($t(43) = 8.360, p < 0.001$)、メスのデータでは $r = 0.770$ ($t(44) = 8.011, p < 0.001$) となり、頻度と時間のどちらに着目しても、選択性の傾向はおおむね一貫していることが確認された。

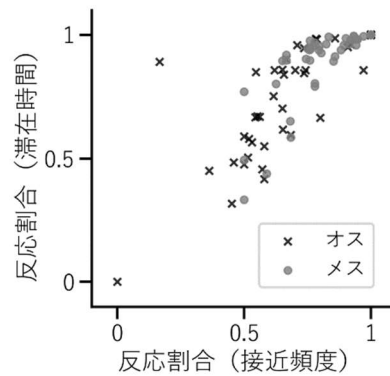


図 8：接近頻度または滞在時間にもとづく音源接近の選択性の比較

接近反応の定量方法の妥当性を検討するために、頻度または時間から算出した父親歌に対する反応の割合を比較し、相関をプロットした。1つのデータ点は、1個体のある日齢のテストの結果であり、×と●はそれぞれオスとメスを表している（オス 40 日齢 $n=6$, 60 日齢 $n=9$, 90 日齢 $n=10$, 120 日齢 $n=10$, 180 日齢 $n=10$, 延べデータ数 45; メス 40 日齢 $n=10$, 60 日齢 $n=9$, 90 日齢 $n=9$, 120 日齢 $n=9$, 180 日齢 $n=10$; 延べデータ数 47）。図中では個体と日齢を区別せずプロットしている。

3.2 発声（実験 1）

発声については、まず地鳴きを対象として発声頻度の刺激選択性を分析した。その結果、オスとメスとで刺激間の発声頻度のパターンが異なっていた。メスでは、個体間および日齢間で一貫して父親歌呈示時の地鳴きの頻度が高く、テストしたすべての日齢において、行動の割合の個体間平均が 0.5 より大きかった（図 9a）。いっぽうオスでは、地鳴き頻度の刺激選択性に強い傾向はみられなかったが、90 から 180 日齢においては行動の割合の個体間平均が 0.5 より小さい値であった（図 9a）。

刺激の種類と日齢がどのように反応を予測するかを雌雄間で比較するため、音源接近の場合と同様に GLMM による解析をおこなった。AIC が最小となったモデルは雌雄で共通して、刺激の種類と日齢を説明変数とするモデル 3 であった（表 7）。オスのデータにあてはめたモデル 3 の推定結果をみると、日齢が高いと全般に反応が増えることを予測するが、刺激の種類の係数は相対的に反応の予測への寄与が小さかった（表 8）。いっぽうメスについては、日齢が高いと反応が増すことが予測されるが、とくに刺激の種類の項では係数の値が大きくかつ標準誤差が小さく、父親歌であれば反応が多くなることを示していた。このように、刺激の種類による地鳴きの頻度の違いはメスでより顕著であり、父親歌に対して選択的な反応がみられることがわかった。

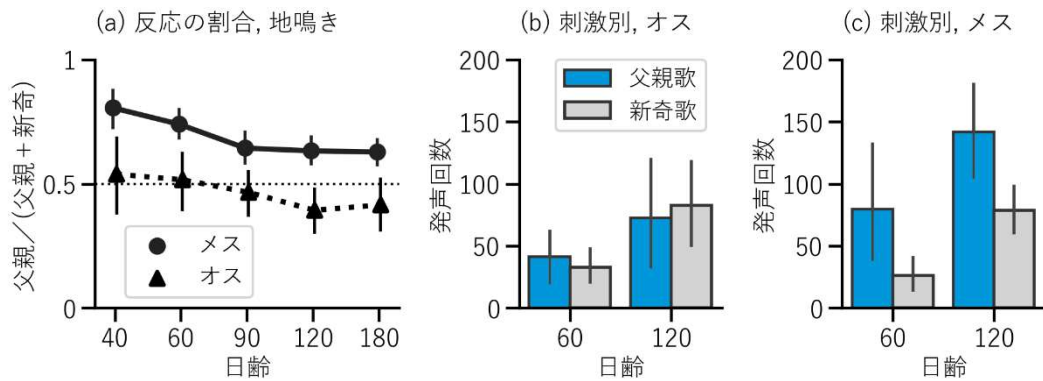


図 9：性別ごとの各日齢における地鳴きの選択性

(a) 地鳴きによる反応の刺激選択性を、日齢に対してプロットした。刺激選択性（グラフの縦軸）は、刺激呈示中のすべての地鳴き頻度に対する、父親歌呈示中の地鳴き頻度の割合である。●（実線）と▲（点線）はそれぞれメスとオスの平均である。（平均値、95%信頼区間および個体数は、メス40日齢 $M = 0.680$, $CI = [0.599, 0.785]$, $n = 10$; 60日齢 $M = 0.645$, $CI = [0.592, 0.707]$, $n = 10$; 90日齢 $M = 0.548$, $CI = [0.514, 0.592]$, $n = 10$; 120日齢 $M = 0.545$, $CI = [0.518, 0.579]$, $n = 10$; 180日齢 $M = 0.562$, $CI = [0.532, 0.606]$, $n = 10$; オス40 dph $M = 0.513$, $CI = [0.396, 0.621]$, $n = 7$; 60 dph $M = 0.479$, $CI = [0.403, 0.560]$, $n = 9$; 90 dph $M = 0.481$, $CI = [0.424, 0.546]$, $n = 10$; 120 dph $M = 0.383$, $CI = [0.301, 0.457]$, $n = 10$; 180 274 dph $M = 0.421$, $CI = [0.337, 0.500]$, $n = 10$)

(b, c) GLMM による解析に使用した、60 日齢と 120 日齢における反応の実測値（地鳴きの頻度）を示した。青色のバーが父親歌、灰色のバーが新奇歌に対応する。(b)がオス、(c)がメスの個体間平均である。(a)から(c)のすべてのパネルについて、エラーバーは 95%信頼区間を表している。

表 7：モデル比較の結果（地鳴き）

オスとメスの地鳴き頻度のデータにあてはめた各モデルの AIC を示した。最小の AIC は太字で示した。

モデル	AIC (オス)	AIC (メス)
0 (null モデル)	327.00	369.03
1 刺激の種類のみ	327.02	360.93
2 日齢のみ	316.32	367.65
3 刺激の種類 + 日齢	315.73	359.47
4 刺激の種類 + 日齢 + 交互作用	315.94	359.83

表 8：選択されたモデルの推定結果（地鳴き）

	項	推定値	標準誤差	z 値	p 値
オス	(切片)	0.807	0.111	7.214	< 0.001
	モデル 3	0.099	0.055	1.795	0.073
	日齢	0.172	0.047	3.626	< 0.001
メス	(切片)	0.809	0.103	7.855	< 0.001
	モデル 3	0.413	0.097	4.243	< 0.001
	日齢	0.071	0.385	1.855	0.064

最後に、オスが刺激呈示中にうたった頻度（試行数）の刺激選択性を分析した。40 日齢ではテスト中にうたった個体がいなかったため、60 日齢以降のテストを分析の対象とした。40 日齢ごろのオスのジュウシマツは、感覚運動学習期のごく初期にあり (Okanoya, 2004)、すでに subsong をうたうが発声の頻度は低い。また、実験ケージは普段の飼育室と異なる新奇な環境でもあったため、40 日齢ではテスト中にうたう行動が観察されなかったものと推測された。60 日齢以降はいずれの日齢でも、父親歌呈示時にうたった試行数の割合の個体間平均は 0.5 より低く、父親歌が呈示されたときよりも新奇歌が呈示されたときにうたう頻度が高かった（図 10）。うたう行動についても、地鳴きと同様に GLMM を用いた解析をおこなった。AIC が最小のモデルは、刺激の種類と日齢を説明変数に含むモデル 3 であった（表 9）。選択されたモデルの推定結果をみると、刺激が新奇歌であるほうが、また日齢が高いほうが、うたう行動の頻度が高くなることを予測するものであった（表 10）。

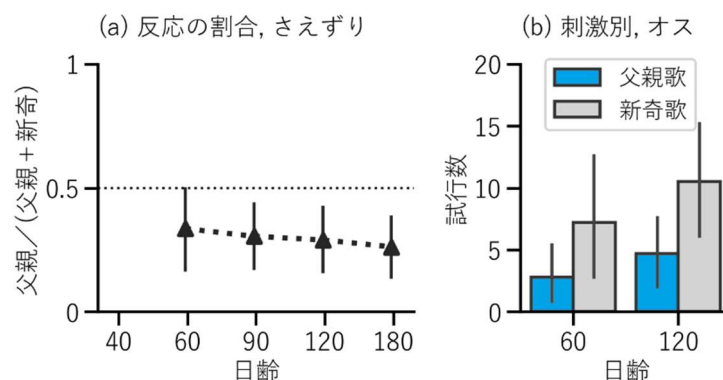


図 10：各日齢における歌の選択性（オス）

(a) さえずりによる反応の刺激選択性を、日齢に対してプロットした。刺激選択性（グラフの縦軸）は、刺激呈示中にさえずりが観察されたすべての試行数に対する、父親歌呈示中にさえずりが観察された試行数の割合として記述している。さえずり反応の分析は、オスのみを対象とした。（平均値、95%信頼区間および個体数は、60日齢 $M = 0.335$, $CI = [0.169, 0.496]$, $n = 7$; 90日齢 $M = 0.304$, $CI = [0.171, 0.440]$, $n = 10$; 120日齢 $M = 0.290$, $CI = [0.165, 0.433]$, $n = 10$; 180日齢 $M = 0.262$, $CI = [0.142, 0.389]$, $n = 10$ ）(b) 一般化線形混合モデルによる解析に使用した、60日齢と120日齢における反応の実測値（刺激呈示中にうたう反応みられた試行数）を示した。青色のバーが父親歌、灰色のバーが新奇歌に対応する。(a), (b)ともに、個体間平均と95%信頼区間を表している。

表 9：モデル比較の結果（歌）

オスのうたった頻度のデータにあてはめた各モデルの AIC を示した。最小の AIC は太字で示した。

モデル	AIC (オス)
0 (null モデル)	251.55
1 刺激の種類のみ	247.23
2 日齢のみ	237.72
3 刺激の種類 + 日齢	233.39
4 刺激の種類 + 日齢 + 交互作用	235.39

表 10：選択されたモデルの推定結果（歌、オスのみ）

	項	推定値	標準誤差	z値	p値
オス	(切片)	-1.937	0.387	-5.012	< 0.001
モデル 3	刺激種類	-1.100	0.365	-3.013	0.003
	日齢	0.614	0.155	3.974	< 0.001

発声に関する分析の結果をまとめると、どちらの刺激に対して高頻度で反応するかは雌雄間で異なることがわかった。メスは、父親歌に対して高頻度で地鳴きを発したが、オスの地鳴きの頻度には明確な刺激選択性はみられなかった。また、オスは父親歌よりも新奇歌が呈示されたときに歌をうたう頻度がより高かった。地鳴きについても歌についても、日齢とともに行動量が全般に増加する傾向があったが、刺激選択性の発達による変化は小さいと考えられた。

3.3 接近と発声の選択性の相関関係（実験 1）

最後に、接近と発声のあいだで選択性に相関がみられるかどうかを検討した（図 11）。接近頻度または地鳴き頻度にもとづく選択性（父親歌への反応の割合）のあいだで、ピアソンの積率相関係数を算出すると、メスでは正の相関がみられたのに対し（ $r = 0.468$, $t(44) = 3.514$, $p = 0.001$ ）、オスでは有意な相関がみられなかった（ $r = 0.247$, $t(43) = 1.670$, $p = 0.694$ ）。また、オスについては接近頻度とうたった頻度にもとづく選択性のあいだでも相関を調べたところ、同様に有意な相関はみられなかった（ $r = 0.217$, $t(35) = 1.317$, $p = 0.196$ ）。この結果は、メスの地鳴き頻度にあてはめたなかで選択されたモデルにおいて、主に刺激の種類が反応を予測していたことと整合する（表 8、図 9c）。歌に対する接近と発声の一貫性の有無は、これらの反応がメスでは共通した動機に、オスでは独立した動機にもとづくものである可能性を示唆する。

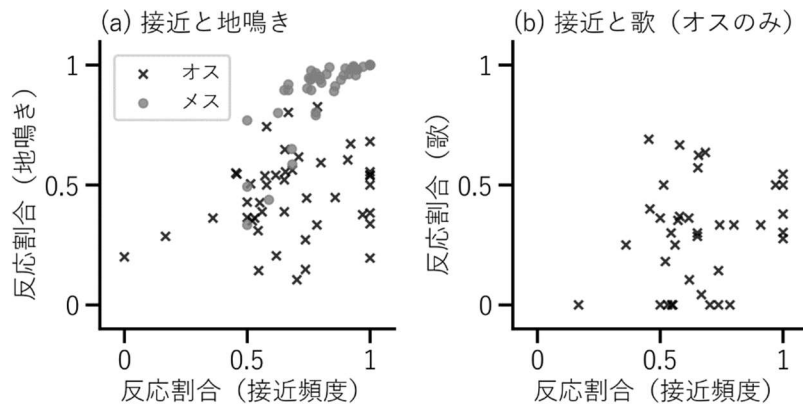


図 11：接近と発声の選択性の相関関係

(a) 接近または地鳴きの頻度から算出した父親歌に対する反応の割合を比較した。1つのデータ点は、1個体のある日齢のテストの結果であり、×と●はそれぞれオスとメスを表している（オス 40 日齢 $n = 6$, 60 日齢 $n = 9$, 90 日齢 $n = 10$, 120 日齢 $n = 10$, 180 日齢 $n = 10$, 延べデータ数 45; メス 40 日齢 $n = 10$, 60 日齢 $n = 9$, 90 日齢 $n = 9$, 120 日齢 $n = 9$, 180 日齢 $n = 10$; 延べデータ数 47)。(b) オスの接近または歌による反応について、同様に選択性の相関をプロットした（オス 60 日齢 $n = 7$, 90 日齢 $n = 10$, 120 日齢 $n = 10$, 180 日齢 $n = 10$, 延べデータ数 37)。個体と日齢は区別せずプロットした。

3.4 父親でないオスの歌を聴いて育った鳥の行動（実験 2）

接近区画への移動頻度によって音源接近の反応を分析すると、実験 1 と同様にオスとメスの両方において、約 40 日齢から同居したオスの歌に対して選択的な接近がみられた。いずれの日齢でも、同居オスの歌への接近頻度の割合の平均は 0.5 より高かった（図 12a）。また、メスとの比較において顕著であったとは言い切れないが、オスでは 90 日齢以前の 2 時点よりも、120 日齢以降の 2 時点における選択性が低かった。

地鳴きの頻度を分析すると、メスでは同居したオスの歌に対して選択的な発声が見られたが、60 日齢では地鳴き頻度の割合は 0.5 に近かった（図 12b）。60 日齢での選択性が低かった理由としては、実験 1 の被験体に比べて父親の代わりとなったオスとの同居期間が短かったことも考えられる。ただし、6羽のうち最も選択性の低かった 1羽では（割合の値が 0.4）、地鳴きの頻度自体が同居オスの歌呈示中に 2回、新奇歌の呈示中に 3回と低かった（その他の日齢における地鳴きの頻度は、いずれにせよばらつきは大きいものの、全個体・2種類の刺激の平均±標準偏差で 87.97 ± 58.33 であった）。実験 2 の被験体が最初にテストを経験したのは 60 日齢であったために、一部の個体では行動量

が少なかった可能性がある。また、実験1より個体数が少ない中で、結果として個体間の平均としては同居オスの歌への選択性が低くなったのではないかと推測された。一方オスにおける地鳴きの反応については、頻度の割合の平均値としてはいずれの日齢でも0.5を下回り、メスのように同居したオスの歌が呈示された際に頻りに鳴く傾向はみられなかった(図12b)。最後に、刺激呈示中にうたった頻度については、60日齢のみにおいて反応の割合が顕著に0.5を下回ったが、90日齢以降のテストではいずれの歌刺激にも選択的ではなかったと考えられた(図12c)。

オスが歌をうたう反応について、実験1と2で結果が異なった理由は不明であるが、音源への接近と地鳴きについて、全般的には実験1(図7,9)と実験2(図12)で類似した反応の傾向が確認された。つまり、父親の代わりに血縁関係がないオスの成鳥が身近にいる環境で育った場合でも、幼鳥の一定の時期に歌を聴く経験によって、その個体の歌に対する選好が形成されると考えられた。

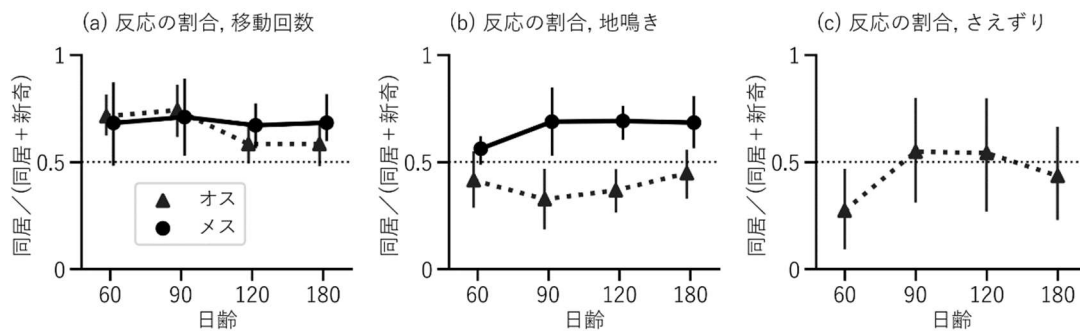


図12：各日齢における接近または発声頻度の刺激選択性（実験2）

(a) 音源接近の刺激選択性を、日齢に対してプロットした。刺激選択性（グラフの縦軸）は、2種類の刺激の接近区画に移動した頻度の合計に対する、同居オスの歌の接近区画に移動した頻度の割合である。●（実線）と▲（点線）はそれぞれメスとオスの平均である。（平均値、95%信頼区間および個体数は、オス60日齢 $M = 0.713$, $CI = [0.629, 0.805]$, $n = 11$; 90日齢 $M = 0.741$, $CI = [0.622, 0.856]$, $n = 11$; 120日齢 $M = 0.583$, $CI = [0.499, 0.673]$, $n = 11$; 180日齢 $M = 0.583$, $CI = [0.485, 0.679]$, $n = 11$; メス60日齢 $M = 0.681$, $CI = [0.487, 0.871]$, $n = 4$; 90日齢 $M = 0.709$, $CI = [0.535, 0.883]$, $n = 4$; 120日齢 $M = 0.670$, $CI = [0.570, 0.770]$, $n = 4$; 180日齢 $M = 0.682$, $CI = [0.602, 0.794]$, $n = 4$) (b) 地鳴きについて (a)と同様に日齢ごとに選択性をプロットした。（平均値、95%信頼区間および

個体数は、オス 60 日齢 $M = 0.413$, $CI = [0.290, 0.533]$, $n = 10$; 90 日齢 $M = 0.325$, $CI = [0.172, 0.480]$, $n = 10$; 120 日齢; $M = 0.367$, $CI = [0.262, 0.465]$, $n = 10$; 180 日齢 $M = 0.446$, $CI = [0.330, 0.549]$, $n = 10$; メス 60 日齢 $M = 0.561$, $CI = [0.485, 0.613]$, $n = 6$; 90 日齢 $M = 0.687$, $CI = [0.534, 0.841]$, $n = 4$; 120 日齢 $M = 0.691$, $CI = [0.627, 0.754]$, $n = 4$; 180 日齢 $M = 0.683$, $CI = [0.568, 0.801]$, $n = 6$) (c) オスのうたう行動について (a), (b)と同様に日齢ごとに選択性をプロットした。

(平均値、95%信頼区間および個体数は、60 日齢 $M = 0.272$, $CI = [0.098, 0.465]$, $n = 10$; 90 日齢 $M = 0.547$, $CI = [0.293, 0.785]$, $n = 8$; 120 日齢; $M = 0.541$, $CI = [0.271, 0.801]$, $n = 8$; 180 日齢 $M = 0.434$, $CI = [0.232, 0.656]$, $n = 9$)

4 考察

父親歌への選好に適応的意義があるならば、歌を学習し生成するオスと歌を評価するメスとでは、発達段階によって選択性がみられる反応や程度が異なる可能性がある。過去の研究を総合すると、キンカチヨウを中心に雌雄の幼鳥と成鳥を対象として選好を調べる実験がおこなわれてきたが (Clayton, 1988; Miller, 1979a; Riebel et al., 2002) (表 2)、測定した行動や実験計画上の性質から、性別や日齢による反応の違いが十分に検討できていなかった。そこで本章の実験では、生態学的妥当性が比較的高い行動指標を用い、より網羅的に父親歌に対する反応の選択性を記述することを試みた。ここでは、接近および発声反応にみられた性差から歌選好の機能について考察するとともに、結果を解釈するうえでの注意点や限界点を議論する。

4.1 父親歌への接近とオスの歌生成学習

音源接近の分析からは、オスにおいては日齢とともに反応の父親歌に対する選択性が低下する傾向が見られた (図 7a、表 5, 6)。この実験は 2 種類の歌への反応を 1 回のテスト中に測定するデザインであるため、それぞれの刺激に対する反応性が独立に上昇または下降したかどうかを知ることはできない。ただし、日齢が上がると各接近区画への移動回数は全般的に増加し (図 7b)、実験の中で、新奇歌が呈示された際に音源から遠ざかる反応は観察されなかった。したがって、少なくとも接近頻度の選択性が刺激の忌避反応の変化から説明される可能性は低く、どちらの歌にも接近する動機があったなかで、父親歌への選択性が低下したと考えられる。

父親歌への接近の選択性が高かった 40 日齢から 60 日齢は、ジュウシマツでは歌の感覚学習期に相当し、手本となる歌（実験環境では基本的に父親の歌）を聴き覚える時期である (Okanoya, 2004) (図 1)。それに対して 120 日齢は、性成熟をむかえ歌生成学習はほぼ完了する時期であり、180 日齢の鳥は完全な成鳥とみなすことができる。こうした身体および行動の発達と、本章の実験で確認された接近反応の選択性の変化を比較すると、若齢のオスでみられた父親歌に選択的な接近は、歌の感覚学習と関連する可能性が考えられる。キンカチョウのオスを用いて、幼鳥と手本をうたう成鳥との社会的相互作用について調べた研究の結果は、部分的にこの可能性を支持する (Baran et al., 2016, 2017; Chen et al., 2016)。Baran らは、キンカチョウの幼鳥を対象に、親もしくは新奇な同種の成鳥を刺激として（歌ではなく個体そのものを呈示した）接近反応の選択性を測定する行動テストをおこなった (Baran et al., 2016)。その行動テストの結果と、幼鳥の歌生成学習の結果の関係を調べると、行動テストで親の近傍に滞在した時間の割合と、父親と被験体のあいだの歌の類似度に正の相関がみられた (Baran et al., 2017)。すなわち、親に選択的に近づく性質をもった個体ほど、最終的にうたうようになった歌が手本に忠実であった。別の研究では、手本となる歌をスピーカーからの再生、もしくは目の前でオスの成鳥がうたうことによって呈示したときの、刺激に対する幼鳥の注意と、歌生成学習の結果の関係性が調べられた (Chen et al., 2016)。この研究では、①音源であるスピーカーもしくは生身の鳥に対して幼鳥の視線が向けられているか（頭部角度により測定）、②歌の呈示中にエサを食べたりケージ内を移動したりする行動がみられないか、という 2 点にもとづいて操作的に注意が定義された。実験の結果、歌に対する注意が高かった個体ほど、手本と類似度の高い歌をうたうようになっていた。

こうした刺激（手本の歌もしくは鳥）に対する反応と歌生成学習の結果の相関関係から、因果関係は特定不可能であるものの、オスの幼鳥における父親歌への選好が歌の感覚学習を促進する機能をもつという仮説が考えられる。この仮説に関連して、本章の実験で得られたデータにもとづく分析を第 2 章でおこなう。

4.2 オスにおける地鳴きの選択性

発声についても、雌雄で異なる反応の傾向が確認された。地鳴きを分析した結果、実験 1 と 2 の両方において、メスでは個体間で一貫して父親歌呈示時に高頻度の発声のみ

られたのに対し、オスではどちらかの刺激への顕著な反応はみられなかった（図 9、表 7、8）。オスの鳥を対象としたこれまでの研究では、歌の弁別能力を調べるために地鳴きの頻度が測定された例がいくつかあった（ジュウシマツ Abe & Watanabe, 2011; キンカチョウ Stripling et al., 2003）。これらの研究は、数時間から数日前にスピーカーから聴いた歌と完全に新しく聴く歌とでは、前者に対する地鳴きの発声頻度が低かったことを示したが、この結果は本章の実験のように数週間から数ヶ月の長期にわたって日常的に聴いた刺激と新奇歌との比較には一般化されないのかもしれない。

このように実験手法として利用された例はあっても、オスのジュウシマツが実際のコミュニケーションでどのように地鳴きを使うかはよくわかっていない。実験者は経験的に、地鳴きの中にもいくつかの種類があることに気づいているが、現状では鳥の行動の文脈と地鳴きの特徴との対応が厳密に分析されていないためである。唯一、ディスタンスコールという鳴き声は、鳥どうしが視覚的に隔離された状況で、これを鳴きかわすことによって互いの存在確認や位置の同定をするとされている（Yoneda & Okanoya, 1991）。ただし本実験の録音データでは、再生した歌と被験体の発声が重複しており音響的な分析が難しかったため、オスが発した地鳴きのなかにディスタンスコールがどの程度含まれていたかは調べることができなかった。したがって、本実験でオスの地鳴きに顕著な刺激選択性がみられなかったことについて、より生態学的な議論をするためには、今後、音響特徴にもとづく地鳴きの分類と行動文脈（相互作用にかかわっている個体の数や属性、状況が親和的か攻撃的かなど）との対応を明らかにし、くわえて歌呈示中に発せられた地鳴きの分類をおこなう必要があるだろう。

4.3 オスにおけるさえずりの選択性

実験 1 で刺激呈示中に鳥がうたった頻度を分析すると、オスは日齢にかかわらず父親歌よりも新奇歌が呈示されたときに頻繁にうたっていたことがわかった（図 10、表 10）。このことから第一に、オスの成鳥で音源接近の選択性が低下したことや、刺激の種類が地鳴きの頻度を予測しなかったことは（図 9、表 8）、オスが父親歌と新奇歌を弁別する能力を失ったことを意味するわけではないとわかる。

次に、新奇歌に選択的なうたう反応のメカニズムについて、たとえば刺激への馴化という概念を用いて考察することが可能である。これは、呈示されている刺激に対して被

験体が馴化すると刺激を聴くのではなく、歌をうたうという他の行動をとる頻度が増す、というものである。これまでに、過去に聴いたことのある歌に対しては、新奇な歌よりも馴化が遅いという行動および神経生理学的な証拠が得られているため（行動・神経総説 Dong & Clayton, 2009; ジュウシマツ神経 Ono, Okanoya, & Seki, 2016; キンカチョウ神経 Phan et al., 2006; Stripling, Kruse, & Clayton, 2001）、本実験で観察された反応も刺激の親近性と馴化のしやすさに関連付けられるであろう。

また、選択的な反応を行動の機能の観点から解釈するならば、新奇な歌（あるいはその歌をうたう新奇なオス）は敵対的・競争的な反応を誘発しやすいと考えることもできる。鳴禽類では、敵対するオスがさえずり始めるとうたい返すことで応じる *countersinging* という行動が知られている (Catchpole & Slater, 2008)。ただ、うたい返しの攻撃的信号としての機能が検証されているのは基本的に縄張りをもつ種である (Hyman, 2003)。縄張りをもたない種や飼育環境下のジュウシマツでも類推が可能であるかどうかは不明であり、オスの成鳥における新奇歌呈示時に選択的なさえずりの機能については、現段階では推測の域を出ない。ジュウシマツのオスが練習のために単独でうたう歌と、メスに向けてうたう歌とでは、音響および時間的な特徴のばらつきが異なることがわかっている (Sakata et al., 2008)。ここではさえずりの頻度のみを分析したが、今後の研究でオスに向けてうたう歌にも質的な変化があるかどうか明らかになれば、本実験の結果と敵対的な信号としての歌の機能の関連がより深く議論できるかもしれない。

最後に方法論的な観点から、これまでの実験室研究では歌の再生中にさえずる行動によって鳥の刺激弁別能力を測定した例はなかったため、今後この行動の機能の検証が進めば、オスにおける歌の弁別や認知を測定する指標として導入できることが期待できる。縄張りをもつ種を対象とした野外実験では、再生した歌へのうたい返しの有無や頻度によって、オスが種や個体を認識しているかどうか調べられてきた (Collins, 2004)。実験室で再生された他個体の歌を聴いたときの反応が、注意状態や敵対性を反映しているという生理学的もしくは行動学的証拠が得られれば、実験室実験でもオスの歌認知を行動の機能の観点から研究しやすくなると考えられる。

4.4 メスにおける父親歌選択的な反応の解釈

オスとは対照的に、実験 1 においてメスでは成鳥になってからも父親歌への接近の選

択性が比較的高いまま維持されたことに加え（図 7、表 6）、いずれの日齢でも父親歌に対してより高頻度の地鳴きがみられた（図 9、表 8）。ジュウシマツのメスの成鳥を対象に、オペラント条件づけを利用して父親歌への選好を調べた過去の研究の結果は、これと整合する（Kato, Hasegawa, et al., 2010）。メスの成鳥がなぜ父親歌に選好をもっているかについては、幼鳥期に父親歌に対して性的刷り込みが起きているとする議論が一部の研究でなされたが（ジュウシマツ Kato, Hasegawa, et al., 2010; キンカチョウ Miller, 1979a）、具体的な検証には至っていない。メスのみを対象とした Kato らの実験結果に加え、本章の実験で得られた接近と発声に関する雌雄の対比は、以下の理由からジュウシマツのメスが示す父親歌への選好が配偶者選択の機能に関連する可能性を支持する。

まず、歌への接近や地鳴きでの反応が、単純に刺激の親近性のみで説明されるならば、同じ飼育環境で父親の歌を聴いて育ったオスにおいても同様の反応が観察されてもおかしくない。しかし、成鳥における接近の選択性の維持と地鳴きの選択性は、歌にもとづく配偶者選択をおこなうメスのみで観察され、接近と地鳴きの選択性には個体間でも一貫性がみられた（図 11）。また、ジュウシマツでは、歌に対するメスの地鳴きの頻度は交尾誘発姿勢の頻度と相関するため、歌の性的な魅力度の指標となるという研究結果もある（Dunning et al., 2014, 2020）。ここで挙げたものはいずれも間接的な証拠であるが、第 3 章において、メスにおける父親歌選好の機能に関するより直接的な検証と詳細な議論をおこなう。

4.5 手法および実験デザインの特性と本研究の限界点

本章の序論で述べたように、幼鳥期に聴いた歌への選好に関する過去の研究では、必ずしも異なる性別や日齢の鳥が対象に含まれていなかったか、性別や日齢が要因として検討されていなかった（表 2）。ただし、Riebel らの研究はキンカチョウの成鳥を対象として、明示的に雌雄の選好を比較することを目的におこなわれた研究であった（Riebel et al., 2002）。著者らは、歌の再生によって条件づけされたキーつつき行動を用いて選好を測定し、父親歌と新奇歌が再生されるキーをつつく相対頻度には、統計的な雌雄間の差が見られないことを報告した。この結果は、本章の実験でみられた雌雄差と一見矛盾するが、第一に鳥の種差、第二に測定手法の違いによるものである可能性が考えられる。一点目に関しては、将来的に複数の手法による選好の測定を複数の種でおこなうことで、

現象の種特異性あるいは一般性を検討していくことが期待される。とくに実験室における歌認知の研究では、実験動物として定着した数種のみが対象となる場合が多い。しかし、歌の認知について究極要因を理解するうえでも、本来は系統発生上の近さや生態上の類似性が異なる種を比較することが望ましい。二点目について、本章の実験は測定した行動そのものに加え、発達軸における反応パターンの変化として雌雄を比べている点でも Riebel らの実験と異なっている。したがって、キンカチョウにおいても幼鳥期と成鳥期の反応を縦断的に計測した場合には、雌雄間で差がみられる可能性もないとは言えない。

また、各個体について縦断的にテストをおこなったことは、本研究の目的上必然的な実験計画であり、これまでの研究と比較した際の強みでもあるいっぽうで、データを解釈するうえで注意が必要となるデザインでもある。発達に沿って反復してテストを実施する実験全般の問題として、発達そのものの影響とテストを繰り返し経験したことの影響の交絡を避けることができない (Martin & Bateson, 2007)。したがって、本来は各日齢で初めてテストを経験する群を設け、異なる日齢の行動を個体内で比較することと、テストを経験した影響の有無を個体間で比較することを、同時に実現するのが理想的である。しかし、本研究を含め、発達に比較的長い時間がかかったり大規模に繁殖させることが難しかったりする種を対象とする場合には、そのような実験デザインは現実的ではない。本研究でテストされた鳥は、実験中の限られた時間を除き、テストを経験していない鳥と同様の環境で飼育されていたため、テストを通じて特殊な歌の認知を発達させた可能性は低いと考えられる。ただし、ある日齢のテストにおける経験が、次の日齢のテストでの反応を変化させる可能性（たとえば、テスト環境に慣れているために行動量が増加する、あるいは飽きのために行動量が低下するなど）が排除されていないことには、注意を払う必要がある。

最後に重要な点として、本実験の結果だけにもとづいて、父親歌への選好が経験のみに依存すると断定することはできない。そのように断定するための必要十分条件は、里子実験（巣間で卵を交換して血縁関係のない親にヒナを育てさせる実験）をおこなった場合に、里親の歌に対しては選択的な反応がみられるが、遺伝的な父親の歌に対しては選択的な反応がみられないと示すことである。本章では実験 2 によって前者を確認したが、後者を確認することができなかった。そもそもオスの歌が遺伝的に継承されるので

はなく学習によって獲得されるものである点と、キンカチョウにおける里子実験の結果 (Clayton, 1988; Riebel, 2000 総合序論 3.3 節参照) にもとづいて、ジュウシマツにおける父親歌への選好も生まれ持った性質ではなく、孵化後の経験によるものと推測されるが、厳密には鳥種ごとに上記に述べた実証が必要となる。

第2章 オス幼鳥の歌選択的な行動と歌生成学習の関連

1 序論

第1章において、オスでは幼鳥期（40, 60, 90日齢）に父親歌選択的な音源への接近がみられ、成鳥になると（120, 180日齢）その選択性が低下した。父親歌への選択性が顕著だった時期は、ジュウシマツの歌の感覚学習期と重複していた（図1,7）。キンカチョウを対象とした近年の研究からは、手本となる歌への注意や親鳥との社会的な結びつきが、歌生成学習を促進する機能をもつ可能性が示唆されていた（Baran et al., 2016, 2017; Chen et al., 2016）。ここでいう「促進的な機能」とは、学習の手本となる音声聴こえてきたときに選択的に反応する性質を備えることが、より正確な手本の聴覚記憶の形成と発声学習を可能にする、という意味である。本章の目的は、ジュウシマツの幼鳥において父親歌への選好が歌生成学習に関連した機能をもつかどうかを検討することである。そのために、前章の実験1に用いたオスの被験体が成鳥になってから歌を録音し、歌生成学習の結果を分析するとともに、実験1から得られた行動データとの対応を調べた。

ここで、注意や選好は研究者が操作的に定義するものであり、歌生成学習の過程との因果関係や内的なメカニズムを検証することは難しい点に留意が必要である。注意や選好の指標となる行動を測定し、歌生成学習の結果との間に相関がみられたとき、「選好をもっているために、父親歌に対して注意を向けてより正確に記憶することができた」という関係性を想定することもできれば、「幼鳥は父親がうたったときに注意を向け、その結果として正確な手本の記憶ができたと同時に（適応的意義の有無に関係なく）歌への選好が獲得された」と解釈することも可能である。これらの可能性は、少なくとも過去の研究や本研究の実験から分離・特定できるものではなく、解釈や記述には恣意性が含まれる。しかし、もしジュウシマツの幼鳥における歌選好が歌生成学習を促進するならば、幼鳥期に父親歌への接近の選択性が高いほど、最終的に手本に近い歌をうたえるようになるだろうと予測することができる。この章では、前章の実験で得たデータがこの予測と合致するかどうかを検証する。

2 方法

2.1 概要および行動の分析

第1章 実験1の行動テストで測定した反応が、被験体が完成させた歌と手本の歌との近さを予測するかどうかを調べた。反応の種類としては、まず音源への接近を対象とした。前章と同様に接近頻度を用いて、2種類の歌への反応の合計に対する父親歌への反応の割合を算出した（第1章 2.5節参照）。第1章の実験1の結果、オスでは接近反応に加えてうたう反応にも刺激選択性がみられた（図10、表10）。この場合、父親歌呈示中にうたう頻度は低く、新奇歌呈示中にうたう頻度は高かった。前章の考察で述べたように、刺激が呈示されている最中に被験体自身がうたう行動を、その刺激に対する注意の低下や欠如の結果ととらえるならば、父親歌の呈示中にうたった時間が短い個体のほうが父親歌を手本としてよく記憶したという予測が立つと考えた。そこで、行動テスト中の父親歌が呈示された試行において、刺激呈示と被験体のうたう行動が重複していた時間の長さも算出し、歌生成学習の結果との関係を調べた。とくに幼鳥の時期（感覚学習期）の反応が歌生成学習の結果を予測するかを調べることを目的であるため、接近頻度の割合についても、うたった時間の長さについても、60日齢および90日齢のテストの結果の平均値を使用した。40日齢のデータを使用しなかったのは、いずれの接近区画にも移動しなかった個体が3羽いたためである。

2.2 歌の録音と類似度の評価

父親歌に対する反応の選択性と、歌生成学習との関連を検討するために、実験1の行動テストに使用したオスのジュウシマツ10羽の歌を、約180日齢になった時点で録音した。録音に用いた装置と手続きは、すべて第1章と同様であった（第1章 2.3節参照）。時間帯による発声のばらつきや、解析に必要なデータの量を考慮して、1羽につき12時間以上の録音をおこなった。被験体の歌生成学習の手本となった父親の歌は、第1章の実験1で音声刺激を作成するために録音したデータを使用した。分析に使用するファイルには、鳥の動きなどによる雑音が含まれていないことを確認のうえ、録音環境の背景雑音を除去するために、500 Hzを遮断周波数とする高帯域通過フィルタで処理した。フィルタリングには、Python（SciPyのsignalという信号処理用のモジュール）で書いたプログラムを使用した。

被験体となったオスが手本をどの程度正確に学習したかは、被験体が成鳥になってから録音した歌と、父親の歌との間で音響的な類似度を算出することによって評価した。音響類似度の定量化には、Sound Analysis Pro 2011 というソフトウェアの similarity measurements という機能を使用した (Tchernichovski et al., 2000)。この手法は、キンカチヨウやジュウシマツで歌の特徴を分析するために広く使用されてきたもので (キンカチヨウ総説 Gobes, Jennings, & Maeda, 2019; ジュウシマツ James, Sun, Wada, & Sakata, 2020; Urbano, Peterson, & Cooper, 2013)、歌に含まれる音要素ごとのピッチ、ピッチの良さ (goodness of pitch)、振幅変調、周波数変調、エントロピーの 5 つの特徴量を複合的に評価し、異なる 2 個体のあいだで歌の音響的な類似度を数量的に表現する。具体的には、2 つの歌 (それぞれ数秒程度のファイル) の入力に対して、最低 0 から最高 100 の値で音響類似度が出力される。この手法を適用するため、被験体のオスと父親のそれぞれについて 30 ファイルずつ、約 1.9 秒 (平均±標準偏差=1.86±0.43 秒) の歌の断片を切り出した。30 組の歌の対について類似度を算出し、その中央値を代表値とした。

2.3 統計解析

行動テスト中の音源接近行動とうたう行動は独立であると仮定して、接近頻度の割合もしくは父親歌呈示中にうたった時間の長さのいずれかを説明変数、音響類似度を応答変数とする、最小二乗法による線形回帰をおこなった。また、父親歌呈示中にうたった時間の長さは、テスト全体を通して (刺激呈示中か呈示間隔かにかかわらず) その鳥が歌った時間の長さとは相関していたかどうかを確認するため、スピアマンの順位相関係数を算出した。以上の手続きは R version 4.0.2 (R Core Team, 2018) を使用しておこなった。線形回帰には関数 lm を、相関係数の算出と無相関検定には関数 cor.test を使用した。図 13 のプロットと回帰直線の描画には SciPy (Python version 3.6.0) を使用した。

3 結果

まず、感覚学習期 (60 日齢と 90 日齢の平均) に測定された父親歌に対する接近頻度の割合が、最終的な歌生成学習の結果を予測するかどうかを検討した (図 13a)。回帰分析の結果は (推定値±標準誤差)、切片 99.87 ± 22.70 、傾き -44.35 ± 29.55 、調整済み決定係数 $R^2 = 0.122$ ($F(1, 8) = 2.252, p = 0.172$) となった。過去の研究の結果からは

(Baran et al., 2017)、父親歌に対する接近反応の選択性が高い個体ほど、手本に近い歌をうたえるようになると予想されたが、そのような関係はみられなかった。

次に、感覚学習期（60日齢と90日齢の平均）の行動テストで父親の呈示中に被験体がうたった時間の長さ、最終的な歌生成学習の結果との関係を検討した（図13b）。回帰分析の結果は（推定値±標準誤差）、切片 75.93 ± 5.07 、傾き -0.71 ± 0.29 、調整済み決定係数 $R^2 = 0.368$ ($F(1, 8) = 6.233, p = 0.037$) となった。刺激呈示中にうたう行動が、刺激に対する注意の低さを反映するならば、父親歌が呈示されている最中にうたった時間が短い個体ほど、手本に近い歌をうたえるようになるという予想と合致する結果となった。ただし、父親歌が呈示されたときにうたった時間が長かった個体は、テスト中全般的によくうたっていた傾向がみられた（図13c、スピアマンの順位相関係数 $r_s = 0.612, p = 0.066$ ）。したがって、父親歌への注意状態（刺激呈示中に他の行動をおこなわないこと）ではなく、単にテストという状況のなかで個体が示す行動の傾向と、歌生成学習とのあいだに相関があったという可能性も考えられた。

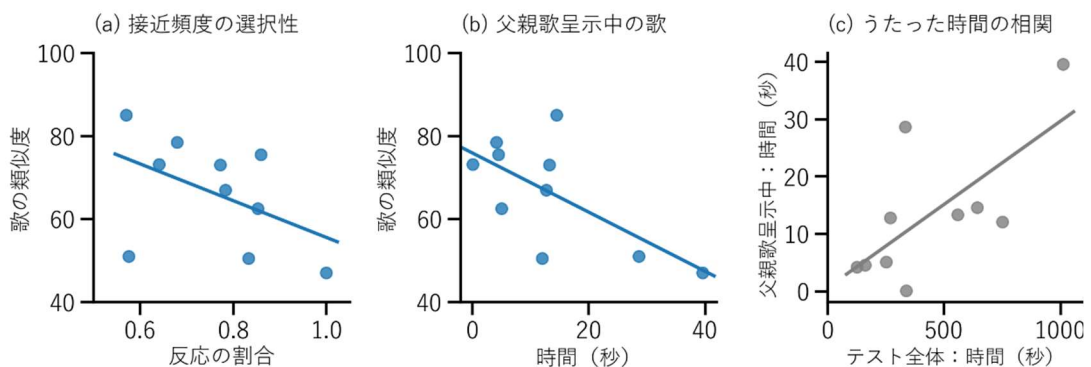


図13：行動テストにおける反応と歌生成学習の結果

(a) 横軸は、父親歌側区画への接近頻度を両区画への接近頻度で割った割合である。0.5は父親歌と新奇歌に等しく接近したこと、1は父親歌に完全に選択的であることを示す。縦軸は被験体のオスと父親の歌の類似度である。(b) 横軸は、行動テストで父親歌の呈示中に被験体がうたった時間の長さである（60日齢と90日齢の平均値）。縦軸は(a)と同様の類似度である。(c) テスト中に被験体がうたった時間の、父親歌呈示中とテスト全体のあいだの相関をプロットした。(a) から (c) すべてについて、データの数は10羽、実線は回帰直線である。

4 考察

4.1 キンカチョウを対象とした過去の研究との比較

これまでも、手本となる歌への選好と歌生成学習の関係を調べた研究がキンカチョウで数件おこなわれていた (Houx & Ten Cate, 1999; Terpstra et al., 2004)。ただし、いずれの研究も歌の生成と認識の学習の相関を検討することを目的としたもので、被験体が成鳥になってからオペラント条件づけを用いて歌の選好をテストした。したがって、感覚学習中の幼鳥の歌の選好が、その後の歌生成学習の結果を予測するかどうかは調べられていなかった。Terpstra らの研究ではキーつつきの選択性と歌生成学習の結果に相関がみられず、Houx らの研究では幼鳥がどのような環境で手本を学んだかによって相関の有無が異なると報告された。いずれにせよ、成鳥が示す手本歌への選好と歌生成学習の関係を支持する結果ではなかった。それに対して本研究では、幼鳥期に音源接近で選好を測定したが、同様に歌生成学習の結果との間に特定の関係は見出されなかった。

これらのデータからは、存在する関係を検出できなかったのか、あるいは歌選好と生成学習には本来関係がないのかはわからない。仮に前者である場合、先行研究においても本研究においても、テストという特殊な状況での刺激への反応を測定する限り、自然な場面で幼鳥が父親歌に示す反応とは関係のない行動の個体差を検出してしまっている可能性も考えられる。今後の研究では、テストにおける刺激への反応と、普段の飼育環境での父親との社会的相互作用もしくは父親歌への反応が合わせて検討されることが望まれる。

また、父親歌の選好に歌生成学習を促進する機能あるという仮説は、手本を正確に学習することが適応的であるという前提を暗に置いている。たしかに、成鳥の歌を聴かずに育った鳥は、その種の典型的な歌をうたうことができず (Mann & Slater, 1995; Marler, 1970; Price, 1979)、メスから選択されにくくなる (Lauay et al., 2004; Williams et al., 1993)。しかし、種典型的な歌を獲得できる限りにおいては、特徴が手本から幾分か逸脱した歌をうたうようになったとしても、メスからの反応が大幅に低減するような繁殖への影響はないかもしれない (Lachlan & Nowicki, 2012; Tchernichovski & Nottebohm, 1998)。したがって、父親の歌に選択的に反応する性質を獲得することの機能は、父親の歌を正確に学習することが繁殖の成功にかかわるかどうかと同時に問われる必要がある。加えて、ここでは過去の研究に倣い、音響特徴の類似度を総合的に評価する方法を用いて歌生成

学習の正確さを定量したが (Tchernichovski et al., 2000)、そもそも歌のどのような特徴を測定することが、手本の歌と幼鳥がうたうようになった歌との妥当な比較を可能にするのかについても、探索的な研究が必要となるだろう。

4.2 ヒト乳幼児の発話学習との比較

鳴禽類の歌生成学習とヒトの発話学習は、どちらも大人の音声を手本とした発声学習であり (Doupe & Kuhl, 1999 総合序論参照)、成体との社会的相互作用は歌の感覚学習または言語の知覚学習を促進することが知られている (Baptista & Petrinovich, 1986; Chen et al., 2016; Eales, 1989; Kuhl et al., 2003)。さらに、周囲の成体の音声への選好についても、鳥とヒトとで類似した性質がみられる (Kuhl, 2010)。たとえば、吸啜によって新生児に音声刺激の呈示を制御させた実験からは、新生児は他の女性の声よりも自分の母親の声を (Spence & Freeman, 1996)、外国語よりも自分の母親の話す言語を (Moon et al., 1993) 選択的に聴くことが示されている。こうした養育者の発話や母語に対する選好と学習の因果関係を明確にすることは、倫理的な問題からも難しいが、たとえば対乳児発話 (infant directed speech または parentese) は乳児の注意を引き (Cooper & Aslin, 1990)、語の分節化をしやすくしたり (Thiessen et al., 2005) 活発な発話を促したりすることで語彙の発達を促進するといった知見は (Ramírez-Esparza et al., 2014)、選好の学習への寄与を示唆する。ただ、ヒト言語では、韻律、音素、音素配列が語や文の産出と意味理解に重要であるのに対し、鳴禽類の歌は総体として機能するので構成要素に下位の意味が存在するわけではない (Berwick et al., 2011)。したがって、ヒト乳児が成人の発話を聴くと同様に、幼鳥が成鳥の歌の細部に注意を払う必然性があるとは言えないことには留意が必要である。しかし、もし歌生成学習における歌の選好の機能が明らかになれば、発声学習と音声の選好の関係のより詳細な行動および神経メカニズムを研究することができるだろう。

総合考察

1 研究目的と結果のまとめ

本研究では、鳴禽類において父親歌への選好がもつ機能と行動の表出機構を理解することを目的として、ジュウシマツを対象とした行動実験をおこなった。第1章では幼鳥から成鳥まで発達を追って雌雄の行動を記述し、父親歌に対する接近と発声の双方において、選択性に性差がみられることが明らかになった。また、同居個体を操作した補助的な実験から、そのような反応の選択性は生得的なものではなく幼鳥期の聴覚経験に依存することが示唆された。第2章では、オスの幼鳥でみられた選択的な反応が、父親の歌を手本とした歌生成学習の結果を予測するかどうかを検討した。歌学習期の日齢で測定された音源接近の選択性は歌生成学習の結果を予測しなかったが、歌呈示中の注意状態と感覚学習との関連が示唆された。第3章では、メスの成鳥における父親歌への選好の機能を調べた。メスは父親歌に対して高頻度でCSDを示したことから、ジュウシマツのメスは幼鳥期の聴覚経験を将来の配偶者選択に利用すると考えられた。最後に第4章では、メスが特定の歌に選択的な行動を示す神経機構を検討した。予備的な結果であるが、扁桃核は歌の音源に対する接近行動の調節に関わっている可能性が示された。

研究全体を通じて、第一に、ジュウシマツのメスでは幼鳥期の聴覚経験が将来の配偶者選択で役割を果たしうるといふ知見が得られた。この点に関連して、本章の2節ではとくに歌によるコミュニケーションの至近要因の理解に対する本研究の貢献を説明する。第二に、歌の選好を調べる研究では、測定する反応の選定や結果の解釈に際して、その行動の機能的意義や行動が観察される社会的文脈を十分に考慮することの重要性があらためて明らかになった。つづく3節でこの点を詳述し、歌の選好をテーマとした研究をより生産的にするための提案をする。最後に、残された課題と今後の展望を議論し、論文の結びとする。

2 メスの歌選好とオスの歌の進化に関する考察

鳴禽類のメスにおける父親歌への性的刷り込みは、第3章で議論したような一定の適応的意義のために進化したと考えられる。ただし、これまでの進化の過程で、あるいは現に自然環境や飼育環境で暮らしているメスの鳥が配偶者を選択する際に、実際にどの

ようなオスと交配しているかは他のさまざまな要因に左右されるため、推測は容易ではない。鳥類と系統は異なるが、体色や発声にもとづく配偶者選択がさかんに調べられてきたカエルの野外研究からは、実際の配偶者選択は生息地の環境、個体群密度、形質の相対頻度などに依存することが実証されており、個体がどのような選好をもっているかと選好が交配にどれだけ反映されるかは、分けて検証する必要があるという議論がなされている (Yang, Blomenkamp, Dugas, Richards-Zawacki, & Pröhl, 2019; Yang, Servedio, & Richards-Zawacki, 2019)。また、配偶相手について強く選択的であることにはコストとベネフィットがあるが、キンカチョウなどの鳴禽類を対象とした過去の研究ではコストがあまり考慮されてこなかったと指摘する論文もある (Wang et al., 2017)。これらを踏まえると、実験室では特定の形質に対して頑健な選択性が観察される場合にも、現実には、とくに交配前に多数の配偶者候補と遭遇する機会がない生態学的条件では、異なる形質をもつオスもある程度広く受け入れられている可能性もある。さらに、近距離における鳴禽類のコミュニケーションでは聴覚にくわえて視覚も有意である。ジュウシマツのメスでは検証されていないものの、キンカチョウやダーウィンフィンチ類では体サイズやくちばしの特徴などが配偶者選択の手がかりになっていることが示唆されており (Collins & ten Cate, 1996; Grant & Grant, 2008, 2018; ten Cate & Rowe, 2007)、異なるモダリティの信号の相対的な重要度についても実証的な研究が進めば、メスがどのようにオスを選んでいのかをよりよく理解することが可能になるだろう。

こうしたメスの配偶者選択に関する議論は、歌の選好がどのように進化したかだけではなく、オスの形質の進化や種分化にどのような帰結をもたらすかにもかかわる。これまでも、学習によって獲得される選好が性淘汰や種分化に与える影響が、理論研究と実証研究によって検討されてきた (Irwin & Price, 1999; Laland, 1994)。そのなかで鳴禽類の歌を対象とした野外調査や実験室実験による研究は、経験的知見を提供する役割を果たしてきた (ten Cate & Vos, 1999; Verzijden et al., 2012)。ジュウシマツに関して言えば、歌の遷移規則が野生種のコシジロキンパラと比べて複雑であるという発見から (Honda & Okanoya, 1999)、複雑な信号が進化する過程が検討されてきた (Okanoya, 2004)。いくつかの行動指標を用いた実験室実験や (Dunning et al., 2014, 2020; Kato, Hasegawa, et al., 2010; Okanoya & Takashima, 1997) 複雑な歌の進化を駆動する要因を探索するシミュレーション研究などによって (Morisaka et al., 2008; Sasahara & Ikegami, 2007)、メスの歌選好

の特性が調べられてきた。しかしこれらの研究では、歌選好の個体差の原因や幼鳥期の聴覚経験の機能的意義がほとんど考慮されてこなかった。そのなかで本研究は、仮に父親とよく似た歌をうたうオスに出会った場合、ジュウシマツのメスはその個体と交配する可能性が高いことを実証した。これは、ジュウシマツのメスの歌選好およびオスの歌の進化にかかわる実証研究やシミュレーション研究で、発達を考慮することの重要性を示すものである。これまでの理論的枠組みのなかでは、オスが複雑な歌を学習するコストや生成することで生じるリスク、あるいはメスが複雑な歌をうたえる「質の高い」オスを選択することのメリットが、歌の進化に影響する要因として中心的に扱われてきた (Kroodsma, 2017; Nowicki et al., 2002; Zahavi & Zahavi, 1997)。しかし、メスにとって異系交配を回避することも重要であり、幼鳥期の聴覚記憶を使ってそれを実現しているならば、今後の研究にこの視点を盛り込むことは、歌の進化に関するより妥当性の高い仮説の生成と検証に一定の貢献を果たすだろう。

3 歌選好研究における行動指標選択への示唆

メスの歌選好に関して、近年では歌呈示後の聴覚応答を調べるだけでなく、行動との相関を検討した研究や (キンカチョウ Chen et al., 2017; Van Ruijssevelt et al., 2018)、特定の脳領域の損傷や不活性化 (ジュウシマツ Elie et al., 2019; キンカチョウ Tomaszycski & Blaine, 2014)、歌の呈示と同期させた薬理操作や光遺伝学的操作 (キンカチョウ Barr et al., 2019; Day et al., 2019; ジュウシマツ Elie et al., 2019) が行動に与える影響を検討した研究がおこなわれている。神経機構に関する研究は、個々の脳部位の神経活動を探索的に調べる段階から、操作によって神経回路レベルのメカニズムの解明を試みる段階へ移行しつつある。ここで、どのような行動によって選好を測定するかは重要である。過去の脳損傷実験には CSD を測定したものもあるが (MacDougall-Shackleton et al., 1998)、上記のキンカチョウを対象とした研究の多くでは、生態学的な観点からの検証や正当化を多くにおこなわず、地鳴きやオペラント行動が測定されていた (Barr et al., 2019; Chen et al., 2017; Day et al., 2019; Van Ruijssevelt et al., 2018)。神経科学的な操作との併用しやすさは重要だが、歌による配偶者選択の神経機構を明らかにするという目的に照らして、複数の行動指標を利用したり個体レベルで指標間の相関を検討したりすることも必要であろう。たとえば本研究では、第 4 章の実験において扁桃核付近を損傷すると接近の選

択性が変化した個体もいた一方で、地鳴きの選択性にはまったく変化がみられなかった。このようにいくつかの行動を総合的に評価することで、関心のある脳部位の機能をより慎重に検証することができるかもしれない。

逆に、神経メカニズムの研究から副次的に行動の特性に関するフィードバックが得られることもあるだろう。第4章の実験結果について、仮に扁桃核の損傷が新奇性恐怖の低減を媒介して選択性を変化させたと解釈するならば、新奇な個体や歌に対する反応性の個体差も、歌選好の個体差を説明する要因のひとつである可能性がある。

歌への反応の測定方法についてさらなる探究が求められるのは、オスの場合にも同様である。第2章の分析では、幼鳥が手本となる歌にどのように反応したかと、その歌の学習との間に明瞭な関係を見出すことはできなかったが、今後の研究では、より自然なコミュニケーション場面において、そばで父親がうたっているときの幼鳥の行動を定量すれば、オスの幼鳥がもつ歌選好と歌生成学習の関連性が確かめられるかもしれない。

以上のように、とくに効率的に神経機構の研究を進めるためには、測定しやすい行動を利用することはやむを得ない場合があり、一貫した操作的定義を用いて研究間の比較を可能にすることは重要である。いっぽうで、生態学的な観点から行動実験のパラダイムを見直すことも同様に重要になるだろう。本研究では、雌雄の幼鳥・成鳥の行動を探索的に調べ、歌生成学習や配偶者選択との関連や神経メカニズムを検討した。結果の分析を通じて、歌の選好（ある刺激に対する選択的な反応）の解釈の多義性や刺激への注意や新奇性恐怖といった心理学的概念と関連付けられる可能性を具体的に示した。そこで、鳥の歌選好について、動物のコミュニケーションの実態に即した神経行動学的研究を進めていくために、既存の実験パラダイムについても測定する反応が自然な行動のどのような側面を切り取ったものなのかを問い、行動生態学的な研究と相互作用することの必要性をあらためて指摘したい。

4 将来の展望

本研究では第1章から第4章まで、「父親歌に対する選択的な行動」に着目して、発達・機能・神経機構を問う実験をおこなったが、父親歌への選好そのものの発達過程を検証したわけではない。第1章で考察したように、歌自体が学習で獲得されるという事実やキンカチョウなど他種でおこなわれた実証研究 (Clayton, 1988; Riebel, 2000)、およ

び第1章の実験2の結果（父親の代わりとなったオスの歌にも選択的な接近や発声がみられた）にもとづくと、ジュウシマツも父親の歌を聴く経験を通じて選好を獲得すると推測される。今後の研究では、巣間で卵を入れ替えて遺伝的な親ではない成鳥（里親）の歌を聴いて育った個体を使って、里親の歌に対する選好と遺伝的な親に対する選好の有無をテストすれば、遺伝と経験の要因をより厳密に分離することができる。その際、里親の歌を聴かせる時期を操作することで、学習にある種の臨界期や感受性期があるかどうかを検証することも有用であろう（キンカチョウではすでに部分的に試みられた Clayton, 1988）。あるいは、オスの里親を同居させるのではなく、スピーカーで再生した歌を聴かせることで、聴覚経験と社会経験を分離し、歌に対する刷り込みに生身の成鳥の視覚的な情報や相互作用が重要であるかどうかを調べることも可能である（Beecher et al., 2007; Chen et al., 2016）。その場合にも、可能な限り複数の行動指標を併用して選好を測定すれば、歌の記憶能力だけでなく、その記憶の機能的意義が検証できる。

また、第4章では脳損傷の技術的問題に課題が残ったが、将来的にはある細胞集団のみを損傷や操作の標的とするような技術を取り入れることも有効であろう。鳴禽類で導入された例はまだ多くはないが（Hissey et al., 2018; Roberts et al., 2017; Sánchez-Valpuesta et al., 2019）、遺伝学的な手法で投射関係などにもとづいて特定の神経細胞集団のみをアポトーシスさせる技術（Yang et al., 2013）、接近、発声、CSDの行動アッセイと合わせて適用することで、歌に対する各種の反応を担う神経回路メカニズムの解明が可能になるだろう。加えて、本研究で見つかった行動の雌雄差が生じるメカニズムや、選好の表出だけでなく選好が獲得される過程の神経機構についても、今後研究していく価値がある。

最後に、コミュニケーションにおける音声の使用や特定の音声への選好は、鳴禽類に限らず多くの種でみられる現象であり（Kuhl, 2007; Ryan et al., 2007; Wagner & Reiser, 2000; Yoon et al., 2013）、観察や実験から得られた行動学および神経科学的な知見を、鳴禽類のなかの異なる種間や、ヒトを含む異なる系統間の動物で比較することによって、音声コミュニケーションやそれを支える神経基盤の系統発生に関する理解が深まると期待される。

謝辞

博士研究をおこなうにあたり、岡ノ谷一夫先生には、研究計画から実験の実施、データの解析、論文執筆にわたってご指導を賜りました。また、とくに鳥の繁殖と組織学実験については池渕万季博士（理化学研究所）より、ホルモンの埋め込みについては森千紘博士（帝京大学）より、脳外科手術や歌の解析については柳原真博士（東京大学）と橘亮輔博士（東京大学）より、それぞれ技術的な指導と重要なアドバイスをいただき、研究を進めることができました。ここに深くお礼申し上げます。岡ノ谷研究室の構成員のみなさまには、平素から研究に関して議論を重ねてくださったこと、また動物の世話にご助力くださったことに、心から感謝申し上げます。日々の研究生活のなかでのやりとりや、いただいたアドバイスは、博士研究を進めるうえで精神的にも大きな助けとなりました。最後に、普段から生活を支えてくれる家族に感謝の気持ちを伝えます。

引用文献

- Abe, K., & Watanabe, D. (2011). Songbirds possess the spontaneous ability to discriminate syntactic rules. *Nature Neuroscience*, *14*(8), 1067–1074. doi: 10.1038/nn.2869
- Absil, P., Braquenier, J. B., Balthazart, J., & Ball, G. F. (2002). Effects of lesions of nucleus taeniae on appetitive and consummatory aspects of male sexual behavior in Japanese quail. *Brain, Behavior and Evolution*, *60*(1), 13–35. doi: 10.1159/000064119
- Ackermann, H., & Ziegler, W. (2013). A “birdsong perspective” on human speech production. In J. J. Bolhuis & M. Everaert (Eds.), *Birdsong, speech, and language: Exploring the evolution of mind and brain* (pp. 331–352). The MIT Press.
- Adkins-Regan, E., & Tomaszycski, M. (2007). Monogamy on the fast track. *Biology Letters*, *3*(6), 617–619. doi: 10.1098/rsbl.2007.0388
- Adret, P. (1993). Operant conditioning, song learning and imprinting to taped song in the zebra finch. *Animal Behaviour*, *46*(1), 149–159. doi: 10.1006/anbe.1993.1170
- Amin, N., Doupe, A., & Theunissen, F. E. (2007). Development of Selectivity for Natural Sounds in the Songbird Auditory Forebrain. *Journal of Neurophysiology*, *97*(5), 3517–3531. doi: 10.1152/jn.01066.2006
- Anderson, R. C. (2009). Operant conditioning and copulation solicitation display assays reveal a stable preference for local song by female swamp sparrows *Melospiza georgiana*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *64*(2), 215–223. doi: 10.1007/s00265-009-0838-y
- Baker, M. C., & Cunningham, M. A. (1985). The biology of birdsong dialects. *Behavioral and Brain Sciences*, *8*(1), 85–100. doi: 10.1017/S0140525X00019750
- Baker, M. C., Spittle-Nabors, K. J., & Bradley, D. C. (1981). Early experience determines song dialect responsiveness of female sparrows. *Science*, *214*(4522), 819–821. doi: 10.1126/science.214.4522.819
- Baptista, L. F., & Petrinovich, L. (1986). Song development in the white-crowned sparrow: social factors and sex differences. *Animal Behaviour*, *34*(5), 1359–1371. doi: 10.1016/S0003-3472(86)80207-X
- Baran, N. M., Peck, S. C., Kim, T. H., Goldstein, M. H., & Adkins-Regan, E. (2017). Early life manipulations of vasopressin-family peptides alter vocal learning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *284*(1859), 20171114. doi: 10.1098/rspb.2017.1114
- Baran, N. M., Sklar, N. C., & Adkins-Regan, E. (2016). Developmental effects of vasotocin and nonapeptide receptors on early social attachment and affiliative behavior in the zebra finch. *Hormones and Behavior*, *78*, 20–31. doi: 10.1016/j.yhbeh.2015.10.005

- Barr, H. J., Wall, E. M., & Woolley, S. C. (2019). Dopamine in the songbird auditory cortex shapes auditory preference. *BioRxiv*, 761783. doi: 10.1101/761783
- Barr, H. J., & Woolley, S. C. (2018). Developmental auditory exposure shapes responses of catecholaminergic neurons to socially-modulated song. *Scientific Reports*, 8(1), 11717. doi: 10.1038/s41598-018-30039-y
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. doi: 10.18637/jss.v067.i01
- Bateson, P. (1978). Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature*, 273(5664), 659–660. doi: 10.1038/273659a0
- Bateson, P., & Mameli, M. (2007). The innate and the acquired: Useful clusters or a residual distinction from folk biology? *Developmental Psychobiology*, 49(8), 818–831. doi: 10.1002/dev.20277
- Beckers, O. M., & Schul, J. (2008). Developmental plasticity of mating calls enables acoustic communication in diverse environments. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1640), 1243–1248. doi: 10.1098/rspb.2007.1765
- Beecher, M. D., Burt, J. M., O’Loughlen, A. L., Templeton, C. N., & Campbell, S. E. (2007). Bird song learning in an eavesdropping context. *Animal Behaviour*, 73(6), 929–935. doi: 10.1016/j.anbehav.2006.10.013
- Benichov, J. I., Benezra, S. E., Vallentin, D., Globerson, E., Long, M. A., & Tchernichovski, O. (2016). The forebrain song system mediates predictive call timing in female and male zebra finches. *Current Biology*, 26(3), 309–318. doi: 10.1016/j.cub.2015.12.037
- Berwick, R. C., Okanoya, K., Beckers, G. J. L., & Bolhuis, J. J. (2011). Songs to syntax: the linguistics of birdsong. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(3), 113–121. doi: 10.1016/j.tics.2011.01.002
- Bielsky, I. F., & Young, L. J. (2004). Oxytocin, vasopressin, and social recognition in mammals. *Peptides*, 25(9), 1565–1574. doi: 10.1016/j.peptides.2004.05.019
- Birdsong, D. (2005). Interpreting age effects in second language acquisition. In J. F. Kroll & A. M. B. de Groot (Eds.), *Handbook of bilingualism: Psycholinguistic approaches* (pp. 109–127). Oxford University Press.
- Bolhuis, J. J., & Gahr, M. (2006). Neural mechanisms of birdsong memory. *Nature Reviews Neuroscience*, 7(5), 347–357. doi: 10.1038/nrn1904
- Bolhuis, J. J., Hetebrij, E., Den Boer-Visser, A. M., De Groot, J. H., & Zijlstra, G. G. O. (2001). Localized immediate early gene expression related to the strength of song learning in socially reared zebra finches. *European Journal of Neuroscience*, 13(11), 2165–2170. doi: 10.1046/j.0953-816X.2001.01588.x

- Bolhuis, J. J., Okanoya, K., & Scharff, C. (2010). Twitter evolution: converging mechanisms in birdsong and human speech. *Nature Reviews. Neuroscience*, *11*(11), 747–759. doi: 10.1038/nrn2931
- Bolhuis, J. J., Zijlstra, G. G. O., den Boer-Visser, A. M., & Van der Zee, E. A. (2000). Localized neuronal activation in the zebra finch brain is related to the strength of song learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *97*(5), 2282–2285. doi: 10.1073/pnas.030539097
- Braaten, R. F., & Reynolds, K. (1999). Auditory preference for conspecific song in isolation-reared zebra finches. *Animal Behaviour*, *58*(1), 105–111. doi: 10.1006/anbe.1999.1134
- Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. (2011). *Principles of animal communication* (2nd ed.). Sinauer.
- Brainard, M. S., & Doupe, A. J. (2000). Auditory feedback in learning and maintenance of vocal behaviour. *Nature Reviews Neuroscience*, *1*(1), 31–40. doi: 10.1038/35036205
- Brainard, M. S., & Doupe, A. J. (2002). What songbirds teach us about learning. *Nature*, *417*(6886), 351–358.
- Brainard, M. S., & Doupe, A. J. (2013). Translating Birdsong: Songbirds as a Model for Basic and Applied Medical Research. *Annual Review of Neuroscience*, *36*(1), 489–517. doi: 10.1146/annurev-neuro-060909-152826
- Brenowitz, E. A., Baptista, L. F., Lent, K., & Wingfield, J. C. (1998). Seasonal plasticity of the song control system in wild Nuttall's white-crowned sparrows. *Journal of Neurobiology*, *34*(1), 69–82. doi: 10.1002/(SICI)1097-4695(199801)34:1<69::AID-NEU6>3.0.CO;2-A
- Brito, I., Britto, L. R. G., & Ferrari, E. A. M. (2011). Induction of Zenk protein expression within the nucleus taeniae of the amygdala of pigeons following tone and shock stimulation. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, *44*(8), 762–766. doi: 10.1590/S0100-879X2011007500066
- Campbell, D. L. M., & Hauber, M. E. (2009). Cross-fostering diminishes song discrimination in zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Animal Cognition*, *12*(3), 481–490. doi: 10.1007/s10071-008-0209-5
- Catchpole, C. K. (1973). The functions of advertising song in the sedge warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and the reed warbler (*A. scirpaceus*). *Behaviour*, *46*(3–4), 300–320. doi: 10.1163/156853973x00067
- Catchpole, C. K., & Slater, P. J. B. (2008). *Bird Song* (C. K. Catchpole & P. J. B. Slater (Eds.)). Cambridge University Press. doi: 10.1017/CBO9780511754791
- Charlesworth, D., & Charlesworth, B. (1987). Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *18*, 237–268.
- Chen, Y., Clark, O., & Woolley, S. C. (2017). Courtship song preferences in female zebra finches are

- shaped by developmental auditory experience. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1855), 18–20. doi: 10.1098/rspb.2017.0054
- Chen, Y., Matheson, L. E., & Sakata, J. T. (2016). Mechanisms underlying the social enhancement of vocal learning in songbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(24), 6641–6646. doi: 10.1073/pnas.1522306113
- Cheng, M.-F., Chaiken, M., Zuo, M., & Miller, H. (1999). Nucleus taenia of the amygdala of birds: anatomical and functional studies in ring doves (*Streptopelia risoria*) and European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Brain, Behavior and Evolution*, 53(5–6), 243–270. doi: 10.1159/000006597
- Chew, S. J., Vicario, D. S., & Nottebohm, F. (1996). A large-capacity memory system that recognizes the calls and songs of individual birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(5), 1950–1955. doi: 10.1073/pnas.93.5.1950
- Clayton, N. S. (1988). Song discrimination learning in zebra finches. *Animal Behaviour*, 36(4), 1016–1024. doi: 10.1016/S0003-3472(88)80061-7
- Clayton, N. S. (1989). Song, sex and sensitive phases in the behavioural development of birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 4(3), 82–84. doi: 10.1016/0169-5347(89)90156-0
- Clayton, N. S. (1990). Subspecies recognition and song learning in zebra finches. *Animal Behaviour*, 40(6), 1009–1017. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80169-1
- Collins, S. (2004). Vocal fighting and flirting: The functions of birdsong. In P. Marler & H. Slabbekoorn (Eds.), *Nature's music: The science of birdsong* (pp. 39–79). Elsevier. doi: 10.1016/B978-012473070-0/50005-0
- Collins, S. A., & ten Cate, C. (1996). Does beak colour affect female preference in zebra finches? *Animal Behaviour*, 52(1), 105–112. doi: 10.1006/anbe.1996.0156
- Cooper, R. P., & Aslin, R. N. (1990). Preference for infant-directed speech in the first month after Birth. *Child Development*, 61(5), 1584–1595. doi: 10.1111/j.1467-8624.1990.tb02885.x
- Darwin, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray.
- Davis, M. (1992). The role of the amygdala in fear and anxiety. *Annual Review of Neuroscience*, 15(1), 353–375. doi: 10.1146/annurev.ne.15.030192.002033
- Dawkins, R., & Krebs, J. R. (1978). Animal signals: Information or manipulation? In R. Dawkins & J. R. Krebs (Eds.), *Behavioural ecology: An evolutionary approach* (pp. 282–309). Blackwell Scientific.
- Day, N. F., Saxon, D., Robbins, A., Harris, L., Nee, E., Shroff-Mehta, N., Stout, K., Sun, J., Lillie, N., Burns, M., Korn, C., & Coleman, M. J. (2019). D2 dopamine receptor activation induces female preference for male song in the monogamous zebra finch. *The Journal of Experimental Biology*, 222(5), jeb191510. doi: 10.1242/jeb.191510
- DeKeyser, R. M. (2000). The robustness of critical period effects in second language acquisition.

- Studies in Second Language Acquisition*, 22(4), 499–533. doi: 10.1017/s0272263100004022
- Dong, S., & Clayton, D. F. (2009). Habituation in songbirds. *Neurobiology of Learning and Memory*, 92(2), 183–188. doi: 10.1016/j.nlm.2008.09.009
- Doupe, A. J., & Kuhl, P. K. (1999). Birdsong and human speech: Common themes and mechanisms. *Annual Review of Neuroscience*, 22(1), 567–631. doi: 10.1146/annurev.neuro.22.1.567
- Dunning, J. L., Maze, S. E., Atwood, E. J., & Prather, J. F. (2018). Caudal mesopallial neurons in female songbirds bridge sensory and motor brain regions. *Journal of Comparative Neurology*, 526(10), 1703–1711. doi: 10.1002/cne.24440
- Dunning, J. L., Pant, S., Bass, A., Coburn, Z., & Prather, J. F. (2014). Mate choice in adult female Bengalese finches: Females express consistent preferences for individual males and prefer female-directed song performances. *PLoS ONE*, 9(2), e89438. doi: 10.1371/journal.pone.0089438
- Dunning, J. L., Pant, S., Murphy, K., & Prather, J. F. (2020). Female finches prefer courtship signals indicating male vigor and neuromuscular ability. *PLOS ONE*, 15(1), e0226580. doi: 10.1371/journal.pone.0226580
- Eales, L. A. (1989). The influences of visual and vocal interaction on song learning in Zebra finches. *Animal Behaviour*, 37(3), 507–520. doi: 10.1016/0003-3472(89)90097-3
- Earp, S. E., & Maney, D. L. (2012). Birdsong: Is it music to their ears? *Frontiers in Evolutionary Neuroscience*, 4, 14. doi: 10.3389/fnevo.2012.00014
- Elie, J. E., Hoffmann, S., Dunning, J. L., Coleman, M. J., Fortune, E. S., & Prather, J. F. (2019). From perception to action: The role of auditory input in shaping vocal communication and social behaviors in birds. *Brain, Behavior and Evolution*, 94(1–4), 51–60. doi: 10.1159/000504380
- Elie, J. E., & Theunissen, F. E. (2016). The vocal repertoire of the domesticated zebra finch: a data-driven approach to decipher the information-bearing acoustic features of communication signals. *Animal Cognition*, 19(2), 285–315. doi: 10.1007/s10071-015-0933-6
- Epinat, G., & Lenormand, T. (2009). The evolution of assortative mating and selfing with in- and outbreeding depression. *Evolution*, 63(8), 2047–2060. doi: 10.1111/j.1558-5646.2009.00700.x
- Eriksson, D., & Wallin, L. (1986). Male bird song attracts females - a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19(4), 297–299. doi: 10.1007/BF00300645
- Faul, F., Erdfelder, E., Lang, A. G., & Buchner, A. (2007). G*Power 3: A flexible statistical power analysis program for the social, behavioral, and biomedical sciences. *Behavior Research Methods*, 39(2), 175–191. doi: 10.3758/BF03193146
- Ferguson, J. N., Aldag, J. M., Insel, T. R., & Young, L. J. (2001). Oxytocin in the medial amygdala is essential for social recognition in the mouse. *Journal of Neuroscience*, 21(20), 8278–8285. doi: 10.1523/jneurosci.21-20-08278.2001

- Fonseca, P., & Allen Revez, M. (2002). Temperature dependence of cicada songs (Homoptera, Cicadoidea). *Journal of Comparative Physiology - A Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, *187*(12), 971–976. doi: 10.1007/s00359-001-0267-5
- Fraser, D., & Matthews, L. R. (1997). Preference and motivation testing. In M. C. Appleby & B. O. Hughes (Eds.), *Animal welfare* (pp. 159–173). CAB International.
<https://www.wellbeingintlstudiesrepository.org/valaexp>
- Fromkin, V., Krashen, S., Curtiss, S., Rigler, D., & Rigler, M. (1974). The development of language in genie: a case of language acquisition beyond the “critical period.” *Brain and Language*, *1*(1), 81–107. doi: 10.1016/0093-934X(74)90027-3
- Fujii, T. G., Ikebuchi, M., & Okanoya, K. (2016). Auditory responses to vocal sounds in the songbird nucleus taeniae of the amygdala and the adjacent arcopallium. *Brain, Behavior and Evolution*, *87*(4), 275–289. doi: 10.1159/000447233
- Fukushima, Y., & Aoki, K. (2000). The role of the dorsomedial nucleus (DM) of Intercollicular Complex with Regard to Sexual Difference of Distance Calls in Bengalese Finches. *Zoological Science*, *17*(9), 1231–1238. doi: 10.2108/zsj.17.1231
- Fukushima, Y., & Aoki, K. (2002). Neural function of the mesencephalic dorsomedial nucleus (DM) on Distance Call Production in Bengalese Finches. *Zoological Science*, *19*(4), 393–402. doi: 10.2108/zsj.19.393
- Gentner, T. Q., & Hulse, S. H. (2000). Female european starling preference and choice for variation in conspecific male song. *Animal Behaviour*, *59*(2), 443–458. doi: 10.1006/anbe.1999.1313
- Gerhardt, H. C., & Huber, F. (2002). *Acoustic communication in insects and anurans: Common problems and diverse solutions*. University of Chicago Press.
- Gobes, S. M. H., & Bolhuis, J. J. (2007). Birdsong memory: A neural dissociation between song recognition and production. *Current Biology*, *17*(9), 789–793. doi: 10.1016/J.CUB.2007.03.059
- Gobes, S. M. H., Jennings, R. B., & Maeda, R. K. (2019). The sensitive period for auditory-vocal learning in the zebra finch: Consequences of limited-model availability and multiple-tutor paradigms on song imitation. *Behavioural Processes*, *163*, 5–12. doi: 10.1016/j.beproc.2017.07.007
- Grant, B. R., & Grant, P. R. (1996). Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin’s finches. *Evolution*, *50*(6), 2471–2487. doi: 10.1111/j.1558-5646.1996.tb03633.x
- Grant, B. R., & Grant, P. R. (2010). Songs of Darwin’s finches diverge when a new species enters the community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(47), 20156–20163. doi: 10.1073/pnas.1015115107
- Grant, P. R., & Grant, B. R. (2008). Pedigrees, assortative mating and speciation in Darwin’s finches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *275*(1635), 661–668. doi:

10.1098/rspb.2007.0898

- Grant, P. R., & Grant, B. R. (2018). Role of sexual imprinting in assortative mating and premating isolation in Darwin's finches. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(46), E10879–E10887. doi: 10.1073/pnas.1813662115
- Grant, P. R., & Rosemary Grant, B. (1997). Hybridization, sexual imprinting, and mate choice. *American Naturalist*, *149*(1), 1–28. doi: 10.1086/285976
- Greenberg, R. (2003). The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. In S. M. Reader & K. N. Laland (Eds.), *Animal Innovation* (Issue 1886, pp. 175–196). Oxford University Press. doi: 10.1093/acprof:oso/9780198526223.003.0008
- Greenfield, M. D. (2002). *Signalers and Receivers: Mechanisms and Evolution of Arthropod Communication*. Oxford University Press.
- Greggor, A. L., Thornton, A., & Clayton, N. S. (2015). Neophobia is not only avoidance: improving neophobia tests by combining cognition and ecology. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *6*, 82–89. doi: 10.1016/j.cobeha.2015.10.007
- Hall, M. L., Rittenbach, M. R. D., & Vehrencamp, S. L. (2015). Female song and vocal interactions with males in a neotropical wren. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *3*, 12. doi: 10.3389/fevo.2015.00012
- Harari, A. R., Handler, A. M., & Landolt, P. J. (1999). Size-assortative mating, male choice and female choice in the curculionid beetle *Diaprepes abbreviatus*. *Animal Behaviour*, *58*(6), 1191–1200. doi: 10.1006/anbe.1999.1257
- Hasson, O. (1994). Cheating signals. *Journal of Theoretical Biology*, *167*(3), 223–238. doi: 10.1006/jtbi.1994.1065
- Hernandez, A. M., & MacDougall-Shackleton, S. A. (2004). Effects of early song experience on song preferences and song control and auditory brain regions in female house finches (*Carpodacus mexicanus*). *Journal of Neurobiology*, *59*(2), 247–258. doi: 10.1002/neu.10312
- Hernandez, A. M., Phillmore, L. S., & MacDougall-Shackleton, S. A. (2008). Effects of learning on song preferences and Zenk expression in female songbirds. *Behavioural Processes*, *77*(2), 278–284. doi: 10.1016/j.beproc.2007.11.001
- Hisey, E., Kearney, M. G., & Mooney, R. (2018). A common neural circuit mechanism for internally guided and externally reinforced forms of motor learning. *Nature Neuroscience*, *21*(4), 589–597. doi: 10.1038/s41593-018-0092-6
- Holveck, M.-J., & Riebel, K. (2007). Preferred songs predict preferred males: consistency and repeatability of zebra finch females across three test contexts. *Animal Behaviour*, *74*(2), 297–309. doi: 10.1016/J.ANBEHAV.2006.08.016
- Honda, E., & Okanoya, K. (1999). Acoustical and syntactical comparisons between songs of the

- White-backed munia (*Lonchura striata*) and its domesticated strain, the Bengalese Finch (*Lonchura striata* var. *domestica*). *Zoological Science*, *16*(2), 319–326. doi: 10.2108/zsj.16.319
- Hosino, T., & Okanoya, K. (2000). Lesion of a higher-order song nucleus disrupts phrase level complexity in Bengalese finches. *NeuroReport*, *11*(10), 2091–2095. doi: 10.1097/00001756-200007140-00007
- Houx, B. B., & Ten Cate, C. (1999). Song learning from playback in zebra finches: Is there an effect of operant contingency? *Animal Behaviour*, *57*(4), 837–845. doi: 10.1006/anbe.1998.1046
- Hyman, J. (2003). Countersinging as a signal of aggression in a territorial songbird. *Animal Behaviour*, *65*(6), 1179–1185. doi: 10.1006/anbe.2003.2175
- Ikebuchi, M., Hasegawa, T., & Bischof, H.-J. (2009). Amygdala and socio-sexual behavior in male zebra finches. *Brain, Behavior and Evolution*, *74*(4), 250–257. doi: 10.1159/000264660
- Ikebuchi, M., Nanbu, S., Okanoya, K., Suzuki, R., & Bischof, H.-J. (2013). Very early development of nucleus taeniae of the amygdala. *Brain, Behavior and Evolution*, *81*(1), 12–26. doi: 10.1159/000342785
- Irwin, D. E., & Price, T. (1999). Sexual imprinting, learning and speciation. In *Heredity* (Vol. 82, Issue 4, pp. 347–354). Blackwell Publishing Ltd. doi: 10.1038/sj.hdy.6885270
- James, L. S., & Sakata, J. T. (2014). Vocal motor changes beyond the sensitive period for song plasticity. *Journal of Neurophysiology*, *112*(9), 2040–2052. doi: 10.1152/jn.00217.2014
- James, L. S., Sun, H., Wada, K., & Sakata, J. T. (2020). Statistical learning for vocal sequence acquisition in a songbird. *Scientific Reports*, *10*(1), 2248. doi: 10.1038/s41598-020-58983-8
- Jarvis, E. D., Scharff, C., Grossman, M. R., Ramos, J. A., & Nottebohm, F. (1998). For whom the bird sings: Context-dependent gene expression. *Neuron*, *21*(4), 775–788. doi: 10.1016/S0896-6273(00)80594-2
- Jarvis, E. D., Yu, J., Rivas, M. V., Horita, H., Feenders, G., Whitney, O., Jarvis, S. C., Jarvis, E. R., Kubikova, L., Puck, A. E. P., Siang-Bakshi, C., Martin, S., McElroy, M., Hara, E., Howard, J., Pfenning, A., Mouritsen, H., Chen, C. C., & Wada, K. (2013). Global view of the functional molecular organization of the avian cerebrum: Mirror images and functional columns. *Journal of Comparative Neurology*, *521*(16), 3614–3665. doi: 10.1002/cne.23404
- Jiang, Y., Bolnick, D. I., & Kirkpatrick, M. (2013). Assortative mating in animals. *The American Naturalist*, *181*(6), E125–E138. doi: 10.1086/670160
- Jin, H., & Clayton, D. F. (1997). Localized changes in immediate-early gene regulation during sensory and motor learning in zebra finches. *Neuron*, *19*(5), 1049–1059. doi: 10.1016/S0896-6273(00)80396-7
- Kagawa, H., Yamada, H., Lin, R., Mizuta, T., Hasegawa, T., & Okanoya, K. (2012). Ecological correlates of song complexity in white-rumped munias. *Interaction Studies*, *13*(2), 263–284. doi:

10.1075/is.13.2.05kag

- Kao, M. H., & Brainard, M. S. (2006). Lesions of an avian basal ganglia circuit prevent context-dependent changes to song variability. *Journal of Neurophysiology*, *96*(3), 1441–1455. doi: 10.1152/jn.01138.2005
- Kato, Y., Hasegawa, T., & Okanoya, K. (2010). Song preference of female Bengalese finches as measured by operant conditioning. *Journal of Ethology*, *28*(3), 447–453. doi: 10.1007/s10164-010-0203-7
- Kato, Y., Kato, M., Hasegawa, T., & Okanoya, K. (2010). Song memory in female birds: neuronal activation suggests phonological coding. *NeuroReport*, *21*(6), 404–409. doi: 10.1097/WNR.0b013e32833730b7
- Kawecki, T. J., & Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, *7*(12), 1225–1241. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x
- Keen, S., Meliza, C. D., Pilowsky, J., & Rubenstein, D. R. (2016). Song in a social and sexual context: Vocalizations signal identity and rank in both Sexes of a Cooperative Breeder. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *4*, 46. doi: 10.3389/fevo.2016.00046
- Kikusui, T., Nakanishi, K., Nakagawa, R., Nagasawa, M., Mogi, K., & Okanoya, K. (2011). Cross fostering experiments suggest that mice songs are innate. *PLoS ONE*, *6*(3), e17721. doi: 10.1371/journal.pone.0017721
- Kirkden, R. D., & Pajor, E. A. (2006). Using preference, motivation and aversion tests to ask scientific questions about animals' feelings. *Applied Animal Behaviour Science*, *100*(1–2), 29–47. doi: 10.1016/j.applanim.2006.04.009
- Konishi, M. (1965). The role of auditory feedback in the control of vocalization in the white-crowned sparrow. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, *22*(7), 770–783. doi: 10.1111/j.1439-0310.1965.tb01688.x
- Kroodsma, D. (2017). Birdsong performance studies: a contrary view. *Animal Behaviour*, *125*, e1–e16. doi: 10.1016/j.anbehav.2016.06.015
- Kroodsma, D. E. (1976). Reproductive development in a female songbird: Differential stimulation by quality of male song. *Science*, *192*(4239), 574–575. doi: 10.1126/science.192.4239.574
- Kroodsma, D. E., & Byers, B. E. (1991). The Function(s) of Bird Song. *American Zoology*, *328*(31), 318–328.
- Kroodsma, D. E., & Miller, E. H. (Eds.). (1996). *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press.
- Kroodsma, D. E., Vielliard, J. M. E., & Gary Stiles, F. (1996). Study of bird sounds in the neotropics: urgency and opportunity. In D. E. Kroodsma & E. H. Miller (Eds.), *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (pp. 269–282). Cornell University Press.

- Kuhl, P. K. (2007). Is speech learning “gated” by the social brain? *Developmental Science*, *10*(1), 110–120. doi: 10.1111/j.1467-7687.2007.00572.x
- Kuhl, P. K. (2010). Brain mechanisms in early language acquisition. *Neuron*, *67*(5), 713–727. doi: 10.1016/j.neuron.2010.08.038
- Kuhl, P. K., Tsao, F. M., & Liu, H. M. (2003). Foreign-language experience in infancy: Effects of short-term exposure and social interaction on phonetic learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *100*(15), 9096–9101. doi: 10.1073/pnas.1532872100
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest package: Tests in linear mixed effects models. *Journal of Statistical Software*, *82*(13), 1–26. doi: 10.18637/jss.v082.i13
- Lachlan, R. F., & Nowicki, S. (2012). How reliable is song learning accuracy as a signal of male early condition? *The American Naturalist*, *180*(6), 751–761. doi: 10.1086/668010
- Laland, K. N. (1994). On the evolutionary consequences of sexual imprinting. *Evolution*, *48*(2), 477–489. doi: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb01325.x
- Lampen, J., Jones, K., McAuley, J. D., Chang, S.-E., & Wade, J. (2014). Arrhythmic song exposure increases ZENK expression in auditory cortical areas and nucleus taeniae of the adult zebra Finch. *PloS One*, *9*(9), e108841. doi: 10.1371/journal.pone.0108841
- Langmore, N. E., Davies, N. B., Hatchwell, B. J., & Hartley, I. R. (1996). Female song attracts males in the alpine accentor *Prunella collaris*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *263*(1367), 141–146. doi: 10.1098/rspb.1996.0022
- Lauay, C., Gerlach, N. M., Adkins-Regan, E., & DeVoogd, T. J. (2004). Female zebra finches require early song exposure to prefer high-quality song as adults. *Animal Behaviour*, *68*(6), 1249–1255. doi: 10.1016/j.anbehav.2003.12.025
- Lipkind, D., Marcus, G. F., Bemis, D. K., Sasahara, K., Jacoby, N., Takahasi, M., Suzuki, K., Feher, O., Ravbar, P., Okanoya, K., & Tchernichovski, O. (2013). Stepwise acquisition of vocal combinatorial capacity in songbirds and human infants. *Nature*, *498*(7452), 104–108. doi: 10.1038/nature12173
- London, S. E., & Clayton, D. F. (2008). Functional identification of sensory mechanisms required for developmental song learning. *Nature Neuroscience*, *11*(5), 579–586. doi: 10.1038/nn.2103
- Luo, Z., Hu, M., Hong, M., Li, C., Gu, Q., Gu, Z., Liao, C., Zhao, M., & Wu, H. (2015). Outbreeding avoidance as probable driver of mate choice in the Asiatic toad. *Journal of Zoology*, *295*(3), 223–231. doi: 10.1111/jzo.12183
- Macdougall-Shackleton, E. A., Derryberry, E. P., & Hahn, T. P. (2002). Nonlocal male mountain white-crowned sparrows have lower paternity and higher parasite loads than males singing local dialect. *Behavioral Ecology*, *13*(5), 682–689. <https://academic.oup.com/beheco/article->

abstract/13/5/682/327757

- MacDougall-Shackleton, E. A., & MacDougall-Shackleton, S. A. (2001). Cultural and genetic evolution in mountain white-crowned sparrows: Song dialects are associated with population structure. *Evolution*, 55(12), 2568–2575. doi: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00769.x
- MacDougall-Shackleton, S. A., Hulse, S. H., & Ball, G. F. (1998). Neural bases of song preferences in female zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *NeuroReport*, 9(13), 3047–3052. doi: 10.1097/00001756-199809140-00024
- Mandelblat-Cerf, Y., Las, L., Denissenko, N., & Fee, M. (2014). A role for descending auditory cortical projections in songbird vocal learning. *ELife*, 2014(3). doi: 10.7554/eLife.02152.001
- Maney, D. L., MacDougall-Shackleton, E. A., MacDougall-Shackleton, S. A., Ball, G. F., & Hahn, T. P. (2003). Immediate early gene response to hearing song correlates with receptive behavior and depends on dialect in a female songbird. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 189(9), 667–674. doi: 10.1007/s00359-003-0441-z
- Mann, N. I., & Slater, P. J. B. (1995). Song tutor choice by zebra finches in aviaries. *Animal Behaviour*, 49(3), 811–820. doi: 10.1016/0003-3472(95)80212-6
- Marler, Peter. (1970). A comparative approach to vocal learning: Song development in white-crowned sparrows. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 71(2), 1–25. doi: 10.1037/h0029144
- Marler, Peter. (1999). On innateness: are sparrow songs “learned” or “innate”? In M. D. Hauser & M. Konishi (Eds.), *The design of animal communication* (pp. 293–318). The MIT Press.
- Marler, Peter. (2004). Bird calls: Their potential for behavioral neurobiology. In H. P. Zeigler & P. Marler (Eds.), *Annals New York Academy of Science: vol. 1016* (pp. 31–44). New York Academy of Sciences. <https://psycnet.apa.org/record/2004-16790-002>
- Martin, P., & Bateson, P. (2007). How good is your research design? In P. Martin & P. Bateson (Eds.), *Measuring behaviour: an introductory guide* (pp. 86–102). Cambridge University Press.
- Mayberry, R. I., & Eichen, E. B. (1991). The long-lasting advantage of learning sign language in childhood: Another look at the critical period for language acquisition. *Journal of Memory and Language*, 30(4), 486–512. doi: 10.1016/0749-596X(91)90018-F
- McDonald, M. V. (1989). Function of song in Scott’s seaside sparrow, *Ammodramus maritimus* peninsulae. *Animal Behaviour*, 38(3), 468–485. doi: 10.1016/S0003-3472(89)80040-5
- Mello, C. V., Kaser, T., Buckner, A. A., Wirthlin, M., & Lovell, P. V. (2019). Molecular architecture of the zebra finch arcopallium. *Journal of Comparative Neurology*, 527(15), 2512–2556. doi: 10.1002/cne.24688
- Mello, C. V., Vicario, D. S., & Clayton, D. F. (1992). Song presentation induces gene expression in the songbird forebrain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of*

- America*, 89(15), 6818–6822. doi: 10.1073/pnas.89.15.6818
- Miller-Sims, V. C., & Bottjer, S. W. (2014). Development of neural responsivity to vocal sounds in higher level auditory cortex of songbirds. *Journal of Neurophysiology*, 112(1), 81–94. doi: 10.1152/jn.00484.2013
- Miller, D. B. (1979a). The acoustic basis of mate recognition by female Zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Animal Behaviour*, 27, 376–380. doi: 10.1016/0003-3472(79)90172-6
- Miller, D. B. (1979b). Long-term recognition of father's song by female zebra finches. *Nature*, 280(5721), 389–391. doi: 10.1038/280389a0
- Moon, C., Cooper, R. P., & Fifer, W. P. (1993). Two-day-olds prefer their native language. *Infant Behavior and Development*, 16(4), 495–500. doi: 10.1016/0163-6383(93)80007-U
- Morisaka, T., Katahira, K., & Okanoya, K. (2008). Variability in preference for conspecific songs with syntactical complexity in female Bengalese Finches: towards an understanding of song evolution. *Ornithological Science*, 7(1), 75–84. doi: 10.2326/1347-0558(2008)7[75:VIPFCS]2.0.CO;2
- Morton, E. S. (1996). A comparison of vocal behavior among tropical and temperate passerine birds. In D. E. Kroodsma & E. H. Miller (Eds.), *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (pp. 258–268). Cornell University Press.
- Nagle, L., Kreutzer, M., & Vallet, E. (2002). Adult female canaries respond to male song by calling. *Ethology*, 108(5), 463–472. doi: 10.1046/j.1439-0310.2002.00790.x
- Nelson, D. A., & Marler, P. (1993). Innate recognition of song in white-crowned sparrows: a role in selective vocal learning? *Animal Behaviour*, 46(4), 806–808. doi: 10.1006/anbe.1993.1258
- Nelson, D. A., Marler, P., Soha, J. A., & Fullerton, A. L. (1997). The timing of song memorization differs in males and females: a new assay for avian vocal learning. *Animal Behaviour*, 54(3), 587–597. doi: 10.1006/ANBE.1996.0456
- Newport, E. L. (1990). Maturation constraints on language learning. *Cognitive Science*, 14(1), 11–28. doi: 10.1016/0364-0213(90)90024-Q
- Nishizawa, K., Izawa, E.-I., & Watanabe, S. (2011). Neural-activity mapping of memory-based dominance in the crow: neural networks integrating individual discrimination and social behaviour control. *Neuroscience*, 197, 307–319. doi: 10.1016/j.neuroscience.2011.09.001
- Nottebohm, F. (1968). Auditory experience and song development in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis*, 110(4), 549–568. doi: 10.1111/j.1474-919X.1968.tb00063.x
- Nottebohm, F. (1969). The “critical period” for song learning. *Ibis*, 111(3), 386–387. doi: 10.1111/j.1474-919X.1969.tb02551.x
- Nowicki, S., Searcy, W. A., & Peters, S. (2002). Brain development, song learning and mate choice in birds: A review and experimental test of the “nutritional stress hypothesis.” *Journal of*

- Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 188(11–12), 1003–1014. doi: 10.1007/s00359-002-0361-3
- O’Loughlen, A. L., & Beecher, M. D. (1997). Sexual preferences for mate song types in female song sparrows. *Animal Behaviour*, 53(4), 835–841. doi: 10.1006/anbe.1996.0348
- Odom, K. J., Hall, M. L., Riebel, K., Omland, K. E., & Langmore, N. E. (2014). Female song is widespread and ancestral in songbirds. *Nature Communications*, 5(1), 3379. doi: 10.1038/ncomms4379
- Okanoya, K., & Takashima, A. (1997). Auditory preference of the female as a factor directing the evolution of Bengalese finch songs. *Trans Tech Comm Psychol Physiol Acoust*, 27, 1–6.
- Okanoya, K. (2004). Song syntax in Bengalese finches: Proximate and ultimate analyses. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 34, pp. 297–346). doi: 10.1016/S0065-3454(04)34008-8
- Oller, D. K., & Eilers, R. E. (1988). The role of audition in infant babbling. *Child Development*, 59(2), 441–449. doi: 10.2307/1130323
- Ono, S., Okanoya, K., & Seki, Y. (2016). Hierarchical emergence of sequence sensitivity in the songbird auditory forebrain. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 202(3), 163–183. doi: 10.1007/s00359-016-1070-7
- Oregon Health & Science University, Portland, OR 97239. (n.d.). <http://www.zebrafinchatlas.org>
- Owren, M. J., Rendall, D., & Ryan, M. J. (2010). Redefining animal signaling: Influence versus information in communication. *Biology and Philosophy*, 25(5), 755–780. doi: 10.1007/s10539-010-9224-4
- Pallier, C. (2013). Age effects in language acquisition and attrition. In Johan J. Bolhuis & M. Everaert (Eds.), *Birdsong, Speech, and Language: Exploring the Evolution of Mind and Brain* (pp. 317–330). The MIT Press.
- Partan, S. R., & Marler, P. (2005). Issues in the classification of multimodal communication signals. *American Naturalist*, 166(2), 231–245. doi: 10.1086/431246
- Perez, E. C., Meurisse, M., Hervé, L., Georgelin, M., Constantin, P., Cornilleau, F., Love, S. A., Lévy, F., Calandreau, L., & Bertin, A. (2020). Object and food novelty induce distinct patterns of c-fos immunoreactivity in amygdala and striatum in domestic male chicks (*Gallus gallus domesticus*). *Behavioural Brain Research*, 381, 112453. doi: 10.1016/j.bbr.2019.112453
- Perkes, A., White, D., Wild, J. M., & Schmidt, M. (2019). Female songbirds: The unsung drivers of courtship behavior and its neural substrates. *Behavioural Processes*, 163, 60–70. doi: 10.1016/j.beproc.2017.12.004
- Phan, M. L., Pytte, C. L., & Vicario, D. S. (2006). Early auditory experience generates long-lasting memories that may subserve vocal learning in songbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(4), 1088–1093. doi: 10.1073/pnas.0510136103

- Price, P. H. (1979). Developmental determinants of structure in zebra finch song. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 93(2), 260–277. doi: 10.1037/h0077553
- Pusey, A., & Wolf, M. (1996). Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology and Evolution*, 11(5), 201–206. doi: 10.1016/0169-5347(96)10028-8
- Ramírez-Esparza, N., García-Sierra, A., & Kuhl, P. K. (2014). Look who’s talking: speech style and social context in language input to infants are linked to concurrent and future speech development. *Developmental Science*, 17(6), 880–891. doi: 10.1111/desc.12172
- Reiner, A., Perkel, D. J., Bruce, L. L., Butler, A. B., Csillag, A., Kuenzel, W., Medina, L., Paxinos, G., Shimizu, T., Striedter, G., Wild, M., Ball, G. F., Durand, S., Gütürkün, O., Lee, D. W., Mello, C. V., Powers, A., White, S. a., Hough, G., ... Jarvis, E. D. (2004). Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. *The Journal of Comparative Neurology*, 473(3), 377–414. doi: 10.1002/cne.20118
- Rendall, D., Owren, M. J., & Ryan, M. J. (2009). What do animal signals mean? *Animal Behaviour*, 78(2), 233–240. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.06.007
- Riebel, K. (2000). Early exposure leads to repeatable preferences for male song in female zebra finches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1461), 2553–2558. doi: 10.1098/rspb.2000.1320
- Riebel, K., & Slater, P. J. B. (1998). Testing female chaffinch song preferences by operant conditioning. *Animal Behaviour*, 56(6), 1443–1453. doi: 10.1006/anbe.1998.0933
- Riebel, K., Smallegange, I. M., Terpstra, N. J., & Bolhuis, J. J. (2002). Sexual equality in zebra finch song preference: Evidence for a dissociation between song recognition and production learning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1492), 729–733. doi: 10.1098/rspb.2001.1930
- Riebel, K. (2016). Understanding sex differences in form and function of bird song: The importance of studying song learning processes. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4, 62. doi: 10.3389/fevo.2016.00062
- Riebel, K., Odom, K. J., Langmore, N. E., & Hall, M. L. (2019). New insights from female bird song: towards an integrated approach to studying male and female communication roles. *Biology Letters*, 15(4), 20190059. doi: 10.1098/rsbl.2019.0059
- Roberts, T. F., Hisey, E., Tanaka, M., Kearney, M. G., Chattree, G., Yang, C. F., Shah, N. M., & Mooney, R. (2017). Identification of a motor-to-auditory pathway important for vocal learning. *Nature Neuroscience*, 20(7), 978–986. doi: 10.1038/nn.4563
- Rodríguez-Saltos, C. A. (2017). To become senders, songbirds must be receivers first. *Integrative and Comparative Biology*, 57(4), 910–919. doi: 10.1093/icb/ix106
- Rosenthal, G. G., & Ryan, M. J. (2000). Visual and acoustic communication in non-human animals: A

- comparison. *Journal of Biosciences*, 25(3), 285–290. doi: 10.1007/BF02703937
- Roth, T. C., LaDage, L. D., & Pravosudov, V. V. (2010). Learning capabilities enhanced in harsh environments: A common garden approach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1697), 3187–3193. doi: 10.1098/rspb.2010.0630
- Ryan, M. J., Bernal, X. E., & Rand, A. S. (2007). Patterns of mating call preferences in túngara frogs, *Physalaemus pustulosus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(6), 2235–2247. doi: 10.1111/j.1420-9101.2007.01420.x
- Sakata, J. T., Hampton, C. M., & Brainard, M. S. (2008). Social modulation of sequence and syllable variability in adult birdsong. *Journal of Neurophysiology*, 99(4), 1700–1711. doi: 10.1152/jn.01296.2007
- Sánchez-Valpuesta, M., Suzuki, Y., Shibata, Y., Toji, N., Ji, Y., Afrin, N., Asogwa, C. N., Kojima, I., Mizuguchi, D., Kojima, S., Okanoya, K., Okado, H., Kobayashi, K., & Wada, K. (2019). Corticobasal ganglia projecting neurons are required for juvenile vocal learning but not for adult vocal plasticity in songbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(45), 22833–22843. doi: 10.1073/pnas.1913575116
- Sasahara, K., & Ikegami, T. (2007). Evolution of birdsong syntax by interjection communication. *Artificial Life*, 13(3), 259–277. doi: 10.1162/artl.2007.13.3.259
- Schubloom, H. E., & Woolley, S. C. (2016). Variation in social relationships relates to song preferences and EGR1 expression in a female songbird. *Developmental Neurobiology*, 76(9), 1029–1040. doi: 10.1002/dneu
- Schwabl, H., & Kriner, E. (1991). Territorial aggression and song of male European robins (*Erithacus rubecula*) in autumn and spring: Effects of antiandrogen treatment. *Hormones and Behavior*, 25(2), 180–194. doi: 10.1016/0018-506X(91)90049-N
- Searcy, W. A. (1992). Measuring responses of female birds to male song. In P. K. McGregor (Ed.), *Playback and studies of animal communication* (pp. 175–189). Plenum Press.
- Searcy, W. A., Nowicki, S., Hughes, M., & Peters, S. (2002). Geographic song discrimination in relation to dispersal distances in song sparrows. *The American Naturalist*, 159(3), 221–230. doi: 10.1086/338509
- Searcy, W. A., & Yasukawa, K. (1996). Song and female choice. In D. E. Kroodsma & H. E. Miller (Eds.), *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (pp. 454–473). Cornell University Press.
- Shine, R., O’connor, D., Lemaster, M. P., & Mason, R. T. (2001). Pick on someone your own size: Ontogenetic shifts in mate choice by male garter snakes result in size-assortative mating. *Animal Behaviour*, 61(6), 1133–1141. doi: 10.1006/anbe.2001.1712
- Slagsvold, T., & Hansen, B. T. (2001). Sexual imprinting and the origin of obligate brood parasitism

- in birds. *The American Naturalist*, 158(4), 354–367. doi: 10.1086/321994
- Slagsvold, T., Hansen, B. T., Johannessen, L. E., & Lifjeld, J. T. (2002). Mate choice and imprinting in birds studied by cross-fostering in the wild. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1499), 1449–1455. doi: 10.1098/rspb.2002.2045
- Smith, M. J., & Harper, D. G. C. (1995). Animal signals: Models and terminology. *Journal of Theoretical Biology*, 177(3), 305–311. doi: 10.1006/jtbi.1995.0248
- Sorenson, M. D., Hauber, M. E., & Derrickson, S. R. (2010). Sexual imprinting misguides species recognition in a facultative interspecific brood parasite. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1697), 3079–3085. doi: 10.1098/rspb.2010.0592
- Sossinka, R., & Bohner, J. (1980). Song types in the zebra finch *Poephila guttata castanotis*. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 53, 123–132.
- Spence, M. J., & Freeman, M. S. (1996). Newborn infants prefer the maternal low-pass filtered voice, but not the maternal whispered voice. *Infant Behavior and Development*, 19(2), 199–212. doi: 10.1016/S0163-6383(96)90019-3
- Stevenson, J. G. (1967). Reinforcing effects of chaffinch song. *Animal Behaviour*, 15(4), 427–432. doi: 10.1016/0003-3472(67)90040-1
- Stoel-Gammon, C., & Otomo, K. (1986). Babbling development of hearing-impaired and normally hearing subjects. *Journal of Speech and Hearing Disorders*, 51(1), 33–41. doi: 10.1044/jshd.5101.33
- Stripling, R., Kruse, A. A., & Clayton, D. F. (2001). Development of song responses in the zebra finch caudomedial neostriatum: Role of genomic and electrophysiological activities. *Journal of Neurobiology*, 48(3), 163–180. doi: 10.1002/neu.1049
- Stripling, R., Milewski, L., Kruse, A. A., & Clayton, D. F. (2003). Rapidly learned song-discrimination without behavioral reinforcement in adult male zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Neurobiology of Learning and Memory*, 79(1), 41–50. doi: 10.1016/S1074-7427(02)00005-9
- Svec, L. A., Licht, K. M., & Wade, J. (2009). Pair bonding in the female zebra finch: a potential role for the nucleus taeniae. *Neuroscience*, 160(2), 275–283. doi: 10.1016/j.neuroscience.2009.02.003
- Szulkin, M., & Sheldon, B. C. (2008). Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1635), 703–711. doi: 10.1098/rspb.2007.0989
- Tachibana, R. O., Koumura, T., & Okanoya, K. (2015). Variability in the temporal parameters in the song of the Bengalese finch (*Lonchura striata* var. *domestica*). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 201(12), 1157–

1168. doi: 10.1007/s00359-015-1046-z
- Tchernichovski, O., Lints, T., Mitra, P. P., & Nottebohm, F. (1999). Vocal imitation in zebra finches is inversely related to model abundance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *96*(22), 12901–12904. doi: 10.1073/pnas.96.22.12901
- Tchernichovski, O., Mitra, P. P., Lints, T., & Nottebohm, F. (2001). Dynamics of the vocal imitation process: How a zebra finch learns its song. *Science*, *291*(5513), 2564–2569. doi: 10.1126/science.1058522
- Tchernichovski, Ofer, & Nottebohm, F. (1998). Social inhibition of song imitation among sibling male zebra finches. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *95*(15), 8951–8956. doi: 10.1073/pnas.95.15.8951
- Tchernichovski, Ofer, Nottebohm, F., Ho, C. E., Pesaran, B., & Mitra, P. P. (2000). A procedure for an automated measurement of song similarity. *Animal Behaviour*, *59*(6), 1167–1176. doi: 10.1006/anbe.1999.1416
- Team, R. C. (2018). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*. <https://www.r-project.org/>
- ten Cate, C., & Vos, D. R. (1999). Sexual imprinting and evolutionary processes in birds: a reassessment. *Advances in the Study of Behavior*, *28*, 1–31.
- ten Cate, C., & Rowe, C. (2007). Biases in signal evolution: learning makes a difference. *Trends in Ecology & Evolution*, *22*(7), 380–387. doi: 10.1016/j.tree.2007.03.006
- Terpstra, N. J., Bolhuis, J. J., & Den Boer-Visser, A. M. (2004). An analysis of the neural representation of birdsong memory. *Journal of Neuroscience*, *24*(21), 4971–4977. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0570-04.2004
- Terpstra, Nienke J., Bolhuis, J. J., Riebel, K., van der Burg, J. M. M., & den Boer-Visser, A. M. (2006). Localized brain activation specific to auditory memory in a female songbird. *The Journal of Comparative Neurology*, *494*(5), 784–791. doi: 10.1002/cne.20831
- Thiessen, E. D., Hill, E. A., & Saffran, J. R. (2005). Infant-directed speech facilitates word segmentation. *Infancy*, *7*(1), 53–71. doi: 10.1207/s15327078in0701_5
- Thompson, R. R., Goodson, J. L., Ruscio, M. G., & Adkins-regan, E. (1998). Role of the archistriatal nucleus taeniae in the sexual behavior of male Japanese quail (*Coturnix japonica*): A comparison of function with the medial nucleus of the amygdala in mammals. *Brain, Behavior and Evolution*, *51*, 215–229.
- Tomaszycski, M. L., & Blaine, S. K. (2014). Temporary inactivation of NCM, an auditory region, increases social interaction and decreases song perception in female zebra finches. *Behavioural Processes*, *108*, 65–70. doi: 10.1016/j.beproc.2014.09.031
- Trosch, M., Müller, W., Eens, M., & Iserbyt, A. (2017). Genes, environments and their interaction:

- song and mate choice in canaries. *Animal Behaviour*, 126, 261–269. doi: 10.1016/j.anbehav.2017.02.006
- Urbano, C. M., Peterson, J. R., & Cooper, B. G. (2013). Exploring vocal recovery after cranial nerve injury in Bengalese finches. *Neuroscience Letters*, 534(1), 112–116. doi: 10.1016/j.neulet.2012.12.016
- Van Ruijssevelt, L., Chen, Y., von Eugen, K., Hamaide, J., De Groof, G., Verhoye, M., Güntürkün, O., Woolley, S. C., & Van der Linden, A. (2018). fMRI reveals a novel region for evaluating acoustic information for mate choice in a female songbird. *Current Biology*, 28(5), 711–721. doi: 10.1016/J.CUB.2018.01.048
- Verzijden, M. N., ten Cate, C., Servedio, M. R., Kozak, G. M., Boughman, J. W., & Svensson, E. I. (2012). The impact of learning on sexual selection and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(9), 511–519. doi: 10.1016/j.tree.2012.05.007
- Vyas, A., Harding, C., Borg, L., & Bogdan, D. (2009). Acoustic characteristics, early experience, and endocrine status interact to modulate female zebra finches' behavioral responses to songs. *Hormones and Behavior*, 55(1), 50–59. doi: 10.1016/j.yhbeh.2008.08.005
- Wagner, W. E., & Reiser, M. G. (2000). The importance of calling song and courtship song in female mate choice in the variable field cricket. *Animal Behaviour*, 59(6), 1219–1226. doi: 10.1006/anbe.1999.1428
- Wang, D., Forstmeier, W., & Kempenaers, B. (2017). No mutual mate choice for quality in zebra finches: Time to question a widely held assumption. *Evolution*, 71(11), 2661–2676. doi: 10.1111/evo.13341
- Webb, W. H., Brunton, D. H., Aguirre, J. D., Thomas, D. B., Valcu, M., & Dale, J. (2016). Female song occurs in songbirds with more elaborate female coloration and reduced sexual dichromatism. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4, 22. doi: 10.3389/fevo.2016.00022
- Wheatcroft, D., & Qvanstrom, A. (2017). Genetic divergence of early song discrimination between two young songbird species. *Nature Ecology & Evolution*, 1(7), 1–8.
- Williams, H., Kilander, K., & Sotanski, M. Lou. (1993). Untutored song, reproductive success and song learning. *Animal Behaviour*, 45(4), 695–705. doi: 10.1006/anbe.1993.1084
- Woodgate, J. L., Leitner, S., Catchpole, C. K., Berg, M. L., Bennett, A. T. D., & Buchanan, K. L. (2011). Developmental stressors that impair song learning in males do not appear to affect female preferences for song complexity in the zebra finch. *Behavioral Ecology*, 22(3), 566–573. doi: 10.1093/beheco/arr006
- Woolley, S. C., & Doupe, A. J. (2008). Social context-induced song variation affects female behavior and gene expression. *PLoS Biology*, 6(3), e62. doi: 10.1371/journal.pbio.0060062
- Yanagihara, S., & Yazaki-Sugiyama, Y. (2016). Auditory experience-dependent cortical circuit

- shaping for memory formation in bird song learning. *Nature Communications*, 7(1), 11946. doi: 10.1038/ncomms11946
- Yang, C. F., Chiang, M. C., Gray, D. C., Prabhakaran, M., Alvarado, M., Juntti, S. A., Unger, E. K., Wells, J. A., & Shah, N. M. (2013). Sexually dimorphic neurons in the ventromedial hypothalamus govern mating in both sexes and aggression in males. *Cell*, 153(4), 896–909. doi: 10.1016/j.cell.2013.04.017
- Yang, Y., Blomenkamp, S., Dugas, M. B., Richards-Zawacki, C. L., & Pröhl, H. (2019). Mate choice versus mate preference: Inferences about color-assortative mating differ between field and lab assays of poison frog behavior. *The American Naturalist*, 193(4), 598–607. doi: 10.5061/dryad.fs24q30
- Yang, Y., Servedio, M. R., & Richards-Zawacki, C. L. (2019). Imprinting sets the stage for speciation. *Nature*, 574(7776), 99–102. doi: 10.1038/s41586-019-1599-z
- Yoneda, T., & Okanoya, K. (1991). Ontogeny of sexually dimorphic distance calls in bengalese finches (*Lonchura domestica*). *The Journal of Ethology*, 9, 41–46.
- Yoon, J., Matsuo, E., Yamada, D., Mizuno, H., Morimoto, T., Miyakawa, H., Kinoshita, S., Ishimoto, H., & Kamikouchi, A. (2013). Selectivity and plasticity in a sound-evoked male-male interaction in drosophila. *PLoS ONE*, 8(9), 74289. doi: 10.1371/journal.pone.0074289
- Zahavi, A., & Zahavi, A. (1997). *The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle*. Oxford University Press.
- Zeigler, H. P., & Marler, P. (Eds.). (2008). *Neuroscience of birdsong*. Cambridge University Press.