

鳴禽類のメスのさえずりの役割の理解に向けた 音源定位手法の活用に関する一検討

A study on the use of sound source localization techniques to understand roles of female songs in songbirds

古山諒^{1*} 鈴木麗璽¹ 炭谷晋司¹ 有田隆也¹
Ryo Furuyama¹ Reiji Suzuki¹ Shinji Sumitani¹ Takaya Arita

¹ 名古屋大学, Nagoya University

Abstract: 鳥類の特定の分類にみられる、なわばり宣言やメスの誘引の役割がある鳴き声であるさえずりは、従来そのほとんどの種においてオスにのみ存在すると考えられてきたが、最近の研究ではメスにも多くの種で確認されており、祖先ではさえずりは雌雄ともに持っていた可能性も指摘されている。本研究は鳴禽類のメスのさえずりの役割の理解の音源定位手法の活用に基づく一検討として、オオルリのオスとメスのさえずりのプレイバックに対する野生のオス個体の応答をマイクロホンアレイを用いて観測・分析することを目的とする。具体的には、森林内のオオルリのオス1個体に対してオスとメスのさえずりを再生した。最初の試みとして、対象個体の反応として得られたさえずりの音響構造とレパートリー、移動パターンについて、HARKBirdを用いて分析した。予備の実験・分析の結果からは、オス・メスのさえずりを再生した場合、両場合において対象個体がさえずりで応答し、前者の方が後者の場合より強い反応が生じうる可能性や、前者においてより頻繁に生じるさえずりは対象個体がスピーカ周辺を移動後に優先的に発せられる傾向がありうることなどが示唆された。より統制の取れた実験の元で本手法を活用することで、詳細な行動傾向の比較が可能であることが示された。

1 はじめに

さえずりと呼ばれる鳴き声を持つ種である鳴禽類は、さえずりを学習し生成する固有の脳核を持っており、ほかの鳥類に比べ鳴き声に豊富なレパートリーを持つ [3]。従来、さえずりはオスによるなわばり宣言やメスの誘引のための鳴き声のことを指し、「繁殖期のオスが発する長く複雑な鳴き声」と一般的に定義されてきた [2]。しかし、近年の研究 [5] では鳴禽類の7割を超える種にメスのさえずりが存在し、系統的に広く存在していることが指摘されている。また、系統樹の再構築に基づく分析によれば共通祖先はオス、メスのどちらもさえずりを持つことが一般的であり、現在メスがさえずりを持たない種は、進化の過程でさえずりが失われた可能性がある。

北半球の温帯地域では、メスのさえずりを持つ種は南半球の温帯地域や熱帯地域と比べ比較的少ない。この地域でメスのさえずりが失われた理由は、北半球の温帯地域に生息する鳥類によくみられる渡りという行動が関係していると考えられている [3]。渡り鳥では、

オスがメスよりも先に繁殖地に到着し、短期間でなわばりを確立することが一般的なため、メスが年間を通して縄張り意識を持つ種に比べ、なわばり防衛に関する行動を行う必要性が低く、縄張り行動としてのメスのさえずりが失われていった可能性がある。また、かつてはさえずりが社会的結合の維持の役割を果たしており、留鳥と比べて渡り鳥はその必要性が低いという指摘もある。

一方で、北半球の温帯に生息する種でもメスがさえずりを持つものもある。その一つがオオルリ (*Cyanoptila cyanomelana*) である。日本国内ではメスがさえずりを持つ種の報告はまだ少なく、メスの鳴き声を収集するウェブサイト¹では、このオオルリとサンコウチョウのみが登録されている。オオルリは、日本には夏鳥として南西諸島を除く九州から北海道までの全国各地に飛来し繁殖する渡り鳥である [11]。オオルリは、オスがメスより先に繁殖地に到着しなわばりを作るとされており、メスがさえずりを失いやすい条件に該当しているながらも、現在までメスがさえずりを失っていない種である [10]。現在の観測では、メスのさえずりには巢の周囲での敵に対する警戒 [9] やヒナに注意を促す信号

*連絡先：名古屋大学大学院情報学研究所
〒464-8601 愛知県名古屋市千種区不老町
E-mail:

¹<http://femalebirdsong.org/>

[11] の役割があることが推測されており、メスがさえずる状況は限定的であるといえる。一方、メスの鳴き声が現在も消失せずに残る稀な形質であると考え、実生態に関わらずメスのさえずりに対するオス個体の反応を調べることは従来とは異なるメスのさえずりの役割を探るきっかけになる可能性があると考えられる。

Riebel らはメスのさえずりの役割を理解するための課題として、1) メスのさえずりに関する記述の蓄積、2) 雌雄の歌を比べる指標の開発、3) 発生のメカニズムの理解、4) 機能・役割の理解、5) 雌雄両方のさえずりを考慮した系統比較解析を挙げている [6]。4) において、縄張り防衛、パートナーの誘引・識別・刺激、個体の質の宣伝、社会関係の仲介等の役割を検討するための実験手法を提示しており、特に社会関係の仲介の理解において、インタラクティブなプレイバック実験によるさえずりの特徴の分析や、マイクロホンアレイを用いた音源定位に基づく社会ネットワーク分析を提案している。これらの多様な役割の可能性を検討するにあたり、マイクロホンアレイに基づく詳細な行動観測が雌雄ともにさえずる状況での複雑なコミュニケーションの理解のための手立てとなることが期待されているといえる。

以上を踏まえ、本研究は鳴禽類のメスのさえずりの役割の理解の音源定位手法の活用に基づく一検討として、オオルリのオスとメスのさえずりのプレイバックにおける個体の応答をマイクロホンアレイを用いて観測・分析することを目的とする。オオルリは日本三鳴鳥の一種とされ、そのさえずりは美しく種固有の基本的特徴に加えて個体固有のレパートリーがあり、その頻度等により多様なパターンが存在する。メスのさえずりもオスと類似した特徴を持ち、オス程の多様さはないがレパートリーがあり美しい [11]。これらの点でも、マイクロホンアレイに基づく観測の利点を検討するのに適した種であると考えられる。

具体的には、Suzuki らのウグイスに対するプレイバック実験におけるマイクロホンアレイ活用の方法 [8] を踏襲し、森林内のオオルリのオス 1 個体に対してオスとメスのさえずりを繰り返し再生した。これは、オスのさえずりであればなわばりへの侵入個体の再現と考えられ、対象個体はなわばり防衛のため近隣でさえずることが期待される。一方メスのさえずりの場合は同様の状況でさえずりのみメスに差し替えた人工的な状況と考えられる。対象個体の反応の違いをマイクロアレイの音源定位情報を活用して詳細に調べることで、メスのさえずりがどのように認識されうるかを詳細に検討可能と考えた。今回はその最初の試みとして、対象個体の反応として得られたさえずりの音響構造とレパートリー、音源到来方向に基づく移動パターンについて、ロボット聴覚オープンソースソフトウェア HARK [4] を利用した鳥類の鳴き声の観測のためのスクリプト集で

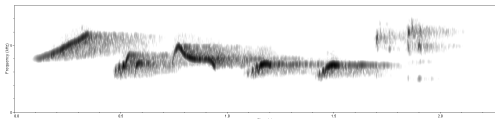


図 1: プレイバック実験で使ったオオルリのオスのさえずり

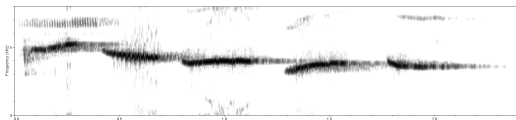


図 2: プレイバック実験で使ったオオルリのメスのさえずり

ある HARKBird [7] を用いて分析した。

2 方法

2.1 実験

2021 年の 6 月 24 日に名古屋大学大学院生命農学研究科附属フィールド科学教育研究センター稲武フィールドにて現地のオオルリのオス 1 羽に対してプレイバック実験を行った。フィールドは主にスギ・ヒノキ・アカマツからなる針葉樹人工林であり、コナラ・シデ・カエデ等の小さな広葉樹パッチが点在する。実験当時はオオルリに加え、ウグイス、センダイムシクイ、コルリ等がさえずり、さらに、エゾハルゼミが鳴く状況であった。実験場所は開けた舗装の無い駐車場であり、周囲を針葉樹・広葉樹に囲まれている。駐車場の中心付近に 8 チャンネルの USB マイクロホンアレイ (TAMAGO-03, System in frontier 社製) を複数台設置し、1 台のノート PC、または、Raspberry Pi を用いた録音ノード [13] に接続した。各マイクで同時に録音するのに加え、PC に Bluetooth で接続したポータブルスピーカーを設置し、一定時間ごとにあらかじめ収録した鳴き声の録音を再生するプログラムを実行した。

実験では、現地を縄張りとするオスの個体に対して、前年に同地で録音されたオス (図 1)、CD 鳴き声ガイド日本の野鳥 [12] に収録されたメスのさえずり (図 2) を 30 秒間隔で 15 分にわたって再生し、それに対するオスの個体のさえずりをマイクで収録した。ただし、再生機材の都合で一部音が鳴らない場合があり、再生回数には若干の違いがあった。実験ごとに 10 分以上の間隔を挟み、オス (M 条件)、メス (F 条件) のさえずりのプレイバック実験をそれぞれ 3 回ずつ計 6 セッショ

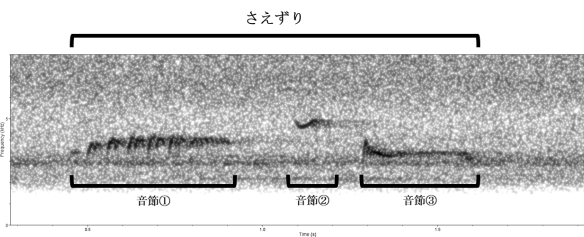


図 3: オオルリ (オス) のさえずりの例。さえずりは複数の音節で構成されており、この例では3つの音節で構成されている。

ン行った。なお、プレイバックの影響がない実験開始前の約 20 分の予備的な観測では、プレイバック時より対象個体のさえずりや移動がわずかであったことから、録音中の行動はプレイバックの影響を受けたものと解釈して解析を行った。

2.2 解析

次の分析を行った。まず、2つのプレイバックの条件において、対象個体の鳴き声の音響構造に違いがあるかを調べた。鳴き声の解析にはフィールド録音を対象とした生物音響解析のためのソフトウェアである Luscinia² で抽出、作成した各さえずりのスペクトログラムを用いた。図 3 はさえずりの一例であり、この例では3つの音節で構成されている。今回は、Luscinia を用いて取り出した各音節について、全時刻において最も強度が大きい周波数値 (最大強度周波数) と、初期時刻と最終時刻における最も強度が大きい周波数値の差分 (周波数帯域) を求めた。いずれもすべての音節の平均値をそのさえずり全体の指標とした。今回はオス、メスのさえずりのプレイバック実験で得られたさえずりのうち、20 個ずつを取り出し解析した。実験の各群の平均値の比較には F 検定を行い、等分散性が認められたため Student の t 検定を用いて比較を行った。有意水準は 5%未満とした。

また、各セッションにおける対象個体のさえずりパターンを、さえずりの種類と個体の移動に注目して解析した。各セッションにおいて、音声分析用ソフトウェアである Praat[1] を用いてオオルリのさえずり区間とその種類を手作業でアノテーションした。その結果、さえずりは 19 種類あることが判明した。次に、オオルリの鳴き声を含み、かつ、エゾハルゼミの鳴き声を含まないように周波数帯を制約 (3700-7500Hz) して

²<http://rflachlan.github.io/Luscinia/>

表 1: 各セッションのさえずり頻度と移動頻度

セッション	M1	M2	M3	F1	F2	F3
さえずり頻度	124	165	173	124	75	70
平均	154.0			89.7		
移動頻度	9	31	17	24	3	3
平均	19.0			10.0		

HARKBird を用いて到来方向に関する音源定位を行った。HARKBird のアノテーションツール上に Praat の結果を読み込み、MUSIC スペクトルを参照しながら各鳴き声の到来方向を抽出した。今回手作業を中心にしたのは、セミ等の他種他個体の鳴き声が混在し、オオルリの鳴き声のみの情報を自動で取り出すことが容易でなかったこと、セッション数が限られているため、すべてを確認した確実なデータを取得することに注力したためである。

以上の結果を用いて、各セッションでのさえずり頻度とその到来方向が 5 度以上変化した回数、2つの条件でのさえずりの種類の頻度分布、各セッションでのさえずり到来方向ごとの種類分布を比較した。

3 結果と考察

はじめに、2種のプレイバック条件における対象個体への基本的な影響として、各セッション中のさえずり頻度と移動頻度を平均値とともに表 1 に示す。いずれの場合もプレイバック音に応じて対象個体の定常的なさえずりが観測されたが、オスのさえずり再生時 (M 条件) の方がより頻繁にさえずり、かつ、頻繁に移動していることがわかる。これは、調査時間内において M 条件の方がプレイバックに誘引され周囲でさえずる時間がより長かったことによると考えられる。一方、メスのさえずりの再生時 (F 条件) においては、開けた空間でメスの鳴き声が繰り返し聞こえる突飛な状況であるが、従来推測される警戒の役割の影響を受けた反応の結果であることや、オオルリのメスの歌はオスの歌とよく似ているために影響は弱いものの類似の反応を引き起こした可能性があると考えている。なお、プレイバックの影響がない実験開始前の約 20 分の予備的な観測では、74 回のさえずりをほぼ 1 か所でさえずっており、上記の結果がプレイバックへの応答であることを部分的に支持するといえる。

次に、音響構造の分析について述べる。図 4, 5 はそれぞれさえずりの平均最高強度周波数、平均周波数帯域を示している。前者はいずれの場合も 3700Hz 程度でほぼ同様であり、オスとメスのプレイバック実験の間で有意な差はなかった (Student t(38), $t = 0.62$, $p = 0.54$)。後者についても有意差は確認されなかった

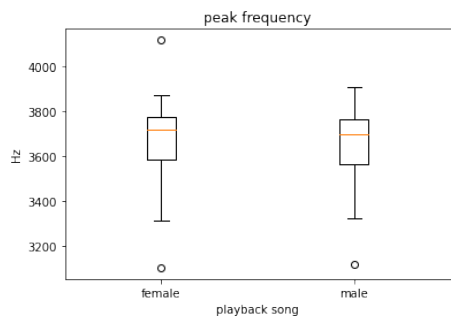


図 4: 2種のプレイバック条件におけるさえずりの最高強度周波数

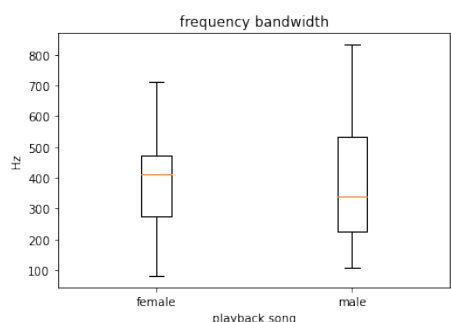


図 5: 2種のプレイバック条件におけるさえずりの周波数帯域

が ($t = -0.41, p = 0.68$), オスの場合は 320Hz, メスの場合は 410Hz 程度であり, メスのさえずりを再生した場合の方がさえずりの始めと終わりの間に若干幅が大きい結果となった。

より詳細なさえずりのパターンを分析するため, 図 6 に 2 種のプレイバック条件におけるさえずりのレパートリー (種類) ごとの頻度を示す。条件に関わらずおおむね種類ごとに一定の割合で発せられているが, 種類ごとに大きな差があることがわかる。より詳細には, 1, 6, 7 番目のさえずりはそれぞれ頻繁であったが, M 条件においてより頻繁な傾向があった。また, 14, 15, 16, 18, 19 番目は M 条件のみにおいて観測された。オスのさえずり再生の方がより頻繁な反応を引き起こしたことが, より多くのレパートリーを生じさせる要因になったことが考えられる。なお, 前述の実験前の予備観測では, 主要なさえずり頻度の多寡の傾向はプレイバック時と類似していたが, 一部のレパートリーは他の種類と比べて相対的にプレイバック条件より頻繁, もしくはより少ない傾向が確認された。短時間の録音のため比較は難しいが, プレイバックの有無, つまり他個体の存在の有無によって使うレパートリーに違いがあること示唆しているかもしれない。

最後に, 各セッションでのさえずりの種類ごとの方向頻度分布を図 7 に示す。同図から, 両条件において

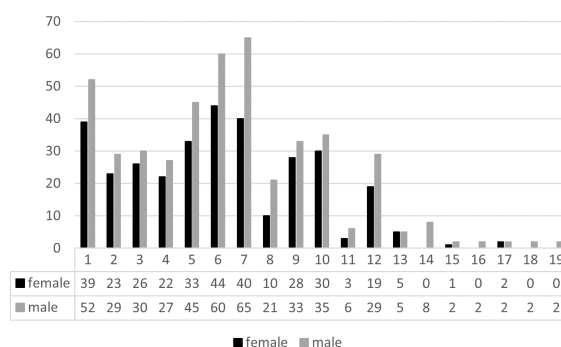


図 6: 2種のプレイバック条件とプレイバックの影響がない場合におけるさえずりのレパートリー別頻度

対象個体はいくつかの決まった方向のソングポストにおいてさえずっていたことがわかる。さえずりが頻繁であった方向では, 主要な種類のさえずりが同程度の頻度で生じていることがわかる。一方, さえずり頻度が少なかった方向では, M 条件において頻度が高かった 1, 6, 7 番目のさえずりがよく観測された。これは, これらのさえずりが移動後に優先的に発せられるものであることを示唆していると考えられ, 雌雄のさえずりの影響に関連して何らかの役割を持つことも考えられる。

4 おわりに

本稿では, 鳴禽類のメスのさえずりが持つ役割を明らかにするための音源定位手法の活用の一検討として, オオルリのオスとメスの鳴き声を用いたプレイバック実験を行った。分析の結果からは, オス・メスのさえずりを再生した場合, 両場合において対象個体がさえずりで応答し, 前者の方が後者の場合より強い反応が生じることが示唆された。メスさえずりへの弱い反応は, 従来推測される警戒の役割の影響を受けた可能性や, オオルリのメスの歌はオスの歌とよく似ており類似の弱い反応を引き起こした可能性等が考えられる。また, オスのさえずり再生時により頻繁に観測されたさえずりの種類が, 対象個体がスピーカ周辺を移動後に優先的に発せられる傾向があることも示され, 何らかの機能を持つ可能性もありうることも示唆された。わずかな試行回数に基づく予備的な知見であるのに加え, 個体の生態的状況の調査や通常時の個体の行動傾向との詳細な比較が必須であり, 上記の結果の一般性やその意味するところはさらなる検討が必要であるのは明らかであるが, マイクロホンアレイを用いた観測により, 役割が未知な要素の多いメスのさえずりに関わりうる詳細な個体の反応を抽出可能であることが示された。

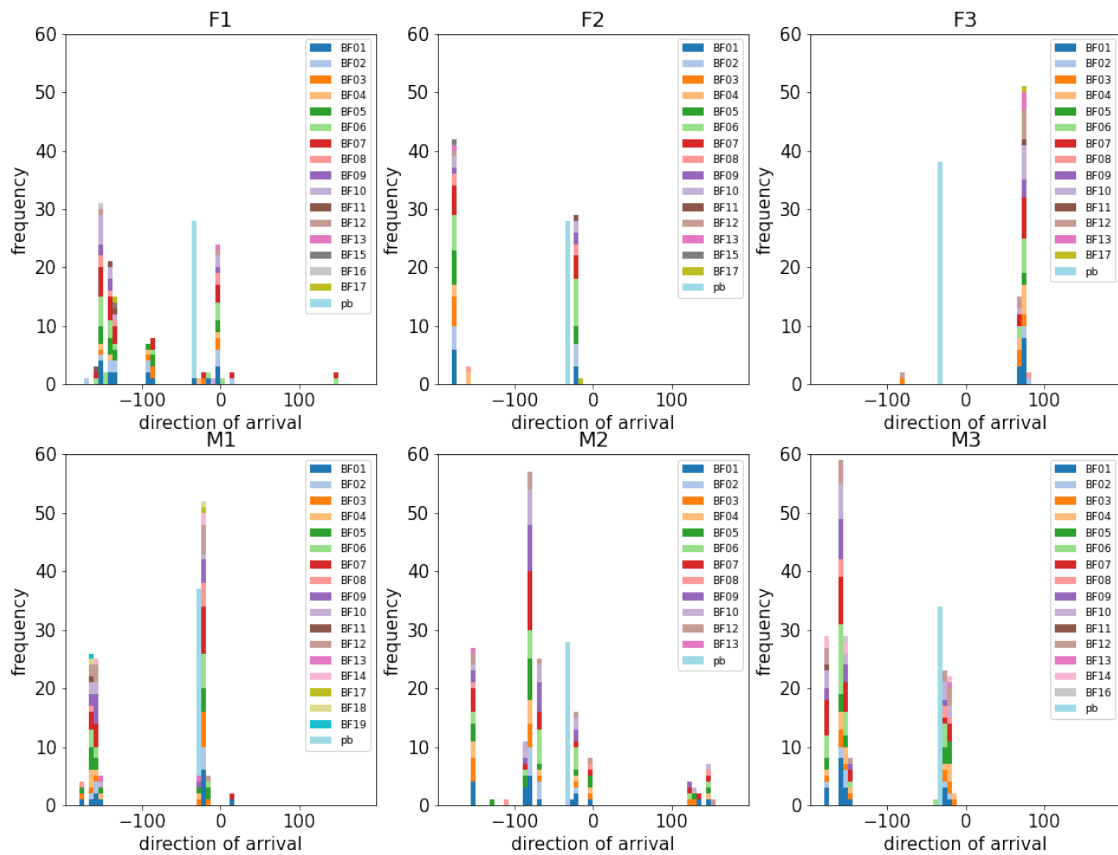


図 7: 各セッションでのさえずりの種類ごとの方向頻度分布 (M*: オスさえずり再生, F*: メスさえずり再生. BF*: 対象個体のさえずり種類, pb: プレイバック音)

今回は、オスとメスのさえずりを対象個体に再生しその反応をみて、メスのさえずりの機能を考察するという、これまであまり例のない探索的な実験であった。オスとメスのプレイバックにおいて反応の差がみられたが、実際の生態に近い状態で実験を行うことも重要である。例えば、実際の観察例のように実験個体の巢の付近でオスとメスのさえずりを再生し、比較するような実験である。鳴き声を出すタイミングや方向を抽出可能である HARK は、今回の実験のように複数の個体による相互作用を可視化し、移動頻度や移動方向ごとの鳴き声の種類を分析することで、従来の手法では困難だったオスとメスの社会的ネットワークの理解において助けになるはずである。今回の実験対象は一夫一妻の繁殖システムを持つオオルリだったが、一夫多妻などの一対以上の個体による繁殖をするものや、社会性を持つ種の実験において HARK を利用した実験はより有効なものとなる可能性がある。

謝辞

高部直紀氏 (名古屋大学) の実験実施への協力、森本元氏 (山科鳥類研究所) の助言に感謝する。本研究の一部は JSPS 科研費 JP21K12058, JP20H00475, JP19KK0260, JP17H06383 (#4903) の助成を受けた。

参考文献

- [1] P. Boersma, "Praat, a system for doing phonetics by computer," *Glott International*, vol. 5, pp. 341–345, 2001.
- [2] C. K. Catchpole and P. J. B. Slater, *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press, 2008.
- [3] N. E. Langmore, "Female birdsong," *Current Biology*, vol. 30, pp. 789–790, 2014.

- [4] K. Nakadai, H. G. Okuno, and T. Mizumoto, “Development, Deployment and Applications of Robot Audition Open Source Software HARK,” *Journal of Robotics and Mechatronics*, vol. 27, pp. 16–25, 2017.
- [5] K. J. Odom, M. L. Hall, K. Riebel, K. E. Omland, and N. E. Langmore, “Female song is widespread and ancestral in songbirds,” *Nature Communications*, vol. 5, 2014, Art. no. 3379.
- [6] K. Riebel, K. J. Odom, N. E. Langmore, and M. L. Hall, “New insights from female bird song: towards an integrated approach to studying male and female communication roles,” *Biology Letters*, vol. 15, 2019, Art. no. 20190059.
- [7] R. Suzuki, S. Matsubayashi, K. Nakadai, and H. G. Okuno, “HARKBird: Exploring acoustic interactions in bird communities using a microphone array,” *Journal of Robotics and Mechatronics*, vol. 27, pp. 213–223, 2017.
- [8] R. Suzuki, S. Sumitani, Naren, S. Matsubayashi, T. Arita, K. Nakadai, and H. G. Okuno, “Field observations of ecoacoustic dynamics of a japanese bush warbler using an open-source software for robot audition hark,” *Journal of Ecoacoustics*, vol. 2, Art. no. EYAJ46.
- [9] 蒲谷鶴彦 and 松田道生, **日本野鳥大鑑**. 小学館, 2001.
- [10] 徐敬善, “オオルリの繁殖生態と美しい構造色の羽,” **野外鳥類学を楽しむ**, pp. 361–375, 2016.
- [11] 徐敬善, “生態図鑑 オオルリ,” *Bird Research News*, vol. 15, pp. 1–2, 2018.
- [12] 松田道生, **CD 鳴き声ガイド日本の野鳥**. 日本野鳥の会, 2016.
- [13] 炭谷晋司, 大和祐介, 鈴木麗壘, 小島諒介, 有田隆也, 中臺一博, and 奥乃博, “野外での鳥類鳴き声観測のための web ベース録音ユニットと可視化ツールの試作,” **第 39 回日本ロボット学会学術講演会予稿集**, 2021, Art. no. 2D4-03.