

# コオロギ社会適応行動の神経機構モデリング

○川端邦明(理化学研究所) 太田 順(東京大学) 青沼仁志(北海道大学) 浅間 一(東京大学)

## Modeling of Neuronal Mechanism of Social Adaptive Behavior in Crickets

\*Kuniaki KAWABATA, RIKEN, Jun OTA, Univ. of Tokyo,

Hitoshi AONUMA, Hokkaido Univ., Hajime ASAMA, Univ. of Tokyo.

**Abstract** —Insects provide model systems to investigate neuronal mechanism underlying adaptive social behaviors. Cricket agonistic behavior must be a good model system to understand the mechanism how circumstances change animal behavior depending on previous experiences. Here we attempt mathematical modeling of male-male interaction among cricket population. We propose a behavioral model of crickets and a neuronal mechanism model of them.

**Key Words:** crickets, adaptive social behavior, neuronal modeling, mobiligence

### 1. はじめに

自然界には多様な生物が生息し、刻々と複雑に変化する環境の中で生活している。生物の多様性は生物の長い時間をかけた進化を反映しているといえる。また、動物は進化の過程で、複雑に変化する環境に適した行動を即座に発現するための適応機構として脳神経系を獲得した。適応的行動の生成メカニズムを理解することは、生物がいかにして進化してきたのかを理解する上で重要であり、また、生物が長い時間をかけて獲得した情報処理機構やネットワークの設計原理を解明し応用につなげる上でも重要である。我々は、社会や集団をひとつの環境要因と捉え、生物が進化の過程で獲得してきた様々な社会への適応機能を理解することで、その中から共通の設計原理を見つけ出そうとしている。このため、我々は、移動知プロジェクトにおいて、生物の社会的な適応メカニズム解明に向けた研究に取り組んでいる。

一般的に、生物は他個体との相互作用により社会を形成し、協調・競合しながら生存しており、各個体が複雑かつ多様な環境において相互に適応的に行動する機能を有していることを意味している。このようなメカニズムを解明するためには、生物個体自身の構造ならびに行動ができるだけ単純である方が望ましいと考え、ここでは昆虫を対象としている。特に、フェロモン行動、回避・喧嘩行動という特徴ある個体間の相互作用を伴うクロコオロギ<sup>(1)</sup>に注目し、社会適応性の構築メカニズムのシステム工学的解明を試みている。

本稿では、コオロギのオス同士の喧嘩行動に例に行われている、社会適応に関する神経機構モデリングに関する研究について記述する。



Fig.1 雄コオロギの喧嘩行動

### 2. コオロギの社会適応行動

本研究では、生物の社会適応行動を以下の視点からとらえる。(a) 他者との相互作用による経験に基づき自身の行動パターンを変更できる機能（これをここでは社会的適応性と考え）を有する個体が存在する。(b) 個体間の相互作用が生じ、各個体の経験により行動パターンが異なってくる。(c) その結果、個体群としての大域的秩序が形成される。

以下では、クロコオロギに関する生物学的知見および観察事例について紹介する。

#### 2.1 コオロギによるフェロモン行動

クロコオロギは社会性昆虫に見られるような社会的階層を構成せず、各個体が単独で生活を営むが、繁殖や生存のための同性間あるいは異性間の相互作用、すなわち単純な形態の社会的な行動が存在している。コオロギのオス同士が出会うとメスを争う喧嘩行動を始める。オスは相手の体を触角で触りオスの体表フェロモンを検出すると、回避行動もしくは威嚇行動、喧嘩行動を発現する。

喧嘩はオスコオロギ同士の接触後、両方もしくは片方が喧嘩を放棄することにより終了する。その後、残ったコオロギが闘争歌を歌い相手を威嚇しながら追い払うことで喧嘩は終了する。この喧嘩時間は経

験によって変化することが分かっている。すなわち、一度喧嘩に負けると、次回他個体と接触があっても、喧嘩時間が短くなり、場合によっては即座に逃げるようになる。また、別の実験結果によりこのようなコロロギの逃避傾向は時間の経過とともに劣化するという実験結果も得られている。

このことは、生物学の研究により、神経回路内での神経修飾物質の関与が示唆されており、適応行動選択のための脳内神経機構の基盤として注目すべき知見である。

## 2.2 ココロギ群の密度に伴う行動の変容

自然界におけるコロロギは1m<sup>2</sup>あたり数匹程度の低密度な環境で生きている。このような環境では、各個体同士喧嘩を行う。ここで人工的にコロロギを高密度環境で生活させると、ほとんどのコロロギがまるで共同生活によって協調性を身につけたかのように回避行動を主として行い、喧嘩を行わなくなる。低密度と高密度の中間の密度（中密度と呼ぶ）の環境においては、高密度と同様に主に回避行動を行う個体が群の大多数を占めるが、その中に1匹あるいはごく少数の個体だけが喧嘩行動をするようになり個体間の優劣が生じる。この現象をここではコロロギの「密度に伴う行動の変容」と呼び、コロロギ群の特徴の一つとして考え、解析対象としている。

このように、コロロギの喧嘩行動やその他者への影響に関する生物学的知見や観察事象を説明する単純なモデルの構築を、社会適応行動の神経機構解明の第一歩として行うのが、我々の立場である。

## 3. ココロギ適応行動の神経機構モデリング

コロロギの適応的行動の神経機構モデリングを行うために、以下の二段階に分けて議論を行っている。一つは、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行動モデリングであり、もう一つは、コロロギ個体において、知覚情報取得から行動までのフローを表現する神経回路モデリングである。以下にその試みについて記述する。

### 3.1 「密度に伴う行動の変容」を発現する行動モデリング

人工コロロギを構成するにあたり、まず、コロロギの観測機能と運動機能のモデル化を行う。まず、観測機能については先端の触角と交差した障害物、他個体を検知・識別可能であるとする。これはコロロギの触角による機械情報検知機能をモデル化している。同じく観測機能について、個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とする。これは触角による

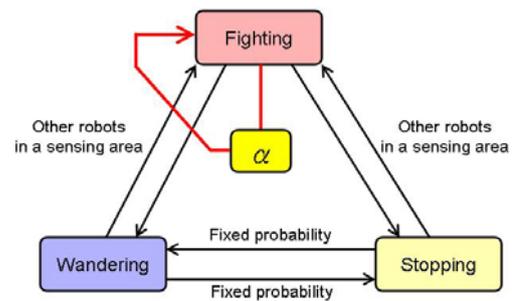


Fig.1 人工コロロギの行動モデル

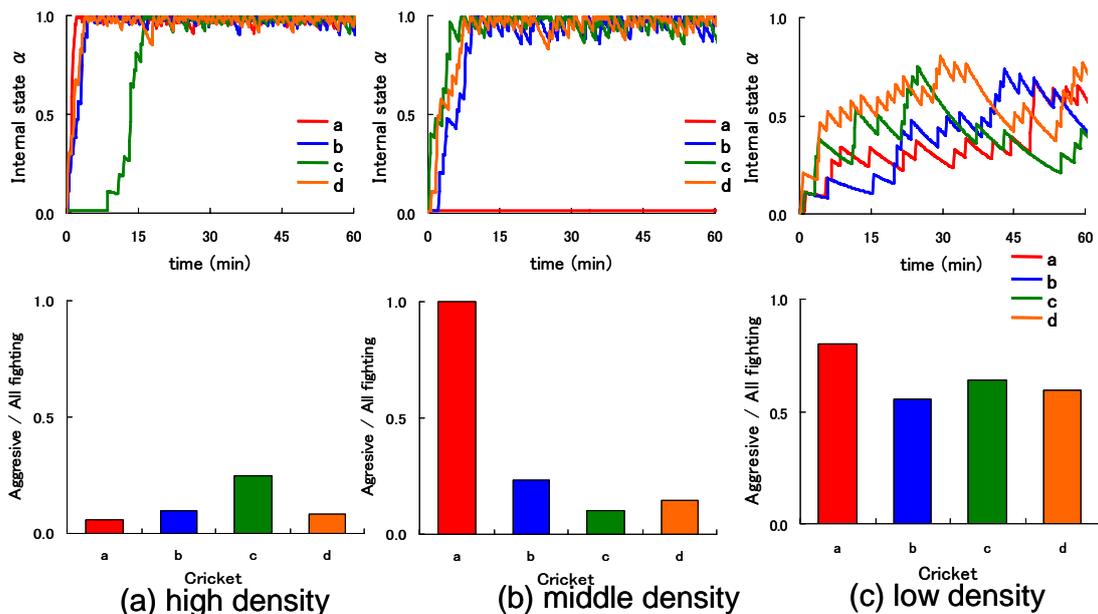


Fig.2 人工コロロギによるシミュレーション結果

フェロモン検知機能をモデル化したものである。さらに、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(wander)、回避(avoid)、喧嘩(fight)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.1) を採用した。

コオロギは、自身の経験により行動に差異が生じるため、最低一つの内部状態変数が必要である。ここでは、コオロギの回避傾向度合い (弱気度合い) を採用する。すなわち、喧嘩をしている際に、各ステップにおいて、確率 $P$ で自分の負けを認め、確率 $1-P$ で喧嘩を続行するものとする。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 $\alpha$ によって決定する。詳細については文献[2]に譲るが、時間の経過と共に弱気度合いが減少する (強気になる) 忘却項、喧嘩に負けた際に弱気度合いが増加する項、喧嘩に勝った際に弱気度合いが減少する項からなる評価式により更新されるものである。

このモデルについて、計算機シミュレーションにより検証を行った。具体的には、 $128 \times 128$ (pix),  $256 \times 256$ (pix),  $512 \times 512$ (pix)のフィールドサイズをそれぞれ高, 中, 低密度とみなし、それぞれに人工コオロギ4個体を放した場合の各個体の行動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.2に示す。上図は $\alpha$ の値の時間応答を、下図は各個体が他個体と遭遇した際に、最初から回避行動をとらなかった回数の割合を表している。この結果より、コオロギ群の密度に伴う行動の変容が人工コオロギ環境においても実現できていることがわかる。詳細については文献[2]を参照されたい。

### 3.2 知覚情報取得から行動生成までを表現する神経回路モデリング

コオロギの脳細胞や神経細胞に関する研究は数多く行われており、コオロギの攻撃性には、コオロギ体内 (脳内や体液中) に存在する一酸化窒素 (以下NO) /サイクリックGMP (以下cGMP) カスケードや、オクトパミン (以下OA), ドーパミン, チラミン等アミン系の働きが関与していることが知られている。実際、喧嘩前のコオロギ, 喧嘩後の勝者コオロギのOA量と喧嘩後の敗者コオロギのOA量には有意差が存在することがわかっている (青沼未発表データ)。このように多く得られている生物学的知見を包括的に矛盾なく説明できる神経回路モデルの構築が必要である。

このため、神経修飾物質の効果を用いた神経回路モデル (NO-cGMP-OAによるモデル, Fig.3)に基づく適応的行動選択方法を提案している。詳細について

は文献[3]に譲るが、NO濃度の拡散方程式モデル, cGMPならびにOA濃度の微分方程式モデル, OA濃度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の濃度により行動選択が操作されるとの仮説から、閾値 (この場合0.5) よりOA濃度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こととした。

シミュレーションにより (Fig.4), 喧嘩行動によりNO濃度が上昇するとともにcGMP濃度も上昇する効果を再現し、cGMP濃度上昇とともにOAが消費される効果も再現した。また、喧嘩行動での敗北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量のOA濃度が上昇する効果, 敗者には喧嘩時間に比例してOA濃度が下降する効果を取り入れた。これにより、Fig.4に示すように勝者, 敗者それぞれに関する内部状態量の過渡応答が得られている。勝者のOA濃度は常に閾値以上に推移しており、喧嘩行動を選

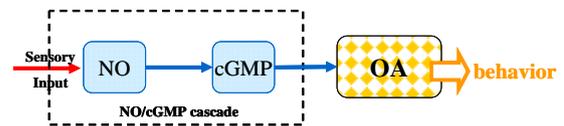
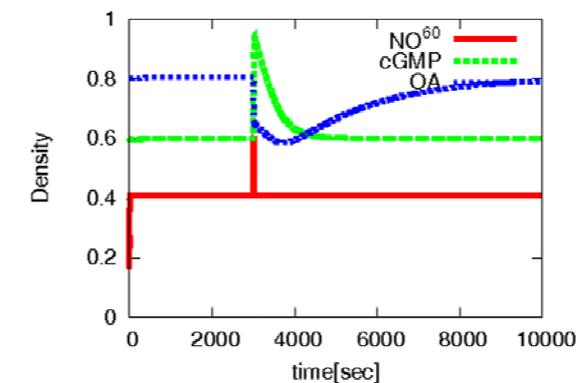
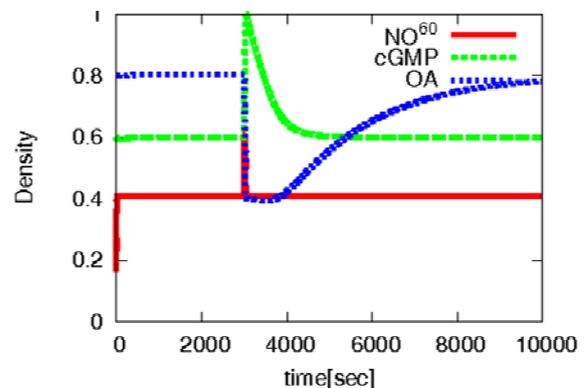


Fig. 3 NO,cGMP,OA,行動の連鎖に関するモデル<sup>(3)</sup>



(a) 勝者の内部状態量遷移の例



(b) 敗者の内部状態量遷移の例

Fig.4 内部状態の過渡応答<sup>(3)</sup>

択する状態を維持している。また、敗者はOA濃度が閾値以下に推移している状態がしばらく続き、回避行動を選択する状態であることを示している。これは前述したコオロギの喧嘩行動における生物学的知見と矛盾しておらず、このことより、提案する神経回路モデルは実際のコオロギの内部構造を説明するものの一つとして考えることができる。

今後はこの基本モデルをベースにコオロギ内部に存在する他の状態量の時間発展方程式を組み入れることで、相互作用する個体群の行動と各個体内の生理状態とを統一的に記述できるモデル化を行っていく。さらに、知覚と神経修飾物質(NO等)の発生に関するモデル化についても研究していく必要がある。

#### 4. おわりに

本稿では、これまでの移動知研究における社会適応行動のモデリングに関わる研究内容について説明した。著者らはコオロギの適応的行動の神経機構モデリングを例として、集団構造が自己組織化される過程を説明する行動モデルの観点と、知覚情報から行動生成までを表現する内部状態モデルの観点から検証を行っている。本稿では、これまでに得られている結果についてまとめて報告を行った。

今後も引き続き、モデルによるシミュレーションが示す結果や生物との差異に基づいて、新たな生物学実験課題の設定を行なうとともに、生物学実験で得られた結果から新たな仮説をたてることでモデルへフィードバックしていく。これにより、生工融合による社会適応機構について解明していく。

#### 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、本稿に記載した研究成果については、関係者の多くの御協力をいただいた。ここに記して感謝いたします。

#### 参 考 文 献

- [1] Aonuma, H and Niwa, K., Nitric Oxide Regulates the Levels of cGMP Accumulation in the Cricket Brain, *Acta Biologica Hungarica*, 55, 65/70 (2004).
- [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の振るまいのモデル化, 第 18 回自律分散システム・シンポジウム資料, 189/194(2006).
- [3] 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