慶應義塾大学学術情報リポジトリ
Keio Associated Repository of Academic resouces

Title	セキセイインコのつがい形成に伴う社会交渉の変化
Sub Title	Relevance of social interactions to pair-bond formation and maintenance in budgerigars, Melopsittacus undulatus
Author	一方井, 祐子(Ikkatai, Yuko) 伊澤, 栄一(Izawa, Eiichi)
Publisher	慶應義塾大学大学院社会学研究科
Publication year	2012
Jtitle	慶応義塾大学大学院社会学研究科紀要 : 社会学心理学教育学 : 人間と社会の探究 (Studies in sociology, psychology and education : inquiries into humans and societies). No.73 (2012.) ,p.49- 55
JaLC DOI	
Abstract	Affiliative social interactions play a crucial role in the formation and maintenance of social bonding in the form of a cooperative relationship among group members in a wide range of social animals. Behavioural functions of affiliative interactions have been extensively investigated in mammals including primates and carnivores, but little is known about such behavioural functions in birds. Because many bird species form and maintain male–female pair bonding as a cooperative social unit, they are good animal models to study the evolution of cooperative behaviour. In this study, we investigated the involvement of affiliative interactions in the formation and maintenance of pair bonds in a life-long monogamous bird, budgerigar (Melopsittacus undulatus). To verify the involvement of these interactions, we compared the frequency of affiliative interactions between pair bonded and non-pair bonded male–female dyads over 3 months after introducing a novel flock. To characterize the potential frequency change in affiliative interactions, a similar comparison was conducted for aggressive interactions. We observed that affiliative interactions drastically increased together with pair bond formation 2 weeks after introducing the flock and decreased thereafter. However, a certain high frequency level of affiliative interactions was maintained even after pair bond formation. In contrast, aggressive interactions were observed to transiently increase along with pair bond formation but gradually disappeared thereafter. No such change was found in non-pair bonded male–female dyads in both affiliative and aggressive interactions. These results suggest that affiliative interactions are involved in pair bond formation and maintenance.
Notes	論文
Genre	Departmental Bulletin Paper
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN0006957X-00000073-0049

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.

セキセイインコのつがい形成に伴う社会交渉の変化
Relevance of Social Interactions to Pair-bond Formation and Maintenance in Budgerigars, *Melopsittacus undulatus*

一方井祐子[*,**]・伊澤栄一[*]
Yuko Ikkatai, Ei-ichi Izawa

Affiliative social interactions play a crucial role in the formation and maintenance of social bonding in the form of a cooperative relationship among group members in a wide range of social animals. Behavioural functions of affiliative interactions have been extensively investigated in mammals including primates and carnivores, but little is known about such behavioural functions in birds. Because many bird species form and maintain male–female pair bonding as a cooperative social unit, they are good animal models to study the evolution of cooperative behaviour. In this study, we investigated the involvement of affiliative interactions in the formation and maintenance of pair bonds in a life-long monogamous bird, budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). To verify the involvement of these interactions, we compared the frequency of affiliative interactions between pair bonded and non-pair bonded male–female dyads over 3 months after introducing a novel flock. To characterize the potential frequency change in affiliative interactions, a similar comparison was conducted for aggressive interactions. We observed that affiliative interactions drastically increased together with pair bond formation 2 weeks after introducing the flock and decreased thereafter. However, a certain high frequency level of affiliative interactions was maintained even after pair bond formation. In contrast, aggressive interactions were observed to transiently increase along with pair bond formation but gradually disappeared thereafter. No such change was found in non-pair bonded male–female dyads in both affiliative and aggressive interactions. These results suggest that affiliative interactions are involved in pair bond formation and maintenance.

1. はじめに

群れを営む社会性動物では，個体間にしばしば親和交渉や攻撃交渉が生じ，優劣関係や友好関係の形成および維持手段として機能する。哺乳類では，攻撃・親和交渉を介した個体間の優劣・同盟・友好関係が，霊長目や食肉目において広く研究されてきた（Aureli & de Waal, 2000; Kutsukake, 2009）。鳥類

* 慶應義塾大学大学院社会学研究科
** 日本学術振興会

においては，協同繁殖などの特定の生態文脈での研究に限られており，そのような文脈外の平常時の群れに関する個体間の社会交渉と関係形成・維持を調べた研究は，近年カラス科を対象に展開され始めたものの，依然少ない。

社会交渉を介して形成される個体間の関係の中で，鳥類に特徴的ともいえるものは，つがい関係である。特に一夫一妻のつがい関係は，雛への協同給餌，天敵や侵入者からの防衛など，非血縁個体による協力関係の形成および維持メカニズムを理解するための優れたモデルとなる。つがいを形成したオス－メス個体間には，相互羽繕いや相互給餌などの親和行動が頻繁に生じることが，スズメ目やオウム目など複数種で報告されている（McGraw & Hill, 2004; Seibert, 2006; Spoon, 2006）。しかし，つがい関係がいかなる交渉を介して形成され，どのようにして維持されるのかは，断片的な観察記録は散見されるものの，実験検証された報告は，鳴禽の求愛のさえずりを除き，未だない。

Ikebuchi & Okanoya（2006）は，キンカチョウ *Taeniopygia guttata* のつがい形成に伴うさえずり行動の頻度変化を検証した唯一の報告である。彼らは，キンカチョウのオス2個体，メス2個体を一つのケージに入れ，つがいが形成されるまでの10日間，メスに対するオスのさえずり頻度を継続観察した。優位オスのメスへのさえずりは，4個体がケージに導入された初日に最も高頻度に生じ，かつ，さえずりはつがい相手となるメスに選択的に発せられていた。つがいが形成される導入10日後に近づくにつれて，メスへのさえずりは次第に減少した。この結果は，さえずりがつがい形成に関与しており，形成後のつがい関係の維持には関与しない可能性を示唆している。したがって，つがい関係がどのように維持されているのか，また，さえずり以外の行動がどのようにつがいの形成，維持に関与しているのかは明らかではない。

本研究では，長期安定な一夫一妻つがいを形成する社会性の鳥類セキセイインコ *Melopsittacus undulatus* を対象とした。セキセイインコはオーストラリアに生息するオウム目であり，つがい個体と非つがい独身個体による雌雄混成群を形成する（Brockway, 1964a; Wyndham, 1980）。飼育下においては，群れ導入後2～3週間でつがいが形成され（Hile et al., 2000），つがい個体間には相互羽繕いや相互給餌などの親和交渉が高い頻度で生じることが報告されている（Trillmich, 1976a; Seibert, 2006）。このような，つがい特異的な高頻度の親和交渉が，つがい形成に伴ってどのように変化し，かつ，形成後どの程度維持されるのだろうか。

そこで，セキセイインコのオス5個体メス5個体を，群れとして集団ケージに新規に導入した後，社会交渉の頻度変化を調べた。特に，つがい形成に伴う親和交渉の頻度変化の特徴を明らかにすべく，非つがいのオス－メス間の親和交渉頻度と比較し，かつ，攻撃交渉についてもこれらの比較を行った。親和交渉がつがい形成のみに関与しているならば，つがい形成に伴って頻度が上昇し，キンカチョウのさえずりと同様に，つがい形成後は減少することが予想される。一方，親和交渉がつがいの維持にも関与しているのであれば，つがい形成とともに高い頻度で維持されることが予想される。

2. 方法

1）被験体と飼育環境

セキセイインコ成鳥10個体（オス5個体A, B, E, YD, YS；メス5個体c, d, f, g, h）を被験体とした（表1）。これらの個体は，2004年（個体E, c, d, f, g, h），2006年（個体YD, YS），2008年（個体A, B）にペットショップから入手し，以後，本研究開始までに，個体YDとYS，および個体A, E, c, d, f, g, h

表1　群れ構成

個体	性別	年齢	状態	つがい相手
A	オス	4	つがい	f
E	オス	4	つがい	h
YD	オス	3	つがい	g
B	オス	1	つがい	d
YS	オス	1	独身	–
c	メス	4	つがい	E
d	メス	4	つがい	B
f	メス	4	つがい	A
g	メス	4	つがい	YD
h	メス	4	独身	–

は，それぞれ同一ケージにて集団飼育された履歴があった。しかし，これらの集団飼育において，つがいの形成は確認されなかった。性別判定は羽毛軸片からDNAを抽出し，CHD遺伝子にもとづいて行った（Fridolfsson & Ellegren, 1999）。

これらの被験体10個体は，屋内に設置された集団飼育ケージ（W 0.9 × L 0.9 × H 1.3 m^3）に，2008年7月初旬に一斉導入され，集団飼育された。ケージ内には4本の止まり木が設置してあり，全個体が止まるのに十分なスペースが供された。餌と水はケージ内で自由に摂取することができた。飼育室の温度は23 ± 2°Cで維持し，8:00 ～ 20:00を明期とした12時間の明暗周期とした。本実験にかかる飼育および実験手続きは，慶應義塾大学動物実験委員会による承認を得て行われた（承認番号08006）。

2）行動映像記録

集団ケージへの被験体の一斉導入後，個体の行動を映像記録によって観察した。ケージ内の全個体の行動を同時にすべて観察することができるよう，ケージの四隅天井部に4台のビデオカメラ（RYK-2847，SONY）を設置した。4台のカメラからの映像は，4画面分割器を介して1画面上の同期映像データとしてHDDレコーダー（DMR-EH73V, Panasonic）に記録し，行動解析を行った。

つがい形成に伴う交渉頻度の変化を調べるために，2008年7月初旬から同年10月中旬まで映像記録を行った。セキセイインコは2～3週間でつがいを形成することから（Hile et al., 2000），2週間を1フェイズと定義し，一斉導入の7月初旬から3フェイズ（第1フェイズ，7月初旬～中旬；第2フェイズ，7月中旬～8月初旬；第3フェイズ，8月初旬～8月中旬），その後1ヶ月の間隔を空け，さらに2フェイズ（第4フェイズ，9月中旬～10月初旬；第5フェイズ，10月初旬～中旬），合計5フェイズを映像記録の対象とした。映像記録は1日20分行い，各フェイズから任意の3日間分，合計60分の映像データを選び出し，解析対象とした。

3）社会交渉データの抽出と解析方法

つがい間にみられる社会交渉の頻度とフェイズ間変化を調べるために，非つがいオス－メス間を対照群とし，攻撃交渉および親和交渉について両群間で比較を行った。

表2　行動カテゴリ

攻撃行動（Brockway, 1964b）	
威嚇する	相手個体に対して自分の嘴を開く行動
つつく	相手個体に対して自分の嘴を接触させてつつく行動
親和行動（Brockway, 1964b; Trillmich, 1976a）	
嘴を近づける	相手個体の嘴に自分の嘴を近づけた後で頭を縦に振る行動
頭を振る	相手個体に向かって 2回以上頭を縦に振る行動
頭を小刻みに振る（接触なし）	相手個体の嘴に自分の嘴を近づけて左右に動かす行動
頭を小刻みに振る（接触あり）	相手個体の嘴に自分の嘴を接触させて左右に動かす行動
相互給餌	相手個体に餌を吐き戻して与える行動
相互羽繕い	相手の羽繕いを行う行動

映像記録データ中，2個体間で生じた社会交渉を対象に，関与した個体名と攻撃・親和交渉の別を記録した。対峙した2個体が，表2に示した攻撃・親和行動を示し，同時に，次の定義を満たす場合にのみ，攻撃ないしは親和交渉が成立したと判断した。攻撃交渉の成立は，一方の個体が他方の個体に対し攻撃行動を示し，直後2秒以内に，被攻撃個体が後退行動を示した場合とした。被攻撃個体が後退しなかった場合，不成立とみなし，データから除外した。親和交渉は，一方の個体が他方の個体に対し親和行動を示した直後2秒以内に，相手が親和行動を返した場合，あるいは，相手が攻撃行動による拒否を示さなかった場合に成立と判断した。親和行動に対して相手個体が後退，あるいは，攻撃行動によって拒否を示した場合，親和交渉は不成立とみなし，データから除外した。

つがい関係は，第1フェイズから第5フェイズまでの全ての映像記録データにおいて，交尾行動が1回以上観察されたオス－メスに対して定義した（Brockway, 1964b）。オスの交尾行動がメス2個体以上に対して観察された場合は，つがいが安定形成されると予想される第6フェイズにおいて，近接して過ごす時間が有意に長い（Trillmich, 1976a）オス－メスをつがいと定義した。

4）分析方法

オス－メスの各組み合わせにおいて生じる親和交渉および攻撃交渉の頻度について，「フェイズ（1 ～ 5）」と「つがい関係（つがい，n=4; 非つがい，n=21）」の2つの要因が与える影響を調べるために，対応のある2要因の分散分析を行った。等分散性が成立しない場合はGreenhouse–Geisser自由度補正を行うことで分散分析を適用した（Grafen & Hails, 2002）。また，親和および攻撃交渉のフェイズ間の差，つがい・非つがいの差を調べるために，事後検定としてBonferroni法による多重比較を行った。有意水準は5%とした。すべての解析にはSPSS Statistics ver. 19を使用した。

3. 結果

群れ導入後，表1にあるように，4組のつがいが形成された。いずれのつがいも，第2フェイズにおいて最初の交尾行動が観察された。これは，第2フェイズでつがいが形成され，第3フェイズ以降でそれが安定維持されたことを示す。

親和交渉について得られた結果を図1aに示した。2要因の分散分析の結果，親和交渉の頻度につい

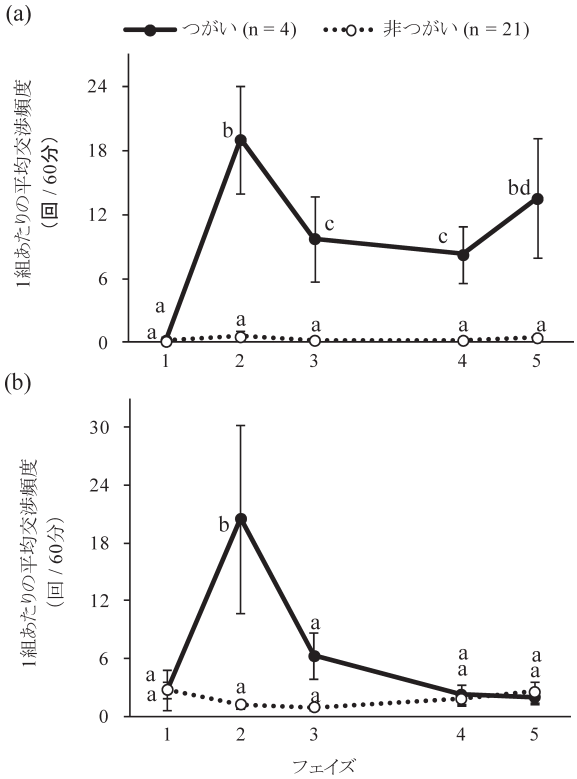

図1　オス－メス間のつがい群および非つがい群の社会交渉頻度。(a) 親和交渉，(b) 攻撃交渉。誤差バーは±1SEMを示す。5%水準で2要因分散分析を行った。有意差が見られたところを異なるアルファベットで示した。

て，フェイズとつがい関係要因の有意な交互作用（$F_{1, 4}$=32.84, p<0.001），および，各要因の有意な主効果（フェイズ，$F_{1, 23}$=35.36, p< 0.001；つがい関係，$F_{1, 23}$=71.81, p<0.001）が見られた。Bonferroni法を用いた多重比較によって，各フェイズにおける，つがい群と非つがい群を比較したところ，第1フェイズのみ有意な差がなく，残る第2～第5フェイズすべてにおいて有意な差が見られた。さらに，各群内においてフェイズ間の比較を行った結果，非つがい群ではいずれのフェイズ間にも有意な差は見られなかった。つがい群においては，第1フェイズと他の4フェイズ，および，第2フェイズと第3，4フェイズとの間に有意な差が見られた。これらの結果は，親和交渉はつがいとなるオス－メス間において高頻度で生じること，さらに，つがい形成時に最も高い頻度を示し，その後減少するものの，一定の高い頻度で維持されることを示す。

攻撃交渉について得られた結果を図1bに示した。2要因の分散分析の結果，親和交渉の頻度について，フェイズとつがい関係要因の有意な交互作用（$F_{1, 4}$=11.42, p<0.001），および，各要因の有意な主効果（フェイズ，$F_{1, 23}$=9.41, p<0.001；つがい関係，$F_{1, 23}$=17.08, p<0.001）が見られた。Bonferroni法を用いた多重比較によって，各フェイズでの，つがい群と非つがい群の攻撃頻度の差を比較したところ，第2フェイズのみ有意な差があり，第1，第3～5フェイズでは有意な差は見られなかった。さらに，各群ごとにフェイズ間の比較を行ったところ，非つがい群ではいずれのフェイズ間にも有意な差は見られ

ず，つがい群では，第2フェイズと他の4フェイズのみに有意な差が見られた。これらの結果は，オス－メス間の攻撃交渉は低頻度でしか生じないものの，つがい形成時に一過的に高頻度で生じることを示す。

4. 考察

本研究の目的は，セキセイインコのつがい形成および維持における，オス－メス間の親和交渉の関与を，頻度変化の点から明らかにすることであった。親和交渉の頻度は，新規群れ導入から2週間後の第2フェイズで最大となり，第3フェイズ以降は減少したものの，一定の高い頻度で維持された。対照的に，非つがいオス－メス間の親和交渉の頻度は低く，フェイズ間の変化は見られなかった。攻撃交渉については，実験期間を通して，つがいと非つがいの間に顕著な差は見られなかったものの，第2フェイズのつがいオス－メス間に，一過性の頻度増加が観察された。これらの結果は，セキセイインコの親和交渉が，つがいの形成と維持の両面に関与しており，つがい形成時，当該オス－メス間に一過的な攻撃交渉を伴うことを示唆する。

つがいオス－メス間の親和交渉の頻度について，第2フェイズと第3フェイズ以降に見られた差は，つがいの形成期（第2フェイズ）と維持期（第3フェイズ以降）での親和交渉の異なる機能を反映している可能性がある。

まず，第2フェイズの親和交渉は，つがい形成過程におけるオスのメスに対する交尾行動に至るまでの試み，つまり，求愛機能としての親和交渉である可能性が高い。Brockway（1964b）は，つがい形成過程において，オスがメスへ親和行動を試みることを記述しており，ここで得られた結果と一致する。また，つがい形成に伴う行動・交渉の頻度増加は，キンカチョウのさえずりにおいても見出されており（Ikebuchi & Okanoya, 2006），求愛行動・交渉の類似した頻度変化パターンとみなすことができる。

第2フェイズの親和交渉が求愛機能を持つとする可能性は，攻撃交渉の結果からも支持される。つがいオス－メス間の攻撃交渉は，唯一第2フェイズにおいて増加しており，親和交渉の増加と同期していた。興味深いことに，Brockway（1964b）は，つがい形成過程において，メスはオスの親和行動を必ずしも受け入れず，攻撃行動によって拒否する，と記述している。これは，つがい形成におけるオス－メス間の親和交渉が，攻撃交渉を伴うことを意味し，まさに本結果と一致する。つまり，第2フェイズにおいて観察された攻撃交渉の増加は，オスがメスへ親和交渉を試みるも拒否された結果を反映している可能性がある。

一方，第3フェイズ以降の親和交渉は，一定の高い頻度で保たれているものの，第2フェイズでみられた攻撃交渉との同期は生じなかった。このことは，第3フェイズ以降の親和交渉が，つがい形成のための求愛行動として機能しているのではなく，むしろ，形成されたつがい関係を維持する機能を持つと考えられる。非つがいオス－メス間には高頻度の親和交渉が観察されなかったことからも，形成されたつがいオス－メス間に特異的な行動であると言える。しかし，本研究の結果からは具体的な機能を明らかにすることはできない。形成されたつがいのオス，メスを長期間隔離すると，群れの再導入時，当該つがいは再形成されないことが報告されていることから（Trillmich, 1976b），つがい関係の維持に社会的な接触は不可欠であり，親和交渉がつがい関係の維持機能をもつ可能性は十分にありうる。また，オスがつがいメスへ高頻度の親和交渉を保つことで他のオスからメスを防衛する機能（Parker, 1974）を

兼ねている可能性も考えられ，今後は，親和交渉が，複数の社会的機能を持つ可能性も視野に入れ，その機能を明らかにする必要がある。

謝辞

本研究は科学研究費補助金（特別研究員奨励費2155562，若手（B）23700319）および文部科学省グローバルCOEプログラム（論理と感性の先端的教育研究拠点，D-09）の支援を受けたものである。

引用文献

Aureli, F., & de Waal, F. B. M. (2000). *Natural Conflict Resolution*. Berkeley: University of California Press.

Brockway, B. F. (1964a). Ethological studies of the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*): non-reproductive behavior. *Behaviour*, 22, 193–222.

Brockway, B. F. (1964b). Ethological studies of the budgerigar: Reproductive behavior. *Behaviour*, 23, 294–324.

Fridolfsson, A. K., & Ellegren, H. (1999). A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology*, 30, 116–121.

Grafen, A. & Hails, R. (2002). *Modern Statistics for the Life Sciences*. San Diego: Oxford University Press.

Hile, A. G., Plummer, T. K., & Striedter, G. F. (2000). Male vocal imitation produces call convergence during pair bonding in budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Animal Behaviour*, 59, 1209–1218.

Ikebuchi, M., & Okanoya, K. (2006). Growth of pair bonding in zebra finches: Physical and social factors. *Ornithological Science*, 5, 65–75.

Kutsukake, N. (2009). Complexity, dynamics and diversity of sociality in group-living mammals. *Ecological Research*, 24, 521–531.

McGraw, K. J., & Hill, G. E. (2004). Mate attentiveness, seasonal timing of breeding and long-term pair bonding in the house finch (*Carpodacus mexicanus*). *Behaviour*, 141, 1–13.

Parker, G. A. (1974). Courtship persistence and female-guarding as male time investment strategies. *Behaviour*, 48, 157–184.

Seibert, L. M. (2006). Social behavior of psittacine birds. In Luescher, A. U. (Ed.), *Manual of Parrot Behavior*, Iowa: Blackwell Publishing, 43–48.

Spoon, T. R. (2006). Parrot reproductive behavior, or who associates, who mates, and who cares. In Luescher, A. U. (Ed.) *Manual of Parrot Behavior*, Iowa: Blackwell Publishing, 63–77.

Trillmich, F. (1976a). Spatial proximity and mate-specific behaviour in a flock of budgerigars (*Melopsittacus undulatus*; Aves; Psittacidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 41, 307–331.

Trillmich, F. (1976b). The influence of separation on the pair bond in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*; Aves, Psittacidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 41, 396–408.

Wyndham, E. (1980). Diurnal cycle, behaviour and social organization of the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Emu*, 80, 25–33.