

シロアリのランデブー探索

水元 惟暁

どこにあるかわからないものを探索したいとき、どのように探すと効率よく見つけれられるか。これはランダム探索問題と呼ばれ、人間社会や動物の生態など、あらゆる場面で見られる最適化問題である。本稿では、雌雄が互いのパートナーを求める配偶者探索において、シロアリのオスとメスは状況に応じて探索方法を変更することで、問題解決することを紹介する。これはオペレーションズ・リサーチにおけるランデブー探索に相当する問題であり、人間社会の合理的思考と、シロアリの適応進化による最適化が収斂している例であることを示す。

キーワード：配偶者探索, ランダム探索, 動物行動, 行動生態学, 動きのパターン

1. はじめに

探索するものがどこにあるかわからないとき、効率よく目的のものを見つけるためには、どのように探すといいだろうか。このシンプルな問いは、名を変え、形を変え、さまざまな研究分野や、世界での問題解決、そして私たちの日常生活にまで登場する [1, 2]。たとえばオペレーションズ・リサーチにおいては、遭遇した人や航空機、船舶などを探す一方的な探索の最適化問題は、搜索理論が取り扱う内容である [3]。また、携帯電話をもたない夫婦がデパートではぐれた際に早く遭遇するための方法を考えるランデブー探索 (Rendezvous search) では、協力的な 2 者以上の相探索の最適化を取り扱う [4]。

われわれ人間と同じように、動物にとっても探索は、餌資源や配偶相手など、生存・繁殖に不可欠な資源を得るための重要な方法である。そのため、効率よく探索できることは、生き延びるうえで有利であり、それぞれの種は効率の良い探索行動を行うように進化していることが期待される。この予測と実証を取り扱った最適採餌理論は、行動生態学の基礎を築いた分野である [5]。

探索の際には、多くの生物がフェロモンなどの化学物質による信号や、周囲の環境、各個体のもつ記憶などの情報を用いる。しかし、これらの目的物の位置に関する事前情報が全くない（もしくは少ない）場合には、ランダム探索を行うこととなる [6]。ランダム探索の際に用いられる動きのパターンが異なると、当然ながら探索物との遭遇確率も時間的に変化する。そのた

め、多くの研究がランダム探索において効率の良い動き方を模索するとともに、ランダム探索を行っていると考えられるさまざまな動物の動きのパターンを定量化してきた (e.g., 文献 [1])。

動物のランダム探索問題にも、採餌探索のように探索者と目的物が分かれている場合（上記の搜索理論に相当）と、複数の探索者が互いを探す状況が考えられる。私はオスとメスが互いのパートナーを求める配偶者探索において、雌雄はそれぞれどのような動きのパターンで探索すると最適かという問題に取り組んできた [7]。さまざまな動きのパターンの探索効率をシミュレーションで予測し [8, 9]、実際にシロアリを用いた行動実験により検証を行ってきた [10, 11]。本稿では、シロアリの配偶者探索行動における雌雄の探索戦略について紹介し、またそれがオペレーションズ・リサーチにおけるランデブー探索が考える状況とよく似ていることを指摘する。

2. シロアリの配偶者探索

2.1 シロアリの生活史における配偶者探索

シロアリは社会性をもつ昆虫であり、王と女王、そしてその子供たちである働きシロアリや兵隊シロアリの集団でコロニーを形成する [12]。コロニーは数十万から数百万もの個体により構成されることもあるが、その始まりは王と女王の一つがいのペアである。1 年間の決まった時期に、各シロアリのコロニーから翅アリと呼ばれる未来の王と女王が大量に飛び立つ（群飛、図 1）。翅アリは飛翔により元の巣から分散したのち、地上にて翅を捨て、歩いてパートナーとなる異性の個体を探索する（配偶者探索、図 1）。つまり、1 年のある時期には地表に大量のシロアリが存在し、互いのパートナーを求める配偶者探索行動を行っているのである。無事パートナーを見つけることのできたペアは、オス

みずもと のぶあき

沖縄科学技術大学院大学進化ゲノミクスユニット
〒 904-0495 沖縄県国頭郡恩納村字谷茶 1919-1
nobuaki.mzmt@gmail.com

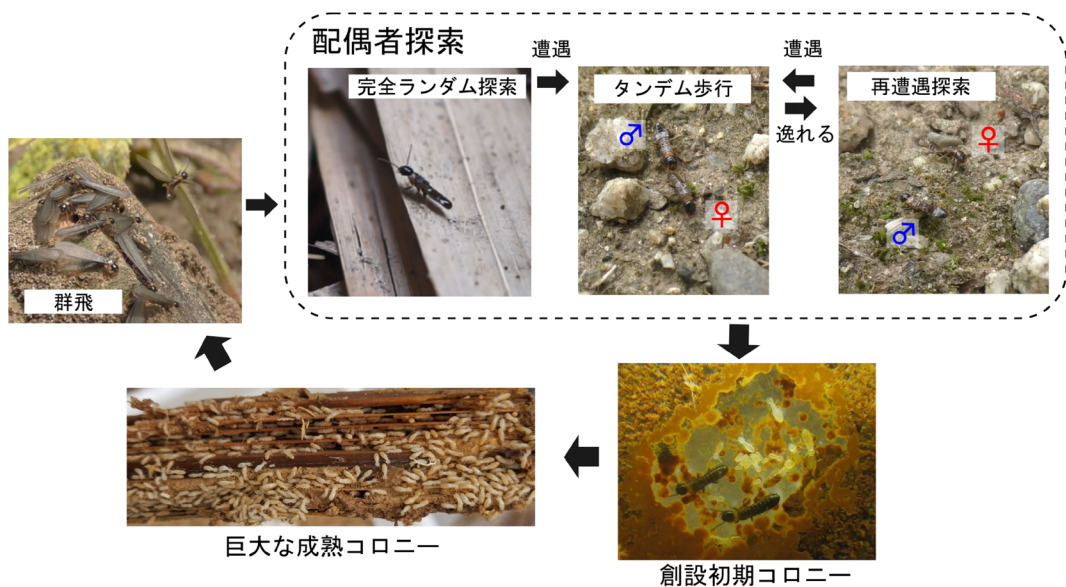


図1 配偶者探索に着目したシロアリの生活史
 成長した成熟コロニーは、未来の王・女王となる大量の翅アリを生産し、翅アリは群飛により元のコロニーを出た後、創設パートナーとなる配偶相手を探索する。探索はパートナーに出会う前の完全ランダム探索と、出会った後にはぐれた場合に行われる再遭遇探索に分けられる。写真はヤマトシロアリ (*Reticulitermes speratus*)。図は文献 [10] より改変して掲載。

がメスを追いかける形でタンデム歩行を行い（タンデム歩行，図1），営巣可能な場所を見つけ次第すぐに巣の創設を行う（創設初期コロニー，図1）。こうして新しくできたコロニーは，時間とともに子供の数を増やし，また多くの個体からなるコロニーへと成長する（成熟コロニー，図1）。

シロアリの配偶者探索は，ランダム探索であると考えられる。まず繁殖虫となる翅アリにとって，配偶者探索は一生の中で初めて，また唯一巣の外に出る機会である。そのため，探索場所についての情報は何も持たない。さらに，この配偶者探索の際に視覚的な手掛かりは一切使っていない（水元 未発表）。またフェロモンのような化学的な情報も極近距離のみで有効であり，タンデムの際には用いられるが，遠い距離から定位することは難しい。また翅アリの動きのパターンは，彼らの純粋な配偶者探索戦略を反映したものだといえる。なぜなら，探索はパートナーが見つかるまでずっと続くうえ，地上において採餌行動は行わないためである。よって，配偶者探索における相互探索問題を考えるうえで，シロアリは理想的な研究対象である。

このシロアリの配偶者探索には，大きく分けて二つの異なる状況が存在する。一つ目は群飛による分散後，パートナーの探索を始めたときである。このときには，どこにパートナーとなる個体がいるかは完全に未知で

ある（完全ランダム探索，図1）。もう一つは，タンデム歩行の途中に，オスとメスが，はぐれた場合である。これははぐれた相手と再遭遇するために探索する場合には，相手は少なくとも自分の近くには存在するといえるが，その場所についてはわからない（再遭遇探索，図1）。ランダム探索問題では，状況に応じて最適な動きのパターンが異なるため，この二つの状況に応じて，シロアリは探索方法を変更すると期待できる。では，シロアリはそれぞれの状況でどのように探索し，それは効率の良い探し方なのだろうか。

2.2 シロアリの動きのパターンの観察

実験室内でシロアリの雌雄について，タンデム歩行を経験する前の動き方を観察した（完全ランダム探索）。そして，その後パートナーを導入することでタンデム歩行を行わせた後，タンデムからパートナーを除去することで，はぐれた際の動き方についても観察した（再遭遇探索）。結果の一例を図2に示す。図のように，雌雄が出会う前の完全ランダム探索においては，オス・メスともに活発的に動き回り探索していることがわかる。このときには動きのパターンには性差が観察されなかった（図2）。一方で，タンデム歩行中にオスとメスがはぐれた場合には，メスがその場にとどまり，オスが動いて辺りをくまなく探すという，明確な歩行パターンの性差が見られた（図2）。つまりシロアリのオ

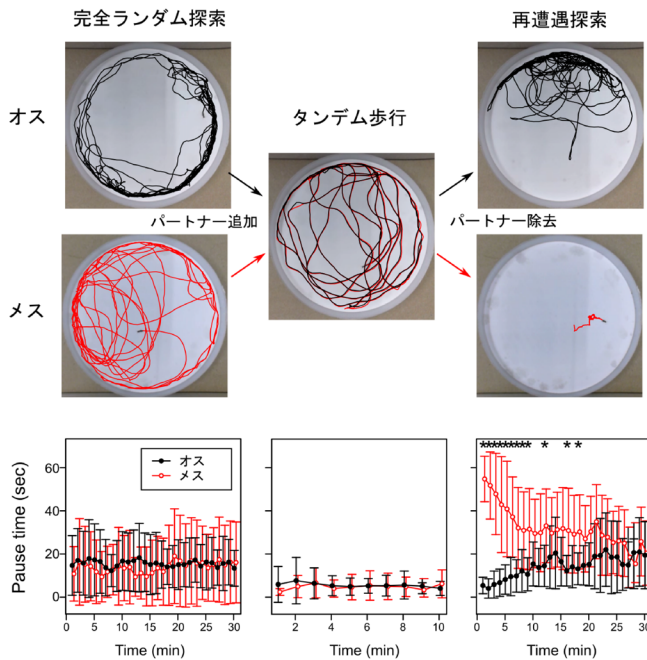


図2 ヤマトシロアリの雌雄における配偶者探索時の動き方
 代表的な個体の動きのパターンと、1分間当たりの止まっていた時間の長さを示す
 (n=13~19, mean±s.d.). *は雌雄間での統計的有意差があることを示す。図は文
 献 [10] より改変して掲載。

スとメスは、自身のおかれた状況に応じて探索方法を変化させていたことがわかる。

2.3 シミュレーションによる探索戦略の評価

ではこれらの動きのパターンの変化は、それぞれの状況で有利な探索戦略を反映しているといえるだろうか。この評価を行うためには、まずシロアリの動きのパターンをモデル化する必要がある。ブラウン運動 (Brownian walk) やレヴィウォーク (Lévy walk) など、動物の移動をモデル化する方法はさまざまであるが [1, 13], 動き方を決めるパラメーターは基本的には、動きの速度・回転パターン・動止のパターンである。ここでは、動止を断続的に繰り返す Correlated random walk (CRW) を用いて、このすべてのパラメーターを明示的に取り入れた。CRW は、動いている動物は一瞬前に動いた方向に動きやすいという、進行方向の角度の自己相関を Brownian walk に付け足したものである [14]。この自己相関の強さは、シロアリの雌雄・探索状況ごとに、進行方向の変化角を毎秒計算し、wrapped Cauchy 分布 (円周上のコーシー分布) に当てはめることで求めた。また動止のパターンは、多くの生物でスケールフリーであるべき分布 (Power law) に従うことがわかってきている。こちらも実データに切断べき分布 (Truncated power-law distribution) を当てはめることで求めた。

表1 ヤマトシロアリの雌雄における動きのパターンのパラメーター

		速度 (mm/sec)	回転
完全ランダム探索	オス	14.7	0.85
	メス	14.8	0.86
再遭遇探索	オス	15.0	0.77
	メス	5.4	0.77

回転は wrapped Cauchy 分布におけるスケールパラメーター。

以上の結果、シロアリの動きのパターンのパラメーターは表1のようになる (動止のパターンについては省略した)。完全ランダム探索時には、雌雄で動きのパターンに差がないものの、はぐれた後の再遭遇探索では、オスが早く動き、メスの動きが遅くなっていることがわかる。また再遭遇探索では、動き自体もより回転角が大きいものになっていることがわかる。

次に、探索戦略の評価を行ううえでは、探索状況を厳密に定義する必要がある。完全ランダム探索では、雌雄がランダムに地上に降り立ったタイミングを想定しているため、個体間の初期距離はランダムであり、他個体は空間上にわたりあちこちに点在しているだろう。これは、初期距離がランダムな周期境界条件 (Periodic boundary condition: PBC) によってモデル化できる (図 3A)。一方、再遭遇時には少なくとも近くにいる

特定の個体を探索することとなる。これは無限空間内で、雌雄が特定の距離 d をおいて存在する条件でモデル化できる (図 3C)。この距離 d については、タンデムがはぐれた際に個体間の距離が平均でどれくらい離れるか計測し、16.09 mm という数値を得た。

以上で得られた条件を基に、シミュレーションを行ってシロアリで観察された探索戦略の効率を評価した。結果は図 3 の B, D にあるように、実際に各状況で見られた動き方が、それぞれの状況において効率的であった。完全ランダム探索の状況では、実際に完全ランダム探索を行うシロアリに観察された動きの方が効率高く (図 3B)、また再遭遇探索のときには、そのときに観察された動きの効率が良かった (図 3D)。つまり、シロアリは状況に応じて、雌雄で同じ動きのパターンと、異なる動きのパターンとを使い分けることによって、効率的に配偶者探索を行っていた。

ここで注意したいのは、シロアリは状況に応じて動き方を更新することで、「よりよい」探索効率を得ているということであり、各シミュレーションにおける厳密な「最適解」とは異なる点である。たとえば、図 3A のような完全ランダム探索の状況では、探索者が複数個体いる場合、すべての個体が直進し続けることにより、遭遇率を最大化できる [15]。また、図 3C のような初期距離が固定かつ無限空間での探索においては、個体間の距離・移動速度・探索可能時間などにより最適解が細かく変化することがわかっている [8]。シロアリを含め実際の動物の野外での探索状況は固定されたものではなく、また外敵からの捕食圧・環境・生理的限界など、さまざまな条件によって常に効率も変わりうる。そのため本研究のように、状況に応じて適応的に探索戦略を切り替えることを示すことが、動物の動きのパターンの効率を評価するうえで有効なアプローチだといえる。

3. 他の探索システムとの比較

3.1 シロアリ

以上ではヤマトシロアリの例を紹介したが、探索状況によって最適な探索戦略が変化する以上、シロアリの種間によって探索戦略は変化しうるし、同種内においてもおかれた状況に応じて、さらに細かく探索行動は変化する。たとえば、イエシロアリ (*Coptotermes formosanus*) もまた、ヤマトシロアリと同じような配偶者探索を行い、完全ランダム探索では雌雄ともに動くが、再遭遇探索ではメスが止まり、オスが動く雌雄差が見られる。しかしながら、はぐれた際の歩行パター

ンの性差は、ヤマトシロアリのほうが大きかった [10]。つまり、ヤマトシロアリのメスははぐれた際に、イエシロアリのメスよりも長い時間、その場に立ち止まっていた。これはなぜだろうか。

シロアリのタンデム歩行では、前を歩くメスが性フェロモンを放出し、それをオスが認識することで、ペアの維持が安定しやすくなる [16]。この性フェロモンの存在により、メスがオスを知覚するよりも遠くから、オスはメスを知覚できる。シミュレーション研究により、このような知覚範囲に性差がある場合には、知覚範囲が狭い性 (この場合はメス) が立ち止まることが効率が良いとわかっている [9]。そのため、タンデムからはぐれた場合には、知覚範囲の狭いメスが立ち止まり、より広いオスが動くというパターンが観察されたと考察できる。この際、ヤマトシロアリの性フェロモンは揮発性である一方、イエシロアリでは不揮発性である。そのため、知覚範囲の性差はヤマトシロアリのほうがイエシロアリよりも大きい。はぐれた際のメスの立ち止まる時間の種間の違いは、この知覚範囲における性差の程度の違いを反映したと考えられる。なお、同性間でもタンデムが観察されることから、このフェロモンはタンデムに必須ではない [17, 18]。

以上に加え、探索する場に存在するオスとメスの密度も大きく影響を与える [11]。というのも、他個体の密度が高い場合には、再遭遇探索においてははぐれた元パートナー以外にも多くの選択肢が存在するからだ。またタンデムをしている相手が気に入らなければ、再遭遇探索での元パートナーを見つめる優先度が下がるだろう [19]。このように、ランダム探索問題における効率の良い動き方は、状況に応じて大きく変化する。

3.2 はぐれる動物たち

ペアがはぐれるという状況が存在するのであれば、シロアリと同様な探索戦略はほかの動物にも見られる。たとえば、複数種のアリにおいてもタンデム歩行が観察される。アリのタンデム歩行はシロアリのそれとは機能上大きく異なる [20]。配偶ペアが行うシロアリとは異なり、アリは働きアリ同士が、巣の引越先や餌までの道のりを教えるために用いられる [21]。機能上の違いがあるにもかかわらず、アリにおいてもタンデムが分断されると、前をいく個体が立ち止まり、後ろについていた個体が動き回るという同じパターンが見られる [22]。これは顕著な行動の収斂進化¹の例である

¹ 複数の系統的に異なるグループの生物が、独立に類似した形質を獲得する現象である (例: 魚類のサメと、哺乳類のイルカが似た体型をもつ)。

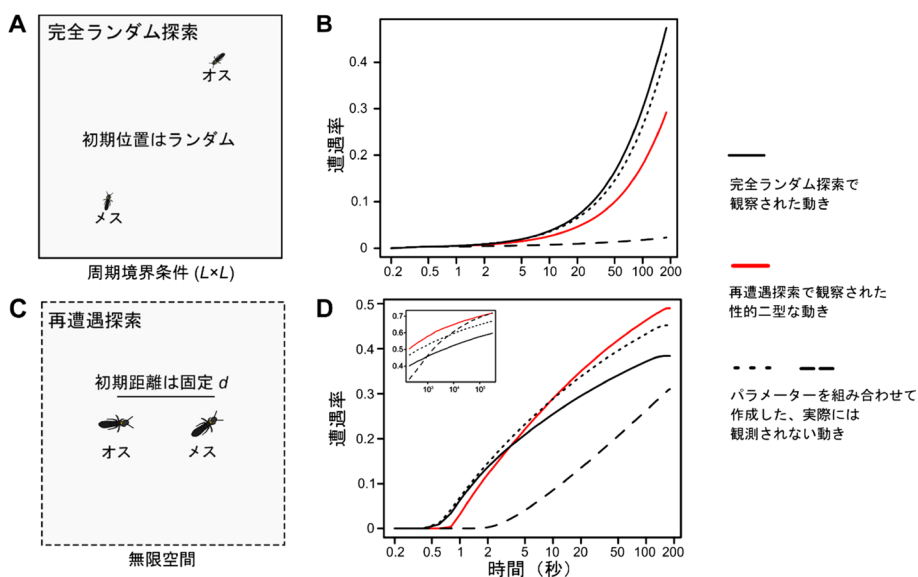


図3 ヤマトシロアリの探索シミュレーションの結果
図は文献 [10] より改変して掲載。

といえる。

またタンデムのように複数個体が前後に連れ立って歩く行動は、アリやシロアリのほかにも、ロブスター・ケムシ (マツノギョウレツケムシ)・ジャコウネズミ・ハリモグラ、さらには三葉虫の化石にまで見られ [23], 同じ行動ルールがどれくらい普遍的に存在するかは気になるところである。さらに、魚や鳥のような大きな群れをつくる動物において、群れからはぐれた個体がどのように行動するかも興味深い。

3.3 ランデブー探索

ランデブー探索とはオペレーションズ・リサーチの分野において、友好的な 2 人以上の探索者が早く遭遇するための方策を考える探索問題であると定義される [24]。本稿で議論したランダム探索問題同様、このランデブー探索においても、初期位置・境界条件・情報などのさまざまな探索条件によって解が異なる。そしてシロアリ同様、待つ側と探索する側に分かれることが最適になる場合が発見されている [25, 26]。これは、動物の進化的最適化と、人間の思考による問題解決プロセスとが収斂した例と考察できる。

4. まとめ

本稿では、動物のランダム探索としてシロアリの配偶者探索の例を紹介した。ではランダム探索は、人間の意思決定が必要な探索問題の解決手段として用いることができるだろうか。この答えはかなり限定的かもしれない。何故ならわれわれ人間は、「ランダムに動い

てください」といわれても、本当にランダムに動くことはできないからだ²。もちろん、動物が探索行動をする際にも、ランダムに動きたいというモチベーションがあるかはわからない。しかし、人間を含め、生物の動きのパターンはランダムウォークと同等の性質をもっており、モデル化できる [1]。そのため対象が人間の意思決定の結果であっても、たとえば迷子とその親がどのように動いて互いを探すのかについては、ランダムウォークの視点から興味深い問題である (もちろん実際には計測できないが)。一方でランデブー探索では、2 者が特定の条件下において最も早く出会えるための、特定の行動戦略を確定してきた [27]。このような決定論的な方法もまた、動物の探索戦略で使われることがある [28]。ランデブー探索と動物の探索行動、似た現象に興味をもちつつも、独立に発展してきた二つの分野は、それぞれの強みを生かしつつ融合した研究を行うことで、さらに面白い発見につながるかもしれない。

謝辞 本稿執筆の機会をいただいた、オーガナイザーの吉村仁先生と伊東啓先生、機関誌編集委員会のみなさまに感謝申し上げます。また分野外の研究内容である本稿を読んでいただいた読者の方々にも、感謝申し上げます。私自身はオペレーションズ・リサーチについてほとんど事前知識がないため、メールなどを通して

² たとえば、1~10 の数字からランダムに一つ選ぶよう言われたときに、あなたは何を選ぶだろうか? <https://dannyjameswilliams.co.uk/post/randomchoices/>

意見・コメントをいただけると幸いです。本稿で紹介した研究は、主に Mizumoto and Dobata [10]にあるものであり、この共著者である土畑重人氏にも感謝申し上げます。執筆期間中水元は、日本学術振興会特別研究員 CPD (受入研究者: Thomas Bourguignon 氏)によって支援されていた。

参考文献

- [1] G. M. Viswanathan, M. G. E. da Luz, E. P. Raposo and H. E. Stanley, *The Physics of Foraging: An Introduction to Random Searches and Biological Encounters*, Cambridge University Press, 2011.
- [2] M. F. Shlesinger, “Random searching,” *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, **42**, 434001, 2019.
- [3] 宝崎隆祐, “探索理論とその応用,” システム/制御/情報, **63**, pp. 377–382, 2019.
- [4] S. Alpern, “Rendezvous search: A personal perspective,” *Operational Research*, **50**, pp. 772–795, 2002.
- [5] 本間淳, 西田隆義, “採餌, 捕食回避,” 『行動生態学』, 香掛展之, 古賀庸憲 (編), 共立出版, pp. 17–48, 2012.
- [6] F. Bartumeus, M. G. E. da Luz, G. M. Viswanathan and J. Catalan, “Animal search strategies: A quantitative random walk analysis,” *Ecology*, **86**, pp. 3078–3087, 2005.
- [7] 水元惟暁, “オスとメスの相互探索の最適化が生み出す動きのパターンの性差,” 動物心理学研究, **69**, pp. 9–15, 2019.
- [8] N. Mizumoto, M. S. Abe and S. Dobata, “Optimizing mating encounters by sexually dimorphic movements,” *Journal of The Royal Society Interface*, **14**, 20170086, 2017.
- [9] N. Mizumoto and S. Dobata, “The optimal movement patterns for mating encounters with sexually asymmetric detection ranges,” *Scientific Reports*, **8**, 3356, 2018.
- [10] N. Mizumoto and S. Dobata, “Adaptive switch to sexually dimorphic movements by partner-seeking termites,” *Science Advances*, **5**, eaau6108, 2019.
- [11] N. Mizumoto, A. Rizo, S. C. Pratt and T. Chouvenec, “Termite males enhance mating encounters by changing speed according to density,” *Journal of Animal Ecology*, **89**, pp. 2542–2552, 2020.
- [12] 吉村剛, 板倉修司, 岩田隆太郎, 大村和香子, 杉尾幸司, 竹松葉子, 徳田岳, 松浦健二, 三浦徹, 『シロアリの事典』, 青海社, 2012.
- [13] P. Turchin, *Quantitative Analysis of Movement: Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*, Sinauer, 1998.
- [14] P. M. Kareiva and N. Shigesada, “Analyzing insect movement as a correlated random walk,” *Oecologia*, **56**, pp. 234–238, 1983.
- [15] A. James, M. J. Plank and R. Brown, “Optimizing the encounter rate in biological interactions: Ballistic versus Lévy versus Brownian strategies,” *Physical Review E*, **78**, 051128, 2008.
- [16] C. Bordereau and J. M. Pasteels, “Pheromones and chemical ecology of dispersal and foraging in termites,” *Biology of Termites: A Modern Synthesis*, D. E. Bignell, Y. Roisin and N. Lo (Eds.), Springer, pp. 279–320, 2011.
- [17] K. Matsuura, E. Kuno and T. Nishida, “Homosexual tandem running as selfish herd in *Reticulitermes speratus*: Novel antipredatory behavior in termites,” *Journal of Theoretical Biology*, **214**, pp. 63–70, 2002.
- [18] N. Mizumoto, T. Yashiro and K. Matsuura, “Male same-sex pairing as an adaptive strategy for future reproduction in termites,” *Animal Behaviour*, **119**, pp. 179–187, 2016.
- [19] N. Mizumoto, S. Lee, G. Valentini, T. Chouvenec and C. Stephen, “Coordination of movement via complementary interactions of leaders and followers in termite mating pairs,” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **288**, 20210998, 2021.
- [20] G. Valentini, N. Mizumoto, S. C. Pratt, T. P. Pavlic and S. I. Walker, “Revealing the structure of information flows discriminates similar animal social behaviors,” *Elife*, **9**, e55395, 2020.
- [21] N. R. Franks and T. O. Richardson, “Teaching in tandem-running ants,” *Nature*, **439**, p. 153, 2006.
- [22] N. R. Franks, T. O. Richardson, S. Keir, S. J. Inge, F. Bartumeus and A. B. Sendova-Franks, “Ant search strategies after interrupted tandem runs,” *Journal of Experimental Biology*, **213**, pp. 1697–1708, 2010.
- [23] A. Radwański, A. Kin and U. Radwańska, “Queues of blind phacopid trilobites *Trimeroccephalus*: A case of frozen behaviour of Early Famennian age from the Holy Cross Mountains, Central Poland,” *Acta Geologica Polonica*, **59**, pp. 459–481.
- [24] 日本オペレーションズ・リサーチ学会, 「ランデブー探索」, OR 事典, <https://orsj-ml.org/orwiki/wiki/index.php?title=ランデブー探索> (2022年2月21日閲覧)
- [25] J. V. Howard, “Rendezvous search on the interval and the circle,” *Operational Research*, **47**, pp. 550–558, 1999.
- [26] E. J. Anderson and S. P. Fekete, “Two dimensional rendezvous search,” *Operational Research*, **49**, pp. 107–118, 2001.
- [27] S. Alpern, “Rendezvous search problem,” *SIAM Journal on Control and Optimization*, **33**, pp. 673–683, 1995.
- [28] F. Bartumeus and J. Catalan, “Optimal search behavior and classic foraging theory,” *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, **42**, 434002, 2009.