

1A3-1 生物におけるカースト発現機構の数理モデル

Mathematical Model of Caste Expression in Living Beings

○池本有助 (東大) 正 川端邦明 (理研) 正 浅間一 (東大)

Yusuke Ikemoto, RACE, The University of Tokyo
5-1-5 Kashiwanoha, Chiba 277-8568, JAPAN
Kuniaki Kawabata, RIKEN
Hajime Asama, RACE, The University of Tokyo

Abstract— Self-organization of hierarchy of system has been focused in task allocation of distributed autonomous systems and network analysis. It is important to realize the mechanism of hierarchy generation for implementation to artificial systems. In order to know the principle, we try to model caste differentiations control of termite. Equations of evolution are created, using both of biological data and some assumptions obtained by mathematical analysis. In addition, the model is validated by computer simulations. In this study, we propose that probability migration of units and modulations of fluctuation are operated as a differentiation control strategy.

Key Words: Caste differentiation control, Self-organization, Loose-coupling, Fluctuation, termite

1. はじめに

自律分散ロボットシステム [1] における作業役割分担やネットワークにおけるハブの割り当て問題など、システム内部の階層構造発現機構を設計することはシステムの適応性を考える上で非常に重要な課題である。

階層構造の発現を環境やタスクに応じて自己組織的にシステムを構成することは個体の機能分化として捉えることができる。機能分化プロセスは多体系における均質な状態から不均質な状態への遷移であり、エントロピー増大という自然法則とは逆のプロセスをたどる。これまでに平衡系における分子や粒子の振る舞いは熱力学を中心に十分議論されてきたが、非平衡開放系は未だ体系化されていない。非平衡系では力学的エネルギーや自由エネルギーのような明確なポテンシャルをモデルに与えることができないため、個々現象や実験データから数理モデルを構築せざるを得ないことが一因である。多体系における機能分化のモデル設計において、様々な現象の背後にある普遍的法則を抜粋し、より一般性のある数理モデルを構築及び解析を行うことが原理解明とその工学的応用に近道であると我々は考えている。言い換えると、生物実験などの現象論的知見と数理解析及び計算機シミュレーションを駆使した仮説との相互の連携が重要であり [2]、そこから一般性を有する系の発展方程式を定めることが賢明であると考えられる。

生物界に目を向ければ集団として生活し複数の階層を持つ代表的な例としてオオシロアリが挙げられる。オオシロアリはカーストと呼ばれる Worker, Soldier, Queen の階層を持ち集団 (コロニー) 内でそれぞれが機能的な役割をもつ社会性昆虫である。社会性昆虫を扱うことは人間のように高度な認知機能を有していないが、自発的な行動をおこすという点と高度な社会性を持つという点で、機能分化を考える上で非常に有用なモデル対象であると考えられる。

そこで本研究ではオオシロアリのカースト分化制御の数理モデルを構築することを目的とする。特に Worker

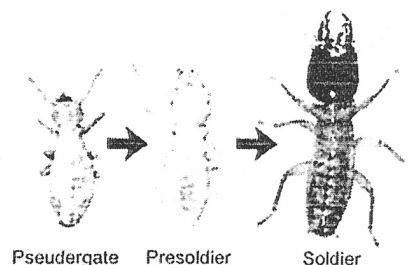


Fig.1 Soldier differentiations in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti*.

と Soldier の個体数比率の適応的制御機構の数理モデルを構築する。機能分化に関する研究として反応拡散系に基づく Mizuguchi や Sakaguchi らによる数理モデル [3][4] があり、その数理モデルを Mizuguchi と Sugawara らは自律分散ロボットシステムに応用している [5]。Bonabeau らは社会における階級の数理モデルを計算機シミュレーションで実験している [6]。本研究ではオオシロアリの確率要素を含んだ空間的移動とそこから発生するシステム全体の揺らぎの調節に着目して数理モデルを構築する。さらにオオシロアリの行動レベルでの計算機シミュレーションを通して、移動と個体同士によって行われる分化制御を担う化学物質 (以下、フェロモン) の受け渡しという戦略がシステム全体の大域的フィードバック機構に重要な働きを持つことと揺らぎが自動的に調節されていることを示す。

2. 生物学的知見と仮定

2.1 オオシロアリのカースト分化制御

オオシロアリは血縁者を基本とする集団で生活を営みあるサイズでコロニーを形成する社会性昆虫である [8]。コロニーの中には、Worker, Soldier, Queen といったタイプの個体が生息し、コロニーにおける作業を分担

し、担当する仕事に身体的構造を特殊化している [7]. Soldier は顎を巨大化させコロニーに対する外敵からの攻撃を防衛する役割をもつ。さらに Fig.1 にあるように、Presoldier なる Soldier の前段階の個体も存在し、社会システムの早期適応性に重要な働きをもつと考えられ、オオシロアリの生態は極めて興味深い。

Lüscher は、生物実験から臭いのような空气中を拡散して伝わる物質ではなく、口移しあるいは肛門食による栄養交換によってカースト分化抑制のフェロモンがコロニー中に伝わることで個体のカースト比率制御が行われているという説を唱えた。しかしながらそのフェロモンの同定及び分泌する場所も確かめられていない [9].

以上の生物学的知見を以下のようにまとめる。

- 全個体が同じ遺伝子型、異なる表現型を用いる
- 環境に応じて Worker と Soldier の比率を変更する
- フェロモンの受け渡しは個体間の接触で生じる
- Soldier の前段階である Presoldier が存在する
- 分化した個体は、身体を構造的に変化させる

2.2 仮定

前述したようにオオシロアリのカースト分化制御機構はフェロモンの物理的な受け渡しによる社会システムの状態の大域的フィードバックが存在すると推測される。個体は受け渡されるフェロモン量に依存して異なる表現型を発現させることにより身体構造を変化させる。さらに各個体は自身のカーストに対応して相互作用の仕方、つまり他個体に受け渡すフェロモン量を調節していると推測される。いわば、マクロ変数(カースト比率)がミクロ間の相互作用の仕方を変更し、さらにマクロ変数を変更させるというマクロミクロ間の情報の循環によって環境に最適なカースト比率を発現するという構図である。この点に関しては集団における社会性発現のメカニズムとして多くの研究報告があり、Mizuguchi と Sakaguchi もモデルの中でも、個体間の大域的結合と状態の平均値のフィードバックとして表現されている。しかしながら前述したような Presoldier の存在や個体の Worker から Soldier の変態に要する駆動力に関して説明できない。

本研究ではこれらの生物に特有のカースト分化機構が一種類のフェロモンを介した確率的要素を含んだ相互作用によってなされると仮定する。個体間の相互作用が物理的な接触により行われるとすれば、相互作用する相手や頻度などは個体の空間的移動によって確率的要素を含む。個体同士が Tite-coupling ではなく適度な揺らぎをもった Loose-coupling な相関 [10] を持つとし確率的要素を含んだ数理モデルを構築する。さらに構築した数理モデルから揺らぎの調節を行うことで Worker から Soldier の変態に要する駆動力を調節していることを示す。

本研究での仮定を以下のようにまとめる。

- フェロモンは分化を促す一種類の化学物質
- すべての個体がフェロモン交換を行っている
- 個体は移動と他個体と接触を繰り返しながらフェロモンの受け渡しを行う
- システムが最適なカースト比率に収束させるために揺らぎを調節している

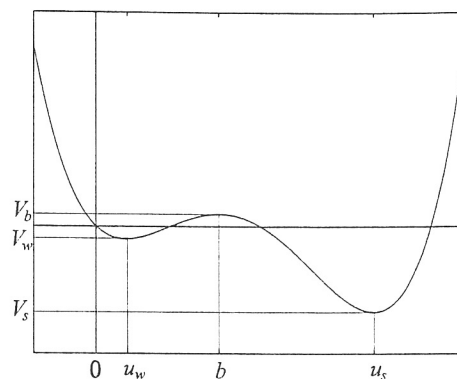


Fig.2 Landscape by $f(u_i)$ at $\langle u \rangle - d = 0$.

3. モデル

2章の生物学的知見及び仮定に基づき数理モデルを構築する。ここでは基礎的な一種類のフェロモンを介したカースト分化制御機構を議論するために最小限の数理モデルを構築する。すなわち系をフェロモン量 u_i を持つ個体の集合として表現し、個体の遺伝子型を一次元ポテンシャル関数で表現する。ある量の極値によって生物の安定な存在形態を表現することは普遍原理として現象理解の手助けとなるため Worker と Soldier の2種類表現型を取り扱う場合はポテンシャル関数の二つの極値として与える。よって個体内部のフェロモン量のダイナミクスは双安定で表される。

u_i の発展方程式を次式のように表す。

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = f(u_i) + D_i \sum_{j=1, j \neq i}^N (w_{ij} u_j - d) \quad (1)$$

$$f(u_i) = -(u_i - u_w)(u_i - b)(u_i - u_s) \quad (2)$$

ここで、 $f(u_i) = \partial V_i / \partial u_i$ は、ポテンシャルが Fig.2 に示すように与えられる。 V_w 、 V_s 及び V_b はそれぞれ $u = u_w$ 、 $u = u_s$ 及び $u = b$ のときのエネルギーである。個体が Worker から Soldier へ状態を遷移させるとこに必要な駆動力は活性化エネルギー $V_b - V_w$ に依存する。遷移にはこの活性化エネルギーを超えるような摂動力となる揺らぎが必要である。 N はコロニー内の個体数で一定値である。 D_i は個体 i が他の個体との単位時間当たりの接触回数を表す確率変数で w_{ij} は個体 i, j の相互作用の頻度を表す確率変数である。

確率変数とその他の変数を分離して表すために w_{ij} を次式のように置き換える。

$$w_{ij} = w_{ij}^c + \xi_{ij}(t) \quad (3)$$

$$\langle \xi_{ij}(t_1) \xi_{ij}(t_2) \rangle = \delta(t_1 - t_2) \quad (4)$$

ここで、 w_{ij}^c における c は対応する変数の時間に関する平均値を表す。 $\xi_{ij}(t)$ は時間相関のない確率変数で、揺らぎは時間平均 0 のガウシアン分布となると仮定した。

さらに、

$$D_i = \sum_{j=1, j \neq i}^N w_{ij} \quad (5)$$

$$D_i^c = \sum_{j=1, j \neq i}^N w_{ij}^c \quad (6)$$

$$R_i(t) = \sum_{j=1, j \neq i}^N \xi_{ij}(t) \quad (7)$$

$$D_i = D_i^c + R_i(t) \quad (8)$$

のようにまとめれば、式(1)は、式(3-8)を用いて次式のように表される。

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = \frac{\partial V_i}{\partial u_i} + R_i(t) \left\{ \sum_{j=1, j \neq i}^N (w_{ij}^c u_j - d) \right\} + R_i'(t) \quad (9)$$

$$\frac{\partial V_i}{\partial u_i} = f(u_i) + D_i^c \sum_{j=1, j \neq i}^N (w_{ij}^c u_j - d) \quad (10)$$

$$R_i'(t) = (D_i^c + R_i(t)) \sum_{j=1, j \neq i}^N \xi_{ij}(t) \quad (11)$$

ここであらためて $\sum_j^N w_{ij} = 1$ となるように正規化した。よって式(9)は大域的フィードバックである $\sum_{j=1, j \neq i}^N (w_{ij}^c u_j - d)$ に依存した揺らぎの項をもつランジュバン方程式となる。個体同士の接触が等確率で行われるとすれば $w_{ij}^c = 1/(N-1) \approx 1/N$ であるので

$$\sum_{j=1, j \neq i}^N w_{ij}^c u_j = \langle u \rangle \quad (12)$$

となる。ここで、 $\langle u \rangle$ は u_i の i に関する平均である。カーストが最適比率になると $\sum_{j=1, j \neq i}^N (w_{ij}^c u_j - d)$ は 0 に漸近するので、システム全体に働く揺らぎ $R(t)$ の効果も 0 に漸近する。しかしながら $R'(t)$ は u_s , u_w , b 及び d に依存している確率変数でシステムに定常的な揺らぎを与える。

4. 実験

4.1 設定

本研究における計算機シミュレーションは個体の行動レベルで行う。シミュレーションの概観を Fig.3 に示す。個体数を $N = 100$ 、コロニーを 2×2 の正方形とし個体の大きさは直径 0.05 の円形とする。個体の初期状態は $u_i = 0.1$ ですべてが Worker から始める。個体の移動は等速直線運動をし他個体や壁と接触すると完全弾性衝突を行うとした。よってシミュレーション上では個体の移動は閉空間内の分子運動のように振る舞う。時刻 $t = 200$ でコロニー内とは無関係の外敵を 20 個体投入する。外敵はコロニー内をランダムに移動する。

個体同士の相互作用の概要を Fig.4 に示す。Fig.4(a) はコロニー内の個体同士の相互作用を示している。個体同士の接触があった場合は互いのフェロモンの受け渡しを行う。イタレーション毎に式(1), (2)に基づいて u_i を更新する。接触していない場合又はしている場合にはそれぞれ $D_i = 0$ 又は $D_i = 1$ として処理する。

Fig.4(b) は、コロニー内の個体と外敵との相互作用を示している。外敵との接触があった場合は、フェロモ

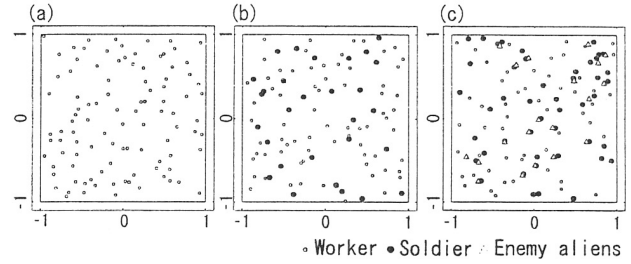


Fig.3 Simulation view at $N = 100$, $u_w = 0.1$, $u_s = 0.9$ and $b = 0.4$. White circle objects and black circle objects mean positions of worker and soldier, respectively. Triangle objects mean enemy aliens that are put into at $t = 200$. (a) at $t = 0$. (b) at $t = 205$. (c) at $t = 205$.

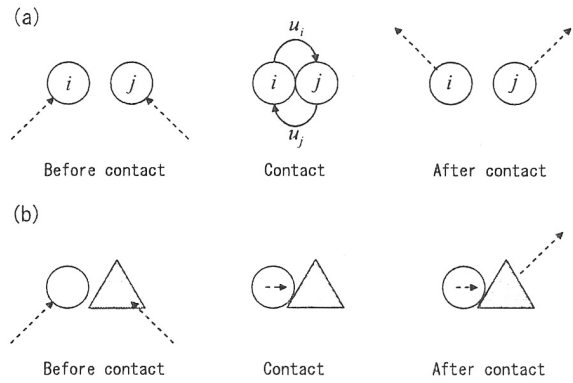


Fig.4 Interactions between units. Circle objects means worker and soldier unit. Dot arrowed lines mean a velocity of units. (a) Each unit give the value of u at one interaction. (b) Interactions between units and enemy aliens.

ンの受け渡しは行われぬ。よって常に $D_i = 0$ として u_i を更新する。コロニー内の個体は、 $u_i < 0.5$ の場合、つまり Worker である場合は外敵を無視する。 $u_i \geq 0.5$ の場合、つまり Soldier である場合は、外敵の位置を追従する。これは Soldier が外敵に攻撃を行うことを意味する。Soldier は外敵を追従しつづけるが他個体の接触の反動で外敵を追従するのをやめるように振る舞う。

このような条件で上述した計算機シミュレーションにより、 u_i と $\langle u \rangle$ の時間遷移を確認する。

4.2 実験結果及び考察

計算機シミュレーションの結果を Fig.5 に示す。Fig.5(a) より $t = 200$ を境にしてカースト比率が変化している。 $t = 150$, $t = 400$ においてそれぞれ $N_s = 33$, $N_s = 49$ であった。Fig.5(b-d) は、各時刻における u_i の分布図のスナップショットを示している。(c)において外敵投入に反応して分布の分散値が増加する。最終的には (d) のような分布に収束する。

さらに揺らぎの効果を調べるために N_w に含まれる u_i の分散値の時間遷移を Fig.6 に示す。 $200 < t < 220$ の間は分散値が一時的に増加している。つまり外敵の投入により揺らぎが一時的に増加するがカースト比率が収束するにつれて揺らぎの大きさが元に戻っている。

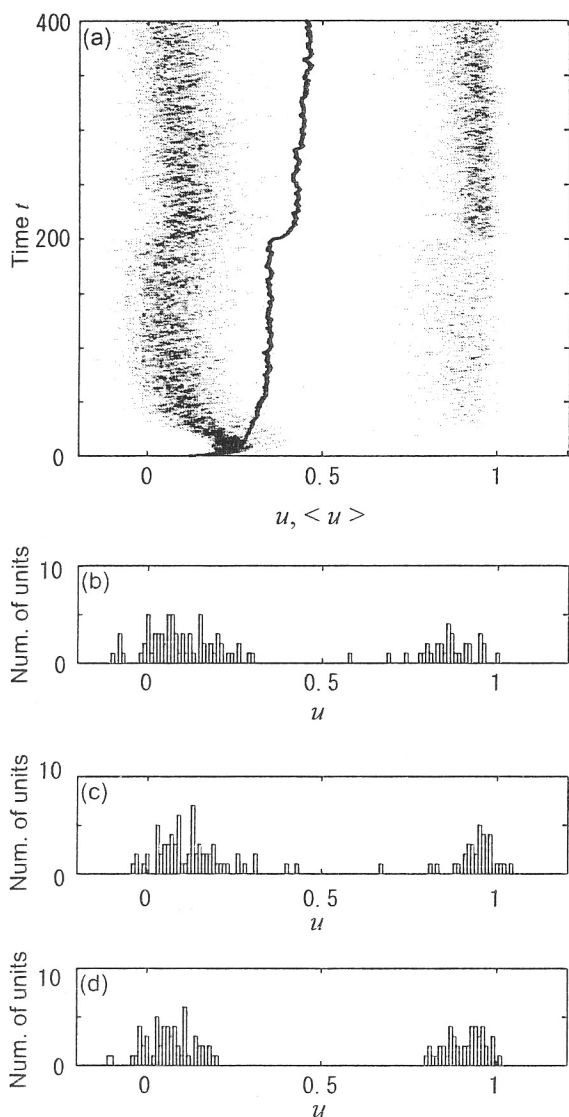


Fig.5 Simulation result at $N = 100$, $u_w = 0.1$, $u_s = 0.9$, $b = 0.4$ and Iteration size, $\Delta t = 0.05$. The number of enemy aliens, $Ne = 0$ at $0 \leq t < 200$, $Ne = 20$ at $200 \leq t \leq 400$. (a) Time evolution of u_i and $\langle u \rangle$. The distribution of u_i and $\langle u \rangle$ are shown by gray scale color map and continuous line, respectively. (b) The distribution of u at $t=150$. (c) The distribution of u at $t=205$. (d) The distribution of u at $t=400$.

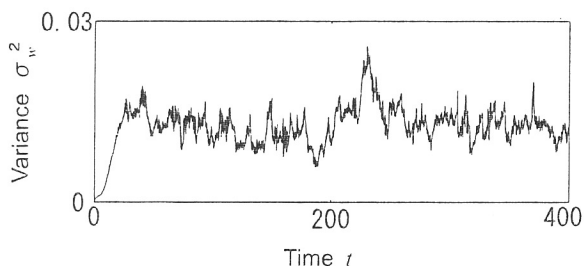


Fig.6 The variance of u_i ($i \in w$). The variance is given by $\sigma_w^2 = \sum_{i=1}^{N_w} (u_i - \langle u_w \rangle)^2$.

5. おわりに

本研究では、生物学的知見及び仮定に基づきオオシロアリのカースト分化制御機構の数理モデルを構築して個体の行動レベルでの計算機シミュレーションによりカースト分化の様子を確認した。個体の確率的要素を含んだ移動という戦略がシステムに揺らぎを与え、その揺らぎの効果の調節機構がカースト比率の最適化に重要な働きをしていることが示唆される。

生物実験も含めて数理モデルの妥当性を示す必要があるが、今後の課題としたい。

謝 辞

本研究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—」によるものである。ここに感謝の意を表します。又、本研究に関して北海道大学の三浦徹氏から貴重な助言を頂いた。重ねて感謝の意を表します。

参考文献

- [1] H. Asama, T. Arai, T. Fukuda and T. Hasegawa (Eds.). Distributed Autonomous Robotic Systems 5. Springer, ISBN 4-431-70339-X (2002).
- [2] 高草木薫, 浅間一. 移動知: 行動からの知能理解-構成論的観点と生物学的観点から. 計測と制御, 44, 9, pp580-589 (2005).
- [3] T. Mizuguchi and M. Sano. Proportion Regulation of Biological Cells in Globally Coupled Nonlinear Systems. Physical Review Letters, 75, pp966-969 (1995).
- [4] H. Sakaguchi. Domain-size Control by Global Feedback in Bistable Systems. Physical Review E, 64, 047101 (2001).
- [5] T. Mizuguchi, K. Sugawara, H. Nishimori, T. Tao, T. Kazama, H. Nakagawa, Y. Hayakawa and M. Sano. Collective Dynamics of Active Elements: Task Allocation and Pheromone Trailing. q-bio., PE, 0408019 (2004).
- [6] E. Bonabeau, G. Theraulaz and J. Deneubourg. Mathematical model of self-organizing hierarchies in animal societies. Bulletin of Mathematical Biology, 58(4), pp661-717 (1996).
- [7] S. Sameshima, T. Miura and T. Matsumoto. Wing Disc Development during Caste Differentiation in the Ant Pheidole Megacephala (Hymenoptera: Formicidae). Evolution and Development 6, pp336-341 (2004).
- [8] 三浦徹. シロアリの社会制御とカースト分化. 遺伝別冊, 16, pp43-50 (2003).
- [9] 松本忠夫, 三浦徹. 社会性昆虫としてのシロアリ. 化学と生物, Vol. 39, No. 7, pp482-489 (2001).
- [10] 大沢文夫. 曾我部正博, 郷信広 (編). 生物物理学とはなにか 未解決問題への挑戦. 共立出版, ISBN 4-320-05549-7, pp1-21 (2003).