

アマガエル2匹の発声行動における相互作用関数の推定研究

京都大学大学院・理学研究科 合原 一究 (Ikkyu Aihara)
Graduate School of Sciences, Kyoto University

1 イントロダクション

同期現象とは、単独では強い周期性を示す素子が複数個集まって相互作用する状況で観測される振動現象である。例えば、東南アジアに生息するホタルの集団が一斉に発光する同相同期現象や、壁に掛けた二つの振り子時計が逆向きに振動する逆相同期現象など、様々な具体例が観測されてきた [1-4]。他方で、これらの振動現象を記述する数理的な枠組みとして、位相縮約理論やその帰結と得られる振動子モデルを用いた理論研究が活発に行われてきている [1-4]。上述したように実世界において多様な同期現象が観測される一方で、そのような違いを生む数理メカニズムとしては対象とするシステム毎に相互作用もしくは外力に対する位相応答の形が異なる可能性が考えられる。近年、振動子モデルにおける相互作用関数ないしは位相応答関数を実験データから推定する試みが活発に行われている。例えば、強い周期性を持って発火するニューロン (Fast-Spiking セル) の位相応答を調べた実験研究 [5]、コオロギの一種である *Mecopoda elongata* の発声応答を調べた実験研究 [6] などがある。他方で、これらの関数を推定する方法も理論的に研究されており、ノイズが存在する状態での実験データを元にした推定方法 [7] や非同期状態の時系列データからの推定方法 [8] などが提案されている。

一方で、著者らはニホンアマガエルの発声行動における同期現象を実験的・数理的に研究してきた [9]。ニホンアマガエルは日本全域に生息しており、春から夏にかけて集団で鳴き交わす様子を観察できる。オスガエルは単独では強い周期性を持って鳴く一方で、鼓膜を介して他個体の発声を認識することができる。そのため、複数のオスガエルの自発的な発声行動は周期的な位相振動子が結合した系 (結合振動子系) として数理的に理解できるだろう。著者らは先行研究においてオスのニホンアマガエル2匹による逆相同期発声行動を報告したが [10]、その行動レベルでの数理メカニズムはまだ明らかにされていなかった。本稿では、ニホンアマガエルの自発的な発声行動において、その相互作用関数を推定した実験・数理研究を概説する [11, 12]。

2 アマガエル2匹の行動実験

アマガエル2匹の鳴き交わしを定量的に調べた実験研究を紹介する [11]。著者らはまずオスのニホンアマガエル2匹を京都市内の水田で捕獲し、室内においてその発声行動を録音した。次に、録音データに対して音声解析ソフトウェア Audacity [13] を用いたピッチ解析を行うことで、2個体の発声タイミングそれぞれを検出した。その結果、単独では強い周期性を持って鳴くこと、2匹では交互に鳴く逆相同期状態が安定して続く一方で、ほぼ同時に鳴く同相同期状態も過渡的に観

測されることがわかった。さらに、検出した発声タイミングを定量的に解析することで、単独での固有角振動数の平均値は一方のカエル（カエル A とする）が 3.87Hz、もう一方のカエル（カエル B とする）が 4.33Hz であること、さらに逆相同期中の角振動数および位相差の平均値は 3.01Hz と 1.05π 、同相同期中の角振動数および位相差は 4.29Hz と 1.56π であることがわかった。これらの解析結果により、個々のカエルは逆相同期中には発声周期を延ばしていること、同相同期中には個々の固有角振動数に比較的近い角振動数で発声することが明らかになった。

3 アマガエル 2 匹の逆相同期状態を説明する振動子モデル

本章では、アマガエル 2 匹の発声行動において最も安定に観測される逆相同期状態を、1 次の正弦波関数の振動子モデルで定量的に説明した数理研究を紹介する [12]。まず、アマガエル 2 匹の発声行動を次式でモデル化する：

$$\frac{d\theta_a}{dt} = \omega_a - K_0 \sin(\theta_b - \theta_a + \alpha), \quad (1)$$

$$\frac{d\theta_b}{dt} = \omega_b - K_0 \sin(\theta_a - \theta_b + \alpha). \quad (2)$$

θ_a および θ_b はカエル A, B の位相であり、 $\theta_i = 0$ ($i = a, b$) のときに個々のカエルが鳴くと仮定する。 ω_i はそれぞれのカエルの固有角振動数を、 K_0 は 2 匹の結合強度を、 α は位相シフトの大きさを表すパラメータである。ここで、カエル A およびカエル B の固有角振動数である ω_a, ω_b は第 2 章の結果より、

$$\frac{\omega_a}{2\pi} = 3.87 \text{ Hz}, \quad (3)$$

$$\frac{\omega_b}{2\pi} = 4.33 \text{ Hz}, \quad (4)$$

と与えられる。次に、2 つの振動子の位相差を $\phi \equiv \theta_a - \theta_b$ と定義すると、その時間発展は式 (3), (4) より次式で記述される：

$$\frac{d\phi}{dt} = (\omega_a - \omega_b) + 2K_0 \cos \alpha \sin \phi. \quad (5)$$

このとき、固有角振動数の差 $|\omega_a - \omega_b|$ が $|2K_0 \cos \alpha|$ よりも小さければ以下の平衡点 ϕ^* が存在する：

$$\phi^* = \arcsin\left(\frac{\omega_b - \omega_a}{2K_0 \cos \alpha}\right). \quad (6)$$

さらに、この同期状態における 2 振動子の角振動数は

$$\left.\frac{d\theta_a}{dt}\right|_{\phi^*} = \omega_a - K_0 \sin(-\phi^* + \alpha), \quad (7)$$

$$\left.\frac{d\theta_b}{dt}\right|_{\phi^*} = \omega_b - K_0 \sin(\phi^* + \alpha), \quad (8)$$

と与えられ共に同じ値をとる。

次に、検出した逆相同期中の位相差および角振動子数 (第 2 章を参照) を数理モデルにおける変数を用いて以下のように記述する：

$$\phi_{anti}^* = 1.05\pi, \quad (9)$$

$$\left.\frac{d\theta_a}{dt}\right|_{\phi_{anti}^*} / 2\pi = \left.\frac{d\theta_b}{dt}\right|_{\phi_{anti}^*} / 2\pi = 3.01 \text{ Hz}. \quad (10)$$

ここで、実験データから推定した量（式 (3), (4), (9), (10)）を同期中の角振動数を表す式（式 (7), (8)）に代入すると未知のパラメーターである K_0 と α が以下のように求まる：

$$K_0 = -11.551, \quad (11)$$

$$\alpha = 0.20496\pi. \quad (12)$$

ただし、これらのパラメーターセット（式 (3), (4), (11), (12)）を位相差の時間発展を表す式 (5) に代入すると対象にしていた逆相同期状態（式 (9), (10)）は不安定な平衡点になってしまう（図 1(a) を参照）。従って、式 (1) および (2) で与えられる振動子モデルでは逆相同期状態に関する実験結果を定量的に説明することはできない。

次に、実験結果を安定な平衡状態として説明するために、モデルを以下のように拡張する：

$$\frac{d\theta_a}{dt} = \omega_a - K \sin(\theta_b - \theta_a + \alpha_a), \quad (13)$$

$$\frac{d\theta_b}{dt} = \omega_b - K \sin(\theta_a - \theta_b + \alpha_b), \quad (14)$$

ここでは、先ほどは対称であった位相シフトパラメーターを非対称にして α_a と α_b の2つで記述している。ただし、このままだと未知のパラメーターが5つあるのに対して、実験から推定した量が4つしかないためにその値を直接推定することはできない [14]。そこで、本解析では位相シフトが対称な振動子モデル（式 (1) および (2)）で推定したパラメーターが、位相シフトが非対称なモデル（式 (13) および (14)）において対応するパラメーターの1つと等しいと仮定して未知のパラメータを推定した（具体的には、式 (11) および (12) の値を利用することで、 $K = -11.551$, $\alpha_a = 0.20496\pi$, $\alpha_b = 0.20496\pi$ のいずれか一つが成り立つと仮定した。）。その結果、以下の2つのパラメーターセットが実験的に観測された逆相同期発声行動（式 (9), (10)）を定量的に説明することがわかった（図 1(b) および (c) を参照）：

$$(\omega_a/2\pi, \omega_b/2\pi, K, \alpha_a, \alpha_b) = (3.87, 4.33, -11.551, 0.89504\pi, 0.20496\pi), \quad (15)$$

$$(\omega_a/2\pi, \omega_b/2\pi, K, \alpha_a, \alpha_b) = (3.87, 4.33, -11.551, 0.89504\pi, 0.69504\pi). \quad (16)$$

4 アマガエル2匹の逆相・同相同期状態を説明する振動子モデル

本章では、アマガエル2匹の発声行動における逆相同期状態と同相同期状態の共存現象を振動子モデルで説明した数理研究を紹介する [12]。なお本解析の目的は、実験的に観測された2つの同期状態を2つの異なる安定平衡点として定量的に記述することである。

まず、アマガエル2匹の発声行動を次式でモデル化する：

$$\frac{d\theta_a}{dt} = \omega_a - K \sin(\theta_b - \theta_a + \alpha_a) - \gamma K \sin\{2(\theta_b - \theta_a + \alpha_a)\}, \quad (17)$$

$$\frac{d\theta_b}{dt} = \omega_b - K \sin(\theta_a - \theta_b + \alpha_b) - \gamma K \sin\{2(\theta_a - \theta_b + \alpha_b)\}. \quad (18)$$

ここでは、相互作用関数に2次の高調波の影響を考慮し、その大きさをパラメーター γ で記述した。なぜなら、第3章で紹介した1次の振動子モデルの場合は最大でも1つしか安定平衡点が存在しないので、実験的に観測された2つの同期状態の共存現象を双安定な2つの平衡点として説明できないからである。

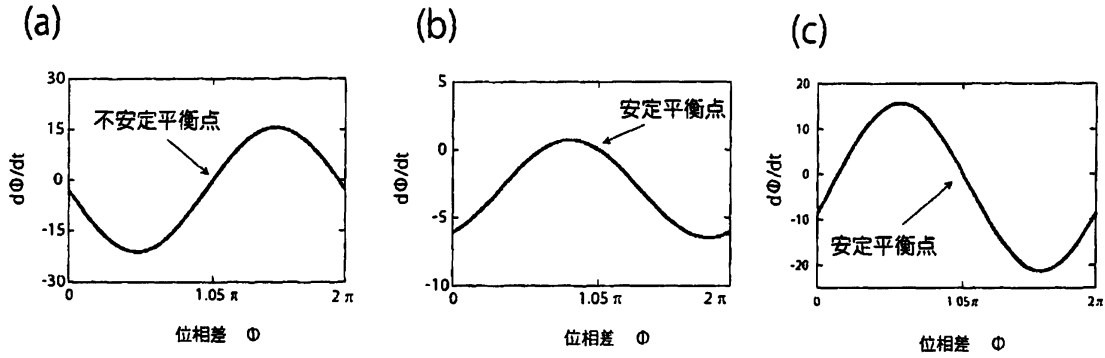


図 1: 一次の振動子モデルにおけるパラメーターの推定結果を示す。(a) 位相シフトが対称な振動子モデルに実験結果を代入した場合、逆相同期状態は不安定な平衡点となる。(b),(c) 位相シフトが非対称なモデルに実験結果を代入した場合、逆相同期状態は安定平衡点として定量的に説明される。なお、図 1(b),(c) はそれぞれ式 (15),(16) のパラメーターセットにおける結果を表している。

このモデルにおいて、位相差 $\phi \equiv \theta_a - \theta_b$ の時間発展は、式 (17) および (18) より以下のように記述される：

$$\frac{d\phi}{dt} = (\omega_a - \omega_b) + 2K \cos\left(\frac{\alpha_a + \alpha_b}{2}\right) \sin\left(\phi - \frac{\alpha_a - \alpha_b}{2}\right) + 2\gamma K \cos(\alpha_a + \alpha_b) \sin\{2\phi - (\alpha_a - \alpha_b)\}. \quad (19)$$

このとき、固有角振動数の差 $|\omega_a - \omega_b|$ が式 (19) の右辺第二項および第三項の和の絶対値の最大よりも小さければ、平衡点 ϕ^* が存在し、その角振動数は次式で与えられる：

$$\left. \frac{d\theta_a}{dt} \right|_{\phi^*} = \omega_a + K \sin(\phi^* - \alpha_a) + \gamma K \sin\{2(\phi^* - \alpha_a)\}, \quad (20)$$

$$\left. \frac{d\theta_b}{dt} \right|_{\phi^*} = \omega_b - K \sin(\phi^* + \alpha_b) - \gamma K \sin\{2(\phi^* + \alpha_b)\}. \quad (21)$$

次に、実験的に観測されたアマガエル 2 匹の同相同期発声行動は、第 2 章の実験結果より以下のように記述される：

$$\phi_{in}^* = 1.56\pi, \quad (22)$$

$$\left. \frac{d\theta_a}{dt} \right|_{\phi_{in}^*} / 2\pi = \left. \frac{d\theta_b}{dt} \right|_{\phi_{in}^*} / 2\pi = 4.29 \text{ Hz}. \quad (23)$$

最後に、実験データから評価した固有角振動数 (式 (3), (4))、逆相同期状態の位相差・角振動数の平均値 (式 (9), (10))、同相同期状態の位相差・角振動数の平均値 (式 (22), (23)) を 2 次のモデルの同期角振動数を与える式 (20) および (21) に代入すると、未知のパラメーターを推定することができる。特に以下のパラメーターセットにおいては、逆相同期状態と同相同期状態が 2 つの異なる安定平衡点として定量的に説明される (図 2 を参照)：

$$(\omega_a/2\pi, \omega_b/2\pi, K, \gamma, \alpha_a, \alpha_b) = (3.87, 4.33, -8.0248, -1.3328, 1.2339\pi, 0.44599\pi). \quad (24)$$

さらに、図 2(b) に示すように、同相同期状態は $\frac{d\phi}{dt}$ にほぼ接した安定平衡点となる。そのため、この同相同期状態に弱い摂動が加わるとより安定な逆相同期状態にシフトするものと考えられる。この性質は、「逆相同期状態がより安定に観測される一方で、同相同期状態は過渡的にしか観測されない」というアマガエル 2 体系の実験結果を定性的に説明するものである。

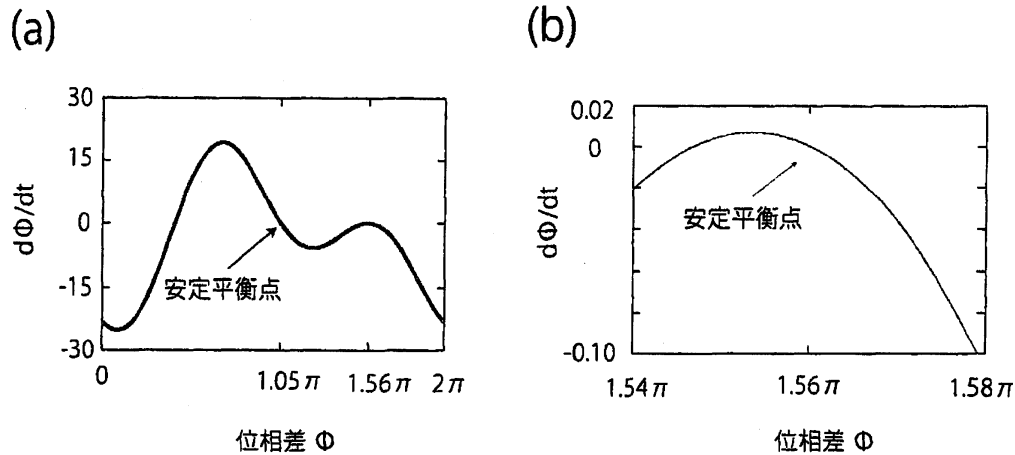


図 2: 2 次の振動子モデルにおけるパラメーターの推定結果を示す。式 (24) のパラメーターセットにおいて、逆相同期状態および同相同期状態は双安定な 2 つの平衡点として定量的に説明される (図 2(a), (b))。さらに、図 2(b) に示すように、同相同期状態は $\frac{d\phi}{dt}$ にほぼ接していることがわかる (なお、図 2(b) は図 2(a) の同相同期状態付近の拡大図である)。

5 まとめ

本稿では、ニホンアマガエル 2 匹の同期発声行動に関する実験・数理研究を概説した [11, 12]。著者らは、まずオスのアマガエル 2 匹を用いた行動実験を行い、2 匹が交互に鳴く逆相同期状態と同時に鳴く同相同期状態が異なる安定性で観測されることを報告した。次に、2 匹の発声タイミングを定量的に解析することで、個々のオスガエルの固有角振動数、逆相同期中の位相差および角振動数、そして同相同期中の位相差および角振動数を推定した。さらに、相互作用項を一次の正弦波関数と仮定した振動子モデルを解析することで、実験データにおいて最も安定に観測される逆相同期状態をモデル内における安定平衡点として定量的に説明できることを示した。最後に、2 次の高調波の影響を考慮した振動子モデルを解析することで、アマガエル 2 匹の逆相同期状態と同相同期状態を双安定な 2 つの平衡点として定量的に説明できることを示した。

他方で、実験データから直接的に相互作用関数を推定するのは重要な今後の研究課題である。なぜなら、本稿で紹介した手法は定常状態の平均量から相互作用関数を推定するものであり、実際の相互作用関数と異なる可能性が残っているからである。例えばイントロダクションで紹介したように、ノイズがある状態や非同期状態の時系列データから相互作用関数を再構成して、本手法による推定結果と一致するか調べる必要がある。ニホンアマガエルの場合も、2 匹の自発的な発声行動における非同期データから相互作用関数を推定したが、その推定精度は不十分であった [15]。これを解決するには、周期的な音声データの音量やピッチを制御してアマガエルの詳しい発声応答を調べる方法などが考えられる。

なお、実験結果を説明するパラメーターの生物学的な解釈および同期発声行動の果たす機能的意義については、論文 [12] に詳しい議論があるのでそちらをご覧ください。

参考文献

- [1] Y. Kuramoto: “Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence,” Springer-Verlag., N.Y. (1984).
- [2] 蔵本由紀・河村洋史：同期現象の数理、培風館 (2010).
- [3] A. Pikovsky et al.: “Synchronization: A universal concept in nonlinear sciences,” Cambridge University Press, Cambridge (2001).
- [4] A. Pikovsky et al. (徳田功 訳)：同期理論の基礎と応用、丸善株式会社 (2009).
- [5] Nathan.W.Gouwens *et al.*, PLoS Comput Biol 6 (9): e1000951 (2010).
- [6] M.Hartbauer, S.Kratzer, K.Steiner, H.Romer, *J. Comp. Physiol. A*, **191**, 175 (2005).
- [7] K.Ota, M.Nomura, T.Aoyagi, *Phys. Rev. Lett.* **103**, 024101 (2009).
- [8] J.Miyazaki, S.Kinoshita, *Phys. Rev. E*, **74**, 056209 (2006).
- [9] 合原一究, “アマガエルの合唱に潜む非線形ダイナミクス,” 科学, 78:11, pp.1267-1270, 岩波書店 (2008).
- [10] I.Aihara, H.Kitahata, S.Horai, K.Aihara, K.Yoshikawa, *IEICE Trans. Fundamentals* E90-A, 2154(2007).
- [11] S.Horai, I.Aihara, K.Aihara, *IEEJ Trans. EIS*, Vol.127, No.10(2007), in Japanese.
- [12] I.Aihara, *Phys. Rev. E* **80**, 011918 (2009).
- [13] Audacity: The Free, Cross-Platform Sound Editor. <http://audacity.sourceforge.net>
- [14] 式 (13) および (14) で記述される振動子モデルにおける未知のパラメーターは ω_a , ω_b , K , α_a , α_b の 5 つである。それに対して、パラメータ推定に用いる実験データはカエル 2 匹の固有角振動数 (式 (3), (4)) および逆相同期中の位相差と角振動数 (式 (9), (10)) の 4 つである。
- [15] 合原一究、水本武志、武田龍、大塚琢馬、高橋徹、奥乃博、第 14 回聴覚研究フォーラム (2009).