

論文の内容の要旨

論文題目

工学的再構成による昆虫の嗅覚情報処理モデルの評価

氏名 長澤純人

本論文の目的は、カイコガの嗅覚情報処理系を生物学・生理学的知見に基づいてモデル化し、ロボット・システムとして工学的に再構成することで、その評価を行うことである。

本論文の意義として以下の2つを考えている。

1. 昆虫の行動発現に関する神経行動学的仮説を実証するための手法の確立。
2. 昆虫の神経系を模擬することで、複雑な実環境下で特定の目的を達成できる、単純で安価なセンサ・ベースの小型ロボット・システムの構築。

昆虫の行動の発現機構は、生物学的手法による解析的研究が行われてきた。しかし仮説立証に生物を使うため、感覚入力条件を揃えることは困難である。この仮説を工学的システムで再構成できれば、全く純粋な形で仮説の実証ができる。また、昆虫サイズの小型ロボット・システムの構築には新しい設計パラダイムが必要とされている。昆虫の神経系を模擬した制御は、多少非効率でも複雑な実環境下で特定のタスクを達成する工学システムの実現に繋がる。

本論文で対象とする昆虫の行動は、カイコガ (*bombyx mori*) の定位行動である。この行動はカイコガの雄が、雌の性フェロモン刺激によって雌の位置まで定位する行動である。雄はこのフェロモン刺激に対して特化しており、フェロモン刺激を受容しない限り、殆ど行動を発現しない。またフェロモン刺激を受容すると Figure 1 A に示すような明確な一連の行動パターンを発現する。この嗅覚情報処理系は神経細胞の細胞内記録や構造解析などの神経行動学的手法により、詳細が明らかになりつつある。触角で受容されたフェロモン刺激は、第一次嗅覚中枢である触角葉 (AL : Antennal Lobe) の大糸球体で検出・識別などの処理を受けた後、最終的に行動のパターンが生成される前・中大脳領域の LAL(Lateral Accessory Lobe)-VPC(Ventral ProtoCerebrum) に投射される。本論文では Figure 1 B に示すように嗅覚情報処理モデルを「触角電位モデル (EAG : ElectroAntennoGramm model)」と「定位行動発現モデル (behavior model)」に分け各々のモデルを構築し、評価を行った。

まず、触角電位モデルを構築した。本論文では触角両端に発生する触角電位 (ElectroAntennoGram) をフェロモン刺激の検出に利用した。この触角電位は、電気的には非常に微弱で不安定な信号であり、計測には生体信号計測の技術が要求される。触角電位モデルは、この計測が難しい触角電位を用いてフェロモン刺激の強度 (濃度)、タイミング、受容期間などを正確に検出するためのモデルである。

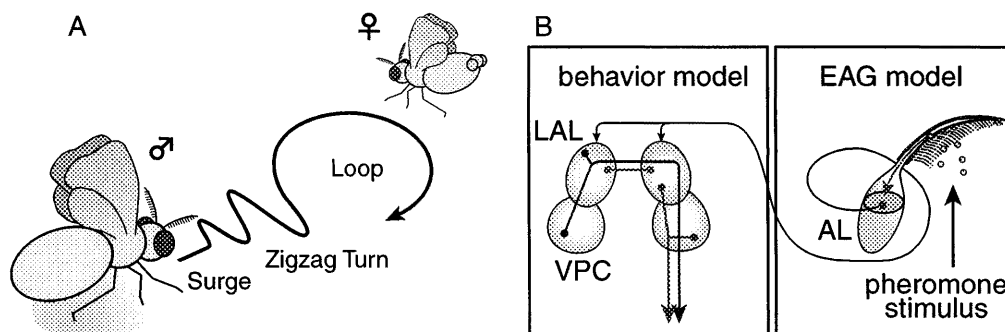


Figure 1 カイコガの定位行動と嗅覚情報処理系

一に対応することが報告された。反対側から LAL-VPC 領域を通過して胸部神経節への縦連合を下降する Group-I と同側から下降する Group-II に大きく分類され、その出力の組み合わせが行動要素に対応する。この信号が胸部神経節でどのように処理されるかは明らかにされていないが、これを左右のモータ出力と仮定するとちょうど行動と一致する。Group-II には Figure 3 A, B のように行動に同期した Flip-Flop 応答を示すものの他に、フェロモン刺激に対して一過性の応答を示す Figure 3 C が観測されている。これが発火しているときには他の A, B の出力はマスクされると考えれば、この期間を Surge と考えることができる。

定位行動発現モデルを構築するのに用いた、生物学的知見を以下に示す。

1. フェロモン刺激の入力は左右どちらの触角で受容されても両側の LAL-VPC 領域に入射される。左右どちらで受容したかで時間遅れを生じる。
2. LAL 領域において神経修飾物質であるセロトニンが、定位行動パターンの生成に影響を及ぼすことが報告されている。LAL 内の特定の領域にセロトニンを注入すると長期応答が観測される。
3. 両側の LAL 間には横連合があり、神経伝達物質 GABA が関与しているため、抑制性の相互結合であることが知られている。
4. Group-II に属する下降性介在ニューロンに、フェロモン刺激に対して一過性の応答を示すものが報告されており、これを Surge に対応させる。

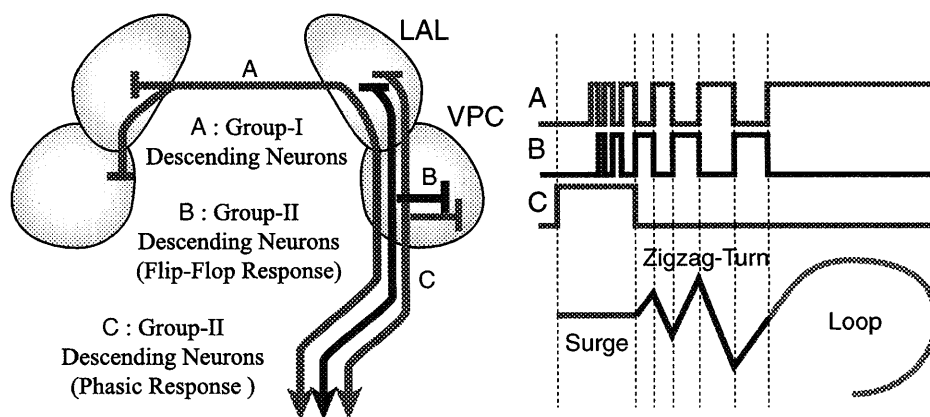


Figure 3 下降性介在ニューロンの出力と行動要素の対応

定位行動は数十秒間続くために、なんらかの長期応答を発現させる仕組みが必要になる。この長期応答の原因として神経修飾物質の影響を導入した。これ以外にも LAL-VPC 領域の神経集団が統計的性質として長期応答を示すという考え方もあるが、神経修飾物質が関与しているという報告と、その応答が長期応答であること、記述の容易さから、本論文では神経修飾物質が長期応答を生成する原因とした。触角により受容されたフェロモン刺激によって、LAL-VPC 領域内に神経修飾物質がある濃度で放出されると考える。この神経修飾物質は領域の平均膜電位を上昇させる働きをし、一定の速さで拡散・減衰していくものとする。Figure 4 に示すように、フェロモン刺激は左右どちらの触角で受容されても両側の LAL-VPC 領域に投射されるが、経路の違いによって左右の領域に神経修飾物質が放出されるタイミングに時間差が生じるものとする。簡単のため、この神経修飾物質の拡散・減衰を単純な一次遅れ系として記述する。左右各領域での神経修飾物質の濃度を s_i (i は l または r で左領域と右領域を示す) として、

$$\tau_{ph} \frac{ds_i}{dt} = -s_i \quad i = l, r \quad (1)$$

で表される。ただし、 $t = t_{stim}$ でフェロモン刺激を受容したとき、

$$s_l(t_{stim} + 400\text{ms}) = 0.4$$

$$s_r(t_{stim} + 720\text{ms}) = 0.4$$

として、受容側 i は時間遅れを 400 ms、反対側 \tilde{i} は更に 320 ms 遅れるとした。

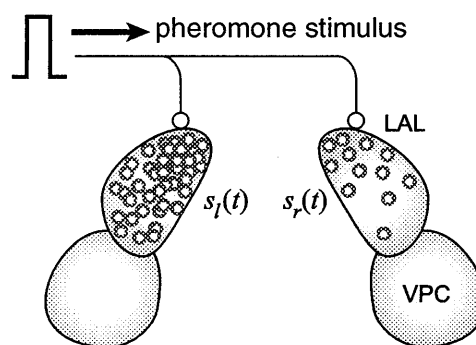


Figure 4 フェロモン刺激と神経修飾物質の時間遅れ

次に LAL-VPC 領域の動特性を考える．巨視的変数を平均膜電位 $U_i(t)$ ，平均活動度 $X_i(t)$ として，幾つかの簡単化を仮定することで，単純な神経素子として

$$\tau_u \frac{dU_l(t)}{dt} = -U_l(t) - c_1 \cdot X_r(t) + s_l(t) \quad (2)$$

$$\tau_u \frac{dU_r(t)}{dt} = -U_r(t) - c_1 \cdot X_l(t) + s_r(t) \quad (3)$$

と記述した．ただし， $X_i(t)$ は

$$X_i(t) = \text{sigm}(U_i(t), h_i(t)) \quad i = l, r \quad (4)$$

であり，Figure 5 に示すように各領域の下降性介在ニューロンの出力である．ここで出力関数は 0, 1 の 2 値を取る，連続時間－離散値モデルである．右辺第 2 項は互いに他方の領域の発火によって抑制を受けることを示している．これは，Figure 5 に示すように LAL 間の横連合 (PBN : Protocerebral Bilateral Neuron) が抑制性の結合を持つためである．このような相互抑制性結合を持つ 2 つの神経素子の振るまいは良く調べられており，疲労の効果を考慮することで振動を起こす． $h_i(t)$ は閾値であるが，定数でなく時変として疲労の効果を記述した．閾値は

$$\tau_h(U_i) \frac{dh_i(t)}{dt} = -h_i(t) + c_2 \cdot X_i(t) + h_{i0} \quad i = l, r \quad (5)$$

で，その動特性が表される．ここで，時定数 $\tau_h(U_i)$ は，平均膜電位 U_i が高くなるほど小さな値を取る単調減少関数とした．これは膜電位が高くなるほど早く疲労を起こすことを表したものであり，直感的に自然な定義である．また，一過性の下降性介在ニューロンを考慮することで Surge を発現させる．

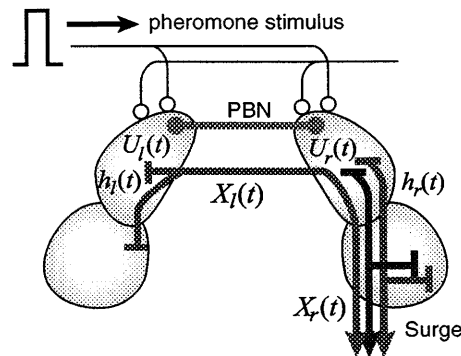


Figure 5 LAL-VPC 領域の巨視的振るまいと Surge の発現

これら全ての知見を統合したモデルがどのようなダイナミクスを示すかを Figure 6 に示す. 左触角がフェロモン刺激を受容したとすると, まず 400ms 遅れて左 LAL-VPC 領域に神経修飾物質が放出され, この領域全体が興奮する. さらに 320ms 遅れて右領域にも神経修飾物質が放出されるが, 左領域の発火によって強力に抑制されるために発火しない. 時間経過に伴い左領域が疲労して閾値が増加し, この値が膜電位に達したところで疲労限界となり左領域の発火は停止する. これによって抑制がなくなるため, 右領域がすぐに発火する. やがて右領域も疲労で発火が休止し, 左領域が再び発火する. このように領域間で振動が起こるが, フェロモン刺激直後は膜電位のレベルが高いため, 各領域は早く疲労し高頻度で交番する. 徐々に膜電位レベルが下がっていくことで交番はゆっくりになり, Zigzag-Turn や Loop が発現する. 最終的に両領域のレベルが十分下がると行動は停止する. また途中で新たなフェロモン刺激を受容すれば, 神経修飾物質が再び放出され行動はリセットされる.

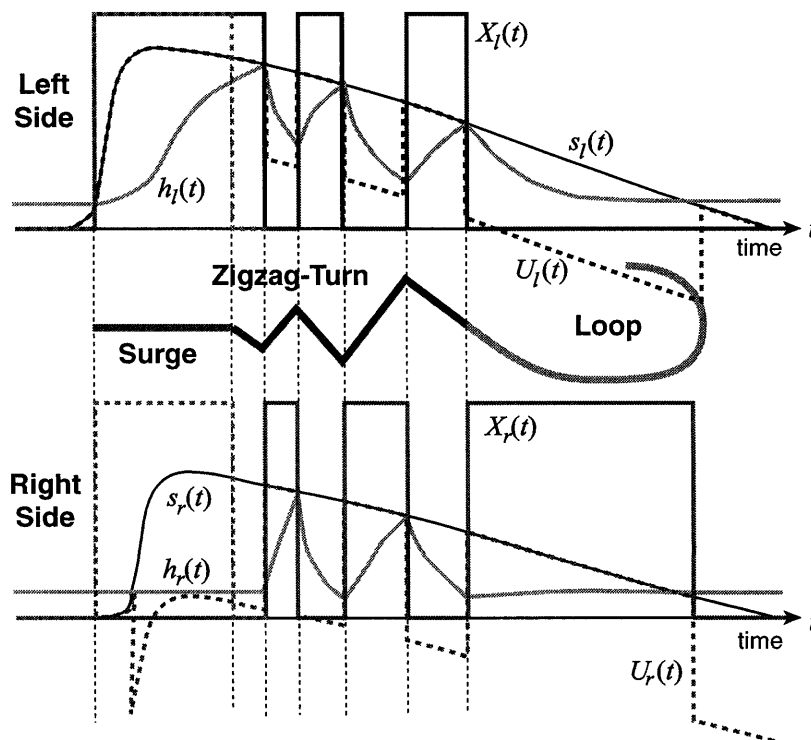


Figure 6 定位行動発現モデルのダイナミクスの定性的説明

$t = 0$ で、左触角に刺激が受容されたとしたときのLAL-VPC領域動特性のシミュレーション結果をFigure 7に示す。左右領域間で振動が起り、その周期が徐々にゆっくりになって最終的に停止していることが確認できる。

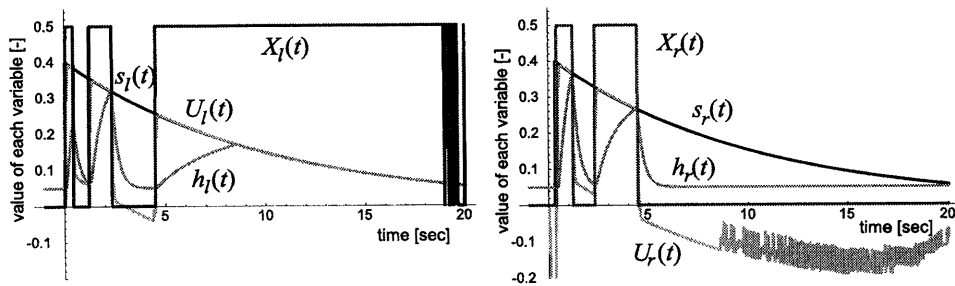


Figure 7 LAL-VPC 領域の動特性のシミュレーション

構築したモデルの評価として、風洞を使った一様なフェロモン流れ場の中で、カイコガとこのモデルを組み込んだロボットを行動させ、行動を計測する。この行動を統計的解析手法を用いて比較解析する。このため、まずボール・トラッキングを用いた行動解析装置でカイコガの行動を記録し、統計的手法でその行動解析を行った。各行動要素の前進や回転速度、持続時間などの分布、平均値、分散などを求めることによって、それぞれの行動要素の統計的特徴が明らかになり、統計的手法で比較解析が可能であることを確認した。

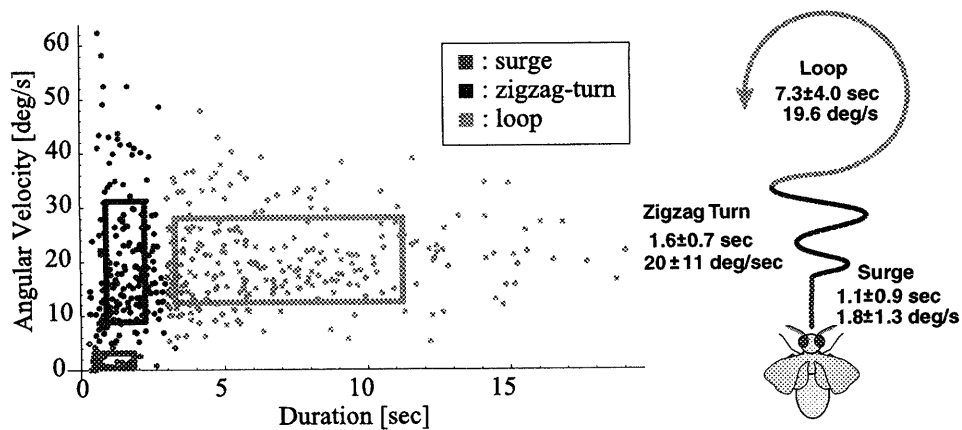


Figure 8 統計的手法による行動解析

実際にこの定位行動発現モデルを小型移動ロボットに組み込み，風洞内の一様フェロモン場で定位行動を発現させた．ロボット・システムの構成を Figure 9 A に示す．ロボットがリアルタイム（40 ms 毎）に取得したフェロモンセンサ情報はシリアル通信でホストコンピュータに送られ，ホスト側で定位行動発現モデルの連立微分方程式を数値的に解いている．この結果，次の行動が決定されロボットに送り返される．ホストは時々刻々のフェロモンセンサ情報と，ロボットの内部状態の変数をファイルに記録する．ロボットの行動はカメラによって記録されており，後でカイコガとの統計的行動解析に用いた．ロボット上面には同期 LED が設置され，10 秒に一回点灯すると同時にホスト側にも同期データを送信する．これによってカメラで記録された行動データと，シリアル通信で記録された情報との同期がとれる．ロボットは Figure 9 B に示すように，周囲のフェロモン環境をカイコガと同じにするためにカイコガとほぼ同サイズに作られている．また，フェロモンセンサにはカイコガの触角を一对取り付けるが，この間隔や高さは実際のカイコガと同じになるように設計した．

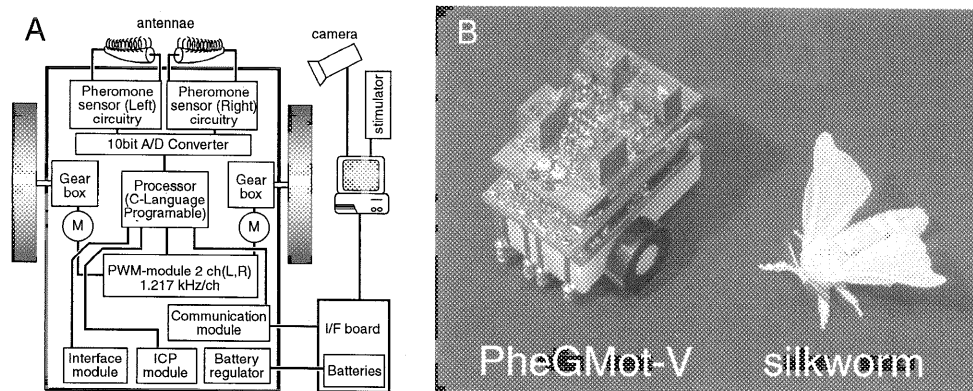


Figure 9 小型移動ロボットとカイコガのサイズ比較

ロボットは風洞内の一様フェロモン流れ場において，一連の定位行動パターンを発現することに成功した．また，フェロモン源から 15cm 程度離れた距離から，フェロモン源までの定位に成功した．これは，フェロモン源定位にはフェロモン刺激によって駆動される内因性のジグザグ・パターン生成だけで実際の

フェロモン場で定位できることを示す結果であり、生物学で提唱されている風向きの検出や視覚情報などがフェロモン源定位に必ずしも必要とされないことを示す結果である。また、ロボットの行動を、カイコガの行動と統計的に比較解析を行った。要素の持続時間に関してカイコガとロボットの行動を比較解析した結果を Figure 10 に示す。ロボットの行動のサンプル数が少ないため統計的性質が明確になっていないが、最も長い持続時間を示すはずの Loop が比較的早期のうちに新しい刺激の受容でキャンセルされ易いことや、Zigzag-Turn が 2 峰性を持つ（これは Zigzag Turn の 1 回目のターンと 2 回目のターンのピークが見えているものと思われる）こと、また Surge がロボットの方だけばらつきが少ないことなど、類似点や相似点が見受けられる。Surge は、フェロモン刺激を受容している間だけ起こるということも言われており、これを考慮するとよりカイコガの行動に近い結果が得られる可能性がある。

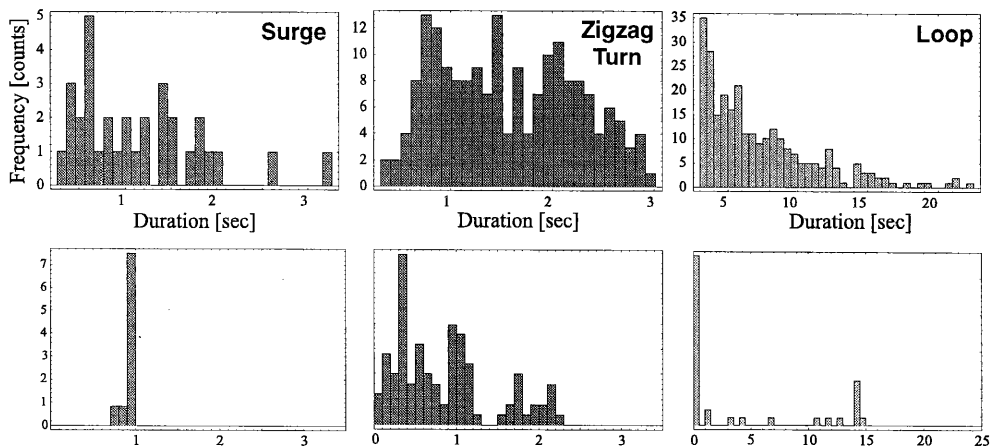


Figure 10 カイコガ（上段）とロボット（下段）の行動要素持続時間の比較

本論文の結論を以下に示す。

嗅覚情報処理モデルとして触角電位モデルと定位行動発現モデルの 2 つを構築した。嗅覚受容細胞の構造とその受容器膜での化学的現象を考察することでフェロモン刺激強度と触角電位振幅の関係を導出した。これにより、触角電位の計測からフェロモン刺激強度（濃度）の推定ができることを示した。また、触

角電位の時間波形に関して、3つのパラメータで実際の計測結果にフィッティング可能なモデルを構築した。これにより触角電位の時間波形テンプレートを利用した精度の高い触角電位の検出が可能になった。これらの関係を実験によって確認し、構築した触角電位モデルの妥当性を示した。

前・中大脳にある両側の LAL-VPC 領域の活動度が、神経修飾物質の持つ時定数によってゆっくり振動し、行動パターンの長期応答を形成するダイナミクス・モデルを構築した。フェロモン刺激によって与えられる非常に短い（数百 ms）一過性の刺激によって、一連の定位行動パターンが生成されることをシミュレーションで確認した。さらにこのモデルを小型移動ロボットの行動制御モデルとして組み込み、実際のフェロモン場で定位行動パターンを発現させた。更にロボットはフェロモン源から 15cm 程度離れた場所から、フェロモン源まで定位して到達することに成功し、モデルの妥当性が確認された。統計的手法によってロボットの行動をカイコガの行動と比較解析して類似点、問題点を明らかにし、モデル評価を行った。