

蟻の化学走性の数理模型

Mathematical Model for the Chemotaxis of Ants

広島大学大学院理学研究科数理分子生命理学専攻

西森拓 (Hiraku Nishimori)

1 はじめに

我々はこれまで、先行する研究 [1, 2, 3] をもとに、簡単な粒子模型を用いて蟻の集団的採餌行動を模倣し、その特徴を考察してきた [5, 4]。結果として、i) 個々の蟻は、局所的な情報に基づく化学走性しか（行動原理として）もたないと仮定しても、集団としては、状況に応じて適切な形状の採餌経路（＝トレイル）を作り上げ個々の蟻の能力の和を遥かに越えた効率のよい採餌行動をとること、さらに、ii) 蟻集団の構成要素に非一様性を付加する—具体的には化学走性を忠実に実現しない蟻を一部混入させる—ことで、一様な集団に比べてむしろ効率の高い集団採餌が達成されることも分かった。しかしながら、上記の採餌効率がどのような過程によって実現するか、その機構については十分な説明がなされていない。とくに、ii) の結果については、非常に大雑把なシナリオが提案されているに過ぎない。

これは、取り扱う系が、化学物質を介して相互作用する多粒子系であり、かつ各粒子の運動に確率的なゆらぎの要素が含まれているという、系本来の（あるいは粒子模型由来の）解析の困難さから来ている。また、粒子系のシミュレーションでは、初期条件に依存して計算毎に結果がばらつく場合が多い。トレイル以外の場所では密集していない採餌蟻集団の個体数は‘熱力学極限’として記述されるにはほど遠く、定量的に意味のある考察をすすめるためにはシミュレーションの繰り返しによる平均操作が必要になり、計算時間も問題になる。

そこで我々は、粒子模型を平均化（粗視化）して記述した形としての偏微分方程式系の構成が可能か考察し、その後、得られた偏微分方程式系を簡単な計算模型に焼き直し、採餌蟻集団の行動に関する手軽な粗視的シミュレーターが作成できないかを検討した。結論を先にいえば、現時点では実際の蟻の行動を、少なくとも粒子模型なみに忠実に反映する偏微分方程式系はできあがっていない。しかし、粒子模型で用いた設定の一部を単純化することで、現実の蟻の行動や粒子模型のいくつかの側面を反映した手軽な計算模型（セルダイナミクス）が構成された。以下、模型の概要、克服されるべき問題点と簡単な計算例を報告する。

2 粒子模型

蟻の粒子模型についてはこれまでに説明してきたので、ここでは簡単に概要を記す。

—概要—

図1のように6角形のセルからなる格子を多数の粒子（蟻）が一定の確率的ルールに基づき運動する。以下のルールに基づく粒子模型をここでは、モンテカルロ (MC) 模型と呼ぶことにする。具

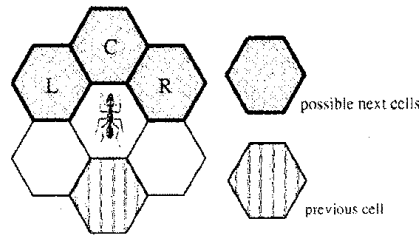


図 1: 六角セル上に蟻が配置され、フェロモン濃度差に応じて前 3 方向から確率的に進行方向を選ぶ。

体的には、巣から出発した蟻がフェロモンを放出・追従しながら餌場にたどり着き、その後巣に餌を持ち帰るといった単純なタスクを繰り返す。各蟻は一歩進む毎に、現在の状態に応じて 2 種類のフェロモン (足跡フェロモン/道標フェロモン) のいずれかを放出し、同時に、状態 (ランダム歩き/餌探索/帰巣) に応じて 2 種類のフェロモンのいずれかを確率的に感知、もしくはランダム歩きをしながら進んで行く (図 2)。

—蟻の動き—

蟻が各時間ステップにおいて (図 1 の中の) 前 3 方向のいずれかを選んで進む確率については、

$$P_{\alpha} = \exp(c\Delta\rho^{\alpha})/Z \quad (1)$$

となるように設定しておく。ここで、 α は進み得る方向 (前方 (C)、右前方 (R)、左前方 (L)) の指標、 $\Delta\rho^{\alpha}$ は進み得る方向のセルと現在のセルにおけるフェロモン濃度の差、 Z は

$$P_L + P_C + P_R = 1 \quad (2)$$

とするための規格化定数である。また、 c は正の定数であり、 c の値が大きい程より濃度の高いフェロモン濃度に向かってより確実に進むことになる。すなわち、 c は個々の蟻のフェロモン感知度の強さのパラメータとなる。

—フェロモン場の時間変化—

蟻から一旦放出されたフェロモンは時間とともに蒸発・拡散をする。すなわち、フェロモン濃度 ($\rho(\mathbf{r}, t)$) の時間発展を表記すると、

$$\frac{\partial \rho_j(\mathbf{r}, t)}{\partial t} = D\nabla^2 \rho_j(\mathbf{r}, t) - \kappa_j \rho_j(\mathbf{r}, t) + \sum_k \eta_k \delta(\mathbf{r} - \mathbf{r}_i^k) \quad (j = 1, 2 \quad i = 1, 2, 3) \quad (3)$$

のようになる。ここで k は蟻各個体に割り当てられた番号、 j はフェロモンの種類 (足跡/道標) を表す指標、 i はそれぞれのフェロモンを出す蟻の状態 (ランダム歩き=状態 1/ 餌探索=状態 2/ 帰巣=状態 3) を表す指標であり (図 2)、 η_k は着目するセル $\mathbf{r}$ を蟻が 1 匹通過する毎のフェロモンの放出量を表す。

—餌の供給—

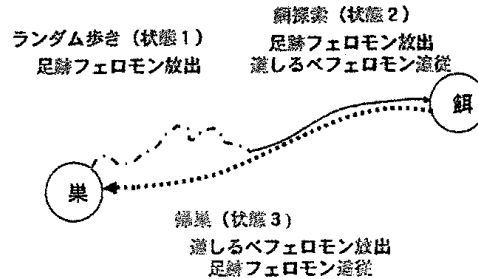


図 2: 状態に応じて 2 種類のフェロモン (足跡フェロモン/道標フェロモン) のいずれかを放出・感知しながら移動する。

餌は巣から十分は離れた単数もしくは複数の給餌場所から供給される。餌場についての蟻は巣の方向に向かって足跡フェロモンに従って巣の方向に向かう。巣についての蟻は再び巣から離れ道しるべフェロモンを感知しながら餌を探索する。

3 連続模型への書き換え

上記の MC 模型を方程式系として書き直す。模型の書き換えのための中間段階として、一体一体の蟻の運動が、フェロモン場の勾配および確率的な要素に支配されていると見て、過減衰のランジュバン方程式

$$\frac{dr_i}{dt} = \alpha \nabla \rho_j(\mathbf{r}, t) + \xi(t) \quad (4)$$

による各蟻の位置 $\mathbf{r}_i$ を変化を考える。ここで i はフェロモンの種類 j を感知する蟻の状態を指定する指標である (前節参照)。 α はフェロモン勾配に対する蟻の感受性でここでは正の定数とする。また、 $\xi(t)$ は白色ガウスノイズであり、 $\langle \xi(t) \rangle = 0$ 、 $\langle \xi(t)\xi(s) \rangle = 2M\delta(t-s)$ とする。上式で表される運動は、MC 模型の素過程 (図 1) に部分的に対応している。ただし、MC 模型では蟻は前方 3 方向から進路を選ぶという意味で、各粒子は内部自由度 (配向性=頭の方角) を有している。そのため (4) のダイナミクスは、MC 模型との対応が不十分である。あとで記すように配向性の存在はトレイルの形成と強く結びついており、(4) の記述は改良の余地を強く残している。ともかく、(4) を認めると、互いに直接干渉しない粒子集団すなわち蟻密度の時間発展はフォッカー・プランク方程式

$$\frac{\partial P_i(\mathbf{r}, t)}{\partial t} = -\nabla \cdot (\mathbf{K} P_i(\mathbf{r}, t)) + M \nabla^2 P_i(\mathbf{r}, t) \quad (5)$$

として決定論的に記述できる。ただし $\mathbf{K} = \alpha \nabla \rho_j(\mathbf{r}, t)$ 。一方、フェロモン場 $\rho(\mathbf{r}, t)$ の時間発展に関しては、(3) の右辺第 3 項を蟻密度を使って書き換えて

$$\frac{\partial \rho_j(\mathbf{r}, t)}{\partial t} = D \nabla^2 \rho_j(\mathbf{r}, t) - \kappa' \rho_j(\mathbf{r}, t) + \eta'_i P_i(\mathbf{r}, t) \quad (6)$$

となる。ただし i, j や定数 D, κ', η'_i の意味は (3) と同様である。

以上 (5)(6) からなる偏微分方程式系を本稿では連続模型と呼ぶことにする。

4 連続模型の問題点とセルダイナミクスへの書き換え

先に述べたように、上記の連続模型は、MC 模型による確率ダイナミクスを忠実に反映していない。一番の問題点は、(6)に従う蟻の運動の方向が、フェロモン場および蟻の密度場の濃度勾配の傾斜方向に限られるということである。実験によると、フェロモンに対応する化学物質を塗布した線状、すなわちフェロモン濃度の尾根であるトレイルに沿って、濃度の等高線に「平行に」蟻が移動し餌／巣にたどりつくことが可能であり [1] (ここではこの運動を「トレーシング」と呼ぶことにする)、フェロモン場の濃度勾配の傾斜方向に進む運動との組み合わせによって、採餌行動が実現されているようである。言い換えれば、現象を模型に反映させるには、トレーシングを実現させる機構を模型に取り入れる必要がある。また、同じ問題点の延長であるが、フェロモン濃度勾配やフェロモン自体の有無にかかわらず、餌探索中／帰巢中の蟻は停止せず動き続けるという事実も上記の連続模型では実現できない。

先の MC 模型では、蟻の向き (図 1) という粒子の内部自由度を導入して、前方の 3 方向のうちどれかを選んで、「ともかく歩く」というルール (式 (1)(2)) によって上のトレーシングと非停止の問題の両者に対応した。これを連続場の模型に反映させるには、例えば、各場所に蟻の進行可能方向を表す内部自由度の変数を割り当てるなどの手段が考えられる。一方、内部自由度を付加することで模型が複雑化しすぎること、数値計算や解析の困難さが増し「手軽な計算模型の構築」という当初の意図から外れる危険性もある。

そこで、今回は上記の問題を直接解決する模型を構成することに換えて、まず、蟻の餌探索／帰巢におけるトレイル形成を連続場によって表現することを最低限の目標とし、そのために、系の設定の一部 (蟻の行動様式) を MC 法によるものよりさらに単純化させた。具体的には、フェロモン濃度場の尾根であるトレイルに沿って蟻を強制的にトレーシングさせるための外場をもうけた。すなわち、(5) で導入された $\mathbf{K}$ を変形し、 $\mathbf{K} = \alpha \nabla \rho_j(\mathbf{r}, t) + \mathbf{A}_i$ のように定ベクトル項 $\mathbf{A}_i$ を付加して、蟻の状態 i に応じた方向に空間的に一様な力をかけた。また、ランダム歩き状態は無視し、蟻の状態は餌探索状態／帰巢状態の 2 状態のみからなるものとした。ここで導入した外力は、太陽などの外部光の照射角度から大雑把な進行方向を知るといふ蟻の能力を反映したものとも解釈できる [7]。これらの過程を蟻の密度場の離散的な時間発展ルール (以下セルダイナミクスと呼ぶ) として書き表すと、

$$P_i(\mathbf{r}, n') = P_i(\mathbf{r}, n) - (\nabla_{dis} \{P_i(\mathbf{r}, n) (\alpha' \nabla_{dis} \rho_j(\mathbf{r}, n) + \mathbf{A}_i)\}) + M'(\langle P_i(\mathbf{r}, n) \rangle - P_i(\mathbf{r}, n)) \quad (7)$$

となる。ここで、 ∇_{dis} は空間方向への一階差分。 α' , M' などの定数は (5)(6) の定数に対応したもの、 $\langle \rangle$ は位置 $\mathbf{r}$ にあるセルの近隣のセルでの空間平均を意味する。また、 n' は離散模型での時間ステップ n から $n+1$ への中間段階をさしている。上式が中間段階で終わっているのは、フルの 1 ステップの中に、上記のルールに加えて付加的なルールを組み入れるためである。このルールは、蟻同士の排除体積効果を実現するもので、(7) に引き続く操作

$$P_i(\mathbf{r}, n'') = F(P_i(\mathbf{r}, n'))$$

$$P_i(\mathbf{r}, n+1) = P_i(\mathbf{r}, n'') - ((P_i(\mathbf{r}, n'') - P_i(\mathbf{r}, n')) - (\langle P_i(\mathbf{r}, n'') \rangle - \langle P_i(\mathbf{r}, n') \rangle)) \quad (8)$$

によって実現される。ただし、

$$F(x) = \begin{cases} 0 & (x < 0) \\ P_{max} \tanh(\frac{x}{P_{max}}) & (0 \leq x \leq P_{max}) \\ P_{max} & (P_{max} < x) \end{cases}$$

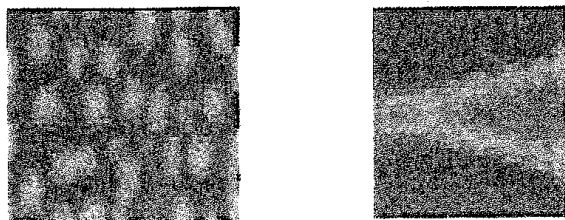


図 3: セルダイナミクスによって形成された蟻の密度場のパターン (本文参照)。左図は外場のない場合、右図は外場のある場合。

とする。表式から明らかに P_{max} が蟻密度の上限となる。また、フェロモン場の時間発展は連続モデルでの記述 (6) をそのまま離散的なダイナミクスに書き直して

$$\rho_j(\mathbf{r}, n+1) = \rho_j(\mathbf{r}, n) + D'(\langle \rho_j(\mathbf{r}, n) \rangle) - \rho_j(\mathbf{r}, n) - \kappa' \rho_i(\mathbf{r}, n) + \eta'_i P_i(\mathbf{r}, n) \quad (9)$$

とする。

5 計算結果と課題

上のセル・ダイナミクス (7),(8),(9) について数値シミュレーションを行った。今回は単純なケースを例示できるとどまつた。まず、外場 A_i をゼロとした場合を示し、その後、外場と巣・餌場を入れた計算を示す。

図 3 左側は外場を導入しない場合であるが、フェロモン勾配を登るように蟻が進み、その結果フェロモン濃度のより高いところに蟻が集まり、蟻の集積によってフェロモンが分泌されさらに蟻が集まるという正のフィードバック機構が働き、蟻が局在する。その結果トレイルは形成されない。図では局在した斑状のパターンが蟻の密度が高い場所を表している。

図 3 右側では、図右端境界近傍と左端境界近傍に餌 (2 カ所) と巣 (1 カ所) が配置されている。蟻が餌探索状態の場合は、道しるべフェロモン勾配を感知すると同時に、右方向への一様な外力を受けるようにし、帰巣状態の場合は、足跡フェロモン勾配を感知すると同時に、方向への一様な外力を受けるようにした。また、巣／餌場たどり着いた蟻はただちに状態 (探索状態／帰巣状態) を逆転するように設定されている。図では左側の巣から、右端近くの 2 つ餌場まで分岐したトレイルが形成されているのが分かる。右側の図は、MC 模型で得たものと定性的に類似したトレイルパターンを示しているが、MC 模型に比してはるかに少ない計算量で実現されている。

以上のように、現時点では簡単なケースしか計算されていないが、計算量、アルゴリズムともに手軽であるため、今回のものより複雑な餌場の設定や、壁の設定など、様々な状況での考察に役立つ可能性をもっている。また確率的要素を含まない決定論的場の発展であり、適当な条件を課せば数理的な面からも解析しうると思われる。

ただし、トレイルの形成を実現するために外場を導入しており、ここに現模型の最大の問題点が残っている。現模型では外場によって場の等方性が失われているために、特定方向の餌探索や帰巣行動が優先される。蟻の化学走性で特徴的なのは、個体サイズに比べて非常に長いトレイルを構築し、トレイルのネットワークを自在に組むことで長距離の集団採餌に非常に役立っているということである。餌の位置に関して事前に全く情報がない中で餌を探索し発見し、効率的に巣に持ち帰るに至る蟻の採餌行動の巧みさは、トレイルネットワーク構築の自在さに負うところが大きいように思われる。そのため、今後、外場の補助なしで効果的場餌探索とトレイル形成が実現するように模型を発展させることが強く望まれる。

参考文献

- [1] B.Holldobler and E.O.Wilson, The ANTS (Cambridge University Press, 1990) 蟻の自然史 (朝日新聞社, 1997)
- [2] J.-L.Deneubourg., S.Goss. "Collective Patterns and Decision Making." *Ethol. Ecol. Evol.* 1 (1989):295-311
- [3] E.Bonabeau and Marco Drigo and Guy Theraulaz, SWARM INTELLIGENCE From Natural to Artificial Systems (Oxford University Press, 1999)
- [4] Tao, T, Nakagawa, H, Yamasakia M, Nishimori, H Flexible foraging of ants under unsteadily varying environment *J.Phys.Soc.Jpn*, Vol.73 No.8 2333-2341 (2004)
- [5] 中川寛之, 田尾知巳, 西森拓蟻の化学走性と役割分化の模型数理解析研究所講究録 1305, 15-23 (2003)
- [6] 中川寛之, 大阪府立大学修士論文 (2003)
- [7] 蟻は、たとえ夜間でもフェロモンの感知により局所的な情報だけで効率の良い採餌行動を完遂できる。そのため、外場を導入しなくてもトレイルが形成される模型の構築が必要である。