

シロアリにおけるカースト分化比率調節機構解明のための 数理モデリングからのアプローチ

A Mathematical Model for the Caste-Ratio Regulation in Lower Termite Colonies

池本 有助 (東大), 石川 由希 (北大), 三浦 徹 (北大), 浅間 一 (東大)

*Yusuke Ikemoto¹, Yuki Ishikawa², Toru Miura², and Hajime Asama¹
¹The Univ. of Tokyo, ²Hokkaido Univ.

Abstract— In social insects, the division of labor among castes is one of the fundamental natures for establishing social behaviors. In termites, because of their hemimetaboly, the regulations of postembryonic development should be important to regulate appropriate caste ratio in a colony. Although the caste differentiation can be triggered by social interactions among colony members, the interactions via primer pheromones and the physiological mechanisms underlying caste determination or differentiation are poorly understood. In this study, therefore, we proposed a model for the regulatory mechanism controlling caste differentiation, focusing on the physiological states and inhibitory interactions among individuals and address a sufficient condition for Caste-Ratio Regulation. The results of computer simulations based on the proposed model suggested that the two types of interactions were sufficient to enable a colony to maintain the appropriate caste ratio.

Key Words: lower termite, caste differentiation, inhibitory pheromone, mathematical model

1. はじめに

シロアリは血縁者を基本とする集団でコロニーを形成する真社会性昆虫である [1]. コロニーには, alate, worker, soldier と呼ばれる個体が存在し, 各個体がコロニーや環境要因に応じて表現型を構造的に変化させタスクに特殊化し役割分担を実現している. このようなコロニーにおける役割分担を分業と呼び, タスクに特殊化した表現型 (カースト) を分化させることをカースト分化と呼ぶ. さらに, 下等シロアリと呼ばれるグループに属するシロアリは, 約 6 回目の脱皮後に pseudergate と呼ばれる個体に成長し, どのカーストに分化するかが環境要因によって決定される可塑的な齢段階を有している. 例えば, 外敵が多いと soldier へ成長する個体が増加するなど, 環境要因に応じて適切なカースト比率を保持している. また, どちらのカーストにも成長せずに静止脱皮を繰り返す個体も存在し, いわばコロニーの役割分担における緩衝的役割を有する個体も存在している. このようにシロアリのコロニーは環境要因に対して, 適応的な役割分担を実現し, あたかも一団体のように振る舞う知的システムである.

人工物設計者がこのような知的振る舞いを有するシステムを設計しようとした場合, 行動主体に多くの状態変数を定義し, 複雑な個体間相互作用の設計が必要であると考えることが多い, しかしながら, シロアリの個体は幼若ホルモン (juvenile hormone; 以下 JH) と呼ばれる, 成長に対して抑制的に働く一種のホルモンの濃度 [2] とその変動の仕方 [3][4] のみによって, 自身のカーストが決定されていることが明らかになっている.

本研究では, シロアリの分業行動における JH の役割解明のために, オオシロアリのカースト分化現象を再現する数理モデリングを構築し, JH が環境と個体の表現型変化の間のメディエーターとしての役割を有していることを計算機シミュレーションによって検証す

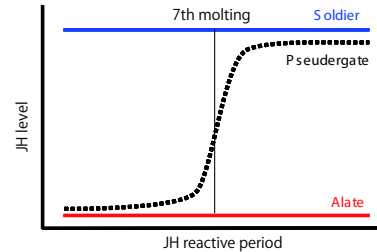


Fig.1 Model of JH titer transition during JH reactive period by Cornette[3].

ることを目的とする.

2. モデル

2.1 個体発生 - 表現型変化 - カースト分化モデル概要

オオシロアリのカースト分化における個体発生, 表現型変化, 及びカースト分化のモデリングを行う. オオシロアリの個体における表現型多型発現機構のダイアグラムを Fig. 2 に示す. 本モデルにおける変数を以下のように定義する. 個体内における ecdysone, JH の量をそれぞれ $ecdysone$, jh とおく. ecdysone の JH 分泌を活性化する PTH, 神経ペプチドホルモンの量を $ptth$, $canp$ とおく. さらに, 形質量を x_{caste} ($caste = \{A, S, E\}$) で表す. 添字の A, S , 及び E はそれぞれ alate, soldier, 及びその他を意味している. Alate, Soldier の特徴形質量は x_A, x_S , その他の形質量を x_E と表現する. これらの値は, それぞれの特徴形質を構成する細胞の量と考えることができ, 本研究では, 具体的に x_A, x_S , 及び x_E をそれぞれ目, 顎, 頭部の大きさと定義する. さらに, 個体が外界に分泌する pheromone は, alate, soldier カースト特有の pheromone が 2 種類あると仮定し, 一団体が外界に放出する pheromone 量をそれぞれ ph_A, ph_S とおく. 個体はコロニー要因として, コロニーに存在する全個体の ph_A, ph_S の合計量を知覚する

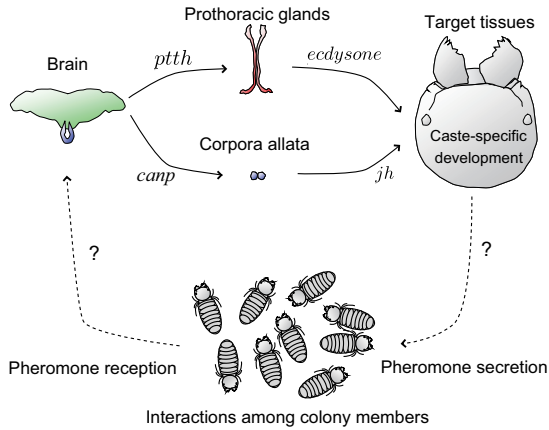


Fig.2 Diagram of individual's endocrine system in caste differentiation

と仮定する．実際のオオシロアリでは，pheromone の知覚からどのように脳にフィードバックされているかは明らかになっていない．本研究ではこれらの pheromone を受容器によってコロニー状態の α という情報に変換され，脳にフィードバックされると仮定する．

2.2 前胸線

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 という生体物質が同定されている．ecdysone は脳からの前胸腺刺激ホルモン (prothoracicotropic hormone; 以下 PTHH) と呼ばれるホルモン分泌を受容した後，前胸腺から分泌され，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．前胸線は PTHH を受容し ecdysone を分泌する働きを有する．前胸線で単位時間あたりに分泌される ecdysone の量を $PGf = \frac{decdysone}{dt}$ とおき，時間発展を次式で表す．

$$PGf = -ecdysone + ptth \quad (1)$$

式 (1) における右辺第一項は前胸線における ecdysone の代謝を示している．第二項は PTHH シグナルによる ecdysone の分泌活性を表す．

2.3 アラタ体

アラタ体は神経ペプチドホルモンの一種を受容し jh を体内に分泌する働きを有する．アラタ体で単位時間あたりに分泌される JH の量を $CAf = \frac{djh}{dt}$ とおき，時間発展を次式で表す．

$$CAf = -jh + canp \quad (2)$$

式 (2) における右辺第一項は前胸線における JH の代謝を示している．第二項は神経ペプチドホルモンスイグナルによる JH の分泌活性を表す．

2.4 カースト特異的な形質発現

形質量 x_{caste} に関する遺伝子発現頻度を $(caste)Tf$ とおく． $\frac{dx_{caste}}{dt} = (caste)Tf$ であるから，時刻 t における形質量は次式によって表される．

$$x_{(caste)} = \int_0^t (caste)Tf dt \quad (3)$$

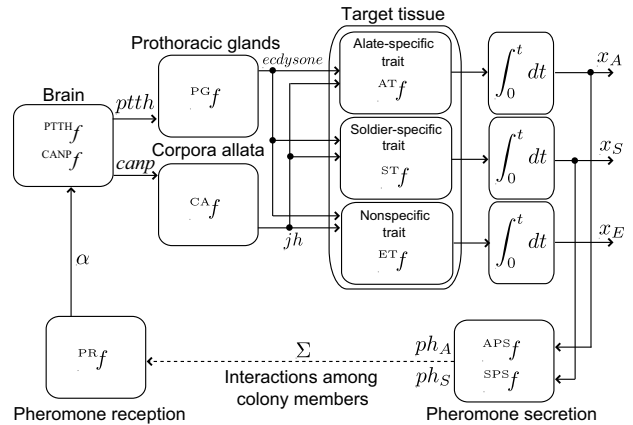


Fig.3 Block diagram of individual's endocrine system

ecdysone はすべての形質に関して遺伝子発現を活性化する働きを有している．前述したように，JH は遺伝子発現を特異的に抑制する働きを有している．本モデルでは，JH は alate への成長を抑制し，soldier への成長を活性化する働きを有しているものと仮定し，発現頻度が次式に従うとした．

$$ATf = ecdysone - (jh + \beta) + 0.3 \quad (4)$$

$$STf = -ecdysone + (jh + \beta) + 0.3 \quad (5)$$

$$ETf = ecdysone \quad (6)$$

ここで， β は，個体外部から人工的に投与される JH 量を示している．式 (4-5) における右辺第三項はそれぞれ JH の抑制効果のバイアスとして働く量として発現頻度に付加した．この値によって形質量の最終的な値が決定される．

2.5 個体間相互作用

個体の外界に放出する pheromone 量 ph_A , ph_S は，それぞれの特徴形質量によって決定されるものと仮定し，次式で表す．

$$ph_A = x_A \quad (7)$$

$$ph_S = x_S \quad (8)$$

様々な生物実験から，特定のカーストに分化した個体は，他個体に対して，同じカーストへの分化を抑制する行動が多くの昆虫で確認されている．よって alate または soldier へ分化した個体は，他個体に対してそれぞれ alate または soldier への分化を抑制する pheromone の働きがあると仮定し，pheromone の情報を脳に伝える α を両者を拮抗させるように次式で表す．

$$\alpha = \frac{1}{1 + \exp(-\sum ph_A)} - \frac{1}{1 + \exp(-\sum ph_S)} \quad (9)$$

ここで， \sum はコロニー存在する全個体の ph_A 及び ph_S の合計を表す演算子である．一般的には pheromone の感受性は正であり，知覚器の感度の鈍りが生じるため，実際に個体を受容する pheromone 量はシグモイド関数によって表されると仮定した．9 第一項は alate 個体からの信号，第二項は soldier 個体からの信号を表している．

2.6 ecdysone 及び JH 分泌制御シグナル

本説では脳から分泌される PTHH 量と神経ペプチドホルモン量を数理によってモデル化する．両者はそれぞれ ecdysone と JH の分泌量を決定する重要な物質であるが，それらがどのような作用を通じて分泌されているかは明らかになっていない．しかしながら，脱皮の前後において体内濃度がパルス状に上昇，減衰することは一般的に昆虫に見られる性質である．また，それぞれの量は同期して上昇することから，互いに何らかの反応系を有しており協同的に分泌されていることが推測される．本研究では，それらの分泌量を現象のレベルで再現するような最小限の変数を用いた力学系でモデル化する．具体的にはそれぞれの分泌量が自励振動するように， v_p, v_a の変数を付加し，次式によって表される力学系を有しているものとする．

$$\frac{d \text{ptth}}{dt} = \text{ptth} (1 + \text{ptth}) (1 - \text{ptth}) - v_p \quad (10)$$

$$\frac{d v_p}{dt} = \text{ptth} - v_p \quad (11)$$

$$\frac{d \text{canp}}{dt} = \text{canp} (1 + \text{canp}) (1 - \text{canp}) - v_c \quad (12)$$

$$\frac{d v_c}{dt} = \text{canp} - v_c + \alpha \quad (13)$$

式 (12-13) における α は以下のように解釈される． $\alpha = 0$ の時にはヌルラインの交点の位置する原点は不安定点となり，その点の周囲にリミットサイクルが形成される．よって，pheromone の影響がない場合は，PTHH，神経ペプチドホルモンの両者は現象を再現するように自励振動する． $\alpha = -1$ の時，すなわち式 (9) における soldier からの pheromone の影響が大きいときに，ヌルラインの交点は，負の方向へシフトし安定点となる．この場合は JH の分泌が抑制される．逆に $\alpha = 1$ の時，すなわち，式 (9) における alate からの pheromone の影響が大きいときに，ヌルラインの交点は，正の方向へシフトし安定点となる．この場合は JH の分泌が活性化される．これらの JH の振る舞いも実際のオオシロアリと定性的に一致する．

2.7 個体のライフサイクル及びコロニーサイズ

本説では本モデルにおける個体の生死，脱皮，及びカースト分化を含むライフサイクルについて述べ，コロニーサイズ（コロニーに存在する個体数）の変化を説明する．個体は生まれてから 8 回脱皮し，9 段階の齢状態を有する．モデルでは各齢期間は $10_{[s]}$ であるとし，時刻 $90_{[s]}$ で死ぬと仮定する．1 齢から 9 齢の間で，幼虫期を 1 齢から 6 齢までとし，それらの期間中における個体の状態をそれぞれ L1, L2, L3, L4, L5, L6 で表す．また 7 齢まで成長すると pseudergate に成長するとし，その状態を PE で表す．8 齢期では，nymph, presoldier のいずれかにカースト分化または，psuedergate に静止脱皮するとし，それぞれ NY, PE, PS で表す．さらに 9 齢期では，NY から alate へ脱皮，PS から soldier へ脱皮，PE から PE へ静止脱皮するとし，それぞれの個体の状態を A, S, PE で表す．どのカーストに属するかは特徴形質の相対的な大きさから決定される．NY, PS, PE の状態で pheromone 知覚可能であるとし，それ以外の状態では pheromone を知覚しない，すなわち $\alpha = 0$ とする．個体を $1_{[s]}$ ごとにコロニーに L1 から投

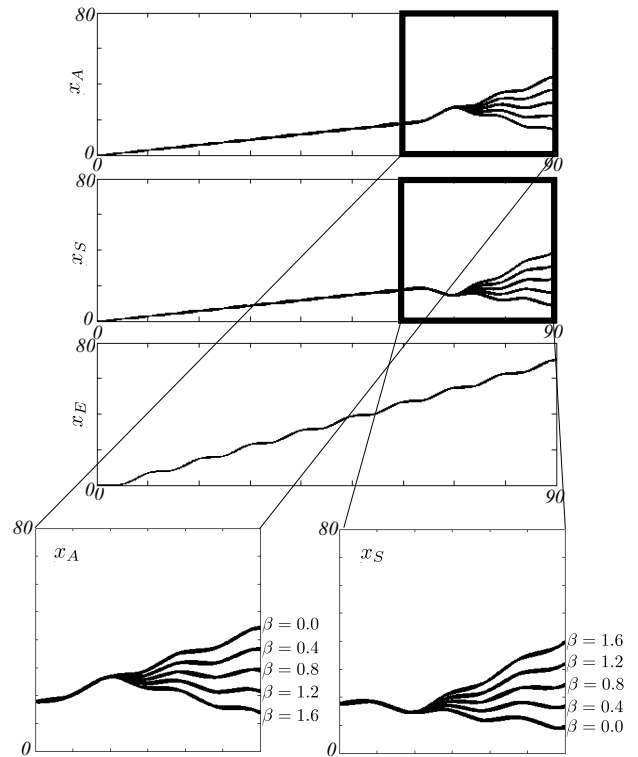


Fig.4 Intercaste induction observed by computer simulation

入し，9 段階の齢状態を終えた個体はコロニーから除去される．これを $1000_{[s]}$ まで続ける．

3. シミュレーション結果

本章では前章のモデルの振る舞いを計算機シミュレーションで確認する．個体のライフサイクルを上記のように定義した場合，コロニーサイズのは， $90_{[s]}$ 後に 90 個体の一定値に収束する．また，シミュレーションは $1000_{[s]}$ で終了するので，個体の内部状態の時間発展データは 909 個体のデータが得られる． $0_{[s]}$ から $90_{[s]}$ までのすべての個体に関するデータを，各個体が L1 の状態で生まれてから死ぬまでを，各個体でライフサイクルを基準として時間をそろえたグラフで本モデルの評価を行う．

はじめに，Miura らによって行われた intercaste 誘導実験 [2] を計算機シミュレーションで行った．NY のときに人工的に JH を外部から投与すると，次の脱皮後に，alate と soldier の特徴形質を両方有する個体が生じることが実験によって示されており，alate 形質と soldier 形質の成長度合いが互いにトレードオフの関係になることが明らかになっている．本モデルにおいても外部から段階的に JH を与え，intercaste が生じること確認し，個体内部の JH と表現型発現頻度モデルの妥当性を検証した．すべての個体において NY 時に，式 (4-5) における β を 0, 0.4, 0.8, 1.2, 1.6 に設定し，シミュレーションを行った．0, 0.4, 0.8, 1.2, 1.6 設定したシミュレーションは，それぞれ Miura らの実験における NY, SWA (shurunk winged alate), LWPS (long winged presoldier), SWPS (short-winged presoldier), WSPS (wing-budded presoldier) の誘導実験に対応している．Fig. 4 は，intercaste 誘導シミュレーション実験結果を示している． β が 0, 0.4, 0.8, 1.2, 1.6 の順に

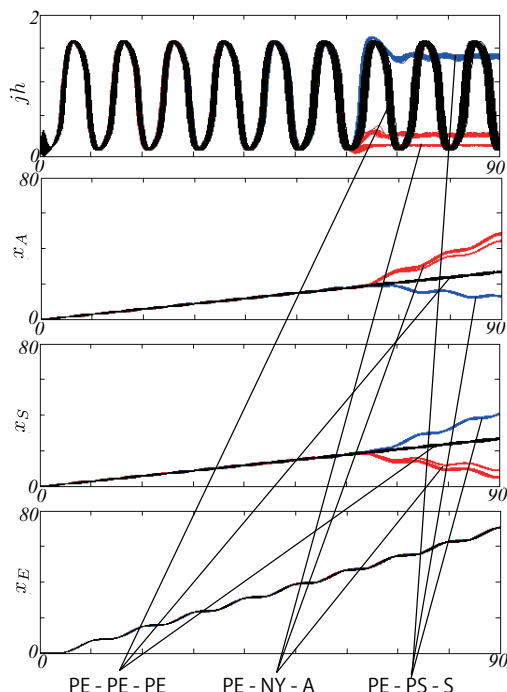


Fig.5 Result of caste differentiation simulation

変化するのに応じて，alate の特徴形質は減少，soldier の特徴形質は増加している．これらの結果は Miura らの実験と定性的に一致しており，個体内部の JH の特異的な表現型発現頻度制御が適切にモデル化されていると考えられる．

最後に，個体間相互作用を取り入れたシミュレーションを行うことにより，モデル上でも alate, soldier, pseudergate の静止脱皮によって成長する worker への分化が実現されることを計算機シミュレーションで確認する．Fig. 5 に，シミュレーション結果を示す．7 齢期における PE 個体は，alate, soldier, 静止脱皮による pseudergate へとカースト分化していることが確認できる．カースト分化経路はそれぞれ，PE-NY-A, PE-PS-S, PE-PE-PE であった．また，定常状態におけるコロニーにおける alate, soldier, pseudergate の個体数は 23, 6, 61 個体であった．自然界におけるオオシロアリのカースト比率は 環境条件, 季節やコロニーサイズなど様々な要因によって異なるが，コロニーによって一定の比率を保持する点，また，soldier の個体数が比較的少数な点は一致している結果を得た．

4. 考察

Fig. 4 に示すように β の値が増加すると，顎の大きさは増加し，目の大きさは減少している．両者の関係はトレードオフの関係になっており，Miura らによって行われた intercaste 誘導実験と定性的に一致している．本研究では，形質発現への活性または抑制の働きの上に注目し形質発現をモデル化した．最終的な形質量は式 (4-6) の係数値と式構造に依存する．遺伝子発現頻度と発現形質量との関係は，モデルよりも極めて複雑であるため，定量的な現象との一致を得るためには，式 (4-6) の更なる詳細なモデル化が必要である．しかしながら，本モデルは，個体内部でおこる複雑な形質発現機構を推測するための一方法として期待できる．

また，Fig. 5 に示す結果における，JH 量の変化に

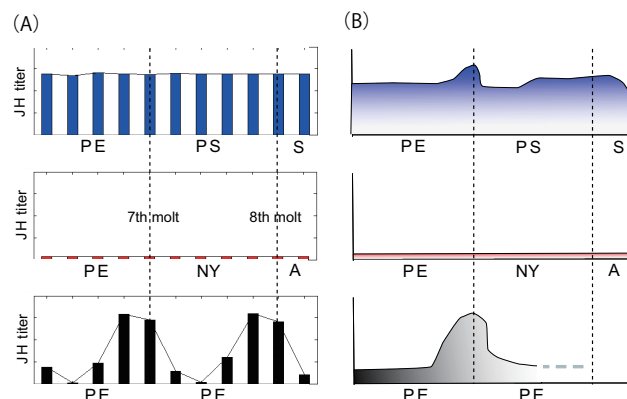


Fig.6 JH titer level transitions: comparison between (A) proposed model and (B) Cornette model

注目する．本モデルによって得られた JH 量の変化と実際のオオシロアリにおける JH 量の変化を計測することによって得られた Cornette モデルとの比較を Fig. 6 に示す．alate, soldier, pseudergate への分化過程における JH 量の変化は，Cornette モデルとほぼ一致していることから，本モデルにおける JH 量変化の妥当性が確認できる．実際のシロアリの体内の JH 濃度は低く計測が極めて困難であるため，シロアリに関する JH 量の時間変化と，コロニーにおけるカースト分化との関係を生物実験によって示した研究は極めて困難であった．本モデルは個体の JH 量，形質変化，及びコロニーにおけるカースト分化の時間変化を統合的に扱っており，JH 量の推移を予測するための一方法としても利用されることが期待できる．

5. むすび

本研究では，シロアリの分業行動における JH の役割解明のために，オオシロアリのカースト分化現象を再現する数理モデリングを構築し，JH が環境と個体の表現型変化の間のメディエーターとしての役割を有していることを計算機シミュレーションによって検証した．計算機シミュレーションによって得られた結果と，生物実験によって得られた現象と比較し，構築したモデルの妥当性を確認した．

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] Wilson, E. O. Cambridge, MA: Harvard, Univ. Press(2000)
- [2] Miura T et al. : J. of Morphology 258: 22-32(2003)
- [3] Cornette R. et al. : J. Insect Physiol: 54: 922-930 (2008)
- [4] Lüscher, M.: Ann. New York Acad. Sci. 89: 549-563 (1960)