

「こんな研究アリですか？」

--自然・生命現象モデリング入門

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

はじめに

近年私は、地球上や火星上の砂丘のダイナミクス、および、アリの採餌における意思決定や分業発生の機構の研究に熱中しているが、しばしば学生や他の研究者から「それって物理なのですか」というとても鋭く本質的な質問を頂戴する。確かに、ある現象を個人的に面白いと思っても、それが物理学(もしくは数理科学)の研究の対象になりうるかどうかは判断が難しい。

本講義ノートでは、上記の研究対象に関して、どのような研究がなされてきたか、そして何がなされようとしているのか、きわめて大雑把に記している。内容は、網羅的でなく、またシステマティックともいえない。そして、そこに物理を感じてもらえるか否かも皆目検討がつかない。さらに、唐突に「問1、問2、…」などと称する解答がないかもしれない設問が登場して、読んだ方は戸惑うかもしれない。このように、あらゆる意味で完成されていないノートである。

しかしながら、未完成な講義ノートが、完成した内容で埋められた講義ノートに比べ、「物性若手夏の学校」に、より似つかわしいと考える。そして、本ノートの続きが、夏の琵琶湖でお会いする若手もしくは「自称」若手の方々との議論を通して書き進められればよいと思う。参加者の中に、計算機を持参されて、その場でモデル作成・計算の試行をされる方が出てくることも大歓迎です。あるいはこのような分野を物理と認めるか否かを議論することもアリかも知れません。

--- 便宜のために、あさはかな人間が、この宇宙たる一杯の酒を—物理学、生物学、地質学、心理学等に分けたとしても、自然はそれを知らないということを忘れてはならぬ！ 酒はそもそも何のためにあるのかを思い出して、すべてをもとにもどしてしまおうではないか。そして、我々にまた別のよろこびを与えてもらおうではないか： 乾杯、そして何もかも忘れてしまおうではないか！ ---

ファインマン物理学第一巻(R.P Feynman他、坪井忠二訳、岩波書店)より

注：本ノートの前半は、2013年9月出版の「現象数学入門」（東大出版会）（共著）の一部と重複する部分があり出版社の許諾を得ています。また、後半は、九州大学応用研究所研究会「地形のダイナミクスとパターン」の報告集(2009)に掲載された“バルハン砂丘衝突の微分方程式模型”（西森、勝木厚成、坂元宏海）をもとにしています。

話題 A アリの集団行動—採餌・分業・手抜き --Behavior of Ants as Social Insects--

個々は比較的単純な作業しかできないアリは、多数集まることで、社会とも呼べる複雑なシステムを構成する。アリは、生物にとっての最大の目的(自己の DNA の継承)に矛盾するように見える利他的行動を各々がとることで、結果的に、繁栄を謳歌している。本節では、アリが利他的行動をとることの合理性、リーダーなしで高度に分業されたシステムを構築する機構、ゆらぎの利用などについて考察する。

1. みんなが得すりゃワタシもしあわせ--アリのコロニー

アリは熱帯から冷帯まで地上のほとんどの地域で棲息し、地球上で最も繁栄している動物といえる。アリは、ハチ（スズメバチ）の祖先から進化する中で、ハチに比べてきわめて微小な体と軽量の脳を持つに至ったが、これは、我々が持っている進化のイメージ---複雑な自然環境への柔軟な対応を可能にするための身体機能・情報処理機能の高度化の過程---と正反対の過程のように思える。しかしながら、集団としてのアリは、トレイル(線状に延びる歩行経路)を介した遠方への集団採餌は言うに及ばず、体サイズや日齢に応じて決まるカースト(役割の階層構造)毎のタスク分業、さらには、緊急時にカーストを越えて機能する短期的役割切り替えなどを通して、柔軟にかつ効率よく自然環境に対応する。また、ハキリアリに見られる葉の切断、輸送、葉の細断=菌床作成、キノコ栽培、採取の過程は、「アリによる営農」と見ることも可能であり、この場合、アリが環境を積極的に改変して、さらに流れ作業を行うことで集約的な利得を得ているため、「アリによる工業生産」ともとれる。このように、集団としてのアリは、人間社会にも劣らない、高度で融通性に富んだ組織的な行動を行い、複雑な自然環境に適応してきた。

これらアリの効率的集団行動の維持には、各個体にとっての生存目的を犠牲にした行動=利他的行動が大きく関与している。ここで生存目的とは、「自分自身の遺伝子の継承」であり、「利他的行動」とは、コロニー構成員の大多数を占めるワーカー(全て雌)が基本的には不妊を保ちつつ、コロニーの維持・繁栄につとめるということである。すなわち、自身の子供ではなく、女王が生んだ自分の妹の成長のためにアリはひたすら働くのである。この利他的行動は、一見自然淘汰の原理に反しており、**Darwin**のみならず、多くの研究者を悩ましたが、**Hamilton**が「包括的適応度」と「血縁度」という概念を提案することで、利他的行動の起源について少なくとも定性的な説明が得られた^{1,2)}。詳細は脚注に任せるとして、短く言えば、アリ・ハチなどの膜翅目においては、母娘間の遺伝子の距離より姉妹間の遺伝子の距離が近い。よって、子供を産み育てるより、妹を育てる方が、自分により近い遺伝子が次世代に残される可能性が高まるのである。すなわち、一見自分の利益に反する利他的行動は、実は自分の利益にもなるのである。以下、アリの、社会性昆虫としての集団的振る舞いの中で、特に特徴的といえる二つの行動、集団採餌、役割分化を中心に据えて、数理科学屋の目から考察していこう。

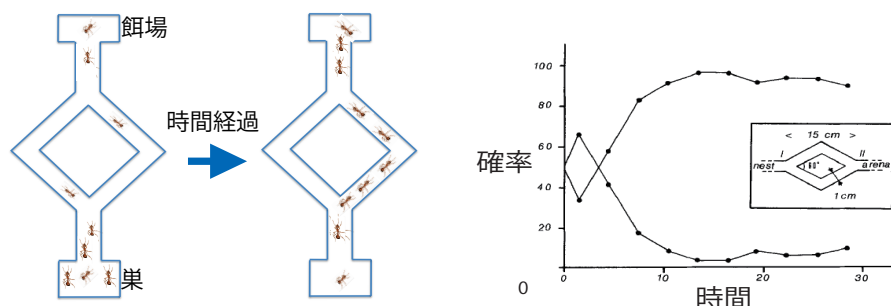


図 1 巣と餌場を結ぶ対称分岐経路上のアリの数の変化の様子(左図)。時間とともに片方の経路が選ばれるようになる。右図は、それぞれの経路(左もしくは右)を選択するアリの比率の時間変化³⁾。

2. 食事をするなら行列のできる場所で--アリの採餌

アリの採餌行動は、複数の外部情報をセンサーが捉え、これを適当に処理することの繰り返しによって実現する。ここで、「複数の外部情報」とは、フェロモンと総称される化学物質の濃度情報、仲間との直接接触、視野に入る形状、太陽の偏光角、重力の方向などである。また、「適当な処理」とは、i)左右の触覚で感知するフェロモンの濃度に応じた歩行進路の選択、仲間との接触による歩行の開始・停止などの、個々の情報に対する単純応答、ii)フェロモン場と視覚情報の双方に依存した帰巣方向の決定、明暗に依存したフェロモン分泌量の変化などの複数の情報への組み合わせ応答である⁴⁾。後者は多くの場合非線形な組み合わせ応答であり、言い換えれば、アリの採餌行動は、多様な情報を、多様な形態で処理することで成り立っており、想像するほど単純ではない。ここでは、フェロモンを介した採餌行動について考察しよう。

道しるべフェロモン(以下フェロモン)は、アリの採餌行動に導く化学物質と認知されている。餌を発見したアリは帰巣時にフェロモンを分泌し、巣から出て餌を探索するアリはフェロモンのより濃い方に進み、餌を得た後は、先行のアリ同様に、フェロモンを分泌しながら帰巣する。その過程で巣と餌を結ぶ線上の採餌トレイルが形成・維持される。これは、フェロモン濃度とアリ密度相互の正のフィードバック(自己強化)系といえる。採餌トレイルの形成過程が正のフィードバック系であることを視覚的に示したのが、Deneubourg の分岐経路実験³⁾(図 1)である。左右対称な分岐路のある採餌歩道が用意されているが、時間の経過とともに片方の経路のみが選ばれるようになる。これは、正のフィードバックによる対称性の破れと解釈できる。さて、ここで、いきなり問題です。

4

問 1. 図 1(左)を説明する数理モデルを作れ。すなわち、同等の採餌経路のうち片方の採餌経路が時間とともに選ばれていく正のフィードバック過程を、フェロモンとアリ密度の相互作用を適当に考慮した上で、できるだけ簡単なモデルで表せ。

問題の文言に合致したものならどんな解答でも OK です。例えば、時刻 t に右(or 左)の経路を使用しているアリの数を $X_R(t)$ (or $X_L(t)$) それぞれの経路のフェロモン濃度を $f_R(t)$ (or $f_L(t)$) と単純化するのもよい。ただしセンスのある解答を求めます。

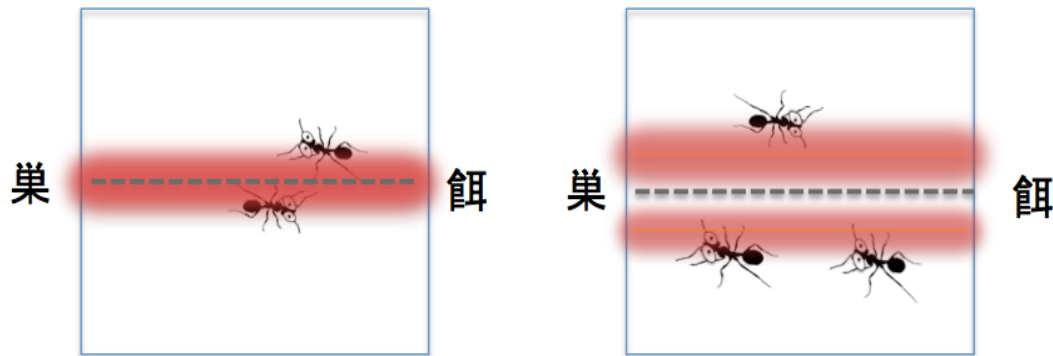


図 2 実験フィールド内に直線状に合成フェロモンを塗布した後、各図左端中心付近にある巣の出口から多数のアリを餌採りに出した場合に得られたアリの密度分布。一定時間蓄積した実験動画データを元に画像解析によって作成した図(中克仁克弘氏・篠田諭氏(広島大学大学院)による)を著者がスケッチしたもの(論文未発表のため)。色の濃淡はアリの数密度の時間平均の大小に対応し、点線はフェロモンを塗布した中心線を表す。左図の実験で塗布されたフェロモンに比べ、右図の実験で塗布されたフェロモンは十分に濃い。

次に、実験で得られているものの、問 1 の文言にはなかった要素を与えていこう。まず、図 1(右図)を見てほしい。これは、アリの左右経路の選択割合の時間変化である。最初は揺らぎが大きく、その後片方の経路に集中するが、秩序変数は選択の「割合」なので 1 を越えることがない。次に図 2 に注目しよう。これは、実験フィールドの中央付近に合成フェロモンを線状に塗ったとき現れるアリの個体密度の時間平均を画像解析して表現したものである。左図は、適度な濃さのフェロモンを塗った場合で、フェロモン濃度に応じてアリが分布している。一方右図では、通常時に比べて十分に濃縮されたフェロモンを塗ったときで、フェロモンの最も濃い中心付近にはアリが集まらず、むしろ、そこから一定距離隔てた場所にアリが多く分布している。

4 問 2. 図 2 を考慮した上で、図 1 を説明する数理モデルを作れ。

次に、Dussutour らが行った実験に注目しよう⁵⁾。図 1 の状況と違うのは、歩道橋上の採餌アリの密度を制御して図 1 以上の高密度状態を実現できるようにしたということである。結果として、歩道上のアリの密度がある程度以上に高くなった状況では、両方の経路を利用するアリの数の差が有意でなくなった。これは、一見、アリとフェロモンの正のフィードバックの考え方に反する。Dussutour らは、これを渋滞の効果とした。すなわち、アリの総数が多くなり片方の分岐路をこれから選択する向かうアリと、分岐経路から出てきたアリの接触頻度が増えることで、混んだ方の道を避けるようになり、均等な選択が実現されるというのである。

ただし、筆者は、渋滞の効果を付加しなくても、高密度状態で両経路の均等利用を実現することも可能ではないかと考えている。

4 問 3. 問 2 の解答を元にして、アリの密度が一定量を越えた場合に、分岐経路の双方が使用されるようになるモデルを構成せよ。できれば、渋滞の効果を「入れず」に構成せよ。

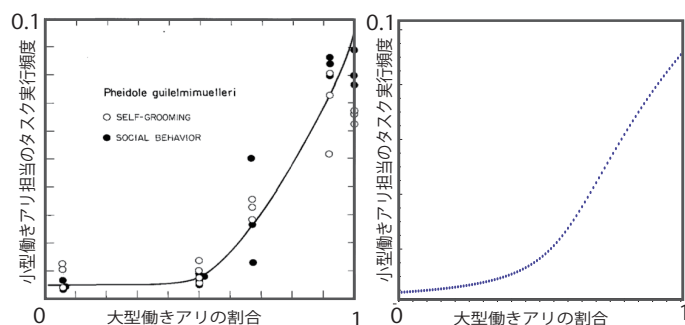


図3 大型働きアリと小型働きアリから構成されるオオズアリの人工コロニーの実験⁶⁾(左図)とモデル計算(右図)。大型働きアリが多くなるにつれて(横軸)、大型働きアリの中に、小型働きアリの仕事を代行するものが増えてくる(縦軸)。右は反応閾値モデル^{8,9)}による計算結果。

3. 監督なしでもワシら上手くやれますけん--アリの分業

アリは所属するカースト(職務階層)に応じた分業を行う。カーストには体サイズなど一生固定したカーストの他、日齢に応じて段階的に変化するカーストなどがあり、これらの「役割分担表」は各個体が生まれた時点で与えられていると言える。一方で、コロニーを取り巻く短期的な環境変化に応じてカーストを越えた役割分担が発生するケースもある、これをここでは「状況依存型役割分化」と呼ぼう。

Wilson⁶⁾らは、実験室において大型働きアリと小型働きアリからなるオオズアリの人工コロニーを構成し、状況依存型役割分化を観察した。具体的には、双方の型のアリの構成比を自然のコロニーでの比率とは異なるよう系統的に変更し、その際、両者がそれぞれ受け持つ役割が自然のものからどれだけ変動するか観察した⁶⁾。その結果、全働きアリ中の大型働きアリの構成比を自然のコロニー内の構成比(5%–30%)以上に高くするにつれて、大型働きアリの中に小型働きアリの役割(卵の世話など)を代行するものが、増加することが分かった(図3左)。

最近になって、シワケアリの状況依存型役割再編に関して、石井・長谷川による興味深い実験が行われた⁷⁾。シワケアリの働きアリの体サイズは、Wilsonの実験で用いられたオオズアリのように大・小に二分化されてはしておらず、いわゆるサイズカーストは存在しない。石井らはシワケアリの人工コロニーを編成し、個体毎にペイントマーカーで目印をつけ継続的に観察した。その結果、各コロニー内のシワケアリの活動度分布は、きわめて広い分散をもった分布になることを確認した。ここで、活動度とは、アリが何らかのタスクに従事している時間占有率である。活動度分布の分散がきわめて大きいということは、コロニー内に、ほとんど働かない「怠けアリ」から働きづめの「勤勉アリ」まで共存しているということを意味している。石井らは、人工コロニー内の最も「勤勉な」アリのグループ、および「怠けアリ」のグループを特定し、それぞれのグループをコロニーから取り除き、活動度分布の変化を観察した。その結果、勤勉なアリを除いた新コロニーでは、残りのメンバーの一部が高い活動度を示し始めた。一方で、活動度の低い「怠けアリ」グループを除いた新コロニーにおいては、残ったアリの一部の活動度が極端に低下し「怠けアリ」となってしまった。これらの実験結果は、上で説明したWilsonの実験による状況依存型役割再編と表面的には類似している。ただし、Wilsonの実験は、「タスク内容の再編」であり、石井らの実験は、タスクを「行うか否かの切り替え」である。必要に応じて、活動をしていなかったアリが活動を開始するのはともかく、それまで活動的であったアリが除去された活動度の弱いアリ集団の補完をして「怠けはじめ」るとい

う観察結果は、コロニーにおける活動度の多様性の重要性---「怠け者も働き者と同様にコロニーの維持のために不可欠な存在であること」---を示唆している。同様の実験は、Prigogine らのグループによって先に発表されているが⁸⁾、こちらは何らかの理由で、査読付きの論文誌には掲載されていない。(上記論文著者の長谷川氏より聞いたが、この実験は、データを揃えるのに多大な努力を要する大変な実験なのである。)

以上の2例は、何らかの方法で、コロニー構成アリの個々が、コロニー全体として必要とされる仕事を感知し行動を変える仕組みが存在することを示唆している。次に、状況依存型役割分化を、数理モデルとして表現する方法を考えていこう。Bonabeau らは、次のような基本ルールもとに、反応閾値モデルと呼ばれる数理モデルを提案した^{9,10)}。

4

---反応閾値モデルの基本的ルール---

1. コロニー内の全てのアリは、タスク毎にコロニー共通の負荷（例えば餌の枯渇度）を時々刻々感知する。
2. コロニー内のいずれのアリもタスクを実行しない場合、コロニー共通の負荷は一定の割合で増加し続ける。
3. コロニー内でタスクを行っているアリの割合に応じてコロニーの負荷は時間とともに、低下する。

具合的表式に移ろう。与えられたある一定のタスクに関する、アリー匹あたりの負荷を $s(t)$ の時刻として s の時刻 t から $t+1$ への時間変化を、

$$s(t+1) - s(t) = \delta - \alpha \frac{N_{active}}{N_{total}} \quad (1)$$

と表す。右辺第1項の $\delta (> 0)$ は、タスクを実行するアリが一匹もない場合の、単位時間（ここでは 1）あたりのコロニーの構成員個々への負荷の増加量である。右辺第2項は、コロニー内の一定数 N_{active} の個体がタスクを実行した場合の構成員個々の負荷の減少量である。ここで、 $\alpha (> 0)$ は 比例定数である。次に、タスクを実行していなかった個体 i が、単位時間あたりにタスク実行状態に移行する状態遷移確率を

$$P(Y_i = 0 \rightarrow Y_i = 1) = T_i(s) = \frac{s(t)^2}{s(t)^2 + z_i^2} \quad (2)$$

と表す。ここで、 $Y_i = 0$ 、 $Y_i = 1$ は、それぞれ、タスク実行前の状態、実行中の状態であり、 $z_i (> 0)$ は個体 i (1, . . . , N) がタスクを実行するための限界負荷、すなわち反応閾値である。また、タスク実行を停止する遷移確率は、個体によらない値 $p (> 0)$ を取るとして、

$$P(Y_i = 1 \rightarrow Y_i = 0) = p \quad (3)$$

と表現する。以上の (1) (2) (3) が、Bonabeauら反応閾値モデルの基本形である。

4

問4. 反応閾値モデルによる計算を行って、図3で表されたWilsonの実験を少なくとも定性的に再現せよ。

反応閾値モデルは、時間ステップおよびコロニーの負荷に離散値を仮定しているが、これらを連続化し微分方程式系を構成することも可能である。反応閾値モデルを連続化したモデルを使ってWilsonの実験を再現したものが、図3(右図)である。

4

問5. 反応閾値モデルを連続化し、図4で表されたWilsonの実験を少なくとも定性的に再現せよ。さらに、その定常解を解析的に求めよ。

上記のように、反応閾値モデルは状況依存型の役割再編を行うことができるが、それだけに留まらず、より多様な、集団的タスク処理ができる。例えば、複数のタスク間の流れ作業や、分業の発生や固定化などである。上の例のように、実験データと比較可能な場合も多く、これより、反応閾値モデルは総じてアリの役割分化をよく表現していると考えられるようになった。ただし、「反応閾値モデルが、アリの分業に関わる諸現象を再現できる」ということが、必ずしも「アリの分業の機構は反応閾値モデルで十分に理解できる」ことを意味しないことには注意を要する。これは、現象をよく再現する数理モデルの活用において多くありがちな罠である。反応閾値モデルの最大の問題点は、重要な前提--コロニーの全アリが情報を共有するという仮定--が検証されていないということである。そもそも、コロニーの中の全アリが情報を共有することが現実により得るのだろうか？ そうでない場合、反応閾値モデルはモデルとしての意味を失うのだろうか？ これらの「未消化」で興味深い点への対処については、講義の中で議論していく。

4. おっちょこちょいも欠かせません

--アリ集団の不均一性--

さて、「おっちょこちょいアリ」について言及しよう。第2節でアリは適度な濃度に塗られたフェロモンを追従すると記したが、個体レベルで観察すると、たとえフェロモン濃度を最適化しても、フェロモン追従に失敗するアリは多い。アリの種によっては、フェロモン軌跡追従実験において試行回数の半分以上しか追従できないものもある。Deneubourgらは、非追従アリの生存戦略的な意味を探る中で、Strategy of Error(エラー戦略)という概念を導入した¹¹⁾。すなわち、フェロモンの追従ができないアリがコロニー内に一定割合存在することによってコロニー全体としての採餌効率がむしろ向上するというアイディアである。Deneubourgは、現象を大胆に単純化したモデルを使って、数値的にこのアイディアを検証した。モデルの概要に移ろう。まず、餌場*i*にまだ餌が残っている場合、その餌場に動員されているアリの数 X_i の時間変化を次のように表した。

$$\dot{X}_i = \sum_{j=1}^k a_{ji} X_j (N - \sum_{l=1}^k X_l) - b X_i \quad (4)$$

ここで N はコロニーのアリの総数。 a_{ji} は $j=i$ の場合は、すでに餌場 i に居るアリによって待機中のアリが餌場 i に動員される速さを表し、 j が i と異なる場合の a_{ji} は、餌場 j にいくつもありで餌場 i に「漂着」してしまうという「勘違い漂着率」を表す。 a_{ji} の具体的な表式はすぐ下に記す。 b はアリが餌場から離れる頻度である。各時刻に各餌場に居るアリの数 $X_i(t)$ は餌場 i の餌が採取されていく速さも表す。また、餌場 i の餌が食い尽くされた後は、餌場のアリの数 X_i は次に従って減少する。

$$\dot{X}_i = -b X_i \quad (5)$$

さて a_{ji} の表式は以下の通りである。

$$a_{ji} \propto \int_{r_j-d}^{r_j+d} \exp(-\beta(r_j-u)^2) du \quad (6)$$

$|r_j - r_i|$ が餌場 j, i 間の距離であり、 u は本来動員されるべき餌の位置 r_i を中心として、アリが漂流する範囲の座標。 d はこれ以上の遠くの餌場には漂着しないというカットオフ長である。また、 β は、アリのフェロモン場への追従度を表す。 β が大きいほど、ある餌場に動員されたつもりのアリが、遠くの餌場に漂着する可能性が小さくなる。言い換えれば、 β は餌場毎のアリとフェロモン場の正のフィードバック効果の大きさを表すパラメータとも言える。

Deneubourg らは巣から複数の餌場までの距離を全て同等に設定し、その中で互いに最も遠い2つの餌場間の距離 $|r_1 - r_K|$ は固定したまま、その間に等間隔で $K-2$ 箇所の餌場を設置し、合計 K 箇所の餌場の餌が、完全に採取されるまでの所用時間 T を追従度 β を変えつつ計算した。その結果、次のことがわかった。

1. $K=1$ すなわち、一カ所しか餌場がない場合には、 T は β に対して単調減少する。
2. $K > 1$ の場合 有限の β で T が最小となる。
3. $K > 1$ のとき、 T を最小にする β の値は、 K とともに減少する。

まとめると、非追従アリの存在は、2カ所以上の餌場での採餌を行うときに有効となり、餌場の数が増えるほどその有効度が増す。すなわち、餌場の環境に応じて、非追従アリは採餌戦略上意味を持つようになる。この研究は、生き物の生存戦略のなかでの「エラー」の効果に注目した先駆的な研究といえる。ただし、Deneubourg らのモデルは、コロニー内のアリ全てが同じ β の値、言い換えれば一様な追従性、を有していることを仮定しており、実験で得られた「追従度の弱いアリがコロニー内に一定の割合で存在する」という状況を忠実に反映したものではないことに注意しよう。

中川と筆者らは、フェロモンの蒸発率やアリの移動速度などについてトビイロケアリの実験に基づく諸パラメータを用い、Deneubourgらに比べてより現実的な状況設定の下、非追従アリが混入したコロニーの採餌過程をマルチエージェントモデル¹⁴⁾をベースにシミュレートしてきた^{12, 13)}。これにより、Strategy of Errorの概念の拡張といえる興味深い結果が得られつつある。まだ、解析の途上であり、モデルと計算結果の詳細は講義で説明するとして、ここでは概要だけ説明しておこう。

4

---中川らの「鈍感アリ」モデルの概要---

コロニーのアリの総数を500匹に固定して、その一部もしくは全てをフェロモンへの追従性が弱いアリとした(以下「鈍感アリ」と名付ける)。そして、コロニーへの鈍感アリの混入度合いを特徴づける、次の2つのパラメータを導入した。

パラメータその1「正常アリ」の個体数 n : コロニー内のアリ総数500匹の内、一定の個体数(n 匹)のアリを追従度が「最適化」された「正常アリ」とし、残りのアリ($500-n$ 匹)を正常アリに比べて追従度の弱い「鈍感アリ」とする。

パラメータその2「鈍感アリ」の感知度 α : 上記の「鈍感アリ」のフェロモンへの感知度 α を「正常アリ」の感知度に比較して弱く設定した。感知度を詳細は講義で説明するとして、 $\alpha=0$ の場合はフェロモンに全く感知せず、 $\alpha=50$ の場合は、正常アリと同等の感知度とする。我々は、 $\alpha=\{50, 50 \times 10^{-1}, 50 \times 10^{-2}, \dots, 50 \times 10^{-7}\}$ と変化させた。

アリの採餌環境を特徴づけるものとして、餌場の配置に関する変数を設定した。

パラメータその3. 1カ所の巣から出たアリが、2カ所の餌場に向かう状況を設定をした(いずれの餌場からも定常的には餌が供給されていない)。巣から見た2カ所の餌場の距離 R は等しく、餌場間の相対角度は θ として、 R を固定し、 θ を餌場間の距離を表す環境パラメータとして変化させた。

以上の設定の下、 θ 毎に、 (n, α) の組み合わせに対する採餌効率 F (単位時間毎に巣に運び込まれる餌の量)を計算した、すると、Deneubourgの Strategy of Errorの概念の拡張といってよい興味深い結果が得られた。

1. θ がある角度以下では、ある一定の弱い感知度をもった鈍感アリのみからなる一様集団が、 (n, α) からなるパラメータ空間の中で最大の採餌効率を獲得する。
2. θ がある角度より大きい場合は、正常アリと極度に弱い感知度の鈍感アリのいわば「2極混合集団」が、最大の採餌効率を生み出す。

図4では、2種類の $\theta: \theta=10^\circ$ および $\theta=80^\circ$ に対して、 $F(n, \alpha)$ が描かれている。右図が、上の結果1の場合に対応し、左図は上の結果2に対応する。

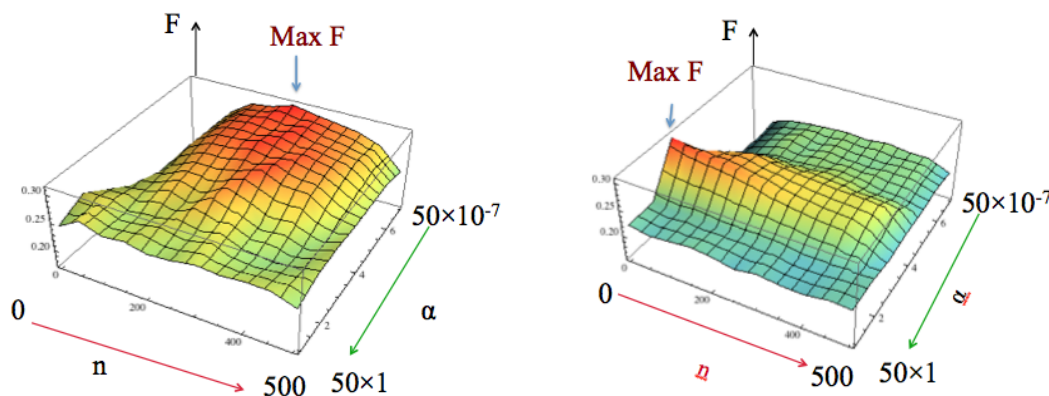


図4 $n - \alpha$ (正常アリ個体数-鈍感アリのフェロモン感度)の2次元パラメータ空間での採餌効率 F を理論モデル¹³⁾によって計算したもの。巣から見た2つの餌場の相対角度 θ が大きい場合 ($\theta = 80^\circ$ 左図)と、 θ が小さい場合 ($\theta = 10^\circ$ 右図)における $F(n, \alpha)$ のランドスケープは大きく異なっていることがわかる。前者では「正常-超鈍感混合戦略」、後者では「一様弱鈍感戦略」が最適戦略となる。

上で記したように、これらの結果については、この原稿作成の段階では、解析と解釈がまだ十分にできあがっていない。とはいえ、鈍感アリの役割が、アリとフェロモンの正のフィードバック機構(第2節)による一カ所の餌場へのアリの集中の回避であることは、現在までの計算結果の解析でほぼ間違いない。すなわち、

DeneubourgのStrategy of Errorのアイディアはこの計算でも生きている。しかしながら、本計算では、 θ に依存して、 $F(n, \alpha)$ の「($n - \alpha$ 空間での)ランドスケープ」が全く異なったものに急変する。特に象徴的な変化として、 $\theta = 20^\circ$ 付近を境として、コロニーとしての「最適集団採餌戦略」が「一様弱鈍感戦略」から「正常-超鈍感混合戦略」へ鋭く転移するのである。この結果にどのような理由づけをするか、さらに、この結果がアリの採餌戦略に限らないより広範な「ゆらぎ利用」に関係しうるのか、講義の際に参加者と議論をしたい。

4

問6. アリの分業戦略・採餌戦略を理解することが、より広範な現象やシステムの理解や設計に結びつくのか考察せよ。

文献

- 1) W.D.Hamilton, "The Genetical Evolution of Social Behavior I." J.Theo.Bio. 7 (1964): 1-16
- 2) W.D.Hamilton, "The Genetical Evolution of Social Behavior II." J.Theo.Bio. 7 (1964): 17-52
- 3) J. L. Deneubourg, S.Aron, S.Gross and J. M. Pasteels, "The Self-organizing Exploratory Pattern of the Argentine Ant" J. Insect. Behav. 3,(1990):159-168
- 4) B.Holldobler and E.O.Wilson, "the ANT" Harvard University Press(1990)
- 5) A.Dussutour, V.Fourcassie, D.Helbing and J.-L.Deneubourg "Optical Organization inAnts under Crowded Conditions." Nature. 428 (2004):70-73
- 6) E.O.Wilson, "The relation between caste ratios and division of labour in the

Ant Genus Pheidole (Pymenoptera: Formicidae)”, Behav.Ecol. Sociobiol. 16(1984): 89-98

7) Y.Ishii and E.Hasegawa: “The Mechanism Underlying the Regulation of Work-related Behaviors in the Monomorphic Ant, Myrmica Kotokui” J.Ethology, in Press(2013)

8) I.Prigogine, “人間と自然の新しい対話—第4回本田賞授与式記念講演 Note”, 本田財団レポート, No.41(1984)

9) E.Bonabeau and Marco Drigo and Guy Theraulaz, “SWARM INTELLIGENCE From Natural to Artificial Systems”(Oxford University Press,1999)

10) E.Bonabeau, G.Theraulaz, and J.-L.Deneubourg, “Quantitative Study of the Fixed Threshold Model for the Regulations of Division of Labour in Insect Societies.”Proceeding Roy. Soc. London B 263(1996):1565-1569

11) J. L. Deneubourg, J. M. Pasteels and J.C.Verhaeghe. “Probabilistic Behaviour in Ants: A Strategy of Error? J. Theo. Bio. 3,(1983):259-271

12) 中川寛之 修士論文 (大阪府立大学,2003)

13) H.Nakagawa , T.Tao, S. I Nishimura , A.Awazu , and H.Nishimori “Diverse Stochasticity Leads Colony of Ants to Optimal Foraging” (2013) preprint

14) F.Schweitzer: “Brownian Agents and Active Particles; collective Dynamics in the Natural and Social Sciences” (Springer-Verlag, Berlin Haidelberg, 2003)

話題 B バルハン砂丘衝突の微分方程式模型 ---Aeorian Barchan Collision Dynamical Equation(ABCDE)

バルハン砂丘同士が衝突する複雑な過程を記述する簡単な3変数連立常微分方程式模型(ABCDE)を構成した。この模型を使ってバルハン衝突の典型的な複数種類のパターンが初期条件に依存して起こる水槽実験結果を考察した。とくに、「合体」と「押し出し」と呼ばれる2パターンをABCDE模型の計算機実験で再現し、その後ABCDE模型をさらに縮約した2変数連立常微分方程式模型(2V-ABCDE)を構成し、計算機実験の結果を力学系の手法を用いて理論的に説明した。

1. バルハン砂丘衝突

従来の砂丘の研究は、観測データの集積による形状の分類や運動の特徴付けなど定性的な議論を主体としてきた。しかしながら、近年になって砂丘のダイナミクスを定量的に考察するという動きが活発になっている。これは、水槽中での縮小実験の手法の開発や計算機模型の発展、シミュレーション技法の進歩によるところが大きい^{1, 2, 3, 5, 8, 11, 12)}、さらに人工衛星から送られてくる画像は、地球各地の砂丘の形状に関する膨大なデータを提供するだけでなく、火星の砂丘の形状さえ、簡単に知ることができる状況をうみだした。本節では、上記の因子の中でも、とくに砂丘のダイナミクスの定量的研究への大きな契機となったバルハン砂丘(以下、バルハン)同士の衝突過程^{4,6)}を、微分方程式模型として記述できないかについて考察を記す^{6, 7)}。

バルハンと呼ばれる砂丘は、一方向の定常風の下で形状を保ちながら、高さにほぼ反比例する速度で風下方向に移動することが知られている。遠藤らは、一方向定常速度で水が流れる水槽の底に、水流方向鉛直断面内に中心軸を共有する2つの円錐形の砂山を(上流側は相対的に低く、下流側は高いように)設置し、時間とともに自発的にバルハン形状に変化させ、その後、これらを衝突させた。衝突の結果は、衝突前の両バルハンの高さの組み合わせに依存して次の3種類に分類できることを示した。

- (i) 合体：衝突の結果、両者が一体化してひとつのバルハンを形成することになること。
- (ii) 押し出し：衝突の結果、低いバルハンは高いバルハンにいったん吸収されるが完全に一個のバルハンとなる前に、高いバルハン下流側から低いバルハンが押し出され、最終的に下流側が高さの低い2個のバルハンが見られるようになること。
- (iii) 3分裂：衝突の結果、低いバルハンは高いバルハンにいったん吸収されるが高いバルハンが横方向に分裂し、最終的に3個のバルハンが見られるようになること。

2つのバルハンが衝突するには、上流側のバルハンが下流側に比べてより低く移動速度がより大きいことが必要条件となるが、遠藤らはその衝突条件をみだしながら、初期の2つの円錐の質量の組み合わせ、すなわち、衝突前の2つのバルハンのサイズの組み合わせを変化させて、上記の衝突の3形態のいずれが起こるか試行した。その結果、衝突前上流側のバルハンの相対高さが低くなるにつれて、衝突形態は、(iii) 3分裂→(ii) 押し出し→(i) 合体へと変化していくことを示した。

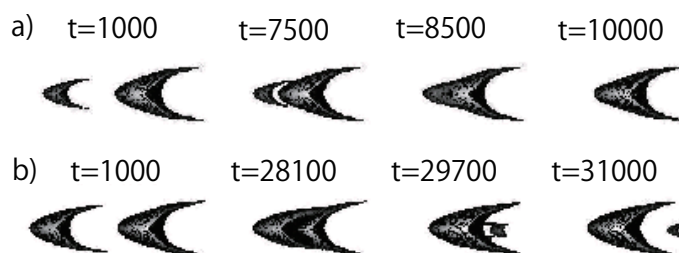


図 1.セル模型によって再現された 2 種類の
バルハン衝突過程の様子。a)合体、b)押し出し

同様の水槽実験は、フランスのグループからもほぼ同時に試みられ、類似の結果が報告された。また、計算模型でも水槽実験の類似の結果が得られている。ただし、これらの水槽実験や計算機実験が、砂漠地帯での大規模なバルハン衝突の時間発展を正しく表現しているかについては、研究者の中でも意見が鋭く分かれ論争が続けられてきた。その最大の原因は、実際のバルハン衝突の特徴的時間の長大さである。バルハンは、高さに反比例した速度で移動する。

2011 年になって、決定的証拠ともいえる論文が提出された。ある砂丘砂漠地帯の上空から 35 年間継続的にとられた航空写真の中に、バルハンの衝突の全過程を示す画像が見つかり、理論で予想されたようなバルハンの押し出しが検証されたのである^{9,10)}。その後、同様の発見が他でも報告されている。また、計算機実験でも類似のダイナミクスが得られており、例えば、勝木や筆者らが作成したセル模型では、遠藤らの水槽実験の結果がよく再現されている⁶⁾。

2. バルハン衝突方程式—ABCDE

前節で述べたように、水槽実験や計算機模型によるバルハン衝突過程の研究は進歩してきたが、一方で、その機構を理論的な側面から説明することは困難であった。これは、砂丘衝突が大自由度の非線形現象であり、たとえ現象を再現する計算機模型が構成されたとしても、それを数理的に解析し理論的な理解に達するには、一般に多くの困難がともなうという事情による。

我々は、バルハン衝突現象の本質は、中心断面のダイナミクスにあるという仮定し、衝突する 2 つのバルハンの中心軸を含む 2 次元鉛直断面内のダイナミクスの記述に限定した連立常微分方程式を構成した。これによりバルハン衝突、とりわけ複数の形態のバルハン衝突が初期条件に応じて起こる機構を理論的に説明することをめざした。この連立微分方程式をここでは「バルハン衝突方程式」と呼ぶことにする。また、略称として「ABCDE(Aeorian/Aqueous Barchan Collision Dynamical Equation)」と記す。

ABCDE は 2 次元断面内の時間発展を扱うものであり、3D バルハン衝突の 3 形態を全て表すことはできない。ただし、バルハン衝突のうちの 2 形態(合体、押し出し)の発生と初期条件の関係を定性的に説明することのできる唯一の数理模型である。紙面の都合上 ABCDE の導出の詳細はここでは記載しないが、ABCDE 導出における 2 つの基本的な仮定を説明していこう。

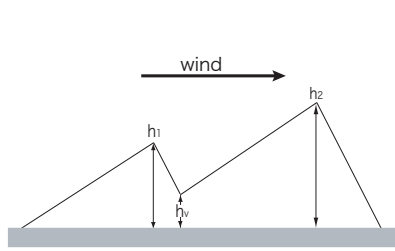


図 2 砂丘衝突方程式(ABCDE)において、系の状態は3つの変数、 h_1 :上流側の尾根の高さ、 h_2 :下流側の尾根の高さ、 h_v :谷底の高さ、によって一意的に決まる。

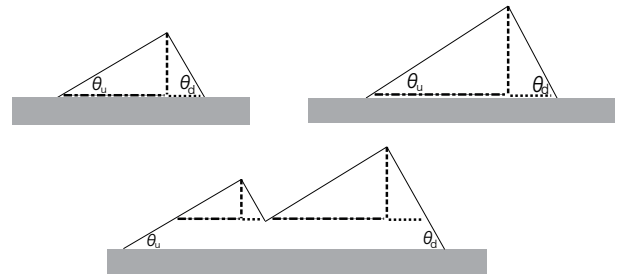


図 3 相似の仮定によって風上側斜面の傾斜角度 θ_u と風下側斜面の傾斜角 θ_d はバルハンのサイズによらず常に一定と見なされる。これは衝突の最中でも成り立つものとする。

- (i) 相似性の仮定: サイズに大小に関わりなく、すべてのバルハンの断面(以下 2D バルハン)は相似な形状をしている。すなわち、風上側の斜面の傾斜角 θ_u と風下側の斜面の傾斜角 θ_d は常に一定に保たれると仮定する(図 3)。さらに、衝突の最中でも θ_u と θ_d は変化しないものとする。これより、風上側のバルハンの尾根の高さを表す変数 $h_1(t)$ 、風下側のバルハンの尾根の高さを表す変数 $h_2(t)$ 、およびそれらの間の谷の底の高さを表す変数 $h_v(t)$ の3変数の組が与えられれば、衝突中の系全体の状態が一意的に決まる(図 2)。またこの相似性により、2D バルハンの形状を特徴付ける量 $A \equiv (\text{バルハンの高さ})/(\text{バルハンの長さ})$ がバルハンの高さによらず定数として決まる。
- (ii) 砂質量の局所保存の仮定: 衝突中の2つのバルハンの各尾根を越えた砂は、直接バルハンから抜け出て行くことはなく、各尾根のすぐ後ろ側の斜面にいったん捉えられるものとする。

以上の仮定のもとに、2D バルハンの衝突過程を表す次のバルハン衝突方程式(ABCDE)が導かれる。

$$\frac{dh_1}{dt} = \frac{Aq(h_1)}{\rho} \left(\frac{1}{h_1 - h_v} - \frac{1}{h_1} \right), \quad (1a)$$

$$\frac{dh_2}{dt} = \frac{Aq(h_2)}{\rho} \left(\frac{1}{h_2} - \frac{1}{h_2 - h_v} \right), \quad (1b)$$

$$\frac{dh_v}{dt} = \frac{Aq(h_1)}{\rho} \left(\frac{1}{h_1 - h_v} \right) - \frac{Aq(h_2)}{\rho} \left(\frac{1}{h_2 - h_v} \right), \quad (1c)$$

ここで、 A は相似性の過程の中で紹介された幾何学定数で正の値をとる。 ρ は 2D バルハン中の砂の面積密度、 $q(h_i)$ ($i=1, 2$) は高さ h_i の尾根を越える砂の流量であるが、ここでは $q(h_i)$ は高さ h_i によらずに一定の値をとるもの、すなわち $q(h_i) = q = \text{const.}$ とする。

4

問7. 上記の相似性の仮定と砂質量の局所保存の仮定より、式(1a)(1b)(1c)を導出せよ。

さて、(1a)(1b)(1c)で表される ABCDE によって、2D バルハン衝突を考える際にひとつ大きな問題

が残っている。これは、ABCDE が変数の同時変換

$$t \rightarrow -t, \quad h_1(t) \rightarrow h_2(t), \quad h_2(t) \rightarrow h_1(t), \quad (2)$$

に関して不変に保たれるという事情である。ここから、方程式(1a)(1b)(1c)は、任意の解について時間的に逆転して、両方の尾根の役割を交換したもの(すなわち風向きを逆転したもの)も解に含まれることが分かる。すなわち時間的に可逆な現象のみを解として持つ。言い換えれば、バルハンの合体という本質的に非可逆な現象な現象を扱うことは、(1a)(1b)(1c)のままではできない。そこで、我々は、先の仮定(i)(ii)に加えて、合体に関する現象論的なルールを模型に付加することにした。

(iii) 合体に関する補助的なルール: バルハンの衝突の途中過程で、低い方の尾根の高さと谷の高さが近づき両者の比がある一定値に達したら、具体的には、関係式 $h_v / h_1 > \alpha$ ($0 < \alpha < 1$) が満たされたときに合体が起こると見る。以下この付加ルールを「ルール(iii)」と呼ぶことにする。

3. 計算機実験と理論解析の結果

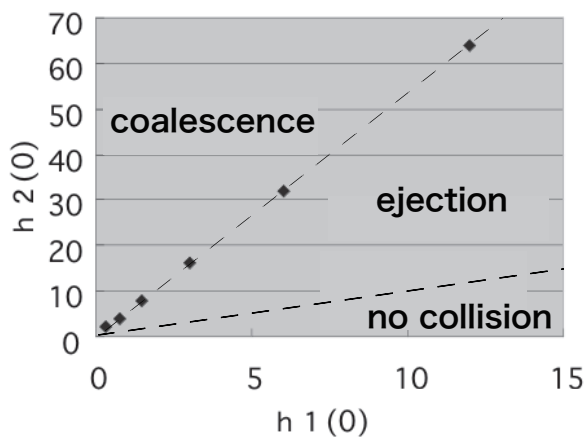


図4 初期の風上側、風下側バルハンの高さの組み合わせ $(h_1(0), h_2(0))$ とバルハン衝突の形態の関係。

ABCDE にルール(iii)を加えて計算機実験をおこなった結果を図4に示した。具体的には、初期(衝突前)の風上側バルハンと風下側バルハンの高さの組み合わせ $(h_1(0), h_2(0))$ を変えながら、衝突実験を行い、合体(coalescence)もしくは押し出し(ejection)のいずれが起こるかについて分類した。ただし、初期の風上側バルハンが風上側バルハンに比べて低くないと衝突は起こらないこと、および初期時刻 $t=0$ として両バルハンの麓が接触しはじめる瞬間を設定したため、 $0 < h_1(0) < h_2(0)$ 、 $h_v(0) = 0$ が満たされる。図4から上流側から衝突していく初期バルハンの高さが下流側バルハンの高さに比べて十分に低い場合に合体、下流側バルハンの高さに近づくにつれて押し出しが起こりやすいという、水槽実験の結果に対応する結果が得られていることがわかる。さらに、初期条件を規定する $h_1(0) - h_2(0)$ 空間における、「合体発生領域」と「押し出し発生領域」の境界として、

$$h_2(0) = \beta h_1(0), \quad (3)$$

のような関係が得られた。ここで β は正の値である。また、先に記したように、図4で $h_1(0) = h_2(0)$ より下の領域では衝突がおこらないに注意されたい。

次に、計算機実験の結果を解析的に考察していく。そのために ABCDE を変形してさらに簡略化する。まず、方程式系(1a)、(1b)、(1c) に対して次の変数を導入して書き換えを行う。

$$u = \frac{h_v}{h_1}, \quad v = \frac{h_2}{h_1}, \quad \xi = \log\left(\frac{h_1}{h_a}\right), \quad (4)$$

ここで h_a は高さの次元をもった正定数である。この書き換えによって ABCDE は次のような 2 変数の微分方程式となる。

$$\frac{du}{d\xi} = \frac{v-1}{u(v-u)} - u, \quad (5a)$$

$$\frac{dv}{d\xi} = \frac{1-u}{v(u-v)} - v. \quad (5b)$$

(4)の定義より ξ は時間の変数そのものではないが、時間とともに単調に増加することがわかっている。そこで ξ を便宜的に時間を表す変数と見ると、(5a)(5b)は 2 次元自励力学系と見なすことができる。さらに $h_a = h_1(0)$ とすることで $\xi(t=0) = 0$ が成り立ち、本来の時間の原点 $t=0$ と便宜的な時間の原点 $\xi(t=0)=0$ が一致することになる。以上の経緯より (5a)(5b)を以下 2 変数 (2V-)ABCDE、もとの ABCDE を 3 変数 (3V-)ABCDE と呼ぶことにする。

2 次元の自励力学系では変数空間の中にベクトル場を描くこと、および初期条件を特定することで、系の時間発展の概要を把握することができる。ここで 3V-ABCDE で与えられた 2D バルハン衝突の初期条件 ($h_v(0)=0$, $0 < h_1(0) < h_2(0)$)は(4)の変数変換を経て ($u(0)=0$, $v(0) > 1$)と書き換えられる。また、ルール(iii)について新しい変数で書き直すと $u(t) > \alpha$ ($0 < \alpha < 1$)となる。

以下では、まず、ルール(iii)の存在を忘れて位相軌道の様子を考え、その後ルール(iii)を含めた考察をおこなう。

(5a)(5b)の変数からなる u - v 空間において、ベクトル場 $\left(\frac{du}{d\xi}, \frac{dv}{d\xi}\right)$ は、 $\frac{du}{d\xi} = 0$ をみたす

u -ヌルクラインと $\frac{dv}{d\xi} = 0$ を満たす v -ヌルクラインで特徴付けられる(図 5)。 u -ヌルクラインのひとつ $u=1$ は図 5 中に点線で描かれている。さらに上に記した初期条件は v -軸上の $v(0) > 1$ の区域にあり、図 5 に描かれたベクトル場をたどっていくと(図の太い矢印の曲線が示すように)、軌道は最終的に v -軸上の別の点 ($0, v(\xi_{final})$)に戻ってくることがわかる。ここで $0 < v(\xi_{final}) < 1$ が満たされている。この終着点の満たす関係式を 3V-ABCDE の変数に戻して表現すると、 $h_v(t_{final}) = 0$ および $0 < h_2(t_{final}) < h_1(t_{final})$ となる。ここで、初期条件として $h_v(0) = 0$ および $0 < h_1(0) < h_2(0)$ が取られていたことを思い出すと、初期点から終着点に至る間に 2 つのバルハンの高さの大小が逆転していることがわかる。また、終着点での関係 $h_v(t_{final}) = 0$ は、2 つのバルハンの麓が衝突開始時と同様にぎりぎり接触している状態を意味し、バルハンの高さの大小関係の逆転したことと合わせて考えると、この直後、押し出しが起きることがわかる。ベクトル場の性質より、同様の初期条件では軌道は類似の経過をたどって、最終的には v -軸上に終着し、押し出しが発生する。すなわち、ルール(iii)を考慮しないかぎり合体は起こらない。

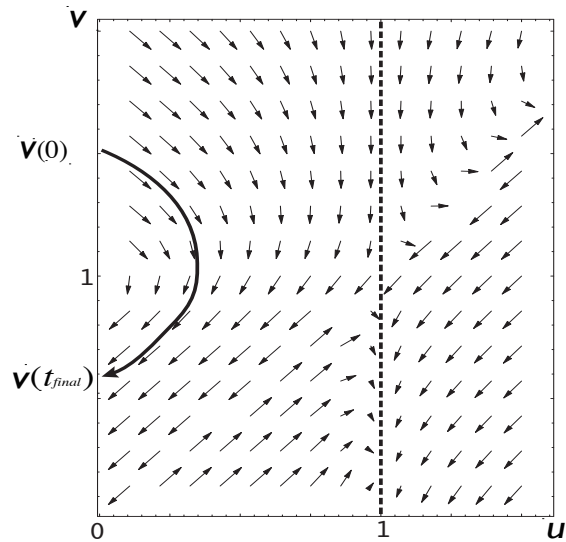


図5 2V-ABCDEにおけるベクトル場。太い曲線は2Dバルハン衝突の押し出しに対応する典型的な軌道。また、点線は u -ヌルラインのうちのひとつを表す。

それでは、ルール(iii)を考慮してみるとどうなるであろうか。ルール(iii)の説明の中で表された合体ルールは $u-v$ 空間の中で軌道が $u=\alpha$ ($0<\alpha<1$)に接触したときに適用される。ここで、バルハン衝突の初期条件は v -軸上にあることを思い出し、かつ、図5で描いたような軌道の概形を考慮すると、軌道が合体の判定条件 $u=\alpha$ ($0<\alpha<1$)に接触するためには初期の $v(0)$ の値が一定値を越えること、すなわち、

$$v(0) > v_c > 1, \quad (6)$$

を満たすこと必要条件となる。ここで v_c は軌道がぎりぎり(6)に接する場合の初期の v の値であり、 $(u(0), v(0)) = (0, v_c)$ を臨界初期値と呼ぶ。一方で $u(0)=0$ でかつ $v(0) < v_c$ を満たす初期条件からはじまる軌道は合体判定条件 $u=\alpha$ に接触することなく、やがて v -軸上に戻り、押し出しが起こることになる。3V-ABCDEの変数で臨界初期値を表現しなおすと

$$v(0) = \frac{h_1(0)}{h_2(0)} = v_c, \quad (7)$$

が成り立つ。この関係は計算機実験で得られた合体と押し出しの境界の実験式(3)に対応し、図4中に描かれた合体(coalescence)と押し出し(ejection)の境界線に当たることがわかる。

以上、2Dバルハンの衝突が初期条件によって、合体か押し出しに分かれることが力学系の基本的な手法によって示された。

4. 結論と展望

本節では、ABCDEと名付けられた簡単な微分方程式模型と付加ルールの組み合わせによって、砂丘のダイナミクスの中でも複雑なものといえるバルハン衝突の過程を記述した。ABCDEに基づいた計算機実験の結果は、水槽実験の結果を定性的に再現している。また、ABCDEをさらに簡略化した2変数微分方程式模型(2V-ABCDE)によって、バルハン衝突の形態を力学系を解析する基本的手法で解析的に分類できることも示された。ABCDEは、その単純さゆえ、適当なルールの付加や実験との対応を経て、今後、より複雑な砂丘のダイナミクスの理論的考察にも応用できると思わ

れる^{11,12)}。

文献

- 1) Werner, B. T., “Eolian dunes: computer simulations and attractor interpretation”, *Geology*, Vol.23, (1995), pp1107-1110.
- 2) Nishimori, H., Yamasaki, H., and Andersen K. H., “A simple model for the various pattern dynamics of dunes”, *J. Mod. Phys. B*, Vol.12, (1998), pp256-272.
- 3) Hersen, P., Douady, S. and Andreotti, B., “Relevant length scale of barchan dunes”, *Phys. Rev. Lett.*, Vol.89,(2002), pp264301-1-4.
- 4) Endo, N. , Taniguchi, K. and Katsuki, A., “Observation of the whole process of interaction between barchans by flume experiments”, *Geophys. Res. Lett.*, Vol.31,(2004), ppL12503.
- 5) Schwämmle, V. and Herrmann, H. J., “Solitary wave behavior of sand dunes”, *Nature*, Vol.426, (2003), pp619-620.
- 6) Katsuki, A., Nishimori, H., Endo, N. and Taniguchi, K., “Collision dynamics of two barchan dunes simulated by a simple model”, *J. Phys. Soc. Jpn.*, Vol.74,(2005), pp538-541.
- 7) Nishimori, H., Katsuki, A., and Sakamoto, H., “Coupled ODEs Model for the Collision Process of Barchan Dunes”, *Theoretical and Applied Mechanics Japan*, Vol.57,(2009), pp174-184.
- 8) 坪田誠,西森拓:『超流動渦のダイナミクス／砂丘と風紋の動力学』培風館(2008)。
- 9) R. C. Ewing and G. A. Kocurek: *Sedimentology* 57, 1199 (2010)。
- 10) P. Vermeesch: *Geophys. Res. Lett.* 38, L22402 (2011) ; この研究内容は *Nature* 479, 9 (2011) の Research Highlight 欄でもわかりやすく紹介されている
- 11) H. Niiya, A. Awazu and H. Nishimori: “Bifurcation analysis of the transition of dune shape under unidirectional wind” *Phys.Rev.Lett.* Vol.108, 158001 (2012)
- 12) L. Guignier, H. Niiya, H. Nishimori, D. Lague, and A. Valance: “Sand dunes as migrating strings”, *Phys.Rev.E* Vol.87, 052206(2013)