

## Individual Based Model を用いた アユのなわばり形成に関する研究

奥野 由美子

奈良女子大学大学院人間文化研究科情報科学専攻

高須 夫悟

奈良女子大学理学部情報科学科

アユは日本を代表する川魚であり、排他的な領域を確保する所謂なわばり行動をとることで有名である。しかし、集団密度が高い場合、なわばりを持たない放浪個体が出現するなど、すべての個体がなわばりを確保するわけではない。また、なわばりの面積は集団密度に関わらず、平均して1平方メートルであるが、この面積に含まれる餌(藻)の量は1個体を養うには十分すぎることから、不必要に広いなわばりを確保する行動がアユの集団中にどのように進化してきたかについては不明な点が多い。本研究では、各個体の動きや相互作用をIndividual Based Modelを用いて再現し、なわばり行動の進化的意味を探るためにコンピュータシミュレーションによる解析を行なった。

## Study Of Territory Formation By Game Fish Ayu Using Individual Based Model

Yumiko Okuno

Graduate School Of Human Culture, Nara  
Women's University

Fugo Takasu

Dept Of Information And Computer  
Sciences, Nara Women's University

Game fish Ayu is a fresh water fish in Japan and famous for forming exclusive territory for foraging during the growth period. But not all individuals can own territory when the population density is high. The territory in average covers about 1 m<sup>2</sup> irrespective of the population density, and it contains enough amount of algate, the food resource of Ayu, to sustain the owner of the territory. The evolutionary origin of such territory forming behavior that monopolize unnecessarily abundant amount of food resource by one individual is not still understood well. To get insights to the evolutionary origin of the territory formation by Ayu, we model behavior of each individual of Ayu by individual based model. Based on the computers simulation, we discuss the origin of the territory formation by Ayu fish.

### 1 はじめに

アユは日本を代表する川魚である。秋に川の中流域で産卵し、孵化した稚魚は海を下り、春になると再び中流域に戻ってきて、そこで定着し成長期をすごす。アユは石の表面などに付着した藻類だけを餌として食べ、この定着期になわばり行動を示す事で有名である。

そのときに、すべての個体がなわばりを持つわけではなく、餌量や密度などによりアユの中にはなわばりを持ちその場を占有するなわばり個体と、なわ

ばりを持たず放浪する放浪個体とに別れることが知に1平方メートルに及ぶことがわかっている。

なわばりを持った個体はなわばりを持たない個体よりもよく成長する。また、成長具合によって次世代に残す子孫の数に差が生じてることから、なわばりを守り、餌を確保することは個体にとって自己の子孫を残すための戦略としてベネヒット(利益)になることは確かである。

しかしながら、なわばり個体は侵入者に遭遇する

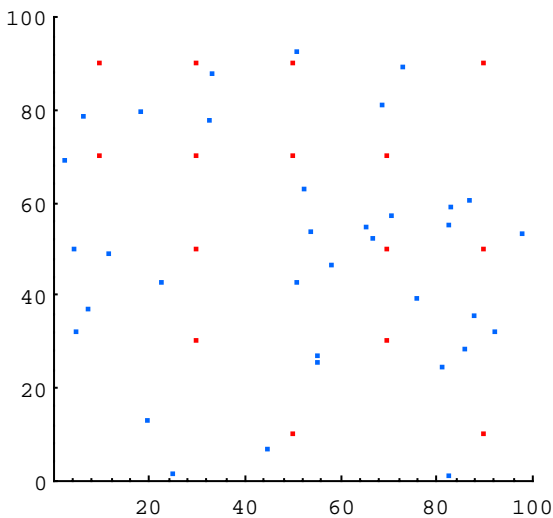
と必ず追い払おうとする。侵入者の撃退にはコストがともなう。攻撃行動は、時間とエネルギーを費やし、攻撃ばかりしているエサを採ることができない。さらに、なわばり個体は1個体が消費するには十分すぎる以上の量の藻類を有する範囲をなわばりとしていて、集団全体からすれば利己的であり不効率であるようにも思える。また、このなわばりは子孫に受け継がれるものでなく、次世代の個体がなわばりをもつことができる保証はない。以上の理由からアユがなわばりを持つ進化的な理由はある意味不明確なものといえる。

本研究ではアユのなわばり形成の近代的な意味を探るため、Individual Based Modelを用いてアユのなわばり形成をシミュレーションして解析を行った。

Individual Based Model (I.B.M)とは、集団で構成する個体を均一なものとしてとらえるのではなく、個々の性質を持つものとして扱うモデルである。これは現実的なモデリングのためにも重要なことであると考えられる。また、集団は個体の集まりであるため個体ごとの振る舞いから集団全体の傾向を求めるとも可能である。本研究ではこれらの利点を有するI.B.Mを用いることにする。

## 2 アユのなわばりの行動に関するモデル

### (1) モデルの構成



なわばり個体 15 体 放浪個体 35 体を配置した例

シミュレーションを行うにあたり、以下のようなモデルを設定する。

なわばり個体(個体数N)と放浪個体(個体数W)の二種類を閉じた2次元の空間(以降領域と呼ぶ)にランダムに配置する。領域は100×100で与えられるものとする。なわばり個体と放浪個体の合計個体数をSとする。

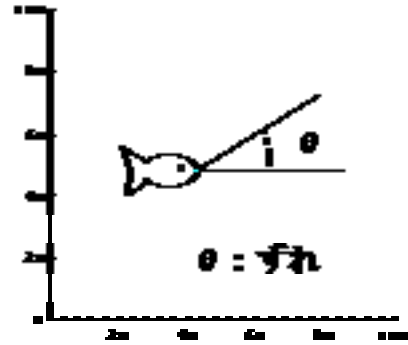
### (2) 各個体の移動ルール

また魚の動きには各々ルールを設定する。

そのルールは実際の魚の動き、やアユの行動を考慮にいれて定めた。

時間tは離散として1時間ステップごとに一定距離

だけ移動。進行方向は だけずれて、 は正規分布に従う ( $\theta \leftarrow \theta + \epsilon$ )。つまり、各個体の動きは独立している。



### (3) なわばり個体の種類

また、なわばり遺伝子を持つ個体から生まれる子供はなわばり遺伝子を持つ。

ただし、なわばり遺伝子を持つ個体がなわばりを持てる最大個体数25を越えとなわばり遺伝子を持っているにも関わらずなわばりを持たずに放浪する個体が出現する。

つまり、アユの個体には次の3つの場合が存在すると考えられる。

- 1、なわばり遺伝子を持つなわばり個体
- 2、なわばり遺伝子を持つ放浪個体
- 3、なわばり遺伝子を持たない放浪個体

### (4) ライフポイントとその計算

各個体は初期状態(t=0)において、ライフポイント(以下、LP)100を持っていてLPを個体の成長の要素とし、LPが大きいほど体長が大きく子孫をたくさん残せるとする。

1時間ごとに採餌をするとしてなわばり個体はLPを2加算し、また各放浪個体はLPを1加算する。



なわばり遺伝子を持つなわばり個体      なわばり遺伝子を持つ放浪個体      なわばり遺伝子を持たない放浪個体

ただし、放浪個体同士が半径1の円内に入ると、それぞれの個体の採餌量は減少するとして、LPは半分の0.5だけ加算される。なわばり個体のなわばり領域になわばり遺伝子を持つ放浪個体が侵入した場合、その時間でなわばり個体は追い払うためにコストを消費するとして、LPからコストd(d>0:コスト)だけ減算される。また放浪個体の方もこれに挑むとしてLPから同じくコストdだけ減算される。このとき、両個体は採餌することができないとする。

なわばり個体のなわばり領域になわばり遺伝子を持たない放浪個体が侵入した場合、その時間でなわばり個体は追い払うためにコストを消費するとして、LPからコストdだけ減算される。放浪個体はすぐに退散する。このとき、両個体は採餌することができないとする。

LPが0となった時点で個体は死亡したと見なし、その後は他の個体に一切影響しないものとする。死亡した個体のLPIは0のままである。

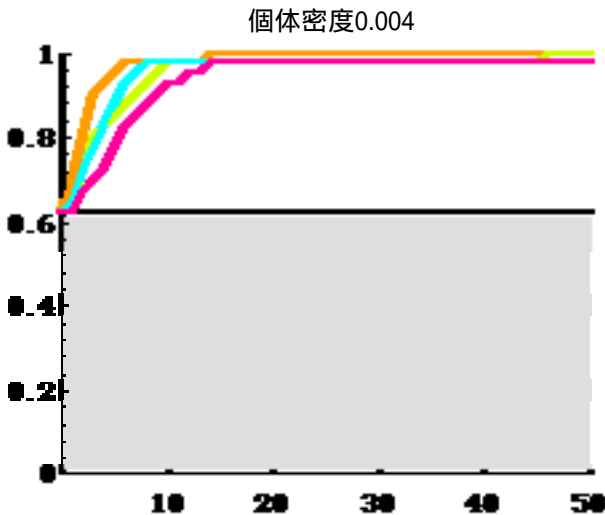


### (5) 子孫となわばり遺伝子の遺伝

800時間ステップを1世代として、世代の最期のなわばり個体のLPの合計と放浪個体のライフポイントの合計に比例して子孫を残す。ただし、この個体数については密度効果が働き、どの個体も初期状態(t=0)で定められた個体数Sから始まるものとする。

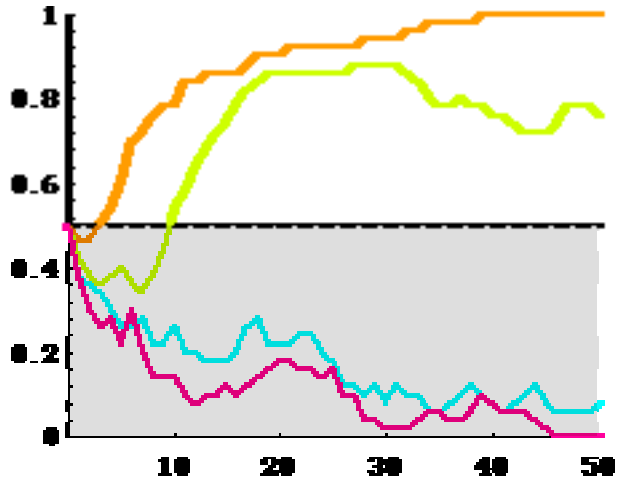
### 3 モデルの解析

以上のようなモデル設定を基に、モデルの解析を行い、解析では個体密度Sにおいてコストの大きさdを変動させてその様子をグラフに表した。

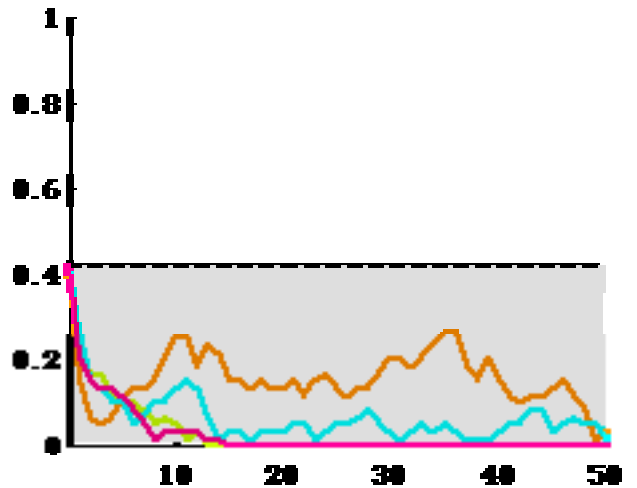


X軸：次世代の子供のうちなわばり遺伝子を持つ個体が占める頻度  
Y軸：世代の経過  
- - - なわばりを持てる最大個体数の境界線。これを越えたとわばり遺伝子を持っていても放浪個体となる。

密度0.005



X軸：次世代の子供のうちなわばり遺伝子を持つ個体が占める頻度  
Y軸：世代の経過  
- - - なわばりを持てる最大個体数の境界線。これを越えたとわばり遺伝子を持っていても放浪個体となる。  
個体密度0.006



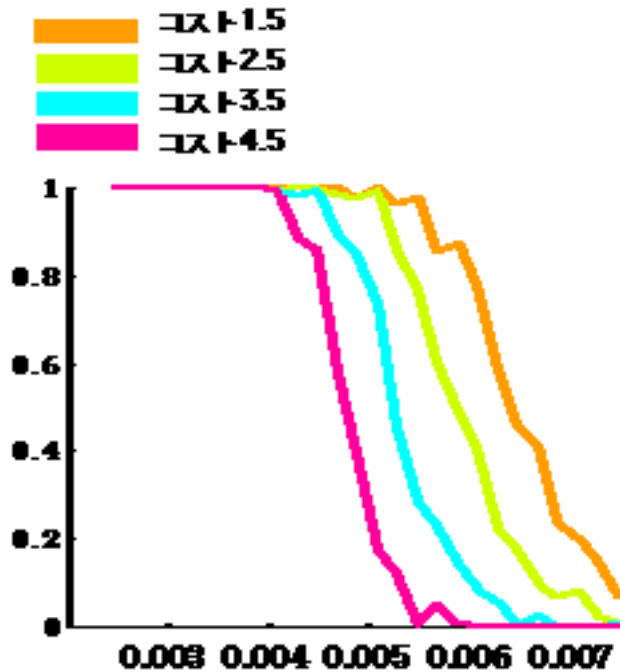
X軸：次世代の子供のうちなわばり遺伝子を持つ個体が占める頻度  
Y軸：世代の経過  
- - - なわばりを持てる最大個体数の境界線。これを越えたとわばり遺伝子を持っていても放浪個体となる。

個体密度0.004においてはコストの大きさに関わらず、時間の経過とともにすべての個体はなわばり遺伝子を持つ個体となり、個体密度0.005においてコストが1.5と2.5と小さい時はなわばり遺伝子を持たない放浪個体の絶滅が起こる。しかし、コストが大きい3.5と4.5においては世代の経過とともになわばり遺伝子を持つ個体の数は減っていき絶滅してしまい、なわばり遺伝子を持たない放浪個体が全体を占めるようになり、個体密度0.006においてはすべての攻撃コストにおいても世代の経過とともになわばり遺伝子を持つ個体が減っていき、なわばり遺伝子を

持たない放浪個体が全体を占める。

### 個体密度とコストにおける生存率

以上のような結果をもとに個体密度ごとに、50世代経過後になわばり遺伝子を持つ個体が生き残っているかを100回試行してその生存確率を算出してみた。



X軸：個体密度

Y軸：50世代経過後になわばり遺伝子を持つ個体が生き残っている確率

個体密度0.002～0.004の範囲においては十分に時間が経過すると必ずすべての個体になわばり遺伝子を持つ個体となり、なわばり遺伝子を持たない放浪個体は完全に絶滅してしまう。

## 4 まとめ

個体密度が小さいとコストに関わらずなわばり遺伝子は生き残りなわばり遺伝子は固定する。また、個体密度が大きいとコストに関わらずなわばり遺伝子は絶滅し放浪個体のみとなる。コストの増減でなわばり遺伝子の生存率が大幅に変わる個体密度の領域がある。（このモデルでは個体密度0.004～0.008にあると考えられる）

十分に時間が経過すればなわばりを持つ遺伝子か、なわばりを持たない遺伝子かどちらかしか生き残れず、共存することはない。また、十分に時間の経過したなわばり個体と放浪個体が存在する社会では放浪個体であっても全てなわばり遺伝子を持つ。

今後は、実際の実験などを行ない、さらに詳しいモデルの検証が必要となってくる。

## 参考文献

- 1)酒井聡樹 高田辻則 近雅博：生き物の進化ゲーム 共立出版 1999
- 2)J・メナード＝スミス（著）寺本英 梯 正之（訳）進化とゲーム理論・闘争の理論 産業図書
- 3)江上貴恵 いじわる戦略の進化に関するIndividual Based Model 1998
- 4)朔上のアユの生態 京都大学理学部動物学研究室
- 5)川那部 浩：アユの社会構造の進化的意義について
- 6)Hirosato Niwa:Self-Organizing Dynamic Model of Fish Schooling 1994