

Title	カラスはなぜ鳴くのか？
Sub Title	Why crows call?
Author	近藤, 紀子(Kondo, Noriko) 伊澤, 栄一(Izawa, Eiichi) 渡辺, 茂(Watanabe, Shigeru)
Publisher	三田哲學會
Publication year	2009
Jtitle	哲學 No.121 (2009. 3) ,p.183- 205
JaLC DOI	
Abstract	カラスは、霊長類や鯨類などの社会性哺乳類と類似した、固定的な個体群が緩やかに結びついた離合集散型と呼ばれる社会を形成している。そこでは、個体間に競合関係や友好関係が生じ、資源競合の解決策として機能している。近年のカラス科の研究はその証左としての優れた社会認知戦略を明らかにしてきたが、それらに不可欠な個体認知機能のメカニズムは明らかにされていない。 個体の離合集散を伴う社会では、音声による個体認知が有効であり、実際に、多くの社会性哺乳類がコンタクトコールと呼ばれる音声を聞いて個体認知を行うことが知られている。 鳥類の音声個体認知については、つがい相手や親と子、なわばり隣接個体などの社会生態学的に固定的関係をもつ個体間に関するものがほとんどであり、個体間の社会関係が時刻と変化する複雑な社会において、どのように個の個体を認知しているのかは不明であった。 本論文では、離合集散型の社会を形成するハシブトガラス(<i>Corvus macrorhynchos</i>)について、我が近年行ってきた研究の中から、音声コミュニケーションについて紹介する。 彼らは音声能力に長けているとされながらも、その多くは不明のままであったが、野外観察研究と実験室研究の両者を行うことで、コンタクトコールを特定し、それを用いたコミュニケーションが担う個体認知機能を明らかにしつつある。これらの研究は、従来なされなかった社会性鳥類における音声個体認知のメカニズムとその機能を明らかにするだけでなく、社会性哺乳類の知見との比較議論を可能にし、社会生態と音声コミュニケーションの進化に関する理解を深める可能性をもつ。
Notes	特集：小嶋祥三君退職記念

	展望論文
Genre	Journal Article
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN00150430-00000121-0183

慶應義塾大学学術情報リポジトリ(KOARA)に掲載されているコンテンツの著作権は、それぞれの著作者、学会または出版社/発行者に帰属し、その権利は著作権法によって保護されています。引用にあたっては、著作権法を遵守してご利用ください。

The copyrights of content available on the KeiO Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

展 望 論 文

カラスはなぜ鳴くのか？

— 近 藤 紀 子¹・伊 澤 栄 一¹・渡 辺 茂² —

Why Crows Call?

Noriko Kondo, Ei-Ichi Izawa, and Shigeru Watanabe

カラスは、霊長類や鯨類などの社会性哺乳類と類似した、固定的な個体群が緩やかに結びついた離合集散型と呼ばれる社会を形成している。そこでは、個体間に競合関係や友好関係が生じ、資源競合の解決策として機能している。近年のカラス科の研究はその証左としての優れた社会認知戦略を明らかにしてきたが、それらに不可欠な個体認知機能のメカニズムは明らかにされていない。個体の離合集散を伴う社会では、音声による個体認知が有効であり、実際に、多くの社会性哺乳類がコンタクトコールと呼ばれる音声を用いて個体認知を行うことが知られている。鳥類の音声個体認知については、つがい相手や親子、なわばり隣接個体などの社会生態学的に固定的関係をもつ個体間に関するものがほとんどであり、個体間の社会関係が時々刻々と変化する複雑な社会において、どのように個々の個体を認知しているのかは不明であった。本論文では、離合集散型の社会を形成するハシブガラス (*Corvus macrorhynchos*) について、我々が近年行ってきた研究の中から、音声コミュニケーションについて紹介する。彼らは音声能力に長けているとされながらも、その多くは不明のままであったが、野外観察研究と実験室研究の両者を行うことで、コンタクトコールを特定し、それを用いたコミュニケーションが担う個体認知機能を明らかにしつつある。これらの研究は、従来なされなかった社会性鳥類における音声個体認知のメカニズムとその機能を明らかにするだけでなく、社会性哺乳類の知見との比較議論を可能にし、社会生態と音声コミュニケーションの進化に関する理解を深める可能性をもつ。

¹ 慶應義塾大学大学院社会学研究科, ² 慶應義塾大学文学部

1. 社会性動物における音声個体認知

動物は、社会生活の様々な場面で同種他個体を認知する必要がある。一夫一婦制において繁殖相手の認知は夫婦関係の維持に必要であり (Wanker, Apcin, Jennerjahn, & Waibel, 1998), コロニーを形成し繁殖する種では、他個体が密集した中で、親子が互いを認知することで給餌行動が成立している (Beer, 1970; Charrier, Mathevon, Jouventin, & Aubin, 2001). 縄張りをもつ種では、縄張りが隣接する個体は互いを認知し、攻撃性が融和された特異的關係を築いている。これは、*dear-enemy* 仮説と呼ばれ、恒常的に遭遇し不可侵の隣接個体と、潜在的な侵入者となる未知個体を区別することで縄張り防衛機能を果たしているとされている (Temeles, 1994 によるレビュー論文を参照)。これらの研究が対象としているのは、夫婦、親子、縄張り隣接個体など、社会生態的に規定され安定的な社会関係をもつ個体間の認知である。これらの個体認知は、当該個体をその他個体から排他的に区別すればよいのであり、複数個体を個々に同定する必要は必ずしもない。それゆえ狭義の意味では「個体弁別」ということができる。

一方、複雑な社会形成する動物にとっては、複数の構成員それぞれを同定する「個体認知」が不可欠である。なぜなら、そのような社会においては、個体間の関係はあらかじめ規定されたものではなく、特定個体の死亡や群れへの参入出による構成員の増減や第三者の協力などによってしばしば変化する。さらに、個体認知は、同一個体との繰り返し闘争を避けるための優劣関係形成、維持に必要であり、毛づくろい (Silk, Seyfarth, & Cheney, 1999; Watt, 2001) や物体共有 (de Kort, Emery, & Clayton, 2006) などの互惠性や協力の基盤となる親和関係の形成、維持にも不可欠である (Rendall, Rodman, & Emond, 1996).

同種他個体を認知するためには、個体間で異なる信号と、その信号を区

別する認知能力が必要となる (Falls, 1982). 様々な動物が, それぞれの生理的制約, 生態環境や進化的背景に応じて, 嗅覚 (Gheusi, Goodall, & Dnantzer, 2002; Mateo, 2006), 視覚 (Palestis & Burger, 1999; Van Dyk & Evans, 2007), そして聴覚 (Falls, 1982 によるレビューを参照) といった特定モダリティにおいて, 信号の個性性とそれらを区別する能力を獲得し, 個体認知機能を発達させてきた. なかでも音声信号は, 視覚的障害物に遮蔽されることなく長距離の情報伝達が可能なため, 離合集散を伴う社会性動物にとって有効なコミュニケーション手段となるため, 聴覚モダリティにおける個体認知機能の発達をもたらす進化的原動力として働くだろう.

実際に, そのような社会をもつ多くの動物種が, 音声を用いた個体認知を行うことが知られている. 個体認知に用いられる音声には, 大きく2種類が存在する. 個体間あるいは群れの維持機能をもつとされる「コンタクトコール」と呼ばれる音声と, 天敵などの危険察知時に発せられる「警戒コール」と呼ばれる音声である. 警戒コールも個体弁別に使用されることがあるが (Blumstein & Daniel, 2004; Sproul, Palleroni, & Hauser, 2006), 社会生活の中で頻繁に用いられ, 個体間関係や群れ形態の維持機能という点で, 個体認知に重要な役割を果たしているのはコンタクトコールである (Marler, 2004). このことは, 多くの動物種において, コンタクトコールが個体認知を担う信号として機能していることから明らかにされている (ピグミーマーモセット *Cebuella pygmaea*, Snowdon & Cleveland, 1980; メキシコオヒキコウモリ *Tadarida brasiliensis mexicana*, Balcombe, 1990; メジロ *Zosterops lateralis*, Robertson, 1996; アカゲザル *Macaca mulatta*, Rendall et al., 1996; アフリカゾウ *Loxodonta africana*, McComb, Moss, Sayialel, & Baker, 2000; ハンドウイルカ *Tursiops truncatus*, Sayigh, Tyack, Wells, Solow, Scott, & Irvine, 1998).

2. なぜカラスの音声個体認知か？

鳥類の音声認知機能は、豊富な生態、神経科学の知見を背景に、様々な側面で盛んに研究されている (Konishi, 1985; Jarvis, 2004; Catchpole & Slater 2008). 音声個体認知もそのひとつであるが (Falls, 1982), そのほとんどがつかい間、親子間、縄張り隣接個体間といった、生態学的に社会関係が固定された少数の特定個体間における認知であり、先の定義に従えば、多くが個体弁別に分類される研究である。もちろん、そのような文脈においては個体弁別が必要かつ十分な機能になると思われる。鳥類の個体認知は、特定個体間に限定的なものであろうか。あるいは、複数の個体それぞれを特定の社会関係と結びつける狭義の意味での個体認知としての能力、機能をもつのであろうか。その答えを探すには、しかるべき複雑な社会生態をもつ種に問いかける必要がある。カラスはまさにこれに適した鳥類といえる。彼らは、社会性哺乳類に類似した、ゆるやかに固定されたメンバーによる離合集散型の社会を形成しており、同一複数個体が繰り返し社会交渉を行う生態学的下地を備えている。そのような社会で生き残るためは、優劣関係や親和関係を利用した社会戦略が有利にはたらくであろうが、それらは複数個体を個々に同定する個体認知機能の上に成り立っている。カラスの音声個体認知能力と社会生態における機能を明らかにしていくことは、鳥類では従来行われてこなかった、複雑な社会を支える音声コミュニケーションの機能の解明をもたらす。また、それらを、類似した社会生態をもつ哺乳類の知見と比較することで、社会的複雑さにおける音声コミュニケーションの進化の理解につながっていく可能性を秘めている。

著者らが研究対象としているハシブトガラス (*Corvus macrorhynchos*) は、スズメ目カラス科に属し、離合集散型の社会を形成する鳥である。彼らは、年齢や季節、時間帯に応じて群れ、つかい、あるいは単独として行動し、その社会形態を柔軟に変化させる。成鳥は永続的な一夫一妻のつが

いを形成し、同一縄張りを数年～十数年にわたり長期間維持する。一方、1～2歳の若鳥は縄張りをもたず、10～20個体からなる群れを形成し、おおよそ同じ地域内で移動しながら生活する（唐沢，2003）。成鳥も若鳥も、いくつかの採餌場や水浴び場を固定し、それらを繰り返し利用する。このような生活様式では、同一個体に繰り返し遭遇し、資源をめぐる対立が生じる。そのため、解決策としての優劣や親和関係といった社会的関係の形成が重要となる。これらの社会的関係を形成・維持するためには個体認知が必要となる。実際に、飼育下のハシブトガラスは、優劣形成の際に個体認知を用いることが報告されている（Izawa & Watanabe, 2008）。また、集団飼育下のハシブトガラス若鳥に見られる相互羽づくろいは個体間特異的に生じ（伊澤 印刷中）、個体認知なしでは説明が困難である。

彼らはどのようにして個体認知を行っているのだろうか。ひとつの可能性として音声が挙げられる。そもそもハシブトガラスは熱帯の密林を起源とする動物であり（Kuroda, 1990）、森林地帯や半耕作地に生息してきた（Goodwin, 1987）。現在の日本では、高層ビルが林立する都市環境に適応して生活している。森林も都市も視覚的なコミュニケーションが限られた環境であり、音声コミュニケーションの役割は自ずと重要になってくるであろう。ハシブトガラスは他種のカラスに比べ、頻繁に鳴き声を発することが知られており、例えばKurodaの観察記によると、そのレパートリーは30種類を超えともされている（Kuroda, 1990）。これらの生態的背景と彼らのもつ複雑な社会形態、実験と観察で得られた知見を踏まえると、ハシブトガラスが音声個体認知を行っている可能性は高いと考えられる。しかし、ハシブトガラスの音声行動については、これまでにわずかしが行われておらず（Kuroda, 1990; Martens, Böhner, & Hammerschmidt, 2000; 相馬・長谷川，2003）、個体間の音声コミュニケーションに関する知見は皆無であった。

著者らは近年、野外と実験室において、ハシブトガラスの音声コミュニ

カラスはなぜ鳴くのか？

ケーションにおける個体認知機能の研究を行い、単発性 ka call と分類される鳴き声がコンタクトコールとして機能しており、その鳴き声が個体認知に用いられている可能性を見出した (Kondo, Watanabe, & Izawa, 投稿中; Kondo, Izawa, & Watanabe 投稿中). 本論文では、それら一連の知見を紹介しながら、ハシブトガラスの生態における個体認知について議論する.

3. 野外におけるカラスの鳴き交わり

ハシブトガラスの鳴き声に関する記述は、Kuroda (1990) による特定の一組のつがいの記録と集合音声の再生実験 (相馬・長谷川, 2003) だけであり、その音響学的、機能的分類は全くなされていなかった. 我々はまず、個体間コミュニケーションに重要なコンタクトコールを特定すべく、野外においてカラスの音声コミュニケーションの観察を行った. 我々自身による事前調査と、Kuroda (1990) の「社会的群れ場面において発せられる」という観察記述を元に、単発性の 'ka' コールに着目した. 単発性の ka call の音響学的な特徴は、持続時間が 0.3~0.4 sec, 0.4 kHz 付近を基本周波数とした明瞭な倍音構造をもつ点である (図 1).

ある種の鳴き声がコンタクトコールとして機能していることを示すためには、その鳴き声が“鳴き交わり”に用いられていることを示すのが最も直接的である. 鳴き交わりは、ある個体の鳴き声に対して、直後に他個体が鳴き返す現象のことで (図 2), これによって当該個体が互いの存在を確認することができる (Schleidt, 1973). 2 個体が連続して鳴くため、第 1 個体の鳴き声を基点とすると、第 2 個体の鳴き声の生起時刻は直後の特定の時間間隔に集中することとなる. それゆえ、2 個体が連続して発した鳴き声の時間間隔は、比較的小さな値 (数百 msec~数 sec) をとり、特定の時間枠に集中して分布することとなる (Yoshida & Okanoya, 2005). そこで、野外観察を行い、複数個体のカラスが連続して発した ka call を

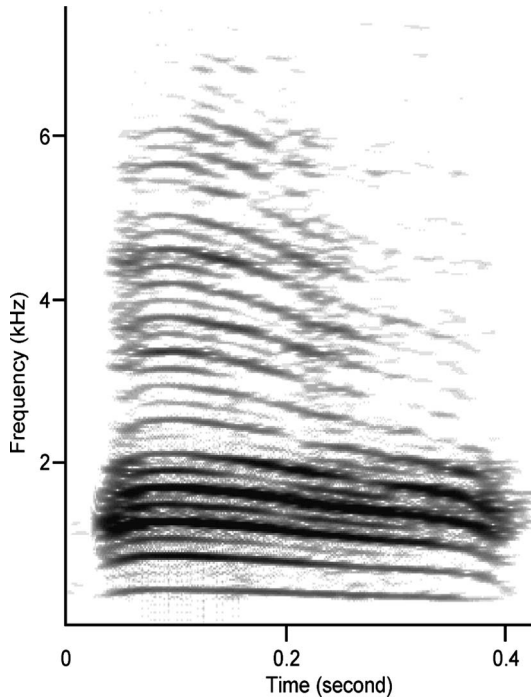


図 1. 単発性 ka call のソナグラムの一例 0.3~0.4 sec の持続時間と, 0.4 kHz 付近に基本周波数をもつ明瞭な倍音構造とが特徴である. ソナグラムは, 1024-FFT length, Hamming window, 41-Hz bandwidth および 1.33-ms time resolution で作成した.

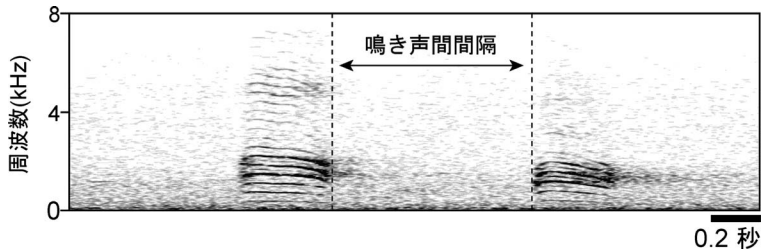


図 2. 2 個体の連続する単発コールのソナグラムの例 矢印で示した部分が鳴き声間隔であり, 最初のコールの終了から次のコールの開始までと定義された. ソナグラムは, 1024-FFT length, Hamming window, 41-Hz bandwidth および 1.33-ms time resolution で作成した.

カラスはなぜ鳴くのか？

記録し、その時間間隔の分布を解析することで、鳴き交わしを行っているか否かを検証した（Kondo, Watanabe, & Izawa, 投稿中）。

都内光が丘公園、新宿駅周辺、慶應義塾大学三田キャンパス、および、札幌市すすきの地区、北海道大学を調査地として、2006年3月から2007年7月の期間、ハシブトガラスの行動と音声のビデオ記録を行った。記録映像データから、ka callを含む場面を音声データとしてプールし、鳴き声の間隔を計測した。先に述べたように、ka callが鳴き交わしに使われていれば、2個体が連続して発したka callの時間間隔は、特定の時間枠に集中することが予測される。この予測を検証するために、第1個体の鳴き声の終点から第2個体の鳴き声の始点までの時間を鳴き声間隔と定義し、その確率分布を作成した。

2個体間の鳴き声間隔が特定の時間枠に集中していた場合、それが偶然に起こりうるか否かを比較するための対照分布として、複数の個体が互いに無関係にka callを繰り返す条件をシミュレーションし、そこで生じる2個体間の鳴き声間隔の分布を作成した。シミュレーションは、野外で記録された群れの平均サイズである7個体が20秒間繰り返しka callを発したという条件で行った。シミュレーション個体それぞれが繰り返すka callの時間間隔は、野外観察において単独個体がka callを繰り返した場合の時間間隔の確率分布を元に、そこからランダムに抽出した。

野外で観察された2個体間の連続ka callの間隔は、0.2～1.0 secに明瞭なピークを示した（図3）。一方、複数個体が互いに無関係に鳴いたシミュレーション条件では、そのようなピークは見られず、0 secから指数関数的に単調減少し、ランダム事象を示す分布となった。これは、野外で記録された2個体間の鳴き声間隔は、偶然では起こりえない時間的ルールを伴って生じたことを示し、まさに鳴き交わしを行っていたことを意味する。

また、映像データをもとに、どのような社会関係をもつ個体間において

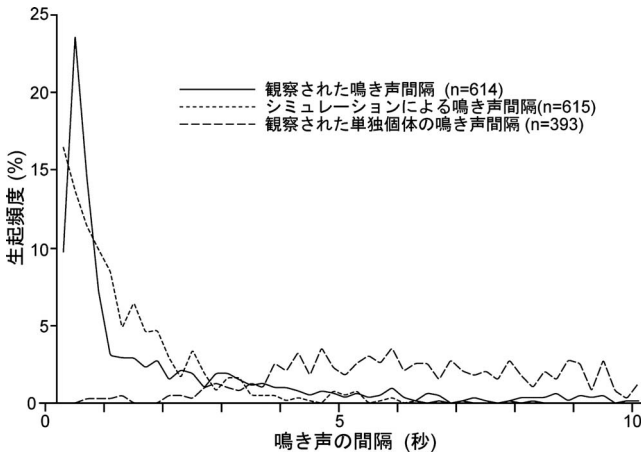


図 3. 鳴き声間隔の頻度分布 観察された 2 個体間の鳴き声間隔（実線）、シミュレーションによる 2 個体間の鳴き声間隔（点線）および、観察された単独個体の鳴き声間隔（破線）の頻度分布を示した。観察された 2 個体間の鳴き声間隔は、0.2～0.4 秒に鋭いピークが存在するが、無関係に複数個体が繰り返し鳴いた場合の鳴き声間隔は指数関数的な減少を示し、明瞭なピークが存在しない。

鳴き交わしが行われていたのかを検証した。野外では個体同定が極めて困難であったため、ほとんどのデータが未分類となってしまったが（572 ケース 93.2%）、巣近くでの給餌や巣立ち雛の世話などの特徴から「つがい間での鳴き交わし」と分類されるデータが 23 ケース（3.7%）、残りの 19 ケース（3.1%）は、鳴き交わしに 3 個体以上が参加している「複数個体間での鳴き交わし」と分類された。これらの観察事実は、カラスの鳴き交わしが、つがい間だけでなく、それ以外の個体間においても行われていることを示唆する。

ハシブトガラスは誰と鳴き交わしているのだろうか。他の哺乳類や鳥類の場合との違いはあるのだろうか。鳥類のコリンウズラ (*Colinus virginianus*, Stokes & Williams, 1968) やアオメルリハインコ (*Forpus conspicillatus*, Wanker et al., 1998) では、つがい個体間あるいは兄弟間

カラスはなぜ鳴くのか？

でコンタクトコールを鳴き交わすことが報告されている。つがい間の鳴き交わしは、本野外研究のカラスでも見られており、科を問わず鳥類に広く見られるのかもしれない。兄弟姉妹間での鳴き交わしについては、親離れ前のひな鳥達の行動や、その後の生態をつぶさに観察しなければ、推察すら難しいのが現状である。霊長類では、リスザルの chuck call (Saimiri sciureus, Smith, Newman, & Symmes, 1982; Masataka & Biben, 1987), ワタボウシタマリンの combination long call (Saguinus oedipus, Kureta, 2000), ニホンザルの coo call (Macaca fuscata, Sugiura, 2001) において、同じ群れに属する個体間や親和的關係にあるメス間の鳴き交わしに用いられることが知られている。カラスにおいてもその可能性はある。本野外研究の記録実施中、餌場の上空を他個体が通り過ぎる際に、鳴き交わしが生じる場合と生じない場合とがあり、地上のカラスが区別的に ka call を発していると推察される。複数個体間での鳴き交わしという分類事例をあわせて考えるならば、つがい以外の何らかの社会関係をもつ既知個体とのコミュニケーションを行っている可能性は十分に考えられる。集団飼育個体を対象とし、どのような社会関係にある個体が鳴き交わすのかを観察や音声再生実験などを用いて検証し、また、野外においてはなわばり保有つがい個体を対象としたつがい相手または隣接なわばり個体の音声再生実験などを行うことで、鳴き交わしの機能を明らかにする必要がある。

4. カラスのコンタクトコールの個性性

ハシブトガラスは、コンタクトコールである単発性 ka call を用いて、どのような情報を送受しているのだろうか。彼らのもつ社会的な複雑さを踏まえると、「個体」情報が含まれる可能性がある。

複雑な社会性をもつ哺乳類、ニホンザルやハンドウイルカ、アフリカゾウ、メキシコオヒキコウモリなどのコンタクトコールには個体情報が符号

化されており、それを用いた個体認知が報告されている (Ceugniet & Izumi, 2004; Sayigh et al., 1998; Payne, 2003; Balcombe, 1990). 鳥類ではオオサマペンギン (*Aptenodytes patagonicus*), メジロ, アオメルリハインコにおいて、コンタクトコールを用いた親子間認知, つがい間認知が報告されている (Jouventin, Aubin, & Lengagne, 1999; Robertson, 1996; Wanker et al., 1998). しかし, これら鳥類の先行研究は, 社会生態学的に固定された個体間関係の認知であり, 社会関係がしばしば変化する複雑な社会性をもつ種においては, アメリカカラス (*Corvus brachyrhynchos*) の警戒コールが個体性をもつ (Yorzinski, Vehrencamp, Clark, & McGowan, 2006) という報告のみであり, コンタクトコールに関する報告はない. しかし, カラス科の鳥類メキシコカケス (*Aphelocoma ultramarina*) は, 群れ間で異なるコンタクトコールを元に, 群れの一員であるか否かを区別することが明らかにされており (Hopp, Jablonski, & Brown, 2001), 鳥類が, 固定的な社会関係をもつ個体同士だけでなく, より多様な社会関係を鳴き声を用いて認知している可能性を示している.

ハシブトガラスが, 社会性哺乳類と同様に, コンタクトコールを個体認知の手がかりとして使っているのであれば, ka call が個体を表現するための音響学的個性, すなわち「個体“間”で異なり, 個体“内”で類似した音響構造」をもつはずである. そこで, ka call の音響学的個性差を調べ, 個性の有無を検証した (Kondo, Izawa, & Watanabe, 投稿中).

人工飼育されたハシブトガラス 5 個体の ka call を録音し, その特徴を反映する音響パラメーターを各サンプルから測定した. 各サンプルをソナグラム, パワースペクトラム, エンベロープカーブの 3 種類の形式で表示し, 時間, 周波数, 外形を反映する 26 の独立変数を読み取り, 判別分析によって「個体」をカテゴリーとした分類が可能か調べた.

分析の結果, 5 個体の ka call は, 音響学的に個体間で明瞭に異なっ

カラスはなぜ鳴くのか？

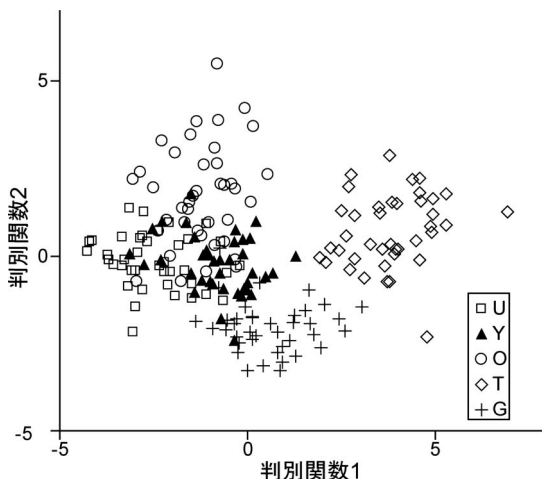


図 4. 判別関数 1 と 2 における判別得点の散布図 同一個体からのサンプルは他個体とは離れてまとまった分布を示している。異なるシンボルは異なる個体を示し、シンボルひとつが各データを示している。判別例のアルファベットは個体名を示す。

いることを見出した。ステップワイズ法によって選択された 14 の変数から構成された 4 つの判別関数を用いることで、5 個体から得られた鳴き声サンプル 200 個（1 個体につき 40 サンプル）を、86% の予測率で分類することができた。判別関数 1 と関数 2 を用いた判別得点を元に、各サンプルを散布図に表したのが図 4 である。同一個体のサンプルは互いに近傍に分布し、異なる個体のサンプルは離れて分布していることが分かる。また、得られた判別関数係数（表 1）から、ka call の個体性は、少なくとも音響学上は、単一または少数の音響パラメーターによるものではなく、総体的な特徴によるものと考えられる。

ka call が総体的特徴として個体情報を符号化していること、ハシブトガラスの生息環境に適した信号形態であると考えられる。単一または少数の音響パラメーターによって符号化された情報は、障害物やノイズが多様な環境下では阻害される危険性が高く、総体的符号化による伝達のほうが

表 1. 各判別関数の寄与率と構造行列

	判別関数			
	1	2	3	4
寄与率 (%)	61.0	20.4	14.9	3.8
累積寄与率 (%)	61.0	81.3	96.2	100.0
変数				
$F_{0 \text{ max}}$	0.41	0.25	-0.25	-0.12
$F_{0 \text{ peak}}$	0.32	0.23	0.02	0.21
$F_{0 \text{ start}}$	0.32	-0.09	-0.08	0.02
Duration $F_{0 \text{ start}}-F_{0 \text{ max}}$	0.32	-0.05	0.17	-0.03
$F_{0 \text{ bandwidth}}$	0.18	0.09	0.02	-0.11
Temporal location of $F_{0 \text{ max}}$	0.12	0.50	0.27	-0.34
$F_{0 \text{ Duration}}$	0.38	-0.45	0.37	-0.03
Slope $F_{0 \text{ start}}-F_{0 \text{ end}}$	0.04	0.23	0.16	0.16
Maximum frequency of dominant band	0.05	-0.01	-0.38	-0.19
Dominant frequency at $F_{0 \text{ end}}$	0.14	-0.02	-0.35	-0.10
Dominant frequency at $F_{0 \text{ start}}$	0.21	0.16	-0.30	-0.20
Power spectrum peak	0.08	-0.07	-0.39	-0.42
$F_{0 \text{ end}}$	0.00	0.11	-0.14	0.34
Dominant bandwidth	0.03	0.26	-0.04	0.27
Temporal location of $F_{0 \text{ peak}}$	-0.02	0.11	0.08	0.18
Total bandwidth	-0.05	0.02	0.06	0.06

情報の混信や損失を防ぐことができる (Hammerschmidt & Todt, 1995). 例えば, 集団繁殖を行う種では, 繁殖コロニー内に不特定多数の鳴き声が飛び交い, 音声信号が混信する危険性をはらむため, 親と子は互いに総体的特徴として個性をもった鳴き声を備えており, お互いを認知していることが報告されている (Stoddard & Beecher, 1983; Jouventin et al., 1999; Van Opzeeland & Van Parijs, 2004). 同じように, ハシブトガラスの生息環境である森林や都市が多様な障害物やノイズを多く含むことを考えると, 個体情報が *ka call* の総体的特徴として表現されていることは, 環境に適した符号化様式として作用しているのかもしれない. 符号化様式の利点を理解するためには, 様々な騒音環境の中で, *ka call* の音響構造がどのような影響を受けるのか, そして, 個体認知に基づいていると

カラスはなぜ鳴くのか？

推察される鳴き交わしなどの行動がいかなる影響を受けるのかの検証が必要である。

5. オペラント条件付けによる他個体の音声の弁別

鳴き声を手がかりとした個体認知には、音響構造の個体差だけでなく、それを区別する能力が必要である。ここまでに、ハシブトガラスが ka call を用いて鳴き交わしを行っており、この鳴き声には個体情報が符号化されていることを見てきた。カラスは、他個体のこれらの ka call を区別することができるのだろうか。これを検証するために行ったオペラント条件付けを用いた弁別実験を最後に紹介する。

音響解析で用いたカラス 5 個体を用い、ka call を元に他個体を弁別できるかを検証した。訓練では、被験体自身を除いた他の 4 個体の ka call を 1 サンプルずつ、計 4 個を訓練刺激として用いた。うち 1 個を S+, 他の 3 個を S- とし、餌を強化子とした go/no-go 法による弁別訓練を行った。S+, S- への個体の割り当てはランダムに行い、ただし、個体間でカウンターバランスを保った。連続 3 セッションの 75% 弁別率を学習達成基準とし、学習成立後、新規な ka call をプローブ試行として挿入する般化テストを行った。

5 個体のうち 4 個体が課題を学習し、うち 3 個体がテストにおいて明瞭な弁別反応の般化を示した。学習が成立した 4 個体は 33~74 セッション（平均 53.5 セッション）で学習基準に到達した。残りの 1 個体は、訓練途中で反応をやめてしまったため、実験から除外した。学習が成立した 4 個体のうち 3 個体は、テストで提示された新規刺激に対しても訓練刺激と同水準の弁別を示した（Crow U, O, G; 図 5）。個体 T はテスト刺激に対して、低い弁別率を示しているが、これは同個体がテスト 3 セッションのうち 2 セッションにおいて、新規刺激の提示に対してフリーズしてしまい、全く反応を示さなかったことに起因する。残る 1 セッションの

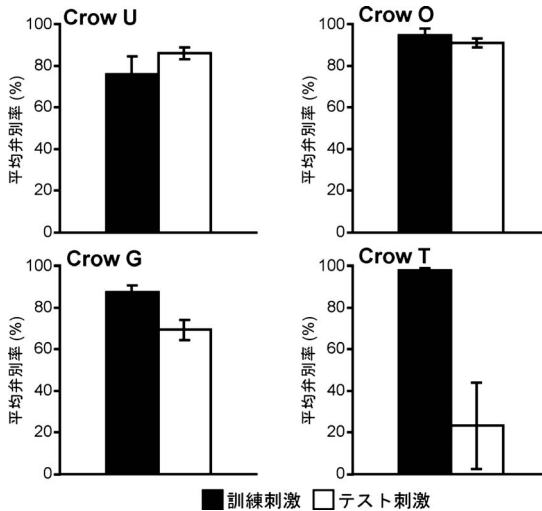


図 5. 訓練成立個体のテストにおける訓練刺激と新規刺激に対する弁別結果
 カラス U, O, G は、テストセッションにおいて、新規刺激（白棒）に対して訓練刺激（黒棒）とほぼ等しい弁別率を示した。カラス T も訓練を続けた結果、新規刺激に対する般化が見られた。弁別率は 3 回のテストセッションの平均であり、誤差バーは標準偏差を示す。

テストでは、他個体と同水準の 71% の弁別率を示しており、カラスの神経質な面が災いしてしまっただが、おそらく新規刺激の弁別はできていたのではないだろうか。

これらの結果は、ハシブトガラスが他個体の ka call コールを弁別する能力をもつこと示すものである。もちろん、訓練あるいはテストにおける弁別が、「他個体」という表象に基づくものであるかどうかはこの実験からは結論することはできない。なぜなら、テスト刺激に対する反応の般化は、刺激間の音響的類似性から説明が可能だからである。先に述べたように、ka call の音響構造は個体間で異なり、個体内で類似している。そのため、今回用いたオペラント条件付けのパラダイムでは「個体」という表象化を行わずとも、訓練刺激に類似した新規刺激に対する弁別が可能であ

カラスはなぜ鳴くのか？

るからである。しかし、訓練に各個体1個の鳴き声サンプルしか用いていない点は注目すべきであろう。わずか1サンプルずつを用いた弁別訓練を通して、S+に対する類似性のカテゴリーを形成することは幾分考えにくく、それでもなお、被験体は訓練刺激と同水準の弁別を新規刺激に対して示したのである。これは、音響解析が予測するのとおり、ka call が聴覚レベルにおいても個体内で類似したものとして知覚されていることを示唆する。ka call に見られる個性性、すなわち個体間相違性と個体内類似性は、知覚レベルにおいても、「個体」という情報を読み取る上で信頼できる安定した信号といえる。カラスはそのような鳴き声をコンタクトコールとして備えているのである。

認知機能という点から考え、被験体が「個体」を表象化しているか、あるいはできるのかを調べるためには、同一個体から得られた ka call とは異なる鳴き声を用い、両鳴き声間の般化を検証する必要がある。しかし、ハシブトガラスの鳴き声については、我々が同定した単発性 ka call のコンタクト機能を除き、種類、機能のほとんどが不明なため、上に挙げたような実験は現時点では困難である。

真の意味での個体認知とは、ある個体の「声」とその個体の「姿」を結びつけることである。すなわち、聴覚と視覚のように、異なる感覚から入力された他個体の情報を統合させてアイデンティティとして一致させる異種感覚間個体認知 (cross-modal individual recognition) のことである。この認知能力を実験的に示した例は、Kojima らによる視覚-聴覚見本合わせ課題を用いたチンパンジー (*Pan troglodytes*) の個体認知研究のみである (Kojima, Izumi, & Ceugniet, 2003)。しかし、クロワカモメ (*Larus delawarensis*) やアジサシ (*Sterna hirundo*) などを用いた他の研究において、被験体に視覚と聴覚の両モダリティの情報が与えられた場合、いずれか一方のモダリティだけが与えられた場合に比べ、他個体の認知が促進されるという報告があり、チンパンジーに限らず、個体認知における異種感

覚の相互作用が示唆されている (Conover, Klopfer, & Miller, 1980; Palestis & Burger, 1999). カラスが類人猿に匹敵する神経基盤を備えることを踏まえると (Izawa & Watanabe, 2007; 伊澤, 印刷中), 異種感覚を統合した個体認知能力を備える可能性はあるだろう.

6. 社会性動物における音声コミュニケーションの進化的理解に向けて

我々は, ここで紹介した一連の研究を通して, ハシブトガラスが音声個体認知を行っている可能性を示してきた. 単発性 ka call について明らかにしてきた「個体性」とその「弁別能力」は, 他の動物において報告されているように, 音声個体認知の必要条件となる (Falls, 1982). そのような条件を備えた社会性哺乳類は, 様々な文脈において個体認知を行っているのに対し, 鳥類においては, 冒頭に述べたような生態的に規定された社会関係をもつ限られた個体間の認知に研究が集中していた (Stoddard & Beecher, 1983; Jouventin et al., 1999; Bee & Gerhardt, 2001; Van Opzeeland & Van Parijs, 2004). おそらくそれは, 鳥類の多くに見られる一夫一妻という雌雄が強く結びついた婚姻形態, 哺乳類では比較的少数である不特定多数による集団繁殖, などの生態面の違いに根ざした研究焦点の違いによるものであろう. しかし, 近年のカラス科の鳥類に関する研究が示すのは, 鳥類も社会性哺乳類と類似した複雑な社会形態を有し, 個体を単位とした相互交渉が盛んになされているということである (Clayton & Emery, 2007). 実際に多くの研究が, カラスやカケスが巧みな個体間相互交渉を行っていることを明らかにしているが (Emery & Clayton, 2004; Bugnyar & Heinrich, 2005), その多くは個体認知能力なくしては説明できない. しかしながら, これまで, その心理メカニズムについては検証がなされていなかった. ここで紹介した我々の一連の研究は, 鳥類の個体認知が, 固定的な社会関係をもつ特定個体を識別するため

カラスはなぜ鳴くのか？

の文脈限定的な能力ではなく、日常的に関わり合いをもつ複数個体間に広く用いられている可能性を示唆する。

音声が個体間相互交渉により広く用いられているならば、送受すべき情報は「誰」という個性だけに限らず、血縁や個体間の関係性など、より多様な社会的情報になってくるであろう。この可能性は、カラスのコンタクトコールが総体として個体情報を表現しているという符号化様式の点で、社会性哺乳類のそれと共通性をもつことを考えると、十分にありうることはないだろうか。たとえば、ヒヒのある種の音声では個性が符号化されていることが知られているが、さらに近年、優劣順位や血縁が符号化され、実際に用いられていることが明らかになっている (Bergman, Beehner, Cheney, & Seyfarth, 2003)。鳥類においても、シベリアカケス (*Perisoreus infaustus*) の警戒音声には天敵の種類と動きまで符号化されており、指示的信号 (referential signal) として機能していることが報告されている (Griesser, 2008)。これは、総体的特徴としての符号化様式が、鳥類においても多くの情報を表現できる潜在能力をもつことを示唆する。カラスが、いかなる情報の送受を必要とする社会生態を持つのか、それらの情報が単発性 ka call やそれ以外の音声にどのように符号化されているのかを明らかにすることによって、信号の符号化様式と受信者の心理メカニズムという2つの点から、複雑な社会性を支えるの認知・行動基盤としての音声コミュニケーションの進化を理解する重要な知見を与えてくれるだろう。

謝 辞

この研究を進めるにあたり、小嶋祥三先生に多くの助言、励ましをいただいたことに、この場をお借りして御礼申し上げたい。

引用文献

- Balcombe, J. P. (1990). Vocal recognition of pups by mother Mexican free-tailed bats, *Tadarida brasiliensis mexicana*. *Animal Behaviour*, **39**, 960–966.
- Bee, M. A. & Gerhardt, H. C. (2001). Neighbour-stranger discrimination by territorial male bullfrogs (*Rana clamitans*): II. Perceptual basis. *Animal Behaviour*, **62**, 1141–1150.
- Beer, C. G. (1970). On the responses of laughing gull chicks, *Larus atricilla*, to the calls of adults. I. Recognition of voice of the parents. *Animal Behaviour*, **18**, 652–660.
- Bergman, T. J., Beehner, J. C., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2003). Hierarchical classification by rank and kinship in baboons. *Science*, **302**, 1234–1236.
- Blumstein, D. T. & Daniel, J. C. (2004). Yellow-bellied marmots discriminate between the alarm calls of individuals and are more responsive to calls from juveniles. *Animal Behaviour*, **68**, 1257–1265.
- Bugnyar, T. & Heinrich, B. (2005). Ravens, *Corvus corax*, differentiate between knowledgeable and ignorant conspecifics. *Proceedings of the Royal Society B*, **272**, 1641–1646.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B. (2008). *Bird song: biological themes and variations*. 2nd Ed., Cambridge: Cambridge University Press.
- Ceugniet, M. & Izumi, A. (2004). Vocal individual discrimination in Japanese monkeys. *Primates*, **45**, 119–128.
- Charrier, I., Mathevon, N., Jouventin, P., & Aubin, T. (2001). Acoustic communication in a black-headed gull colony: How do chicks identify their parents? *Ethology*, **107**, 961–974.
- Clayton, N. S. & Emery, N. J. (2007). The social life of corvids. *Current Biology*, **17**, R652–R656.
- Conover, M. R., Klopfer, F. D., & Miller, D. E. (1980). Stimulus features of chicks and other factors evoking parental protective behavior in ring-billed gulls. *Animal Behaviour*, **28**, 29–41.
- de Kort, S. R., Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2006). Food sharing in jackdaws, *Corvus monedula*: what, why and with whom? *Animal Behaviour*, **72**,

- 297–304.
- Emery, N. J. & Clayton, N. S. (2004). The mentality of crows: Convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, **306**, 1903–1907.
- Falls, J. B. (1982). Individual recognition by sound in birds. In D. E. Kroodsma & E. H. Miller (Eds.), *Acoustic Communication in Birds*. Vol. 2. New York: Academic Press, pp. 237–278.
- Gheusi, G., Goodall, G., & Dantzer, R. (2002). Individually distinctive odours represent individual conspecifics in rats. *Animal Behaviour*, **53**, 935–944.
- Goodwin, D. (1987). *Crows in the World*. 2nd Ed., Washington: University of Washington Press.
- Griesser, M. (2008). Referential calls signal predator behavior in a group living bird species. *Current Biology*, **18**, 69–73.
- Hammerschmidt, K. & Todt, D. (1995). Individual differences in vocalizations of young barbary macaques (*Macaca sylvanus*): a multi-parametric analysis to identify critical cues in acoustic signaling. *Behaviour*, **132**, 381–399.
- Hopp, S. L., Jablonski, P., & Brown J. L. (2001). Recognition of group membership by voice in Mexican jays, *Aphelocoma ultramarine*. *Animal Behaviour*, **62**, 297–303.
- 伊澤栄一 (印刷中). 鳥類における大型脳について認知神経科学.
- Izawa, E.-I. & Watanabe, S. (2007). A Stereotaxic Atlas of the Brain of the Jungle Crow (*Corvus macrorhynchos*). In S. Watanabe & M. A. Hofman (Eds.), *Integration of Comparative Neuroanatomy and Cognition*. Tokyo: Keio University Press, pp. 215–273.
- Izawa, E.-I. & Watanabe, S. (2008). Formation of linear dominance relationship in captive jungle crows (*Corvus macrorhynchos*): Implications for individual recognition. *Behavioral Process*, **78**, 44–52.
- Jarvis, E. D. (2004). Learned birdsong and the neurobiology of human language. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1016**, 749–777.
- Jouventin, P., Aubin, T., & Lengagne, T. (1999). Finding a parent in a king penguin colony: The acoustic system of individual recognition. *Animal Behaviour*, **57**, 1175–1183.
- 唐沢孝一 (2003). カラスはどれほど賢いか—都市鳥の適応戦略 中公文庫.
- Kojima, S., Izumi, A., & Ceugniet, M. (2003). Identification of vocalizers by pant hoots, pant grunts and screams in a chimpanzee. *Primates*, **44**,

- 225-230.
- Kondo, N., Watanabe, S., & Izawa, E.-I. (投稿中). Vocal exchange of the Japanese jungle crow (*Corvus macrorhynchos*).
- Kondo, N., Izawa, E.-I., & Watanabe, S. (投稿中). Vocal individual recognition in crows.
- Konishi, M. (1985). Birdsong: From Behavior to Neuron. *Annual Review of Neuroscience*, **8**, 125-170.
- Kureta, Y. (2000). Vocal exchanges between familiar cotton-top tamarins during social isolation. *Japanese Journal of Animal Psychology*, **50**, 95-102.
- Kuroda, N. (1990). *The Jungle Crows in Tokyo*. Chiba: Yamashina Institute of Ornithology.
- Marler, P. (2004). Bird calls: Their potential for behavioral neurobiology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1016**, 31-44.
- Martens, J., Böhner, J., & Hammerschmidt, K. (2000). Calls of the jungle crow (*Corvus macrorhynchos* s.l.) as a taxonomic character. *Journal of Ornithology*, **141**, 275-284.
- Masataka, N. & Biben, M. (1987). Temporal rules regulating affiliative vocal exchanges of squirrel monkeys. *Behaviour*, **101**, 311-319.
- Mateo, J. M. (2006). The nature and representation of individual recognition odours in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour*, **71**, 141-154.
- McComb, K., Moss, C., Sayialel, S., & Baker, L. (2000). Unusually extensive networks of vocal recognition in African elephants. *Animal Behaviour*, **59**, 1103-1109.
- Palestis, B. G. & Burger, J. (1999). Individual sibling recognition in experimental broods of common tern chicks. *Animal Behaviour*, **58**, 375-381.
- Rendall, D., Rodman, P. S., & Emond, R. E. (1996). Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, **51**, 1007-1015.
- Robertson, B. (1996). Vocal mate recognition in a monogamous, flock-forming bird, the silvereye, *Zosterops lateralis*. *Animal Behaviour*, **51**, 303-311.
- Sayigh, L. S., Tyack, P. L., Wells, R. S., Solow, A. R., Scott, M. D., & Irvine, A. B. (1998). Individual recognition in wild bottlenose dolphins: A field test using playback experiments. *Animal Behaviour*, **57**, 41-50.
- Schleidt, W. M. (1973). Tonic communication: Continual effects of discrete

- signs in animal communication systems. *Journal of Theoretical Biology*, **42**, 359–386.
- Silk, J. B., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (1999). The structure of social relationships among female savanna baboons in Moremi reserve, Botswana. *Behaviour*, **136**, 679–703.
- Smith, H. J., Newman, J. D., & Symmes, D. (1982). Vocal concomitants of affiliative behavior in squirrel monekys. In C. T. Snowdon, C. H. Brown, & M. R. Petersen (Eds.), *Primate Communication*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 30–49.
- Snowdon, C. T. & Cleveland, J. (1980). Individual recognition of contact calls by pygmy marmosets. *Animal Behaviour*, **28**, 717–727.
- 相馬雅代・長谷川寿一 (2003). ハシブトガラス *Corvus macrorhynchos* における集合音声と採餌群れの形成. 日本鳥学会誌, **52**, 97–106.
- Sproul, C., Palleroni, A., & Hauser, M. D. (2006). Cottontop tamarin, *Saguinus oedipus*, alarm calls contain sufficient information for recognition of individual identity. *Animal Behaviour*, **72**, 1379–1385.
- Stoddard, P. K. & Beecher, M. D. (1983). Parental recognition of offspring in the cliff swallow. *Auk*, **100**, 795–799.
- Stokes, A. W. & Williams, H. W. (1968). Antiphonal calling in quail. *Auk*, **85**, 83–89.
- Sugiura, H. (2001). Vocal exchange of coo calls in Japanese macaques. In T. Matsuzawa (Ed.), *Primate Origin of Human Cognition and Behavior*. Tokyo: Springer-Verlag, pp. 135–154.
- Temeles, E. J. (1994). The role of neighbours in territorial systems: When are they ‘dear enemies’? *Animal Behaviour*, **47**, 339–350.
- Van Dyk, D. A. & Evans, C. S. (2007). Familiar-unfamiliar discrimination based on visual cues in the Jucky dragon, *Amphibolurus muricatus*. *Animal Behaviour*, **74**, 33–44.
- Van Opzeeland, I. C. & Van Parijs, S. M. (2004). Individuality in harp seal, *Phoca groenlandica*, pup vocalizations. *Animal Behaviour*, **68**, 1115–1123.
- Wanker, R., Apcin, J., Jennerjahn, B., & Waibel, B. (1998). Discrimination of different social companions in spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*): Evidence for individual vocal recognition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **43**, 197–202.

- Watt, D. P. (2002). Reciprocity and interchange in the social relationships of wild mate chimpanzees. *Behaviour*, **139**, 343–370.
- Yorzinski, J. L., Vehrencamp, S. L. Clark, A. B., & McGowan, K. J. (2006). The inflected alarm caw of the American Crow: differences in acoustic structure among individuals and sexes. *Condor*, **108**, 518–529.
- Yoshida, S. & Okanoya, K. (2005). Evolution of turn-taking: A bio-cognitive perspective. *Cognitive Studies*, **12**, 153–165.