

社会性昆虫におけるカースト分化の数理モデル

Mathematical Model of Caste Differentiation in Eusocial Insects

池本 有助	川端 邦明	三浦 徹	浅間 一
Yusuke Ikemoto	Kuniaki Kawabata	Toru Miura	Hajime Asama
東京大学	理研	北海道大学	東京大学
The Univ. of Tokyo	RIKEN	Hokkaido Univ.	The Univ. 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 damp-wood termite. Damp-wood termite have multiple caste such as alate, worker and soldier. Equations of evolution are created, using both of biological dates and some assumptions obtained by mathematical analysis. As biological dates, we forces the time evolution of both juvenile hormone titer and ecdysone titer. Especially, we indicate the regulation dynamics by balances between juvenile hormone and ecdysone. In addition, the model is validated by computer simulations. In this study, we propose that juvenile hormone titer of individuals works as inhibitor bias on the mapping from genotypes to phenotypes spaces in multiple dimensions.

Key-words: damp-wood termite, caste differentiation, proportion control, self-organization, polymorphism, replicator dynamics.

1 はじめに

本研究ではオオシロアリなどの真社会性昆虫におけるカースト分化の数理モデルを構築することを目的とする。真社会性昆虫であるオオシロアリはあるサイズのコロニーを形成しカーストと呼ばれる複数の役割を分担する高度な分業体制を自己組織的に獲得している。適応能力が備わったシステムがシステム維持に優れているということは生物現象から明らかである。オオシロアリは alate, worker, soldier などのカーストを持ちコロニー内でそれぞれが機能的な役割をもつ(図1)。社会性昆虫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ため、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。生物の有する集団が環境に応答する能力が解明されれば、自律分散システムなどの工学への応用が期待できる。

オオシロアリのカーストは alate, worker, soldier の複数種類のカーストを有し、そ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 [1][2] があり、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 [3]。これらの研究は複数のカースト分化に関して説明がされていない。自律分散ロボットシ



図1: *Hodotermopsis sjostedti*

ステムに応用した Mizuguchi, Sugawara らが提案する数理モデル [4] は複数の分業をなし得ているもののロボットシステムへの応用を目指しており、生物学的知見からのモデリングがされていないため本研究の目的である現象解明へはつながらない。Kaneko, Yomo による細胞分化における相互作用ルール生成モデル [5]、Kaneko, Furusawa による細胞分化モデル [6] や大域的結合されたロジスティックマップ集団の分化機構 [7] は複数の分化を説明し得るモデルであるが、コロニーレベルでの個体間相互作用による真社会性昆虫における分化機構のモデリングとは目的が異なる。よって本研究では異なる数理モデルが提案される。

本研究ではオオシロアリ (*Hodotermopsis sjostedti*) の複数カーストへの分化現象の解明のために数理モデルを構築する。これまで行われてきた生物実験による知見を第2章でまとめ、それらを必要条件としてカースト分化し得る数理モデルを構築する。さらに数値シミュレーションによって提案するモデルの振る舞いを確認する。

2 真社会性昆虫におけるカースト分化

2.1 シロアリの生態

シロアリは血縁者を基本とする集団で生活を営みある個体数でコロニーを形成する真社会性昆虫である。シロアリの生態には、alate, worker, soldier といったカーストが存在し、カースト比率の変更などの集団的適応能力と、各個体がカーストに応じて phenotype を構造的に変化させタスクに特殊化している。さらに presoldier といった 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。シロアリの各齢に基づく分化経路は多様であり [8][9]、シロアリの種類によっても異なる [10]。コウゲンシロアリ (*Hospitalitermes medioflavus*) は高等シロアリ科に属し、カースト分化や社会行動などの複雑かつ多様である。コウゲンシロアリのオスは齢に応じて、餌のかじ取りのための小型 worker を経て soldier に分化する。メスは中型及び大型 worker となり、worker の中でもタスクの細分化がなされている [11][12]。同じシロアリ科に属するタカサゴシロアリにおいて、女王が死んだ後に出現するワーカー型補充生殖虫も確認されている [13]。シロアリはコロニー内における役割のみならずカーストに対応するように身体を構造変化させる。コウゲンシロアリにおける兵隊カーストは nasus を肥大化させ [14]、ツヤオオズアカアリ (*Pheidole megacephala*) では、メス個体の中に大小のワーカーと有翅虫が生じる。このように、コロニー内で同種の genotype を持つにもかかわらず phenotype が異なること [15] は、社会昆虫の適応能力を支えるきわめて重要な生物学的性質であり polyphenism といわれている。カースト分化はコロニーレベルでの環境適応と捉えることができるが、一連のメカニズムを理解するためには、個体レベルの生理学的アプローチ及びコロニーレベルのシステム論的アプローチの両者を必要とする。現在、一個体における変態に関して遺伝子レベルでの研究も進められている。コロニーレベルではヤマトシロアリ (*Reticulitermes flavipes*) が季節によってカースト比を変動することが報告されている [16]。又シロアリは外敵侵入に対して兵隊アリの個体数を増加させるという報告がされている [17][18][19]。一般にシロアリのコロニーには環境条件に依存してカースト比を大域的に変更する緻密な制御機構が存在していると考えられる [20][21]。

シロアリのカースト分化制御は極めて緻密な適応行動でありかつ自己組織化されている。個体レベルにお

ける変態をミクロ的な適応性としコロニーレベルにおけるカースト比率制御をマクロ的な秩序の適応性に見なすならば、両者は適応度の上昇（つまり自分と同じ遺伝子をどれだけ子孫に残せるか）という目的に基づき整合性のとれた関係のもとに成り立っている。マクロとミクロの生物的なつながりは真社会性昆虫の適応戦略を総括的に探求するために重要な点である。Lüscher は生物実験に基づき、カースト分化抑制を担う pheromone は空气中を拡散して伝わる臭いのような物質ではなく、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 [22]。さらにカースト分化における比率制御がある外分泌 pheromone によってなされているという説がある [23][24]。テングシロアリにおける防衛物質が他個体の兵隊分化を抑制していることを示唆する研究報告もある [25]。しかしながら現在まで制御 pheromone の同定及び分泌する場所も確かめられていない。

2.2 ecdysone

昆虫は脱皮を通じて成長し行動や身体を特殊化する。シロアリは個体差はあるが生涯約 10 回脱皮し alate, worker, soldier へとカースト分化する。昆虫の成長を促す、つまり脱皮のタイミングを担う物質として ecdysone という生理物質が同定されている。ecdysone は個体内において前胸腺 (prothoracic gland; 以下 PG) から分泌され、ある一定時間経過後、ecdysone の濃度がパルス上に時間発展をし脱皮のタイミングを制御している。幼若ホルモンとの相互関係は完全には示されていないものの、昆虫は脱皮を介した成長において、内在する活性的化学物質によって脱皮を促進している。ecdysone は脱皮を伴う個体の成長に対して促進的に働く物質である。

2.3 juvenile hormone

個体レベルでは個体内部に幼若ホルモン (juvenile hormone; 以下 JH) を投与することでターゲットとなるカーストへの誘導に成功している例がある [26][27][28]。この JH の量によって個体変態、特に繁殖機能を有する有翅虫から不妊個体へ誘導することが可能であることから、個体間相互作用レベルで pheromone を介した何らかの化学物質によって個体内部の JH の量に影響をあたえ、不妊個体への分化がコントロールされていると示唆されている。Noirot らの実験 [21] により、JH の量と個体変態に相関があることが示された。個体内部で JH は有翅虫への成長を妨げることが報告さ

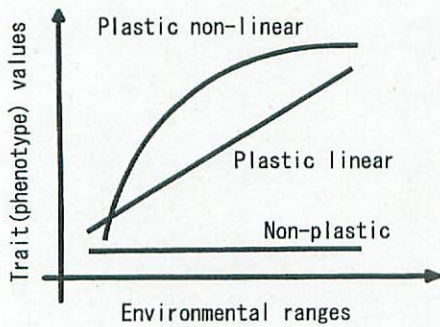


図 2: reaction norm

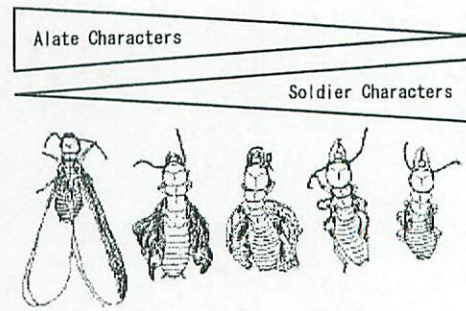


図 3: soldier induction and character responds

れている。つまり、JH は個体の成長に対して抑制的に働く。

2.4 reaction norm

昆虫は環境変化に応じて変態するが、指標として reaction norm を計測することによりその度合いを測定することができる。環境変化に応じた phenotype の変化に関する reaction norm の測定概念図を図 2 に示す。これらの応答特性をもって polyphenism を有する昆虫の分化内部機構を推定することができる。図 2 に示すように phenotype が応答しない場合その phenotype は環境変化に対して何ら可塑性をもたない。phenotype が線形的に応答する場合その phenotype は環境変化度合いをそのまま phenotype の変化度合いに変換しており、個体内部の状態によらないと推測される。phenotype が非線形的に応答する場合は環境変化に応じて即応的に変態をする。この非線形応答の例から、変態に関わる個体内部の反応系に関して自己触媒などの反応系を有していることが推定できる。一般的に polyphenism を有する昆虫ではこのような非線形応答が確認されており、個体内部のダイナミクスが非線形的であることが推定できる。

2.5 一定組成の拘束条件

カースト分化機構を有する真社会性昆虫の行動と身体の特異化は、言い換えるとコロニーにおける均質個体群から非均質個体群への発展である。図 3 は、alate へと発生する幼虫（ニンフ）に、人為的に JH を投与し soldier 分化へ誘導した実験結果 [20] を示している。図 3 が示すように、alate と soldier の身体的特徴はトレードオフに似た関係をもって説明される。alate から soldier への誘導途中では、alate と soldier の中間の身体的特徴を有する個体が確認されたがこの結果が示すのは、分化後の個体は、alate と soldier 両方の身体的特徴を持つ個体が存在しないことである。これは、JH

の濃度は、部位レベルの多型を制御しているのではなく、alate or soldier などのカースト分化レベルにおける高次の選択に関与していると推測される。さらに個体変態に関わる栄養などの基質が有限であることを示している。つまり、各個体は JH の濃度によって選択的に各々の部位を発達または退縮させることにより身体的特殊化を実現している。よってカースト分化における形態形成は一定組成の拘束条件が働いていると推測される。

2.6 カースト分化のまとめ

前説まで、オオシロアリのカースト分化に関わる知見をまとめた。個体成長における ecdysone の役割は昆虫一般的に確認されている背物質である。JH は様々な昆虫で確認されており、オオシロアリもその一例である。特にオオシロアリにおける soldier 分化に関わっていることが多くの実験データから示されている。コロニーレベルでの pheromone を介した相互作用とどのような関係があるのかに関する考察はなされていない。現時点では制御物質は同定されていない。本研究では、ecdysone による定常的成長と JH による抑制の時間発展に注目し個体内部の濃度の時間発展を数理モデル化する。特に提案する数理モデルでは、JH の役割を活性物質と抑制物質として変化しそれらのバランスによって phenotype が決定される。

以上の知見を次のようにまとめる。

- (1) コロニーにおいて全個体が同じ genotype, 異なる phenotype をもつ polymorphism
- (2) ecdysone 分泌による継続的脱皮の活性
- (3) JH による成長の抑制
- (4) 環境要因に応じた非線形的応答の reaction norm
- (5) 選択的変態と一定組成の拘束条件

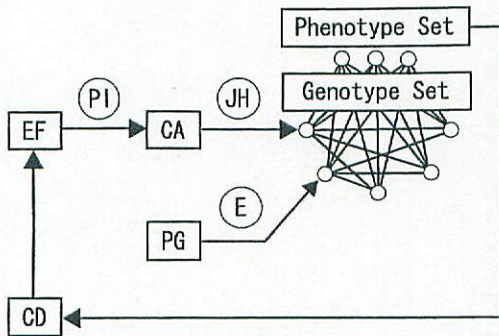


図 4: Termite internal model. EF=environmental factors; CD=colony development; CA=corpora allata; PG=prothoracic glands; PI=pheromone interactions; JH=juvenile hormone secretion; E=ecdysone secretion

3 モデル

第 2 章の知見に基づいて数理モデルを構築する。本研究では基礎的な pheromone 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。本研究ではある物質量のダイナミクスの安定点によって生物の安定な存在形態を表現する。生物の安定状態をダイナミクスの極値をもって表すことは、生物現象モデリングにおける一般的な手法である。つまり alate, worker 及び soldier の 3 種類の phenotype を取り扱う場合はポテンシャル関数の 3 つの極値として与える。よって個体内部の hormone 量のダイナミクスは複数安定点をもつダイナミクスで表現される。

カースト分化のダイアグラムを図 4 に示す。環境要因 (以下 EF) から pheromone や物理的接触を介して、神経系であるアラタ体 (corpora allata: 以下 CA) に刺激が入力される。CA から JH が体内に分泌されて変態制御が行われる。前胸腺 (prothoracic glands: 以下 PG) からは ecdysone が分泌されており、脱皮を通じた成長を促進する。これら 2 つの物質が genotype から phenotype への写像関係に bias として働き、phenotype set の定常状態が決定される。genotype から phenotype への写像関係には前述したように複数の安定点が埋め込まれたダイナミクスで構成されており、非線形な形質選択が行われる。つまり一度きりの選択である。さらに phenotype が決定されればコロニー全体の発展に影響を与えてコロニーの環境に働きかける振る舞いの変更される。よって一連のループによって、各個体が自身のカーストを決定する。本研究ではこれらの時

間発展を考慮し次の数理モデル、式 (1-3) を提案する。

$$\frac{d^j p_i}{dt} = g_i^j p_i^2 - j_i q_i^j p_i - j_i p_i^j \phi \quad (1)$$

$$\frac{d^j q_j}{dt} = j_i p_i - j_i q_i - h_i + D (\langle j_i q_i \rangle - j_i q_i) \quad (2)$$

$$j_i \phi = \sum_{i=1}^3 (g_i^j p_i^2 - j_i q_i^j p_i) \quad (3)$$

ここで $j_i p_i$ は個体 j の phenotype i を、 $j_i q_i$ は個体 j の JH i の濃度を表している。 g_i, h_i は genotype i を規定する定数である。 $\langle j_i q_i \rangle$ は個体数 j に関する $j_i q_i$ の平均を表している、本研究では個体同士の相互作用を JH 濃度と同値の pheromone を仮定し、拡散的結合によって相互作用しているものとしている。式 (2) では平均場近似される。 D は相互作用の強さを表すパラメータでコロニー内の個体数に依存しコロニーの発展を表す。

式 (1) に関して、右辺第 1 項は非線形な phenotype の反応を表現しており、変態の一度きりの選択が行われる。右辺第 2 項は JH による成長の抑制を表現している。右辺第 3 項は一定組成の拘束条件を与える項であり、 $j_i \phi$ 具体的に式 (3) によって表される。この条件は生態学における数理モデルでみられる replicator equations などでも度々使用される条件である。

4 シミュレーション

コロニーの時間発展を表す D を変化させた場合の数値シミュレーション結果を図 5 に示す。具体的には初期値を 0 として $\frac{dD}{dt} = 0.0004$ とした。つまり、 $t = 20000$ にて $D = 8$ をとる。相互作用の強さに対する phenotype の時間発展を評価しているためここでは D の時間発展は線形としたが分化は D の変化のしかたに依存しない。個体数は 60 とした。図において (a), (b) 及び (c) はそれぞれ $j_1 p_1, j_2 p_2$ 及び $j_3 p_3$ の時間発展を示している。(d) は一定組成の拘束条件を与える $j_i \phi$ を示している。ここで、 $(g_1, g_2, g_3) = (\frac{3}{6}, \frac{2}{6}, \frac{1}{6})$, $(h_1, h_2, h_3) = (\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3})$ とした。図が示すように、 $D \approx 1.35$ にて一回目の分化がおこる。このとき最大の g_i を有する phenotype から分化する。さらに $D \approx 3.1$ 付近で分化がおきる。最終的に各個体がそれぞれの phenotype を選択した状態に分化する。分化以前の個体の内部状態は、 $(j_1 p_1, j_2 p_2, j_3 p_3) = (\frac{h_1 - j_i \phi^*}{1 - g_1}, \frac{h_2 - j_i \phi^*}{1 - g_2}, \frac{h_3 - j_i \phi^*}{1 - g_3})$, $j_i \phi^* = \frac{-(1-g_1)(1-g_2)(1-g_3) + h_1(1-g_2)(1-g_3) + (1-g_1)h_2(1-g_3) + (1-g_1)(1-g_2)h_3}{(1-g_1)(1-g_2) + (1-g_2)(1-g_3) + (1-g_3)(1-g_1)}$ で解析的に与えられる。分化後の個体比率は phenotype の順から (28, 22, 10) であった。

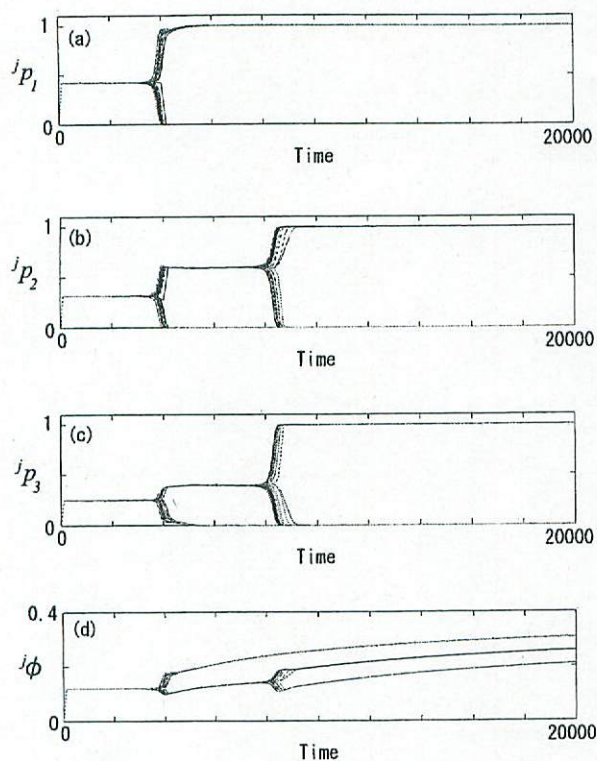


図 5: Results. (a) Time evolution of phenotype j_{p_1} . (b) Time evolution of phenotype j_{p_2} . (c) Time evolution of phenotype j_{p_3} . (d) Time evolution of j_{ϕ}

5 むすび

本研究では、生物学的知見及び仮定に基づき真社会性昆虫である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、計算機シミュレーションによりカースト分化を確認した。カースト分化において JH の役割が重要であるという示唆がされており、本研究でも JH の成長抑制化が反映された数理モデルにより、カースト分化し得るモデルを構築した。さらに本モデルは複数の分化経路を表現可能で、実際のオオシロアリの分化経路にきわめて似ている。係数を適切に設定すればより分化機構を設計することが可能なので、分化の一般的モデルとして用いることが可能である。オオシロアリに代表される真社会性昆虫は生物の社会構造の自己組織化を議論するため優良なモデルでありカースト分化は極めて興味深い現象である。今後、生物学的アプローチからの実験も含めて検証を行い、分化現象解明を進めていきたい。

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。

参考文献

- [1] T. Mizuguchi and M. Sano: Proportion Regulation of Biological Cells in Globally Coupled Nonlinear Systems, *Physical Review Letters*, 75, pp966-969 (1995)
- [2] H. Sakaguchi: Domain-size Control by Global Feedback in Bistable Systems, *Rhysical Review E*, 64, 047101 (2001)
- [3] 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)
- [4] 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)
- [5] K. Kaneko, T. Yomo: Isologous diversification: a theory of cell differentiation. *Bull. Math. Biol.*, 59: 139-196 (1997)
- [6] C. Furusawa and K. Kaneko: Emergence of rules in cell society: Differentiation, hierarchy, and stability. *Bull. Math. Biol.* 60, 659 (1998)
- [7] K. Kaneko : Clustering, coding, switching, hierarchical ordering, and control in a network of chaotic elements. *Physica D.* 41, 137 (1990)
- [8] Miller, E. M.: Caste differentiation in the lower termites. In: *Biology of Termites*, Vol. I (K. Krishna and F. M. Weesner, Eds.), Academic Press, New York. pp. 283-310 (1969)
- [9] Noirot, C.: Formation of castes in the higher termites, In: *Biology of Termites*, Vol. I. (K. Krishna and F. M. Weesner, Eds.), Academic Press, New York. pp. 311-350 (1969)

- [10] Roisin, Y.: Diversity and evolution of caste patterns. *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. T. Abe, D. E. Bignell and M. Higashi. Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publishers: in press. (2000)
- [11] T. Miura and T. Matsumoto: worker polymorphism and division of labor in the foraging behavior of the black marching termite *Hospitalitermes medioflavus*, on Borneo Island. *Naturwissenschaften* 82: 564-567 (1995)
- [12] T. Miura, Y. Roisin and T. Matsumoto: Developmental pathways and polyethism of neuter castes in the processional nasute termite *Hospitalitermes medioflavus* (Isoptera: Termitidae), *Zoological Science* 15: 843-848 (1998)
- [13] T. Miura and T. Matsumoto: Ergatoid reproductives in *Nasutitermes takasagoensis* (Isoptera: Termitidae), *Sociobiol.* 27: 223-238 (1996)
- [14] T. Miura, and T. Matsumoto: soldier morphogenesis in a nasute termite: discovery of a disk-like structure forming a soldier nasus, *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 1185-1189 (2000)
- [15] T. Miura, A. Kamikouchi, M. Sawata, H. Takeuchi, S. Natori, T. Kubo and T. Matsumoto: soldier caste-specific gene expression in the mandibular glands of *Hodotermopsis japonica* (Isoptera: Termopsidae), *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96: 13874-13879 (1999)
- [16] Howard, R. and M. I. Haverty: Seasonal variation in caste proportions of field colonies of *Reticulitermes flavipes* (Kollar), *Environ. Entomol.* 10: 546-549 (1981)
- [17] Jeffrey A. Harvey, Laura S. Corley, Michael R. Strand: Competition induces adaptive shifts in caste ratios of a polyembryonic wasp, *Nature* 406, 183 - 186 Letters to Editor (2003)
- [18] Deborah M. Gordon: soldier production under threat, *Nature* 379, 583 - 584 News and Views (1996)
- [19] Luc Passera, Eric Roncin, Bernard Kaufmann, Laurent Keller: Increased soldier production in ant colonies exposed to intraspecific competition, *Nature* 379, 630 - 63 Letters to Editor (1996)
- [20] T. Miura: Developmental regulation of caste-specific characters in social-insect polyphenism, *Evolution and Development* 7: 122-129 (2005)
- [21] Noirot, C.: Caste differentiation in Isoptera: basic features, role of pheromones, *Ethol. Ecol. Evolution Special Issue* 1: 3-7 (1991)
- [22] Lüscher, M.: Social control of polymorphism in termites, In: *Insect polymorphism* (J. S. Kennedy, Ed.), *Roy. Entomol. Soc., London.* pp. 57-67 (1961)
- [23] Prestwich, G. D.: Chemical systematics of termite exocrine secretions, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 14: 287-311 (1983)
- [24] Henderson, G.: Primer pheromones and possible soldier caste influence on the evolution of sociality in lower termites. In: *pheromone Communication in Social Insects - Ants, Wasps, Bees and Termites* (R. K. Vander Meer, M. D. Breed, M. L. Winston and K. E. Espelie, Eds.), *Westview Press, Boulder.* pp. 314-330 (1998)
- [25] Lefeuvre, P. and C. Bordereau: soldier formation regulated by a primer pheromone from the soldier frontal gland in a higher termite, *Nasutitermes lujae*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81: 7665-7668 (1984).
- [26] Lüscher, M.: Hormonal control of caste differentiation in termites, *Ann. New York Acad. Sci.* 89: 549-563 (1960)
- [27] Howard, R. W. and M. I. Haverty: Termites and juvenile hormone analogues: A review of methodology and observed effects, *Sociobiol.* 4: 269-278 (1979)
- [28] Nijhout, H. F. and D. E. Wheeler: juvenile hormone and the physiological basis of insect polyphenisms. *Quart. Rev. Biol.* 57: 109-133 (1982)



Japan Society for Fuzzy Theory and Intelligent Informatics

日本知能情報ファジィ学会

第17回

インテリジェント・システム・シンポジウム
(FANシンポジウム)
講演論文集

Japan
Society
for
Fuzzy
Theory
and
Intelligent
Informatics