

## シロアリのカースト分化モデルと環境適応

## A Model of Termite Caste Differentiation Model and Adaptation to Environment

学 池田 雅紀 (東大) 非 池本 有助 (東大)  
非 三浦 徹 (北大) 正 浅間 一 (東大)

Masaki IKEDA, RACE, The University of Tokyo, ikeda@race.u-tokyo.ac.jp

Yusuke IKEMOTO, RACE, The University of Tokyo

Toru MIURA, Graduate School of Environmental Science

Hajime Asama, RACE, The University of Tokyo

Eusocial insects form colony, and they can adapt environmental fluctuations by the colony. Colony is maintained with caste differentiation, which is a self-organized task allocation which raise the efficiency of the colony. Termites have several specialized castes. Pseudergate, one of castes, becomes some different castes. Our purpose are building the internal model and elucidating caste differentiation mechanism. The model is based on biological knowledge. It is suggested that Juvenile Hormone (JH) is concerned in termite caste differentiation, so our research emphasized focus on the relationship between the pseudergate caste differentiation and time evolution of JH titer. The model includes growth in developmental processes and has the time variation of JH affected by the environment. Additionally this model has two interactions: trophallaxis and caste differentiation inhibition. The termite internal state model was evaluated with computer simulation.

**Key Words:** Eusocial Insects, Termite (*Hodotermopsis sjostedti*), Juvenile Hormone, Caste differentiation

## 1 序論

真社会性昆虫 [1] は、社会集団 (コロニー) を形成し、環境の変化にコロニー全体で適応する。コロニーはカースト分化と呼ばれる行動と形態の特殊化から成る役割分担によって自己組織的に維持されている。真社会性昆虫のコロニーとしての働きは群知能の一種として研究されている [2]。シロアリのカースト分化における重要な特徴は環境変化に応じて、カースト比を変化させ、適応していくことである。カースト分化によって構成される真社会性昆虫のコロニーは、自然界における自律分散システムとして捕らえることができる。本研究では、カースト分化機構のモデルの構築を行い、カースト分化のメカニズムを構成論に解明することを目的とする。カースト分化機構の解明は真社会性昆虫のコロニーの理解だけではなく、自律分散システムにおけるエージェントの動的な役割分担という問題への解決にも寄与し、このことによって環境に応じた設計をあらかじめ用意するのではなく、環境に応じて自己を変化させ、適応的に振舞うシステムが可能になる。

シロアリのカースト分化のモデルとして Ikemoto らによるモデル [3] が存在するが、本研究ではこのモデルに含まれていない生物としての発生過程を含めたモデルを構築する。シロアリのカースト分化に関する生理学的知見は少なく、個体内の化学物質濃度の変化を計測することも困難である。そのため、本研究では構築したモデルに基づいた個体エージェントを用いて、シロアリのコロニーを構成し、シミュレーション実験を行う。その結果を実際の観察結果と比較することによって、モデルを検証する。

## 2 従来研究の知見

### 2.1 カースト分化

本研究において扱うオオシロアリのカーストについて説明する。オオシロアリは卵から孵化し、幼虫になる。幼虫は複数回の

脱皮を繰り返し、擬職蟻 (Pseudergate) に成長する。擬職蟻はコロニーにおける一般的な労働を行うカーストである。擬職蟻はカースト分化を行い、最終的に生殖虫、兵蟻に分化する。生殖虫はコロニーにおける生殖活動を行うカーストであり、特に有翅虫は翅を持ち、群飛し、新しいコロニーを構成する。兵蟻はコロニーにおける防衛を担当するカーストであり、顎が発達している。また、擬職蟻は脱皮後に擬職蟻に留まる静止脱皮も行う。カースト分化経路の概略図を図 1 に示した。本研究では擬職蟻から生殖虫、兵蟻への分化、そして、静止脱皮を中心にカースト分化機構の解明を進めていく。

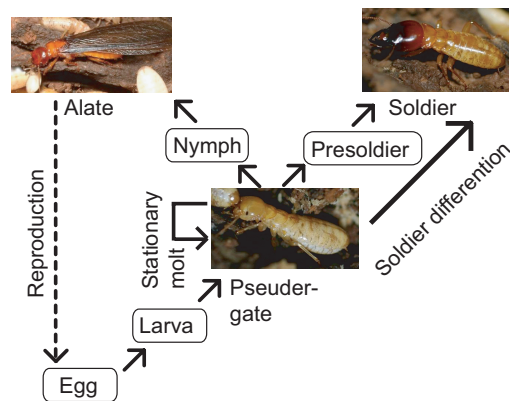


Fig.1 Caste differentiation pathways of the termite (*Hodotermopsis sjostedti*).

### 2.2 幼若ホルモン (Juvenile Hormone)

幼若ホルモン (Juvenile Hormone, JH) はカースト分化に深く関わっていることが知られている [4]。多くの昆虫において、幼若ホルモンは幼虫形質の分化と維持に働くことが知られている。シロアリに JH を人工的に投与した場合、生殖虫の抑制・兵蟻の増加

という結果が得られている [5] .

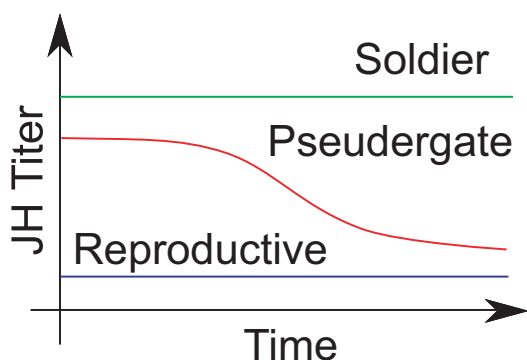


Fig.2 Hypothesis by [6, Nijhout1982] : Time evolution of JH titer in Pseudergate and caste determination after molting.

JH とカースト分化についての仮説として, Nijhout らにより, 擬職蟻の 1 齢における JH 濃度と脱皮後のカーストに関する仮説 [6](図 2) が提示されている. この仮説において兵蟻・生殖虫への分化を行う擬職蟻の体内 JH 量はそれぞれ高濃度・低濃度の状態を維持し, また, 擬職蟻の体内 JH 量は時間により濃度が大きく変化するとされている.

### 2.3 個体間相互作用

この抑制効果は兵蟻の体表上の物質により, 接触個体の体内 JH 量が減少することにより生じていることが確認されている [7]. これらのことから, 兵蟻との直接接触の結果として, 個体内 JH 量が減少し, 兵蟻へのカースト分化が抑制されるとした. 本研究では生殖虫にも同様の抑制効果が存在すると仮定し, 個体間接触により体内 JH 量が増加するものとした.

### 2.4 仮説

これらの知見を元にして擬職蟻のカースト分化に関する仮説を立てる. ここでは幼若ホルモンの影響を主としてカースト分化現象を考える.

Nijhout の仮説を元に, 生殖虫, 兵蟻はそれぞれ, 個体内 JH 量において高濃度, 低濃度の閾値が存在し, それを超えた擬職蟻が生殖虫, 兵蟻に分化するという仮説を立てる. この仮説を元にして, モデルを構築したい. このモデルは擬職蟻, 兵蟻, 生殖虫間のカースト分化と個体内 JH 量の関係について取り扱ったものである.

## 3 カースト決定モデル

### 3.1 発生過程

モデルに発生過程を設定する. 発生過程としては一定時間 (一齢) ごとの脱皮とそれに伴うカースト分化を行う. このことによりモデルは, コロニーにおける複数世代の同居を実現できる.

発生過程の流れについて説明する. 発生過程は誕生・成長・死亡からなる. 卵から孵化し, 幼虫に分化し, 幼虫から擬職蟻に分化する (第 7 齢). 擬職蟻は脱皮時は JH 量によって, 分化後のカーストを生殖虫, 兵蟻, 擬職蟻から決定する.

個体内 JH 量  $x_{JH}$  と 3 カーストの対応する領域を

$\theta_{Low}, \theta_{High} (\theta_{Low} < \theta_{High})$  によって分けると, その対応は式 (1) のようになる.

$$\begin{cases} x_{JH} < \theta_{Low} & \text{Reproductive} \\ \theta_{Low} \leq x_{JH} \leq \theta_{High} & \text{Pseudergate} \\ \theta_{High} < x_{JH} & \text{Soldier} \end{cases} \quad (1)$$

個体内 JH 量  $x_{JH}$  が  $\theta_{Low}$  よりも低い場合は, 生殖虫に分化する. 個体内 JH 量  $x_{JH}$  が  $\theta_{High}$  よりも高い場合は, 兵蟻に分化する. その中間領域 ( $\theta_{Low} \leq x_{JH} \leq \theta_{High}$ ) では, 擬職蟻に留まる静止脱皮を行う.

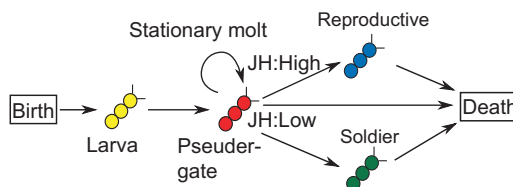


Fig.3 Developmental process in the individual model.

### 3.2 個体内 JH 変動モデル

このシロアリモデルの内部状態を JH を中心とする数理モデルによって設定した. この発生過程における個体の内部状態を図 3.2 に示した.

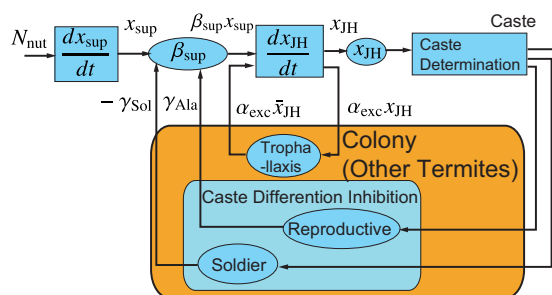


Fig.4 Internal state of the individual model.

JH の体内での恒常性について考える. 個体が JH 生成物を摂取する, または, JH そのものを取り入れることにより, 体内において JH が作られる. JH は体内において消費・蓄積のいずれかの経路をたどる.

図 3.2 の詳細について説明する.

$$\tau \frac{dx_{JH}}{dt} = \beta_{sup} x_{sup} - c + \alpha_{exc} (\bar{x}_{JH} - x_{JH}) - \gamma_{sup} \frac{dx_{sup}}{dt} \quad (2)$$

$$\frac{dx_{sup}}{dt} = -\alpha_{sup} x_{sup} + \alpha_{nut} N_{nut} \quad (3)$$

式 (2), (3) において, 設定した変数・係数について説明する.  $x_{supply}$  はシロアリ個体内における JH の蓄積量を表す変数である.  $x_{JH}$  はシロアリ個体内における JH 量を表す変数である.  $N_{nut}$  は一定時間に摂取する JH 原料の量である. 定数について説明する.  $c_{consumer}$  は一定時間における JH の消費量である.  $\tau$  は時定数である. 係数について説明する.  $\beta_{supply}$  は個体内における JH 量生成の係数である.  $\alpha_{exc}$  は栄養交換の効率を表す係数である.  $\gamma_{supply}$  は粘性係数である.  $\alpha_{supply}$  は自己代謝の係数である.  $\alpha_{nut}$  は餌からの吸収効率を表す係数である.

式 (2) は個体内の JH 量の変化を表している。第一項は個体内における JH の生成量を表し、第二項は個体内における JH の消費量を表している。第三項は個体間相互作用による JH の変化を表した項である。個体は  $\alpha_{exc}x_{JH}$  の JH を周囲に拡散させ、同時に、周囲からの拡散により、 $\alpha_{exc}\bar{x}_{JH}$  の JH を受け取っている。周囲からの拡散は平均を用いて表したが、実際には個体間の相互作用によって与えられる。第四項は粘性項である。 $\tau$  は時定数を表している。 $x_{sup}$  はシロアリ個体内における JH の蓄積量を表す変数である。 $x_{JH}$  はシロアリ個体内における JH 量を表す変数である。

式 (3) は個体内の JH 原料の変動を表している。第一項は個体内における蓄積の消費量を表し、第二項は JH 原料の摂取による増加量を表している。 $c_{consumer}$  は一定時間における JH の消費量である。 $N_{nut}$  は一定時間に摂取する JH 原料の量である。

### 3.3 カースト分化抑制効果

この働きは兵蟻や生殖虫が幼虫、擬職蟻に接触した場合に係数  $\beta_{sup}$  を式 (4) に従って変化するように設定した。変数  $\gamma_{Rep}$ ,  $\gamma_{Sol}$  は式 (5) に従い、時間が経つに連れ、減少していくと同時に他個体と接触することで  $\gamma_{caste0}$  ずつ増加していく。

$$\frac{d\beta_{sup}}{dt} = \gamma_{Ala} - \gamma_{Sol} \quad (4)$$

$$\frac{d\gamma_{caste}}{dt} = -\beta_{brake} \gamma_{caste} + \gamma_{caste0} N \quad (5)$$

$\beta_{brake}$  は減衰率、 $N$  は接触個体数である。

## 4 モデルの評価

上記の個体内部モデルを持つシロアリエージェントを作成し、シミュレーション上で複数個体を動かす、全体の振舞いと個体内部状態の変化を観察する計算機実験を行う。シミュレーションは二次元格子からなる閉空間のフィールド上におけるエージェントの挙動を観察、記録することによって得る。これを CA シミュレータとする。

シミュレーション画面は二次元格子からなるフィールドによって構成されている。1 マスに 1 匹の Termite、もしくは餌が配置されている。シミュレーション画面を図 5 に示した。

まず、1 匹のシロアリは 1 格子上に 1 匹存在する。観測機能としては、自分の置かれた格子の 8 近傍のセルの状態を参照し、そのセルの周囲にいるシロアリの個体数などについて情報を得る。これはシロアリのカースト分化にいたるまでの挙動が比較的長時間であり、周囲の環境の情報を得ていることをモデル化したものである。運動機能については、周辺環境を観察した後、確率的に移動するようにしている。

シミュレーションにおいて各エージェントは

1. Termite を配置する。  
フィールド上に Termite を配置する。
2. Termite が周囲から影響を受ける。  
8 近傍のセルにいる Termite 間で相互作用を行う。また、自分のいるセルにある JH 原料を取得する。
3. Termite が周囲の状況を知覚する。  
Termite が 8 近傍のセルの情報を読み取る。このとき、受け取る情報は JH 原料量、周囲の Termite の個体数である。

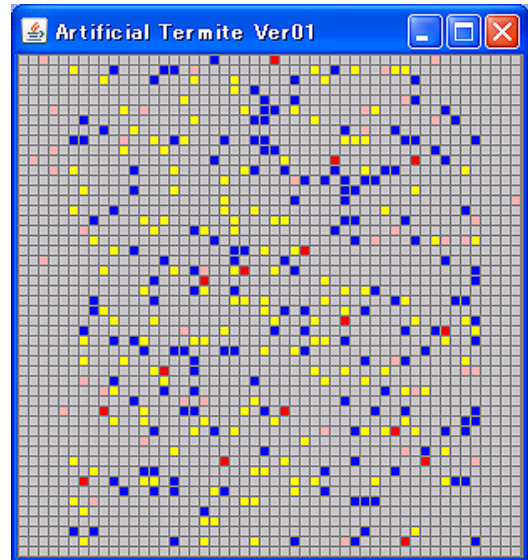


Fig.5 Simulation Screen.

4. Termite の行動決定 & Termite の成長・カースト分化。  
セルの近傍の情報を元に行動を決定する。
5. Termite の行動。  
セルを移動する。1 に戻る。

### 4.1 カースト分化の安定性

#### 4.1.1 方法

兵蟻が取り除かれた場合に兵蟻への分化率が増加し、元の比率に戻るという実験事実をシミュレーション上で再現する。シミュレーションを用いて、その後の兵蟻比率の変化を記録する。

#### 4.1.2 結果

実験結果は図 4.1.2 に示す。横軸はシミュレーション上の時間、縦軸はカースト別の個体数である。ここでは 20000[step] の時点でカースト比率が安定したと判断し、全ての兵蟻を取り除いている。その後、兵蟻の個体数は元の水準に回復している。

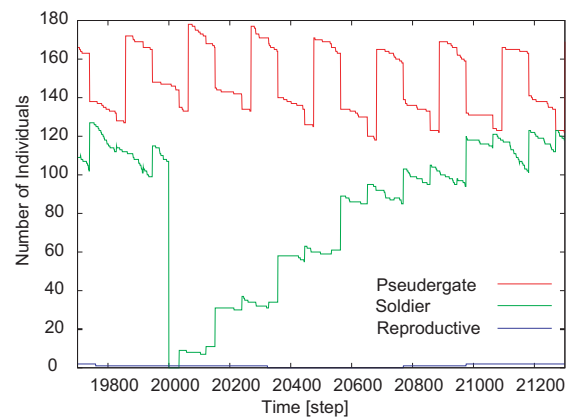


Fig.6 Time evolution of numbers of individuals.

### 4.1.3 考察

この結果から兵蟻比率は回復し、モデルに基づくカーストは安定性を持つと判断する。この結果を得るためには適度な個体間相互作用により、全体の数を調整する役割を果たす幼虫、兵蟻の存在が必要不可欠である。

### 4.1.4 方法

フィールド上に存在する JH 原料の平均量を変化させ、一定時間後の個体内 JH 量の分布を確認する。

### 4.1.5 結果

実験結果は図 4.1.5 に個体内 JH 量の分布として表示する。横軸は個体内 JH 量、縦軸は累積個体割合である。個体内 JH 量  $x_{JH1}$  に対する累積個体割合  $f(x_{JH})$  は

$$f(x_{JH1}) = \frac{\text{個体内 JH 量 } x_{JH} \text{ が } 0 \leq x_{JH} \leq x_{JH1} \text{ の個体数}}{\text{全体の個体数}} \quad (6)$$

で表される。

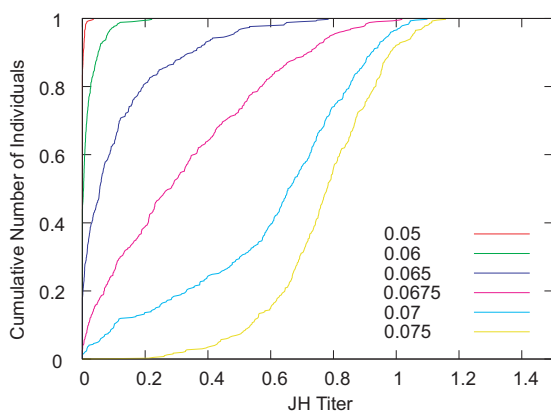


Fig.7 JH titer distribution by nutrition.

### 4.1.6 考察

栄養状態によって、個体内 JH 量分布が変化する。分化カーストは閾値によって決定するため、また、栄養状態が悪い場合は、個体内 JH 量の低い個体が増え、生殖虫が増える。このことは実際の観察結果に一致する。

## 5 結論

本研究では、シロアリの生態を元に仮説を立て、個体の内部状態に関するモデルを作成した。この内部状態モデルは JH の体内挙動モデル、個体内 JH 量における閾値の設定、発生過程の導入という 3 点を特徴とし、別個体、環境との相互作用によって分化カーストを決定するモデルである。

この内部状態モデルを評価するために個体モデルによるマルチエージェントシステムを構築し、シミュレーション実験を行った。この実験により、実際のシロアリのコロニーにおいて観察される様々な現象を再現する結果を得ることができた。これらの結果から、本研究においてカースト分化機構のモデルをできたといえる。

## 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。

## 文献

- [1] Edward O. Wilson. *Sociobiology (Harvard Paperbacks)*. Belknap Pr, 2 1980.
- [2] Eric Bonabeau, Guy Theraulaz, and Marco Dorigo. *Swarm Intelligence: From Natural to Artificial Systems (Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity Proceedings)*. Oxford Univ Pr (Sd), 10 1999.
- [3] Y. Ikemoto. Mathematical model of proportion control and fluctuation characteristic in termite caste differentiation. *Journal of Robotics and Mechatronics*, Vol. 19, No. 4, pp. 1-7, 2007.
- [4] M. Lüscher. Hormonal control of caste differentiation in termites. *Ann. New York Acad. Sci.*, pp. 549-563, 1960.
- [5] Toru Miura, Shigeyuki Koshikawa, and Tadao Matsumoto. Winged presoldiers induced by a juvenile hormone analog in *zootermopsis nevadensis*: implications for plasticity and evolution of caste differentiation in termites. *J Morphol*, Vol. 257, No. 1, pp. 22-32, Jul 2003.
- [6] H.F. Nijhout and D.E. Wheeler. Juvenile hormone and the physiological basis of insect polymorphisms. *The Quarterly Review of Biology*, Vol. 57, No. 2, pp. 109-133, 1982.
- [7] YI Park and AK Raina. Regulation of juvenile hormone titers by soldiers in the formasan subterranean termite, *coptotermis formosanus*. *Journal of Insect Physiology*, Vol. 51, pp. 385-391, 2005.