

Social queue - スズメバチの作る待ち行列

豊泉 洋
早稲田大学 会計研究科
toyoizumi@waseda.jp

1. はじめに

人は、なぜ社会性を持つのか？集団やコミュニティをつくり、組織に所属するのか？組織では、さまざまな役割を持った個人が、それぞれの役割を果たしている。その役割を果たすのは、なぜなのか？人以外の生物でも、集団を作って社会性を持って暮らす生物がいる。人間社会以外の原始的な社会構造を分析することは、人間社会の構造の理解に役立ち、今ある社会構造をよりよくすることに役立つであろう。

社会構造をもつ生物の中でも、ハチは他の大多数の昆虫と異なり、女王蜂と働き蜂に象徴されるような高度に役割分担された社会組織を営むことで知られている。近年、Hairy-Faced Hover Wasp(マレーシアのスズメバチの仲間、学名:Liostenogaster flavolineata、図1参照)はsocial queueという際立った社会構造を持つことで注目を浴びている [3, 4, 5]。



図 1: Hairy-Faced Hover Wasp (Liostenogaster flavolineata) and their nest. Adopted from http://www.ucl.ac.uk/ucbt266/pages/hover_wasps.html

Social queue では、グループ内に明確な階級構造が見られ、queue の先頭（階級の頂点）にいる個体が、グループ内で優位な生活（生活サポート、独占的な繁殖活動等）を送ることができる。その他の個体は、queue の先頭になる順番を待ち、待つ間は、ヘルパーとしてグループの活動を支える。ヘルパーの活動は、生命の危険を伴い、ヘルパー自身の利益を損なうものも多い。どうして、生命の危険を犯してまでヘルパーとしてグループに加わるのかという疑問に対する満足な答えはまだみつかっていない [3]。

特に Hairy-Faced Hover Wasp が作る social queue は、年功序列型の厳格な social queue 構造を持つことが知られている。本研究では、Hairy-Faced Hover Wasp の social queue を数学的にモデル化し、その特性を分析する。最近、Honey Bee Genome Sequencing Consortium[2] が、ハチ Genome の解析を終えた。遺伝子レベルからハチが作る社会構造を明らかにする試みも進んでいる [2, 7]。

人間の社会においても組織内で出世競争は、ある種の social queue と考えられる。social queue の特性を知ることが、プリミティブな社会構造が、どのように高度に発展した社会の構造へ発展していくのか、さらには、今後のあるべき社会構造・組織構造を知る上で、貴重な鍵を与えてくれる。

2. “To Join or Not to Join”: $M/G/\infty$ Social Queue

Hairy-Faced Hover Wasp が作る social queue には次のような特徴がある。

1. queue のトップにいる個体のみが繁殖可能（dominant）である。
2. queue に参加した時期が早いものから順番に dominant になる完全年功序列である。

3. queueに参加する dominant 以外の個体は、ヘルパーとして dominant とグループ全体の利益のために働く。

Hairy-Faced Hover Wasp の個体には、(1) 既存の queue (巣)に参加するか、(2) 単独で巣を作り繁殖するか、の選択肢がある。既存の queueに参加し自分が dominant の立場になれば、他の個体の協力が得られ、有利な条件で繁殖が可能である。その反面、既存の queueに参加することは、外敵がいる環境で巣の材料や食料確保といったヘルパー活動をしなければならず、自分の繁殖活動をする前に生命を落とす危険性がある。

旧来、自分の生命を危険にさらしてまで dominant に協力する必然性は、血縁選択 (kin selection) という概念を説明されてきた。自分と同じ遺伝子を持つ dominant に協力することが、遺伝子レベルでは得になるという考え方である。しかし、血縁選択だけでは、血縁関係のない dominant がいる queue へ参加する Hairy-Faced Hover Wasp のようなケースは説明できない。また、最近の Hairy-Faced Hover Wasp の研究では、dominant の立場に近づいた個体は、自分の利益を確保するために、危険な仕事を避けるようになることが観察され、話題となっている [3]¹。すなわち、Hairy-Faced Hover Wasp は、queueに参加することによって得る直接の利益を理解し、queueに参加していると考えられる。

ここでは、個体が queueに参加することによって得る直接の利益である繁殖のし易さと直接の不利益である自分の生命の危険を定量的に評価するために、social queue のダイナミックスを $M/G/\infty$ queue でモデル化する。個体は、到着率 λ の Poisson Process に従って social queue に参加し、時刻 0 で着目する個体 C_0 が到着する。各個体 C_n の寿命 X_n は、独立で同一の一般分布 $G(x)$ に従い、その平均は $E[X] = 1/\mu$ とする。特に、 X_n は他の個体の寿命とは独立であるとともに、queue 内の位置にも独立に決まるとする。すると、時刻 t での queue のサイズ $N(t)$ は、 $M/G/\infty$ queue の系内容数過程となる。

Hairy-Faced Hover Wasp の social queue は厳格な年功序列制度を持つため、queueに参加した時点が一番古い個体が dominant となる。したがって、 $N(0) > 0$ ならば、 C_0 はヘルパーとして活動しなければならない。 C_0 が死亡するより前に、時刻 0 に queue にいた個体全てが死滅している場合に、 C_0 が dominant になることができる。 C_0 が首尾よく dominant になれた場合に、その時点を T 、 C_0 の死亡時点を D とする。

ここで、 C_0 の利益 R を次のように定義する。

$$R = \begin{cases} \int_T^D N(t)dt & C_0 \text{ が dominant,} \\ 0 & C_0 \text{ が non dominant,} \end{cases} \quad (1)$$

利益 R は、自分が dominant になってから寿命を全うするまでに、自分の繁殖を手伝う (C_0 を含む) 個体の数である。 C_0 が dominant の地位を確保する前に死亡した場合には、利益は 0 と考える。一方、個体が queue に参加しない場合には、利益は次のように表すことができる。

$$R = \int_0^X 1dt = X. \quad (2)$$

このように、social queue への参加することによって、単独で繁殖する場合には得られない利益を得る可能性がある。その一方、自分が dominant になる前に死んでしまい、利益が 0 なるというリスクがある。以下の section では、 $M/G/\infty$ social queue のダイナミックスを分析することにより、このトレードオフの関係を明らかにする。

3. $M/G/\infty$ Social Queue の解析

はじめに、 C_0 が dominant になる確率を求める。 X_e を時刻 0 で既に queue にいた個体の残り寿命とし、その分布を $G_e(x) = P\{X_e \leq x\}$ とすると、

$$dG_e(x) = \mu(1 - G(x))dx, \quad (3)$$

となる (例えば、[6] 参照)。

Lemma 1.

$$P\{C_0 \text{ is dominant} | N(0-) = n\} = \begin{cases} n \int_0^\infty (1 - G(x))G_e(x)^{n-1}dG_e(x), & n \geq 1, \\ 1 & n = 0. \end{cases} \quad (4)$$

特に、寿命が指数分布のときは、

$$P\{C_0 \text{ is dominant} | N(0-) = n\} = \frac{1}{n+1}. \quad (5)$$

¹人間社会においても同様な現象がみられるかもしれません。マネージャークラスと通常の社員の比較は？

Proof. $N(0) = n$ の条件付きで考える。 $n \geq 1$ の場合、 dominant になるためには、

$$X_0 \geq \max_{i=1, \dots, n} X_{e,i}, \quad (6)$$

が必要である。ここで、 $Y = \max_{i=1, \dots, n} X_{e,i}$ とすると、

$$dP\{Y \leq x\} = nG_e(x)^{n-1}dG_e(x), \quad (7)$$

なので、 X_0 と Y の独立性より

$$\begin{aligned} P\{C_0 \text{ is dominant} | N(0-) = n\} &= P\{X_0 \geq Y\} \\ &= \int_0^\infty P\{X_0 \geq x\}dP\{Y \leq x\} \\ &= n \int_0^\infty (1 - G(x))G_e(x)^{n-1}dG_e(x). \end{aligned}$$

□

この結果を使って、次の定理を示す。

Theorem 1. 定常状態で、 C_0 が dominant になる確率は次で与えられる。

$$P\{C_0 \text{ is dominant}\} = e^{-\lambda/\mu} \left\{ 1 + \frac{\lambda}{\mu} \int_0^\infty (1 - G(x))e^{(\lambda/\mu)G_e(x)}dG_e(x) \right\}. \quad (8)$$

特に、寿命が指数分布のときは、

$$P\{C_0 \text{ is dominant}\} = \frac{\mu}{\lambda}(1 - e^{-\lambda/\mu}) < \frac{1}{E[N(0)]}. \quad (9)$$

Proof. 定常状態では、Poisson 到着がみる系内容数 $N(0)$ は、 $M/G/\infty$ の定常分布である平均 λ/μ の Poisson 分布と等しい。この事実を使って Lemma 1 の条件を外せば、結果が得られる。 □

次に、 C_0 が dominant になった時点での queue サイズ $N(T)$ を評価する。これは、個体の利益の一つの指標としても有用である。

Theorem 2. C_0 が dominant になった時点での queue サイズ $N(T)$ の条件付きの分布の Z 変換は次のように評価できる。ここで、 C_0 が dominant にならなかった場合には、 $N(T) = 0$ としておく。

$$E[z^{N(T)} | N(0) = n] = 1 - P\{\text{dominant} | N(0) = n\} + n \int_0^\infty ze^{\frac{\lambda}{\mu}G_e(t)(z-1)}G_e(t)^{n-1}(1 - G(t))dG_e(t). \quad (10)$$

したがって、条件付き期待値は、次式で与えられる。

$$E[N(T) | N(0) = n] = P\{\text{dominant} | N(0) = n\} + \frac{\lambda}{\mu} \int_0^\infty (1 - G(x))G_e(x)^n dG_e(x). \quad (11)$$

特に、寿命が指数分布に従う時には、

$$E[N(T) | N(0) = n] = \frac{1}{n+1} + \frac{\lambda}{\mu} \frac{n}{(n+1)(n+2)}. \quad (12)$$

Proof. C_0 が dominant になり、 dominant になった時刻 T を t と仮定する。 dominant になっているので、時刻 0 以前に到着した個体は全て死滅している。したがって、 $N(t)$ を評価するには、時刻 0 以降のプロセスのみで考えればよい。すなわち、 dominant 時点 t での queue サイズは、時刻 0 で到着した C_0 を考慮すると、

$$N(t) = 1 + N_0(t), \quad (13)$$

と表すことができる。ここで、 $N_0(t)$ は $(0, t]$ 間に参加した個体を作る、時刻 0 以降のプロセスを表し、 $N(0)$ とは独立で、初期条件 $N_0(0) = 0$ の $M/G/\infty$ queue の系内容数過程とできる。 $N_0(t)$ は Poisson 分布であることが知られており [6]、その Z 変換は次のように表せる。

$$E[z^{N_0(t)}] = e^{\lambda \int_0^t (1-G(x))dx(z-1)} = e^{\frac{\lambda}{\mu}G_e(t)(z-1)}. \quad (14)$$

(13) より、

$$E[z^{N(t)}|\text{dominant}, T = t] = zE[z^{N_0(t)}] = ze^{\frac{\lambda}{\mu}G_e(t)(z-1)}. \quad (15)$$

次に dominant になった時刻 T の条件付き分布を考える。dominant になる時点は、時刻 0 で、queue に並んでいた個体が全て死滅した時点 $Y = \max_{i=1, \dots, n} X_{e,i}$ のため、

$$\begin{aligned} P\{T \leq t, \text{dominant}|N(0) = n\} &= P\{Y \leq t, Y \leq X_0\} \\ &= \int_{x=0}^t P\{Y \leq x\}dP\{X_0 \leq x\} + \int_{x=t}^{\infty} P\{Y \leq t\}dP\{X_0 \leq x\} \\ &= \int_{x=0}^t G_e(x)^n dG(x) + G_e(t)^n(1 - G(t)). \end{aligned}$$

よって、

$$dP\{T \leq t, \text{dominant}|N(0) = n\} = nG_e(t)^{n-1}(1 - G(t))dG_e(t). \quad (16)$$

一方、

$$\begin{aligned} E[z^{N(t)}|N(0) = n] &= E[z^{N(t)}1_{\{\text{dominant}\}}|N(0) = n] + E[z^{N(t)}1_{\{\text{non dominant}\}}|N(0) = n] \\ &= 1 - P\{\text{dominant}|N(0) = n\} + E[z^{N(t)}1_{\{\text{dominant}\}}|N(0) = n]. \end{aligned} \quad (17)$$

ここで、(15) と (16) を使うと

$$\begin{aligned} E[z^{N(t)}1_{\{\text{dominant}\}}|N(0) = n] &= \int_0^{\infty} E[z^{N(t)}|\text{dominant}, T = t]dP\{T \leq t, \text{dominant}|N(0) = n\} \\ &= n \int_0^{\infty} ze^{\frac{\lambda}{\mu}G_e(t)(z-1)}G_e(t)^{n-1}(1 - G(t))dG_e(t), \end{aligned}$$

となり、(11) が証明できた。 \square

4. $M/M/\infty$ Social Queue における利益と戦略

以下では、計算の都合上、各個体の寿命 X_n が指数分布に従うと仮定する。時刻 0 で social queue に参加した C_0 の期待利益は次の定理で与えられる。

Theorem 3. 各個体の寿命 X_n が指数分布に従う場合、 C_0 が参加した時点での queue サイズの条件付きの利益の期待値は以下で与えられる。

$$E[R|N(0) = n] = \frac{1}{\mu} \left(\frac{1}{n+1} + \frac{\lambda}{\mu} \frac{1}{n+2} \right). \quad (18)$$

特に、 C_0 の利益の期待値は、単独で巣を作る場合の利益の期待値と一致する。すなわち、

$$E[R] = \frac{1}{\mu}. \quad (19)$$

Proof. $T = t$ と $N(T) = m$ と $D - T = x$ についても条件付けると、Markov 性より

$$E[R|T = t, N(T) = m, D - T = x, \text{dominant}, N(0) = n] = E \left[\int_0^x N(s)ds \middle| N(0) = m, \text{dominant} \right] \quad (20)$$

$$= \int_0^x E[N(s)|N(0) = m, \text{dominant}] ds. \quad (21)$$

$N(0) = m$ の個体のうち、 $m - 1$ が dominant 以外の個体であり、その中で時刻 s での生き残りを $N_1(s)$ とする。また、 $N_2(s)$ を dominant 後に queue に参加した個体の生き残り数とする。dominant な個体自体も考慮して、 $N(s)$ は次のように分解できる。

$$N(s) = 1 + N_1(s) + N_2(s). \quad (22)$$

ここで、

$$E[N_1(s)] = E \left[\sum_{i=1}^{m-1} 1_{\{X_i > s\}} \right] = (m-1)e^{-\mu s}. \quad (23)$$

また、 $N_2(s)$ は平均 $\frac{\lambda}{\mu}(1 - e^{-\mu s})$ の Poisson 分布となるので、

$$E[N_2(s)] = \frac{\lambda}{\mu}(1 - e^{-\mu s}). \quad (24)$$

よって、 $m \geq 1$ に対して、

$$\begin{aligned} E[R|T = t, N(T) = m, D - T = x, \text{dominant}, N(0) = n] &= \int_0^x E[(1 + N_1(s) + N_2(s))] ds \\ &= \left(1 + \frac{\lambda}{\mu}\right)x + \frac{1}{\mu} \left(m - 1 - \frac{\lambda}{\mu}\right)(1 - e^{-\mu x}) \end{aligned}$$

dominant になった時点での、dominant の残り寿命は指数分布であることを考慮して、 $D - T = x$ の条件を外すと

$$E[R|T = t, N(T) = m, \text{dominant}, N(0) = n] = \frac{1}{2\mu} \left(m + 1 + \frac{\lambda}{\mu}\right)$$

さらに、 $N(T) = m$ についても条件を外すと

$$\begin{aligned} E[R|T = t, \text{dominant}, N(0) = n] &= \sum_{m=1}^{\infty} \frac{1}{2\mu} \left(m + 1 + \frac{\lambda}{\mu}\right) P\{N(T) = m|T = t, \text{dominant}, N(0) = n\} \\ &= \sum_{m=0}^{\infty} \frac{1}{2\mu} \left(m + 2 + \frac{\lambda}{\mu}\right) P\{N(T) - 1 = m|T = t, \text{dominant}, N(0) = n\}. \end{aligned}$$

ここで、 C_0 が dominant になった時点では、時刻 0 以前にすでに到着していた個体は全滅している。したがって、 C_0 を除いた $N(T) - 1$ の個体はすべて時刻 0 以降に到着し、 $N(0)$ とは独立な平均 $\frac{\lambda}{\mu}(1 - e^{-\mu t})$ の Poisson 分布に従う。したがって、

$$E[R|T = t, \text{dominant}, N(0) = n] = \frac{1}{2\mu} \left(\frac{\lambda}{\mu} + 2 + \frac{\lambda}{\mu}(1 - e^{-\mu t})\right) \quad (25)$$

次に、 $T = t$ についての条件を外す。ここで、(16) より、

$$dP\{T \leq t, \text{dominant}|N(0) = n\} = n\mu(1 - e^{-\mu t})^{n-1}e^{-2\mu t}dt, \quad (26)$$

なので、

$$\begin{aligned} E[R|N(0) = n] &= E[R1_{\{\text{dominant}\}}|N(0) = n] \\ &= \int_0^{\infty} E[R|T = t, \text{dominant}, N(0) = n] dP\{T \leq t, \text{dominant}|N(0) = n\} \\ &= \frac{1}{\mu} \left(\frac{1}{n+1} + \frac{\lambda}{\mu} \frac{1}{n+2}\right). \end{aligned}$$

さらに、 $N(0)$ が平均 λ/μ の Poisson 分布に従うことを使えば、(19) がえられる。□

Remark 1. $E[R]$ が $1/\mu$ と一致することは、サンプルパスの解析からもわかる。

5. 数値例

以下では、各個体の寿命は平均 1 の指数分布に従うと仮定する。実際には、Hairy-Faced Hover Wasp の作る social queue は小規模で、4-6 匹程度で social queue を作る事が知られている。すなわち、 $\lambda = E[N(t)] \sim 5$ と考えられる。

図 2 に、個体が queue に参加した時点での queue サイズ $N(0) = n$ と個体の利益の期待値 $E[R|N(0) = n]$ の関係を示している。 $N(0)$ が平均 queue サイズ $E[N(t)] = \lambda$ を下回っている場合には、個体が queue に参加した方が、単独の場合よりも利益が大きい。また、集団のサイズが大きくなるに従って、この傾向は顕著になる。したがって、social queue の大きさは、小さくなる傾向があると考えられる。

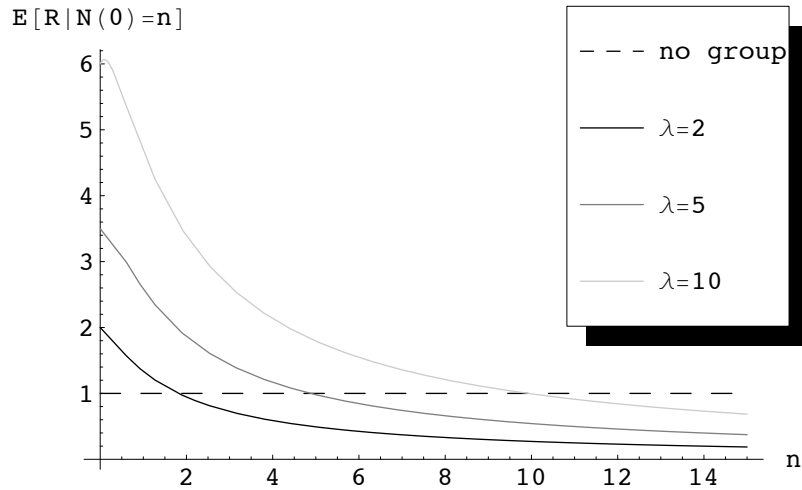


図 2: 参加時の queue サイズと期待利益：各個体の寿命は平均 1 の指数分布とした。個体が social queue に参加しないときと比較している。

- [1] Milton Abramowitz and Irene A. Stegun. *Handbook of Mathematical Functions with Formulas, Graphs, and Mathematical Tables*. Dover, New York, ninth dover printing, tenth gpo printing edition, 1964.
- [2] Honey Bee Genome Sequencing Consortium. Insights into social insects from the genome of the honeybee *apis mellifera*. *Nature*, 443(7114):931–949, 2006.
- [3] Jeremy Field, Adam Cronin, and Catherine Bridge. Future fitness and helping in social queues. *Nature*, 441:214–217, 2006.
- [4] Jeremy Field, Gavin Shreeves, and Seirian Sumner. Group size, queuing and helping decisions in facultatively eusocial hover wasps. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45:378–385, 1999.
- [5] H. Kokko and R. A. Johnstone. Social queuing in animal societies: a dynamic model of reproductive skew. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266:571–578, 1999.
- [6] S. M. Ross. *Stochastic Processes*. John Wiley and Sons, 1996.
- [7] Ying Wang, Mireia Jorda, Peter L. Jones, Ryszard Maleszka, Xu Ling, Hugh M. Robertson, Craig A. Mizzen, Miguel A. Peinado, and Gene E. Robinson. Functional CpG Methylation System in a Social Insect. *Science*, 314(5799):645–647, 2006.