



Title	鳥類における音声模倣行動：その現象と機能
Author(s)	山田, 恒夫
Citation	大阪大学人間科学部紀要. 1988, 14, p. 147-190
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.18910/7349
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

<https://ir.library.osaka-u.ac.jp/>

The University of Osaka

鳥類における音声模倣行動

——その現象と機能——

山 田 恒 夫

目 次

はじめに

定義

基本的な現象—鳥類の“vocal mimicry”への

2つのアプローチ

1) フィールドにおける研究

2) 実験室における研究

鳥類の“vocal mimicry”に関する理論的説明

1) 行動生態学の立場から

2) 行動主義心理学の立場から

3) 理論的統合への試み

まとめ

要約

鳥類における音声模倣行動

——その現象と機能——

§ はじめに

他種の動物の音声や生息環境の物音を模倣するという現象 (“vocal mimicry”) は、ヒトにとどまらず、哺乳類 (イルカ, Richards, Wolz & Herman 1984; Richards, 1986; イヌ, Mowrer, 1960b; チンパンジー, Hayes & Hayes, 1951) や鳥類 (キュウカンチョウやオウム類・インコ類, Mowrer, 1950; Thorpe, 1959; Baylis, 1982) に広く見られる行動である。

一般に、鳥類の音声模倣行動とヒトの言語獲得行動とは、基本的な過程として音声模倣学習が内在すること、模倣の完成に先立ち「喃語様発声」が見られること、模倣過程において自己強化の機制が働いていることなど、多くの類似点をもつ。このため、鳥類の音声模倣過程はヒトの言語獲得過程の動物モデルになるといわれる (Marler, 1970; Nottebohm, 1970, 1981)。なかでも、ものまね鳥あるいはおしゃべり鳥とよばれる鳥類の “vocal mimicry” は、人語を模倣するという特色に加え、音声の獲得性が明白で、最適なモデルの一つである。

また、音声模倣獲得過程の分析は、自動的反応形成 (autoshaping) などの研究とならんで、従来の条件づけ理論に不足していた行動形成理論の構築に示唆的な資料を提供するものと期待される (山田, 1987)。新たな理論の展開には、学習の生物学的基礎を考慮に入れることが必要とされる (Seligman & Hager, 1972)。鳥類の音声模倣学習は生物学の分野でも以前から研究されており、学習の生物学的・心理学的両側面の資料が蓄積され、理論的統合への素地は形成されつつある。

本論文では、フィールドおよび実験室で観察された鳥類の “vocal mimicry” 現象を展望し、その機能を説明していくつかの心理学的・生物学的理論を検討する。

§ 定義

“vocal mimicry (音声模倣)” という現象は、オウムやキュウカンチョウに人語を教える場合など、それが人間の統制下で形成される場合にはかなり明確に特定できる。しかしながら、自然状態での “vocal mimicry” を研究する際は、方法論的にも問題が少なくない。また、フィールド研究からは、鳥類の “vocal mimicry” が以前考えられていたよりもはるかに普

遍的な現象であり、その機能も一義ではないことが明らかにされている。そこで、現在最も穏当な“vocal mimicry”の定義は記述的なもので、「ある種に属する個体の発声が、他種の個体に典型的な発声や何らかの環境音に類似していること」（Baylis, 1982）というものである。なお、日本語では同じく模倣と訳されることの多い“imitation”は、適用範囲のより広い用語であるが、同種内での音声模倣という意味に局限して使用されることも多い（例えば、Dobkin, 1979）。

（機能的に定義することの問題点）

Dobkin (1979) は、“vocal imitation”をその種固有の地鳴きや同種のソングの模倣発声が同種内で使用されるもの、また、“vocal mimicry”を他種の地鳴きやソングの模倣発声が異種間で用いられるもの、と機能的に定義した。しかしながら、托卵鳥であるシコンチョウ類 (indigo-bird; *Vidua spp.*) は、宿主（異種）のソングを模倣して同種他個体に対する求愛ソングやなわばりソングに用いる (Payne, 1976) ため、Dobkin (1979) はこれを“vocal imitation”と分類せざるをえなかった。このように、現在までに、十分満足できる機能的定義が見いだされたとはいえない。Baylis (1982) も引用しているように、“vocal mimicry”を含む鳥類のソングは基本的には1種の行動パターンなのであり、その機能や機制を研究対象とする場合、その定義は機能や機制を含むべきではない。

（記述的定義にとまらぬ問題点）

さきの記述的定義も、実際の操作として適用する場合を考えると、いくつかの問題がある。その一つは模倣した音声に類似しているか否かに関する判断の問題である。この問題はGramza (1972) において検討された。通常、“vocal mimicry”の研究において、類似性の判断は厳密な基準もなく実験者の聴覚をたよりに行われることが多いが、機器を用いて数量化したり複数の聴取者の判断を求め、信頼性を高める努力が必要である。そして、新たな基準を求める際、ヒトにどう聴こえるかという観点をはなれ、発声している鳥にどう知覚されているか、その鳥にとってはどの音響学的パラメータが重要なのかという観点に立たなくてはならない。しかしながら、模倣音声の知覚についての、動物精神物理学的研究はあまり行われていないのが現状である。

問題の今1つは、種間で模倣が行われる場合どちらの種が模倣したのかという点である。“vocal mimicry”が確認されるためには、モデルとなっている動物あるいは環境音の特定が必要だが、フィールド研究ではなかなか困難な課題である。この場合、モデルである動物とは1年の少なくとも一時期同所的であること、また、その発声が模倣鳥においては非典型的であるがモデル動物においては典型的な音声であることを検証しなくてはならない。同所性の2種の発声が新しい音声に収斂していくことがあるが、これは“vocal mimicry”ではない (Baylis, 1982)。また、ものまね鳥であるキュウカンチョウは人語を模倣した同種他個体

の音声を間接的に模倣することがあるが、これも“vocal mimicry”というよりは“vocal imitation”というべき現象である。

§ 基本的な現象——鳥類の“vocal mimicry”への2つのアプローチ

これまで、鳥類の“vocal mimicry”は、背景とする理論も、研究方法も、対象とする動物も、大きく異なる2つのアプローチによって研究されてきた。その一つは、フィールド研究を主体とする行動生態学的研究であり、さまざまな種の“vocal mimicry”が観察され比較された。もう一つは、実験室における実験心理学的な研究で、ものまね鳥という限定された数種を対象として、音声模倣行動の獲得維持過程や言語的行動としての機能が分析された。

1) フィールドにおける研究

フィールド研究では、鳥類における“vocal mimicry”の普遍性が問題とされ、その生態学的機能や進化論の意味が論じられた。

1.1.) “vocal mimicry”の観察された鳥類

Kroodsma & Baylis (1982)によると、“vocal mimicry”の報告されている鳥類は、野生状態で通常観察される種から隔離飼育された個体で偶然的に観察された種までを含め、二百数十種にのぼる(表1に抜粋)。そして、その大多数はスズメ目(Passeriformes)に属するという分類学上的特徴を持つ。しかしながら、分布している地域は全大陸におよび、その生態や行動は様々ではない。“vocal mimicry”を行う鳥に唯一共通する特徴は、音声レパートリーを学習によって獲得するということである(Baylis, 1982)。

1.2.) 野生ものまね鳥における“vocal mimicry”

ヒトの手で飼育されたものまね鳥が音声を巧みに模倣するということはよく知られているが、野生でその能力がどのように用いられるかについてはあまり報告がない。Bertram (1970)は、インドのフィールドで22ヶ月にわたり観察したキュウカンチョウについて、同種の地鳴きは模倣したが他種の音声は発声しなかったと報告している。ところが、インドネシアのシベルート島の熱帯雨林では、野生キュウカンチョウが、2種の霊長類の音声、クロッステナガザル(Kloss's gibbon, *Hylobates klossii*)の警戒コールとオスのメンタウェーシシバナザル(pig-tailed langur, *Simias concolor*)のspacing callを模倣しているのが観察された(Tenaza, 1976)。キュウカンチョウはこれらの霊長類の発声直後にその模倣音声を発声し、pig-tailed langurの場合、12回の発声のうち、数秒以内にキュウカンチョウ

表1 “vocal mimicry” が確認された鳥類 (Kroodsma & Baylis, 1982 からの抜粋)

この表は Kroodsma & Baylis が鳥類の音声学習に関してまとめた表の中から, “vocal mimicry” した。彼らは音声学習を6つのタイプに分類しているが, 広義の “vocal mimicry” に関係するのはその種間の音声模倣, b が統制された実験室における他種の鳥の音声の模倣, c が統制された実験室において観察されている種を, * は一部の個体で音声模倣が報告されている種を意味する。和名および

和 名 (英 名)	学 名
オウム目 : Psittaciformes	
ヒインコ科 : Loriidae	
ズグロインコ (Purple-napped Lory)	Lorius domicellus
オウム科 : Cacatuidae	
ヱコバタン (Lesser Sulphur-crested Cockatoo)	Cacatua sulphurea
ヱキバタン (Sulphur-crested Cockatoo)	C. galerita
ヱオオバタン (Salmon-crested Cockatoo)	C. moluccensis
インコ科 : Psittacidae	
セキセイインコ (Budgeriger)	Melopsittacus undulatus
ヨウム (Grey Parrot)	Psittacus erithacus
アオボウシインコ (Turquoise-fronted Parrot)	Amazona aestiva
キビタイボウシインコ (Yellow-headed Parrot)	A. ochrocephala
キツツキ目 : Piciformes	
オオハシ科 : Ramphastidae	
キバンミドリチュウハシ (Emerald Toucanet)	Aulacorhynchus prasinus
スズメ目 : Passeriformes	
コトドリ科 : Menuridae	
コトドリ (Superb Lyrebird)	Menura novaehollandiae
アルバートコトドリ (Prince Albert's Lyrebird)	M. alberti
クサムラドリ科 (Atrichornithidae)	
ノドジロクサムラドリ (Noisy Scrub-bird)	Atrichornis clamorosus
ワキグロクサムラドリ (Rufous Scrub-bird)	A. rufescens
ヒバリ科 : Alaudidae	
ヤブヒバリ (Singing Bush-lark)	Mirafrja javanica
ナンアヤブヒバリ (Southern Singing Bush-lark)	M. cheniana
カレハヤブヒバリ (Fawn-coloured Lark)	M. africanoides
ハヤシヤブヒバリ (Sabota Lark)	M. sabota
クロエリコウテンシ (Calandra Lark)	Melanocorypha calandra
モリヒバリ (Wood Lark)	Lullula arborea
ヒバリ (Skylark)	Alauda arvensis
セキレイ科 : Motacillidae	
マミジロタヒバリ (Richard's Pipit)	Anthus novaeseelandiae
コノハドリ科 : Irenidae	
コノハドリ類 (Leafbirds)	Chloropsis spp.
モズ科 : Laniidae	
セアカモズ (Red-backed Shrike)	Lanius collurio

を行う種を抜粋し、それに和名、生息地を加えたものである（一部*がついている種は著者が付け加えのうちの3つである。音声模倣の種類は、彼らによる音声模倣の分類を示し、aが自然状態の鳥によける非鳥類（ヒトなど）の音声の模倣を表す。また、**はほとんどあるいはすべての個体で音声模倣が生息地は山階（1986）に準拠した。

生 息 地	音声模倣 の 種 類	文 献
モルッカ諸島	c	Bechstein, cited in Armstrong (1963)
セレベス, 小スンダ諸島	c	宇田川 (1987)
パプア諸島, ニューギニア, オーストラリア, タスマニア	c	宇田川 (1987)
モルッカ諸島	c	宇田川 (1987)
オーストラリア	b c	Gramza (1970)
アフリカ	b c	Nottebohm (1970), Todt (1975)
南米	c	Lorenz (1952)
中米	c	Baptista (unpublished data)
中南米	a ?	Wagner (1944)
オーストラリア	a b **	Robinson (1974, 1975), Chisholm (1932, 1946), Bell (1976)
オーストラリア	a **	Robinson (1974, 1975), Chisholm (1932, 1946)
オーストラリア	a *	Robinson (1975), Smith & Robinson (1976)
オーストラリア	a **	Chisholm (1946), Robinson (1973, 1975)
アフリカ, インド, 東南アジア, オーストラ リア	a **	Bourke (1947), Chisholm (1946) Vernon (1973)
アフリカ	a *	Vernon (1973)
アフリカ	a *	Vernon (1973)
アフリカ	a *	Vernon (1973)
ヨーロッパ, アフリカ, 中近東	a **	Armstrong (1963), Hartshorne (1973), Witherby et al. (1941), Alexander (1927)
ヨーロッパ, アフリカ, コーカサス, イラン	c	Godman (1955)
ヨーロッパ, アフリカ, ロシア, 中近東, イ ンド, 東アジア	a c	Hartshorne (1973), Godman (1955), Witherby et al. (1941)
アフリカ, 中近東, 南アジア, 東南アジア, オーストラリア	a *	Chisholm (1946)
東南アジア, インド	a **	Ali (1941, 1949), Bertram (1970), Hartshorne (1973)
ヨーロッパ, 中近東, 中国, ソ連	a **	Blase (1960), Armstrong (1963),

カタジロオナガモズ (Fiscal Shrike)	<i>L. collaris</i>
マネツグミ科 : Mimidae	
ネコマネドリ (Gray Catbird)	<i>Dumetella carolinensis</i>
マネツグミ (Northern Mockingbird)	<i>Mimus polyglottos</i>
ハジロマネツグミ (White-banded Mockingbird)	<i>M. triurus</i>
ガラバゴスマネツグミ (Charles Mockingbird)	<i>Nesomimus trifasciatus</i>
チャイロツグミモドキ (Brown Thrasher)	<i>Toxostoma rufum</i>
オオムジツグミモドキ (California Thrasher)	<i>T. redivivum</i>
ヒタキ科 : Muscicapidae	
ヒガンハジロヤブコマドリ (Eastern Bearded Scrub-Robin)	<i>Erythropygia quadrivirgata</i>
サヨナキドリ (Nightingale)	<i>Erithacus megarrhynchos</i>
ズアカツグミヒタキ (Red-capped Robin Chat)	<i>Cossypha natalensis</i>
チャバラツグミヒタキ (Chorister Robin Chat)	<i>C. dichroa</i>
オグロツグミヒタキ (Ruppell's Robin-chat)	<i>C. semirufa</i>
アカハラシキチョウ (White-rumped Shama)	<i>Copsychus malabaricus</i>
シロビタイジョウビタキ (Redstart)	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>
ノビタキ (Stonechat)	<i>Saxicola torquata</i>
クロエリサバクヒタキ (Capped Wheatear)	<i>Oenanthe pileata</i>
インドルリチョウ (Malabar Whistling Thrush)	<i>Myiophoneus horsfieldii</i>
クロウタドリ (Blackbird)	<i>Turdus merula</i>
ナンベイクロウタドリ (Glossy-black Thrush)	<i>T. serranus</i>
ガビチョウ (Hwa-Mei)	<i>Garrulax canorus</i>
スゲヨシキリ (Sedge Warbler)	<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>
シベリアヨシキリ (Blyth's Reed Warbler)	<i>A. dumetorum</i>
アフリカヨシキリ (African Reed Warbler)	<i>A. baeticatus</i>
ヌマヨシキリ (Marsh Warbler)	<i>A. palustris</i>
キイロウタイムシクイ (Icterine Warbler)	<i>Hippolais icterina</i>
マミジロヤブムシクイ (White-browed Scrub Wren)	<i>Sericornis frontalis</i>
コシアカアレチムシクイ (Chestnut-rumped Heath-wren)	<i>S. pyrrhopygia</i>
ノドアカアレチムシクイ (Redthroat)	<i>S. brunneus</i>
タテフムシクイ (Speckled Warbler)	<i>S. sagittata</i>
ミナミクロヒタキ (South African Black Flycatcher)	<i>Melaenornis pammelaina</i>

アフリカ	a *	Dowsett-Lemaire (1979), Witherby et al. (1941) Moreau, cited in Armstrong (1963), Vernon (1973)
北米	a *	Harcus (1973), Thompson & Jane (1969), Boughy & Thompson (1976)
北米	a b c * *	Wildenthal (1965), Borror & Reese (1956), Hatch (1967), Howard (1974), Laskey (1944)
南米	a * *	Hartshorne (1973), Armstrong (1963)
ガラパゴス諸島	a	Bowman (unpublished data)
北米	a	Bent (1948), Kroodsma (unpublished data)
北中米	a	Hartshorne (1973), Bent (1948)
アフリカ	a * *	Vernon (1973)
アフリカ, ヨーロッパ, ロシア, 中近東	a c	Witherby et al. (1931), Todt et al. (1979), Godman (1955)
アフリカ	a * *	Oatley (1970), Thorpe (1972), Vernon (1973), Farkas (1969)
アフリカ	a * *	Thorpe (1972), Harcus (1977b), Oatley (1970), Vernon (1973)
アフリカ	a * *	Benson (1946, 1948), Thorpe (1972), Hartshorne (1973), Oatley (1970)
ヒマラヤ, インド	a * *	Gwinner & Kneutgen (1962), Hartshorne (1973), Armstrong (1963)
アフリカ, 中近東, ヨーロッパ	a * *	Witherby et al. (1941), Armstrong (1963)
アフリカ, ヨーロッパ, 中近東, ソ連, 東ア ジア	a *	Vernon (1973), Witchell (1896), Armstrong (1963)
アフリカ	a * *	Vernon (1973)
インド	a c	McCann (1931), Bertram (1970)
北大西洋諸島, アフリカ, ヨーロッパ, 中近 東, ロシア, 南アジア	a b c	Tretzel (1967), Witherby et al. (1941), Messmer & Messmer (1956)
中南米	a * *	Skutch (1950), Hartshorne (1973), Armstrong (1963)
中国, 東南アジア	c	Baptista (unpublished data)
アフリカ, ヨーロッパ, ソ連, 中国	a *	Witherby et al. (1941), Armstrong (1963)
ヨーロッパ, ソ連, 中近東	a * *	Witherby et al. (1941), Hartshorne (1973)
アフリカ	a * *	Vernon (1973)
ヨーロッパ, ソ連, 中近東	a * *	Witherby et al. (1941), Lemaire (1974, 1975ab), Dowsett-Lemaire (1979)
ヨーロッパ, 中近東, ソ連	a *	Witherby et al. (1941), Hartshorne (1973)
オーストラリア	a *	Chisholm (1946)
オーストラリア	a * *	Hartshorne (1973), Chisholm (1946)
オーストラリア	a *	Chisholm (1946)
オーストラリア	a *	Chisholm (1946)
アフリカ	a *	Vernon (1973)

シロハラクロヒタキ (Fiscal Flycatcher)	<i>M. silens</i>
ハンブトモズヒタキ (Crested Shrike-tit)	<i>Falcunculus frontatus</i>
ハナドリ科 : Dicaeidae	
ヤドリギハナドリ (Mistletoe-bird)	<i>Dicaeum hirundinaceum</i>
メジロ科 : Zosteropidae	
ハイムネメジロ (Gray-breasted Silvereye)	<i>Zosterops lateralis</i>
ミツスイ科 : Meliphagidae	
エリマキミツスイ (Tui)	<i>Prothemadera novaeseelandiae</i>
ホオジロ科 : Emberizidae	
ムネアカイカル (Rose-breasted Grosbeak)	<i>Pheucticus ludovicianus</i>
スミレフウキンチョウ (Violaceous Euphonia)	<i>Euphonia violacea</i>
ハンブトスミレフウキンチョウ (Thick-billed Euphonia)	<i>E. lanirostris</i>
アメリカムシクイ科 : Parulidae	
オオアメリカムシクイ (Yellow-breasted Chat)	<i>Icteria virens</i>
モズモドキ科 : Vireonidae	
メジロモズモドキ (White-eyed Vireo)	<i>Vireo griseus</i>
ムクドリモドキ科 : Icteridae	
キイロムクドリモドキ (Yellow Oriole)	<i>Icterus nigrogularis</i>
アトリ科 : Fringillidae	
カナリア (Canary)	<i>Serinus canaria</i>
ムネアカヒワ (Linnet)	<i>Acanthis cannabina</i>
ウソ (Bullfinch)	<i>Pyrrhula pyrrhura</i>
シメ (Hawfinch)	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>
ハタオリドリ科 : Ploceidae	
シコンチョウ (Village Indigobird)	<i>Vidua chalybeata</i>
クロンコンチョウ (Variable Indigobird)	<i>V. funerea</i>
キサキスズメ (Fischer's Whydah)	<i>V. fischeri</i>
ミカドスズメ (Shaft-tailed Whydah)	<i>V. regia</i>
ホウオウジャク (Paradise Whydah)	<i>V. paradisaea</i>
オビロホウオウジャク (Broad-tailed Paradise Whadad)	<i>V. orientalis</i>
ムクドリ科 : Sturnidae	
ホシムクドリ (Common starling)	<i>Sturnus vulgaris</i>
カバイロハッカ (Common Mynah)	<i>Acridotheres tristis</i>
ハッカチョウ (Crested Mynah)	<i>A. cristatellus</i>
キュウカンチョウ (Hill Mynah)	<i>Gracula religiosa</i>
コウライウグイス科 : Oriolidae	
シロハラコウライウグイス (White-bellied Oriole)	<i>Oriolus sagittatus</i>

アフリカ	a *	Vernon (1973)
オーストラリア	a *	Chisholm (1946)
モルッカ諸島, オーストラリア	a *	Chisholm (1946)
ポリネシア, メラネシア, オーストラリア	a *	Chisholm (1932)
ニュージーランド, メラネシア	c	Gilliard (1958)
北米	b c	Lemon & Chatfield (1973), Pellett, cited in Scott (1902)
南米	a * *	Snow (1974)
中南米	a * *	Remsen (1976), Morton (1976)
北中米	a *	Hartshorne (1973), Scott (1902), Grinnell et al. (1930), Cook (1935)
北米	a * *	Adkisson & Conner (1978), Townsend (1924), Bradley (1980)
西インド諸島	a * *	Armstrong (1963)
北大西洋諸島	b c	Godman (1955), Nottebohm & Nottebohm (1978), Poulsen (1959) Marler et al. (1973), Waser & Marler (1977)
北大西洋諸島, ヨーロッパ, ロシア, 中近東	b c	Poulsen (1954), Godman (1955)
北大西洋諸島, ヨーロッパ, ロシア, 中近東, 北アジア	b c	Nicolai (1959), Wilkinson & Howse (1975), Schubert (1976), Godman (1955), Thorpe (1955)
アフリカ, ヨーロッパ, 中近東, ロシア, 北 アジア, 東アジア	b c	Thomson (1964)
アフリカ	a * *	Payne (1973a), Nicolai (1964, 1974)
アフリカ	a * *	Payne (1973a)
アフリカ	a * *	Nicolai (1964, 1973, 1974)
アフリカ	a * *	Nicolai (1964, 1974)
アフリカ	a * *	Nicolai (1964), Payne (1973b, 1980)
アフリカ	a * *	Nicolai (1964)
ヨーロッパ, 中近東	a c * * (≠ b)	Armstrong (1963), Witherby et al. (1941), Godman (1955), Vernon (1973), Moss (1977), Townsend (1924), Allard (1939), West et al. (1983 [≠])
南アジア, 中国	b	Dean, cited in Vernon (1973)
中国, 台湾	a c	Baptista (unpublished data)
インド, 東南アジア	a b c	Thorpe (1959, 1967), Tenaza (1976), Bertram (1970), Godman (1955)
ニューギニア, オーストラリア	a *	Gilbert (1937), Chisholm (1946)

オウチュウ科: Dicuridae	
カクビオウチュウ (Square-tailed Drongo)	<i>Dicrurus ludwigii</i>
クロオウチュウ (Fork-tailed Drongo)	<i>D. adsimilis</i>
カザリオウチュウ (Large Racket-tailed Drongo)	<i>D. paradiseus</i>
フエガラス科: Cracticidae	
ハイイロモズガラス (Gray Butcherbird)	<i>Cracticus torquatus</i>
カササギフエガラス (Australian Magpie)	<i>Gymnorhina tibicen</i>
ニワンドリ科: Ptilonorhynchidae	
ハバシニワンドリ (Tooth-billed Bowerbird)	<i>Scenopoetes dentiostrius</i>
オウゴンニワンドリ (Golden Bowerbird)	<i>Prionodura newtoniana</i>
アオアズマヤドリ (Satin Bowerbird)	<i>Ptilonorhynchus violaceus</i>
マダラニワンドリ (Spotted Bowerbird)	<i>Chlamydera maculata</i>
カラス科: Corvidae	
アオカケス (Blue Jay)	<i>Cyanocitta cristata</i>
カケス (Jay)	<i>Garrulus glandarius</i>
アメリカガラス (Common Crow)	<i>Corvus brachyrhynchos</i>
ハンボソガラス (Carrion Crow)	<i>C. corone</i>
ワタリガラス (Raven)	<i>C. corax</i>

が発声したのは10回に及んだ。キュウカンチョウの模倣した、これらのコールは森林の主要な背景騒音というわけではなかった (Kloss's gibbon の警戒コールは99日の調査期間中8日間12機会聞かれたにすぎない, pig-tailed langur のコールも最初の11週間には全く聞かれなかったが、最後の3週間になりその3分の2の日数で観察された)。一方、むしろ背景騒音となっている、Kloss's gibbon のオスおよびメスのソングやオスのメンタウェーリーフモンキー (Mentawai langur, *Presbytis potenziani*) の spacing call は模倣していない。Tenaza は、キュウカンチョウは出現頻度の少ない他種の音声を模倣するのではないかと推測している。この例によって、キュウカンチョウの音声模倣行動が必ずしも人工的な環境での特殊な行動ではないことが示唆された。

2) 実験室における研究

これに対して、実験室では、ものまね鳥の精巧な音声模倣を実現する機構やヒトの言語行動との類似性などが注目され、心理学的・生理学的観点から分析が進められてきた。音声模倣行動に対する心理学的なアプローチとしては、Mowrer のものまね鳥数種を用いた研究 (1950, 1960ab), Grosslight ら (Grosslight & Lively, 1963; Grosslight & Zaynor, 1967) および宮本ら (宮本, 1985) のキュウカンチョウを用いた研究, Pepperberg のヨウムを用いた研究 (Pepperberg, 1981, 1983) がある。また、本論文ではとりあげないが、心理学以

アフリカ	a * *	Vernon (1973), Ali (1941, 1949) Armstrong (1963)
アフリカ	a * *	Vernon (1973), Ali (1941, 1949) Armstrong (1963)
南アジア, 東南アジア	a * *	Hartshorne (1973)
オーストラリア	a *	Chisholm (1946)
オーストラリア, ニューギニア	a c	Robinson (1975), Chisholm (1946)
オーストラリア	a *	Chisholm (1946)
オーストラリア	a *	Chisholm (1946)
オーストラリア	a *	Robinson (1974, 1975), Chisholm (1946), Gilliard (1969)
オーストラリア	a *	Hartshorne (1973), Chisholm (1946)
北米	b c	Ramsey (1972, 1973), Kramer & Thompson (1979), Scott (1902)
ヨーロッパ, アフリカ, 中近東, ロシア, 中 国, 東アジア	a c * *	Armstrong (1963), Scott (1902) Witherby et al. (1941)
北米	b c	Hartshorne (1973)
ヨーロッパ, 中近東, ソ連, 東アジア	c	Lorenz (1952)
北極圏, 北中米, ヨーロッパ, アフリカ, 中 近東, ソ連, 中国	b c	Hartshorne (1973), Witherby et al. (1941)

外のアプローチとして、キュウカンチョウにおいて発声器官の解剖学的研究と音声の音響学的研究を対応させた Klatt & Stefanski (1974) の研究および伊福部・平原の研究（伊福部, 1984）、キュウカンチョウの聴覚—発声系を神経科学的に分析した Langner らの研究（Langner, Bonke & Scheich, 1979, 1981）および斎藤らの研究（斎藤, 1981）もある。

2.1.) キュウカンチョウの“vocal mimicry”に関する研究

キュウカンチョウが「ものまね」をするという事実は多くの人に知られているが、その行動を制御している変数が何かという点が多い。そこで、この鳥の「ものまね」学習は大変気まぐれな印象を与える。また、明らかに模倣できる音声がある条件変化によって全く出現しなくなるということは日常よく経験することであり、Grosslight & Zaynor (1967) などはその学習 (learning) と反応遂行 (performance) を区別して分析している。以下、これまで検討されてきた要因を概観する。

2.1.1.) 新しい模倣音声を獲得する際に作用する要因

(訓練方法)

音声模倣訓練には、経験的にさまざまな方法が用いられているが、その有効性を訓練間で比較したり、本質的な過程を実験的に分析した研究はほとんどない。訓練者の種類や特性

(生物か非生物か、訓練者の属する種、社会的文脈の有無など)、音声刺激の呈示方法(反応随伴性・刺激随伴性の有無、強化刺激の種類)など、要因の複雑さと操作の困難さのために、体系的な分析がなされていないのが現状である¹⁾。これまで音声模倣訓練に用いられてきた方法を大別すると、ヒトの訓練者による対面場面法、録音した音声を一定時間単純に再生するテープトレーニング法、模倣発声に優れたキュウカンチョウを訓練者に用いる方法がある。これらは、単に模倣すべき音声の発生源がどこにあるかという観点から分類されたものである。

(新たな音声模倣に要する時間)

Ginsburg (1963) は、月齢3—4ヶ月で購入した2羽のキュウカンチョウを個別飼育し、実験者の音声“Hello”を毎日間欠的に1—2時間呈示することによって、大体2ヶ月で模倣発声が聞かれるようになったとしている。この訓練では、刺激の呈示方法として、①実験者がケージのそばから単語を話しかける、②テープに録音した実験者の音声(単語)を繰り返し再生する、③食餌に際して実験者が“Hello”といってエサを手で与える(約20個)、という3種の方法が併用された。テープトレーニングを用いた例としては、宮本・橋野・赤刈(1984)に記載されている報告がある。彼らは、推定月齢5ヶ月のキュウカンチョウに、録音した「オハヨウ」(女声)を10—15秒間隔で、毎日午前10時と午後2時に1時間ずつ呈示したところ、70—100日で正確な模倣発声が形成されたという。しかしながら、Grosslight, Zaynor & Lively (1964) では、“Hello, Hello”を45秒間隔で、1セッション30分として1日6回18日間にわたり再生したが、模倣発声の徴候は見られなかった。また、成鳥のキュウカンチョウを訓練個体に用いた例として、宮本・曽我部・橋野・赤刈(1983)がある。彼らは、ヒト音声の模倣発声を行う成鳥に隣接して未学習の幼鳥を飼育することにより、大体10—20日間で模倣発声が可能になることを示している。さらに、サウンドスペクトログラムを用いた分析では、模倣音声の類似度はヒトを訓練者にした場合よりも高くコピーに近い性質をもったという。ただ、その音声模倣過程は分析されておらず、訓練個体と被訓練個体との間でどのような交互作用が生じたかは不明である。このように、同じ方法の訓練を行っても、個体によってまた訓練する音声によって、数時間で完成する場合もあれば数ヶ月を要する場合もあり、不明の点は多い(Grosslight & Zaynor, 1967)。

(訓練者との社会的交互作用)

前述した、いくつかの音声模倣訓練は、訓練者(個体)と被訓練者(個体)の社会的関係という点でも異なっている。この要因を実験的に分析したのは、キュウカンチョウに近縁なホシムクドリ(European starling; *Sturnus vulgaris*)【を被験体とした West, Stroud & King (1983)の研究である。実験は日齢約30日のホシムクドリにヒトの音声を模倣させることを目的とした。実験条件として、単独飼育されヒトの飼育者から豊富な vocal attention

表2 飼育者との社会的交互作用が異なる飼育条件下で観察されたホシムクドリの音声模倣
(West, Stroud & King, 1983)

	相互的接触(IC)	限定接触(LC)	聴覚的接触(AC)
実験的操作：飼育条件 個別飼育／集団飼育 コウウチョウとの同居 飼育者との社会的関係 ヒト音声の呈示方法	個別 有 相互的 社会的文脈での話し かけ	個別 有 通常の世話 ヒト同士の日常会話 の聴取	集団 無 通常の世話 相互的接触条件のヨ ークト群 (視覚的接触は無)
テープ訓練 (言語音＋口笛)	有	無	有
結果：音声模倣の内容			
言語音	39%	0%	0%
口笛	33%	0%	0%
機械雑音	5%	1%	0%
鳥類の音声	16%	49%	3%
ホシムクドリの音声	7%	50%	97%

と companionship をうける相互的接触 (IC) 条件, 単独で飼育されヒトの会話も聞こえるが話しかけなどヒトとの交互作用はなされない限定接触 (LC) 条件, 集団で飼育されヒトとの交互作用はなされないが聴覚的には IC 条件の1羽と同じ聴覚的接触 (AC) 条件, の3条件が検討された。単独飼育される IC 条件と LC 条件のケージには, オスのコウウチョウ (Brown-headed cowbird; *Molothrus ater*) が1羽ずつ入れられた。さらに, 飼育者は模倣行動を強化しないように配慮し, 意識的な模倣訓練は行わなかった。また, IC 条件と AC 条件に関しては, テープに録音されたヒトのことばと口笛が1ヶ月にわたり1日2回呈示された。結果は, IC 条件の模倣の多くが不完全な構音ながらもヒトの音声であった (平均で約70%) のに対し, LC 条件ではコウウチョウの模倣とホシムクドリの模倣が半々, AC 条件ではほとんどが同種の模倣であり (表2参照), 操作の効果が明白であった。また, この実験において, テープに録音された音声は全く模倣されず, 模倣音声の多くが飼育者のそれであったことは注目に値する。ホシムクドリの幼鳥は, 社会的交互作用のあった飼育者の音声だけを, 特別な訓練を行わなくても模倣したのである。

(反応随伴性の効果)

音声模倣をオペラント条件づけ (逐次接近法) によって形成しようとする場合, 最初に問題となるのが強化すべき反応クラスの問題である。Grosslight & Zaynor (1967) は, 音声模倣訓練に入る以前の未分化な発声を強化することにより音声模倣そのものが促進されるという仮説を立てたが, この仮説はまだ検証されていない。一般に, 対面場面法にはオペラント形成の過程が内在すると考えられるが, 個々の発声に対して強化を呈示するか否かは現場

の訓練者の判断に委ねられ、実験的な分析は行われていないのが現状である。今後、模倣音声の音響学的分析を行い、音声模倣過程を適切に表現できるパラメータの抽出が不可欠である。また、有効な強化刺激の種類、動機づけの操作に関する検討も必要である（2.1.2.項参照）。

（刺激随伴性の効果）

厳密な実験はまだ行われていないが、自動的反応形成（パブロフ条件づけの遅延条件づけ）の手続を用いて音声模倣を形成しようとする試みはなされた（山田, 1987b）。CSとして新奇と考えられる音声（英語の“food”）が3回繰り返され、続いて反応と独立にUS（エサ）が呈示される。訓練は1000ないし1500試行以上行われたが、CS呈示中、音源に対する“sign-tracking”行動や“goal-tracking”行動が優勢となり、むしろ発声行動は抑制されるという結果が得られた。模倣すべき音声になんらかの意味をもたせることによって、模倣が促進されると考えたわけだが、結果は必ずしもそうはならず、今後パラメトリックな検討が必要となっている。

対面場面法では、社会的交互作用に関する操作および随伴性や強化刺激の種類に関する操作が行われることが多いのに対して、テープトレーニング法では、交互作用も随伴性操作も全く行われないことが多い。また、成鳥キュウカンチョウを訓練者にした方法ではその過程は分析されない。それぞれの研究では、訓練時間（時刻と時間）、模倣させようとする音声、強化刺激の有無とその種類、実験場面の飼育環境など、音声模倣に影響を与える可能性のある要因がさまざまな条件で用いられ、共通の基盤で比較できないというのが現状である。

2.1.2.) すでにレパトリーに取り込まれた音声を発声あるいは維持する際に作用する要因

2.1.2.1.) 反応随伴性に関する要因

（反応随伴性の効果）

キュウカンチョウの音声模倣行動を研究する上で、発声行動がオペラント反応なのかどうかはまず検討されなくてはならない問題であった。Grosslight, Harrison & Weiser (1962) は、持続時間0.4—0.5秒以上の音声反応をエサで強化することにより、比較的短時間（2—3時間）で反応率に効果が現われると報告した。この時、ヨークト統制条件（ランダム呈示条件）の被験体には反応率の増大は見られなかった。また、音声反応の継続時間も、この分化強化によって、大変短い“awk”から0.5秒ぐらゐまで延ばすことが可能であった（Grosslight & Zaynor, 1967）。Hake & Mabry (1979) は、キュウカンチョウの音声反応がオペラントであるなら、強化によって反応率を高い方ばかりでなく低い方にも制御可能と考え、

mult FR DRO スケジュール（実験1）および mult FI DRO スケジュール（実験2）を用いて検討した。オペラント反応は“awk”という発声、強化刺激はエサ（マイナード）への接近、弁別刺激は赤または白の刺激光（直径2.5cm）であった。実験1では、mult FR1 FR1 から訓練をはじめ、最終的には mult FR10 DRO-150sec (Mynah 90) か mult FR5 DRO-210sec (Mynah 581) で維持された。最初の mult FR FR スケジュールでは、両コンポーネントの反応率に差はなかったが、DRO スケジュールの導入で DRO コンポーネントの反応は消失するに至った。FR スケジュールでは単位時間あたりの強化回数（強化率）を統制できないので、実験2では、mult FI-150sec DRO-150sec (Mynah 90) か mult FI-180sec DRO-180sec (Mynah 581) が用いられた（値は訓練終期のもの）。強化率はどちらのコンポーネントも同程度であるにもかかわらず、反応率では大きな相違が見られ (Mynah 90, 7.5 vs. 0.4; Mynah 581, 8.5 vs. 0.3; いずれも1分あたりの平均反応数)、反応随伴性による効果が明らかであった。また、実験4では3羽のキュウカンチョウを用いて消去の効果が検討された。それぞれ mult FI 3-min FI 3-min, mult FI 2.5-min FI 2.5-min, mult FI 7-min FI 3-min スケジュールの後、mult EXT EXT スケジュールか単なる消去手続に移行した。消去において反応率は次第に低下したが、その効果は一定でなく強化時の25%を越えるセッションも少なくなかった（強化時の平均反応率を1とした場合の平均反応率は26%—43%）。

（罰の効果）

キュウカンチョウの模倣発声行動を抑制する手段として、罰の効果が検討された (Grosslight & Zaynor, 1967)。彼らにより、日常生活場面のキュウカンチョウに電撃を用いることは不適當であり、突然の消灯が有効な方法であることが示された。具体的には、“Ah, shut up” という弁別刺激の下で持続時間0.3秒以上の音声反応を自発すると、突然室内が消灯し5秒間のブラックアウトに入るという操作が行われ、その有効性が確認された。

（強化スケジュールの効果）

Grosslight & Zaynor (1967) は、音声刺激による刺激性制御を検討する実験で、mult FR1 EXT EXT スケジュールを用い、FR 6 ぐらいまで安定した反応を得ることができると述べている。また、先述した、Hake & Mabry (1979) では、mult FR DRO や mult FI DRO スケジュールのコンポーネントとして、FR 5 や FR 10 スケジュール、FI-150 sec や FI-180sec スケジュールが用いられ、特徴的な反応パターンが観察されている。Hake & Mabry の研究で FR の値が最も大きかったのは 25、FI では 7-min であった。

（強化刺激の種類）

通常、キュウカンチョウを用いた条件づけの研究では、強化刺激としてエサが用いられ、その有効性は確認されている。また、音刺激を感覚性強化刺激として用いた例として、

Grosslight & Zaynor (1967) および佐々木 (1987), 山田・宮本 (1987)²⁾の研究がある。Grosslight & Zaynor では、鳥の squawk 発声に随伴して実験者が“squawk”といいかえしているが、決定的な結果は得られなかった。佐々木は1羽の飼い鳥キュウカンチョウを用いて、明らかにヒト音声の模倣と考えられる発声が、飼育者の声という感覚性強化刺激によって維持できるかどうかを検討した。そして、①模倣発声に感覚性強化刺激を随伴させる連続強化条件では反応とランダムに呈示する条件に比べ反応率が高くなる、②強化刺激として、主たる飼育者の音声、見知らぬ人の音声、ベルの音の3種を用意しその効果を比較したところ、主たる飼育者の音声と見知らぬ人の音声を用いた場合反応率に差は無かったが、これらの条件の反応率はベルの音を用いた条件の反応率に比べ高い、との結果を得た。この結果①に関しては、山田・宮本 (1987) により追試されている。

(キーつつき反応との比較)

一般に、強化スケジュールの下では、音声反応の反応率は低い。これが音声反応固有の特徴なのかどうかを検討するため、Hake & Mabry (1979, 実験3) は chain FR vocal FI key peck スケジュールを用い、音声反応とキーつつき反応を比較した。running rate を指標にすると、音声反応が毎分16.5回であるのに対し、キーつつき反応は115.6回で、音声反応に何らかの制約があることは明らかである。

2.1.2.2.) 刺激性制御に関する要因

(弁別刺激の種類と数)

音声反応の刺激性制御に関しては、Ginsburg (1963) が、ディスクリート型のオペラント継時弁別課題を用いて、2種の弁別刺激に異なる音声反応を条件づけた。この課題では弁別刺激として視覚刺激が用いられ、光の点灯に対しては“Hello”，縞のシリンダーの呈示に対しては“What’s up?”と発声することにより、強化が与えられた。訓練の結果、29日間の平均正答率91.5%，最終2日間は100%という成績が得られた。宮本・橋野・赤兎 (1984) は弁別刺激の数をさらに3種に増やしたディスクリート型継時弁別課題を行っている。彼らは、弁別刺激として聴覚刺激(1秒間呈示)を用い、約4kHzの口笛に対しては高く力強い調子の「オハヨウ」を、3kHzの純音に対しては低い男声調の「オハヨウ」を、650Hzの純音に対しては「キュウチャン」を条件づけた。これらの弁別刺激をセッション内でランダムに呈示する弁別訓練では、20日目以降80%以上の正答率が維持され、38日目以降100%の正答率が5日間連続、学習基準に到達している。また、赤兎・山田・宮本 (1986) では、キュウカンチョウの聴覚閾の測定に、音声反応を YES/NO 反応とした恒常法が用いられ、聴力曲線が求められた。音(3kHz 純音)と光(赤ランプ)の複合刺激あるいは光刺激(赤ランプ)がディスクリート試行としてランダムに呈示され、この条件性弁別刺激によって異な

る模倣音声の発声が要求される。この獲得訓練では、5羽中4羽が、正答率100%連続3セッション（1セッション20試行）という学習基準に到達した。

フリーオペラント事態を用いた研究としては Grosslight, Harrison & Weiser (1962) がある。弁別刺激としては琥珀色電灯が用いられ、ある持続時間以上の音声反応が点灯中に出現すると強化されたが、消灯中では消去された。この結果、消去コンポーネントの反応はほとんど無くなったのに対し、強化コンポーネントの反応は高水準に維持された。また、Grosslight, Zaynor & Lively (1964) では、オペラント弁別課題として、弁別刺激に音声刺激、オペラント反応に持続時間0.3秒以上の音声反応が用いられた。強化コンポーネントでは“Hello, Hello”という音声刺激が30秒間隔で再生され、コンポーネントを通して基準に到達した音声反応はすべて強化される。一方、音声刺激が“I talk”であるコンポーネントや全く音声刺激が呈示されないコンポーネントでは、音声反応は強化されず消去される。いずれのコンポーネントも1回15分で1日12回ずつ行われた。この結果、“Hello, Hello”コンポーネントの反応率は他に比べて有意に高くなり、音声刺激と音声反応を用いたオペラント弁別が可能であることが示唆された。ただ、連続強化(CRF)を用いていたのでは、この実験結果を、強化という反応に対するフィードバックの有無によって説明することも可能である。そこで、Grosslight & Zaynor (1967) では、強化をFRスケジュールで行い各コンポーネントの最初の1分間の行動のみ比較したところ、CRFを用いた先の実験と同様の結果が得られ、音声刺激による刺激性制御が確認された。また、先に述べたように、Hake & Mabry (1979) では、mult FR DRO や mult FI DRO, chain FR vocal FI key peck スケジュールの弁別刺激として赤色光・白色光が用いられた。

(実験の文脈刺激)

模倣発声が通常の飼育場面で頻繁に生じていても、新奇な環境に移されると完全に抑制されてしまうという現象はよく観察される(Grosslight & Zaynor, 1967; および当研究室における観察)。今までのところ、文脈刺激のどの要素が決定的なのか明らかではないが、ここに重要な制御要因が存在する可能性は大きい。

(訓練者との交互作用)

上述の要因とも関連するが、すでに獲得した模倣音声を新しい環境で自発させる場合比較的有效とされている方法が、対面場面でのエサを強化刺激に用いたオペラント条件づけである(Grosslight & Zaynor, 1967)。訓練者としての生きたキュウカンチョウやヒトあるいはテープ訓練の有効性も厳密には検討されていない問題である。詳細は次章で検討する。

2.1.2.3.) 刺激随伴性に関する要因

(刺激随伴性の効果)

自動的反応形成の手続を用いて新たな音声模倣を形成しようとした試み（山田，1987b）についてはすでに述べた。自動的反応形成が新たな反応レパトリーを形成する手段ではなく、同じ刺激性制御をもたらず弁別刺激を拡張する手段だとすれば、すでにレパトリーに取り込まれた音声を発声あるいは維持する際に有効と考えられる。これは、従来問題とされなかった可能性であるが、現在検討中である。

2.1.2.4.) 動機づけに関する要因

（エサの摂取制限時間）

Grosslight & Zaynor (1967) は、エサの摂取制限時間を大きくしても音声反応の自発頻度は高まらないことを報告しているが、ここでは具体的なデータは示されなかった。また、Hake & Mabry (1979, 実験5) では、自由摂食時体重の85%に維持したキュウカンチョウに、3種の摂取制限時間（18—20時間、0—2時間、0時間つまり測定中の呈示）を設け“awk”発声のオペラント水準を測定した。オペラント水準の反応率は、摂取制限時間に反比例し、18—20時間制限条件では強化時の反応率の36—43%にもなることが明らかになった。彼らによれば、“awk”発声反応はオペラント統制を受けるが、エサの摂取制限によってもたらされるものなのである。

このように、キュウカンチョウの模倣発声を制御する要因は、さまざまな観点から分析が試みられてきたが、パラメトリックな操作が行われない試験的な研究が多かったり、対象とされた発声が“awk”で明瞭な模倣音声ではなかったり、問題は少なくない。その音声模倣行動にはまだ不明の点が多く、今後の研究検討が必要である。

2.2.) ヨウムの言語学習

ものまね鳥の模倣発声が、単なる「おうむがえし」とどまらず、意味を持ち言語的な機能をなうようになるだろうかという疑問は、古くから問題にされてきた。Mowrer (1950) も、ものまね鳥に食べ物や飲物をその名称によって要求するよう訓練したり、立ち去ろうとした見学者に“Don't go.”といったオウムの例を報告している⁸⁾。しかしながら、Mowrer に代表されるような学習理論の立場から、鳥類の音声反応を分析するという研究は一時行われなくなった。これは、霊長類を用いた人工言語の研究（例えば、Gardner & Gardner, 1969; Premack, 1971; Rumbaugh, Gill & von Glasersfeld, 1973）と鳥類の音声コミュニケーションに関する行動生態学的研究（例えば、Marler, 1970）が飛躍的に発展したことによる。言語的能力の比較研究が主目的であるならば、ヒトに近縁なヒトニザル（類人猿）を対象とすべきであり、その場合これらの動物が不得手なヒトの音声を媒体に用いる必要はな

い。また、野生の鳥類でも、音声はコミュニケーションの手段として種特異的な方法で用いられるのであり、この生物学的基礎を考慮することなく、音声行動は扱えなくなったからである。これらの研究成果も取り入れ、ものまね鳥の音声模倣行動の分析を発展的に進めたのが Pepperberg (1981, 1983) である。Pepperberg は、ものまね鳥の模倣音声は、その言語的・認知的能力を明らかにするための、ヒトとのコミュニケーション手段にならないかと考え、1羽のヨウム（ヨウム）の音声模倣訓練を始めた。

2.2.1.) 音声模倣訓練

Pepperberg は、かつての言語訓練の問題点を分析し、対象（もの）と模倣音声との対応がより明確になるような訓練方法を検討した。その結果、訓練者との社会的文脈において、ヨウムが音声を用いて対象を要求するという方法が用いられた。つまり、Skinner (1957) の用語を借りれば、模倣音声をマンドとして訓練したのである。具体的に用いられた訓練手続の一つは、Todt (1975) によって開発された、2人の訓練者によるモデル／ライバル (M/R) 法である。Todt はヨウムが交唱デュエット (antiphonal duetting) を行う性質を利用し、これを音声模倣訓練に応用した。M/R 法では、鳥の目前で、第1訓練者がモデル

表3 Pepperberg の用いた M/R 訓練の例 (Pepperberg, 1981)

ここでは、単語 “pasta” の発音の矯正が目的となっている。I は第1訓練者である Pepperberg, B は第2訓練者の一人 Bruce Rosen, A はヨウム “Alex” を示す。訓練者とモデル（ライバル）の役割は同一セッション内でも交替する。訓練時間は約10分である。

I : Bruce, what's this?
 B : Pasta. (loudly)
 I : Good boy! Here you go. (hands over a piece of pasta)
 A : (interrupting) ah-ah.
 B : Do you want this, Alex? What is it?
 A : Pah-ah.
 B : Better...
 A : Pah-ah.
 B : No. Irene, what's this?
 I : Pah-ah.
 B : Better!
 I : Pas-ta. (emphasizing the “s” and “t”)
 B : That's right, tell me what it is again. (offers pasta)
 I : Pasta! (takes pasta) Pasta!
 (Alex stretches from his perch on top of cage, appears to reach for pasta)
 A : Pa!
 I : Better...what is it?
 A : Pah-ah.
 I : Better!
 A : Pah-ta.
 I : Okay, here's the pasta. Good try.

(第2訓練者)に訓練標本を同定するよう要求し、モデルの答えが正しければモデルに賞賛とその対象(訓練標本)が与えられる。しかし、訓練しようとする鳥も含めて、その答が誤っていれば対象は一時的に除去され叱声を与えられる(表3参照)。この訓練においては、第1訓練者の注意をひきつける存在として、モデル(第2訓練者)はその鳥のライバルとなるわけである。Todt は第1訓練者と第2訓練者の役割を固定して訓練したが、Pepperberg では状況によって役割を交替した。この方法の長所は比較的短期間(1ヶ月以内、通常は3日ないし6日)で新たな模倣発声を獲得できる点であった。また、主に発音を矯正する目的で、一人の訓練者による対面場面法も用いられた。この手続では、初め、訓練標本はことばの手がかり(訓練者によるモデル音声)とともに呈示されるのであるが、続いて、鳥が新しい音声を模倣しようとした発声を自発するまで与えられなくなり、後は逐次接近法によって正しい発音に近づけていく。また、ことばの呈示の仕方にも特色があり、くりかえしモデル音声を呈示するというのではなく、“Here’s the paper!”とか“See the paper!”というように、いろいろな句の中に織り込む形で行なわれた。ただし、鳥に模倣しやすいように、模倣すべき音声は強勢され文の末尾におかれた。

2.2.2.) 対象の同定：ラベル

以上の訓練の結果、明瞭な模倣音声が発声されるようになった時点で、訓練とは異なる実験状況で同定のテストが行われた。テストは強化を用いた弁別訓練の形式で行われ、先の訓練者以外の実験者が、同定すべき対象をランダムな順序で呈示し、鳥に“What’s this?”と質問する。鳥の発声が対象に適したものであると、賞賛によって強化され好むだけ対象と遊ぶことができる(通常は1分ないし5分)。同定を誤った場合、実験者は対象を取り去り、“No!”と発声し、正答が出現するまで矯正試行を繰り返す。後に、同定すべき標本の数が増えてくると、いくつかのセッションに分けてテストされるようになった。

26ヶ月の訓練の後には、ヨウム“Alex”の語彙は9名詞(“paper”, “key”, “wood”, “hide”, “peg wood”, “cork”, “corn”, “nut”, “pasta”), 3種の色に関する形容詞(“rose” [red], “green”, “boo” [blue]), 2種の形状に関する句(“three-corner” [三角形], “four-corner” [四角形]), 否定語(“no”)となった(Pepperberg, 1981)。その後も語彙は増えて60以上となり(Pepperberg, 1985), “Alex”はこれらを用いて同定したり(正答率は70%—80%), 要求したり、拒否したり、類別したり、数を数えたりすることが可能である。

2.2.3.) 類別

色の概念については、Pepperberg (1981) に、見知らぬもの(従って、その名称は知らない)の色をきかれたヨウムが、その色名に関して最初から正しく答えた例が示されているが、

表4 色および形概念の形成を目的とした M/R 訓練の例 (Pepperberg, 1983)

I は第1訓練者である Pepperberg, Kは第2訓練者の一人, Kimberley Goodrich, Aはヨウム “Alex” を示す。訓練時間は約5分である。

I : Kim, what color? (Holds up a green triangular piece of wood)
 K : Green three-corner wood.
 I : (Briefly removes object from sight, turns body slightly away) No! Listen! I just want to know color! (Faces back toward K; re-presents object) What *color*?
 K : Green wood.
 I : (Hands over exemplar) That's right, the color is *green*; green wood.
 K : Ok, Alex, now you tell me, what shape?
 A : No.
 K : Ok, Irene, you tell me what shape.
 I : Three-corner wood.
 K : That's right, you listened! The shape is three-corner; it's *three-corner* wood (Hands over exemplar).
 I : Alex, here's your chance. What color?
 A : Wood.
 I : That's right, wood; what *color* wood?
 A : Green wood.
 I : Good parrot! Here you go (Hands over exemplar). The color is green.

表5 音声刺激 “What color?” および “What shape?” の理解に関する実験

(Pepperberg, 1983)

Alex には標本が呈示され, “What color?” あるいは “What shape?” と質問が出される。成績は全呈示数に対してそれぞれの質問に正しく回答した割合。

C=corner ; R=rose ; G=green ; B=blue ; W=wood ; H=hide ; K=key ; PW=peg wood
 b: ある標本の色調にかぶりがあったので, 交換したところエラーは減少した。c: 発声が認識不能の場合。

標 本	“What color?”		“What shape?”	
	成 績	エラーの種別(回数)	成 績	エラーの種別(回数)
3CBK	6/8	K(2)	7/7	
3CBW	4/5	BCW(1)	8/10	3CH(1), 3W(1)
3CBH	5/6	GH(1)	4/6	3H(1), 3BCW(1)
3CGK	4/4		4/4	
3CGW	5/6	RW(1)	7/9	GW(1), 3W(1)
3CGH	6/9	BH(2) ^b , H(1)	4/6	H(2)
3CRK	5/6	K(1)	5/6	3K(1)
3CRW	6/8	U(1) ^c , W(1)	5/7	RW(1), CW(1)
3CRH	4/5	UH(1) ^c	4/5	2CH(1)
4CBK	4/5	BPW(1)	6/6	
4CBW	8/10	4CW(1), BCW(1)	10/11	W(1)
4CBH	5/5		4/5	UCH(1) ^c
4CGK	4/4		4/5	GK(1)
4CGW	5/6	4CW(1)	5/6	4CGW(1)
4CGH	6/6		6/6	
4CRK	5/6	4K(1)	4/6	UK(1) ^c , CK(1)
4CRW	7/7		4/5	4W(1)
4CRH	5/7	UH(1) ^c , H(1)	6/6	

系統的な実験は Pepperberg (1983) で行われた。この研究では、色と形に関して、個々のカテゴリ（赤とか三角形）ばかりでなく抽象的なカテゴリ概念そのもの（色あるいは形という概念）の理解が可能かどうかを調べるため、“What color?”, “What shape?” という2つの質問（音声刺激）が用意され、これらが条件性弁別刺激となりうるかどうかを検討された。訓練は主として M/R 法で行い（表4）、テストは訓練に参加しなかった第2訓練者によって行われた。テストには、5種類の色（ローズ、緑、青、灰、黄）、4種類の形状（3角形、4角形、2角形〔フットボール〕、5角形）の、3種類の対象（木片、牛皮、金属性のキー）が用いられた⁴⁾。結果の一部（表5）に示したように、正答率は色に関して84.7%、形に関して83.7%となっている。

2.2.4.) 自発的使用

“Alex” は訓練と関係なく、欲しい物（エサやおもちゃ）を訓練者が持っているとき、その名称を発声し要求するようになった。また、その場面にはないものを要求し、要求と異なるものを示すと “no” といったり、受け取りを拒否するような行動も見られた (Pepperberg, 1983)。

このように、Pepperberg のヨウムは、英語の音声をラベルとして使用することに成功した。この結果、この動物の認知様式の解明やヒトとの種間コミュニケーションの可能性について、有効な研究方法が与えられた。言語的機能の比較研究が霊長類以外の種——それも綱（クラス）をこえた鳥類——において成果を上げたということは、その相似を考える上で興味深いことと思われる。

§ 鳥類の “vocal mimicry” に関する理論的説明

鳥類の “vocal mimicry” は、2つの異なる理論的背景から、異なる方法を用いて独立に研究されてきた。鳥類がなぜ他種の音声を模倣するのかという疑問に対しても、背景とする理論により求められる説明は異なった。行動生態学的アプローチが目的としたものは、その生態学的機能や進化論的な意味の解明であり、行動主義心理学的アプローチが目的としたものは、音声模倣獲得過程の実験的行動分析や言語的行動としての機能分析であった。

従来、学習といった個体発生的な現象を扱ってきたのは主に心理学であったが、最近特に心理学の分野において、生物学との関係を明確にする必要性が論じられている。そこで、鳥類の “vocal mimicry” に関しても、生物学的・心理学的両アプローチの成果をまとめ、理論的な統合を試みる動きも現われてきた。

1) 行動生態学の立場から

行動生態学は生物学の一分野であり、進化論を前提とする。そこで、このアプローチにおいては、鳥類の“vocal mimicry”が系統発生上どのように出現し、また進化的収斂がもたらされたのか、自然選択においてどのような機能をはたすのか、についての説明が要求された。

1.1.) 野生状態で観察される“vocal mimicry”の機能に関する仮説

野生状態で“vocal mimicry”の確認された種はさまざまでありその生態も多様であることから、その機能が単一でなくても不思議ではない。Baylis (1982) は、これまでに提出された、“vocal mimicry”の機能に関する仮説を表6のように分類した。しかしながら、いずれの仮説も今後の検証が必要である。

表6 野生状態で観察される“vocal mimicry”の機能に関する仮説 (Baylis, 1982)

A. 帰無仮説

機能的な説明を行う以前に棄却しておかなければならない可能性

① 偶然発生 (The Resemblance is Due to Chance)

ある発声が偶然他種の音声に類似してしまう可能性

例：チャイロツグミモドキ (*Toxostoma rufum*; Townsend, 1924)

この種の音声レパートリーは特に大きく、また即興的に歌うので、他種のソングと偶然類似する可能性は高い

② 生息環境に共通する要因 (Shared Environmental Factors)

特定の音声の獲得を促す環境側の要因が生息環境に共通するため、種間の交互作用がなくても、結果的に類似してしまうという可能性

例：アフリカ産タヒバリ類と北米のヒガシマキバドリ (*Sturnella magna*)

異所的だが生息環境が類似している両者は、羽衣とソングが類似し、このタヒバリはヒガシマキバドリのソングに反応する (cf. Hailman, 1977)

燕雀類 (Marler, 1959)

擬攻コールやタカが飛来した際の警戒コールが類似

③ 同種のソングの剝奪 (Deprivation of Conspecific Songs)

同種のソングが聴こえない特殊な状況で、他種の音声で誤って模倣されてしまう可能性

例：ヌマヨシキリ (*Acrocephalus palustris*; Dowsett-Lemaire, 1979)

孵化が繁殖期の終わりとなり、同種のソングのピークを逃す場合など

B. 種内 (社会的) 機能に関するもの

① 潜在的な番い相手の同定 (Identification of Potential Mates)

将来の番い相手を同定する手がかりとして模倣音声を用いられる。これには、種隔離機構として機能する場合と、

例：シコンチョウ (Payne, 1973a, 1976)

シコンチョウを含むテンニンチョウ属は托卵の習性をもつ種が多いが、その宿主は種によって決っている。オスの求愛ソングには宿主のソングやコールの模倣音声が含まれ、メスは適当な宿主の模倣音声をさえずるオスを選択する。

個体群の同定に機能する場合とがある。

ヌマヨシキリ (Dowsett-Lemaire, 1979)

渡りを行うこの種では、繁殖地では近隣者であっても越冬地が遠く離れる場合もある。越冬地や渡りの途中で模倣した他種の音声、同じ渡りを行う集団の同定の手がかりとなる可能性がある。

② 種内威嚇 (Intraspecific Threats)

この機能に用いられる模倣音声は攻撃的な種や捕食者のコールであることが多く、侵入したオスを攻撃する際出現頻度が高くなる。

例：オーストラリア産コトドリ・ニワシドリ (Robinson, 1975)

C. 種間 (生態学的) 機能に関するもの

① 托卵鳥-宿主関係 (Parasite/Host Relationships)

宿主の音声を模倣しておくことにより、托卵の際宿主を明確に同定できる。

② 擬攻 (Mobbing)

他種の擬攻コールが模倣され、オスのソングに取り入れられたり、巣が脅威に曝された場合発せられることがある。模倣された方の鳥が、その擬攻コールによってひきつけられ捕食者に対する擬攻に加わることもある。

例：ハシブトスミレフウキンチョウ (*Euphonia laniirostris*; Morton, 1976)

オーストラリア産コトドリ・ニワシドリ (Robinson, 1974, 1975)

メジロモズモドキ (*Vireo griseus*; Adkisson & Conner, 1978)

③ 種間威嚇 (Interspecific Threats)

この機能に用いられる模倣音声は攻撃的な種や捕食者のコールであることが多く、ヒトや捕食者が侵入した場合に出現頻度が高くなる。

例：オーストラリア産コトドリ・ニワシドリ (Robinson, 1974)

④ 捕食 (Prey)

獲物のコールを模倣することによって獲物を近くに引き寄せる (cf. Marshall, 1950)。可能性としては低い。

⑤ 種間なわばり (Interspecific Territoriality)

種間なわばりを防衛し維持するための手段として模倣発声が用いられる。この場合、模倣発声によって模倣された種のなわばりがあるかのように欺いているとか、模倣された種がそれによって先験的に回避すると考える必要はない。侵入した種に対応して異なる警告を発声しているとも考えることもできる。

例：マネシツグミ (Baylis, 1982)

⑥ 干渉 (Interference)

他種の発声に模倣音声で応答することによって、他種の種内コミュニケーションを妨害したり、

例：チャバラツグミヒタキ (*Cossypha dichroa*; Hargis, 1977)

他種の警戒コールを模倣することで、その1群を逃亡させることにより、

例：オオハシカッコー (*Crotophaga ani*)の警戒コールを模倣したマネシツグミ
他種に攻撃的でなくとも、結果的に自種が有利となる。

2) 行動主義心理学の立場から

行動学・心理学の分野で鳥類の音声模倣学習が問題にされたのは、音声模倣の形成過程が学習の本質をよく表していると考えられたからであり、動物の模倣発声行動が言語オペラント的な機能をになえるかという点に興味をもたれたからである。前者に関するものとして、Mowrer の 2 次性強化理論が、後者に関するものとして Skinner の言語行動理論があ

る。

2.1.) Mowrer の2次性強化理論

Mowrer は、ヒトの模倣学習を研究するにあたり、ものまね鳥の音声模倣学習が有効な動物モデルになると考えた。そして、その基礎的過程を2次性強化の原理により説明した(Mowrer, 1950, 1960ab)。ものまね鳥(さらにはヒト)が音声を模倣するためには、その音声と強化とが連合されて、音声そのものが2次性強化刺激になる必要がある。模倣すべきモデル音声(聴覚刺激)が2次性強化刺激になることによって、被訓練個体の発声の中でもモデル音声に類似した発声は、聴覚的にフィードバックされて強化刺激となる。このような連続的の接近の過程が繰り返されることにより、模倣発声がモデル音声に類似していくというわけである。自分の発声した音声聴覚的に強化刺激となるので、この理論は自閉理論(autistic theory; Mowrer, 1960b)ともいわれる(春木, 1982)。

Mowrer (1950) は、1947年より Mexican double yellow-headed parrot (1羽), キュウカンチョウ (1羽), カササギの一種 (2羽), shell parakeet (8羽, うち4羽は繁殖用), カラス (1羽), ヨウム (1羽) などのおしゃべり鳥 (talking bird) を用いて、音声模倣訓練を始めた。そして、試行錯誤の結果、訓練に最も有効な方法とは以下のようなものであることを明らかにした。それは、新しい被験体には、訓練者の手からエサを食べさせたり水を飲ませたりして人慣れさせる一方で、模倣させたい音声を訓練者が発声するという方法である。例えば、“How are you?” といいいながらエサを少し与えるわけである。こうして、ひとたび模倣発声を行うようになると今度は、エサによる強化の操作を導入し、①模倣した単語や句が偶然生じたら、それが何であれ強化する、②ある特定の単語——例えば、呈示されているエサの名称——を発した時だけ強化する、③訓練者が最初に言った単語を発した時だけ強化する、という操作がその弁別や維持のために用いられた。また、数語を覚え人慣れした鳥については、他の生理的欲求が満足させられている場合訓練者の存在とか注意が強化刺激となりうる点を利用し、ものまね発声を行っている間訓練者が近くにいるという方法で訓練を行うことも有効であった。ただし、これらの研究は実験の形式をなしておらず、経験的な知見にとどまる。

これに対して、Foss (1964) は2次性強化仮説では効果を期待できないような状況でも音声模倣が成立する事実——例えば、ものまね鳥が模倣する音声には水滴の音のように強化と連合されないようなものもあること、一般家庭では鳥かごに覆いをして話しかけたりレコードを聞かせたりする模倣訓練も行われること——から疑問を抱き、Mowrer の理論を再検討した⁵⁾。Foss の実験では、月齢8ヶ月のキュウカンチョウを用いて、給餌つきテープ訓練と単なるテープ訓練の効果を比較した。テープ訓練中に給餌を行うことによって、再生され

た音刺激がエサと連合され2次性強化刺激となるという仮説を検証したのである。テープ訓練の対象となる刺激は、FM 上昇音（2秒間に 500Hz から 2kHz に変調）あるいは下降音（2秒間に 2kHz から 500Hz に変調）であり、1回のセッションにおいては一方の刺激が6.5秒ごとに最大30回反復される。一方の刺激が再生されるセッションではいつも給餌が行われ、もう一方の刺激が再生されるセッションではエサは呈示されない。このような給餌あり・なしの訓練がそれぞれ1日1セッションずつ、5週間30日にわたって続けられた。その後、両実験状況で3日間にわたり9ないし12時間反応が記録され、効果が分析された。その結果、どちらの模倣音声も同程度に発声していることが観察され、給餌を行ったことによる相違は見られず、Mowrer の2次性強化理論に対して否定的な結果となった。

また、Grosslight & Zaynor (1967) は、キュウカンチョウの音声模倣過程を分析するために、3種の訓練方法——①どんな強化刺激も音刺激と対呈示されることのない単純なテープ訓練、②Mowrer の自閉理論をみたすような、音刺激とエサの呈示がともに行われる模倣訓練、③発声そのものはオペラント強化をうけるが、音刺激と強化刺激とは非随伴的な模倣訓練、を比較した。結果は、どの条件においても模倣発声は見られず決定的テストとはならなかったが、少なくとも条件②において模倣発声が見られなかったことは、自閉理論にとって否定的な結果となっている。条件②では、音刺激がエサの予告刺激となってしまう、音刺激によってフィード指向性の行動が出現、発声行動はむしろ抑制されることが報告されているが、これは山田 (1987b) の結果と同じで興味深い。

これらの研究では、Mowrer の2次性強化理論では説明のつかない事実が示される一方で、それに代わる仮説は提出されず、動物の生得的傾向で片付けられている (Foss, 1964; 樋口・望月, 1983)。ただ、Mowrer 自身、2次性強化理論の限界は認識しており、一種の社会的学習の要因（訓練者が被訓練個体の“love-object”になること⁶⁾）も必要で、被訓練個体の関心や情動的な愛着を訓練者にむけるのが模倣訓練の第一段階としている (Mowrer, 1952, p. 263)。

2.2.) Skinner の言語行動理論

行動理論の立場から人間の言語行動 (verbal behavior) を分析したものとして、Skinner の言語行動理論が有名である。Skinner は言語行動を機能的な側面から分類し、その形成過程を考察した (1957)。ものまね鳥はヒトの言語音そのものを模倣するわけであるから、少なくともその低次の機能に関して、ものまね鳥を動物モデルにした言語行動の研究が行われてもよさそうなものであったが、最近まであまり行われなかった。

Skinner の言語行動理論では、言語行動を、「ある個体の属する言語共同体 (verbal community) の成員によって強化されることにより、形成、維持、および変容するオペラン

ト行動」と定義し、要求オペラントというべきマンド (mand), 記述オペラントというべきタクト (tact), オウム返しオペラントというべきエコーイック (echoic), 連想オペラントというべきイントラバーバル (intraverbal), 自己言語行動エピソード記述オペラントというべきオートクリティック (autoclitic) 等に分類した⁷⁾ (佐藤, 1983ab)。

この中で “vocal mimicry” と最も関係の深いのがエコーイックである。エコーイックとは、他者の言語反応として生じた音声が発別刺激となり、それと音声学的に類似した音声を発する言語オペラントのことである。エコーイックは、特に幼児期、言語の獲得において不可欠とされる。エコーイックも言語共同体の成員によって強化されるオペラントであるが、発達とともにその強化過程は変容する (Winokur, 1976; 佐久間・久能監訳, 1984)。

初期状態はオペラント水準の反応としての喃語があるだけである。これは、遺伝的に決定された、ランダムに発生するノイズであって、ヒトの言語で使用されるすべての音素が含まれる (Osgood, 1953; cf. ビジュー, 1983; Kaplan & Kaplan, 1971)。次に、反響的喃語が中心となる段階があり、特定の言語共同体固有の音素に近づいていく。ミルクを与えながら話しかけたり、あやしながらおしめを替えたり、実にさまざまな過程によって、親の発した音声は条件性強化刺激となる。このため、乳児の喃語中それと類似した発声があれば、その音声はそれ自体強化刺激になるとともに、再び自発するための発別刺激となる。こうして、自動的に特定の喃語の発声頻度が増大し、発音も明瞭になっていく。これは、Mowrer の 2 次性強化仮説と同様の過程である。これでエコーイックが形成される前提条件が成立したわけ、次の段階として、乳幼児は耳にした大人の音声と類似した音声を発声しようとする。こうなると、大人 (喜んだ親) から直接強化刺激 (賞賛, ご褒み) を受ける確率は増大し、エコーイックはさらに確実なものとなっていく。エコーイックが完成することで、ある刺激の前で、ある音声を自発させることが容易となり、タクトを簡単に形成することも可能となる。

この立場の研究者からは、ものまね鳥の模倣発声はエコーイック (反響反応) を越えないものとして考えられた。例えば、

動物のさえずりに至るまで、発声は反響反応的なやり方で行なわれている。オウム、キューカン鳥、カラスなどが、「クラッカー」と発声したとしても、クラッカーが欲しいわけではない。マンドではないのであって、クラッカーを与えても、食べようとしな

い (Winokur, 1976; 佐久間・久能監訳, 1984, p. 120)。

と考察されている。しかしながら、前章で見たように、Pepperberg のヨウムは人語をマンドとして用いているし、聴力検査において YES/NO 反応に異なる模倣発声に対応づけた例 (赤兎ら, 1986) は 1 種のタクトと考えられる。また、イントラバーバルと考えられるようなエピソードも報告されている (Mowrer, 1950)。ヒトのエコーイックが条件づけによるオペラントであるのに対し、ものまね鳥は本能的に模倣するものと言われることが多い (例

えば, Winokur, 1976: 佐久間・久能監訳, 1984) が, これには問題があると思われる。エコーイックは, ヒトの幼児に限らず, ヒトの大人や鳥類においても, 新たな音声を獲得する場合不可欠な行動である。Skinner の理論では, エコーイックを, 言語行動としてさほど重要なものとは考えていない。しかしながら, 今後, 比較心理学的な観点も取り入れエコーイックの分析を進めていくことは, 行動形成に関する理論を構成する上で重要であると思われる。

3) 理論的統合への試み

従来, 鳥類の “vocal mimicry” に対する 2 つのアプローチ——行動生態学的アプローチと行動主義心理学的アプローチ——はほとんど独立に進められ, その成果が交換されるということはあまりなかった。しかしながら, 今後, より精緻でより包括的な説明理論を構成しようとするならば, それぞれのアプローチでしか研究されなかった現象にも目を向ける必要がある。実際, 行動生態学的アプローチにおいても, 「例外的な」学習など, 個体の生活史に依存する割合の高い現象が報告されている。また, 行動主義心理学的アプローチでも, 音声模倣学習理論において, 生物学的基礎の上に社会的要因を織り込んで再構成する必要が生じている。

3.1.) Pepperberg の社会的モデリング理論

鳥類の音声模倣学習とヒトの言語獲得との類似性はよくいわれることであるが, Pepperberg (1985) は, 鳥類の音声模倣学習を理解する上で, ヒトの心理学的研究で得られた理論——社会的モデリング理論——が有効であると考えた。この理論は, 学習に重要なのは単なる音声の再生や静止画像の呈示でなく, 生命があり, 交互作用が可能な, 社会的訓練者(個体)の存在だとする点に特色をもつ。Pepperberg は, この理論を鳥類の音声模倣学習に適用することで, いくつかの問題が説明されるという。

ソング学習といってもいくつかのタイプがあり, その中には同種の鳥のソングしか学習しないとされた種や, ソングの学習に臨界期をもつとされた種がある。ところが, このような鳥でも, ある自然状態や実験室におかれると, 例外的に, 他種のソングやシラブル, フレーズをレパートリーに取り入れたり, 臨界期をこえて学習することが報告されている (Baptista, 1972, 1983; Kroodsma, 1972, 1973; Borror, 1977; Baptista, Morton & Pereyra, 1981; Kroodsma, Meservey & Pickert, 1983; Slater, 1983a; Baptista & Petrinovich, 1984; Kroodsma & Pickert, 1984a; Payne, Payne & Doehlert, 1984; van Buskirk, 1984; Kroodsma & Baylis 1982 に一部まとめられている)。そして, この「例外的」な学習は, 生命があり, 交互作用が可能な訓練者(個体)の存在によって促進され, 獲得された音声は

コミュニケーションに用いられることが示された (Baptista, 1974; Dobkin, 1979; Kroodsma, 1981)。

Pepperberg は、この「例外的な」ソング学習の特徴が、ヒトの社会的モデリング理論 (Bandura, 1977) の研究で得られた知見とよく対応するという。自然に生起する行動を訓練する場合や、被訓練者が訓練課題である行動に対し弱い抑制しか持たない場合には、強い社会的交互作用がなくても、(例えばビデオテープや単なる教示によっても)、行動は形成できる。しかし、恐怖症のように、訓練する行動に対して強い抑制をもつ場合や、被訓練者の発達が準備されていない場合には、具体的な関係性 (referentiality)・適切な文脈性 (contextual applicability) をもった社会的モデルの存在が必要である。

同様に、種特異的な学習の傾向をもつ鳥類が、訓練テープからにせよ生きた訓練者からにせよ、さまざまなソングの中から同種のソングを選択する (Kroodsma, 1981) ことは驚くべきことではない。この場合、同種のソングを学習することに対し抑制機構は存在しないと考えられるからである。ところが、学習することに強い抑制機構がある場合——すなわち、なわばり防衛のために異種のソングを学習する場合 (Kroodsma, 1972; Dobkin, 1979; Krebs & Kroodsma, 1980; Morton, 1982) や、敏感期に異種のソングにしかさらされなかった場合 (Baptista, 1974)、敏感期が明確に定まっている種で敏感期を過ぎてから学習が生ずる場合 (Baptista & Petrinovich, 1984)——には、生命があり交互作用が可能な訓練者 (個体) の存在が必要となる。ただ、どのような形態の社会的交互作用が「例外的な」学習に必要なのかは種によって異なる。養育行動 (給餌行動) としての交互作用が重要なキンカチョウ (Zebra Finch, *Poephila guttata*; Immelmann, 1969) や Cardueline Finch (Mundinger, 1970)、異種の個体との攻撃的な交互作用が必要なミヤマシトド (White-crowned Sparrow, *Zonotrichia leucophrys*; Baptista & Petrinovich 1984) の例があり、いずれもヒトの研究 (養育的なモデル, Bandura & Huston, 1961; 攻撃行動, Bandura, Ross & Ross, 1963) と対応する。また、豊富な音声レパートリーを持つ鳥では、何を学習するかについての選択性は低く訓練対象への抑制は小さいと考えられ (Kroodsma & Pickert, 1984b)、生きた訓練者 (個体) の存在は重要ではない。

モデリングの効力と模倣される行為 (モデル) の関係性・文脈的適切性の間に相関があることも、ヒトの社会的学習と対応する点である。模倣される行為そのものに明らかな関係性がある場合には、モデルとの社会的交互作用がなくても補償され、模倣される。また、社会的な訓練者 (個体) がいるかいないかという関係性によって、異なるソングの学習がなされる場合もある。ある種の鳥類においては、テープ訓練により獲得された他種のソングは必ずなわばりソングとなり、求愛ソングとしては用いられない。飼育下のワキチャアメリカムシタイ (Chestnut-sided Warbler; *Dendroica pensylvanica*) に他種のソングをテープ訓練

するとなわばりソングになる (Kroodsma, Meservey & Pickert, 1983) が、野生で、生きたルリノジコ (*Indigo Bunting; Passerina cyanea*) から学習したと考えられるソングは求愛ソングとして用いられる (Payne, Payne & Doehlert, 1984)。これらはその例といえる。

そして、社会的学習理論との対応関係は、「例外的」でない音声模倣行動にも見られる。例えば、このような社会的交互作用はものまね鳥の音声模倣学習にも影響を与える。従来、社会的に隔離された状況でテープ訓練を行ったり (Grosslight, Zaynor & Lively, 1964; Grosslight & Zaynor, 1967), 能動的でもなく関係性もないヒトが発声を単に反復して訓練した (Mowrer, 1958), キュウカンチョウの音声模倣訓練は成功していない。Pepperberg 自身、1羽のヨウムに英語の発音を模倣させ、それを音声オペラントとして用いることによって、ヒトとのコミュニケーション手段としての有効性を検討し、クラス概念、文法などの言語構造、対象の保存などの認知構造を分析しているが、これらはヒトの訓練者との社会的交互作用のなかでなされたものである。また、モデル/ライバル法を用いてヨウムの音声模倣訓練に成功した Todt (1975) やホシムクドリにヒト音声を模倣させた West, Stroud & King (1983) の研究も同様の方法を用いている。ただし、野生状態のものまね鳥において、社会的交互作用がどのような機能を果たしているかは不明である。

さらに、ものまね鳥でない鳥の通常のソング学習においても、社会的交互作用の影響は観察される。ヒトでは、モデルの地位の高さと模倣の効率に相関がみられる (Bandura, 1977) が、鳥のソングも適応度の指標と考えられ、年齢やなわばりの質で優勢なオスほどモデルになりやすいことが示唆されている (Payne, 1981, 1982, 1983; Payne & Payne, 1977; Krebs & Kroodsma, 1980; Baptista & Morton, 1982; Snow & Snow, 1983)。しかしながら、その適応的意味は明らかではない (Payne, 1983; McGregor & Krebs, 1984)。また、生きた訓練者なくしては音声学習が不可能な種があること (Price, 1979; Slater, 1983b) や、テープ訓練より生きた訓練者の方から多くのソングを学習する種が多いこと (Waser & Marler, 1977; Kroodsma, 1978, 1981; Todt, Hultsch & Heike, 1979; Payne, 1981) も社会的要因の重要性を示唆するものである。加えて、卓越した一つのモデルが存在しない場合に vocal innovation が起こること (Marler & Peters, 1982c), 実際に発声しなくてもモデルから学習した音声を長期間記憶しておけること (Grosslight & Zaynor, 1967; Kroodsma & Pickert, 1980; Marler & Peters, 1982b), ヒトの乳児の喃語と鳥のソングの前駆的発声に表面的な類似性がみられること (Marler, 1970; Marler & Peters, 1977) など、ヒトの社会的学習との類似点は多い。

Pepperberg は、社会的モデリング理論によって、鳥類の音声学習における相反する2つの特徴——学習に制限的な生得的鋳型と敏感期の存在およびその制限を越える社会的交互作

用の効果——を矛盾なく説明できるばかりか、音声レパートリーが種隔離機構として機能している過程をも示唆できるとした。種隔離機構の本質は、ソングの特徴そのものの不変性にあるのではなく、異種のソングがレパートリーにどの程度取り込まれるか、最初の学習の後どの程度変化するかといった、学習に対する制限の程度と関係がある。種隔離機構としては、ソングの獲得や変更が生きた訓練者（個体）との社会的交互作用の下でしか可能でないという点が重要なのである。

このように、Pepperberg の社会的モデリング理論は、行動生態学的な現象も包括的に説明しつつ、これまでの研究で重要と考えられながら理論的枠組みには取り入れられなかった社会的要因——Mowrer が “love-object”, “pet” という言葉で示唆し、Todt が “social partner” という言葉で意図したもの——を理論的に体系化しようとした意欲的な試みといえる。

§ ま と め

これまでの、鳥類の “vocal mimicry (音声模倣)” に関する研究によって、いくつかの問題が整理された。

“vocal mimicry” は、その行動生態学的研究によって、鳥類にかなり一般的に観察される現象であることが明らかになった。自然選択において他種の音声を模倣することの果たす機能は解明されたとはいえないが、音声模倣学習という点では、同種のソングを学習する場合と共通する基盤をもつことが示唆された。

行動主義心理学的研究および行動生態学的研究によって、音声模倣の獲得における社会的要因——訓練者（個体）との社会的交互作用——の必要性が認識された。この点は、従来の行動理論では取り上げられなかった問題であり、今後の理論構成に際してはその検討が不可欠である。ただ、実際の訓練場面において、社会的交互作用の実験的分析が十分行われたわけではない。交互作用には、被訓練個体が訓練者の音声を模倣するという側面だけでなく、前模倣期発声の曖昧さのために、訓練者が被訓練個体の喃語様発声の特徴をとりこみ発声するという側面も存在する。音声模倣過程における訓練者行動の分析も含め、実際の社会的交互作用の機制を解明することが必要である。さらに、この2つのアプローチを発展させ理論的統合を進める上で、音声模倣過程の実験的分析と音声模倣行動の機能分析を密接に対応させることは、興味深い結果をもたらすと思われる。

鳥類の “vocal mimicry” はその過程や機制的多くが未だ明らかでない現象である。しかしながら、この学習の一形態を検討することにより、従来理論的にあまり扱われることのなかった反応形成に関して一つの問題点が明らかとなった。それは、いわゆる反応形成には少

なくとも2つの過程があり、動物にとって全く新しい反応型を獲得する場合と、すでにレパートリーに有している反応型が新たな契機を獲得する場合とがあるということである。今回の鳥類の音声模倣学習は前者、従来条件づけ理論から研究されてきた自動的反応形成は後者の例である。この2つの過程はこれまであまり明確に区別されなかったが、その機制は全く異なると考えられ、今後の検討が必要である。

§ 要 約

Baylis (1982) によれば、“vocal mimicry (音声模倣)”とは、ある種に属する個体の発声他種に典型的な音声もしくは何らかの環境音に類似する現象のことである。

鳥類の“vocal mimicry”は、理論的背景の異なる2つのアプローチにより独立に研究されてきた。その一つは進化論を基礎とする行動生態学的アプローチであり、今一つは学習理論を背景とする行動主義心理学的アプローチである。ともに、ある種の鳥はなぜ他種の音声を模倣するのかを問題としたが、前者が、鳥類における“vocal mimicry”の一般性と種差から、その生態学的機能と進化論的意味を明らかにしようとしたのに対し、後者では、ものまね鳥の音声模倣行動を最適な動物モデルの一つとみなし、ヒトの言語獲得過程の実験的行動分析や言語行動の機能的分析を類推した実験が進められた。また、背景とする理論および研究目的の相違から、前者が野生状態で観察を行うフィールド研究を主体とするのに対し、後者は刺激—反応条件を厳密に操作した実験的検証が主体で、その操作も異なることとなった。

しかしながら、行動生態学的研究において、「例外的な」ソング学習の存在が明らかとなり、また、広く心理学の分野において、学習の生物学的基礎の分析が必要とされるに至ってからは、鳥類の“vocal mimicry”に対する2つのアプローチの間にもなんらかの接点を見いだそうとする研究が現われた。その代表的な研究が Pepperberg の社会的モデリング理論の応用である。Pepperberg は、ヒトの学習心理学的研究から生まれた Bandura の社会的モデリング理論が、鳥類の音声模倣学習の問題を理解する上で大変有効であることを示した。今後、このような理論が発展することによって、心理学の生物学に対する関係が明確になるとともに、従来の行動理論では扱えなかった分野も説明可能になると期待される。

謝 辞

本論文の執筆の機会を与えていただきました、大阪大学人間科学部行動工学講座、宮本健

作教授、吉田光雄助教授に心から感謝の意を表します。

〔注〕

- 1) もちろん、キュウカンチョウは飼育者が積極的に訓練を行わなくても環境音を選択して模倣する。
- 2) 山田恒夫・宮本健作 九官鳥の模倣発声行動に対する感覚性強化の効果、日本動物心理学会第47回大会プログラム、昭和62年7月22・23日、上智大学。
- 3) Mowrer 自身、このオウムが句の意味を理解して使用しているとは考えてはいない。
- 4) それぞれの品物について、5種類の色、4種類の形状をもった具体物が実験に用いられているわけではないようである。
- 5) Foss が Mowrer 理論への反証としてあげたこの2つの観察は必ずしも妥当とはいえない。当研究室のキュウカンチョウの中にも水の音を模倣する被験体がいるが、この刺激は鳥の世話といった社会的な文脈の下で呈示されることが多く、また、水に摂取制限がかかっているときは強化刺激となる可能性がある。覆いやテープ訓練もその社会的文脈を考えると同様である。Mowrer (1950) も、鳥かごの覆いが音声模倣を促進するという点に関して、鳥が訓練者に愛着をもち訓練者の存在や注意が強化刺激になること、覆いをかけることによって従属的であった聴覚媒体にたよるを得なくなることをあげ説明している (p.694)。
- 6) Mowrer (1952) では、社会的要因という術語は用いられておらず、精神分析の文脈で述べられている。その部分を引用すると、
 “it is apparent that birds learn to talk when, and only when, the human teacher becomes a *love object* for them. This interpretation is consistent with expectations generated by the principle of secondary reinforcement (learning theory) and the principle of identification (Psychoanalysis).”
 “Operationally, the first step in teaching a bird to talk is to make a ‘pet’ of it, which is to say, tame, care for, and ‘baby’ it in such a way as to deflect the interests and emotional attachments of the bird away from members of its own species to another species *Homo sapiens*. This is commonly done by isolating the bird from its own kind and making it dependent for food, water and social attention and diversion upon its human caretakers.”
- 7) Skinner (1957) の言語行動の分類には、これ以外にも、書かれた文字を読むテクスチャル (textual), 書かれた文字を見て書き写すトランスクリプション (transcription), 耳で聞いた言葉を文字に書き取るディクテーション (dictation) など、書き言葉 (文字) と関係する言語行動がある。

引用文献

- Adkisson, C. S. & Conner, R. N. 1978 Interspecific vocal imitation in White-eyed Vireos. *Auk*, **95**, 602-606.
- Alexander, H. G. 1927 The birds of Latium, Italy. *Ibis*, **3**, 245-271.
- Ali, S. 1941 *The book of Indian birds*. Bombay: Bombay Natural History Society.
- Ali, S. 1949 *Indian Hill Birds*. London and New York: Oxford University Press.
- Allard, H. A. 1939 Vocal mimicry of the Starling and Mockingbird. *Science*, **90**, 370-371.
- 赤刈玲子・山田恒夫・宮本健作 1986 九官鳥における聴力測定法としての音声オペラント条件づけ。日本心理学会第50回大会発表論文集, 322.
- Armstrong, E. A. 1963 *A Study of Bird Song*. London and New York: Oxford University Press.
- Bandura, A. 1977 *Social modeling theory*. Chicago: Aldine-Atherton.
- Bandura, A. & Huston, A. C. 1961 Identification as a process of incidental learning. *Journal of Abnormal and Social Psychology*, **63**, 311-318.
- Bandura, A., Ross, D. & Ross, S. A. 1963 Imitation of film-mediated aggressive models. *Journal of Abnormal and Social Psychology*, **66**, 3-11.

- Baptista, L. F. 1972 Wild House Finch sings White-crowned Sparrow song. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **30**, 266-270.
- Baptista, L. F. 1974 The effects of songs of wintering White-crowned Sparrows on song development in sedentary populations of the species. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **34**, 147-171.
- Baptista, L. F. 1983 Song learning. In A. H. Brush & G. A. Clark, Jr. (Eds.), *Perspectives in ornithology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Baptista, L. F. & Morton, M. L. 1982 Song dialects and mate selection in montane White-crowned Sparrows. *Auk*, **99**, 537-547.
- Baptista, L. F. & Petrinovich, L. 1984 Social interaction, sensitive phases and the song template hypothesis in the White-crowned Sparrow. *Animal Behaviour*, **32**, 172-181.
- Baptista, L. F., Morton, M. L. & Pereyra, M. E. 1981 Interspecific song mimesis by a Lincoln Sparrow. *The Wilson Bulletin*, **93**, 265-267.
- Baylis, J. R. 1982 Avian vocal mimicry: its function and evolution. In D. E. Kroodsma & E. H. Miller (Eds.), *Acoustic communication in birds. Vol. 2, Song learning and its consequences*. New York: Academic Press.
- Bell, K. 1976 Song of the Superb Lyrebird in southeastern New South Wales, Australia with some observations on habitat. *Emu*, **76**, 59-63.
- Benson, C. W. 1946 The genera *Turdus*, etc. in Nyasaland. *Ostrich*, **17**, 156-164.
- Benson, C. W. 1948 Geographical voice-variation in African birds. *Ibis*, **90**, 48-71.
- Bent, A. C. 1948 Life histories of North American nuthatches, wrens, thrashers and their allies. *Bulletin. U. S. National Museum*. No. 203.
- Bertram, B. C. R. 1970 The vocal behaviour of the Indian Hill Mynah, *Gracula religiosa*. *Animal Behaviour Monograph*, **3**, 79-192.
- Bijou, S. W. (富安芳和 訳) 1983 言語行動の初期発達とその維持. 日本行動分析研究会(編), ことばの獲得—言語行動の基礎と臨床—. 東京: 川島書店.
- Blase, B. 1960 Die Lautäusserungen des Neuntöters (*Lanius c. collurio*), Freilandbeobachtungen und Kasper-Hauser-Versuche. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **17**, 293-344.
- Borror, D. J. 1977 Rufous-sided Towhees mimicking Carolina Wren and Field Sparrow. *The Wilson Bulletin*, **89**, 477-480.
- Borror, D. J. & Reese, C. R. 1956 Mockingbird imitations of Carolina Wren. *Bull. Mass. Audubon Soc.*, **40**, 244-250, 309-318.
- Boughey, M. J. & Thompson, N. S. 1976 Species specificity and individual variation in the songs of the Brown Thrasher (*Toxostoma rufum*) and Catbird (*Dumetella carolinensis*). *Behaviour*, **57**, 64-90.
- Bourke, P. A. 1947 Notes on the Horsfield Bush-lark. *Emu*, **47**, 1-7.
- Bradley, R. A. 1980 Vocal and territorial behavior in the White-eyed Vireo. *The Wilson Bulletin*, **92**, 302-311.
- van Buskirk, J. Jr. 1984 Vocal mimicry of Nashville Warblers by Yellow-rumped Warblers. *The Wilson Bulletin*, **96**, 477-482.
- Chisholm, A. G. 1932 Vocal mimicry among Australian birds. *Ibis*, **2**, 605-624.
- Chisholm, A. G. 1946 *Nature's linguists: a study of the problem of vocal mimicry*. Melbourne: Brown, Prior, Anderson Pty. Ltd.
- Cook, H. P. 1935 The song of the Yellow-breasted Chat. *The Wilson Bulletin*, **42**, 297-298.
- Dobkin, D. S. 1979 Functional and evolutionary relationships of vocal copying phenomenon in birds. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **50**, 348-363.
- Dowsett-Lemaire, F. 1979 The imitative range of the song of the Marsh Warbler, *Acrocephalus palustris*, with special reference to imitations of African birds. *Ibis*, **121**, 453-468.
- Farkas, T. 1969 Notes on the biology and ethology of the Natal Robin, *Cossypha natalensis*. *Ibis*, **111**, 281-291.
- Foss, B. M. 1964 Mimicry in myna (*Gracula religiosa*): A test of Mowrer's theory. *British Journal of Psychology*, **55**, 85-88.
- Gardner, R. A. & Gardner, B. T. 1969 Teaching sign language to a chimpanzee. *Science*,

- 165, 664-672.
- Gilbert, P. A. 1937 Field notes from New South Wales. *Emu*, **37**, 28-31.
- Gilliard, E. T. 1958 *Living Birds of the World*. Garden City, New York: Doubleday.
- Gilliard, E. T. 1969 *Birds of Paradise and Bower Birds*. Garden City, New York: Nat. Hist. Press.
- Ginsburg, N. 1963 Conditioned talking in the mynah bird. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **56**, 1061-1063.
- Godman, S. 1955 "The bird fancier's delight". *Ibis*, **97**, 240-246.
- Gramza, A. F. 1970 Vocal mimicry in captive Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **27**, 971-983.
- Gramza, A. F. 1972 Avian vocal mimicry: the phenomenon and its analysis. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **30**, 259-265.
- Grinnell, J., Dixon, J. & Linsdale, J. M. 1930 Vertebrate natural history of a section of northern California through the Lassen Peak region. *Univ. Calif., Berkeley, Publ. Zool.*, **35**, 1-594.
- Grosslight, J. H. & Lively, B. L. 1963 The mynah bird (*Gracula religiosa*) as a laboratory organism: some general observations. *The Psychological Record*, **13**, 1-9.
- Grosslight, J. H. & Zaynor, W. C. 1967 Verbal behavior and the mynah bird. In K. Salzinger & S. Salzinger (Eds.), *Research in verbal behavior and some neurophysiological implications*. New York: Academic Press.
- Grosslight, J. H., Harrison, P. C. & Weiser, C. M. 1962 Reinforcement control of vocal responses in the mynah bird (*Gracula religiosa*). *The Psychological Record*, **12**, 193-201.
- Grosslight, J. H., Zaynor, W. C. & Lively, B. L. 1964 Speech as a stimulus for differential vocal behavior in the mynah bird (*Gracula religiosa*). *Psychonomic Science*, **1**, 7-8.
- Gwinner, E. & Kneutgen, J. 1962 Über die biologische Bedeutung der zweckdienlichen Anwendung erlernter Laute bei Vögeln. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **19**, 692-696.
- Hailman, J. P. 1977 *Optical signals*. Bloomington: Indiana University Press.
- Hake, D. F. & Mabry, J. 1979 Operant and nonoperant vocal responding in the mynah: Complex schedule control and deprivation-induced responding. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **32**, 305-321.
- Harcus, J. L. 1973 Song studies in the breeding biology of the Catbird, *Dumetella carolinensis*. Ph. D. Thesis, University of Toronto, Toronto.
- Harcus, J. L. 1977a The functions of vocal duetting in some African birds. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **43**, 23-45.
- Harcus, J. L. 1977b The functions of mimicry in the vocal behavior of the Chorister Robin. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **44**, 178-193.
- Hartshorne, C. 1973 *Born to sing: An interpretation and world survey of bird song*. Bloomington: Indiana University Press.
- 春木豊 1982 観察学習の心理学—モデリングによる行動変容—. 東京: 川島書店.
- Hayes, K. J. & Hayes, C. 1951 The intellectual development of a home-raised chimpanzee. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **95**: 105.
- 樋口義治・望月昭 1983 社会的学習。佐藤方哉(編), 学習Ⅱ その展開(現代基礎心理学6)。東京: 東京大学出版会。
- Howard, R. D. 1974 The influence of sexual selection and interspecific communication on Mockingbird song (*Mimus polyglottos*). *Evolution*, **28**, 428-438.
- 伊福部達 1984 九官鳥の声。数理科学, **22**, 6, 17-25.
- Immelmann, K. 1969 Song development in the Zebra Finch and other estrildid finches. In R. A. Hinde (Ed.), *Bird vocalizations*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kaplan, E. L. & Kaplan, G. 1971 The prelinguistic child, In J. Eliot (Ed.), *Human development and cognitive processes*. New York: Holt, Rinehart & Winston.
- Klatt, D. H. & Stefanski, R. A. 1974 How does a mynah bird imitate human speech? *Journal of Acoustic Society of America*, **55**, 822-832.
- Kramer, H. G. & Thompson, N. S. 1979 Geographic variation in the bell calls of the Blue

- Jay (*Cyanocitta cristata*). *Auk*, **96**, 423-425.
- Krebs, J. R. & Kroodsma, D. E. 1980 Repertoires and geographical variation in bird song. In J. S. Rosenblatt, R. A. Hinde, C. Beer & M. C. Busnel (Eds.), *Advances in the study of behavior*, vol. 11. New York: Academic Press.
- Kroodsma, D. E. 1972 Variation in songs of Vesper Sparrows in Oregon. *The Wilson Bulletin*, **84**, 173-178.
- Kroodsma, D. E. 1973 Coexistence of Bewick's Wrens and House Wrens in Oregon. *Auk*, **90**, 341-352.
- Kroodsma, D. E. 1978 Aspects of learning in the ontogeny of bird song: where, from whom, when, how many, which, and how accurately? In G. M. Burghardt & M. Bekoff (Eds.), *The development of behavior: comparative and evolutionary aspects*. New York: Garland Press.
- Kroodsma, D. E. 1981 Ontogeny of bird song. In K. Immelmann, G. W. Barlow, L. Petrinovich & M. Main (Eds.), *Behavioral development*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kroodsma, D. E. & Baylis, J. R. 1982 A world survey of evidence for vocal learning in birds. In D. E. Kroodsma & E. H. Miller (Eds.), *Acoustic communication in birds. Vol. 2, Song learning and its consequences*. New York: Academic Press.
- Kroodsma, D. E. & Pickert, R. 1980 Environmentally dependent sensitive periods for avian vocal learning. *Nature*, **288**, 477-479.
- Kroodsma, D. E. & Pickert, R. 1984a Sensitive periods for song learning: effects of social interaction and individual variation. *Animal Behaviour*, **32**, 389-394.
- Kroodsma, D. E. & Pickert, R. 1984b Repertoire size, auditory templates and selective vocal learning in songbirds. *Animal Behaviour*, **32**, 395-399.
- Kroodsma, D. E., Meservey, W. R. & Pickert, R. 1983 Vocal learning in the Parulidae. *The Wilson Bulletin*, **95**, 138-140.
- Langner, G., Bonke, D. & Scheich, H. 1979 Selective responses of neurons to vowel sounds in the auditory neostriatum of the Mynah bird. *Experimental Brain Research* [suppl.], **110**-115.
- Langner, G., Bonke, D. & Scheich, H. 1981 Neuronal discrimination of natural and synthetic vowels in field L of trained mynah birds. *Experimental Brain Research*, **43**, 11-24.
- Laskey, A. R. 1944 A Mockingbird acquires his song repertory. *Auk*, **61**, 211-219.
- Lemaire, F. 1974 Le chant de la Rousserolle verderolle (*Acrocephalus palustris*): étendue du répertoire imitatif, construction rythmique et musicalité *Gerfaut*, **64**, 3-28.
- Lemaire, F. 1975a Le chant de la Rousserolle verderolle (*Acrocephalus palustris*): fidélité des imitations et relations avec les espèces imitées et avec les congénères. *Gerfaut*, **65**, 3-28.
- Lemaire, F. 1975b Dialectal variations in the imitative song of the Marsh Warbler (*Acrocephalus palustris*) in western and eastern Belgium. *Gerfaut*, **65**, 95-106.
- Lorenz, K. 1952 *King Solomon's Ring*. London: Methuen. (日高敏隆訳, ソロモンの指輪—動物行動学入門—. 東京: 早川書房)
- Marler, P. 1959 Developments in the study of animal communication. In P. R. Bell (Ed.), *Darwin's Biological Work*. London and New York: Cambridge University Press.
- Marler, P. 1970 A comparative approach to vocal learning: song development in White-crowned Sparrows. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **71**, 1-25.
- Marler, P. & Peters, S. 1977 Selective vocal learning in a sparrow. *Science*, **198**, 519-521.
- Marler, P. & Peters, S. 1982a Structural changes in song ontogeny in the Swamp Sparrow, *Melospiza georgiana*. *Auk*, **99**, 446-458.
- Marler, P. & Peters, S. 1982b Long-term storage of learned birdsongs prior to production. *Animal Behaviour*, **30**, 479-482.
- Marler, P. & Peters, S. 1982c Subsong and plastic song: their role in the vocal learning process. In D. E. Kroodsma & E. H. Miller (Eds.), *Acoustic communication in birds. Vol. 2, Song learning and its consequences*. New York: Academic Press.
- Marler, P., Konishi, M., Lutjen, A. & Waser, M. S. 1973 Effects of continuous noise on avian hearing and vocal development. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **70**, 1393-1396.

- Marshall, A. J. 1950 The function of vocal mimicry in birds. *Emu*, **50**, 5-16.
- McCann, C. 1931 Notes on the whistling schoolboy or Malabar Whistling Thrush. *Journal of Bombay Natural History Society*, **35**, 202-204.
- McGregor, P. K. & Krebs, J. R. 1984 Song learning and deceptive mimicry. *Animal Behaviour*, **32**, 280-287.
- Messmer, E. & Messmer, I. 1956 Die Entwicklung der Lautausserungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel (*Turdus merula merula*) unter natuerlichen Bedingungen und nach Einzelaufzucht in schalldichten Raumen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **13**, 341-441.
- 宮本健作 1985 九官鳥の音声模倣行動—ヒトの聴覚—発声系を考える—。耳鼻と臨床, **31**, 887-916.
- 宮本健作・橋野恵里・赤刈玲子 1984 九官鳥の音声模倣学習—鳴管の特徴と脳の可塑性—。脳研究会誌, **10**, 227-238.
- 宮本健作・曾我部正博・橋野恵里・赤刈玲子 1983 九官鳥の音声模倣—ヒトからトリへ, トリからトリへ—。第4回バイオメカニズム学術講演会論文集。
- Morton, E. S. 1976 Vocal mimicry in the Thick-billed Euphonia. *The Wilson Bulletin*, **88**, 485-487.
- Morton, E. S. 1982 Grading, discreteness, redundancy and motivation-structural rules. In D. E. Kroodsma & E. H. Miller (Eds.), *Acoustic communication in birds. Vol. 1, Production, perception and design features of sound*. New York: Academic Press.
- Moss, S. 1977 Starling imitating Cetti's Warbler. *British Birds*, **70**, 36.
- Mowrer, O. H. 1950 *Learning theory and personality dynamics*. New York: Ronald Press.
- Mowrer, O. H. 1952 The autism theory of speech development and some clinical applications. *Journal of Speech and Hearing Disorders*, **17**, 263-268.
- Mowrer, O. H. 1958 Hearing and speaking: an analysis of language learning. *Journal of Speech and Hearing Disorders*, **23**, 143-152.
- Mowrer, O. H. 1960a *Learning theory and behavior*. New York: Wiley.
- Mowrer, O. H. 1960b *Learning theory and the symbolic processes*. New York: Wiley.
- Mundinger, P. C. Vocal imitation and individual recognition of finch calls. *Science*, **168**, 480-482.
- Mundy, P. J. 1973 Vocal mimicry of their hosts by nestlings of the Great Spotted Cuckoo and Striped Crested Cuckoo. *Ibis*, **115**, 602-604.
- Nicolai, J. 1959 Familientradition in der Gesangsentwicklung des Gimpels (*Pyrrhula pyrrhula*). *J. Ornithol.*, **100**, 39-46.
- Nicolai, J. 1964 Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **21**, 129-204.
- Nicolai, J. 1973 Das Lernprogramm in der Gesangsausbildung der Strohwitwe *Tetraenura fischeri* Reichenow. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **32**, 113-138.
- Nicolai, J. 1974 Mimicry in parasitic birds. *Scientific American*, **231**, 92-98.
- Nottebohm, F. 1970 Ontogeny of bird song. *Science*, **167**, 950-956.
- Nottebohm, F. 1981 A brain for all seasons: cyclical anatomical changes in song control nuclei of the canary brain. *Science*, **214**, 1368-1370.
- Nottebohm, F. & Nottebohm, M. E. 1978 Relationship between song repertoire and age in the Canary, *Serinus canarius*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **46**, 298-305.
- Oatley, T. B. 1970 The functions of vocal imitations by African *Cossyphas*. *Ostrich, suppl.*, No. 8, 85-89.
- Osgood, C. E. 1953 *Method and theory in experimental psychology*. London and New York: Oxford University Press.
- Payne, R. B. 1973a Behavior, mimetic songs and song dialects, and relationships of the parasitic indigobirds (*Vidua*) of Africa. *Ornithol. Monograph*, **11**, 333.
- Payne, R. B. 1973b Vocal mimicry in the Paradise Whydahs (*Vidua*) and response of female whydahs to the songs of their hosts (*Pytilia*) and their mimics. *Animal Behaviour*, **21**, 762-771.
- Payne, R. B. 1976 Song mimicry and species relationships among the West African Pale-winged Indigobirds. *Auk*, **93**, 25-38.

- Payne, R. B. 1980 Behavior and songs of hybrid parasitic finches. *Auk*, **97**, 118-134.
- Payne, R. B. 1981 Song learning and social interaction in Indigo Buntings. *Animal Behaviour*, **29**, 688-697.
- Payne, R. B. 1982 Ecological consequences of song matching: breeding success and intraspecific song mimicry in Indigo Buntings. *Ecology*, **63**, 401-411.
- Payne, R. B. 1983 The social context of song mimicry: Song-matching dialects in Indigo Buntings (*Passerina cyanea*). *Animal Behaviour*, **31**, 788-805.
- Payne, R. B. & Payne, K. 1977 Social organization and mating success in local song populations of village indigobirds, *Vidua chalybeata*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **45**, 113-173.
- Payne, R. B., Payne, L. L. & Doehlert, S. M. 1984 Interspecific song learning in a wild Chestnut-sided Warbler. *The Wilson Bulletin*, **96**, 292-294.
- Pepperberg, I. M. 1981 Functional vocalizations by an African Grey Parrot (*Psittacus erithacus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **55**, 139-160.
- Pepperberg, I. M. 1983 Cognition in the African Grey Parrot: Preliminary evidence for auditory/vocal comprehension of the class concept. *Animal Learning and Behavior*, **11**, 179-185.
- Pepperberg, I. M. 1985 Social modeling theory: A possible framework for understanding avian vocal learning. *Auk*, **102**, 854-864.
- Pepperberg, I. M. 1986 Acquisition of anomalous communicatory systems: Implications for studies on interspecies communication. In R. J. Schusterman, J. A. Thomas & F. G. Wood (Eds.), *Dolphin cognition and behavior: A comparative approach*. Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum.
- Poulsen, H. 1954 On the song of the Linnet (*Carduelis cannabina* (L.)). *Dan. Ornithol.*, **48**, 32-37.
- Poulsen, H. 1959 Song learning in the domestic Canary. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **16**, 173-178.
- Premack, D. 1971 On the assessment of language competence in the chimpanzee. In A. M. Schrier & F. Stollnitz (Eds.), *Behavior of nonhuman primates*. New York: Academic Press.
- Price, P. H. 1979 Developmental determinants of structure in Zebra Finch songs. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **93**, 260-277.
- Ramsey, A. O. 1972 Mimesis in hand-reared Blue Jays. *Bird-Banding*, **43**, 214-215.
- Ramsey, A. O. 1973 Mimesis in Blue Jays. *EBBA News* p. 23.
- Remsen, J. V. Jr. 1976 Vocal mimicry in the Thick-billed Euphonia, *Euphonia lanirostris*. *The Wilson Bulletin*, **88**, 487-488.
- Richards, D. G. 1986 Dolphin vocal mimicry and vocal object labeling. In R. J. Schusterman, J. A. Thomas & F. G. Wood (Eds.), *Dolphin cognition and behavior: A comparative approach*. Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum.
- Richards, D. G., Wolz, J. P. & Herman, L. M. 1984 Vocal mimicry of computer-generated sounds and vocal labeling of objects by a bottlenosed dolphin, *Tursiops truncatus*. *Journal of Comparative Psychology*, **98**, 10-28.
- Robinson, F. N. 1973 Vocal mimicry and bird song evolution. *New Sci.*, **21**, 742-743.
- Robinson, F. N. 1974 The function of vocal mimicry in some avian display. *Emu*, **74**, 9-10.
- Robinson, F. N. 1975 Vocal mimicry and the evolution of bird song. *Emu*, **75**, 23-27.
- Rumbaugh, D. M., Gill, T. V. & von Glasersfeld, E. C. 1973 Reading and sentence completion by a chimpanzee. *Science*, **182**, 731-733.
- 斎藤 望 1981 鳥類の発声と聴覚。神経研究の進歩, **25**, 897-908
- 佐々木映子 1987 九官鳥の模倣発声行動に及ぼす感覚性強化の効果。昭和61年度大阪大学人間科学部卒業論文。
- 佐藤方哉 1983 a 言語行動。佐藤方哉(編), 学習Ⅱ その展開(現代基礎心理学6)。東京:東京大学出版会。
- 佐藤方哉 1983 b 言語獲得の理論的背景。日本行動分析研究会(編), ことばの獲得—言語行動の基礎と臨床—。東京:川島書店。

- Schubert, M. 1976 Über die Variabilität des Lockrufen des Gimpels *Pyrrhula pyrrhula*. *Ardea*, **64**, 62-71.
- Scott, W. E. D. 1902 Data on song in birds: the acquisition of new songs. *Science*, **15**, 178-181.
- Seligman, M. E. P. & Hager, J. L. (Eds.) 1972 *Biological boundaries of learning*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Short, L. L., Jr. 1966 Field Sparrow sings Chipping Sparrow song. *Auk*, **83**, 665.
- Skinner, B. F. 1957 *Verbal behavior*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Skutch, A. F. 1950 Life history of the White-breasted Blue Mockingbird. *Condor*, **52**, 220-227.
- Slater, P. J. B. 1983a Chaffinch imitates Canary song elements and aspects of organization. *Auk*, **100**, 493-495.
- Slater, P. J. B. 1983b Bird song learning: theme and variations. In A. H. Brush & G. A. Clark Jr. (Eds.), *Perspectives in ornithology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Smith, G. T. & Robinson, F. N. 1976 The Noisy Scrub Bird: an interim report. *Emu*, **76**, 37-42.
- Snow, B. K. 1974 Vocal mimicry in the Violaceous Euphonia, *Euphonia violacea*. *The Wilson Bulletin*, **86**, 179-180.
- Snow, D. W. & Snow, B. K. 1983 Territorial song of the Dunnock *Prunella modularis*. *Bird Study*, **30**, 51-56.
- Tenaza, R. R. 1976 Wild mynahs mimic wild primates. *Nature*, **259**, 561.
- Thompson, W. L. & Jane, P. L. 1969 An analysis of catbird song. *Jack-Pine Warbler*, **47**, 115-125.
- Thomson, A. L. (Ed.) 1964 *A New Dictionary of Birds*. London: Nelson.
- Thorpe, W. H. 1955 Comments on "The Bird Fancier's Delight": Together with notes on imitation in the subsong of the Chaffinch. *Ibis*, **97**, 247-251.
- Thorpe, W. H. 1959 Talking birds and the mode of action of the vocal apparatus of birds. *Proc. Zool. Soc. London*, **132**, 441-455.
- Thorpe, W. H. 1967 Vocal imitation and antiphonal song and its implications. *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, **14**, 245-263.
- Thorpe, W. H. 1972 Duetting and antiphonal song in birds. Its extent and significance. *Behaviour*, Suppl. No.18.
- Thorpe, W. H. & North, M. E. W. 1966 Vocal imitation in the tropical Bou-Bou Shrike *Laniarius aethiopicus major* as a means of establishing and maintaining social bonds. *Ibis*, **108**, 432-435.
- Todt, D. 1975 Social learning of vocal patterns and modes of their application in Grey Parrots (*Psittacus erithacus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **39**, 178-188.
- Todt, D., Hultsch, H. & Heike, D. 1979 Conditions affecting song acquisition in nightingales (*Luscinia megarhynchos* L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **51**, 23-35.
- Townsend, C. W. 1924 Mimicry of voice in birds. *Auk*, **41**, 541-552.
- Tretzel, E. 1967 Imitation und transposition menschlicher Püffe durch Amseln (*Turdus m. merula*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **24**, 137-161.
- 宇田川竜男 1987 ものまね鳥の飼い方仕込み方。東京：有紀書房。
- Vernon, C. J. 1973 Vocal imitation by southern African birds. *Ostrich*, **44**, 23-30.
- Wagner, H. O. 1944 Notes on the history of the Emerald Toucanet. *The Wilson Bulletin*, **56**, 65-76.
- Waser, M. S. & Marler, P. 1977 Song learning in canaries. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **91**, 1-7.
- West, M. J., Stroud, A. N. & King, A. P. 1983 Mimicry of the human voice by European Starlings: the role of social interaction. *The Wilson Bulletin*, **95**, 635-640.
- Wildenthal, J. L. 1965 Structure in primary song of the Mockingbird (*Mimus Polyglottos*). *Auk*, **82**, 161-189.
- Wilkinson, R. & Howse, P. E. 1975 Variation in the temporal characteristics of the vocaliza-

- tions of Bullfinches, *Pyrrhula pyrrhula*, *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 38, 200-211.
- Winokur, S. 1976 *A primer of verbal behavior: an operant view*. New York: Prentice-hall.
(佐久間徹・久野能弘 監訳 1984 スキナーの言語行動理論入門 ナカニシヤ出版)。
- Witchell, C. A. 1896 *The evolution of bird-song with observations on the influence of heredity and imitation*. London: Adam & Charles Black.
- Witherby, H. F., Jourdain, F. C. R., Ticehurst, N. F. & Tucker, B. W. 1941 *The handbook of British birds*. London: H. F. & G. Witherby.
- 山田恒夫 1987 a 適応行動としての自動的反応形成—パブロフ条件づけの反応遂行理論—。大阪大学人間科学部紀要, 13, 245-267.
- 山田恒夫 1987 b 九官鳥における音声刺激を CS とした自動的反応形成。日本基礎心理学会第 6 回大会研究発表予稿集, 22.
- 山階芳麿 1986 世界鳥類和名辞典。東京：大学書林。

VOCAL MIMICRY IN BIRDS—ITS PHENOMENON AND FUNCTION

Tsuneo YAMADA

Avian vocal mimicry can be defined as a phenomenon that one or more vocalizations of an individual bird of one species have a resemblance either to the vocalizations typical of individuals of another species or to some environmental sound (cf. Baylis, 1982).

The function of vocal mimicry in birds has been investigated with two theoretically different approaches; behavioral-ecological one based on evolutionary theories and behavioristic-psychological one based on traditional learning theories. Both approaches have answered the same question; "why some species of birds mimick vocalizations of other species or noises of the environments?" Though the former approach has focused on its ecological functions and evolutionary processes from comparative views, the latter has focused on its functions as "verbal" behavior or the experimental analysis of the vocal acquisition processes, with its emphasis on the hypothesis that avian vocal mimicry is one of the most adequate models of human language learning. Thus, they are different in background theories and goals of study. These differences have led the two approaches to different methods and different operations. In the behavioral-ecological approach, behaviors in wild birds of various species have been observed in their habitats. On the other hand, in the behavioristic-psychological approach, observations have been limited to the behaviors in talking birds in laboratories, and they have been analyzed under strictly controlled conditions in stimulus-response relation.

Recently, in the behavioral-ecological approach, it has become clear that avian vocal mimicry is a widespread phenomenon, and that even nonmimetic birds acquire allospecific songs "exceptionally"; that is, the song learning of some species, which has been considered to be restricted to species-specific vocalizations or confined to limited critical periods, are found to be more flexible in fact. "Exceptional" learning seems facilitated by social interactions with a live tutor. With this approach, however, its mechanism cannot be explained sufficiently. On the other hand, in the behavioristic-psychological approach, with traditional frameworks, vocal acquisition processes cannot be analyzed. Moreover, biological constraints of learning have been taken into considerations. Therefore, theoretical integration of the two approaches is needed for new development.

One of the solutions to this problem is Pepperberg's application of social modeling

theory. Pepperberg maintained that Bandura's social modeling theory, which has been studied in human social learning, is also effective in explaining the unsolved problems in avian song learning, including vocal mimicry. With more integrated research, the relation of psychology to biology is supposed to be clarified, and learning theory that explain various phenomena more inclusively is hoped to be constructed.