

学位論文要旨

アリの社会における採餌活動の統計的特徴付けと タスク分担メカニズムの研究

(Study of task allocation mechanism and statistical characterisation of foraging activity in ants society)

山中治

1 序論

アリは生殖のみを行う個体(女王)と、生殖を行わず様々種類のタスクを実行する雌の個体(ワーカー)および少数の雄の個体とで共同で生活を送る「社会性昆虫」である。ワーカーたちを制御するリーダー個体なしで、個々のワーカーが自発的にタスクを実行していると考えられている。言い替えれば、ワーカーが仲間のワーカーの行動や周囲の限られた範囲の環境に関する情報を取得し、行動することで、全体としての分業形態が発現する。分業として、次の2つの性質が注目されてきた。(i) 各ワーカーが一部のタスクに特化する(タスク分担)、(ii) 各ワーカーが担うタスクの量が偏在する(タスク実行量の偏在)。

Bonabeauらはタスク分担構造を説明するために固定反応閾値(FRT: Fixed Response Threshold)モデルを提案した。FRTモデルでは、タスクに関連する刺激への反応性(閾値)とコロニーが必要とするタスクの需要量(ストレス)のレベルによりワーカーの行動を説明している。閾値はワーカー毎に固定しておりまた、ある一定のタスクを担当するワーカーの集団(カースト)の担当するタスクに関する閾値は、同じタスクに関する他のカーストのワーカーの閾値よりも低い。言い替えれば、各タスクに関するカースト間の閾値の違いによって、タスク分担構造が決定される。これは実験事実と定性的に一致している。そのため、FRTモデルは社会性昆虫の分業を説明する基本モデルと考えられてきた。

タスク分担に加えて、FRTモデルからタスク実行量の偏在について次の二つのことが帰結される。(i) 同一カーストに属するワーカーが担当タスクを実行する回数はほぼ均等であり(帰結 I:タスクの均等分配)、カースト内のタスク実行回数の階層は観測毎に切り替わる(帰結 II:採餌階層の短期切替)。しかし、これら二つの帰結については定量的に検証されていない。そこで、これらの仮説を検証するために、RFIDシステムによる個々のワーカーの採餌活動の自動計測システムを導入した。また、得られた大量のデータから、アリコロニーの採餌活動の特徴を抽出した。

2 採餌活動自動計測システム

RFIDシステムは、RFIDリーダー、読み書きアンテナ、微小のRFIDタグ(大きさ、 $480 \times 480 \times 25 \mu\text{m}$)で構成されている。RFIDリーダーはPCから送信された制御情報に基づいて、読み書きアンテナを制御する。読み書きアンテナは電磁波を発生させ、RFIDタグに書き込まれた固有のIDを読み取る。読み取った情報は、RFIDリーダーを介して、PCに読み取り時刻とともに蓄積される。RFIDタグを採取したクロオオアリのコロニー(およそワーカー150匹、女王1匹)に居るすべてのワーカーに取り付けた。実験には巣箱(Nest Space)と採餌箱(Foraging Space)で構成された実験区画を用いている(図1)。餌はForaging Spaceに常に昆虫ゼリーを与えるようにしておき、ミールワームについては適宜与えるようにした。Nest SpaceとForaging Spaceを結ぶ経路に読み書きアンテナを設置し、Nest SpaceとForaging Spaceを行き来する通過イベントを計測した(図2)。通過イベントは採餌、仲間の誘導などの複数のタスクの実行に関係していると考えられる。ここでは、一定時間の通過イベントの回数を採餌活動度と呼ぶ。



図1 実験設定

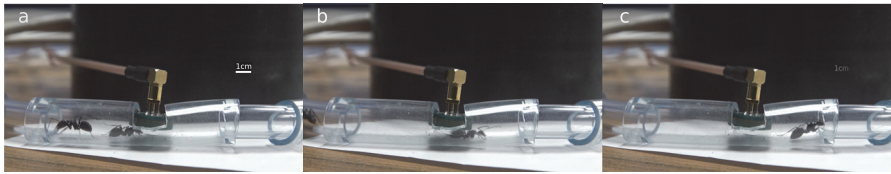


図2 巣と餌場を結ぶゴムチューブをアリが通過する様子

3 日毎の採餌活動の割合の分布

コロニー内のワーカーの採餌活動度の分配を特徴付けるため、日毎の採餌活動の割合の分布に最も適合する分布を調べた。まず、日毎の個々のワーカーの採餌活動の全ワーカーの割合 A_d を以下のように定義した。

$$A_d(i, m) = \frac{d_i(m)}{\sum_j N_j^m d_j(m)}. \quad (1)$$

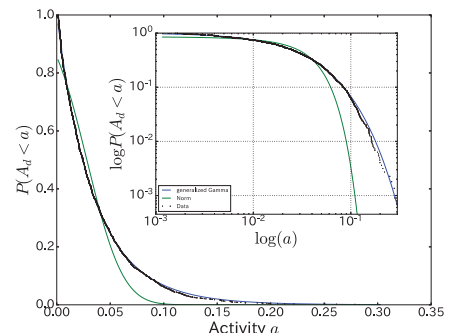


図3 日毎の採餌活動度の割合の分布

ここで、 $d_j(\tau)$ は、 τ 日目の j 番目のワーカーの日毎の採餌活動度で、 N_τ は τ 日に少なくとも 1 回ゲートセンサーを通過した総ワーカー数である。ここで、日毎の採餌活動の割合の累積分布を次のように定義した。

$$P(A_d < a) = \frac{\#\{(i, m); 0 < A_d(i, m) < a\}}{\#\{(i, m); 0 < A_d(i, m) \leq 1\}} \quad (2)$$

ただし $0 < a \leq 1$ である。また $\#\{\}$ は ; 以下の条件を満たす (i, m) のペアの総数である。 $P(A_d < a)$ は毎日のワーカー間の採餌活動の分配を特徴付ける。日毎の採餌活動の割合の分布に当てはまる累積分布関数を、7 種類の候補分布型から赤池情報量規準 (AIC) を基準に選択した。結果、正規分布よりも一般化ガンマ分布が尤も確からしい関数であった (図 3)。これは FRT モデルからの帰結 I と矛盾する。

4 採餌階層の時間変化

各コロニー内の日々の採餌活動の分布の時間的変動を定量的に調べるために、我々は各コロニー内の労働者間の採餌活動階層 (採餌活動回数の順位) の時間変化に焦点を当てた。採集活動階層を決定するために、我々は日毎の採餌活動階層を定義した。得られた日毎の採餌活動階層について任意の 2 日間 (i 日, j 日) の相関を以下のように定量化した。

$$M_{j,k} = \text{Corr}_S(r(S_{j,k})),$$

$$S_{j,k} = \{(d_i(j), d_i(k)) : 0 < d_i(j), 0 < d_i(k), \forall i\}.$$

ここで、 i は実験期間中に RFID を装着した個々のワーカーのインデックス、 j と k は日数のインデックス。ここで、 $S_{j,k}$ は j 日目と k 日目に少なくとも一回はゲートを通過したワーカーの j, k 日目の採餌活動度のリスト。 $r(S_{j,k})$ は、 j 日と k 日の活動度のリスト $S_{j,k}$ を j 日と k 日の 2 組の順位表に変換する関数。比較した 2 日の間で、採餌活動の階層が維持されている場合、スピアマンの相関係数は 1 に等しい。一方で、採餌活動の階層が j 日と k 日の間にランダムに切り替わりがある場合、スピアマンの相関係数は 0 に近づく。 $M_{j,k}$ の結果は図 4 である。

任意の日間隔毎にスピアマン相関係数の平均値を以下の式で計算した。

$$\text{Corr}(D) = \frac{1}{\#D} \sum_{|j-k|=D, |S_{j,k}|>3} M_{j,k}. \quad (3)$$

ここで、 $\#D$ は、 $|j-k|=D$ を満たす日のペアの総数、 $|S_{j,k}|$ は、リスト $S_{j,k}$ の要素数。連続した 2 日間のスピアマン相関係数の平均値は 0.7 付近であり、採餌階層は維持されていた (図 5)。また、時間と共にスピアマン相関係数の平均値は徐々に減少していき、最終的に 0 付近に緩和する。緩和時間は 1 ヶ月程度であり、労働階層の再編成が起きたことが示唆された。これは FRT モデルの帰結 II に反する。

5 まとめ

固定反応閾値 (FRT) モデルは、社会性昆虫の分業を説明するための基本モデルと考えられてきたが直接的な実験を通じた検証は十分に行われて来なかった。本論文では、FRT モデルの適用範囲を評価することを目的とした。そこで、FRT モデルからタスク量の偏在に関する実測可能な 2 つの帰結を導出した。具体的には、タスクの均等分配性、採餌階層の短期切替である。これらの帰結を検証するには、大量のデータが必要である。本論文では、アリコロニー内で活動回数を自動的連続的に記録するために RFID システムによる行動計測システムを導入し、大量のデータを取得することに成功した。続いて、得られたデータと FRT モデルの帰結を比較した。日毎の採餌活動割合の分布は、一般化ガンマ分布が AIC を基準に尤も確からしい分布であることが分かった。このことは、FRT モデルによるタスクの均等分配の帰結に反している。また、採餌階層は、連続した 2 日の間では、維持されている。このことは、FRT モデルによる採餌階層の短期切替の帰結とは矛盾する。結果から、FRT モデルのタスク量の分配に関する性質は、現実と矛盾していることが明らかになった。このことから、タスク量の分配に関する新たな基礎モデルを構築することが必要である。

公表論文

Osamu Yamanaka, Masashi Shiraishi, Akinori Awazu & Hiraku Nishimori. Verification of mathematical models of response threshold through statistical characterisation of the foraging activity in ant societies. Scientific Reports 9, 8845 (2019).

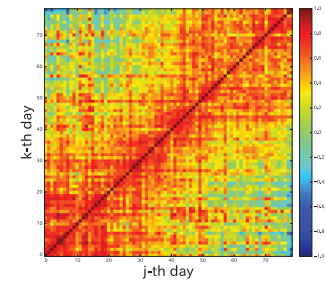


図 4 スピアマンの相関行列

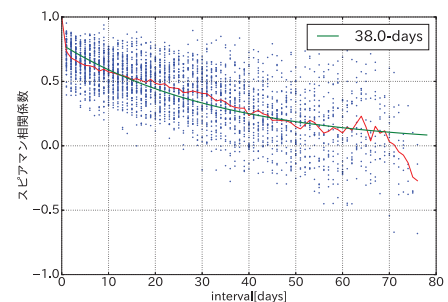


図 5 平均スピアマンの相関係数