九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

アリの採餌行動における意思決定とゆらぎ : 数理モデルと行動実験による複合的アプローチ

西森, 拓
広島大学大学院理学研究科

西村, 信一郎
広島大学大学院理学研究科

竹内, 理人
広島大学理学部

https://doi.org/10.15017/1807493

出版情報：応用力学研究所研究集会報告. 26AO-S2 (9), pp.53-59, 2015-03. 九州大学応用力学研究所
バージョン：
権利関係：

KYUSHU UNIVERSITY

応用力学研究所研究集会報告 No.26AO-S2
「非線形波動研究の現状 — 課題と展望を探る—」（研究代表者　増田　哲）

Reports of RIAM Symposium No.26AO-S2

State of arts and perspectives of nonlinear wave science

Proceedings of a symposium held at Chikushi Campus, Kyushu Universiy,
Kasuga, Fukuoka, Japan, October 30 - November 1, 2014

Article No. 09 (pp. 46 - 52)

アリの採餌行動における意思決定とゆらぎ — 数理モデルと行動実験による複合的アプローチ —

西森 拓（NISHIMORI Hiraku），西村 進一郎（NISHIMURA Shin-ichiro），竹内 理人（TAKEUCHI Rito）

（Received 17 January 2015; accepted 12 February 2015）

Research Institute for Applied Mechanics
Kyushu University
March, 2015

アリの採餌行動における意思決定とゆらぎ
—数理モデルと行動実験による複合的アプローチ—

広島大学大学院理学研究科　西森拓　(MOSHIMORI Hiraku)
広島大学大学院理学研究科　西村信一郎　(NISHIMURA Shin-ichiro)
広島大学大学理学部　竹内理人　(TAKEUCHI Rito)

概　要　本研究において我々は、数理モデルを用い、アリの化学走性にゆらぎ (エラー) の効果を付与し、採餌効率とゆらぎの関係を調べた。その結果、ある給餌環境の変化に応じて、「最適採餌集団」が、同等のエラーをもった「一様集団」から、高いエラー率をもったアリとエラーがほとんどないアリの「2 極混合集団」に鋭く転移することがわかった。

1 はじめに

アリはハチと共通の祖先から進化し、個々の構造や振る舞いを単純化させる一方で、コロニー (巣を共有する集団) としての協調行動を複雑化させ、現在地球上のほとんどの地域で繁栄を謳歌している [1]。多くの種のアリは、コロニー単位で共通するフェロモンを分泌・追従することで、巣と遠く離れた餌場の間に安定した輸送経路 (トレイル) を構築し、安全で効率的な集団採餌を行う。一方で、状況に応じてフェロモン以外の情報も利用する。例えば、トビイロケアリは一定の条件下、餌を摂取の前後で、主としてフェロモンに頼った歩行から視覚情報に頼った歩行に切り替える (図 1)。同じくトビイロケアリは、自然のトレイル上の濃度に近いフェロモンには誘因されるものの、それに比べて非常に濃いフェロモンを塗布した経路を避けて歩行することも実験により判明している。これらの例は、フェロモンという「情報仲介物質」に対するアリの応答様態の多様性を示しており、近年になって、これらの知見が蓄積されつつある。

一方、Deneubourg らは、今からおおよそ 30 年前に、フェロモンへの応答性に関して、上の例とは異なった視点、すなわち、「応答の不確実性」 に注目した [2, 3, 4] 。Deneubourg らは、 それ以前に行われた 2 種のアリ (シワアリ、コヌカアリ) に対する追従実験 [5] について考察を行った。それらの実験では、あらかじめ巣の出口と餌場を結ぶ線上に十分な量のフェロモンをセットし、空腹のアリを巣から放ったが、巣の出口からごく近傍の餌場にさえたどり着けないアリが高い比率を占めた。フェロモンへの追従はアリの集団採餌にとって最も根幹をなす要件のはずである。にもかかわらず、なぜ簡単な経路追従に失敗するのか。その意味を探る中で、Deneubourg らは、フェロモンへの「応答の不確実性」自体が、アリが獲得した採餌戦略の一部をなしているのではと考え、これをエラー戦略 (Strategy of errors) と呼び [4]、エラー戦略の効果を簡単な数理モデルで検証した。

ただし、エラー戦略の議論は、その後十分に進展していない。実験で、示されているのは、あくまでも個体レベルのフェロモントレイル追従エラーであり、個々のエラーがコロニー全体の採餌効率にいかに影響するかを実験的に調べるという実験は、まだ試みられていない。また、Deneubourg らの数理モデルは、システムを大幅に単純化しており、とくに、同等な失敗度をもった「一様アリ集団」を仮定して採餌戦略をモデル化している。

我々のグループでは、トビイロケアリを飼育し、ここから行動の特性に関する多くの実データを取得しつつある [6, 7]。本論文で用いるマルチ・エージェントモデル [10] では、実際のアリの行動を、種々のパラメータや行動ルールとしてできるだけモデルに忠実に取り入れた。これにより、従来のものより現実に密着したアリの採餌戦略をモデルベースで考察することが可能になっ

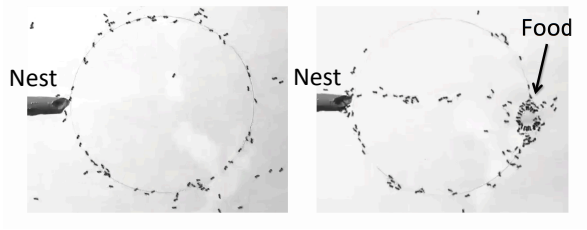

図 1: 餌 (砂糖水) の摂取の前後でのアリの行動の変化を表した実験画像 [6]。左図・右図とも左端には巣からの出口経路があり、そこから円状に、(あらかじめ抽出した) 道しるベフェロモンを塗っておく。また、右図では円状経路の右端部分に一定量の餌 (砂糖水) を設置するが左図では餌は配置していない。 餌がないとき (左図) はアリは実験の最後まで道しるベフェロモンに沿って餌を探索し続けるが、餌があるとき (右図)、アリは実験開始後短時間で餌を結ぶ直線経路を構築する。これは、餌の摂取によってアリの行動が、局所的な化学情報 (フェロモン濃度場) に依拠したものから、化学情報以外 (視覚情報と思われる) にも依拠したものに切り替わるためである。

た。その結果、エラー戦略において、システムの非一様性が重要な場合があり [8, 9]、採餌環境に応じて、最適なエラー戦略間の交代がおこることがわかった。以下、我々のモデルと計算結果を記していこう。

2 模型

各エージェントは、後に示すような固有の状態をもち、各自のタスクを実行する。エージェントの目標はフィールド上に置かれた餌を巣に持ち帰ることであり、エージェントが Food セルから採餌を行うことによって各 Food セルに割り当てられた餌量が減少する。

2.1 場の基本的な設定

シミュレーションフィールド (図 2) は 256×256 の六角格子で構成されており、周期境界条件である。フィールド上には 1 つは Nest セルと 2 カ所 (もしくは 3 カ所) の Food セルが配置されている。初期状態において、Food セルは Nest セルから等距離 d に成るよう配置されている。Food セルには、砂糖水のような餌を模した動かない Food セルと、アリの餌となるような昆虫を模した動く Food セルの 2 種類がある。巣と餌の距離 R、巣から見た異なる餌場間の相対角度を θ とする。各餌場での餌の量は各時間ステップで餌場に着いたアリの量に比例して減少し、またアリが居ない場合は式 (2.3) に従ってある飽和値まで時間とともに回復していく。

2.2 個々のアリのダイナミクス

エージェント集団は $N_{total} = 500$ のエージェント (=アリ) で構成され、1 モンテカルロステップごとに N_{total} 回重複込みでエージェントを乱択し、エージェントを移動させる。エージェントはアリと同様に、視覚情報と彼らの放出するフェロモン情報を元に行動する。エージェントはセルを

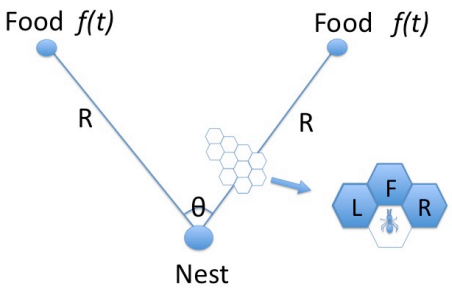

図 2: マルチ・エージェントモデルによる計算機実験における場の設置状況。場は、6 角形格子で構成されており、その中に一カ所の巣セルと 2 カ所の餌場セルが設置されている。巣と餌の距離 R、巣から見た異なる餌場間の相対角度を θ とする。各餌場での餌の量は各時間ステップで餌場に着いたアリの量に比例して減少し、またアリが居ない場合は式 (2.3) に従ってある飽和値まで時間とともに回復していく。

占有せず、自分のセルの近傍セルのいずれかの方向を向いているものとする。エージェントは前方セルかその左右いずれかの方向 (L,F,R) に移動することが出来る。移動方向を決定した後、その方向へ向きを変え移動を行う。

エージェントの状態は探索モード (Exploring Mode)・帰巣モード (Homing Mode)・緊急帰巣モード (Emergency Homing Mode) の 3 つの運動モードを遷移する (図 3)。

運動モード 1—探索モード

初期状態ではエージェントはこのモードで Nest セルを出発し、餌を探索する。エージェントは確率的に進行方向を決定する。進行可能なセルを $x_i\,(i \in \{L,F,R\})$ とするとき、その方向へ進む確率 P_i は、

$$P_i = \frac{g\left(\rho\left(x_i\right)\right)}{\sum_{j\in\{L,F,R\}} g\left(\rho\left(x_j\right)\right)} \tag{2.1a}$$

$$g\left(\rho\left(x_i\right)\right) = \left(\alpha\rho\left(x_i\right)+z\right)^h \tag{2.1b}$$

で与えられる [3][1]ただし、$\rho\left(x\right)$ はセル x におけるフェロモン濃度、h は正定数、z も正定数で分布のシフトパラメータである。α はエージェントのフェロモン追従度をあらわす。言い換えると、α が大きくなるにつれ、フェロモンで作られた採餌経路をより正確に追従する。これが本モデルのキー・パラメータである。固定された Food セルに到達し採餌に成功すると帰巣モード（q_2）へ遷移する。また、巣を出て一定時間 T_{max} が経過しても採餌できない場合は緊急帰巣モードへ遷移する（q_3）。

運動モード 2—帰巣モード

エージェントは餌場にたどり着き餌を採取した後帰巣モードとなり、巣に餌を持ち帰るために巣を目指して移動する。探索モード（q_1）と同様にフェロモン情報を元に移動するが、移動方向が巣の方向と大きく異なる場合には、巣の方向へ向きを補正する。巣に到達したら探索モード（q_1）

[1](2.1b) のように、フェロモン濃度に線形にアリが反応して歩行進路を決めるモデルは文献 [3] をはじめとして多く用いられてきたが、本研究のようにフェロモンへの追従度を表すパラメータ α を陽に含み、これに個体依存の非一様性を付与させた例はない。

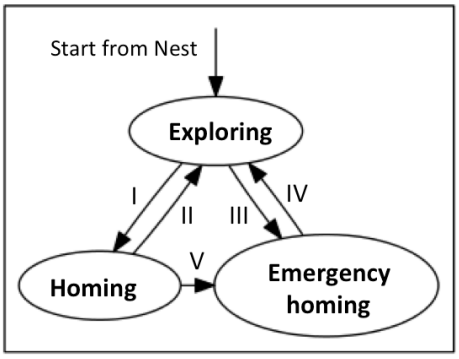

図 3: 運動モード間の遷移図, (q_1) 探索モード (Exploring), (q_2) 帰巣モード (Homing), (q_3) 緊急帰巣モード (Emergency homing)

へ遷移する。巣を出て一定時間 T_{max} が経過しても帰巣できない場合は緊急帰巣モードへ遷移する (q_3)。帰巣モードのエージェントは他のエージェントを餌場に誘引するため、各移動ごとに自分のいるセルの上に一定量のフェロモンを塗布する。

運動モード 3—緊急帰巣モード

エージェントは巣から出て一定時間 T_{max} 以内に採餌に成功し巣に戻ることが出来ない時、緊急帰巣モードへ遷移し餌を捨てて巣を目指す。移動方向の選択は帰巣モード（q_2）と同様であるが、フェロモンは塗布しない。巣に到達したら探索モード（q_3）へ遷移する。

2.3 フェロモン場の時間発展

セル x における近傍セルを $x_j (j \in \{1,2,3,4,5,6\})$、現在時刻を t とするとき、1 ステップ後 $t+1$ におけるセル x のフェロモン濃度 $\rho(x,t+1)$ は、時刻 t におけるセル x のフェロモン濃度 $\rho(x,t)$ を用いて次の式で与えられる。

$$\begin{aligned} \rho(x,t+1) = & \rho(x,t) \\ & + D\left(\sum_{j=1}^{6} \frac{\rho(x_j,t)}{6} - \rho(x_j,t)\right) \\ & - e\rho(x_j,t) \end{aligned} \tag{2.2}$$

ここで e は単位時間あたりのフェロモンの蒸発係数、D はフェロモンの拡散定数である。

2.4 餌量の時間変化

フィールドには餌場を 2 カ所配置する (図 2)。各エージェントが餌場に到達し餌を採取することで餌量は一定量減少するが、餌量は時間とともに回復するものとする。餌の回復の早さを表すパラメータとして正定数 G_{food} を与える。餌場 $i (i \in 1,2)$ の餌の量 f_i の時間発展は各々独立にルール

$$f_i(t+1) = f_i(t) + G_{food}\left(1 - \frac{f_i(t)}{100}\right) \tag{2.3}$$

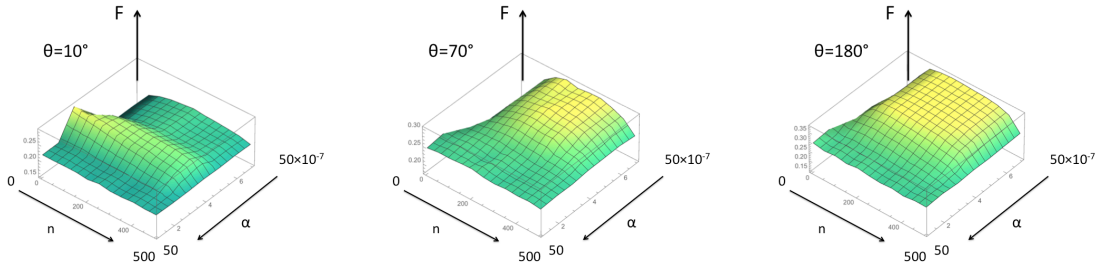

図 4: 餌場を 2 カ所、巣と餌場の距離を $R = 50$ と保った場合の、採餌効率 $F(N_{iacc}, \alpha)$ の計算結果。

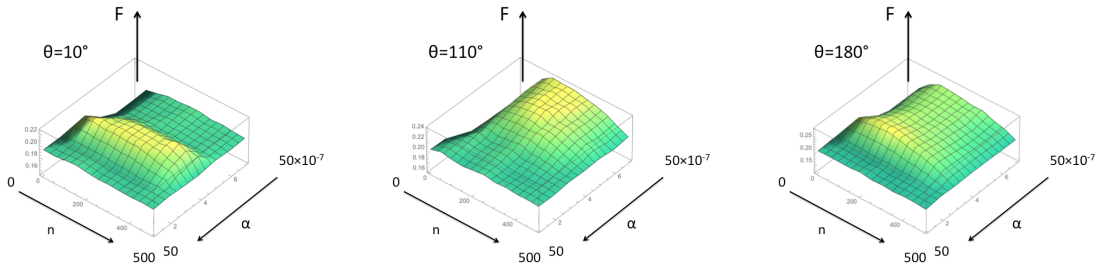

図 5: 餌場を 2 カ所、巣と餌場の距離を $R = 60$ と保った場合の、採餌効率 $F(N_{iacc}, \alpha)$ の計算結果。

に従って回復していく。

3 計算

3.1 集団としてのエラー戦略の設定

各エージェントのフェロモン場への追従に関する正確さは (2.1a)(2.1b) で導入した α によって決定する。エージェント集団 $\{j \mid j \in \{1,2,\cdots,N_{total}\}\}$ における α_j の分布により、集団としてのエラー戦略が規定される。簡単のため、今回の計算では、各集団には最大 2 種類のエージェント「正確アリ」と「不正確アリ」しか含まれていないものとする。「正確アリ」はフェロモンへの追従度として、$\alpha = \alpha_{acc} = 50$ をもつ。一方で「不正確アリ」は $\alpha = 50 \times \alpha_{iacc}$ $\left(\alpha_{iacc} \in \{1, 10^{-1}, \cdots, 10^{-7}\}\right)$ を定数としてもつとする。$0 \leq N_{acc} \leq N_{total}, N_{iacc} = N_{total} - N_{acc}$ をそれぞれ「正確アリ」、「不正確アリ」の個体数とする。

今回の計算では、各集団のエラー戦略は、二種類のエージェントの混合比と「不正確アリ」のフェロモン追従度、すなわち、二つのパラメータ、$\{N_{total}, \alpha_{iacc}\}$ によって決定されるものとし、これらの組み合わせの中でどのようなエラー戦略が有効となるのか、図 2 で与えられた場の給餌環境のパラメータ θ および R を変化させながら、計算機実験を行い、採餌効率 F を計算する。ここで採餌効率 F とは、一定時間あたりに、500 匹のエージェントの集団が巣に餌を持ち帰った総量である。

3.2 計算結果

計算結果は以下のとおりである。ここでは、２カ所 (もしくは３カ所) の餌場と巣の間の距離 R と餌場間の相対角度 (３カ所の場合は隣接餌場間の相対角度)θ を変化させ、各 θ 毎の採餌効率 F を、集団のエラー戦略を特徴付ける２つのパラーメータ $\{N_{iacc}, \alpha_{iacc}\}$ の組毎に計算する。得られた結果 $F(N_{iacc}, \alpha_{iacc})$ を図示し、これをパラメータ空間における「ランドスケープ (地形)」と見立て、その特徴を見ていく。(ただし、図 4,5,6 中では α_{iacc} の軸の代わりに $\alpha = 50 \times \alpha_{iacc}$ を用いた。そのため、以下、パラメータの組み合わせを $\{N_{iacc}, \alpha\}$ と表示する。)

図 4 は、巣・餌場間距離を $R = 50$ と固定して、餌場の相対角度 θ を変えていったときのランドスケープ $F = F(N_{iacc}, \alpha)$ である。$\theta = 10^\circ$ の場合 (図 4(左))、$N_{iacc} = 0$ の軸上でピーク値を得る。これは、フェロモン追従に一定の度合いで失敗する同等のアリから構成されるコロニーがもっとも高い採餌効率を達成することを示している。すなわち、先に紹介した Deneubourg らの計算と同じく、一様なアリ集団からなるエラー戦略の有用性を示唆している。ただし、この「一様エラー戦略」の有効性は、($R = 50$ と固定したまま)θ を増加させることで、変化していく。図 4(中) は、$\theta = 70^\circ$ としたとき、図 4(右) は、$\theta = 180^\circ$ としたときのものである。ともに、$\theta = 10^\circ$ の場合と大きく異なり、最大の採餌効率が、すなわち $\alpha = 50 \times 10^{-7}$ の軸上で得られる。これは、試行された α の中で最も小さい α の値を持つアリ N_{iacc} 匹と、最もフェロモン追従度が高いアリ $N_{total} - N_{iacc}$ 匹が混合した、いわば「二極混合集団」が、最大採餌効率を持つということを表し、一様エラー戦略とは大きく異なった様相の最適エラー戦略を見せる。同様の、二極混合集団による効率的採餌は、($R = 50$ と固定したまま)θ を $\theta = 180^\circ$ まで変化させても保持される (図 4(右))。すなわち、一様エラー戦略に比べて、非一様なエラー戦略の方が、より広いパラメータの範囲で、有効性を発揮するといえる。図では示していないが、$R = 50$ に保ったまま餌場を 3 カ所にした場合も、同様の結果が得られる。ただし、一様エラー戦略から非一様エラー戦略へ転移する θ の値は、餌が２カ所の場合に比べて、より狭い角度に変位している。すなわち、餌場が 2 カ所の場合よりさらに広い範囲の θ で、非一様なエラー戦略が最適な採餌戦略となる。

次に、餌場を２カ所として、巣と餌場の距離を $R = 60$ とした場合の $F(N_{iacc}, \alpha)$ を図 5 に示した。この場合に θ の増加とともにおこるランドスケープの変化は、$R = 50$ の場合と似ているように見えるが、いくつかの点で $R = 50$ と明確な違いが認められる。第 1 の点として、$\theta = 10^\circ$ のとき最大効率を示す位置が、一様エラー戦略 (左奥の辺に沿った位置) から少しずれている (図 5(左))。ただし、図 5(左) の $F(N_{iacc}, \alpha) = (50, 50 \times 10^{-3})$ 付近から N_{iacc} をほぼ保ったまま α 方向に伸びる「尾根線」は、図 4, 図 5 における $\theta = 10^\circ$ の場合のランドスケープ内にも見られる。これは、異なる餌場の間の距離が近い場合、集団に求められるアリの不正確さは、あくまでも「弱い不正確さ」である、ということを示している。$\theta = 10^\circ$ から増大するとともに、きわめて不正確なアリと正確なアリの「二極混合集団」が最大の採餌効率を示すようになること (図 5(中)) は $R = 50$ の場合と同様であるが、さらに $\theta = 10^\circ$ を増大していくと、再び「弱い不正確さ」をもつアリを含む非一様エラー戦略が最適となる。

4 結論と展望

以上、実際のアリの行動に即した、計算機モデル (マルチ・エージェントモデル) を構成し、計算機実験を通じて、アリの採餌戦略におけるエラー戦略の意義とその多様性を論じた。情報伝達の不確実さ (ゆらぎ) が、生き物のミクロなレベル (細胞内) でのダイナミクスで重要な役割を果たしていることは、最近明らかになってきたが、今回論じたように、生き物の集団という巨視的なス

ケールにおいても不正確さが種の生存戦略において一定の役割を果たし得ると思われる。ただし、多数の要素からなる系の機能や戦略において、不正確さの多様性という観点からの研究は、まだほとんどなされていない。本稿では、アリの採餌の計算機実験の結果を中心に集団レベルでの非一様エラー戦略の多様性の意義を示したが、筆者らは、より数理的な側面からの非一様エラー戦略の定式化と解析も並行して進めている。今後このような観点から、現象と数理科学を結びつける様々な研究が進むことが望まれる。

参考文献

[1] B. Hölldobler and E. O. Wilson, *The Ants,* Belknap, Cambridge (1990).

[2] J. L. Deneubourg, S.Aron, S.Gross and J. M. Pasteels, The Self-organizing Exploratory Pattern of the Argentine Ant. J. Insect. Behav. 3, (1989)159-168.

[3] J. L. Deneubourg, S. Goss, N.Franks, and J.M. Pasteels, The blind leading the blind: Modeling chemically mediated army ant raid patterns. J. Insect. Behav. 2, (1989)719-725.

[4] J. L. Deneubourg, J. M. Pasteels, J. C. Verhaeghe, Probabilistic Bahaviour in Ants: A Strategy of Errors? J. Theor. Biol. 105, (1983)259-291.

[5] J.C.Verhaeghe, Food Reqruitment in *Tramorium Impurum*. Ins. Soc. 29, (1982)67-85.

[6] 荻原悠佑, 修士論文（広島大学理学研究科)(2011).

[7] Y. Ogihara, O. Yamanaka, T. Akino, S. Izumi, A. Awazu, and H. Nishimori, Switching of Primarily Relied Information by Ants: A Combinatorial Study of Experiment and Modeling. in *Mathematical Approaches to Biological Systems –Networks, Oscillations, and Collective Motions* , (Eds.) T.Ohira, T.Uzawa Springer(2015).

[8] 中川寛之, 修士論文（大阪府立大学工学研究科)(2003).

[9] 西森拓 (分担執筆): 行動・進化の数理生物学　日本数理生物学会編 シリーズ　数理生物学要論 3 巻　共立出版 (2010).

[10] F. Schweitzer, *Brownian Agents and Active Particles,* Springer-Verlag, Berlin Heidelberg (2003).