

アリの行動観測とその統計解析

白石 允梓

広島大学大学院統合生命科学研究科

1 はじめに

生物は種の保存のために多様な生活様式を有しており、微小な細菌から昆虫、魚類、鳥類、哺乳類と個体のサイズによらず集団をなして生活をするものも多い。我々が注目するアリやその祖先にあたるハチの集団はコロニーと呼ばれ、集団組織の特異性から社会性昆虫と呼ばれている。アリやハチなどの社会性昆虫のコロニーでは、コロニーを構成する仲間たちと生存に必要な採餌や巣の構築などの集団行動を中央指示系統なしで各個体が局所情報を元に自律的に他個体と協調して行う [1]。例えば、一匹のアリのひ弱さに対して、アリの行列といわれる集団採餌行動やアリの巣の構築など思い浮かべれば、アリたちが自律的に協調してコロニーとして働くことの重要性はすぐに理解されるであろう。しかし、数百から数万匹からなるコロニーを維持するために採餌や巣の管理の必要性は常に変わり続けている中で、個体はどのように情報を集め行動を決めているのであろうか。

社会性昆虫であるアリやハチは、採餌の際に大規模な行列をなしたり、複雑な構造の巣を構築したりすることができ、魅力的な集団現象は研究者を惹きつけ多くの研究が行われてきた。ただ、物性物理学の実験対象の様に多くのサンプルをとって繰り返し実験を行うことは、生物を用いた実験では難しく、生物学の主な研究手法であるフィールドワークの観察実験では人力に頼らざるをえず、研究者には直感的に確かだと思われることは多くあっても未解明な部分が多く存在した。しかし、観測技術の発展にともなってマイクロな分子生物物理学が発展したように、マクロな生物学である動物行動学・生態学などの分野でも個体毎の定量的な観測が可能になりつつある。ここでは集中ゼミで取り扱うアリについての基本事項と研究対象となるアリが示す個体行動と集団行動の性質について概観し、我々が取り組んでいる研究 [2] に関する内容を解説する。なお、この研究は広島大学大学院統合生命科学研究科の西森拓教授、粟津暁紀准教授、山中治研究員との共同研究である。

2 アリのコロニー

2.1 社会性昆虫と分業システム

アリは、ハチやシロアリ等とともに社会性昆虫*¹と呼ばれ、コロニーと呼ばれる集団で生きている [3, 4]。「社会」という言葉から、人間社会のような猿の群れや鳥の群れなど組織だって集団生活を行う生物が連想されるだろう。しかし行動生態学では、社会生物学の創始者とされる Edward O. Wilson[5] の影響により以下の条件を満たすコロニーを構成する昆虫を特に社会性昆虫と呼んでいる。

- 不妊カースト（働きアリ）と生殖カースト（女王アリ・羽アリ）が存在する。
- 複数の世代が協働している。
- 不妊カーストが妹にあたる卵・幼虫などの飼育を行う。

この社会性という概念に不可欠なものが「不妊カースト」の存在で、「繁殖分業」という究極の分業システムとされている。この不妊カーストである働きアリたちは、生物の基本戦略である自分自身の遺伝子を残さず、妹に当たる他の働きアリや次世代の女王アリの世話を一方的に行う利他的行動を取る。Darwin の進化論にある自然淘汰の原理に基づくと、各個体は自分の遺伝子を継承するために子孫をより多く残そうと利己的な個体が生き残るはずである。しかし、社会性昆虫では不妊カーストである働きアリが自分自身の遺伝子を残せなくとも姉妹のために働く利他的行動を取っていて、不妊カーストをもつ社会性昆虫が生き残ってきたことは自然淘汰の原理と矛盾し、社会性昆虫の存在は Darwin をも悩ます大きな謎とされていた。この大問題は後に Hamilton により血縁選択説と包括適応度の概念 [6, 7, 8] を用いて理論的に不妊カーストの存在の合理性が理解された。不妊カーストである働きアリは、利他的行動を積極的に取ることが最適な生存戦略となり、働きアリの利他的行動は分業システムを生み出すメカニズムの基本原則となっていると考えられる。分業システムのメカニズムを明らかにすることは、進化論的な視点からもコロニーの分業システムが進化して生き残ってきた理由を理解する上で非常に重要である。

自然界でアリコロニーを構成する個体数は（種や女王アリの年齢により大きく異なるが）数十匹から数万匹まで及ぶため、特に個体数が大きいコロニーでは、十分な食料や巣の大きさの確保、衛生環境の維持は大きな課題になる。働きアリたちはコロニーの生存のために、一匹では出来ることは限られていても、協調して効率的に必要な作業をこなさなければならないはずである。よく知られているアリの集団行動作業としては、採餌行動、防衛行動、巣の清掃行動、brood(卵や幼虫、さなぎのこと)の世話、女王の世話などが挙げられる*²。ここで個々のアリたちの自律的

*¹ ほ哺乳類にも真社会性を持つ動物があり、「社会性動物」といわれる。代表的なものはハダカデバネズミである。

*² ハキリアリ (Acromyrmex) は、キノコの栽培を巣内で行っていて肥料となる葉っぱを採集したり栽培場の管理をしたりと農業を分業して行っている。

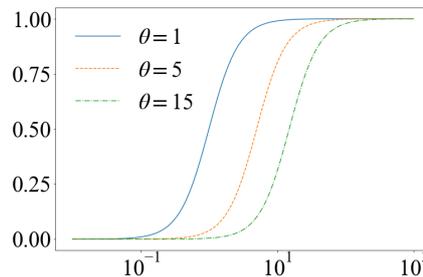


図1 異なる閾値 θ に対する確率 $P(\text{inactive} \rightarrow \text{active})$

行動のメカニズムは何なのかという問題が生ずる。「社会」と「女王」という言葉の組み合わせは、人間社会のような権力を持つ女王が君臨する中央集権的な君主制社会を連想させるが、社会性昆虫において「女王」はあくまで生殖カーストを担う特別な個体として存在し、働きアリたちに指示を与えてコロニーの活動を制御はしていない。基本的に働きアリたちが個々に局所情報を処理して、コロニー全体に必要な作業を自律的に行っていると考えられている [1]。このメカニズムの理解は、個体行動の解析や個体間の相互作用を解析していくことで出来ると考えられる。

2.2 固定反応閾値モデル

社会性昆虫のコロニーが示す集団行動は、採餌行動や巣の構築・保守行動などに対して数理モデルが提唱されている [9]。近年は「働きアリの法則」 [10] という言葉も広く知られるようになってきたが、アリのコロニーでは必要な労働を一部の個体が担っていることが知られている。コロニーへの刺激に対し一部の個体が応答して、ある労働に従事して役割を担うことを「分業」と呼ぶ。言い換えると、コロニーへの刺激に対して応答する個体が一定数だけいることである。Robinson [11] は、素朴なアイデアとして反応閾値 (Response Threshold) という概念を提唱した。社会性昆虫の個体がコロニーへのストレスを減らす行動を取るかどうかは、外部からのストレスの大きさと種類、そのストレスに対する個体が持つ閾値によって決まるという発想である。Bonabeau らは、このアイデアの数理モデルとして固定反応閾値モデル [12] を提唱した。このモデルはコロニーが共有するストレス $s(t)$ と、そのストレスに対応する閾値 θ_i を各個体が持つとした確率モデルで、以下の三つの式で個体が行動する (active)・しない (inactive) の状態変化と行動に伴うストレスの変化が表されている。

$$P(\text{inactive} \rightarrow \text{active}) = \frac{s(t)^2}{s(t)^2 + \theta_i^2} \quad (1)$$

$$P(\text{active} \rightarrow \text{inactive}) = p \quad (2)$$

$$s(t + \Delta t) = s(t) + \delta - \alpha \frac{N_{\text{active}}}{N} \quad (3)$$

ここでストレスは外気温、湿度、餌の必要量や幼虫の世話の必要性など具体的なものが想定されているが、簡略化して δ でストレスが一定量で増加し、係数 α でストレスを減らす活動を行う個体数 N_{active} の比率に比例して減少する。 N_{active} は、単位時間あたりの状態が active である個体数である。ある個体がストレスを減らす行動を取るかどうかの応答は、式 (1) で確率的に決定され図 1 に示すようにストレスが大きければその確率は高くなる。 s に対する個体の行動を決める確率分布は個体毎に異なる反応閾値 θ_i で決められる。

この反応閾値という概念と固定反応閾値モデルは、その派生形も含めアリやハチなどのコロニーの集団行動、特に分業を説明する重要な仮説となっている。この現象論的モデルは定性的によく観測事実を説明していて広く認められているが、固定反応閾値モデルで重要な量であるストレス s が気温や湿度、与える餌の量を外部パラメータとしてコントロールできても、コロニー全体にどのようにストレスの情報が共有され、反応閾値 θ が実際に個体の物理的性質か認知的な性質なのか、それぞれの変数にダイナミクスがあるかを実験的に確認することは出来ていない。個体に独立にストレスを与えて反応性を明らかにする実験として餌の匂いを嗅がせて吻^{*3}が出る頻度を観測する実験研究 [13] により、個体毎の反応性の多様性が明らかにされているが、観測されるのは実際の行動で、それは固定反応閾値モデルでの状態遷移確率 $P(\text{inactive} \rightarrow \text{active})$ を測定していることに対応する。これは、その確率の関数型、もしくは関数のパラメータとしての反応閾値 θ を直接観測しているわけではないことに注意してほしい。

社会性昆虫コロニーの分業メカニズムは局所的な情報を処理しながら全体の状態を改善し続けることが出来る素晴らしいシステムで、数理モデルとして固定反応閾値モデルはある種の性質についてとてもうまく説明することが出来ている。しかし、このモデルには先に述べたストレスの共有方法や閾値の実体など実験的に確認されていない仮説が必要になる。我々は、直接的にそれらの仮説を検証するのではなく、固定反応閾値モデルに代表される数理モデルで予測される現象が観測データにより確からしいのかをデータにより明らかにしようとしている。^{*4}

3 アリコロニーの観測と統計解析

3.1 アリコロニーの観測システムと観測量

我々は Radio Frequency Identification (RFID) タグ (株式会社エスケーエレクトロニクス社製) を用いてクロオオアリの人工飼育環境下での長期行動観測を行える観測系を構築し観測した (図 2(b))。この観測系では、巣箱と餌場の上に観測センサを設置することで移動した時間帯を記録することが出来る。RFID タグは図 2(c) にあるようにクロオオアリ (*Camponotus japonicus*) の

^{*3} ここでは特に液体を吸う際に昆虫の口から出されるストロー状のものを考える。一般には動物の種により様々な機能・構造がある。

^{*4} クロオオアリは、広島大学東広島キャンパス構内で採取することが出来るが、観測する場合はコロニー全体 (女王アリと卵や幼虫) を採取する必要があるが、地表にいるものを採取するのではなく土を掘り返して採取する必要がある。(図 2(a))

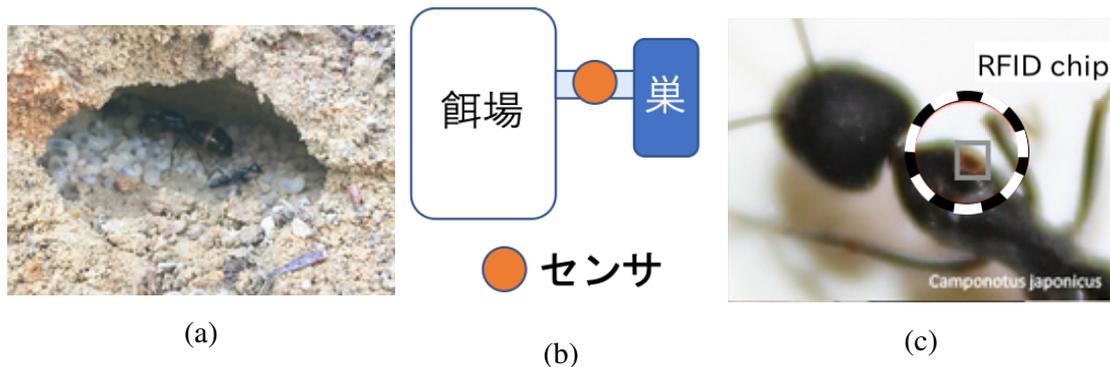


図2 (a) 中央にいるのが女王アリで、周りにあるのが新しい幼虫や卵である。(b) 観測系の模式図。(c) クロオオアリの背中につけたチップ。点線で囲まれた中にある $150\mu\text{m}$ 四方の正方形をしたものである。

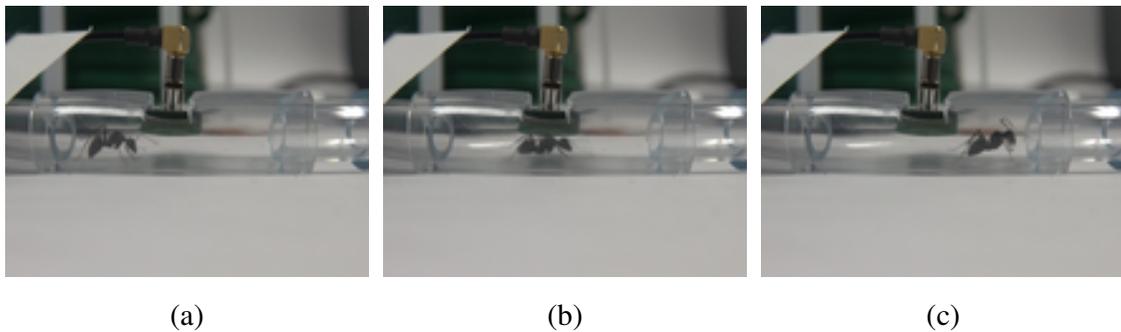


図3 (a), (b), (c) と左から右へアリがセンサーの下を通過している様子。チューブ内にある中央の突起部品が RFID センサである。チューブに設置したセンサーの下の空間をアリが通過したときに個体の ID と通過時刻が記録される。

胸部に紫外線硬化樹脂で付着させている。RFID タグを胸部に添付されたアリが活動する際に、図3にあるようにセンサーの真下を通過すると、その通過時刻と ID が記録される。RFID チップにより記録された個体 i の n 回目の観測時刻を $t_i(n)$ と示す。得られた通過時刻と個体の ID データ $t_i(n)$ をカウントデータと呼ばれる単位時間あたりの観測回数 $a_i(\tau)$ に以下のように変換する。

$$a_i(\tau) = \sum_n 1_{\tau, \Delta\tau}(t_i(n))$$

$$1_{\tau, \Delta\tau}(t) = \begin{cases} 1 & \tau \leq t < \tau + \Delta\tau \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

こうして各個体 i の活動量の時系列 $a_i(\tau)$ を得ることが出来る。また、 τ での $a_i(\tau)$ をコロニーの総個体数 N について和を取ればコロニー全体の活動量

$$\hat{a}(\tau) = \sum_i^N a_i(\tau)$$

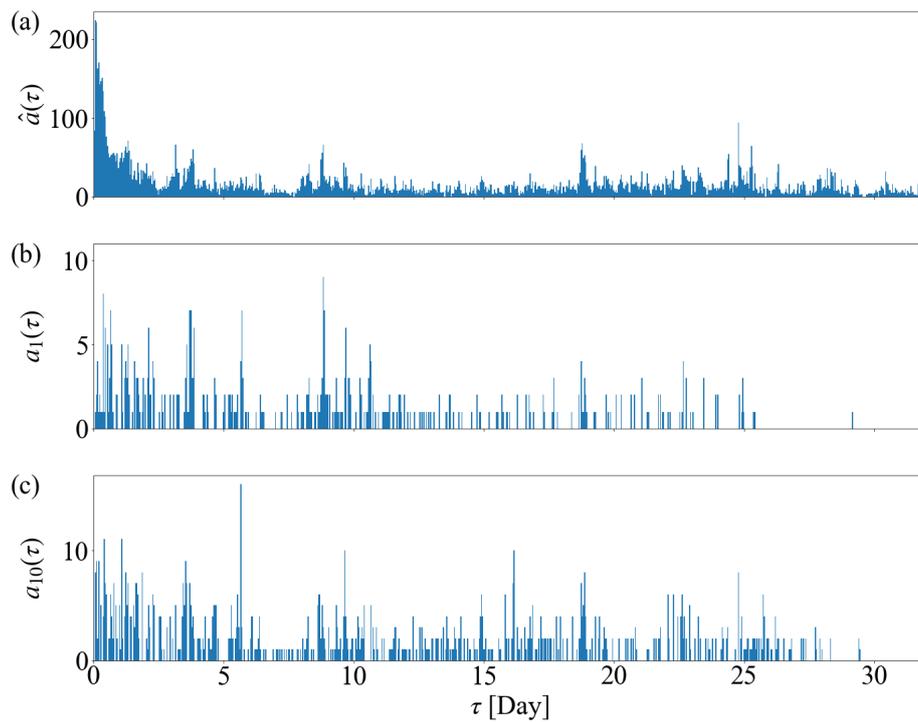


図4 (a) コロニー全体の活動量 (b) 一番目に活動量が高い個体の活動量 (c) 十番目に活動量が高い個体の活動量

が定義される。ここではビン幅 $\Delta\tau = 1$ [hour] としたが、観測したい現象に対応して任意のビン幅を選択することが出来る。図4にあるように、この観測系により個体毎及び全体の活動量変化が長期間観測ができる。個体毎の時系列データの間に関係を明らかにすれば、コロニーのマクロな時系列がどのようなミクロなメカニズムで駆動されているかが明らかになる。以下では、この観測系で得られたデータからどのような情報が得られるかを述べていく。

3.2 活動量ランクと相対活動量

アリコロニーの活動度合いを測る指標として、活動回数の順位統計が挙げられる。まず、個体毎に観測期間での総活動回数を

$$A_i = \sum_{\tau} a_i(\tau)$$

と定義する。以降、 A_i の順位で i を並べ替えた順位 k を ID とする。ここでは便宜的に活動量ランクと呼ぶ。さらに、観測されたコロニー全活動量に対して各個体が働いた回数との比を取れば各個体の寄与率として、

$$r_k = \frac{A_k}{\sum_j^N A_j}$$

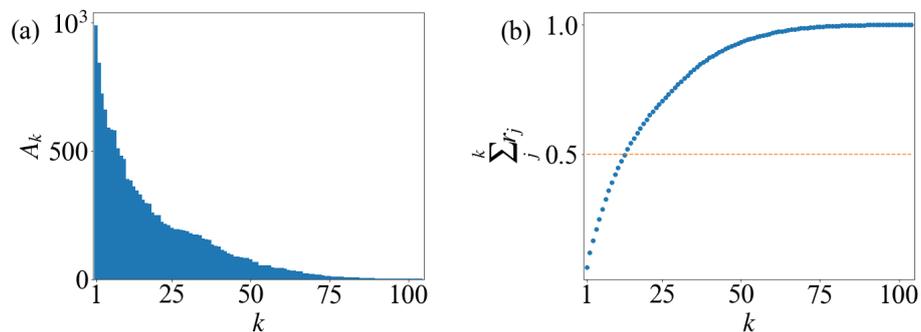


図5 (a) 各個体の総活動回数を順位付けした活動量ランク (順位統計)。 (b) ランク k までの累積の全活動量に対する比率 r_k 。約 $k = 13$ のあたりで全体の活動量の半分を占めていることがわかる。

が定義される。実際に先ほどのデータを例にとると、図5に示すように、働く回数は個体により、かなりの差があり大半の労働が一部の個体に依存していることがよくわかる。統計的にコロニーの一部の個体に必要な活動の大半を依存していることはわかったが、コロニー内部ではどのように労働を配分しているのであろうか。また、この労働量の分配を固定反応閾値モデルで考えるとどうなるであろうか。詳細は集中ゼミ内で述べるが、固定反応閾値モデルが正しいとすると図5(b)はガウス分布になるため、この実験事実はうまく説明されない。これは役割分担を説明する固定反応閾値モデルでは同じ役割の労働量の分配がモデル構築の際に考慮されていないことに起因する。ここで注目すべきは、固定反応閾値モデルで説明される活動量ランクは観測されているが、それでは説明できないダイナミカルな変化がアリのコロニーでは実際に起こっているということである。

3.3 活動量の相関係数

実際にどのように労働量が増減していくかをより詳細に明らかにするために、ある期間を区切った活動量ランクの時間変化を見てみる。これにより個体同士がどのように一緒に働いているのかを定量化していくことができる。ここでは一日毎の活動量ランクを見てみると、図6にあるように最初の日によく働いていたものが次の日には働かなくなり、反対に働いていなかったものが働き出すようになる。この変化を定量化するために、異なる二日間の活動量ランクについてスピアマンの順位相関係数

$$\rho(p, q) = 1 - \frac{6 \sum D_k^2}{N_{p,q}^3 - N_{p,q}} \quad (4)$$

を計算し、ある日の順位構造がどの程度維持されているかを見た。ここで D_k はある個体 k の p 日の順位 k_p と q 日の順位 k_q の差で、 $N_{p,q}$ は両日とも働いた総個体数である。一般的には観測

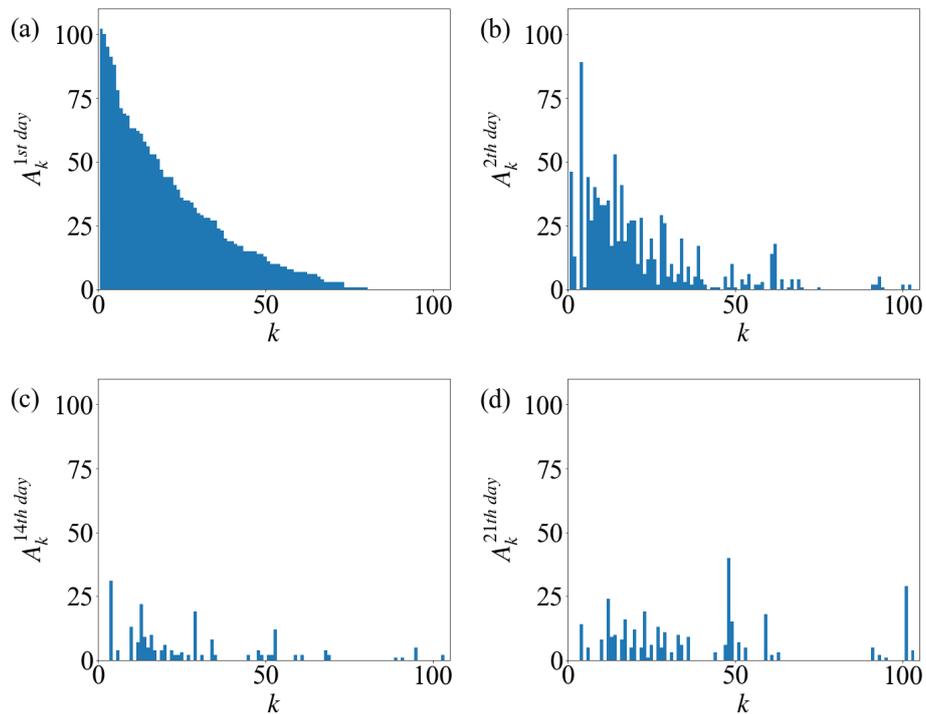


図6 一日毎の活動量ランクの時間変化。横軸のランクは (a) に示した第一日目の活動量ランクであり、全てのグラフで同じ個体を示している。

量が0であるものも上の計算に含まれるが、ここでは両方の日に働いたもの同士のみ の相関係数を計測している。観測した期間の任意の二日間の相関係数を可視化したものが図7(a)である。対角線上は自己相関係数のため全て $\rho(p, p) = 1$ となる。対角線から離れるにつれて $\rho(p, q)$ が減少して0に近づいているのがわかる。残念ながら、図6にあるように、このコロニーでは一日毎の総活動量の減少が大きく、観測される個体数が少なくなり、最後まで観測され続けた個体間の相関を取ると、見かけ上大きな相関係数の値が得られることがある。実際に図7では、50日目と最初の一週間付近との相関が見かけ上大きな値を持っているが、データの性質から一度減少した相関が元の戻ったとは考えにくく、擬似的なものと考えられる。次に $\rho(p, q)$ を異なる二日間毎に平均を取ったものを

$$\langle \rho(\Delta t) \rangle = \frac{1}{m} \sum_{|p-q|=\Delta t} \rho(p, q) \quad (5)$$

とする。ここで m は $|p - q| = \Delta t$ を満たすデータ数である。図7(b)に見られるように、このコロニーでは $\Delta t = 0$ から1への急速な減少の後、一定のスピードで $\langle \rho(\Delta t) \rangle$ は減少していった。これはコロニーの中で協働している個体が、部分的に入れ替わり続けていることを意味していると考えられる。相関係数の変化を追うことで、コロニーの中での詳細な相互作用が見えなくとも統

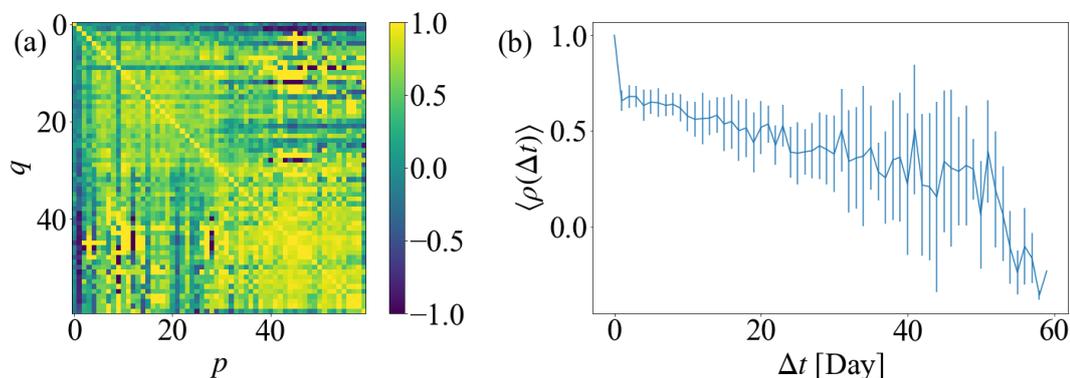


図7 (a) p 日と q 日の活動量ランクのスピアマン相関係数 $\rho(p, q)$ (b) Δt 日差の活動量ランクについての平均スピアマン相関係数 $\langle \rho(\Delta t) \rangle$

計的にどのような協働性を保ちながら活動をしているかが明らかになる。もし十分な個体数と活動量の中で相関係数が維持されていれば、コロニーの活動メカニズムとして一定の期間に労働を担うサブグループが存在している可能性を示すことになる。また、確率モデルである固定反応閾値モデルではランダム性から相関係数が時間とともに急速に減ることが示されるため、この実験結果もさらなるメカニズムの可能性を示している。ゼミでは他のコロニーで得られているデータを示しながら、固定反応閾値モデルで示されない点と考えられるメカニズムについて議論していきたい。

4 むすび

本ノートでは、アリ研究の簡単な解説と我々が取り組んでいる研究の簡単な概要を示した。個体レベルの集団現象・自己組織化現象は物理学の中でも大きな関心を集めていて、自己駆動粒子系や社会ネットワーク構造など多くの研究が行われているが、アリコロニーの集団行動の研究を物理学の研究として進めるには未だに困難を伴っている。分子生物学や細胞生物学などでは、基本的な物理法則や化学反応理論を指導原理として研究が進められているが、同じ生物を対象とした研究の指導原理となる法則は明らかになっておらず現象論の域を出ていない。しかし、個体スケールの生物が示す様々な現象はやはりそれ自体興味深いものであり、行動や生態などマクロな生物現象については、初めにも述べたように観測技術の発展に伴い定量的観測が可能になっていることから、データ解析によりこれまでは研究者の経験に依存していた考察をより厳密に実証することが可能になってきている [14, 15]。我々の研究でも詳細な観測によりこれまでの研究で得られていた知見を超えた新しい性質が確認されていて、基礎的な実験研究を積み重ねていくことで新しい知見が広がると期待している。

5 謝辞

この研究は株式会社エスケーエレクトロニクスのご協力により、RFIDチップの観測実験が行われている。(http://www.sk-el.co.jp/products/rfid/)

参考文献

- [1] Claire Detrain and Jean-Louis Deneubourg. Self-organized structures in a superorganism: do ants “behave” like molecules? *Physics of life Reviews*, 3(3):162–187, 2006.
- [2] Osamu Yamanaka, Masashi Shiraishi, Akinori Awazu, and Hiraku Nishimori, Verification of mathematical models of response threshold through statistical characterisation of the foraging activity in ant societies, doi:10.1038/s41598-019-45367-w, *Scientific Reports*, 2019, accepted
- [3] 伊藤 嘉昭. 動物の社会. 東海大学出版会, 2006.
- [4] 日本生態学会. 生態学入門. 東京化学同人, 2 edition, 2012.
- [5] Bert Hölldobler and Edward O Wilson. *The Organization of Species Communities*, pages 419–435. springer, 1990.
- [6] WD Hamilton. The evolution of altruistic behavior. 97(896):354–356, 1963.
- [7] WD Hamilton. The genetical evolution of social behaviour. I. *J. Theor. Biol.*, 7(1):1–16, 1964.
- [8] WD Hamilton. The genetical evolution of social behaviour. II. *J. Theor. Biol.*, 7(1):17–52, 1964.
- [9] Scott Camazine, Nigel R Franks, James Sneyd, Eric Bonabeau, Jean-Louis Deneubourg, and Guy Theraula. *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press, 2001.
- [10] 長谷川英祐. 働かないアリに意義がある. メディアファクトリー, 2011.
- [11] Gene E Robinson. Regulation of division of labor in insect societies. *Annu Rev Entomol*, 37(1):637–665, 1992.
- [12] Eric Bonabeau, Guy Theraulaz, and Jean-Louis Deneubourg. Fixed response thresholds and the regulation of division of labor in insect societies. *Bull Math Biol*, 60(4):753–807, 1998.
- [13] Vanina Vergoz, Edith Roussel, Jean-Christophe Sandoz, and Martin Giurfa. Aversive learning in honeybees revealed by the olfactory conditioning of the sting extension reflex. 2(3):e288, 2007.
- [14] Danielle P Mersch, Alessandro Crespi, and Laurent Keller. Tracking individuals shows spatial fidelity is a key regulator of ant social organization. *Science*, 340(6136):1090–1093, 2013.
- [15] Elva JH Robinson, Thomas O Richardson, Sendova-Franks, Ana B, Ofer Feinerman, and Nigel R Franks. Radio tagging reveals the roles of corpulence, experience and social information in ant decision making. 63(5):627–636, 2009.