解 説

自己組織化から拓く社会性昆虫の生態学

Ecology of Social Insects: a Potential Field of Self-organization Studies

水 元 惟 暁* 土 畑 重 人* *京都大学
Nobuaki Mizumoto* and Shigeto Dobata* *Kyoto University

1. は じ め に

餌場に向かって行列を作るアリや、花から花へと花蜜を探し花粉を運ぶミツバチやマルハナバチ、知らぬ間に床下に巣くうシロアリ—我々にもなじみ深いこれらの昆虫は社会性昆虫と呼ばれる。彼らは現在地球上で最も繁栄している生物群の一つであるとも言われるが、この成功の秘密は彼らが示す社会性にあると考えられている。社会性は我々ヒトにも通じる性質であることから、社会性昆虫の研究は自然の理解のみならず我々自身の理解にも資するといえるだろう。

社会性昆虫を対象とした研究のうち、マクロ生物学（主として個体以上の生物階層を対象とした生物学）に属する研究には大きく分けて二つのアプローチがある。第一のアプローチは「社会進化」に着目するもので、行動生態学や社会生物学と呼ばれる。社会性（協力行動）は遺伝子に裏打ちされた性質であると考え、その遺伝子がとある生物種の集団の中に進化の過程でどのように広がり現在に至ったかを、自然選択に基づいて理解しようとするアプローチである。社会性においては往々にして、協力行動を行う個体自体にはその行動が生存・繁殖の障害になることが多い（利他性）。そのような行動をつかさどる遺伝子がどのように自らの複製を後続の世代で増やすことができたか、というのがこのアプローチにおける大きな問題設定である。このアプローチからは血縁選択や互惠的利他性といった主要な概念が誕生し、進化ゲーム理論などの数理的アプローチと実証的アプローチとが相補的な役割を担いつつ、研究が続けられている（文献 [1]~[3] を参照）。

第二のアプローチは「自己組織化」に着目するもので、生物学（特に社会生理学と呼ばれる）と物理学との境界領域に位置している。社会性昆虫は多数の個体が集合したコロニーと呼ばれる群れを形成している。この群れが全体として示す、行列などの秩序だった集団行動や蟻塚などの空間

パターンは往々にして、前もって用意された設計図やシステム内外からの操作なしに自発的に生じてくるように見受けられる。これらの創発現象が生じる機構を、散逸構造論やシナジェティクスといった開放系の熱力学を援用することで理解しようとしたのがこのアプローチの来歴である [4]。どちらのアプローチも、その射程が社会性昆虫にとどまらないことは特筆する価値があると思われる。すなわち、「社会進化」は多細胞生物の生殖細胞・体細胞系列の分化や別種生物間の共生関係などにも応用可能であり、また「自己組織化」は、細菌のコロニーが見せる空間パターンやシマウマの縞模様（チューリング・パターン）、神経ネットワークといった細胞集団の生命現象、さらには鳥や魚の群れ行動にも見いだすことができる。本解説では「自己組織化」アプローチに焦点を当て、シロアリの建設行動を例に、昆虫の社会において自己組織化がどのように働いているかを説明するとともに、自己組織化研究の近年の動向や、展望についても紹介する。

2. 自己組織化をもたらす集団行動アルゴリズム：シロアリの建設行動を例として

自己組織化によって形成されるパターンの中でも、最も注目すべきものの一つは、社会性昆虫のコロニーが作り出す巣である。特に、アフリカに生息するシロアリの一種（*Macrotermes bellicosus*）が作り出す塚は、地上高 1.5~2[m] に及び、個々の個体の体サイズが数 [mm] であることを考えると、個体サイズと比べた建造物のサイズの巨大さという点で、自然界で唯一人間の建造物に匹敵するものである [5]。またこの塚構造は、シロアリのコロニーにとって天敵や過酷な環境から防衛のための外骨格として機能すると同時に、生理的な側面でも生存にとって重要な機能を持つ。それは換気である。典型的なコロニーでは、およそ 100 万~200 万匹ものシロアリが住んでおり、毎時約 1.5 [L] もの酸素を消費する。加えて、シロアリは巣内で餌となる菌類を栽培しており、それらはシロアリの 5.5 倍もの量の酸素を消費する [6]。そのため巣の内外に、大量の酸素と二酸化炭素を出し入れする流れを必要とする。また、そのほかにも内部の温度や湿度を一定に保つ必要がある。シロアリ

原稿受付 2017 年 6 月 2 日

キーワード：Social Insects, Self-organization, Mound Building, Collective Behavior, Ecology

*〒 606-8502 京都市左京区北白川追分町

*Sakyo-ku, Kyoto-shi, Kyoto

図1 シロアリの構造物形成

- A. 材料を運び取り付ける単位となる行動
 B. 環境の改変を通じたスティグマジーの相互作用
 C. 建設の結果でき上がる蟻道構造の例

塚の構造がこれら諸問題の解決に寄与していることについては、近年まとまった研究成果が出始めている[7][8]。

一方で、このような巨大で、様々な機能をもつシロアリの塚構造が、どのように建設されるかの全貌についてはまだ明らかになっていない。しかし、塚構造を分解し、細かく見てみると、いくつかのパターンの組み合わせからなることが分かる。例えば、成熟した塚に存在する基本的な構造として、柱・壁・通路・王室が挙げられるが、これらの構造要素を建設するためには、シロアリはそれぞれの要素専用の建設アルゴリズムを必要とするだろうか？ Bonabeauら[9]は、これらの異なる構造は、個体レベルでは、単一で単純な建設行動アルゴリズムを持ち、行動ルールの変化がなかったとしても、異なる環境条件によって生じると考えた。シロアリの建設行動は、まず、個々の個体が材料を拾い上げることから始まる。上述の *M. bellicosus* の建設行動における材料は土の粒であり、ここにシロアリの唾液が混ぜ合わされることで、粘着性を持つ物質となる。また、この唾液にはセメントフェロモンという誘引物質が含まれていることが知られており[10]、この物質は出された場所にほかのワーカーを誘引する(図1 A, B 写真はヤマトシロアリ)。

今、最も単純な状況として、均一に土が敷き詰められたシャーレ上にシロアリのワーカー集団を置くと考える。最初、それぞれのワーカーは、ランダムに土の粒を拾い上げ、

唾液を加えて置くという活動をばらばらに行う。そのため、どこに粒が置かれるか、どこから拾い上げるかに決まった法則は見つからず、時には置かれたそばから持っていかれることも生じ、建設作業は一貫していないようである。しかし、ランダムな活動は、シャーレ内の土粒の分布にゆらぎを生じさせる。ある一箇所に十分な量の土粒が堆積すれば、そこに存在するセメントフェロモンによる誘引によって、シロアリの建設活動に劇的な変化が生じることとなる。次々とワーカーが同じ場所に土粒を運び置くこととなり、みるみるうちに柱が完成する。一方、柱の巨大化に従って、周囲からの土の補給が減るため、柱のそれ以上の増大は抑えられる。結果として、シャーレ内にいくつもの柱が整然と並ぶパターンができ上がる。このように、すでに建設されているところに更に建設を付け加えるという、単純な行動アルゴリズムから生じる正のフィードバックプロセスと、その結果建設を終了させる負のフィードバックプロセスとが、シロアリの建設行動において重要な役割を果たしていることが分かる。また、ここで注目したいのは、シロアリの各個体は直接コミュニケーションをとるわけではなく、建設中の場を通じて、互いに建設途中であるという情報を交換している。このような場を介した間接的な相互作用はスティグマジー (Stigmergy) と呼ばれ[11] (図1 B)、大量の個体が同時に参加する社会性昆虫の活動において、重要な制御メカニズムとなっている。

図 2 ヤマトシロアリの蟻道建設に見られるコロニー特異性

ここでは何もないシャーレを考えたが、このシンプルな柱の形成プロセスは環境からの影響により、様々な構造物の形成に発展する。例えば、風の流れが存在する場合には、フェロモンの拡散に方向性が生まれ、風の向きに沿った壁ができて上がることになる。ほかには道しるべフェロモンの存在により、ワーカーの動きに方向性が生まれると、この壁はワーカーの流れの沿うようにできはじめ、通路が形成されることとなる。さらに分かりやすい例としては、女王の存在がある。女王から放出される女王フェロモンの濃度勾配にワーカーの行動は影響を受け、女王を取り囲むような王室ができて上がる。

このシロアリで見られたような、同一の行動アルゴリズムから、環境の違いが個体の反応を修正することで異なる構造ができて上がるというメカニズムは、アリの巣の形成にもあてはまる [12]。またこのアリの巣形成の系では、集団のサイズもまた、建設ダイナミクスに影響を与えることで、同一アルゴリズムから異なる構造ができて上がる事が知られている [13] [14]。以上のように、同種生物の集団が異なる構造物を作る仕組みは、集団を取り巻く環境の違いによって生じることを論じてきた。では、社会性昆虫のコロニーは、同一環境条件下においては、どの集団も同じような構造を作り出すのだろうか。以下では、ヤマトシロアリ (*Reticulitermes speratus*) において、同一環境下における種内での構造物の変異を発見し、異なる構造ができて上がるメカニズムを提示した、水元らによる一連の研究 [15] [16] について紹介する。

3. ヤマトシロアリにおける蟻道建設のコロニー特異性

3.1 コロニー特異性の発見

ヤマトシロアリは、下等シロアリのミゾガシラシロアリ科 (Rhinotermitidae) に属するシロアリである。日本と朝鮮半島には広く普通に分布しており、日本における分布域は、北海道南部から、本州、四国、九州と、屋久島、種子

島、トカラ列島の北部が含まれる。このシロアリは、営巣場所と食性から「複数場所営巣性 (multiple piece nester)」に分類される。複数場所営巣性を持つシロアリは、複数の材にまたがって営巣しており、これらは地下のトンネルや地上の蟻道によって繋がれている [17]。また、地下トンネルや蟻道は新たな材を探索する際にも用いられる。蟻道は木くずや土壌、糞や唾液などのシロアリの分泌物よりつくられ、巣外探索の際に外敵や外環境からの防御壁として用いられる (図 1 C)。

Mizumoto and Matsuura [15] は、野外から採取した 8 コロニー (A-H) のヤマトシロアリについて、それぞれのコロニーからワーカー 400 匹の分集団を 5 つずつ作り、蟻道建設を観察する実験を行った。その結果、同じコロニーから分けられた分集団は似たような構造を作り出す一方で、由来コロニーが異なれば、まったく異なる構造物を作り出すという明確なコロニー特異性が見られた (図 2)。構造物には上述した蟻道と、営巣場所を拡張するように広がるマット構造とが見られた。コロニー間の違いを定量化するために、構造物形成の特徴を表す 13 の変数 (0~10 日, 10~20 日, 20~30 日それぞれの間で建設された蟻道の総伸長距離と壁に沿う蟻道の割合, 開始蟻道数, 30 日後の蟻道先端数, 蟻道交点数, 被覆面積, 初期蟻道建設速度, 建設開始日, 蟻道身長距離の左右性) を測定した。主成分分析により 13 の変数を二つの構成要素 (第一主成分・第二主成分) に縮約し、これら二つに分散分析 (ANOVA) を行った結果、どちらの主成分にもコロニー間で有意な差が見られた (ANOVA, 第一主成分: $F_{7,31} = 49.89$, $P < 0.0001$; 第二主成分: $F_{7,31} = 63.55$, $P < 0.0001$)。

3.2 蟻道建設シミュレーション

ここで見られたコロニー間差は、同じ環境条件、同じ個体数の下で生じた種内変異であるため、外的要因によって生じたのではなく、むしろそのコロニーに内在する違いそのものを反映した結果である。ヤマトシロアリの蟻道建設

行動もまた、上記の塚構造の建設アルゴリズムと同様なプロセスを経て行われる。シロアリのワーカーは蟻道の先端まで木屑の粒を運び、そこに取り付けるという一連の行動セットを繰り返す (図 1 A, B)。蟻道とマットの両方が、同じ一連の行動から作られるため、どちらもセメントフェロモンを通したスティグマジーによる間接相互作用が生じていると考えられる。そこで Mizumoto ら [16] は、シロアリの構造物におけるコロニー特異性が、どのような個体レベルの違いから生じるのかについて調べた。シロアリの蟻道形成行動を模した二次元格子モデルを構築することで、建設行動のシミュレーションを行い、その結果を実験で作られた構造と比較し構造物形成のメカニズムを推定した。

モデルでは、複数のエージェントが、空の格子を埋めることで、構造を広げていく過程を再現した。まず始めに、エージェントが、巣のエリアに配置され、そのうち α の割合の個体が活性化し、その後の建設行動に参加するものとした。1 タイムステップの間に、活性化されたそれぞれのエージェントは、確率 P_i で一つの格子 i を選び、その格子に材料の粒を置き、 q の量のフェロモンを付け加える。各タイムステップの終わりに、フェロモンの量は、蒸発により、 r の割合で減少する。シミュレーションは、実験において 30 日めに建設された構造物の面積と対応する格子数が埋められるまで続く。

建設において候補となる格子は、すでに建設されている格子、もしくは最初の巣のエリアと隣接している必要がある。シロアリの蟻道建設における、スティグマジーによる間接相互作用を模すために、それぞれの格子 i が選ばれる確率は、次式によって計算した。

$$P_i = \frac{A_i}{\sum_j^S A_j} \quad (1)$$

A_i は格子 i への誘引強度、 S は建設可能な格子の数を示している。ここで、各格子への誘引強度は次式によって与えた。

$$A_i = v_i(c_i + k_i - bd_i)^x, \quad (2)$$

ここで、 c_i はその格子に蓄積されたフェロモンの量、 k_i はフェロモン量とは別のその格子の嗜好性を示す。この場所における嗜好性の違いは、ケースの端に作られる蟻道は、中央に作られる蟻道と比べて、半分の材料で同じ長さを作ることができることに由来する。また d_i は初期巣から、候補格子までの建設場所を通る最短距離を示し、建設場所までの距離が遠ければ遠いほど建設しにくいことを表す。さらに、 x はセメントフェロモンへの感受性を示し、格子の選択に非線形性を与える。この値が高ければ、フェロモン量と釣り合う以上の確率で、フェロモン量が多い格子が選ばれることとなる。最後に v_i は格子を建設する方向性の効

果を表す。蟻道建設は巣の外を探索するために建設されるので、巣から外に向かうように建設される。この効果をシミュレーションに取り入れるために、建設方向のパラメーター v_i は次のように計算した。

$$v_i = \frac{1}{2} + \frac{1}{2} \cos \theta, \quad (3)$$

θ は格子 i に至るまでの連続した格子の中で最初に作られた格子から、格子 i に隣接する最後に作られた格子への方向と、最後に作られた格子から格子 i への方向の間の角度である。このように、最後に作られた格子から見て、格子 i が最初に作られた格子と真逆の方向なら v_i は 1 に、最初に作られた格子と同じ方向なら v_i は 0 となる。最初に作られる格子は、巣の隣か、もしくはケースの端の格子が作られたときに決まるものとした。もし格子 i が二つ以上の最初に作られたと規定できる格子を持つ場合は、それぞれの中心を最初に作られた場所とした。また、端の部分 (ケースの端から 5 マス) から、内側への向きに格子が作られるときは、実験データから $v_i = 0.0007274$ とした。

また、上記のアルゴリズムを動かすため、三つのルールが組み込まれている。一つめはフェロモンの蓄積の仕方である。建設候補の格子におけるフェロモン量は、接する建設済み格子の中の最も大きな値を反映するものとした。二つめは、蟻道の衝突である。多くの場合、二つ以上の蟻道が衝突するとき、そこで建設は終わる。そこで、距離 d_i が 10 以上離れている格子はそれぞれ別の蟻道に属するものとして、この二つが 8 格子以上連続してつながるとき、最後に作られた格子の周囲 8 マスの A_i が 0 となることで、蟻道建設が終わるようにした。三つめが蟻道内における混雑の効果である。多くのワーカーが同時に同じ蟻道の中を通ることはできない。シミュレーションにおいて、それぞれの格子に混雑度を設定し、その混雑度が高くなった場合、そのタイムステップの間、建設候補から外した。混雑度は、フェロモンと同じ方法で蓄積し、各タイムステップの終わりに 0 にリセットされるものとした。

コロニー間で変化する個々のワーカーの性質として、(i) 建設行動に従事することになる活性化するワーカーの割合 α と、(ii) セメントフェロモンへの感受性 x の二つについて、シミュレーションから分析を行った。ここでは、ワーカーの性質を表すために、二つのパラメータについて、 α は 0.05~0.25 まで、0.05 の間隔で五つの値を、 x は 1~3 まで 0.5 刻みで五つの値を用意し、ここから得られる 25 組み合わせのパラメータセットを用いた。それぞれのパラメータセットにつき、100 回シミュレーションを行い、1,000 個の格子が作られるごとに、でき上がった構造を記録した。シミュレーションの結果を、50 と 400 のそれぞれのワーカー数で行った実験結果と比較し、二つのパラメータ α と x によって似た構造を再現できるかどうか確か

図3 実際の構造物とシミュレーションにより得られた構造の比較

めた。

シミュレーションによって、実験でシロアリが建設した構造と、とてもよく似たパターンが形成された(図3)。上部の円内にあるものが400個体のワーカーによって建設された構造を示し、下部の円内には50個体のワーカーによって建設された構造を示す。400個体の結果に着目すると、蟻道のパターンは、数少ない高い感受性を持つワーカーによって形成され(特に $\alpha = 0.05$, $x = 3.0$, 図3右図右上), 一方、マットのパターンは、感受性の低いワーカーによって形成された($x = 1.0$, 図3右図左下)。また、中間パターンは、ワーカーの性質が中間的なときに形成されることが分かった($\alpha = 0.25$, $x = 2.0$, 図3右図中央)。

一連の結果は、シロアリのワーカーは、同一環境のもと単一のアルゴリズムに従って建設行動を行うとしても、個体の環境への反応性の違いによって、様々な構造物を作ることが可能であることを示している。個体の反応性の違いは、遺伝的に決定されたものに加えて、個体が経験した環境の履歴を反映している可能性もある。後者の場合、シロアリはコロニーの建設行動への需要に対して、個々の個体の反応性を変化させることによって対応可能であり、個体もつパラメータのチューニングがシロアリの生活史において重要な役割を果たしていることが予測される。またパラメータのチューニングは、種内だけでなく、種間の違いにまで適用可能であり、シロアリの進化に伴う構造物の多様化・複雑化もまた、共通のアルゴリズムを異なるパラメータ値で運用した結果として説明可能であるかもしれない。

4. 社会性昆虫の自己組織化研究の最近の動向

4.1 集団的意思決定のメカニズムとしての自己組織化
建設行動のほかにも、集団での移動や分業体制など、多くの社会性昆虫の集団行動は、単純な個体の行動アルゴリズム

と個体間相互作用に基づく自己組織化のプロセスによって説明できる。さらに、社会性昆虫の集団は、自己組織化のプロセスを経ることによって、集団内の合意形成、つまり、集団が分離することなく、複数の選択肢の中から一つを選択することができることが明らかになってきている[18][19]。この社会性昆虫の「集団的意思決定」が最もよく研究されている現象は、ムネボソアリ属(*Temnothorax*)のアリによる引越行動である。ムネボソアリは岩の隙間などに営巣しており、巣が破壊されたときには、新たな巣場所を選択し、引越を行う。この際には、単一の行動アルゴリズムと、それを構成するパラメータの値をチューニングすることによって、緊急時の急な巣場所選択と、時間に余裕のある慎重な巣場所選択の両方にうまく対応できることが知られている[20]。

集団の意思決定と個体の意思決定との相互作用にも注目すべき点が多い。生命システムにおける自己組織化現象ではしばしば、非生命システムのアナロジーとして、システムの構成要素(社会性昆虫の場合は個体)がシステム全体を俯瞰できる立場にはないことや、複雑な認知機能を持っていないことが仮定される。この仮定は、少なくともシステムにおいて妥当な仮定とは思われるが、特に社会性昆虫の場合、ミツバチの「8の字ダンス」をはじめとする洗練された個体間コミュニケーション手段の存在にかんがみると、それぞれの個体が持っている認知機能(知覚範囲や記憶能力)と自己組織化現象との関連は予想以上に複雑なものであるかもしれない。

4.2 計測・解析技術の進展

ここ10年ほどの社会性昆虫における自己組織化研究を語るうえで欠かせないのが、計測技術や解析手法の進歩である。前者に関しては、個体ごとにIDタグを施した上でコロニー内での行動を追跡する技術が進展し、画像解析を駆

使して1,000個体以上を同時に追跡することも可能となってきた。また3Dスキャナーの登場は、結果としてでき上がる大規模構造の詳細な観察を可能としている。後者に関しては、多数の個体のコロニー内での相互作用を、個体をノード、相互作用をリンクとしたネットワークを用いて表現し、コロニー全体としての自己組織化をネットワークの特徴量と対応づける研究が盛んである。これらの技術を用いた最新の研究例はPerna and Theraulaz [21] に詳しい(阿部・藤岡(本号)も参照)。

さらに技術面での革新は、生物を模したロボットを作成し、集団内に導入するというアプローチをも可能としている[22]。これは、ロボットを自律的、もしくは遠隔的に操作することで、生物との相互作用を操作し、その集団行動への影響を観察することから、メカニズムの深い理解に至ろうとするものである。この研究の例としては、ゴキブリの集団が1箇所の隠れ家に集合するプロセスに、自律的に活動するロボットを導入する実験が成功を収めている[23]。ここでは、体表化学物質と行動ルールの両方で、ゴキブリを模したロボットを集団内に導入し、ゴキブリのみの集団での実験と同様の結果を、一部をロボットに置き換えた集団でも得ている。さらにロボットの行動を操作することで、ゴキブリの集合プロセスに影響を与えることにも成功している。そのほかには、コンピュータによって制御した魚のモデルを、イトヨの集団内に導入し、リーダーとして群れの行動に関与させることに成功している研究もある[24]。これらの研究では、集団行動において、集団内での異質な個体は、たとえ少数であっても、集団全体のふるまいに大きな影響を与えることを示している。

5. お わ り に

本稿では、社会性昆虫の集団が、個々の得られる情報や限られているにもかかわらず、外部からの秩序なしに、いかにして優れた集団行動を行うことができるかについて、自己組織化の観点から説明してきた。これは大量の個体がかかるシステムであるからこそ大きな力を発揮するものであり、社会性昆虫の繁栄に重要な役割を果たしてきた。また社会性昆虫が生存戦略進化の過程で獲得してきた、自己組織化を通じた集団行動アルゴリズムによる最適化は、人間社会における類似した問題、例えば、巡回セールスマン問題や低コストのソーティングなどの諸問題の解決に貢献している[25]。まだまだ謎の多い社会性昆虫の集団行動のメカニズムの裏には、我々人類の将来に貢献しうるアイデアが眠っているかもしれない。

謝 辞 本稿で解説したシロアリの蟻道建設研究を、ともに推進した松浦健二教授、小林和也講師に感謝する。

参 考 文 献

- [1] G.F. Oster and E.O. Wilson: *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton: Princeton Univ. Press., 1978.
- [2] 松本忠夫, 東正剛: 社会性昆虫の進化生態学. 海遊舎, 1993.
- [3] 東正剛, 辻和希: 社会性昆虫の進化生物学. 海遊舎, 2011.
- [4] S. Camazine, J.L. Deneubourg, N.R. Franks, J. Sneyd, G. Theraulaz and E. Bonabeau: *Self-organization in Biological Systems*. Prince. Princeton, 2001.
- [5] P.P. Grassé: *Termitology. Termite anatomy-physiology-biology-systematics*. Vol.II. Colony foundation-construction, Masson, 1984.
- [6] J.S. Turner: *The extended organism: the physiology of animal-built structures*. Harvard University Press, 2009.
- [7] J.S. Turner: "Termites as models of swarm cognition," *Swarm Intell.*, vol.5, no.1, pp.19–43, 2011.
- [8] H. King, S. Ocko and L. Mahadevan: "Termite mounds harness diurnal temperature oscillations for ventilation," *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, vol.112, no.37, pp.11589–11593, 2015.
- [9] E. Bonabeau, G. Theraulaz, J. Deneubourg, N.R. Franks, O. Rafelsberger, J. Joly and S. Blanco: "A model for the emergence of pillars, walls and royal chambers in termite nests," *Philos. Trans. R. Soc. London B*, vol.353, no.1375, pp.1561–1576, 1998.
- [10] O.H. Bruinsma: *An analysis of building behaviour of the termite *Macrotermes subhyalinus** (Rambur), 1979.
- [11] P.-P. Grassé: "La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. la théorie de la stigmergie: Essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs," *Insectes Soc.*, vol.6, no.1, pp.41–80, 1959.
- [12] E. Toffin, J. Kindekens and J.-L. Deneubourg: "Excavated substrate modulates growth instability during nest building in ants," *Proc. R. Soc. London B*, vol.277, no.1694, pp.2617–2625, 2010.
- [13] J. Buhl, J. Gautrais, J. Deneubourg and G. Theraulaz: "Nest excavation in ants: group size effects on the size and structure of tunneling networks," *Naturwissenschaften*, vol.91, no.12, pp.602–606, 2004.
- [14] E. Toffin, D. Di Paolo, A. Campo, C. Detrain and J.-L. Deneubourg: "Shape transition during nest digging in ants," *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, vol.106, no.44, pp.18616–18620, 2009.
- [15] N. Mizumoto and K. Matsuura: "Colony-specific architecture of shelter tubes by termites," *Insectes Soc.*, vol.60, no.4, pp.525–530, 2013.
- [16] N. Mizumoto, K. Kobayashi and K. Matsuura: "Emergence of intercolonial variation in termite shelter tube patterns and prediction of its underlying mechanism," *R. Soc. Open Sci.*, vol.2, no.11, p.150360, 2015.
- [17] T. Abe: 'Evolution of life types in termites,' in *Evolution and Coadaptation in Biotic Communities*. S. Kawano, J. Connell, and T. Hidaka, Eds. pp.125–148, University of Tokyo Press, 1987.
- [18] L. Conradt and T.J. Roper: "Consensus decision making in animals," *Trends Ecol. Evol.*, vol.20, no.8, pp.449–456, 2005.
- [19] R. Jeanson, A. Dussutour and V. Fourcassié: "Key factors for the emergence of collective decision in invertebrates," *Front. Neurosci.*, vol.6, p.121, 2012.
- [20] S.C. Pratt and D.J.T. Sumpter: "A tunable algorithm for collective decision-making," *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, vol.103, no.43, pp.15906–15910, 2006.
- [21] A. Perna and G. Theraulaz: "When social behaviour is moulded in clay: on growth and form of social insect nests," *J. Exp. Biol.*, vol.220, no.1, pp.83–91, 2017.
- [22] J. Krause, A.F.T. Winfield and J.-L. Deneubourg: "Interac-

- tive robots in experimental biology,” *Trends Ecol. Evol.*, vol.26, no.7, pp.369–375, 2011.
- [23] J. Halloy, G. Sempo, G. Caprari, C. Rivault, M. Asadpour, F. Tâche, I. Saïd, V. Durier, S. Canonge, J.M. Amé, C. Detrain, N. Correll, A. Martinoli, F. Mondada, R. Siegwart and J.L. Deneubourg: “Social integration of robots into groups of cockroaches to control self-organized choices,” *Science*, vol.318, no.5853, pp.1155–1158, 2007.
- [24] J.J. Faria, J.R.G. Dyer, R.O. Clément, I.D. Couzin, N. Holt, A.J.W. Ward, D. Waters and J. Krause: “A novel method for investigating the collective behaviour of fish: introducing ‘Robofish,’” *Behav. Ecol. Sociobiol.*, vol.64, no.8, pp.1211–1218, 2010.
- [25] E. Bonabeau, M. Dorigo and G. Theraulaz: “Inspiration for optimization from social insect behaviour,” *Nature*, vol.406, no.6791, pp.39–42, 2000.

水元惟暁 (Nobuaki Mizumoto)

2015 年京都大学農学研究科応用生物科学専攻修士課程修了。2015 年より同博士後期課程進学，日本学術振興会特別研究員（DC1）採用。現在に至る。シロアリの探索行動および建設行動の行動アルゴリズムとその進化に関する研究を行っている。日本動物行動学会，日本生態学会，日本応用動物昆虫学会，個体群生態学会会員。

生態学会，日本応用動物昆虫学会，個体群生態学会会員。

土畑重人 (Shigeto Dobata)

2010 年東京大学大学院博士課程修了。博士（学術）。日本学術振興会特別研究員（DC1, PD），琉球大学協力研究員，日本学術振興会海外特別研究員を経て，2014 年より京都大学大学院農学研究科応用生物科学専攻助教。現在に至る。社会性昆虫を材料とした社会進化に関する理論・実証研究を行っている。日本動物行動学会，日本生態学会，個体群生態学会，日本進化学会，日本応用動物昆虫学会会員。