

「かえるのうた」に耳をすませば～身近な生物の同期現象～

合原 一 究[†] 〈同志社大学生命医科学研究科〉

1. はじめに

みなさんはカエルの合唱を耳にしたことがあるだろうか？ 都市部では馴染みが薄いかもしれないが、毎年田植えの季節になると、たくさんのカエルがまるで合唱するように鳴き始めるのである。筆者が学生の頃、ふとこのカエルの合唱に耳をすますと、個体同士がタイミングを合わせて鳴いているように聞こえた。古くから親しまれてきたカエルの合唱には、実はある法則が隠れていたのだ。

2. 鳴き声のリズムと相互作用

カエルの鳴き声をよく聞いてみると、一定のリズムで鳴いていることがわかる。例えば、田んぼでよく見られるニホンアマガエル（図1A）は、単独では1秒間に約4回の頻度で鳴き声を発する。ニホンアマガエルが鳴くときはほとんどが周期的であり、一旦鳴き始めるとその周期的な発声状態は数十秒間続く。

また、カエルは目の後方に鼓膜を備えており、他個体の鳴き声を聞いている。そのため、発声中の個体同士は音声を通じて相互作用することになる。

では、カエルは何のために鳴くのだろうか？ 実は、鳴いているのは基本的にオスである。その鳴き声には、自身の縄張りを他のオスに主張し、かつ同じ種のメスを呼ぶという2つの役割があるとされている。¹⁾ 夜行性のカエルにとっても、鳴き声は繁殖のために重要な役割を担っているのだ。

3. 室内での発声行動実験

オスガエルのリズムカルな鳴き声と相互作用は、ユニークな現象を引き起こす。まず最初に、室内実験からわかったオスのニホンアマガエルの発声行動を紹介する。

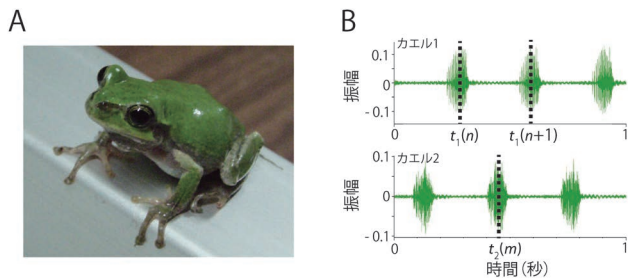


図1 ニホンアマガエルとその鳴き声。(A) ニホンアマガエル。くりっとした瞳とぶよぶよしたお腹が魅力的である。(B) 2匹の鳴き声の音声波形。発声のオーバーラップを避けるように交互に鳴いた。

ニホンアマガエル（以下、アマガエル）は、鹿児島県から北海道までの日本の広範囲に生息し、春から夏にかけて田んぼなどで集団で鳴く様子を観察できる。喉を大きく膨らませ、体長3 cmほどの小さな体からは想像もつかないような大きな声で鳴く。筆者らは、田んぼでアマガエルを捕まえ、室内でその鳴き声を録音する実験を繰り返し行った。

図1Bに、アマガエルが2匹で鳴いたときの音声波形を示す。上の波形をカエル1、下の波形をカエル2の鳴き声とする。この図から、2匹が鳴き声のオーバーラップを避けるように交互に鳴いていた様子がわかる。

このように複数の素子が、互いにタイミングを合わせて信号を出す現象を同期現象と呼ぶ。有名な例としては、東南アジアに生息するホタルの集団が一斉に明滅する現象や、壁に掛けた2つの振り子時計の振り子が同じタイミングで振動する現象などが挙げられる。²⁾

4. 同期現象の数理解モデル

同期現象に関しては実験研究だけでなく、数理モデルを用いた理論研究が活発に行われている。本章では、同期現象の研究に広く用いられてきた位相モデルを紹介する。

位相モデルにおいて、単独の振動子の振る舞いは次式で記述される³⁾：

$$\frac{d\theta}{dt} = \omega. \quad (1)$$

ここで、位相 θ を長さ 2π の円環上で定義し、円環上の任意の一点を原点 $\theta=0$ に選ぶ。さらに、 θ と $\theta+2n\pi$ (n は整数)は同じ状態とする。 ω は正のパラメーターで、振動子の自然振動数を表す。すると、位相 $\theta \in [0, 2\pi)$ は一定の時間間隔 $2\pi/\omega$ で0となる。

次に、2つの振動子が結合した状態は次式で記述される³⁾：

$$\frac{d\theta_1}{dt} = \omega_1 + \Gamma_{12}(\theta_1 - \theta_2), \quad (2)$$

$$\frac{d\theta_2}{dt} = \omega_2 + \Gamma_{21}(\theta_2 - \theta_1). \quad (3)$$

θ_n , ω_n ($n=1, 2$) は個々の振動子の位相および自然振動数である。 $\Gamma_{12}(\theta_1 - \theta_2)$ および $\Gamma_{21}(\theta_2 - \theta_1)$ は $\theta_1 - \theta_2$ ないしは $\theta_2 - \theta_1$ の 2π 周期関数で、振動子間の相互作用を表す。振動子間の位相差を $\phi_{12} \equiv \theta_1 - \theta_2$ と定義すると、その時間発展は式(2), (3) から次式で与えられる：

$$\frac{d\phi_{12}}{dt} = (\omega_1 - \omega_2) + (\Gamma_{12}(\phi_{12}) - \Gamma_{21}(-\phi_{12})). \quad (4)$$

[†] 日本学術振興会特別研究員 PD

ここで $d\phi_{12}/dt=0$ を満たす $\phi_{12}=\phi_{12}^*$ を平衡点と呼び、位相差が一定の値に留まる同期状態に対応する。

5. 数理モデルによるカエルの同期現象の再現

アマガエルは単独では周期的に鳴き、個体同士は鳴き声を介して相互作用する。このようなリズムと相互作用は、位相モデルと関連がありそうだ。ここでは、第3章で紹介したアマガエル2匹の同期状態を位相モデルで再現した数理研究を紹介する。

まず、式(1)において $\theta=0$ でカエルが鳴くと仮定する。すると、位相 $\theta \in [0, 2\pi)$ は一定の時間間隔 $2\pi/\omega$ で0となるので、単独のアマガエルが周期的に鳴く性質を再現できる。

次に、2匹のアマガエルが鳴き交わす状態を考える。実験データから自然振動数は個体間で近い値をとることがわかっている。⁴⁾ そこで、簡単のため $\omega_1=\omega_2$ と仮定する。さらに、式(2)、(3)の相互作用関数を 2π 周期関数の典型例として、 $\Gamma_{12}(\theta_1-\theta_2)=K_{12}\sin(\theta_1-\theta_2)$ 、 $\Gamma_{21}(\theta_2-\theta_1)=K_{21}\sin(\theta_2-\theta_1)$ と仮定する。⁶⁾ 式(4)にこれらの相互作用関数と $\omega_1=\omega_2$ を代入すると、次式が得られる：

$$\frac{d\phi_{12}}{dt} = (K_{12} + K_{21}) \sin \phi_{12}. \quad (5)$$

式(5)の概形を図2Aに示す。2つの平衡点 $\phi_{12}^*=0, \pi$ が存在し、逆相同期状態 ($\phi_{12}^*=\pi$) が漸近安定な平衡点、同相同期状態 ($\phi_{12}^*=0$) が不安定な平衡点となる。そのため、初期条件を $0 < \phi_{12} < 2\pi$ にとると、位相差 ϕ_{12} は π に収束する(図2A)。

この位相モデルにおける逆相同期状態 ($\phi_{12}^*=\pi$) と、実

験で観測された同期状態との対応を調べるために、次式で定義される位相差 ϕ_{12} をアマガエル2匹の発声データから計算した(図2B)^{5,7)}：

$$\phi_{12} = 2\pi \frac{t_2(m) - t_1(n)}{t_1(n+1) - t_1(n)}. \quad (6)$$

$t_1(n)$ はカエル1が n 番目の鳴き声を発した時刻を、 $t_2(m)$ はカエル2が m 番目の鳴き声を発した時刻を表す(図1B)。 $t_1(n) \leq t_2(m) < t_1(n+1)$ を満たす n と m に対して位相差 ϕ_{12} を計算した。すると、 ϕ_{12} は π の近傍に集中した(図2B下段)。

以上の解析から、位相差に着目すると、2匹のアマガエルが交互に鳴く状態は、位相モデルにおける漸近安定な逆相同期状態 ($\phi_{12}^*=\pi$) として再現できることがわかった。

6. 野外での集団発声行動

アマガエルは2匹では逆相同期して交互に鳴く。しかし、野外ではもっと多くのアマガエルたちが一斉に鳴いている。このような複雑な状況では、何が起きているのだろうか？

実は、まっ暗な夜の田んぼで小さなカエルがどこにいるのか、そしてどの個体がいつ鳴いたかを識別するのは難しい。そこで、筆者らは音声を変換する音声可視化装置「カエルホタル」(以下、カエルホタル)を開発し、アマガエルの合唱を調べる野外調査に用いてきた。^{8,9)} カエルホタルはLEDやマイクロフォンなどから構成される6 cm×10 cm×2 cm程度の大きさの装置で、マイクロフォンで検出した音声信号を増幅しLEDを発光させる。近くで大きな音がするとLEDが明るく点灯するが、小さな音にはほとんど反応しない。このカエルホタルを複数台、アマガエ

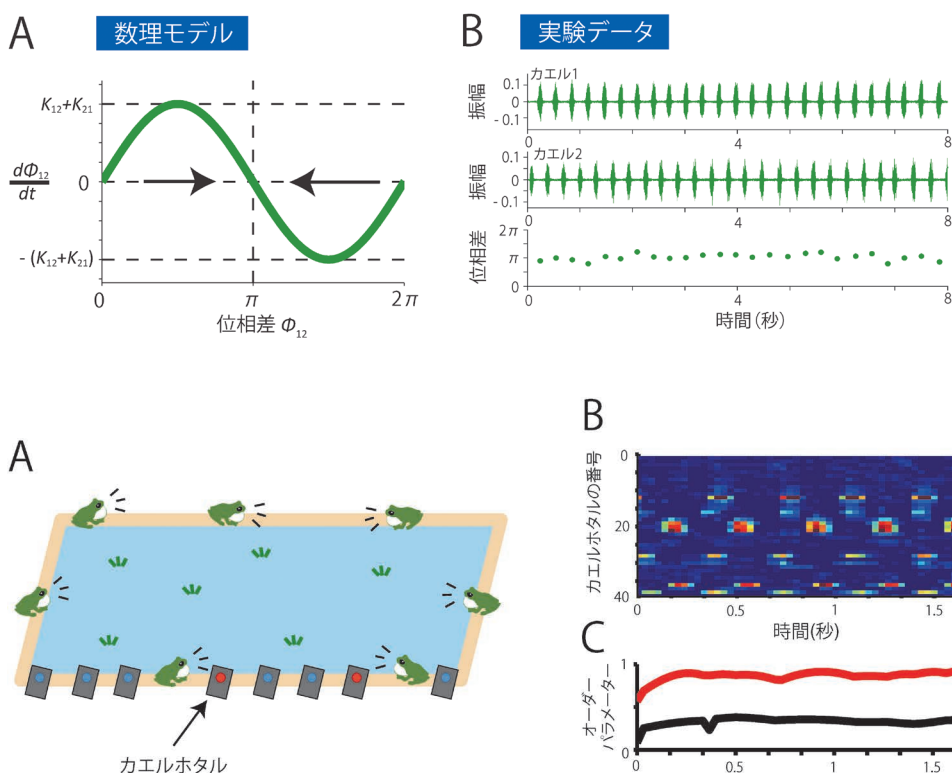


図2 位相モデルと実験における逆相同期状態。(A) 位相モデルにおける同期状態。式(5)において、位相差が π の点が漸近安定な平衡点となる。(B) 2匹の発声データから得られた位相差の時系列データ。図1Bの時間帯を含む音声波形から位相差を計算すると、 π の付近に集中した。

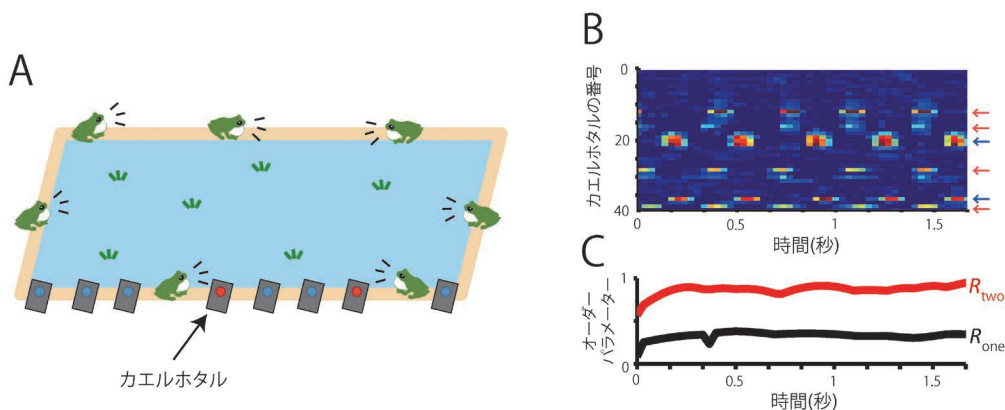


図3 音声可視化装置「カエルホタル」を用いた野外調査。(A) 調査方法の概要。田んぼの畦に沿って数十台のカエルホタルを並べ、LEDの明滅の様子をビデオカメラで撮影した。(B) カエルホタルのLEDの明滅パターン。例外はあるものの、基本的に近くの個体同士が交互に鳴いていた様子がわかる。(C) オーダーパラメーターの計算結果。 R_{two} がより大きな値をとった。これは全体が2つのクラスターに分かれて鳴く逆相同期状態が検出されたことを意味する。

ルが並んで鳴いている田んぼの畦に沿って並べ、LEDの明滅の様子をビデオカメラで撮影する調査手法を考案した(図3A)。

この手法を用いて野外でアマガエルの集団発声行動を観測した結果を図3Bに示す。⁹⁾ 横軸は時間で、縦軸はカエルホタルの番号を表す。色はLEDの輝度を表し、赤色に近いほど強い光が検出されたことを意味する。この結果から、撮影した範囲では矢印で示したように6匹のアマガエルが鳴いていたこと、そして例外はあるものの近くの個体同士が交互に鳴いていたことがわかる。

さらに図3Bをよく見てみると、赤と青の矢印で表すように、全体が2つの集団に分かれて交互に鳴いていたように見える。そこで、本当に2つの集団に分かれていたか調べるために、以下のオーダーパラメーターを計算した^{3,9)}：

$$R_{\text{one}} = \frac{1}{N} \left| \sum_{k=1}^N \exp(i\theta_k) \right|, \quad (7)$$

$$R_{\text{two}} = \frac{1}{N} \left| \sum_{k=1}^N \exp(i2\theta_k) \right|. \quad (8)$$

N はカエルの総数、 θ_k は k 番目のカエルの発声タイミングを表す位相である。位相 θ_k はある発声時刻から次の発声時刻まで、0から 2π へと線形に増加する量として計算した。 R_{one} は全体が同相同期する状態を検出する正のオーダーパラメーターで、完全な同相同期状態では最大値の1をとる。一方、 R_{two} は全体が2つのクラスターに分かれて逆相同期する状態を検出する正のオーダーパラメーターで、2クラスターの完全な逆相同期状態では最大値の1をとる。

野外での観測データからこれらのオーダーパラメーターを計算した結果を図3Cに示す。この図から R_{two} のほうがより大きく、1に近い値をとることがわかる。アマガエルの集団は、2つのクラスターに分かれて交互に鳴いていたことが示唆された。これは、近くの個体同士が交互に鳴いた結果、全体として協調的な振る舞いを示したものと推測している。

実はこの2クラスター同期現象は、鳴くタイミングに加え、カエルの移動を記述するように位相モデルを拡張することで再現できる。⁹⁾ 本稿で紹介したようなシンプルな位

相モデルに基づいて、より複雑な現象が生じるメカニズムを記述できる可能性がある。

7. 同期現象の役割

では、なぜアマガエルは交互に鳴くのだろうか？ 筆者らは、個体同士が自身の縄張りを強く主張しあうためであると考えている。例えば2匹で鳴く場合、鳴き声が重なってしまうと、互いの声が相手に伝わりづらくなると考えられる。わざと交互に鳴くことで、鳴き声を相手に伝えやすくしているのではないだろうか。ただしこれはあくまでも仮説であり、その検証にはさらなる実験が必要である。

8. まとめ

本稿では、ニホンアマガエルの同期現象を紹介した。室内実験および野外調査により、2匹の逆相同期状態や多個体での2クラスター同期状態が観測された。さらに、2匹の逆相同期状態は位相モデルで再現できることがわかった。ただし、ここで紹介したsin関数を用いたモデルは、あくまで現象を再現するモデルの1つである。実験研究と数値研究の融合により、カエルの合唱における同期現象のメカニズムを詳しく解析していくことは今後の課題である。

生物のユニークな同期現象は身近にまだまだ潜んでおり、カエルだけみてもその興味は尽きそうもない。

参考文献

- 1) 松井正文：『両生類の進化』（東京大学出版、1996）p. 148.
- 2) 蔵本由紀：『非線形科学』（集英社新書、2007）.
- 3) 蔵本由紀、河村洋史：『同期現象の数理』（培風館、2010）.
- 4) I. Aihara: Phys. Rev. E **80** (2009) 011918.
- 5) I. Aihara, *et al.*: Phys. Rev. E **83** (2011) 031913.
- 6) I. Aihara and K. Tsumoto: Math. Biosci. **214** (2008) 6.
- 7) A. Pikovsky, M. Rosenblum, J. Kurths 著、徳田 功訳：『同期理論の基礎と応用』（丸善株式会社、2009）.
- 8) T. Mizumoto, *et al.*: J. Comp. Physiol. A **197** (2011) 915.
- 9) I. Aihara, *et al.*: Scientific Reports **4** (2014) 3891.

非会員著者の紹介

合原一究氏：同志社大学生命医科学研究科、日本学術振興会特別研究員PD。専門は非線形動力学、動物行動学。

(2015年1月31日原稿受付)