

物理モデルを用いた魚群行動特性の 定量的評価に関する研究

学位論文内容の要旨

【背景と目的】

漁獲対象となる有用水産魚類の大半は、大規模な魚群を形成する。魚群の行動は、魚種や成長段階によって様々に特徴づけられ、魚群に対する刺激の強さや種類に対してもその反応行動は大きく異なる。このような魚種や刺激の違いによって現れる魚群の行動特性は、漁獲時の魚群の入網および逃避過程に密接に関与し、漁獲結果に対して大きな影響を及ぼす。したがって、対象魚群の行動特性の違いについて詳しく把握し、適切に評価することは、水産資源量調査における定量採集手法や選択的漁獲手法の確立において急務となっている、サンプリングギアや漁具による魚群の採集・漁獲過程の予測に大きく貢献しうる有用な知見となる。

そこで本研究では、魚群全体をシステムとして考え、魚群中の個体の行動決定要素の力学構造を物理モデルに基づいて推定することにより、魚群の行動特性を多面的かつ定量的に評価する手法を提案する。そして、水産業において有用な海産魚類数種における魚群行動特性を評価し、各魚種の魚群行動の差異がどのような要素に起因しているのかを、物理モデルによって明らかにすることを目的とする。

魚群行動に対して特に強い影響を及ぼす物理環境要因である光刺激の影響を理解するために、魚群行動に密接に関与する感覚刺激とされる、視覚と側線感覚刺激が抑制された時の魚群行動におけるシステムの構造を明らかにする。これによって、魚群行動における視覚と側線感覚の役割について検討する。

さらに、各魚種において定量評価された魚群行動特性が採集・漁獲過程にどのように関与しているかという点について、魚群行動モデルを用いたシミュレーションスタディを通して解明する。対象魚は、我が国の重要な水産資源であるマサバ *Scomber japonicus*, スケトウダラ *Theragra chalcogramma*, シロザケ *Oncorhynchus keta*, チカ *Hypomesus japonicus* とした。

【モデル】

モデルの基本的な考え方は、魚群の行動を質点系の運動方程式で記述するものである。このモデルは、魚群中の各個体の行動様式を決定する要素が、個体に作用する力の

線形結合で表わせるものと仮定している。そして、これらの力の大きさを規定するモデル式内の未知パラメータを推定することで、様々な条件下での空間内の魚群行動様式を定量的に把握して比較検討することができる。個体の位置ベクトルを x_i 、速度ベクトルを v_i とすると、個体数 N_f 尾で構成される魚群中の各個体の行動は、次の運動方程式で記述される。

$$m\dot{v}_i(t) = F_i(t, x_1, v_1, x_2, v_2, \dots, x_{N_f}, v_{N_f}) + \xi_i(t) \quad (1.1)$$

$$F_i = F_{i1} + F_{i2} + F_{i3} \quad (i=1, 2, \dots, N_f)$$

ここで、 m は魚群を構成する個体の平均質量、 F_i は個体の運動要因を個体に作用する外力として表現したものである。 ξ_i は、 F_i だけでは表現し尽くせない運動要因で、ここではこれを外乱とする。関数 F_i は、個体が単独で遊泳するための前方推進力 F_{i1} 、個体が魚群中の他個体から受ける力 F_{i2} 、そして、個体が障害物から受ける力 F_{i3} の線形結合で与えられると仮定する。関数 F_{i1} には前方推進力の強さに関するパラメータ a 、関数 F_{i2} には個体間距離を保持しようとする力（距離保持力）に関するパラメータ k_b と、他個体に対して速度ベクトルを揃えようとする力（遊泳同調力）の強さに関するパラメータ k_c 、関数 F_{i3} には、障害物から受ける力の強さに関するパラメータ k_w が含まれている。このモデルに、水槽実験から得られた魚群を構成する各個体の位置の時系列データを代入することにより、これらの力の強さに関する未知パラメータを推定することができる。

【水槽実験】

魚群中の各個体の位置座標を取得するために、実験水槽内の魚群行動撮影を行なった。供試魚に平均体長 10.6 cm のチカ、同 13.9 cm のマサバ、同 6.1 cm のスケトウダラ幼魚、同 7.2 cm のシロザケ幼魚を使用した。魚の遊泳行動は 2 次元に制限するものとし、実験魚の体高によって水深を 10～15 cm の範囲で調節した。実験水槽内の魚群の遊泳行動を、上方からデジタルビデオカメラで撮影した。

魚群の形成と維持における個体間相互作用は、主に視覚および側線感覚刺激の連鎖反応によって実現される。しかし、これらの感覚器官が魚群形成にどのような役割を果たしているのかについては、未だ不明な点が多い。そこで、次のような実験条件を設定し、これらの感覚器官が魚群の形成維持に果たす役割について評価する。視覚刺激を制限する条件として、明・暗の 2 段階の光環境、側線感覚刺激を制限する条件として正常個体のグループと側線器官を麻痺させた個体のグループ、魚群を構成する個体数の 3 つの条件を変化させた。暗環境下における撮影時に、赤外線ライトを用いた。

【パラメータ推定による魚群行動評価】

全ての魚種において、明環境下における正常個体では、前方推進力 a^* および遊泳同調力 k_c^* が支配的であった（*はパラメータの標準化処理を表す）。特にチカとマサバでは $a^* < k_c^*$ となり、強い個体間相互作用に支配されていることが示された。暗環境下において遊泳同調力に強い支配性が表れたのは、マサバの正常個体のみであった。全ての魚

種および実験条件において k_b^* および k_w^* は小さく、魚群行動におけるこれらの力の支配性は低いと考えられた。

遊泳同調力の作用強度分布を調べるために、前方、側方、後方の個体に対する遊泳同調力 k_{c1} , k_{c2} , k_{c3} を定義し、これらの力についてパラメータ推定を行なった。その結果、マサバにおいて作用強度の指向性に顕著な特徴が表れた。明環境下における側線閉塞個体において遊泳同調力の作用強度が、前方と側方に対して同程度の強さであったのに対し、明環境下および暗環境下における側線正常個体では、前方に対して強い作用強度を示した。これは視覚刺激および側線刺激による他個体認識範囲に明確な差異があること、明環境下においても側線刺激による遊泳同調を強く行なっていることを表わしている。そして、マサバは低照度下においても、他個体との強い遊泳同調を行なうことが出来ることを示唆する。

【シミュレーションによる魚群行動評価】

障害物に遭遇した際の魚群の制御機能について検討するため、魚群の進行方向に対する障害物の角度を変化させてそれぞれシミュレーションを行なった。そして、障害物遭遇後に魚群から分離した個体率 R_q を算定した。明環境下での R_q は、側線正常個体、側線閉塞個体ともに全ての角度について2%以下であり、魚群の制御機能が高いことを示した。一方暗環境下では、魚群の進行方向に対する障害物の角度が直角に近いほど R_q は高くなり、角度が小さくなるにつれて、 R_q は低くなり魚群の分離が発生し難くなった。これは、側線閉塞個体で特に顕著であり、85°以上の角度を持って障害物に遭遇した時には、30%以上の個体が魚群から分離した。

このとき、暗環境下におけるマサバの正常個体では、遊泳同調力が比較的強い支配性を示していたが、明環境下では $a^* < k_c^*$ であったのに対し、暗環境下では $a^* > k_c^*$ であった。この前方推進力と遊泳同調力の支配性の逆転現象は、視覚の阻害によってもたらされたものと考えられるが、 $a^* > k_c^*$ という各パラメータの支配性の関係は、魚群が障害物に対して直角に近い角度でアプローチした時、個体固有の行動に対する他個体との相互作用が、魚群を維持するのに十分でないことを示す一つの指標となる。

本研究では、魚群の遊泳行動から各個体の固有の運動および個体間相互作用、そして障害物からの作用の力学構造を物理モデルを用いて定量化することにより、魚種の違いによる魚群の行動特性を評価する方法を提案した。そして、感覚刺激の制限が魚群の運動にどのような変化をもたらすのかを明確に示した。また、それらの結果を適用したシミュレーションにより、採集・漁獲過程の理解につなげる可能性を示した。

学位論文審査の要旨

主査	助教授	宮下和士
副査	教授	桜井泰憲
副査	教授	山本勝太郎
副査	助教授	益田玲爾
副査	助教授	高木力

学位論文題名

物理モデルを用いた魚群行動特性の 定量的評価に関する研究

魚種や刺激の違いによって現れる魚群の行動特性の差異は、漁獲時の魚群の入網および逃避過程に密接に関与し、漁獲結果に対して大きな影響を及ぼす。したがって、対象魚群の行動特性の違いについて詳しく把握し、適切に評価することは、サンプリングギアや漁具による魚群の採集・漁獲過程（キャプチャプロセス）の予測に大きく貢献する有用な知見となる。そこで本研究では、物理モデルに基づいて水産業において有用な海産魚類数種における魚群行動特性を評価し、各魚種の魚群行動の差異がどのような要素に起因しているのかを明らかにすることを目的とした。また、魚群行動に対して特に強い影響を及ぼす物理環境要因である光刺激の影響を理解するために、魚群行動における視覚と側線感覚の役割について検討した。さらに、各魚種において定量評価された魚群行動特性がキャプチャプロセスにどのように関与しているかという点について、魚群行動モデルを用いたシミュレーションスタディを通して検討した。対象魚は、我が国の重要な水産資源であり、生活空間や遊泳型の異なる、マサバ *Scomber japonicus*、スケトウダラ *Theragra chalcogramma*、シロザケ *Oncorhynchus keta*、チカ *Hypomesus japonicus* の4魚種とした。

1. 魚群行動に関する物理モデル

魚群を一つのシステムと見なし、その行動に内在する力学的構造(内部構造)を定量的に評価する方法を提案した。本モデルは、三宮ら(1993)の魚群行動に関する物理モデルをベースとしている。本手法により、魚群行動における個体の行動決定要素がどのような作用で構成されているのかを数値化し、魚群行動特性を多面的に評価することが可能となった。

2. 水産有用魚類 4 種の魚群行動特性

水産有用魚類 4 種について魚群行動評価を行った。その結果、全ての魚種で一定の遊泳速度を保とうとする力（前方推進力）と、他個体に対して速度ベクトルを揃えようとする力（遊泳同調力）が支配的となり、これらの力の相対関係が魚群行動を特徴づけていることが示唆された。マサバでは各力の支配性が互いに最も高く、個体の速度と魚群の速度を共に一定に保持する作用が強かったことから、マサバ魚群は移動に適した魚群行動特性を持つと考えられた。それに対し、スケトウダラでは各力の支配性は他魚種と比較して互いに最も低かったことから、スケトウダラ魚群は比較的移動に適さない魚群行動特性を持つと考えられた。

3. 魚群行動における視覚と側線感覚機能

水産有用魚類 4 種について、魚群行動における視覚と側線感覚機能の定量的評価を行った。その結果、全ての魚種において、視覚と側線感覚刺激の個体間相互作用への関与が示唆された。チカ、スケトウダラ、シロザケは、暗環境下において魚群の形成をほとんど行わず、これらの魚種における個体間相互作用は、視覚に大きく依存していることが示唆された。その一方でマサバは、暗環境下においても極性の強い魚群を形成維持することができ、側線感覚刺激による遊泳同調能力が、他魚種と比較して非常に高いことが示された。

また、視覚と側線感覚刺激による個体間相互作用は、それぞれ他個体との相対位置によってその作用強度分布が大きく異なることが明らかとなった。明環境下において側線閉塞された魚群は、前方と側方にいる他個体に対して同程度の作用強度で遊泳を同調させていた。一方、暗環境下における正常個体からなる魚群は、前方にいる他個体に対して強い遊泳の同調を行っていた。このことから、視覚刺激による個体間相互作用は、前方と側方にいる他個体に対して広い範囲で弱く、側線感覚刺激による個体間相互作用は、前方にいる他個体に対して狭い範囲で強く働いていることが分かった。そして、この傾向はマサバにおいて特に顕著であった。

4. 数値シミュレーションによる魚群行動特性の評価

一連の魚群行動評価から得られたモデルパラメータに基づく数値シミュレーションにより、個体固有の前方推進作用と、他個体との相互作用の相対的な作用強度が、魚群の速度や形状の安定性にどのように関与しているのか評価した。さらに、キャプチャプロセスの予測への応用として、壁面状構造物に対する魚群の行動についてのシミュレーションを行い、壁面に遭遇した魚群が分離する度合いを定量的に評価することが出来た。そして、壁面に遭遇する角度によって魚群の分裂する度合いが変化することが分かり、魚群の視覚刺激や側線感覚刺激の受容状態によって、その結果が大きく変化することが明らかとなった。

5. 総合考察

本研究では物理モデルを用いて魚群の行動特性を定量評価することを可能とした。これらの結果は、過去の各魚種の行動学的知見ともよく一致した。スケトウダラ、シロザケ、チカの魚群形成維持は、視覚に依存していることが示唆された。一方、マサバの魚群形成維持は側線感覚への依存度が比較的高いことが示された。これらの成果は、周辺の物理環境要因の違いがキャプチャプロセスにどのように影響するのかを、魚種ごとにその違いを明らかにする上で有用な知見となる。

本研究は、遊泳型や生活様式の異なる水産有用魚類4種の、各魚群システムの内部構造を明らかにした。また、それらの結果を踏まえて、数値シミュレーションを用いてキャプチャプロセスを推定する新しい手法を提示した。これらの成果は、採集具を用いた定量採集手法の開発や、選択的漁獲手法の開発に大きく貢献するものと評価できる。審査員一同は、本論文が博士（水産科学）の学位を授与される資格のあるものと判定した。