

アマガエルの鳴き交わしにおけるフラストレーションの研究

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、単独では周期的に振る舞う振動子が複数個集まり、相互作用する状況で観測される協同的な振動現象である。東南アジアに生息するホタルがタイミングを合わせて一斉に発光する現象や、多くの人が橋を渡るときにその歩行のリズムが揃う現象など、様々な具体例が実世界において知られている [1-4]。他方で、それらの振動現象を一般的に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して得られる振動子モデルを用いた理論的な研究が活発に行われてきた [1-4]。最近では、結合振動子系へのフィードバック制御機構を調べた実験・理論研究 [5]、共通ノイズが存在する状況での振動子集団の振る舞いを調べた理論研究 [6]、空間的に運動する振動子集団に関する研究 [7]、結合強度が時々刻々変化する結合振動系に関する研究 [8] などが報告されている。このように同期現象の研究対象は多岐に渡っており、実験的かつ数理的に活発に研究されてきている分野と言えるだろう。

著者らはこれまでニホンアマガエル (*Hyla japonica*) の鳴き交わしを実験的・数理的に研究してきた [9]。ニホンアマガエルは、鹿児島県・大隅諸島以北の日本全域に生息しており、春から夏にかけて多くのオスガエルが水田などで鳴き交わす様子を観察できる。オスのニホンアマガエルは単独では強い周期性を持って鳴く一方で、鼓膜を備えており周囲の音声情報を認識できる。そのため、水田において観察されるような複数のオスガエルの鳴き交わしは、複数の振動子が互いに影響を及ぼし合う結合振動子系として数理的に理解できるであろう。著者らは、まずオスのニホンアマガエル 2 匹を用いた行動実験を行い、2 匹が交互に位相差 π で同期して鳴く逆相同期状態を実験的に観察した [10]。このような 2 体の逆相同期状態は、その拡張である 3 体系において興味深い理論的な問題を与える [12]。なぜなら、3 体系において 3 組のうち 2 組が逆相同期したとすると、残った 1 組は同相同期することになるからである。本稿では、このようなフラストレーションの内在するアマガエル 3 体系を対象にした研究成果 [11] を概説する。

2 アマガエル 2 匹を用いた行動実験

まず著者らは、2 匹のアマガエルを用いた行動実験を、以下の手順で 2008 年から 2009 年の 2 年間にかけて計 44 回行った：

- 京都大学・北部キャンパス内の農場にて、オスのニホンアマガエル 3 匹を捕獲した。

- 3匹のアマガエルそれぞれを別々のケースに入れて、室内において 50cm 間隔で一直線上に配置した。
- 3つのマイクロフォンをそれぞれのケースの間近におき、夕方から夜間にかけての計 4 時間、発声行動を録音した。
- 実験に用いた個体を、捕獲した水田にてリリースした。

録音したデータは独立成分分析法 (Independent Component Analysis, ICA) を用いて解析し、3 匹それぞれの発声成分に分離した。さらに、個々の分離データに対して発声音圧のピークを推定することで、3 匹それぞれの発声タイミングを t_i^n として検出した (ここで、 i はカエルの識別番号 A, B, C を、 n はカエル i の発声回数を表している)。次にアマガエル 3 匹の発声行動データにおいて、2 匹 (カエル i と j とする) が安定して鳴いている区間を選び、発声行動中の位相差 ϕ_{ij} を次式に従って計算した：

$$\phi_{ij} = 2\pi \frac{t_j^m - t_i^n}{t_i^{n+1} - t_i^n}. \quad (1)$$

ここで、 t_i^n および t_j^m はカエル i およびカエル j の発声タイミングを表しており、 $t_i^n \leq t_j^m \leq t_i^{n+1}$ を満足するものである。最後に、計算した位相差 ϕ_{ij} を $\delta = \pi/6$ の検出エラーを許容して評価することで、2 匹の発声行動における同期状態の安定性解析を行った。具体的には、検出した位相差 ϕ_{ij} が以下の定義式 (2) の範囲に入っていれば逆相同期状態とし、定義式 (3) もしくは (4) の範囲であれば同相同期状態であるとした：

$$\pi - \delta < \phi_{ij} < \pi + \delta, \quad (2)$$

$$\phi_{ij} < 0 + \delta, \quad (3)$$

$$2\pi - \delta < \phi_{ij} < 2\pi. \quad (4)$$

表 1 に解析結果を示す。ここでは、3 匹のアマガエルが比較的安定して鳴いているデータ 4 例を選んで解析を行った。その結果、2 匹の発声行動においては逆相同期状態は数十パーセントという高い割合で検出される一方で、同相同期状態は数パーセントという低い割合でしか検出されないことがわかった。この結果は、著者らがアマガエル 2 体系においてすでに報告した逆相同期状態 [10] が、長時間の実験データを解析した場合にも安定に観測されることを示すものである。

3 2 体系の数理モデリング

次に、アマガエル 2 体系の数理モデリングを行った。以下の式で、2 匹の発声行動をモデル化する：

$$\frac{d\theta_\alpha}{dt} = \omega_\alpha + K[\sin(\theta_\alpha - \theta_\beta) - \gamma \sin(2(\theta_\alpha - \theta_\beta))], \quad (5)$$

$$\frac{d\theta_\beta}{dt} = \omega_\beta + K[\sin(\theta_\beta - \theta_\alpha) - \gamma \sin(2(\theta_\beta - \theta_\alpha))]. \quad (6)$$

ここで、位相 θ_α および θ_β は 2 匹のアマガエルそれぞれの発声タイミングを表す変数であり ($\theta_\alpha, \theta_\beta \in \mathbb{S}^1$)、 $\theta_\alpha = 0$ ないしは $\theta_\beta = 0$ のときに個々のカエルが鳴くと仮定する。 ω_α と ω_β は個々のカエルの固有角振動数を、 K は 2 個体の結合強度を、 γ は相互作用項における 2 次の高調波成分の大きさを表すパラメーターである。

データ (1)

2 匹の合計発声時間	逆相同期状態	同相同期状態
378.2 秒	138.7 秒 (36.6%)	11.7 秒 (3.1%)

データ (2)

2 匹の合計発声時間	逆相同期状態	同相同期状態
1416.4 秒	595.3 秒 (42.0%)	39.6 秒 (2.8%)

データ (3)

2 匹の合計発声時間	逆相同期状態	同相同期状態
1088.2 秒	396.7 秒 (36.4%)	41.3 秒 (3.8%)

データ (4)

2 匹の合計発声時間	逆相同期状態	同相同期状態
976.7 秒	621.1 秒 (63.5%)	22.4 秒 (2.2%)

表 1: アマガエル 2 匹の発声行動における逆相同期状態および同相同期状態の安定性解析結果 4 例を示す。個々の表には、録音データにおいて 2 匹が安定して鳴いた合計時間、2 匹の逆相同期状態および同相同期状態が安定して続いた合計時間（割合）を左から順に示している。データによればばらつきがあるものの、逆相同期状態は安定して観測され、同相同期状態は稀にしか観測されないことがわかる。なお、データ (1)–(4) はそれぞれ 2008 年 5 月 26 日、6 月 16 日、6 月 17 日および 2009 年 5 月 29 日において、4 時間ずつ行った行動実験の解析結果である。

本モデルにおいて、位相差を $\phi \equiv \theta_\alpha - \theta_\beta$ と定義するとその時間発展は式 (5) および (6) より以下のように記述される：

$$\frac{d\phi}{dt} = (\omega_\alpha - \omega_\beta) + 2K[\sin(\phi) - \gamma \sin(2\phi)]. \quad (7)$$

ここで、ニホンアマガエルは単独では比較的近い固有角振動数（1 秒間に 4 回程度の間隔）で鳴くことがわかっている [10]。そのため、本解析では簡単のために $\omega_\alpha/2\pi = \omega_\beta/2\pi = 4.0$ と仮定する。このとき、 $\frac{d\phi}{dt}|_{\phi=\pi} = 0$ および $\frac{d\phi}{dt}|_{\phi=0} = 0$ であることから、逆相同期状態および同相同期状態はそれぞれ平衡解となっていることがわかる。さらに、これら 2 つの同期状態の線形安定性は

$$\frac{\partial}{\partial \phi} \frac{d\phi}{dt} \Big|_{\phi=\pi} = -2K(1 + 2\gamma), \quad (8)$$

$$\frac{\partial}{\partial \phi} \frac{d\phi}{dt} \Big|_{\phi=0} = 2K(1 - 2\gamma), \quad (9)$$

と記述できる。そのため、パラメータ γ が $0 \leq \gamma < 0.5$ であることも仮定すると、逆相同期状態は安定な平衡点そして同相同期状態は不安定な平衡点として存在することとなる。なぜなら、2 つの条件式 $\omega_\alpha/2\pi = \omega_\beta/2\pi = 4.0$ と $0 \leq \gamma < 0.5$ のもとでは、 $\frac{\partial}{\partial \phi} \frac{d\phi}{dt} \Big|_{\phi=\pi} \leq 0$ そして $\frac{\partial}{\partial \phi} \frac{d\phi}{dt} \Big|_{\phi=0} > 0$ が成り立つからである（図 1 を参照）。これらの同期特性は、表 1 に示した 2 匹のアマガエルの同期発声行動を定性的に説明するものである。

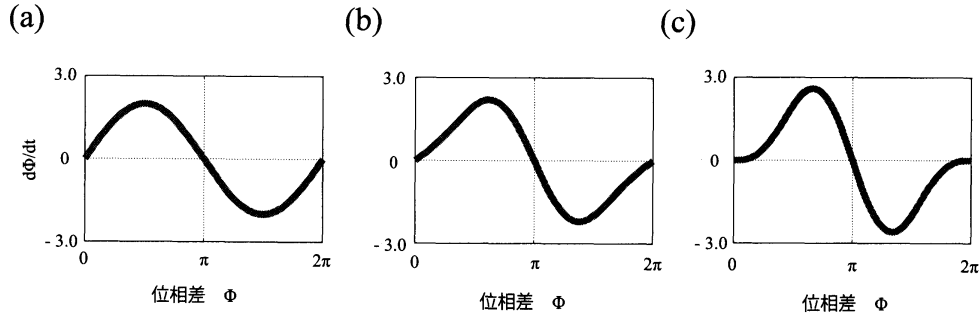


図 1: アマガエル 2 匹の振動子モデル (式 (5) および (6)) において存在する平衡状態を γ の値を変えて示す: (I) $\gamma = 0$ での ϕ と $\frac{d\phi}{dt}$ のグラフ、(II) $\gamma = 0.25$ での ϕ と $\frac{d\phi}{dt}$ のグラフ、(III) $\gamma = 0.50$ での ϕ と $\frac{d\phi}{dt}$ のグラフ。関数の形は異なるが、いずれの場合も逆相同期状態は安定平衡点に同相同期状態は不安定平衡点に ($\gamma = 0.50$ の場合は中立安定に) なっていることがわかる。

4 3 体系の数値モデリング

次に、アマガエル 3 体系の数値モデリングを行った。まず、第 3 章で紹介した 2 体系の数値モデルを 3 体系に拡張することで、アマガエル 3 匹の発声行動を以下のようにモデル化する：

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \omega_i + \sum_{j=A,B,C} K_{ij} [\sin(\theta_i - \theta_j) - \gamma \sin(2(\theta_i - \theta_j))], \quad (10)$$

ここで、 θ_i および ω_i はカエル i の位相および固有角振動数を、 K_{ij} はカエル i とカエル j の結合強度を、 γ は 2 次の高調波成分の大きさを表している。

本解析では、式 (10) で与えられる数値モデルを用いて、アマガエル 3 匹を一直線上に等間隔に配置した状況 (第 2 章の実験方法を参照) で起きる同期状態を数値的に予測した。具体的には、実験状況と矛盾しないようにパラメーター ω_i 、 K_{AB} および K_{BC} の値を固定したうえで、残ったパラメーターの K_{AC} と γ を変化させる分岐解析を行った。まず固有角振動数 ω_i については、2 体系のモデル解析と同様に $\omega_A/2\pi = \omega_B/2\pi = \omega_C/2\pi = 4.0$ を仮定した。次に、結合強度 K_{AB} および K_{BC} については簡単のために $K_{AB} = K_{BC} = 1.0$ とした。なぜなら、アマガエルは音声を通して相互作用するので個体間の距離に応じておおよそその結合強度が決まるものと考えられ、かつ予測したい実験状況においては 3 匹を一直線上に等間隔に並べているためにカエル A と B そしてカエル B と C の距離は等しいからである。最後に、 K_{AC} と γ を $0 \leq K_{AC} < 1.0$ そして $0 \leq \gamma < 0.5$ の範囲で変化させ [13]、位相差 $\phi_{AB} \equiv \theta_A - \theta_B$ および $\phi_{AC} \equiv \theta_A - \theta_C$ の安定平衡解を数値的に計算した。その結果、3 匹のアマガエルが順番に鳴く三相同期状態 $((\phi_{AB}, \phi_{AC}) \simeq (2\pi/3, 4\pi/3))$ もしくは $(4\pi/3, 2\pi/3)$ と、同相同期する 2 匹と残りの 1 匹とが逆位相 π で同期する 1:2 逆相同期状態 $((\phi_{AB}, \phi_{AC}) \simeq (\pi, 0), (0, \pi))$ もしくは (π, π) のそれぞれが mono-stable もしくは multi-stable に観測される可能性が示唆された (なお、本解析では三相同期状態および 1:2 逆相同期状態を検出する際に、実験データ解析と同様に $\pi/6$ の位相差のずれを許容した)。

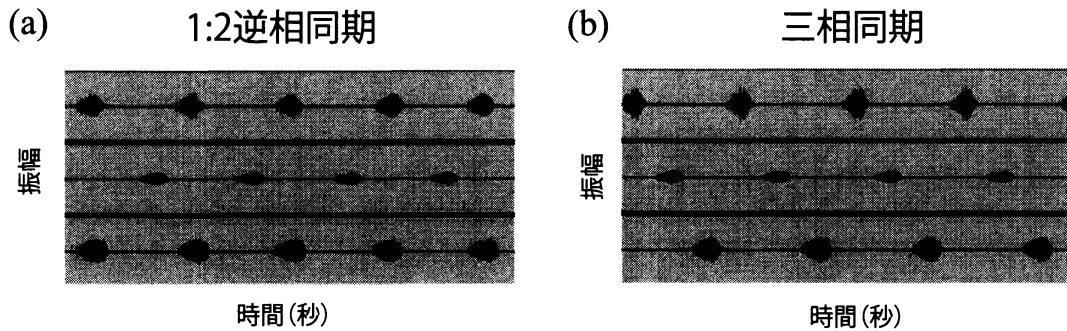


図 2: アマガエル 3 匹の同期発声行動データを示す：(I) カエル A と C が同相同期し残ったカエル B と逆相同期して鳴く 1：2 逆相同期状態の音声データ、(II) アマガエル 3 匹が順番に鳴く三相同期状態の音声データ。ここでは分離した音声データを、上からカエル A, B, C の順に表示する。

5 アマガエル 3 匹を用いた検証実験

第 2 章で紹介した実験データ 4 例それぞれにおいて 3 匹が安定して鳴いている区間を解析することで、アマガエル 3 匹の同期発声行動の特徴を調べた。まず第 2 章と同様に、3 匹のアマガエル A, B, C それぞれの発声タイミングを t_A^n, t_B^m, t_C^k として検出した。その後、検出した発声タイミングを用いて発声行動中の位相差 ϕ_{AB} および ϕ_{AC} を以下のように計算した：

$$\phi_{AB} = 2\pi \frac{t_B^m - t_A^n}{t_A^{n+1} - t_A^n}, \quad (11)$$

$$\phi_{AC} = 2\pi \frac{t_C^k - t_A^n}{t_A^{n+1} - t_A^n}. \quad (12)$$

ここで、 t_A^n, t_B^m, t_C^k は $t_A^n \leq t_B^m \leq t_A^{n+1}$ および $t_A^n \leq t_C^k \leq t_A^{n+1}$ を満足するものとする。最後に、検出した位相差を $\phi_{AB}-\phi_{AC}$ 空間上にプロットすることで、理論的に予測された三相同期状態や 1：2 逆相同期状態が mono-stable あるいは multi-stable に観測されることを実験的に示した。本稿では、三相同期状態 (カエル A, B, C が順番に鳴く状態) と 1：2 逆相同期状態 (同相同期して鳴くカエル A と C が、残ったカエル B と交互に逆位相 π で同期して鳴く状態) の音声波形を図 2 に示す。

6 まとめ

本稿では、アマガエル 3 匹の同期発声行動に関する研究成果 [11] を概説した。まず、長時間録音したアマガエルの発声行動データを解析することで、著者らが以前報告した逆相同期状態 [10] が 2 体系において安定に観測されることを示した。次に、アマガエル 2 匹の相互作用時の発声行動を式 (5), (6) でモデル化し、実験的に観測された逆相同期状態を安定な平衡点として定性的に説明できることを示した。さらに 2 体系の振動子モデルを 3 体系に拡張し分岐解析を行うことで、アマガエル 3 匹が順番に鳴く三相同期状態や同相同期する 2 匹と残った 1 匹とが交互に鳴く 1：2 逆相同期状態が安定に観測される可能性を理論的に示唆した。最後に、アマガエル 3 匹が安定して鳴いている実験データを解析することで、理論的に予測された同期状態が実際に観測されることを示した。

次に、本稿で紹介した振動子モデルと著者らが先行研究として行った1次の正弦波関数の振動子モデル [12] の違いについて議論する（なお、本稿で紹介したモデルは $\gamma = 0$ で、先行研究で用いたモデル [12] と一致する）。まず、新たに導入したパラメーター γ の効果として、2体系において逆相同期状態と同相同期状態の安定性のバランスを変化させることがあげられる（第3章および図1を参照）。他方で第2章で紹介したように、実験に用いるアマガエルのペアによって同期状態の安定性のバランスが異なる可能性が示唆されている（表1を参照）。2体系において逆相同期状態および同相同期状態がそれぞれ安定平衡点および不安定平衡点として存在する性質は1次そして2次のモデル両方に共通である。しかし、2次の高調波の影響を考慮した本モデルの場合、行動実験において観測された同期状態の安定性の違いをカエルのペアに応じて γ の値が異なるとして数理的に記述できる可能性がある。さらに、3体系において観測された三相同期状態や1:2逆相同期状態が multi-stable に存在する実験結果をより正確に記述するのは2次の高調波の影響を考慮した本モデルである。なぜなら、1次のモデルは異なる K_{AC} の値で三相同期状態および1:2逆相同期状態のそれぞれを安定平衡点として説明する [12] が、本稿で紹介した2次のモデルにおいては適当な値の γ を選べば K_{AC} が一定の場合に三相同期状態および1:2逆相同期状態が multi-stable に存在するからである。著者らがアマガエル3体系に対して行った行動実験においては、カエル同士の距離を含めた実験環境は変化しておらず、そのために実験的に観測された multi-stable な同期状態をパラメーターが一定の場合に説明する本モデルのほうが実験結果を正確に記述していると考えられる。

最後に、本稿で紹介した振動子モデルの問題点を議論する。まず2体系のモデル（式(5)および式(6)）において、逆相同期および同相同期中の角振動数は以下のように与えられる：

$$\left. \frac{d\theta_\alpha}{dt} \right|_{\phi=\pi} = \left. \frac{d\theta_\beta}{dt} \right|_{\phi=\pi} = \frac{\omega_\alpha + \omega_\beta}{2}, \quad (13)$$

$$\left. \frac{d\theta_\alpha}{dt} \right|_{\phi=0} = \left. \frac{d\theta_\beta}{dt} \right|_{\phi=0} = \frac{\omega_\alpha + \omega_\beta}{2}. \quad (14)$$

他方で、アマガエル2匹の行動実験により、同相同期中の角振動数は固有角振動数の平均に近い値をとるものの、逆相同期中は角振動数を小さくして（周期を長くして）鳴くことがわかっている [10]。そのため、どちらの同期状態においても固有角振動数の平均値で振動する本モデルは、実験結果における発声間隔の変化を説明しきれていない。例えば、非同期状態の時系列データを解析することで相互作用関数を実験的に推定し [14]、本モデルとの違いを調べる必要がある。他方で、実験データにおけるアマガエル2匹の同期状態を詳しく調べることも重要な研究課題である。なぜなら、第2章ではアマガエル3匹を一直線上に並べた行動実験データを解析しているが、そのうち2匹の組み合わせには距離の近いカエル A と B ないしはカエル B と C の組み合わせと、互いに離れているカエル A と C の組み合わせが考えられるからである。表1に示したような安定性の違いが、頻繁に鳴いているカエル2匹の距離が実験毎に異なるために生じたのか、それとも2匹の個体差によるものなのかを明確にする必要がある。

なお、実験結果をよく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 [10, 11] 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] I.Z.Kiss *et al.*, Science **316**, 1886 (2007).
- [6] J.N.Teramae, H.Nakao, and G.B.Ermentrout, Phys. Rev. Lett. 102, 194102 (2009).
- [7] D.Tanaka, Phys. Rev. Lett. 99, 134103 (2007).
- [8] T.Aoki and T.Aoyagi, Phys. Rev. Lett. 102, 034101 (2009).
- [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, Phys. Rev. E **80**, 011918 (2009).
- [11] I.Aihara *et al.*, Phys. Rev. E **83**, 031913 (2011).
- [12] I.Aihara and K.Tsumoto, Mathematical Biosciences **214**, 6 (2008).
- [13] 著者らの行動実験においてはカエル A と C の距離は他の 2 ペアの距離よりも長く、そのためにカエル A と C の結合強度を表す K_{AC} は他の結合強度の $K_{AB} = K_{BC} = 1.0$ よりも小さいと考えられる。そのために、 K_{AC} については $0 \leq K_{AC} < 1.0$ を満足するとした。さらに γ については、2 体系での同期発声行動を定性的に説明する範囲である $0 \leq \gamma < 0.5$ とした。
- [14] J.Miyazaki, S.Kinoshita, Phys. Rev. E, **74**, 056209 (2006).