

# 野鳥の歌コミュニケーション理解への試み

## Understanding bird communication with songs

鈴木 麗壘

名古屋大学 大学院情報科学研究科

Charles E. Taylor, Martin L. Cody

Dept. Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Los Angeles

### Abstract

We report on the current state of our research on temporal partitioning to avoid soundscape overlap by bird communities, based on information theoretical analyses, computational evolutionary experiments, and preliminary recording using HARK.

## 1 はじめに

野鳥の歌行動の調査と分析を行う我々の研究グループ<sup>1</sup>では、近年生物音響学において発展しているマイクロフォンアレイを用いた観測[1]に基づく野鳥の観測手法の開発と分析[2; 3; 4; 5]や、複雑な構造を持つ歌のフレーズ間の遷移ネットワーク構造の分析[6]、歌のアート作品への応用[7]など、幅広い観点で研究活動を行っている。現在、さらなる展開として、野鳥の歌行動における時間的な相互作用ダイナミクスに注目し、観測と分析を行っている。本稿では、北カリフォルニアにおける野鳥の歌の録音を題材にした時間的重複回避行動の多様性に関する予備的分析と、その適応的意義に関する仮説形成のための進化モデルと分析[8]について紹介する。また、HARKを用いた野鳥の歌の録音と分析に関する予備的検討について報告する。

## 2 野鳥の歌重複回避行動に関する予備的解析

### 2.1 野鳥の歌重複回避行動

限られた資源をいかにして効率的に共同利用するかは生物・社会・人工物に遍在する普遍的な問題である。生物においては、資源利用・探索戦略の適応性は最適採餌理論をはじめとして生態学における主要なテーマとして論じられてきた。その中でも、単一の共有資源の同種・異種間での利用の競合を避けるために利用時間が分割される現象

(temporal resource partitioning) は、様々な種と時間スケールにおいて観察されている。

現在、我々は野鳥の歌行動における時間的重複回避に注目している。ある種の鳥（鳴禽類）は、近隣個体への縄張りの主張や繁殖期における異性に対するアピールのために、比較的長い鳴き声である歌（もしくはさえずり）を歌う[9]。特に、早朝の森では数多くの鳥が短い時間に同時に歌う傾向があり、夜明けの合唱と呼ばれている。多くの場合、各個体は周期的に歌行動を繰り返すが、その際、近傍の他個体と同時に歌うのを避ける場合があることが知られており[10; 11; 12; 8]、これには自身の歌をより伝わり易くする働きがあると考えられている。例えば、CodyとBrownによる先駆的な研究[10]では、WrentitとBewick's Wrenが早朝に一分毎に歌を歌う頻度を計測したところ、歌う頻度に周期的な変動があり、そのピークが両種で逆位相になっていることが報告された。また、Poppらは、Wood Thrush, Eastern Wood-Pewee, Great Crested Flycatcher, Ovenbirdの間で一方の種の歌が他方の直後の歌行動に与える影響をプレイバック実験で調査し、どの種も重複回避の傾向があることや、特にOvenbirdは他種の歌の直後に歌う傾向がある一方でWood Thrushはその傾向がないことなど、歌毎の短期間の相互作用においても種間に多様な違いがあることを示した[13]。最近では、熱帯雨林など多くの種が共存する環境においても、特に近い周波数帯域の歌を歌う種が多い種間で時間的重複回避が顕著に観察されること[12]などが報告されている。我々は、このような音空間の時分割による効率的な資源利用は、すべてではないにせよ、野鳥において広く存在するであろうと考えている。

### 2.2 カリフォルニアの野鳥における歌重複回避行動

このような野鳥の群集における重複回避行動がどのような仕組みで実現されているかを明らかにするため、現在、我々の主要な調査地域である北カリフォルニアの野鳥の歌

<sup>1</sup> <http://artsci.ucla.edu/birds/>

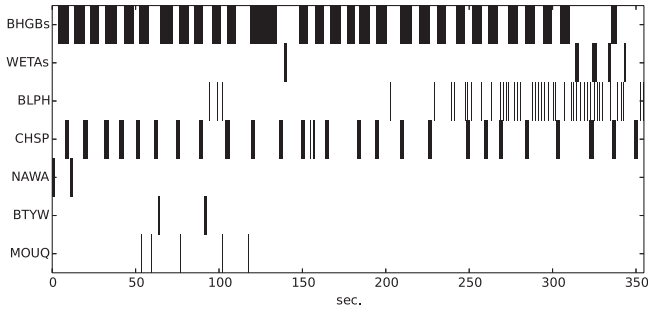


Figure 1: カリフォルニア州アマドール郡での録音における歌行動の時間的ダイナミクス. Black-headed Grosbeak (*Pheucticus melanocephalus*), WETA: Western Tanager (*Piranga ludoviciana*), Black Phoebe (*Sayornis nigricans*), Chipping Sparrow (*Spizella passerina*), Nashville Warbler (*Oreothlypis ruficapilla*), Black-throated Gray Warbler (*Setophaga nigrescens*), Mountain Quail (*Oreortyx pictus*).

重複回避行動の予備的調査と分析を行っている. 本稿では, Figure 1 に示す録音を題材に具体例を紹介する. 同図は, カリフォルニア州アマドール郡の森林において朝6分弱にわたって行われたモノラル録音を分析し, 各種がいつどのくらいの長さの歌を歌っているかを可視化したものである. 横軸が時間, 縦軸のそれぞれが種を表す. 各矩形は1つの歌<sup>2</sup>に対応し, その個体がその時間に歌っていたことを示している. この録音では全7種について各1個体ずつの歌行動が観測された.

同図から, 種毎に歌行動は大きく異なることがわかる. まず, 歌自体に違いがあることがわかる. 例えば, BHGBの歌は全体として他の種と比べて長い. これは, BHGBの歌が短いフレーズの組み合わせから構成されており変化に富んだ長い歌であるためである. 一方, BLPHはパルスのようなとても短い歌を歌う. また, 歌うタイミングにも大きな違いがあることがわかる. BHGBやCHSPは継続的に一定の周期で歌うことを繰り返しているように見えるが, BLPHやBTYWは限られた期間において集中的に歌っているようにも見える. このように, 野鳥はその歌や歌い方に様々な特徴があり, 種特異的で生得的なものもあれば個体学習によって幼少期に獲得されたり変化し続けるものもある. このような多様な特徴を持つ野鳥の群集において, 各種が歌を介してどのように影響し合っているかを明らかにしたいというのが我々の大きな目的である.

そこでまず, Figure 1の時系列データにおいて全体として重複回避行動が観察されるかどうかについて調べた.

<sup>2</sup> BHGBとWETAについては, 1つの歌が短い複数のフレーズから構成されているが, 今回の分析では一連のフレーズ全体を1つの歌とみなすこととした.

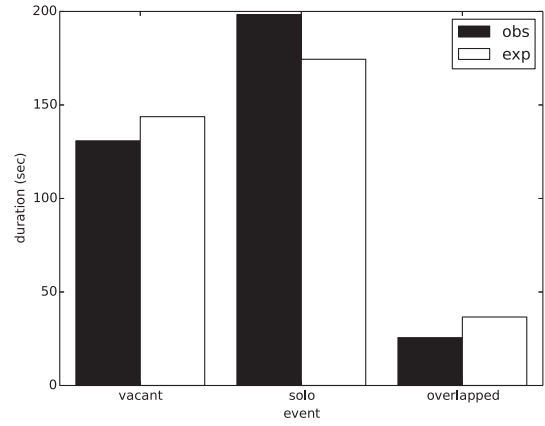


Figure 2: Figure 1の録音における重複回避行動.

各種が歌っていた総時間と録音全体の長さを用いて, 各種がランダムなタイミングで歌ったと仮定したとき, いずれかの種が単独で歌っている時間の期待値を計算することができる. Figure 2は, この方法で算出した, どの種も歌っていない時間 (vacant), 1種のみが歌っている時間 (solo), 2種以上が歌っている時間 (overlapped) それぞれの期待値と, Figure 1の実測値との比較を示したものであり, 有意な差があることを確認している (カイ二乗検定,  $\chi^2 = 7.77, P = 0.0206$ ). 同図から, 期待値に比べて実測値では一種のみで歌う時間が長く, 2種以上が同時に歌う時間の実測値が短いことがわかり, 歌行動の重複回避の傾向が確認できる. つまり, ここに居合わせた7種の個体群全体の相互作用の結果として, 効率的な音空間の時分割利用が実現されていることが推測される.

### 2.3 非対称な種間相互作用の情報論的分析

上記のような重複回避は種間のどのような相互の影響の結果, 実現されているのだろうか. 次に, 各種の行動が他種の直近の歌行動に依存すると仮定し, 複数の時系列間の非対称な影響を定量化する指標である移動エントロピー[14]を用いて分析を行った. 時系列  $Y_t = \{y_t\}_{t=1,2,\dots}$  から  $X_t = \{x_t\}_{t=1,2,\dots}$  への移動エントロピー  $T_{Y \rightarrow X}$  とは, 時系列  $X_t$  の時刻  $t$  から  $m$  期間分の最近の状態  $x_t^m = \{x_t, \dots, x_{t-m+1}\}$  が与えられた時の時刻  $t+1$  での状態  $x_{t+1}$  の不確かさ (=エントロピー) が, もう一方の時系列  $Y_t$  の  $l$  期間分の最近の状態  $y_t^l = \{y_t, \dots, y_{t-l+1}\}$  も同時に与えられた際にどれほど減少するかを示したものであり, この意味で,  $Y_t$  から  $X_t$  に  $T_{Y \rightarrow X}$  だけ情報の流れがあると表現する. 本分析では, 算出されたエントロピーの実質的な影響を把握するために, 移動エントロピーと, 影響元の時系列がランダムであった場合の移動エントロピーの差分である有効移動エントロピー[15]を計算し, 前者が後者に対して有意に大きい ( $t$  検定,  $P < 0.001$ ) 場

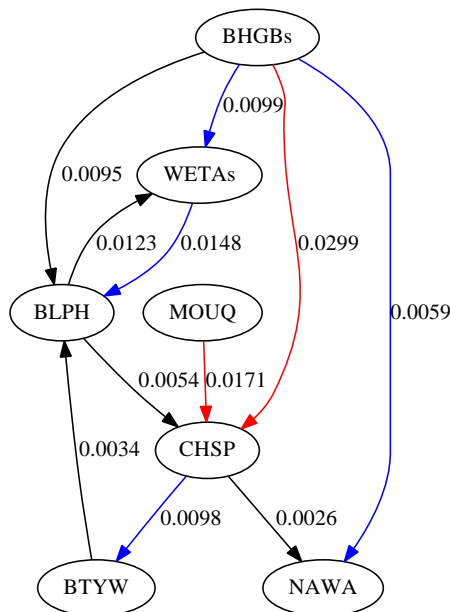


Figure 3: Figure 1 における種間の有効移動エントロピー。

合にのみ情報の流れがあるものとした<sup>3</sup>。

Figure 3 は、種間の有効移動エントロピーを有向グラフで表現したものである<sup>4</sup>。例えば、BHGB から CHSP への有効移動エントロピーが 0.0299 であることを示している。同図から、有意な影響がある関係は限定されており、また、種間で非対称な情報の流れがあることがわかる。特に、BHGB は 4 種に対してリンクが出ているのに対し、BHGB 自身に向かうリンクはない。つまり、BHGB の挙動は集団全体の挙動に影響を及ぼす一方、BHGB 自体はそれ自身のペースで歌行動を行っていることが推測される。我々は BHGB のように群集全体の振る舞いを決める種を driver species と呼んでいる。また、BHGB から最も大きな情報の流れを受ける CHSP も、BTYW、NAWA の 2 種に影響する中心的な種であることを示唆している。この意味で、ある種の階層的な関係があることも推測される。その一方で、NAWA や BTYW は他種から影響を受けるのみであることもわかる。

最後に、情報の流れのある種間において、それが重複回避にどのように利用されているか検討するため、ある種が歌っている際にもう一つの種が歌い出した観測回数と、ランダムに歌い出した際の期待値を比較したところ、CHSP、BLPH、WETA の 3 種は BHGB の歌との重複が期待値を下回り、既に歌われている BHGB の歌との重複を回避する傾向があることがわかった。BHGB からこの 3 種への有効移動エントロピーが有意に大きいのは、既存 BHGB の歌の回避を反映したものであることが推測さ

<sup>3</sup> 計算は各種の歌行動の有無を 1 秒毎に離散化した時系列に対して  $m=l=2$  の条件で行った。

<sup>4</sup> z-score が 2.0 以上のものは青色、3.0 以上のものは赤色で表している。

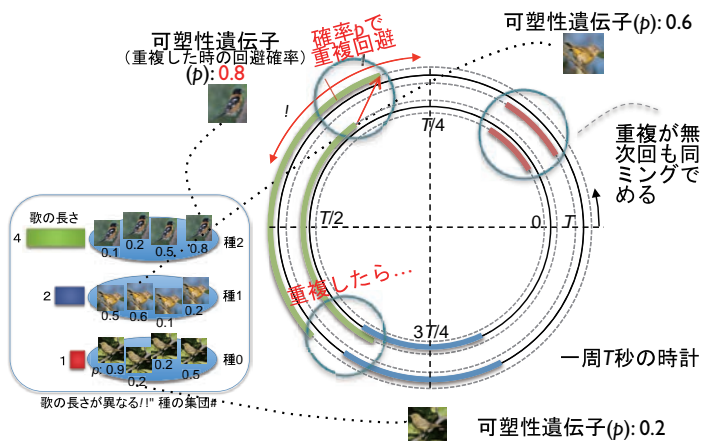


Figure 4: 歌重複回避行動の共進化モデル。歌の長さの異なる複数種の集団から 1 個体ずつ選んで複数のグループをつくる。各グループでは、各個体は基本的には共有する一定の周期で歌行動を繰り返すが、他種の歌との重複に応じて重複回避行動（歌い出すタイミングの微調整）を可塑性遺伝子として持つ回避確率  $p$  で行う（ $1-p$  で調整しない）。自身が単独で歌った時間を適応度とし、各種において適応度の高い個体ほど多く次世代に子孫を残す遺伝的アルゴリズムで各種の集団を進化させる。図は重複したとき次回のタイミングを回避確率でわずかにずらす場合の例である。

れる。

いずれも単純な方法であるが、群集内の非対称な相互作用をおおまかに抽出することができた。本解析は単一の録音に基づく一事例であり、また各手法にも改善の余地が多くあるが、歌行動に基づく種間の複雑な相互作用の構造を明らかにするための第一歩と考えている。

### 3 多様な歌重複回避行動の共進化に関する構成論的モデル

このような種に応じた多様な重複回避の傾向はいくつか報告があり[13]、歌の長さとの関係があることも指摘されている[11]。Ficken らは Least flycatcher と Red-eyed vireo の歌の重複度合いをランダムに歌った場合の期待値と比較し、観測データにおいて有意な重複回避が観察されたと報告している [11]。さらに、短い歌を歌う Least fly catcher は重複を積極的に避ける傾向がある一方、相対的に長い歌を歌う Red-eyed vireo は重複を避けない傾向があることを指摘し、その理由として、長い歌は重複しても一部であるため大きな影響はないが、短い歌の場合は歌全体が消されてしまうためにより深刻であることによる可能性を指摘している。

そこで、種特異的な歌の長さとの回避傾向の関係を行動可塑性の適応的意義や進化の観点から理解するため、歌の

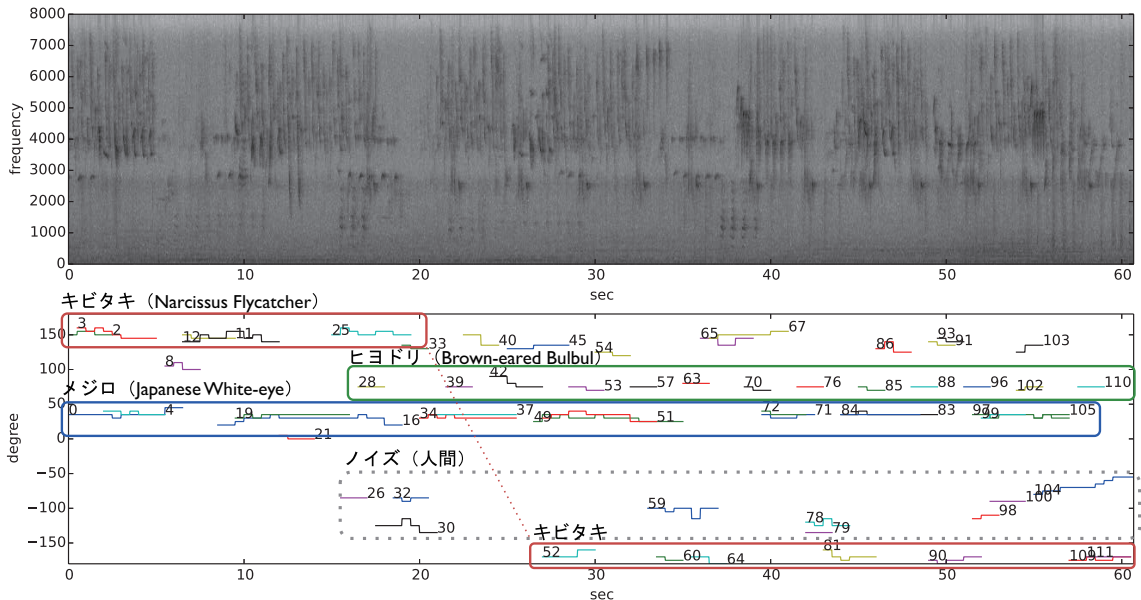


Figure 5: HARK を用いた野鳥の歌の音源定位の例.

長さが異なる複数種からなる集団での歌重複回避行動の共進化モデルを構築した (概要は Figure 4 参照) [8]. 1) 重複した時次回のタイミングをずらす場合, 2) 他種がすでに歌っている場合には歌い出しを遅らせる場合, 3) 直前と直後の他種の歌行動の中間のタイミングになるように次回の歌い出しを調整する場合 (DESYNC-TDMA[16]) の 3 種類の重複回避行動をそれぞれ仮定した際, いずれの場合も重複時の回避確率 (可塑性) が分化するように進化する傾向があることがわかった. 具体的には, 長い歌を歌う種は重複をより気にしない driver species へと進化する一方, 短い歌を歌う種は積極的に重複を避けるように進化する傾向があった. また, 重複回避の多様性が群集全体の情報伝達の効率化に貢献しうることも示唆された (詳細は文献[17]を参照されたい). このような適応的観点からの知見を生態に関する仮説形成等に活かしたいと考えている.

#### 4 HARK を用いた野鳥の歌の録音と分析に関する予備的検討

以上のような種間相互作用を明らかにするには, 様々な環境条件において多数のデータ取得し, 分析する必要がある. しかし, Figure 1 のような分析可能な時系列データを作成する際には, 従来単一のマイクによる録音に対して手作業 (耳作業?) で歌に対してタグ付けを行う場合が多く, コストがかかる. 特に, 重複回避行動を分析するにはソナグラム上や聴き分けでの歌の重複の判別に注意が必要であり多大な労力を要する. また, 同種が複数存在したり, 歌にレパートリーがある場合や, 複数の異なるフレーズから構成される場合[6]もあり, その解析にはさ

らに詳細なタグ付けが必要となる.

このような状況において, 京都大学大学院情報学研究科奥乃博教授を中心に開発が進められているロボット聴覚システムである HARK (Honda Research Institute Japan Audition for Robots with Kyoto University)[18]によるマイクロフォンアレイを用いた自動音源定位や分離, 認識等の技術を利用可能であれば大きなメリットが得られると考えられる. マイクロフォンアレイやセンサーネットワークを用いたシステムは野鳥に限らず音声コミュニケーションを行う種の生態分析に利用されている[1]が, 独自開発であったり高価であったりする場合が多い. 我々の研究グループも, センサーノードの開発を含む音源定位システム[2; 3; 4]や, 同一種内においての歌に基づく個体の自動判別手法[5]などを開発している. 一方, オープンソースで公開されている HARK は, Dev-audio 社の Microcone や Microsoft 社の Kinect などの安価で入手しやすいデバイスを標準でサポートしており, かつ, 音響工学等に関する詳細な知識を必要とせず音源定位や分離等を含むシステムを柔軟に構築できる統一的枠組みが整備されている. HARK を用いた観測システムの有用性が示されれば, 生態観測研究に大きく貢献すると期待できる.

そこで, HARK の音源定位・分離機能の野鳥の歌研究への適用可能性を検討するために, 予備的調査を行った. 2013 年 5 月の愛知県内の都市公園<sup>5</sup>において, Microcone とノート PC を用いて 7 チャンネルの録音を数回試行した. Figure 5 上段は, そこから 1 分間の録音を取り出したソナグラムである. 数種の特徴的な歌の構造が繰り返し出現していることがわかるが, いくつか重なり合っていて

<sup>5</sup> 2013 年 5 月 5 日の午前 8 時~10 時頃, 東三河ふるさと公園にて録音.

確認しにくい部分もある。下段は HARK を用いて音源定位を行った結果である<sup>6</sup>。図中の各線が定位された音源であり、その横の番号は定位された順番を表している<sup>7</sup>。

Figure 5 と分離された各音源を予備的に分析した結果、メジロ、キビタキ、ヒヨドリ、コガラなどの複数種の野鳥の歌行動（もしくは地鳴き）が確認できた。同図の矩形はそのうち周期的な歌行動が比較的明瞭に定位されたものを取り出したものである。メジロは 30 度方向で録音を通して長い歌を繰り返し歌っていたが、1 つの歌が 2 つの音源として並列に定位される傾向があった。キビタキは当初 150 度方向で繰り返し歌い、25 秒付近で-170 度方向に移動しているように見えるが、近い方向の他の音源が定位に影響した可能性もある。また、40 秒以降ではそれまでと異なる歌に切り替えたことがわかった。ヒヨドリは 16 秒付近から 70 度方向で短い歌をやや短い周期で鳴いていたが、同種の別個体の鳴き声（67 番、103 番付近）も観測された。一方、コガラの歌はその存在自体は元の録音から比較的明瞭にいくつか確認できるものの、メジロの長い歌の音源中に現れたり、150 度方向の音源に現れることがあり、どちらが正確な方向か判断しにくい状況であった。

以上の様に、今回の設定で得られた定位データを解析に用いるには補正等が必要だが、タグ付けの際にこのような定位情報があれば大変有益であるといえる。また、分離音源に基づく種の分別やクラス分けの自動化なども可能になればさらに有益であるといえる。複数のマイクロホンアレイのノードからなるネットワークを用いて地理的な構造も含んだデータを容易に取得できれば、より正確に歌行動の相互作用ダイナミクスを分析し興味深い知見を得ることが期待できると考えられる。今回は録音後のオフラインでの分析であったが、HARK のリアルタイム処理を活用すれば、近隣個体の歌行動に応じてリアルタイムに歌を再生することでインタラクティブなプレイバック実験も可能であることも示唆されたといえる。今後も調査を進め、歌に基づく野鳥間相互作用構造の分析につなげたいと考えている。

## 5 Conclusion

本稿では、野鳥の歌コミュニケーション理解への試みとして、野鳥の群集における歌行動の重複回避メカニズム理解のための実データの情報論的分析、構成論的モデルに基づく回避行動の共進化ダイナミクスの検討、および、HARK を用いた野鳥の歌行動の録音と音源定位の予備的調査について紹介した。いずれもまだ初期的段階である

<sup>6</sup> HARK1.9.9 を使用。1K~10KHz の周波数を用いて歌に対応した音源を多く定位可能なように MUSIC スペクトルと音源定位に関するパラメータ設定をいくつか行い解析した後、多くの場合ノイズであった持続時間 1 秒以下の音源を一意に取り除いた。より詳細な調整により大きな改善が見込まれると考えている。

<sup>7</sup> なお、ソフトウェア上では番号を押すと対応したデータが再生されるようになっている。

が、このような情報論的・構成論的・生態的アプローチを組み合わせて野鳥の歌行動の生態とその適応的意義を明らかにしていきたいと考えている。

## Acknowledgements

野鳥の歌の録音分析システム試作にあたり、京都大学大学院情報学研究科奥乃博教授を初め HARK 開発チームに助言頂いた。また、録音した種の判別については川島賢治氏（日本野鳥の会、豊田市自然観察の森）に助言頂いた。ここに御礼申し上げる。

## 参考文献

- [1] D. Blumstein, D. J. Mennill, P. Clemins, L. Girod, K. Yao, G. Patricelli, J. L. Deppe, Krakauer A. H., C. Clark, K. A. Cortopassi, S. F. Hanser, B. McCowan, A. M. Ali, and A. N. G. Kirshel. Acoustic monitoring in terrestrial environments using microphone arrays: applications, technological considerations and prospectus. *Journal of Applied Ecology*, 48:758–767, 2011.
- [2] T. C. Collier, A. N. G. Kirschel, and C. E. Taylor. Acoustic localization of antbirds in a mexican rainforest using a wireless sensor network. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 128:182–189, 2010.
- [3] S. Cai, T. Collier, L. Girod, R. E. Hudson, K. Yao, C. E. Taylor, and M. Bao. Voxnet acoustic array for multiple bird source separation by beamforming using measured data. In *Proceedings of the 12th international conference on Information processing in sensor networks (IPSN'13)*, pages 355–356, 2013.
- [4] Z. Harlow, T. Collier, V. Burkholder, and C. E. Taylor. Acoustic 3d localization of a tropical song bird. In *IEEE China Summit and International Conference on Signal and Information Processing (ChinaSIP)*, 2013.
- [5] J. G. Arriaga, G. Kossan, M. L. Cody, E. E. Vallejo, and C. E. Taylor. Acoustic sensor arrays for understanding bird communication. identifying Cassin's Vireos using SVMs and HMMs. In P. Liò, O. Miglino, G. Nicosia, S. Nolfi, and M. Pavone, editors, *Proceedings of the Twelfth European Conference on the Synthesis and Simulation of Living Systems (ECAL2013)*, pages 827–828. MIT Press, 2013.

- [6] K. Sasahara, M. L. Cody, D. Cohen, and C. E. Taylor. Structural design principles of complex bird songs: A network-based approach. *PLoS ONE*, 7:e44436, 2012.
- [7] R. Suzuki, S. Yamaguchi, M. L. Cody, C. E. Taylor, and T. Arita. iSoundScape: Adaptive walk on a fitness soundscape. In C. Di Chio, editor, *Applications of Evolutionary Computation, LNCS 6625 (Proc. of the 9th European Event on Evolutionary and Biologically Inspired Music, Sound, Art and Design (EvoMUSART2011))*, pages 404–413. Springer, 2011.
- [8] R. Suzuki, C. E. Taylor, and M. L. Cody. Soundscape partitioning to increase communication efficiency in bird communities. *Artificial Life and Robotics*, 17(1):30–34, 2012.
- [9] C. K. Catchpole and P. J. B. Slater. Bird song: Biological themes and variations, 2008.
- [10] M. L. Cody and J. H. Brown. Song asynchrony in neighbouring bird species. *Nature*, 222:778–780, 1969.
- [11] R. Ficken and M. Ficken. Temporal pattern shifts to avoid acoustic interference in singing birds. *Science*, 183(4126):762–763, 1974.
- [12] R. Planqué and H. Slabbekoorn. Spectral overlap in songs and temporal avoidance in a peruvian bird assemblage. *Ethology*, 114:262–271, 2008.
- [13] J. W. Popp, R. W. Ficken, and J. A. Reinartz. Short-term temporal avoidance of interspecific acoustic interference among forest birds. *Auk*, 102:744–748, 1985.
- [14] T. Schreiber. Measuring information transfer. *Physical Review Letters*, 85:461–464, 2000.
- [15] R. Marschinski and H. Kantz. Analysing the information flow between financial time series: An improved estimator for transfer entropy. *The European Physical Journal B*, 30:275–281, 2002.
- [16] J. Degesys, I. Rose, A. Patel, and R. Nagpal. DESYNC: Self-organizing desynchronization and TDMA on wireless sensor networks. In *International Conference on Information Processing in Sensor Networks (IPSN)*, pages 11–20. IEEE Press, 2007.
- [17] R. Suzuki, C. E. Taylor, and M. L. Cody. Soundscape partitioning to increase communication efficiency in bird communities. In *Proceedings of the 17th International Symposium on Artificial Life and Robotics*, pages 985–988. ALife Robotics Corporation Ltd., 2012.
- [18] K. Nakadai, T. Takahashi, H. G. Okuno, H. Nakajima, Y. Hasegawa, and H. Tsujino. Design and implementation of robot audition system 'HARK'—open source software for listening to three simultaneous speakersh. *Advanced Robotics*, 24:739–761, 2010.