

確率過程による水槽内金魚の遊泳行動の研究

横浜国大・工

佐藤 忠 (Tadashi Sato)

1. はじめに

魚の遊泳行動を研究する目的で水槽内キンギョの観測装置を開発した。観察結果によるとキンギョの位置分布が水槽壁から指数的に減少することが明らかとなったので、この位置分布をキンギョの遊泳行動を確率過程とみなし解析したので報告する¹⁾。キンギョがある場所に多く存在する原因として移動速度が考えられる。水槽内で壁に向かって泳いできたときブレーキをかけ速度を落とす可能性がある。これを確かめるために壁付近での、壁に向かう場合とその逆方向の速度を測定したが両者はほぼ同じ速度分布を示し、さらにそれは水槽全体での速度分布と同じであった。そこで速度は一定で壁に向かう方向転換を多く行なう行動モデルを想定した。さらにキンギョは水槽壁では完全反射をするとして壁付近に生じた指数分布を説明した。

動物の行動に固体に触れる傾向が見られる場合、それを走

触性といい沿岸性、低走性の多くの魚類にそれが見られる。キンギョは低走性魚類に属しその走触性が図2に示した指数分布になったと考えられる。

上記の観測装置において水槽の長軸に平行に光を入射させ行動を観察したが、それによるとキンギョは光に対して正の走光性を示すことが明らかになった²⁾。走光性の解析には上の行動モデルが使用でき、壁付近では走触性と走光性が独立に作用していると仮定すると光が入射している時の壁での指数分布が解析できた。さらにこのモデルは大沢他が行なったゾウリムシの走熱性の研究にも十分有力な解析手段となることが明らかとなった。

2. 実験装置および結果

図1に開発した魚の行動測定記装置を示す。測定用ガラス水槽の前面Dより平行光線を入射させて魚の影を後面壁C上に作り壁C上の受光素子cdsで測定した。実験装置は市販の60cm×30cmガラス水槽において水深を10cmとし、60

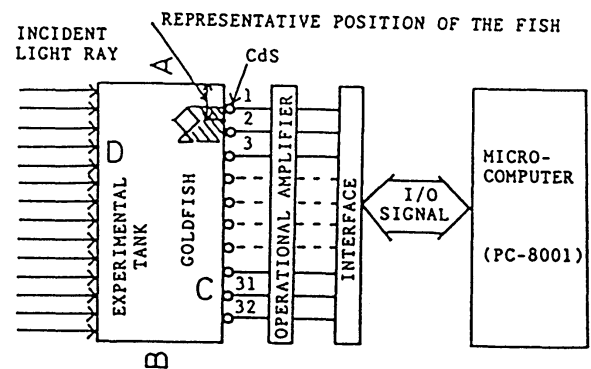


Fig. 1-1 Plan view of experimental apparatus for measuring fish's position.

cm方向に32個のcdsを取り付け水槽正面より平行光線を当てcds上に出来るキンギョの影により長軸方向の一次元の位置を決定し、同時に位置の変化から速度を求めた。また測定に使用した平行光線の照度は水槽壁Dにおいて70 LUXで、実験に使用したキンギョは体長約7cmの和金一尾である。

図2に各測定位置でのキンギョの測定回数の頻度分布を示す。結果は、キンギョが水槽壁付近を好むことを示し、その分布は壁より指数関数的に減少している。位置の分布より壁付近でのブレーキ効果を考え、壁付近における速度の測定は壁より14cm以内の範囲で行い壁に向かっているときの速度を正、逆の場合を負で示し、水槽全体での速さはキンギ

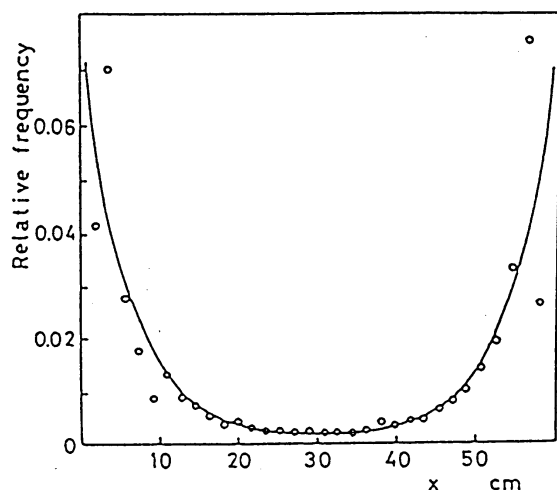


Fig. 2-1 Position distribution of a goldfish along the length of the experimental tank.

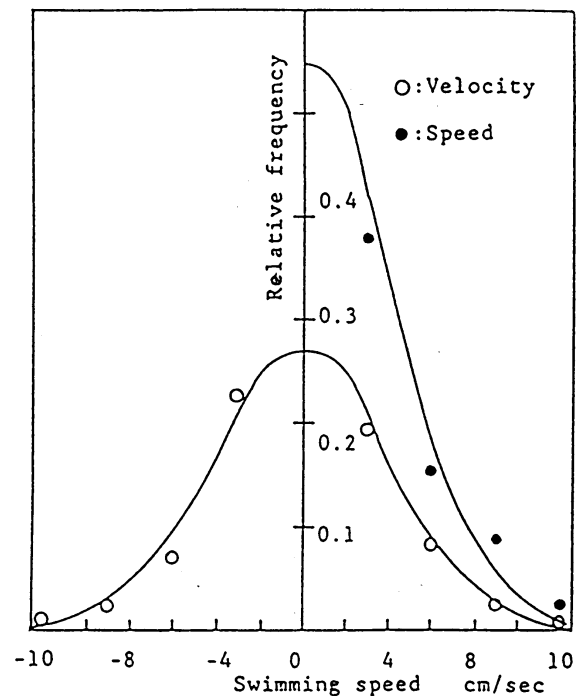


Fig. 3 Distributions of the fish's speed all over the experimental tank and of the velocity within 14 cm of the wall. The velocity is positive, the fish swimming in the direction leaving the wall.

ヨの移動距離で示した。図3に示した速度の測定の結果から明かなように壁に向かっていても逆向きの場合も速度分布は同じで、さらに水槽全体で測定した速さの分布と、速度の分布とも同じで、どちらも1次元のマクスウェル分布により近似することが出来る。²⁾

3. 走性のモデル

遊泳中の魚類の観測より走触性の発現には視覚刺激が重要であることが明らかにされているので水槽内のキンギヨの走触性を以下の簡単なマルコフ過程によりモデル化した。

壁に向かう方向および離れる方向に2本の直線 S_1 , S_2 を置き $S_1 + S_2$ 上の点の移動で、 S_1 上から出発したものは速度 c で右に進みパラメータ k_1 による指数型滞在時間の後、 S_2 上の同じ座標に移って c で左に進み k_2 の指数型滞在時間の後 S_1 上に移るという、図4に示す飛躍型マルコフ過程を考えた。この過程の生成作用沿素は右に示した

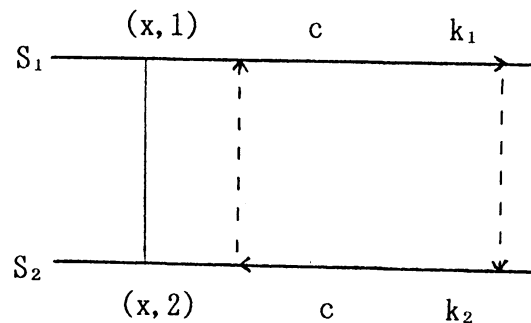


Fig. 4 Model of swimming goldfish. k_1 and k_2 are parameters for exponential distributions on S_1 and S_2 respectively. c is velocity of goldfish.

$$A = \begin{bmatrix} c \frac{d}{dx} - k_1 & k_1 \\ k_2 & -c \frac{d}{dx} - k_2 \end{bmatrix} \quad (1)$$

A により表される。A より S_1 , S_2 上の関数を $q_L(x, t)$, $q_R(x, t)$ とすると次の Kolmogorov の前向き方程式を得る。

$$\frac{\partial q_L(x, t)}{\partial t} = -S_a c q_L(x, t) + S_b c q_R(x, t) - c \frac{\partial q_L(x, t)}{\partial x} \quad (2)$$

$$\frac{\partial q_R(x, t)}{\partial t} = S_a c q_L(x, t) - S_b c q_R(x, t) + c \frac{\partial q_R(x, t)}{\partial x} \quad (3)$$

但し $S_a = k_1 / c$, $S_b = k_2 / c$ 。原点に全反射壁がある無限に長い水槽 ($x \geq 0$) での定常解は前向き方程式から

$$-S_a c q_L(x) + S_b c q_R(x) - c \frac{dq_L(x)}{dx} = 0 \quad (4)$$

$$S_a c q_L(x) - S_b c q_R(x) + c \frac{dq_R(x)}{dx} = 0 \quad (5)$$

境界条件 $q_L(0) = q_R(0)$, $q_L(\infty) = q_R(\infty) = 0$ を解いて得られる。すなわち

$$q(x) = q_L(x) + q_R(x) = \frac{1}{S_a - S_b} \exp\{-(S_a - S_b)x\} \quad (6)$$

前向き方程式において向きについての情報を縮約して位置に関する方程式を求めると移流項を持つ電信方程式を得る。

$$\frac{\partial^2 q}{\partial t^2} + c(S_a + S_b) \frac{\partial q}{\partial t} = c^2(S_a - S_b) \frac{\partial q}{\partial x} + c^2 \frac{\partial^2 q}{\partial x^2} \quad (7)$$

上記のモデルの対称な場合はゴールドシュタインにより、格

子上における連続する2歩の歩みに相関を持つランダムウォークとして研究され、連続極限において移流項のない電信方程式が得られている。本研究での非対称なモデルを格子長が Δx の格子上でのランダムウォークで示すと、歩み間の相関は S_1 上で、 $\gamma_1 = 1 - 2\Delta x S_0$ 、 S_2 上で $\gamma_2 = 1 - 2\Delta x S_0$ となる。格子上の点で確率 $1/2$ で方向転換する場合は歩み間の相関はなく($S = 1/2\Delta x$)ブラウン運動となり、それ以外は歩み間に相関がありマルコフ性は失われて連続極限において時間についての2階の微分項を持つ電信方程式が得られる。^{3, 4)}

4. 水槽内キンギョの分布

図1の装置で水槽壁Bより長軸方向に光を入射させると図5の実験値・で示した様にキンギョが壁B付近に多く集まりキンギョが正の走光性を示すことが明らかになった。図によれば壁Aにも集まるのでキンギョにとって走光性と走触性はそれぞれ独立に作用すると仮定した。この仮定によれば定常分布を与える式6は、走触性の強さ F と走光性の強さを示す L というパラメータにより決定される。パラメータ F 、 L は $F_0 - F_b$ と $L_0 - L_b$ にそれぞれ等しく、 F_0 、 F_b はキンギョが壁から離れる場合と、壁に向かう場合に単位長さ進む毎の

方向転換の頻度であり、また L_a , L_b は光源から離れるときおよび光源に向かっているときの方向転換の頻度である。壁 B からの入射光を考慮して、水槽を図 6 に示すように 3 つの領域 W_A , M , W_B に分割する。

W_B においては右に泳いでいる場合は単位長さ進むごとに $F_a + L_a$ 回左に向かうように方向転換し、一方左に向かって進んでいるときは、単位長さあたり $F_b + L_b$ 回の方向転換をする。 $F_a + L_a$ と $F_b + L_b$

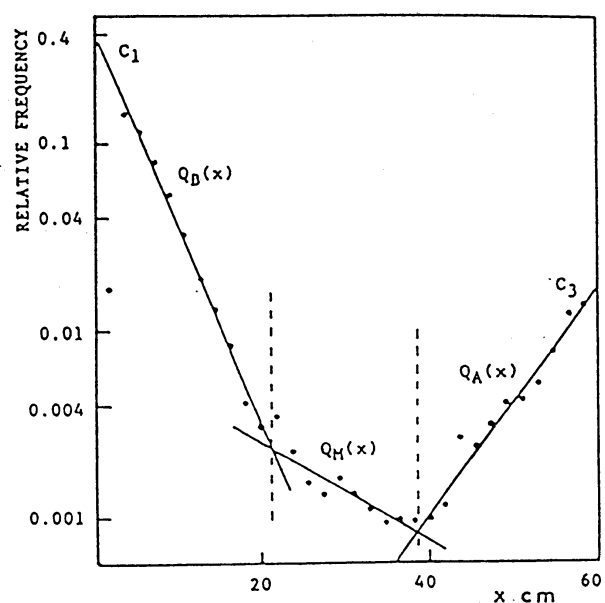


Fig. 5 Experimental $\ln Q_{all}(x)$ - x diagram, and the three segments calculated for $\ln Q_B(x)$, $\ln Q_M(x)$ and $\ln Q_A(x)$. The effective distance from the fish to be attracted to walls A and B are nearly equal to 20cm, as shown by the broken lines.

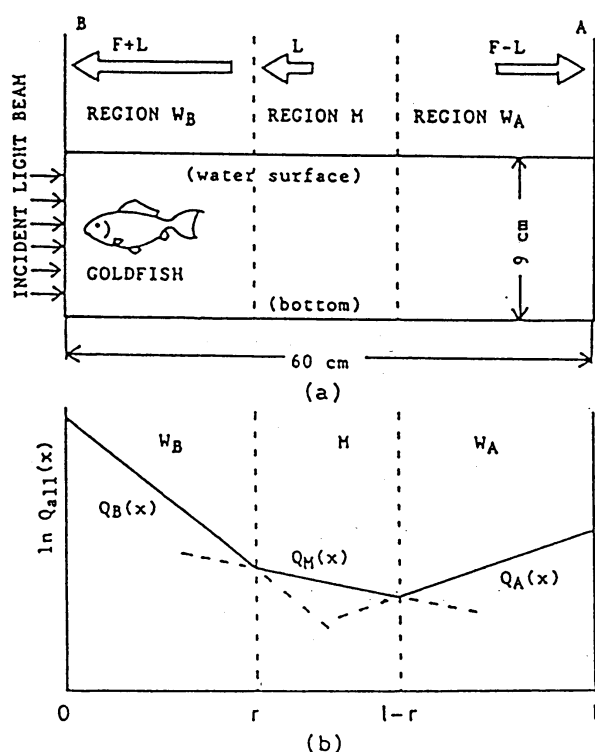


Fig. 6 (a) Front view of experimental tank with an incident light beam from side wall B. The three arrows indicate the intensities of tendency for the goldfish to swim in the direction approaching the light source in regions W_B, M, W_A respectively. (b) One-dimensional position distribution of goldfish throughout the length of the tank, $Q_{all}(x)$, by joining $Q_B(x), Q_M(x)$ and $Q_A(x)$.

を式 6 の S_a と S_b に代入すると領域 W_b に対するキンギョの位置の分布を得る。

$$Q_b(x) = C_1 \cdot \exp[-(F + L)x] \quad (8)$$

ここで x は壁 B からの距離、 C_1 は定数、 $F + L$ が走触性と走光性が相加的に働いていることを示す。

一方領域 W_a において位置の分布は l を水槽の長さ、 C_3 を定数として 9 式となる。

$$Q_a(x) = C_3 \cdot \exp[-(F - L)(l - x)] \quad (9)$$

この領域でキンギョは光源に対して左向きに、壁 A からは右向きに引き付けられている。

領域 M においては両壁 A, B から離れていて、ただ入射光にのみ刺激される。従って水槽の中央部分におけるキンギョの位置の分布は C_2 を定数として

$$Q_m(X) = C_2 \cdot \exp(-Lx) \quad (10)$$

キンギョが水槽壁に対して走触性を示すのは、壁からある有効距離 r 以内であると考えられ、そのとき x 軸の点 r は図 5 に示したように W_b と M の境界点となり、同様に $l - r$ は W_a と M の境界を示す。ここに水槽全体についてのキンギョの位置の分布 $Q_{all}(x)$ は $Q_b(x)$ 、 $Q_m(x)$ 、 $Q_a(x)$

を継ぎ合わせるにより求めることが出来る。

図 5 の縦軸を対数プロットした $\ln Q_{\text{wall}}(x) - x$ ダイアグラムより壁 B 及び壁 A 付近でのキンギョの位置の分布はそれぞれ壁から指数関数的に減少し、また走触性の有効範囲を決定する r は約 20 cm に選んで良いことがわかる。そして各領域において最小二乗法により 3 直線を決定すると、 $0 < x < r$ においては $C_1 = 0.373$, $F + L = 0.248$, $60 - r < x < 60$ においては $C_3 = 0.0158$, $F - L = 0.141$, $r < x < 60 - r$ においては $L = 0.0534$ となった。これらの結果は図 5 の実線により示した。

水槽長軸方向に入射光のない図 2 の実験データを、水槽を 3 分割して解析すると走触性の有効範囲はこの場合も約 20 cm が適当で、図 5 との違いは両壁付近の分布は同じであり、これは水槽への入射光の影響が無いことを示している。図 2 において壁より 20 cm までの測定点から直線を決定すると、 $F = 0.192$, $L = 0$ となり、それを実線で示した。図 2、図 5 の両実験における F の値はよく似た値となった。

5. ゾウリムシの走性への応用

1 匹のキンギョの非対称なランダムウォークモデルにおける、場所 x に存在する確率密度 $q(x, t)$ は以下の条件を

満たせば多数の動物の行動における個体数密度 $N(x, t)$ で置き換えることが出来る。

① 動物は直線上を一定速度で移動するが方向変換頻度は進行方向により異なる。

② 動物は相互作用のない点としてあつかえる。

中岡、大沢は温度 25°C に順化させたゾウリムシの速度と方向変換を温度勾配を持つ容器内で測定して以下の結果を得た。(a) 遊泳速度は温度勾配に関してゾウリムシが進む方向に関係なく 20°C における

0.5 mm/sec から直線的に増加して 30°C において約 1 mm/sec になる。

(b) 方向転換の頻度は進む向きにより異なり 20°C から 25°C の温度勾配の中においては温度の低い所から 25°C の場所へ向かうときの方向変換頻度は約 0.04 回/sec で、逆に向かうときの方向変換頻度は約 0.15 回/sec である。

図 7 に中岡他による 19.5°C から 25.5°C の温度範囲におけるゾウリムシの定常分布の比較を示す。

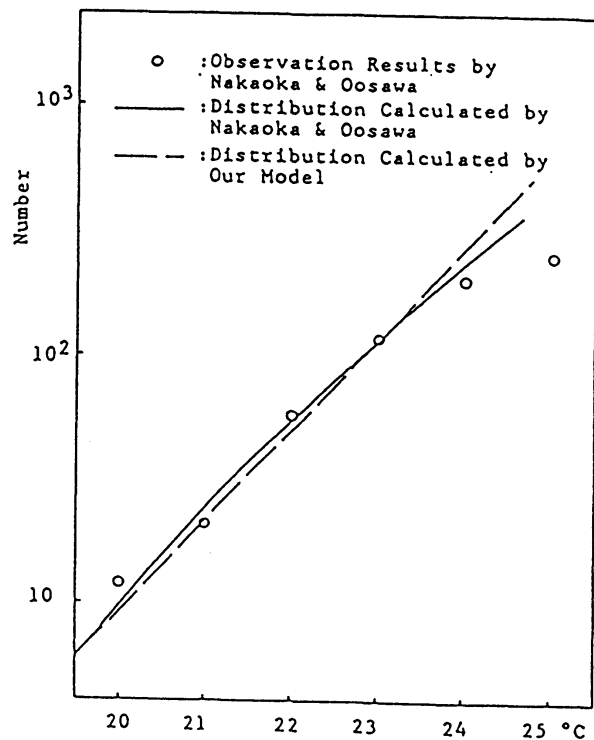


Fig. 7 Comparison between the observed stationary distribution of paramecia in temperature range from 19.5°C to 25.5°C and two stationary distributions calculated by NAKAOKA et al. and by us.

5℃の温度勾配を持つ容器内でのゾウリムシの実験値の密度分布を対数プロットで示した。

中岡他はゾウリムシの遊泳速度 $v(x)$ の温度依存性も考慮して温度勾配中でのゾウリムシの固体数分布を求めた。

$$N(x) = \text{const} \cdot [v(x)]^a \quad (11)$$

但し $a = -\{1 + [(k_1 - k_2)/(dv/dx)]\}$ 。この式は $v(x)$ が直線的にゆっくり変化するとき

$$N(x) = C \exp[-(S_a - S_b)x] \quad (12)$$

により近似出来るが、これは式6と一致する。

図7の実線は式11、破線は12式を示すがどちらもゾウリムシの走熱性による定常分布をよく説明しているといえる。これまでゾウリムシの走熱性による定常分布を述べたが、式7によりゾウリムシの分布の時間変化を解析することが出来る。図8に、はじめにゾウリムシが容器内にランダムに分布していた状態から走熱性により指数分布に至までの時間変化を数値計算した結果を示す。使用したパラメターは速度 $c = 0.85 \text{ mm/sec}$, $S_a = 0.082/\text{mm}$, $S_b = 0.229/\text{mm}$ である。図によると初期のランダム分布から指数分布に至までの時間は2-3分であり。この値は観察から得られた文

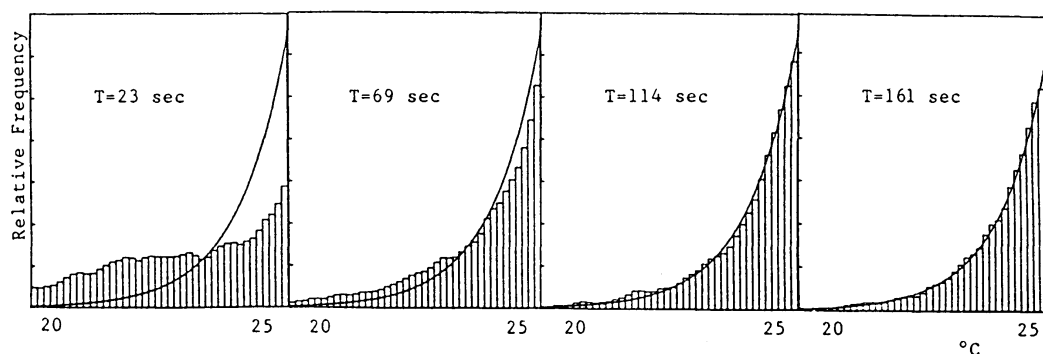


Fig. 8 Transition process from a random distribution at time $T=0$ to the stationary distribution. The distribution at time T which is calculated by the Monte Carlo method (bar chart) is compared with the stationary distribution by the telegraph equation (solid curve).

献 5) の値とよく一致している。

以上より速度一定、進行方向により異なる方向転換を行なうという走性のモデルはキングヨの行動だけでなくゾウリムシの走熱性にも十分有効であることが分かった。

参考文献

- 1) T. SATO and K. TERA0: Jpn. J. Appl. Phys., 22(1983)1460
- 2) T. SATO and K. TERA0: Jpn. J. Appl. Phys., 25(1986)L818
- 3) S. GOLDSTEIN: Qunrt. Journ. and Appl. Math. 5(1951)129
- 4) T. SATO and K. TERA0: Jpn. J. Appl. Phys., 25(1986)L299
- 5) 中岡 保夫、大沢 文夫: 化学と生物 13(1977)547
- 6) T. SARO and J. Fujimura: J. Phys. Soc. Jpn., 61(1992)385