

# 博士学位論文 要旨

2010年12月16日

総合文化研究科 広域科学専攻 広域システム科学系

博士課程3年 堀部直人

指導教員: 嶋田正和 教授

## Theoretical Analysis of Living and Non-living Systems with Memory Structure

### (履歴をもつ生物及び無生物システムが示す運動の数理的解析)

#### 第1章 序論

運動することが生物であることの必要条件とはいえない。しかしながら、生物を含む局所的な系が非平衡であることは重要であり、それゆえ、運動することも生物の重要な特徴の一つであるといえる。もっとも単純な運動の例としてブラウン運動を挙げることができるが、一般に生物の運動の多くは履歴に依存しておりブラウン運動ではない。つまり、履歴を持った運動こそ生物にとって重要な特徴の一つである。そしてしばしば、生物の運動は自律的(autonomous)であると表現される。

運動を解析する方法は大きく2通りである。一つは運動の物理的あるいは生理的メカニズムを解明することであり、もう一方はその運動の適応的な意義を解明することである。前者はロボットや生体分子など無生物の運動についても適用可能なアプローチであるが、後者は生物を対象にしたときに特有のアプローチであり、行動生態学の成功が目覚ましい。自己複製の自然な帰結として競争と淘汰が生じることを考えると、適応的な運動に生物の自律性(autonomy)が宿るといえるかもしれない。

しかし一方で、無生物の運動の中にも自律性の萌芽が認められる[1]。本論文では、生物の運動と無生物の運動、双方を解析・比較することで生物の自律性について考察を行った。同一の刺激に対して多様な反応を行うことは自律性の条件の一つである[2]ことから、自律運動にはなんらかの形で履歴の効果が影響するはずである。また多様な反応が可能であることは、適応進化の上で有利に働くと考えられる。さらに生物は、刺激を受動的に感知するだけでなく、自ら運動することで能動的に刺激を受け取り、反応する。これらの事項と自律性の関連を解析することを念頭に実験系を設計した。

解析は、運動の結果残された運動軌跡を主な対象とした。これは、生物が運動した結果残された軌跡にはその生物の自律的な運動メカニズム、外部環境の影響を受けての意志決定過程が反映されており、この軌跡を解析していくことで生物の生理状態や適応戦略を明らかにすることが可能だと考えられるためである。無生物の運動についても同様で、移動軌跡からその運動メカニズムや環境との相互作用を推測することができる。運動軌跡を解析することは、その運動を行った物体(生物を含む)の理解を進めることが期待されるにもかかわらず、定量的に軌跡を解析する技法は確立していない(その一つの試みが例えば movement ecology[3-4])。そこで、軌跡を定量的に解析する一般的な手法の開発も同時に行った。

## 第2章 動画解析システムの開発

物体の運動軌跡を記録することでその運動の基本情報を得ることができる。大型の動物であれば野外でGPS 受信機を組み込んだテレメトリー発信器による記録が一般的である。一方、小型動物や粒子の追跡にはビデオ録画とその動画解析が有効であるが、動画解析には高度な技術や高価なソフトウェアが必要となる。そこで、動物行動学者・生態学者になじみのある統計言語「R」を用いて、無料かつ簡便に扱える動画解析プログラムを開発した。これは、1個体の追跡、カラーマーキングを行った複数個体の同時追跡、色情報の統計処理などが可能な汎用性の高いシステムであり、以後の章で解析に用いた。

## 第3章 ショウジョウバエ運動軌跡の解析

生物の運動は自律的である。また、その運動は適応進化の産物でもある。遺伝学のモデル生物であるキイロショウジョウバエ(*Drosophila melanogaster*)では、記憶に障害のある系統が存在しており、それゆえ生物の自律性と履歴の効果ならびに適応進化の影響を考察するのに適した材料である。

そこでまず、第2章で開発した装置を用いて、野生型ならびに短期記憶に障害があるキイロショウジョウバエによる餌探索行動の運動軌跡を取得した。

次に、運動軌跡の中から特徴的な運動パターンを見つけ出すために時系列解析を行った。局所定常自己回帰分析[5]、ならびにリカレンスプロット[6]による解析から、運動軌跡が少なくとも2つの運動要素から構成されていることが明らかとなった。その2つとはアクティブに動き回るモードと、制止あるいはごく限られた領域を比較的低速で運動するモードである。後者のモードには、探索ターゲットに遭遇した直後に見られる地域集中型探索と自発的に運動を抑制していると考えられる場合の双方が含まれていた。また、各運動モードを生成するメカニズムとして、前者にはノイズ様の、後者にはカオティックな機構が存在する可能性が示唆された。また、運動要素をさらに詳細に分類するため、自己組織化マップを用いた解析を行った。その結果、8つの運動要素が特定され、それらの間の遷移確率の中に直線運動へと切り替えていく指向性が認められた。これは、適応的な運動要素の切り替えなのかもしれない。

そこで、運動軌跡の適応性を調べるために go/stop 解析を行った。その結果、適応的であるとされる Lévy walk と、乱雑な運動の帰無モデルである random walk のちょうど中間の運動であることが支持された。これは、直線運動を継続することで Lévy 的に振る舞い、採餌効率を高めようという指向と、有限の記憶力と運動持続能力しか持てないという身体性ゆえに random walk 的にしか振る舞えないという制約の影響と考えられる。実際、記憶力の制約がより強いと考えられる記憶の変異体で直線運動の継続時間が短くなる傾向が存在した。さらに、変異体の運動から、同じ領域を繰り返し歩いた結果として「穴」が生じた。

本章で得られた自律性と履歴と適応という3者の関連についての新たな知見の意義については、第4章の解析結果とあわせて第5章で詳細に論ぜられる。

## 第4章 自律運動を行う油滴の解析

化学反応を行う油滴から“自律”運動の萌芽を見ることができる[7-8]。本章では、無生物システムにみられる“自律性”から生物の自律性を考えていくために、油滴の系を用いた一連の実験を行った[9]。まず、位相差顕微鏡下で油滴内部の対流を観察することで、油滴が界面での化学反応に起因する小規模な対流が自発的に対称性を破って成長した結果生じる大規模な対流によって駆動されることを確認した。

次に、油滴に反応性のないニトロベンゼンを混合することで系を改良し、油滴サイズの調整を可能にした。そして、第2章で開発した装置を用いて運動軌跡を記録・分析した。その結果、油滴のサイズに依存した軌跡の多様性が確認された。小さいサイズだと異常拡散、中程度だと直線運動、大きくなると不安定な振動運動と、複数の運動様式を記述することができた。これは主にサイズに依存した油滴の形状と対流の安定性に依存している。さらに、油滴の運動要素を特定するために第3章と同様に自己組織化マップを用いた分類を行った。その結果、fluctuating, circular, directional, vibrating という4つの運動モードが特定された。サイズに依存してどういった割合でこれら4つの運動モードを含んでおり、どういった遷移パターンを見せるかが大きく異なっていた。小さな油滴は主に fluctuating と directional という二つのモードの間で遷移を繰り返す、中程度の油滴は初期には directional mode を主に示し、時間がたつにつれて circular から fluctuating mode へと移っていく。大きなサイズは主に vibrating mode を示し、時折他の三つのモードのいずれかへと遷移する。中程度のまでのサイズの増加は対流の安定化に伴い運動も安定化し、ある閾値を超えるサイズの増加は対流を不安定化し、運動も不安定化させると考えられる。油滴はその表面が外界のセンサーであると同時に運動の原因である対流を生み出すモーターとしても働くセンサー-モーターカップリングを備えた系であり、本実験によりセンサー-モーターの状態に依存した運動の多様性を示すことができた。

さらに本系が協同現象を示すことを確認した。それは、対流が比較的安定していると考えられる小～中サイズの油滴同士における引力相互作用である。これは、ある油滴の運動モードが他の油滴の運動モードを引き込み、お互いの運動を強めあつたためと考えられる。この引力が、対流が弱くなると考えられる実験の後半や対流が不安定な大サイズの油滴には存在していないことはその傍証である。

本実験と解析は、化学反応と物理的な実体がカップリングしただけの単純な系から高度に複雑な運動様式が生成されることを発見する共に、その相互作用から一段階上の階層の秩序が生成しうることを示した。このポテンシャルゆえに油滴の運動には“自律性”が感じられるのかもしれない。

## 第5章 総合考察

軌跡を解析する一般的手法として、従来行われていた確率過程の当てはめだけでなく、運動要素の抽出とその要素間での遷移状態の解析という手法を確立した。ひとたび運動要素の分類に成功すると、各運動要素が生成されるメカニズムや遷移が起こるときの内部・外部環境の評価が可能となり、運動の理解に大きく貢献することとなる。

本研究の結果から、生物の運動に見られる自律性には二つの側面があることを指摘できる。第一に、自律性はただ単に複雑な行動にではなく、適応的な行動に宿るということだ。例えば多重振り子のような複雑な運動を見せられても、そこに自律性を感じることはない。逆に、単純な行動であってもそこに適応的な説明が与えられると自律性が感じられる。しかし一方で、ここで取り扱った油滴や、ボイド[10]、あるいは佐山らの化学モデル[11]からも自律性が感じられる。これはそこに適応性が、あるいは少なくともその可能性や萌芽が存在するからだろう。自律性に関する第二の指摘はまさにこの点である。すなわち、複雑な運動に適応性の欠片が存在すると判断するのは、観察者の主観である。

我々がどのような運動の中に適応性を見いだしているのか、完全に適応の産物であるが自律性が感じられない運動は存在するのか、適応進化がシステムにもたらす一般的な性質とは何か、こういった問いに答えていくことが、自律性を理解する次のステップとなるだろう。

## References

1. Hanczyc, M.M., et al., *Fatty acid chemistry at the oil–water interface: self-propelled oil droplets*. Journal of the American Chemical Society, 2007. **129**(30): p. 9386-9391.
2. Rosslénbroich, B., *The evolution of multicellularity in animals as a shift in biological autonomy*. Theory in Biosciences, 2005. **123**(3): p. 243-262.
3. Nathan, R., *An emerging movement ecology paradigm*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2008. **105**(49): p. 19050-19051.
4. Nathan, R., et al., *A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2008. **105**(49): p. 19052-19059.
5. Takahashi, H., et al., *Analyzing the house fly's exploratory behavior with autoregression methods*. Journal of the Physical Society of Japan, 2008. **77**: p. 84802.
6. Eckmann, J.P. and et al., *Recurrence Plots of Dynamical Systems*. EPL (Europhysics Letters), 1987. **4**(9): p. 973.
7. Hanczyc, M.M., et al., *Chemistry at the oil-water interface: Self-propelled oil droplets*. Journal of the American Chemical Society, 2007. **129**: p. 9386-9319.
8. Toyota, T., et al., *Listeria-like motion of oil droplets*. Chemistry Letters, 2006. **35**: p. 708-709.
9. Horibe, N., M.M. Hanczyc, and T. Ikegami, *Shape and motion dynamics in self-moving oil droplets*. Proceedings of the 3rd Mobiligence conference, 2009: p. 367–371.
10. Reynolds, C.W., *Flocks, herds and schools: A distributed behavioral model*. SIGGRAPH Comput. Graph., 1987. **21**(4): p. 25-34.
11. Sayama, H., *Swarm chemistry*. Artif. Life, 2009. **15**(1): p. 105-114.