

昆虫の社会的経験にもとづく行動選択のモデル化 Modeling of social experience dependent behavior selection in insect

○ 青沼仁志 (北大) 佐倉緑 (北大) 足利昌俊 (東大) 藤木智久 (東大)
藤井喬 (東京電機大) 川端邦明 (理研) 太田順 (東大) 浅間一 (東大)

Hitoshi Aonuma, RIES, Hokkaido University
Midori Sakura, RIES, Hokkaido University
Masatoshi Ashikaga, School of Engineering, The University of Tokyo
Tomohisa Fujiki, School of Engineering, The University of Tokyo
Takashi Fujii, Tokyo Denki University
Kuniaki Kawabata, RIKEN
Jun Ota, Graduate School of Engineering, The University of Tokyo
Hajime Asama, RACE, The University of Tokyo

Abstract: Understanding of mechanisms of socially adaptive behavior is one of the common interests between engineers and biologists. We have investigated cricket agonistic behavior to understand mechanisms of socially adaptive behavior. We constructed cricket's fighting behavior model and its physiological model. By simulating the cricket behavior and physiological model, we investigated the neuronal mechanism underlying social interaction. Artificial crickets were constructed by observing their behaviors. The goal of this study is to understand the internal model for socially adaptive behavior of crickets.

1. はじめに

動物は、環境への適応機構として進化の過程で脳神経系を獲得することで環境に適応した行動をとることができるようになった。動物における適応的行動選択の仕組みを明らかにすることは、無限定環境下における人工物の制御をはじめとした工学の発展には欠かせない。

動物は、ひとつの適応機構として群や社会を作ることがある。その中で、個体が複数集まると個体間に相互作用が生じ行動の選択が起こる。私たちは、社会の構築メカニズムの生物学的解明とモデル構成化、社会適応のメカニズム解明、社会（ネットワーク）構築の設計原理の解明を目指している。クロコオロギを題材にして、雄同士の喧嘩行動において脳内の神経制御物質の働きと攻撃性についての神経行動学的な知見から、コオロギの行動モデルと神経生理モデルを構築し、計算機シミュレーションを行った。

2. クロコオロギの喧嘩行動

昆虫には、発音や化学物質を用いてコミュニケーションをするものが多く、コオロギの鳴き声は、オスがメスを呼ぶための発音行動である。その鳴き声に引かれてメスがやってくると、オスは求愛をはじめ、メスに受け入れられたら交尾が可能となる。コオロギは近づいてきた他個体の性別を知る手がかりとして相手の体表を覆う化学物質を使う。この化学物質は主に炭化水素から構成された成分で、オスの

ものであれば攻撃行動、メスのものであれば求愛行動を解発することから、この化学物質を体表フェロモンとも呼んでいる[1]。

オスのコオロギは、相手がオスだと気づくと 1) 互いに触角を激しく打ち振るわせ、2) 脚を踏ん張り前傾姿勢で威嚇を始め、3) どちらも引かなければ大顎を開き相手に突進し、4) 噛みつき合いの喧嘩を始める、5) どちらかが退くことで決着が着き、勝者のオスは闘争歌を発しながら敗者を追い払う。このコオロギの喧嘩は始まってから数秒程度で終決してしまう行動である (Fig. 1)。

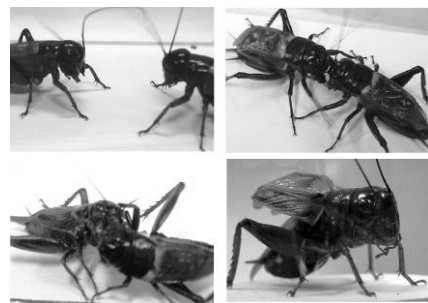


Fig1. Fighting behavior of the crickets (*Gryllus bimaculatus*). Males escalate fighting intensity; if opponent wouldn't give up continue attacking.

闘争に負けたオスのコオロギは、闘争が終結後 1 時間程度は、他のオスコオロギに対して攻撃を仕掛けることはせず、回避行動を示す。この行動の選択機構には、神経修飾物質の一酸化窒素(NO)が関与することがわかってきた。NO は細胞内の酵素の働きでアミノ酸の一種であるアルギニンと酸素分子から

合成される気体状の生理活性物質である[2]. NO の標的となる細胞は可溶性グアニル酸シクラーゼ (sGC)と呼ばれる酵素をもち, NO に曝されると細胞内で GTP から cGMP の合成を始める (Fig. 2).

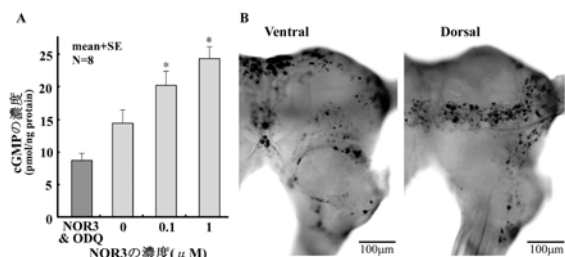


Fig. 2. NO-induced cGMP in the cricket brain. A: NO-donor increased cGMP in the brain. B: NO-induced cGMP immunohistochemistry that revealed targets of NO.

喧嘩経験による行動選択にかかわる NO の働きを調べるために, コオロギの脳内の NO や cGMP の産生を薬理的に操作して行動の変化を観察した. まず, 2匹のオスコオロギを対戦させる15分前に, 予めNO合成酵素の働きを阻害する試薬L-NAMEを頭部に注入した. 一端コオロギが落ち着くのを待ち, 2匹のオスを行動観察用のアリーナに移す. すると, 両者は即座に相手への攻撃を始める. 勝敗がいたら, それぞれのコオロギが接触しないように別々の容器で15分間隔離する. そして, 再び実験用のアリーナ移すと, 1回目で敗者になっても再び攻撃を仕掛ける個体が増加する. 似たような結果は, sGCの活性を阻害しても現れる. このことから, 脳内のNO/cGMPシグナル伝達系が喧嘩経験後の行動選択の神経機構に関与することが示唆された (Fig. 3).

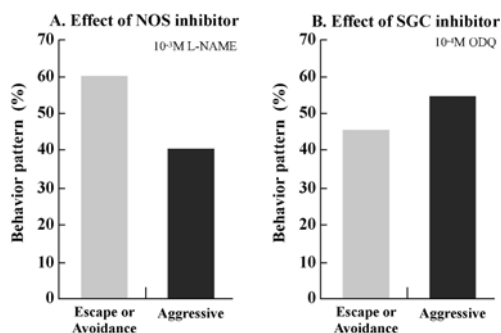


Fig. 3. Effects of inhibitor of NO synthase L-NAME and inhibitor of sGC ODQ on fighting behavior. A: Head injection of L-NAME enhanced aggressive behavior in subordinate males. B: Head injection of ODQ also increased aggressive behavior in subordinate males.

コオロギの闘争性には体液中の生体アミンであるオクトパミン(OA)がホルモンとして関与していることが知られているが[3], 脳内の生体アミンの濃度は喧嘩直後に減少することがわかった. 脳内の

NO/cGMPシグナル系と生体アミンの系がどのような関係にあるのか調べるために, NO 供与剤を使って脳を刺激すると, OA やドーパミンなどの生体アミンの脳内レベルが減少することがわかってきた (Fig. 4). 神経系において生体アミンは神経修飾物質や神経ホルモンとして機能していることから, NO は, OA やドーパミンなどの生体アミンの放出量を調節することが示唆された.

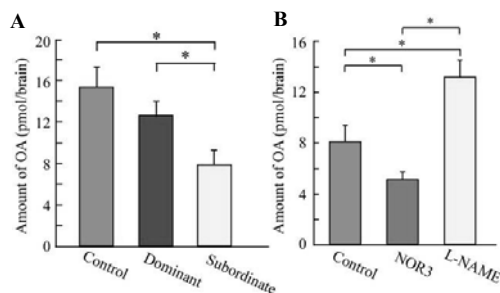


Fig. 4. Octopamine levels in the cricket brain. A: Octopamine level decreased after fighting in particular in subordinate males. B: NO-donor NOR3 decreased octopamine level in the brain but L-NAME increased octopamine level in the brain.

3. 社会的適応行動のモデル化

コオロギの闘争経験による行動の選択と決定にかかわる神経生理機構を明らかにするため, 生物学実験で得られた行動学的な知見に基づいて動的なシステムモデルを構築した.

オスコオロギ2匹を, 一定面積の観察用のアリーナに入れる (低密度) とお互いに相手を攻撃し, 闘争が始まる. アリーナに入れるコオロギの個体数を増やし, 個体群の密度を上げると, ある密度 (中密度と呼ぶ) では1匹のオスコオロギだけが攻撃性が高い個体となる. アリーナに入れるコオロギの個体数を増やして, 個体密度を上げる (高密度) と, 全体的に攻撃性が下がり, オス同士の攻撃行動が現れなくなる.

このような, オスコオロギの集団の中での各個体の振る舞いを表現する行動モデルを構築した. モデル生成にあたり, 密度の変化に伴い各個体の行動様式が変容するように, 個々の行動から集団構造が自己組織化される過程を説明するモデル構築をめざした.

人工コオロギを構成するにあたり, 実際のコオロギが, 周りの環境や, 周囲の他個体を検知するように, まず, コオロギの観測機能と運動機能についてモデル化を行った. 人工コオロギのセンサー機能については, 先端の触角と交差した障害物を検知し識別できるものとした. これはコオロギの触角による機械感覚情報の検知機能をモデル化している. さらに, センサー機能により個体の体長よりやや広い範囲で規定されるパーソナルフィールド内に侵入した他個体を検出できるようにした. これは, 触角による化学情報のうち, 体表フェロモンの感覚情報を検

知る機能をモデル化したものである。運動機能については、ある瞬間に $\pm 90^\circ$ の範囲内で向きを変えることができ、現在の向きに一定速度で移動できるものとしている。行動モデルとしては、彷徨(wandering)、回避(obstacle avoidance)、闘争(fighting)の三種類の基本状態から構成される有限状態機械モデル (Fig. 5) を採用した[4]。

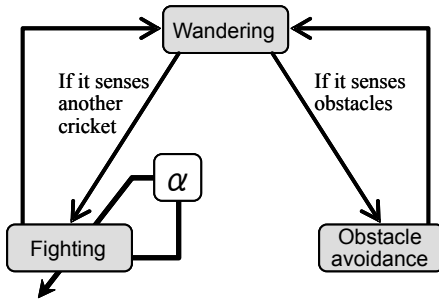


Fig. 5. Behavior model of artificial crickets.

オスコロギは、他者との接触や、闘争などの経験により、その後の行動を柔軟に変えるため、少なくともひとつの内部状態の変数が必要と考えた。ここでは、コオロギが、回避行動を示す傾向度合い(弱気度合い)を内部状態変数として採用した。すなわち、互いに攻撃し合っている過程で、各ステップにおいて、確率 P で自分が闘争に負けたことを認め、確率 $1-P$ で攻撃を続行するものとした。この確率 P を、コオロギの弱気度合いを表す唯一の状態変数 α によって決定する。

すなわち、以下のようにする。

$$P = \alpha (0 \leq \alpha \leq 1) \quad (1-1)$$

この α は、以下の式に基づいて更新する。

$$\alpha_{n+1} = (1 - \omega)\alpha_n + \varepsilon_{lose}\eta_{lose} - \varepsilon_{win}\eta_{win} \quad (1-2)$$

但し、

$$\eta_{lose} = \begin{cases} 1 & \text{負けたとき} \\ 0 & \text{そうでないとき} \end{cases}, \eta_{win} = \begin{cases} 1 & \text{勝ったとき} \\ 0 & \text{そうでないとき} \end{cases}$$

$\omega, \varepsilon_{win}, \varepsilon_{lose}$: 設計パラメータ

なお、式(1-2)の右辺第一項は、時間の経過と共に回避行動を示す傾向度合いが減少する(攻撃的になる)忘却項、第二項は闘争に負けた際に、弱気度合いが増加する項、第三項は闘争に勝った際に弱気度合いが減少する項である。

このアルゴリズムを計算機環境に実装し、式(1-1)及び(1-2)の更新則の検証を行った。具体的には、 128×128 (pix), 256×256 (pix), 512×512 (pix)の各フィールドサイズを、それぞれ高密度状態、中密度状態、低密度状態とみなし、それぞれのフィールド内に人工コオロギを4個体ずつ放した場合の各個体の行動

変容をシミュレートした。設計パラメータを適切な値にチューニングした時の結果をFig. 6に示す。

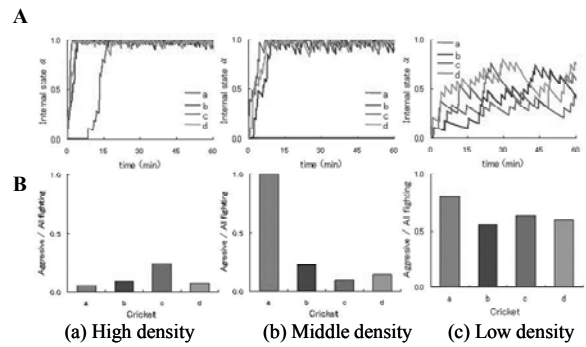


Fig. 6. Simulation results of artificial crickets. A: Time sequence of the value α in each population density. B: Rate of showing aggressive behavior in individual animals when they encounter other animals.

このシミュレーション結果から、密度の変化に伴って実際のコオロギが示す行動の変容様式が、人工コオロギにおいても実現できていることがわかる。設計パラメータを種々に変更した際の結果より「密度による行動の変容」を発現する条件に関して以下の考察ができる。

提案モデルにおける喧嘩時の個体の意思決定時においては、他個体の状態を利用しない、いわゆる「がまん比べ」モデルとなっている。そのような単純なモデルにおいても、密度による行動の変容を再現できることがわかった。 ε_{lose} の方が ε_{win} より大きな値をとる必要がある。このことは勝負に負けたコオロギの内部状態の変化の方が大きいことを意味している。生理学実験から、神経活動を調節する生理活性物質の働きが、コオロギの行動発現に重要であることが示唆されている。しかし、その知見は断片的なものが多く、構成論的に理解する必要がある。提案モデルは、生理実験の結果を構成論的に理解するのに有効な提案が可能である。

次に、闘争行動の発現にかかわる神経生理モデルの構築を試みた。Fig. 7は中枢神経系における神経修飾物質として作用しているNO/cGMP-NO系の変化に基づいた行動選択モデルを示している[5]。

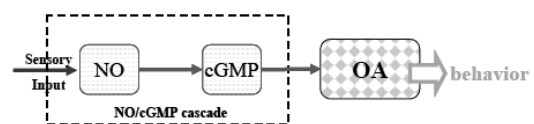


Fig. 7. Modeling of link with NO/cGMP system, OA system and behavior.

提案した神経修飾モデルでは、NO濃度の拡散方程式モデル、cGMPならびにOA量の微分方程式モデル、OA量から行動生成への閾値モデルを直列に組み合

わせて一連の反応系をモデル化した。このモデルでは、OA量により行動選択が操作されるとの仮説から、閾値0.5よりOA量が高い場合に喧嘩行動をとり、低い場合に回避行動を選択する。シミュレーションにより、コオロギが接触し、喧嘩が始まると脳内のNO量が上昇するとともにcGMP量も上昇する効果を再現し、cGMP量の上昇とともにOA量が減少する効果も再現した。また、喧嘩行動での負け経験を記憶する機構として、喧嘩行動の後に勝者には一定レベルのOAが上昇する効果、敗者には喧嘩時間に比例してOA量が下降する効果を取り入れた。これにより、Fig. 8に示すような勝者、敗者それぞれの内部状態量の応答が得られている。勝者のOA量は常に閾値以上に推移し、闘争行動を選択する。一方、敗者にはOA量が閾値以下に推移している状態が表れ、回避行動を選択することを示している。

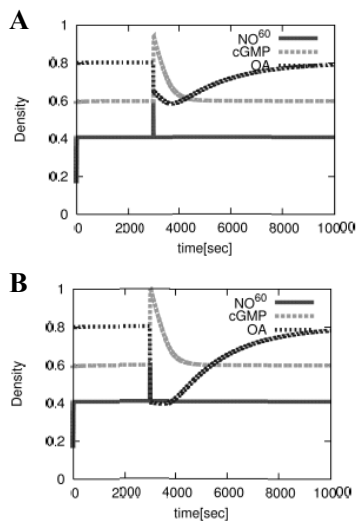


Fig. 8. Example of simulation results demonstrating changes of internal states. A: Internal state of dominant male. B: Internal state of subordinate males.

このことは前節までに記述したコオロギ闘争行動における生物学的知見を説明している。また、同じモデルおよびパラメータにてNO生成を抑制する効果をシミュレーションに組み込んだと菜場合に、敗北経験の記憶時間が短くなる結果を得た。このことから、構築したモデルはコオロギの闘争時における行動選択の神経生理機構を説明する基本的なものの一つとして考えることができる。

このように、経験に基づいた記憶時間の変化についての基本的なモデルを構築できたが、これはあくまで一対一の個体間相互作用による現象を説明したにすぎない。前述のように、コオロギは低密度環境では闘争行動がよく観察され、高密度環境においては他者と接触しても闘争行動をあまり発現しなくなる傾向が出てくる[4]。しかしながら、Ibaら[6]の報告によれば、高密度環境のコオロギの体内OA量は比較的高い量であることを報告している。OA量が高いが喧嘩行動を選択しないという現象は、先に構築し

たNO/cGMP-NO系に基づいた行動選択モデルのみではうまく説明することができない。

ここで、触角のある場合と比較して、触角の無いコオロギの喧嘩行動発現確率が有意に低下することが報告されている[7]。このことは、コオロギ喧嘩行動には触角に関わる処理機構が重要な役割を担っていることを示している。そこで、触角入力に対する感受性に関して仮説を立て、行動選択モデルに取り入れることで、コオロギの闘争行動が密度によって変容過程を実現可能かについて検証することとした。

コオロギ以外の生物学的な知見ではあるが、カイコガでは、脳内の触角葉におけるフェロモン情報の感受性[8]やミツバチにおける触角運動の制御[9]等において生体アミンが関与することが示唆されている。また、コオロギが環境全体の情報を把握できないことから、密度変化を他者との接触頻度により間接的にとらえていると考えることができる。

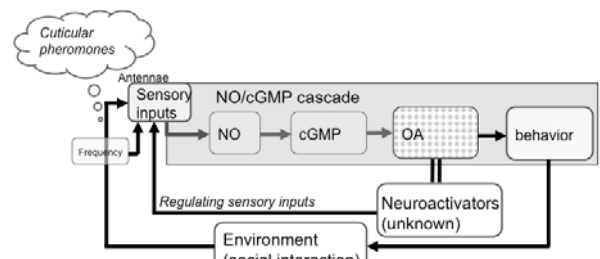


Fig. 9. Proposed neuronal model.

これらのことより、アミン量による内部状態と接触頻度により触角からの感覚情報に対する脳の感受性が修飾を受け、NOの産出量が調節される作用をモデルに取り入れたNO/cGMP-OA系の拡張モデルをFig. 9に示す。

ここで、新規に導入した触角入力情報の感受性パラメータ S の調整則を式(2-1)のように設定した。ここで、触角感度は1以上の値をとり、 $S=1$ の際にはOA量が高くとも喧嘩行動を選択しない、というルールを取り入れている。

$$\frac{dS}{dt} = -\rho S + aA_x - bF_m \quad (S \geq 1.0) \quad (2-1)$$

ここで、 A_x はOAにかかわる内部物質 A_x の量を、 F_m は触角への入力の有無 (1 or 0) を表している。また、式の各係数は、生物実験のデータに基づいて決定した。また、 F_m をステップ状にし、接触による影響を15秒程度持続するように設定している。このように、式(2-1)により、OA量と接触頻度によるフィードバックを受けることで触角入力に対する感受性 S を調節する機構となっている。

以上のパラメータにより高頻度の接触を擬似的に与えたシミュレーション実験を行った。ここで、接

触頻度は15秒間隔で50回連続して他者と接触する状態（最初の1回で喧嘩に勝ち、その後は接触のみとした）を想定し、 $t=300$ より接触させた際の実験結果を図9に示す。グラフは前述の刺激を受けたコオロギのOA量の推移と、触角からの入力情報に対する感受性の推移を表している。接触入力（Fig. 10 下段）については1が接触、0は非接触を表している。提案した感受性調整効果を取り入れることにより、闘争の開始により変化する脳内OA量の推移は、以前のモデルと同様であるが、接触頻度が高いことから触角入力に対する感受性が下がり、他個体との接触で攻撃行動を選択しなくなる結果を得た。以上の結果は、個体密度の変化に伴う行動の変容という現象を説明可能であることを示している。

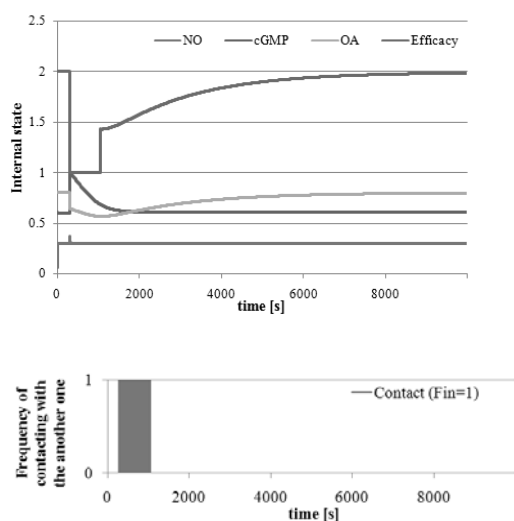


Fig. 10. Internal state transition under simulated high frequent contacting condition.

今後は仮説により提案したモデルを用いた群れでのシミュレーションを行い、コオロギの行動実験と比較していくことで、妥当性を評価する予定である。

4. おわりに

生物は、長い進化の歴史を生き抜く過程で、様々な環境に適応し、また社会を形成することで環境への適応度を増した。生物が社会を形成すると、社会はひとつの環境要因として生物に作用するようになる。生物の適応機構を理解することは、生物そのものを理解だけではなく、私たちの世界にある設計について学び取ることにつながる。

コオロギの闘争行動と、異なる密度におけるコオロギの振る舞いを題材にして、神経行動学的な研究アプローチとシステム工学的なアプローチを融合させ、生物が進化の過程で獲得した設計原理を抽出し、工学応用への提案を見いだしたい。ここでは、生物の社会的適応行動を解明することを目指して、コオ

ロギの「密度に伴う行動の変容」発現メカニズムを、行動モデルの観点と、内部状態モデル（神経生理モデル）の観点から検証することにより、そのメカニズムの工学的応用への方向性を示すことができた。

今後さらに生物学とシステム工学の融合が進み、生物の様々な適応機構を理解することで、例えばロボット群の制御法等多様な工学的な応用へと伸展していくことが期待できる。

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—」（領域番号454）によって行われた。

参考文献

- [1] J. Nagamoto, H. Aonuma and M. Hisada “Discrimination of conspecific individuals via cuticular pheromones by males of the cricket *Gryllus bimaculatus*”, *Zool. Sci.*, 22, pp.1079-1088, 2005.
- [2] D. S. Bredt and S. H. Snyder: “Nitric Oxide, a novel neuronal messenger”, *Neuron*, 8, pp.3-11, 1992.
- [3] S. A. Adamo, C. E. Linn, R. R. Hoy, “The role of neurohormonal octopamine during ‘fight or flight’ behaviour in the field cricket *Gryllus bimaculatus*”, *J Exp Biol* 198, pp.1691-1700, 1995..
- [4] 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の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.
- [5] K. Kawabata, T. Fujiki, Y. Ikemoto, H. Aonuma and H. Asama, “A Neuromodulation Model for Adaptive Behavior Selection by the Cricket -Nitric Oxide(NO)/Cyclic Guanosine Monophosphate (cGMP) Cascade Model-”, *J. Robotics Mechatronics*, Vol.19, No.4, pp388-393, 2007.
- [6] M. Iba, T. Nagao, A. Urano, “Effects of Population Density on Growth, Behavior and Levels of Biogenic Amines in the Cricket, *Gryllus bimaculatus*”, *Zool. Sci.*, Vol. 12, pp.695-702, 1995.
- [7] M. Sakura, A. Yoritsune and H. Aonuma, “Fighting experiences modulate aggressive and avoidance behaviors in crickets against male cuticular substances”, *The 2nd International Symposium on Mobiligence*, pp243-246, 2007.
- [8] L. Gatellier, T. Nagao and R. Kanzaki, “Serotonin modifies the sensitivity of the male silkworm to pheromone”, *J Exp. Biol.*, Vol. 207, pp. 2487-2496,

2004.

- [9] B. Pribbenow and J. Erber, "Modulation of Antennal Scanning in the Honeybee by Sucrose Stimuli, Serotonin, and Octopamine: Behavior and Electrophysiology", *Neurobiol. Learn. Mem.* 66, pp.109-120, 1996.