

鳴禽を対象とした社会的報酬による発声オペラント条件づけ

橘 亮輔^{†*}、池渕 万季[‡]、岡ノ谷 一夫^{†‡}、柳原 真[§]

[†] 東京大学大学院総合文化研究科 〒153-8902 東京都目黒区駒場 3-8-1

[‡] 理化学研究所 脳神経科学研究センター

[§] 帝京大学 先端総合研究機構

E-mail: * rtachi@g.ecc.u-tokyo.ac.jp

あらまし 社会的な相互作用は発声行動を変化させるだろうか？鳴禽類は、互いに声で呼び寄せて集合するなど、同種他個体の社会的反応を引き起こすために特定の声を発する。このことは、彼らはが発声行動と社会的フィードバックを関連付けられることを示唆している。本研究は、キンカチョウを対象に、社会的なフィードバックにしたがって、発声頻度を増減できるかを検証する。そのために、他個体を視認することを社会報酬としたオペラント条件づけにより、適切なタイミングで発声する学習実験をおこなった。発声タイミングは音刺激で提示した。また、それに先行してLED光を文脈刺激として提示した。鳥は、LEDの色によって、発声あるいは沈黙を要求された。予備的な結果は、鳥がLEDの色に従って発声頻度を制御できる可能性を示した。

キーワード 発声オペラント、鳴き交わり、刺激性制御

Vocal operant conditioning with social reward in songbirds

Ryosuke O. TACHIBANA^{†*}, Maki IKEBUCHI[‡], Kazuo OKANOYA^{†‡}, and Shin YANAGIHARA[§]

[†] Graduate School of Arts and Sciences, The University of Tokyo. 3-8-1 Komaba, Meguro-ku, Tokyo 153-8902 Japan

[‡] RIKEN Center for Brain Science

[§] Advanced Comprehensive Research Organization, Teikyo University

E-mail: * rtachi@g.ecc.u-tokyo.ac.jp

Abstract Can social interactions modulate vocal behavior? Songbirds vocalize specific sounds to evoke other conspecifics' social responses, e.g., gathering each other. This suggests that birds can associate vocal behavior with social feedback. The present study assessed whether zebra finches could learn to facilitate or suppress their own vocalization according to social feedback. We performed the operant conditioning using the social reward, where the bird sees its cagemate when the bird vocalizes appropriately in response to tone cues. Further, we provided an LED light as a context cue before presenting the tone cue. We then required birds to switch their response between vocalizing or being silent according to the color of the LED light. Preliminary data showed that birds tended to control vocalization rates depending on the LED color cues.

Keywords vocal operant, call interplay, stimulus control

1. はじめに

鳴禽類の多くは短い発声（コール）を頻繁に鳴き交わす。これは互いに集合することで外敵から身を守り、捕食リスクを下げるためだと考えられている。このことは、他者の存在を確認すること自体が、報酬になりうる可能性を示している。鳴禽は社会集団を形成するための道具として、発声を用いているのだろうか。本研究は、キンカチョウ (*Taeniopygia guttata*) を対象にして、社会性と発声使用の関連を探る。

キンカチョウは群居性をもち、頻繁にコールを鳴き交わす。また、2 個体間の親和性が高いほど鳴き交わり頻度が高く [1]、またどの個体が先に鳴くかについて弱い順位性がある [2] ことから、発声行動と社会的関係性が密接に関連している。他者のコールを聞くとす

ぐさま鳴き返すが、その時間差（オンセット間隔）は約 200ms と非常にはやい [1]。

このコールの発声制御は学習によりある程度変化させることができる。鳴き返しタイミングは予測的であり、鳴き返しを阻害するように別のコールを提示すると、これを避けるように鳴き返しタイミングを変えよう学習する [1,3]。また、オスのキンカチョウでは、さえずり学習と並行して、コールの音響特徴が変形することが知られている。これらのことは、コールの発声タイミングや発声内容について、適応的な学習が可能である可能性を示している。

発声の道具的条件づけは、一般にエサ報酬を用いて様々な動物で研究されてきた。例えば、アカゲザルはエサ報酬で条件づけると発声頻度が増加させられるこ

とが報告されている [5]。また、インコを対象とした研究では、異なる視覚刺激に対して異なる発声を条件づけることができた [6,7]。しかし、社会的接触を得るために発声を使用することについて、直接的に検証した例はなかった。

そこで本研究は、社会報酬による発声の道具的条件づけが成立するかを検証する。そのために、相手を視認することを社会報酬とみなし、これにより発声行動の頻度を増減できるかを実験的に検討する。

2. 方法

キンカチョウ（成鳥メス）について実験を行った。2つのアクリルケージ（24×24×24 cm）を向かい合わせに置き、それぞれのケージに1羽ずつ鳥を配置した（図 1A）。2つのケージの間に仕切りを設置した。この仕切りの中央には電圧をかけると透明化するPDCL（polymer-dispersed liquid crystal）スクリーンを設置した。それぞれの音は、ケージ内に置いたマイク（audio-technica, PRO35）で集音してプリアンプ（YAMAHA, MLA8）で増幅し、オーディオインタフェース（Roland, UA-1010）で32 kHz, 16 bitでデジタル収録した。また、発声のきっかけ刺激として、コールを模して作成したダミーコール音と、白色雑音バーストを提示した。いずれも時間長は100 msであった。これらの音刺激はオーディオインタフェースから出力し、アンプ（Behringer, EUROPOWER EPQ304）で増幅し、スピーカユニット（4Ω, 直径5 cm）から提示した。PDCLスクリーンの電圧やLED点灯・消灯は、マイコン（Arduino）で制御した。これらの実験制御およびデータ収録は、PC上で作動する自作ソフトウェア（図 1B）で制御した。

実験は3段階に分けて行った。第1段階では、緑色LEDと発声の関連付けを学習させた。試行が開始するとLEDが2.4秒点灯し、その直後にダミーコール音を再生した。もし緑色LEDが点灯しているケージの鳥が、ダミーコールから8秒以内に発声すれば、PDCLスクリーンを8秒間透明化した。LEDが青の場合は相手側が発声すればスクリーンが透明化、赤の場合は透明化なしとした。第2段階では、ダミーコールを雑音に置き換えて同じ実験を続けた。第3段階は、発声の抑制が可能かを見るためにおこなった。そのために、LEDが青の場合に先に自分が発声するとスクリーン透明化しなくなるようにした。各段階とも1週間程度の期間継続して実験を行った。

いずれの段階も、1日300試行をおこなった。LED3色それぞれにつき100試行とした。試行間隔は平均90秒とし、±10, ±5秒のジッターを設けた。実験はコール発声頻度の日内変動（図 1C）を鑑み、8:00~15:30の間に行った。

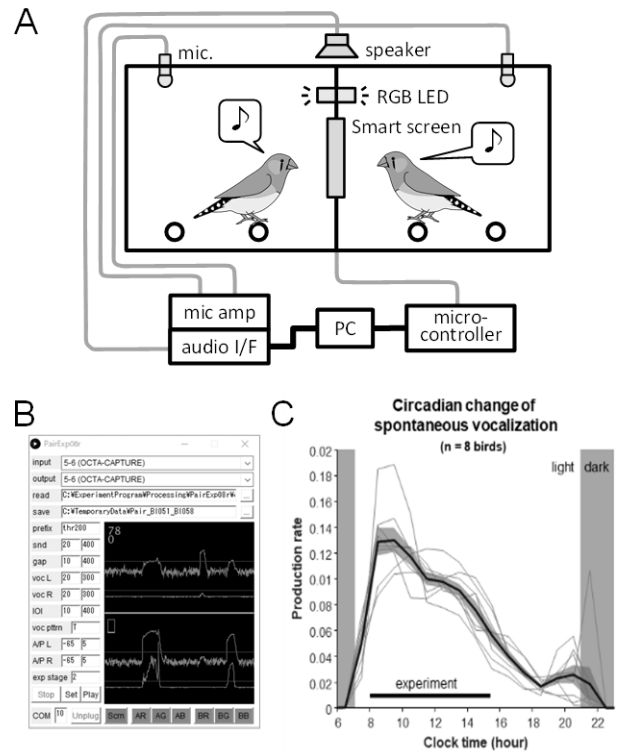


図 1. 実験装置。A. 2つのケージを向かい合わせに配置し、中央の不透明な仕切りには、電圧をかけると透明化するスクリーンを置いた。加えてスピーカー、マイク、LEDをなど置き、これらをPCで制御した。B. 実験制御と声データ収録のためのソフトウェア。C. コール発声頻度の日内変動。

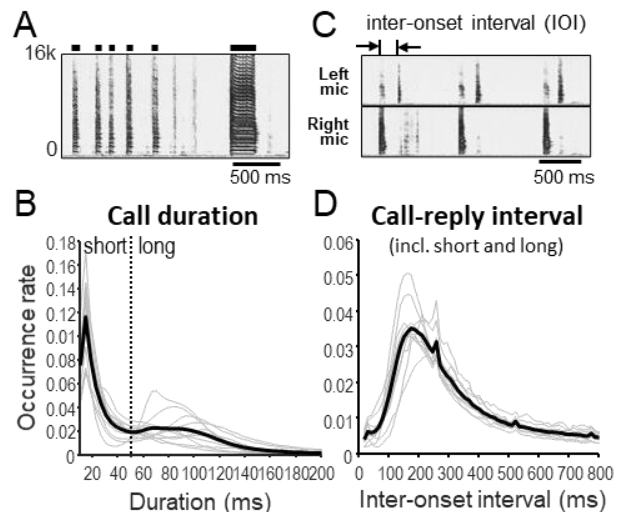


図 2. コールの時間的特徴。A. 1羽のコールのソナグラム。B. コールの時間長の分布。C. 2羽の鳴き交わしのソナグラム。D. 鳴き交わし時間間隔の分布。

3. 結果と考察

自発的に発声されるコール(図 2A)の時間長を調べたところ、60-150ms 周辺と、40ms 以下にピークを持つ二峰性の分布を示した(図 2B)。この実験では、50 ms を閾値として、長いコールについてのみ条件づけを行った。また、一方の鳥がコールを発声してからもう一方が鳴き返すまでの時間間隔(オンセット間隔; 図 2C)は、200 ms 周辺をピークとする分布を示した(図 2D)。これは先行研究の報告[1]と一致する。

3 ペア(6羽)が実験を完遂した。第3段階の最後の600 試行(2日分)について発声頻度を算出した。0~2秒を音提示区間、-2~0秒をLED 提示区間とした。またベースライン区間として、-10~4秒を2秒ごとに分割して設定し(図 3A)、各区間内の発声率を算出した。LED 区間と音提示区間の発声率について、ベースライン区間の平均発声率からの増分を算出した(図 3B)。LED 区間では、LED 色条件によらず、発声率の顕著な増加は見られなかった。一方、音提示区間では、緑(G)条件と青(B)条件で、6羽中4羽で顕著な増加を見られた。他の2羽は減少する傾向があった。赤(R)条件では、一部増加する鳥はいるものの、顕著な傾向ではない。

これらのことから、キンカチョウは手がかり刺激(雑音刺激)に対して鳴き返す行動を獲得し、その行動は文脈刺激(LEDの色条件)に従って制御されることが示唆された。

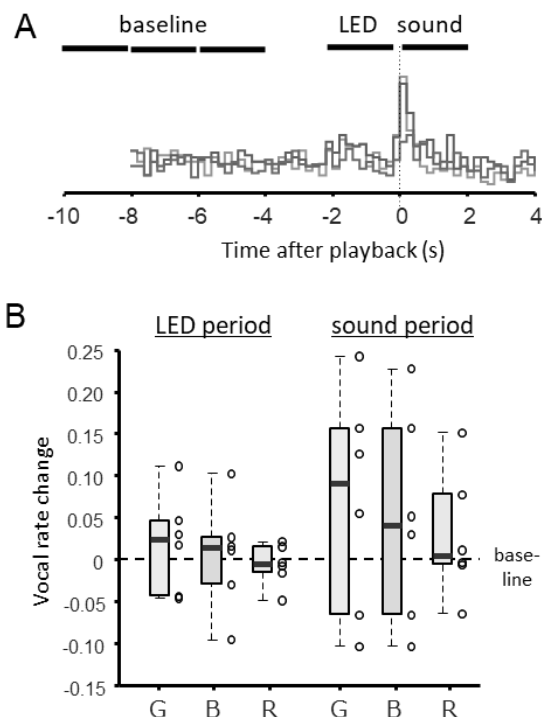


図 3. オペラント条件づけ後の発声率。A. 発声頻度の例。音刺激提示のオンセット時刻をゼロする。黒棒はそれぞれベースライン・LED 提示・音刺激提示区間を示す。B. ベースラインからの発声率の増分。LED 区間と音提示区間について、それぞれLED の色条件(緑 G、青 B、赤 R)ごとの発声率。

文 献

- [1] Benichov JI, Benezra SE, Vallentin D, Globerson E, Long MA, Tchernichovski O. (2016). The forebrain song system mediates predictive call timing in female and male zebra finches. *Curr. Biol.* 26(3):309–318.
- [2] Anisimov VN, Herbst JA, Abramchuk AN, Latanov A V, Hahnloser RHR, Vyssotski AL. (2014) Reconstruction of vocal interactions in a group of small songbirds. *Nat. Methods* 11(11):1135–1137.
- [3] Benichov JI, Vallentin D. (2020). Inhibition within a premotor circuit controls the timing of vocal turn-taking in zebra finches. *Nat Commun.* 11(1):221.
- [4] Sutton D, Larson C, Taylor EM, Lindeman RC. (1973). Vocalization in rhesus monkeys: conditionability. *Brain Res.* 52, 225-231
- [5] Manabe K, Kawashima T and Staddon JER. (1995). Differential vocalizations in budgerigars: toward and experimental analysis of naming. *J. Exp. Ana. Behav.* 63: 111-126
- [6] Manabe K. (1997). Vocal plasticity in budgerigars: various modifications of vocalization by operant conditioning. *Biomed. Res.* 18(Suppl 1): 125-132.