

営巣をする魚の巣の周りの分布パターン

瀬野 裕美

このリレー連載も17回目。今回は、魚。そして、その中でも、特に、巣を作る魚の生態が中心テーマである。しかも、数理的なアプローチの話。これまで、生態学における数理的アプローチの話がいくつかでてきているが、実際、数理的アプローチといってもピンからキリまでである。大雑把に言って、そうしたアプローチは生物学と物理学や数学などのごっちゃになった学際領域にあるから、「生物学的」なものとか「数学的」なものとかがあるという見方もできる。そんな言い方を使えば、今回の話は、どちらかという、「物理学的」イメージの数値モデルの話、ということになる。そんな主観的なことはどうでもよいのかもしれない。要するに、研究対象はあくまでも生物現象であり、その現象に関する洞察を深めるべく研究は進められるべきなのだろう。

さて、これから登場する数値「モデル」は、現実の現象の詳細を研究するにはどうかと思う人もいるだろうというようなものである。そういう人に対する言い訳も込めて、ここでは、その「モデル」は『基礎モデル』なのだといってしまう。つまり、現実の現象の詳細については、いわば、ひとからげにして組み込まれており、個々の詳細の研究については、このモデルを元に改良することによって可能になる。第0近似のモデルといえるかもしれないが、現象を「近似している」というより、大雑把な現象の捉え方をするものである。しかし、とにかく、頭の中に「現象」が常駐した状態でモデルの解析が進められ、その結果から生物学研究にとって意味のある結論を引きだそうとする。

ものである。

さて、本題。魚には、巣を作るものがある。著者が最初に知ったのは、カナダ・オンタリオ州のオペオンゴ湖 (Lake Opeongo) のコクチバス (*smallmouth bass*) の話であった^[1]。晩春、水温が15度を越える頃、コクチバスの雄が、巣の周り半径20~40 cmの範囲を縄張りとして取る。巣は、普通、沿岸から数メートルの所、深さ2 m以内の所に位置している。数日後、雌魚が卵(通常数百~数千)を巣の中に産み付け、その後、卵は雄魚によって守られる。数日後に幼魚('fry' とよばれる)が生まれ、数日間、その巣の中で生活するが、やがて、巣から泳ぎ出ようになる。結局は巣立っていくこれらの幼魚であるが、巣立つまでの期間、巣の周りである日周的な振る舞いをする：毎朝、十分に明るくなると、幼魚たちは巣から水面方向に上がってきて、巣の周りに、あるホームレンジの広がったパターンを作る。広がるのは、餌を採るためであると考えられる。このレンジのサイズは、幼魚の成長とともに大きくなり、20 mにまで至ることもある。夕方、暗くなってくると、巣の上に集合し、やがて、巣に帰ってゆく。

この幼魚たちの作る分布パターンが、テーマである。実際には、この分布は、垂直方向にも厚みを持つから三次元なのであるが、それは十分に薄く、今は、水平方向の分布に対する垂直方向の分布の寄与を無視する。つまり、水面平行の二次元分布のみを考える。その分布域を円盤で(近似的に)表すことにする。この水平方向の分布域のサイズ、及び、分布域内での分布

パターンはいかにして決まっているのだろうか。それに寄与する可能性のある要素はいくつかある：(1) 巢の周りの餌の密度；(2) 幼魚の間の餌をめぐる競争；(3) 幼魚に対する捕食者圧；(4) 幼魚がホームレンジ (or 巢のありか) を認識するための情報の伝搬範囲。初めの二つは、レンジを広げる方向に働く要素、後の二つがレンジを抑える効果を持つ要素といえる。実際のレンジは、これら $+\alpha$ の要素が絡み合っただけで決まると考えられるが、あえて大雑把に言えば、レンジを広げる要素と抑える要素の釣り合いによって決まっている。モデル化はここから始まる。

第一のレンジを広げる要素を、密度依存型の拡散でモデル化する。幼魚は込み合いを避け、疎に広がろうという傾向を持ち、その傾向は、より込み合う場所ではより強い、というモデルになる。第二の、レンジを抑える要素は、円盤の中心 (巢の位置) に向かう外力が幼魚の群れに働いているとしてモデルを作る。この力が何者であるかは今は問わない。上記の(3, 4)の効果の総和を表しているのものであると考える。水平方向の環境の等方性も仮定する。これらの仮定から次のような分布形成の動態モデルを構成できる^[3]：

$$\frac{\partial N}{\partial t} = \text{div}\{N^m \text{grad } N\} + \text{div}\{N \cdot \text{grad } U\}$$

N は、今考えている空間のある位置での幼魚の密度、 t は時間、 U は巢に向かう単位個体群密度あたりの外力を生み出すポテンシャル関数を表す。 U は「環境ポテンシャル (environmental potential)」とよばれる^[2]。第一項がレンジを広げる密度依存拡散を表す。 m は幼魚がいかに込み合いを嫌うかの傾向の強さを表す正係数であり、大きいほどその傾向は強くなる。このモデルから導かれる定常分布 $N^*(r)$ (r は、分布の中心、すなわち、巢からの距離) が幼魚のなす分布パターンであるとして解析する^[3]。まず、

$$N^* \propto [U(r^*) - U(r)]^{1/m}$$

が得られる。 r^* は中心から離れるにしたがって減少する密度がゼロになる距離である (この分布端の存在は、拡散の密度依存性による)。この結果は、一つの面白いデータ解析の可能性を与えてくれる。つまり、データから幼魚の分布 $N^*(r)$ を得ることができれば、このポテンシャルの形を評価できるのである。ポテンシャル関数 $U(r)$ は幼魚の巢に対する執着度と巢からの距離との間の関係を表すと考えることができるから、面白い知見を期待できる。

一方、具体的なポテンシャル関数 $U(r)$ を与えて、さ

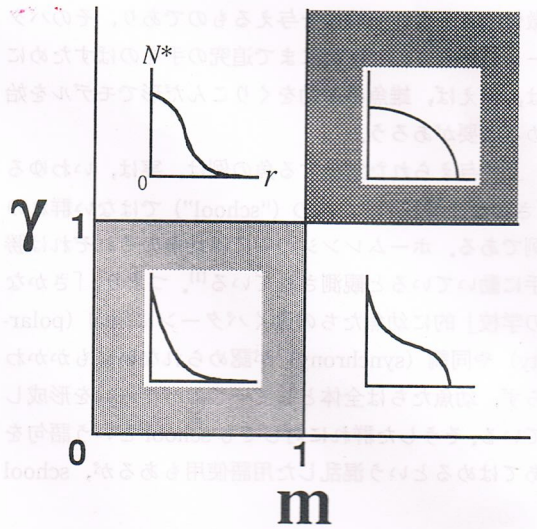


図1 モデルから導かれる分布パターン^[2]

らに、解析を進めることもできる。ここでは、 $U(r) = kr^r$ という型のポテンシャルを考えよう。 γ というパラメータがこのポテンシャルの形を決めているから、このパラメータが幼魚の巢への執着度を表していると考えることができる。解析の結果、 $r^* \propto S^{1/(2+\gamma m)}$ がわかる。 S は幼魚の総数である。これは、巢にいる幼魚の数とその幼魚たちのホームレンジのサイズの関係を与えている。いくつかの巢についての幼魚のなす分布パターンのデータを解析すれば、 γ/m という量が評価できる。この量は、巢への執着度と込み合い嫌い度の比であるから、二つの拮抗する傾向を表すパラメータの比ということになる。さらに、分布パターンの密度分布 $N^*(r)$ のデータがあれば、 γ や m を個々に評価できるから、その幼魚たちが内在的に持っている性向を議論するためのねたを提供できる。実際、図1に示したように、この二つのパラメータによって多様な分布パターンが実現される。

この幼魚の分布パターンの決定に関して、ガードしている雄魚の役割を無視することはできないだろう。広がっている幼魚たちをガードしているこの雄魚の挙動を研究することは生態学的に大いに面白いテーマである。上記のモデルでは、この雄魚の詳細な挙動は現われてこない。それは、結果として形成された幼魚の分布パターンの構造のみを見ているからである。もちろん、幼魚の分布パターン形成に対する雄魚の挙動の影響は、ポテンシャルの形に反映しているということもできる。上記のモデルは、幼魚の分布パターンを特

徴付ける一つの可能性を与えるものであり、そのパターンの形成された原因にまで追究の手をのばすためには、例えば、雄魚の挙動をくりこんだ形でモデルを始める必要がある。

上で与えられた営巣する魚の例は、実は、いわゆる「さかなの学校」的なもの（“school”）ではない群れの例である。ホームレンジの中では幼魚のそれぞれは勝手に動いていると観測されている^[1]。つまり、「さかなの学校」的に幼魚たちの動くパターンに偏向（polarity）や同調（synchrony）が認められないにもかかわらず、幼魚たちは全体として一つのパターンを形成している。そうした群れに対しても school という語句をあてはめるという混乱した用語使用もあるが、school

を含んだ用語として「群魚」（“shoal”）を定義できる^[4]（図2）。群魚という語句は、ある社会的理由によって群れをなしている魚のみに対して適用することにする。結局、上のコクチバスの例は、群魚でありながら「さかなの学校」ではない例なのである。このように、幼魚の動くパターンが個々の幼魚で独立しているが、込み合いは嫌う、という場合に対しては、上記のモデルのように拡散を用いるモデル化は支持できるであろう。

ところで、上記のモデルに群魚でなければならない必然性はないことを付記したい。それが基礎モデルの性質の一つになるかも知れない。汎用的応用が可能なのである。例えば、鳥の群れ（“flock”）などのように他の動物における群れの解析にも応用できると期待できる。また、上のモデルは、基本的に、ポテンシャル場における密度依存拡散の最も単純な形であるから、無生物現象についても応用できるかもしれない。

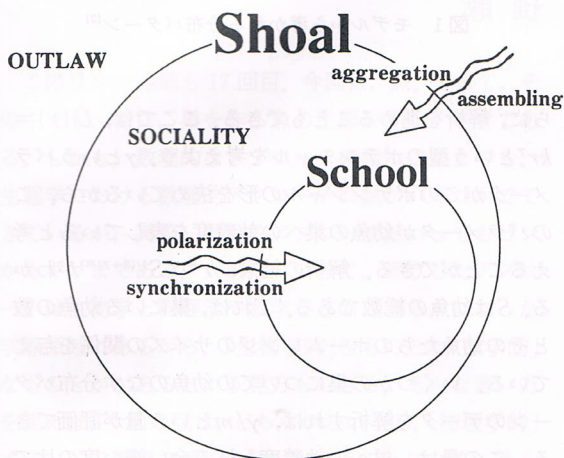


図2 魚の群れの分類^[3]

参考文献

- [1] 私信：D.L. DeAngelis, Oak Ridge National Laboratory, U.S.A. (1989)
- [2] Shigesada, N., 1980. Spatial distribution of dispersing animals. *J. Math. Biol.*, 9 : 85-96.
- [3] Seno, H., 1990. A density-dependent diffusion model of shoaling of nesting fish. *Ecol. Modelling* 51 : 217-226.
- [4] Pitcher, T. J., 1986. *The Behavior of Teleost Fishes*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

（せの・ひろみ，日本医科大学・基礎医学情報処理室）

特集（1月号）

色いろいろ

定価980円

色彩理論史の一こま ヘルマン・ギンター・グラスマン
 色彩と言葉と文化
 日本人のインテリアカラー
 色彩の現象学
 色物商品を多用する若者の心理 色彩の社会学
 幻覚の色・夢の色
 染料と顔料あれこれ
 色を感じるメカニズム
 魚の色 その変化と意味
 大気光学現象と色彩
 数学における色
 物理学と色のイメージ クォークの色と香り
 化学変化と色の变化
 逆転発想のカラー印刷術
 レインボー・ホログラム

金子 隆芳
 福田 邦夫
 日原もとこ
 高橋 義人
 千々岩英彰
 小町谷朝生
 品田 登
 金子 章道
 狩野 賢司
 古川 義純
 一松 信
 松田 哲
 綿拔 邦彦
 奥山 滋
 奥山 滋

＜連載＞ 新博物誌¹⁴ 魚の子育てを父がすべきか？
 母がすべきか？

桑村 哲生