

クロコオロギの行動選択機構のモデリングに関する研究 ～触角からの感覚入力感受性による群行動の変容についての考察～

藤井 喬 (東京電機大学), 川端邦明 (理化学研究所), 青沼仁志 (北海道大学),
佐倉 緑 (北海道大学), 鈴木 剛 (東京電機大学), 太田 順 (東京大学),
浅間 一 (東京大学)

A study on a neuronal model for behavior selection mechanism in fighting behavior of the crickets ～Consideration to discussion on a behavior model introducing the efficacy factor for behavior modulation related to population density～

Takashi Fujii (Tokyo Denki Univ.), Kuniaki Kawabata (RIKEN),
Hitoshi Aonuma (Hokkaido Univ.), Midori Sakura (Hokkaido Univ.),
Tsuayoshi Suzuki (Tokyo Denki Univ.), Jun Ota (The Univ. of Tokyo),
and Hajime Asama (The Univ. of Tokyo)

Abstract:

In our current study, we attempt to construct dynamic neurophysiological model of cricket's fighting behavior for understanding the mechanism of social adaptation. Since the results of biological research related to the insects, we are putting forward a hypothesis that the Efficacy of the antennal input processing might be influenced by the both of the amount of biogenic amine and the frequency of contacting with the other cricket. In this paper, we propose a dynamic neurophysiological model for cricket's fighting behavior with the efficacy hypothesis based on synthetic neuroethology approach. The computer simulations with our proposed model are done and the results show that the efficacy would be an important factor for emerging the group behavior modulation among the crickets against the population density.

Key Words: Mobiligence, Cricket's fighting behavior, Synthetic Neuroethology, Efficacy

1. はじめに

生物の形成する社会は、ヒトから昆虫までそのレベルは多様であるが、共通している点は個体間相互作用に基づいてボトムアップに秩序が形成されるということである。つまり、身体・脳・環境間の相互作用およびその循環に基づいて社会的なシステムの形成が行われていると考えることができる[1]。このことから生物の形成する社会の成り立ちを理解することは自律分散システムや創発システムといった相互作用に基づいた機能発現に関する研究分野への有用な知見をもたらすと考えられる。このため生物の社会適応的な行動にヒントを得た生物模倣(バイオメティクス)研究が行われている[2]。また近年、生物の神経系での情報処理原理について議論が始められており[1]、生物の社会適応的な行動選択を発現する神経系の動的な情報処理メカニズムについても研究され始めている[3]。

生物の中でも、一般に昆虫は非常に小さな脳(神経節)を用いて社会適応的な行動選択を発現している。昆虫脳の神経細胞数は 10^5 個程度で構成されているといわれており、ヒトの 10^{12} 個程度と比べると非常に少ない。また、昆虫脳に関する組織学的な研究が比較的進んでいるといった観点から、昆虫脳は社会適応的な行動選択の研究に適した対象であるといえる。

昆虫の多くはフェロモンによる嗅覚刺激に基づいて適応的な行動選択を発揮することが知られている[4]。典型的なフェロモン行動選択の例としてはクロコオロギの闘争行動(図1)が挙げられる。クロコオロギの闘争行動とは、オス個体が他のオス個体と遭遇すると互いに喧嘩しあう行動であるが、勝ち負けの経験や環境条件によって喧嘩行動や逃避行動、無反応などの行動選択傾向を変容させることが報告されている[5]。これはつまり、他個体や環境との相互作用に基づいて行動を変容させることを意味している。このことから、クロコオロギの情報処理原理を研究することは、相互作用に基づいた社会的構造形式のメカニズムの理解に有用であると考えられる[6]。



Fig.1 Cricket Fighting behavior

従来の生物学では、そのアプローチから静的な情報・データを得るにとどまるため、脳内における動的な反応・処理について十分に解明することが難しい。そこで本研究では、クロコオロギのフェロモンによる闘争行動を対象として、生物学で明らかにな

っているクロコオロギの知見および仮説に基づいて動的な内部モデルを構築する構成論的神経行動学(Synthetic neuroethology)と呼ばれるアプローチによるモデル構築を目的としている。

特に本稿では、クロコオロギの闘争行動にみられる個体行動および群行動の変容を同時に説明する動的な行動選択モデルの提案を行う。また、提案モデルを用いた群シミュレーションの結果から行動選択の閾値の調節に重要な要素・要因について議論・考察を行う。

2 クロコオロギの生物学的知見

クロコオロギは同種の他個体と群れを形成せずに、単独で活動する一方で、自身の経験や環境によって行動を変容させることが知られている。このことは単独性昆虫であるクロコオロギにおいても、他個体や環境との相互作用に基づいて行動選択することを示している。

以下にクロコオロギに関する詳細な生物学的な知見について述べる。

2.1 経験に基づいた個体行動の変容

クロコオロギは他のオス個体と遭遇しオスフェロモンを触角で感受すると、触角葉と呼ばれる部位において一酸化窒素(NO)が生成される。そして生成されたNOは環状グアノシン・リン酸(cGMP)の生成に用いられる。この連関はNO/cGMPカスケードと呼ばれ、行動選択に関与していることが示唆されている[9]。一方で、喧嘩行動の発現はOAが関与すると報告があり[10]。cGMPによってOAの生成が抑制されることも示唆されている。

従来、この喧嘩行動は他のオス個体との遭遇により必ず発現する行動(プログラム行動)であると考えられてきた。しかしながら、近年の生物学研究により喧嘩に負けた経験を持つ個体は負けた経験を短期的に記憶し、他のオス個体のフェロモン刺激に対して60~90分程度の間逃避行動するようになることが知られている。

このようにクロコオロギは、他個体との相互作用に基づいて行動選択を行い、喧嘩の結果(経験)により行動を変容させている。

2.2 密度による群行動の変容

また、クロコオロギは生育する環境の個体密度によっても行動を変容させることが報告されている[4]。具体的には、他個体とほとんど接触しないような低密度の環境で飼育すると、クロコオロギは他個体と遭遇時に喧嘩行動を選択することがよくみられる。一方で、少しでも移動すればすぐに他個体と触角が触れてしまうような高密度の環境では、他者と接触しても喧嘩行動をほとんど発現しなくなる傾向を見せる。さらに、低密度と高密度の中間程度の環

境(中密度環境)では、一部の個体のみが活発に他個体に対し喧嘩をしかける状態となる。この際、他のコオロギはあまり喧嘩行動が発現しなくなることが観察されている。

このようにクロコオロギは、生育環境の密度変化に伴う他個体との相互作用に基づいて行動選択を行い、群行動を変容させている。

2.3 行動の変容および生体アミンに関する知見

前述のようにクロコオロギは他個体や環境との相互作用により

① 個体行動の変容

② 群行動の変容

を調節する性質を持つということが出来る。

闘争行動における行動選択の閾値に関して、クロコオロギの生理学的な知見としては、StevensonらによればOAが関与していると主張している[10]。しかしながら、敗者が再び喧嘩するようになるまでの時間が60~90分程度である一方で、喧嘩の敗者の場合でもOAの回復は60分程度であり、行動の回復とOAの回復に差異があることが知られている。この差異は少なくともOAのみが闘争行動における行動選択の閾値として作用しているわけではないということの意味している。

3. クロコオロギの神経生理モデル構築

3.1 構成論的神経行動学に基づいたモデル構築

ここで2節において述べた神経生理学的知見および行動変容に関する知見を受けて、我々は構成論的神経行動学のアプローチに基づいて個体行動と群行動の変容を同時に説明可能な動的な行動選択モデルの構築を試みた。図2は我々が提案するモデルの概念図である。

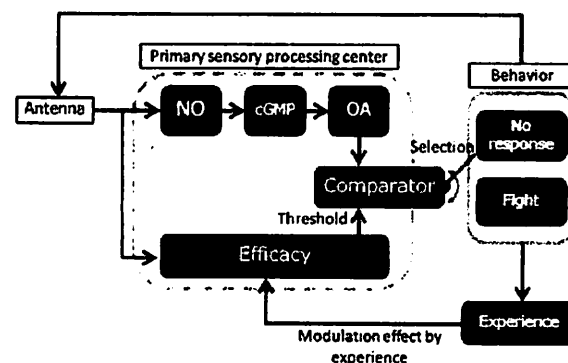


Fig.2 Proposed model

提案モデルでは、他個体のオスフェロモンを感受した際、OA値(以降Aとする)と触角からの感覚入力感受性(Efficacy)値(以降Eとする)を比較し、Efficacyを闘争行動における行動選択の閾値として用いて行動選択を行うモデルとなっている。ここで、Efficacy

とは一次嗅覚中枢における情報の伝達効率に相当するものを想定している。

以下で、提案モデルにおけるコオロギの行動選択原理について概説する。

・喧嘩行動

喧嘩行動は $A \geq E$ となる場合に選択される行動で、闘争の勝者はEfficacyが減少し、他個体に対し喧嘩行動を選択しやすい状態になる。これは喧嘩に勝利した経験の保持(記憶)を表現している。

・無反応

無反応とは $A < E$ となる場合に他個体に対し喧嘩行動を選択しない状態である。

・逃避行動

逃避行動は闘争の敗者が他個体から逃走する場合に選択される行動である。闘争の敗者はEfficacyが上昇し、他個体に対し喧嘩行動を選択しない状態となる。これは負け経験保持を表現している。

以下で、提案モデルの構成要素の詳細について説明する。

3.2 NO/cGMP-OAモデル[7]

我々は既にクロコオロギ個体が喧嘩行動を選択する際のコオロギ脳内の化学物質の生成と消費に関する知見に着目した個体行動の変容に関する知見を再現可能なNO/cGMP-OAモデル[7]を構築している。モデルの概念図を図3に示す。

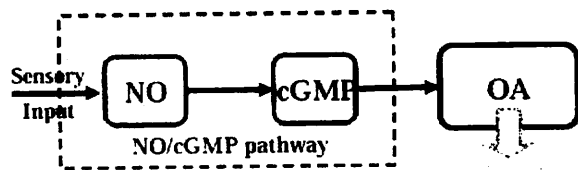


Fig.3 NO/cGMP-OA model

このモデルではクロコオロギ脳内の触角葉という部位を想定している。その触角葉を1次元とし、触角葉内部のNO量を $(N+1)$ 次元ベクトル N で、その位置 x を $(0 \leq x \leq N, x \in \mathbb{Z})$ における N^x と表現している。NOはラジカルであり、存在時間は10秒程度と考えられている。この効果を表現するために、定数 γ_N 、拡散定数 D を用いて式(1)のように記述した。

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

ここで、 N_{in} 、 N_{out} はそれぞれNOの生成量と消費量である。

cGMPはスカラーとし、生体内において過剰な量は体内で分解されることから定数 γ_C を用いて式(2)のように記述した。

$$\frac{dC}{dt} = -\gamma_C C + C_{in} - C_{out} \quad (2)$$

ここで C_{in} 、 C_{out} はそれぞれcGMPの生成量と消費量を表している。

同様にOAに関しても定数 γ_A を用いて式(3)のように記述した。

$$\frac{dA}{dt} = -\gamma_A A + A_{in} - A_{out} \quad (3)$$

次に各物質間の関係式を簡潔に説明する。

NOの生成に関して、他個体と遭遇時にNOの濃度が上昇していることは確認されているがどの程度上昇しているかは定かではない。そのため、時刻 t 、位置 x でのNOの生成量 N_{in}^x を発生源の位置集合 I に対して以下のように記述した。

$$N_{in}^x = \begin{cases} 0.0 & \text{if } x \notin I \\ 1.5 & \text{if } (x \in I \wedge \text{fighting}) \\ 1.0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

NOの消費は全てcGMPの生成に使われるものとし、時刻 t 、位置 x でのNOの消費量 N_{out}^x を式(4)のように記述した。

$$N_{out}^x = \begin{cases} a \times (1 + \tanh(50 \times (N^x - 0.4))) / 2 & \text{if } x \in 0 \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad (4)$$

cGMPの生成量はNOの消費量が全て用いられると考えた。

OAに関しては、生理実験からNOに依存する系と依存しない系があると考えられており、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の生産に対して抑制性に働くため、cGMPの消費量とOAの生成量の関係を式(5)、(6)で記述した。

$$C_{out} = bc \times (1 + \tanh(10 \times (C - 0.64))) / 2 \quad (5)$$

$$A_{in} = b - 0.6 \times C_{out} \quad (6)$$

ここで b, c は定数である。

OAの生成量に関しては、OAは体内で脂肪からエネルギーを取り出す際に使われることから A_{out} を定数 d を用いて式(7)のように記述した。

$$A_{out} = \begin{cases} c & \text{if fighting} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad (7)$$

このNO/cGMP-OAモデルでは個体レベルの行動変容のみ説明可能となっているため[7]、これを基本として次節にて群行動の変容を説明可能なモデルとして拡張する。

3.3 触角からの感覚入力感受性(Efficacy)の導入

NO/cGMP-OAモデルでは個体行動の変容は再現可能であったが、計算機実験の結果、密度に応じた群行動の変容を説明できなかった[8]。これは、Stevensonらの報告[10]に従い、OAのみを闘争行動における行動選択の閾値としたことに起因すると考えられる。闘争行動における行動選択の閾値としては2.3節で述べたように、行動の回復とOAの回復に差異が生じていることから、他の要素・要因の関与が予想される。また、行動選択に関しては生体アミン系の関与が示唆されている。そこで、ここではNO/cGMP-OAモデルの拡張のために闘争行動に作用する要素・要因について再度検証した。

ここで、別種の昆虫の例であるが、Gatellierらは実験環境内のオスカイコガのメスフェロモンに対する行動について実験を行い[11]、オスカイコガのメスフェロモンに対する反応と生体アミンの一種であるセロトニン(5-HT)にメスフェロモンの刺激に対する感受性を調節する関係性があることを見出した。さらに、Pribbenowらの研究では[12]、落ち着いた個体にOAを享受した場合はそのミツバチは興奮した触角をしきりに動かすようになり、興奮した個体に5-HTを享受した場合、そのミツバチは触角の活動がおとなしくなるといった変化が見られた。このように他個体に対する反応が生体アミン系により調節される機構があることが分かっている。

一方、2.2節において、高密度環境下では喧嘩をする個体がほとんど発現しなくなることが観察されると述べたが、Ibaらの研究によると高密度環境下で生育した個体のOAが高い値を維持しているとの報告がされている[11]。これは高頻度で他個体と接触する場合の行動選択はOA量のみで決められていないことを示している。一方で、闘争後のクロコオロギのOA量は闘争の勝者と敗者と差がないといわれている(未発表データ)。これは勝敗の経験がOA量に影響を与えないことを示唆していると考えられる。つまり、OA量自体ではなく、OA量をどのように評価するかの指標が他個体や環境との相互作用により調節される機構を考慮する必要があると考えられる。

以上のことから高密度環境下における他個体との高頻度の接触(相互作用)や喧嘩の勝敗の経験が闘争行動における行動選択の閾値を調節する要素・要因としてモデルを構築した。提案モデル(図1)では、この要素・要因をEfficacyとして、モデルへと導入している。ここで闘争行動後のEの調節則を式(8)のように表現する。

$$E = A \times 10^{\alpha t} + B + g(F_{in}) \quad (8)$$

ここで、A、B、 α は定数、tは闘争が終了してからの時間を表す。第1項及び第2項は選択した行動の結果による経験を保持する効果を表す。経験の保持に

ついて、闘争の直後は強く経験しているが時間経過と共に忘却されることが知られているため(未発表データ)、ここでは指数関数により表現した。

具体的には闘争に勝った経験によりEを減少させ、一定期間他個体に対し喧嘩をしやすくする影響を表現し、負けた経験によりEを増加させることで、一定期間他個体に対し喧嘩行動を選択しにくくする効果を与えている。

続いて第3項は接触による影響を表したものである。接触による影響は、他個体との接触時のみ影響を及ぼす要素とするため式(9)のように表現した。

$$g(F_{in}) = -\beta \times F_{in} \quad (9)$$

$$F_{in} = \begin{cases} 1 & \text{Contact with other crickets} \\ 0 & \text{Otherwise} \end{cases}$$

ここで β は接触による抑制性の影響の程度を、 F_{in} は接触の有無を表す。このような特性を持つE(Efficacy)と前述のA(OA量)とを他個体と遭遇した際に比較し、行動を選択するものとする。

4. 提案モデルによる計算機実験

4.1 提案モデルによる個体行動変容の再現

ここでは提案モデルがNO/cGMP-OAモデルで説明可能であった個体行動の変容を説明可能か計算機実験により確認を行った。計算機実験は、環境内でオスコオロギ同士が1度喧嘩(Time=500[s]から6秒間)した状態を想定した。ここで、計算機シミュレーションにより得られた勝者の内部状態に関する結果を図4、敗者の内部状態に関する結果を図5に示す。

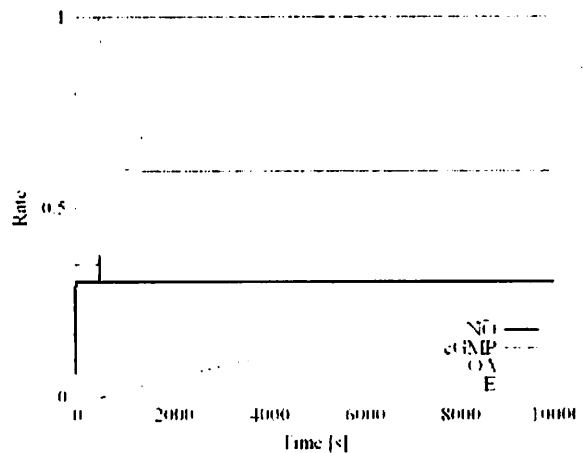


Fig.4 Internal state of winner individual

ここで実験ではクロコオロギ脳内の各化学物質を[0:1]で正規化したものとして表し、cGMP、OAの定常状態をそれぞれ $C=0.6$ 、 $A=0.8$ であるとした。また、各パラメータは $\gamma_A = \gamma_C = 1.9 \times 10^{-6}$ 、 $a = 7.44 \times 10^{-3}$ 、 $b = 5.0 \times 10^{-7}$ 、 $c = 4.0 \times 10^{-5}$ 、 $A = 0.65$ 、 $B = 0.35$ 、 $\alpha = -4.53 \times 10^{-4}$ と設定した。また、Eの

定常状態を $E=0.35$ とし、選択した行動による喧嘩行動への抑制性的影響として、喧嘩に勝った際に $E=0$ 、負けた際に $E=1$ と値がセットされるものとした。

勝者は喧嘩後に $E=0$ となり、闘争後も $A \geq E$ の状態を維持し、他個体に対し喧嘩行動を選択する状態であることが確認された。また、敗者は喧嘩後 $E=1$ となることで、 $A < E$ となり、他個体と遭遇しても喧嘩行動を選択しない状態(無反応)が喧嘩後 60~90 分程度の間続いていることが確認できる。これにより Efficacy を導入しても NO/cGMP-OA モデルと同様の個体行動の変容を再現可能であることが確認された。

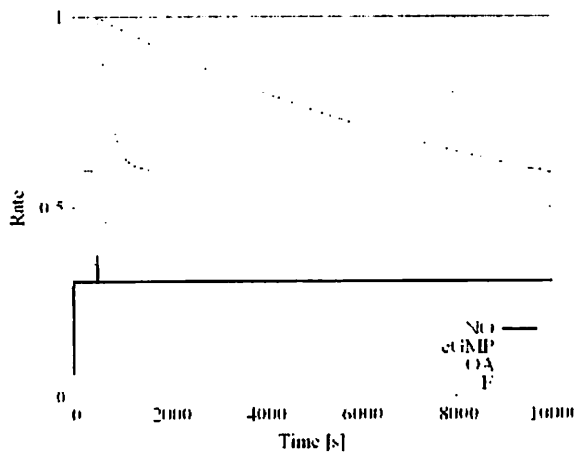


Fig.5 Internal state of loser individual

4.2 提案モデルによる群行動の再現

引き続き、前述の Efficacy を用いた提案モデルを用いてコオロギが複数個体存在する環境 (例えば図6)を模擬し、クロコオロギの群行動の変容を説明可能かについて計算機実験により検証した。

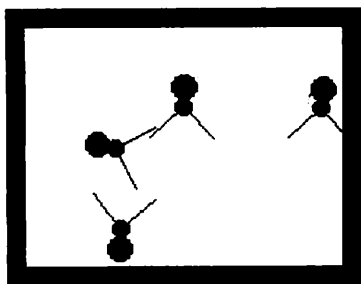


Fig.6 Artificial cricket

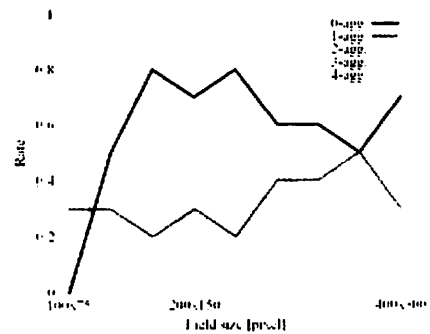
実験条件は生物実験と同等となるように設定した。コオロギは4匹とし、環境のサイズは長辺と短辺の比が4:3となる長方形を想定し、9種類(100×75, 120×90, 160×120, 200×150, 240×180, 280×210, 320×240, 360×270, 400×300[pixel])の環境で行う。尚、2.2節で述べた高密度、中密度、低密度環境に相当する環境は、それぞれ100×75, 200×150, 400×

300[pixel]にあたる。実験時間は1試行を4000[sec]とし、それぞれの環境で10試行ずつ行った。各コオロギのパラメータは4.1節で設定したものをを用いている。各環境サイズにおいて、1試行終了時に $A \geq E$ であり、他個体に対し喧嘩行動を選択する個体(強気個体)数を計数することで、生物実験との整合をとる。

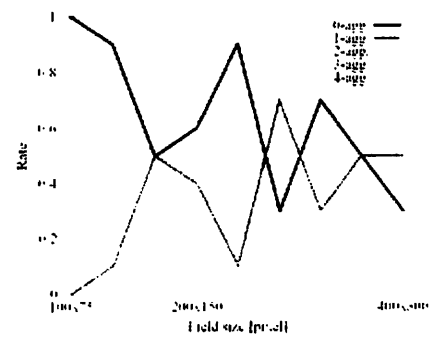
さらに、この実験では、接触による影響を表す β の値を0, 0.005, 0.1, 0.2の4種類で行い、それぞれの場合に群行動がどのように変容するか観察した。つまり、行動選択のための閾値への抑制性的影響の程度が群行動にどのような効果をもたらすかについて確認する。

実験結果を図7(Fig.6 (a), (b), (c), (d))に示す。

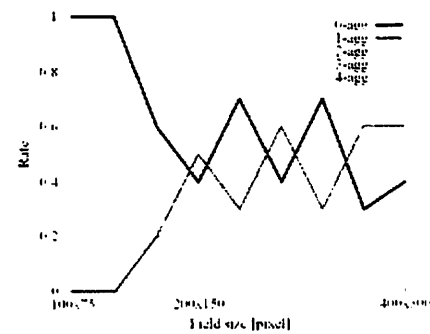
実験結果から、 $\beta = 0.005$ のときに環境密度が低くなるにつれて強気個体が増えていくというクロコオロギの見せる群行動の変容と類似した傾向を示すことがわかった。



(a) $\beta = 0$



(b) $\beta = 0.005$



(c) $\beta = 0.01$

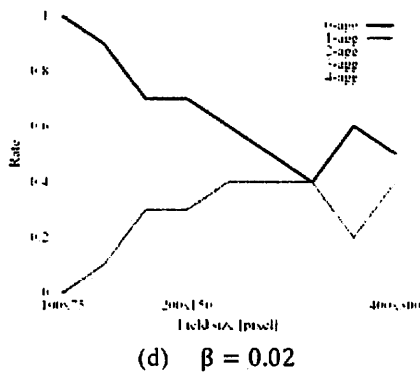


Fig7 The experiment result that changed β

4.3 実験結果の考察

β の値を0~0.02に推移させた場合の密度に対する群行動の変容を観察すると、 β が0.01より大きくなると中密度環境に対応する200×150[pixel]の環境でも強気個体が発現しなくなる。また、その一方で $\beta = 0$ (NO/cGMP-OAモデルと同等)とすると、接触による抑制性の影響がないことを意味し、いずれの環境でも強気個体が1匹のみ存在する状況となつてしまい、生物学的知見と異なる結果となった。

ここで、抑制性の影響の程度を $\beta = 0.005$ と設定した場合に高密度環境では強気個体が出現せず、環境の面積を広げていくと強気個体数が増加するという生物学的知見の傾向と同様の結果を得た。このことから、提案モデルにおいて、行動選択の閾値としてのEfficacyに対して、他個体との接触が抑制性の影響を持つことが群行動の変容に効果を示すことが分かった。つまり、クロコオロギ脳内で接触頻度と関係して減少する要素・要因が闘争行動における行動選択に重要な役割を果たしていることが予測される。

5. おわりに

本稿ではクロコオロギの神経生理モデル構築を目的として、闘争行動における行動選択の閾値としたEfficacyを導入したモデルの提案を行った。提案モデルを用いた計算機実験により生物学的な知見との妥当性について確認した。

今後はクロコオロギ脳内において闘争行動の経験と他個体との接触により調節されるような要素・要因について生物実験により同定していく。これによりクロコオロギの社会的適応行動メカニズムを明らかにしていく予定である。

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。

参考文献

- [1] 高草木 薫 他, 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, No.9 (2005) pp.580-589
- [2] 渡辺 桂吾 他, バイオミメティックマシンとロボット: ファジィ推論技法による接近(<小特集>制御工学への知能科学からの接近) 日本シミュレーション学会 Vol.26(1)(2007) pp.26-32
- [3] 浅間 他, 移動知と社会適応, 計測と制御 Vol.46, No.12 (2007) pp.885-886
- [4] Kanzaki, R, et al. Coordination of wing motion and walking suggests common control of zigzag motor program in a male silkworm moth. Journal of Comparative Physiology, Vol.182, No. 3, (1998) pp.267-276
- [5] 足利 昌俊 他, コオロギ集団における多様な振るまいのモデル化, 第18回自律分散シンポジウム (2006) pp.189-194
- [6] 青沼 仁志 他, 生物の社会適応機能の解明とその工学的応用 社会的適応行動の動的モデリングと工学応用—コオロギの喧嘩行動を対象として—, 計測と制御 Vol.46, No.12 (2007) pp.903-909
- [7] Kawabata, K. et al. A Neuromodulation Model for Adaptive Behavior Selection by the Cricket. -Nitric Oxide(NO)/Cyclic Guanosine MonoPhosphate(cGMP) Cascade Model- Journal of Robotics and Mechatronics. Vol.19, No.4, (2007) pp.388-393.
- [8] 藤井 喬 他, クロコオロギの行動選択機構のモデリングに関する研究 -喧嘩行動実験による神経機構モデルの考察-, 第14回ロボティクスシンポジウム, (2009) pp.35-41
- [9] Aonuma H, et al. Role of NO Signaling in Switching Mechanisms in the Nervous System of Insect. In Proceedings of the SICE Annual Conference CD-ROM, (2004) pp.2477-2482.
- [10] P. A. Stevenson, et al. Octopamine and Experience-Dependent Modulation of Aggression in Crickets. The Journal of Neuroscience, Vol. 25, No. 6, pp. 1431-1441, 2005.
- [11] Iba, M. et al., Effects of Population Density on Growth, Behavior, and Levels of Biogenic Amines in the Cricket, Gryllus bimaculatus, ZOOLOGICAL SCIENCE 12, (1995) pp.695-702
- [12] Gatellier, L. et al., Serotonin modifies the sensitivity of the male silkworm to pheromone, The Journal of Experimental Biology, Vol.207, (2004), pp.2487-2496.
- [13] Pribbenow, B. et al., Modulation of Antennal Scanning in the Honeybee by Sucrose Stimuli, Serotonin, and Octopamine: Behavior and Electrophysiology, NEUROBIOLOGY OF LEARNING AND MEMORY 66, (1996) pp.109-120.

22nd SICE Symposium on Decentralized Autonomous Systems
January 30-31,2010,Nagoya

第 22 回自律分散システム・シンポジウム

資 料

期 日：2010年 1月30日(土), 31日(日)

会 場：名古屋大学野依記念学術交流館

SICE®

企 画：自 律 分 散 シ ス テ ム 部 会
主 催：(社)計測自動制御学会 システム・情報部門
The Society of Instrument and Control Engineers

協 賛：システム制御情報学会, 電子情報通信学会, 電気学会, 情報処理学会,
人工知能学会, 日本ロボット学会, 日本機械学会, 精密工学会, 日本神
経回路学会, 日本生体医工学会, 応用物理学会, 日本生物物理学会, 化
学工学会, Japan Chapter of IEEE Control Systems Society, Japan Chapter of
IEEE Systems, Man, and Cybernetics
移動知調査研究会

カタログ番号 10 SY 0002