

研究速報

集団同期のパーコレーション効果 —— 東南アジアホタル *Pteroptyx* 属の棲み分け仮説 ——

田中 久陽^{†a)} (正員) 長谷川晃朗^{††} (正員)

大場 信義^{†††}

Percolation Effect on Population Synchrony

Hisa-Aki TANAKA^{†a)}, Akio HASEGAWA^{††}, Regular Members,
and Nobuyoshi OHBA^{†††}, Nonmember

[†] (株) ソニーコンピューターサイエンス研究所, 東京都

Sony Computer Science Laboratory, Tokyo, 141-0022 Japan

^{††} 岐阜大学工学部, 岐阜市

Faculty of Engineering, Gifu University, Gifu-shi, 501-1193
Japan

^{†††} 横須賀市自然・人文博物館, 横須賀市

Yokosuka City Museum, Yokosuka-shi, 238-0016 Japan

a) E-mail: htan@csl.sony.co.jp

あらまし ある東南アジアのホタルの種は個体として類似しているにもかかわらず、集団として異なる明滅パターンを示すことが知られている。この異なる集団パターンの生成を説明する仮説を提案する。この仮説は、最近得られた観察データを従来の集団同期のモデルに付加した拡張モデルから導かれる。そこでは各個体の活動度が実質的な集団の密度を定め、その集団密度は同期網のパーコレーション的な構造に反映する。結果として集団の同期度は各個体の活動度に鋭敏に依存し得ることが明らかとなり、同時に同期網がどれほどスパーズであっても集団同期が達成されるか説明される。

キーワード 集団同期, パーコレーション, 振動子, 非線形現象

1. まえがき

同期現象は古くから知られている非線形現象である。約 300 年前のホイヘンスによる二つの振り子時計の同期の発見は有名であるが、近年その事例は多様な分野に存在することが知られている。例えば第 2 次大戦前より、東南アジア一帯のホタルが大規模な集団同期明滅を行っていることが報告されている。最近では計測技術の発展に伴い、脳内の離れたユニット間に同期活動が生じていることが明らかになってきている。また生物時計の分子生物学レベルでの理解が得られてきているが、その本質にも振動子のもつ同期引込み能力が存在することが一つのコンセンサスとなってきた。一方、工学の分野でも振動子を多数集積して全体でコヒーレントな機能を実現することが求められることがあり、ジョセフソン接合素子のアレーやマイクロ

波発振器、更に VLSI のクロック網にその例が知られている。

東南アジアのホタルの集団同期明滅において興味深い点は、ホタルが集団同期という一つの光通信のプロトコルを採用することによって、その集団ひいては種の保存に直接に役立っていると考えられるところにある。近年、観察データをもとに個々のホタルの明滅同期を説明するモデルが提出されてきているが、ここでは最近得られた観察事実を従来のモデルに付加することを行う。その結果、個々のホタルの活動度(すなわち集団の密度)に依存して同期、非同期の二つの異なるパターンが分離する機構が明らかとなる。これは異なる種のホタルが同じ場所で棲み分けを行っている事実を説明する可能性がある。このように本論文の扱う対象は東南アジアのホタルという特殊なものであるが、その集団同期を説明する物理は一般性をもつものであり、これまでに知られていないものである。また上記のような工学的応用に対し、結合網がどれほどスパーズでも集団同期が達成されるかを示唆するものである。

2. 集団同期明滅の観察データ

集団同期明滅を行う東南アジアのホタルは数種類知られており、日本のゲンジボタルも集団同期を行うことが知られている。このように集団同期自体は特殊な現象ではないが、東南アジアのホタルに関してはいくつか特徴的な事実が知られている。

(i) 集団の規模が大きい

[1] に報告されているように、見通しの良いところにある特定の木に数万個体と推定される規模で集団が形成される。同期明滅を行うのは雄のホタルであるが、そこには雌のホタルも集まる。また同期明滅を行う木の周辺には幼虫が育成できる環境があるため、結果として種の保存に役に立っていると考えられている。

(ii) 明滅のパターンがインパルス的である

同期明滅時に最大の発光パルスのもつ幅は VTR の 1 コマ (1/30 秒) に収まることから、非常に鋭い明滅波形をもつことがわかる。その周期の安定性も高いことが測定データから知られている。ここでの目的と直接に関係はないが、このパルスの幅は固有のものであり、雄ホタルの飛翔時にはこの幅で連続した明滅パターンを示すことがわかっており、パルスの幅が明滅リズムの背後にある微細な基本リズムとなっていることが報告されている。

(iii) 明滅、休止状態の存在

[1] では同期明滅を行う集団の雄のホタルすべてが

常に明滅しているわけではないことを検証している。雄数十個体を隔離し同期明滅時の様子を VTR で記録することにより、そこでの発光個体数をカウントすることができるが、その結果約半数が明滅を行い、他は休止していることが判明した（集団形成時には個体は短時間の間にあまり移動しない）。言い換えれば、同期明滅時に平均して個々のホタルの明滅、休止の時間の比は約 1:1 であることになる。

(iv) 近接する集団の棲み分け

以上の観察結果は *P. effulgens (cribellata)* とされていたが、後に本種に再同定された) に対して得られたものであるが、*P. tener* についても集団同期に関して同様の事実が知られている [3]。マレーシアのマングローブ林に生息する *P. tener* は川沿いの木で集団同期を行う種であるが、同じ川で河口よりには *P. bearni* という個体としては *P. tener* と非常に類似した種が存在する。一方、*P. tener* より上流よりには *P. valida* という別の種が生息する。*P. tener* と *P. bearni* は個体として類似しているにもかかわらず、集団としての振舞いは対照的である。すなわち、*P. tener* は大規模な集団同期を行う一方、*P. bearni* は小規模なグループを形成し個々に明滅するが集団同期は行わない。また、*P. valida* は中規模の集団を形成するが、これも明滅は行うが集団同期は行わない。

3. 同期明滅のモデリング

集団明滅は個々のホタルのローカルな相互作用から現れると考えられるので、まず個々のホタルの同期のメカニズムの理解が必要となる。集団明滅時には明滅波形そのものは安定しているもので、その明滅位相が外部からの明滅刺激により、いかに制御されるかが問題となる。これを説明する外挿的モデルがこれまでにいくつか提出されているが、ここでは以下に説明する Ermentrout によるモデル [4] を用い、(一般性を考慮して) その簡約化モデルを考えることにする。

基本となる Ermentrout のモデルは次のように個々のホタルの (周期的) 明滅波形の位相 θ_i の時間発展を記述するものである。

$$\begin{aligned} d\theta_i(t)/dt &= \omega_i \\ d\omega_i(t)/dt &= \epsilon(\Omega_i - \omega_i) + \sum_j P_{ij}(\theta_j) G_i(\omega_i, \theta_i), \end{aligned} \quad (1)$$

ここで θ_i の時間微分 ω_i は瞬時周波数を表し、 Ω_i は (第 i 番目の) ホタルのもつ自然周波数を表す。 $P_{ij}(\theta_j)$

は (第 i 番目の) ホタルが近接する (第 j 番目の) ホタルから受ける明滅波形である。これは周期的なインパルスの波形であり、その位相は θ_j で与えられる。 $G_i(\omega_i, \theta_i)$ は ω_i の瞬時周波数と θ_i の明滅位相をもつホタルが近接するホタルのインパルス明滅を受けてどれだけもとの明滅波形の位相からシフトするかを表す関数である。 $G_i(\omega_i, \theta_i)$ において ω_i を固定すれば G_i は θ_i に関する周期関数である。紙面の制約から詳細は [4] に譲るが、[4] で $G_i(\omega_i, \theta_i)$ が ω_i を含んでいる理由は、 ω_i が Ω_i と相当に異なるときでも、その差を補償して θ_i が θ_j に追従する観察事実を再現するためである。

モデル (1) で、集団同期時に ω_i は、ある引込み周波数 Ω の近くでそろっていて、 Ω_i も同様にばらつき (個体差) が極端に大きいことはないと考えるのは自然である。また、位相シフトを与える $G_i(\omega_i, \theta_i)$ の大きさは十分小さいことが知られている ([4], p.581)。したがって、集団同期を扱う際、 $\theta_i = \Omega t + \epsilon\psi_i$ で与えられる解に注目して、(1) を簡約化することが可能になる [4]。直観的な説明は次のようになる。まず、(1) の第 1 式から、 $\dot{\theta}_i = \Omega + \epsilon\dot{\psi}_i$ 、すなわち $\omega_i = \Omega t + O(\epsilon)$ であり、第 2 式は、 $\dot{\omega}_i = \epsilon(\Omega_i - \omega_i) + \sum_j P_{ij}(\Omega t + \epsilon\psi_j) G_i(\Omega + O(\epsilon), \Omega t + \epsilon\psi_i)$ となる。上記のように $|G_i|$ は十分小さいとみなせるので、 ω_i は遅い変数とみなされ、一方、(Ω は 1 Hz 程度の大きさをもつため) Ωt は速い変数とみなされる。したがって、(1) の第 2 式に平均化の方法を適用して、次を得る。

$$\begin{aligned} \epsilon(d\psi_i/dt) &= \omega_i - \Omega, \\ d\omega_i/dt &= \epsilon(\Omega_i - \omega_i) + \sum_j H_{ij}(\epsilon\psi_j - \epsilon\psi_i), \end{aligned} \quad (2)$$

ただし、 H_{ij} は次で与えられる。

$$\begin{aligned} H_{ij}(\epsilon\psi_j - \epsilon\psi_i) &\equiv \frac{\Omega}{2\pi} \oint P_{ij}(\Omega t + \epsilon\psi_j) \\ &\quad \cdot G_i(\Omega + O(\epsilon), \Omega t + \epsilon\psi_i) dt. \end{aligned} \quad (3)$$

ここで、再び $\theta_i = \Omega t + \epsilon\psi_i$ とおき直して、最終的に次のような位相に関する方程式が得られる [5], [6]。

$$\begin{aligned} d\theta_i/dt &= \omega_i \\ d\omega_i/dt &= \epsilon(\Omega_i - \omega_i) + \sum_j H_{ij}(\theta_j - \theta_i). \end{aligned} \quad (4)$$

[4] では P_{ij} を適当に近似し、 G_i が θ_i についてほぼ正弦波状であることを仮定しているが、それによって、

H_{ij} は (3) より $\theta_j - \theta_i$ についてはほぼ正弦波となる。ここでは $H_{ij}(\cdot) = \sin(\cdot)$ と近似する。このモデルで例えばホタルを 2 次元格子状に配置して最近傍のみで相互作用するとする。そこで Ω_i のばらつきを $\pm 10\%$ の範囲で一様に分布している (ϵ は十分小さいと考えられている [4]) として全体の同期度を求めることができる。同期度 σ は $\sigma = (1/N) |\sum_{j=1}^N \exp(i\theta_j)|$ により与えることができ、 $\sigma = 1$ で完全同期、 $\sigma = 0$ で非同期を表す。一般に σ は時間 t に依存するが、上記の条件でのシミュレーションから $\sigma(t) \simeq 1$ であることが求まり、 Ω_i のばらつきにもかかわらず強い同期能力をもつことがわかる。

このように従来のホタルの集団同期のモデルにおいては、集団内のホタルは常に明滅を行っている暗に仮定していた。ところが現実には、前記のように集団内の個々のホタルは明滅、休止を繰り返し、また時間帯によって集団内の個体の密度は異なると考えられる。これらの事実は従来のモデリングには反映されていないものであり、一般に結合振動子の協調現象の観点からも、その集団密度の効果には興味がある。

そこで最も単純と考えられる次の仮定を上記の集団同期モデル (2) に反映させ、その効果を考える。

(仮定) 個々のホタルは格子状に均一に存在するが、個々の活動はそれぞれの定める明滅、休止の 2 状態のサイクルに従う。

具体的なシミュレーションのプロトコルは次のように定める。

(i) 格子は 2 次元で周期的境界条件とする。

(ii) 個々のホタルは明滅、休止のサイクルを繰り返す。明滅時には (2) に従い、最近傍 (4-近傍と 8-近傍の 2 通りを考えた) の明滅中のホタルのみと相互作用を行う。休止中のホタルは同期に関与しない。休止中のホタルが明滅を開始する際の初期位相はランダムに与え、明滅、休止のサイクルの初期タイミングもランダムに与える。

(iii) Ω_i は 1 を中心として一様に $\pm 10\%$ の範囲で一様に分布しているとし、 ϵ は標準的な値 ($=0.2$) に固定する。個々のホタルの明滅時間 ($= T_{act}$) と休止時間 ($= T_{rest}$) に対し、その和 ($= T_{act} + T_{rest}$) を 500 として固定する。 T_{act} と T_{rest} の比を変えて、それぞれの場合に十分な時間経過後の全体の同期度を求める。ここでは同期度 σ を次のように定義する。

$$\sigma = (1/N_{act}) \left| \sum_{j=1}^{N_{act}} \exp(i\theta_j) \right|, \quad (5)$$

ただし、 N_{act} は明滅中のホタルの個体数とする。

以上のような設定でシミュレーションを行った結果 (システムサイズ $N = 2500$)、得られる典型的な特性を図 1 に示す。システムサイズ $N = 900, 1600$ の場合にもシミュレーションを行っているが、結果は類似しているので、ここでは省略する。

σ は前述のように t に依存する値であるが、シミュレーションの結果、システムサイズ N に依存してほぼ定常値に緩和することがわかっている (例えば $N = 900, 2500, 10000$ でそれぞれ $t \sim 400, 800, 2400$)。図 1 は初期位相を (a) ランダム (一様乱数) に与えた場合と (b) コヒーレント ($\theta_i = 0$) に与えた場合について、それぞれ T_{act} に対する緩和後の σ をプロットしたものである。そこからわかるように、同期度 σ は T_{act} に比例するが、

(i) $T_{act} > T_c (\sim 280)$ においては $\sigma \sim 1$,

(ii) $T_{act} < T_1 (\sim 190)$ においては $\sigma \sim 0$

となっている。 (T_c, T_1) の意味は後に説明する。) (a)、(b) を比較してわかるように σ の値は初期条件に依存している。この理由として、(a) において P_1, P_2, P_3 のような点では全体がコヒーレントに同期することなく、ある空間パターンが安定となっている可能性がある。一方、(b) においては初期時刻で位相がそろっているため、緩和後に実現されるパターンはコヒーレントに同期したものとなる可能性が高くなっていると考えられる。以上の性質は 2 次元格子で 4 近傍と相互作用を行う場合のみならず、8 近傍の場合にも成立する。

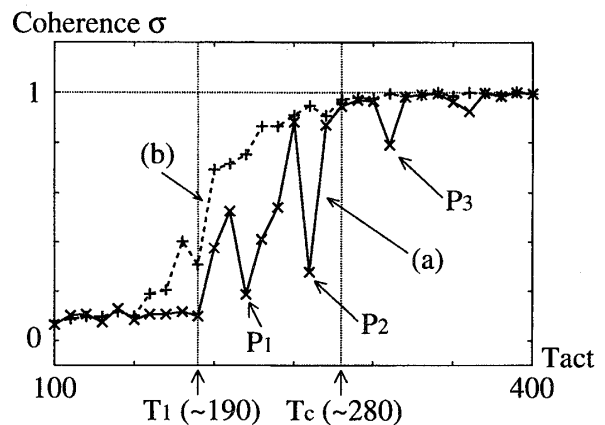


図 1 活動時間長 T_{act} に対する同期度 σ
Fig. 1 Coherency σ with respect to T_{act} .

レ タ ー

ただし、8近傍の場合、上記の(i)の T_c は $T_c \sim 180$ であり、(ii)の T_1 は(4近傍の場合に比べ)あまりクリアでないが、ほぼ $T_1 \sim 110$ となっている。

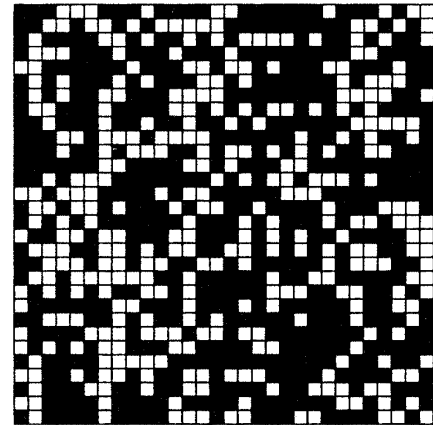
ここで、完全同期が生じる点 $T_{act} = T_c$ と完全非同同期から小規模な同期が生じる点 $T_{act} = T_1$ について考える。格子点上のホタルは確率 T_{act}/T で活動し、 T_{rest}/T で休止しているが、これは任意の時刻で2次元格子上に確率 $p = T_{act}/T$ でパーコレーションを形成していることに対応する。ただし各ホタルは活動と休止のサイクルをもつので、そのパーコレーションの形状は(周期 T で)変形することになる。パーコレーションに関しては統計力学的な観点からいろいろな性質が知られているが、その一つの特徴的な量は相関長 ξ である。相関長 ξ は連結している2点の間の距離の期待値であり、クラスタの平均さしわたし長とみなされる[7]。

ξ は格子上的粒子の存在確率 p に依存して決まるのであるが、臨界点 $p = p_c$ が存在して、その近傍で次のような形で発散することが知られている。

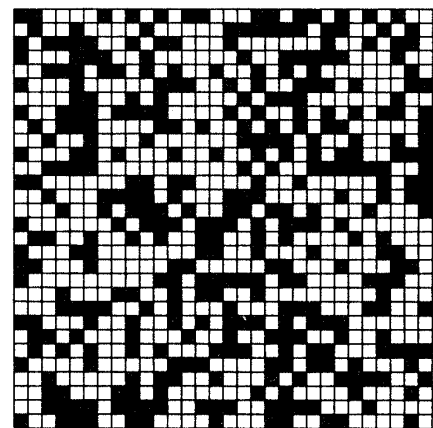
$$\xi \propto |p - p_c|^{-\nu} \quad (6)$$

今考えている4近傍で結合している2次元格子に対しては $p_c \sim 0.59$ であり、 $\nu \sim 1.35$ であることが、数値的に知られている(繰込みの方法を用いて近似的に求めることもできる)。8近傍で結合している2次元格子の場合、4近傍の場合の繰込みの方法を同様に用いることができ、 $p_c \sim 0.358$ 、 $\nu \sim 0.964$ と求まる。我々のシミュレーションでは、4近傍の場合 $T_c \sim 280$ すなわち $p_c \sim 0.56$ 、8近傍の場合 $T_c \sim 180$ すなわち $p_c \sim 0.36$ であり、これはパーコレーションの臨界点とほぼ一致しており、完全同期が失われる点がパーコレーションの臨界点となっていると考えてよさそうである。実際、4近傍の場合でシステムサイズ $N = 2500 (= 50 \times 50)$ で $T_{act} = 300 > T_c$ におけるクラスタの構造は図2(a)に示されているように一つのクラスタが系全体をカバーしている。

一方、完全非同同期状態 $\sigma \sim 0$ から小規模な同期が生じる点 $T_{act} = T_1$ は T_1 において相関長 ξ が格子間隔の大きさになる点と予想される。この場合、平均してクラスタのサイズは1であり、これは各ホタルは実質的に相互作用をもたないことになり、同期度は0となる。システムサイズ $N = 2500 (= 50 \times 50)$ で $T_{act} = 200 > T_1$ におけるクラスタを図2(b)に示す。ここでは小規模なクラスタが多数現れているが全体で



(a)



(b)

図2 特定の活動時間長 T_{act} における網の様子。(a) $T_{act} = 300$ 、(b) $T_{act} = 200$ (■/□は、それぞれ活動中のホタル、休止中のホタルを表す)

Fig. 2 Network configurations at certain T_{act} . (a) $T_{act} = 300$, (b) $T_{act} = 200$. (The ■/□ represents an active (flashing) firefly and inactive (resting) firefly, respectively.)

は連結していないことがわかる。

ここでの同期度は連結した網(すなわち刻々と変形するパーコレーション)のサイズの分布に依存するものであり、臨界点 p_c より若干小さい p (すなわち $T_{act} < T_c$)においても、大きなクラスタが分離、結合を繰り返すので、クラスタごとの明滅位相は同期が維持され、同期度は1に近い値にとどまるといえる。これは従来のパーコレーションの研究が、パーコレーションの占める割合や電気伝導度に注目していたことと本質的に異なる点であり、そのため T_c において(従来のパーコレーションが相転移を示すのに対し)同期度の変化が滑らかであることに寄与していると考えられる。

4. 棲み分け仮説

前章での結果は活動、休止のサイクルをもつ振動子の網が格子上のパーコレーションと対応が付き、完全同期、完全非同期を与える二つの臨界点 $T = T_c, T_1$ について直観的な説明を与えるものである。この結果は、パーコレーションの定性的な性質は他の格子（例えば三角格子、六角格子 [7]）でも成立することから、一般的な性質と期待される。また、この性質は各振動子（ホタル）の活動度のみによって網の結合度が決まり、全体の同期度が完全同期と非同期に分離するという点で（振動子の詳細や相互作用の強度に依存せず）ロバストなものと考えられる。

ここで、以上の性質が冒頭で述べたホタルの集団における同期と非同期の存在について意味するところを考える。2. の (iv) 近接する集団の棲み分けで述べたように、個体としては類似する種が全体として集団同期するものとし、異なる種が共存しているのであるが、以上のモデルから得られる性質と次の単純な仮説により合理的な説明が与えられると考えられる。

（仮説）集団同期する種のホタルと集団同期しない種の差は個々のホタルの活動度（すなわち T_{act}/T ）の大きさにある。

この仮説と図 1 に示される特性を考慮すると、*P. tener*（集団同期型）は活動時間 T_{act} が T_c より大きいところにあり、逆に、*P. valida*（非同期型）の T_{act} は T_1 より小さいと仮定すると、辻褃があう。以上の仮説は、例えば *P. tener* と *P. valida* に対し、個々の活動度を測定することで検証されるものであり、観測データの解析が期待される。

5. むすび

東南アジアのホタルの集団同期、特に個体として類似した種が集団として同期、非同期の異なる振舞いを示す機構を説明する枠組みを提案した。ここで本質的であるのは、多数の振動子の結合網がパーコレーション的な構造をもつとき、そのパーコレーションの性質と振動子の引込みのダイナミクスから、全体として

同期と非同期という異なるパターンが生じるということである。従来の結合振動子の研究では結合網は均一（ n 次元格子）あるいはランダム網 [8]、更には中域的結合 [9] として与えられてきたが、筆者の知る限りパーコレーション的な結合網は研究されていないようである。このパーコレーション構造は個々の振動子の活動、休止というサイクルから自然に現れるものなので、ホタルのモデル特有の問題を越えた一般性をもつと考えられ、冒頭で述べたような工学上の応用が期待される。

文 献

- [1] N. Ohba, "Synchronous flashing of the firefly, *Pteroptyx effulgens*, in Papua New Guinea," Sci. Rept. Yokosuka City Mus., vol.46, pp.33-40, March 1999.
- [2] N. Ohba and S.H. Sim, "The morphology, behaviour and life cycle of *Pteroptyx valida* (Coleoptera: Lampyridae) in Singapore," Sci. Rept. Yokosuka City Mus., vol.42, pp.1-11, Dec. 1994.
- [3] N. Ohba, preprint.
- [4] B. Ermentrout, "An adaptive model for synchrony in the firefly *Pteroptyx malaccae*," J. Math. Biol., vol.29, pp.571-585, 1991.
- [5] H. Tanaka, A.J. Lichtenberg, and S. Oishi, "A first order phase transition resulting from finite inertia in coupled oscillator systems," Physical Review Letters, vol.78, no.11, pp.2104-2107, 1997.
- [6] J.A. Acebron and R. Spigler, "Adaptive frequency model for phase-frequency synchronization in large populations of globally coupled nonlinear oscillators," Physical Review Letters, vol.81, no.3, pp.2229-2323, 1998.
- [7] 高安秀樹, フラクタル, p.90, pp.131-137, 朝倉書店, 1986.
- [8] X. Guardiola, A. Diaz-Guiera, M. Llas, and J. Perez, "Synchronization, diversity, and topology of networks of integrate and fire oscillators," Physical Review E, vol.62, no.4, pp.5565-5570, 2000.
- [9] Y. Kuramoto and H. Nakao, "Origin of power-law spatial correlations in distributed oscillators and maps with nonlocal coupling," Physical Review Letters, vol.76, pp.4352-4355, 1996.

（平成 12 年 12 月 7 日受付, 13 年 1 月 24 日再受付）