

魚群のダイナミクスと情報伝達

阪上 雅昭*, 寺山 慧, 炭谷 竜太

京都大学・人間・環境学研究科

Masa-aki Sakagami, Kei Terayama, Ryuta Sumiya
Graduate School of Human and Environmental Studies
Kyoto University

1 Introduction

近年, 車や細菌など自らの駆動力で運動する物体いわゆる自己駆動粒子 (Self-Propelled Particle: SPP) の集団の研究が盛んに行われている [1]. 鳥や魚の群れいわゆる生物集団もその代表例である. これらの中で, 魚群の魅力はその形状の多様性そして外敵などの攻撃に対してその形を変える反応の俊敏性にある. 図 1 は九十九島水族館において水槽の底にカメラを設置し撮影した約 3000 匹のマイワシの群れの写真である. 美しいトーラス形状をしている. 群れの形状としてはこれ以外に, 群れているが個々の魚は動いていないスウォーム形状, 群れ全体が並進運動するパラレル形状などが知られている. 本講演では, トーラス形状に焦点をあて, この形状がもつ普遍的な性質について議論する.

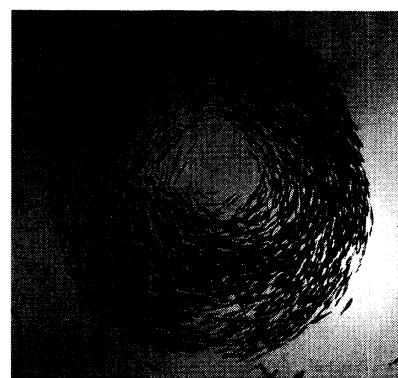


図 1 九十九島水族館において水槽底から撮影したマイワシ群れのトーラス形状:

2013年3月

また図 2 に示されているような群れの俊敏な反応も興味深い. 図 2 左側で白い矢印で示されたタチウオに群れの一部が襲われるとその情報は極めて高速で群れの中を伝搬し, 素早い回避行動を取っている.

sakagami.masaaki.6x@kyoto-u.ac.jp

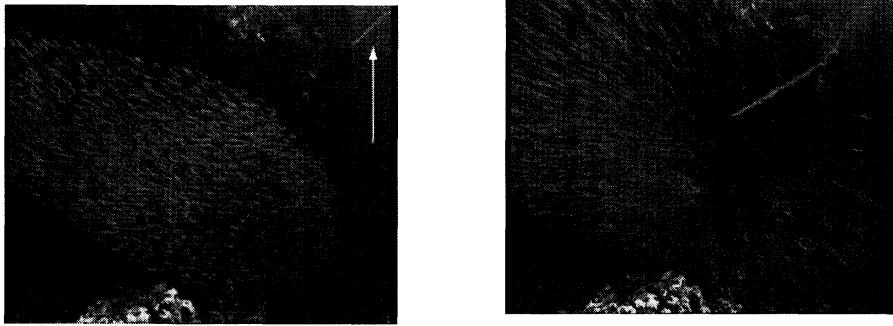


図 2

ここで、これまでの魚の遊泳速度や情報伝達速度についての実験観察結果について簡単にまとめておく。文献 [2] で説明されているように魚の遊泳には3つのレベルがあると考えられている。1つ目は何時間でも持続可能な遊泳でその速度を定常遊泳速度とよぶことにする。体長 (BL) を単位とすると、定常遊泳速度は、 $1 \sim 2$ (BL/s) のオーダーである。次が疲労を招くが1～2時間程度まで持続可能な遊泳である。最後がたかだか10 s 程度しか持続できない最高速度での遊泳で図2のように外敵に襲われたときの回避行動の際にも現れる。この最高速度での遊泳を burst, そのときの速度を burst 速度 V_{burst} とよぶことにする。 $V_{\text{burst}} \simeq 10$ (BL/s) である。また体長 (BL) l と遊泳速度 U の関係であいだには比例関係があることが知られている。例えば文献 [3] を参照して欲しいが、定常遊泳速度 (持続速度), burst 速度 (瞬間速度) とともに体長に比例してスケールしている。

理想気体を例にすれば気体粒子の平均速度のオーダーで音波は伝搬する。従って、魚群の場合、burst 速度に対応する波が群れの中を伝搬することが予想される。しかし興味深いことにこれよりもさらに速い情報伝達機構の存在が示唆されている。Radakov はヤクシマイワシの群れに人為的に刺激を与える実験を行った [4]。ヤクシマイワシー匹の体長は10cm 程度で、実験で用いた群れの大きさは $2 - 5\text{m} \times 1 - 2\text{m}$ である。彼は刺激源として1秒間に1回転する30cm 大の羽2枚のプロペラを用いた。プロペラを回転させはじめても最初の0.25 - 0.5 秒は魚は何も反応しない。その後、プロペラから半径0.6 - 0.8m 以内にいる個体は刺激に対して直接反応して向きを変え、その方向転換が群れ全体に伝播した。この外部刺激に対する反応としての方向転換の伝播を "wave of agitation" または群れの agitation mode と呼ぶことにする (本稿の図8 参照)。こうして群れ全体が刺激源から遠ざかる方向に運動している状態が実現されることが分かった。

"wave of agitation" が広がる速さは $11.8 - 15.1 \text{ m/sec}$ である。これに対して実験中に

観測された一個体の最大速度は 1m/sec 程度で、先ほど述べた burst 速度 $=10\text{BL/sec}$ という事実と一致する。両者を比較すると、burst 速度の約 10 倍の速さで外部刺激に対する反応が群れ内部を伝わっていることになる。あとで明らかになるが、群れに "wave of agitation" が起こるのは個々の魚が体を 90° 近く折り曲げることができるからである。近くにいた個体が体を曲げるという運動を感知すると自分も体を曲げるという連鎖反応が起こり、それによって群れ全体が外部刺激からすばやく逃げる。ここから、体の屈曲が魚群内の情報伝達において重要な役割を担っていることが伺える。

2 魚群のモデル

2.1 Boid モデル

どのようなアルゴリズムを用いると自然界に存在する群れのような動きが再現できるであろうか。この問い最初に答えたのはコンピュータグラフィックスの分野であった。1987 年に Reynolds は各個体に局所的な相互作用をさせることでその集合として群れらしい振る舞いが再現できることを示した [5]。相互作用は非常にシンプルな 3 つのルール

1. 衝突回避 (Collision Avoidance)
2. 整列 (Velocity Matching)
3. 結合 (Flock Centering)

から構成されている。このモデルは鳥もどき (bird-oid) という言葉が短縮されて Boid をよばれている。各個体は知覚領域をもち、それに含まれる他の個体と相互作用を行う。衝突回避ルールは、2 個体間距離がある距離より短くなるとお互いが離れるように次の時間ステップでの速度が決定されるというものである。また、整列ルールは近くの個体と速度を合わせるもので、結合ルールは知覚領域内の他の個体たちの重心の方へ移動しようとするというルールである。これら 3 つのルールで離散時間 Δt 先の各個体の運動の向きが決められる。モデルを簡単にするため各個体の速さは一定としている。

Couzin たちは上の 3 つのルールに対応する領域 z_{or} (zone of repulsion), z_{oo} (zone of orientation), z_{oa} (zone of attraction) の半径 r_r, r_o, r_a が階層的になっている Boid のシミュレーションを行った。これらの 3 つの半径を適当に選ぶことで、A：群れてはいるが速度が揃っていない状態 (swarm), B：群れが回転しているトーラス状態 (torus), C：並進運動 (dynamic parallel), D：群れの中での各個体の位置や速度が完全に凍結されている並進運動 (highly parallel), の 4 つの異なる群れの形状が現れるという興味深い結果

を得ている [6].

2.2 丹羽モデル

日本では 1980 年台始めに青木により魚群の先駆的な研究が行われている [7, 8]. これらの一連の研究の中で Boid とは独立に魚群の物理モデルが検討されてきた [9].

$$\begin{aligned} d\mathbf{r}_i(t) &= \mathbf{v}_i(t) dt, \\ d\mathbf{v}_i(t) &= [k\mathbf{v}_i(t)(1 - \beta\mathbf{v}_i \cdot \mathbf{v}_i) + \mathbf{f}_r + \mathbf{f}_o + \mathbf{f}_a] dt + \lambda d\mathbf{W}_i. \end{aligned} \quad (1)$$

2つ目の速度変化の式の第1項は推進力, 第2項は水の抵抗で, 他に力が働かなければ, この2項のバランスにより, 緩和時間 $1/k$ で終端速度 $1/\sqrt{\beta}$ に遊泳速度が落ち着く. 本研究ではイワシの遊泳の解析から $k = 0.05, \beta = 1$ という値を採用する. $\mathbf{f}_r, \mathbf{f}_o, \mathbf{f}_a$ は Boid と同じ反発力, 整列力, そして吸引力である. 反発力, 吸引力については省略する. $\mathbf{f}_o$ の式は整列領域 r_0 にいる仲間の平均速度 $\langle \mathbf{v} \rangle_o$ に速度を揃えようとする効果を意味している.

$$\mathbf{f}_o = J(\mathbf{v}_i - \langle \mathbf{v} \rangle_o). \quad (2)$$

また, W_i はノイズを表す Wiener 過程, λ はノイズの強さである.

このモデルは swarm 状態にある群れが自発的に並進運動を始め parallel 状態に移行する過程を定量的に調べるために用いられている [9]. 青木のマアジを用いた先駆的な水槽実験 [7] の結果との比較検討も議論されているが, 実験がたかだか 10 匹と個体数がかなり少ないこともあり, このモデルが十分に確立されているとは言い難い. しかし, 次章で述べるように, 実際のイワシ群れでは遊泳速度に分布があることが判っているので, 本研究では, 丹羽モデルを出発点として群れのモデルの基礎づけを進めていく.

詳細は省略するが, 丹羽モデル (1) で適当なパラメターを選ぶと torus 状態が実現できる. 図 3 は個体数 $N = 1000$ でのシミュレーション結果である. 群れを下から見た (高さ方向に射影した) スナップショットで九十九島水族館の torus 図 1 と非常によく似ている. 丹羽モデルでは, 距離が 1 になるあたりで反発力が効くようにパラメターを選び空間スケールを決めた. しかし, このスケールは必ずしも体長 (BL) で測った群れのスケールとは一致していない. 図 4 は, 図 3 の数値シミュレーションについての各個体の最近接距離分布である. この分布のピークの位置を実際に観測されているマイワシ群れ (図 1) での最近接距離分布のピークと合わせることで空間スケールの変換を行わなければならない.

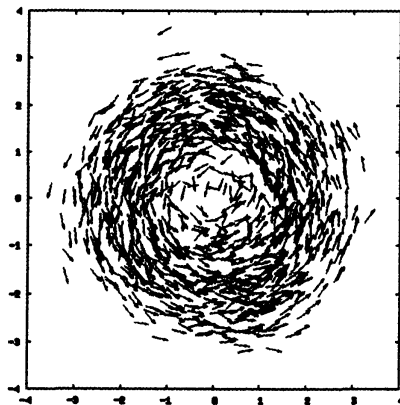


図3 丹羽モデルの数値シミュレーションの結果：torus 状態になる場合

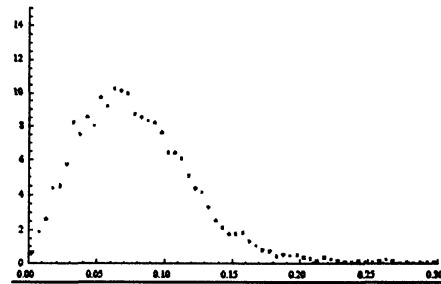


図4 各個体の最近接距離分布：横軸は最近接距離，縦軸は個体数

3 マイワシ群れの回転曲線

群れの科学という研究分野を基礎づけていくためには，まず信頼できる系の記述をもっていることが重要である．本研究で主眼を置いている魚群（マイワシ群れ）について言えば，定量的レベルで魚群のふるまいを記述できる方程式を確立することにあたる．丹羽モデル (1) は，魚群のさまざまな形状を説明する Boid の拡張になっていること，図3のようにトーラス形状を再現すること，などから定性的レベルでは魚群のモデルとみなしてよいかもしれない．しかし，魚を自己駆動粒子とみなし受ける力を反発力，整列力，吸引力という現象論的な相互作用で記述する丹羽モデル (1) のアプローチをより信頼できるレベルで確立するためには，実際の魚群の観測結果との定量的な比較を行わなければならない．しかしどのような観測量，物理量を用いるかという自明でない問題がそこには存在する．

burst や agitation という激しい過程が起こっていないおだやかな状態での魚群であっても，その中で各個体の定常遊泳速度は必ずしも同じでない．そこで遊泳速度の空間構造を記述するため群れのトーラス形状の回転曲線を計測をおこなった．回転曲線とは，トーラスの中心からの距離と各個体の回転速度の関係である．宇宙物理において渦巻き銀河の力学的状態を解析するのに用いられ，回転曲線の形からダークマターの存在が示されたことはあまりにも有名である．



図5 九十九島水族館のマイワシの
トーラス形状：2012年3月



図6 九十九島水族館のマイワシの
トーラス形状：2012年9月

本研究では九十九島水族館の約3000匹のマイワシ群れのトーラス形状に対して回転曲線を測定した。2012年3月(図5)、同9月(図6)そして2013年3月(図1)と異なる時期のマイワシのトーラス形状の動画から1/3 s すなわち10フレームを抜き出し、それぞれ100匹のマイワシの位置(ピクセル座標)をマウスによる手作業で計測し速度を算出した。図7はトーラス中心からの距離と100匹のマイワシの回転速度の関係すなわち回転曲線である。2012年9月のトーラスは半径が

約23 BL と他の時期より大きい。このように時期が違い、状態が異なると考えられるトーラスの回転曲線がみごとに重なっている。このトーラスの回転曲線の普遍性は予想しなかった興味深い性質である。

丹羽モデルの数値シミュレーションで得られたトーラスの回転曲線も図7に太線と■で示されている。このように丹羽モデルは観測されたマイワシ群れの回転曲線を説明することができる。しかし、本報告ではモデルやシミュレーションの詳細は省略しているが、トーラス形状を実現するパラメタ領域が非常に狭く、fine-tuning が必要であるという問題は指摘しておかなければならない。

また本研究で紹介した回転曲線(図7)は手作業で計測された。しかしこれでは、大量の動画データを処理することができない。現在、オプティカルフローというデジタル画像解析手法を利用した回転曲線の計測手法を開発している[10]。

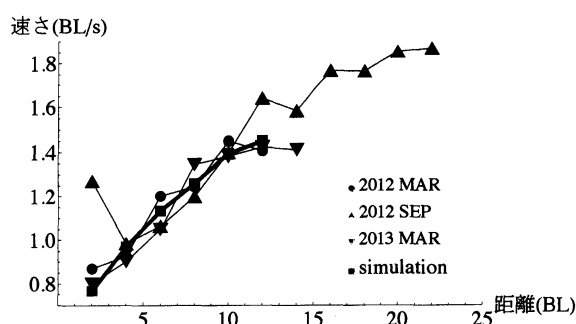


図7 マイワシ群れの回転曲線とシミュレーションの比較：2012年3月●，同9月▲そして2013年3月▼のトーラス形状の回転曲線，■はシミュレーションで得られたトーラスの回転曲線。

4 agitation と burst の観測

前章では $1 \sim 2\text{BL/s}$ の定常遊泳速度での魚群の性質について議論でした。これ以外に Introduction で紹介したように、魚群には burst と agitation という速い機構が存在する。特に伝達速度が 100BL/s にもなる agitation は群れの俊敏な反応を支えている重要な情報伝達機構である。しかし、その観測例はあまり多くなく伝達速度や伝達範囲について十分に研究されているとは言い難い。

筆者は burst や agitation という速い現象の観測にはハイスピード動画撮影が必要不可欠だと考えてきた。しかし図 1 のような水中カメラでの水槽底からの撮影で $20 \sim 30\text{BL}$ にわたる群れ全体を画角に入れることが可能になってきた。このため 30fps ($1\text{コマ } 1/30\text{ s}$) という普通の frame rate でも agitation のような非常に速い現象を捉えることが可能になった。

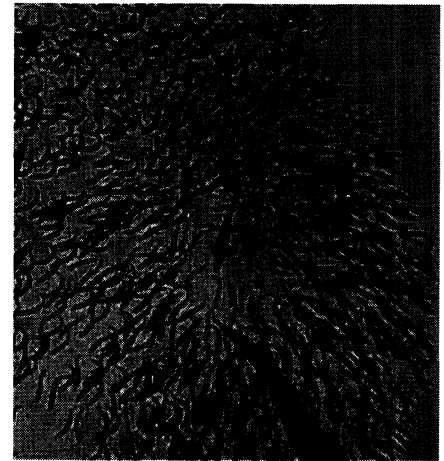


図 8

図 8 は、九十九島水族館で撮影した動画の中から選び出した、外部からの刺激にマイワシ群れが反応した直後のスナップショットである。反応した部分をクローズアップしている。外部からの刺激に対して図の中央付近の魚が反応してから 4 フレーム後である。図 8 では周囲の魚が屈曲しているのが見えるが、これが agitation である。図中央付近に空隙があるのは、そのあたりの魚は agitation の後、burst に入り速く泳ぎだしたからである。

図 9 は反応後 3 フレーム目と 2 フレーム目の差分 (図 9 左) と 5 フレーム目と 4 フレーム目の差分 (図 9 右) である。差分が大きく明るい箇所が agitation すなわち屈曲が生じた部分である。このような解析から、agitation の伝搬を明瞭に捉えることが可能になった。実はこのような agitation の観測例は過去に殆ど存在しない。水槽底に設置する高画質モードあるいは高速度モードのカメラで agitation や burst のイベントを数多く撮影し、それが伝搬する速度や範囲をフレーム間差分により定量的に解析することを計画している。

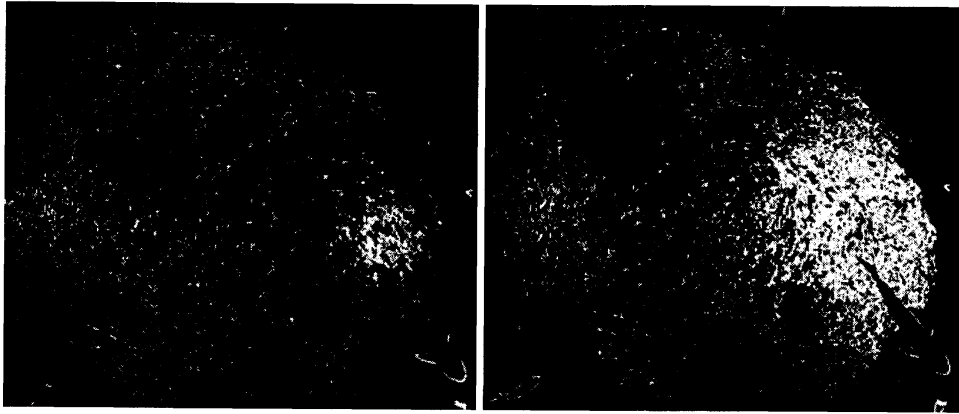


図9 フレーム間差分による agitation の伝搬の可視化

参考文献

- [1] T.Vicsek and A. Zafeiris, *Physic Reports*, 517 (2012) 71–140.
- [2] T.Y.Wu, Introduction to the scaling of aquatic animal locomotion in *Scale Effects in Animal Locomotion*, eds. J.T.Pedley, (1977) Academic Press, pp. 203–232
- [3] 田中一朗, 永井實, 抵抗と推進の流体力学—水棲動物の高速遊泳能力に学ぶ—, シップアンドオーシャン財団, (1996) p.15; 流体力学ハンドブック, 日本流体力学会編 (1987) p761
- [4] D.V.Radakov, *Schooling in the Ecology of Fish*, Welly, New York, 1973
- [5] C.Reynolds, *Comput. Graph.*, 21 (1987) pp.21-31
- [6] L.D.Couzin, et al., *J. Theor. Biol.* 218 (2002) pp. 1–11
- [7] I. Aoki, *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo*, (1980) No.12 pp. 1–65
- [8] I. Aoki, *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish*, 48 (1982) pp. 1081–1088
- [9] H.Niwa, *J. Theor. Biol.* 181 (1996) 47
- [10] 寺山 慧, 炭谷竜大, 阪上雅昭, 情報処理学会研究報告, 2014-CVIM-190 (2014) no.17, pp. 1-8