

## シロアリのカースト分化機構解明のための個体内部モデルの構築\*

池田 雅紀\*<sup>1</sup>, 池本有助\*<sup>2</sup>, 三浦徹\*<sup>3</sup>, 浅間一\*<sup>4</sup>

## A Model of Termite Internal State for Understanding of Caste Differentiation Mechanism

Masaki IKEDA\*<sup>5</sup>, Yusuke IKEMOTO\*<sup>5</sup>, Toru MIURA\*<sup>6</sup>, Hajime Asama\*<sup>5</sup><sup>5</sup> RACE, The University of Tokyo 5-1-5 Kashiwano-ha, Kashiwa, 277-8568, Japan<sup>6</sup> Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University 060-0810 Sapporo, Japan

Eusocial insects form colony so that they can adapt environmental fluctuations. Colony is maintained with caste differentiation, which is a self-organized task allocation. We researched termite caste differentiation. Termites have several specialized castes. The pseudergate, one of those has some differentiation possibilities. Moreover, it is suggested that Juvenile Hormone (JH) is concerned in termite caste differentiation. Our research emphasized focus on the relationship between the pseudergate caste differentiation and time evolution of JH titer so that we built the model of termite internal state through development for understanding of caste differentiation mechanism. Additionally, we built the model of the caste differentiation in termite colony. Mathematical analysis of the model with dynamical system conducted comprehensive property of the model. In addition, the model of termite internal state were evaluated with computer simulation.

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

## 1. 序 論

真社会性昆虫と呼ばれる昆虫<sup>(10)</sup>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。

真社会性昆虫の働きは群知能の一種として研究されている<sup>(1)</sup>。人工の自律分散システムである群ロボットの設計において問題となるのは、設計対象であるロボット単体の作業最適化が必ずしも群ロボット全体の最適化に繋がらず、作業分担を効率的に行えないことである。一方、自然に存在する自律分散システムとして、真社会性昆虫に注目すると、真社会性昆虫はコロニー内におけるカースト比率の制御がコロニー全体の適応的振る舞いにつながり、全体として環境に適した役割分担を行う。このコロニー全体の役割分担機能として、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という生物学的目的だけでなく、群ロボッ

トにおける全体最適化のための設計原理の構築という工学的研究の意義が極めて高い。

本研究では真社会性昆虫のカースト分化機構解明に対して、シロアリを対象として取り組んでいく。シロアリは多様なカーストを持ち、多くのカースト分化現象が知見として得られている昆虫である。一方、分化を生み出す個体内部機構については未解明の部分が多い。この問題に対して、カースト分化現象を再現するモデルを構築することを本研究の目的とする。本研究では生物の行動を現象論に基づいて理解するため、数理モデルの構築を行う。我々はシロアリのカースト分化のモデルについて研究してきたが<sup>(3)</sup>、本研究では既存のモデルになかった生物としての発生過程を含めたモデルを構築する。シロアリ単体について、内部の化学物質量を測定することは技術的に困難であり、モデルの評価に用いることは難しい。このため、内部状態モデルを用いたコロニーのシミュレーションやコロニーの数理モデルを数理解析によりカーストの大域的な挙動を調べることによって内部状態モデルを評価する。

\* 原稿受付平成19年12月27日

<sup>1</sup> 学生会員, 東京大学人工物工学研究センター(〒277-8568 柏市柏の葉5-1-5)<sup>2</sup> 非会員, 東京大学人工物工学研究センター<sup>3</sup> 非会員, 北海道大学環境科学大学院<sup>4</sup> 正会員, 東京大学人工物工学研究センター  
Email: ikeda@race.u-tokyo.ac.jp

## 2. オオシロアリの生態

シロアリはその種によってカースト分化の経路が大きく異なっている。本研究ではシロアリ目に含まれるオオシロアリ (*Hodotermopsis sjostedti*) を対象としてモデル構築を行う。本研究において取り扱うオオシロアリの主なカースト分化経路について説明する (図1)。シロアリは卵から孵化し、幼虫 (Larva) となる。Larva の状態で6回の脱皮を繰り返し、その後、擬ワーカー (Pseudergate) へと分化する。Pseudergate は潜在的な生殖能力を持ったワーカーである。シロアリのコロニーには生殖能力のない完全なワーカーは存在せず、Larva, Pseudergate がその役割を果たす。Pseudergate は数回の脱皮を経て、主に Reproductive, Soldier と呼ばれる最終的なカーストへの分化する、又は脱皮後も Pseudergate に留まる静止脱皮 (Stationary molt) を行う。Reproductive はコロニー内において生殖活動を行うカースト、生殖虫であり、Soldier は他のカーストに比べ、攻撃性の高い、兵隊としての役割を果たすカーストである。Soldier は敵の侵入に対して対抗する際に増加するなど環境の変化に対応して比率が変化することが確認されている。(2)(9)

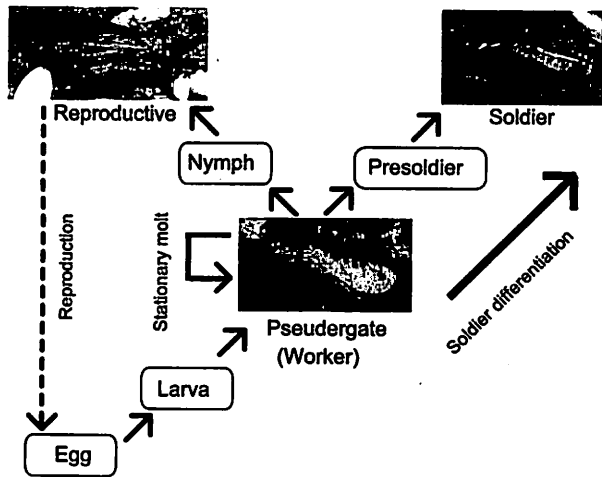


Fig. 1 Caste differentiation pathways of the termite (*Hodotermopsis sjostedti*).

次に、カースト分化に深く関わっているとされる Juvenile Hormone (JH) について説明する。JH は多くの昆虫において幼虫形質の維持を行うことが確認されているホルモンであり、シロアリでは Reproductive など生殖虫への分化を抑制することが現象として確認されており<sup>(6)</sup>、分化全体に影響を与えていると考えられる。Nijhout らにより、Pseudergate の1齢における JH 濃度と脱皮後のカーストの関係に関する仮説<sup>(7)</sup>(図2)が提示されている。この仮説では Soldier・Reproductive への分化を行う Pseudergate の体内 JH 量がそれぞれ

高濃度・低濃度の状態を保っているものとし、また、Pseudergate の体内 JH 量は時間により濃度が大きく変化している。これらの仮説は個体単位の JH 量が微量であり、個体内の JH 量の時間変化記録することが困難であるため、定量的な扱いが難しいといえる。また、Pseudergate に JH を人為的に散布することによって Soldier への分化比率が上昇すること<sup>(8)</sup>や季節の変化に伴い個体内 JH 量が変化すること<sup>(5)</sup>など環境の変化にも個体内 JH 量が深く関わっている。

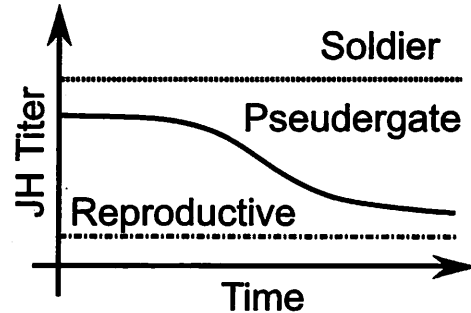


Fig. 2 Hypothesis by Nijhout : Time evolution of JH titer in Pseudergate and caste determination after molting.

これらの生物学的知見から、Pseudergate は状況の変化により分化を行うカーストであり、平均 JH 量は Reproductive, Soldier の中間にあるという仮説を建て、基本モデルを構築したい。このモデルでは個体内 JH 量と Pseudergate のカースト分化の関係を中心に扱うため、Pseudergate, Soldier, Reproductive の3カーストを取り扱う。

## 3. モデル

**3.1 JH 量変化モデル** Pseudergate の分化モデルを考える。このモデルにおいて重要な点は、Reproductive, Soldier への分化が基本的に後で他のカーストに分化することができない不可逆な分化であるのに対して、Pseudergate への分化が他のカーストへの分化の過程にある中間的な状態であり、複数のカーストに分化する柔軟性を持ったカーストであるということである。Pseudergate はコロニー全体におけるカースト比率の調整を行っている個体であるといえる。上記の仮説に基づくと、Pseudergate は個体内 JH 量が高い場合は Soldier に分化する傾向があり、個体内 JH 量が低い場合は Reproductive に分化する傾向にある。これより、モデルにおいて個体内 JH 量の閾値  $\theta_{Sol}$  を設定する。Pseudergate は  $\theta_{Sol}$  以下では Reproductive への分化または Pseudergate の静止脱皮を行い、 $\theta_{Sol}$  以上では Soldier への分化または静止

脱皮を行う。この2つの範囲において、Pseudergate がカースト分化しやすい範囲と静止脱皮しやすい範囲を決め、最終的に Pseudergate, Soldier, Reproductive の3カーストのいずれかに対応する範囲を決定する。(図3) コロニーの数理モデルで用いた閾値とカースト分

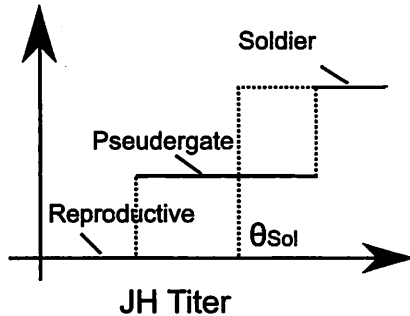


Fig. 3 JH titer and caste differentiation.

化率を元に図3のように個体内 JH 量と分化後のカーストの関係を決定する。まず、閾値  $\theta_{Sol}$  によって、分化カーストが Pseudergate または Reproductive となる領域、Pseudergate または Soldier となる領域を分ける。その後、それぞれの場合のカースト分化率を元にカーストに対応する体内 JH 量の領域を決定する。

また、Soldier への分化抑制効果として、複数の実験から Soldier 数が多い場合、Pseudergate から Soldier への分化率が減少することが確認されており、Soldier から Pseudergate から抑制効果が働いているとされている。(4) この抑制効果は Soldier の体表上の物質によって発生していることが確認されているが、物質の特定はされていない。この働きを個体間接触により、体内 JH 量が増加することで実現する。本研究では Reproductive 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。

**3.2 発生過程** 真社会性昆虫においては複数世代が同一のコロニー内に同居している。このことにより、シロアリのコロニーでは分化を行い、これ以上分化を行わない個体と未分化の個体が同時に存在している。この同居によりコロニーの安定性が生み出されている。モデルにおいても要素として発生過程を与え、発生時期の異なる個体を同居させる。

個体に発生過程として誕生、成長、死亡からなるライフサイクルと寿命を与える。成長としては一定時間(一齢)ごとの脱皮とそれに伴うカースト分化を行う。まず、卵から孵化し、Larva に成長する。この Larva の状態を6齢繰り返した後、Larva から Pseudergate に分化する(第7齢)。Pseudergate は脱皮時は JH 量によって、分化後のカーストを Reproductive, Soldier, Pseudergate から決定する。個体内 JH 量の対応する領域に応じて、

JH が高い場合は Soldier, 低い場合は Reproductive へ分化する。JH が中間の値にある場合は Pseudergate に留まる静止脱皮を行う。(図4) このとき、個体の寿命

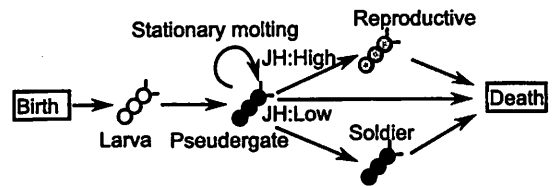


Fig. 4 Individual development model.

は、ワイブル分布を用いて、式(1)のように設定し、確率的に死亡するものとする。Reproductive は巣立ちによってコロニーから出て行くがここでは死亡と同じものとして扱った。

$$\frac{v}{m} \log \frac{1}{1-p} \quad (1)$$

式(1)において、 $v$  は平均寿命、 $p$  は乱数 ( $[0, 1]$ ),  $m$  は形状係数である。本モデルは成熟したコロニーを対象として作成した。ここではコロニー内の総個体数は一定であると仮定する。そのため、一個体の死亡時に別の一個体が誕生するように設定し、コロニー内の個体数は常に維持される。

**3.3 個体間相互作用** 本モデルでは、複数の個体が動き、外部の情報を集め、他個体から相互作用を受けるとする。このとき、個体間相互作用は次の2要素から成る。第一に個体内 JH 量である。これは前述の微分方程式に従い、初期状態は Pseudergate の領域から一様の確率で選ばれるものとする。Larva, Pseudergate の接触による相互作用により、体内 JH 量の大きい個体は  $c$  増加し、体内 JH 量の小さい個体は  $c$  減少する。第二にカースト分化抑制効果である。この働きは Soldier や Reproductive が Larva, Soldier に接触した場合に係数  $\gamma_{Sol}, -\gamma_{Rep}$  だけ変化させることで実現する。この効果は時間が経つに従って、減少していく。

$$\frac{d\beta}{dt} = -\gamma\beta (\gamma > 0) \quad (2)$$

#### 4. 評価

**4.1 数理解析** 今研究では上記のように個体の内部状態についての数理モデルを構築した。このモデルを評価するため、コロニー全体のカースト比の変化を数理モデル化し、大域的なカースト比率の時間変化を調べる。

カースト分化経路に従って考えた場合、図5のような関係が成り立っていると考えられる。図5におけるカースト分化比率は環境に応じて変化する。

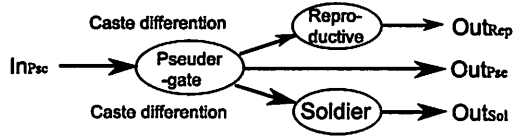


Fig. 5 Caste differentiation model in termites' colony.

このことから、カースト別個体数の数理モデルは次のような形で表されると考えられる。また、個体間の相互作用を平均 JH 量によって扱った。各カーストは平均 JH 量に対して、 $[0, 1]$  の範囲で対応するとし、ここではシグモイド関数によって、その反応を表現した。

$$\begin{cases} \frac{dn_{Pse}}{dt} = -\{\alpha_{Rep} + \alpha_{Sol} \text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol})\} n_{Pse} + In_{Pse} - Out_{Pse} \\ \frac{dn_{Sol}}{dt} = (\alpha_{Sol} + \alpha_{Pse}) \text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol}) n_{Pse} - Out_{Sol} \\ \frac{dn_{Rep}}{dt} = \{\alpha_{Rep} - \alpha_{Pse} \text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol})\} n_{Pse} - Out_{Rep} \end{cases} \quad (3)$$

式(3)における変数について説明する。カースト別の個体数を  $n_i$  によって表し、Pseudergate:  $n_{Pse}$ , Soldier:  $n_{Sol}$ , Reproductive:  $n_{Rep}$  としている。  $In_i, Out_i$  はそれぞれカーストにおける新しく入ってきた(カースト分化, 誕生)個体数, カーストから出ていった(カースト分化, 死亡)個体数を表している。個体間の相互作用を表す平均 JH 量は  $x_{JH}$  とする。次に、係数について説明する。  $\alpha_i$  は分化係数であり、カーストにおいて分化する割合を表している。式(3)における平均 JH 量の影響はシグモイド関数(4)によって表されている。シグモイド関数は  $[0, 1]$  の値域を持ち、平均 JH 量の閾値  $\theta_{Sol}$  においてシグモイド関数の値が 0.5 となるようにした。シグモイド関数のゲイン  $K$  を調節することによって、閾値付近の傾きを変えることができる。

$$\text{sig}(x) = \frac{1}{1 + \exp(-Kx)} \quad (4)$$

式(3)で示した  $x_{JH}$  は Pseudergate から Reproductive, Soldier に分化する個体比率を制御している。これは、個体内の JH 量が個体間相互作用や環境からの影響によって変化し、そのことによってカースト分化が生じているという仮説に基づいている。  $x_{JH}$  は Reproductive の個体数が多い場合は増加し、Soldier の個体数が多い場合には減少するものとする。これらの条件を課した場合、  $x_{JH}$  の時間発展は次の式によって表される。

$$\frac{dx_{JH}}{dt} = \frac{-\gamma_{Sol} n_{Sol} + \gamma_{Rep} n_{Rep}}{n_{Pse} + n_{Sol} + n_{Rep}} + \delta(t) \quad (5)$$

式(5)において、カースト分化抑制係数  $\gamma_i$  によってカーストの分化比率による抑制効果の大きさを調整するこ

とができる。  $\delta(t)$  は環境からの影響を取り込む項であり、環境における変化を平均 JH 量の増減として取り入れる。

各カーストにおける死亡率を  $d_i$  として表すと、

$$Out_i = d_i n_i \quad (6)$$

これを式(3)に代入すると、

$$\begin{cases} \frac{dn_{Pse}}{dt} = -d_{Pse} n_{Pse} - \alpha_{Rep} n_{Pse} - \alpha_{Sol} \text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol}) n_{Pse} + In_{Pse} \\ \frac{dn_{Sol}}{dt} = -d_{Sol} n_{Sol} + \alpha_{Sol} \text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol}) n_{Pse} + \alpha_{Pse} \text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol}) n_{Pse} \\ \frac{dn_{Rep}}{dt} = -d_{Rep} n_{Rep} + \alpha_{Rep} n_{Pse} - \alpha_{Pse} \text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol}) n_{Pse} \end{cases} \quad (7)$$

この数理モデルは平均 JH 量に対する反応を表す非線形項を含んでいる。その解析として、不動点を求める。  $In_{Pse} = \text{const}, \delta(t) = 0$  とした場合、不動点において各変数は次のように表される。

$$\begin{cases} n_{Pse}^* = \frac{In_{Pse}}{d_{Pse} + \alpha_{Rep} + \alpha_{Sol} + \text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol})} \\ n_{Sol}^* = \frac{(\alpha_{Sol} + \alpha_{Pse}) \text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol}) In_{Pse}}{d_{Sol} \{d_{Pse} + \alpha_{Rep} + \alpha_{Sol} + \text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol})\}} \\ n_{Rep}^* = \frac{\alpha_{Rep} n_{Pse}^*}{d_{Rep} \{d_{Pse} + \alpha_{Rep} + \alpha_{Sol} + \text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol})\}} \\ x_{JH}^* = \frac{1}{K} \log \frac{y^*}{1 - y^*} + \theta_{Sol} \end{cases} \quad (8)$$

ここで、

$$y^* = \frac{d_{Sol} \gamma_{Rep} \alpha_{Rep}}{d_{Rep} \gamma_{Sol} (\alpha_{Pse} + \alpha_{Sol}) + d_{Sol} \gamma_{Rep} \alpha_{Pse}} \quad (9)$$

次にこの不動点におけるヤコビ行列を求め、その固有値から不動点における安定性を考える。各カーストの死亡率が  $d_{Pse} = d_{Sol} = d_{Rep} = d$  の時、コロニー全体の個体数  $n_{Pse} + n_{Sol} + n_{Rep} = C$  とおけば、式(7)より、

$$\dot{C} = -Cd + In_{Pse} \quad (10)$$

であり、これを式(3)によって表される力学系は

$$n_{Pse} + n_{Sol} + n_{Rep} = \frac{In_{Pse}}{d} \quad (11)$$

の多様体上に制限される。式(11)を拘束条件として変数  $n_{Rep}$  を消去し、不動点  $(n_{Pse}^*, n_{Sol}^*, n_{Sol}^*, x_{JH}^*)$  の周りで線形化し、そのヤコビ行列を  $J$  とおけば、

$$J = \begin{pmatrix} -\alpha_{Sol} s - d - \alpha_{Rep} & 0 & -\alpha_{Sol} n_{Pse}^* \frac{\partial \text{sig}}{\partial x_{JH}} \\ (\alpha_{Sol} + \alpha_{Rep}) s & -d & (\alpha_{Sol} + \alpha_{Pse}) n_{Pse}^* \frac{\partial \text{sig}}{\partial x_{JH}} \\ -\frac{\gamma_{Rep} d}{In_{Pse}} & -\frac{(\gamma_{Rep} + \gamma_{Sol}) d}{In_{Pse}} & 0 \end{pmatrix}$$

(12)

ここでは  $s = \text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol})$  と置いた。J の固有値の安定条件は  $0 < y^* < 1$  であり、 $x_{JH}^*$  の定義域において、不動点は常に安定不動点となる。

次のこの数理モデルの生物学的意味について考える。このモデルは  $\text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol})$  の値によって、Pseudergate から Reproductive, Soldier に分化する個体比率が変化するモデルである。 $\text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol}) = 0$  の時、Reproductive への分化比率が最大となり、Soldier への分化比率が最小となる。 $\text{sig}(x_{JH} - \theta_{Sol}) = 1$  の時、Soldier への分化比率が最小となり、Reproductive への分化比率が最小となる。この2つの状態は平均 JH 量  $x_{JH}$  に分化比率として働きかけることでそれぞれの状態間で移り変わる。この2つの状態の間に位置する不動点は平均 JH 量  $\frac{dx_{JH}}{dt} = 0$  となる点であり、この時、Soldier と Reproductive の個体比率  $n_{Sol} : n_{Rep} = \gamma_{Rep} : \gamma_{Sol}$  で安定となる。

この不動点が安定点の場合、カーストの分化比率が変化すると、いずれかの状態から起きた変化に対して抑制効果が働き、元の状態に戻そうとする。また、JH を人工的に投与した場合など、環境において変化が生じた場合、その変化を抑制するためにカースト分化比率に変化が生じる。現実のコロニーにおいても複数の状態に対して抑制が働いている結果として、安定したコロニー環境が保たれている。

## 4.2 シミュレーション

**4.2.1 設定** 上記の個体内部モデルを持つシロアリのモデルを作成し、シミュレーション上で複数個体を動かし、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。

実験における変数は次のように設定する。誕生率:0.15[個体/step]。平均寿命:10 齢 (1 齢は 100[step])。作業時間:平均寿命  $\times$  10(10000[step])。作業フィールド:256  $\times$  256[pixel]。ここでの 1[step] とは各個体がそれぞれなんらかの行動を取りうる最小の時間を表している。1[step] の間に個体は直進、回転、停止の行動をとる。

1[step] ごとにカースト別個体数、体内 JH 量を記録する。カースト別個体数は Reproductive, Soldier, Pseudergate の値を記録する。この値を元に各カーストの比率を計算する。体内 JH 量はそのときに存在する全個体それぞれについて記録する。

**4.2.2 実験:コロニーにおける Soldier カーストの安定性** Soldier が取り除かれた場合に Soldier 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。方法として、5000[step] の時

点でカースト比率が安定したと判断し、全ての Soldier を取り除く。その後の Soldier 比率の変化を記録する。取り除いた個体については、新たな幼虫を補充しない。

実験結果は図 6 に示す。この結果から Soldier 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 Larva, Soldier の存在が必要不可欠である。

また、コロニー全体における大域的なモデルから考えた場合と比較して、個体の内部状態モデルに基づいたモデルでは Reproductive による抑制効果が弱く、大域的なモデルから予想される以上に Reproductive の比率が高まった。Reproductive 比率が高まった原因としては、Reproductive が少ない状態が続く場合、コロニー全体に対して Reproductive の抑制効果を与えることが難しいことがあげられる。この問題の解決方法としては、Reproductive の抑制効果が及ぶ範囲を広めるという方法がある。この場合、個体間の接触に伴う相互作用として扱うことは難しく、抑制効果を持ったフェロモンを想定するなどしてモデルを再構築する必要がある。

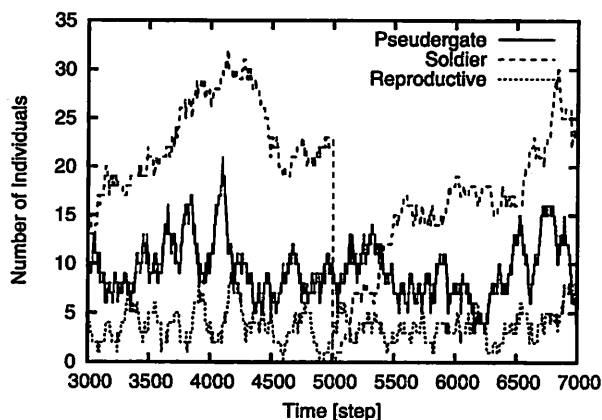


Fig. 6 Time evolution of numbers of individuals.

**4.2.3 実験:Pseudergate の体内 JH 量変化と分化カースト** Nijhout の仮説<sup>(7)</sup>と比較することを目的とし、分化後のカースト別に Pseudergate 期の JH 量変化の個体平均と標準偏差を記録する。Pseudergate である時期は第 7 齢以降においても見られるが、今回は第 7 齢における Pseudergate の個体内 JH 量についてのみ記録する。

結果は図 7 に示すようになる。図 7 では Pseudergate の第 7 齢における時間を 1 とし、分化後のカースト別に個体内 JH 量の平均と標準偏差の時間変化を記録したものである。実験結果と Nijhout の仮説<sup>(7)</sup>を比較すると Soldier と Reproductive は一致する。しかし、

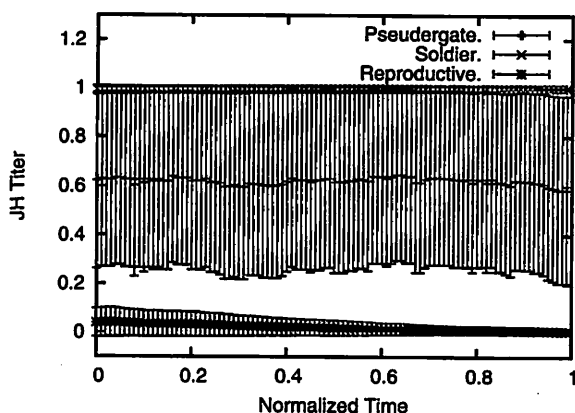


Fig. 7 Time evolution of the pseudergate's JH titer and differentiations after molting in the model.

Pseudergate は、第7 齢において JH 量が変化することは示されたが、時間変化は不一致となった。Nijhout の仮説はそれまでに得られた実験事実を基に推測されたものであり、実際のカースト分化以前の体内 JH 量を表したのではない。しかし、Nijhout の仮説においても Pseudergate が揺らぎを持ち、相互作用により他のカーストに遷移できることが重要である。

## 5. 結 論

シロアリのカースト分化機構の解明のため、シロアリの生態を元に仮説を立て、コロニー全体についてのモデルを作り、このモデルから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個体内 JH 量における閾値の設定、発生過程の導入という2点の特徴とする。この内部状態モデルを評価するためにコロニー全体におけるモデルを構築し、大域的なカースト比率の変化を調べた結果、不動点は抑制効果とカーストへの分化との均衡状態として成り立っているという理解が得られた。このことから、内部状態モデルは個体内 JH 量が周囲の Soldier と Reproductive による相互作用によって変化することで、コロニー全体としての安定状態を生成し、状態として収束する。

## 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) E. Bonabeau, M. Dorigo, and G. Theraulaz. *Swarm Intelligence: From Natural to Artificial Systems*. Oxford University Press, 1999.
- (2) D.M. Gordon. Soldier production under threat. *Nature*, Vol. 379, No. 6566, pp. 583-584, 1996.
- (3) Y. Ikemoto, et al. 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) P. Lefeuvre and C. Bordereau. Soldier Formation Regulated by a Primer Pheromone from the Soldier Frontal Gland in a Higher Termite, *Nasutitermes lujae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, Vol. 81, No. 23, pp. 7665-7668, 1984.
- (5) Y. Liu, L. Mao, G. Henderson, and RA Laine. Seasonal variation of juvenile hormone titers of Formosan termite, *Coptotermes formosanus* (Rhinotermitidae). *Proceedings of the 2004 National Conference on Urban Entomology*, pp. 20-22, 2004.
- (6) M. Lüscher. Hormonal control of caste differentiation in termites. *Ann. New York Acad. Sci.*, pp. 549-563, 1960.
- (7) 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.
- (8) YI Park and AK Raina. Juvenile hormone III titers and regulation of soldier caste in *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *J Insect Physiol*, Vol. 50, No. 6, pp. 561-6, 2004.
- (9) L. Passera, E. Roncin, B. Kaufmann, and L. Keller. Increased soldier production in ant colonies exposed to intraspecific competition. *Nature*, Vol. 379, No. 6566, pp. 630-631, 1996.
- (10) E.O. Wilson. *Sociobiology*. Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Mass, 1980.