

少数個体が主導するアリの集団行動の研究
Studies of group behavior led by minority in ants

2020 年 2 月

久本 峻平

Shumpei HISAMOTO

少数個体が主導するアリの集団行動の研究
Studies of group behavior led by minority in ants

2020 年 2 月

早稲田大学大学院 先進理工学研究科
電気・情報生命専攻 細胞分子ネットワーク研究

久本 峻平

Shumpei HISAMOTO

目次

第一章	序論.....	3
第二章	トビイロケアリの集合の初期形成過程における 個体差とフィードバックによる制御.....	12
第三章	再探索によりクロヤマアリの協調運搬は改善する.....	32
第四章	総合議論.....	49
引用文献	56
謝辞	62

第一章 序論

生物の集団（群れ）は、サイズの大小や種を問わずにひろく観察される。集団の形成には様々な恩恵が存在すると考えられており、主に被捕食リスクの低下と採餌の効率の上昇が挙げられる（Davies *et al.*, 2012）。図 1a は集団化の例として有名な魚の集団遊泳を示しているが、これらの群れの構成員は必ずしも血縁関係があるとは限らない。血縁関係がない場合でも、集団化を通して構成員が自己の適応度を上昇することができる場合は群れ（集団）が発生する。ただし、集団形成が発達するためには個体が得られる利益が集団形成に必要なコストを上回る必要があり、集団の構成員同士が競合者になる場合や利益の相反が発生する場合がある（Axelrod and Hamilton, 1981; West *et al.*, 2007）。群れの構成員間で血縁関係が存在する場合でも、自己や自己の子孫の利益の最大化が優先事項となる。しかし、真社会性という特殊な生態を持つ一部の種では構成員間の競合はほとんど発生せず、自己を犠牲にする利他的行動も発生する。

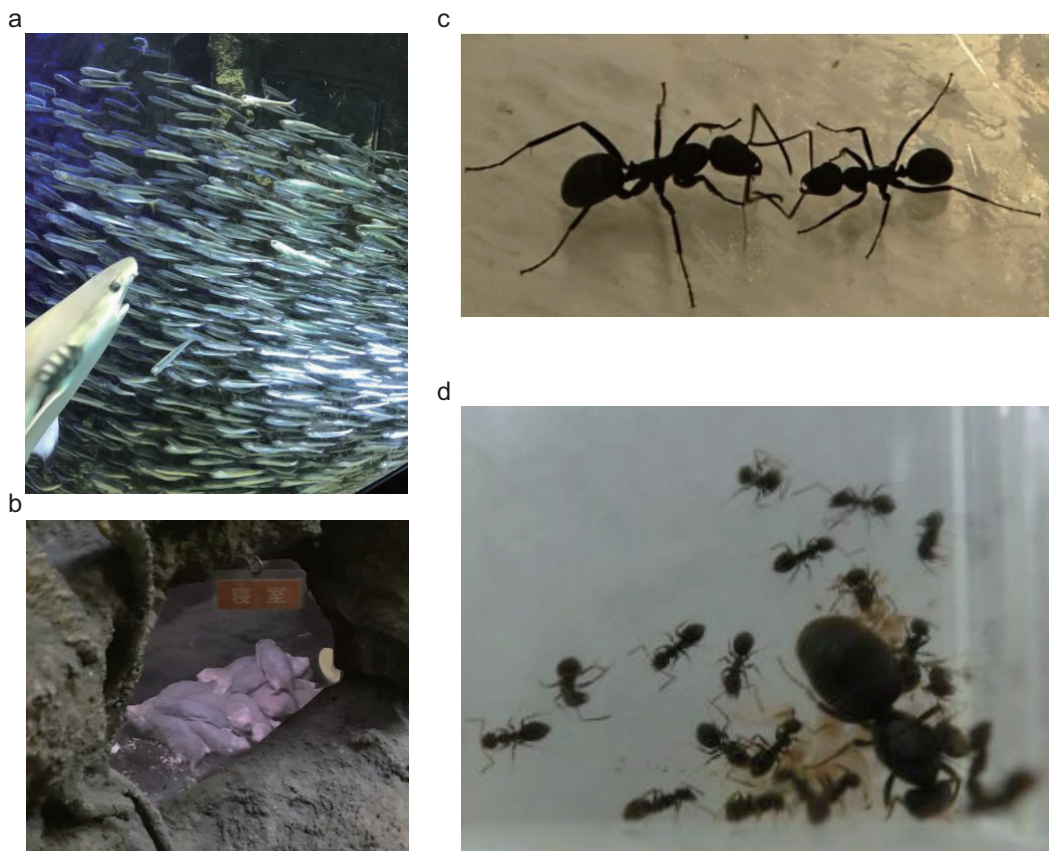


図 1. (a) 捕食リスクを低下させる魚の集団遊泳（筆者撮影，撮影場所はサンシャイン水族館）。(b) ハダカデバネズミ (*Heterocephalus glaber*) のコロニー（筆者撮影，撮影場所は東京都恩賜上野動物園）。(c) クロヤマアリ (*Formica japonica*) の働きアリ（筆者撮影）。(d) トビイロケアリ (*Lasius japonicus*) の女王アリ（右下の大きな個体）と働きアリ（筆者撮影）。

真社会性は以下の 3 つの性質で特徴付けられる。2 世代以上による協同での育児，世代の重複，不妊階級と呼ばれる基本的に生殖を行わない個体の存在，である（Wilson, 1971）。真社会性はアリやシロアリなどの昆虫，哺乳類（ハダカデバネズミ，図 1b; Jarvis, 1981），エビ（Duffy,

1996) など、系統的に離れた種でも存在する。真社会性の生態で重要な特徴は、不妊階級の存在である。図 1c はクロヤマアリの不妊階級である働きアリである。図 1d はトビイロケアリの生殖階級である女王アリと不妊階級である働きアリを示しており、女王アリと働きアリで身体の違いが異なることがわかる。不妊階級は繁殖に直接は関わらないため、自身の適応度を直接高める必要がなく、他個体や巣全体の適応度を上げることで間接的に自身の適応度を上げると考えられている。オスの染色体数がメスの半分の性決定様式を半数倍性と呼び、半数倍性の種（主にハチから進化した真社会性昆虫）は自身の直接の娘は血縁度が 50%なのに対して、姉妹の血縁度は 75%になる。そのため、不妊階級では自身が娘を産むよりも、コロニー（巣）全体の適応度を高めて姉妹（生殖カースト）を保護する方がメリットになりうる (Hamilton, 1964)。ただし、多女王制や多数回交尾など多くの例外が存在し、真社会性の進化自体が大きな研究テーマになっているが、本稿の主題ではないため扱わない。

先述した通り、不妊階級は自身の適応度を高める必要がなく、同一コロニーの構成員同士で協力することで、単独の場合よりも効果的にコロニー全体の適応度を上昇させる集団行動を行う特性が真社会性を持つ種にはある。こうした特性を持つことから、真社会性を持つ生物は効率的な集団行動を研究する上で一種のモデルになると考えられている (Gordon, 2016)。ただし、真社会性を持たない種の集団行動が真社会性を持つ種の集団行動に比べて劣っているというわけではない。

アリ

アリ (Formicidae) はハチ目スズメバチ上科に属する真社会性の昆虫の一種で、一般的な生活環は以下の通りである。新女王アリが自身の生まれた巣から飛び立ち、同時期に発生しているオスアリと交尾を行う。オスアリは交尾直後に死亡する。新女王アリは交尾後に地上に降り、翅を落とす。その後、新女王自身が新たに巣を掘り、初期の働きアリの卵を産生する。新女王は体内に蓄えた栄養を初期の働きアリに与えて育成する。成虫になった初期の働きアリは巣内での幼虫の育成や巣外での採餌採餌に勤しみ、女王アリは新たな働きアリの産生に注力する。巣の規模が一定規模以上となり、気象や温度変化などの条件が整った場合、新たな女王アリとオスアリを産み、その新女王とオスアリが新たなコロニーを築く。ただし、アリの生殖様式は多様であり、アミメアリ (*Pristomyrmex punctatus*) や後述の遺伝的手法でも紹介する *Ooceraea biroi* のように働きアリが無性生殖によりクローン卵を産生する種やオオハリアリ

(*Diacamma* sp.) や *Harpegnathos saltator* のように女王アリから隔離された働きアリが女王アリに変化する種などが存在する点に注意していただきたい。

ハキリアリの菌糸類の栽培、グンタイアリの橋 (Wilson, 1971) など、アリは多様な生態で知られている (Hölldobler and Wilson, 1990)。また、形態的にも多様で、同一種の同一コロニー内でもサイズが 10 倍以上異なる働きアリが同居する種も存在する (Hölldobler and Wilson, 1990)。これらの多様性からしばしば集団行動や動物に社会の研究の題材として用いられてき

た。また、働きアリは基本的には飛行を行わないため、実験や追跡がしやすいというのも研究対象として選ばれた理由の一つだと考えられる。

アリの集団行動を一種のシステムとして捉える研究が 1990 年代末から隆盛した。これらの研究を「アリの集団行動（現象）」と「アリの集団行動をシステムとして捉える研究」の 2 つの観点から記述する。前半では、システムとして扱われるアリの集団行動現象の代表的例を紹介する。後半ではこれらの現象がどのような枠組み（システム）に当てはめて記述、解析、考察などがなされてきたかを紹介する。集団行動現象をシステムとして捉える場合、他の分野（主に物理分野）の概念を当てはめている場合が多い。代表的な「自己組織化」と、2010 年代ごろから隆盛してきた「ネットワーク」について紹介する。最後に近年に開発されたアリに関する遺伝学的手法について説明する。

先行研究

アリの集団行動

アリの集団行動は大きく分けて、採餌関連と非採餌関連に分けられる。まず、採餌関連の研究について紹介する。採餌は、餌のタイプ（液体、種子、昆虫や動物の死骸など）による違いや種ごとの違いが大きく、様々なアプローチや解釈で研究されてきた（Lanan, 2014 はこれらの研究に関して網羅的に記述した総説）。採餌の有名な研究の一つにフェロモンによる経路形成がある。餌場を発見した個体が帰巢する際に道しるべフェロモンを残す。他の個体がフェロモンの道を辿ることで餌を発見し、帰巢の際に道上にフェロモンを追加する。この行動が繰り返されることで、巣と餌場を結ぶ経路が形成される。この道しるべフェロモンは揮発性があるため、餌がなくなりフェロモンの追加が止まると、経路は自然消滅する（Wilson, 1962）。この現象は古くから様々なアプローチで研究されてきた。例えば、Beckers ら（1990）による Y 字経路の実験がある。この実験は、分岐路の先に濃度の異なる砂糖水を設置した場合の、*Laisus niger* の経路上の個体数の時系列変化を明らかにした。この実験から、*L. niger* は濃度の高い砂糖水に到達できる経路を選択することが可能であることが明らかになり、同様の傾向を Pasteels（1987）らが *Tetramorium* 種で、Traniello と Robson（1995）が *Monomorium viridum*, *Pheidole hyatti*, *Liometopum apiculatum* で確認した。また、ゴールを一つにして、短い経路と長い経路の 2 種類を設置した場合、短い経路を通る個体が多くなることが *L. niger* (Beckers et al., 1992) と *Linepithema humile* (Goss et al., 1989) で確認された。詳細については後述するが、この行動を数理モデル化した研究もよく知られている（Deneubourg et al., 1990）

フェロモンによる餌場までの経路形成は、フェロモンを用いた動員と餌場までの経路形成が統合された現象だが、動員自体にも以下のように多様な方法がある（Lanan, 2014 を参考に記述した）。餌の場所や巣の引越し先を認知した個体が他の個体を持ち上げて運び、その場所へと連れて行く社会的運搬型（social caring）、場所を認知した個体に対して認知していない個体が後ろからつきそうタンデム随行（tandem running）、先述した道しるべフェロモンや動員ディス

プレイを併用した集団動員 (group recruiting), 食物源の周囲に揮発性の化学信号を放出することで、巣からではなく餌の周囲の個体を集める揮発性警報 (volatile alarm) などである。

さらに、固形の餌に対する集団採餌には協調運搬と呼ばれる方法がある。協調運搬は一つの餌を複数の個体で運搬する行動で、様々なアリの種で行われている (Czaczkes and Ratnieks, 2013)。運搬に参加する個体が牽引する方向を揃える特性があるため、協調運搬は後述する集団意思決定とみなされる場合がある (Gelbum *et al.*, 2015)。詳しくは三章にて説明する。

次に、非採餌関連の研究を紹介する。働きアリは空間的に均質 (場所ごとの差異が少なく行動を誘発する要素がない) な環境では複数個体が集まって静止する集合を形成する。このアリの集合形成の過程や集合を形成する場所の好みについて様々な報告がある。詳しくは二章の研究背景にて説明するが、空間的に均質な環境での集合の形成過程を観察した実験 (Gordon *et al.*, 1993; Depickère *et al.*, 2004a) や、内勤外勤の差異 (Depickère *et al.*, 2004b)、光の波長による場所に偏りを発生させた場合 (Depickère *et al.*, 2004c; Depickère *et al.*, 2008) など、様々な条件で実験が行われてきた。

集合の研究は基本的にはコロニーから隔離した状態で行われた。対照的に、コロニー全体の活動やそのコロニーの構成員の活動量を追跡する研究もある。この研究は後述する個体追跡の技術とも強い関連がある。各個体の活動量を追跡すると、ある一定の割合の個体はほとんど活動せず、巣の作業にも従事しないことが明らかになった (Ishi and Hasegawa, 2013)。この非活動的な個体は、非活動的な個体のみ状況に置かれると、活動性が上昇することが示された (Ishi and Hasegawa, 2013)。ただし、*Temnothorax rugatulus* では活動的な個体が除かれた場合に非活動的な個体が活動的に変化することはあるが、非活動的な個体が除去されても活動的な個体が非活動的になる現象は観察されなかった (Marshall, 2017)。これらの研究結果は、個体にはそれぞれの特性 (個性) が存在し、その差はかなり大きいことやその特性は状況に応じて変化しうることを示している。

後述する集団意思決定と関連しているアリの引越し行動は集団行動の一種としてよく知られている。Franks ら (2002) はムネボソアリの巣の引越しの過程を明らかにした。斥候の役割を担う個体が新しい巣の候補地を発見すると、先述したタンデム随行で巣の構成員を誘導する。巣の候補地が誘導された個体にとって好適であると誘導された個体が判断した場合、誘導された個体はその候補地へ他の個体の誘導を開始する。巣の候補地にいる個体の数が一定数を超えると、タンデム随行から、直接的に個体を運搬する社会的運搬に変化して、素早く 1 箇所の候補地に個体の移動が集中する (Franks, 2002; Pratt, 2002; Pratt *et al.*, 2005)。このような仕組みを用いて、最も好適な場所へ引越しを行うと考えられている。

アリの集団行動をシステムとして捉える研究

自己組織化

アリの集団行動をシステムとして解釈するために大きく貢献した概念が「自己組織化」である(東と辻 2011 第8章)。自己組織化は物理学分野で提唱された概念であり, Camazine ら(2001)の定義に基づくと, 下位の構成要素の相互作用から自律的もしくは自発的に秩序や構造が形成(創発)される現象(過程)である。具体的には, 雪の結晶や砂丘の模様, ベロゾフジャボチンスキー反応(Belousov-Zhabotinski reaction)のらせん波や同心円波などの, ミクロな構成要素からマクロな構造が発生する現象である。物理分野では長く議論されてきた概念であったが, 1990年代からアリの現象の解釈として導入され, Deneubourg らが実験系の構築と現象の数理モデル化, モデルのパラメータの推定などの集団行動を自己組織化の一種として解釈するための研究の鑄型を構築した(Pasteels *et al.*, 1987; Goss *et al.*, 1989; Deneubourg *et al.*, 1990; Deneubourg *et al.*, 1992; Beckers *et al.*, 1993)。実際にアリを含む社会性昆虫の集団行動は, 各個体が一定のルールに従って行動して集団全体として大きな秩序を形成している(ように見える)ため, 自己組織化現象として解釈が普及するようになった。自己組織化では, 構成要素と要素間の相互作用, ポジティブフィードバックによるゆらぎの増幅により秩序が形成される(Camazine *et al.*, 2001)。アリの集団行動では, 構成要素は各個体(基本的には働きアリ)で, 相互作用は直接の接触やフェロモンなどが相当する。先述のフェロモンの経路形成の現象では, 初期にフェロモンの量が偶発的に偏り, フェロモン量が他よりも多い経路が発生する。フェロモン量が多い経路では通行する個体数が増加し, 個体数が増加すると経路上に存在するフェロモンの量が増大する。この一連のメカニズムがゆらぎを増加させるフィードバックである(図2)。

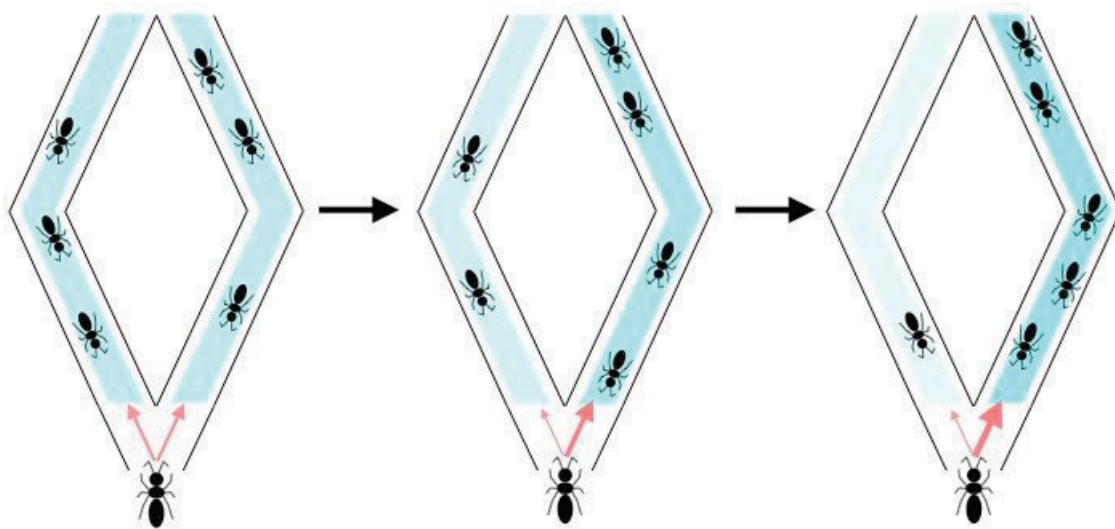


図2. フェロモンの濃度が濃い経路が選択される確率が上昇し, 個体密度が上昇する。個体の密度が上昇すると, その経路上に分泌されるフェロモンの濃度が上昇する。このフィードバックにより特定の経路に個体が集中する。

自己組織化による解釈とともに発展した, アリの集団行動を研究する主流な手法に数理モデルやシミュレーションがある。数理モデルやシミュレーションは, アリの行動を単純化するこ

とで、実験不可能な条件や回数の試行を可能にする。そのため、集団行動に影響を与える要素（パラメータ）を調べる上で重要な役割を担っている。アリの集団行動の数理モデル研究の先駆けとして、Deneubourg ら（1990）の Y 字経路を用いたフェロモンによる経路形成の実験を数理モデル化した例がよく知られている。彼らは 2 つの経路の選択される確率をフェロモン量に依存したヒルの式で与え、経路上のフェロモン量の時間変化を微分方程式で記述することで経路形成現象をモデル化した。このモデルのパラメータを変化させると、フェロモンの安定状態の解の数が 1 つから 2 つに変化する。これは、パラメータ依存的に 2 経路を均等に用いる場合（解が 1 つ）と片方の経路に偏る（解が 2 つ）場合が存在することを示している。このモデルは実際の実験でも再現性が確かめられており、パラメータの具体的な値も明らかにされた（Beckers *et al.*, 1993）。このモデルは非常にシンプルかつ、実験との整合性が保たれており、解析解が得られている点で模範的なモデルである。

初期の数理モデルは、このように解析解が得られるような単純なモデルであったが、計算機能力の発達に伴い、モンテカルロ法などにより近似された数値解を得ることが容易になった。そのため、解析解が得られないような複雑なモデルも扱われるようになった。さらに、現象を数式化する数理モデルだけではなく、Vicsek ら（1995）の自己駆動粒子モデルに代表される各個体の運動や行動を粒子として再現するシミュレーションはアリの集団行動を可視化できるため相性がよく、現在でも広く用いられている。このような 1 個体レベルの動きをシミュレーションするモデルは、エージェントベースモデルと呼称され、様々な研究で用いられている。近年では、ODD（Overview, Design concepts, Details）プロトコルという、モデルの記述のためのテンプレートが作成された（Grimm *et al.*, 2006, Grimm *et al.*, 2010）。実際に Grüter ら（2012）は先述した Y 字の経路選択の実験を行い、その結果を元に ODD プロトコルを用いてエージェントベースモデルを作成した。

自己組織化と強い関連がある集団行動の解釈の一つに集団意思決定がある。集団意思決定は、集団全体として 2 つ以上の選択肢（場所や行動）のうち 1 つを選択する行動を解釈するフレームワークである。集団の意思決定は人間社会ではもちろん、動物の様々な群れでも観察される（Conradt and Roper, 2005 の総説を参照）。アリの集団意思決定では、優位な選択肢がより優位になる（選択が発生するたびに、選ばれやすい選択肢が選ばれる確率が増強する）フィードバックが発生するケースが多い。アリの行動で有名な例は餌場や餌場に至る経路の選択や、巣の引越し場所の決定である。先述した、Y 字路の優位な餌場や経路を選択する現象は、集団全体で一つの餌場や経路を選択していると解釈することが可能である。アリの引越しでは、複数の候補地から一つの最適な場所を選択するため集団意思決定の典型的な例である。また、アリの集合行動では少数箇所には多数の個体が集合することから、集合する場所に関する意思決定がなされていると解釈され場合もある。さらに、先述した協調運搬も、餌に接触している各個体の運搬方向を一方向に揃えるため、一種の意思の集約と捉えることが可能なため、集団意思決定とみなされる場合がある。ヒゲナガアメイロアリ（*Paratrechina longicornis*）の例では、経路情

報を持つ新規に接触した個体が数秒間だけ全体の方向をリードし、他の個体はそのリードに従うことで巣の方向に運搬する (Gelbum *et al.*, 2015)。このように、アリの集団行動には何らかの選択や意見の集約が存在し、集団意思決定として解釈される場合がある。特に選択肢に何らかのトレードオフを与えて選択に至るメカニズムを解明する研究ではその傾向が顕著である。ただし、単一の選択肢が強化される過程は自己組織化として解釈されるが、集団意思決定とは解釈されない。

自己組織化や集団意思決定による解釈は、物理学分野や社会学分野との関連があり理解しやすく、モデル化やシミュレーション化が容易なため魅力的である。しかし、各構成要素（働きアリ）の行動を平均化して解釈する、もしくは全ての個体が同一なものと仮定する傾向があり (Gordon, 1996; Bonabeau *et al.*, 1997)、現実系の現象を過度に簡易化して説明する可能性に留意する必要がある。

ネットワーク

2000年代末から2010年代前半にかけて、各個体を節（ノード）、個体間の相互作用を辺（エッジ）として、アリの集団全体をネットワークとして解釈し、ネットワーク理論もしくはグラフ理論に基づいた指標や解析を行う方法が用いられるようになった。これは動画の解析や計算能力の発達により、全働きアリの行動の追跡が可能になったことと関連している。

各個体に、ペイントマーカーでマークする手法自体は古くからあったが、個体の識別は手動が主であり、観測者の負担が大きい作業であった。しかし、近年では計算機能力の発達とアルゴリズムの改良により画像解析の技術（加えてカメラの小型化や高画質化）が発達し、マークの模様から自動的に個体を識別することが可能になった。さらに個体の識別でも、ペイントマーカーだけではなく、RFID タグ (Moreau *et al.*, 2011; Jeanson, 2012)、識別用バーコード (Mersch *et al.*, 2013) をアリに用いる方法が登場した。このような画像解析や識別の技術の発達は、大規模かつ同時並行での各個体の行動追跡を可能とした。これらの技術は先述した活動量の追跡や、先述した個体と相互作用とを一種のネットワークとし解釈する研究に用いられている。例えば、Pinter-Wollman ら (2013) は個体間の接触や栄養交換を相互作用として捉えて、接触頻度などからノード間の距離や強さを規定して集団全体のネットワークを評価し、Sendova-Franks ら (2010) は *Temnothorax albipennis* の働きアリ間の栄養交換のネットワークが、飢餓条件では迅速に全体に栄養が行き渡るように変化することを示した。Blonder ら (2011) は *Temnothorax rugatulus* の接触による情報交換を、ネットワークを評価する指標を用いて解析した。Blonder らの研究では個体の均一性を仮定していたが、*Pogonomyrmex barbatus* の接触の相互作用のネットワークでは、接触する個体に偏りがあり、ハブとなる個体がいることが明らかになった (Pinter-Wollman *et al.*, 2011)。*Odontomachus hastatus* で、RFID（無線通信チップを用いた自動認識技術）を用いて同様の傾向が確認されたが、個体がハブの役割を持続する時

間が長い点異なる (Jeanson, 2012)。さらにこの研究は、女王アリを除去しても個体間ネットワークが変化しないことを示した。バーコードを用いた個体追跡により、*Camponotus fellah* は同一の種類の仕事をする個体が集合してグループを作ること、このグループ内での相互作用頻度が高いことが示された (Mersch *et al.*, 2013)。

ネットワークによるアリの集団行動をシステムとして解釈する試みは、ネットワーク指標を用いることで、アリのコロニーの活動の包括的な理解を可能にした。しかし、集団全体を詳細に解析してしまうがゆえに、ノイズや実験環境など的人為的な構造による影響を観測する可能性もある。また、ネットワーク指標と実際の生物の行動としての特質を結びつけるのは困難である。これらの研究は、先述したコロニーの構成員の活動量の追跡の研究とも関連があり、その両者ともに個体間の差異の重要性を浮き彫りにした。

遺伝学的手法

アリの研究で分子遺伝学的な解析を用いるのは困難であった。なぜなら、働きアリは基本的には不妊であるため、遺伝子の変異の導入に成功しても次代に継承できないからである。また、新女王とオスアリを産生させるためには複雑な条件を満たす必要があり、さらに交尾時に飛行するため、通常では卵の産生をコントロールすることが難しい。しかし、2017年に CRISPR/Cas9 を用いて働きアリの遺伝子に変異を導入する技術に関する論文が 2 報発表された (Trible *et al.*, 2017; Yan *et al.*, 2017, これら 2 報を解説したものとして Friedman *et al.*, 2017)。Trible ら (2017) は無性生殖によりクローン卵を産むことで働きアリが増える *O. biroi* (日本では先述したアミメアリが同一の生殖様式) を使用した。この種の場合、遺伝変異の導入に成功した働きアリの卵は、親の個体と同一の遺伝子を持つため、変異が次代に継承される。Yan ら (2017) は、働きアリが *gamergate* と呼ばれる擬似的な女王アリに変異する *H. saltator* を用いた。この擬似的な女王アリは単為生殖によりオスアリを産生する。変異が導入された擬似的な女王アリと、変異が導入された擬似的な女王アリから生まれたオスアリとで交配を行うことで、変異の継承が可能になる。どちらの方法でもターゲットとした遺伝子は *orco* という嗅覚に関連する遺伝子であり、この遺伝子を欠損することでコミュニケーションや社会行動に異常をきたすことが明らかになった。現時点では、生殖様式が制約条件となり導入可能な種が限られており (無性生殖や擬似的な女王アリが発生する生殖様式が必要なため)、作業量も大きいという欠点がある。しかし、働きアリに遺伝的な変異を導入する手法は、アリの集団行動のメカニズムの重要な部分を特定するために貢献する可能性がある。

本論文の構成

本博士論文に記載した 2 つの研究は、現象は異なるが両研究ともにアリの集団行動のメカニズムの解明を目的とした。最初の段階では古典的な行動観察と解析、定量化を行い、得られた知見を元にモデル化、シミュレーションを行うことでさらなる解析や検証を行った。以下に各章について簡潔に記述した。

第二章

均質な空間での働きアリの集合現象について扱った。この研究では、少数スケール（1～8 個体）での実験、解析を行い、個体間の差異が集合形成に与える影響を明らかにした。個体間の差異は、集合形成の初期過程において単純な能力の分散以上に重要な役割を担っていることが明らかになった。さらに、簡単な数理モデルとシミュレーションにより、従来考えられていた集合形成のモデルと今回の研究で得られたモデルとの比較を行った。

第三章

採餌に関連した協調運搬の研究を行なった。協調運搬は近年着目を集めている現象で、先述したように運搬に参加する個体の集団意思決定の一種とみなされる場合もある。本研究では、クロヤマアリの協調運搬では 1 個体が運搬の中核を担っていることを明らかにした。この研究は二章と異なり、役割分化を明らかにすることを目的とした研究ではないが、結果的に集団行動における分化と 1 個体が担う役割の大きさが明らかになった。

第四章

二章の研究から、アリの集団行動では個体差や 1 個体が担う役割が大きいことが明らかになった。このことを踏まえて、アリの集団行動の研究で、個体差がどのように扱われているかをまず紹介した。次に、個体間の差異を前提とした状態で集団行動のメカニズムを解明するために今後の研究で重要な少数性効果についても議論した。次に、三章の研究で明らかにした非調整型の協調運搬の特徴を、単独運搬、調整型の協調運搬と比較し、整理して協調運搬の発達について議論した。最後に今後の発展として、種横断的な解析の例とその結果を示した。

第二章 トビイロケアリの集合の初期形成過程における個体差とフィードバックによる制御

研究背景

集合行動は、バクテリアからクジラまで様々なスケールの生物で観察される普遍的な行動で、防衛や情報の伝達など様々な役割を担っている (Parrish and Edelstein-Keshet, 1999)。アリの場合、エサなどのモチベーションがない状況では、空間内の数カ所に集中した集合を形成することが知られている (Gordon *et al.*, 1993; Depickère *et al.*, 2004a)。アリの集合行動に関しては様々な角度から研究が行われてきた。たとえば *L. niger* では、内勤の働きアリは外勤の働きアリに比べて集合サイズが大きくなることが示された (Depickère *et al.*, 2004b)。集合サイズと環境の好みはカーストごとに異なり、内勤の働きアリは暗い場所と赤色光条件下での高い集合性を示すが、外勤の働きアリは赤色光下で低い集合性を示し (Depickère *et al.*, 2004c), *Crematogaster scutellaris* でも同様の傾向が観察された (Depickère *et al.*, 2008)。 *Pheidole pallidula* では、メジャー (サイズが大きい働きアリ) は空間の中心に大きな集合をつくり、マイナー (サイズが小さい働きアリ) では、幼虫がいない場合は小さな集合を作るが、幼虫がいる場合は大きな集合をつくることが報告された (Sempo *et al.*, 2006)。

アリの集合を含む個体数の局所的な集中が発生する集団行動のメカニズムには、局所的な相互作用、相互作用の効果を増大するフィードバック、初期ゆらぎの自己組織化の3要素が重要であると考えられている (Camazine *et al.*, 2001)。集合形成では、個体同士の直接的な接触がもたらす局所的な相互作用として働いていることが報告されている (Gordon *et al.*, 1993; Depickère *et al.*, 2004a)。また、集合以外の様々なアリの集団行動でも直接接触は重要な局所的な相互作用である (Gordon *et al.*, 1993; Gordon, 1995; Gordon and Mehdiabadi, 1999; Bouchebti *et al.*, 2015)。集合サイズ (集合に参加する個体数) の増加には、「集合のサイズが大きいくほど、接触した個体が集合に参加しやすくなる」フィードバックが必要である。このフィードバックとして、*L. niger* では集合に接触した個体が集合から抜ける確率が集合のサイズに依存して減少する現象が報告されている (Depickère *et al.*, 2004a)。しかし、初期ゆらぎに関しての理解は進んでいない。

近年では「個体差は動物の集団行動のメカニズムにおける初期ゆらぎかそれ以上の重要な役割を担っている」という考えが隆盛してきた。歴史的には、個体差は統計的なノイズとして無視されてきた (Modlmeier *et al.*, 2014) が、解析技術 (社会ネットワークの分析, 個体追跡) (Blonder and Dornhaus, 2011; Pinter-Wollman *et al.*, 2011; Mersch *et al.*, 2013; Mersch, 2016) の進歩により、動物行動学の分野においても注意を払われるようになりつつある。例えば社会性のクモの *Stegodyphus dumicola* では、大胆 (Bold) な個体がいることで集団採餌全体の積極性があがることが知られている (Pruitt and Keiser, 2014; Pruitt and Pinter-Wollman, 2015)。このように、集団行動全体に大きな影響を与える個体は keystone individual (ここでは「鍵個体」と訳

しておく)として定義されつつある (Modlmeier *et al.*, 2014)。この鍵個体のもたらす効果は、その個体を除く実験や、シミュレーションにより明らかにできる (Pinter-Wollman *et al.*, 2011, 2016)。この、個体差は異なるカースト間のみならず、同一順位のカーストの間でも生じることが報告されている (Ishii and Hasegeawa, 2013; Charbonneau *et al.*, 2015)。

本研究の目的は、*Lasius japonicus* の集合形成が発生する条件とメカニズムを明らかにすることである。*L. japonicus* は生態学的には *L. niger* (Seifert 1992) と類似しており、集合の形成に関しても類似していることが期待される。実際に、*L. niger* と同様に数カ所 (多くの場合で1箇所) に集合が形成される様子が観察された (図3)。*L. niger* を用いた先行研究では、個体数が多い状態 (十数個体~数百個体) での集合形成の観察が行われた (Gordon *et al.*, 1993; Depickère *et al.*, 2004a)。しかし、環境中の個体数が多い状態 (もしくは高密度な状態) は、ある程度集合形成が進んでいる状態に相当すると推察され、集合が形成される初期過程の状態とは異なる可能性が高い。そこで、個体数が少ない条件で集合形成の過程を詳細に追跡し、各個体の状態の遷移と集合が発生する過程を明らかにした。この解析から、集合の形成の初期過程では自発的に静止を行う個体 (個体差) が必要であることが強く示唆された。さらに、先行研究 (Gordon *et al.*, 1993) で提案されていた、「集合への参加は接触時に確率的に決定する」と仮定するモデル (接触刺激モデル) は、実際の現象を説明するためには不十分であると考察した。そこで、「接触時間の長さが集合への参加を決定する要因である」とするモデル (接触時間モデル) を提案し、接触刺激モデルと比較、検証を行った。この結果、接触時間モデルでは接触刺激モデルよりも、集合サイズの成長が速く、集合の集中が発生しやすいことが示唆された。さらに、先行研究 (Depickère *et al.*, 2004a) で示された「集合のサイズと集合への滞在時間の逆数との関係はべき乗則に従う」という性質を、接触時間モデルは再現することを示した。最後に、自発的に静止する個体の数が集合形成に与える影響について、シミュレーションを用いて調べた。その結果、自発的に静止する個体が増加すると、集合の集中度が低くなることが示唆された。

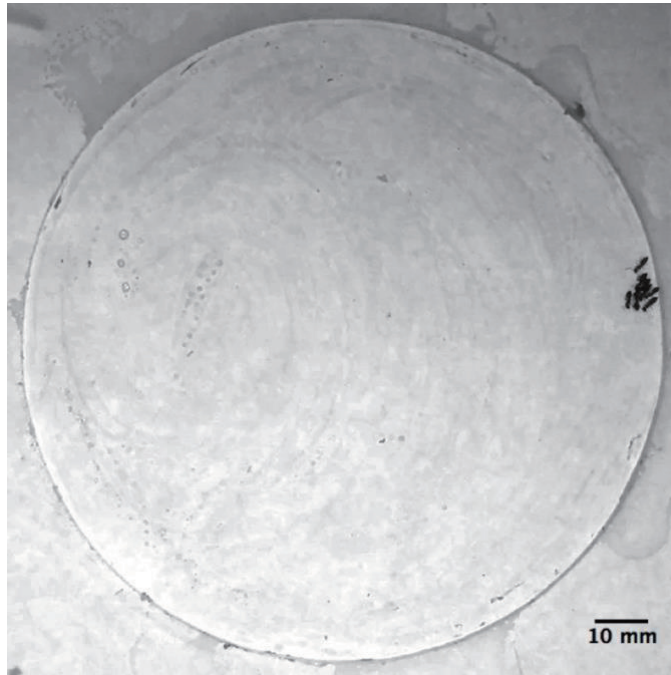


図 3. トビイロケアリの集合形成。チャンバー内の 8 匹の個体全てが 1 箇所に集中している。Hisamoto (2018)の Figure 1 を一部改変。

材料と実験方法

アリ

1 匹の女王と 500–1000 匹の働きアリで構成された *L. japonicus* の 1 コロニーを用いた。このコロニーはありんこスポット（千葉）から購入した。女王アリは結婚飛行後に 2012 年の 7 月に採取され、コロニーサイズを増加させるために 2013 年 9 月に他のコロニーから蛹を導入した。働きアリの寿命から考えると、実験を行った時点（2014 年 5 月）では他のコロニーから導入した個体は全滅していることが推察される（Kramer *et al.*, 2016）。*L. japonicus* の生態は近縁種の *L. niger* (Seifert 1992) と似ていると考えられる。インキュベーター内で、温度は $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 、暗期 12 時間、明期 12 時間の環境条件で飼育した。餌はミルワームとスティックシュガーを溶かした水を週に 3 回与えた。実験に用いる個体は、明期に外勤からランダムに取得した。本研究では、個体間の差の影響を仮定しており、アリの年齢や季節により行動が変動する可能性がある。そのため、1 コロニーで、ある時期（2014 年の 5 月 2 日から 5 月 20 日）に集中してデータを取得した。

実験構成

個体を高さ 2 mm 直径 120 mm の透明なアクリル製の円柱状のチャンバーに 60 分隔離した。歩行可能な部分を床に限定するために、側面と天井をフルオンでコーティングし（Fluon PTFE, Asahi Glass Co., Ltd.），床面からカメラで撮影した。集団行動の局所的な相互作用を明らかにするためには、少数の個体での行動を解析するのは有効である（Cole, 1991; Hayashi *et al.*, 2008,

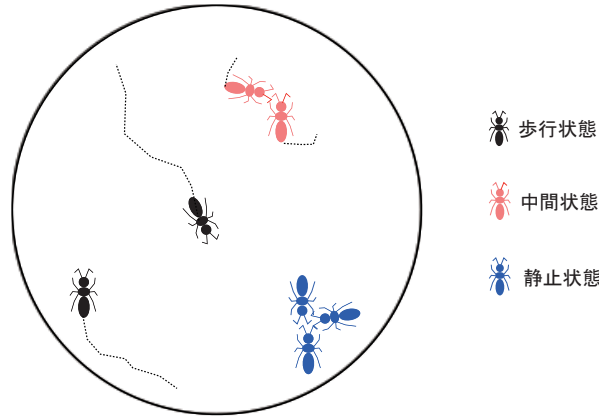
2015)。そのため、チャンバーに閉じ込める個体数（チャンバー内個体数）は、1～8個体として実験を行なった。チャンバー内個体数は、各実験時間中は不変で、各チャンバー内個体数で10回試行した。1度実験に使用した個体は、その日のうちは使用しなかった。動画の撮影には（iVIS HF R42; Canon, Tokyo）を用い、Quick Time 7 Pro（Apple, Cupertino, CA）により、MOV形式からTIFF形式に動画を変換し、ImageJ（<https://imagej.nih.gov/ij/>）を用いて解析した。統計解析はR 3.4.0（<https://www.r-project.org/>）を用いて行った。行動パターンの変化を防ぐため、個体マーキングは行わなかった。

各個体の行動の分類と追跡

過去の研究では、集合に関する個体の状態は主に2種類（歩行状態、静止状態）に分類されており（Gordon *et al.*, 1993; Depickère *et al.*, 2004a）、個体同士が接触した際の個体同士のコミュニケーション状態は静止状態に分類されていた。しかし、接触直後の静止状態では、接触した個体が歩行状態より遅い速度で移動しており、完全に静止している静止状態と接触直後の静止状態とは異なる状態であると推察された。そこで、先行研究（Gordon *et al.*, 1993; Depickère *et al.*, 2004a）で静止状態として一括して扱われていた状態を2種類に再分類することで、集合に関連する行動を以下の3種類とした①歩行状態：他のアリと接触せずにチャンバー内を歩いている状態。②静止状態：胴体部分（胸、腹）も頭部もほぼ動かない状態。③中間状態：ある個体が他の個体と接触した際に歩行速度が下降し、接触した個体とのコミュニケーションを試みる状態。各状態については図4aで、中間状態の時間的な変遷は図4bにて記述した。静止状態と中間状態の違いは、静止状態では身体がほぼ動かないが、中間状態では速度は遅いが動くという点である。静止状態と中間状態は行動自体に加えて状態の持続時間も大きく異なっていた（静止状態の中央値は201.8秒、中間状態の中央値は2.7秒。Mann–Whitney *U*-test, $U = 314.5$, $p < 0.001$ ）。また、歩行状態の個体が静止状態の個体と接触し、歩行状態から中間状態を介して静止状態に移行する例の動画を（Hisamoto, 2018, Supplementary material; https://static-content.springer.com/esm/art%3A10.1007%2Fs10164-018-0564-x/MediaObjects/10164_2018_564_MOESM1_ESM.avi）にて示した。歩行状態の個体同士が接触して、中間状態を介して、歩行状態へ戻る例を（Hisamoto, 2018, Supplementary material; https://static-content.springer.com/esm/art%3A10.1007%2Fs10164-018-0564-x/MediaObjects/10164_2018_564_MOESM2_ESM.avi）と図4bにて示した。

これらの個体の3状態に加えて、個体同士の触覚を含めた身体の内いずれかが触れている場合を「接触状態」と呼ぶこととし、接触状態の持続時間を接触時間とした。静止状態と中間状態の判別の自動化は困難なため、筆者が視覚により判断した。中間状態の持続時間の厳密な数値の比較は行っていないため、筆者の視覚による判別という人間の主観に頼る手法の潜在的な危険性は、本研究の結果に影響を与えない。

a 個体の状態



b 中間状態の時間的な遷移

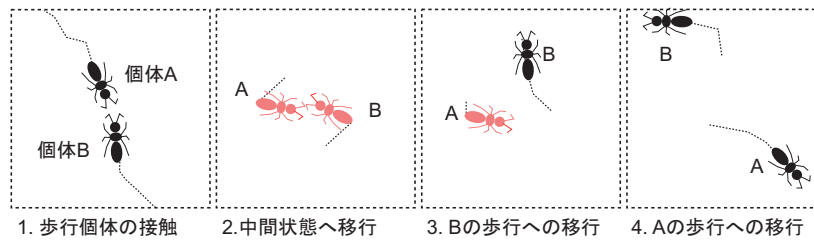


図 4. (a) 個体の状態。歩行状態：接触なしでチャンバー内を歩行している状態。静止状態：胴体や触覚などを含めてほとんどの動きが停止している状態。中間状態：接触直後の移動速度が小さい状態。(b) 中間状態の時間遷移。①歩行状態の個体同士が接触②両個体が中間状態へ移行③片方の個体が歩行状態へ④残された中間状態の個体が歩行状態へ遷移。

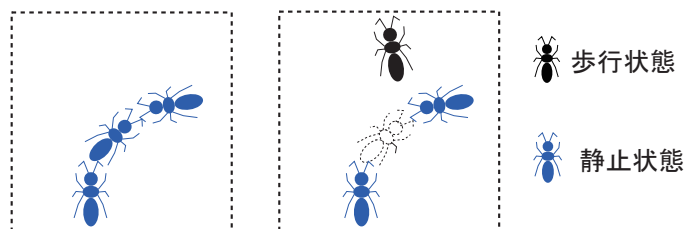
集合

本研究では、集合を「静止状態の個体が近傍に 2 個体以上いる状態」と定義した。集合は接触を介して発生するため、静止している 2 個体以上が接触している状態を集合とする定義の方が、今回の定義よりも厳密である。しかし、集合に参加している個体の一部が集合から離脱することで、近傍の静止状態の個体と接触せずに 1 個体が静止状態で孤立する可能性がある (図 5a 参照)。この場合も集合に含めるために本研究の定義を用いた。また、本研究では集合のサイズを扱う実験データの解析は行っていないため、解析上の支障はない。モデルやシミュレーションの節では、静止状態の個体が 1 の場合をサイズ 1 の集合 (集合サイズ 1) として便宜上扱う場合がある点について注意していただきたい。図 3 で示すように、先行研究と同様に、*L. japonicus* でも数カ所 (基本的には 1 箇所) に集中した集合を形成する (Gordon *et al.*, 1993; Depickère *et al.*, 2004a)。

以下に、集合に関する用語について図 5b の例を使用しながら説明する。チャンバー内個体数：チャンバー内に存在する個体の総数であり実験時間中は変化しない。また、各個体の状態や集合の有無による変化もない。図 5b の場合は 7 である。集合数：チャンバー内の集合の数。図 5b の例では集合 x と集合 y の 2 個である。集合のサイズ：ある集合に参加している個体数。

集合 x では 2, 集合 y では 4 となる。集合の集中度：集合サイズに偏りが存在するかの指標で、チャンバー内の全集合のサイズの標準偏差である。図 5b の例では集合 x (集合サイズ 2) と集合 y (集合サイズ 4) の標準偏差 (1.14) である。集中度が高い場合「接触した集合サイズの増加に伴い歩行状態の個体が集合へ参加する確率は増加する」というフィードバックが強く働いていることが示唆される。

a 集合の分断



b 集合の例と用語

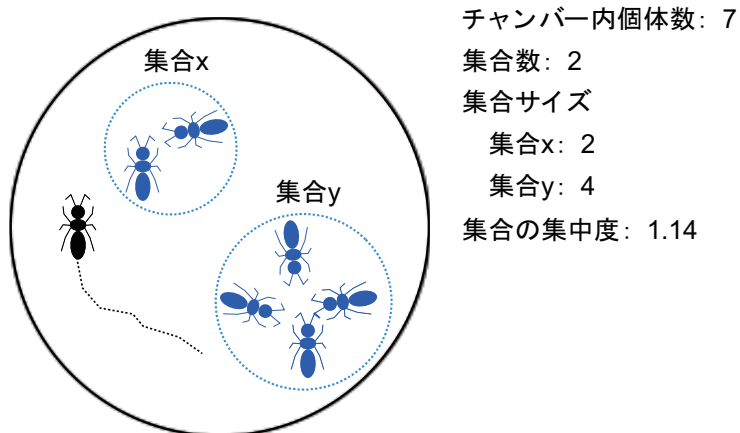


図 5. (a) 集合の分断。静止から歩行へと遷移した個体が集合から離脱することで、集合が分断されることがある。(b) 集合と各パラメータの例。

集合形成が発生する条件を明らかにするため、集合が発生する最小単位であるチャンバー内個体数 2 の場合で、各個体の行動を追跡した。そして、各個体の状態 (歩行状態, 静止状態) と行動 (接触), 状態の変遷の発生回数を記録し, 状態遷移図を作成した (図 6)。状態遷移図の複雑化を防ぐために中間状態については記述しなかったが, 歩行状態の個体は接触直後に必ず一時的に中間状態になっている。

結果

集合形成が発生する条件

行動の状態遷移

チャンバー内個体数 2 での、各個体の状態、状態の変遷、変遷の発生回数を図 6 に示した。歩行状態から静止状態への遷移は、接触を介さない静止（自発的な静止）と静止状態の個体との接触を介した静止、の 2 種類が存在した（図 6 上部）。歩行状態の個体同士の接触から静止状態に遷移することはなかった（図 6 下部）。全試行中で、歩行状態から静止状態への自発的な遷移は、5 試行中のべ 16 回発生した。実験時間中（60 分）に自発的な静止を行なった個体は 20 個体中 5 個体であった。静止状態の個体と歩行状態の個体の接触は 182 回発生し、このうち歩行状態の個体が静止状態へ遷移した回数は 5 回であった（図 6 右上部）。歩行状態の個体同士の接触は 662 回（のべ 1324 回）であったが、歩行状態から静止状態への遷移は 0 回であった（図 6 下部）。歩行状態の個体同士での接触を介して静止する確率（0/1324）（図 6 青枠）は、静止状態の個体と歩行状態の個体が接触を介して静止する確率（5/182）（図 6 赤枠）より有意に低かった。（Fisher's exact test: $p < 0.05$ ）。

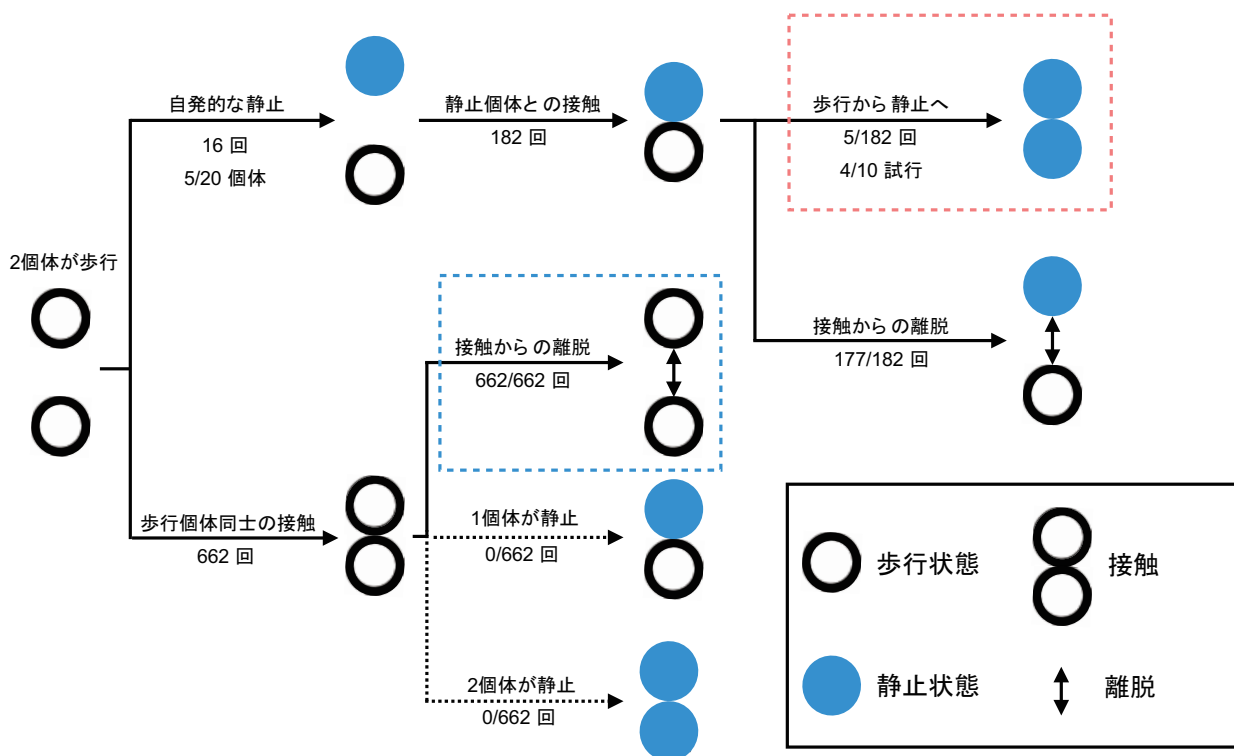


図 6. チャンバー内個体数 2 での個体の状態遷移図。静止状態の個体と接触した歩行状態の個体が静止状態へと遷移する（赤枠）。歩行状態の個体同士の接触を介して歩行状態の個体が静止状態へ遷移することはなかった（青枠）。

自発的に静止する個体が集合形成に必要

前節の解析の結果を元に、「自発的に静止した個体に歩行状態の個体が接触することで集合が発生する」という仮説を立てた。この仮説が正しい場合、自発的に静止する個体（自発静止個体）が1個体もない場合には集合（静止個体）は発生しない。そこで、チャンバー内個体数と静止個体が発生しなかった試行の割合の関係を調べた。さらに、チャンバー内個体数に依存せず自発静止個体の割合（存在確率）は一定だと仮定して、自発静止個体がチャンバー内に1個体もない理論的な確率をチャンバー内個体数ごとに、二項分布を元に以下の式1から計算した。

$$A_0(N) = (1 - r)^N \quad (1)$$

チャンバー内個体数2の行動追跡では自発静止個体の数は20個体中5個体であったため、 r は0.25とした。図7で、実験での静止個体が発生しなかったチャンバーの割合とチャンバー内個体数との関係、自発静止個体がチャンバー内にいない理論的な確率とチャンバー内個体数との関係を示した。実験データと理論曲線が類似していることから、自発静止個体の存在が集合形成に必要なことが示唆された。

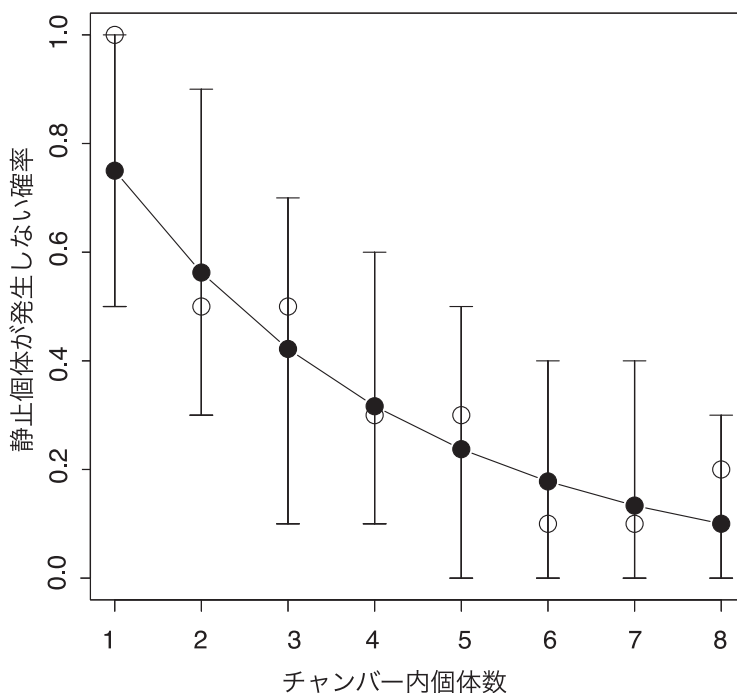


図7. 実験時間中に静止個体が発生しなかった確率とチャンバー内の個体数との関係。白抜きのプロットは静止が発生しなかった確率，黒プロットは自発静止個体の存在確率($r = 0.25$)を元に二項分布から求めた静止が発生しない理論的な確率。線分は95%信頼区間。(Hisamoto, 2018のFigure 2を一部改変)

集合形成の初期過程を説明するモデル

静止直前の接触時間は長い

前節の解析結果から、歩行状態の個体が静止状態の個体と接触した場合と歩行状態の個体と接触した場合とで、歩行状態から静止状態へと遷移する確率は大きく異なることが明らかにな

った。この結果から、「接触時に確率的に状態が遷移する」Gordonら（1993）に提案されたモデル（接触刺激モデル）では、集合形成（少なくとも初期過程）を説明するためには不十分であることが示唆された。そこで、集合形成過程を説明する新たなモデルを構築するために、先述のチャンパー内個体数2の場合で歩行状態から静止状態への状態遷移が発生する場合としない場合の接触時間の差異を調べた（ただし静止状態の個体同士の接触時間は除いた）。その結果、歩行状態から静止状態へ遷移する場合の直前の接触時間が、状態遷移しない場合の接触時間よりも有意に長いことが明らかになった（Mann-Whitney U -test: $U = 115.5, p < 0.001$; 図 8a 参照）。そこで、集合形成を説明するモデルとして、接触時間の長さが集合への参加（歩行状態から静止状態への遷移）を決定する要因であるというモデル（接触時間モデル）を立てた。以下では、それぞれのモデルを説明し、比較検討を行う。

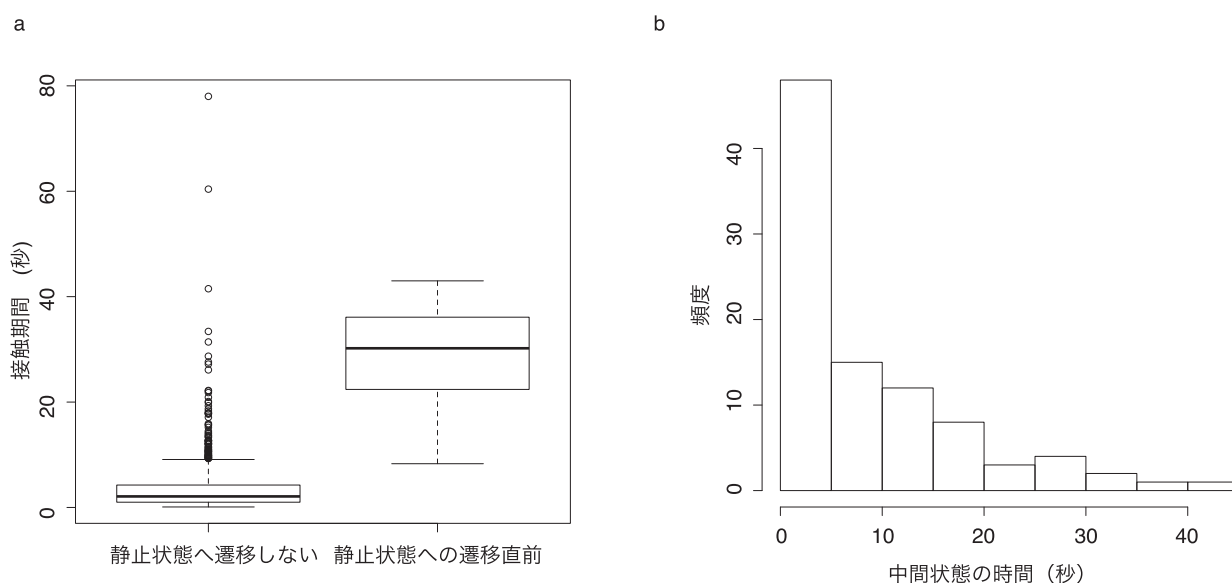


図 8.

(a) チャンパー内個体数が 2 の場合の静止状態へ遷移しない場合の接触時間（データ数 844）と、静止状態へと遷移する直前の接触時間（データ数 5）。(b) 中間状態の時間の分布の例。（Hisamoto, 2018 の Figure3 を一部改変）

モデルの概要

先述した通り、集合の集中度が高くなるためには、「歩行状態の個体が集合に接触した際に、接触した集合のサイズが大きいほど集合へ参加しやすくなる」という集合のサイズに依存したフィードバックシステムが必要である。このシステムを二つのモデルで再現し、比較検証を行った。それぞれのモデルの概要を図 9 にて示す。

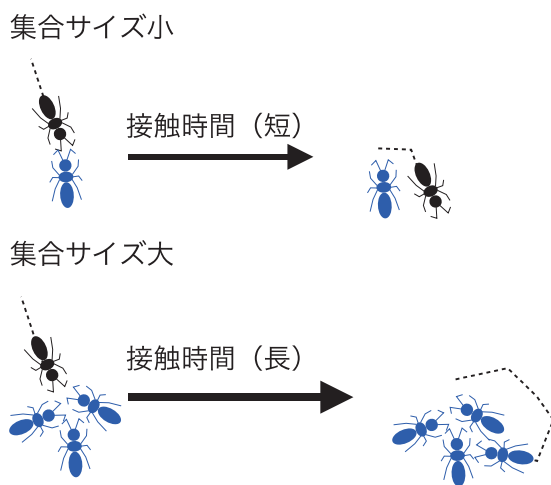
一つ目のモデルは、本研究から得られた知見を用いて構築した接触時間モデルである。①歩行状態の個体が集合と接触する時間が一定時間より長くなると、歩行状態から静止状態への遷移が発生する②歩行状態の個体が集合と接触する時間は、接触した集合のサイズに依存して増加する、この二つのルールにより、歩行状態の個体が集合へ参加する確率が集合サイズの増加

に伴い上昇する。本モデルでは、サイズ n の集合に歩行状態の個体が接触した場合に確率 $P_{ca}(n)$ で静止状態に遷移する。

二つ目のモデルは、先行研究 (Gordon *et al.*, 1993) で想定されていた接触刺激モデルである。

- ①歩行状態の個体は集合と接触するたびに確率的に静止状態へ遷移する (集合に参加する)。
- ②集合のサイズが増加すると、歩行状態の個体が集合に接触する回数が増加する。この二つのルールにより、集合サイズに依存した集合への参加確率の上昇が発生する。本モデルでは、サイズ n の集合に歩行状態の個体が接触した場合に確率 $P_{cs}(n)$ で静止状態に遷移する。以下でそれぞれのモデルのより詳細な説明を記述する。

a 接触時間モデル



b 接触刺激モデル

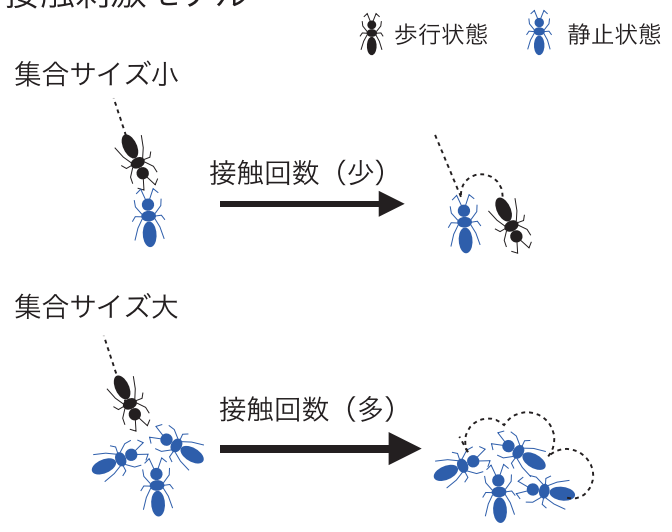


図 9. (a)接触時間モデル。歩行状態の個体が小さいサイズの集合に接触する場合、接触時間は短く集合へ参加する確率は低い。大きいサイズの集合に接触する場合、接触時間は長く集合へ参加する確率は高い。(b)接触刺激モデル。歩行状態の個体が小さいサイズの集合に接触する場合、接触回数が少なく集合へ参加する確率は低い。大きいサイズ集合に接触する場合、接触回数が多く集合へ参加する確率は高い。

接触時間モデル

接触時間がある一定値 (x 秒) を超えた場合に、歩行状態の個体が静止状態に遷移する。接触時間は確分布に依存して与えられる。図 8b で示したように、チャンバー内個体数 2 の解析結果から求めた中間状態の時間 (接触する相手が静止状態の場合は中間状態の時間が接触時間と等しくなる) の分布は裾の重い分布になる (図 8a 参照)。今回は裾の重い分布の中で、典型的な待ち時間の分布である指数分布でフィッティングした (Barabasi, 2005)。指数分布はスケールを決めるパラメータが 1 つであること、分布の足し合わせがアーラン分布になるという性質がある。待ち時間の分布として他にべき則モデル (Bazazi *et al.*, 2012; Wearmouth *et al.*, 2014) が考えられるが、裾が重い分布であれば大きく影響を与えないため、今回はよりシンプルで分布の加算が求めやすい指数分布を選択した。各集合サイズでのモデルの詳細は図 10 にて示した。

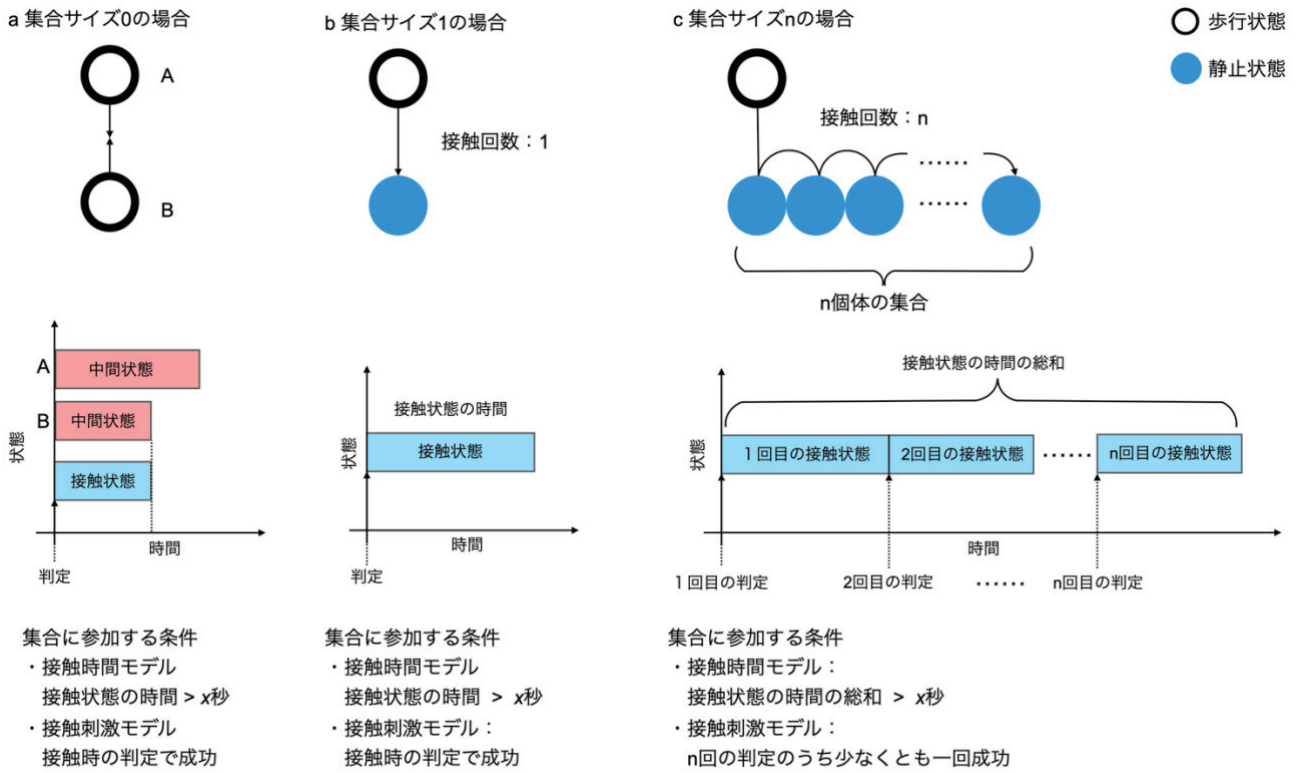


図 10. 各モデルの詳細。(a)集合サイズが 0 の場合は歩行状態の個体同士での接触を表す。接触時間モデル:接触した各個体の中間状態の時間のうち短い時間が接触時間となる。接触時間が x 秒を越えると静止へ遷移する。接触刺激モデル:接触時の判定(1回)に成功すると遷移が発生する。(b)集合サイズが 1 の場合は静止状態の 1 個体と歩行状態の個体との接触を表す。接触時間モデル:中間状態が接触時間に等しく、接触時間が x 秒を越えると静止へ遷移する。接触刺激モデル:接触時の判定(1回)に成功すると遷移が発生する。(c)集合サイズが n の場合は静止状態の n 個体と歩行状態の個体との接触を表す。接触時間モデル: n 個の接触時間の総和が x 秒を越えると静止へ遷移する。接触刺激モデル: n 回の判定のうち少なくとも 1 回成功すると遷移が発生する。

集合サイズが 1 の場合

上述の通り、本章の数理モデルの部分に限り、1 個体で孤立する個体を集合サイズ 1 として扱う。図 10b で示したように、サイズが 1 の集合との接触は、静止状態の 1 個体との接触に等しい。この場合は、中間状態の持続時間が接触時間と等しい。集合に接触した歩行状態の個体は、集合との接触時間が x 秒を超えた場合、歩行状態から静止状態に遷移する(図 10b 参照)。接触時間が x 秒以下となる確率は、指数分布の累積分布関数(CDF)から求められる。 x 秒以上になる確率(1 - CDF)は式 2 となる。

$$p(x) = \left(1 - (1 - e^{-\lambda x})\right)$$

$$p(x) = e^{-\lambda x} \quad (2)$$

この結果から、サイズが 1 の集合に接触した場合の、歩行状態から静止状態へ変遷する確率は以下の式 3 となる。

$$P_{cd}(1) = e^{-\lambda x} \quad (3)$$

集合のサイズが 2 以上の場合

集合サイズが 1 の場合の接触時間は、チャンバー内個体数 2 での中間状態のデータを元に指数分布で与えた。歩行状態の個体が接触する集合のサイズが 2 以上の場合を考える。集合サイズが大きくなると、集合に接触する時間が長くなることが考えられる。そこで、接触回数＝集合のサイズとし、集合サイズのみだけ（ n 回）接触時間が足し合わせられるという仮定を導入した（図 10c 参照）。つまり、サイズ n の集合に接触した場合、指数分布を元にした n 個の接触時間が生成され、その合計値が x 秒以上を超えた場合に静止が発生する（図 10c 参照）。この過程は、 n 個の指数分布の足し合わせであるアーラン分布の累積分布関数を用いて求めることができる。

$$\begin{aligned} P_{cd}(n) &= 1 - \left(1 - \sum_{k=0}^{n-1} \frac{(\lambda x)^k}{k!} e^{-\lambda x}\right) \\ &= \sum_{k=0}^{n-1} \frac{(\lambda x)^k}{k!} e^{-\lambda x} \end{aligned} \quad (4)$$

集合のサイズが 0 の場合

歩行状態の個体同士が接触する場合を集合サイズが 0 の場合とする。この場合に注意していただきたいのは、中間状態の時間と接触状態の時間は必ずしも等しくないということである。歩行状態の個体 A と B が接触すると、両個体は共に中間状態に移行する。ある時間で A は歩行状態に戻るが、B は中間状態のままにとしよう（図 10a 参照）。この場合、A と B が接触している時間は、A が中間状態から歩行状態に戻るまでの時間に等しい。つまり、A と B の接触時間は、A あるいは B の中間状態の時間の短い方に等しい。しかし、片方の個体が（例えば A が）静止状態の場合、B が A と接触している時間は中間状態の時間と等しくなる（図 10a）。言い換えると、歩行状態の個体同士が接触した場合、中間状態が 2 つ生成され、そのどちらの中間状態も x 秒以上である場合に、歩行状態から静止状態への遷移が発生する。つまり、サイズが 1 の集合と接触した場合の静止状態への遷移確率を 2 乗したものに相当する。

$$P_{cd}(0) = e^{-2\lambda x} \quad (5)$$

以上をまとめると、接触時間モデルは

$$\begin{aligned} P_{cd}(n) &= e^{-2\lambda x} & (n = 0) \\ P_{cd}(n) &= \sum_{k=0}^{n-1} \frac{(\lambda x)^k}{k!} e^{-\lambda x} & (n \geq 1) \end{aligned} \quad (6)$$

となる。式 6 のパラメータ (λ, x) はチャンバー内個体数 2 の解析結果から得た。指数分布の最尤推定結果は平均値の逆数であり、中間状態の平均値の逆数から $\lambda = 1/6.2$ を求めた。静止状態の直前の接触時間の平均値から $x = 28.4$ とした。

接触刺激モデル

集合サイズ 1 の場合

接触刺激モデルでの集合のサイズが 1 の場合での歩行状態から静止状態に遷移する確率は、接触時間モデルでのそれと等しい値とした。

$$P_{cs}(1) = P_{cd}(1) \quad (7)$$

これは、接触時間モデルと接触刺激モデルとで比較するためである。

集合サイズが 2 以上の場合

歩行状態の個体が接触する集合のサイズが 2 以上の場合を考える。集合サイズが大きくなると、集合に接触する回数が多くなることが考えられる。そこで、接触時間モデルの場合と同様に、接触回数 = 集合のサイズとし、集合サイズ n と同等の回数 (n 回) の静止状態への遷移の判定が行われる、という仮定を導入した (図 10c 参照)。 n 回のうち 1 回でも静止状態に遷移すればよいため、サイズ n の集合に接触した場合の静止状態へ遷移する確率は、1 から静止状態への遷移が 1 度も発生しない確率を引いた値となる。

$$P_{cs}(n) = 1 - (1 - P_{cd}(1))^n \quad (8)$$

集合サイズ 0 の場合

接触時間モデルと同様に、集合サイズが 0 の場合を歩行状態同士の接触とする。歩行状態の個体同士で接触した場合の静止状態への遷移の確率は、集合サイズ 1 の場合と等しいとした。

$$\begin{aligned} P_{cs}(0) &= P_{cs}(1) \\ &= P_{cd}(1) \end{aligned} \quad (9)$$

以上をまとめると

$$\begin{aligned} P_{cs}(n) &= P_{cd}(1) & (n = 0) \\ P_{cs}(n) &= 1 - (1 - P_{cd}(1))^n & (n \geq 1) \end{aligned} \quad (10)$$

となる。

モデルの比較と検証

接触先の集合サイズとその集合に参加する確率の関係を、接触時間モデルと接触刺激モデルそれぞれについて図 11a で示した。初めに接触時間モデルの特徴を記述する。集合サイズが 0 の場合 (歩行状態同士の接触) では集合サイズが 1 の場合に比べて、静止状態への遷移が起きる確率が非常に低い。すなわち、歩行状態同士の接触による静止状態への遷移は起きなかった (起きる確率が非常に低い) という実験の結果を、実際の間状態の時間と接触状態の時間とが一致しない現象を元にモデルで再現している。集合サイズが 1 以上の領域では、静止状態

に移行する確率は集合サイズに依存してシグモイド状に上昇している。次に接触刺激モデルについて述べる。集合サイズが1以上の領域では、静止状態に遷移する確率は集合サイズに依存して上昇する。

二つのモデルを比較すると、集合サイズが小さい領域（1~10程度）では、接触時間モデルでの遷移確率の上昇率は、接触刺激モデルでの遷移確率の上昇率よりも高い。これは、集合形成の初期過程（集合サイズが小さい場合）では、接触時間モデルでの集合サイズの成長に必要な時間は接触刺激モデルでのそれよりも短いと考えられる。

シミュレーションによる集合の集中度の比較

先述したように、アリの集合は多数箇所に分散する場合よりも少数箇所に集中するケースが多い。そのため、集合の集中度は、アリの集合現象の再現性を評価するための重要なパラメータである。そこで、以下のルールにしたがうモンテカルロシミュレーションを作成し、両モデルでの集中度を比較した。図12にてシミュレーションの概要を示したので、併せて参照していただきたい。

歩行状態の個体数を Mn 、集合 i の集合サイズを Ag_i とする。①初期状態では、歩行状態の個体が10個体 ($Mn = 10$) と、集合サイズが1の集合（静止状態の個体が1個体）が5存在する ($Ag_i = 1, i = 1\sim 5$)。集合数はシミュレーション中には変化せず、いずれかの集合に参加した個体が集合から離脱することもない。②ある歩行状態の1個体がある集合 i を選択し、接触する（集合が選択される確率は一様）。③静止状態に遷移（集合に参加）するかの判定が行われる。この判定は、接触した集合のサイズ (Ag_i) に応じて各モデル（接触時間モデルか接触刺激モデル）から計算した確率を元に乱数で決定される。静止状態に遷移しなかった場合は、歩行状態に戻り②から再開する。④静止状態に遷移した場合、接触した集合のサイズが1大きくなり ($Ag_i + 1$)、歩行状態の個体数が1減少する ($Mn - 1$)。⑤全ての歩行状態の個体がいずれかの集合に参加した後 ($Mn = 0$)、集合サイズの標準偏差（集中度）を求める。標準偏差が大きい場合は、集合が1箇所に集中しやすいことを意味する。状態遷移の判定に接触時間モデルを用いる場合と、接触刺激モデルを用いる場合で①~⑤をそれぞれ10万回繰り返し試行し、集中度の標準偏差を集中度の代表値として扱った。上側参照値は1つの集合に全ての個体に参加した場合であり、下側参照値は、集合サイズに依存せずに集合に参加する確率が常に一定の場合のシミュレーション結果の平均値である。つまり、歩行状態の個体に参加する集合を集合のサイズに依存せず一様乱数で選んだ場合の結果である。図11bcで示すように、接触時間モデルを用いた場合の集合サイズの標準偏差は、接触刺激モデルを用いた場合の標準偏差よりも大きい傾向にあった。このことから、接触時間モデルでは接触刺激モデルよりも、集合が集中しやすくなることが示唆された。

モデルの比較（図11a）と、そのモデルを用いたシミュレーションの比較（図11bc）から、本研究で提案した接触時間モデルは先行研究（Gordon *et al.*, 1993）で提唱されていた接触刺激

モデルよりも、集合のサイズが成長しやすく、集中しやすいことが示唆された。ただし、今回のモデルでは「集合サイズ=接触回数」という仮定と、「接触時間の総和は接触回数に比例する」という仮定とが導入されている。接触回数が増加しても接触時間が増加しにくい場合には、接触刺激モデルでの遷移確率の上昇率は接触時間モデルでの遷移確率の上昇率よりも高くなる可能性があることには留意していただきたい。

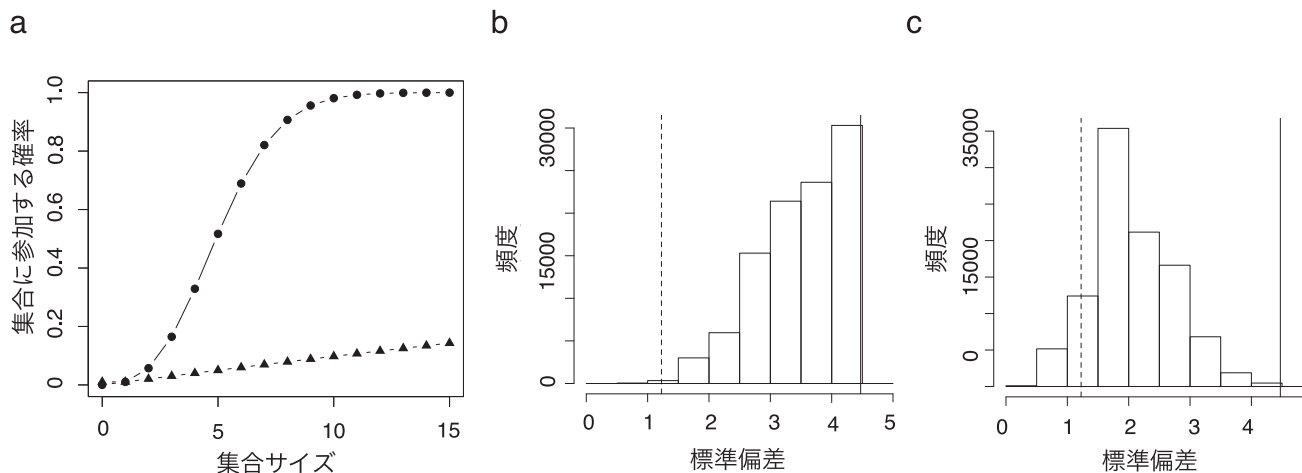


図 11. (a) 集合に参加する確率と集合のサイズの関係。丸プロットは接触時間モデル，三角プロットは接触刺激モデル。(b) 接触時間モデルでの集合サイズの標準偏差の分布 (c) 接触刺激モデルでの集合サイズの標準偏差の分布。直線は理論的最高値，破線は一様乱数によるシミュレーションの平均値(下側参照値)である。(Hisamoto, 2018 の Figure 4 および 5 を一部改変)

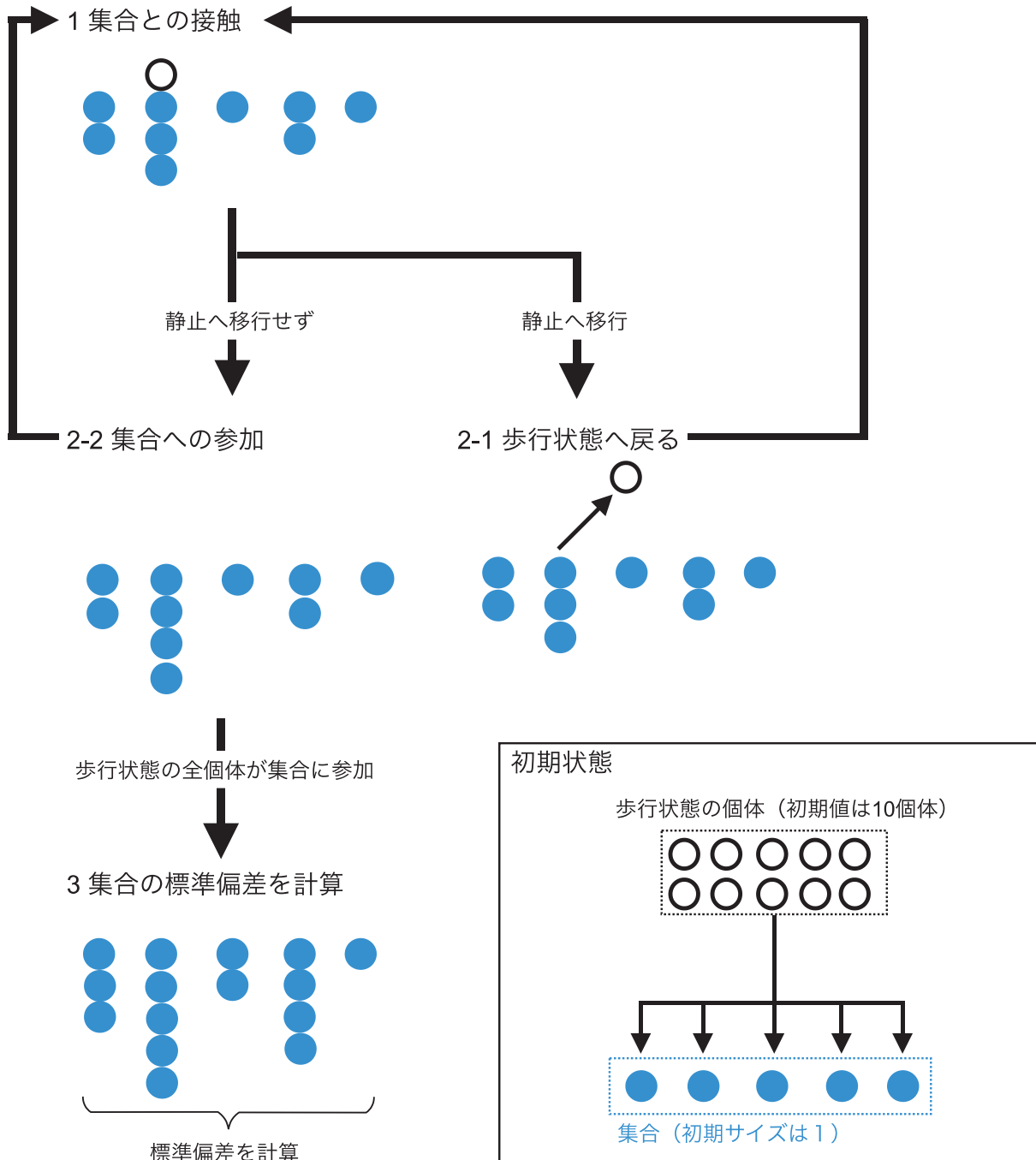


図 12. シミュレーションの詳細。初期状態では、サイズ 1 の集合が 5 個、歩行状態の個体は 10 個体である。
 ①歩行状態の個体がランダムに選択された集合に接触する②各モデルから計算された確率(接触した集合のサイズに依存)に基づき集合へ参加するか否かが決定する。集合へ参加した場合は、その集合のサイズが 1 増加し、歩行状態の個体数が 1 減少する。集合へ参加しなかった場合は、接触する集合の選択から再開される。歩行状態の個体数が 0 になるまで①～②が繰り返され、全個体が集合に参加すると、集合サイズの標準偏差を計算する。

先行研究との整合性

過去の研究 (Depickère *et al.*, 2004a) では、静止状態 (本研究では中間状態と静止状態に分けられている) の持続時間は接触した集合のサイズに応じて長くなることが示唆されており、その静止状態の時間の逆数 (≒ 離脱する確率) の分布はべき乗則に従うと考えられている。そこで、この性質が接触時間モデルで再現されているかを調べた。過去の研究と標準化するために、本研究での静止状態の平均時間 (364.0 s) に $(P_{cd}(n))$ をかけたものと、本研究での中間状態の平均時間 (6.2 s) に $(1 - P_{cd}(n))$ をかけたものを合計して、各集合サイズ n での平均静止時間を求めた。このデータを元に、過去の研究結果が再現できるかを確認するため、集合サイズ 3 以上の結果において式 11 で非線形最小二乗法を用いてフィッティングした (図 13)。

$$p_L = an^{-b} \quad (11)$$

a と b はそれぞれ冪乗則のパラメータである。図 13 で示すように、接触時間モデルは先行研究 (Depickère *et al.*, 2004a) との一貫性が保たれていた。

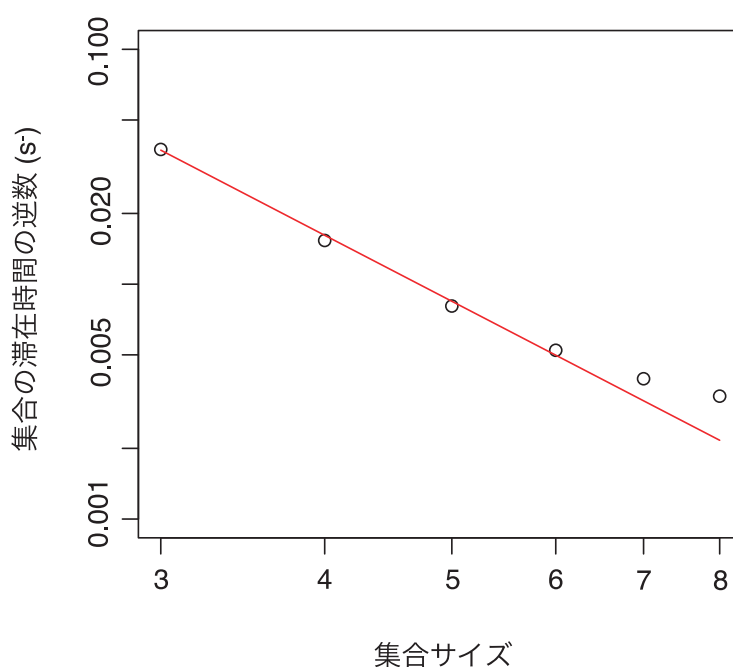


図 13. 両対数軸常に集合サイズと集合から脱出するまでの時間の逆数と集合サイズの関係。白抜きプロットは接触時間モデルから求めた値、赤線は式 11 による回帰直線 ($a = 0.8991$, $b = 2.8993$)。(Hisamoto, 2018 の Figure 4 を一部改変)

自発的な静止個体の存在確率が与える影響

自発的に静止を行う個体 (自発静止個体) の割合は、今回の実験では 0.25 であった。この自発静止個体の割合が変化した場合、集合の集中度がどのように変化するかを、前節のシミュレーションを用いて解析した。静止状態への遷移の判定に用いるモデルは接触時間モデルであり、 Mn の初期値は 10 である。集合数を自発的静止個体の数として考え、集合数 (i の最大値) を 2~10 まで変化させて、集合数ごとに 10 万回ずつシミュレーションを行った。先述したように、

集合の集中度の指標として、各試行で1つの標準偏差が計算される。標準偏差の10万回分の平均値を各集合数で求めた。集合の数が増加するにつれて、標準偏差の平均値と理論的な最大値との差が大きくなった。つまり、初期の集合の数（≒自発静止個体の数）が増加すると集合が分散しやすくなることが示唆された。言い換えると、自発静止個体の割合が高くなると、集合が分散しやすくなる可能性が高い。

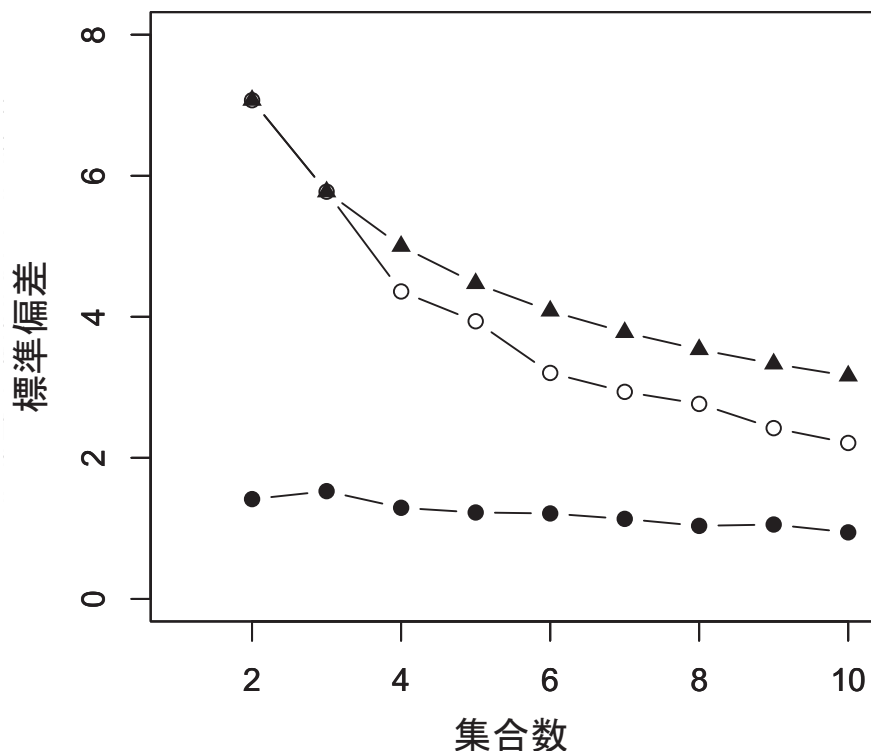


図 14. 集合の集中度(集合サイズの標準偏差)と集合の数(自発静止個体)の関係。白抜きプロットは接触時間モデル, 黒三角は理論的な最大値, 黒プロットは一様乱数による下側参照値。(Hisamoto, 2018 の Figure 5 を一部改変)

考察

はじめに、集合が発生する最小単位であるチャンバー内個体数2の実験で、各個体の行動を追跡して、状態の遷移と遷移が発生した回数を調べた。この結果から、歩行状態から静止状態への遷移は、接触を介さない自発的な静止への遷移と、静止状態の個体との接触を介した遷移の2種類であることが明らかになった。歩行状態同士の接触では遷移は発生しなかった。この結果から、集合の発生には自発的に静止する個体(自発静止個体)の存在が必要であるという仮説を立てた。この仮説を検証するために、各チャンバー内個体数での静止する個体が発生しなかった確率を調べ、自発静止個体がチャンバー内に存在しない理論的な確率との比較を行った(図7)。実験での静止が発生しなかった確率は理論的な確率と非常に類似しており、自発静止個体が集合の形成に必要なことがわかった。この結果から、*L. japonicus*では自発静止個体が空間内にいる、つまり個体差があることが集合の初期段階に重要な要因だということが強く示唆された。ただし、本研究での個体差は60分という非常に短い時間で観察される現象で

あり、の長時間の観察では、同じ個体の行動パターンが変わる可能性もある。このような短時間（もしくは一回イベント中のみ）の個体差は他の現象でも観察されている（Robson and Traniello, 2002; Modlmeier *et al.*, 2014）。そのため、今回のような少数の個体を用いた実験系は、個体差が集団行動のメカニズムと関連している場合の研究に有効と考えられる（詳細は第四章に記述する）。

自発静止個体の存在する確率は 0.25 にもかかわらず、チャンバー内の個体数が 1 の場合、静止する個体は 10 試行中 1 個体も観察されなかった。この結果は偶発的な確率の偏りの可能性もあるが、接触による局所的な相互作用の有無が各個体の行動を決定する因子であることを示唆している。実際に、社会的な孤独（社会性を持つ動物が孤立する環境に置かれること）が行動のパターンや寿命について影響を与えることはすでに知られており（Koto *et al.*, 2015）、コロニーの仲間を発見するために、静止状態への遷移が発生しにくい状態であった可能性もある。

次に、先行研究（Gordon *et al.*, 1993）で想定されていた「接触時に歩行状態から静止状態への遷移が、確率的に発生する」というモデル（接触刺激モデル）は、実験結果を説明するためには不十分であったため、新たに接触時間モデルを提案した。このモデルは「接触時間が一定値を上回ると歩行状態から静止状態への遷移が発生する」というモデルである。接触刺激モデルと接触時間モデルの両方を数理モデル化し、シミュレーションを用いて比較、検証した。その結果、接触時間モデルでは接触刺激モデルよりも、集合サイズの成長が速く、集合の集中度も高いことが示唆された。さらに、先行研究（Depickère *et al.*, 2004a）で示されていた「集合サイズの増大に伴う集合への滞在時間の逆数（集合からの離脱確率）の下降がべき乗則に従う」という傾向も、接触時間モデルで再現された。モデル間の比較の結果と実験結果の再現可能性から、接触時間モデルは接触刺激モデルよりもトビイロケアリの集合形成現象を（特に初期過程を）再現するモデルとして優れていると考えられる。さらに、接触時間モデルは、「歩行状態同士の接触では、短い方の中間状態の持続時間が接触状態の時間となる」という性質（図 10a 参照）を用いることで、歩行状態同士の接触と静止状態との接触とでは（歩行から静止への）状態遷移の確率に大きな差があることを記述している。このモデルでは、接触相手の状態の読み取りという要素を必要とせずに、接触相手の状態に応じて状態遷移が発生する確率を大きく変化させることができるという性質を記述できている。接触時間モデルで仮定された「一定の接触時間によって行動状態が遷移する」ことに対応する生理的なメカニズムとしては、アリの行動状態が変化する際に脳内アミン量が増加することが観察されており（Wada-Katsumata *et al.*, 2011）、接触時間に応じて脳内アミン量が増加することが考えられる。

最後に、自発静止個体の割合が集合の集中度に与える影響を、モデル間比較に用いたシミュレーションで調べた。その結果、自発静止個体（初期の集合数）が増加すると、集合の集中度が相対的に低くなることが明らかになった。自発静止個体が多くなると集合の発生が起きやすくなり、集合形成にポジティブな影響を与えるかと思われたが、むしろ集中度の低下を引き起

こす可能性が示唆された。つまり，自発的に静止する個体の数が限定されることで集合の場所と数が制限され，ある種の空間的な偏りが発生すると考えられる。

本研究では技術的な理由から 1 コロニーのみを用いたが，コロニー間で集団行動に差異が発生することは明らかにされているため (Gordon, 2011; Mizumoto and Matsuura, 2013)，今後の研究では様々な種の複数のコロニーで実験を行うことで本研究の信頼性をあげることができると考えられる。

第三章 再探索によりクロヤマアリの協調運搬は改善する

研究背景

1 個体では運搬できない大きさの餌に出会った際のアリの戦略は 2 種類ある (Yamamoto *et al.*, 2008)。1 つは、1 個体でも運搬可能な大きさに餌を切り分けてから運搬する方法である。もう 1 つは、複数の個体が 1 つの餌を分解することなく運搬する方法である。後者の戦略は協調運搬と呼ばれ、集団行動の一種だと考えられている。ただし、協調運搬の定義は複数あり、本研究では最も単純な「2 個体以上の複数個体で餌を掴み運搬する行動」という定義を採用した (McCreery and Breed, 2014)。全ての種のアリが協調運搬を行うわけではなく、協調運搬を行う種同士で遺伝的な繋がりがあるとは限らない (Hölldobler and Wilson, 1990; Yamamoto *et al.*, 2008; Czaczkes and Ratnieks, 2013)。

近年、協調運搬は大まかに 3 種類のタイプに分類されている。(包囲) 調整型、(包囲) 非調整型、その他の型である (Czaczkes and Ratnieks, 2013; McCreery, 2017)。調整型は、各個体が円形に餌を取り囲み、行き詰り (デッドロック) が発生することなく素早く運搬する (Czaczkes and Ratnieks, 2013)。対照的に、非調整型では各個体が自身の好む方向への運搬を試みるため速度が遅く、長時間のデッドロックが発生する (Czaczkes and Ratnieks, 2013)。その他のタイプは前方向運搬 (Franks, 1986) や鎖状 (Peeters and De Greef, 2015) を含み、前者は効率的な運搬を行うことで知られている。本研究では調整型と非調整型の違いに着目した。

調整型の運搬には運搬方向に関する合意形成が必要とされるため、このプロセスは集団的な意思決定のモデルとして着目を集めている (Gelblum *et al.*, 2015; McCreery *et al.*, 2016)。さらに、調整型協調運搬の基本的な特徴は定量的な解析により明らかにされている。例えば、いくつかの種では、運搬に参加する個体数が増加することで運搬速度が増加すること (Buffin and Pratt, 2016; Cerdá *et al.*, 2009; Czaczkes *et al.*, 2010; Gelblum *et al.*, 2015) や、*Pheidole oxyops* の協調運搬では旋回のために必須の役割を果たす個体がいること (Czaczkes and Ratnieks, 2010) などである。Gelblum ら (2015) は *P. longicornis* の協調運搬には以下の 3 つの役割からなる、ある種の分業が存在することを示した。方向の制御、力の提供、摩擦の低減である。運搬中に餌に取り付き、新たに運搬に参加する個体は餌への接触直後の数秒間、全体 (餌の運搬) の方向を制御する。追加された個体による制御が終了すると、餌は慣性に従って進む。餌が巣に着くまで、次から次へと新たな個体が追加される。新規に追加されたアリが方向を制御する役割を受け継ぐことを繰り返すことで、運搬が成功する。

このように調整型の運搬に関しては様々な報告がされているが、非調整型の運搬に関する報告は少なく、以下にその例を示す。Traniello and Beshers (1991) は、*F. pallidifurva* では、運搬者の数と運搬速度に有意な相関はないことを示した。しかし、この研究には時間解像度や個体数に制限が存在した。先述したように非調整型の運搬の特徴として運搬中のデッドロックが挙げられるが、個体が餌を把持する位置を変更することで、デッドロックは偶然解消されると考

えられていた (Czaczkes and Ratnieks, 2013; Sudd, 1960; Sudd, 1965)。また, *Myrmica rubra* と *Formica lugubris* では, swinging と呼ばれる体の位置を調整する行動により, 摩擦を低減し障害物からの脱出を促進していると考えられている (Sudd, 1965)。その他には, *Solenopsis invicta* の運搬は行き詰まりが多く非調整型に分類され, 1 個体の場合よりも協調運搬の場合の方がより直線的に運ぶことが報告された (Wang *et al.*, 2016)。

調整型と非調整型の差異に着目した研究として, McCreery (2017) の非調整型と調整型との種横断的な比較の研究がある。彼女は運搬の軌跡のパラメータ (湾曲度と成功確率) と執着力 (個体が餌に接触している持続時間) の関係を, 調整型 (*P. longicornis*) と非調整型 (*Formica obscuripes*, *Formica pallidefulva*, *Formica podzolica*) について調べた。湾曲度は最短経路を経路の長さの合計で割った値で, 成功率は運搬が成功した試行の割合である。彼女らは執着と軌跡のパラメータの間には相関が存在することを示した。

非調整型のシステムを明らかにすることは非常に重要であると考えられる。その理由の一つは, 非調整型の運搬はデッドロックが頻発し非効率的にも関わらずさまざまな種で確認されており, 行き詰まりを解消するための何らかの機構が存在する可能性があるからである。さらに, 非調整型のシステムは調整型と比較してよりシンプルなシステムの協調運搬であり, 調整型と比較することで協調運搬の進化への理解をもたらす可能性があるからである。

本研究では, クロヤマアリ (*Formica japonica* Motschoulsky, 1866) を非調整型の協調運搬のモデルとして用いた。この種は協調運搬を行うことが知られており (Yamamoto *et al.*, 2008), フェロモンよりも視覚的な情報を巣へ帰るために用いている (Fukushi and Wehner, 2004)。まず, 定量的な特徴を明らかにするために実験を行い, 運搬に参加する個体数と運搬の速度の関係を明らかにした。協調運搬が使用される際の餌のサイズは大きい傾向にある (Traniello and Beshers, 1991) ため, 牽引する個体が重要な役割を果たすと考えられる。この牽引する個体に着目したところ, 協調運搬中に牽引個体が一時的に餌を放して餌から離脱する行動が観察された。この行動は砂漠アリの 1 個体での運搬で観察される「エサなし回転探索 (foodless search loop; *Cataglyphis fortis*)」 や 「覗き見 (peeking; *Cataglyphis velox*)」 に似ている (Pfeffer and Wittlinger, 2016; Schwarz *et al.*, 2017)。我々は *F. japonica* のこの行動を「再探索」と名付けた。先行研究の名称を採用しなかった理由は, 一時的に餌から離れる時間が覗き見 (数秒) よりも再探索 (数十秒) では長く, 再探索ではエサなし回転探索よりも軌跡が短かったためである。覗き見やエサなし回転探索の直後は再探索と同様に, 運搬の正確さが増加する。後ろ向きの運搬時のナビゲーションシステムは, 目印とするべきランドマークや太陽の方角が, 前向きに進む場合と左右逆転するため, 前向きに運搬する場合よりも難易度が高いと考えられている (Collett *et al.*, 2017)。覗き見では, 太陽コンパスの情報を更新することで正確さを増加していると考えられているが, 今回の再探索は人工的なランドマークが存在せず, 実験室内の蛍光灯下で行われた。

材料と実験方法

実験セットアップ

クロヤマアリの、1匹の女王アリと200-500のワーカーからなる2つのコロニー（AとB）を用いた。これらコロニーはありんこスポット（千葉）から購入した。各コロニーは2015年7月と2016年7月に千葉県で採取され、個体数の増加のために、130匹程度の蛹を他のコロニーから導入した。実験に使用したのはそれぞれ2016、2017年の7月から8月であり、羽化後のワーカーの寿命は約一年であるため、他コロニー由来の個体は実験時にはほぼ死滅していると考えられる（Higashi, 1979）。 $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 、光条件は昼夜12時間で飼育した。石膏を敷いたプラスチックケースを巣として用いた。実験期間を除き週に2回、ミールワームと砂糖水を与えた。縦300 mm 横100 mm 高さ200 mmのプラスチックボックスを実験場として用いた。壁を登るのを防ぐために、内側面にフルオン（Fluon PTFE, Asahi Glass Co. Ltd.）を塗布した。底面にはコピー紙を敷き、実験日ごとに交換した。巣と働きアリはインキュベーターから実験場に移し、30~60分ほどの順化させる時間を置いてから実験を行なった。実験開始時にハム（10 mm × 10 mm, 平均±標準偏差 0.14 ± 0.018 g, CGC Japan Co. Ltd. Tokyo Japan）を設置した。この大きさは1個体でも運搬できる重量である。約4倍の大きさ（20 mm × 20 mm）の餌では、協調運搬でも単独運搬でも運搬が行われなかった点に注意して頂きたい。アリと餌の動きをビデオカメラで計測した（iVIS HF R42; Canon, Tokyo, Japan）。この動画（MOV files）をQuickTime 7 Pro（Apple, Cupertino, CA, USA）を用いてTIFFのスタックファイル（10 fps 8-bit grayscale）に変換した。ImageJ 1.51p（<https://imagej.nih.gov/ij/>）を用いて餌と餌に接触しているアリの画像重心を、ある時間での餌の位置として定めた。各コロニーのサンプルサイズはそれぞれ15である。

速度

本研究では、運搬開始から巣に到達するまでの一連の行動を1試行とした。運搬能力を定量的に評価するため、運搬速度と接近速度という二つを運搬能力の指標として用いた。速度を計算する際には、ノイズを回避するため、餌の位置は1秒（10フレーム）ごとに記録した。運搬速度（mm/s）は餌の位置の変動から計算し、正の値のみを示す。対照的に、接近速度（mm/s）は餌と巣との距離が縮まる速度であり（図15a）、餌が巣の方向と反対方向に進んだ場合は負の値を示す。接近速度は運搬の正確さと運搬の力の両方を表す。餌の位置の変動を観測する1秒間（10フレーム）の、餌と接触している個体数（餌の上に乗っている個体は除く）の中央値を、ある時間の速度に対応する運搬者数とした。1試行あたりの各運搬者数での速度の代表値として中央値を用いた。

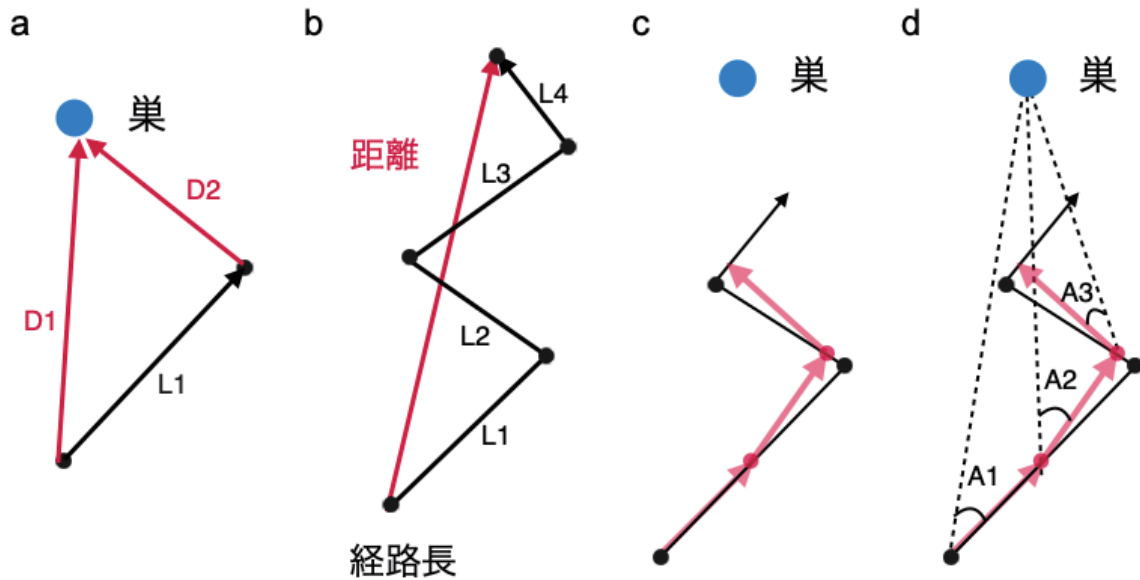


図 15 (a) 接近速度は D1 と D2 から計算する。運搬速度は L1 から計算する。(b) 移動距離はある時間内での最初の時点と最後の時点の位置の変位であり、経路長は全ての経路の長さの合計 ($L1 + L2 + L3 + L4$) である。(c) 5 秒間の移動経路を固定長 0.5mm で再サンプリングする。(d) 再サンプリングした経路からを用いて、巣の方向と進行方向のなす角を求める。(Hisamoto *et al.*, 2019 の Figure S1 を一部改変)

再探索

餌を後方に引いている個体（牽引個体）が以下の行動を行う様子がしばしば観察された。①牽引個体が一時的に餌から離れる②餌の周囲を歩き回るか、巣まで戻る③餌に戻り再度餌を掴む④運搬を再開する。我々はこの一連の行動を再探索と名付けた (Hisamoto *et al.*, 2019 Supplementary material: https://static-content.springer.com/esm/art%3A10.1007%2Fs10164-019-00626-1/MediaObjects/10164_2019_626_MOESM2_ESM.mov)。「牽引個体」は、餌が移動する方向と餌の同一の方向に接触している個体とした。牽引個体の区別は手動で行った。牽引個体が餌から離れた時点と離脱時点、餌に再度戻った時点と再接触時点とした (図 16 参照)。

この再探索により運搬の正確性が増加するか調べるために、新たに 3 種の指標を用いた。運搬距離、直進性、(巣に対する) 角度誤差である。“trajR” (McLean and Skowron Volponi, 2018) を用いて、これらの指標を餌から離れる直前 (離脱時点) の 5 秒間と、餌を再度把持する直前 (再接触時点) してからの 5 秒間とで比較した。運搬距離は、観測開始した時点での位置と 5 秒後の位置との間の距離である (図 15b)。直進性は、5 秒間の全軌跡の長さで、運搬距離を割った値であり、値の範囲は 0 から 1 である。完全に直進した場合は 1 となる。角度誤差は、以下の方法で計測した。①5 秒間の軌跡を固定した長さ (0.5 mm) ごとに再サンプリングする (図 15c)。②巣の位置と再サンプリングしたあるステップでの餌の位置、巣の位置とその次のステップでの位置、これらのなす角を求める (図 15d)。③軌跡のすべてのなす角 (図 15d では A1, A2, A3) の中央値を、ある再探索における角度誤差の代表値とした。角度誤差を求めるときのみ、再サンプリングするために軌跡の全長が十分でない (2 mm 未満) データを除いた。

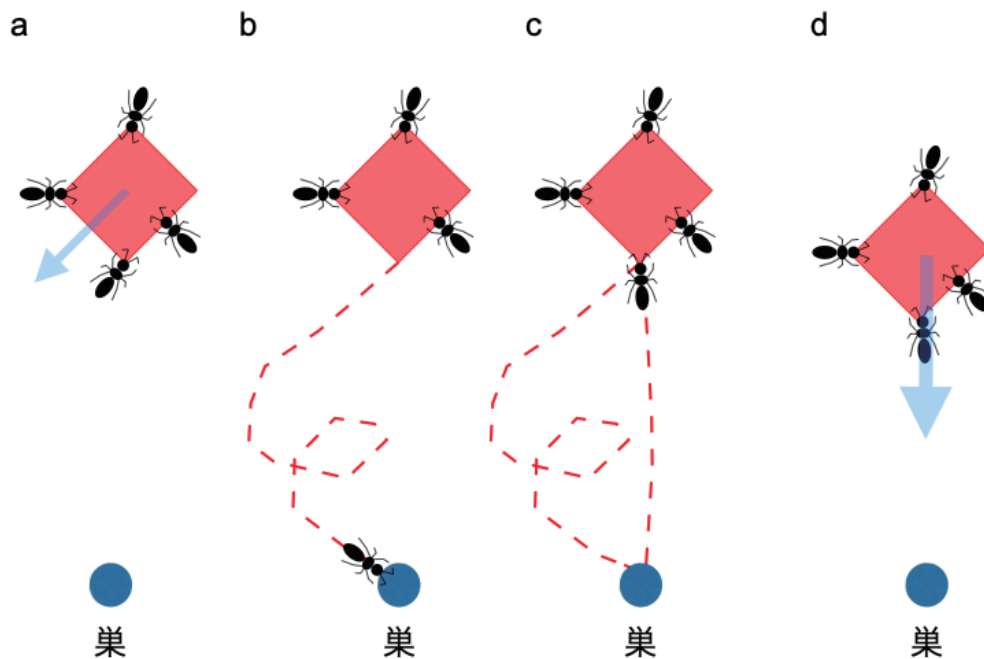


図 16 (a) 餌を牽引している個体が餌から離れる(離脱時点)。(b) 餌の周囲や巣の付近を探索する。(c) 牽引個体が再度餌を把持する(再接触時点)。(d) 巣の方向に離脱時点以前より正確に運搬する。

統計解析

全ての統計処理は R ver. 3.6.1 (<https://www.r-project.org/>) を用いて行なった。運搬速度と接近速度、運搬者の数の関係を求めるため、我々は“lme4” (Bates *et al.*, 2015) を用いて線形混合モデル (LMM) によるフィッティングを行った。データに適したモデルの選択は step-down approach (step function of lmerTest package) を用いた。接近速度と運搬速度を説明変数とし、「運搬者数」、「コロニーの種類 (A or B)」を固定効果とした。相互作用項として「コロニーの種類 × 運搬者数」を用いた。ランダム効果として「試行番号」を用いた。

接近速度と運搬速度が再探索前後で変化するかを検証するため、Wilcoxon signed rank test を “exactRankTests” (Hothorn and Hornik, 2017) を用いた。さらに、角度が同一分布に基づくものかを調べるために、Watson-Wheeler test を “circular” (Agostinelli and Lund, 2017) を用いた。正規性の検定には Shapiro-Wilk test を ($p > 0.05$) を基準に行った。

結果

運搬者数と速度の関係

前述したように調整型の協調運搬は運搬者数の増加に伴い運搬速度が加速する傾向にある (Buffin and Pratt, 2016; Cerdá *et al.*, 2009; Czaczkes *et al.*, 2010; Gelblum *et al.*, 2015) そこで、運搬速度、接近速度と運搬者数の関係を求めた (図 17 表 1,2)。接近速度は、コロニー A の場合でのみ運搬者数に依存して接近速度が増加している傾向が示された (図 17a 表 2)。図 17b

に示すように、運搬速度は個体数に依存せず、ほぼ一定であった。この結果に関する再探索の影響については後述する。

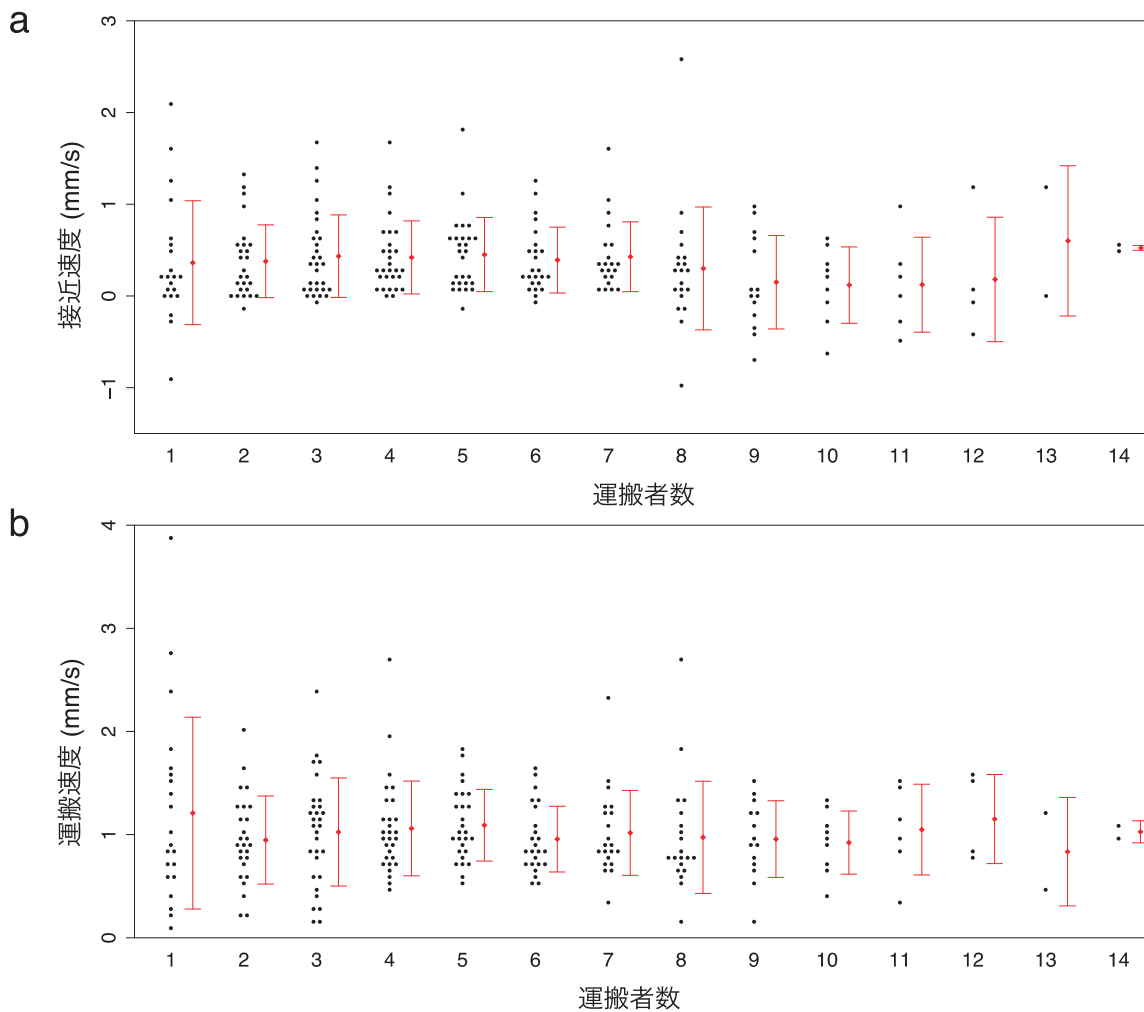


図 17. 運搬者数と接近速度と運搬速度との関係。(a)接近速度, (b)運搬速度。プロットは各試行の中央値。運搬者数は 1~14, データ数はそれぞれ=21, 26, 30, 29, 27, 24, 21, 20, 14, 9, 6, 4, 2, 2。赤プロットは平均値, 赤線は標準偏差。(Hisamoto *et al.*, 2019 の Figure 1 を一部改変)

表 1. 運搬速度の線形混合モデル(LMM)の結果。パラメータの詳細は統計解析にて記載

固定効果						ランダム効果	
パラメータ	推定値	SE	df	t 値	p 値	パラメータ	SD
切片	1.14988	0.10649	116.97948	10.798	< 0.001	残差	0.4127
運搬者数	0.02501	0.02105	225.32782	1.188	0.236	試行番号	0.2177
コロニー*	-0.30134	0.14395	103.67551	-2.093	0.0388		
運搬者数× コロニー**	-0.01785	0.02402	223.69907	-0.743	0.4583		

*カテゴリカル固定効果。コロニーA ではコロニー= 0;コロニーB ではコロニー= 1。

** 相互作用項。

表 2 接近速度の線形混合モデル(LMM)の結果。パラメータの詳細は統計解析にて記載。

固定効果						ランダム効果	
パラメータ	推定値	SE	df	t 値	p 値	パラメータ	SD
切片	0.34537	0.10436	114.01742	3.309	0.00125	残差	0.4138
運搬者数	0.05604	0.02102	225.55528	2.665	0.00825	試行番号	0.2008
コロニー*	-0.01611	0.14078	99.90439	-0.114	0.90914		
運搬者数× コロニー**	-0.06664	0.02400	223.73012	-2.776	0.00597		

*カテゴリカル固定効果。コロニーA ではコロニー= 0;コロニーB ではコロニー= 1。

** 相互作用項。

再探索

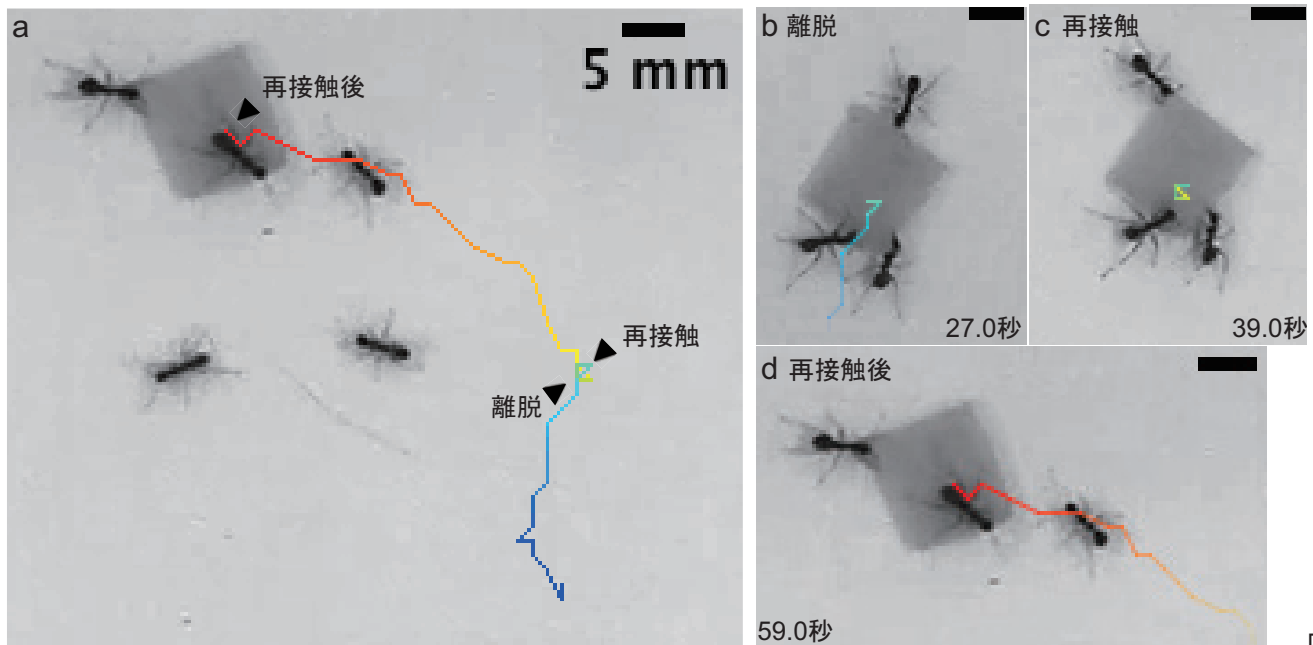


図 18.

再探索の発生前後の餌の移動の軌跡。(a)全時間の軌跡。(b) 離脱時点の軌跡。(c) 再接触時点の軌跡。(d) 再接触後の軌跡。b~c では 20 秒前までの餌の移動の軌跡が表示されている。スケールバーは全て 5mm である。

図 18 で示したように、再探索の前（離脱時点前）の軌跡よりも再探索後（再接触時点より後）の軌跡は長いため、再探索により運搬の速度が上昇していることが予想される。また、再探索は *C. velox* の覗き見、*C. fortis* のエサなし回転探索と似ている。前述したように、これらの行動は、運搬の正確さを上昇させる。そのため、再探索により誘導する個体は経路情報を更新して、運搬の速度を上げ、運搬の正確さを改善すると推測した。この推測を確かめるため、再探索前後の接近速度と運搬速度を調べた（図 19）。図 19 から、離脱直前に速度が緩やかに減少していることがわかる。実際に、離脱時点前後の 5 秒間の速度の比較では有意な差があった（Wilcoxon signed-rank test：運搬速度： $V = 676, p < 0.001$, 接近速度： $V = 479, p < 0.001$ ）。再接触の直後に両速度は上昇し（Wilcoxon signed-rank test：運搬速度： $V = 32, p < 0.001$; 接近速度： $V = 265, p < 0.001$ ）、その後緩やかに下降している。因果関係は不明だが、速度が減少した後に再探索が起きる性質があることがわかる。

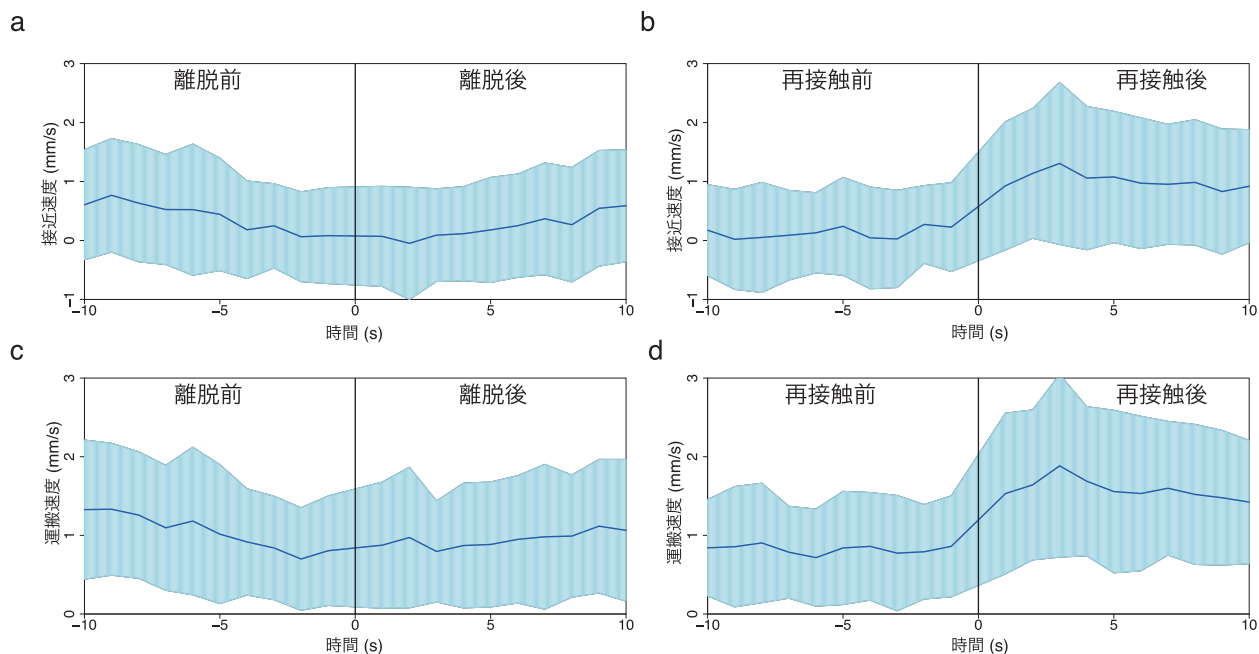


図 19. 離脱前後 10 秒の (a) 接近速度と (c) 運搬速度。再接触前後 10 秒の (b) 接近速度と (d) 運搬速度。青線は平均値を水色の帯は標準偏差を表す。25 試行で 80 回の再探索が発生した。(Hisamoto *et al.*, 2019 の Figure 2 を一部改変)

離脱時点の直前と再接触時点の直後で運搬の正確さが上昇しているかをより詳しく調べるために、運搬距離、直進性、(巣への) 角度誤差を比較した。その結果、運搬距離、直進性ともに離脱時点の直前よりも再接触直後の方が有意に高い値をとることが明らかになった (図 20 ; Wilcoxon signed rank test : 移動距離 : $V = 2534$, $p < 0.001$, 直進性 : $V = 2728$, $p < 0.001$)。さらに、角度誤差も、離脱時点の直前と再接触時点の直後では異なる分布であるが明らかになった (図 21 ; Watson-Wheeler test : $W = 22.086$, $p < 0.001$)。

ある牽引個体による再探索後の運搬中に、偶発的に他の牽引個体が再探索を完了して運搬を再開し、再探索を行なった個体 (再探索個体) が同時に 2 匹餌に接触する場合がある (Hisamoto *et al.*, 2019 Supplementary material : https://static-content.springer.com/esm/art%3A10.1007%2F10164-019-00626-1/MediaObjects/10164_2019_626_MOESM3_ESM.mov)。再探索による改善効果が重複して働くのかを調査するために、先述の 3 種類の指標を用いて、同時に再探索が起きた場合 (二重再探索) と単体で再探索が発生した場合を比較した。その結果、運搬距離と直進性では有意な差がないことが明らかになった (図 20 ; Wilcoxon rank sum test : 移動距離 : $W = 103$, $p < 0.2843$, 直進性 : $W = 141$, $p = 0.8167$ 。図 21 ; サンプル数が不十分であったため Watson-Wheeler test は行えなかった)。

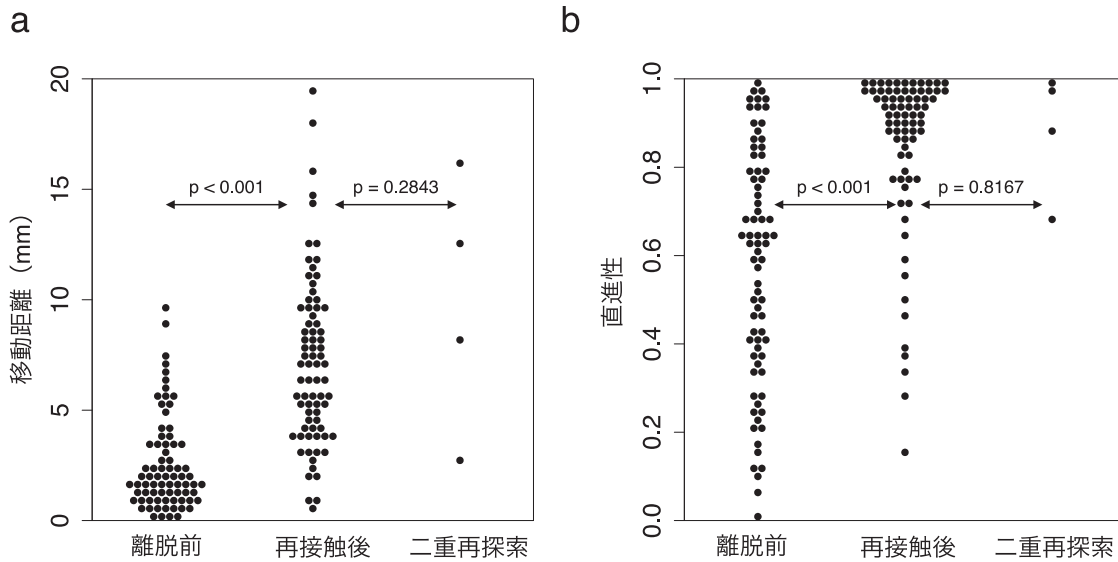


図 20, 離脱前 5 秒と再接触後 5 秒, 再探索が重複した場合の再接触後 5 秒後の各指標。データ数はそれぞれ 76, 76, 4。(a) 移動距離と(b) 直進性。再探索が重複する場合との比較は Wilcoxon rank sum test を, それ以外では Wilcoxon signed rank sum test を用いた。(Hisamoto *et al.*, 2019 の Figure 3 を一部改変)

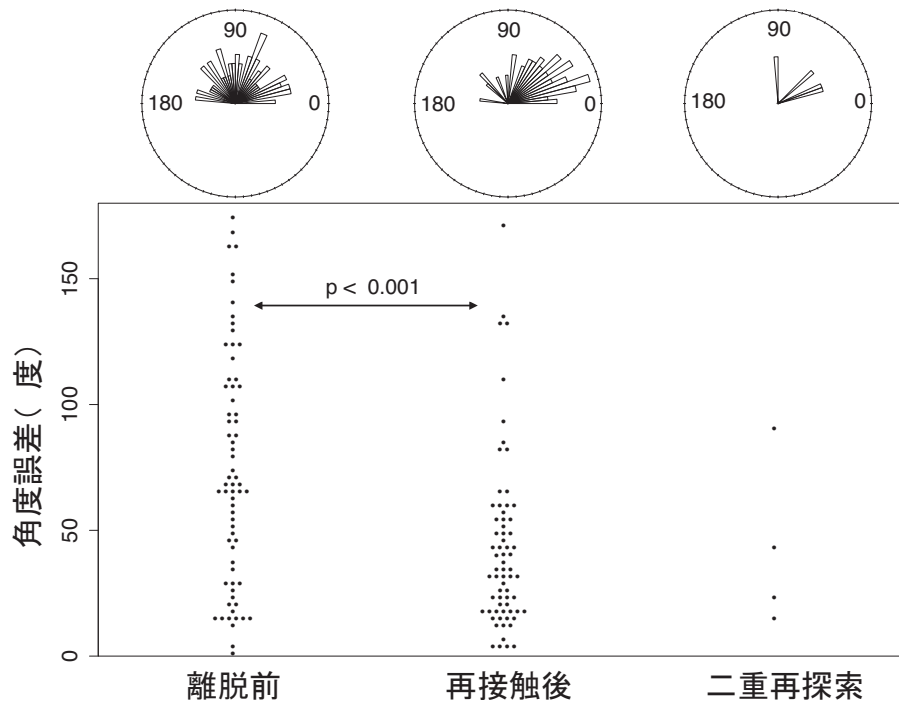


図 21. 離脱前 5 秒と再接触後 5 秒, 再探索が重複した場合の再接触後 5 秒後の巣の方向に対する角度誤差。データ数はそれぞれ 68, 68, 4。検定は Watson-Wheeler test を用いた。再探索が重複する場合はサンプル数が不十分であったため Watson-Wheeler test は用いることができなかった。(Hisamoto, *et al.* 2019 の Figure 4 を一部改変)

巣と離れた位置ではより詳細な探索が必要となるという仮説に基づき, 巣までの距離と牽引個体が餌から離れている時間を調べた。しかし, 巣までの距離と再探索にかかる時間に相関はなかった (図 22 ; Kendall's test ; $\tau = 0.0038, Z = 0.049862, p = 0.9602$)。

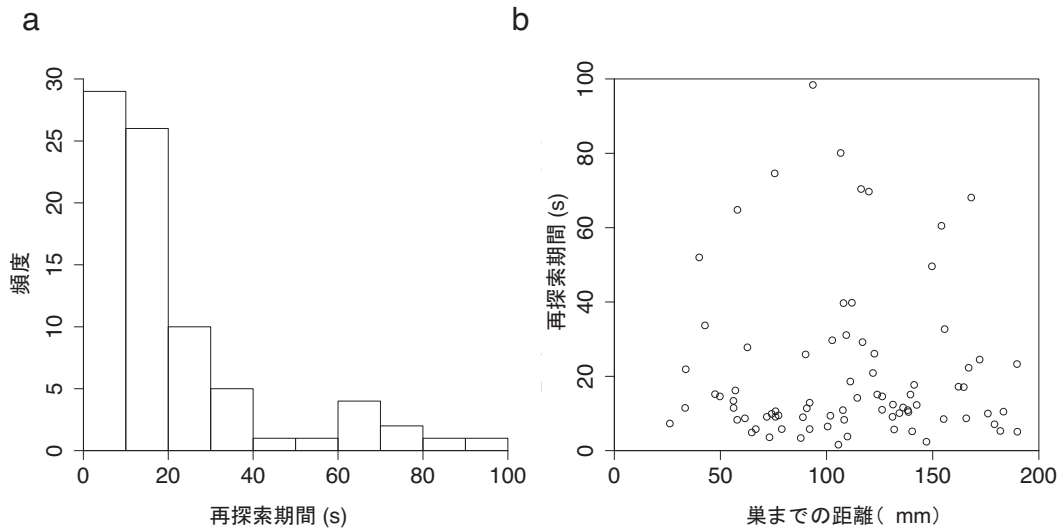


図 22. (a) 離脱から再接触までの時間の分布 (20.8 ± 20.7 ; mean \pm SD) (b) 離脱直後の巣までの距離と離脱から再接触までの時間。(Hisamoto *et al.*, 2019 の Figure 5 を一部改変)

再探索にかけた時間が長い場合には個体が得られる経路の情報量が増加し、保持している情報量が多い場合より正確かつ力強く運搬する、という仮説を立てた。この仮説を検証するために、再探索の期間と移動距離、直進性、進行方向の角度の誤差との関係を調べた (図 23)。しかし、移動距離、直進性と再探索の期間の間に有意な相関はなかった。(図 23; 移動距離: Kendall's test; $\tau = 0.0668$, $Z = 0.8522$, $p = 0.3941$, 直進性: Kendall's test; $\tau = 0.1076$, $Z = 1.373$, $p = 0.1699$ 。角度の誤差: 角度データと線形データのため相関は導けない)

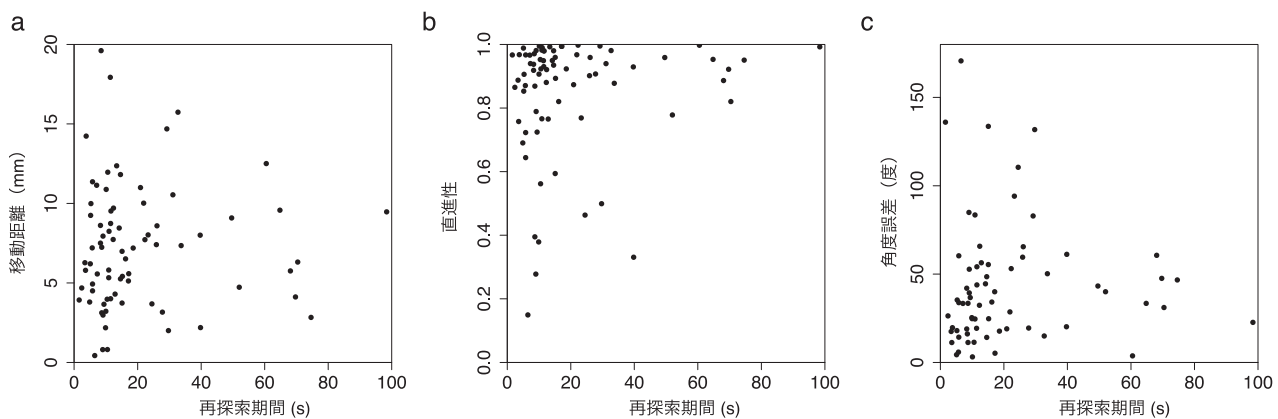


図 23. (a) 移動距離と離脱から再接触までの時間。(b) 直進性と離脱から再接触までの時間。(c) 進行方向の角度誤差と離脱から再接触までの時間。

再探索が速度の個体数依存性に与える影響

シミュレーション

前述したように、コロニーAでは個体数の増加に伴い接近速度が増加するという結果が示された。しかし、実際に運搬に参加する個体が増加するごとに運搬の正確さと速度が増加するとは限らない。なぜなら、再探索は速度の個体数に依存して速度が増加しているようにデータ上

はみえる潜在的に効果があるからである。この効果を検証するため、以下のようなシミュレーションを行った。運搬中の状態は、牽引個体が運搬に参加している接触期と牽引個体が再探索のために餌から一時的に離脱する離脱期に分かれる(図 24a)。① n 個体の(再探索を行わない)通常個体と 1 個体の牽引個体で構成された運搬者のグループが餌を運搬し、各試行で必ず一回再探索が発生し、離脱期が生じる。②接触期では接近速度は 3 mm/s で運搬者数は $n + 1$ 、離脱期は再探索時に牽引個体が離れている間の接近速度は 1 mm/s で運搬者数は n である。③運搬者数 n で接近速度が 1 mm/s、運搬者数 $n + 1$ で接近速度が 3 mm/s の 2 つのデータが 1 回の試行で得られる。 n は平均値 (μ) が 4、標準偏差 (σ) が 1 の正規乱数 $N(\mu, \sigma)$ を、床関数を用いて整数にした値を元に以下の式 12 で計算した(図 24b)。

$$n = [N(\mu = 4, \sigma = 1)] + 1 \quad (12)$$

このシミュレーションを 1000 回行ったのちの、接近速度と運搬者数との関係を示したものが図 24c である。運搬者数に依存して速度が上昇するというルールを導入していないにも関わらず、接近速度の平均値が個体数に依存して上昇しているのがわかる(図 24c)。これは、再探索がデータ構造に潜在的に影響を与えていることを示唆している。

運搬者数から再探索個体の数を除くと速度の運搬者数依存性が失われる

再探索をしている個体の数を運搬者数から除外して再度線形混合モデルによる解析を行い、先述した再探索の効果を検証したところ、コロニー A でも接近速度の運搬者数に依存した上昇があるとは言えなかった(図 25, 表 3)。この結果から、再探索の与える潜在的な効果により、コロニー A の運搬者数依存の接近速度の上昇が発生した可能性が示唆された。

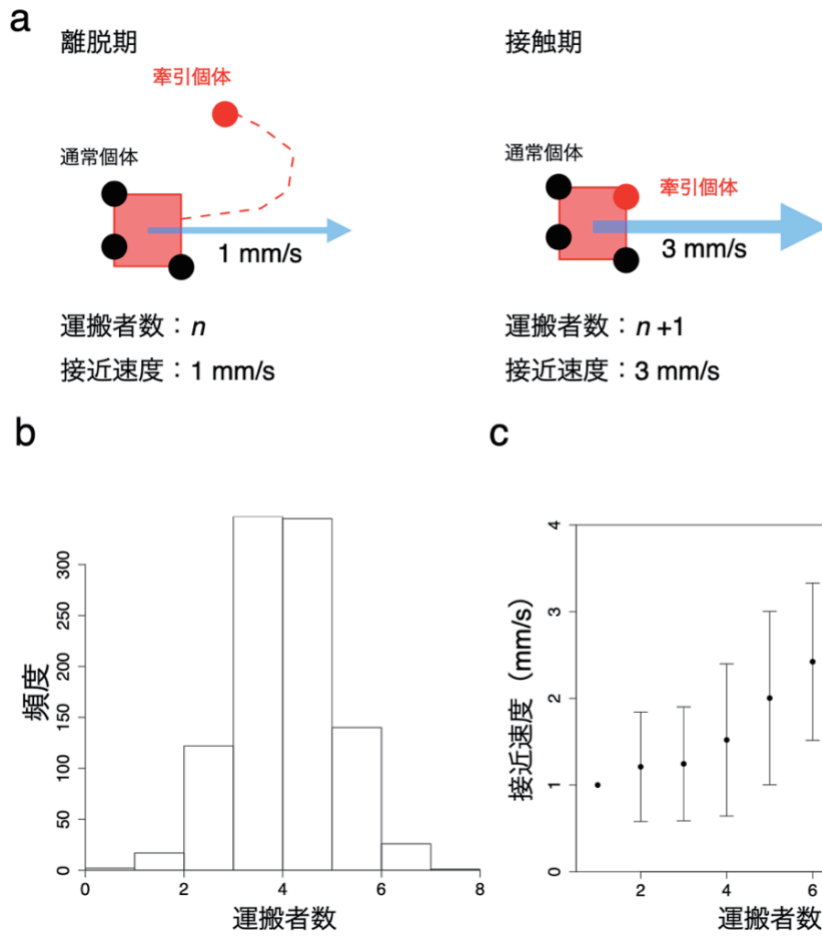


図 24. (a)シミュレーション時の二つの状態。離脱期:牽引個体が再探索のために餌から離脱している状態。接触期:牽引個体が運搬に参加している状態。(b)通常個体の個体数の分布。(c)再探索が発生する場合のシミュレーションにおける接近速度と運搬者数の関係。プロットは平均値, 線分は標準偏差。(Hisamoto *et al.*, 2019 の Figure S3 を一部改変)

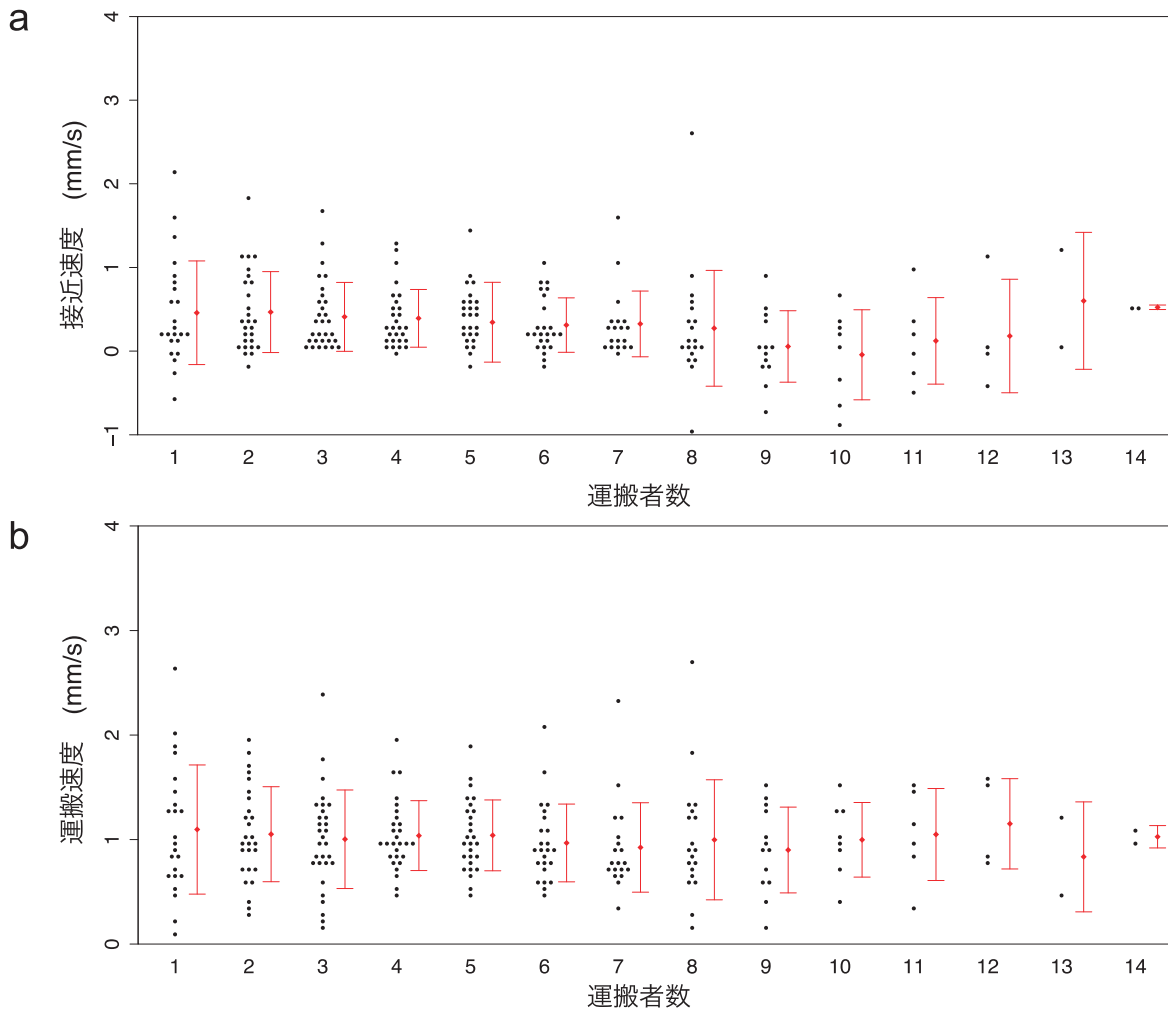


図 25. 運搬者数と接近速度と運搬速度との関係。(a) 接近速度 (b) 運搬速度。プロットは各試行の中央値。運搬者数は 1~14, データ数はそれぞれ 23, 27, 30, 28, 27, 24, 19, 19, 13, 8, 6, 4, 2, 2。赤プロットは平均値, 赤線は標準偏差。(Hisamoto *et al.*, 2019 の Figure 6 を一部改変)

表 3 運搬速度の線形混合モデル(LMM)の結果。パラメータの詳細は統計解析にて記載

固定効果						ランダム効果	
パラメータ	推定値	SE	df	<i>t</i> 値	<i>p</i> 値	パラメータ	SD
切片	1.0945	0.09744	99.85546	11.233	0.00125	残差	0.3566
運搬者数	0.02974	0.01874	219.7031	1.587	0.114	試行番号	0.2215
コロニー*	-0.20499	0.13083	85.59356	-1.567	0.121		
運搬者数× コロニー**	-0.02901	0.02121	218.12392	-1.368	0.173		

*カテゴリカル固定効果。コロニーA ではコロニー= 0;コロニーB ではコロニー= 1。

** 相互作用項。

表 4 接近速度の線形混合モデル(LMM)の結果。パラメータの詳細は統計解析にて記載

固定効果						ランダム効果	
パラメータ	推定値	SE	df	<i>t</i> 値	<i>p</i> 値	パラメータ	SD
切片	0.50250	0.1067	130.9	4.708	< 0.001	残差	0.4364
運搬者数	-0.00013	0.0225	224.7	-0.006	0.99500	試行番号	0.1811
コロニー*	-0.11460	0.1415	111.1	-0.810	0.42000		
運搬者数× コロニー**	-0.02317	0.0255	223.6	-0.909	0.36500		

*カテゴリカル固定効果。コロニーA ではコロニー= 0;コロニーB ではコロニー= 1。

** 相互作用項。

考察

本研究では、*F. japonica* の非調整型の協調運搬の特徴を明らかにした。一つ目の特徴は、「運搬に参加する個体数が増加しても運搬速度と接近速度は上昇しない」である。二つ目の特徴は、「再探索行動が運搬の正確さを上昇させている」である。再探索は以下のような一連の行動である。①接近する速度が減少する②牽引している個体が餌から離れる③餌の周囲探し正しい経路を発見する④餌に戻る⑤餌を再度に運搬する。そして、接近速度のわずかな運搬者数依存性は、再探索を行う個体の存在が持つ潜在的な効果であることを明らかにした。これらの結果は、*F. japonica* では、運搬者数よりも1個体が重要な役割を担うという可能性を示唆している。ただし、本研究ではその1個体が固定された役割なのか、変化するのかは明らかになっていない。これは、個体追跡を行なうことで明らかになると考えられる。

再探索によって運搬方向の正確さ (Schwarz *et al.*, 2017) に加えて、運搬距離と直進性が改善されることを明らかにした。つまり、再探索を介することで、巣の方向への正確な角度で運搬するだけではなく、より速く、より直進して運搬するように変化することが示唆された。この再探索では、一時的に個体が餌から離れて運搬が途切れてしまうため、見た目上は行き詰まりに陥っているようにみえる点に注意していただきたい。先行研究の非調整型 (*F. pallidefulva*, *F. obscuripes*, and *F. podzolica*) では接触の持続時間が短いという結果 (McCreery, 2017) が報告されたが、再探索に類似する一時的に餌からの離脱する行動により、接触が途切れた結果かもしれない。なお、再探索で1例だけ、協調運搬中に一時的に1個体で運搬しているタイミングで再探索が発生した。

今回の *F. japonica* の再探索と *C. velox* の覗き見を比較すると、離脱する時間が覗き見では数秒間であったのに対して再探索に費やす時間は数十秒と長かった (Schwarz *et al.*, 2017)。本実験で *F. japonica* が用いることができる有力な視覚の手がかりは実験室内の蛍光灯の光で、その他のキューとしては巣周辺の炭化水素の勾配が考えられる (Sturgis *et al.*, 2011)。実験室内実験であった今回の研究とは対照的に、*C. velox* を用いた実験では野外の太陽光下で行われている。また、本実験では巣までの距離が 0.3m 以内であるのに対して、*C. velox* の実験では数 m 以上巣との距離があった (Schwarz *et al.*, 2017)。このように、実験条件に大きな違いがあるため、離脱する時間の差が種の違いに起因するものか、実験条件の違いによるものかは不明である。ただし、再探索や覗き見などの「餌からの一時的な離脱」は実験環境が大きく異なるにも関わらず、共通して発生している行動である。そのため、後ろ向きに運搬している最中に一時的に餌から離れて情報を得る行動は、用いる情報に依存しない一般的な行動であることが考えられる。

F. japonica の非調整型の運搬と *P. longicornis* の調整型運搬の共通点と差異について記述する。*P. longicornis* の調整型の協調運搬では経路情報を持った新規に追加される個体が、グループ全体を数秒間リードすることが知られている (Gelblum *et al.*, 2015)。そして、次々と新たに動員された個体がリードすることで巣にたどり着く。連続的か離散的かの違いはあるが、*F. japonica*

でも *P. longicornis* でも個体の持つ情報が協調運搬のシステムに関わっているのは共通している。しかし、*P. longicornis* の場合は、協調運搬中にフェロモンを用いるという報告がある (Fonio *et al.*, 2016)。*P. longicornis* の調整型の協調運搬が連続的に運搬を行えるのに対して。*F. japonica* の非調整型の断続的であるという違いが発生した原因はフェロモンという外部情報の有無によるのかもしれない。

F. japonica の協調運搬では、個体数の増加は速度の上昇に寄与せず、運搬方向の改善も牽引する個体の再探索により行われている。牽引個体以外の個体が運搬に参加して、運搬者数が増加する生態学的意義は何だろうか。動員、防衛、もしくはその両方に関与していることが考えられる。動員は集団採餌（協調運搬だけでなく）ではもっとも一般的な行動で、餌の量に応じて運搬者の数を調節すること報告されている (Hölldobler and Wilson, 1990)。また競合者に対する防衛は最も重要な役割かもしれない (Czaczkes *et al.*, 2010; Traniello and Beshers, 1991)。*F. pallidefulva* では、個体数の増加に伴い競合に対する防衛能力が上昇することが示唆されている (Traniello and Beshers, 1991)。また、*P. longicornis* ではエスコートと呼ばれる直接は運搬に関与しない個体が存在し、これらの個体は生きている餌の逃走を防ぐ (Czaczkes *et al.*, 2013)。*F. japonica* では、再探索中の牽引個体が餌から離れる時間中に、餌の奪取を防ぐ役割を牽引個体以外の運搬者が担っているかもしれない。

第四章 総合議論

集団行動には個体間の差異が重要

二章や三章などの現象に見られる同一タスク内の分業や個体差は近年着目されつつある。二章で記述した鍵個体 (Modlmeier *et al.*, 2014) もその一種である。このような個体の存在は無脊椎動物から人間まで、様々な階層の生物集団で観測される。このシステムの特徴は、非線形的に少数派の意見や意思が増幅される機構、もしくは多数派の意思が抑制されるような機構が必要な点である。Modlmeier ら (2014) は、鍵個体が特別である期間がどの程度なのかは現象により大きく異なり、あるイベントで一回のみの場合もあれば、生涯に渡り続く場合、時間や経験とともに変化する場合もあると述べている。本論で述べた現象においても、実験で観察された個体差がどの程度持続するか、あるいは変化するのかは今後検討する余地がある。また、身体的な構造が変化しない内勤、外勤などで特化する役割の決定や、役割を変化させる要因としては、時間的な変化 (齢分業) や学習が考えられている (齢分業に関しては Oster and Wilson, 1978, 学習の影響は Ravary *et al.*, 2017; 齢分業と学習の両方の影響は Tripet and Nonacs, 2004, 学習の影響のモデルは Theraulaz *et al.*, 2008)。鍵個体という表現を使わない場合でも、個体差 (もしくは集団の不均一性) の重要さは認識されつつある。特に del Mar Delgado ら (2018) による集団運動における個体差の重要性を説明し、個体差を導入した集団運動のモデルを紹介した総説が参考になる。

個体差を前提とするシステムでは各役割の個体の割合が重要である。例えば二章の集合形成の場合、シミュレーションから自発的に静止する個体の数が多すぎると集合が分散することが示された。現実系でも、自発静止個体が多数を占めると、集合の核が分散してしまい、小規模な集合が多数形成されることが予想される。三章の協調運搬では、もし牽引個体が多すぎる場合には、個体同士の引っ張り合いが発生してむしろ効率が悪くなる可能性がある。

個体間の差異と少数性効果

自己組織化による集団行動の解釈では、集団行動に参加する個体が均質であるという仮定が存在する。なぜなら、生物における自己組織化の概念では、特殊なリーダーやコントローラーの存在を否定している場合が多いからだ (詳しくは Camazine *et al.*, 2011 を参照)。しかし、実際には、二章の研究で示したような少数の個体が全体を制御している集団行動のシステムは少なくなく、全ての個体が均質であるという仮定に基づいて実験や解析、観察を設計することは妥当ではない。しかし、集団行動に参加する全ての個体の全ての行動の追跡は、画像解析技術が発達した現在でも現実的ではなく、全個体の全行動を追跡した場合でも集団行動に重要な「個体差」が発見できるとは限らない。むしろ、全体の情報量が多すぎることで重要な性質や特徴が埋没する恐れもある。

そこで、個体間の差異を前提とした状態で集団行動のメカニズムを解明するためのアプローチとして、小スケール（少数個体）での実験を提案する。この実験手法は、生化学や分子生物学分野で着目を集めている少数性効果という概念と関連している（図 26 に例を示した）。少数性効果は、同一濃度でも系の大きさ（分子数）により挙動が大きく変化するという現象で、系が大きい場合には平均値周りのゆらぎに過ぎないノイズが、系が小さくなるとダイナミクスを大きく変化させる（双安定性の出現など）効果である（モデルの初出は Togashi and Kaneko, 2001）。この効果の応用は化学反応だけにとどまらず、Biancalani ら（2014）は Ohkubo ら（2008）のモデルを元に、序論などで触れたフェロモンの経路形成の Y 字分岐問題を各経路に存在する個体を分子に見立てて自己触媒反応としてモデル化した。このモデルは、全個体数が少ない場合には個体が集中する経路が交代する双安定性が発生するが、個体が多い場合では発生しないことを示した。また、経路が交代するまでの時間から双安定性が発生する個体数が推測できることを明らかにした。これらから、現実系でも少数個体で実験する場合、定量的なデータにある種の歪みや双安定が出現すると考えられる。実際に、本論文の二章に記した研究では、個体数を 1~8 個体に制限した結果、ほぼ全ての個体が集合に参加する状態と全個体が運動状態の双安定が観察された。この実験を 100 個体以上の大きなスケールで行なった場合には、安定した集合が発生すると考えられ、実際に *L. niger* でもその傾向が観察された (Depickère *et al.*, 2004a)。このように、個体差が存在するアリの集団行動の解明には、少数性効果を考慮した実験が有効に働く可能性がある。加えて、少数で実験を行うことで定性的な個体の行動の観察が行いやすくなる。

二章で扱ったアリの集合現象は、自発的に静止する個体（としない個体）という個体差や、集合に接触することで静止する性質などを考えると、2 状態を遷移する自己触媒反応とみなすことが可能である。そこで、先述した少数性効果を考慮したモデル化を行うことで、アリの集合形成と崩壊の過程を予測することや、集合が安定して維持される個体数を予測することが可能となる。さらに、このモデルの結果を元に追加で実験を行い、遷移の確認やモデル上のパラメータとの整合性を確認することができる。本論文の執筆時点では、アリで少数性効果を導入したモデルとそのモデルに対応する実験の例はなく、実験の系自体もシンプルなため、一つのモデルケースとなり得ると考えられる。

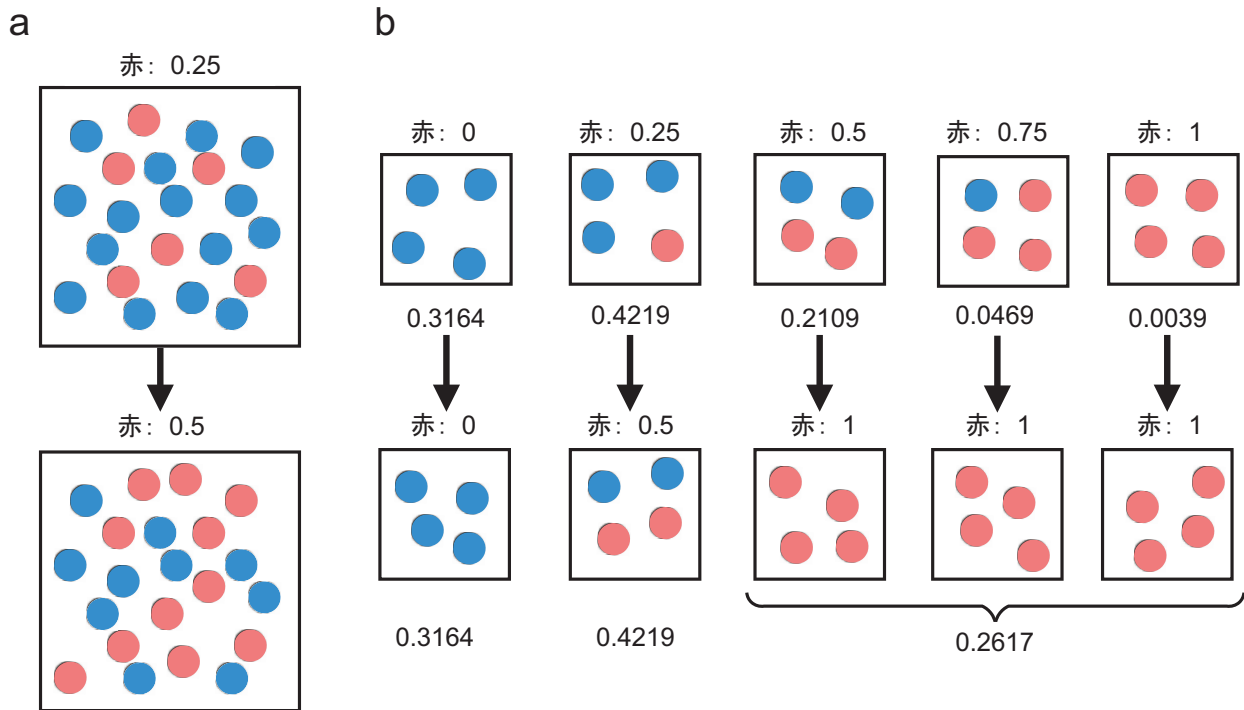


図 26. 少数性効果の例。赤丸の存在確率は $1/4$ ，青丸の存在確率は $3/4$ 。赤丸は 1 つにつき 1 つの青丸を赤丸に変化させる。(a) 丸の総数が 20 の場合，変化後の赤丸の割合は 0.5 前後に収束する。(b) 丸の総数が 4 の場合。下の数値は各パターンが発生する理論的な確率。赤丸の割合が 0 や 1 の場合が出現するのが特徴である。

アリの協調運搬の発達

三章では，クロヤマアリの非調整型の協調運搬に関する定量的な解析の結果を述べた。この解析結果から，非調整型の協調運搬の特徴がどのような行動や性質に起因するかが明らかになった。本節では 1 個体での運搬や調整型の協調運搬の過去の知見と今回の解析結果から得られた知見とを合わせて，アリの協調運搬の各種の特徴やその発達について考察を行い，今後の研究の発展について議論する。

1 個体による運搬

まず，1 個体での運搬の特徴について述べる。餌の重量が小さい場合は，餌を顎で掴み持ち上げて（体の向きに対して）前方向に運搬する（Bernadou *et al.*, 2016）。これに対して餌の重量が大きい場合は，餌を顎で掴み引きずり，後方向に運搬する。運搬する力（運搬物の重量 \times 運搬の速度）は個体の大きさ（重量）が増加するにつれて増加する（Bernadou *et al.*, 2016）。ただし，個体の大きさの増加に応じた運搬力の増加は非線形である。また，個体の大きさが増加するにつれて，持ち上げと引きずりの切り替えが発生する餌の重さも大きくなる。

1 個体が移動する（餌の運搬を含める）際のナビゲーションは、様々な環境中の情報（キュー）と個体内に蓄積された情報を用いて自身の現在位置を把握し、目標の位置（巣もしくは餌）を推定する（Collett and Collett, 2000; 2017）行動である。視覚を用いた手がかりでは偏光（Rossel and Wehner, 1986）、太陽の位置（Körding *et al.*, 2007）、水平線（スカイライン：Graham and Cheng, 2009）、目標物（ランドマーク：Wehner, 2003）などがあり、個体内に蓄積された情報は歩数（Wittlinger *et al.*, 2006）から推定した移動距離である。空間を把握するために用いる環境中の情報には状況に応じて重みづけがされ、状況や環境に応じて適したものをを用いることが可能である（Wehner *et al.*, 2016）。

協調運搬との関連で重要な点は、後方向に運搬している際にしばしば餌から離れて方向の確認などを行う点である（詳しくは三章を参照）。後方向での運搬は餌を引きずるため、地面の状態や餌の形状の影響を受けて、アリが運搬しようとする方向と餌の進行する方向が一致しない。このズレの修正のために、餌から離れて周囲の探索や情報の再獲得が必要となると考えられる（図 27a）。

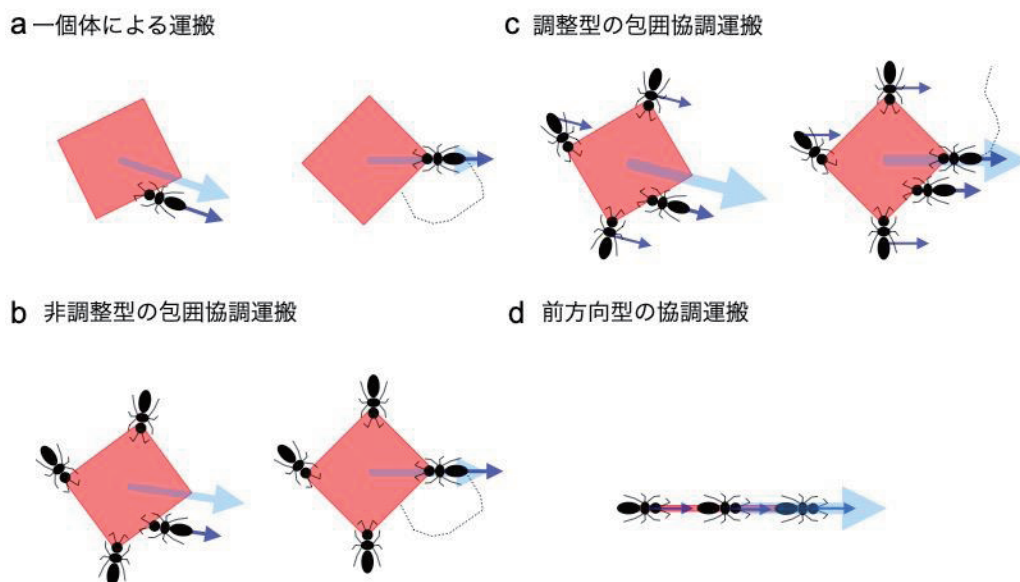


図 27. 運搬の型。(a)1 個体での運搬。運搬方向の修正のために、一時的に餌から離れる。(b)非調整型の包囲協調運搬。運搬に直接寄与しているのは 1 個体であり、餌から一時的に餌から離れることで運搬方向の情報の更新を行う。(c)調整型の包囲協調運搬。運搬に参加している複数の個体が運搬方向を揃えることで、1 個体よりも大きい力で運搬する。新たに運搬に参加する運搬方向の情報を保持している個体が運搬を主導する。(d)調整型の前方向協調運搬。棒状の餌を跨いで運搬するため、各個体の運搬方向が自然と揃い、1 個体よりも大きい力で運搬する。

非調整型の包囲協調運搬

クロヤマアリを含む、非調整型の協調運搬の特徴を整理して記述する。非調整型の協調運搬は Czaczkes と Ratnieks (2013) により、しばしば行き詰まりに陥る遅い運搬であると特徴づけ

られている。実際に、三章で述べたように、クロヤマアリでは個体数が増加しても運搬の速度が上昇しない。これは非調整などの分類が整理される以前の研究でも報告された内容と一致している (Traniello and Beshers, 1991)。さらに、再探索と名付けた「運搬をリードする個体が運搬中に一時的に餌から離脱する行動」を介して、全体の運搬の正確性が改善し速度が増加することが明らかになった。再探索は、先述した1個体の後方向への運搬で観察される一時的な離脱と類似していた。一時的に運搬をリードしていた個体が離脱するため、再探索中の運搬の速度は一時的に低下する。この一時的な速度の低下は行き詰まりのようにも(定性的には)みえる。そのため、クロヤマアリ以外の種の新調整型の協調運搬で、行き詰まりであると判断されていた行動の中には再探索が含まれている可能性がある。さらに、この再探索を行った個体が2個体の場合の運搬の正確性や速度は、再探索した個体が1個体の場合のそれと差異はなかった。そのため、単純に複数個体が同時に運搬するだけでは運搬速度は増加しない。

運搬者数が増加しても運搬の速度は変化しないことから、非調整型の協調運搬は1個体での運搬の延長である可能性が高いと言える。つまり、非調整型の協調は、運搬をリードする1個体に餌と接触しながらも運搬には直接寄与しない複数の個体により行われている(図 27 b)。ただし、再探索中のリーダーの一時的な離脱時に餌を防衛することで、運搬に直接寄与しない個体も間接的に寄与している可能性はある。実際に、運搬中の個体数が増加することで餌の防衛がうまくいく確率が上昇することが報告されている (Traniello and Beshers, 1991)。

調整型の包囲協調運搬

調整型の包囲協調運搬は、途切れることがほとんどない速く滑らかな運搬として特徴付けられている (Czaczkes and Ratnieks, 2013)。定量的にも、運搬速度が運搬者数に応じて頭打ちはあるが増加する (Buffin and Pratt, 2016; Cerdá *et al.*, 2009; Czaczkes *et al.*, 2010; Gelblum *et al.*, 2015)。この結果は、調整型は非調整型と異なり、複数の個体が運搬に直接的に寄与していることを示唆している(図 27 c)。クロヤマアリの再探索する個体が複数いる場合で示されたように、単純に複数個体が同時に運搬するだけでは運搬速度は増加しない。そのため、調整型の協調運搬では、餌の進行方向に対して様々な角度で餌に取り付いている複数の個体が、同一の方向に運搬している可能性が高い。グンタイアリなどが行う前方向の協調運搬(forward-facing)では、棒状の餌とその餌をまたぐ形で運搬する性質から、運搬の方向が必然的に限定されるため複数個体が同一方向に運搬することは容易であると考えられる(図 27d)。ヒゲナガアメイロアリ (*P. longicornis*) の餌を包囲する調整型の協調運搬では、複数個体が運搬方向を揃える方法として、短期的なリーダーによる誘導 (Gelblum *et al.*, 2015) とフェロモンによる誘導の (Fonio *et al.*, 2016) の両方が報告されている。リーダーによる誘導では、経路の情報を持つ新規に運搬に参加する個体が短時間だけ運搬を誘導する。これは、リーダーとなる個体以外の経路情報や意志(運搬方向を決定しようとする行動)を破棄させることで、全体の方向を制御する手法である。1個体の運搬の節で述べたように、アリは個体レベルでもかなり高度な空間認識が可

能な点から、最新の情報を持つリーダーに意思決定を委ねるのは合理的かもしれない。フェロモンによる誘導は、運搬中に周囲の個体がフェロモンを塗布して運搬の方向の誘導を補助するというものである。ただし、このフェロモンによる誘導を無視して運搬が行われる場合もある。おそらく、フェロモンによる誘導は補助であり、リーダーによる進行方向の決定が主であると考えられる。まとめると、調整型の協調運搬には、非調整型の協調運搬のような1個体での運搬の延長に加えて、リーダーによる誘導やフェロモンの補助により全員の運搬方向を揃える機能があると考えられる。

このように、調整型の協調運搬では複数個体の意志の統制を行うことで素早く滑らかな運搬を可能にしているが、調整型は全ての面で非調整型よりも優位な協調運搬であるとは言えない。先述したように、協調運搬に個体数増加に依存した運搬速度の増加には頭打ちが存在する。また、多くの場合(種)で個体数が2倍になっても運搬速度は2倍未満である(Buffin and Pratt, 2016; Cerdá *et al.*, 2009; Czaczkes *et al.*, 2010)。そのため、投資量(運搬に参加する個体の体重の合計)に対する利益(運搬にかかる速度×餌の重さ)は個体数が増加するほど減少する。そのため、1個体で全ての餌を運べるのであれば、調整型の協調運搬の運搬効率は単独型のそれに劣る。そのため、非調整型の協調運搬においてリーダー以外の個体が運搬にエネルギーを消費しないと仮定すると、運搬の費用対効果の面では非調整型は調整型よりも優れている可能性がある。しかし、調整型の協調運搬には、(解体を介さずに)利用可能な餌の大きさの範囲が広がる、という利点がある。例えば、1個体では3mgまでの餌しか運搬できない種でも、包囲型協調運搬を用いることで4mgや5mgの餌を解体せずに巣まで持ち帰ることが可能になる。まとめると、調整型の協調運搬には、運搬の費用対効果は悪くなるというデメリットはあるが、運搬できる餌の重量の範囲が広がるというメリットがある。そのため、餌が豊富な環境では運搬の費用対効果が悪くなるデメリットが影響するが、競合者が存在する環境や餌の量が限られる環境では運搬できる餌の重量の範囲が広がることで得られる利益は大きいと考えられる。

種横断的な解析とモデル化

協調運搬のより一般的な性質明らかにし、どのような環境でどのような協調運搬が発達するかを理解するために種横断的な解析とモデル化が必要である。三章でも述べたとおり、協調運搬を行う種の間には系統的な類似性は乏しい。そのため、非調整型や調整型、そして協調運搬を行わない種ごとの特徴の差異、共通点をメタ解析する必要がある。解析する要素としては、環境(餌の種類、大きさ、周囲の環境、競合者の存在)と構造的な特徴(個体の身体)がある。この種横断的な解析の試みの一つとして、調整型の協調運搬を行う種と非調整型を行う種とで胸部長を比較した(図28)。胸部長はアリの標本写真のデータベース(Antweb; <https://www.antweb.org>. アクセス日2018年5月14日)から取得した。調整型の種の胸部長は非調整型の種の胸部長よりも短い傾向にあった。

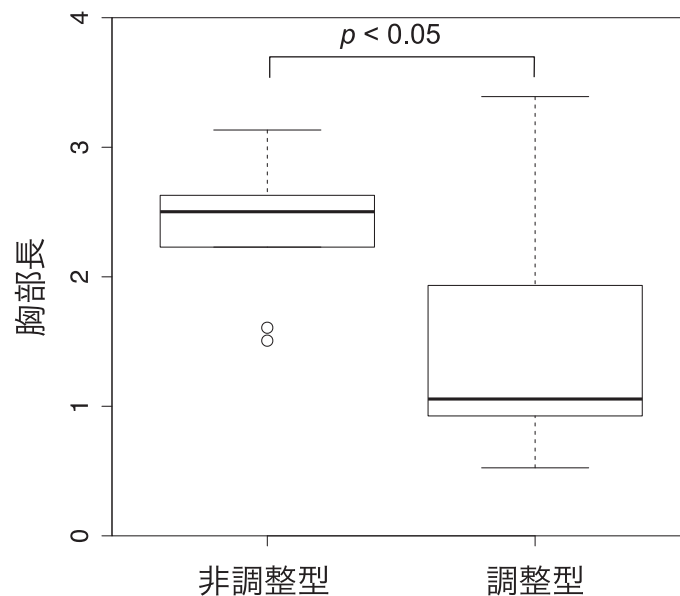


図 28. 非調整型の協調運搬を行う種と調整型の協調運搬を行う種の胸部の長さの違い。非調整型は 10 種 (*Myrmica rubra*, *Formica obscuripes*, *Formica podzolica*, *Formica rufa*, *Formica pallidefulva*, *Formica lugubris*, *Formica japonica*, *Ectatomma ruidum*, *Anoplolepis gracilipes*, *Daceton armigerum*)、調整型は 8 種 (*Pheidologeton diversus*, *Pheidole pallidula*, *Pheidole oxyops*, *Paratrechina longicornis*, *Lasius neoniger*, *Carebara pygmaea*, *Aphaenogaster senilis*, *Aphaenogaster cockerelli*)。非調整型の胸部長の平均値は調整型よりも長い (Welch's *t*-test; $T_{10,142} = 2.4724$, $p < 0.05$)。

また、過去の研究や分類に加えて、協調運搬を解析、計測する方法の枠組みを作り上げることで、実際の種からデータの収集や環境条件などを調査する方法も考えられる。

協調運搬のモデル化は、ある特定の種の運搬の速度や軌跡の時系列変化を再現する試みに留まっている (Gelblum *et al.*, 2015; Gelblum *et al.*, 2016; McCreery *et al.*, 2016; Ron *et al.*, 2018)。協調運搬自体を一般化したモデルを構築することで、先述の種横断的な定量的な解析や協調運搬の分類への貢献が可能となると考えられる。具体的には、調整型の協調運搬の運搬者数が増加すると利用可能な餌の重さの範囲は拡大するが運搬の費用対効果は減少するという相反関係 (トレードオフ) に着目し、運搬に参加する個体数の最適化問題 (1 個体が最適であれば協調運搬は発生しない) としてモデル化する予定である。

引用文献

- Agostinelli C and Lund U (2017) R package 'circular': Circular Statistics version 0.4-93.
- Axelrod R, Hamilton WD (1981) The evolution of cooperation, *Science*, 211:1390-1396 doi:10.1126/science.7466396
- Barabasi A-L (2005) The origin of bursts and heavy tails in human dynamics, *Nature*, 435:207
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4, *J Stat Softw*, 67:1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01
- Bazazi S, Bartumeus F, Hale JJ, Couzin ID (2012) Intermittent motion in desert locusts: behavioural complexity in simple environments, *PLoS Comput Biol*, 8:e1002498 doi:10.1371/journal.pcbi.1002498
- Beckers R, Deneubourg JL, Goss S (1992) Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*, *J Theor Biol*, 159:397-415 doi:Doi 10.1016/S0022-5193(05)80686-1
- Beckers R, Deneubourg JL, Goss S (1993) Modulation of trail laying in the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) and its role in the collective selection of a food source, *Insect Behav*, 6:751-759 doi:10.1007/bf01201674
- Beckers R, Deneubourg JL, Goss S, Pasteels JM (1990) Collective decision-making through food recruitment, *Insect Soc*, 37:258-267 doi:Doi 10.1007/Bf02224053
- Bernadou A, Felden A, Moreau M, Moretto P, Fourcassie V (2016) Ergonomics of load transport in the seed harvesting ant *Messor barbarus*: morphology influences transportation method and efficiency, *J Exp Biol*, 219:2920-2927 doi:10.1242/jeb.141556
- Biancalani T, Dyson L, McKane AJ (2014) Noise-induced bistable states and their mean switching time in foraging colonies, *Phys Rev Lett*, 112:038101 doi:10.1103/PhysRevLett.112.038101
- Blonder B, Dornhaus A (2011) Time-ordered networks reveal limitations to information flow in ant colonies, *PLoS One*, 6:e20298 doi:10.1371/journal.pone.0020298
- Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg JL, Aron S, Camazine S (1997) Self-organization in social insects, *Trends Ecol Evol*, 12:188-193
- Bouchebti S, Ferrere S, Vittori K, Latil G, Dussutour A, Fourcassie V (2015) Contact rate modulates foraging efficiency in leaf cutting ants, *Sci Rep*, 5:18650 doi:10.1038/srep18650
- Buffin A, Pratt S (2016) Cooperative transport by the ant *Novomessor cockerelli*, *Insect Soc*, 63:429-438 doi:10.1007/s00040-016-0486-y
- Camazine S (2001) Self-organization in biological systems, Princeton University Press
- Cerdá X, Angulo E, Boulay R, Lenoir A (2009) Individual and collective foraging decisions: a field study of worker recruitment in the gypsy ant *Aphaenogaster senilis*, *Behav Ecol Sociobio*, 63:551-562 doi:10.1007/s00265-008-0690-5
- Cole BJ, Cheshire D (1996) Mobile cellular automata models of ant behavior: Movement activity of *Leptothorax allardycei*, *Am Nat*, 148:1-15 doi:Doi 10.1086/285908
- Conradt L, Roper TJ (2005) Consensus decision making in animals, *Trends Ecol Evol*, 20:449-456 doi:10.1016/j.tree.2005.05.008
- Collett TS, Collett M (2000) Path integration in insects, *Curr Opin Neurobiol*, 10:757-762
- Collett M, Collett TS (2017) Path Integration: Combining optic flow with compass orientation. *Curr Biol*, 27:R1113-R1116 doi:10.1016/j.cub.2017.09.004
- Collett M, Graham P, Collett TS (2017) Insect Navigation: What Backward Walking Reveals about the Control of

- Movement, *Curr Biol*, 27:R141-R144 doi:10.1016/j.cub.2016.12.037
- Czaczkes TJ, Nouvellet P, Ratnieks FLW (2010) Cooperative food transport in the Neotropical ant, *Pheidole oxyops*, *Insect Soc*, 58:153-161 doi:10.1007/s00040-010-0130-1
- Czaczkes TJ, Ratnieks FLW (2013) Cooperative transport in ants (Hymenoptera: Formicidae) and elsewhere, *Myrmecol News*, 18:1-11
- Czaczkes TJ, Vollet-Neto A, Ratnieks FLW (2013) Prey escorting behavior and possible convergent evolution of foraging recruitment mechanisms in an invasive ant, *Behav Ecol*, 24:1177-1184 doi:10.1093/beheco/art046
- del Mar Delgado M et al., (2018) The importance of individual variation in the dynamics of animal collective movements, *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 373:20170008 doi:10.1098/rstb.2017.0008
- Deneubourg JL, Aron S, Goss S, Pasteels JM (1990) The self-organizing exploratory pattern of the argentine ant, *Insect Behav*, 3:159-168 doi:Doi 10.1007/Bf01417909
- Depickère S, Fresneau D, Deneubourg J-L (2004) A basis for spatial and social patterns in ant species: dynamics and mechanisms of aggregation, *Insect Behav*, 17:81-97
- Depickère S, Fresneau D, Deneubourg J-L (2004) Dynamics of aggregation in *Lasius niger* (Formicidae): influence of polyethism, *Insect Soc*, 51:81-90
- Depickere S, Fresneau D, Deneubourg JL (2004) The influence of red light on the aggregation of two castes of the ant, *Lasius niger*, *J Insect Physiol*, 50:629-635 doi:10.1016/j.jinsphys.2004.04.009
- Depickere S, Fresneau D, Deneubourg JL (2008) Effect of social and environmental factors on ant aggregation: a general response?, *J Insect Physiol*, 54:1349-1355 doi:10.1016/j.jinsphys.2008.07.013
- Depickere S, Fresneau D, Detrain C, Deneubourg JL (2004) Marking as a decision factor in the choice of a new resting site in *Lasius niger*, *Insect Soc*, 51:243-246 doi:10.1007/s00040-004-0739-z
- Duffy JE (1996) Eusociality in a coral-reef shrimp, *Nature* 381:512-514 doi:DOI 10.1038/381512a0
- Fonio E, Heyman Y, Boczkowski L, Gelblum A, Kosowski A, Korman A, Feinerman O (2016) A locally-blazed ant trail achieves efficient collective navigation despite limited information, *eLife*, 5:e20185
- Franks NR (1986) Teams in social insects: group retrieval of prey by army ants (*Eciton burchelli*, Hymenoptera: Formicidae), *Behav Ecol Sociobio*, 18:425-429 doi:10.1007/bf00300517
- Franks NR, Pratt SC, Mallon EB, Britton NF, Sumpter DJ (2002) Information flow, opinion polling and collective intelligence in house-hunting social insects, *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 357:1567-1583 doi:10.1098/rstb.2002.1066
- Friedman DA, Gordon DM, Luo L (2017) The MutAnts are here, *Cell*, 170:601-602 doi:10.1016/j.cell.2017.07.046
- Fukushi T, Wehner R (2004) Navigation in wood ants *Formica japonica*: context dependent use of landmarks, *J Exp Biol*, 207:3431-3439 doi:10.1242/jeb.01159
- Gelblum A, Pinkoviezky I, Fonio E, Ghosh A, Gov N, Feinerman O (2015) Ant groups optimally amplify the effect of transiently informed individuals, *Nat Commun*, 6:7729 doi:10.1038/ncomms8729
- Gelblum A, Pinkoviezky I, Fonio E, Gov NS, Feinerman O (2016) Emergent oscillations assist obstacle negotiation during ant cooperative transport, *Proc Natl Acad Sci U S A*, 113:14615-14620 doi:10.1073/pnas.1611509113
- Gordon DM (1995) The Expandable network of ant exploration, *Anim Behav*, 50:995-1007 doi:Doi 10.1016/0003-3472(95)80100-6
- Gordon DM (1996) The organization of work in social insect colonies, *Nature*, 380:121-124 doi:DOI 10.1038/380121a0
- Gordon DM (2011) The fusion of behavioral ecology and ecology, *Behav Ecol*, 22:225-230 doi:10.1093/beheco/arq172

- Gordon DM (2016) The evolution of the algorithms for collective behavior, *Cell Syst*,3:514-520
doi:<https://doi.org/10.1016/j.cels.2016.10.013>
- Gordon DM, Mehdiabadi NJ (1999) Encounter rate and task allocation in harvester ants, *Behav Ecol Sociobio*, 45:370-377
doi:DOI 10.1007/s002650050573
- Gordon DM, Paul RE, Thorpe K (1993) What is the function of encounter patterns in ant colonies?, *Anim Behav*, 45:1083-1100
- Goss S, Aron S, Deneubourg JL, Pasteels JM (1989) Self-organized shortcuts in the argentine ant, *Naturwissenschaften*, 76:579-581 doi:Doi 10.1007/Bf00462870
- Graham P, Cheng K (2009) Ants use the panoramic skyline as a visual cue during navigation, *Curr Biol*, 19:R935-R937
- Grimm V et al., (2006) A standard protocol for describing individual-based and agent-based models, *Ecol Modell*, 198:115-126 doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.04.023
- Grimm V, Berger U, DeAngelis DL, Polhill JG, Giske J, Railsback SF (2010) The ODD protocol A review and first update, *Ecological Modelling*, 221:2760-2768 doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019
- Gruter C, Schurch R, Czaczkes TJ, Taylor K, Durance T, Jones SM, Ratnieks FL (2012) Negative feedback enables fast and flexible collective decision-making in ants, *PLoS One*, 7:e44501 doi:10.1371/journal.pone.0044501
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. I, *J Theor Biol*, 7:1-16
doi:10.1016/0022-5193(64)90038-4
- Hayashi Y, Yuki M, Sugawara K, Kikuchi T, Tsuji K (2008) Analysis and modeling of ants' behavior from single to multi-body, *Artificial Life and Robotics*, 13:120-123 doi:10.1007/s10015-008-0571-z
- Higashi S (1979) Polygyny, nest budding and internest mixture of individuals in *Formica (Serviformica) japonica* Motschulsky at Ishikari shore, *Kontyû (昆蟲)* , 47:381-389
- Hisamoto S (2018) Individual variation and positive feedback initiate aggregation in *Lasius japonicus*, *J Ethol*, doi:10.1007/s10164-018-0564-x
- Hisamoto S, Hosaka N, Matsunami Y, Iwasaki H (2019) Route reassessment improves cooperative transport in *Formica japonica*, *J Ethol*, 38:107-116 doi:10.1007/s10164-019-00626-1
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) The ants, Harvard University Press
- Hothorn T, Hornik K (2017) exactRankTests: Exact distributions for rank and permutation tests, R package version 0.8-29.
<https://CRAN.R-project.org/package=exactRankTests>
- Ishii Y, Hasgeawa E (2013) The mechanism underlying the regulation of work-related behaviors in the monomorphic ant, *Myrmica kotokui*, *J Ethol*, 31:61-69 doi:10.1007/s10164-012-0349-6
- Jarvis JU (1981) Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies, *Science* 212:571-573
doi:10.1126/science.7209555
- Jeanson R (2012) Long-term dynamics in proximity networks in ants, *Anim Behav*, 83:915-923
doi:10.1016/j.anbehav.2012.01.009
- Körding KP, Beierholm U, Ma WJ, Quartz S, Tenenbaum JB, Shams L (2007) Causal inference in multisensory perception, *PLoS One*, 2:e943
- Koto A, Mersch D, Hollis B, Keller L (2015) Social isolation causes mortality by disrupting energy homeostasis in ants, *Behav Ecol Sociobio*, 69:583-591 doi:10.1007/s00265-014-1869-6
- Kramer BH, Schaible R, Scheuerlein A (2016) Worker lifespan is an adaptive trait during colony establishment in the long-lived ant *Lasius niger*, *Exp Gerontol*, 85:18-23 doi:<https://doi.org/10.1016/j.exger.2016.09.008>

- Lanan M (2014) Spatiotemporal resource distribution and foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae), *Myrmecol News*, 20:53-70
- Lehrer M (1993) Why do bees turn back and look?, *J Comp Physiol A*, 172:549-563 doi:10.1007/bf00213678
- Marshall JAR, Charbonneau D, Sasaki T, Dornhaus A (2017) Who needs 'lazy' workers? Inactive workers act as a 'reserve' labor force replacing active workers, but inactive workers are not replaced when they are removed, *PLoS One*, 12:e0184074 doi:10.1371/journal.pone.0184074
- McCreery HF (2017) A comparative approach to cooperative transport in ants: individual persistence correlates with group coordination, *Insect Soc*, 64:535-547 doi:10.1007/s00040-017-0575-6
- McCreery HF, Breed MD (2014) Cooperative transport in ants: a review of proximate mechanisms, *Insect Soc*, 61:99-110 doi:10.1007/s00040-013-0333-3
- McCreery HF, Correll N, Breed MD, Flaxman S (2016) Consensus or deadlock? Consequences of simple behavioral rules for coordination in group decisions, *PLoS One*, 11:e0162768 doi:10.1371/journal.pone.0162768
- Mersch DP (2016) The social mirror for division of labor: what network topology and dynamics can teach us about organization of work in insect societies, *Behav Ecol Sociobio*, 70:1087-1099 doi:10.1007/s00265-016-2104-4
- Mersch DP, Crespi A, Keller L (2013) Tracking individuals shows spatial fidelity is a key regulator of ant social organization, *Science*, 340:1090-1093 doi:10.1126/science.1234316
- Mizumoto N, Matsuura K (2013) Colony-specific architecture of shelter tubes by termites, *Insect Soc*, 60:525-530 doi:10.1007/s00040-013-0319-1
- Modlmeier AP, Keiser CN, Watters JV, Sih A, Pruitt JN (2014) The keystone individual concept: an ecological and evolutionary overview, *Anim Behav*, 89:53-62 doi:10.1016/j.anbehav.2013.12.020
- Moreau M, Arrufat P, Latil G, Jeanson R (2011) Use of radio-tagging to map spatial organization and social interactions in insects, *J Exp Biol*, 214:17-21 doi:10.1242/jeb.050526
- Ohkubo J, Shnerb N, Kessler DA (2008) Transition phenomena induced by internal noise and quasi-absorbing state, *J Physical Soc Japan*, 77:044002 doi:Artn 04400210.1143/Jpsj.77.044002
- Oster GF, Wilson EO (1978) Caste and ecology in the social insects, Princeton University Press
- Parrish JK, Edelstein-Keshet L (1999) Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation, *Science*, 284:99-101
- Pasteels J, Deneubourg J-L, Goss S (1987) Self-organization mechanisms in ant societies (i): Trail recruitment to newly discovered food sources from individual to collective behavior in social insects, *Experientia Suppl*, 54:155-175
- Peeters C, De Greef S (2015) Predation on large millipedes and self-assembling chains in *Leptogenys* ants from Cambodia, *Insect Soc*, 62:471-477 doi:10.1007/s00040-015-0426-2
- Pfeffer SE, Wittlinger M (2016) How to find home backwards? Navigation during rearward homing of *Cataglyphis fortis* desert ants, *J Exp Biol*, 219:2119-2126 doi:10.1242/jeb.137786
- Pinter-Wollman N et al., (2013) The dynamics of animal social networks: analytical, conceptual, and theoretical advances, *Behav Ecol*, 25:242-255
- Pinter-Wollman N, Keiser CN, Wollman R, Pruitt JN (2016) The effect of keystone individuals on collective outcomes can be mediated through interactions or behavioral persistence, *Am Nat*, 188:240-252 doi:10.1086/687235
- Pinter-Wollman N, Wollman R, Guetz A, Holmes S, Gordon DM (2011) The effect of individual variation on the structure and function of interaction networks in harvester ants, *J R Soc Interface*, 8:1562-1573 doi:10.1098/rsif.2011.0059
- Pratt SC (2005) Quorum sensing by encounter rates in the ant *Temnothorax albipennis*, *Behav Ecol*, 16:488-496

doi:10.1093/beheco/ari020

- Pratt SC, Mallon EB, Sumpter DJT, Franks NR (2002) Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albipennis*, *Behav Ecol Sociobio*, 52:117-127
doi:10.1007/s00265-002-0487-x
- Pruitt JN, Keiser CN (2014) The personality types of key catalytic individuals shape colonies' collective behaviour and success, *Anim Behav*, 93:87-95 doi:10.1016/j.anbehav.2014.04.017
- Pruitt JN, Pinter-Wollman N (2015) The legacy effects of keystone individuals on collective behaviour scale to how long they remain within a group, *Proc. R. Soc. B*, 82:20151766 doi:10.1098/rspb.2015.1766
- Ravary F, Lecoutey E, Kaminski G, Chaline N, Jaisson P (2007) Individual experience alone can generate lasting division of labor in ants, *Curr Biol*, 17:1308-1312 doi:10.1016/j.cub.2007.06.047
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Robson SK, Traniello JF (2002) Transient division of labor and behavioral specialization in the ant *Formica schaufussi*, *Naturwissenschaften*, 89:128-131
- Ron JE, Pinkoviezky I, Fonio E, Feinerman O, Gov NS (2018) Bi-stability in cooperative transport by ants in the presence of obstacles *PLoS Comput Biol*, 14:e1006068 doi:10.1371/journal.pcbi.1006068
- Rossel S, Wehner R (1986) Polarization vision in bees, *Nature*, 323:128
- Schwarz S, Mangan M, Zeil J, Webb B, Wystrach A (2017) How ants use vision when homing backward, *Curr Biol*, 27:401-407 doi:10.1016/j.cub.2016.12.019
- Seifert B (1992) A taxonomic revision of the Palaearctic members of the ant subgenus *Lasius* s. str. (Hymenoptera, Formicidae), *Abhandlungen und Berichte des naturkundemuseums Görlitz*, 66:1-67
- Sempo G, Depickere S, Detrain C (2006) How brood influences caste aggregation patterns in the dimorphic ant species, *Pheidole pallidula*, *Insect Soc*, 53:241-248 doi:10.1007/s00040-006-0864-y
- Sendova-Franks AB et al., (2010) Emergency networking: famine relief in ant colonies, *Anim Behav*, 79:473-485
doi:10.1016/j.anbehav.2009.11.035
- Sturgis SJ, Greene MJ, Gordon DM (2011) Hydrocarbons on harvester ant (*Pogonomyrmex barbatus*) middens guide foragers to the nest, *J Chem Ecol* 37:514-524 doi:10.1007/s10886-011-9947-y
- Sudd JH (1960) The transport of prey by an ant, *Pheidole crassinoda*, *Em Behaviour*, 295-308
- Sudd JH (1965) The transport of prey by ants, *Behaviour*, 25:234-271
- Theraulaz G, Bonabeau E, Deneubourg JL (1998) Response threshold reinforcement and division of labour in insect societies, *P Roy Soc B-Biol Sci*, 265:327-332 doi:DOI 10.1098/rspb.1998.0299
- Togashi Y, Kaneko K (2001) Transitions induced by the discreteness of molecules in a small autocatalytic system, *Physical Review Letters*, 86:2459-2462 doi:DOI 10.1103/PhysRevLett.86.2459
- Traniello JFA, Beshers SN (1991) Maximization of foraging efficiency and resource defense by group retrieval in the ant *Formica schaufussi*, *Behav Ecol Sociobio*, 29:283-289 doi:Doi 10.1007/Bf00163986
- Traniello JFA, Robson SK (1995) Trail and territorial communication in social insects, *Chemical Ecology of Insects 2*. Springer US, Boston, MA, pp 241-286. doi:10.1007/978-1-4615-1765-8_7
- Trible W et al. (2017) *orco* Mutagenesis causes loss of antennal lobe glomeruli and impaired social behavior in ants, *Cell*, 170:727-735. e710 doi:10.1016/j.cell.2017.07.001
- Tripet F, Nonacs P (2004) Foraging for work and age-based polyethism: The roles of age and previous experience on task

- choice in ants, *Ethology*, 110:863-877 doi:DOI 10.1111/j.1439-0310.2004.01023.x
- Vicsek T, Czirok A, Ben-Jacob E, Cohen II, Shochet O (1995) Novel type of phase transition in a system of self-driven particles, *Phys Rev Lett*, 75:1226-1229 doi:10.1103/PhysRevLett.75.1226
- Wada-Katsumata A, Yamaoka R, Aonuma H (2011) Social interactions influence dopamine and octopamine homeostasis in the brain of the ant *Formica japonica*, *J Exp Bio*, 214:1707-1713 doi:10.1242/jeb.051565
- Wang C, Chen X, Strecker R, Henderson G, Wen XJ, Hooper-Bui LM (2016) Individual and cooperative food transport of the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae): Laboratory observations, *Insect Behav*, 29:99-107 doi:10.1007/s10905-016-9546-4
- Wearmouth VJ et al., (2014) Scaling laws of ambush predator 'waiting' behaviour are tuned to a common ecology, *Proc Biol Sci*, 281:20132997 doi:10.1098/rspb.2013.2997
- Wehner R (2003) Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks, *J Comp Physiol A*, 189:579-588
- Wehner R, Hoinville T, Cruse H, Cheng K (2016) Steering intermediate courses: desert ants combine information from various navigational routines, *J Comp Physiol A*, 202:459-472
- West SA, Griffin AS, Gardner A (2007) Evolutionary explanations for cooperation, *Curr Biol*, 17:R661-R672 doi:10.1016/j.cub.2007.06.004
- Wilson EO (1962) Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith) 1. The organization of mass-foraging, *Anim Behav*, 10:134-147
- Wilson EO (1971) *The insect societies*, Cambridge, Massachusetts, USA, Harvard University Press
- Wittlinger M, Wehner R, Wolf H (2006) The ant odometer: stepping on stilts and stumps, *Science*, 312:1965-1967
- Yamamoto A, Ishihara S, Ito F (2008) Fragmentation or transportation: Mode of large-prey retrieval in arboreal and ground nesting ants, *Insect Behav* 22:1-11 doi:10.1007/s10905-008-9126-3
- Yan H et al. (2017) An engineered *orco* mutation produces aberrant social behavior and defective neural development in ants, *Cell*, 170:736-747 e739 doi:10.1016/j.cell.2017.06.051
- 東正剛, 辻和樹 (2011) 社会性昆虫の進化生物学. 海游舎

謝辞

まず、本研究の遂行と学位論文をまとめるに当たり、研究の機会とご指導を賜りました指導教官である岩崎秀雄教授に感謝申し上げます。次に、研究に関する様々なご意見をくださった岩崎研究室の皆様には深い感謝の意を表します。特に、第三章の協調運搬に関する実験と解析を共同で行った保坂菜摘氏と松並由佳氏には、大変お世話になりました。ありがとうございました。最後に、私生活の面で支えてくれた家族に感謝いたします。

研究業績

種 類 別	題名、 発表・発行掲載誌名、 発表・発行年月、 連名者(申請者含む)
論文	<p>○Shumpei Hisamoto, Natsumi Hosaka, Yuka Matsunami, Hideo Iwasaki (2019) Route reassessment improves cooperative transport in <i>Formica japonica</i>, <i>Journal of Ethology</i>, 38:107-116.</p> <p>○Shumpei Hisamoto (2018) Individual variation and positive feedback initiate aggregation in <i>Lasius japonicus</i>, <i>Journal of Ethology</i>, 37: 31-39.</p>
講演	<p>※ 発表者に★を付す (国際 査読付き)</p> <p>★Shumpei Hisamoto, Seiya Nishikawa, Atsuko Takamatsu, Cooperative Space-Searching in Japanese Garden Ant, <i>Lasius japonicus</i>, Waseda AICS Symposium and the 14th Slovenia-Japan Seminar, Tokyo, 2014.10(論文集あり)</p> <p>(国際)</p> <p>★Shumpei Hisamoto, Seiya Nishikawa, Atsuko Takamatsu, Cooperative Behavior of Space-Searching in Japanese Garden Ant, <i>Lasius japonicus</i> JSMB/SMB OSAKA 2014, Osaka, 2014.8</p> <p>(国内)</p> <p>★久本峻平, 保坂菜摘, 松並由佳, 岩崎秀雄, アリの協調運搬の型を分ける要因 ~モデルとデータベースによる予測と検証~, 日本動物行動学会第 37 回大会, 京都, 2018.11、</p> <p>★久本峻平, 保坂菜摘, 松並由佳, 岩崎秀雄, 協調運搬の型を分ける要因は何か?, 第 61 回日本蟻類研究会大会, 岐阜, 2018.8</p> <p>★久本峻平, 保坂菜摘, 岩崎秀雄, クロヤマアリのプロトタイプな運搬から協調運搬の機序を明らかにする, 東京, KOUDOU 2017, 2017.9</p> <p>★久本峻平, Simple Rules and Individuality Governing Switching System of Ants: Aggregation and Segregation in the Japanese Garden Ant, <i>Lasius japonicus</i>, 東京, 2017, 第 64 回日本生態学会,</p> <p>★久本峻平, 単純なルールと個性によるトビイロケアリの離散・集合のスイッチング, 日本動物行動学会第 35 回大会, 新潟, 2016.11</p> <p>★久本峻平, アリの空間探索における集団サイズの効果ミニシンポジウム 2014 in 鹿児島 ~生き物の群れ行動に学ぶ新しい自律的協調システムの開拓~, 鹿児島, 2014.9</p>