

鳥の複雑なさえずりの進化的デザイン

名古屋大学・大学院情報科学研究科 笹原 和俊*

Graduate School of Information Science, Nagoya University

Kazutoshi Sasahara

概要

鳥類の中には多様な音要素で構成される複雑なさえずり(歌)をもつ種がいるが、このような歌にはどんなデザイン原理が働いているのだろうか。本研究では、オオムジツグミモドキ(California Thrasher)の歌を2種類のネットワークと情報エントロピーを用いて解析し、複雑な歌の構造とダイナミクスを調べた。その結果、オオムジツグミモドキの歌はスモールワールド構造をもつこと、決定論的な遷移と非決定論的な遷移が共存すること、1次マルコフ過程程度の文脈依存性をもつことが明らかになった。

1 導入

鳥類のさえずり(歌)は、縄張りを巡るオス間競争やメスへの求愛に使用される音声コミュニケーション信号で、種ごとにさまざまな構造をもつ [1]。ミヤマシトド(White-crowned Sparrow)のように数種類の音要素が定型的に繰り返される単調な歌がある一方で、オオムジツグミモドキ(California Thrasher)のように100種類を超える多様な音要素からなる長くて複雑な歌がある。複雑な歌にはどんなデザイン原理が働いているのだろうか。これはコミュニケーション信号の進化の手がかりとなる重要な問題である。しかし、歌の複雑さは歌または音要素の種類の多さで測られることが多く、歌の構造(音要素の関係性)についてはまだわかっていないことが多い。

そこで、複雑な歌のデザイン原理を調べるために、北米に生息するオオムジツグミモドキのオスの成鳥の自発的な歌を録音した。この鳥は同所的に生息する他種の歌を模倣することや、多種多様な音要素をもつことが知られている [2]。図1は歌の一部(20秒間)を可視化した例で、横軸は時間、縦軸は音の周波数、濃淡は音の強さを表し、同じ種類の音要素は同じ番号で示されている。このように、オオムジツグミモドキの歌は多様な音要素からなる複雑な時系列で、通常短いもので数秒、長いものでは数分続く。録音データを音響分析したところ2897個、182種類の音要素が同定された。以下では、この複雑なさえずりの解析の主要な結果について述べる(詳細は [4] を参照)。

*sasahara@nagoya-u.jp

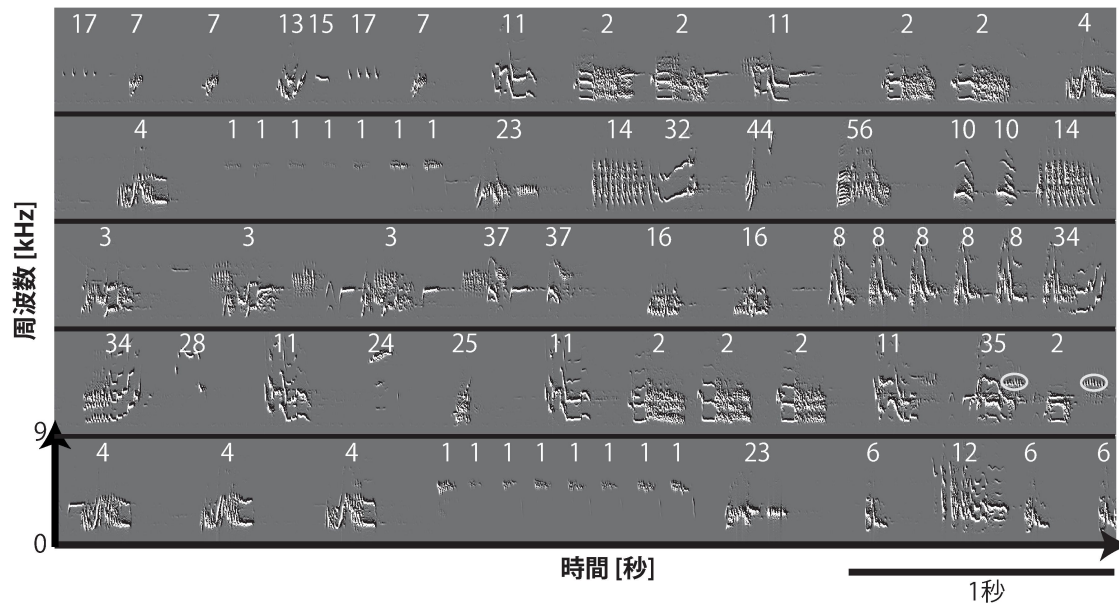


図 1: オオムジツグミモドキの歌の例.

2 さえずりの構造

歌の全体的な構造特性を知るために、異なる音要素間の遷移関係に着目する。簡単化のために同一の音要素への遷移(自己遷移)はここでは考慮しない。音要素の種類をノード、音要素間の遷移をリンクとしてネットワークを構成し、これをここでは「歌ネットワーク」と呼ぶ。リンクは2種類あって、遷移方向を考慮しない場合は無向リンク、考慮する場合は有向リンクを使用する。録音データから構成した歌ネットワーク無向版が図2Aで、これを平均頂点間距離 L (遷移可能性の指標)、クラスター係数 C (ノードのまとまり具合の指標)、次数分布 $P(k)$ (リンク数の分布)、これら3つの構造指標で特徴付ける [3]。

この歌ネットワークを、同数のノードとリンクをもつランダムグラフを1000個作って比較したところ、これらは異なる構造特性をもつことがわかった。歌ネットワークの L は3.15、ランダムグラフのそれは 2.98 ± 0.09 で、どちらもネットワークサイズの182と比べて同程度に小さく(有意差なし)、これは約3回の遷移で任意の音要素から任意の音要素に遷移できることを意味している。一方、歌ネットワークの C は0.21、ランダムグラフのそれは 0.03 ± 0.01 で、前者は後者の約7倍大きいことから ($P < 0.001$)、歌には共起する音要素のパターンが多く存在することがわかる。そして、歌ネットワークの $P(k)$ はロングテールをもつ分布に(図2B)、ランダムグラフの分布はベル型になった。これは歌ネットワークにはハブとなる遷移多様性の大きい音要素が存在していることを示している。小さな L 、大きな C 、非ベル型の $P(k)$ という特徴から、オオムジツグミモドキの歌ネットワーク無向版はスモールワールド・ネットワーク ([6]) であることがわかった(スモールワールドネス値は6.62)。

次に、歌の局所的な構造特性を知るために歌ネットワーク有向版を構成し、「遷移モチーフ」の含有比率を調べる。遷移モチーフはノードごとにリンクの入次数と出次数の組み合

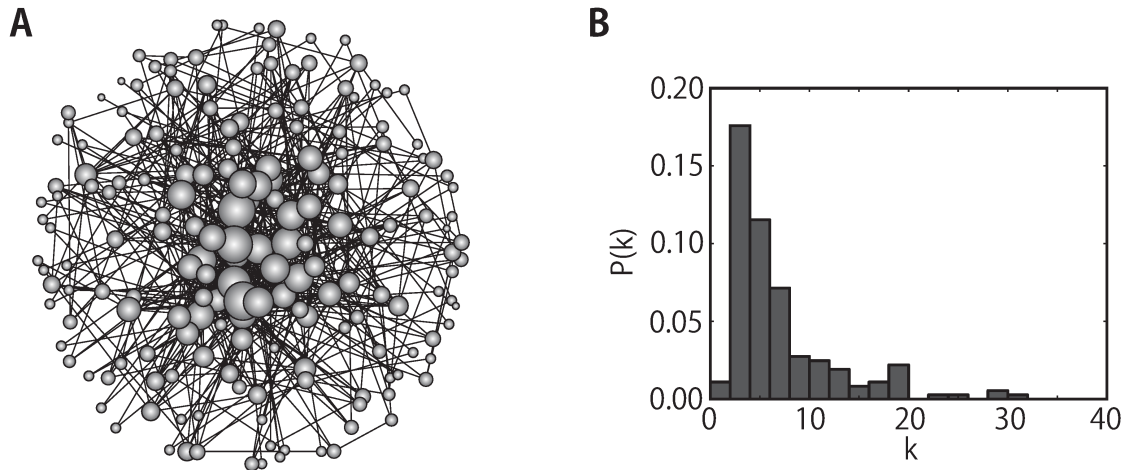


図 2: 歌ネットワーク無向版とその次数分布.

わせで決まり、一方通行型、分岐型、ボトルネック型、砂時計型、マージン型の5種類がある。一方通行型とボトルネック型は次の遷移先が一意に決まるので決定論的遷移を生み出し、分岐型と砂時計型は行き先が複数あるので非決定論的遷移を生み出す。歌ネットワーク有向版と対応するランダムグラフにおいて、遷移モチーフの含有比率を比較した結果が図3である。歌ネットワークは一方通行型とボトルネック型を多く含んでいるのに対し、ランダムグラフは砂時計型で占められている。歌ネットワークにおける決定論的遷移と非決定論的遷移の比は3:7、ランダムグラフ場合は1:7であることから、歌ネットワークには歌の規則性と多様性を生み出す局所的構造が共存していることがわかった。

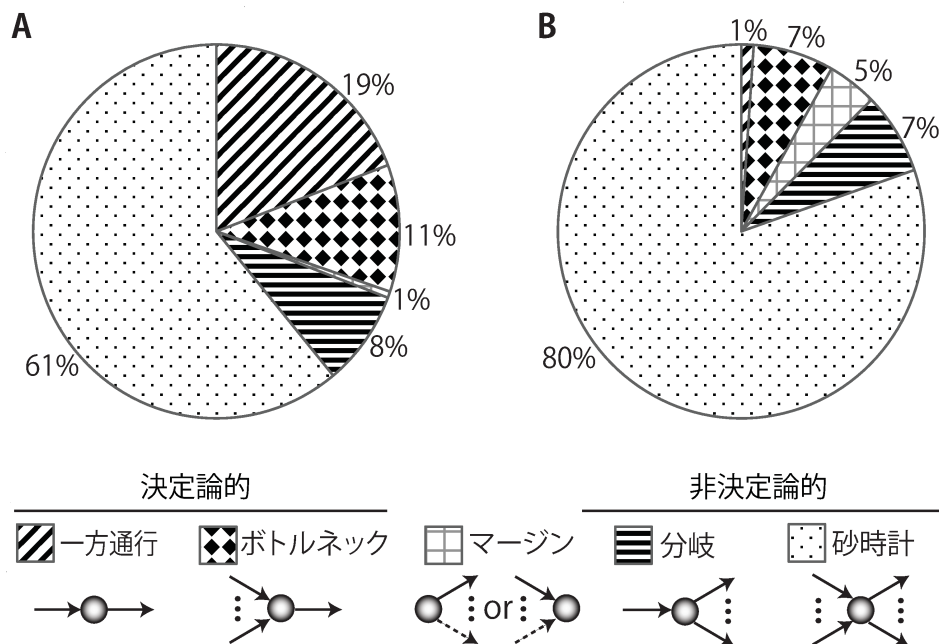


図 3: 歌ネットワーク有向版とランダムグラフに含まれる遷移モチーフ.

3 さえずりのダイナミクス

音要素の系列的な発声を情報源からの情報の生成と考え、系列予測という観点からさえずりのダイナミクスを考える。これを定量化するために、次の状況を想定して情報エントロピー H を計算する [5]。 H_0 はどの音要素も一様確率で出現する場合、 H_1 は頻度に応じた確率で次の音要素が出現する場合 (0 次マルコフ過程または i.i.d. 過程)、 H_2 は現在の音要素に依存した確率で次の音要素が出現する場合 (1 次マルコフ過程) である。歌の系列、歌の音要素の順番をシャッフルした系列、全ての音要素が一様に出現するランダム系列の情報エントロピーを比較する。

図 4 は異なる 7 つの録音データごとに歌の系列の情報エントロピー (丸) とその平均値 (実線)、シャッフル系列の情報エントロピー (破線) とランダム系列のそれ (一点鎖線) を示している。ランダム系列の場合は次数が上がっても情報エントロピーの値はほぼ一定となる。もし歌の系列が一様ランダムならばこのように振る舞うはずだが、歌の系列の場合は次数が上がるにつれて情報エントロピーが減少し、特に H_1 と H_2 の間で大きく減少している。シャッフル系列でも同様の傾向は見られるものの H_1 と H_2 の間の情報エントロピーの減少はそれほど大きくない。そして、歌の系列の H_2 は約 1 ビットであることから、現在の音要素がわかると次に出現する音要素が二択程度の不確実性で決まることがわかる。以上のことから、オオムジツグミモドキの歌の生成ダイナミクスは 1 次マルコフ過程で近似できることがわかった。

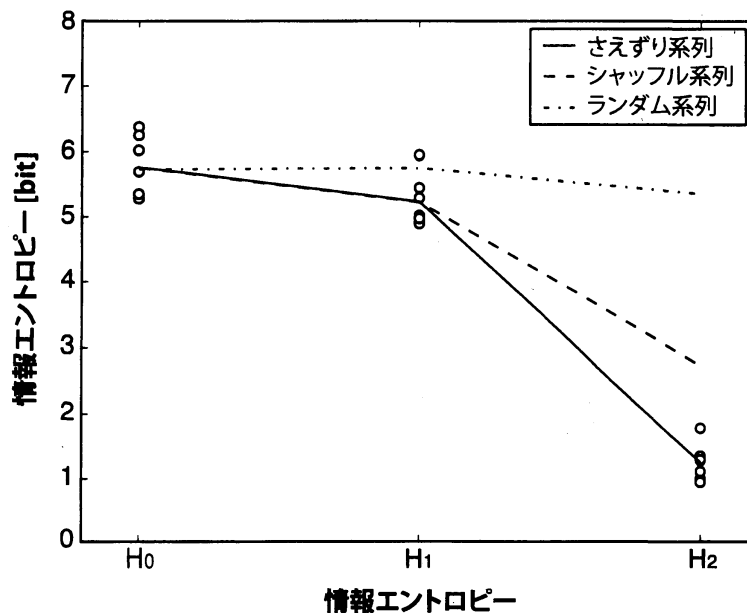


図 4: 歌系列と疑似歌系列の情報エントロピー。

4 結語

オオムジツグミモドキの歌では、多様な音要素はスモールワールド・ネットワークに組織化され、そこでは決定論的な遷移と確率的な遷移が共存し、文脈依存的なダイナミクス(1次マルコフ過程)によってが複雑なさえずりが生み出されていることがわかった。別の調査地で録音したオオムジツグミモドキのさえずりでも同様の結果が確認されている [4]。

このようなデザイン原理は、聞き手(ライバルとなるオスや求愛対象のメス)とのコミュニケーションに大きな影響を与え、強いては進化レベルでコミュニケーション信号の構造変化に影響を与えると考えられる。今後、ネットワークに基づく同様の解析が他の鳥類や他の動物種の信号にも適用され、比較研究が進めば、生物のコミュニケーション信号の進化に関する新しい知見が得られると期待できる。

謝辞

本研究は JSPS 科研費 18800083 および 24700291 の助成を受けたものです。

参考文献

- [1] C. K. Catchpole and P. J. B. Slater. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge University Press, 2nd edition, 2008.
- [2] M. L. Cody. California Thrasher (*Toxostoma redivivum*). *The Birds of North America Online*; (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the *Birds of North America Online* <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/323>, 1998.
- [3] M. E. J. Newman. The Structure and Function of Complex Networks. *SIAM Review*, Vol. 45, pp. 167–256, 2003.
- [4] K. Sasahara, M. L. Cody, D. Cohen, and C. E. Taylor. Structural Design Principles of Complex Bird Songs: A Network-based Approach. *PLoS ONE*, Vol. 7, No. 9, p. e44436, 2012.
- [5] C. E. Shannon. A Mathematical Theory of Communication. *Bell System Technical Journal*, Vol. 27, pp. 379–423 and 623–656, 1948.
- [6] D. J. Watts and S. H. Strogatz. Collective Dynamics of ‘Small-world’ Networks. *Nature*, Vol. 393, No. 4, pp. 440–442, 1998.