

蟻の化学走性と役割分化の模型

中川寛之 (Hiroyuki Nakagawa)

田尾知巳 (Tomomi Tao)*

西森拓 (Hiraku Nishimori)

大阪府立大学工学研究科

Graduate School of Engineering, Osaka Prefecture University

茨城大学工学研究科*

*Graduate School of Engineering, Ibaraki University**

1 はじめに

よく知られているように蟻は群れをなして生きている。この群れのことをコロニーと言ひコロニー内には図 1(b) のように仕事の分担やカーストが見られる [1]。そこには秩序があり、それはもはや社会と呼べるものである。このようにコロニーを形成し共同生活をする昆虫を社会性昆虫といい、蟻の他には蜂などがそうである。この社会性昆虫の社会には人間界のように社会を取り仕切るリーダーは存在しない、人間は主に言葉を通じて情報伝達を行い社会の秩序を保っているが、蟻はフェロモンによる情報伝達で秩序を保っている。

蟻の行列(トレイル)は身近なところで見ることができるが、これもフェロモンによるものであり、トレイルを形成することで効率よく採餌ができると考えられる。図 1(a) は ArmyAnt という種類の蟻のトレイルパターンで、餌の特性によって列をなして襲撃する (column raid)、群れをなす (swarm raid) といったパターンの違いが見られる [6]。また、社会性昆虫は仕事の分担を行っていると前述したが、蟻の採餌に限ってもいくつかの仕事がある考えられる。

これまでも蟻モデルは幾つか提案されているが、トレイルパターンについては Deneubourg らによるもの [2] 等があり、役割分担についても Bonabeau, Theraulaz らによる閾値モデルの提案 [3, 4, 5] がある。我々は蟻の採餌戦略(トレイル戦略、役割分担)と効率との関係に着目した。今回は役割分化モデルの第一歩として、蟻に 2 つの個性がある場合について調べた。

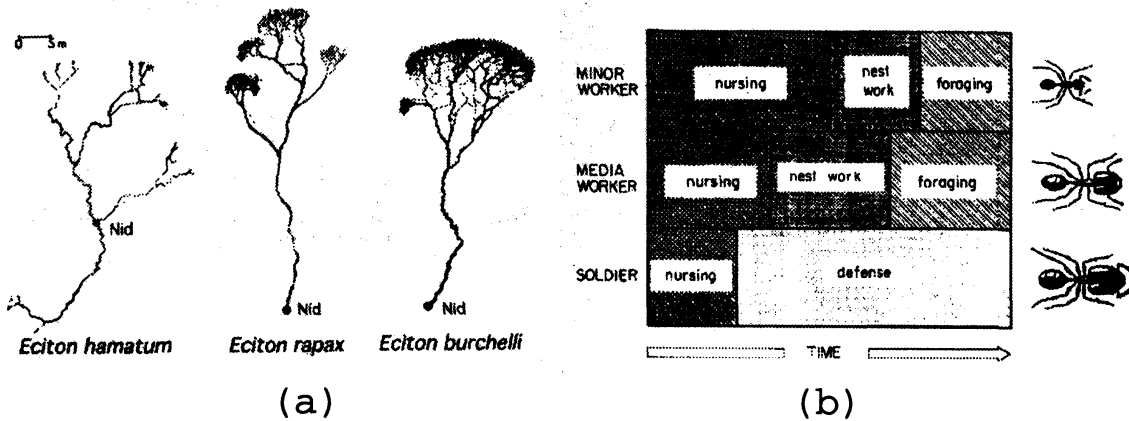


図 1: (a)ArmyAnt のトレイルパターン: *E.hamatum*(column raid) は社会性昆虫のコロニーを常食にし、*E.burchelli*(swarm raid) は節足動物を常食にしており、*E.rapax* はこの 2 つの中間的な常食を持つ。当然それぞれの餌は分布が異なり、*E.hamatum* は餌を稀にしかみつけれないが 1 箇所に大量にあり、*E.burchelli* は餌を容易にみつける事ができるが得られる餌は小量である。[3, 6](b) 成長とともに主として携わる仕事が変わることから、体格差によるカーストの内にも、時間的なカーストが存在する。[1]

2 モデル

個体数 N 、2次元3角格子空間(図 2)を考える。各個体 $ant_i (1 \leq i \leq N)$ は位置 x_i 、状態 $s_i (1 \leq s_i \leq 3)$ 、方向 $d_i (1 \leq d_i \leq 6)$ の変数を持ち $ant_i = ant(x_i, s_i, d_i)$ 、ランダムに 1 個体が選択されフェロモン場に依存してこれらを更新していく。これを N 回繰り返し 1 タイムステップとする。

このとき選ばれた個体は、前方 3 サイト ($\alpha = L, C, R$) から確率 P_α ($P_L + P_C + P_R = 1$) で 1 サイトを選択し(図 2)1 サイト分進み、周りの状況、自身の状態に応じて行動を決定していく。また各個体には内部活性 E_i があり、これは 1 サイト進む毎に減少していく量 $E_i = (1 - \xi_{s_i})E_i$ で、内部活性 E_i が閾値を下回ると強制的に巣に帰される。また、個体間には 2 種類の個性(敏感、鈍感)があり、2 種類のフェロモン(道標フェロモン、足跡物質)を使うものとする。

1. 状態

- ランダム探索状態 ($s_i = 1$)

この状態で巣から餌探索に出発する。フェロモンに依存せず確率 $P_\alpha = 1/3$ で前方 3 サイトから 1 サイトを選択し、フェロモン 1 を放出しながら進んでいく。周辺サイトにフェロモン 2 濃度が閾値を越えるサイトがあればフェロモン探索状態になり、周辺サイトに餌があれば餌量 $food$ に応じて活性化

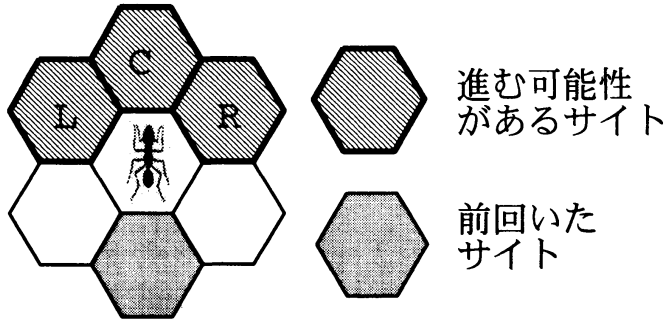


図 2: 2次元3角格子: 各個体はフェロモン濃度によって行動を決定し2次元3角格子上を動く。ランダム探索状態 ($s_i = 1$) ならば前方3サイト ($\alpha = R, C, L$) から1サイトをランダムに選択し、フェロモン探索状態 ($s_i = 2$)、帰巢状態 ($s_i = 3$) ならば現サイト x_i と前方3サイト ($\alpha = R, C, L$) とのフェロモン濃度差 Δ^α に依存した確率 P_α で1サイトを選択し進む、その際、現サイトにフェロモンを残していく。

され $E_i = E(\text{food})$ 、餌を獲得し帰巢状態になる。

- フェロモン探索状態 ($s_i = 2$)

現サイト x_i と前方3サイトとのフェロモン2濃度差 $\Delta_2^\alpha \equiv \rho_2^\alpha - \rho_2(x_i)$ に依存した確率 $P_\alpha = \exp(\beta \Delta_2^\alpha) / Z$ で1サイトを選択し、フェロモン1を放出しながら進んでいく。周辺6サイトのフェロモン2濃度が閾値を下回るとランダム探索状態になり、周辺サイトに餌があれば活性化され $E_i = E(\text{food})$ 、餌を獲得して帰巢状態になる。

- 帰巢状態 ($s_i = 3$)

餌を獲得し帰巢する個体の状態。現サイト x_i と前方3サイトとのフェロモン1濃度差 $\Delta_1^\alpha \equiv \rho_1^\alpha - \rho_1(x_i)$ に依存した確率 $P_\alpha = \exp(\beta \Delta_1^\alpha) / Z$ で1サイトを選択し、フェロモン2を放出しながら進んでいく。周辺サイトに巣があれば餌を置き、ランダム探索状態になり再び餌探索に出る。またここでも活性化される $E_i = E_{\text{nest}}$ 、ただし E_{nest} は定数とする。

2. 個性 (敏感蟻と鈍感蟻)

敏感蟻、鈍感蟻とは、フェロモンに対する感度が良い敏感蟻と、感度の悪い鈍感蟻である。この2個性の混合を特徴づけるパラメータとしては、それぞれ(敏感: +, 鈍感: -)の個体数 n_+, n_- ($n_+ + n_- = N$)、それぞれの個体のフェロモンに対する感度 c_+, c_- ($c_+ > c_-$) があり、具体的な行動の違いは進行方向決定の確率 P_α に感度 $c_\pm$ を次のように作用させる。

$$P_\alpha = \exp(\beta \Delta_j^\alpha c_\pm) / Z \quad (\alpha = L, C, R, j = 1, 2) \quad (1)$$

3. フェロモン

実際の蟻はひきおこす行動によって数種類のフェロモンを使い分けている、例えば道標フェロモン、警報フェロモン、性フェロモン等である。我々のモデルは採餌行動のモデルであるので、モデル中でいうフェロモンとはトレイル形成のためのものになる。

モデルでは各個体は2種類のフェロモンを使うものとする。実際の蟻で言うところの足跡物質と道標フェロモンであるのだが、足跡フェロモン(フェロモン1)、道標フェロモン(フェロモン2)としてモデルに導入する。前述したように各個体は1サイト進む毎に状態 s_i に応じてフェロモン1、2を感知、放出する。放出量 $\eta_j(j = 1, 2)$ とし

$$\rho_j = \rho_j + \eta_j E_i \quad (i = 1, 2, \dots, N, j = 1, 2) \quad (2)$$

とする。また、フェロモンは1タイムステップあたり蒸発率 $\kappa_j(j = 1, 2)$ で蒸発し、拡散係数 $D_j(j = 1, 2)$ で拡散する。ただし今回は拡散係数はフェロモン1、2共通($D = D_1 = D_2$)とする。よって、フェロモン場の時間発展は

$$\dot{\rho}_j = D \nabla^2 \rho_j - \kappa_j \rho_j \quad (j = 1, 2) \quad (3)$$

と書ける。つまり、フェロモンの性質を特徴づけるパラメータは放出量 η_j 、蒸発率 κ_j 、拡散 D である。

フェロモン1、2は放出量、蒸発率の値が違って、フェロモン1は放出量、蒸発率ともに大きく、フェロモン2はともに小さい($\eta_1 > \eta_2, \kappa_1 > \kappa_2$)ものとした。これはフェロモン1、2が違うタイムスケールを持っている事を意味し、フェロモン1は長期記憶にフェロモン2が短期記憶に適しているものであるといえる。我々のモデルでは、このタイムスケールの違いがトレイル分岐に重要な役割を果たしているという事がわかっている [8]。では実際の蟻ではどうなのであろうか。餌を獲得した蟻は揮発性の道標フェロモンを放出しながら帰巢し、コロニーの仲間は道標フェロモンをたよりに餌場に向かう [1]。逆に巣に帰る時は、太陽コンパス等との併用も考えられるが足跡として残された不揮発性の体表炭化水素、足跡物質の濃度勾配を利用している [7] と言われている。

3 シミュレーション

個体数 $N = 500$ 、周期境界でむすばれた 150×150 の2次元3角格子空間上に巣から等距離に2箇所の餌場を設置し(図3(b))、その餌場に写像 $food_{t+1} = food_t + M - \left(\frac{M}{100}\right)$ を用いて餌の供給を行う(図3(a))。初期に全個体は巣に配置

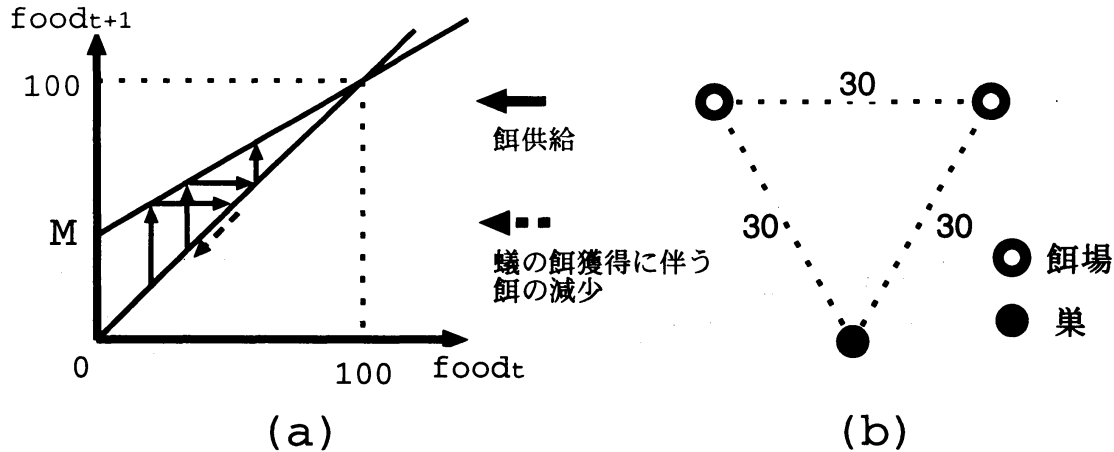


図 3: (a) 餌の供給法: M とは、餌の供給量の変数であり、蟻一匹が持ち帰る餌の量 ($unit$) は一定で $unit = 1.0$ とする。(b) 巣と餌場の配置: 巣と2箇所の餌場が正三角形の頂点になるように設置する。今回、巣と餌場の距離は30サイトとした。

し、ランダム探索状態 ($s_i = 1$) であり、シミュレーション空間上のフェロモン濃度は0とする。

今回は敏感蟻の感度を $c_+ = 1$ とし、「鈍感蟻の感度 c_- 」と全個体数 $N = n_+ + n_- = 500$ で「敏感蟻の個体数 n_+ 」をコントロールパラメータとして、幾つかの餌供給量について c_- と n_+ が採餌効率 EFF にどのように影響するかについて調べた。

4 結果・考察

まず採餌効率 EFF を『1タイムステップに全個体が獲得する餌量』、 EFF_+ を『1タイムステップに敏感蟻1匹が獲得する餌量』、 EFF_- を『1タイムステップに鈍感蟻1匹が獲得する餌量』と定義する。

餌供給量 M それぞれに、採餌効率 EFF を最大にする鈍感蟻の感度 c_- 、敏感蟻の個体数 n_+ の組み合わせがある事がわかった(図4(a))。図からわかるように、敏感蟻ばかり500匹 ($N = n_+ = 500$) の集団よりも鈍感蟻が一部混入された集団のほうが採餌効率は高くなっており、しかも最大効率をあげる (c_-, n_+) 組み合わせは、餌供給量が少ないほど敏感蟻の個体数 n_+ が少なくなり、餌供給量が多いほど敏感蟻の個体数 n_+ が多くなっている。また、鈍感蟻の感度 c_- は餌供給量 M によらずある程度以上の鈍感さが必要であり、逆に中途半端な鈍感さ ($c_- = 0.1$) では効率が少し下る傾向も見られた。

このように鈍感蟻の混入によって採餌効率が上がった理由として次の2つが考

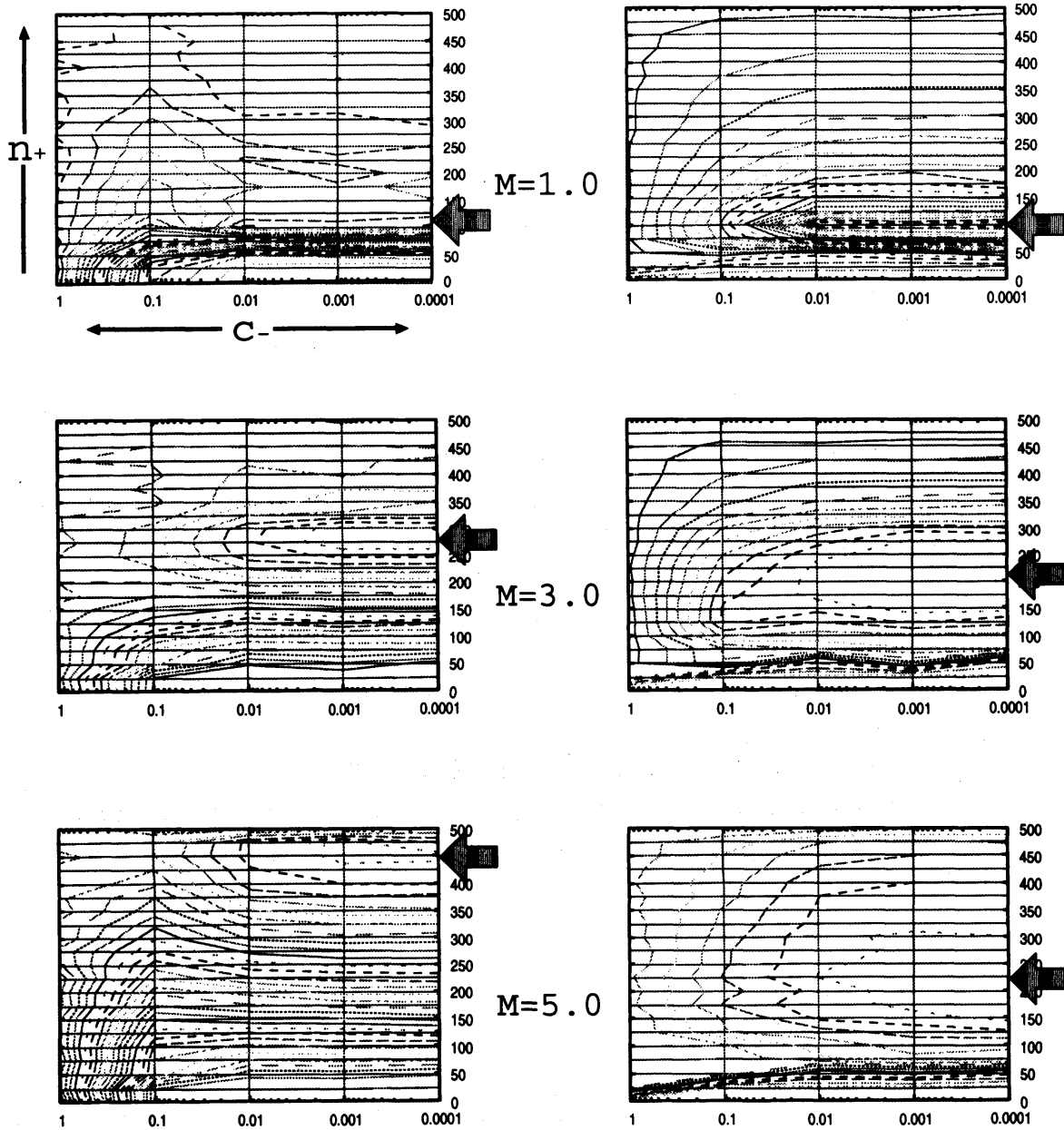
(a) EFF (b) EFF_+

図 4: 採餌効率の等高線。横軸は鈍感蟻の感度 c_- 、縦軸は全個体数 500 中の敏感蟻数 n_+ ($N = n_+ + n_- = 500$)。上から餌供給量 (図 3 参照) $M = 1.0, 3.0, 5.0$ 。図中の矢印マークは効率がピークの部分。

(a) EFF : 1 タイムステップあたりに全個体が獲得する餌量

(b) EFF_+ : 1 タイムステップあたりに敏感蟻 1 匹が獲得する餌量

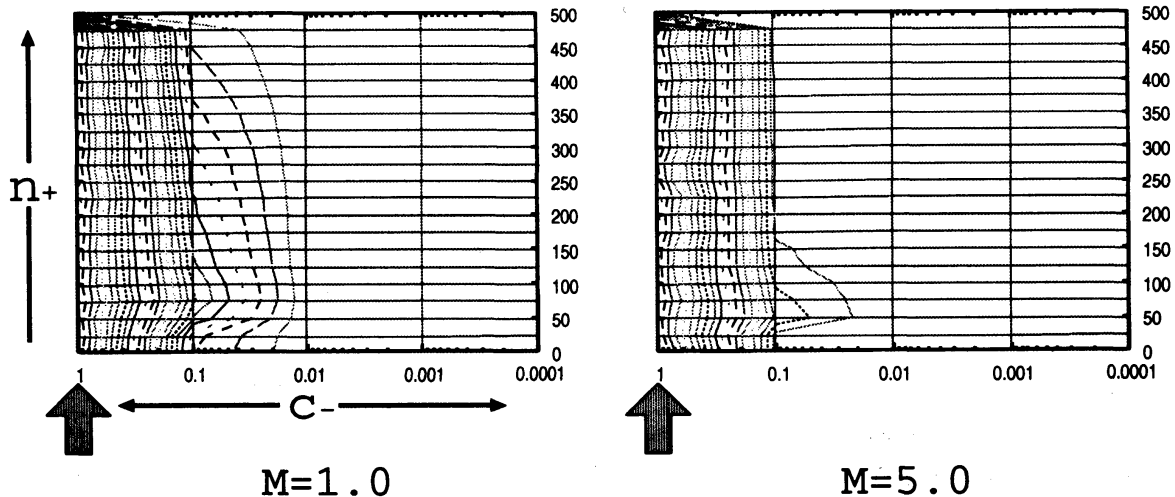


図 5: 採餌効率の等高線。EFF₋: 1 タイムステップあたりに鈍感蟻 1 匹が獲得する餌量。横軸は鈍感蟻の感度 c_- 、縦軸は全個体数 500 中の敏感蟻数 n_+ ($N = n_+ + n_- = 500$)。餌供給量 (図 3 参照) は左が $M = 1.0$ 、右が $M = 5.0$ 。図中の矢印マークは効率がピークの部分。

えられる。

鈍感蟻の効用

- 『トレイルの安定』

鈍感蟻によって巣周辺のフェロモン 1 のガウス場が強められ、トレイルが安定する。巣と餌場の間に直線的にトレイルが形成され、巣餌場間を最短距離で往復することが容易になる。

- 『新しい餌場の発見』

片方の餌場に向けてトレイルを形成、採餌を行っていて餌供給が十分でなく餌が不足がちな場合、もう一方の餌場を開拓する必要がある。この時、敏感蟻は既存のトレイルに忠実に従うが、フェロモンに忠実には従わない鈍感蟻は、もう一方の餌場を発見しやすい。

図 4(a) において $M = 5.0$ でも鈍感蟻が一部混入している ($n_+ = 450, n_- = 50$) 集団が最大効率をあげている。つまり餌供給が十分であるような状況でもある程度の鈍感蟻が必要ということであり、この場合は鈍感蟻の効用の『新しい餌場の発見』は当てはまらないので、50 匹の鈍感蟻は『トレイルの安定』に貢献していると考えられる。では、餌供給が十分でない場合はどうなのであろうか、図 4(a)(b) を見比べると EFF の最大効率の変化と同じように EFF_+ の最大効率も

変化していることがわかる。 $M = 1.0$ では EFF と EFF_+ が最大効率をあげる (c_-, n_+) 組み合わせは一致しており、 $M = 3.0$ 、 $M = 5.0$ となるに従って、少しずつ EFF_+ の最大効率のピークはなだらかになり、 EFF とずれてはくるが、餌供給量によって様子が変わっており、各個性の混合数によって EFF_+ は変化する。一方、 EFF_- は図5からわかるように餌供給量に関係無く同じような性質を示し、各個性の混合数にもまったく影響をうけずに常に低い値である。よって、個性の混合による EFF の変化は敏感蟻の働きによるものが大きく、鈍感蟻は直接は EFF に貢献していないことがわかる。しかし、鈍感蟻の混入によって敏感蟻の効率 EFF_+ が大きく変化しているの、鈍感蟻は敏感蟻を効率良く働かせることによって間接的に EFF に貢献しているのである。以上のことから、鈍感蟻混入の効用としては『トレイルの安定』が大きいと思われる。我々は『新しい餌場の発見』効果も多少はあると考えているのだが、現在のところそれを明確に示すことができていない。餌供給法、餌場の数など設定を変えれば『新しい餌場の発見』効果が見えるかもしれない。

前述のように鈍感蟻は間接的に EFF に貢献しており、敏感蟻は鈍感蟻の混入によって高い効率をあげることができる。 EFF_+ に注目してみると図4(b)の最大効率の等高線の値は $M = 1.0$ で $EFF_+ = 0.012$ 、 $M = 3.0, 5.0$ で $EFF_+ = 0.015$ である。巣餌場間を最短距離で往復すると60サイトなので、 EFF_+ は $1/60 = 0.0166$ が物理的な限界となることを考えると、敏感蟻は限界近くまで働かされていることがわかる。

5 おわりに

このモデルでは鈍感蟻による効用は『トレイルの安定』効果が大きく、『新しい餌場の発見』効果は明確にすることができなかった。しかし、フェロモンに対し敏感な個体と鈍感な個体を混合するだけでも採餌効率を上げることができたことから、集団における多個性の重要性を示すごく簡単な例になる。

鈍感蟻が帰巢時も鈍感であるこのモデルでは『新しい餌場の発見』は難しいのかもしれない。しかし、餌供給法を変え餌場の数を増やすなどして、餌供給の不安定性を増せば鈍感蟻のままでも『新しい餌場の発見』効果を明確にできるのではないかと考えている。

我々のモデルはトレイルパターンと役割分担を同時に見る事ができ得るモデルであり、今後はトレイルパターンと役割分担の総合的な理解も目指したい。

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] Bonabeau, E., G. Theraulaz, and J.-L. Deneubourg. "Fixed Response Thresholds and the Regulation of Division of Labour in Insect Societies." *Bull. Math. Biol.* **60** (1998):753-807
- [5] Theraulaz, G., E. Bonabeau, and J.-L. Deneubourg. "Threshold Reinforcement and The Regulation of Division of Labour in Insect Societies." *Proceeding Roy. Soc. London B* **265** (1998):327-335
- [6] William H. Gotwald, Jr, ARMY ANTS (Cornell University Press, 1995)
- [7] 山岡亮平, 秋野順治, 環境昆虫学 第32章 (東京大学出版会, 1999)
- [8] 千綿祐平 卒業論文 (大阪府立大学, 2000)