

平成 18 年度研究成果報告書

「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」

領域代表者 浅間 一（東京大学）



平成 19 年 3 月

文部科学省科学研究費補助金
（特定領域研究）

領域番号 454

略称：移動知

研究設定期間：平成 17 年度～平成 21 年度

平成 18 年度研究成果報告書

「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」

領域代表者 浅間 一（東京大学）



平成 19 年 3 月

文部科学省科学研究費補助金
（特定領域研究）

領域番号 454

略称：移動知

研究設定期間：平成 17 年度～平成 21 年度

目次

第1部 概要・総括班報告

特定領域研究「移動知」の概要 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 -	浅間 一	1
身体・脳・環境の相互作用による適応的運動機能の発現に関する総括研究	浅間 一, 土屋和雄, 伊藤宏司, 矢野雅文, 大須賀公一, 高草木 薫, 神崎亮平, 青沼仁志, 石黒章夫, 太田 順	5

第2部 A班報告

A班：環境適応 研究報告

大脳皮質運動関連領野が創る「見なし情報」による随意運動制御	伊藤宏司	7
感覚・運動連関の実時間ダイナミクスの構成論的理解	矢野雅文	9
視覚の意識的処理と無意識的処理の役割	伊藤宏司, 近藤敏之	13
マルチモーダルミラーニューロンモデルによる未知環境下での行動想起・誘発機構	塩入諭, 松宮一道, 栗木一郎	17
接触タイミング予測における視覚と触覚の関係	稲邑哲也	21
環境とのインタラクションを伴う物体操作における人間の技能の解析 - 人間の行うピボット操作の隠れマルコフモデリング -	小池康晴	25
最適採餌戦略：海馬・基底核・上丘系による予期報酬の空間表現と最適移動投資	前田雄介, 杉内 肇	29
フィードバックとフィードフォワード制御機構の相補性	松島俊也	33
接触センサを持つ柔軟な指ロボットの接触情報による物体識別～接触の近傍情報を特徴量とした角柱物体形状の識別～	高地康宏, 沢田康次	37
自己認識に関わるミラーニューロンシステム	市川純章, 渡邊健士, 大久保賢一, 原文雄	41
タスク環境に適応するための行為の能動的学習過程の構成論的解明	村田 哲, 石田裕昭	45
	有江浩明, 菅野重樹, 谷 淳	49

第3部 B班報告

B班研究活動報告

	土屋和雄	53
大脳皮質運動領域と姿勢・歩行の協調		
中隋克己, 森 大志, 稲瀬正彦, 柳原 大, 中里泰三, 北沢 茂,	高草木薫	55
ニホンザル歩行運動のシステムバイオメカニクス - 神経筋骨格モデルによる歩行知能の探求 -		
荻原直道, 青井伸也, 杉本靖博, 中務真人, 土屋和雄		59
脳・環境・身体の動的相互作用による適応的口コモーションの工学的実現		
細田 耕, 木村 浩, 辻田勝吉, 井上康介		63
視床下部・大脳基底核を介する筋緊張調節のメカニズム - GABA 作動性ニューロンの関与について -		
小山純正, 高橋和巳, 児玉 亨		67
ラット - マシン融合システムにおける脳の適応機能の解明		
鈴木隆文, 満淵邦彦		71
脳の情報コーディングにおける身体性の役割を BMI 法で検討する		
櫻井芳雄		75
ヒト二足歩行の環境適応メカニズムの多角的解明		
花川 隆, 井関一海, 橋川一雄, 本田 学		79
行動の発現制御における体性神経機構と自律神経機能の相互連関統合メカニズム		
松山清治, 青木 藩		83
位相ダイナミクスに基づく歩行 CPG モデル		
西川郁子		87
随意運動に伴う感覚ゲーティングの神経機構		
関 和彦		91

第4部 C班報告

C班：社会適応 研究活動報告

	青沼仁志	95
環境に適応するための高次行動を制御する神経生理機構のシステムの理解		
青沼仁志, 神崎亮平		97
コオロギの喧嘩行動の神経機構モデリング		
太田 順, 浅間 一, 川端邦明		101
生体の適応行動発現に対するネットワーク機能構造からの理解		
倉林大輔, 船戸徹郎		105
昆虫の社会行動を統御するための脳分化の解析		
三浦 徹, 竹内秀明, 尾崎まみこ		109
社会的適応のための脳システム変容機構の研究		
伊藤悦郎, 池野英利, 岡田龍一		113
社会的コミュニケーションモデルに基づく移動体インタフェースの設計論		

榎木哲夫, 堀口由貴男, 谷口忠大, 中西弘明	117
昆虫社会の適応的行動と個体をつなぐ制御力学	
辻 和希, 山岡亮平, 菅原 研	121
キンカチョウさえずり識別メカニズムの神経回路レベルでの定量モデル構築	
岡浩太郎, 藤村 彬, 萩原将文	125
他者理解と適応的運動の社会神経科学的メカニズムの解明 - 特に他者も視線の理解について	
加藤元一郎, 前田貴記, 林 海香, 大武美保子	129
社会的経験による昆虫本能行動の発達調節とその脳内分子機構	
長尾隆司, 佐々木謙, 村上 準	133
サル (ヒト) の社会的脳機能と環境情報の相互作用	
藤井直敬	137

第5部 D班報告

D班: 移動知共通原理

大須賀公一, 石黒章夫, 鄭心知	141
移動知の力学的共通原理の発見と展開 - 人工物と生物の共通理解 -	
大須賀公一, 石黒章夫, 鄭心知	143
ダイナミカルシステムとしての生物 - 時空間階層性とインテリジェンス -	
郷原一寿	147
移動知における大脳辺縁系の役割	
津田一郎, 山口 裕	151
外部環境の因果関係を学習し行動するための神経メカニズムのモデル	
青柳富誌生	155
生体の運動計画における基本戦略とその実現アルゴリズム	
西井 淳	159
真正粘菌のネットワーク幾何と生物としての機能発現	
高松敦子, 伊藤昌明, 加川友己	163

第6部 付録

メンバーリスト	167
研究業績・受賞・特許	170
活動記録	197
外部評価	203

特定領域研究「移動知」の概要

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 -

東京大学 浅間 一

1. はじめに

平成 17 年度より、文部科学省科学技術研究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 -」[1]がスタートした[2]。本特定領域は、5 年間のプロジェクトである。平成 17 年度から計画班による研究が開始されたのに続き、平成 18 年度からは公募班による研究も開始された。この特定領域研究の目的、その研究の概要などについて述べるとともに、いくつかの研究の例を紹介する。

2. 移動知研究の目的

我々生物は、無限定の環境においても、環境に応じて適切に行動する知的能力を有している。たとえば、いかなる複雑な環境においても、歩行、遊泳、飛翔などの移動、リーチング、捕獲などの腕・手の動作、他の個体に対するコミュニケーションなど、様々な場面において、多様な行動パターンを創造しながら、スムーズでかつ安定した行動を、状況に応じて適切に行うことができる。我々はそれを、適応的行動と呼んでいる。これは、動物が生存する上で最も基本的、かつ必須な機能であり、我々はそれを生存脳機能と呼んでいる[3]。

しかし、このような適応的行動は、脳疾患によって損なわれることが知られている。パーキンソン病は、典型的な適応的運動機能障害の例であるし、うつ病や自閉症も社会的な適応機能障害であると考えられることができる。近年、高齢化や社会環境の変化によって、このような適応的行動障害を持つ人の割合が急激に増加しており[4]、それに対する取り組みが急務となっている。しかしながら、このような適応行動がどのようなメカニズムで発現するかについてはほとんど明らかになっていない。移動知研究は、まさにこのような生物の適応的行動がどのようなメカニズムで発現するのかを解明することを目的としている。

3. これまでの取り組み

移動知研究は、科学技術研究補助金重点領域研究「自律分散システム」(平成 2~4 年度、代表:伊藤正美)[5]、「創発的機能形成システムのシステム理論(通称:創発システム)」(平成 7~9 年度、代表:北村新三)[6]に端を発する。「自律分散システム」では、様々な自律分散システムが有する適応的な機

能に関する分析的な研究や自己組織化の原理に関する研究が行われた。それを受け、創発システムでは、適応的な機能を持つシステムの設計原理を求めて、様々な取り組みが行われた。しかし、創発的な設計手法に関しては多くの成果が得られたものの、創発システムの設計論に関しては、重点領域研究期間内に十分な成果を得ることが必ずしもできなかった。

適応的な機能を有する生物が、いかにして適応的に振舞うことができるのか、そのメカニズムがわかれば、それは適応的なシステムの設計原理を知る上で大きなヒントになる。これまで、Bio-mimetics や、Bio-inspired Robotics と呼ばれる研究分野でも、同様な発想で研究が行われてきた。しかし、生物がどのようなメカニズムで適応的な行動を生成しているのかという問題については、いかなる生物の専門家に聞いても、未解明という答えが返ってくるばかりであった。もちろん、適応的行動に関する脳・身体に関する様々な知見が、これまでの脳生理学、生態学、認知科学、分子生物学、社会生物学などの生物学研究から得られている。しかし、それらの知見はいずれも要素的・個別的・部分的であり、適応的行動が発現するシステムとしてのメカニズムを説明する知見はほとんどないということがわかってきた。脳科学研究においても、我々人間や哺乳類が持つ、思考、記憶、言語、コミュニケーションなど、高次脳機能に関する解析的な研究は、統合脳研究[5]などで活発に行われているものの、運動や振る舞いなどのレベルに関する研究は少ない。運動中の脳の活動を計測することが、現在の技術では困難であることもその要因の一つであろう。

以上から、我々は、適応的な機能を有するシステムの設計論を得るには、まず生物がいかに適応的な行動を生成しているのか、そのメカニズムを解明することが先決であるとの結論に達した。

東北大学電気通信研究所での研究プロジェクト(代表:矢野雅文)や、平成 14 年度日産科学技術振興財団「移動知の発現システムの構築と制御メカニズムに関するワークショップ」(代表:太田 順)などで議論を重ね、平成 15 年 1 月からは、計測自動制御学会システム・情報部門調査研究会「身体・脳・環境の相互作用による適応的運動機能の発現に関する調査研究会」を発足させ、動物が有する適応機能のメカニズム解明に向け、生物学と工学の研究者と一緒に議論を行い、そして特定領域「移動知」の発足に至ったのである。

4. 移動知研究のコンセプトと研究体制

我々は、動物が有する適応的行動能力は、「動く」ことによって得られると考えている。静止している状態では、「脳」と「身体」と「環境」の相互作用は比較的少ないが、一旦動きはじめると、身体を動かすための信号が、脳から身体に活発に出力され、また身体と環境との相互作用が生まれ、身体を通じて大量の感覚情報が脳に入ってくる。

従来のロボティクスは、まず知覚（センシング）、次にそれに基づく行動計画、行動（アクチュエーション）という流ればかりが注目されてきたが、そもそも行動しなければ、知覚情報はほとんど得られない。行動によって知覚、認知し、それが行動を生むという連関で適応的行動の知を捉える必要がある。我々は、このように、動くことで「脳」と「身体」と「環境」の動的な相互作用が生じ、それによって適応的行動能力が発現するのではないかと考えており、このような考え方を、移動知(Mobiligence)と呼んでいる。

これまでの神経生理学などの生物学の研究によって、神経回路や、そこで働く神経修飾物質などに関して、多くことが明らかになってきた。その知見の多くは、動物実験など、解析的手法によって得られたものであるが、生物学における既存のアプローチでは、動物が静止した状態での脳単体の機能しか観

測することはできない。すなわち、このアプローチでは、我々が注目している、動いている状態での脳と身体と環境の相互作用に関して観測することはできない。パーキンソン病の例では、これまでの脳生理学の研究によって、黒質緻密部の異常、ドーパミンの低下などの生理学的知見が得られているものの、それがどのようなメカニズムで歩行運動障害を引き起こしているのかについてはいまだ謎となっている。

我々はそのような問題に対し、生物学の研究者と工学の研究者が一体となり、生物学で得られた神経生理学モデルに基づき、工学の動的なシステムのモデリング手法を応用することで生体システムモデルを構成するという、構成論的・システム論的アプローチによって移動知発現のメカニズムを明らかにしていきたいと考えている。具体的には、生理学的解明（生物学）、モデル生成と人工システムによる実験（工学）、モデルの検証（生物学）、原理の解明・応用（工学）という、生物学と工学の融合プロセスによって研究を推進する。ここで、構成論的アプローチとは、対象をモデル化し、それをシミュレータやロボットなど、システムとして人工的に構成して、実験的に動作させその挙動を解析することで、対象を理解したり、仮説を生成、検証するアプローチを言う。

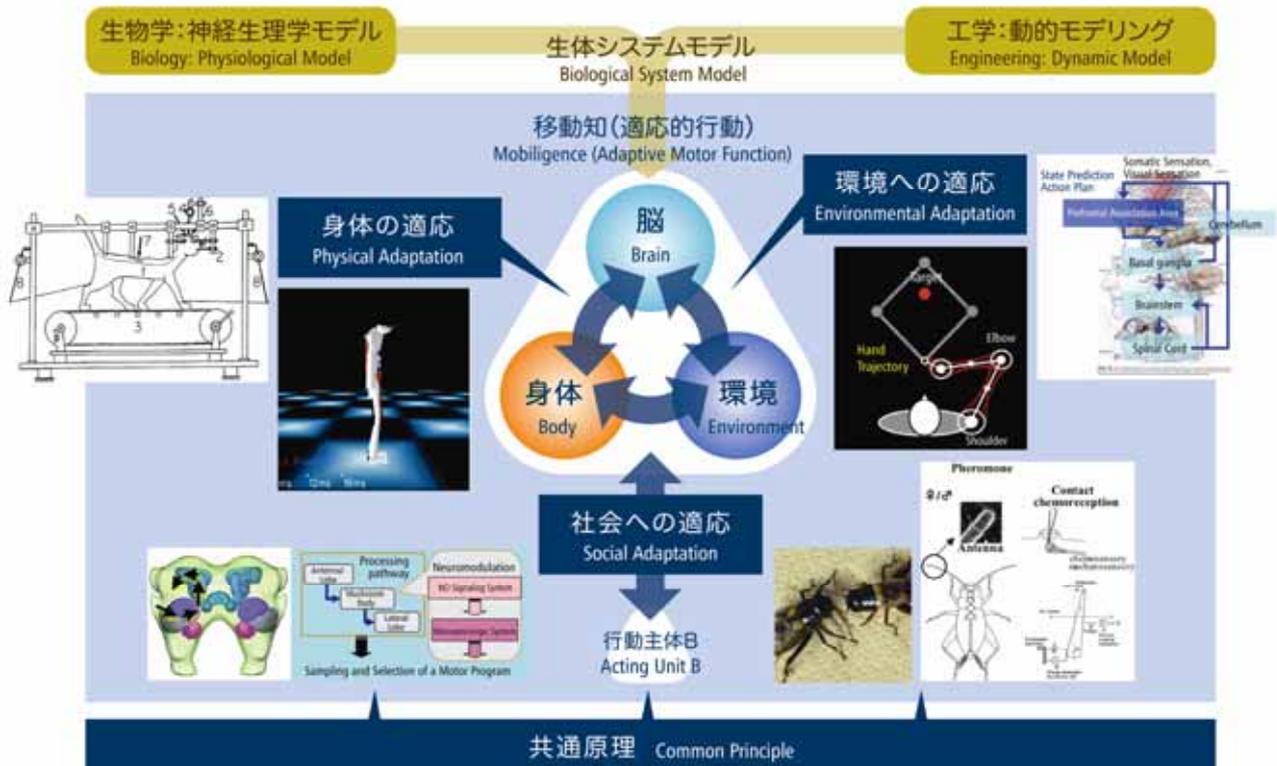


Fig. 1 Framework of Mobiligence Project

移動知研究では、適応的行動能力の中でも、(1) 環境の変化に適応させ、認知するメカニズム（環境への適応）、(2) 環境に対して身体を適応させるメカニズム（身体の適応）、(3) 他者ならびにその集合体としての社会に適応させるメカニズム（社会への適応）、という三つの適応機能に注目し、それぞれ A 班、B 班、C 班という研究グループを組織し、研究を行っている。また、A、B、C 班の各研究課題においては、個々の生物のある特定の適応行動に注目して、そのメカニズムの解明に向けた研究が行われるのに対し、それらに共通する適応メカニズムの原理を導出することを目的とした D 班という研究チームが組織化されている。移動知生成の普遍的な共通原理が解明できれば、適応的なシステムを設計する原理が得られると考えている。Fig. 1 に移動知研究の枠組みを示す。

5. 移動知で行われている研究例

研究は、計画班と公募班に分かれているが、相互に密に連携を取りながら一体とした研究体制を組んでいる。個々のテーマについては、紙面の制約上ここでは紹介できない。計画班での研究例についていくつか紹介する。

A 班の班代表は、伊藤宏司先生（東工大）が務められており、A 班の計画班では、予測不可能な環境から行動に必要な認知情報（みなし情報）を生成する脳・環境連関および環境への適応機能の生物学的解明とモデル構成に関する研究を行っている。反射適応、状態適応、文脈適応という 3 つのレベルに適応機能を分類し、腕のリーチング動作を例に取り上げ、その適応メカニズムの解明に向けた研究を行っている。

B 班の班代表は、土屋和雄先生（京大）が務められており、B 班の計画班では、脳生理学からの脳・神経系のモデルと人類学・工学からの筋・骨格系のモデルを融合したシステムモデルを構築することによって、適応的歩行運動の制御機構の解明を目指すとともに、歩行運動のバイオメカニクスの構築を目標としている。すでに、人間の歩行のモデルおよびシミュレータを構築し、パーキンソン病患者が、ドーパミン低下によって、大脳規定核から脳幹・脊髄への抑制性の投射が増大し、それによって筋緊張が増加し、筋緊張制御系とリズム的な歩行運動制御系とのバランスが崩れ、安定な歩行ができなくなることを示したが（Fig. 2）、現在は、二ホンザルを対象とした精密なモデルを開発して、4 足歩行から 2 足歩行に歩行パターンが変化するメカニズムの解明を目指している。

C 班の班代表は、青沼仁志先生（北大）が務められている。C 班の計画班では、昆虫の社会的行動を例に取りながら、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の解明、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。具体例としては、クロコオロギの雄どうしの闘争行動（Fig. 3）において、コオロギの脳内の神経就職物質である NO（一酸化窒素）が低下すると、そのアグレッシブ性が高まるなどの生理学的知見から、その脳・神経系のモデルを構築し、社会行

動をシミュレートする研究を行って、すでに行動レベルにおいて、実際のコオロギと近い社会行動を行うモデルが構築されている。

最後に、D 班の班代表は、大須賀公一先生（神戸大）が務められている。これまで、生物の持つ様々な適応メカニズムとして、バランスの力学とも呼ぶべき原理があるのではないかと考えられている。計画班では、受動歩行における安定性や、粘菌などが持つ適応的な行動メカニズムを対象として、移動知の共通原理に迫ろうとしている。共通原理を説明する数理的なモデル構築を目指す一方で、適応的な機能を持つシステムの設計原理を導出しようとするチャレンジングな研究が行われている。

そのほかにも、多数の興味深い公募班の研究があり、より多様な生物の多様な適応メカニズムについて白熱した議論が行われている。これらの研究成果の詳細については、2007 年 7 月に行う第二回移動知国際シンポジウム[7]で発表される予定である。移動知研究に興味を持たれた方は、是非ご参加いただきたい。



Fig. 2 Simulation based on biped locomotion model (Prof. Masafumi Yano in Tohoku Univ.)



Fig. 3 Battle behavior by two male crickets (Prof. Hitoshi Aonuma in Hokkaido Univ.)

6. おわりに

平成 17 年度より開始した「文部科学省科学技術研究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 -」(略称：移動知)の概要について述べた。

移動知研究は、生物学分野の研究として、生物の持つ様々な適応的行動のメカニズムを解明することのみならず、医療分野における運動障害の新治療法の発見、リハビリ支援システムの開発などにおいて、また工学分野における知的人工システムの設計原理の導出において、大きな貢献を果たすと考えている。さらには「移動知」という新しい研究分野を開拓し、生工融合型の研究組織を立ち上げ、生物学研究を行える工学研究者、工学研究を行える生物学研究者の育成を図りたいと考えている(Fig. 4)。

平成 19 年秋には、平成 20 年度から開始する特定領域「移動知」の公募を行う予定である。移動知の研究を希望される方は、是非応募していただければ幸いである。

謝辞

ここで紹介する移動知の概念や研究は、これまでに、土屋和雄先生、伊藤宏司先生、矢野雅文先生、高草木薫先生、神崎亮平先生、太田順先生、石黒章夫先生、青沼仁志先生、大須賀公一先生などを初め、本特定領域研究の計画班の多くのメンバーと議論してきた内容をまとめたものである。紙面の制約

上、すべての研究者のお名前を列記することはできないが、すべての移動知研究計画班メンバーに、この場を借りて御礼申し上げる。また、移動知研究の評価にあたっては、Prof. Sten Grillner (Korolinska Inst.), Prof. Avis H. Cohen (Univ. Maryland), Prof. Rolf Pfeifer (Univ. of Zurich), 森茂美先生(生理学研), 鈴木良次先生(金沢工大), 北村新三先生(神戸大)にも大変お世話になっている。御礼を申し上げる。

参考文献

- [1] <http://www.arai.pe.u-tokyo.ac.jp/mobiligence/>
- [2] 計測と制御「特集：移動知：能動的な移動機能をもたらす創発的知能」,計測自動制御学会,vol. 44, no. 9, (2005).
- [3] 高草木 薫, 淺間 一：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, pp. 580-589, (2005).
- [4] 厚生労働省 HP.
- [5] 伊藤正美：自律分散システム, 文部省科学研究費補助金平成 2~4 年度「自律分散システム」研究成果報告書, (1994)。
- [6] 北村新三：文部省科学研究費補助金研究の成果の概要と評価「創発的機能形成のシステム理論」, (1998).
- [7] <http://www.arai.pe.u-tokyo.ac.jp/mobiligence/annoucnce/doc/intsymp.pdf>



Fig. 4 Impact of Mobiligence Project

身体・脳・環境の相互作用による適応的運動機能の発現に関する総括研究

浅間 一，土屋和雄，伊藤宏司，矢野雅文，大須賀公一，
高草木 薫，神崎亮平，青沼仁志，石黒章夫，太田 順

1. 目的

本特定領域研究「移動知」の総括研究として，特定領域研究全体の研究方針の策定，研究項目間の企画調整，研究成果に対する評価・助言を行うとともに，公募方針の決定などを行う。また，関連研究分野の活性化を目的としたシンポジウムや研究会を企画し，研究成果の一般への広報活動を行うとともに，研究者間の密な情報交換，相互理解と交流を推進する。中間評価，事後評価のみならず，定期的に国際研究集会や国際会議・国内学会学術講演会のオーガナイズドセッションを企画し，研究成果の国際的評価を実施する。さらに，生工連携研究に取り組める人材の育成のための教育・研究プログラムを設計し，本特定領域の研究拠点や研究組織の設置を図る。

2. 2006年度総括班活動概要

計画班および公募班が，本領域の特徴とする生工連携がスムーズにかつ効果的に進めるように，班ごとのテーマの調整を行い，班間の連携を促進した。

また，国内シンポジウムの開催，一般公開シンポジウム，非公開シンポジウム，チュートリアル企画・実施，内部評価の実施，国際会議・国内学会講演会などでのオーガナイズドセッションの企画，ホームページの構築，研究成果・活動記録に関するデータベースの作成と広報，報告書の作成などを行った。さらに，若手研究者の育成・交流を目的として，「移動知若手の会」を発足させ，そこでの活動を支援した。

3. 総括班会議の実施

以下の総括班会議を実施し，研究課題に関する企画・調整，研究方針策定に関する議論を行った。

(1) 第1回総括班会議

日時：2006年6月25日(日) 12:00-14:30

場所：洞爺サンパレス

(2) 第2回総括班会議

日時：2007年3月10日(土) 12:00-14:00

場所：洞爺サンパレス

4. シンポジウムの開催

4.1 国内シンポジウム

2006年6月23日(金)～25日(日)に，洞爺サンパレスにおいて国内シンポジウムを実施した。初日に公募班も始めて含めた各班の班会議を行った。また二日目は，領域代表である浅間が本特定領域研究の概要について講演を行うとともに，A, B, C, D班の代表である，伊藤，土屋，青沼，大須賀が，各班における研究の目的，計画研究の内容，進捗状況

などについて講演を行った。また，下澤盾夫先生(北大)および五味裕章先生(NTT コミュニケーション科学基礎研究所)による招待講演が行われた。移動知研究に関する活発な議論が行われた。若手の会による，ナイトセッションも開催された。三日日には，公募班の6名の研究代表による講演が行われ，日本人の3名の評価委員(北村新三先生(神戸大)，森茂美先生(生理学研)，鈴木良次先生(金沢工大))から講評をいただいた。参加者数は106名であった。

4.2 一般公開シンポジウム

2006年12月1日(金)に，理化学研究所において一般公開シンポジウムを実施した。領域代表である浅間が移動知の概念と特定領域研究の概要について，またその意義と展望について医学応用の観点から高草木が講演を行うとともに，移動知と関連の高い「統合脳」研究から伊佐正先生(生理学研究所)による招待講演が行われた。また，近藤敏之氏(農工大)が移動知における適応の考え方について講演を行うとともに，生物の持つ適応機能を生工連携によってどのように明らかにするかについて，システムバイオメカニクス，ニューロインフォマティクス，生態学と生理学という3つの観点から，それぞれ荻原(京大)，神崎(東大)，太田(東大)が講演を行った。さらに，それらを通して得られる共通原理について，石黒(東北大)が講演を行った。参加者数は93名であった。シンポジウムの模様についての動画記録を行い，公開している[1]。

4.3 非公開シンポジウム(内部評価)

2007年3月8日(木)～10日(土)に，内部評価も兼ねた非公開シンポジウムが洞爺サンパレスにおいて行われた。三日間にわたり，計画班，公募班も含めたすべての研究代表者による研究の進捗状況の報告が行われ，総括班メンバーによる内部評価が行われた。若手の会による，ナイトセッションも開催された。参加者数は約90名であった。

5. チュートリアル企画，策定

生工融合研究としての移動知研究を行うための人材を育成するために，以下の実験実習プログラムおよびチュートリアルを企画し，開催した。

(1) 第2回実験実習プログラム

日時：2006年9月4日(月)～5日(火)

場所：東京工業大学

計測・信号処理に関するセミナーを実習形式で行った。

(2) 第3回実験実習プログラム

日時：2006年12月4日(月)～9日(土)
場所：金沢工業大学人間情報システム研究所
コオロギの神経系に含まれる生体アミンの微量検出技術の研修

(3) セミナー・勉強会

移動知に関連した先駆的な研究を行っている研究者を招待し、以下のセミナーを行った。

Morasso 教授ほかによる講演会

日時：2006年10月31日(火)

場所：ジェノバ大学 DIST

Dr. Tiaza Bem-Sojka, Dr. Pierre Meyrand 講演会

日時：2006年11月27日(月)

場所：京都大学工学部物理系校舎

また、生工連携を促進するため、相互の知識を交換するための以下の勉強会を開催した。

研究会：ヒトの歩行のモデリングによる解析、制御から疾患の理解まで

日時：2006年4月15日(土)

場所：京都大学芝蘭会館

群ロボットと昆虫の内部モデルの勉強会

日時：2006年4月18日(火)

場所：北海道大学電子科学研究所

脳生理学と生工連携についての勉強会

日時：2006年6月9日(金)～10日(土)

場所：旭川医科大学

振動子とネットワークについての勉強会

日時：2006年7月21日(金)

場所：北海道大学電子科学研究所

生物学論文輪講会

日時：2006年9月18日(月)～20日(水)

場所：支笏湖観光ホテル

これら以外にも、9回の班会議を行うとともに、43回の班内の生工連携のためのミーティングを実施した。さらにD班では、共通原理を探るための個々の研究者に対するインタビューを8回実施した。

6. 内部評価

前述の国内シンポジウムでは、前記3名の国内評価委員による、また非公開シンポジウムでは、それに加えて総括班メンバーによる内部評価を行った。今年度は研究の初年度であることから、国内シンポジウムでは、主に領域研究の構想と計画に関する評価を行った。非公開シンポジウムでは、研究の内容、実績、生工連携などの項目に関して評価を行い、結果を各研究代表者にフィードバックし、今後の進め方の参考にしていただくこととした。

7. オーガナイズドセッションの実施

以下の国内学会学術講演会および国際会議において、オーガナイズドセッションを企画した。

- (1) 日本機械学会ロボティクスメカトロニクス講演会(発表11件)

日時：2006年5月27日(土)

場所：東京工業大学デジタル多目的ホール

- (2) 日本ロボット学会学術講演会(発表4件)

日時：2006年9月14日(木)

場所：岡山大学津島キャンパス

- (3) 第16回インテリジェントシステムシンポジウム(キーノート+発表7件)

日時：2006年9月26日(火)

場所：東京大学柏キャンパス

- (4) IEEE/RSJ Int. Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS 2006)(発表4件)

日時：2006年10月11日(水)

場所：Beijing, China

- (5) SICE-ICCAS Joint Conference 2006 (SICE-ICCAS 2006)(招待講演+発表9件)

日時：2006年11月21日(土)

場所：Busan, Korea

- (6) 計測自動制御学会システム・情報部門講演会(SSI2006)(発表4件)

日時：2006年11月28日(火)

場所：筑波大学

- (7) 計測自動制御学会システムインテグレーション部門講演会(SI2005)(発表15件)

日時：2006年12月15日(金)

場所：札幌コンベンションセンター

- (8) 計測自動制御学会自律分散システムシンポジウム(発表23件)

日時：2007年1月29日(月)

場所：東京工業大学

8. 移動知若手の会

移動知若手の会の以下の活動を支援した。

- (a) SSI2006でのOS企画(2006/11/28)
- (b) 第19回自律分散システム・シンポジウム OS企画(2007/1/29)
- (c) 用語集の作成(進行中)

9. 広報活動、その他

広報活動の一環としてホームページを随時更新するとともに[2]、本特定領域研究の活動をまとめたデータベース化を行い、ホームページ上に「活動記録」として掲載した[3]。また、公募班も含めたパンフレットを製作し、配布した。また、報告書の取りまとめ、製作を行った。2006年4月には電気通信大学においてCPGを用いた歩行制御と移動知活動についてマスコミ発表を行った。

参考文献

[1]<http://www.netrush.jp/idou.htm>

[2]<http://www.robot.t.u-tokyo.ac.jp/mobiligence/>

[3]<http://www.robot.t.u-tokyo.ac.jp/mobiligence/act/index.html>

A班:環境適応 研究報告

東京工業大学大学院知能システム科学専攻 伊藤宏司

1. 研究計画

A班では、1) 予測不可能な環境から行動に必要な認知情報（みなし情報と呼ぶ）を生成する脳-環境連関の解明、2) 動的環境に対する行動適応機能の生物学的解明、3) 脳-身体-環境系から構成される適応機能のモデル構成を目指している。これらの課題を遂行するため、以下の研究項目を設定している。

A01: 環境に適応する運動発現を可能にする拘束条件のリアルタイム生成

生物の運動制御系は、行動を出力し、情報を受け取る<身体>、制御中枢である<脳>および<外部環境>から構成される。身体は多数のセンサ、アクチュエータ（効果器）群から構成され、環境との相互作用を媒介する。身体・環境の相互結合は、環境を規定するとともに、自由度に制約を与える。したがって、予測不可能な実環境においてリアルタイムに目的を達成するには、脳-身体-環境からなる冗長多自由度系に対して適切な拘束条件、つまり「見なし情報」を時々刻々生成し、充足しなければならない。このような動的秩序生成のメカニズムを理論的・実験的に明らかにすることを目指す。

A02: 未知環境下における随意運動発現・調節の脳内機構の解明

多様に変化する環境下で柔軟かつ迅速に適応行動を実現するためには、自らの身体自由度を状況の文脈に基づいて適切に統合できることが肝要である。本研究項目では、状況に対応した感覚・運動画像の獲得に関する脳内メカニズムを実験的・構成論的に解明することを試みる。

A03: 感覚・運動統合の計算論的解明

視覚・聴覚など感覚・知覚ダイナミクスに基づいた環境認知・運動拘束のメカニズムをシステム論的手法により解析し、生物の実時間感覚・運動統合機能のモデルを構築する。

2. 班構成

・計画班

- 1) 矢野雅文（東北大学）：環境に適応する運動発現を可能にする拘束条件のリアルタイム生成
- 2) 伊藤宏司（東京工業大学）：未知環境下における随意運動発現・調節の脳内機構の解明。

・公募班

- 3) 塩入 論（東北大学）：視覚の意識的処理と無意識的処理の役割。

- 4) 稲邑哲也（国立情報学研究所）：マルチモーダルミラーニューロンモデルによる未知環境下での行動想起・誘発機構。
- 5) 小池康晴（東京工業大学）：視覚と触覚に関する環境情報の不一致を利用した学習と制御モデルに関する研究。
- 6) 前田雄介（横浜国立大学）：環境とのインタラクションを伴う物体操作における人間の技能の解析。
- 7) 松島俊也（北海道大学）：最適採餌戦略：海馬・基底核・上丘系による予期報酬の空間表現と最適移動投資。
- 8) 沢田康次（東北工業大学）：先行制御による動的適応メカニズム。
- 9) 市川純章（諏訪東京理科大学）：柔軟な分布感圧センサを装着したロボット身体の運動による体性感覚情報形式の研究。
- 10) 村田 哲（近畿大学）：自己認識に関わるミラーニューロンシステム。
- 11) 谷 淳（理化学研究所）：探索運動を介した認知カテゴリー形成ダイナミクスの構成論的研究。

3. 研究成果

本年度の研究成果は、各研究班の報告で詳しく述べられている。ここでは、いくつかの成果をピックアップして概要を述べる。

A01: 環境に適応する運動発現を可能にする拘束条件のリアルタイム生成

(1) 「見なし情報」は、運動遂行における最上位の拘束条件であり、そのもとで、下位の複数レベルの拘束条件がリアルタイムに生成・充足されなければならない。本年度は、到達運動を例として、運動学・動力学変化を手先・関節・筋空間に実時間で反映する自律分散制御機構を実現した。

i) 手先速度から関節速度への冗長なマッピングに対して、各関節の“Mobility”を評価指標とした拘束生成と充足。

ii) 各筋のエネルギー効率を尺度とした関節トルクから筋収縮力へのマッピングに対する拘束生成と充足。

本手法は、局所的な拘束生成と競合により、予測不可能な環境変化に対して実時間で適応動作を生成可能であり、随意運動の基本的制御スキームになり得ると考える。

(2) 脳神経回路のシナプス伝達特性は、モノアミン、コリン作動性物質などの神経修飾物質により変化する

ることが知られている。本年度は、この内因性神経修飾をモデル化した多形神経ネットワーク・モデル（連続時間リカレントニューラルネットワーク：CTRNN with neuromodulatory bias）を提案した。このモデルを到達運動の感覚・運動マップ生成に適用し、異なる環境に対して、感覚・運動連関の文脈に基づいて神経回路構造が動的に変化し、リアルタイムに環境適応可能であることを確認した。

A02:未知環境下における随意運動発現・調節の脳内機構の解明

(1) 生物の運動制御系は、外部環境を内部に表象し（内部モデルと呼ばれる）、そこで得られる情報を予測的に用いて運動指令を生成していると考えられている。本年度は、身体・環境系の物理特性を単純な物理特性に分離して内部モデルを獲得する分離認知について実験的考察を行った。その結果、異なるダイナミクスを線形合成した環境では、手先空間における環境との相互作用パターンが時間的あるいは空間的に分離できる場合は、個別に内部モデルを形成できることを明らかにした。今後は、分離認知と道具使用の関係を解析し、身体像や自己認知形成との関係を考察する予定である。

(2) 頭頂葉AIP野では、物体の3次元的な特徴（形、大きさ、傾き）と手操作運動に対して反応選択性を示すニューロンがある。また、PFG野では、手の動きの視覚フィードバックに選択的に反応するニューロンがある。下頭頂葉では体性感覚フィードバックにも反応する。これらの実験データから、頭頂連合野と運動前野のネットワークは、内部モデルを介して、体性感覚、視覚フィードバック、運動指令コピーを統合し、運動主体（自己、あるいは他者）の認識や身体像の構築に関与していることが示唆される。これらはまた、他者の身体表現が脳内でどのようなメカニズムで記述されているかに対する手がかりを与える。

A03:感覚・運動統合の計算論的解明

(1) 落下物体のキャッチング動作を例として、視覚情報と触覚情報がタイミング予測学習に与える影響について実験的に考察した。VR環境内でキャッチング時の接触力情報を±60msecの範囲で微小時間ずらして被験者に提示した。このとき、視覚情報は通常の実験と同様に提示している。学習後、被験者はずらした時間によらず、接触力情報が提示される時刻の一定時間（約100msec）前に動作を開始した。

従来研究では、落下物体のキャッチング問題は、速度・加速度推定も含めて視覚に関する問題として扱われてきた。本研究の結果は、環境への適応が視覚だけでなく、触覚のような体性感覚情報も重要な役割を果たしていることを示唆しており、感覚・運動統合の計算論モデルを考察する上で貴重な示唆を与える。

(2) 脳・身体系は、複数の部位に対して意図した時間順序で運動指令を出力し、協調的な動作を生成している。本年度は、日常生活で多く見られる左右の協調運動を成立させる制御メカニズムについて考察した。その結果、1)左右の同相運動では相互関係が強くなり、逆相運動では独立の制御系になる傾向が強いこと、2)その協調制御はフィードフォワード系として相互関係を持ち、特に、変位情報の相互依存性が強いこと、3)左右手先の空間距離が近いほど相互依存性が強くなることを示唆する実験結果を見いだした。今後、脳イメージング手法と組み合わせて、このような左右協調の運動学的時空間特性と脳運動制御機構の関係を明らかにする予定である。

4. 班会議他

・班会議

日時：2006年6月23日 13:30-17:30

会場：洞爺サンパレス会議室

出席者：班メンバー他、合計20名

計画班・公募班研究代表者による研究計画、進捗状況の報告および総合討論。

日時：2006年11月20日(月) 13:00~21日(火) 16:30

会場：東北大学電気通信研究所2号館4階大会議室

出席者：A班、B班メンバー他、合計50名

下記4件の招待講演を含め、班員による研究成果発表および環境適応に関する総合討論。

- 1) 福島菊朗（北海道大学・医学部）：視標追跡眼球運動の制御機構。
- 2) 大須理英子：（情報通信研究機構/ATR脳情報研究所）：運動の制御と学習—行動実験の立場から—。
- 3) Tiaza Bem-Sojka (Department of Bionics, Institute of Biocybernetics and Biomedical Engineering, Polish Academy of Sciences): “Multistability and neuromodulation: two mechanisms of network activity reconfiguration”.
- 4) Pierre Meyrand (Laboratoire de Neurobiologie des Réseaux, CNRS/ University of Bordeaux1): “Reconfiguration of a rhythmic motor program by a mechanoreceptor neuron”.

・招待講演

日時：2006年10月31日(火) 15:00-16:30

会場：ジェノバ大学 DIST(Dept. of Informatics, Systems, Telecommunications) (イタリア)

出席者：PhD学生、研究者（15名）

講演者：伊藤宏司

講演タイトル：Adaptive Motor Functions through Dynamic Interactions among the Body, Brain and Environment.

移動知プロジェクトの紹介を中心に講演。

大脳皮質運動関連領野が創る「見なし情報」による随意運動制御

東北大学電気通信研究所 矢野雅文

1 序論

環境に合わせて目的を設定・達成する行動が随意運動である．システムが仮設する「見なし情報」は随意運動制御に必要な最上位の拘束条件となり，それにより運動目的が設定される．運動目的を実現する各階層構造内で必要となる拘束条件は，仮設された「見なし情報」に依存して決定される．これら拘束条件生成充足機構は大脳皮質運動領野を中心として小脳や基底核などを含む階層構造として実現されていると考えられる．さらに，環境及びシステムの状態の予測不可能的变化に対応するためには「見なし情報」を環境との相互作用から時々刻々生成し，それをリアルタイムで充足する必要がある．これらの過程こそが，随意運動を実行するために運動制御系すなわち大脳皮質運動関連領野に求められる計算論的課題となる．本年度は，随意運動として腕到達運動に焦点を絞り研究を行った．

2 随意運動制御における運動インピーダンスマップ

腕到達運動制御の計算論的課題を明確にする上で，Fig.1 に示す運動インピーダンスマップは有用である [1]．Fig.1 の行にあたる要素はそれぞれ“運動”と“力”の次元を表す．列はそれぞれ手先空間，関節空間，筋空間といった身体の各配置空間を表す．行間のあるいは配置空間同士の変換には，それぞれ行列が必要となる．腕到達運動制御の計算論的課題は手先空間から筋空間への変換に必要行列を定めることである．しかしながら，生命システムの身体は冗長で不良設定性が存在するため，制御系には行列を決定するための拘束条件が必要となる．

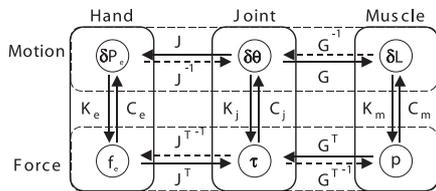


Fig. 1 An impedance map of the body for reaching movement.

これまでの腕到達運動制御モデル [2-6] では，運動実行中において環境・身体は不変と仮定され，この条件において機能する拘束条件を用いて変換行列が決定されてきた．これは，既存の拘束条件がそれ自体では環境やシステム自身の变化への適応性を有しないことを意味する．

試行錯誤的に行列を推定しなおす学習機構は提案されているが，その適応性は学習の時間スケールより十分遅い変化に限定される．予測不可能的变化に対応するためには，拘束条件自体が適応性を有する必要がある．以下では，腕到達運動に必要な変換行列をリアルタイムかつ自律分散的に決定することで拘束条件自体に適応性を導入する制御手法を提案する．

3 目標手先速度から各関節速度への自律分散的最適分配機構

運動実行中に得られる運動学的（キネマティクス）情報に基づいた腕到達運動制御手法を提案する．平面内を運動する3関節3リンク系冗長腕を考える（Fig.2）．上位拘束としての目標手先ベクトルをリアルタイムのセンサ情報から生成する．

$$v_d = (x_d - x_h)/t_d. \quad (1)$$

ここで， x_d ， x_h ， t_d はそれぞれ目標手先位置，現在手先位置，運動時間ゲインである．

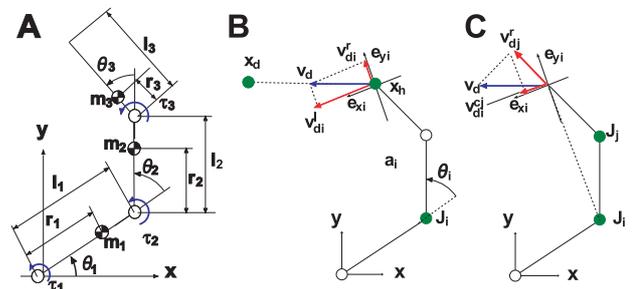


Fig. 2 Three joints arm model (A) and definitions of a local command, its residual (B), and coupling commands (C).

3.1 自律分散的制御則

v_d を充足するために，コントローラは各関節の目標速度ベクトル v_{d1} を次式の自律分散的関節間相互作用により決定する．

$$\begin{aligned} v_{d1} &= (1 - k_2)(1 - k_3)v_{d1}^l + k_2v_{d1}^{c2} + k_3v_{d1}^{c3} \\ v_{d2} &= (1 - k_1)(1 - k_3)v_{d2}^l + k_1v_{d2}^{c1} + k_3v_{d2}^{c3} \\ v_{d3} &= (1 - k_2)(1 - k_1)v_{d3}^l + k_2v_{d3}^{c2} + k_1v_{d3}^{c1}. \end{aligned} \quad (2)$$

v_{di}^l ， v_{di}^{cj} は，Fig.2 で定義される各関節のローカル指令とカップリング指令である． k_i は各関節の動きやすさを評価する指標（運動評価指標，Mobility Measure）で，

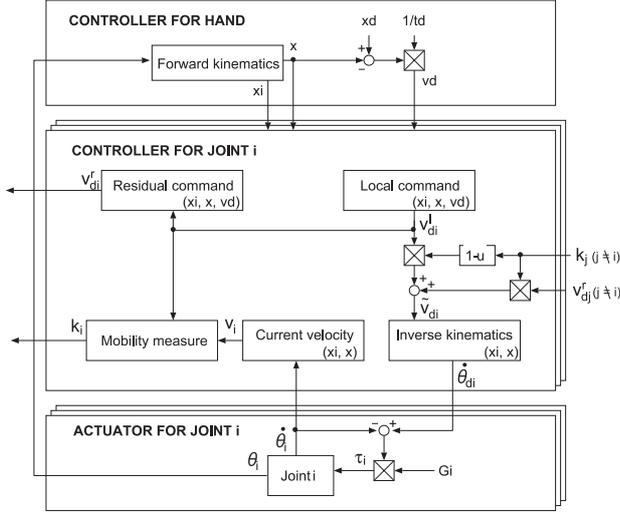


Fig. 3 A block diagram of the decentralized autonomous controller.

次のように定義した：

$$k_i = \exp[-\ln 2 \|\mathbf{v}_{di}^l - \mathbf{v}_i\|^2 / (\|\mathbf{v}_{di}^l\|/2)^2]. \quad (3)$$

\mathbf{v}_{di}^r は式(2-4)(2-5)により、目標トルクへと変換される。

$$\dot{\theta}_{di} = \tilde{\mathbf{v}}_{di} \cdot \mathbf{e}_{xi} / \|\mathbf{a}_i\| \quad (4)$$

$$\tau_{di} = G_i(\dot{\theta}_{di} - \dot{\theta}_i). \quad (5)$$

ここで、 G_i は関節の比例ゲインである。式(2)(3)は、センサ情報から得られる各関節の現在の運動評価指標に基づいて、動きやすい関節が主動的に働く相互作用を導入したことになる。モデルのブロック・ダイアグラムをFig.3に示す。

3.2 制御則の機能的表現

自律分散的表現である式(1)から(4)は、 n 次元空間、 m 自由度系に一般化しヤコビアン $\mathbf{J} = [\mathbf{J}_1 \cdots \mathbf{J}_m]$ 、 $\mathbf{J}_i = \partial \mathbf{x}_h / \partial \theta_i \in \mathbb{R}^{n \times 1}$ を用いて、システム全体としての機能的表現に書き直すことができる[7]。

$$\begin{aligned} \dot{\theta}_d &= \mathbf{K}_l \text{diag}(\mathbf{J}^T \mathbf{J})^{-1} \mathbf{J}^T \mathbf{v}_d \\ &+ \text{diag}(\mathbf{J}^T \mathbf{J})^{-1} \mathbf{J}^T (\mathbf{K}_c \mathbf{V}_d^r)^T. \end{aligned} \quad (6)$$

ここで、 $\mathbf{K}_l = \text{diag}[\prod_{j \neq 1}^m (1 - k_j), \dots, \prod_{j \neq m}^m (1 - k_j)] \in \mathbb{R}^{m \times m}$ 、 $\mathbf{K}_c = [k_1 \cdots k_m] \in \mathbb{R}^{1 \times m}$ 、 $\mathbf{V}_d^r = [\mathbf{v}_{d1}^r \cdots \mathbf{v}_{dm}^r] \in \mathbb{R}^{n \times m}$ とおいた。右辺第1項、第2項は式(2)のローカル指令、カップリング指令に対応する。式(6)は k_i の値に応じて特徴的な挙動を示す。 $k_i=0$ の場合：第1項のみが残り、手先は目標位置の方向に向く弾性力を受けて運動する。行列の逆演算を行わないため特異点を含むあらゆる腕姿勢からの到達が保障される。

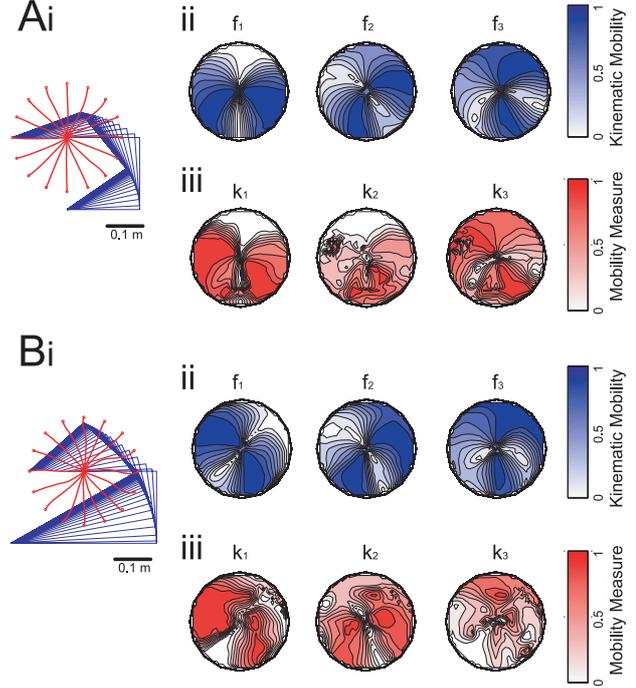


Fig. 4 Simulated results of normal reaching with different arm geometries. Ai: Hand trajectories with one example of arm postures traced every 0.1 s with stick lines. Aii: Spatial map of kinematic mobility measures for the shoulder (f1), elbow (f2), and wrist (f3). Aiii: Spatial map of joint mobility measures for the shoulder (k1), elbow (k2) and wrist (k3). B; Corresponding results when the first link was lengthened.

$k_i=1$ の場合：第2項のみが残り \mathbf{v}_d の方向に関する解析解となる[8]。運動実行中に k_i は中間的な値を取りうる。 k_i が各関節の運動学的・動力的動きやすさを適切に評価できれば、自律分散的制御則はシステム全体として瞬間瞬間で効率の良い関節を主導的に働かせる運動パターンを発現することが期待できる。

3.3 シミュレーション結果

典型例として通常時と第1リンクの長さを2倍にした場合の結果をFig.4に示す。両条件において、手先軌道は運動方向によらずほぼ直線となった。図中の f_i は運動中のリンク配置から計算される運動学的動きやすさを示す。評価指標 k_i はリンク長変化により生じた関節の運動学的動きやすさの違いを適切に反映し、主導的に働く関節を運動方向に応じて自律的に切り替えていることが分かる。また、モデルは、関節粘性（動力的動きやすさ）の変化、ターゲット位置変化、特異姿勢からの運動においても柔軟に対応した。

4 手先速度拘束のリアルタイム生成と目標関節トルクから各筋収縮力への自律分散的最適分配機構

本節では、運動目的が変化しても追従できる手先速度拘束の生成方法及び、運動実行中に得られる動力学的(ダイナミクス)情報に基づいた腕到達運動制御法 [9] を提案する。平面内を運動する6筋2関節2リンクの冗長筋骨格系を用いる (Fig. 5)。

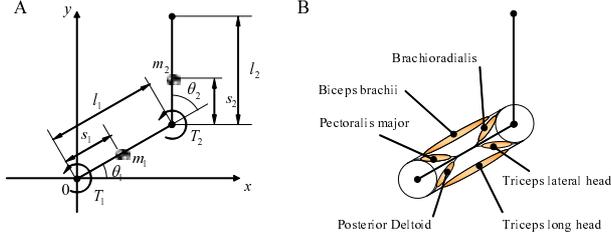


Fig. 5 Arm model of 2 joints - 2 links with 6 muscle types moving in 2D plane. A: Two joints arm model. B: Muscle configuration.

4.1 上位中枢による手先速度拘束のリアルタイム生成

上位中枢は運動目的と連続性をキネマティクスレベルで常に保証する必要がある。運動目的は境界条件を満たすことで実現できる。運動開始時刻、現在時刻、目標運動終了時刻、目標到達位置をそれぞれ、 t_0, t_{now}, t_d, X_d としたとき、境界条件は、 $\dot{X}(t_0) = 0, X(t_{now}), \dot{X}(t_{now}), X(t_d) = X_d, \dot{X}(t_d) = 0, \ddot{X}(t_d) = 0$ の6つである。上位中枢は境界条件と運動の連続性条件を常に満足するような手先速度プロファイルを実時間生成する。

$$X(t) = \sum_{i=0}^5 \frac{1}{i!} C_i t^i. \quad (7)$$

C_i は境界条件に関わる連立方程式の解として求まる係数ベクトル。次に速度プロファイルから、次ステップ $\Delta t[s]$ の目標手先速度ベクトル \dot{X}_d 、加速度ベクトル \ddot{X}_d を式 (7) より求める。

$$\dot{X}_d = \sum_{i=1}^5 \frac{1}{(i-1)!} C_i (t_{now} + \Delta t)^{i-1}, \quad (8)$$

$$\ddot{X}_d = \sum_{i=2}^5 \frac{1}{(i-2)!} C_i (t_{now} + \Delta t)^{i-2}. \quad (9)$$

得られたリアルタイムの目標手先速度・加速度ベクトルは下位(ダイナミクスレベル)の拘束条件として機能し、運動目的の変化に対しても常に成り立つ。

4.2 目標手先速度ベクトルから関節トルクへの変換

上位中枢で生成した目標手先速度ベクトル \dot{X}_d 、加速度ベクトル \ddot{X}_d は以下の式により目標関節トルクへ変換する。

$$T_{d,i} = I_{v,i} \ddot{\theta}_{d,i} + K_i \left(\dot{\theta}_{d,i} - \frac{d\theta_i}{dt} \right). \quad (10)$$

$\ddot{\theta}_{d,i}, I_{v,i}$ は、関節 i の目標角加速度、筋肉の機械受容器により評価される関節 i での仮想的な慣性モーメント。右辺第1項は慣性モーメントと目標関節角加速度から生成されるフィードフォワード項。第2項は目標関節角速度のフィードバック成分。 K_i は定数。

4.3 筋効率を局所評価関数とした筋収縮力の自律分散的最適分配法

「目標関節トルク(制約条件)を維持しつつ、腕全体の利潤を最大化(目的関数)する筋収縮力の最適分配」は以下のような数理計画問題として定式化できる。

目的関数:

$$\max_p f(p, \dot{p}, t) = P_0^t \eta(p). \quad (11)$$

制約条件:

$$g(p, \dot{p}, t) = T - Rp = O. \quad (12)$$

ここで、 $P_0 \in \mathbb{R}^{n \times 1}, \eta \in \mathbb{R}^{n \times 1}, R \in \mathbb{R}^{r \times n}, p \in \mathbb{R}^{n \times 1}, T \in \mathbb{R}^{r \times 1}$ 。 r, n は、関節数と筋肉数。 $P_{0,i}, \eta_i, p_i$ は筋肉 i の最大筋収縮力、筋効率(利潤関数)、筋収縮力。 T_j, R_{ji} は、関節 j のトルク、筋肉 i の関節 j に対するモーメントアーム。

各筋肉がもつそれぞれの利潤関数は凸関数であり [9]、制約条件は線型であることから、本問題は等式制約計画問題における1次の最適性条件を満たす。ゆえに局所最適解は大域的最適解となる。ラグランジュの未定乗数法により、最適分配を実現する利潤関数の微係数条件は、

$$P_{0,1}^b \frac{\partial \eta_1^b}{\partial p_1^b} = \dots = P_{0,k}^b \frac{\partial \eta_k^b}{\partial p_k^b} = \sum_i^l P_{0,i}^m \frac{\partial \eta_i^m}{\partial p_i^m} \quad (13)$$

となる。ここで添え字 b, m はそれぞれ二関節筋、単関節筋、 k, l は主動筋側の二関節、単関節筋数を示す。式 (13) は筋肉間の自律分散的ネットワークにより実現され、ダイナミクスレベルの拘束条件となる (Fig. 6)。

4.4 シミュレーション結果

Fig.7 に典型的なリーチングと、運動開始後に目標位置を変化させた例を示す。目標位置の変化によらず、典型例とほぼ同様の手先接線方向速度プロファイルを実現

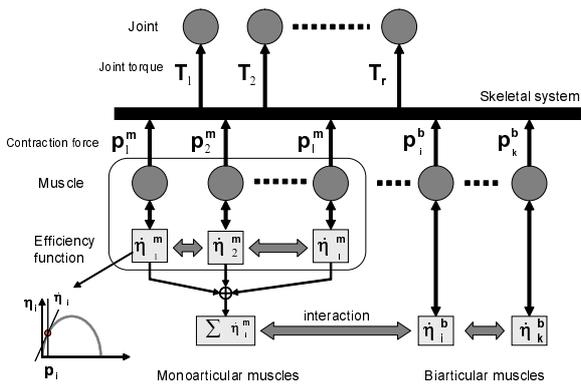


Fig. 6 Decentralized autonomous interactions among the muscles using the information about the muscle efficiency.

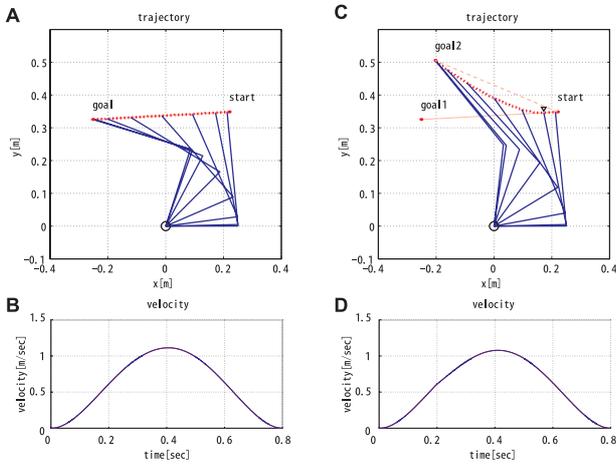


Fig. 7 Typical arm movements (A, C) and hand velocity profiles (B, D). A, B: Normal case. C, D: Case when the target was shifted (inverted triangle).

できた。次に、筋収縮力の自律分散的最適分配法が実現されているかどうか確認した (Fig.8)。式 (11) が最大となるように解析的に求めた筋収縮力と自律分散的に生成された筋収縮力とを比較した。単関節、二関節筋の主動筋同士が活動する場合において理論値とおおむね一致する結果が得られた。

5 結論

提案した制御則は Fig.9 のようにまとめられる。3 章で提案した制御則は、手先速度空間から関節速度空間への変換 (Fig.9, 矢印 2) の不良設定性を解消する拘束条件と捉えることができる。この拘束条件は運動評価指標 k_i により関節の運動学的・動力学的動きやすさをリアルタイムに反映したものとなる。

4 章で提案した手先速度拘束のリアルタイム生成則 (Fig.9, 矢印 1) は、環境の変化に対して運動の目的と連続性条件をキネマティクスレベルで保証し、手先空間

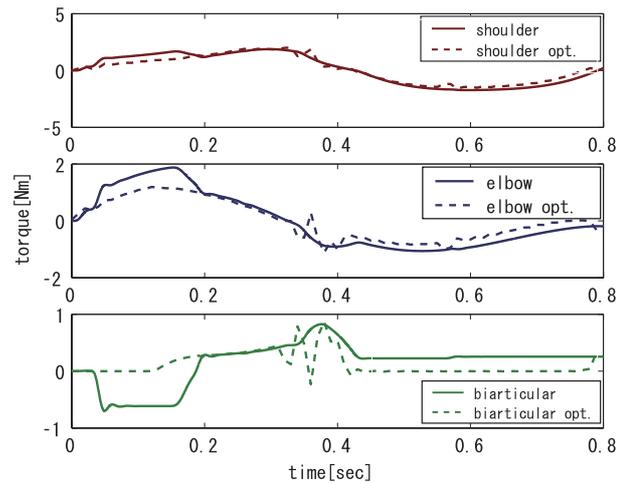


Fig. 8 Comparison between the analytical solution and the simulated forces of each muscle.

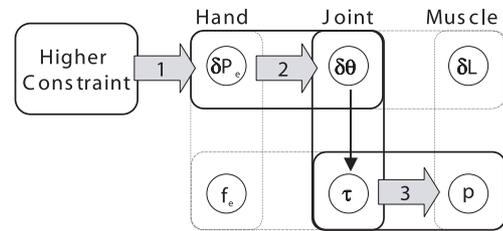


Fig. 9 Summary of the proposed decentralized autonomous mechanisms in the impedance map.

で実現される手先軌道の不良設定性を解消する上位拘束として働く。

また、リアルタイムの筋効率を評価指標とした自律分散的最適分配機構 (Fig.9, 矢印 3) は、ダイナミクスレベルで運動を最適化し、関節トルク空間から筋収縮力空間への変換の不良設定性を解消する拘束条件として機能する。よって、これらの提案手法は、実世界へ対応するための 2 つの問題、不良設定性の解消と予測不可能な環境変化への適応の問題を同時に満たすことができる。

参考文献

- [1] Mussa-Ivaldi FA et al. (1988) Biol. Cybern., 60, 1-16
- [2] Flash T & Hogan N (1985) Journal of Neuroscience, 5, 1688-1703
- [3] Uno Y et al. (1989) Biol. Cybern., 61, 89-101
- [4] Harris CM & Wolpert DM (1998) Nature, 394, 780-784
- [5] Bizzi E et al. (1976) Journal of Neurophysiology, 39, 435-444
- [6] Arimoto S et al. (2005) Advanced Robotics, 19, 401-434
- [7] 吉原佑器, 富田望, 牧野悌也, 矢野雅文 (2007) 19th SICE-DAS シンポジウム資料, 31-36
- [8] Yoshihara Y, Tomita N, Asano T, Makino Y, & Yano M (2006) Proceedings of SICE-ICASE International Joint Conference 2006, SP02-2(CDROM)
- [9] 富田望, 浅野智孝, 矢野雅文 (2007) 19th SICE-DAS シンポジウム資料, 37-42

A02 班 研究報告: 感覚・運動連関の実時間拘束ダイナミクスの構成論的理解

伊藤 宏司

東京工業大学 大学院総合理工学研究科

近藤 敏之

東京農工大学大学院共生科学技術研究院

I. はじめに

我々は経験したことがないダイナミクスを持つ環境でも、数十回の試行により適切な運動指令を生成することができるようになる。そして、この運動学習の結果として、脳内に運動の逆モデルが内部モデルとして獲得されると考えられている。しかし、道具を用いて物体を操作するなど、複数のダイナミクスが合成された運動も難なくこなすことができるように、内部モデルが脳内でどのように構造化され、表現されているのかについては、依然として明確にされていない。また、獲得された複数の内部モデルを、適切な状況（環境）で利用するためには、感覚運動連関の文脈に基づいて行動・運動を選択するための環境認知モデルの存在も併せて考える必要がある。

A02 班は、未知動的環境下の上肢到達運動を学習課題として設定し、心理物理実験と計算機シミュレーションの両側から研究を進めることで、この環境認知と運動適応の脳内機構を計算論的にモデル化することを目的としている。本稿では、「動的環境下における到達運動学習とダイナミクスの分離」及び「内因性神経修飾による多形神経ネットワークモデル」に関する研究成果について報告する。

II. 動的環境下における到達運動学習とダイナミクスの分離

従来の運動学習の枠組では、脳を制御器、身体と環境を制御対象とみなして運動を解析するアプローチがとられてきた [1]。しかしながら、水の入ったコップを扱う動作を例にとれば明らかなように、我々は制御対象中の個別のダイナミクスを分離して認知し、適応的な運動を生成することができる。このように、複雑な制御対象中に含まれる個々の単純な物理特性（ダイナミクスやキネマティクス）を分離して認知したり、または単純なモデルを合成して複雑な行動パターンを生成する原理に関しては、近年、精力的に研究が進められている [2]。

本研究では、二つの異なるダイナミクスを線形に重ね合わせた環境において、運動学習によって脳内に獲得された内部モデルが、後の単独ダイナミクス環境下の運動学習過程に与える影響について考察する。

A. 実験の設定

男性 10 名 (21-25 歳 右利き) を被験者とし、上肢による水平面内の二点間到達運動を実験課題とした。計測装置として、Fig.1 に示す 2 次元運動マニピュランダム (サンプリング周波数 2[kHz]) を用いた。被験者の前方 0.8[m] の位置に垂直に設置したスクリーンには、現在の手先位置に対応するカーソル (半径 1.6[mm])、始点領域 (半径 10[mm])、目標点領域 (半径 15[mm]) を表示した。運動開始点は、肩関節の前方 0.45[m] の位置とし、運動距離は水平面内 90[deg] 方向に 0.125[m] とした。実験中、被験者の前腕を遮蔽板で覆い、到達運動時に手先カーソルをスクリーンに表示しな

かった。したがって、被験者はスクリーンに映し出された始点領域、目標点領域の視覚情報のみをたよりに始点から目標点に向かって到達運動を行った。目標運動時間は 300 ± 50 [ms] とし、運動開始・終了のタイミングをピープ音、始点・目標点領域の色の变化により示した。被験者には、(A) 始点領域から目標点領域の中心に向かってまっすぐ運動する、(B) 目標点領域の中心で静止し、一定時間止める、(C) 運動時間を守る、の三点を指示した。運動後、スクリーンに被験者の手先軌道を表示し、運動時間が目標時間外である場合にはピープ音を鳴らした。これらの情報をもとに、被験者には自身の運動を修正するよう指示した。

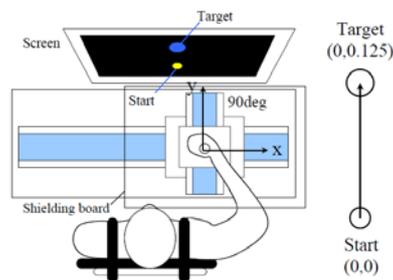


Fig. 1. Experimental setup.

以上の手続きのもとで、以下に示す二つの異なる力場を用いて実験を行った。

$$F = B\dot{X} \quad (1)$$

$$F = KX \quad (2)$$

ここで、 $X=[x, y]^T$, $F=[F_x, F_y]^T$ とする。X は 2 次元作業空間における手先位置、F は手先が力場から受ける力ベクトルである。式 (1) は被験者の手先速度に比例して負荷がかかる粘性場 (以降 V と表記)、式 (2) は被験者の手先位置に比例して負荷がかかる弾性場 (以降 P と表記) である。各力場の粘性係数、弾性係数はそれぞれ $B=[12 \ -12; \ -12 \ -12]$ [N/(m/s)], $K=[50 \ 50; \ 50 \ -50]$ [N/m] とした。

実験は 2 グループ (Group A:3 人, Group B:3 人) に分けて二日間行った。初日は、力場のかかっていない環境 (以降 Null と表記) で十分に練習した後、両グループともに V の学習を行った。次に、Group A は粘性場と弾性場を線形加算した合成場 (以降 V+P と表記) の学習を、Group B は再度 V の学習を行った。二日目は、初日の最後に学習した力場について再適応実験をした後、両グループともに P の学習を行った。各ブロックの試行回数は合計 160 試行とし、後半以降 15 回に一回ずつ、五回のアフターエフェクト試行

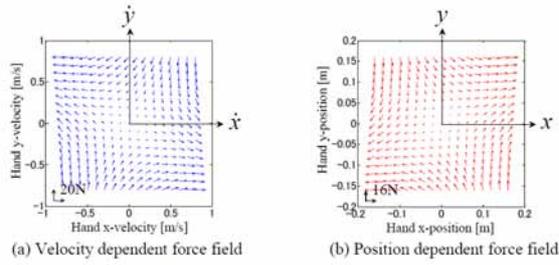


Fig. 2. Force fields.

(Null) を挿入した．また初日，二日目とも各ブロックの間には 25 分間の休憩を入れた．

Group A は，合成場 V+P の学習を二日間かけて行うため，V+P の内部モデルを十分に獲得することができると予想される．ここで，もし V+P の内部モデルから，V および P の個々の動特性を独立したモデルとして学習することができれば，最終ブロックにおける P の学習はすまやかに進行するはずである．このように，重なり合った複合ダイナミクス環境から個々のダイナミクスモデルを分離・獲得する機能を，本研究では「ダイナミクスの分離学習」と呼ぶ．一方，Group B に課したタスクは，Group A が V+P 試行においてダイナミクスの分離学習を行っているか否かを検証するためのコントロール課題である．

なお本実験では，被験者の学習を評価するために次式による運動評価を行った．

$$E_1 = \int_{t_0}^{t_{f1}} |\dot{x}| |\dot{y}| dt \quad (3)$$

$$E_2 = \int_{t_{f1}}^{t_{f2}} \frac{\sqrt{(x_d - x(t))^2 + (y_d - y(t))^2}}{t_{f2} - t_{f1}} dt \quad (4)$$

式 (3) は躍度最小軌道に対する手先軌道の絶対値面積誤差である．本実験では t_0 (運動開始時刻) を運動開始直後，初めて進行方向速度が 0.05[m/s] に達する 20[ms] 前の時刻とした．また， t_{f1} (運動終了時刻) を運動開始後，初めて進行方向速度が 0[m/s] を下回る時刻とした．式 (4) は運動終了後の目標点に対する位置誤差の時間平均である．目標点座標を (x_d, y_d) とし， t_{f2} を $t_{f2} = t_{f1} + 600$ [ms] とした．

B. 実験結果

各力場学習時の代表的な被験者の手先軌道を Fig.3, Fig.4 に示す．Fig.3 は Group A, Fig.4 は Group B の被験者の実験初日の手先軌道である．図には，試行初期 1~10 回の手先軌道 (Before learning)，試行終盤 100 回目以降における 10 回分の手先軌道 (After learning)，アフターエフェクト試行における手先軌道 (After-effect) を示してある．いずれの力場においても，試行初期に被験者は力場の生成する負荷に押し流されて正確な到達運動を行うことができない．V および V+P 試行では，x 軸方向に対する運動誤差が運動後半にかけて非常に大きくなっている．これは本実験で用いた粘性場 V が，x 軸方向に対して発散する性質 (不安定性) を持っているためである．このような状況下でも，学習が進む

と運動誤差が減少し，正確な到達運動ができるようになる (Fig.3, Fig.4 After learning)．また，アフターエフェクト試行における手先軌道より，被験者は各力場に対して負荷がかかる向きと反対方向に運動を計画していることが見てとれる．これにより力場の生成する負荷を打ち消すことで，直線的な到達運動を行うことができる．合成場 V+P において被験者は右方向に運動を計画していることから，軌道制御時の V+P の動特性は V と似ていることが示唆される．

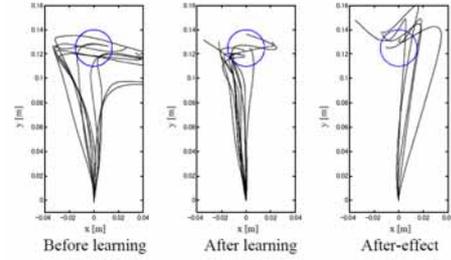


Fig. 3. Trajectories under force field V+P (Group A) .

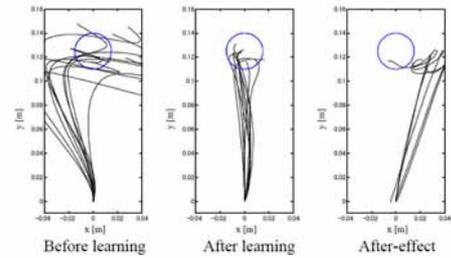
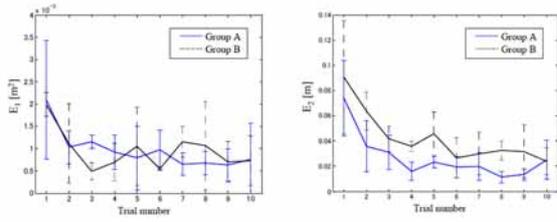


Fig. 4. Trajectories under force field V (Group B) .

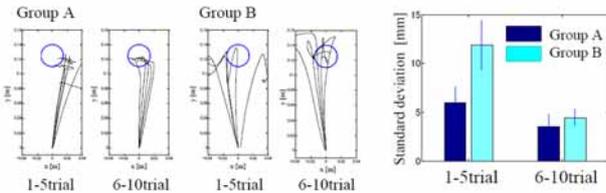
C. 結果の解析

二日目の最終ブロック (P 試行) における Group A, B の学習過程の解析結果を Fig.5 に示す．本実験では，特に試行初期 1~10 回までの両グループの運動にどのような差異があるかを解析した．Fig.5(a) は，式 (3) 及び (4) で定義された二つの運動評価に基づく試行初期 1~10 回の学習曲線である．図中のエラーバーは標準偏差を示す．両グループともに数回の試行でエラーが下がっていることが分かる．評価指標 E1 については，両グループのエラーの下がり方に差が見られないのに対し，評価指標 E2 については，Group A の方が Group B よりもエラー値が小さくなっている．これは，P に対する軌道制御時の評価に関しては，両グループの間に差がないのに対し，運動後に正確に腕の運動を止めるという点に関しては Group A の方が優れていることを表している．P のダイナミクスの特徴は，運動の後半にかけて負荷が大きくなる点である．したがって，合成場 V+P を経験した Group A は，P における到達運動の後半部分の動特性をよく予測できているといえる．次いで Fig.5(b) は，試行初期 1~10 回の両グループの手先軌道 (左図，代表的被験者のもの)，および軌道の x 方向に対する標準偏差 (右図，全被験者の平均) である．それぞれ，1~5 回までの試行と 6~10 回までの試行を分けて記載した．なお，標準偏差は運

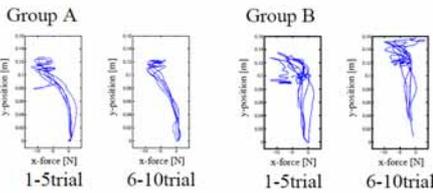
動中 y 方向に対して目標到達距離の 2 分の 1 (0.0625[m]) まで運動した際の手先の x 方向に関するばらつきを評価したものである。図より、1~5 回までは、Group B の手先軌道・運動方向が一定していないのに対し、合成場を経験している Group A の運動は試行初期 1~5 回の段階からよく整っていることが分かる。6~10 回では、両者の運動のばらつきはほぼ同程度となっている。最後に Fig.5(c) に試行初期 1~10 回の両グループの x 方向に対する手先力を示す (代表的被験者のもの)。図は横軸に被験者の x 方向手先力、縦軸に手先位置の y 座標値をとっている。一般に力場のかかった環境下で直線的な到達運動を行うためには、非運動方向に力場が生成する負荷を打ち消すような手先力を発生させねばならない。同図より、合成場を経験している Group A の被験者は、試行初期 1~5 回から力場に対抗する手先力をきれいに生成できていることが分かる。一方、Group B の被験者の手先力はばらつきが大きく一定していない。この結果は、Group A の被験者が試行初期から P のダイナミクスをよく予測できているのに対して、Group B の被験者は、試行初期にダイナミクスの特徴を十分に把握できていないことを意味している。



(a) Learning curve E_1 and E_2 during 1-10 trials



(b) Hand trajectory during 1-10 trials



(c) Hand force during 1-10 trials

Fig. 5. Analysis of the experiment .

III. 内因性神経修飾による多形神経ネットワークモデル

脳の神経ネットワークは単なる電気回路ではなく、多種多様な神経伝達物質を媒介とする複雑なダイナミカルシステムである。また、神経ネットワークの機能を決定するシ

ナプスの伝達特性は、モノアミン、コリン作動性物質などの神経修飾物質により変化する。これは感覚運動連関の文脈に基づいて脳神経ネットワーク内に拡散される神経修飾物質の時空間的な分布によって神経回路の多形性が実現されていることを示唆している。本年度は、このシナプスの内因性神経修飾をモデル化した多形神経ネットワークモデルを提案した。

提案モデルでは感覚運動連関の文脈に基づいて神経修飾物質の生成量に変化し、その結果として各中間層ニューロンの伝達特性が修飾を受ける。提案モデルを用いて拮抗駆動型 2 リンクアームモデルの感覚運動写像を表現し、複数種類の回転粘性力場下で頑健な到達運動を実現するパラメータを遺伝的アルゴリズム (genetic algorithms) を用いて同定した。その結果、バイアスニューロンの活性度は感覚運動連関の文脈に応じて固有の変化を呈し、またその結果として神経回路構造を動的に変容させることを確認した。

A. 多形神経ネットワークモデル

本研究では、連続時間リカレントニューラルネットワーク (continuous time recurrent neural networks, CTRNN) を基礎として、多形神経ネットワークモデルを構成する (Fig.6)。

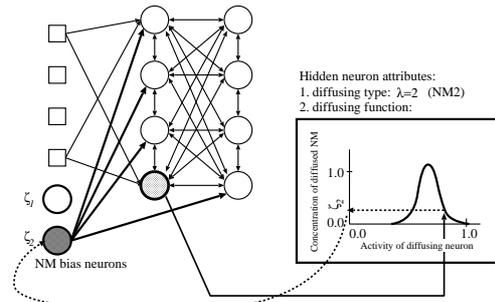


Fig. 6. CTRNN with Intrinsic Bias

提案モデルの各ニューロンは、次の積分発火型 (integrate-and-fire) のダイナミクスを有するものとした。

$$T_i \frac{ds_i(t)}{dt} = -s_i(t) + \sum_{j=1}^{N_h} w_{ij} h_j(t) + \sum_{k=1}^{N_s} w_{ik} I_k(t) \quad (5)$$

$$h_j(t) = \frac{1}{1 + \exp[-(s_j(t) - \theta_j)]} \quad (6)$$

ここで、 $s_i(t)$ と $h_i(t)$ は各々ニューロン i の内部状態と出力値、 N_s と N_h は入力、内部ニューロンの個数である。 T_i はニューロンの時定数であり、 w_{ij} と w_{ik} はシナプス結合の強度、 θ_j はニューロンの発火閾値である。

また同図に見られるように、提案モデルには、NM バイアス (neuromodulator Bias) と呼ぶ付加的な入力ニューロン ζ_i がある。これは RNNPB (recurrent neural networks with parametric bias) [3] と同様に、バイアスニューロンの値によって CTRNN の特性を修飾する効果をもたらすためのものである。神経修飾物質の放出と受容反応が同一の神経回路内で行われることは、神経生理学的には、特に内因性神経修飾 (intrinsic neuromodulation) と呼ばれている [4]。本提案手法では、文献 [5] で提案されている内因性神経修飾モ

デルを参考に、NM バイアスの活性度が過去の感覚運動連関の文脈に基づいて時間発展する方法を採用した。これにより、複数の環境の認知と適切な運動パターンの想起を同一の神経回路で実現することが期待できる。

Fig.6 に示すように、提案モデル内の各ニューロンは、高々一種類の神経修飾物質を放出する能力を持つものとする。一方、各ニューロンが固有の NM を実際に放出するか否かは、式 (7) で与えられる放出関数によって決定される。

$$\zeta_i(t) = \exp \left[\frac{(h_j(t) - \mu_j)^2}{2\sigma_j^2} \right] \quad (7)$$

たとえば図中網掛けのニューロンは、NM2 ($\lambda = 2$) を濃度 ζ_2 で放出することができる。

B. 計算機実験

提案手法を、Fig.2 と同様の回転粘性力場下の上肢到達運動制御課題に適用することで、その有効性を検証する。本実験では、上肢の筋骨格系を二関節四筋の平面 2 リンクアームモデルとしてモデル化した。また、手先外力 F は次のように与えた。

$$F = B\dot{X} \quad (8)$$

$$B = \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} \\ b_{21} & b_{22} \end{pmatrix} = n \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \quad (9)$$

たとえば、式 (9) の特性を持つ環境で到達運動を行う時、 $n=0$ の場合には手先外力を受けないが、 $n=5.0$ の場合には、手先速度 \dot{X} に比例する外力を、運動と直交する方向に受ける。本実験では、上記の 2 種類の環境 ($n=0.0$, $n=5.0$) を各々環境 1、環境 2 とし、提案する内因性神経修飾機能を持つ多形神経ネットワークモデルを用いて、その両方の環境下で適切に到達運動を実現する制御器を学習によって獲得することを試みる。

C. 実験結果

先にも述べたように、多形神経回路モデルで実装した感覚運動画像のパラメータを、式 (9) において $n=0.0$ と $n=5.0$ とした 2 種類の動的環境下で、適切な到達運動を実現できるように最適化した。パラメータを、先の評価規範の下で遺伝的アルゴリズムを用いて最適化した結果、2 種類の環境下で到達運動を実現する感覚運動画像が獲得された。

学習によって獲得された神経回路モデルの環境変化に対するロバスト性を検証するため、式 (9) の n を 0.0, 2.5, 5.0, 7.5 と変化させた場合の到達運動の手先軌道を調べた。ここで、 $n=0.0$ と $n=5.0$ は最適化に用いた環境条件であり、一方、 $n=2.5$ と $n=7.5$ は未学習環境である。さらに言えば、 $n=2.5$ は既学習環境の内挿環境、 $n=7.5$ は外挿環境に相当する。

Fig.7 に到達運動時の手先軌道を示す。提案手法は内挿・外挿環境ともに高い運動制御性能を示すことが示された。そこで、環境パラメータ (式 (9) の b_{12} , b_{21}) を $b_{12} \in [-3, -7]$, $b_{21} \in [3, 7]$ の範囲で網羅的に変化させた際の到達運動の評価を計測した。Fig.8 に結果を示す。

上図より、提案手法は環境パラメータ (式 (9) の b_{12} , b_{21}) が対角的に変化する領域で高い評価値を示すことが見てと

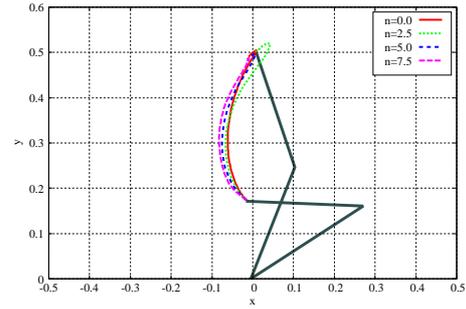


Fig. 7. Resultant trajectory .

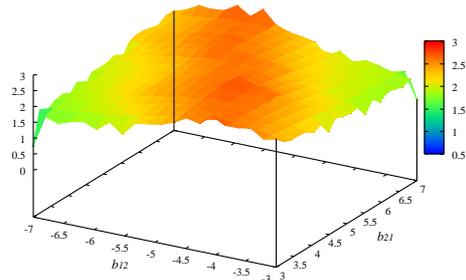


Fig. 8. Robustness of the trained neural controllers while viscous parameters (b_{12} and b_{21}) are exhaustively changed.

れる。このことは、提案手法が、単に学習時に経験した環境の逆モデルを獲得したのではなく、粘性力場の対角的な構造を利用した適応戦略を獲得することができていることを意味している。

IV. おわりに

本稿では、本年度 A02 班で行った二つの研究事例 (動的環境下における到達運動学習とダイナミクス分離及び、内因性神経修飾による多形神経ネットワークモデル) について簡潔に述べた。今後も引き続き、人間の未知環境適応について、心理物理実験と計算機シミュレーションの両側から研究を進め、環境認知と運動適応の脳内機構を計算論的に解明することを目指す。

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—」(課題番号 454) によるものである。ここに謝意を表す。

REFERENCES

- [1] 伊藤宏司: 身体知システム論. 共立出版, 2005.
- [2] J. R. Flanagan et al.: Composition and decomposition of internal models in motor learning under altered kinematic and dynamic environments, *J.Neuroscience* **19**, RC34, 1/5, 1999.
- [3] J. Tani, M. Ito and Y. Sugita: Self-organization of distributedly represented multiple behavior schemata in a mirror system: review of robot experiments using RNNPB, *Neural Networks*, **17**, 1273/1289, 2004.
- [4] Marder, E. and Thirumalai, V.: Cellular, synaptic and network effects of neuromodulation, *Neural Networks*, vol.15, pp.479-493, 2002.
- [5] T. Kondo, Evolutionary design and behavior analysis of neuromodulatory neural networks for mobile robots control, *Applied Soft Computing*, **7**, 189-202, 2007.

視覚の意識的処理と無意識的処理の役割

塩入 諭, 松宮一道, 栗木一郎
東北大学

概要 視覚探索課題において, 特定の刺激配置を繰り返して用いると, 被験者はそれに気付かないにもかかわらず目標刺激の検出が早まることが知られている. 本研究では, この効果(文脈手がかり効果)を用いて意識的学習と無意識的学習の処理過程の違いを調べた. その結果, 意識的学習条件では, 無意識的学習条件に比べて, 探索時間の短縮効果が小さいことが示された. この結果は, 意識的に視覚刺激の配置を覚えるよりも, 繰り返し観察する方が, 学習にとって有利であることを示唆する. 無意識的学習は複雑な場面を記憶する際に効果的であり, 視覚探索のような能動的な視覚処理の効率化に貢献していると考えられる.

キーワード: 無意識的学習, 視覚探索, 文脈手がかり効果

I. はじめに

我々は, 通常何かを見ているというとき, その対象に気づいていると感じている. この視覚的な気づきの感覚は, 視覚系が処理内容を意識にのぼらせている結果であると考えられる. ここで「意識にのぼらせる処理」というものを持ち出すのは, これまでの視覚研究が視覚情報処理の多くは無意識的であることを示しているからである. 実際に視覚現象には, 直観に反し, しかも意識の影響が及ばないものが数多く知られていて, 無意識処理の重要性が強調されている. 例えば, 動きが実際の対象の動きと反対方向に見えたり¹, 知覚される動きの方向が刺激の時間条件に応じて変化したりする². 我々の気付かない多くの処理を視覚系(に限らず他の感覚系も)は行っているといえる. 一方, 注意を向けることによる処理の促進は, 意識することによる大きな利点を示す. 全く知覚されないものが注意を向けることではっきり分かることを示す劇的な現象も多く, 意識することの重要性を示す. このように考えると, 感覚知覚系の脳機能を考える上でも, それを踏まえて最適なマシンインターフェースや教育システムを構築する上でも, 意識処理と無意識処理の相違について検討することは, 非常に価値のあることであるといえる. しかし, 意識がなんであるかが明確に理解されていないし, また意識と無意識の違いを調べる方法も確立されていない. これらの問題を解決することは簡単ではないが, 我々は意識や無意識についての定義などをさけ実験操作の結果への影響を検討することから調査する. 実験条件により意識的と無意識的な視覚処理をわけ(そう仮定し), 具体的な視覚処理の実験を行うことで, 意識と無意識の相違について調べるという方略である.

本研究では, 視覚の無意識的学習の1つである文脈手がかり効果と呼ばれる現象を用いる. 行動制御における無意識的な学習効果に関しては多くの研究が行われている^{3,4}が, 知覚に関わる無意識的な学習効果に関しては, 多くは知られていない. 文脈手がかり効果は視覚に対して生じる無意識的学習効果^{5,6}であり, 無意識過程の特性を調べることができる数少ない知覚現象といえる. 文脈手がかり効果は, 視覚探索課題を遂行する際に, 目標刺激と妨害刺激の配置が固定した刺激を繰り返し用いると目標刺激の探索が早まる効果である. 文脈手がかり効果の最初の報告⁵では, 24試行からなる1ブロックの実験の12試行は新規な配置を作成するが, 残りの12試行ではすべてのブロックで繰り返し利用される配置を使う. このような刺激セットを用いると, ほとんどの被験者は刺激セットの中に繰り返し配置があることに気づかない. また, 視覚探索を終えた後, 刺激配置の再認テストを行うと, 繰り返し呈示に意識に気づいた被験者でも再認の成績はチャンスレベルとなる.

本研究の目的は, 視覚探索課題を遂行する際に視覚の意識的記憶と無意識的記憶がどのように異なるのかを調べることである. そのために, 刺激配置に関する意識的な学習条件と無意識的な学習条件を用いて, それぞれの反応時間と眼球運動への影響を調べた. 無意識条件では, 被験者は繰り返しに関する情報は与えられずに, 単純に目標刺激の探索を繰り返した. 一方, 意識条件では, 後に続く探索課題で用いられる配置であることが明示され, その刺激配置を記憶するように指示された. この2つの条件間における学習効果の違いは, 反応時間, 学習の時間経過, 眼球運動特性の違いで評価された.

意識的学習と無意識的学習との比較実験(実験2)を行う前に, 文脈手がかり効果の時間的な効果を検証する実験を行った(実験1). 実験1は, 先行刺激が文脈手がかり効果が現れるかどうかを調べたもので, この効果の一般化を示すことが目的である. もし, 先行刺激の文脈が探索に影響するのであれば, 日常生活において重要な機能と考えられる. それにより, あとで生じうる出来事を予測するために, 時間的な文脈を有効することができるはずである.

II. 実験1: 先行刺激の効果

A. 実験方法

Fig. 1は探索刺激の一例である. 目標刺激は1つのTであり, 妨害刺激は11個のLであった. 時間的な文脈手がかり効果を調べるために, 5種類の刺激が順に呈示され, 5種類の刺激配置のうちの1つに目標刺激

が含まれていた。各ブロックは24試行から成り、1ブロックのうちの半分の試行は繰り返し配置、残りの半分は新規配置であった。繰り返し配置は、目標刺激と妨害刺激の位置が同じもので、個々の刺激の方位と色は試行ごとに無作為に変化した。

被験者は5種類の連続呈示される刺激配置の中から目標刺激を探す。目標刺激を見つけたらば、その目標刺激Tがどちらに向いていたか(Tの足が右向きか左向きか)を2つのボタンのうち1つを押すように教示された。被験者は、実験の目的など知らない5名の大学生であり、各被験者は25ブロックの実験を行った。刺激は21インチのCRTモニターに呈示され、視覚刺激はViSaGe (Cambridge Research Systems 社) により制御された。視距離は38cmであった。

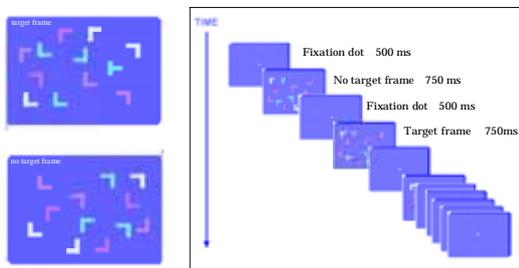


Fig 1. Examples of the target frame (top) and no target frame (left). Five frames (one target frame and four no target frames) were presented sequentially.

B. 結果

Fig. 2 (a)は、エポックに対して平均反応時間を示す。1エポックは、5ブロックをまとめたものである。Fig. 2 (b)は、目標刺激が何番目のフレームに呈示されたかによる反応時間の違いを示す。これらの結果は、文脈手がかり効果が本実験条件でも確認され、また目標刺激が呈示されるフレームが後になる効果が大きくなるが示す。これは、前の刺激配置の文脈が目標刺激の探索に影響を与えていると考えられ、視覚系が時空間的な文脈を利用していること示唆する。この時空間的な文脈の利用は、慣れた道路での車の運転や家の冷蔵庫から食べ物を探すような日常的な場面において有効な機能であろう。

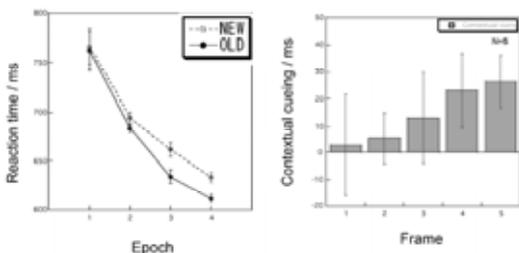


Fig. 2 Reaction time as a function of epoch (group of five blocks) for new and old sets of frames (left). The difference between the new and old sets (amount of contextual cueing effect)

III. 実験2：意識的・無意識的記憶

A. 実験方法

探索刺激は、実験1で用いられたものと同じであったが、実験2では1フレームだけ用いられた。この実験では、2種類のセッションが用意された。1つは記憶セッションと呼び、もう1つは記憶なしセッションと呼ぶ。両方のセッションにおいて、32ブロックのうちの8ブロックが学習フェーズ、残りのブロックが探索フェーズであった。各セッションには、無意識刺激条件、意識刺激条件、新規刺激条件の3条件を設定した。各ブロックは、意識刺激、無意識刺激、新規刺激それぞれ6試行、計18試行からなる。探索フェーズでは、刺激条件間で違いはなかった。

意識刺激試行の前には、一様な灰色画面上に、目標刺激の位置を示す赤い円が呈示された。被験者が手元のキーを押すと意識的刺激配置が1秒間呈示された。記憶条件と記憶なし条件では、被験者には異なった指示が与えられた。記憶条件では、その刺激配置は後の探索課題においても使用されることが伝えられ、被験者は目標刺激と妨害刺激の位置を記憶するよう指示された。記憶なし条件では、単純に目標刺激Tの向きを応答するよう指示され、探索フェーズのときに同じ刺激配置が用いられることも伝えられなかった。この記憶なし条件の意識的刺激条件は、単純に目標刺激位置が知らされた刺激配置を観察した場合の促進効果を見るために設定した。

無意識配置刺激と新規配置刺激の試行の前には、灰色画面の中央に緑の円が呈示された。緑の円は、被験者に探索条件であることを知らせるもので、被験者のキーにより刺激呈示が開始され、目標刺激の方向を応答するキー入力によって呈示が終了した。記憶条件、記憶なし条件いずれも、探索フェーズでは刺激条件間の違いはなかった。探索刺激が呈示される前に、画面中央に固視点が呈示され、被験者のキーによって刺激が呈示され、応答とともに呈示は終了した。探索フェーズ終了後に再認テストがあり意識刺激、無意識刺激の12種類の繰り返し配置と6種類の新規配置を順次呈示し、被験者はそれぞれについて見たことがある配置であるか否かを答えた。

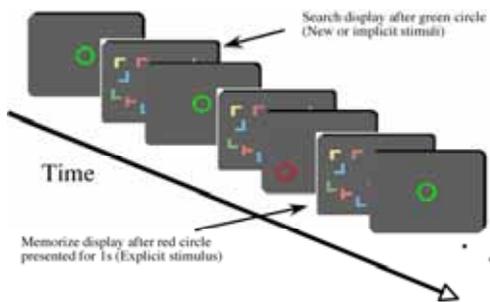


Fig.3 Sequence of trials in the learning phase. A precue frame with a red (in the explicit display) or a green circle (implicit and new displays) was presented before each stimulus display.

刺激呈示装置は実験 1 と同じであるが、運動測定器 (Cambridge Research Systems社) により探索中の被験者の視線位置を記録した。被験者は大学生 10 人で、そのうち 5 人が記憶セッションに、残りの 5 人が記憶無しセッションに参加した。

B. 結果

Fig. 4 はエポック (実験 2 では 4 ブロックが 1 エポック) に対する反応時間の平均を示す。Fig. 4 (a) は記憶条件、(b) は記憶無し条件の結果を示す。Fig. 5 は新規配置に対する相対的な反応時間を示す。ここで相対値を用いるのは、記憶条件と記憶なし条件で異なる被験者を用いたため生じる個人差の影響を排除するためである。個人差の影響を考えると、記憶条件と記憶無し条件での意識刺激、無意識刺激の結果を直接比較することはできないが、新規条件で正規化すること意味のある比較が可能となる。

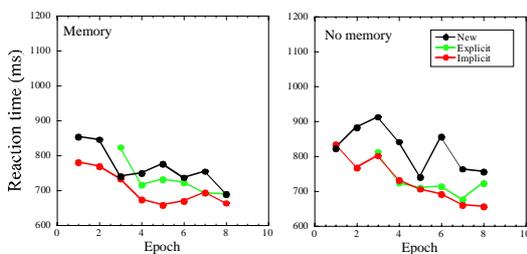


Fig. 4 Reaction time as a function of epoch (group of four blocks) for three stimulus types in the memory condition (left) and in the no memory condition (right).

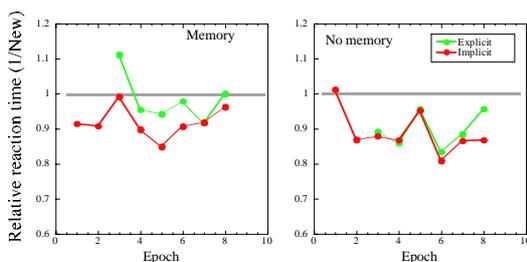


Fig. 5 Reaction time relative to that of new stimulus for explicit and implicit stimulus types as a function of in the memory condition (left) and in the no memory condition (right).

記憶条件の結果は、刺激配置を意識的に記憶しようとした場合は、単純な探索の繰り返しよりも文脈の学習効果が低いことを示す。エポック 1, 2 は学習フェーズであるが、そこでの探索時間が平均で 1 秒以下であることを考えると、意識的学習刺激呈示 1 秒が短いための結果とはいえない。記憶無し条件の結果は、意識的刺激と無意識的刺激で同程度の文脈手掛り効果が得られていることを示す。また、記憶条件と記憶無し条件の無意識的刺激を Fig. 5 で比較すると、記憶条件でやや効果が小さい。これは、意識的記憶が無意識的学習に影響する可能性があることを示す。ただし、この結果が意味のあるものかどうかは、今後さらに詳細な検討が必要である。

Fig. 6 は各条件における再認課題の再認率を示す。再認率は、1 つの条件を除いてほぼチャンスレベルである。例外は、記憶条件の意識刺激で、再認率が 60% を越えたことである。この値はそれほど高くはないが、他の条件がほとんどチャンスレベルに近いことを考えると、意識的学習が再認課題で用いられる記憶に寄与していることを示唆する。探索時間と再認の意識的学習、無意識的学習の間の違いは、意識的学習と無意識的学習が質的に異なることを示唆する。

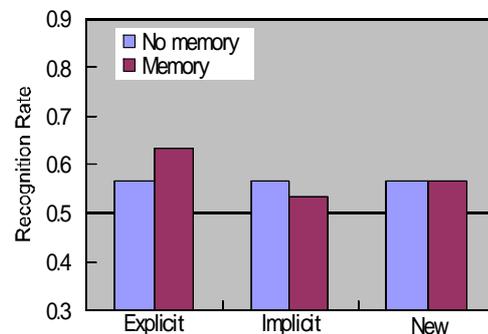


Fig. 6 Recognition rates for three stimulus types in the memory and no memory conditions.

Fig. 7 は眼球運動測定から求めた固視時間と固視回数を示す。反応時間の短縮は、固視時間と固視回数の減少に対応するので、これらの変化から反応時間の短縮に関わるメカニズムについて検討できる。Fig. 7 から、新規刺激に対する固視時間と固視回数の差異が意識刺激と無意識刺激の条件間で異なることがわかる。これらのうち、無意識的学習条件における固視回数の減少は、過去の報告と一致する^{7,8}。しかし、多くの試行で複数の注視が必要であることから、配置を記憶することによって目標刺激に直接視線が移動するわけではないことは明らかである。固視回数の減少は一般的には、一回の注視における処理範囲 (有効視野) の

広がりと考えることができる。ここでも、なんらかの形で処理範囲が広がったものと考えられる。一方、Fig. 7によると、記憶条件の無意識刺激配置の結果で、固視時間の短縮がみられる。固視時間については探索時間の短縮に大きく寄与しないとの報告もあるが、この結果をそれとは一致しない。以上から現状では、眼球運動の要因と意識的処理と無意識的処理の関係は明確とはいえない。ここでは、それぞれの過程が眼球運動に異なった影響を与える可能性があることを指摘しておく。

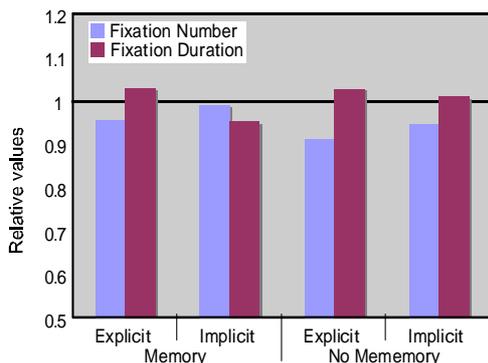


Fig. 7 Eye movement results for explicit and implicit stimuli. Fixation numbers and fixation duration relative to those for new stimuli are shown for explicit and implicit stimuli.

IV. 考察

視覚探索における反応時間と眼球運動の結果より、意識的処理と無意識的処理は視覚像の空間配置を記憶する際に異なった機能を持つ可能性を示した。特に、意識的な学習が単純な繰り返しによる無意識的学習ほど効率的でないということ結果は、興味深く重要なものと考えられる。効率的な知覚および行動（ここでは視線移動）について考えるとき、意識的努力と繰り返しによる無意識的な学習効果の役割の違いについて考慮する必要があるといえよう。

今後の課題として、いくつか重要な問題がある。1つ目は、学習フェーズにおける刺激呈示時間の1秒間、意識的記憶に十分であったかの問題である。呈示時間がより長ければ、意識的記憶条件においてより高い効果が得られたかもしれない。2つ目は、眼球運動への影響が明確でないという問題であり、より多くの被験者を使う必要がある。3つ目は、意識処理と無意識処理の各々に関連した脳活動の検討である。これらについて、今後検討していく予定である。最後に、意識過程と無意識過程の確率操作への頑健性に違いの検討がなされていない点である。この問題は、当初から重要な課題であるが、具体的な実験手続の考案にいたっていない。これらの問題を中心に今後研究を進める予定である。

参考文献

1. S. Shioiri and P. Cavanagh, "ISI produces reverse apparent motion," *Vision Res* **30**(5), 757-768 (1990).
2. S. Shioiri and K. Matsumiya, "High spatial frequency superiority of motion aftereffect," presented at the Vision Science Society, Sarasota, FL, 2006.
3. P. Mazzoni and J. W. Krakauer, "An implicit plan overrides an explicit strategy during visuomotor adaptation," *J Neurosci* **26**(14), 3642-3645 (2006).
4. D. B. Willingham, "Becoming aware of motor skill," *Trends Cogn Sci* **5**(5), 181-182 (2001).
5. M. M. Chun and Y. Jiang, "Contextual cueing: implicit learning and memory of visual context guides spatial attention," *Cognit Psychol* **36**(1), 28-71 (1998).
6. M. M. Chun, "Contextual cueing of visual attention," *Trends Cogn Sci* **4**(5), 170-178 (2000).
7. M. S. Peterson and A. F. Kramer, "Attentional guidance of the eyes by contextual information and abrupt onsets," *Percept Psychophys* **63**(7), 1239-1249 (2001).
8. J. R. Brockmole and J. M. Henderson, "Recognition and attention guidance during contextual cueing in real-world scenes: evidence from eye movements," *Q J Exp Psychol (Colchester)* **59**(7), 1177-1187 (2006).

マルチモーダルミラーニューロンモデルによる 未知環境下での行動想起・誘発機構

国立情報学研究所 / 総合研究大学院大学
稲邑 哲也

Abstract—Memorization, abstraction, and generation of a time-series of sensors and motion patterns are some of the most important functions for intelligent robots, because these memories are useful for situation recognition and behavior decision making. In conventional research, recurrent neural networks are often used for such memory functions. However, they cannot memorize a lot of patterns and its learning algorithm is unreliable. In this paper, we propose a method for the induction of behavior and situational estimation based on Hidden Markov Models, which is currently one of the most useful stochastic models. With the proposed method, we show the feasibility of: (1) Both recognition and association are executed at the same time, and (2) A multiple degrees of freedom and multiple sensorimotor patterns are acceptable.

I. はじめに

画像や音声など数多くのセンサ情報に基づいて行動を決定していく知能ロボットにとって、各情報間の時系列的な相互相関関係を記述し記憶しておくことは、状況の予測・認識や自律行動生成などにとって欠かすことのできない要素である。従来リカレントニューラルネットなどを中心に、時系列データを力学的なモデルで表現し、想起、予測、認識などを行う例が多かったが、大規模データへの対応が困難であることや、学習の収束が保障されていないなどの問題があった。本稿では統計的学習モデルとして定評の高い隠れマルコフモデルを用いて、複数・多次元の感覚情報と全身の多自由度の運動パターンの相互関係を記述し、想起や予測に用いる手法を提案する。

II. 幾何学的なシンボル表現に基づく未知状況の認識と新規動作誘発

我々は今までに、ミラーニューロンの機能を工学的に実現するための数理モデルとして、Fig.1 に示すようなミラーニューロンモデル（別称ミメシスモデル）を提案してきている [1]。このモデルでは、動作パターンからシンボル表現を創発させることが可能であるが、この抽象化プロセスでは、連続分布型の隠れマルコフモデル (Continuous Hidden Markov Model) を用いている。この連続分布型 HMM は、統計的な時系列パターンの認識・生成モデルで、任意の次元のベクトルを物理量とする時系列データを取り扱うことができる。例えば、ヒューマノイドの動作の場合であれば、20 次元の関節角度列をベクトルとして表現し、そのベクトルの時系列を、HMM のパラメータとして学習し記憶する。音声認識・合成のアプリケーションであれば、10 次元の音声特徴量が用いられる。

従来での連続分布型 HMM の使用事例では、音声認識ならば音声特徴量、ヒューマノイドの動作認識であれば関節

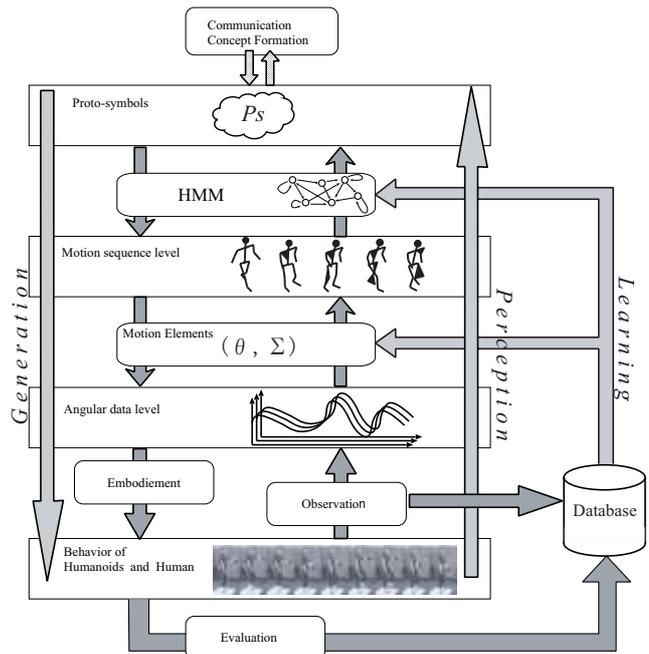


Fig. 1. An outline of mirror neuron model (mimesis model)

角度、と、単一のモダリティに限った特徴ベクトルを取り扱っていたが、数理的には自由に物理量を組み合わせても問題ない。そこで本研究では、ヒューマノイドロボットに必要な様々な感覚運動データのうち、基本的でありかつ次元数が多いデータとして、画像、動作パターン、音響データに着目し、Fig.2 のように、それらの感覚運動情報をもとに状況を認識し、適切な動作パターンを相互的に想起しつつ全体の行動を生成することのできるシステムの実現を目指す。

Fig.3 に本稿で用いる CHMM を示す。CHMM は状態の有限集合 $S = \{s_1, \dots, s_N\}$ 、状態遷移確率分布 $A = \{a_{ij}\}$ 、出力確率分布 $B = \{b_i\}$ 、で記述され、Fig.3 のように、確率的に状態遷移を繰り返しながら、各時刻において連続値ベクトルを出力する。 a_{ij} は状態 i から j への遷移確率を示し、 b_i はガウス分布の線形結合で近似される。ここで、Fig.3 のように各関節の角度と出力ベクトル o を対応させることによって、行動パターンが一つの CHMM で抽象化されることになる。

2 つのパラメータ A, B によって確率過程の特性が決定する。言い換えればこれらのパラメータの内部に行動のダ

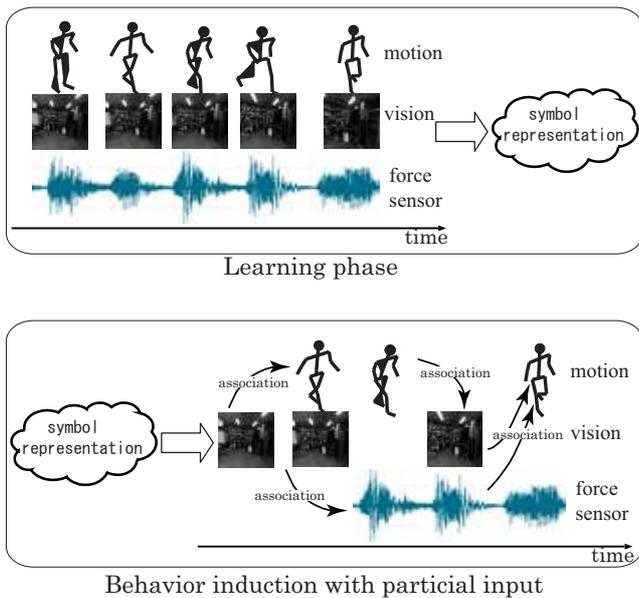


Fig. 2. Continuous hidden markov model for integration of image sequence pattern and motion pattern

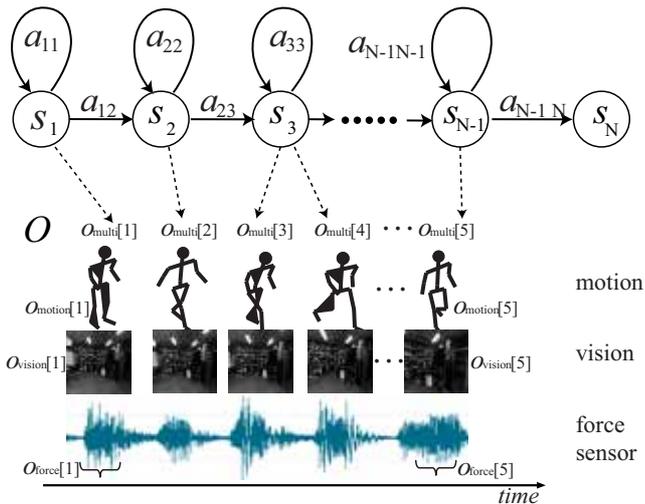


Fig. 3. Continuous hidden markov model for integration of image sequence pattern and motion pattern

イナミクスが抽出されていると考える事ができる．そこで、この2つのパラメータの組 $\lambda = \{A, B\}$ を原始シンボルと定義する．運動パターンはHMMを用いて抽象化され、動作認識に用いられる．また、逆に抽象化されたパラメータから動作パターンの再現する手法も考案した．これらによって運動の認識と生成の双方向計算を実現している [1]．

ここで、シンボルの持つ側面として、パターン間に存在する関係性を抽象化されたシンボルで記述し、その抽象化された世界でシンボル操作を行うことでパターンの情報処理を行う．という特徴がある [2]．CHMMを用いた行動のハイパーパラメータ表現は、ある原始シンボルを特定の種類の運動に対応付けているのみであり、運動パターン同

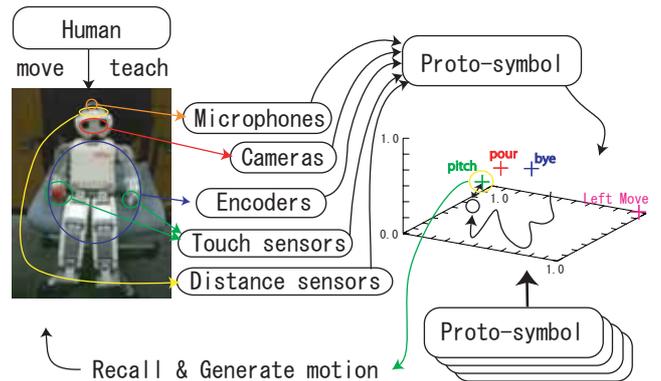


Fig. 4. Proto-symbol space based on time-series patterns of multi-modal sensors

士の関係性や原始シンボル同士の関係性を扱う事はできない．抽象化されたシンボルを操作する事で新しい行動を生成するために、空間的な原始シンボルの位相構造を構築する．この位相構造表現により、幾何学的な操作に基づく、行動の認識・生成を実現する [3]．

A. 原始シンボル空間の位相構造決定

空間を構成するためには距離情報が必要となる．本研究で原始シンボルとして用いたHMMは確率モデルであるため、確率分布間の隔たりを定量的に表す Kullback-Leibler 情報量を用いて、次式のようにHMM間の隔たりを表す量 D_s を定義する．

$$D_s(\lambda_1, \lambda_2) = \frac{1}{2} \{D(\lambda_1, \lambda_2) + D(\lambda_2, \lambda_1)\} \quad (1)$$

$$D(\lambda_1, \lambda_2) = \frac{1}{n} \sum_i \frac{1}{T_i} [\log p(y_1^{T_i} | \lambda_1) - \log p(y_1^{T_i} | \lambda_2)] \quad (2)$$

ここで、 λ_1, λ_2 は対象となる2つのHMMのパラメータ、 $y_1^{T_i}$ は λ_1 の学習に用いた長さ T_i の時系列データ、 n は観測された時系列データの数である．

最終的に、上式で定義された距離から空間を構成するために、多次元尺度法を用いる．この手法により、Fig.4のように、ロボットに搭載されている各種マルチモーダルセンサ情報の時系列情報を抽象化した空間を形成することが可能となる．

B. 未知動作の認識と新規動作の生成

空間が形成された後、新しくシステムに入力された動作パターンは認識プロセスを経て原始シンボル空間上の静止した状態点に射影される．ここで特徴的なのは、入力された感覚運動パターンを既知のパターンと照らし合わせて最も近いものを認識結果として返すような、従来の認識とは異なるプロセスであることである．この認識プロセスでは、未知のパターンが与えられたとしても、既知のパターンの線形結合で表現した場合の結合係数が認識結果として出力される．すなわち、この原始シンボル空間を用いることで未知の状況・未知の感覚運動情報に対応することが可能となる．

逆に任意の位置の状態点から動作パターンを再生する事も可能である．その際には既存の原始シンボルに割り当て

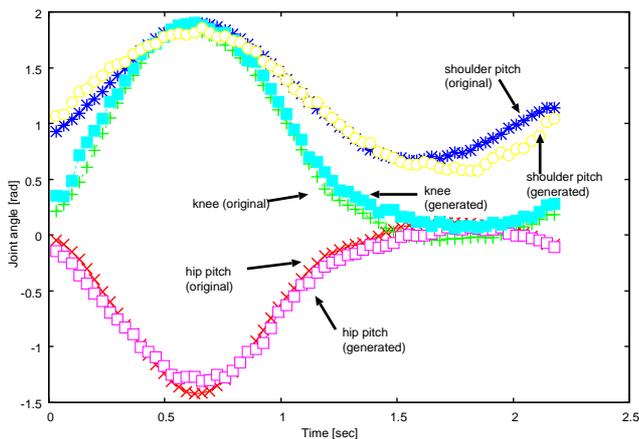


Fig. 6. Original motion pattern and generated motion pattern

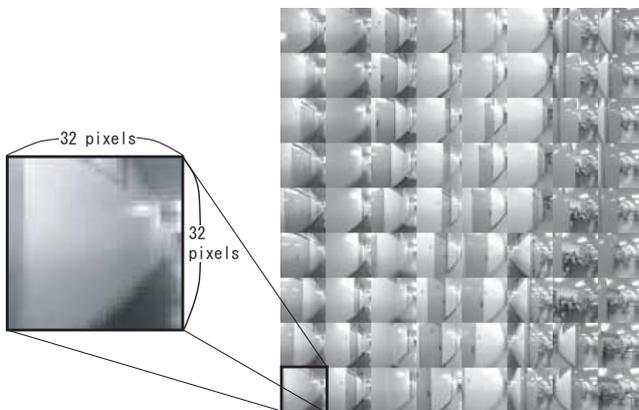


Fig. 7. Observed image data on a mobile robot

D. 部分観測情報からの行動誘発

ミラーニューロンモデルを用いることで、現在行われている他者の行動、もしくは自身の行動を原始シンボル空間上の状態点に常に射影させることができる。ここで、現在の認識結果である状態点と、既存の原始シンボルを表す状態点との距離を観察することで、どの程度既存の行動に類似した行動を取っているのか、ということの評価することができる。この距離がある閾値以下になった時に、その類似した行動を取るべきであると判断させ、行うべき行動をその既存行動に修正することで行動誘発を行う [5]。

Fig.8 は行動誘発の動作原理の模式図である。例えば、ユーザに直接身体を保持された状態でロボットが動作を教示されている状況では、教示されている行動の認識結果が状態点として表現される。この状態点と既存の原始シンボルの状態点との距離が閾値以下になれば、教示モードから自律行動実行モードに切り替え、「手取り足取り教えてもらう」状態から、「自ら行動する」モードに移行することができる。

IV. おわりに

現段階の問題点としては、入力される情報のサンプリングレートの不一致問題がある。画像、音声、運動データ、

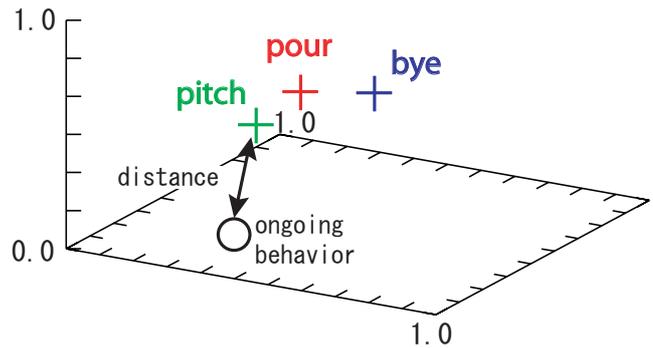


Fig. 8. Behavior Induction by proto-symbol space

距離センサ情報など、感覚の種類によってそのサンプリングレートはまちまちであり、それらを非同期的に扱う必要がある。通常の HMM では、基本的に各データは同期して与えられることを想定しているため、多空間上の確率分布を用いた HMM[6] などを利用する必要があると思われる。

また、実際のヒューマノイドでリアルタイムで時系列データを想起するには、やや計算量が多く、数秒の遅れが生じてしまう。今後は HMM に基づく時系列データの生成アルゴリズムとして、並列演算が可能な手法を採用し、分散計算によって実現可能な処理速度について調査をして行く予定である。

本研究では、ミラーニューロンモデルを拡張し、全身運動動作だけでなく、音響情報、動画像情報、手先位置、力センサ情報などのマルチモーダルな感覚運動情報を扱う事のできるシステムとするための基礎実験を行った。また、学習に用いた既知動作のみを認識・再生するのではなく、既知動作の組み合わせとして新規動作を認識し、さらに動作の組み合わせを行う事で新規動作の生成を実現した。

来年度は個別に実現を確認した各種モダリティを統合し、各種センサ間を縦横的想起・再生できるシステムの実装を行う。また、これを上記の新規動作の認識・再生の枠組みに適用することで、未知の感覚運動情報、すなわち未知状況を認識し、適切な動作を生成するシステムの実現を目指す。

REFERENCES

- [1] Tetsunari Inamura, Yoshihiko Nakamura, Iwaki Toshima, and Hiroaki Tanie. Embodied symbol emergence based on mimesis theory. *International Journal of Robotics Research*, Vol. 23, No. 4, pp. 363-378, 2004.
- [2] Terrence W. Deacon. *The symbolic species*. W.W. Norton & Company, Inc., 1997.
- [3] Tetsunari Inamura, Hiroaki Tanie, and Yoshihiko Nakamura. From stochastic motion generation and recognition to geometric symbol development and manipulation. In *International Conference on Humanoid Robots*, 2003. (CD-ROM).
- [4] Naoki Kojo, Tetsunari Inamura, Kei Okada, and Masayuki Inaba. Gesture recognition for humanoids using proto-symbol space. In *IEEE International Conference on Humanoid Robots*, pp. 76-81, 2006.
- [5] Tetsunari Inamura, Naoki Kojo, and Masayuki Inaba. Situation recognition and behavior induction based on geometric symbol representation of multimodal sensorimotor patterns. In *IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems*, pp. 5147-5152, 2006.
- [6] Keiichi Tokuda, Takashi Mauskou, Noboru Miyazaki, and Takao Kobayashi. Multi-space probability distribution hmm. *IEICE Trans. Information and Systems*, Vol. E85-D, No. 3, pp. 455-464, 2002.

接触タイミング予測における視覚と触覚の関係

Yasuharu Koike

Abstract—ヒトは重力加速度で落下する物体を受け取るときに、物体と手が衝突する時刻を予測し、衝突時刻の一定時間前に筋肉に力を入れ始める。落下加速度が重力加速度でない環境下では、学習により接触タイミングの予測を調整し、やはり衝突の一定時間前に力を入れ始めるようになる。しかし受け取り動作の代わりに物体をパンチする実験では十分に学習できないことから、受け取り動作の場合において常に与えられる触覚情報が学習に重要な役割を果たす可能性があると考えた。

本研究ではこのことを検証するため、力情報の提示タイミングを微小時間ずらしたバーチャルリアリティ環境内で、重力加速度で落下するバーチャルボールを繰り返し受け取るタスクを用い、被験者がどのように運動開始タイミングを調整するかを調べた。力情報をずらす時間としては、 $\pm 60\text{ms}$ 、 $\pm 30\text{ms}$ 、 0ms （ずれなし）を用い、各ずれに対し 80 回ずつタスクを行った。

実験の結果、ずれの値によらず、被験者は力情報が提示される時刻の一定時間前に運動を始めるようになった。よって、接触タイミング予測の学習においては、視覚情報だけでなく、接触タイミングを提示した触覚情報も重要な役割を果たすことがわかった。

I. はじめに

本研究は、落下物体を受け取る際のヒトの接触タイミング予測メカニズムについて調べることを目的とする。

われわれの文化的生活の中には、ある感覚情報に対し、それに応じた適切な運動をできるように学習する機会が多くある。例えば野球のバッターは、飛んでくるボールを視覚により捉え、ちょうどよいタイミングでバットを振りボールに当てようとするが、初心者は最初はこのようにできないので練習によりこの技能を獲得する。このような感覚運動連関の学習がどのように行われるか調べるとは、スポーツなどの適切な教示法を考えることに役立つ。また、バーチャルリアリティ（VR）環境や宇宙空間など、われわれが普段過ごしているのと違う環境を利用する際、どの程度まで環境に適應できるか、また適應後にどのような影響が現れるかが問題となる。これらを知る上でも、感覚運動連関の学習について研究することは重要となる。

このような研究の対象のひとつとして、落下するボールを受け取る動作について過去に調べられてきた。

Lacquaniti らは、落下するボールを受け取るタスクにおいて、ボールを落とし始める高さによらず、手とボールの衝突時刻の約 100ms 前に腕の筋肉が活動し始めることを発見した [1]。そして、脳の計算論的な概念に基づき、ヒトは落下する物体の瞬間速度と加速度を入力パラメータとする内部モデルを用いて、衝突までの時間（time-to-contact, TTC）の推定を行っている と解析した。

この研究で扱われているのは、落下加速度が地球上の重力加速度である場合である。これは我々が生まれ育った環境ではほとんどの場合に成り立っている条件である。そこで、この条件が変わった場合にヒトが新たな環境に適應で

きるか、また環境に応じ適切な反応の仕方に切り替えることができるかが研究された。

Zago らは、VR 環境で物体の落下加速度が 1G あるいは 0G になる環境を作り、被験者に落下するボールをパンチしてもらった実験を行った [2][3]。その結果、1G 環境下では正確なタイミングでパンチできたのに対し、0G 環境下では、ずれたタイミングでしかパンチできなかった。

一方洪らは、VR 環境において落下するバーチャルボールを受け取るタスクを、落下加速度を回ごとに数種類の中からランダムに選んだ加速度に切り替えながら、複数回連続して行った [4]。その結果、回を重ねることで、どの加速度においても、1G の時と同じく手とボールがぶつかる時刻の約 100ms 前に筋肉が反応するようになった。

洪らの実験で異なる加速度環境を学習した際に、被験者が使った情報としてまず考えられるのは、視覚から得た加速度情報である。しかし、ヒトが加速度を十分な精度で計測できることを支持する研究は少なく、視覚情報から学習をしたとははっきり言うことはできない。

そこで本研究では、落下物体を受け取る実験を VR 環境を使って再現し、さらに力情報の提示タイミングを微小時間ずらすことで、ヒトがどのように受け取り動作を学習するかを調べる。この実験では視覚情報は通常的环境と等しくしたまま触覚情報のタイミングのみを変化させるので、ヒトが接触タイミング予測の学習に触覚情報を利用してるとすれば、運動開始タイミングが触覚情報のタイミングに合わせて変化することが予想される。実験の結果ほぼ予想に沿った結果を得たので、この結果を元にヒトの接触タイミング予測の学習の方策について脳の計算論的に考察する。

II. 実験

A. 実験の目的

この実験では、落下物体を受け取る動作の学習において、触覚情報がどのような役割を果たすのかを調べる。そのために、力情報の提示タイミングを微小時間ずらした VR 環境内で、重力加速度で落下するバーチャルボールを繰り返し受け取るタスクを用い、被験者がどのように運動開始タイミングを調整するかを調べる。

B. 実験システム

図 1, 2 に実験システムの構成を示す。

1) VR 環境の提示: 被験者の手先位置の取得と触覚情報の提示には、3 次元の位置計測と 3 自由度の力が提示可能な力覚提示装置 SPIDAR を用いる [5]。今回使う 4 個のモータ (Maxon DC motor, RE25, 定格出力 20W) を搭載した SPIDAR では、モータからの糸を球形のグリップに取り付ける。各モータに接続されたロータリエンコーダを用いて、1kHz のサンプリングレートで糸の長さを計測する

ことにより、手先の位置を計算できる。その系の張力をトルク制御し、手先に力情報を与えることができる。

視覚情報の提示には、縦に設置したプラズマディスプレイ (PDP503-CMX, 50", Pioneer 社) を用いる。このディスプレイには、図 1 のように、緑色を背景とし、赤色のボール (直径 10cm)、手の基準位置を示す基準線 (白線)、現在の手の位置を示すカーソル (黒線) が表示される。ボールは、球の下側に陰影をつけることにより立体的に表示される。ボールの色と大きさは実験を通して変わらない。

以上の VR 環境提示のためのシステムは 1 台の PC (図 2 の PC1) によって制御される。またこの PC からは、各試行の前と後に、計測用の PC (図 2 の PC2) に対し記録開始と終了の指令がネットワーク (TCP/IP) を通して送られる。さらに、ボールの落下開始時、ボールとカーソルが画面上で接触した時、SPIDAR に力が出力された時に立ち上がる信号が出力され、後述する計測装置に送られる。

被験者は、いすに座り、肘を机の上において SPIDAR のグリップを握る。力は下向きにのみ提示されるので、手の運動は、主に手首の屈曲 / 伸展、肘の屈曲 / 伸展となる。

2) 計測装置: 手先の位置の変化は SPIDAR でも取得できるが、グリップが高速に動いているときに、糸のたるみによって取得位置に大きな誤差が出る可能性がある。そこで、手先の位置の変化を正確に計測するために、3次元位置センサ Optotrak 3020 (Northern Digital 社) を用いて、200Hz でグリップの位置を計測した。

外部座標系だけでなく内部座標系の変化を見るために、筋電信号計測装置 (Bagnoli 16-Ch, Delsys 社) を用いて筋電信号を 2kHz で計測した。電極を貼り付ける筋肉は、手首の屈曲 / 伸展に関わる筋肉として長掌筋と尺側手根伸筋、肘の屈曲 / 伸展に関わる筋肉として、腕橈骨筋、上腕三頭筋内側頭、上腕二頭筋、上腕三頭筋長頭とした。

手先位置と筋電信号は、II-B.1 節で述べた、タイミングを知らせる信号と同期を取って記録される (手先位置については Optotrak Data Acquisition Unit II (Northern Digital 社) によって、筋電信号については AD 変換ボードによって実現される)。これによって、VR 環境の状態と手先位置・筋電信号の時間的対応関係が正確にわかる。

C. キャッチングタスク

この実験は、落下物体を受け取るタスクを、パラメータを変えて複数回連続して行うことで行われる。そこで、単

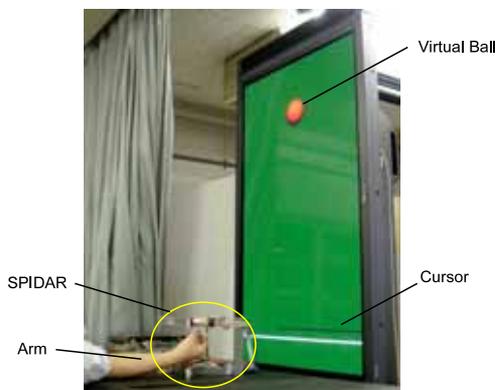


Fig. 1. 実験のための VR 環境

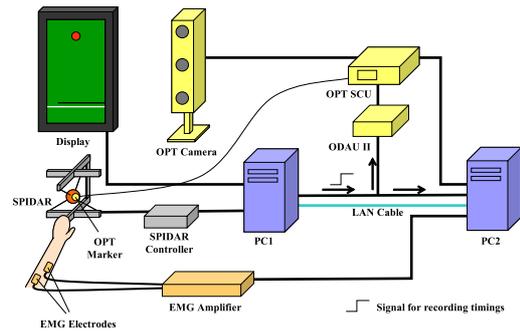


Fig. 2. システム構成概要。図中の OPT は Optotrak, SCU は System Control Unit を, ODAU II は Optotrak Data Acquisition Unit II を示す。

位となる 1 回のタスク (キャッチングタスク) について説明する。

被験者は先に SPIDAR のグリップを握り、手先を SPIDAR の中心付近に上げる。最初にカーソルが基準線と同じ位置にセットされ、ボールが、中心位置が被験者の手の上 80cm となるように表示される。その後、ランダムに決まる 0.75 ~ 1.25 秒の時間が経過すると、ボールが初速度 0m/s、加速度 9.8m/s^2 (地球上の重力加速度とほぼ同じ) で落下を始める。ボールが手の位置を示すカーソルに画面上で接触し、同時に (あるいは次節で述べるように時間差をつけて) 約 500g の力が被験者に提示される。その後 1.1 秒間力が提示され続け、力提示終了の 5.2 秒後に次のキャッチングタスクに移る。

力提示開始の 0.6 秒後に力提示終了を予告する音が、力提示終了の 4.0 秒後に次のキャッチングタスクを予告する音が再生される。被験者は力提示終了の予告音から次のキャッチングタスクの予告音の間、手先を SPIDAR 底面まで降ろし手を休めることができる。次のキャッチングタスクの予告音が聞こえたら、被験者は手先を SPIDAR 中心付近に上げ、次のキャッチングタスクに備える。

D. 分析方法

実環境で落下物体を受け取る際、手先位置はボールが手に衝突する約 100ms 前に上昇し始める [1]。このタイミングはボールの初期位置や初期速度によらないことから、TTC 予測の結果が反映されていると考えられる。よって、今回の実験ではこの手先位置上昇のタイミングの推移を調べる。手先位置のデータとしては、Optotrak の位置データの上下方向成分のみを使用する。

上昇のタイミングを見やすくするために、上昇前の手先位置を 0 としたいが、手を SPIDAR の中心付近に上げる動作の影響がタスク初期に手のぶれとして表れてしまうことがあるため、手先位置がある程度安定化したところを基準位置とする必要がある。そこで今回は、手に反力が加えられた時刻の 200ms 前の手先位置を 0 とし、その位置よりも手先位置が高いときに手先位置を正に、低いときに負とする。

筋電信号に対しては、以下のような処理を行う。

- 1) 2kHz でサンプリングした、1 回のキャッチングタスクにおける各筋肉の筋電信号を全波整流した後、10 点ごとの平均を取る。

- 2) 続いて、次の式で示されるインパルス応答 $h(t)$ を用いてフィルタリングする。

$$h(t) = 6.44 \times (e^{-10.80t} - e^{-16.52t})$$

- 3) こうしてできた各筋肉の波形に対し、手首の運動に関わる筋群（長掌筋、尺側手根伸筋）、肘の運動に関わる筋群（腕橈骨筋、上腕三頭筋内側頭、上腕二頭筋、上腕三頭筋長頭）のそれぞれの間で総和をとる。
- 4) 手首と肘の波形のそれぞれについて、1回のキャッチングタスク中での最小値が0、最大値が1となるように正規化を行う。

最終的に、手首と肘に対し1つずつ波形が作られることになる。この波形は、各関節の総筋活性度（TCL）を正規化したものを近似的に求めたものとなっている（筋張力の作用線と関節の距離をすべて等しいとし、主要な筋肉のみを計算に用いている）。総筋活性度は、腕のスティフネスとほぼ線形的な関係にある [6]。また落下するボールを受け取る時、手にボールが衝突する一定時間前に腕のスティフネスが上昇しているという報告がある [1]。よって手先位置と同様、この波形の立ち上がりが TTC 予測を反映していると考えられるので、この波形の立ち上がりに着目して解析する。以後は、ここで求めた波形を、手首や肘の TCL と呼ぶことにする。

E. 実験の手続き

1) タスクセット: この実験で使われる、キャッチングタスクを連続して行うタスクセットを説明する。実数のパラメータ d を持つタスクセット $Set(d)$ を以下のように定義する。

$Set(d)$ は、100回連続してキャッチングタスクを行うタスクセットである。first stage (1~10回目)では、ボールがカーソルに画面上で接触すると同時に力を提示する。main stage (11~90回目)では、 d ms ずらして力を提示する。last stage (91~100回目)は、first stage と同様の実験を行う。

main stage では、視覚情報における接触時刻に対し、手に反力が加わる時刻が d [ms] 遅れることになる ($d < 0$ の場合には近似的にそのようになる)。first stage と last stage は、main stage の間に生じる可能性のある学習の効果を、次の main stage の前に消す役割を果たす。

2) 全体の実験手続き: 10~20回のキャッチングタスク（力提示の遅れなし）を練習として行ったあと、 $Set(-60)$ 、 $Set(-30)$ 、 $Set(0)$ 、 $Set(30)$ 、 $Set(60)$ の計5つのタスクセットを、ランダムに決めた順番で連続して行った。異なるタスクセットとの間には1分以上の休憩が挟まれた。

被験者には実験の最初に、キャッチングタスクの間、基準線からできるだけ手を動かさないように指示した。

実験には3人の被験者 S1, S2, S3 (男性2人, 女性1人, 23~27歳) が参加した。

III. 実験結果

A. 筋電信号

図3に、被験者の、main stage での手首・肘の TCL の推移を示す。これらは、各試行での TCL を、10回ごとに平

均を取ったものである。また、被験者の手に力を加えた時刻を0とし、力が加わる前の時刻を負の数で表している。

$Set(0)$ での TCL (青線) に着目すると、どの被験者のどのグラフにおいても、手に力覚が加わるよりも前に上昇を始めていることがわかる。上昇が始まる時刻は、被験者 S2 の手首の TCL を除けば、力提示のおよそ 100ms 前になっている。

$Set(0)$ 以外のタスクセットでの TCL では、試行の繰り返しによって特徴が変化する様子が見られる。main stage 初期の 11~20 回目では、力提示のタイミングが早まった場合 ($Set(-60)$ (赤線)、 $Set(-30)$ (緑線)) は遅い時間に上昇を開始し、力提示が遅い場合 ($Set(30)$ (水色線)、 $Set(60)$ (紫線)) は早い時間に上昇を開始する傾向がある。そして、被験者 S3 の $Set(60)$ を除けば、試行を重ねるごとに、上昇開始時刻が $Set(0)$ の場合に近づいている。このことは、TCL の上昇のタイミングが、力提示のタイミングの約 100ms 前に動いていることを示す。

IV. おわりに

本研究では、ヒトの落下物体を受け取る動作の学習において触覚が与える影響を知るため、力情報の提示タイミングを微小時間ずらした VR 環境内で、重力加速度で落下するバーチャルボールを繰り返し受け取るタスクを用いた実験を行った。その結果、ずらした時間によらず、被験者は力情報が提示される時刻の一定時間前に運動を始めるようになった。この結果から、今回のタイミング学習が TTC 予測の学習で行われたとすれば、TTC 予測の学習に体性感覚が大きな影響を与えていることがわかった。また、今回の実験における学習の方策について、TTC 予測部の学習と考えるほかに、腕の内部モデルの学習を使っていると考えることもできることを述べた。

従来の研究では、落下物体を適切なタイミングで受け取ることに關する問題は、新たな加速度環境への適応も含めて、視覚に關する問題として扱われてきた。本研究は、新たな環境への適応については視覚だけではなく触覚情報も重要であることを示唆しており、この問題に対して新たな視点を提供したと言える。

REFERENCES

- [1] F. Lacquaniti and C. Maioli: "The role of preparation in tuning anticipatory and reflex responses during catching", *The Journal of Neuroscience*, 9, 1, p.134-p.148(1989)
- [2] M. Zago and F. Lacquaniti: "Visual perception and interception of falling objects: a review of evidence for an internal model of gravity", *Journal of Neural Engineering*, 2, 3, S198-208(2005)
- [3] M. Zago and F. Lacquaniti: "The internal model of gravity for hand interception: parametric adaptation to zero-gravity visual targets on Earth", *Journal of Neurophysiology*, 94, 2, p.1346-p.1357(2005)
- [4] 洪 性寛, 金 載然, 佐藤 誠, 小池康晴: "キャッチング作業における人間の接触タイミング予測モデルに関する研究", *電子情報通信学会論文誌 D*, J88-D2, 7, p.1246-p.1256 (2005)
- [5] 佐藤 誠, 平田 幸広, 河原田 弘: "空間インタフェース装置 SPIDAR の提案", *電子情報通信学会論文誌 D*, J74-D2, 7, p.887-p.894 (1991)
- [6] 辛 徳, 嶋田 修, 長谷川 晶一, 佐藤 誠, 小池 康晴: "表面筋電信号を用いた人腕のインピーダンスの推定", 第 17 回 生体・生理工学シンポジウム, p.241-p.242 (2002)

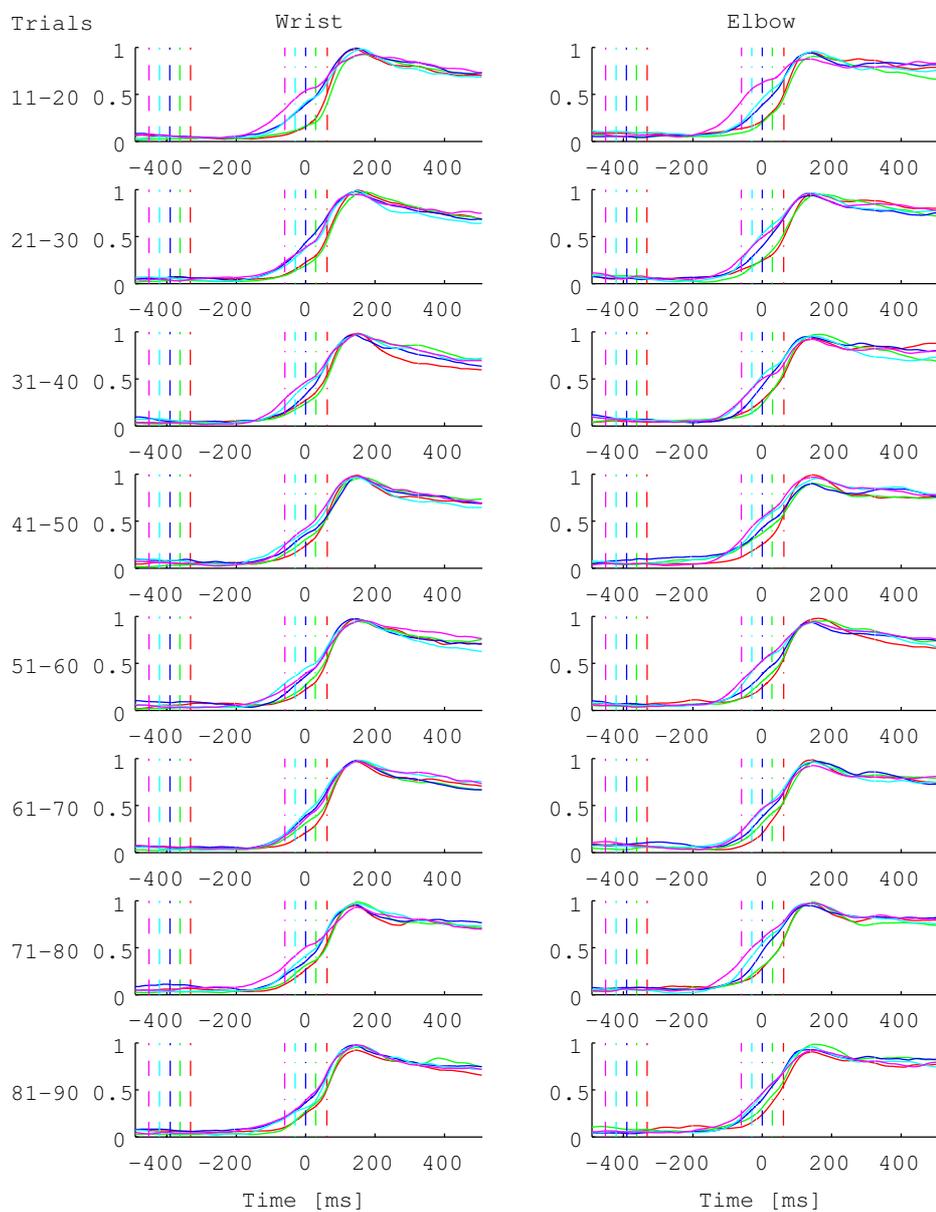


Fig. 3. 被験者 S1 の手首・肘の TCL の推移．左の列が手首、右の列が肘の TCL で、各タスクセットの main stage で 10 回ごとに平均を取ったものを上から順に並べてある（ただし機器のエラーで測定できなかった 27 回目、53 回目は除いて計算した）．時刻は手に力覚がかった時刻を 0 とした．赤は $Set(-60)$ 、緑は $Set(-30)$ 、青は $Set(0)$ 、水色は $Set(30)$ 、紫は $Set(60)$ のデータであることを示す．実線は TCL の変化を、破線はボールが落下を始めた時刻の 10 回平均を、一点鎖線は画面上でボールとカーソルが接触した時刻の 10 回平均を示す．

環境とのインタラクションを伴う物体操作における人間の技能の解析 —人間の行うピボット操作の隠れマルコフモデリング—

前田 雄介 杉内 肇

Abstract—In this paper, a method to model human operations using Hidden Markov Models (HMM) is presented. The “optimal” HMM with an appropriate number of states is determined based on the MDL (Minimum Description Length) criterion. Human pivoting operations, a typical grasplless manipulation, are modeled using Gaussian mixture HMMs. The obtained HMMs are analyzed by metric MDS (Multidimensional Scaling) to reveal individual characteristics in the operations.

I. はじめに

ロボットに人間のような器用なマニピュレーションを実現させるためには、人間の高度な技能のモデル化が必要と考えられる。人間の作業データには通常ばらつきがあり、そのようなデータをモデル化する上で、隠れマルコフモデル (HMM) [1] は有用である [2]–[7]。本研究では、MDL (Minimum Description Length) 基準 [8] を用いて HMM のトポロジーを決める方法 [9] を利用して、人間の行うピボット操作 [10] のモデル化と解析を行う。

ピボット操作は、物体を完全には把持しないで操る典型的なグラスプレス・マニピュレーションであり、二本の指で物体をつまんで少しずつ旋回させながら動かす (Fig. 1)。この操作は、物体の重量を指ですべて支える必要がないので、比較的重い物体の操りに適している。また、環境とのインタラクションを伴う操作の典型例である。

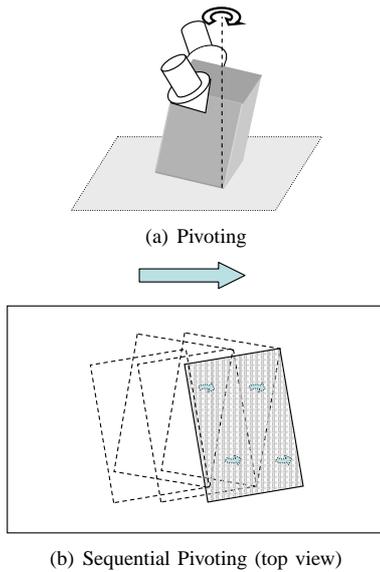


Fig. 1. Pivoting Operation

〒 240-8501 横浜市保土ヶ谷区常盤台 79-5 横浜国立大学大学院工学研究院システムの創生部門 {maeda, sugi}@ynu.ac.jp

II. HMM への MDL 基準の適用

A. MDL 基準

T 個のデータから構成されるシーケンス O のモデル化を考える。 M_c 個の候補の中の i 番目のモデルをこのシーケンスに適用すると、MDL 基準は以下のように表される [8]。

$$l_R^{(i)} = -\log p_{\hat{\theta}^{(i)}}^T(O) + \frac{L_i}{2} \log T + \log M_c \quad (1)$$

ここで、 $\hat{\theta}^{(i)}$ は i 番目のモデルのパラメータの最尤推定量であり $p_{\hat{\theta}^{(i)}}^T$ はその尤度、 L_i はモデル次数である。(1) を最小化するようなモデルが、MDL 原理の観点からは最も「良い」モデルであると考えられる。モデル次数 L_i を増やすと、(1) の第一項 $-\log p_{\hat{\theta}^{(i)}}^T(O)$ が減少するが、第二項 $\frac{L_i}{2} \log T$ は増大する。この二つの項のもっともバランスの取れたところが最良のモデルを与える。なお、第三項の $\log M_c$ は定数なので以降では無視する。

B. 混合ガウス分布 HMM への MDL への適用

ここでは以下のパラメータを持つ混合ガウス分布 HMM λ を考える。

$$\begin{aligned} \lambda &= (\mathbf{A}, \mathbf{w}, \boldsymbol{\mu}, \boldsymbol{\Sigma}, \boldsymbol{\pi}) \\ \mathbf{A} &= [a_{ij}] \in \mathbb{R}^{N \times (N+1)} \\ \mathbf{w} &= \{w_1, \dots, w_N\} \\ w_n &= \{w_{n1}, \dots, w_{nM}\} \\ \boldsymbol{\mu} &= \{\boldsymbol{\mu}_1, \dots, \boldsymbol{\mu}_N\} \\ \boldsymbol{\mu}_n &= \{\boldsymbol{\mu}_{n1}, \dots, \boldsymbol{\mu}_{nM}\} \\ \boldsymbol{\Sigma} &= \{\boldsymbol{\Sigma}_1, \dots, \boldsymbol{\Sigma}_N\} \\ \boldsymbol{\Sigma}_n &= \{\boldsymbol{\Sigma}_{n1}, \dots, \boldsymbol{\Sigma}_{nM}\} \\ \boldsymbol{\pi} &= [1, 0, \dots, 0] \in \mathbb{R}^N, \end{aligned}$$

ここで \mathbf{A} は遷移確率行列であり、 $\sum_{j=1}^{N+1} a_{ij} = 1$ である。また、 $\boldsymbol{\pi}$ は初期状態の存在確率、 N は状態数、 M は各状態での混合要素の数、 S は観測ベクトル \mathbf{o} の要素数とする ($\mathbf{o} \in \mathbb{R}^S$)。また、 n 番目の状態の混合ガウス型確率密度関数を $b_n(\mathbf{o})$ としたとき、重み $w_{nm} \in \mathbb{R}$ 、平均 $\boldsymbol{\mu}_{nm} \in \mathbb{R}^S$ 、共分散 $\boldsymbol{\Sigma}_{nm} \in \mathbb{R}^{S \times S}$ はその m 番目の混合要素のパラメータであり、

$$b_n(\mathbf{o}) = \sum_{m=1}^M w_{nm} \mathcal{N}(\mathbf{o}; \boldsymbol{\mu}_{nm}, \boldsymbol{\Sigma}_{nm}) \quad (2)$$

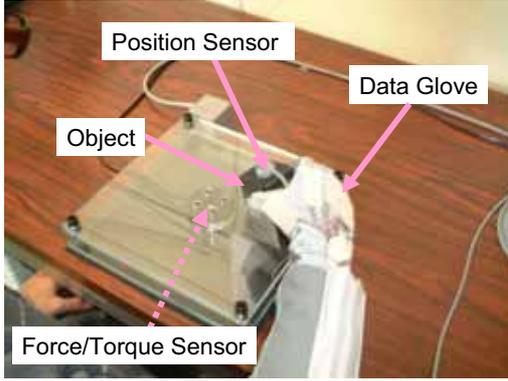


Fig. 2. Data Acquisition Setup

ここで

$$\sum_{m=1}^M w_{nm} = 1 \quad (3)$$

$$\mathcal{N}(\mathbf{o}; \boldsymbol{\mu}, \boldsymbol{\Sigma}) = \frac{1}{\sqrt{(2\pi)^S \det \boldsymbol{\Sigma}}} \exp\left(-\frac{1}{2}(\mathbf{o} - \boldsymbol{\mu})^T \boldsymbol{\Sigma}^{-1}(\mathbf{o} - \boldsymbol{\mu})\right) \quad (4)$$

である．計算に HTK (Hidden Markov Model Toolkit) [11] を使用した関係で，HMM はシンボルを出力しない終端状態を一つ持つようになっており，そのために A は $N \times (N+1)$ の行列となっている．

問題を単純化するために，共分散行列 Σ_{nm} は対角行列であると仮定する．このとき，HMM のトポロジーに制限を加えなければ，この HMM のモデル次数は $N(N+M-1+2SM)$ である． K 組の観測シーケンス $O^{(1)}, \dots, O^{(K)}$ から HMM を生成する場合，MDL 基準 (1) は以下の式で与えられる．

$$-\sum_k \log p(O^{(k)}|\lambda) + \frac{N(N+M-1+2SM)}{2} \log \sum_k T^{(k)} \quad (5)$$

ここで $p(O^{(k)}|\lambda)$ は HMM λ によってシーケンス $O^{(k)}$ が生成される尤度， $T^{(k)}$ は $O^{(k)}$ の長さである．状態数の異なるさまざまな HMM を生成すれば，その中から (5) を最小化するような HMM を最も「良い」モデルとして選ぶことができる．

III. 人間のピボット操作のモデル化

A. ピボット操作のデータ収集

人間の行うピボット操作のデータを得るために，Fig. 2 に示すような環境を構築した．操作対象としたのは 0.36 [kg] の天然ゴム製の直方体で，寸法は $50 \times 50 \times 100$ [mm] である．この対象物は，二本指でつまみあげるには少々重く，ピボット操作に相当であるということから選定した．

対象物の位置・姿勢は Polhemus 社の Fastrak，人の指の動きは (株) 帝健製のデータグローブ StrinGlove で測定した．事前に被験者の指の寸法を測っておくことで，指の関節角データを得ることができる．また，床反力をニッタ

TABLE I
OVERVIEW OF PIVOTING DATA

Operator	Operation Time [s]			
	average	S.D.	max	min
A	4.45	0.44	5.58	3.75
B	3.62	0.42	4.70	2.85
C	3.54	0.52	5.73	3.06
D	5.58	0.55	7.50	4.82
E	3.13	0.37	3.76	2.58
F	5.07	0.50	6.18	4.26
G	4.23	0.51	5.69	3.67
H	4.72	0.79	6.37	3.49
I	3.69	0.36	4.61	3.13
J	6.34	0.58	7.41	5.44
K	6.83	0.74	9.44	5.53
L	4.94	0.51	6.61	4.36

TABLE II
OBTAINED HMMs

Operator	# of States	Log Likelihood	MDL [nat]
A	36	4.96×10^3	-1.44×10^5
B	29	2.71×10^3	-0.77×10^5
C	25	1.81×10^3	-0.51×10^5
D	34	5.25×10^3	-1.48×10^5
E	22	3.01×10^3	-0.86×10^5
F	32	5.96×10^3	-1.71×10^5
G	38	2.90×10^3	-0.79×10^5
H	34	2.43×10^3	-0.64×10^5
I	35	3.42×10^3	-1.00×10^5
J	42	7.29×10^3	-2.05×10^5
K	28	7.35×10^3	-2.14×10^5
L	35	4.92×10^3	-1.43×10^5

(株) の 6 軸力センサ IFS-67M25A 50-I で測定した．これらのデータは Linux PC から 120 [Hz] で取得している．

ここで対象としたのは，対象物をピボット操作でできるだけ速く 300 [mm] 搬送する，というタスクである．12 名の 20 台男性を被験者とし (Operator A~L)，数回の練習動作の後に，それぞれ 30 回以上の作業を行い，そのデータを収集した．得られたデータの概要を Table I に示す．

B. 隠れマルコフモデリング

本報では，モデル化の対象として，重要と思われる示指の MP, PIP, DIP 関節角 (屈曲 / 伸展) および母指の IP, MP 関節角 (屈曲 / 伸展) のみを選ぶ．これらのデータが一つの観測ベクトルを構成し ($S = 5$)，その時系列を，混合数 2 ($M = 2$) の混合ガウス分布 HMM でモデル化した．

HMM のパラメータ推定には前述のように HTK [11] を利用した．パラメータ推定に用いられる Baum-Welch アルゴリズムは局所最適解しか求められないので，乱数を用いて 6 種類の異なる初期解を設定して Baum-Welch アルゴリズムを適用することとした．そして，HMM の状態数を変化させながら (5) の値を計算し，それが最小となる HMM を選定した．得られた HMM を Table II に示す．

C. 作業の類似性の解析

二つの HMM 間の確率的距離尺度 $D_s(\lambda_1, \lambda_2)$ を，以下のように定義することができる [1]．

$$D(\lambda_1, \lambda_2) = \frac{\sum_k \{\log p(O_1^{(k)}|\lambda_1) - \log p(O_1^{(k)}|\lambda_2)\}}{\sum_k T_1^{(k)}} \quad (6)$$

TABLE III
HMM DISSIMILARITY

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
A	0.0											
B	31.3	0.0										
C	39.2	25.9	0.0									
D	57.5	67.2	70.6	0.0								
E	96.4	69.0	33.5	157.7	0.0							
F	104.4	123.6	200.0	190.7	114.8	0.0						
G	45.3	45.2	36.5	62.3	41.5	59.0	0.0					
H	53.3	90.5	36.7	127.5	101.7	150.8	17.9	0.0				
I	21.2	44.6	40.5	26.0	121.1	53.5	27.5	54.7	0.0			
J	44.5	45.9	73.0	65.0	70.9	86.6	16.0	18.7	52.8	0.0		
K	32.7	107.9	168.3	46.9	303.8	129.6	96.3	188.9	38.2	94.9	0.0	
L	9.3	18.7	27.3	36.9	66.8	133.3	33.4	33.5	20.2	46.4	37.5	0.0

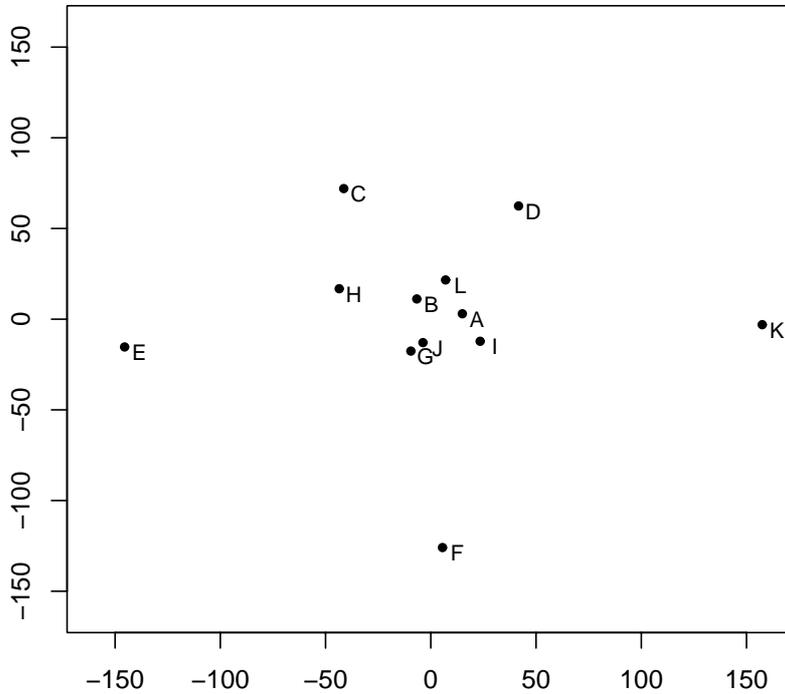


Fig. 3. MDS Result

$$D(\lambda_2, \lambda_1) = \frac{\sum_k \{\log p(O_2^{(k)} | \lambda_2) - \log p(O_2^{(k)} | \lambda_1)\}}{\sum_k T_2^{(k)}} \quad (7)$$

$$D_s(\lambda_1, \lambda_2) = \frac{1}{2} \{D(\lambda_1, \lambda_2) + D(\lambda_2, \lambda_1)\} \quad (8)$$

この距離尺度は人間の技能の間の類似性を解析するのに有用である [5] .

Table III は (8) によって求めた距離尺度の値である . この関係を直感的に理解できるように , MDS (Multidimensional Scaling) を用いて各 HMM を二次元平面にプロットすることを考える . 統計ソフト R [12] を用いて , 古典的 MDS によりプロットした結果を Fig. 3 に示す .

図からわかるように , Operator E, F, K は特徴的なピボット操作をしており , 他とは著しい違いがある . これらの被験者の実験データの典型的な例を Fig. 4~6 に示す . 実は Operator E は最も高速にピボット操作を行った (平均 3.13 [s]) 被験者であり , 逆に Operator K は最も低速 (平均 6.83 [s]) の被験者であった . したがって , これらの被験者の HMM が左右の両端に配置されているのは妥当な結果である . Operator F は操作のスピードという点では特徴的ではないが , 示指の MP 関節の屈曲 / 伸展をほとんど使用せずにピボット操作を行っている , という点が他の被験者と大きく異なっており , このことから離れた位置にプロットされていることが分かる .

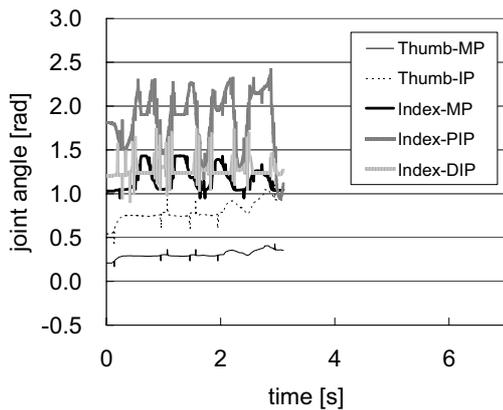


Fig. 4. Typical Joint Data of Operator E

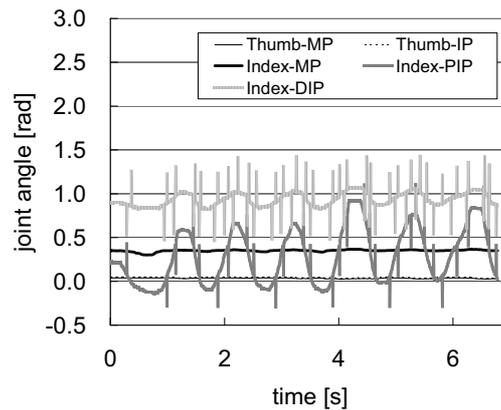


Fig. 6. Typical Joint Data of Operator K

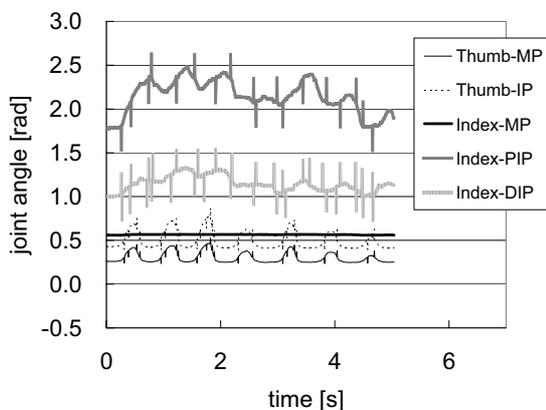


Fig. 5. Typical Joint Data of Operator F

- [6] Tetsunari Inamura, Hiroaki Tanie, and Yoshihiko Nakamura. From stochastic motion generation and recognition to geometric symbol development and manipulation. In *Proc. of IEEE-RAS Int. Conf. on Humanoid Robots*, 1b-02, 2003.
- [7] Kazuaki Hirana, Takeshi Nozaki, Tatsuya Suzuki, Shigeru Okuma, Kaiji Itabashi, and Fumiharu Fujiwara. Quantitative evaluation for skill controller based on comparison with human demonstration. *IEEE Trans. on Control Systems Technology*, Vol. 12, No. 4, pp. 609-619, 2004.
- [8] 韓太舜, 小林欣吾. 情報と符号化の数理. 培風館, 1999.
- [9] 前田雄介, 松居健太, 新井民夫. MDL 基準に基づく人間の技能の隠れマルコフモデリング. 第 21 回日本ロボット学会学術講演会予稿集, 2003. 1F12.
- [10] Yasumichi Aiyama, Masayuki Inaba, and Hirochika Inoue. Pivoting: A new method of graspless manipulation of object by robot fingers. In *Proc. of IEEE/RSJ Int. Conf. on Intelligent Robots and Systems*, pp. 136-143, Yokohama, Japan, 1993.
- [11] HTK (Hidden Markov Model Toolkit). <http://htk.eng.cam.ac.uk/>.
- [12] R. <http://www.r-project.org/>.

IV. おわりに

本研究では人間の行うピボット操作の隠れマルコフモデリングを行った。ピボット操作中の指の動きを計測し、混合ガウス分布 HMM を使ってモデル化を行い、HMM の状態数については MDL 基準を用いて決定した。また、得られた HMM について、その類似性の解析を HMM の距離尺度と計量 MDS を用いて行った。人間の操作をより詳細に解析するとともに、その結果をロボットマニピュレーションへと応用することが今後の課題である。

REFERENCES

- [1] Lawrence R. Rabiner. A tutorial on hidden Markov models and selected applications in speech recognition. *Proc. of IEEE*, Vol. 77, No. 2, pp. 257-286, 1989.
- [2] Blake Hannaford and Paul Lee. Hidden Markov model analysis of force/torque information in telemanipulation. *Int. J. of Robotics Research*, Vol. 10, No. 5, pp. 528-539, 1991.
- [3] Jie Yang, Yangsheng Xu, and C. S. Chen. Hidden Markov model approach to skill learning and its application. *IEEE Trans. on Robotics and Automation*, Vol. 10, No. 5, pp. 621-631, 1994.
- [4] M. C. Nechyba and Yangsheng Xu. Stochastic similarity for validating human control strategy models. *IEEE Trans. on Robotics and Automation*, Vol. 14, No. 3, pp. 437-451, 1998.
- [5] 板橋界児, イエ世薫, 鈴木達也, 大熊繁. 隠れマルコフモデルに基づく人間の技能の獲得. 計測自動制御学会論文集, Vol. 34, No. 8, pp. 890-897, 1998.

最適採餌戦略：海馬・基底核・上丘系による

予期報酬の空間表現と最適移動投資

松島俊也 北海道大学・理学研究院・生命理学研究部門

Abstract—動物に心があるだろうか。哺乳類以外の動物にも、われわれ人間の心と同じ内的な過程があるのだろうか。この問いは不良に設定された課題として、長いあいだ問う事自体が避けられてきた。しかし近年、鳥を対象とした認知科学的研究により、彼らトリと我々ヒトには相似の認知過程があることが示唆されるようになった。ここでは、ニワトリのヒヨコを対象として実験心理学的に統制された選択行動の研究の成果について述べる。次のような一連の結果を得た。(1) 最適パッチ利用モデルを実験室内の行動として再現した。計測された滞在時間の比は、予期利潤率に基づく選択と異なり、対応法則に正確にしたがうものであった。(2) 最適餌メニューモデルを再現した行動タスク系において、「小さくて近い」餌と「大きくて遠い」餌との間の二者択一の結果を調べた。前者を選ぶ割合(衝動性の程度)は動物の認知に依存し、「近さが変動して、それを予期推定する状況」において、衝動性は最も高いものとなった。(3) 現実の多くの催事状況において、最適採餌の前提の一つ、「全知の採餌者」の仮定は成立しない。餌の量(大きさ、利潤率)はしばしば変動し、採餌者はその期待値を最大化するものと考えられる。餌量が試行ごとに変動する(リスクを伴う)餌場と、餌量の変動しない(ノー・リスクの)餌場の間の二者択一選択の結果、ヒヨコは一貫してリスクを回避した。以上一連の研究の結果から、次の結論を得た。採餌選択が多面的な評価関数(予期報酬の量・遅延・消費コスト・リスクなど)の上に成り立っている。多面的な価値の表象は脳内の異なる領域に多重分離される。採餌選択は利益率を最大化するものではない。

・ 認知と行動

近年、トリを用いた行動科学の進展によって、トリにも我々ヒトに“似た”認知過程があることが示唆されるようになった[1]。Pepperberg [2]はオウムも音声ラベルを操作的に扱うことを示した。Clayton [3]はカケスの貯食行動の解析からエピソード

様の記憶を想定した。さらにEmery [4]はカケスが他個体の認知内容を推定して行動を選び取っていること、「心の理論」を備える可能性を示唆した。いずれも豊富な実例によって、トリの知の世界をあぶりだすことに成功した。では、これらの例は「鳥にも我々と同じ心がある」事を示すのだろうか？

「心」を實在論的に議論すれば、この問題は不良設定にならざるを得ない。「未知数の数」が「連立方程式の数」より多く、「解けない」のである。ならば、リアリスティックな拘束条件をできる限り集めれば良いだろう、という戦略が生まれる。

本稿では、ヒヨコを対象として実験心理学的に統制された行動研究を紹介する。その裏に隠れた採餌行動の生態学的な背景とその神経基盤を関連させながら述べることにある。認知過程を生態学と神経科学の二つの視点から見ることによって初めて「知の進化」を厳格に議論する準備が整う、少ない仮定の下に議論できる、と考えるからである。

さまざまな系が同じ挙動を実現するため、解はしばしば発散する。神経基盤と矛盾しないか、生理学的に妥当か、これによって多くの可能な解から妥当なものを絞り込むことができる。同様に、生態的な基盤と矛盾しないか、進化生物学的に妥当か、を吟味することによって、更なる拘束条件を設定することが可能となる。本研究はそのような試み、神経生態学(neuro-ecology)の試論でとなるものである。

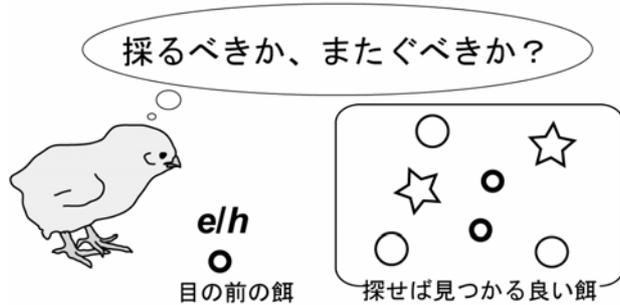
・ 最適採餌理論

Charnov [5]は昆虫の行動に立脚し採餌行動(foraging behavior)を数理的に厳格に議論することを目的として、実証可能な二つのモデルを提唱した。一つは最適餌メニューモデル(optimal prey menu model)、もうひとつは最適餌パッチ利用モデル

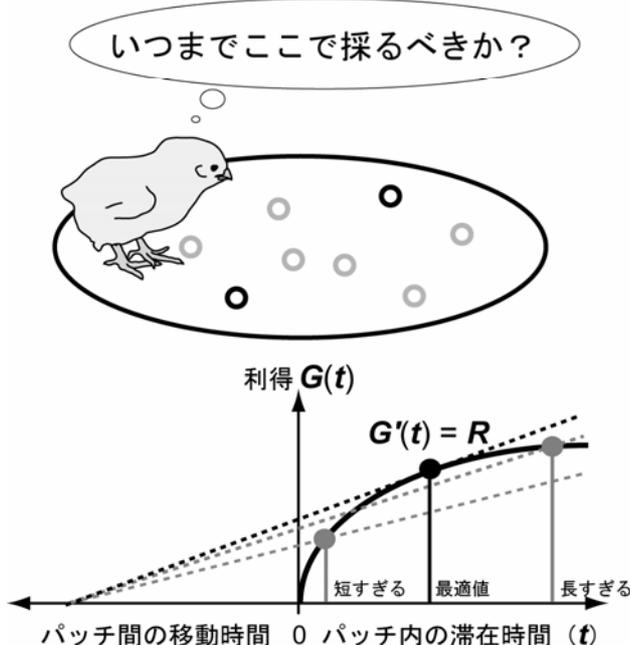
松島俊也、北海道大学・理学研究院・生命理学部門・行動知能学研究室、〒060-0810 札幌市北区北10条西8丁目、電話・ファックス：011-706-3523、電子メール：matusima@mail.sci.hokudai.ac.jp

(optimal patch use model) と呼ばれる。いずれも動物が喪失機会 (lost opportunity) に対してどのように対処するか、を練り込んだものである[6]。

A 最適メニュー・モデル



B 最適パッチ利用・モデル



餌メニューモデルとパッチ利用モデル

一様に配置された多種類の餌の間をランダムに走査する採餌者一人を考える。ある餌に出会ったとき、これを採るべきか、これが選択課題である。それを採る決定をすれば、その餌の処理に投資する時間を費消する。もし採らないという決定をすれば、その時間を新たな餌の探索に回すことによって、より良い餌を得るかもしれない。すなわち、ある餌を採ることの損益は、常にそれによる喪失機会の代償によってはじめて決まるのである。

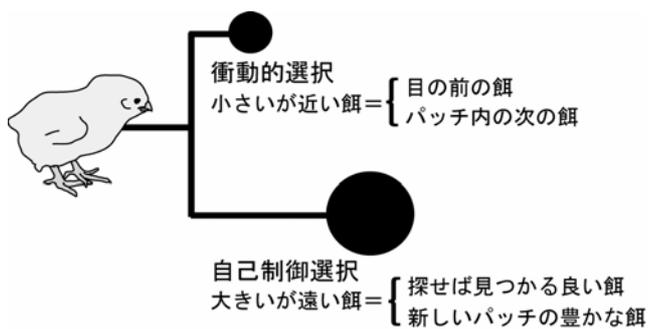
現実の生態環境では、さらに事情は複雑である。餌は空間的に不均一に分布して、餌パッチを形成している。採餌者はパッチとパッチの間の「砂漠」を移動し、ひとたび餌パッチにたどり着くとようやく餌にありつく。初めの内は採餌効率が高い。しかし、採餌を続けるうちにパッチの中の餌密度は徐々に低下するから、即時利益率は遞減せざるを得ない。そのパッチの餌を食い尽くすまで採餌を続ければ、滞在の喪失機会は著しく大きなものとなる。だから、最適な採餌者はある時点で(そのパッチにまだ餌が残っているにもかかわらず)、そこを離脱すべきである。

昆虫・鳥・魚など、多くの動物の実証的な研究によって、この二つのモデルは採餌決定をよく近似することが示された。このような巨視的 (molar) 挙動は種の違いを超えて普遍的であって、長期にわたる平均利益率を最大化するものであった。では、この巨視的挙動を実現するための微視的 (molecular) 選択行為と、その認知的基盤はいかなるものだろうか。

・ 選択理論

鳥は飛ぶために航空力学を理解する必要がない。同様に経済的に合理的な行為者は最適採餌を実現するためには、経済学を理解する必要がない。ここでは微視的過程に着目する。

最適採餌を実現する行為者は、基本的に二者択一選択に迫られていることに、注意を喚起したい。つまり、「小さくても近い餌」(目の前にある餌、直近の未来に期待しうる餌)と、「遠くて大きい餌」(喪失機会)との選択である。前者を採ることを「衝動的選択」と呼び、後者を採ることを「自己制御選択」と呼ぶ。人間の場合、未来に期待される報酬の時間的割引率が1に近いから、「衝動」と「自己制御」の損益分岐点の時間単位が長く、しばしば数日、数ヵ月後の利益を練り込む行動をとる。少なくとも、そのような行為者がより適応的である、と見なす社会的合意がある。「自己制御」は適応的な形質である、と見なされている。



しかし、自然な環境下で採餌を続ける動物は強い衝動性を示し、数秒遅れて現れる餌の価値を強く割り引く。時間は選択を決定する重要な因子である。なぜだろうか？

自然な採餌の局面を考えてみよう。目の前の餌は1分後、1時間後、1日後にも、そこにあるか？ 餌も生き物である以上、採餌の淘汰圧に対して対抗戦略を備えている。逃げるか、もぐるか、いずれにせよ長くはいない。また、その餌を競合するほかの採餌者がいる。より良いものを探すうちに、目の前の餌は横取りされてしまうかもしれない。これらの条件の下では、一定の衝動性を備えた行為者は、即時利潤に特化した近視眼的な行為を通して、実は長期的な利益率を上げている可能性がある。長期的なカロリー利得収支は、より早い繁殖期の到来（より長い繁殖期と、より多くの子供たち）を介して、進化的に安定な形質となりうる。

・認知的文脈とリスク

これまでの一連の研究（局所破壊実験、および単一ニューロン活動の解析）の結果、予期報酬の量・遅延（時間的・空間的な接近・消費コスト）が多重に分離しうる因子であること、それらは脳内の異なる領域に表象をもつこと、などが明らかとなった[7-10]。すなわち、生態学における最適採餌理論は、認知科学における選択理論と同型であって、同一の問題を扱っている。いずれの課題においても、現実の動物が直面する採餌状況を著しく単純化し、そこにおける利益最大化を図る合理的行為は何であるかを問題としている。しかし、現実の餌の時空間分布には常に変動があり、量・接近・コストは確率的に

のみ与えられる。そこで、今回は変動する要因が何であるか、に着目した。

「量」が変動して少なくなっても、「接近 = 近さ」が変動して遠くなっても、餌の客観的な価値は損なわれる。選択の時点で与えられる手がかりが「量」に関する情報を与えてそれを確定する状況、他方、「接近」に関する手がかりとなる状況、この二つを比較した。利潤率を同じ値に設定することによって、経済的な価値は等価に定めた。その結果、「量」が認知的手掛かりとなる状況に比べて、「接近」が認知的手掛かりとなる状況において、動物はより高い衝動性を示すことが判明した。つまり、「餌の近さが毎回変動するが、手がかり刺激が近さを教える」状況では、動物の選択を支配する主な要因は「接近 = 近さ」となるのである。選択は認知的背景に強く規定され、その行為は経済的（生態的）合理性、すなわち単位時間当たりの利益率の最大化から逸脱する。

次に、「量」が変動する局面において、一切の手がかりを動物に与えない状況を作った。毎回の試行でえさの量が変動する餌場を一方におき、餌の期待値は同じであるが変動しない餌場をもう一方において、ヒヨコの選択を調べた。その結果、ヒヨコは一貫してリスクを回避し、量が少なくとも変動を示さない餌場を選んだ。この結果は、予期報酬量が線形に主観的価値関数を決めているのではないこと、主観的価値の量に対する二次微分は負であって、上に凸な関数として表現されることを意味する。感覚の知覚におけるWeber則（主観的感覚は刺激の物理的エネルギーの対数に比例する）は、予期報酬量の評価においても成立し、主観的な効用を与えると考えることが可能である。

これら一連の結果は、ヒヨコの選択が高度に認知的な過程であることを示す。さらに、その設計原理として生態学の最適採餌理論は部分的にしか適用しえず、その選択は認知的文脈やリスクによる割引に曝されている。明らかに、ヒヨコの選択は生態学的合理性（利益率の最大化）から逸脱する。第一の解釈は「ヒヨコはパンのみにて生きるにあらず」、つまり、利益の最大化から動物の行為を逸脱させる、何らかの隠れた適応度を考えるという可能性である。第二の解釈は「チャールズ・ダーウィンは根本的に誤っていた」、つまり適応度最大化が動物行動を規

定しない、という可能性である。

・ 結論

採餌選択は、多元的な評価関数(予期報酬の量・遅延・消費コスト・リスクなど) の上に成り立つ。多元的な価値の表象は、脳内の異なる領域に多重分離される。

採餌選択は、利益率を最大化していない。最適戦略は、一意に決まる解を与えないかもしれない。

引用文献

- [1] 渡辺茂『ハトがわかればヒトがみえる』.東京: 共立出版、1997
- [2] Pepperberg, I.M. The Alex Studies. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1999.
- [3] Clayton, N. & Dickinson, A. Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, 395, 272-274, 1998.
- [4] Emery, H.J. & Clayton, N. Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays. *Nature*, 414, 443-446, 2001.
- [5] Charnov, E.L. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9, 129-136, 1976 .
- [6] Stephens, D.W. & Krebs, J.R. Foraging Theory. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 1986.
- [7] Izawa, E.I., Zachar, G., Yanagihara, S., & Matsushima, T. Localized lesion of caudal part of lobus parolfactorius caused impulsive choice in the domestic chick: evolutionarily conserved function of ventral striatum. *Journal of Neuroscience*, 23, 1894-1902, 2003.
- [8] Aoki, N., Suzuki, R., Izawa, E.-I., Csillag, A., Matsushima, T. Localized lesions of ventral striatum, but not arcopallium, enhanced impulsiveness in choices based on anticipated spatial proximity of food rewards in domestic chicks. *Behavioural Brain Research* 168, 1-12, 2006.
- [9] Izawa, E.-I., Aoki, N., Matsushima, T. Neural correlates of the proximity and quantity of anticipated food rewards in the ventral striatum of domestic chicks. *European Journal of Neuroscience*, 22, 1502-1512, 2005.
- [10] Aoki, N., Csillag, A., Matsushima, T. Localized lesions of arcopallium intermedium of the lateral forebrain affected the choice of costly food reward without impairing reward-amount discrimination in the domestic chicks. *European Journal of Neuroscience* 24, 2314-2326, 2006.

フィードバックとフィードフォワード制御機構の相補性

高地康宏 沢田康次, 東北工業大学

要旨 FFTを用いて人の視覚追従運動における手の運動特性を研究した。フィードバック成分は1 Hzから高い周波数成分を持つ広いスペクトルを持ち、フィードフォワード成分は主としてターゲット周波数の2倍周波数を持つ鋭いスペクトルを示した。前者はターゲット周波数の増加とともに減少し、後者は増加することを発見した。この両メカニズム間の相補性はモデルによって再現することができた。

1. INTRODUCTION

一連の視覚追従実験の結果より著者は、運動制御の中で、動物の進化の過程で備わってきた動的誤差の最適化戦略として先行制御の存在を提案した (1,2)。

(1) の結果は一次元調和振動をするターゲット運動に対して行ったものであるが、それより高次元空間の運動に対してもこのことが成立するかはみかいつであった。さらに、先行制御が観察されるのは0.3以上の運動に対してであったが、その理由は明らかにされねばならなかった。この二つの理由が本研究の動機である。

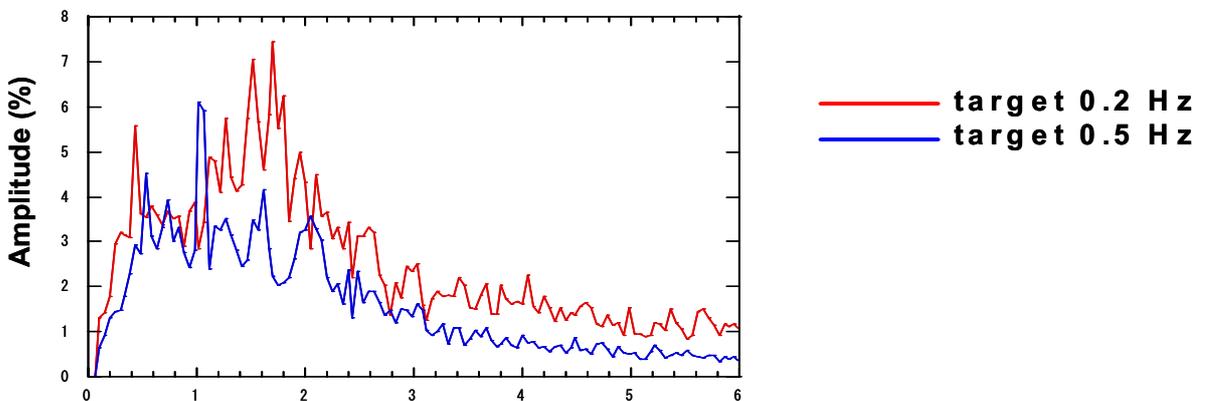


Fig.1 Fourier spectrum of the hand speed when the hand tracks a circular orbit. The abscissa is the frequency and the ordinate represent the Fourier component.

2. EXPERIMENTALS

被験者はコンピュータ画面を低速度で運動するターゲットをできるだけ正確に追従することが要求

される。手の速度のパワースペクトルの例を1図に示す。

被験者はトレーニングを行いデータのばらつきが飽和した後のデータを採用する。被験者は健康で22歳から31歳の男性10人である。

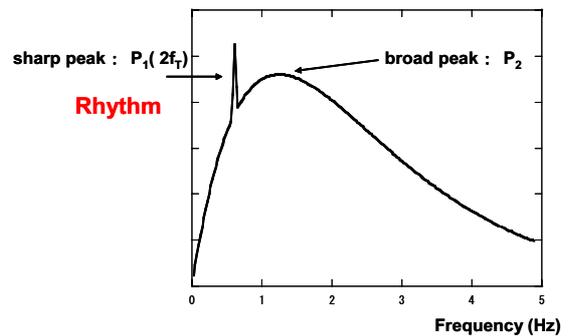


Fig.2 A schematic drawing of the power spectrum showing that it is composed of the broad spectrum and a sharp rhythmic spectrum.

2図に概略を示すように1~3 Hzに広がるブロードバンドとターゲット周波数の2倍に鋭いピークが観測される。この特徴はすべての被験者に普遍的に見られるもので、なぜ、一定速度のターゲットを追従する場合でもリズム成分が発生するのかという興味深い問題を提示した。

3 図にはその二つの成分の強度を周波数の関数としてプロットした。このデータは 10 人の被験者の平均である。0.3 Hz を境として両者の強度が交替し、相補的な関係にあることを示している。

より、目的物が中心かからはずれると 1 より減少すると考える(図 4)。観測によれば(データは示さず)この距離はターゲットの周波数が大きくなるにしたがって平均的に大きくなり、しかも、ターゲットが円運動を描いても眼球運動は水平方向に広がった楕円軌道を描くことが分かっている。このため α は眼球の位置 θ_E

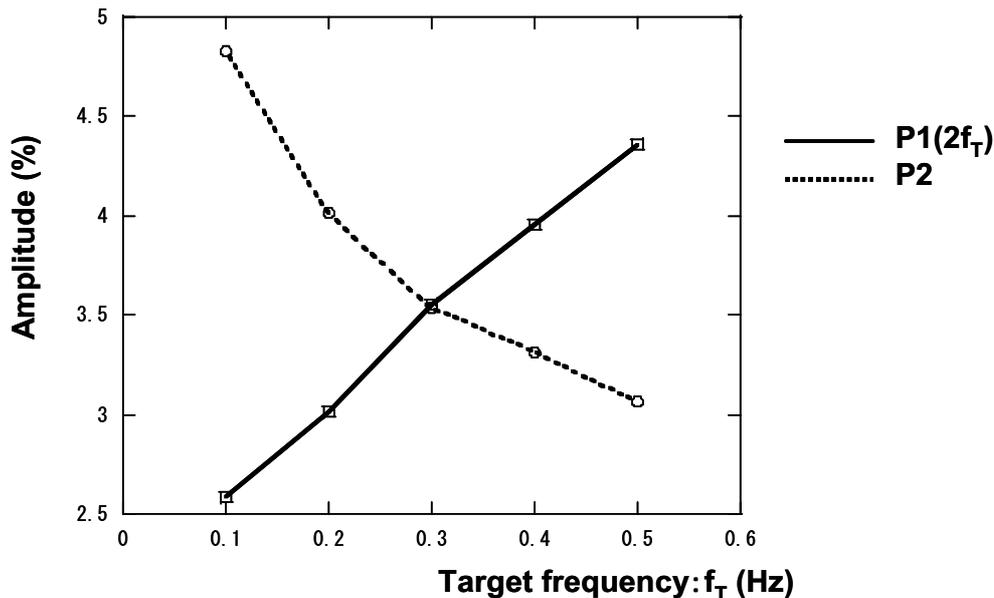


Fig 3 The experimentally observed strengthes of the spectra for the Feedback(P2) and feedforward (P1) components

3. モデルによる相補性

3 図に示された相補性を理解するために手の物理的位置 $\varphi(t)$ とその脳内座標 $\xi(t)$ を用いて、運動方程式を書く (1)、

$$\frac{d\xi(t)}{dt} = \frac{\alpha(\theta_E)}{\tau_1} (\theta(t-\delta) - \varphi(t-\delta)) + (1 - \alpha(\theta_E)) \gamma \frac{d\theta(t-\delta)}{dt} \quad (3)$$

$$\frac{d\varphi(t)}{dt} = \frac{1}{\tau_2} (\xi(t-\delta) - \varphi(t)) \quad (4)$$

ここで $\theta(t)$ is ターゲット座標 τ_1 と τ_2 視覚情報処理と筋運動の字定数、 δ は視覚情報処理に必要な遅れ時間 α はフィードバック機能が動作する有効パラメーターで、目の中心か (fovea) とター別途の距離に

の関数と考える。

なぜ、ターゲットの周波数と共にフィードバック機構が弱まり、取って代わるようにフィードフォワード機構が強まるのかその脳内メカニズムは興味ある問題である。われわれは(3)(4)式のように α を仮定しないで両者が時間的にスイッチするモデルを考え、それによって実験データを再現する予備的な計算結果を得ているが、ここでは詳細を述べない。

そのマイクロなメカニズムとは別に図 4 の依存性があるある α の平均値に仮定することと眼球の位置 θ_E に依存することを仮定することにより図 4 右に示したパワースペクトルを得ることができる。

図 5 はその二つのメカニズムの対応するピーク地を示したものである。ブロードバンドのフィッティングが充分でない単に実験より周波数依存性が鈍いという結果が見られるが、実験結果をほぼ再現している。この結果は二つのメカニズムが

o $\alpha / 1 - \alpha$ の比で動作していることを指示し、ミクロには確率がターゲットの速度依存性を持つ確率的スイッチングの可能性を示唆していると考えている。

トを追従するときに自然発生的にリズム成分が出現することを知った。

この節でこの効果が二人の被験者が相互追従を行うときに与える影響を調べた結果を報告する。二人の

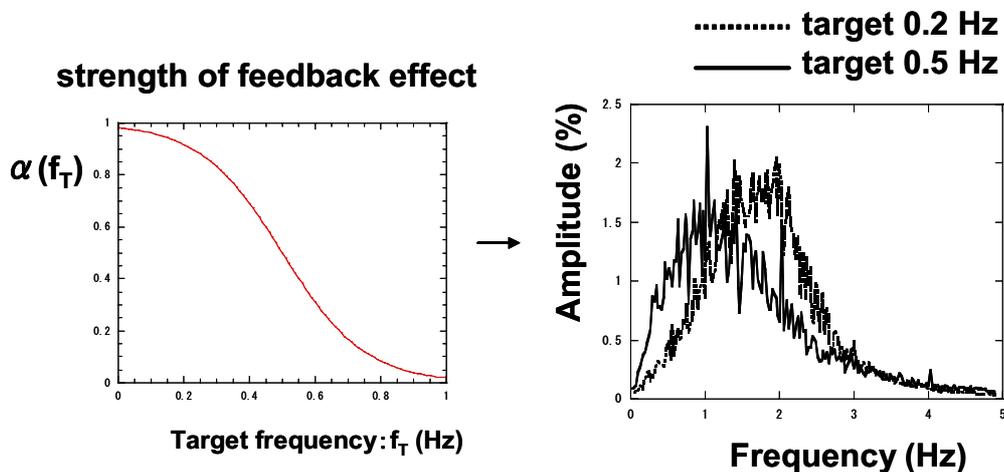


Fig.4 (Left) The strength assumed for the feedback factor as a function of the target frequency

Right) The Fourier spectrum of the hand velocity calculated by the model

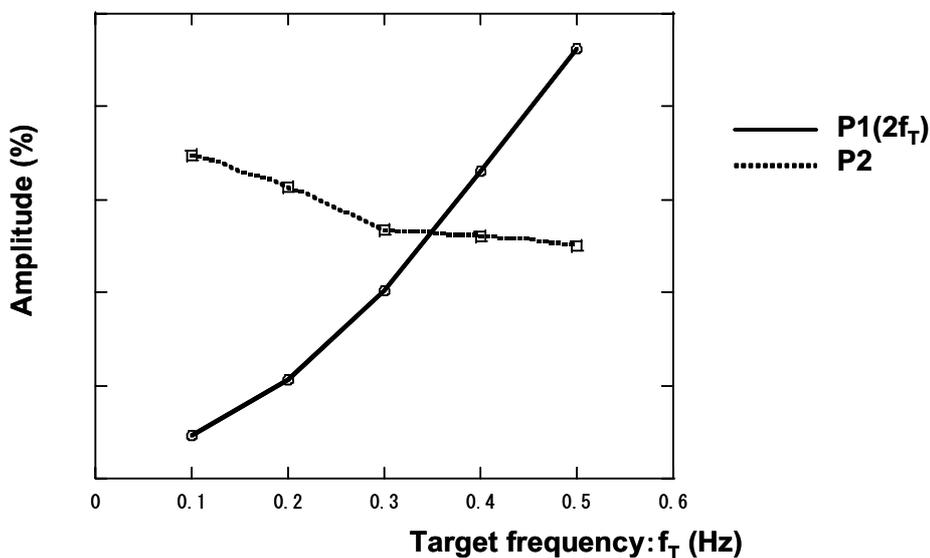


Fig.5 The strengthes of the spectra for the feedback(P2) and feedforward (P1)components calculated by the model used here.

4. 相互追従運動と力学的コミュニケーション

前節で0.3Hz以上の一定の速度で運動するターゲット

被験者は互いに相手の手の位置を見ながらできるだけ

性格に相手を追従することが要求される。相互追従モードに入る前に、一定周波数のターゲット運動によってトレーニングを行い、その速さに近い速度で相互追従を行うことも同時に要求する。

6図で緑とブルーで示した時系列が二人の被験者の速度である。左が0.2Hzで右が0.5Hzで初期トレーニングした結果である。

1)F. Ishida and Y. Sawada: Human hand moves proactively to the external stimulus: An evolutionary strategy for minimizing transient error. Physical Review Letter, 93, 168105 (2004)

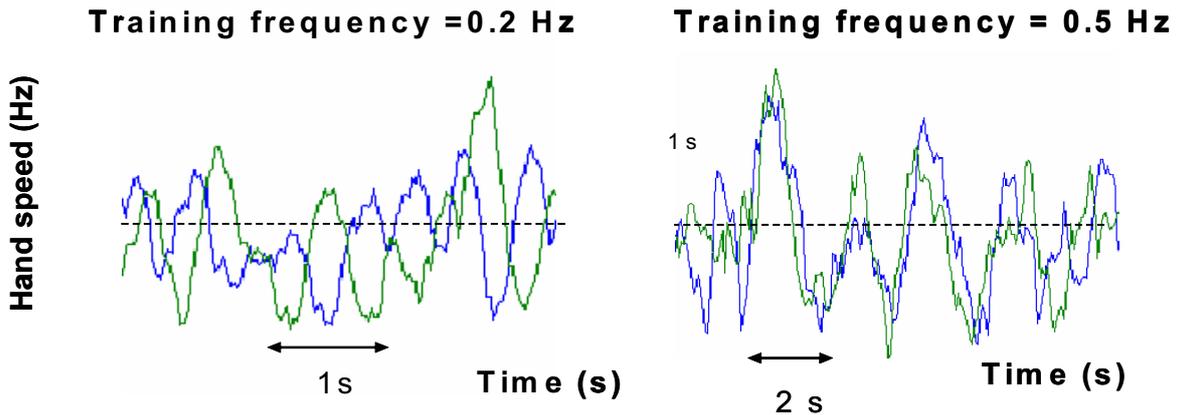


Fig.6 Examples of the time sequence of the speed of the hand motion in mutual tracking.

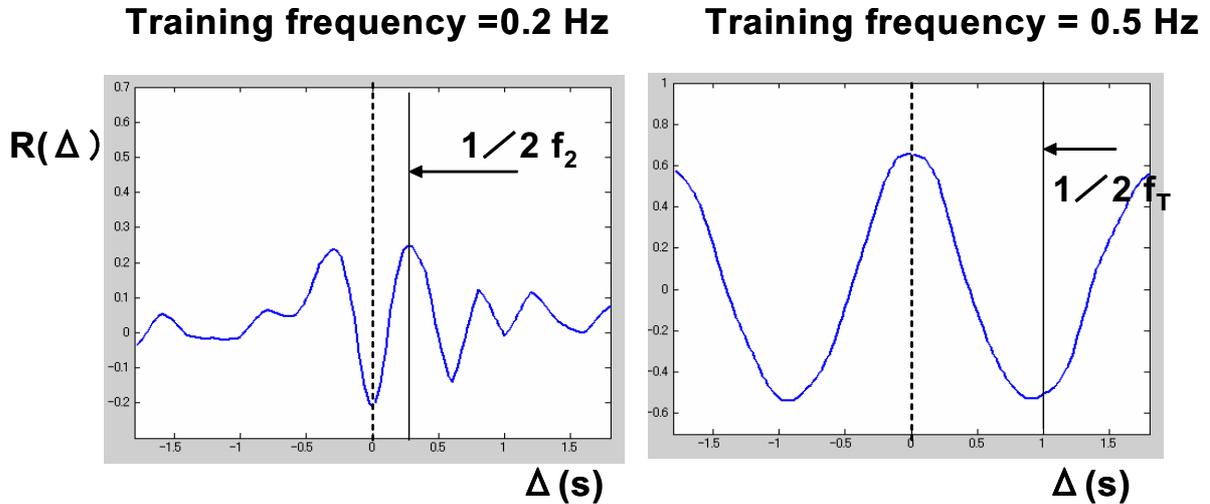


Fig.7 Correlation function between the speed of the hand motion.

図7はそれぞれの場合の相関関数を示したもので、明らかに0.5Hzの場合のほうがよい相関を示しており、自然発生的に生じたリズムの効果と考えられる。

6.Reference

2) Yasuhiro Takachi* and Yasuji Sawada: The enhancement of proactivity in hand tracking by the discretization of visual information (計測自動制御学会論文誌査読中 2006))

接触センサを持つ柔軟な指ロボットの接触情報による物体識別

～ 接触の近傍情報を特徴量とした角柱物体形状の識別 ～

市川純章^{*1} 渡邊健士^{*2} 大久保賢一^{*2} 原 文雄^{*2}

*1 諏訪東京理科大学

*2 東京理科大学

1. 緒言

体性感覚は解剖学的に大きく2つの種類に分けることができる。ひとつは触感に関わる皮膚感、もうひとつは姿勢感覚などに関わる深部感覚である。一般的に身体の運動を停止して安静状態を保つと自らの身体のイメージは消失し、身体を少しでも動かすと直ちに身体のイメージが復活する。また指先での触感、物体把持からの特徴の認識の際にも物体の把握を繰り返すことや、さする動作をするなど、必ず身体運動を伴っている。このことは、体性感覚情報の形成が身体運動と密接な関係にあることを示唆している。人の皮膚感覚に関して解剖学的には、皮膚表面から入った刺激が脊髄内で反射に関わるシナプスを経由して延髄にて側抑制のシナプス回路を経て脳の一次体性感覚野に至り、手触り、立体感に関与しているという報告がある。しかし、これらの刺激信号がどのように処理されて触覚イメージあるいは身体イメージを形成しているかはまだよく分からない。

筆者らは、感覚処理のメカニズムに関して、外界に関する中枢神経での素早い認知処理は、外界に対する柔軟な適応能力を発揮する出発点であると考えている。そして皮膚感覚の情報は全身の多数の感覚器から中枢神経に集中することから、皮膚感覚イメージを素早く形成するためには、皮膚感覚の受容器から脳までのシステム中でなんらかの合理的な情報処理メカニズムが存在することを期待している。

本研究では指の皮膚感覚の機械的受容器について、接触の持続に応答する遅順応型と、接触状態の変化に応答する速順応型に着目する[1][2]。これら応答特性の異なる2種類の受容器からの刺激信号は、脳あるいは脳に達する以前の神経回路にて、物体と指の接触状態の時間的および空間的な変化情報を形成できると仮定し、皮膚感覚のイメージ形成に関する脳での高次処理は、これら刺激信号の頻度の組み合わせ処理からなるのではないかという仮説を立てた。頻度に関して処理を行うことで刺激位置の情報は無くなり、皮膚感覚情報は大幅に削減されることになる。この仮説に基づき、皮膚感覚の空

間的、時間的な動的情報について統計処理の視点から物体の識別性を評価し、その仮説に基づく皮膚感覚イメージの形成の可能性を指ロボットモデルによる実験から明らかにしていく。具体的には、物体を識別ができるということは、その元となった特徴量が物体の特徴を十分に表していると考え、皮膚感覚情報処理に関する特徴量の抽出についての考察を行う。

指ロボットによる物体の形状識別の研究は古くから行われているが、その多くは接触の位置や指の角度を詳細に取り扱い、それらの特徴から識別を行っている[3][4][5]。本研究は人の取得する位置や角度の身体情報は工学的な計測量とは異なると考え、これらの工学的な計測量に依存しない情報処理方法の仮説を採用している。

2. 指ロボットによる接触情報処理

指ロボットの基本構造は、人の人差し指、手のひら、親指に相当する5つのリンクからなる(Fig.1)。各リンクの大きさと質量を表1に示す。指先に固定したから1本のワイヤに張力を加えることで、屈

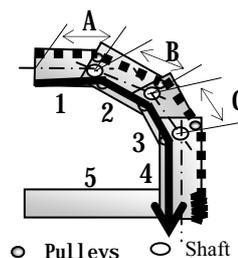


Table 1 Dimension and mass of the links

	Dimension[mm]	Mass[kg]
1	80 x 30 x 40	0.12
2	135 x 30 x 40	0.2
3	150 x 30 x 40	0.26
4	225 x 30 x 40	0.47
5	165 x 30 x 40	0.33
A	65	-
B	105	-
C	120	-

Fig.1 Finger-type link model

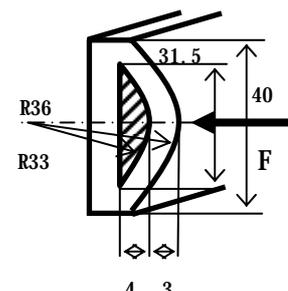
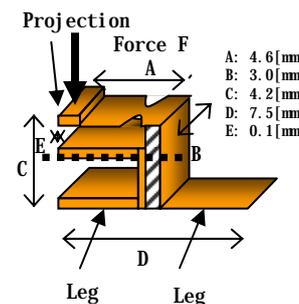


Fig.2 Structure of a mechanical touch-sensor
 Fig.3 Sectional view of a switch semi-circular soft silicone base;
 (Compliance = 0.001[m/N])
 base; Comp.=0.004[m/N]

曲動作を実現する．これは指の屈曲に関わる代表的な筋肉を模している．基本的に屈曲動作は力学的なバランスから第一関節から始まり，順次第二関節，第三関節へと進む．

2.1 人工皮膚の構造

人の指の形状と柔軟性有する特徴を考慮して断面が円弧状のシリコン土台(Fig.3)で指ロボットの表皮を構成し，その表面に格子状にスイッチ(Fig.2)を配置した．このスイッチは，物体と接触すると図中「Projection」部分が押されてオンになる．スイッチは， $7 \times 10\text{mm}$ の格子状に配置し，各リンク上の個数は指先から 35, 35, 45, 75, 45 個ずつであり，合計で 5 行 47 列の 235 個である．この土台の断面形状は円弧状であることから，接触の初期段階では点での接触であるが，接触力の増加とともに土台が変形し，その接触面積は増加していく．スイッチはこの接触面積の増加を検出する．

Fig. 4(a) は指ロボットの全景であり，Fig. 4(b) は円形物体を把握している図である．



Fig. 4 Finger-type link equipped with soft tactile sensors (a) and the state of object-grasping (b)

2.2 接触データの取得方法

指ロボットの張力ワイヤの巻き取り速度を一定として，把握の開始から終了まで 250 ステップ (12.5 [s])間にスイッチの状態を時系列データとして取得する．このサンプリングレートは 0.05 [s]である．

スイッチのオン・オフデータは 1 ステップ当たり， $5 \times 47 (= 235)$ 個である．スイッチのオン状態を 1 として各列方向に 5 つ分の和を取り，47 行についての情報を得る．全体で 250 ステップ間となり，47 行 \times 250 ステップの行列データとなる．この行列データの列方向は接触位置の意味を持ち，行方向は時間推移の意味を持つ．

2.3 8 近傍パターンによる形状特徴のベクトル表現

行列データの各成分をセルと呼ぶことにする．各セルの値は接触の強さを 5 段階で示しているが，本研究では初期段階として，接触の有無の 2 値のみを用いることにする．セルの値が 1 以上となったセルに対して，最近傍 8 セルの領域を考える

(Fig. 5)．この近傍 8 セルのオンオフパターンは理論的には 256 種であるが，本研究では，空間方向すなわち上下方向に対称なパターンを同一とみなし，1 種類として数える．この対象処理により 256 種は 144 種にまとめることができる．この 144 種のバリエーションを特徴パターン $\pi_i (i=1-144)$ と呼ぶ．

対象物体の把握時に得られた行列データ中の π_i の頻度を成分とする 144 次元のベクトルは，対象物体の形状の特徴を示すと考えられる．これを特徴ベクトルと呼ぶことにする．

2.4 特徴ベクトルの低次元化と物体識別処理

特徴ベクトルの成分は 144 種の π_i からなるが，全ての成分が重要であるわけではない．把握動作時に現れない π_i もあり得る．さらに出現しても物体の特徴として統計的に無視できるものもあると考えられる．そこで複数対象物体の把握実験から取得した特徴ベクトルのサンプルについて π_i に関する主成分分析を行う．主成分分析の詳細については紙面の都合で省略するが，主成分分析の結果を元に，各主成分の寄与率の高さと固有ベクトル係数の絶対値の大きさから特徴ベクトルにおいて重要度の高い π_i を順に選択する．選択した π_i によって改めて特徴ベクトル空間を定義する．このときの π_i の選択数により 144 次元の特徴ベクトルを低次元化することが可能となる．

改めて形成する特徴ベクトル空間に関して，握った物体の特徴ベクトルと既知の特徴ベクトル同士の分布からマハラノビス距離を用いることで判別を行う．

3．対象物体形状の識別実験

3.1 対象物体

12 種の物体を識別対象として実験を行う．対象物体の形状は指ロボットで十分に握り込める大きさの 100mm の円柱 (SC) と，断面が 100mm の円に内接する大きさの 11 の正多角形柱 S3, S4, S5, S6, S8, S10, S12, S15, S18, S20, S24 とする．添え字の数字は角数を示す．

3.2 物体形状と識別対象のクラス

ランダムに初期配置した角柱物体を指ロボットで数回把握と解放を繰り返すと，物体の最終的な位置と姿勢はその物体に固有して数種に収束することが分かった．その収束姿勢の数は，SC に 1 種，S3 に 2 種，S4 に 1 種，S5 に 2 種，S6 に 1 種あり，S8 から S24 には区別可能な収束姿勢は無かった．

本研究では，区別可能な収束姿勢単位で物体の識

別を取り扱い，これらを識別対象のクラスと呼ぶ．基本的に物体の名称をクラスの名称とするが，同一物体が複数の収束姿勢を持つ場合は S#-1, S#-2 の様に記す．12 物体に関して識別のクラスは (SC, S3-1, S3-2, S4, S5-1, S5-2, S6, S8, S10, S12, S15, S18, S20, S24) の 14 つであった．

3.3 識別実験の結果

実験での把握は，各クラスの収束姿勢を初期位置としてから行った．表 3 は，14 クラスについての主成分分析の結果である．寄与率の高い順に第 5 主成分までの範囲で，累積寄与率は 0.9999 となった．さらに第 5 主成分まで各固有ベクトル係数の絶対値が 0.3 以上であった p_i は， p_{143} , p_{91} , p_{21} , p_{53} , p_{122} , p_{138} , p_{55} , p_{140} , p_{62} , p_{51} , p_{67} の 12 種であった．この 12 種の p_i を Fig. 6 に示す．

Fig. 6 に示した順を元に，Fig.7 中の右表の様に特

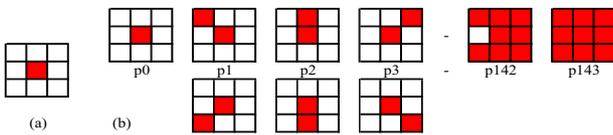


Fig. 5 8-cells pattern (a), and example of 144 contracted patterns (b)

Table 3 Results of PCA for selecting dominant patterns for S objects (Main coefficients of eigenvectors of principal components)

P.C.	1st	2nd	3rd	4th	5th
Patterns and Their Coefficient	p_{143} 0.945	p_{91} 0.926	p_{21} 0.909 p_{91} 0.349	p_{53} 0.524 p_{122} 0.391 p_{138} 0.391 p_{55} 0.367 p_{140} 0.308	p_{62} 0.510 p_{51} 0.484 p_{67} 0.317 p_{36} 0.305
A.Proportion	0.6147	0.9102	0.9997	0.9998	0.9999

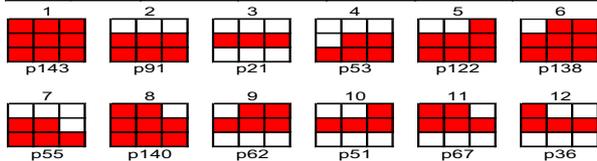


Fig. 6 Dominant patterns for S objects

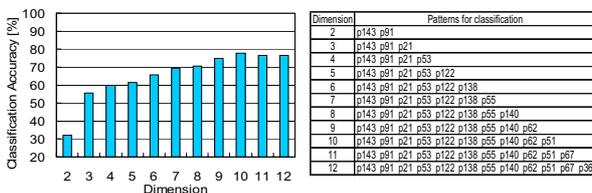


Fig. 7 Classification accuracy of dimensional characteristic about S objects

Table 4 Classification results at 10-dimensional vector space for S objects

	S3-1	S3-2	S4	S5-1	S5-2	S6	S8	S10	S12	S15	S18	S20	S24	SC	N.A.	A.R.	C.A. [%]
S3-1	8						3										80
S3-2		10															100
S4			10														100
S5-1				10													100
S5-2					10												100
S6						10											100
S8							10										100
S10							1	9									90
S12							1	1	7	1							70
S15							1	5		5							50
S18							1	3		2	4						40
S20							1	1		1	6	1					60
S24							1	2		3	1	4					40
SC							3			1			6				60

徴ベクトルの次元数を 2 次元から 12 次元までの範囲で類別を行った結果を Fig.7 左に示す．次元の増加とともに識別率は高まるが，2 次元から 3 次元に増加したところで大きく 55%程度まで上がり，それ以降 10 次元まで徐々に増加し 75%程度まででそれ以降はほぼ飽和する傾向が現れた．

表 4 に，10 次元での類別結果を示す．表の縦の列方向は対象物体のクラスであり，横の行方向は識別されたクラスであり，表の値はその度数である．AR 列には分類の正当率を示す．正当率は S6 までは 100%であり，S10 物体以降で低下している．S8 は正当率こそ 100%であったが，他の物体(S10, S12, S18, S20, SC)から誤認されている．こうした誤認は表中右下部のクラスで集中して起きている．これらのクラスは収束姿勢の無かった物体であり，相互に誤認が認められる．

4. 特徴ベクトルの考察

4.1 収束姿勢のある 7 クラスのみの識別率

誤認は収束姿勢無し物体同士で起こっていることから，改めて収束姿勢のある 7 クラス (SC, S3-1, S3-2, S4, S5-1, S5-2, S6) のみを対象として主成分分析を行った．その結果，第 6 主成分までで累積寄与率が 0.9999 となり，3.3 と同様の手法により 14 種の p_i (p_{143} , p_{91} , p_{21} , p_{53} , p_{138} , p_{122} , p_{51} , p_{55} , p_{129} , p_{140} , p_4 , p_{62} , p_{36} , p_{67}) からなる特徴ベクトルを用いて識別率を評価したところ，わずか 3 次元で 90%程度となり，6 次元以上では，ほぼ 100%となった．

4.2 特徴パターンの持つ動的情報

特徴パターンは，縦方向が空間，横方向が時間に関する接触状態情報であり，動的な情報として，接触の「開始」「継続」「拡大」「縮小」の 4 つに分けられる．先ほどの 7 クラスの識別に用いた 14 種の p_i を動的情報の種類毎に分類すると Fig. 8 に示すように，「継続」に p_{143} , p_{91} , p_{21} ，「拡大」に p_{53} , p_{138} , p_{122} , p_{51} , p_{62} ，「縮小」に p_{55} , p_{129} , p_{140} , p_{36} , p_{67} ，「開始」に p_4 が属すると考えられる．Fig. 6 の結果をこの観点から見ると，上位 1~3 が「継続」であり，これが最も特徴を反映していると考えられる．また継続の 3 種は全面的接触 p_{143} と接触端 p_{91} と点接触 p_{21} に分けられる．Fig.7 より，継続の中でも点接触 p_{21} の特徴が入ると 50%以上になり，後拡大の特徴が加わると更に識別率が高くなる傾向があり，接触の「継続」と「拡大」の情報の重要性を指摘できる．

Type	Dominant patterns
Continuation	<p>p143 p91 p21</p>
Increase	<p>p53 p138 p122 p51 p62</p>
Decrease	<p>p55 p129 p140 p36 p67</p>
Start	<p>p4</p>

Fig. 8 Pattern types segmented by contact dynamics

4.3 収束姿勢のある7クラスのクラス間比較

Fig.9 は、収束姿勢のある物体の7クラスに関して識別に重要な上位6種の p_i (p_{143} , p_{91} , p_{21} , p_{53} , p_{138} , p_{122}) の平均度数と標準偏差を示している。6方の軸は各 p_i の頻度であり特徴は色領域で示している。標準偏差は色領域の外周を囲む線で示している。ただし「継続」に属する p_{143} , p_{91} , p_{21} の度数は、1/100 スケールで示している。

これらは各クラスの特徴ベクトルを平面図形に表し視覚化したものである。7クラスに関する色領域形状の相互に異なる特徴がよく見て取れ、これらはクラス間の統計的な独立性を示しているといえる。一方で、外周する標準偏差の線の色領域との幅は特徴量 p_i の度数のばらつきである。この間隔が狭いことから、クラス毎に特徴の再現性があることを示している。

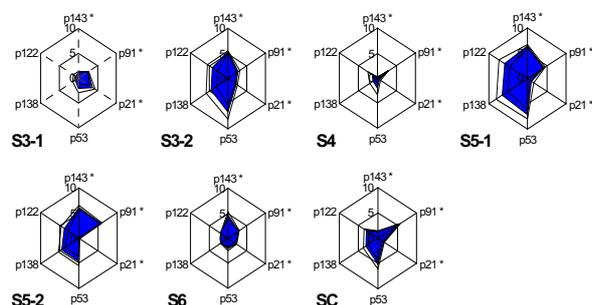


Fig. 9 Averages and standard deviations of feature vectors for 7 classes (*: Their frequencies are adjusted to 1/100.)

4.4 誤識別の多い7クラスのクラス間比較

表4にて誤類別を起こしている7クラス(S8, S10, S12, S15, S18, S20, S24)の特徴ベクトルを4.3と同様の手法でFig.10に示す。Fig.9と比較すると、Fig.10の7クラス間の形状は相互に類

似した形状ともいえる。これは表4にて相互に誤認識が起こることの原因であるといえる。

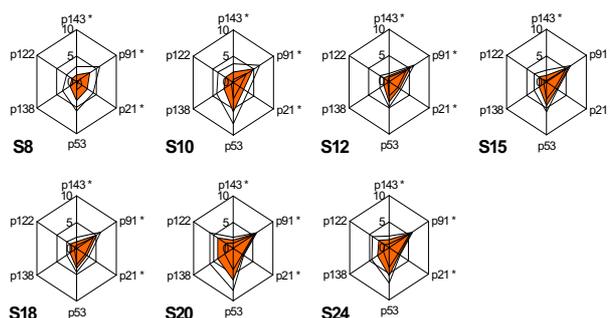


Fig. 10 Averages and standard deviations of feature vectors for error classes (*: Their frequencies are adjusted to 1/100.)

5. まとめ

本研究は、人の皮膚感覚処理について、皮膚の機械的受容器の刺激情報から比較的低次元な処理で形成可能な空間的情報と時間的情報の2種についての刺激近傍処理に着目した。これらは刺激の8近傍のパターンにまとめて指全体でのそのパターン頻度から特徴ベクトルを形成し、工学的な見地から統計処理を行った。

実験の結果、代表的な近傍パターン3つで3~8角形の多角形の識別が十分行えることが分かった。重要な近傍パターンを調べると、接触の継続に属する特徴の影響がもっとも強く、続いて接触の拡大を示す特徴であることが分かった。対象物体として扱った形状の特徴は多角形であり、突形状の数の違いが支配的である。画数が8角形以上では触覚の特徴に関して統計的な差異が少なくなり、相互に誤認識されるようになった。

実験結果より実験対象とした形状特徴の範囲では、皮膚感覚について刺激近傍の局所的な特徴頻度の統計量からは、十分に形状特徴が識別可能であることが示されたといえる。今後は対象物体の柔らかさの識別についても同様の分析を行い、刺激近傍の特徴量の頻度情報からの識別可能性について更に深めていく。

文献

- [1] 岩村吉晃“ ヒト触覚受容器の構造と特性”，日本ロボット学会誌，Vol.2, No.5, pp. 438-444, 1984.
- [2] 前野隆司“ ヒト指腹部と触覚受容器の構造と機能”，日本ロボット学会誌，Vol.18, No.6, pp. 772-775, 2000.
- [3] 木下源一郎“ 人工触覚による対象物体の特徴抽出”，計測自動制御学会論文集，Vol.14, No.1, pp. 90-96, 1978.
- [4] 岡田徳次“ つかみによる物体認識”，電子技術総合研究所彙報，Vol.40, No.9, pp. 733-747, 1976.
- [5] 工藤和彦，佐藤伸一，高田勝“ 感覚器官を持った人工の指による物体の認識”，計測自動制御学会論文集，Vol.10, No.3, pp. 378-384, 1974.

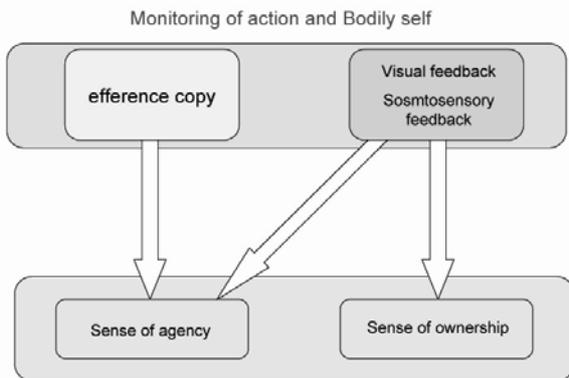
自己認識に関わるミラーニューロンシステム

村田 哲[†] 石田裕昭[†]

[†]近畿大学医学部 〒589-8511 大阪狭山市大野東 377-2

要旨 身体感覚に基づく自己の認識は、自他区別の過程でもっとも基礎にあると考えられる。この過程は、運動と同時に起こる実際の体性感覚や視覚フィードバックと遠心性コピーとの照合が重要で、運動に関わる神経回路と回路を共有し、ミラーニューロンシステムを含む頭頂連合野と運動前野とのネットワークで行われている可能性がある。このシステムは、運動の主体の認識に関わり、そのことによって身体に基づいた自己と他者の区別に関わると考えられる。また、頭頂葉には自己と他者の身体マップが同時に表現される領域も見つかった。脳内の自己と他者の認識のメカニズムについてこれまでの研究の成果を概説する。

1. はじめに



運動制御において、身体は切っても切り離せない。また、認知的な脳の高次機能においても、身体性がきわめて重要な役割を果たすといわれている。たとえば、コミュニケーションや模倣、心の理論といった社会性に関わる認知機能も、身体が介在し、それを基盤とした自己と他者の表現が脳内においてこそ実現されると考えられる。自己意識は、まず身体意識を基礎としている。こうした身体意識には、自己の身体の保持感や、運動の主体の認識が含まれる。自己の身体感覚は、運動の信号（遠心性コピー）や多種の感覚フィードバックが統合されることによるダイナミックな意識である。このようなシステムは、頭頂連合野、腹側運動前野などの感覚運動制御に関わる神経回路に組み込まれてい

ると推測される。また一方で、コミュニケーションや模倣、心の理論のような機能は、他者の行為を認識することが必要である。後述するように、これらの機能にはミラーニューロンの関わりが指摘されているが、自己の身体のみならず他者の身体を認識するメカニズムの存在を考える必要がある。特に模倣においては、自己と他者の身体像をいかに重ね合わせるかが問題となるであろう。以下の研究においてそうしたメカニズムの関わりと考えられるニューロン活動を報告する。

2. 物体の情報に基づく手操作運動制御のための神経回路

心理物理学の実験では、3次元の奥行き情報が手の運動の制御に重要な役割をはたしていることが知られている¹⁾。手操作運動に関連する脳内領域が頭頂連合野のAIP野と腹側運動前野F5(図1)に存在することが、サルを用いた実験で明らかになっている。これらの領域間には解剖学的に結合が知られ、いずれの領域にも物体をつかむときに反応するニューロンが記

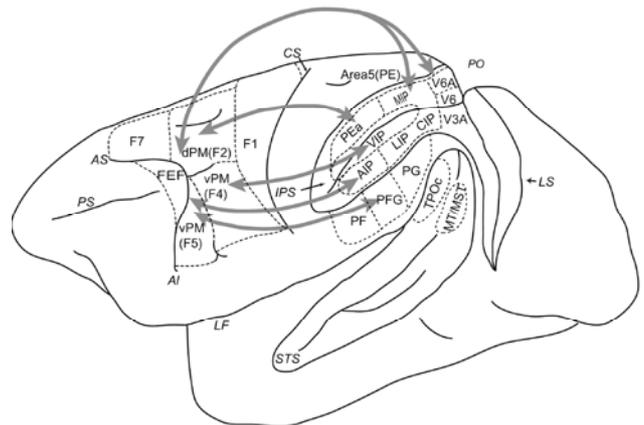


図1 身体感覚に関わる頭頂葉

AS AI: 弓状溝 PS: 主溝 CS: 中心溝 STS: 上側頭溝 IPS: 頭頂間溝 LS: 月状溝 vPM: 腹側運動前野 dPM: 背側運動前野 VIP: 腹側頭頂間溝領域 AIP: 前頭頂間溝領域 IPS, STS, LSのそれぞれの脳溝は広げて表してある。(村田ら2006電子情報学会技術報告より許諾転載 文献25)

録される。さらにこれらのニューロンには、運動の信号のみ持つタイプや物体を注視したときの視覚の反応を示すタイプが認められる。

このうちAIP野は村田らによって、視覚反応が物体の3次元的な特徴(形、大きさ、傾き)に対して反応選択性を示すことが明らかにされている。AIPでは、物体についての3次元特徴と、運動の要素とマッチングしていると考えられる²⁾。一方、F5はRizzolattiらのグループが手操作運動に関連するニューロン活動を見つけた領域で、いろいろな手の運動のパターンに反応選択性を示すので、手の運動のポキャプラーを持っていると彼らは述べている³⁾。我々は、AIP野との違いを明らかにするためにF5においても、AIP野と同じ課題で研究を行った²⁸⁾。その結果、3次元物体を注視して反応するニューロンが記録された。ただし、AIP野とは異なり、F5の物体を注視したときに活動するニューロンの反応は、物体の特徴ではなくそれをつかむときの手の形に選択性を持った。また、AIP野よりも多くのニューロンで、暗室内で運動に先行した活動を示すものが多く見つかった⁴⁾。以上のことから、視覚領野で処理された3次元の視覚情報は、AIP野経由でF5に送られる。F5では物体の3次元的な特徴に基づいた運動のプログラムの選択が行われると解釈される⁵⁾。また、AIP野での運動の信号は、このF5からの遠心性コピーとして考えられ、出力された運動のプログラムをもとに自己の運動のモニターを行っていると考えられる⁶⁾。こうした結果は、子供の発達段階におけるアフォーダンス獲得の計算論的モデルにもいかされている²⁶⁾。

3. 感覚フィードバックと身体感覚

運動制御のためのもう一つの感覚情報として、感覚フィードバックがある。頭頂連合野という場所は、視覚情報のみならず、体性感覚の入力が同時に入ってきているニューロンが見つかる場所であり、フィードバックをもとにした運動の制御において大変重要な位置にあると考えられる。先述のAIP野においても、視覚入力を受けているニューロンが、物体を見ているだけでは反応しないことがわかっている²⁾。これらのニューロンは、ある物体をつかむときにだけ反応するので、運動している手の視覚像に反応していると推測された。そこで、我々は手の運動の視覚フィードバックに反応するニューロン活動が実際にあるかどうか調べる実験を現在おこなっている。サルには自分の手は直接に見えないようにして、サルの手の運動をビデオカメラで撮影した。そして、サルの前のモニターにカ

メラからの映像を呈示し、サルがそれを見ながら物体をつかむ手操作運動課題、手を動かさずにモニター上の同じ手の運動の動画だけを注視する課題を設定し、頭頂葉のPFG野から単一ニューロン活動を記録した。その結果、PFG野の手の運動に関連して活動するニューロンが、物体像には反応せず、手の運動の動画に反応することが明らかになった。このような視覚反応は、運動の要素を持つニューロンでも見つかっており、先に述べたように運動の遠心性コピーと実際の視覚フィードバックを比較する役目があると考えられる^{7) 10)}。

実は、このPFG野にはミラーニューロンが存在することが明らかになっている²⁵⁾。もともとミラーニューロンはRizzolattiのグループによって、腹側運動前野のF5から記録され¹⁶⁾。他者の動作を観察しているときに反応し自ら同じ動作をするときにも反応するニューロンである。我々の研究では、先の視覚フィードバックに関わる頭頂葉のニューロンの多くが、ミラーニューロンとしての性質も持つことが明らかになった¹¹⁾。このことから、PFG野のミラーニューロンが自己の運動の視覚フィードバックに関わっていることが考えられる。発達の過程ではこうした感覚運動制御のシステムにおいて、視覚フィードバックとして働くとともに、運動のプログラムと動作の視覚表現が強く結びつき、視覚表現から運動のプログラムが立ち上がるミラーニューロンが形成されたのではないかと考えられる^{9) 10)}。

下頭頂葉では視覚フィードバックの他に、関節の動きなどの体性感覚のフィードバックも入ってきている。視覚フィードバック、体性感覚フィードバック、遠心性コピーの三つの要素は、自己の運動の認識にとっては重要で¹⁰⁾、これらが頭頂葉内で運動に伴い時間的な同時性をもって照合されることが考えられる。こうした感覚フィードバックと遠心性コピーの間に不一致がおきたときには自己の身体意識が崩れてしまうことが知られている²⁰⁾。我々の研究では、こうした状況でニューロン活動がどのように変化するかを調べることにした。先述のモニター上に映る手の動きの視覚フィードバックが時間的遅延をもって見える状況で遠心性コピーや体性感覚とマッチングをとるような課題では、頭頂葉の活動に変化が起こることが示された¹¹⁾。実際、縁上回の破壊された症例では、ビデオモニターに映った手の動きが、実際の自分の手の動きと同じような動作の場合、自分の動作か他人の動作か区別できなくな

ることが報告されている^{1,2)}。体性感覚と視覚フィードバック，それに加えて遠心性コピーの3者の照合によって運動感覚が意識され，運動の主体が誰であるか認識され，ひいては自己と他者の区別へと結びつく⁸⁾。こうした自己の運動の認識システムは，自己の運動を常にモニターしながら，ボディーイメージの獲得にも関わるのではないかと推測される^{1,3)}。頭頂葉では，道具使用中のニューロンの視覚受容野が，拡大することが知られており^{1,4)}，拡張されたボディーイメージの神経基盤として考えられる。これも，先の3つの要素の統合の結果であることが示唆される。

運動制御において、内部モデルは以前から計算論において小脳モデルとして考えられていたが²³⁾，大脳皮質のいくつかの領域においても，内部モデルを考えに入れることが可能であると考えられる。さらに，自己と他者の運動を区別することは，模倣やコミュニケーションにとっても重要である^{1,5)}。模倣や自他の区別が，コミュニケーションの能力へ発展していくその神経基盤として頭頂葉の関与が考えられる^{1,7) 2,1)}。自己と他者の区別のメカニズムについて，運動制御システムと共有した内部モデルを基にする考えは，ロボティクスで現在議論されている身体性や自他の区別を自己創発的に獲得しうるモデル構築に重要な示唆を与える。

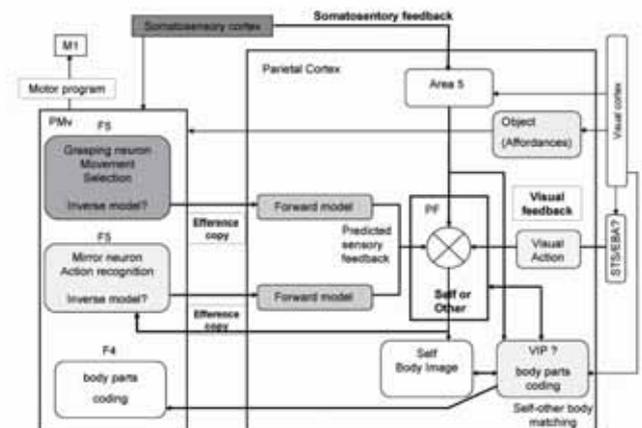
4. 他者の身体の脳内表現

以上述べたように，脳内においては，頭頂連合野と運動前野が自己の身体の表象に深く関わっていると考えられる。頭頂葉のいくつかの領域には，多種感覚，たとえば視覚と体性感覚の統合したニューロン活動が知られている。これらの領域のなかでたとえばVIP野（図1）という領域は，自己の身体や身体周辺の空間をコードしていると考えられる。この領域のニューロンは，主に顔に対する体性感覚刺激に反応するが，同時にその体性感覚の受容野に一致して，そのすぐ近傍の空間に視覚受容野を持つ¹⁸⁾。このような反応は，自己の身体部位中心座標系の表現と言い換えることもできる。

ところで，自己の身体の表現の他に，脳内においては他者の身体の表現も必要であると思われる。他者の動作認識や自他の区別，他者の模倣などの能力には，自己だけでなく他者の身体を認識する必要がある。実は現在のところ他者の身体の表現はいかなるメカニ

ズムで脳内に表現されているかは明かではない。Decetyらは，自己と他者の身体の表現は，共通した脳領域が関わっていると示唆している⁸⁾。また，最近，他者の他人が身体を触るのを観察すると，まるで自分がさわられているように感じる事例が報告されている^{1,9)}。

我々の研究室では，他者の身体の部位の認識に自己の身体のマップがどのように関わっているかを現在調べている²²⁾。この研究では，実験者がサルの前に対面して座り，その身体を触ったり，その身体周辺の空間に視覚刺激を出して，それをサルが観察したときのVIPの多種感覚ニューロンを記録した。その結果，VIP野の前方の部分には，顔だけでなく手や体幹に視覚と体性感覚受容野を持つニューロンが少なからず認められ，確かに自己身体部位の座標系を表現していると考えられた。さらに，これらのニューロンのなかに対面した実験者の身体部位に，視覚刺激を提示されると，活動するものがあつた。この視覚受容野の位置は，多種感覚ニューロンのサルの身体の上の受容野と同じ部位にあつたが，サル自身の受容野と左右がミラーイメージになっていた。つまりサルの右の顔に多種感覚受容野があつた場合，対面する実験者の左の顔の視覚受容野が認められた。このことは，他者の身体像コーディングが自己身体像と同じ領域で起こっていることを示すとともに，他者の身体の認識には自己の身体像を参照して用いていることが示唆される。子供では，鏡像模倣（左右がミラーイメージの模倣）の方が解剖模倣（左右が一致した模倣）よりも発達のより早い段階で出てくることが知られている。このことの神経生理学的メカニズムを説明する一つのデータと考えられる。また，工学的には，模倣において他者の身体像をいかに脳内に表現しているか問題となっている。他者身体を認識する場合に，自己の身体マップを参照するモデルの構築，あるいは自他の身体像を重ね合わせる場合



のモデル構築に重要な示唆を与えると考えられる。

5. まとめ

本報告では、脳内における自己と他者の区別、認識のメカニズムについて我々の研究の成果を報告した。頭頂連合野と運動前野のネットワークは、感覚運動制御に関わる機能があるが、このシステムは運動を制御するだけでなく、内部モデルのようなメカニズムを介して、遠心性コピーと感覚フィードバックを統合し、運動の主体の認識や身体像の構築に関与すると考えられる。ミラーニューロンも、もともと自己の身体の視覚像に反応し、運動と視覚の表現の統合が起こったものと推測される。内部モデルを基にした考えは、他者の模倣や心をシミュレーションに関わるミラーニューロンのモデル構築に重要な示唆を与える²⁷⁾。また、他者の身体像は、脳内では未だどのようにコードされているかわかっていないが、自己の身体像を使って、それを参照して認識を行う可能性が示唆される。こうしたことは生理学的問題のみならず、他者認識の工学的モデルの構築にも重要であると考えられる。

文 献

- [1] Castiello U, Bonfiglioli C and Bennett K. Prehension movements and perceived object depth structure. *Percept Psychophys* 60: 662-672., 1998.
- [2] Murata A, Gallese V, Luppino G, Kaseda M and Sakata H. Selectivity for the shape, size, and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AIP. *J Neurophysiol* 83: 2580-2601, 2000.
- [3] Rizzolatti, G., Camarda, R., Fogassi, L., Gentilucci, M., Luppino, G. and Matelli, M. Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. II. Area F5 and the control of distal movements, *Exp Brain Res*, Vol.71, No.3, pp.491-507, 1988
- [4] Raos, V., Umilta, M-A., Murata, A., Fogassi, L. & Gallese V. Functional properties of grasping-related neurons in ventral premotor area F5 of the Macaque monkey. *J Neurophysiol*. 95(2).709-729, 2006
- [5] Sakata H, Taira M, Kusunoki M, Murata A and Tanaka Y. The TINS Lecture. The parietal association cortex in depth perception and visual control of hand action [see comments]. *Trends Neurosci* 20: 350-357, 1997.
- [6] 村田 哲 腹側運動前野と手の空間的運動制御 *神経進歩* 42巻1号 49-58 1998
- [7] Murata, A. Self and others representation in the parietal cortex based on sense of body JPS(J Psysiol Science) Vol. 56 Suppl. S170 The proceedings of the 83rd annual meeting, 2006
- [8] Decety, J. and Sommerville, J. A. Shared representations between self and other: a social cognitive neuroscience view, *Trends Cogn Sci*, Vol.7, No.12, pp.527-533, 2003
- [9] Keysers, C. and Perrett, D. I. Demystifying social cognition: a Hebbian perspective, *Trends Cogn Sci*, Vol.8, No.11, pp.501-7, 2004
- [10] Murata, A. Representation of bodily self in the multimodal parieto-premotor network : Representation and Brain Funahsahi, S. ed., Springer Verlag (inprint)
- [11] 村田 哲 模倣の神経回路と自他の区別, *バイオメカニズム学会誌*, Vol.29, No.1, pp.14-19 2005
- [12] Sirigu, A., Daprati, E., Pradat-Diehl, P., Franck, N. and Jeannerod, M. Perception of self-generated movement following left parietal lesion, *Brain*, Vol.122 (Pt 10), pp.1867-74, 1999
- [13] 村田 哲 ミラーニューロンとボディイメージ 21世紀の科学をつくる 脳の謎に挑む 第4回 数理科学, Vol. 39, No.12, pp. 69-77 2001
- [14] Iriki, A., Tanaka, M. & Iwamura, Y.: Coding of modified body schema during tool use by macaque postcentral neurones. *Neuroreport*, 7, 2325-30, 1996
- [15] Meltzoff, A. N. and Decety, J. What imitation tells us about social cognition: a rapprochement between developmental psychology and cognitive neuroscience, *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, Vol.358, No.1431, pp.491-500 2003
- [16] Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L. and Rizzolatti, G. Action recognition in the premotor cortex, *Brain*, Vol.119, No. Pt 2 (pp.593-609, 1996
- [17] 村田 哲, 神代真里 サル運動前野のミラーニューロンと Broca 野の機能, *神経進歩*, Vol.47, No.5, pp.684-693, 2003
- [18] Colby CL, Duhamel JR, Goldberg ME Ventral intraparietal area of the macaque: anatomic location and visual response properties. *J Neurophysiol* 69: 902-914 , 1993
- [19] Blakemore SJ, Bristow D, Bird G, Frith C, and Ward J. Somatosensory activations during the observation of touch and a case of vision-touch synaesthesia. *Brain* 128: 1571-1583, 2005.
- [20] Shimada S, Hiraki K, Oda I The parietal role in the sense of self-ownership with temporal discrepancy between visual and proprioceptive feedbacks. *Neuroimage* 24: 1225-1232, 2005
- [21] 村田 哲 ミラーニューロンの明らかにしたもの : 運動制御から認知機能へ *日本神経回路学会誌* Vol.12, No.1: 52-60, 2005
- [22] 石田裕昭 村田 哲 サル頭頂葉の視覚 - 触覚バイモダルニューロンによる他者感覚 第19回自律分散システム・シンポジウム資料 1-4 2007
- [23] Wolpert DM, Doya K, Kawato M (2003) A unifying computational framework for motor control and social interaction. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 358: 593-602
- [24] 村田 哲 石田裕昭 招待講演 自己と他者の身体の脳内表現 *電気通信学会技術研究報告書* Vol.106 No.410: 41-44 2006
- [25] Fogassi L, Ferrari PF, Gesierich B, Rozzi S, Chersi F and Rizzolatti G Parietal lobe: from action organization to intention understanding. *Science* 308: 662-667 2005
- [26] Oztop E, Imamizu H, Cheng G and Kawato M A computational model of anterior intraparietal (AIP) neurons *Nuerocomputing* 69 (10-12) 1354-1361 2006
- [27] Oztop E, Kawato M, and Arbib M. Mirror neurons and imitation: A computationally guided review. *Neural Netw* 19: 254-271, 2006.
- [28] Murata A, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V, Raos V, Rizzolatti G Object representation in the ventral premotor cortex (area F5) of the monkey. *J Neurophysiol* 78: 2226-2230 , 1997

タスク環境に適応するための行為の能動的学習過程の構成論的解明

有江 浩明, 菅野 重樹
早稲田大学理工学術院

谷 淳
理化学研究所脳科学総合研究センター

I. はじめに

我々人間は試行錯誤を繰り返す中で、自らの経験を通して、道具の使用方法や物体操作などの様々な運動スキルを獲得してゆく。これらのスキルを獲得する方法を考える場合、獲得されたスキルの組み合わせ可能性という点が重要となってくる。

もしロボットがある特定の環境のなかで、決められた作業のみを繰り返し行う場合、ロボットはその1つの運動スキーマを覚えるだけでよい。しかし、常に変化し続ける動的な環境におかれたロボットがさまざまなタスクを行うことを考えた場合、複数の運動スキーマを覚える必要がある。またこの場合、変化し続ける環境に適応し、目的となるタスクを遂行するためには、さまざまな運動スキーマを有機的に組み合わせる必要がある。例えばコップに入っている水を飲む動作は、コップに手を伸ばし、コップをつかみ、口元までコップを持ってくるという一連の運動スキーマの組み合わせであると考えることができる。このように、それぞれの運動スキーマは、コップに入っている水を飲むという与えられた目標を達成するための構成要素として組み合わせる用いられる。

このように全体の行動シーケンスを再利用可能な構成単位に分解するという考え方は、Arbibらによって運動スキーマ理論として提案されている[1]。しかし、我々は、運動スキーマを明確に定義され切り分けられるものではなく、その時々状況に応じて適応的に修正して用いられる柔軟なものとして獲得されているのではないかと考えている。例えば、対象物をつかむという運動スキーマについて考えてみると、それは対象物の形状や置かれている位置の変化など様々な状況において適応的に適用可能であることが求められる。したがってこれらの運動スキーマの学習には汎化という能力が必要となる。さらに、これらの運動スキーマを組み合わせる行動を生成する場合、Luriaらが[2]のなかで”キネティック・メロディー”と例えたように、そのコンテキストも考慮することが重要となる。例えば、コップをつかむという運動スキーマは、目標を達成するためにその後続く次の運動スキーマによって影響を受ける。より具体的にいえば、コップの中の水を飲むためにつかむ場合と、コップを洗うためにつかむ場合とではつかみ方が変わる。したがって、目標となる意図をもとにコンテキストを踏まえて全体の行動を生成することで、生物のような滑らかな行動を生成することが可能となると考えられる。ここで、有機的に組み合わせることができる運動スキーマをどのように学習過程で獲得するのかという点が問題となる。

我々は脳科学の観点から、このような組み合わせ可能な運動スキーマは、センサ・モータの軌跡を繰り返し学習することにより Inferior Parietal Lobe (IPL) に形成されるのではないかと仮定している。この仮定は伊藤らが[3]で指摘していることを参考にしている。それは、外界のモデルは

まず Parietal Cortex に記憶され、その後、徐々に小脳に定着してゆくというものである。従来、Parietal Cortex は多種感覚入力統合・連想において重要な役割を果たす部位であると考えられていた[4], [5]。しかしながら、近年の神経心理学の研究では、観念運動失行症や観念失行症などの失行症において IPL が運動スキル、特に物体操作における運動スキーマの表現に関連しているのではないかと指摘されている[6], [7]。そこで、我々はこの分野が内部モデルの役割を担っており、運動行為の結果として引き起こされるセンサ入力の予測をしているのではないかとこの仮定をおいている。さらに、IPL はミラーニューロン[8]で知られている Ventral Premotor (PMv) と密接な相互作用を行うことで、目標を持った行為の生成と認識も行っているのではないかと考えている[9]。

この数年の間、我々は IPL と PMv のインタラクションにより有機的に組み合わせ可能な構造がどのように獲得されるのかという問題について研究を行ってきた。その成果の一つとして我々は Recurrent Neural Network with Parametric Biases (RNNPB)[10], [11] というモデルを提案している。このモデルでは Recurrent Neural Network (RNN) を用いているが、Parametric Biases (PBs) の値によってセンサ・モータシーケンスをパラメータによって表現することで複数の順モデルを RNN に覚えさせることができる。これはすなわち、RNN の順ダイナミクスを力学系の分岐パラメータにあたる PB の値によって変更することができるというものである。

この PB の値は運動を生成する場合にも、運動の認識にも用いることができ、運動行為の目標に対応すると考えている。運動を生成する場合は、その目標に対応する PB ベクトルを設定し RNN の順モデルを用いることで、目標までのセンサ入力の時系列データを予測することができる。ここで生物学的モデルとの関係を考えてみると、PB ベクトルの値は PMv によって設定され、IPL に対応する RNN による順モデルはセンサ入力の値を予測していると考えている。この IPL によって予測されるセンサ入力には、手足の姿勢などの自己受容感覚も含まれている。したがって、この手足の姿勢の時間的な変化に関する情報が M1 と小脳に送られ、そこで逆モデルを用いた計算を行うことでその軌跡を生成するための運動指令に変換されるのではないかと考えている。

つぎに運動の認識に関して、他者の運動行為の目的の認識は自身の順モデルを使い仮想的に生成したセンサ入力の軌跡と、観測して得られた他者の軌跡とを比較しているのではないかと考えている[10], [12]。RNNPB を用いたモデルにおいて、センサ入力の軌跡が得られたとすると、その軌跡を予測する際の誤差を最小化する PB ベクトルの値を繰り返し計算を行うことで求めることができる。予測計算の際に PB ベクトルによって目的を表していたように、観測された軌跡から事後計算された PB ベクトルの値は観測

した他者の運動の目的をあらわしていると考えられる。

今年度はこれまでのRNNを用いたモデルの拡張を行った。その中の研究のひとつとして、PBベクトルの値の事後計算とRNNPBの順計算をリアルタイムに行うことで、環境とのインタラクションを通して、その文脈に合わせて動的に行動を切り替えられることを示した[13]。また、行動を切り替えるのにPBベクトルを用いるよりもさらに単純な方法として、RNNの初期値感性を利用して、ひとつのContinuous Recurrent Neural Network(CTRNN)に複数の目的行動を埋め込むことを示した[14]。さらに、ロボットを用いた実験によって、下層の時定数の小さいニューラルネットに運動スキーマを自己組織化し、上層の時定数の大きいニューラルネットがそれらを用いて行動を生成するというモデルの検証を行った[15]。これらの実験の解析から、様々なセンサ-モータ情報を学習させることにより、汎化された有機的に組み合わせ可能な構造が、階層構造の中に獲得されることが確認された。

さらに新たな試みのひとつとして、運動スキーマの学習に能動的な探索行動を導入するモデルを提案している。以下ではこの試みについて詳しく述べる。探索的な学習においては、Basal Ganglia(BG)が重要な役割を果たしているという指摘がある[16]。しかしながら、BGは強化学習のようなオンライン学習に重要な役割を果たしていると考えられているが、長期間にわたり保持される運動スキーマの学習において、運動スキルがBGから脳の他の領域へ移って定着するのかBGに残るのかは断定されていない。いくつかの神経心理学の研究[6], [7], [2], [17]によると物体操作スキル、特に道具を使用したスキルについては、初期の段階ではオンライン学習によりBGに獲得され、睡眠時のオフライン学習によって徐々にIPLに定着してゆくのではないかと考えられている。さらに、IPLに定着してゆくと同時に、PMvに表現されていると仮定される、行動の目的との関連付けも同時に起こるのではないかと考えられる。人間の脳の仕組みに関するこれらの仮定から、本稿では、一時的に記憶された探索行動によって得られた経験から、構造化された運動スキルを徐々に獲得して定着して行く過程に関してモデルを提案する。

このモデルを検証するに当たり、我々は実機のロボットを用いる。その理由として、提案するアルゴリズムがシミュレータのような理想的な環境だけでなく、実際の環境でも適用可能であるということを示すことが挙げられる。しかしながら、モデルの中の多数のパラメータを適切に設定するためには、試行錯誤的な実験が必要となり、実機のロボットを用いることによる制限もある。したがって、長時間の探索的な学習を行う実験を、実機のロボットで行うにはそれに耐えうるだけの仕様を満たしたロボットが必要となる。そこで、モータと歯車を組み合わせたロボットではなく、よりやわらかい動きが可能な各関節に弾性を備えたワイヤ駆動式のロボットの開発を行っている。

以下の章ではまず我々の提案するモデルについて説明し、ニューラルネットを用いたモデルの実装について述べる。また、現在得られている結果として、提案するモデルの一部を用いたシミュレーションと開発したロボットについて述べる。

II. 生物学的モデル

ここでは、我々の提案する脳科学の知見に基づいたモデルについて詳しく述べる。図1に示すように提案するモデルは2つの部分によって構成されている。まず1つはPMv-IPL-M1ネットワークであり、この部分は目的をもった行動の認識・生成を行うミラーシステムである。従来の研究では、この部分を教師データを用いて学習させる手法を用いてきた[12], [13], [14]。

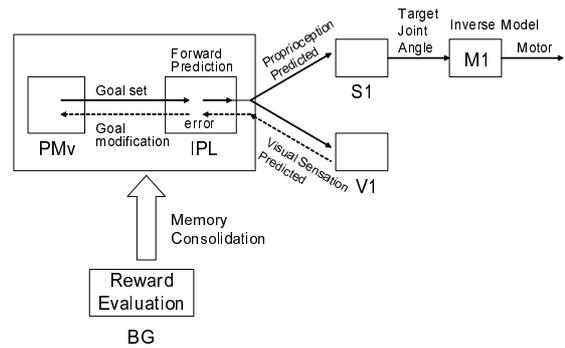


Fig. 1. brain model

このモデルにおいて行動の生成を行う場合、PMvによって目標となる情報が生成され、これが順モデルの役割を担っているIPLの内部状態(PBベクトルの値やRNNのコンテキストニューロンの値)として設定される。そして、IPLによって感覚入力情報の時系列データが予測され、それがPrimary Sensor(S1)に伝達され、さらに各関節の角度を表現するように変換された情報がM1と小脳に送られることで、対象とする運動を行うための運動指令が生成される。またそれと同時に、IPLでは視覚情報の予測も行い、V1のような初期の視覚エリアにおける実際の入力データとの比較を行う。これらの予測した情報と実際の感覚入力との誤差を常に計算し、PMvへ逆伝播することで誤差を小さくするように内部状態の再設定を行う。この内部状態の再設定を行うことで、環境中でのコンテキストの変化に適応した行動生成が可能となる[13]。

次にこのモデルを構成する2つ目の部分として、現在の行動によって得られる累積的な報酬を評価するBGに相当する部分がある。我々のモデルでは、BGは短期記憶の役割を担っており、より多くの報酬が得られた場合のセンサ・モータ情報を記憶している。ここで記憶しているパターンを教師データとして、オフライン学習によって徐々に前述のPMv-IPLに相当するネットワークにパターンを記憶させてゆく。これによって、ロボットの試行錯誤的な行動の中から、より多くの報酬が得られる様々な運動パターンがPMv-IPLに相当するネットワークの中に獲得されることが期待される。

この2つの部分からなるモデルを作成する前に、それぞれの部分について検証を行ったので、本稿ではそれについて報告する。まず、BG-IPLのモデルに関しては、強化学習の枠組みを用いて、より多く報酬が得られる行動がIPLに相当する部分に徐々に定着してゆく過程を、動力学シミュレーションを用いて確認した。また、実機のロボットによる実験を行うためにワイヤ駆動式のロボットを開発してお

り、これを制御する為に IPL-M1 のモデルを導入した。

III. BG-IPL インタラクシオンモデル

A. 提案モデル

本モデルで用いる Actor-Critic 法は TD 誤差を用いた強化学習法の一つである。図 2 に示すように、学習器は Actor と Critic と呼ばれる二つの部分で構成される。図中の $r(t)$

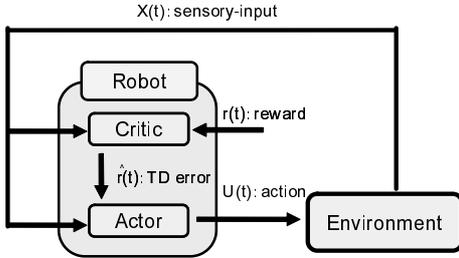


Fig. 2. Actor-Critic Model

は環境からの報酬、 $X(t)$ はロボットのセンサによって観測される状態量、 $U(t)$ はロボットの行動出力を表す。ロボットの行動は Actor によって決定され、Critic はその行動の良し悪しを評価し、Actor の方策を改善するのに必要となる TD 誤差を計算する。Critic は次式で定義される状態価値 $V(t)$ を予測するように学習を行う。ここで、状態価値 $V(t)$ は、ロボットがある状態に置かれたときに、現在の Actor が持っている方策によって行動した場合に、将来にわたって得られる報酬の減衰つき積分値を表している。

$$V(t) = \int_t^{\infty} \frac{1}{\tau} e^{-\frac{s-t}{\tau}} r(s) ds \quad (1)$$

この式から、TD 誤差は以下のように定義される。

$$\hat{r}(t) = (1 - \frac{\Delta t}{\tau})V(t) + \frac{\Delta t}{\tau} r(t) - V(t-1) \quad (2)$$

ここで、TD 誤差が正の値になった場合、より多く報酬が得られたことを意味し、そのときの行動を学習することで Actor の方策を改善してゆく。

提案するモデルでは Actor と Critic を構成する学習器には CTRNN を用いる。ここで、CTRNN のコンテキストニューロンの値は学習時に適切な内部状態を形成するように自己組織的に決定される。したがって、この内部状態を Actor と Critic とで共有することができるよう、一つの CTRNN に Actor と Critic を組み込むこととした。CTRNN の学習アルゴリズムには Back Propagation Through Time (BPTT) 学習法を用い、強化学習を行うために誤差の伝播方法を変更した。以下にその手順を示す。

- 1) Critic の出力 $V(t+1)$ と得られた報酬 $r(t)$ から式 2 によって TD 誤差を求める
- 2) Actor の方策の改善を行うために、BPTT の各ステップにおいて計算される CTRNN の出力ノード $U(t+1)$ の誤差信号に TD 誤差をかける
- 3) Critic が出力する状態価値の予測に対しては、TD 誤差を、BPTT の各ステップにおける CTRNN の出力ノード $V(t+1)$ の誤差信号とする

強化学習は試行錯誤を通して徐々に方策を改善してゆく学習方法であり、一回の試行ごとに追加学習を行う必要

がある。そこで、我々の提案するモデルでは BG の短期記憶の役割に相当する部分として、複数の試行における軌跡を記憶しておくデータベースを用いる。CTRNN の学習を行うときに、このデータベースに記憶された複数の試行のデータをあわせて学習を行うこととした。また、各試行の中で得られる報酬の合計値を計算し、過去の試行で得られた最大の報酬値と比較して優れているもののみをデータベースに記憶させている。

B. 振り子の倒立制御への適応

提案するアルゴリズムの検証を行うために、まず、1 自由度の振り子を倒立させる実験を行った。実験に用いた CTRNN の構成は隠れ層に 10 ノード、コンテキスト層に 3 ノードとし、入力に関節角度 $X(t)$ と現在のトルク $U(t)$ 、自身が予測した状態価値 $V(t)$ の 3 つを与え、CTRNN は 1 ステップ後のそれぞれの値を予測する。また、学習器に与えられる報酬は関節角度を θ として、 $r(t) = \{(1 - \cos(\theta(t)))/2\}^2$ とした。

このタスク設定では、学習器は振り子を長く倒立位置に維持するほど、より多くの報酬を得ることができる。したがって、倒立位置付近で関節の回転速度を小さくすることが重要になるが、学習器の入力には回転速度が含まれていない。したがって、学習器は入力に含まれる関節角度などの情報から、隠れ状態である回転速度を推測する必要がある。また、振り子に加えることの出来るトルクは $mgl/2$ より小さく設定されており、振り子が下にある状態から何度か勢いをつけて振り上げる必要がある。

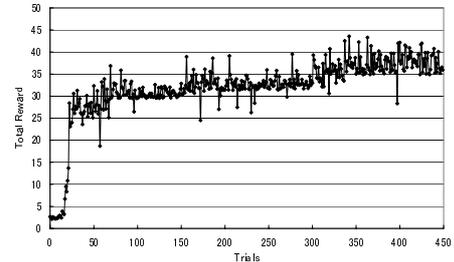


Fig. 3. Learning curve

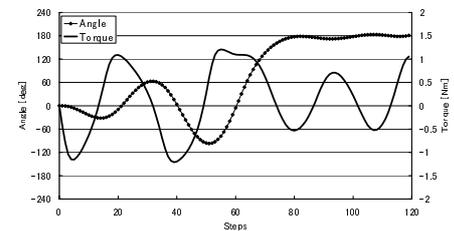


Fig. 4. Time course of system dynamics in trial 342

図 3 に各試行において得られた報酬の合計値の変化を示す。ここで、学習に用いているのは過去の試行と比較して優れているもののみであり、グラフの横軸である試行回数はこれらの試行のみを数えている。このグラフから、学習の初期では得られる報酬の合計値が約 2.5 であるが、最初の 30 回の試行の中で、20 以上の報酬が得られるよう方策が改善されていることがわかる。また、342 回目の試

行で倒立に成功したとき関節の角度とトルクの変化を図4に示す。関節角度の軌跡を見ると、振り子を左右に振り、勢いをつけてから振り上げ、倒立位置に到達していることがわかる。また、CTRNNの内部状態であるコンテキストニューロンの挙動に、振り子の回転速度と同期したものが見られ、これによって入力に陽には含まれない情報を推測し、タスクを遂行できていることが確認された。

IV. IPL-M1 インタラクシオンモデル

本研究で提案するモデルを実機のロボットを用いて検証するために、新たに人型の上半身を備えたロボットの開発を行っている。提案するモデルではロボットの能動的な試行錯誤をとおして行動を学習してゆく枠組みを提案している。したがって、実機のロボットで実験を行う場合、人の幼児のように、探索行動を行っている中で環境との接触や自身の体との衝突などが起こりうる。

これらの接触・衝突に対応できるよう、ロボットアームの各関節には柔軟性を供えている必要がある。そこで、我々はワイヤ拮抗駆動式の機構を採用し、ワイヤ巻取り部にバネを組み込むことで柔軟な関節を開発した。各関節は拮抗する2本のワイヤによって駆動されており、対応するバネの伸展長をPID制御することでワイヤ張力を制御している。これにより、もしもアームに外力が加えられても、バネがその力を吸収することで、外力にあわせた動きが生成される。

しかしながら、ワイヤ駆動方式を採用したことによりワイヤの伸びや摩擦などの影響が大きく、非線形な特性となっているため関節にくわえられるトルクに対して単純なPID制御を行うと振動的になってしまう。そこで、IPL-M1モデルを参考に、CTRNNを用いた順・逆モデルを導入することで制御を行うシステムを開発している。今後はこの部分の実装を行いその特性を評価し、その後にはBM-PMvもでると野統合を行う予定である。



Fig. 5. tendon-driven robot

REFERENCES

- [1] M.A. Arbib. Perceptual structures and distributed motor control. In *Handbook of Physiology: The Nervous System, II. Motor Control*, pages 1448–1480. Cambridge, MA: MIT Press, 1981.
- [2] Luria A.R. *The Working Brain*. Penguin Books Ltd., 1973.
- [3] M. Ito. Bases and implications of learning in the cerebellum - adaptive control and internal model mechanism. *Progress in Brain Research*, 148:95–109, 2005.
- [4] C.L. Colby, J. Duhamel, and M.E. Goldberg. Ventral intraparietal area of the macaque: anatomic location and visual response properties. *Journal of Neurophysiology*, 69:902–914, 1993.
- [5] H. Sakata, M. Taira, A. Murata, and S. Mine. Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey. *Cereb Cortex*, 5:429–438, 1995.
- [6] H. Liepmann. Apraxie. *Erg ges Med*, 1:516–543, 1920.
- [7] K.M. Heilman. Ideational apraxia - a re-definition. *Brain*, 96:861–864, 1973.
- [8] G. Rizzolatti, L. Fadiga, V. Gallese, and L. Fogassi. Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, 3:131–141, 1996.
- [9] L. Fogassi, P.F. Ferrari, B. Gesierich B, S. Rozzi, F. Chersi F., and G. Rizzolatti. Parietal lobe: from action organization to intention understanding. *Science*, 308:662–667, 2005.
- [10] J. Tani and M. Ito. Self-organization of behavioral primitives as multiple attractor dynamics: a robot experiment. *IEEE Trans. on Sys. Man and Cybern. Part A*, 33(4):481–488, 2003.
- [11] J. Tani, M. Ito, and Y. Sugita. Self-organization of distributedly represented multiple behavior schemata in a mirror system: reviews of robot experiments using RNNPB. *Neural Networks*, 17:1273–1289, 2004.
- [12] M. Ito and J. Tani. On-line imitative interaction with a humanoid robot using a dynamic neural network model of a mirror system. *Adaptive Behavior*, 12(2):93–114, 2004.
- [13] M. Ito, K. Noda, Y. Hoshino, and J. Tani. Dynamic and interactive generation of object handling behaviors by a small humanoid robot using a dynamic neural network model. *Neural Networks*, 19:323–337, 2006.
- [14] R. Nishimoto. *Learning to Generate Combinatorial Action Sequences Utilizing the Initial Sensitivity of Deterministic Dynamical Systems*. PhD thesis, PhD thesis, Graduate School of Arts and Sciences, University of Tokyo, 2007.
- [15] R. Paine and J. Tani. How hierarchical control self-organizes in artificial adaptive systems. *Adaptive Behavior*, 13(3):211–225, 2005.
- [16] K. Doya, K. Samejima, K. Katagiri, and M. Kawato. Multiple model-based reinforcement learning. *Neural Computation*, 14:1347–1369, 2002.
- [17] N. Geschwind and E.A. Kaplan. Human cerebral disconnection syndromes. *Neurology*, 12:675–685, 1962.

B 班研究活動報告

京都大学工学研究科 航空宇宙工学専攻 土屋和雄

I. 研究計画

動物は、冗長で複雑な筋骨格系を巧みに協調して、多様に变化する環境の中で適応的な歩行運動を行っている。従来、バイオメカニクスでは、協調的な骨格運動における筋肉の役割を力学的に検討してきた。また、一方、運動神経生理学では、運動に関する神経細胞の活動の導出記録を行うと共に、その神経細胞活動の運動の実行における機能的役割を動物実験にもとづいて評価してきた。動物の巧みな運動は、筋骨格系と脳神経系の動的な相互作用の中で創発的に形成される。本研究グループでは、動物の歩行運動、特に環境変動に対応した適応的歩行運動パターンの選択と実時間形成のメカニズムの解明を目的として、運動生理学研究を行う生物学研究者とバイオメカニクス研究を行う工学研究者との共同研究を行う(図1)。生物学研究者は、ヒト、サル、ネコ、ラット等を対象として、歩行運動に関する神経細胞の活動記録と共に、その運動の実行における役割を動物実験に基づいて検討する。一方、工学研究者は、動物の筋骨格構造の解剖学的数理モデルと、神経生理学的知見に基づく歩行神経制御系の数理モデルをもとに神経筋骨格力学系を構成し、歩行運動をシミュレートし、運動神経生理学実験結果との比較を行うことによって、神経細胞の適応的運動生成における役割を構成論的に解明する。そして、これらの共同研究をとおして、バイオメカニクスと神経生理学を統合した新しい研究分野「システムバイオメカニクス」を開拓していくことを目標とする。更に、新しいロボティクス「バイオロボティクス」の構築、人類学およびリハビリテーションへの応用をめざす。ここでは、平成18年度に行われた代表的な研究を紹介する。尚、詳細な研究成果についてはB01, B02, B03 班の報告を参照されたい。

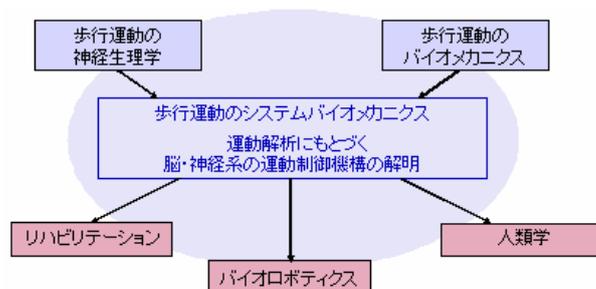


Fig. 1. B 班研究計画

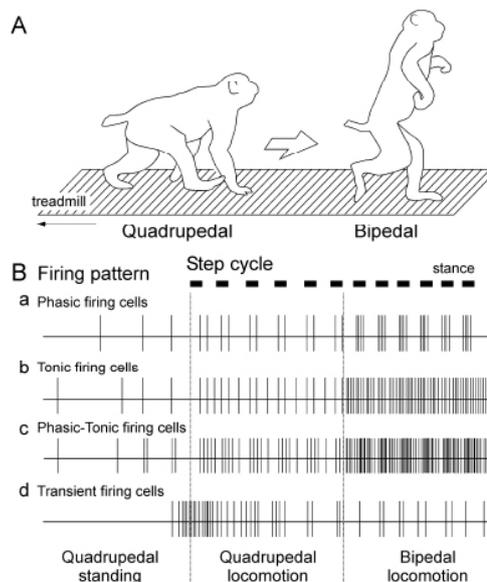


Fig. 2. 歩行行動における皮質運動領域の神経細胞活動

II. 歩行運動における大脳皮質運動領域の機能的役割の解明

霊長類において、前頭葉の大脳皮質運動領域は脳幹や脊髄に豊富な神経線維を投射する。手や指の運動において大脳皮質運動領域は機能的に一次運動野(M1)、補足運動野(SMA)、そして運動前野(PM)に分類されている。本研究では、歩行行動の実行に際しても、各々の運動領域は特有の機能を果たすか否かを評価することを行った。実験には無拘束でトレッドミル上の歩行を訓練した2頭のマカクザルを用い、以下の検討を行った(図2)。(1)トレッドミル歩行において各々の大脳皮質運動領域から神経細胞の活動を記録し、それらの神経細胞が特有の発射特性を持つか否かを検討した。(2)その発射特性が四足から二足歩行への移行に伴いどの様に変化するかを解析した。(3)GABA_A受容体の作動薬であるムシモールを皮質運動領域に微量注入し、各々の領域に特異的な歩行障害が誘発されるか否かを検討した。

起立時及び歩行時において記録した神経細胞の発射活動は次の様にまとめられる：(1)歩行開始前には、殆どの細胞の発射頻度が低い。(2)歩行(四足及び二足)の開始に先行して一部の背側運動前野細胞が発射活動を示す。(3)一次運動野の細胞は主に歩行ステップと関連した律動的な発射活動を示す。(4)大多数の補足運動野細胞は持続的発射活動をする。(5)大多数の背側運動前野細胞は相動的あるいは相動的かつ持続的発射活動を示す。(6)何れの領域の神経細胞も四足歩行よりも二足歩行において高い発射頻度で活動した。

この研究は、霊長類の運動皮質における体幹/下肢領域の神経細胞が四足歩行や二足歩行の実行に寄与することを直接示した最初の研究であり、研究結果は、各々の皮質運動領域が特有の役割を持つ可能性を示唆する。すなわち、一次運動野は歩行時における対側下肢のリズム運動の調節に、補足運動野は姿勢制御に、そして、背側運動前野は姿勢と歩行(リズムカルな肢運動)の協調的制御に加え、歩

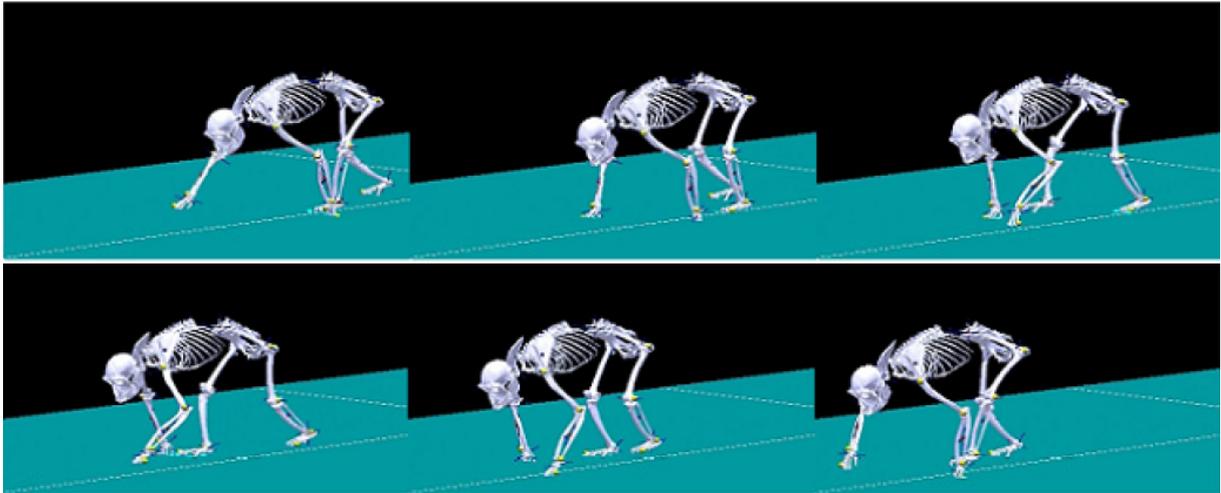


Fig. 4. ニホンザル四足歩行運動のシミュレーション結果

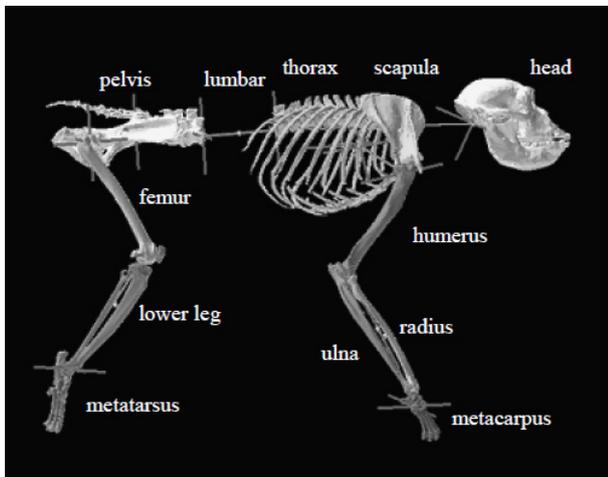


Fig. 3. ニホンザルの全身骨格モデル．前後肢は右側のみ表示している

行の開始にも寄与すると考えられる．さらに，二足歩行では四足歩行よりも強い大脳皮質活動が必要であると考えられる．

III. ニホンザルの神経筋骨格モデルの構築

本研究では，ニホンザル (*Macaca fuscata*) の歩行運動を対象とした筋骨格モデルを構築した．図 3 に構築した全身骨格モデルを示す．ニホンザルの全身骨格を，体幹部 4 節（頭部，胸郭，腰部，骨盤），前肢左右各 5 節（肩甲骨，上腕骨，尺骨，橈骨，手部），後肢左右各 3 節（大腿骨，脛骨，足部）の計 20 節から成る直鎖リンク系として表現した．体幹の関節は，それぞれ 3 軸の関節としてモデル化した．肩甲骨の運動は，モデル化の困難さから従来ほとんど考慮されて来なかったが，実際には歩行の推進力の生成にとって重要な要素であることが指摘されている．このため本研究では，胸郭面に沿って並進し，その面に垂直な軸まわりに回転する肩甲骨の自由度を 3 軸の回転関節でモデル化した．

また，ニホンザル新鮮屍体（オトナメス）の解剖を行い，特に四肢の筋について起始点，停止点，筋走行を確認するとともに，筋重量と平均筋線維長を計測し，その観察・計



Fig. 5. 床反力計を埋め込んだトレッドミル上を歩行するニホンザル

測結果を元に，骨格系に対する筋の幾何学的配置の数理モデル化を行った．筋走行は，起始点から停止点までを，必要に応じて経由点を介して結ぶ線分として定義した．これより筋力の作用方向を定義することができる．各筋が発揮する最大筋力は，その生理学的断面積に比例するものとした．生理学的断面積は，筋容積を平均筋線維長で除することによって求めた．各脚と体幹に対して歩行周期に一致する周期を持った振動子（CPG）が存在し，その位相が脚と体幹のキネマティクスをコードしていると仮定して神経系モデルを構築した．この CPG からの指令に基づいて，各関節のトルクを PD フィードバック制御則により与え，歩行運動の生成を行う．振動子の位相は，接地のタイミングに基づいてリセットされ，支持脚相を開始する．また四肢間の協調的な運動を実現するため，振動子の位相に適切な相互作用を仮定した（図 4）．

一方，時速 3km/h のトレッドミル上を四足・二足歩行するニホンザルの身体運動を，計 4 台のデジタルビデオカメラを用いて同期撮影した．そして身体に貼付した片側 8 個の標点（第五中足骨頭，腓骨外顆，大腿骨外顆，大転子，肩峰，上腕骨外顆，尺骨茎状突起，第五中手骨頭）の位置をデジタイズし，その 3 次元位置の時系列データを求めた．更に，新たに床反力計を埋め込み可能なトレッドミルを製作し，歩行中のキネマティクスと床反力の同期計測を進めている（図 5）．

大脳皮質運動領域と姿勢・歩行の協調

中隼克己¹, 森大志², 稲瀬正彦¹, 柳原大³, 中里泰三⁴, 北澤茂⁴, 高草木薫⁵

1. 近畿大学・医学部・生理学第一講座
2. 山口大学・農学部・獣医生理学講座
3. 東京大学・大学院・総合文化研究科
4. 順天堂大学・医学部・生理学第一講座
5. 旭川医科大学・生理学講座・神経機能学分野

要旨;本研究では霊長類の大脳皮質運動領域がどの様に歩行の制御に関与するのかを解析した。実験には無拘束のマカクザルを用い、トレッドミル上の歩行運動時において大脳皮質運動領域から神経細胞の活動を導出・記録した。四足歩行では、一次運動野から記録できる多くの神経細胞に歩行サイクルに対応したリズムカルな発射活動が誘発されたが、補足運動野の神経細胞の多くは持続的な活動を示した。サルが四足から二足歩行へと歩容を変化した場合、両領域の神経細胞活動は著明に増加した。一方、背側運動前野における神経細胞の多くは持続的かつリズムカルな発射活動を示したが、一部の神経細胞は歩行開始に先行して一過性の強い発射活動を示した。一次運動野の下肢領域にムシモールを微量注入すると、反対側の下肢の運動不全麻痺が誘発された。しかし、ムシモールを対側の補足運動野・体幹/下肢領域に注入した場合、運動麻痺が顕著でないにも関わらず、歩行運動時の姿勢維持は困難となった。一方、背側運動前野にムシモールを注入すると、外界の変化に対応して運動を開始することが困難になった。これらの成績は、大脳皮質運動領域には、歩行行動に寄与する機能局在が存在することを示唆する。即ち、背側運動前野は歩行の開始、補足運動野は姿勢制御、そして、一次運動野は歩行時のリズムカルな運動に関与する可能性がある。各領域の神経細胞活動は、四足歩行よりも二足歩行で著明に増加したことから、(直立姿勢での)二足歩行は、より強い大脳皮質運動領域の活動を必要とすると考えられる。

キーワード :大脳皮質運動領域, 二足歩行と四足歩行, 姿勢制御, 大脳基底核, 脳幹, 脊髄

1. はじめに

運動制御という用語は、姿勢と運動の研究のみならず、姿勢と運動を支配する心と身体の機能に関する研究という意味をも包含する。“姿勢”は肢や体幹、そして、身体全体の姿勢は積極的な筋収縮により維持される。一方、“運動”はある姿勢から別の姿勢への移行によって実現される [1]。ダイナミックな姿勢変化を必要とする代表的な運動の一つが“歩行”である。歩行の開始には、重力に対抗して加重を維持し、かつ、移動させる必要がある。従って、ダイナミックな姿勢の変化は

目的とする運動の初期段階と考えられる。

姿勢と歩行の制御に関与する基本的神経機構は脳幹と脊髄に存在する[2]。ゆえに、大脳皮質や大脳辺縁系により駆動される適応的な歩行行動は脳幹や脊髄の活動を介して発現される共に、大脳基底核や小脳により調節される。大脳皮質は視覚により誘導される歩行の正確な足踏み動作の制御に関与する。実験的にネコの脳皮質に損傷を与えても平らかな床面での歩行動作は影響を受けない。しかし、梯子を歩く、あるいは、連続する障害物を踏み越えるというような高度の視覚と運動の協調機能を要するタスクは激しく障害される[3]。これら技能を要する歩行動作には大脳皮質運動野に存在する数多くの神経細胞に誘発される強い活動変化が必要である[4]。臨床的に、パーキンソン病では深刻な二足歩行の障害が出現することが知られている。典型的な症例では、患者は歩行の開始をためらい(すくみ足)、歩いたとしても前屈姿勢を伴った腕の振りの乏しい、ゆっくりとした歩行動作が観察される[5, 6]。しかし、このような歩行障害は視覚入力により改善することが知られている(逆説性歩行)。この歩行障害の改善は、視覚刺激によって頭頂葉と前頭葉の活動が亢進することによることが明らかにされた[7]。

霊長類において、前頭葉の大脳皮質運動領域は脳幹や脊髄に豊富な神経線維を投射する。手や指の運動において大脳皮質運動領域は機能的に一次運動野(M1)、補足運動野(SMA)、そして運動前野(PM)に分類されている。そこで、本研究では、歩行行動の実行に際しても、各々の運動領域には特有の機能を果たすか否かを評価することとした。実験には無拘束でトレッドミル上の歩行を訓練した2頭のマカクザルを用いた。最初に、トレッドミル歩行において各々の大脳皮質運動領域から神経細胞の活動を記録し、それらの神経細胞が特有の発射特性を持つか否かを検討した。加えて、その発射特性が四足から二足歩行への移行に伴いどの様に変化するかを解析した。次に、GABA_A受容体の作動薬であるムシモールを皮質運動領域に微量注入し、各々の領域に特異的な歩行障害が誘発されるか否かを検討した。本研究の成績に基づき、皮質下運動システムの制御における大脳皮質運動領域の機能的役割を姿勢と歩行の協調制御について考察する。

2. 研究の方法

実験には2頭のマカザルを用いた(体重 7.5 kg と 8.5 kg). 1996年に改定された Guide for the Care and Use of Laboratory Animals (NIH Guide)に基づいて全ての研究を遂行した. 研究では動物の苦痛と数を最小に留める様, 最大限努力した.

手術:手術前にドレッドミル上で四足歩行と二足歩行ができる様にサルを訓練した. ペントバルビツレート麻酔 (20mg/kg, 腹腔内投与) にて手術を施行した. 脳定位固定装置に頭部を固定し, 並列した2本のステンレス製パイプをアクリルレジンと金属ネジを用いて頭蓋骨に装着した. 次に皮質運動領域を覆うように chamber を装着し, 神経細胞活動の記録とムシモール注入に備えた.

大脳皮質神経細胞の記録:手術からの回復後, 自作のマイクロマニピュレータを用いてタングステン微小電極を一次運動野, 補足運動野, 背側運動前野の体幹/後肢領域に刺入した. そしてドレッドミル上での四足および二足歩行時における大脳皮質の神経細胞外活動を導出・記録した. 各々の実験の最後に, 皮質内微小電気刺激 (5.0-50 μ A, 333 Hz, 12-22 パルス) を加え, 神経細胞を記録した領域を確認した.

ムシモール注入:ムシモールの注入前に, 一次運動野, 補足運動野, 背側運動前野の体幹/後肢領域を, 皮質内微小電気刺激を用いて正確に同定した. GABA_A 受容体作動薬の一つであるムシモール (5.0~10.0 μ g/ μ l, 1.0~4.0 μ l) を, テフロンで被覆したタングステンワイヤーを貼り合わせたハミルトンマイクロシリジ (10 μ l) を用いて各々の領域に微量注入した. 注入の効果は, タングステンワイヤーにより記録できる神経細胞の自発発射活動の減少により確かめた. その後, サルをドレッドミル上で歩く様に誘導し, ムシモール注入前後の歩行姿勢を比較した.

3. 結果

3-1. 歩行運動時における大脳皮質神経細胞の発射特性

現在まで, サルの一次運動野, 補足運動野, 背側運動前野の体幹/後肢領域から 82 個の皮質細胞活動をドレッドミル上の四足歩行, または, 二足歩行時に記録した (図1A). そのうち 54 個の細胞が歩行タスクに関連する発射活動を示した. それらの歩行関連ニューロンの発射特性を解析するため, 対側下肢のサイクルタイムに関連した発射頻度ヒストグラムを作成した (図1B, C).

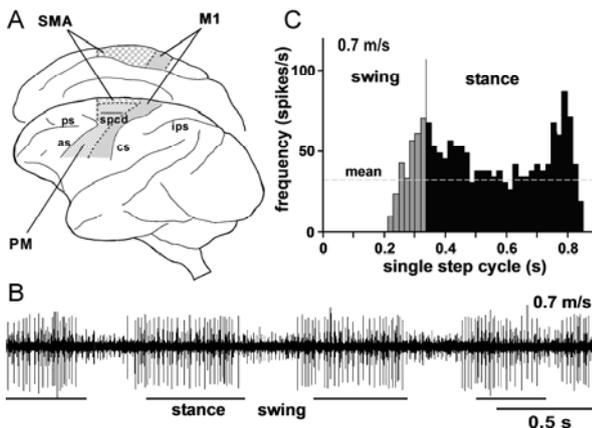


図1 歩行時における一次運動野細胞の活動

A. 大脳皮質の運動関連領域 B 四足歩行における右側の一次運動野の神経細胞活動. 発射活動は主に左下肢の着地相に対応している. C. 歩行のサイクルタイムに対応する神経細胞の発射ヒストグラム. 1 ステップサイクルを 50 等分のヒストグラムで示した. 着地相と遊脚相を各々黒と灰色のヒストグラムで示している cs; central sulcus, ps; principal sulcus, ips; intraparietal sulcus, spcd; superior precentral dimple, as; arcuate sulcus.

歩行開始前, 四足での起立時には, 全ての領域の神経細胞は散発的に発射していた. しかし, サルが歩行を開始し始めると, 大多数の神経細胞の発射頻度は増加した. 図2Bに示すように, 皮質細胞の発射特性は主に4パターンに分類できる. それらは, 相動的(相動的発射細胞;a)或は持続的(持続的発射細胞;b),そして, 双方のパターン(相動的—持続的発射細胞;c)である.

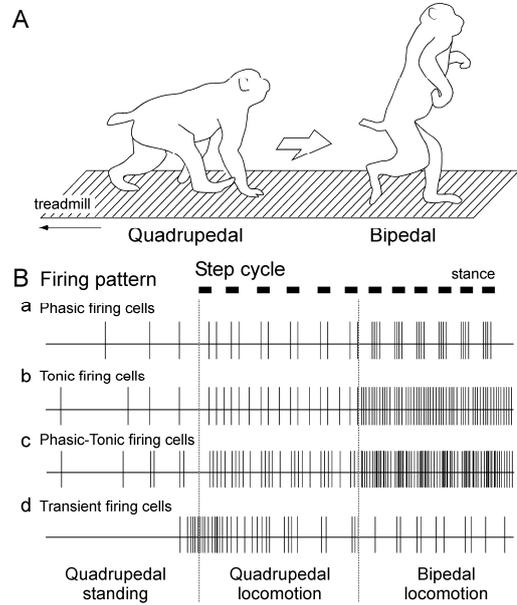


図2. 歩行行動における皮質運動領域の神経細胞活動.

A. サルの四足歩行(左)と二足歩行(右)における姿勢変化 B. 皮質運動領域の神経細胞の活動パターンは, 主に律動性(a), 持続性(b), 律動性および持続性(c), 一過性(d)の4種類に分類される. 詳しくは本文参照.

図3は, 各々の運動皮質領域において四足歩行(A)および二足歩行(B)時に異なる発射パターンを示した細胞の相対的比率を表したものである. 四足歩行において(図3A), 一次運動野の21個の細胞のうち, 15個の歩行関連ニューロンは相動性発射細胞であった. 図1Bはその例である. 各々の細胞では, ステップサイクルにおける発射のピークは大きく異なる. 反対に, 補足運動野(7/13)と背側運動前野(8/20)の神経細胞の多くが持続性或は相動性—持続性発射ニューロンであった. 注目すべきは, 幾つかの背側運動前野細胞が歩行の開始に先行して強い一過性の発射活動を示したことである(図2Bd, 3B).

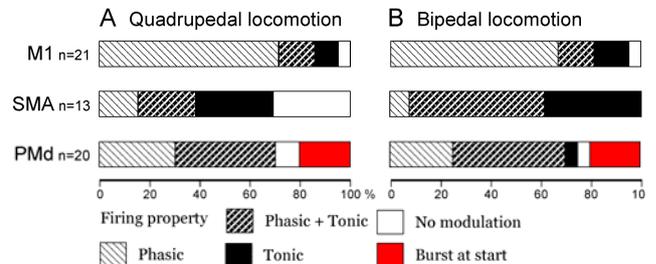


図3 歩行時における大脳皮質運動領域の細胞活動パターン

四足歩行(A)及び二足歩行(B)における, 各々の皮質運動領域の神経細胞発射パターンとその相対的比率

サルが四足歩行から二足歩行に移行する際(図2A)に

は、全ての皮質運動領域の神経細胞の多くが発射頻度を増加させた。四足歩行に比べて、顕著な特徴の一つは、補足運動野と背側運動前野の持続性発射細胞と相動性一持続性発射細胞の割合は二足歩行時に増加したことである。加えて、四足歩行時には散発的な発射しか示さなかった7個のうち、5個の細胞は二足歩行時に持続的な発射活動を示すようになった。また、四足歩行の開始に先行して発射した一過性発射細胞は、二足歩行の開始に先行しても同様の発射特性を示した(図3B)。

3-2. ムシモール注入による皮質運動領域の非活化と二足歩行の歩容変化

さらに各々の皮質運動領域の機能的役割を評価するために、ムシモールを一次運動野、補足運動野、背側運動前野の体幹/下肢領域に選択的に微量注入した。一侧の一次運動野にムシモールを注入すると姿勢の動揺を伴わない反対下肢の不全麻痺が誘発された。反対に、両側の補足運動野にムシモールを注入すると下肢の不全麻痺よりもむしろ姿勢の動揺が顕著となった。しかし、ムシモールの注入を一侧の補足運動野に限定すると、顕著な姿勢維持障害は出現しなかった。ムシモールを背側運動前野に注入するとサルは報酬(餌)の提示やトレッドミルを駆動した際など、外界事象の変化に伴う感覚誘導性の歩行開始が不可能であった。しかし、サルは、この場合、自発的に歩行を開始することは可能な様であった。

4. 考察

起立時及び歩行時において記録した神経細胞の発射活動は次の様にまとめられる:(1) 歩行開始前には、殆どの細胞の発射頻度が低い。(2) 歩行(四足及び二足)の開始に先行して一部の背側運動前野細胞が発射活動を示す。(3) 一次運動野の細胞は主に歩行ステップと関連した律動的な発射活動を示す。(4) 大多数の補足運動野細胞は持続的な発射活動をする。(5) 大多数の背側運動前野細胞は相動的あるいは相動的かつ持続的な発射活動を示す。(6) 何れの領域の神経細胞も四足歩行よりも二足歩行において高い発射頻度で活動した。

4-1. 大脳皮質からの下行性信号と姿勢・歩行の協調制御

歩行時のリズムカルな肢運動は脊髄のパターン生成機構(CPG)の活動により誘発される(図4A)[11]。従って、一次運動野の神経細胞活動はリズム生成よりむしろ、錐体路を介して標的とする運動細胞や介在細胞の興奮性の修飾に寄与し(図4B)、歩行運動時において特定の脊髄節の反射ループの興奮性を適切に調節する様に働くのであろう。しかし、一次運動野は体性感覚野や、視床を介して大脳基底核と小脳からの入力を受ける。従って、一次運動野のニューロンで観察される発射活動のモジュレーションは運動野間の相互連絡や体性感覚野或は大脳基底核と小脳からの入力によると考えられる。これは、補足運動野や背側運動前野においても同様であると思われる。

補足運動野の細胞は歩行時に持続的に発射する。補足運動野は大脳基底核や小脳とのループを介して一連の運動パターンのプログラム生成に寄与している[7,12,13]。また、この領域の神経細胞の出力は、姿勢反射や姿勢筋緊張、歩行の制御に関する基本的神経機構が存在する中脳や橋・延髄網様体投射する[2]。ムシモールを補足運動野に注入すると姿勢制御が障害されることから、この領域の神経細胞の持続的な発射活動は、脳幹—脊髄投射系、特に網様体脊髄路系、を介して歩行中の姿勢の平衡維持に寄与するであろう(図4C)。

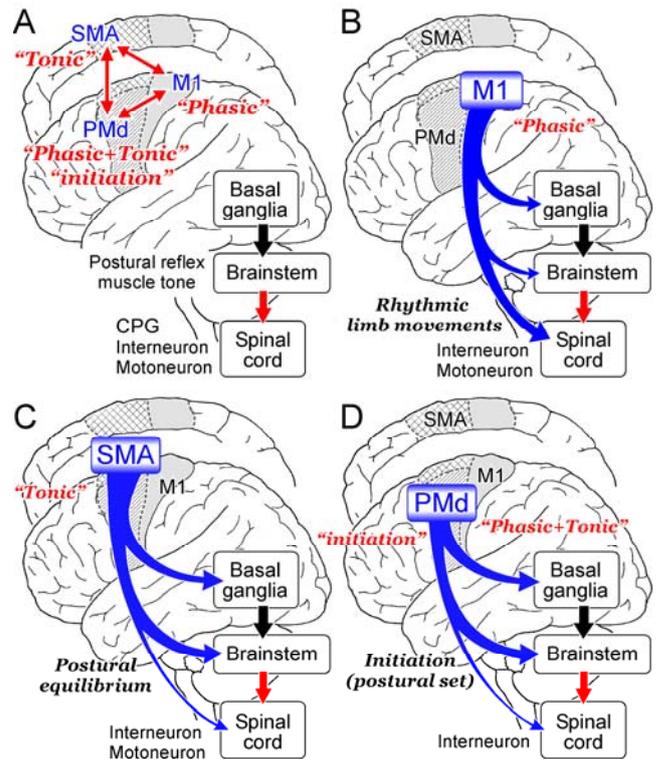


図4 大脳皮質による歩行行動制御の神経機構

A. 大脳皮質運動領域間における相互神経結合. B-D. 一次運動野(B), 補足運動野(C), 背側運動前野(D)からの皮質線条体投射, 皮質網様体投射. 皮質脊髄路系と歩行の制御. 詳しくは本文参照

大多数の背側運動前野ニューロンが持続的かつ相動的な発射活動を示した。この発射パターンには補足運動野や一次運動野からの投射も関与する予想される。一部の背側運動前野ニューロンだけが歩行に先行して発射活動を一過性に増加させた。この領域へのムシモールの注入によって、餌の提示やトレッドミルの動きによる体性感覚の変化など、外界事象の変化によりサルは歩行を開始できない様であった。背側運動前野は頭頂葉からの多種多様な感覚情報を受け取る。そして、大脳基底核に加えて脳幹に非常に強い投射を送る(図4D)。恐らく、背側運動前野の一活性のシグナルは脳幹への直接投射と基底核を経由する投射を介して脳幹の姿勢や歩行のシステムを活動させるのであろう。

最近の研究により、皮質運動領域の出力は、脳幹への直接投射と基底核を介しての間接投射により歩行行動を制御することが分ってきた[2]。前者はグルタミン酸作動性の

興奮性作用を、後者は GABA 作動性の抑制作用を脳幹の運動系に誘発する。従って、大脳皮質の活動増加は直接投射による興奮と間接投射による脱抑制により脳幹の活動を促通させるであろう。

ゆえに、補足運動野や背側運動前野の持続的な神経細胞の発射活動は歩行時における定常的なリズムカルな肢運動と姿勢筋緊張の維持に関与するであろう。一方、背側運動前野ニューロンの一過性の活動増加は脳幹の運動系に対して強力な大脳皮質から興奮と一過性の基底核出力の減少を誘発し、これが、歩行行動開始前の“運動セット”に寄与すると考えられる。

パーキンソン病の患者では、視覚入力が、姿勢維持障害を伴うすくみ足や小刻み歩行などの歩行障害を改善させる(逆説歩行)。視覚入力が頭頂葉や背側運動前野の活動を活性化することにより歩行運動のプログラムを改善させるのであろう[7]。従って、背側運動前野は歩行行動の開始やプログラムの生成に重要な役割を果たすと考えられる。

4-2. 歩行行動に関与する大脳皮質運動領域の機能構築

霊長類の前頭葉には随意運動の実行と制御に関与する複数の皮質領域が存在する。手の運動に関連して、それらの運動皮質は機能的かつ解剖学的な構築(機能局在)を持つ[8, 9]。これらの領域は皮質間における豊富な相互連絡がある(図4A)[10]。これらの領域からの下行性投射に関しては、一次運動野、補足運動野、背側運動前野の何れも脳幹や脊髄への線維投射がある(図4B-D)[8, 14]。

本研究は、歩行運動時に、一次運動野(主に相動的な発射活動)、補足運動野(主に持続的な発射活動)、背側運動前野(相動的・持続的発射活動)の神経細胞に異なった発射パターンが誘発されることを示した。加えて、ムシモール注入の効果はそれらの領域に各々特徴的なものであった。未だ、記録した神経細胞の投射先は同定していないし、また、記録サンプル数は少ないが、本研究の成績は、歩行行動の制御におけるこれらの領域が果たす機能的な役割の相違について注意深く考察するきっかけとなる。

特記すべき成績の一つは、殆どの皮質ニューロンが四足歩行よりも二足歩行で高い発射頻度で活動していたことである。これは、二足歩行が強い大脳皮質活動を必要とすることを示唆する。また、この成績は PET を用いた我々の研究と良く合致する。即ち、二足歩行では、マカクザルの一次運動野や補足運動野の活動が四足歩行よりも非常に強くなっている。強い大脳皮質活動は体幹や下肢の筋に強い収縮力を与え、二足での起立や歩行の際の身体の平衡維持を可能にするものと想定される。

5. まとめと結論

この研究は、霊長類の運動皮質における体幹/下肢領域の神経細胞が四足歩行や二足歩行の実行に寄与することを直接示した最初の研究である。研究成績は、各々の皮質運動領域が特有の役割を持つ可能性を示唆する。一次運動野は歩行時における対側下肢のリズム運動の調節に、補足運動野は姿勢制御に、そして、背側運動前野は姿勢

と歩行(リズムカルな肢運動)の協調的制御に加え、歩行の開始にも寄与すると考えられる。さらに、二足歩行では四足歩行よりも強い大脳皮質活動が必要であると考えられる。

引用文献

- [1] V.B. Brooks: "What is Motor Control?" In: The Neural Basis of Motor Control. Oxford Univ. Press, pp. 5-17, (1986).
- [2] K.Takakusaki, K.Saitoh, H.Harada and M.Kashiwayanagi: "Role of basal ganglia-brainstem pathways in the control of motor behaviors", Neurosci. Res., vol. 50, pp.137-151 (2004).
- [3] K. Pearson, J. Gordon: "Locomotion" In: Principles of Neural Science, Chapter 37, (4th edition, Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM eds.), McGraw-Hill Press, New York pp 737-755 (2000).
- [4] T. Drew: "Motor cortical cell discharge during voluntary gait modification". Brain Res. 457: 181-187 (1988).
- [5] P.A.Pahapill and A.M.Lozano: "The pedunclopontine nucleus and Parkinson's disease", Brain, vol.123, pp.1767-1783. (2000)
- [6] C.D. Marsden: The mysterious motor function of the basal ganglia: The Robert Wartenberg Lecture. Neurology 32, 514-539 (1982)
- [7] T.Hanakawa, Y.Katsumi, H.Fukuyama, M.Honda, T. Hayashi, J.Kimura and H.Shibasaki: "Mechanisms of underlying gait disturbance in Parkinson's disease: a single photon emission computed tomography study", Brain, vol.122, pp.1271-1281, (1999).
- [8] R.P. Dum, P.L. Strick; "The corticospinal system: a structural framework for the central control of movement". In: Handbook of physiology, Sec 12, Exercise: regulation and integration of multiple systems (Rowell LB, Shepard JT, eds), pp 217-254. New York: American Physiological Society (1996).
- [9] J. Tanji: Sequential organization of multiple movements: involvement of cortical motor areas. Annu. Rev. Neuroci. 24: 631-651 (2001)
- [10] R.P. Dum, P.L. Strick: Frontal lobe inputs to the digit representations of the motor areas on the lateral surface of the hemisphere. J. Neurosci., 25:1375-1386 (2005)
- [11] S. Grillner: "Control of locomotion in bipeds, tetrapods, and fish". In: Brooks, V.B. (Ed.), The Nervous System II, Am. Physiol. Soc. Press, Bethesda, pp. 1179-1236 (1981).
- [12] G.E.Alexander, M.R.Delong, P.E.Strick: "Parallel organization of functionally segregated circuits linking basal ganglia and cortex," Ann. Rev. Neurosci., vol.9, pp.357-381, (1986).
- [13] F.A.Middleton, P.L.Strick: "Basal ganglia and cerebellar loops: motor and cognitive circuits", Brain Res. Rev. 31, 236-250 (2000).
- [14] K. Keizer, H.G.J.M Kuypers: "Distribution of corticospinal neurons with collaterals to the lower brain stem reticular formation in Monkey (Macaca fascicularis)," Exp. Brain Res., 74: 311-318 (1989).

ニホンザル歩行運動のシステムバイオメカニクス —神経筋骨格モデルによる歩行知能の探求—

荻原直道¹, 青井伸也², 杉本靖博², 中務真人¹, 土屋和雄²

¹京都大学 大学院理学研究科 動物学教室 自然人類学研究室

²京都大学 大学院工学研究科 航空宇宙工学専攻

1. はじめに

動物は、冗長で複雑な筋骨格構造を巧みに協調させ、多様な環境に適応的な歩行運動を生成することができる。こうした動物の優れた歩行生成知能は、従来、生体神経回路網の精巧な制御機構に帰着されてきた。しかし動物は、身体筋骨格構造に生得的に内在する自然な運動特性を合目的的に利用することによって、環境との適切な相互作用を可能とし、適応的かつ効率的な歩行運動を実現していることも明らかとなっている。すなわち、動物の適応的歩行生成原理の解明には、神経制御系単体の解析のみでは限界があり、その筋骨格構造や環境との動的相互作用の中で創発的に行われる情報処理のメカニズムを分析することが重要であると考えられる。

このため我々のグループでは、動物の筋骨格構造の解剖学的数理モデルと、神経生理学的知見に基づく歩行神経制御系の数理モデルを構築し、神経筋骨格力学系と、重力や環境との適切な相互作用により発現する歩行運動を、計算機内にシミュレートすることを通して、構成論的にその原理を解明することを目指している。特に本研究では、ニホンザル(*Macaca fuscata*)の歩行運動を対象として研究を進めている。これは、(1)ニホンザルが歩行神経生理学の実験動物として用いられているため、生理学的実験とシミュレーション実験の対比が可能となること[1-2]、(2)ニホンザルの四足歩行から二足歩行への遷移が、二足歩行の起源を探る上で人類学的に興味深い研究対象となっていること[3-7]、(3)ヒトと系統的に近い霊長類の歩行を分析することは、ヒトの歩行メカニズムの普遍性や特異性を明らかにする上で重要であり、またそこから得られる知見は、ヒトにも直接応用可能であると期待されること、による。

歩行運動の情報処理知能を、身体筋骨格系、脳神経系、環境系の力学的相互作用の中に理解しようとするアプローチを、我々はシステムバイオメカニクスと呼んでいる。筋骨格構造の力学的挙動や負担を、機械工学的に解析するバイオメカニクスに対し、システムバイオメカニクスは、神経情報処理系を含めた生体構造系を一つの力学系として捉え、秩序だった適応的歩行運動が発現するメカニズムをシステム論的に解析する点に特色がある。もちろん、筋骨格構造の力学的(物理学的)挙動は、ダイナミクスの一部を構成する重要な要素であるため、バイオメカニクスは内包関係にあることになる。

本稿では、ニホンザル歩行運動のシステムバイオメカニク

ス研究、すなわち、解剖学的に精密に模擬した3次元筋骨格モデルを用いた歩行分析と、順動力学シミュレーションについて、現在までの進捗状況を報告する。

2. ニホンザル全身筋骨格モデル

筋骨格系の形態や構造が規定する運動学的・生体力学的拘束を、モデルで正確に再現するために、本研究ではニホンザル新鮮屍体(オトナオス)を、X線CTを用いてスキャンし、得られた計1935枚の連続断層画像から、ニホンザルの全身3次元体表面形状と骨形状を抽出した。取得した各骨の形態情報から主軸を計算し、部材座標系(骨座標系)を定義した。そして、各関節面形状を二次曲面で近似し、骨座標系に対する二次曲面の向きから関節面座標系を、この座標軸から関節の回転軸を、二次曲面頂点の曲率から回転中心を決定した。こうして求めた関節面の形状情報に基づき、隣接する骨を関節させることによって、関節運動の幾何学的拘束を表現した。

図1に構築した全身筋骨格モデルを示す。本研究では、ニホンザルの全身筋骨格を、体幹部4節(頭部、胸部、腰部、骨盤)、前肢左右各5節(肩甲骨、上腕骨、尺骨、橈骨、手部)、後肢左右各3節(大腿骨、脛骨、足部)の計20節から成る直鎖リンク系として表現した。体幹の関節は、それぞれ3軸の関節

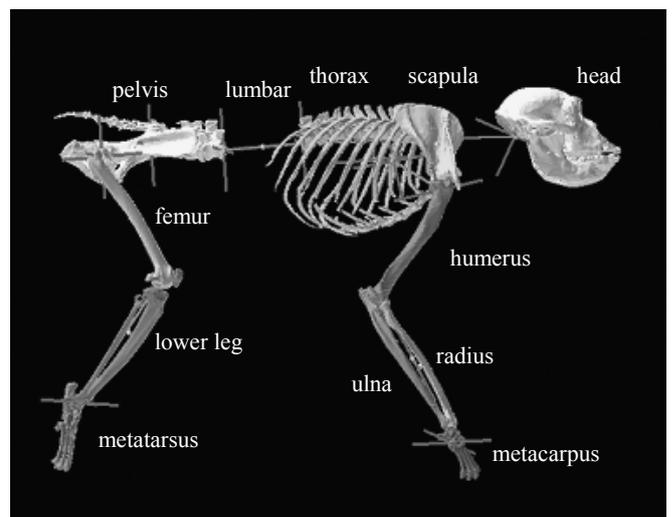


図1 ニホンザルの全身筋骨格モデル。前後肢は右側のみ表示している。

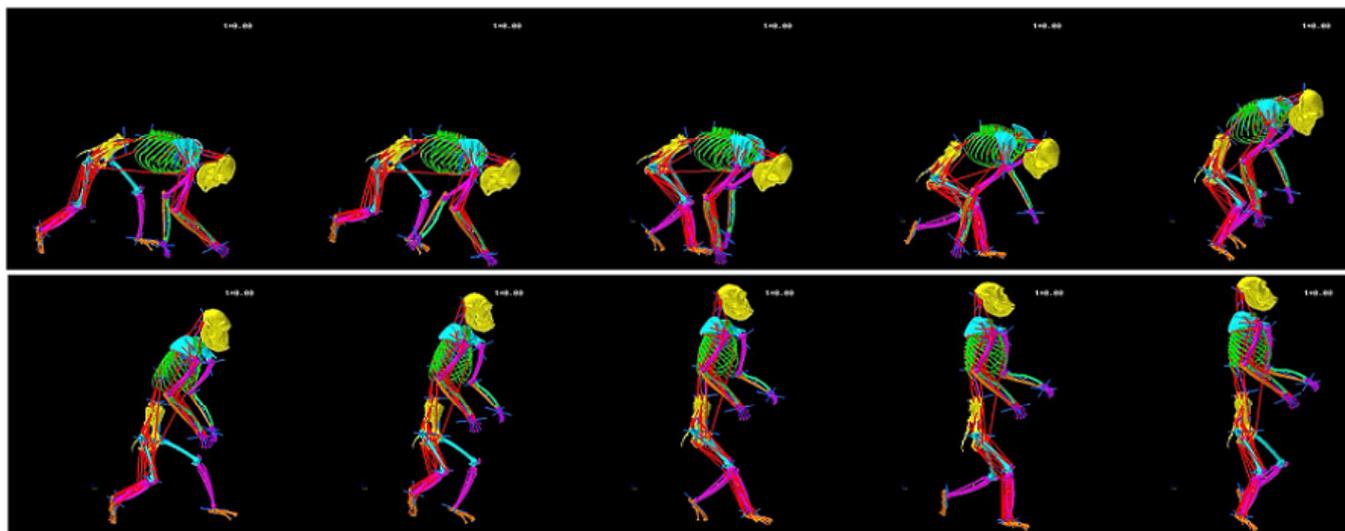


図2 ニホンザルの全身3次元骨格運動の推定。四足歩行から二足歩行への遷移を示す。

としてモデル化した。肩甲骨の運動は、モデル化の困難さから従来ほとんど考慮されて来なかったが、実際には歩行の推進力の生成にとって重要な要素であることが指摘されている[8]。このため本研究では、胸郭面に沿って並進し、その面に垂直な軸まわりに回転する肩甲骨の自由度を3軸の回転関節でモデル化した。前肢の肩甲上腕関節は2軸、肘関節と橈尺連結は1軸、手首（橈骨手根関節）は2軸の関節で表現した。後肢の股関節、膝関節、足首（距腿関節）は、それぞれ3、1、2軸の関節でモデル化した。したがってモデルの自由度は計45となる。骨格系の構造制約をその形状情報に基づいて正確に記述した結果、関節の回転軸が部材座標系の軸と必ずしも一致しない。

各節の剛体特性（重心位置、慣性テンソル）は、体表面データを各関節の回転中心で分割して算出した。身体材料の密度は組成の違いによらず 1.0 g/cm^3 とした。この結果、本モデルの体重は 10.0 kg と推定された。これはニホンザルオトナオスの平均的な体サイズとほぼ一致する。

ニホンザルの筋の解剖学的情報を定量的に示した研究報告は、一部の筋群については存在するものの[9-10]、そのすべてを体系的に計測した試みは著者の知る限り存在しない。そこで本研究では、ニホンザル新鮮屍体（オトナメス）の解剖を行い、特に四肢の筋について起始点、停止点、筋走行を確認するとともに、筋重量と平均筋線維長を計測した。その観察・計測結果を元に、骨格系に対する筋の幾何学的配置の数理モデル化を行った。筋走行は、起始点から停止点までを、必要に応じて経由点を介して結ぶ線分として定義した。これより筋力の作用方向を定義することができる。各筋が発揮しうる最大筋力は、その生理学的断面積に比例するものとした。生理学的断面積は、筋容積を平均筋線維長で除することによって求めた。

3. 筋骨格モデルを用いた歩行分析

歩行運動は、多数の筋と骨が連結して構成される構造体が、外界と相互作用することによって織りなされる複雑な力学現象である。その現象の理解には、まずは実際の運動を詳細に

分析する必要がある。

そのため本研究では、時速 3km/h のトレッドミル上を四足・二足歩行するニホンザルの身体運動を、計4台のデジタルビデオカメラを用いて同期撮影した。そして身体に貼付した片側8個の標点（第五中足骨頭、腓骨外顆、大腿骨外顆、大転子、肩峰、上腕骨外顆、尺骨茎状突起、第五中手骨頭）の位置をデジタル化し、その3次元位置の時系列データを求めた。求めた標点の運動データに、上述の筋骨格モデルをマッチングしてやれば、実計測が困難な歩行中の骨格運動の推定が可能となる。具体的には、計測標点とモデル上の対応する点の距離の自乗和と、各関節の可動域中心からの偏差の自乗和を最小化する骨格の姿勢を、準ニュートン法を用いて計算した（図2）。計16標点の位置情報は、骨格モデルの自由度を規定するには不十分であるが、解剖学的な制約を利用する、すなわち各関節の運動学的拘束をその形状に基づいて正しく規定し、関節可動域のなるべく中心で運動を推定してやることにより、解剖学的に無理のない、自然な骨格運動を推定することができていることがわかる。

歩行中の骨格運動を求めることができれば、筋の幾何学的な状態変化、例えば筋長や筋収縮速度変化、を推定することが可能となる。また、同時に床反力データを計測すれば、逆動力学計算により、各関節で発揮すべきトルクや筋張力の変



図3 床反力計を埋め込んだトレッドミル上を歩行するニホンザル。

化パターンを、さらに筋の力学モデルを用いて各筋の活動状態を推定することもできる。一方、歩行生成に密接に関連していると考えられる、筋紡錘やゴルジ腱器官などの自己受容器からの求心性信号も、それらが感知する状態量（筋長、収縮速度、筋張力）から推定することが可能である。歩行運動中の感覚運動神経系の全体的挙動を、電気生理学的に計測することは非常に困難であると思われるが、構築したモデルによれば、巨視的にはあるが、ある程度それが可能となる。推定される感覚運動神経系の活動状態と運動の相関を分析することで、歩行運動の神経系情報処理のメカニズムに迫ることができればと考えている。このため、本年新たに床反力計を埋め込み可能なトレッドミルを製作し、歩行中のキネマティクスと床反力の同期計測を進めている（図3）。

4. 歩行生成シミュレーション

歩行運動のようなリズム運動は、上位中枢が一つ一つの筋活動を細かく制御するのではなく、脊髄に存在するリズム生成神経回路網(CPG)が発生する交代性の運動指令により自律的に生成されていると考えられている[11-13]。しかし、CPG単独で環境や外乱に対して自律適応する歩行を生成することができるわけではなく、様々な感覚器からの情報や上位神経系からの入力に基づいて CPG の発生するパターンが協調的に変化することによって、適応的な歩行が生成されている。

CPGの状態変数が具体的に何をコードしているのかは必ずしも明らかになっていない。しかし近年、脊髄から小脳に脚の感覚情報を投射する神経の生理学的研究から、自己受容器からの局所的感覚情報は介在ニューロンにより脊髄レベルで統合され、脚全体の大域的な運動状態、すなわち脚の最近位関節から接地点をむすぶ軸（脚軸）の向きと長さに変換されてコードされていることが明らかとなってきた[14-16]。このことは、脚の運動パターンを適応的に変化させるための求心性信号として、個々の筋や関節といった多数の局所的感覚信号ではなく、脚のキネマティクスを表現する大域的パラメータが用いられていることを示唆している。

一方、キッキングや歩行のような四肢の運動は、脊髄に存

在する機能的ユニット(spinal module)で作られる筋活動の不変的協働パターンの組み合わせによって生成され、その組み合わせをコントロールすることによって、脚の位置や運動方向といったキネマティクスを組織的に変化させることが示唆されている[17-19]。また Grasso らは、ヒトの前進2足歩行と後進2足歩行では、筋活動パターンは大きく異なるものの、関節角度変化パターンはほとんど変化しないことから、歩行運動の生成はキネマティクスに基づいて行われていることを指摘した [20]。さらに近年、腕の運動における小脳プルキンエ細胞の活動は、腕のダイナミクスに関連するのではなく、手先の位置や運動の向きといったキネマティクス情報を表現していることも報告されている[21]。

これらの知見を総合すると、(1)超多自由系である筋骨格系を協調的に活動させるためのグローバルパラメータが脊髄に存在し、これに基づいて上位と下位の神経系が情報のやりとりを行っている、(2)このグローバルパラメータは、脚のキネマティクス、すなわち脚の中心軸の向きと長さに対応し、これによって運動指令や脚の大域的状態も表現されている、(3)CPG の状態変数はこのグローバルパラメータの位相をコードしており、これに基づいて各筋への運動指令が spinal module で作られている、(4) CPG の位相差が、CPG 間の相互作用や脚からの感覚信号によってダイナミックに変化することによって環境や外乱に対して適応的な歩行が生成されている、と考えることができる。

したがって本研究では、各脚と体幹に対して歩行周期に一致する周期を持った振動子（CPG）が存在し、その位相が脚と体幹のキネマティクス（脚軸の向きと長さ）をコードしていると仮定して神経系モデルを構築した。現在のところ、この CPG からの指令に基づいて、各関節のトルクを PD フィードバック制御則により与え、歩行運動の生成を試みている。各脚と体幹のキネマティクスは、計測した運動データ（図2）を修正して与えた。振動子の位相は、接地のタイミングに基づいてリセットされ、支持脚相を開始するようにした。また四肢間の協調的な運動を実現するため、振動子の位相に適切な相互作用を仮定した。

順動力学的に歩行生成シミュレーションを行った結果を図

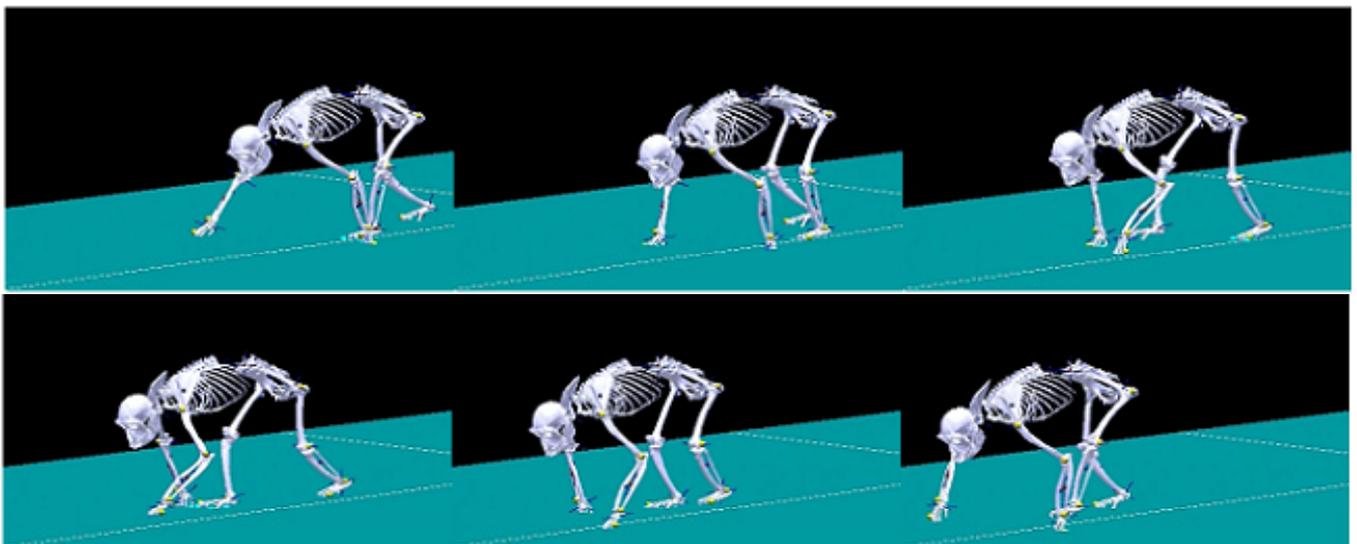


図4 ニホンザル四足歩行運動のシミュレーション結果。

4に示す。安定性など多くの問題がまだ残されているものの、ニホンザルの身体力学系、振動子により構成される神経力学系、環境系の相互作用により、歩行が実現できていることが確認できる。こうした生物学的に適切なモデルに基づく構成論的なアプローチが、歩行のメカニズムを明らかにする上で非常に重要であることが近年特に強く指摘されている[22,23]。本シミュレーションを足がかりに今後さらなる生理学的知見の検証を進め、神経制御系のモデル化を進めていく予定である。

5. おわりに

動物は、複雑な筋骨格系を巧みに協調させ、強靱で効率的な歩行を実現している。こうした動物の優れた歩行生成知能の解明に向けて、ニホンザルの歩行運動を例に我々が進めているシステムバイオメカニクス研究の現状を報告した。筋骨格系の形態情報と、その動きを支配する物理学的法則を解剖学的に詳細に記述した本モデルによる解析は、直接的計測が困難な生体内の運動中の力学現象と、動的な情報処理のメカニズムを明らかにする上で有効なツールとなる。今後、上述した分析的・構成論的アプローチを駆使し、コンピュータ内で神経筋骨格系全体の振る舞いをシステム論的に考察することを通して、動物の適応的歩行運動の発現メカニズムに迫っていきたいと考えている。

謝辞

ニホンザルの歩行分析にご協力をいただいている周防猿まわしの会の皆様と、ニホンザルを解剖する機会を与えてくださった京都大学霊長類研究所の遠藤秀紀教授に深謝いたします。

参考文献

[1] F. Mori, K. Nakajima, A. Tachibana, C. Takasu, M. Mori, T. Tsujimoto, H. Tsukada and S. Mori, "Reactive and anticipatory control of posture and bipedal locomotion in a nonhuman primate", *Progress in Brain Research*, vol. 143, pp.191-198, 2004.

[2] K. Nakajima, F. Mori, C. Takasu, M. Mori, K. Matsuyama and S. Mori, "Biomechanical constraints in hindlimb joints during the quadrupedal versus bipedal locomotion of M-fuscata", *Progress in Brain Research*, vol. 143, pp.183-190, 2004.

[3] S. Hayama, M. Nakatsukasa and Y. Kunimatsu, "Monkey performance: The development of bipedalism in trained Japanese monkeys", *Acta Anatomica Nipponica*, vol. 67, pp.169-185, 1992.

[4] E. Hirasaki, N. Ogihara, Y. Hamada, H. Kumakura and M. Nakatsukasa, "Do highly trained monkeys walk like humans? A kinematic study of bipedal locomotion in bipedally trained Japanese macaques", *Journal of Human Evolution*, vol. 46, pp.739-750, 2004.

[5] M. Nakatsukasa, N. Ogihara, Y. Hamada, Y. Goto, M. Yamada, T. Hirakawa and E. Hirasaki, "Energetic costs of

bipedal and quadrupedal walking in Japanese Macaques", *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 124, pp.248-256, 2004.

[6] N. Ogihara, H. Usui, E. Hirasaki, Y. Hamada and M. Nakatsukasa, "Kinematic analysis of bipedal locomotion of a Japanese macaque that lost its forearms due to congenital malformation", *Primates*, vol. 46, pp.11-19, 2005.

[7] M. Nakatsukasa, E. Hirasaki, and N. Ogihara, "Energy expenditure of bipedal walking is higher than that of quadrupedal walking in Japanese macaques", *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 131, pp.33-37, 2006.

[8] M.S. Fischer, "Locomotory organs of mammals: New mechanics and feed-back pathways but conservative central control", *Zoology*, vol. 103, pp.230-239, 2001.

[9] H. Ishida, "On the muscular composition of lower extremities of apes based on the relative weight (in Japanese with English abstract)", *Journal of Anthropological Society of Nippon*, vol. 80, pp.125-142, 1972.

[10] K. Fujino, "Statics and function of the shoulder muscle morphology in macaques: A three-dimensional analysis and its theoretical basis (in Japanese with English abstract)", *Primate Research*, vol. 12, pp.113-131, 1996.

[11] S. Grillner, "Locomotion in vertebrates: central mechanisms and reflex interaction", *Physiological Reviews*, vol. 55, pp.274-304, 1975.

[12] M.L. Shik and G.N. Orlovsky, "Neurophysiology of locomotor automatism", *Physiological Reviews*, vol. 56, pp.465-501, 1976.

[13] E. Eidelberg, J.G. Walden and L.H. Nguyen, "Locomotor control in macaque monkeys", *Brain*, vol. 104, pp.647-663, 1981.

[14] G. Bosco and R.E. Poppele, "Proprioception from a spinocerebellar perspective", *Physiological Reviews*, vol. 81, pp.539-568, 2001.

[15] R.E. Poppele, G. Bosco and A.M. Rankin, "Independent representations of limb axis length and orientation in spinocerebellar response components", *Journal of Neurophysiology*, vol. 87, pp.409-422, 2002.

[16] R. Poppele and G. Bosco, "Sophisticated spinal contributions to motor control", *Trends in Neurosciences*, vol. 26, pp.269-276, 2003.

[17] E. Bizzi, M.C. Tresch, P. Saltiel and A. d'Avella, "New perspectives on spinal motor systems", *Nature Reviews Neuroscience*, vol. 1, pp.101-108, 2000.

[18] A. d'Avella, P. Saltiel and E. Bizzi, "Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior", *Nature Neuroscience*, vol. 6, pp.300-308, 2003.

[19] Y.P. Ivanenko, R.E. Poppele and F. Lacquaniti, "Motor control programs and walking", *Neuroscientist*, vol. 12, pp.339-348, 2006.

[20] R. Grasso, L. Bianchi and F. Lacquaniti, "Motor patterns for human gait: Backward versus forward locomotion", *Journal of Neurophysiology*, vol. 80, pp.1868-1885, 1998.

[21] S. Pasalar, A.V. Roitman, W.K. Durfee and T.J. Ebner, "Force field effects on cerebellar Purkinje cell discharge with implications for internal models", *Nature Neuroscience*, vol. 9, pp.1404-1411, 2006.

[22] K. Pearson, O. Ekeberg and A. Buschges, "Assessing sensory function in locomotor systems using neuro-mechanical simulations", *Trends in Neurosciences*, vol. 29, pp.625-631, 2006.

[23] A. Frigon and S. Rossignol, "Experiments and models of sensorimotor interactions during locomotion", *Biological Cybernetics*, vol. 95, pp.607-627, 2006.

B03班：脳・環境・身体の動的相互作用による 適応的口コモーションの工学的実現

細田耕（大阪大学大学院工学研究科），木村浩（電気通信大学情報システム学研究科）
辻田勝吉（大阪工業大学工学部），井上康介（茨城大学工学部）

Abstract—ロボットの行動は，制御則，環境そして身体の相互作用によって生み出される．B-3班では，このような相互作用を利用し，二足，四足，ヘビ型ロボットについて適応的口コモーションを工学的に実現する手法について研究することを目的としている．2006年度は，筋緊張の調整による二足ロボットの歩行速度制御，二足ロボットの走行，跳躍の基礎実験，CPGを用いた二足歩行の安定化，四足ロボットの不整地適応走行，空気圧駆動ヘビ型ロボットの試作などを行った．

I. はじめに

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」は，2005年より5年間の計画で始まった．本プロジェクトの主な目的のひとつに，適応的口コモーション創発のための設計原理の解明がある．適応的口コモーションは，制御則，環境，そして進退の相互作用から創発するが，B-3班はさまざまな移動モードについて，この問題に構成論的な立場から取り組むことを目的としている．

2006年度は，筋緊張の調整による二足ロボットの歩行速度制御，二足ロボットの走行，跳躍の基礎実験，CPGを用いた二足歩行の安定化，四足ロボットの不整地適応走行，空気圧駆動ヘビ型ロボットの試作などを行った．

II. 筋緊張の調整による二足ロボットの歩行速度制御

従来のモータによる二足歩行制御の場合には，歩行速度は上位の制御系からトップダウンに目標値として与えられる．しかしヒト二足歩行においては，歩行速度は制御系と身体，環境との相互作用から決定される．特に，筋緊張が歩行の速度に大きく影響を及ぼしていると考えられる．このような緊張系と環境との相互関係による歩行の創発は，適応的歩行のための重要な要素であると考えられる．

本章では，空気圧アクチュエータで駆動される二足歩行ロボット (Fig.1) について，筋緊張を変化させることによって歩行速度を調整できることを実験的に示す．

歩行のためのバルブ操作を Fig.2 に示す．足先センサに接地の情報が入ってから，主動側アクチュエータでは T_s [s] 間空気が供給されたのちにバルブが閉じられる．一方拮抗側は T_e [s] の間排気されてのちに閉じられる．実験の結果得られた T_s ， T_e と歩行速度の関係を Fig.3 に示す． T_e は腰関節の緊張と強い関係があり，Fig.3 よりわかるように，筋緊張が強いと歩行速度が大きくなることが実験により示された．

III. 二足ロボットの跳躍と走行

空気圧による拮抗駆動を利用して，二足ロボットの跳躍と走行が可能であることを確認した．二足歩行ロボットは先の実験により用いられたロボット (Fig.1) に足首関節を



Fig. 1. A biped robot driven by agonistic and antagonistic pneumatic actuators

装備したロボット (Fig.4) を用いた．走行の場合にも，歩行同様ロボットの動特性を利用し，弾道学的な運動を利用するため，足先センサの信号を計測し，各アクチュエータに関しあらかじめ決められた時間給排気することによって，跳躍，走行を実現することができた．

IV. CPG を用いた空気圧二足歩行の安定化

二足歩行は本質的に遊脚相と支持脚相 2 つの運動要素から構成される．遊脚相においては，各関節のアクチュエータは弛緩し，関節剛性は低下し，運動は受動的となる．一方，支持脚相では，各関節における伸展・屈曲双方の拮抗アクチュエータの出力により関節剛性は増加する．関節の拮抗アクチュエータの出力バランスや収縮タイミングを調整・制御することにより，歩行中の路面状態の変化など，環境変動に対して適応性を持つロボットの開発が期待できる．

本章では，各関節において空気圧アクチュエータを拮抗メカとして配置した二脚ロボットに対し，振動子ネットワークによるタイミング制御を行なうことにより，歩行安定化を図る．提案する制御系は各関節に対応した非線形振動子のネットワークから構成される．脚の遊脚/支持脚切り替えのタイミングは振動子の位相により決定する．各振動子間の相互作用ダイナミクス，および足先の接地センサからのフィードバック信号による振動子の位相リセットを

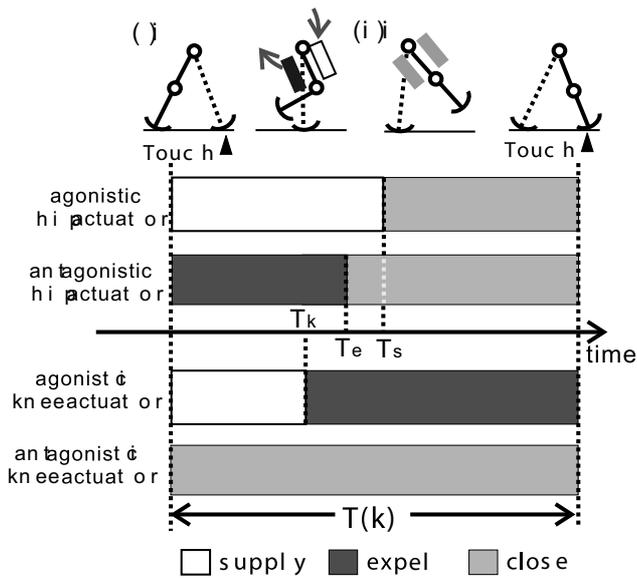


Fig. 2. Valve operation for walking with a compliant hip joint

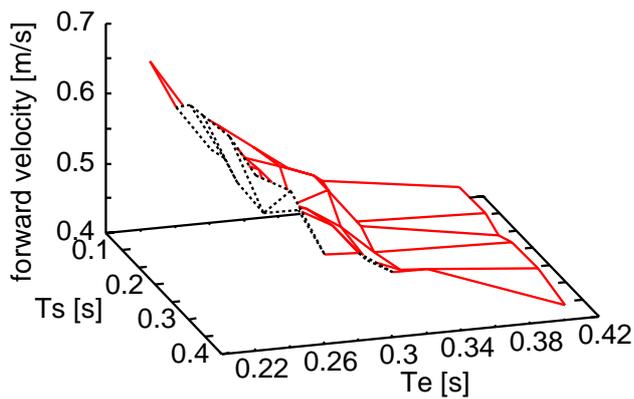


Fig. 3. Relationship between supply duration of agonistic hip actuator T_s , expel duration of antagonistic hip actuator T_e , and walking velocity

行なうことで、相互引き込みを利用した安定な歩行リミットサイクルを実現する。

A. 制御系の構成

図に提案する制御系の構成とハードウェアモデルを示す。まず、各関節に対応した非線形振動子を配置する。次に脚の遊脚/支持脚切り替えのタイミングを振動子の位相により決定する。各関節の拮抗アクチュエータは振動子の位相の関数として伸展・屈曲のタイミングが制御される。各振動子は相互作用ダイナミクスを持ち、また足先の接地センサからのフィードバック信号により対応する振動子の位相リセットを行なう。脚 k , 関節 m に対応する振動子の位相を $\phi_m^{(k)}$ とすると、振動子の位相ダイナミクスを次式で設計する。

$$\dot{z}_m^k = \exp(j\phi_m^{(k)}) \quad (1)$$

$$\dot{\phi}_m^{(k)} = \omega + K(\phi_m^{(l)} - \phi_m^{(k)} - \gamma l_k) + \delta(\phi_{Ak} - \phi_m^{(k)}) \quad (2)$$

$$\gamma_{12} = \gamma_{21} = \pi \quad (3)$$

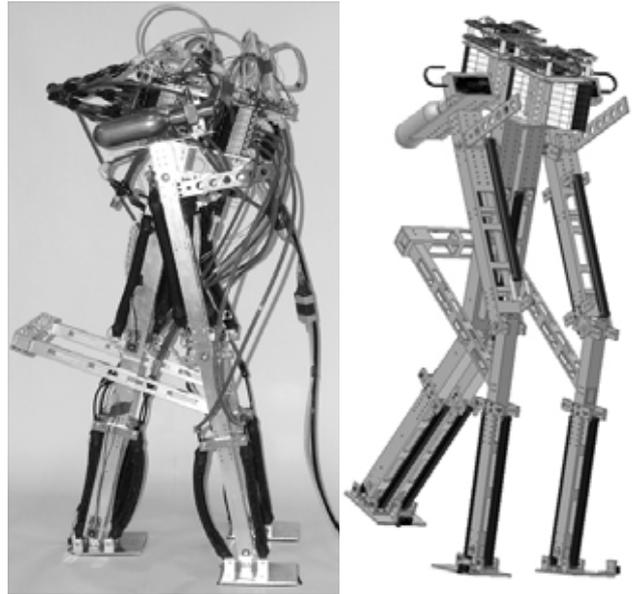


Fig. 4. A biped robot driven by agonistic and antagonistic pneumatic actuators for running and jumping



Fig. 5. Jumping experiment: the flight time and height were 270[ms] and 120[mm], respectively. Air pressure was 0.6[MPa]. The robot could jump several times.



Fig. 6. Running experiment: the flight time and speed were 0.12[s] and 1.13[m/s], respectively. Air pressure was 0.6[MPa]. It could run 5 steps at most.

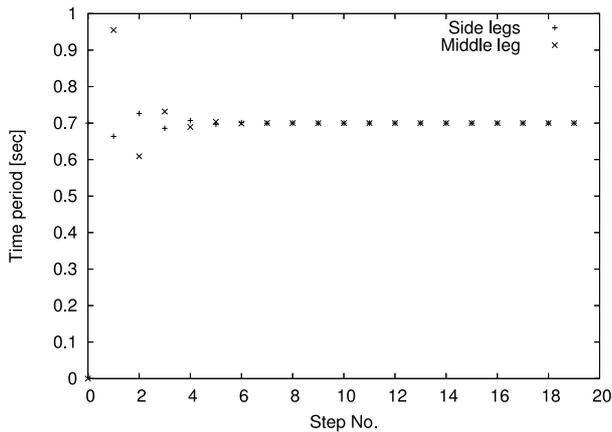


Fig. 7. Walking cycle of a CPG driven biped robot

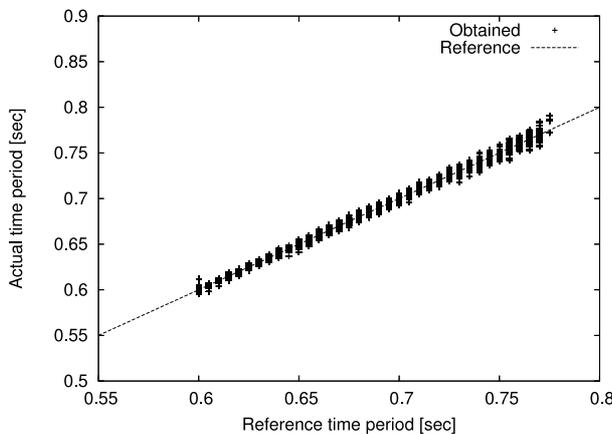


Fig. 8. Basin of attraction of walking cycle of a CPG driven biped robot

$$T_{mn}^{(k)} = F(\phi_m^{(k)}) \quad (4)$$

Fig.7 に歩行中の歩行周期の履歴を示す．提案した制御系を用いて，歩行開始時のふらつきは短時間で消失して安定な歩行を実現していることが判る．Fig.8 に振動子の基準となる歩行周期と実際に得られた歩行周期の関係を示す．図から判るように，様々は歩行周期（歩行速度）においても安定な歩行を実現していることが判る．これらのことから提案する制御系を用いて，本ロボットの歩行安定化と幅広い引き込み領域を実現していることが判る．

V. 四足ロボットの不整地適応走行

ロボット走行の理想的な運動状態として，摩擦や衝突のない準受動走行を考える．定期的な準受動走行は，離散力学システムのポアンカレマップ上の固定点として求めることができる．漸近安定な固定点に対応する遊脚着地角度を設定すれば，運動は固定点まわりに自己安定化される．一方，実際のロボットの走行において脚質量や摩擦が小さい場合には，摩擦や衝突を準受動走行の固定点まわりの運動に発生した外乱と捉え，このような外乱を抑制する制御を考える．

A. バウンド歩容の生成と制御

1) リズム生成部: バウンド歩容のリズム生成部において n 番目のステップでの各脚の位相 ϕ_l を次式のように定義し， $\phi_l > 0$ の時は遊脚相， $\phi_l \leq 0$ の時は支持脚相の制御を行うよう前後の腰関節トルク出力部にそれぞれ指令を出力する．

$$\phi_l = \sin(\omega_l t + \psi_l) + \phi_{0l}, \quad \omega_l = \frac{2\pi}{T_l[n]} \quad (5)$$

ここで， $T_l[n]$ ， ω_l は n 番目のステップでの脚 l の周期と角振動数， ψ_l は歩容を生成させるための初期位相¹， ϕ_{0l} は各脚のデューティ比を与えるオフセットである． $T_l[n]$ は V-A.3 で述べる遅延フィードバック (DFC) により計算される．

2) 腰トルク出力部: 各脚の腰関節トルク出力部はリズム生成部から脚の位相 ϕ_l を受けとり，その正負により以下のように制御系を切り替える．

$\phi_l > 0$ の時は遊脚相: PD 制御

$$\tau_l(t) = K_p(\gamma_l - \gamma_l^{td}) + K_d \dot{\gamma}_l \quad (6)$$

$\phi_l \leq 0$ の時は支持脚相: 一定トルク出力

$$\tau_l(t) = \tau_l^{st}[n] \quad (7)$$

遊脚相の制御で， γ_l^{td} は遊脚目標着地角度， K_p と K_d は PD 制御ゲインである．支持脚相の制御で， $\tau_l^{st}[n]$ は V-A.3 で述べる DFC により計算される．

3) 支持脚期間を用いた遅延フィードバック: 離散力学システムの状態変数 (x) と観測量 (y) として次式を用いる．

$$x[n] = [T_f[n], T_h[n], \tau_f[n], \tau_h[n]]^T \quad (8)$$

$$y[n] = [t_f^{st}[n], t_h^{st}[n]]^T \quad (9)$$

ここで， $t_l^{st}[n]$ は n 番目のステップで接地センサにより計測された脚 l の支持脚期間である．この計測された支持脚期間の変化を用いて，次式のような遅延フィードバックを用いる．

$$T_l[n+1] = T_l[n] - K_{DF.T}(t_l^{st}[n] - t_l^{st}[n-1]) \quad (10)$$

$$\tau_l^{st}[n+1] = \tau_l^{st}[n] - \delta(l)K_{DF.\tau}(t_l^{st}[n] - t_l^{st}[n-1]) \quad (11)$$

$$\delta(l) = \begin{cases} -1, & l = f: \text{foreleg} \\ 1, & l = h: \text{hindleg} \end{cases}$$

ここで，式 (10) と式 (11) はそれぞれ脚の位相関数の周期への遅延フィードバックと支持脚腰関節トルクへの遅延フィードバックであり， $K_{DF.T}$ と $K_{DF.\tau}$ はそれぞれの遅延フィードバックゲインである．提案された制御手法の有効性がシミュレーションにより確認されている．

B. 実験

本研究で用いる四脚ロボット「RUSH」(Fig.9) は，腰関節のみにモータが搭載されているので，駆動系としては腰関節が能動，膝関節が受動となっている．それぞれ 2 つのピッチ方向の回転関節を持つ．DC モータは 19 の減速比，27.5(w) のモータを腰関節に 1 つずつ搭載している．そし

¹バウンド歩容の場合 $\psi_{fl,fr} = 0, \psi_{hl,hr} = \pi$ ，ここで，初期位相 0 は遊脚期から π は支持脚期から始まることを意味する．

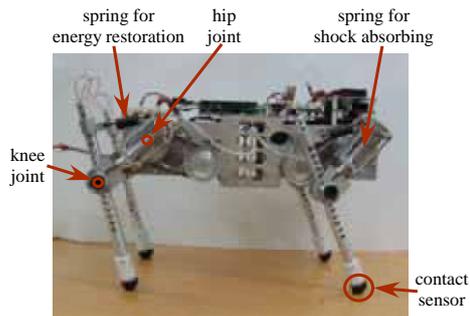


Fig. 9. Quadruped robot: Rush. The size is 30 (cm) in length and 20 (cm) in width. The height of leg is 20 (cm). The total weight is 4.3 (Kg).



Fig. 10. Snapshots of Rush running over a step in the bounding gait.

て、バネがそれぞれの腰関節と膝関節を繋ぐ部分に搭載されている。これは、跳躍後の着地に生じる衝突のエネルギーをバネエネルギーとして保存し、再び跳躍する時の手助けをするために搭載されている。センサとしては、遅延フィードバック制御で用いられる支持脚期間を測定するための接地センサが足先に搭載されている。さらに、関節角度を測定するためのエンコーダが、各脚の腰関節と膝関節に1つずつ合計8つ搭載されている。

上述した制御を Rush に適用した。実験での制御パラメータと遅延フィードバックの初期値はシミュレーションと同じものを用いた。Rush はシミュレーションと同様に、静止状態から定常バウンド走行に自律的に遷移することができた。また、Rush は接地センサのみを用いて、定常状態から自律的に 2cm の段差を越えることが出来た (Fig.10)。

結果として、過渡状態や不整地適応などの非定常状態においてはリズム生成部が有効に働き、定常状態ではバネ・質量系という受動ダイナミクスが主に働くという系が、切り換えを必要とせず一つのシステムで構成できた。

VI. 空気圧駆動ヘビ型ロボットの開発

ヘビは細長いひも状の身体を有する動物であり、その身体をくねらせることで身体の底面・側面における環境との間の摩擦・押しつけなどの力学的相互作用を作り出すことによって推進を行う。その運動は、二脚・四脚歩行動物とは質的に異なる運動様式を有している。このような運動様式を用いて、生物のヘビは凹凸を含む地面、ぬかるみ、砂地や樹上など、多様な環境での適応的行動能力を発揮している。ヘビの運動・行動能力の背景にある移動知のメカニズムを探ることで、運動様式に依存する知能・依存しない知能についての知見が得られることが期待される。

今年度は、ヘビにおける移動知を明らかにするための初期段階として、まずヘビに関する解剖学・バイオメカニクスに基づき、柔軟な身体を有するヘビ型ロボットを開発し

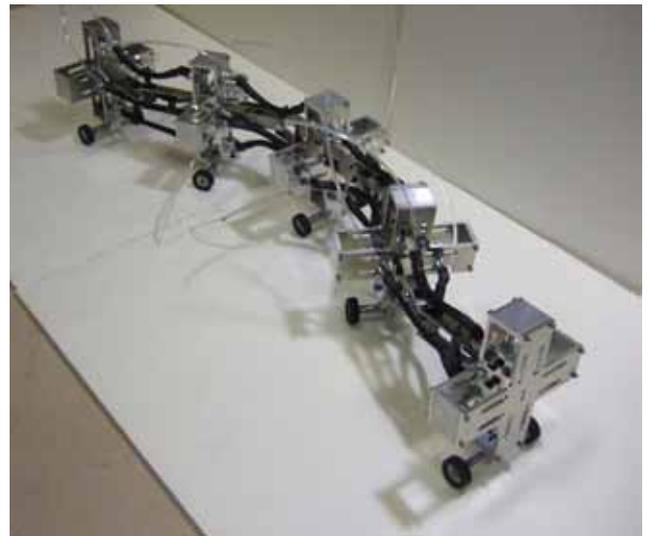


Fig. 11. A Snake robot prototype driven by pneumatic actuators

ている。更に、ヘビの脊髄に存在し、蛇行運動などのリズムミカルな運動の下位の制御を司っていると考えられる中枢パターン発生器 (CPG) をモデル化し、環境との力学的相互作用の情報を用いて環境変動に適応する神経的コントローラを構築している。

A. ヘビの筋骨格系を模倣するヘビ型ロボットの構築

ヘビの柔軟な身体を再現する機械モデルを構成するため、従来のロボットにおいて用いられていた電気モータに代わって、アクチュエータに粘弾性を有する空気圧アクチュエータである日立メディコ社製のエアマッスルを利用したロボットを構築した。実際のヘビの筋骨格系を模倣し、このアクチュエータを背側・腹側・左右側面に配置している。Fig.11 に試作したヘビ型ロボットを示す。

B. 適応的な神経コントローラの構成

ヘビは置かれた状況に応じて柔軟にその運動を適応させる動物であり、これを実現する生物学的な原理を探ることが大きな目的となっている。今年度はそのための基礎として、CPG に基づく運動制御系に基づき、地面摩擦係数の変動に対する蛇行運動の適応を実現する神経系の構築を行っている。ヤツメウナギに関する生理学研究から得られた Ekeberg モデルおよび工学的に得られた Matsuoka モデルという2つの CPG モデルを利用し、摩擦係数の異なる環境間を遷移することで蛇行運動が適応する神経系を構築した。

視床下部・大脳基底核を介する筋緊張調節のメカニズム

- GABA作動性ニューロンの関与について -

小山純正¹, 高橋和巳², 児玉亨³

¹福島大学共生システム理工学類

²福島県立医科大学生理学第二講座

³東京都神経総合科学研究所心理学部門

要旨 - 脳幹における筋緊張の調節は、視床下部や大脳基底核の影響下にある。本研究では、視床下部からのオレキシン作動性出力が大脳基底核や脳幹のGABA作動性ニューロンを興奮させ、筋緊張の抑制系を抑制することを以下の実験結果によって示した。(1) 筋緊張抑制系(脚橋被蓋核: PPN)のアセチルコリン作動性ニューロンは、その近傍に投与したオレキシンの直接作用によって興奮するが、周辺に投与すると、間接的作用によって抑制される。(2) PPNのアセチルコリン作動性ニューロンは、覚醒時にGABA作動性ニューロンによる抑制を受けている。(3) PPNへのオレキシン投与により、PPNでのGABA放出量が増加する。

という症状がある[3,4]。これは、笑い、恐れなど、情動性の刺激によって、四肢の筋緊張が消失する症状である。われわれは、ネコを用いた実験で、脳幹の筋緊張調節系に対するオレキシンの作用について解析し、今までの研究成果から、図2に示すような仮説を考えている[5]。

I. はじめに

歩行や運動の基礎となる筋緊張の調節は、脳幹の筋緊張調節系と歩行調節系との協調作用によって行われている。図1に示すように、筋緊張は、青斑核(LC)からのノルアドレナリン(NA)作動性ニューロン、大縫線核(RM)からのセロトニン(5HT)作動性ニューロンによって保たれている。一方、筋弛緩には、脚橋被蓋核(pedunculopontine tegmental nucleus: PPN)のアセチルコリン(ACh)作動性ニューロンが関与している。PPNのアセチルコリン作動性ニューロンの出力は、網様体脊髄路を介して最終的に脊髄運動ニューロンを抑制し、筋緊張を抑制する。また、中脳歩行誘発野(midbrain locomotion region; MLR)のグルタミン酸(Glu)作動性ニューロンは、歩行パターンの発現に重要な役割を果たしている[1]。

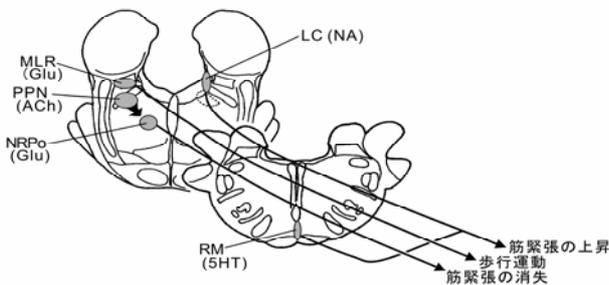


図1 脳幹における筋緊張の調節系

この筋緊張調節系は、視床下部・大脳基底核からの入力を受けている[2]。例えば、視床下部からのオレキシン作動性入力がないと、ナルコレプシーという重篤な睡眠障害が起こるが、その症状の一つに情動性脱力発作(カタブレキシー)

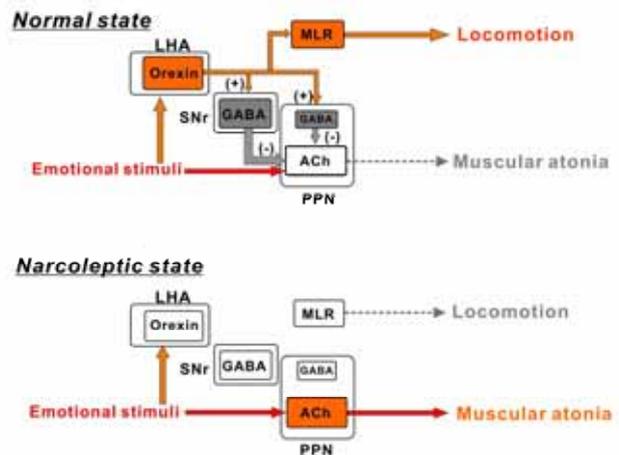


図2 視床下部 大脳基底核 脳幹による筋緊張調節に関するシエマ

上段は正常動物、下段は視床下部のオレキシン作動系ニューロンの欠損動物の場合を示す。

つまり、視床下部(LHA)に存在するオレキシン作動性ニューロンは、

- (1) MLRに興奮的に作用して歩行パターンを誘発する。
- (2) 黒質網様部(SNr)からの、あるいはPPN内の介在性GABA作動性ニューロンを介して脳幹(PPN)の筋緊張抑制系(アセチルコリン作動性ニューロン)を抑制する。その結果、筋緊張が上昇する。
- (3) 従って正常動物では、餌、敵などの情動刺激(Emotional stimuli)は、視床下部のオレキシン作動系を賦活することによって歩行運動を誘発するが、脳幹の筋緊張抑制系はオレキシン作動系から間接的な抑制を受けているため、賦活されることはなく、筋緊張の消失は起こらない。それに対して、オレキシン作動系の欠損しているナルコレプシーの状態では、筋緊張抑制系に対する抑制が働かないため、情動刺激はPPNを直接に活性化し、筋緊張の消失(カタブレキシー)が起こる。

この仮説を検証するため、本研究では、以下の実験から、脳幹の筋緊張抑制系に対するGABA作動系の作用を明らかにした。

1. オレキシンのアセチルコリン作動性ニューロンの抑制作用

オレキシンは、多くのニューロンに対して興奮性に作用することが知られており[6]、脳幹のアセチルコリン作動性ニューロンに対しても、興奮性作用が報告されている[7,8]。しかし、筋緊張に関するわれわれの実験結果から得られる結論は、この報告と一致しない。オレキシンの筋緊張を増加させているのだから、脳幹のアセチルコリン作動性ニューロンは、抑制されていると推測される。この矛盾点を解明するため、オレキシンを2種類の投与方法で投与した。

方法

ウレタン麻酔下のラットを脳定位装置に固定し、ガラス微小電極により単一神経活動を記録する。以下の2通りの方法でオレキシンの効果を調べる(図3)。

- (1) オレキシンを記録ニューロンのごく近傍に少量投与し、オレキシンの直接効果を調べる。
 - (2) オレキシンを記録ニューロンから離れたところに多量に投与し、オレキシンの間接的に記録ニューロンに作用したときの効果を調べる。
- (1)の場合、オレキシンの投与に、直径10 μ m以下の多連ガラス電極を用いる。これを記録電極の先端から20 μ mほどのところに貼り付ける。
- (2)の場合、オレキシンの投与には直径50 μ mほどの単一ガラス管を用いる。これを記録電極から100 μ mほど離して貼り付け

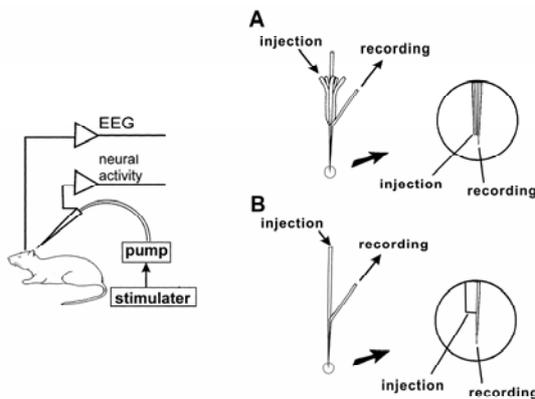


図3 アセチルコリン作動性ニューロンへのオレキシンの作用を調べる実験の概略図

研究成果

(1)の方法により、アセチルコリンニューロンの近傍にオレキシンを投与した場合の結果を図4に示す。オレキシンの投与後、ゆっくりとした発火頻度の上昇が見られた。この作用には容量依存性があり、40psiでは2分以上続いた。8個中6個のニューロンで、図のような持続時間の長い興奮作用が観察された。残りの2個には効果がなく、抑制作用は全く観察されなかった。

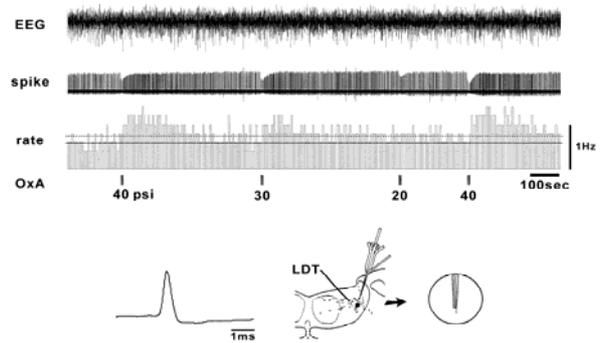


図4 オレキシンをニューロンのごく近傍に投与した時の作用

黒線の期間、オレキシンを圧注入法によって投与。数字は投与に用いた圧(psi)を示す。下段は、記録したニューロンの活動電位と記録部位を示す。

- (2)の方法でオレキシンを多量に投与した場合、興奮作用は見られず、2分ほどの潜時の後、10分以上続く長い抑制作用が観察された(図5A)。このとき油圧マニピュレーターによって電極をさらにニューロンに近づけ、再度オレキシンを投与すると、投与数秒後から顕著な興奮作用が観察され、その後、長い抑制が続いた(図5B)。

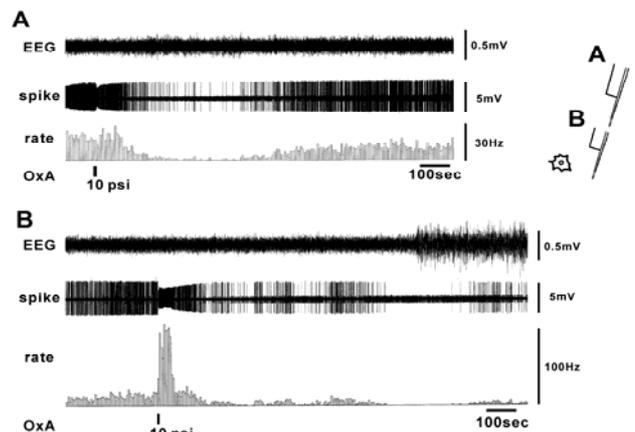


図5 オレキシンをニューロンから離れたところに投与したときの作用

A、オレキシンの投与により、ニューロン活動が抑制される。B、さらに電極を近づけてオレキシンを投与したときの作用

以上の結果から、(1)の方法で投与したオレキシンは、その直接作用を観察していると考えられる。(2)の方法で投与したオレキシンは、記録ニューロンの周辺のやや広範な領域に広がり、その近傍の抑制性介在ニューロンを介して二次的な作用をおよぼしたと推測できる。PPNの周辺には、多数のGABA作動性ニューロンが分布している[9]。また、視床下部のオレキシンの作動性ニューロンは、PPN周辺の広範な領域に投射しており[10,11]、オレキシンの作動性ニューロンが生体においてもPPN周辺のGABA作動性ニューロンを興奮させている可能性は十分考えられる。

2. アセチルコリン作動性ニューロンに対するGABAの持続的抑制作用

オレキシン作動性ニューロンは覚醒時に活動が上昇し、睡眠時には低下する[12]. PPNのアセチルコリン作動性ニューロンはレム睡眠時に活動し、レム睡眠時特有の筋弛緩を引き起こし、覚醒時には発火を停止して筋緊張の維持に作用している[13-15]. GABA作動性ニューロンがオレキシン作動性ニューロンの影響を受け、PPNのアセチルコリン作動性ニューロンに作用するならば、その作用は、PPNニューロンの覚醒時の活動を持続的に調節していると考えられる。

そこで次に、PPNのアセチルコリン作動性ニューロンが、覚醒時にGABA作動性入力を受けているか否かを検証した。

方法

実験には、無麻酔で、頭部に埋め込んだアクリルプレートで、頭部のみを無痛的に脳定位装置に固定したラットを用いた。ラットは、この状態で睡眠・覚醒を繰り返すので、図3Aに示したような多連電極を用いて、神経活動の記録と薬物の投与をおこなう。薬物は電気泳動によって投与した。

研究成果

図6に結果を示すが、覚醒中に活動を停止し、レム睡眠中に活動が上昇することから、レム睡眠中の筋緊張の消失に関連していると考えられる。このタイプのニューロンに対して、覚醒中つまり神経活動が停止している時に、GABAレセプターの阻害剤であるピキュキュリンを投与すると、活動の上昇が見られた。

この結果は、覚醒中にPPNのアセチルコリン作動性ニューロンはGABAニューロンの抑制を受けて、その活動を停止していることを示唆する。

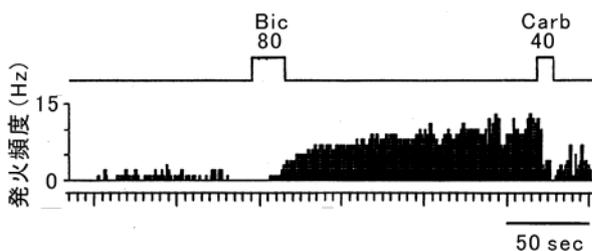


図6 PPNのアセチルコリン作動性ニューロンに対するピキュキュリン(Bic)の作用

活動がほとんど停止している覚醒時にピキュキュリン(Bic)を80nAの電流で投与すると、活動上昇が見られる。

3. オキシシンによるPPNでのGABAの放出

それでは実際にPPN領域において、オレキシンによってGABA作動性ニューロンからのGABA放出が上昇しているのだろうか。この点を明らかにするために、ラットを用いてPPNでのGABA放出量を測定した。

方法

1週間ほど前にガイドカニューレの埋め込み手術を済ませたラットのPPNに、図7のようにマイクロダイアリシス用透析プローブを刺入し、自由行動下で、約3時間後から10分ごとにサンプルの回収を始める。1時間後、マイクロダイアリシスプローブに貼り付けた注入用カニューレから、オレキシンA (1mM, 0.25 μ l) をマイクロダイアリシスカニューレのごく近傍に注入する。その後1時間サンプルを回収する。高速液クロマトグラフィー (HPLC) 法によりサンプル中のGABAの量を測定する。

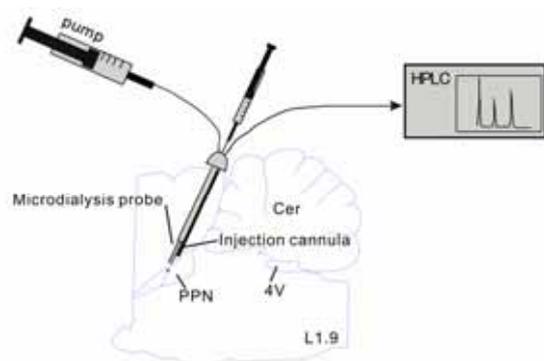


図7 オレキシン投与とGABA測定実験の概略図

研究成果

図8に示すように、PPNへのオレキシン投与後最初の10分間で約40%のGABA放出量の増加が見られた。次の10分間(投与後10~20分)から投与後30~40分の間、対照として溶媒の人工脳脊髄液を投与したグループ(Cont.)に比べ、GABA放出量は有意に増加していた($p < 0.05$)。PPN後方の橋網様体にオレキシンを投与した場合、このような増加は見られなかった。また、同じ回収液中のグルタミン酸の放出量には、顕著な増加は見られなかった。以上の結果から、PPNへのオレキシン入力は、PPNでのGABAの放出を促進していることが示唆された。

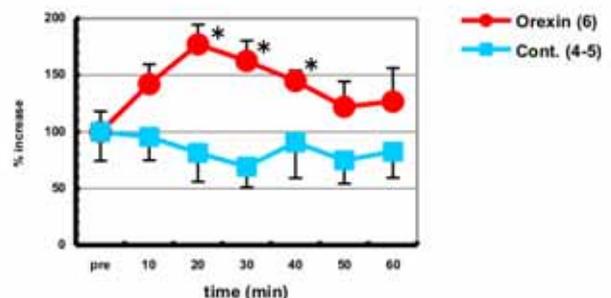


図8 PPNにオレキシンを投与した時のPPNにおけるGABA放出量の変化
投与前1時間の値(Pre)を基準に、相対的な変化量を示す。*は対照(Cont.)との差をt-testで比較した結果($p < 0.05$)を示す。

まとめと今後の課題

脳幹のアセチルコリン作動性ニューロンに対するGABA作動性入力が増強になった。このGABA作動性ニューロンを介して、正常個体では、オレキシン作動性ニューロンが筋緊張抑制系を抑制することにより、筋緊張の維持に働き、情動刺激に遭遇したときに歩行運動などの適切な反応が可能になる。オレキシン系の欠損によるナルコレプシーの際に見られる情動的脱力発作は、このGABA作動性ニューロンの賦活の不足によって説明できる。このシステムは、個体が外的環境の様々な刺激に反応して適切な行動を発現するための神経的基盤となっている。今後は、情動刺激がどのように視床下部 - 基底核 - 脳幹の筋緊張調節系に影響を与えているかを検討していきたい。

引用文献

- [1] K. Takakusaki, T. Habaguchi, J. Ohtinata-Sugimoto, K. Saitoh and T. Sakamoto. "Basal ganglia efferents to the brainstem centers controlling postural muscle tone and locomotion: a new concept for understanding motor disorders in basal ganglia dysfunction," *Neuroscience*, vol.119, pp.293-308, 2003.
- [2] K. Saitoh, S. Hattori, W.J. Song, T. Isa and K. Takakusaki. "Nigral GABAergic inhibition upon cholinergic neurons in the rat pedunculopontine tegmental nucleus," *Eur J Neurosci*, vol.18, pp.879-886, 2003.
- [3] R.M. Chemelli, J.T. Willie, C.M. Sinton, J.K. Elmquist, T. Scammell, C. Lee, J.A. Richardson, S.C. Williams, Y. Xiong, Y. Kisanuki, T.E. Fitch, M. Nakazato, R.E. Hammer, C.B. Saper and M. Yanagisawa. "Narcolepsy in orexin knockout mice: molecular genetics of sleep regulation," *Cell*, vol.98, pp.437-451, 1999.
- [4] L. Lin, J. Faraco, R. Li, H. Kadotani, W. Rogers, X. Lin, X. Qiu, P.J. de Jong, S. Nishino and E. Mignot. "The sleep disorder canine narcolepsy is caused by a mutation in the hypocretin (orexin) receptor 2 gene," *Cell*, vol.98, pp.365-376, 1999.
- [5] K. Takakusaki, K. Takahashi, K. Saitoh, H. Harada, T. Okumura, Y. Kayama and Y. Koyama. "Orexinergic projections to the cat midbrain mediate alternation of emotional behavioural states from locomotion to cataplexy," *J Physiol*, vol.568, pp.1003-1020, 2005.
- [6] C.B. Saper, T.C. Chou and T.E. Scammell. "The sleep switch: hypothalamic control of sleep and wakefulness," *Trends Neurosci*, vol.24, pp.726-731, 2001.
- [7] S. Burette, C.J. Tyler and C.S. Leonard. "Direct and indirect excitation of laterodorsal tegmental neurons by hypocretin/orexin peptides: Implication for wakefulness and Narcolepsy," *J Neurosci*, vol.22, pp.2862-2872, 2002.
- [8] K. Takahashi, Y. Koyama, Y. Kayama and M. Yamamoto. "Effects of orexin on the laterodorsal tegmental neurons," *Psychiatry Clin Neurosci*, vol.56, pp.335-336, 2002.
- [9] C.J. Holmes, L.S. Mainville and B.E. Jones. "Distribution of cholinergic, GABAergic and serotonergic neurons in the medial medullary reticular formation and their projections studied by cytotoxic lesions in the cat." *Neuroscience*, vol.62, pp.1155-1178, 1994.
- [10] T. Nambu, T. Sakurai, K. Mizukami, Y. Hosoya, M. Yanagisawa and K. Goto. "Distribution of orexin neurons in the adult rat brain," *Brain Res*, vol.827, pp.243-260, 1999.
- [11] C. Peyron, D.K. Tighe, A.N. van den Pol, L. de Lecea, H.C. Heller, J.G. Sutcliffe and T.S. Kilduff. "Neurons containing hypocretin (orexin) project to multiple neuronal systems," *J Neurosci*, vol.18, pp.9996-10015, 1998.
- [12] M.G. Lee, O.K. Hassani and B.E. Jones. "Discharge of identified orexin/hypocretin neurons across the sleep-waking cycle," *Journal of Neuroscience*, vol.25, pp.6716-6720, 2005.
- [13] A.E. El-Husseini, C. Bladen, J.A. Williams, P.B. Reiner and S.R. Vincent. "Nitric oxide regulates cyclic GMP-dependent protein kinase phosphorylation in rat brain," *J Neurochem*, vol.71, pp.676-683, 1998.
- [14] Y. Kayama, M. Ohta and E. Jodo. "Firing of 'possibly' cholinergic neurons in the rat laterodorsal tegmental nucleus during sleep and wakefulness," *Brain Res*, vol.569, pp.210-220, 1992.
- [15] M. Steriade, S. Datta, D. Pare, G. Oakson and R.C. Curro Dossi. "Neuronal activities in brain-stem cholinergic nuclei related to tonic activation processes in thalamocortical systems," *J Neurosci*, vol.10, pp.2541-2559, 1990.

成果報告 B-12:

ラット - マシン融合システムにおける脳の適応機能の解明

研究代表者 鈴木 隆文* , 分担研究者 満洲邦彦*

概要 本研究の目的は、ラット - マシン融合システムを利用して脳の適応機能を解明することである。本年度は、この目的達成のための基盤技術の開発を中心に行なった。具体的にはラットの運動野神経信号によって車両を制御するラットカーシステムにおける歩行状態推定精度の向上や、神経信号の慢性計測実験のためのプローブ周辺の基盤技術の開発を行なった。

I. はじめに

本研究課題は、ラットと機械を融合させることにより、身体環境条件を任意に変化させることが可能なシステムを構築し、これによって、脳、特に運動中枢の環境適応特性の解明を図るものである。融合させる機械の一例として、ラットの運動野の神経情報によって制御される車両システム（ラットカーシステム）を考えている。このようなシステムにおいては、運動指令信号（から推定した運動指令）と人工効果器（の実際の動作）との関係を任意に設定、さらには動作中に変化させることすら容易に実現できるが、さらにこうしたシステムの中で、多点の神経信号計測機能と、薬液注入のための微小流路とを備えた特殊な神経プローブを用いることにより、脳の環境適応特性を様々な視点から検討することが可能になると考えている。

近年、脳から計測した神経信号によって外部機器の制御を行う、いわゆるBrain-Machine Interface (BMI) システムの研究が革新的に進み、生体の運動野の神経信号で人工機器が制御可能であることが示されている。しかしながら、新しい機器を接続した際に、運動中枢がその身体環境の変化にどのように適応していくのかについては、未だ解明が進んでいない。この点にいち早く着目し、研究を進めることが、本研究課題の特徴である。本研究グループではこれまでに、ラット運動野から計測した多点神経信号によって、ラット自身の乗った車を制御する「ラットカー」システムの研究開発を進めてきた。また、薬液注入のための流路を備えた柔軟微小神経電極についても研究を進めてきたが、これらの成果を統合することによって、上述した目的の達成を目指している。

本年度は、目的達成のための基盤技術の開発を中心に行なった。具体的にはラットの運動野神経信号によって車両を制御するラットカーシステムにおける歩行状態推定精度の向上や、神経信号の慢性計測実験のためのプローブ周辺の基盤技術の開発を行なった。次節では、各基盤技術毎に成果の報告を行う。

II. 研究成果

A) ラットカーシステム

このラットカーシステムは、BMIにおいてbrainを構成するラットと、machineを構成する車体とが、一体となって移動するという特徴を有する。すなわち、ラットが移動の意図を持ち四肢を動かすとき、その結果は車体全体の動作として、直感的にフィードバックされる。その結果、ラットの脳がより迅速な可塑的变化を生じ、車体制御に対応する可能性がある。またその一方、四肢の動作による移動と車体の動作による移動を完全に一致させた場合、車体による移動を自身の四肢による移動と錯覚し、何ら脳の状態変化が生じないこともあり得る。こういったBMIの接続が脳に及ぼす影響については、前述した先行研究などにおいても指摘されているが、その出現の様子や機序については未だ明確となっていない。将来的には、RatCarシステムでの長時間計測を通じ、これらの問題についても何らかの知見が得られることが期待される。我々は、これま

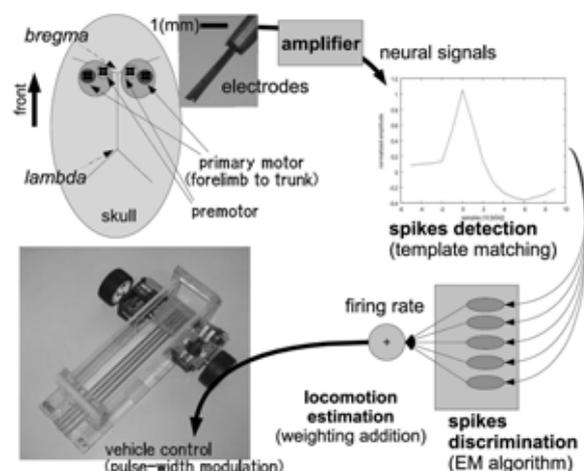


Fig. 1. Flow diagram of the RatCar system

*東京大学大学院情報理工学系研究科システム情報学専攻

で神経信号を用いた歩行速度推定および歩行方向変化の判別を実現し、基本的な車体動作に必要なラットの歩行状態の自動推定システムを開発してきた。さらに、従来の報告において問題となった推定結果の誤差およびばらつきに対応するため、推定モデルに対して時間的な拡張を行ない、条件に応じた推定結果の改善を検討したので報告する。

システム

Fig. 1 にシステムの構造を示す。実験には、オスのWistar系ラットで、生後約15週齢のものを用いた。神経信号の記録に用いる電極は、予め運動野内に埋め込み、頭部に固定されたコネクタを通じて信号の計測可能な状態とした。また、食餌制限や特定運動の学習は特に行ってない。ラットの大脳神経活動は、脳内に刺入された神経電極を通じて電気的に観察される。この信号は、生体アンプによる増幅・フィルタリングを経て、A/D変換ボードを介してコンピュータに取りこまれる。一方、車体の動作はD/A変換ボードによって生成したPWM指令信号によってモータを駆動することにより実現される。

ラット搭載車両

車体は全長30 cm、幅20 cm程の台車状の構造であり、背部中央の縦長の空間に覚醒状態の成獣ラット1匹を搭載する。この時、ラットの下肢は地面に接しているが、車体の自重がラットに比べて重いので、ラットは地面を直接蹴ることでは移動することはできない。車体の後輪には左右それぞれにモータが接続され、任意速度で回転する。両輪は独立して制御されており、車体中心を軸として小回りの利く構造となっている。

神経信号計測

神経信号の計測はワイヤ電極束を用いた。個々のワイヤ電極は、直線状のφ50 mmのタングステン線を用い、これを電解研磨した後にパリレンを用いて厚さ約5 mm

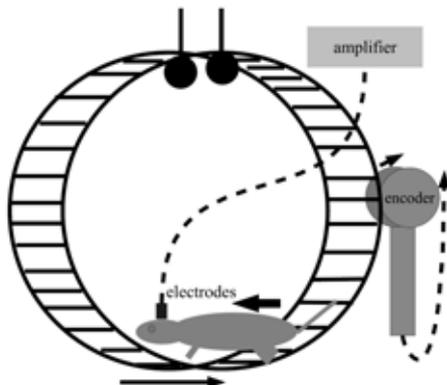


Fig. 2. A rat in exercise wheel. The wheel was supported by bearings that allowed it to rotate freely in both directions. The neural signal of the rat and the rotation speed of the wheel were simultaneously recorded while the rat walked inside of the wheel.

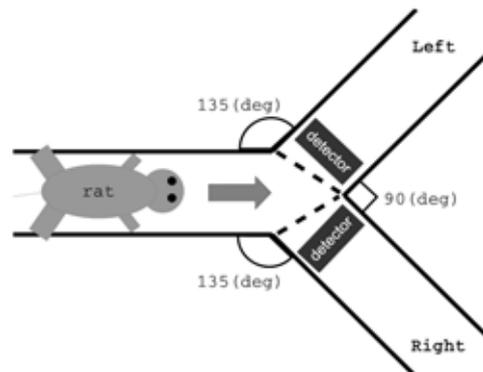


Fig. 3. A rat in a Y-branch passage. A rat was released at one end of the passage (left side of the figure) and guided to walk through one of the branches. Neural signals were recorded for 1 s before a rat passed over the detector installed at the entrance of each branch.

の絶縁コートを施し、さらに先端付近を切断して計測点を作成した。この電極を生理食塩水に浸し、1kHz、20mVの正弦波電圧を印加した時、計測点から十分遠方のリファレンス点までのインピーダンス（電極インピーダンス）は、およそ100 - 300 kΩであった。

このワイヤ電極を、26Gのステンレスチューブによって4本ずつ束ねたものを2組作成し、それぞれ左脳、右脳の大脳皮質一次運動野に刺入した。ここで、一次運動野は体部位局在を有するとされることから、齧歯類の運動野機能マッピングに基づき、後肢から前肢にかけての範囲を埋め込み部位とした。

埋め込んだ電極は、歯科用接着剤を用いて頭蓋表面に固定し、体外の一端を着脱可能なコネクタに加工した。さらに、このコネクタを含めた構造物全体を、頭蓋および頭蓋に配置したネジに接着した。

神経信号からの特徴量抽出

フィルタリングおよび増幅神経信号は、各領域に刺入された電極束を構成する4本のワイヤのうち、任意の2本間の差動電位として計測した。次に、この信号を、日本光電社製の生体アンプMEG-6116によってフィルタリングおよび増幅し、10 kHzサンプリングのA/Dボードを介してコンピュータに取り込んだ。ただし、バンドパスフィルタの帯域は500 Hz - 3 kHzとし、増幅率は概ね10万倍程度としたが、計測信号やノイズの状態の変化に応じて調整した。神経発火弁別コンピュータにおいては、まず信号に典型的なスパイク波形に対するテンプレートマッチングをかけ、S/N比の改善と動作等に伴うアーチファクトを除去した。次に、同一の神経細胞から生じた神経発火は同程度のスパイク高さを有するものと仮定し、テンプレートとの相関信号の局所ピーク値を混合正規分布(GMM)に従うよう分類を行なった。ここでは、GMMのパラメータ同定にEMアルゴリズムを用いた。

歩行状態推定モデル

RatCar システムでは、歩行の速度および方向変化に応じた運動野の活動を計測し、両者の対応関係を導くことによって車体の動作モデルを構築することを目指している。ここでは、弁別された神経の発火頻度を以て、運動野の活動を定量化した。

一般化逆行列を用いた歩行状態推定

次に、処理時刻 t における神経ユニット n ($n=1 \sim N$; N は検出された神経ユニットの個数) の発火頻度を $x_n(t)$ とし、 $x_n(t)$ と歩行状態との対応付けを以下のように行った。ただし、歩行状態は各処理単位時間 t 毎の速度や方向の変化を一般化したものであり、 $v(t)$ として表す。 $x_n(t)$ と $v(t)$ の間に、 t に対して不変な線形の関係

$$v(t) = \sum_{n=1}^N a_n x_n(t), \quad (1)$$

を仮定する。ここで、 a_n は神経ユニット n の発火頻度 $x_n(t)$ が歩行状態 $v(t)$ に対して有する重み係数と考えることができ、

$$X\vec{A} = \vec{V}, \quad (2)$$

と記述できる。ここで、検出された神経ユニット数 N に比べて十分に多くの試行によって v を実測すれば、一般化逆行列を用いて、

$$\vec{A} = (X^T X)^{-1} X^T \vec{V}. \quad (3)$$

と推定される。このとき、 a は式(2)の最小自乗誤差規範に従う。

歩行速度推定

歩行状態のうち、歩行速度に着目した場合 Fig. 2 に示す小動物の運動用車輪を用いて神経信号と歩行速度を同時計測し、重みベクトル a 、および 100ms 間隔での歩行速度 v の推定を行った。

歩行方向変化の判別

一方、歩行状態のうち歩行方向に注目した場合にも、同様の意図抽出アルゴリズムを用いて推定を行なった。Fig. 3 に歩行方向の変化と神経信号を同時計測するた

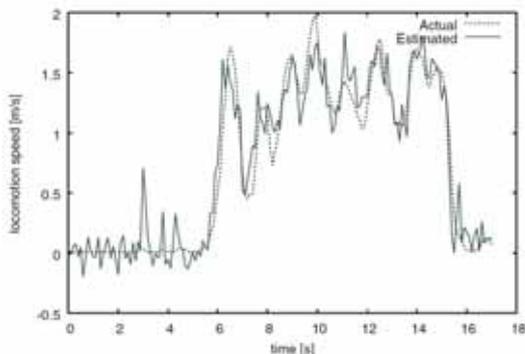


Fig. 4. Actual (black) and estimated (gray) walking speed of a rat

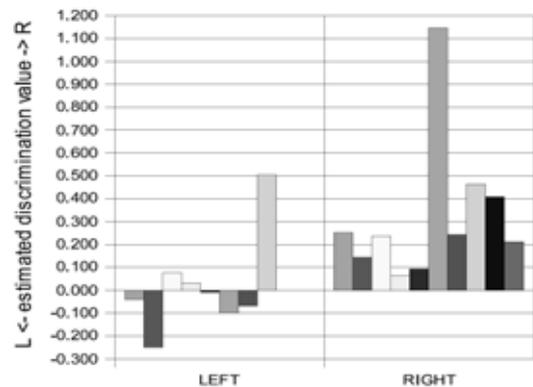


Fig. 5. Estimated direction values, which should be -1 for left and 1 for right

めに用いた実験装置を示す。基本的な構造は、生理学実験で汎用される Y maze と同様であり、ラットの体幅程度の直線通路が Y の字状に分岐したものである。ラットは 3 方向の経路のうち 1 つから進入して分岐点を通り、左右いずれかの枝の末端に至る。各枝の入口にはラットを検知するセンサを設置し、ラットがこのセンサ上を通過する直前 1s 間の神経信号を計測した。次に、この計測区間全体にわたる神経発火の頻度から、分岐点でのラットの進路方向変化の予測を試みた。この実験系では予測される結果が左または右の 2 値となる。そこで、歩行状態 v については

左に曲がる場合： $v = +1$

右に曲がる場合： $v = -1$

と設定した。なお、以上の実験は東京大学動物実験委員会の定めるガイドラインに準じて行われた。

結果

Fig. 4 に歩行速度推定結果の一例を、Fig. 5 に歩行方向の判別結果を示す。

考察

今回のような一般化した線形モデルのパラメータ推定を行う手法では、本来の計測対象である神経信号以外の信号波形までも入力として取り込んでしまう恐れがある。これを防止するためには、良好な計測環境の構築と、神経以外の情報を内包しにくい特徴量を選択する必要がある。テンプレートマッチングや混合正規分布を用いた自動的な発火検出・分布により、計測データへの動作アーチファクトや環境雑音の影響を軽減することができた。一方、混合正規分布に用いる Gaussian 数や神経発火として判定する発火頻度、発火電位の条件など、人為的な要素も残されており、今後ともこれらの自動設定化を進めていきたい。

また、この手法では、検出された神経ユニットが具体的に運動発現のどのような機序に関与するのか明らかにできない。しかし、逆にこれらのメカニズムが未

解明あるいは同定不可能な場合においても、BMI コントローラとして適用可能である点は有力な長所である。

今回は、入力信号の処理フレームを複数用いた場合との比較も行ったが、歩行速度推定においては、処理フレームを複数用いることによる精度向上の可能性が示された。3個以上のフレームを用いることも考えられるが、最小二乗推定の性質上、発火頻度パターンの次数に対して十分な計測点数を得られない場合、逆行列の計算精度において破綻を生じる。両者のトレードオフの均衡点を探ることも、今後の検討課題である。

一方、歩行方向変化の判別値については、推定結果のばらつきは小さくなったものの、判別結果としてはむしろ曖昧なものとなった。歩行速度推定でみられたように、対象となる行動の数百ms前の状態が推定結果に影響を与える可能性もあり、実測判別値の設定について再検討を行いたい。最後に、ラットを車体上に搭載して平面上での移動では、従来の歩行状態推定では影響の小さかった、ラットの姿勢変化、車体への慣れによる影響、車体上での移動の意図抽出および動機づけといった課題も生じている。これらはフィルタリングや車体の設計改善のような工学的対策だけでは限界があり、ラットの生態や学習能力も利用しつつ解決し

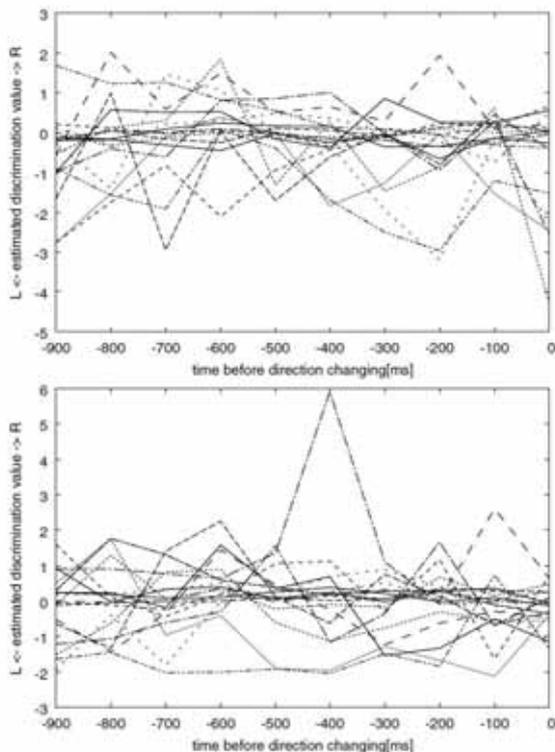


Fig. 6. Estimated direction values for each 100 (ms) as a rat walked toward the detectors. The upper and lower figures are for trials where a rat walked respectively to the left or to the right. The times on the x-axis indicate the remaining time until a rat stepped on either detector.

ていきたい。

B 慢性実験（長期データ取得）のための基盤技術
 この他に、長期間の安定した神経信号計測を実現するための以下の基盤技術の開発を行なった。

B-1 タングステン電極アレイ

実験目的に応じた電極配置を容易に実現できるタングステン電極アレイを開発し、推定効率に与える影響について検討した (Fig. 7)。

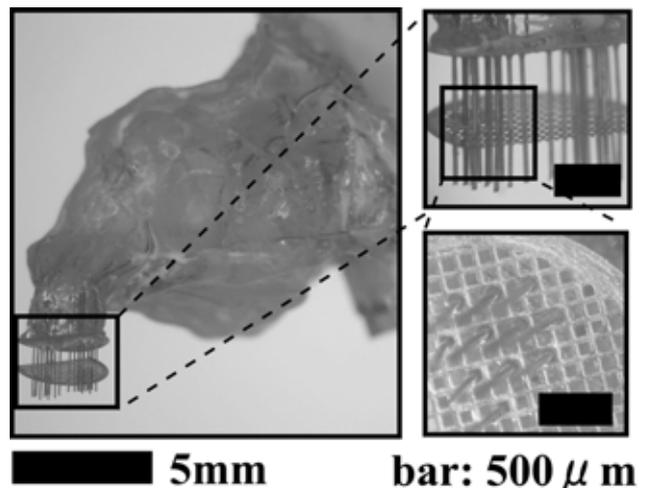


Fig. 7. Tungsten multi-electrode array

B-2 流路電極

神経電極と微小流路を統合した新しい神経プローブの、特に埋め込み型への改良に向けての開発研究を行った。

B-2 液圧マイクロドライブ

電極アレイの個々の電極の位置を、埋め込み後に調節するためのマイクロドライブについて、液圧を利用した新しい方式のものを開発し評価を行なった。

III. おわりに

ラット - マシン融合システムを利用して脳の身体環境変化への適応能力の解明することを目的として、本年度は主に基盤技術の開発を中心に行なった。具体的にはラットの運動野神経信号によって車両を制御するラットカーシステムにおける歩行状態推定精度の向上や、神経信号の慢性計測実験のためのプローブ周辺の基盤技術、特にタングステン電極アレイの開発や、流路を備えた神経プローブの慢性埋め込み型への改良、さらに液圧を利用したマイクロドライブ等について、研究開発を行なった。次年度にはこれらの成果を統合して、計画に沿って研究課題を遂行する予定である。

脳の情報コーディングにおける身体性の役割をBMI法で検討する

櫻井芳雄 京都大学大学院文学研究科

Abstract — 本研究は、脳の情報コーディングと身体性の関係について、マルチニューロン活動の記録とブレイン・マシン・インタフェース (BMI) を活用し明らかにすることを旨とする。本年度は、ラットの学習課題を確立し、BMIシステムを構築した。また、BMIに繋がることでニューロン活動が大きく変化すること、および、近接したニューロン間の高精度な同期発火が情報コーディングに重要であることを示した。

I. はじめに

個体の適応的行動には、まず環境を認識すること、すなわち有意な情報を外界から検出することが必要であり、それは脳による情報コーディングに他ならない。脳の情報コーディングの実体は、かつて心理学者Hebbが提案したように、神経細胞集団の動的な活動として記載可能であり、最近の神経科学的研究はその姿を次第に明らかにしつつある。しかし、心理学者Gibsonも指摘したように、環境内のどの情報がどのように有意であるかは、個体がその環境に働きかけることで初めて認識可能となる。すなわち、個体がその身体を働かせ環境と能動的に相互作用することにこそ、脳の情報コーディングの本質が現れているはずであり、その本質部分を実験的に捉えることが必要である。

II. 目的

本研究は、構築中のブレイン・マシン・インタフェース (BMI) を活用することで、身体の働きが脳の情報コーディングにどのような役割を持つかについて、実験的に明らかにすることを旨とする。具体的には、複数の刺激から特定の情報を選ぶ学習課題をラットに訓練し、ラットが自らの身体で反応する場合と、BMIにより身体を介さず特定の神経活動が反応を代行する場合について、同じマルチニューロン活動を記録し解析する。そして、特定の情報をコードする神経活動を両場面で比較するにより、情報コーディングにおける身体性の役割について明らかにする。記録部位については、皮質一辺縁系の相互連関に的を絞り、海馬体と嗅内皮質などから同時記録する。

III. 独自性

本研究は、従来の神経科学的研究のように、脳を単に情報を受け取り処理する受動的な装置とは捉えない。脳の情報コーディングにおける身体性に注目し、神経活動と身体・環境の相互作用について実験的に解明するものである。また、本研究で用いるBMIシステムを確立するためには、新しいハードウェア技術 (脳計測回路など) とソフトウェア技術 (ネットワークモデルなど) の協調が必要であり、さらに、心理学的な行動実験と神経生理学的な記録実験も協調させる必要がある。すなわち本研究は、情報工学、心理学、ネットワーク理論、神経科学という異なる分野を融合させた学際的研究である。これらは全て「移動知」の目的に合致し、その推進に貢献できると思われる。

IV. 方法

マルチニューロン活動の長期間記録法を開発し、さらにそれを個々のニューロン活動へと高精度に分離する自動的スパイク・ソーティング法を開発する。同時に、BMIとつなげるラット用学習課題を構築し、予備的訓練により提示刺激や反応時間等のパラメータを決定する。次に実際にラットに学習課題を行わせ、その間のマルチニューロン活動を記録し解析することにより、インタフェースに必要な神経情報を、特に高精度な同期発火の役割に注目して検出する。また、そのような同期発火の役割をより明らかにするため、これまで記録したサルのマチニューロン活動についても解析を進める。

V. 成果

これまでにラットのノーズポーク反応 (鼻先を穴に入れる行動) を利用した学習課題用の装置を作製し (図1)、予備的な訓練を繰り返し検討することで、単純な自由反応課題、試行間隔付き反応課題、視覚弁別課題、聴覚一位置連合課題、左右交代反応課題な

どを確立し、ラットに訓練した。次に、マルチニューロン記録用の特殊電極ドデカトロードと専用マイクロドライブを開発し(図2)、それらと独立成分分析(ICA)を組み合わせたマルチニューロン活動記録解析システム RASICA (Realtime and Automatic Sorting with Independent Component Anaysis) を作製した(図3)。このシステムは、マルチニューロン活動から個々のニューロン活動を自動的かつリアルタイムで抽出することができ、それらニューロン活動の発火頻度や、複数のニューロン間の同期発火を、随意に設定したパラメータで検出し、機械制御信号として出力することができる。すでに京都大学から特許出願を済ませている。



図1：学習課題の装置
中央の透明アクリル性のボックス内でラットが学習課題を行う。箱の向こう側に課題制御用のインターフェースがあり、箱の左側には報酬用ペレットを出すディスペンサーがある。装置全体は防音シールドボックス内に置かれ、その天井には音刺激提示用のスピーカーと、マルチニューロン活動導出用のヘッドアンプ付きケーブルがある。

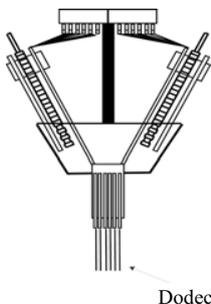


図2 Dodecatrode (12本のマイクロワイヤー) を複数本装着した専用マイクロドライブ。個々のdodecatrodeを操作できる。

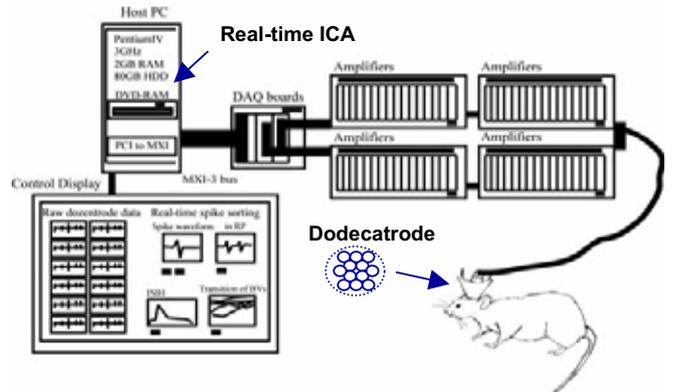


図3 RASICAの概略
脳内のdodecatrode 電極から検出され増幅されたマルチニューロン活動は、2枚のDAQボードを介してデジタル化される。デジタル化された複数のニューロン活動は、リアルタイム式独立成分分析を組み込んだ専用プログラムにより個々のニューロン活動にリアルタイムに分離される。

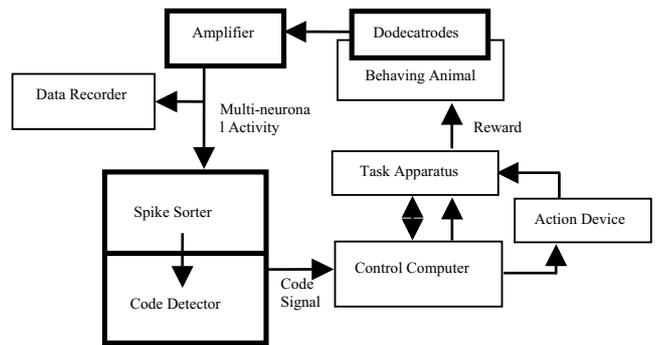


図4 BMIの全体システム。太枠内がRASICAに相当する。

現在、このRASICAを用いたBMI用の実験システムを構築し稼働させている(図4)。そして、BMIとつながることでラットの海馬に生じるニューロン活動と同期発火の変化について検討している。予備的な実験として、海馬CA1から同時記録した10個のニューロンからなるマルチニューロン活動をBMIシステムに入れ、それらがある一定時間内に一定の回数以上発火することをノーズポーク反応の代わりとした。その結果、約30分ほどでニューロンの発火頻度が数倍に増大し、ニューロン間の同期発火も高頻度で生じるようになった(図5)。すなわち、神経回路網を構成するニューロン活動と同期発火は、BMIにつながり行動の代わりとなることで、短時間に変化し増大することがわかった。

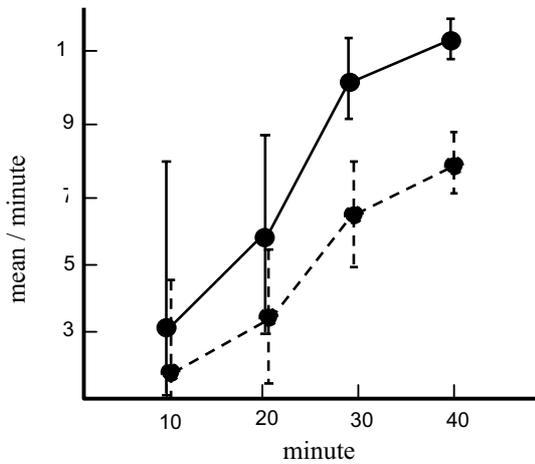


図5 ノーズポーク反応の代わりとなった時のニューロン活動の変化。実線は10個のニューロンのいずれかが40ミリ秒間に3回以上発火したこと、破線はいずれか2個のニューロン間で同期発火が生じたことを示す。縦軸はそれらが生じた1分間あたりの平均回数。横軸は時間(分)。記録部位は海馬CA1。

次の課題ではノーズポーク用の穴をドアでふさぎ、それを8秒間隔(試行間隔)で開けて反応させた。そして先と同じマルチニューロン活動で反応の代わりをさせたところ、ドアが開いている試行期間中は、ただちに発火頻度も同期発火も増大したが、ドアが閉まっている試行間隔中は、発火頻度と同期発火共、訓練をとおして次第に減少していった(図6)。すなわち、マルチニューロン活動と同期発火は、BMIにつながり行動の代わりとなることで、単に増大するだけでなく、課題に合わせ適切に制御されることがわかった。

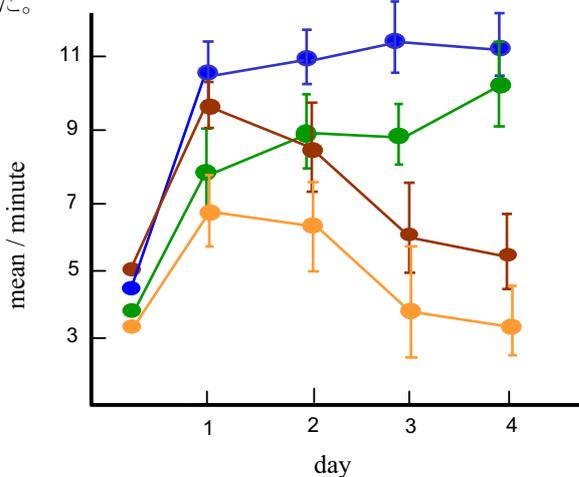
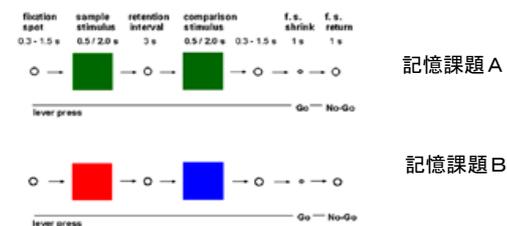


図6 図5と同じニューロン活動が新たな課題で示した変化。横軸は訓練した日数。青は試行期間中の発火頻度、緑は試行期間中の同期発火の頻度、茶は試行間隔中の発火頻度、橙は試行間隔中の同期発火の頻度を表す。

また、ニューロン間に見られる同期発火の実態と役割について、かつて記録したサルのマルチニューロン活動を詳細に解析し検討した。同じサルに、時間情報を覚える記憶課題Aと、色情報を覚える記憶課題Bの両方を行わせ(図7)、前頭連合野に装着した6組のテトロッド電極でマルチニューロン活動を長時間にわたり記録した(図8)。そして両課題中で見られるニューロン間の同期発火について、独立成分分析を用いて詳細に調べたところ、近接したニューロンペアの約80%が高精度に同期発火していることがわかった。さらにそのような同期発火を示すニューロンペアの約半数が、課題の違いで同期発火を示したり示さなかったりすることもわかった(図9、図10)。これらの結果は、脳の情報表現における局所的ニューロン集団すなわちセル・アセンブリの存在と、その機能的意義を示しており、それがBMIを安定して動作させる神経情報として有用であることも示唆している。



記憶課題A

記憶課題B

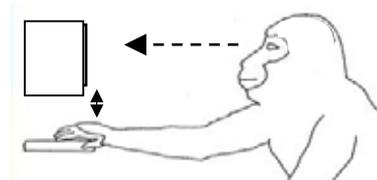


図7 サルに行わせた2つの記憶課題。レバーを押すと目の前のディスプレイに、左から右へ示す刺激が表示される。2つの刺激の提示時間(記憶課題A)または色(記憶課題B)が同じか違うかを、レバーを離す時期で答えさせた。

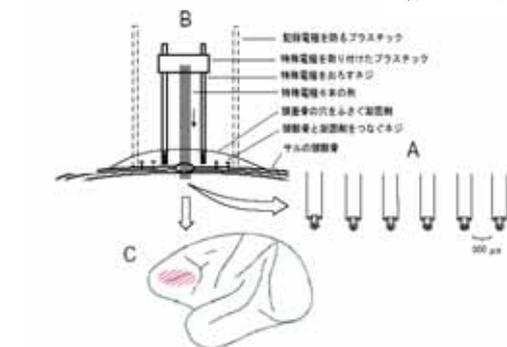


図8 マルチニューロン活動の記録法。Aはテトロッド電極アレイ、Bはマイクロドライブ、Cは刺入した前頭連合野中心溝

謝辞

本研究の実行と成果に関し、共同研究者の高橋晋氏（科学技術振興機構研究員）に感謝する。

文献

- (1) 櫻井芳雄（2007） 脳の情報表現を見る．京都大学学術出版会，印刷中．
- (2) Sakurai, Y. (2007) How can we detect ensemble coding by cell assembly. In Funahashi, S. (Ed.). *Representation and Brain*. Springer, Tokyo, In press.
- (3) Sakurai, Y (2007) Brain-machine interface to detect real dynamics of neuronal assemblies in the working brain. In Wu, J.L., Ito, K., Tobimatsu, S., Nishida, T. & Fukuyama, H. (Eds.). *Complex Medical Engineering*. pp.407-412, Springer, Tokyo.
- (4) Sakurai, Y., and Takahashi, S. (2006) Dynamic synchrony of firing in the monkey prefrontal cortex during working memory tasks. *Journal of Neuroscience*, 26, 10141-10153.
- (5) 櫻井芳雄（2006） マルチニューロン活動とブレイン-マシンインターフェース．*生体の科学*, 57(4), 292-297
- (6) 櫻井芳雄（2006） マルチニューロン活動 - セル・アセンブリ - ブレイン-マシン・インターフェース．*生理心理学と精神生理学*, 24(1), 57-67
- (7) Koike, Y., Hirose, H., Sakurai, Y. and Iijima, T. (2006) Prediction of arm trajectory from a small number of neuron activities in the primary motor cortex. *Neuroscience Research*, 56, 146-153

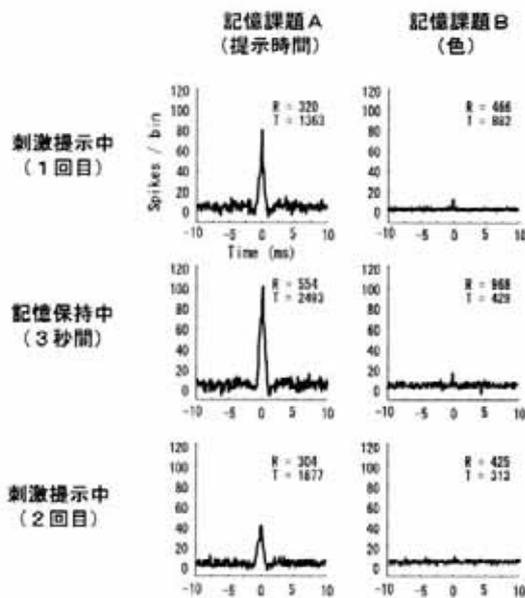


図9 近接した2つのニューロンの相互相関ヒストグラムの場合。縦軸は0.001秒あたりのスパイク数、横軸は0.001秒単位。

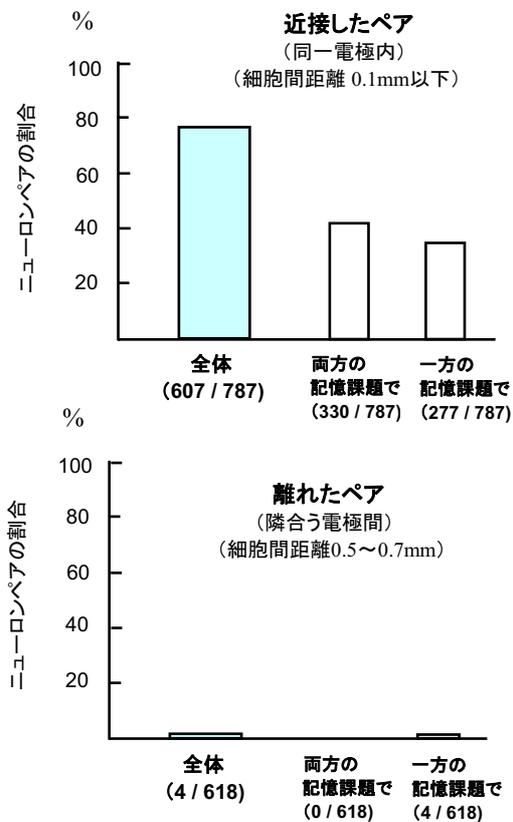


図10 高精度な同期発火を示したニューロンペアの割合。

ヒト二足歩行の環境適応メカニズムの多角的解明： 平成18年度報告書

花川 隆、井関一海、橋川一雄、本田 学

要約—ヒト二足歩行の環境適応メカニズムの解明を目指し、現在四足歩行動物で提唱されている歩行の機能解剖モデルと過去のイメージング研究を参考にしてヒト二足歩行の機能解剖モデルを提唱した。パーキンソン様歩行障害を示しうる白質障害患者を対照として、歩行時脳血流の評価を行い、運動関連脳皮質機能のヒト歩行における重要性を確認した。

I. はじめに

高 齢化社会の到来を迎え、移動障害は認知障害と並んで医療・介護上益々大きな問題になってきている。人間にとって、老化は発達により獲得した“移動知”を失っていく過程と言っても過言ではないだろう。特に、環境や外乱に応じて、歩行パターンや姿勢を柔軟に変化させる適応力が低下することは、高齢者の転倒の原因として社会的にも重要な問題である。ヒト二足歩行の環境への適応能力の低下が移動困難や転倒傾向にいたるメカニズムを理解し、移動障害の緩和や転倒予防に有効な対策を立案していくことが必要である。

ヒトの歩行制御の基本システムは、四足歩行動物のそれと同様、脊髄・脳幹レベルに存在すると考えられる。しかし、周囲の環境や外乱に適応するためには、大脳皮質、基底核や小脳のような神経システムが、二足歩行の基本システムの機能を修飾することで、重要な役割を果たしている可能性が高い。個体発達をみても、広い足幅で不安定な歩行から環境の変化に適応できる柔軟な歩行へと発達する過程は、小脳や高次運動野の発達と姿勢歩行制御機構の密接な関係を示唆する。一方、老化は環境に応じた柔軟な歩行・姿勢制御が困難になっていく過程であるが、老化と関係の深いパーキンソン病の歩行障害は、外的刺激によりむしろ改善する場合がある。このように、環境と老化に伴う

本研究は、文部科学省科学研究補助金・特定領域研究（領域番号454 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—）の補助により行った。

花川 隆（研究代表者@国立精神・神経センター 神経研究所 疾病研究第七部、〒187-8502 東京都小平市小川東町4-1、042-341-2711、FAX 042-346-1748、hanakawa@ncnp.go.jp）

井関一海（研究協力者@京都大学大学院医学研究科・附属高次脳機能総合研究センター・脳機能イメージング、〒606-8507 京都市左京区聖護川原町54、iseki@kuhp.kyoto-u.ac.jp）

橋川一雄（分担研究者@京都大学大学院医学研究科・附属高次脳機能総合研究センター・脳機能イメージング、hashikawa@kuhp.kyoto-u.ac.jp）

本田 学（分担研究者@国立精神・神経センター 神経研究所 疾病研究第七部、honda@ncnp.go.jp）

移動知の衰えの関係は単純に理解できるものではない。“移動知”の典型である人間と環境の関わりは老化や疾病というファクターによってダイナミックに変化する。環境に応じて人間が姿勢・歩行を調整する能力が、加齢や疾患過程によりどのような変化するかを知ることは、“移動知”と環境の関わりを理解するうえで重要であると考えられる。

本研究課題は、ヒト二足歩行・立位の適応的制御のメカニズムとその加齢や疾病による変容を、経頭蓋磁気刺激、脳波・筋電図、シングルフォトン断層像（以下SPECT）、ポジトロン断層像（以下PET）、や磁気共鳴画像（以下MRI）などの非侵襲脳機能測定法を用いて明らかにすることを目的としている。本年度は、高草木ら [1] のモデルを参考にし、われわれ自身の過去の研究に基づいて改変したヒト二足歩行の中枢神経機構とドパミン作動性ニューロンの機能異常に伴うパーキンソン歩行発現のモデルを提唱し[2]、その妥当性を検証していく試みの一つとしてSPECTによる脳血流測定を応用した瀰漫性白質病変に伴うパーキンソン病様歩行障害の病態生理の解明を行った[3]。

II. ヒト二足歩行の中枢神経機構とその破綻による歩行障害発現のモデル化

A. 正常ヒト二足歩行システムのモデル (Fig. 1)

未だ直接的な証明は乏しいものの、脊髄損傷患者の研究などから、ヒトにおいても魚類や四足歩行動物と同様に、脊髄に中枢パターン発生器（CPG）が存在することを示す間接的な証拠が示されている。脊髄CPGは自ら周期的なステップ運動を生成することの

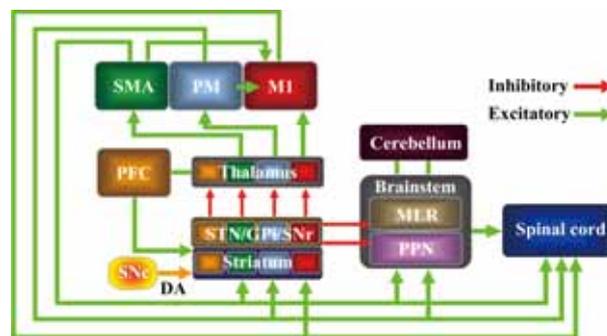


Fig. 1. 正常ヒト歩行の機能解剖モデル ([2]のFigure2aを改変)

できる神経回路であると考えられているが、正常状態では末梢あるいは中枢性の神経信号により制御されており、不随意に自動運動を生じることではない。ネコ

を始めとする四足歩行動物では、脊髄CPGに影響を与え、歩行運動を発現させることのできる機能を持つ高位の中枢として、中脳歩行野（MLR）が良く知られている。MLRの近傍には筋トーヌスの制御に関わると考えられている脚橋被蓋核（PPN）が存在しMLRとともに歩行に関わる脳幹の重要な中枢になっていると思われる。われわれは以前、ヒト二足歩行中に脳幹背側の脳血流が増加することを示しており[3]、ヒト歩行においても脳幹歩行中枢が重要な働きを果たしていると考えてよいだろう。また、小脳（cerebellum）が歩行運動と歩行に伴う姿勢制御に重要な役割を果たしていることを示す知見は多くある。

MLR/PPNは黒質網様部（SNr）から抑制性投射を受けている。また、SNrは視床下核（STN）や淡蒼球内節とともに大脳基底核出力核を形成しており、大脳基底核からの出力は視床を介して運動関連皮質の機能を修飾している。そして運動関連皮質は、歩行・筋トーヌス調整中枢のある脳幹網様体ならびに脊髄に投射すると同時に、大脳基底核の入力核である線条体（striatum）へ投射している。大脳から基底核への投射によりフィードバックループが形成され、大脳皮質からの出力は大脳基底核の状態によって修飾された後、自らの興奮性を制御するフィードバック信号となって運動関連皮質の機能を制御する。ここで留意すべきことは、一次運動野（M1）、補足運動野（SMA）、外側運動野（PM）と少しずつ機能の異なる運動関連皮質は、それぞれ線条体の異なる部位に投射しており、基本的に独立したループ構造を形成していることである。M1、SMA、PMはヒト二足歩行中に著明な活動上昇を示しており[2]-[3]、ヒト二足歩行維持に機能していることは明らかであるが、それぞれの領域がどのような機能分担をしているのかは不明である。そして、大脳基底核の状態を制御する信号として最も重要なものの一つが、黒質緻密部（SNc）から線条体に投射するドパミン（DA）作動性ニューロンである。

B. パーキンソン病における中枢歩行システムの変容 (Fig. 2)

パーキンソン病では、SNcのDA作動性ニューロンの変性の結果、線条体から基底核出力核への促進が弱まり、結果として基底核出力核からの過大な抑制が視床に影響を及ぼすことで、大脳皮質から脳幹や脊髄への出力が減弱し、無動・寡動が生じると考えられている。また基底核出力核から脳幹（特にPPN）への過剰抑制

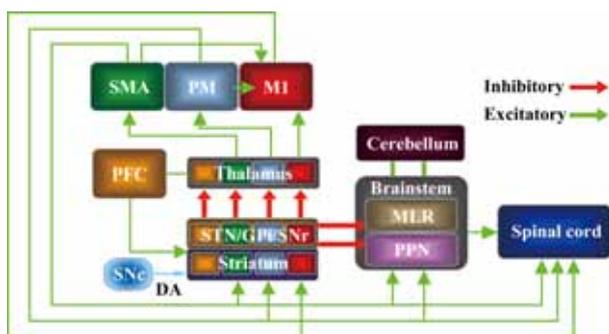


Fig. 2. パーキンソン歩行の病態モデル ([2]のFigure2bを改変)

が筋トーヌスの異常亢進をもたらしている可能性がある[1]。これら皮質-脊髄路と脳幹-脊髄路を中心とする複数の経路の異常の複合状態としてパーキンソン病の歩行障害が生じていると考えられる。われわれは以前、パーキンソン病患者において、歩行運動中の前補足運動野の活動が、低下していることを示している[3]。

C. パーキンソン病における視覚刺激による歩行改善のメカニズム (Fig. 3)

歩行障害が進行し、“すくみ足”を生じるようになったパーキンソン病患者であっても、強い驚きや適度な間隔を持った横線（横断歩道のような）刺激を受けた際に歩行障害が著明に緩和される場合がある。このような現象を一般に逆説的運動（kinesie paradoxale）と呼ぶ。われわれは以前、視覚刺激によるパーキンソン歩行の改善に伴い、頭頂葉背側の視覚関連領野（dorsal visual areas）、小脳、PMの活動が亢進することを示した[4]。

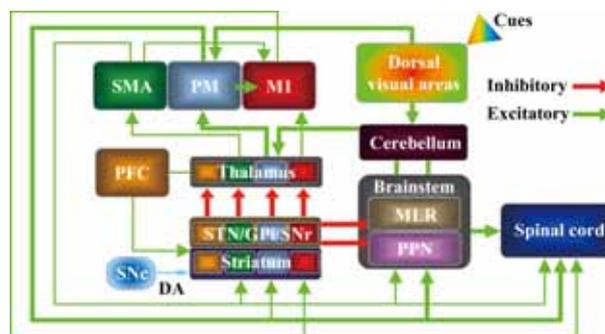


Fig. 3. 逆説的歩行のモデル ([2]のFigure2cを改変)

横線など、ある種の視覚刺激は頭頂葉背側視覚野や小脳で処理されることが知られている。また頭頂葉背側視覚野とPMは直接解剖学的結合を持ち、視運動課題の遂行に関係が深いと考えられている。すなわち、適度な視覚刺激の存在下で歩行運動を行う場合には、頭頂葉 小脳 視床 PMおよび頭頂葉 PMの2経路でPMの活性化が生じる可能性があり、PMの活性化が脳幹網様体や脊髄に促進的に働き、歩行をリストアしている可能性があるのではないだろうか。

III. 虚血性白質病変患者におけるパーキンソン病様歩行障害の病態解明

A. 虚血性白質病変患者の歩行障害

主に微小血管障害による脳内白質病変（いわゆるleukoaraiosis）が歩行障害と関連が深いことは良く知られており、歩行障害を呈して入院した患者の診断として、パーキンソン病に次いでSAE/SVE（subcortical arteriosclerotic encephalopathy or subcortical vascular encephalopathy）が多かったとする報告もある[5]。SAE/SVEのうち、認知障害を主徴とするBinswanger病も時に“lower body parkinsonism”（上肢に症状がなく歩行障害を中心として下肢に目立つパーキンソ

ニズム)を呈するとされており[6]、特に脳室周囲の白質病変は“lower body parkinsonism”に特徴的であるといわれている。SAEを含む脳血管障害は、いわゆる前頭葉歩行障害(frontal gait disorder)の原因として最も頻度が高いとされている[5]。

歩行障害のパターンとしては、移動と平衡機能のいずれもが障害されることが多い[7]。SAE/SVE症例における歩行分析の結果から、ケイデンスの著明な減少、及び両脚支持期の有意な増加が確認されている[8]。

歩行障害の機序としては、前頭葉と皮質下の歩行中枢の連絡障害が推測されているが、その病態生理は未だ明らかでない。LeukoaraiosisはMRIで描出されるため、MRI上の病変と歩行障害の間に相関があるかどうかはまず検討に値するであろう。ところが、ある横断研究においては、T2強調MRIの変化と歩行障害の重篤さとの間に良い関連は見出せなかった。SAE症例には重篤な白質病変を伴っていても重篤な歩行障害を来たさないものもあれば、特徴的な歩行障害を示していても必ずしもMRI上の著明な変化を伴わないものもあった、と報告されている[6]。さらに、SAE/SVEにおいては、基底核の多発ラクナ梗塞が合併していることが多いため、歩行障害のどの程度が白質病変によるもので、どの程度が基底核障害によるものかを判定することは難しい。また、T2強調画像で描出される異常信号には、脳脊髄液の染み出しや血管周囲空の拡大といった非特意的変化も反映することも問題点として考えられる。

我々はこれらの事実に基づき、SAE/SVEにおける歩行障害病態解明を目指し、かつ先に提示したヒト歩行の神経機能解剖モデルの検証を行うことを目的として、白質病変を呈する患者を歩行障害の程度に応じて分類し、歩行時脳活動の比較を行った。歩行時の脳活動を測定する手段としては、われわれの研究室において実績のあるsplit-dose methodに基づいたSPECTによる脳血流賦活検査を用いることとした。トレーサーとしては、以前の研究で用いた^{99m}Tc-PAO(^{99m}Tc-hexamethyl-propyleneamine oxime)と同様に、投与後数分で局所脳血流を反映して脳内に固定し、その後数時間に渡って安定に脳内に留まるという特徴を持ち、かつより取り扱いが簡便な^{99m}Tc-ECD(^{99m}Tc-ethylcysteinate dimer)を用いた。

B. 方法

1) 対象

MRIで検出されるleukoaraiosisの程度の評価基準として、Fazekasの分類[9]が広く用いられている。今回、Fazekasのgrade3以上、すなわち脳室周囲の白質病変が不規則に広がり深部白質にまで及んでおり、深部白質の病変が大きく合流しているかのように見えるSAE/SVE患者を対象とした。尚、検査の少なくとも1ヶ月前までに急性脳梗塞での入院の既往のある患者、少なくとも6ヶ月前までに腰椎症で手術を受けた患者、或いは腰痛や膝の痛みの訴えのあった患者は、研究から除外した。参加に際しては、インフォームドコンセントを取得

した。最終的に18名の白質病変患者が被験者として研究に参加した。平均年齢は75歳(範囲 68-81歳)であり、18名の内訳は男性10名、女性8名であった。

2) 歩行障害の評価

対象となった被験者における歩行障害の程度を評価するため、歩行分析検査を施行した。床反力計、及び主要関節に置いたマーカーの追跡からの解析により、歩行周期、ケイデンス、両脚支持期、単脚支持期、歩隔の算出を施行した。さらに、各被験者に10メートルの通常歩及び速歩を命じ、歩行速度及びケイデンスの算出を行った。また、質問紙法により“すくみ足”を中心とする主観的な歩行障害の指標として用いられるFOGQ[10]スコアを測定した。

白質病変患者の歩行障害を分類するためのgold standardは未だ存在しない。そこで、ビデオ供覧により3名の神経専門医が歩行障害の有無を評価・判定することとした。この結果により白質病変患者の分類し、脳血流や歩行分析結果の比較を行った。

3) 脳血流測定

歩行分析検査の過程において、トレッドミル上歩行による転倒の懸念が払拭された患者に対し、3ヘッド型SPECT装置による歩行中脳血流測定を施行した(Prism3000、Picker社製)。トレーサーとしては^{99m}Tc-ECDを用いた。一人の被験者について、二条件において脳血流の測定を行った。半数の被験者は、医師の監督の下、まずトレッドミル上での歩行を行った。監督者は歩行が定常状態に達したと判断した時点で、ECD約300 MBqを経静脈的に投与し、被験者はその後さらに5分間歩行を続けた。その後被験者はSPECTスキャナー上に移動し、ECD投与後約10分後からスキャンを開始し、24分間に渡りスキャンを行った(歩行条件)。スキャン終了から約5分後に、ECD 500MBqを経静脈投与し、投与後約10分後から臥位でのスキャンを24分間に渡り施行した(安静条件)。なお、半数の患者においては、歩行条件と安静条件の順序を逆にして検査を施行した。

SPM2による脳血流画像の解析を行った。同一被験者における二回の撮像の間の頭の位置のずれを補正し、全被験者の能血流像を解剖学的に標準化、空間的平滑化を行った後、一般線形モデルに基づいてボクセル毎の脳血流相対値の統計比較を行った。

C. 結果

10名の患者に歩行障害あり、8名の患者は歩行障害なしと判定された。詳細は省くが、二群間で歩行パラメーターに有意な差を認めた。

脳血流データの予備的解析を示す。全患者をプールし、歩行条件と安静条件の間で脳血流を比較すると、歩行時にはM1の下肢領域、PM、SMAなどの運動関連皮質、一次体性感覚野を中心とする頭頂葉を含む広範な前頭頭頂葉の活動に加え、視覚野並び

に小脳虫部・傍正中部を中心とする領域に脳血流の有意な増加が認められた (Fig. 4)。

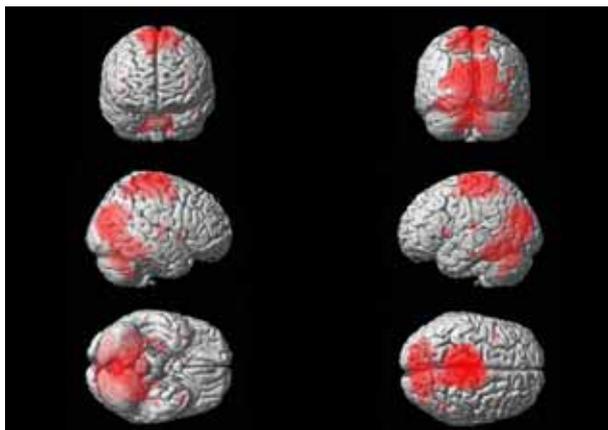


Fig. 4. 白質病変患者において、安静時と比較して歩行時に脳血流が有意に増加していた脳領域 ($P < 0.05$, FDR corrected)。

歩行障害がある群において、歩行障害がない群と比較して有意に脳血流が低下していた部位として、

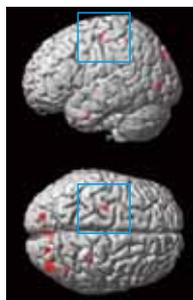


Fig. 5. 歩行障害群において、非歩行障害群と比べて歩行時脳血流が低下していた部位 ($P < 0.005$, uncorrected)。四角 (シアン) 内に左運動前野 (PM) の活動を示す。

左PMと後頭葉 頭頂葉の視覚連合野を認めた (Figure 5)。一方、歩行障害群で活動が増加していた場所はSMAであった。

D. 考察

歩行時脳活動のパターンは以前に報告したパーキンソン病対照の高齢者群のそれと極めて類似しており、ヒト歩行中に運動関連脳皮質を中心に、視覚野、小脳といった脳領域が活動していることが裏付けられた。一方、歩行障害群における、PMの活動低下とSMAの活動上昇は、むしろパーキンソン病で見られるパターンと逆である。現在、得られた歩行パラメータを用いたさらに詳細な解析を行っているところである。

IV. 結語

ヒト歩行の神経機能解剖モデルと、歩行障害を示す白質障害患者における脳血流異常の予備的な結果を考え合わせると、SMAとPMの機能異常はいずれも歩行障害を引き起こし、他の領域の代償的活動増加を伴う、という仮説を立てることができる。今後も引き続き様々な角度からモデルの検証を行っていく。

謝辞

歩行分析に協力いただいた京都大学附属病院理学療法部南角学先生、瀰漫性白質病変患者を紹介頂いた京都大学医学研究科臨床神経学・富本秀和先生、ならびに全般的なサポートをいただいた京都大学大学院医学研究科附属高次脳機能総合研究センター・福山秀直教授に深謝します。

参考文献

- [1] K. Takakusaki, T. Habaguchi, J. Ohtinata-Sugimoto, K. Saitoh, T. Sakamoto. "Basal ganglia efferents to the brainstem centers controlling postural muscle tone and locomotion: a new concept for understanding motor disorders in basal ganglia dysfunction," *Neuroscience*, vol. 119, no. 1, pp. 293-308, January 2003.
- [2] T. Hanakawa. "Neuroimaging of standing and walking: Special emphasis on Parkinsonian gait," *Parkinsonism Relat. Disord.*, vol. 12, suppl. 2, pp. S70-S75, October 2006.
- [3] T. Hanakawa, Y. Katsumi, H. Fukuyama, M. Honda, T. Hayashi, J. Kimura, H. Shibasaki. "Mechanisms underlying gait disturbance in Parkinson's disease: a single photon emission computed tomography study," *Brain* vol. 122, part 7, pp. 1271-1281, July 1999.
- [4] T. Hanakawa, H. Fukuyama, Y. Katsumi, M. Honda, H. Shibasaki. "Enhanced lateral premotor activity during paradoxical gait in Parkinson's disease," *Ann. Neurol.*, vol. 45, no.3, pp. 329-226, March 1999.
- [5] H. Stolze H, S. Klebe, C. Baecker, C. Zechlin, L. Friege, S. Pohle, G. Deuschl. "Prevalence of gait disorders in hospitalized neurological patients," *Mov. Disord.* vol. 20, no. 1, pp 89-94, January 2005.
- [6] L. Sudarsky. "Gait disorders: Prevalence, morbidity, and etiology," *Adv. Neurol.*, vol. 87, pp. 111-117.
- [7] J. Jankovic, J. G. Nutt JG, L. Sudarsky. "Classification, diagnosis and etiology of gait disorders," *Adv. Neurol.* vol. 87, pp. 119-133, 2001.
- [8] H. Bazner, M. Oster, M. Daffertshofer, M. Hennerici. "Assessment of gait in subcortical vascular encephalopathy by computerized analysis: a cross-sectional and longitudinal study," *J. Neurol.*, vol. 247, no. 11, pp. 841-849, November 2000.
- [9] F. Fazekas, J. B. Chawluk, A. Alavi, H. I. Hurtig, R. A. Zimmerman. "MR signal abnormalities at 1.5T in Alzheimer's dementia and normal aging," *AJR Am. J. Roentgenol* vol. 149, no. 2, pp. 421-426, August 1987.
- [10] N. Giladi, H. Shabtai, E. S. Simon, S. Biran, J. Tal, A. D. Korczyn. "Construction of freezing of gait questionnaire for patients with Parkinsonism," *Parkinsonism Relat. Disord.*, vol. 6, no. 3, pp. 165-170, July 2000.

行動の発現制御における体性神経機能と自律神経機能の相互連関統合メカニズム

松山 清治, 青木 藩

【要約】四足歩行では左右肢間および前肢 前後間の協調が必要となる。本研究ではウサギの歩行運動に着目し、四肢協調歩行発現に関わる脳幹 脊髄機構を明らかにしようとした。除脳ウサギ標本では中脳楔状核への電気刺激により、後肢には左右同位相で後方への強い伸展を伴う跳躍運動が誘発されたが、前肢では基本的に左右交代性の屈伸運動が発現した。前肢と後肢における発現運動の違いはそれぞれの歩行パターン生成回路 (CPGs) が機能的に異なる構成を持つためと考えられる。しかし、この違いにも関わらず、後肢に一旦跳躍運動が発現すると、前肢の運動周期は後肢の周期に一致することから、前肢 CPGs と後肢 CPGs は脊髄固有神経系を介して強い機能的結び付きを持つと考えられた。このような中枢内の広範な協調機構は四肢全体に協調が必要される歩行運動の発現には必須な機構である。

I. はじめに

すべての哺乳動物はそれらを取巻く様々な外部状態に的確に応じて自由に行動する能力を持つ。このような円滑な行動発現のためには、運動の発現・調節に関わる“体性神経系”と身体内部環境の調節に関わる“自律神経系”の協調した働きが必要とされる。本研究ではそれぞれの神経系の代表的機能で

ある歩行運動と呼吸運動に着目し、これらの中枢調節機序を明らかにすることで、両者の協調・統合に関わる神経機序解明を試みている。

歩行運動と呼吸運動はリズム運動として共通の特徴を持ち、それらの調節に関わる神経機構は脳幹脊髄に存在する。このため本年度は脳幹 脊髄系を対象として、1) ウサギの四足歩行発現に関わる神経機構、2) ラット延髄縫線核の呼吸運動調節機序[1] について研究を進めてきた。とくに前者の研究では、除脳ウサギを用いて歩行標本を開発し、この標本に誘発される歩行運動の特徴とその発現機構について研究を行った。この成果について以下に解説する。

II. 研究成果

ウサギの四肢協調歩行発現に関わる脳幹 脊髄神経機構

1. 目的

四足動物の歩行運動では左右肢間と前肢-後肢間の協調が必須である。ネコやイヌなど多くの四足動物の通常歩行では左右肢の交互運動と前肢 後肢の同期運動が基本特徴である[2]。しかし高速度移動の場合には、左右後肢が同位相運動を示す gallop が発現する。このような歩容変化に関わる神経機構を明らかにすることは、歩行の適応メカニズムを理解する上で重要と考えられる。このため本研究では、gallop に類似して左右後肢が同位相運動を示すウサギの歩行運動に着目し、1) 歩行運動時の左右肢間と前肢-後肢間の協調運動の特徴、2) 協調運動発現に関わる脳幹 脊髄機構を明らかにしようとした。

松山清治 札幌医科大学医学部生理学第二講座
〒060-8556 札幌市中央区南1条西17丁目
TEL: +81-11-611-2111 FAX: +81-11-644-1020
e-mail: matsuk@sapmed.ac.jp

青木 藩 北海道文教大学人間科学部理学療法学科
〒061-1408 恵庭市黄金町196番地1

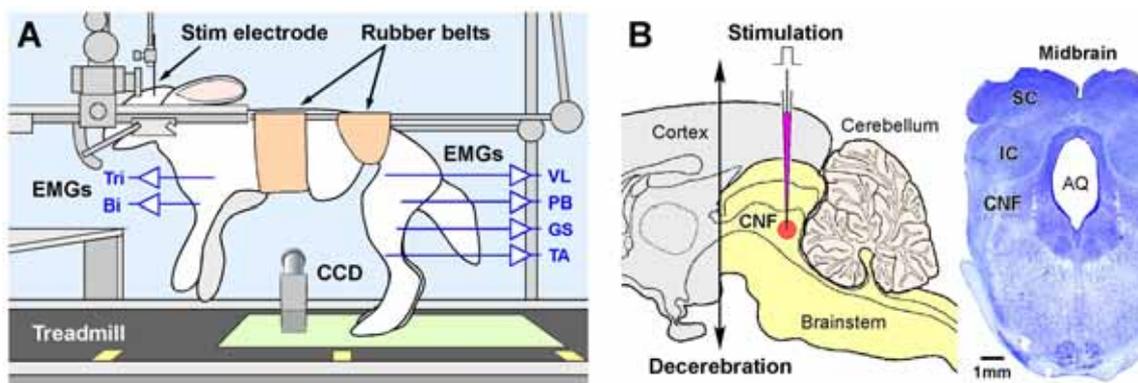


図1. 除脳ウサギを用いた実験セットアップ (A) と中脳内の跳躍運動誘発部位 (B)

A: 反射直立姿勢を維持している除脳ウサギ歩行標本。四肢骨格筋の筋電図 (EMG) を記録するため、左右前肢の上腕二頭筋 (Bi) と上腕三頭筋 (Tri)、左右後肢の外側広筋 (VL)、大腿二頭筋 (PB)、腓腹ヒラメ筋 (GS)、前脛骨筋 (TA) に一対のホルマル線 (直径 75 μ m) を刺入した。ウサギの左サイドにビデオ撮影用の CCD カメラを設置した。B: 跳躍運動の誘発部位である中脳楔状核 (CNF) の位置を示す。

2. 実験方法

a. 除脳ウサギ歩行標本の作製

実験にはオスの成ウサギ (New Zealand White, 体重 2~3kg) を用いた。ハロセン - 酸素混合ガス吸入による深麻酔下で、上丘前縁と乳頭体後縁を結ぶ面で上位脳を離断剔除し除脳ウサギ標本を作製した。ウサギの頭部を脳定位固定装置に固定し、胸部と腹部をゴムベルトで保持し、体幹軸をトレッドミル床面と平行な水平位に設定した (図 1A)。両側後肢を伸展させ足底部をトレッドミルベルトまたはその上に敷いた滑らかな床材シート面に着地させ、後肢による反射直立姿勢を維持した。ウサギの前肢は後肢に比べて極端に短く、後肢による反射直立姿勢を維持するため両側前肢は宙に浮いた状態とした。

b. 実験手順

先端を炭素繊維で置換し Wood 金属を封入した微小ガラス管電極をネコで同定された中脳歩行誘発野 [2] と同じ部位である中脳楔状核 (CNF) に刺入した (図 1B)。電極先端より楔状核に連続電気刺激 (50 Hz, 持続 0.2 ms, 強度 10~110 μ A, 5~15 秒間) を加え歩行運動を誘発した。歩行運動時の前肢と後肢の伸筋と屈筋から筋電図 (EMGs) を記録すると同時にウサギの運動を左側面よりビデオ撮影した。

一部の実験では一連の観察終了後に除脳ウサギを再度ハロセン麻酔し、下部胸椎の椎弓切除後に下部胸髄に完全切断または半切断を施した。麻酔回復後に楔状核を再度刺激し、誘発された運動を観察するとともに、その発現メカニズムについて考察した。

3. 実験成績

a. 除脳ウサギの楔状核刺激により誘発される歩行運動の特徴

除脳ウサギの楔状核を電気刺激すると、両側後肢

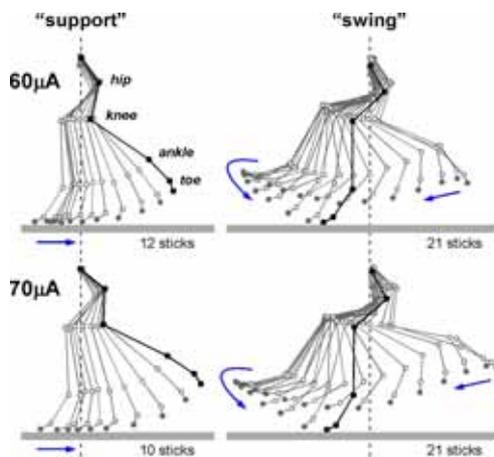


図 2. 楔状核刺激 (60 μ A, 70 μ A) により静止床面上で誘発された跳躍運動時の後肢歩容。跳躍周期を支持相 (support phase) と遊脚相 (swing phase) に分け、左後肢の運動軌跡をビデオ動画から作成した Stick picture (1/60 秒間隔) で表示した。支持相は後肢が床面着地開始から後方へ向かい最大伸展するまでの期間と定義した。図中の Stick 数から、70 μ A 刺激では 60 μ A 刺激に比べて支持相の短縮が見られる。

に律動性で左右同位相の跳躍運動が誘発された。この運動はトレッドミル回転ベルト上や滑らかな静止床面上のどちらでも誘発された (図 2)。また、どの刺激強度においても、ネコに見られるような左右交互歩行運動が誘発されることはなかった。刺激強度を上げると後肢跳躍周期が短縮し跳躍頻度が増加したが、これは跳躍周期の支持相の短縮によるものであった (図 2)。

図 3A に示すように楔状核刺激により、両側前肢にも律動性運動が発現した。前肢の運動リズムは後肢の跳躍リズムと一致していたが、前肢の運動は後肢とは異なり基本的には左右交互運動であった。

跳躍 1 周期における後肢の筋活動位相について見

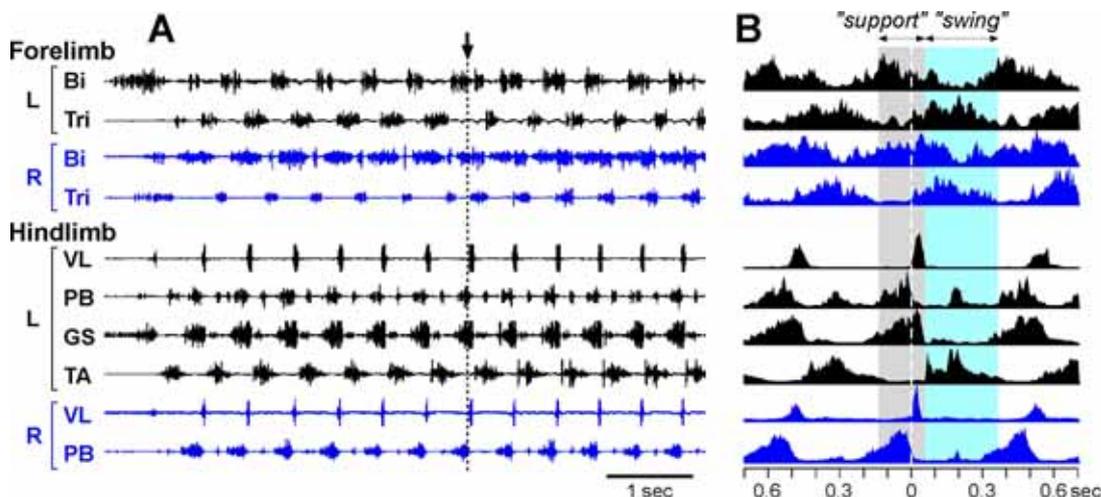


図 3. 楔状核刺激で誘発された跳躍運動中の前肢・後肢筋の筋電図記録

A: 未処理の筋電図トレース。跳躍運動は静止床面上において楔状核 70 μ A 刺激により誘発された。左右肢の EMGs をそれぞれ黒と青で示した。矢印で示した点線の前後で左右前肢間の運動位相が異なる (後述)。B: 四肢筋の活動位相の比較。A の筋電図記録を全波整流し、左外側広筋 (L-VL) の活動開始時期 (白破線) を基準として全跳躍周期について加算平均した。跳躍周期の支持相と遊脚相を灰色と青色で示した。支持相から遊脚相への転換時期は外側広筋 (VL) の活動終了時期に相当する。

ると(図 3B)、支持相では左右の大腿二頭筋と腓腹ヒラメ筋の両者が徐々に活動を高め、この相の後半にピークに達した。加えて、支持相の終了直前には左右の外側広筋が一過性の強い活動を示した。このような支持相後半における後肢筋群の一斉活動は、跳躍運動の特徴である強い推進力を発生させるための後肢の後方への強力な伸展運動を示している。

一方、前肢では同一肢における伸筋と屈筋は逆位相の関係で活動しており(図 3B)、左右の同名筋もほぼ逆位相活動を示す(図 3A)。この筋活動パターンから、左右前肢の基本運動は単純な伸展-屈曲運動を伴う左右交互運動であることが示された。

b. 歩行運動時における四肢協調運動パターン

除脳ウサギの楔状核刺激で誘発される後肢跳躍運動では、どの刺激強度でも両者の協調関係に変化は無く、常に左右同位相運動であった。しかし、左右前肢間や前肢-後肢間について見ると、強い刺激によりそれらの協調関係に変化が見られた。

図 4 には 60, 70, 80 μA 刺激で誘発された歩行各周期における左右の前肢間および左前肢と左後肢間の伸筋活動開始の位相のずれ(位相差)を示した。右前肢-左前肢間の位相差について見ると(図 4A)、60 μA 刺激と 70 μA 刺激の前半では 180 度付近に分布し、両者はほぼ逆位相であった。しかし 70 μA 刺激の後半に位相差が突然 250 度付近へと変位した(図 3A

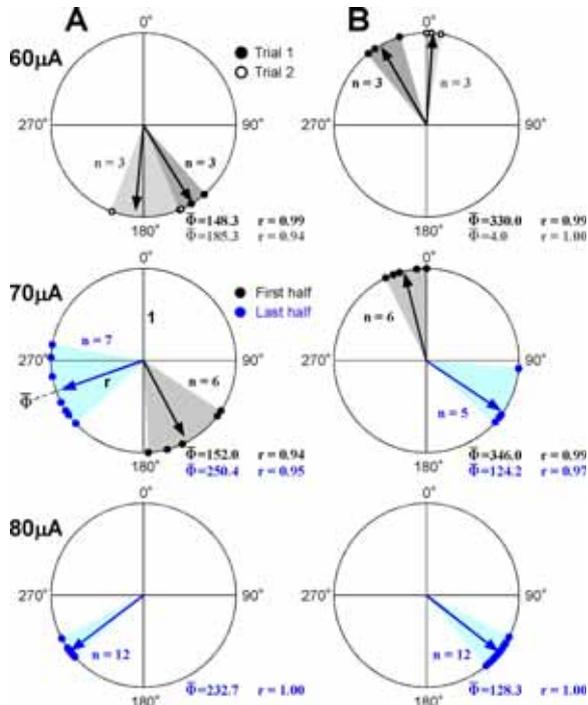


図 4. 楔状核刺激(60, 70, 80 μA)で誘発された跳躍運動の個々の周期における右左上腕三頭筋(A)、左上腕三頭筋と左外側広筋(B)の活動開始位相のずれを Circular plot に表した。60 μA 刺激のプロットには 2 回の試行を重ねた。70 μA 刺激の前半と後半の値を黒と青でプロットした。各位相のずれの値を円中心から始まる長さ 1 のベクトルとみなし、それぞれの分布における平均角度()と平均ベクトル長(r)を求めて矢印で示した。

表 1. 刺激強度と後肢の平均跳躍運動周期時間の関係

Stim intensity	Mean cycle period (sec)
60 μA	0.52 \pm 0.03 (n = 3 + 4)
70 μA (First half)	0.51 \pm 0.01 (n = 6)
70 μA (Last half)	0.49 \pm 0.01 (n = 6)
80 μA	0.46 \pm 0.01 (n = 14)

60 μA 刺激では 2 回の試行結果を合わせて示した。70 μA 刺激では前半と後半で平均周期時間が異なる。

参照) この変位は 80 μA 刺激でも続いた。次に左前肢-左後肢の位相差について見ると(図 4B)、60 μA 刺激と 70 μA 刺激前半では位相差が 0 度付近に分布し、両者はほぼ同位相である。しかし、70 μA 刺激後半に両者の位相差が突然 120 度付近へと変位し、これは 80 μA 刺激中も続いた。

表 1 に示すように刺激強度を増大すると後肢跳躍周期は短縮するが、これは移動速度の上昇を意味する。従って、除脳ウサギの歩行運動では移動速度の程度に関らず両側後肢は同位相運動を示すが、左右前肢間と前肢-後肢間の協調運動パターンは移動速度の上昇に伴って変化することが明らかとなった。

c. 四肢の協調歩行運動形成に関する神経機構

四足動物で前肢と後肢が協調した歩行を発現するためには、頸髄および腰髄に存在する前肢と後肢の歩行パターン発生回路(CPGs)の協調した活動が必須となる。この CPGs 活動の協調には脊髄内で複数の髄節にわたり線維を投射する脊髄固有神経系 propriospinal system が重要な役割を持つ[3,4]。

我々は脊髄固有神経系がウサギの歩行における前肢-後肢間の協調運動形成にどのような働きをするかを知るため、下部胸髄で完全または半切断した除脳ウサギを用いて、楔状核刺激により誘発される運動を観察し、その特徴からその機能を考察した。

第 12 胸髄を完全切断した除脳ウサギの楔状核を刺

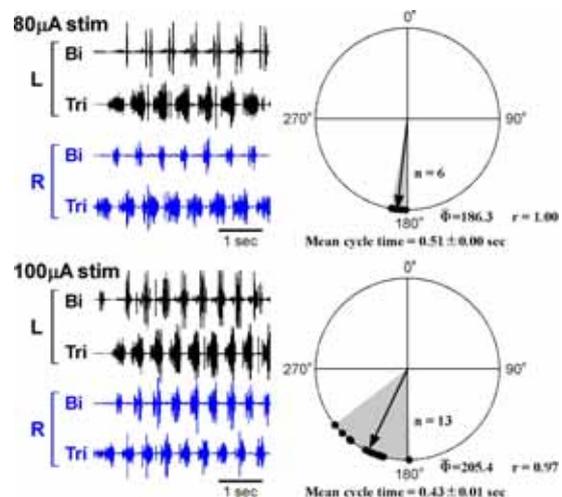


図 6. 左: 第 12 胸髄が完全切断された除脳ウサギの楔状核刺激(80 μA , 100 μA)中に記録された前肢筋筋電図。右: 楔状核刺激中における右上腕三頭筋の活動開始時期の位相差(R-Tri - L-Tri)の Circular plot。

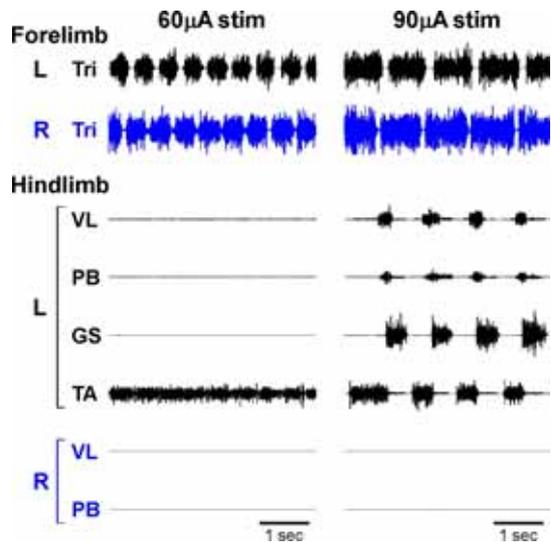


図 6. 第 12 胸髄右半切断処置が施された除脳ウサギで左楔状核への 60 μ A, 90 μ A 刺激中に記録された前肢筋および後肢筋の筋電図

刺激すると両側前肢に律動性運動が発現した。この運動は左右逆位相の交互運動であった。刺激強度を上げると運動周期時間は著明に短縮した(図 5 左)。しかし左右前肢の伸筋活動開始の位相差を 80 μ A と 100 μ A 刺激で比較したところ、両者とも同じ象限の同じ領域に分布し(図 5 右) 脊髄無傷ウサギで観察された刺激強度の増大による左右前肢間の運動位相変位は見られなかった。

第 12 胸髄を右半切断した除脳ウサギで左楔状核を 60 μ A 刺激したところ、後肢には運動は誘発されず、左右前肢に律動性の交互運動が発現した(図 6 左)。90 μ A 刺激では、左右前肢に加えて左後肢にも律動性運動が発現した(図 6 右)。このとき前肢の運動周期は後肢の運動周期に一致しており、その周期時間は 60 μ A 刺激の前肢の周期時間の約 2 倍に延長していた。これは一側後肢に運動が発現しただけでも前肢の運動発現は強い修飾を受けることを意味する。

4. 考察

歩行発現に関わる基礎的神経機構は脳幹-脊髄内に分布する神経サブシステムにより構築される[2]。図 7 に示すように、上位からの歩行駆動信号は網様体脊髄路を介して頸髄と腰髄に存在する前肢と後肢の CPGs に伝達される。脊髄の各髄節に分布する交連ニューロンは正中を越えて反対側に強い線維投射をしており[5]、このため左右の CPGs は交連ニューロンを介して相互連絡していると考えられる。CPGs は単独でも歩行リズム発現が可能であるが、左右協調した歩行リズムの発現のためにはこの相互連絡が必要とされる[6]。また交連ニューロンの多くは網様体脊髄路から入力を受け、歩行に関連してリズム発射することから、交連ニューロンの一部は CPGs の基本神経要素であると推測されている[7]。

本研究で除脳ウサギに誘発された歩行運動では、前肢と後肢には異なるパターンの左右協調運動、即

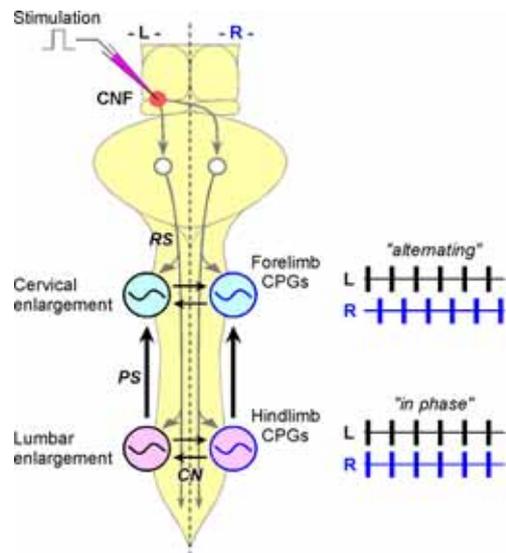


図 7. ウサギの協調的跳躍運動の発現に関わると推定される脳幹 脊髄神経機構の概略図

CN, 交連ニューロン; PS, 上行性脊髄固有神経投射; RS, 網様体脊髄路投射

ち前肢には左右交互運動、後肢には左右同位相運動が発現した。これは左右の前肢 CPGs または後肢 CPGs を相互連絡している頸髄または腰髄交連ニューロンの機能の違いがあるからと考えられる。

さらに、後肢では強力な駆動力発生のために支持相後半の強い後方への伸展運動を特徴としたが、前肢では単純な屈伸運動が基本であった。この前肢と後肢の運動パターンの違いは、それぞれのパターン発現に関わる CPGs が機能的に異なる構成を持つためと考えられる。この違いにも関わらず、後肢に一旦跳躍運動が発現すると、前肢の運動周期は後肢に一致することから、中枢内には上行性脊髄固有神経系を介して前肢と後肢の CPGs を協調させる神経機構が構築されていると考えられる(図 7)。この中枢内の広範な協調機構は四肢全体の協調が必要とされる四足動物の歩行運動発現には必須な機構である。

引用文献

1. Cao Y, Matsuyama K, Fujito Y, Aoki M (2006) Involvement of medullary GABAergic and serotonergic raphe neurons in respiratory control: electrophysiological and immunohistochemical studies in rats. *Neurosci Res* 56:322-331.
2. Grillner S (1981) Control of locomotion in bipeds, tetrapods, and fish. In: *Handbook of Physiology, Section 1, The Nervous system, Vol.2 Motor Control*, pp.1179-1236.
3. Jankowska E (1992) Interneuronal relay in spinal pathways from proprioceptors. *Prog Neurobiol* 38:335-378.
4. Juvin L, Simmers J, Morin D (2005) Propriospinal circuitry underlying interlimb coordination in mammalian quadrupedal locomotion. *J Neurosci* 25:6025-6035.
5. Matsuyama K, Kobayashi S, Aoki M (2006) Projection patterns of lamina VIII commissural neurons in the lumbar spinal cord of the adult cat: an anterograde neural tracing study. *Neuroscience* 140:203-218.
6. Cowley KC, Schmidt BJ (1997) Regional distribution of the locomotor pattern-generating network in the neonatal rat spinal cord. *J Neurophysiol* 77:247-259.
7. Matsuyama K, Nakajima K, Mori F, Aoki M, Mori S (2004) Lumbar commissural interneurons with reticulospinal inputs in the cat: morphology and discharge patterns during fictive locomotion. *J Comp Neurol* 474:546-561.

位相ダイナミクスに基づく歩行 CPG モデル

西川 郁子, 立命館大学

要旨— 振動子結合系を用いて多脚歩行の CPG(central pattern generator) をモデル化する。各振動子は、高次運動中枢から運動制御入力を受けて、各脚の周期運動を制御する。ここでは、複素変数で表されるニューロンモデルにより各振動子をモデル化し、その相互結合系である複素 Hopfield ネットワークによって脊髄 CPG をモデル化する。ある種の複素 Hopfield ネットワークは、その位相についてのダイナミクスを、位相振動子の結合系とみなせることがわかっており、ここでもその性質を満たすネットワークを用いる。以下では第一に、二脚歩行に対して、一対の振動子系を用いて CPG をモデル化し、高次中枢からの制御入力に相当する一定入力の強度に応じた、歩容のパターンを解析する。数値計算により、左右脚への入力強度差に応じていくつかの特徴的なパターンが確認された。それらは、Fitzhugh-Nagumo モデルを用いたより複雑な CPG において見られた結果と一致するが、それはまた、パーキンソン病による不規則な肢間協調の臨床データとも合致することが報告されている。確認されたパターンは、対称な逆位相、非対称な一定位相差および振動数引込みの破れの各パターンだが、それらは Hopfield ネットワークのエネルギー関数の存在条件や、位相振動子系の引込み条件から理解でき、制御入力による振動数の変調が本質的である。第二に、四脚歩行に対して、四つの同一振動子を単純な対称性で結合して CPG をモデル化する。 C_2 対称性をもつ環状結合を与えた場合について、パラメータ空間におけるウォーク、パウンド、ブロンク、トロットやベースの各歩容の存在範囲を確認した。

I. はじめに

リミットサイクル振動子の結合系を用いて、二脚および四脚歩行の脊髄 CPG をモデル化する。各振動子は、各脚の周期運動を制御するものとする。ここでは、複素変数で表されるニューロンモデルを用いて各振動子をモデル化し、その相互結合系である複素 Hopfield ニューラルネットワークによって CPG をモデル化する。

II. 複素ホップフィールドニューラルネットワーク

A. ネットワークダイナミクスと安定平衡点

CPG を構成する各振動子として、複素変数で表されるニューロンモデルを用いる。この複素ニューロンは一般に、複素平面における回転運動を自律的に行っている。これらが相互に結合した複素 Hopfield ニューラルネットワークは、以下の式で表される [3], [4] ;

$$\begin{cases} \frac{dz_i(t)}{dt} = \left(-\frac{1}{\tau_i} + w_i\right)z_i(t) + \sum_{j=1}^N w_{ij}u_j(t) + \theta_i(t), \\ u_i(t) = f(z_i(t)), \quad i = 1, \dots, N. \end{cases} \quad (1)$$

ただし、 N はニューロン数、 $u_i(t)$ 、 $z_i(t)$ および $\theta_i(t)$ は、 i 番目のニューロンの出力、内部状態および外部入力であり、いずれも複素数で与えられる。線形項の係数もまた複素定数 $-1/\tau_i + w_i$ である (ただし、 i は虚数単位)。 $\tau_i > 0$ のとき、 $z_i(t)$ は安定固定点 $z_i = 0$ をもち、 $\tau_i \in \mathbf{R}$ が時定数を表す。このときまた、係数の虚部 $w_i \in \mathbf{R}$ は、複素平面における角振動数を表す。 w_{ij} は、第 j ニューロンから第 i ニューロンへの複素結合荷重である。

活性化関数 $f : \mathbf{C} \rightarrow \mathbf{C}$ は、全てのニューロンで共通とする。さらに以下では、 f の関数形を制限することで、ネットワークのエネルギー関数の存在を保証する。ここでエネルギー関数は、通常の実変数 Hopfield ニューラルネットワークに対するエネルギー関数を拡張して定義され [3]、系のリアプノフ関数として安定平衡点への収束を保証する。 f の関数形を具体的に示すために、まず、複素変数 $z_i(t)$ を偏角 $\phi_i(t)$ と絶対値 $r_i(t) \geq 0$ による極形式で表現する； $z_i(t) = r_i(t) \exp(i\phi_i(t))$ 。このとき、以下で用いる f は、次の式で表されるものに限定する；

$$f(z_i(t)) = f_R(r_i(t)) \cdot \exp(i\phi_i(t)). \quad (2)$$

ここで $f_R(\cdot)$ は、 $f_R : \mathbf{R}_+ \rightarrow \mathbf{R}_+$ (ただし、 $\mathbf{R}_+ = \{r \geq 0, r \in \mathbf{R}\}$) なる非線形関数である。

この形の f に対しては、 $\forall i, \omega_i = 0$ という条件下で、ネットワークのエネルギー関数が存在する十分条件がわかっている。すなわち、まず結合荷重 w_{ij} に対しては、実ネットワークにおける対称性条件に対応して、エルミート性が条件となる。また活性化関数 f に対しては、 $f_R(r)$ が有界でかつ $r \in \mathbf{R}_+$ について連続微分可能なとき、 $\forall r \in \mathbf{R}_+$ 、 $\frac{df_R(r)}{dr} > 0$ かつ $\lim_{r \rightarrow 0} \frac{f_R(r)}{r} > 0$ が十分条件となる。

ネットワーク (1) が $\forall i, \omega_i = \omega$ と同一のニューロンから構成され、また活性化関数 f が式 (2) の関数形をとる場合には、振動数 $\omega \neq 0$ で回転するニューロン群からなるネットワークは、任意の ω に対して、 ω 回転変換によって $\omega = 0$ のネットワークに変換することができる。それゆえ、上述の $\omega = 0$ で成り立つ十分条件は、任意の ω をもつネットワークに対して成り立つことになる。

B. 位相と振幅のダイナミクス

上述のエルミート条件を満たす複素結合定数 w_{ij} を、偏角 δ_{ij} と絶対値 $K_{ij} \geq 0$ を用いて、以下のように表すことにする；

$$\begin{aligned} w_{ij} &= \frac{1}{2} \{K_{ij} \exp(-i\delta_{ij}) + K_{ji} \exp(i\delta_{ji})\} \\ &= w_{ij}^*. \end{aligned}$$

さらに、複素入力 $\theta_i(t)$ も同じく偏角 $\gamma_i(t)$ と絶対値 $\Theta_i(t) \geq 0$ による極形式で次のように表す； $\theta_i(t) = \Theta_i(t) \exp(i\gamma_i(t))$ 。

このとき、式 (1) は、その実部と虚部をとることで、各ニューロンの振幅 (絶対値) および位相 (偏角) のダイナミクスを与える以下の各式に分解することができる。

実部から得られる振幅のダイナミクス：

$$\begin{aligned} \frac{dr_i}{dt} &= -\frac{1}{\tau_i} \cdot r_i + \sum_j \frac{1}{2} f(r_j) \{K_{ij} \cos(\phi_j - \phi_i - \delta_{ij}) \\ &\quad + K_{ji} \cos(\phi_j - \phi_i + \delta_{ji})\} + \Theta_i \cos(\gamma_i - \phi_i). \end{aligned} \quad (3)$$

虚部から得られる位相のダイナミクス：

$$\frac{d\phi_i}{dt} = \omega_i + \sum_j \frac{1}{2} \frac{1}{r_i} f(r_j) \{ K_{ij} \sin(\phi_j - \phi_i - \delta_{ij}) + K_{ji} \sin(\phi_j - \phi_i + \delta_{ji}) \} + \frac{1}{r_i} \Theta_i \sin(\gamma_i - \phi_i). \quad (4)$$

位相に対する式 (4) は、位相振動子としてよく知られているモデル [1] の N 個の結合系となっており、振幅 r_j は振動子間の結合強度を変調していることがわかる。よって、位相振動子系でみられる同期現象がこのネットワークでも生じることがわかる。著者らは、このネットワークにおける同期時の位相差が制御可能なことを用いて、交通信号機のオフセット制御に適用し有効性を示してきた [2], [4], [5]。

III. 二脚歩行の CPG モデル

制御入力を受けた一対の振動子を用いて、二脚歩行の CPG をモデル化する。高次運動中枢から受ける運動制御入力の強度が分岐パラメータとなって、Hopf 分岐が起こり、リミットサイクルが生じる。ここでの CPG モデルは、Asai ら (2003)[7] により提案された CPG モデルの枠組みに沿ったものである。以下では、まず、Hopf 分岐に対する Poincaré の標準形を簡単に復習し、その標準形に基づいて Hopf 分岐後の振動を複素変数ニューロンでモデル化する。

A. ホップ分岐に対するポアンカレの標準形

Hopf 分岐を生じる二次元力学系は、分岐点近傍において Poincaré の標準形で表される [6]。以下で簡単に復習しておくことにする。

なめらかな関数 f を用いて記述される二次元力学系 $x = (x, y)^T \in \mathbf{R}^2$, $\frac{dx}{dt} = f(x, \alpha)$, $\alpha \in \mathbf{R}$ を考える。ここで、 $\alpha = 0$ において平衡点 $x_0 = 0$ が純虚数の固有値 $\lambda_{1,2} = \pm i\omega_0$, $\omega_0 > 0$ をもつとする。このとき、十分小さな $|\alpha|$ においては、上記の系に対する α 依存の可逆変換によって、以下のような複素変数 z に対する Poincaré の標準形に変換することができる。

$$\frac{dz}{dt} = \lambda(\alpha)z + c_1(\alpha)z^2\bar{z} + O(\|z\|^4). \quad (5)$$

ここで、係数 $\lambda_{1,2}(\alpha) = \mu(\alpha) \pm i\omega(\alpha)$, $c_1(\alpha) \in \mathbf{C}$ はいずれも、 $f(x, \alpha)$ から陽に書き下すことができる。

複素変数 z を偏角 ϕ と絶対値 $r \geq 0$ によって極形式 $z = r \exp(i\phi)$ で表すと、極座標表示での標準形 (5) は、 α と r の最低次で以下となる；

$$\frac{dr}{dt} = \tilde{d} \cdot \alpha r + \tilde{a} r^3 + \text{higher order}, \quad (6)$$

$$\frac{d\phi}{dt} = \omega_0 + \tilde{c} \cdot \alpha + \tilde{b} \cdot r^2 + \text{higher order}. \quad (7)$$

新たな係数はそれぞれ、 $\tilde{a} = \Re c_1(0)$, $\tilde{b} = \Im c_1(0)$, $\tilde{c} = \omega'(0)$ および $\tilde{d} = \mu'(0)$ で与えられる。

B. ホップ分岐近傍のダイナミクスの複素変数ニューロンによる表現

超臨界 Hopf 分岐となる $\tilde{d} > 0$, $\tilde{a} < 0$ の場合、式 (6) の平衡点 r_0 は、分岐の前後でそれぞれ以下のように与えられる；

$$r_0(\alpha) = \begin{cases} 0 & \text{for } \alpha \leq 0, \\ \sqrt{\tilde{d}\alpha/|\tilde{a}|} & \text{for } \alpha > 0. \end{cases} \quad (8)$$

他方、相互作用のない複素変数ニューロン (3),(4) に対して、 $\phi_i(t)$ で回転する一定振幅の外部入力 $\gamma_i(t) = \phi_i(t)$, $\Theta_i(t) = \Theta$ (const.) を与えると、

$$\begin{aligned} \frac{dr}{dt} &= -r + \Theta, \\ \frac{d\phi}{dt} &= \omega, \end{aligned}$$

で表され、平衡点 $r_0 = \Theta$ へ指数的に収束する（ただし、簡単のため $\tau = 1$ とする）。それゆえ、式 (8) との比較により、上記の系に以下の外部入力を与えることで、Hopf 分岐近傍の $r(t, \alpha)$ のダイナミクスを表現することにする；

$$\Theta(\alpha) = \begin{cases} 0 & \text{for } \alpha \leq 0, \\ \sqrt{\tilde{d}\alpha/|\tilde{a}|} & \text{for } \alpha > 0. \end{cases}$$

位相のダイナミクスは、式 (7) で与えられるような α, r に依存する振動数 ω によって表される。すなわち、 $\alpha > 0$ に対しては、 $\omega(r, \alpha) = \omega_0 + \tilde{c} \cdot \alpha + \tilde{b} \cdot r^2$ となる。

C. 一対の複素変数ニューロンによる CPG モデル

Asai ら [7] は、同一の二振動子を相互抑制的に結合した、以下のような単純な CPG モデルを提案した。各振動子は、各脚の周期運動を制御し、高次運動中枢から運動制御入力を受けているものとする。この CPG モデルを用いて、両脚が独立に運動できる特殊なエルゴメータ上でのペダル踏み運動時の、肢間の協調動作が説明されている。協調動作は、両脚の回転速度波形の振幅と位相差により定量化されているが、特に、パーキンソン病患者に特徴的に見られるいくつかの不規則な協調動作パターンとよく一致する結果が、CPG モデルの数値計算によって得られている。ここでの振動子は Fitzhugh-Nagumo モデルで与えられ、二つの振動子を以下のように結合した CPG モデルである；

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{dt} = c(x_i - \frac{1}{3}x_i^3 - y_i + \alpha_i) + \delta(x_j - x_i), \\ \frac{dy_i}{dt} = \frac{1}{c}(x_i - by_i + a) + \varepsilon x_j, \quad i, j = 1, 2, \quad i \neq j. \end{cases} \quad (9)$$

α_i は i 番目の振動子への一定入力であるが、Hopf 分岐を生じる分岐パラメータの役割を果たす。すなわち、又ルクライン $\dot{x}_i = 0$ を垂直に押し上げることで Hopf 分岐を生じる。 ε 項が主たる抑制性結合であり、両振動子が逆位相をとるようにはたらく。ここで、 $0 < b < 1$ および $c > 1$ とする。このとき、上記の系では $\alpha = \alpha_*$ において超臨界 Hopf 分岐が起こり、安定なリミットサイクルが生じる。この系に対する Poincaré の標準形 (6),(7) は、以下のような係数を用いて陽に得られる；

$$\begin{aligned} \alpha_* &= \frac{1}{b} \left\{ a - \left(1 - \frac{2}{3}b - \frac{b^2}{3c^2} \sqrt{1 - \frac{b}{c^2}} \right) \right\}, \\ \omega_0 &= \sqrt{1 - \frac{b^2}{c^2}} > 0, \\ \tilde{d} &= \frac{bc\sqrt{1 - \frac{b}{c^2}}}{1 - \frac{b^2}{c^2}}, \quad \tilde{c} = \frac{b^2\sqrt{1 - \frac{b}{c^2}}}{(1 - \frac{b^2}{c^2})^{\frac{3}{2}}} > 0. \end{aligned}$$

そこで、 $N = 2$ の場合の式 (3),(4) を用いて、上記の CPG をモデル化する。結合は対称とし、二つの振動子は同一の自然振動数 ω_0 をもつものとする。ここで、歩行や

ペダル踏み運動での両脚の位相差を考え、抑制性結合を与える。これは、結合荷重 $w = K \cos \delta$ の負符号に対応するため、記法を簡単化し、あらためて正定数 $K > 0$ を用いて $w = -K$ と書くことにする。これにより、分岐パラメータ α_i ($i = 1, 2$) を含む次式を得る；

$$\begin{cases} \frac{dr_i}{dt} = -r_i - Kf(r_j) \cos(\phi_j - \phi_i) + \Theta_i(\alpha_i), \\ \frac{d\phi_i}{dt} = \omega_i(r_i, \alpha_i) - K \frac{1}{r_i} f(r_j) \sin(\phi_j - \phi_i), \end{cases} \quad \text{where } \Theta_i(\alpha) = A \cdot \alpha^{1/2}, \quad (10)$$

$$\omega_i(r, \alpha) = \omega_0 + C \cdot \alpha + B \cdot r^2, \quad i, j = 1, 2, i \neq j.$$

D. 数値計算

エネルギー関数の存在条件を満たす活性化関数 f として、 $f_R(r) = \tanh(r)$ を用いる。ただし以下では、異なる α_1 と α_2 を与えた場合、二つの振動子の振動数 ω_1 と ω_2 は一致せず、エネルギー関数の存在条件はもはや成り立たない。パラメータ値は、 $A = 1.0, B = 0, C = 0.51, \omega_0 = 0.73$ および $K = 0.1$ とした。異なる α_1, α_2 を与えるため、 $\alpha_1 = \alpha, \alpha_2 = \alpha + \Delta\alpha$ とおき、 $\Delta\alpha$ 値を 0.0 または -0.2 として、 α 値を 0 から 10.0 まで変えた。

$\Delta\alpha = 0$ および -0.2 のときの結果を、それぞれ図 1(a) および図 1(b) に示す。 $\Delta\alpha = 0$ の場合には、振幅 r_1, r_2 および位相差 $\Delta\phi = \phi_2 - \phi_1 = \pi$ は一定値に収束し、両振動子は逆位相となる。しかし $\Delta\alpha = -0.2$ の場合には、図 1(b) に示されるように、位相差 $\Delta\phi$ の一定値はもはや π ではなく、 α の増加とともに減少している。 α 値をさらに

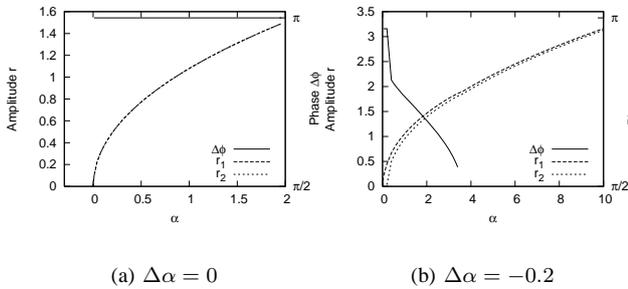


Fig. 1. r_1, r_2 and $\Delta\phi$ for $\alpha = 0 - 2.0$ or 10.0 with $C = 0.51$

10.0 まで上げるとやがて $\alpha = \alpha^* \approx 3.6$ において r_1, r_2 および $\Delta\phi$ は一定値をとり得なくなり、両振動子は異なる振動数で回転し始める。すなわち、 $\alpha > \alpha^*$ では振動数同期が破れる。図 2 に見られるように、位相差 $\Delta\phi(t)$ は単調に減少し、各振幅 $r_i(t)$ は長い周期 ($\approx 2\pi / |\frac{d\Delta\phi}{dt}|$) で小さく振動する。 $r_i(t)$ の振動は、 r_i に対する式 (10) における相互作用項の影響である。なお図 1(b) において、 $\alpha > \alpha^*$ に対する r_i 値は平均値を示す。

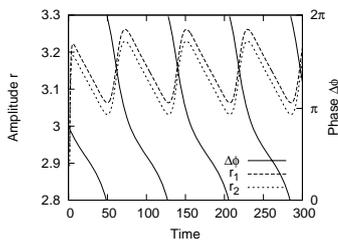


Fig. 2. $r_1(t), r_2(t)$ and $\Delta\phi(t)$ for $t = 0 - 300$ with $C = 0.51, \Delta\alpha = -0.2$ and $\alpha = 10.0$

以上の結果を表 I にまとめる。さらに、(i) $\Delta\phi = \pi$, (ii) $\Delta\phi = \text{const.} \neq \pi$ および (iii) 単調減少 $\Delta\phi(t)$ という三つのパターンを表 II にまとめる。これらは、[7] の図 1 に示されているように CPG モデル (9) の数値計算結果、および、パーキンソン病患者の臨床データで共通に見られたパターン 1, 2 および 3 に対応している。よって、不規則なパターン 2 と 3 の成因は、 $C \neq 0$ である CPG 系に対して与えられる入力の変異 $\Delta\alpha \neq 0$ が原因となり、左右の振動数に差異が生じること $\omega_1 \neq \omega_2$ が本質的だと考えられる。

TABLE I
SATISFACTION OF THE SUFFICIENT CONDITIONS FOR THE EXISTENCE OF THE NETWORK ENERGY OF EQ.(10)

System Parameter	External Input	$\omega_i(r_i, \alpha_i)$	Sufficient Conditions	r_i and ϕ_i	
				r_i	$\Delta\phi$
$C = 0$	$\Delta\alpha = 0$	$\omega_1 = \omega_2 = \omega_0$	○	$r_1 = r_2$	π
	$\Delta\alpha < 0$	$\omega_1 = \omega_2 = \omega_0$	○	$r_1 > r_2$	π
$C > 0$	$\Delta\alpha = 0$	$\omega_1 = \omega_2 > \omega_0$	○	$r_1 = r_2$	π
	$\Delta\alpha < 0$	$\omega_1 > \omega_2$	×	$r_1 > r_2$	

TABLE II
THREE PATTERNS CLASSIFIED BY THE PHASE DIFFERENCE

$C, \Delta\alpha$	α	$\Delta\phi$	Pattern in [7]
$C = 0$ or $\Delta\alpha = 0$	$\forall \alpha$	$\Delta\phi = \pi$	1
$C > 0$ and $\Delta\alpha < 0$	$\alpha \leq \alpha^*$	$\Delta\phi \neq \pi$	2
	$\alpha > \alpha^*$	$\frac{d\Delta\phi}{dt} < 0$	3

ここで用いた式 (10) は、Hopf 分岐近傍の振舞いを記述するものであるため、[7] の図 1 に見られるカオス的なパターン 4 と 5 を表すことはできない。

IV. 四脚歩行の CPG モデル

$N = 4$ の場合の式 (3),(4) を用いて、四脚歩行の CPG をモデル化する。結合は適当な対称性をもち、四つの振動子 $i = 1, \dots, 4$ の振動数は全て ω とする。まず IV-A 節では、 C_2 対称性をもつ結合系を用いて、各種の歩容に対応するアトラクターの存在領域を結合パラメータ空間で調べる。続く IV-B 節で、結合がもつべき対称性を考察する。

A. C_2 対称性をもつ環状ネットワーク

Collins ら [8] は、四脚歩行 CPG を、図 3(a) に示されるような C_4 (位数 4 の巡回群) 対称性をもつ環状に結合した四つの非線形振動子系としてモデル化した。ここで、振動子 $i = 1, 2, 3$ および 4 は、それぞれ左前肢、左後肢、右後肢および右前肢に対応する。非線形振動子として、Stein ニューロンモデル、Van der Pol モデルおよび Fitzhugh-Nagumo モデルの 3 つを用い、数値計算によっていずれのモデルにおいても、モデルパラメータに応じて、ウォーク、トロットおよびバウンドの三種の歩容の生成と、歩容間の遷移が確認された。

本節では、同一の自然振動数 ω をもつ四つの振動子を、図 3(b) に示す C_2 対称な環状に結合した系 (3),(4) を用いる。ここでも $\phi_i(t)$ で回転する一定振幅の外部入力 $\gamma_i(t) = \phi_i(t)$ 、 $\Theta_i(t) = \Theta$ を考えることにすると、系のダイナミクスは次の式 (11) で与えられる。単純な対称性しかもたない二脚歩行の場合と異なり、ここでは、図 4 に示すように結合パラメータ δ, δ' が本質的であることがわかる。

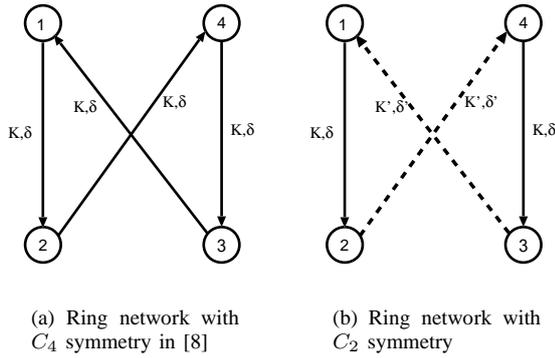


Fig. 3. Connection in a CPG for a quadrupedal locomotion

$$\left\{ \begin{array}{l}
 \dot{r}_1 = -cr_1 + \frac{1}{2} \{ K' f(r_3) \cos(\phi_3 - \phi_1 - \delta') \\
 \quad + K f(r_2) \cos(\phi_2 - \phi_1 + \delta) \} + \Theta \\
 \dot{r}_2 = -cr_2 + \frac{1}{2} \{ K f(r_1) \cos(\phi_1 - \phi_2 - \delta) \\
 \quad + K' f(r_4) \cos(\phi_4 - \phi_2 + \delta') \} + \Theta \\
 \dot{r}_3 = -cr_3 + \frac{1}{2} \{ K f(r_4) \cos(\phi_4 - \phi_3 - \delta) \\
 \quad + K' f(r_1) \cos(\phi_1 - \phi_3 + \delta') \} + \Theta \\
 \dot{r}_4 = -cr_4 + \frac{1}{2} \{ K' f(r_2) \cos(\phi_2 - \phi_4 - \delta') \\
 \quad + K f(r_3) \cos(\phi_3 - \phi_4 + \delta) \} + \Theta \\
 \dot{\phi}_1 = \omega + \frac{1}{2} \frac{1}{r_1} \{ K' f(r_3) \sin(\phi_3 - \phi_1 - \delta') \\
 \quad + K f(r_2) \sin(\phi_2 - \phi_1 + \delta) \} \\
 \dot{\phi}_2 = \omega + \frac{1}{2} \frac{1}{r_2} \{ K f(r_1) \sin(\phi_1 - \phi_2 - \delta) \\
 \quad + K' f(r_4) \sin(\phi_4 - \phi_2 + \delta') \} \\
 \dot{\phi}_3 = \omega + \frac{1}{2} \frac{1}{r_3} \{ K f(r_4) \sin(\phi_4 - \phi_3 - \delta) \\
 \quad + K' f(r_1) \sin(\phi_1 - \phi_3 + \delta') \} \\
 \dot{\phi}_4 = \omega + \frac{1}{2} \frac{1}{r_4} \{ K' f(r_2) \sin(\phi_2 - \phi_4 - \delta') \\
 \quad + K f(r_3) \sin(\phi_3 - \phi_4 + \delta) \}
 \end{array} \right. \quad (11)$$

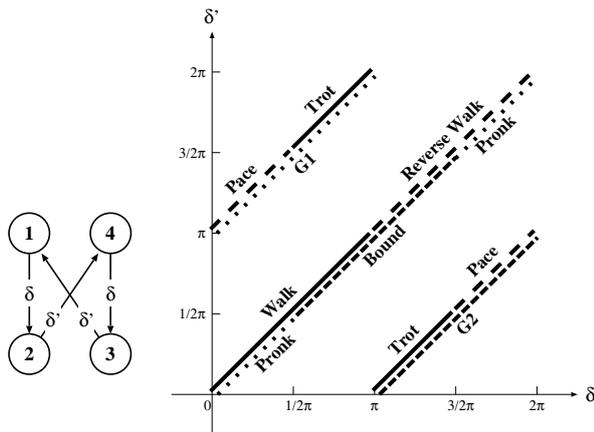


Fig. 4. Attractors for the gaits in a parameter space (δ, δ') with $K = K'$

図4に、 $K = K'$ のときのパラメータ空間 (δ, δ') における、各種歩容に対応するアトラクターの分布を示す。結合荷重の振幅パラメータ K/K' は、図に見られる直線形状を曲線状に変えるに過ぎない。各種歩容での位相差を表IIIに示す。以上より、 C_2 対称結合を用いた上記モデルにおいては、ウォーク、バウンド、プロンク系列と、トロット、ペース系列が共存するパラメータ領域は存在しない。

TABLE III

PHASE DIFFERENCES IN VARIOUS GAITS

Gait	ϕ_1	ϕ_2	ϕ_4	ϕ_3
Pronk	0	0	0	0
Walk	0	0.75	0.5	0.25
Bound	0	0.5	0	0.5
Reverse Walk	0	0.25	0.5	0.75
G1	0	0.75	0	0.75
Trot	0	0.5	0.5	0
G2	0	0.25	0	0.25
Pace	0	0	0.5	0.5

B. 結合の $D_{N/2}$ 対称性

CPGモデルにおける結合を考える際には、生物学的な妥当性ととも、対称性の考察も重要である。特に歩行のように、対称性をもつ系における周期運動を考える場合には、空間および時間についての対称性[9]を考慮する必要がある。群論的表記が有効だと思われる。ここで、空間対称性とは、 N 個の振動子の置換(N 脚の置き換え。例えば、左右肢や前後肢の置き換え)に対する対称性であり、時間対称性とは、単位円あるいは円周群 $S^1 = R/Z$ 上の位相シフトに対する対称性である。

N 個の振動子を環状あるいはそれに近い様式で結合した系では、位数 N の巡回群 C_N が重要だが、左右対称性をもつ N 脚歩容においては位数 N の正二面体群 $D_{N/2}$ が重要だと考えられる。 $N = 2$ に相当する二脚歩行においては、位数2の有限群は一つしかなく $C_2 = D_1$ で与えられる。他方、 $N = 4$ に相当する四脚歩行においては、位数4の有限群は二つあり、 C_4 および $D_2 = C_2 \times C_2$ であるが、歩容には後者の D_2 が重要であろう。

V. 次の課題

四脚歩行のCPGモデルに対して、IV-B節での考察に基づいて適切な結合様式を明らかにした上で、環境適応メカニズムとしての歩容間の動的遷移機構を解析する。モデルに対する次なる拡張としては、環境からの入力付加、結合関数の拡張による安定平衡点の設計、一般の $2n$ 脚歩行のCPGモデルなどが含まれる。

参考文献

- [1] Y. Kuramoto, *Chemical Oscillations, Waves and Turbulence*, Springer-Verlag (1984).
- [2] I. Nishikawa, S. Nakazawa and H. Kita, "Area-wide Control of Traffic Signals by a Phase Model," *Transactions of the Society of Instrument and Control Engineers*, **39**, pp.199–208 (2003).
- [3] Y. Kuroe, M. Yoshida and T. Mori, "On activation functions for complex-valued neural networks", ed. Okyay Kaynak et.al., LNCS **2714**, pp.985–992, Springer (2003).
- [4] I. Nishikawa and Y. Kuroe, "Dynamics of Complex-Valued Neural Network and Its Relation to a Phase Oscillator System", ed. Nikhil Pal et.al., LNCS **3316**, pp.122–129, Springer (2004).
- [5] I. Nishikawa, T. Iritani and Y. Kuroe, "Phase Dynamics of Complex-valued Neural Networks and Its Application to Traffic Signal Control", *International Journal of Neural Systems*, **15**, pp.111–120 (2005).
- [6] T. A. Kuznetsov, *Elements of Applied Bifurcation Theory*, Applied Mathematical Sciences 112, Third Edition, Springer (2004).
- [7] Y. Asai, T. Nomura, S. Sato, A. Tamaki, Y. Matsuo, I. Mizukawa and M. Abe, "A coupled oscillator model of disordered interlimb coordination in patients with Parkinson's disease", *Biological Cybernetics*, **88**, pp.152–162 (2003).
- [8] J.J. Collins, S.A. Richmond, "Hard-wired central pattern generators for quadrupedal locomotion", *Biological Cybernetics*, **71**, pp.375–385 (1994).
- [9] J.J. Collins and N. Stewart, "Coupled Nonlinear Oscillators and the Symmetries of Animal Gaits", *Nonlinear Science*, **3**, pp.349–392 (1993).

随意運動に伴う感覚ゲーティングの神経機構

自然科学研究機構・生理学研究所 関 和彦

はじめに 動物は、自分をとりまく外部環境に関する必要な情報を得るために運動を行う。運動によって目的としている外部環境に到達し、その外部環境に関する情報を感覚受容器を用いて抽出し、それらが中枢神経系によって認知されるのである。「移動知」の概念として特徴づけられているこのような動物の動的な感覚抽出において最も重要な神経機構の一つは感覚神経系と運動神経系の相互作用であろう。つまりほとんどの場合、感覚情報の抽出は動的な運動の最中になされており、さらに末梢感覚受容器からの情報と運動指令に関わる情報は中枢神経系の様々なレベルで合流している事が知られている。古典的な生理学的研究ではこの感覚系と運動系の相互作用のうち、感覚運動という情報の流れに焦点が当てられていた。例えば感覚入力から直接運動を引き起こす、脊髄反射や姿勢反射などはそのよい例である。しかし最近になって、運動感覚という情報の流れ、つまり運動指令が感覚入力を制御している事を示唆する神経生理学的知見が多く報告されるようになった [1,2]。この場合、感覚入力はもはや受動的なものでなく、行っている運動によって強調されたり抑圧されたりといった制御の対象となる。つまり「動く」という行為自体がすでに感覚抽出の初期段階になっていると考えられる。われわれは、この運動指令系による感覚入力の制御の制御に関わる具体的な神経機構に興味を持って、覚醒行動下の日本サルを対象に研究を進めている。

1. INTRODUCTION

ヒトの脳全体には約1000億個の神経細胞が存在すると言われている。そして、歩く、食べる、喜ぶ、見る、聞く、覚える、話す、考える、など我々の脳が発現する多種多様な機能は、これら多数の神経細胞が特定のパターンで活動している様子を投影しているにすぎない。つまり脳がどのように情報処理を行って任意の機能を発現するのかを知るためには、複数の神経細胞が協調してどのような情報処理を行っているのかを知ることが極めて重要である。この点で神経細胞と神経細胞のつなぎ目で行われる「シナプス伝達」はこの協調的な情報処理が行われる際の機能単位といえることができる。このシナプス伝達は長く興奮性の伝達によると考えられてきたが、1950年頃ジョン・エックルス (John C. Eccles) が IPSPを発見し、シナプス伝達の様式に「興奮性」だけで

なく「抑制性」があることが証明された。さらに、1950年代終わりに軸索間シナプスによってもたらされる「シナプス前抑制」が発見され、IPSPを伴った「シナプス後抑制」とは異なった独自の機構でシナプス伝達を修飾している事が現在までに明らかにされている。しかし、シナプス伝達を修飾する基礎要素であるシナプス前抑制が、動物の行動制御にとってどのような機能を持っているのかについては、確実な証拠がなく推測の域を出ていない。そこで我々は生体がこのシナプス前抑制をどのように組み込んで行動の制御を行っているのかを知ること、研究目的として設定した。具体的には、鎮静下または覚醒行動下におけるサルの脊髄神経回路を対象として、末梢神経から中枢神経系への感覚入力にシナプス前抑制によってどのように修飾されているのか、またそのシナプス前抑制が駆動される原理について調べた。

II. METHODS

A. 実験装置、記録方法

申請者はこれまで、覚醒サルの頸髄上にファイバ-を装着してサル頸髄における刺激・記録を行う方法 (Fig.1[3])、および皮膚神経に慢性電極を装着して刺激・記録を慢性的に行う方法を組み合わせ、無麻酔行動下のサルにおける脊髄ニューロンを同定し、その活動を記録してきた。特にこれまではサルの前腕にある橈骨神経浅枝 (SR) にカフ電極を慢性的に埋入し、それによ

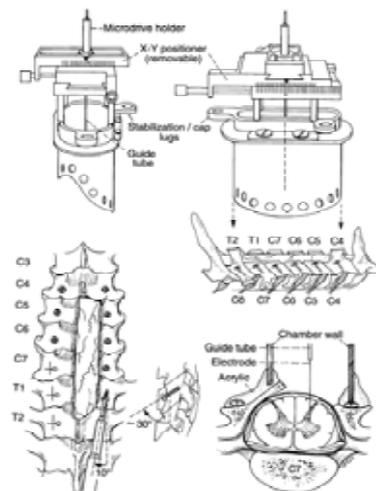


Fig. 1. Schematic diagrams of the surgical procedure for implanting a stainless steel chamber over a unilateral laminectomy of the C₅-T₁ vertebrae and of the system for advancing metal recording electrodes through the chamber into the spinal cord

This work was supported in part by the Ministry of Education, Culture, Sports, Science, and Technology, Grant-in-Aid for Scientific Research on Priority Areas (No.454).

K. SEKI is with Department of developmental physiology, the National Institute for physiological sciences, Okazaki, Aichi 444-8585 JAPAN (phone: 0564-55-7757; fax: 0564-55-7766; e-mail: kazuseki@nips.ac.jp).

って脊髄ニューロンを同定してきたが、本年度は、皮膚神経に加えて筋神経も含めた実験系を確立した。前腕や手指を支配する筋神経で、カフ電極が容易に装着できる太さをもつ神経に正中神経と尺骨神経が挙げられる。しかし、これらの神経には筋神経と皮膚神経が混在しており、興奮性試験において誘発される逆行性電位が筋感覚神経・皮膚神経のどちらに由来するのかを判別することが不可能であった。そこで、本研究においては純粋な筋神経であり、皮膚神経を含んでいない橈骨神経深枝(DR)にカフ電極を装着する事を試みた。このDRは上腕末端部深部にあり、周辺部の血管や他の筋神経の筋支配部を損傷することなくカフ電極を装着することは難しい。そこで、これまでよりもさらに2mm短い(全長8mm)のカフ電極を開発することによって、DRへの装着をより容易にした。DRへのアプローチはヒトの整形外科における手術方法を参考にした。

B. 実験手順

3頭のサルを対象に実験を行った。行動訓練および記録実験の間、サルをモンキーチェアに座らせ、左手はイスに軽く固定した。また右腕も同様に肘部にて固定し、手首および指は伸展位にて、マニピュレータ(タスク制御装置)に固定した。サルには手首屈曲伸展運動の訓練を施し、実験に十分な試行回数を行えるようにさせた後、(1)頭部の動きを制限するための固定具、(2)前腕筋群の活動を記録するための筋電図電極、(3)末梢求心神経を刺激するためのカフ電極、および(4)脊髄からニューロン活動を記録するためのチェーンバー、をそれぞれ外科的手術によって装着した。手術から回復後、次の手順で実験を行った。

まず、頭部に装着された固定具と脊椎に装着されたチェーンバーをモンキーチェアに固定することによって、サルの動きを制限した(この拘束に対するサルの適応は早く、1週間以内に拘束前と同様な時間・正確性で運動課題を遂行することが可能であった)。その後、脊椎チェーンバーに、電極位置設定用のXY-stageおよび電極移動装置(マニピュレーター)を装着した。サルに運動課題を遂行させている間にマニピュレータによってガラス被覆を施したタングステン電極を脊髄内に挿入し、末梢神経に対する刺激に単潜時(単シナプス性)に応じるニューロン(一次介在ニューロン)を検索した(図2)。実験中末梢神経は連続的(1-3 Hz)に刺激し、刺激強度はそれぞれのニューロンの反応が認められる強度(閾値)程度とした。末梢刺激に対して単潜時に応答する脊髄ニューロンが記録された場合、それらの応答性が運動課題の各位相でどのように異なるか統計的に検証した。

C. シナプス前抑制の評価方法

運動が行われている際、一次介在ニューロンの反応が、シナプス後電位に非依存的に抑制されると考えられる現象が認められる事がある。つまり、運動課題遂行に依存してニューロンの発火頻度が増加する一方、末梢神経刺激に対する応答性が減衰する現象である。この現象はFrankとFuorte[4]がシナプス前抑制の概念の提唱した際、よりどころにした現象と同一のものであり、我々もこの現象の有無をシナプス前抑制の第一の基準とした。

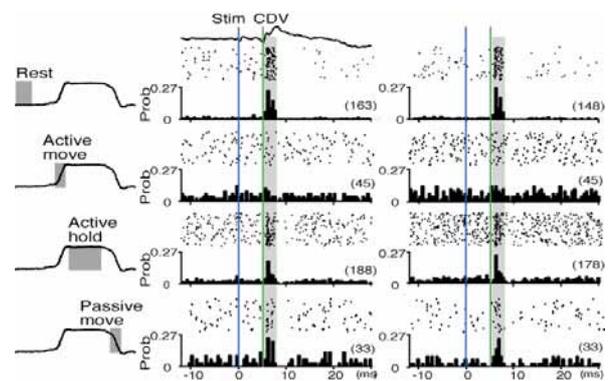


Fig. 2. Peristimulus time histograms (PSTH; bin width, 0.5 ms) below raster plots of the action potentials. Each plot was aligned with the SR stimuli (blue line). Trace above shows the CDP with afferent volley (CDV) marked by vertical green line. Height of each PSTH bin represents the normalized probability of spike occurrence per stimulus. From top to bottom, responses compiled during different task epochs (indicated on torque traces to left): rest, active movement, active hold, and passive movement. Number of stimuli delivered in each epoch shown above each PSTH.

さらに,Wall [5]によって開発されたシナプス前抑制のサイズを評価する方法(興奮性試験)、つまり皮膚神経末端に微小電気刺激を与え、誘発される逆行性電位のサイズを皮膚神経遠位部で記録する方法をシナプス前抑制、特にPrimary afferent depolarizationを伴うGABA-a受容体を介したシナプス前抑制の評価として用いた。つまり、一次介在ニューロンが存在する脊髄内部に微小電流刺激を行い、カフ電極で記録される逆行性電位の振幅の随意運動の各位相における変化を観察する。運動開始前に比べて逆行性電位の振幅が増大する場合、その位相でPrimary afferent depolarizationが起こっている、つまりシナプス前抑制が起こっている事の確実な証拠となりうる

D. 末梢自然刺激によるシナプス前抑制の誘発方法

上記の実験系ではサルに随意運動を行わせ、その際シナプス前抑制がどのように末梢感覚入力を変化させるかをしらべる。覚醒行動下の動物で同種の実験を行った例はこれまで存在せず、オリジナリティの高い実験系である。一方、脊髄におけるシナプス前抑制は1) 下降性指令、2)末梢感覚入力両方によって引き起こされている事が既に知られているが、随意運動時に両者を分離する事は難しい。また、これまで末梢由来のシナプス前抑制は末梢神経に電気刺激を行う事によって誘発されてきたが、そもそも自己の運動の結果引き起こされる感覚入力(reafference)がシナプス前抑制を引き起こす事ができるのか、については十分知られていなかった。そこで、我々は軽麻酔下のサルを対象に上記の興奮性試験をおこなった。つまり手背部及び手掌部に対するブラシ刺激が脊髄微小刺激によって末梢神経に誘発される逆行性電位の振幅を変化させるかについて検討した。

III. RESULTS

A. 随意運動遂行時におけるシナプス前抑制のサイズ変化

1) 皮膚神経へのシナプス前抑制

単シナプス性ピークのサイズは屈曲・伸展運動ともに動的運動時に小さかったが ($p < 0.05$)、一方ニューロンの発火頻度は動的運動時に最も大きかった (Fig. 2)。発火頻度がニューロンの興奮性を、単シナプス性ピークのサイズがSR刺激に対する応答性を反映していると考え、ニューロンの興奮性が最も上昇している局面で、SR刺激への反応性が最も低下している事になる。通常の状態では両者間には正の相関が想定されるので、この結果はSR神経からこれらのニューロンへの入力、選択的に抑制されている事を示唆している。

では、何がこの選択的抑制を引き起こしたのであろうか。2つの可能性がある。まず手首の屈曲伸展運動によって皮膚や筋内の受容器は刺激を受け、それがSR神経の脊髄ニューロンの応答性を抑制した可能性 (reafferent仮説) が考えられる。一方、運動を引き起こす上位中枢からの運動指令が筋へ指令を送る一方、SR神経の入力を抑制している可能性もある (下降路仮説)。この場合、re-afferentは運動開始後 (正確には筋電図出現後) に起こる事を利用して、両者による抑制を区別する事が可能である。つまり、筋電図出現以降に引き起こされる抑制は両者によって起こりうるが、出現以前の抑制は下降路によって引き起こされていると考えてよい。そこで14個の脊髄ニューロンのSR刺激に対する応答性を筋電図出現時間に合わせて再計測した結果、筋電図出現以降に大きな抑制が認められる一方、筋電図出現より400ms以前から統計的に有意な抑制が始まっていた。この結果から、少なくともSR刺激に対する応答性の低下の一部は上位中枢からの運動指令に依存していると結論づける事が可能であった。

では、上位中枢からの運動指令はどのようにして (どのような神経メカニズムを用いて) SR神経からの入力

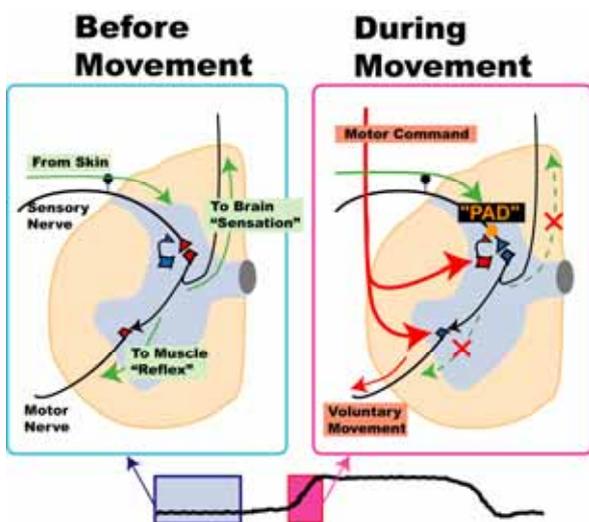


Fig. 3. Summary
During active movement, sensory input from cutaneous afferent are suppressed by motor command.

を抑制しているのであろうか。前述のようにこの抑制は一次介在ニューロンの反応が、シナプス後電位に非依存的に抑制されていると考えられるため、シナプス前抑制が用いられている可能性が高い。この仮説を検証するため、興奮性試験を行うと、逆行性電位の振幅は動的運動時において最も大きかった。この結果は、動的運動時に最も大きなシナプス前抑制がSR求心神経に引き起こされている証拠であり、我々の仮説を裏づける結果であった。以上の結果から、動的な運動時には皮膚神経から脊髄への入力シナプス前抑制によって抑制され、そのシナプス前抑制の一部は上位中枢からの下降性指令によって、引き起こされていると考えられた (Fig. 3.)。

2) 筋神経へのシナプス前抑制

本年度より、皮膚神経を対象に行ってきたと同様な実験を筋神経を対象にして始めた。以下にこれまで得られた結果を示す。記録されたニューロン ($n=13$) は全て中枢潜時1ms以下で応答を示し、また潜時のばらつきは小さかった (1ms)。全てのニューロンにおいて運動に応じた発火頻度の上昇が認められた。発火頻度の上昇は屈曲・伸展運動両方で認められ ($p < 0.01$) たが、その変化は伸展運動において大きな傾向にあった。またそれらの活動電位をトリガーにして筋電図を加算 (spike-triggered averaging) した結果、これらのニューロンの一部が伸筋への興奮性出力 ($n=5$) 及び屈筋への抑制性出力 ($n=1$) をもつ事が明らかになった。またニューロン近傍への微小電気刺激 ($10 \mu A$ 以下) を行うと、ほとんどの記録部位 ($n=11$) から複数筋への応答が誘発された。これらの結果は、記録されたニューロンの多くが運動ニューロンに直接投射する介在ニューロンである事を示唆していた。一方筋神経刺激による単シナプス性応答のサイズは手首屈曲運動時においては低下していたが ($p < 0.05$)、伸展運動では変化が認められなかった。これらのニューロンの活動性は両方向への運動時に上昇していた事から、手首屈曲時における単シナプス性応答のサイズの低下は、シナプス前抑制によるものと考えられる。以上の結果から、I群求心神経へのシナプス前抑制は、I群求心神経の活動によって引き起こされる反射運動が随意運動と拮抗する場合に大きくなる可能性が示唆された。

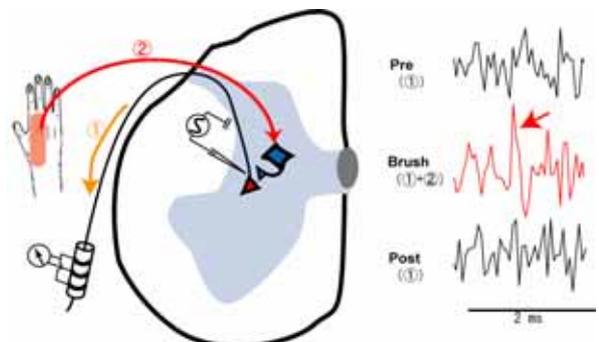


Fig. 4. Primary afferent depolarization evoked by natural stimulation (brushing stimuli). While stimulating afferent terminal (1), dorsal surface of hand were lightly brushed by an experimenter (2). Note that the larger antidromic volley was evoked during brushing.

B. 自然刺激によるシナプス前抑制の誘発

これまで1頭のサルを対象した実験が終了した。下位頸髄(C6-T1)の異なる脊髄内部位 (n=22) において興奮性試験を行った結果、59% (n=13) の部位においてPrimary afferent depolarization (PAD) の振幅がブラシ刺激によって有意に増加(50%)または減少(9%)していた。また平均すると、PADの振幅はブラシ刺激前の164%まで増加していた。図4にPADの増加が認められた一例を示す。これらの結果は、自然刺激のように個々の感覚神経が非同期的に刺激される場合にもそれらの脊髄への入力にシナプス前抑制を誘発している事を示していた。

IV. DISCUSSION

動物は自分を取り巻く外部環境に関する必要な情報を抽出するために、目標物に向かってまず能動的に運動を行ない、その結果として目標物が感覚器の受容野内に入り、感覚器が目標物の情報を抽出する。この一連の過程において、励起される感覚入力は1) 外部環境(目標物)を特徴づける情報、2) 自己の運動に起因する感覚情報(reafference)に大別される。前者はもちろん特徴抽出に必須であるが、後者によって運動の過程における身体の位置などの情報を最小の時間差で中枢神経系に伝達され、それによって正確な運動が誘導される。しかし、この際問題となるのは末梢感覚入力の持つ情報量の膨大さである。例えば、歩行時の単一筋感覚神経の発火頻度は200Hzに達し、中枢神経系に入力される総和は800kHzに達すると推定されている[6]。一方、本研究において最も重要な発見は筋神経及び皮膚神経へのシナプス前抑制は動的運動時に増大することであった。脊髄は末梢感覚が中枢神経系にフィードバックされる際の最初の中継地点の一つであり、一次介在ニューロンに伝達された感覚情報は上位中枢や脊髄神経回路網によって行われている情報処理に大きな影響を与える。従って、末梢入力が感覚情報処理機構への入力段階で抑圧されていた事は、中枢神経系の感覚情報処理の計算負荷を軽減するため目的的なメカニズムであると言える。このように、末梢感覚フィードバックのもつ膨大な情報量は、中枢神経系が処理可能なレベルまで減衰される必要があり、それらを行う

神経メカニズムとしてシナプス前抑制が使われていると思われる。

今後明らかにする必要がある最も重要な問題は、このシナプス前抑制によって動的運動中に抑圧される情報、されない情報の内容を特定する事である。我々が外部環境にアクセスするために行なう運動(例えばリーチング、歩行、急速眼球運動など)は多数の繰り返しによって運動スキルが確立した後の、定型的な側面を持つ場合がほとんどである。運動制御理論の立場から見ると、このようなreafferenceは運動の内部モデルによって予測可能であると考えられている(Fig.5, [7])。そして内部モデルによって予測された感覚フィードバック(この場合予測されたreafference)によって実際の感覚フィードバック(この場合実際の運動によって生じたreafference)がキャンセルされ、予測し得なかった情報、つまり外部環境にある目標物に関する情報が抽出されると考える事ができる。様々な研究成果から、運動の内部モデルは小脳に存在する可能性が高い[8]。しかし、内部モデルで予測されたreafferenceによって実際のreafferenceがキャンセルされる神経機構はこれまで明らかでなかった。我々は、これまで明らかにしてきたシナプス前抑制がこのキャンセルに用いられているという仮説を持っている。つまり、内部モデルによって予測された感覚フィードバック情報を持つ下降性指令が、自らに合致したモダリティなどを持つ感覚神経の活動を、シナプス前抑制によって選択的に抑圧しているのではないか。この仮説を実証するためには、少なくとも運動の各局面において、どのような感覚入力がシナプス前抑制の対象となり、反対にどのような情報が中枢神経系に減衰されずに伝達されるのかを知る必要がある。そのため、現在新たなパラダイムを用いた実験を計画している。

REFERENCES

- [1] Armstrong, KM, Fitzgerald, JK, Moore, T, Changes in visual receptive fields with microstimulation of frontal cortex., *Neuron*, **50**, 791-8, (2006).
- [2] Winkowski, DE, Knudsen, EI, Top-down gain control of the auditory space map by gaze control circuitry in the barn owl., *Nature*, **439**, 336-9, (2006).
- [3] Perlmutter, S.I., Maier, M.A. & Fetz, E.E. Activity of spinal interneurons and their effects on forearm muscles during voluntary wrist movements in the monkey. *J. Neurophysiol.* **80**, 2475-2494 (1998).
- [4] Frank, K. Basic mechanisms of synaptic transmission in the central nervous system. *IEEE Trans. Med. Electr.* **6**, 85-88 (1959).
- [5] Wall, P.D. Excitability changes in afferent fibre terminations and their relation to slow potential. *J. Physiol.* **142**, 1-21 (1958).
- [6] Prochazka, A, Gorassini, M, Ensemble firing of muscle afferents recorded during normal locomotion in cats., *J Physiol*, **507**,293-304 (1998) .
- [7] Bays, PM, Wolpert, DM, Computational principles of sensorimotor control that minimize uncertainty and variability, *J Physiol*, **578**, 378-396 (2007).
- [8] Imamizu H, Miyachi S, Tamada T, Sasaki Y., Takino R., Prutz B., Yoshioka T., Kawato M. Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool, *Nature*, **403**, 192-195 (2000).

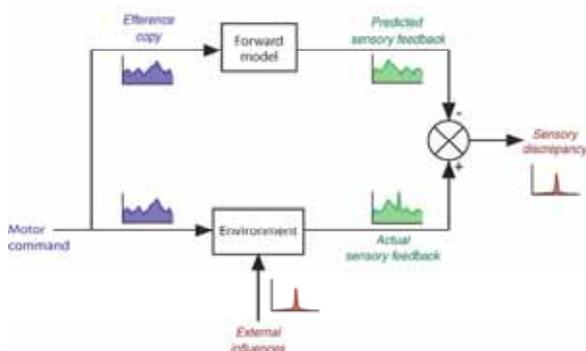


Fig. 5. Cancellation of actual reafference by "predicted" reafference

C班：社会適応 研究活動報告

北海道大学 電子科学研究所 青沼仁志

I. はじめに

我々C班は、生物の社会適応のメカニズム解明に向けて研究を進めている。今年度から計画班に公募班の研究者が加わりプロジェクトを推進している。

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、生物がいかん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。

II. 研究内容と展望

公募班の参加により、無脊椎動物からヒトを含めた脊椎動物まで多くの生物種において、1) 遺伝子、細胞レベルから個体や集団の行動レベルまでの各階層における詳細な生物学的な研究と、2) それらの動的モデリングとシミュレーションを使ったシステム工学的な研究、の2つのアプローチで生物の社会的適応機能について構成論的に研究を推進する体制が整った。

研究体制を大きく分類すると、1) 昆虫をモデル動物として社会的適応行動の発現機構について研究を推進するグループ、2) 鳥類のコミュニケーションを題材に社会的適応行動がいかん獲得されるのか研究するグループ、3) サルやヒトなどの高等哺乳類における社会的適応行動について社会的順位や他者理解に焦点を当てて研究を推進するグループ、そして、4) ヒトと人工物のインターフェイスについて考察することで社会的適応機能の基本原則にアプローチするグループに大別される。それぞれのグループは生物学研究をする研究者とモデリングを行う研究者から構成され一丸となって研究を推進している。簡単にそれぞれの研究内容と、全プロジェクトの中での位置づけを解説する。

昆虫を社会適応の解明のためのモデル動物として扱う研究グループでは、コオロギやカイコのような

単独で生活する昆虫とミツバチやアリそしてシロアリの様なコロニーで生活する社会性昆虫を対象にそれぞれ研究を進めている。昆虫は、哺乳類の脳に比べて100万分の1以下という非常に少ない神経細胞から構成された神経系をもつ。このような脳は別名「微小脳」とも呼ばれている。微小脳のような細胞数が少ない神経系しか持たなくとも、昆虫はすばらしい適応能力、すなわち学習や記憶をはじめ、複数の世代が同居する社会を形成し維持する能力など、高次な脳機能を持つことが知られている。現在既存の人工システムにはこのような能力は無く、高度な適応性を有する昆虫の脳機構の解明は、自律分散型システムのような適応的システムの開発へとつながることが期待される。

青沼、神崎らのグループは、クロコオロギやカイコガを使い、フェロモン行動が社会も含めた環境要因によってどのように変容するのかを研究している。コオロギでは喧嘩行動が負け経験により闘争から回避行動へ変容する仕組みを理解することで社会適応の基盤となる神経生理機構の解明を目指している。また、カイコガでは環境要因を人為的に操作した時の反応から、昆虫の適応行動（特に、コミュニケーション行動）の発現メカニズムを理解しようとしている。

また、長尾らのグループにより「社会的経験による昆虫本能行動の発達調節とその脳内分子機構」の研究が進められている。孵化後幼虫期や成虫になってからの社会的な環境要因はクロコオロギの他個体に対する行動パターンの形成に重要で、特に攻撃性にその影響が現れることなどが明らかとなっている。

これらの生物学的な研究成果は、太田、川端、浅間らの研究グループ、そして倉林らの研究グループと共有され、昆虫における社会適応性の発現機構の構成論的理解が進められている。

太田、川端、浅間らの研究グループは、雄コオロギが集団の中でどのように振舞うか、行動レベルの動的モデル生成を行い、密度による集団内での個体行動の変容について理解を進めている。さらに、一酸化窒素や生体アミンの脳内における作用を考慮して、個体内部の神経生理モデルの構築を行い、昆虫の社会的経験により変容する適応機構の解明に取り組んでいる。

倉林らの研究グループは、昆虫の神経生理モデルをさらに一歩進め、脳神経系に存在するであろう振動子の役割を予測し（仮説）、振動子をつなぐネットワークの機能構造がすばやい行動選択や行動切り換え、さらには学習や記憶の過程において重要な役割を担っていると考えている。

社会性昆虫に分類されるアリ，ミツバチそしてシロアリは，分業，栄養交換，階級性の形成などによりコロニーを維持し，全体であたかもひとつの生物個体のように振舞う．このことから社会性昆虫は超個体とも呼ばれている．そこで，コロニー内の個体が形態分化や脳機能分化をとおして，いかにして巣仲間を認識し，階級の維持や分業を行い，さらには外界や社会環境の学習や記憶をしているのかについて研究を進めている．

三浦らのグループは，主にシロア리를研究対象として，形態分化と脳機能分化が発生過程でどのように起こり，昆虫社会の分業と協同からなる精巧な社会行動が発現するのか，また，それによりどのようにコロニーとしてのパフォーマンスがあがるのかについて分子遺伝学的なアプローチを行っている．環境要因により脳機能ばかりではなく形態までも変化させてコロニー社会を維持する生物の適応機構の解明に挑んでいる．

伊藤らのグループは，ミツバチを使って，外界の環境を学習した個体が巣に戻り，学習した情報をどのようにコロニーの他個体に伝えるかについて研究している．行動学的な研究をもとにしたモデル生成も進めており，昆虫のコロニー社会における情報伝達とコロニーの維持機構について理解することで生物の社会適応機構の解明に挑んでいる．

辻らのグループは，アリの社会が全体として適応的に制御されるのは，下位の階層である個体間のいかなる相互作用によるのか．巣内密度調節とコロニーサイズ認識という2つの現象に注目し，内在するであろうフィードバック機構に関する作業仮説を軸に研究を展開している．さらに，菅原らにより，動的なモデリングと実機を使ったシミュレーションを行い，仮説の検証を進めている．

個体間のコミュニケーション，情動，他者理解などは社会的適応行動の発現メカニズムを理解する過程で重要な課題となる．これらの課題に対して，我々はヒトを含めた脊椎動物を実験対象に選び研究を進めている．音声コミュニケーションによる社会的適応行動の獲得機構を理解するためには鳥類（キンカチョウ）を，また，社会的な地位の形成とそれに伴う行動決定の脳機構についてはニホンザルを，さらに，他者理解に関しての研究ではヒトや自動機械のような人工物を研究対象に採用して研究を推進している．

岡らの研究グループは，キンカチョウを使い，さえずり識別のメカニズムについて神経回路レベルでの定量モデル構築を進めている．鳥類の脳の解剖学的な特徴は，哺乳類の海馬に相当する海馬体が脳の表層に位置しており，分子遺伝学実験，光学イメージングを用いた実験や生理学実験に有効な点である．海馬体は空間記憶，生得的刷り込み，同種のトリの歌識別に関与していると考えられている．この海馬体に着目した生物学実験の成果をもとに，トリが社会的環境について学習するプロセスをシステム工学的に解明しようとしている．

藤井らの研究グループは，複数のニホンザルの間に形成された社会的な順位により決定される社会的適応行動を通して，それぞれの個体が持つ環境に応じた動作選択の仕組みを明らかにし，さらにその動作選択の元となる，脳神経機構を明らかにすることを目指している．また，サル 동작から内的な意思を抽出し，サルの表現している非言語性情報を外部のシステムが抽出し理解することで，よりスムーズな機械とヒトのインターフェイスが構築できないかと検討している．

ヒトと人工物のインターフェイスは社会的適応行動の発現機構の解明には有効な手段となる．特に，ヒトと自動化機械のインターフェイスの協調系を構築する上では，ヒトが自動化機械を道具として操る際の身体知の獲得過程や他者理解の過程を解明することが重要になる．

榎木，堀口らの研究グループは，社会的コミュニケーションモデルに基づく移動体インターフェイスの設計論について研究を進めている．この研究により，ヒト（操作者）が自動機械を心的に内化する過程を理解することが期待できる．すなわち，生物や人工物に共通した他者理解の基本原則を解明することにつながる

他者理解の神経機構を理解することは，ヒトの社会的適応行動の発現メカニズム解明においても重要な課題である．社会問題のひとつでもある統合失調症は，脳における他者理解の機能障害と考えることができる．

加藤らの研究グループは，ヒトを対象として他者理解と適応的運動の社会神経科学的研究を進めている．統合失調症においてagency taskを作成し行動実験を行うとsense of agencyの異常があることがわかってきた．他者理解の神経基盤を探索するため，視線認知および視線による注意の転導効果の神経基盤について，脳機能画像(fMRI)法や神経心理学的手法を用いて研究を進めている．また，視線認知・行動ロボットの開発への応用を検討中で，他者理解の側面からヒトの社会的適応機構の構成論的理解に挑んでいる．

以上が，C班のメンバーにより推進している研究内容である．個々の詳細な研究成果については，各研究代表がまとめている．

環境に適応するための高次行動を制御する 神経生理機構のシステムの理解

青沼仁志(北海道大学)・神崎亮平(東京大学)

要旨—社会適応の神経基盤を解明するため、昆虫の社会的適応行動の発現と行動切り換えのメカニズムについてコミュニケーション行動のひとつであるフェロモン行動を題材に研究している。コオロギやカイコのフェロモン情報処理機構、行動発現機構について行動学的な実験と生理学的な実験を行った。個体間相互作用による行動発現や行動切り換えの神経機構について工学系のグループと連携して動的モデリングおよび計算機シミュレーションと生物学的評価を進めている。

1. はじめに

生物は、長い進化の過程でひとつの適応機構として神経系を獲得し、複雑に変化する環境下ですばやく適応的な行動を示すことができる。行動発現にかかわる環境要因には様々なものがある。個体が複数集まると個体間の相互作用が生じ、その状況に応じた行動を発現する。すなわち、社会はひとつの環境要因として捉えることができる。我々C01班は、生物の社会的適応行動の発現メカニズムの解明を目指し、昆虫をモデル動物として研究を進めている。昆虫の身体は脊椎動物などに比べ小さく、微小な脳神経系はわずか 10^6 個程の細胞からなるが、優れた感覚受容機構、情報処理機構、運動発現機構をもち環境に適応している。我々は、昆虫の神経系における行動プログラムの実時間選択の神経機構を明らかにすることで、動物がいかにして環境の変化に対して適応的な行動を発現するのかを理解し、神経系の設計原理や動作原理を解明しようとしている。そのために、従来の生物学的な解析に加え、C02、C03班との連携により構成論的な手法を取り入れ研究を行っている。

2. 研究目的

生物の社会的適応行動の発現機構を解明するため、カイコガやコオロギなどの昆虫のフェロモンを使ったコミュニケーション行動を対象として研究を進める。昆虫は絶えず複雑に変化する環境情報を微小な脳システムで処理し、運動系を適切に制御することにより、環境変化に適応した行動を発現する。従来、昆虫の行動は単純な反射や定型的行動パターンから主に構成され、その行動パターンはほとんど変化しない固定的なものと考えられてきた。特にフェロモン行動はその典型的な例と考えられていた。しかし、昆虫は(1)内的要因(例えば概日リズム)、(2)同じ匂刺激が繰り返される経験(慣れ)、(3)背景の匂い環境や異種感覚情報など、昆虫を取り巻く内的、外的状況に依存して行動解

発の閾値(感覚感度)や行動パターンを時々刻々とダイナミックに変動させることにより、適応的行動を発現することが次第に明らかになり、特に、生殖行動や闘争行動などの社会的な経験により、引き続き起こる行動がドラスティックに変容することが明らかになってきた⁽¹⁾。本研究では、特に昆虫の嗅覚により発現するコミュニケーション行動を対象とし、嗅覚情報の受容から、脳内信号処理、異種感覚統合、行動発現にいたるシステムの解析から、社会的適応行動発現の神経機構を解明にせまる。

3. 研究成果

本研究では、フェロモンにより発現する鱗翅目昆虫カイコガ(*Bombyx mori*)の匂い源定位行動と、直翅目昆虫コオロギ(*Gryllus bimaculatus*)の喧嘩行動を対象として、行動の解発閾値や行動パターンが社会的な経験、概日リズム、異種感覚情報などの内的または外的な状況に依存して変容し、行動発現が調節される機構を神経行動学的に分析している。

3-1. カイコガのフェロモン経験と行動閾値

カイコガの配偶行動におけるフェロモン経験による感度低下(慣れ)と脱慣れ、およびセロトニンとの関連を分析した。

ケース内に配置したオスカイコガに対して、ボンビコール1000ng、500msのパフ刺激をケース内に導入し、30秒間その環境に暴露することにより、明瞭なフェロモンに対する感度低下(慣れ)が見られた。この効果は30分後も持続し、1.5時間後には回復した。さらに、暴露5分後にリナロール(860 μ g)を500ms \times 3回(刺激間隔=500ms)、1分間の刺激を行なうことで、30分後にみられた感度低下は見られなくなった(脱慣れ)、しかし、暴露28分後にリナロールで同様の刺激を与えても、感度の回復は見られなかった(図1)。それぞれの条件において、脳内に含有される生体アミン(セロトニン)量を計測すると、慣れ状態ではセロトニン量が有意に減少することが示唆された。

これらの結果から、フェロモンにより発現するカイコガの雌雄間のコミュニケーション行動を対象として、フェロモンに対する感度が、フェロモンの短期的な経験により低下し(慣れ)、また他の一般臭により脱慣れし感度が回復することを見出した。また、この脱慣れはフェロモン暴露後の時間に依存することも示唆された。

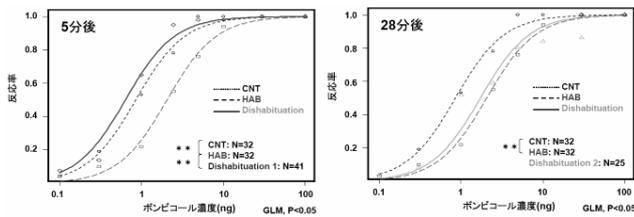


図1. リナロール刺激による脱慣れ。

3-2. フェロモン情報経路への視覚情報の統合

フェロモンにより発現される配偶行動における視覚情報の影響について分析した。カイコガのフェロモン源定位行動の鍵刺激となる性フェロモン、および自身の運動に対する視覚フィードバックとして作用する optic flow (視覚情報の流れ) を視覚刺激として昆虫に提示し、頸運動神経の活動 (定位行動のモニター) の変化を解析した。optic flowは左右に移動する格子状のパターンとし、視覚情報のみを提示したところ、左右の頸運動神経は視覚情報の流れに対して方向選択性を示し、その動きに追従する反応を示した (図2A)。これは、運動の方向のずれなどを視覚フィードバックによって補正する視運動反射と考えられる。

フェロモン刺激と視覚刺激を組み合わせたと、視覚刺激の方向によってはフェロモン刺激の応答が強く抑制されることが観察された (図2B)。これは、脳内のフェロモン情報処理経路に視覚情報が統合されることを示す。

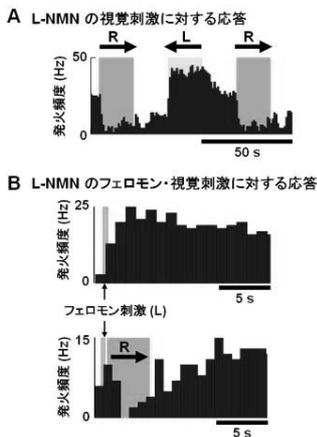


図2. 頸運動神経の視覚刺激による影響。A: 左右のOptic flowに対する左側頸運動神経(L-NMN)の応答。B: 視覚刺激によるフェロモン応答の抑制。

また、背景の状況、とくに異種感覚情報 (視覚情報など) により、フェロモンにより発現する定型的な行動パターンが修飾されることを見出した。これまで、定型的といわれてきたカイコガのフェロモンにより発現する行動が、内部状態や外部状態により、時々刻々と行動発現閾値や行動パターンを変容しながら、環境の変化に即応した応答を示すことが明らかになった。この背景には、内部環境や経験に応じて、脳内に放出される神経修飾物質 (例えば、5-HT) が関与することが示唆された。

フェロモンは昆虫には第一義的な情報であり、それにより発現する行動は最も優先順位の高いものである。しかし、フェロモンあるいは他の匂いを受容した経験が、その感度 (優先順位) をダイナミックに調整し、それまでは無視されてきた他の感覚情報 (たとえば視覚情報など) の感度 (優先順位) を変えることにより、行動を修飾するか、または異なる行動パターンへの切り替え (たとえば視覚より雌を認知し、探索行動から交尾行動への行動パターンのスイッチなど) を起こしている可能性が推測される。

3-3. 「昆虫操縦型ロボット」による昆虫適応能力の計測系の確立

昆虫の適応行動と環境との相互作用を評価するため、ロボット上の昆虫が自ら操縦を行う「昆虫操縦型ロボット」というアプローチを提案し、ロボットの試作を行った。これは、昆虫を含むロボットそのものを一つの「身体」とみなすことで、人為的な身体を可能にするものである。したがって、身体と環境との相互作用によって発現する適応行動を評価する上で、最適なアプローチと考えている。これにより、上述のフェロモンにより生じた慣れによる感度低下、さらには視覚などの異種感覚情報の効果が評価可能となる。

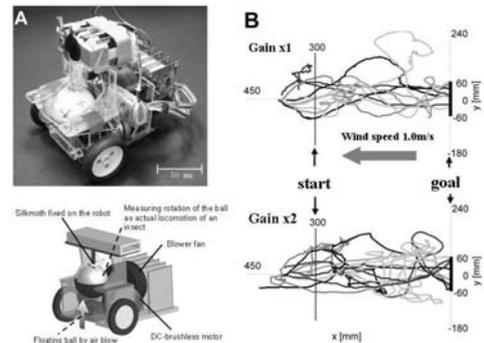


図3. 昆虫操縦型ロボット。A: ロボットの外観と模式図。B: フェロモン源に対するロボットの定位行動について、標準 (上図) とモータの速度を2倍にした際 (下図) のそれぞれ10例の軌跡。

試作したロボットを図3Aに示した。背部で固定された昆虫は、空気中で浮上させたボール上を歩行する。この歩行に伴うボールの回転を入力として左右のモータが制御され、ロボットの操作が行われる。93%の高い精度で昆虫の行動を再現できた。フェロモン刺激に対して明瞭な定位行動を発現するオスのカイコガをモデルとして、実環境における適応性の評価を行った。ロボットは、風洞内でのフェロモン源に対してカイコガと同様に定位した。さらに、モータの出力をカイコガの出す制御量の2倍に操作した状態で、フェロモン源への定位実験を行ったところ、操作に応じた速度の増加が見られたものの、すべて定位に成功した (図3B)。

昆虫操縦型のロボットをとおして、昆虫の運動機能を変化させても、昆虫は行動目的を達成することが示

された。このように本ロボットによって、カイコガは、行動出力の操作を許容できるロバスト性を脳神経系にもつことが示された。

3-4. コオロギの喧嘩経験と行動切り換え

クロコオロギを実験材料に、個体間の相互作用と、その社会的な経験により、引き続く行動がいかに関与され適応的な行動が発現するのか、その神経基盤を解明しようとしている。クロコオロギのオスは他のオス個体に遭遇すると互いに威嚇し喧嘩を始める(図4A)。この喧嘩行動は、相手の体表物質を受容すると解発される行動である。ところが、喧嘩に負けた個体はその後一定時間の間、他のオス個体に遭遇しても喧嘩をせずに回避行動を示すことが知られている(図4B)。

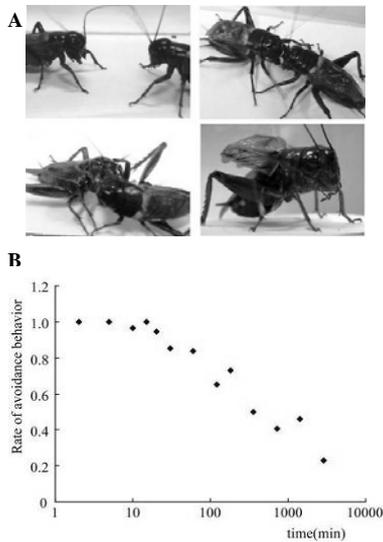


図4. コオロギの喧嘩行動。A: オスコオロギが出会うと触角を鞭打つように相手を威嚇し、次第に噛み付き合いの喧嘩行動へと発展していく。B: 負け経験の忘却。

コオロギの体表物質は炭化水素で構成されており、その一部の成分がフェロモンとして働き、威嚇行動を解発すると考えられる。しかし、フェロモンとして働く成分についてはまだ不明である。そこで、体表フェロモンの性質を調べるため、前翅を切除してから一定時間たった翅を刺激源としてオスコオロギの行動発現を調べた。すると、切除後3時間以上たった翅に対しては威嚇行動を示さないことが判明した。さらに、切除した翅を熱風乾燥すると、さらに短時間でコオロギは応答しなくなることが判明し、揮発性のある物質もしくは分解されやすい物質が威嚇フェロモンとして働いていることが示唆された(図5)。

威嚇行動を解発させる化学物質は、クロロホルムで抽出が可能である。そこで、体表物質の抽出物を用いて、喧嘩に勝ったコオロギと負けたに提示し、それぞれの応答を調べた。喧嘩を経験していない個体や喧嘩に勝った個体は、この抽出物に対して威嚇行動を示し

たが、負けた個体は体表物質に対して回避行動を示すようになった(図6)。この結果から、喧嘩行動のような社会的経験により、その後の行動発現パターンが切り換わることを示した。社会的な経験により行動閾値が変わるか、あるいは、中枢における行動プログラムの選択機構が変容することを示唆している。

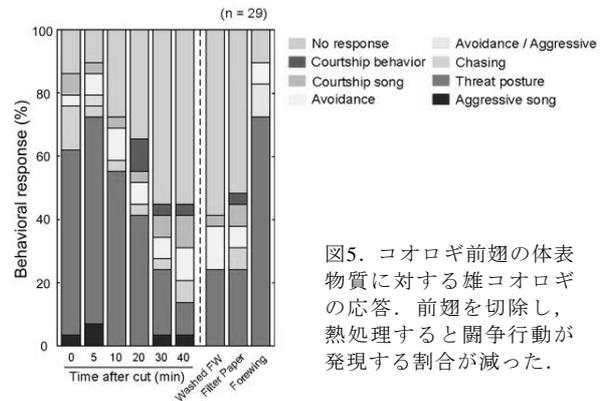


図5. コオロギ前翅の体表物質に対する雄コオロギの応答。前翅を切除し、熱処理すると闘争行動が発現する割合が減った。

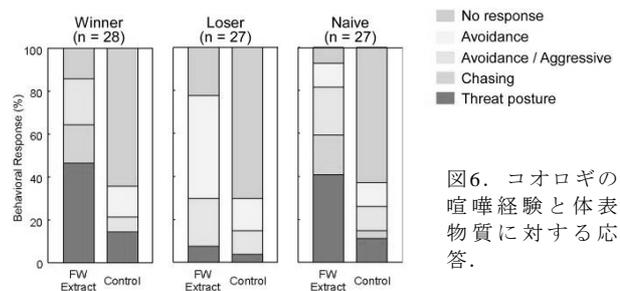


図6. コオロギの喧嘩経験と体表物質に対する応答。

3-5. コオロギの喧嘩経験の記憶とその神経生理機構

コオロギの喧嘩経験の記憶がいかにして保持されるのか、その神経機構の解明を目指している。それぞれ隔離飼育した雄個体を観察用の容器に移し喧嘩させる。決着がつけば仕切り板でそれぞれの個体が接触しないように隔離し一定時間放置し、その後仕切り板を外して、負けコオロギの行動パターンを観察すると、喧嘩後の隔離時間に伴い、回避行動を発現する個体の数が減少する。現在、体表物質の情報が、コオロギの脳内でどのような経路をたどり処理されているのか、その神経回路網の詳細を調べている。コオロギの威嚇行動は、体表物質の化学刺激と、触角での接触刺激により段階的に闘争性があがるので、化学感覚情報と機械感覚情報の異種感覚が処理・統合される経路を探索している。これらの行動学的な知見をもとにC02班の太田グループと共同でコオロギの行動の動的モデル生成を進めている。

3-6. コオロギ脳におけるNO/cGMPシグナル系と生体アミン系

コオロギの喧嘩行動の発現機構には体液中の生体アミン、特にオクトパミン(OA)が関与することが知られ

ている⁽²⁾。一方、我々は、喧嘩経験の記憶や順位形成には脳内のNO/cGMPシグナル伝達系が関与することを明らかにしてきた⁽³⁾。コオロギの脳には、NO合成酵素(NOS)ニューロンや、OAニューロンが存在する(図7)。喧嘩行動の発現機構において、NO/cGMPシグナル伝達系とOAによる調節系が独立に働くのか、それとも修飾作用を修飾する関係になるのかを確かめるため、薬理学実験を行った。NOSニューロンが触角葉やキノコ体に多く局在することから、NOにより生体アミン系の働きが修飾されていると仮説を立てている。

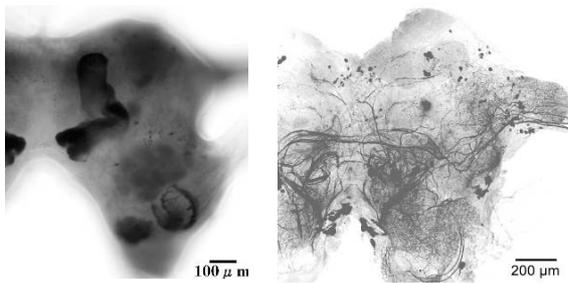


図7. コオロギ脳の産生NO細胞(右)とOAニューロン(左)。

仮説を検証するため、まず、薬理行動学実験を行った。コオロギの脳内のNO産生を抑制するため、NOS阻害剤のL-NAMEを隔離飼育したオスコオロギの脳に投与し、喧嘩行動を観察すると最初の対戦ではL-NAMEを投与しない個体と同じように喧嘩を始めた。喧嘩が終了した後、10分間隔離し、再び対戦させると、負けたコオロギは再び喧嘩を始めた。このことは、NOシグナル系が喧嘩行動の発現機構に関与しており、特に負け経験の記憶に関与することを示唆する。

一方、喧嘩が終了した直後の生体アミンの状態を調べると、OA、セロトニン(5HT)、ドーパミン(DA)の脳内レベルが低下することがわかった。長尾らとの共同研究により、特に、3回続けて喧嘩に負けた個体では、有意にこれらのアミンレベルが低下することがわかった(図8A)。さらに、コオロギの脳にNO供与剤(NOR3)を投与すると、脳内のOAレベルが低下し、NOS阻害剤L-NAMEあるいは可溶性グアニル酸シクラーゼ阻害剤ODQを投与すると逆に上昇することが判明した。このことから、NO/cGMPシグナルは、脳内アミンレベルを調節する働きがあることがわかった(図8B)。また、これまでの研究から、オスコオロギの触角をオス体表物質で刺激すると触角葉周辺ではNOレベルが上昇することがわかっている。これらの結果から、コオロギは他個体と接触することで脳内のNOレベルが上昇し、それにより脳内アミンレベルを調節することが示唆された。現時では、個々の細胞の同定にまでは至っていないが、現在、体表物質の化学情報処理経路の特定を進めているので、今後、さらに同定ニューロンにおけるNOシグナルやアミン類の働きについて明らかにして

いきたい。しかしながら、化学情報処理と喧嘩行動の発現にかかわる細胞数は非常に多く存在することが予想される。そこで、これまでの知見をもとに、C02班の川端、浅間らと共同でコオロギの内部モデルの生成を進めている。さらに、脳内ネットワークの動作については、C03班の倉林らと共同でモデル生成を進めている^(4,5)。

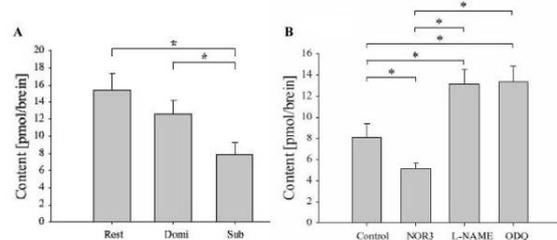


図8. コオロギ脳におけるOAレベル。A: 喧嘩を3回続けてさせた直後の勝った個体と負けた個体の脳内OAレベル。B: 薬理的に脳内NO/cGMPカスケードを操作したときの脳内OAレベル。

4. 今後の研究計画

社会的適応行動発現の神経生理機構を解明するため昆虫のフェロモンを介したコミュニケーション行動の発現機構と環境要因の変化、特に他個体との相互作用により作り出される社会的な環境要因の変化に伴う実時間における行動切り換え機構について研究を進めている。これまで、生物学的な知見をもとに、工学系のグループと密接な連携をとりながら社会適応機構の神経機構について構成論的に解析を進めてきた。今後さらに、我々が得た生物学知見をもとに、個体間相互作用の行動モデルや神経モデルを工学系研究グループと協力して生成し、そのモデルの動作と実際の動物の行動発現や神経回路の動作を比較しながら、繰り返し検証することで社会的適応行動の発現に関わる神経機構の設計原理を理解する。最終的には、動物の個体認識や個体認識など個体間相互作用、コミュニケーションや社会適応にかかわる神経系の設計原理を理解する。

5. 参考文献

- (1) Delago A. and Aonuma H. (2006). Experience based agonistic behavior in female crickets, *Gryllus bimaculatus*. *Zool. Sci.* 23: 775-783.
- (2) Adamo SA, Linn CE, Hoy RR. 1995. The role of neurohormonal octopamine during 'fight or flight' behaviour in the field cricket *Gryllus bimaculatus*. *J Exp Biol* 198:1691-1700.
- (3) Aonuma H, Iwasaki M. and Niwa K. (2004) Role of NO signaling in switching mechanisms in the nervous system of insect. *Proc. SICE Ann. Conf.*, 2477-2482, CD-ROM. ISBN 4-907764-22-7.
- (4) 足利昌俊, 平口鉄太郎, 佐倉 緑, 青沼仁志, 太田 順 (2006) コオロギ集団における多様の振るまいのモデル化, 自律分散シンポジウム資料, 06SY0001: 189-194.
- (5) 藤木智久, 川端邦明, 池本有勲, 青沼仁志, 浅間一 (2006) 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・システム・シンポジウム講演論文集, 23-28.

コオロギの喧嘩行動の神経機構モデリング

東京大学 太田 順, 浅間 一, 理化学研究所 川端邦明

Modeling of Neuronal Mechanism of Fighting Behavior in Crickets

Jun OTA, Hajime ASAMA, The Univ. of Tokyo, Kuniaki KAWABATA, RIKEN

Abstract: 動的モデリング技術に基づく生物の社会的適応行動解明を目指して, コオロギの喧嘩行動に起因する集団の「密度に伴う行動の変容」をとりあげ, その解析を行っている. コオロギの行動モデリング手法, 神経機構モデリング手法について述べ, その妥当性について議論する. これらの解析の応用例の一つとしてロボット群の餌あさり行動アルゴリズムを提案し, その有効性を示す.

Keywords: multi-agent robot systems, crickets, adaptive behavior

1. はじめに

自然界における生物は, 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いる. このことは, 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する. このようなメカニズムを解明することは非常に重要である.

本研究では, 生物の社会的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る)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.

上記問題の解明のためには, 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, ここでは昆虫に注目する. これは, 人間の脳には神経細胞が約 1000 億個存在するのに対して昆虫では体全体でも神経細胞がおよそ 100 万個程度であり, 行動とその基盤となる神経活動を関連づけて議論しやすいからである. 我々は, 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⁽¹⁾に注目し, それらにおける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る. 第一ステップとして, コオロギのオス同士の喧嘩行動に着目する.

2. コオロギ群の密度に伴う行動の変容

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(カースト)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

動が存在する. 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. 回避行動とは, 喧嘩を避け逃げ出す行動を意味する. 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. 残ったコオロギが闘争歌(Aggressive song)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. 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オ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.

自然界におけるコオロギは 1m^2 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. ここで人工的にコオロギを高密度環境で生活させると, ほとんどのコオ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オロギの「密度に伴う行動の変容」と呼び, 解析対象とする.

3. 社会適応行動をするコオロギの機構

前章で示したコオロギの適応的行動の神経機構モデリングを目指す. 問題解決に際して, 以下の二段階に分けて議論を行う.

1. 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
2. コオロギ個体において、知覚情報取得から行動までのフローを表現する神経構造モデリング
以下それぞれを節毎に議論する。
3. 1 「密度に伴う行動の変容」を発現する行動モデリング

人工コオロギを構成するにあたり、まず、コオロギの観測機能と運動機能のモデル化 (Fig.1) を行う。

- ・ 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。これはコオ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。これは触角による化学情報 (フェロモン) 検知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 (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.2) 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。

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

この α を以下の式に基づいて更新する。

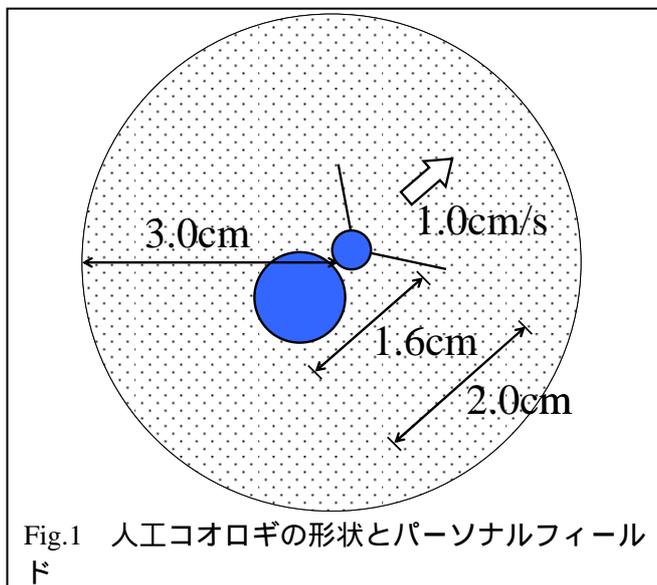


Fig.1 人工コオロギの形状とパーソナルフィールド

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

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(2)の右辺第一項は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、第二項は喧嘩に負けた際に弱気度合いが増加する項、第三項は喧嘩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),(2)の更新則の検証をおこなった。具体的には、 128×128 (pix)、 256×256 (pix)、 512×512 (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.3 に示す。上図は α 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、2章で説明した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。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としない、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ていることがわかった。
- ・ 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変化の方が大きいことを意味しており、生理学実験において、負けたコオロギの体内組成の変化の検出をする重要性を示唆している。

詳細については文献(2)を参照されたい。

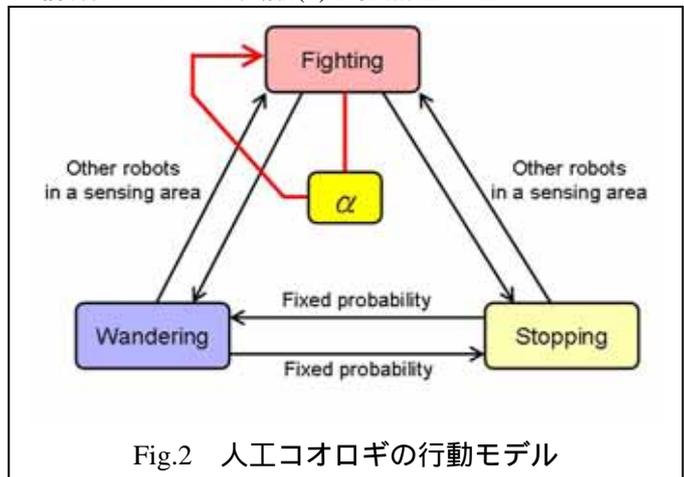


Fig.2 人工コオロギの行動モデル

3.2 知覚情報取得から行動までのフローを表現する神経構造モデリング

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。文献(3)では、そのような目的設定の下で、Fig.4に示した神経修飾物質の効果を用いた神経回路モデル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取り、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、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.5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。勝者はOA濃度は常に閾値以上に推移しており、喧嘩行動を選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。これは前章までに述べ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、Fig.4の構造は実際のコオロギの内部構造を説明するモデル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ができると考えられる。また、それによりコオロギの適応的行動原理を解明する生理学実験の方針を立てることが可能となる。

4. 群ロボット系の行動制御への展開

ここまでで、コオロギの社会的適応行動の神経機構モデルが提案できた。本章における設定は以下の二つの動機付けに基づいている。

- なぜコオロギ集団は「密度に伴う行動の変容」と言った行動をするのか。そこにはどのような合理性が内包されているのか仮説構成をしたい。

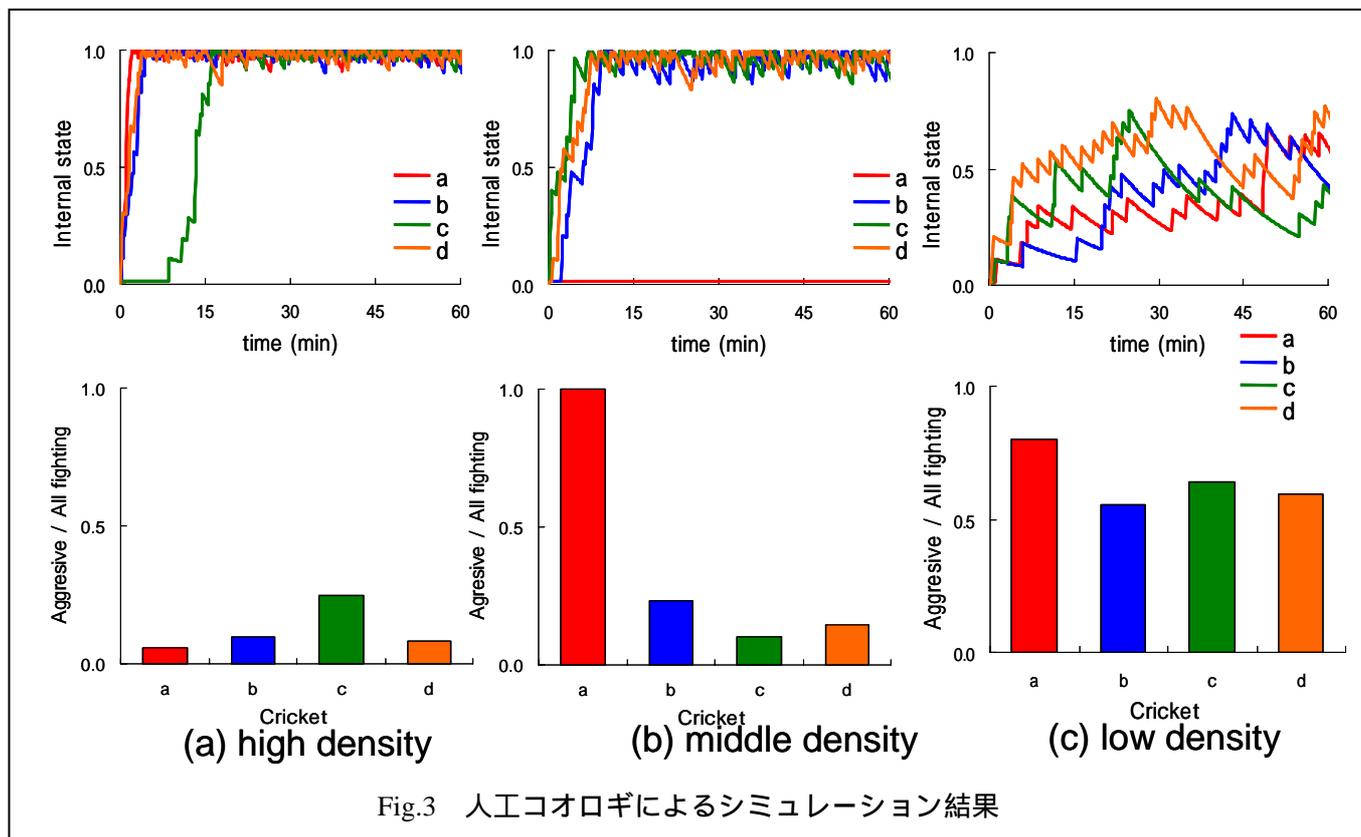


Fig.3 人工コオロギによるシミュレーション結果

• そのようなコオロギの社会的適応行動をロボットに代表される人工物の設計問題に展開したい。生物集団の順位形成過程のモデルについては、既に多くの先行研究がなされている(例えば文献(4))が、前章までで提案したモデルの特徴は、空間内の個体密度に応じて相互作用の量が規定され、順位階層が明確に形成される場合、されない場合が生じ得る自由度の高い構成になっているということである。文献(5)では、動的環境下における対移動量作業効率を重視したロボット群の餌あさり問題という設定を行っている。この問題に対して、ロボットの動きの悪さの度合いを前章の に対応させることで、作業空間の広さ(ロボットの密度)のバリエーションに応じて、適正台数分のロボットのみが活動的になることで、対移動量作業効率の良いロボットの行動則が設計できることを示している。Fig.6はシミュレーション結果であり、提案手法は、活動的なロボット台数が固定されている場合と比較して、作業環境の広

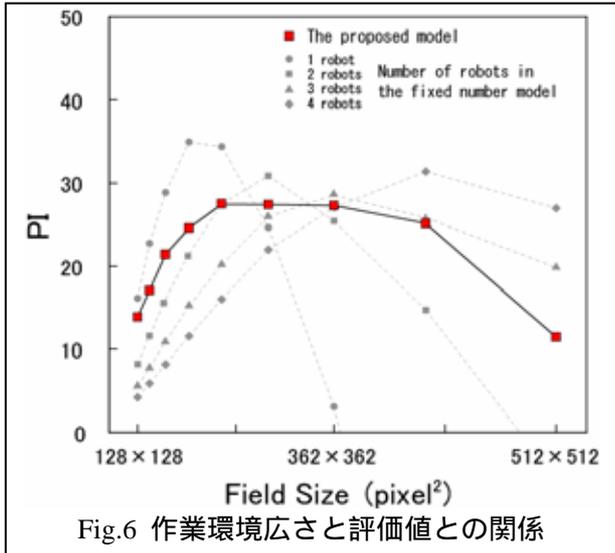
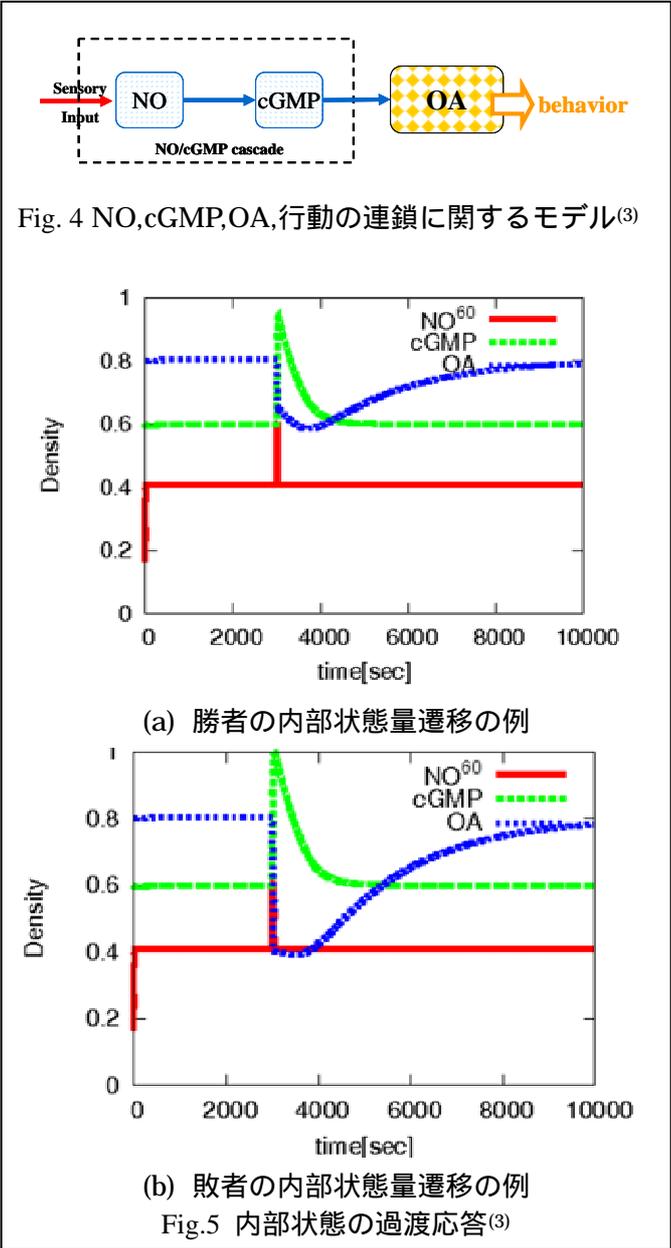
さのバリエーションに応じて良好な対移動量作業効率を得ていることがわかる。すべての作業環境に対して平均すると22%程度他手法と比べて良好な値が得られていることがわかる。これより提案アルゴリズムの有効性を示している。また、このことより、少なくとも文献(5)で用いた問題設定では、そこで用いた評価指標の意味において、コオロギの「密度に伴う行動の変容」は合理的である、と言える。

5. おわりに

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)の観点から検証した。また、ロボット群の餌あさり作業への適用により、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。

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・システム・シンポジウム講演論文集, 23/26 (2006) .
- (4) Hemelrijk, C. K., Self-organising properties of primate social behaviour. A hypothesis on intersexual rank-overlap in chimpanzees and bonobo's. In: *Primates and Anthropology: Into the Third Millennium*. Evolutionary Anthropology, volume 11, Supplement 1 (Ed. by Soligo, C., Anzenberger, G., Martin R.D.), Wiley, 91/94 (2002).
- (5) 足利 昌俊, 菊池 美香, 平口 鉄太郎, 佐倉 緑, 青沼 仁志, 太田 順, コオロギ群の喧嘩行動を規範とした移動ロボット群の探餌行動, 第16回インテリジェント・システム・シンポジウム講演論文集, 17/22 (2006).



生体の適応行動発現に対するネットワーク機能構造からの理解

倉林大輔 船戸徹郎

Analysis of adaptive behaviors emerged by functional structures in interaction networks

Daisuke Kurabayashi, Tetsuro Funato

Abstract— Insects have only a little brain but the behavior is highly adaptive. We consider that physical structure of the interaction network works on the creation of the brain function and model the behavioral processor that controlled by its structural disposition. In this research, we investigate mechanisms for intelligent behaviors from the viewpoint of network property. We focus on (i) modeling of behavior-switching by nonlinear oscillator network, (ii) direct feedback system employing actual brain of silkworm, (iii) extended pheromone model for emergence of transportation network.

Key Words: Network, oscillator, virtual body

1 はじめに

本課題では、生物の持つ多様な環境適応能力の中で、行動の選択過程について考察する。生物の動作のうち、空間内の移動は他個体との遭遇、環境への情報拡散といった作用をもたらし、これら環境情報からの合目的挙動生成という形でフィードバックを形成する。

適応とは、限定された知覚・行動能力を用いて外界状況を内部状態へ反映させ、それに基づく行動出力の変容を生じさせることであると考えられる。昆虫は身体の大きさ、神経細胞数などに大きな制約を持ちながら、いまだ工学システムでは成しえない適応的行動を実現している。したがって脳機能の実現に、素子数のみでは議論できない効果が存在するといえる。

これに対し、グラフ理論からネットワークが構造自体に機能¹⁾⁻⁴⁾を持つことが明らかになりつつある。生物の脳においても、機能的な面から、触角葉における Small World 構造の指摘⁵⁾ され、線虫の神経の構造的特徴¹⁾ といった主張も存在する。本研究では、生体・環境および生物間に見られる相関をネットワーク的に表現し、その構造と機能の関係から環境適応能力の理解と再構成を試みる。本年度は、(i) 触覚からの入力に対応する行動出力を、構成要素間の接続構造遷移によって多形化するモデル、(ii) 生体神経系から直接行動指令を抽出し、人工(仮想)身体による空間内定位行動を計測するシステム、(iii) 環境への情報記述とそれが発現させる誘導ネットワークの構造、について研究を行った。

2 振動子網の構造遷移による行動切替モデル

2.1 触角からの情報の流れ

触角葉からの入力と内部状態に応じて、対応する行動出力の切替メカニズムを構成する⁶⁾。記号的処理を経ない回路構成によって移動ロボットを実現し、生体との挙動比較による内部状態変化との対応関係を考察する。

触角を通して入力された嗅覚情報は受容体で感知され、触角葉に送られる。触角葉には糸球体とよばれる複数の球状の器官が存在し、刺激の種類に応じて分類され、プロジェクションニューロン(PN)によってキノコ体、及び行動へとつながる⁷⁾。PNは局所介在ニュー

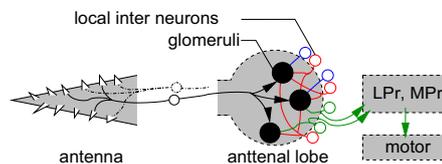


Fig. 1: Information flow through antennal lobe

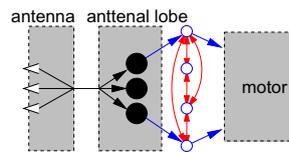


Fig. 2: Connection of oscillators

ロン(LIN)によって接続されている。このような知見を模式的に Fig. 1 と表現する。

生物の嗅覚の処理において、バツタ、ゴキブリ、ミツバチ、スズメバチなど、様々昆虫で 15-30[Hz] 程度の振動が確認され⁸⁾、臭いに応じて振動の同期関係が変化することが報告されている⁹⁾。そこで振動的な入力からの出力選択モデル化を行うに当たり、本研究では非線形振動子の接続関係に応じた同期、収束状態遷移を用いることとした。情報処理を振動子の接続関係に置き換えた図を Fig. 2 に示す。図において小円が振動子を表す。

2.2 振動子による多形出力モデル

嗅覚情報に応じて振動子の同期関係を切り替える機能を考える。Fig. 3(a)において、各振動子の固有振動数に差を設けると、刺激がない状態では同期を生じない。この系への入力を糸球体(黒円)の振動とすると、これが周りの振動子に伝わり、引き込みによって同期を生じさせる。

振動子網では、振動子間の接続重みと固有振動数の差によって同期・非同期が切り替わる¹⁰⁾ ことが分かっている。Fig. 3 のように 6 個の振動子に 0.5 から 1.0 までの固有振動数を割り振ると、入力振動数との差が 0.05 以下の時に同期をし、互いの振動数の中間の振動

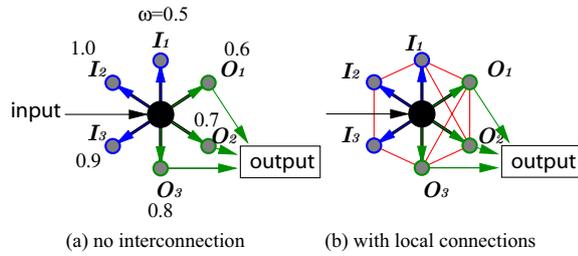


Fig. 3: Network with and without local connections

Table 1: Synchronization among oscillators

Input w	Sync. Osc.	
	(a)	(b)
0.55	None	None
0.65	O_1+O_2	$O_1+O_2+O_3$
0.75	O_2+O_3	None

になるような特性を持たせることができる。

また、同期条件はネットワーク構造に依存して変化¹¹⁾する。神経修飾物質によって Fig. 3(b) のように接続関係が変化すると、Table 1 のように収束関係が変化する。ここで得られた結果は、同じ入力信号に対して、接続が切り替わることによって選択される出力挙動が切り替えられることを示している。

2.3 出力信号の生成

モデル化した特性は特定の振動子に依存するものではない。ここでは振動子としてよく知られた van del Pol 振動子 (VDP)⁽¹⁾を用いる。

$$\ddot{x}_1 - \varepsilon_1(1 - x_1^2)\dot{x}_1 + \omega_1^2 x_1 = 0 \quad (1)$$

非線型振動子同士を結合すると、互いに同じ周期に引き込もうとする力を発生する。この作用は

$$x_i(t+1) = \tilde{x}_i(t) + \varepsilon \left\{ \frac{1}{N_i(t)} \sum_{j=1}^{N_i(t)} x_j(t) - x_i(t) \right\} \quad (2)$$

という式で表すことができる。ただし $\tilde{x}_i(t)$ は時刻 t から $t+1$ に 1 のみによって更新された後の状態を表す。

VDP 振動子はトンネルダイオードを用いてアナログ回路として構成できる。Fig. 4 に実装を示す。接続構造の変化は、図中の抵抗 R1, R2 に対応する。出力端子 out 1, out 2, out 3 がそれぞれ Fig. 3 の O_1, O_2, O_3 に対応する。Fig. 5 より、Table 1 の関係が実現できたことが分かる。ここで out 1 と out 2, out 2 と out 3 を加算し、一定の閾値以下の値を制約することで、同期時には高い、非同期時には低いデューティー比の出力信号を得ることができる。

これをブライテンベルグピークル¹²⁾と呼ばれるシンプルな感覚-出力結合モデルを持つロボットに適用することで、攻撃指向あるいは逃走指向の振る舞いを切り替えることができる (Fig. 6)。

今後は、電気生理学を専門とする研究支援員と協力し、生体の行動選択過程についてより具体的に検討する。

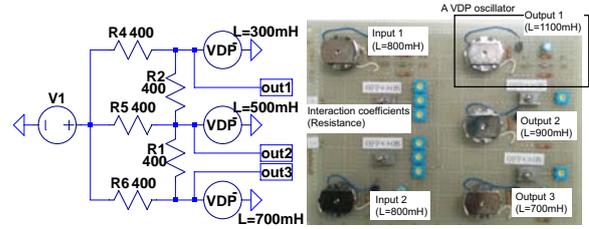
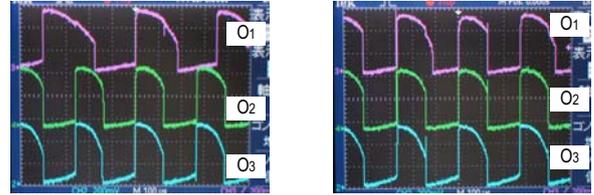


Fig. 4: Implementation of oscillators



(a) without local connections (b) with local connections

Fig. 5: Outputs depend on the local connections

3 生体神経回路出力を用いた行動出力

3.1 神経回路への行動出力フィードバック

空間内の適応的行動として、フェロモン刺激を与えた生体 (カイコガ) の脳神経系から抽出された出力信号に基づく機械的行動出力メカニズムを構成し、空間内探索動作における適応性と、それを生成する構造的性質について考察する。

カイコガは空気中を浮遊するメスのフェロモンを検知し、その発信源たるメスの場所へ定位を行う。空気中でのフェロモンは理想的な拡散状態とは程遠く、複雑かつ非均質な分布をとり、その発信源への定位は自明な問題ではない。制御器として見たとき、カイコガの神経-行動系は乱流中での分子拡散を補償する性能を有していると考えられる。

カイコガの嗅覚神経系については C01-01 班の神崎らによって網羅的な解析が進められており、その接続関係を工学的に再構成したロボット¹³⁾も提案されている。しかし、再構成モデルの妥当性や制御性能の評価などはいまだ残された課題である。

ここでは、カイコガの神経系を直接ロボットに接続し、身体および環境を操作することでそれが内包する機能要素の理解を目指す。

3.2 生体と機械システムの結合

カイコガの神経系は、頭部の脳と胸部の神経節に別れており、脳で生成された動作信号が胸部神経節に伝達され、足の動きに変換される。そこで、刺激としてフェロモンを触覚に与え、脳の情報処理結果を電氣的に計測し、メカニカルな動作指令へ変換する。ここで、カイコガの移動方向と首の向きに高い相関があること

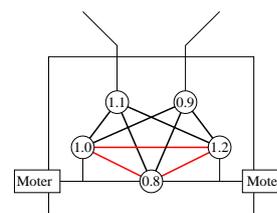


Fig. 6: Implementation on Braitenberg vehicle

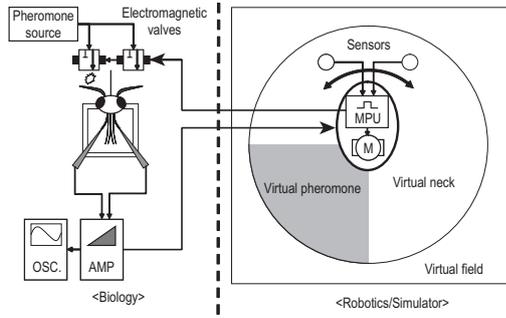


Fig. 7: Schematic view of the experimental system

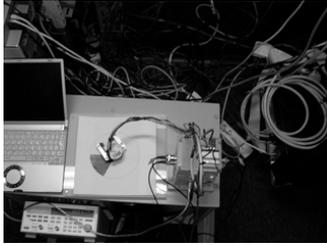


Fig. 8: Virtual neck system

から、より少数の神経から信号を取り出しやすい首駆動ニューロン (NMN) から信号を計測する。

身体駆動の準備として、首駆動信号による模擬身体駆動実験系を Fig. 7, 8 に示す。電磁弁によってフェロモンを照射されたカイコガは首駆動指令を生成し、それを受けて機械の首の向きを変える。機械の首に取り付けられたセンサがフェロモンを模擬した領域を検知すると、それに対応するカイコガの触覚へフェロモンが照射される。このようなフィードバックによって、システムにおける一定の方向定位が確認できた。

これを身体動作に拡張し、カイコガとシミュレーション空間を接続し定位実験を行っている。PC 上に構築されたシミュレータには、平面空間に仮想フェロモン源 (定位目標) とカイコガの仮想身体が配置され、仮想フェロモン源から仮想身体に向けてフェロモン塊が照射される。仮想身体は左右触角にフェロモン塊が触れると、カイコガの生体に向けて実際のフェロモン物質を仮想的な接触状態に対応させる形で照射する。その反応として得られる、左右 NMN から計測された信号を PC 上に取り込み、神経電位の単位時間内発火数に比例する形で、シミュレータ内に置かれたカイコガの仮想身体を駆動する。

カイコガは翼を振るわせることによって触角周囲の整流を行っており、これによって風下のフェロモン塊への定位を防いでいる。このような効果を仮想空間内での挙動に組み入れた結果、20%程度の確率での定位が達成され、その中でカイコガの持つジグザグ - 回転挙動と思われる動作が確認された (Fig. 9)。

今後、シミュレーション空間に代えて機械身体と実空間での定位実験を行い、カイコガの持つ定位制御器の適応的機能発現構造を解析する。

4 環境への情報記述とネットワーク構造

4.1 環境を介した情報交換のネットワークの特徴

アリなどの社会性生物は足跡物質塗布によって環境に情報構造を付与し、その行動を最適化していること

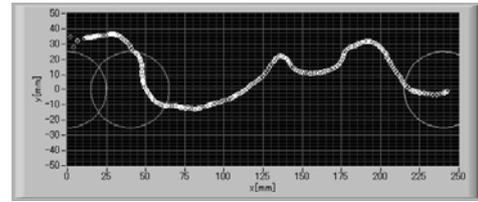


Fig. 9: Odor-searching of virtual body driven by brain (white dots indicate the trajectory)

が知られている。このようなシステムでは、時間経過に伴う情報の減減と利用頻度に応じた強化が本質的な効果を持つと予想される。このような特性を、巣 - 餌場の関係だけでなく、都市間輸送網のような多対多の関係へ拡張したとき、どのようなネットワーク特性を発現するかを調べた¹⁴⁾。

平面上に複数のノードが分布する環境を想定し、ノード数 N_v 、ノード集合 $V = \{v_1, v_2, \dots, v_{N_v}\}$ とする。ノード間をエージェントが行き来し、荷物を搬送する作業を想定する。ノード間にはあらゆる組み合わせに対応した経路 (辺) がある。その総数は $N_e = N_v C_2$ 、その集合 $E = \{e_1, e_2, \dots, e_{N_e}\}$ と表す。エージェント総数は N_a ($N_a > N_e$) であり、搬送タスクは全ての頂点間で均等に発生する。ノード i から j への発生確率は $\frac{1}{N_e}$ であるとする。

あるエージェントは、後に述べる移動コストに基づき、これを最小化する辺の組み合わせであるルートを決める。エージェント i のルート $r_j = (e_{i1}, e_{i2}, \dots, e_{im_i})$ 、ただし m_i は含まれる変数である。

ルートに関する和集合 $W = \bigcap_i r_i$ と頂点集合 V によって、グラフ $G(V, W)$ が生成される。これを搬送ネットワークと呼ぶ。

4.2 ネットワーク構造遷移

ある辺を移動するためのコストは、その長さだけでなく利用者の数の関数と考える。これは、その辺の維持コストを利用者間で分担していると考えられる。

ある辺の利用エージェント数の期待値から、あるエージェントが決定したルート r_i に対する寄与密度 η_i を (3) により求める。

$$\eta_i = \frac{N_a}{N_e} \frac{1}{|r_i|} \quad \text{ただし} \quad |r_i| = \sum_{j|e_j \in r_i} |e_j| \quad (3)$$

ある辺の利用者総数は、その辺をルートに含むエージェント数の和であるので、辺に対する密度 ρ_j を (4) により求める。

$$\rho_j = \sum_{i|e_j \in r_i} \eta_i \quad (4)$$

ある辺 i の移動コストについて、長さが長いほどコストがかかり、エージェント密度が高いほど誘導信号が強化され、コストが下がると考える。このことから、辺 i の移動コストを (5) とモデル化する。

$$f_i(|e_i|, \rho_i) = \frac{|e_i|}{p_i(\rho_i)} \quad (5)$$

すなわち、 $p_i(\rho_i)$ をその辺における両頂点の結合率と考える。

これによってコンピュータシミュレーションを行った (Fig. 10)。エージェント数が非常に少ない1000台の場合、有効な構造は創発されず、ほぼ完全グラフのままのネットワークとなる。エージェント数が3000程度に増加すると、ネットワーク構造が劇的に変化し、ループを持たない木構造 (ハブを持つ構造) となる。エージェント数が5000, 10000と増加してくると、木構造ネットワークの一部の末端同士が連結され、ループ構造の集合体となる。

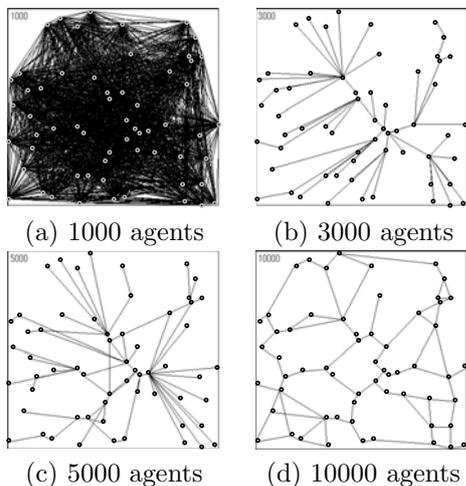


Fig. 10: Emerged Networks

これらの結果において、ネットワーク平均距離およびクラスタ係数を調べた結果、レギュラーグラフおよびランダムグラフに比べスモールワールド的な特性を強く持ち、ネットワーク構造の面からも効率の高いグラフとなっていることが分かった。このことで、モデル化した経路発現システムは、多対多の経路生成についても有効であるといえる。

今後、ミツバチ巣内における外界情報伝達機構など、生体の伝播ネットワークについて特性を調べる。

5 まとめ

本研究では、生物の適応的な行動選択機能について、固体内・個体間・環境 - 個体の関係性をネットワーク構造の観点から考察し、単純なロボットモデルに実装することによってその性能について考察した。各レベルの相互作用について、生物学的知見を基にモデル化を行い、その機能発現について考察した。

謝辞

本研究の実施において C01-01 班、C01-02 班、C01-12 班の研究者各位に知見・機材の提供および研究へのご協力をいただきました。深く感謝申し上げます。

参考文献

- 1) D.J.Watts: Small Worlds. Princeton Studies in Complexity, 1999.
- 2) S.H.Strogatz: Exploring complex networks. Nature, Vol. 410, 268/276, 2001.
- 3) C.Y.Huang, C.T.Sun, J.L.Hsieh, H.Lin: Simulating sars: Small-world epidemiological modeling and public health policy assessments. Journal of

Artificial Societies and Social Simulation, Vol. 7, No. 4, 2004.

- 4) M.Small, P.Shi, C.K.Tse: Plausible models for propagation of the sars virus. IEICE Trans. on Fundamentals of Electronics, Communications and Computer Sciences, Vol. E87-A, No. 9, 2379/2386, 2004.
- 5) L.F.Lago-Fernandez, R.Huerta, F.Corbacho, J.A.Siguenza: Fast response and temporal coherent oscillations in small-world networks. Physical Review Letters, Vol. 84, No. 12, 2758/2761, 2000.
- 6) 船戸徹郎、倉林大輔: 複数の固有振動を持つ振動子網の構造遷移による挙動制御、計測自動制御学会論文集、Vol. 42, No. 8, 934/940, 2006.
- 7) R.Okada, M.Sakura, and M.Mizunami: Distribution of dendrites of descending neurons and its implications for the basic organization of the cockroach brain. Ther Journal of Comparative Neurology, Vol. 458, 158/174, 2003.
- 8) M.Stopfer, M.Wehr, K.Macleod, G.Laurent: Neural dynamics, oscillatory synchronisation, and odour codes. In B.S.Hansson, editor, Insect Olfaction, chapter 6, Springer, 1999.
- 9) G.Laurent, M.Wehr, H.Davidowitz: Temporal representations of odors in an olfactory network. The Journal of Neuroscience, Vol. 16, No. 12, 3837/3847, 1996.
- 10) A.Jadbabaie, N.Motee, M.Barahona: On the stability of the Kuramoto model of coupled nonlinear oscillators, in the American Control Conference, 2004.
- 11) T.Funato, D.Kurabayashi, M.Nara: Synchronization Control by Structural Modification of Nonlinear Oscillator Network, 8th International Symposium on Distributed Autonomous Robotic Systems, 41/50, 2006.
- 12) V.Braitenberg: Vehicles :Experiments in synthetic psychology. MIT press, 1984.
- 13) R.Kanzaki, S.Nagasawa, I.Shimoyama: Neural basis of odor-source searching behavior in insect microbrain system evaluated with a mobile robot, Bio-mechanisms of Animals in Swimming and Flying (N. Kato ed.), Springer-Verlag Tokyo, 155/170, 2004.
- 14) D.Kurabayashi, K.Urano, T.Funato: Emergent Transportation Networks by Considering Interactions between Agents and their Environment, Advanced Robotics (in print), 2007.

昆虫の社会行動を統御するための脳分化の解析

三浦徹（北大・地球環境）・竹内秀明（東大・理）・尾崎まみこ（神戸大・理）

要旨 ミツバチやアリ、シロアリなどの社会性昆虫のコロニーには様々な機能を果たすカーストが存在し、それらの中で精巧な分業を行うことで社会行動を成立させている。また、コロニーという家族単位での活動を成立させるためには巢仲間認識などの複雑なコミュニケーションも必要とされる。社会性昆虫の組織的な行動とその分子基盤を明らかにすることで、生物社会の仕組みと進化の理解を深めるとともに、新たな自律分散システムを見いだすことを目的として、我々は多角的に研究を進めている。

I. 緒言

シロアリ（等翅目）や社会性ハチ類（膜翅目）はコロニーを形成する昆虫であり、極めて秩序立った社会行動を行う[1]。社会行動に重要なのは綿密な分業体制である。コロニーには繁殖個体と非繁殖個体が存在し、非繁殖個体は採餌、防衛、保育などに従事する。このようにタスクに特殊化した形態や行動を示す個体を一般にカーストと言う。社会性昆虫に秘められた謎は、統率の取れた社会行動の組織化の仕組み、それぞれのカーストの進化した過程、コロニー存続のための最適なカースト比の調節など様々だが、「どのような発生の調節でさまざまなカーストが生じるのか」ということは最も基礎的な問題である。本稿ではオオシロアリ、ミツバチ、クロオオアリの社会行動とカースト分化がどのようにして起こるかを解説し、我々が分子生物学的アプローチを用いていかにしてカースト分化の謎に迫ろうとしているのかを紹介したい。

II. シロアリにおけるカースト間の分業

我々がボルネオ島で採餌行動における分業を研究していたコウゲンシロアリ *Hospitalitermes medioflavus* は、シロアリ科に属す。シロアリ科は“高等シロアリ”と呼ばれ、カースト分化や社会行動も複雑かつ多様な様相を示すが、コウゲンシロアリも例外ではない。彼らはその名の通り列をなして森を行進し、樹皮上の地衣類をかじり取って巣に運ぶという生態を持つ。この種では、生殖カーストと不妊カーストが比較的早い段階で分かれたあと、雌雄でさらに異なるカースト分化経路をたどる。このことにより、性や幼虫齢によりタスクの異なるいくつかのタイプのカーストを生じること成功している[2]。コウゲンシロアリのオスは、3歳幼虫が小型のワーカーとして採餌行動における餌のかじり取りを行い、のちに脱皮をして前兵隊（4歳）になり、さらに脱皮して兵隊（5歳）になる。メスは、3歳が中型、4歳が大型ワーカーとなる。ワーカーの中でもタスクは細分化されており、採餌にお

いて大型ワーカーは餌の運搬に専門化するが、中型ワーカーはかじり取りと運搬の双方の作業を行う(Fig. 1) [3]。社会性ハチ目においては、ワーカーは全てメス成虫なのでこのような性による分業は見られない。このことから、不完全変態であり不妊カーストに雌雄の個体が存在するというシロアリの個体発生の特徴がうまく社会行動に反映されていることがわかる。

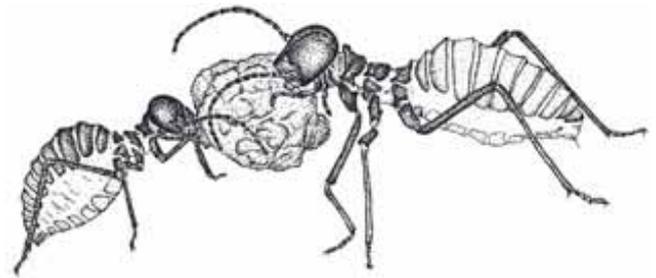


Fig. 1. コウゲンシロアリのワーカー間に見られる分業。

III. カースト発生の調節と遺伝子発現

このように、シロアリの社会行動はカースト間の分業と協同により精巧に組織化されている。この社会行動が滞りなく効率的に行われるためには少なくとも二つの仕組みが存在しているはずである。ひとつはシロアリがどの個体でも全てのカーストへと分化できる遺伝子のセット（ゲノム）を持つことである。ヒトのような多細胞生物の全ての細胞はそれぞれ特有の形や性質（筋細胞や神経細胞など）を持つにも関わらず、個体を構築する全情報をゲノム中に持っている。つまり、細胞は将来成りうる全ての細胞の情報を持っているのである。同じように、シロアリは成りうる全てのカーストの情報をゲノム中に持っている。さらにシロアリをはじめとする社会性昆虫では、各カーストが適切な比率でコロニー内に存在することも必要である（もし全ての個体が不妊の兵隊になってしまったら、そのコロニーは滅びてしまう）。このため、シロアリは個体発生の過程で、体外の環境要因を感受して生理状態を変化させ、発生経路を切り替えて、様々なカーストになる。つまりシロアリは「表現型多型」と「フィードバック機構」によって、タスクに特殊化した形態（及び行動）を、環境に応じた割合で生み出しているのである[4]。

これらの仕組みを詳しく調べるために、我々はカースト間の表現型の違いを司る遺伝子発現の差を検出しようと考えた。

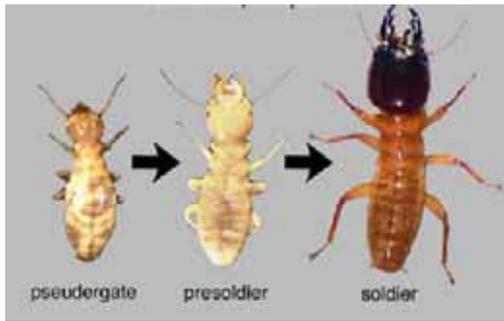


Fig.2. オオシロアリの兵隊分化過程．プレソルジャー（前兵隊）という段階を経て兵隊へと分化する．

カースト特異的遺伝子発現の探索するために、我々はオオシロアリの兵隊分化プロセスを実験系に選定した．オオシロアリの兵隊は、ワーカーとして働く擬職蟻から前兵隊を経て兵隊へと分化する（Fig. 2）．兵隊分化の過程では、体の前方が肥大・伸長し、防衛・攻撃に適したボディプランを構築する．特に、大顎の伸長が顕著である．兵隊分化の過程では幼若ホルモンによる内分泌環境の変化が大顎などの形態形成を引き起こし、増殖した大顎上皮が脱皮の際に伸長することによって兵隊の形態が作られる（Fig. 3）．

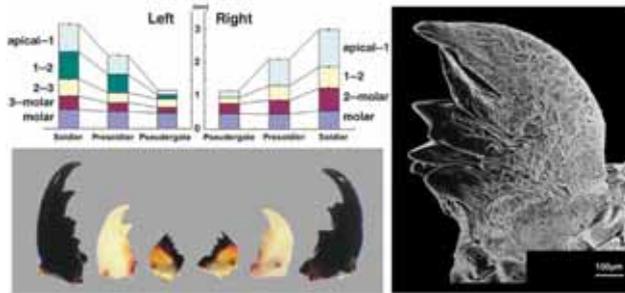


Fig.3. オオシロアリの兵隊分化に際する大顎の伸長．大顎の中でも先端部の方が寄り伸長し、それに伴い積極的な上皮細胞の増殖も見られる．

我々は兵隊分化に際して特異的に発現する遺伝子をいくつか同定している．分化途上で発現が変化する遺伝子として、チトクロームP450遺伝子やCiboulot遺伝子などが同定されている．これらは幼若ホルモンに反応して形態変化を引き起こすのに寄与していると考えられており、現在RNAiなどによる機能解析法を開発しつつある．これ以外にも形態形成に関わるとされる転写因子やシグナル伝達因子の発現解析を行っているが、その中のいくつかは兵隊分化特異的な発現パターンを示すことが最近になって明らかになってきた．

また、成熟した兵隊で特異的に発現する遺伝子のうち、SOL1と命名した遺伝子は、成熟した兵隊の大顎腺で非常に強く発現されていることが確認された（Fig. 4）[5]．最近の結果では、この遺伝子の産物は分泌タンパクであり、大顎腺から外部に大量に分泌していることが明らかになった（三浦 未発表）．さらにこのSOL1タンパク質は、高次構造予測からリボカリンファミリーに属することが明らかとなり、栄養交換

により他個体へと受け渡される可能性が示された．これらのことから、SOL1は何らかの個体間相互作用やカースト比の調節に関与している物質ではないかと推測されている．

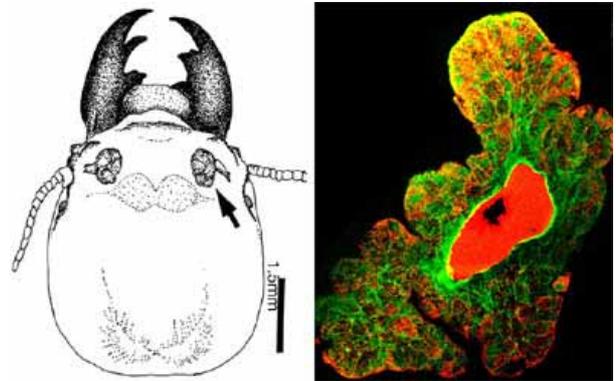


Fig.4. 兵隊特異的遺伝子であるSOL1は大顎腺で発現する．

IV. 社会行動を司る神経系の特殊化

シロアリのカースト間で異なるのは形態だけではない．兵隊は外敵を積極的に攻撃するが、擬職蟻は巢内に逃げ込む．この行動の違いを生む神経基盤を知るために、オオシロアリ兵隊の神経系を擬職蟻と比較した．その結果、兵隊の神経系では口器を支配している食道下神経節が肥大化していた（石川 未発表）．この兵隊の食道下神経節内部では、発達した大顎筋を支配する大顎筋運動ニューロンが約1.5倍が大きくなっていった（Fig. 5）（石川 未発表）．ニューロンが大きくなると、神経伝導速度が増し、神経伝達物質合成量も増加することから、この神経改変は兵隊に強く素早い大顎運動能力をもたらしていると推測される．このことから、シロアリの分業には形態に伴って神経の改変も必要だということがわかる．兵隊では運動ニューロンだけでなく、感覚毛も特殊化することが明らかとなっており、感覚 統合 攻撃を司る神経回路でそれぞれ兵隊カースト特異的な修飾があるのではないかと考えている．これらの仮説に基づき、現在我々は神経系の兵隊分化を司る遺伝子をディファレンシャル・ディスプレイ法により探索中であるが、神経の改変に必要な遺伝子候補や、兵隊の攻撃性に関与する可能性がある遺伝子候補が同定されつつある．

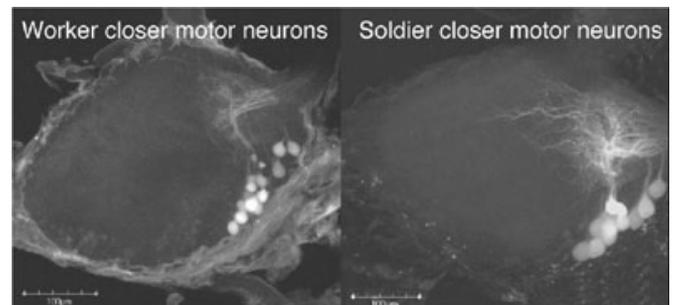


Fig.5. 食道下神経の大顎運動ニューロンは兵隊カースト分化に伴い巨大化する．

V. ミツバチの社会行動を制御する脳の分子的基盤の解明

ミツバチは社会性昆虫であり、個体間分業、個体間コミュニケーションなど高度で多彩な社会性行動を示す。働き蜂間では加齢分業が成立しており若齢蜂は巣内で育児・掃除を行い、老齢蜂は巣外で採餌を行う。またその働き蜂は、8字ダンスにより記憶した花の位置を仲間に教えるという高次行動を示す。またミツバチ脳では高次中枢（キノコ体）が発達しており、社会性行動の制御に関わると考えられている[6] (Fig. 6)。これまでに脳内でキノコ体選択的に発現する遺伝子の検索を行った結果、変態ホルモンであるエクダイソンのシグナル経路に関わる転写因子 (Mblk-1/E93, E74, BR-C, HR38, EcR, USP) をコードする遺伝子がキノコ体選択的に発現することを見いだした[6,7,8,9] (Fig. 7)。

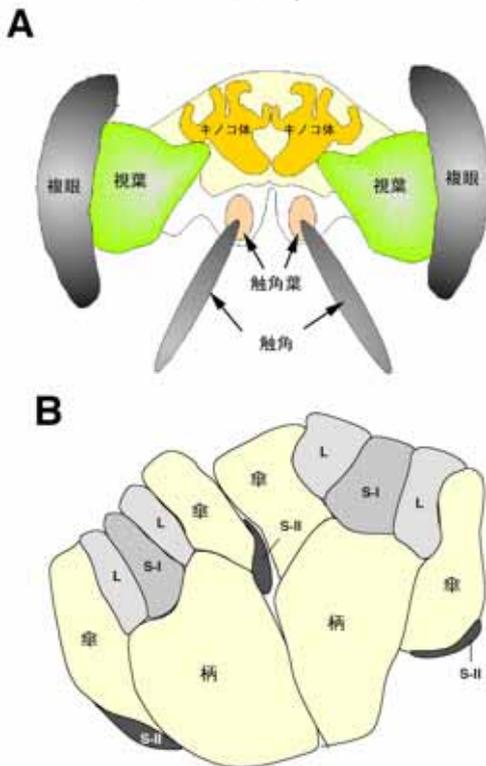


Fig.6. A. ミツバチの脳と頭部の模式図
ミツバチの脳では高次中枢であるキノコ体(黄色)が発達している。B. 左側のキノコ体の切片の模式図。キノコ体は神経細胞体によって大型(L)と小型(S-I, S-II)に分けられる。傘部はキノコ体細胞の樹上突起から構成され、感覚中枢からの入力を受ける。キノコ体の柄はキノコ体細胞の軸索から構成され、情報を出す。

ショウジョウバエの変態過程ではエクダイソンは核内受容体 (EcR) と USP のヘテロダイマーに結合して、一連の転写因子群 (Mblk-1/E93, E74, E75, BR-C) の発現誘導をする。また HR38 は USP に結合し、EcR/ USP ヘテロダイマーの形成を阻害する。HR38 はキノコ体の小型ケニオン細胞選択的に発現し、働き蜂間で採餌蜂選択的に発現する[7]。よってエクダイソン依存のシグナル伝達様式がミツバチの加齢分業依存に変化することが示唆された。

また Mblk-1/E93 遺伝子は変態期のキノコ体形成過程から

大型ケニオン細胞に発現することから、ケニオン細胞の分化過程にも関わることが考えられる。幼虫後期から蛹中期にかけて神経前駆細胞からケニオン細胞が誕生し、その後キノコ体の神経回路が形成される。キノコ体発生前期と後期に誕生した神経細胞は小型ケニオン細胞(S-II前期, S-I後期)に分化し、発生前中期に誕生した神経は大型ケニオン細胞(L)に分化する (Fig.6B)。よってエクダイソンによる転写因子群 (Mblk-1/E93, E74, BR-C) の時期特異的な発現誘導が、ミツバチ(ハチ目)固有な脳構造(ケニオン細胞の機能分化)を作り出した可能性がある。今後は、エクダイソンおよび同定した遺伝子とミツバチの社会性行動との関連を解析し、多彩で精緻な社会性行動の制御機構の一端を明らかにしたい。

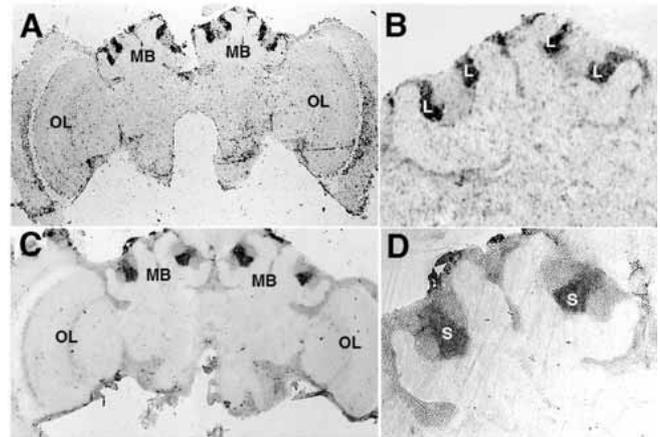


Fig.7 ケニオン細胞のサブタイプ選択的に発現する遺伝子の例。A, B. *Mblk-1/E93* の発現様式。C, D. *E74* の発現様式。大型ケニオン細胞 (L) には *Mblk-1/E93* と *BR-C* が発現し、小型ケニオン細胞 (S-I) には *E74* が特異的に発現する。OL: 視葉

VI. クロオオアリ外勤ワーカーの巣仲間識別機構

今回は、シロアリと並んで真社会性昆虫のクロオオアリをモデルに、主に巣外で採餌活動に従事する外勤ワーカーの行動に的を絞って報告する。まず、巣仲間識別の仕組みについて情報の流れを、1) 識別要因となる化学物質 2) 感覚器 3) 脳内投射 の順で紹介する。クロオオアリの巣仲間識別の鍵となる化学物質は18種類の体表炭化水素混合物の混合パターンであることがほぼ明らかになっている。このような複合フェロモンの嗅覚のパターン受容は、約130個の感覚細胞を格納する特殊なセンサーユニットで行われる (Fig. 8)[10]。このセンサーユニットは全体として同巣のパターンには応答せず、それとある程度異なりさえすればどのような変化にも応じて、活動電位を脳内触角葉の約130個の糸球体からなる特異的な領域へ送ることがわかった (Fig. 9 水色領域)。また、異巣個体同士の攻撃閾値設定に関わるオクトパミンによる液性調節について、自発的に活動性を低下させているワーカーについて調べると、攻撃性が下がるとともに脳内のオクトパミンレベルが上がっていることが明らかになったことから、オクトパミンが攻撃性をコントロールすることが示唆された。普通に活動している個体にオクトパミンを注射すると、攻撃性が低下することも確かめられた。さらに、同巣足跡物質による行動変化についても解析を行い、同巣の足跡物質が存在

する場所で異巣個体と遭遇すると、攻撃性が上がり、勝つ割合が増えることが分かった。同巣の足跡物質の情報入力センサーの同定が待たれる。

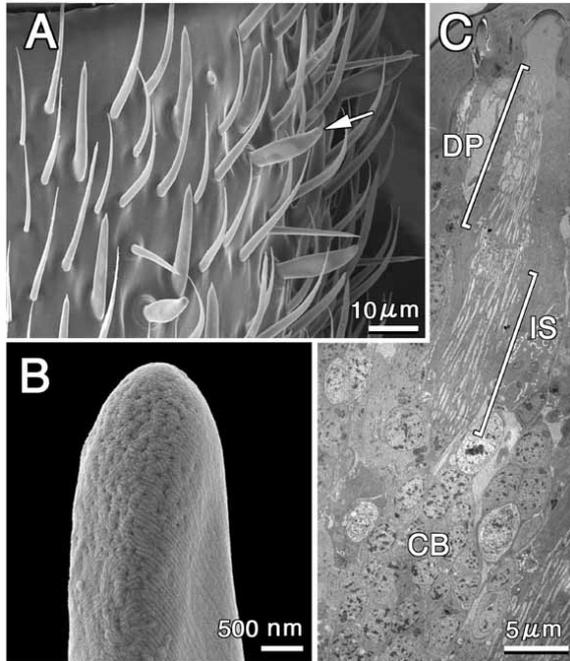


Fig. 8. クロオオアリの体表炭化水素のセンサーである感覚毛。

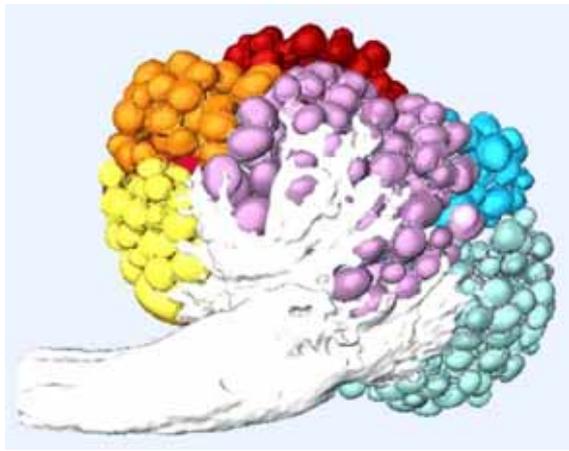


Fig. 9. クロオオアリの嗅覚葉は、7つの糸球体領域に分かれる。

VII. 展望

本稿では、精巧な社会生活を営むシロアリ・ミツバチ・アリにおける社会行動の基盤とその解明を目指した私たちの研究例を紹介した。最近ではシロアリや社会性膜翅目以外の社会性昆虫においても分子生物学的アプローチがなされるようになり、また、2006年秋にはミツバチゲノムの概要配列が公開された。将来、単独性の昆虫と社会性の昆虫のゲノムを比較すれば、社会制御と社会進化の謎が解明できるのではないだろうか。この分野の研究者はまだそれほど多くなく、社会

性昆虫における社会行動の分子生物学的な研究は、まさに山の山であるといえよう。今後もさらに研究結果が蓄積し、この分野がいつそう盛り上がることを期待している。また、社会性昆虫の社会行動のメカニズムを知ることによって、新しい自律分散システムの開発など、工学への応用的側面に関しても期待が持たれる。

文献

- [1]松本忠夫 (1983) 社会性昆虫の生態・培風館・
- [2]三浦徹 (2000) コウゲンシロアリの分業システム・昆虫と自然 35: 4-7.
- [3] Miura T, Roisin Y, Matsumoto T (1998) Developmental pathways and polyethism of neuter castes in the processional nasute termite *Hospitalitermes medioflavus* (Isoptera: Termitidae). *Zoological Science* 15: 843-848.
- [4] Miura T (2005) Developmental regulation of caste-specific characters in social-insect polyphenism. *Evolution & Development* 7: 122-129.
- [5] Miura T, Kamikouchi A, Sawata M, Takeuchi H, Natori S, Kubo T, Matsumoto T (1999) Soldier caste-specific gene expression in the mandibular glands of *Hodotermopsis japonica* (Isoptera: Termitidae). *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96: 13874-13879.
- [6] Takeuchi H. (2006) Gene expression in the Honeybee Brain Mushroom Body and its Gene Orthologues. In "Evolution of Nervous Systems. Vol11" Ed by Jpn H Kaas, Elsevier, pp 457-469.
- [7] Yamazaki, Y et al., (2006) Differential expression of HR38 in the mushroom bodies of the honeybee brain depends on the caste and division of labor. *FEBS Lett.* 580, 2667-2670.
- [8] Paul, R. K., Takeuchi, H. and Kubo, T. (2006) Expression of two ecdysteroid-regulated genes, Broad-Complex and E75, in the brain and ovary of the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Zool. Sci.* 23, 1085-1092.
- [9] Takeuchi, H. Paul, R. K. et al., (2007) EcR-A expression in the brain and ovary of the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Zool. Sci.* in press.
- [10] Ozaki M, Wada-Katsumata A, Fujiwara K, Iwasaki M, Yokohari F, Satoji Y, Nisimura T, Yamaoka R (2005) Ant nestmate and non-nestmate discrimination by a chemosensory sensillum. *Science* 309: 311-314.

社会性適応のための脳システム変容機構の研究

伊藤悦朗（徳島文理大学）・池野英利（兵庫県立大学）・岡田龍一（徳島文理大学）

要旨 ミツバチは訪れた花の位置（情報）を8の字ダンスによって巣内の他のミツバチに伝える。われわれはこの行動を社会性維持のための「情報の伝搬と共有」のモデルとしてとらえ、8の字ダンスのコロニーへの効果を、行動観察の結果を盛り込んだ数理モデルによるコンピュータシミュレーションを用いて調べている。本年度は、採餌行動の数理モデルの構築を行い、その基礎となる巣内状態や個体行動データの取得を進めた。行動観察から、8の字ダンスは巣板上の特定の場所で数回踊った後、別の場所に移動して再び踊ることを繰り返す傾向があり、また、伝達する餌場情報にはかなり誤差が含まれていることがわかった。さらには、情報伝達の基本信号と考えられるダンス音の録音、巣内活動度の計測、評価方法についても検討を行うと同時に、8の字ダンスに関わる脳・神経機構を明らかにするために、脳内における情報伝達において重要な働きをする一酸化窒素合成酵素の遺伝子発現領域などを染め出した。来年度は引き続き生物データの取得を続け、モデルの改良を通して、8の字ダンスがコロニー維持に及ぼす効果の理解を目指す。

1 はじめに

われわれヒトが作っているような高度な社会を構成するには、個体間の「コミュニケーション」が必要不可欠である。ミツバチは餌場を他の働きバチに伝える「8の字ダンス」と呼ばれるコミュニケーションの能力をもっていることが知られている(図1; [1]-[4])。この8の字ダンスは、翅を上下に震動させながらぶるぶると尻を振って直進する成分（尻振り歩行）とぐるりと円を描いて元の位置に戻ってくる成分からなる(図1)。これまでの研究の結果、尻を振りながら直進する向きと重力方向との角度が太陽に対する巣と餌場の角度を、尻を振って直進している時間が餌場までの距離を表していることがわかっている(図1)。

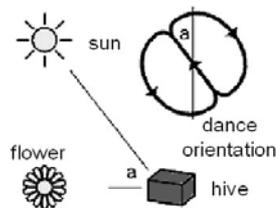


図1 8の字ダンスをするミツバチ（左図）と、ダンスと餌場の関係（右図）。

ミツバチの巣の中は暗いのでミツバチは視覚情報を使わずに、尻振り中の翅の震動によって発生する音（約260 Hzの空気の揺れ）を「聴いて」、ダンス情報を解読している。ダンス音は距離とともに著しく減衰し、ダンスバチのごく近傍にしか伝搬しない[5]。そのため、ダンスバチのもつ情報はごく限られた範囲にしか伝わらず、コロニーの大きさを考慮に入れると、情報を受け取れるミツバチはほとんどいないことになる。

この事実にもかかわらず、ミツバチはダンスを行い、コロニーを維持している。一体、「8の字ダンス」をすることによって、ミツバチコロニー（社会）全体はどれくらいの利益を得るのか？ダンス情報はどのようにして巣内に伝搬し、どれくらいのミツバチがその情報を共有すればコロニーが維持できるのか？われわれは、この8の字ダンスを社会性維持のための「情報の伝搬と共有」のモデルとしてとらえ、コロニーが得る利得という視点から8の字ダンスのコロニーへの効果を、行動観察の結果を盛り込んだ数理モデルによるコンピュータシミュレーションを用いて調べている。

本年度は、(1)採餌行動のモデルの構築とシミュレーション、および(2)ミツバチの採餌行動の観察を行い、モデルに必要なパラメータを検討し、(3)来年度、モデルに組み込むべきパラメータを行動実験から抽出するためのプログラムの開発を行った。

2 結果

2-1 採餌行動のシミュレーション

8の字ダンスの効果を検証するために、まず採餌行動のモデルを構築した。採餌の行動決定においてミツバチの採餌行動は、(1)巣内で休止している(休息)、(2)巣内を歩行している、(3)採餌をしている、という状態が遷移して起こると考え、これまでの他の研究で得られた状態遷移確率をパラメータにして、餌場を記憶しない場合、餌場を記憶するがダンスを行わない場合、餌場を記憶しかつダンスを行う場合の採餌効率をシミュレーションした(図2)。その結果、予想通り、短時間では3者に違いはほとんどなかったが、長時間の採餌行動(何度も採餌をすることに対応する)では餌場を記憶しかつダンスをする場合が最も餌場への到着回数が多かった。

しかし、このモデルは非常に簡略化されており、モデルとして耐えうるだけの正確なパラメータが含まれているとは考えにくい。そこでわれわれは、正確にミ

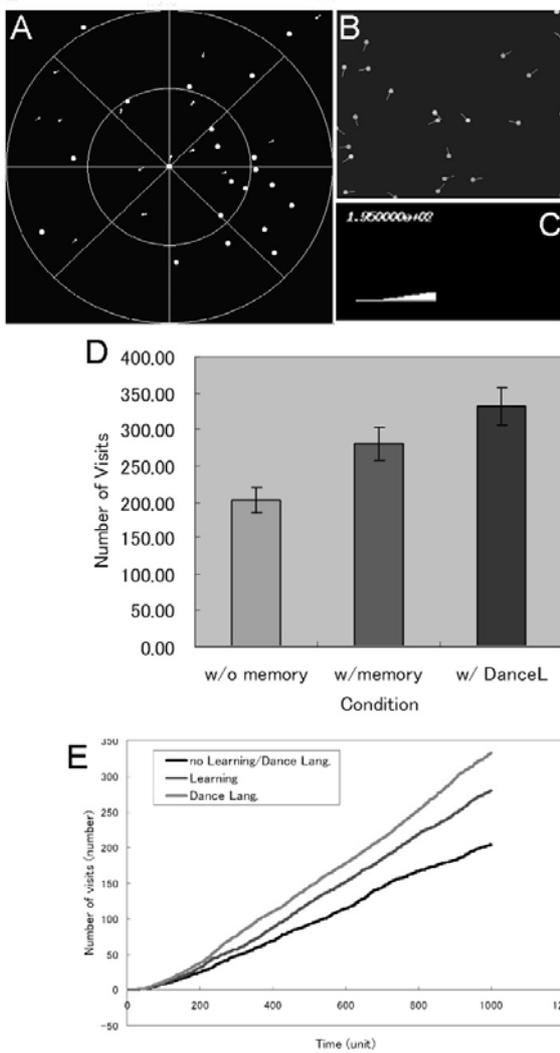


図2 A, B: ミツバチの採餌行動のシミュレーション。巣(Aの中央)からミツバチは餌場へ向かう。内部状態がミツバチ毎に異なり、それが色で表現される(B)。C: 訪問回数の時間変化。D, E: 3条件での総訪問回数とその時間変化。

ツバチの採餌行動を表現するには、少なくとも(A)ダンスバチの行動パターン、(B)方向と時間に関するダンスの性質、(C)追随バチの行動パターン、(D)巣内全体の活動度、などをモデルに組み込む必要があることから、それらのパラメータを得るためにミツバチの8の字ダンスの行動観察を進めた。

2-2 行動観察の結果

2006年8月と9月に札幌市で午前8時30分から午後4時までミツバチの行動観察を行った(ほとんどすべての場合、気温は摂氏25-36度)。巣箱から取り出した巣板をビデオカメラ(Victor GR-HD1)で毎秒30フレームで

撮影し、ダンス(尻振りの直進成分)の巣内位置、尻振りの時間を解析した。

2-2-1 ダンスバチの行動パターン(上記A)

1回の8の字ダンスは複数回の尻振りを行う。11匹のミツバチについて合計202回(1匹平均18.4回)の尻振り歩行を解析した結果、尻振りは巣内のランダムな位置で行われるのではなく、ある場所で数回踊った後、移動し別の場所で再び踊ること、踊った場所に着目するとそれが巣内でクラスター状に分布する傾向があることがわかった(図3)。Bee10の場合(図3Aの赤)、2つのクラスターに分けられた。20回の尻振りのうち、13番目まではクラスターIに分類でき、その後、20回目まではクラスターIIの場所で尻振りをした。同様な傾向は他のミツバチにも見られた(図3, Bee11, Bee12)。しかし、明瞭でない場合も数例あった。現在、踊る場

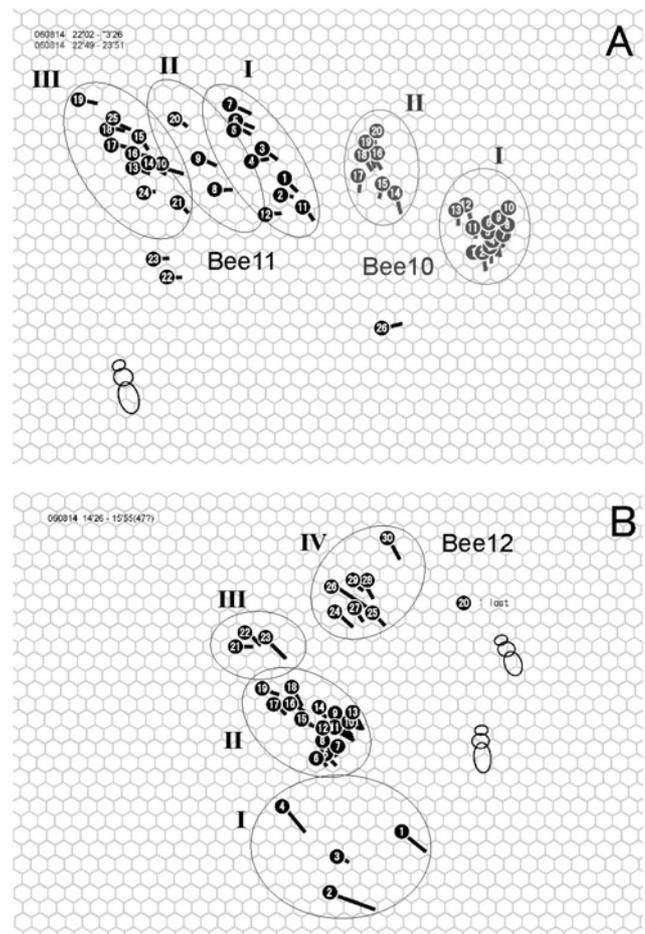


図3 尻振りをした場所と歩行の軌跡。歩行の開始位置を丸で記し、その中の数字は尻振りの順番を表す。軌跡は開始位置と終了位置を単純に直線で結んだ。スケールは図毎に異なり、ハニカムとミツバチを各図に示す。Aでは2匹のハチが同時に踊っていた。それぞれ、26回(A, Bee11)、20回(A, Bee10)、30回(B, Bee12)踊った。

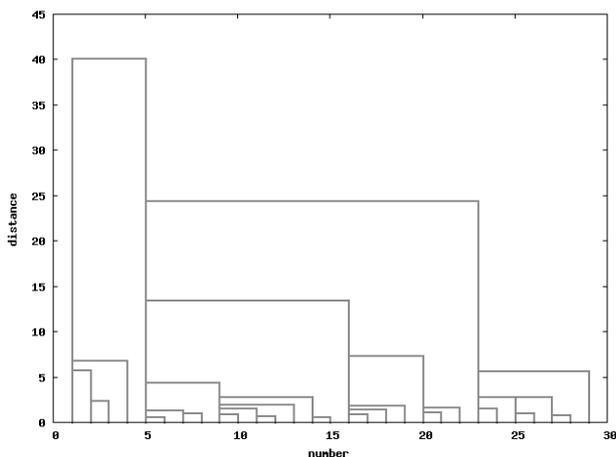


図4 図3のBee12のクラスター分析の結果。4つのクラスターがある。

所の定量的な評価を目的として、全ダンスについて、クラスター分析を試みている（図4）。

2-2-2 方向と時間に関するダンスの性質(上記B)

10回以上尻振り歩行をした9匹のミツバチの合計140回（最少14回、最多26回）の尻振り歩行時間を解析した結果、ダンスバチの尻振り時間は、同一個体の一連のダンスでもまちまちであった（図5）。Bee12の場合、尻振り時間は平均1.08秒であったにもかかわらず最大で0.87秒、尻振り時間に差があった（4回目の尻振りは1.47秒、3回目の尻振りは0.6秒）。尻振り時間が長いBee3（平均8.37秒）とBee6（平均11.81秒）では、平均の尻振り時間と1秒以上差があるダンスがBee3で21回中16回、Bee6で14回中9回もあった。

一方、花の位置を示す直進方向の向きは同じ個体の同じダンス中であっても尻振り歩行ごとに少しずつ異なった。追隨バチがすべての尻振りを聴くわけではない（後述）ことを考慮に入れると追隨バチは、誤差を含んだダンスによって広い範囲を餌場情報として受け取っていることが推察される。

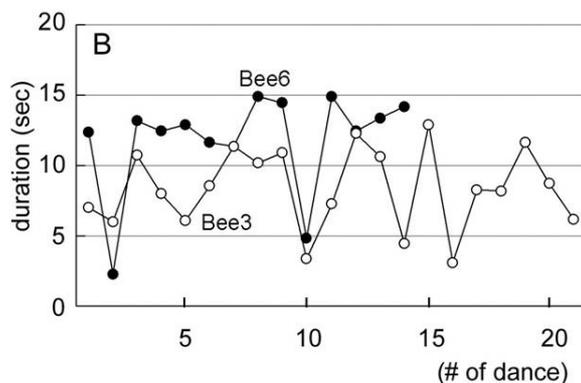
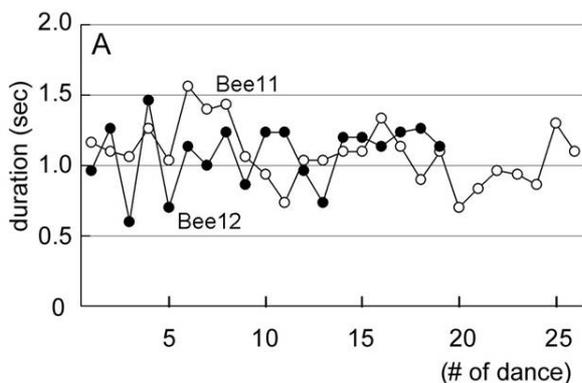


図5 ダンスの尻振り時間。尻振りごとに尻振りの継続時間をプロットした。尻振りが約1秒のもの(A)と長いもの(B)をそれぞれ2匹分示した。尻振りの平均時間はそれぞれ、Bee3: 8.37秒, Bee6: 11.81秒, Bee11: 1.08秒, Bee12: 1.08秒。

このように、追隨バチは餌場の方向・距離に関して「あいまい」な情報をもとに採餌に向かうことになる。

ダンス情報の自動計測

モデルの信頼性を獲得するには、多くの実験データが必要である。迅速にダンスに関する大量のデータを得るには、計測の自動化が必須である。われわれはダンス中に発生する音に着目し、音源の移動を複数のマイクでとらえて、ダンスバチの位置やダンス情報などを取得するシステムの構築を目指している。そこで、まず小型集音マイクロフォンを用いて、ダンス音の録音が可能かどうかを検証した。その結果を図6に示す。ダンス音は短いパルス状の音が短い間隔でいくつも連続して続く（図6A）が、単純な振動波ではなく、複

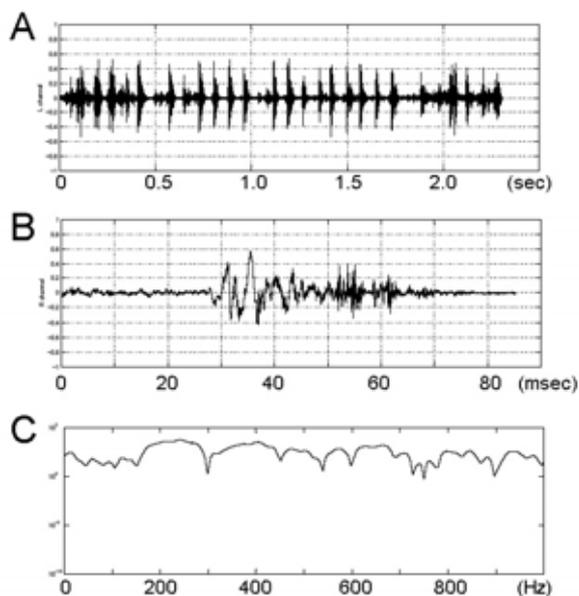


図6 録音したダンス音と周波数スペクトル。A: 録音したダンス音。B: Aの時間軸を引き伸ばしたもの。C: 周波数スペクトル。

雑な波形をしている(図6B)。FFTでスペクトル解析すると、260 Hz付近にピークが観察されるものの、ピークのS/N比は低く、しかもブロードなものであった(図6C)。われわれの目指すダンス音源の追跡を目的とするような質の高いデータを得るためには、ダンス音付近の周波数特性がより直線的な集音システムを用いる必要があると結論した。また、ダンス音がパルス状の音の連続であることから、定常的な解析手法であるフーリエ解析ではなく、短時間フーリエ変換、ウェーブレット変換などの非定常解析手法を適用していく必要があると結論し、ダンス音を詳細に解析するためにマイクロフォンシステムの製作も含めた実験系の構築を進めている。

2-2-3 追隨バチの行動パターン(上記C)

ダンスの追隨バチは何度かダンスを聞いて採餌飛行に飛び立つが、追隨バチのなかには1度きりで追従を止めるものや10度以上しつこく追従するものなど多様であった。また、ダンス中、1匹にも追従されないダンスもあれば8匹以上に囲まれてしまうようなダンスもあった。追隨バチのこのような特性をモデルに組み込むために、詳細な解析を引き続き行う。

2-2-4 巣内全体の活動度(上記D)

ミツバチのダンスによる情報共有が採餌行動に及ぼす影響を検討するモデルやシミュレーションには、巣全体としてみた時空間的な活動状態を計測、評価する必要がある。ダンスバチは音を発生するので、音源を追跡すればダンスバチの活動度は計測可能であるが、追隨バチは音を発生しないので、この方法では巣全体の活動度を計測することはできない。そこで、巣全体の活動度をパラメータ化するための前段階として、巣内における活動度の空間的パターンを検出するプログラムを作製し、巣内の活動度を計測した(図7)。この図において活動度の高いところは白く表示され、低いところは黒く表示される。ここでは、ダンスをしているミツバチが白く検出されている。また、ミツバチの移動など何らかの動作が生じた場所を元の画像に重ねるとダンスバチの周囲の追隨バチと予想されるミツバ

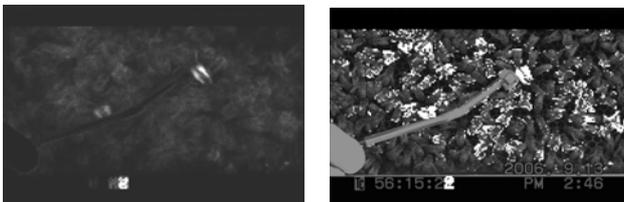


図7 巣内の活動度の分布。左図では活動度の高い所は白く表示される。ダンスバチが検出されている。右図は活動があった場所を元の画像に重ねたもの。

チにも微小な動作が生じていることがわかる。今後は

このプログラムを用いて、巣全体の活動度を評価する指標を導出し、ダンスに伴う巣の活性度変化を数理モデルに反映させていく予定である。

2-3 ダンス行動に関わる脳内部位

ミツバチのダンス行動は脳神経系によって制御されている。そこで、われわれは8の字ダンスなどの学習記憶系の修飾に重要な役割を果たしている一酸化窒素などのガス状伝達物質の遺伝子発現領域を調べた[6]。その結果、一酸化窒素の合成酵素の遺伝子は脳内のキノコ体や視葉で強く発現しており(図8A)、一酸化窒素の合成酵素活性は脳のキノコ体、中心複合体、触角葉、視葉、側葉などで観察された(図8B)。今後引き続き、ダンス行動に関与する神経ネットワークを明らかにしていきたい。

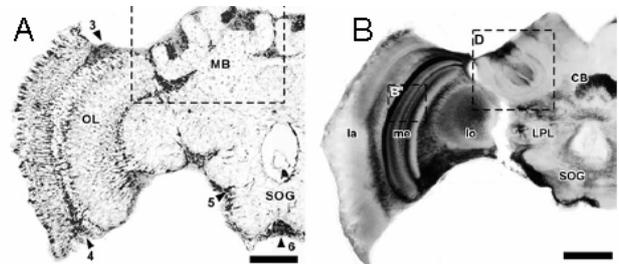


図8 一酸化窒素合成酵素遺伝子の発現場所(A)と、その酵素活性が見られる細胞(B)。

3 今後の計画と本研究の工学的貢献

来年度は、本年度で構築した数理モデルに組み込むパラメータの生物学的データを取得し、モデルを再構築する。最後に、モデルによって予想される結果が実際の生物現象をどれくらい反映しているかを、行動実験によって検証する。

われわれの研究は情報共有による社会性の維持やそのメカニズムはマルチエージェント環境下でのロボット制御などシステム工学に応用可能である。

4 参考文献

- [1] K. von Frisch, *The dance language and orientation of bee*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London, 1993
- [2] J. M. Gould and C. G. Gould, *The honey bee*. Scientific American Library, New York, 1988
- [3] A. Michelsen, "The transfer of information in the dance language of honeybees: progress and problems", *J Comp Physiol* vol. 173, pp. 135-141, 1993
- [4] A. Michelsen, "Signals and flexibility in the dance communication of honeybees", *J Comp Physiol* vol. 189, pp. 165-174, 2003
- [5] A. Michelsen, W. F. Towne, W. H. Kirchner, and P. Kryger "The acoustic near field of a dancing honeybee", *J Comp Physiol* vol. 161, pp. 633-643, 1987
- [6] T. Watanabe, M. Kikuchi, D. Hatakeyama, T. Shiga, T. Yamamoto, H. Aonuma, M. Takahata, N. Suzuki, and E. Ito, "Gaseous neuromodulator-related genes expressed in the brain of honeybee *Apis mellifera*", *Dev. Neurobiol.*, in press, 2007

社会的コミュニケーションモデルに基づく移動体インタフェースの設計論

研究代表者 榎木 哲夫(京都大学)

研究分担者 堀口 由貴男(京都大学)

研究協力者 谷口 忠大(京都大学)

中西 弘明(京都大学)

要旨

人間と自動化機械の協調系を構築する上で、人間にとって自動化機械を道具として操る際の習熟過程の解明は重要である。これは自動化機械に内包された複雑なモード遷移を人間がどのように心的に内化できるようになるかの問題であり、人間にとっての社会性の一つである他者認識の問題でもある。本研究ではモジュール型学習機構によりオペレータのモード認識の獲得過程を構成し、他者認識についての基礎要件を明らかにした。

1. はじめに

人間と共存し、共同作業を求められるロボットや自動化機器の開発には、設計者による事前の埋め込みは最小限に抑え、むしろユーザを含む環境とのインタラクションの中から、自律的に相互の認識を共有していける機能が不可欠となる。このような機械システムは、外界からの刺激の知覚に対して常に確定的な応答を出力するものではなく、その時々々の機械自身の内部状態と、その応答を受ける側（すなわち外部の環境やユーザ）の体制によって機能が確定するという不確定性を有する。このような人間と機械の相互依存の中で変容を繰り返す循環的な過程は、**社会性の獲得プロセス**そのものである。ここでの社会性とは、**他者の行動に対して適応的に容易に反応できる能力**であり、また**他者の行動に関する情報を処理できる能力**である。

昆虫から霊長類に至るまで広く生物においては、社会的相互作用の質の違いにより、遭遇する社会環境の複雑さも様々である。事前の知識の共有なしに単に知覚標識と作用標識の連合のみによる協調行動のレベルから、外界の中に他者の心の中を表象しなければならない協調行動のレベルに至るまで、その処理の深さは多岐に亘る。本研究では、このような不確定状況下で人間と機械の間での自律的な秩序形成原理について、昆虫の社会性行動のようなマクロな社会性発現に関わる知見と、一方で社会神経学における他者認識に関わる脳内メカニズムに関わる知見を融合し、人間にとっての真のパートナーとなり得る人工システムの実現に向けた基礎研究を展開した。

2. ヒトを内包する系における社会性

生物における社会性の定義としては、

(a) 他者との相互作用による経験に基づき自身の行動を変

えられる機能

(b) 複数の個体が共通の場に存在することで相互作用が生じ、経験の集積から各固体の行動が変容すること

(c) その結果として、個体群としての大域的秩序が形成されること

が特徴とされる[1]。

ところでヒトは「不定形に働きかけて構造化を行なう動物」であると言われるように、自らを取り巻く外界や他者との相互作用に対して、主体的に意味づけ、価値づけ、自らの棲む世界として秩序化していける能力を有するのが特徴である。とくに、霊長類以上の高等動物に特徴的なより高次の社会的行動のレベルでは、他者の行動に関する情報を処理する能力をもつことが、下等生物との決定的な差異となる。そこでの社会適応は、遺伝的に事前に定められた規則のみによるのではなく、相互作用の集積に応じて自律的な個体の内部では常にダイナミックに内部状態が作り替えられる。外部から教師信号が与えられるまでもなく、当初はランダムに近い形で集められた経験の集積が、無秩序状態に陥ることなく、統合された全体として内部で維持され、これに個体自らが「意味」を付与していくことで、他者とのコミュニケーションや、より高次の社会行動を可能にしている。

本研究では、このようなヒトに固有な社会性の特徴に基づき、人間機械系、とりわけ**人間と自動化機械による協調系の設計**を目指す。そのために、ヒトが外界や他者との**行為を介した相互作用**から他者の行動意図を認識し、他者との協調作業を円滑に行なえるようになる動的過程についての計算論モデルを構築する。実際に人間と機械（自動化）とが協調作業を行う実験観察から得られた複雑現象について、構成論的アプローチにより、モデルを修正しながら現象を再構成していくことで解明を進め、この知見を人間と関わる人工システムの制御や設計に繋げていく。

3. 協調タスクに対する状況弁別型強化学習機構

人間が社会生活を営む上で、複数人で協調してタスクを行うという能力は不可欠である。協調タスクには、そのタスクを達成するための行動学習のみではなく、相手の次の目標を推定するといった意図推定の問題が含まれる。

動的に変化する物理環境において適応的に行動するためには、過去の経験に対する適応の結果を系内部に分散的に

蓄積する機構が有効であり、そのための方法論として、モジュール型や階層型の学習機構が提案されている[2]。このような適応機構は、物理的要因での環境の動的変化のみならず、他者の意図変化を含むような社会的要因での環境の動的変化に対しても有効である。本研究では、エージェントの持つ物理的動的環境への適応能力が、社会的な環境への適応能力の基礎を形成しているという仮説に立ち、力学的な状況変化を適応的な学習を通じて検知する機構である**状況弁別強化学習機構**(SSRL: Situation Sensitive Reinforcement Learning)[3](Fig.1)が、他者の意図推定においても重要な役割を果たし得ることを示した。新たに内部目標の切り替え機構を付加したモデルを提案し、異なる役割を有する二体のエージェントの間で、両者の間に一切の明示的な伝達無しに、一方が自らの観測する状態変化だけから間接的に他者の意図変化を読み取り、他者が動的に目標を変化させて行動する際にも協調タスクを持続的に達成できるようになることを示した。

いま二体のエージェントによる行為 u_1 と u_2 の結果生み出される対象の出力 y について考える。

$$y = f(x, u_1, u_2^m) = f(x, u_1, u_2^m(x)) \quad (1)$$

$$= F^m(x, u_1) \quad (2)$$

ここで、 x は系の状態変数、 u_i は i 番目のエージェントの行動出力である。ここでエージェントは他者の行動出力を直接に感知することが出来ないと仮定する。そのような場合、エージェント1にとっての環境ダイナミクスは(2)のように見え、エージェント2の方策 m の切り替えが環境ダイナミクスの変化として間接的にエージェント1に伝わる。

協調作業の対象の物理的ダイナミクス f が時不変であることを仮定すれば、エージェントは自らにとっての環境ダイナミクス F の変化を検知することで、間接的に他者の意図(方策 m)の変化を読み取ることが出来る。「状況」を「知覚された状態 x と自分の行為 u から出力 y が変化する様子」と定義すると、他者の意図変化は自らにとっての状況変化を引き起こす¹。

本研究では、複数の行動意図の各々に対応する状況を規定する関数を予測モデルとして内部に並列的に構成し、新たに遭遇する状況に対する各々の予測誤差を評価することで、その誤差評価に基づいて現在の状況を同定する。また、適切な予測モデルが一つも存在しなかった場合に仮説検定理論に基づいて予測モデルを累増的に追加する[4]。

上記の状況弁別により他者の意図の変化を読み取ることは出来るが、意図そのものの正確な推定は出来ない。ここでは

「自らの意図と、状況変化に託された他者の意図との間に齟齬があった場合には、自らの目的の達成が妨げられる」という条件下で、エージェントは自らの目的達成に向けて、観測された状況変化に適合する他者の意図²(内部目標)を、強化学習により推定しながら適宜切り替えていく。そしてこの内部目標切り替え機構の学習が進むにつれて、他者の行為が引き起こす一つの状況に対し、自己の中のある特定の一つの内部目標が定まるようになる。これにより、事前に了解されたコード表の共有を前提とすることなく、認識主体による観測される手がかりへの自己閉鎖的な解釈行動の関与によって、協調作業(コミュニケーション)が成立する。

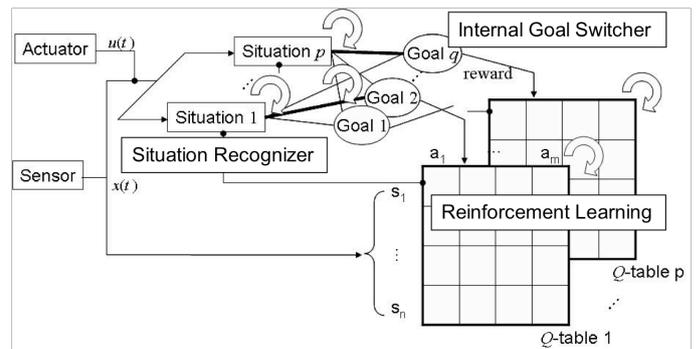


Fig.1 SSRL: Situation Sensitive Reinforcement Learning

上記の計算論モデルの妥当性を以下のシミュレーションで確認した。1台の台車を Leader, Follower という二体のエージェントが各々力を加え、台車を目標地点まで移動させるタスクを考える。Leader はあらかじめ単独で目標地点に向かうための方策を、自らの分担分として獲得しているものとする。まず、Leaderが3種類の短期目標を選択し行動する中で、Follower は台車を通じて感知できる状況の変化(Leaderの意図が反映された台車ダイナミクス)からその意図を推定し、各々の状況に対して協調的に行動するための状況弁別型強化学習を行う。次に、それぞれの役割分の学習を終了した二体のエージェントは、新たな環境に置かれ、協調のための学習を継続する。ここでのタスクはゴールまでに配置されている離散化された地点を経由し、目標地点に辿り着くタスクである。この環境におかれたLeaderは、当該タスクの目的達成のための方策を強化学習で新たに学習しなければならないが、意図推定の能力を具備したFollowerにより、協調作業の学習が格段に高いパフォーマンスで行われることが実験で確認できた。

上述のLeaderとFollowerの各々を、人間と道具の関係に写像して考えると、タスク遂行中の人間(Leader)の意図変化に対し、適応的に行動を切り替えられる自動化機械(Follower)の

¹他者の行動意図の変動を、直接的・明示的に伝達されるのではなく、自己にとっての状況の変化として「映す」ことで他者を認識する点が、人間の社会性の特徴である。

²ここでの「意図」とは、事前に明確な記号表現として表象し得るものではなく、行為者の各々が、他者の意図として独自に構成しているのみである。

道具と言う対応になる³。人間の道具使用時の身体感覚として、意のままに操れる道具になることで、身体境界が自己の物理的な身体と道具との境界から、道具と作業対象の境界へと拡張されることがよく知られている。しかし自動化機能を内包した道具の使用時には、認知主体と行動主体の乖離を余儀なくされることからこのような身体境界の拡張は困難となる。道具の側にも、ユーザとなる人間の操作意図の変化に追従して適応的に支援行動を切り替えられる社会性の実現が要請されているが、上述の提案手法を実装した自動化機械を設計することで、ヒトの身体境界の自然な拡張を可能にする自動化機械が実現できる[5]。

4. 自動化機械に対するユーザの複数内部モデルの構成過程

機械に自動化機能が導入されることで、ユーザの作業負担の軽減、作業の効率化、能力拡大が実現している。しかし、その複雑な機構を持った機械の稼働状況の認識を誤り、重大な事故に至るといった問題が頻発している。とりわけ多機能化自動化機械には、モードと呼ばれる内部状態が状況によって切り替わるため、モード誤認識の問題が顕在化しつつある。本研究では、人間が多モード間遷移を内包した自動化機械の振舞いを理解し習熟していく過程を、人間の社会性能力の一つである他者認識の過程として捉え、これを計算論的モデルにより構成した[6]。

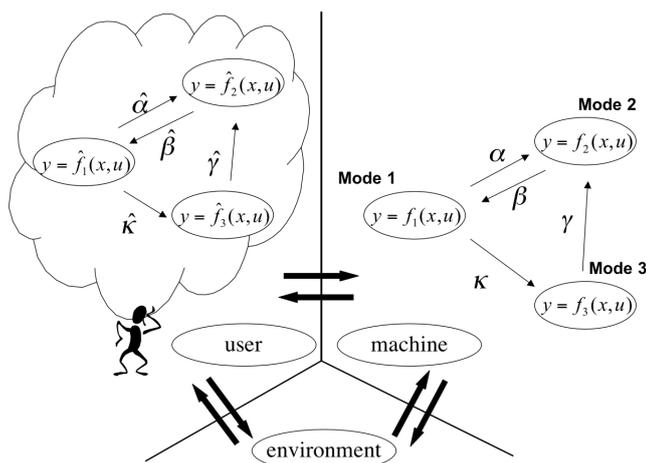


Fig. 2 User model grasping actual machine states

多モードを有する機械を用いたタスクを遂行する場合、ユーザは実際に身体を使い、機械及び環境との相互作用を通じて、モード各々が有する入出力関係に対応する内部モデルを獲得していく。そしてタスクを遂行しながら、獲得した内部モデルとの照合によって現時点のモードの認識を行なう。本研究では、計算論的神経科学や機械学習の領域で提案されているモジュール型学習機構を拡張したモデルを構築し、多モ

ードを有するACC機能を搭載したドライビングシミュレータを用いた被験者実験とユーザのモード認識についての計算論モデルにより、モード認識過程についての構成論的理解を試みた。

多モードを有する機械はFig. 2右に示すように、異なった入出力ダイナミクス (f_1, f_2, \dots) を持った複数の離散状態と、その間のモード遷移事象 (α, β, \dots) を用いて表される。機械はユーザの操作入力だけでなくその他の環境の状態に起因して出力を変化させるので、ここでの f_1, f_2, \dots はユーザの操作入力及び環境状態を変数として持つことになる。このような機械に対して、ユーザは事前知識や機械及び環境との相互作用を通じて (f_1, f_2, \dots) と (α, β, \dots) を推定し、ユーザの内部モデル (図中で $\hat{\cdot}$ を付した式) を構成する (Fig. 2)。

ユーザの行なうモード認識は、モード遷移則に関する知識に基づいて、あるいはインタフェース表示系を参照することによっても行われる。しかし最も原初的なモード認識の手がかりは、**入出力関係**、すなわちユーザの機械に対する操作入力やユーザが観測可能な環境の状態とそれに対する機械システムの応答 (モードに固有なダイナミクス) の関係である[7]。

ユーザから機械への操作入力を u 、ユーザが観測可能な入力時の環境状態を x とし、簡単のためにそれらを併せて $x^T = (x \ u)^T$ とおく。時間 t における、操作入力と環境状態を表す複数の変数はベクトル $x^T_t = (x^T_{t1}, x^T_{t2}, \dots, x^T_{tj})^T$ で表わされる。またその次の時間の機械の応答出力を $y_{t+1} = (y_{t+1,1}, y_{t+1,2}, \dots, y_{t+1,j})^T$ とするとき、そのダイナミクスは、関数 f を用いて $y_{t+1} = f(x^T_t)$ と表わされる。ここでは各モードのダイナミクスを線形なシステムと仮定している。システムが m 個のモード ($m=1, 2, \dots$) を有するとき、それぞれのモードのもとでの真の入出力ダイナミクスを f_m, A_m で表す。現在のモードに対応するモジュールの選択は、その時点で学習されている内部モデルによる予測誤差の評価によってなされる。すなわち、予測誤差が最も小さくなるモジュールに対応するモードが現在のモードとして選択される。

提案するモデルを評価するために、ACC (Adaptive Cruise Control) 機能を搭載した簡易ドライビングシミュレータを用い、ドライバのモード認識の特性を調べた。ACCは、アイドル、定速走行、追従走行するモード等、複数のモードを有し、これらがドライバの操作や自車両、他車両などの環境要因によって遷移する。各モードの制御ダイナミクス f_m は、ドライバが操作したアクセルブレーキ量を v 、自車速度を μ 、先行車との車間距離と目標車間距離との差を ω 、設定車速を θ 、自車両の出力応答として反映される実際のアクセル操作量 ρ として、 $x^T = (v, \mu, \omega, \theta)$ と $A = (a_v, a_\mu, a_\omega, a_\theta)^T$ を用いて $\rho = x^T A$ で表されるダイナミクスが実装されており、ドライバは入出力関係から各時点でいずれのモードにあるかを同定する。

一方、上述の計算論モデルを用いて、上記実験における走行状態と同一のデータを用い、モデルによるモード認識の計算機実験を行った。モデルのモジュール数は3つで固定し、3

³ 例えば、パワーアシスト装置による介護作業支援がこの構図に該当する。

モードに対応した短時間の教師データを事前に与え学習させている。結果の一部をFig. 3に示す。

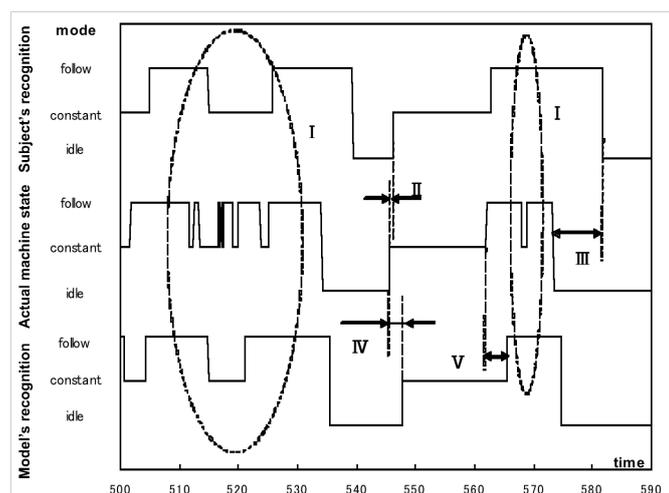


Fig. 3 Recognized modes by a subject (top) and a proposed model (bottom) (actual modes are shown in the middle).

提案するモデルによるシミュレーションでは時間にして約80%の割合でドライバのモード認識と一致したほか、モードが切り替わったときの認識が遅れること、短時間での頻繁な切り替わりを認識できないこと、のようなヒトに固有なモード誤認識も再現された結果を得た。被験者Aのデータを用いたシミュレーションで、モードの一つであるアイドルモードに対応したモジュールを取り上げ、そのダイナミクスの同定が全タスク時間においてどのように進化したかをFig. 4に示す。初期に与えた教師データが真値から少しずつれているにも関わらず、徐々に真値を学習していることが分かる。Fig. 4で髭のように真値から離れている部分は、モードが切り替わり機械システムのダイナミクスが変化したときに対応する。

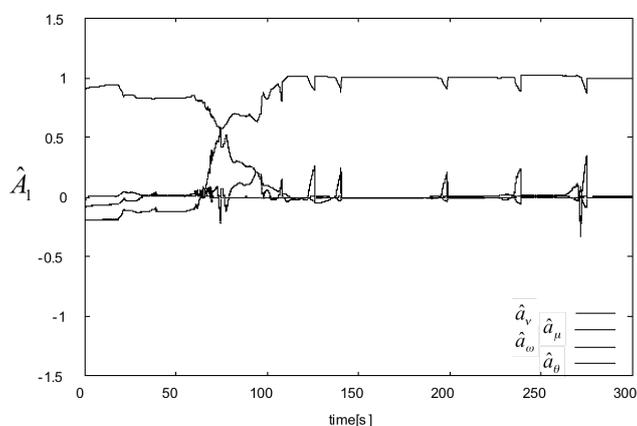


Fig. 4 Learning of dynamics embedded in a mode "idle".

モード認識の遅れ時間の違いが同じように再現できなかったことや、ダイナミクスを同定するための学習が一部で不安

定であったことなどからこのモデルでは不十分であることが分かった。そこで本研究では、モデルを拡張し、上述の入出力関係のみからのモード認識に加え、ACCIに組み込まれた遷移事象を手がかりとして現在のモードを推定する過程のモデルに拡張した。このモデルで獲得されるユーザモデルは、入出力関係からの多モード間識別のみならず、「どのような遷移事象を契機としてモードがどのように遷移するか」についての確率的状態遷移が、内部モデルとして獲得される。実際、この拡張モデルを用いたシミュレーションでは、上述のモード切り替え認識の時間遅れも再現された結果を得た。

5. まとめ

本研究では、社会性獲得の観点から、他者となる自動化機械の行動意図とその遷移に関する行動モデルを、自己の内部に獲得し、このモデルに従って、他者の行動を認識できるようになる過程を計算論モデルにより構成した。

生物の社会性やコミュニケーションを論じるに当たり、昆虫の世界と霊長類以上の世界では様相が大きく異なる。前者は、何を刺激として受け入れ、それにどう反応するかが遺伝的に組み込まれたコード表に従ってなされ、当事者である生物体の主体的な意味づけはない。しかし、当事者が人間となると、既成の枠で捉えられない新しい出来事に対してもその意味を読み取り、新しいコードとして自らの世界に取り入れることで世界に開いているという記号過程 (semiotic process) が介在することが固有の特徴である。このような意味から、今後は生物的運動 (バイオロジカル・モーション) の認識問題にも言及していく予定である。

参考文献

- [1] 足利, 平口, 佐倉, 青沼, 太田: 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, pp. 189-194, 2006.
- [2] K. Doya, et al. Multiple model-based reinforcement learning. *Neural Computation*, Vol. 14, pp. 1347-1369, 2000.
- [3] 谷口忠大, 榎木哲夫, 小川賢治: 状況弁別型強化学習機構に基づく自己閉鎖的な他者意図推定の実現, 第49回 自動制御連合講演会, IN CD-ROM, 2006.
- [4] 谷口忠大, 榎木哲夫. シェマ分化に基づいた非線形予測モジュール群の累増的獲得手法. 日本神経回路学会第15 回全国大会講演論文集, pp. 194-195, 2005.
- [5] 袴着, 堀口, 榎木: 知覚行為と移動行為の協調構造の分析と移動体操作系設計への適用, 第19回自律分散システム・シンポジウム資料, pp. 245-250, 2007.
- [6] 田中勇作, 谷口忠大, 堀口由貴男, 中西弘明, 榎木哲夫: "自動化機械に対するユーザの複数内部モデルの構成過程", 第19回 自律分散システム・シンポジウム, pp. 97-102, 2006.
- [7] 堀口, 福寿, 榎木: 入出力関係の類似性がユーザによる自動化システムのモード認識に及ぼす影響について, ヒューマンインタフェースシンポジウム2006 論文集, pp. 109-114, 2006.

昆虫社会の適応的行動と個体をつなぐ制御力学

辻 和希（琉球大学），山岡亮平（京都工芸繊維大学），菅原 研（東北学院大学）

概要: アリの社会が全体として適応的に制御されるのは、下位の階層である個体間のいかなる相互作用によるのか。巣内密度調節とワーカー数認識という2つの現象に注目し、内在すると考えられる個体間の身体的接触を介したフィードバック機構を明きかにすべく研究を展開した。これと並行し、巣や餌のない密閉空間におけるアリのワーカー単体の行動を記録し、速度変化と方向転換の時系列解析を行った。とくに、速度については4種のアリに関し長時間にわたる相関の存在が示唆された。すなわち時間とその間のアリが進む距離のゆらぎの間にある種のべき乗則が成り立つことが判明した。これらの結果から単独のアリ歩行を再現する簡単なモデルを提唱した。

本研究では、昆虫の「社会」はヒトの社会のような中央集中的な意志決定システムを持たず、個々の個体は出会った局所的情報に対し単純なルールに従い機械的に反応しているだけだが、にもかかわらず集団全体として適応的な機能が「創発する」とする社会生理学的な観点に立ち研究を進める。社会生理学ではこれまで主として分業や採餌に焦点が当てられてきた。しかしこの2現象以外にも昆虫社会が示す制御機構が未解明な一般的現象は存在する。この研究では、アリが行う巣内の個体密度調節とワーカー数の認識機構を主な研究対象とした。アリは巣内で個体密度を調節している。すなわち広い空間に置かれれば集合し、狭い空間に置かれれば巣を拡大することで、結果空間当たりの個体数をほぼ一定に保つ。また、アリのコロニーはワーカー数に依存し、個体の行動や生産する子のコストを適応的切り替える。これらはアリに限らず、社会性昆虫では一般的に見られる現象だが制御機構は不明である。暗闇の巣内で個々のアリ個体が仲間の個体数や密度を直接的に鳥瞰できる可能性は低い。我々はそこには個

体間の身体的接触を介した自己組織的フィードバック機構が存在するのではと考えた。この研究ではそのような機構の存否を実験的に示すとともに、数理モデル化による挙動の予測とその経験的なテストを行い、制御機構を定量的に明らかにする。この研究が目指すものは、基礎生物学的な観点から動物の社会行動を制御している一般的なメカニズムの解明であり、工学的には自律分散型ロボットの制御プログラムの開発に応用可能な技術の蓄積である。

密度調節

密度調節機構とワーカー数認識機構の実験には我々がモデル生物と位置づけるトゲオオハリアリを用いた。一定の大きさの巣に、収容するワーカー数を変化させ、巣にアリを導入してから静止するまでの時間を計測した。実際の巣内の密度に近い個体数時には、最短時間で移動中の個体数が減少し多くの個体が静止した「落ち着いた状態」になった。それに対し、それより低密度（通常に 1/5 - 10 倍）でも高密

度(約 2.5 倍)でも静止により長い時間がかかった。この結果は、アリの個体が密度情報を認識し適正密度から外れている場合は、移動することを示唆している。ただし、超高密度(5倍以上)下では移動中の個体が急激に減少し通常より移動個体数の少ない状態で定常になった。これは強すぎる密度刺激に対する慣れのせいかもしれない。

ワーカー数認識

トゲオオハリアリの女王は巢内を歩行しながら直接身体的な接触することでワーカーに自分の存在情報を伝えている(Tsuji et al.1999)。女王のこの行動を我々はパトロールと定義する。大きなコロニーでは情報伝達にはより多くの労力が必要である。詳細な観察から、実際、女王はコロニーサイズが大きくなるにつれ、時間当たりのパトロール回数、パトロール持続時間、パトロールに費やす時間の比率、すべてを上げることが判明した。すなわち女王は一見コロニーの大きさを認識しているかのように「適応的」に行動した。ワーカー1個体当たり時間当たりの女王との平均接触頻度はコロニーサイズにかかわらずほぼ一定であったが、コロニーが大きくなるにつれ長時間女王との接触を欠く個体が存在するようになった。これは確率的に予測される現象だが、これに対応してコロニーサイズが大きいコロニーでは、ワーカー間の順位行動やポリシング行動が見られるようになった。ワーカーのこれらの行動は孤児化したコロニーに特徴的な行動である。この結果から、女王のパトロール行動のコロニーの大きさに関連した変化は、生理的に孤児化したワーカーの存在に対する反応ではないかと考え、コロニーサイズ一定の条件下でワーカーに占める孤児化個体率を変え、女王の反応を見る実験を行った。結果、孤児化ワーカー存在下で女王はパトロールの平均持続時間を延長することが判明した。現在、上記実験結果から考えら

れるフィードバック機構のモデル化を進めている。

女王の存在情報

社会性昆虫には女王物質が存在し、その存在下ではワーカー自身の利己的産卵が抑制されると考えられている。しかしアリでは女王物質は同定されていない。近年、体表に存在する炭化水素が女王物質の化学的実体ではと議論されてきた。トゲオオハリアリにも直接接触でしかワーカーに伝達されない女王の存在情報が示唆されている。また女王は特異的な長鎖の体表炭化水素成分(C36-41)を持つことも知られている。女王の体表抽出物を生物検定した結果、炭化水素成分だけに孤児化直後のワーカーの順位行動を抑制する効果が認められた。これは体表炭化水素の女王物質機能の世界初の証明である。現在炭化水素成分を女王特異的な長鎖成分と非特異的な短鎖成分に分離し、さらなる生物検定を行っている。

アリにおける個体の移動とゆらぎ

密度制御とワーカー数認識には、ともに個体の移動行動を介したフィードバック機構の存在が示唆された。そこで、モデル化の前にアリの個体の移動行動の特徴を解析した。個体移動に関するパラメータの基本値を決めるため何ら社会的相互作用のない条件下におけるアリの移動行動の解析を行った。

ここで注目したのは移動に関するゆらぎである。ゆらぎはミクロな世界からマクロな世界まで様々なスケールの現象で観測される。生物の行動においてもゆらぎは観測されている。興味深い点としてはこれらのゆらぎがホワイトノイズではなく、時間依存性のあるゆらぎとして振舞うところである。ここではアリの歩行行動に見られるゆらぎについて研究を行った。アリの研究の多くは化学走性や採餌行動に着目したものが多。しかし巢も餌もない環境下で

のアリの行動についてはあまり知られていない。そこで巣や餌場のない環境での単体のアリの行動を解析した。その結果、移動速度には長時間にわたる相関が、角度変化には短時間の相関があり、特に移動速度についてはゆらぎが時間間隔に対してべき乗であることが見出された。また、これをもとに単独アリの歩行行動を再現する簡単なモデルを提唱した。以下に行った実験の概要を記す。

今回の実験にはテラニシシリアゲアリ、トゲオオハリアリ、アシジロヒラフシアリ、トビイロシワアの4種類のアリを用いた。正方形の2次元平面内にアリを閉じ込め、そのアリの歩行様子を撮影（撮影時間は10分～1時間程度）し、アリの歩行の速さと身体の向きの変化についてゆらぎの解析を行った。

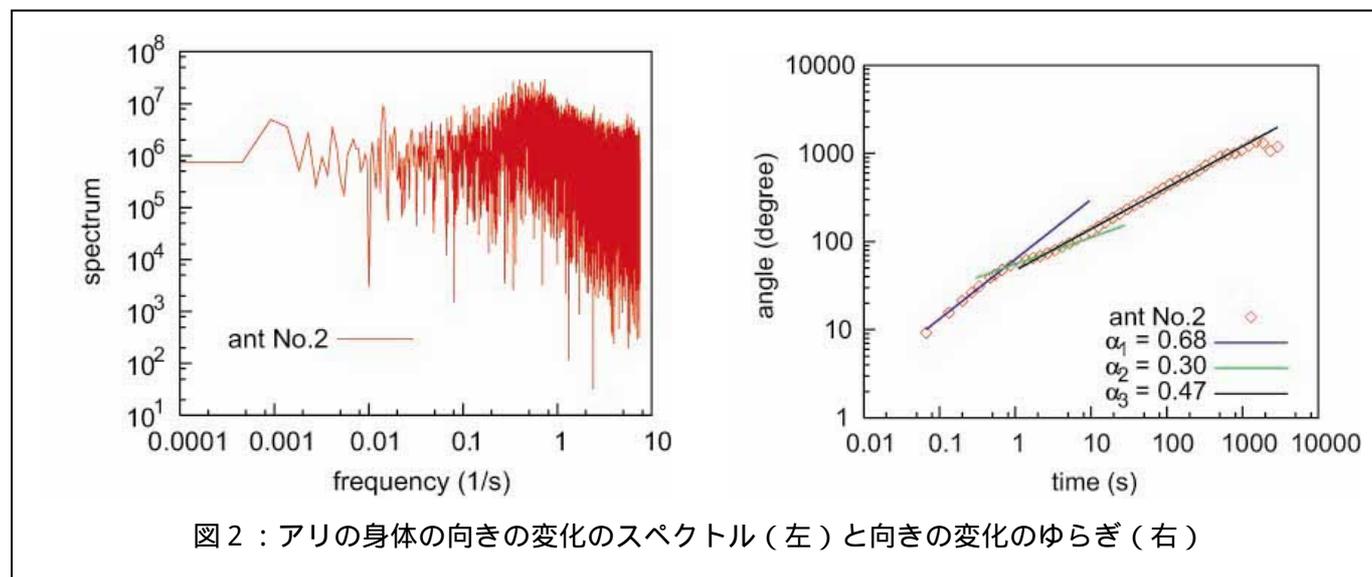
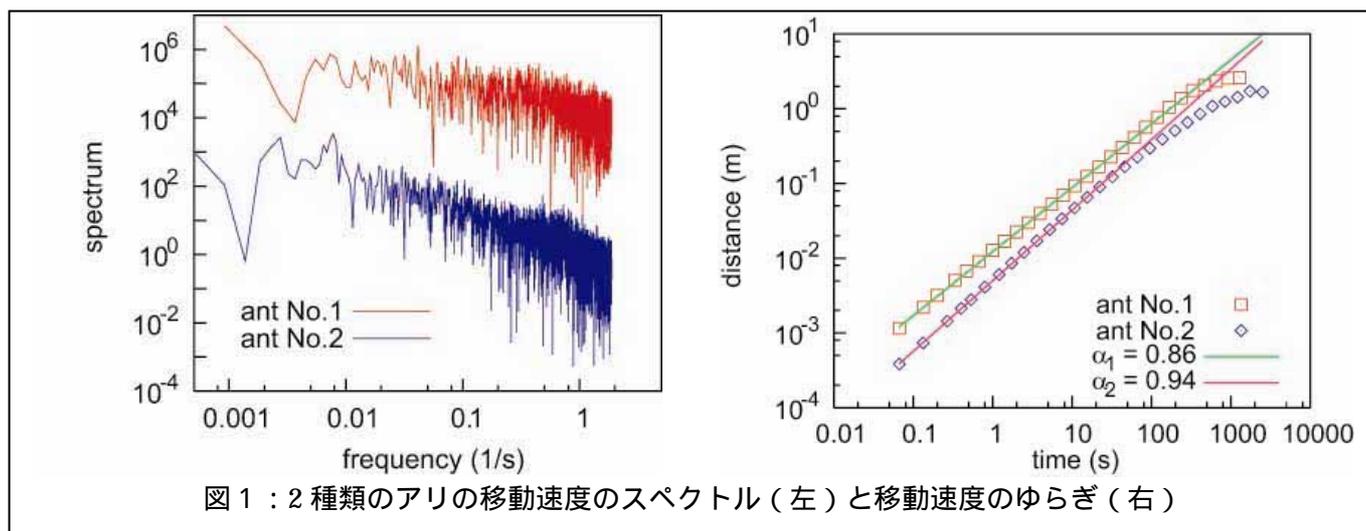
(1) 速さの時間依存性

アリの速さの時系列データを求め、スペクトル解析を行った結果、アリの歩く速さに長時間相関が見られた(図1)。またアリが時間 t の間に進む移動距離 $L(t)$ と、そのゆらぎ L の間には $L \propto t^{\alpha}$ の関係が成り立ち、 $\alpha > 0.5$ であることが認められた。

(2) 角度変化の時間依存性

アリの身体が向いている方向を角度 θ として、速さと同様に角度変化 θ のスペクトル解析と、 θ のゆらぎ計算を行った。その結果 θ のゆらぎには $\theta \propto t^{\alpha}$ となる数秒の短時間相関はあるが、長時間相関は見られなかった(図2)。

今後は、実験装置の境界の影響の定量化、移動距離



の相関時間の定量化など、単体のアリの行動をより詳細に調べながら、トゲオオハリアリの女王のパトロール行動という具体的な対象の行動の解析・モデル化を行うと共に、複数個体における個体間相互作用の行動に対する影響の定量化という普遍性の高い側面の探求を行っていく予定である。

キンカチョウさえずり識別メカニズムの神経回路レベルでの 定量モデル構築

岡浩太郎、藤村彬、萩原将文*

慶應義塾大学理工学部生命情報学科、情報工学科*

〒223-8522 横浜市港北区日吉3-14-1

e-mail: oka@bio.keio.ac.jp

要旨 メスキカチョウ脳内でどのように異種さえずりが神経細胞興奮パターンとして表現されているかを明らかにするため、Arc 遺伝子の発現パターン解析をした。異なるさえずりはオーバーラップする細胞ポピュレーションとして CMM および HF 領域にコーディングされていることを明らかにした。このことは脳内情報表現のモデル作りに役立つ。

1. はじめに

キンカチョウはさえずり (Song) によってコミュニケーションを行う。オストリのさえずりは多様であり、メストリはこのさえずりから繁殖相手を選択することが知られている。そのためメストリの脳内でどのようにオストリの歌を情報処理しているのかについて知ることは重要であるが、そのような研究は従来あまり行われていない。

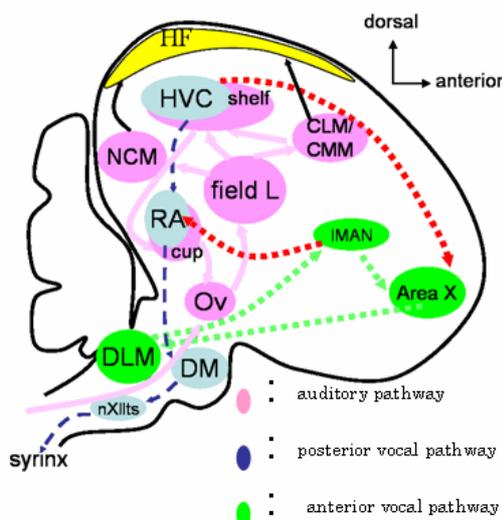


Fig.1 キンカチョウ脳内の神経回路

歌を聴くための経路と歌をさえずるための経路が明らかにされてきている。

一方オストリがどのように音声を生成し、最終的に自分の歌を獲得するのかについては、解剖学的、電気生理学的、分子生物学的方法を利用して解析が進められており、脳内部位の関係がわかってきている (Fig.1) [1]。その結果、歌を憶えるために用いられている神経系路と歌を実際にさえずるための2つの経路がオストリの脳内に存在することが明らかにされてきた。また最近ではこの歌学習について神経回路の解剖学的な知見と電気生理学的な知見を交えた神経回路モデルが提案されてきている (Fig.2) [2, 3]。

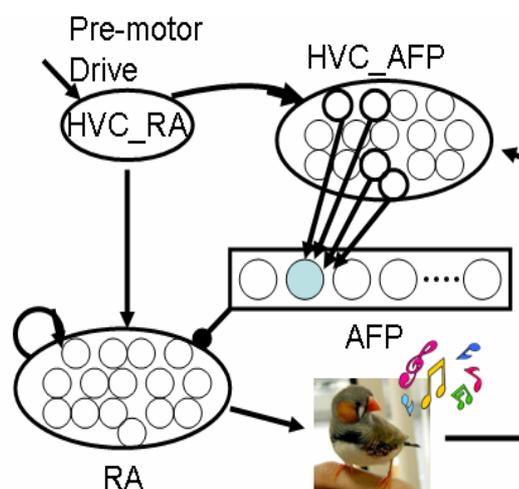


Fig.2 音声生成のための神経回路モデル

さえずりは複数の神経細胞ポピュレーションとして脳内に情報表現されており、複数の神経細胞が協調的に発火することにより、さえずりは生成される。また自分のさえずりは、聴覚系を介してHVCにフィードバックされ、HVCでは細かなチューニングが行われる。HVC: Hyperstiatum ventrale, pars cauda; RA: Robust nucleus of the acropallium; AFP: Anterior forebrain pathway

このモデルにおいては、トリ歌の構造と神経細胞との関係が仮定されており、歌を構成する音素(note)に対応する神経細胞が神経細胞ポピュレーションとして選択されるものと考えられている。そのような神経細胞のポピュレーションは HVC と呼ばれる脳部位に存在するとされている。オストリは自らのさえずりを、聴覚系を介したフィードバックシグナルとして HVC 神経細胞の発火をチューニングし、最終的に個体固有のさえずりを獲得しているものと考えられている。それではメストリの脳内ではどのようにオストリの音声进行を識別し、認識しているのだろうか？

そこでメストリの音声识别を行う神経回路とその情報表現の調査を行うこととした。まず脳のどの部位が音声识别に利用されているのかを明らかにしようと考へた。そのためには、異なる複数のさえずりがどこで、どのような神経細胞を利用して情報処理されているのかを明らかにする必要がある。ある程度応答する脳部位がわかれば電気生理学的な解析方法が利用できるものの、現在そのような知見はない。そこで catFISH (cellular compartment analysis of temporal activity by fluorescence in situ hybridization) 法[4, 5]を利用してさえずり识别部位を解析することを試みた。

2. catFISH 法

最近 *Arc* (activity-regulated cytoskeleton-associated protein, または *arg3.1*) という最初期遺伝子 (IEGs) がキンカチヨウやカナリアの聴覚回路において発現していることがわかってきた。*Arc* は effector IEGs と呼ばれるものの 1 種であり、effector IEGs は細胞の構造や成長などに直接関わっている。

Arc の特徴的な点は、その mRNA の細胞内局在が時間依存的であるということである。刺激を与えると一過的に核内で転写が起こり、核外へと移行し、最終的には刺激が伝わってきたポストシナプスまで移行して、そこで局所翻訳される。*Arc* タンパク質の機能はまだ解明されていないが、アクチン結合タンパク質であることから、シナプス後部の形態変化を介して、シナプス可塑性に関与している可能性がある。*Arc* を用いたニューロンの活性を調べる方法として catFISH 法 (Fig.3) が提案されている。

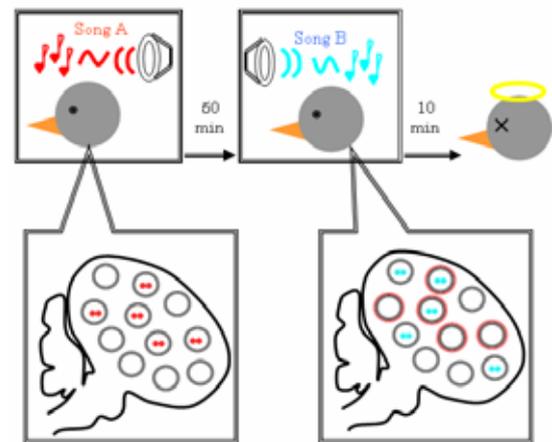


Fig.3 catFISH 法による神経細胞応答

catFISH 法の概要を示す。Song A を聞いた直後には、それに応答した神経細胞の核内転写翻訳点においてシグナルが検出される。それから 50 分ほどの間に、mRNA は核外に移行する。その後 Song B の刺激により再び応答した細胞で転写翻訳点でシグナル検出が見られる。Song B の直後に脳切片を調べると、応答しない細胞 (シグナルなし)、Song A のみに応答した細胞 (細胞質にシグナルが見られる)、Song B に応答した細胞 (核のみにシグナルが見られる)、Song A と B の両方に応答した細胞 (核と細胞質の双方にシグナルがある) に分類することができる。

この方法を用いると、単一細胞レベルで 2 種類の異なる刺激に対応するニューロンの応答を調べることが可能となる。これは前述した *Arc* mRNA が時間依存的に細胞内を移動するという性質を利用する。1 つ目の刺激を与え、しばらくしてから 2 つ目の刺激を与えると、1 つ目の刺激で転写された *Arc* mRNA は核外に存在し、2 つ目の刺激で転写された mRNA は核内の転写サイトに存在することになる。この mRNA の局在により 2 種類の刺激それぞれに反応したニューロンを識別することができ、ひいてはニューロンの刺激に対応した活性マップを作ることができる。

本年度はキンカチヨウ脳よりこの *Arc* 遺伝子に対する mRNA プローブを作製し、異なる 2 種類のさえずりをメスキカチヨウに聴かせた際の神経応答マップの作成を試みた。

3. 実験方法

(1) *Arc* mRNA プローブの作製

当研究室で作成したキンカチヨウ(メス)の脳の cDNA

ライブラリーより、*Arc* 遺伝子の部分配列の単離を行った。*Arc* の部分配列 (ACCESSION No. AY792623) から NCBI の ORF Finder を用いて ORF 配列を決め、プライマー設計ソフト Primer3 を利用して *Arc* の部分配列から約 400bp の長さの配列を単離するためのプライマーを設計した。これらのプライマーを用いて 2 段階の PCR により *Arc* の部分配列を増幅した。

FISH 用のプローブを作るために、制限酵素サイト付き *Arc* の DNA を制限酵素でカットし、プラスミド (pBluescript SK+) に組み込み、これを大腸菌 (Competent Cell TOYOBO) に取り込ませて培養した。その後プラスミドを QuickGENE Plasmid kit S により抽出した。制限酵素でカット後、T3/T7 プライマーを用いて DIG (Digoxigenin) を付加した *Arc* のアンチセンス鎖およびセンス鎖を作成した。このプローブを用いて *in situ* ハイブリダイゼーションを 10~12 μm の薄切片にしたメスキカチヨウメス脳に対して行った。

(2) さえずり認識実験

キンカチヨウは実験前日から 1 羽だけ防音箱に入れておき、少なくとも 12 時間以上は外部環境から隔離した。聴覚刺激を提示後、適切な時間を置いてから断頭し、脳を取り出した。取り出した脳を Tissue-tek で包含した状態で急速冷凍し、-80 で保存した。脳はクリオスタットで傍矢状に 10~12 μm の厚さに切ってスライドガラスに貼り付け、使用するまで -80 で保存後、*Arc* catFISH を行った。

4. 結果

(1) *Arc* mRNA の細胞内移動の可視化

メスキカチヨウにオスのさえずりを聴かせてから 10 分、30 分および 60 分後に FISH を行うと、トリの聴覚回路の一部である Caudal medial mesopallium (CMM) において、*Arc* mRNA が時間依存的に核内から核外へと移行するのが確認できた (Fig. 4)。CMM はキンカチヨウ聴覚野の一つであり、一般にはトリのさえずりに選択的に応答する細胞が存在する部位として従来知られている [6]。

このように細胞内を *Arc* mRNA が移行することが確認できたことは、キンカチヨウ脳標本について、異なる 2 種類の歌に応答する神経細胞がピュレーションを可視化することができる可能性を示している。また異なる音声刺激を 60 分程度の時間差でメスキカチヨウに聞かせ

ることが必要であることがわかった。

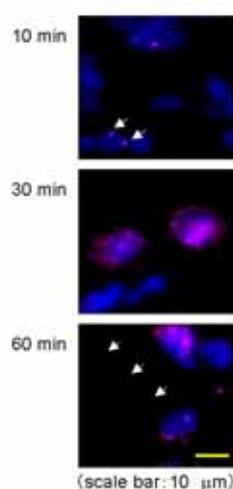


Fig4 細胞内を移動する *Arc* mRNA

刺激から時間が経過するにつれて、核内の転写開始点 (矢印) から細胞質、細胞体外 (矢頭) へ移動する。

(2) 脳内での応答部位の差異

Hyperpallium, Brain Stem, Cerebellum, hippocampal formation (HF), caudal medial nidopallium (NCM) の 5 カ所の *Arc* の発現率を調べた結果、脳の部位によって *Arc* の発現率が大きく異なることがわかった (Fig. 5, 6)

Brain Stem と Cerebellum では *Arc* のシグナルは全く観察できなかった。さえずりを自ら生成するような課題を与えていないため、これらの部位で神経応答が観察されなかったのは妥当であるが、従来聴覚系とは関係しないと考えられていた HF で神経応答が観察されたことは興味深い。

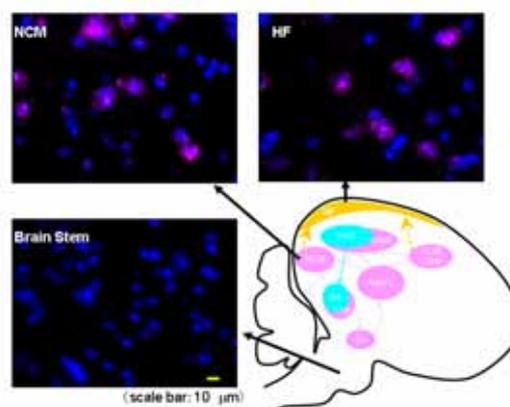


Fig 5 脳内での *Arc* mRNA 発現部位

さえずりを聴かせた後のメスキカチヨウ脳内での *Arc* の発現は、脳内の場所により異なっていた。NCM の他に、従来音声との関連が示されていなかった HF で細胞応答が検出された。

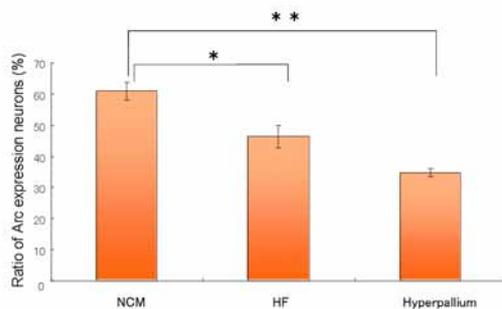


Fig.6 Arc mRNA 発現細胞数の比較

Arc 発現が確認された部位でもその発現量は異なり、特に NCM で多くの応答が観察された。

(3) 異なるさえずりに対する応答

CMM と HF において 2 種類のさえずりを聞かせた場合の神経細胞の応答を調べた (Table 1)。

Table 1 異種さえずりに対する細胞応答

Combination of Songs	Brain Region	No. of Arc expression Cells (): %			
		cyto	nucle & cyto	nucleus	Total
(A→B)	CMM	27 (26)	59 (56)	19 (18)	105
(A→B)		22 (24)	54 (58)	17 (18)	93
(A→A)		18 (16)	83 (73)	12 (11)	113
(A→B)	HF	17 (18)	56 (60)	20 (22)	93
(A→B)		16 (19)	51 (60)	18 (21)	85
(A→A)		10 (16)	45 (73)	7 (11)	62

この結果から CMM と HF には異なるさえずりに応答する細胞ポピュレーションが存在することがわかった。これらの細胞ポピュレーションは一部オーバーラップしながらさえずりをコーディングしているものと考えられる。

5. 考察

本研究では、メスキカチヨウ脳内において異なるさえずり刺激に対する細胞ポピュレーションを可視化する方法として、Arc mRNA の発現パターンを catFISH 法を利用して解析した。その結果、刺激開始から 60 分ほどの間に、Arc mRNA は核内の転写開始点から細胞質、さらには細胞の末梢部位へ移行することがわかった。その

ため 2 つのさえずり刺激を与える感覚をおおよそ 60 分離して与えれば、それぞれに対応した神経細胞応答を仕分けすることができるものと考えた。

またこの細胞応答は部位ごとに異なり、さえずりとそれ以外の音を仕分けしていると考えられている CMM で顕著な応答を観察することができた。また従来聴覚神経活動との関係が指摘されていない海馬領域でも応答が観察され、さらにこれら 2 つの領域で応答した神経細胞の割合は一致した。これらのことは CMM から HF へ神経投射の可能性を示している。この海馬領域での応答から、ラットの場所細胞 (place cell) との関係や、また昆虫におけるキノコ体での役割等と関連づけて今後議論ができるものと期待される。

またさえずりを認識する神経細胞が、その個々の歌の特徴を反映するような神経細胞ポピュレーションとして分散表現されている可能性が示された。このことは、今後神経細胞の定量的モデルを構築する際の指針となる。

6. 結論

メスキカチヨウ脳内で、異なる歌を細胞ポピュレーションとしてコーディングしている複数の領野の存在を示し、またさえずり識別に海馬域が関与している可能性を示した。

参考文献

- [1] Behavioral Neurobiology of birdsong, Annals of The New York Academy of Sciences, vol. 1016, 2004.
- [2] TD. Troyer and A. Doupe, An associational model of birdsong sensorimotor learning I. Efference copy and the learning of song syllables, *J Neurophysiol* 84: 1204-1223, 2000.
- [3] TD. Troyer and A. Doupe, An associational model of birdsong sensorimotor learning II. Temporal Hierarchies and the Learning of Song Sequence, *J Neurophysiol* 84: 1224-1239, 2000.
- [4] JF. Guzowski, BL. McNaughton, CA. Barnes and PF. Worley, Environmental-specific expression of the immediate-early gene Arc in hippocampal neuronal ensembles, *Nature Neurosci.* 2, 1120-1124, 1999.
- [5] Z. Zou and LB. Buck, Combinatorial Effects of Odorant Mixes in Olfactory Cortex, *Science*, 311, 1477-1481, 2006.
- [6] TQ. Genter and D. Margoliash, Neuronal populations and single cells representing learned auditory objects, *Nature*, 424, 669-674, 2003.

他者理解と適応的運動の社会神経科学的メカニズムの解明—特に他者の視線の理解について

加藤元一郎 1、前田貴記 1、林海香 1、大武美保子 2

1 慶應義塾大学医学部精神神経科
2 東京大学 人工物工学研究センター

はじめに

他者知覚は、社会的信号の認知の最も重要な領域である。他者の顔については、個人の弁別や同定、表情の認知、そして視線方向の検出が重要であり、また他者の動きについては、人は動きから情動的な信号を得るだけでなく、それに対して意図や志向性(intentionality)があることを推測する。社会的な信号の知覚、認知、判断、推論に関与する脳領域としては、紡錘状回、扁桃体、上側頭回・溝領域、前頭葉外側部および内側部、そして、前頭葉眼窩野が重要である。

ここでは、他者の視線の認知ないしは理解に関する3つの研究を報告する。視線認知に重要な脳部位は、まず上側頭溝領域(superior temporal sulcus region, STS)、そして扁桃体である。我々は、この人における視線認知の障害を、選択的なSTS限局損傷例、限局性扁桃体例、および統合失調症において調査した。用いた神経心理学的検査は、Poaner(1980)により開発され、Friesenら(1998)によって改変された視線 / 矢印方向による注意転導実験である^{1,2)}。

上側頭溝領域(superior temporal sulcus region, STS)は、視線の向きや動き、言語的・非言語的な口の動き、手の動き、手話やジェスチャー、個体の体の動きなどに対応して活動する。いわゆる、生物学的な動き(biological motion)の認知に関与している。紡錘状回と同様に視覚野から入力を受けながらも、紡錘状回よりも背側、すなわち頭頂葉寄りに位置するに上側頭溝領域に関する研究は、1980年代におけるサルを用いた Perrett らの膨大な研究によって開始された。彼らは、サルの上側頭溝領域に存在する多くの神経細胞が、動物の体・頭部・視線の特定の方向に特異的に興奮することを、単一神経細胞研究の手法で示した。すなわち、サルなどの動物において、上側頭溝領域には、視線や頭・体の向きに特異的に反応する神経細胞が密集している。また、この研究に基づいたサルの両側上側頭溝領域の損傷研究では、損傷後に視線方向判断能力の低下が認められている。また、1990年代後半からは機能画像を応用することにより、人における上側頭溝領域の機能が詳細に検討され、サル研究の結果に矛盾しない、多彩な認知機能を担っていることが明らかにされている。すなわち、ヒトにおいて、視線の向きや動き、言語的・非言語的な口の動き、手の動き、手話やジェスチャー、体の動きなどの生物学的動きの刺激呈示を受けると STS が特異的に活動することが、fMRI、PET、ERP などの様々な脳活研究において示されるようになった。上側頭溝領域は生物学的な動き、なかでも社会的に価値のある動きに関する情報を処理していると考えられる。

生物学的な動きからの情報を基にして、我々はその動きに情動的な意味や意図・志向性を与えるのであろう。社会的認知の面から見ると、対面しているものがどこを見てどんな動作をしているのか(自分に対して攻撃的な姿勢、すなわちにらみつけて牙をむき出しているのか、それとも協調的であるか、つまり横たわって目を閉じて眠っているのか)を把握する情報の分析を可能にしていると考えられる。

顔の認知の領域に限れば、上側頭溝領域は、紡錘状回と異なり、その動的な側面、すなわち表情、視線のシフト、口の運動についての情報に関与している。また、上側頭溝領域は、形態そのものとその運動に関する情報を統合する領域であるという報告もあり、この見方では、紡錘状回と上側頭溝領域は、顔に関する異なった側面の情報の処理を担当する相互に連結されたシステムを構成しているとも考えられる。

一方、周知のごとく、紡錘状回外側部の損傷例では、熟知相貌の認知障害である相貌失認が出現する。すなわち、紡錘状回は、顔に関する構造的で静的な特徴の処理に関与する。他者の顔を見た場合、その形態的認知と平行に表情の認知が行われる。特に恐怖表情には扁桃体の活動が重要と言われる。この活動は、迅速かつ自動的で、前意識的・前注意段階で行われる。扁桃体は、外的刺激をいち早く察知し、その価値をおおまかに快・不快レベルで判断し、不快刺激であればしかるべき逃避/闘争反応を起こすという社会的機能を持っている。

上側頭溝領域(STS)と視線認知

他者の視線を見た時、ヒトは以下の2つの処理を行うと考えられる。一つは、他者はどこを、なにを見ているかという処理である。「どこ(何を)を見ている? 私を見ている? 別のところ? 壁の絵を見ている?」という認知であり、自分を含めた場所や物への空間性注意と強い関連をもった処理である。もう一つは、視線の社会的な意味を解釈する、すなわち、他人のこころの状態を推測するという処理である。「なぜ私をみている?」「怒っている? 好意的?」という認知であり、いわゆるメンタライジング(mentalizing)と関連をもった処理である。この2つの意味で、視線の認知は、他者理解の基礎になっていると考えられる。乳児はすでに他者の目に強く惹きつけられ、追視行動を示す。次第に、他者が視線を向けている先にその人の興味対象があることを理解できるようになり、注意の共有(shared attention)が可能となる。そして、このような基本的な他者認知から、他者の心の推測、共感などのより高次の社会性認知が発展するものと考えられている。実際、乳児期より目に興味を示さない自閉症

児は、それ以降の社会的獲得にも失敗する。近年この疾患群において、上側頭溝領域の形態異常や機能障害が報告されている。これらの報告は、上側頭溝領域が視線認知に大きく関与している可能性、またその視線認知がより高次の社会的認知の基盤となっている可能性を強固に示唆している。

1 症例

発症時 54 歳、右利き女性。頭痛、嘔気、軽度左麻痺、軽度意識混濁で発症し、救急搬送される。頭部CT上、右側頭葉に出血巣を認め、同日血腫除去術を施行された。術後の経過は良好であったが、「左側が見えにくい」という訴えが存在し、視野検査にて左同名半盲を認め、左の半側無視も強く疑われた。受傷後 2-4 ヶ月の間に第 1 回目の神経心理学的検査を施行した。この時には、左半側空間無視、それに伴う動作性IQの低下、視覚性記憶障害などが認められたが、その他の知能および記憶検査の成績は良好に保たれていた。1 年後の再検査では、左半側空間無視は認められず、動作性IQおよび視覚性記憶にも改善を認めた。この時期の神経心理学検査の成績を表1に示す。また、Fig.1 に受傷 2 年後の脳MRIを示す。右上側頭溝領域全域に限局した損傷が描出された。このような限局病変は、動静脈奇形に伴う脳出血に因るものであることが、その後の検査により明らかにされた。また、右側頭葉内側部の中等度萎縮、右側脳室の軽度拡大を認めた。この症例の臨床に際立った特徴は、視線をなかなか合わさないことであった³⁾。

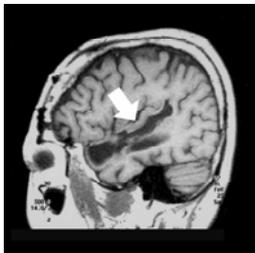


Fig.1. MRI scan of M.J.'s lesion. A rare lesion almost completely circumscribed to the entire right STG, which is indicated by the arrow, is shown in a sagittal slice.

2 方法

実験は、Friesen ら(1998)の視線 / 矢印方向による注意転導実験に従って行われた。すなわち、PC 上に、Cue 画面として、その中央に右あるいは左向きの①矢印、②だ円の目を呈示し。その後、Target 画面として、cue と同じ刺激に加え、cue の右あるいは左に target となる×印を呈示した。Cue で示された方向と target が出現する方向が一致する確率、一致しない確率は同率とした。被験者は注視点を保ちつつ、×印を検出したらボタンを押すことを求められ、Target 画面呈示からのボタン押しまでの反応時間が測定された (Fig. 2)。健常者においては、cue が注意を転導する方向に target が出現する施行、すなわち cue-target 一致条件において、cue となる矢印や視線の方向に注意がひきつ

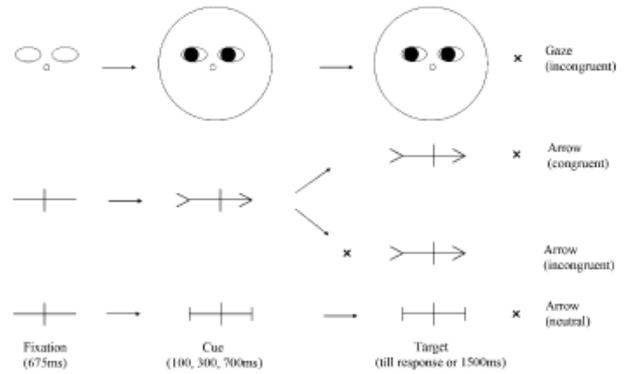


Fig.2. Illustration of the trial sequence in the experiment. A fixation display was presented for 675 ms, followed by a cue display which was either gaze or arrow direction. The cue was displayed for either 100, 300, or 700 ms, then a target was presented, either to the right or left of the cue, and irrespective of cue direction.

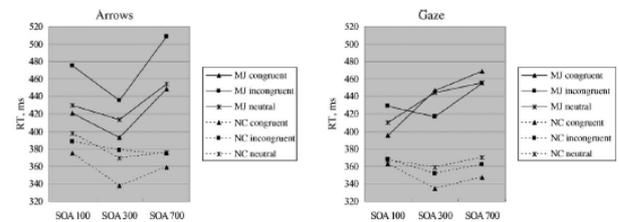


Fig.3. Results of the experiment. The mean RTs of M.J. (line) and normal controls (NC; dotted lines) for each cue type, as a function of cue-target congruency and SOA length. (Note that the results for M.J. include right target trials only.)

けられ、反応時間が短い(反応が速い)のに対し、不一致施行では遅くなった。健常例においては、矢印(→)も視線も同様の効果を示した⁴⁾。しかし、右側頭回損傷を有する本例においては、矢印方向には健常者と同様に注意がひきつけられるのに対し、視線方向によるcue-target一致条件では反応時間の短縮が全くみとめられず、視線方向には全く注意が引き付けられなかった (Fig.3)。

すなわち、右上側頭葉回限局損傷例では、視線方向による判断障害が出現すると同時に、視線の向きが空間性注意に与える影響が見られなかった。すなわち、右上側頭葉回損傷により注意の共有の起源に強く関連している機能が障害されること、言い換えれば、上側頭溝領域が、shared attention という社会的認知の起源ともいえる機能に深く関与していることが示唆される。なお、繰り返しになるが、本例では、単なる矢印(→)に対する注意転導反応が保たれ、また視線認知検査において眼に似た図形(四角い眼)における向きの判断は保たれていた。この事は、視線判断は単純なパターン認識ではなく、視線という生物学的な認知カテゴリーが存在し、この機能が上側頭溝領域と深い関連を持っていることを示唆している。

以上、上側頭溝領域の活動およびその損傷と視線認知との関連について述べた。重要なことは、本例においては、視線認知障害が、視線を合わさないという症候や他者の注意への反応の異常という社会的行動の変化に反映されていたことである。これは、視線認知が、より高次の社会的認知の基盤になっているとする仮説を支持す

るものであると考えられた。

さらに、上側頭溝領域の活動は、視線以外の他者の身体的動きとその模倣(imitation)にも関連している。すなわち、上側頭溝領域で処理された視覚的な動きについての情報は、運動感覚性情報をコードしている頭頂葉後部領域に送られ、さらに前頭葉外側部(前運動野)のミラーニューロンシステムに送られる。前頭葉は運動の目標をコードしている。そして、前頭葉そして頭頂葉の運動実行系からの再求心性(遠心性)コピーは、上側頭溝領域に送られる。そして、上側頭溝領域において、最初に観察され処理された動きないしは行為の視覚的記述と計画された模倣行為から予想される感覚性帰結との照合が行われ、うまく適合していたら、その後模倣が開始されるという仮説がある。ミラーニューロンとは、自らの行為の実行間にも他者の行為の観察間にも活動する神経システムであり、主に前運動野と頭頂葉下部が活動する。ミラーニューロンは、物品使用などの目的をもった他者の行動を観察している時のみ反応し、また生物学的な動きに対して活動が大きいと言われている。今後、模倣と上側頭溝領域の活動の関連についての研究が望まれる。

扁桃体と視線認知

扁桃体が視線認知に関与していること⁶⁾は、サルの扁桃体神経細胞が視線方向に鋭敏に反応すること、ヒトの損傷例で視線認知障害の報告があること、機能画像において恐怖を示す目に対して扁桃体が賦活されることなどから指摘されている⁶⁾。また、非常に興味深いことに、両側扁桃体損傷例において他者の顔を眺める時に目領域を注視しないことが報告されている⁷⁾。このことより扁桃体は視線認知以前に、視線など重要な情報源を検出しそこに注意を向ける機能を担っている可能性が示唆される。そこで扁桃体損傷例において、視線および矢印方向に誘発される注意転導が障害されているかどうかを検査した⁸⁾。

対象は片側扁桃体に限局損傷を持つ5症例と健常例 12 例である。これらの扁桃体損傷のケースのMRI画像を、Fig.4 に示す。実験は、STS のケースにおける方法と同様である。健常群では従来の報告と同様、全条件において cue-target 一致施行の RT が不一致施行の RT より有意に短かった(矢印効果、視線効果を認めた)。一方、扁桃体損傷群においては、有意な矢印効果は認められたが、一方、視線効果を認めなかった(Fig.5)。

視線や矢印が指し示す方向に重要な情報があることは度重なる学習から獲得されており、それを手がかりに注意が有効に転導させられていることが健常者の結果より示された。一方、扁桃体損傷例では、視線が注意転導の手がかりとならないことが今回の結果から推測された。扁桃体は、情動的刺激というよりむしろ社会的に有意な刺激を検出し、その情報を読み取り、さらに注意を誘導することにより、情報を自らの行動に生かしていく機能を担っていると考えられた。扁桃体は、STSと同様に、生物学的に意味のある刺激を検出する機能を有していると考えられた。すなわち、扁桃体とSTSは、相互に神経連絡を有し、視線など

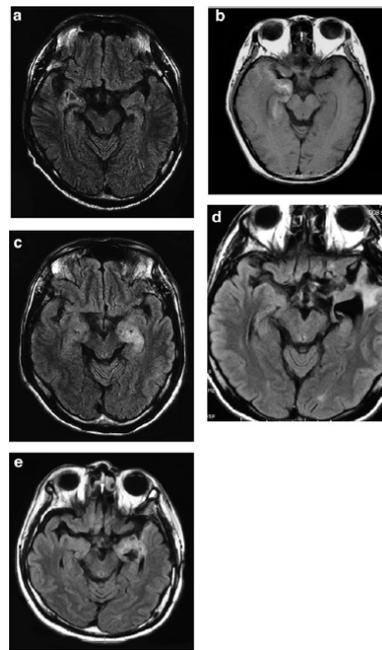


Fig.4. MRI of 1-5 (a-e, respectively), each depicting a lesion in the unilateral (case 1 and 2, right; case 3-5, left) amygdale.

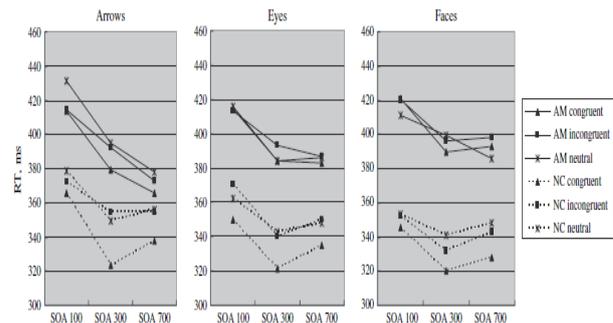


Fig.5. Results of the experiment. The mean RTs of the amygdale group (AM, lines) and normal controls (NC, dotted lines) for each cue type, as a function of cue target congruency and SOA length.

の社会的に有意な刺激を協調して検出・分析していると考えられた。この中で、扁桃体は、特に非常に迅速で自動的であるがやや大まかな刺激の検出に、一方、STSは、扁桃体で処理を受けた刺激のより精緻な処理に関与していることが示唆される(Fig.6,7)

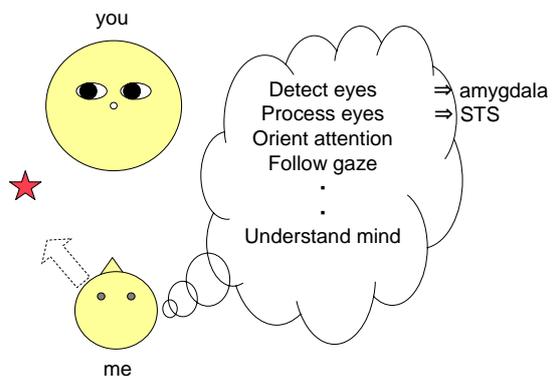


Fig.6.

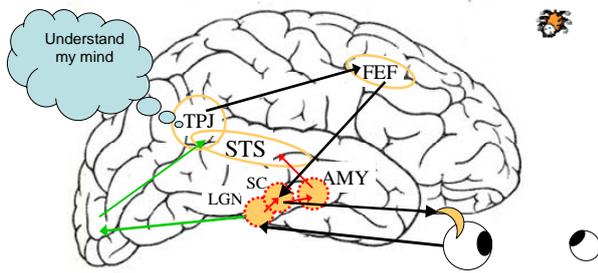


Fig.7.

統合失調症と視線

統合失調症では、その慢性期に社会的な引きこもりが生じる。この時期の臨床的な特徴の一つに、他者との対人関係上の障害が存在し、視線への感度の低下が想定される(逆に、急性期である幻覚妄想状態の場合は、他者の視線に対して感度が上昇しているという仮説もある)。我々は、22例の慢性期統合失調症に対して、上述の実験を試みた。その結果、統合失調所では、視線による注意の転導が低下していることが確認された。近年の神経画像学的研究では、統合失調症におけるSTSの形態異常を示唆しているものがある。以上の結果からは、統合失調症における視線感度の低下が、その社会的障害を説明する一つの要因である可能性を示唆している⁹⁾。

今後の課題

本年は、視線による注意転導課題を用いて、他者視線の理解の神経基盤とそのメカニズムを探った。今後は、視線認知の認知モデルを構成し、また、視線・意図認知の計算論的シミュレーションに関する共同研究を行う予定である。また我々は、現在、sense of agencyに関する検討を、行為とその帰結の時間的関連ないしはバイディングについて課題を用い、健常例と統合失調症を対象として施行し、この行動実験の結果を説明できる計算論的シミュレーションを試みている¹⁰⁾。これらの研究は、人・ロボット間の「感情に優しいインターフェイス」の考案やデザインに寄与する可能性があると思われる。

文献

- 1) Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32(1), 3-25.
- 2) Friesen, C. K., & Kingstone, A. (1998). The eyes have it! Reflexive orienting is triggered by non-predictive gaze. *Psychonomic Bulletin Review*, 5(3), 490-495.

3) Tomoko Akiyama, Motoichiro Kato, Taro Muramatsu, Fumie Saito, Ryoko Nakachi, Haruo Kashima: A deficit in discriminating gaze direction in a case with right superior temporal gyrus lesion. *Neuropsychologia* 44:161-170, 2006

4) Tomoko Akiyama, Motoichiro Kato, Taro Muramatsu, Fumie Saito, Satoshi Umeda, Haruo Kashima: Gaze but not arrows - a dissociative impairment after right superior temporal gyrus damage. *Neuropsychologia* 44(10):1804-1810, 2006

5) Adolphs R, Tranel D, Damasio AR: The human amygdala in social judgment. *Nature*. 393:470-474.1998

6) Whalen PJ, Rauch SL, Etkoff NL, McInerney SC, Lee MB, Jenike MA. 1998. Masked presentations of emotional facial expressions modulate amygdala activity without explicit knowledge. *J Neurosci*. 18:411-418, 1998

7) Adolphs R, Gosselin F, Buchanan TW, Tranel D, Schyns P, Damasio AR: A mechanism for impaired fear recognition after amygdala damage. *Nature*. 433:68-72, 2005

8) Tomoko Akiyama, Motoichiro Kato, Taro Muramatsu, Satoshi Umeda, Fumie Saito, Haruo Kashima: Unilateral amygdala lesions hamper attentional orienting triggered by gaze direction. *Cerebral Cortex*, 2007 (in press)

9) Tomoko Akiyama, Motoichiro Kato, Taro Muramatsu, Takaki Maeda, Tsunekatsu Hara, Haruo Kashima: Gaze-triggered orienting is reduced in chronic schizophrenia. *Psychiatry Research*, 2007 (in press)

10) 新井航平、大武美保子、川端邦明、池本有助、前田貴記、加藤元一郎、浅間一: 行為の自他帰属性の解明へのフォワードモデルからのアプローチ、計測自動制御学会 第19回自律分散システムシンポジウム資料、2007年1月29,30日、東京工業大学大岡山キャンパス

社会的経験による昆虫本能行動の発達調節とその脳内分子機構

金沢工業大学人間情報システム研究所

長尾 隆司、佐々木 謙、村上 準

1 はじめに

性行動や摂食、闘争、逃避といった行動は、種によって特有の定型的な行動パターンを示し、本能行動として学習に基づく後天的な行動と区別されてきた。本能行動を引き起こすしくみは本能プログラムと呼ばれ、生得的、すなわち動物に生まれつき備わったものと考えられてきた。たとえば、コオロギの鳴く能力は生まれつきのものである。雄は、他の雄の鳴き声を経験しなくても正常に鳴くことができる。Bentley と Hoy¹⁾は、様々な種のコオロギの交雑実験によって、鳴き声のパターンは種特異的であり、鳴くメカニズムは複数の遺伝子によって支配されていることを明らかにした。

しかし、同じ鳴き声でも鳥の場合は話が異なる。多くの種の鳥は、鳴いている雄から隔離して育てられると正常な種固有の鳴き声を出すことができない。他の雄の鳴き声を学習することによって初めて正常に鳴くことができる²⁾。つまり、コオロギは本能プログラムのみによって鳴くことができるのに対し、鳥の場合は、本能プログラムだけでなく経験、すなわち環境情報が不可欠なのである。現在では、多くの脊椎動物において、本能、学習の何れもが行動の発達に関わっていることが明らかになっている。それでは、脊椎動物に比べて神経系が単純な昆虫の場合、経験を必要とせず、本能プログラムのみですべての行動ができあがっているのだろうか。

2 コオロギの性行動

コオロギ、バッタ、キリギリスなどの直翅類昆虫においては、雄は直接精子を雌の体内に送り込むのではなく、精包と呼ばれる精子の詰まった球を雌に渡すことで交尾を完了する。雄は、交尾に至るまでに長短の差はあるが求愛行動を示す。クロコオロギの雄は、交尾相手の雌が近くにいなければ前翅をすり合わせてコーリングソングと呼ばれる発音行動を行う。雌は、このコーリングソングに誘われて雄に近づいていく。

雄は雌の存在に気づくと、ただちに鳴声をコートシ

ップソング(courtship song)と呼ばれる超音波成分からなる特徴的な求愛発音に切り換える。求愛に促されて雌が雄の背後から馬乗りになると、雄は交尾器を結合し精包を雌の生殖口に取り付けて交尾を終える。その後しばらくすると、雄は次の交尾に用いる精包を生殖口に押し出す(精包準備行動)。このようにコオロギの雄の性行動は、求愛発音、交尾、精包準備の3つの定型的な要素の流れとして現れる(図1)。

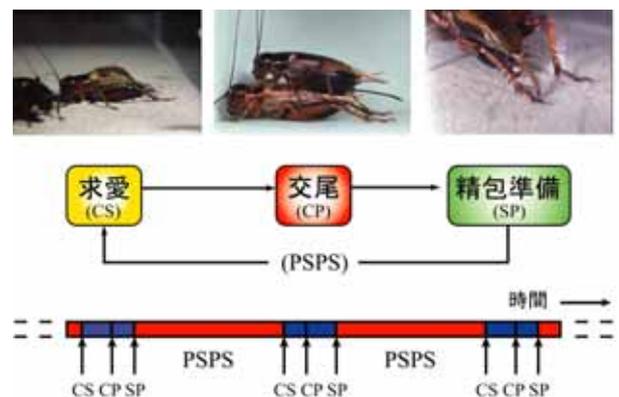


図1 雄コオロギの性行動パターン
精包準備から求愛発音までの期間(PSPS)は、約1時間で一定である。

このような行動要素の一連の流れは決して固定的なものではなく、状況に応じて自在に変化する。雄は他の雄に出会うと必ず闘争行動に入る。雄は性行動の途中であっても他の雄に出会うと直ちに闘争行動に切り換える。その後、雌に出会うと再び求愛発音に入る。しかし、雄は雌に出あえば必ず性行動、すなわち、求愛発音に入るとは限らない。一連の行動実験と神経生化学実験の結果、雄コオロギの性行動の動機づけには、オクトパミンとセロトニンの2つの生体アミンが神経ホルモンとして拮抗的にはたらいっていることが明らかになっている³⁾。

3 コオロギの闘争行動

クロコオロギの雄は、他の雄と出会うと、必ずといってよいほど闘争を行う。雄どうしは出会うと、触角を激

しく打ち震わせあう。その後、しだいに前傾姿勢となり体全体で相手に突っかかりとうする。この最初の出あいで一方が逃げ出し勝敗が決まることも少なくない。しかし、どちらも引かない場合は、いっそう攻撃性が高まり、大顎を開いて相手に体全体で突進するようになる。この時、翅をこすり合わせてアグレッシブソングと呼ばれる闘争歌を発する。さらに闘争が続くと、激しい体当たりが繰り返され、ついには大顎で相手にかみつくようになる。それでも決着がつかなければ、脚が取れたり、クチクラが傷ついて体液が流れたりするような激しい闘争が展開される。

体重と勝敗の関係を調べてみたところ、明らかに重いコオロギほど勝つ傾向にあることがわかった(図2)。複数の雄をケースに入れて観察すると、闘争を繰り返すごとに攻撃的になり勝ち続けるものがある一方で、闘争どころか出あったとたんに逃げ出すものもある。闘争行動を解析するためには、各個体の内部状態をできる限り均一にする必要がある。そこで、生育環境が発育におよぼす影響を一定にし、さらに社会的な環境条件を整えるために、コオロギを集団と単独隔離に分けて飼育することにした。

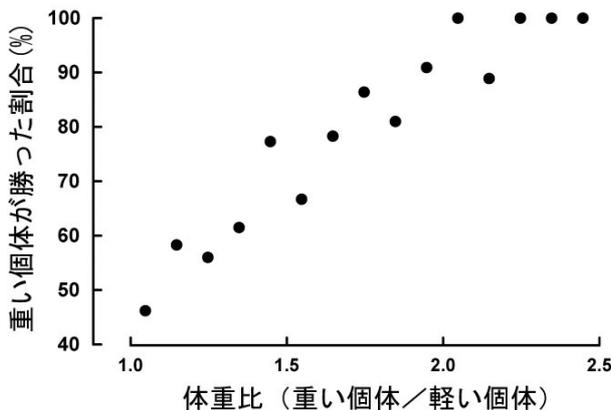


図2 体重差が闘争の勝敗におよぼす影響
横軸は体重比(重い個体 / 軽い個体)、縦軸は重い個体が勝った割合。

4 生育環境が発育におよぼす影響

クオコオロギは飼育環境に応じて顕著なこみあい効果(crowding effect)を示す⁴⁾。集団飼育と単独隔離飼育では、発育状態に明らかな違いが現れた。隔離コオロギは、発育が早く、黒く大きく育つのに対し、集団コオロギは逆に、発育が遅く、体色は薄茶色で、成虫になっても小さかった(図3)。過密になると体重のばらつきも大きくなるが、平均体重は、隔離コオロギの半分程度であった。そこで、集団飼育を飼育密度の高い方から、

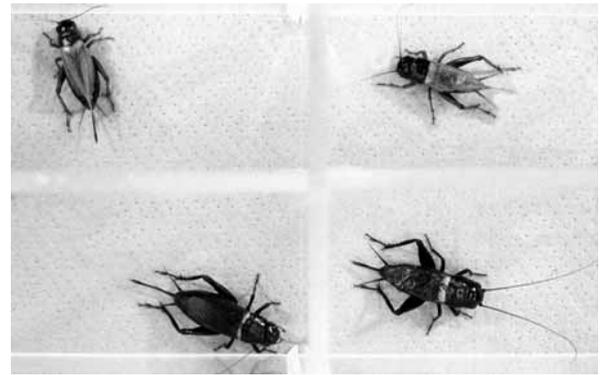


図3 集団コオロギ(上)とインターネットコオロギ(下)。左が雌、右が雄。

Ca、Cb、Ccの3段階に分けた。

隔離は透明なケースと完全な遮光ケースの2種類を用いて行った。透明隔離のコオロギは、触覚のみが遮断されている状態、つまり、見聞きはできるが触ることができないので、インターネットコオロギ(Internet cricket)と命名した。実際に行った飼育方法は、以下の9通りである

集団飼育(Crowded)

Ca : 底面積 = 45 × 70cm に 250 匹

Cb : 24 × 32cm に雄雌 6 匹ずつ

Cc : 17 × 22cm に雄雌 3 匹ずつ

隔離飼育

a.透明隔離(Internet) : 透明ケースで隔離

Int-E : 卵から隔離

Int-3 : 集団飼育の後、3 齢幼虫から隔離

Int-L : 集団飼育の後、最終齢から隔離

b.遮光隔離(Hidden) : 遮光ケースで隔離

Hid-E : 卵から隔離

Hid-3 : 集団飼育の後、3 齢幼虫から隔離

Hid-L : 集団飼育の後、最終齢から隔離

過密状態の集団コオロギ(Ca)は、隔離コオロギはもちろぬ、Cb や Cc の集団コオロギと比べても明らかに小さく、また羽化するまでの期間、つまり、幼虫期間も

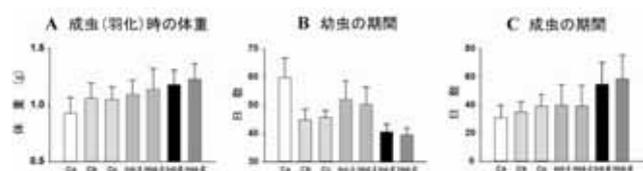


図4 生育環境が発育におよぼす影響
それぞれの生育環境が、成虫時の体重、幼虫期間、成虫期間におよぼす影響を示す。

長かった(図 4)。これに対し、卵からの隔離コオロギ(Int-E、Hid-E)は、もっとも大きく育ち、幼虫期間はもっとも短かった。しかし、成虫期間は、逆に、Int-E や Hid-E が有意に長かった(図 4)。

5 生育環境が本能行動におよぼす影響

5.1 社会的経験と闘争行動

体重差が 100mg 以内の 2 匹を選んで闘争行動を調べた。前述のように闘争の内容は、接触の少ないディスプレイ中心の穏やかなものから、激しい接触をともなって相手を傷つけるものまでさまざまである。そこで、これらを 7 つのレベルに分け、攻撃性の指標とした。

それぞれのグループから選んだコオロギ 2 匹を 3 つに仕切られた底面積 12cm × 36cm のプラスチックケースの両端に入れ、落ち着かせるために 5 分間放置した。その後 2 つの仕切りをはずし 5 分間闘争行動を観察した。図 5 は、勝敗の結果を 5 分間の闘争で見られた最も高い攻撃性のレベルごとにまとめたものである。

集団コオロギどうしの闘争では、短時間で終わる穏やかなものが多いのに対し、隔離コオロギどうしでは、激しい攻撃性を長く保持する個体が多く現れた。隔離コオロギは、集団コオロギに比べて明らかに攻撃性も活動性も高かった。同じように隔離したコオロギでも、隔離の期間が長いものほど高い攻撃性を示した。中でも、透明な飼育ケースで卵から隔離飼育したインターネットコオロギ(Int-E)は、他のコオロギに比べて異常なまでの凶暴性⁵⁾を示した(図 5)。相手が傷ついても攻撃を止めず、死ぬまで攻撃し続けるものもいた。

このように、社会的経験の少ないコオロギは、攻撃的になりやすいことが明らかになった。つまり、コオロ

ギの闘争行動は、全てが遺伝的に決まっているのではなく、生育環境の影響を強く受けるということになる。ただし、これは相手が同じ雄の場合である。それでは、ふれ合いのないまま育った雄は、雌に対してどう振る舞うのだろうか。

5.2 性行動の発達と雌への攻撃

一般的に昆虫が成虫になるというのは、翅が生えること(羽化)を指す。雄の多くは翅を使ってラブソングを奏で、上手に雌を口説いたものが交尾に至り子孫を残すことになる。しかし、コオロギは羽化すると直ちに性行動ができるわけではない。集団のコオロギの場合、羽化してから交尾ができるようになるまでに雄で 3 日、雌では 1 日半が必要である。雄の求愛に対して交尾拒否を示す雌も少なくないが、いくら交尾拒否を繰り返されても集団の雄は決して雌を攻撃しなかった(図 6A)。

それでは、他の雄に対して異常な攻撃性を示すインターネットコオロギの雄は、生まれて初めて出会う雌に対してどう振る舞うのだろうか。羽化したインターネットコオロギの雄に対して、12 時間おきに性的に成熟した集団コオロギの雌を会わせてみた。羽化後 2 日半までは一匹として交尾に成功するものがおらず、6 割以上の雄が雌に対して攻撃を行った(図 6B)。しかも相手が雄の場合同様、高い攻撃性を示してひたすら相手を攻撃し続け、最後には相手を殺してしまうケースが多かった。しかし、羽化後 3 日目以降になると、次第に交尾ができる個体が増えていき、7 日目には全ての個体が交尾に成功した。交尾の成功率に呼応するかのようになり、雌への攻撃は次第に減少していき、羽化後 6 日目には見られなくなった(図 6)。

5.3 社会的経験と本能行動の発達

次に、接触などによる社会的経験を制限するために、触角や肢のふれ合いが可能となるようにコオロギの成長に応じて 3 種類のメッシュサイズの金網ケースを用意した。その中で卵から隔離したコオロギを、金網ケースごと集団コオロギの飼育ケース内に入れた。集団コオロギも隔離コオロギも積極的に金網ケースによじ登ることが多く、両者のふれ合いの頻度は高かった。

羽化した金網隔離コオロギの雄に対して 12 時間おきに性的に成熟した集団コオロギの雌を会わせた。金網隔離コオロギの雄は、羽化後 2 日目から交尾ができるものが現れはじめ、4 日半で全ての個体が交尾できるようになった(図 6A)。性行動の発達は、集団コオロギ、金網隔離コオロギ、インターネットコオロギの

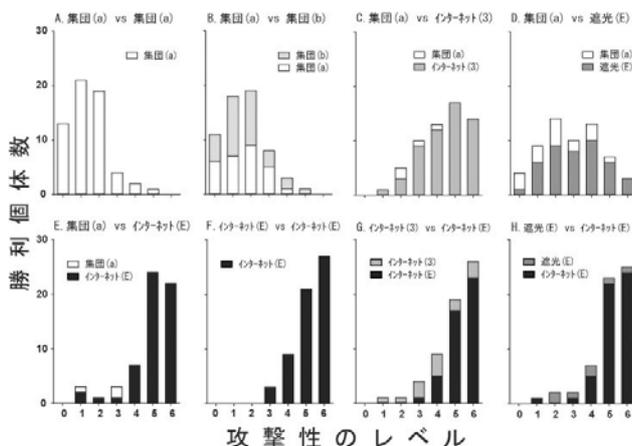


図 5 生育環境が攻撃性におよぼす影響
それぞれの環境下で育てた雄どうしを闘わせた時に勝利個体が示した最も高い攻撃性を示す。

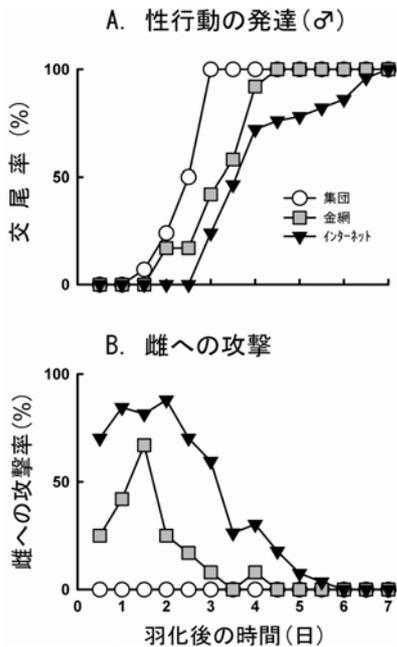


図 6 羽化後の雄の雌に対する行動の変化

順に遅れる結果となった。金網隔離コオロギの雄も雌を攻撃したが攻撃性は低く、羽化後 4 日半以降攻撃はまったく見られなくなった。以上の結果は、生育時の社会的経験の程度が攻撃性や性行動の発達に深く関わっていることを示している。

6 おわりに

社会的環境刺激の遮断(隔離)が動物の行動の発達に影響することは、ラット、マウス、サルなどを用いた実験でよく知られている^{6, 7, 8)}。ラットやマウスを長期間隔離すると活動性が高くなり、攻撃性が増大して仲間を攻撃するようになり、また、異常な性行動が現れる。ラットの場合、マウスに出会わせるとかみ殺す行動(muricide)が現れる。サルでは、ハーロー(H. F. Harlow)らのアカゲザルを用いた一連の厳密な隔離実験が有名である⁹⁾。出生直後から完全に隔離されたサルは、子供のときには無関心や社会的行動の欠如、恐怖や自己に対する攻撃などを示し、大人になると子供に対して攻撃するようになる。このように哺乳動物では、社会的経験の遮断によって、本能行動の発達異常が引き起こされることが多く知られている。

コオロギは社会性昆虫ではないが、すべての動物がそうであるように、限られた餌をめぐる同種の他個体との間で闘争を行い、子孫を残すために同種の異性個体との間で繁殖活動を行う。さらに、配偶者を獲得す

るために同種の同性個体との間でさまざまな生殖上の競争を行っている。このような個体維持と繁殖に関する活動は、必然的に個体間の社会関係の上に成り立つものであり、その個体にとっては、社会関係を形成するまわりの個体も自分を取りまく環境のひとつである。コオロギも、サルやげっ歯類と同様に、長期間の隔離によって攻撃性を増大させたり、性行動の発達が遅れや異常を示すことがわかった。このことは、遺伝的に備わっているはずの本能プログラムが環境要因(社会的経験)によって変容することを示しており、行動が社会的な経験を通して発達するというしくみが、行動の適応性を保証するための基本原理として、高等動物だけでなく広く動物共通に組み込まれていることを意味している。

参考文献

1. Bentley, D.R. and Hoy, R.R.: Genetic control of the neuronal network generating cricket (*Teleogryllus Gryllus*) song patterns, *Anim. Behav.*, 20:478-492 (1972)
2. Konishi, M.: Birdsong: from behavior to neuron, *Ann. Rev. Neurosci.*, 8:125-170 (1985)
3. Nagao T., Tanimura T. and Shimozawa T.: Neurohormonal control of the mating interval in the male cricket, *Gryllus bimaculatus* DeGeer, *J. Comp. Physiol. A* 168:159-164 (1991)
4. Iba, M., Nagao, T. and Urano A.: Effects of population density on growth, behavior and levels of biogenic amines in the cricket, *Gryllus bimaculatus*, *Zool. Sci.*, 12:695-702 (1995)
5. Nagao, T. and Yamamoto, S.: Effects of social experience on aggressiveness and development of the sexual behavior in male crickets, *Comp. Biochem. Physiol.*, 124-A, S57:S38-5 (1999)
6. Garattini, S., Giacalone, E. and Valzelli, L.: Biochemical changes during isolation-induced aggressiveness in mice, in Garattini, S. and Sigg, E.G. (Eds), *Aggressive behavior*, John Wiley & Sons, New York, pp. 179-187 (1969)
7. Valzelli, L. and Garattini, S.: Biochemical and behavioural changes induced by isolation in rats, *Neuropharmacol.*, 11:17-22 (1972)
8. McKinney Jr., W.T.: Primate social isolation, *Arch. Gen. Psychiat.*, 31:422-426 (1974)
9. Harlow H.F. and Harlow M.: Social deprivation in monkeys. *Sci Am.* 207:136-46 (1962)

サルの社会的脳機能と環境情報の相互作用

理化学研究所 藤井 直敬

Abstract

本研究計画は、複数日本サルの社会的適応行動を通じて、それぞれの個体の持つ社会内部での環境に応じた動作選択の仕組みを明らかにし、さらにその動作選択の元となる脳神経細胞機構を明らかにすることを目標としている。本年度は、社会行動課題遂行中の複数日本サルの複数脳領域からの神経細胞活動記録と行動の詳細記録を安定して行える多次元生体情報記録手技の開発を主に行い、同技術を用いた予備実験を開始した。この予備実験の結果から、社会的脳機能解明という本計画の妥当性を確認できた。さらに、実験動物の適応的社会行動選択の様子から、外部のシステムに実験動物の意思を推定させるという工学的アプローチも始めた。

● Introduction

我々ヒトは、言語や思索などの様々な高次認知能力を持ち、通常は全く無意識にそれらの機能を用いて生活している。脳内部の処理プロセスを、意識化された部分と無意識部分とに分類するなら、その殆どが意識にのぼらない無意識な処理機能であるといえる。それらの機能の中には、他の動物種に見られない、高度に発達した言語によるコミュニケーション手段が含まれている。言語は、その多重構造により、非言語性コミュニケーションと比べはるかに複合的な情報を含むことが可能で、その脳内の情報構造化能力ゆえ、ヒトの知性は他動物種と比較し抜き出ている。近年そのようなヒト知性の進化の原因は、複雑な社会構造と、自己の要求とを整合させるために、社会構造を操作する能力、つまり社会脳という能力の獲得にあるのではないかと提唱されている。

そのような、社会脳という機能を科学的に捉える試みは様々な分野で試みられてきたが、視覚や聴覚処理経路のように数値として捉えることの

できないパラメーターを扱う機能である故に、条件設定が難しく、神経科学的なアプローチはほとんどなされていない。一方、認知行動学においては、自然状態での野生動物の集団観察により、ヒトのような構造的言語を持たないサルにおいても、社会脳の存在を反映する同一種個体間の相互関係に依存した、社会的行動の様々なパターンが報告されている。しかしながら野生動物に見られる社会脳の機能が、種を超えるあらゆる環境に適応されるのか、それとも同一種にしか適応されないのかという点は明らかでない。

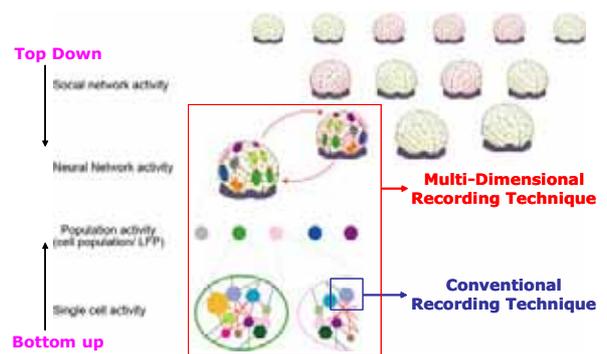


Figure 1 社会は神経細胞ネットワークから始まる多層的ネットワーク構造を持つ

Fig. 1は、ヒトの社会を神経細胞レベルから階層的に模式図にしたものである。社会は多数の脳からなり、一つの脳は他の多くの脳と相互に情報をやり取りし、その間に情報のネットワークを作っている。社会内での情報ネットワーク構造は社会内部での階層的な力関係をも反映しており、単純な水平情報ネットワークではない上下関係を持つ多次元多層構造をもつことが分かる。そのネットワーク構造の階層を一つ降りて一つの脳を見てみると、脳内部も同じように複雑かつ階層的な領野間の情報ネットワーク構造を持つ。さらに一つ下がって単一脳領野を見てみると、内部には

多くの神経細胞がネットワークを作り、各単一領野の持つ機能を実現している。

このような多次元神経ネットワーク構造の中で実現されている社会的脳機能を、脳神経細胞レベルから明らかにしようとするためには、従来の神経生理学的アプローチでは限界がある。なぜなら従来の神経生理学的手法とは、基本的に神経細胞一つの活動と、行動課題で厳密に制御された特定の行動パラメーターとの相関を見ることで、ある領野の脳神経細胞群の機能を明らかにしようとするものであったからだ。つまり、多様かつ多次元のパラメーターが複雑に絡み合い、しかもその構造が時々刻々と変化する社会環境を操作する社会的脳機能を明らかにする為には、観察対象とする記録階層のレンジを、単一神経細胞活動のレベルから少なくとも個体間相互作用が見える範囲まで広げる必要があるからである。

そこで、今回の実験計画では、社会的脳機能を神経細胞レベルから理解するための全く新しい手法を導入し、これを用いて日本サル（日本マカク）の社会的脳機能を明らかにすることを目的とする。すなわち、本実験計画には、多次元生体情報記録手技の開発と、その応用による社会的脳機能解明という二つの異なる内容を含んでいる。以下にその2点の現状と今後解決すべき問題点について記し、より効率よく課題を進める方策について議論する。さらにその成果を元にした新しい発展の可能性と、今後どのような成果が期待されるかについて考察する。

● 多次元生体情報記録手技の開発

現状： 多次元生体情報記録手技は、本研究代表者が開発を行っている全く新しい実験手技である。前述の通り、社会的脳機能の解明は、従来の手法の延長では不可能である。これは具体的には、社会的行動や脳機能が、従来行われていたような一個人の行動や脳活動記録だけでは記述できないこと。また、社会環境構造そのものが常に非定常で予測不可能であり、それゆえ実験環境条件のコントロールが不可能であるからである。

まず、脳活動の記録手法については、複数のサル（サル）の複数の脳領域からの慢性的同時記録を目的とした。

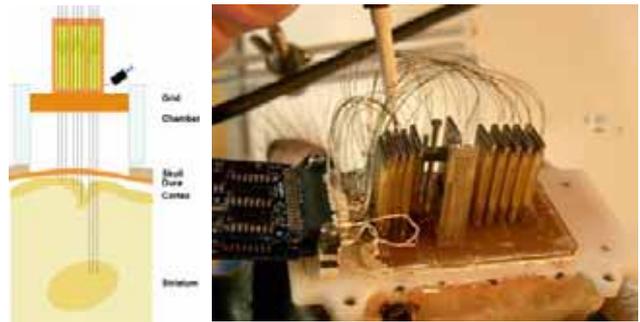


Figure 2 左に慢性多電極記録の模式図、右に実際の様子を示す

Figure 2は、72本のタングステン電極(直径120ミクロン、800–1.2M Ω)を前頭前野、運動前野、一次運動野、頭頂葉、基底核に刺入した様子を示している。各電極はそれぞれが独立に深さを調節できるようにマイクロマニピュレーターに装着してある。実際にこの手法を用いて記録を行ってみると、電極からの神経活動記録はおよそ2–3ヶ月間可能であることが分かった。記録できる神経細胞活動は記録開始から、およそ1–2週間頃より安定し始め、その後徐々に数を増やしていく。最大時で、刺入電極の80%程の電極から神経細胞活動を記録できる。この状態は1ヶ月ほど続き、それ以降徐々に記録できる電極の本数が減少していく。その後、電極は抜去され、再び新しい電極セットが刺入される。

本手法の優れた点は、その信号活動記録の安定度にある。これは従来の手法と比べて全く異なる次元にある。従来の手法では、神経細胞活動中に実験動物が頭部を動かすという事は、それによって神経細胞活動が失われる事が殆どであり、全く考えられなかった。まず神経細胞活動記録には頭部を完全に固定することは必須であり、電極も極めて限られた本数を急性的に刺入することが殆どであった。

しかしながら、今回研究代表者が開発、採用した手法では、これらの制限を全く無くすことに成功した。まず、実験動物の頭部の固定をやめ、自由に動かすことを許した。その際に心配された、神経細胞活動の安定度はほぼ問題ないレベルであった。神経細胞活動は、サルが頭部を動かしても記録期間に失われることは殆ど無いことが確認された。おそらくこの安定度の高さは、慢性的

に電極を留置することで、電極と周辺組織との間の機械的ストレスを最小化できたためだと考えられる。

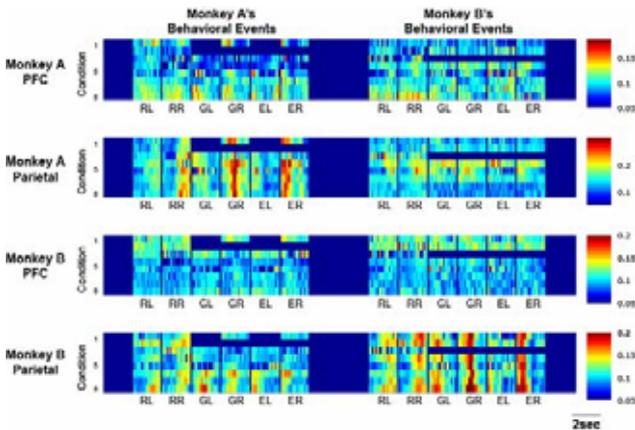


Figure 3 2頭のサル (M1とM2) の前頭前野および頭頂葉からの同時記録結果。

研究代表者は、さらにこの手法を用いて、2頭のサルからの同時記録に成功した。Figure 3は、2頭のサルから実際に同時記録された神経細胞活動の様子を示している。この記録期間中には、どちらのサルも頭部および上肢の動きは制限されておらず、全く自由な行動を行っている。このような行動制限の無い状態での複数サルからの同時記録は世界でも他に例が無いが、今後の社会的行動中の脳活動記録には必須であると考えられる。

一方、行動制限が少ないということは、行動と神経活動の関連付けが難しいということを示している。そのため、本実験計画ではモーションキャプチャ手法を用いて、実験動物の行動を神経細胞活動と同時にかつ詳細に記録することを試みた。モーションキャプチャは、非侵襲的に体に装着したマーカーの3次元位置を記録することができる。このシステムを導入するため、サル専用のモーションキャプチャスーツを特注し、マーカーを上肢および頭部に装着して記録を行った。モーションキャプチャによって記録されたマーカー情報を再構築することで、実際のサルの動きを神経活動記録と同時に再構築ことができ、社会的脳機能の解明に必要とされる基礎技術が確立できた。

問題点: 今回開発した多次元生体情報記録手技は、

現状では様々な改善すべき点が残っている。まず、神経活動記録手法については、電極から記録できる日数に制限があること、また電極の位置を毎回調節する必要があるなど、電極先端と脳局所との生体適合性に改善すべき点があることを示唆している。これは、脳内部では異物である電極に対して免疫反応が生じることに原因があると考えられる。これを改善するには、電極素材や電極の絶縁物質をより生体適合性の高い素材に変えること、電極の太さをより細いものに変更などが考えられる。さらに積極的に免疫反応を抑制するために、電極表面に様々なコーティングを施すことも可能性として考えられる。また現在は神経活動記録には外部とのケーブル接続が必要である。このケーブルは実験動物の行動範囲を制限してしまうことや、別個体によってケーブル破損が起きる可能性も高い。このケーブルによる制限を解消するためには無線による記録システムを導入するという手法も考える必要がある。

● 社会的脳機能の解明

現状: 上記の多次元生体情報記録手技の開発進展に伴い、本年度は社会行動課題遂行中の2個体から神経活動の同時記録を行った。課題は単純な餌とり課題である。2頭のサルに求められているのは、テーブルの上に実験者によって置かれる餌を食べるだけである。餌はテーブル上の様々な場所に置かれ、もしそれぞれのサルがその餌に到達可能であれば、その餌を取ることが出来る。この課題中に、2個体の相対的な位置を3種類用意した。この3種類の相対位置に応じてそれぞれのサルが行う行動の変化を見たものを下図に示す。

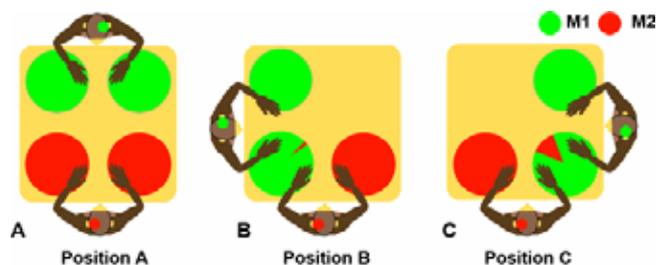


Figure 4 2頭のサルが3つの異なる相対位置に応じて異なる行動を選択する様子。下位のサルは、上位のサルの身体空間では行動を抑制している。

2頭のサルM1とM2は互いに向かい合った状態ではお互いのことを無視し、自分の手の届く範囲の

餌には100%の確率で手を伸ばした。しかしながら、互いの到達範囲が重なる競合空間を持つ Position BおよびCではM2の行動が大きく変化した。すなわち競合空間に置かれた餌に対してM2は手の伸ばす確率は著しく低下し、殆どの試行でM1が餌をとることが分かった。この場合、M1はM2を無視し続けるが、M2は常にM1の行動に注意を払っている様子が観察された。この結果を元に、M1とM2の間には社会的な上下関係が存在し、この上下関係を原因とした社会的な行動抑制がM2に生じているということが示唆された。

一方同時に記録した神経活動を解析してみると、この社会的行動抑制を反映する神経細胞活動が両者の頭頂葉から記録された。

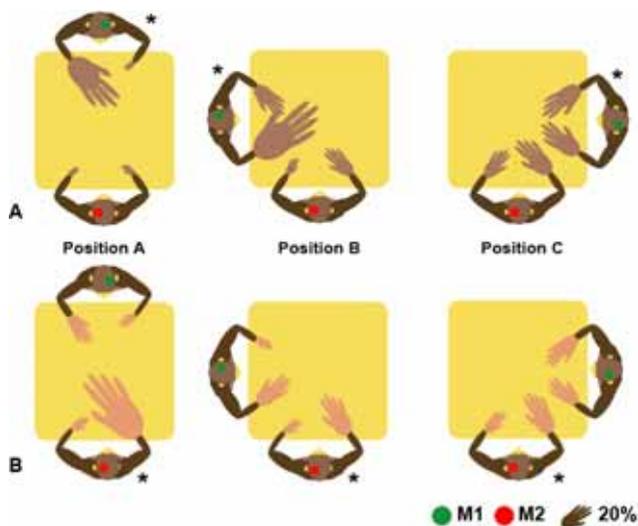


Figure 5 M1およびM2の頭頂葉神経細胞が社会的相互関係や上下関係に応じて、運動に対する反応性を調節している。

Figure 5は、M1およびM2から記録した神経細胞が、それぞれのサルが行う腕の動きに伴って反応を示した割合を示している。M1およびM2の頭頂葉の神経細胞は、Position A、すなわち競合が無い場合は自分の右手にしか反応していない。しかしながら、競合が始まると、自身の右手に対する反応性は低下し、他者の動きに対しての反応が増加してくる。この競合に応じた変化は、客観的に競合空間が生じたことを理由に起きたのではなく、主観的に競合が生じ、それによって行動制限もしくは社会的行動に変化を来したことによって引き起こされたものである可能性が示された。

この予備実験の結果は、他者の存在によって行

動が切り替わり、それと平行して神経細胞活動の特性も切り替わること。またその神経細胞活動の変化が、主観的な社会空間認知に依存することを示した。

問題点： 予備実験の結果、神経細胞活動が予想以上に様々な変数によって影響を受けていることが示された。予備実験の際には、実験者の動きはモニターしなかったが、それに対する反応もあることが分かった。このことより、実験の行われるあらゆる環境変数の記録と解析を行う必要性が示された。

また、眼球運動のモニターは実験動物の空間的注意等と強い関連が見られることから重要であると考えられた。頭部を固定していない状態での眼球運動の記録は大変難しいが、今後の課題としていく必要があるだろう。

● 今後の実験計画

本年度は、社会的脳機能解明のための様々な準備的技術開発と予備実験を中心に行った。今回行った予備実験の結果より、多次元生体情報記録手技が社会的脳機能解明に有効な手法であることが証明された。今後は、この多次元生体情報記録手技をさらに発展させ、より安定した長期間の活動記録を実現したい。また無線式記録システムの導入による、より制限の少ない実験環境の整備を目指す。また、現在の所、サル空間位置は実験者によってコントロールされており、サル自身で動くことは出来ない。今後はこの空間位置の選択もサル自身が行えるように実験環境を改善する予定である。

さらに、今回の予備実験中、将来サルが行おうとする行動の意図が、事前に見せる行動の中にあらかじめ表現されていることが示された。このメッセージは無意識に外部に表出されており、実験者がそれを見ることで簡単にサルの意図を読み取ることが出来た。このデータを元に、外部のシステムがその行動の意図を読み取るという工学的研究を、東京大学、國吉研究室との共同研究として開始している。これは当初の予定に無かった計画であるが、今後の発展が期待される課題であると考えている。

D 班：移動知の共通原理

神戸大学 ○大須賀公一， 東北大学 石黒章夫， 京都高度技術研究所 鄭心知

Abstract: In this note, we consider a basic structure of adaptive mechanism in Mobiligence. Concretely, considering the results of passive dynamic walk, we propose a primitive-template-structure of the adaptive structure. The simplest structure consists of a passive part and a active part. More complicated structure is built by these structures and constructs a multi-layered structure.

1. はじめに

本稿では移動知の適応機構の共通原理について考察する。そのためには、(a)適応機構の枠組み (構造)、(b)適応機構の方策 (アルゴリズム) を考察する必要があるが、今回は第1段階として枠組みについて考察する。

具体的には、受動的動歩行に内在している適応機能[1]をベースに拡大推察することで、適応機構の構造が持つ基本的テンプレートとして『「受動的適応機能」と「能動的適応機能」の二重構造』を想定し、『一般的な適応機構はこのテンプレートが入れ子構造的に構築されている』という仮説を提案する。様々な種における様々なレベルの適応機能は、この構造における「受動的適応機能」の差および入れ子の階数の違いで表現できると推察する。

以下、本稿の構成は次のようになっている。第2章では受動的動歩行が持っている受動的適応機構 (受動的適応機能と受動的キャナライゼーション) についての考察を行う。第3章で、その考え方を核にした移動知の適応機構の基本構造を提案する。第4章でまとめる。

2. 受動的動歩行の適応機能

これまでの筆者等の研究から受動的動歩行については以下のようなことが知られている[1]。Fig.1.

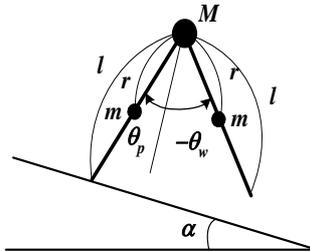


Fig.1 Passive dynamic walker

ただし、各パラメータを以下のように定義する。 M : 腰部質点の質量=10.0[kg], m : 脚部質点の質量=1.0[kg], l : 脚長=0.3[m], r : 腰部から脚部重心までの距離=0.15[m], g : 重力加速度=9.8[m/s²], α : 坂道の傾斜角[rad], θ_p : 腰部から坂道への垂線から測った支持脚の角度[rad], θ_w : 腰部から坂道への垂線から測った遊脚の角度[rad] (※時計回りを正方向にする)。

1) **Implicit Feedback Structure**: 受動的動歩行は歩行が継続するという意味で安定な現象である。その理由は、歩行を周期運動と捉えて求めたポアンカレ写像の内部に安定化のためのフィードバック構造が内在していることである。

2) **適応機能**: 受動的動歩行機械において、傾斜角や身体性の変化 (これらは環境変動と見なすことができる) が生じた場合、それらが微小変化であれば受動的動歩行が有している

安定性によってロバストに歩行が継続される。それらがある一定以上大きくなると歩行パターンを変化させることによって (フィードバック構造の選択: Fig.2) 歩行の継続を続けようとする。この現象は受動的動歩行には受動的な適応機能が備わっているとみなすことができる。

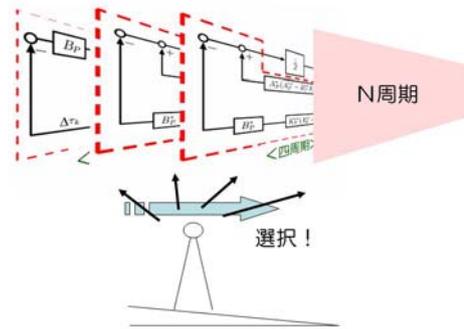


Fig.2 Implicit Feedback Structure in PDW

また、連続的な環境変化に対する適応機能を別の見方をすると、達成し易い1歩行周期 (あるいは歩行し易い身体性) を一端実現しておいて、連続的にパラメータ (α や μ) を変化させると容易に多周期歩行や歩きにくい身体性による歩行が実現できることを示している。これは発生学で言われている「キャナライゼーション」に通じるものを感じる。

以上から得られている知見をまとめると次のようになる。**知見**: 受動的動歩行には受動的適応機能 (受動的キャナライゼーションを自然に含む) が内在している。さらに大きな環境変動に対処するためにはこの機能の上位に能動的な適応機能を構築すればよい。

3. 移動知の構造に関する一推測

本章では前章の結果を拡張することで、移動知の適応機能に関する構造について考察してみる。具体的には、様々な種に見られるいくつかの特徴を列挙しそれらと先の考察とを勘案して一つの構造を提案する。そのために、3.1 では生物における移動知について状況を把握する。そして 3.2 でそれを元に移動知の構造を推測する。

3.1 状況の把握

まず、生物には運動を実現させるための身体系 (粘菌なら流動的な、軟体動物なら軟組織が、脊椎動物なら筋骨格系や内臓系)、あるいは処理系 (様々な化学物質の授受や生成など) が存在する。そして、脊椎動物の脳構造は階層的になっている。すなわち進化の過程と連動して、古皮質 (生存脳)、旧皮質 (情動脳)、新皮質 (創造脳) と層構造になっている[2]。この下層脳になるほど身体の運動系と直接的な関係が深くなる。さらに、高等生物では、上位脳は基本的な処理を下位脳

に委譲することを基本としているように見える。これらから次のような移動知発生における基本制約が得られる。

身体性：生物は力学的（物理的な動特性や化学的な反応特性）「身体」を有する。

脳構造：脳は階層構造を有しており、上層脳は下層脳が存在を受けて存在している。最下層脳は身体の運動系と強い関係がある。

委譲性：上層脳は下層脳で処理できるものはできるだけ下層脳に任せようとする傾向がある。

また、生物では1個体の中でも複雑な移動知の表象が見られ、様々なレベルの適応機能が階層的に併存している。さらに、社会的な組織においても社会の移動知が存在し、そこでも個体から小グループ、さらには種族全体というような階層的な構造が存在している。これらのことから移動知の存在に関して次のような状況が想定できる。

複雑性：1個体の行動においてその内部において複雑な適応機能が存在する。

社会性：個体の行動と社会の行動の中に階層的な適応機能が存在する。

そして、これまでの進化過程を結果論的に見ると、生物はそれぞれの環境において何等かの意味での最適化（至適化）を目指して適応（あるいは適応・学習）してきている。ただその際の、探索空間はあたかも何かで制約されているかのように、ある種の定まったルートに従って最適化がなされてきている。この状況証拠は、上で見たような様々な適応機能の発現を促すドライビングフォースとなる

最適化：移動知の発現においては様々なレベル（複雑さや時間スケール）に対する最適化が働いている。

運河化：発生しつつある系はその道筋に固執するような傾向を持っている。「キャナライゼーション」である[3]。

3.2 移動知構造の推測

上節の考察からまず浮き彫りになるのが「階層性」である。その際、自然界は単純を好むという推察から「同構造による階層性」が想定される。そしてその階層性を最下部まで下がると身体の動特性と直接深く関わり「受動性」が関係してることがわかる。その一つの例が歩行に関する前節の受動的動歩行である。

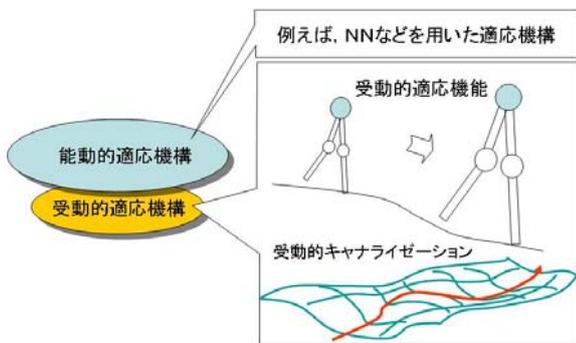


Fig.3 例：歩行における受動的適応機能

すなわち、歩行における適応機能は受動的な適応機能や受動的なキャナライゼーションが核になり、その上位に能動的な適応機能やキャナライゼーションが構築されると考えることができる。Fig.3 参照。

この考えをベースにすると、移動知の基本的なテンプレートとして次のような構造が推測できる。

移動知のテンプレート：上下2層層構造をもっており、下位層は上位層からみて受動的（力学的に自律系に見える）、上位層は下位層に対して能動的であり、より上位からの刺激に対して能動的な力学的制御系が構成されている（最適性の原理）。Fig.4 参照。



Fig.4 移動知のテンプレート

このテンプレートを元に複雑かつ階層的な移動知を得るためには同構造の階層化を行えばよい。すなわち、次を得る。

移動知の多重力学構造：「どの階層を見ても上位(能動的)と下位(受動的)と2重層構造になっている」とみなす。Fig.5 参照。

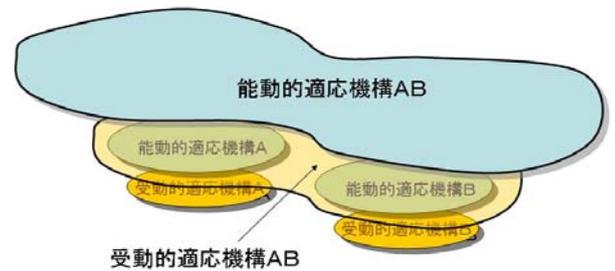


Fig.5 移動知の多重化

この考え方の妥当性は、能動的な部分を停止させても受動的な部分で力学的に合理的にある程度環境変化への適応機能が存続する構造になっていることから類推される。

4. おわりに

本稿では、受動的動歩行における受動的適応機能を軸により一般的な移動知の持つべき構造について考察した。ここでのポイントは、「力学系の上に皮がかぶさり力学系になり、その上に皮がかぶり力学系になる。力学系の芯のあるタマネギをトップダウンで作り込むのではなくボトムアップでできるだけ統一的に力学系を構築する」という考え方である。ある意味の多重フィードバックの考え方[4]であるが、そこにより強く慎重に力学系を意識しようとしたものである。

参考文献

- [1]大須賀：受動的動歩行に隠されている環境適応機能，SI2006.
- [2]高草木：大脳基底核による運動制御機構，日本ロボット学会誌，Vol.23, No.1, pp.2～5, 2005
- [3]C.H.Waddington 著，岡田ら訳：発生と分化の原理，共立出版，1975
- [4]金子，児玉：逆システム学—市場と生命のしくみを解き明かす，岩波新書，2004

移動知の力学的共通原理の発見と展開

—人工物と生物の共通理解—

神戸大学 大須賀公一, 東北大学 石黒章夫, 京都高度技術研究所 鄭心知

概要:本稿では、移動知の共通原理を探求することを目的として構成されたD01班の平成18年度の活動報告をまとめる。本年度は特に、A.究極に単純化したシステム(受動的動歩行)における適応機構の解析、B.究極に大自由度を想定したシステム(モジュラーロボット)の実時間形態変形制御、を重点的に考察を行い、移動知の共通的な構造について考察を行ったのでそれらについて報告する。

1. はじめに

D班では、移動知の共通原理として「バランス」をキーワードに考える。すなわち、種々の場面(A班, B班, C班)における移動知には何らかのバランス、言い換えれば、フィードバック構造が内在していると考えられる。D班では、色々な移動知を抽象的にモデリングを行い、そこから共通的な力学構造(何らかのフィードバック構造)を探索する。その結果は、生物をはじめロボットにおける移動知の設計原理に還元されることを期待している。

2. 移動知共通原理への二極接近法

移動知の発見原理と構築原理を構成論的に理解するためには、最低限の設定から基本論理を探っていくという、いわゆる「ミニマルデザイン」あるいは「KISS(Keep-It-Stupidly-Simple) 原理」と呼ばれる立場に基づくことが肝要である。その際に重要となるのが、起点とすべき最低限の設定をどのようなものにすればよいのか、ということである。

D01班では、次のような二つの意味での「ミニマルデザイン」から考察を行っている。Fig.1 参照。

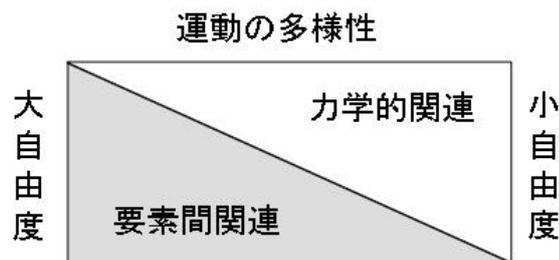


Fig.1 移動知への接近

A) 自由度を究極まで少なくした受動的動歩行にみられる運動の多様性。

B) 構成要素を究極まで単純化しておきその構成要素の数を究極まで大きくすることで現れる運動の多様性。

以下では、この2つのアプローチについて紹介を行い、そこから想定される移動知の基本構造について考察を行う。

3. 受動的動歩行における適応機能

本節ではまず、受動的動歩(PDW)という現象が持っている興味深い性質について概観しておく。まず、PDWは安定である。さらに歩行周期に分岐現象が観察される。シミュレーションでは1996年位にその結果は知られていたが、実験において2000年に我々がはじめてその存在を確認した。Fig.2 参照。

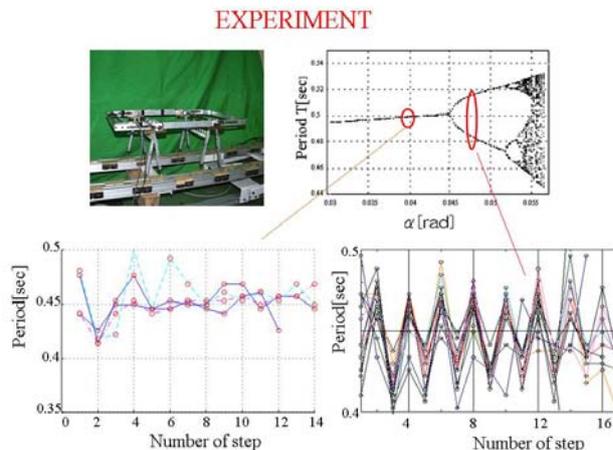


Fig.2 PDW における安定性と分岐現象

この安定性の理由を理解するために、我々はPDWの歩行を表現するモデルである離散力学系におけるポアンカレ写像 P_k の内部構造を解析的に調査した。その結果、ポアンカレ写像の中にフィードバック構造が内在していることがわかった (Implicit Feedback Structure と呼ぶ) [2]。Fig.3 参照。さらに、多周期歩行に対応するためのフィードバック構造が多重に内在していることがわかってきた。Fig.4 参照。

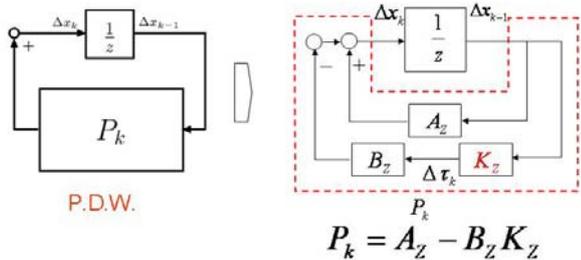


Fig.3 Implicit Feedback Structure

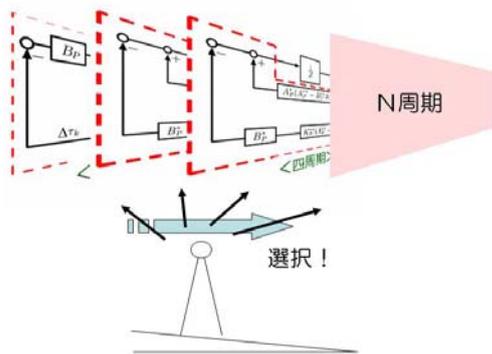


Fig.4 フィードバック構造の多重構造

近年、筆者らは興味深いシミュレーション結果を得た。以下ではそれを紹介し、PDWには受動的な適応機能が内在していることを紹介する。

3.1 シミュレーション結果

Case1) 環境変化: 緩やかに変化する傾斜面角度

これまでの経験上、1歩行周期歩行を実現する初期値の探索は容易であるが(ある程度ひろい領域である)、2-4歩行周期歩行などは歩行を実現する初期値の選択が困難になる(初期値領域が狭くなる)。しかしながら、傾斜角度 $\alpha(t)$ を緩やかに変化させてゆくと(Fig.5 参照)、容易に多歩行周期歩行が実現できることがわかった。

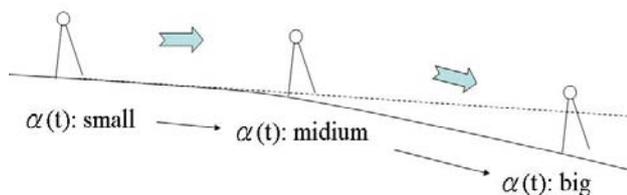


Fig.5 傾斜角の変化

Case2) 身体性: 身体パラメータの変化

これまでのシミュレーション経験から「小型ロボット」は歩きやすく、「大型ロボット」は歩きにくいということが知られている。ここで「小型」と「大型」の違いは、胴

体と脚の質量比 μ で表すとしている。ここで $\mu = m/M$ で、M は胴体の質量、m は脚の質量である。

ここで、 μ を小さいものから緩やかに大きなものにする(すなわち「小さなロボット」から「大きなロボット」に徐々に変化させる)と容易に「大きなロボット」が歩行できる。Fig.6 参照。

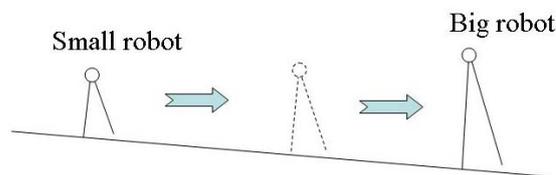


Fig.6 徐々に成長するロボット

Fig.5, Fig.6 の結果をグラフにしたのが Fig.7 である。図からわかるように、本シミュレーションは初期値の探索を行っているともみることができる。

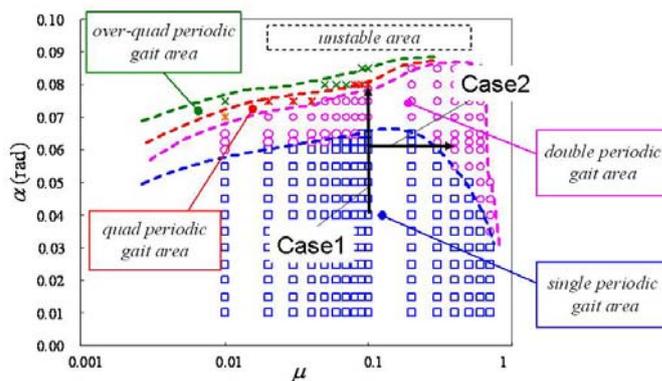


Fig.7 シミュレーション結果

3.2 受動的適応機能

上の結果から生物が持っている移動知(適応機能)に関する基本構造がみえてくる。

まず、3.1 の結果は発生学におけるキャナライゼーションの妥当性を示唆するものと考えられる。またこれらのシミュレーション結果はある意味の環境変化に対して歩容を自律的に変化させて対応していると解釈することができる。この事実、受動的動歩行という現象の中に「受動的な適応機能」が内在していると見なすことができることを示唆している。もちろん、生物においてはこの受動的適応機能のみでは十分ではなく、より大きな環境変化に対応するために、受動的適応機能の上位に「能動的適応機能」が付加されてきたと考えられる。Fig.8 参照。

すなわち、移動知の基本構造として「受動的適応機能と能動的適応機能」という二重構造が考えられる。

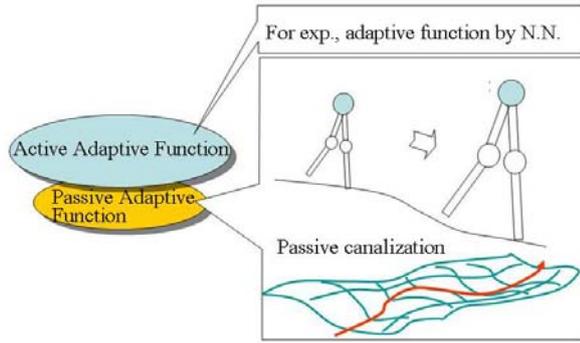


Fig.8 受動的適応機能と能動的適応機能

4. アメーバー様ロボットにおける適応機能

ここでは、結合振動子系を用いて、アメーバ様ロコモーションを発現するモジュラーロボットを事例として考察を進めている。

4.1 考え方

我々は、ミニマルデザインの思想に基づき、以下のような制約を意図的に課している。

- 単体では移動機能すら発現できないような単純な運動機能と物理的実体を各要素(非線形振動子)に与える。
- 要素間の情報のやりとり(相互作用の様式)は、局所(最近傍)かつ拡散的なものに限定する。
- すべてのモジュールは、同じ機能と構造を持つことにする(要素の同質性)。

我々は、スライムボットを用いて、Fig.9 に示すような体と制御系の役割分担について探求する。すなわち、生物のもつ多様な適応行動は、図の中庸であるとの仮説のもと、構成論的にそれを検証することを考える。

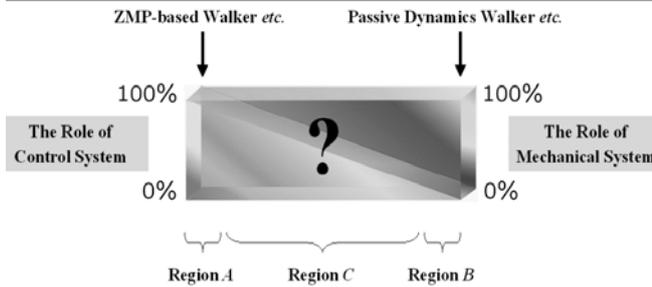


Fig.9 体と制御のバランス

4.2 スライムボット

ここで試作するロボットは、遭遇する環境に応じて2次元モジュラーロボット「スライムボット」を制御可能な完全分散制御アルゴリズムについて考察する。ここで試作するスライムボットは、多数の単一のモジュールから構成されている。Fig.10 参照。

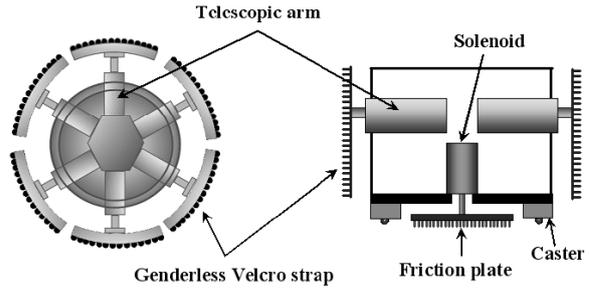


Fig.10 スライムボットの1台

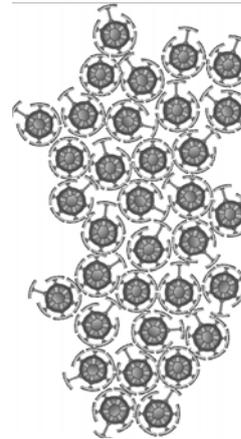


Fig.11 モジュラーロボットの概念図

ここでのアプローチの大きな特徴は、単純なシステムが多数集約して行動を起こすとき、環境との干渉によって「創発的現象」が発現し、それが適応的行動へとつながるとみるところである。

提案するモジュールを複数個集めてFig.11のようなモジュール群を形成した場合、これを群としてのまとまり(コヒーレンシー)を維持しながら合目的的に形態を改変可能な制御方策を考える。ここで注意すべきことは、実装すべき制御方策は群の形態やモジュール数に依存してはならない、ということである。この要請(すなわち拡張性)を満たすために、我々は、非線形振動子群が発現する相互引き込み現象に着目した。具体的には、各モジュールに非線形振動子を実装し、これら振動子間(結合したモジュール間)の相互引き込みを通して、各モジュールが有する腕の伸縮ならびに接地摩擦制御のタイミングの整合を図る。

Fig.12 はシミュレーション結果である。どちらも環境の中間点付近に円筒状の障害物が存在するとしている。(a)はモジュール数が100の場合、(b)はそれが500の場合であるが、いずれも環境の状況に応じて適切に適応的な形態変化が誘発されていることがわかる。本結果は、提案アルゴリズムの妥当性を示している。Fig.13 は開発中のスライムボットである。

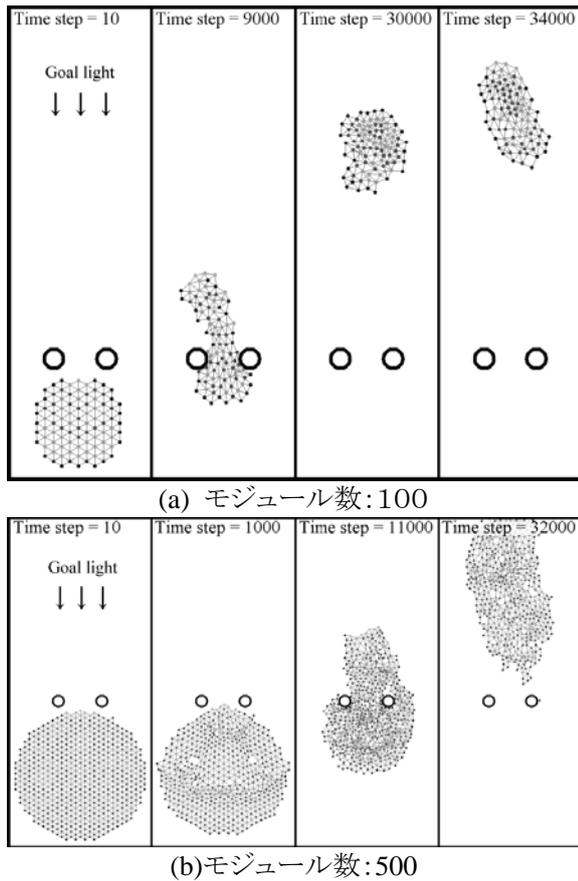


Fig.12 スライムボットのシミュレーション



Fig.13 開発中のスライムボット

5. まとめと考察

ここでは動作反復・習熟過程に見る受動的・能動的適応構造について考察する。

前節までのように、移動知理解にその内在する行動発現能力もしくは適応的機能の構造について、能動的適応機構と受動的適応機構とからなるテンプレートの多重構造の考え方に基づく考察ができる。一

方、人間を含む生物において、「移動」(環境(他者)との力学的・情報学的係わりを得るための何がしかの行為)によって得られる「知」(その環境下の行動発現能力と発現行動)は、生来(生得)のものと、短期、中期ないし長期的適応によるものがある。生来のものの中でも、遺伝子(情報)のように突然変異のものと、筋骨格系のように成熟に伴い成長のものがあり、いずれも一世代においては基本不変もしくは時定数の非常に大きいものと見なせるとし、多重適応構造における受動的適応にあたる。一方、不整地走行、スポーツ・技能作業におけるスキル習熟、新病原菌抗体形成は、いずれも定常時と異なる出現環境への適応的機能であり、多重適応構造における能動的適応にあたる。後者においてその適応に一般に要する期間からそれぞれ短期的適応、中期的適応、(しばしば世代交代を伴う)長期的適応となり、明らかに時間スケールの異なるものである。

中でも、技能スポーツの習得・上達過程においては、「練習」という動作の反復によってそのスポーツという「環境」と自らの身体との力学特性に適した動作の発現、すなわちそのスポーツの目的を上手く達成させるための適応ができるのである。ここでは、身体にスポーツ目的という「環境」が加わった力学系において、何らかの適応原理(規範)が働いて、反復によってフィードワード的な動作のリファインメントが行われ、すなわち、一種の受動的適応機能が働いていると見ることができる。テニスや野球での打球動作がそのよい例であるが、これらのスポーツにおいてはさらに特徴的なのは、たとえばテニスのフォアハンド打球もしくはバックハンド打球のための動作や野球の左打ちもしくは右打ちのための動作だけの反復練習、いわゆる離散運動で得られる適応動作は、両サイド動作をランダムで交互に行ういわゆる複合動作で得られるそれとは著しく異なってくることが知られている。これらの適応(行動発現)機能は、従来制御工学における単一(離散)目標軌道への追従を目的とした学習制御や周期目標軌道追従のための繰り返し制御とも異なる理論的枠組みで議論されるものとなる。このこととこれらの適応動作を実戦において臨機応変に用いていくのが一種の能動的適応機能といえよう。

これらの構造と関係性を理解、設計する原理を求め、その適応機能の知を明らかにしようとしている。また、これで得られる工学的適応的機能(その力学・情報学的構造、それへの理解・設計手法)がたとえば運動生理学の観点による人間(生物)の適応的機能への知見との関連やそのそれぞれの妥当性の相互検証が行われようとしているものである。

ダイナミカルシステムとしての生物

- 時空間階層性とインテリジェンス -

北海道大学大学院工学研究科 郷原一寿

1 はじめに

多数の要素が非線形に相互作用しながら時間発展するシステムを取り扱う方法論は複数存在するが、中でも力学系（ダイナミカルシステム）はもっとも基本的な方法論であり、生物のような複雑なシステムを理解するためには必要不可欠な理論的基盤である。力学系とは常微分方程式または差分方程式を基礎にした学問体系であり、『変化を記述する体系』または『変化する系』そのものを指す [1, 2]。

ある一つの生物を力学系とした場合、その力学系と環境としての外界との関係をどのように記述したら良いか？有限時間幅を持つ連続時間信号を一つのまとまりとし、その集合が生物に対する外、すなわち外界と捉えると、極めて一般的な外界のモデルとなる。この場合、力学系による記述・解析を行うと、外界とターゲットシステムとの相互作用は、階層構造を持つフラクタル集合として特徴付ける事ができる [3]。本報告では、これまでの結果に対する解析をさらに進めて、フラクタル集合がマルチフラクタルとして定量化できる事を示す。

2 切換え入力に対するダイナミクス

外界と相互作用するシステムを常微分方程式を基本とした連続力学系の確率的切換えとしてモデル化することを考える。以下の非自励力学系について考察する。

$$\dot{x} = f(x, I(t)), \quad (1)$$
$$x, I \in R^n.$$

ここで、 x, f, I, t は状態、ベクトル場、外部入力、時間をそれぞれ表すものとする。この式は、状態 x の時間発展が、他のシステムから入力 I によって影響を受けることを表現している。

2.1 周期入力

周期入力 $I(t) = I(t + T)$ に対しては、角度変数 $\theta \equiv \frac{2\pi}{T}t$ を導入することにより、以下の連続力学系が定義できる。

$$\dot{y} = f_I(y), \quad (2)$$

$$y \equiv (x, \theta) \in R^n \times S^1 : M.$$

また、 $\theta = 2\pi$ でポアンカレ断面 Σ を導入することにより、以下の離散力学系が定義できる。

$$x_{\tau+1} = g_I(x_\tau), \quad (3)$$

$$x_\tau \in R^n : \Sigma.$$

ここで、周期入力 I 、ベクトル場 f_I 、写像 g_I の対応関係を強調するために模式的に以下のように書くことにする。

$$I \rightarrow f_I \rightarrow g_I. \quad (4)$$

2.2 切換え入力

次に、複数の入力が確率的に切換えられるダイナミクスを考察する。入力は周期関数の 1 周期分と定義する。例えば、周期関数をフーリエ級数で表せば、振幅 $A \in R^m$ と時間長 $T \in R^1$ をパラメータとして、有限時間幅で時間的に変化する入力を、入力空間

$$I = I(A, T) \quad (5)$$

の一点として一般的に表すことができる。この空間で N 個の要素からなる入力集合 $\{I_i = I_i(A_i, T_i)\}_{i=1}^N$ を定義する。以下、集合の添え字は省略する。周期入力の場合と同様に、入力の集合 $\{I_i\}$ に対して、以下のようにベクトル場の集合 $\{f_i\}$ 、写像の集合 $\{g_i\}$ を対応させる。

$$\{I_i\} \rightarrow \{f_i\} \rightarrow \{g_i\}. \quad (6)$$

ここで、写像の集合は Barnsley によって IFS と名付けられており、全ての写像 g_i が縮小写像で、それらを等確率

で切り換えた場合には、以下の式を満たす、吸引的で唯一の不変集合 C に収束することが証明されている [4]。

$$C = \bigcup_{i=1}^N g_i(C). \quad (7)$$

従って、入力が等確率で切替わる場合には、方程式 (1) の解は円筒空間 M で、 Σ 上の不変集合 C を初期状態集合とする、以下の不変軌道集合 $\Gamma(C)$ となる。

$$\Gamma(C) = \bigcup_{i=1}^N \gamma_i(C). \quad (8)$$

ここで、 $\gamma_i(C)$ は入力 I_i に対する初期状態集合 C から出発する軌道集合である。さらに g_i が縮小写像でない場合にも式 (7)、(8) が満たされること、入力にノイズが重畳した場合のフラクタルな階層構造に対する効果、不変集合 C および $\Gamma(C)$ を包み込む閉包が存在すること、周期軌道で近似が可能であることなどが数値的に示されている [5, 6, 7, 8, 9]。また、式 (7)、(8) を検証するための実験が、リカレントニューラルネットワークモデル [10, 11]、パネの振動 [12]、LCR 電気回路 [13]、テニスの運動 [14, 15] などの異なる対象について行われており、良い一致を見せている。

3 マルチフラクタル

3.1 定式化の概略

式 (7)、(8) のフラクタル集合を定量化することを考える。 g_i が縮小率 s_i で表せる相似縮小 (similitude) な縮小写像で、かつ開集合条件 (open set condition) を満たし、切替え確率が p_i であるとき、

$$\sum_{i=1}^N s_i^{-\tau(q)} p_i^q = 1, \quad (9)$$

$$q \in R,$$

が成立する。ここで、

$$\tau(q) = (q-1)D_q, \quad (10)$$

であり、 D_q は一般化次元である。また、ルジャンドル変換によってマルチフラクタルスペクトルが求まる [16, 17]。一般化次元、マルチフラクタルスペクトルは複雑性、エントロピーなどと関係付けることができる。

問題の出発点は常微分方程式なので、縮小率 s_i を (1) 式から求めることを考える。例えば、 f_i が線形ならば g_i

も線形となり、独立な線形空間での g_i の縮小率は f_i の固有値で表され、それによって、式 (9) を書き換えることが可能である。ここでは、 f_i が非線形でも適用可能な表式を導出したい。円筒空間 M とポアンカレ断面 Σ の体積変化率が等しいこと、および Liouville の定理より、

$$J(g_i) = e^{\int_0^{T_i} \text{div} f_i dt}, \quad (11)$$

が得られる。 $J(g_i) \equiv J_i$ は写像 g_i のヤコビアンである。この式は g_i が未知でも、 f_i のみによって、 g_i のヤコビアンが求められることを意味している。ここで、等方的な縮小性を仮定してみる。即ち、

$$s_i = J_i^{\frac{1}{n}}, \quad (12)$$

である。この仮定が成立する場合には、式 (9) は、以下のようになる。

$$\sum_{i=1}^N e^{-\frac{\tau(q)}{n} \int_0^{T_i} \text{div} f_i dt} p_i^q = 1. \quad (13)$$

この式は、常微分方程式の確率的切り換えによって構成されるフラクタルな解集合のマルチフラクタル表現を与えている。

ベクトル場 f_i に条件を付加することで、この式はさらに考察できるが、ここでは例として以下の場合を考える。

$$\text{div} f_i = \lambda = \text{const.} < 0, T_i = T = \text{const.}, \forall i. \quad (14)$$

この条件では、

$$D_q = \frac{n}{q-1} \frac{\ln \sum_{i=1}^N p_i^q}{\lambda T}, \quad (15)$$

となり、一般化次元が陽に表現できる。ただし、 $\lambda T \rightarrow 0$ の場合には、開集合条件を満たさず成立しない。

この式には外部入力の振幅パラメータ A_i が入っていない。このことは、 D_q が時間長と切替え確率以外は外部入力の詳細に依らないことを示しており、興味深い。また、外部入力の時間長 T と対象システムの散逸パラメータ λ は、等価なパラメータである事に注意する必要がある。このことは、対象システムにとって、外部のパラメータである入力の時間長 T とシステムの散逸パラメータ λ が同等であることを意味している。

3.2 具体例

1つの例として、図1に2次元の状態を持つシステムに3つの異なる連続時間信号を確率的に切り替えて入力

した場合、ポアンカレ断面に見られるフラクタル集合に対して、フラクタル次元 ($q = 2$) の入力時間幅依存性を示す [6]。グラフの上にはフラクタル集合の例を示している。シェルピンスキーのガスケットと呼ばれる、フラクタル集合の典型的な形が現れている。ポアンカレ断面上の図形は離散的な点集合であるが、もとは1本の連続した軌道であり、連続と離散の関係がポアンカレ断面で結びついていることに注意する必要がある。入力時間長がシステムの散逸に比べて十分長いとき (右端) 近似的に3つの入力に対応した周期アトラクタに対応する3つの固定点のみとなり、次元は0次元に漸近する。逆に非常に早く入力が切り替われば (左端) アトラクタに行き着くことなく切り替わりが起こり、状態空間を埋め尽くすランダムな点集合となり、次元は2に漸近する。これらの中間では、入れ子のクラスタにより構成されるフラクタルで特徴付けられる階層構造を持ち、各クラスタには時間の順序を示すアドレスが付けられる。

例えば、システムの "動き (運動)" に対応させれば、次元が低い右端では外界に対して正確に対応する極めて機械的な硬い動きであり、次元が高い左端では外界から影響を受けているにも関わらず全く規則性が見られない不規則な動きである。興味あるのはこれらの中間であり、外界の入力の数 (この例では3つ) 以上に、システムの動きにはバリエーションが生じる。一つ一つの動きは、入力の過去の履歴を考慮したものであり、"外界の環境を予想した動き" を示すことになる [15]。特に、そ

れぞれのクラスタが一点で接する *Just touching* (正確にはその直前) では、有限な状態空間のボリュームを最も効率よく使用した、"巧みで多様な動き" を見せることになる。

4 考察および今後の課題

IFS によって構成される不変集合およびそのマルチフラクタル表現については、既に詳細な研究が進められている [17]。これらは離散力学系集合に対する研究であるといえる。一方、連続力学系集合についてはこれまで殆ど研究がない。離散および連続力学系集合として、現象を整理して行くことは、生物システムを研究して行くための新しい重要な切り口であると考えられる。

フラクタルの階層構造には記憶、履歴、文脈依存性などの機能を持たせることができるが、これらを積極的に創り込むことは、学習、制御、設計などの問題となる。例えば、図1で示したシェルピンスキーはデモンストレーションのために解析的に設計したものであるが、学習・制御によって自動的に生成するということが可能である。環境との相互作用を行いながら、生物として生存に必要な機能を時空間階層構造として創りこんで行くプロセスが存在する。これが学習であり、世代を越えれば進化の問題につながっている。階層性は論理的な記述を可能とすることから、生物の "インテリジェンス" を創出する基礎となっていると思える。生物はダイナミカル

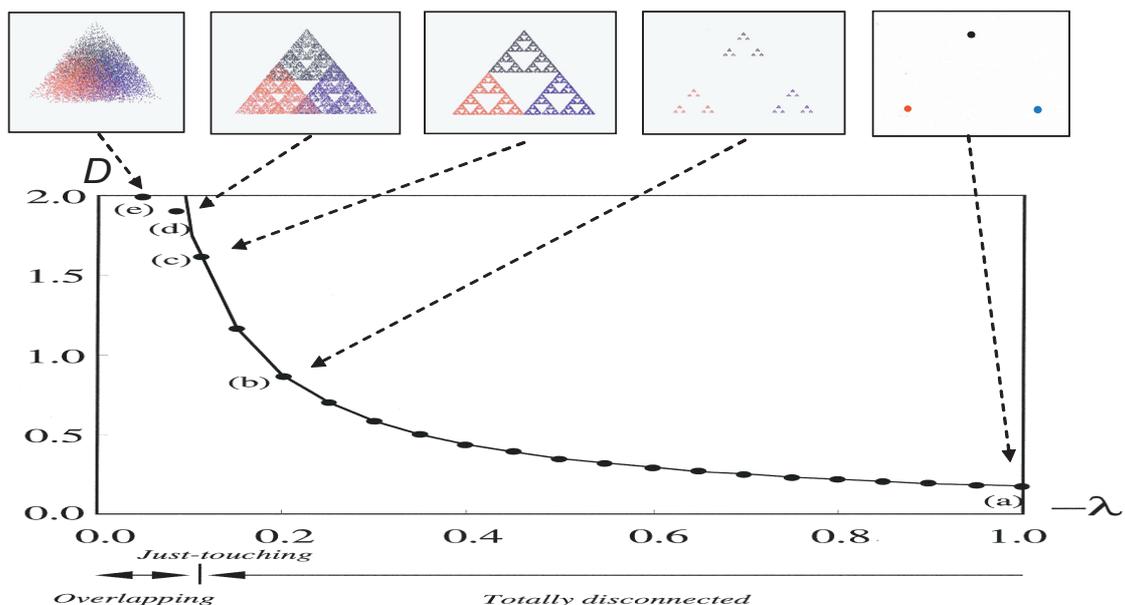


図1: フラクタル次元 ($q = 2$) の λ 依存性

システムの中で特異な位置を占め、数学的にも特別なクラスとして実現されていると考えている。特に運動はインテリジェンスが発現する最もプリミティブな生物特有な機能であり、運動が力学系の拘束条件として作用し、個々の生物の特徴的な階層構造を創出している可能性がある。

最後に今後の課題を挙げる。ウェットな生物を用いた実験的研究、ロボットなどの人工物を用いた構成的な研究と強くリンクして、理論を深く掘り下げる事が必要である [18, 19, 20]。また、実空間は状態空間の投影なので、実空間構造も階層性を反映している。よって、移動知の身体に、2次元または3次元で特定な構造を持たせた場合には、その時空間構造に特徴的な階層性が見られる。その特徴について考察を進めることは興味ある重要な課題であると考えている。

参考文献

- [1] V.I. Arnold, *Ordinary Differential Equations*, MIT Press, 1973.
- [2] J. Guckenheimer and P. Holmes, *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*, Springer, 1983.
- [3] 郷原一寿, "常微分方程式の確率的切り替えとフラクタル", 計測と制御, Vol.44, No.7, pp.434-439, 2005.
- [4] M. F. Barnsley, *Fractals Everywhere (2nd ed.)*, Academic Press, 1993.
- [5] K. Gohara and A. Okuyama, "Dynamical Systems Excited by Temporal Inputs: Fractal Transition between Excited Attractors," *Fractals*, vol.7(2), pp.205-220, 1999.
- [6] K. Gohara and A. Okuyama, "Fractal Transition - Hierarchical Structure and Noise Effect," *Fractals*, vol.7(3), pp.313-326, 1999.
- [7] R. Wada and K. Gohara, "Fractals and Closures of Linear Dynamical Systems Stochastically Excited by Temporal Inputs," *Int. J. Bifurcation and Chaos*, vol.11(3), pp.755-779, 2001.
- [8] R. Wada and K. Gohara, "Closures of Fractal Sets in Non-linear Dynamical Systems with Switched Inputs," *Int. J. Bifurcation and Chaos*, vol.11(8), pp.2205-2215, 2001.
- [9] H. Oka and K. Gohara, "Approximation of the Fractal Transition Using Attractors Excited by Periodic Inputs," *Int. J. Bifurcation and Chaos*, vol.13(4), pp.943-950, 2003.
- [10] S. Sato and K. Gohara, "Poincare Mapping of Continuous Recurrent Neural Networks Excited by Temporal External Input," *Int. J. Bifurcation and Chaos*, vol.10(7), pp.1677-1695, 2000.
- [11] S. Sato and K. Gohara, "Fractal Transition in Continuous Recurrent Neural Networks," *Int. J. Bifurcation and Chaos*, vol.11(2), pp.421-434, 2001.
- [12] K. Gohara, H. Sakurai, and S. Sato, "Experimental Verification for Fractal Transition Using a Forced Damped Oscillator," *Fractals*, vol.8(1), pp.67-72, 2000.
- [13] J. Nishikawa and K. Gohara, "Fractals in an Electronic Circuit Driven by Switching Inputs," *Int. J. Bifurcation and Chaos*, vol.12(4), pp.827-834, 2002.
- [14] Y. Yamamoto and K. Gohara, "Continuous Hitting Movements Modeled from the Perspective of Dynamical Systems with Temporal Input," *Human Movement Science*, vol.19(3), pp.341-371, 2000.
- [15] 山本 裕二, 複雑系としての身体運動 巧みな動きを生み出す環境のデザイン, 東京大学出版会, 2005.
- [16] T.C. Halsey et al., *Phys. Rev. A*, **33**,1141, 1986.
- [17] K. J. Falconer, *Techniques in Fractal Geometry*, John Wiley and Sons, 1997.
- [18] M. Nagayama, T. Uchida, and K. Gohara, "Temporal and Spatial variations of Lipid Droplets during Adipocyte Division and Differentiation," *J. Lipid Res.*, vol.48, pp.9-18, 2007.
- [19] H. Shioya and K. Gohara, "Generalized phase retrieval algorithm based on information measures," *Optics Communications*, vol.266(1), pp.88-93, 2006.
- [20] K. Gohara, "Fractals in Hybrid Systems," *Proceedings of Nonlinear Theory and Application*, pp.171-174, 2006.

移動知における大脳辺縁系の役割

津田一郎 北海道大学電子科学研究所
山口裕 北海道大学大学院理学院数学専攻

Abstract—Walter J. Freeman の5つの情報ループで構成された知能の理論に刺激されて、移動知の生成・消滅の機構に関する理論の構築を Freeman の情報ループを修正した“移動知ループ”の概念によって試みた。身体性を確立するために、再求心性コピーという新しい概念を導入し、それと von Holst の遠心性コピーとの関係を論じた。ここで、身体性を身体に“現在”の感覚を構成する過程において現れるものと仮定した。この枠組みに基づいて、大脳辺縁系の一部である海馬の数理モデルを構築した。海馬は最新の臨床データによると過去の経験(エピソード)の想起だけではなく未来の事柄を想像することに必須の場所であると考えられているので、まさに“現在”の身体性の構築に必須の場所であると考えられるからである。特に、CA1のモデルにおいてカントル集合が神経回路の活動状態に表れた。このカントル集合は事象の時系列の長さに応じて階層的に時系列情報をコードすることができる。さらに、我々はカントル集合を生成する神経回路内部に創発されたアフィン変換を発見した。

I. 移動知におけるループ

移動による新しい知能の獲得様式において大脳辺縁系の役割から考察を加え、新しい知見を得ることが本研究の目的である。まず、注目すべきは辺縁系における情報のループ構造である。Walter J. Freeman は Fig. 1 のような5つのループを考え、これが働くことが知の獲得であると考えた [1]。運動野や小脳、あるいは基底核といった運動系を使って環境を能動的に探索しそれを受容体で感受する。この情報は感覚情報として内嗅野に送られ運動系に戻る。このループを運動ループと言う。しかし、運動には身体を使うので、運動系から身体を制御する制御ループが働くはずである。また身体から感覚系への再求心性ループがあるが、これらは自己受容ループとして成立する。さらに、この過程に内嗅野と海馬との相互作用系としての時空間ループが関与する。

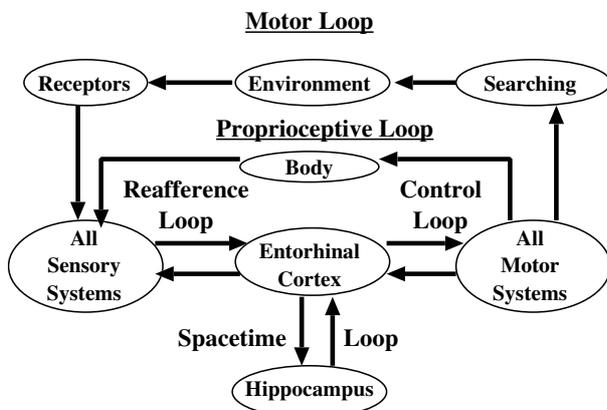


Fig. 1. 大脳辺縁系におけるループ構造 (Freeman[1] より改変).

我々はこの Freeman のアイデアをもとに、それを次のように修正した移動知ループの構築を試みた。また、不十分ではあるが、ここで簡単にまとめる (Fig. 2 参照)。身体運動に対する環境をとおした受容体からの応答に関する内部イメージを遠心性コピーとして導入する。この定義は von Holst のもともとの定義「感覚系は期待される刺激への応答を修正するためにその正確に負のイメージを利用する」[2] と若干異なっているように見えるが、次の意味で本質は同じである。遠心性コピーは運動パターンが正しいかどうかの判定にとどまらず、active(voluntary) movements と passive movements の移動知ループ内における身体効果の差を引き出すのにも重要だと考えられる。これで、感覚・運動系のハーネシングとしての身体性の確立は可能なはずである。

遠心性コピーの役割には少なくとも二つの側面があるように思われる。一つは、身体の世界とのかかわりによる感覚系の応答の情報を純粋に環境からの情報と区別するために、自己の関わりの部分を負の応答としてコピーしておくことである。つまり、移動知を形成するために複合した情報を分離し区別するためである。他の一つは、身体が環境へ働きかけるときの主観的な身体性と客観的な身体応答との差を求めることである。しかし、遠心性コピーだけでは後者を十分に機能させることは難しいように思われる。そこで、遠心性コピーを解釈し、正しく身体を制御するための情報として新しく「再求心性コピー」を定義する。これによって、後者のような現象学的認知が可能になると思われるのである。これらのコピーの成立には自己受容ループだけではなく、内臓感覚の成立を意味する内受容ループの存在も必要である。

以上の全体像はこのプロジェクトの期間を通して練り上げていくが、より具体的に今年度は辺縁系の中でも海馬に着目し、特に CA1 の数理モデルを考えたい。それは時空間ループによって移動に伴うエピソードの時空間パターンがどのようにコードされるのかを知りたかったからである。具体的には空間パターンの時系列のコーディングの機構について研究した。以下に概略を示す。

II. 海馬 CA1 の数理モデル

A. ネットワーク

CA3 から入力を受ける CA1 のネットワークを Fig. 3(a) に示す。CA3 は N_{ca3} 個の出力ニューロンによって表現されており、前もって与えられた M 個の発火パターン $X(0), \dots, X(M-1)$ が回路内に記憶として埋め込まれていると仮定する。個々の発火パターンは、CA3 の状態空間に存在するアトラクタと対応しており、それぞれのアトラクタはエピソード記憶に関係する個々のエピソードやイベントを表現しているとする。

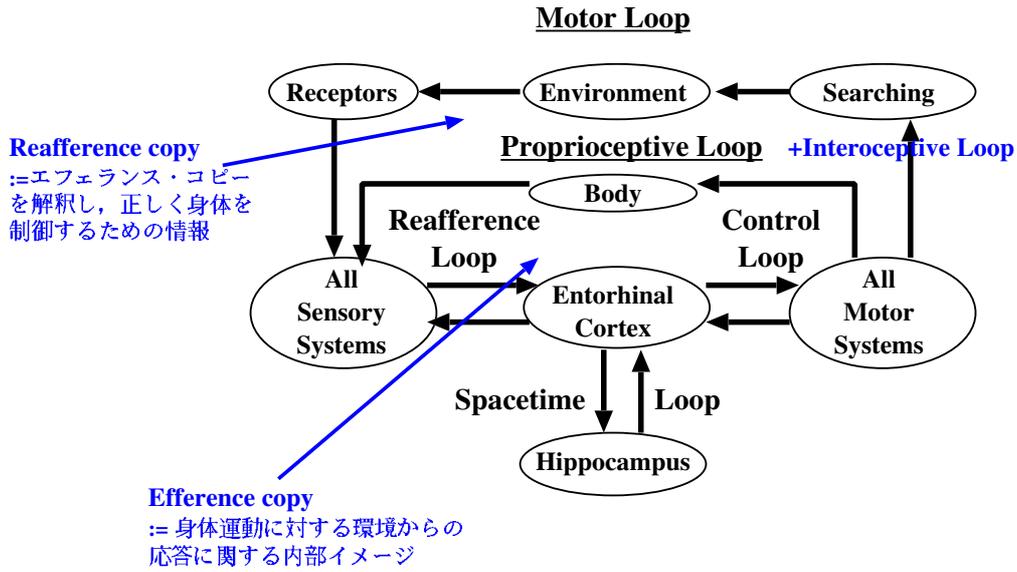


Fig. 2. 本研究で構築する移動知ループ.

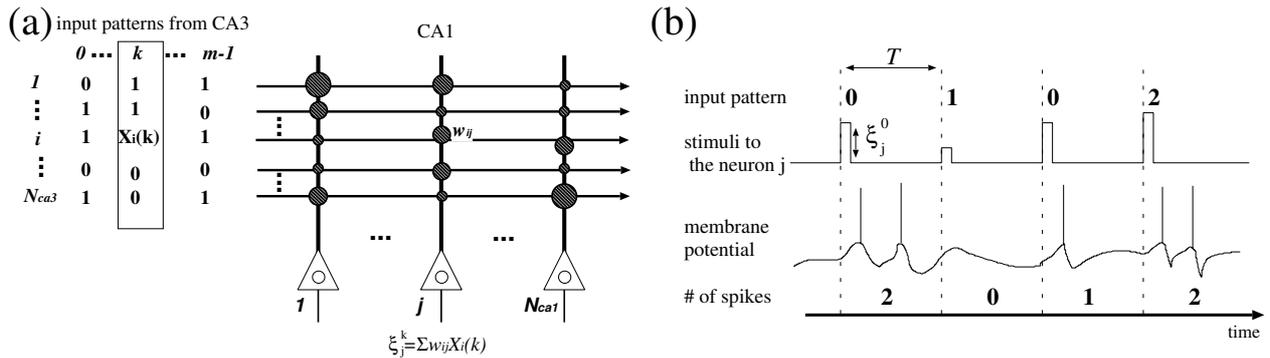


Fig. 3. CA1 モデル回路網の模式図. (a) ネットワークの結合 (b) CA1 ニューロンへの入力と応答.

CA1 の錐体細胞は、これらの CA3 のニューロンからの入力を AMPA 型シナプス及び NMDA 型シナプスを通して受け取る。CA3 の i 番目のニューロンから CA1 の j 番目のニューロンへのシナプス結合強度 w_{ij} は、Hebb 学習則 $w_{ij} = S_{\max} \sum_{k=0}^{M-1} X_i(k) Y_j(k)$ によって与えられるとする。ここで Y_j は入力パターン k に対するニューロン j の応答、 S_{\max} は入力強度を調整するパラメータである。簡単のため、ここでは錐体細胞のみをモデル化し、CA1 のニューロン間に相互結合は無いとする。

B. ニューロンモデル

CA1 のニューロンモデルとしては、Pinsky と Rinzel[6] が海馬の錐体細胞のモデルとして提案した 2 コンパートメントのイオンコンダクタンス型モデルを用いる。ニューロ

ンの膜電位の変化は次の式によって記述される：

$$C_m V_s' = -I_{Leak}(V_s) - I_{Na}(V_s, h) - I_{K-DR}(V_s, n) + (g_c/p)(V_d - V_s) + I_s/p \quad (1a)$$

$$C_m V_d' = -I_{Leak}(V_d) - I_{Ca}(V_d, s) - I_{K-AHP}(V_d, q) - I_{K-C}(V_d, Ca, c) - I_{Syn}/(1-p) + (g_c/(1-p))(V_s - V_d) + I_d/(1-p), \quad (1b)$$

ここで V_s, V_d は細胞体と樹状突起部の膜電位、 C_m は膜のコンダクタンス、各 I_z は各種のイオンチャネルを流れる電流、 I_{Syn} はシナプス入力、 g_c, p は 2 区画間のコンダクタンスと、細胞体の表面積が全体に対して占める割合である。

C. 時系列のコーディング

CA3 では、間隔 T ごとに $m (< M)$ 個の発火パターンのどれかひとつが活性化され、CA1 に入力されるとする。各時刻独立に等確率で確率的にひとつのパターンが選択される。に選ばれる。パターンの添字の集合を $S = \{0, \dots, m-1\}$ 、時刻 $t = kT$ に CA1 に入力されたパターンの添字を $s[k] (\in S)$ とする。 $t = kT$ から $t = (k+1)T$ までの各ニューロンの

状態遷移規則は，入力 s_k によって定まるので，この遷移は形式的に

$$X_{CA1}[k+1] = F_{s[k]}(X_{CA1}[k]), s[k] \in S \quad (2)$$

と記述できる，ここで $X_{CA1}[k]$ は $t = kT$ における全ニューロンの状態を表すベクトル， F_s はその状態空間上の写像とする．これは，この系が Iterated Function System(IFS)[7] として扱えることを示している．

ここで注目するのは，ある時刻の CA1 ニューロン集団の発火パターンの中に，CA3 からの入力された時系列の情報がどのように表現されているかである．時刻 kT から $k(T+1)$ の間にニューロン j が発火した回数を $y_j[k]$ とし，

$$y[k] = (y_1[k], \dots, y_{N_{CA1}}[k]) \quad (3)$$

をこの区間における CA1 の出力と考える．また，時刻 kT から d 回前までの入力時系列を

$$s^d[k] = (s[k], s[k-1], \dots, s[k-d+1]) \in S^d \quad (4)$$

とする．

III. 結果

A. カントールコーディング

カントールコーディングが実現された例を Fig. 4 に示す．図中の各点は，出力状態 $\{y[k]\}$ に対して主成分分析を行い，変換した出力の第三成分までの値 $u_{spj}[k] (j = 1, 2, 3)$ を表し，各点の記号は，そのときに入力されていた時系列 $s^d[k]$ を表している．CA1 の状態は，入力時系列に依存して配置されており，自己相似的にクラスター化されていることが観察された．状態はまず直前の入力によって3個のクラスターに区別され (Fig. 4(a))，さらにその一つ前の入力によって再び3個のクラスターに分けられていることがわかる (Fig. 4(b))．

第一，第二主成分について， $u_{spj}[k]$ を横軸に， $u_{spj}[k+1]$ を縦軸に取ったリターンマップを Fig. 5 に示す．Fig. 4 と同様に，各記号は入力 $s[k]$ を表している．各成分の各入力に対する反応は

$$u_{spj}[k+1] = a_{s[k]} u_{spj}[k] + b_{s[k]} \quad (5)$$

の形のアフィン変換によりよく近似されている ($a_s, b_s \in R$)．さらに $a_{s[k]} < 1$ であることから，この写像は縮小写像であり，元の空間を射影した空間の中に，IFS 的なダイナミックスが表れていることを示している．Fig. 4 におけるフラクタル的な構造は，このダイナミックスにより生成されていると考えられる．

これらの結果は，CA1 の状態空間上にカントール集合的な構造によって時系列がコーディングされていることを示している．

B. コーディング性能の評価

コーディングの性能を評価するために，次の指標を導入する．各時系列 s^d 毎に，それに対応する出力状態の集合の平均ベクトルを

$$\bar{y}(s^d) = \sum_{s^d[k]=s^d} y[k]/N_{s^d} \quad (6)$$

とする．そして，各出力状態 $y[k]$ の最も近傍にある平均ベクトルに対応する入力列を

$$\hat{s}^d[k] = \arg \min_{s^d \in S^d} |y[k] - \bar{y}(s^d)| \quad (7)$$

とする．各入力列に対応する状態の集合が，他の入力列に対応する状態の集合と状態空間上で分離している度合いを， $s^d[k]$ と $\hat{s}^d[k]$ が異なる確率として

$$e(d) = \sum_{k=1}^L \delta(\hat{s}^d[k], s^d[k])/L \quad (8)$$

により評価し，これをクラスター指数と呼ぶ，但しここで L は総データ数， $\delta(x, y)$ は $x = y$ のときのみ 1，それ以外で 0 をとる関数である． e が 0 に近ければ，各入力列に対応するする集合は空間上で他の集合と分離されていると考えられ，空間上に時系列の情報が重ならずコーディングされていると考えられる．入力間隔 T と刺激の S_{max} をパラメータとしたときの， $e(d)$ の変化の様子を Fig. 6 に示す． $T = 80 \sim 100$ 付近で適当な入力強度の時に，クラスター指数が低くなり，異なった時系列間の分離が良好であることがわかる．

REFERENCES

- [1] W. J. Freeman, *How Brains Make up Their Minds*, London, Weidenfeld & Nicolson, 1999.
- [2] E. von Holst and H. Mittelstaedt, "Das Reafferenzprinzip", *Naturwissenschaften*, 37, 1950, pp 464-476.
- [3] I. Tsuda and S. Kuroda, "Cantor coding in the hippocampus", *Japan J. of Industrial and Applied Mathematics*, 18, 2001, pp 249-258.
- [4] I. Tsuda, "Toward an interpretation of dynamic neural activity in terms of chaotic dynamical systems", *Behavioral and Brain Sciences* 24, 2001, pp 793-847.
- [5] J. K. Ryeu, K. Aihara and I. Tsuda, "Fractal encoding in a chaotic neural network", *Phys. Rev. E*, 64, 2001, 046202:1-6.
- [6] P. F. Pinsky and J. Rinzel, Intrinsic and Network Rhythmogenesis in a Reduced Traub Model for CA3 Neurons, *J. Comp. Neurosci.*, 1, 1994, pp39-60.
- [7] M. F. Barnsley, *Fractals Everywhere*, Boston, Academic Press, 1988.

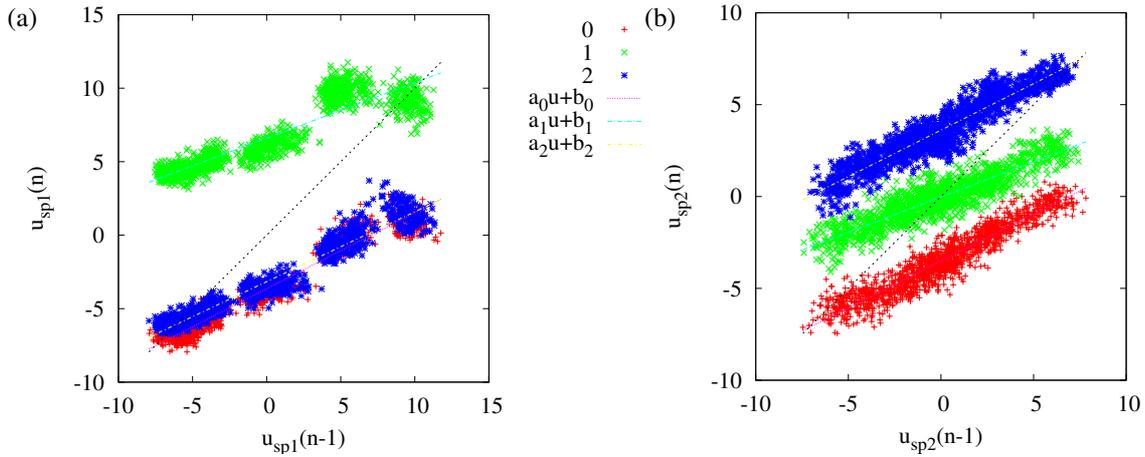


Fig. 5. 各主成分方向に投射された状態変数のリターンマップとその近似式. (a) 第一主成分方向, (b) 第二主成分方向. $m = 3, T = 80, S_{\max} = 1.2$.

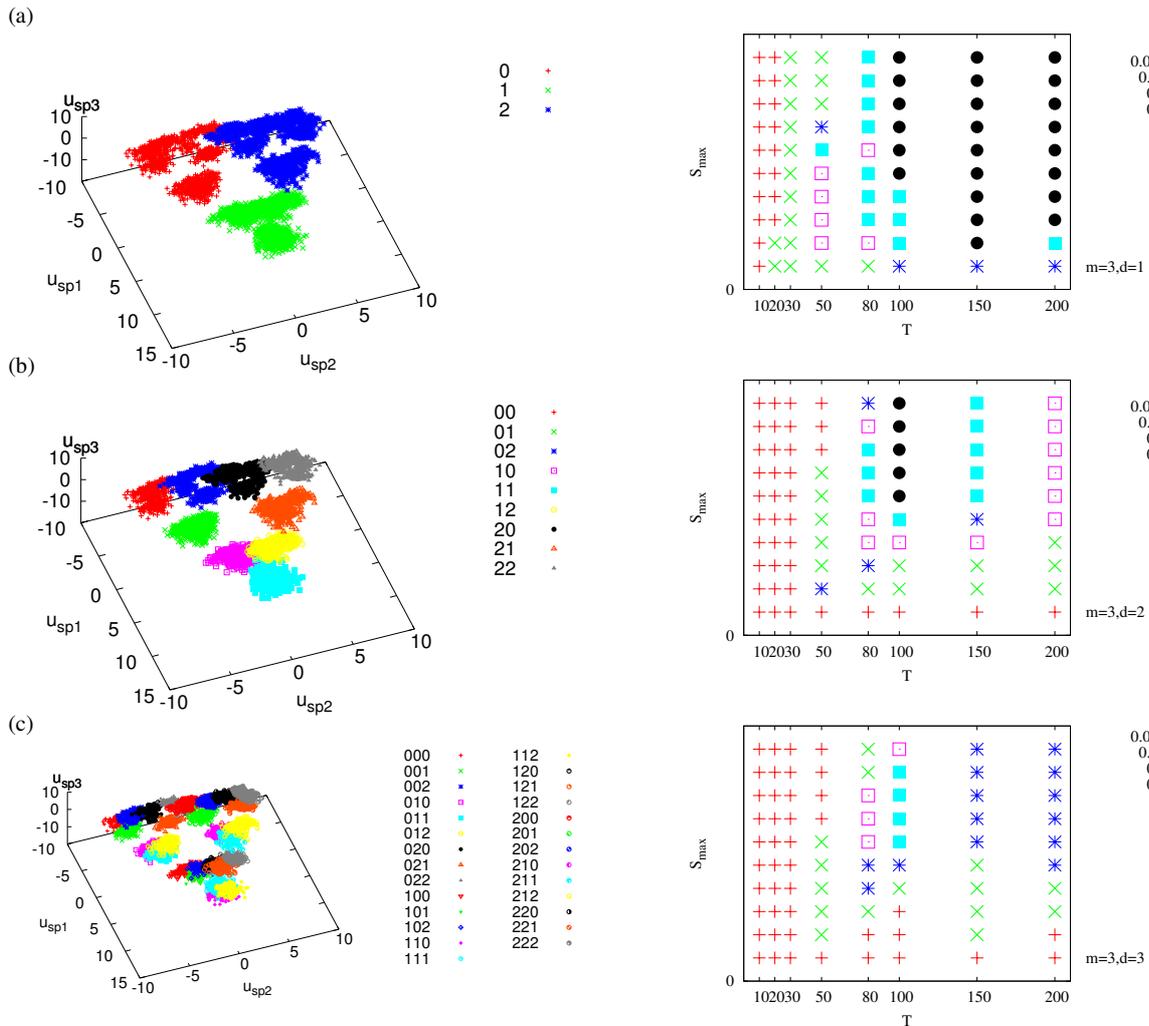


Fig. 4. カントールコーディングの実現例. 長さ 1(a), 2(b), 3(c) の過去の入力時系列によって状態を異なる記号で表示. $m = 3, T = 80, S_{\max} = 1.2$.

Fig. 6. クラスタ指数 e の時間間隔 T と入力強度 S_{\max} に対する依存性. 時系列の長さ $d = 1, 2, 3$ に対する結果.

外部環境の因果関係を学習し行動するための 神経メカニズムのモデル

青柳 富誌生

〒606-8501 京都市左京区吉田本町 京都大学情報学研究科

概要

脳がどのように働くのかを理解するために、多くの実験や理論的研究が行われている。その目的のための最も野心的で重要な神経科学の試みのひとつが、直接計測した神経活動から、例えば行動などに翻訳可能な、デコードの手法を発見しようとするものである。多様な神経活動パターンのうち、特に認知や行動に関連した同期的活動が多くの部位で観測されている。本研究では、最初に、発火タイミングに依存したシナプス可塑性 (STDP) により形成された神経ネットワークが、外部刺激のパターンを記憶する能力があるだけでなく、外部から一様な同期発火を受けることで、記憶した発火パターン間を学習した順番に従い遷移する現象が見られることを示す。次の、条件付弁別課題をこなすように訓練されているラットの海馬 CA1 から記録したマルチニューロン活動の解析を行った結果を報告する。解析では、2種類の統計的手法 (カーネル k-means clustering, カーネル主成分分析) を用いた。その結果、ラットの行動は、マルチニューロン活動のある一定の長さのパターンから予想できる可能性があることが示唆された。

I. はじめに

神経科学における最も重要で野心的な試みのひとつは、神経活動の解釈法を発見することであり、たとえば行動や選択、意思決定などを神経活動から予測することである。多様な神経活動のどの部分に情報がコードされているのか、現在も研究が進行中である。特に、行動や認知に関連した同期的神経活動が多くの神経系において観測されている [1], [2], [3]。しかしながら、その機能的役割ははっきりしない [4], [5]。そのような、一旦生成された同期的神経活動パターンは再びほかの神経回路へ入力信号として入っていくと考えられ、それにより神経ネットワークの機能に影響を与えると考えるのは妥当であろう。近年発見されたもう一つの現象として、スパイクタイミングに依存したシナプス可塑性 (STDP) がある [6], [7], [8]。この学習則により、大脳皮質の回路網が経験した事象の因果関係を神経活動の時間的パターンとしてコードすることで、学習することが可能となると考えられている。これらの神経系の機能に影響を与える二つの事象を考慮すると、STDPにより形成された神経ネットワークに対して同期的活動パターンの入力がどのような影響を与えるのか、それを調べるのは自然な事に思われる。この疑問に答えるため、まずシナプス結合がSTDPにより更新されるスパイクニューロンのネットワークを考えよう。そのネットワークは、既に外界の事象を反映した特定の外部入力パターンにより学習が完了して

いる状況を考えよう。

II. 脳における同期の機能的役割

A. スパイクニューロンのネットワークモデル

ここで考えるネットワークモデルの概略を図1 aに示した。ここでは leaky integrate-and-fire ニューロンモデルを、STDP学習ルールに従う興奮性シナプス結合により相互に結合している。具体的には、シナプス前細胞と後細胞の発火時刻がそれぞれ t_{pre} と t_{post} であるとき、シナプス結合のコンダクタンス g は図1 bに示されたSTDP window 関数 $F(t_{pre} - t_{post})$ の値だけ加算されることにより更新される。付加的条件として、シナプスコンダクタンス g の値は0と g_{max}^E の間に制限する。この制限を実現するために、もしSTDPルールの適用時に値が範囲外になった場合は、制限を超えた値を対応する制限値にリセットする。加えて、学習を行わない全結合の一様抑制シナプス結合も仮定した。

外部入力として二つのタイプの入力を考える。ひとつは刺激入力層であり、試行時の初期パターンや学習時のトレーニング用パターンの入力などを行う。学習時に用いるパターンは図1 cに示されるようなシンプルなものである。このトレーニングパターンはA,B,Cの三つの基本パターンから構成されており、各パターンでは、特定のニューロンが周期的に発火しており、発火しているニューロン同士が特定の位相関係を保っている。学習時には、この3つの基本

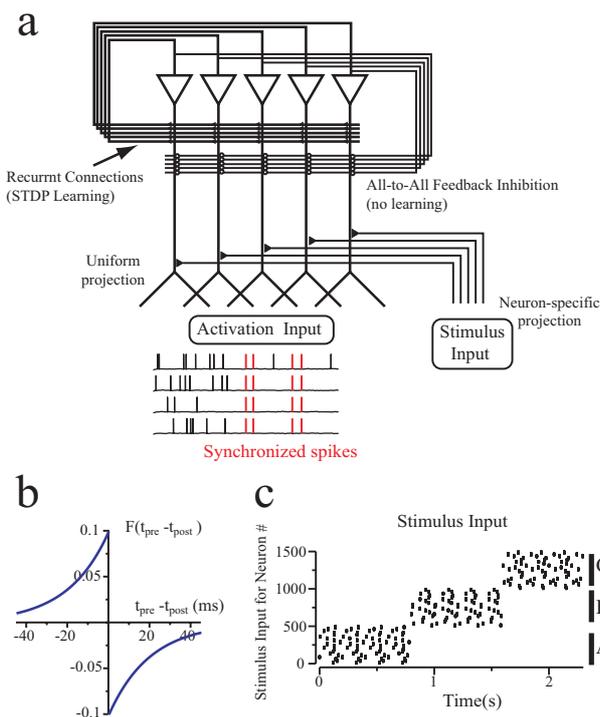


Fig. 1. (A) スパイクタイミング依存のシナプス可塑性 (STDP) をもつ神経ネットワークの概略. (B) STDP ウィンドウ関数. (C) 学習の際に入力層に入力される神経パターン。黒点は刺激入力層におけるスパイクを表す。学習パターン全体は一定の順番 A,B,C,A,B,C... からなる3つの基本パターンより成る。

パターンが決まった順番で刺激入力層に提示される。概念的には、このパターンは外界のある種の事象の因果関係を表現しており、その規則を神経活動パターンに表現したものが見なされる。

もう一つの外部入力は活性化入力層と呼ばれるものであり、全てのニューロンへ様に投射される入力である。この入力は神経ダイナミクスの同期入力の効果を調べるために用いる。神経生理学的観点からは、回路網全体を活性化させるためのバックグラウンド入力と見なせ、各ニューロンが適切な条件下で意味のある発火を行えるように回路全体の活性化を行う入力と考えることができる。活性化入力層には同期・非同期の二つのモードがある。非同期モードでは、スパイク列はポアソン過程によりランダムに生成される。学習時には、常に非同期モードを用いる。同期モードでは、一定比率のニューロンが同期的に発火しており、残りのニューロンはランダムに発火している状態である。その比率の違いにより同期の度合いをコントロールする。本研究では発火率の違いによる効果を排除するため、何れのものであっても、平均発火率は 2.5 Hz の一定の値に設定してある。

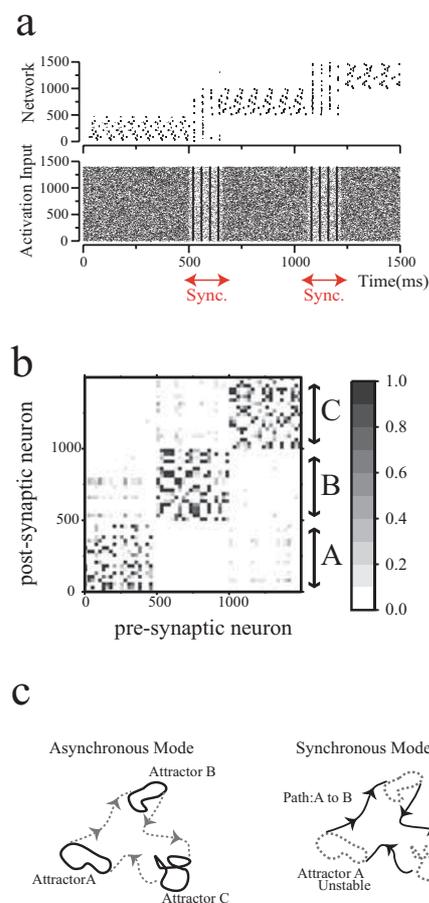


Fig. 2. STDP 学習により構成されたスパイクニューロンのネットワークにおける典型的な同期入力の効果。a. 同期によるスイッチング現象 (Synchrony-induced switching behavior) b. グレイスケールにより規格化された興奮性シナプス結合強度のマトリックス。入力パターンの STDP 学習による結果により、パターン間の因果関係が非対角ブロックに表現されている。c. 同期によるスイッチング現象の力学的観点からの解釈

B. 一様同期入力の機能的役割

本研究での主に問題とするのは以下に説明する事である。STDP 学習を完了した後に、結果として形成された神経ネットワークではどのような神経活動パターンを示すのか? この疑問を解明するため、最初に非同期的モードに活性化入力層を設定したケースを考察しよう。そこでは活性化入力層のバックグラウンド入力により、各ニューロンが刺激入力に適切に反応し発火できるようになっており、更に STDP 学習により形成されたりカレント興奮性結合により、刺激入力がなくても発火活動が維持される状況になっている。典型的な発火パターンを図 2 a に示した。ネットワークの発火パターンを上図に、活性化入力パターンを下図にラスタプロットとして示した。最初、ネットワークは非同期モードにあり、パターン A の状態に

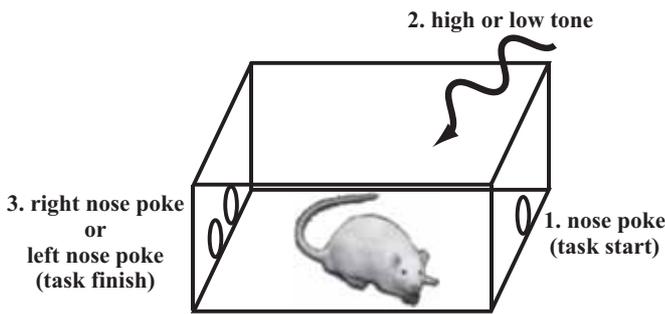


Fig. 3. 条件付弁別課題の概念的説明図。提示される音の高低に応じて、ラットは左右のホールの何れかに鼻を入れる。正解なら報酬である餌が与えられる。

安定している。この場合はネットワークは通常の連想記憶的性質を持っていると考えられる。シナプス結合に関しては、図 2 b に示される通り、3つの基本的な対角ブロックが見られる。これは学習パターンにおける3つの基本パターンを STDP 学習した結果であり、各パターンを連想記憶的に想起することを可能にしている。加えて、非対角ブロックにも結合も存在するが、これは基本パターン間の遷移から形成された結合であり、パターン間の遷移は頻度が少ないことから若干弱い結合となっている。非対角ブロックの結合が弱いことにより、結果として対角ブロックの結合が支配的となり、2つの基本パターンが安定に想起される結果となる。

興味深いのは、図 2 a に示されるとおり、短時間の一樣同期入力がこの弱い結合を活性化し、パターン間の遷移を促す事ができる点である。すなわち、活性化入力層が同期モードに短時間スイッチすることで、パターン A からパターン B へ遷移が起こる。更に重要な点は、一樣同期入力は、学習時に提示したパターンの順番に従った遷移を引き起こす事ができる点である。力学的観点でこの現象を解釈すると、一樣非同期入力の際には、システムは STDP 学習により形成された幾つかのアトラクターをもっている。(図 2c 左)。しかし、アトラクター間の弱い結合により学習されていた遷移のパスを一樣同期入力が活性化し、学習した順番に従ったアトラクター間遷移を引き起こすことが可能である(図 2c 右)。

III. 脳の神経活動の解析

マルチ電極は現在神経科学における標準的なツールとなっており、特定の脳の部位から複数のニューロンの神経活動を同時に計測することが可能である。脳の情報コーディングに関しては現在も論争が続いており、特に複数ニューロンが特定の脳の機能とどのようにかかわって動作しているのか、大きな問題である。この方向で研究を進めるには、複数ニュー

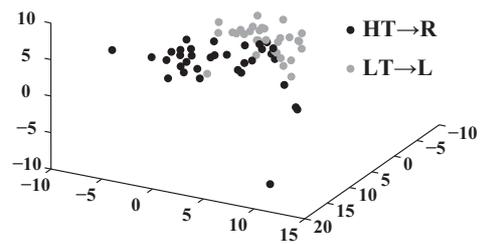


Fig. 4. カーネル PCA によるデータの分離。この場合のデータからの正答率は 75% であった。

ロンのスパイクデータを処理し、そこから本質を抜き出すための統計的手法の開発が不可欠である [9]。近年盛んに研究されているブレインマシンインターフェイスは、脳活動から直接ロボットなどを操作しようという野心的な試みであるが、そのために必要な脳の情報表現の解明は末梢系以外はそれほど進んでいないのが現状である [10]。ブレインマシンインターフェイスのような新たな実験パラダイムは、医療の観点から重要なだけでなく、脳の情報表現を解明する手段としても期待できる。その意味で我々も研究を開始しているが、その途中過程で得られた予備的データの解析結果を照会する。

A. 実験データ

解析に用いたデータは、ラットの海馬 CA1 からテトロード電極により記録されたものである。ラットは提示される音の高低から、左右の何れかのホールに鼻を入れるように訓練されており、正答すると餌が与えられる(図 3)。記録は、ラットがこの条件付き弁別課題の学習を完了した状態で、課題遂行中に行った。マルチニューロン活動の生データからスパイクソーティングを用い前処理を行ったが、詳細は文献を参照されたい [9]。我々はスパイクの分離などの前処理が済んだデータを用い解析を行った。

B. 統計解析

カーネル法とは、データ中の共通する特徴を発見するための強力な手法の一つであり、バイオインフォマティクス、文字認識、パターン認識など多くの問題に適用されている [11][12]。本研究では、ラットが条件付き弁別課題を遂行中のマルチニューロンデータをカーネル法により解析した。用いたカーネルは Shpiegelman が提唱したもので、マルチニューロンのスパイク系列間の類似性を、神経科学の観点から妥当であると思われる仮説をもとに構成されたものである(詳しくは [13] を参照)。具体的には、一定系列の複数ニューロンから構成されるスパイクパターンを比較して、多少のスパイクの歯抜けや時間が非線形に伸縮しても、類似したパターンと見なせるよう

にカーネルを構成してある。例えば、カオス的に変動する有限位相差などのパターンも抽出可能であると考えられる。

C. 解析結果

解析では、記録したマルチニューロンデータを100msのビン幅でスパイク数をカウントし、その結果に上記カーネル法を適用した。まず最初に、カーネル K-means クラスタリングを適用して、左右の行動の差が上手く2クラスターに分かれるか調べた。データによっては上手く分離できなかったが、図4に示した例では上手く分離できた。図4では、カーネル主成分分析(PCA)を用いて、データを固有値が大きい3軸を取り出して射影して表示したものであり、確かにデータが若干分離できている事が見て取れる。この場合のクラスターに分けたデータを用いたラットの行動の予測正答率は約75%であった。カーネルのパラメータの一つに、どこまでの長さのスパイク系列を考慮するかとものがある。何れのデータも、ある程度の系列の長さを考慮した場合には最も正答率が高く、平均発火率しか見ない場合には行動を予測することができなかった。このことは、ある一定長の時空間スパイク系列が、特定の行動や判断に深く関与していることを示し、また同時に、それらの特徴は従来の線形のデータ解析では取りこぼす可能性があることも示唆している。

IV. 結論と今後の課題

最初の結果は、同期スパイクは生物において、外界の刺激と一連の行動を関係づけるシグナルの役割を果たしている可能性を示唆している[2],[14]。この結果から、神経ネットワークのダイナミクスの変化させることで、情報の流れをコントロールすることが、同期発火活動の一つの可能な役割ではないかと推測できる。また、実際に実験で観測された認知や行動に伴った神経同期活動を、これらの結果を用いて再解釈することが可能ではないかと考えている。

次に、条件付き弁別課題を遂行中のラットの海馬CA1から計測したマルチニューロン活動のデータをカーネル法を用いて解析した結果を示した。一つの結果として、ラットの行動はマルチニューロン活動の一定長の特定パターンにより予測可能であることが示唆された。しかし、より信頼できる結論を得るためにはデータがまだ不十分であり、カーネルパラメータの調整などの課題もある。今後、更に研究を進め、これらの課題を解決していく予定である。

V. 謝辞

ここで紹介した研究は野村真樹博士と青木高明博士による共同研究によるものである。また、BMI

の予備的実験データを提供していただいた櫻井芳雄先生に感謝したい。

REFERENCES

- [1] C. M. Gray, P. Konig, A. K. Engel, and W. Singer, "Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties." *Nature*, vol. 338, pp. 334–337, 1989.
- [2] A. Riehle, S. Grun, M. Diesmann, and A. Aertsen, "Spike synchronization and rate modulation differentially involved in motor cortical function." *Science*, vol. 278, pp. 1950–1953, 1997.
- [3] P. Fries, J. H. Reynolds, A. E. Rorie, and R. Desimone, "Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention." *Science*, vol. 291, pp. 1560–1563, 2001.
- [4] A. K. Engel, P. Fries, and W. Singer, "Dynamic predictions: oscillations and synchrony in top-down processing." *Nat. Rev. Neurosci.*, vol. 2, pp. 704–716, 2001.
- [5] E. Salinas and T. J. Sejnowski, "Correlated neuronal activity and the flow of neural information." *Nat. Rev. Neurosci.*, vol. 2, pp. 539–550, 2001.
- [6] G. Q. Bi and M. M. Poo, "Synaptic modifications in cultured hippocampal neurons: dependence on spike timing, synaptic strength, and postsynaptic cell type." *J. Neurosci.*, vol. 18, pp. 10464–10472, 1998.
- [7] L. I. Zhang, H. W. Tao, C. E. Holt, W. A. Harris, and M. Poo, "A critical window for cooperation and competition among developing retinotectal synapses." *Nature*, vol. 395, pp. 37–44, 1998.
- [8] H. Markram, J. Lubke, M. Frotscher, and B. Sakmann, "Regulation of synaptic efficacy by coincidence of postsynaptic apss and epsps." *Science*, vol. 275, pp. 213–215, 1997.
- [9] S. Takahashi and Y. Sakurai, "Real-time and automatic sorting of multi-neuronal activity for sub-millisecond interactions in vivo." *Neurosci.*, vol. 134, pp. 301–315, 2005.
- [10] M. A. L. Nicolelis, "Actions from thoughts." *Nature*, vol. 409, pp. 403–407, 2001.
- [11] B. Scholkopf and A. J. Smola, *Learning With Kernels: Support Vector Machines, Regularization, Optimization and Beyond*, ser. Adaptive Computation and Machine Learning. MIT Press, 2001.
- [12] J. Shawe-Taylor and N. Cristianini, *Kernel Methods for Pattern Analysis*. Cambridge University Press, 2004.
- [13] L. Shpilgelman, Y. Singer, R. Paz, and E. Vaadia, "Spiker-nets: Predicting arm movements by embedding population spike rate patterns in inner-product spaces." *Neural Comput.*, vol. 17, pp. 671–690, 2005.
- [14] D. Lee, "Coherent oscillations in neuronal activity of the supplementary motor area during a visuomotor task." *J. Neurosci.*, vol. 23, pp. 6798–6809, 2003.

生体の運動計画における基本戦略とその実現アルゴリズム

西井淳

山口大学大学院理工学研究科

I. はじめに

生体は生存のためのエネルギーを得るために様々な運動を行う。この運動に要する消費エネルギーと獲得できたエネルギーの利得のバランスがその個体の生存確率を大きく左右することになる。適当な淘汰圧下において、なんらかの最適化によってこの利得を高くすることができた個体やその群は生存確率をあげることができる。生体が進化や個体発生後の学習によってこの利得を高くするために獲得した「なにか」を、群行動や個体行動、そして運動における「知」と捉えることができる。筆者はこのような視点に基づき、(1) 個体間の協調行動や利他行動の発現は自然淘汰の視点からどのように説明できるか、および(2) 個体の運動における知は何かを探るための研究を行っている。以下では、本研究課題の当初課題である(2)に関して本年度に得た研究成果を紹介する。

生体が進化や学習の結果獲得した運動における知を探るには、運動自体がどのようなものであるか、言い換えとあるタスクを達成するための運動を一意に決定するための基本戦略は何かをまず理解する必要がある。この基本戦略を理解してはじめて、生体はその戦略に基づく運動を様々な環境下で柔軟に実現するための学習・適応能力の検討が可能になる。

生体が自然淘汰を生き延びるための最適化をとげているとすれば、前述の通り運動のための消費エネルギーを低く抑えることは重要であり、多くの運動軌道を決定する基本戦略となっていると考えられる。そこで、本年度は(1) 歩行中の遊脚軌道を消費エネルギー最小化規範で説明できるか、(2) リーチング運動は消費エネルギー最小化規範で説明できるか、(3) なんらかの拘束条件を満足する運動を、高次中枢とパターン発生器(CPG)が協調して学習・実現するメカニズムはどのようなものかについて考察をすすめた。

II. 歩行運動における軌道選択基準

歩行中の遊脚運動は振り運動であると考えられる振り仮説は、バイオメカニクスの分野のみならずロボティクスの分野においても多くの研究者を魅了してきた。しかし、歩行動物の歩行時の遊脚軌道は振り運動とは異なることを示唆する研究結果が近年多く報告されている。例えば、遊脚終了時の関節トルクは、足先を引き戻して滑らかに接地できる方向に働いており [1], [2], これが安定な歩行の実現に寄与していることが示唆されているが、弾道モデルでは必ずしもこのような引き戻しは得られない [3]。

そこで筆者らは歩行の安定化のための足先の滑らかな接地を境界条件とし、消費エネルギーの最小化を拘束条件とする最適な遊脚軌道を計算し、得られた軌道の特徴が実際

山口大学大学院理工学研究科, 753-8512 山口市吉田 1677-1
nishii@sci.yamaguchi-u.ac.jp

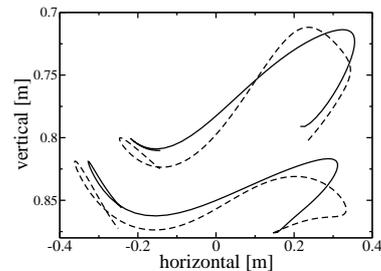


Fig. 1. Horizontal view of the trajectories of ankle joint (upper lines) and toe (lower lines) during 3 km/h walking. Walking direction is the left side of the figure. Solid lines show the measured trajectories and dashed lines show the optimal ones which minimize the energy cost.

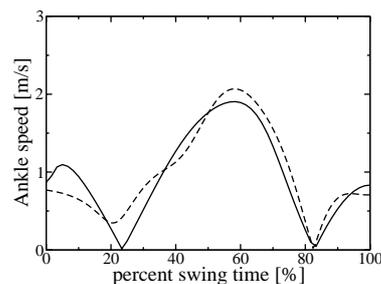


Fig. 2. Ankle speed during 3 km/h walking. Solid line shows the measured trajectory and dashed line shows the optimal one which minimizes the energy cost.

の遊脚軌道と多くの点で一致することを報告して来た [4], [5]. 消費エネルギーに注目したこのような研究においては、運動中の筋活動と消費エネルギーの関係をどのように見積もるかが問題になる。しかし、その関係に関しては生理学的にも十分なデータは得られていないため、これまでの研究では消費エネルギーの見積もりに直流モータモデルを用いてきた。直流モータモデルは熱散逸や機械の仕事などの消費エネルギーの本質的な部分を表現されていると考えられるが、歩行運動の最適性を探るには他の筋モデルによる最適軌道との比較検討も行っていくことにより、消費エネルギーを低く抑える運動軌道とはどのようなものかその本質的な性質を探っていく必要がある。

そこで、今年度は Alexander が提案した筋肉の消費エネルギーの推定式 [6] を用いて最適遊脚軌道の計算を行った [7]。その結果得られた最適軌道の特徴は定性的にも定量的にも多くの点で実測軌道と一致した (図 1, 図 2)。この結果は、遊脚軌道は転倒のリスクを考慮したやや長期的な評価のもとで消費エネルギーを最小にするように選択されていることを示唆する。ただし、遊脚開始時の脚の蹴りだしから持ち上げの軌道形状を最適軌道は十分再現しておらず、

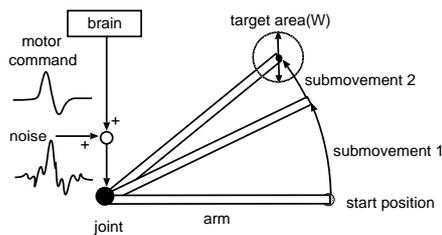


Fig. 3. Schematic view of an arm reaching movement.

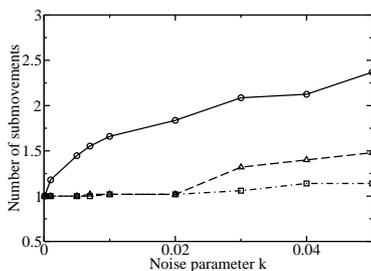


Fig. 4. Average numbers of corrective sub-movements required to reach the target area by criteria of minimization of the energy cost (○), the endpoint variance (□) and the torque change (△). The movement duration was determined by Fitts' law. The error bar shows the standard deviation.

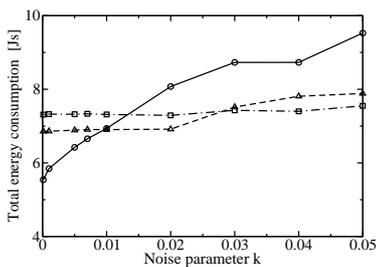


Fig. 5. Energy consumptions required to reach the target area by criteria of minimization of the energy cost (○), the endpoint variance (□) and the torque change (△). The movement duration was determined by Fitts' law. The error bar shows the standard deviation.

この点については踵関節の運動に影響を及ぼす腱の働きを考慮する必要があると考えている。この腱の影響および支持脚相を考慮した最適軌道の検討を行うことが今後の課題であり、その準備もすすめている。

III. リーチング運動における軌道選択

ヒトが上肢到達運動を行う際の手先の運動軌道はほぼ直線であり、その速度波形はベル型になることが知られている [8]。このような運動を脳が決定する運動規範としては運動のなめらかさに注目した躍度最小規範や [9]、トルク変化最小規範 [10]、近年では生体ノイズが運動指令に影響を与えることを考慮した終点分散最小規範 [11] が提案され、いずれも手先の運動の特徴をよく表すものとして比較検討が行われてきた。一方、消費エネルギー最小規範も腕の到達運動に関して検討されてきたが [6]、[12]、消費エネルギーを最小にする上肢運動軌道は運動初期や終了時に速度の変化が大きくなる等の点で実際のヒトの運動の特徴と異なることが示されている [12]。この結果は、到達運動の運動軌道が滑らかさや外乱等の要因のみで決定されてお

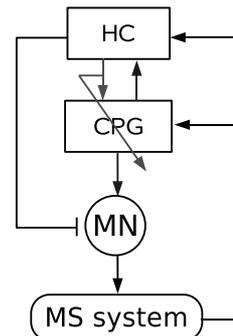


Fig. 6. A hierarchical control learning model by a higher center and the CPG. The higher center evaluates the result of movements and learns the control signal to the CPG. The CPG tunes its parameters so as to decrease the control signal from the higher center.

り、消費エネルギーとは無関係に計画されていることを意味するのだろうか。

本研究では、実際の到達運動軌道に運動終了位置の補正のための補間運動がしばしば観察されることに注目し、生体ノイズの影響下において補間運動も含めた到達運動の総消費エネルギー量を低く抑える規範は、消費エネルギー最小、終点分散最小、トルク変化最小のどの規範であるかについて比較を行った (図 3)。その結果、従来生体ノイズの影響を無視して議論されていた消費エネルギー最小軌道は生体ノイズの影響を受けやすいために、到達タスク達成のためには多くの補間運動が必要となり (図 4)、総消費エネルギーも他の規範に比べて大きくなることわかった (図 5)[13]。

本結果は、従来消費エネルギーの最小化とは独立に考えられていた腕の到達軌道も、消費エネルギーの最小化に基づいて選択されていることを示唆するものである。ただし、その最適化はノイズにさらされた環境下において期待値としての消費エネルギーを低く抑えるようにはたらいっていると考えられる。さらに到達運動の消費エネルギーに関する最適性を検討するため、ノイズの影響下で消費エネルギーを最小にする最適な到達軌道の計算および検討をすすめている [14]。

IV. 運動の階層的学習制御モデル

歩行や遊泳などの運動の指令は、脊椎動物なら脊髄に存在して上位中枢からのバースト信号により周期的な運動指令を発生するパターン発生器 (CPG, Central Pattern Generator) と、運動の開始・停止といったスイッチングや外乱への対応等を行う高次中枢の様々な部位が協調して生成している。筆者らは CPG と上位中枢による制御モデルをこれまで検討してきたが [15]、本年度はその研究をベースとして、CPG と高次中枢による運動制御に関する次の 3 つの問題点を考察し、階層的な学習制御モデルを構築した。(1) CPG と高次中枢が全く独立に筋肉に運動指令を送ってほしい運動を実現するのは難しい。これらの運動指令はいったいどのように競合を避けつつ、全体としてまとまった運動を実現しているのだろうか。(2) 歩行等の運動の実現のためには、運動指令を出す周期、位相 (タイミング)、そしてその大きさを調節しなければならない。これらの各パラメータはどのようにして独立に調節されて

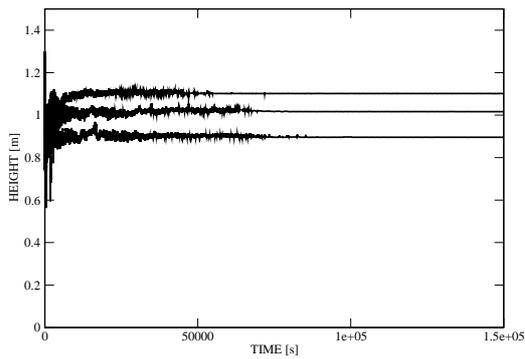


Fig. 7. Height of hopping robot during learning. By learning the height approaches to each target height 0.9, 1.0, 1.1 m.

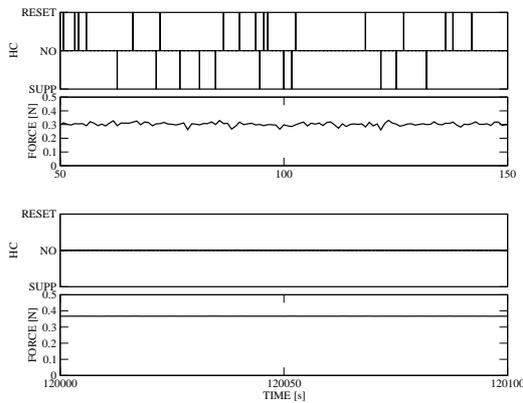


Fig. 8. Activity of the higher center during learning of the target height 1.0 m. Upper figure and lower one show the activity in the beginning of the learning and after a sufficient learning time, respectively. In each subfigure, upper graph shows the control signal, i.e., excitatory signal and the inhibitory signal, from the higher center to the CPG and lower shows the amplitude of the motor command which is determined by the higher center. In the beginning of the learning ($t = 50 - 150$ s in Fig.7), higher center searches an appropriate signal set. After a sufficient learning time ($t = 120000 - 120100$ s in Fig.7), desired hopping is realized without control signal to the CPG and without fluctuation of the amplitude of the motor command.

いるのだろうか。(3) 高次中枢からの入力がない状態でも、ある程度望ましい運動指令をCPGのみで発生できることから、CPGには運動指令の学習能力があると考えられる研究者は多い。しかし、脊髄等の下位中枢にあるCPGが運動結果の評価に基づいた学習をどのように実現しようだろうか。以下では、このような問題点を考慮して構築した階層的な学習制御モデルの概要を説明する。

脊髄内には脳幹や大脳皮質などの様々な箇所からの投射があり、これにより視覚や平衡器官等からのセンサ入力に基づいた運動指令が送られていると考えられる [16], [17]。しかし、外乱に対して上位中枢が運動神経に直接指令を送れば、筋骨格系の状態とCPGの活動との整合性がとれなくなる。そこで、上位中枢はCPGの状態に応じて、CPGの即時発火や発火の抑制等を行う制御信号を必要に応じてCPGに送っていると考え、高次中枢は運動の調節とともにCPGの状態の調節も行うことができる。実際高次中枢から脊髄への投射の多くは直接運動ニューロンに投射するのではなく脊髄内の介在ニューロンに投射していることが報告されており、少なくともヤツメウナギ等の場合で

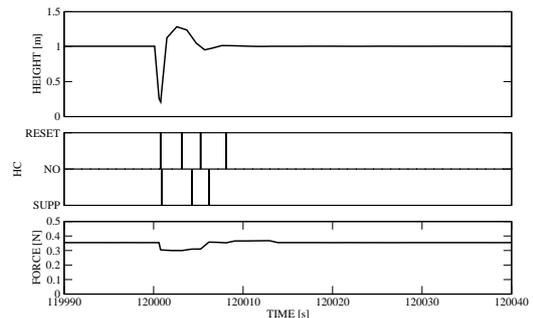


Fig. 9. Response to perturbation. Upper graph shows the height of robot, middle one shows the control signal to the CPG and bottom one shows the amplitude of motor command.

は、この介在ニューロンはCPGを構成するニューロンの一部であることが多い [17]。また、脳幹や小脳などの上位中枢は、各種センサ情報のみならずCPGからの遠心性コピーも受け取っており、CPGの状態に応じた制御信号をCPGに送っている可能性は高い。

適切な運動を獲得するには、運動指令の周期とタイミングの他、その大きさも調節する必要がある。筆者らはこれまでに、歩幅やデューティ比等の歩行パラメータが、消費エネルギーを低く抑えるように実にきめ細かく調整されている可能性を示唆して来た [5], [18], [19]。この結果は歩行に係わる様々な制御変数を独立に制御されていることを示す。しかし非線形振動子であるCPGのみで運動指令のタイミングや大きさを独立に制御するのは数理的に考えると困難なように思われる。生理学実験においては、サルとの歩行中に前運動野を障害した場合には歩行は継続するものの踵関節等の遠位の筋緊張が弱まり [20]、補足運動野 (SMC) の活動を障害した場合には全身の筋緊張が弱まる [21]。また、脚橋被蓋核 (PPN) や中脳歩行誘発野 (MLR) からはCPGへの投射とは独立に、運動ニューロンの活動度を調整する投射があることも報告されている [22]。このような知見より、CPGは運動指令のタイミングを決定する一方で、CPGから運動ニューロンを介して出力される運動指令の大きさは皮質等からの投射により調節されていると考えられると良さそうに思われる。

歩行等の運動の学習については、CPGの神経回路が未発達な段階では、高次中枢がまず運動学習を行ってCPGの制御を行っていると考え、その制御信号自体がCPGの学習のための教師信号として働くことができる。すなわち、制御信号から受ける影響が小さくなるようにCPGが学習をすすめていけば、最終的にはCPGのみで適切な運動指令を出す能力を獲得できる。

このようにして構成した階層的学習制御モデル (図6) を用いて1次元ホッピングロボットの運動学習制御実験を行った結果の例を図7, 図8に示す [23]。高次中枢の制御には強化学習を、CPGの学習にはNishiiによる振動子による学習則モデルを用いている [24]。学習とともに目標の高さによるホッピングが可能になる様子が見られる (図7)。また、学習初期には高次中枢がCPGに制御信号を頻繁に出力して最適解の探索を行っているが、学習がすすむと高次中枢からの信号はなくなり出力の大きさも一定になる (図8)。このときCPGによって運動指令のタイミングは決定

されて望ましい高さのホッピングが実現されている(図7)。図9は、学習後にロボットに外乱を与えたときの高次中枢の活動の様子を示しているが、外乱に対応するための制御信号を高次中枢が出力することによってもとの目標値に復帰している様子がわかる。このようなCPGと高次中枢による多重制御によって、CPGのみによる制御の場合よりも外乱に強い系になっていることもシミュレーション実験で確認している。

V. 学習と時間スケール

歩行運動等の学習を行うとき、学習するべきパラメータが多くなるのが問題になる。また、学習を行うための評価を行う時間スケールもパラメータ毎に異なる場合がある。例えば物理系である身体の運動とCPGの活動は同期をとる必要があるため、CPGの固有周波数は、短い時間スケールでの調整が必要であり、CPGと運動系との位相関係の学習はそれよりゆっくりとした時間スケールでの調整が必要となる。このような時間スケールをどのように選ぶかは問題であるが、適切に決めることができれば、運動に必要な多くのパラメータを時間スケールで分離して学習することが出来る。

個体は様々な運動要素からなる運動、さらに一連の運動から構成される行動を行う。各運動要素の最適化をすすめることによって初めて最適な行動選択ができることから、運動と行動に関してもその学習の時間スケールは異なることがわかる。そして、最適化の規範は、個体がおかれた環境の淘汰圧によって決まるものである。このように考えると、底辺に運動単位を、頂点に個体において時間スケールで学習パラメータを分離した階層構造を考えることができる。個体にとって、コストの見積りと最適化は底辺から行う必要があるが、評価は上層から行われる。この各層および各層間における最適化メカニズムが生体の知と捉えることができる。このような構造化と最適化のメカニズムを考察することが、運動知や社会行動の知を理解するための問題でもあり、さらに、生物とはなにかという本質の情報論的意味を知るにも係わる重要な問題である。

VI. まとめ

今年度は、本研究課題の当初目的である「個体の運動における知は何か」を探るために、(1)「生体はどのような運動を実現しているか」(2)「生体はどのようなメカニズムで運動を実現しているか」という問題に関する研究を行い、その具体的な内容についてもほぼ当初の計画計画通りに進めてきた。また、本稿では詳しくはふれなかったが、当初目的以外にも「移動知」研究に関連して「個体間の協調行動や利他行動の発現は自然淘汰の視点からどのように説明できるか」といった問題も扱っている[25]。これについては今後の機会に紹介させていただく予定である。

今後はさらに、接地も含めた歩行運動の最適性の検討や、生体ノイズ下における最適な随意運動軌道の検討を行い、その結果を考慮した上で運動学習メカニズムの検討を行っていく予定である。またその過程で、生体の学習における時定数による変数分離の問題も同時に考察していきたいと考えている。

REFERENCES

- [1] S. N. Whittlesey, R. E. A. van Emmerik, and J. Hamill, "The swing phase of human walking is not a passive movement," *Motor control*, vol. 4, pp. 273–292, 2000.
- [2] R. W. Selles, J. B. J. Bussmann, R. C. Wagenaar, and H. J. Stam, "Comparing predictive validity of four ballistic swing phase models of human walking," *J Biomech*, vol. 34, pp. 1171–1177, 2001.
- [3] A. Seyfarth, H. Geyer, and H. Herr, "Swing-leg retraction: a simple control model for stable running," *J Exp Biol*, vol. 206, pp. 2547–2555, 2003.
- [4] M. Nakamura, M. Mori, and J. Nishii, "Trajectory planning for a leg swing during human walking," *Proc of IEEE SMC 2004*, pp. 784–790, 2004.
- [5] J. Nishii and M. Nakamura, "A determinant of the leg swing trajectory during walking," *Proc of 3rd international symposium on adaptive motion in animals and machines*, pp. CD-ROM, 2005.
- [6] R. McN. Alexander, "A minimum energy cost hypothesis for human arm trajectories," *Biol Cybern*, vol. 76, pp. 97–105, 1997.
- [7] 藤井 彰広, 末長 宏康, 谷合 由章, and 西井 淳, "筋代謝特性を考慮した消費エネルギー最小規範に基づくヒトの遊脚運動の考察," 電子情報通信学会技術報告, in press.
- [8] C. G. Atkeson and J. M. Hollerbach, "Kinematic feature of unrestrained vertical arm movements," *The Journal of Neuroscience*, vol. 5, pp. 2318–2330, Sep 1985.
- [9] T. Flash and N. Hogan, "The coordination of arm movements: An experimentally confirmed mathematical model," *J. Neurosci.*, vol. 5, pp. 1688–1703, 1985.
- [10] Y. Uno, M. Kawato, and R. Suzuki, "Formation and control of optimal trajectory in human multijoint arm movement: minimum torque-change model," *Biol Cybern*, vol. 61, pp. 89–101, 1989.
- [11] C. M. Harris and D. M. Wolpert, "Signal-dependent noise determines motor planning," *nature*, vol. 394, pp. 780–784, 1998.
- [12] J. Nishii and T. Murakami, "Energetic optimality of arm trajectory," *Proc Int Conf on Biomech of Man 2002*, pp. 30–33, 2002.
- [13] Y. Tani and J. Nishii, "Optimality of the minimum endpoint variance model based on energy consumption," in *Brain-inspired IT II: Decision and Behavioral Choice Organized by Natural And Artificial Brains, 1291*, K. Ishii, K. Natsume, and A. Hanazawa, Eds., pp. 101–104. Elsevier, 2006.
- [14] 谷合 由章 and 西井 淳, "生体ノイズの影響下におけるリーチング運動の消費エネルギーに基づく最適性," 電子情報通信学会技術報告, in press.
- [15] T. Hioki, T. Yamasaki, and J. Nishii, "A hierarchical learning model for the cpg and a higher center to obtain a basic locomotor pattern," *Proc of 3rd international symposium on adaptive motion in animals and machines*, pp. CD-ROM, 2005.
- [16] A. H. Cohen, S. Rossignol, and S. Grillner, Eds., *Neural control of rhythmic movements in vertebrates*, John Wiley and Sons, 1988.
- [17] S. Grillner, P. Wallen, and L. Brodin, "Neuronal network generating locomotor behavior in lamprey: circuitry, transmitters, membrane properties and simulation," *Ann Rev of Neurosci*, vol. 14, pp. 169–199, 1991.
- [18] J. Nishii, "Legged insects select the optimal locomotor pattern based on energetic cost," *Biol Cybern*, vol. 83, no. 5, pp. 435–442, 2000.
- [19] J. Nishii, "An analytical estimation of the energy cost for legged locomotion," *J Theor Biol*, vol. 238, pp. 636–645, 2006.
- [20] K. Nakajima, F. Mori, A. Tachibana, A. Nambu, and S. Mori, "Cortical mechanisms for the control of bipedal locomotion in Japanese monkeys: I. local inactivation of the primary motor cortex (M1)," *Neurosci Res*, vol. 46 (suppl. 1), pp. S156, 2003.
- [21] K. Nakajima, F. Mori, A. Tachibana, A. Nambu, and S. Mori, "Cortical mechanisms for the control of bipedal locomotion in Japanese monkeys: II. local inactivation of the supplementary motor area (SMA)," *Neurosci Res*, vol. 46 (suppl. 1), pp. S157, 2003.
- [22] K. Takakusaki, K. Saitoh, H. Harada, and M. Kashiwayanagi, "Role of basal ganglia-brainstem pathways in the control of motor behaviors," *Neurosci Res*, vol. 50, pp. 137–151, 2004.
- [23] 宮崎 裕子, 日置 智子, and 西井 淳, "周期的な運動を獲得する階層的学習モデル," 電子情報通信学会技術報告, in press.
- [24] J. Nishii, "A learning model for oscillatory networks," *Neural Networks*, vol. 11, pp. 249–257, 1998.
- [25] 橋爪 善光 and 西井 淳, "自然淘汰における利他的行動の出現とそれに伴う共有語彙の獲得," 電子情報通信学会技術報告, in press.

真正粘菌のネットワーク幾何と生物としての機能発現

高松 敦子*, 伊藤 昌明, 加川 友己
早稲田大学 理工学部 電気・情報生命工学科
〒 112-0004 東京都新宿区大久保 3-4-1

Abstract—真正粘菌 (*Physarum polycephalum*) 変形体の形態と行動は環境条件に応じて劇的に変化するが、これを「移動知」による適応行動であるここでは考えてみる。この研究では、真正粘菌変形体の動的な振る舞いについて、変形体を構成する管状構造のネットワークの形に着目し、ネットワーク幾何と生物の機能関係を調べることを目標とする。簡単のために、変形体の管ネットワークのトポロジーのみに着目し、ネットワークがノードとリンクだけで構成されると仮定する。複雑ネットワーク科学の観点から、様々な環境条件下で、管ネットワークの構造を調べた。結果として、トポロジーだけを考えた場合には変形体の管ネットワークはスケール・フリーのような構造は持たないことが分かった。予備的な解析から、そのような性質は、むしろリンクの重みや長さに埋め込まれていることが示唆された。次に、簡単なルールに基づいたセル・オートマトンモデルを用いて変形体の成長パターンについての再構築を試みた。このような系統的解析手法と構成的手法を組み合わせることで、要素集合系の形態による適応行動のアルゴリズム抽出が可能となると考えられる。

I. はじめに

真正粘菌 (*Physarum polycephalum*) 変形体は振動性のアメーバのような細胞である。細胞の厚みを周期的に変動させながら環境中をはい回り、一方で細胞の形態を著しく変化させることで環境へ適応する。変形体は原始的で特異的な生物かもしれないが、「移動知」について構成的・系統的手法で調べるといえる意味では、理想的なモデル生物である。この研究は、変形体の管状構造が形成するネットワークの「形」に着目して、変形体の動的挙動について解析を行い、ネットワーク幾何と生物としての機能の関係を明らかにすることを目的とする。

A. 振動する要素の集合体 -分散するセンサー、アクチュエータ、情報処理装置-

変形体細胞は通常の細胞に比べ非常に大きく、 $10\mu\text{m}$ – 1m と様々な大きさをとる。このような大きな体を維持するために、変形体は多核単細胞という方法をとっている。つまり、1つの大きな細胞の中に遺伝子の入れ物である核を多数含んでいる。このおかげで、変形体は複数の部分に切り分けられても生物としての機能を失うことなく生存できる。逆に、複数の変形体細胞を1つの細胞に融合することもできる。いわば、切り分けられたどの単位要素も個々にセンサー、アクチュエータ、情報処理装置を持っており、それぞれが個々に機能できる。従って変形体はこのような要素が集合して全体を構成している系であると捉えられる。この点が、高度に分化し、生物の機能を保持したまま切り分けることなどでできない高等生物と大きく異なる。脳を持つ、つまり中央処理装置依存の高等生物とは違って、変形体は分散した要素で構成される「体全体」で環境情報を感知し、処理し、行動する。このようにして、えさには集合し有害物質からは遠ざかるなどの生物機能を示す [1]。

*atsuko.ta@waseda.jp

このような生物としての機能は変形体に見られる振動現象に関連しているかも知れない。変形体では、ATP、 Ca^{2+} などの細胞内化学物質濃度、細胞厚みやそれに伴う収縮弛緩リズムなどに周期的変動が見られる [2]。このような振動現象を生じる最小単位を振動子と定義すると、変形体は振動子集団として扱うことができる [3], [4]。

変形体の部分要素は原形質流動で繋がっている。原形質流動は細胞の収縮弛緩リズムで生じる圧力差によって変形体の管構造内に発生する原形質の流れであり、これもまた振動している [5]。従って変形体の振動子は原形質流動で相互作用しているといえる。

B. 形態変化による適応

変形体は Fig.1 に示したように、環境条件に応じてその形態が著しく変化する [6]。環境が変形体にとって好ましくない場合 (KCl など有害な化学物質がある場合) には、樹状に広がる。このとき、はっきりとした管状の構造が見られる。一方、環境が好ましい場合 (オートミールなどのエサがある場合) には、変形体はディスク状に広がる。このときには、顕微鏡で観察すると微細な管状構造の密なネットワークが見られる。このような形態変化による適応行動には数時間を要する。

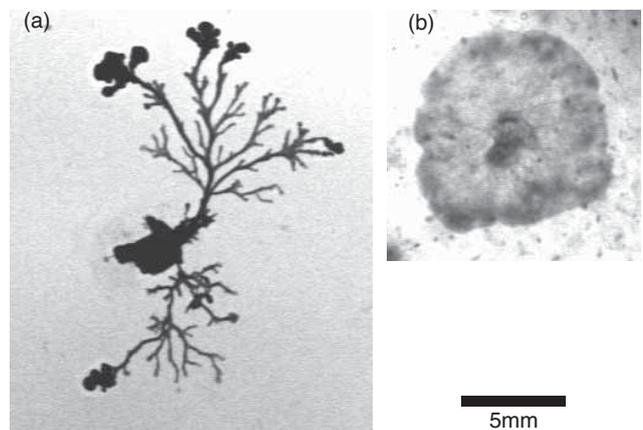


Fig. 1. 粘菌変形体の環境依存の形態. (a) 好ましくない環境下の樹状の形態, 10 mM KCl を含んだ 0.3% 寒天培地上. (b) 好ましい環境下のディスク状の形態, 0.1 g/ml のオートミール粉を含んだ 1.5% 寒天培地上.

一方、短時間スケール (変形体の振動周期, 1-2 分の数倍の時間スケール) では、振動の周期が変化する。このとき、悪条件では振動が遅くなり、好条件では速くなる [7]–[9]。これは、環境からの情報入力に符号化と考えると良いかも知れない。局所的に入力されて振動数に符号化された環境情報は、管状構造を介して細胞の部分間、ひいては細胞全体に伝達される。情報入力があった箇所から逃避するか、

接近するかは、情報入力部近辺あるいは細胞全体に生じる振動数勾配(または位相勾配)から短時間で決定されると考えられる。これは短時間スケールの適応行動と捉えられる。一方、形態変化ももちろん環境情報の局所への入力によって生じるものであるが、こちらは長時間スケールの適応行動といえるだろう。

変形体の形態変化による適応について調べるには、管状構造ネットワークの幾何またはトポロジーの特徴について知る必要がある。この研究の最終目的は複雑ネットワークダイナミクスの観点から生物のネットワーク幾何と生物機能の関係について明らかにすることである。この報告書では、まず変形体管状構造ネットワークの特徴を定量的に解析し、環境依存の変形体の形態の適応をアルゴリズムとして記述するために、非常に単純なセル・オートマトンモデルを提案し、実験データと比較していく。

II. ネットワーク構造の解析

近年、World Wide Web、細胞の遺伝子制御ネットワーク、伝染病の感染ネットワークなどの複雑ネットワークの研究が進み、非常に大きな数の動的要素が相互作用している動的複雑ネットワーク系を解析する道具立てがそろってきた [10]–[12]。このような解析手法を変形体の管状構造ネットワークに適用する。ここでは2つの典型的な環境条件、好ましい環境に対応する1.5%寒天培地上と、好ましくない環境に対応する0.3%寒天培地上¹の変形体について解析を行った。

A. ノードとリンクで構成されるネットワーク

まず簡単のために、変形体ネットワークは、Fig.2に示したようにノード(vertex)とリンク(edge)で構成されていると考える。ただし、リンクの長さや相互作用の強さについてはこの段階では考えない。ノードは3つ以上の原形質流が合流する点(変形体管状構造の分岐点)に定義する。リンクはノードをつなぐ管状構造に定義する。ネットワークを特徴づける量には、全ノード数 n 、全リンク数 m 、平均次数 $\langle k \rangle$ (1つのノードにつながっているリンクの数のネットワーク中での平均)、次数分布 $p(k)$ 、平均ノード間距離 l (任意の2点間をつなぐのに経由する最短リンク数のネットワーク中での平均)、クラスター係数 C (局所的な閉じたリンクの度合い) などがあり [10]–[12]、これらを見積もった。

各環境条件(悪条件:0.3%寒天培地上、好条件:1.5%寒天培地上)について約10サンプルずつ培養7時間後の画像を用いて解析をおこなった。その結果をFig.3に示している。Fig.3(a)から環境条件に関わらず m は n に比例することがわかる。ただし、好条件でのノード数は悪条件でノード数より多い傾向がある。

B. リンク

平均次数 $\langle k \rangle$ は関係式 $\langle k \rangle = 2m/n$ でも求められる。Fig.3(a)のデータから線形回帰解析により見積もった係数を用いて求めた曲線と画像データから直接求めたものとを比較してFig.3(b)に示している。 $\langle k \rangle$ は約2.5であり n に依存してわずかに増加する。この2.5という値は、

¹変形体の形態は培地の化学物質濃度だけでなく、培地表面の堅さにも依存することがわかっている。変形体は0.3%寒天培地上(軟らかい)よりも1.5%寒天培地上(堅い)を好む [6]。

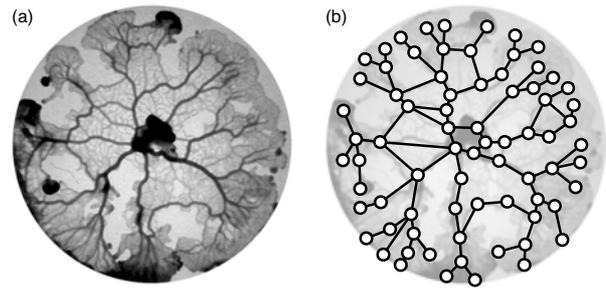


Fig. 2. 変形体管状構造ネットワークの解析 (a) 無栄養1.5%寒天培地上のディスク状の形態。(b) ネットワーク構造解析についての説明図。丸印はノード、線分はリンクを表す。画像処理ソフト Image J [13] を用いて、元画像の2値化画像を線画化し、リンクや端点に対応する点の座標とノードの接続関係を求めた。ネットワークの特徴量は複雑ネットワーク解析ソフト Pajek [14] を用いて解析した。

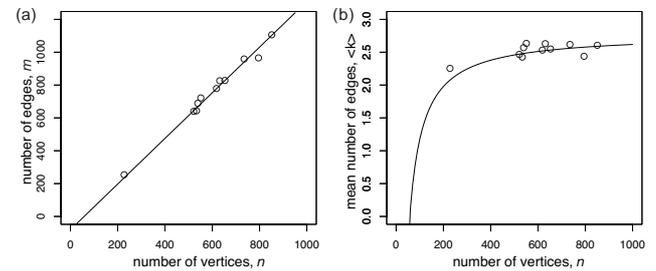


Fig. 3. ノード数とリンク数の関係。白丸は1.5%寒天培地上のネットワークデータ(11サンプル)、黒丸は0.3%寒天培地上のネットワークデータ(10サンプル)。画像データは培養開始後7時間後のものを用いている。(a) 全ノード数 n と全リンク数 m の関係。直線は線形回帰したものであり、 $m = (-1.39 \pm 0.04)n + (-80.0 \pm 19.7)$ の関係が求められた。(b) 全ノード数 n と平均次数 $\langle k \rangle$ の関係。曲線は(a)で求めた関係式を用いて $\langle k \rangle = 2m/n$ をプロットしたものである。

原形質流動の流れが分岐する場合には通常2つに分かれるので、変形体ネットワークでは多くのノードが次数3をもち、さらに、端点である次数1のノードを考慮すると、画像から直接観察される直感と合致する。

次に、次数分布 $p(k)$ を求めた。その結果、いわゆる scale-free のような分布ではなく2項分布型となっていることがわかった。変形体は2次元上に広がるネットワークであり、リンクの相互作用の強さや長さを考慮に入れない限り当然のことのように思われる。これは道路網、鉄道網、電送網と同様である。そこで、リンクについてより詳しい情報を得るために、変形体ネットワークを構成する管状構造の直径の分布を予備実験として調べた。その結果、管径の分布は指数分布または冪分布に近い形となることがわかった。これは管径は広範囲にわたる階層構造をなしていることを示し、このことが scale-free ネットワークのように機能する可能性がある。

C. その他のネットワークの特徴量

その他に、ノード間距離 l とクラスター係数 C を見積もった。平均ノード間距離 $\langle l \rangle$ の n 依存性からはネットワークがどのくらいの大きさか知ることができる。また、成長過程での $\langle l \rangle$ を調べることで、ネットワークがどのようなトポロジーを持っているかがわかる。変形体についての予備的な解析により、悪条件の場合には「木」の構造

に近く、好条件の場合には「格子」の構造に近いことが示唆されている。これらの観察結果も現画像から読み取れる直感的観察と矛盾しない。

クラスター係数 C はネットワークの局所的な結合度合を表し、最も簡単な計算方法として、3頂点が結ばれるものが可能な数のうちいくつできるかという割合で求める方法がある²。変形体ネットワークでは、環境条件に係わらず 0.01 - 0.03 と非常に小さい値となった。これは small-word ネットワークとして特徴付けられる標準的な社会ネットワークよりもかなり小さく (0.1-0.6)、インターネットのような技術関連のネットワークとは同程度である [10]。好条件の変形体ネットワークではノードが局所的に密に結合していることから、悪条件の場合よりも C は大きい値になることが期待されるが、今回のデータでは特徴的な差異はなかった。従って、頂点間の関係を表す基準となる図形を4角形、5角形、6角形も考慮に入れるなど計算方法に工夫が必要となる。

D. 振動子としてのリンク

この報告書の段階では、ノードが振動子としての性質を持っていることは考慮していない。振動周期は環境条件に依存することから、ノードが振動現象を示すこと、また、それら振動子がネットワーク中でどのように協同的に働き、いかに生物としての機能に利益をもたらすかなど、今後考えていく必要があるだろう。

III. 形態形成のためのセル・オートマトンモデル

構成的かつ系統的な手法を進めるに当たり、次に、セル・オートマトンモデルを用いて変形体ネットワークの再構成を試みた。前述したように、ネットワーク構造は環境条件に依存し、2つの極端な例は、樹状の形態とディスク状の形態であった。このような形態の著しい違いを制御するために、次のシンプルな仮定を置いた。まず、悪条件に対応する樹状の形態形成では、変形体ネットワークの成長課程で管状構造がいったん形成されると、管状構造が形成される方向がそのまま保持されるとした。一方、好条件に対応するディスク状の形態形成では、方向の指向性はないとした。

A. セル・オートマトンモデルのルール

簡単のためにここでは2次元平面上の6方格子上にノードを配置するセル・オートマトンを考える。まず、格子平面の中心に1つのノードを配置し、そのノードを中心に6方向のリンクを新規のノードにのばすことを考える。その確率を p_o とする。次のステップでは、まだ6本のリンクで満たされていない現在あるノードから新規のノード j に次式で定義した確率 P_j でつなく。

$$P_j = \prod_{h=1}^6 p_j^{(h)}, \quad (1)$$

ここで、 h は今考えているノードにすでに繋がっているまたはこれから繋ぐリンクの番号を、また $\mathbf{p}^{(h)} = (p_1^{(h)}, p_2^{(h)}, \dots, p_6^{(h)})$ は h に依存した指向性を考慮した確率ベクトルを表す。 $\mathbf{p}^{(h)}$ は、例えば $h = 3$ が既に繋がっているリンク番号であるとすると、 $\mathbf{p}^{(3)} =$

²友達の友達が友達である率

$(q(1), q(2), 0, q(-2), q(-1), q(0))$ 、となる。ただし、指向性 $q(i)$ は次の式で定義する。

$$q(i) = p_o \exp(-a|i|). \quad (2)$$

ここで、 $i = 0, \pm 1, \pm 2$ は取り得るリンクの相対位置を表す番号である。リンク h が既に繋がれている場合には、そこへは新たにリンクを繋ぐことができないので、 $p_{j=h}^{(h)} = 0$ であることに注意しておきたい。 $h = 3$ が既にリンクしている場合の例を Fig.4(a) に示す。既存リンクの反対側の方向に取り得るリンクの相対番号を $i = 0$ 、その隣のリンクの相対番号を $i = \pm 1$ 、さらにその隣を $i = \pm 2$ とする。Eq. (2) では、 a は指向性を表すパラメータであり、 $q(i)$ の例を Fig.4(b) に示している。 a が大きい場合には、リンクの伸展する方向には異方性があり、一方、 a が小さい場合には等方性がある。 p_o は既に繋がれているリンクが唯一である場合の伸展確率の最大値である。リンク番号 h にリンクが存在していない場合には、 $\mathbf{p}^{(h)} = (1, 1, 1, 1, 1, 1)$ として Eq.(1) を計算する。最終的に、確率 P_j は、今考えているノードに既に存在しているリンクに由来する指向性すべてが考慮された Eq.(1) で決定される。Fig.4(c), (d) はリンク番号 $h = 1, 3$ が既に存在している場合の例である。この方法を繰り返しネットワークを成長させる。

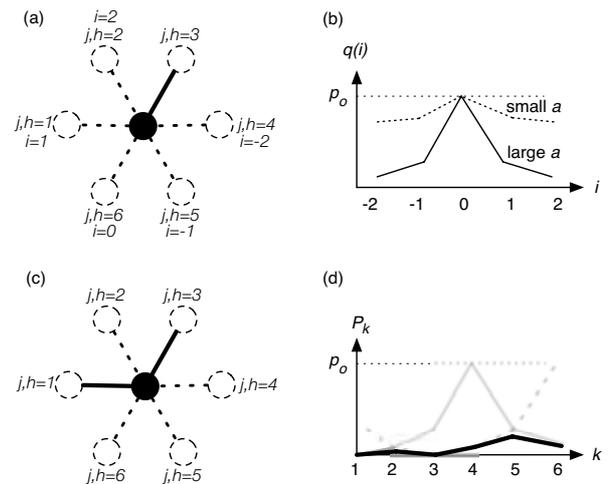


Fig. 4. 指向性を考慮したセル・オートマトンモデルのルール。(a) リンク番号 $h = 3$ が既に存在している場合の例。(b) Fig. 4(a) の場合の指向性を表す確率分布。(c), (d) Probability considering directivity when 複数のリンク $h = 1, 3$ が存在している場合の指向性を考慮した確率分布。

B. 結果

Fig. 5 は、上述のセル・オートマトンモデルによるシミュレーション結果であり、実験結果をよく再現している。悪条件でのパターンをシミュレーションした Fig. 5(a) では、少ない数のノードとリンクで構成された樹状ネットワークが形成された。好条件でのパターンをシミュレーションした Fig. 5(b) では、多数のノードで構成され、リンクがその間を密に結合したディスク状ネットワークが形成された。これらのネットワークの特徴量についてはまだ計算していない。また、ネットワークの成長速度については、実験結

果とは逆の傾向を示している³。この点については、環境依存の振動周期などを考慮して必要があるだろう。

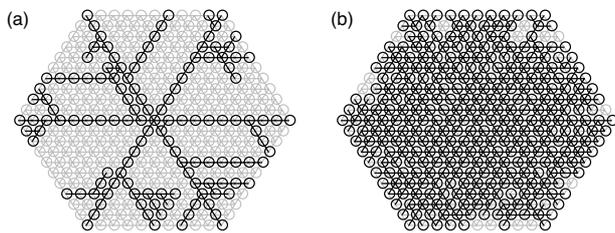


Fig. 5. セル・オートマトンによるシミュレーション結果。白丸はノード、線分はリンクを表している。(a) 樹状形態。 $a = 2, p_o = 1$, (b) ディスク形態。 $a = 0.5, p_o = 1$ 。

IV. まとめと今後の課題

A. まとめ

真正粘菌変形体のネットワーク・トポロジーを複雑ネットワークの解析手法で調べた結果、その特徴量であるノード数と、リンク数またはノード間距離の関係には環境依存の傾向があることがわかった。今後はリンクの相互作用様式つまり、変形体の管径や長さなどの量を計測して、生物ネットワークのさらなる本質的特徴を捉えていく必要がある。

次に、セル・オートマトンモデルを用いて、リンク生成に指向性を取り入れるというシンプルな仮定の下、変形体ネットワークの再構築を試みた。形態としては実験結果と酷似した結果を得たが、環境適応する動的な生物ネットワークとして系を捉えるためには、「時間(振動周期)」も併せて考えていく必要がある。

B. 今後の課題

前述の問題点を踏まえ当初の研究目的達成のためには、以下の課題が残されている:

実験系としては以下の量を計測する必要がある:

- リンクの特徴量(管径、管長さ、原形質流動の流量),
- ノードの特徴量(管分岐点における原形質流動または厚みの振動周期と振幅),
- その他のネットワークとしての特徴量の環境依存性(フラクタル次元など),
- 生物としての活動量(代謝, 成長速度).

セル・オートマトンモデルとしては次の事項を考慮する必要がある:

- ノードに振動子としての性質を取り入れる,
- 相互作用の強度、時間遅れを考慮する⁴,
- 振動子としてのノードからの情報も取り入れた成長するネットワークのモデリング.

本研究から得られる知見は、エンジニアリングの立場から見た場合には、単純要素から構成される系の「形による適応戦略」を記述するアルゴリズムのヒントを与えるものと期待できるだろう。

³成長速度は悪条件下の方が速い。

⁴粘菌変形体ネットワークでは相互作用の時間遅れが無視できないことがすでに報告されている [4]。

REFERENCES

- [1] D. J. C. Knowles and M. J. Carlile, The chemotactic response of plasmodia of the myxomycete *Physarum polycephalum* to sugars and related compounds, *J. Gen. Microbiol.* 108 (1978) 17-25.
- [2] Y. Yoshimoto and N. Kamiya, ATP- and calcium-controlled contraction in a saponin model of *Physarum polycephalum*, *Cell Struct. Funct.* 9 (1984) 135-41.
- [3] A. Takamatsu and T. Fujii, Construction of a living coupled oscillator system of plasmodial slime mold by a microfabricated structure, in *Sensors Update*, Wiley-VCH, Weinheim (2002), Vol. 10, pp. 33.
- [4] A. Takamatsu, T. Fujii, and I. Endo, Time delay effect in a living coupled oscillator system with the plasmodium of *Physarum polycephalum*, *Phys. Rev. Lett.* 85 (2000) 2026.
- [5] N. Kamiya, The rate of protoplasmic flow in the myxomycete plasmodium. *Cytologia* 15 (1950)183-193.
- [6] 高松敦子, 形が行動を決める-真正粘菌変形体のパターン形成-, 形の科学会誌 第20巻第1号 (2005) 47-48
- [7] A.C. Durham and E.B. Ridgway, Control of chemotaxis in *Physarum polycephalum*. *J. Cell, Biol.* 69 (1979)218-223.
- [8] Y. Miyake, H. Tada, M. Yano, and H. Shimizu, Relationship between intracellular period modulation and external environment change in *Physarum polycephalum*. *Cell Struct. Funct.* 19 (1994)363-370.
- [9] K. Takahashi, G. Uchida, Z.-S. Hu, and Y. Tsuchiya, Entrainment of the self-sustained oscillation in a *Physarum polycephalum* strand as a one-dimensionally coupled oscillator system, *J. theor. Biol.*, 184,(1997) 105-110.
- [10] M. E. J. Newman, The structure and function of complex networks., *SIAM review* 45 (2003) 167-256.
- [11] S. Boccaletti, V. Latora, Y. Moreno, M. Chavez, D.-U. Hwang, Complex networks: Structure and dynamics., *Physics Reports* 424 (2006) 175-308.
- [12] R. Albert and A.-L. Barabasi, Statistical mechanics of complex networks., *Rev. Mod. Phys.* 74 (2003) 47-97.
- [13] W.S. Rasband, ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>, 1997-2006.
- [14] V. Batagelj, A. Mrvar: Pajek - Analysis and Visualization of Large Networks. in Jünger, M., Mutzel, P., (Eds.) *Graph Drawing Software*. Springer, Berlin (2003) pp. 77-103

メンバーリスト

■=総括代表 ■=計画班 ■=公募班

担当	氏名	所属・役職	
総括代表者	浅間 一	東京大学 人工物工学研究センター・教授	■
A01-01 代表者	矢野 雅文	東北大学 電気通信研究所・教授	■
A01-01 分担者	坂本 一寛	東北大学 電気通信研究所・助手	■
A01-01 分担者	牧野 悌也	東北大学 電気通信研究所・助手	■
A01-02 代表者	伊藤 宏司	東京工業大学 大学院総合理工学研究科・教授	■
A01-02 分担者	近藤 敏之	東京農工大学 大学院共生科学技術研究院・助教授	■
B01-01 代表者	高草木 薫	旭川医科大学 医学部・助教授	■
B01-01 分担者	稲瀬 正彦	近畿大学 医学部・教授	■
B01-01 分担者	北澤 茂	順天堂大学 医学部・教授	■
B01-01 分担者	中里 泰三	順天堂大学 医学部・講師	■
B01-01 分担者	中隋 克己	近畿大学 医学部・講師	■
B01-01 分担者	森 大志	山口大学 農学部・助教授	■
B01-01 分担者	柳原 大	東京大学 大学院総合文化研究科 生命環境科学系・助教授	■
B01-02 代表者	荻原 直道	京都大学 大学院理学研究科・助手	■
B01-02 分担者	土屋 和雄	京都大学 大学院工学研究科・教授	■
B01-02 分担者	杉本 靖博	京都大学 大学院工学研究科・助手	■
B01-02 分担者	青井 伸也	京都大学 大学院工学研究科・学振特別研究員	■
B01-02 分担者	中務真人	京都大学 大学院理学研究科・助教授	■
B01-03 代表者	細田 耕	大阪大学 大学院工学研究科・助教授	■
B01-03 分担者	井上 康介	茨城大学 工学部・助手	■
B01-03 分担者	木村 浩	電気通信大学 大学院情報システム学研究科・助教授	■
B01-03 分担者	辻田 勝吉	大阪工業大学 工学部 電気電子システム工学科・助教授	■
C01-01 代表者	青沼 仁志	北海道大学 電子科学研究所・助教授	■
C01-01 分担者	神崎 亮平	東京大学 先端科学技術センター・教授	■
C01-02 代表者	太田 順	東京大学 大学院工学系研究科・助教授	■
C01-02 分担者	浅間 一	東京大学 人工物工学研究センター・教授	■
C01-02 分担者	川端 邦明	理化学研究所 分散適応ロボティクス研究ユニット・研究員	■
C01-03 代表者	倉林 大輔	東京工業大学 大学院理工学研究科・助教授	■
D01-01 代表者	大須賀 公一	神戸大学 工学部・教授	■
D01-01 分担者	石黒 章夫	東北大学・大学院工学研究科・教授	■
D01-01 分担者	鄭 心知	(財)京都高度技術研究所 メカトロニクス研究室・室長	■
D01-01 分担者	清水 正宏	東北大学・大学院工学研究科・助手	■
評価	北村 新三	神戸大学・名誉教授	■
評価	鈴木 良次	金沢工業大学 人間情報システム研究所・所長	■
評価	森 茂美	生理学研究所・名誉教授	■
評価	Rolf Pfeifer	チューリッヒ大学 情報工学科・教授	■
評価	Sten Grillner	カロリンスカ研究所・教授	■
評価	Avis H. Cohen	メリーランド大学 生物学科・教授	■
A01-11 代表者	塩入 諭	東北大学 電気通信研究所・教授	■
A01-11 分担者	栗木 一郎	東北大学 電気通信研究所・助教授	■
A01-11 分担者	松宮 一道	東北大学 電気通信研究所・助手	■

A01-12	代表者	稲邑 哲也	国立情報学研究所 情報学プリンシプル研究系・助教授	■
A01-13	代表者	小池 康晴	東京工業大学 精密工学研究所・助教授	■
A01-14	代表者	前田 雄介	横浜国立大学 大学院工学研究院 システムの創生部門 システムのデザイン分野・助教授	■
A01-14	分担者	杉内 肇	横浜国立大学 大学院工学研究院 システムの創生部門 システムのデザイン分野・講師	■
A01-15	代表者	松島 俊也	北海道大学 大学院理学研究院 生命理学分野 行動知能学研究室・助教授	■
A01-16	代表者	沢田 康次	東北工業大学 工学部・教授	■
A01-17	代表者	市川 純章	諏訪東京理科大学 システム工学部・助教授	■
A01-17	分担者	原文 雄	東京理科大学 工学部・教授	■
A01-18	代表者	村田 哲	近畿大学 医学部 生理学第一講座・助教授	■
A01-19	代表者	谷 淳	独立行政法人理化学研究所 脳科学総合研究センター 動的認知行動研究チーム・チームリーダー	■
A01-19	分担者	有江 浩明	早稲田大学・助手	■
A01-19	分担者	菅野 重樹	早稲田大学・教授	■
B01-11	代表者	小山 純正	福島大学 共生システム理工学類・教授	■
B01-12	代表者	鈴木 隆文	東京大学 大学院情報理工学系研究科システム情報学専攻・研究拠点形成特任教員（特任講師）	■
B01-12	分担者	満淵 邦彦	東京大学 大学院情報理工学系研究科システム情報学専攻・教授	■
B01-13	代表者	櫻井 芳雄	京都大学 大学院文学系研究科 心理学研究室・教授	■
B01-14	代表者	花川 隆	国立精神・神経センター 神経研究所 疾病研究第七部 第一研究室・室長	■
B01-14	分担者	本田 学	国立精神・神経センター 神経研究所 疾病研究第七部・部長	■
B01-14	分担者	橋川 一雄	京都大学 医学研究科附属高次脳機能総合研究センター・助教授	■
B01-15	代表者	松山 清治	札幌医科大学 医学部 生理学第二講座・助教授	■
B01-15	分担者	青木 藩	北海道文教大学 人間科学部理学療法科・教授	■
B01-16	代表者	西川 郁子	立命館大学 情報理工学部・教授	■
B01-16	分担者	黒江 康明	京都工芸繊維大学 情報科学センター・教授	■
B01-16	分担者	野村 泰伸	大阪大学 大学院基礎工学研究科 機能創成専攻 生体工学領域・教授	■
B01-17	代表者	関 和彦	生理学研究所 発達生理学研究室・助手	■
C01-11	代表者	三浦 徹	北海道大学 大学院地球環境科学研究所・助教授	■
C01-11	分担者	竹内 秀明	東京大学 大学院理学系研究科 生物学専攻・助手	■
C01-11	分担者	尾崎 まみこ	神戸大学 理学部・教授	■
C01-12	代表者	伊藤 悦朗	徳島文理大学 香川薬学部 機能生物学講座・教授	■
C01-12	分担者	池野 英利	兵庫県立大学 環境人間学部・教授	■
C01-12	分担者	岡田 龍一	徳島文理大学 香川薬学部・学術研究員	■
C01-13	代表者	榎木 哲夫	京都大学 大学院工学研究科機械理工学専攻・教授	■
C01-13	分担者	堀口 由貴男	京都大学 大学院工学研究科機械理工学専攻・助手	■
C01-14	代表者	辻 和希	琉球大学 農学部・教授	■
C01-14	分担者	菊地 友則	琉球大学 農学部・ポスドク	■
C01-14	分担者	菅原 研	東北学院大学 教養学部 情報科学科・助教授	■
C01-14	分担者	山岡 亮平	京都工芸繊維大学 大学院工芸科学研究科・教授	■
C01-15	代表者	岡 浩太郎	慶応義塾大学 理工学部生命情報学科・教授	■
C01-15	分担者	萩原 将文	慶応義塾大学 理工学部情報工学科・教授	■

C01-16	代表者	加藤 元一郎	慶応義塾大学 医学部精神神経科・助教授	■
C01-16	協力者	前田 貴記	慶応義塾大学 医学部精神神経科・博士課程 1 年	■
C01-17	代表者	長尾 隆司	金沢工業大学 人間情報システム研究所・教授	■
C01-17	分担者	佐々木 謙	金沢工業大学 人間情報システム研究所・講師	■
C01-17	分担者	田森 佳秀	金沢工業大学 人間情報システム研究所・助教授	■
C01-17	分担者	村上 準	金沢工業大学 人間情報システム研究所・研究員	■
C01-18	代表者	藤井 直敬	独立行政法人理化学研究所 象徴概念発達研究チーム・副チームリーダー	■
D01-11	代表者	郷原 一寿	北海道大学 大学院工学研究科応用物理学専攻・教授	■
D01-11	分担者	塩谷 浩之	室蘭工業大学 工学部 情報工学科・助教授	■
D01-12	代表者	津田 一郎	北海道大学 電子科学研究所・教授	■
D01-13	代表者	青柳 富誌生	京都大学 情報学研究科・講師	■
D01-14	代表者	西井 淳	山口大学 大学院理工学研究科・助教授	■
D01-15	代表者	高松 敦子	早稲田大学 理工学部 電気・情報生命工学科・助教授	■
D01-15	分担者	加川 友己	早稲田大学 理工学部 電気・情報生命工学科・助手	■

研究業績・受賞・特許

研究業績

1. Yoshinari Makino, Masafumi Yano, Pictorial Cues Constrain Depth in da Vinci Stereopsis, *Vision Research*, 46, 1-2, 91-105, 2006
2. Naohiro Saito, Hajime Mushiake, Kazuhiro Sakamoto, Yasuto Itoyama, Jun Tanji, Representation of Immediate and Final Behavioral Goals in the Monkey Prefrontal Cortex during an Instructed Delay Period, *Cerebral Cortex*, 15, 10, 1535 - 1546, 2005
3. Kazuhiro SAKAMOTO, Takayuki SUGIURA, Toshihiko KAKU, Toru ONIZAWA and Masafumi YANO, Spatiotemporal balance in competing apparent motion is not predicted from the strength of the single-motion percept, *Perception*, 35, 947-957, 2006
4. Hajime Mushiake, Naohiro Saito, Kazuhiro Sakamoto, Yasuto Itoyama, and Jun Tanji, Activity in the Lateral Prefrontal Cortex Reflects Multiple Steps of Future Events in Action Plans, *Neuron*, 50, 631-641, 2006
5. Yoshinari Makino, Hisanori Makinae, Tsukasa Obara, Haruki Miura and Masafumi Yano, Observations of Olfactory Information Flows within Brain of the Terrestrial Slug, *Inciralia fruhstorferi*, *Proceeding of 2006 International Joint Conference on Neural Networks*, 7605-7612, 2006
6. Masashi Ito, Masafumi Yano, High-quality voice modification based on Local Vector Coding, *Proceeding of AES Japan Conference*, P-17,
7. Taiichiro Watanabe, Keita Motonami, Kazuhiro Sakamoto, Jun Deguchi, Risato Kobayashi, Ken Komiya, Keiji Okumura, Takafumi Fukushima, Hiroyuki Kurino, Hajime Mushiake, and Mitsumasa Koyanagi, Intelligent Neural Implant Microsystem Fabricated Using Multi-Chip Bonding Technique, 2005 International Conference on Solid State Device and Materials, 462-463, 2005
8. Masashi Ito, Masafumi Yano, Pitch determination and sinusoidal modeling for time-varying voiced speech, *The Journal of the Acoustical Society of America* (4th joint meeting of ASA/ASJ), 120, 5, 3376, 2006
9. YOSHIHARA Yuki, TOMITA Nozomi, ASANO Tomotaka, MAKINO Yoshinari, YANO Masafumi, Control of Reaching Movement in Unpredictably Changing Environment by Constraints Emergence and Satisfaction, *Proc. of SICE-ICASE International Joint Conference 2006*, SP02-2, 2006
10. TOMITA Nozomi, YANO Masafumi, Real-time Control of Bipedal Movement based on Basal ganglia and Brainstem Systems, *Proc. of SICE-ICASE International Joint Conference 2006*, 4499-4502, 2006
11. Masashi Ito, Masafumi Yano, A Local Vector Coding for High Quality Voice Analysis/Synthesis, *The Journal of the Acoustical Society of America* (150th Meeting of the Acoustical Society of America), 118, 3, 2024, 2005
12. Kazuhiro Sakamoto, Toru Onizawa, Masafumi Yano, Competition Between Spatial and Temporal Factors in Simple Apparent Motion is Modulated by Laterality, *Proceedings of the 4th IEEE International Conference on Development and Learning (ICDL-05)*, 175-179, 2005
13. Yoshinari Makino, Hisanori Makinae, Tsukasa Obara, Masafumi Yano, Brain Regions Related to Odor Learning and Memory in Terrestrial Slug, *Inciralia fruhstorferi*: Two Lobes of the Cerebral Ganglion Show Different Spatiotemporal Activities, *Proceedings of the 11th International Symposium on Artificial Life and Robotics*, OS7-1, 2006
14. Kazuhiro Sakamoto, Hajime Mushiake, Naohiro Saito, Jun Tanji, Transient Synchrony and Dynamical Representation of Behavioral Goals of the Prefrontal Cortex, *Proceedings of the 4th IEEE International Conference on Development and Learning (ICDL-05)*, 207-211, 2005
15. Ikuo Matsuo, and Masafumi Yano, A Computational Model of Echolocation: Restoration of an Acoustic Image from a Single-Emission Echo, *The Journal of the Acoustical Society of America* (149th Meeting of the Acoustical Society of America), 117, 4, 2553, 2005
16. Koji Ito, Takahiro Shioyama and Toshiyuki Kondo, Lower-limb Joint Torque and Position Controls by Functional Electrical Stimulation (FES), in J. L. Wu et al (eds.): *Complex Medical Engineering*, Springer, 240-249, 2006
17. Shunsuke Iida, Toshiyuki Kondo, Koji Ito, An Environmental Adaptation Mechanism for a Biped Walking Robot Control Based on Elicitation of Sensorimotor Constraints, *From Animals to Animats 9*, Lecture

- Notes in Computer Science, Proceedings of 9th International Conference on Simulation of Adaptive Behavior (SAB'06),4095, 174-184,2006
18. Toshiyuki Kondo, Evolutionary design and behavior analysis of neuromodulatory neural networks for mobile robots control, *Applied Soft Computing*, 7, 189-202, 2007
 19. J.L.Wu, K.Ito, S. Tobimatsu, T. Nishida, F. Fukuyama, *Complex Medical Engineering*, Springer, 2007
 20. Toshiyuki Kondo, Koji Ito, A Proposal of Continuous Time Recurrent Neural Networks with Neuromodulatory Bias for Adaptation to Un-experienced Environments, *SICE-ICASE Joint Conference 2006 (SICE-ICCAS'06)*, 5067-5070, 2006
 21. Koji Ito, Tsutomu Imai, Naoki Tomi and Toshiyuki Kondo, Decomposition of Internal Models in Motor Learning Under Mixed Dynamic Environments, *SICE-ICASE Joint Conference 2006 (SICE-ICCAS'06)*, 5061-5066, 2006
 22. Tomoaki Nagano, Toshiyuki Kondo and Koji Ito, A Distributed Motor Control System based on Spinal Cord and Musculoskeletal Mechanisms, *Proceedings of IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems*, 192-197, 2006
 23. Koji Ito, Tsutomu Imai and Toshiyuki Kondo, Motor Adaptation to Dynamic Environments in Arm Reaching Motions, *Proceedings of XVIII IMEKO WORLD CONGRESS*, 2006
 24. Toshiyuki Kondo, Koji Ito, A design principle of adaptive neural controllers for realizing anticipatory behavior in reaching movement under un-experienced environments, *Proceedings of The Third Workshop on Anticipatory Behavior in Adaptive Learning Systems (ABiALS'06)*, 2006
 25. Toshiyuki Kondo, Koji Ito, A Neuromodulatory Neural Networks Model for Environmental Cognition and Motor Adaptation, *Proceedings of IEEE World Congress on Computational Intelligence (WCCI2006)*, 9865-9870, 2006
 26. Jun Izawa, Takahito Shimizu, Toshiyuki Aodai, Toshiyuki Kondo, Hiroaki Gomi, Shigeki Toyama, Koji Ito, MR Compatible Manipulandum with Ultrasonic Motor for fMRI Studies, *Proceedings of IEEE International Conference on Robotics and Automation (ICRA2006)*, 3850-3854, 2006
 27. Tetsunari Inamura, Naoki Kojo, Masayuki Inaba, Situation Recognition and Behavior Induction based on Geometric Symbol Representation of Multimodal Sensorimotor Patterns, *IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems*, 5147--5152, 2006
 28. Tetsunari Inamura, Naoki Kojo, Kazuyuki Sakamoto, Masayuki Inaba, Interactive intent imitation for humanoid robots based on dynamic attention prediction and control, *50th Anniversary Summit of Artificial Intelligence*, 2006
 29. Ei-Ichi Izawa, Naoya Aoki, Toshiya Matsushima, Neural correlates of the proximity and quantity of anticipated food rewards in the ventral striatum of domestic chicks, *European Journal of Neuroscience*, 22, 1502-1512, 2005
 30. Naoya Aoki, Ryuhei Suzuki, Ei-Ichi Izawa, Andras Csillag, Toshiya Matsushima, Localized lesions of ventral striatum, but not arcopallium, enhanced impulsiveness in choices based on anticipated spatial proximity of food rewards in domestic chicks, *Behavioural Brain Research*, 168, 1-12, 2006
 31. Naoya Aoki, Andras Csillag, Toshiya Matsushima, Localized lesions of arcopallium intermedium of the lateral forebrain caused a handling-cost aversion in the domestic chick performing a binary choice task, *European Journal of Neuroscience*, 24, 2314-2326, 2006
 32. Toshiya Matsushima, Neural control of foraging decision making in the domestic chicks, *International IBRO workshop (International Brain Research Organization, Budapest, 26 January, 2006)*, 2006
 33. Fumihiko Ishida, Yasuji E Sawada, Semianalytical transient solution of a delayed differential equation and its application to the tracking motion in the sensory-motor system, *Physical Review E*, 75, 12901, 2007
 34. Kenshi Watanabe, Kenichi Ohkubo, Sumiaki Ichikawa, and Fumio Hara, Classification of Object Shapes Utilizing Tactile Spatiotemporal Differential Information Obtained from Grasping by Single-Finger Robot Hand with Soft Tactile Sensor Array, *Journal of Robotics and Mechatronic*, 19, 1, 2007
 35. Akira Murata, Hiroaki Ishida, Representation of bodily self in the multimodal parieto-premotor network, In: *Representation and Brain*, edited by Shintaro Funahashi, Springer Verlag, (in press)
 36. Raos, V., Umiltà, M-A., Murata, A., Fogassi, L. & Gallese V, Functional properties of grasping-related neurons in ventral premotor area F5 of the Macaque monkey., *J Neurophysiol.* 95, 2, 709-729, 2006
 37. M. Ito, K. Noda, Y. Hoshino, J. Tani, Dynamic and interactive generation of object handling behaviors by a small humanoid robot using a dynamic neural network model, *Neural Networks*, 19, 323-337, 2006
 38. K. Noda, M. Ito, Y. Hoshino, J. Tani, Dynamic generation and switching of object handling behaviors by a

- humanoid robot using a recurrent neural network model, *Lecture Notes in Artificial Intelligence*(SAB2006),4095, 185-196,2006
39. H. Arie, J. Namikawa, T. Ogata, J. Tani, S. Sugano, Reinforcement learning algorithm with CTRNN in continuous action space, *Lecture Notes in Computer Science*(ICONIP2006),4232, 387-396,2006
 40. Oshio Kenichi, Atsushi Chiba, Masahiko Inase, Delay Period Activity of Monkey Prefrontal Neurons during Duration-Discrimination Task, *European Journal of Neuroscience*,23,10,2779-2790,2006
 41. Atsushi Chiba, Kenichi Oshio, Masahiko Inase, Cue and Delay Responses of Monkey Striatal Neurons during a Duration Discrimination Task, *Proceedings of Neuroscience 2006, 36th Annual Meeting of Society for Neuroscience*, 572.2,2006
 42. Takakusaki K, Saitoh K and Kashiwayanagi M . ,The pedunclopontine nucleus and the basal ganglia in locomotion., In: *Recent Breakthroughs in Basal Ganglia Research*, (ed by E. Bezard), 133-149,2006
 43. Takakusaki K, Saitoh K, Nonaka S, Okumura T, Miyokawa N, Koyama Y. ,Neurobiological basis of state-dependent control of motor behavior. ,*Sleep and Biological Rhythms*,4, 87-104,2006
 44. Yamada H, Tanno S, Takakusaki K, Okumura T., Intracisternal injection of orexin-A prevents ethanol-induced gastric mucosal damage in rats, *Journal of Gastroenterology* (in press),
 45. Takakusaki K, ,Forebrain control of locomotor behaviors, *Brain Research Review*, (in press),
 46. Adachi M, Nonaka S, Katada A, Arakawa T, Ota R, Harada H, Takakusaki K, Harabuchi Y., Carbachol injection into the pontine reticular formation depresses laryngeal muscle activity and airway reflexes in decerebrate cats, *Neuroscience Research* (in press),
 47. Takakusaki K, ,What are the Neurophysiologic Substrates of Normal and Abnormal Gait? , *Journal of Neurology* (in press),
 48. Takakusaki K, Forebrain control of locomotor behaviors, *Wenner-Gren Foundations International Symposium: "Networks in Motion"*, 2006
 49. F. Mori, K. Nakajima, A. Tachibana, and S. Mori., Obstacle clearance and prevention from falling in the bipedally walking Japanese monkey, *Macaca fuscata*. , *Age and Aging*,35,S2,19-23,2006
 50. F. Mori, K. Nakajima, and S. Mori., Control of bipedal walking in the Japanese monkey, *M. fuscata*, Reactive and anticipatory control mechanisms, In: Kimura, H., Tsuchiya, Ishiguro, A., and Witte, H. (Eds.), *Adaptive Motion of Animals and Machines*, Springer, p.249-p.250 (2006), 249-250,2006
 51. F. Mori, K. Nakajima, Tachibana, A., Tsukada, H., and S. Mori., Primary, supplementary and premotor cortices are involved in the execution and control of operant-trained bipedal treadmill walking in Japanese monkey (*M. fuscata*). , *The 1st International Congress on Gait and Mental Function*,
 52. Satoshi Shibuya, Toshimitsu Takahashi, Shigeru Kitazawa, Effects of visual stimuli on temporal order judgments of unimanual finger stimuli, *Experimental Brain Research*, DOI 10.1007/s00221-006-0829-4.,2007
 53. Kenji Yamamoto, Mitsuo Kawato, Shinya Kotosaka, Shigeru Kitazawa, Encoding of movement dynamics by Purkinje cell simple spike activity during fast arm movements under resistive and assistive force fields., *Journal of Neurophysiology*,97,2,1588-1599,2007
 54. Makoto Miyazaki, Shinya Yamamoto, Sunao Uchida, Shigeru Kitazawa , Bayesian calibration of simultaneity in tactile temporal order judgment., *Nature Neuroscience* ,9,7,875-877,2006
 55. Makoto Wada, Kenji Yoshimi, Noriyuki Higo, Yong-Ri Ren, Hideki Mochizuki, Yoshikuni Mizuno, Shigeru Kitazawa, Statistical parametric mapping of immunopositive cell density. , *Neuroscience Research*,28,11,96-102,2006
 56. Nakazato T, Kagohashi M, Yoshimi M. ,Influence of pH on voltammetric measurement of dopamine. , *Biogenic Amines*, 20, (in press),2006
 57. Shigeru Kitazawa, Reversal of subjective temporal order due to sensory and motor integrations, *Attention and Performance XXII Sensorimotor foundations of higher cognition*. , 2006
 58. Shigeru Kitazawa, Where tactile signals are ordered in time, *Cognition and Action*, The 29th Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society, 2006
 59. Shigeru Kitazawa, Discussion from a neurophysiological viewpoint, *Developing cross-modal representation of objects and space International Conference on Infant Studies 2006*, 2006
 60. Kagohashi M., Moizumi S Yoshimi K. Nakazato T, Kitazawa S., Wireless voltammetry: dopamine measurement in the freely moving rat., *Soc. Neurosci.*, (Suppl) 592.1., 2006
 61. Yoshimi K., Kagohashi M., Moizumi S, Hattori N, Nakazato T, Kitazawa, Week-long voltammetric recording in the rat striatum: circadian rhythm of dopamine level., *Soc. Neurosci.*, (Suppl) 469.1., 2006

62. Futoshi Mori, Katsumi Nakajima, Atsumichi Tachibana, Shigemi Mori ,Obstacle Clearance and Prevention from Falling in the Bipedally Walking Japanese Monkey, *Macaca fuscata*,Age and Aging,35,S2,19-23,2006
63. Dai Yanagihara,Role of the cerebellum in adaptive control of locomotion.,*Proceedings of SICE-ICASE International Joint Conference*, 4493-4494,2006
64. Nakatsukasa, M., Hirasaki, E., Ogihara, N.,Energy expenditure of bipedal walking is higher than that of quadrupedal walking in Japanese macaques,*American Journal of Physical Anthropology*,131, 33-37,2006
65. S. Aoi, K. Tsuchiya,Bifurcation and Chaos of a Simple Walking Model Driven by a Rhythmic Signal,*International Journal of Non-Linear Mechanics*,41,3,438-446,2006
66. S. Aoi, K. Tsuchiya,Stability Analysis of a Simple Walking Model Driven by an Oscillator With a Phase Reset Using Sensory Feedback,*IEEE Transactions on Robotics*,22,2,391-397,2006
67. S. Aoi, K. Tsuchiya,Self-stability of a Simple Walking Model Driven by a Rhythmic Signal,*Nonlinear Dynamics*,48,1-2,1-16,2007
68. S. Aoi, K. Tsuchiya,Gait Transition from Quadrupedal to Bipedal Locomotion of an Oscillator-driven Biped Robot,*International Journal of Advanced Robotic Systems*, (in press),
69. S. Aoi, H. Sasaki, K. Tsuchiya,A Multi-legged Modular Robot That Meanders: Investigation of Turning Maneuvers Using its Inherent Dynamic Characteristics,*SIAM Journal on Applied Dynamical Systems*, (in press),
70. Nakatsukasa, M., Hirasaki, E., Ogihara, N.,Energy expenditure of bipedal walking is higher than that of quadrupedal walking in Japanese macaques,*American Journal of Physical Anthropology*,131, 33-37,2006
71. S. Aoi, K. Tsuchiya,Bipedal Locomotion Control Using Nonlinear Oscillators,*Dynamic Walking 2006*, 2006
72. S. Aoi, K. Tsuchiya,Feedback Control of a Simple Walking Model Driven by an Oscillator,*IEEE International Conference on Robotics and Automation*, 1990-1996,2006
73. S. Aoi, K. Tsuchiya,Turning Maneuvers of a Multi-legged Modular Robot Using Its Inherent Dynamic Characteristics,*IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems*, 180-185,2006
74. Y.Sugimoto, K.Osuka,Implicit Feedback Structure in Passive Dynamic Walking,*Dynamic Walking 2006*, 2006
75. Ogihara, N., Nakatsukasa, M., Sugimoto, Y., Aoi, S., Tsuchiya, K.,Adaptive locomotion mechanisms inherent in the musculoskeletal structure,*SICE-ICASE International Joint Conference 2006*, 2006
76. Hase, K., Obinata, G., Nakayama, A., Ogihara, N., Usui, T., Tasaki, Y.,Large-scale forward dynamics simulation with a whole-body musculoskeletal model,*5th World Congress of Biomechanics*, 2006
77. Zu Guang Zhang, Hiroshi Kimura and Yasuhiro Fukukoka,Autonomously generating efficient running of a quadruped robot using delayed feedback control,*Advanced Robotics*,20,6,607-629,2006
78. Zu Guang Zhang, Hiroshi Kimura and Kunikatsu Takase,delayed feedback control,*Journal of Vibration and Control*,12,12,1361-1383,2006
79. Takashi Takuma, Koh Hosoda,Controlling the Walking Period of a Pneumatic Muscle Walker,*International Journal of Robotics Research*,25,9,861-866,2006
80. Hiroshi Kimura, Yasuhiro Fukuoka and Avis H. Cohen,Biologically Inspired Adaptive Walking of a Quadruped Robot,*Philosophical Transactions of the Royal Society A*,365,1850,153-170,2007
81. Zu Guang Zhang, Hiroshi Kimura, and Yasuhiro Fukuoka,Self-Stabilizing Dynamics for a Quadruped Robot and Extension Towards Running on Rough Terrain,*Journal of Robotics and Mechatronics*,19,1, 2007
82. K.Tsujita and T.Masuda,Simulation Study on Acquisition Process of Locomotion by using an Infant Robot,*International Journal of Advanced Robotic Systems*, (in press),2006
83. K.Tsujita, A.Morioka, K.Nakatani, K.Suzuki and T.Masuda,Oscillator-controlled Bipedal Walk with Pneumatic Actuators,*KSME International Journal*, (in press),2006
84. Takashi Takuma, Koh Hosoda,Controlling Walking Velocity of a Pneumatic Actuated Biped by Changing Hip Passivity,*Dynamic Walking 2006*, Poster-22,2006
85. Koh Hosoda, Takashi Takuma, and Athushi Nakamoto,Design and Control of a Running Biped with Pneumatic Artificial Muscles,*Dynamic Walking 2006*, 2006
86. Tsuyoshi UENO, Yutaka NAKAMURA, Takashi TAKUMA, Tomohiro SHIBATA, Koh HOSODA, Shin ISHII,Fast and Stable Learning of Quasi-Passive Dynamic Walking by an Unstable Biped Robot based on Off-Policy Natural Actor-Critic,*International Conference on Intelligent Robots and Systems*,

- 5226-5231,2006
87. Koh Hosoda, Takashi Takuma, and Atsushi Nakamoto, Design and Control of 2D Biped that can Walk and Run with Pneumatic Artificial Muscles, IEEE-RAS/RSJ International Conference on Humanoid Robots (Humanoids 2006), CD-ROM, 2006
 88. K. Tsujita, A. Morioka, K. Nakatani, K. Suzuki and T. Masuda, Oscillator-controlled Bipedal Walk with Pneumatic Actuators, Proc. of Int. Conf. of Motion and Vibration Control, 670-675, 2006
 89. K. Tsujita and T. Masuda, Simulation of Acquisition of Locomotion of an Infant Robot, Proc. of IEEE/RSJ IROS 2006, 4929-4934, 2006
 90. Takaaki SUMI, Kousuke INOUE, Norikazu SATO, Shugen MA, Development of an Environmentally Adaptable Snake-Like Robot --Construction of a Neural Oscillator Network Capable of Changing Ground Friction--, Proceedings of 3rd International Conference on Brain-inspired Information Technology, 82, 2006
 91. Y. Ninomiya, Y. Kayama, Y. Koyama, Postnatal development of cholinergic neurons in the mesopontine tegmentum revealed by histochemistry, *Internat J Develop Neurosci*, 23, 711-721, 2005
 92. K. Takahashi, Q.-P. Wang, J.-L. Guan, Y. Kayama, S. Shioda and Y. Koyama, State-dependent effects of orexin on the serotonergic dorsal raphe neurons in the rat, *Reg. Peptide*, 126, 43-47, 2005
 93. Q.-P. Wang, Y. Koyama, J.-L. Guan, Y. Kayama, K. Takahashi, and S. Shioda, The orexinergic synaptic innervation of serotonin- and orexin 1 receptor-containing neurons in the dorsal raphe nucleus, *Reg. Peptide*, 126, 35-42, 2005
 94. Y. Yasoshima, N. Kai, S. Yoshida, S. Shiosaka, Y. Koyama, Y. Kayama Y., K. Kobayashi, Subthalamic neurons coordinate basal ganglia function through differential neural pathways, *J. Neurosci.*, 25, 7743-7753, 2005
 95. K. Takakusaki, K. Takahashi, K. Saitoh, H. Harada, T. Okumura, Y. Kayama, Y. Koyama, Orexinergic projections to the midbrain mediate alternation of emotional behavioral states from locomotion to cataplexy, *J. Physiol.*, 568, 1003-1020, 2005
 96. T. Sakurai, R. Nagata, A. Yamanaka, H. Kawamura, N. Tsujino, Y. Muraki, H. Kageyama, S. Kunita, S. Takahashi, K. Goto, Y. Koyama, S. Shioda, M. Yanagisawa, Input of orexin/hypocretin neurons revealed by genetically encoded tracer in mice, *Neuron*, 46, 297-308, 2005
 97. T. Kodama, S. Usui, Y. Honda, M. Kimura, High Fos expression during the active phase in orexin neurons of a diurnal rodent, *Tamias sibiricus barberi*, *Peptides*, 26, 4, 631-638, 2005
 98. T. Kodama, and Y. Koyama, Nitric oxide from the laterodorsal tegmental neurons: Its possible retrograde modulation on norepinephrine release from the axon terminal of the locus coeruleus neurons, *Neuroscience*, 138, 245-256, 2006
 99. K. Takakusaki, K. Saito, T. Nonaka, T. Okumura, N. Miyokawa, Y. Koyama, Neurobiological basis of state-dependent control of motor behaviors, *Sleep and Biological Rhythms*, 4, 87-104, 2006
 100. Y. Tamakawa, A. Karashima, Y. Koyama, N. Katayama and M. Nakao, A Quartet Neural System Model Orchestrating Sleep and Wakefulness Mechanisms, *J Neurophysiol*, 95, 2055-2069, 2006
 101. K. Takahashi, J.S. Lin, K. Sakai, Neuronal activity of histaminergic tuberomammillary neurons during wake-sleep states in the mouse, *J. Neuroscience*, 26, 40, 10292-10298, 2006
 102. K. Nakamura, Y. Koyama, K. Takahashi, et al., Requirement of tryptophan hydroxylase during development for maturation of sensorimotor gating, *J Mol Biol*, 363, 345-354, 2006
 103. Osamu Fukayama, Noriyuki Taniguchi, Takafumi Suzuki, Kunihiro Mabuchi, Estimation of Locomotion Speed and Directions Changes to Control a Vehicle Using Neural Signals from the Motor Cortex of Rat, Proceedings of the 28th IEEE EMBS Annual International Conference, 1138-1141, 2006
 104. Yasuhiro Kato, Itsuro Saito, Takayuki Hoshino, Takafumi Suzuki, Kunihiro Mabuchi, Preliminary Study of Multichannel Flexible Neural Probes Coated with Hybrid Biodegradable Polymer, Proceedings of the 28th IEEE EMBS Annual International Conference, 660-663, 2006
 105. Takashi Sato, Takafumi Suzuki, Kunihiro Mabuchi, A new multi-electrode array design for chronic neural recording, with independent and automatic hydraulic positioning, *Journal of Neuroscience Methods*, 160, 45-51, 2007
 106. Sakurai, Y., How can we detect ensemble coding by cell assembly, *Representation and Brain*, 2007 (in press)
 107. Sakurai, Y., Takahashi, S., Dynamic synchrony of firing in the monkey prefrontal cortex during working memory tasks, *Journal of Neuroscience*, 26, 10141-10153, 2006

108. Koike, Y., Hirose, H., Sakurai, Y., Iijima, T., Prediction of arm trajectory from a small number of neuron activities in the primary motor cortex., *Neuroscience Research*, 56, 146-153, 2006
109. Takahashi, S., Sakurai, Y., Sub-millisecond synchronization among pyramidal neurons in hippocampal CA1 of rats during delayed non-matching to sample task., 36th Society for Neuroscience Annual Meeting., 2006
110. Hirokawa, J., M. Bosch, Sakata, S., Sakurai, Y., Yamatori, T., A distinct area of rat visual cortex mediates behavioral enhancement by audiovisual integration., 36th Society for Neuroscience Annual Meeting., 2006
111. Sakurai, Y., Brain plasticity revealed with brain-machine interfaces, 1st International Conference on Advanced Medical Engineering and Informatics., 2006
112. Nomura, M., Sakurai, Y., Kitano, K. & Aoyagi, T., Applying the kernel method to multi-neuronal spike trains., 1st Symposium on Complex Medical Engineering., 2006
113. Aso T, Hanakawa T, Matsuo K, Toma K, Shibasaki H, Fukuyama H, Nakai T., Subregions of human parietal cortex selectively encoding object orientation., *Neuroscience Letters*, (in press),
114. Sawamoto N, Honda M, Hanakawa T, Aso T, Inoue M, Toyoda H, Ishizu K, Fukuyama H, Shibasaki H., Role of the striatum in cognitive slowing in Parkinson's disease. , *Neurology*, (in press),
115. Yamada M, Namiki C, Hirao K, Hanakawa T, Fukuyama H, Hayashi T, Murai T, Social cognition and frontal lobe pathology in schizophrenia: A voxel-based morphometric study. , *Neuroimage*, (in press),
116. Mikuni N, Okada T, Nishida N, Taki J, Enatsu R, Ikeda A, Miki Y, Hanakawa T, Fukuyama H, Hashimoto N., Comparison between motor evoked potential recording and fiber tracking for estimating pyramidal tracts near brain tumors. , *Journal of Neurosurgery*, 106, 1, 128-133, 2007
117. Yamamoto A, Miki Y, Urayama S, Fushimi Y, Okada T, Hanakawa T, Fukuyama H, Togashi K., Diffusion tensor fiber tractography of the optic radiation: analysis with 6-, 12-, 40- and 81-directional motion probing gradients; a preliminary study. , *American Journal of Neuroradiology* , 28, 1, 92-96, 2007
118. Mikuni N, Okada T, Taki J, Matsumoto R, Nishida N, Enatsu R, Hanakawa T, Ikeda A, Miki Y, Urayama SI, Fukuyama H, Hashimoto N., Fibers from the dorsal premotor cortex elicit motor-evoked potential in a cortical dysplasia. , *Neuroimage*, 34, 1, 12-18, 2007
119. Takaya S, Hanakawa T, Hashikawa K, Ikeda A, Sawamoto N, Nagamine T, Ishizu K, Fukuyama H. , Prefrontal hypofunction in patients with intractable mesial temporal lobe epilepsy. , *Neurology* , 67, 9, 1674-1676, 2006
120. Kikuta K, Takagi Y, Fushimi Y, Ishizu K, Okada T, Hanakawa T, Miki Y, Fukuyama H, Nozaki K, Hashimoto N., "Target bypass": a method for preoperative targeting of a recipient artery in superficial temporal artery-to-middle cerebral artery anastomoses., *Neurosurgery*, 59, 4, ONS-320-327, 2006
121. Okada T, Miki Y, Mikuni N, Kikuta K, Urayama S, Hanakawa T, Fukuyama H, Hashimoto N, Togashi K., Diffusion tensor tractography of corticospinal tract using 3-T combined with white matter stimulation mapping: an integrated approach to validate the corticospinal tract localization., *Radiology*, 240, 3, 849-857, 2006
122. Fukui H, Murai T, Shinozaki J, Aso T, Fukuyama H, Hayashi T, Hanakawa T., The neural basis of social tactics: An fMRI study., *Neuroimage*, 32, 913-920, 2006
123. Bohlhalter S, Goldfine A, Matteson A, Garraux G, Hanakawa T, Kansaku K, Wurzman R, Hallett M., Neural correlates of tic generation in Tourette syndrome: an event-related functional MRI study., *Brain*, 129, 8, 2029-37, 2006
124. Callan D, Tsytsarev V, Hanakawa T, Callan A, Katsuhara M, Fukuyama H, Turner R., Perception and covert generation of song and speech., *Neuroimage*, 31, 3, 1327-1342, 2006
125. Crinion J, Turner R, Grogan A, Hanakawa T, Noppeney U, Devlin JT, Aso T, Urayama S, Fukuyama H, Stockton K, Usui K, Green D, Price CJ., Language control in the bilingual brain., *Science*, 312, 5779, 1537-1540, 2006
126. Hanakawa T, Honda M, Zito G, Dimyan MA, Hallett M. , Brain activity during motor behavior triggered by arbitrary cues and spatially-constrained cues: An fMRI study in humans. , *Experimental Brain Research*, 172, 2, 275-282, 2006
127. Le Bihan D, Urayama S, Aso T, Hanakawa T, Fukuyama H, Direct and fast detection of neuronal activation in the human brain with diffusion MRI., *Proceedings of National Academy of Science USA*, 103, 21, 8263-8268, 2006
128. Fushimi Y, Miki Y, Kikuta K, Okada T, Kanagaki M, Yamamoto A, Nozaki K, Hashimoto N, Hanakawa T, Fukuyama H, Togashi K, Comparison of 3.0- and 1.5-T three-dimensional time-of-flight MR angiography

- in moyamoya disease: a preliminary experience.,*Radiology*,239,1,232-237,2006
129. Kikuta K, Takagi Y, Nozaki K, Hanakawa T, Okada T, Fushimi Y, Miki Y, Fukuyama H, Hashimoto N, Early experience with 3-tesla magnetic resonance tractography in the surgery of cerebral AVMs in and around the visual pathway. ,*Neurosurgery*,58,2,331-337,2006
 130. Garraux G, Goldfine A, Bohlhalter S, Lerner A, Hanakawa T, Hallett M. ,The midbrain hypothesis in Tourette's syndrome: a reappraisal using voxel-based morphometry.,*Annals of Neurology* ,59,2,381-385,2006
 131. Okada T, Miki Y, Fushimi Y, Hanakawa T, Kanagaki M, Yamamoto A, Urayama S, Fukuyama H, Hiraoka M, Togashi K, Diffusion tensor fiber tractography: Intra-individual comparison using 3 T and 1.5 T MRI.,*Radiology*,238,2,668-678,2006
 132. Fridman E, Immisch I, Hanakawa T, Bohlhalter S, Waldvogel D, Kansaku K, Wheaton L , Wu T, Hallett M.,The role of the dorsal stream for gesture production.,*Neuroimage*,29,2,417-428,2006
 133. Hanakawa T, Neuroimaging of standing and walking: Special emphasis on Parkinsonian gait ,*Parkinsonism and Related Disorders* ,12, Suppl 2, S70-75, 2006
 134. Ihara M, Tomimoto H, Ishizu K, Yoshida H, Sawamoto N, Hashikawa K, Fukuyama H., Association of vascular parkinsonism with impaired neuronal integrity in the striatum.,*Journal of Neural Transmission*, (in press),
 135. Miyamoto JJ, Honda M, Saito DN, Okada T, Ono T, Ohyama K, Sadato N., The representation of the human oral area in the somatosensory cortex: a functional MRI study.,*Cerebral Cortex*,16,5,669-675,2006
 136. Qiu Y, Noguchi Y, Honda M, Nakata H, Tamura Y, Tanaka S, Sadato N, Wang X, Inui K, Kakigi R., Brain processing of the signals ascending through unmyelinated C fibers in humans: an event-related functional magnetic resonance imaging study.,*Cereb Cortex*,16,9,1289-1295,2006
 137. Aramaki Y, Honda M, Okada T, Sadato N., Neural correlates of the spontaneous phase transition during bimanual coordination.,*Cereb Cortex*,16,9,1338-1348,2006
 138. Aramaki Y, Honda M, Sadato N., Suppression of the non-dominant motor cortex during bimanual symmetric finger movement: a functional magnetic resonance imaging study.,*Neuroscience*,141,4,2147-2153,2006
 139. Saito DN, Okada T, Honda M, Yonekura Y, Sadato N., Practice makes perfect: the neural substrates of tactile discrimination by Mah-Jong experts include the primary visual cortex.,*BMC Neurosci*,5,7,79,2006
 140. Kiyoji Matsuyama K, Suguru Kobayashi, Mamoru Aoki, Projection patterns of lamina VIII commissural neurons in the lumbar spinal cord of the adult cat: an anterograde neural tracing study.,*Neuroscience*,140,1,203-218,2006
 141. Ying Cao, Yutaka Fujito, Kiyoji Matsuyama, Mamoru Aoki. ,Effects of electrical stimulation of the medullary raphe nuclei on respiratory movements in rats.,*Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*,192,5,497-505,2006
 142. Ying Cao, Kiyoji Matsuyama, Yutaka Fujito, Mamoru Aoki. ,Involvement of medullary GABAergic and serotonergic raphe neurons in respiratory control: electrophysiological and immunohistochemical studies in rats.,*Neuroscience Research*,56,3,322-331,2006
 143. Kiyoji Matsuyama, Masanori Ishiguro, Suguru Kobayashi, Mamoru Aoki ,Characteristics of the interlimb coordination between fore- and hindlimbs during hopping movements in decerebrate rabbits,*Neuroscience Meeting Planner of Neuroscience 2006 (36th Annual Meeting of the Society for Neuroscience)*, 648.14,2006
 144. M. Nakanishi, T. Nomura, S. Sato, Stumbling with optimal phase reset during gait can prevent a humanoid from falling. ,*Biological Cybernetics*,95,5,503-515,2006
 145. Y. Yasutake, S. Taniguchi, T. Nomura, Non-Asymptotical Postural Stabilization Strategy during Human Quiet Stance.,*Proceedings of the 28th IEEE EMBS Annual International Conference, New York City, USA, Aug 30-Sept 3, 1189-1192,2006*
 146. T. Ishikawa, Y. Kaji, T. Nomura., Sensory perception of unexpected sudden changes in floor level during human gait.,*Proceedings of the 28th IEEE EMBS Annual International Conference, New York City, USA, Aug 30-Sept 3, 4474-4477,2006*
 147. Kazuhiko SEKI, Tomohiko Takei, Primary afferent depolarization evoked by natural stimulation of cutaneous afferent in monkey,006 Neuroscience Meeting Planner. Atlanta, GA: Society for Neuroscience, 2006. Online., 627-54.8/P13628,2006
 148. Tomohiko Takei, Kazuhiko SEKI, Involvement of the primate spinal neurons in the control of precision

- grip,006 Neuroscience Meeting Planner. Atlanta, GA: Society for Neuroscience, 2006. Online., 54.9/P14,2006
149. Tomohiko Takei, Kazuhiko SEKI,Spinomuscular coherence in monkey performing a precision grip task,Society for neural control of movement annual meeting abstract booklet, (in press),2007
 150. Ott S. R., Aonuma H., Newland P.L. and Elphick M.R. ,Nitric oxide synthase in crayfish walking leg ganglia: segmental differences in chemo-tactile centers argue against a generic role in sensory integration,J. Comp. Neurol.,501, 381-399,2007
 151. Watanabe T., Kikuchi M., Hatakeyama D., Shiga T., Yamamoto T., Aonuma H., Takahata M., Suzuki N. and Ito E.,Gaseous neuromodulator-related genes expressed in the brain of honeybee *Apis mellifera*,Develop. Neurobiol. , (in press),2007
 152. Ikeno H, Nishioka T, Hachida T, Kanzaki R, Seki Y, Ohzawa I, Usui S,Development and application of CMS based database modules for neuroinformatics. ,Neurocomputing, (in press),2007
 153. Wagatsuma A., Azami S., Sakura M., Hatakeyama D., Aonuma H. and Ito E.,De novo synthesis of CREB in a presynaptic neuron is required for synaptic enhancement involved in memory consolidation,J. Neurosci. Res.,84, 954-960,2006
 154. Matsumoto Y., Unoki S., Aonuma H. and Mizunami M.,Nitric oxide-cGMP signaling is critical for cAMP-dependent long-term memory formation,Learn. Mem.,13,1,35-44,2006
 155. Delago A. and Aonuma H. ,Experience based agonistic behavior in female crickets, *Gryllus bimaculatus*,Zool. Sci.,23, 775-783,2006
 156. Iwasaki M., Delago A., Nishino H. and Aonuma H.,Effects of previous experiences on the agonistic behaviour of male crickets *Gryllus bimaculatus*,Zool. Sci.,23, 863-872,2006
 157. Niwa K., Sakai J., Karino T., Aonuma H., Watanabe T., Ohyama T., Inanami O. and Kuwabara M.,Reactive oxygen species mediate shear stress-induced fluid-phase endocytosis in vascular endothelial cells,Free Radical Res.,40,2,167-174,2006
 158. Yamasaki T, Isokawa T, Matsui M, Ikeno H and Kanzaki R,Reconstruction and simulation for three-dimensional morphological structure of insect neurons. ,Neurocomputing ,69, 1043-1047,2006
 159. Kitamura Y., Aonuma H., Oka K. and Ogawa H.,Acetylcholine enhances nitric oxide production in the terminal abdominal ganglion of the cricket, *Gryllus bimaculatus*,Society for Neuroscience, 351,2006
 160. Suzuki M., Kimura T., Ogawa H., Aonuma H., Kitamura Y., Hotta K. and Oka K.,Peripheral nervous plexuses control squid chromatophore organs,Society for Neuroscience, 353,2006
 161. Tomohisa Fujiki, Kuniaki Kawabata, Hajime Asama,Adaptive Action Selection of Body Expansion Behavior in Multi-Robot System using Communication,Journal of Advanced Computational Intelligence and Intelligent Informatics,11,2, 2007
 162. Yusuke Fukazawa, Chomchana Trevai, Jun Ota and Tamio Arai,Acquisition of Intermediate Goals for an Agent Executing Multiple Tasks,IEEE Transactions on Robotics,22,5,1034/1040 ,2006
 163. T.Fujiki, K.Kawabata, H.Aonuma, H.Asama,A Computational Model of the Adaptive Action Selection in Cricket Fighting Behavior by NO/cGMP Cascade, The 2nd International Workshop by Research Group of Invertebrate Nervous System of Japan, 8,2006
 164. Ashikaga, M., Hiraguchi, T., Sakura, M., Aonuma, H. and Ota, J.,Modeling of Adaptive Behaviors of Crickets,5th Forum of European Neuroscience Abstract Book (FENS Forum Abstracts), 3,A129.1,2006
 165. M. Ashikaga, M. Kikuchi, T. Hiraguchi ,M. Sakura, H. Aonuma and J. Ota,Modeling of fighting behaviors in crickets, The 2nd International Workshop by Research Group of Invertebrate Nervous System of Japan, 7,2006
 166. Yusuke Tamura, Masao Sugi, Jun Ota and Tamio Arai,Prediction of Target Object Based on Human Hand Movement for Handing-Over between Human and Self-Moving Trays,Proc. 15th IEEE Int. Symp. Robot and Human Interactive Communication (RO-MAN06), 189/194,2006
 167. Yusuke Tamura, Masao Sugi, Jun Ota and Tamio Arai,Handling-over between Human and Self-Moving Tray,Proc. XVIII IMEKO World Congress Metrology for a Sustainable Development, 2006
 168. Daisuke Kurabayashi, Katsunori Urano, Tetsuro Funato,Tetsuro Funato: Emergent Transportation Networks by Considering Interactions between Agents and their Environment,Advanced Robotics, (in press),2007
 169. Daisuke Kurabayashi, Kunio Okita, Tetsuro Funato,Obstacle avoidance of a mobile robot group using a nonlinear oscillator network,IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems, 186-191,2006

170. Tetsuro Funato, Hitoshi Aonuma, Daisuke Kurabayashi, Masahito Nara, Development of oscillator network model for behavioral processing, *nd International Workshop by Research Group of Invertebrate Nervous System of Japan*, 29-31, 2006
171. Tetsuro Funato, Daisuke Kurabayashi, Masahito Nara, Synchronization Control by Structural Modification of Nonlinear Oscillator Network, *8th International Symposium on Distributed Autonomous Robotic Systems*, 41-50, 2006
172. Daisuke Kurabayashi, Tomohiro Inoue, Akira Yajima, Tetsuro Funato, Emergence of small-world in Ad-hoc communication network among individual agents, *Intelligent Autonomous Systems 9*, 605-612, 2006
173. Cornette R, Koshikawa, S, Hojo M, Matsumoto T, Miura T, A caste-specific cytochrome P450 in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera, Termopsidae), *Insect Molecular Biology*, 15, 235-244, 2006
174. Garcia J, Maekawa K, Constantino R, Matsumoto T, Miura T, Analysis of the genetic diversity of *Nasutitermes coxipoensis* (Isoptera: Termitidae) in natural fragments of Brazilian cerrado savanna using AFLP markers. *Sociobiology*, 48, 267-279, 2006
175. Miura T, Caste development and division of labor in the processional nasute termite *Hospitalitermes medioflavus* in Borneo. *TROPICS*, 15, 275-278, 2006
176. Okada Y, Tsuji K, Miura T, Morphological differences between sexes in the ponerine ant *Diacamma* sp. (*Diacamma*: Ponerinae), *Sociobiology*, 48, 527-541, 2006
177. Hojo M, Matsumoto T, Miura T, Cloning and expression of a geranylgeranyl diphosphate synthase gene - Insights into the synthesis of termite defense secretion. *Insect Molecular Biology*, 16, 121-131, 2007
178. Katoh H, Matsumoto T, Miura T, Alate differentiation and compound-eye development in the dry-wood termite *Neotermes koshunensis* (Isoptera, Kalotermitidae). *Insectes Sociaux*, 54, (in press), 2007
179. T. Miura, Heterochrony and modularity of the caste polyphenism in termites, *XV Congress IUSI Proceedings*, 103, 2006
180. R. Cornette, S. Koshikawa, T. Matsumoto, T. Miura, Juvenile hormone and caste differentiation in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti*: histological and molecular approaches focused on the soldier differentiation, *XV Congress IUSI Proceedings*, 36-37, 2006
181. S. Koshikawa, T. Miura, Gene expression analysis during caste differentiation in the damp-wood termite - perspective for genome-wide analysis, *XV Congress IUSI Proceedings*, 104, 2006
182. S. Miyazaki, T. Murakami, N. Azuma, S. Higashi, T. Miura, Soldier-specific modification of the mandibular motor neurons in termites, *XV Congress IUSI Proceedings*, 255, 2006
183. Y. Ishikawa, T. Miura, Soldier-specific modification of the mandibular motor neurons in termites, *XV Congress IUSI Proceedings*, 872-873, 2006
184. A. Ishikawa, T. Miura, Developmental regulation of the wing polyphenism in aphids, *XV Congress IUSI Proceedings*, 229, 2006
185. M. Hojo, T. Matsumoto, T. Miura, Geranylgeranyl diphosphate synthesis is related to the biosynthesis of defence secretion in *Nasutitermes takasagoensis* (Isoptera: Termitidae), *XV Congress IUSI Proceedings*, 222, 2006
186. K. Maekawa, S. Mizuno, S. Koshikawa, T. Miura, Compound eye development during caste differentiation in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae), *XV Congress IUSI Proceedings*, 225, 2006
187. T. Matsumoto, T. Miura, S. Koshikawa, R. Cornette, K. Maekawa, O. Kitade, T. G. Myles, Phylogeny, evolution and colony composition of the primitive damp-wood termites (Termopsinae, Termopsidae, Isoptera) in Asia and North America, *XV Congress IUSI Proceedings*, 178-179, 2006
188. Takeuchi, H., Paul, R. K., Matsuzaka, E., and Kubo, T. EcR-A expression in the brain and ovary of the honeybee, *Zool. Sci.*, (in press), 2007
189. Uno, Y., Fujiyuki, T., Takeuchi, H., Morioka, M. and Kubo, T., Identification of proteins whose expression is up- or down-regulated in the mushroom bodies in the honeybee brain using proteomics, *FEBS Lett.*, 581, 1, 97-101, 2007
190. Hideaki Takeuchi, Gene expression in the Honeybee Brain Mushroom Body and its Gene Orthologues. *Evolution of Nervous Systems (Elsevier)*, 1, 457-469, 2006
191. Fujiyuki, T., Ohka, S., Takeuchi, H., Ono, M., Nomoto, A., and Kubo, T. Prevalence and phylogeny of Kakugo virus, a novel insect picorna-like virus that infects the honeybee (*Apis mellifera* L.), under various

- colony conditions. *J. Virol.* ,80,23,11528-11538 ,2006
192. Paul, R. K., Takeuchi, H. and Kubo, T. ,Expression of two ecdysteroid-regulated genes, Broad-Complex and E75, in the brain and ovary of the honeybee (*Apis mellifera* L.),*Zool. Sci.*,23,12,1085-1092,2006
 193. Kunieda, T. Fujiyuki, T. Kucharski, R. Foret, S., Ament, S. A., Toth, A.L., Ohashi, K, Takeuchi, H, Kamikouchi, A., Kage, E., Morioka, M., Beye, M., Kubo, T., Robinson, G.E., Maleszka, R.,Carbohydrate metabolism genes and pathways in insects: insights from the honey bee genome. *Insect Mol. Biol.*,15,5,563-576,2006
 194. Yamazaki, Y., Shirai, K., Paul, R. K., Fujiyuki, T., Wakamoto, A., Takeuchi, H., and Kubo, T.,Differential expression of HR38 in the mushroom bodies of the honeybee brain depends on the caste and division of labor. *FEBS Lett.*,580,11,2667-2770,2006
 195. Hori, S.,Takeuchi, H., Arikawa, K., Kinoshita, M., Ichikawa, N., Sasaki, M., and Kubo, T.,Associative visual learning, color discrimination, and chromatic adaptation in the harnessed honeybee *Apis mellifera* L. *J. Comp.Physiol. A*,192,7,691-700,2006
 196. Lehman, H. K., Schulz, D. J., Barron, A. B., S. A., Wraight, L., Hardison, C., Whitney, S., Takeuchi, H., Paul, R. K., and Robinson, G. E.,Division of labor in the honey bee (*Apis mellifera*): The role of tyramine beta-hydroxylase, *J. Exp.Biol.*,209,14,2774-2784,2006
 197. The Honeybee Genome Sequencing Consortiu,Insights into social insects from the genome of the honey bee *Apis mellifera*. *Nature*,443,7114,931-949,2006
 198. Mamiko Ozaki,Ant nestmate and non-nestmate discrimination by a sensillum,15th Internatoinal Union for the Study of Social Insects , 130,2006
 199. Wakako Omura, Mamiko Ozaki, Ryohei Yamaoka,Behabioral and electrophysiopogical investigation on taste response of the termite *Zootermopsis nevadensis* to wood extractives,*J. Wood Sci.*,52, 261-264,2006
 200. Kazumitsu Hanai, Mamiko Ozaki, Daigo Yamauchi, Yasuhiro Nakatomi, Chihiro Yokoyama and Keniji Fukui,Scale free dynamics involved in the locomotion activity of ant and mouse,WSEAS Transactions on Biology and Biomedicine,3, 511-515,2006
 201. Takayuki Watanabe, Mika Kikuchchi, Dai Hatakeyama, Takumi Shiga, Takehiro Yamamoto, Hitoshi Aonuma, Masakazu Takahata, Norio Suzuki, and Etsuro Ito,Gaseous neuromodulator-related genes expressed in the brain of honeybee *Apis mellifera*,*Developmental Neurobiology*, (in press),
 202. Takayuki Yamasaki, Teijiro Isokawa, Nobuyuki Matsui, Hidetoshi Ikeno, Ryohei Kanzaki,Reconstruction and simulation for three-dimensional morphological structure of insect neurons,*Neurocomputing*,69, 1043-1047,2006
 203. Hidetoshi Ikeno, Takuto Nishioka, Takuya Hachida, Ryohei Kanzaki, Yoichi Seki, Izumi Ohzawa, Shiro Usui,Development and application of CMS based database modules for neuroinformatics,Annual Computational Neuroscience Meeting 2006, 60,2006
 204. Tadahiro Taniguchi, Tetsuo Sawaragi,Incremental Acquisition of Behaviors and Signs based on Reinforcement Learning Schema Model and STDP, *Advanced Robotics*, (in press),2007
 205. Tetsuo Sawaragi, Yukio Horiguchi and Yuji Kuroda,Editing and Distributing Human Skills within community via Fragmentary Annotations on Image Data,Preprints of the 8th IFAC Symposium on Automated Systems Based on Human Skill and Knowledge, CD-ROM,2006
 206. Tetsuo Sawaragi and Yukio Horiguchi,Human-Robot Collaboration: Technical Issues from a Viewpoint of Human-Centered Automation,Proc. of International Symposium on Automation and Robotics in Construction 2006, CD-ROM,2006
 207. Tetsuo Sawaragi, Yukio Horiguchi and Akihiro Hina,Safety Analysis of Systemic Accidents Triggered by Performance Deviation,Proceedings of SICE-ICASE International Joint Conference 2006, 1778-1781 ,2006
 208. Yukio Horiguchi, Ryuichi Fukuju and Tetsuo Sawaragi,An Estimation Method of Possible Mode Confusion in Human Work with Automated Control Systems,Proceedings of SICE-ICASE International Joint Conference 2006, 943-948,2006
 209. T. Taniguchi, T. Sawaragi,Symbol emergence by combining a reinforcement learning schema model with asymmetric synaptic plasticity,Proceedings in 5th International Conference on Development and Learning, CD-ROM,2006
 210. T. Taniguchi, T. Sawaragi,Incremental Acquisition of Compositional Schemata based on Behavioral Learning,Proceedings of 6th International Workshop on Epigenetic Robotics, 187,2006
 211. Kazuki Tsuji , Tomonori Sasaki , Hideaki Mori,Shigetou Dobata, Eisuke Hasegawa —,Evolutionary

- Dynamics of altruists vs. social parasites in the ant *Pristomyrmex punctatus*, XV IUSSI (the International Union for the study of social insects) Congress Proceedings, 122, 2006
212. Kazuki Tsuji, Hisashi Ohtsuki, Reproductive allocation conflict causes worker policing in hymenopteran societies, XV IUSSI Congress Proceedings, 131, 2006
 213. Yasukazu Okada, Kazuki Tsuji, Toru Miura, Behavioral ontogeny followed by reproductive division of labor in the Japanese ponerine ant *Diacamma* sp., XV IUSSI Congress Proceedings, 246, 2006
 214. Shigeto Dobata, Tomonori Sasaki, Masakazu Shimada, Kazuki Tsuji, Spatially explicit model for altruist-cheater population dynamics in the ant *Pristomyrmex punctatus*, XV IUSSI Congress Proceedings, 256, 2006
 215. Mayuko Suwabe, Hitoshi Ohnishi, Tomonori Kikuchi, Kazuki Tsuji, Distributional and seasonal activity patterns of exotic and native ants in Okinawa island, XV IUSSI Congress Proceedings, 263, 2006
 216. J. Le Breton, G. Takaku, K. Tsuji, Brood parasitism in an invasive population of the pest ant *Pheidole megacephala*, *Insectes Sociaux*, 53, 2, 168-171, 2006
 217. Kikuchi, T., Tsuji, K., Ohnishi, H., Le Breton, J., Caste-biased acceptance of non-nestmates in a polygynous ponerine ant, *Animal Behaviour*, (in press), 2007
 218. Kazuki Tsuji, Life history strategy and evolution of insect societies: age structure, spatial distribution and density dependence. V. E. Kipyatkov (ed.): *Life Cycles in Social Insects: Behaviour, Ecology and Evolution*. St. Petersburg University Press, St. Petersburg, 156 p., 21-36, 2006
 219. K. Oka, A. Fujimura, K. Hotta, H. Ogawa, Analysis of vocal communication between male and female zebra finches, Fifth East Asian Biophysics Symposium & Forty-Fourth Annual Meeting of the Biophysical Society of Japan, 2P370, 2006
 220. Tomoko Akiyama, Motoichiro Kato, Taro Muramatsu, Satoshi Umeda, Fumie Saito, Haruo Kashima, Unilateral amygdala lesions hamper attentional orienting triggered by gaze direction, *Cerebral Cortex*, (in press), 2007
 221. Tomoko Akiyama, Motoichiro Kato, Taro Muramatsu, Takaki Maeda, Tsunekatsu Hara, Haruo Kashima, Gaze-triggered orienting is reduced in chronic schizophrenia, *Psychiatry Research*, (in press), 2007
 222. K. Sasaki and K. Asaoka, Swallowing motor pattern triggered and modified by taste information in larvae of the silkworm, *Bombyx mori*, *Journal of Insect Physiology*, 52, 528-537, 2006
 223. H. Shiga, J. Murakami, T. Nagao, M. Tanaka, K. Kawahara, I. Matsuoka and E. Ito, Glutamate release from astrocytes is stimulated via the appearance of exocytosis during cyclic AMP-induced morphologic changes, *Journal of Neuroscience Research*, 84, 338-347, 2006
 224. K. Sasaki and K. Harano, Potential effects of tyramine on the transition of reproductive workers in honeybees (*Apis mellifera* L.), *Physiological Entomology*, 32, (in press), 2007
 225. K. Harano, M. Sasaki and K. Sasaki, Effects of reproductive state on rhythmicity, locomotor activity and body weight in European honeybee, *Apis mellifera* (Apidae: Hymenoptera) queens, *Sociobiology*, 49, (in press), 2007
 226. J. Murakami, H. Aonuma and T. Nagao, Nitric oxide mediated biogenic amine system in the agonistic behavior of cricket, KIT International Symposium on Brain and Language 2005, 23, 2006
 227. K. Harano, K. Sasaki and T. Nagao, Dopamine levels associated with physiological and behavioral changes after mating in European honeybee queens, 8th Asian Australian Apicultural Conference Proceedings, 32, 2006
 228. K. Harano, K. Sasaki, T. Nagao and M. Sasaki, Decline of dopamine levels after mating and its association with behavioral changes in European honeybee queens, 11th Biological Sciences Graduate Congress Proceedings, 18, 2006
 229. K. Sasaki, K. Yamasaki and T. Nagao, Physiological correlates of brain biogenic amines with dominance and reproductive behaviors in primitive paper wasps *Polistes chinensis*, KIT International Symposium on Brain and Language Proceedings, 28-29, 2006
 230. K. Harano, K. Sasaki and T. Nagao, Dopamine levels associated with physiological and behavioral changes after mating in European honeybee queens, KIT International Symposium on Brain and Language Proceedings, 24-25, 2006
 231. T. Narita, K. Harano and K. Sasaki, Involvement of dopamine and its receptor with transition of reproductive states in honeybee workers, KIT International Symposium on Brain and Language Proceedings, 21-22, 2006

232. M. Sugiyama, K. Sasaki, T. Nagao and K. Iwabuchi, Involvement of biogenic amines with escape behaviors of host *Acanthopplusia* agnate parasitized by endoparasitic wasp *Glyptapanteles pallipes*, *KIT International Symposium on Brain and Language Proceedings*, 26-27, 2006
233. Y Tamori and N Tomita, Orbital representation of auditory perception, *The 10th meeting of Association for the Scientific Study of Consciousness*, 2006
234. K Mogi and Y Tamori, Making good hidden figures, *The 29th European Conference on Visual Perception*, 2006
235. K. Sasaki, Reorganization of the central nervous system responding to changes in social environment in insects, *ESB Special Seminar*, 2007
236. Hihara S, Notoya T, Tanaka M, Ichinose S, Ojima H, Obayashi s, Fujii N, Iriki A, Extension of corticocortical afferents into the anterior bank of the intraparietal sulcus by tool-use training in adult monkeys., *Neuropsychologia*, 44, 13, 2636-46, 2006
237. N. FUJII, S. HIHARA, A. IRIKI, Conflicting social environment represented in primate parietal cortex, *Atlanta, GA: Society for Neuroscience*, 2006., 63.6, 2006
238. N. FUJII, D. ABLA, N. KUDO, S. HIHARA, K. OKANOYA, A. IRIKI, Prefrontal cortex manipulates abstract odour knowledge, *Atlanta, GA: Society for Neuroscience*, 2006., 263.17, 2006
239. M. Iribe, K. Osuka, Analogy between Passive walking robot and Phase Locked Loop circuit, *Proceedings of the SICE-ICASE International Joint Conference 2006 (SICE-ICCAS 2006)*, C D, 2006
240. M. Iribe, K. Osuka, Analysis and stabilization of the passive walking robot via analogy with the Phase Locked Loop circuits, *Proceedings of the IEEE-RAS/RSJ International Conference on Humanoid Robots (Humanoids 2006)*, C D, 2006
241. M. Iribe, K. Osuka, A designing method of the passive dynamic walking robot via analogy with the Phase Locked Loop circuits, *Proceedings of the 2006 IEEE International Conference on Robotics and Biomimetics (ROBIO2006)*, C D, 2006
242. Akio Ishiguro, Hiroaki Matsuba, Tomoki Megawa, Masahiro Shimizu, A Modular Robot That Self-Assembles, *Intelligent Autonomous Systems*, 9, 585-594, 2006
243. Akio Ishiguro, Masahiro Shimizu, Toshihiro Kawakatsu, A Modular Robot That Exhibits Amoebic Locomotion, *Robotics and Autonomous Systems*, 54, 641-650, 2006
244. Akio Ishiguro, *Mobiligence: The Emergence of Adaptive Motor Function through Interaction Among the Body, Brain, and Environment*, 50th Anniversary Summit of Artificial Intelligence, 2006
245. Masahiro Shimizu, Takafumi Mori, Akio Ishiguro, A Development of a Modular Robot That Enables Adaptive Reconfiguration , *2006 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems*, 174-179, 2006
246. Akio Ishiguro, Tomoki Maegawa, Self-Assembly Through the Interplay between Control and Mechanical Systems , *2006 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems*, 631-638, 2006
247. Takuya Umedachi, Akio Ishiguro, A Development of a Fully Self-contained Real-time Tunable Spring , *2006 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems*, 1662-1667, 2006
248. Dai Owaki, Akio Ishiguro, Enhancing Stability of a Passive Dynamic Running Biped by Exploiting a Nonlinear Spring , *2006 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems*, 4923-4928, 2006
249. Tomoki Maegawa, Akio Ishiguro, Self-reconfiguration by a Modular Robot That Has a Cell-differentiation Ability, *SICE-ICASE International Joint Conference 2006*, 2073-2077, 2006
250. Masahiro Shimizu, Takafumi Mori, Toshihiro Kawakatsu, Akio Ishiguro, An Adaptive Morphology Control of a Modular Robot, *SICE-ICASE International Joint Conference 2006*, 4509-4514, 2006
251. Dai Owaki, Akio Ishiguro, Enhancing Self-stability of a Passive Dynamic Runner by Exploiting Nonlinearity in the Leg Elasticity , *SICE-ICASE International Joint Conference 2006*, 4532-4537, 2006
252. H. Shioya, K. Gohara, Generalized phase retrieval algorithm based on information measures , *Optics Communications*, 266, 1, 88-93, 2006
253. M. Nagayama, T. Uchida, K. Gohara, Temporal and Spatial variations of Lipid Droplets during Adipocyte Division and Differentiation, *J. Lipid Res.*, 48, 1, 9-18, 2007
254. K. Gohara, Fractals in Hybrid Systems, *Proceedings of Nonlinear Theory and Application*, 171-174, 2006
255. M. Uchida, Y. Maehara, H. Shioya and W.T. Huang, Unsupervised Weight Parameter Estimation Method for Ensemble Learning, *Proceedings of Joint 3rd International conference on Soft computing and Intelligent systems and 7th International Symposium on advanced Intelligent Systems (SCIS & ISIS*

- 2006), 416-421,2006
256. D. Kitakoshi, H. Shioya and R. Nakano, Stochastic Information Expressed in an Mixture Model of Bayesian Networks - Applying to Adaptive Learning for Mobile Robots in Actual Environments, Proceedings of Joint 3rd International conference on Soft computing and Intelligent systems and 7th International Symposium on advanced Intelligent Systems (SCIS & ISIS 2006), 636-643,2006
 257. H. Diebner and I. Tsuda, Fundamental Interfaciology: Indistinguishability and Time's arrow, Proceedings of the Foundation of Information Science 2005, 1-16,2005
 258. H. Fujii and I. Tsuda, Interneurons: their cognitive roles - A perspective from dynamical systems view, The Fourth IEEE International Conference in Development and Learning - from Interaction to Cognition., 1-6,2005
 259. Y. Yamaguti, S. Kuroda and I. Tsuda, A mathematical model for the hippocampus: Toward the understanding of episodic memory, Abstracts: The 8th RIES-Hokudai International Symposium on [bi], 108-109,2006
 260. K. Matsumoto and I. Tsuda, Controlling engine data: Nonperiodic fluctuations in a spark ignition engine of motorcycle and its stabilization, Abstracts: The 8th RIES-Hokudai International Symposium on [bi], 110-111,2006
 261. S. Tadokoro, Y. Yamaguti, I. Tsuda and H. Fujii, Chaotic itinerancy in gap junction-coupled class I* neurons, Abstracts: The 8th RIES-Hokudai International Symposium on [bi], 112-113,2006
 262. Masaki Nomura, Toshio Aoyagi, Stability of Synchronous Solutions in Weakly Coupled Neuron Networks, Progress of Theoretical Physics, 113, 911-925,2005
 263. Takashi Takekawa, Toshio Aoyagi, Tomoki Fukai, Synchronization properties on slow oscillatory activity in a cortex network model, Progress of Theoretical Physics Supplement, S161, 356-359,2006
 264. Masaki Nomura, Takuma Tanaka, Takeshi Kaneko Toshio Aoyagi, Phase analysis of inhibitory neurons involved in the thalamocortical loop, Progress of Theoretical Physics Supplement, S161, 310-313,2006
 265. Takaaki Aoki, Toshio aoyagi, A Possible Role of Incoming Spike Synchrony in Associative Memory Model with STDP Learning rule, International Symposium on Oscillation, Progress of Theoretical Physics Supplement, S161, 152-155,2006
 266. Takaaki Aoki, Toshio aoyagi, Synchrony-induced switching behavior of spike-pattern attractors created by spike-timing dependent plasticity, Neural Computation, (in press),
 267. Takaaki Aoki, Toshio aoyagi, Self-Organizing maps with Asymmetric Neighborhood function, Neural Computation, (in press),
 268. Masaki Nomura, Toshio Aoyagi, Stability Analysis of Synchronous and Asynchronous Behavior in Periodically Spiking Neurons, The First International Conference on Complex Medical Engineering-CME2005, OS06.4, CD-ROM, 2005
 269. Y. Tani, J. Nishii, Optimality of the minimum endpoint variance model based on energy consumption, Brain-inspired IT II: Decision and Behavioral Choice Organized by Natural And Artificial Brains, 1291, 101-104,2006
 270. Takeuchi, H., Paul, R. K., Matsuzaka, E., and Kubo, T. , EcR-A expression in the brain and ovary of the honeybee, Zool. Sci., in press, ,2007
 271. Uno, Y., Fujiyuki, T., Takeuchi, H., Morioka, M. and Kubo, T., Identification of proteins whose expression is up- or down-regulated in the mushroom bodies in the honeybee brain using proteomics., FEBS Lett., 581, 1, 97-101, 2007
 272. Hideaki Takeuchi, Gene expression in the Honeybee Brain Mushroom Body and its Gene Orthologues. , Evolution of Nervous Systems (Elsevier), 1, 457-469, 2006
 273. Fujiyuki, T., Ohka, S., Takeuchi, H., Ono, M., Nomoto, A., and Kubo, T. , Prevalence and phylogeny of Kakugo virus, a novel insect picorna-like virus that infects the honeybee (*Apis mellifera* L.), under various colony conditions. , J. Virol. , 80, 23, 11528-11538, 2006
 274. Paul, R. K., Takeuchi, H. and Kubo, T. , Expression of two ecdysteroid-regulated genes, Broad-Complex and E75, in the brain and ovary of the honeybee (*Apis mellifera* L.), Zool. Sci., 23, 12, 1085-1092, 2006
 275. Kunieda, T. Fujiyuki, T. Kucharski, R. Foret, S., Ament, S. A., Toth, A.L., Ohashi, K., Takeuchi, H., Kamikouchi, A., Kage, E., Morioka, M., Beye, M., Kubo, T., Robinson, G.E., Maleszka, R., Carbohydrate metabolism genes and pathways in insects: insights from the honey bee genome. , Insect Mol. Biol., 15, 5, 563-576, 2006

276. Yamazaki, Y., Shirai, K., Paul, R. K., Fujiyuki, T., Wakamoto, A., Takeuchi, H., and Kubo, T., Differential expression of HR38 in the mushroom bodies of the honeybee brain depends on the caste and division of labor. *FEBS Lett.*,580,11,2667-2770,2006
277. Hori, S., Takeuchi, H., Arikawa, K., Kinoshita, M., Ichikawa, N., Sasaki, M., and Kubo, T., Associative visual learning, color discrimination, and chromatic adaptation in the harnessed honeybee *Apis mellifera* L. *J. Comp. Physiol. A*,192,7,691-700,2006
278. Lehman, H. K., Schulz, D. J., Barron, A. B., S. A., Wraight, L., Hardison, C., Whitney, S., Takeuchi, H., Paul, R. K., and Robinson, G. E., Division of labor in the honey bee (*Apis mellifera*): The role of tyramine beta-hydroxylase. *J. Exp. Biol.*,209,14,2774-2784,2006
279. Yasuaki Kuroe and Kei Miura, Generation of Oscillatory Trajectories with Specified Stability Degree Using Recurrent Neural Networks, Proc. of International Joint Conference on Neural Networks,,6510-6517,2006
280. Yasuaki Kuroe and Yuriko Taniguchi, Models of Self-Correlation Type Complex-Valued Associative Memories and Their Performance Comparison, Proc. of International Joint Conference on Neural Networks,,605-609,2006
281. Yasuaki Kuroe and Hitoshi Iima, A Learning Method for Synthesizing Spiking Neural Oscillators, Proc. of International Joint Conference on Neural Networks,,7613-7617,2006
282. Yoshihiro Mori, Yasuaki Kuroe and Takehiro Mori, A Synthesis Method of Gene Networks Based on Gene Expression by Network Learning, Proc. of SICE-ICASE International Joint Conference,,4545-4550,2006
283. Nishikawa I., Iritani T., Sakakibara K., and Kuroe Y., "Phase Synchronization in Phase Oscillators and Complex-Valued Neural Networks and its Application to Traffic Flow Control", Progress of Theoretical Physics Supplement,,161,"302-305",2006
284. "Nishikawa I., Iritani T., and Sakakibara K.", "Improvements of the Traffic Signal Control by Complex-valued Neural Networks", Proceedings of IEEE World Congress on Computational Intelligence 2006,,,"1186-1191",2006
285. Nishikawa I., Sakamoto H., Nouno I., Iritani T., Sakakibara K. and Ito M., "Prediction of the O-glycosylation sites in Protein by Layered Neural Networks and Support Vector Machines", Lecture Notes in Artificial Intelligence 4252,,PartII,"953-960",2006
286. Nouno, I., Sakamoto, H., Iritani, T., Sakakibara, K., Nishikawa, I. and Ito, M., "Prediction of Mucin-type O-glycosylation by Layered Neural Networks and Support Vector Machines", Proceedings of the 17th International Conference on Genome Informatics 2006,,P111_1-2,2006
287. Sakakibara K., Noishiki M., Watanabe S., Tamaki H. and Nishikawa I., "Hierarchical Approach with Informational Feedback for Pickup and Delivery Problems", Proceedings of the International Symposium on Scheduling 2006,,48-53,2006
288. Khoa N.L.D., Noishiki M., Sakakibara K., and Nishikawa I., "Stock Price Forecasting using Neural Networks with Inputs selected by Genetic Algorithm", Proceedings of the 5th International Conference on Research, Innovation and Vision for the Future,,2007
289. Khoa, N. L. D., Sakakibara, K., Nishikawa, I., "Stock price forecasting using back propagation neural networks with time and profit based adjusted weight factors, Proceedings of SICE-ICASE 2006,,5484-5488,2006
290. "Noishiki M., Sakakibara K., Nishikawa I., Tamaki H. and Nakayama K.", "Autonomous Distributed Genetic Approach for Route Planning Problems", Proceedings of SICE-ICASE 2006,,6075-6079,2006
291. Sakakibara K., Noishiki M., Tamaki H. and Nishikawa I., "A Study on Distributed Meta-Heuristic Approach for Route Planning", Proceedings of SICE-ICASE 2006,,4977-4980,2006
292. Kazuhiro Sakamoto, Hajime Mushiake, Naohiro Saito, Jun Tanji, Neuronal Synchrony and Representation of Behavioral Goals in the Prefrontal Cortex of the Monkey during a Path-Planning Task, Neuroscience Research (第28回日本神経科学大会),52,suppl.,s148,2005
293. 坂本一寛, 虫明元, 齊藤尚宏, 丹治順, 前頭前野神経細胞の同期発火と発火頻度の機能的意義, 電子情報通信学会信学技報 (信学技報)NC2005-4,105,82,4,
294. 矢野雅文, 環境に適應する2足歩行のモデル化, 計測自動制御学会第18回自律分散システムシンポジウム資料, 211-216,2006
295. 坂本一寛, 千葉直輝, 矢野雅文, 視覚野のボトムアップ型物体中心座標系表現の生理モデル, 2005年日本神経回路学会予稿集, 95-96,2005

296. 松尾行雄, 矢野雅文, エコー定位に基づいた物体の音響イメージ復元の計算論, 日本音響学会聴覚研究会資料 H-2005-52, 305-310, 2005
297. Yoshinari Makino, Masafumi Yano, ダ・ヴィンチ・ステレオブシスにおける両眼奥行き of 絵画的な手がかりによる拘束, Pictorial Depth Cues Constrain Stereoscopic Depth in da Vinci Stereopsis, Neuroscience Research (第28回日本神経科学大会), 52, suppl., s104, 2005
298. 安池誠, 牧野悌也, 矢野雅文, 時空間ダイナミクスによる匂い情報コーディング, 信学技報 IEICE Technical Report (NC研究会), NC, 2005-5, 23-26, 2005
299. 矢野 雅文, 富田 望, 実環境における 2 足歩行の創発的リアルタイム制御, 日本ロボット学会誌, 23, 1, 11-16, 2005
300. 矢野 雅文, 富田 望, 牧野悌也, 随意運動のための「見なし情報」の創発, 計測と制御, 44, 9, 590-595, 2005
301. Yoshinari Makino, Masafumi Yano, ダ・ヴィンチ・ステレオブシスにおける両眼奥行き of 絵画的な手がかりによる拘束, Pictorial Depth Cues Constrain Stereoscopic Depth in da Vinci Stereopsis, Neuroscience Research (第28回日本神経科学大会), 52, suppl., s104, 2005
302. 吉原佑器, 富田望, 浅野智孝, 牧野悌也, 矢野雅文, 拘束条件生成充足による実環境下の随意運動制御 ~ 制御パラメータのリアルタイム調節 ~, Control of Voluntary Movement in Indefinite Environment based on Constraints Self-Emergence/Self-Satisfaction - Real-time Coordination of Control Parameters-, 計測自動制御学会第18回自律分散システム・シンポジウム資料, 157-162, 2006
303. 伊藤仁, 矢野雅文, 局所変化率に基づく有声音の符号化, 電子情報通信学会信学技報 (信学技報), EA, 2005-2, 7-12, 2005
304. 伊藤仁, 矢野雅文, 同時音声知覚におけるスペクトル遷移の役割, 電子情報通信学会信学技報 (信学技報), EA, 2005-36, 13-18, 2005
305. 伊藤仁, 矢野雅文, 局所変化率に基づく有声音の分析と合成, 2005 年日本音響学会秋季研究発表会講演論文集, 2-6-3, 2005
306. 富田 望, 矢野 雅文, 筋緊張調節系による身体力学特性のリアルタイム制御, 計測自動制御学会第6回システムインテグレーション部門学術講演会 SI2005, 613-614, 2005
307. 富田 望, 矢野 雅文, 実時間筋緊張制御によるヒト歩行特性の創発的獲得, Emergence of Walking Properties from Real-time Control of Muscle Tone, 計測自動制御学会第18回自律分散システム・シンポジウム資料, 175-178, 2006
308. 渡部泰一郎, 小林吏悟, 坂本一寛, 本波啓太, 小宮謙, 出口淳, 福島誉史, 虫明元, 栗野浩之, 小柳光正, マルチチップボンディング技術を用いた脳インプラント集積化デバイスの開発, 第66回応用物理学会学術講演会資料, 10p-N-6 p.1137, 2005
309. 松尾行雄, 麻柄隆, 矢野雅文, エコー定位に基づいた面の表現モデル, 日本音響学会聴覚研究会資料, H-2006-49, 275-279, 2006
310. 坂本一寛, 虫明元, 齋藤尚宏, 山本勝利, 合原一幸, 丹治順, パスプランニング課題実行期のサル前頭前野における同期的神経活動, 第29回日本神経科学大会資料, PS1P-F088, 2006
311. 坂本一寛, 大堀歩, 杉江雄生, 佐々木博昭, 川上進, 矢野雅文, 大円・小円変換を用いた大脳皮質V4野の形体視モデル, 日本神経回路学会第16回全国大会論文集, P1-06, 2006
312. 杉江雄生, 川上進, 坂本一寛, 矢野雅文, 直線の到達時間を検出する運動視神経網モデル, 日本神経回路学会第16回全国大会論文集, P3-03, 2006
313. 富田 望, 矢野 雅文, 実環境における 2 足歩行の創発的リアルタイム制御, 第21回日本大脳基底核研究会 - 大脳基底核・大脳皮質の機能関連 - 資料集, 18-21, 2006
314. 吉原佑器, 富田望, 牧野悌也, 矢野雅文, 拘束条件生成充足による実環境下の随意運動制御 - 動力学パラメータ推定による制御則の自律的遷移 -, 第19回自律分散システム・シンポジウム資料, 31-36, 2007
315. 富田 望, 浅野 智孝, 矢野 雅文, 拘束条件生成充足による随意運動の制御スキーム, 第19回自律分散システム・シンポジウム資料, 37-42, 2007
316. 柴田克成, 伊藤宏司, 階層型ニューラルネットにおける中間層での適応的空間再構成と中間層レベルの汎化に基づく知識の継承, 計測自動制御学会論文集, 43, 1, 54-63, 2007
317. 伊藤宏司, バイオメカトロニクスと認知・行動機能, 人工知能学会誌, 22, 2, 2007

318. 近藤敏之, 伊藤宏司, 環境認知と運動適応の神経回路モデル 回転粘性力場下の上肢到達運動学習, 第 19 回 自律分散システム・ジンポジウム講演論文集, 25-30, 2007
319. 遠藤 豪, 近藤敏之, 伊藤宏司, 環境との相互作用による自律的行動生成のための感覚運動写像の獲得, 第 19 回 自律分散システム・ジンポジウム講演論文集, 21-24, 2007
320. 登美直樹, 伊藤宏司, 近藤敏之, 複数環境下における内部モデルの分離学習, 第 19 回 自律分散システム・ジンポジウム講演論文集, 49-54, 2007
321. 櫻田 武, 五味 裕章, 井澤 淳, 伊藤 宏司, 力場環境適応課題による左右協調運動制御系の解析, 第 19 回 自律分散システム・ジンポジウム講演論文集, 55-60, 2007
322. 郷古 学, 伊藤 宏司, 環境の分節化と予測に基づく内部モデルの獲得, 第 19 回 自律分散システム・ジンポジウム講演論文集, 43-48, 2007
323. 登美直樹, 伊藤宏司, 近藤敏之, 複数の動的環境下における運動学習-環境動特性の分離学習について, 第 21 回生体・生理工学シンポジウム論文集, 381-384, 2006
324. 櫻田 武, 五味 裕章, 井澤 淳, 伊藤 宏司, 新奇力場学習を用いた左右協調運動特性に関する考察, 第 21 回生体・生理工学シンポジウム論文集, 385-388, 2006
325. 近藤敏之, 伊藤宏司, 移動知における環境適応 - リーチング運動を例とした環境認知と運動適応の神経回路モデル -, 第 1 回一般公開シンポジウム 講演資料集, 21-25, 2006
326. 真野拓郎, 松宮一道, 塩入 諭, 栗木一郎, 視覚探索における刺激配置と時間配列の無意識的学習効果, 電子情報通信学会技術研究報告 (ヒューマン情報処理), HIP2006-84, 87-90, 2006
327. 藤田克哉, 真野拓郎, 松宮一道, 塩入 諭, 栗木一郎, 文脈手がかり効果における意識的学習と無意識的学習, VISION, 19, 1, 80, 2007
328. 藤田克哉, 真野拓郎, 松宮一道, 塩入 諭, 栗木一郎, 意識的学習の文脈手がかり効果への影響, 映像情報メディア会技術研究報告 (ヒューマンインフォメーション), 31, 3月発表予定, 2007
329. 稲邑 哲也, 模倣するロボットの知能, 日本機械学会誌, 109, 1051, 300-301, 2006
330. 川瀬 利弘, 辛 徳, 佐藤 誠, 小池 康晴, 接触タイミング予測における視覚と触覚の関係, 第 7 回 (社) 計測自動制御学会 システムインテグレーション部門講演会講演論文集, 864-865, 2006
331. 永田 雄一, 岩野 耕治, 杉内 肇, 詳細人体モデルによる手の運動シミュレーション - 筋腱ネットワークモデルの実装 -, 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会 '06 講演論文集, 2A1-D09, 2006
332. 永田 雄一, 岩野 耕治, 村松 聡, 杉内 肇, 詳細人体モデルによる手の運動シミュレーション, 第 24 回日本ロボット学会学術講演会予稿集, 1M31, 2006
333. 前田 雄介, 潮田 達也, 人間の行うピボット操作のモデリング, 2007 年度精密工学会春季大会学術講演会講演論文集, L07, 2007
334. 松島俊也, 利益の追求と逸脱 - 生態学および進化的背景 -, 電子情報通信学会 NC 研究会 (札幌, 2006 年 1 月 23 日), 2006
335. 松島俊也, ヒヨコの経済学, 特定領域「移動知」第一回シンポジウム (洞爺湖, 2006 年 6 月 24 日), 2006
336. 松島俊也, Impulsive choice in domestic chicks: context dependence and dissociation between delay and handling cost, 日本神経科学会 (京都, 2006 年 7 月 19 日, Neuroscience Research), 2006
337. 松島俊也, ヒヨコの選択 - 経済的合理性と情報利得 -, 北海道実験動物研究会平成 18 年年次大会 (招待講演, 札幌, 2006 年 7 月 30 日), 2006
338. 松島俊也, 情報を喰う脳, 日本動物学会・日本植物学会合同 北海道支部大会 市民公開講座 (札幌, 2006 年 7 月 30 日), 2006
339. 影山三朗, 松島俊也, 収益低減と喪失機会に対するヒヨコの選択: 最適パッチ利用モデル, 日本比較生理生化学会年次大会 (浜松, 2006 年 7 月 27 日),
340. 松島俊也, 基底核と最適採餌, 特定領域「統合脳」平成 18 年度夏のワークショップ 統合シンポジウム大脳基底核 (招待講演, 札幌, 2006 年 8 月 23 日), 2006
341. Tommaso Pecchia, Anna Gagliardo, Paolo Ioale, Toshiya Matsushima, Giorgio Vallortigara, Olfactory lateralization in homing pigeons: navigational performance after unilateral treatments on the olfactory system, 第 77 回日本動物学会年次大会 (島根, 2006 年 9 月 22 日), 2006

342. 伊澤栄一、松島俊也、ヒヨコの線条体はよき報酬の「近さ」と「量」の表象を持つ、第77回日本動物学会年次大会(島根、2006年9月22日)、2006
343. 松島俊也、ヒヨコの選択:利潤率予期推定の脳内機構、北海道大学ニューロサイエンス談話会(札幌、2006年10月18日)、2006
344. 松島俊也、ヒヨコの経済学:意思決定の神経生態学、「ダイナミクスから見た生命的システムの進化と意義」第二回研究会(招待講演、国際高等研究所、2006年10月12日)、2006
345. Toshiya Matsushima, Tiaza Bem-Sojka, Multi-modular algorithm for foraging choices, 特定領域「移動知」A+B 班合同班会議(仙台、2006年11月20日)、2006
346. 松島俊也、ヒヨコの経済学:よき利潤率に基づく選択、「脳を活かす」研究会「脳を読む」分科会(招待講演、大阪、2006年12月15日)、2006
347. 松島俊也、採餌選択と生態的合理性、「脳と心のメカニズム」第7回冬のワークショップ「Neuroeconomics」(招待講演、ルスツ、2007年1月10日)、2007
348. 松島俊也、行為決定の生態的合理性と脳内機構、筑波大学「先導的国際的な「こころ」の研究者の育成」イニシアチブ(招待講演、筑波、2007年1月19日)、2006
349. 松島俊也、青木直哉、ヒヨコの経済学:採餌効率に基づく選択、認知科学, 12, 3, 177-187, 2005
350. 高地康宏・沢田康次、視覚情報の断続化による追従運動の先行性の強化、計測自動制御学会論文誌(投稿中)、2006
351. 高地康宏・沢田康次、ヒトの視覚-運動制御系におけるフィードバック強度とフィードフォワード強度のトレードオフ、電子情報通信学会総合大会予稿集、未定、2006
352. 高地康宏、沢田康次、大里司*、相互追従実験におけるヒトと機械の力学的コミュニケーションの研究、計測自動制御学会東北支部第230回研究集会、230,9,2006
353. 高地康宏、沢田康次、相互追従実験におけるヒトと機械の協調運動パターン、電子情報通信学会信学技報、HCS2006, 27, 2006
354. 大里司、高地康宏、沢田康次、リズム的な音刺激を与えたときの追従運動特性、電子情報通信学会総合大会予稿集、未定、2007
355. 渡邊健士、大久保賢一、市川純章、原文雄、接触の局所的な時空間差分情報を用いた軟性触覚センサレイシステムによる物体の形状、大きさ、軟らかさの同時類別、日本機械学会論文集C編, 72, 7, 21, 2964-2971, 2006
356. 渡邊健士、大久保賢一、市川純章、原文雄、接触の局所的な時空間差分情報を用いた軟性触覚センサレイシステムによる触覚情報処理、接触の強さ情報を含めた処理法による対象物体形状の類別-, 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会 2006, 2P2-B10, 2006
357. 渡邊健士、大久保賢一、市川純章、原文雄、軟性触覚センサレイシステムによる接触の局所的な時空間差分情報を用いた対象物体性状類別における性状情報の抽出物理、第16回インテリジェント・システム・シンポジウム, 2C1-1, 2006
358. 大久保賢一、渡邊健士、市川純章、原文雄、接触強さ情報を駆使した軟性触覚センサレイシステムにおける角柱形状類別、第24回日本ロボット学会学術講演会講演概要集, 1C17, 2006
359. 村田哲、石田裕昭、自己と他者の身体の脳内表現、電気通信学会技術研究報告書, 106, 410, 41-44, 2006
360. 石田裕昭、村田哲、サル頭頂葉VIP野における自己と他者の身体像のマッチング機能、日本生理学雑誌・第99回近畿生理学談話会抄録, 68, 11, 417, 2006
361. 村田哲、ミラーニューロンと自己区別の神経機構、京都大学霊長類研究所2006年度共同利用研究会「自己と他者を理解する比較認知発達のアプローチ」資料, 17, 2006
362. Akira Murata, Bodily self and others representation in the parietal cortex., 神経回路学会2006年度時限研究会資料, 3, 2006
363. Ishida H, Inase M, Murata A, Shared body representation of self and other in the ventral intraparietal area (VIP) of the macaque, Neuroscience research, 55, Suppl 1, S228, 2006
364. 有江浩明、尾形哲也、谷淳、菅野重樹、CTRNNを用いた連続な状態空間における強化学習法の提案、ロボティクス・メカトロニクス講演会2006講演論文集, 2A1-E07, 2006
365. 有江浩明、尾形哲也、谷淳、菅野重樹、CTRNNを用いた強化学習法による連続な行動出力の獲得、第24回日本ロボット学会学術講演会予稿集 CD-ROM, 1K32-1, 2006

366. 鈴木貴晴,有江浩明,尾形哲也,谷淳,菅野重樹,隠れ状態を有する連続な状態空間での強化学習法の提案,第7回計測自動制御学会システムインテグレーション部門講演会(SI2006)講演論文集,596-597,2006
367. 千葉惇,生塩研一,稲瀬正彦,磁気刺激によるM-SHRSPの脳卒中発症の予防と検出, Prophylactic Effect and Detection against Stroke by Magnetic Stimulation.,第83回日本生理学会大会(Proceedings of the 83rd Annual Meeting, The Journal of Physiological Sciences),56,Suppl,S242,2006
368. 千葉惇,梶本禮義,生塩研一,稲瀬正彦,パルス磁気刺激によるM-SHRSPの脳卒中発症抑制効果,第21回日本生体磁気学会大会(日本生体磁気学会誌),19,1,258-259,2006
369. 千葉惇,生塩研一,稲瀬正彦,M-SHRSPに対するパルス磁場の影響, Prophylactic Effect of Repetitive Transcranial Magnetic Stimulation (rTMS) against Stroke in Malignant Stroke-Prone Spontaneously Hypertensive Rats (M-SHRSP),第28回日本比較生理生化学大会(Proceedings of the 28th Annual Meeting, Comparative Biochemistry and Physiology),145B,3-4,67,2006
370. 千葉惇,生塩研一,稲瀬正彦,時間弁別課題遂行中のサル線条体の遅延期活動, Delay Period Activity of the Monkey Striatum in Duration Discrimination Task.,第29回日本神経科学大会(Abstracts of the 29th Annual Meeting of the Japanese Neuroscience Society, Neuroscience Research),55,S1,S230,2006
371. 中埜克己,森大志,村田哲,稲瀬正彦,二ホンサルの四足歩行運動における一次運動野の神経細胞活動, Neuronal Activity in Primary Motor Cortex during Quadrupedal Locomotion of the Japanese Monkey.,第29回日本神経科学大会(Abstracts of the 29th Annual Meeting of the Japanese Neuroscience Society, Neuroscience Research),55,S1,S247,2006
372. 石田裕昭,稲瀬正彦,村田哲,VIP野における自己と他者の身体像のマッチング機能, Shared Body Representation of Self and Other in the Ventral Intraparietal Area (VIP) of the Macaque.,第29回日本神経科学大会(Abstracts of the 29th Annual Meeting of the Japanese Neuroscience Society, Neuroscience Research),55,S1,S2287,2006
373. 石田裕昭,稲瀬正彦,村田哲,サル頭頂葉VIP野における自己と他者の身体像のマッチング機能,第99回近畿生理学談話会(日本生理学雑誌),68,11,147,2006
374. 小山純正,高草木薫,オレキシンによる筋緊張の調節,医学のあゆみ,220,4,2007
375. 野中聡,太田亮,片田章博,原田広文,高草木薫,原淵保明,音刺激による喉頭フィードバック機構,日本気管食道学会会報,57,2,73-79,2006
376. 高草木薫,網様体脊髓路と筋緊張の制御,Clinical Neuroscience, (in press),
377. 高草木薫,運動制御とリハビリテーション,長崎理学療法学会, (in press),
378. 高草木薫,睡眠時の筋緊張制御機構,「睡眠学」朝倉書店, (in press),
379. 高草木薫,運動制御と理学療法,第17回長崎県理学療法士会学会,2006
380. 高草木薫,歩行における基底核の役割,第21回日本大脳基底核研究会,2006
381. Takakusaki K, The Basal ganglia and gait control,第29回日本神経科学学会,2006
382. 高草木薫,筋緊張の制御機構とその異常,厚生省ジストニア研究班 第5回ジストニア研究会,2006
383. Takakusaki K, Synaptic mechanisms acting on motoneurons with reference to the basal ganglia control of locomotion.,第83回日本生理学会,2006
384. 高草木薫・齋藤和也,大脳基底核による歩行運動制御のメカニズム,第87回北海道医学大会,2006
385. 森大志,二足歩行サルモデルを用いた姿勢・歩行運動の制御に関わる脳機能解明の試み,第36回日本臨床神経生理学会学術大会,2006,2006
386. 森大志,二足歩行運動と脳:サル歩行モデルからの考察,第112回日本解剖学会学術集会,2007
387. 森大志,脳ってすごい:立つこと,歩くことと脳,文部科学省(独立行政法人科学技術振興機構)スーパーサイエンスハイスクール事業,山口高校特別講義,2006
388. 北澤 茂,朗読音声聴取時の脳活動 独立成分分析のfMRIへの応用,第49回BNM研究会,2006
389. 北澤 茂,時間順序判断における異種感覚の統合,ヒト高次脳機能における感覚間統合日本心理学会第70回大会,2006
390. 北澤 茂,触覚が生じる場所,第7回日立中研・基礎研合同研究会“脳精神科学の基礎と応用

- 脳と感性 ”, 2006
391. 北澤 茂, 脳の中の時間 ~我々は理想的な観測者か?~, 情報処理学会 第122回ヒューマンインターフェース研究会 招待講演, 2007
 392. 北澤 茂, 触覚はいつどこで生まれるのか, 人間総合科学会 第4回学術大会シンポジウム脳とこころ 五感が生み出す“こころ”, 2007
 393. 中隋克己, 森大志, 村田哲, 稲瀬正彦, ニホンザルの四足歩行運動における一次運動野の神経細胞活動, Neuronal Activity in Primary Motor Cortex during Quadrupedal Locomotion of the Japanese Monkey., 第29回日本神経科学大会 (Abstracts of the 29th Annual Meeting of the Japanese Neuroscience Society, Neuroscience Research) ,55,S1,S247,2006
 394. 柳原大, Closed loop としての小脳・脳幹・脊髄系と歩行運動の適応制御, 体育の科学, 56, 28-31, 2006
 395. 柳原大, 運動におけるパターン生成の神経機構, 脳神経科学イラストレイテッド改訂第2版 (森 寿, 真鍋俊也, 渡辺雅彦, 岡野栄之, 宮川 剛 編) 羊土社, 226-232, 2006
 396. 荻原直道, 数理モデルを用いた霊長類筋骨格系の機能形態学的解析, 多摩動物公園飼育研究会, 2006
 397. 江木直子, 中務真人, 荻原直道, 霊長類の上腕骨遠位部内部構造の比較, 日本古生物学会, 2006
 398. 平崎鋭矢, 中務真人, 荻原直道, ニホンザルの二足歩行訓練効果 - キネマティクスと足圧分布からみて, 信学技報 (電子情報通信学会 ME とバイオサイバネティクス研究会) ,106,330,29-32,2006
 399. 荻原直道, 青井伸也, 杉本靖博, 中務真人, 土屋和雄, 精密筋骨格モデルを用いたニホンザル歩行メカニズムの探求, 信学技報 (電子情報通信学会 ME とバイオサイバネティクス研究会) ,106,330,33-36,2006
 400. 荻原直道, 重見聡史, ヒトのからだと ASIMO のからだ, 公開フォーラム「ヒトの進化とロボットの進化 - その行く末を探る」, 2006
 401. 加賀谷美幸, 荻原直道, 中務真人, 霊長類における胸郭形状の定量的比較, 第60回日本人類学会大会, 2006
 402. 石田英實, 中野良彦, 荻原直道, 中務真人, 清水大輔, 国松 豊, 高野 智, 膝蓋骨の形態からみたアフリカ産中新世類人猿の体移動様式, 第60回日本人類学会大会, 2006
 403. 荻原直道, 神経筋骨格系の構造変化と二足歩行の獲得, 第60回日本人類学会大会, 2006
 404. 荻原直道, 中務真人, ニホンザル四肢筋骨格構造の機構解析, 第60回日本人類学会大会, 2006
 405. 荻原直道, 青井伸也, 杉本靖博, 中務真人, 土屋和雄, ニホンザル歩行運動のシステムバイオメカニクス - 神経筋骨格モデルによる歩行知能の探求 - , 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 - 」第一回一般公開シンポジウム, 2006
 406. 荻原直道, 数理モデルを用いたニホンザル筋骨格構造の機能形態学的解析, 計測自動制御学会第39回自律分散システム部会研究会, 2006
 407. 青井伸也, 荻原直道, 土屋和雄, ニホンザルの詳細な骨格モデルとキネマティクスデータに基づく歩行生成, システム・情報部門学術講演会 2006 講演論文集, 95-100, 2006
 408. 遠山大介, 青井伸也, 土屋和雄, ネコの神経筋骨格モデルに基づく歩行生成, 第19回自律分散システム・シンポジウム資料, 201-206, 2006
 409. 木村麻衣, 青井伸也, 土屋和雄, ヒトの神経筋骨格モデルに基づく歩行生成, 第19回自律分散システム・シンポジウム資料, 207-212, 2006
 410. 杉本靖博, 青井伸也, 荻原直道, 土屋和雄, 周期運動に対する筋骨格系の安定化作用に関する一考察, 第7回計測自動制御学会制御部門大会, 2007
 411. 大須賀公一, 中谷和弘, 杉本靖博, 四脚受動的動歩行について, 第6回計測自動制御学会制御部門大会, 2007
 412. 平田健太郎, 大須賀公一, 杉本靖博, むだ時間系の安定解析と受動歩行の遅延フィードバック制御, 第6回計測自動制御学会制御部門大会, 2007
 413. 中谷和弘, 杉本靖博, 大須賀公一, 四脚受動的動歩行のシミュレーションによる歩行解析, システム・情報部門学術講演会 2006 講演論文集, 2006
 414. 中本厚, 田熊隆史, 細田耕, 歩行・走行を実現する空気圧拮抗駆動2足ロボットの開発と実験, 口

- ボティクス・メカトロニクス講演会 2006, 2P1-B14, 2006
415. 佐崎泰介, 田熊隆史, 細田耕, 人工筋肉を装備したロボットアームの弾道学的な運動生成, 第 24 回日本ロボット学会学術講演会, 3A13, 2006
416. 田熊隆史, 細田耕, 拮抗配置した空気圧アクチュエータを有する受動歩行ロボットの速度制御システム・情報部門学術講演会 2006, 105-110, 2006
417. 佐藤 記一, 井上 康介, 住 孝明, 馬 書根, 環境適応型ヘビ型ロボットの開発 - 接地面摩擦センサを有したロボットシステムの開発 -, 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会 06 講演論文集, 1A1-D13, 2006
418. 住 孝明, 井上 康介, 佐藤 記一, 馬 書根, ヘビ型ロボットの適応的ロコモーション - 地面摩擦変動への適応 -, 第 16 回インテリジェント・システム・シンポジウム 講演論文集, 37-40, 2006
419. 住 孝明, 井上 康介, 佐藤 記一, 馬 書根, 環境適応型ヘビ型ロボットの開発 - 接地面摩擦変動に適応した神経振動子ネットワークの構築 -, 計測自動制御学会 第 19 回自律分散システムシンポジウム資料, 239-244, 2007
420. 木村貴英, 延本直大, 辻田勝吉, 増田達也, 振動子系を用いた 4 脚歩行ロボットの視覚誘導制御, 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会講演論文集, 1A1-D16, 2006
421. 蘭卓真, 木村貴英, 辻田勝吉, 増田達也, 振動子を用いた歩行制御系を持つ 4 脚ロボットの視覚誘導歩行, 第 4 9 回自動制御連合講演会論文集, SU81-1, 2006
422. 井之浦隆志, 鈴木健二, 辻田勝吉, 増田達也, 空気圧アクチュエータを用いた 2 脚ロボットの振動子ネットワークによる歩行制御, 第 4 9 回自動制御連合講演会論文集, SU81-2, 2006
423. 小山純正, 視床下部オレキシンニューロンの活動特性, Clinical Neuroscience, 23, 2, 232, 2005
424. 辛島章洋, 玉川雄一, 小山純正, 片山統裕, 中尾光之, 睡眠-覚醒リズムを制御する神経機構の数理モデル, 信学技報, 106, 79, 19-24, 2006
425. 小山純正, 高草木薫, オレキシンによる筋緊張の調節, 医学の歩み, 220, 9, 5442-5448, 2007
426. 小山純正, 視床下部オレキシンニューロンの活動特性, Clinical Neuroscience, 23, 2, 232, 2005
427. Yoshimasa Koyama, Orexinergic regulation of muscular tonus, Jpn J Physiol Neurophysiol, 55, S19, 2005
428. Yoshimasa Koyama, Neural mechanisms that induce blood pressure fluctuation during REM sleep, Neurosci Res, 52, S44, 2005
429. 小山純正, 睡眠, 生命の基本を司る本能的脳機構 シンポジウム資料, 27, 2006
430. 児玉亨, 睡眠調節に関わる神経伝達物質, 生命の基本を司る本能的脳機構 シンポジウム資料, 29, 2006
431. 小山純正, 勃起中枢から見た ED 診断について基礎医学の視点から - ラットにおける勃起中枢の解析 -, 日本性機能学会雑誌, 21, 2, 129, 2006
432. 深山理, 谷口徳恭, 佐藤尚, 齋藤紗依里, 鈴木隆文, 満洲邦彦, 運動野を介したラット-車体融合システム ~神経信号に基づく車体制御~, 第 7 回計測自動制御学会システムインテグレーション部門講演会講演集, 868-869, 2006
433. 谷口徳恭, 大久保達夫, 深山理, 佐藤尚, 鈴木隆文, 満洲邦彦, 運動野神経信号取得に適した電極配置の検討 - 簡易多チャンネル神経電極アレイによる評価 -, 第 21 回生体・生理工学シンポジウム論文集, 147-150, 2006
434. 深山理, 谷口徳恭, 齋藤紗依里, 鈴木隆文, 満洲邦彦, 運動野神経信号によるラット搭載車制御システムの開発 ~神経発火の時系列変化に基づく歩行状態推定モデル~, 第 21 回生体・生理工学シンポジウム論文集, 159-162, 2006
435. 櫻井芳雄, 脳の情報表現を見る, 2007 (印刷中)
436. 櫻井芳雄, マルチニューロン活動とブレイン - マシンインターフェース, 生体の科学, 54, 4, 292-297, 2006
437. 櫻井芳雄, マルチニューロン活動 - セル・アセンブリ - ブレイン - マシン・インターフェース, 生理心理学と精神生理学, 24, 1, 57-67, 2006
438. 廣瀬秀顕, 崔圭完, 櫻井芳雄, 小池康晴, 飯島敏夫, ユーザーにやさしいブレイン・マシンインタフェース, 第 46 回日本生体医工学会大会, 仙台, (2007 年 4 月), 2007
439. 櫻井芳雄, 脳の情報表現と可塑性をブレイン - マシン・インタフェースから見る, 第 4 回北海道大学脳科学教育研究センターシンポジウム, 札幌, (2006 年 12 月), 2006
440. 櫻井芳雄, 高橋晋, 細胞集集体の実験的検証とブレイン - マシン・インタフェース, 第 29 回日本

- 神経科学学会大会, 京都. (2006年7月), 2006
441. 廣瀬秀顕, 崔圭完, 吉里信一郎, 櫻井芳雄, 小池康晴, 飯島敏夫, サル運動前野・一次運動野神経活動から上肢の連続的な到達運動および姿勢制御を再現する, 第29回日本神経科学学会大会, 京都. (2006年7月), 2006
 442. 廣川純也, Miquel Bosch, 坂田秀三, 櫻井芳雄, 山森哲雄, ラット二次視覚野 V2LM は視聴覚統合による反応速度促進を媒介する, 第29回日本神経科学学会大会, 京都. (2006年7月), 2006
 443. 高橋宗良, 大橋崇紀, 櫻井芳雄, 塚田稔, 想起情報と感覚入力の一貫性検出機構へのラット海馬 CA1 野の関与, 第29回日本神経科学学会大会, 京都. (2006年7月), 2006
 444. 高橋晋, 櫻井芳雄, 行動中のラット海馬 CA1 におけるサブミリ秒の情報コード, 第29回日本神経科学学会大会, 京都. (2006年7月), 2006
 445. 櫻井芳雄, 脳 - 機械直接通信型インターフェイス・システムに関する研究開発, 第2回戦略的情報通信研究開発推進制度 (SCOPE) 成果発表会, 東京. (2006年6月), 2006
 446. 中川寧子, 松本理器, 池田昭夫, 三國信啓, 松橋眞生, 花川 隆, 福山秀直, 下濱 俊, 一次体性感覚野の皮質異形成に伴い難治部分発作と皮質反射性ミオクローヌスを示した1例, 臨床神経学, 46, 5, 335-338, 2006
 447. 花川 隆, 美馬達哉, 経頭蓋磁気刺激と脳機能画像の同時計測, 臨床脳波, 48, 11, 665-670, 2006
 448. 花川 隆, 本田 学, “頭の回転の速さ”の脳内メカニズムを探る, 脳と神経, 58, 7, 583-592, 2006
 449. Hanakawa T, Mima T, Abe M, Anami K, Urayama S, Honda M, Fukuyama H., A motor network study by concurrent fMRI and TMS technique . , 神経科学の道具としての fMRI 研究会・資料,
 450. Kiyoji Matsuyama, Masanori Ishiguro, Suguru Kobayashi, Mamoru Aoki , Characteristics of fore- and hindlimb movements during the midbrain stimulus-evoked locomotion in decerebrate rabbits, The Journal of Physiological Sciences, 56, Suppl, S191, 2006
 451. Kiyoji Matsuyama, Masanori Ishiguro, Suguru Kobayashi, Mamoru Aoki , Role of supraspinal structures in coordinating activities of hindlimb muscles during hopping in decerebrate rabbits, Neuroscience Research, 55, Suppl, S126, 2006
 452. Y. Yasutake, T. Nakamura, T. Nomura, Intermittent neural intervention during human quiet stance, IEICE Technical report BME2006-61, 10, 17-20, 2006
 453. 関 和彦, 随意運動の制御におけるシブ^oス前抑制の役割, ブレインサイエンスレビュー, , 155-178, 2007
 454. Tomohiko Takei, Kazuhiko SEKI, Role of primate spinal neurons in controlling precision grip, Neuroscience Research, (in press), 2007
 455. Kazuhiko SEKI, Tomohiko Takei, Primary afferent depolarization は自然刺激によって誘発されるか, Japanese Journal of Physiology, , (in press), 2007
 456. 関洋一, 櫻井健志, 神崎亮平, 昆虫の匂い情報処理と行動発現機構, 「匂いと香りの科学」, 渋谷・市川編 朝倉書店 (印刷中), 2007
 457. 神崎亮平, 第2章「昆虫の微小脳による環境情報処理と行動発現」, シリーズ21世紀の動物科学第8巻「行動とコミュニケーション」(岡、蟻川編) 培風館 (印刷中) , 2007
 458. 大塚晃嗣, 浦田宏樹, 磯川梯次郎, 関洋一, 上浦尚武, 松井伸之, 池野英利, 神崎亮平, 昆虫神経細胞分類システム, 自己組織化マップ・その発展 - 医学・生物学から社会学まで (仮題) (徳高 編) シュプリンガー・ジャパン株式会社 (印刷中), 2007
 459. 櫻井健志, 関洋一, 西岡孝明, 神崎亮平, 昆虫のフェロモン受容と匂い識別の分子・神経基盤, 比較生理生化学, 23, 2, 11月25日, 2006
 460. 頼経篤史, 佐倉 緑, 青沼仁志, クロコロギの社会的経験による攻撃行動と回避行動の切り換え, 第7回(社)計測自動制御学会・システムインテグレーション部門・講演論文集, 876-877, 2006
 461. 磯川梯次郎, 山崎貴之, 関洋一, 松井伸之, 池野英利, 神崎亮平, 共焦点レーザー顕微鏡画像に基づく昆虫神経細胞構造の再構築, 電子情報通信学会論文誌, D J89-D, 8, 1877-1886, 2006
 462. 太田 順, ロボット工学から「脳」の働きを解明する, ネイチャーインタフェイス, 31, 35/37, 2006
 463. 藤木智久, 川端邦明, 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 - 神経修飾物質による行動調整機能のシミュレーションによる検証 -, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2006 講演論文集, 1A1-D15(1)-1A1-D15(2), 2006
 464. 池本有助, 川端邦明, 浅間 一, 生物におけるカースト発現機構の数理モデル, 第16回インテリ

- ジェントシステムシンポジウム講演論文集, 29-32, 2006
465. 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ムシンポジウム講演論文集, 23-26, 2006
 466. 中島佳奈子, 森下壮一郎, 加沢知毅, 関 洋一, 大武美保子, 神崎亮平, 浅間 一, 三島健稔, カイコガの脳における神経細胞形状の自動抽出, 第 7 回計測自動制御学会 システムインテグレーション部門講演会論文集, 880-881, 2006
 467. 藤木智久, 足利昌俊, 川端邦明, 太田 順, 青沼仁志, 浅間 一, 適応的行動選択を実現する昆虫の神経回路モデルに関する研究 - 複数個体環境下における行動選択モデルの検証-, 第 7 回計測自動制御学会 システムインテグレーション部門講演会論文集, 878-879, 2006
 468. 新井航平, 大武美保子, 川端邦明, 池本有助, 前田貴記, 加藤元一郎, 浅間一, 行為の自他帰属性の解明へのフォワードモデルからのアプローチ, 自律分散システムシンポジウム, 2007
 469. 足利 昌俊, 菊池 美香, 平口 鉄太郎, 佐倉 緑, 青沼 仁志, 太田 順, コオロギ群の喧嘩行動を規範とした移動ロボット群の探餌行動, 第 16 回インテリジェントシステムシンポジウム講演論文集, 17/22, 2006
 470. 足利 昌俊, 菊池 美香, 平口 鉄太郎, 佐倉 緑, 青沼 仁志, 太田 順, コオロギ群の喧嘩行動をモデルとした動的環境下における移動ロボット群の探餌作業, 第 7 回計測自動制御学会 システムインテグレーション部門講演会論文集, 876/877, 2006
 471. 千葉 龍介, 藤田 武久, 太田 順, 新井 民夫, 植山 剛, 障害物の存在を考慮したパレタイジング作業における環境整備法, 日本ロボット学会第 24 回学術講演会予稿集, 1K34, 1/2, 2006
 472. 太田 順, 社会的適応行動の神経機構モデリング コオロギの喧嘩行動を対象として, 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」第 1 回一般公開シンポジウム講演資料集, 30/33, 2006
 473. 船戸徹郎, 倉林大輔, 複数の固有振動を持つ振動子網の構造遷移による挙動制御, 計測自動制御学会論文集, 42, 8, 934-940, 2006
 474. 船戸徹郎, 倉林大輔, 奈良維仁, 青沼仁志, 振動子網を用いた行動遷移メカニズムの考察, 生命リズムと振動子ネットワーク, 46-49, 2006
 475. 船戸徹郎, 倉林大輔, 奈良維仁, 青沼仁志, 振動子網を用いた行動制御モデルの考察, 第 24 回日本ロボット学会学術講演会, 1K33, 2006
 476. 奈良維仁, 船戸徹郎, 倉林大輔, 構造操作による振動子網のパターン遷移とその実験的考察, 2006 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会, 1A1-D09, 2006
 477. 藤田愛, 三浦徹, シロアリの消化共生系と栄養生態, しるあり, 143, 8-13, 2006
 478. 北條優, 三浦徹, シロアリ兵隊における防衛物質の合成, しるあり, 145, 3-8, 2006
 479. 越川滋行, 三浦徹, シロアリのカースト分化と遺伝子発現の解析? ソシオゲノミクスへの展望?, 日本生態学会誌, 57, (in press), 2007
 480. 三浦徹, 石川由希, シロアリのコロニーにみる社会行動とカースト機能の発現, 計測自動制御学会システムインテグレーション部門講演会講演論文集, 872-873, 2006
 481. 三浦徹, 越川滋行, Richard Cornette, 藤田愛, 石川由希, 北條優, 前川清人, 松本忠夫, シロアリのカースト分化機構はどこまでわかったか, 第 53 回日本生態学会大会講演要旨集, 207, 2006
 482. 前川清人, 水野さやか, 越川滋行, 三浦徹, ヤマトシロアリの生殖虫分化と複眼の発達, 第 53 回日本生態学会大会講演要旨集, 207, 2006
 483. Cornette Richard, 松本忠夫, 三浦徹, シロアリのカースト分化における幼若ホルモンの役割, 第 53 回日本生態学会大会講演要旨集, 344, 2006
 484. 越川滋行, 三浦徹, シロアリのカースト分化と遺伝子発現の解析? ソシオゲノミクスへの展望?, 第 53 回日本生態学会大会講演要旨集, 142, 2006
 485. 岡田泰和, 辻和希, 三浦徹, トゲオオハリアリにおける表現型多型の分子社会生物学的研究, 第 53 回日本生態学会大会講演要旨集, 344, 2006
 486. 今井眞木, 三浦徹, ミジンコにおいて捕食者に誘導される表現型多型の発生制御に関する研究, 第 53 回日本生態学会大会講演要旨集, 369, 2006
 487. 本郷紗希子, 石川麻乃, 松本忠夫, 三浦徹, アブラムシの翅多型機構に関する生態発生学Ⅱ. 翅

- 形成に関する組織形態学的解析?,第 53 回日本生態学会大会講演要旨集, 167,2006
488. 宮崎智史, 村上貴弘, 東典子, 東正剛, 三浦徹.カドフシアリ *Mymecina nipponica* における中間型繁殖カーストの発生学的起源,第 53 回日本生態学会大会講演要旨集, 208,2006
489. 石川由希, 三浦徹.オオシロアリにおける兵隊の防衛行動と神経系の特殊化,第 53 回日本生態学会大会講演要旨集, 343,2006
490. 石川麻乃, 本郷紗希子, 三浦徹.アブラムシの翅多型機構に関する生態発生学?II,第 53 回日本生態学会大会講演要旨集, 369,2006
491. 三浦徹.シロアリにおける兵隊特異的リポカリンタンパクの機能と進化,日本進化学会 2006 年大会プログラム・要旨集, 69,2006
492. 北条優, 松本忠夫, 三浦徹.タカサゴシロアリにおける防衛物質の合成に関わる兵隊特異的遺伝子の同定,日本進化学会 2006 年大会プログラム・要旨集, 97-98,2006
493. 石川麻乃, 三浦徹.分散と繁殖のトレードオフをめぐるアブラムシ表現系多型の発生制御,日本進化学会 2006 年大会プログラム・要旨集, 98,2006
494. 石川由希, 三浦徹.兵隊シロアリの防衛行動を支配する神経系の進化,日本進化学会 2006 年大会プログラム・要旨集, 99,2006
495. 越川滋行, 松本忠夫, 三浦徹.オオシロアリの兵隊分化時における形態形成と遺伝子発現の解析,日本進化学会 2006 年大会プログラム・要旨集, 100,2006
496. 和田綾子, 尾崎まみこ.アリのケミカルコミュニケーション,比較生理生化学,24,1,3-17,2007
497. 花井一光, 山内大吾, 里路裕司, 中川恵津子, 大橋乙予, 尾崎まみこ, 山岡亮平.アリのコロニー識別行動のビデオ解析,*Studia humana et naturalia*, 39,90-98,2005
498. 尾崎まみこ, 城所碧.何か敵・味方を教えるか アリ社会を支える固体識別化学センサー,化学と生物,44,9,633-636,2006
499. 海田幸江, 桑原大樹, 尾崎まみこ, 山岡亮平.クロオオアリの攻撃性を低下させるオクトパミンとその受容体について,日本動物学会, 7 8 ,2006
500. 池野英利, 西岡拓人, 関洋一, 神崎亮平.コンテンツマネージメントシステムを用いた神経細胞データベースの開発,日本神経回路学会誌, 1 3, 1, 1 1 ? 1 8, 2 0 0 6
501. 磯川梯次郎, 山崎貴之, 関洋一, 松井伸之, 池野英利, 神崎亮平.共焦点レーザー顕微鏡画像に基づく昆虫神経細胞構造の再構築,電子情報通信学会論文誌,J89-D,8,1877-1886,2006
502. 池野英利, 神崎亮平, 青沼仁志, 高畑雅一, 水沼誠, 松井伸之, 泰山浩司, 横張文男, 臼井支朗.無脊椎動物脳プラットフォーム,日本神経回路学会第 16 回全国大会講演論文集, 2 2 4 ? 2 2 5,2006
503. 谷口 忠大, 榎木 哲夫.報酬設計を通じた社会的相互作用による行為概念群の構築: シェマ理論に基づいた累積的強化学習,知能情報ファジィ学会誌 ,18,4,8-13,2006
504. 榎木哲夫.システム論的視点からみる熟練技能,バルブ技法,21,2,629-640,2006
505. 榎木哲夫.システムと人: 信頼性とヒューマンマシンシステム,計測と制御(掲載予定),46,4, 2007
506. 袴着, 堀口, 榎木.運動感覚による自己定位を支援するロボット遠隔操縦系の設計,第 50 回システム制御情報学会研究発表講演会講演論文集, 35-36,2006
507. 袴着, 堀口, 榎木.移動体の遠隔操縦において操作系に埋め込まれた制約構造の知覚?移動間協応への影響について,第 22 回ファジィシステムシンポジウム講演論文集, 549-554,2006
508. 堀口, 福寿, 榎木.入出力関係の類似性がユーザによる自動化システムのモード認識に及ぼす影響について,ヒューマンインタフェースシンポジウム 2006 論文集, 109-114,2006
509. 堀口, 福寿, 榎木.ユーザ操作とシステム挙動の対応構造に注目した状況認識向上のための人間?機械間インタフェクション設計,第 49 回 自動制御連合講演会 講演論文集, CD-ROM,2006
510. 堀口, 福寿, 榎木.ドライバによる自動運転システムの動作モード認識を支援するインタラクション設計に関する研究,SICE システム・情報部門学術講演会 2006 講演論文集, 237-240,2006
511. 袴着, 堀口, 榎木.知覚行為と移動行為の協調構造の分析と移動体操作系設計への適用,第 19 回自律分散システム・シンポジウム資料, 245-250,2007
512. 谷口忠大, 榎木哲夫.シェマモデルと STDP 則の結合による記号過程の創発,第 20 回人工知能学会全国大会, CD-ROM,2006
513. 谷口忠大, 小川賢治, 榎木哲夫.動的目標変化を含む協調タスクに対する状況弁別型強化学習機

- 構の適用,第50回システム制御情報学会研究発表講演会,61-62,2006
514. 田淵一真,谷口忠大,榎木哲夫,模倣学習と強化学習の調和による効率的行動獲得,第20回日本人工知能学会全国大会,CD-ROM,2006
515. 田淵一真,谷口忠大,榎木哲夫,観察模倣と自律強化の融合による学習機構に関する研究,第50回システム制御情報学会研究発表講演会,29-30,2006
516. 谷口忠大,榎木哲夫,小川賢治,状況弁別型強化学習機構に基づく自己閉鎖的な他者意図推定の実現,第49回自動制御連合講演会,CD-ROM,2006
517. 田中勇作,谷口忠大,堀口由貴男,中西弘明,榎木哲夫,自動化機械に対するユーザの複数内部モデルの構成過程,第19回自律分散システム・シンポジウム,97-102,2007
518. 谷口忠大,榎木哲夫,シエマモデルとSTDP則の結合による記号過程の創発,第12回創発システムシンポジウム,CD-ROM,2006
519. 辻和希,血縁淘汰・包括適応度と社会性の進化,齋藤成也,佐藤矩行,長谷川真理子(監修)進化学6巻 行動・生態の進化,岩波書店,6,55-120,2006
520. Hayashi, R., Tsuji, K., Spatial distribution of turtle barnacles on the green sea turtle, *Chelonia mydas*. Ecological Research, Ecological Research, (in press), 2007
521. Suwabe, M., Ohnishi, H., Kikuchi, T., Tsuji, K., Nestmate discrimination in the queenless ponerine ant *Diacamma* sp. from Japan., Entomological Science, (in press), 2007
522. Takaki Maeda, Motoichiro Kato, Haruo Kashima, The sense of agency in schizophrenia: disturbance of the self., 第28回日本生物学的精神医学会、第36回日本神経精神薬理学会、第49回日本神経化学会大会 合同年会 抄録集, P35, 2006
523. 新井航平,大武美保子,川端邦明,池本有助,前田貴記,加藤元一郎,浅間一,行為の自他帰属性の解明へのフォワードモデルからのアプローチ,計測自動制御学会 第19回自律分散システムシンポジウム資料,125-129,2006
524. 佐々木 謙,山崎 和久,フタモンアシナガバチのワーカーにおける脳内アミンと産卵・順位行動との関係,第50回日本応用動物昆虫学会大会講演要旨集,156,2006
525. 佐々木 謙,朝岡 潔,味覚情報によるカイコ幼虫の飲み込み運動リズムの調節,第28回日本比較生理生化学会大会講演要旨集,37,2006
526. 村上 準,青沼 仁志,長尾 隆司,闘争行動時のNO信号伝達系によるクロコオロギ脳内アミンレベルの調節,日本動物学会第77回大会,71,2006
527. 佐々木謙,朝岡潔,周期的運動パターンの形成とその調節,New Food Industry,48,41-47,2006
528. 田森 佳秀,神経活動の時空間パターンとクオリアの表現,「ニューロインフォマティクス」(甘利俊一監修,臼井支朗編) オーム社,2007
529. 成田 朱紀,佐々木 謙,佐藤 俊幸,小原 嘉明,セイヨウミツバチの卵巣発達に対するドパミンの影響,第25回動物行動学会大会講演要旨集,28,2006
530. 佐々木 謙,社会性膜翅目のカースト転換における脳内アミンの関与,昆虫ウォークショップ 06 講演要旨集,11,2006
531. 佐々木 謙,吉田 祐太郎,荒屋 賢治,朝岡 潔,カイコの形態形成突然変異系統における神経系の再構成と配偶行動の異常,第51回日本応用動物昆虫学会大会講演要旨集,2007
532. 竹中一仁,日原さやか,中原裕之,入来篤史,國吉康夫,藤井直敬,選択的エサとり行動におけるサルの意思決定の推定,計測自動制御学会システムインテグレーション部門講演会,2N1-5,2006
533. 入部正継,大須賀公一,PLL回路との相似性を用いた受動歩行ロボットの一設計方法,第49回自動制御連合講演会,SU8-1-3,2006
534. 大須賀公一,移動知の適応機構についての一推測,第7回計測自動制御学会システムインテグレーション部門講演会講演論文集,862-863,2006
535. 大須賀公一,受動的動歩行に隠されている環境適応機能,第7回計測自動制御学会システムインテグレーション部門講演会講演論文集,29-32,2006
536. 杉本 靖博・大須賀 公一・杉江 俊治,連続型遅延フィードバック制御に基づく脚ロボットの準受動的歩行安定化制御,日本ロボット学会誌,23,4,53-60,2005
537. 大須賀公一,「コウモリ」と「工学」,日本機械学会論文集C,72,716,1015-1020,2006
538. 大須賀公一,受動的動歩行に隠された謎とは?,日本機械学会誌,109,1051,436-437,2006
539. 大須賀公一,ダイナミクススペース制御の「こころ」,日本ロボット学会誌,24,7,23-25,2006

540. 伊藤, 大須賀, 石黒, 古山, 実世界の性質を利用した知覚と制御, 日本ロボット学会誌, 24, 7, 33-37, 2006
541. 大脇 大, 松野 善幸, 石黒 章夫, バルス化 CPG を活用した二脚歩行ロボットの効率実時間適応制御, 第 49 回 自動制御連合講演会, SU9-2-6, 2006
542. 清水 正宏, 石黒 章夫, アメーバ様ロコモーションを可能とするモジュラーロボットの創発的形態制御, 計測自動制御学会 (SICE) システム・情報部門学術講演会 2006, 111-114, 2006
543. 大須賀 公一, 石黒 章夫, 鄭 心知, 移動知の適応機構についての一推測, 第 7 回 計測自動制御学会 (SICE) システムインテグレーション部門講演会, 862-863, 2006
544. 河野 紀明, 清水 正宏, Max Lungarella, 石黒 章夫, 不均質な着脱特性を有するモジュラーロボットから発現する適応的運動機能, 第 19 回 自律分散システム・シンポジウム資料, 15-20, 2007
545. 前川 知毅, 鈴木 雄也, 清水 正宏, 石黒 章夫, モジュラーロボットによる異方性を有する形態への自発的な自己組み立て, 第 19 回 自律分散システム・シンポジウム資料, 151-156, 2007
546. 佐藤 智紀, 坂井 善行, 大脇 大, 石黒 章夫, 身体剛性の動的変化による四脚歩容遷移時の初期値依存性の緩和, 第 19 回 自律分散システム・シンポジウム資料, 213-218, 2007
547. 大脇 大, 松野 善幸, 石黒 章夫, 運動軌道の「あそび」に着目した制御系と機構系の有機的連関 - 二脚歩行ロボットを用いた事例研究 -, 第 19 回 自律分散システム・シンポジウム資料, 219-222, 2007
548. 渡邊 航, 梅舘 拓也, 石黒 章夫, 可変弾性要素を活用した制御系と機構系のウェルバランスト・カップリング - 2 次元ヘビ型ロボットを用いた事例研究 -, 第 19 回 自律分散システム・シンポジウム資料, 233-238, 2007
549. 石黒 章夫, 清水 正宏, 川勝 年洋, 単純な運動機能を持つ結合振動子系から創発する知能, 物性研究, 2007
550. 石黒 章夫, しぶとさを持つ人工物の実現を目指して, 日本機械学会誌, 109, 1049, 281-284, 2006
551. 石黒 章夫, 知の基盤としてのしぶとさの創成, 日本ロボット学会誌, 24, 7, 800-803, 2006
552. 石黒 章夫, 松場 弘明, 前川 知毅, 清水 正宏, 制御系 - 機構系間の連関を通じた自己組み立て・自己修復の実現, 日本ロボット学会誌, 24, 7, 881-888, 2006
553. 石黒 章夫, 制御系と機構系の有機的連関から創発する知能-しぶとさやたくましさを持つ人工物の構築を目指して-, 第 50 回システム制御情報学会研究発表講演会講演論文集, 27-30, 2006
554. 清水 正宏, 川勝 年洋, 石黒 章夫, 制御系と機構系間の相互作用に着目した移動知の力学的理解, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2006, 1A1-D05, 2006
555. 森 貴章, 清水 正宏, 石黒 章夫, 創発的形態制御を目指したモジュラーロボット実機の開発, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2006, 1A1-D07, 2006
556. 大脇 大, 石黒 章夫, 機構系ダイナミクスの能動的変化による環境適応走行運動の実現, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2006, 1A1-D10, 2006
557. 梅舘 拓也, 田中 直人, 山田 康武, 石黒 章夫, 高い実装性を有する実時間可変弾性機素の開発-拮抗筋型関節駆動機構への適用-, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2006, 1P1-B23, 2006
558. 佐藤 智紀, 大脇 大, 石黒 章夫, 身体ダイナミクスの動的変動による四脚ロボットの歩容遷移安定化, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2006, 2A1-E34, 2006
559. 渡邊 航, 山田 康武, 石黒 章夫, 実時間可変弾性要素を活用したヘビ型ロボットの開発-制御系と機構系の有機的連関を目指して-, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2006, 2A1-E36, 2006
560. 前川 知毅, 石黒 章夫, 細胞分化を導入したモジュラーロボットによる自己組み立て, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2006, 2P2-C31, 2006
561. 石黒 章夫, 単純な運動機能を有する結合振動子系から創発する知能 - 生命状態を持つような人工物構築を目指して -, 第 15 回相互作用と賢さ研究会, 2006
562. 石黒 章夫, 単純な運動機能を有する結合振動子系から創発する知能 - アメーバ様ロコモーションからのアプローチ -, 生命リズムと振動子ネットワークプログラム&アブストラクト, 26-45, 2006
563. 石黒 章夫, 生命状態を持つような人工物はいかにして構築できるか - 単純な運動機能を有する結合振動子系からのアプローチ -, 生体・生命工学研究会, 2006

564. 前原洋祐, 内田真人, 塩谷浩之, 大森隆司, アンサンブル学習における符号を保つ重み正規化手法に関する検討, 電子情報通信学会論文誌 D, 89, 10, 2370-2375, 2006
565. 伊藤孝男, 津田一郎, フィードバック回路を持つネット枠における入力シグナルの伝播と保持, 物性研究, 87, 4, 598-599, 2007
566. 津田一郎, 脳の数理-動的脳の側面から, 数学, 58, 2, 133-150, 2006
567. 津田一郎, 脳の中のカオス, 数学通信, 11, 1, 6-14, 2006
568. 佐藤謙, 津田一郎, 水滴系のカオス, 岩波書店, 1-102, 2006
569. 津田一郎, カオス 1 - 力学系入門, シュプリンガー東京, 1-227, 2006
570. 津田一郎, カオス 2 - 力学系入門, シュプリンガー東京, 1-227, 2006
571. 青柳富誌生, 神経ネットワークにおける情報表現と機能発現, システム/制御/情報, 49, 12, 482-487, 2005
572. Takaaki Aoki, Toshio Aoyagi, Effect of incoming spike synchronization on retrieving information from sequential associative memory, Neuroscience Research, 52, S208, 2005
573. Takashi Takekawa, Toshio Aoyagi, Tomoki Fukai, Synchronized activities during slow-wave sleep in a cortex network model, Neuroscience Research, 52, S94, 2005
574. Masaki Nomura, Toshio Aoyagi, Synchrony-asynchrony dynamics of inhibitory neurons in the thalamocortical loop, Neuroscience Research, 52, S34, 2005
575. Tanaka Tanaka, Fumino Fujiyama, Masaki Nomura, Toshio Aoyagi, Takeshi Kaneko, Roles of presynaptic AMPA receptors on corticostriatal terminals in up-states of medium-sized spiny neurons, Neuroscience Research, 55, S120, 2006
576. Takashi Takekawa, Masaki Nomura, Toshio Aoyagi, Tomoki Fukai, Synchrony-Induced transition behaviors organized under spike-timing dependent plasticity for retrieving the memorized patterns, Neuroscience Research, 55, S180, 2006
577. Takaaki Aoki, Toshio Aoyagi, Synchronization properties of a reduced model with a variety of firing patterns, Neuroscience Research, 55, S239, 2006
578. 谷合 由章, 西井 淳, 生体ノイズの影響下におけるリーチング運動の消費エネルギーに基づく最適性, 電子情報通信学会技術報告, (in press),
579. 橋爪 善光, 西井 淳, 自然淘汰における利他的行動の出現とそれに伴う共有語彙の獲得, 電子情報通信学会技術報告, (in press),
580. 藤井 彰広, 末長 宏康, 谷合 由章, 西井 淳, 筋代謝特性を考慮した消費エネルギー最小規範に基づくヒトの遊脚運動の考察, 電子情報通信学会技術報告, (in press),
581. 宮崎 裕子, 日置 智子, 西井 淳, 周期的な運動を獲得する階層的学習モデル, 電子情報通信学会技術報告, (in press),
582. 伊藤 昌明, 高松 敦子, 真正粘菌の成長に伴って形成する管のネットワーク構造解析, 第 16 回「非線形反応と協同現象」研究会, 15, 2007
583. 高松 敦子, 伊藤 昌明, 輸送機能のあるネットワークの解析 - 真正粘菌ネットワークを例として -, 第 16 回「非線形反応と協同現象」研究会, 15, 2007
584. 高松 敦子, 複雑な振舞いをする細胞観察のための構成論的アプローチ-真正粘菌変形体に見られる自発遷移現象-, 共創と複雑系シンポジウム予稿集, 46-49, 2005

受賞

1. 富田 望, 矢野 雅文「筋緊張調節系による身体力学特性のリアルタイム制御」計測自動制御学会第 6 回システムインテグレーション部門学術講演会(SI2005)CD-ROM(613-614) 2005 年 12 月 16 日-18 日, 熊本 SI2005 ベストセッション講演賞受賞
2. Masashi Ito and Masafumi Yano 4th joint meeting of ASA/ASJ, 28 November--2 December 2006, Honolulu, Hawaii, The second place winner of the Best Student Paper in Speech Communication, "Pitch determination and sinusoidal modeling for time-varying voiced speech," J. Acoust. Soc. Am. 120(5), pp. 3376.
3. 杉本靖博, 大須賀公一: 第11回ロボティクスシンポジア, 特別奨励賞, 「解析的なポアンカレマップを用いた受動的歩行における分岐現象の解析」, 2006 年 3 月 16 日, 第11回ロボティクスシンポジア予稿集, pp.92-97, 2006

4. 杉本靖博, 大須賀公一: 日本機械学会ロボティクスメカトロニクス部門 Robomec 賞, 2006 年 5 月 27 日
5. 杉本靖博: 日本ロボット学会 研究奨励賞, 2006 年 9 月 15 日
6. 田熊隆史, 細田耕: 第 6 回(社)計測自動制御学会システムインテグレーション部門講演会, ベストプレゼンテーション賞, 「空気圧拮抗駆動型歩行ロボットにおける受動性」, 2005 年 12 月 16 日-18 日, 第 6 回(社)計測自動制御学会システムインテグレーション部門講演会予稿集, pp919-920, 2005
7. Yasuaki Kuroe and Hitoshi Iima: World Congress of Computational Intelligence, Best Session Paper Award, A Learning Method for Synthesizing Spiking Neural Oscillators, July 20, 2006, Proc. of International Joint Conference on Neural Networks, pp.7613-7617, 2006
8. 足利 昌俊: 第 12 回創発システム・シンポジウム「創発夏の学校」ベストポスター賞(2006 年 8 月 19 日受賞) "足利 昌俊, 菊地 美香, 平口 鉄太郎, 佐倉 緑, 青沼 仁志, 太田 順, コオロギ群の喧嘩行動を用いた移動ロボット群の採餌行動"のポスター発表に対して
9. 寺林 賢司: 第 12 回創発システム・シンポジウム「創発夏の学校」特別審査員賞(2006 年 8 月 19 日受賞) "寺林 賢司, 宮田 なつき, 河内 まき子, 持丸 正明, 太田 順, 異なるサイズの手体験システムのための視覚遅延効果の検証"のポスター発表に対して
10. 岡田龍一: 第 28 回日本比較生理生化学会, 吉田奨励賞, 「運動制御における昆虫の脳の基本設計」, 2006 年 7 月 28 日
11. 谷口忠大, 榎木哲夫, 2006 年度システム制御情報学会学会賞「論文賞」, 2006 年 5 月 11 日, 谷口忠大, 榎木哲夫: 身体と環境の相互作用を通じた記号創発: 表象生成の身体性依存性についての構成論, システム制御情報学会論文集, 49(12), pp.440-449 (2005)
12. 梅館拓也, 岸弘朗, 山田康武, 石黒章夫: ロボティクス・メカトロニクス講演会, ベストプレゼンテーション表彰「実時間可変弾性要素の開発」, 2006 年 5 月 27 日, ロボティクス・メカトロニクス講演会 05 学会予稿集, 1P2-S-005, 2005
13. Takuya Umedachi, Akio Ishiguro: 2006 IEEE Robotics and Automation Society Japan Chapter Young Award (IROS) 「Development of a Fully Self-contained Real-time Tunable Spring」, 2006 年 10 月 11 日 Proc. of 2006 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems, WP2-6(3), 2006
14. 清水正宏, 川勝年洋, 石黒章夫: 第 18 回自律分散システム・シンポジウム, 2006 年度計測自動制御学会学術奨励賞 研究奨励賞, 「力学系の時空間構造に基づく移動理解に向けての一考察 モジュラーロボットを用いた事例研究」, 2006 年 1 月 27 日 第 18 回自律分散システム・シンポジウム資料, pp217-222, 2006

特許

1. 音響信号分析方法および音響信号合成方法, 伊藤仁, 矢野雅文, 特願 2006-074939
2. 超音波モータの制御装置, 該方法, 該プログラム及び記録媒体並びに超音波モータシステム, 溝上浩司, 米村紹芳, 小池康晴, キムドンオク, 特願 2006-240349
3. 等輝度測定装置、等輝度測定方法、ディスプレイ装置およびコンピューターグラフィックス処理装置, 田森 佳秀, 特願 2006-236920
4. 多関節構造体、それを用いた装着具、システムおよびヒューマンマシンインターフェース, 大須賀公一, 中川志信, 和田貴志, 北田安輝, 楠健司, 特願 2006-234946

活動記録

詳細はホームページ (<http://www.robot.t.u-tokyo.ac.jp/mobiligence/act/index.html>) 参照のこと .

1.	日時	2006年4月10日 14:00～16:30
	場所	電気通信大学 P棟 316室
	名称	CPGを用いた歩行制御と移動知活動のマスコミへの説明
2.	日時	2006年4月15日 13:30-17:00
	場所	京都大学 芝欄会館別館 研修室 II
	名称	第3回 新BI研究会
3.	日時	2006年4月17日 - 4月21日
	場所	北海道大学 電子科学研究所
	名称	C班 計画班共同研究
4.	日時	2006年4月24日 15:30～18:00
	場所	東京大学 本郷キャンパス 工学部 14号館 321号室
	名称	A班報告会
5.	日時	2006年4月27日 19:00～22:00
	場所	名古屋大学
	名称	D班・計画班会議
6.	日時	2006年4月28日 9:00～11:30
	場所	名古屋大学
	名称	D班・計画班会議
7.	日時	2006年5月18日 10:00～17:30
	場所	神戸大学 工学部 機械工学科 小会議室
	名称	D班・計画班会議
8.	日時	2006年5月18日 10:30-12:00
	場所	国立情報学研究所 稲邑研究室
	名称	A班研究打ち合わせ
9.	日時	2006年5月18日 15:00-16:30
	場所	東京理科大学 市ヶ谷キャンパス 市川研究室
	名称	A班研究打ち合わせ
10.	日時	2006年5月21日
	場所	北海道大学 電子科学研究所
	名称	第1回C班 全体班会議
11.	日時	2006年5月22日 16:30-18:00, 5月23日 10:00-17:00
	場所	東京大学 駒場キャンパス 先端研4号館
	名称	C班 研究打ち合わせ
12.	日時	2006年5月23日 14:00-17:00
	場所	東北大学 電気通信研究所 会議室
	名称	A班研究打ち合わせ
13.	日時	2006年5月24日 10:00-16:00

	場所	東京工業大学 理工学研究科
	名称	C 班 研究打ち合わせ
14.	日時	2006 年 5 月 26 日 14:00-16:00
	場所	北海道大学 理学部 松島研究室
	名称	A 班研究打ち合わせ
15.	日時	2006 年 5 月 26 日 14:00-16:00
	場所	北海道大学 地球環境科学研究院
	名称	C 班 研究打ち合わせ
16.	日時	2006 年 5 月 26 日 10:30-12:00
	場所	横浜国立大学 前田研究室
	名称	A 班 研究打ち合わせ
17.	日時	2006 年 5 月 27 日
	場所	早稲田大学 理工学部
	名称	日本機械学会 ロボティクス・メカトロニクス講演会 (ROBOMECH2006), オーガナイズドセッション「身体・脳・環境の相互作用による適応的運動機能の発現」(発表 11 件)
18.	日時	2006 年 6 月 6 日 14:00-16:00
	場所	近畿大学 医学部 村田研究室
	名称	A 班 研究打ち合わせ
19.	日時	2006 年 6 月 9, 10 日
	場所	旭川医科大学
	名称	勉強会
20.	日時	2006 年 6 月 10 日 14:00 ~ 18:00
	場所	京都キャンパスプラザ
	名称	第 1 回 D 班全体会議
21.	日時	2006 年 6 月 13 日 11:00-12:00
	場所	理化学研究所 脳科学総合研究センター 谷研究室
	名称	A 班 研究打ち合わせ
22.	日時	2006 年 6 月 14 日 14:0 ~ 18:00
	場所	福島県立医科大学 生理学第二講座
	名称	B 班 研究打ち合わせ
23.	日時	2006 年 6 月 16 日 14:00-16:00
	場所	近畿大学 医学部
	名称	B 班 研究打ち合わせ
24.	日時	2006 年 6 月 19 日
	場所	大阪大学 吹田キャンパス 機械系 M4 棟 203 号室
	名称	B 班 研究打ち合わせ
25.	日時	2006 年 6 月 22 日
	場所	北海道大学 地球環境科学研究院
	名称	C 班 研究打ち合わせ
26.	日時	2006 年 6 月 23 日 13:30 ~ 17:30
	場所	洞爺サンパレス

	名称	移動知 国内シンポジウム (A~D班 班会議,各グループリーダー講演,招待講演2件,公募班研究者講演,総括班会議)
27.	日時	2006年6月27日 16:00
	場所	大阪大学 吹田キャンパス 機械系 M4 棟 203 号室
	名称	B 班 研究打ち合わせ
28.	日時	2006年6月29日
	場所	大阪大学 吹田キャンパス 機械系 M4 棟 203 号室
	名称	B03 班 研究打合せ
29.	日時	2006年7月13日(木) 10:00~17:00
	場所	早稲田大 久保キャンパス 51号館 9階-02A 室
	名称	第1回 研究者直撃インタビュー
30.	日時	2006年7月21日
	場所	大阪大学 吹田キャンパス 機械系 M4 棟 203 号室
	名称	研究打合せ・見学
31.	日時	2006年7月21日 14:00~18:30
	場所	北海道大学 電子科学研究所 E501
	名称	C 班 勉強会
32.	日時	2006年7月22日 10:00~16:30
	場所	京都大学 吉田キャンパス 11号館 講義室
	名称	B 班 第3回班会議
33.	日時	2006年8月21日 10:00-11:30
	場所	諏訪東京理科大学
	名称	研究ディスカッション
34.	日時	2006年8月22日(火) 14:00~18:30
	場所	北海道大学 工学部・工学研究科 A 棟 2 - 66 室
	名称	第2回 研究者直撃インタビュー
35.	日時	2006年8月23日(水) 9:00~17:00
	場所	北海道大学 電子科学研究所 W404 室
	名称	第3回 研究者直撃インタビュー
36.	日時	2006年8月25日 13:00-16:30
	場所	京都大学 航空 11号館 213号室
	名称	B02 班 班会議
37.	日時	2006年9月4日
	場所	北海道大学 地球環境科学研究所 三浦研究室
	名称	C 班 研究打ち合わせ
38.	日時	2006年9月4日~5日
	場所	東京工業大学 大岡山キャンパス 254 実験室
	名称	第1回 移動知工学セミナー 「計測・信号処理セミナー」
39.	日時	2006年9月7日(木) 10:00~17:00
	場所	京都大学 工学部 8号館 4F 403W
	名称	第4回 研究者直撃インタビュー
40.	日時	2006年9月14日
	場所	岡山大学 津島キャンパス

	名称	日本ロボット学会 第 24 回学術講演会 オーガナイズドセッション「移動知～身体・脳・環境の相互作用による適応的運動機能の発現～」, 発表 4 件
41.	日時	2006 年 9 月 18 日から 20 日
	場所	支笏湖
	名称	C 班勉強会
42.	日時	2006 年 9 月 21 日 10:30～17:00
	場所	山口大学 吉田キャンパス 総合研究棟 303 号室 (西井研究室)
	名称	第 5 回 研究者直撃インタビュー
43.	日時	2006 年 9 月 26 日 12:50～16:10
	場所	東京大学 柏キャンパス 人工物工学研究センター
	名称	第 16 回インテリジェント・システム・シンポジウム (FAN'06), オーガナイズドセッション「移動知」, キーノートスピーチ+発表 7 件
44.	日時	2006 年 9 月 27 日 10:00-17:30
	場所	京都大学 宇治キャンパス 土屋研究室
	名称	B02 班 研究打ち合わせ
45.	日時	2006 年 9 月 28 日 13:00-29 日 16:00
	場所	早稲田大学 大久保キャンパス 51 号館 3 階 第四会議室
	名称	第 3 回 D 班会議
46.	日時	2006 年 10 月 11 日
	場所	中国 北京
	名称	国際会議 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems, オーガナイズドセッション"Mobiligence", 発表 4 件
47.	日時	2006 年 10 月 16 日
	場所	東北学院大学 菅原研究室
	名称	ミーティング
48.	日時	2006 年 10 月 16 日 13:30～18:00
	場所	北海道大学 電子科学研究所 W501 室
	名称	第 6 回 研究者直撃インタビュー
49.	日時	2006 年 10 月 17 日 9:00～15:00
	場所	旭川医科大学 生理学第二講座 会議室
	名称	第 7 回 研究者直撃インタビュー
50.	日時	2006 年 10 月 19 日 9:30-19:00
	場所	東北学院大学 泉キャンパス
	名称	研究ミーティング
51.	日時	2006 年 10 月 30 日 14:00-18:30
	場所	京都大学 宇治キャンパス 土屋研究室
	名称	B02 班 研究打ち合わせ
52.	日時	2006 年 10 月 31 日 15:00-16:30
	場所	イタリア, ジェノバ大学 DIST (Dept. of Informatics, Systems, Telecommunications)
	名称	セミナー
53.	日時	2006 年 11 月 13 日 15:00～18:00
	場所	東京大学 本郷キャンパス 工学部 14 号館

	名称	C 班 勉強会
54.	日時	2006 年 11 月 13 日
	場所	東京大学 本郷キャンパス 工学部 14 号館 825 号室
	名称	研究打ち合わせ
55.	日時	2006 年 11 月 20 日 13:00 ~ 21 日 16:30
	場所	東北大学 電気通信研究所 2 号館 4 階 大会議室
	名称	A・B 班 合同班会議
56.	日時	2006 年 11 月 21 日
	場所	BEXCO (韓国, 釜山)
	名称	国際会議 SICE-ICCAS Joint Conference 2006 オーガナイズドセッション “Mobiligence”, 招待講演 1 件, 発表 9 件
57.	日時	2006 年 11 月 24 日 15:00-17:30
	場所	京都大学 宇治キャンパス 土屋研究室
	名称	B02 班 研究打ち合わせ
58.	日時	2006 年 11 月 28 日
	場所	筑波大学 大塚キャンパス
	名称	計測自動制御学会システム・情報部門学術講演会, オーガナイズドセッション 「歩行力学を突破口に移動知を考える」(発表 4 件)
59.	日時	2006 年 12 月 1 日
	場所	理化学研究所
	名称	研究打ち合わせ
60.	日時	2006 年 12 月 1 日 15:00 ~ 16:30
	場所	立命館大学 理工学部 ロボティクス学科
	名称	研究者直撃インタビュー 番外編
61.	日時	2006 年 12 月 4 日から 9 日
	場所	金沢工業大学 人間情報システム研究所
	名称	共同研究
62.	日時	2006 年 12 月 4 日 13:00 ~ 17:00
	場所	琉球大学 農学部 生産環境学科 亜熱帯動物学講座 辻研究室
	名称	第 8 回 研究者直撃インタビュー
63.	日時	2006 年 12 月 6 日
	場所	金沢工業大学 人間情報研究所
	名称	C 班 勉強会 (コオロギモデルの勉強会)
64.	日時	2006 年 12 月 12 日 15 : 00 ~ 17 : 00
	場所	東京大学 駒場第二キャンパス 4 号館 527 号室
	名称	研究打ち合わせ
65.	日時	2006 年 12 月 14 日
	場所	札幌コンベンションセンター
	名称	研究打合せ
66.	日時	2006 年 12 月 15 日
	場所	札幌コンベンションセンター (SORA)

	名称	第7回 計測自動制御学会 システムインテグレーション部門講演会, オーガナイズドセッション「身体・脳・環境の相互作用による適応的運動機能の発現(1)~(3)」(発表15件)
67.	日時	2006年12月25日 14:00-19:00
	場所	京都大学 宇治キャンパス 土屋研究室
	名称	B02班 研究打ち合わせ
68.	日時	2007年1月9日 13:00~2007年1月10日 16:00
	場所	KKR 山口あさくら会議室(平成の間)
	名称	第4回 D班会議
69.	日時	2007年1月18日 10:30-14:00
	場所	東京大学 本郷キャンパス 工学部2号館313号室
	名称	C01-C03班研究打合せ
70	日時	2007年1月23日 13:00~18:00
	場所	理化学研究所
	名称	C班研究打ち合わせ
71.	日時	2007年1月29日
	場所	東京工業大学 デジタル多目的ホール
	名称	計測自動制御学会 第19回自律分散システム・シンポジウム オーガナイズドセッション「移動知若手の会企画オーガナイズドセッション」(発表4件), 「身体・脳・環境の相互作用による適応的運動機能の発現(1)~(4)」(発表19件)
72.	日時	2007年2月2日 15:00-17:00
	場所	山口大学 農学部230号室
	名称	研究打合せ
73.	日時	2007年2月6日 15:00~21:00
	場所	京都大学 宇治キャンパス 土屋研究室
	名称	研究打ち合わせ
74.	日時	2007年2月10日 9:00~19:00
	場所	琉球大学 50年記念会館
	名称	C班 班会議
75.	日時	2007年2月11日から2月13日
	場所	沖縄県 石垣島
	名称	コオロギ生態調査研究
76.	日時	2007年2月16日 9:00-17:00
	場所	東京大学・駒場キャンパス3号館1階113
	名称	B01班会議

自然科学研究機構生理学研究所教授 伊佐 正先生による外部評価

平成18年12月1日に開催された特定領域研究「移動知」に一般公開シンポジウムに参加させていただいた。公募班員を迎えて1年目の後半を迎えられたとのことであるが、実際に研究班としての活動にふれさせていただいての現況に関する感想を述べたい。

身体・脳・環境の相互作用によって生じてくる適応的な運動機能を生物に学び、機械の設計にも活かしたい、とする「移動知」のコンセプトは明快で、今後の工学が発展すべき方向としても、また生物学研究の目指す方向としても重要な考え方であると思う。

今回のシンポジウムでも、歩行や姿勢制御に関わる神経機構をどのように医療応用に展開するか、という高草木先生の講演、ニホンザルの骨格モデルから歩行生成のシミュレーションに発展させようとする萩原先生の講演、手の移動と実際に動かす方向を様々に変換したマウスの操作学習に関する近藤先生の講演、昆虫の適応学習からロボット政策に発展させる神崎先生の講演、コオロギの社会行動から神経機構モデリング、そして群ロボットの設計につなげようとする太田先生の講演、モジュラーロボットの行動に関する石黒先生の講演などそれぞれどれも大変ユニークでかつ冒頭で浅間領域代表が述べられた「移動知」のコンセプトをよく反映させたものだった。それぞれの現段階での生物と工学との融合度は様々であったが、今はまだどのように生物と関連するのか明確にはわからない石黒先生のモジュラーロボットのお話が大変面白かったように、様々なステージにある課題についての研究が並行して進められることが重要だという印象を得た。

今回のシンポジウムでの講演や議論に参加させていただいて、計画班での1年の活動を踏まえた上での今年度の活動は大変活発であり、工学系の研究者と生物系の研究者が互いに学び合おうとする熱気が強く感じられた。しかし、よく理解できることだが、このような学際的な活動の場合、どうしても音頭をとる中核的な人たちの間では共有されているコンセプトが学生も含めた若手研究者にまで浸透するには少し時間がかかると思う。質疑応答にもっと若い人が自由に参加するようになればもっと良いと思うが、1年目の途中としては現状は決して悲観すべきものではない。今回のシンポジウム以外にも様々な講演会やチュートリアルやセミナーシリーズが開催されており、私の研究室の若い研究者や大学院生も計測・信号処理セミナーに参加させていただき、大変有意義であった。このような地道な活動が確実に浸透していくことにも期待したい。

このようなボトムアップ的な若手の教育は大変重要であるが、一方で今後研究班としての活動をさらに発展させていくためにはやはり具体的な課題に関する共同研究を行っていくことであろう。そのような実例を実際にいくつか班の活動の柱として作っていくことで、さらに相互の理解も深まり、学問が大きく発展することだろう。今後の発展を期待しています。

平成18年12月6日

自然科学研究機構生理学研究所

伊佐 正