

鳥類音声録音の意義と方法

大庭照代¹

はじめに

鳥類の発する音声について、私たち人間はその美しさ、多様さ、おもしろさ、奇妙さに魅了されると同時に、その役割を理解しようとしてきた。鳥のさえずりは喜びの歌であり幸福の表われであると東西の詩人は詠んできた。また、シェークスピアが『ヘンリー6世』のなかで、生まれたときにフクロウが鳴くのは不幸の前兆であるといわせているように、動物の音声は人間の運命を告げるものとも考えられてきた。一方で、動物の音声を生物現象としてとらえる姿勢が、博物学の歩みの中に生まれてきた。たとえば、18世紀に英国の片田舎で牧師としての一生を過ごしたギルバート・ホワイトが、春になるとみかけた鳥の中に、姿が同じなのにさえずりはまったく異なる2種類があることに気がついたという話は、彼の日誌『セルボーンの博物誌』の中でも大変に有名である。彼は声の主が、キタヤナギムシクイ *Phylloscopus trochilus* とチフチャフ *P. collybita* という別々の種であると結論した。鳥のさえずりについての科学的な興味は、その後も存在していたが、一過性で短時間に漸減し、決して後には残らない音が対象であるだけに、客観性と再現性を根幹とする科学において、長いこと伸び悩む運命にあった。

1877年にエジソンがフォノグラフを発明して「メリーさんの羊」の歌声をブリキ箔をはった管に録音するのに成功したことは、生物の音声を固定保存する可能性の第一歩であった。それから12年後、ドイツの一少年が贈り物の改良型フォノグラフとロウ管を使って、声の“署名”を人々からばっかりかベットの鳥、サル、爬虫類からも集めた。また、インドに連れられていったときには、野生生物の音声をついに世界で初めて記録することになった。この少年は、後に著名な動物音声の録音家として活躍したルートビヒ・コッホであり、録音されたのは、ほかでもなく鳥のアカハラシキチョウ *Copsychus malabarica* の鳴き声であった。この録音は、今でも英国放送協会 (BBC) のサウンド・アーカイブに保存されている。その後、録音技術が少しずつ改良されて、私達にもなじみの深い蓄音機とディスクが登場し、歴代の録音家はさまざまな困難を乗り越えながらも、今世紀前半までに数多くの動物の声のレコードが出版された (Simms 1979)。しかし、この初期の録音技術は、科学的研究と野外の厳しい録音条件に十分耐えるものでは決してなかった。

録音技術に大変革をもたらしたのが、1950年代から実用されるようになった磁気録音である。当初は重さが100kg近い上に非常にかさばる機器と交流電源を使わなければならなかったとはいえ、それまでの録音の常識をはるかに越えた良質な録音再生力が得られた。

1988年11月17日受理

1. 〒249 神奈川県逗子市桜山8-1-31, 生物音響研究グループ。

その後、磁気録音機と磁気テープには次々に改良が加えられて、現在ではだれでも手軽に、きわめてすぐれた録音と再生をすることができるようになった。当然ながら、動物の音声に興味を抱く科学者がこれを見逃すはずはなかった。しかし、音声の保存と再生だけでは、鳥のさえずりも虫の音も、科学的に解明することは不可能である。定量的な解析は、電子技術とトランジスタ、ダイオード、集積回路などの開発を待たなければならなかった。オシログラフによる音の波形分析や、ソナグラフを初めとする、数々のサウンド・スペクトログラフ機器によって、音が視覚情報化されるようになったのは、1960年を過ぎてからである。そして、近年のコンピューターの利用による情報処理能力の向上とその応用も忘れてはならない要素である。この30年間に動物の音声研究は飛躍的な進展をとげたが、音声を単に録音保存する段階から、音声を客観的に分析し、動物の生態に占める音声の役割、音声の発達、環境とのかかわりあい、そして音声通信の進化の問題へと、テーマを広げている。

鳥類音声録音は、文字どおり鳥類の音声を録音することである。本稿では、音声録音によって何ができて、何がわかるのかという点を中心に話を進める。特に、野外鳥類学の立場から、鳥類の音声録音の意義と方法について整理する。このため、野外での音声の機能について直接的にかかわらない音声の発達の分野の研究方法は簡略にとどめる。

1. 鳥は通信している

動物の個体は互いにかかわりあって生きている。たとえば、ムクドリ *Sturnus cineraceus* のようにほかの個体と一緒に集まって群れを構成したり、シジュウカラ *Parus major* のようになわばりを形成して他個体との間に距離をおいたりする。成鳥の雄は繁殖のために雌をひきつけて求愛したり、競争相手との争いを穏やかに解決したりしなければならない。また、生活力のないヒナは親から食物をもらう必要がある。このような行動が円滑に行なわれる背景には、動物のある個体がほかの個体に影響を与えたり、与えられたりする過程が存在する。

一般に、この過程を通信（コミュニケーション）と呼ぶが、定義はなかなかむずかしい。従来の考え方では、「通信とは、動物どうしが情報を交換したり、分かちあったりして、相互の利益になること」とされてきた。たしかに、そのとおりの場合もあるが、該当する行動がいつでも、すぐに相互利益になるとは限らない。たとえば、アオバズク *Ninox scutulata* の雄が、営巣に先だって雌を巣として適当な樹洞へ導くが、このとき、樹洞の中、あるいはその近くから〈フーフーフーフー〉と、柔らかくこもった声でたて続けに鳴く。雌が鳴いている雄に近づいて、やがて樹洞に入り込んでくれれば、両方ともに繁殖へ一歩近づいたことになる。しかし、なかには雌が食物の虫をとるのに専心して、まったく雄を無視し続けることもあって、この場合に雄の努力は水の泡である（Oba 1987）。Wilson (1975) は、「通信とは、ある生物が、ほかの生物のある行動様式を行なう確率を変えることであって、しかもいずれか一者、または両者にとって、その変化が適応的である」としている。たしかに、この定義のほうが、前者よりも優れているようにみえるかもしれない。しかし、たとえばエナガ *Aegithalos caudatus* の群れが移動中に、各々の個体が〈ジュリッ〉とつぶやいて位置がほかに知れるとしよう。このとき、それまでエナガに気がつかなかったオオタカ *Accipiter gentilis* がこの声を聞きつけて飛びたって、声の主を襲って食べたとする。捕食者にとっては獲物を示す指標音にすぎない音なのに、Wilson

の定義によれば、捕食者-獲物間の相互作用までも通信のうちに含まれてしまう。また、「反応しない反応」についても、十分な定義とはいえない。

通信のシステムは、発信者、信号、媒体、受信者という4つの要素からできている。音声による通信で、発信者は何らかの方法で音を出す。その音は、信号として何らかの情報を含み、空気、水、地面、木の幹などの媒体の中を伝わる。信号は、別の個体、すなわち受信者によって受信される。LewisとGower(1980)はシステムの特徴に目をつけて、「通信とは、二個体以上の生物の間に信号が伝達されて、その信号の発信と受信が自然選択において好ましいものである」と定義した。ここで気をつけたいのは信号といっても、ミソサザイ *Troglodytes troglodytes* のさえずりのように大声でしかも複雑でよく目立つ信号がある一方で、多くの場合は、コジュケイ *Bambusicola thoracica* の胸の奥で鳴るような〈ウッ〉という音声のように、簡単に聞きのがしてしまいそうなきわめてわずかな音が信号になっている。たとえば、ミソサザイは非常な高音部で、きわめて急速な変化をするし、Moss & Lockie(1979)によればヨーロッパオオライチョウ *Tetrao urogallus* は、人間の聴覚ではとらえられない40Hz以下の超低周波音を出すという。また、信号の伝達があったかどうかの判定が、信号を受けとった側に起きる何らかの変化を、観察者が感知しうるかどうかにかかっているとすれば、我々人間の側の受容知覚能力には限界があることを考慮に入れておかなければならない。

もうひとつ、忘れてはならないことは、通信が同種の個体間でのみ行なわれているわけではないという点である。たとえば、アフリカのサバンナにすむミツオシエ *Indicator indicator* が良い例である。この鳥の好物は、野性のミツバチの蜜ロウと幼虫、およびさなぎである。しかし、自力では粘土製の堅牢な蜂の巣をこわすことができない。そこで、この鳥は蜂の巣をみつけると、人間やミツアナグマ *Mellivora capensis* をさがしてつきまとう。少し飛んでは〈フィンビー・フィンビー〉と大きな鳴き声で執拗に鳴く。アフリカの原住民にしてもミツアナグマにしても、この鳥が鳴く後をつければ蜂蜜にありつけることをすでに学習しているし、ミツオシエは人間とミツアナグマがこわしてくれた巣から、好物をまんまと取り出せることを知っているのである(Frith 1978)。

DawkinsとKrebs(1978)は、通信に関して注目すべき見方を提供している。「ある生物が、ほかの生物が感覚器をとおして受容できるような行動をすることによって、その生物の行動を自分の利益になるように操作する。」たとえば、食物をとってきたミソサザイの親鳥が、合図の低い鳴き声〈ジルル〉を発すると、下草の中に静かに隠れていた巣立ちピナが、秘かな小声をたてながら、親のほうへかけよる。親にしてみれば、それほど広大な範囲ではないにしても、離散している巣立ちピナを探しまわって、むだなエネルギーを使わないほうが得策にちがいない。このように通信にはエネルギーの節約という一面がある。もっとも、ヒバリ *Alauda arvensis* が高空を飛びながら、大声で長時間にわたってさえずり続けている姿は、使えるエネルギーを使うことによって、投じたほうが良い努力は惜しまない、という通信の別の一面も示している。

2. 鳥の出す音

1). 鳥はどのようにして鳴き声や音をたてるか

鳥類の出す音は、その発生機構から次の4種類に分けられる(ルロワ 1983)。

(a) 外部環境中の要素に働きかけて出す音。たとえば、ニュージーランドのキーウィ

Apteryx australis は地面をあしでたたいて音を出すし、オオバン *Fulica atra* は水の中で片あしをことさらに動かして水音をたてる。キツツキの仲間は、木の幹や枝の中空部を、頭部の強い動きにより、くちばしでたたいて音をたてる（ドラミング）。カモ類やハト類などは、はばたいて飛びながら音をたてる。

- (b) もともとは特に音を出すために存在するのではない器官を、二次的に使って出す音。たとえば、コウノトリ *Ciconia coconia* やアホウドリ *Diomedea albatrus* は、上下のくちばしを打ちあわせて〈カタカタ〉と音をたてるし、オオジシギ *Gallinago hardwickii* は急降下中に尾羽のもっとも外側にある羽毛を外側に広げて、空気を切るようにして〈ガッガッガッ〉という音をたてる。
- (c) 息の音。特に、ヒクイドリ *Casuaris casuaris* やダチョウ *Struthio camelus* には鳴管（(d)を参照）が未分化で、空気の流れによって、〈ヒー〉とか〈ハッ〉という音をたてる。
- (d) 肺から出た空気が、気管支の分岐部にある鳴管の発音膜を、振動させて出す音。鳴管は左右ふたつに分かれており、振動を制御する筋肉対が1〜7対ある。もっとも複雑で多様な鳴き声をしている鳴禽類（スズメ目）は、5対以上の鳴管筋をもち、なかにはワキアカトウヒチョウ *Pipilo erythrophthalmus* のように同時にまったく異質な音をふたつ以上出すこともできる（多重音声現象：Borror 1960）。これは、左右の鳴管や鳴管の各部を別々に振動させて発声していると、考えられる。

(a)と(b)は機械的な音であり、(c)と(d)は鳴き声と呼ばれている。ただし、これらの音の中には、音声通信の信号としての役割を、必ずしも果たさない騒音も含まれる。信号として機能する音は、もともとは騒音であったが、他の騒音から区別されるような音響構造と特性をもつようになるとともに、発信者からの何らかの情報として「メッセージ」を運ぶようにもなり、しかも受信者において何らかの反応を起こさせて、「意味」をもつものに進化したと考えられる。Smith (1965, 1977) は「メッセージ」と「意味」は別々であって、同じメッセージでも、受信者が変われば意味が異なる、と指摘している。

2. さえずりと地鳴き

音声録音の対象は、信号として機能する音がふつうであって、ホオジロ類やムシクイ類などの鳴禽類では、さえずりと地鳴きとに分類される。さえずりは、一般に雄が繁殖期に発し、比較的長くて複雑な構造をしている。地鳴きは、比較的短く単純な構造をしており、全個体によって年間を通じて出されるが、なかには特定の年齢や性、またある特定の時期に限られるものもある。両者をこれ以上厳格に定義するのはむずかしい。たとえば、さえずりをもたないとされるフクロウ類や鶉類などの非鳴禽類において、鳴禽類に比べればたしかに複雑ではないけれども、機能的にはさえずりと等しい発音がある。アオバズクの〈ホーホー・ホーホー〉やコジュケイの〈チョットコイ〉が好例である。また、キツツキのドラミングも「鳴き声によらないさえずり」といえる。

3. なぜ音声録音研究なのか？

なぜ鳥類はさえずったり、他にさまざまな鳴き声を出したりするのだろうか。この問いにたいして、カナリア *Serinus canaria* の雄のさえずりを例にすると、次の四点がある。

- (a) 日長の増加によって雄の体内のホルモンの状態が変わると、さえずり行動を制御

する神経回路が活性化される。これによって、鳴管筋の収縮と発音膜の振動が統合されて、カナリア特有のさえずり声が発せられる。〈生理的な観点〉

- (b) さえずりがどのようなメッセージをもっているか。なわばりを防衛し、雌をひきつけるうに、その営巣行動を促進する。〈機能的な観点〉
- (c) 雄のさえずりが先天的にどの程度備わっており、また生後初めてさえずるまでの間、あるいは一生の間に、だれから、いつ、どの程度、さえずりを学習するのか。〈さえずりの発達の観点〉
- (d) 原種のさえずりは、人為選択されたローラー・カナリアの転がるように引き伸ばされた美声と比べると比較的素朴なさえずりをする。しかし、どうして原種にはそのようなさえずりが進化したのか。〈進化的な観点〉

音声録音研究は、これらの観点を引き出すためにきわめて有効な手段である。まず、音声を扱うのであるから、音声は忠実に記録されなければならない。そして、できるかぎり客観的に音声の音響構造を分析して、比較や検討を自由に行なえなければならない。また、音だけをほかの要素から分離して鳥に聞かせて反応を見る実験によって、仮説を検証する。

4. 音声を記録保存する

1). 表記はどうするか？

これまで何種類かの鳥について、その鳴き声を仮名字綴り法を使って引用してきた。アオバズク〈ホーホー・ホーホー〉と鳴くというようにである。日本語の音を聞いて育った人は、図鑑で仮名字綴り法による記載を読むだけでも、実際にアオバズクの鳴き声を野外でも同定できるだろう。もちろん仮名の読めない外国人には、ローマ字を使って〈hoo-hoo・hoo-hoo〉と書くかもしれない。しかし、このローマ字綴り法から日本人が期待するのと同じ音声を、他の言語圏の人も予想するとは限らない。英語圏の人は〈フーフー・フーフー〉と読むだろうし、フランス語圏の人は〈ウーウー・ウーウー〉というだろう。また、アオバズクの声は同じ日本人でも〈ポッポー・ポッポー〉としたり、〈クポックポックポックポック〉としたり、なかには埼玉県の一地方のように〈ヨシコ・ヨシコ〉（榊山と野村 1919）としたりで、客観的に統一できない。精確さを要求される科学研究では、このような文字にたよった記録法は、便宜的な代用物でしかない。

2). 録音する

鳥類の音声を録音するにあたって、現在では磁気録音主流であるが、どのような録音のシステムを使うにしても基本的にまず注意しなければならないことは、録音対象に十分に対応できる周波数特性を備えた機器で全システムを構成すること、安定した録音性能が保証されていること、また野外録音に耐えるだけ頑強であることがあげられる。また野外で鳥を観察するにあたっては、カメラ、双眼鏡、野帳、その他の手回り品が必要になることを考えれば、軽量で携帯に無理がないものでなければならない。また、録音を再生する機能についても高質で安定していることを忘れてはならない。

録音のシステムは少なくとも次の機器からなる： テープ・レコーダー（磁気録音機）、磁気テープ、及びマイクロホン。これに集音器、ウィンドシールドが必要に応じて使われる。

磁気録音機には、従来のアナログ方式と比較的新しいデジタル方式の二種類のテープ・レコーダーがある。アナログ方式は伝送過程で音質が劣化する宿命にあるが、デジタル方

式はアナログ信号を1と0のデジタル信号に置き換えて記録することによって、一度録音した音は忠実に再現される。しかし、デジタル方式は機能や頑強さの面において、今後の技術進歩がなお期待されている。デジタル方式の評価については、Gibson (1988) を参照のこと。一般に普及しているアナログ方式では、SN比（信号音と騒音の比）が高い機種を使用し、とにかくなるべく鳥に近づいて、録音レベルを上げすぎないで録音することが肝要である。

また磁気録音機には、オープン・リール型とカセットテープ型の2種がある。カセットテープ型は取り扱いが便利である。しかも最近では機能も向上して研究者にも見直されてきており、生物音響学専門誌 BIOACOUSTICS の創刊号にはソニーのステレオカセットレコーダーについての評論がのっている (Hardy 1988)。カセットテープ型ではテープの幅がオープン・リール型の半分とずっと狭いうえに、テープ走行速度が4.75 cm/秒と遅く、9.5～38.0 cm/秒走行が可能な後者とは比較にならないくらい情報量について劣る。特に、高音域や低音域に主要な周波数域がある鳥では、オープン・リール型が望ましい (百瀬 1985a)。テープ走行速度をいくつにも切り替えられないことは後の分析においても不便である。また、オリジナル録音の編集のためには別のテープに起こすしか方法がないので、必要な部分だけをオリジナルのまま保存できるリール・テープと比べて、ますます不利である。しかし、この点はデジタル方式にすれば解決できる。ところで、CD (コンパクト・ディスク) は高性能の再生を可能にしているが、録音はできない。

マイクロホンについては、録音対象の鳥からの距離と方向に基づいて選ぶ必要がある。営巣場所や恒久的なソングポスト (さえずり場所) 付近での録音のように、距離が短く方向もある範囲内に限られている場合、延長コードを引いて、指向性の強いコンデンサー・マイクロホンを対象のすぐ近くの木や巣の内部などにしっかり固定する。多少距離が長くても、超指向性のショットガン・マイクロホンを使えば、特に狭い範囲の音のみを拾い上げて、他の騒音はそうとうに切ることができる。上記のマイクロホンはともに感度が高いが、決して頑強とはいえないうえに高価である。

もっともよく使われている方法としては、無指向性のダイナミック・マイクロホンとバラボラ集音器を併用するものがある (図1)。バラボラ集音器はアルミニウム、グラスファイバー、または透明プラスチック製の浅い皿で、音波は皿面でぶつかって反射すると皿の中央手前の一点に集まる。この焦点にマイクロホン本体を、皿に向けて設置すればよい。最近の集音器とマイクロホンのセットについては、Wahlstrom (1988) を参照。集音器を使うと不要な騒音が切れて音質が良くなるが、フクロウ類やハト類などの1 kHz以下の低い周波数の鳴き声は、高音部が強調されて金属的な響き加わることがある。集音器は録音対象にしっかりと照準をあわせることが大切である。皿の底中心近くにあいた覗き穴から、または透明な場合はそのまま透かして、大まかに目で対象にあわせたいので、イヤホンかヘッドホンを使って耳でモニターしながら行なう。

風があると、マイクロホン本体に風が直接あたってポコポコと音がたってしまうので、スポンジ製の専用のウィンド・シールドをつけるなり、ナイロンの靴下を巻きつけるなりする。ただし、ウィンド・シールドは万能ではない。録音機を携帯しながらの録音にあたっては、テープの走行音などの録音機自体の騒音がマイクロホンに入らないように、録音機を録音者の身体の後ろに回すなどの注意が必要である。その他の野外録音の技術等につい

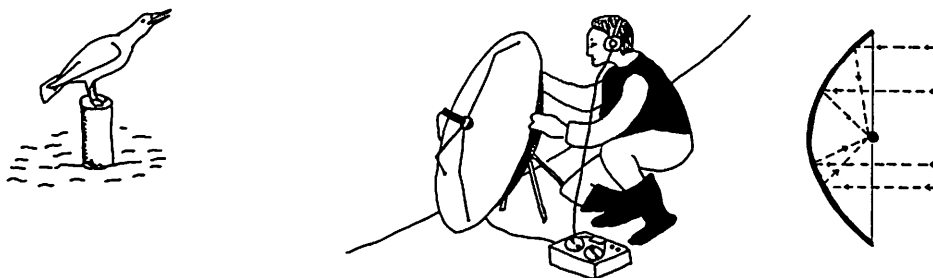


図1. パラボラ集音器による録音

Fig.1. Recording using a parabolic reflector

正面から聞こえてくる音は、集音器の表面で反射されて一点に集まる。この位置に全指向性のマイクロホンの本体を集音器の内側に向けて設置すれば、集音効果がある。焦点の位置は集音器の皿のカーブによって異なる。焦点が皿のくぼみの中へ深く入るほど、余計な周囲の騒音を切る遮音効果があるが、集音器自体が接触や風などによって僅かにたてる音を拾いやすい。焦点が皿のくぼみの外へ出ると遮音効果が減少する。通常使われているものは、図のように皿の縁ぎりぎりに焦点があり、皿から騒音を最小にして、遮音効果をぎりぎり得ることができる。録音距離は音源の強さや種々な状況に従って変わるが、直径約47cm（18インチ）の集音器で約20～200mまで伸ばせる。

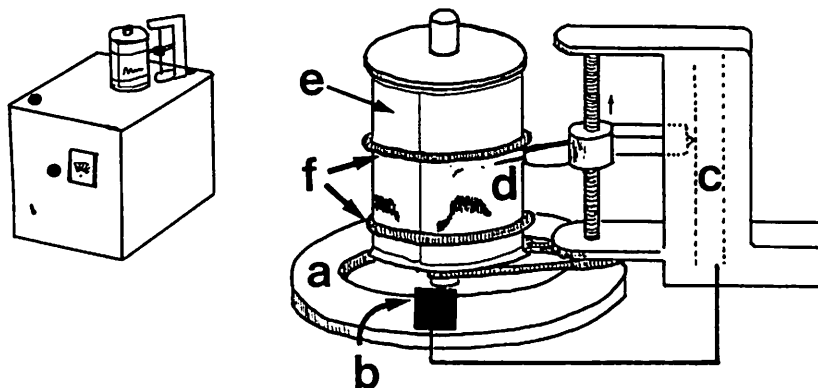


図2. ソナグラフの外観と主要部

Fig. 2. Sonograph : parts and functions

a, 内装磁気ディスク（接続されたテープ・レコーダーから入力されるサンプルの音声を録音する。）; b, 再生ヘッド（録音されたサンプル音を再生して周波数フィルターへ流す。）; c, 周波数フィルター（帯域幅は45, 80, 150, 300Hz）; d, 記録針（分析中は、円筒に巻き付けられた記録紙の上を下から上へ滑らかに移動する。フィルターを通過した音があると、針先で火花が出て記録紙の表面に塗布されている薬品を焦がして黒く跡をつける。黒煙と有毒なガスが出るので換気に注意する。）; e, 記録用ドラム（磁気ディスクと連動する軸の回りを回転する円筒で、この回りに特殊記録紙を巻きつける。このとき、回転の向きを考えて、記録紙がひっかからないように記録紙を重ね合わせる。）; f, 固定リング（上下2本の固定リングで記録針を円筒上に固定する。このとき、上方のリングは記録針を記録紙上に密着させたときに、記録針の支え一部分に接しておく。リングは針の移動にともない押し上げられていく。これで記録紙が重ね合わせの部分で浮き上がった、バタバタしたりしない。）（ルロウ 1983 を参考にして描く。）

ては、中坪（1975）を参照。また、科学的な音声分析のための録音の基礎は Wickstrom（1982）をみよ。

モノ録音とステレオ録音とのうちどちらを選ぶべきか。通常の音声の分析と単純な再生のためには、モノ録音で十分である。しかし、相対的な位置情報が重要な場合、たとえばデュエットのように2羽以上の鳥が近くで鳴いていたり、発声中の個体が動きまわったりするときの録音には、ステレオ録音が必要である。また、ステレオ録音では、トラックが2本あるから、1本を鳥の録音専用に、もう1本を観察記録口述用に分けて同時録音することが可能である。ステレオ録音については、Tombs（1974）が検討している。

5. 音声を分析する

1). 音声を視覚化するソナグラフ

音声を磁気テープに録音した次には、これを解析する必要がある。ひとつの有力な方法はソナグラフ（図2）による音声の視覚化である。ソナグラフは、現在までにさまざまなタイプが考案実用化されてきた。原理としては、磁気テープに録音された音声のサンプル（長さ：約2.5～10秒）を、ソナグラフに接続したテープ・レコーダーから内装磁気ディスク(a)に再録音する。再生ヘッド(b)で再生された音のサンプルは、磁気ディスクが回転するたびに幅45～300Hzのフィルター(c)で低い周波数から高い周波数へと順次解析される。解析範囲は普通80～8000Hzか160～16000Hzである。該当周波数があると電気的な信号に変えられて、フィルターの周波数に対応した位置を移動している記録針(d)の先でショートする。このとき針先が、磁気ディスクに連結連動する記録用ドラム(e)に巻きつけた特殊記録紙上に、黒い焦げめをつける。最終的にサンプルの音声は、縦軸に周波数、横軸に時間をとったグラフ上に図形化され、ソナグラムと呼ばれる。

図3はアオバズクの〈ホー・ホー・ホー・ホー〉の図形である。黒さの濃淡や等高線によって音の強弱を示すこともできて、色が濃いほど強い。黒いひとかたまりが独立した一音であって、ノートとか要素と呼ぶ。本稿では要素とする。ソナグラムの見方を理解するには、録音と対照させてソナグラムを読む訓練が多少であるが必要になる。蒲谷（1984）は、日本の代表的な鳥のさえずりのテープ録音にソナグラムの解説をつけているので、ソナグラムの見方を学ぶのには格好の教材といえよう。近年、一部の図鑑などでは、音声はソナグラムによって記載され始めた（Robbins *et al.* 1983；竹下 1985）。しかし、同じ種類の鳥でも、また同じ個体でさえも、いつも同じように鳴くわけではないために、特に変異の多い種では凡例としてどれを使うかという問題が残るが、かなりステレオタイプな鳴き声の場合は、ソナグラムほど一目瞭然な方法はない。

ソナグラムの良さは、音声の周波数、時間、強さの情報を簡単に測定できることである。透明アクリル板に目盛り線を引いた測定器を作って、ソナグラム上に直接置いて測ればよい。ソナグラムの写真、コピー、トレースは必要に応じて利用できる。野外録音につきものの騒音の多くは低い周波数域にあり、ソナグラム上で生物の出した音声信号とはかなりきれいに分離される。問題は不規則な振動成分からなる雑音で、意味のあるものかどうか、注意深く処理しなければならない。解析技術が進んだとはいっても、録音再生時の出力レベルとソナグラフ自体の入出力レベルの調整にわずかな違いがあるだけで、解析システムの作動を左右して、まったく同じサンプルなのに異なる図形が得られる。標準的な調整の仕方を決めて、それを守ることが大切である。

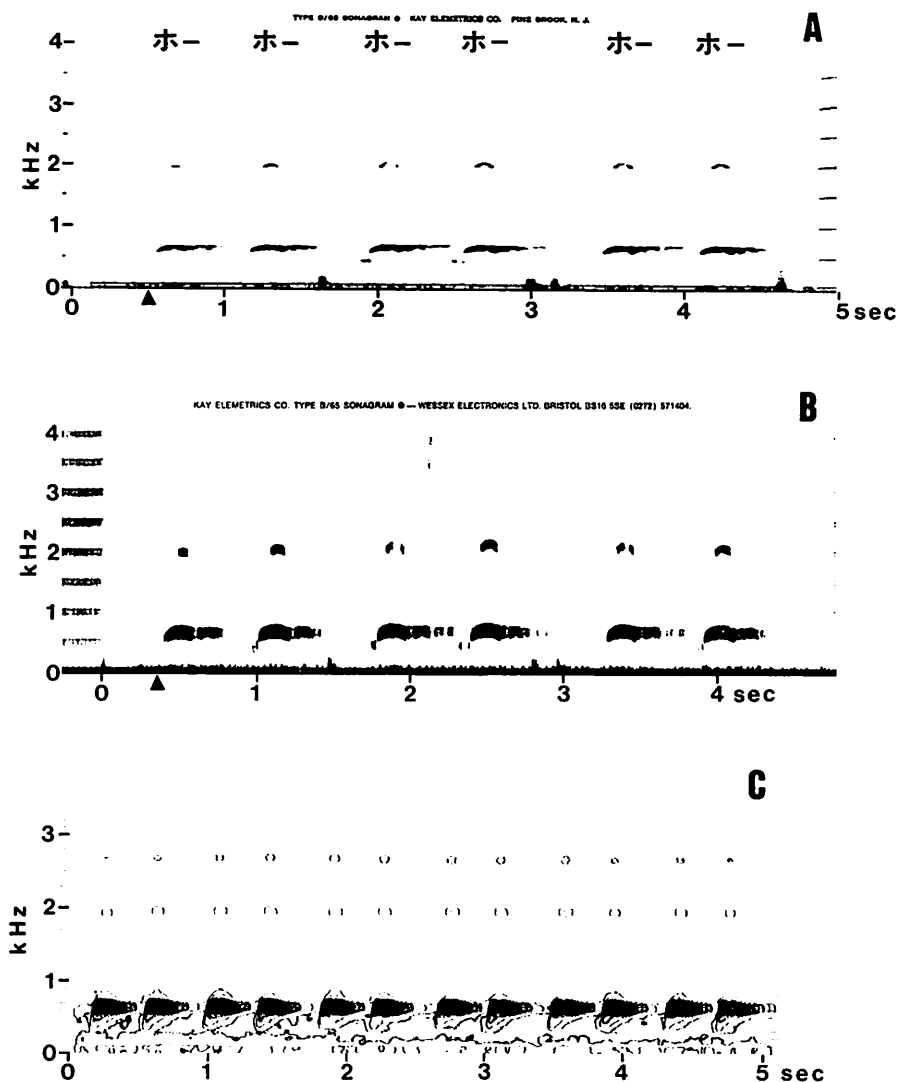


図3. ソナグラム3種

Fig.3. Three types of sonagrams

ソナグラフによる分析として、鳥類音声研究で最もよく使われてきたのが、時間と周波数のグラフとしてのソナグラムである。例として、アオバズク *Ninox scutulata* のさえずりの〈ホーホー・ホーホー…〉を3種類のソナグラムで示した：AとBは同一の録音（▲は同一時点を示す）で、Kay Sonagraph 6061 Bを使用して分析した。本機種種の解析周波数範囲が80～80,000Hzと160～16,000Hzなのに比べて、アオバズクのはさえずりが低音なので、サンプル音の入力は、録音テープの再生スピードを通常の2倍にして、磁気ディスクに録音した。そこで、ディスクの再生ヘッドで再生されたさえずりは、通常の2倍の周波数と半分の時間になる。これを80～8,000kHzの解析周波数範囲で、狭い帯域を使用して分析したのがナローバンド分析（A）で、広い帯域によるものがワイドバンド分析（B）である。ソナグラム上では、40～4,000Hzの周波数範囲が提示される。Aでは周波数変調がよくわかるが、Bでは時間についての手掛かりが得やすい。ABともに、音の強さは濃淡で表わされる。CはリオンのサウンドスペクトログラフSG 09を使用して、音のエネルギーの分布を等高線状に明示したソナグラム。このほかにも、時間と振幅のグラフや、音の断面図としての各周波数の振幅分布を、ソナグラフによって取ることもできる。

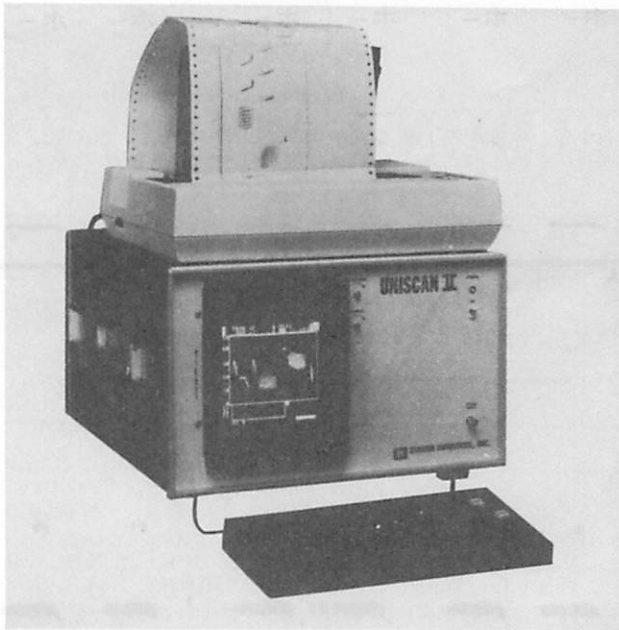


図4. リアルタイム・サウンド・スペクトログラフ

Fig. 4. UNISCAN, real time sound spectrograph

リアルタイム・サウンド・スペクトログラフの例としてUNISCANがある。リアルタイムでソナグラム様のグラフがスクリーン上を流れる。プリンターで1.6~80秒の連続した音声を印刷できる。解析周波数範囲は40 kHzまで可能である。コンピューター・インターフェースも備えている。

2). リアルタイムで能率化

ソナグラムの最大の欠点は能率が悪いことである。一度に分析できる録音サンプルの長さには限界があり、ヒバリやコヨシキリ *Acrocephalus bistrigiceps* のようにきわめて長いさえずりは、何度も区切って分析しなければならない。今、実際には、音声研究はリアルタイムで分析する方向へと進んでいる。たとえば、UNISCAN (図4)などのリアルタイム・サウンド・スペクトログラフが実用化されている。これは録音テープを回すのと同様に、ソナグラム様の像がスクリーン上に現れては消えていく。画面をふたつにわけて、一時的に固定されたサンプル像と他の録音像を比較対照させたり、周波数、時間、強さについての情報を、スクリーンや操作板上のデジタル表示で読みとったりできる。プリンターで連続して印刷をすることもできるが、ソナグラムに慣れた目にはかなり雑にみえる。コンピューターにつなげて、得られた音声の構造に関する情報を処理することも可能である(百瀬 1985b, 高良 1985)。

3). その他

ソナグラムやリアルタイム・サウンド・スペクトログラフがあるにこしたことはないが、なくてもできる分析の方法はある。陰極線オシログラフは録音をスクリーン上に一連の波形としてあらわす。これを写真にとり波形分析をすれば、周波数、振幅、時間についての情報が得られるが、この方法は、昆虫類の音のように、周波数変調の少ない一定な音には

向いているが、鳥類のさえずりのように変転の激しい音の分析には、時間ばかりかかる。音の強さは音圧計、時間に対する相対的な強さはレベル計、ある時間断面の周波数分布は周波数分析器、また主要周波数のみをリアルタイムで描くメログラフ、時間に対する振幅は振動記録器、音の長さはテープをゆっくり走行させてストップウォッチで計測、そして拍子は同じく適当なテープ走行速度で再生しながらメトロノームで測定する。いずれも、決して悪い方法ではないが、前者に比べると能率が良くない。

6. 鳥の音声ボキャブラリーを調べる

鳥はひとつ、あるいはいくつかの違った型の音声をもつ。種ごとに音声の目録をつくるのは音声研究ではもっとも基礎的な作業で、エソグラムの音声版と考えてよい。音声目録の構成にあたって、録音による正確な音声の分類が基本的に必要である。残念ながら今までの研究の多くは、録音に基づいた音声の分別を必ずしも十分に行なってきたわけではないために、種内及び種間でボキャブラリー（音声種目）を比較研究する妨げになっている。

1). 状況による分類

Thorpe (1961) は、鳥の地鳴きの音声ボキャブラリーを発声された状況に応じて分類した。成鳥については、飛翔、着地、社会性/群れ（1～2種）、警戒（3種）、飛翔捕食者、地上捕食者、恐怖の叫び声（1～2種）、攻撃性、なわばり性、求愛（3種）、交尾、営巣場所、求愛給餌、食物、ねぐらという合計15種類のはんちゅうに、また幼鳥については、満足、恐怖、遠くからの食物ねだり、接近してからの食物ねだりという合計4種類のはんちゅうに分類した。彼が実際に11種類の鳥についてこの分類法を実行してみると、たとえばセグロカモメ *Larus argentatus* の成鳥では、社会性（2種）、警戒、攻撃性、交尾、求愛給餌、そして食物に各1種の、合計で7種の地鳴きがあった。ズアオアトリ *Fringilla coelebs* の成鳥では合計13種の地鳴きがあるが、着地、なわばり性、営巣場所、求愛、食物、ねぐらを除くすべての状況に特有な地鳴きがあった。

たしかに状況による分類方法は広く使われているが、かなりおおざっぱな方法である。第一に、音声によっては重複したはんちゅうに含まれるものがある。たとえば、ある個体が捕食者が接近したことに気がついてある叫び声をあげて逃げる。すると周囲の個体がこれを聞いて繁みにかけこんだとしよう。この叫び声の状況として、飛翔捕食者、警戒、社会性の3つがあがらないだろうか。実際、北アメリカのステラーカケス *Cyanocitta stelleri* では、よく使われる6種類の地鳴きのうち、単一の状況に出される音声は2種類のみであって、特に〈Wah〉は9種類の状況で発せられている (Brown 1964)。第二に、いずれのはんちゅうにも入れにくい場合がある。オウサマタイランチョウ *Tyrannus tyrannus* の地鳴きのひとつの〈キッ・ター〉は、雄がなわばりをパトロール中に移動を止めたり、捕食者を追い払う行動をしたり、配偶者に近づいたり、雌が一時巣を離れたり、巣立ちピナが食物をもらいに親に近づいたりするときに発声される。一見してばらばらの状況であるが、どの場合も共通しているのは、発信者が移動をためらうような状況に遭遇していることである (Smith 1968)。これらの場合、従来使用されている状況の分類ではまにあわない。

2). 動機づけによる分類

Thorpe の分類のなかには、状況による分類ともいえるが、動機づけの状態に関連させたはんちゅうもあることに気がつく。たとえば、攻撃性や恐怖などである。これらの他に

も性欲、逃避、警戒といったさまざまな欲求をあらわすような音声と考えられる。しかし、ワライカモメ *Larus atricilla* のロング・コールのようにほとんどすべての動機づけの状態において広く使われている音声もあることから、動機づけによる音声種目の分類は必ずしも適当ではない (Beer 1975)。

3). 脈絡・メッセージ・意味・機能

「状況」の意味は使う人ごとに意味が一定しているとは限らず、採用される「状況」も観察者の主観が入りやすい。そこで、音声が発せられた状況を発信前、発信中、発信後という3つの時期について、発信者と受信者それぞれの行動と外部環境の状態を記録して、発生音の脈絡(コンテクスト)を調べ上げる方法がある。発信者にしても、受信者にしても、また外部環境にしても常に動いているから、行動が突然にとぎれることがある。すなわち、ある音声について記録されるすべての行動が脈絡として生きているわけではない。適切な統計法をもちいて、有意な行動を3つの時期についてみいだして、脈絡を読みとることが必要である。

脈絡分析は、飼育下のいくつかの種で行なわれてきたが (Mulligan & Olsen 1969, Smith 1977), 野外の鳥にも適用できる (Oba 1987)。Smith (1977) はオウサマタイランチョウの研究で、脈絡の分析から音声に含まれるメッセージを探った。メッセージには、行動の選択に関するもの(相互関係、攻撃、逃避、交尾、協調、優柔不断、移動、二者択一、場所、何らかの行動の機会を求め、受けいれ、注目)、行動の起こり方に関する補助的なもの(確率、強さ、持続性、方向性)、アイデンティティに関するもの(属性:種、亜種、地域個体群;生理的特質:成熟度、繁殖状態、性;個体間関係:つがい、家族、血縁)、そして発信場所に関するものが考えられる。ひとつの音声信号は複数のメッセージをもちうる。メッセージと受信者の反応の検討から、音声の機能について推測できる。

7. 推論から検証へ: 録音再生実験

音声ボキャブラリーの研究から導かれたさまざまな推論に対して、仮説をたてて検証するのが次の段階である。このためにもっともよく使われる方法が録音再生実験である。これは音声だけを取り出して、その効果を調べることができるもっとも強力な実験手段で、室内のみならず野外でも効力を発する。

1). 録音再生のシステム

録音再生実験の基本的なシステムは、テープ・レコーダー、スピーカー、そして増幅器(アンプ)からなる。テープ・レコーダーで再生された音声の電気的信号は、増幅器で増幅されて、独立のスピーカーで音に変換され放送される。録音と同様に再生についても、周波数特性などの性能が、システム全体として十分に安定していることが必要である。野外での使用に耐える堅牢さを忘れてはならないが、特にスピーカーは鳥の攻撃の対象になる場合があるから、つかみかかられてもだいじょうぶな作りであるように配慮する。テープ・レコーダーに内蔵されたスピーカーは、性能が許すかぎりにおいて、録音モニター用としてばかりではなくて再生用にも使用できる。その場合、遠隔操作でテープ・レコーダーが操作可能となるようにする。野外でも室内でも、テープ・レコーダーやスピーカーの数と編成を、実験の目的にあわせて調整する。

2). スピーカー

スピーカーは、姿なき鳥を演ずるものであるが、野外実験ではその設置場所をどこにす

るかが重要な点である。たとえば、侵入者に対する攻撃行動はなわばり内の位置によってちがひ、中心部で強まることが知られている (Armstrong 1965, Krebs 1971)。なわばり性に関連する音声では、スピーカーがなわばりのどの位置におかれるかが、重要な意味をもってくる。

野外実験でスピーカーのような自然状態にはないものを使用するときには、スピーカーの存在そのものが対象の鳥の行動に影響を与えないように、注意しなければならない。これには、鳥が通常使用する止まり場や植生内にスピーカーを設置するとともに、適当な対照実験を行なうことである。好例として、Krebs (1976, 1977) がシジュウカラについて行なった録音再生実験がある。この実験は、居住雄のさえずりが、同種の他の雄のなわばりへの侵入をくい止めるかどうかを調べることが目的であった (後述、図17)。彼はまず、英国オクスフォード郊外のワイタムの森で、ある林の個体群のすべてのなわばりから、居住雄を捕獲して取りのぞいた。そして、ひとつのなわばりにつき4台のスピーカーを設置して、ちょうど居住雄がなわばり内を移動しながらさえずりのと同じように、居住雄のさえずりの録音を各スピーカーより順ぐりに放送した (実験区)。そしてこの間、よそからやってきた新しい雄がどのように空のなわばりに定着するかを観察した。彼はこの実験で、スピーカーがなわばり内に存在すること自体の対照として、スピーカーはあっても音を出さない状態の地区を作ってみた (対照静寂区)。また、スピーカーから音が出ていることについての対照として、本物のさえずりの代わりに呼ぶ子笛でシジュウカラのさえずりを模倣した録音を使用して、同じ実験をした (対照音声区)。

鳥が鳴くときどちらを向いているかによって、鳴き声の聞こえ方に違いがある。鳥が向いている方向だけに強く音声を集中させるビーム効果では、その方向からはずれた地点では聞こえる音量が落ちる。スピーカーもまた方向性があり、その意味ではうまい代用物であろう。しかし、スピーカーは固定されているから、身体や頭の向きを頻繁に変えて、いろいろな方向にさえずりの音声を送ることができる鳥の行動を代行することができない。たしかに、ステレオスピーカーを使えば広範囲に音声を送ることができるが、生きている鳥のように状況に応じて送信方向を変えるわけではない。

3). 録音再生のスケジュール

録音再生実験のスケジュールについては、基本的には、一定時間の再生音を鳥に聞かせて単に反応の有無を調べる方法 (Bremond 1968) と、再生前、再生中、再生後という3つの小期間に実験期を分けて、試験個体の行動の変化を調べる方法 (Brooks & Falls 1975 ab) のふたつがある。再生時間の長さは、対象の鳥類種によって適当な長さがあるだろうから、通常の発声活動のパターンの範囲に基づいて設定し、パイロット実験を行なってみるのがよい。再生前にみられる鳥の行動を基礎反応と呼ぶ。再生中と再生後の反応は基礎反応と比較されて、再生音以外の要素、たとえばなわばり内におかれたスピーカーなどによる影響を配慮することができる。ただし、基礎反応を調べればいつでも実験をして意味のある結果を観察できるわけではない。再生前の時期は鳥が十分に静かであることが望ましい。たとえば隣の個体と鳴きあいをするような状態が生じた場合は、落ち着くまで待つ。

再生には、1台のスピーカーから1種類の録音を1回だけ聞かせたり、時間をおいて同じ録音を繰り返しかえし聞かせたりするほかに、2種類の録音を次々とあるいは時間をおいて

交互に放送して鳥の反応の仕方の違いを比べたり、また2台のスピーカーから違う録音を同時に放送して鳥に選択させたりする方法が現在までに取られてきた。同じ録音を繰り返して放送すると、試験個体が再生音に順応して反応が鈍くなったり、まったく消えたりする（単調閾値仮説：Hartshorne 1973）。これは短期的にも長期的にも起こる現象なので、実験計画をたてる際に十分に注意する。同じ録音を使うときには、実験と実験の間に十分な時間をおくことが必要である。また、再生実験そのものにも順応を示すことは研究者の広く経験していることなので、同じ鳥を何度も続けて実験したり、隣あったなわばりで続けて同じ実験を行なうのは避ける。ある地域個体群を対象とする場合、実験を行なう順番などを個体群内でランダムにすることが望ましい。

再生音のレベルは、再生音量そのものが調査の目的になる場合を除いて、通常の鳥の発声レベルになるように、レベル計を使って調整する必要がある。通常のレベルより小さいと試験個体に十分に聞こえなかったり、再生音に気がついても十分な反応を起こすまでにはいたらなかったりする。また、通常のレベルより大きくても試験個体に忌避反応を起こす（Dabelsteen 1981）。

4). 実験用テープ録音

録音再生実験に使われるテープ録音は、通常のリール・テープでもカセット・テープでもよいだろうが、エンドレス・テープでも使える。信号音を録音の前後に入れておくと便利である。実験の目的に従って、実験用テープには自然音声録音、実験用録音、および人工音がある。

(a) 自然音声録音

野外で鳥が自然に発する音声（機械的な音も含む）を録音したものが自然音声録音である。これを再生実験にかけて、受信者が脈絡の研究から予測されるような行動上の変化を示すかどうか、あるいは行動以外の面についても何らかの効果をもつかどうかを調べる。もし受信者が何らかの意味ある反応を示せば、録音の中に反応を起こさせるメッセージが含まれていると予測できる。

しかし、自然音声録音とはいっても、生の鳴き声とは決して同じではない。ひとつには、アナログ録音の場合、録音のシステムに起因する人工的な音質の変化と雑音によるものである。もうひとつには、録音機構に関係なしに、音声は鳥の身体を出てから空中を伝播してマイクロホンに到達するまでの間に、周波数（特に高周波数域）が減衰したり、空気の流れによって歪んだり劣化したり、植生や環境内の物体によって吸収されたり反射されたりして、音声自体が何らかの変成を受けることによる（大庭 1989）。

Richards (1981) は、減衰や歪みなどの音声の変成のどあい、鳴いている個体までの距離の指標として使われているかもしれないことを、2種類の変成段階の自然音声録音（図5）を使った録音再生実験で示した。なわばり防衛に使用されている同じさえずりでも、マイクロホンと鳥との間の距離が50mのときの録音よりも、同距離が10mのときの録音を再生したほうが、鳥は攻撃的な反応を示した。これは鳥が変成度の低い音声を聞いて、発声者がそれだけ自分に接近しているという判断をするからではないかと考えられる。

録音再生実験では、このような距離情報にスピーカーの向きが結びついて、さらに複雑になるかもしれない。なぜなら、なわばりの境界から内側に入ったところにスピーカーを設置して、なわばりの中心に向けて放送すると、なわばりの中心から音声を聞くかぎり

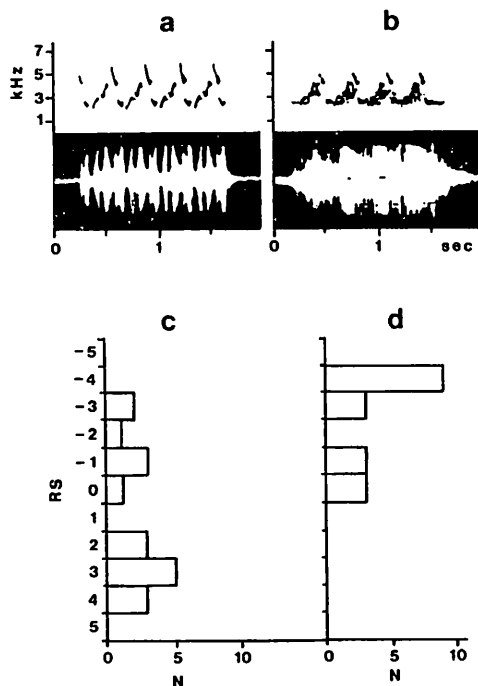


図5. さえずりの変成の度合いから発声者までの距離を推定する

Fig. 5. Estimation of distance of singing conspecifics

チャバラマムシソサザイ *Thryothorus ludovicianus* のさえずりを、指向性マイクロホンを使って録音して、ソナグラフ（上図：ワイドバンド分析）とオシログラフ（下図）で分析した。

a) 発声者まで10mのときの録音で近くに聞こえるさえずり, b) 発声者から50m離れたときの録音で遠くに聞こえるさえずり, 録音再生実験では、スピーカーを居住雄から25mの位置になわばりの中央にむけて設置して、遠いさえずりをまず1分間聞かせた。1分後に今度は近いさえずりを1分間聞かせて、さらにもう1分間反応を調べた。ふつう居住雄は、遠くのさえずりにはさえずり返したり相手のさえずり型に合わせたり（マッチング）するが、近くのさえずりにはさえずりをただちに止めてスピーカーを攻撃する。こうした行動に基づいて、居住雄の録音再生に対する反応をスコア法によって測定した。すなわち、スピーカーから5m以内に近づけば「+2」、実験期間の半分以上を5m以内にいれば「+1」、実験期間を通じて5m以上離れていれば「-1」、スピーカーの付近を2回以上飛んだら「+1」、スピーカーに対する攻撃が「+1」、さえずりは「-3」、再生のさえずりと同じさえずり型にマッチさせたら「-1」が与えられた。近いさえずりに対する最大の反応を「+5」、遠いさえずりに対する最大の反応を「-5」とした。実験で得られた点数の合計（RS）の頻度（N）分布を求めた結果から、近くに聞こえるさえずりには直接的な攻撃で（c）、また遠くに聞こえるさえずりにはさえずり返す（d）というように、鳥がさえずりの変成の状態から発声者までの距離を推定して反応できることがわかった（Richards 1981）。

は、発声音が占有しているなわばりの境界付近に近づいて鳴いているように聞こえるかもしれない。しかし、受信者がこのスピーカーに近づいてスピーカーを通り過ぎてしまうと、発信者が一転してなわばりの内側深くから鳴いているように思われるだろう。このような問題を踏まえて、自然音声録音を収録するときの状況を一定に保つ配慮が懸命である。当然ながら報告にはこの録音条件を明記することが必要であろう。

(b) 実験用録音

音声信号の音響特性のうち、具体的にどれがメッセージの運び手なのかを調べるために、実験用録音を使った録音再生実験をすることができる。実験用録音は、自然音声の周波数、時間構成、および強さのパラメーターのいずれかひとつのみを変えたものである。周波数フィルターによって、特定の周波数を除去したり強調したりできる。周波数変調器を使えば、要素内で周波数を逆行・逆転させたり、上下に移動させたり、また重合をしたりして周波数構成を変えることができる。また、出力レベルを調整して音声の強さを変えるのもひとつの方法である。単純にテープを逆行させたり、自然音声録音テープ自体を切ったりつなげたり、またはダビングしたりして、音声の要素の順番や時間構成を変えることもできる。ただし、自然音声録音のテープ走行速度を変える方法では周波数も平行して変わる。録音再生実験では、試験個体の実験用録音に対する反応が、自然音声録音に対する反応と比べて強まるのか弱まるのか、あるいは変わらないのかをみる。反応に有意な変化を起こすパラメーターが問題のメッセージの担い手であることが推測できよう。

(c) 人工音

人工音を使った録音再生実験は、自然音声録音の操作の限界を越えて、メッセージの担い手となる音響特性についての仮説を検証可能である。シンセサイザーやその他の音声発生器を使えば人工音を合成することができる。コンピューター・プログラムを使って、単純なモデルからより本物の音声に近いモデルまで、人工音の合成を行なえる。また、ソナグラムは音声の構造を視覚的に明快に提示するが、逆にそのトレースを読みこんで音声化することによって、仮説に基づいて描きだした図形から人工音を発生することも可能である(松岡 1986)。

5). 鳥の反応をどのように定量化するか

鳥の反応の測定については、常日ごろの観察の中からヒントを得ることもできるが、パイロット実験をしてみるとよい。反応を定量化するにあたって、一番簡便な方法は、全試験個体のうちに何らかの反応をした鳥がどのくらいの割合を占めたかを調べる(Bremond 1968)。次に、録音再生に対する反応の強さにランクを設けて、それぞれの鳥について反応の強さを評価する(Emlen 1972, Shiovitz 1975)。ランク法の問題点は、鳥の種類によって反応の仕方が異なるために普遍的なランクを設けにくいことと、違った基準のランク法を使った実験は相互に比較できないという点である。第三に、特定な行動数種類について反応があれば点数をつけて、総合点によって評価を行なうスコア法(Richards 1981, 図5参照)、そして第四に、特定な反応項目に注目してそれぞれ定量的に測定する方法(Catchpole 1977)がある。反応開始までの時間、飛翔回数、スピーカーからの距離、定位の有無などの視覚的に得られる情報ばかりではない。聴覚的な情報も当然含まれる。すなわち、鳥が反応してさえればその時間や回数を測定し、地鳴きをすればその種類と回数などに注目する。もちろん、これらの音声をそのまま録音して、音響構造を分析することもできる。第四の定量的な方法が今では広くもちいられているが、理由は反応を客観的に評価できるためである。ただし、気をつけなければならない点は、個体ごとに特異的な癖がありがちなことである。たとえば、ある鳥はあまりスピーカーに近づかないが他の個体よりも余計に鳴く。別の鳥では、スピーカーの攻撃までしながらほとんど鳴かなかつたりする。いまのところ反応項目ごとに定量化して、個体差は個体差として評価できるよう

にしておくことが望ましい。

たいていの録音再生実験の場合、試験個体が一目瞭然な反応をすることが期待されるのであるけれども、なかには当然反応すべき受信者が、反応らしい反応を即座にしない場合がある。たとえば、反応が生理的なレベルでのみ起こる場合である。ラジオ・テレメトリー的手法を取り入れられる中型以上の鳥については、心臓の拍動数、呼吸数、体温などの情報を無線で得ることが可能である (Tompson *et al.* 1968)。

6). 音声信号の限界

動物の通信は、ふつう複合的な要素が協働しており、たったひとつのチャンネルだけで行なわれるとは限らない。そこで、録音再生実験の優れた点は、視覚による情報から独立させて、音声の役割だけを分析できることである。しかし、音声の役割が、通信全体の中でどのような位置にあるのかを把握することも重要である。このためには、生きた鳥の姿、動作、また剥製などを併用して、音声情報と視覚情報のそれぞれについて、通信への関与のしかたを検討、区別するのである。たとえば、Peek (1972) が、ハゴロモガラス *Agelaius phoeniceus* のなわばりの居住雄について行なった古典的な実験がある。まず、雄を捕獲して、野外で麻酔をかける。舌下神経の気管に近い部分を2~3 cmほど切除すれば、正常なさえずり活動を解剖学的に停止させることができる。手術後、麻酔から覚めたところで、もとのなわばりに放鳥する。こうして、生きた姿はあるがさえずらないという状態が、なわばりの防衛にどのような影響を与えるかを調べた。対照には、神経にはふれないが、同じように切開手術だけを行なった雄を採用した。この例では、鳥はさえずれなくても、視覚によるディスプレイと直接的攻撃によって、何とかなわばりを防衛できた。ただし、このような外科手術を用いる手法は、動物実験の倫理性が問題となる現在の動向では、慎重に対処すべきだろう。

8. 地鳴きと録音再生実験

1). 恐怖の鳴き声

鳥が捕食者に捕まったり、攻撃されてけがしたり、畏にかかったりすると、非常に大きな恐怖の鳴き声を出すことがある。この声は、小型の鳥でもあまり激しく強く出されるので、初めて鳥を取り扱った人はたいてい驚いて思わず手の力をゆるめたい衝動にかられたり、実際に恐怖をおぼえて叫んでいる鳥を手放してしまったりする。人間以外の捕食動物に対しても、この声は受信者をひるませて、発信者が危険から逃れる効果があるかもしれない。しかし、この声を聞いて、同種の鳥はどのように行動するだろうか。

Stefanski & Falls (1972) は、北米産のウタスズメ *Melospiza melodia*、ヌマウタスズメ *M. georgiana*、およびノドジロシトド *Zonotrichia albicollis* について、恐怖の鳴き声の再生実験を行なって、同種内での反応を調べた。カスミ網にかかったり、掌中に捕まったりした個体の恐怖の鳴き声を、1分間の間、同種および異種の繁殖中のつがいに聞かせた。スピーカーは、巣または営巣地として典型的な場所から10mの地上に、上空に向けて設置した。観察者は10~20mほど離れたスピーカーが良く見える地点に隠れた。実験は天候条件が極端に悪くないかぎり、午前4~12時と午後4~8時に行ない、造巣産卵期より、繁殖期の各時期に対応して約6~8日おきに(実際には天候条件によって、6~13日おきとなった)再生実験を行なうことによって、信号音に対して試験個体が順応しないように配慮した。試験に使ったつがいは最低300mは相互に離れており、各つがいを実験

にふす順番をランダム化した。繁殖期外については3種ともになわばりを持たないので、1～数個体を目撃したら、10～20mの地点まで近づいてスピーカーを設置して、観察者が引き下がったところで録音再生実験を行なった。鳥が観察者に気づいて警戒したときは、実験を中断して後日に延期した。

鳥は再生音を聞くとすぐに反応して音源へ急行し、警戒の時によく出す大声の地鳴きを出したり、よく目だつディスプレイをしたりしながら、スピーカーのまわりをせわしなく動きまわる。これは、あたかも“捕食者”の気をひいて、獲物となった配偶者やヒナが危険から逃れるように促しているものと考えられるかもしれない。反応は時期によって変異がある。造巣・産卵期に強くて、その後は目だたなくなるが、育雛後期・巣立ちビナの時期にもっとも反応が高くなる。ヒナが独立した後では反応がすっかりなくなった。

ところで、受信者は、発信者が配偶者や血縁者である場合を除いて、危険についてのメッセージを運んでいると考えられる恐怖の鳴き声には避けて寄りつかない反応をするだろう。事実、録音再生実験をしてみると忌避反応がみられた。鳥による農作物の被害や、飛行場における鳥害（飛行機との衝突やエンジンに吸い込まれてエンジンを止める鳥の問題）、またねぐらにおける騒音や糞公害に頭を痛めている人々は、この忌避反応を鳥の防除に応用できないかと試みてきた。恐怖の鳴き声の録音を聞かせて鳥を追い払う試みの結果はまちまちであるが、カモメ類やカラス類を飛行場や農作物から実際に追い払っている場合がある (Frings *et al.* 1955, 1958, Bremond *et al.* 1968, Brough 1969)。

Block (1966) は、恐怖の鳴き声の録音再生が、都会で越冬するホシムクドリ *Sturnus vulgaris* のねぐらの選択に多少影響を与えたとはいっても、完全に冬季のねぐらから追い払うことはできないと結論した。しかし、これは冬のねぐらには十万羽以上の大群が押し寄せるために、群れ全体に録音再生の効果をいき渡らせることがむずかしかったということに帰するらしい。すなわち、夏季のねぐらでは毎晩最終的に落ち着いた個体群の大きさは3～5,000羽と小さいから、指向性の高いスピーカーで群れに絞って再生音を放送すれば、群れ全体に効果をおよぼすことができた。また、録音再生音に順応してまったく反応しなくなることがないように、再生時間の長さを最終のねぐらからホシムクドリを追い払うのに最低必要な時間に限ったり、鳴き声の再生頻度を最小限にとどめたりした結果、ホシムクドリおよび同じねぐらを共有しているオオクロムクドリモドキ *Quiscalus quiscula* の夏季のねぐらの個体数が、1～300羽にまで大きく減らすことができた (Block 1976)。

2). 警戒声

危険を察知した際に、鳥類は次のふたつの行動のどちらかを選択する。ひとつは、逃げるか目だたないように動きを止めておし黙り、保護色のあるものは姿を周囲にとけこませてしまう行動である。もうひとつは、ここで問題にする音声を発して逃げようとする行動である。受信者は危険を避けて物陰や茂みの中へ隠れる。発信者は音声によって目だってしまう。これは自分の生存可能性が低下しても他の鳥を異種も含めて危険から守る利他的行動であるのか、それとも特に血縁者が危険から逃れる確率を高めることによって発信者の包括適応度を上げているのではないかと議論される。また、群れで採食している鳥のなかに、危険もないのに警戒声を突然と発して、他の鳥が飛びたった後も採食を続けるものがいれば、これは食物を自分が他の鳥よりも多く獲得するためのだましの行動といえよう。

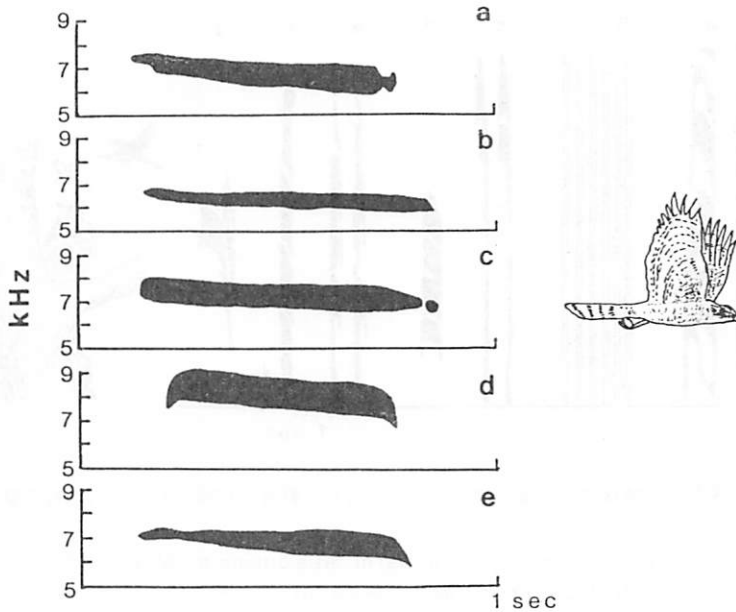


図6. 飛翔捕食者による危険に対して出される警戒声のソナグラム

Fig. 6. Wide-band sonograms of alarm calls for flying predators

タカなどが頭上を飛ぶときのように突然に差し迫った危険のあるときに、スズメ目の鳥は〈シー〉とか〈ツィー〉という音声を出して、やぶの中などへ逃げ込む。ソナグラムがワイドバンド分析によるために実際よりも周波数の幅が広くみえるが、実は極めて狭い周波数域の純音で、始まりと終わりがはっきりしないので、位置の決定がむずかしいという。ソナグラムは英国の鳥から、オオジュリン *Emberiza schoeniclus* (a)、クロウタドリ *Turdus merula* (b)、シジュウカラ *Parus major* (c)、アオガラ *P. caeruleus* (d)、ズアオアトリ *Fringilla coelebs* (e) を示した (Marler 1957 から描いた)。

Marler (1957) は、スズメ目の鳥では種類がちがっても、警戒声は互いによく似ていると指摘している。図6はタカなどの飛翔性捕食者が頭上を通過したときに出す鳴き声の〈シー〉というのである。鳥類は、両耳における音の到着時刻、位相、および強度を比較して、その音源を定位している。飛翔性捕食者の警戒声はどれも、ゆるやかに始まり次第に周波数を下げながら消える1回かぎりの鳴き声である。これは受信者のタカなどにははっきりと聞こえても、両耳間の到着時刻差を手がかりにしてそれを定位することはむずかしいだろう。また、中型の猛禽類において7 kHz 前後の音は、両耳間距離から計算すると位相差を感知するには周波数が高すぎるし、強度に関して受信者の頭部の遮蔽効果を利用するには周波数が低すぎる。飛翔性捕食者に対する警戒声が特殊な音響構造に収斂進化することによって、発信者は自分の位置を捕食者に知らせないで、同種異種に限らず他の個体に捕食者の危険を知らせることができるという。

図7は、昼間に休息しているフクロウなどのように、さしあたって危険ではない捕食者を見つけたときに、スズメ目の鳥が出す地鳴きで〈チンッ、チンッ、チンッ〉とか〈ピン、ピン、ピン〉とかいう鳴き声で、この声を聞くと同種の鳥も他種の鳥も、それと同じ音響構造の地鳴きを発しながら、静止している捕食者のまわりをうろつく群がっている。これ

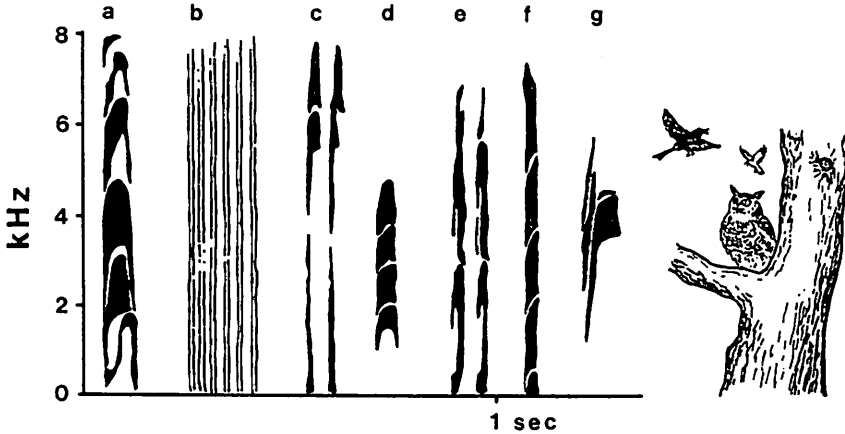


図7. 休息中の捕食者を擬攻（モッピング）したり軽度の危険に対して出される警戒声のソナグラム

Fig. 7. Wide-band sonograms of alarm calls during mobbing and scolding

差しあたって危険の少ない休息中のフクロウ類やタカ類をみつけたスズメ目の鳥は、〈チンッ、チンッ・・・〉というような鳴き声を出す。これを聞いた他の鳥は、同種に限らずに他種も、皆同様に短く繰り返される幅広い周波数域の地鳴きを発しながら集まって来る。この地鳴きは位置を決定しやすいという。ソナグラムは英国の鳥から、クロウタドリ *Turdus merula* (a), ヤドリギツグミ *T. viscivorus* (b), ヨーロッパコマドリ *Erithacus rubecula* (c), ニワムシクイ *Sylvia borin* (d), ミソサザイ *Troglodytes troglodytes* (e), ノビタキ *Saxicola torquata* (f), スアオアトリ *Fringilla coelebs* (g) を示した (Marler 1957から描いた.)

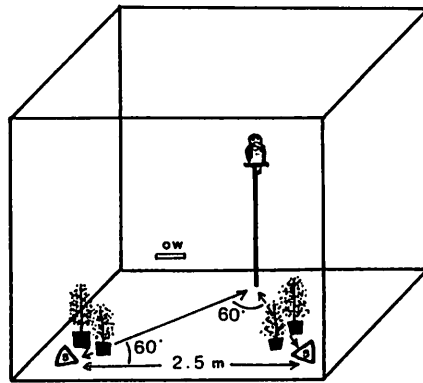


図8. 捕食者がスズメ目の警戒声の音源を定位できるかどうかを検証するための録音再生実験用装置

Fig. 8. Diagram of the room in which the playback experiments to demonstrate the ability of predators to localize the passerine alarm calls

間口3.1m, 奥行2.8m, 高さ2.6mの部屋の奥の壁より35cm離れたポール上の止まり木に、試験個体を後方に向けて止まらせた。部屋の前方の両隅にスピーカー (s) を設置し、後方の壁には観察窓 (ow) があけてある。(Shalter 1981 をもとに描く.)

を擬攻とかモッピングと呼んでいるが、捕食者は非常に迷惑がる。擬攻の地鳴きは短いが、開始と終了が明確で、幾度も繰り返されるために、受信者の両耳への到着時刻差がはっきりしている。また、広い範囲で変調のある周波数は、位相差と強度差について受信者に

手がかりを与えるといわれる。飛翔捕食者用の警戒声に比べて危険が少ない条件下では、このように定位されやすい音響構造が収斂進化したと考えられている。

私たちはこれら2種類の警戒声を聞いて、それぞれ音源がわからない、わかると言及しているが、はたして当の猛禽類もそのように感じているのだろうか。Shalter (1978) は、飼育下のオオタカ、アカスズメフクロウ *Glaucidium brasilianum*、アフリカスズメフクロウ *G. perlatum* の3種について録音再生実験を行なっている。部屋の奥よりの中央に設置された止まり木あるいは鳥籠の左右前方の床上に、スピーカーを1台ずつ設置した(図8)。野外では警戒声が植生ごしに聞こえてくるので、ここではスピーカーのすぐ前に小さな茂みを設けた。各鳥は反応性を高めるために試験の2~3日前より餌を与えないで、24時間前から実験の装置に慣らした後、10回の再生実験にかけた。1回の実験について、まずはクロウタドリ *Turdus merula* の飛翔性捕食者用警戒声〈シー〉が、そして2分後にズアオアトリの静止している捕食者用の警戒声〈チンッ〉が同じスピーカーから再生された。次回の実験はそれからまた2分後に、もう一台のスピーカーから同様のスケジュールで行なわれた。その後は2台のスピーカーから交互に再生実験を行なった。試験個体の半数は左側のスピーカーから、残りは右側のスピーカーから実験を開始することによって、スピーカーの位置による影響をみた。実験は試験個体がスピーカーの方向をみていない(普通は図のようにではなく後方の壁の方に鳥は向いていた)ときのみ開始し、起動したスピーカーの方向へ頭をまわせば反応があったとし、別の方向へまわしたときは

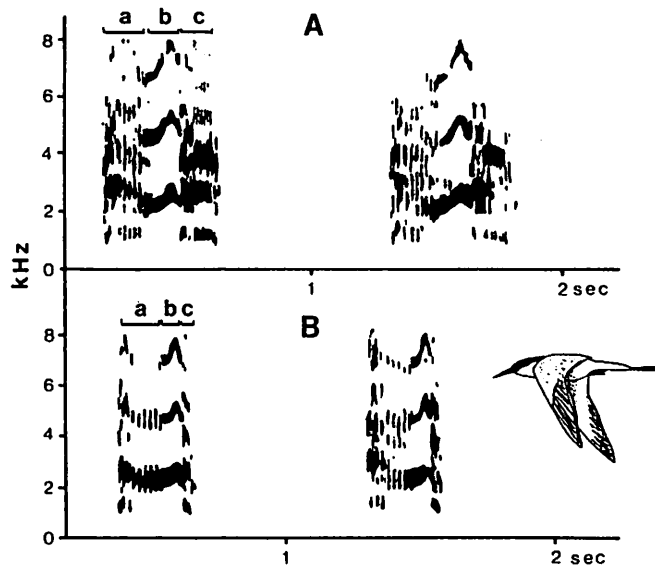


図9. 2羽のサンドイッチアジサシ (A, B) が連続して発した地鳴きにみられた個体の特異性

Fig. 9. Individual distinctiveness in consecutive calls given by two sandwich terns *Sterna sandvicensis*, A and B

サンドイッチアジサシが魚を捕って繁殖コロニーに戻るとき、潮線を越えるあたりより幼鳥のいる地点まで、この地鳴きを繰り返し鳴く。3区分a, b, cの構成が個体によって異なる。ソナグラムはワイドバンド分析による (Hutchinson *et al.* 1968より)。

反応がなかったとした。頭の位置は、前方左のスピーカーから後正面そして前方右のスピーカーへと見渡す角度を5等分して記録した。観察記録は口述でテープの第1トラックに、また再生音は実験室内にマイクロホンをしかけて第2トラックに、別々だが同調させて録音した。この実験から、飛翔捕食者用警戒声は静止している捕食者用警戒声ほどに反応を引き起こさなかったけれども、全試験個体がこれを正確に定位していることがわかった。捕食者と被食者の間の軍拡競争の結果、捕食者が聞きとりにくいはずの被食者の警戒声を聞きとれるように自然選択されたということなのかもしれない。

3). 個体認知の地鳴き

集団繁殖性の海鳥では、繁殖コロニーの混雑にもかかわらず、成鳥が間違いなく自分の配偶相手のもとに抱卵交替に戻ったり、自分の子に食物をはこんだりしている。なかには夜間に帰巢する穴住性の鳥もあり、これは視覚以外の情報に基づいた個体認知が起きているからであろう。これまでの多くの観察から、地鳴きによる個体認知の可能性が指摘されてきた。証明にはまず音響特性の詳しい分析を行なって、個体ごとに独特な音声構造があることを示す必要がある。それには、周波数や長さ、間隔などについて個体間の差が個体内の変異より有意に大きいことを示せばよい。1要素だけが異なっていることはまれで、複数の特性について多変数解析を行ってみることである。サンドイッチアジサシ *Sterna sandvicensis* では着陸声は3区分からなり、それぞれの周波数や長さが個体ごとに明らかに異なる (図9: Hutchinson *et al.* 1968)。また、シロカツオドリ *Sula bassana* では着陸声の振幅像の山と谷の構造に個体ごとに独自のパターンがあることを示した (図10: White & White 1970)。次に、行動上の証拠を得る。これには録音再生実験を使うが、たとえばシロカツオドリの場合、映画カメラをもちいた観察記録を使って、抱卵中の鳥が自分の配偶者の鳴き声にのみ反応していることを確認した。現在ではビデオ録画を手ごろに適用できる。ところで、Mundinger (1970) によれば、地鳴きによる個体認知は鳴禽類でも存在する。オウゴンヒワ *Carduelis tristis* の飛翔声 (図11) は、つがいの雄雌で特有な型に修正されて共有されている。録音再生実験では配偶者間相互の飛翔声にのみ反応した。

Tschanz (1968) は、ウミガラス *Uria aalge* の成鳥の鳴き声が個体ごとに有意に異なっていることを示したうえで、ヒナが親鳥の音声を認知することをふたつの録音再生実験で証明した。まず、親鳥の鳴き声と親鳥ではないが同種の鳥による同じ種類の鳴き声 (対照) を同一のスピーカーから交互に聞かせた。次に、2台のスピーカーから親鳥の鳴き声と対照を同時に再生して、試験個体がどちらのスピーカーを選択するか調べた (選択実験)。ヒナはいずれの場合にも親の鳴き声の再生に対して、定位、接近、接触、食物ねだり、つつき、鳴き声などの反応をしめた。また、対照に対しては、静止、逃避、隠れるというようにスピーカーを回避した。

こうした親子認知がどのように発達したか、胚の時代に遡って親鳥の早期学習を調べることもできる。Tschanz は、ウミガラスがふ化する前の数日間に、親鳥の地鳴きを恒温器内の卵に向けて録音再生した。ふ化後ヒナは選択実験にふされたが、多くの場合、胚のときに聞いたことのある音声を放送するスピーカーにのみ接近した。親の鳴き声をまったく聞いたことのないヒナは、どちらのスピーカーにも接近した。

Vince (1969) は、ウズラ *Coturnix japonica* の胚がふ化する前から〈チッ〉という音

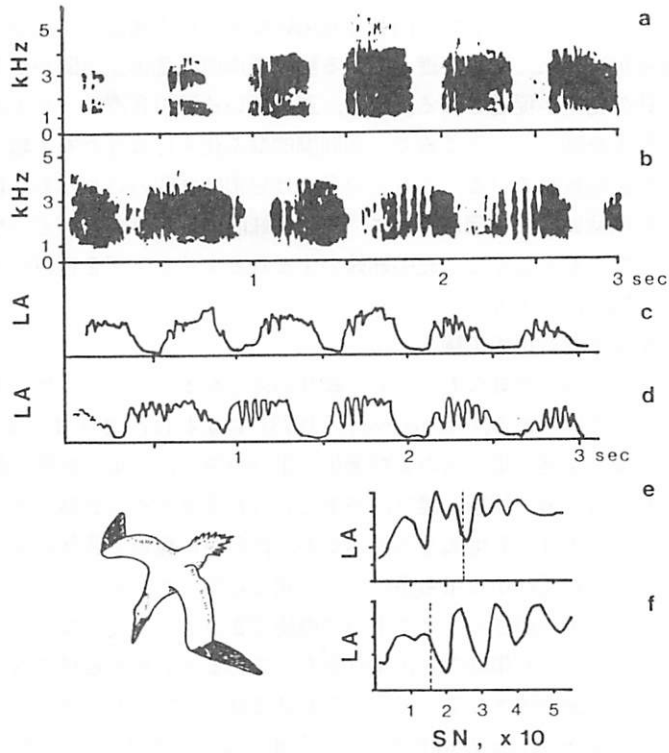


図10. 2羽のシロカツオドリの雄の着陸声にみられる個体の特異性

Fig.10. Individual distinctiveness in the landing calls of two male Gannets *Sula bassana*

シロカツオドリの雌は、配偶者の雄の着陸声に最も強く反応する。この図で、a c eと b d fはそれぞれに同一の2羽の雄の音声である。着陸声のワイドバンド分析によるソナグラム (a, b) をみても、個体間の違いがはっきりしなかった。しかし、振幅像 (c, d) をみると明確な違いが見出された (LAは振幅の対数で、単位は任意に設定した)。個体によって要素の長さに長短があるので (範囲は0.275~0.5秒)、最初の0.275秒についてサンプル単位 (SN) を0.005秒にして平均振幅像をとった (e, f)。点線は、個体特異性を見出すのに最低必要な部分を示している (White and White 1970 から)。

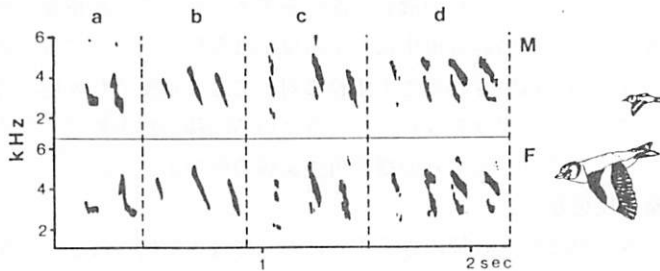


図11. アメリカ産オウゴンヒワの4つがいのそれぞれに独特な飛翔声

Fig.11. Individually distinct flight calls shared within respective pairs of American Goldfinches *Carduelis tristis*

つがいaとつがいb、またつがいcとつがいdはそれぞれ隣どうして営巣していた。いずれのつがいも雄 (M) と雌 (F) はよく似た飛翔声を発した。これは、つがい形成のときに配偶者のいずれかが相手の飛翔声を模倣することによって生じるという。ソナグラムはワイドバンド分析による (Mundinger 1970 より)。

を呼吸運動の際に出しているが、同腹の兄弟姉妹間の音声通信がふ化の同調に役だっていることを明らかにした。発生が進んでいる胚の音声の録音再生を聞かせると、それよりも遅れている胚の発生が促進される。逆に、遅れている胚の音声は、わずかではあるが進んでいる胚の発生を抑えた。ところで、非同調的なふ化を行なうカモメ類などでも、やはり胚から音声を観察されている。これらの鳥では兄弟姉妹間のいがみあいによって若い巢内ヒナの生存率は低い。興味深いことに、兄弟姉妹間のいがみあいがどうやら胚の時期からすでに始まっているらしくて、兄弟姉妹の生まれるタイミングを音声によって操作する可能性がある (Mock D. 私信)。

9. さえずりと録音再生実験

鳥のさえずりには、単純なものから、繰りかえしが多くて (冗長性) きわめて精巧で複雑なものまでいろいろある。Armstrong (1973) によれば、さえずりがなわばり性、つがい形成、求愛、交尾、巣広告および選択、巣への導入、造巣、抱卵、抱卵交替、ヒナの世話、巣立ち、ねぐら、秋季、渡り、冬季といったさまざまな脈絡の中で出されているという。単純なさえずりでも地鳴きに比べると、たしかに複雑で変化に富み時間的にも長く続くことから、それだけ情報量も多いように聞こえる。だから、これだけ多くの脈絡の中で発せられても、単一のさえずりで十分に機能できるということなのだろうか。しかし、ステレオタイプでかなり単純なさえずりをもっているといわれる鳥でも、1羽の鳥がただ1種類のさえずりを発達させているというわけではなくて、ふつう3~12のさえずりのレパトワをもつ。Armstrong が取りあげたさえずりには、脈絡ごとにまったく異なった音響構造のさえずりや、同一のさえずりでも調子が変わった変型が含まれている。

さえずりの役割について、古くから論議され、また録音再生実験によって検証を試みられてきたふたつの観点がある。ひとつは、さえずりが同種の他の雄に対するなわばり広告であり、なわばり防衛の機能をもつとする見方である。もうひとつは、さえずりが同種の雌に対する雄性広告・求愛であり、繁殖にむけて生理的狀態や繁殖活動を促進する機能をもつという見方である。これまでのさえずりの機能を追及する録音再生実験は、なわばりのさえずりと求愛のさえずりというようにふたつの別個のさえずりがあるとか、両方の見方を満足させる単一のさえずりがあるとかいった論争が無意味であることを示した。種の生態にたちかえってさえずりの機能の進化を考えていくことが重要である。

同種の雄のさえずりの録音再生に対する反応は受信者によって異なる。ここでは、(1)居住雄がなわばり内で再生されるさえずりに対してとる攻撃的な反応、(2)他の雄のなわばりから聞こえてくるさえずりをなわばりの外にいる同種の雄が避ける反応、そして(3)雌の反応に分けて、代表的なさえずりの録音再生実験の例をあげる。

1). 攻撃的反應から

なわばり性の鳥では、同種のさえずりに対しては攻撃的な反応を示すが、他種のさえずりに対しては生態的に競合関係になければ反応をしない。同種の雄に対するさえずりの効果を検討するにあたって、これまで多くの種について行なわれてきた録音再生実験では、スピーカー1台をなわばり内において、これから同種の他の鳥のさえずりを放送して、居住雄の反応を調べる方法がとられてきた。居住雄は、ライバルや侵入雄の姿や音声に対してとるのと同じ攻撃的な行動を、同種の鳥のさえずりを流すスピーカーに対してとることが観察されてきた。鳥ごとに個性的な反応の仕方があるが、非常に良く反応する鳥では、

再生音を聞くやいなやすべての行動を止めて音に注目し、音源の方向へ定位する。そして音源に向かって飛行して、スピーカーのまわりを動きまわったり、スピーカーに非常に接近して向きあってとまったり、威嚇のディスプレイを行なったりする。攻撃行動がエスカレートすると、スピーカーに飛びかかって容赦なく攻撃する。この間、さえずりやその他の攻撃的な地鳴きなどを発声するが、その発声の仕方が一律とは限らず、周波数、さえずりの要素あるいは全体の長さや構成、また発生頻度に変化が起きる。再生を中止しても、居住雄はその場にとどまり反応をしばらく続ける。

同種のさえずりの再生に対する雄の攻撃的反應を指標にして、さえずりに含まれていると考えられるメッセージについての検証実験が行なわれてきたが、ここでは種認知と個体認知に関連する音声録音分析と録音再生実験の方法例をあげる。

(a) 種のアイデンティティを探る

鳥のさえずりは、種ごとにきわめて定型な音声をしている。たとえば、カラ類のなかには互いに似かよった、かなり単純なさえずりをするものがある。しかし、よく聞けばシジュウカラ、コガラ *Parus montanus*、ヒガラ *P. ater* はそれぞれ明確に区別できるさえずりをしており、おのおの特有な音声構造が存在することが十分に予測される。複雑で変化に富み、多様なさえずりの要素（シラブル）を繰り返したり次々と変えながら長く続けてさえずるヒバリとコヨシキリにおいてさえ、だれも両者のさえずりを混同することはないだろう。ヒバリにはヒバリの、コヨシキリにはコヨシキリの特有なさえずりの音響特性と構造があるように見える。

ヨーロッパコマドリ *Erithacus rubecula* のさえずりの基本構造は、非常に複雑な要素から構成される4つの節の連続からなっている。何百にもなる要素のレパトワから選び出されるために、さえずりごとに組みあわされる節の種類を組みあわせは膨大である。Bremond (1968) はソナグラムを検討して、ひどく変化の多いさえずりの中にも種のアイデンティティについてのメッセージを担う音響構造が存在すると考えた。すなわち、ひとつのさえずり内の節はどれも異なること、相続くさえずりがどれもみな異なること、そして周波数の高い節と低い節が交互に連続していることの三点である。

これら三点について検証を行なうために、自然音声録音を収録したテープを節間で切りつないで、試験用に節の高低のみを変えた人工のさえずりを再合成した。実験では、雄がスピーカーに近よってくるような中程度から強度の反応があったときに「反応があった」とした。対照用の正常なさえずり（図12a）で実験してみると、88%の個体が反応を示した（基礎反応）。試験用のさえずりをもちいた録音再生実験では、同じ節のみを繰り返した場合は0%、高音の節のみ4種類を連ねて再合成したさえずり（図12b）は56%、低音の節のみ4種類を連ねて再合成したさえずり（図12c）は52%、そして、すべて異なる高音の節と低音の節を交互に繰り返した場合（図12d）は90%が反応を示した。反応を示した個体の割合が基礎反応よりも有意に低ければ、試験用のさえずりには種のアイデンティティに関係する情報が欠けているか、不十分であると考えられた。逆に、反応が基礎反応と同程度かそれ以上である場合は、種のアイデンティティに関する情報が含まれていると考えられた。従って、ヨーロッパコマドリのさえずりの場合、種認知にはさえずりの要素の細部の構造ではなくて、高低の節が交互に規則的に繰り返されるといった全体的な構造の様式（シンタックス）が重要であると推察された。

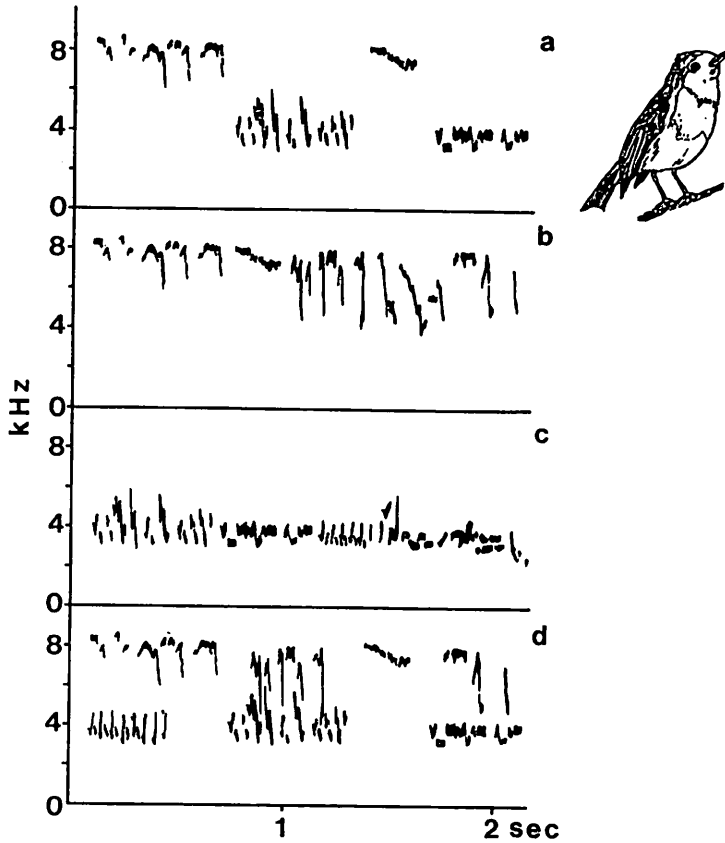


図12. ヨーロッパコマドリの正常なさえずりとその種特異性を検証するための録音再生実験用の人工のさえずり

Fig.12. Normal and artificial songs of robin *Erithacus rubecula* used in playback experiments to demonstrate the species specificity

a) 正常なさえずりの録音では、高音の節と低音の節が交互に繰り返されている。b) 正常なさえずりの高音節のみをつなげてつくった人工のさえずり。c) 正常なさえずりの低音節のみをつなげてつくった人工のさえずり。d) 高音節と低音節の両方が特に規則なしに起こり、同時に生じうる（説明のためにBremond 1968 を参考に描いた）。

次に、電子音発生装置を使って、シンタックスがほんとうに種認知に役だっているかどうかを検証できる。Bremond は、正弦波を大まかに修正してシンタックスのみを取り入れた試験用さえずりを合成したが、反応は0%であった。正弦波を細分して単純な節構造を作ると（図13a）反応は31%になった。これはシンタックス以外にも種のアイデンティティについてのメッセージを担う構造があることを示すものである。そこで、さらに要素を自然に近い構造に修正したが反応は25%と低かった。ただし、これもシンタックスを取り入れると（図13b）反応が70%にまで回復した。これは種のアイデンティティにおけるシンタックスの重要性についての証拠といえよう。

種認知についての録音再生実験は、他にもさまざまな種について行なわれてきた。種ごとに異なったパラメーターが、種のアイデンティティについての情報を担っていることが推察されている。古典的研究から例をあげると、ポネリームシクイ *Phylloscopus bonelli*

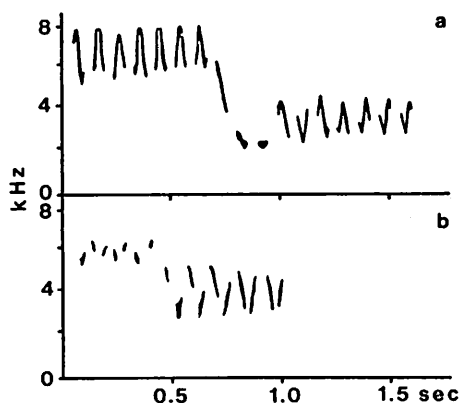


図13. 電子音発生装置を使って合成したヨーロッパロビンのさえずり
 Fig.13. Synthetic robin songs produced by electronic sound generator

a) 正弦波を細分して単純な節構造をつくった。b) 各要素を更に細かくして自然に近い形に複雑にした (Bremond 1968 より描いた)。

では要素の周波数変調の細部構造が重要であった (Bremond 1976)。ルリノジコ *Passerina cyanea* では各要素内の周波数変調などの細部構造がある程度は関係しているが (Shiovitz 1975), もっとも重要なのは要素間の時間間隔であった (Emlen 1972)。種特異性については Becker (1982) が広く触れている。

また、同所的でよく似たさえずりをする近縁な鳥にとって、自分の種を間違いなく認知することは雄雌ともに重要である。ボネリームシクイのさえずりはモリムシクイ *Phylloscopus sibilatrix* のものとよく似ているが、周波数域が1 kHzばかり低い。ボネリームシクイのさえずりをそれぞれ1 kHzずつ上下にずらした試験用さえずりで録音再生実験を行なうと、1 kHz 低くしたときは88%の反応があったが、1 kHz 高くしたときは32%に減少した (ただし、対照の正常なさえずりには100%の反応があった)。このようにさえずりの構造のわずかな違いによって、異種間に不必要ななわばり争いや不穏な雑種形成を未然に避けるとき、この差異を拒絶標識と呼ぶ (Bremond 1976)。

(b) 個体のアイデンティティを探る

あまり複雑で変化の多いさえずりをしたり、1羽でいくつも異なったさえずりのレパートワをもっていたりする鳥では、ただ聞いた限りではどの鳥がさえずっても区別がつけにくい。しかし、比較的単純なさえずりをする鳥では、個体ごとに特徴あるさえずりが発達して、声を聞くだけで個体識別ができることがある。なわばりが隣接するアオバズクの雄は、それぞれ独自のさえずりをする (図14)。アオバズクのさえずりは、〈ホーホー〉という2要素からなるユニット構造を繰り返す。各ユニットは個体ごとに安定した構造をもっていて、各要素のトレースの形状 (周波数と長さによるパターン) を注意深くみれば、個体間に差があることがわかる。もちろん聞き慣れた耳にはそれぞれの特徴がわかるし、当のアオバズクもお互いのさえずりを弁別しているらしい (Oba 1987)。

居住雄は、なわばりの境界近くでさえずったり侵入をしようとしたりする同種の他の雄に対して、さえずりかえして鳴きあいをしたり、接近してディスプレイをしたり、さらに

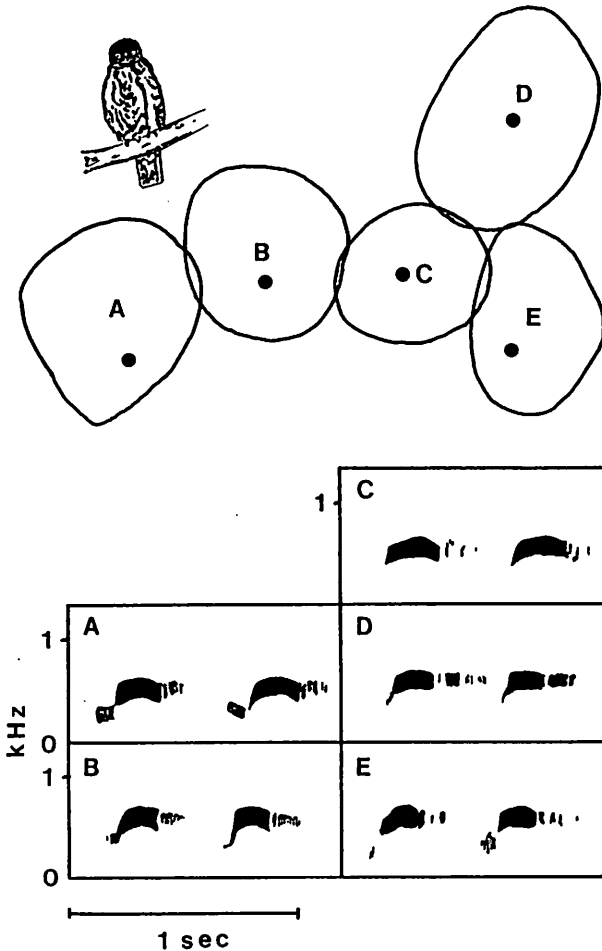


図14. 1981年, 神奈川県逗子にてたがいになわばり (●は巢) を隣接している5羽のアオバズクの雄 (A~E) のさえずりにみられる個体間変異. 40~4,000Hzについてワイドバンド分析を行なった.

Fig.14. Individual variations in the song of five territorial males of brown hawk owls *Ninox scutulata* living in adjacent territories of Zushi, Japan, in 1981 (Oba 1987)

攻撃までしたりして自分のなわばりを守り, 繁殖のための空間と資源を確保する. 居住雄がなわばりを効率的に防衛できなければ, 繁殖のための時間とエネルギーを確保することはできない. たとえば, すでに自分のなわばりをもち居住雄のなわばりを侵すような危険が少ない隣の雄に対しては, 現状のなわばり関係を維持する程度に対応すれば十分である. しかし, なわばりをあらたに獲得しようとする雄については, 断固として侵入をくいとめる対応が好ましい. それには, 居住雄が隣の雄を他の雄から識別できなければならないし, そのさえずりを学習して認知をおこなうことが必要である.

さえずりの個体変異による個体認知に関する研究として, BrooksとFalls (1975a) によるノドジロシトドの研究は示唆に富む. 彼らは, 居住雄が隣の雄のさえずりよりもよそ

者のさえずりに対して強い反応を示す（差別反応）という仮説をたてた。なわばりの境界上にスピーカーをおいて、その位置に該当する隣の雄のさえずりの録音を居住雄に向けて再生した。また、遠くはなれた別の地域個体群に属する雄のさえずりを録音して、よそ者のさえずりとして同様な実験にかけた。居住雄の反応は通常の項目（前述）について調べられた。図15aに再生前、再生中、および再生後の実験期（各5分間）について、居住雄が発声したさえずりの回数の変化を1分ごとに示した。ここでみられる差別反応から、居住雄が今までに聞いたことがあるさえずりと聞いたことのない新しいさえずりとを少なくとも区別しており、聞いたことのないさえずりにはより攻撃的に対応することがわかった。

しかし、ほんとうに居住雄が隣の雄を特定の個体として認知するかどうかという点については、更に検討する必要がある。そこで、なわばりの境界上でも通常では決して隣の雄のさえずりが聞こえない通常とは逆の位置にスピーカーをおいて、隣の雄のさえずりの録音を再生することにした。もし、居住雄の反応が前の結果と変わらなければ、個体認知の可能性はない。ところが、図15bに示された結果は、居住雄の反応が隣の雄のさえずりの録音再生であるのに、よそ者のさえずりの録音再生に対するのと変わらない強さであったことを示した。これは、居住雄が隣の雄のさえずりとともに、隣の雄の通常的位置まで

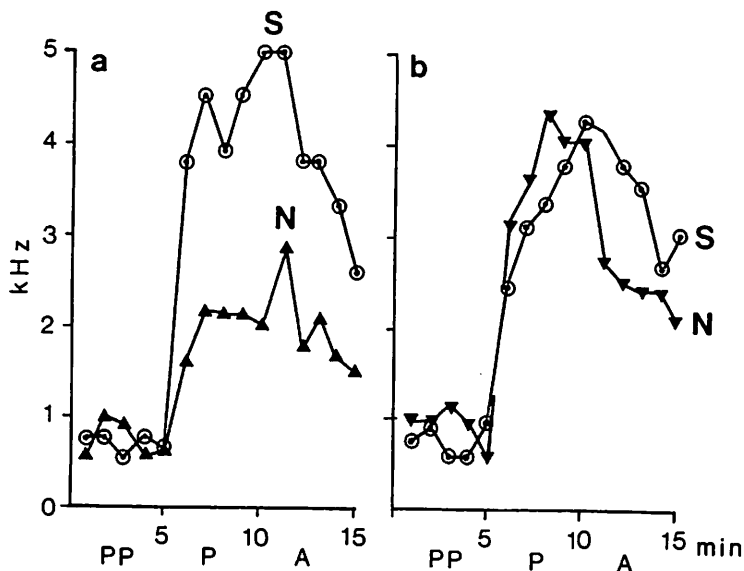


図15. ノドジロシトドの雄が、隣のなわばりの雄のさえずり(N)とよそ者の雄のさえずり(S)の録音再生に対して示したさえずりによる反応。

Fig.15. Singing responses of male white-throated sparrows *Zonotrichia albicollis* to playback of songs of neighbours (N) and strangers (S).

a) スピーカーをなわばりの境界上において、その位置に該当する隣の雄のさえずり(▲)とよそ雄(◎)のさえずりの録音を居住雄に向けて放送した(Broadcast at the normal boundary: Brooks and Falls 1975aより)。b) スピーカーをなわばりの境界上におくが、その位置とは逆の方向にすんでいる隣の雄のさえずり(▼)と、よそ雄のさえずり(◎)録音を居住雄に向けて放送した(Broadcast at the opposite boundary: Falls and Brooks 1975より)。PP=録音再生前、P=録音再生中、A=録音再生後。

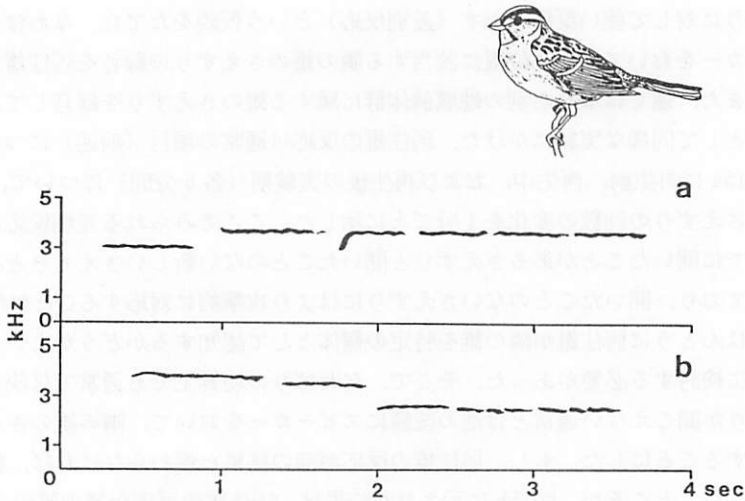


図16. 録音再生実験に使われたノドジロシトドの個体群において最もよく聞かれるさえずりの2型：a) 上昇型，b) 下降型

Fig.16. Two major song types found in white-throated sparrow used in playback experiments : a) ascending type, b) descending type (Brooks and Falls 1975bより)

学習していることを示している。位置の急激な変更は、それまでの安定したなわばり関係を乱すことを意味し、居住雄は早急に反応しなければならないといえるだろう (Falls & Brooks 1975)。

Brooks と Falls (1975b) はさらに、個体認知のアイデンティティについてのメッセージが、さえずりのどの部分に含まれているのかについても検討した。ノドジロシトドのさえずりは、5～6個の要素からなり、周波数が次第に上っていくタイプと降りていくタイプとふたつある (図16)。実験では、隣の雄から録音したさえずりの周波数や時間構成を少しずつ変えて試験用のさえずりを作り、なわばりの境界上の通常的位置においたスピーカーから再生した。居住雄の反応がよそ者のさえずりに対するものと同じになったときに、隣の雄のさえずりから個体特性が失われたと考えられる。実験では、時間構成については影響がなかったが、周波数について5～10%の範囲で変えたときに差別反応が起きなかった。また、個体の認知には最初の2～3節が不可欠であることがわかった。

2). 忌避反応はあるか

さえずりのなわばり防衛効果についてはしばしば言及されるものの、実際に録音再生実験を行なうと、たいていの場合再生音が同種の雄を追い払うどころか、かえってひきつけてしまう結果になった。そこで、Krebs (1976, 1977) が採用した画期的な方法を紹介する。実験では、8羽のシジュウカラの雄がすむ6haの雑木林を3つの区域に分けた (実験区, 対照静寂区, 対照音声区: 7. 2参照)。ある早朝にすべての居住雄をなわばりから除去した。そしてなわばり内にテープ・レコーダー1台とスピーカー4台のシステムを設置した (図17)。各テープ・レコーダーには居住雄のさえずりが約8分間録音されたエンドレステープがセットされていて、なわばり内の各地点におかれたスピーカーへと並列スイッチで接続されていた。各スピーカーから2分間ずつさえずりが放送されるようになっ

ていて、あたかも居住雄がさえずりながらなわばり内をパトロールするかのように一巡りした。そこで2分間の休みをいれては、再び次の8分間の再生を開始した。実験開始後、観察者がなわばりを定時間ごとに訪れて、新個体の侵入をモニターした。実験の結果、さえずりの再生が行なわれた実験区では、新しい雄が周囲から侵入して定着する時期を遅らせることができた。対照静寂区と対照音声区では、8時間後には本物のシジュウカラがさえずりっていた。これでさえずりだけによってなわばりを他の雄から防衛する効果があるこ

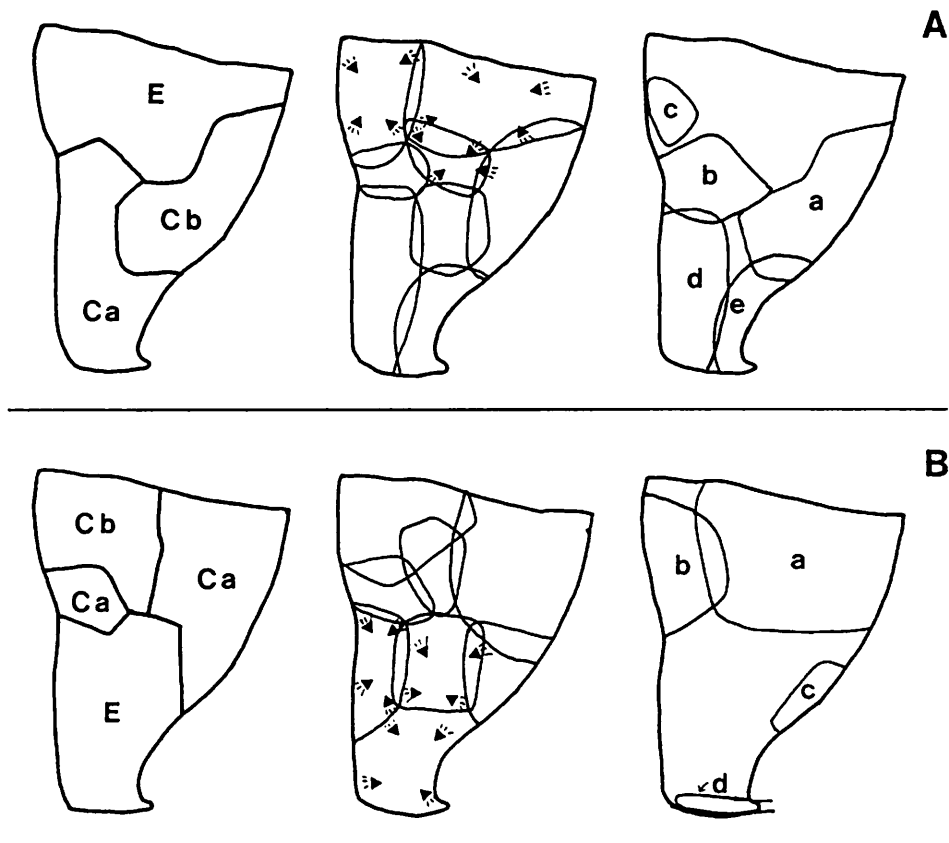


図17. シジュウカラの生息する林からすべての居住雄を取り除いて、居住雄のさえずりの録音再生のみによってなわばりを防衛できるかどうかを検証する実験。

Fig.17. Experiments to demonstrate whether territories can be defended solely by playback of recorded song after removal of territorial great tit males from the wood, and the resulting pattern of invasion

実験では林を3区域に分けて、実験区(E)の位置を変えて2回繰り返された(A, Bの左図)。実験区では、スピーカーのシステムによってももとの居住雄のさえずりの録音が再生された。対照静寂区(Ca)では、何の音声も放送されなかった。対照音声区(Cb)では呼び笛で2音が反復する録音が再生された。AもBも中の図は、居住雄を除去する前のなわばりの位置と実験区でのスピーカーの設置場所と向きが示されている。右図のとおり、居住雄のさえずりの録音が放送されていたところには、Aでは録音再生が始まってから8時間まで、Bでは10時間まで、新しい移入雄が占拠することはなかった。実験区の位置に関係なく、居住雄のさえずりの録音再生があった場所ほど周囲からの移入個体がなわばりを占拠するのに時間がかかった。侵入個体の侵入順をアルファベット順で提示した。(Krebs 1976, 1977より描く)

とがわかった。しかし、Krebsは、林のなかの実験区の位置そのものが新個体の侵入と定着を促進した原因になっているかもしれないと考えて、実験区を林の別の側に移して実験を繰り返した。結果は前と同じで、侵入個体の定着は実験区でもっとも遅かった。シジュウカラのさえずりには、たしかになわばりの防衛効果があるといえよう。

さて、シジュウカラのさえずりを聞いていると、いつも同じさえずりをしているのではなくて、いくつかのさえずり方があることに気がつく。ある型を何回か繰り返すと、別の型に切り替わる。新しい型が繰り返されてまたしばらくすると、さらに別の型に変わる。これを繰り返して、レパトワ中のさえずりの型を循環する。冬の群れにいる間につがいの形成を行なうシジュウカラでは、さえずりのレパトワの機能が雌を誘引するよりもなわばりの防衛にあると考えられる。そこで、前と同じ実験計画をもちいて、実験区を対照静寂区、単一のさえずり型実験区（同じさえずり型を繰り返して再生した）、レパトワ実験区（異なるさえずり型に次々と替えて再生した）に三分して、録音再生実験を行なった。結果は、対照静寂区では実験開始後6昼時間（夜間を除く）で80%を超えるなわばりに新しい雄が定着した。単一のさえずり型実験区では、6昼時間後では20%に過ぎなかったが、18昼時間後には90%以上のなわばりが占有された。レパトワ実験区では、24昼時間後でやっと20%を超え、すべてのなわばりに新しい雄が定着したのは30昼時間後であった。これは、レパトワがなわばり防衛に効果的であることを示す強力な証拠といえよう (Krebs *et al.* 1978)。

同一のさえずりを繰り返せば、受信者がこれに順応してなわばり防衛の効果が薄れる危険があるが、さえずりのレパトワによって変化をもたせれば、受信者の注意を常に喚起しておくことができるのではないかという考え方がある (Hartshorne 1973)。また、異なるさえずり型をつぎつぎにさえずることによって、実際よりも多くの鳥がいる、すなわち繁殖に不利な混雑した状態にあるとみせかけて、侵入者に定着を諦めさせる“はったり効果”もあるかもしれない (Krebs *et al.* 1978)。

さえずりのレパトワとは何かという問いは、さえずりの研究の重要なテーマのひとつである。たしかに、なわばり防衛はさえずりのレパトワの機能のひとつであろう。キタヤナギムシクイのように、自発的にさえずっているときは長くははっきりしたいくぶんか周波数の高いさえずりをするが、なわばり争いの際に攻撃性が高まると短くて弱くしかも周波数の低いさえずりに転じたり、さえずりの開始部に特殊なシラブルをもったりするものもいる (Jarvi *et al.* 1980, 図18)。さえずりのレパトワは必ずしもなわばり防衛や攻撃性に関係しているものばかりとは限らない。ニシオオヨシキリ *Acrocephalus arundinaceus* は、なわばりの防衛にもちいられる短いさえずりのほかに、性的誘引に重要な複雑で長いさえずりを行なう (Catchpole 1983, 図19)。この性的誘引にかかわるレパトワについては、次の項で触れる。

3). 雌の反応を引き出す

鳴禽類のさえずりのなかにはきわめて複雑で精巧なさえずりがある。なぜそれほど複雑なさえずりが進化したのかは興味深い。たとえば、ヨーロッパのスゲヨシキリ *Acrocephalus schoenobaenus* では、約50個の要素（シラブル）のレパトワから要素がさまざまに選び出され、組みあわせられ、繰り返されて、二度と同じさえずりはないと予想されるほどに複雑なさえずりである (Catchpole 1976, 図20a)。この鳥では、さえずりは性的誘引

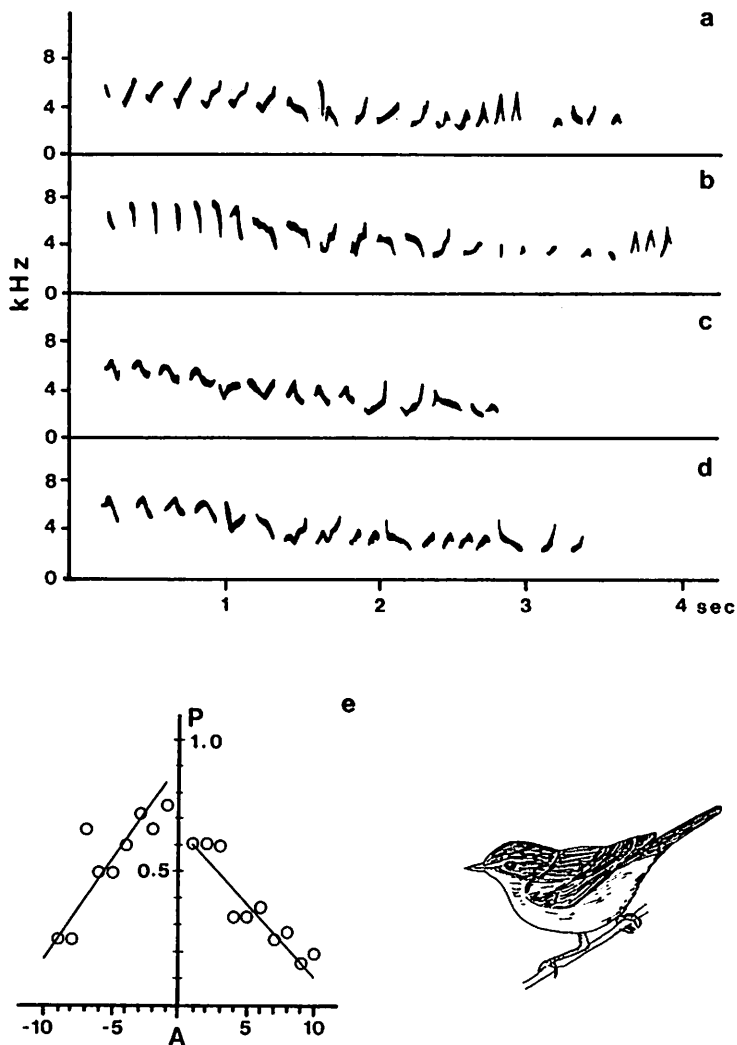


図18. キタヤナギムシクイのある雄が発した4種類の自発的なさえずりのうちの2種類 (a, b) と雄2羽のなわばり争いの際の攻撃的なさえずり (c, d) のワイドバンド・ソナグラム。攻撃的なさえずり (Aソング) は個体が違っても、いつもVが倒立したような形の要素 (シラブル) で始まる。攻撃 (A) の前後に発せられたそれぞれ10個のさえずりについて、Aソングが出現する確率 (P) は攻撃に近づくにつれて上昇し、攻撃後は下降した (e)

Fig.18. Wide-band sonograms of the two types of song in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*: a & b, spontaneous songs of one bird; c & d, aggressive songs of two birds. The latter song was most likely uttered in agonistic situations; e, probability of occurrence of aggressive songs (P) before and after attack (A). (Jarvi *et al.* 1980より描く)

にもっぱらもちいられていて、つがい形成後には終了する (Catchpole 1973)。また、要素のレパトワが多い雄ほど早く雌とつがいを形成した (Catchpole 1980, 図20b)。ドイツのある個体群では、ニシオオヨシキリの雄は湖の縁にそったヨシ原に細長いなわばりを形成する。第一雌を誘引すると、雄は長いさえずりをやめて短いさえずりでなわばりを防衛

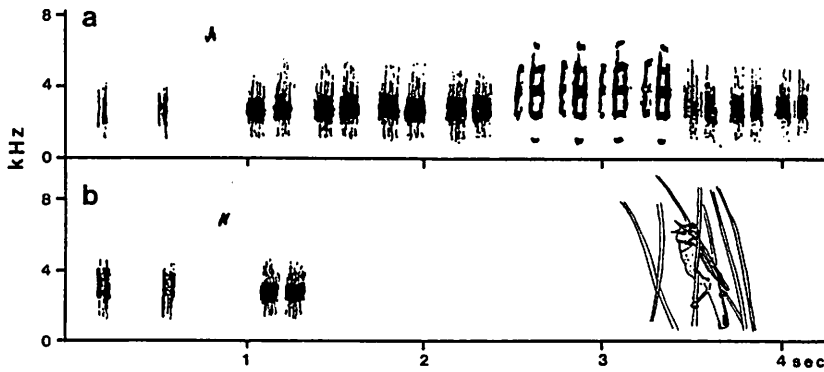


図19. オオヨシキリの雄のさえずりのレパトワ。a) 性的誘引に重要な複雑で長いさえずり、b) なわばりの防衛に用いられる短いさえずり
 Fig.19. Song repertoire of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* :
 a) long and complicated song for sexual attraction ; b) short song for territorial defence (Catchpole 1983 による)

するだけになる。ところが、雄はヨシ原の見通しの悪さを利用して、第一雌の巣から遠く離れたなわばりの端へ行って、再び独身雄をかたって長いさえずりを発して第二雌を誘引する。(Catchpole *et al.* 1985)。ミンサザイ類ではさえずりが複雑であるほど一夫多妻である確率が高い (Kroodsma 1977)。これらの例は、さえずりの成功複雑性が性選択によるものであることを予想させる。録音再生実験の課題は、雌が雄のさえずりにたしかに誘引されているのかどうかという点、そしてもし性的誘引が行なわれているのなら、雄のさえずりの精巧さや複雑さが性的誘引の効率や性選択に影響するかどうかという点にある。

ふつう録音再生実験を野外で行なっても、未つがいの雌が雄のさえずりの録音再生にひかれて、スピーカーに近づき派手な行動をとることはまずない。もちろん、雌がまったく雄のさえずりに反応を示さないというわけではない。繁殖期のある時期、特に造巣・産卵期にさえずりの録音再生実験を行なうと、居住雄ばかりか配偶者の雌にも明らかな行動の変化がみられることがある (Petrinovich *et al.* 1976 ; Wunderle 1978 ; Oba 1987)。雌が再生されたさえずりに反応しているのか、それとも配偶者の攻撃的な反応に刺激されただけなのかについての区別はむずかしい。しかし、通常のなわばりの鳴きあいでは、つがいの雄と雌がデュエット (二重唱) しながら、隣の雄あるいはつがいに対抗しているようにみえることから、雌の反応が性的であるよりも攻撃的な行動である疑いがある。

Hinde と Steel (1976) は、雄のさえずりが雌にどのような影響を与えるかについて、その繁殖行動を調べた。卵巣をあらかじめ取りのぞいたカナリアの雌に、エストロゲンを注射してホルモンのレベルを調節し、12時間光周期の条件下においた。これらの雌を3つに分けて、カナリアのさえずりの録音を聞かせるグループ、対照としてセキセイインコ *Melopsittacus undulatus* のさえずりを聞かせるグループ、また何も聞かせないグループとした。各グループの雌に長さ10cmの白糸の束を十分にあてがって、雌が抜きとった本数を造巣活動の目安に使用した。図21に示したように、カナリアのさえずりを聞いた雌は、9日目以降になって糸をたくさん抜き取るようになり造巣した。しかし、セキセイインコ

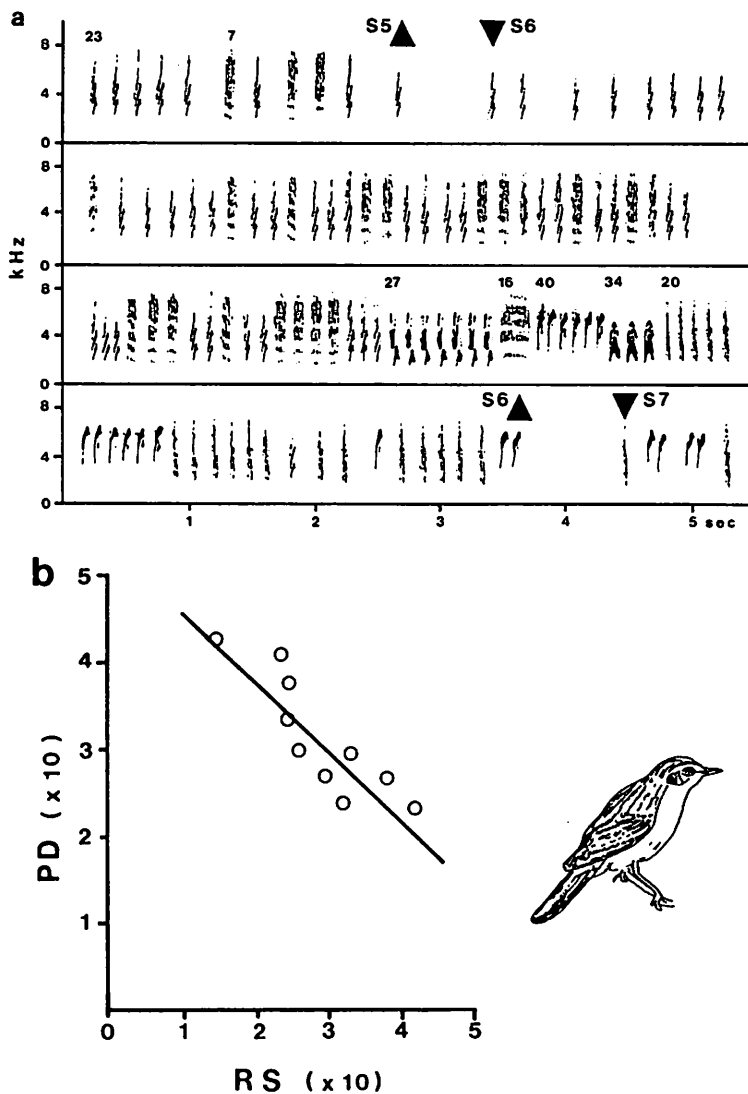


図20. スゲヨシキリのきわめて精巧複雑なさえずりの構造とつがい形成

Fig.20. Organization of the highly elaborate and complicated song of the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus* and the earlier pairing date with the larger syllable repertoire size

a) スゲヨシキリのさえずりの構造を先行するさえずり (S5) の終了部と次のさえずり (S7) の開始部とともに示してある。S6のさえずりは、S5の終了部に使われていた2種類のシラブル (23と7) をさまざまなパターンで繰り返すことで開始し、さえずりをつなげていく。途中でまったく新しいシラブル (16, 40, 34, 20) が登場する。これらの新しいシラブルの中より2種類のシラブル (20, 40) が選び出されて、さまざまなパターンで交互に繰り返されたのち、このさえずりは終了する。S7は、同様にS6の終了部のシラブル2種で始まって続いていく。さえずりは極めて長く1分以上連続して、何百ものシラブルを含み、しかもシラブル間の間隔も変化に富んでいるから、同じさえずりが繰り返される確率は低い (Catchpole 1976による)。b) シラブルのレパトワの大きさ (RS) が大きいものほど、つがい形成の日付が早い (PD) (Catchpole 1980による)。

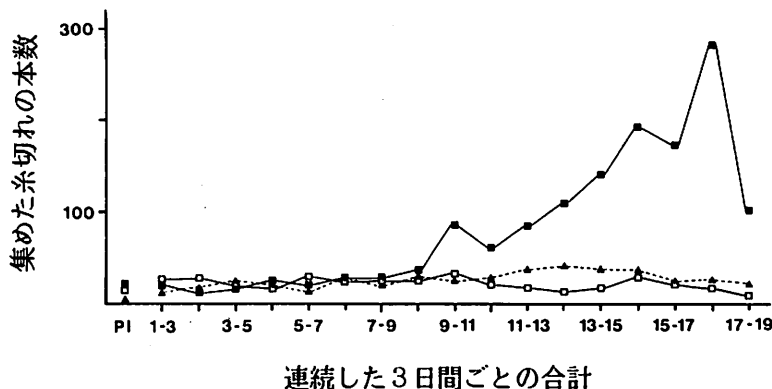


図21. カナリアの雌の営巣活動に対する同種のさえずりの影響

Fig.21. Effects of conspecific songs upon the nest building behaviour of female canaries *Serinus canarius*

12時間光周期条件下にあらかじめ置かれ、卵巣を除去された雌のカナリアに、エストロゲンを注射して、運び出された巣材用の糸切れの本数で、その後の営巣活動をモニターした。雌を3グループに分けた。すなわち、同種の雄のさえずりを聞かせるもの(■)、何も聞かせないもの(□)、またセキセイインコのさえずりを聞かせるもの(▲)である。糸切れの本数は、エストロゲン注射の3日前(PI)から、19日後まで数えられた。データは3日間合計で与えられている。結果は、同種の雄のさえずりを聞いた雌のみが刺激されて、その営巣活動が促進された(Hinde and Steel 1976より描く)。

のさえずりを聞いたグループと何も聞かなかったグループは抜き取った糸の本数に有意な変化がまるでなかった。同種の雄のさえずりが雌の繁殖行動をたしかに刺激し促進したと考えられる。Kroodasma (1976)も同様な実験を行なって、レパトワの少ないさえずりの再生よりもレパトワの多いさえずりの再生を聞かせたほうが、雌の造巣行動を促進することを示した。

オウサマタイランチョウの雌は雄のさえずりを聞くと交尾受け入れ態勢をとる。しかし、他の鳥では雌は何もしない。最近になって、エストラジオール入りのカプセルを雌の背中の皮下に埋め込んで、ホルモンを長期にわたってゆっくりと安定したレベルで雌の体内に拡散させる方法が、さえずりの研究に応用されるようになった。カプセルとは、中に結晶状のエストラジオールを入れて両端を閉じたシラスチック管(Catchpole *et al.* 1986: 1.47mm×1.9mm×18mm)で、実験後には取りのぞくことが出来る。室内実験でカプセルを埋め込まれたニシオオヨシキリの雌は、雄のさえずりを聞くと即座にしゃがみこんで翼をふるわせた(交尾受け入れ行動)。雌は手術の1週間後に防音室内で録音再生実験にかけられた。まず雌に同種の雄のさえずりとクロウタドリのさえずりの録音再生を交互に聞かせると、同種の雄のさえずりの録音を聞かせたときにのみ交尾受け入れ行動を行なった。同種のさえずりでも、雌はなわばり防衛用の短いさえずりには反応しなかったが、長いさえずりには反応した。長いさえずりについては、レパトワが少なく単純なさえずりよりも、レパトワが多くて複雑なさえずりのほうが、雌に交尾受け入れ行動を長く続けさせた。このことから長いさえずりがたしかに性的な機能をもっており、大きなレパトワが雌の選択による異性間性選択であると結論できよう。さらに Catchpole (1986)は、さえずりのレパトワの大きさと繁殖成功にかかわるさまざまな項目について相関を調べた。さ

えずっている雄の体重、翼長や年齢、またなわばりの面積との間に相関はなかったが、なわばり内の良質なヨシ原の開放水面側の長さとの間には相関があった。つがいの形成については、さえずりのレパトワが多いほど一夫多妻で、未つがいの雄のさえずりのレパトワは小さかったが、雌の数はなわばりの質により強く相関している。しかし、子の数はさえずりのレパトワが大きくなればなるほど多かったという。

10. 音声の発達と学習

音声の個体発生の研究は、“氏か育ちか”または“本能か学習か”という行動学の論争を実験的に検証していく格好の場になった。カッコウ *Cuculus canorus* やハト類のように生得的にさえずるものもあれば、マネシツグミ *Mimus polyglottos* やホシムクドリなどのように、他の鳥、動物、機械音までまねられるものなら何でもまねてしまう習性のももある。そして、これらの間に、ズアオアトリのように学習が遺伝的基盤や神経中枢系や内分泌系の機構と連合して、後天的にさえずりが発達し完成されるものがある (Thorpe 1958ab, 1961)。音声の発達を調べる方法には次のようなものがある。

1). 自然条件下で正常な音声の発達を観察する。

これは胚のときから成長を順におって、音声が始まる変化を定性的にも定量的にも調べるもので、音声の録音、分析、行動上の脈絡の観察と分析などをふくむ。

2). 室内隔離実験

野外から卵、巣内ヒナ、巣立ちヒナなど発達段階の途中にある個体を採集する。目的は、発達の途中に生じる音響環境の要素をコントロールしながら、音声の発達の機構を解明することにある。基本的に、隔離実験の方法をとる。すなわち、だれからいつどれだけ隔離され、だれの音声をいつどのようにして耳にしたか、あるいはしなかったかが試される。たとえば、録音や生きた鳥（チューター）の鳴き声を時期を選んで聞かせてその効果を調べたり、いつ何を学習し、いつ何を学習しないかをも確かめることもできる。多くの場合、特殊な防音室内で実験を行なうことによって、音響環境を完全に管理することが必要である。すべての周波数の音を含んでいるホワイトノイズを流して、遮音の効果を得る方法もある。また、ふ化後に蝸牛管を除去することによって、音そのものを聞こえなくしてしまう方法もある。後者の長所は、自分の音声を聞きながら発声音を調整する聴覚フィードバックの可能性を奪ってしまう点であるが、欠点は一度蝸牛管をのぞいたら二度と耳が聞こえるようにはならないことである。実験条件下で発達した音声は、録音され、ソナグラムなどによって分析され、比較検討される。音声の発達の研究例は、キャッチポール著『鳥のボカールコミュニケーション』（朝倉書店 1981）に述べられている。

室内実験は音声の発達の研究にとって重要であるが、音声の機能そのものについて直接的な解答を与えるわけではない。しかしながら、「鳥がいつ、だれから、どのようにして、何を学習するか」という点は、音声の進化を考える上できわめて重要である。ここでは、さえずりの発達の過程に関連させて、非常に驚くべきさえずりの例をひとつ挙げるにとどめる。ヌマヨシキリ *Acrocephalus palustris* はヨーロッパで繁殖し、冬は中央アフリカへわたって越冬する。この鳥のさえずりの要素は全部借りものである。Lemaire (1975ab, 1979) は、さえずりのソナグラムをていねいに検討してみた結果、構成要素の約半分が100種近くのヨーロッパ産の鳥から模倣したもので (図22)、繁殖地の鳥類群集から広く模倣されていることに気がついた。残りの要素もまたヌマヨシキリに独自のものではなくて、

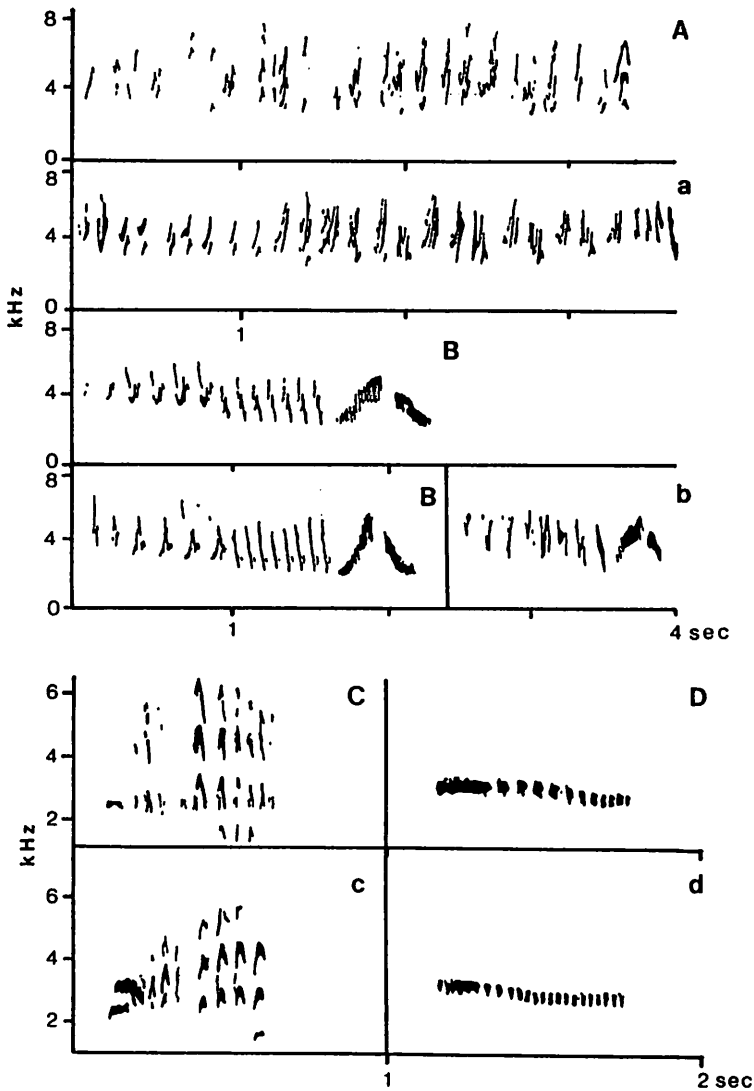


図22. スマヨシキリのさえずりに見られる借用の例

Fig.22. Examples of imitation in the song of marsh warbler *Acrocephalus palustris*

ヨーロッパ産の鳥からの借用—ツバメ *Hirundo rustica* のさえずり (A) とスマヨシキリによる模倣 (a), ズアオアトリ *Fringilla coelebs* のさえずり (B) とスマヨシキリによる模倣 (b) (Lemaire 1975a より), アフリカ産の鳥からの借用—ウスアフリカジュズカケバト *Streptopelia vinacea* のさえずり (C) とスマヨシキリによる模倣 (c), タテフコショウビン *Halcyon chelicuti* のさえずりと (D) とスマヨシキリによる模倣 (d) (Lemaire 1979 より).

越冬地にたどりつくまでに途中で寄った場所の鳥相, すなわち計100種にもものぼる鳥から無差別に借用していることがわかった. ちなみに, この鳥のさえずりの学習の臨界期は越冬地に到着してまもなく終了すると推察されている.

11. さえずり：その他の問題

最後に、野外鳥類学で考慮しなければならない、いくつかの問題をあげる。

1). 地理変異, および生息環境による制約

キャッチボール博士が日本のある大学で公演したとき、「シジュウカラは、英語では teacher・teacher・teacher……………とさえずります。」彼は実のところしゃれのつもりでいったのであるけれども、聞いていた学生はシジュウカラの〈ツーツーピー・ツーツーピー〉というさえずりにこの英語をあてはめようとして四苦八苦していた。これは、シジュウカラが旧北区と東洋区にひろくまたがって分布しており、さえずりに地理変異が生じているためである。図23に示したように代表的なさえずりは各地で異なり、日本の鳥と英国の鳥は種が同じでも異なったさえずりをしている。現実には、これらの鳥は地理的に隔離されており、互いに出会って交雑することはない亜種として位置づけられる。

ここで、注意したいのは、地理変異のほかにさえずりの構造に関する別の要因があるかもしれないという点である。図23のソナグラムをよく調べてみると、さえずりと生息環境との間に相関がある。密な森林に生息するシジュウカラは、開けた疎林にすむものよりも、周波数域が狭くて低音でゆっくりしたリズムをもっている (Hunter & Krebs 1979)。Morton (1975) は、熱帯林に生息する鳥が低い周波数の純音からなる澄んださえずりをする一方で、草原性の鳥は断続しては繰り返される濁った音からなるさえずりをする指摘している。生息環境ごとのさえずりの違いは、伝播中に起きる音の減衰特性だけでは

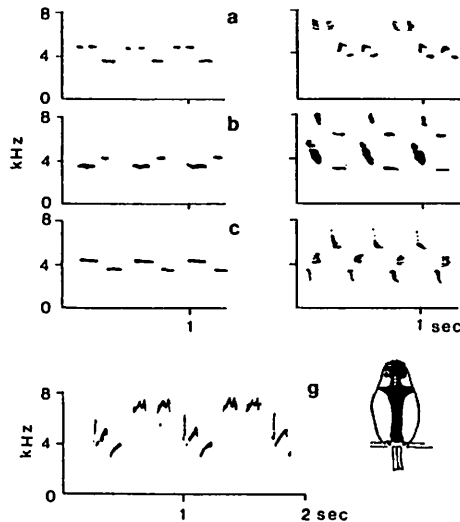


図23. シジュウカラのさえずりの地理的な差と生息環境

Fig.23. Songs of the great tit *Parus major* from different localities and habitats

a) スウェーデン, b) ノルウェー, c) イギリス, d) スペイン, e) イラン, f) モロッコ (Hunter and Krebs 1979 より), g) 日本 (蒲谷 1984 より). abcのさえずりはいずれも主に密な森林に生息する鳥から録音されたもので、開けた林に生息する鳥のさえずり defと比べて周波数域が非常に狭く、平均周波数が低い。また、いくぶんゆっくりである。日本の鳥は、あきらかに開けた林に生息する鳥のさえずりをしているが、かなりテンポが遅い。

説明がつかない (Marten & Marler 1977 ; Marten *et al.* 1977 ; Wiley & Richards 1978). そこで, Wiley & Richards (1978) は音の歪みや変質の起こりかたが環境によって異なることに着目した. 森林では枝や葉によって反響が生ずるから, 周波数が高くてす早く繰り返されるような音は向いていない. 逆にこのような音は, 突然な空気の流れの変化や渦があっても風のあいまに十分に伝播するので草原や疎林などの開けた環境において好まれる (大庭 1989).

2). 方言と種分化

さえずりには, 地理変異より小さな地域的な変異として方言がある. 方言は交雑が可能な近隣の個体群間でみられるさえずりの違いである. アメリカ西部に生息するミヤマシトド *Zonotrichia leucophrys* は, 各個体がたったひとつのさえずりのタイプしかもってなくて, さえずりの基本構造は, 純音の導入部の後にふるえ声が続くというものである. Marler と Tamura (1964) は, サンフランシスコ湾沿岸に生息するミヤマシトドにおいて, 各地域ごとに独特なさえずりの構成が存在することを示した. パークレーの個体群は, 次第に周波数が高くなる複数の〈ピー〉から導入部ができていたが, マリンでは導入部の

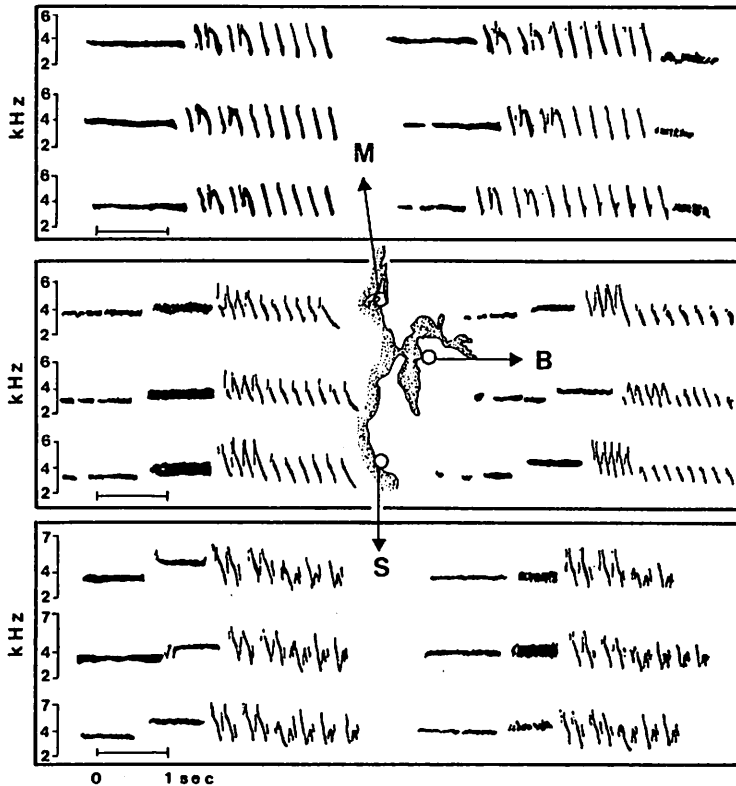


図24. サンフランシスコ湾周辺のミヤマシトドのさえずりの方言3種類

Fig.24. Three kinds of song dialect of white crowned sparrows *Zonotrichia leucophrys* around San Francisco Bay

M, Marin (マリン地区), B, Berkeley (パークレー地区), S, Sunset Beach (サンセットビーチ地区) (Marler and Tamura 1964 より)

〈ピー〉がひとつで、なかには最後に濁音がついているものもある。サンセットビーチでは、導入部の最初の〈ピー〉よりも、次の〈ピー〉のほうが周波数が高い(図24)。

方言のなりたちや意義については実にさまざまにいわれている。さえずりの学習の副産物、あるいは学習を通じて行なわれる文化の伝承の結果であるという説(Marler & Tamura 1964)から、個体群間での遺伝子交流を減らして、それぞれの地域の環境条件にもっとも適応した個体の目印になっているという説(Nottebohm 1970)まである。後者の説では、地域個体群ごとの遺伝的違いが地域の環境条件に適応しており、雌は出身の方言をさえずる雄を選択するという。生化学的手法によって異なる方言をもつ個体群間に大きな遺伝的な差があるという証拠も得られている(Baker 1975)。ミヤマシトドについて録音再生実験でどのさえずりにもっともよく反応するかを調べると、雌も雄も出身の方言にもっとも強く反応する。これは、雌については方言が同系交配を促進して種が分化する前兆かもしれないが、雄については方言が異なる個体ほど別の方言を使っている個体群内になわばりを形成しやすいという、まったく逆の効果を意味するかもしれない。

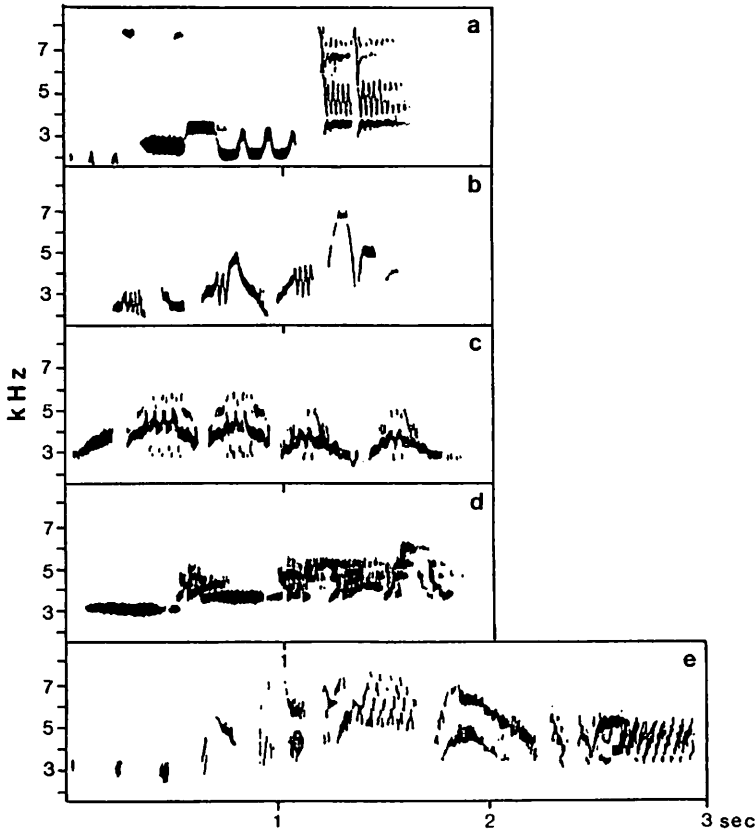


図25. 北米産のツグミの種特異的なさえずり

Fig. 25. Species specific songs of North American thrushes

a) モリツグミ *Hyalocichla mustelina*, b) オリーブチャツグミ *Catharus usutulatus*, c) ビリーチャツグミ *C. fuscescens*, d) チャイロツグミ *C. guttatus*, e) ハイイロチャツグミ *C. minimus* (Brown 1975 より)。これらのツグミはモリツグミが他の4種よりひとまわり大きいことを除いて、形態的に極めてよく似ており、生息場所も重なっている。

3). 音声による分類

さえずりが種ごとにかなり定型であることはすでに述べた。また、さえずりが繁殖隔離の機構として働いていることが予想される。たとえば、北アメリカの *Catharus* 属のツグミのような形態的によく似た同所的な近縁の種間では、明らかに区別されるさえずりがもちいられている (Dilger 1956 ; Stein 1956, 図25)。これは、さえずりが形態などの特徴に加えて、系統分類の手掛かりになることを示唆する。ただし、科や目などのレベルにはふつう適用できないとされているが、例外がないわけではない (Goto 1982)。さえずりの音響特性による系統の研究は、*Caprimulgus* 属のヨタカ (Davis 1962) やコノハズク *Otus scops* : Van der Weyden 1973) を初めとする非鳴禽類やさまざまな鳴禽類のさまざまな種で音声による分類が試みられている (Lanyon 1969)。

さいごに

鳥類の音声研究は、音声録音と分析技術と情報化がおおいに発展するなかで、この30年間に飛躍的な進展をみた。技術はなお進歩するだろう。しかし、音声研究は基本的には野外鳥類学であって、鳴いている鳥の生態と生存に深くかかわって、「なぜこのような多様な音声が進化したのか」という問いかけをする。録音する以前に得られる地道な野外研究の成果の上に、意味のある音声研究が行なわれていくことを期待したい。

最後に、蒲谷鶴彦氏は等高線状の模様でアオバズクのさえずりの美しさをますます知らせてくださった。本稿の図の多くは原図をもとにして描きなおしたが、描く楽しさを与えてくださった原作者すべてに感謝したい。特に、寛容な樋口広芳博士には力づけられた。

引用文献

- Armstrong, E.A. 1965. *Brid Display and Behaviour*. New York : Dover Publication.
- Armstrong, E.A. 1973. *A Study of Bird Song*. New York : Dover Publication.
- Baker, M.C. 1975. Song dialects and genetic differences in white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*). *Evolution*. 29 : 226-241.
- Becker, P.H. 1982. The coding of species-specific characteristics in bird sounds. In : *Acoustic Communication in Birds*. Vol.1 (Ed. by D.E. Kroodsma and E.H. Miller). pp.213-252. New York, London : Academic Press.
- Beer, C.G. 1975. Multiple functions and gull displays. In : *Function and Evolution in Behaviour-Essays in Honour of Professor Niko Tinbergen*. F.R.S. (Ed. by G.P. Barends, C.G. Beer and A. Manning). pp.16-54. London : Oxford University Press.
- Block, B.C. 1966. Williamsport. Pennsylvania tries starling control with distress calls. *Pest Control*. 34 : 1-6.
- Block, B.C. 1976. Repelling starlings from objectionable. *Pest Control*. 44 : 16-18.
- Borror, D.J. 1960. The analysis of animal sounds. In : *Animal Sounds and Communication* (Ed. by W.E. Lanyon and W.N. Tavolga). pp.26-37. Washington D.C. : American Institute of Biological Sciences Publication 7.
- Bremond, J. 1968. Recherches sur la semantique et les elements vecteurs d'information dans les signaux acoustiques de Rouge-gorge (*Erithacus rubecula* L.). *La Tere et la Vie*. 2 : 109-220.
- Bremond, J. 1976. Species recognition in the song of Bonelli's Warbler (*Phylloscopus*

- bonelli*). Behaviour. 48 : 99-116.
- Bremond, J.-C., Gramet, Ph., Brouht, T. and Wright, E.N. 1968. A comparison of some broadcasting equipments and recorded distress calls for scaring birds. Journal of Applied Ecology. 5 : 521-529.
- Brooks, R.J. and Falls, J.B. 1975a. Individual recognition by songs in white-throated sparrows. I. Discrimination of songs of neighbors and strangers. Canadian Journal of Zoology. 53 : 879-888.
- Brookd, R.J. and Falls, J.B. 1975b. Individual recognition by songs in white-throated sparrows. III. Song features used in individual recognition. Canadian Journal of Zoology. 53 : 1749-1761.
- Brough, T. 1969. The dispersal of starlings from woodland and roosts and the use of bio-acoustics. Journal of Applied Ecology. 6 : 403-410.
- Brown, J.L. 1964. The intergration of agonistic behavior in the Steller's jay *Cyanocitta stelleri* (Gmelin). University of California Publication. Zoology. 60 : 223-328.
- Brown, J.L. 1975. The Evolution of Behavior. New York : W.W. Norton & Co.. Inc.
- Catchpole, C.K. 1973. The function of advertising song in the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and the Reed Warbler (*A. scirpaceus*). Behaviour. 46 : 300-320.
- Catchpole, C.K. 1976. Temporal and sequential organization of song in the Sedge Warbler (*Acrocephalus schenobaenus*). Behaviour. 59 : 226-246.
- Catchpole, C.K. 1977. Aggressive response of male Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) to playback of species song and sympatric species song before and after pairing. Animal Behaviour. 25 : 489-496.
- Catchpole, C.K. 1980. Sexual selection and the evolution of song in European warblers of the genus *Acrocephalus*. Behaviour. 74 : 149-166.
- Catchpole, C.K. 1983. Variation in the song of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defence. Animal Behaviour. 31 : 1217-1225.
- Catchpole, C.K. 1986. Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. Behavioral Ecology and Sociobiology. 19 : 439-445.
- Catchpole, C.K., Leisler, B. and Dittami, J. 1986. Sexual differences in the response of captive Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) to variation in song structure and repertoire size. Ethology. 73 : 69-77.
- Catchpole, C.K., Leisler, B. and Winkler, H. 1985. Polygyny in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. a possible case of deception. Behavioral Ecology and Sociobiology. 16 : 285-291.
- Dabelsteen, T. 1981. The sound pressure level in the dawn song of the Blackbird *Turdus merula* and a method for adjusting the level in experimental song to the level in natural song. Zeitschrift für Tierpsychologie. 56 : 137-149.
- Davis, L.I. 1962. Acoustic evidence of relationship in *Caprimulgus*. Texas Journal of Science. 14 : 72-106.
- Dawkins, S.R. and Krebs, J.R. 1978. Animal signals : information or manipulation? In : Behavioural Ecology. an Evolutionary Approach (Ed. by J.R. Krebs and N.B.

- Davies). pp.282-309, Oxford : Blackwell Scientific Publications.
- Dilger, W.C. 1956. Hostile behavior and reproductive isolating mechanisms in the avian genera *Catharus* and *Hylocichla*. *Auk*. 73 : 313-353.
- Emlen, S.T. 1972. An experimental analysis of the parameters of bird song eliciting species recognition. *Behaviour*. 41 : 130-170.
- Falls, J.B. and Brooks, R.J. 1975. Individual recognition by songs in white-throated sparrows. II. Effects of location. *Canadian Journal of Zoology*. 53 : 1412-1420.
- Frings, H., Frings, W., Cox, B. and Peissner, L. 1955. Recorded calls of herring gulls (*Larus argentatus*) as repellents and attractants. *Science*. N. Y., 121 : 340-341.
- Frings, H., Frings, W., Jumber, J., Busnel, R.G., Giban, J. and Gramet, P. 1958. Reactions of American and French species of *Corvus* and *Larus* to recorded communication signals tested reciprocally. *Ecology*. 39 : 126-132.
- Frith, C.B. 1978. Honey-guides. In : *Bird Families of the World* (Ed. by C.J.O. Harrison). pp.160-162, Oxford : Elsevier-Phaidon.
- Gibson, D. 1988. My experience of digital recording. *Bioacoustics*. 1 : 57-60.
- Goto, H.E. 1982. *Animal Taxonomy*, London : Edward Arnold.
- Hardy, J.W. 1988. Equipment reviews. Sony Professional Walkman, WM-D6C. stereo cassette recorder. *Bioacoustics*. 1 : 83-92.
- Hartshorne, C. 1973. *Born to Sing*. Bloomington : Indiana University Press.
- Hinde, R.A. and Steel, E. 1976. The effect of male song on an estrogen-dependent behaviour pattern in the female canary (*Serinus canarius*). *Hormones and Behaviour*. 7 : 293-304.
- Hunter, M.L. and Krebs, J.R. 1979. Geographical variation in the song of the great tit (*Parus major*) in relation to ecological factors. *Journal of Animal Ecology*. 48 : 759-785.
- Hutchinson, R.E., Stevenson, J.G. and Thorpe, W.H. 1968. The basis for individual recognition by voice in the Sandwich Tern (*Sterna sandvicensis*). *Behaviour*. 32 : 150-157.
- Jarvi, T., Radesater, T. and Jakobsson, S. 1980. The song of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* with special reference to singing behaviour in agonistic situations. *Ornis Scandinavica*. 11 : 236-242.
- 蒲谷鶴彦. 1984. 美声の鳥20選. 山と溪谷社, 東京.
- Krebs, J.R. 1971. Territory and breeding density in the great tit *Parus major* L. *Ecology*. 52 : 2-22.
- Krebs, J.R. 1976. Bird song and territorial defence. *New Scientist*. 70 : 534-536.
- Krebs, J.R. 1977. Song and territory in the Great Tit *Parus major*. In : *Evolutionary Ecology* (Ed. by B. Stonehouse and C. Perrins). pp. 47-62. London : MacMillan.
- Krebs, J.R., Ashcroft, R. and Webber, M. 1978. Song repertoires and territory defence in the great tit. *Nature*. 271 : 539-542.
- Kroodsma, D.E. 1976. Reproductive development in a female songbird : Differential stimulation by quality of male song. *Science*, 192 : 574-575.
- Kroodsma, D.E. 1977. Correlates of song organization among North American Wrens. *American Naturalist*. 111 : 995-1008.

- Lanyon, W.E. 1969. Vocal characters and avian systematics. In : Bird Vocalizations (Ed. by R.A. Hinde). pp.291-310. Cambridge : University Press.
- Lemaire, F. 1975a. Le chant de la Rousserolle Verderolle (*Acrocephalus palustris*) : Fidelite des imitations et relations avec les especes imitees et avec les congeneres. Le Gerfaut. 65 : 3-28.
- Lemaire, F. 1975b. Dialectical variations in the imitative song of the Marsh Warbler (*Acrocephalus palustris*) in western and eastern Belgium. Le Gerfaut. 65 : 95-106.
- Lemaire, F. 1979. The imitative range of the song of the marsh warbler (*Acrocephalus palustris*) with special reference to the imitations of African Birds. Ibis. 121 : 453-468.
- ルロワ (Leroy), Y. 1983. 動物の音声の世界. (稲垣新・番場州一訳). 共立出版, 東京.
- Lewis, D.B. and Gower, D.M. 1980. Biology of Communication. Glasgow and London : Blackie.
- Marler, P. 1957. Specific distinctiveness in the communication signals of birds. Behaviour. 11 : 13-39.
- Marler, P. and Tamura, M. 1964. Culture transmitted patterns of vocal behaviour in sparrows. Science. 146 : 1483-1486.
- Marten, K. and Marler, P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization. I. Temperate habitats. Behavioral Ecology and Sociobiology. 2 : 271-290.
- Marten, K., Quine, D. and Marler, P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization. II. Tropical forest habitats. Behavioral Ecology and Sociobiology. 2 : 291-302.
- 松岡茂. 1985. 音声合成装置について. 鳥学ニュース. (18) : 4-5.
- 羽山徳太郎・野村宗重. 1919. 埼玉県入間郡産鳥類. 鳥. 2 : 158-200.
- 百瀬浩. 1985a. 録音機材・録音方法について. 鳥学ニュース. (18) : 2-3.
- 百瀬浩. 1985b. コンピュータによる音声の分析について. 鳥学ニュース. (18) : 3-4.
- Morton, E.S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. American Naturalist. 109 : 17-34.
- Moss, R. and Lockie, I. 1979. Infrasonic components in the song of the Capercaillie *Tetrao urogallus*. Ibis. 121 : 95-97.
- Mulligan, J.A. and Olsen, K.C. 1969. Communication in Canary courtship calls. In : Bird Vocalizations (Ed. by R.A. Hinde). pp.165-184. Cambridge : University Press.
- Mundinger, P.C. 1970. Vocal imitation and individual recognition of finch calls. Science. 168 : 480-482.
- 中坪礼治. 1975. カセット録音野外編. 日本放送出版会, 東京.
- Nottebohm, F. 1970. Ontogeny of bird song. Science. 167 : 950-956.
- Oba, T. 1987. Vocal communication of the Brown Hawk Owl *Ninox scutulata* in Japan. PhD thesis at the University of London.
- 大庭照代. 1989. 鳥の音声と環境. 騒音制御. 13 (2) 印刷中.
- Peek, F.W. 1972. An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*). Animal Behaviour. 20 : 112-118.
- Petrinovich, L., Patterson, T. and Peeke, H.V.S. 1976. Reproductive condition and the

- response of White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*) to song. *Science*. 191 : 206-207.
- Richards, D.G. 1981. Estimation of distance of singing conspecific by the Carolina Wren. *Auk*. 98 : 127-133.
- Robbins, C.S., Bruun, B. and Zim, H.S. 1983. *Birds of North America*. New York : Golden Press.
- Shalter, M.D. 1978. Localization of passerine set and mobbing calls by Goshawks and Pygmy Owls. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*. 46 : 260-267.
- Shiovitz, K.A. 1975. The process of species-specific song recognition by the Indigo Bunting *Passerina cyanea* and its relationship to the organization of avian acoustic behavior. *Behaviour*. 55 : 128-179.
- Simm, E. 1979. *Wildlife Sounds and Their Recording*. London : Paul Elek Limited.
- Smith, W.J. 1965. Message, meaning and context in ethology. *American Naturalist*. 99 : 405-409.
- Smith, W.J. 1968. Message-meaning analyses. In : *Animal Communication* (Ed. by T.A. Sebeok). pp.44-60. Bloomington : Indiana University Press.
- Smith, W.J. 1977. *The Behavior of Communicating, An Ethological Approach*. Cambridge, Mass. : Harvard University Press.
- Stefanski, R.A. and Falls, J.B. 1972. A study of distress calls of song, swamp, and white-throated sparrows (Aves : Fringillidae). I. Intraspecific responses and functions. *Canadian Journal of Zoology*. 50 : 1501-1512
- Stein, R.C. 1956. A comparative study of "advertising song" in the *Hylocichla* thrushes. *Auk*. 73 : 503-512.
- 高良真一. 1985. パソコンによる音声の分析. *鳥学ニュース*. (18) : 4.
- 竹下信雄. 1985. まち中のバードウォッチング. 小学館, 東京.
- Thomson, R.D., Grant, C.V., Pearson, E.W. and Corner, G.W. 1968. Differential heart rate response of starlings to sound stimuli of biological origin. *Journal of Wildlife Management*. 32 : 888-893.
- Thorpe, W.H. 1958a. Further studies on the process of song learning in the Chaffinch (*Fringilla coelebs gengleri*). *Nature*. 182 : 554-557.
- Thorpe, W.H. 1958b. The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis*. 100 : 535-570.
- Thorpe, W.H. 1961. *Bird Song : the Biology of Vocal Communication and Expression in Birds*. Cambridge Monographs in Experimental Biology. (12). Cambridge : Cambridge University Press.
- Tombs, D.J. 1974. Wildlife recording in stereo. *Recorded Sound*. 54 : 278-289.
- Tschanz, B. 1968. Trottellumen. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*. Beiheft 4.
- Van der Weijden, W.J. 1973. Vocal affinities of the African and European Scops Owls *Otus scops* (Strigidae). *Bull. Inst. Fondam. Afr. Noire. Ser. A. Sci. Nat.* 35 : 716-722.
- Vince, M.A. 1969. Embryonic communication, respiration and the synchronization of hatching. In : *Bird Vocalizations* (Ed. by R.A. Hinde). pp.233-260, London : Cambridge University Press.

- Wahlstrom, S. 1988. A new parabolic reflector : the Telinga Pro. *Bioacoustics*. 1 : 87-89.
- White, S.J. and White, R.E. 1970. Individual voice production in Gannets (*Sula bassana*). *Behaviour*. 37 : 40-54.
- Wickstrom, D.C. 1982. Factors to consider in recording avian sounds. In : *Acoustic Communication in Birds*. Vol.1 (Ed. by D.E. Kroodsma and E.H. Miller), pp.1-52. New York, London : Academic Press.
- Wiley, R.H. and Richards, D.G. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere : implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 3 : 69-94.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology : The New Synthesis*. Cambridge, Mass. : Belknap Press of Harvard University Press.
- Wunderle, J.M. Jr. 1978. Differential response of territorial Yellowthroats to the songs of neighbors and non-neighbors. *Auk*. 95 : 389-395.

Recording of bird sounds : Significance and methods

Teruyo Oba¹

Living organisms live in interactions with each other. The process of communication ensures and facilitates the survival of communicators. We generally believe that sounds are used to convey information from sender to receiver, and further we cannot ignore the aspect of manipulation to increase the inclusive fitness of the caller. Communicative interactions are not limited to conspecifics.

In birds, there are four types of sound production mechanism : a) making use of external environment, b) using unspecialized body parts, c) air stream in the trachea, d) vibration of specialized membrane of the syrinx. Generally, avian sounds can be classified into songs and calls. Songs tend to be long and complicated and are produced by males during the breeding season. Calls are short and simple produced by both sexes throughout the year.

The remarkable advancements in technology have made the use of sound recordings effective for pursuing the following four aspects : 1) causation, 2) functions, 3) development, and 4) evolution. In the present paper, the significance of bioacoustics research is reviewed with particular emphasis on the fundamental methods for field ornithologists and beginners.

The following points are discussed :

1. Description and recording of sounds : a critique of the phonetic presentation ; recording system ; analogue and digital recording ; open-reel or cassette-tape ; microphones and parabolic reflector ; recording techniques ; mono or stereo.
2. Analyzing sounds : sonagraph (three types of sonagram) ; real-time sound spectrograph, and others.
3. Vocal repertoire : classification by situations, motivations, and contexts ; hypotheses regarding the message, meaning and function of sounds.

4. Playback experiments to test hypotheses : playback system ; speakers' location and orientation ; designing playback schedules ; measuring the response ; experimental tapes (natural, experimental, synthesized); quantification of birds' response (number of birds in response, rank method, score method); quantification and idiosyncrasy ; telemetry).

Examples of classic studies of bird sounds :

1. Playback experiments with calls : distress call and its application in controlling birds ; alarm calls for flying predators, mobbing calls, testing locatability of alarm calls ; individual recognition ; embryonic communication.
2. Playback experiments with song : functions of song ; using aggressive response to playback to demonstrate the identity of species and individual, acoustic clues for identities ; avoidance response to playback song, removal experiments ; repertoire, territorial defence and sexual attraction ; female response, estrogen injection/implanting.
3. Vocal development : observation under normal conditions, isolation, imitation / appropriation by marsh warblers.
4. Other topics : geographical variations, different types of song with different habitats, dialects speciation, and taxonomy.

1. Bioacoustics Study Group. 8-1-31 Sakurayama Zushi-shi 249