群れの構造のモデルとその行動

坂井 澄子*

I はじめに

生物は同じ種類の仲間が集まって「社会」をつくって生活している。鳥や哺乳類に見られるように、多くの場合は、生れるとともに親たちがすでにつくっている社会の一員として仲間入りするので、このような社会では、おのずとその地位・役割もきめられ、そこでの秩序に従った行動をとるようになる。そして、やがて親たちが老いるとともに世代の交代が起き、新たな秩序が生まれてくる。このような社会は、「組織された社会」*と呼ばれ、構成員は代っても組織そのものは存続していくのが特徴である。

ところが生物の社会にはその代限りのものもある。これは社会と呼ぶよりも群れと呼ぶのがふさわしい。たとえば、魚は卵を一度に大量に生みつけるが、その子どもらは成長していく過程で群れをつくって生活していることが多い。ゴンズイ球はその代表的な例であろう。バッタの大群、イトミミズの塊もこのような例の一つである。これらの群れは、前述の「組織された社会」とは違って、群れの寿命は、構成員の寿命と等しいか、あるいは、もっと短くて、一時期にだけ群れを構成し、やがてある時期になると分散して、各個体は個々ばらばらの生活をおくるようになるものもある。ところで、その形成の過程からいって、群れの構成員はお互いに同じ性質をもっていると考えられる。そのような仲間が群れをなして生活するというのが一体どういう意味をもっているのか。生殖のためとか、敵を威嚇するためとか、いろいろの理由が考えられよう。ここで、われわれは、その生物学的意義に立入るつもりはない。われわれにとって深い関心のあるのは、彼らが群れをつくることによって、個体ではもてななかった運動の能力を獲得したり、逆に、個体のもっていた能力が群れとしては失なわれてしまうという現象で

ある。本号、別項でとりあげられている「生物対流」*は前者の例であるし、蚊柱は後者の例といえよう。

さて、群れがつくられている以上、その中の個体と個体の間には、当然、相互作用が働いていると考えられる。そして、どのような相互作用が働いているかによって群れの様子はいろいろに変わるであろう。一般には、群れの集団運動のパターンは、その群れを構成する個体の性質、個体—個体間相互作用および個体—環境間相互作用によって決定されると考えられる。本論文では、個体としては前向きに移動する性質（前向走性）のあるものが、群れとしてもなお移動能力を保持しうるのは、個体の運動能力と相互作用の性質がどのようなものであったらよいのかを明らかにしようとする。そのために以下のように、個体の性質としては前向走性をもち、個体—個体間相互作用として、(1) 群れをつくる前提としての接近作用と、(2) 向きをそろえる整列作用とをもった個体のモデルをたて、シミュレーションによって、この個体からなる群れの集団運動のパターンを解析した。ここでは、環境からの作用は、境界での条件を別として、外乱として扱い、個体の示すランダムな運動に含めて考えている。このモデルをたてるにあたっては、ゴンズイの群れの動きを参考にした。したがって、このモデルは、魚のように頭尾方向の区別があって前向きに進む性質のある個体が、群れをなした時に、群れとしても「頭尾」の区別ができて泳ぎまわる状況を説明するのに適していると考えられる。

II モデル

一般に個体の運動は、個体の質量を m 、運動に対する抵抗係数を ν 、個体に働く力を $\mathbf{F}$ とすれば次式で表わされる。

$$m \frac{d^2 \mathbf{X}}{dt^2} + \nu \frac{d\mathbf{X}}{dt} = \mathbf{F}, \quad (1)$$

ここで $\mathbf{X}$ は時刻 t における個体の位置ベクトル。

われわれのモデルでは、個体に働く力 $\mathbf{F}$ は次の4つ

A Model for group structure and its behavior :

* Sumiko SAKAI 大阪大学基礎工学部 (Faculty of Engineering science, Osaka University)

*) 今西錦司著「動物の社会」思索社 (1972) による。

*) 森部氏「生物対流とベナール問題」

の成分からなっているとす。 (i) 常に前向きに進んでいくための推進力 (前向走性による力) $\mathbf{F}_a$, (ii) 他の個体にひきつけられる力 (接近引力) $\mathbf{F}_c$, (iii) 集まった群れが互に向きをそろえようとする力 (整列作用による力) $\mathbf{F}_h$, (iv) それらの力に対する擾乱作用 $\mathbf{F}_b$. 以下各項について説明する。

(i) 前向走性

個体は固有の速度で常に前向きに進もうとする性質があるとする。もちろん、動かずに止まっていることができるが、その場合はこの固有の速度として 0 を選べばよい。このモデルでは、前向推進力 $\mathbf{F}_a$ を大きさが一定 ($=a$) で、常に進行方向に働く力とした。この時、個体 j のうける前向推進力 $\mathbf{F}_{aj}$ は (2) 式で表わされる。

$$\mathbf{F}_{aj} = a \left(\frac{d\mathbf{X}_j}{dt} \right) \left\| \frac{d\mathbf{X}_j}{dt} \right\| \quad (2)$$

ここで、 a を推進力係数と呼ぶ。(1) 式において $\mathbf{F}_a$

のみが働いているとした時の定常状態を考えると、個体 j は一定速度 a/v で運動することがわかる。これが前述の個体の固有速度 v_0 である。

(ii) 接近運動 (遠距離相互作用)

個体は互いに仲間と寄り合う性質を持ち、仲間のいる方向へ引力を受けるとする。この大きさ C は一般には注目している二つの個体 i と j との間の距離 R_{ji} の関数になっていよう。ここでは、距離 R_{ji} について、 $R_{ji} < R_0$ のときは (互いに近づきすぎると) 距離に比例した反発力が生じ、 $R_0 < R_{ji} < R'$ のとき互に一定の大きさ c の引力が働くが、 $R_{ji} > R'$ になるともはや互いに影響を与えなくなるとする。図 1-B にこの関係を示す。この時、個体 j が受ける相互引力 $\mathbf{F}_{cj}$ は個々の個体からうける引力の和として次式のように表わされる。

$$\mathbf{F}_{cj} = \frac{1}{N-1} \sum_{i=1}^N \frac{C(R_{ji})(\mathbf{X}_i - \mathbf{X}_j)}{R_{ji}}, \quad (3)$$

図 1 モデルの説明

(A) 個体 j の自己運動。(B) 接近運動 B-2 は、引力 C と個体間の距離 R_{ji} との関係を示す。(C) 整列運動。

ここで $R_{ji} = |\mathbf{X}_i - \mathbf{X}_j|$

(iii) 整列運動 (近距離相互作用)

個体は近くの仲間と向きを含めて速度を揃えようとする性質があるとする。この作用は、自分を中心とし適当な半径 l の円で定義された近傍内の仲間との間のみ働くとする。この近傍内に M 匹の仲間がいると、個体 j がこの作用のために受ける力 $\mathbf{F}_{hj}$ は次のようである。

$$\mathbf{F}_{hj} = \frac{1}{M} \sum_{\mathbf{X}_i \in A_j} h \left(\frac{d\mathbf{X}_i}{dt} - \frac{d\mathbf{X}_j}{dt} \right), \quad (4)$$

ここで A_j : 個体 j の近傍半径 l の円,

M : A_j 内にいる個体数,

h : 速度調整力係数.

(iv) 擾乱作用

個体の内部状態、または環境からの雑音によって、これらの (i)~(iii) の力は影響を受ける。この擾乱作用による力 $\mathbf{F}_b = \mathbf{b}(t)$ は、一定の値 b の大きさを持ち、その方向は確率的に変動し、その分布は一様であるとする。図 1-A で示すように、 $\mathbf{F}_a$ と $\mathbf{F}_b$ によって相互作用のない場合の個体の自由な動きが決定される。また、ランダム運動を行なう個体の群れの分布は、拡散現象を示すことが知られている。ここに、接近引力を加えると、これは、個体を一ヶ所に集めようとする力であるから、拡散していく力と、一点に集中する力が平衡に達した状態で群れの広がりやがきまると考えられる。

図 1 で示すこの 4 つの力をまとめると、個体 j の運動は次式で表現できる。

$$\begin{aligned} m \frac{d^2 \mathbf{X}_j}{dt^2} + \nu \frac{d\mathbf{X}_j}{dt} = & a \left(\frac{d\mathbf{X}_j}{dt} \right) / \left| \frac{d\mathbf{X}_j}{dt} \right| \\ & + \frac{1}{N-1} \sum_{i=1}^N \frac{C(R_{ji}) (\mathbf{X}_i - \mathbf{X}_j)}{R_{ji}} \\ & + \frac{1}{M} \sum_{\mathbf{X}_i \in A_j} h \left(\frac{d\mathbf{X}_i}{dt} - \frac{d\mathbf{X}_j}{dt} \right) + \mathbf{b}(t). \end{aligned} \quad (5)$$

この (5) 式にしたがって運動する個体からなる群れの全体の分布の様子を解析的に求めることは、そう簡単ではないので、ここでは、計算機シミュレーションの手法を用いた。以下にその結果について述べる。

III シミュレーション

小型計算機 PDP-12 を用い、各個体の刻々の位置を計算すると同時に、備え付けのブラウン管上に各個体の位置を点として表示し、群れのパターンの変化を目で確かめながらパラメータを変化させた。式 (5) を差分方程式に直し、二次元でのシミュレーションを、質

図 2 個体の運動の軌跡

- (A) $a=16, b=2$ (B) $a=16, b=4$
(C) $a=16, b=6$ (D) $a=16, b=8$
(E) $a=0, b=16$

量 $m=1$, 抵抗係数 $\nu=1$, 個体数 $N=32$ で行なった。右辺第 4 項の擾乱作用 $\mathbf{b}(t)$ は、(x 方向の力) $= b \cos \theta$, (y 方向の力) $= b \sin \theta$, b は定数として求め、 θ は一様乱数によって刻々個々体について選んだ。個体の運動領域は、 $-248 \leq x \leq 248, -248 \leq y \leq 248$ で定める範囲とし、境界においては、

$x \geq 248$ のとき $x=248$, $x \leq -248$ のとき $x=-248$

$y \geq 248$ のとき $y=248$, $y \leq -248$ のとき $y=-248$

として個体のふるまいを求めた。

§1 個体の運動

相互作用がない場合の個体自身の運動は、推進力係数 a と擾乱の大きさ b によって決まる。図 2 に示すように推進力係数 a が擾乱の大きさ b に比べて大きい時は直進運動を続けるが、 b が $0.5a$ より大きくなると途中で向きを変えるようになる。更に擾乱作用が大きくなると絶えず方向転換をしてランダムに動く。

このような a と b で決まる個体の運動を、その個体の個性と呼ぶことにする。ある個性を持つ個体とその相互作用によってどのような群れを作るか、また、群れの運動に個体の運動がどのように反映していくかを次に調べていく。

§2 群れの運動

2-1 群れのパターンの種類 すべて同じ個性と相

互作用を持つ群れ、すなわちすべてのパラメータの値が等しい個体から成る群れについて調べると、群れの運動は、大きくわけて次の三種類が観察された。図3にこれを示す。

(i) アメーバ状運動

推進力が小さく擾乱が大きいと、群れは小さくかたまりほとんど止っている。形はほぼ円形であるが、周辺の形状は刻々様々に変化する(図3-A)。

(ii) ドーナツ形運動

推進力が大きくなると互いに輪状になって回転し、中心部に空洞のある群れになる。群れの重心はほとんど移動せず一ヶ所に止って回転している(図3-B)。

(iii) 直進形運動

更に、整列作用が加わると小さくひとかたまりにな

図3 群れのパターンの種類

$b > a$	$h = 0$	$h > 0$
$c \gg a$		
$c \sim a$		
$c \ll a$		
$0.5a < b < a$		
$c \gg a$		
$c \sim a$		
$c \ll a$		
$b < 0.5a$		
$c \gg a$		
$c \sim a$	$b=0$ $b \neq 0$	 $l \sim a$ $l \gg a$
$c \ll a$		

図4 パラメータの変化による群れのパターンの変化

って直進運動をする(図3-C)。

2-2 パラメータの変化による群れの形態の変化

パラメータによって群れのパターンは図4に示すように変わる。

(i) 推進力係数 a と擾乱の大きさ b の関係について

今、速度調整力が全領域に作用し、群れが小さく固まっている時の群れの移動速度を調べる。群れの移動速度は、群れの重心の移動速度で表わす。重心の移動速度と b/a の間に図5の関係が得られる。 b/a をパラメータとして三つの状態に分けられる。擾乱の大きい時、すなわち、 $b/a > 0.7$ では、群れはほとんど移動しない。いわゆるアメーバ状の運動をしている。群れの大きさは、擾乱の大きさ b と接近相互引力 c によってきまる。 $0.5 < b/a < 0.7$ の時、固有の速度^{*} v_0 より遅いが、小さくかたまって移動する。直進したり、途中で速度が落ちたり、方向転換したりする。擾乱が小さい時 ($b/a < 0.5$) 群れは固有の速度にほぼ等しい速さで移動する。

また、図6は同じ前向推進力をもつが受ける擾乱の大きさの異なる5つの群れの動きを重心の軌跡として示したものである。図2の個体自身の運動と比べて明らかなことは、個体の運動にみられる顕著な差がここでは見られないということである。

図5 b/a の変化に対する群れの移動速度

○ $a=16, c=8, h=1/2$

× $a=24, c=8, h=1/2$

(ii) ドーナツ形の群れから直進形の群れへ

$a/b < 0.5, 0.5a < c < a$ の時、整列作用がないと群れはドーナツ形になって回転している。整列作用が加わると、一般にはドーナツ形は不安定で局所的なかたまりがいくつかできる。このかたまりへの分割がもし均等に行なわれれば、そのまま円運動を行なっているが、多くは不均等になり、そのうち大きなかたまりは円運動からはずれやすくなる。そして、一つが円軌道からはずれて直進運動を始めると残りのものもそれにひっぱられて、やがて全部がひとつに固まって直進運動をする。また、ドーナツ形から局所的なかたまりへの分割が均等に行なわれても、擾乱作用がある程度あり、整列作用の働く範囲が小さいと、そのかたまりは不安定で、やがて分裂したり、他のかたまりと融合したりする。そうするうちに、大きなかたまりができ、円軌

図6 個性の違いによる群れの重心の軌跡の変化

(A) $a=16, b=2$ (B) $a=19, b=4$

(C) $a=16, b=6$ (D) $a=16, b=8$

(E) $a=16, b=10$ (F) $a=0, b=16$

いずれの場合も $c=8, h=1/2$ 。

図7 ドーナツ形から直進形の群れへの時間変化

^{*} $v_0 = a/v$ 前述 (II モデル 前向定性)

道からはずれて直進運動をするようになる。

整列作用の働く領域(半径 l の円)を変化させた時、ドーナツ形から直進形への変化の様子に差がみられる。この領域が大ききドーナツの反対側まで覆ってしまう時には、いくつかのかたまりに分裂せずにすぐに小さくかたまり、直進運動をする。 l が小さく、いくつかのかたまりに分裂する時は、 l が小さい程その時間は長くなり、また、そうしてできたかたまりの寿命も短く分裂しやすい。図 8 にドーナツ形の群れが直進形の群れになるまでの時間と整列作用の働く領域の大きさ l との関係の一例を示す。同じ領域の大きさでも比較的均等に別れた時はそのまましばらく回転しているので直進形の群れになるまでに長い時間がかかるが、一般には、領域が大きき程直進形の群れになるまでの時間が短い。領域が小さくなると、直進形の群れになるまでに非常に長い時間がかかると同時に、場合場合によってその時間が非常に違う。また、領域の大きさがある限界値(図 8 の例では $l = 6$) 以下になると直進形への移行はみられなかった。

観察では、ドーナツ形の群れから直進形の群れへの移行には、整列作用によっておこるドーナツ形の非対

称性と、全体に対して半数以上の数からなるかたまりが同一方向へ進むことが必要であるように思えた。整列作用の働く領域が大きき程、大きなかたまりが同一方向へ進む確率が増加し、短時間で直進形の運動に移行する。

2-3 境界でのふるまい 直進形の群れが境界に達した後の様子は、整列作用の働く近傍の大きさとナワバリの大きさ R_0 によって異なる。互いに近寄り過ぎて二匹の距離 R が R_0 より小さくなった時反撓力が働いて互いに R_0 の距離までもどる性質を入れて、境界に達した後の様子を調べた(図 9 に示す)。

(i) 初速度 0 でかたまって境界についていた群れの動き

整列作用がない時は大きく一旦広がってからまた集まり境界に対して垂直の方向にはなれていく。整列作用がはいると、広がらずにかたまったまま境界に垂直に出ていく。ナワバリ R_0 が大きくなると広がり方が大きくなるが境界からののはなれ方は同じである(図 9-A)。

(ii) かたまって境界に垂直に向ってきた群れの動き
境界にあたった後、2 グループに別れて境界に沿っ

図 8 ドーナツ形から直進形の群れになるまでの時間
 $a=16$, $b=4$, $c=8$, $h=1/2$ の群れについてそれぞれ 5 回観察。
 l は整列作用の働く領域の半径。
 $l=6$ については、1100 step の計算時間内に直進形への移行は生じない。

て反対方向に進む。整列作用がない時は、その後広がりがながら2グループが近寄ってひとつの群れになる。整列作用が働くと、それぞれのグループはしっかり固まって動き、やがて一つにまとまるが、近傍の大きさ l が小さい時や擾乱作用が小さい時は、近寄っても、また、互いに離れて、しばらくは二つのグループに別れている。ナワバリ R_0 を大きくすると二つのグループはあまりはなれないうちにひとつに固まって進む。

また、整列作用の働く近傍が大きいとすぐにひとつの群れになり境界に垂直に出ていく(図9-B)。

(iii) 境界に対し斜めに向って進んできた群れの動き
ナワバリ R_0 がないと、整列作用があってもなくても、境界に沿って進んでいくがナワバリが大きくなると、大勢とは逆方向に進むものが出てくる。

2-4 二つの異なった個性が混った群れ 同数の個性の異なる二種類の個体から成る群れの運動は、その

図 9 境界での反射の仕方

A. 初速度 0 で境界上にいた時

B. 境界に対し垂直に向った時

C. 境界に対し斜めに向った時

l は整列作用の働く領域, R_0 はナワバリの半径

両方が直進形の個性 ($b/a < 0.5$) を持っている場合と、直進形の個性とそうでない個性とが混っている場合とで大きく異なる。

(i) 両方が直進形の個性を持つ時

推進力係数 a が等しい時、擾乱の大きさ b が $b/a < 0.5$ の範囲でいくら変化しても同じ移動速度 v_0 で直進運動をする。たとえば図 10-A で示すように、 $a = 16$, $b = 4$ の個性の個体と、 $a = 16$, $b = 1$ の個性の個体が混った群れは、移動速度 16 で直進運動をする。

擾乱の大きさ b が等しく、推進力係数 a の差が大きい時は 2 つのグループに別れて同方向に直進するが、その差があまりない時は 1 つにまとまって直進する。図 10-B に示すように、一方の個性を $a = 8$, $b = 2$ と固定し、他方の個性の a を 8 から 16 まで変化させると、 $a < 14$ ではひとつのかたまりになって進むが、 $a = 15$ になると、はっきりと 2 つのグループに別れる。この時の移動速度は二つの固有の速度 v_0 のほぼ

平均になっている。しかし、同じ直進形同志で推進力係数に差がある時でも、図 10-C のように擾乱の大きさが違えば、擾乱の大きい方のグループが、擾乱の小さいグループをかこむような形をして進む。また、この時の移動速度は、二つの固有速度の平均より小さくなる。

(ii) 直進形の個性と動かない個性

一方が直進形の個性を持っても、他方に直進性がないと群れ全体として移動しにくい。第 1 の直進形の個性を $a = 16$, $b = 4$ とした時、もう一方の第 2 の個性が、 $a = 0$, $b = 4$ であると、第 2 のグループは小さくかたまって一点に止まり、そのまわりを第 1 の直進形の個体がまわっている。また、第 2 の個性を $a = 0$, $b = 16$ に擾乱を大きくすると、第 1 のグループが小さくかたまって進みはじめた時に、第 2 のグループもその後を広がりながらついていくこともあるが、すぐに第 1, 第 2 グループとも止る(図 10-D)。

図 10 二つの異なる個性が混った群れ

- (A) $a = 16$ $b = 4$, $a = 16$ $b = 1$
 (B) 第 1 の個性 $a = 8$ $b = 2$
 第 2 の個性 (1) $a = 10$ $b = 2$
 (2) $a = 12$ $b = 2$ (3) $a = 14$ $b = 2$
 (4) $a = 15$ $b = 2$ (5) $a = 16$ $b = 2$
 (C) $a = 16$ $b = 4$, $a = 8$ $b = 2$
 (D) 第 1 の個性 $a = 16$, $b = 4$
 第 2 の個性 (1) $a = 0$ $b = 4$
 (2) $a = 0$ $b = 16$
 いずれも $c = 8$, $h = 1/2$, v は群れの移動速度

IV ま と め

計算機実験によると、個体が直進性の個性をもっている場合、整列作用のない場合には、群れとしては移動しないことが示された。

この場合、接近作用によって集まった群れは前向走性のため円軌道にとじこめられ、群れとしてはドーナツ形のパターンを示した。この軌道は擾乱がさほど大きくなければ安定であるが、整列作用に対しては安定でなく、近くの個体同志が作用しあって、ひとつにまとまって動く小さい群れがいくつも生ずるようになる。時間がたつにつれこの塊は大きくなっていき、ついには円軌道からはずれるものもでてくる。このようになると個体の性質として持っていた前向走性があらわれ、他の仲間をひき込みながら円運動から直進運動へと移っていく。

このようにして、個体自身の運動に直進性があり、相互作用としての整列作用があった場合に群れは移動する。この整列作用が、実際の生物にあるかどうかは明確なデータはないが、ゴンズイについては、視覚によって仲間の泳ぐ方向に向きをそろえるという実験例^{*)}がある。

境界条件は、このモデルでは、境界に達した後そのまま境界上にいる確率と、境界から離れる確率がほぼ等しくなっている。境界に反撥しない生物（たとえば、バットの中で魚の群れはふちにそって泳いでいる）にはあてはまる条件である。境界に対して反撥し避ける生物では、境界から離れる確率が1になるように境界条件を選べばよい。

この論文では、生物が群れをつくる意味やどのよ

うなパターンの群れをつくるのが最適であるかについては論じなかった。生物がなぜこうした群れを作るかについては、いろいろ言われているが、群れを構成した際の利益の1つとして考えられるのは、敵に対する防衛である。高等動物の群れのメンバーは危険の際互いに警告しあう。また、ウェルティールはミジンコは濃密に群集した時、捕食者の餌食になりにくいことを示した。その他、金魚は一匹の時よりも群れている時の方が餌を食べる量も多く、早く成長することがアリー達の研究によって知られている¹⁾。このように、群れを構成した際の利益がいくつか考えられるが、この論文で対象としたような群れでは、エサの絶対量が減るとかいった集中化による弊害も当然考えられ、必ずしも群れをつくることが最上とは思えない。それで、こうした群れはたとえば、餌食になりやすい稚魚の間だけ群れをつくるとかいうふうにおかれている影響と個体との関係によって群れを作った方が有利であったり不利であったりする。このような環境の変化に対する群れの最適なパターンを求めるには、このモデルに更に、環境—個体間相互作用、異種の生物との相互作用等を加えればよいはずである。

V あ と が き

この研究は鈴木良次教授はじめ研究室の諸氏の教えとご討論によって進められた。ゴンズイを採取するにあたりご協力いただいた岡山大学の吉田正夫教授、磯崎雅夫技官、高知大学の八塚剛教授、井本成彬技官に感謝する。

文献 1) ティンベルン：『動物のことは』P. 71 みすず書房 東京 (1957)

*) 木下治雄教授・堀田忠雄氏（東京大学）の研究による