ホタルの集団同期明滅のシミュレーションモデル

田中　久陽†（正員）

Computer Simulation of Population Synchrony for *P. effulgens*

Hisa-Aki TANAKA†, *Member*

† 電気通信大学 電子工学科，東京都
Department of Electronic Engineering, The University of Electro-Communications (UEC) Choufugaoka 1–5–1, Choufu-shi, Tokyo, 182–8585, Japan

あらまし　はじめに

キーワード　【集団同期明滅】 ホタルがお互いの明滅のリズムに同調することで全体としてタイミングの揃った同期明滅発光を行なう集団現象【*Pteroptyx effulgens*】 集団同期明滅を行なうホタルのひとつ．条件が揃うと約 0.8 秒周期で同期明滅を行ない季節によらず一晩中集団同期を行なう．*P. cribellata* とされていたが後に本種に再同定された．

1. はじめに

東南アジアにおけるホタルの大規模集団同期明滅は最近 TV 番組でも放映され御覧になった方も少なくないと思われる [1]．このような現象は同期引き込み現象と呼ばれるものの１つであり，身近なところにも見られるものである．古くはオランダのホイヘンスによる２つの振り子時計の同期（ホイヘンスはこれを “sympathy” と呼んでいた）がある． あるいはコンサートホールで聴衆がアンコールを求めて拍手をするが，これが同期することも１つの例である（この同期を真剣に研究している物理学者もいる）． このような同期現象の森羅万象は別に譲り [2]，ここではホタルの集団同期明滅をシミュレーションにより再現し理解しようとするアプローチについて紹介したい．

2. ホタルの集団同期明滅

ホタルの集団同期明滅が集団同期現象の一つとしてどんな特徴を持っているだろうか？実はホタルの集団同期は他に知られている同期現象には類を見ないものである． その理由は，個々のホタルが明滅同期という「言葉」を用いてコミュニケーションを行ない種の生存を有利とするような巧妙な集団同期を行なっていると思われるからである．

集団同期明滅をおこな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なうことが知られている．東南アジアのホタル（ここでは特に *P. effulgens* に注目する）に関しては次のように特徴的な事実が知られている．

(i) 集団の規模が大きい

[3] 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（これをホタルの木と呼ぶことにする）．同期明滅をおこなうのは雄のホタルであるが，そこには雌のホタルも飛来する． また同期明滅をおこなう木の周辺には幼虫が成育出来る環境があるため，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．

(iii) 明滅，休止状態の存在

[3] では同期明滅をおこなう集団の雄のホタル全てが常に明滅している訳ではないことが検証されている．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ない，他は休止していることが明らかになっている．（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) 集団同期明滅のパターン変化

ホタルの木における同期明滅において，全体の明滅タイミングが完全に揃った完全同期状態が達成される前に，あたかもネオンサインのような明滅タイミングがずれて伝搬していく進行波状態がしばらく持続することが知られている．また完全同期状態がある程度持続したのち集団明滅がいったん弱まり，その後再び上記の進行波状態が始まる． これにより，進行波状態 → 完全同期状態 → 完全同期状態の崩壊 → 再び進行波状態という１つのサイクルが生成されている．

(v) 近接する集団の棲み分け

以上の観察結果は *P. effulgens* に対するものであるが，*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 [4]． 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おこなう種であるが，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関わらず，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

団同期をおこなう一方，*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おこなわない．また，*P. valida* は中規模の集団を形成するが，これも明滅はおこなうが集団同期はおこなわない．

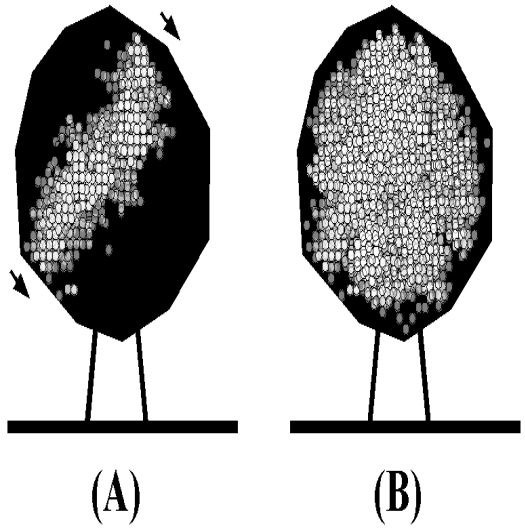

図 1　ホタルの木における明滅同期パターンの様子
(A) 進行波パターン，(B) 完全同期パターン

3. 集団同期明滅のモデリング

集団同期明滅は個々のホタルが近接するホタルとお互いに交信する結果出現す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ので，あるホタルの明滅タイミング（位相）が周りにいる他のホタルからの明滅刺激により，いかに制御されるかが鍵となる．現状ではショウジョウバエのようにはホタルの脳の構造は明らかになっていないので，詳細な同調の機構は不明であるが，フィールドワークから得られる知見を基に外挿的なモデルが数理生物学の分野でこれまでに幾つか提案されている． 詳細は [5] に譲るが，ここでは個々のホタルの同期引き込みのモデルとして現時点で最も現実的と考えられる Ermentrout 氏によるモデル [5] を用いてコンピューターシミュレーションを行なうこととする．このモデルは個々のホタルの明滅タイミングの時間変化を（微分方程式で）記述するものであり，大まかには以下のような構成である．

(a) 個々のホタルは，もし他のホタルから光刺激がなければ固有リズム（個体毎に若干異なると設定する）で一定周期でインパルス的に明滅発光する．

(b) 他のホタルから受ける光刺激が自分の発光タイミングの前であれば，次に発光するタイミングをわずかに早める．

(c) 逆に自分の発光タイミングより後に光刺激を受けるときは次に発光するタイミングをわずかに遅くする．

以上の (b)，(c) において明滅タイミングの調整の量は人工的なインパルス光に対して得られる位相応答曲線（PRC）により与えられる．ここでは PRC は正弦波状であると仮定している． さらに，ホタルの木においてホタルはある程度の間隔でほぼ一様に葉の上に分布しており，近接するホタル同士がお互いに交信可能すると考えるならば次の仮定が妥当であろう．

(d) ホタルは平面上に一様に分布しているとし，個々のホタルは自分の周りにいるホタル（以下のシミュレーションでは平均４匹）からインパルス光を受けるとする．

4. 集団同期明滅のシミュレーションによる再現

以上の設定でシミュレーションを行なうとどのような結果が得られるであろうか？例えばホタルの総数を 10000 匹として計算をおこなってみると，過渡状態経過後の最終状態は全てのホタルが完全にタイミング同期した完全同期パターン，あるいは同期したホタルの明滅がホタルの木の上を伝搬していく（回転）進行波パターンに二分されることがわかる．この両者はホタルの初期明滅状態によって決まるもので，発生率としては完全同期パターンの方が進行波パターンよりはるかに高くなる．(以上の結果はパターン形成の問題としてこれまでに深く研究されている．ある条件下では数学的に厳密な結果が得られている．) このように完全同期パターン，進行波パターンのいずれもシミュレーションで得られるもので，２章で述べた知見の一側面は再現されるように思われる． ところが，以上の設定では両パターンはいずれもその状態が持続し，２章の (iv) で述べた同期明滅パターンの変化は見られない．それでは同期明滅パターンの変化を再現するためにはどのような要素が必要であろうか？ 以上のシミュレーションでは集団内のホタルは常に明滅をおこなっていると暗に仮定していた．ところが現実には，２章の (iii) で述べたように集団内のホタルは各々明滅，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．そこで以上のシミュレーション設定に次の要素を加えてその効果を考えてみよう．

（e） 一様に分布しているホタルは各々独立に明滅状態と休止状態を一定のサイクルで繰り返し，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こと．

シミュレーションにおいてホタルの明滅持続時間（$=T_{act}$）と休止時間（$=T_{rest}$）に対し，その和（$=T_{act}+T_{rest}$）を 500（秒）として固定しよう． そのうえで 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ホタルがどの程度同期しているかを求めることにする．こうすることによって，ホタルの明滅／休止時間の比（；明滅しているホタルと休止しているホタルの個体数の比）が全体として現れる同期明滅パターンにどのように影響を与えているか明らかとなるだろう．

その際，ホタルの集団がどの程度同期しているのか定量化する工夫が必要である．詳細は若干数学を必要とするので [6] に譲るが，明滅している全てのホタルの明滅タイミングを加算し平均することで同期度（$=\sigma$）を定めることが可能である． この同期度 σ は 0 から 1 までの値をとり，$\sigma=1$ は完全同期，$\sigma=0$ は逆に全てのホタルが互いに無相関で明滅タイミングがほぼ一様にばらついた非同期状態に対応する． また上記の進行波パターンは非同期状態ではないが，その明滅タイミングが幅広く分布しているために同期度 σ は 0.2,3 程度の低い値となる．

図２は上記の (a)–(e) の条件下でシミュレーションを行なった結果を示している．縦軸は同期度 σ を表し，横軸はホタルの明滅持続時間 T_{act} を示す．

まず（A）の “+” でプロットされたグラフを見てみよう．これは $T_{act}=500$ （すなわち $T_{rest}=0$）で全てのホタルが明滅している状態から始めて徐々に T_{act} の値を減らしていったときに得られるものである．T_{act} が 280 以上の範囲では同期度 σ は常にほぼ１の値をとっているが，これはホタルの明滅タイミングが完全同期状態になっていることを意味している．このことが示唆するのは，シミュレーションにおけるホタルの木において半数近いホタルが休止して明滅していないにもかかわらず，残りのホタルがローカルに交信することで完全同期明滅が維持されるということである．２章の (iii) で述べたが，実際に観察されるホタルの木でも同様の状態が生じており，この点は以上のシミュレーションにより自然に再現されるように思われる．さて，さらに T_{act} の値を減らしていく（；休止しているホタルの比率を高くしていく）とどうなるだろう？図２のグラフ（A）で T_{act} が 190 から 280 の範囲に注目しよう．この T_{act} が 280 より小さくなると同期度 σ は徐々に減少し，T_{act} が 190 の辺りで急激に減少する．これを越えて 100 の辺りでは既に σ はほぼ 0 の値となる．これは何を意味するのだろうか？まず T_{act} を 100（すなわち T_{rest} を 400）として様子を見てみよう．そうすると σ がほぼ 0 であることから予想されるように確かに明滅しているホタルの集団には同期したパターンは見出されない．では T_{act} が 190 の辺りではどうか？ 何度シミュレーションを行なっても確かに完全同期は生じない． ところが，やや乱れた進行波パターンが頻繁に生じることが分かる． どうやらこの辺りが完全同期と非同期状態を隔てる臨界的な状態となっているようだ．以上のように T_{act} を 280 より小さくすると（；休止しているホタルの比率をはぼ半分より高くすることになる），それまでの完全同期は徐々に失われ 190 より小さいところでほぼ同期は消失する． 逆に 190 より幾分大きい辺りでは進行波パターンが多く生じる． これは２章の (iv) で述べた完全同期 → 完全同期の崩壊 → 進行波パターンのサイクルと一致するように思われる． このことが示唆するのはホタルの木における明滅パターンのサイクル変化はシミュレーションで仮定した設定 (e) すなわち明滅

図 1

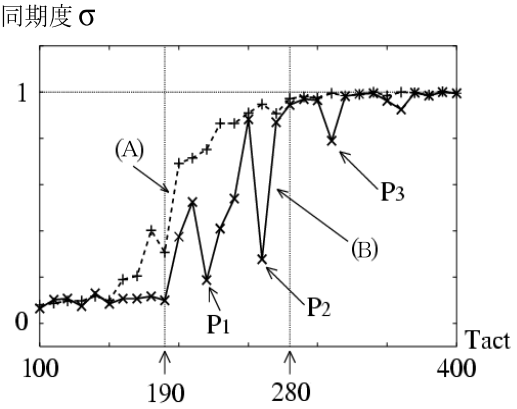

図 2　明滅持続時間 T_{act} に対する同期度 σ
（A） 完全同期状態からシミュレーションを開始した場合，(B） シミュレーション毎に初期明滅状態をランダムに与えた場合

／休止ホタルの比率が増減を繰り返すことにより自然に発生するということである．

（以上のシミュレーション結果に対し，同じ条件でシミュレーション毎にホタルの初期明滅タイミングをランダムに与えた場合の結果は図２の “×” でプロットされたグラフ（B）のようになる．グラフ（A），（B）は T_{act} が 280 より大，または 190 より小さい範囲で概形は同様となる． T_{act} が 190 以上 280 以下の範囲では（B）においては P_1, P_2, P_3 のように部分的に同期度が低くなる箇所が生じている． これは詳しく調べてみると進行波パターンが持続している状態であることが分かる．）

この明滅／休止ホタルの比率の増減はフィールドワーク [1] でも認められるものであるが，その理由は何であろうか？ホタルの集団同期は必ずしも常に完全同期している必要はなく，時折完全同期をすれば充分であるので，休止状態を利用してエネルギーを最大限節約していると考えることは理にかなっているであろう．

5. 棲み分け仮説

以上の考察は *P. effulgens* のホタルの木について得られるものであった．ポイントとなるのはホタルの集団において明滅するホタルと休止するホタルの個体数の比が動的に変化するということである．それではこの比がホタルの種に依存して異なる固有の量であると仮定してみよう．このように考えると２章の (v) に述べた異なる種のホタルの集団が棲み分けを明滅パターンの差によって行なっていることが自然に説明できる．すなわち *P. tener*（集団同期型）と *P. valida*（非同期型）のような個体として類似している種が集団となったときに，*P. tener* において前述の明滅持続時間 T_{act} が平均して 280 より大きいところにあり，*P. valida* においては 190 より小さいと仮定しよう．以上のシミュレーションから *P. tener* は集団同期を行なうことが可能であるが，*P. valida* は個体としてみると *P. tener* と類似の明滅を行なうにも関わらず，集団同期を生じないということになる．

このようにして類似した種が異なる明滅パターンを実現することは簡単な仮定から再現されることが分かった． したがって，この明滅／休止ホタルの個体数比が *P. tener* や *P. valida* の明滅パターンの差を生み出す要因となっていることは充分あり得るものと思われる．

6. 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，非同期の異なる明滅パターンを示すことがシミュレーションモデルにより説明されることを紹介した．このようにホタルは個体としては比較的簡単な振舞をしているにも関わらず，集団となったときその明滅パターンはなかなか賢い機能を実現することが分かってきた． この意外な応用例として，工学の分野では萌芽的な研究が幾つか見られるようになってきている [2]．ホタルに学ぶことはまだまだありそうである．

本研究を行なうにあたり長谷川晃朗氏（ATR 適応コミュニケーション研究所），太田大輔君（本学在学中）にたいへんお世話になりました．改めて感謝致します．

文　　献

[1] 「熱帯の森 光のシンフォニー」，2004 年 3 月 1 日 NHK 総合「地球！ ふしぎ大自然」にて放映．

[2] 田中久陽, 大石進一,「同期技術と同期現象 (最近の研究から)」, 日本物理学会誌, pp. 200 – 204, 1998 年 3 月.
最近の話題は複雑系の秩序と構造（高等研学術出版のインターネット出版物）
http://www.iias.or.jp/top/home-j.html
第７章「蛍の同期はどうして起こる – 非線形性が生み出す協調 – 」を参照下さい．

[3] N. Ohba, “Synchronous flashing of the firefly, *Pteroptyx effulgens*, in Papua New Guinea,” Sci. Rept. Yokosuka City Mus., vol. 46, pp. 33–40, Mar. 1999.

[4] 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.

[5] B. Ermentrout, “An adaptive model for synchrony in the firefly *Pteroptyx malaccae*,” J. Math. Biol. , vol. 29, pp. 571–585, 1991.

[6] 田中久陽, 長谷川晃朗, 大場信義,「集団同期の密度効果–東南アジアホタル Pt. tenar と Pt. valida の棲み分け仮説–」, 電子情報通信学会論文誌 A, vol. J84-A, no. 6, pp. 870–874, 2001 年 6 月.

図の題名

図１ ホタルの木における明滅同期パターンの様子
(a) 進行波パターン，(b) 完全同期パターン

図２ 明滅持続時間 T_{act} に対する同期度 σ
（A）完全同期状態からシミュレーションを開始した場合,（B）シミュレーション毎に初期明滅状態をランダムに与えた場合

（平成 xx 年 xx 月 xx 日受付）