

# 振動子モデルと音声可視化システムを用いたアマガエルの合唱法則の解析

## Theoretical and Experimental Studies on Frog Choruses

Based on the Phase Oscillator Model and Sound-Imaging Method

合原 一究<sup>1</sup>、粟野 皓光<sup>2</sup>、水本 武志<sup>3</sup>、坂東 宜昭<sup>2</sup>、  
大塚 琢馬<sup>2</sup>、柳楽 浩平<sup>2</sup>、奥乃 博<sup>2</sup>

Ikkyu AIHARA, Hiromitsu AWANO, Takeshi MIZUMOTO, Yoshiaki BANDO,

Takuma Otsuka, Kohei NAGIRA, Hiroshi G. OKUNO

1 理化学研究所、2 京都大学、3 (株) ホンダ・リサーチ・インスティテュート ジャパン

1 RIKEN, 2 Kyoto University, 3 Honda Research Institute Japan Co., Ltd.

ikkyu@brain.riken.jp

### Abstract

ニホン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ており、春から夏にかけてオスのニホンアマガエルが集団で鳴く様子を観察できる。オスのニホンアマガエルは単独では周期的に鳴く一方で、鼓膜を持っており周囲の音を認識できる。そのため、野外での集団発声行動は、単独では周期的に振る舞う素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だろう。我々はニホンアマガエルの集団発声行動を記述する振動子モデルを考案し、数値計算を行うことで、全体が2つの集団に分かれて鳴き交わす同期現象が観測される可能性を示した。一方で、周囲の音声を検知してLEDが発光する音声可視化装置「カエルホタル」を用いた野外調査を行った。その結果、近くの個体が交互に鳴き、全体では2つの集団に分かれる同期状態を観測した。

できる。しかし、野外での個体毎の発声タイミングと空間配置は詳しく調べられてこなかった。これは、野外では鳴いている個体数が多く、さらにその空間的な分布も広範囲に渡るためである。

ニホンアマガエル（以下、アマガエル）は日本で最もよく見られる種のカエルであり、南は鹿児島県から北は北海道まで生息している [前田、松井、1989]。野外での合唱を観察できる期間も春から夏にかけてと長く、主に水田で集団で鳴いている様子を観察できる。オスのアマガエルは単独では周期的に鳴く一方で、鼓膜を持っており周囲の音を認識できる。そのため、野外での集団発声行動は、単独では周期的に振る舞う素子（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だろう。このような結合振動子系の理論 [Kuramoto, 1984] は多くの研究者に興味を持たれており、共通ノイズ下での振動子集団の振る舞い [Teramae et al., 2009] や、空間的に運動する振動子集団の振る舞い [Tanaka, 2007, Fujiwara et al., 2011]、結合ネットワークを動的に変化させる振動子モデル [Aoki and Aoyagi, 2009] などが研究されてきた。一方で、結合振動子系の理論は、ホタルの集団発光やコオロギの鳴き交わりなど動物行動との関連も示唆されている。しかし、特に野外における集団行動を、結合振動子系の理論を応用して解析する数理研究はこれまでほとんど行われてこなかった。アマガエルの集団発声行動の詳細を音声可視化システムによって明らかにし、そのコミュニケーション機構を結合振動子系の考え方をもとに解析するのが本研究の目的である。これによりアマガエルの未知の行動を観測し、さらにはそのメカニズムの数理的な理解が進むことが期待できる。

本稿では、アマガエルの集団発声行動に関する数理研究と音声可視化装置「カエルホタル」を用いた野外調査結果を概説する [Aihara et al., 2014, Mizumoto et al., 2011]。

## 1 はじめに

たくさんのカエルによる集団発声行動、すなわちカエルの合唱は、水田や川、池など、様々な場所で観察できる。カエルの場合、一般に鳴くのはオスのみであり、メスは鳴かない。野外で最も頻繁に聞かれる鳴き声は広告音と呼ばれる種類であり、「メスを呼び寄せる役割」と「他のオスに縄張りを主張する役割」があると考えられている [松井 1996, Gerhardt and Huber, 2002, Wells, 2007]。このような広告音を用いたカエルの合唱は、主に生物学者に興味を持たれ、様々な種について研究されてきた。例えば、2種類の広告音を使い分ける Coqui ガエル [Narins and Capranica, 1976]、20kHz 以上の超音波の成分を含む広告音を使うカエル [Feng et al., 2006] などが知られている。このようにカエルの合唱は世界各地で観測



Figure 1: ニホンアマガエル。鹿児島県から北海道までの日本の広範囲に生息する。春から夏にかけて、主に水田で多数のオスのニホンアマガエルが鳴いている様子を観察できる。

## 2 振動子モデルを拡張した数理研究

本章では、アマガエルの合唱に関する数理研究 [Aihara et al., 2014] を概説する。まずアマガエル 2 匹の発声行動を定性的に説明する振動子モデルを紹介し (第 2.1 節)、その上で、2 匹では交互に鳴く行動学的原因を考察する (第 2.2 節)。さらに、第 2.2 節の考察に基づいたアマガエルの合唱の振動子モデルを紹介し、アマガエルの合唱において 2 種の同期現象が観測される可能性を示す (第 2.3 節)。

### 2.1 2 匹の発声行動の数理モデル

室内で 2 匹のアマガエルを鳴かせる行動実験および独立成分分析法による音声分離解析から、アマガエルは 2 匹では交互に鳴くことがわかった [Aihara et al., 2011]。このような交互に振動する現象を、同じ位相で振動する同相同期現象と比較して、逆の位相で振動するという意味で逆相同期現象と呼ぶこととする。本節では、このアマガエル 2 匹の逆相同期現象を振動子モデルにおける安定平衡点として説明した研究成果を紹介する [Aihara et al., 2008, Aihara and Tsumoto, 2008, 合原, 2013]。

まず、アマガエル 2 匹の発声タイミングを位相  $\theta_n$  ( $n = 1, 2$ ) を用いてモデル化する。位相  $\theta_n$  は 0 から  $2\pi$  までの値をとる変数であり、 $\theta_n = 2\pi$  で個々のカエルが鳴くと仮定する。この  $\theta_n$  を用いて、アマガエル 2 匹の発声行動を次式で与えられる振動子モデル [Kuramoto, 1984] で記述する：

$$\frac{d\theta_n}{dt} = \omega_n + \sum_{m=1, m \neq n}^N \Gamma_{nm}(\theta_m - \theta_n) \quad (1)$$

ここで  $\omega_n$  ( $n = 1, 2$ ) は個々のカエル単独での固有周期を表すパラメータで、正の定数とする。アマガエルは

単独では 1 秒間に 4 回程度鳴くことから [Aihara, 2009]、 $\omega_n = 8\pi$  と仮定する。また、 $\Gamma_{nm}(\theta_m - \theta_n)$  はカエル同士の相互作用を表す関数で、 $2\pi$  の周期関数で定義される [Kuramoto, 1984]。

この関数  $\Gamma_{nm}(\theta_m - \theta_n)$  を一次の  $\sin$  関数と仮定することで、アマガエル 2 匹の逆相同期現象を説明できる [Aihara et al., 2008, Aihara and Tsumoto, 2008, 合原, 2013]。まず 2 匹の鳴くタイミングの差を表す変数として、位相差  $\phi \equiv \theta_1 - \theta_2$  を定義する。さらに、相互作用関数を一次の  $\sin$  関数を用いて、 $\Gamma_{12}(-\phi) = -\Gamma_{21}(\phi) = K \sin \phi$  と定義する。ここで  $K$  はカエル同士の相互作用の強さを表すパラメータで、正の定数とする。このとき、位相差  $\phi$  のダイナミクスは、式 (1)、 $\omega_n = 8\pi$ 、 $\Gamma_{12}(-\phi) = -\Gamma_{21}(\phi) = K \sin \phi$  から、次式で与えられる：

$$\frac{d\phi}{dt} = 2K \sin \phi. \quad (2)$$

この式において、 $\phi = \pi$  は  $\frac{d\phi}{dt} = 0$  を満たすので、 $\phi = \pi$  は平衡点である。さらに、 $\phi = \pi$  での勾配  $\frac{\partial}{\partial \phi} \frac{d\phi}{dt}$  は負なので、 $\phi = \pi$  は安定な平衡点となる。このモデルでは  $\theta_n = 2\pi$  となる度に個々のカエルが鳴くと仮定しているので、 $\phi = \pi$  の逆相同期状態はアマガエル 2 匹が交互に鳴く状況を定性的に説明することになる。

### 2.2 2 匹の逆相同期現象に関する考察

第 2.1 節で述べたように、アマガエルは 2 匹では交互に逆位相で同期して鳴く傾向がある。では、なぜ 2 匹では交互に鳴くのだろうか？ ここで扱っているアマガエルの鳴き声は広告音と呼ばれ、「メスを呼び寄せる役割」と「他のオスに縄張りを主張する役割」があると考えられている [松井 1996, Gerhardt and Huber, 2002, Wells, 2007]。そのため、オスのアマガエルによる逆相同期現象は、それぞれの縄張りを主張する役割に関係するものと考えられる。ここで、2 匹のアマガエルが同時に同じ位相で同期して鳴く場合を考えよう。そのような場合、自分自身の鳴き声も大きいために、相手の鳴き声が聞き取りづらくなるであろう。これに対して、2 匹が交互に逆位相で同期して鳴く場合は、それぞれの鳴き声のオーバーラップはほとんどなく、そのために相手の鳴き声も聞き取りやすくなるであろう。このように、アマガエル 2 匹の逆相同期現象は、お互いの鳴き声を聞き取りやすくし、それによって自身の縄張りを強く主張するのに有効であると予想している [Aihara, 2009, Aihara et al., 2011, 合原, 2013]。

### 2.3 合唱の数理モデル

第 2.1 節でモデル化したアマガエル 2 匹の発声行動に関しては、それぞれのアマガエルをケースに入れていたので、その位置関係は実験中にはほとんど変化しなかった [Aihara et al., 2011]。しかし、野外ではアマガエルは自由

に移動できる。そのため、合唱のモデル化には、アマガエルの空間配置のダイナミクスも考慮する必要があると考えた。そこで、個々のアマガエルの発声タイミングを位相  $\theta_n (n = 1, 2, \dots, N)$  で、そして個々のアマガエルの空間配置を2次元のベクトル  $\mathbf{r}_n (n = 1, 2, \dots, N)$  で記述し、それぞれの時間発展を次式でモデル化した [Aihara et al., 2014]:

$$\frac{d\theta_n}{dt} = \omega_n + \sum_{m=1, m \neq n}^N \Gamma_{nm}(\theta_m - \theta_n, \mathbf{r}_m - \mathbf{r}_n), \quad (3)$$

$$\frac{d\mathbf{r}_n}{dt} = \sum_{m=1, m \neq n}^N \mathbf{F}_{nm}(\theta_m - \theta_n, \mathbf{r}_m - \mathbf{r}_n) + \mathbf{G}_n(\mathbf{r}_n). \quad (4)$$

ここで  $\omega_n$  は、第 2.1 節で紹介したモデルと同様、 $n$  番目のアマガエルの固有周期を表す正のパラメータであり、 $\omega_n = 8\pi$  に固定した。

式 (3) および (4) の  $\Gamma_{nm}(\theta_m - \theta_n, \mathbf{r}_m - \mathbf{r}_n)$  と  $\mathbf{F}_{nm}(\theta_m - \theta_n, \mathbf{r}_m - \mathbf{r}_n)$  は、 $n$  番目と  $m$  番目のアマガエルの相互作用を表す関数である。まず、 $\Gamma_{nm}(\theta_m - \theta_n, \mathbf{r}_m - \mathbf{r}_n)$  に関しては、アマガエルは2匹では交互に逆位相で同期して鳴くこと、そして音はアマガエル間の距離  $|\mathbf{r}_m - \mathbf{r}_n|$  の二乗で減衰することから、次式でモデル化した:

$$\Gamma_{nm}(\theta_m - \theta_n, \mathbf{r}_m - \mathbf{r}_n) = -\frac{K_{nm}}{|\mathbf{r}_m - \mathbf{r}_n|^2} \sin(\theta_m - \theta_n). \quad (5)$$

ここで一次の  $\sin$  関数を使ったのは、第 2.1 節で述べたように、2匹が交互に鳴く現象を安定な逆相同期状態として説明できるからである。次に、 $\mathbf{F}_{nm}(\theta_m - \theta_n, \mathbf{r}_m - \mathbf{r}_n)$  は次式でモデル化した:

$$\mathbf{F}_{nm}(\theta_m - \theta_n, \mathbf{r}_m - \mathbf{r}_n) = \frac{K_{nm}}{|\mathbf{r}_m - \mathbf{r}_n|^2} (1 - \cos(\theta_m - \theta_n)) \mathbf{e}_{nm}. \quad (6)$$

この関数に関しても、アマガエルの音声コミュニケーションを表しているので、アマガエル間の距離  $|\mathbf{r}_m - \mathbf{r}_n|$  の二乗で相互作用が弱まるとした。さらに、 $\cos$  関数を使うことで、 $\theta_m - \theta_n = \pi$  の逆相同期状態だと、アマガエル同士が最も強く反発するとした。これは、第 2.2 節にある「2匹のアマガエルは交互に鳴くことで、それぞれの縄張りを強く主張している」という考察のモデル化に対応する。 $\mathbf{e}_{nm}$  は  $n$  番目と  $m$  番目のアマガエル間の単位ベクトルで、 $\mathbf{e}_{nm} = -\frac{\mathbf{r}_m - \mathbf{r}_n}{|\mathbf{r}_m - \mathbf{r}_n|}$  と定義する。

一方、我々は野外調査の際に、稲が成長しきっていない状態だと水田内部には物理的に捕まるものがなく、アマガエルの空間配置は水田の周囲のあぜ道に集中することを観測した [Mizumoto et al., 2011]。式 (4) の  $\mathbf{G}_n(\mathbf{r}_n)$  は、このような水田のあぜ道に沿った空間分布を説明するための関数であり、次式でモデル化した:

$$\mathbf{G}_n(\mathbf{r}_n) = (L - |\mathbf{r}_n|) \mathbf{e}_n. \quad (7)$$

ここでは、まず簡単のために水田の形状を円形と仮定し、その半径を正のパラメータ  $L$  で記述した。 $\mathbf{e}_n$  は水田の中

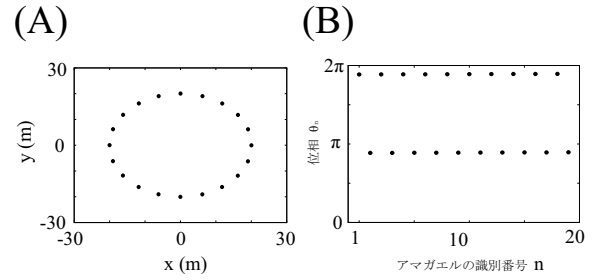


Figure 2: 数値モデルにおける2クラスタ逆相同期状態。左図が数値計算によって得られたアマガエルの空間配置を、右図がアマガエルの位相を表す。空間配置に関しては、水田の淵に沿って等間隔に並んでいる様子がわかる。同期状態に関しては、最近接の個体同士が逆位相で同期し、そのために全体では2つの集団が交互に鳴く状態が本数値モデルにおいて安定に測定された。

心を表す原点  $\mathbf{0}$  と  $n$  番目のアマガエル間の単位ベクトルであり、 $\mathbf{e}_n = \frac{\mathbf{r}_n}{|\mathbf{r}_n|}$  と定義する。この関数において、 $L - |\mathbf{r}_n|$  の項は  $|\mathbf{r}_n| = L$  を境に符号が変化する。すなわち、アマガエルが水田の内側に居る場合には中心から反発してあぜ道に寄って行き、アマガエルが水田の外側に居る場合には中心に引きつけられることで同様にあぜ道に寄って行くことになる。

次に、本数値モデルを用いた数値計算を行い、実際に起こりえる同期状態を予測した。調査地である島根県・隠岐の島の水田は周囲が100m以上で、そのあぜ道に沿って10匹から20匹程度のアマガエルが鳴いていた [Mizumoto et al., 2011]。そこで、式 (5)–(7) のパラメータを  $L = 20$ 、 $N = 20$  に固定した。一方で、相互作用の大きさを表すパラメータ  $K_{nm}$  は、既知の観測データからの推定が困難であったので、簡単のために  $K_{nm} = 1$  と固定した。

以上のパラメータを用いて数値計算を行った結果、2種の同期状態が本数値モデルにおいて安定に計測された。まず1つ目の同期状態を Figure 2 に示す。アマガエルは円形の水田のあぜ道に沿って分布している様子がわかる。同期状態に関しては、最近接の個体同士が逆位相で同期して、結果的に2つの集団にわかれている。このような同期状態を、2クラスタ逆相同期状態と呼ぶこととする。次に、2つ目の同期状態を Figure 3 に示す。空間配置に関しては、2クラスタ逆相同期状態と同様に、水田のあぜ道に沿って全ての個体が並んでいる。同期状態に関しては、最近接の個体同士がほぼ逆位相で同期しているものの、同一集団内で少しずつ位相がずれている様子がわかる。このような同期状態を、位相波状態と呼ぶこととする。

これらの数値計算により、本数値モデルにおいては2クラスタ逆相同期状態と位相波状態の2種の同期状態が

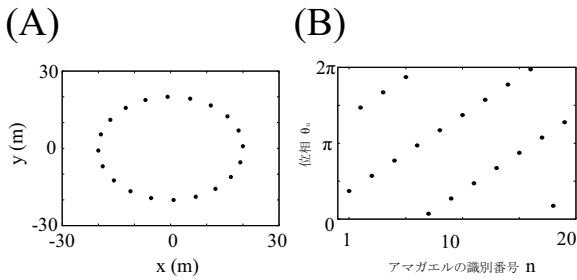


Figure 3: 数理モデルにおける位相波状態。左図が数値計算によって得られたアマガエルの空間配置を、右図がアマガエルの位相を表す。空間配置に関しては、Figure 2 と同様に、水田の淵に沿って等間隔に並んでいる様子がわかる。同期状態に関しては、最近接の個体同士がほぼ逆位相で同期し、それぞれの集団内で位相波状態が生じている。

初期条件に応じて安定に計測されることがわかった。しかし、実際の水田ではどちらがより安定に観測されるのだろうか？次に、水田の形状を円形から実際の水田の形状に近い長方形に変えた上で、同様の数値計算を行った。具体的には、長方形の水田の形状を長辺の長さ  $L_x$  と短辺の長さ  $L_y$  で記述し、 $L_x + L_y = 60\text{m}$  という拘束条件のもとでそれぞれの値を変化させた。さらに、個々の ( $L_x$ ,  $L_y$ ) に対して、初期条件をランダムに変化させる数値計算を繰り返し行った結果、より多くの形状で2クラスタ逆相同期状態を頻繁に検出した [Aihara et al., 2014]。

### 3 音声可視化装置「カエルホタル」を用いた野外調査

本章では、音声可視化装置「カエルホタル」を用いたアマガエルの合唱の野外調査を概説する [Mizumoto et al., 2011, Aihara et al., 2014]。まず、周囲の音を検知してLEDが発光する音声可視化装置「カエルホタル」を紹介し (第3.1節)、島根県・隠岐の島で行った野外調査の方法を説明する (第3.2節)。その上で、動画解析によって明らかになったアマガエルの合唱における同期現象を説明する (第3.3節)。

#### 3.1 音声可視化装置「カエルホタル」

カエルは一般に夜行性であり、野外では数多くの個体が広範囲で鳴き交わす。そのため、野外での合唱における個体識別はこれまで困難であった。我々は、そのように複雑な音環境において、個々のカエルの発声タイミングおよび空間配置を計測するために、音声可視化装置「カエルホタル」(以下、カエルホタル)を開発した [Mizumoto et al., 2011]。カエルホタルはマイクロフォン、LEDなどから構成される電子回路であり、周囲で音が鳴るとその音量に応じた輝度でLEDが明滅する。電源は再充電可能な単四電池



Figure 4: 音声可視化装置「カエルホタル」を用いた野外調査 (京都大学構内の水田にて撮影)。カエルホタル数十台をあぜ道に沿って並べ、その様子をビデオカメラで撮影した。

2本であり、一度に多くの装置を野外調査に用いることができる。また、カエルホタルには可変抵抗が付いており、入力音声を光に変換する際の増幅率を、この可変抵抗をマイナスドライバーで回すことにより調整している [Mizumoto et al., 2011]。現時点ではこの可変抵抗の調整は手作業で行っているため、カエルホタル毎の音への応答には多少違いがある。

一方、稲が成長しきっていない状態だと、多くのニホンアマガエルは主に水田のあぜ道に並んで鳴いている。そこで、水田のあぜ道に沿ってカエルホタルを数十台並べて、その明滅をビデオカメラで撮影する実験手法を考案した [Mizumoto et al., 2011]。これによって並べたカエルホタルの内、どれがいつ光っているかを実験後の動画解析によって推定することで、合唱中の個体識別が可能になると考えた。

#### 3.2 野外調査方法

カエルホタルを用いた野外調査を、2011年の6月に島根県・隠岐の島の水田で行った [Aihara et al., 2014]。調査地には複数の水田が存在したが、その中でより多くのアマガエルが鳴いている水田を選び、かつより多くのアマガエルが鳴いている一辺に沿ってカエルホタルを85台もしくは86台並べた。その上で、三脚の上部に固定したビデオカメラ (HDR- XR550V, SONY) によって、毎秒29.97フレームの時間解像度でカエルホタルの明滅を撮影した。この際、並べたカエルホタルを全て撮影できるように、ビデオカメラを設置する位置および高さを調整した。撮影は1回1時間以上で、計6日間行った。

#### 3.3 同期状態の解析

撮影した動画は研究室に持ち帰り、カエルホタルの輝度の時間変化を調べる解析を行った [Aihara et al., 2014]。ま

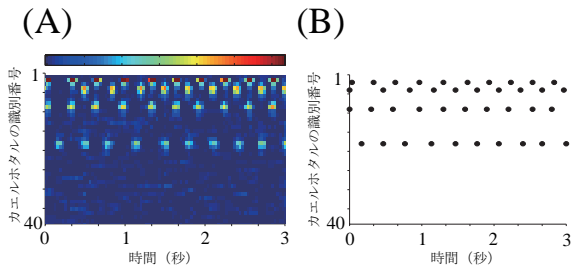


Figure 5: 音声可視化装置「カエルホタル」を用いた野外調査結果。左図がカエルホタルの輝度の時系列データを、右図が推定した発声タイミングおよび空間配置を表す。近接するアマガエル同士が交互に鳴いている様子がわかる。

ず、撮影した動画の内、最初の 15 分を画像に分割した。次に、分割した画像を足し合わせて、輝度の合計値の大きな箇所をカエルホタルの位置として推定した。その結果、少なくともビデオカメラに近い 40 台分のカエルホタルの明滅は安定して撮影できていたことがわかった。この 40 台よりも遠くにあるカエルホタルでは、LED の明かりが弱すぎてビデオカメラで安定して撮影できなかつたものが存在した。そのため全ての動画に関して、ビデオカメラに近い 40 台分のカエルホタルを選んで輝度の時系列データを計算した。また、カエルホタルの可変抵抗の調整は手作業のため、無音状態での LED の輝度には若干の差が生じる。この差を補正するため、輝度の時系列データを計算するときに、15 秒毎に個々のカエルホタルの輝度の平均値を引いた。

Figure 5(A) がカエルホタル 40 台の輝度の時系列データを表す。複数台のカエルホタルが特に強い光を周期的に発している様子がわかる。次に、カエルホタル毎に輝度の合計値を計算し、輝度のピークに対応するカエルホタルを推定した [Aihara et al., 2014]。カエルホタルが発する光の強さは入力された音量に依存する。そのため、特に強く光っているカエルホタルの近くでアマガエルが鳴いているものと考えられる。最後に、鳴いているアマガエルに近いと推定されたカエルホタルそれぞれに対して、強く光ったタイミングを推定した。具体的には、最大輝度の 50% という閾値をそれぞれに設定し、この閾値を超える度に個々のアマガエルが鳴いたと判断した。

Figure 5(B) が推定した発声タイミングを表す。近接するアマガエル同士が交互に鳴いている様子がわかる。同様の方法で計 6 日間分の動画データを解析し、さらには種々のオーダーパラメータも計算することで、Figure 5(B) のような全体が 2 つの集団にわかれて交互に鳴く状態が繰り返し起こっていることを示した [Aihara et al., 2014]。

## 4 今後の課題

本章では以上の成果を踏まえて、今後の研究課題を議論する。

### 4.1 音声可視化システムの拡張

我々は音声可視化装置「カエルホタル」を用いて、アマガエルの発声タイミングおよび空間配置を計測した。このような音源定位の手法としては、複数のマイクロフォンを用いた録音実験も考えられる。カエルの発声行動に関しても、マイクロフォンアレイを用いた野外調査結果が最近報告された [Jones et al., 2014]。カエルホタルは音源位置や音が鳴ったタイミングは推定できるものの、音の高さは現時点では計測できない。カエルの鳴き声の高さを調べたい場合は、マイクロフォンアレイを併用した実験が必要になるであろう。カエルホタルで推定した位置情報に基づいてマイクロフォンアレイを用いたビームフォーミングを行う実験手法を確立することで、より詳細にカエルの発声行動を計測できる可能性がある。

### 4.2 カエルの行動研究の展望

第 3 章では、オスのニホンアマガエルの広告音に関する野外調査結果を紹介した。第 2.2 節で述べたように、広告音には「メスを呼び寄せる役割」と「他のオスに縄張りを主張する役割」があると考えられている。本研究では、オス同士のコミュニケーションを調べたが、それ以外の役割についてはまだわかっていない。例えば、野外で鳴いているオスの内、どの個体がメスに選ばれやすいのだろうか。また、カエルは鳴くことでタヌキやヘビなどの捕食者に自身の位置を知られてしまう可能性がある。このように、メスのカエルそして天敵が合唱中のオスガエルをどのように識別し特定の個体を選んで鳴いているのか調べるのは、今後の研究課題である。

### 4.3 カエルホタルの改良

カエルに関しては、複数種が同一環境に生息する例が数多く報告されている。例えば、ニホンアマガエルの場合でも、ツチガエルやシュレーゲルアオガエルが同時期に同じ水田で観察できる。このような環境においては、それぞれの種が別種の鳴き声を認識し、種間でコミュニケーションをとっている可能性がある。

カエルは一般に、種が異なれば鳴き声の高さも異なる [前田、松井、1989]。カエルホタルにバンドパスフィルター機能を搭載し、特定の周波数を持つ音が入力された場合のみ LED が発光するように改良することで、野外でカエルの種を判別できる可能性がある [Mizumoto et al., 2012]。このような改良を行い、カエルの種間コミュニケーションを調べるのは今後の研究課題である。

#### 4.4 数理モデルの改良

第2章では、アマガエルの合唱を結合振動子系と捉えてモデル化することで、2種の同期状態が起こりうる可能性を示した。さらに、第3章で紹介したように、数理モデルで示唆された同期状態の内、2クラス逆相同期状態を実際に野外で観測した。このように本数理モデルはある程度の予測性を備えていると解釈できる。しかし、より正確にアマガエルの行動を記述するために改良すべき点が残されている。

まず本数理モデルでは、アマガエルの位相  $\theta_n$  と空間配置  $r_n$  が同時に変化すると仮定した。しかし、アマガエルは鳴いている間はその場に留まっており、空間的に移動しない。そのため、鳴いている間に周囲の個体と相互作用することで自身の適切な空間配置を判断し、その後、鳴き止んだ上で空間配置を変化させるモデルに改良したほうが、実際の現象を正確に記述できる可能性がある。sin 関数と仮定した相互作用関数を直接実験データから推定する研究課題 [Aihara et al., 2011] も含めて、より正確にアマガエルの行動機構を記述する数理モデルに改良していくのは、今後の課題である。

#### 4.5 音声可視化装置「カエルホタル」および数理モデルの応用

本稿で紹介した数理モデルおよび音声可視化装置「カエルホタル」は、他種のカエルや昆虫の行動解析に応用できる可能性がある。例えば、アマガエル以外にも周期的に信号を出し、かつ相互作用する動物が存在する。日本の清流に生息するゲンジボタルやヘイケボタルは単独では周期的に発光しながら集団で飛び回る。また、コオロギなどの昆虫にも周期的に鳴きながら、草むらなどを移動する種が存在する。本数理モデルにおいて、動物の生息地の形状や相互作用関数を変えることで、動物集団における同期状態の発現を予想できる可能性がある。

また、カエルホタルは音を光に変換するシンプルな装置なので、アマガエルに限らず夜行性で音を発する動物の行動研究全般への応用が期待できる。動画解析の方法を簡略化し、カエルホタルのチューニング方法も自動化することで、多くの研究者に扱いやすい実験手法に改良していくのは今後の課題である。

### 5 まとめ

本稿では、数理モデルおよび音声可視化装置「カエルホタル」を用いたニホンアマガエルの集団発声行動の研究結果 [Aihara et al., 2014, Mizumoto et al., 2011] を概説した。まずアマガエルの合唱の数理モデルを考案し、数値計算を行うことで、2クラス逆相同期状態と位相波状態が観測される可能性を示唆した。次に、水田の形状を変化させる数値計算を行い、2種の同期状態の内、2クラス逆相

同期状態がより安定に観測される可能性を示唆した。その上で、音声可視化装置「カエルホタル」を用いた野外調査を行い、2クラス逆相同期状態を観測した。今後は、数理モデルとカエルホタルを用いた野外調査法の改良に加えて、これらの研究成果を他種の動物の行動研究に応用していく予定である。

本研究は、理化学研究所・基礎科学特別研究員制度および科研費基盤 (S) No.24220006 の支援を受けた。

#### 参考文献

- [松井 1996] 松井正文著：両生類の進化、東京大学出版会 (1996).
- [Gerhardt and Huber, 2002] Gerhardt, H.C., and Huber, F. *Acoustic Communication in Insects and Anurans*, (University of Chicago Press, Chicago, 2002).
- [Wells, 2007] Wells, K.D. *The Ecology and Behavior of Amphibians*, (The University of Chicago Press, Chicago, 2007).
- [Narins and Capranica, 1976] Narins, P.M., Capranica, R.R. Sexual differences in the auditory system of the tree frog *Eleutherodactylus coqui*, *Science* **192**, 378-380 (1976).
- [Feng et al., 2006] Feng, A.S. et al. Ultrasonic communication in frogs, *Nature* **440**, 333-336 (2006).
- [前田、松井、1989] 前田憲男、松井正文著：日本カエル図鑑、文一総合出版 (1989).
- [Kuramoto, 1984] Kuramoto, Y. *Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence*, (Springer-Verlag, Berlin, 1984).
- [Teramae et al., 2009] Teramae, J.N., Nakao, H., and Ermentrout, G.B. Stochastic Phase Reduction for a General Class of Noisy Limit Cycle Oscillators, *Phys. Rev. Lett.* **102**, 194102 (2009).
- [Tanaka, 2007] Tanaka, D. General chemotactic model of oscillators, *Phys. Rev. Lett.* **99**, 134103 (2007).
- [Fujiwara et al., 2011] Fujiwara, N., Kurths, J., and Guiler, A.D. Synchronization in networks of mobile oscillators, *Phys. Rev. E* **83**, 025101 (2011).
- [Aoki and Aoyagi, 2009] Aoki, T., and Aoyagi, T. Co-evolution of phases and connection strengths in a network of phase oscillators, *Phys. Rev. Lett.* **102**, 034101 (2009).

- [Aihara et al., 2014] Aihara, I. et al. Spatio-Temporal Dynamics in Collective Frog Choruses Examined by Mathematical Modeling and Field Observations, *Scientific Reports*, **4**, 3891 (2014).
- [Mizumoto et al., 2011] Mizumoto, T. et al. Sound imaging of nocturnal animal calls in their natural habitat, *J. Comp. Physiol. A* **197**, 915-921 (2011).
- [Aihara et al., 2011] Aihara, I. et al. Complex and transitive synchronization in a frustrated system of calling frogs, *Phys. Rev. E* **83**, 031913 (2011).
- [合原、2013] 合原一究、辻繁樹、香取勇一、合原一幸 (三村昌泰編) : 現象数理学入門、東京大学出版会 (2013).
- [Aihara et al., 2008] Aihara, I. et al. Mathematical Modeling of Frogs' Calling Behavior and its Possible Application to Artificial Life and Robotics, *Artificial Life and Robotics*, Springer, Vol.12, No.1-2, pp29-32 (2008).
- [Aihara and Tsumoto, 2008] Aihara, I., and Tsumoto, K. Nonlinear dynamics and bifurcations of a coupled oscillator model for calling behavior of Japanese tree frogs (*Hyla japonica*), *Math. Biosci.* **214**, 6-10 (2008).
- [Aihara, 2009] Aihara, I. Modeling synchronized calling behavior of Japanese tree frogs, *Phys. Rev. E* **80**, 011918 (2009).
- [Jones et al., 2014] Jones, D.L., Jones, R.L., Ratnam, R. Calling dynamics and call synchronization in a local group of unison bout callers, *J. Comp. Physiol. A* **200**, 93-107 (2014).
- [Mizumoto et al., 2012] Mizumoto, T. et al. Sound imaging system for visualizing multiple sound sources from two species, Proc. of the 10th International Congress of Neuroethology, University of Maryland, College Park, MD, USA (2012).