

昆虫の適応的行動選択を実現する神経回路モデルに関する研究

— 神経修飾物質による行動調整機能のシミュレーションによる検証 —

A Study on Neural Circuit Model for Adaptive Behavior Selection of Insects

- A Simulation of Action Adjustment Function by Neuromodulator -

○ 藤木智久 (東大院), 正 川端邦明 (理研), 正 浅間一 (東大)

Tomohisa FUJIKI, School of Engineering, The University of Tokyo, fujiki@race.u-tokyo.ac.jp

Kuniaki KAWABATA, RIKEN

Hajime ASAMA, RACE, The University of Tokyo

Abstract: Recent physiological research has revealed the importance of neuromodulator (e.g. NO) in the pheromone behavior such as fighting behavior in insects. This research aims to model the function of neuromodulator in fighting behavior of crickets, and to emerge adaptive action selection by constructive approach. In this report, we assume a model for adaptive behavior selection according to the physiological knowledge, and run some computer simulations.

Key Words: adaptive behavior selection, neuromodulator, mobiligence

1. 緒言

自律ロボットに関する研究の主たる課題の1つに、ロボットの学習・適応機能の実現があり、これまでにニューラルネットワーク [1] や強化学習 [2] といった手法が提案されてきた。しかしながら、その柔軟性・適応性と望まれるものとの間には未だ大きな差異があり、真に適応的な原理は解明されているとは言えない。

一方で、生物は外部環境に対して適応的に行動選択をしており、実時間でその処理を実現している。これは神経回路網の形成・可塑性から来るものであり、その基本原理を理解することは有用であると考えられる。これまでに、行動観察や細胞レベルでの生理学的解析によって動物の高次行動制御を解明しようという研究が多くなされてきたが、解析結果から得られた知見がシステムとしてどのように機能しているかは明らかでなかった。その理解のためには、生理学的な知見に基づいた仮説モデルによるシミュレーションを行い、そこで得た結果を再び生物実験により検証し、さらに仮説モデルの構築を行うといった、構成論的アプローチと解析的アプローチの相互の積み重ねが重要である [3]。

生物の適応的な行動の一例として、コオロギの闘争行動が挙げられる。このフェロモン行動ではプログラム行動と神経修飾メカニズムの関係性が生理学的に得られており、状況に応じて脳の多形回路から特定の行動プログラムを抽出する神経機構において、神経修飾物質 (Neuromodulator, 以下 NM) が重要な役割を担うと考えられている [4]。

本研究は、このコオロギの闘争行動における NM の働きをモデル化し、適応的な行動選択メカニズムを解明することを目的とする。本稿では、闘争行動における生理学的知見から、NM による適応的行動選択のモデルを提案する。

2. コオロギの闘争行動と神経修飾物質

2.1 コオロギの闘争行動

フェロモン行動は "hard-wired" と呼ばれ、フェロモンは常に特定の行動を引き起こすと考えられてきた。ところが近年、昆虫のフェロモン行動は修飾を受けており、可塑性を示すことが明らかになってきた。コオロギの闘争行動が、その一例である。

コオロギの体皮には体表フェロモンが含まれており、これによって

個体の識別を行っていると考えられている [5]。雄コオロギが他のコオロギに出会うと、まず触覚によって相手の体表を触り、フェロモンから相手の雌雄を判別する。もし相手が雌であれば求愛行動を、そして相手が雄の場合には闘争行動へと遷移する。



Fig. 1 Example of cricket fighting behavior

闘争行動において勝敗が決すると、2匹のコオロギの間での順位が決まり、この順位は15分から30分間維持されることが分かっている [6]。ここで重要であるのは、一度負けると敗者は同じ相手に対して、すなわち同じフェロモンの刺激に対して回避行動を示すようになるという点である。これは闘争に負けたという経験によって同じ刺激に対して違った行動を生成したということであり、状況に応じた行動を適応的に選択したということである。この、適切にプログラム行動を切替える仕組みを理解することは、神経機構の解明につながるのと同時に、適応のメカニズムを解明することにつながると思われる。

2.2 神経修飾物質としての一酸化窒素(NO)

生物の神経系では様々な神経伝達物質や NM が分泌されており、その中でも一酸化窒素 (NO) は多形回路の中からプログラム行動を選択するのに重要な役割を果たすと考えられてきた。NO は脳内で3次元的に $150\sim 200\ \mu\text{m}/\text{sec}$ で拡散し、多段階の反応を経て、最終的には細胞内の Ca^{2+} 濃度に対して働くことで神経伝達物質の放出量を制御する。この拡散性と逆行性伝播物質として働く性質などから、NO は一般的に学習や記憶の基盤となる神経可塑性にも関与すると考えられてきた [7]。

コオロギの闘争行動における NO の働きを示す生理学的な実験があ

る。この実験では、NO の合成を阻害する薬品をコオロギの頭部に注入した状態で、闘争行動の観察を行っている。2 匹のコオロギを会わせると通常と同じように闘争が始まり、すぐに勝敗の決着がつく。その後 15 分間のインターバルを与えて再びコオロギを会わせると、再び闘争行動が発現する個体が多く出現する。しかし、本来であれば負けたコオロギは回避行動を示すべきであり、NO の合成が脳内で起こらないと、行動選択が適切に起こらないことを示している。このような状態にあってもフェロモンの識別はできており [4]、NO は以前の経験によって修飾を受けるフェロモン行動に深く関与していることが示されている [8]。

3. NM による適応的行動選択のモデル化

ここでは行動をモジュールとして表わし、NO の脱抑制という働き方に注目し、コオロギの闘争行動における適応的行動選択のモデル化について議論を行う。

3.1 行動のモジュール化と NO による脱抑制

神経回路網による行動選択には多数のニューロンが複雑に関係しているため、システムとしてそれら全てを正確に再現するのは困難である。よって、NM による修飾がどのように行われているかを考えた場合に、(1) どのニューロンから (2) どのニューロンへ放出されているかが確認できないという問題点がある。

しかし、プログラム行動からの適応的な行動選択を考えた場合には、脳内のすべてを再現する必要はなく、行動間の関係性を記述できればよい。そこで、本研究ではそれぞれのプログラム行動を 1 つのモジュールとして考えるものとする。また、フェロモンの認知、闘争行動における勝敗の判断もそれぞれ 1 つのモジュールとして表わす。

また、NO は脳内で様々な働きを担っており、興奮性、抑制性の両面の性質を持っている。この中で本研究では、特に脱抑制という働き方に注目する。

脱抑制とは、抑制性のシナプスを抑制することにより、逆に活性化することである。中枢神経では主に GABA (γ-アミノ酸) が伝達物質として働き、シナプス後細胞を抑制している。NO はこの GABA 伝達系を抑制する効果があり、結果としてシナプス後細胞を興奮させる働きがある。

3.2 提案するモデル

コオロギの闘争を分類する大きなプログラム行動には、闘争行動、回避行動の 2 種類がある。この 2 つの行動の関係を、脱抑制を用いてモデル化を行った (Fig. 2)。

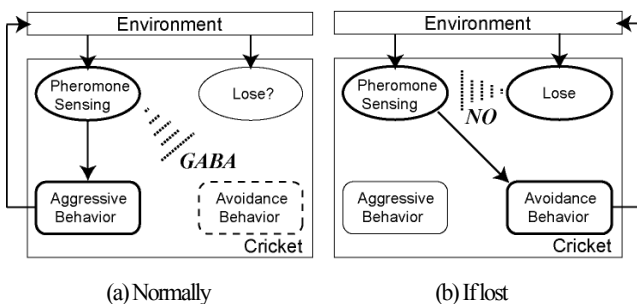


Fig. 2 Model of adaptive action selection by neuromodulator

普段は回避行動が GABA で抑制されているため、他のコオロギのフェロモンに対しては闘争行動が引き起こされる (Fig. 2-a)。闘争に負け

ると NO の脱抑制によって回避行動が活性化され、次のフェロモンに対しては回避を選択することになる (Fig. 2-b)。

このモデルは、次の 3 点でコオロギの行動をよく記述していると考えられる。回避行動は 1 度負けてから起こること、NO の合成を阻害すると回避行動が発現しなくなるということ、時間効果があり再び闘争行動が発現するということである。他のモデルとの比較も必要とはなるが、行動選択を表わす 1 つのモデルとして扱うことができると考えられる。

3.3 シミュレーションにおける設定

NM のガスの拡散による効果は瞬時に発現し、約 30 分間持続する。また、その効果の及ぶ範囲が特定の部位に限られていることから、空間的な問題は無視できると考えられる。つまり、空間上における各モジュールの配置及び NM の伝播スピードを考慮せず、NM の効果は時間遅れなく発現するものとする。

また、各 NM のモジュール内の濃度が、行動を切替える直接的なファクターであるとした。具体的には、闘争行動の結果により NO の放出量が増減し、NO の濃度によって GABA の放出量が増減する。そして GABA の濃度によって、闘争行動と回避行動の切り替えがなされる系とした。よって、NO、GABA の濃度を決定する各 NM の放出量、及びその減衰量を問題として扱うものとした。

今後これに基づいてシミュレーションを行い、生理学的知見と照らし合わせることで、行動選択モデルの構築を行っていく。

4. 結言

本稿では、コオロギの闘争行動における生理学的知見から、NM による適応的行動選択のモデルを提案した。今後、シミュレーションにより、モデルの評価を行っていく。

謝辞

本研究の一部は、文部科学省科学研究費補助金特定領域研究「身体・脳・環境の相互作用による適応的運動機能の発現—移動知の構成論的理解—」によって行われた。また、本研究を進めるにあたり、北海道大学の青沼仁志先生から貴重なアドバイスをいただいた。ここに謝意を表する。

参考文献

- [1] J.J. Hopfield, "Neural Networks and Physical Systems with Emergent Collective Computational Abilities," *Proc. of the National Academy of Sciences U.S.A.*, vol. 79, pp. 2554–2558, 1982.
- [2] Richard S. Sutton and Andrew G Barto, "Reinforcement Learning: An Introduction," The MIT Press, 2000.
- [3] 高草木薫, 淺間一, "移動知 行動からの知能理解—構成論的観点と生物学的観点から," 計測と制御, vol. 44, pp. 580–589, 2005.
- [4] 青沼仁志, 神崎亮平, "環境に適合するための高次行動を制御する神経整理機構のシステムの理解," *Proc. of the 1st Int. Symposium on Mobiligence*, pp. 63–66, 2005.
- [5] Nagamoto J, Aonuma H. and Hisada M., "Discrimination of Conspecific Individuals via Cuticular Pheromones by Males of Cricket *Gryllus bimaculatus*," *Zoological Science*, vol. 22, pp. 1079–1088, 2005.
- [6] Aonuma, H, Iwasaki M. and Niwa K., "Role of NO Signaling in Switching Mechanisms in the Nervous System of Insect," *Proc. SICE Ann. Conf. CD-ROM*, pp. 2477–2482, 2004.
- [7] Aonuma, H and Niwa K., "Nitric Oxide Regulates the Levels of cGMP Accumulation in the Cricket Brain," *Acta Biologica Hungarica*, vol. 55, pp. 65–70, 2004.
- [8] Matsumoto Y, Unoki S, Aonuma H. and Mizunami M., "Nitric Oxide-cGMP Signaling is Critical for cAMP-dependent Long-term Memory Formation," *Learning & Memory*, 2005.