

群れロボットの進化生物学

—“盲目の時計職人”はいかにして“時計”を再現したか—

土畑 重人, 一ノ瀬 元喜, 藤澤 隆介

生命システムに特徴的な「複雑適応系」が基本自己複製子とその進化過程のみで自然に生じるのかという問いに答えるべく、筆者らは社会性昆虫に着想を得た群ロボットシステムを計算機上で進化させるというアプローチを採用した。群ロボットは道しるべフェロモンを用いた適応的な集団採餌を行い、そのシステムは、複雑適応系にしばしば見られる「根幹要素と調節要素からなる層状構造」を示す。両要素の進化は「調節要素が先、根幹要素が後」という直感に反した進化順序を示した。本稿では、この進化順序の含意、また進化生態学・計算科学・ロボット工学を横断する筆者らの共同研究の経緯を解説する。

キーワード：スワームロボティクス, 社会性昆虫, 複雑適応系, 前適応, 進化シミュレーション

1. 複雑適応系としての「群れ」

1.1 生命システムの複雑さ

生命科学の研究を面白く、同時に難しくしている大きな要因の一つは、生命システムの高度な複雑性にある。地球上の生命の歴史をひもとくと、複雑性の程度（たとえば DNA の総配列長・多細胞生物の細胞タイプの総数）が地質年代のスケールで時間とともに増加してきたという傾向を見いだすことができる [1, 2]¹。

高度な複雑さは多くの場合、生命システムが環境の中で生存し自己複製を行う際に役立っている、すなわち複雑適応系 (complex adaptive systems) [4] を伴っていることが多い。リチャード・ドーキンスの著書『盲目の時計職人』 [5] のタイトルにしみじみも表現されているとおり、複雑適応系としての生命システムが、意図をもった設計者〈時計職人〉によってではなく、生物進化の過程で自然に生じてきたという見解に異論は多くないであろう。そこで解くべき課題は、生命の基本的な自己複製システムと集団レベルでの生物進化のプロセスのみで、いかにして複雑適応系が実現されたか、に設定される。とりわけ、チャールズ・ダーウィンが提唱した自然選択に基づく適応進化が、複雑適応系の

確立にどのくらいの役割を果たしたかは興味深い。本稿では、古典的ともいえるこの課題へのユニークなアプローチを構成するに至った、筆者らの最近の研究 [6] を紹介する。

1.2 生物の「群れ」に学ぶ

研究対象としたのは、生命そのものではなく、生命システムに着想を得て人間が構築した、「群れ」として活動するロボットのシステムである。生物界における群れ現象は、夕空を覆うホシムクドリの大群や単細胞緑藻のクラミドモナスがフラスコの中で見せる対流現象、個体間での分業体制をもつミツバチのコロニーなど、スケールを問わずさまざまな種で観察される。群れ現象は多要素の相互作用動態を伴って生命システムに高次の階層を与える複雑性の顕れであり、「超個体」とも形容される群れ全体のふるまいの創発や、その自己組織的な形成メカニズム、群れとしての適応性に至るまで、領域横断的な学術研究の格好の対象となってきた [7]。2021 年のノーベル物理学賞を受賞したジョルジョ・パリージの研究の一つとして紹介されたことも記憶に新しい。

群れの複雑適応系としての機能特性を工学的に実装しようとする研究分野は「スワーム (群) ロボティクス」と呼ばれ、物性ではなくシステムを模倣しようとする点で、生物模倣工学 (バイオミメティクス) の中でも独特の位置を占めている [8]。特に、ロボットの群れを中央制御的ではなく、生物が行っていると想定される自律分散的に制御することは、スワームロボティクスにおける大きな課題となっている。現在見られる生物の群れシステムに着想を得つつも、目的のタ

どばた しげと

東京大学大学院総合文化研究科

〒 153-8902 東京都目黒区駒場 3-8-1

dobata@g.ecc.u-tokyo.ac.jp

いちのせ げんき

静岡大学学術院工学領域

〒 432-8561 静岡県浜松市中区城北 3-5-1

ichinose.genki@shizuoka.ac.jp

ふじさわ りゅうすけ

九州工業大学大学院情報工学研究科

〒 820-8502 福岡県飯塚市川津 680-4

fujisawa@ics.kyutech.ac.jp

¹ どのように複雑性を定量するかについては議論がある。文献 [3] および文献内の引用を参照されたい。

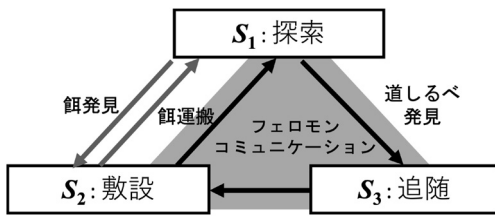


図1 集団採餌における個体の行動アルゴリズム
三つの状態間の遷移として記述できる。

スクを安定的に遂行する人工物を設計・構築・運用するという点において、スワームロボティクスは〈時計職人〉の現代における営みになぞらえることができるであろう。

2. 群ロボットシステムを進化的に再現する

2.1 集団採餌を行う群ロボットシステム

筆者らのひとり藤澤は、15年来、社会性昆虫の群れが示す集団採餌現象に着想を得た群ロボットシステム「ARGOS」を開発してきた [9]。この集団採餌現象は、アリや一部のシロアリに見られるもので、道しるべフェロモンと呼ばれる化学物質を介した間接的な個体間コミュニケーションによって実現されている [10]。ARGOS は、直径 150 mm、高さ 195 mm の円筒形の単体ロボットから構成されており、各個体は、道しるべフェロモンに用いるエタノール水溶液を詰めたタンク、および検出のためのアルコールセンサ、さらに餌や巣場所（発光させている）・他個体との接触を検出するための光・接触センサを搭載している。

個体が従う行動アルゴリズムは、以下の3状態 S_1 – S_3 間の遷移として表現される (図1)。

- 各個体は、当初は環境中をランダム探索している (状態 S_1)
- 探索中の個体は、餌もしくは道しるべフェロモンを発見する
- 道しるべフェロモンを発見した場合は、道しるべをたどって (状態 S_3) 餌に到達する
- 餌を発見した後は、個体は餌を運搬すると同時に道しるべフェロモンを地面に塗布しながら (状態 S_2) 帰巣する
- 帰巣後の個体は餌を置き、再びランダム探索 (状態 S_1) に戻る

これが繰り返されることで、地面のフェロモン濃度に正のフィードバックが生じ、最終的に巣から餌に向かうフェロモンの道ができあがる。

フェロモンは揮発するため、重ね塗りがなければ古



図2 群ロボットシステム ARGOS の集団採餌
奥が餌場で、手前が巣。

い情報は効果的に除去されることになる。この特性は、巣と餌場を結ぶ最短経路の選択や、変動環境下での餌場所の効率的な選択を可能にしている。このアルゴリズムを計算機上で実装したのが、マルコ・ドリゴが提唱した蟻コロニー最適化 (Ant Colony Optimization, 略して ACO) で [11]、巡回セールスマン問題などの組合せ最適化問題を解く際に効果を発揮するヒューリスティクスの一つとして知られている。これらのことから、集団採餌現象が複雑適応系としての特性を備えているといってもよいだろう。

実機を伴うシステムとして ARGOS を開発するにあたって、藤澤はある困難に直面した。上述の行動アルゴリズムをロボットに実装しただけでは、集団採餌現象は再現されなかったのである。原因は、道しるべフェロモンを利用することそのものに内在していた。すなわち、ロボットたちはフェロモンに集中するために、道しるべ上で渋滞や衝突が発生し、餌を巣に持ち帰る効率が低下してしまうのである。

これを回避するために、藤澤は合理的な直感によって、ロボットの行動アルゴリズムに、衝突処理に相当する以下の規則を追加した：フェロモンの道しるべ上で、往路個体 (巣 → 餌；状態 S_3) と復路個体 (餌 → 巣；状態 S_2) とが衝突した場合、往路個体は後退する (Leave) 一方、復路個体は道しるべ上に留まる (Stay)。この規則が功を奏して、ARGOS はめでたく効率的な集団採餌を実現することに成功した (図2)。採餌効率は、巣に持ち帰られた餌の数によって評価されるが、効率の劇的な改善は、衝突処理規則が、往路個体が復路個体に「道を譲る」効果をもち、餌を持つ復路個体が効率的に巣までたどり着けるようになったためと理解することができる。「交通規則」とでも呼ぶべきこの衝

突処理規則は、実際に、ロボットの状態と規則 Leave・Stay の可能な組合せの中で最も効率が良いことを、後に実機実験によって確認している [12].

2.2 「盲目の時計職人」の登場

筆者らのひとり土畑は、共同研究者藤澤による「交通規則」の着想を、当初は工学的な思考の一種として捉えていた。その後、偶然出会ったアリの集団採餌に関する総説 [13] の中に、この着想と全く同じ現象が紹介されていることを発見し、俄然、交通規則を集団採餌に導入する意義について考えを進めることとなった。総説に取り上げられたアリの集団採餌における渋滞回避の方法は、一貫して、メカニズムの根底に「復路個体優先」の規則が存在することを示していたのである。

さらに興味深いのは、この交通規則が、アリと人工物とにおいて独立に達成されたという点である。進化生物学では一般に、同じ機能をもつ形質が発生基盤を異にして系統的に独立して獲得される現象を「収斂」と呼ぶが、収斂の背景には、同様の自然選択圧がそれらの形質に作用したことがまずは想定される。もちろん、人工物における機能性はヒトの合理的な思考の産物として理解することができるが、アリでの交通規則の例は、同様の機能性が生物進化の過程で自然に生じるものであることを示唆している。果たして、〈時計職人〉の技巧を「盲目の時計職人」は再現することができるのだろうか。

2.3 根幹要素と調節要素

道しるべフェロモンは、それなしでは複雑適応系としての集団採餌が実現できないという意味で、システムの根幹要素となっている。一方、渋滞回避の交通規則は、フェロモンを用いたシステムを機能改善するような調節要素と捉えることができる。根幹要素と調節要素からなる層状構造は、生物の複雑適応系においてしばしば観察される。最も単純には、身長など個体が示す量的形質においても、表現型をコードする多数の遺伝子座 (QTL) がそれぞれもつ効果には、根幹となる主働遺伝子座と補助的な微動遺伝子座群という層状構造を見いだすことができる。

では、根幹要素と調節要素はどのような順序で進化するのだろうか²。集団採餌システムの進化においては、交通規則の機能性は道しるべフェロモンの存在に

完全に依存しているため、交通規則の進化は副次的な適応となる、すなわち「根幹要素が先、調節要素が後」という進化の順序になることは一見当然のことのように思われる。ただ、このことを確かめるには、実際に ARGOS システムに遺伝的な基盤を与えて、群れの集団を進化させる必要がある。幸い ARGOS システムには、実機実験の結果を忠実に再現する、藤澤が開発した計算機シミュレーションのプログラムが存在したため、進化過程を計算機上で追跡・記録することが可能である。このアイデアの実現にあたっては、時を同じくして藤澤の研究室を訪問した筆者らのひとり、計算科学者である一ノ瀬のプロジェクトへの参画が大きな転機となった。

2.4 ロボット群の進化シミュレーション

計算機上の ARGOS システムで行った進化シミュレーションにおいては、ロボット群と採餌フィールドのセットが多数集まった集団を考え、集団採餌を行う群れ内の各ロボットには道しるべフェロモンの検出能力・交通規則をそれぞれコードする遺伝子座を与えた。具体的には下記のとおりである：群れはそれぞれロボット 30 個体からなり、採餌のフィールドとして、壁で囲まれた 900 mm × 9,000 mm の長方形アリーナを与えた。アリーナの一方の短辺には直径 300 mm の餌、もう一方には直径 1,000 mm の巣（巣の位置はアリーナ上のすべてのロボットから検出可能にしている）を設置した。ロボットの初期位置はフィールド上にランダムに配置され、ロボット群は 12,000 タイムステップ（実際のロボットでの 20 分間に相当）の間、採餌を続ける。

各ロボットは、上述した 3 つの内部状態 ($S_1 =$ 探索, $S_2 =$ 餌運搬と化学物質敷設, $S_3 =$ フェロモンと見なしてそれを追跡) 間の遷移からなる行動アルゴリズムに従う。このアルゴリズムの実現には、四つの遺伝子座 b_1, b_2, b_3, p からなる 1 倍体ゲノム（遺伝子型は $\{b_1, b_2, b_3; p\}$ ）の遺伝子型が関与すると考えた。遺伝子座はそれぞれ、0 または 1 の二値の対立遺伝子をとる。遺伝子座 b_i ($i = \{1, 2, 3\}$) は状態 S_i にあるロボットがとる衝突回避行動 (Stay = 0, Leave = 1) を規定する。遺伝子座 p は化学物質をフェロモンとして検出する能力を規定し、= 0 が検出不可能、= 1 が可能を表す。

遺伝子型によって規定される交通規則の有無が群れの適応度に与える影響を評価するため、 $\{b_1, b_2, b_3; p\} = \{0, 0, 0; 0\} - \{1, 1, 1; 1\}$ の合計 16 通りの遺伝子型をもつロボット群が実現する適応度（群れとしての餌の

² 量的形質の進化においては、ロナルド・フィッシャーによって提唱された「適応の幾何学モデル」がその答えを与えている。QTL における適応進化の順序は、主働遺伝子座がまず進化し、その後に微動遺伝子座が進化するというパターンを示す [14].

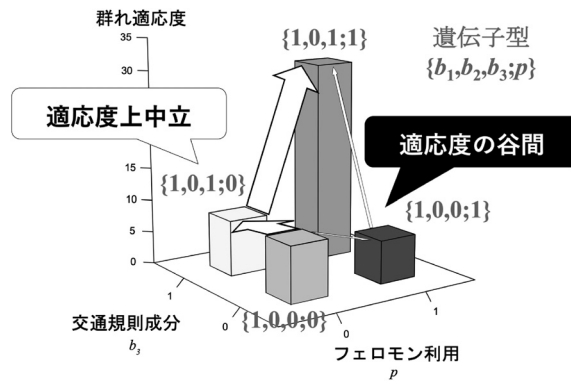


図3 遺伝子型ごとの適応度からなる「適応度地形」上での群れ集団の進化経路
 白矢印の太さでシミュレーション試行での経路の起こりやすさを示した。大多数の試行で「調節要素先行」の中間遺伝子型 $\{1, 0, 1; 0\}$ が経由された。これは、二つの中間遺伝子型 $\{1, 0, 1; 0\} \cdot \{1, 0, 0; 1\}$ が示す適応度を比較することで理解できる。

持ち帰り回数の合計)を比較した。その結果、実機実験で得られていたとおり、フェロモン利用のもとで復路優先の交通規則を示す遺伝子型 $\{1, 0, 1; 1\}$ が最も高い適応度を示した。シミュレーション中にロボット間の衝突イベントが生じた回数をカウントしたところ、遺伝子型 $\{1, 0, 1; 1\}$ の場合に衝突回数ももっとも少なかったことから、この遺伝子型が実際に、道しるべ上での衝突を軽減する効果があることも明らかになった。

ロボット群の進化シミュレーションは、上に述べたセットアップを用いて、道しるべフェロモンの検出能力、交通規則双方が備わっていない (Leaveのみを行う) 状態 ($\{b_1, b_2, b_3; p\} = \{0, 0, 0; 0\}$) の群ロボットの集団を初期集団として行った。それぞれの遺伝子座に突然変異を起こし (変異率 0.001)、群れの適応度に応じて次世代群れを生産する形で継代を行った。なお、簡単のため、一つの群のロボットはすべて同じ遺伝子型をもっている (クローン) と仮定した。適応度測定からの予想どおり、集団は最終的に遺伝子型 $\{1, 0, 1; 1\}$ に固定した。

2.5 意外な進化順序

筆者らが注目していたのは、最終遺伝子型に至る進化過程である。ロボット群の集団はまず、遺伝子型 $\{1, 0, 0; 0\}$ に固定した。その状態から始まり、 $\{1, 0, 1; 1\}$ に固定するまでの最短経路を考えると、根幹要素である遺伝子座 p と、調節要素である遺伝子座 b_3 のどちらにおいて先に、 $0 \rightarrow 1$ の突然変異が起こるかという点が検討課題となる。驚くべきことに、最終的な遺伝子型 $\{1, 0, 1; 1\}$ に至るロボット群の系譜の大多数 (50 繰り返し中 45 回) において、 $0 \rightarrow 1$ の突然変

異は、まず調節要素遺伝子座 b_3 で起こり、次に根幹要素遺伝子座 p で起こっていた (図 3)。群ロボットの集団採餌の進化における構成要素の進化順序は、「調節要素が先、根幹要素が後」というパターンを示したのである。

予想に反するこの進化順序は、冒頭に行った遺伝子型間の適応度比較の結果を用いて説明できる (図 3)。 $\{1, 0, 0; 0\}$ から突然変異一つで至る中間状態の遺伝子型は、調節要素が先に変異する $\{1, 0, 1; 0\}$ と、根幹要素が先に変異する $\{1, 0, 0; 1\}$ の二つである。実は、群れとしての適応度は $\{1, 0, 0; 0\} = \{1, 0, 1; 0\} > \{1, 0, 0; 1\}$ 、すなわち、根幹要素が先に変異すると適応度が低下してしまう一方、調節要素が先に変異しても、要素を発現するための根幹要素が不在であるため、適応度は変わらないのである。適応度低下は、交通規則がない状態で道しるべフェロモンを用いることに伴う渋滞や衝突によって生じる。遺伝子型 $\{1, 0, 0; 1\}$ は、最適遺伝子型に至る中間に横たわる「適応度の谷間」を構成していたのである。

どちらの中間遺伝子型をとるかという問題を、適応度上中立的な変異と適応度の谷間をもたらす変異のどちらが集団中で頻度を増しやすいか、という問題に言い換えることで、調節要素先行の意外な進化順序は理解可能なものとなる。最適遺伝子型に至る途中経過を駆動していたのは、適応度の差に基づく適応進化に加えて、有限集団における確率過程を記述する中立進化のプロセスだったのである。なお、選択上中立な中間状態の遺伝子型 $\{1, 0, 1; 0\}$ は集団内で固定することはなく、集団内頻度が中程度 (0.005–0.685) の状態で、最適遺伝子型 $\{1, 0, 1; 1\}$ が生じていた。

2.6 確率的トンネリング

自然選択上中立な、あるいは不利な中間体をもつ進化過程は、集団遺伝学において「確率的トンネリング」として知られており、元々はがんの進行の数理モデルの中で提案されたものである [15]。がんの進行は、体細胞の集団における進化過程として理解することができ、2倍体生物においてがん抑制遺伝子の双方の対立遺伝子に順次機能喪失変異が生じて、(制約のない増殖という個々の細胞観点での)「最適」状態に至る過程とみなせる。がん抑制遺伝子の一方の対立遺伝子に生じた変異は、細胞の増殖にとって選択的に中立か、染色体の不安定性を通じて不利なものであり、もう一方の対立遺伝子に変異が生じてはじめて、腫瘍細胞としての増殖を誘発する。細胞集団は、一方の変異が集団内に固定する中間状態を経験することなく、突然変異フリーの集団状態から全細胞が腫瘍細胞に固定した状態へと移行することができ、この過程が「トンネリング」の名前の由来である。

筆者らが観察した、中立な調節要素が先行する群ロボットの進化順序は、関与する遺伝子座数や倍数性が異なるものの、基本的に確率的トンネリングとして理解できるものである。実際に、確率的トンネリングを記述する解析モデルを適用することで、遺伝子型間の適応度差から解析的に予測される固定時間や固定確率が、進化シミュレーション結果をよく説明するものであることも確認している。

3. 前適応の必然性

本稿の冒頭で掲げた問い「複雑適応系が基本自己複製子と進化過程のみで自然に生じるのか」に答えるべく、筆者らは社会性昆虫に着想を得た群ロボットを計算機上で進化させるというアプローチを採用した。生物進化という「盲目の時計職人」は、群ロボットの開発にあたって〈時計職人〉が創意工夫で解決した道しるべ上での渋滞回避を、中立進化と適応進化とを組み合わせたダイナミックな過程によって達成したのである。

高度に複雑な表現型が漸進的な進化過程のみで実現できるのかという問いは、ダーウィンの昔から議論の絶えないトピックである。漸進進化と跳躍進化との間の対立や、「適応度の谷間」などの概念的な整理を経て、20世紀後半以降、この問題は観念上の対立ではなく、実証的な裏付けをもって扱われるようになってきた。これはひとえに、適応形質の分子基盤・発生プロセスへの理解が深まってきたことが大きな要因である [16]。

調節要素の進化的先行は、いわゆる「前適応」

(preadaptation) を想起させる。前適応とは、現在観察される機能以外での自然選択上の有利性(外適応 exaptation)によってあらかじめ適応進化していた形質や、もともとは選択上中立であった形質(スバンドレル spandrel)が、後になって現在の適応的な用途に使い回されて進化することを指す [17]。一般に前適応の概念は、個々の生命現象の進化に対して逸話的に適用される、経験的な性格の強いものだと思われる。筆者らが今回得た結果は、層状構造をもつ複雑適応系の進化過程に、現象を問わず適用できる一般性をもっている。すなわち、

- 以下の二つの条件が揃えば、前適応としての調節要素先行の進化過程は必然的に観察されるであろう
 1. システムの根幹要素のみでは不適応であること
 2. 調節要素の機能は根幹要素の存在に依存していること

系統学的種間比較法 [18] を用いた進化過程の再構築などによって、この仮説の一般性は検証できるであろう。

注意深い読者は、筆者らの進化シミュレーションを一般化することに違和感をもたれるかもしれない。すなわち、最適状態が既知であるシステムに遺伝子コーディングを施すという遡及的なアプローチは、論点を先取しているのではないかというものである。もちろん、ある形質が前適応であるかどうかは事後的にしか判断できない。しかし、筆者らの得た結果から以下の一般的な予測が成り立つことを主張したい

- 複雑適応系は、中立的な遺伝的変異を多く・長く維持することができるシステムにおいて、そうではないシステムにおいてよりも頻繁に観察されるであろう

実際に、表現型に現れず、したがって適応度上中立な「隠蔽変異」(cryptic genetic variation) が進化的新規性の起源において重要な役割を果たしていることは、現代の進化生物学においてよく知られている。たとえば、リチャード・レンスキによる大腸菌の長期進化実験の過程で現れた、好氣的クエン酸利用という高度な新規性の進化は、その表現型が現れる直前に、表現型には現れない遺伝変異があったことにより可能となった (silent evolution) ことが明らかになっている [19]。実は、社会性昆虫のコロニーにおいても、血縁のある他個体の適応度を変化させることにより進化する形質には、自分自身の適応度の変化により進化する形質よりも遺伝分散が大きくなることが知られている [20]。これは、前者にかかる選択圧が間接的であることによ

て生じるものであるが、コロニーのシステムが中立遺伝分散をより保持できるという意味で示唆的である。

4. 好奇心駆動型の分野横断研究へ

筆者らの研究の着想は、群ロボットの実機を用いることによって得られた。構成的なアプローチをとることの利点は、計算機シミュレーションでは捨象されてしまいがちな、物理的実体の存在に伴って実世界で起こりうる問題への気づきを与えてくれるところにある。そこには一般化可能な何らかの法則性が眠っているかもしれない。もちろん工学の立場では、実世界で運用可能な群ロボットを作ることが最終目標である。そして、工学と生物学とを横断する従来の共同研究は、バイオメテックスや生命現象の計測技術開発など、実学的な志向性をもって駆動されてきた。

ロボット工学・計算科学・進化生態学という異なる分野の研究者の協働によって実現された筆者らの研究は、上記の志向性とは一線を画し、ロボットシステム自体を生物学における基礎研究の研究対象として活用するという形をとっている。もちろんロボットと生物とは、成り立ちからして大きく異なるが、両者にはシステムとしての共通部分がある。「ロボットを創って生物を理解する」という構成的アプローチは、生物研究だけではなしえない新たな気づきを私たちに与えてくれるとともに、新たな工学的応用にも貢献することであろう。好奇心に駆動された分野横断研究によって科学技術の裾野が広がることを筆者らは切望している。

謝辞 本研究の一部は科研費(15K18609・17H01249)、平成29年度公益財団法人浜松科学技術研究振興会村田基金研究助成の助成を受け行われた。

参考文献

[1] J. Maynard Smith and E. Szathmáry, *The Major Transitions in Evolution*, W. H. Freeman/Spektrum, 1995.
[2] D. W. McShea, “Three trends in the history of life: An evolutionary syndrome,” *Evolutionary Biology*, **43**, pp. 531–542, 2016.
[3] N. Rebut, J. C. Lone, A. D. Marco, R. Cozzolino, A. Lemasson and B. Thierry, “Measuring complexity in organisms and organizations,” *Royal Society Open Science*, **8**, 200895, 2021.
[4] J. H. Holland, *Hidden Order: How Adaptation Builds Complexity*, Basic Books, 1996.
[5] R. Dawkins, *The Blind Watchmaker*, Norton &

Company, Inc., 1986. (日高敏隆監修, 中嶋康裕, 遠藤彰, 遠藤知二, 疋田努訳, 『盲目の時計職人—自然淘汰は偶然か?—』, 早川書房, 2004.)
[6] R. Fujisawa, G. Ichinose and S. Dobata, “Regulatory mechanism predates the evolution of self-organizing capacity in simulated ant-like robots,” *Communications Biology*, **2**, 25, 2019.
[7] S. Camazine, J. L. Deneubourg, N. R. Franks, J. Sneyd, G. Theraulaz and E. Bonabeau, *Self-Organization in Biological Systems*, Princeton University Press, 2001. (松本忠夫, 三中信宏訳, 『生物にとって自己組織化とは何か—群れ形成のメカニズム—』, 海遊舎, 2009.)
[8] H. Hamann, *Swarm Robotics: A Formal Approach*, Springer, 2018.
[9] R. Fujisawa, S. Dobata, K. Sugawara and F. Matsuno, “Designing pheromone communication in swarm robotics: Group foraging behavior mediated by chemical substance,” *Swarm Intelligence*, **8**, pp. 227–246, 2014.
[10] T. J. Czaczkes, C. Grüter and F. L. W. Ratnieks, “Trail pheromones: An integrative view of their role in social insect colony organization,” *Annual Review of Entomology*, **60**, pp. 581–599, 2015.
[11] M. Dorigo, V. Maniezzo and A. Colorni, “Ant system: optimization by a colony of cooperating agents,” *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics Part B*, **26**, pp. 29–41, 1996.
[12] R. Fujisawa, S. Dobata, Y. Sasaki, R. Takisawa and F. Matsuno, “Collision-induced ‘priority rule’ governs efficiency of pheromone-communicating swarm robots,” *Lecture Notes in Computer Sciences*, **7461**, pp. 228–235, 2012.
[13] V. Fourcassié, A. Dussutour and J.-L. Deneubourg, “Ant traffic rules,” *Journal of Experimental Biology*, **213**, pp. 2357–2363, 2010.
[14] H. A. Orr, “The genetic theory of adaptation: A brief history,” *Nature Reviews Genetics*, **6**, pp. 119–127, 2005.
[15] Y. Iwasa, F. Michor and M. A. Nowak, “Stochastic tunnels in evolutionary dynamics,” *Genetics*, **166**, pp. 1571–1579, 2004.
[16] T. K. Suzuki, “On the origin of complex adaptive traits: Progress since the Darwin versus Mivart debate,” *Journal of Experimental Zoology*, **328B**, pp. 304–320, 2017.
[17] S. J. Gould and E. S. Vrba, “Exaptation: A missing term in the science of form,” *Paleobiology*, **8**, pp. 4–15, 1982.
[18] L. J. Harmon, *Phylogenetic Comparative Methods: Learning from Trees*, CreateSpace Independent Publishing Platform, 2018.
[19] Z. D. Blount, J. E. Barrick, C. J. Davidson and R. E. Lenski, “Genomic analysis of a key innovation in an experimental *Escherichia coli* population,” *Nature*, **489**, pp. 513–518, 2012.
[20] T. A. Linksvayer and M. J. Wade, “Genes with social effects are expected to harbor more sequence variation within and between species,” *Evolution*, **63**, pp. 1685–1696, 2009.