

# 適応的行動選択を実現する昆虫の神経回路モデルに関する研究 —闘争行動の開始・終了に関するモデルの提案—

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

—A Model for Initiation / Termination Condition of Fighting Behavior—

○正 川端邦明 (理研) 学 藤木智久 (東大)  
青沼仁志 (北大) 正 浅間 一 (東大)

Kuniaki KAWABATA, RIKEN, kuniakik@riken.jp  
Tomohisa FUJIKI, RACE, The Univ. of Tokyo  
Hitoshi AONUMA, Hokkaido Univ.  
Hajime ASAMA, RACE, The Univ. of Tokyo

This current research aims to model adaptive behavior selection in crickets fighting behavior from physiological knowledge. We have already proposed an action selection model by NO/cGMP cascade-OA model and it can be an adequate model for adaptive behavior selection in cricket's brain. In this report, we examine to model a condition for initiation / termination condition of fighting behavior after interaction between the crickets.

**Key Words:** adaptive behavior selection, neuromodulator, cricket fighting behavior

### 1. 緒言

生物は状況に応じて適応的に行動選択しており、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生物の適応メカニズムの解明のみならず、自律ロボット等における学習・適応機能の実現にも有用であると考えられる。

本研究は生理学的知見に基づいた構成論的アプローチをとることで、コオロギの闘争行動における神経修飾物質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している。これまでに著者らは、後述する NO/cGMP カスケードによる行動選択モデルを提案し、コオロギの脳内オクトパミン (以下, OA) 量と行動選択の関係性が説明できることを示してきた<sup>[1]</sup>。

さらに、この提案モデルが妥当であることを検証するために、複数個体と相互作用する環境において発生する振る舞いと生物学的な観察事象とを比較し、議論することが重要である。そのため、提案モデルを用いた複数個体が相互作用する環境下でのシミュレーション実験を行い、発現した群行動について報告し、考察した。その結果、ある程度の接触がある環境下でも実際のコオロギではほぼ全ての個体が闘争行動を示すのに対し、シミュレーション実験では少数の強いエージェントのみが闘争行動を示すようになることが分かった。これは、実際のコオロギでは、1度負けた個体も同様に負けた経験を持つ個体に対しては闘争行動を発現することによる効果であると考えられる。



Fig.1 Male crickets' fighting behavior

そこで本稿では、これらの結果からコオロギ闘争行動において闘争を開始する条件と終了する条件について仮説をたて、これをモデル化することを目的とする。提案したモデルを複数個体環境下でのシミュレーション実験を行い、開始条件と

終了条件を取り入れたモデルと取り入れないモデルについて比較する。また、生物学的な知見と比較することで、モデルに関して考察する。

### 2. コオロギの闘争行動と内部モデル

コオロギの触角によるフェロモンセンシングから行動選択出力までの経路の概略を Fig.2 に示す。

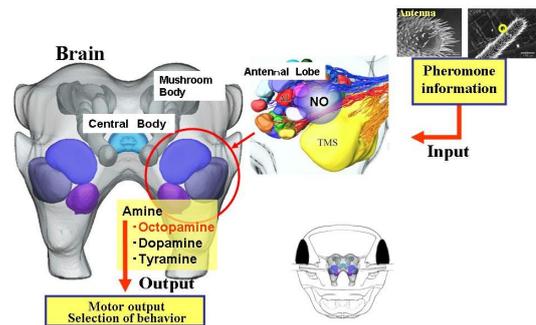


Fig.2 Information pathway of the cricket

#### 2.1 コオロギの闘争行動

雄コオロギが他のコオロギに出会うと、触角によって相手の体表フェロモンから雌雄を判別し、相手が雌であれば求愛行動を、雄であれば闘争行動へと遷移することが知られている。これらは生物学においてフェロモン行動といわれているものであり、近年このフェロモン行動が修飾を受け、可塑性を示すことが明らかになってきた。

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分間程度維持される。ここで重要な事は、この維持期間中に敗者が再び同じ相手に遭遇すると、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経験により同じフェロモン刺激に対して異なる行動を選択したということであり、この、行動を切替える仕組みを理解することは、適応の神経メカニズムを解明することにつながると考えられる。特にコオロギの闘争行動では一酸化窒素 (Nitric Oxide, 以下 NO) が神経修飾物質 (Neuromodulator) として働き、NO/cGMP カスケードが重要

な役割を果たしていると考えられている。

## 2.2 NO/cGMP カスケードによる行動選択モデル

これまでに著者らは、生理学的知見をもとに、NO/cGMP カスケードと脳内 OA 濃度に着目した適応的行動選択のモデルを提案してきた (Fig.3)<sup>[1]</sup>。このモデルは NO, cGMP, OA の3つのモジュールからなり、以下の特性を表すように設定されている。

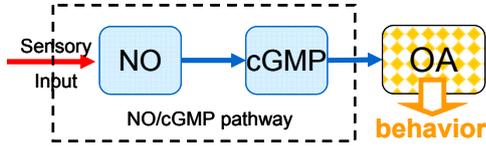


Fig.3 Action selection model by NO/cGMP cascade

まず、触角から入る感覚情報に基づき、脳内に NO が発生する。他個体のフェロモンを検知した場合には NO 発生量は大きくなり、他個体と接触中であるという情報を脳内に伝達する。発生した NO はラジカルであるため、脳内を拡散すると同時に他の物質と反応して消えていき、ある固定点では cGMP の生産のために使われる。この cGMP の量によって OA の生産量が規定され、OA の量に基づいて行動選択がなされる。提案している内部モデルについて以下に簡単に述べる。

まず、コオロギは触角から入る感覚情報に基づき、NO を発生させる。これは、生理学実験において、他個体のフェロモンによって触角葉(Antennal Lobe, 以下 AL)で NO 濃度が上昇することによる。NO が AL で発生した場合、そのターゲットとなる範囲は AL を囲う膜の中であると考えられている。前述のように神経回路がモジュールからなると考えると、AL 内のニューロン間の結合等の情報は必要なく、距離情報のみが重要となる。よって、ここでは単純化のために AL を 100 [ $\mu$  m] の 1 次元であると考え、AL 内部の NO レベルを 11 次元ベクトル  $N$  で、位置  $x$  ( $0 \leq x \leq 10, x \in Z$ ) における NO レベルを  $N^x$  と表す。NO はラジカルであるため、脳内を拡散すると同時に金属イオン等と反応し消えてしまい、その存在時間は 10 秒程度であると考えられている。この効果を表すために定数  $\gamma_N$ 、拡散定数  $D$  を用いて NO の拡散方程式を、

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} - \gamma_N N + N_{in} - N_{out} \quad \dots (1)$$

と表す。ここで、 $N_{in}, N_{out}$  はそれぞれ NO の発生量と消費量を表す。NO は AL を包む膜の内側に留まるものが多いと考えられることから、境界条件としては反射壁  $N^0 = N^1, N^{10} = N^9$  を与える。

cGMP レベル  $C$  はスカラーとし、過剰な量は体内で分解されるとの考えから、定数  $\gamma_c$  を用いて、

$$\frac{\partial C}{\partial t} = -\gamma_c C + C_{in} - C_{out} \quad \dots (2)$$

と表す。ここで、 $C_{in}, C_{out}$  はそれぞれ cGMP の発生量と消費量を表す。

同様に、OA レベル  $A$  を定数  $\gamma_A$  を用い、

$$\frac{\partial A}{\partial t} = -\gamma_A A + A_{in} - A_{out} \quad \dots (3)$$

で表す。最終的に、コオロギは OA レベル  $A$  に基づいて行動選択を行う。

次に、入出量の関係式を定める。生理学実験では技術的な問題から AL の内部の NO の濃度を測定することは困難であり、AL 外に漏れた NO の濃度を測定している。よって、AL の内部では NO の濃度が上昇していることは間違いないと考

えられるが、どの程度であるかが明らかでない。そこで  $\Delta t$  [sec] 間隔の離散時間系において、時刻  $t$  の位置  $x$  での NO 発生量  $N_{in,t}^x$  を発生源の位置の集合  $I$  に対して次式で定める。

$$N_{in,t}^x = \begin{cases} 0 & \text{if } x \notin I, \\ 1.5 \Delta t & \text{if } x \in I \wedge \text{fighting}, \\ 1.0 \Delta t & \text{otherwise.} \end{cases} \quad \dots (4)$$

NO の消費はすべて cGMP の生産に使われるものと考え、それは NO の濃度のみ依存するものとした。位置  $x$  での NO の消費量  $N_{out,t}^x$  を消費源の位置の集合  $O$  に対して次式で表す

$$N_{out,t}^x = \begin{cases} a(1 + \tanh(50(N_{in,t}^x - 0.4)))/2 & \text{if } x \in O, \\ 0 & \text{otherwise.} \end{cases} \quad \dots (5)$$

ここで、 $a$  は定数である。cGMP はスカラーであるから、 $C_{in,t}$  は NO 消費の総和で表す。

$$C_{in,t} = \sum_x N_{out,t}^x \quad \dots (6)$$

OA に関しては、生理学実験から、NO に依存しない系と依存する系があると考えられ、その量は  $A$  を [0:1] に正規化した場合に NO に依存する系による量が約 0.4 である。また、cGMP は OA の生産を抑制することから、cGMP の消費量

$$C_{out,t} = bc(1 + \tanh(10(C_{in,t} - 0.64)))/2 \quad \dots (7)$$

に対し、

$$A_{in,t} = b - 0.6C_{out,t} \quad \dots (8)$$

とする。ここで  $b, c$  は定数である。

コオロギの体内で OA は脂肪からエネルギーを取り出すのに使われることから、 $A_{out,t}$  は定数  $d$  を用いて

$$A_{out,t} = \begin{cases} d & \text{if fighting,} \\ 0 & \text{otherwise.} \end{cases} \quad \dots (9)$$

とする。これは闘争行動において、多くのエネルギーが使われるということを表している。

## 2.3 閾値による行動選択モデルと集団としての振る舞い

行動選択には閾値を用い、モデル内表現で 0~1 の値を持つ OA レベルが 0.5 を超えている場合には闘争行動を、0.5 以下の場合には回避行動を示すものとした。この閾値が固定されていることにより、闘争行動の開始に関しても同様に OA レベルが 0.5 を超えているかにより判断される。闘争行動結果の反映には、負けたコオロギは闘争行動の長さ  $T$  [sec] に応じて OA レベルを  $\varepsilon_{lose} * T$  だけ減少させ、反対に勝ったコオロギは  $\varepsilon_{win}$  だけ OA レベルを増加させる。これは、激しい闘争行動であるほど負けたコオロギはその後の行動が抑圧され、また、勝ったコオロギは闘争行動の程度によらずに好戦的になることを表している。このモデルは、個体内での反応系としては妥当なものとして評価されている。

さらに、これまでに提案した内部モデルを持たせた複数個体が存在する環境下 (Fig. 4) において、計算機実験を行った (Fig. 5)<sup>[3]</sup>。この結果より、密度が低くなるにつれて闘争行動を示す個体の割合が大きくなっており、実際のコオロギの振る舞いと傾向としては一致することが分かった。しかしながら、密度の変化に対して鈍い変化しか見せないという点で異なっている。これは、 $x = 2^1$  などでは接触の回数が 2 回程度しかなく、闘争行動が行われる前に計算機実験が終了している個体があり、実験結果は接触の頻度が極端に低い場合の結果を表していることになる。実際のコオロギでは、ある程度の接触があるような環境下においてもほとんどの個体が闘争行動を示すような状態が存在するため、本モデルには取り入れられていない別の条件が働くことにより、このような振る舞いが観察されるものと考えられる。

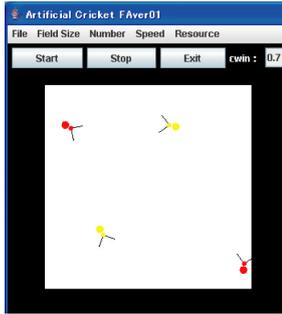


Fig.4 Snapshot of the simulator<sup>[2]</sup>

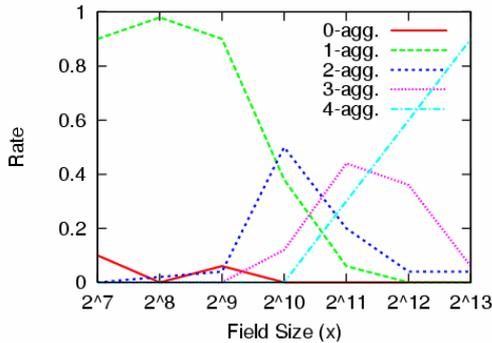


Fig.5 Rate of aggressive agents

### 3. コオロギの闘争行動の開始条件と終了条件

低密度環境下におけるこの振る舞いの違いは、負けた経験を持つコオロギの振る舞いの違いに起因すると考えられる。提案したモデルでは閾値が固定し、ある個体が闘争行動に負けた場合にはOAレベルが閾値を回復するまでの間は回避行動を示すものとした。これは自己の状態のみによって決まるものであった。しかしながら、実際のコオロギでは、他者の状態によってその振る舞いが変わってくるということが知られている[4]。これによれば、闘争行動に負けた経験を持つコオロギでも、出会った相手も負けた経験を持つコオロギである場合には闘争行動を示す可能性が高くなる。つまり、(1)他者の状態を何らかの形で検知できており、(2)自己のみならず他者の状態によって闘争行動を開始するかが判断されると考えられる。また、負けた経験を持つ個体も闘争行動を示さうということは、閾値が固定的なものではなく、その開始条件と終了条件も異なっていると考えられる。

#### 3.1 闘争終了条件に関するモデル化

闘争行動の終了条件を「ある個体がどれだけ闘争行動を許容できるか」と捉えると、この条件は他者によって影響を受けずに自己の状態のみによって定まるものと考えられる。また、終了条件の閾値が動的に変化する場合においても、その下限が存在すると考えられる。下限が存在しない場合には、OAレベルの低い(弱い)個体間での闘争行動が延々と続くことになる。現実にはこれは考えにくい現象であり、闘争行動を取れる状態には限界が存在し、それ以下のOAレベルとなった個体は闘争行動を示すことができないとすることが自然であると考えられる。最後に、モデルの原則を守るために、OAレベルが高い個体ほど闘争行動が長く取れる個体である必要がある。

以上を踏まえて、終了条件を次式で表した(Fig. 6)。

$$A_{end} = 0.25A_{start} + 0.3 \dots (10)$$

ここで、 $A_{start}$  は闘争行動を開始した時点でのOAレベルを、

$A_{end}$  は闘争行動をやめて回避行動へと遷移する閾値としてのOAレベルを表す。これにより、OAレベルが0.4を下回る個体は闘争行動を示せなくなることが分かる。

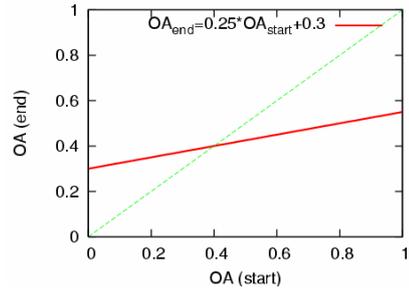


Fig.6 Termination conditions

#### 3.2 闘争開始条件に関するモデル化

闘争行動を開始条件には自己の状態のみならず他者の状態にも依存することから、コオロギは闘争相手が以前の闘争行動で勝ったかどうかを判断できていると考えられるが、その情報の伝達手段は明らかになっていない。しかしながら、闘争行動は必ず触角によって他個体を検知することから始まるということが知られており、負けた経験を持つコオロギは触角で他のコオロギに触れただけで回避行動を示すこともある。ここから、闘争行動の開始条件にはコオロギの体表フェロモンが深く関わっていると考えられる。

そこで、コオロギは体表フェロモンから他者のOAレベルを正確に推定することができるものとした。つまり、体内のOAレベルの状態を正確に再現するような不揮発性のフェロモンの存在を仮定し、その時間遅れ、情報伝達のロスについて無視する。不揮発性であるとしたのは、触覚によって直接触れなければ他者を検知できないことを意味する。

また、闘争行動の性質を考えると、(1)自己より弱い他者に対しては闘争行動を開始し、(2)自己より有る程度以上強い他者に対しては闘争行動を開始しないという性質が含まれるべきであると考えられる。これを満たすものとして、次式によって開始条件を定式化した。

$$A_{self} + 0.5(1 + \tanh(10(A_{self} - \theta))) > A_{opponent} \dots (11)$$

ここで、 $A_{self}$ 、 $A_{opponent}$  はそれぞれ自己、および他者のOAレベルを表し、 $\theta$ は関数の形状を定める定数である。また、終了条件から、自己のOAレベルが0.4を下回る時には闘争行動は発現できないものと考えられる。そこで開始条件として

$$A_{self} > 0.4 \dots (12)$$

を加えた。式(11)、(12)を合わせ、闘争行動の開始条件はFig. 7のように表される。

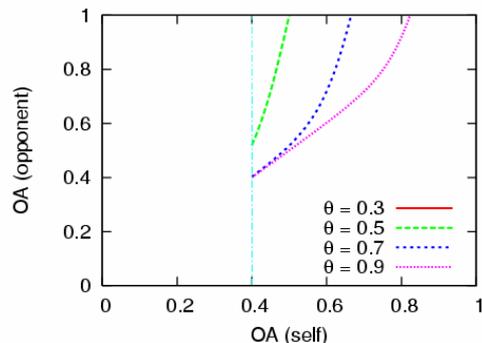


Fig.7 Initiation conditions

## 4. 計算機実験

導入した闘争行動の開始条件と終了条件が与える影響を調べるために、計算機実験を行った。

#### 4.1 実験設定

先に行ったものと同じ環境下で計算機実験を行った。提案した内部モデルを持つ4匹の人工コオロギエージェントがFig. 4に示される1辺 $x$ の正方形環境に存在し、この1辺の大きさを $2^7 \leq x \leq 2^{13}$ と変化させることでエージェントの密度を変える。各エージェントは初期状態としてOAレベルがランダムに設定されており、0.7~0.9の間の値をとる。即ち、同じ内部モデルを持ち、初期状態が異なるエージェントが相互作用する環境での振る舞いを検証する。1試行の終了条件は1000[sec]経過後とし、各 $x$ について50試行を行った。また、 $0.3 < \theta < 1.0$ とした。

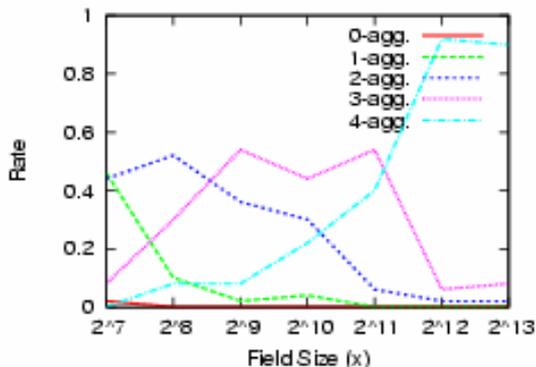


Fig.8 Simulation results

#### 4.2 闘争終了条件に関するモデル化

闘争行動を発現するか否かが自己の状態のみならず他者の状態によるために、実験結果を各個体のOAレベルのみで比較することができない。そこで実験終了時に環境内の他の全てのエージェントに対して闘争行動を発現できる個体数を数え、それを1試行における結果とした。各での50試行における割合をFig. 8に示す。ここで*i-agg.*とはそのような個体数が*i*体であったことを示す。Fig. 5はOAレベルが0.5を超えるか否かによって集計されているが、OAレベルが0.5を超える個体はどの他者に対しても闘争行動を示すため、Fig. 8はこれに対応するものであると考えられる。また、 $\theta$ による結果の大きな変化は認められなかったため、ここでは $\theta = 0.4$ の結果のみを示す。

#### 4.3 考察

##### 4.3.1 低密度環境下における振る舞い

行動の開始条件と終了条件のモデル化の意図は、他個体と有る程度の接触が存在する $x = 2^9, 2^{10}$ のような低密度環境下において闘争行動を示す個体数が増加し、実際のコオロギのような振る舞いに近づけることにある。Figure 8から、このような環境において3-agg.が結果の大きな割合を占めていることが分かる。ここで、3-agg.とは3個体がどの相手に対しても闘争行動を示す状態にあることを示し、環境内に4個体しか存在しない本実験では、任意のどの2個体が出会っても闘争行動が開始されることを示す。これは、実際のコオロギの振る舞いに近いものであると考えられる。

##### 4.3.2 高・中密度環境下における振る舞い

中密度環境下( $x = 2^8$ )では新たな条件を導入したことにより、実際のコオロギでは支配的と考えられる1-agg.の結果の割合

が少なくなっていることが分かる。また、高密度環境下0においても0-agg.の結果がほとんど得られていない。ここから、高密度環境下においては闘争行動の発現を抑える慣れなどといった別の要素が関わっているものと考えられる。本稿で導入した開始条件と終了条件は、負けた経験を持つ個体も闘争行動を示すようになり、端的には闘争行動を起こしやすくする効果を持つ。つまり、慣れなどとは逆に働く要素であり、中密度環境下ではこれらの条件が関係し合うものと考えられ、この結果のみから中密度環境下における振る舞いを評価することは難しい。

##### 4.3.3 $\theta$ による影響

実験結果からは $\theta$ による影響は見られなかった。ここからは、闘争行動の終了条件の変化、即ち弱い個体でも闘争行動が取れるように終了条件の閾値が動的に変わることの方が、他者のOAレベルを推定できることによる効果よりも集団としての振る舞いに与える影響が大きいことが示唆される。しかしながら、この点についても慣れなどの別の要素によって変化する可能性がある。

## 5. 結論

本稿では、コオロギの闘争行動において、闘争を開始する条件および終了する条件について仮説をたて、モデル化について試みた。

これまでに報告した提案モデルと生物実験での複数個体環境下での振る舞いの違いをうめるための一つの仮説として、フェロモンによって他者のOAレベルを知り、闘争行動が開始されるという仮説を設けた。これはつまり、コオロギ同士の闘争行動が触角によるセンシングによって発生することに注目したものである。また、闘争行動の終了条件については、闘争行動開始時の自身のOAレベルから下限を設定することで、その下限を下回った時点で闘争行動を終えるというものとした。これらのモデルを導入することで、低密度環境下での振る舞いは説明できることを計算機実験によって確認した。

高密度環境下での結果からは、慣れなどといった別の要素が働くことによって、闘争行動が見られなくなると考えられる。これについては、今後の課題とする。

## 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。

## 文献

- [1] 藤木智久, 川端邦明, 池本有助, 青沼仁志, 浅間一: 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 -NO/cGMPカスケードによる適応的行動選択のモデル化-,第16回インテリジェント・システム・シンポジウム講演論文集, pp. 23-26, 2006.
- [2] 足利昌俊, 平口鉄太郎, 佐倉緑, 青沼仁志, 太田順: コオロギ集団における多様な振る舞いのモデル化, 第18回自律分散システム・シンポジウム講演予稿集, pp. 189-194, 2006.
- [3] 藤木智久, 足利昌俊, 川端邦明, 太田順, 青沼仁志, 浅間一: 適応的行動選択を実現する昆虫の神経回路モデルに関する研究 - 複数個体環境下における行動選択モデルの検証 -, 第7回計測自動制御学会システムインテグレーション部門講演会, 2N2-4, 2006.
- [4] M. Iwasaki, A. Delago, H. Nishino, and H. Aonuma: Effects of Precious Experience on the Agonistic Behaviour of Male Crickets, *Gryllus bimaculatus*, *Zoological Science*, Vol. 23, No. 10, pp.863-872, 2006.