

ミツバチの造巣初期過程に対する エージェントベースモデル

九州産業大学 工学部*1 鳴海 孝之

Takayuki Narumi

Faculty of Engineering, Kyushu Sangyo University

1 緒言

昆虫は地球で生存する生物のうち最も種の数が多い。農作物の益虫や害虫、カイコガのつくる絹糸、ミツバチのつくる蜂蜜、モデル生物としての基礎研究、また、捕獲・収集を通じて子どもたちを自然科学に誘うといった側面など、昆虫が人間生活に及ぼす影響は大きい。数ある昆虫のうち、役割に応じた階級が存在するものを社会性昆虫と呼ぶ[1]。アリ、シロアリ、ミツバチなどが代表例であり、特徴としては、集団生活、分業での繁殖、そして子の共同保護が挙げられる。社会性昆虫は集団で生存することで各個体が有する能力の足し合わせを超える能力を獲得している。現状の昆虫研究では、生態学や分類学の観点によるものが多く、現象論的モデルの構築やその解析といった理論研究は発展途上である。しかし、社会性昆虫に対しては、非線形科学や創発といった文脈での研究対象として数理科学の手法により研究できる可能性がある。そこで我々は、社会性昆虫がいかにして複雑性を獲得しているのかを明らかにすることを念頭におき、ミツバチの造巣初期過程を研究している。

ミツバチの巣は天井から鉛直下方向に伸びた板型の構造である。板の両面には、ミツバチと同程度の大きさの穴が規則的に並んでいる(図1)。この穴は巣房と呼ばれ、枠は六角形である。ミツバチが精緻な六角形をどのように作るかは非常に興味深い。我々はそのことに踏み込まず、巣房が規則的に並ぶ機構を研究する。造巣の際、ミツバチは天井面に集まって蜂球と呼ばれる群を作り、蜂球内部で巣を大きくする。そこでは、ミツバチは密集しているものの最密に並んで巣を作製しているわけではなく、代わる代わる蜜蝋を付着して巣を大きくしている。そのため、巣房が規則的に並ぶことは決して自明ではない。

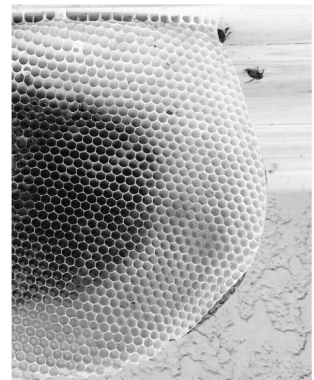


図1 ミツバチの巣

*1 〒813-8503 福岡県福岡市東区松香台, e-mail:narumi@ip.kyusan-u.ac.jp

本論文では、巣房が規則的に並ぶ機構を明らかにするためのエージェントベースモデルの素案を提案する。エージェントベースモデルとは、エージェントと呼ばれる自律的に動作する物体を考え、その集団が相互作用する状況を再現することで現象の理解を目指すモデルである。ミツバチの能力に対応する機能を付加したエージェントを考えてその相互作用によりミツバチの巣を再現することで、巣房が規則的に配列するためにミツバチが用いている能力を理解しようとしている。

2 エージェントベースモデルでの最重要仮定

この節では、巣房が規則的に並ぶためにミツバチが用いている能力について検討する。

ミツバチは、2ヶ月程度と寿命が短く、また脳が微小である [2] ので、複雑な作業をこなす能力はもたないと考えられている。よって、ミツバチの各個体が有する能力は、工法を世代間で多少は継承するとしても、本能的なものであり単純かつ局所的だろう。そこで我々は、巣への蜜蝋の付着については、巣の形状に関わらず巣の表面に無作為に行うと仮定する。もちろん、無作為な蜜蝋付着によって巣が大きくなるだけでは図1に示したような特徴的な構造は現れない。そこで、付着と異なる別の能力として、ミツバチは巣に付着している蜜蝋を掘削するとの仮定をおく。これまでの研究では、ミツバチの造巣過程で掘削が重要な役割を果たすとは考えられていない。しかし、大崎らによる一連の研究により、ミツバチは巣の蜜蝋を削り、それを再利用して造巣していることが明らかにされた。[3, 4, 5, 6].

掘削における法則やエージェント同士の相互作用など、他にも設定しなければならないことはあるものの、これらの機能 — 付着と掘削 — が我々のモデルの根幹である。付着にせよ掘削にせよ、何らかの構造を作ろうとしているわけではなく、それぞれは単純かつ局所的な影響しか及ぼさないことを強調しておく。本モデルで特徴的な構造が現れるとすれば、それは付着と掘削の競合によるものである。

3 シミュレーションアルゴリズム

この節では、前節で議論したエージェントベースモデルでの最重要仮定に関して、シミュレーションでの具体的な実装方法について記述する。以下、断りがなければ2次元系について説明し、必要に応じて3次元系への拡張に言及する。巣作りは天井面に蜜蝋が付着されることで始まるので、造巣初期過程を考えるには2次元系で十分である。

シミュレーションの領域は $l_x \times l_y$ とし、この中でミツバチの造巣過程を模擬する。 l_x および l_y はミツバチの体長より十分大きいものとする。以下の小節では、モデルの根幹である付着と掘削の具体的な実装について説明する。

3.1 蜜蝋の付着

蜜蝋の付着は無作為に行われると仮定したので、巣に蜜蝋を付着するミツバチの存在を考慮する必要はない。代わりに、蜜蝋付着の結果として起こる巣の成長に着目する。

領域中での巣形状の表現方法を説明する。シミュレーション領域をメッシュ分割し、大きさが $\Delta V = \Delta x \times \Delta y$ である $N_x \times N_y$ 個の小領域（セルと呼ぶ）が領域内にあるとする。ここで、 $\Delta x = l_x/N_x$ 、 $\Delta y = l_y/N_y$ である。 $i = 1, \dots, N_x$ 、 $j = 1, \dots, N_y$ について、 (i, j) 番目のセルでの蜜蝋の { 存在, 非存在 } を、ブール型変数 wax_{ij} の { true, false } で対応させる。つまり、あるセルで変数 wax_{ij} が false から true に変わること、蜜蝋の付着を実現する。単位時間 Δt (1 ステップ) ごとに $n\Delta V$ の蜜蝋が巣に付着するものとする。なお、 ΔV は 1 匹のミツバチが単位時間あたりに付着する蜜蝋の量に対応する。蜜蝋はミツバチの腹部にある分泌腺から分泌されるため、1 回に付着される蜜蝋の量はミツバチの体積に比べて小さい。

蜜蝋が巣の周囲に次々と付着する状況は、バクテリアコロニーの成長に関するモデル (Eden モデル) によって模擬できる [7]。図 2 の状況で蜜蝋の付着を具体的に説明する。図 2 では、付着の候補セルを \times 記号、 \square 記号、そして \boxtimes 記号で表している。巣が異方向的に成長する可能性を考慮して、巣の x 方向に蜜蝋が付着する確率を p_x 、巣の y 方向に蜜蝋が付着する確率を p_y とする。まず、 p_x と p_y の値に応じて、付着する方向を乱数を用いて確率的に選ぶ。次に、再び乱数を用いて候補セルから確率的に 1 つのセルを選び出し、そのセルの変数 wax_{ij} を false から true とする。その際、 x 方向に成長するときは \square 記号と \boxtimes 記号のセルから、 y 方向に成長するときは \times 記号と \boxtimes 記号のセルから選択する。付着方向の決定と付着セルの選択を n 回繰り返すことで、巣の周囲に単位時間あたり $n\Delta V$ の蜜蝋が付着することになる。その際、次のステップに移るまで、候補セルは更新せずに付着セルを選択するものとする。また、全方位を蜜蝋で囲まれている空のセルを付着の候補とするかについては、2次元系では候補とするが3次元系では候補としないのが自然だろう。

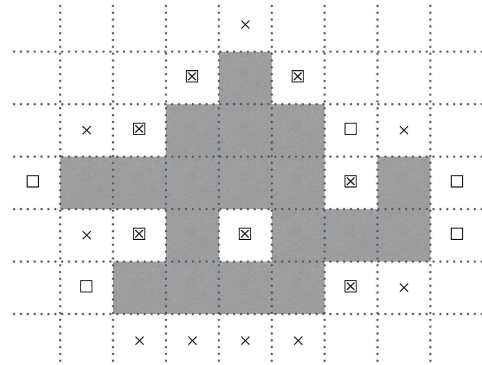


図 2 蜜蝋付着セルの選択：塗りつぶされたセルは蜜蝋が存在することを表す

3.2 蜜蝋の掘削

蜜蝋掘削の役割を担うエージェントをモデルに導入する。エージェントは系内に N 個存在するものとし、セルとは関係なく系内を連続的に動くことができるものとする。エージェントの機能として、重なったセルの蜜蝋を全て除去する（つまり変数 wax_{ij} を $false$ とする）とする。なお、蜜蝋の付着と掘削は独立して行われるとしているので、エージェントがどこにいるかは付着セルの選択に影響しない。ただし、エージェントと重なっているセルに蜜蝋が付着した場合、付着と同時に掘削されるので局所的な平衡状態となり、系内の蜜蝋の量は変化しない。

エージェントの形状は、ミツバチが掘削できる領域に対応させる。ミツバチは顎を使って蜜蝋を掘削するので、体を固定して顎が届く領域は、2次元系の場合は半円、3次元系の場合は半球になると考えられる。ミツバチは前後に動きながら掘削するものとする。よって、2次元系では、半円が直径と垂直な方向に動くことができるので、エージェントは長方形と半円が結合した形状（図3）となる。同様の

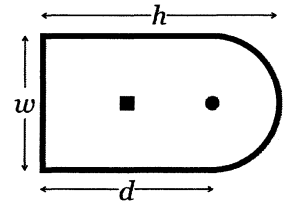


図3 エージェントの形状 (2次元系)

考え方により、3次元系でのエージェントは円筒と半球が結合した形状となる。エージェントの大きさは、幅（半円もしくは半球の直径） w と高さ h により特徴付けられる。

角度 θ の方向を向いている2次元エージェントが覆う領域を、長方形部分と半円部分に分けて数式で表す。以下では、表現を簡単にするために、長方形部分の1辺の長さ $d = h - w/2$ を h の代わりに用いる。長方形で覆われる部分の座標 (x, y) は

$$|(x - X_r) \cos \theta + (y - Y_r) \sin \theta| < \frac{d}{2}, \quad (1)$$

$$|-(x - X_r) \sin \theta + (y - Y_r) \cos \theta| < \frac{w}{2} \quad (2)$$

を満たす。ここで、 (X_r, Y_r) は長方形部分の重心（図3の四角記号）の座標を表す。一方、半円で覆われる部分の座標 (x, y) は

$$(x - X_s) \cos \theta + (y - Y_s) \sin \theta > 0, \quad (x - X_s)^2 + (y - Y_s)^2 < \left(\frac{w}{2}\right)^2 \quad (3)$$

を満たす。ここで、 (X_s, Y_s) は半円部分の中心（図3の丸記号）の座標を表す。なお、 (X_r, Y_r) と (X_s, Y_s) の間には

$$X_s = X_r + \frac{d}{2} \cos \theta, \quad Y_s = Y_r + \frac{d}{2} \sin \theta \quad (4)$$

という関係がある。体系的な比較のためには、エージェントの大きさを、長方形の一辺 d と縦横比 $r = w/d$ により決定すると良い。ただし、エージェントが掘削可能領域に対

応することを思い出すと、 h (もしくは d) と w の値は、ミツバチの体長と (同程度ではあるが) 一致しないことに注意を要する。

次にエージェントの運動を考える。エージェントを剛体として扱うので、並進運動と回転運動のみを考えれば良い。並進運動に関して、簡単のため、蜜蝋の有無に関わらずエージェントは速さ v で直進するとする。そのため、長方形部分の重心の時間発展は

$$X_r(t + \Delta t) = X_r(t) + v \cos \theta \cdot \Delta t, \quad Y_r(t + \Delta t) = Y_r(t) + v \sin \theta \cdot \Delta t \quad (5)$$

と表せる。エージェントと重なったセルに存在する蜜蝋は全て除去されることから、速さ v が大きければ、単位時間あたりにより多くの蜜蝋が掘削されることになる。

一方、回転運動に関しては、回転中心をどこにするかを定める必要がある。しかし、単位時間あたりの回転量 $\Delta\theta$ が大きくなければ、作製される巣の形状は回転中心の位置に影響を受けないだろう。そこで、掘削領域の判定にかかる計算コストの削減を意図して、半円の中心を回転中心とする。このとき、時間 Δt で角度が θ から $\theta + \Delta\theta$ まで回転するとき、長方形部分の重心の時間発展は以下の式で表される：

$$X_r(t + \Delta t) = X_r(t) + \frac{d}{2} [\cos \theta - \cos (\theta + \Delta\theta)], \quad (6)$$

$$Y_r(t + \Delta t) = Y_r(t) + \frac{d}{2} [\sin \theta - \sin (\theta + \Delta\theta)]. \quad (7)$$

4 議論

本論文では、ミツバチの造巣過程を模擬するエージェントベースモデルと、そのシミュレーションへの実装方法について議論した。この節では、モデルの性質と今後の課題について述べる。

女王バチや働きバチという階級が存在するものの、ミツバチの造巣過程はトップダウンプロセスではない。つまり、リーダーの指導のもとで巣が作製されているわけでも、設計図が受け継がれているわけでもない。ミツバチの能力を踏まえると、単純かつ局所的な相互作用によるボトムアッププロセスにより造巣が行われているものと考えられる。自己組織化はそのような構造作製過程の1つであり [8]、ミツバチは自己組織化をうまく活用して生存していることが知られている [9, 10, 11, 12, 13]。よって、ミツバチは造巣初期過程でも自己組織化を活用していると我々は考えている。

本モデルを提案する背景には、ミツバチの巣が散逸構造であるとの予想がある。散逸構造とは、非平衡開放系で見られる特徴的なパターンを指す [14]。非平衡開放系ではエネルギーや物質の供給と除去が本質的に重要である。本モデルでは、蜜蝋の付着により蜜蝋が系に供給され、エージェントによる掘削によって蜜蝋が系から除去される。本モ

デルの特徴的な点として、蜜蝋の特徴的長さ l_x と掘削領域の特徴的長さ l_y という2つの長さスケールが含まれる点が挙げられる。一方に比べてもう一方が極端に大きいわけではなく、スケールとしては比較的近い。それらが蜜蝋の流入と流出に関わりあうことから、本モデルは階層性を含む非平衡開放系と言える。非平衡開放系で階層性が存在する場合、大きなスケールで流入し小さなスケールで流出することが多い。一様等方性乱流を例にとると、大きなスケールであるエネルギー保有領域から小さなスケールである散逸領域にエネルギーが伝達する。それに対して本モデルでは、小さなスケールで蜜蝋が付着し、大きなスケールで蜜蝋が除去される。これは生物といったアクティブマターの介在なくしては起こらない現象だろう。

本モデルについては考慮すべき課題が多く残されている。まず、エージェント同士の相互作用が挙げられる。エージェントが、ミツバチそのものに対応するのではなく、ミツバチの掘削領域に対応するので、その相互作用については自明ではない。簡単な設定として、2つのエージェントが接触したら片方のエージェントを移動させるといったことが考えられる。他には、ミツバチは触覚を使って蜜蝋や別のミツバチを感知するので、エージェント形状の周囲に感知領域を設定しうまく避けるようにするといった設定も考えられる。また、数ある制御パラメータの値をどのように設定するかも課題である。2次元系の場合、単位時間あたりの蜜蝋の付着数 n 、蜜蝋の成長の異方性 (p_x, p_y) 、エージェントの大きさ (d, r) 、エージェントの速さ v 、エージェントの数 N 、エージェントが系で占める割合

$$\sigma = \frac{Nd^2}{l_x l_y} \left(r + \frac{\pi}{8} r^2 \right) \quad (8)$$

などが重要な制御パラメータである。ある特殊な制御パラメータ領域だけで造巣過程が再現されても意味がないので、制御パラメータの変化に対する巣構造のロバスト性についても調べる必要がある。

現在、本論文で説明した素案にいくつかの仮定を追加したエージェントベースモデルについて、シミュレーションを行なうことで造巣初期過程で見られる構造を得ている [15]。将来的には、造巣初期過程に対して偏微分方程式で記述されるモデルを構築することで、社会性昆虫での自己組織化についての数理科学研究へと展開する。その際、シミュレーションにより得られた知見を活用できるだろう。

本論文の内容は、本多 久夫 教授 (神戸大学)、大崎 浩一 教授 (関西学院大学)、上道 賢太 氏 (関西学院大学) との共同研究による成果である。本研究は JSPS 科研費 JP26400180 の助成を受けて行われた。

参考文献

- [1] 吉川 公雄. 『社会性昆虫 (生態学講座 21)』. 共立出版, 1973.
- [2] M. Mizunami, F. Yokohari, and M. Takahata. Exploration into the adaptive design of the arthropod “Microbrain”. *Zool. Sci.*, 16:703–709, 1999.
- [3] K. Osaki, K. Kitao, and T. Ohtani. Comb construction of European honeybees - Observations in a clear acrylic plastic hive. *Hyogo Biol.*, 14:107–112, 2011.
- [4] K. Uemichi, K. Osaki, and T. Ohtani. Behavior and comb patterns of European honeybees at the first stage of comb construction. *Hyogo Biol.*, 14:185–189, 2012.
- [5] K. Uemichi, K. Osaki, and T. Ohtani. High temperature areas in the first stage of the comb construction of European honeybees. *Hyogo Biol.*, 14:265–269, 2013.
- [6] K. Osaki, Y. Miyaki, T. Kawamori, R. Nakata, and T. Ohtani. Process of honeycomb construction and its spatio-temporal uniformness. *Hyogo Biol.*, 15:59–64, 2016.
- [7] M. Eden. A two-dimensional growth process. *Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*, 4:223–239, 1961.
- [8] 下村 政嗣, 山口 智彦. 『自己組織化ハンドブック』. NTS, 1999.
- [9] M. R. Myerscough. A simple model for temperature regulation in honeybee swarms. *J. Theor. Biol.*, 162:381–393, 1993.
- [10] J. Watmough and S. Camazine. Self-organized thermoregulation of honeybee clusters. *J. Theor. Biol.*, 176:391–402, 1995.
- [11] Scott Camazine and James Sneyd. A model of collective nectar source selection by honey bees: Self-organization through simple rules. *J. Theor. Biol.*, 149:547–571, 1991.
- [12] M. R. Belić, V. Skara, J.-L. Deneubourg, and M. Lax. Mathematical model of honeycomb construction. *J. Math. Biol.*, 24:437–449, 1986.
- [13] V. Škarka, J.-L. Deneubourg, and M. R. Belić. Mathematical model of building behavior of *Apis mellifera*. *J. Theor. Biol.*, 147:1–16, 1990.
- [14] G. Nicolis and I. Prigogine. “*Self-organization in nonequilibrium systems: From dissipative structures to order through fluctuations*”. John Wiley & Sons, 1977.
- [15] T. Narumi, K. Uemichi, H. Honda, and K. Osaki. *in preparation*.