

# アリ分業の反応閾値モデルに導入すべき 反応閾値の個体差と時間変化について

松浦竜也, 島田尚

東京大学 工学系研究科 システム創成学専攻

## 概要

真社会性昆虫は、効率的な分業により集団として高い適応度を見せる。その分業の記述のために、各個体が反応閾値と巢内のタスクに対応する刺激に応じてタスクに従事する、反応閾値モデルと呼ばれるモデルが提唱されている。近年の大規模なデータを通じた検証から、反応閾値モデルを再考する必要性が示唆された。本研究では、反応閾値モデルに反応閾値の個体差と時間変化という二つの拡張を導入したシミュレーションによって、先行研究で得られたアリの労働に関する振る舞いを再現することができた。

## The effect of variety and temporal change of response thresholds in the model of the division of labor of ants

Tatsuya Matsuura, Takashi Shimada

Department of Systems Innovation Graduate School of Engineering The University of Tokyo

## Abstract

One of the keys of the success of eusocial insects is their efficient division of labor. The response threshold model has been used to describe the mechanism of their division of labor. However, recent studies using a large set of activity data of ants showed the necessity to reconsider the simple modeling. In this study, we introduce individual and temporal variations to the conventional response threshold model. It is shown that this extended model reproduces the empirical results.

## 1 はじめに

アリやミツバチなどの真社会性昆虫は、不妊の階層を含む複数の階層をもち、階層ごとに分業を行っている。その効率的な分業は、彼らの繁栄の大きな理由の一つであると考えられている [1]。そのメカニズムを説明するため、固定反応閾値 (FRT) モデルというモデルが提唱された [2]。FRT モデルはシンプルなモデルでありながら、アリの労働に関する振る舞い [3] を定性的によく再現する有力なモデルとして知られているが、大規模なデータを通じた検証は十分に行われてこなかった。そこで山中らは大規模

データによる検証を行い、FRT モデルを再考する必要性を示した [4]。本研究では、反応閾値モデルの閾値に個体差と時間変化を導入したシミュレーションによって、従来の反応閾値モデルでは説明ができない先行研究の労働分配と労働量の順位相関についての結果の再現を試みた。

### 1.1 先行研究

#### 1.1.1 固定反応閾値 (FRT) モデル

FRT モデルでは、休止状態と活動状態の二つの状態が存在すると仮定する。各状態間の遷移は、以下

の式 (1) で与えられる活動を始める確率  $P_A$  と休止する確率  $P_R = p$  (一定) によって記述される。

$$P_A = \frac{s(t)^2}{s(t)^2 + \theta^2} \quad (1)$$

ここで、 $s(t)$  は時刻  $t$  におけるコロニーのストレスを、 $\theta$  は各アリの反応閾値を表している。なお、FRT モデルでは同じタスクに従事するアリの  $\theta$  は同一で、時間変化しないと仮定する。 $s(t)$  の時間発展は

$$s(t + \Delta t) = s(t) + \delta + \alpha_s \frac{N_A}{N} \quad (2)$$

で与えられる。ここで  $\delta$  は単位時間  $\Delta t$  で増加するストレス、 $\alpha_s$  は 1 個体あたりが減少させるストレス、 $N_A$  は活動状態にある個体数、 $N$  はコロニーの総個体数を表している。

### 1.1.2 データによる FRT モデルの検証

山中らは巣箱と餌場をチューブで繋ぎ、チップをつけたアリがチューブを通過した時刻を記録した大規模データを用いて FRT モデルを検証した [4]。

まず、労働割合：

$$A(i, m) = \frac{d(i, m)}{\sum_j^N d(j, m)} \quad (3)$$

について検証を行った。ここで  $d(i, m)$  は個体  $i$  の  $m$  日目の労働量（センサーの通過回数）である。

個体間での労働分配を検証するために、この労働割合  $A$  の累積分布：

$$P(a < A) = \frac{n(a < A(i, m))}{n(0 < A(i, m))} \quad (0 < a \leq 1) \quad (4)$$

を最もよく近似する関数を調べた。

さて、FRT モデルでは同じタスクに従事するアリの  $\theta$  は同一であると仮定している。この仮定が正し

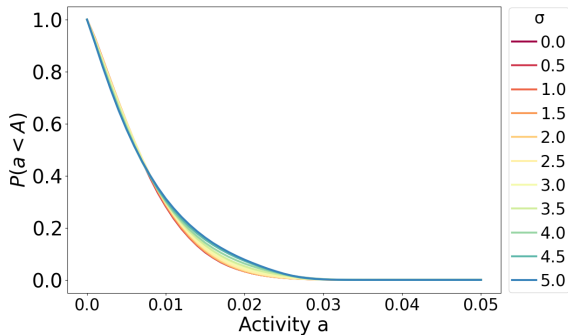


図 1: 反応閾値の分布が  $N(10, \sigma)$  の時の労働割合の累積分布  $P(a < A)$

表 1: 労働割合の累積分布の AIC

分布	$\sigma = 0$	$\sigma = 5$
正規分布	-100282.8	-95414.0
一般化ガンマ分布	-104995.6	-100636.8

ければ労働割合の累積分布  $P(a < A)$  は正規分布で近似されると考えられるが、観測の結果、労働割合の累積分布は一般化ガンマ分布で最もよく近似できた。これは各個体の労働量には大きな偏りがあり、労働が個体間で均等に分配されていないことを意味している。

また、任意の 2 日間の労働量が非常に弱くなるという仮説を、労働量のスピアマンの順位相関係数の観測期間平均：

$$S_D^W = \frac{1}{T-D} \sum_{m=1}^{T-D} S_{m, m+D}^W \quad (5)$$

によって検証した。ただし、 $S_{m, m+D}^W$  は  $m$  日目と  $m+D$  日目それぞれの労働量の中のスピアマンの順位相関係数、 $T$  は総観測期間である。この結果、 $S_1^W \approx 0.7$  であることがわかった。さらに、 $D \geq 2$  で  $S_D^W$  は半減期 30–45 日程度で緩やかに減衰することがわかった。

これらの結果が、従来の FRT モデルの通り、反応閾値  $\theta$  が一様かつ時間変化しないものであれば観測されないものであったため、山中らは FRT モデルに拡張が必要だと主張した。

そこで我々は、

- 正規分布に従わない労働割合の累積分布
- 連続する 2 日間の労働量の高い順位相関
- $D \geq 2$  での  $S_D^W$  の緩やかな減衰

を再現するため、反応閾値モデルの閾値に個体差と時間変化を導入したシミュレーションを行った。

## 2 個体差と時間変化を導入した反応閾値モデル

### 2.1 モデルの説明

各シミュレーションにおいて、簡単のためにコロニーのストレス  $s(t) = 1$  に固定している。活動を休止する確率  $P_R = 0.05$  で共通である。先行研究と同じく個体数  $N_{Total} = 150$ 、観測期間  $T = 100$  日とした。1 日あたりのタイムステップは 200 とした。

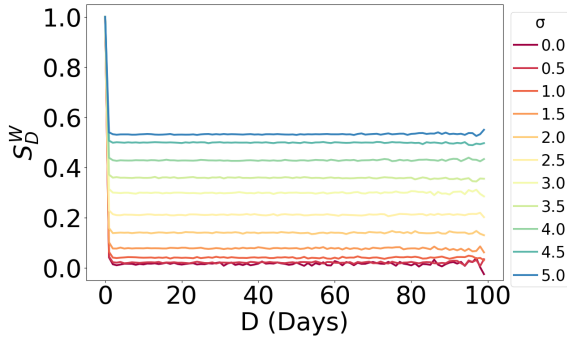


図2: 反応閾値の分布が  $N(10, \sigma)$  の時の  $D$  日離れた2日間の労働量のスピアマンの順位相関係数の平均  $S_D^W$

## 2.2 反応閾値の個体差の効果

個体  $i$  の反応閾値  $\theta_i$  を  $\theta_i \sim N(10, \sigma^2)$  によって与える。 $\sigma$  は 0-5 で 0.5 刻みで変化させた。ここで、 $N(\mu, \sigma^2)$  は平均  $\mu$ 、標準偏差  $\sigma$  の正規分布を表す。

図1に得られた労働量の分布を示す。 $\sigma$ が増加すると、わずかに労働配分に偏りが見られるが、形状はほとんど変わっていないことが分かる。また、表1に  $\sigma = 0, 5$  のときの労働割合分布を、正規分布と一般化ガンマ分布でフィッティングした際の AIC をまとめる。先行研究では正規分布の AIC は  $-3868$  程度であるのに対し、一般化ガンマ分布では  $-9260$  程度であり、大きな差があった。しかし、シミュレーションの結果ではどちらの分布でフィッティングをした時の AIC を比較しても先行研究ほどの大きな差はないことから、 $\mu = 10$  の正規分布では  $\sigma$  を変えても労働割合分布は再現できないことが分かる。

次に、図2に得られた  $S_D^W$  を示す。従来の FRT モデルは  $\sigma = 0$  の時に対応しているが、 $S_D^W$  は 0 に近い値になっていることが分かる。逆に  $\sigma$  が大きくなる ( $\sigma = \mu/2$  程度) と、 $S_D^W$  は、先行研究に近い 0.6 付近となることを再現できた。また、 $\sigma$  の値によらず  $S_D^W$  の減衰は観測できなかった。

なお、分布が 2 値分布、一様分布であるときも同様の結果となった。

## 2.3 反応閾値の時間変化の効果

2.2 節のシミュレーションの結果、反応閾値に正規分布を導入すると  $S_1^W$  の値が先行研究の値と近くなることがわかった。したがって、2.3 節では、反応閾値に正規分布と時間変化を導入することで  $D \geq 2$  での  $S_D^W$  の減衰の再現を試みる。本研究では拡散的な時間変化と、日齢に応じた時間変化を導入した。

### 2.3.1 拡散的な時間変化

個体  $i$  の反応閾値  $\theta_i$  を以下のように与える。

$$\theta_i(0) \sim N(\mu, \sigma^2) \quad (6)$$

$$\theta_i(t + \Delta t) = \theta_i(t) + \alpha\xi - \beta(\theta_i(t) - \mu) \quad (7)$$

なお、 $\xi \sim U(-1, 1)$  である。式7で表される時間変化の定常分布  $N(\mu, \sigma_{OU}^2)$  について、 $\sigma_{OU}^2 = \alpha^2/6\beta$  である。本研究では  $\mu = 10$  とし、 $\sigma = \sigma_{OU} = 5$  となるような、5通りの  $\alpha$  と  $\beta$  でシミュレーションを行った。

図3(上)に得られた  $S_D^W$  を示す。反応閾値に拡散的な時間変化を導入することで  $D \geq 2$  における  $S_D^W$  の緩やかな減少を再現することができた。また、グラフから  $\alpha$  の値が大きくなると半減期が短くなることがわかる。

また、図3(下)に、順位相関の時間変化を、縦軸を対数軸に変えてプロットしたものを示す。順位相関が片対数グラフにおいて線形で減衰していることから、拡散的な時間変化では順位相関が指数関数的に減衰することが分かる。

なお、労働割合の累積分布の形状、 $S_1^W$  は  $\alpha$  の値によらず、2.2 節で  $\mu = 10, \sigma = 5$  とした時とそれぞれ同じであった。これは、時間変化の定常分布が常に  $N(10, 5^2)$  となるようにしたことによる。

### 2.3.2 日齢に応じた時間変化

一般的に、アリは日齢が増えると、巣の中で行うタスク(卵の世話など)から巣の外で行うタスク(採餌行動)へと従事するタスクの種類が変わることが知られている[5]。先行研究で観測したのは採餌行動であることから、本研究では日齢が増えると閾値が小さくなるような時間変化を導入する。

個体  $i$  の反応閾値  $\theta_i$  を、逆関数法を用いて以下のように与える。

$$a_i(0) \sim U(0, L) \quad (8)$$

$$\theta_i(a_i(t)) = F^{-1}\left(\frac{L - a_i(t)}{L}\right) \quad (9)$$

$$F(x) = \frac{1}{2} \left\{ 1 + \operatorname{erf}\left(\frac{x - \mu}{\sqrt{2}\sigma}\right) \right\} \quad (10)$$

ここで、 $a_i(t)$  は時刻  $t$  における個体  $i$  の日齢、 $L$  はアリの寿命、 $\operatorname{erf}$  は誤差関数を表している。なお、 $L$  は一般的な働きアリの寿命である 365 日とした。

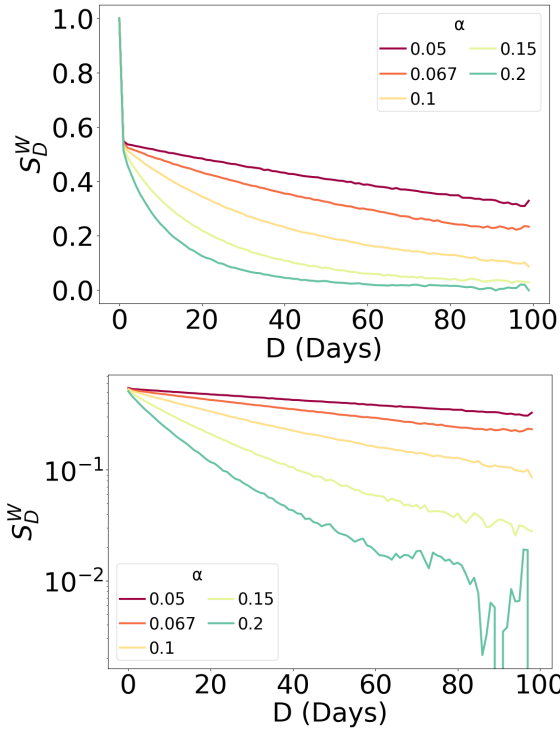


図3: (上) 反応閾値に拡散的な時間変化を導入した際の  $D$  日離れた2日間の労働量のスピアマンの順位相関係数の平均  $S_D^W$ 、(下)  $S_D^W$  の片対数軸でのプロット

反応閾値の分布のパラメタについては2.3.1節と同様に、 $\mu = 10, \sigma = 5$ とした。

図4に得られた  $S_D^W$  を示す。反応閾値に日齢に応じた時間変化を導入することでも  $D \geq 2$  における  $S_D^W$  の緩やかな減少を再現することができた。拡散的な時間変化の時とは異なり、順位相関は線形に近い減衰をしていることが分かる。

なお、労働割合の累積分布の形状、 $S_1^W$  は  $\alpha$  の値によらず、2.2節で  $\mu = 10, \sigma = 5$ とした時とそれぞれ同じであった。これは、時間変化の定常分布が常に  $N(10, 5^2)$  となるようにしたことによる。

### 3 結論と今後の課題

本研究では、反応閾値モデルに反応閾値の個体差と時間変化を導入したシミュレーションを行なった。シミュレーションの結果より、労働割合の累積分布については、 $\mu = 10$ の正規分布では再現できなかった。

順位相関については、 $S_D^W(1) \simeq 0.7$ の再現には、反応閾値が大きな幅をもって分布する必要があることがわかった。また、 $S_D^W$ の緩やかな減少の再現には反応閾値の時間変化が必要であり、時間変化の与え方によって順位相関の時間的な減衰の特徴が変わることがわかった。

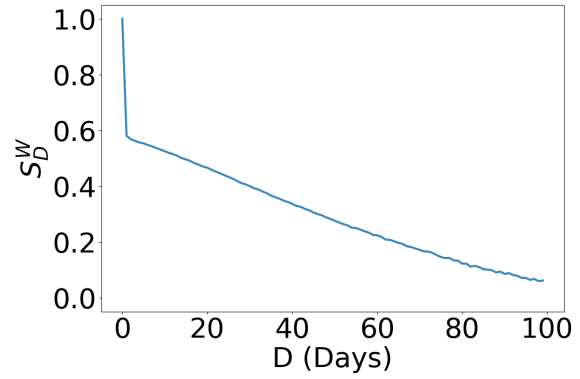


図4: シミュレーションの結果得られた各時間間隔  $D$  のスピアマンの順位相関係数の平均  $S_D^W$

今後の課題として、労働割合分布と労働量の順位相関を同時に再現するような分布について議論する必要がある。 $\mu = 10$ の正規分布では、 $\sigma$ の値によらず、労働割合分布を再現できなかった。先行研究で得られた労働割合分布はより労働分配が偏っているため、反応閾値の分布に正規分布よりも裾が重い分布などを導入することで先行研究の結果をよく再現するような分布を見つけることを試みる。

次に、 $s(t)$ を時間変化させることが考えられる。これまで、ストレスの変化に比べて各個体の反応速度は十分に早いと考え、 $s(t)$ を定数に固定してきた。しかし、 $s(t)$ は反応閾値モデルにおける唯一の相互作用を記述する要素であるため、 $s(t)$ が時間的に一定で無くなった時に、固定している時と比べてどのような差が生じるかを調べる必要があると考えられる。

また、本研究では先行研究に倣い  $P_R$ は個体によらず時間的にも一定であると仮定したが、 $P_A$ と同様に個体差がある場合や、タスクや日齢への依存性がある場合についても考える必要がある。

### 参考文献

- [1] Gene E. Robinson, Annual review of entomology 37.1, 637-665 (1992).
- [2] E. Bonabeau *et al.*, J. theor. Biol. 215, 481-489 (2002).
- [3] E. O. Wilson, Behavioral Ecology and Sociobiology, 16, 89-98 (1984).
- [4] O. Yamanaka *et al.*, Scientific Reports, 9, 8845 (2019).
- [5] D. P. Mersch *et al.*, Science, 340.6136, 1090-1093 (2013).