

ニホンアマガエル発声行動における 周期刺激応答に関する実験的・理論的研究

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

1 イントロダクション

同期現象は、単独では周期的に振舞う振動子が、複数個集まった系においては相互作用して一斉に振動するようになる現象を指す。例えば、東南アジアに生息する蛍は点滅するタイミングを合わせ一斉に発光することや、隣接した2つの振り子時計の揺れる方向は徐々に反対になることが知られている [1-4]。一方で、位相縮約理論など同期現象を記述するための数理物理学的手法についても活発に研究が行なわれてきた [1-3]。

このように同期現象は実験的にも理論的にもよく研究されてきたテーマであり、両者の関係について詳しく調べた研究も存在する [5]。しかし、動物の行動における同期現象の数理モデリングはまだ例が少なく、位相縮約など優れた理論を他の分野に応用していくためにも、個別のケースに対し実験的に観察された同期現象と数理モデルの厳密な対応を研究することは重要であろう。筆者らは、ニホンアマガエルの自発的な発声行動を実験的に調べる一方、結合振動子系の理論を用いた数理モデリングを行なってきた [6-10]。

ニホンアマガエルは日本全域に生息しており、春から夏にかけて水田などで集団で鳴く様子を観察できる [11]。オスは単独ではほぼ周期的な発声を行なう一方で、鼓膜を通して他の個体の鳴き声を認識できる。そのため、複数のニホンアマガエルが鳴き交わす状況は、単独では周期的に振舞う振動子が相互作用する状況として理解できるだろう。

筆者らが行なってきたニホンアマガエルの自発的な発声行動を調べる実験においては、実験に用いる個体が決まればその個体に固有の量として周期や声の高さがある程度決まってしまうため、片方のニホンアマガエルの発声行動を少しずつ変化させ、それに応じたもう一方の個体の応答の変化を調べるといった実験手法は困難である。もしも人工的に加工した音声



図 1: ニホンアマガエル (*Hyla-japonica*)

刺激に対するニホンアマガエルの応答が観測できれば、様々な種類の音声データを作成しそれらへの応答を繰り返し調べることで、同期現象を引き起こす詳細なメカニズムの解明が可能となるであろう。

本論文では、周期的な音声刺激に対するニホンアマガエルの応答を調べる実験を報告し、その同期特性を議論する。他方で、結合振動子系の数理モデリングを行ないこの現象の定性的な理解を目指す。

2 周期刺激へのニホンアマガエルの応答を調べる実験

周期的な音声データに対するニホンアマガエルの応答を調べる実験を行なった。実験には、京都市内の水田で捕獲したニホンアマガエル1匹を使用した。捕獲したニホンアマガエルは直ちに実験室へと輸送し、プラスチック製のケージに収容した後、音声再生用のスピーカー (AMS05WH、アーベル) から約 50cm 離して配置した。その後、周期的な音声ファイルをスピーカーから再生し、ニホンアマガエルの応答をビデオカメラ (DCR-TRV18、SONY) で記録した。この際、あらかじめ録音したニホンアマガエルの鳴き声を加工した周期約 3.3Hz の音声データを周期刺激として使用した。一連の実験は 2007 年 6 月 18 日から翌早朝にかけて行ない、その後実験に用いたニホンアマガエルは捕獲した水田にてリリースした。

録音した音声データを図 2 に記す。しばらく周期的な音声刺激のみが録音された後、ニホンアマガエルが鳴き始め、その後しばらく非同期状態で発声した後、周期刺激に対しほぼ逆位相で同期して鳴くことを確認した。図 2 (a) は過渡過程の非同期状態を、図 2 (b) は周期刺激に対して逆相同期している時間帯を拡大したものである。

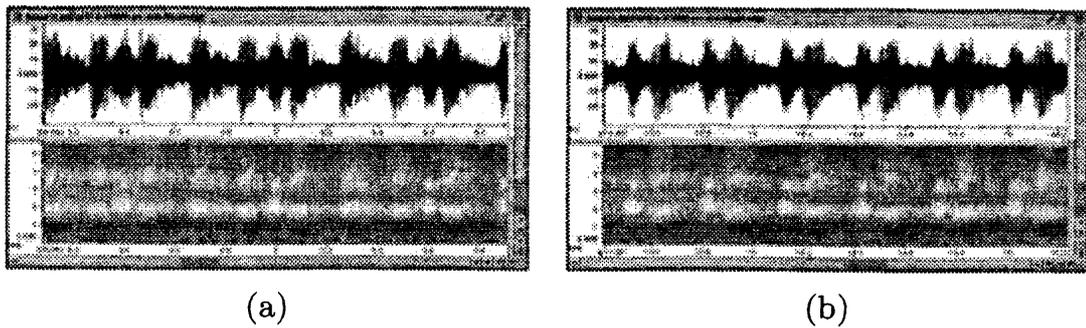


図 2: (a) 過渡過程の時系列データ。周期刺激に対して、同期していない様子が観察できる。(b) 逆相同期した時系列データ。周期刺激に対して、ニホンアマガエルがほぼ逆位相で同期して鳴く様子を観察できる。上のパネルが波形を、下のパネルがソナグラムを表している。

3 結合振動子系の数理モデリング

次に、周期刺激に対するニホンアマガエルの応答の数理モデリングを行なう。周期的な音声刺激が再生されるタイミングを位相 $\Theta \in \mathbb{S}^1 = (\mathbb{R} \bmod 2\pi) = [-\pi, \pi] / \{-\pi \equiv \pi\}$ で、ニホンアマガエルが鳴くタイミングを位相 $\theta \in \mathbb{S}^1$ で以下のようにモデル化する。

$$\frac{d\Theta}{dt} = \Omega, \quad (1)$$

$$\frac{d\theta}{dt} = \omega + g(\Theta - \theta), \quad (2)$$

ここで、 Ω は音声刺激の周期、 ω はニホンアマガエルの発声行動の固有周期、関数 g は周期刺激に対するニホンアマガエルの位相応答関数である。このモデルにおいて、 $\Theta = 0$ のとき音声刺激が信号を出し、 $\theta = 0$ のときニホンアマガエルが鳴くと考えることで現象との対応を考察する。

位相差 $\phi \equiv \Theta - \theta \in \mathbb{S}^1$ を定義すると、その時間発展は以下のように記述される。

$$\frac{d\phi}{dt} = (\Omega - \omega) - g(\phi). \quad (3)$$

この時、簡単のため $g(\psi) = -K \sin(\psi)$ (K は正の定数) を仮定すると、 $K > |\Omega - \omega|$ のとき以下の平衡解 ϕ^* が存在する。

$$\phi^* = \text{Arcsin}\left(-\frac{\Omega - \omega}{K}\right). \quad (4)$$

もし $K \gg |\Omega - \omega|$ であれば、不安定な平衡解 $\phi^* \approx 0$ と安定な平衡解 $\phi^* \approx \pi$ が存在する。実験データは周期刺激に対しニホンアマガエルがほぼ逆相同期して鳴く現象と理解できるため、上記数理モデルで現象の定性的な説明が可能である。

4 結論および今後の課題

周期的な音声刺激に対するニホンアマガエルの応答を調べる実験を行ない、周期刺激に対しほぼ逆位相で同期した発声行動を観察した。一方で、結合振動子系の数理モデリングを行ない、現象の定性的な説明が可能なことを示した。

今回は、同期した発声行動を中心に議論したが、一連の時系列データにおいては同期していない時間帯も見受けられる(図2(a)参照)。最近では、非同期状態の時系列データから位相応答関数を実験的に推定する方法が報告されており[5]、ニホンアマガエルの発声行動においても非同期状態の時系列データ解析により固有の相互作用関数を推定することは重要な課題である。

また、今回は位相情報のみ注目した議論を行なったが、音声コミュニケーションにおいては位相以外にも音量や音の高さのダイナミクスが重要な役割を果たしている可能性が考えられる。今後は、再生する周期刺激の音量や音の高さを少しずつ変えて、ニホンアマガエルの応答の変化を詳しく調べていく予定である。実際、筆者らはニホンアマガエル2匹の自発的な発声行動において、発声タイミングの逆相同期に加え、それぞれが音の高さを互いに合わせていく現象を観察している[7]。位相情報以外の自由度が、ニホンアマガエル同士の相互作用においてどのような役割を果たしているか詳しく調べるのも今後の課題である。

一方で、録音したニホンアマガエルの鳴き声以外にも、様々な音声データを用意しニホンアマガエルの応答を詳しく調べていく予定である。自然環境においては、他種のカエルや昆虫など、鳴き声を発する生物がニホンアマガエルと共存しており、それらの鳴き声に反応して自身の発声行動を変化させる可能性がある。周期刺激として、ニホンアマガエル以外の生物の鳴き声を用意しそれらに対する応答を実験的に調べるのは、実際のフィールドでの発声行動に関する知見を得るために重要であろう。

本研究に関して、貴重な御議論をいただいた京都大学情報学研究科の奥乃博教授、東京大学生産技術研究所の寶来俊介博士、合原一幸教授に感謝いたします。

参考文献

- [1] Y. Kuramoto, "Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence," Springer-Verlag, N.Y., 1984.
- [2] S.H. Strogatz, "Nonlinear Dynamics and Chaos," Perseus Publishing, Cambridge, 1994.

- [3] A. Pikovsky, M. Rosenblum, and J. Kurths, "Synchronization: A universal concept in nonlinear sciences," Cambridge University Press, Cambridge, 2001.
- [4] A.T. Winfree, "Biological rhythms and the behavior of populations of coupled oscillators," *J. Theor. Biol.*, Vol.16, pp.15–42, 1967.
- [5] J.Miyazaki and S.Kinoshita, *Phys. Rev. Lett.* 96, 194101, 2006.
- [6] I. Aihara, H. Kitahata, S. Horai, K. Aihara, K. Yoshikawa, "Synchronization experimentally observed in calling behaviors of Japanese rain frogs (*Hyla-japonica*)," *Proc. of 2006 International Symposium on Nonlinear Theory and its Applications*, pp.767-770, 2006.
- [7] I. Aihara, H. Kitahata, S. Horai, K. Aihara, K. Yoshikawa, "Dynamical Calling Behavior Experimentally Observed in Japanese Tree Frogs (*Hyla Japonica*)," *IEICE Trans. Fundamentals*, E90-A(10), pp2154-2161, 2007.
- [8] I. Aihara, H. Kitahata, K. Yoshikawa, K. Aihara, "Mathematical Modeling of Frog's Calling Behavior and its Possible Application to Artificial Life and Robotics," *Artificial Life and Robotics*, Vol.12, No.1-2, pp.29-32, 2008.
- [9] I.Aihara, K.Tsumoto, "Nonlinear Dynamics and Bifurcations of a Coupled Oscillator Model for Calling Behavior of Japanese Tree Frogs (*Hyla japonica*)," *Mathematical Biosciences*, (in press).
- [10] S.Horai, I.Aihara, K.Aihara, "Time Series Analysis of Sound Data on Interactive Calling Behavior of Japanese Tree Frogs, " *IEEJ Trans. EIS*, Vol.127, No.10, pp.1692-1698, 2007, (in Japanese).
- [11] N. Maeda and M. Matsui, "Frogs and Toad of Japan: Revised edition," Bun-Ichi Sogo Shuppan Co. Ltd., Tokyo, 1999 (in Japanese).