

ヒト以外の生物における ナビゲーション——振動子と働くサーボ機構

マッコーリー大学自然科学科 教授
ケン・チェン

『動作の体制化』(“*The Organization of Action*”) ¹の中で、ガリステルは、動作 (action) の3つの基礎構成要素である反射 (reflex)、振動子 (oscillator)、サーボ機構 (servomechanism) について述べている。反射は、「適切な刺激」と呼ばれる特定の刺激群によって確実に引き起こされるステレオタイプの動作、振動子は、振動と呼ばれる規則的・周期的な動作を生み出す内因的メカニズム、そしてサーボ機構は、連続的に働き続ける誤差修正装置を指す。コンパレータ (comparator: 比較器) や積分センター (integration centre) と呼ばれる内的装置は、センサー入力から得られた変数の、現在の読み取り値をその変数の「望ましい」設定値と比較する。観察された現在の値と設定値・参照値の差分が「誤差」(error) で、誤差を低減させるフィードバックループ (negative-feedback loop) の中で、サーボ機構が動作を引き起こす。反射とは異なり、サーボ機構における動作は、最初にそのメカニズムを動かした入力値を必ず変化させることになる。最近、私は、振動子とともに動作するこのサーボ機構が、マイクロメートルレベルから数千キロまでのあらゆる範囲の移動について、生物によるナビゲーションの普遍的な枠組みを形成している、という提案をした^{2,3}。

ナビゲーション (navigation) とオリエンテーション (orientation) は、いずれもゴールに向かって移動することだが、私はこの2つを区別している。オリエンテーションは、ある「よい」場所に向かって移動することで、つまり、特定の目的地ではなく、「よりよい」か「より悪い」かが基準になっている。細菌や寄生虫が、食べ物を示して徐々に濃くなる化

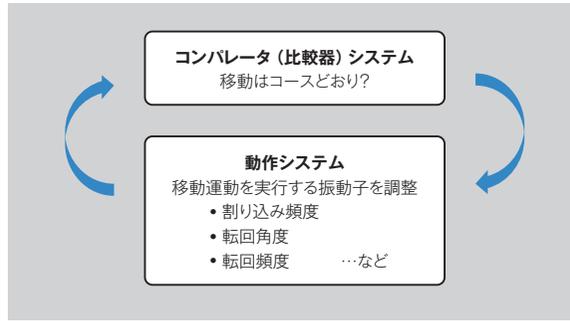
学物質を遡っていくのが、その例だ。一方、ナビゲーションは、ある特定の場所に向かって移動することで、例えば、ミツバチやアリが、(他の巣ではなく)自身の巣に向かって移動することが挙げられる。この区別にかかわらず、オリエンテーションとナビゲーションの双方において、振動子と協働するサーボ機構が移動する生物を動かしている。

ナビゲーションに関わるサーボ機構が、移動する生物を目的地に向かわせる。すなわち、移動方向が目的地方向からずれると「誤差」が生じ、負のフィードバックループにおいてこの誤差を低減するように動作が引き起こされる^{4,5}(図1)。目的地方向の設定は、ナビゲーションのメカニズムによって異なる。経路統合 (経路積分: path integration) においては、現在地から出発点 (典型的には居住地/巣) までの距離と方向を符号化したベクトルの形で与えられ⁶、風景に基づくナビゲーションでは、移動における目指すべき特定の風景の形で与えられる。私は、この考えを四半世紀以上維持してきた⁴。しかし最近、洗練されているものもないもの、形は違っても、振動子と協働するサーボ機構が移動をガイドする上で働いていることを発見した^{2,3}(図1)。ここで例を出して説明するのがよいだろう。スキーマの導入を論じる前に、極小さいものから大きなものまで、いくつかの事例に焦点を当てる。

事例紹介

オリエンテーションの単純で最も広く見られるかたちは、移動運動 (locomotion) を実行している振動子の信号に時々割り込んで移動方向を変えることだ。大

図1 ナビゲーションのサーボ機構



コンパレータ (比較器) は、コースを保つために、現在の感覚・知覚情報を目標情報と比較し、移動運動を実現する振動子 (鞭毛や繊毛、翼、四肢) を調整する。

腸菌 (*Escherichia coli*) は単純な細菌と考えられているが、それでも30種ほどの化学受容器を備え、化学物質のグラデーションを遡ったり離れたりする走化性 (chemotaxis) で知られている^{2,7,8}。この微生物は、5本程度の鞭毛を振動させながら移動する振動システムを持っている。モーターがその鞭毛を一方 (例えば、反時計回り) に動かすと、すべての鞭毛が束になって1本の長い尾のようになり、精子の尾のように振動することで前進する。時折モーターが逆方向 (ここでは、時計回り) に鞭毛を動かすと、すべての鞭毛がバラバラになって振動機構に割り込み、前進を止める。大腸菌は、ランダム方向にスピンするが、モーターが安定した転回を再開すると、新たにランダムに選ばれた方向に大腸菌は移動していく。

このようなランダムな方向転換が、どうしてゴールに向かう運動につながるのか? それは、このような振動機構への「割り込み」率を調整することによって可能になっており、ケモキネシス (chemokinesis) と呼ばれている。キネシスは、ある入力に基づいてある行動の割合を調整するメカニズムを指すが、平均して「よりよい」方向に進ませるものではない。文献的には、このような過程のケモキネシスは、走化性と呼ばれることが多い。ルールは単純で、「よりよい」方向に向かっているときは、方向転換の割合が減少する。逆によりよい方向に向かっていないときは、方向転換の割合が増える^{2,7}。大腸菌は、化学物質濃度の現在値に適応しているため、移動にともなわずかな濃度変化を検出できる。大腸菌は、小さすぎてその体のどちら側の化学物質濃度が濃いかを検出できないため、最長1秒のわず

かな時間前の濃度の記憶を使う。このメカニズムによって大腸菌は、化学物質濃度がそれ以上よくなるピークまで遡っていき、その場所でくるくる動き回のをやめる。この単純なスキーマは十分機能するため、ある研究者は、コンピュータゲーム上で大学生にこの戦略を採用させることができた⁹。その大学生たちは、大腸菌と同じように、目的とするグラデーションのピークまで遡ることに成功した。

ランダムな方向転換の割合を調整するメカニズムは、小さな生き物には共通している。移動運動を可能にする効果器は異なっても、本質的には同じサーボ機構が、細菌とは別の原核生物群である古細菌 (*Archaea*) の走化性においても使われている¹⁰。アーキア鞭毛 (archaella) と呼ばれる古細菌の効果器は、大腸菌のような細菌を動かす鞭毛とは進化的に起源が異なっているが、古細菌のケモキネシス機構の一部は、細菌から拝借したと考えられている。ケモキネシスは、ゾウリムシ (*Paramecium*) といったはるかに大きな (しかし、やはり単一細胞の) 真核生物¹¹ や線虫 (*Caenorhabditis elegans*)¹² でも採用されている。大腸菌が手こぎボートだとすれば、ゾウリムシは、大きなクルーズ船ほどの大きさだ。ゾウリムシは、時折バックし、ランダムな方向にスピンする。これは、ゾウリムシが何かにつづったときに見せる行動なので、回避反応と言われている^{8,11}。線虫は、302のニューロンからなる小さな神経システムを備えているが、移動運動のための神経と筋肉に加え、側方 (つまり左右の) 振動に基づくより強力なメカニズムを見出すことができる。これこそがオリエンテーション機構における大きな進化的転換点かもしれない。

複数の振動子が互いに協調して筋肉を駆動し、線虫を左右にくねらせる⁸。筋肉は背側と腹側にあるが、それぞれの収縮が左右方向のくねりに変換され、結果線虫は側方に転回する。化学物質の空間的なグラデーションを検出するには体サイズの小さすぎるゾウリムシや大腸菌⁸とは異なり、左右への振動によって十分に空間的に分離された状態で、線虫は体の左右の化学物質濃度を比較できる¹³。この左右比較により、線虫はさらに左もしくは右に転回できる。側方振動により、生物は、真の走化性、つまりランダムに方向を変えるのではなく、平均して、進むべき「よりよい」方向に向くこと、を可能にする。これに対して、ケモキネシスは、すでに述べたように、ある行動の確率を変化させるに過ぎない。ショウジョウバエ (*Drosophila*) の幼虫は、この真のタイプの走化性を持っている¹⁴。左右への振動は、空間的に化学物質濃度の左右比較を可能にし、それに従って、転回角度を調整する。

ナビゲーションしているアリの最近の観察では、このよく研究されてきたナビゲーション生物がやはり、6本脚の通常の振動に加えて、左右に振動することが明らかになった^{2, 15, 16}。この左右への振動は、ナビゲーションのために調整される。例えば、私たちが「確信のなさ」(uncertainty)と呼んでいるものを増大させるような操作によって、より頻繁でより大きな振動が引き起こされる。すなわち、この状況下では、アリは、「蛇行」(meander)しながら移動する。例えば、既知のルートを通して巣に戻ってきたアリをルート途中のどこかに戻すと、次に巣に戻るとき、アリはより蛇行するようになる¹⁷。私の研究グループによる未公開の最近の観察では、巣までの通常の風景を変えてやることで、より多くの蛇行につながることを示唆された。「確信のなさ」は、定義があいまいで、擬人的な言い方かもしれない。アリがこのような「確信のなさ」に対応するものとして何を符号化しているか明らかではない。「確信あり」と「確信のなさ」は、視覚風景やその他感覚手がかりがそれぞれ既知か未知かを反映しているに過ぎないかもしれない^{16, 18}。

アリは、パノラマ的視覚風景を手がかりとしてナビゲーションに用いる^{19, 20}。視覚風景は移動中の生物にゴール方向に対して極端に左または右を向いていないかという情報を与えるため、左右への振動は移動方向を

常に最適方向に保つよう調整し続けてくれる、というのが左右振動が生み出されることの合理的な説明だ^{16, 21}。このトピックについては、さらなる実験や理論的研究が必要である。

地球規模では、ウミガメが、地磁気手がかりを使いつつ広い安全地帯に留まりながら大洋を旅する^{2, 20, 22}。ウミガメは、磁場の伏角(地球地表の水平方向に対する磁場の角度)と磁気の強さを符号化することで、世界の「どこにいるか」という感覚を得ている。括弧つきなのは、彼らは自分たちを特定の緯度・経度に位置づけていない可能性があるからだ。実際、ウミガメのナビゲーションの研究の多くを生み出しているグループ^{20, 22, 23}は、ウミガメたちがある特定の地磁気条件のときに、単にどちらに向かうべきかを知っているだけで、安全地帯を回る多数のルートを知っているだけ、という方ははるかに近い、と考えている。しかし、問題は、彼らが向きたい方向に進み続けるのに波が障害となることである。

波によって、ウミガメは、ヨー(yaw: 左右転回方向)、ピッチ(pitch: 頭の上げ下げ方向)、ロール(roll: 前後軸に沿う回転方向)の3回転平面で、常に進みたい方向から逸らされてしまう。ウミガメは、バタフライのように、シンクロして振動する前ひれのパワー・ストロークによって泳ぐ²⁴。振動するひれと協働するサーボ機構は、ロール・ピッチ・ヨー方向の回転に対して進行方向を調整する。例えば、ロール方向の回転に対し、前ひれの左右で異なる深さで水をかくことで、体のバランスを取る。ウミガメを彼らの自然生息域である大洋で追跡するのは困難であるため、私がサーボ機構と呼んでいるこれらの研究は実験室で実施されるが、将来、自然条件下で波に直面したときに彼らがどのように調整しているか調べる挑戦には意味があるだろう。

考察

このように、すべてのスケールを通して、移動する生物においてサーボ機構が振動子とともに働いている^{2, 3, 20}。これらのメカニズムは、洗練さにおいて多様だ。ケモキネシスにおける前進運動への割り込みは、移動運動を駆動する振動子を時々止める以上のことはしていない。大きな進化上の「発明」は、側方振動の形で現れた。すなわち、側方振動により、

生物は、ランダム方向ではなく、左か右に向き直って「よりよい」方向に向かって進めるようになったのである。このような側方振動では、生物個体のサイズが大きくなり、神経や筋肉を必要とするかもしれないが、これはさらに調べていく価値のあるトピックであろう。最も洗練されたレベルでは、より不確実と考えられる条件においてより振動するなど、サバクアリは環境の状況に応じてさまざまな方法で振動を調整する。

私の考えでは、振動子は、オリエンテーションやナビゲーション以外でも働いている。振動子は、生活においてあまりにも当たり前なので、サーボ機構とともに生活の基本構成要素とも言えるだろう。他の認知の領域でも、課題を達成するために振動子を調整している。哺乳類の脳は、 θ や γ といったさまざまなギリシア文字で知られる、認知に関わる固有のリズムがあることが特徴である²⁵。注意や、知覚、記憶といった多くの種類の認知行動が周期的に「満ち欠け」する³。複雑な脳は、振動周期なしに、その諸活動を体制化する（日常的な言葉で言えば、ともに動作する）ことはできないのだろう²⁶。複数の核を持つが、単一細胞の「知性的な」粘菌 (*Physarum polycephalum*) も振動に基づいて生活している。粘菌中の細胞質は、行ったり来たりかき回されており、そのような振動を調整することで、食物を探したり、好ましくない化学物質を避けたり、意思決定したり、その他知的な課題をやっているように見える²⁷。

サーボ機構もまた、生活でありふれており、サーボ機構なしに生きていくことは不可能だ、とまで言わせてもらおう。心理学のさまざまな研究者が、ヒトの認知と動作が、サーボ機構的な方法で働いている、という見方を打ち出している^{28, 29, 30}。生理学では、生理学の中心テーマとも言うべきホメオスタシ

スを維持する上でのサーボ機構の役割を強調している³¹。「なぜ、なんのために」という問いに対して私なりに短くまとめるなら、内的生理機構を含む自身の活動を体制化するために振動子は必要であり、世界の環境に適応するためにサーボ機構は必要である、ということだ^{2, 3}。サーボ機構と振動子は動作の基礎構成要素やナビゲーション能力の構成要素であるだけでない。生きていく上での基本構成要素なのである。

(訳:牛谷智一)

訳者追記

本稿は、本誌の性質を考慮し、英語で書かれた原文の意を損なわない限りにおいて、自然な日本語となるよう訳した。そのため、原文にはない括弧等を用いている。なお、英語原文は、本記事のウェブサイトにて読むことができる。

本稿を通じて使用されている「振動」は、物体がガタガタ音を立てているときなどに使用されるような、日常的かつ狭い意味ではなく、冒頭に書かれているように、左右や上下といった方向に、規則的に周期的に「往復」する運動という、より広い意味で使われている。ばねに重りを付けて引っ張って離れた際の、重りの動きを想像していただきたい。高校物理に出てくる「ばねの単振動」の「振動」である。



Ken Cheng

カナダのトロント大学卒業。米国ペンシルバニア大学で博士号取得後、トロント大学等での研究員を経て、1995年、オーストラリアのマッコーリー大学に着任、現在に至る。これまでナビゲーションの認知的メカニズムに関する研究を、ヒト含む脊椎動物から無脊椎動物まで幅広く行ってきた。 *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition* などに論文多数。著書に“*How animals think and feel: An introduction to non-human psychology*” (単著, Greenwood) など。

1 Gallistel, C. R. (1980) *The organization of action: A new synthesis*. Erlbaum. 2 Cheng, K. (2022) *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 289, 20220237. 3 Cheng, K. (2023) *Anim Cogn*, 26, 73-85. 4 Cheng, K. (1995) Landmark-based spatial memory in the pigeon. In D. L. Medin, Ed., *The psychology of learning and motivation* (Vol.33, pp.1-21). Academic Press. 5 Cheng, K. (2012) Arthropod navigation: Ants, bees, crabs, spiders finding their way. In T. R. Zentall & E. A. Wasserman, Eds., *The Oxford handbook of comparative cognition* (pp.347-365). Oxford University Press. 6 Wehner, R. (2020) *Desert navigator: The journey of an ant*. Belknap Press. 7 Koshland Jr, D. E. (1980) *Annu Rev Neurosci*, 3, 43-75. 8 Sterling, P., & Laughlin, S. (2015) *Principles of neural design*. MIT Press. 9 Marken, R. S., & Powers, W. T. (1989) *Behav Neurosci*, 103, 1348-1355. 10 Quax, T. E. F. et al. (2018) *Emerg Top Life Sci*, 2, 535-546. 11 Van Houten, J. (1978) *J Comp Physiol*, 127, 167-174. 12 Srivastava, N. et al. (2009) *J Neurophysiol*, 102, 1172-1179. 13 Iino, Y., & Yoshida, K. (2009) *J Neurosci*, 29, 5370-5380. 14 Wystrach, A. et al. (2016) *eLife*, 5, e15504. 15 Murray, T. et al. (2020) *J Exp Biol*, 223, jeb210021. 16 Clement, L. et al. (2023) *Curr Biol*, 33, 411-422. 17 Wystrach, A. et al. (2019) *Anim Cogn*, 22, 213-222. 18 Baddeley, B. et al. (2012) *PLoS Comput Biol*, 8, e1002336. 19 Wystrach, A. et al. (2011) *Front Zool*, 8, 21. 20 Freas, C. A., & Cheng, K. (2022) *Annu Rev Psychol*, 73, 217-241. 21 Wystrach, A. (2023) *bioRxiv*, 2023.03.09.531867. 22 Lohmann, K. J., & Lohmann, C. M. F. (2019) *J Exp Biol*, 222(Suppl_1): jeb184077. 23 Putman, N. F. et al. (2011) *Curr Biol*, 21, 463-466. 24 Avens, L. et al. (2003) *J Exp Mar Biol Ecol*, 288, 111-124. 25 Buzsáki, G. (2019) *The brain from inside out*. Oxford University Press. 26 VanRullen, R. (2016) *Trends Cogn Sci*, 20, 723-735. 27 Reid, C. R. (in press) *Anim Cogn*. 28 Miller, G. A. et al. (1960) *Plans and the structure of behavior*. Holt. 29 Powers, W. T. (1973) *Behavior: The control of perception*. Aldine. 30 Carver, C. S., & Scheier, M. F. (1998) *On the self-regulation of behavior*. Cambridge University Press. 31 Stanfield, C. L. (2016) *Principles of human physiology*, Global edition. Pearson. *COI:本記事に関連して開示すべき利益相反はない。