数理解析研究所講究録
第 1551 巻 2007 年 87-92

アマガエル発声行動における同期現象と その数理モデル解析

東京大学・生産技術研究所　合原 一幸 (Kazuyuki Aihara)
Institute of Industrial Science, University of Tokyo
京都大学・情報学研究科　合原 一究 (Ikkyu Aihara)
Graduate School of Informatics, Kyoto University
科学技術振興機構 ERATO　津元 国親 (Kunichika Tsumoto)
ERATO, Japan Science and Technology Agency

1 はじめに

生物システムにおいては，多様な時空間スケールでリズム現象が観察される [1,2]．そして，このような生物システムのリズム現象を数理的にモデル化し解析するための方法論，たとえば位相記述法や位相縮約法 [3] などが開発されている．

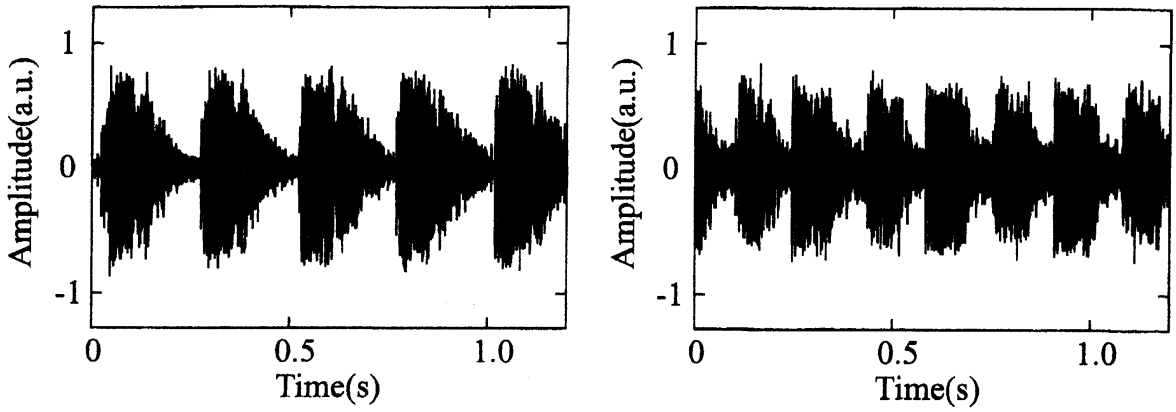
本稿では，ニホンアマガエル (*Hyla japonica*) [4,5] の発声行動をとり上げ，その数理モデルと分岐解析に関する筆者らの研究を紹介する [6–11] とともに，本研究の分岐解析に用いた分岐解析ツールの概要についても解説する．

2 ニホンアマガエルの発声行動と同期現象

ニホンアマガエルは北海道から屋久島までのほぼ日本全域に生息するカエルであり，春から夏にかけて集団で鳴く様子を観察できる．オスは発声する一方で，目の後ろの鼓膜を介して他のオスの鳴き声を知覚できる．そのため，たくさんのオスのニホンアマガエルが一斉に鳴くような状況は，複数のカエルが音声を介して相互作用するシステムとしてモデル化できよう．

本研究の基礎となったのは，ニホンアマガエルのオスの単独ないしは２匹での発声行動実験である [6–10]．まず夕刻に京都市左京区内の水田において，活発に鳴いている個体を選んで捕獲した．その後，それぞれの個体を別々の容器に入れ自発的な発声行動を一つのビデオカメラを用いて記録する実験を行なった．これら一連の実験は，カエルを捕獲した日の夕方から明け方にかけて行ない，翌朝には実験に用いた個体をリリースした．この間，照明をつけた状態で実験を行ない，音声と共に映像を記録した．

記録した音声データを解析した結果，単独ではほぼ周期的に鳴くこと (図 1(a) 参照)，２匹では交互に鳴くことが明らかになった (図 1(b) 参照) [6–10]．２匹の発声行動についてさらに詳しく調べたところ，最初に１匹が単独で鳴き始め，その後しばらくしてから２匹目が鳴き始めること，２



(a) 1匹単独の音声波形　　(b) 2匹の音声波形

図1　実験で記録された音声データ波形.

匹が交互に鳴く状態がしばらく続いた後，最初に鳴いていた個体が先に鳴くのを止め，後から鳴き始めた個体が単独で鳴くことがわかった [7–9].

次に，数理モデルを用いた解析を行ない，単独では周期的に振舞う二つの振動子が結合した状態においてはほぼ逆位相で同期する現象として，上記の同期した発声行動を定性的に説明できることを示した [6,7]. 本稿では，この数理モデルを3振動子系に拡張し [10]，3匹のアマガエルの発声行動を予測する [11].

3　分岐解析ツールの開発

一般に，非線形力学系に生じる種々の解を解析的に求積することは困難である．そのため，分岐解析には計算機を援用した数値計算が重要な役割をはたす.

系に生じる分岐を調べるために，以下の3つの手順を考える.

(1) 数値シミュレーションにより，平衡点，リミットサイクルまたは周期解の Poincaré 写像による固定点の近似値を求める.

(2) 平衡点，固定点の精密な位置をニュートン法で計算する．この情報を利用し，線形化方程式から得られる固有値を評価する．パラメータを変化させながらそれらの精密な位置の計算を続け，固有値が分岐の条件を満たすそのパラメータ値を求める.

(3) 得られた分岐値を基に，分岐パラメータ集合を任意のパラメータ平面上で計算する.

これらの3つの手順に対応して，以下の3つの解析ツールを開発中である.

1. **アトラクター探索ツール**：微分方程式を数値積分で解き，その解軌道を位相平面に表示する．すなわち，系のダイナミックな応答を視覚化して表示するためのツールである (図2参照)．パラメータを自由に変更して，系の応答をシミュレートすることができる.
2. **分岐点探索ツール**：1で得た平衡点 (または固定点) の近似値を基に，ニュートン法によりその精密な位置を計算する．その際，線形化方程式の固有値を評価し，分岐点の発生を検出する．次に，選択したパラメータを微小に変化させながらニュートン法を繰り返し，分岐条

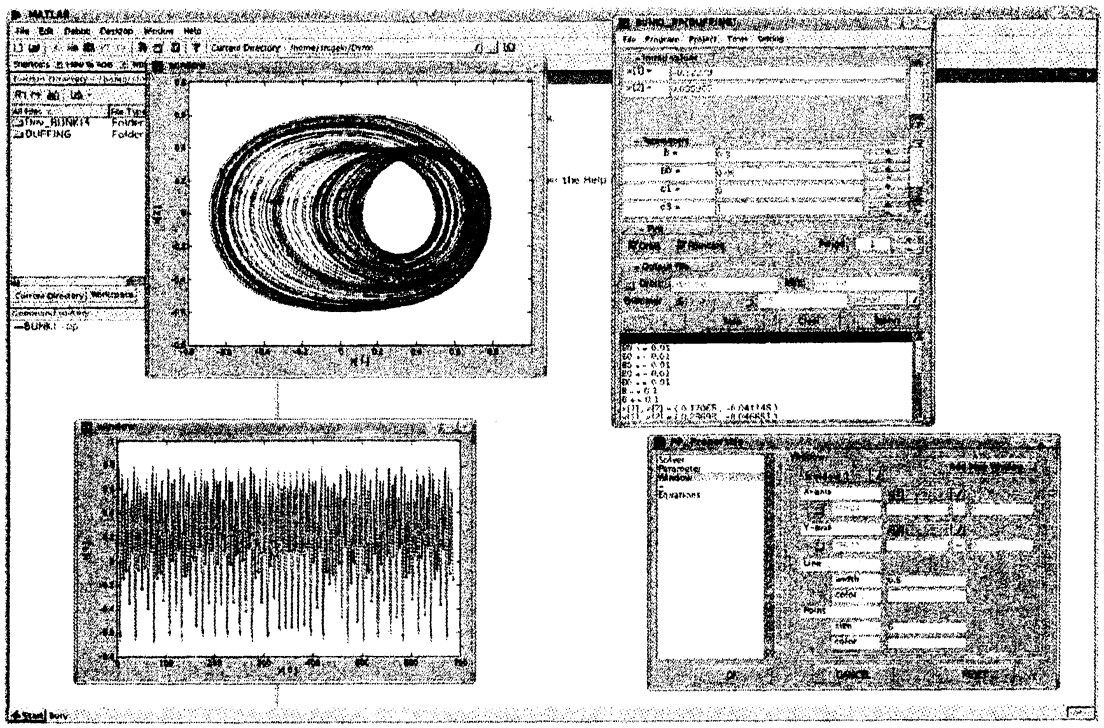


図２　アトラクター探索ツールの外観.

件を満たすパラメータを見つける.

3. **分岐集合計算ツール**：２で得た分岐点の情報を基に，パラメータを微小に変化させながらニュートン法を繰り返し，次々と分岐パラメータを求める．さらに，得られた分岐曲線をパラメータ平面に描画する.

これまで筆者らは，様々な数理モデルに関する分岐解析ツールを構築し，解析を行ってきた．そのノウハウを生かし，現在，分岐解析のための汎用ツールの開発を進めている．これまで個別に開発されてきた解析ツールのユーザーインターフェイス部分やデータファイルの再設計を行い，より扱い易く，広く一般利用が可能な解析ツールとすることを目標としている.

この解析ツールは，自律系方程式，周期的外力を有する非自律系方程式，差分方程式系の分岐解析が可能である．本ツールの最大の特徴は，変分方程式を利用し，精密に分岐集合を計算することが可能な点にある.

従来，変分方程式を得るためには，非常に多くの労力を要した．この点に関しては，数式処理ツールを利用することで，煩雑になる変分方程式の導出を完全に自動化した．ユーザーは，解析対象である方程式を最小限の規則に従って記述することで，解析に必要な３つのツールを自動的に生成することができる.

次節で，この解析ツールを利用した分岐解析の解析例について述べる.

4 ニホンアマガエル発声行動の数理モデルへの分岐解析ツールの応用

アマガエルの発声行動にみられる同期現象を再現するための単純な位相モデルが提案されている [6,7]. これは, 2匹のカエルの発声行動で観察されたほぼ逆相に近い同期応答をモデル化したものである. そこで次に, このモデルを拡張して3匹のカエルの発声行動における可能な同期現象についての解析を行う [11].

以下, 3つの位相振動子の結合系を考える [10,11]:

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}\theta_1}{\mathrm{d}t} &= \omega_1 + 0.5\left[-K_1\sin(\theta_2-\theta_1+\alpha_1) - K_3\sin(\theta_3-\theta_1+\alpha_1)\right] ,\\ \frac{\mathrm{d}\theta_2}{\mathrm{d}t} &= \omega_2 + 0.5\left[-K_2\sin(\theta_3-\theta_2+\alpha_2) - K_1\sin(\theta_1-\theta_2+\alpha_2)\right] ,\\ \frac{\mathrm{d}\theta_3}{\mathrm{d}t} &= \omega_3 + 0.5\left[-K_3\sin(\theta_1-\theta_3+\alpha_3) - K_2\sin(\theta_2-\theta_3+\alpha_3)\right] .\end{aligned} \tag{1}$$

ここで, $\theta_i, \omega_i, K_i, \alpha_i$, for $i = 1,2,3$, は, それぞれの位相振動子の位相, 固有周波数, 振動子間結合強度, 位相シフトパラメータを表す. 次に, 各振動子間の位相差を以下のように定義する:

$$\varphi_1 = \theta_1 - \theta_2, \quad \varphi_2 = \theta_1 - \theta_3 . \tag{2}$$

この時, 振動子間の位相差のダイナミクスは

$$\frac{\mathrm{d}\varphi_1}{\mathrm{d}t} = \frac{\mathrm{d}\theta_1}{\mathrm{d}t} - \frac{\mathrm{d}\theta_2}{\mathrm{d}t}, \qquad \frac{\mathrm{d}\varphi_2}{\mathrm{d}t} = \frac{\mathrm{d}\theta_1}{\mathrm{d}t} - \frac{\mathrm{d}\theta_3}{\mathrm{d}t}$$

で与えられる. この関係式に式 (1) を代入し整理すると,

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}\varphi_1}{\mathrm{d}t} &= \omega_1 - \omega_2 + 0.5\,[\,-K_1\sin(-\varphi_1+\alpha_1) - K_3\sin(-\varphi_2+\alpha_1)\\ &\qquad +K_2\sin(\varphi_1-\varphi_2+\alpha_2) + K_1\sin(\varphi_1+\alpha_2)\,] ,\\ \frac{\mathrm{d}\varphi_2}{\mathrm{d}t} &= \omega_1 - \omega_3 + 0.5\,[\,-K_1\sin(-\varphi_1+\alpha_1) - K_3\sin(-\varphi_2+\alpha_1)\\ &\qquad +K_3\sin(\varphi_2+\alpha_3) + K_2\sin(\varphi_2-\varphi_1+\alpha_3)\,]\end{aligned} \tag{3}$$

を得る.

本稿では, (ω_3, K_3) 平面上での式 (3) の分岐問題を考える. ω_3, K_3 を除く各パラメータは簡単のため以下のように固定した.

$$\omega_1 = \omega_2 = 3.9[\mathrm{Hz}], \quad K_1 = K_2 = 8.28, \quad \alpha_1 = \alpha_2 = \alpha_3 = 0$$

図 3 は, (ω_3, K_3) 平面上の分岐図を示している. 図中の実線は, 全て平衡点の saddle-node 分岐曲線を示している. パターン ▒, ▨ で塗られたパラメータ領域内には, 異なる平衡点がそれぞれに安定に存在する. 2つのパターンが重なった領域は, 2つの安定平衡点の共存領域を示している. なお, ここでの平衡点は, 3つの位相振動子間の位相差が, 定常状態で一定値になることに対応する. パターンのついていない領域では, 一定位相差をもつ振動解は存在せず, 準周期振動解が存在する [11].

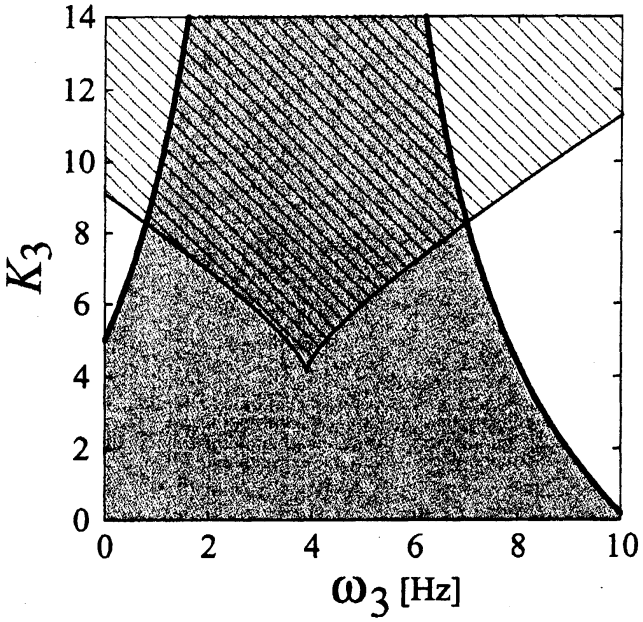


図 3 (ω_3, K_3) 平面における分岐図 [11]. 実線は平衡点の saddle-node 分岐曲線を表している. 各パターン, で塗られた領域では, 異なる安定平衡点が存在する.

さらに, 3匹のカエル全てが完全に同期して鳴くことはないことが明らかになった. ただし, 3匹の内2匹が同期して鳴くことは可能であり, 残る一匹は, 同期した2匹とは逆相同期的挙動を示すことが本解析により予想された.

5 おわりに

本稿では, 筆者らが開発中の分岐解析ツールを紹介するとともに, 3匹のニホンアマガエルが相互作用する仮想的数理モデルへ応用して可能な同期現象を解析した. この解析結果の実験的検討 [11] は, 今後の重要な課題である.

謝辞

本研究に際して, 貴重な御議論をいただいた京都大学大学院理学研究科物理学専攻の吉川研一教授, 北畑裕之助手, 京都大学大学院情報学研究科複雑系科学専攻藤坂博一教授, 青柳富誌生講師に感謝いたします.

参考文献

[1] A. T. Winfree, Biological rhythms and the behavior of populations of coupled oscillators, J. Theoret. Biol., **16**, 15–42, 1967.

[2] A. Pikovsky, M. Rosenblum and J. Kurths, *Synchronization: A universal concept in nonlinear sciences*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 2001.

[3] Y. Kuramoto, *Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence*, Springer–Verlag, 1984.

[4] 前田憲男，松井正文，改訂版 – 日本のカエル図鑑, 文一総合出版，2003.

[5] 松橋利光，奥山風太郎，山渓ハンディ図鑑 9 日本のカエル，山と渓谷社，2002.

[6] I. Aihara, H. Kitahara, K. Aihara, and Y. Yoshikawa, Periodic rhythm and anti-phase synchronization in calling behaviors of Japanese rain frogs, METR 2006-35, The University of Tokyo, 2006.

[7] I. Aihara, H. Kitahara, S. Horai, K. Aihara, and Y. Yoshikawa, Synchronization experimentally observed in calling behaviors of Japanese rain frogs (*Hyla-japonica*), Proc. of 2006 Int. Sympo. on Nonlinear Theory and its Applications, 767–770, 2006.

[8] I. Aihara, S. Horai, H. Kitahata, K. Yoshikawa, and K. Aihara, Dynamical calling behaviors experimentally observed in Japanese tree frogs (*Hyla-japonica*), submitted to *IEICE. Trans. on Fundamentals.*

[9] 實来俊介，合原一究，合原一幸，ニホンアマガエル音声データの時系列解析，生産研究，東京大学生産技術研究所 **59**, 2, 18–21, 2007.

[10] I. Aihara, H. Kitahata, K. Yoshikawa, and K. Aihara, Mathematical modeling of frogs calling behaviors and its possible application to artificial life and robotics, Proc. of the 12th Int. Sympo. on Artificial Life and Robotics, OS4–6, 2007.

[11] I. Aihara, K. Tsumoto, and K. Aihara, Nonlinear Dynamics and Bifurcations in a System of Interacting Frogs, in preparation.