

シロアリの分業行動における幼若ホルモンの役割解明のための 数理モデルからのアプローチ

Modeling Study for Understanding a Role of Juvenile Hormone in Termite Caste Differentiation

東京大学 ○池本 有助, 北海道大学 三浦 徹, 東京大学 浅間 一

*Yusuke Ikemoto, The University of Tokyo
Toru Miura, Hokkaido University
Hajime Asama, The University of Tokyo

Abstract— Termite is the eusocial insect, that fomulates a colony consists of lots of interfamilial individuals. Each individual specializes their phenotypes and alate, worker, and soldier individuals, called caste, exist in a colony. Termite colony realizes adaptive division of labor according to environmental factors and is an intelligent system which behaves as if it is an organization. The objective in this study is the elucidation of the role of juvenile hormone in termite caste differentiation by modeling both of individual's internal state, their behaviors, and interactions between them. Through comparing computer simulation results with biological data, the adequacy of proposed model is evaluated. In addition, we confirm the role of juvenile hormone as a mediators between environmental factors and individual's internal state for caste differentiation.

Key Words: termite, caste differentiation, distributed system, juvenile hormone, modeling approach

1. はじめに

日本のオオシロアリは鹿児島県から南の、温帯で湿度の高い地域に生息している。そのような地域の森に入り、枯れ木などを調べると、オオシロアリのコロニーと呼ばれる巣を観察することができる。オオシロアリの巣をハンマーでこじ開けると、黙視では確認できないほどの個体が木の内部にせわしなく身を隠す。その中で、ひと際頭部が黒く肥大化した個体が、巣に対して身を反転させると同時に、顎を巣の外側に向けて捕食者である我々に対して攻撃を仕掛ける。さらにハンマーで巣の内部をこじ開けると、餌である材を運ぶ白色の個体が巣の中を行き来し、まれに一匹の腹が肥大化した、他個体よりもゆっくりと動く女王個体を発見することができる。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、Fig. 1. に示すようなカーストと呼ばれる alate, worker, soldier 個体が存在し、各個体がカーストに応じて表現型を構造的に変化させタスクに特殊化している。さらに、約 6 回目の脱皮後に psedergate と呼ばれる個体が成長し、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、卵を生産する季節になると alate へ [2]、外敵が多いと soldier へ成長する個体が増加し [3]、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、それらは適切な時期にカーストが決定される、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、あたかも一個体のように振る舞う知的システムである。

我々の主眼はこのような知的システムを人工物設計に応用することである。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

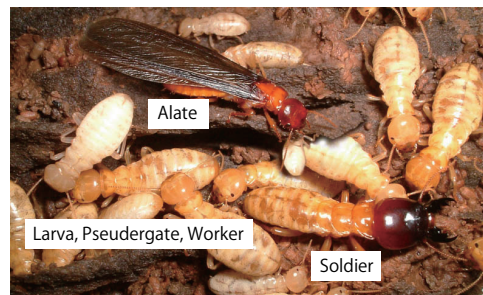


Fig.1 Damp-wood termite

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類のホルモンの濃度 [4] とその変動の仕方 [5][6] 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。シロアリのような優れた適応的振る舞いを人工物に実装することは現時点では困難である。シロアリにおける個体の内部状態、個体の行動決定、及びコロニーのカースト比率を統合的に理解し、JH の役割を解明することではじめて、このような知的システム設計が可能になるであろう。

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ることを目的とする。

2. シロアリの生態

2.1 オオシロアリのカースト分化と個体間相互作用

シロアリのカースト分化現象は極めて緻密な適応行動でありかつ自己組織的に制御されている。個体の振

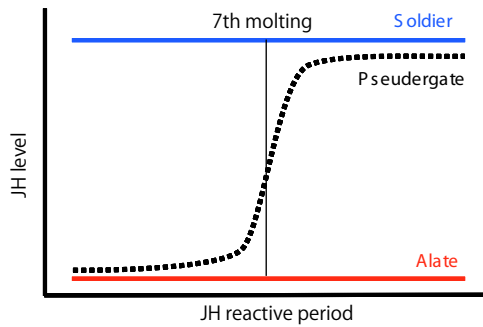


Fig.2 Model of JH titer transition during JH reactive period by Richard

る舞いとコロニーのカースト比率との個体間相互作用を通じた生物的なつながりは真社会性昆虫の適応戦略を総括的に探求するために重要な点である。現在まで制御 pheromone の同定及び分泌する場所も確かめられていないが、Lüscher は生物実験に基づき、カースト分化抑制を担う pheromone は空気中を拡散して伝わる臭いのような物質ではなく、口移しあるいは肛門食による栄養交換によってコロニー中に伝わることで個体のカースト比率制御が行われているという説を唱えた [7]。さらにカースト分化における比率制御がある外分泌 pheromone によってなされているという説がある [8]。テングシロアリにおける防衛物質が他個体の兵隊分化を抑制していることを示唆する研究報告もされている [9]。

2.2 昆虫の変態における Ecdysone と JH の役割

昆虫は脱皮を通じて成長し行動や身体を特殊化する。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 という生理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 PTH) 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。JH は、脳から神経ペプチドホルモンの一種を受容した後、アラタ体から分泌される。ecdysone と JH との相互関係は完全には示されていないものの、昆虫は脱皮を介した成長において、内在する活性的化学物質によって脱皮を促進している。ecdysone は脱皮を伴う個体の成長に対して促進的に働く物質である。

個体レベルでは個体内部に JH を投与することでターゲットとなるカーストへの誘導に成功している例がある [10]。JH の量によって個体変態、特に繁殖機能を有する alate から不妊個体へ誘導することが可能であることから、個体間相互作用レベルで pheromone を介した何らかの化学物質によって個体内部の JH の量に影響をあたえ、不妊個体への分化がコントロールされていると示唆されている。また、個体内部で JH は alate への成長を妨げることが報告されている。Richard らは、JH の人工投与の手法を利用した実験結果から、7 齢脱皮における体内 JH 濃度レベルとカースト分化との関係を Fig. 2 に示すモデルを提案している。Richard モデルより、カースト決定が JH 濃度の変動の仕方と関係しており、JH は alate 個体への成長に対して抑制的に働くことが示された。

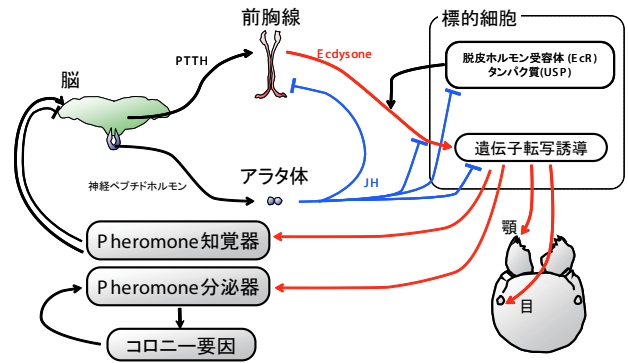


Fig.3 Diagram of individual's endocrine system in caste differentiation

3. モデル

3.1 個体発生 - 表現型変化 - カースト分化モデル概要

本章では、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。2 章で説明した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. 3 に示す。ecdysone は、標的細胞中の脱皮ホルモン受容体 (EcR) とタンパク質 (USP) と結合し、遺伝子転写誘導を促進し脱皮における成長の準備を行う。一方、JH は、前胸腺における ecdysone の分泌、EcR と USP の分泌、遺伝子転写誘導に対して抑制的に働き alate への成長を妨げる。オオシロアリに関して、JH の具体的な作用経路などの特定されていないが、JH は特異的に遺伝子転写誘導経路を抑制する働きを有することは間違いない。さらに前胸腺とアラタ体とのホルモンを介した相互作用も特定の昆虫種で確かめられているが、詳細は解明には至っていない。しかしながら、現象論レベルでの観測により、両者は濃度は脱皮時において協同して、パルス形状の時間発展をすることが昆虫における一般的な事項であることが確かめられている。まとめると ecdysone は遺伝子転写誘導を促進し個体発生における身体の成長を促し、JH は特異的に成長を抑制し、表現型多型を形成する。さらに、個体間相互作用を担う Pheromone の知覚器と分泌器も表現型質に含まれ、それらが成長するに伴って変化することで、コロニー要因が形成される。pheromone 知覚器から受容し、その情報が脳にフィードバックされることで、個体はコロニー状態を推定して JH の分泌量を決定している。このようなコロニー要因と個体との相互作用による一連の制御ループによって、適切な比率のカースト分化が実現されていると考えられる。

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 $ptth$, alh 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、身体を形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、一個体が外界に放

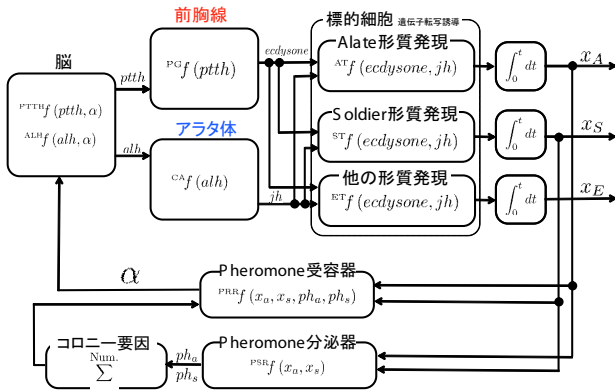


Fig.4 Block diagram of individual's endocrine system model

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 を知覚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。

3.2 前胸線

本説では前胸線の働きを数理によってモデル化する。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。

3.3 アラタ体

本説ではアラタ体の働きを数理によってモデル化する。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。

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

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シグナルによる JH の分泌活性を表す。

3.4 遺伝子発現頻度制御

本説では ecdysone と JH による標的細胞における遺伝子発現頻度制御を数理によってモデル化する。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。

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

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。本モデルでは、EcR や USP な

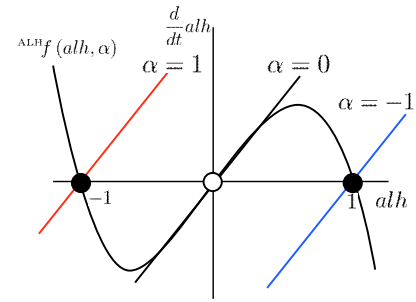


Fig.5 Phase plane of designed ecdysone and JH endocrine system

どの反応系を簡略化し、ecdysone の量が遺伝子発現の活性化に作用するようにモデリングを行った。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 (4-4) 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を決定される。

3.5 個体間相互作用

本説では個体間相互作用を担う個体の pheromone 分泌量と知覚様式を数理によってモデル化する。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、実際に個体が知覚する pheromone 量は式 (9) のように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。

3.6 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

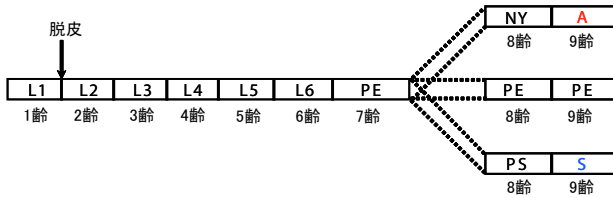


Fig.6 Individual's lifecycle model

どれ 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。さらに alh の時間発展はヌルクラインが Fig. 5 のような関係を持つように力学系を構築した。

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

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

$$\frac{d alh}{dt} = alh (1 + alh) (1 - alh) - v_a \quad (12)$$

$$\frac{d v}{dt} = alh - v_a + \alpha \quad (13)$$

式 (12-13) における α は以下のように解釈される。Fig. 5 に示すように、 $\alpha = 0$ の時にはヌルク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、PTTH, 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、ヌルクラインの交点は、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、ヌルクラインの交点は、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。

3.7 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。個体のライフサイクルを Fig. 6 のように定義する。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

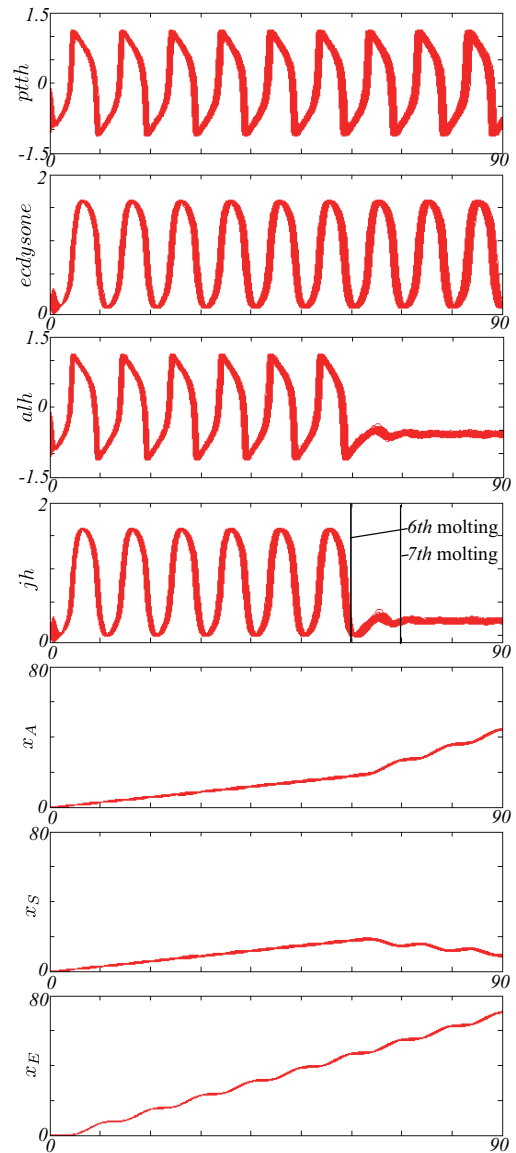


Fig.7 Development model without interactions between individuals

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。

4. シミュレーション

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

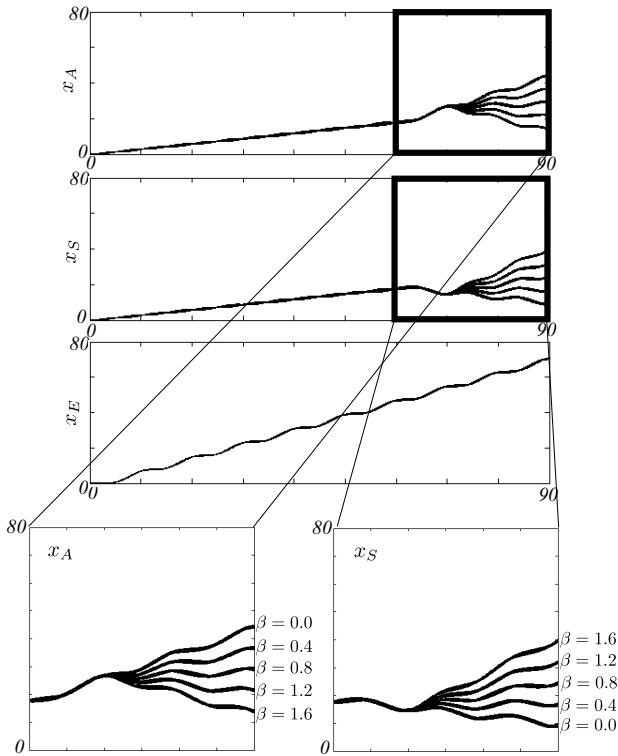


Fig.8 Inter caste induction model observed by computer simulation

のすべての個体に関するデータを、各個体がL1の状態から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、個体の発生過程の再現性を確認する。オオシロアリは通常はコロニーで生活するが、単独で飼育した場合には、個体はalateへと分化する。pheromoneによる情報交換の影響を遮断したときに、すべての個体がalateに分化することを確認し、一個体の発生的振る舞いの妥当性を検証する。すべての個体において $\alpha = 0$ とした場合のシミュレーション結果をFig. 7に示す。7齢期つまり、PEのときに各JH量の上昇が抑えられ低レベルに推移している。また、alate及びsoldierの特徴形質の増加率はそれぞれ上昇及び減少している。最終的にalate形質は他の形質より相対的に増加し、alateへの成長が確認できる。

次に、Miuraらによって行われたinter caste誘導実験[4]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、inter caste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),

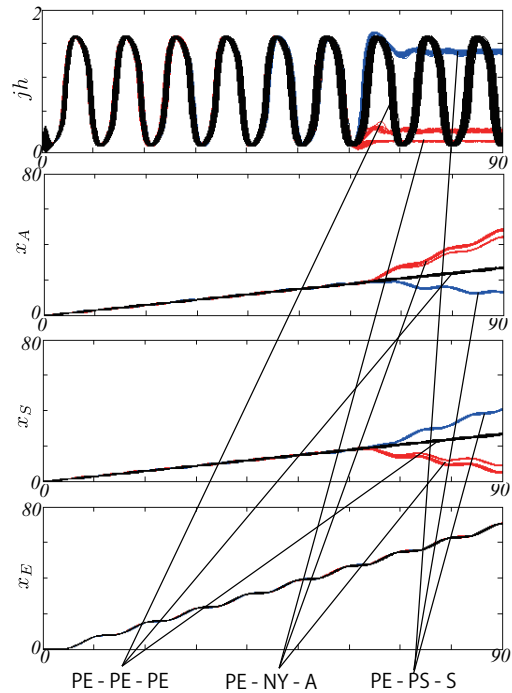


Fig.9 Caste differentiation model

WSPS(wing-budded presoldier)の誘導実験に対応している。Fig. 8は、inter caste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, psedergate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. 9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psedergate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, psedergate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。

5. 考察

本章では、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ている現象を比較することにより、本モデルの妥当性を検証する。Fig. 8に示す結果を視覚的に判断するために、オオシロアリの頭部における特徴形質の変化をFig. 10に示す。 β の値が増加すると、顎の大きさは増加し、目の大きさ減少している。両者の関係はトレードオフの関係になっている。Miuraらによって行われたinter caste誘導実験と定性的に一致している。本研究では、形質発現への活性化または抑制の働きのみ注目し形質発現をモデル化

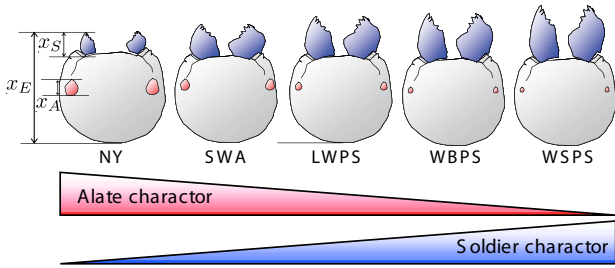


Fig.10 Schematization of inter caste individuals

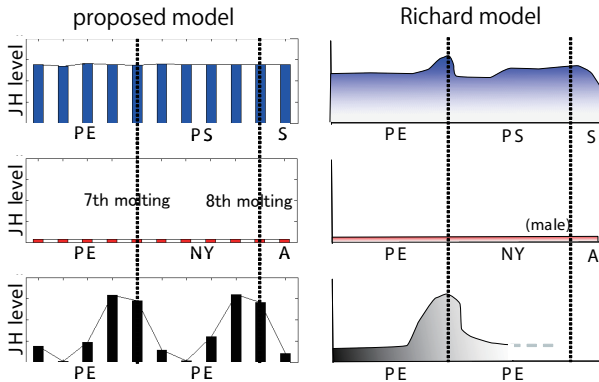


Fig.11 JH titer level transitions: comparison between proposed model and Richard model

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、個体内部で起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. 9 に示す結果における、JH 量の変化に注目する。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 Richard モデルとの比較を Fig. 11 に示す。alate, soldier, psedergate への分化過程における JH 量の変化は、Richard 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。

6. 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。今後の課題として、本モデルは多くの仮定が含まれているため検証実験が必要で

あるが、JH の計測が極めて困難であることや、現象の複雑さを考慮すると、モデルによって得られた結果は、今後の検証実験のための現象予測になり得ると考えられる。

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。また、本研究に関して北海道大学の石川由希氏から貴重な助言を頂いた。重ねて感謝の意を表します。

参考文献

- [1] Wilson, E. O. (2000). *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, MA: Harvard, University Press.
- [2] Howard, R. and M. I. Haverty: Seasonal variation in caste proportions of field colonies of *Reticulitermes flavipes* (Kollar), *Environ. Entomol.* 10: 546-549 (1981)
- [3] Jeffrey A. Harvey, Laura S. Corley, Michael R. Strand: Competition induces adaptive shifts in caste ratios of a polyembryonic wasp, *Nature* 406, 183 - 186 Letters to Editor(2003)
- [4] Miura T, Koshikawa S, Matsumoto T: Winged presoldiers induced by a juvenile hormone analogue in *Zootermopsis nevadensis*: implications for plasticity and evolution of caste differentiation in termites. *Journal of Morphology* 258: 22-32(2003)
- [5] Cornette R, Gotoh H, Koshikawa S, Miura T: Juvenile hormone titers and caste differentiation in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera, Termopsidae). *J Insect Physiol*: 54: 922-930 (2008)
- [6] Lüscher, M.: Hormonal control of caste differentiation in termites, *Ann. New York Acad. Sci.* 89: 549-563 (1960)
- [7] Lüscher, M.: Social control of polymorphism in termites, In: *Insect polymorphism* (J. S. Kennedy, Ed.), *Roy. Entomol. Soc., London.* pp. 57-67 (1961)
- [8] Henderson, G.: Primer Pheromones and possible soldier caste influence on the evolution of sociality in lower termites. In: *Pheromone Communication in Social Insects - Ants, Wasps, Bees and Termites* (R. K. Vander Meer, M. D. Breed, M. L. Winston and K. E. Espelie, Eds.), *Westview Press, Boulder.* pp. 314-330 (1998)
- [9] Lefeuvre, P. and C. Bordereau: soldier formation regulated by a primer pheromone from the soldier frontal gland in a higher termite, *Nasutitermes lujae*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81: 7665-7668 (1984).
- [10] Nijhout, H. F. and D. E. Wheeler: juvenile hormone and the physiological basis of insect polymorphisms. *Quart. Rev. Biol.* 57: 109-133 (1982)