

ヒラメ個体群の定向配列行動に出現する階層性

右田正夫₁、水上悦雄₁、郡司ベギオ幸夫₂

₁ 神戸大学大学院自然科学研究科

₂ 神戸大学理学部

概要. ヒラメ *Paralichthys olivaceus* の実験環境下での定位行動が調べられた。最初に、個体の定位は水槽内の背景および近接個体の定位に影響されること、がそれぞれ明らかにされた。次に、背景の存在下での個体群の定位行動から、個体の定位が両者を参照しつつもそれらに対する依存度を変化させつつ行われることが解った。また、結果として形成される個体群の定位パターンの遷移から、大域パターンが局所の定位規則を規定する仕方が変動していく様子が読みとれ、行動規則の階層性が動物行動そのものによってもたらされ、かつ変動していくことが明らかにされた。

1. はじめに

動物行動の環境への適応・特殊化は自然選択により説明される。そこでは、環境が先行的に定義され、様々な遺伝的基礎を持つ行動パターンの変異が考えられる。各行動パターンはその環境での有利性の差異に従って、個体群中の頻度分布を変えていく。現在観察される種特異的な行動パターンは、こうした過程を経て生き残ってきたものであると考えられる (Krebs & Davies, 1987)。ここで、特定の行動パターンは局所的な環境刺激により解発されるのであるが、行動が個体にもたらす適応的意義はある程度の広い空間 (例えば、個体群) や長い時間 (個体の一生涯) をもって評価されることになる。逆に言えば、動物個体は時間的・空間的な大域性に基づいて局所刺激に反応することが要求される。このような動物行動の解発因は究極要因 (ultimate factor) と呼ばれる (Tinbergen, 1963)。ここで、以下の点に注意したい。まず、こうした動物行動は環境刺激と反応という入出力関係が機械的なものであり、特定の刺激に対する反応が大域的視点を伴って変化するために階層的である。つまり、同一の刺激入力に対して観察される複数の行動規則は、行動規則間の遷移規則という上位規則によりスイッチされる。この場合、行動規則のスイッチを引き起こす環境要因は同定されなければならない。

一方、個体による環境刺激の同定が常に一意であり得ない (郡司ら, 1993; 右田ら, 1995) ことを考慮するならば、観察者は行動規則の階層一つ一つを同定できない事態に直面する。Gunjiら (1995) は、観察者による行動規則の記述が特定の階層で完結し得ないことが、上位規則の出現をもたらすことを指摘し、このような階層性を動的階層性と呼んだ。動的階層性は明らかに前出の機械的な階層構造とは異なるものである。

本研究は、動物の行動規則を動的階層性という観点で捉えることにより、動物にとっての環境が先行的に決定されているのではなく、行動を通じて現れるものであることを論じるものである。

2. カレイ・ヒラメの仲間の行動

カレイやヒラメの仲間は、背景 (= 水底) への体色・体表模様の適合能力で知られている (Mast, 1914; Osborn, 1939)。また、底質への選択性についても報告されている (南ら, 1994; Keefe & Able, 1994)。底質はカレイ・ヒラメ類にとっての避難・休息場所 (Tesch, 1975) であり、それへの適合行動は重要な被選択要素であり、特定の背景上での行動は機械的な、いわゆる固定的動作パターン (例えば、Hinde, 1982) であると思われる。ヒラメの養魚場での予備的観察の際、砂等の底質の存在しない水槽において、他の個体に体を密着させたり体色・体表模様を揃えたりする傾向が窺われた。また、近接し合う個体同士の体軸の方向が良く揃っていることも特徴的であり、個体の定位が周囲の個体の定位によって決定されているように見えた。これらのことから、水槽内の個体群は他個体を背景として適合行動をすると考えられる。この場合、適合行動の決定要因は局所的なものであり、大域的な状態は各個体の初期状態に依存的なものになることが予想される。しかし、水槽全域に方向性をもつ環境刺激を与えるなら、近接個体の状態という局所的な刺激に大域的な意味付けが与えられ、個体群の大域的パターンは定まったものとなるであろうか？ 私達は、こうした問題意識に基づいて、定位行動に注目した実験を行った。

3. 実験・解析手順

養殖ヒラメ (*Paralichthys olivaceus*) の幼魚 (体長 5 cm 程度のもの) 約 100 匹を水槽で飼育した。実験個体は、ここから無作為にえらんだ。実験水槽はアクリル製でサイズ $37 \times 37 \times 30$ cm、底板には透明アクリル板を用い、水槽の下に様々な模様のシートを敷くことで、背景の模様を変えることができる。実験は、この水槽に濾過海水を深さ 15 cm まで入れて止水状態で行われた。水槽の真上にビデオカメラを設置し、全ての実験をビデオ撮影した。

方向性を持つ背景の模様として白黒の縞模様のシートを用意した。また、対照実験には白い無地のシートを用いた。最初に、縞模様のシートが個体の定位の指標となり得るかどうかを調べた。飼育水槽から 10 個体選び、縞模様のシートを設置した水槽に 1 個体ずつ移入し、移入の向きと着底時の体軸の向きとのなす角度を 10° 間隔で測った。この手順で各個体につき 5 回ずつ測定を行った。実験個体が、着底前に水槽の側面に当たって向きを変えた場合はデータから除いた。着底時の定位への移入方向の影響を考慮し、背景のシートを移入方向に対し平行および直交するように設置し、各場合につき 4 回ずつ上述の手順で実験した。

次に、個体群における定位を調べた。10 個体同時に実験水槽に移入し、これを 6 時間ビデオ撮影して各個体の位置と向きを 1 分毎に測定した。ビデオの画面上で水槽を 10×10 の区域に分割し、頭部が含まれる区域をその個体の位置とした。また各個体にとっての近接個体を、「その個体の位置およびそれに隣接する 8 区域に体の一部でも含まれる個体」と定めた。ある時間の、近接個体同士の定位のばらつきを示す量として「局所情報量」を次のように定めた。

$$I_1(t) = (\sum \theta_i) / N(t)$$

ここで、 $N(t)$ は、時刻 t 分に水底に静止している個体の数であり（泳いでいる個体や水槽の側面にいる個体は省いた）、 θ_i は i 匹目の個体と全ての近接個体との定位のずれの平均である。また、各個体とそれに近接していない個体との間の定位のずれの平均も求められた。個体群全体の定位のばらつきの指標としては、全個体の定位のシャノン情報量（例えば、Haken, 1977）を求め、それを大域情報量と呼んだ。これを求めるにあたって、個体群中の定位の多数派を際立たせる為に、各個体の定位を 20° 間隔で粗視化した。また、粗視化の偏向を減ずる目的で 10° だけずらして2通りの粗視化をした。大域情報量は次の式で与えられる。

$$I_g = \log_2 (N(t)! / \prod N_i!) + \log_2 (N(t)! / \prod N_j!)$$

ここで、 N_i 、 N_j は各々異なる粗視化により同一視された定位をとる個体数をあらわしている。

次に、局所的な定位行動が個体群の定位パターンにどのような影響をおよぼすかを見るために、局所情報量と大域情報量との時間遅れを伴う相関の強さを定量化した。ここで、相互情報量（例えば、Li, 1990）を二つの時系列用に転用した量、交差相互情報量（CMI）を以下のように定めた。

$$Mc(d) = \sum \sum P_{ab}(d) \log [P_{ab}(d) / P_a P_b]$$

ここで、 $P_{ab}(d)$ は、局所情報量の時系列上のある時点の変数が値 a をとり、それから d 分後の大域情報量の時系列上の変数が値 b をとる確率であり、 P_a 、 P_b は各々の時系列上の変数が値 a 、 b をとる確率である。

4. 結果

縞模様上での定位は、移入方向に対して縞を平行・直交させた時で、各々移入方向に対して $53.2 \pm 40.4^\circ$ と $35.1 \pm 35.0^\circ$ であり、その分布は有意に異なっていた（Kolmogorov-Smirnov; $\alpha < 0.05$ ）。このことから、縞模様の定位への影響が確認された（図1）。

背景が白無地の水槽での個体群の定位行動の解析から、以下の様な結果が得られた。局所情報量と大域情報量との間に有意な正の相関が見られ（Spearman; $\alpha < 0.001$ ）、個体群の配列パターンが近接個体に対する定位に基づいていることが示された。近接個体との定位のずれは平均 $35.2 \pm 0.2^\circ$ 、近接していない個体にするそれは $48.1 \pm 0.1^\circ$ であり、近接個体に対する定位のずれが有意に少なかった（U-test; $\alpha < 10^{-5}$ ）。しかし、互いに近接し合う個体同士によって形成されるクラスターの個数と、大域情報量との間に正の相関が見られ（Spearman; $\alpha < 0.001$ ）、異なるクラスターの間に定位の相関がないことが示唆された。

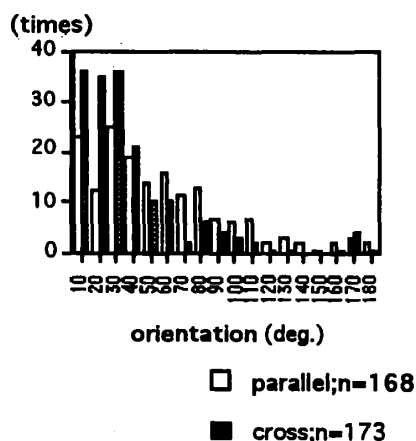


図 1. 縞の背景上でのヒラメの定位分布。
縞に対して直交移入の方が直進する傾向
が強い。

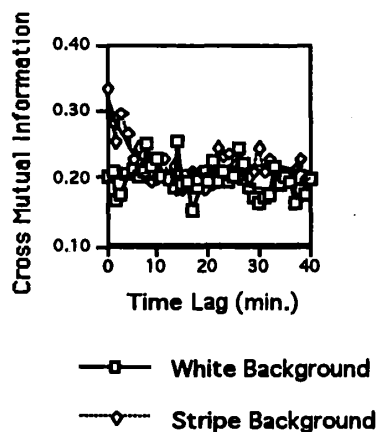


図 2. 近接個体に対する定位行動と、個体
群の配列パターンとの相関。縦軸は相関
の強さを表す量。横軸は、局所の定位行
動から大域的变化までの時間遅れを表す。

背景が縞模様の場合には、以下の結果が得られた。局所情報量と大域情報量との間に正の相関が見られ ($\alpha < 0.001$)、個体群の配列パターンが近接個体に対する定位に基づいていることがわかった。また、近接個体に対する定位のずれは平均 $37.3 \pm 0.2^\circ$ 、近接していない個体に対するそれは $44.5 \pm 0.2^\circ$ であり、やはり近接個体に合ったものになっていた ($\alpha < 10^{-5}$)。しかし、クラスターの個数と大域情報量との間には有意な相関はなかった ($\alpha < 0.05$)。

CMI のグラフを見ると、縞の背景上での個体の定位は個体群全体の定位と高い相関を持つが、この相関関係は時間と共に崩れていく。一方、無地の背景の場合には両者の相関は低いままであった (図 2)。

縞の背景上で形成された個体群の配列パターンを、大域情報量が極小値をとった場合について調べると、縞の方向に対して平行または直交する $0 \sim 20^\circ$ と $70 \sim 90^\circ$ となっていた (図 3)。局所情報量と大域情報量の時系列の間には、都合 6 時間でみた場合に、正の相関が見られたわけだが、上記のような大域的配列パターンの転移 (縞に対して直交⇄平行) の間の両者の関係を見てみると負の相関が見出された (図 4)。

5. 考察

背景が無地の場合、個体の定位は近接個体の定位に基づいている事が示された。また、クラスターの個数と全個体の定位の乱雑さ (大域情報量) との間に正の相関が見られ、異なるクラスター間の定位には一致が見られないことも示された。これは、ある個体の定位と近接個体の定位との間にずれがある場合に、どちらの個体が相手に合わせるべきかを決定する指標が存在しない為であると考えられる。一方、背景が縞の場合には、個体の定位はやはり近接個体の定位に合ったものであったが、異なるクラスター間の定位の一致を示唆するデータが得られ、

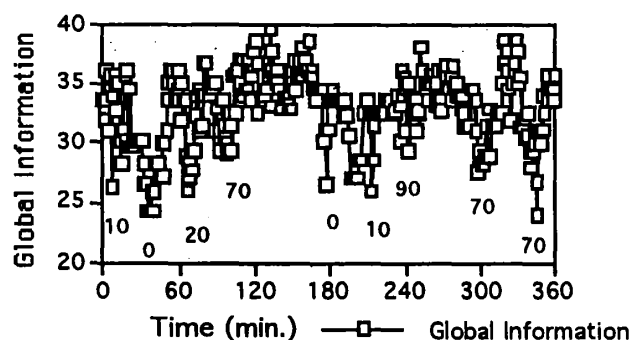


図3. 個体群の定位が揃った時に卓越していた定位（縞に対する体軸の向き；単位は度）。

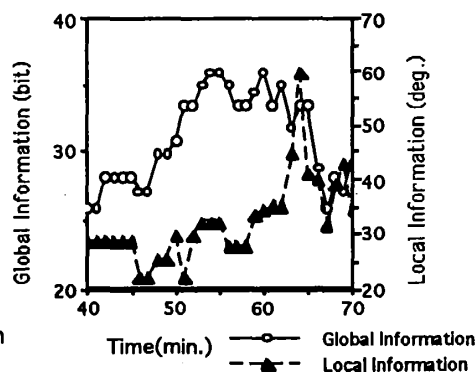


図4. 個体群の定位パターンが大きく変動する際の局所・大域情報量のグラフ。

縞模様が近接個体同士の定位に基づくべき指標として機能したことが示唆される。このことは、CMIの値が縞を背景とする場合に無地の背景と比べて高いことからわかる。つまり、縞模様自体が個体の定位への指標となり得る為、水槽全域で特定の定位が選ばれることが可能となるのである。我々はここに、近接個体の向きという局所的な刺激が大域的な観点から評価される様を見ることができる。以上から、形成される個体群の定位パターンはただ一つに決定されることが予想されるが、結果は縞に対して平行または直交する配列パターンが共に出現するというものであった。このことは、個体の定位規則の複数性を表している。

次に、局所情報量と大域情報量との逆相関関係から、大域的配列パターンの遷移が階層的な定位規則によってもたらされることが示唆される。局所情報量が増大し大域情報量が減少することから、近接個体の定位を軽視し背景に対する定位を行う個体の存在が示され、逆に、局所情報量が減少し大域情報量が増大することから、背景を軽視し近接個体の定位を自身の定位の決定要因とする個体の存在が示される。このような周囲の環境刺激に対する反応のスイッチングは、新たに形成される大域的配列パターンを指向するかのようにより起こるのである。要約すれば、個体の定位規則はそれ自身が形成する大域的パターンに規定される、という意味において階層的なのである。

個体の定位行動における決定要因の遷移は、定位行動が参照すべき環境情報の変化を想起させる、例えば、近接個体に対する平行な定位は、それを遮蔽物として利用していることを想起させ、ヒラメの置かれた状況は危機的なものであると推察することも可能である。一方、縞に対する定位は近接個体の定位と合致しない定位を誘発することから、また違った状況を想起させるのである。しかし、実験環境には捕食者や餌生物は存在せず、定位行動の規則の遷移に対応する環境変化は起こり得ない。我々が設定した実験環境において、環境そのものが個体の運動によって構成されることは明らかであり、行動規則の階層性が外的な要因なしに現れたことがわかる。以上より、動物行動とそれを解発（release）する環境刺激とは不即不離の関係にあり、行動規則の階層性の出現はそのことの一つの現れであることが理解される。

謝辞。本研究を進めるにあたって、神戸大学内海域機能教育研究センターのスタッフの皆様、並びに（株）山形屋水産の皆様には大変お世話になりました。記して感謝致します。

引用文献。

郡司ベギオ幸夫・中村隆志・右田正夫・水上悦雄（1993）月刊地球，15（9），577-588

Gunji, Y.-P., Mizukami, E. and Migita, M. (1995) J. Theor. Biol. 投稿中

Haken, H. (1977) Synergetics - An Introduction. Springer-Verlag.

Hinde, R.A. (1982) Ethology - Its Nature and Relations with Other Sciences. Intercontinental Literary Agency. (邦訳：エソロジー 動物行動学の本質と関連領域。木村武二訳。紀ノ国屋書店)。

Keefe, M. and Able, K. W. (1994) Copeia, 2, 458-465.

Krebs, J. R. and Davies, N. B. (1987) An Introduction to Behavioural Ecology (2nd. Ed.). Blackwell (邦訳：行動生態学（原書第2版）山岸哲、巖佐庸 共訳。蒼樹書房）。

Li, W. (1990) J. Stat. Phys. 60, 823-837.

Mast, S. O. (1914) Bull. U. S. Bur. Fisheries. 34, 173-238.

右田正夫・水上悦雄・郡司ベギオ幸夫（1995）生物科学，47（2），90-97.

南卓志・澤野敬一・中川亨・渡辺研一（1994）北水研報告，58，53-60.

Osborn, C. M. (1939) J. Exp. Zool. 81 (3), 479-515.

Tesch, F.-W. (1975) in Marine Ecology (ed. Kinne O.). John Willey & Sons.

Tinbergen, N. (1963) Z. Tierpsychol. 20, 410-433.