

空間構造を考慮したコオロギの闘争行動モデルと個体順位の空間的分布に関する考察

○矢野 史朗¹ 池本 有助² 青沼 仁志³ 長尾隆司⁴ 浅間 一²

¹ 東京大学大学院工学系研究科, ² 東京大学人工物工学研究センター

³ 北海道大学電子科学研究所

⁴ 金沢工業大学

Mathematical model of cricket's aggressive behavior considered with spatial structure

*Shiro Yano¹, Yusuke Ikemoto², Hitoshi Aonuma³, Hajime Asama²

¹ School of Engineering, The Univ. of Tokyo, ² RACE, The Univ. of Tokyo,

³ Research Institute for Electronic Science, Hokkaido Univ,

⁴ Kanazawa Institute of Technology

Abstract—Cricket takes an aggressive behavior with the intraspecific opponents. Cricket decides a social hierarchy with this fighting and claims to territory. We constructed our mathematical model to reflect this hierarchy making and territory making.

We use cellular automaton to see the time evolution of our model. We calculate this model and indicate the existence of power-law in the spatial and hierarchical distribution of crickets.

Key Words: Cricket, Larva, Aggressiveness, Sociality, Power-Law

1. Introduction

多くの生物は、限られた資源を前にしたときその資源をめぐる資源競争を行う。ここで言う資源には餌や異性、なわばりなどが挙げられる。生物はこの資源競争といった種内競争によって、種内での順位を形成する。E. Bonabeauらは生物が構築していく順位構造が簡単なルールによって自己組織化することを示した[1]。Bonabeau以降の研究では、この順位構造の自己組織化のダイナミクスが、経済やインターネット上での議論など、空間的広がり依存しない状況でも発生することに着目し、空間的広がりを除いた研究に注力している。また乱歩過程を前提として平均場近似を適用するような理論的解析は多く進んでいるが、陽に空間的構造を取り入れる研究は少ない[2][3][4]。

さて、コオロギの闘争行動は昆虫の中でも大変激しいことで知られている。特に体サイズが昆虫内で比較的大きいことから解剖学的、生理学的研究が盛んに行われており、生物学的知見が多く蓄積されている。これらの理由から、コオロギは典型的な喧嘩行動のモデル生物としての位置づけが為されている[5][6][7]。

コオロギの闘争行動は現象論的、生態学的に見ると以下のようにまとめられる。喧嘩に負けたコオロギは、その場から逃走をし、空間的に拡散する。喧嘩に勝ち、上位の順位となったコオロギはその喧嘩行動の激しさを増す。一方で下位順位のコオロギは喧嘩行動を避けるようになる[8]。

本研究ではコオロギ *G. bimaculatus* をモデルとし、またその空間的拡散および闘争行動を六角格子 cellular automaton 上で数値計算する。そのために逃避の空間的拡散の効果、ヒエラルキー同士が斥力として働いているとみなし、数理モデルを構築する。さらに Bonabeau モデルを利用し、順位構造の時間発展が再現できるようなモデルに拡張する。これらのモデル計算から、同順位個体を結ぶ空間距離がヒエラルキー量に対してべき乗分布状になることを示唆し、最後にこのべき乗分布がフラクタル性を兼ね備える条件について考察する。

2. Model and Method

2.1 空間構造

コオロギは逃走の際、主に敵とは反対の様々な方向へと移動する。本研究では逃走のモデルを構築する際その方向の自由度を高めるために、六角格子の cellular automaton を用いる (Fig. 1)。

最大の縄張り半径は $r_t = 6$ とし、フィールド半径は $r_f = 12$ とした。縄張りは後ほど述べる順位パラメータの関数となり、各ステップごとに更新される。

フィールドの境界条件は周期境界条件を用いる。

2.2 逃避行動モデル

既に述べたようにコオロギは喧嘩に負け続けると徐々に喧嘩を避けるようになる。一方勝ち続けた個体はより一層、好戦的になる。モデル構築における空間的な前提としては、勝った個体はその場を占拠し、また種

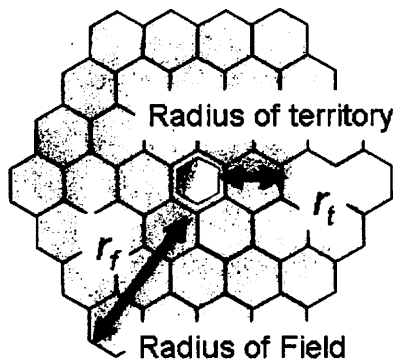


Fig.1 中心の小さい六角形が、縄張りを占拠している個体を表している。縄張りは個体の位置から等距離 r_t の範囲とする。

内順位が高まるごとにその縄張り範囲を広げるものとする。また、個体は探索行動のような能動的移動はせず、縄張りを拡大するか、あるいは縄張り内に侵入した他者を排斥することのみを行う。

闘争の開始条件としては以下のようにする。他個体の縄張りが自身の縄張り範囲に侵入したとき、自身と侵入した個体は即座に喧嘩を開始する (Fig. 2)。両者が喧嘩を開始するのは、縄張りが交差したときであるので、当然、他個体が縄張り内に侵入したときも喧嘩を開始する。ここでは喧嘩を開始する際、順位が強いほうが、順位の弱い方の相手に向かって1マス接近するという行動ルールを設定した。これは、喧嘩に勝ち続けている個体の方が好戦的であるという知見を反映している。また喧嘩行動は後ほど説明する Bonabeau モデルに従う。

本研究では、縄張りが広い個体ほど順位が高く、そのため排斥力が強くなると考えた。また、侵入者の順位が高いときもまた、排斥のための喧嘩の激しさは増加すると考えた。そこで、個体 i あるいは個体 j が喧嘩に負けた際の逃走距離 L は、個体 i と個体 j の縄張り半径の合計とした (Eq. 1)。

$$L = r_i + r_j. \quad (1)$$

喧嘩に負けた個体は距離 L の逃走を行うが、その方向は、相手と遠ざかる方向を選ぶ。つまり、相手と遠ざかる向き3方向から逃走方向を等確率的に選択し、移動するという作業を L 回行うことに相当する (Fig. 3)。

2.3 順位形成モデル

Bonabeau らの順位形成モデルは現象論的モデルである。個体 i は各時点での順位を表す内部パラメータ h_i を持ち、 h_i は以下の効果によって時間変化する。

忘却の効果：

$$\frac{dh_i(t)}{dt} = -\mu \tanh(h_i(t)), \quad (2)$$

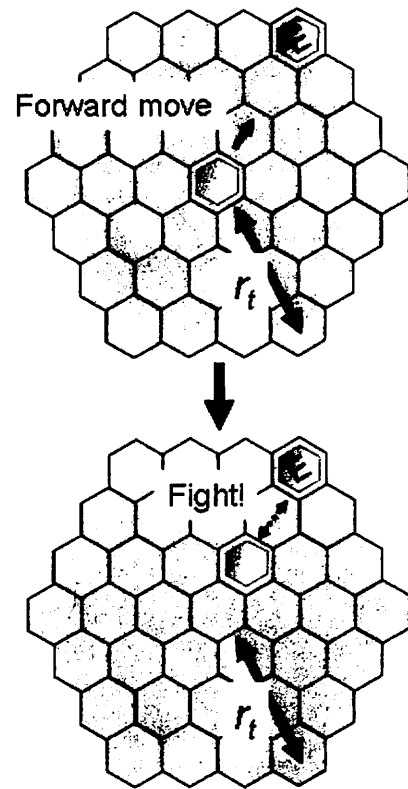


Fig.2 縄張りを占拠する個体は、縄張りに個体が入るとその場からその相手に向かって1マス接近し、喧嘩を開始する。喧嘩に勝った場合は順位が上がり、縄張りが広がる。一方喧嘩に負けた場合は次節で述べるルールに従って順位を下げ、さらに逃避行動をとる。

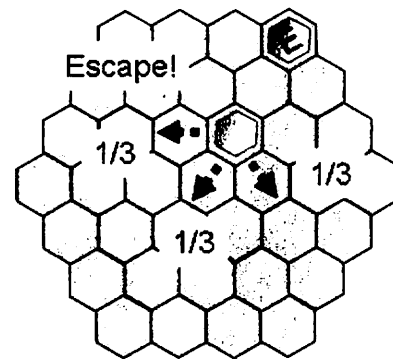


Fig.3 逃走にあたっては、相手と遠ざかる向きからランダムに1方向を選び、1マス移動する。これを逃走距離の L 回繰り返す。

個体 i が個体 j に勝つ確率：

$$P_{ij} = \frac{1}{1 + \exp(-\eta(h_i(t) - h_j(t)))}, \quad (3)$$

勝ちの効果：

$$h_i(t) = h_i(t) + 1, \quad (4)$$

負けの効果:

$$h_i(t) = h_i(t) - F. \quad (5)$$

以上のように、勝ち負けに応じて内部パラメータ h_i が増減するモデルとなっている。特に個体群が低密度である場合、忘却の効果が支配的になるが高密度の場合、勝ちや負けの効果による順位構造の固定化が支配的になることが知られている。

2.4 縄張りモデル

個体 i の縄張りの半径 $r_i(t)$ は $h_i(t)$ の関数として決定する。今回用いた式は (Eq. 6) である。

$$r_i(t) = h_i(t) \times (r_t - 2) + 2, \quad (6)$$

$$r_i(t) \geq 0.$$

既述であるが、ここで r_t は縄張りの最大半径を表す。今回 $r_t = 6$ であるので、(Eq. 6) の右辺は $2h_i(t) + 2$ となる。つまり、 $h_i(t) < -0.5$ では縄張りをもてないように設計した。

2.5 シミュレーション条件

以上のアルゴリズムと、下記条件を伴わせ、6 角格子 cellular automaton でシミュレーションを行う。

$$r_t = 6, r_f = 12,$$

$$\mu = 0.1, \text{eta} = 5,$$

$$F = 1, \text{STEP} = 250 \text{ ステップ},$$

$$1 \text{ ステップ} = 0.1, \text{ 個体数} = 140 \text{ 体}$$

個体の初期配置、個体の初期順位は乱数を用いてランダムに設定した。

3. Results

本シミュレーションの結果から、順位の時間推移をプロットしたのが Fig. 4, Fig. 5 である。

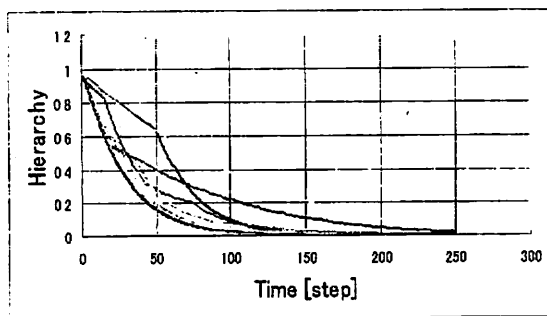


Fig.4 250 ステップ後にはすべての個体の順位パラメータ (図中ではヒエラルキーと記述) が 0 に収束してしまっている。緩和の仕方に幾つかの時定数があることが分かる。特に緩和の仕方が急変している部分に関しては、その個体よりも強い個体に負けたことが原因となっていると考えられる。140 個体のうち、大半の個体は最初の時点で順位 0 の状態に至り、その後回復してこなかった。

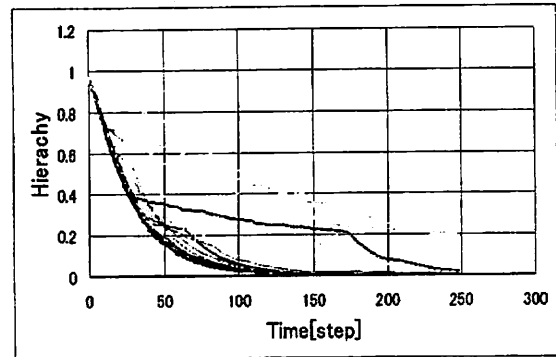


Fig.5 Fig. 4 と異なり、250 ステップたった段階でも緩和しきっていない個体が 2 対残っている。また、150 ステップ前後では、順位 0 の個体と上位個体で 2 層の群れに分かれていることがわかる。170 ステップを過ぎたあたりで、上位個体群の中で順位構造を形成する行動が見え始め、最終的に 2 個体が同順位で上位に残っている。これは 150 ステップ前後の上位 4 個体という状況は縄張り同士が接触するかしないか、という不安定状態であったのに対し、上位 2 個体という状況が縄張り同士が接触しない安定状態であることを示す。

どちらも 140 個体、250 ステップの結果である。グラフ Fig. 4 を見ると、後半に 2 位個体で緩和を続けている個体は、最初にやや順位が低かったものの、途中から緩和速度が遅くなり、最終的に 2 位個体として残ったことが分かる。これはその個体が最初に負けた際、新しい場所に逃避し、

グラフ Fig. 5 はグラフ Fig. 4 と比べて明らかに緩和時間が遅かった。また最終的に 2 個体が同順位で残っていることが分かる。

4. Conclusion and Discussion

結果のグラフから、以下の 2 点が推測される。

1. 最上位個体に見られる、遅い順位緩和時間は、随時的に他個体に喧嘩を仕掛け、それに勝つことで実現している
2. 距離が離れていることで、同等の順位を持つ個体が複数同時に存在可能

1. に関しては、現実の社会に見られる多くの社会的システムにまみ見られる傾向である。経営の構造を例にすれば、順位的に高い経営者側が労働者側から利益を回収することで経営者はより多くの富を得ることができ、また個々の労働者よりも持続的に収入を得ることが可能となる。ここで持続的と記述したのは、労働者が十分な利益を確保できなかった場合においては、経営者も含め徐々に衰退していくことが考えられるからである。今回の結果はそのような場合を示している。

しかしながら現段階では本アルゴリズムでは持続的に順位構造を維持できないという結果を主張しているわけではなく、他個体の数を増やすあるいは勝利の効果をも強める方法で、緩和ではなく、順位構造の永続的

維持または発展が発現すると考えられる。これは先の経営の例で説明すると、前者は労働者が足りず徴収される利益が少ない場合、労働者数を増やす人海戦術によって解決を図るという方法である。経営においては、当然労働者を増やせば人件費が増加するため、適切な労働者人口があるといえる。コオロギの本シミュレーションにおいては、個体を増やせば単純には縄張りに使用される面積が増加するため、適切なコオロギ数があるといえる。後者の解決策は、労働者から経営者側がより多くの利益を徴収することで、順位構造を維持するという方法である。本シミュレーションの場合、過剰に負けること即ち徴収されることによる労働者側の生活破綻などが効果として入っていないため、単純にはこの方法で解決可能である。このことはコオロギが、縄張りが無くとも生存可能であるという主張であり実験室環境で観察される。ただ実際には縄張りのみならず、負け個体が摂取する餌まで勝者が徴収したとなると、負け個体は生存が困難となる。これらの考察から、勝ちによる徴収効果を挙げるとしても、負け側の生存が持続可能な範囲という適切な徴収量があるといえる。

次に2.についてであるが、Fig.5からもわかるように、同順位個体が長期的かつ同時に存在している。これは逃避行動モデルで提案した、強い個体同士が激しく反発し、相互に距離をあけるという挙動が大きく関わっていると考えられる。強い個体同士が大きく距離をあけることは、群れ全体としてコストの高い競争を避ける効果、あるいは同様の順位構造を持った相似な集団を許容する効果をもつ。

Barlow は、cichlid fish が縄張りの分割に際して、ポロノイ図の区画面積を均一化するかのように行うことを発見した [9]。この発見は以後のなわばりの数値的研究にも影響を与えている [10]。cichlid fish の区画面積の均一化の単純な原理としては、個体を中心としてポロノイ図を描いた場合、個体間距離が近い場所はより強い競争という斥力が働いたため、個体は個体間距離を最大にする位置を求め移動し、それが全体として最も界面エネルギーが低い状態となるといえる。さて本研究で用いた、順位の高い個体同士ほど大きい斥力が働き遠距離移動するという条件は、短距離的な斥力によって縄張りが区画均一化するという Barlow の説明に加えることで、大域的な区画均一化を引き起こすことが以下のようにして予想される。

先の2. で述べたように、高順位の個体であっても、同順位同士で適切な個体間距離がある場合には複数同時に存在できる。このことは、同順位個体同士で適切な距離を空けて散在する状況が、より界面エネルギーの少ない、安定な空間構造となることを意味する。また、上位個体は縄張り確保能力が高いため、それ以下の順位個体にとって強い斥力となる。その結果、下位個体は上位個体の縄張りの境界に追いやられ、その影響がほぼ無くなった場所で、新たに順位社会を構築し始める。さらにそれらの個体同士は同順位同士で適切な距離をあけ、安定な構造へと至る。以上のことから、

ある順位のレイヤーで見られる空間構造は、さらにその下の順位のレイヤーでも同様な空間構造となって観測されることが予想できる。

以上の過程で安定状態に落ち着いた後にさらに個体数を追加することを考える。そうすると高順位同士それ以上距離を空けても喧嘩を避けられない状況、即ち共存できなくなる状況が発生する。本研究ではコオロギの縄張り範囲に上限を設けたため、共存できず喧嘩をした個体は負け個体として順位を落とすことになる。しかしながら、ここで仮想的に縄張り範囲に上限が存在しない場合を考えると、以下のようにしてフラクタル状の集団が組織化されると予想される。縄張りに上限が無い場合、勝った個体はさらに広い縄張りを持つことになる。このことにより、それまで高順位だった個体をさらに上位から束ねる個体が発生する。同時に低順位の個体は、界面エネルギーを減少させるために、再び縄張りの境界へと移動し、そこで適切な空間構造を構築することになる。このように、上限の無い縄張りを持つ闘争集団では、個体の空間分布がフラクタル的なパッチ状分布となり、順位構造を反映すると期待できる。

謝辞 本研究の一部は、文部科学省科学研究費補助金特定領域研究「身体・脳・環境の相互作用による適応的運動機能の発現—移動知の構成論的理解—」によって行われた。ここに謝意を表す。

- [1] E. Bonabeau, G. Theraulaz, and J.-L. Deneubourg. Mathematical Model of Self-Organizing Hierarchies in Animal Societies. *Bulletin of Mathematical Biology*, Vol. 58, No. 4, pp. 661-717, 1996.
- [2] L. Lacasa and B. Luque. Bonabeau hierarchy models revisited. *Physica A*, Vol. 366, pp. 472-484, 2006.
- [3] T. Odagaki and M. Tsujiguchi. Self-organizing social hierarchies in a timid society. *physica A*, Vol. 367C, pp. 435-440, 2006.
- [4] T. Okubo and T. Odagaki. Mean-field analysis of phase transitions in the emergence of hierarchical society. *Physical Review E*, 2007.
- [5] 長尾隆司. 昆虫の脳を探る. 共立出版, 1995.
- [6] P. A. Stevenson, V. Dyakonova, J. Rillich, and K. Schildberger. Octopamine and Experience-Dependent Modulation of Aggression in Crickets. *The Journal of Neuroscience*, Vol. 25, No. 6, pp. 1431-1441, 2005.
- [7] Dierick H. A. and R.J Greenspan. Serotonin and neuropeptide f have opposite modulatory effects on fly aggression. *Nature genetics*, Vol. 39, No. 5, pp. 678-682, 2007.
- [8] M. Iwasaki, A. Delago, H. Nishino, and H. Aonuma. Effects of Previous Experience on the Agonistic Behaviour of Male Crickets, *Gryllus bimaculatus*. *Zoological Science*, Vol. 23, No. 10, pp. 863-872, 2006.
- [9] G. W. Barlow. Hexagonal territories. *Animal Behavior*, Vol. 22, pp. pp.876-878., 1974.
- [10] 杉原厚吉. なわばりの数理モデル. 共立出版, 2009.

22nd SICE Symposium on Decentralized Autonomous Systems
January 30-31, 2010, Nagoya

第 22 回自律分散システム・シンポジウム

資 料

期 日：2010年 1月30日(土), 31日(日)

会 場：名古屋大学野依記念学術交流館

SICE®

企 画：自 律 分 散 シ ス テ ム 部 会
主 催：(社)計測自動制御学会 システム・情報部門
The Society of Instrument and Control Engineers

協 賛：システム制御情報学会, 電子情報通信学会, 電気学会, 情報処理学会,
人工知能学会, 日本ロボット学会, 日本機械学会, 精密工学会, 日本神
経回路学会, 日本生体医工学会, 応用物理学会, 日本生物物理学会, 化
学工学会, Japan Chapter of IEEE Control Systems Society, Japan Chapter of
IEEE Systems, Man, and Cybernetics
移動知調査研究会

カタログ番号 10 SY 0002