

平成 20 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 21 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 20 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 21 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」とその成果の概要

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 …………… 7

第2部 A班報告

A班：環境適応 研究報告

伊藤宏司 …………… 9

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, 郷古 学 …………… 11

動的環境における感覚・運動連関の予期適応

近藤敏之 …………… 15

最適移動投資：即時利益率の計算アルゴリズム

松島俊也 …………… 19

接触タイミング予測における視覚と触覚の関係

小池康晴 …………… 23

刺激特徴と探索条件に依存的, 非依存的な刺激選択過程を示すサル後頭頂
葉ニューロン活動

小川 正 …………… 27

相互追従実験によるヒト—ヒト間協調的適応の最適化の研究

沢田康次, 林 叔克 …………… 31

自己と他者の身体認識の脳内メカニズムの解明

村田 哲, 石田裕昭 …………… 35

感覚運動情報の抽象化空間と対話に基づく他者感覚情報の推定

稲邑哲也, 奥野敬丞 …………… 39

脳モデルに基づいた行為・認知のための階層性の構成に関する研究

有江浩明, 菅野重樹, 谷 淳 …………… 43

第3部 B班報告

B班研究活動報告

土屋和雄 …………… 47

脊髄反射経路における姿勢と運動の制御

高草木薫, 森 大志, 中隋克己, 柳原 大, 中里泰三, 吉見健二,
北澤 茂, 稲瀬正彦, 松山清治, 小山純正,

奥村利勝 …………… 49

ニホンザル歩行運動のシステムバイオメカニクス ー神経筋骨格モデルによる歩行知能の探求ー	萩原直道, 青井伸也, 杉本靖博, 中務真人, 土屋和雄	53
適応的ロコモーション創発のための反射と志向性の相互作用設計	細田 耕, 木村 浩, 辻田勝吉, 井上康介, 田熊隆史	57
歩行困難者補助のための反射運動系のモデル化に関する研究	横井浩史, 瀧田正寿	61
ラットーマシン融合システムと多機能神経電極による生体運動中枢適応機能の解明	鈴木隆文, 満渕邦彦	65
情報を表現する神経活動における身体の役割を BMI 法で解析する	櫻井芳雄	69
脳幹ー中脳ー基底核におけるやる気の生成, 強化学習機構の解明	小林 康	73
把握運動の制御における脊髄神経回路の役割	武井智彦, 関 和彦	77
大脳基底核による最適運動制御ー疾患モデルによる検討	南部 篤	81
手首運動における定量的異常運動評価システムの構築	笥 慎治, 李 鍾昊, 鏡原康裕	85
多角的計測に基づく歩行の環境適応メカニズムの計算論的理解	花川 隆, 田中悟志, 大須理英子	89

第4部 C班報告

C班: 社会適応 研究活動報告	青沼仁志	93
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的理解	青沼仁志	95
コオロギの喧嘩行動の多階層モデリング	太田 順, 浅間 一, 川端邦明	99
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, 神崎亮平	103
社会行動を司る生理機能をモデルとした移動知研究	三浦 徹, 竹内秀明, 石川由希, 服部章子, 今田はるか, 末廣勇司, 池本有助, 佐々木謙, 青沼仁志, 浅間一	107
昆虫社会における自律分散制御機構の進化	辻 和希, 山岡亮平, 菅原 研	111
生工連携的手法によるメス鳥さえずり受容・識別メカニズムの定量的理解	岡浩太郎, 藤村 彬, 高山文博, 岩崎麻衣, 萩原将文, 伊澤栄一	115
視線効果が注意の場に与える変化について: 特に加齢が視線認知に与える影響に関する研究		

加藤元一郎, 中本周平, 大武美保子, 淺間 一	119
コオロギの攻撃行動を調べるための新しいツールの開発—オクトパミンが相互作用する細胞を殺すための人工的な標的毒素	
岸上明生, 佐々木謙, 田森佳秀, 長尾隆司	123
社会的適応のための行動変容機構の研究	
伊藤悦郎, 池野英利, 大橋瑞江, 木村敏文, 岡田龍一	127
日本ザル尾状核の社会リスク認知機能	
Gustavo S Santos, 長坂泰勇, 竹中一仁, 入来篤史, 中原裕之, 藤井宣敬	131

第5部 D班報告

D班：移動知の共通原理	
大須賀公一	135
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	
矢野雅文	137
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, 大金邦成, 足立二朗, 大脇 大	141
単純な運動機能を有する結合振動子系から探る移動知の発現原理 ～実機実験に向けたアメーバ様ロボットの製作～	
石黒章夫, 清水正宏, 郷原一寿	145
生命の自律性解明のためのロボットの自律運動生成実験とハエの探索行動 実験	
池上高志, 嶋田正和	149
蝶の羽ばたき飛翔における環境創成による移動知発現のメカニズム	
泉田 啓, 飯間 信, 平井規央	153
動的素子のネットワークに於ける環境に対する適応メカニズムの研究	
青柳富誌生, 津田一郎	157
ばらつきを許容する生体の運動計画とその実現アルゴリズム	
西井 淳	161
真正粘菌変形体の環境依存の動的ネットワーク形成による適応行動と機能 創発	
高松敦子, 伊藤昌明, 岡本 力, 五味拓真, 荒船智史, 渡邊 晋, 手老篤史, 中垣俊之	165
生体の運動習熟過程の計測とモデル化	
川村貞夫, 満田 隆, 植村充典, 関本昌紘, 伊坂忠夫	169

第6部 付録

メンバーリスト	173
研究業績・受賞・特許	177
活動記録	200

特定領域研究「移動知」とその成果の概要

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—」がスタートした¹⁻³⁾。本特定領域は、5年間のプロジェクトである。本稿では、移動知の概念や、移動知研究の目的、そのアプローチ、最近の成果などについて紹介する。

2. 移動知研究とは

2.1 移動知研究の目的

人間、動物、昆虫などは、様々な環境において適応的に行動することができる。このような適応行動は、これらの生物が生存する上で、最も基本的で必須な知的機能（生存脳機能）である。この適応的行動能力は、脳や身体の損傷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、自閉症や統合失調症なども社会的な適応機能障害であると考えられている。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、それに対する取り組みが急務となっている。しかし、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。

2.2 移動知の概念

本特定領域では、これら生物が有する適応的行動能力は、「動く」ことによって発現すると考えている。生物は、静止している状態では、極めて限定された環境情報しか得ることができない。しかし、一旦身体を動かすと、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る。それによって、動的に環境情報を取得し、適応的な行動が生成されると考えることができる。このように、動くことで生じる、「脳」と「身体」と「環境」の動的な相互作用によって適応的に行動する知が発現するという考え方を「移動知」(Mobiligence)と呼んでいる。移動によって得られる、適応的な行動を生成する上で重要となる情報は、以下のようにまとめられる。

- 場所を変えることによって得られる多様な情報
- 運動・動作によって得られる動的（力学的）情報
- 経験

移動知の考え方は、従来のロボティクスの考え方とは異なる。従来のロボティクスでは、図1(a)に示

すように、環境をセンサによって知覚し、認識することが最初のステップである。認識結果に基づき、知識を適用することによって運動や行動を計画し、アクチュエータを制御して、身体を動作させることによってその運動や行動が実現される。その結果、行動主体（ロボット）は環境に何らかの変化をもたらす。しかし、移動知の考え方では、図1(b)に示すように、行動が知覚に先立つ。行動することによって、豊富な情報を環境から動的に取得する。得られた情報は、経験として知に蓄えられると同時に、得られた情報に応じて実時間での行動選択、運動生成に活用される。これらの二つの考え方を結合させることで、認知と行動の連続的なループを形成することができる。

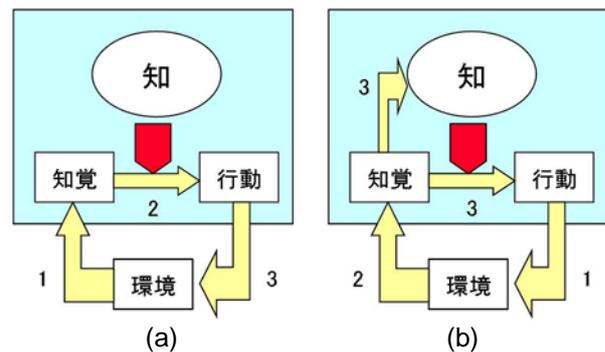


図1 (a)ロボティクスの考え方・(b)移動知の考え方

2.3 生工融合による構成論的アプローチ

これまで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、多くの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、このアプローチでは、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ができない。すなわち、運動中の生体内の状態、脳と身体と環境の動的相互作用を計測する手段は極めて少なく、従来の生物学の分析的アプローチだけによって移動知発現のメカニズムを解明することは難しい。そこで、移動知研究では、神経生理学、生態学などの生物学的方法論と、システム工学、ロボティクスなどの工学的的方法論を融合させ、動的な生体システムモデルから適応的運動や行動を構成することによって、それが生成されるメカニズムの理解に迫ることとした。我々は、それを生工融合による構成論的アプローチと呼んでいる。図2に移動知、および生工融合による構成論的アプローチの概念図を示す。

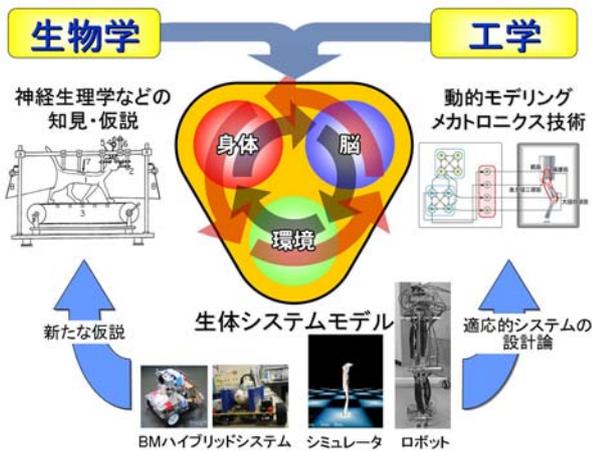


図2 生工融合による構成論的アプローチ

2.4 移動知の研究体制

移動知研究では、適応的行動機能の中でも、環境の変化を認知し情報を生成するメカニズム（環境適応）、環境に対して身体を適応させ制御するメカニズム（身体適応）、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（社会適応）の三つの適応メカニズムに注目し、それぞれA班、B班、C班という研究班を組織し、具体的な適応行動の発現メカニズムの解明に関する研究を行っている。

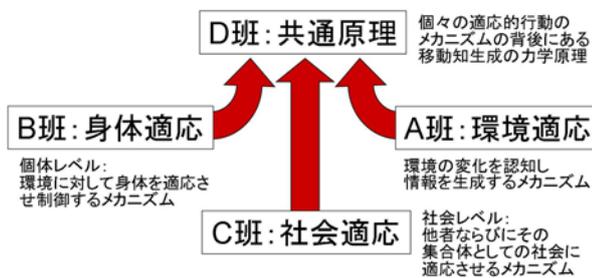


図3 移動知研究の体制

また、A、B、C班で、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を行う一方で、それらの適応的行動のメカニズムの背後にある、移動知生成共通の力学的原理（共通原理）の導出を目的とした研究を、D班という研究班を組織化し、行っている。移動知生成の共通原理の解明により、適応的なシステムの設計原理が得られることを期待している。図3に特定領域研究「移動知」の体制を示す。

3. 移動知の主な研究成果

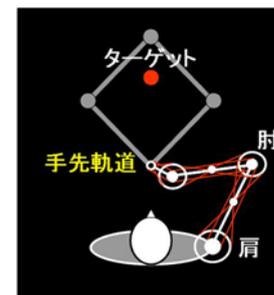
3.1 各研究班における研究成果

移動知の研究成果の例について紹介する。

A班（班代表：伊藤宏司先生（東工大））では、環境適応研究として、環境の変化を認知し身体を動作

注1 神経生理学研究で得られた脳神経系モデルと人類および工学的手法によって得られた筋骨格系モデルを統合し、システム論的に適応的運動の生成メカニズムを解明する生工融合の方法論である。

させるのに必要な情報を生成するメカニズムに関する研究を行っている。特に、生物が外部環境を内部に表象する（内部モデル）ことで、予測不可能な環境変化に対し、実時間で予測的に運動指令を生成するメカニズムについて研究が進められている⁴⁾。これまでに、図4のような上肢到達（リーチング）運動を例として、局所的な拘束条件（みなし情報）の競合により、実時間で適応行動を生成する工学モデルを開発した。また、到達運動、キャッチング動作を例に、内部モデル形成とそれに基づく予期適応のメカニズムを実験的に解析し、行動発現がフィードフォワード的にプログラムされていることを明らかにした。この機能を予期適応（Anticipatory Adaptation）と呼び、適応のメカニズムを、生成の複雑性に応じて、パラメータ適応、状態適応、文脈適応という三層に分類した。



$$M(\theta)\ddot{\theta} + h(\theta, \dot{\theta}) = \tau - J(\theta)^T F_h$$

図4 上肢到達（リーチング）運動

B班（班代表：土屋和雄先生（同志社大））では、身体適応研究として、個体レベルで、環境に対して身体を適応させ制御するメカニズムに関する研究を行っている。特に歩行に関する研究に関しては、System Biomechanics^{注1)}と呼ぶ方法論に基づき、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、および環境適応機能を持ったロボットの開発に焦点をあてて研究を行っている。これまでに、筋緊張の抑制に関与する脊髄内の介在細胞の同定と機構の解明を行い、ニホンザルのX線CTデータ、解剖データを元に、図5に示すような筋骨格系の要素モデルを開発した⁵⁾。また、ニホンザルなどを用い、大脳皮質から大脳基底核、脳幹、脊髄へ投射する皮質出力系の機能分化に注目し、どこの領域が、肢運動・姿勢・行動開始に寄与するかを同定した⁶⁾⁷⁾。



図5 ニホンザルの筋骨格系モデル

C班（班代表：青沼仁志先生（北大））では、社会適応研究として、群レベルで、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に関する研究を行っている。これまでに、**Synthetic Neuroethology**^{注2)}と呼ぶ方法論に基づき雄コオロギどうしの喧嘩行動（図6）を題材として生理学実験と行動学実験を基にモデルを構成し、シミュレーションによって、個体間の相互作用と密度に応じて、図7に示すように攻撃的な個体数に変容し、異なる社会が創発されることを明らかにした⁸⁾⁹⁾。系統的に異なる動物（昆虫、トリ、サル、ヒト等）の社会的適応行動の発現機構についても、コミュニケーション行動に注目し、社会的順位形成やカースト形成の生理機構におけるフェロモン、神経伝達物質・修飾物質、ホルモン等の作用の重要性を、行動学や生理学の実験、およびモデル構築、シミュレーション実験から解明しようとしている。また、カイゴガの脳の適応的行動生成機能については、**Brain Machine Integrated System**^{注3)}と呼ぶ方法論に基づき、図8のような触角や脳などの生体要素と、アクチュエータで駆動可能な移動ロボットの機械的身体を統合したハイブリッドシステム（サイボーグ）を構成することによって、その生体要素の機能とメカニズムの解明に迫っている¹⁰⁾。



図6 雄コオロギの喧嘩行動

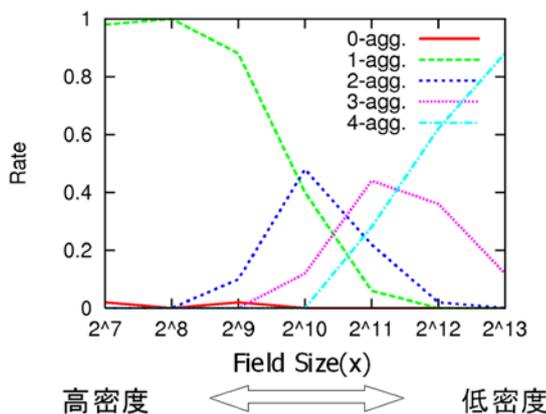


図7 個体密度（フィールドサイズ）に応じて攻撃的な個体数に変化するシミュレーション結果

注2 断片的に得られた神経生理学知見を工学的手法によって統合し、システム論的に適応的行動選択のメカニズムを解明する生工融合の方法論である。

注3 生体要素と工学要素を統合し、ハイブリッドシステム（サイボーグ）を構成することによって、生体の適応行動生成のメカニズムを解明する生工融合の方法論である。

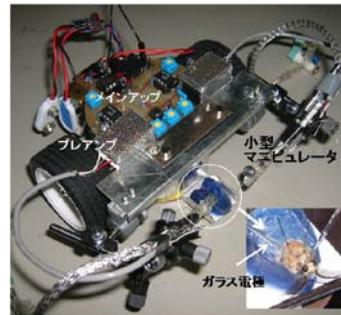


図8 カイゴガの脳を組み込んだ移動ロボット

D班（班代表：大須賀公一先生（神戸大））では、共通原理研究として、移動知生成の力学的原理に関する研究を行っている。特に、適応行動のための制御メカニズムの複雑化を防ぐ機構の受動性と自己安定性に注目した研究が行われている。これまでに、受動的動歩行とアメーバ型群ロボットを例に、力学的側面からの移動知の共通原理に関する議論を行っている。受動歩行に関しては、歩行力学系自体に歩行を安定化させるフィードバック構造が内在していることが明らかになった¹¹⁾。また、真性粘菌とアメーバ型ロボットを対比させ、アメーバ型ロボット（図9）の要素間の連結度合いの強度と環境適応機能に相関があることを明らかにした¹²⁾。また、これらの受動的動歩行やアメーバ型ロボットの研究を通して、身体自身にもある種の適応機能が内在しており、身体（機構系）と脳神経系（制御系）のバランスが重要であることが指摘された。



図9 アメーバ型ロボット Slimebot

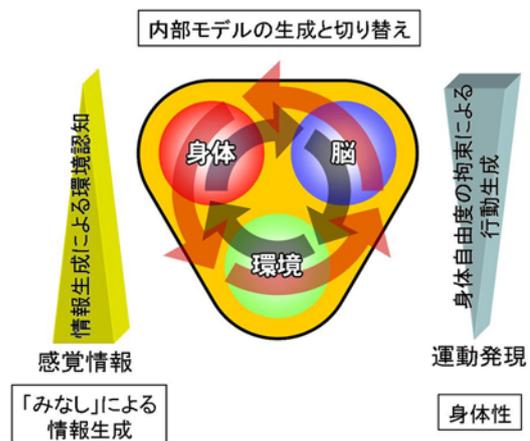


図10 移動知生成メカニズムの共通的特質

3.2 移動知の共通性

移動知の研究はまだ発展途上であり、その共通原理がまだ解明されたわけではない。しかし、これまでの移動知の研究から、移動知生成メカニズムの共通的な性質がわかってきた。それを図 10 に示す。我々は、移動（運動）することで、無限定な環境（外界）の膨大な情報を、感覚機能によって圧縮しながら知覚し、取得する。しかし、それは必ずしも、行動（運動）を生成するのに十分であるとは限らない。我々生物は、そのような状況でも「みなし」¹³⁾によって、脳の中で情報（すなわち行動（運動）のための拘束条件）を生成し、それによって超多自由度の身体を動かすことができる。そこでは、当然ながら身体性が重要となる。行動（運動）を実時間で生成するには、脳の中に内部モデルを構成することが必要であり、我々は、それを生成したり、切り替えながら、認知と行動を結び付けているのである。

本稿で紹介した研究成果は、移動知研究のごく一部であり、このほかにも、より多様な生物の多様な適応メカニズムについて多数の興味深い研究成果がこれまでに得られている。なお、その成果の詳細に関しては、すでに学会の会誌の特集号や論文誌¹⁴⁻¹⁶⁾

で発表を行っているので、それをご参照いただきたい。また、最新の研究成果のいくつかについては、2008年10月に行った第2回移動知国内シンポジウムにおいて報告された。2009年11月には、第3回移動知国際シンポジウムを開催する予定である³⁾。

4. 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的设计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（図 11）。



図 11 移動知研究の波及効果

謝 辞

本講演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、荻原直道先生をはじめ、本特定領域研究の計画班のメンバーと議論してきた内容をまとめたものである。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ます。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) に貴重な助言やコメントをいただいた。ここに御礼を申し上げます。

参 考 文 献

- 1) 高草木 薫, 浅間 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).
- 2) 浅間 一: 移動知, 知能と情報, vol. 19, no. 5, p. 44, (2007).
- 3) <http://www.robot.t.u-tokyo.ac.jp/mobiligence/>
- 4) 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 回移動知一般公開シンポジウム講演資料集, pp. 21-25, 2006.
- 5) 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—, 第 1 回移動知一般公開シンポジウム講演資料集, pp. 17-20, 2006.
- 6) 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.
- 7) 中隣克己, 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, 第 29 回日本神経科学大会, 2006.
- 8) 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, pp. 23-26, 2006.
- 9) 足利昌俊, 菊地美香, 平口鉄太郎, 佐倉 緑, 青沼仁志, 太田 順: コオロギ群における社会的行動選択のモデル化, 第 17 回インテリジェント・システム・シンポジウム講演論文集, pp. 191-196, 2007.
- 10) 鳥井原 茂, 峰岸 諒, 倉林大輔, 神崎亮平: 脳—機械融合システムを用いた昆虫適応脳の評価, 第 20 回自律分散システム・シンポジウム資料, pp. 343-348, 2008.
- 11) 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, pp. 29-32, 2006.
- 12) 清水正宏, 郷原一寿, 石黒章夫: 移動知発見の理解へ向けたアメーバ様モジュラーロボットの力学的解析, 第 20 回自律分散システム・シンポジウム資料, pp. 157-162, 2008.
- 13) 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, vol. 44, no. 9, pp. 590-595, 2005.
- 14) 計測と制御「特集: 移動知: 能動的な移動機能がもたらす創発的知能」, 計測自動制御学会, vol. 44, no. 9, (2005).
- 15) 計測と制御「特集: 生物の社会適応機能の解明とその工学的応用」, 計測自動制御学会, vol. 46, no. 12, (2007).
- 16) Journal of Robotics and Mechatronics, Special Issue on “Mobiligence: Emergence of Adaptive Motor Function through Interaction among the Body, Brain and Environment”, vol. 19, no. 4, (2007).

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支援活動を実施した。

2. 2008年度総括班活動概要

計画班および2008年度より採択となった新たな公募班が，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行えるように，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，国内ワークショップの開催，非公開シンポジウムの開催，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，移動知教科書シリーズ出版企画，若手の会の支援，ホームページの更新，2008年度より採択となった公募班を掲載した新規パンフレットや研究成果・活動記録に関するデータベースの作成などの広報，報告書の作成などを行った。

3. 総括班会議の実施

以下の2回の総括班会議および2回の総括班幹事会を実施し，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。

●第1回総括班会議

日時：2008年10月21日（火）12:20～13:40
場所：東京大学先端科学技術研究センター

●第2回総括班会議

日時：2009年3月4日（水）12:00～13:30
場所：ホテル松島大観荘

●第1回総括班幹事会

日時：2008年10月13日（月）20:00～22:00
場所：淡路夢舞台国際会議場405会議室

●第2回総括班幹事会

日時：2009年3月4日（水）13:30～15:30
場所：ホテル松島大観荘

4. 出版編集会議の実施

移動知教科書シリーズ出版企画のための出版WGおよび出版編集委員会を行った。2010年度3月までに移動知教科書シリーズ全5巻をオーム社から出版することとなった。出版WGおよび出版編集委員会の詳細は以下のとおりである。

●第1回出版WG

日時：2008年4月26日（土）10:00～12:30
場所：東京大学工学部14号館321号会議室

●第2回出版WG

日時：2008年5月26日（月）14:00～16:00
場所：東京大学工学部14号館713号会議室

●第3回出版WG

日時：2008年7月23日（水）10:00～12:00
場所：北海道大学電子科学研究所2階講堂

●第4回出版WG

日時：2008年8月29日（金）10:00～12:00
場所：東京大学工学部14号館713号会議室

●第5回出版WG

日時：2008年10月13日（月）13:00～18:00
2008年10月14日（火）9:00～12:00
場所：淡路夢舞台国際会議場405会議室

●第1回出版編集委員会

日時：2009年2月4日（土）15:00～17:30
場所：東京大学工学部14号館330会議室

5. シンポジウムの開催

5.1 移動知国内ワークショップの開催

下記のとおり，移動知国内ワークショップ「移動知の新展開」を開催した。

日時：2008年4月25日（金）13:20～18:00
場所：東京大学工学部11号館講堂

特定領域研究「移動知」の概要紹介と8件の新規公募採択テーマの研究紹介および計画に関する発表を行った。参加者は，57名であった。

5.2 第2回移動知公開シンポジウムの開催

下記のとおり，第2回移動知一般公開シンポジウム「生命と機械の融合から探る移動知」を開催した。

日時：2008年10月21日（火）10:00～17:00
場所：東京大学先端科学技術研究センター

領域代表による移動知の概念と特定領域研究の概要の紹介が行われ，また日立製作所基礎研究所小泉英明氏による基調講演「移動知と脳機能描画」が行われた。また，A, B, C, D各班から，高松敦子氏（早大），倉林大輔氏（東工大），櫻井芳雄氏（京大），鈴木隆文氏（東大），藤井直敬氏（理研），横井浩

史氏（東大），稲邑哲也氏（国立情報学研）らの講演が行われた。参加者は80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].

5.3 非公開シンポジウムの開催

2009年3月2日（月）～4日（水）に、内部評価も兼ねた非公開シンポジウムがホテル松島大観荘において行われた。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のオーラルプレゼンテーションおよび個別の研究者によるポスター発表で研究の進捗状況の報告が行われ、質疑応答が行われた。また、理化学研究所木村英紀氏による基調講演が行われた。さらに、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118名であった。

6. 国内外における情報発信・広報

本プロジェクトでは移動知研究の国内外における情報発信を積極的に行っている。

6.1 論文誌および学会誌での特集号の企画・発行

欧文論文誌 Advanced Robotics において移動知の Special issue を企画し発行した。

- Advanced Robotics, Vol.22, No.15, (2008), 5件

6.2 国際会議におけるオーガナイズドセッション

国際会議におけるオーガナイズドセッション、ワークショップを開催した。以下に代表的なものを示す。

- The IEEE International Conference on Robotics and Systems (IROS2008), Nice, September (2008), workshop, 12件
- The 9th International Symposium on Distributed Autonomous Systems, Tsukuba, November. (2008), organized session, 3件
- SICE Annual Conference 2008, Chofu, organized session, 5件
- Fourth International Symposium on Adaptive Motion of Animals and Machines, Ohio, 2008, 11件

6.3 国内会議におけるオーガナイズドセッション

国内会議におけるオーガナイズドセッションを開催した。以下に代表的なものを示す。

- 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会 ROBOMECH2008, 長野, 6月 (2008), 11件
- 日本ロボット学会学術講演会, 神戸, 9月 (2008), 4件
- 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, 岐阜, 12月 (2008), 8件
- 計測自動制御学会自律分散システムシンポジウム, 鳥取, 1月 (2009), 6件

6.4 広報活動

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[1], 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[2]。また、公募を行うにあたり、その募集に関する広報活動を行った。日本語および英語の報告書の取りまとめ、製作を行うとともに、移動知の概念や研究成果を、インターネット配信番組である NetRush 等で行った[3].

7. チュートリアル・セミナー・勉強会等の企画・実施

チュートリアル、ワークショップ、セミナー、勉強会等を企画し、実施した。主なものを以下に記す。

- チュートリアル「認知から運動や行動の発現へ」
日時：2008年6月5日 10:00～16:00 (2008 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会併催)
場所：メルパルク長野
- ワークショップ「ロボティクスとバイオロジーの連携による超個体の適応的行動の研究」
日時：2008年8月23日 12:00～14:30 (2008 日本進化学会年会東京大会併催)
場所：東京大学駒場キャンパス
- 「動物の運動制御に関する研究討論会」
日時：2008年12月19日 13:30～17:50
場所：東北大学電気通信研究所
- 移動知セミナー「昆虫の社会性に関する生態と生理」
日時：2009年1月12日 13:00～17:00
場所：兵庫県立大学環境人間学部 音楽堂

8. 内部評価

前述の国内非公開シンポジウムにおいて、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）の3名の国内評価委員、および総括班メンバーによる内部評価を行った。研究の進捗状況、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。

9. 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。

- (共同企画)2008移動知&比較生理生化学会 若手の会共同企画研究会 (2008/7/21)
- 用語集の作成(作業中)

参考文献

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

A班：環境適応

研究活動報告

東京工業大学大学院 知能システム科学専攻 伊藤 宏司

I. 研究概要

A班では、(1) 予測不可能な未知環境の下で適応的に行動するために必要な認知情報を生成する脳-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) 身体-脳-環境から構成される適応機能のモデル化を目指して研究を進めている。これらの課題を遂行するため、本年度は、計画・公募班に新たなメンバーを加えてプロジェクトを推進した。以下に各研究項目の内容を示す。

A01: 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

環境の文脈に即した運動制御・適応戦略の選択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。

A02: 動的環境における感覚・運動連関の予期適応

運動学習において経験する環境の順序や学習者の内部状態（意識レベル、情動、性格）の文脈と、獲得される内部モデルの関係を実験的に解析し、未知環境に予期適応するメカニズムを明らかにすることを試みる。

II. 班構成

A班は2つの計画班と7つの公募班から構成されている。各研究班の研究課題名は次のとおりである。

- 1) 計画班 A01-01 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
- 2) 計画班 A01-02 近藤敏之（東京農工大学）
動的環境における感覚・運動連関の予期適応
- 3) 公募班 A01-11 松島俊也（北海道大学）
即時利益率の計算アルゴリズム
- 4) 公募班 A01-12 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
- 5) 公募班 A01-13 小川正（京都大学）
未知環境下における意義情報の抽出と知識の確立過程
- 6) 公募班 A01-14 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
- 7) 公募班 A01-15 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
- 8) 公募班 A01-16 稲岳哲也（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
- 9) 公募班 A01-17 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

III. 研究成果

各研究班の研究成果は、個々の報告で詳しく述べられているので、ここでは、平成20年度に行われた計画班の研究成果をピックアップして概要を述べる。

A. 力場環境下における内部モデル制御とインピーダンス制御の協調機構 (A01-01 伊藤宏司, 東京工業大学)

対象物操作や道具操作など、外力が加わる環境下で腕運動を行う際には、人間の中枢神経系は、内部モデルによる制御と腕インピーダンスによる制御をフィードフォワード的に協調させる必要がある。近年、生体運動制御・計算論的神経科学の分野では、到達運動中の人間の手先に負荷を加える実験によって、外部負荷に対する腕運動の適応プロセスが詳細に調べられてきた。しかしながら、未だ、上記2つの制御戦略（内部モデル制御とインピーダンス制御）を協調させるメカニズムは明らかにされていない。本研究では、従来研究で用いられた2つの力場（速度依存力場 V と位置依存力場 P ）を足し合わせて合成功場 $V+P$ を作り、この力場環境における人間の2点間到達運動学習を解析した。

実験の結果、被験者は力場 $V+P$ に関する正確な内部モデルを学習しておらず、腕インピーダンスによる制御を主要な補償法として適応していることを確認した。本実験より、運動中に負荷の向きが逆転するような複雑な時間変化パターンの環境下では、人間は、内部モデル制御を用いる代わりに腕インピーダンスによる制御を使用するケースがあることがわかる。すなわち、負荷の時間変化パターンの複雑さに応じて、2つの制御戦略の協調の仕方が変化する。今後は、中枢神経系が両制御戦略を協調させる過程のシステムモデルを構築する予定である。

B. 相反する視覚運動変換の同時学習 (A01-02 近藤敏之, 東京農工大学)

我々は外界の脳内表象（内部モデル）に基づいて環境を認知するとともに適切な運動を生成することができる。この内部モデルは生後の知覚運動経験により獲得されるが、その獲得過程は、経験の順序や学習者の内部状態（意識レベル、情動、性格）の文脈に大きく影響されることが知られている。

たとえば、相反する二種類の運動課題を同時学習させる状況において、試行前に各課題と対応する色手がかり（文脈情報）を与えることは、異なる内部モデルを同時獲得することに一定の効果があることや、各課題を交互に経験させた場合とランダムに経験させた場合とでは、後者の方が高い学習効果を示すことが報告されている。ここで、試行前に文脈情報を与えることは、学習者に環境の変化を陽に意識させるため、異なる内部モデルを同時学習する上で一定の効果があると推察される。しかしながら、ランダムな

順に経験させることが、交互に経験させる場合と比べて何故有意に学習効果を高めたのかという点については、依然として明瞭な説明がなされていない。

我々はこの現象の説明として、ランダム提示条件では同じ課題が連続する期待値が二回となり、直前の試行結果を参考にした運動学習の機会が与えられることによって学習効果が向上するという仮説を立て、相反する運動課題（90度回転 / -90度回転マウス）を同時学習させる状況において、二回ごと交互に学習するという条件を追加して、先の2条件との比較を行った。その結果、同じ環境を連続して経験する機会を与えることは、同時学習に寄与すること、及びランダムに経験することが交互に経験することと比べ依然として学習効果が高いことを明らかにした。

IV. 班会議他

- 第1回班会議（A・D班合同班会議）

日時：2008年7月23日（水）13:00-17:30

会場：北海道大学電子科学研究所2階講堂

出席者：班メンバー他、合計30名

話題提供：

- 1) 衝動性を統制するもの—利潤率原則を超えて—（松島俊也，北海道大学）
- 2) ボールキャッチングにおける気づき—（小池康晴，東京工業大学）
- 3) 先行運動性を可能にする必要条件（沢田康次，東北工業大学）

- The 2008 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS2008) における Full Day Workshop 企画

日時：2008年9月26日（金）9:00-18:00

会場：Acropolis Convention Center, Nice, France

出席者：50名

計画班の伊藤・近藤が中心となって、IROS2008 併設の国際 Workshop を企画した。同 Workshop は終日開催され計 12 件の発表があった。午前中には A 班の研究に関係が深い、University of Genova の Pietro G. Morasso 教授と McGill University の David Ostry 教授に招待講演をお願いした。

- 1) Internal Model Control and Impedance Control in Human Voluntary Movements (Koji Ito, Tokyo Institute of Technology)
 - 2) Effect of Successive Trials during Simultaneous Learning of Conflicting Visuomotor Transformation Tasks (Toshiyuki Kondo, Tokyo University of Agriculture and Technology)
 - 3) Bimanual interactions in humans and humanoid robots (Pietro G. Morasso, University of Genova)
 - 4) Specificity of Motor Learning (David Ostry, McGill University)
- 他 8 件

- 第2回班会議

日時：2008年11月6日（木）13:00-7日（金）15:30

会場：国立情報学研究所学術総合センター 1208 会議室

出席者：班メンバー他、合計 30 名

話題提供：

- 1) 視覚運動学習と内因性バイアス（近藤敏之，東京農工大学）
 - 2) 力場環境下における内部モデル制御とインピーダンス制御（登美直樹，東京工業大学）
 - 3) 筋活動・運動方向に基づいて修飾される両指間相互作用（櫻田武，東京工業大学）
 - 4) 視覚と触覚の感覚統合について（小池康晴，東京工業大学）
 - 5) F5 と AIP 野の手操作関連ニューロンの情報量解析（村田哲，近畿大学）
 - 6) 行為・運動学習に伴う機能的階層性の発現について（谷淳，理化学研究所）
 - 7) [招待講演] 脳の数理：情報処理・意志決定・学習（中原裕之，理化学研究所）
 - 8) 複数の距離センサを持つ移動ロボットの環境形状認識（郷古学，東京工業大学）
 - 9) ヒューマノイドロボット間の対話に基づく感覚運動パターンの抽象化空間の適応的獲得（稲邑哲也，国立情報学研究所）
 - 10) 機能的電気刺激 (FES) による脚運動野における事象関連脱同期 (ERD) への影響（高橋光，東京工業大学）
 - 11) [招待講演] 環境の不確かさに対する脳情報処理（井沢淳，Johns Hopkins University）
 - 12) リスク感受性選択—階層ベイズモデルを用いた解析—（川森愛，北海道大学）
 - 13) 競争採餌は衝動性を亢進する（松島俊也，北海道大学）
 - 14) 視覚的注意の神経機構（小川正，京都大学）
 - 15) 追従運動におけるリズム生成の条件（沢田康次，東北工業大学）
- 計測自動制御学会システムインテグレーション部門学術講演会 (SICE-SI2008) における移動知オーガナイズドセッション
日時：2008年12月5日 10:00-12:00
会場：長良川国際会議場
出席者：40名
テーマ：身体・脳・環境の相互作用により適応的運動機能の発現
発表件数：8件

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 郷古学 (東京工業大学)

I. はじめに

初めて触れる道具の操作や鏡に映った絵をなぞるなど、我々はそれまでに経験したことがないダイナミクスやキネマティクスの変換を持つ外部環境であっても、能動的な運動とそれに基づく感覚フィードバックの受容を繰り返すことによって、適切な運動が可能になる。そして、この知覚運動経験の結果として、我々の脳内には状況に応じて適切な運動指令を生成するための感覚運動連関が内部モデルとして獲得される。しかしながら、我々を取り巻く外部世界は複数のダイナミクスやキネマティクス変換が複雑に合成された無限定環境であり、その変化に頑健な内部モデルが脳内でどのように表象されているかという問題については、依然として明瞭な説明がなされていない。

A01-01班は未知環境における到達運動学習および両指の協調運動課題を用いて運動適応の脳内機構の解明に取り組んでいる。また、運動学習に関する知見に基づき、脳卒中患者の運動機能再建を目的としたリハビリテーションシステムの開発を行っている。本稿では、本年度に我々が取り組んだ各研究について紹介する。

II. 力場環境下における内部モデル制御とインピーダンス制御の協調機構

対象物操作や道具操作など、外力が加わる環境下で腕運動を行う際には、人間の中枢神経系は、内部モデルによる制御と腕インピーダンスによる制御をフィードフォワード的に協調させる必要がある。近年、生体運動制御・計算論的神経科学の分野では、到達運動中の人間の手先に負荷を加える実験によって、外部負荷に対する腕運動の適応プロセスが詳細に調べられてきた[1][2]。しかしながら、未だ、上記2つの制御戦略（内部モデル制御とインピーダンス制御）の協調メカニズムについては明らかにされていない。

そこで本研究では、従来研究で用いられた回転性の速度依存力場(V)と位置依存力場(P)の2つの力場を線形に足し合わせた合成力場(V+P)を作成し、これに対する人間の2点間到達運動学習を解析した。その結果、被験者は合成力場に関する正確な内部モデルを学習しておらず、腕インピーダンスによる制御を主要な補償法として適応していることを確認した[3]。

A. 実験設定

学生15名を被験者とし、右腕による水平面内の2点間到達運動を実験課題とした。実験装置としてFig.1(a)に示す2次元マニピュランダムを用いた。被験者は前方のスクリーンを見

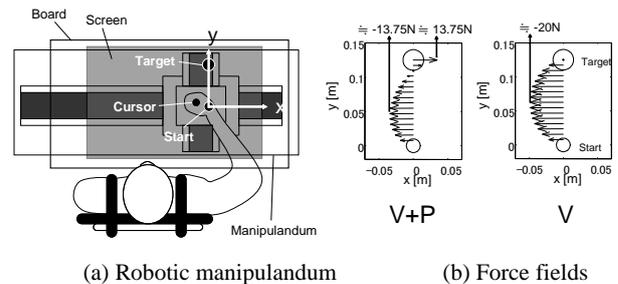


Fig.1 Experimental setup

ながら、右腕を開始点から目標点に向かって動かす課題(2点間到達運動)をくり返し行った。運動距離0.125m, 運動方向は8方向, 目標運動時間は 300 ± 50 msとした。

運動中の被験者の手先には、マニピュランダムによって負荷を加えた。これを力場と呼ぶ。本実験では、次の2種類の力場を用いた。

$$\mathbf{v} : \mathbf{F} = \mathbf{B}\dot{\mathbf{x}} \quad (1)$$

$$\mathbf{v}+\mathbf{P} : \mathbf{F} = \mathbf{B}\dot{\mathbf{x}} + \mathbf{K}\mathbf{x} \quad (2)$$

\mathbf{x} ($\mathbf{x}=[x,y]^T$) は作業空間における手先位置, \mathbf{F} ($\mathbf{F}=[F_x, F_y]^T$) は力場が生成する力ベクトルを表す。 \mathbf{B} , \mathbf{K} は係数行列であり, $\mathbf{B}=[0 \ -25; 25 \ 0]$, $\mathbf{K}=[0 \ 110; -110 \ 0]$ とした。(1)式は被験者の手先速度に比例して負荷を生成する速度依存力場 V, (2)式は被験者の手先速度及び手先位置に比例して負荷を生成する合成力場 V+P である。各力場が生成する負荷パターンを Fig.1(b)に示す。力場 V+P の場合、運動中に腕に加わる負荷の向きが逆転する。

実験では被験者を 2 グループに分けた。まず、各グループが無負荷環境下 (Null) で到達運動を十分に練習した後 (200 試行), グループ 1 は合成力場 V+P, グループ 2 は速度依存力場 V の学習を行った (200 試行)。

B. 実験結果と考察

Fig. 2(a)は、各力場学習時の学習初期 (Before learning) と学習後期 (After learning) の被験者の典型的な手先軌道である。破線が学習前の軌道、実線が学習後の軌道を表す。図より、学習前には、各被験者ともに力場の生成する負荷の影響で直線的な到達運動が実現できない。学習後には、いずれの力場においても手先軌道が直線的になることが確認できる。

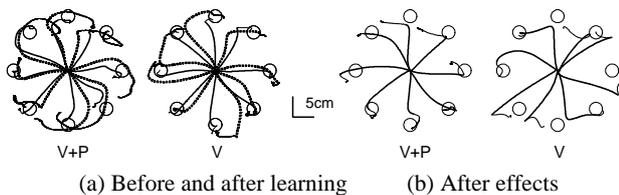


Fig.2 Hand trajectories

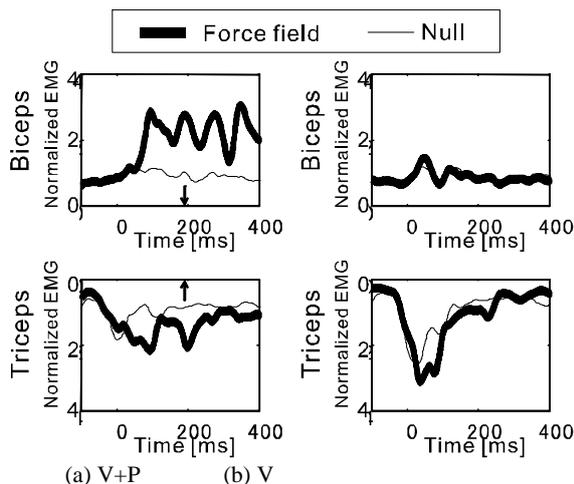


Fig.3 EMG

Fig. 2(b)は、アフターエフェクト試行（学習直後に行ったNull試行）時の被験者の典型的な手先軌道である。力場V学習者の手先軌道は力場の生成する負荷と反対方向に湾曲しており、あらかじめ負荷の向きを予測して、それを打ち消す向きに運動を生成していることがわかる。一方、V+P学習者の手先軌道はほとんど湾曲していない。したがって、V+P学習者は事前に負荷の向きを予測し、それを打ち消すような制御（内部モデル制御）を行っていないといえる。

Fig. 3は、各力場学習後の被験者のEMG（上腕二頭筋と上腕三頭筋）の活動パターンの一例である。運動方向はy軸方向である。V+P学習者の場合、運動中に上腕二頭筋と上腕三頭筋が同時活性化している。したがって、V+P学習者は、内部モデル制御を用いる代わりに、腕インピーダンスを高めることで負荷を補償していることがわかる（インピーダンス制御を行っている）。以上述べたそれぞれの実験結果は、各グループ間に統計的有意差がみられた。

本実験より、運動中に負荷の向きが逆転するような複雑な時間変化パターンの環境下では、人間は、内部モデル制御を用いる代わりに腕インピーダンスによる制御を使用するケースがあることがわかる。この結果より、負荷の時間変化パターンの複雑さに応じて、2つの制御戦略の協調の仕方が変化することが示唆される。今後は、両制御戦略の協調メカニズムを考慮した到達運動に関する計算モデルを構築する予定である。

III. 両側運動に関わる基準座標系

人間の脳は左右の半球に分かれており、それぞれの半球は対側の身体を主に制御している。このような制御系を持ちつつ人間は両側の身体を巧みに動かすことが出来る。両側運動制御に関するこれまでの先行研究から以下のような事実が知られている。

①脳梁などに代表される神経接続により、片側の半球における情報が対側の半球に影響を与えるといった左右制御系間の相互作用が生じる。②脳半球間相互作用が両側運動のリズムの安定性に関わる要因となる。③両側運動のリズムの安定性は左右対称性（左右の相対的な筋活動パターン）などに依存して変化する特性を持っており、左右対称な運動においてはリズムが比較的安定である。

左右制御系間相互作用に関するこのような知見に対し、具体的なメカニズムは未だ解明されていない。そこで本研究では、両示指による協調運動課題を用いて、運動リズムの安定性に関わるとされる脳半球間相互作用のメカニズムの解明を試みた。

A. 実験設定

本研究では、どのような基準（座標系）に基づいて脳内の相互作用が調節され、両側運動の安定特性が決定づけられているかを検証した。具体的に着目した座標系としては、従来から着目されてきた、筋活動を表現する内部座標系に加え、身体の運動方向などを表現する外部座標系にも着目した。つまり、両側運動の相互作用と左右対称・非対称あるいは左右運動方向の一致・不一致との関係を検証した。

以上二つの座標系の関与を検証するためFig.4に示す4条件を設定した。課題は両示指によるリズム的な曲げ伸ばし運動とした。被験者は運動中あるタイミングで随機的に右示指のみ振幅を変化させる。左示指に関しては常に一定の振幅を維持することが目標とされている。このような課題において、右示指振幅の随機的に変化させた際に、無意識的な左示指振幅の変化が観察される。この左示指応答を左右制御系間の相互作用による結果と見なし、各条件において評価した[4]。

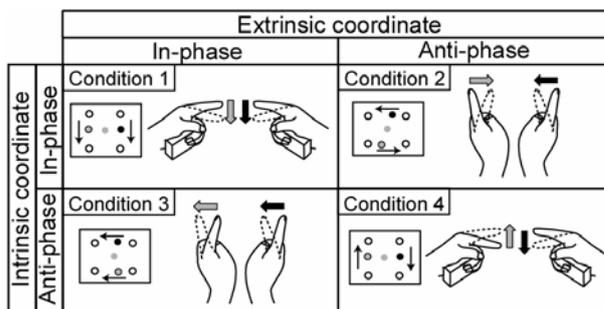


Fig.4 Relative phase between both fingers based on intrinsic and extrinsic coordinate frame

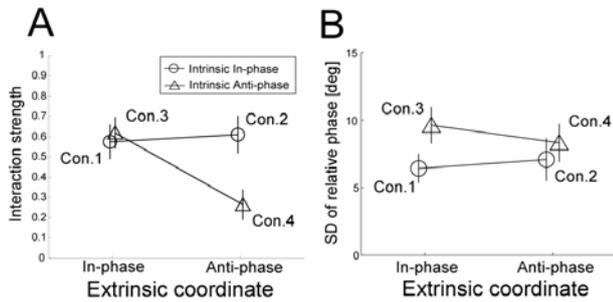


Fig.5 Interaction strength (A) and coordination stability (B) of each condition.

B. 実験結果と考察

Fig.5Aに右示指振幅変化時に生じる左示指の応答強度を示す。値は右示指の振幅変化量が正規化したものを示している。結果から、Fig.4における条件4以外の条件において強く左示指運動が影響を受けていることが分かる。条件1および2に関しては同時刻に左右同じ筋を用いた対称運動であり、カップリングの強い運動であるという従来研究の見解に一致する。一方で、条件3は非対称な運動であるにもかかわらず、対称運動と同等の相互作用が観察された。つまりこれらの結果は、内部座標系における運動の対称性のみでは説明ができず、外部座標系で定義された運動方向も両側運動制御において相互作用を調節する基準となっていることを示唆している。

対側運動に影響を与えるということは、何かしらの強い脳半球間相互作用が働いているということである。この相互作用は左右制御系における情報の共有化によって生じているとすると、条件1と2では用いる筋が同じであるため、左右制御系からは同等の運動指令が出力される。また、条件1と3では運動方向が一致しているため、左右制御系は外部空間において同じ空間的情報で運動計画を行うこととなる。このような同じ情報が左右制御系に存在する場合には半球間で情報を共有し、脳の処理負担を軽減していると考えられる。先行研究においても、両側運動時には左右非対称な脳活動がイメージング研究により報告されている。今回の結果はこのような機能的な情報処理メカニズムが複数の座標系に基づいて働いている示唆として期待される。

一方で、この相互作用が運動の安定性に寄与するのであれば、安定性も同様に両座標系に関与した特性を示すはずである。Fig.5Bにその結果を示す。値は運動中における左右位相差の標準偏差を示しており、数値が高いほど安定性が低いことを示している。解析の結果、運動の安定性は筋活動の対称性だけに依存することが明らかとなった。特に条件3は相互作用が強いにもかかわらず、安定性は他の条件に比べて相対的に低い結果となった。つまり、先に述べた二つの座標系で定義される相互作用は脳機能として別の処理過程によって生じている可能性が高い。一つの可能性としては、相互作用が脳の情報処理過程の中で多段階的に生じ、外部座標系は運動計画など上位の情報処理に関わるのに対し、内部座標系は運動指

令など下位の情報処理に関わることが考えられる。

今後はより具体的な脳機能を同定するためfMRIによる検証を行っていく。先行研究では両側運動制御に関わる領野として補足運動野や一次運動野などが議論されている。これらの領野は半球間の接続が強いことも示唆されており、本研究における相互作用にも重要な領野と考えられる。各領野における半球間接続がどのような役割を持つか明らかにしていく。

IV. 脳波 (EEG) と電気刺激 (FES) による運動機能再建手法の開発

脳卒中からの運動機能再建に対して、運動学習の視点から、随意運動の反復による脳神経回路再建・強化手法が注目を集めている。本研究では、運動関連領野に生起される患者の運動意図を脳波の一つである事象関連脱同期(ERD)から抽出し、FESにより当該筋群を駆動させ、体性感覚をフィードバックさせるシステムの構築を目指している (Fig. 6)。本手法により、随意的な運動を模倣した運動指令-感覚フィードバックの閉ループが脳内に形成されることが期待される。

これまでの研究により、ERDは事前の運動想起訓練なしでは出現が困難であることが知られている。そのため、提案手法を実現するためには、まず短期間で訓練効果を確認する必要がある。また、FESによる感覚フィードバックがERDへと及ぼす影響についても確認しなくてはならない。本研究では、健常者を用いた実験により、運動想起訓練によるERD出現の変化およびFES感覚フィードバックによるERDへの影響についての確認を行った。

A. 実験設定

運動想起訓練は、10名の健常者で実験を行った。訓練は被験者に運動想起をさせ、その際のERD検出の有無を、スクリーン上のカーソルでリアルタイムに知らせるというものである。この訓練を1日1時間、3日間連続で行った。1日の最後に運動想起有無時の脳波をカーソル提示がない状態で取得し、訓練効果の評価として使用した[5]。

FESによる感覚フィードバックの影響を調べる実験では、健常者(17名)の両脚の大腿四頭筋群にFESを印加し、脳波の反応を調べた。実験では、被験者の膝が30度伸展する場合(FES normal)を基準に、その強さの1/3の値(FES 1/3)および、30度伸展する強度において、脚を固定した場合 (leg fixed)、固定しない場合 (leg free) を比較した。これらの各条件を比較することにより、筋、腱、関節、皮膚の各感覚の影響度を調べた[6]。

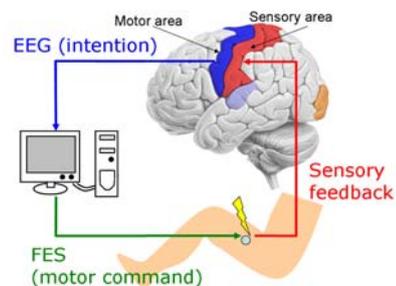


Fig.6 EEG-FES system for stroke patients

各実験の評価方法として、運動想起訓練の場合は、運動想起有り・無しの際の脳波をそれぞれ x 群、 y 群に分け、以下に示す r^2 値を算出した。

$$r^2(x, y) = \frac{(\sum x)^2/n_x + (\sum y)^2/n_y - G}{\sum x^2 + \sum y^2 - G} \quad (3)$$

$$G = (\sum x + \sum y)^2 / (n_x + n_y) \quad (4)$$

ここで n_x , n_y は、それぞれ x 群、 y 群のデータ数である。
 r^2 が大きい場合 (各群の群内分散が小さく、群間分散が大きい)、ERDの生起していると考えられる。

FESによる影響に関する実験においても、FES印加有り・無しの際の脳波データを x 群、 y 群に分け、同様に r^2 値を算出した。

B. 実験結果と考察

運動想起訓練による r^2 値の変化をFig.7に示す。これより、3日間という短期間の運動想起訓練であっても、ERD出現に効果があることを確認することができる。この結果から、事前に脳卒中患者に対しても訓練を行うことで、より明確に運動意図を抽出できることが期待できる。

また、FESの影響については、FESの強度を通常(FES normal)と1/3にした場合(FES 1/3)、および脚固定しない場合(leg free)と固定した場合(leg fixed)双方において、有意差が認められた(Fig.8)。この結果は、筋および関節感覚が主に運動野付近のERD生起に寄与していることを示唆する。

この結果から、運動野付近の脳波(ERD)から運動意図を識別し、そのタイミングに合わせてFESにより体性感覚をフィードバックする提案システムが有効に働く可能性が示唆された。

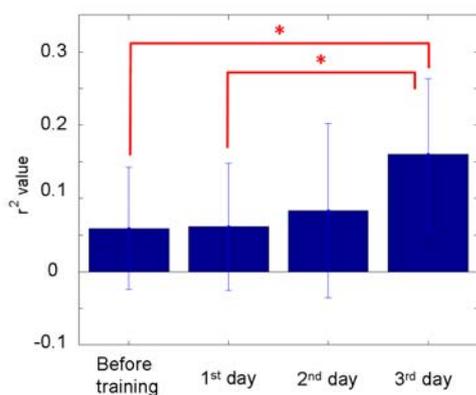


Fig. 7 Imagery training effect (r^2 value : 10 subjects' average and variance)

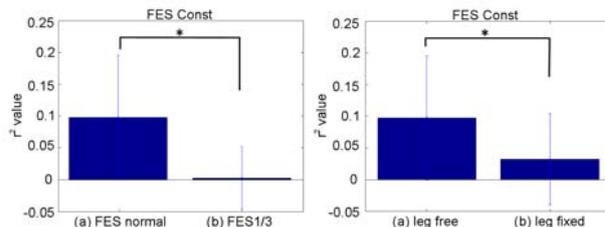


Fig.8 FES effect for ERD (r^2 value : 17 subjects' average and variance)

V. おわりに

本稿では、本年度A01-01班で実施した三つの研究事例 (力場環境下における内部モデル制御とインピーダンス制御の協調機構、両側運動に関わる基準座標系、脳波 (EEG) と電気刺激 (FES) による運動機能再建手法の開発) について簡潔に述べた。今後も引き続き研究を進め、環境認知と運動適応の脳内機構の構成論的解明を目指す。また、IV章で紹介したリハビリテーションシステムに関して、実際の脳卒中患者への適用と、効果の検証を予定している。

参考文献

- [1] R. Shadmehr and S.P. Wise: The Computational Neurobiology of Reaching and Pointing, pp. 379-446, The MIT press, 2005.
- [2] 伊藤宏司: 身体知システム論, 共立出版, 2005.
- [3] 登美直樹, 郷古学, 近藤敏之, 伊藤宏司: 力場環境下における内部モデルの不完全性とインピーダンス制御による補完, 計測自動制御学会論文集, vol. 44, no. 11, pp. 896-904, 2008.
- [4] 櫻田武, 五味裕章, 伊藤宏司: 視覚フィードバック・姿勢により規定された協調運動を組み立てる座標系, 第23回生体・生理工学シンポジウム論文集, 2008.
- [5] M. Takahashi, M. Gouko, K. Ito: Electroencephalogram (EEG) and Functional Electrical Stimulation (FES) System for Rehabilitation of Stroke patients, Proc. of 21st IEEE International Symposium on Computer-Based Medical System (CBMS2008), 53/58, 2008.
- [6] 高橋光, 郷古学, 伊藤宏司: 機能的電気刺激 (FES) による脚運動野における事象関連脱同期 (ERD) への影響, 計測自動制御学会論文集, vol. 44, no. 9, 699/704, 2008.

動的環境における感覚・運動連関の予期適応

東京農工大学大学院共生科学技術研究院
近藤 敏之

I. はじめに

道具を操作したり、鏡に映った線画をなぞるなど、我々は過去に経験したことが無い未知の環境であっても、能動的な試行を繰り返すことによって適応することができる。そしてこの運動学習の結果、我々の脳には、状況に応じて適切な運動指令を生成するための感覚運動連関が内部モデル (internal model) として獲得されると考えられている。これまでに、回転粘性力場下の到達運動や回転マウスの操作など、外部環境の動力学や運動学の特性を仮想的に変更した環境の下で、様々な運動学習の心理物理実験が行われ、内部モデルの獲得過程やその神経機構にまつわる数多くの研究報告がなされている [1]。

たとえば、Shadmehr らは、回転粘性力場 (手先速度に比例した大きさの外力が、手先速度方向とは一定角度回転させた方向に加わる動的環境) 下における上肢到達運動学習実験を行い、手先外力の影響を補償する内部モデルの形成過程を調べている [2]。また、今水らは、座標系に回転変換を施したデジタイザを用いて被験者に追跡課題学習を行わせ、運動中の脳活動を f-MRI で計測した結果、学習の前後で小脳の賦活パターンに有意な差が見られることから、小脳に視覚運動共応の内部モデルが形成される可能性を報告している [3], [4]。

このような運動学習の心理物理実験において、先に獲得された運動技能 (motor skill) が後段の運動学習に与える影響は、学習心理学の分野では転移 (transfer) として知られる現象であり、既学習の運動技能を汎化することによって試行錯誤を低減し適応を促進するなど、機械学習の観点からも非常に興味深い [10]。特に、運動学習を阻害する負の転移 (negative transfer) は干渉 (interference) と呼ばれている。Krakauer らは、今水らと同様なデジタイザを用いて、被験者に相反する幾何回転変換 (30 度または -30 度回転) の下で到達運動学習を連続して行わせたところ、相反する回転変換を同日中に訓練した被験者群は、干渉のため運動技能が保持されなかったと報告している [5]。また、Karniel らは、試行ごとに特性が逆転する二つの回転粘性フォースフィールドの下で到達運動を繰り返し行わせたところ、やはり被験者は二つの環境を同時に学習することができなかったと報告している [6]。

これに対し、大須らは、Karniel らと同種の相反する回転粘性力場を用いた同時学習実験において、運動開始前に各力場の特性と関連づけた文脈手がかり (色や形などの視覚刺激、音声などの聴覚刺激) を与えるという条件の下で、いずれかの力場をランダムな順に提示して被験者に経験させた結果、相反する二つの環境を同時に学習させることができたと報告している [7], [8]。ここで、試行前に文脈手がかりによって次に提示される環境 (力場) の情報を与えることは、学習者に色と環境の対応関係を陽に意識させるため、異なる内部モデルを同時に学習する上で、あらかじめ内部

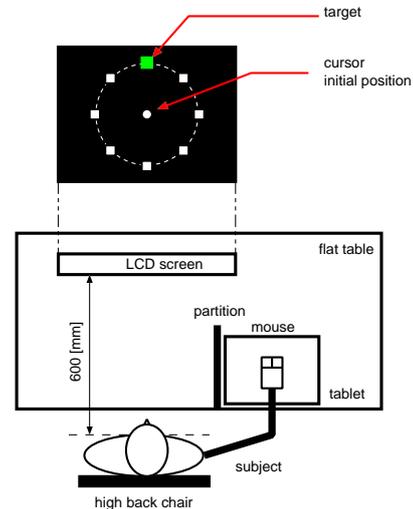


Fig. 1. Experimental setup.

モデルを切り替える効果があると推察される。しかしながら、ランダムな順に経験することが、交互に学習することよりも相反課題の同時学習になぜ有効であるのかは依然として不明瞭なままであった。

これに対し我々は、同じ環境 (すなわち同じ回転変換) が連続して提示される平均回数 (あるいは環境が切り替わる頻度) に着目した。1 回ごとと交互の学習条件では、同じ環境を連続して経験する機会は一切与えられず、直前の試行の結果を反省して学習することができないが、ランダム条件の場合には、同じ環境が平均 2 回連続して提示される。もしこの同一環境の期待連続回数が同時学習を可能とする主要因であれば、交互学習条件であっても、条件を整えることで相反課題の同時学習は可能と考えられる。そこで本研究では、被験者を (1) 1 回ごとと交互 (ALT1), (2) 2 回ごとと交互 (ALT2), (3) ランダム (RAND) の 3 群に分け、相反する回転変換を施した二種類の回転マウスを用いて到達運動学習実験を行い、上記仮説の妥当性の検証を試みた。

II. 実験方法

A. 被験者

本実験は、コンピュータマウスを日常的に右手で使用する 12 名の被験者 (男性 8 名, 女性 4 名, 年齢 21.0 ± 2.0 歳) の協力の下に行われた。各被験者にはあらかじめ実験目的以外のすべての実験手順について口頭で説明し、書面にて同意を得た上で実験を実施した。

B. 実験設定

図 1 に本実験の設定を模式的に示す。被験者は高さが調節可能な背もたれのある椅子に深く腰かけ、マウスカーソルの

移動速度を普段使用している程度に調節した。被験者の前方正面には、マウスカーソル(cursor)とターゲット(target)を表示するための液晶ディスプレイ(Hewlett-Packard社製20インチLCDモニタ, hp2035)を設置した。被験者とディスプレイの距離はおよそ600mmであった。被験者の右前方には、カーソルを操作するためのPCタブレット用コンピュータマウス装置(WACOM, PTZ-631W)¹を設置した。また、被験者が作業領域を直接見ることができないように遮蔽板を立てた。

実験中、黒い背景のディスプレイには、被験者が操作するカーソル(直径約4mmの白色の円)とターゲット(一辺が約6.5mmの緑色の正方形)が表示される。ターゲットは、ディスプレイ中央のカーソル初期位置から100mmの距離にある同心円上の8つの候補位置(鉛直上向きを基準として、右回りに0°, 45°, 90°, 135°, 180°, 225°, 270°, 315°の位置)から、試行ごとにランダムに選択・表示される。被験者にはターゲットが出現後、カーソルをできるだけ速く、まっすぐにターゲットに到達させるように指示を行った。

本実験では、マウスの位置 (x, y) とカーソルの位置 (X_c, Y_c) の間に、次式に示す回転変換を施した。

$$\begin{pmatrix} X_c \\ Y_c \end{pmatrix} = \kappa \begin{pmatrix} \cos \theta & \sin \theta \\ -\sin \theta & \cos \theta \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \quad (1)$$

ここで κ はマウスの速度係数、 θ は回転変換の角度である。本実験では、時計回りに90度回転(CW90)、回転なし(NULL)、反時計回りに90度回転(CCW90)、の計三種類の回転変換を用いた。

すべての被験者は、実験開始前にNULLの環境で試行を繰り返し経験し、実験手順に習熟した状態から同時学習実験を開始した。

同時学習実験における各試行は、次のような手続きにて行われた(Fig. 2)。

- 1) 被験者はマウスデバイスをタブレットの中心へ移動させる。
- 2) 被験者のマウスクリックと同時に、ディスプレイの背景色を1秒間だけ次試行の回転変換と関連する色(青(#000080):CW90、赤(#800000):CCW90)に変更した後、黒色にリセットする。
- 3) 背景色が黒色に戻った1秒後、カーソルとターゲットを表示する。
- 4) 被験者はターゲットが表示されると同時にマウスを操作してカーソルをターゲットに到達させる。
- 5) 被験者がカーソルをターゲットに到達させると、マウスをタブレットの中心へ戻すことを促す指示が画面上に表示される。
- 6) 上記1~5を1試行と呼び、これを一定回数繰り返す。

本実験では32試行を1セットとし、各セット中、8箇所のターゲット位置候補がランダムな順に各々4回ずつ表示されるようにした。ただし、同じ位置のターゲットが連続して提示されることが無いように制約した。また、疲労の蓄積を防ぐため、各セット間には90秒の休憩を入れた。

¹PCタブレット用のマウスは、通常の光学式マウスとは異なり、マウス自体を回転させても、カーソルの運動方向には影響しない。

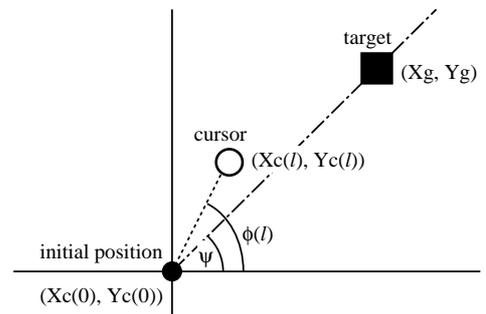


Fig. 3. Directional error criterion.

C. 運動の評価

先にも述べたように、被験者には、ターゲット出現後、カーソルをできるだけ速く、まっすぐにターゲットに到達させるように指示した。各被験者の運動を定量的に評価するため、到達に要した時間 T_i に加え、Fig.3に示すように、カーソルの運動方向 $\phi(l)$ と初期位置から見たターゲット方向 ψ の方向誤差の絶対値を、ターゲットに到達するまでに要した時間で積算した値 E_i を計測した。

$$E_i = \sum_{l=1}^{L_i} |\phi(l) - \psi|,$$

$$\psi = \arctan \left[\frac{Y_g - Y_c(0)}{X_g - X_c(0)} \right],$$

$$\phi(l) = \arctan \left[\frac{Y_c(l) - Y_c(0)}{X_c(l) - X_c(0)} \right],$$

ここで X_g と Y_g はターゲットの位置、 $X_c(l)$ と $Y_c(l)$ は時刻 l のカーソル位置である(Fig. 3)。したがって、 $X_c(0)$ と $Y_c(0)$ はカーソルの初期位置となる。 L_i は i 回目の試行における到達時間である。

D. 訓練手順

同時学習実験では、相反する回転変換(CW90とCCW90)のいずれか一方が、各被験者群ごとに異なるスケジュールで提示された。ただし、各セット内における各回転変換の総経験回数は、被験者群間で同一になるように調整された。各被験者はTable Iに示す3つの被験者群のひとつに無作為に割り当てられた。ここでALT1は1回ごと交互提示条件($N = 4$)、ALT2は2回ごと交互提示条件($N = 4$)、RANDはランダム提示条件($N = 4$)である。

訓練は、90分間の休憩を挟んで前後半10セット(各320試行)ずつ、計640回実施した。

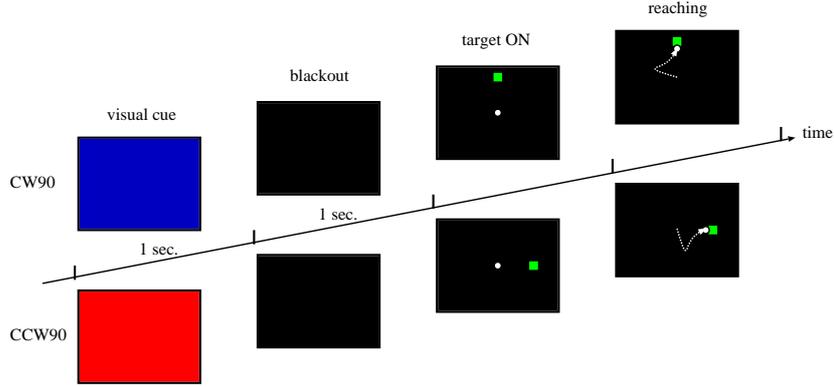


Fig. 2. Procedure of a trial.

TABLE I
TRAINING PROCEDURE OF THE EXPERIMENT.

	ALT1 ($N = 4$)	ALT2 ($N = 4$)	RAND ($N = 4$)
first half (1st-10th)	alternating (trial by trial)	alternating (every two trials)	random
rest	90 min.		
second half (11th-20th)	alternating (trial by trial)	alternating (every two trials)	random

III. 実験結果及び考察

A. 基準評価値

被験者間で評価値を比較できるようにするため、すべての被験者は同時学習実験の開始前に NULL 環境の下で 1 セット分の試行を行い、計測された評価値から、次式のように基準評価値 (\bar{E}_i^{BSL}) を算出した。

$$\bar{E}_i^{BSL} = \sum_{i=1}^{N_S} \frac{E_i^{BSL}/T_i^{BSL}}{N_S}.$$

ここで N_S は 1 セット内の試行回数 (すなわち 32) である。この基準評価値を各被験者群間で分散分析した結果を Fig. 4 に示す ($F_{2,9} = 0.695, p = 0.524$)。この結果から、訓練開始前には各被験者群間の評価値には有意差は見られないことが確認できる。

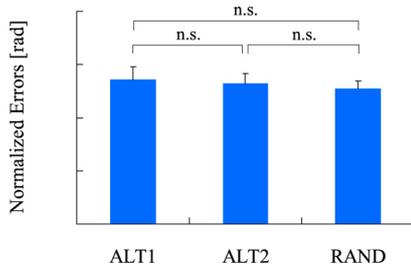


Fig. 4. Baseline performances of each group of subjects. The accumulated directional errors measured in a NULL set were divided by the corresponding reaching time, and the normalized directional errors were averaged across trials. ANOVA revealed no significant differences among the groups ($F_{2,9} = 0.695, p = 0.524$).

B. 学習性能の評価

各試行の評価値 (E_i) を基準評価値 (\bar{E}^{BSL}) で正規化した誤差指標 $R_i (= E_i/\bar{E}^{BSL})$ を被験者ごとに算出し、訓練条件の違いによる学習性能の比較評価を試みる。

学習条件の効果を検証するために、訓練の最初と最後の 5 セットの誤差指標について、平均と標準偏差を比較した結果を Fig. 5 に示す。

分散分析の結果、すべての被験者群内において、学習の前後および回転変換の違いに関して、誤差指標に有意差が認められた (ALT1 (CW90: $F_{1,38} = 5.95, p = 0.0195$; CCW90: $F_{1,38} = 6.01, p = 0.0190$), ALT2 (CW90: $F_{1,38} = 36.2, p < 0.001$; CCW90: $F_{1,38} = 13.8, p < 0.001$), RAND (CW90: $F_{1,38} = 23.3, p < 0.001$; CCW90: $F_{1,38} = 22.7, p < 0.001$)).

C. 訓練条件の違いの評価

被験者群間の観点から実験結果を分析した結果を Fig. 6 に示す。同図より、各回転変換において、最初の 5 セットの誤差指標には、すべての被験者群間に有意差が無いことが見て取れる (CW90: $F_{2,57} = 2.58, p = 0.0844$; CCW90: $F_{2,57} = 2.68, p = 0.0770$)。

一方、最後の 5 セットの誤差指標には、各回転変換ともに被験者群間に有意差が見られた (CW90: $F_{2,57} = 7.73, p = 0.00107$; CCW90: $F_{2,57} = 6.31, p = 0.00334$)。そこで、Bonferroni-Dunn の補正法を用いて多重比較を行ったところ、二つの回転変換ともに、RAND 条件とその他の条件 (すなわち ALT1 および ALT2 条件) の間に有意差が認められた (CW90 (ALT1vs.ALT2: $p = 0.0948$, ALT1vs.RAND: $p = 0.00161$, ALT2vs.RAND: $p = 0.00554$), CCW90 (ALT1vs.ALT2: $p = 0.212$, ALT1vs.RAND: $p = 0.00506$,

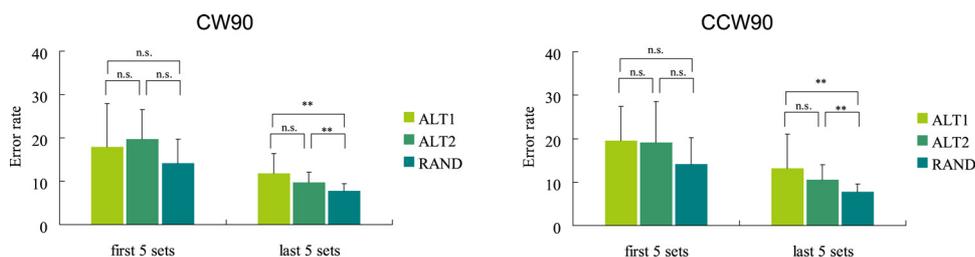


Fig. 6. Change in the average error rates between the first and last five sets under the three training conditions. (Left: averaged across CW90 trials. Right: averaged across CCW90 trials)

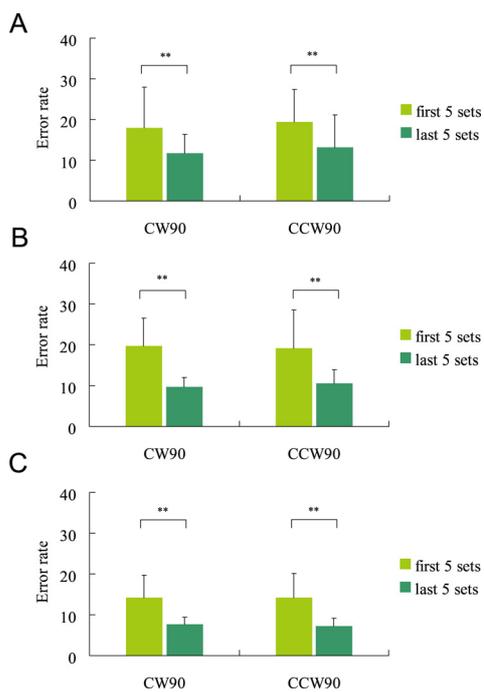


Fig. 5. Comparison of the error rates averaged within CW90 (or CCW90) trials between the first and last five training sets for each training group (a: ALT1 group, b: ALT2 group, and c: RAND group).

ALT2vs.RAND: $p = 0.000733$) . ただし、ここでの有意水準は $p = 0.0167 (= 0.05/3)$ である .

IV. おわりに

相反する2つの視覚運動課題を被験者に同時学習させる際、ランダムな順に経験させることが効果的であることが先行研究により報告されているが、その理由は明確には説明されていない。本研究では、同じ環境(課題)が連続して提示される平均回数(あるいは環境が切り替わる頻度)に着目し、交互学習条件であっても、条件を整えることでランダム学習条件と同程度に相反課題の同時学習は可能である、という仮説を立て、実験的にこの仮説の検証を試みた。

ALT1(1回ごと交互学習条件)とALT2(2回ごと交互学習条件)を比較した結果から、試行が連続することは同時学習に対して若干の正の影響を与える可能性も捨てきれないが、有意な差異は認められなかった。一方、RAND(ランダム学習条件)は、他の二つの被験者群との間に有意差が認められた。このことから、同じ環境が連続する頻度で

はなく、環境の提示順序が不規則で予測不能であることが相反課題の同時学習に効果があることが確認された。

今後の課題としては、規則的ではあるが複雑なシーケンスで環境を切替える条件とランダム条件の比較を行うことで、相反課題の同時学習において、長期的に環境を予測できることが本質的であるのか、同一環境の反復回数が様々に変化することが本質的であるのかを明らかにすることを試みる。また、ランダム条件時の文脈手がかりの提示時間を長くすることで、被験者にタイムプレッシャー [9] がかけられない状況をつくり、この条件の下でも依然としてランダム学習に有意性があるのかを調べることにより、学習環境に対する被験者の予期(構え)と学習効率の関係についても明らかにしたい。

REFERENCES

- [1] 伊藤: 身体知システム論, 共立出版, 2005.
- [2] R. Shadmehr and F. A. Mussa-Ivaldi, *Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task*, *J. Neuroscience*, **14**, pp.3208–3223, 1994.
- [3] H. Imamizu, S. Miyauchi, T. Sasaki, R. Takino, B. Puetz, T. Yoshioka, and M. Kawato, *Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a novel tool*, *Nature*, **403**, pp.192–195, 2000.
- [4] 今水 寛: 感覚運動学習から高次認知機能へ、—「回転マウス」を使った行動実験・脳機能計測実験—, *バイオメカニズム学会誌*, Vol.24, No.4, pp.152–160, 2001.
- [5] J. W. Krakauer, M.-F. Ghilardi, and C. Ghez, *Independent learning of internal models for kinematic and dynamic control of reaching*, *Nature neuroscience*, **2**, 11, pp.1026–1031, 1999.
- [6] A. Karniel and F. A. Mussa-Ivaldi, *Sequence, time, or state representation: how does the motor control system adapt to variable environments?*, *Biological Cybernetics*, **89**, 1, pp.10–21, 2003.
- [7] 平井 里美, 大須 理恵子, 吉岡 利福, 川人光秀: 二つの粘性力場への同時適応と切換, *電子情報通信学会論文誌 D-II*, Vol.J87-D-II, No.12, pp.2231–2241, 2004.
- [8] R. Osu, H. Hirai, T. Yoshioka, and M. Kawato, *Random presentation enables subjects to adapt to two opposing forces on the hand*, *Nature neuroscience*, **7**, pp.111–112, 2004.
- [9] 茂木健一郎: 脳を活かす勉強法, PHP 研究所, 2007.
- [10] 山内 光哉, 春木 豊: グラフィック 学習心理学 行動と認知, サイエンス社, 2004.

最適移動投資：即時利益率の計算アルゴリズム

松島俊也 北海道大学・大学院理学研究院・生命理学部門

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採餌行動を調べた結果について述べる。進化的淘汰圧は、経済的に合理的な（すなわち、利益の期待値を最大化する）行為者に対し有利に作用するであろう。この淘汰圧が心の構造を一意に規定するならば、系統的に異なる動物の間にも相同の認知過程が生まれるだろう。この仮説の妥当性は、「動物の採餌は本当に最適か」を問うことによって知り得る。この戦略のもとに20年度は次のような一連の結果を得た。(1) 選択のリスク感受性を、報酬量の変動と報酬遅延の変動の二つの状況下で比較した。量変動に対してはリスク回避が生じたのに対し、遅延変動に対してはリスク選好が見いだされた。動的に変わる餌状況とそれに対する選択の変化を、階層ベイズモデルを用いて解析した結果、量と遅延は独立の内部表現を持つことが示唆された。(2) 異時間選択課題における衝動性が競争採餌によって亢進する現象を、個体の発達に即して検討した。その結果、競争状況は自己制御性の発達を抑制することが見いだされた。(現在、競争採餌による大脳遺伝子発現の変化をDNAマイクロアレイ法により検討中である。)(3) 収益逓減を示す餌場からの離脱はポアソン過程によって近似できることが判明した。離脱の決定は、次の餌までの期待遅延（前向的時間知覚）にも、予期される餌量にもよらず、直近の過去の報酬履歴（逆向的時間知覚）によってほぼ一意に決まっていた。さらに行動薬理実験から、内側線条体のセロトニン系が逆向的時間知覚にも関与していることを示す実験的根拠を得た。以上の結果から、次の示唆を得た。①ヒヨコの採餌選択は多元的な評価関数（報酬の量・遅延・リスクなど）の上に成り立っている。②直近の未来と過去の時間知覚はリンクしている。

I. システム神経生態学

近年、さまざまな動物の認知の比較研究が進展した結果、ヒト以外の動物にも我々と同様の認

知過程があることが示唆されるようになった。Pepperberg [1]はオウムもヒトの自然言語を用いてコミュニケーションする能力を備えていることを示した。Clayton [2]はカケスの貯食行動の解析から、カケスがエピソード様の記憶を持つと主張した。さらにEmery [3]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を示唆する結果を示した。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」を実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、収束する解を求めることは容易でない。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必要がある。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できる。本研究はそのような試み、システム神経生態学 (system neuro-ecology) の試論である。

II. 最適採餌理論

Charnov [4]は採餌行動 (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 (optimal patch use model) と呼

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Ⅲ、〒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

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、を繰り込んだものである[5]。

A 最適メニュー・モデル



B 最適パッチ利用・モデル

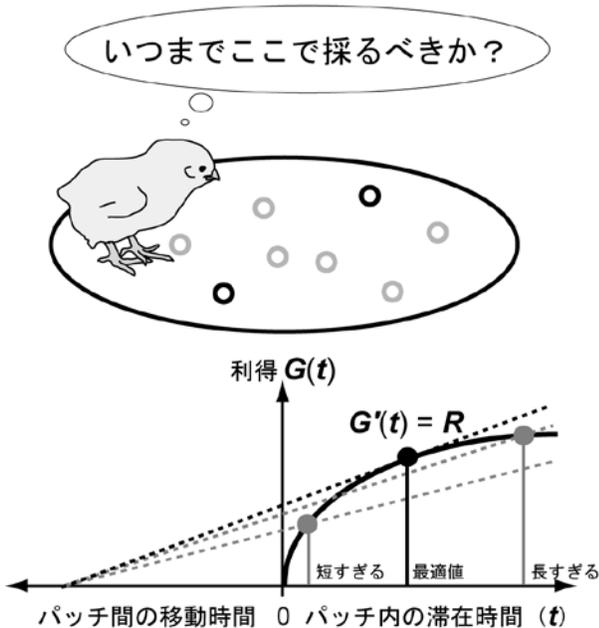


図1 餌メニューモデルとパッチ利用モデル

A 多種類の餌をランダムに探索する採餌者を考える。餌との遭遇はポアソンのである。ある餌に出会ったとき、これを採るべきか。採ると決めれば、その餌の処理に費やす時間を失う。もし採らないと決めれば、処理時間を新たな探索に振り向けることによって、より良い餌を得るかもしれない。

B 1種類の餌が空間的にパッチをなして不均一に分布する状況を考える。パッチとの遭遇はやはりポアソンのであるとする。パッチにたどりついて採餌を続けると、時間とともに資源が枯渇するため、即時利益率は逡減する。ある最適値を超えて滞在を続ければ、移動時間と滞在時間の和に対する利得、つまり長期利益率が劣化する。最適な行為者

は、利得の逡減率を微視的に検出して、離脱を決定すべきである。

現実の生態環境では、事情はさらに複雑である。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空間を移動し、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。たどりついた直後の採餌効率は極めて高い。しかし、採餌を続けるうちにパッチの餌密度は徐々に低下するから、即時利益率は逡減せざるを得ない。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、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）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) な認知過程は、進化的に保存されているだろうか。これが本研究を貫く問題意識である。

III. 選択理論

鳥は飛ぶために航空力学を学ぶ必要がない。同様に、最適採餌を実現するためには、生態学も経済学も学ぶ必要がない。行為者のもつ認知的な過程は、行為者を取り囲む世界について、正しくかつ完全な表象を備える必要はないのである。ここでは、行為者が真に備えるべき認知の、微視的過程に注目する。

最適採餌を実現する行為者は、常に二者択一の選択を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に近い場合、「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、数ヵ月後の利益を繰り込む行動をとる。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。ヒトにおいて「自己制御」は適応的な形質である、と見なされている。[6]

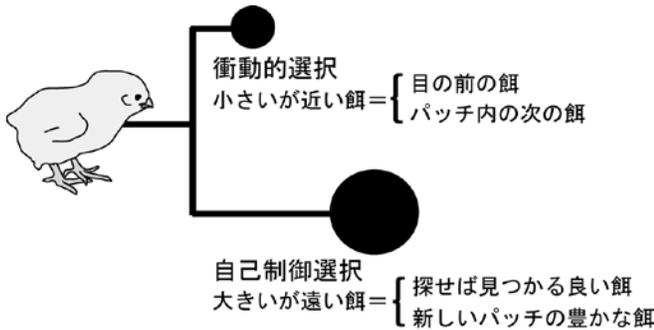


図2 二つの採餌モデルは異時間選択の枠組みで統一的理解することが可能である。

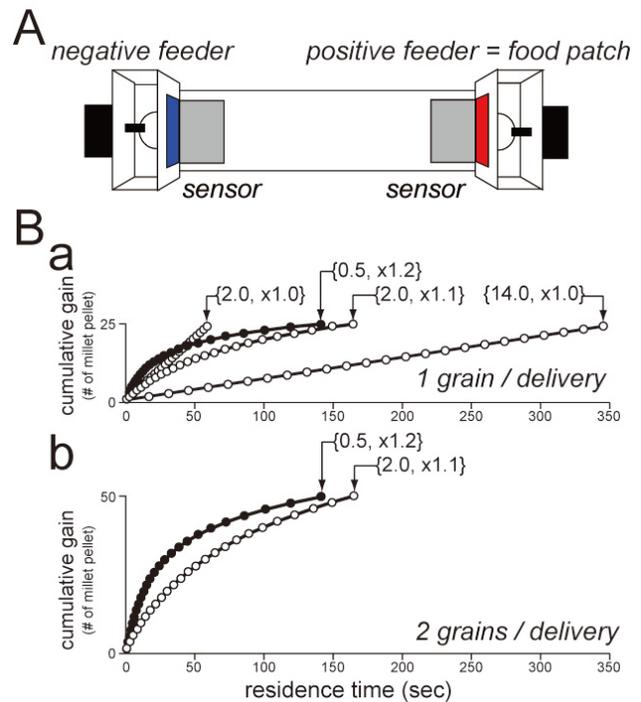
しかし、自然な環境下で採餌を続ける動物は強い衝動性を示し、数秒遅れて現れる餌の価値を強く割り引く。時間は選択を決定する重要な因子である。なぜだろうか？

自然環境における採餌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留まっていない。また、その餌を競合するほかの採餌者がいるような社会的要因を考えよう。目の前の餌は、ただちに横取りされてしまうかもしれない。これらの状況の下では、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積み重ねることによって、長期的な利益率を高め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。[7]

IV. 収益逡減・セロトニン・時間知覚・意思決定

今年度は、3つの課題に焦点を絞って検討を加えた。
 (1) 主観的価値を推定する統計学的方法の確立
 (2) 衝動性の発達と関連遺伝子群の網羅的探索
 (3) 収益逡減する餌場からの離脱決定の解析
 本稿では以下、(3)を中心に述べる。

図3のように収益が逡減する状況を実験的に再現した。滞在時間の分散は平均値のほぼ二乗に比例し、



指数分布に近似できることが分かった。これは離脱決定が基本的にポアソン過程であることを示唆しており、滞在時間の平均値が離脱確率の逆数として適

図3 実験に用いたI-迷路と給餌パターン

A ヒヨコがセンサを踏み込むと、右（赤）から給餌が始まる。粟は一回に1粒（あるいは2粒）ずつ給餌される。その間隔をBの様にと与えた。右の餌場から離脱して、左の餌場（餌は供給されない）に踏み込むと、右は閉鎖され給餌プログラムはリセットされる。ヒヨコは左右の餌場を繰り返し行き来するようになる。food patchを模した右の餌での滞在時間を計測した。

B 間隔の初期値（0.5秒または2.0秒）及びその増加率（公比1.1または1.2）を与えた。2粒ずつ給餌することで利益率は2倍になるが、間隔は変わらない。このようにして時間要因と報酬量要因を分離した。

切な指標であることを示唆する。

離脱の瞬間の状況をさらに詳細に検討した。最後に餌を得た時、その餌間隔は何秒だったか、これを逆向性時間知覚の指標とした。他方、もし離脱をすることなく留まっていたなら何秒後に次の粟粒が得られた筈だったか、これを前向性時間知覚の指標とした。その結果を図4に示す。

図4Aに示すように、1粒であれ2粒であれ、離脱に先立つ給餌間隔に差はなかった。予想に反し、餌量の有意な影響は認められない。他方、収益逡減がより急峻である場合（公比=1.2）、滞在時間は有意に

短かった (ANOVAによる検定の結果: 詳細略)。他方、

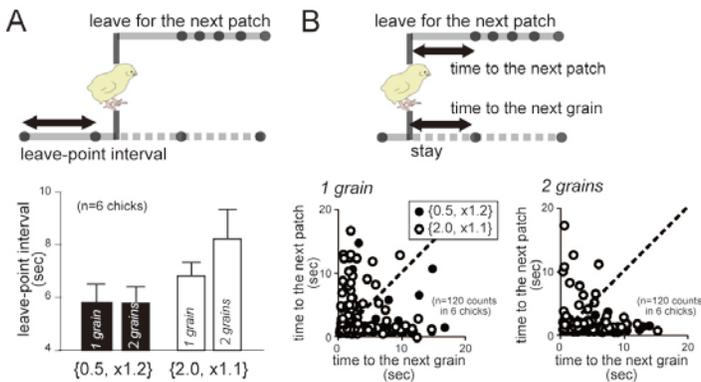


図4B)に示すように、直近の未来の餌までの時間は離脱決定と相関を示さなかった。明らかに、予期報酬の時間的近さに基づく決定ではない。

図4 離脱の瞬間の状況: 時間の逆行性知覚と前向性知覚 (説明は本文参照)

すなわち、図2に示した統一的理解は、少なくとも本実験条件におけるヒヨコの行動には当てはまらない。最適餌メニューモデル (図1A) が前向性時間知覚に依存する予期利潤率に基づく決定である (昨年度の報告参照) のに対して、最適パッチ利用モデル (図1B) は逆行性時間知覚に依存する決定である。

両者の分離は、さらにセロトニン (5-HT) 系の関与においても明確に示された。すでに昨年度報告したように、前向性時間知覚に基づく決定状況 (異時間選択) において、5-HTの取り込み阻害剤 (SSRI: selective serotonin reuptake inhibitor; 本研究ではfluvoxaine (以下fluと略) を用いた) の投与は、ヒヨコにおいても衝動性を抑制し、ヒヨコは長く待ってもより大きな餌を取るよう、その選択を変える。

実際、fluの全身投与は内側線条体 (採餌決定における予期報酬に基づく選択に関わる脳部位) におけるセロトニン濃度を上昇させた (図5参照)。その選択性に疑問符がつくものの、fluは確かにSSRI作用を持ち、5-HTを増強した。

図2の統一的理解が正しいならば、SSRIは自己制御選択を強め、よってより大きな移動投資による新しいパッチ探索へ、ヒヨコを誘うはずであった。実際には、逆にヒヨコは逡巡に耐え、古い餌場にとどまったのである。なお、両者はいずれも内側線条体を責任部位とする。[8,9]

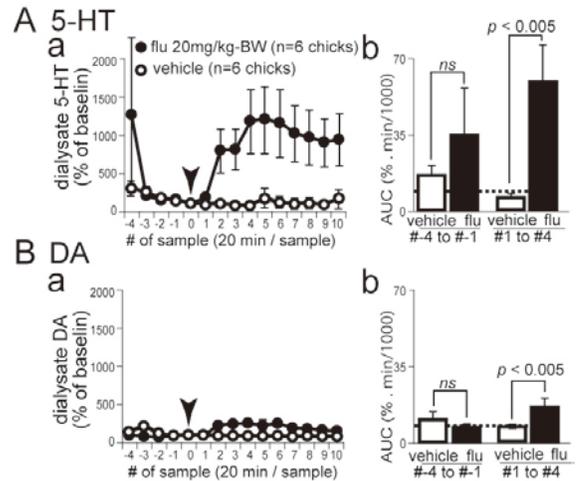


図5 in vivo microdialysisの結果
5-HT (A) と DA (B) いずれも fluにより上昇したが、5-HTがより顕著である。矢印は fluを投与した時点。

V. 結論

古典的採餌理論は、餌選択に関わる「最適餌メニューモデル」と「パッチ利用モデル」の二つのモデルを提案してきた。両者は形式上同一の意思決定を含み、異時間選択によって統一的に理解できるように思われた。しかし、収益逡巡に対する離脱決定とその行動薬理的性質は、この仮説を却下した。餌メニューモデルの認知的基盤は、直近の未来の時間 (予期: 前向性知覚) である。他方、パッチ利用モデルの認知的基盤は、直近の過去の時間 (間隔タイミング: 逆行性知覚) である。

引用文献

- [1] Pepperberg, I.M. The Alex Studies. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1999.
- [2] Clayton, N. & Dickinson, A. Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, 395, 272-274, 1998.
- [3] Emery, H.J. & Clayton, N. Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays. *Nature*, 414, 443-446, 2001.
- [4] Charnov, E.L. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9, 129-136, 1976.
- [5] Stephens, D.W. & Krebs, J.R. Foraging Theory. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1986.
- [6] Mazur, J.E. Learning and memory (5th ed.). Prentice Hall, 2002.
- [7] Matsushima, T. *et al.* Neuro-economics in chicks: foraging choices based on delay, cost and risk. *Brain Research Bulletin*, 76: 245-252, 2008.
- [8] Izawa, E.-I. *et al.* 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.
- [9] Ichikawa, Y. *et al.* Excitotoxic lesions of the medial striatum delay extinction of a reinforcement color discrimination operant task in domestic chicks; a functional role of reward anticipation. *Cognitive Brain Research*, 22: 76-83, 2004.

接触タイミング予測における視覚と触覚の関係

小池 康晴
東京工業大学 精密工学研究所

Abstract—接触タイミングの予測機構を解明するために、現実では起こらない視覚と触覚のタイミングがずれている環境での適応過程を実験的に調べた。視覚刺激は同じで、接触するタイミングを -60 msec, あるいは 60 msec ずらして提示し、繰り返し試行を行った。その結果、被験者はほとんどタイミングのずれに気がつかずに 60 回程度の繰り返しにより接触タイミングの予測時間が触覚のタイミングに変化していった。このことを調べるために、視覚刺激は一定のまま様々な触覚タイミングで、接触時に視覚が速いか触覚が速いかを選択する課題を行った。この結果、 ± 60 msec でおおよそ 7 割程度時間のずれに気がついていることが分かった。

I. はじめに

人は生まれながらに地球上の環境に適応しているわけではなく、日々の学習により環境に適応していく。特に視覚により自分の周りの環境を認識し、その色、形、あるいは手触りといった外的な特徴だけでなく、その重さや柔らかさといった物理的な特性も学習していく。この能力は視覚だけにより獲得されるのではなく、手で物を触れたり、操作することで初めて分かる情報もあるため、触覚など他の感覚も必要となり、それらの複数の情報が統合されて物体の認識が行われる。このとき物体を操作するためには脳は腕を制御するための運動指令を生成する必要がある。さらに、その指令に従って動作を行ったとき、その結果がどのような物かも推定していると言われている [10]。このことから、感覚による物体の認識だけではなく、操作による認識も考慮に入れた場合、視覚、触覚の感覚を統合するだけでなく、運動指令も含めて議論する必要がある。

これまで、視覚による物体の認識という課題において、形状の認識と運動の生成は脳の中では別のパスで情報が処理されていることが知られている [7]。スリットの傾きを口頭で答えることが出来なくても、そのスリットに物体を挿入することが可能であることからこれらの別々のパスの役割が議論されていた。また、動いているときに手を伸ばして物体を取る課題においては、環境の動きに合わせて運動指令が変化し、手の軌道が曲がることを見いだされた [8]。しかしながら、この適応は追従性眼球運動と似た性質を持ち、約 100 ms で反応が現れることから、反射に近い活動であると考えられている。また、視覚の座標変換については、マウスのカーソルを追従するタスクや、ドットパターンが移動するタスクなどが行われている [5], [4]。これらは視覚座標系で変換を加えており、運動系は変換が行われていない。

一方、視覚ではなく、触覚への刺激を用いた形状知覚の実験では、腹側視覚路と背側視覚路の相互作用の検討を行っている [2]。また、力場への適応課題は、同一のターゲットに対して力場を適応した条件とそうでない条件で比

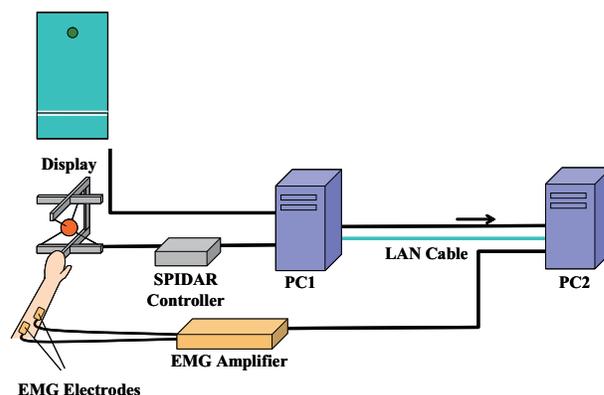


Fig. 1. 実験装置

較するため、視覚は同一で異なる運動指令を出す必要がある [9]。しかしながら、視覚からは力場の状態が認識できないため、腕の軌道の誤差を修正するという方策により、試行錯誤により学習する必要がある。

視覚と触覚の関係を見るときに座標変換や力の変換以外にも、それらの感覚の時間差に注目した研究も行われている。視覚信号は常に遅れて脳に到達するため、今見ている物は過去の情報となる [1]。しかし、様々な感覚の時間遅れが異なるため、同時だと判断するためにはずれを無視して同時だと判断する仕組みが必要となる [3]。このように、視覚と聴覚の時間差や、視覚と触覚の制御や座標変換についてはよく調べられているが、視覚と触覚の時間タイミングがずれているときにどのように運動が変化するかについてこれまで調べられていなかった。本研究では、視覚と触覚の時間的同時性について、現実には起こらない環境への適応過程により調べた結果について述べる。

II. 実験方法

A. VR 環境の提示

図 1 のような環境で実験を行った。また、図 1 は実験に用いた装置の概略である。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 [6]。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。その糸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

レイには、ボール、手の基準位置を示す基準線、現在の手の位置を示すカーソルが表示される。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。以上のVR環境提示のためのシステムは1台のPC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、アナログ入出力PCカード(ADA16-32/2(CB)F, CONTEC社)を介して計測用PCに送られる。被験者は、いすに座り、肘を机の上に置き、手首を支持台の上に置いてSPIDARのグリップを握る。力は下向きにのみ提示されるので、手の運動は手首の屈曲/伸展のみとなる。ボールを受け取ろうとする時に発生する筋肉の活動を筋電計測装置(Bagnoli 16-ch, Delsys社)を用いて筋電を2kHzで計測した。手首の屈曲を計測するために、電極を長掌筋上の皮膚に貼り付けた。

手先の位置の変化はSPIDARを用いて計測した。計測値はアナログ入出力PCカードを介して計測用PCに送られる。

ボールの受け取りには、ボールが衝突する前に手首を上方に動かす方法と、屈筋と伸筋に力をこめ手首のステイフネスを高めることでボールの衝突に備える方法がある。後者の場合、手先位置の変化から正確な運動開始時刻を知ることができない。そこで筋電計測装置(Bagnoli 16-ch, Delsys社)を用いて筋電を2kHzで計測した。

手先位置と筋電、そして前節で述べたタイミングを知らせる信号は計測用PCに送られ同時に記録される。これによって、VR環境の状態と手先位置、筋電の時間的対応関係を正確に計測することができる。

B. キャッチングタスク

本実験では、視覚刺激として画面上のボールの軌跡、触覚刺激としてボールが手に接触したときの力をSPIDARを用いて提示する。このとき、視覚情報と触覚情報のタイミングをずらすことで、新奇な環境を作り出した。

被験者は手首を台座に乗せ、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2本の基準線に挟まれる位置にセットされ、ボールが規定の高さに表示される。この時被験者の注意を促すため、予告音を提示する。

その後、ランダムに決まる2.5~3.5秒の時間が経過すると、ボールが初速度0 m/s、加速度9.8 m/s²(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、それと時間差をつけて約500gの力が被験者に提示される。その後1.0秒間力が提示され続け、力覚提示終了後に次のキャッチングタスクに移る。

被験者は、各試行の後に、衝突したのは力覚が先か、視覚が先かを2者択一で回答してもらった。

III. 結果

A. 実験1

実験1では、以下の二つの条件で実験を行った。視覚刺激は9.8 m/s²でボールの軌跡を提示し、力のタイミングは、別の加速度のタイミングで提示する(青丸)。逆に、力のタイミングは9.8 m/s²で提示し、ボールの軌跡は、別の

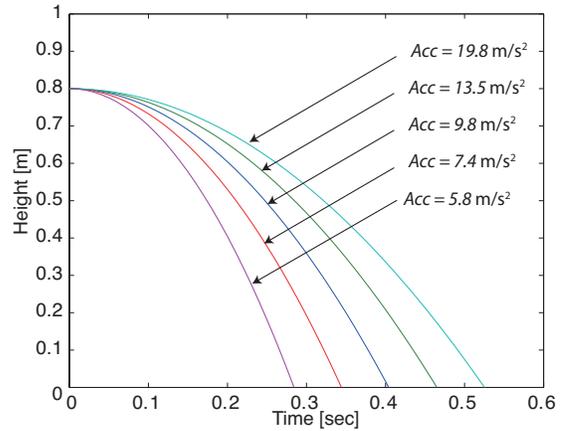


Fig. 2. Ball trajectories for different acc conditions.

加速度のタイミングで提示する(赤丸)。この被験者の場合は、確率が0.5になるときの時間差が0ではなく30 ms程度ずれていた。また、視覚刺激を変更した場合は、学習を行っていないため、ほぼ9.8 m/s²のタイミングでボールを受け取ろうとする。このため、傾きが小さくなり、学習も難しくなったと思われる。

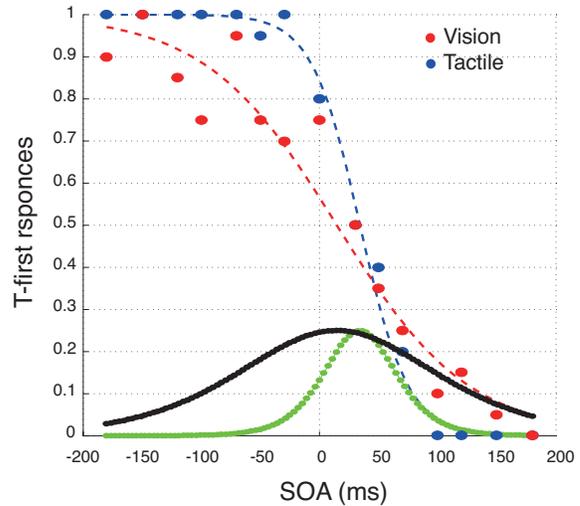


Fig. 4. Psychometric functions for visuotactile pairing

図3に結果を示す。各被験者毎に傾向は異なるが、ほぼ全ての被験者は、視覚と触覚が同時に提示されたときに同時だと感じていることが分かる。また、提示の時間差が50 ms以上であれば、ほぼ7割から8割程度どちらが先かが分かっていることになる。このことから、60 msの時間差を与え、それぞれの試行では時間差があることにほとんど気がつかないにもかかわらず、時間差に応じてボールキャッチングのタイミングを適応させることが出来たのだと考えられる。

B. 実験2

実験2では、時間差を付けた状態に充分学習して慣れた後に実験1と同じプロトコルで、同時性の判断を行ってもらった。図5に適応後の同時性の判断の結果を示す(赤

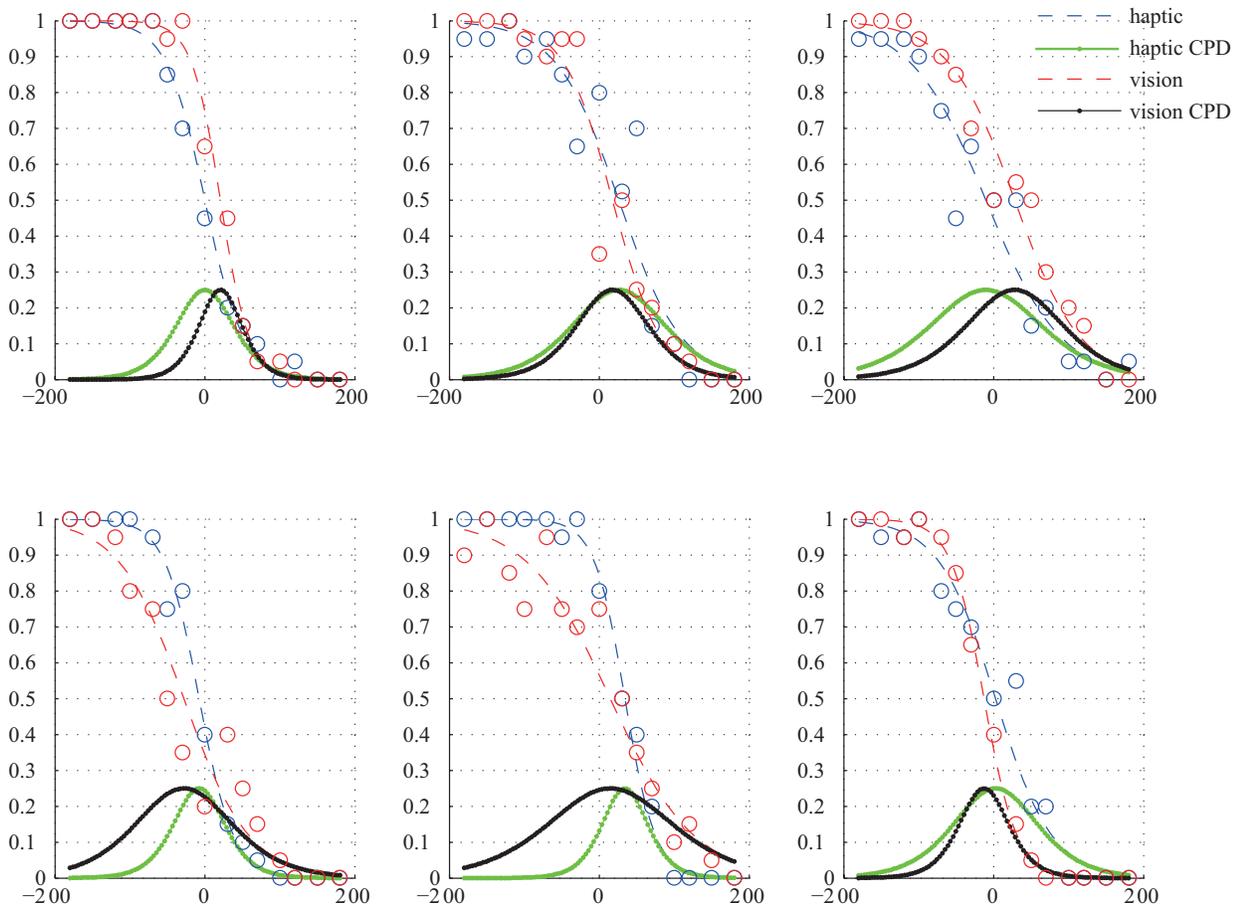


Fig. 3. Psychometric functions for visuotactile pairing for all subject

丸). その結果, 十分した後は, 加速度と力の発生タイミングも同じ時間差程度ずれた物になった.

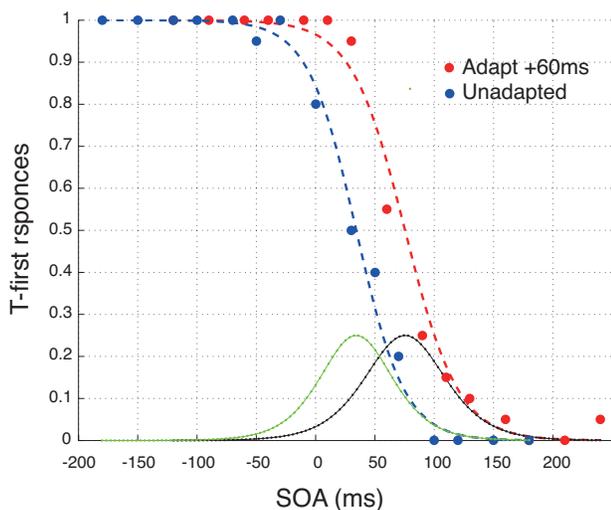


Fig. 5. Psychometric functions after adaptation

IV. まとめ

本報告では, 視覚と触覚の時間差を被験者が認識しているかどうかについてボールキャッチングと同じ環境を用いて調べた結果について述べた. 実験では, 視覚と触覚が一致しない状態において, 視覚と触覚のどちらが早く起こったかを回答してもらうことで, 二つの感覚の同時性について調べた. その結果, 視覚が一定で触覚が変化するとき, 触覚が一定で視覚が変化するときでは, 同時性の判断の感度が異なる傾向があることを見いだした. 多くの被験者は, 視覚よりも触覚のほうが感度が高く, 時間差が小さくてもそのずれを知覚している傾向があった. これは, 今回のタスクがボールを受け取るために力を入れるタイミングが視覚よりも重要であったことが影響している可能性があるが, 詳細については今後検討していきたい.

V. MRI COMPATIBLE ハプティックデバイス

同時性を調べる実験は, 視覚と触覚刺激を提示して実験を行う必要がある. また, 単なる触覚刺激ではなく, 物体が衝突した感覚を生じさせる必要がある. しかし, fMRIの中では普通のモータは磁気の関係から使用できない. そこで, 超音波モータを用いたハプティックデバイスを開発した. このデバイスは筋肉の活動から推定した関節の釣合位置と関節のスティフネスを指令として制御される.

関節周りの筋肉を図6の様に仮定し, 筋肉を筋電信号により変化するバネとして取り扱う. このとき, 計測した信

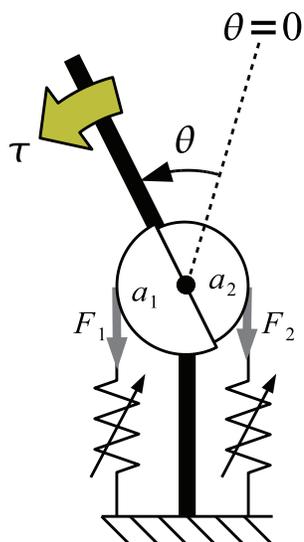


Fig. 6. Wrist model

号から関節の角度が釣り合うように各筋肉のパラメータを推定することで、精度良く関節の角度を推定することが出来るようになる。さらに、同じ筋肉のパラメータを用いて関節のステイフネスも推定することで、同じ姿勢であっても異なるインピーダンスで制御が可能となる。



Fig. 7. Haptic Device

図7に実際のデバイスを示す。関節の軸に超音波モータが取り付けられており、ダイレクトに関節を制御する。関節角度の推定値が遅れなくほぼ正確であるため、実際に手に装着しても違和感なく動かすことが出来る。また、力も同時に与えることも出来るため、無拘束で物体の接触時だけ力を出すことが可能である。

図8に平衡位置とトルクの推定値を示す。このように2箇所筋電信号だけからトルクと関節位置を同時に精度良

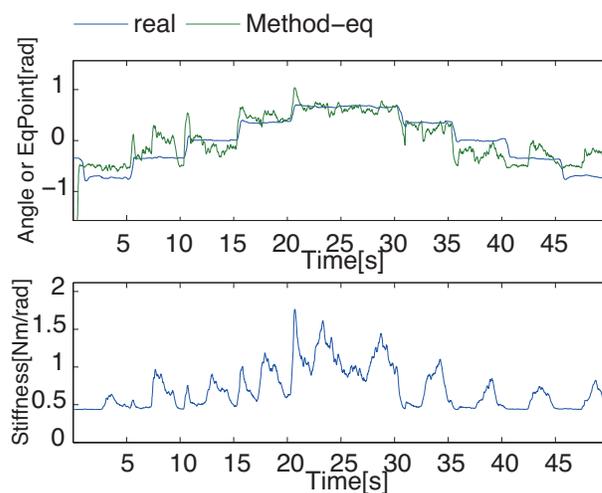


Fig. 8. Estimation result

く推定することが出来た。

REFERENCES

- [1] W. Bair, J.R. Cavanaugh, M.A. Smith, and J.A. Movshon. The timing of response onset and offset in macaque visual neurons. *J Neurosci*, 22(8):3189–205, 2002.
- [2] K. Fiehler, M. Burke, A. Engel, S. Bien, and F. Rösler. Kinesthetic working memory and action control within the dorsal stream. *Cereb Cortex*, 18(2):243–53, 2008.
- [3] W. Fujisaki, S. Shimojo, M. Kashino, and S. Nishida. Recalibration of audiovisual simultaneity. *Nat Neurosci*, 7(7):773–8, 2004.
- [4] Z. Ghahramani, D.M. Wolpert, and M.I. Jordan. Generalization to local remappings of the visuomotor coordinate transformation. *J Neurosci*, 16(21):7085–96, 1996.
- [5] H. Imamizu, S. Miyauchi, T. Tamada, Y. Sasaki, R. Takino, B. Pütz, T. Yoshioka, and M. Kawato. Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool. *Nature*, 403(6766):192–5, 2000.
- [6] Masahiro Ishii and Makoto Sato. A 3d spatial interface device using tensed strings. *Presence*, 3:81–86, 1994.
- [7] A.D. Milner and M.A. Goodale. Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia*, 46(3):774–85, 2008.
- [8] N. Saijo, I. Murakami, S. Nishida, and H. Gomi. Large-field visual motion directly induces an involuntary rapid manual following response. *J Neurosci*, 25(20):4941–51, 2005.
- [9] R. Shadmehr, F.A. Mussa-Ivaldi, and E. Bizzi. Postural force fields of the human arm and their role in generating multijoint movements. *J Neurosci*, 13(1):45–62, 1993.
- [10] Miall Wolpert. Forward models for physiological motor control. *Neural Netw*, 9(8):1265–1279, 1996.

刺激特徴と探索条件に依存的、非依存的な刺激選択過程を示すサル後頭頂葉ニューロン活動

小川 正

要旨 一視覚探索において目標となる物体を見つけ出すためには、個々の物体がもつ刺激特徴と目標刺激を選ぶための行動課題情報が重要となる。しかしながら、目標となる物体が同定され、その位置に対して視線位置を向ける段階においては、目標となる物体がどんな刺激特徴を有するかよりも、その物体がどこに位置するかの方がより重要な情報になると考えられる。このように視覚選択においては、重要となる情報が視覚選択処理の進行とともに本質的に変化する:すなわち 'nonspatial, feature-based target selection' から 'spatial-based target selection' へ移行すると考えられる。この変換過程で機能する神経メカニズムを明らかにするため、視覚探索課題を遂行中のサル後頭頂葉からニューロン活動を記録し、ニューロン活動が物体の刺激特徴と目標刺激を選択するための探索条件にどのように依存するかを調べた。その結果、一部の後頭頂葉ニューロン群では、目標刺激が特定の刺激特徴をもち、かつ特定の探索条件で探されているときのみ、目標刺激の位置を反映するニューロン活動を示した。一方、別のニューロン群は、そのような刺激特徴や探索条件に対する依存性は示さず、いつでも目標刺激の位置を反映するニューロン活動を示した。これらの結果は、後頭頂葉における神経情報処理が、nonspatial target selection から spatial-based target selection への変換が実行されている階層に位置し、その変換過程に関与していることを示唆する [25]。

I. はじめに

複数の物体が存在する視覚的環境から意図する物体を見つけ出す視覚探索において、目標となる物体を見つけ出すためには、視野内に存在する個々の物体の特徴情報と、目標となる物体を特定するための行動課題情報が重要となる。しかしながら、目標となる物体が特定され、その物体が存在する位置に対して視線位置を移動させる時点においては、その物体がどんな刺激特徴を有するかよりも、その物体がどこに位置するかの方がより重要な情報になると思われる。このように視覚選択処理の前半と後半過程では、必要不可欠な情報が質的に変化すると考えられる(すなわち 'nonspatial, feature-based target selection' から 'spatial-based target selection' へ移行する)。

先行研究による神経生理学的知見は、このような情報の変換過程が行われる脳部位として後頭頂葉(the posterior parietal cortex, PPC)の重要性を示唆している。後頭頂葉は、視覚一運動野であり[1]-[3]、視覚選択[6], [9], [21], [23]、空

間性注意(spatial-based attention)・期待 [5], [7], [8] [10]、及びサッカード眼球運動の準備[20]に関連したニューロン活動が報告されている。一方、後頭頂葉には色や形などの刺激特徴を表現するニューロン活動も報告され、視覚野としての特性も有していることが知られている [11], [15], [18], [19], [22]。このように後頭頂葉は、nonspatial target selection から spatial-based target selection への変換を実行するための脳部位として最も適した処理段階に位置している。

本研究では、後頭頂葉がこのような変換過程において果たす役割を明らかにするため、サルに視覚探索課題を遂行させ、そのときのニューロン活動が、呈示された物体の刺激特徴と目標刺激を探するための探索条件にどのように依存するかを調べた。

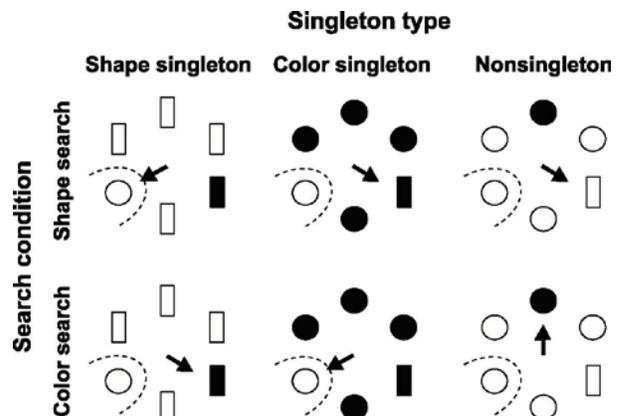


Fig. 1. Stimulus conditions for the experiment. Two singleton stimuli, one unique in the color dimension, the other in the shape dimension, were presented simultaneously with four additional identical stimuli. Open and filled symbols correspond to cyan and yellow, respectively. Monkeys had to make a saccade (arrows) to one of the singleton stimuli, depending upon the instructed target-defining dimension. In the shape search (upper row), the shape singleton was the target and the color singleton was the distractor. In the color search (bottom row), the shape singleton was the distractor and the color singleton was the target. The nonsingleton stimulus never became the target (nontarget). Examination of the two search conditions was conducted in separate blocks. The ongoing target-defining dimension was signaled by the color of the fixation spot.

II. 実験方法

本研究では、仮想円周上に6個の刺激要素から成る刺激アレイを呈示し、その中から目標となる刺激を探る視覚探索課題をサルに訓練する(多次元視覚探索課題、図1)。各刺激アレイは、形も色も同一である4つの背景刺激

小川 正, 京都大学大学院医学研究科 認知行動脳科学, 606-8501 京都市左京区吉田近衛町, (電話: 075-753-4678, 電子メール: togawa@brain.med.kyoto-u.ac.jp).

原論文は *Journal of Neurophysiology* 誌に、2008年7月28日投稿、12月4日採択された。本研究の実施にあたり、科学研究費 特定領域研究「移動知」より部分的な援助を受けた。

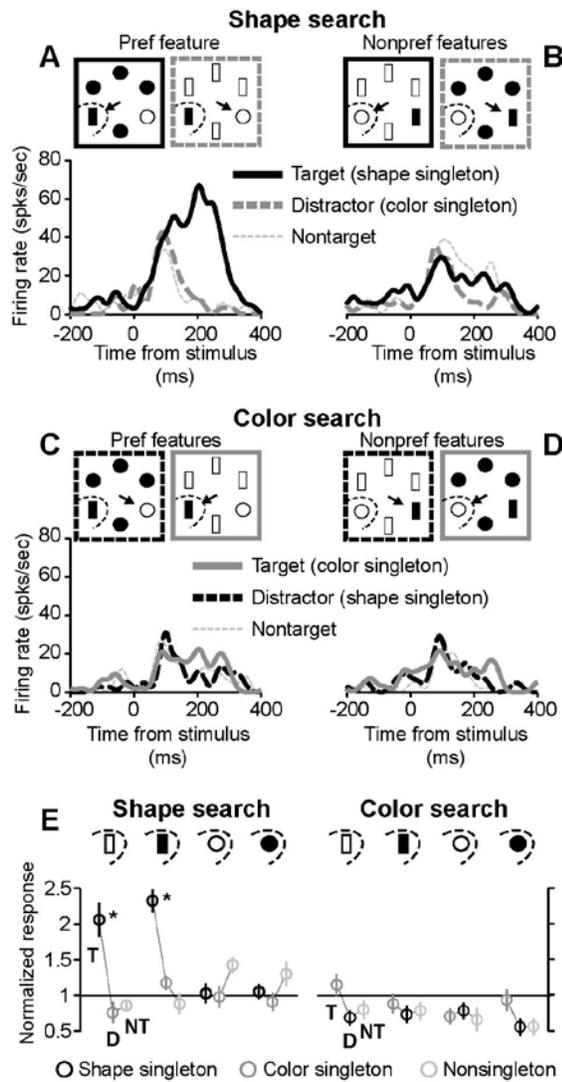


Fig. 2. A parietal neuron showing dependence on stimulus features and the target-defining dimension

(A-D) Spike density functions during the multidimensional visual search task. Thick black and gray lines indicate the responses to the shape and color singleton stimuli appearing in the receptive field. Dotted thin gray lines indicate the responses to a nontarget (nonsingleton) stimulus. Solid and dashed lines respectively indicate that the stimulus in the receptive field was the target or distractor. The responses are temporally aligned at the onset of the stimulus array. (E) Normalized mean responses (with SE) of the same neuron for the entire set of 24 trial conditions, which were calculated by dividing the responses to the 24 different stimulus conditions by their average. Upper insets indicate the stimulus features in the receptive field in the shape search (left) and the color search (right). In each set, three connected circles respectively indicate from left to right that the stimulus in the receptive field was the target (T), distractor (D) or nontarget (NT). Asterisks indicate significant difference from the two other responses in each set (Mann-Whitney U test, $p < 0.01$).

(nonsingleton)、形次元で背景刺激と異なる1つの刺激 (shape singleton)、及び色次元で背景刺激と異なる1つの刺激 (color singleton) から構成される。各刺激要素の形は縦棒か円形であり、色は水色か黄色である。視覚探索課題では、形もしくは色次元で周囲刺激と異なる刺激が目標刺

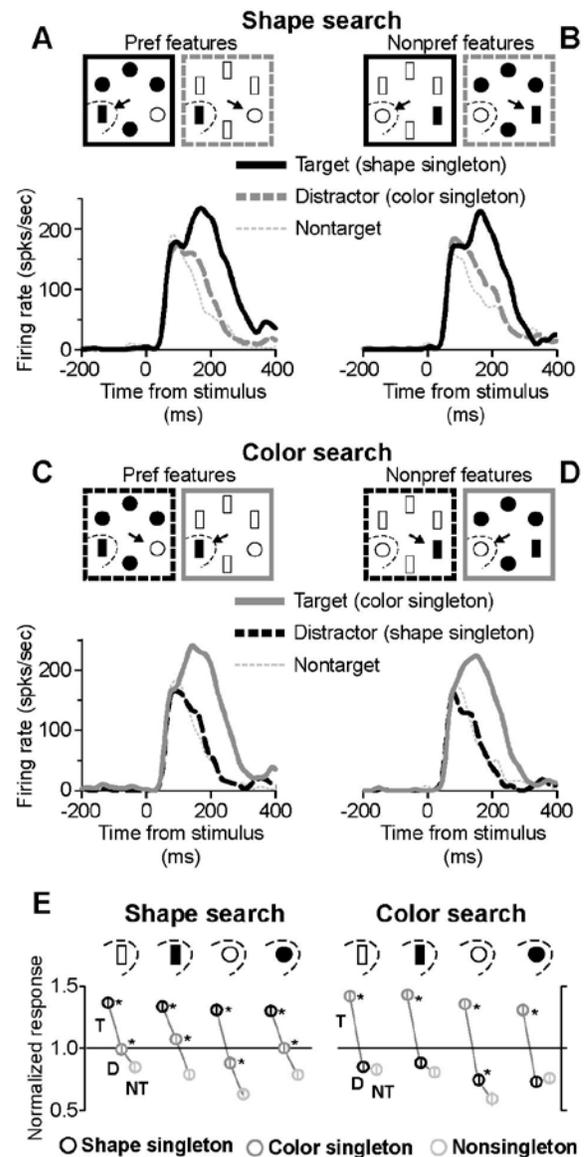


Fig. 3. A parietal neuron showing no dependence on stimulus features or the target-defining dimension

The activity of this neuron always exhibited significant discrimination of the target from the other stimuli, irrespective of the stimulus features and target-defining dimension. Conventions are the same as in Fig. 2.

激となり、どちらの刺激が目標となるかは刺激アレイが呈示される前の注視期間中に呈示される注視点の色で教示される(形次元探索、赤色注視点;色次元探索、青色注視点)。形次元探索のときは、形次元で異なる刺激 (shape singleton) が目標刺激、色次元で異なる刺激 (color singleton) は妨害刺激となる(図1上段)。色次元探索のときはそれら2つの刺激の役割は入れ替わる(図1下段)。

III. 実験結果

単一ニューロン活動による目標刺激の選択過程

多くの後頭頂葉ニューロンは、サルが受容野に呈示され

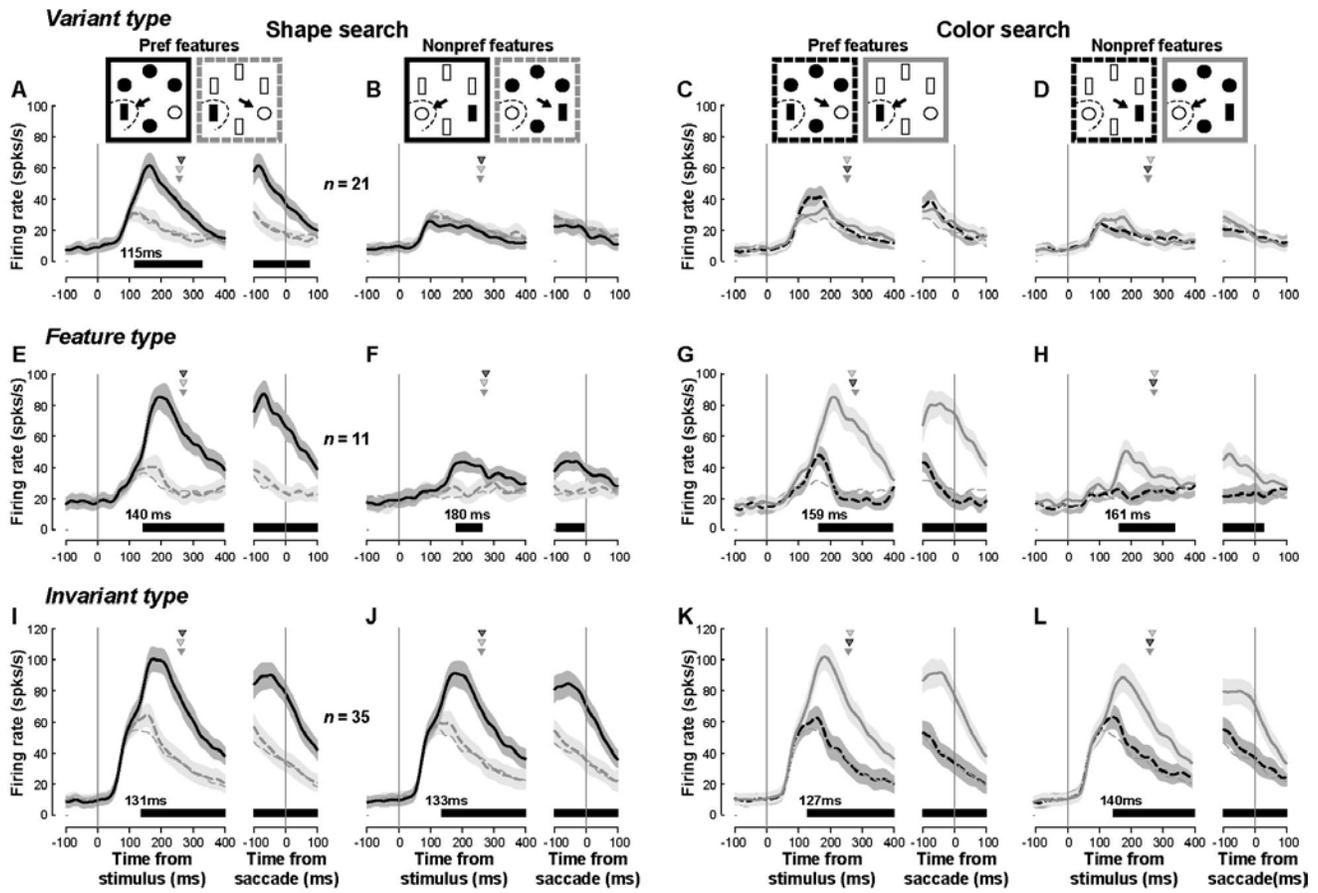


Fig. 4. Time course of the population responses
 Average population responses of the variant type neurons ($n = 21$) in the shape search (A, B) and the color search (C, D). For clarity, only neurons that preferred the shape dimension are shown. The stimulus shown in the receptive field had either the preferred (A, C) or nonpreferred (B, D) stimulus features. Traces in each panel are aligned at the time of array presentation (left panel) or saccade initiation (right panel). Thick solid, thick dashed and thin dotted lines indicate the population responses to the target, distractor and nontarget stimuli, respectively. Black, light gray and dark gray lines respectively correspond to the responses to a shape, color and non singleton stimuli. Shaded areas indicate 1 SE. Three triangles respectively denote mean saccade reaction times when a shape, color, or non singleton stimulus was presented within the receptive field. Horizontal black lines below the spike density functions indicate the period during which the target was significantly discriminated from the distractor and nontarget stimuli (permutation test, $p < 0.01$). The number above this horizontal line indicates the first time after the stimulus onset that target discrimination became significant and continued for at least 50 ms. (E-H) Time course of the population responses of the feature type neurons ($n = 11$) are shown in the same format as in A-D. (I-L) Time course of the population responses of the invariant type neurons ($n = 35$).

た目標刺激に向かってサッカド眼球運動を行うときにニューロン活動を増大させた。しかしながら、一部の後頭頂葉ニューロンでは、そのようなニューロン活動の増大が刺激特徴と探索条件に強く依存にした。図2では、そのようなニューロンの代表例を示す。ニューロン活動は、形探索条件において受容野に黄色・棒状刺激が呈示されたときに最大となった(図2A、太い黒色線)。このような条件化では、目標刺激に対するニューロン活動の大きさは妨害刺激や背景刺激に対する活動よりも有意に大きかった(Mann-Whitney U test, $p < 0.001$)。一方、目標刺激が黄色・棒状刺激から水色・円形刺激に変化した場合(図2B、太い黒色線)、探索条件が形探索条件から色探索条件に変化した場合(図2C、太い灰色線)、及び刺激特徴と探索条件の両方が変化した場合(図2D、太い灰色線)、ニューロン活動の強度は著しく減衰し、妨害刺激や背景刺激に対するニューロン活動と有意差

が生じなかった(Mann-Whitney U test, $p > 0.05$)。このように、このニューロンにおける発火活動では、目標刺激に対する活動増強が特定の刺激特徴と探索条件の組み合わせたときのみ特異的に生じている。別の代表的なニューロン例を図3に示す。このニューロンでは、目標刺激に対する応答が刺激特徴や探索条件に依存しなかった。ニューロン活動は、色探索条件において受容野に黄色・棒状刺激が呈示されたときに最大となり(図3C、太い灰色線)、妨害刺激や背景刺激に対するニューロン活動よりも有意に大きくなった(Mann-Whitney U test, $p < 0.01$)。目標刺激が水色・円形刺激に変化した場合(図3D、太い灰色線)、探索条件が形探索条件に変化した場合(図3A、黒色線)、及び刺激特徴と探索条件の両方が変化した場合でも(図3B、黒色線)、ニューロン活動の強度はほとんど変化せず、最大応答の場合と有意差はなかった

(Mann-Whitney U test, $p > 0.1$)。

ポピュレーションニューロン活動による目標刺激の選択過程と時間特性

図4A-Dに、目標刺激の選択過程が刺激特徴と探索条件に依存した“variant type ニューロン”(n = 21)のポピュレーション応答を示す。受容野内の目標刺激が最適な刺激特徴(形、色)をもち、かつ目標刺激が最適な探索条件で探索されているとき、ニューロン活動は妨害刺激や背景刺激が呈示された場合より活動強度が増大した(図4A)。しかしながら、目標刺激が非最適な刺激特徴をもつ場合や図4B)、探索条件が非最適である場合は(図4C, D)、明確なニューロン活動の増大は生じなかった(permutation test, $p > 0.01$)。

図4E-Hに、目標刺激の選択過程が刺激特徴に依存した“feature type ニューロン”(n = 11)のポピュレーション応答を示す。受容野内の目標刺激が最適な刺激特徴をもつ場合、ニューロン活動は増大したが(図4E, G)、目標刺激の特徴が非最適なものに変化したとき(図4F, H)、ニューロン活動は大幅に減弱した。

図4I-Lに、目標刺激の選択過程が刺激特徴や探索条件に依存しない“invariant type ニューロン”(n = 35)のポピュレーション応答を示す。受容野に目標刺激が呈示された場合はニューロン活動が増大し、刺激呈示後130-140 ms で目標刺激とそれ以外の刺激に対する活動強度に有意な差異が生じサッカードが開始されるまで維持された(permutation test, $p < 0.01$)。

IV. 考察

後頭頂葉のニューロン活動による目標刺激の位置表現には多様なバリエーションがあることが示された。ニューロン活動による目標刺激の表現には、刺激特徴や探索条件に依存した目標刺激の位置表現(NONSPATIAL TARGET SELECTION)とそれらに依存しない表現(SPATIAL TARGET SELECTION)が混在していた。前者の表現は視覚野のニューロンで典型的に見られる活動様式であり、後者は前頭眼野(THE FRONTAL EYE FIELD)や上丘(SUPERIOR COLLICULUS)などの視覚-運動野で典型的に見られる活動様式であることから、後頭頂葉における神経処理過程は、NONSPATIAL TARGET SELECTION から SPATIAL-BASED TARGET SELECTION への移行段階として機能していることを示唆する。

参考文献

[1] Andersen RA, Asanuma C, Essick G, and Siegel RM. Corticocortical connections of anatomically and physiologically defined subdivisions within the inferior parietal lobule. *J Comp Neurol* 296: 65-113, 1990.
[2] Barash S, Bracewell RM, Fogassi L, Gnadt JW, and Andersen RA. Saccade-related activity in the lateral intraparietal area. I. Temporal properties; comparison with area 7a. *J Neurophysiol* 66: 1095-1108, 1991a.

[3] Barash S, Bracewell RM, Fogassi L, Gnadt JW, and Andersen RA. Saccade-related activity in the lateral intraparietal area. II. Spatial properties. *J Neurophysiol* 66: 1109-1124, 1991b.
[4] Bichot NP, Rossi AF, and Desimone R. Parallel and serial neural mechanisms for visual search in macaque area V4. *Science* 308: 529-534, 2005.
[5] Bisley JW and Goldberg ME. Neuronal activity in the lateral intraparietal area and spatial attention. *Science* 299: 81-86, 2003.
[6] Buschman TJ and Miller EK. Top-down versus bottom-up control of attention in the prefrontal and posterior parietal cortices. *Science* 315: 1860-1862, 2007.
[7] Bushnell MC, Goldberg ME, and Robinson DL. Behavioral enhancement of visual responses in monkey cerebral cortex. I. Modulation in posterior parietal cortex related to selective visual attention. *J Neurophysiol* 46: 755-772, 1981.
[8] Colby CL, Duhamel JR, and Goldberg ME. Visual, presaccadic, and cognitive activation of single neurons in monkey lateral intraparietal area. *J Neurophysiol* 76: 2841-2852, 1996.
[9] Constantinidis C and Steinmetz MA. Neuronal responses in area 7a to multiple-stimulus displays: I. neurons encode the location of the salient stimulus. *Cereb Cortex* 11: 581-591, 2001.
[10] Duhamel JR, Colby CL, and Goldberg ME. The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science* 255: 90-92, 1992.
[11] Durand JB, Nelissen K, Joly O, Wardak C, Todd JT, Norman JF, Janssen P, Vanduffel W, and Orban GA. Anterior regions of monkey parietal cortex process visual 3D shape. *Neuron* 55: 493-505, 2007.
[12] Hamker FH. A dynamic model of how feature cues guide spatial attention. *Vision Res* 44: 501-521, 2004.
[13] Itti L and Koch C. A saliency-based search mechanism for overt and covert shifts of visual attention. *Vision Res* 40: 1489-1506, 2000.
[14] Koch C and Ullman S. Shifts in selective visual attention: towards the underlying neural circuitry. *Hum Neurobiol* 4: 219-227, 1985.
[15] Konen CS and Kastner S. Two hierarchically organized neural systems for object information in human visual cortex. *Nat Neurosci* 11: 224-231, 2008.
[16] Ogawa T and Komatsu H. Neuronal dynamics of bottom-up and top-down processes in area V4 of macaque monkeys performing a visual search. *Exp Brain Res* 173: 1-13, 2006.
[17] Ogawa T and Komatsu H. Target selection in area V4 during a multidimensional visual search task. *J Neurosci* 24: 6371-6382, 2004.
[18] Sereno AB and Amador SC. Attention and memory-related responses of neurons in the lateral intraparietal area during spatial and shape-delayed match-to-sample tasks. *J Neurophysiol* 95: 1078-1098, 2006.
[19] Sereno AB and Maunsell JH. Shape selectivity in primate lateral intraparietal cortex. *Nature* 395: 500-503, 1998.
[20] Snyder LH, Batista AP, and Andersen RA. Coding of intention in the posterior parietal cortex. *Nature* 386: 167-170, 1997.
[21] Thomas NW and Pare M. Temporal processing of saccade targets in parietal cortex area LIP during visual search. *J Neurophysiol* 97: 942-947, 2007.
[22] Toth LJ and Assad JA. Dynamic coding of behaviourally relevant stimuli in parietal cortex. *Nature* 415: 165-168, 2002.
[23] Wardak C, Olivier E, and Duhamel JR. Saccadic target selection deficits after lateral intraparietal area inactivation in monkeys. *J Neurosci* 22: 9877-9884, 2002.
[24] Wolfe JM. Guided search 2.0: A revised model of visual search. *Psychonomic Bulletin & Review* 1: 202-238, 1994.
[25] Ogawa T and Komatsu H. Condition-dependent and condition-independent target selection in the macaque posterior parietal cortex. *J Neurophysiol* 101: 721-736, 2009

相互追従実験によるヒトヒト間協調的適応の最適化の研究

沢田康次（東北工大）、林叔克（東北工大）

sawada@tohotech.ac.jp

1. コミュニケーションの成立条件

言語によるコミュニケーションは人間社会、人間文化の根幹をなすものである。一方、非言語コミュニケーションは人間以外の動物の間でも広く行われていて、その情報量は言語コミュニケーションより多いといわれている。非言語コミュニケーションの中でも一番単純なものは相互運動によるコミュニケーションである。このコミュニケーションの初期的実験を図1と図2に示す。

図1は **reactive tracking**, すなわちお互いに相手を示すカーソルに出来るだけ正確に追従する課題で、図2は **proactive tracking**, すなわち、お互いに相手のカーソルにできるだけ正確に、しかし追い抜かれないように心掛けて **tracking** する課題に対する速度相互相関関数である。前者にたいしては $\tau = 0$ での値（同時相関係数）が零に近く、後者ではその値が大きくなっている。

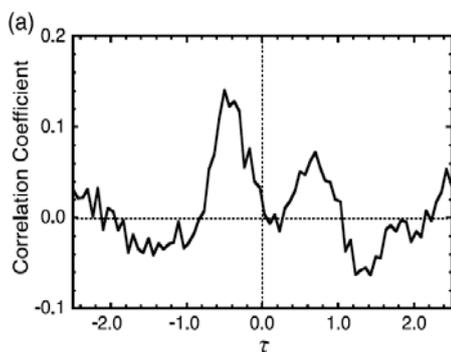


図 1. reactive 相互追従実験における速度相関関数

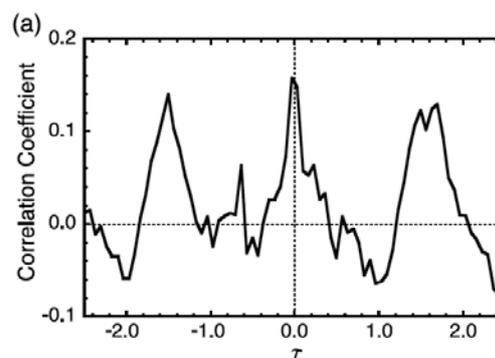


図 2. proactive 相互追従実験における速度相関関数

同時相関の値が大きいことは、コミュニケーションがよいことの指標であるからここでも **proactive control** との関連が重要となる。

2. 先行制御の重要性

人や動物が変化する環境に対応したり、類似個体群の中で滑らかなコミュニケーションをとるためには、相手の運動を予測する機能がきわめて重要で、これ無くしてはリアルタイムに対応できない。人や動物の運動機能は、ロボットのようにミリ秒単位の対応は不可能であり、単に脳の予測機能だけでは対応に遅れが生じるので、予測値を超えて手の運動を先行させる先行制御が実験で観測される。環境に対して先行させることのメリットは、ターゲットに予測されない変化が発生したときの手の誤差を確率的に小さくでき、人が通常自分の感覚—運動系に備えている先行制御はその先行度合いは人によって異なるものの、誤差を最小にする最適値を選んでいることが実験的

に示された(1、2、3)。これは移動知を構成する大切な骨組みのひとつであると考えられる。

3. 先行制御における予測機能の問題点

この先行制御には環境変化を予測するフィードフォワード機構が必要であるが、 δ 秒前(δ は脳内処理と筋肉指令に要する時間)のターゲット速度に1以上の定数倍かけたものを用いることにより実験の大まかな説明は可能である(参考文献1、3、4)が、このモデルでは以下の実験事実を説明できていなかった。

- ① 直線状を周期的に運動するターゲットの追従実験では、低周波領域($f < 0.3\text{Hz}$)において、先行度は負になるがこのモデルでは必ず正となる。
- ② 円軌道を一定速度で運動するターゲットでは多くの被験者では先行しない周波数領域がさらに大きくなるが、このモデルでは直線運動との違いがない。

4. 本研究の目的

予測機能には速度認識がまず必要であるにもかかわらず、速度を認識する機構のモデル表現が不明であった。その点を解明するために本研究は以下の目的で行った。

前年度までの研究で、トラッキングにおいて手がターゲットを先行するためには、リズム成分の存在が不可欠で、その値が一定以上になって初めて手が先行することがわかったが、なぜリズムが発生するのかを明らかにする。

5. 実験内容

1) 直線軌道における追従実験とパワースペクトル

リズム発生の原因を知るには円軌道のトラッキングではその対称性の破れから生じている可能性があるため、直線軌道でのトラッキングでの手の運動の特徴を知る必要がある。

2) ブラインドトラッキング(軌道は常に提示されているがターゲットは示さない)とパワースペクトル。

3) インターミitttentブライント(Blind領域と visible 領域が交番する)トラッキングとパワースペクトル。Blind 領域は円軌道の上下端を中心に各30%の幅で設定した。

5. 実験の結果と考察

1) 直線軌道における追従実験

ターゲット速度 $V=300\text{ cm}/37.5\text{ s}$,
スクリーンまでの距離 $d=400\text{ cm}$,
最大視覚 80 degree)による追従速度のパワースペクトルを図3に示す。

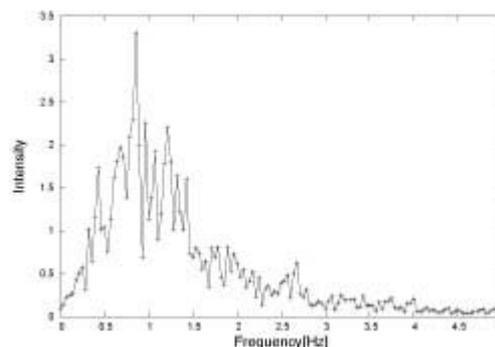


図3 直線軌道トラッキングスペクトル

速度スペクトルに1 Hz 近辺のブロードピークが観測された。これは今まで報告してきた円軌道追従実験の速度スペクトル(図4)と一致している。追従エラー

の訂正に必要な運動の特徴を示す。

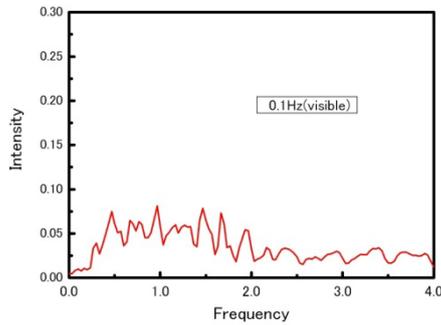


図 4. 円軌道追従スペクトル $f=0.1\text{Hz}$

2) ブラインドトラッキング

$f = 0.1\text{ Hz}$ で円軌道は示されているがターゲットが見えないトラッキングのパワースペクトルはターゲットが見える場合のトラッキングとは決定的に異なる。(図 5)

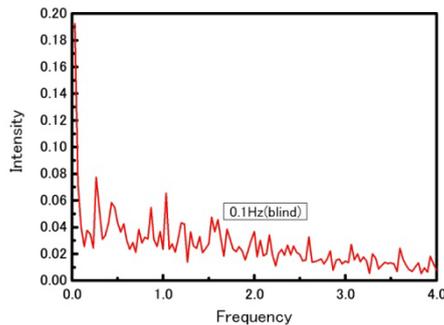


図 5 円軌道ブラインドトラッキングスペクトル

図 3、図 4 のターゲットが見える場合と異なって 1Hz 近辺のブロードなピークは見られず、ロングテールは高周波側に伸びている。

3) インターミッテントブラインドトラッキング

Blind 領域と visible 領域が交番する軌道のトラッキングにおけるパワースペクトル。図 6 は $f = 0.1\text{Hz}$ 、図 7 は $f = 0.7\text{Hz}$ 。

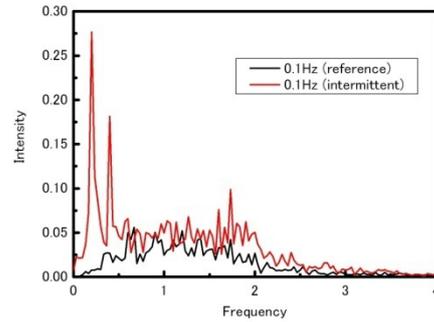


図 6 円軌道インターミッテントブラインドトラッキングの速度スペクトル (赤線)。黒線は比較のため全軌道でターゲットが見える場合を示した。 $f = 0.1\text{ Hz}$

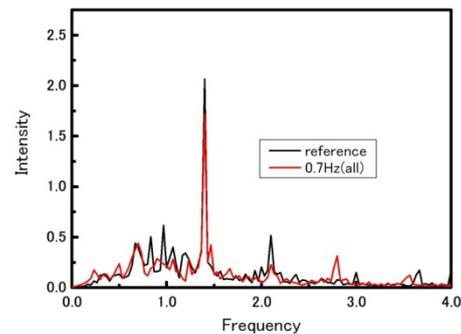


図 7 円軌道インターミッテントブラインドトラッキングの速度スペクトル (赤線)。黒線は比較のため全軌道でターゲットが見える場合を示した。 $f = 0.7\text{ Hz}$

図 6 (低速の場合) の結果より、追従軌道の上に構造がなければ軌道が直線でも円でもフィードバック機構のみ働く。低速の場合でも軌道の上に構造 (インターミッテント構造) があればその構造の周期に対応したリズム f および $2f$ が発生すると考えられる。

図 7 (高速の場合) の結果よりインターミッテント構造の有無に関係なく f と $2f$ のリズムが発生する。この理由は円軌道の持つ全対称性が眼球運動の上下方向と水平方向の移動しやすさの違い (高速でのみ顕著)

で低下したためとも考えられる。つまり、直線軌道トラッキングでインターミッテント構造がない場合は、フィードバック成分が示す (図 3) ブロードなピーク以外にリズムが現れるとは考えられないからである。

6. 結言

- 1) コミュニケーションの成立条件の基礎研究としての先行制御メカニズムに必要な誤差訂正運動 (フィードバック) と予測運動 (フィードフォワード) を分離可能な実験パラダイムを用いて速度パワースペクトルを測定し、両者の特徴を明らかにした。
- 2) 追従運動の誤差訂正スペクトルは約 1Hz を中心とし、0.3Hz–1.5Hz 帯に分布するブロードなガウス分布に近い。
- 3) 軌道に存在する構造の通過時間が～1秒よりも長い時はフィードバックが有効に働く。逆にそれより短い場合は全スペクトルを使えなくなるのでフィードバックの働きが悪くなる。
- 4) 軌道は見せるがターゲットは見せない運動のスペクトルは、ロングテールのパワースペクトルに近い。軌道のずれ訂正はターゲットとの誤差訂正に比して長周期成分が多いからと考えられる。

- 5) フィードフォワード機構は軌道上に構造が存在するとき、その周期性をリズムとして記憶し、予測機能に用いていると考えられる。この機能が十分強い場合に先行性が生まれると考えられる。

参考文献

- 1) ” Human hand moves proactively to the external stimulus; An evolutionary strategy for minimizing transient error ”, F.Ishida and Y.Sawada, Physical Review Letters, 96, 168105(2004)
- 2) 高齢運転者のカーブ走行時運転挙動特性について—ドライビングシミュレーターによる走行実験分析—
高地康弘、村岡一信、沢田康次、太田博雄
人間工学 44(2008)、165-170
- 3) ” Semi-analytical transient solution of a delayed differential equation and its application to the tracking motion in the sensory-motor system”, F.Ishida and Y.Sawada, Physical Review E 75, 9,12901(2007)
- 4) 予測と行為 —主体的行為はいかにして可能か—
沢田康次、石田文彦
計測と制御 48(2009)、60-65

自己と他者の身体認識の脳内メカニズムの解明

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 頭頂葉には多種感覚を統合して、自己の身体表現に関わるニューロン活動が知られている。一方で、他者行為の視覚的表現が自己の運動の表象の上に表現されているミラーニューロンは、単一神経細胞のレベルで自己と他者が共存していることを示唆する。こうしたニューロンの存在は、他者の身体と自己の身体表現の共有を予測させる。本年は、こうした自他の身体共有に関わるニューロンの実験結果が、*J Cog Neurosci*[2].に受理されたのでデータも含めて内容を報告する。また、電気通信大学との共同研究により手指の操作運動に関連する頭頂葉のニューロンと腹側運動前野の F5 のニューロンのスパイクデータを用い、時系列でどのような情報処理をしているか明らかにするため、情報量解析を行ったのであわせて報告する。

1. 他者の身体の脳内表現についての研究

脳内においては、頭頂連合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。身体の知覚、特に身体の保持感には、体性感覚と視覚の統合が重要な要素となっている。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を統合するニューロン活

動が知られている。これらの領域のなかで VIP 野（図 1）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のすぐ近傍の空間に視覚受容野を持つ[3].このような反応は、自己の身体部位の脳内のマッピングに関わると考えられる。

一方、脳内に自己と他者の共存を示す例が知られている。ミラーニューロンはその一例で、他者の動作の視覚的表現が、自己の動作運動の信号の上に存在するニューロンである。これらのニューロンは、他者の動作の理解や模倣の神経基盤にもなっていると推測されている。このようなニューロンの存在は、他者の身体を知覚するメカニズムが必要であると考えられる。また、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。脳内には、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が予測されるが、未だ明らかにはなっていない。

Decety ら[4]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。また、最近、他人が身体を触られるのを観察すると、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[5].頭頂葉の障害例では、自分の身体の麻痺症状を否定する病態失認が知られているが、こうした患者の中に、他の患者の麻痺症状をも否定することがあるという報告もある[6].以上のことは、他者の身体の認識に関して、自己の身体像が関わっていることを示唆している。我々は、自己の身体の脳内マッピングが他者身体知覚において参照されている、あるいは自己身体知覚のマップの上に他者の身体像がマップされると推測し、それを支持する結果を得て、論文発表を行い *J Cog Neurosci*.に受理された。また、FENS2008 でも発表した[7].

実験

方法

(1) サルの体性感覚・視覚受容野のマッピング

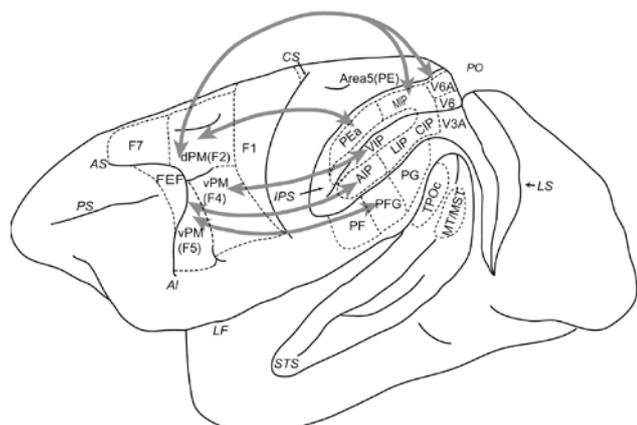


図 1 身体感覚に関わる頭頂葉—運動前野のネットワーク

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。(文献[1]より転載)

ニホンザル三頭の四半球の頭頂間溝の前方部分に電極を刺入し、視覚と体性感覚の両方に反応する多種感覚ニューロンを探索した。電極が頭頂間溝の深部に達すると多くの多種感覚ニューロンが記録される。この領域をVIP野と定義した。個々のニューロンの触覚と視覚の受容野の広がりをもそれぞれ調べた。触覚受容野は実験者がサルの顔および腕・手や下肢に直接接触れ、反応の有無とその広がりをお確かめた。続いて、触覚刺激に反応した身体部位周辺の空間や、サルの前方の空間に実験者が視覚刺激を提示して視覚受容野の広がりとお行きを調べた。

(2) 他者身体上への視覚刺激

多種感覚ニューロンの受容野のマッピングの後、実験者がサルの前に座り、サルに実験者の身体を注目させた。そしてニューロンの受容野の位置と対応する実験者の身体部位(顔・腕・手・下肢)に視覚刺激を提示し、その時の神経活動の有無を調べた。

このとき、サルと実験者の間隔は、約 1.2m に固定した。VIP野のニューロンの視覚受容野のお行き方向への広がりは、サルの体表面から 5cm~50cm 以内ということが知られている。本研究ではサルと実験者の間の空間上に視覚刺激を提示したときの反応を調べた。この検査の際、もしニューロンの視覚受容野の広がりがお実験者の位置を越えて 1.2m 以上あった場合は、その後の分析を中止した。

また、サルと対座している実験者自身が自分の体を触るとき、その実験者が別の実験者に触られているところをサルに注目させ、その時のニューロン活動を比較した。

結果

頭頂間溝のVIP野および、頭頂間溝外側の7b(PF/PFG)と呼ばれる領域から触覚と視覚刺激の両方に反応する多種感覚ニューロン 541 個を記録した。身体の一部に受容野があるものが 451 個で、このうちサルの顔面周辺に触覚受容野を持つニューロンが 294 個、腕や手が 131 個、体幹、下肢に受容野を持つニューロンが 26 個であった。これらの 96% において、視覚受容野は、体性感覚受容野の受容野の位置は一致していた。

記録したニューロンのうち 48 個が、実験者の身体周辺への視覚刺激に反応を示した。このうち 23 個については受容野の分布を詳しく調べることができた。こ

Mirror image

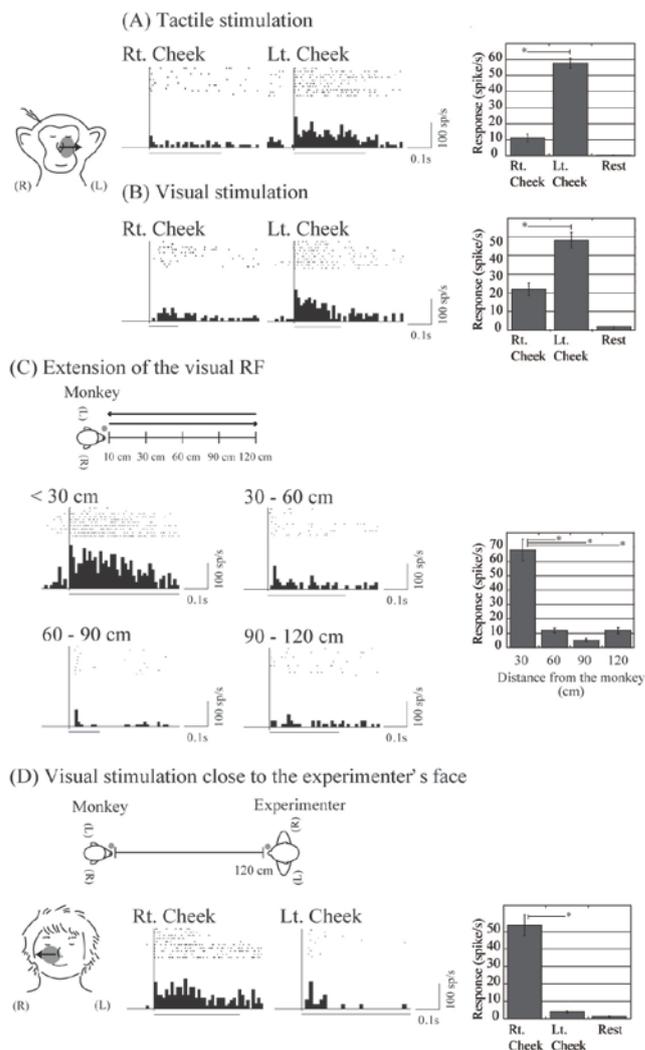
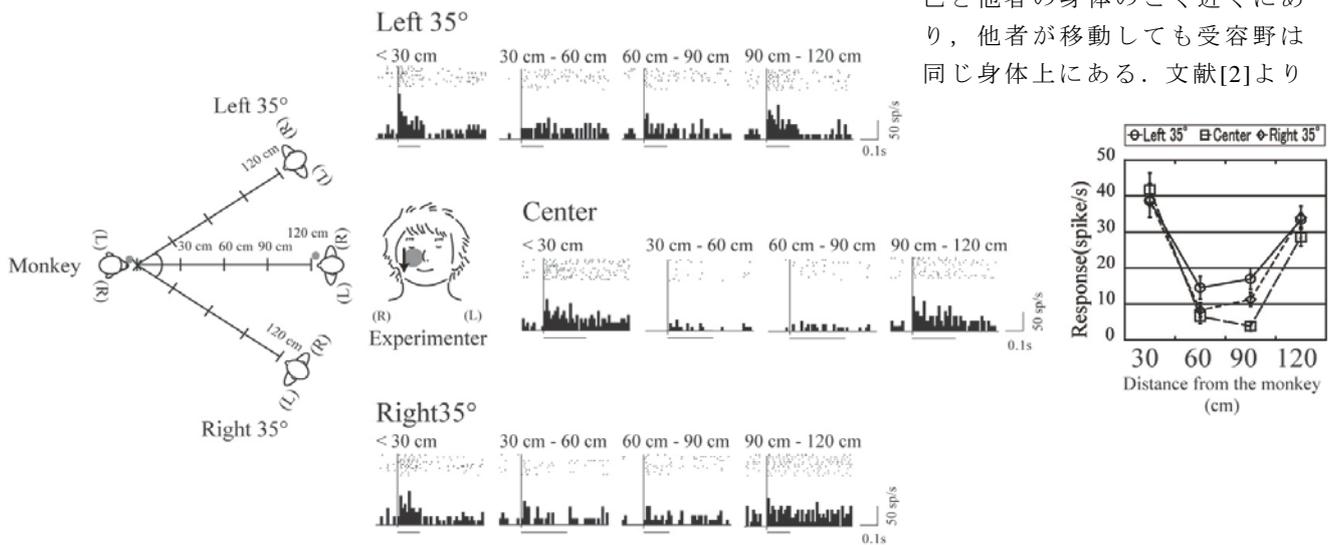


図2 サルの体性感覚受容野(A)と視覚受容野(B)は左頬周辺にあり、視覚受容野は 30 cm 以内にある。同じニューロンは対面した実験者の右頬の周辺にも視覚受容野をもっていた。文献[2]より

これらのニューロンは、サルの身体上の感覚受容野の位置(顔や手、足の皮膚とその周辺の空間)と対応する実験者の身体部位上に、視覚刺激を提示した時に反応した。たとえば、図2のニューロンは、サルの左頬周辺に触覚受容野をもち、またその身体部位の近傍で 30cm 以内の空間に視覚受容野をもっていた。この同じニューロンは、実験者の右頬周辺に提示された視覚刺激をサルが観察した時にも反応した。このニューロンの受容野の身体上の位置は、自己と他者でミラーイメージ(サル:左 vs. 実験者:右)になっていた。こうした対応関係を持つニューロンは、23 個のうち 10 個見つかった。

Position invariance in the peri-personal space

図3 身体上の視覚受容野は自己と他者の身体のごく近くであり、他者が移動しても受容野は同じ身体上にある．文献[2]より



このほか、サルの受容野が身体の中央付近にあったり、両側にあるようなニューロンでは、実験者の周辺の視覚受容野も同様に身体の中央部や両側にまたがるものがあった (n=10)。

一方、鏡像的な対応とではなく解剖学的対応のある受容野の対応を見せたニューロンも記録された。たとえば、サルの右頬周辺に受容野があり、実験者の右頬周辺が視覚刺激されるところをサルが観察したときに反応する解剖学的対応 (サル：右 vs. 実験者：右, n=3) が記録された。VIP のニューロンの殆どは、受容野は顔面に限定されるが、7b では顔だけでなく手や腕に受容野のあるニューロンも見つかった。

また、これらの多種感覚ニューロンの視覚受容野は、サルの身体の近くに限定されている。さらに他者が対面した場合の広がりも調べると、図3のニューロンでは、その視覚受容野は、サル自身と対面した実験者の身体から 30cm 以内の空間内にあり、視覚刺激が両者の間の空間内にあるときには、反応が無くなっていた。さらに、他者が移動してもこの受容野の身体上の位置に変化は認められなかった。

以上のように、VIP 野の自己の身体に関連して活動するニューロンには、他者の身体像にも関連して活動することが明らかになった。こうしたニューロンは、他者身体の認識のメカニズムについて重要な示唆を与える。他者の身体は自己の身体を参照して認識している可能性がある。言い換えれば、自己と他者が、同じ身体構造を持つことが、他者認識の基盤となると考えられる。また、こうしたニューロンはミラーニューロ

ンのように視覚的に他者の行為を表象するニューロンの身体情報に関する情報ソースになっていると予測される。実際、頭頂葉のPFG 野では、ミラーニューロンが記録されているが、VIP 野はその領域と解剖学的結合が認められている。ミラーニューロンは動作に関連するニューロン活動であるが、感覚モダリティにおいてもミラーニューロン様の反応が見られることが初めて明らかにされた。こうしたことは、適応ロボット構築においても重要な示唆を与える。いかにして他者身体を工学的に認識するかは、重要な問題である。このような自己と他者の身体のマッチングを取るシステムは、模倣や他者の行為の認識など、ミラーニューロンの工学的なモデル構築に重要な示唆を与える。さらに他者の感覚の予測などのモデルにとっても大變参考になると考えられる。

2. AIP 野手操作運動関連ニューロン活動の情報量解析

側頭葉の顔ニューロンの活動に対しては、実際のスパイクデータを使い時系列で情報量を解析した結果が報告されている。それによれば、顔ニューロンが処理する情報が時間とともに変化し、より大まかな情報からより顔の細かな情報表現へと変わっていくことが明らかになっている。こうした情報量解析は、あらゆるスパイクデータに応用でき、運動制御システムに適用した場合、時系列の情報表現を明らかにすることにより領域内、領域間での時系列での情報処理のダイナミクスを明らかにできると考えられる。

そこで、本年度、電気通信大学阪口研究室主導によ

る共同研究により、頭頂葉の AIP 野とイタリア Parma 大学のグループより供給された腹側運動前野 F5 で記録された単一ニューロンのスパイクデータを基に、情報量解析が行われた[8]。課題は、LED の合図を基に、物体を注視してから、物体に手を伸ばして、物体をつかむことが要求された。これまでの研究から、頭頂間溝外側壁にある AIP という領域のニューロンは、手指の細かな運動（手操作運動）に関連して活動し、視覚と運動の要素を持った**視覚運動型**、視覚の入力のみを受けると考えられる**視覚優位型**、運動の要素のみをもつ**運動優位型**があることがわかっている。視覚入力を受けているニューロンは、さらに物体注視に反応する対象型と反応しない非対象型に分類される。一方、腹側運動前野の F5 では、視覚優位型は見つからず、視覚運動型と運動優位型のみが見られた。

情報量の計算は、ニューロンのこれらのタイプごとに行い、また、異なる物体に対するスパイクデータを組み合わせて計算した。また、つかむ物体は、板、リング、立方体、円柱、円錐、球などの 3 次元物体であった。データの解析は 50ms ごとに時系列で、以下の計算を行った。

$$I(S;R) = H(S) - H(S|R) \\ = \sum_s -p(s) \log p(s) - \left\langle \sum_s -p(s|r) \log p(s|r) \right\rangle_r \quad (1)$$

この式で、H はエントロピー、S は物体のセット（6 種類の物体の組み合わせ）、R はスパイク数に関する確率変数である。以前の研究では、これらのニューロンは特定の物体を操作するときの反応選択性を解析したが、今回の解析では 6 つの物体を二つに分けて、どの組み合わせで情報量のピークが大きくなるかを視情報量のピークが、時間的な経過でどのように変化していくのかを調べた。

その結果、まず AIP 野の視覚運動型の対象型では、物体の情報が含まれていると考えられているが、このタイプの情報量は、F5 の同じタイプのニューロン群と比較して最初の情報量のピークが早く現れており、また F5 では課題の進行（運動の遂行）とともにだんだんと MI が上昇していくことが明らかになった。また、AIP 運動優位型のニューロンでは、物体をつかむ前のプリシェイピングの間にピークを認めたが、F5 の視覚優位型対象型でも同様の傾向であった。このように AIP 野と F5 の MI は、時系列に従って変化し、記録領域によってピークのタイミングが異なることが明らかになった。こうした結果は、AIP 野が、視覚、運動の情報をいずれかの領域から受けて、F5 ではそれを視覚

運動変換することを反映していると考えられる。

AIP 野は、腹側運動前野の F5 との結合が強いことが知られている。AIP 野は、視覚情報を頭頂葉の CIP 野から受け、その情報を腹側運動前野に送り、運動のパターンが選択される。これは第一次運動野に送られるが、一方でその運動の情報のコピーが、AIP 野に送られ視覚情報とのマッチングが起こると考えられている。情報量解析を用いて、手操作運動に関わる神経回路に含まれる。これらの領域の神経活動の情報量解析をより詳しく行うことで、情報の時系列の流れが明らかになるのではないかと考えられる。

謝辞

本報告の後半の研究は、電気通信大学の阪口豊先生のご指導により、解析は主に清水崇司さん、石田文彦先生らによって行われた。謹んで感謝致します。

文献

- [1] Murata, A. and H. Ishida, Representation of bodily self in the multimodal parieto-premotor network, in *Representation and Brain*, S. Funahashi, Editor. 2007, Springer. p. 151-176.
- [2] Ishida, H., et al., Shared mapping of own and others' bodies in visuo-tactile bimodal area of the monkey parietal cortex. *J Cog Neurosci*, 2009 in press.
- [3] Colby, C.L., J.R. Duhamel, and M.E. Goldberg, Ventral intraparietal area of the macaque: anatomic location and visual response properties. *J Neurophysiol*, 1993. 69(3): p. 902-14.
- [4] Decety, J. and J.A. Sommerville, Shared representations between self and other: a social cognitive neuroscience view. *Trends Cogn Sci*, 2003. 7(12): p. 527-33.
- [5] Blakemore, S.J., et al., Somatosensory activations during the observation of touch and a case of vision-touch synaesthesia. *Brain*, 2005. 128(Pt 7): p. 1571-83.
- [6] Ramachandran, V.S. and D. Rogers-Ramachandran, Denial of disabilities in anosognosia. *Nature*, 1996. 382(6591): p. 501.
- [7] Ishida, H., M. Inase, and A. Murata. Shared representation of self and other's body parts in visuo-tactile bimodal area of the monkey parietal cortex. in *FENS Forum 2008*. 2008. Geneva, Switzerland.
- [8] 石田文彦, 村田哲, 阪口豊, 手操作運動中のサル F5-AIP 野神経活動の情報量解析. 電子情報通信学会技術研究報告書, 2008. 108(264): p. 43-48.

感覚運動情報の抽象化空間と対話に基づく他者感覚情報の推定

稲邑哲也，奥野敬丞

Abstract—We propose an adaptive acquisition method to infer model of others’ sensorimotor patterns, using the mimesis model. The model abstracts others’ motion patterns and links to a primitive symbol representation based on self body configuration. It, however, doesn’t concern the structural difference between self and other. Furthermore, unobservable inner sensory information such as torque cannot be treated. We utilize symbol communication to solve these problems.

I. INTRODUCTION

研究代表者の稲邑はヒューマノイドロボットにおける動作の抽象化表現として，ミメシモデルに基づく原始シンボル空間と呼ばれる手法を提案して来ている [1][2][3]．この原始シンボル空間は，隠れマルコフモデル（以下 HMM）を用いて抽象化した動作パターン間の関連性を表現するための空間で，各動作パターンに対応する HMM パラメータ間の距離を Kullback-Leibler 情報量を用いて計量し，多次元尺度法で空間を構成していた．この空間では運動パターンが静止した状態点すなわち原始シンボルとして変換され，未知の動作パターンであってもある状態点に変換する事が可能であった．また，基本動作パターンの合成処理を，状態点同士の内分点や外分点に相当する原始シンボルから新規動作パターンを生成する処理に帰着させる事が可能であり，この認識・生成の二つの処理を結びつける事で未知動作の模倣行動を実現可能としていた．

これらの先行研究に於ける原始シンボル空間はある特定の人間，もしくはヒューマノイドロボットの感覚運動情報について議論しているが，人間とヒューマノイド，もしくは2体のヒューマノイド間の模倣行動等，自己と他者の二者が存在する際，特に他者と自己の身体構造が異なる場合に，他者の感覚運動情報モデルを管理する事が出来ないという問題が残されていた．この問題を解決するためには，他者の感覚運動情報を推定する事ができるミメシモデルを目標として，他者の原始シンボル空間を推定し，自己の原始シンボル空間との対応関係を獲得する手法が求められる．他者と自己の対応関係を獲得するという趣旨では，例えば Yokoya ら [4] は，疑似シンボルを表現可能な RNNPB において，他者と自己の関係を表現するモデルを構築しているが，他者の立場でなければ観測できない情報は用いられておらず，他者の視覚情報と運動情報が与えられた状態で学習が行われていた．しかしながら体勢感覚のような内部状態を推定する問題になった場合，提案されている手法では限界があった．

このような背景を踏まえ，本稿では，他者と自己の身体性の違いを考慮しつつ，他者の感覚運動パターンを推定する事ができるミメシモデルへの拡張を目指す．特に，直

稲邑哲也：国立情報学研究所情報学プリンシプル研究系 准教授 inamura@nii.ac.jp
奥野敬丞：総合研究大学院大学複合科学研究科情報学専攻 k-okuno@nii.ac.jp

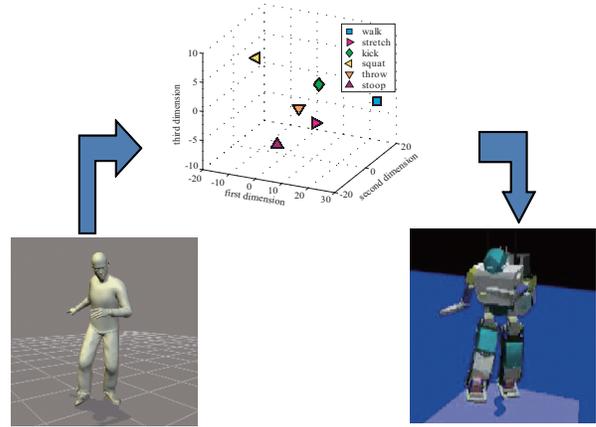


Fig. 1. Conventional mimesis model that uses sole proto-symbol space

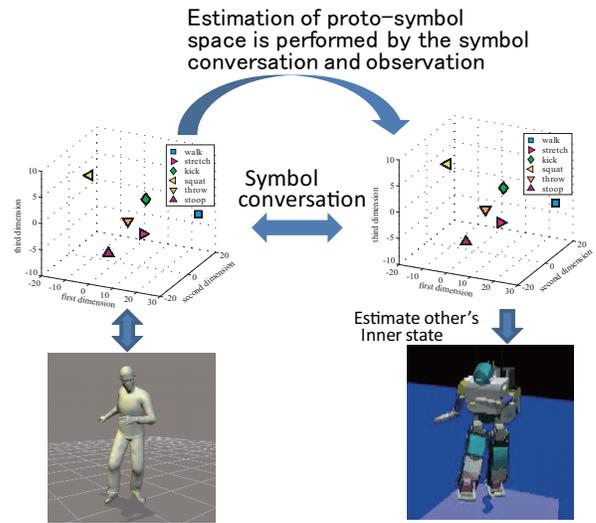


Fig. 2. Proposed mimesis model that consists of two proto-symbol spaces

接観測することのできない他者の内部状態・感覚パターンを扱うために，2者間の対話を通じて内部状態を推測し，他者のミメシモデルを段階的に獲得する戦略を提案する．Fig.1 に従来までのミメシモデルによる模倣の流れ，Fig.2 に本稿で目標とする，自己と他者の双方のミメシモデルが存在する場合の模倣の流れを示す．

II. 他者の感覚運動情報の推定モデルの適応的獲得手法

Fig.2 に示したように，2者間で感覚運動パターンを推測・模倣する際には，他者と自己で異なるミメシモデルが使用されるべきである事は明確である．しかし，従来研究で実現されていたような行動模倣を Fig.2 で実現する場

合、直接他者の運動情報を自己のミメシスモデルに入力する事ができないという問題がある。また、他者の感覚パターンは観測不可能であるため、なんらかの方法で観測可能な運動パターンから感覚パターンを推定する必要もある。

そこで、Fig.3のように、自己のミメシスモデルと他者のミメシスモデルの推定モデルを同時に自己の立場で保持する戦略を考える。また、ミメシスモデルは基本となる感覚運動パターンのデータベースと、そのデータベースから構成される原始シンボル空間の事を意味するので、今後ミメシスモデルの獲得を原始シンボル空間の獲得として表現することとする。

また、説明を簡便にするため、自己が保持する自己の原始シンボル空間を PSS_{self} 、他者が保持する他者の原始シンボル空間を PSS_{other} 、自己が保持する他者の原始シンボル空間の推定モデルを \hat{PSS}_{other} と表記する。他者の身体における感覚運動パターンは観測不可能であるため、 \hat{PSS}_{other} を構成するための感覚運動パターンのデータベース D_{other} は PSS_{self} を構成するためのデータベース D_{self} のコピーを用いる事で学習を開始する。学習ループでは、以下のようなプロセスが実行される。

- 1) 他者と自己が双方情報を共有することのできる客観的な運動パターンを対象として、他者がその運動パターンを実行する事で観測するであろう感覚パターンを \hat{PSS}_{other} を用いて推定する
- 2) 推定した感覚パターンと実際に他者が感じた感覚パターンの差分を、会話によって検出する
- 3) 会話の結果に基づいて、推定した他者の感覚を修正し、 \hat{PSS}_{other} を構成するための D_{other} を更新する

以上のプロセスを繰り返すことで、徐々に他者の原始シンボル空間の推定モデル \hat{PSS}_{other} を、他者が保持している真の他者の原始シンボル空間 PSS_{other} に近づけて行く。

III. 対話に基づく原始シンボル空間の獲得

A. 獲得の基本戦略

具体的に、ロボット R_1 が身体構造の異なるロボット R_2 の感覚運動情報を推定する事を考える。お互いが情報を共有することができる運動パターンとして関節角度を対象とし、直接観測する事が不可能である感覚パターンとして、アクチュエータに加えるべきトルクを対象とする。原始シンボル空間を構成するための、基本となる感覚運動パターンのデータベース D は、各関節の角度からなる m 個の運動パターン $M = (M_1, M_2, \dots, M_m)$ と、各関節にかかるトルクからなる m 個の感覚パターン $S = (S_1, S_2, \dots, S_m)$ の集合からなる。この D に基づいて、他者の感覚パターンを推定するための原始シンボル空間 \hat{PSS}_{R_2} を獲得する問題を考える。

ここで、以下のような手順で \hat{PSS}_{R_2} を獲得する。

- 1) R_1 が推定する R_2 の原始シンボル空間 \hat{PSS}_{R_2} を構成するデータベース D_{R_2} の初期値として、 R_1 における M と S の集合からなる D_{R_1} のコピーを代入する。すなわち \hat{PSS}_{R_2} の初期状態は PSS_{R_1} となる。
- 2) データベース D_{R_2} に含まれる動作パターン M_i を \hat{PSS}_{R_2} に入力し、感覚運動パターン \hat{S}_i を求める。これは R_1 が R_2 における感覚運動パターンを推定する処理に相当する。

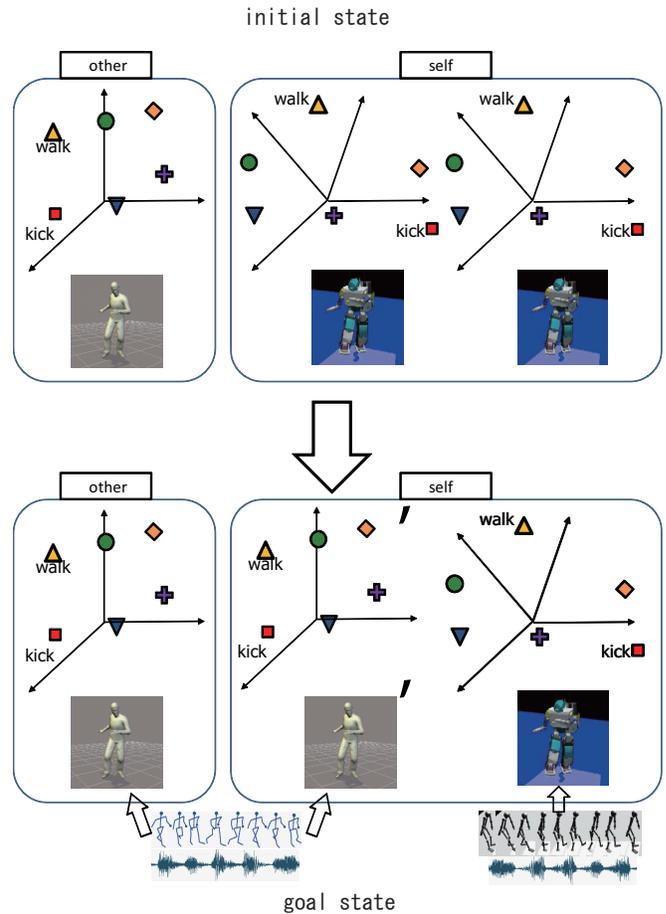


Fig. 3. Concept of the acquisition of other's proto-symbol space

- 3) R_2 は対象となっている運動パターン M_i を R_2 の身体上で実行し、その際に得られた感覚パターン S をシンボル化してシンボルインデックス k_{R_2} を計算する。
- 4) 推定した感覚パターン \hat{S}_i と実際の感覚パターン S の差、すなわち推定誤差を求めるため、 R_1 は推定した感覚パターンをシンボルインデックス k_{R_1} に変換し、 R_2 が出力する k_{R_2} に対して相違が無いかどうかを確認する会話を行う。
- 5) k_{R_1} と k_{R_2} の関係に応じて、推定した感覚パターン \hat{S}_i を修正し、データベース D_{R_2} 中の該当する感覚パターンに置き換えた後、 \hat{PSS}_{R_2} を再構築する。
- 6) 上記の手順 2 から 5 を繰り返す、適応的に \hat{PSS}_{R_2} を獲得していく。

この一連の処理の流れの概略を Fig.4 に示す。

B. 実験の条件と評価基準

実験には、シミュレータ環境において、富士通ヒューマノイドロボット HOAP-2 と同等の機構を持つ、質量 2.4[kg] と質量 4.8[kg] のヒューマノイドロボット R_1 と R_2 を用いる。このロボットにおいて、Fig.5 のように右手を振り上げる 4 種類の基本動作 M を対象とし、右手にかかるトルクについて前節までに説明した手法で実験を進める。まず Fig.5 に示すような 4 つの基本動作を準備し、原始シンボル空間 $PSS_{R_i} (i = 1, 2)$ を構築する。なお、 S として、右

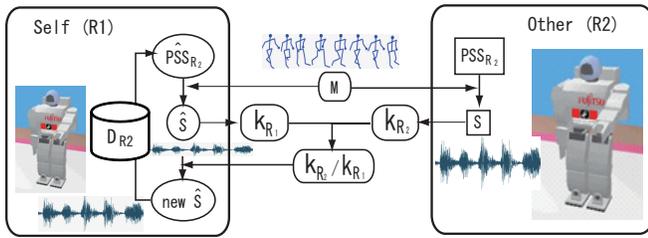


Fig. 4. Block diagram of the revision of estimated proto-symbol space

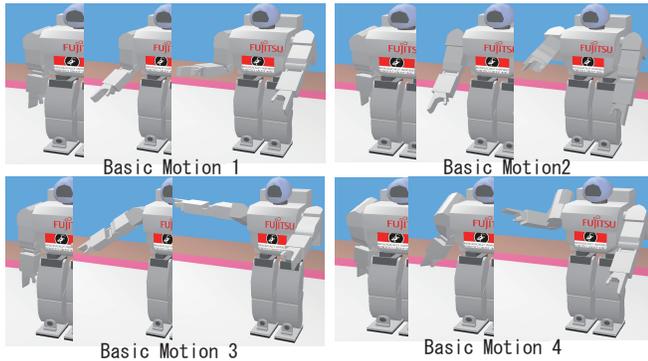


Fig. 5. Four basic motion patterns : M

肘, 右肩 pitch 軸, 右肩 roll 軸の関節トルク $[\tau_1 \tau_2 \tau_3]$ を, M として関節角度 $[\theta_1 \theta_2 \theta_3]$ を用いる. ただし, θ_i, τ_i は時系列パターンを表す.

感覚パターン S に対する会話を行う際には, 以下の手順でシンボルインデックスを求める

- R_2 によって観測される最大のトルクを τ_{MAX} とし,

$$g = \frac{1}{T} \int_0^T \frac{|\tau_1(t)| + |\tau_2(t)| + |\tau_3(t)|}{\tau_{MAX}} dt \quad (1)$$

によって定義される正規化されたトルクの値を定義する. ただし, T は $\tau_i(t)$ の時間長である. なお, 本稿では τ_{MAX} を $0.4[\text{Nm}]$ とした.

- R_1, R_2 間の会話のシンボルインデックス k を定義するために, g の取り得る区間を, 表現の種類数を表すパラメータ d で等分し, Table.1 で定義されたそれぞれの区間に対する k を定める.

TABLE I

RELATION BETWEEN EXPRESSION AND DENSITY OF THE EXPRESSION

k	d=2	d=4	d=6	d=8
1	軽い	軽い	凄く軽い	凄く軽い
2	重い	少し軽い	軽い	かなり軽い
3	-	少し重い	少し軽い	軽い
4	-	重い	少し重い	少し軽い
5	-	-	重い	少し重い
6	-	-	凄く重い	重い
7	-	-	-	かなり重い
8	-	-	-	凄く重い

会話に基づくデータベースの更新, および原始シンボル空間の更新については, 動作パターン M_i に対する k_{R_1} と k_{R_2} の比の値に沿って, データベース中の感覚パターン S_i を k_{R_2}/k_{R_1} 倍し, データベースを更新する. データベー

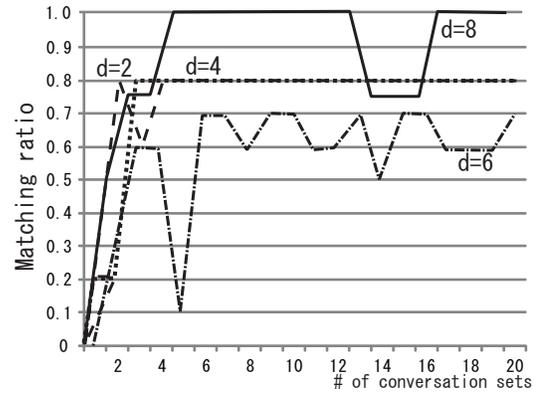


Fig. 6. A result of matching ratio through conversation

ス中に存在する 4 個の動作パターンに対してこの操作を行い, 少なくとも一つの動作パターンの更新がある場合には, データベースから原始シンボル空間を再構築する.

推定された原始シンボル空間 PSS_{R_2} が, 他者が持つ真の原始シンボル空間 PSS_{R_2} に対してどの程度精度良く近似されたのかを評価するために, N 個の評価用の未知運動パターン $M'_i (i = 1, \dots, N)$ を対象として, 以下の評価基準を考える.

a) シンボルインデックスの一致率: 各 M'_i に対して算出された双方のシンボルインデックス $k_{i_{R_1}}$ と $k_{i_{R_2}}$ が一致する率.

b) シンボルインデックスの差分: 単に $k_{i_{R_1}}$ と $k_{i_{R_2}}$ が一致するか否かだけでなく, どの程度表現が掛け離れていたのか, を評価するための基準で, 次式で定義される.

$$k_{diff} = \frac{1}{N} \sum_i \frac{|k_{i_{R_1}} - k_{i_{R_2}}|}{d} \quad (2)$$

なお, この定義より k_{diff} の範囲は $0 \leq k_{diff} \leq 1$ である.

c) 推定トルク値のエラー: R_1 が推定したトルク値と, 実際に R_2 において観測されたトルク値の差. 運動パターン M_i に対して, 式 (1) を用いて R_1 によって推定されたトルクの正規化された値を \hat{g}_i , 実際に R_2 において観測されたトルク値の正規化された値を g_i として, 次式で定義される.

$$e = \frac{1}{N} \sum_i |\hat{g}_i - g_i| \quad (3)$$

C. 実験結果

適切に原始シンボル空間 PSS_{R_2} が獲得されている事を確認するために, まず, シンボルインデックスの一致率の結果を考察する. Fig.6 は III-A 節で説明した獲得のための手順のループ回数 (これを今後会話数と呼ぶ) を横軸に, 10 個の未知の運動パターンに対する k_{R_1} と k_{R_2} の一致率を縦軸にして, $d = (2, 4, 6, 8)$ の各ケースに対してプロットしたグラフである. 図から分かるように, 多少の変動が観察されるものの, 会話数が増えるにつれて, 未知の動作パターンであっても表現の一致率が増加して行くことがわかる.

Fig.6 において, $d = 6, d = 8$ の場合に, 一致率が局所的に悪くなる現象が見られるが, これは推定したトルクの値

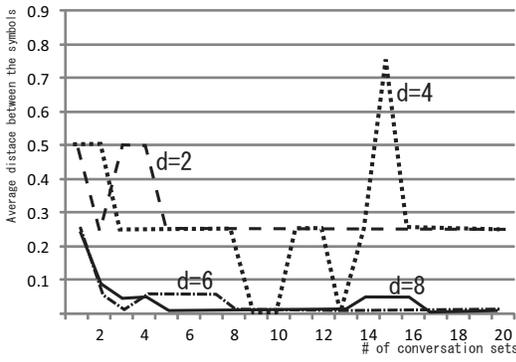


Fig. 7. Difference of the symbol index for basic motion patterns

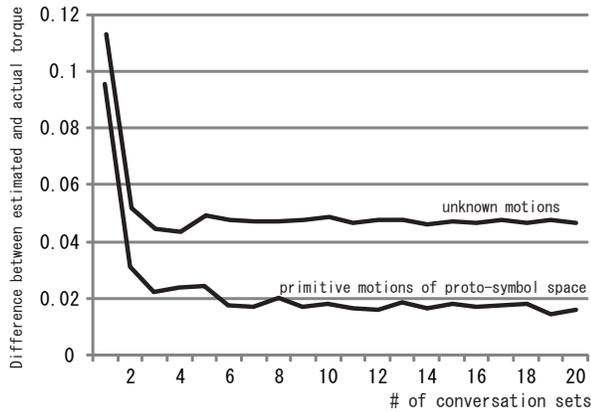


Fig. 8. Difference between estimated torque and actual torque by 6 words ($d=6$)

が見当外れな値を取っているわけではない。Fig.7は、式(2)で定義された、シンボルインデックスの差分が会話回数をおうごとに変動して行く様子を $d = 2, 4, 6, 8$ に対してプロットしたものである。 $d = 4$ の時にはやや変動幅が大きい、 $d = 6, 8$ の場合には、差分がかなり低く抑えられている事が分かる。Fig.6では R_1, R_2 お互いのシンボルインデックスが単に一致するかどうかで評価されていたが、この図からは表現の種類が細かいほど、お互いの表現の「程度の差」が少ない事を示している。

次に、会話を重ねるごとに、実際に推定したトルクの値がどのように変動するかを確認する。Fig.8は、式(3)で計算された推定トルクの推定誤差 e の推移を示している。このグラフでは $d = 6$ が使用されており、データベース D_{R_2} に含まれている運動パターン M に対するトルクと、評価用の未知の運動パターン M' の双方に対する結果が描かれている。図から分かるように、完全に100%の一致率をとらなくても、推定したトルク値は実際の値からただか0.05[Nm]程度の誤差に収まっている。 M' から推定したトルクの値はおおよそ0.2~0.25[Nm]であり、データベース D_{R_2} に含まれている運動パターン M であれば約10%の誤差で、未知の運動パターン M' であっても20%~25%の誤差でトルク推定する事が実現できている事が分かる。

Fig.9は、上記のFig.8のグラフを $d = 2, 4, 6, 8$ の各ケースについて重ね合わせて表示したものである。Fig.9は評価のための未知の動作パターン M' に対するトルクの推

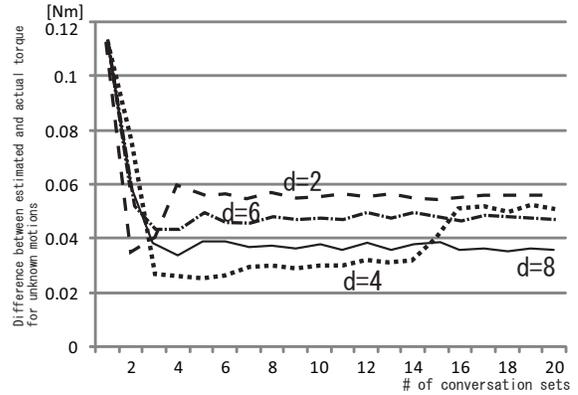


Fig. 9. Error of estimated torque for unknown motions

定を示している。図から分かるように推定トルクのエラーは全体の約20%程度となっており、比較的安定してトルクの推定が可能である事を示している。これらの結果は上記のFig.7の結果とも連動しており、お互いの結果を裏付け合っていると云える。

IV. まとめと今後の課題

本研究では従来のミメシモデルにおいて問題点となっていた、自己と他者の感覚運動情報の対応問題に取り組み、他者の感覚運動情報を抽象化する原始シンボル空間を、対話によって推定する手法を提案した。具体的には観測不可能な感覚パターンを表現するためのシンボルインデックスを導入することで対話のプロトコルを定義し、他者のトルクセンサ情報を推定する手法について定量的評価を行い、その性能について議論を行った。

今後の課題としては、推定した感覚運動情報をどのように会話のためのシンボルに変換するかの手法についての検討がある。本稿では単純に式(1)のようにトルクの時間平均を用いたが、状況やタスクに応じて適応的に獲得する必要がある。また、会話のためのシンボルインデックスは原始シンボル空間とは直接関係を持たない表現であり、理想的には、原始シンボル空間を用いてシンボル化された表現が用いられるべきである。今後、会話のためのシンボルを生成する規則と原始シンボル空間の持つ性質の関連性について議論を進めて行く予定である。

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] 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).
- [3] 稲島哲也, 柴田智広. 幾何学的な原始シンボル操作に基づく全身動作の生成 — 時間長の異なる動作の合成 —. 第13回ロボティクスシンポジウム, pp. 457–462, 2008.
- [4] Ryunosuke Yokoya, Tetsuya Ogata, Jun Tani, Kazunori Komatani, and Hiroshi G. Okuno. Discovery of other individuals by projecting a self-model through imitation. In *Proc. 2007 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS'07)*, pp. 1009–1014, 2007.

脳モデルに基づいた行為・認知のための階層性の構成に関する研究

有江 浩明
理化学研究所
脳科学総合研究センター

菅野 重樹
早稲田大学創造理工学部
総合機械工学科

谷 淳
理化学研究所
脳科学総合研究センター

Abstract—The present study examines the possible roles of cortical chaos in generating novel actions for achieving specified goals. The proposed neural network model consists of a sensory-forward model responsible for parietal lobe functions, a chaotic network model for premotor functions and prefrontal cortex model responsible for manipulating the initial state of the chaotic network. Experiments using humanoid robot were performed with the model and showed that the action plans for satisfying specific novel goals can be generated by diversely modulating and combining prior-learned behavioral patterns at critical dynamical states. Although this criticality resulted in fragile goal achievements in the physical environment of the robot, the reinforcement of the successful trials was able to provide a substantial gain with respect to the robustness.

I. はじめに

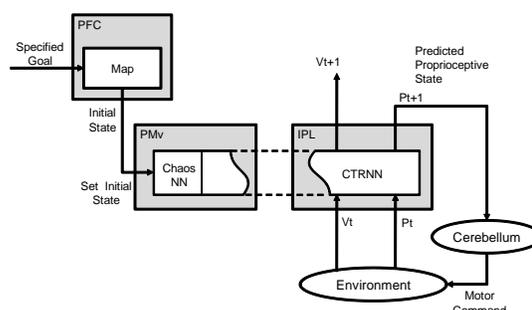
我々は日常生活の中で様々な行為を行っているが、それらの中には、複雑な行為であってもあまり意識せずに行っているものもある。例えば誰かと会話をしながらコーヒークップに手を伸ばし、それを把持して口元まで運び、その中に入っているものを飲むとすることが出来る。この時、意識は会話の方にむけられており、動作の生成に向けられることはあまりない。神経科学の分野では、このような意識の働きは前頭葉の機能と深い関係があると考えられている。実際に、前頭葉に障害を負った患者は、常日頃行っている習熟した行為を行う場合には問題がない。しかしながら、新奇な行為を行うように指示された場合に、その行為を行うことが出来ないという症状があることが知られている [1], [2]。前者の場合は、与えられた指示に従うための動作を計画するために、意識をむけて心の中で動作のイメージを生成・操作する必要があり、前頭葉の活動が必要となる。一方、後者の場合は前頭葉はそれほど活動せず、自動的に動作が生成されているように見える。このような現象を説明するために、どのようなモデルが考えられるだろうか？

本研究ではこの問題に対して、ダイナミカルシステムを用いたアプローチ [3], [4], [5] とロボットを用いた実験を合わせた構成論的な方法で取り組む。我々は特に、新奇な動作を生成する際に皮質の持つカオス的な特性が果たす役割に注目している。これまでの研究では、ある行為を行った際にセンサ・モータから得られる時系列データを学習することで、その行為の中に含まれる組み合わせ的な構造を、神経回路のダイナミクスとして自己組織的に学習することが出来るモデルを提案してきた [4], [6], [7]。本研究ではこれらの研究で得られた成果に基づき、どのようにしたら学習した結果を使って、新奇な動作のメンタルイメージ (imagery [8]) を生成することが出来るのかという問題に取り組む。

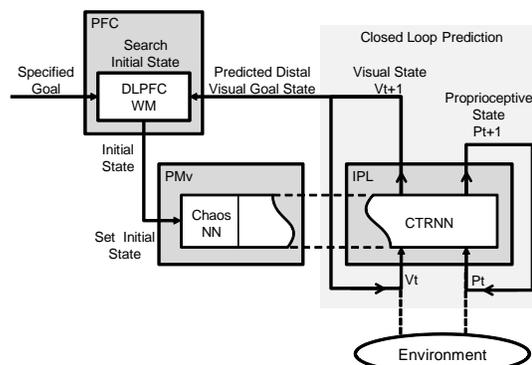
II. 提案モデル

我々の提案するモデルにおいて、脳の中のそれぞれの部位がどのように相互作用し、機能しているのかを表した概略

を図 1 に示す。



(a) Execution of skilled goal-directed actions



(b) Searching for a novel goal-directed action plan

Fig. 1. Correspondences of the model to the brain anatomy where the execution of skilled goal-directed actions in (a) and searching for action plans for novel goal states in (b)

A. 習熟した行為の生成

まず、提案するモデルにおいて、習熟した行為を生成する場合を図 1 (a) に示す。このモデルでは、様々な目標を達成するための複数の行為を一つの神経回路モデルに学習させるが、このときに初期値感性を利用する。つまり、神経回路モデルを非線形システムとして考えると、その時間発展は初期値によって変わる [9]。このことを利用し、複数の目標志向行動をそれぞれ別の初期値に対応づけることで、一つの神経回路モデルにこれらの行為を同時に学習させることが出来る。ここで、このモデルに目標となる状態が与えられた場合、それが過去に経験したものであれば、その行為に対応する初期値が PMv に相当する部分にセットされる。図中の PMv と IPL は単一つの continuous time recurrent neural network (CTRNN) [10], [11] として実装されている。この CTRNN の中で、PMv に相当する部分はカオス的な挙動を示すように、あらかじめニューロン間の結合強度が設定されている。ここで、カオス的であること

の基準としては、最大リャブノフコンポーネントが正の値をとることとした。一方で IPL に相当する部分の結合強度は学習過程を通して、自己組織的に決められる。

これら、PM_v と IPL に相当する部分は相互に結合されており、IPL に相当する部分は視覚-体勢感覚情報の詳しい時間発展を学習する。これによって時間ステップ t での視覚-体勢感覚情報 (V_{t+1}, P_{t+1}) から次の時間ステップでのそれらの値 (V_{t+1}, P_{t+1}) を予測できるようになる。一方の PM_v に相当する部分では、IPL が記憶している視覚-体勢感覚のパターンを操作し、それらを組み合わせるような働きを学習する。本モデルでは、この PM_v に相当する脳の部位では皮質の持つカオス的な特性を利用し、その初期値敏感性により様々な行為のパターンを作り出しているのではないかという仮定を置いている。つまり、PM_v のなかのニューロンの発火状態を操作することで、異なる目標志向動作を生成しているのではないかと考えている。

本モデルの学習アルゴリズムには BPTT[12] を利用する。教師信号としては人がロボットの腕を把持し動作をさせたときのセンサ・モータ情報を用いた。学習時には、神経回路の出力とこの教師信号との誤差信号が IPL と PM_v 内の全てのシナプス結合を通して逆伝搬され、それに基づいて IPL 内のシナプス結合が調整される。ここで、PM_v 内のシナプス結合は学習を始める前に、予めカオス的な挙動を示すように調節されており、IPL はこの部分とも結合されている。したがって、学習過程では、目標志向行動に応じて PM_v 内のニューロンの初期値を変えることで PM_v は様々なパターンを生成し、IPL の部分はこのパターンと与えられた教示動作とを関連づけて学習することになる。また、個々のニューロンの持つ時定数は、PM_v 内のニューロンの方が IPL 内のニューロンより相対的に大きく設定されている。この時定数の大きさによって、IPL は視覚-体勢感覚のパターンの詳細な変化を学習し、PM_v はそれらの組み合わせを変化させるという役割分担が生まれる。このニューロンの持つ時定数の違いにより、一連の動作を学習時に分節化するという特性に関しては、我々の最近の論文の中で詳しく報告している [7]。

B. 新奇な行為の生成

次に、この節では新奇な目標志向行動を生成するメカニズムについて説明する。学習した視覚-体勢感覚のパターンの一部を組み合わせる新たな行為を生成する方法として、まず、提案するモデルに確率的なノイズを加えることが考えられる。しかし、本研究では皮質の持つカオス的な特性に着目しており、別の方法として決定論的カオスを利用する方法を提案する。いま、視覚-体勢感覚のパターンを予測する順モデルが、カオス的なダイナミクスを持った神経回路と関係づけられていると、その初期値と生成される視覚-体勢感覚のパターンとの関係は、カオスの持つ強い初期値敏感性により非常に複雑なものになる。このような場合、初期値を変えることで、順モデルはそれまでに覚えた視覚-体勢感覚のパターンを組み合わせ、非常に多様な視覚-体勢感覚のパターンのメンタルイメージを創り出すことが出来る。したがって、これらのメンタルイメージの中から与えられた目標に到達するものを探し出し、これに対応する初期値を見つけることが出来れば、新奇な目標志向行動を生成する事が出来る。

このときのモデルの動きを図 1 (b) で説明する。まず、このモデル外の部分から目標とする状態が与えられ、それが前頭葉の背側部 (DLPFC) にあると考えられるワーキングメモリに記憶される。そして、前述の PM_v・IPL による順モデルにある初期値を与えたときに生成された視覚-体勢感覚のパターンの最終状態と、ワーキングメモリの中に記憶されている目標状態とを比較する。この手続きでは、モータコマンドを実行せずに、IPL によって予測された視覚-体勢感覚の状態を次の時間ステップでの入力として扱うクローズドループを形成することによって、視覚-体勢感覚のメンタルイメージを生成する [4], [13], [14]。

これを用いて、メンタルイメージの中の最終状態とワーキングメモリに記憶された目標状態とを比較することで、実際に環境中で行為を行わなくても、ある初期値から目標状態に到達する行為を生成する事が出来るかどうかを判定することが出来る。もし、ある初期値から生成された行為が目標状態に到達することが出来なければ、また別の初期値を試し、目標状態に到達するものが見つけれられるまでこの手順が繰り返される。最終的に、メンタルイメージの中で目標状態に到達する行為を生成する初期値が見つかったら、図 1 (a) に示した例と同じように、その値を PM_v にセットすることで、実際の環境中で行為が生成される。

III. ロボット実験

A. ヒューマノイドロボットへの実装

実験には HOAP3 という小型のヒューマノイドロボットを使用した。このロボットはステレオカメラを搭載した頭部と、それぞれ 4 つの自由度を持つ 2 本のアームを有している。このロボットから神経回路モデルには次の 3 種類の情報が入力される。まず、体勢感覚として双腕の計 8 自由度の関節角度 P_t 、カメラの向きを表す首の 2 つの関節の角度 V_t^d 、そして頭部に搭載されたカメラから取得した画像 (16x12 ピクセル) である。ここで、首の関節は PID 制御器によって動かされており、赤い物体に追従して常にカメラの中心にその物体が写るようになっている。ある時間ステップでのこれらの視覚-体勢感覚の入力データ (P_t, V_t^d, V_t^v) を基に、神経回路モデルは次の時間ステップでのこれらの値 $(P_{t+1}, V_{t+1}^d, V_{t+1}^v)$ を予測する。そして、ロボットのアームは PID 制御器によって動かされており、この予測された値のうち P_{t+1} を目標角度として用いることで動作している。

ここで、ロボットから取得するセンサー情報は、CTRNN に入力される前に TPM によって処理される。その詳しい数学的な詳細は山下らの論文で報告されている [7]。

B. タスク設定

実験ではロボットは椅子に固定されており、その正面に机が置かれている。ロボットの真正面の机の上には、赤と青で半分ずつ塗り分けられた直方体の操作対象物が置かれている。また、ロボットから見てその少し奥には高さの低い台が置かれている。

ロボットは図 2 に示す 5 つの行為を教示される。具体的には、(a) 立った状態の物体をそのまま左の方へ動かす、(b) 立った状態の物体を持ち上げて台の上に乗せる、(c) 立った状態の物体を倒して横に寝かせる、(d) 横に寝ている物体をそのまま右の方へ動かす、(e) 横に寝ている物体を持ち上げて台の上に乗せる、以上の 5 つの動作である。(a) か

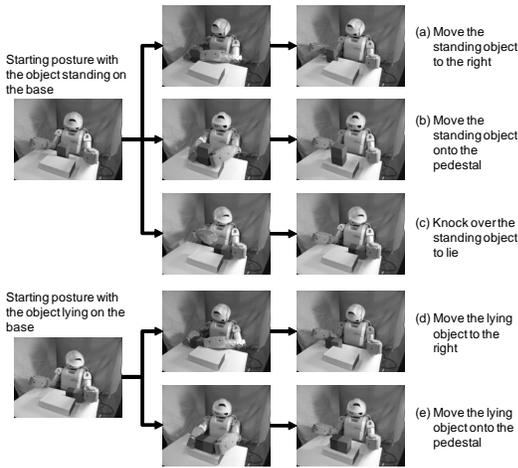


Fig. 2. Five types of goal-directed actions

ら (c) の動作では、最初に物体は立った状態でロボットの正面に置かれており、(d)(e) の動作では物体は寝ている状態でロボットの左手の方に置かれている。この5つの動作をそれぞれ、対象物の初期位置を変えて3回繰り返し教示する。ここで、物体を置く場所は基準位置、基準位置から $\pm 2\text{cm}$ ずらした位置とした。したがって、教師データとしては合計で15個の視覚-体勢感覚のパターンを用いた。

ロボットにこれらの動作を学習させた後、行為の生成に関して2種類の実験を行った。まず一つ目は、教示データの中に含まれる5種類の行為を再生成することが出来るかどうかの確認である。この実験では、5種類の行為に関して、それぞれ学習過程を通して自己組織的に決められた初期値を用い、対象物を学習時と同じ位置に置きロボットに動作をさせた。つまり、対象物を学習時と同じく、基準位置、基準位置から $\pm 2\text{cm}$ ずらした位置に置いたそれぞれの場合に関して、ロボットの動作確認を行っている。

次に、教示データの中には含まれない新規な行為を、学習した行為を組み合わせることで生成することが出来るかどうかを確認した。ここでロボットには目標状態として、物体が横に寝ている状態で台の上に載っている視覚イメージを与え、初期状態としては物体が机の上に立った状態で置かれている視覚イメージを与えた。この条件を満たすためには、教示データの中から、まず対象物を倒し、次に横に寝ている物体を台の上ののせる、という2つの動作を順に組み合わせる必要がある。この実験では、PMv内のニューロンの初期値を探索し、それぞれの初期値から生成された最終状態と与えられた目標状態とを比較し、それらが最も近くなる初期値を見つけ出す必要がある。この過程では、探索に用いる初期値を2次元とし、それぞれ0.05から0.95まで、0.1刻みで変化させ、計100回の探索を行うこととした。その結果得られた最も良い行為を生成する初期値を用いてロボットを動かす、実際の環境中でその動作を実行させた。

C. 結果

1) 教示した目標志向行動の再生成: CTRNNの学習を行う前に、アームの関節角度、首の関節角度、画像入力を処理するTPMには予め15種類の教示データを全て学習させた。その後、CTRNNの学習を行い、その結果得られた

シナプス結合の値を使いロボットを動かすことで、教示した目標志向行動を再生成することが出来るかどうかを確認した。それぞれの目標志向行動について、操作対象物の位置を、基準位置、基準位置から左右にずれた位置の3カ所に置き、それぞれ3回の試行中の成功回数を数えた。その結果、5種類の目標志向動作と、3種類の物体の位置の組み合わせで、計15種類の動作に関して成功率は約70%であった。詳しい結果を表1に示す。この表から、物体の位

TABLE I
THE NUMBER OF SUCCESSFUL TRIALS WITHIN THREE TRIALS IN REGENERATION OF THE TRAINED ACTIONS.

Specified goal-directed action	Position of the object		
	2cm left	original	2cm right
(a) standing object to right	3	2	2
(b) standing object onto the pedestal	0	3	1
(c) standing object to lying	3	3	3
(d) lying object to right	0	3	2
(e) lying object onto the pedestal	3	3	0

置が基準位置に置かれている場合を取り上げると、そのときの成功率は93%であることがわかる。一方、基準位置から左右にずれた位置では成功率が低くなっている。これらのことから、ロボットは教示した目標志向行動を再生成することが出来たといえる。この実験の中で、CTRNNによる順モデルは、照明の状態によるカメラ画像の変動に対して、非常に大きな影響を受けることがわかった。

2) 新規な目標状態に到達するための行動計画: この実験ではCTRNNによる順モデルを用いて、ある時間ステップの視覚-体勢感覚の状態から次の時間ステップでのそれらの値を予測し、その予測された値を再び入力として利用することで、仮想的な動作イメージを生成する。この動作イメージは実際にロボットを動かさずに生成することが出来る。動作イメージを使って、PMv内のニューロンの初期値の探索を100回繰り返したところ、与えられた目標状態に到達することの出来る動作イメージを1つだけ生成することが出来た。そのときの初期値は(0.35, 0.95)であった。

図3にこのときの動作イメージを示す。図の上の部分は予測された視覚イメージを示しており、その下の四角は首の関節角度を処理しているTPMの様子を示している。こ

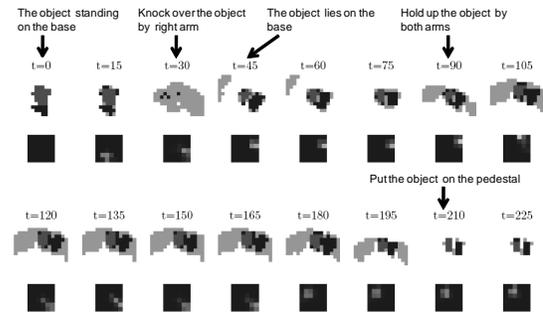


Fig. 3. Imaginary sequence generated with the initial state (0.35, 0.95) where the upper part shows the retinal image and the lower part does for the TPM population coding for the camera head direction.

の図から0ステップでは2色で塗り分けられた物体が立っている状態で、30ステップで右手でこの物体を倒してい

ることがわかる．さらに，45 ステップでは倒された物体をつかみ 90 ステップでそれを持ち上げて台の上に置いていることがわかる．ここで，45 ステップから 210 ステップまでは視覚イメージには変化が見られないが，首の関節角度を表現している TPM には変化が見られる．これはロボットが対象物をつかんだまま，それを注視しつつ持ち上げて台の上にのせているため，ロボットのカメラが追従しているものと考えられる．したがって，ロボットは対象物を倒した後，それを台の上にのせるという 2 つの動作を組み合わせて，正しい動作イメージを生成することが出来たといえる．

次に，正しい動作イメージを生成する事が出来た初期値 (0.35, 0.95) を使い，実際のロボットを動かしたときにその行為を生成する事が出来るかどうかの確認を行った．実験の結果，この初期値ではロボットは違う行為を生成してしまい，与えられた目標状態に到達することが出来なかった．そこで，この初期値付近の (0.3-0.4, 0.9-1.0) の範囲で初期値を変化させ，そのときに生成されるロボットの行為を調べた．その結果，40 回の試行のうち目標状態に到達することが出来る初期値が 2 つ得られた．このときのロボットの動きを図 4 に示す．さらに，与えられた目標状態に到

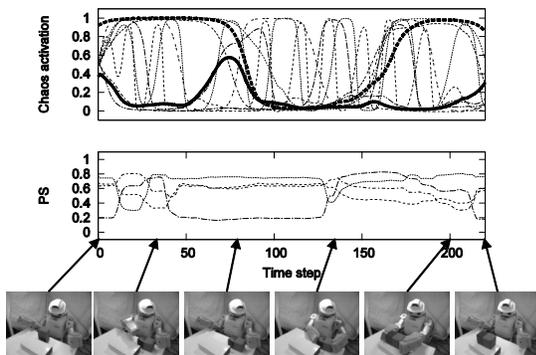


Fig. 4. Actual performance of the robot to achieve the given novel goal state. The upper graph shows the activation of chaos network units. The bottom graph shows the proprioceptive state (PS) for four joint angles in the right arm. Bottom pictures show the actual state of the robot at specific time steps.

達することの出来る初期値を用いて，繰り返しロボットを動かしたところ，同じ初期値を用いているにもかかわらず行為の生成に失敗することがあった．つまり，教示された行為に比べると，これらを組み合わせることで生成された新奇な行為は，初期値の小さな変化や，環境から受ける外乱に対して非常に敏感であるといえる．

3) 新奇な行為を安定して生成するための強化学習: 次に，外乱に対して非常に敏感ではあるが，与えられた目標状態に到達する行為を生成する事が出来た場合，これを安定して生成する事が出来るように強化することを試みた．ここでは，前節で述べた実験で得られた 2 つの成功例を，元の学習データセットに加え，追加学習を行った．

その結果，追加学習によって，非常に不安定であった新奇な行為の生成が安定化され，この行為を生成する事が出来る初期値の範囲が広がった．また，この範囲に含まれる初期値を使って，繰り返しロボットを動かしたところ 70% の成功率であった．従って，不安定ではあっても一度生成された新奇な行為に関して追加学習を行うことで，こ

の行為を安定して生成できるようになることが確認できた．

IV. まとめ

本研究では，習熟した行為を基に，それらを組み合わせることで，与えられた目標状態に到達するための行為を生成する構成論的な神経回路モデルを提案した．このモデルをロボットに実装して実験を行った結果，(1) 教示した行為に関しては，学習過程で得られた初期値を用いることでそれぞれの行為を再生成する事が出来た，また (2) これらの教示された行為を組み合わせることで，与えられた目標状態に到達する新奇な動作イメージを生成する事が出来た，さらに，(3) この新奇な行為の生成は非常に不安定であり (4) 追加学習を行うことで，これを安定化できることを示した．

これらの結果から，創造的な行為や新奇な行為を生成するためには，次の 2 つの特徴が必要になるのではないだろうか．まず，非常に多くの多様性に富んだ経験を，自己組織的に再利用可能な構造を作りつつ，その構造の中に記憶すること．そして，これらの経験をもとに様々な行為の組み合わせを生成する事が出来るように，カオスの持つ多様な振る舞いと経験した行為とを結びつけることである．多様な経験と，その定着学習による構造の自己組織化を繰り返し行うことが，人間のような open-ended な知能の発達には欠かせないのではないだろうか．

REFERENCES

- [1] A. R. Luria. *Higher cortical functions in man*. Basic Books, New York, 1966.
- [2] W. Penfield and J. Evans. The frontal lobe in man: A clinical study of maximum removals. *Brain*, (65):115–133, 1935.
- [3] R.D. Beer. A dynamical systems perspective on agent-environment interaction. *Artificial Intelligence*, 72(1):173–215, 1995.
- [4] Jun Tani. Model-based learning for mobile robot navigation from the dynamical systems perspective. *IEEE Trans. on SMC (B)*, 26(3):421–436, 1996.
- [5] T. Ziemke. On 'parts' and 'wholes' of adaptive behavior: Functional modularity and diachronic structure in recurrent neural robot controllers. In *From animals to animats 6*, pages 171–180, Cambridge, MA, 2000. MIT Press.
- [6] J. Tani, R. Nishimoto, and R. Paine. Achieving "organic compositionality" through self-organization: Reviews on brain-inspired robotics experiments. *Neural Networks*, 21:584–603, 2008.
- [7] Yuichi Yamashita and Jun Tani. Emergence of functional hierarchy in a multiple timescale neural network model: a humanoid robot experiment. *PLoS Computational Biology*, 4(11), 2008.
- [8] Marc Jeannerod. The representing brain: Neural correlates of motor intention and imagery. *Behavioral and Brain Sciences*, 17(2):187–245, 1994.
- [9] Ryunosuke Nishimoto, Jun Namikawa, and Jun Tani. Learning multiple goal-directed actions through self-organization of a dynamic neural network model: A humanoid robot experiment. *Adaptive Behavior*, 16(2-3):166–181, 2008.
- [10] Ronald J. Williams and David Zipser. A learning algorithm for continually running fully recurrent neural networks. *Neural Computation*, 1(2):270–280, 1989.
- [11] Kenji Doya and Shuji Yoshizawa. Memorizing oscillatory patterns in the analog neuron network. In *Proc. of 1989 int. joint conf. on neural networks*, volume 1, pages 27–32, Washington, D.C., 1989.
- [12] David E. Rumelhart, Geoffrey E. Hinton, and Ronald J. Williams. *Learning internal representations by error propagation*, volume 1 of *Parallel distributed processing: explorations in the microstructure of cognition*. MIT Press, Cambridge, 1986.
- [13] Jun Tani. An interpretation of the "self" from the dynamical systems perspective: a constructivist approach. *Journal of Consciousness Studies*, 5(5-6):516–42, 1998.
- [14] G. Hesselow. Conscious thought as simulation of behaviour and perception. *Trends in Cog. Sci.*, 6(6):242–247, 2002.

B 班研究活動報告

同志社大学理工学部 土屋和雄

I. 研究概要

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。従来、動物の運動の力学的な側面はバイオメカニクスにおいて、また、情報論的な側面は運動神経生理学において個別に研究が進められてきた。本研究グループは、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、ロボティクス研究を行う工学研究者との共同研究で研究を行っている。研究方法論として、神経生理学的な研究方法とともに、その成果をバイオメカニクス研究に取り入れて歩行運動の神経筋骨格モデルを構成しシミュレーションを行う方法、およびハードウェアモデルを開発して実環境でシミュレーションを行う方法など、システム論的にその原理を解明することを目指した構成論的な研究方法（システムバイオメカニクス）を積極的に用いている。これらの研究を通して、神経生理学においては、神経生理学的研究で明らかにされたそれぞれの神経部位で処理される情報の機能的な役割を明らかにするとともに、工学においては、環境の変化に対して適応的な行動をとる機能を持った機械システム「柔らかな機械」の設計原理を明らかにすることを目的としている。

II. 研究組織

研究組織は、計画班 (3) と公募班 (8) から構成されている。各研究班の研究課題および研究代表者は以下のとおりである。

- B01-01 大脳皮質運動領域と姿勢・歩行の協調 (高草木薫 旭川医科大学)
- B01-02 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 京都大学大学院理学研究科)
- B01-03 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)
- B01-11 歩行困難者補助のための反射運動系のモデル化に関する研究 (横井浩史 東京大学大学院工学系研究科)
- B01-12 ラット - マシン融合システムと多機能神経電極による生体運動中枢の適応機能の解明 (鈴木隆文 東京大学大学院情報理工学系研究科)
- B01-13 情報を表現する神経活動における身体の役割を BMI 法で解析する (櫻井芳雄 京都大学大学院文学研究科)
- B01-14 脳幹 - 中枢 - 基底核におけるやる気の生成、強化学習機能の解明 (小林康 大阪大学大学院生命機能研究科)
- B01-15 筋シナジーを形成する脳内機構を解明する (関和彦 生理学研究所発達生理学研究系)
- B01-16 大脳基底核による最適運動制御 (南部篤 生理学研究所統合生理研究系)

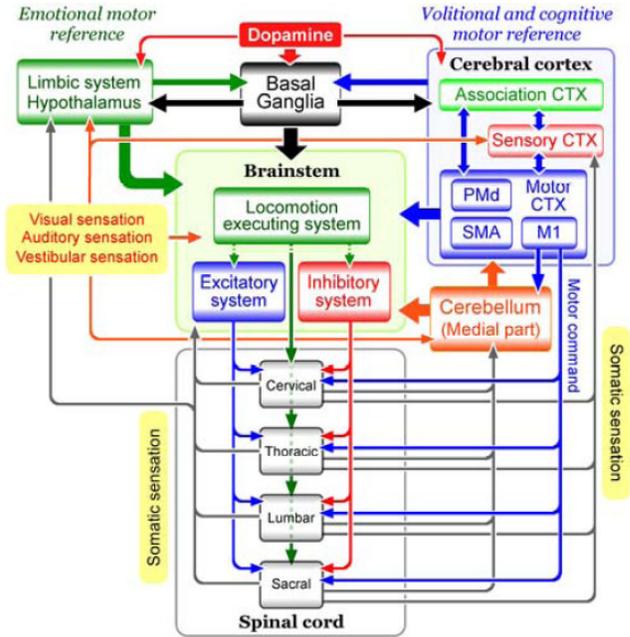


Fig. 1. 歩行行動を制御する中枢神経系の重層的機能構造

- B01-17 小脳および基底核疾患における適応・制御異常の筋空間での定量的評価 (寛慎治 財団法人東京医科大学研究機構東京都神経科学総合研究所)
- B01-18 多角的計測に基づく歩行の環境適応メカニズムの計算論的理解 (花川隆 国立精神・神経センター神経研究所)

III. 研究成果

平成 20 年度に行われた研究の概要を計画班の研究を中心に簡単に紹介する。公募班を含む B 班全体の詳細な研究成果については各班の報告を参照されたい。

A. 大脳皮質運動領域と姿勢・歩行の協調 (B01-01 高草木薫 旭川医科大学)

B01 班は、主に歩行時における姿勢制御の神経生理学的研究を行い、これらの研究成果を基に歩行と姿勢筋緊張の制御に関与する神経回路網の重層的機能モデルを提案した (図 1)。歩行と姿勢筋緊張とを制御する基本的な神経機構は脳幹と脊髄に存在し、下行性の信号と末梢の感覚情報は、脊髄で統合される。本年度は、脳幹から脊髄に下行して姿勢筋緊張の活動を抑制する網様体脊髄路系が脊髄の反射経路の活動をどの様に修飾するのか、また、末梢の感覚情報がどの様に筋緊張抑制系の作用を修飾するのかを明らかにする研究が行われ、脊髄に存在する筋緊張の抑制系が同定された。また、同定された筋緊張抑制系と屈曲反射経路の間には相互抑制作用のあることが証明された。屈曲反射経路内の介在細胞は CPG の主要な構成要素であること

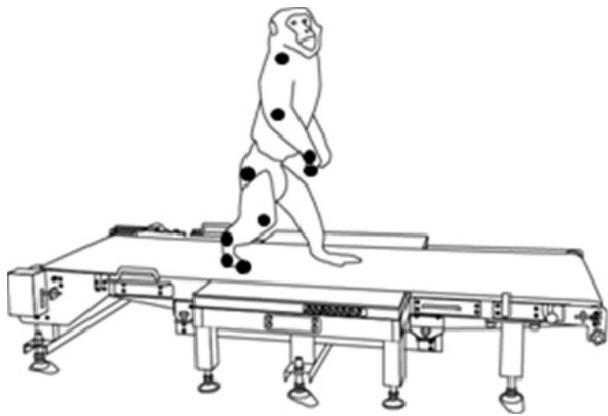


Fig. 2. トレッドミル上を二足歩行するニホンザルの運動計測



Fig. 3. 二関節筋を持つ三次元二足ロボット

から、この相互作用が歩行時における筋緊張レベルの調節に寄与すると考えられる。

B. 筋骨格モデルを用いた歩行分析 (B01-02 荻原直道 京都大学大学院理学研究科)

B02 班は、ニホンザル (*Macaca fuscata*) の二足歩行を対象として、筋骨格構造の解剖学的数理モデルを構築し、実歩行中に見られる適応現象のバイオメカニクス的分析を進めている (図 2)。本年度は、ニホンザルの二足歩行を計算機内で動力学的に再現し、その移動効率が筋骨格系の構造的・形態的制約や歩容の改変の影響をどのように受けているのかを仮想実験を通して構成論的に分析する研究が行われた。筋骨格系を、2次元7関節の剛体リンクとしてモデル化し、そのパラメータは、解剖学的に構築した精密なニホンザルの全身3次元筋骨格モデルに基づいて決定された。基準とする歩容は、二足歩行の3次元運動データから求めた。歩行速度を変化させたシミュレーションでは、対象としたサルは速度変化に対応して、その移動仕事率を最小化するように適応的に歩容を変化させていることが明らかとなった。

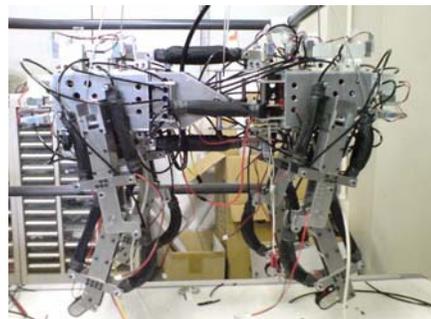


Fig. 4. 空気圧人工筋駆動四足ロボット



Fig. 5. 空気圧アクチュエータを用いたヘビ型ロボット

C. 適応的ロコモーション創発のための反射と志向性の相互作用設計 (B01-03 細田耕 大阪大学工学研究科)

動物の四肢の各関節にはいくつもの筋が付着し、それらは互いに共同筋、拮抗筋として働く。そして、これらの筋の冗長性が上位の制御系と下位の制御系の役割分担や協調に大きな影響を与えていると考えられている。B03 班では、空気圧人工筋駆動のロボットの開発を行い、関節の柔らかさが歩行運動に及ぼす効果を工学的に明らかにしてきた。

(1) 二関節筋を持つ二次元跳躍ロボット

二関節筋が動的なロコモーションにどのような影響を持つかを調べるため、跳躍ロボットを試作し (図 3)、静止状態から飛び上がる実験、空中から着地する実験、継続的に跳躍する実験など、跳躍に関する基礎的な実験を行い、二関節筋の役割を確かめた。

(2) 四脚ロボットにおける胴体の可変剛性と歩行安定性に関する考察

空気圧アクチュエータで駆動される四脚ロボットを試作した (図 4)。空気圧を変化させることにより体幹の剛性を変化させ、ウォークとトロットにおける歩行の体幹の剛性の相違による安定性の相違を、数値シミュレーションおよびハードウェア実験を通して検証した。その結果、それぞれの歩容において、歩行運動が安定となる体幹の剛性が個別に存在することが明らかとなった。

(3) ヘビの筋骨格系を模倣するヘビ型ロボットの構築と制御・生体ヘビの観察

ヘビ型ロボットにおける適応運動を実現するために必要となるセンサの開発し、生物模倣型ヘビ型ロボットを開発した (図 5)。開発したヘビ型ロボットを用いて、関節の柔軟性が持つ運動性能への影響の解析が行われた。その結果、単純な制御にも関わらず、ヘビの見せる3種類の運動 (蛇行運動・サイドワインディング運動・直線運動) がなめらかに実現可能であることが明らかとなった。

B01; 脊髄反射経路における姿勢と運動の制御

高草木 薫, 森 大志, 中隲 克己, 柳原 大, 中里 泰三, 吉見 健二, 北澤 茂, 稲瀬 正彦
松山 清治, 小山 純正, 奥村 利勝

抄録 - 手足体幹の運動は脊髄反射経路を介して誘発される。特に、外界からの環境にリアルタイムに適応して運動を誘発するためには、体性感覚情報と上位運動中枢からの情報を統合して、目的とする運動とこれを実現させるための姿勢制御が必須となる。そこで本年度は、筋緊張レベルの調節に係る網様体脊髄路と末梢からの体性感覚とが脊髄レベルにおいてどの様に相互作用するのかを解析した。得られた研究成果から、姿勢と運動の統合における脊髄反射経路の機能的役割を考察する。

I. はじめに

運動の調節には感覚情報は必須である。しかし、感覚信号がどのように運動を調節しているのか、その知見は決して十分ではない。脊髄反射は最も単純な運動である。体幹や上下肢の運動は全て脊髄反射経路を介して誘発される[1]ことを考慮すると、脊髄反射の仕組みを理解することが、運動機能を構成論的に解明するための必要条件である。適切な運動機能の発現には、その運動に最適な姿勢筋緊張レベルの調節が必要となる。歩行と姿勢筋緊張とを制御する基本的な神経機構は脳幹と脊髄に存在する。大脳基底核、小脳、大脳辺縁系の出力は主に脳幹に、そして、大脳皮質の出力は脳幹と脊髄に作用する。従って、運動を誘発する下行性の信号は脊髄に収束する。一方、脊髄には骨格筋、皮膚、そして関節に由来する感覚情報が収束する。即ち、下行性の信号と末梢の感覚情報は脊髄で統合される。その統合の場としては運動細胞よりも、むしろ介在細胞が重要である[1]。加えて、歩行のリズム生成機構(Central pattern generators; CPGs)が脊髄の介在細胞群のネットワークで構成される[2]ことを考慮すると、上位中枢からの信号と感覚情報が脊髄の介在細胞群に対してどのような作用を誘発するのか？そして、介在細胞は双方の信号をどのように統合して、適切な運動パターンを生成するのかを解明することは適切な運動機能を理解する上で極めて重要である。

本年度は、1)脳幹から脊髄に下行して姿勢筋緊張の活動を抑制する網様体脊髄路系が脊髄の反射経路の活動をどのように修飾するのか、2)末梢の感覚情報がどのように筋緊張抑制系的作用を修飾するのか？の2点にポイントを絞って解析を試みた。研究には脊髄反射や筋緊張、そして、歩行運動の解析に極めて有用である除脳ネコ標本を用いた。得られた研究成績から、姿勢筋緊張と運動の制御に係る脊髄反射経路の機能的役割を考察した。

高草木薫 旭川医科大学 医学部 生理学講座神経機能分野
森大志 山口大学 農学部 獣医生理学講座
中隲克己・稲瀬正彦 近畿大学 医学部 生理学第一講座
柳原大 東京大学大学院 総合文化研究科 生命環境科学系
中里泰三・吉見健二・北澤茂 順天堂大学 医学部 生理学第一講座
松山清治 札幌医科大学 保健医療学系
小山純正 福島大学 共生システム 理工学類
奥村利勝 旭川医科大学 医学部 総合診療部

II. 研究の方法

- 1) 実験動物; 実験には成ネコ(体重2.8-3.5 kg)を用いた。全ての研究手順は Guide for the Care and Use of Laboratory Animals (NIH Guide; 1996年改定)に基づいた。
- 2) 手術; ハロセン・笑気ガス麻酔下にて椎弓切除術を施し、第5腰髄～第2仙髄を露出した。さらに同髄節レベルの左前根を切断し、その中枢側に刺激電極を装着した。左後肢の骨格筋神経および皮膚神経を切断し、それらの中枢側にも刺激電極を装着した。また、第1腰髄(L1)に刺激電極を装着した。その後、中脳レベルで脳幹を切断し、上位脳を除去した(図1A)。手術後、頭部と腰椎を脳定位固定装置に固定した。
- 3) 刺激と記録; 延髄網様体の筋緊張抑制野(Nucleus reticularis gigantocellularis; NRGc, 図1B)に微小電極を刺入し、この部に短矩形波刺激(20-50 μ A, 3連発, 5 ms 間隔)を加え、運動細胞や介在細胞、そして感覚線維に誘発される作用を解析した。第7腰髄の背面から脊髄背面電位(Cord dorsum potentials; CDP)を記録した。第7腰髄～第1仙髄(L7-S1)から後肢伸筋および屈筋を支配する運動細胞の細胞内活動を記録した。運動細胞は、L5-S1の前根(Ventral root; VR)刺激による逆行性応答とIa EPSPのパターンに基づいて分類した。介在細胞は第5-7腰髄から記録した。介在細胞は前根刺激およびL1刺激による逆行性応答が欠如する。また、筋神経や皮膚神経から介在細胞への感覚入力を同定した。筋神経の刺激により誘発される脊髄背面電位の閾値の1.0~1.3倍(Threshold; T)は筋紡錘由来のIa線維群の興奮、1.4~2.5Tは、腱器官由来のIb線維群の興奮、そして、2.6T以上は、関節受容器やII群線維からの屈曲反射経路(Flexion reflex afferent; FRA)の興奮と判定した[1]。第5腰髄の後根および第7腰髄の前根の一部に記録電極を装着し、各々後根電位(Dorsal root potentials; DRP)と前根電位(Ventral root potentials; VRP)を導出・記録した。
- 4) スパイク・トリガードアベレーシング法; 一個の介在細胞の発射活動をトリガーとして、標的とする神経細胞の膜電位を1000~4000回程度の平均加算を行い、誘発されるシナプス後電位の有無により、抑制性あるいは興奮性のシナプス接続の有無を判断した。

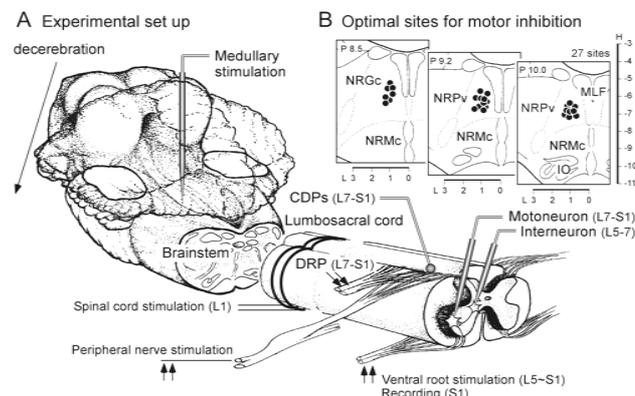


図1 実験の方法

ネコの脳幹～脊髄の手術模式図。A; 電極の配置。B; 延髄網様体の筋緊張抑制領域。詳しい説明は本文参照

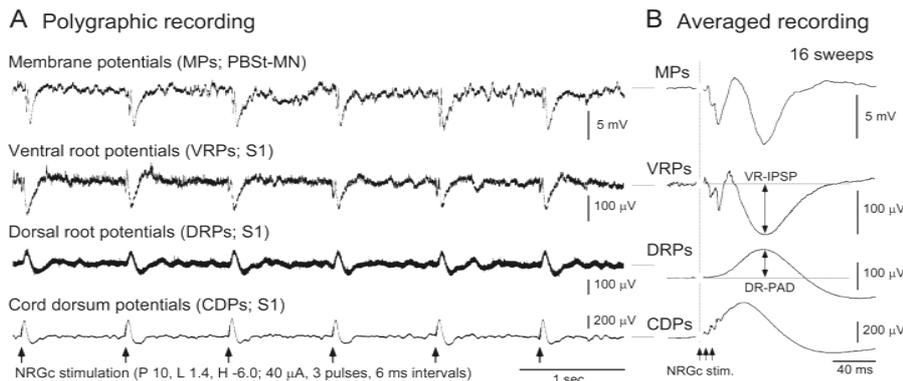


図2 筋緊張抑制系により誘発される脊髄反射弓の興奮性変化

A; ポリグラフの記録. 上段から後大腿二頭筋支配運動細胞の膜電位, 第一仙髄の前根電位, 第一仙髄の後根電位, 脊髄背面電位. 上向き矢印は延髄網様体の微小電気刺激. 運動細胞と前根電位には過分極が, 後根には脱分極電位が誘発された. B; 各々の電位の平均加算記録. 延髄網様体刺激により短潜時および長潜時の過分極電位が誘発された. 後根には長潜時の脱分極電位のみが誘発された. 詳しい説明は本文参照

III. 研究成果

1. 筋緊張抑制系と脊髄反射弓の興奮性

筋緊張抑制系はどのように脊髄反射弓の活動を修飾するのであろうか? 感覚線維と運動細胞の興奮性を評価するため, 後根電位と前根電位, そして後肢の運動細胞の細胞内活動を記録した(図2). 1Hzの頻度で抑制野へ電気刺激を加えると運動細胞と前根には過分極電位が, そして後根には脱分極電位が誘発された(図2A). これらの電位を加算すると, その時間経過が詳細に解析できる(図2B). 運動細胞と前根電位には, 刺激から20ms以内(早い潜時)と約30-70ms(遅い潜時)で抑制性シナプス後電位(inhibitory postsynaptic potential; IPSP)が誘発された(上二段). 一方, 後根にはPrimary afferent depolarization (PAD) が誘発された(三段). PADは遅い潜時のみに誘発された. 脊髄背面電位(CDP)には, 脱分極が誘発された(下段). この成績は, 延髄抑制野の刺激により, 脊髄への感覚情報の流入がブロックされ, 脊髄運動細胞の活動も抑制されることを示している. 運動細胞へのシナプス後抑制は glycine を神経伝達物質とする抑制性介在細胞を興奮させることにより誘発される[1]. また, PADは感覚線維にシナプス前抑制が誘発されたことを示しており, これには, GABAを神経伝達物質とする脊髄内介在細胞が関与する[1].

各々の抑制効果を誘発する領域は共に延髄網様体内側部(NRGc)に分布していた(図3AB). また, 双方の振幅の間には強い正の相関が認められた(図3C). 従って**延髄**

抑制野への刺激は抑制性介在細胞を介して運動細胞へのシナプス後抑制と感覚線維へのシナプス前抑制とを誘発する可能性がある. 一方, これらの抑制作用は屈曲反射経路の活動により減弱することが明らかとなった.

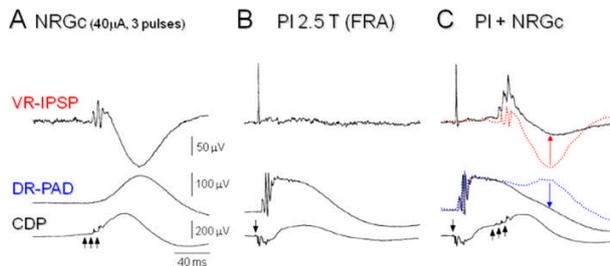


図4 屈曲反射経路による延髄抑制野の刺激効果の修飾

A; 延髄抑制野の刺激により誘発される前根(上段; VR-IPSP)および後根(中段; DR-PAD)への抑制作用. 下段は脊髄背面電位(CDP). B; 足底筋神経に屈曲反射を賦活させる強度の刺激を加えると, 前根に単シナプス反射が, 後根には PAD が誘発された. C; 足底筋神経への刺激は, 延髄刺激によるシナプス後抑制と前抑制を減弱させた. 破線は, AとBとを単純に加算した電位.

図4は, その代表例である. 延髄抑制野の刺激は前根にIPSPを, 後根にPADを誘発した(図4A). また, 足底筋(Plantaris; PI)神経のII群線維(屈曲反射経路)を興奮させると, 前根には単シナプス反射が, 後根にはPADが誘発された(図4B). この屈曲反射経路の活動を抑制野の刺激に先行させると, 抑制野由来の前根IPSPと後根PADの振幅はともに減少した(図4C). この結果は, 運動細胞へのシナプス後抑制と感覚線維へのシナプス前抑制を誘発する介在細胞は共に屈曲反射経路から抑制を受けることを示唆する, そして, 同一の介在細胞が双方の抑制を誘発する可能性がある」と推定した先の実験成績を強く支持する.

2. 筋緊張抑制系と脊髄の神経細胞活動

異なる機能を有する脊髄反射弓を構成する介在細胞や感覚線維の種類は異なる. 従って, 筋緊張抑制系が様々な種類の運動細胞や介在細胞, そして, 感覚線維にどのような作用を誘発するのかを検討する必要がある. 図5は延髄抑制野への刺激により, 脊髄の細胞群に誘発された細胞内電位の代表例である. α および γ 運動細胞(図5AB), 脊髄反射を媒介するIa介在細胞, Renshaw細胞, II群線維や皮膚からの入力を受ける介在細胞(図5C-F)にはIPSPが誘発された. 特に, 各々のIPSPの時間経過はほぼ同一であった. また, Ia群線維や皮膚線維には, PADが誘発された(図5GH).

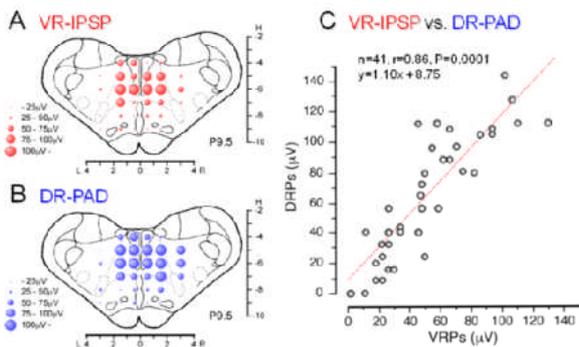


図3 運動細胞と感覚線維に対する抑制作用

A; 延髄の前額断面上において, 前根(運動細胞)にシナプス後抑制を誘発した領域の分布. B; 後根(感覚線維)にシナプス前抑制を誘発した領域の分布. 強い抑制作用を誘発する領域は, ともに延髄網様体の内側部に分布していた. 強い抑制作用を誘発する部位は大きい●で示した. C; シナプス後抑制とシナプス前抑制作用の関係. 強いシナプス後抑制を誘発した領域の刺激強いシナプス前抑制を誘発した.

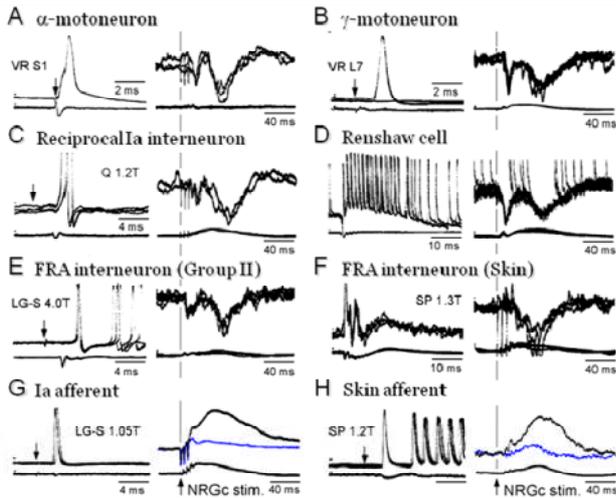


図5 運動細胞, 介在細胞, 感覚線維に対する延髄抑制野刺激効果

A;ヒラメ筋支配α運動細胞. B;γ運動細胞. C;相反抑制を媒介するIa介在細胞. D;反回抑制を誘発するRenshaw細胞.E;II群線維から入力を受ける介在細胞. F;皮膚反射経路の介在細胞. G;Ia線維. H;皮膚線維. FRA; flexion reflex afferent (屈曲反射入力), VR; ventral root (前根), Q; quadriceps (大腿四頭筋), LG-S; lateral gastrocnemius soleus (外側腓腹ヒラメ筋), SP; superior peroneal (浅腓骨神経)

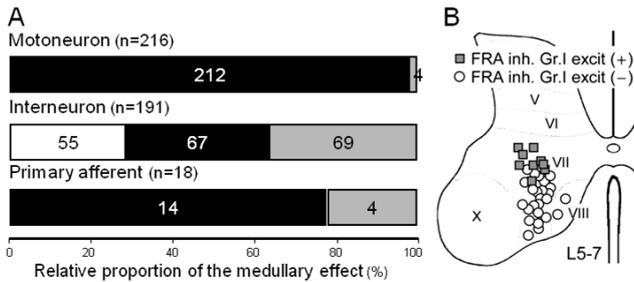


図6 延髄抑制野への刺激による脊髄神経細胞群の活動

A;延髄網様体刺激による運動細胞(上段), 介在細胞(中段), 感覚線維(下段)に対する作用. 黒;抑制, 白;興奮, 灰色;反応なし. B;延髄抑制野の刺激により興奮した介在細胞の局在. 全て屈曲反射から抑制を受けた. □; I群線維からの興奮を受けた細胞, ○;受けなかった細胞.

図6Aに神経細胞記録の成績をまとめた. 延髄抑制野の刺激により 98% の運動細胞がシナプス後抑制を, そして, 78% の感覚線維がシナプス前抑制を受けていた. 一方, 介在細胞には様々な作用が誘発された. 抑制野の刺激で興奮する細胞(29%), 抑制される細胞(35%), そして, 無反応の細胞(36%)が記録できた. また, 興奮を受ける介在細胞はRexed VII層(脊髄中間層~深層)に分布していた. 抑制野から興奮作用を受ける介在細胞の代表例を図7に示した. 抑制野から興奮を受ける介在細胞の多くが, 延髄抑制野から単シナプス性および遅い潜時の興奮作用と屈曲反射からの抑制作用を受けていた(45/55個; 82%). また, 10個(18%)の介在細胞は, I群線維からの単シナプス性の興奮作用を受けていた. これらの成績は「延髄抑制野の出力は運動細胞, 脊髄反射を媒介する介在細胞群, そして, 感覚性線維の活動を抑制することにより, 筋緊張を減弱・低下させる」ことを示唆する. また, 次の基準を満たす介在細胞が筋緊張の抑制を誘発すると考えられる. ①延髄抑制野から興奮性入力を受ける. ②屈曲反射経路からの抑制作用を受ける. ③一部は筋の長さや張力のフィードバックに関連

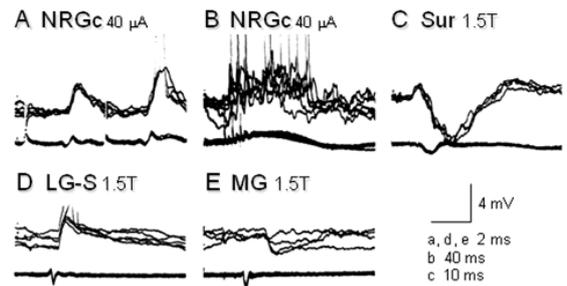


図7 延髄抑制野刺激により興奮する介在細胞

延髄網様体刺激による単シナプス性(A), および, 遅い潜時(B)の興奮作用. 皮膚反射経路(屈曲反射経路)から抑制を受ける(C). I群線維から単シナプス性の興奮作用と2シナプス性の抑制作用を受ける. MG; medial gastrocnemius (内側腓腹筋), Sur; Sural nerve (腓腹神経).

するI群線維からの興奮性入力を受ける. ④ Rexed VII層に存在する.

3. 筋緊張の抑制を誘発する抑制性介在細胞の同定

次に, 上の基準を満たす介在細胞が, 運動細胞や他の介在細胞にシナプス後抑制を誘発するのか?そして, 感覚線維にシナプス前抑制を誘発するのか?を解析した. これには Spike-triggered averaging 法を用いた. 図8は代表的な記録である. 上記基準を満たす介在細胞群を細胞外にて記録し, 発射活動をトリガーとして, Target とする神経細胞の細胞内膜電位を平均加算した.

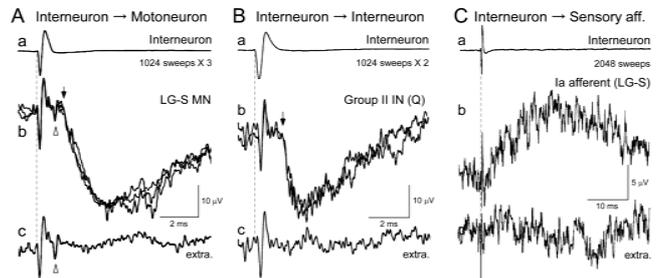


図8 Spike-triggered averaging により同定した抑制性介在細胞

外側腓腹ヒラメ筋運動細胞(A)と大腿四頭筋からのII群線維の入力を受ける介在細胞(B)に誘発されたIPSP. 外側腓腹ヒラメ筋からのIa線維に誘発されたPAD(C). 上から, トリガーとなる介在細胞の発射(a), 平均加算された細胞内電位(b), そして, 細胞外に加算電位(c). 下向き矢印は IPSP の開始. 上向き△は, 介在細胞の軸索の終末脱分極電位. △と↓までの時間がシナプス遅延(約0.4 ms)に相当する. Aでは, 3回, Bでは, 2回の加算記録をSuperimposeした.

その結果, 延髄抑制野から抑制作用を受ける運動細胞(図8A)や介在細胞(図8B)には, IPSP が, そして, 感覚線維には PAD を誘発する(図8C)介在細胞が存在することを立証することができた. 特に, 運動細胞に対しての抑制作用を詳細に検討すると, 一つの介在細胞でも, 複数の運動細胞に IPSP を誘発することが明らかとなった. しかし, 拮抗関係を持つ複数の運動細胞群に対して抑制を誘発する介在細胞は証明できなかった.

IV. 考察

1. 筋緊張抑制系による脊髄反射弓の制御

図9に筋緊張抑制系をまとめた. この系は脚橋被蓋核のコン作動性細胞に始まり, 橋網様体細胞, 延髄網様体脊

髄路細胞,そして脊髄の抑制性介在細胞を次々と興奮させ、伸筋や屈筋を支配する α -及び γ -運動細胞や脊髄反射を媒介する介在細胞群にシナプス後抑制を誘発する。加えて骨格筋や皮膚からの感覚線維に対してシナプス前抑制を誘発する。即ち、筋緊張の抑制は、脊髄反射弓の入力部(感覚線維),統合部(介在細胞),そして、出力部(運動細胞)の全てを抑制することにより実現される。従って、筋緊張を制御するという事は、脊髄反射弓の興奮性を調節することであるという解釈が成り立つ。

筋緊張抑制系は脊髄において、どの様に運動時の筋緊張を制御するのだろうか? 屈曲反射経路内の介在細胞はCPGの主要な構成要素である[3]。筋緊張抑制系と屈曲反射経路の間には相互抑制作用のあることが証明された(図4, 5, 7)。この相互作用が歩行時における筋緊張レベルの調節に寄与すると考えられる。さらに、同定できた介在細胞はI群線維からの興奮作用を受けることを考慮すると、筋緊張抑制系は筋張力情報に基づくNegative feedbackを骨格筋に及ぼすことで、運動時における筋緊張の調節に関与している可能性がある。

2. 筋緊張抑制系による脊髄反射弓の制御

筋緊張抑制系に対する屈曲反射経路の接続様式を模式図に示した(図10A)。抑制系の脳幹出力部である延髄網様体(NRGc)は抑制性介在細胞を介して、伸筋および屈筋支配 α 運動細胞を抑制する。この抑制性介在細胞には屈曲反射経路(FRA)の介在細胞が抑制作用を及ぼす。

運動には全身性運動、複数の脊髄髄節が関与する髄節性運動、そして、特定の部分の動きによる局所運動に分類できる。筋緊張抑制系を構成する延髄網様体脊髄路は、頸髄・胸髄・腰髄・仙髄のレベルに両側性に作用を及ぼすので、この系の活動が変化すると、全身の筋緊張が変化することになる(図10B)。レム睡眠時における全身の骨格筋活動の消失(General inhibition)はこの系の活動により誘発されると考えられる[4]。歩行における下肢の運動は髄節性運動の代表である。歩行時には、骨格筋や皮膚、関節に由来する下肢の屈曲反射経路が歩行周期に依存して動作するため、屈曲反射経路は抑制系の介在細胞をリズムカルに抑制する。

この作用は複数の腰・仙髄レベルで働く。その結果、支配下の運動細胞は興奮することが可能になり、筋緊張抑制系は左右肢の交互運動をアシスト役目を果たすことになる(図10C)。一方、親指と人差し指で物をつまむ動作など、手指の精緻運動は屈曲運動が主体である。一次運動野の指令は指屈筋を支配する運動細胞と、この運動に関与する屈曲反射経路を興奮させる。これが、抑制系の介在細胞の活動を抑制するため、指屈筋を支配する運動細胞の興奮性のみが上昇し、その運動に必要な筋緊張が提供される。しかし、この運動に寄与しない骨格筋を支配する運動細胞は興奮しない。この様に、皮質脊髄路の働きに加えて屈曲反射経路と筋緊張抑制系の相互作用を考慮すると、局所の精緻運動時における筋緊張制御の仕組みに新たな解釈を与えることができる(図10D)。

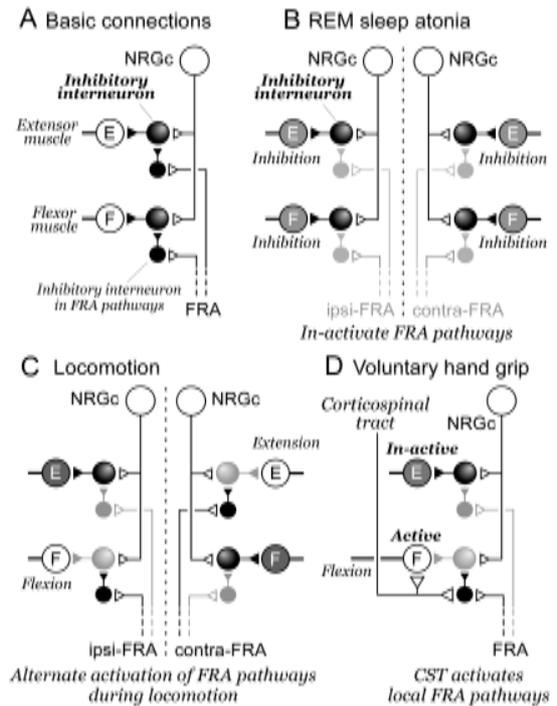
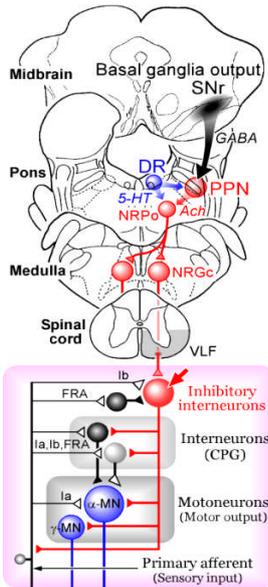


図9 筋緊張抑制系の概要



筋緊張抑制系が活動すると、感覚線維、脊髄反射を媒介する介在細胞、そして、運動細胞の活動が抑制され、結果として運動が抑制される。この抑制系は脳幹のレベルで大脳皮質や大脳辺縁系、そして、小脳からの興奮性入力を受ける。また、脚橋被蓋核(PPN)は、大脳基底核の出力部である黒質網様体(SNr)からのGABA作動性の抑制性投射を受ける。縫線核群(背側縫線核; DR)からPPNや橋網様体への投射により、この抑制系の活動は抑制される。

レム睡眠時の筋緊張消失にはこのシステムが活動すると考えられている。覚醒時には、大脳皮質・基底核・辺縁系、そして小脳からの投射により、運動時における筋緊張レベルが調節される。

GABA; γ -アミノ酪酸, DR, 背側縫線核; ACh; アセチルコリン, 5HT; セロトニン, NRPo; 吻側橋網様核, NRGc; 巨大細胞性網様核, VLF; 前側索, Ia; Ia線維, Ib; Ib線維, MN; 運動細胞, CPG; リズム生成器。

図10 筋緊張抑制系と屈曲反射経路の相互作用

A: 筋緊張抑制系と屈曲反射経路の機能的接続様式。 B: レム睡眠時の筋緊張消失。レム睡眠時には屈曲反射は働かないので、抑制系の介在細胞が興奮し、伸筋および屈筋を支配する介在細胞は抑制される。 C: 歩行時には左右の屈曲反射経路が交互に活動するため、左右の屈筋と伸筋は交互に活動する。 D: 皮質脊髄路の活動は指屈筋を支配する運動細胞と屈曲反射経路を興奮させるため、屈筋の筋力が増加する。詳しい説明は本文参照。 E; 伸筋支配運動細胞。 F; 屈筋支配運動細胞。 Ipsi-, contra-FRA; 同側および反対側の屈曲反射経路

REFERENCES

- [1] E. Jankowska., 1992 Interneuronal relay in spinal pathways from proprioceptors. Prog Neurobiol. 38, 335-378, 1992.
- [2] S. Grillner, 2003. The motor infrastructure: from ion channels to neuronal networks. Nat. Rev. Neurosci., 4, 573-586, 2003
- [3] Grillner, S., 1981. 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.
- [4] K. Takakusaki, K. Saitoh, S. Nonaka, T. Okumura, N. Miyokawa, Y. Koyama, "Neurobiological basis of state-dependent control of motor behavior", Sleep Biol. Rhyth., vol. 4, pp. 87-104, 2006

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³, 中務真人¹, 土屋和雄⁴

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

³神戸大学 大学院工学研究科 機械工学専攻

⁴同志社大学 理工学部 エネルギー機械工学科

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、ニホンザル(*Macaca fuscata*)の二足歩行を対象として、筋骨格構造の解剖学的数理モデルを構築し、実歩行中に見られる適応現象の生体力学的分析を進めている。さらに、神経制御系の数理モデルを構築して筋骨格モデルに実装し、身体筋骨格系・神経系・環境系の適切な相互作用により発現する歩行運動を動力学的に再現することを通して、歩行の適応現象のメカニズムを構成論的に解明することを目指している。本稿では、こうしたニホンザル歩行運動のシステムバイオメカニクス研究について、現在までの進捗状況を報告する。

2. 二足歩行の 3 次元キネマティクスとその速度変化

時速 3, 4, 5 km/h に設定したトレッドミル上を二足歩行するニホンザル 2 個体(KA = 12.3 kg, KU = 9.2 kg)の全身運動を、4 台のハイスピードカメラ(ナックイメージテクノロジー・HotShot1280)を用いて同期撮影し、その歩行運動を運動学的に分析した。撮影周波数は 125 frame/sec, シャッター速度は 1/250 sec とした。本研究で用いたトレッドミル(マルヤス機械・MMX300-FG-140)は 600 x 400 mm の床反力計(共和電業・EFP-S-1.5KNSA13)を組み込み可能なように特別に設計したものである。これを用いて歩行中のニホンザルの右足に作用する鉛直方向床反力も同時に計測した。得られた 4 方向の動画像フレーム毎に、片側 8 個の標識点(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算出した(図 1)。

二足歩行時の標点の 3 次元運動データに、構築した解剖学的に精密なニホンザルの 3 次元全身筋骨格モデル(20 節 41 関節自由度)[1]をマッチングしてやれば、筋骨格系各要素の歩行中 3 次元動態を推定することが可能となる。具体的には、計測した標点位置とモデル上の標点位置の誤差、および各関節の可動域中心からの偏差を最小化するモデルの姿勢(関節角度)を計算し、筋骨格系の動態を可視化した[1]。標点の位置情報は、モデルの自由度を規定するには不十分であるが、筋骨格構造に内在する運動学的な拘束を利用することにより、解剖学的に無理のない自然な筋骨格運動を推定することができていることが分かる(図 2)。

求めた二足歩行中の後肢各関節の 3 次元角度変化を分析した結果、猿まわしサルの二足歩行では、1)大腿骨は骨盤に対して常に外転位にあり、また接地時に相対的に外旋、離地時に内旋する、2)歩行速度が大きくなるにつれて股関節が離地時により大きく伸展する一方、膝関節は立脚期中により大きく屈曲するなど、歩行速度の増大とともに適応的に歩容を変化させている、こと等が明らかとなった。このことは、一定の目標軌道に基づいて歩行が生成され、リズム生成器の周波数変調でその速度が制御されているわけではないことを示唆している。一方、同時計測を行った床反力パターンを比較すると、どの歩行速度においてもヒトの歩行に見られる二峰性にはならず、立脚期前半にそのピークが起こる一峰性になること、また床反力のピークは歩行速度が大きくなるにつれ増大することが確認された[2]。

3. 二足歩行の移動仕事率

ニホンザルの二足歩行には、移動効率を最大化する最適速

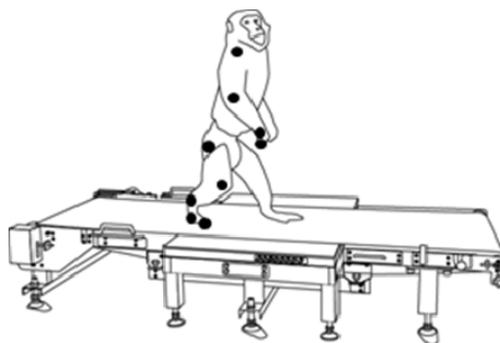


図 1 トレッドミル上を二足歩行するニホンザルの運動計測。

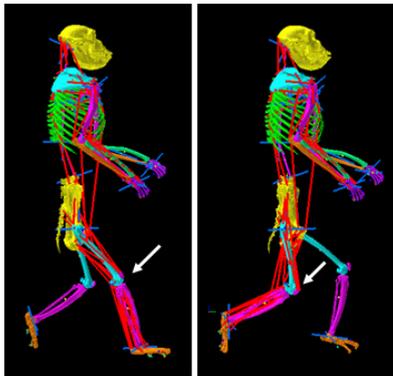


図2 3次元筋骨格構造の動態推定(左:接地, 右:離地時).

度が存在するのであろうか。そのことを明らかにするため、ニホンザルの二足歩行中の移動仕事率(単位質量・単位移動距離当たりの消費エネルギー量: Cost of Transport)を計算し、歩行速度との関係を求めた。具体的には、気密性チャンパー内に設置したトレッドミル上でニホンザル(猿まわしサル2個体: 個体1 = 12 kg, 個体2 = 5.5 kg)に二足歩行を行わせ、チャンパー内の二酸化炭素濃度の時間変化(CO₂ ppm/sec)を、赤外線式ガス濃度感知装置(島津製作所 CGT-7000)により計測した[3,4]。そしてこの値にチャンパー容積を乗じて単位時間当たりの二酸化炭素排出量を求め、呼吸商を0.85と仮定して酸素消費量に換算した。これに単位酸素消費量当たりの代謝エネルギー消費量 20.1 J/ml [5]を乗じてエネルギー消費量を推定し、移動仕事率を算出した。

図3に歩行速度と移動仕事率の関係を示す。ヒト成人の二足歩行の場合、歩行速度と移動仕事率の関係は約1.3 m/sで極値を持つU字型となり、ヒトの自由歩行ではその極値に対応する歩行速度が自然と選択されていることが知られている。しかしニホンザルの場合、歩行速度が小さい領域では移動仕事率は高くなるものの、歩行速度が大きい領域では増大せず、ほぼ一定かむしろ若干減少する傾向があることが明らかとなった。

ニホンザル二足歩行の移動仕事率が極値を持たないのは、速度が大きくなる比較的早い段階で、すでにメカニクスとしては歩行から走行に遷移している可能性が考えられる(duty比が0.5以上でも)。ヒトの走行時の移動仕事率は速度の増大と共に単調減少する曲線となり、ヒトは両曲線が交わる速度約2.5 m/sで歩行から走行に遷移することが知られている[6]。ニホンザルの場合、走行の移動仕事率曲線が歩行のそれより相対的に下方に位置するため、ヒトに見られる明瞭な極値が見られない可能性が示唆された。

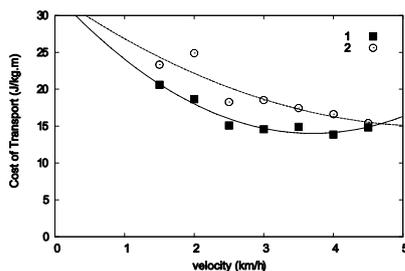


図3 ニホンザル二足歩行の移動仕事率と速度の関係。

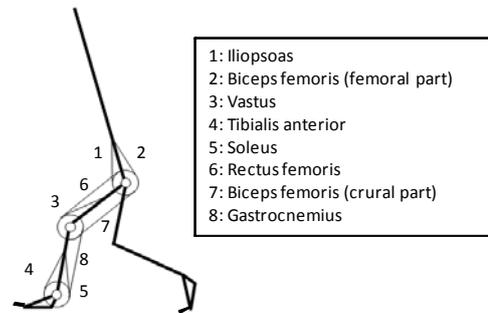


図4 ニホンザルの2次元筋骨格モデル。

4. ニホンザルの二足歩行シミュレーション

ニホンザルの二足歩行を計算機内で動力学的に再現し、その移動効率が筋骨格系の構造的・形態的制約や歩容の改変の影響をどのように受けているのかを仮想実験を通して構成論的に分析することができれば、直立二足歩行の起源と進化を理解する上で重要な示唆を提供するものとなる。このためPDフィードバック制御則に基づくニホンザルの二足歩行運動の動力学的シミュレーションを行い、歩容の仮想的改変が移動効率に与える影響を検討した。

ここではニホンザルの筋骨格系を、図4に示す2次元7節の剛体リンクとしてモデル化し、片側8つの主要な筋を考慮した。各節や筋のパラメータは、構築した解剖学的に精密なニホンザルの全身3次元筋骨格モデル[1]に基づいて決定した。足部節は足根中足部と、質量ゼロの指部によりモデル化した。中手指節関節の運動は予め規定されているものとした。

運動の生成は以下の手順で行った。まず、二足歩行の3次元運動データから歩行の目標軌道を求めた。具体的には、上述の方法により計測した前肢の3標点を除く片側5点と、本シミュレーションのために新たに計測した足先点、計6点の3次元運動データを矢状面に投影し、各歩行速度(3, 4, 5 km/h)の2次元平均歩容を求めた。歩行データは筋骨格モデルの寸法とほぼ一致する個体KAのものを用いた。

股関節の軌跡は基本的には正弦曲線で表される。ここではその運動を、以下の正弦関数で最小二乗法近似した。

$$z = a \cos\left[4\pi\left(\frac{x}{s} - \theta\right)\right] + b \quad (1)$$

ここで(x,z)は股関節の座標、sはストライド長、a,b,θは係数であり、それぞれ正弦曲線の振幅、地面からの高さ、位相差を表す。本研究ではこの3変数を変更することによって股関節の軌跡を仮想的に変更し、様々な仮想歩容を生成した。具体的には各歩行速度の3係数を、1)変更なし、2)位相差θをヒトの値に変更する、3)θをヒトの値に変更し、さらにaに-1を乗ずる、4) aをゼロにする、という4つの条件で股関節の軌跡を生成し、それを満たすように膝関節、足関節、肩峰点の座標を再計算した(足部の軌跡は実歩行のから変化させなかった)。図5に算出した各歩行速度の歩容(条件1)と、4 km/hにおける仮想歩容(条件2,3,4)を示す。条件1はニホンザルの実計測歩行、2は重心の上下動の位相がヒトと一致したヒト的歩行、3は重心の上下動がヒトと逆相にな

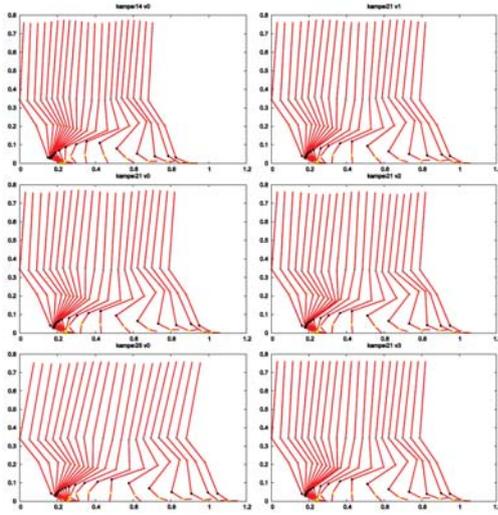


図5 シミュレーションに用いた歩容の例. A-C: 3, 4, 5 km/h の実計測データ (条件 1), D-F: 4 km/h の条件 2,3,4.

るコンプライアント歩行, 4 は重心が上下動しないフラット歩行と対応している.

各歩行速度の 4 条件, 計 12 の目標軌道 (関節角度) について, 目標軌道を筋座標に変換した. そして以下に示す 2 つの振動子と PD 制御則に従って各筋への運動指令を算出した[7].

$$\begin{aligned} \dot{\phi}_L &= \omega - K \sin(\phi_L - \phi_R - \pi) \\ \dot{\phi}_R &= \omega - K \sin(\phi_R - \phi_L - \pi) \\ a_m &= \kappa(\xi_m - \xi_m^*(\varphi)) + \sigma \dot{\eta}_m \end{aligned} \quad (2)$$

ここで ϕ_L, ϕ_R はそれぞれ左右肢に対応する振動子の位相, ω は振動子の周期を規定するパラメータ ($2\pi/T$, T は歩行周期), K は係数, a は運動指令 (ただし $a < 0$ のとき $a = 0$), ξ, η はそれぞれ正規化筋長, 正規化筋収縮速度, ξ^* は筋の目標軌道 (φ の関数), σ, κ はゲイン係数である. 筋が発揮する力の大きさ F は運動指令 a に比例し, 1 のとき最大筋張力を発揮する.

歩行中のエネルギー消費は, 簡易的に筋の機械仕事に基づいて以下のように計算した.

$$E = \frac{1}{e} \cdot \int \sum_m |F_m v_m| dt \quad (3)$$

ここで E は代謝エネルギー, v は筋収縮速度, e は生体の代謝エネルギーから機械仕事への変換効率である. ここでは $e = 0.25$ とした[8,9].

図 6A に実計測データ (条件 1) について, 歩行周期を 0.75, 1, 1.5 倍に変化させて歩行を行かせたときの移動仕事率を示す. この歩行周期の変更は, キネマティクスを変えずに歩行速度をそれぞれ約 1.3, 1, 0.7 倍することに対応する. 歩行速度が低いときは 3km/h, 高いときは 5 km/h, その間は 4 km/h の歩容において移動仕事率が相対的に低くなっていることがわかる. すなわち, 猿まわしサルは速度変化に対応して, その移動仕事率を最小化するように適応的にキネマティクスを変化させている. また 3, 4 km/h の歩容では歩行速度の増大とともに移動仕事率が高くなる傾向があるのに対して, 5 km/h では逆に減少する傾向が見られた. この減少傾向は, 走行にお

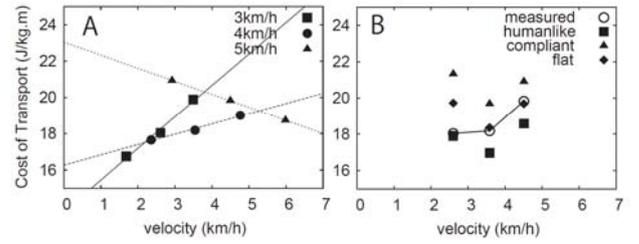


図 6 生成された歩行の移動仕事率と歩行速度の関係.

ける移動仕事率と速度の関係[6]に類似している. 体重約 10kg のニホンザルが 5 km/h で歩行しても duty 比は 0.5 を下回ることはないが, このときの歩行は力学的には走行になっていることを示唆した.

3 段階の歩行速度の 4 歩容について, 移動仕事率をプロットした結果 (図 6B), 条件 2, すなわち重心移動をヒト的に変更した歩行が最も移動仕事率が低くなることが明らかとなった. これは, ヒトの歩行に見られる重心移動のパターンが歩行効率の向上に実際に寄与していることを示している. 一方, 条件 2 の移動仕事率を条件 1 のそれと比較すると前者のほうが小さい, すなわち骨格構造上はヒト的歩行の獲得が可能であるにもかかわらず猿まわしサルはその最適な歩容を採用していないことが分かった. この原因としては, 筋や靭帯といった軟部組織による関節運動の制約が, 高度な訓練にも関わらずヒト的歩行の獲得を妨げている可能性が考えられる. ただし, 本シミュレーションでは筋骨格系内の弾性要素を考慮していないため, 5 km/h の移動仕事率は相対的に高めに見積もられている可能性もある. 移動仕事率の算出結果 (図 3) によると, 歩行速度が増大しても移動仕事率はほとんど変化しない. 今後弾性要素も含めて筋骨格系の構造が二足歩行機能に与える影響を検証していく必要があると考えられた.

5. 適応的歩行運動の生成

上述のフィードバック制御に基づく歩行生成では, 各関節に非現実的な大きいゲインを仮定する必要があり, また神経情報伝達の時間遅れを考慮すると系が不安定化してしまう. また目標軌道が規定されているため, 身体や環境の変動に対して歩行が自律的に適応変化することはない. 動物がこうした問題を回避し, 適応的な歩行運動を生成できるのは, フィードフォワードに基づく運動制御が同時に行われているためと推測される.

Ivanenko らは, ヒトの歩行中の下肢筋の筋電図を解析し, 歩行中の筋活動パターンは約 5 つの主成分 (主波形) の組み合わせですべて表現されうることを明らかにした[10-11]. こうした筋の時不変的協働パターンは, 脊髄に存在する機能的ユニット (spinal module) でコードされていることが示唆されている[12]. 本研究では, このような脊髄に内在する筋の活動パターンが組み合わせられて, 歩行運動の基本的運動指令パターン, すなわちフィードフォワード指令を作っており, これが姿勢制御などフィードバック系と協調的に動作することによって適応的で柔らかい歩行が実現されていると考え, 新たな歩行生成神経系の制御モデルを構築した (図 7). 具体的には, spinal module の生成する主波形を 5 つの矩形波で近似できるものとし, それら主波形の足し合わせにより各筋の基

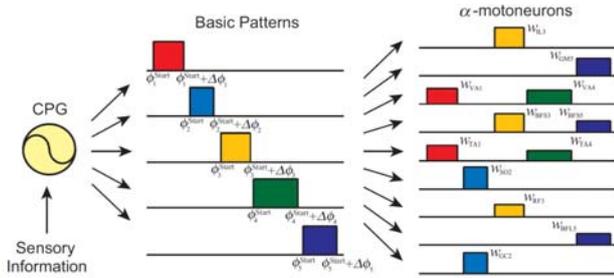


図7 主波形の重ね合わせによる基本筋活動パターンの構成.

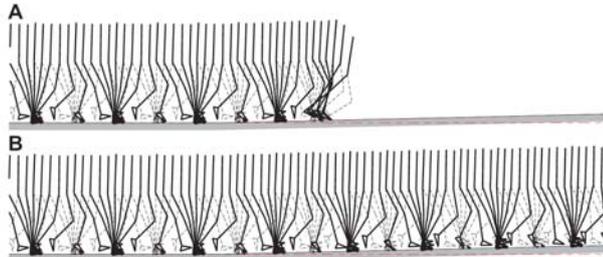


図8 坂道に対する歩行の自律適応. A: 位相リセットなし, B: あり.

本活動パターンは作られていると仮定した. またこの主波形は CPG から出力される位相信号の関数として表現されており, 各筋へ運動指令はこの位相に基づいて出力されるものとした. 近年 CPG は, リズムを生成するリズム生成層(rhythm generator: RG)と, そこから出力される位相信号に基づいて各筋の運動指令を作るパターン生成層(pattern generator: PG)の2層構造で構成されていることが示唆されている[13-14]が, 主波形の足し合わせにより各筋の基本活動パターンは作られる過程は, この PG に対応する.

一方, 体幹の姿勢制御はフィードバック系により行われていると考えられている. ここでは体幹節の姿勢を維持するため体幹の慣性空間に対する目標姿勢を実現する股関節周りの PD フィードバック系として姿勢制御系をモデル化した. さらに歩行速度の制御のため, 体幹節の重心の水平速度に基づくフィードバック系を足関節周りの筋に考慮した. また CPG の振動位相が接地・離地のタイミングに基づいてリセットされることが生理学的に明らかとなっている. この CPG の位相リセット系もモデル化した. さらに本モデルでは, 感覚情報伝達の時間遅れを考慮し, その値を 80 ms とした.

この歩行制御モデルを7節片側9筋のヒト2次元筋骨格モデル[15,7]に実装し, 二足歩行運動の生成を試みた. 神経系モデル内に存在する各パラメータは, 実計測歩行データを目標軌道とする PD フィードバック制御により再現した歩行の筋活動波形を参考に, 試行錯誤的に決定した.

歩行の生成を試みた結果, 両脚支持期が殆ど存在しないなどの問題は残るものの, ヒトの実歩行とほぼ対応する運動を再現することができた. また本モデルは, 体幹節に作用する外力, 体幹節質量の増加, 床面の傾斜, といった歩行中の外乱や環境変動に対して, ある程度自律的に適応して歩行を持続することも確認した(図8). 今後この歩行生成モデルを上述のニホンザルの解剖学的筋骨格モデルに適用し, その3次元歩行運動の動力的再現を試みる予定である.

6. 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中心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. 我々の最終的な目標は, ニホンザルに見られる歩行の適応現象を, シミュレーションにより定量的に再現できる程度に理解することにある. このため次年度以降も, 工学的発想から歩行の生成にかかわる生理学的知見を統合し, また実歩行の分析結果を精査することにより神経系モデルの深化を進め, 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.

参考文献

- [1] N. Ogihara, H. Makishima, S. Aoi, Y. Sugimoto, K. Tsuchiya, and M. Nakatsukasa, "Development of an Anatomically Based Whole-Body Musculoskeletal Model of the Japanese Macaque (*Macaca fuscata*)", *American Journal of Physical Anthropology*, in press.
- [2] N. Ogihara, E. Hirasaki, H. Kumakura and M. Nakatsukasa, "Ground-reaction-force profiles of bipedal walking in bipedally-trained Japanese monkeys", *Journal of Human Evolution*, vol. 53, pp.302-308, 2007.
- [3] 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.
- [4] 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.
- [5] K. Schmidt-Nielsen, *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
- [6] D.R. Carrier, "The energetic paradox of human running and hominid evolution", *Current Anthropology*, vol. 25, pp.483-495, 1984.
- [7] S. Aoi, N. Ogihara, Y. Sugimoto, and K. Tsuchiya, "Simulating adaptive human bipedal locomotion based on phase resetting using foot-contact information", *Advanced Robotics*, vol. 22, pp.1697-1713, 2008.
- [8] R.A. Ferguson, D. Ball, P. Krstrup, P. Aagaard, M. Kjaer, A.J. Sargeant, Y. Hellsten and J. Bangsbo, "Muscle oxygen uptake and energy turnover during dynamic exercise at different contraction frequencies in humans", *Journal of Physiology*, vol. 536, pp.261-271, 2001.
- [9] N.C. Heglund and G.A. Cavagna, "Efficiency of vertebrate locomotory muscles", *Journal of Experimental Biology*, vol. 115, pp.283-292, 1985.
- [10] Y.P. Ivanenko, R.E. Poppele and F. Lacquaniti, "Motor control programs and walking", *Neuroscientist*, vol. 12, pp.339-348, 2006.
- [11] Y.P. Ivanenko, R.E. Poppele and E. Lacquaniti, "Five basic muscle activation patterns account for muscle activity during human locomotion", *Journal of Physiology*, vol. 556, pp.267-282, 2004.
- [12] 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.
- [13] M. Lafreniere-Roula and D.A. McCrea, "Deletions of rhythmic motoneuron activity during fictive locomotion and scratch provide clues to the organization of the mammalian central pattern generator", *Journal of Neurophysiology*, vol. 94, pp.1120-1132, 2005.
- [14] I.A. Rybak, N.A. Shevtsova, M. Lafreniere-Roula and D.A. McCrea, "Modelling spinal circuitry involved in locomotor pattern generation: insights from deletions during fictive locomotion", *Journal of Physiology*, vol. 577, pp.617-639, 2006.
- [15] N. Ogihara and N. Yamazaki, "Generation of human bipedal locomotion by a bio-mimetic neuro-musculo-skeletal model". *Biological Cybernetics*, vol. 84, pp. 1-11, 2001.

B03班：適応的ロコモーション創発のための反射と志向性の相互作用設計 2008年度報告

細田 耕 大阪大学大学院工学研究科
木村 浩 電気通信大学
辻田勝吉 大阪工業大学
井上康介 茨城大学工学部
田熊隆史 大阪工業大学

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。B03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ロ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。2008年度は、(1)人間の下肢の筋構造を模したロボットによる実験(2)四脚ロボットにおける胴体の可変剛性と歩行安定性に関する考察(3)ヘビ型ロボットにおける適応運動を実現するために必要となるセンサの開発、実現した生物模倣型ヘビ型ロボットの柔軟性が持つ運動性能への影響の解析、および生体のヘビを用いた運動の計測を行った。

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、適応的ロコモーション創発のための設計原理の解明がある。適応的ロコモーションは、制御則、環境、そして身体の相互作用から創発するが、B03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。2008年度は、(1)人間の下肢の筋構造を模したロボットによる実験(2)四脚ロボットにおける胴体の可変剛性と歩行安定性に関する考察(3)ヘビ型ロボットにおける適応運動を実現するために必要となるセンサの開発、実現した生物模倣型ヘビ型ロボットの柔軟性が持つ運動性能への影響の解析、および生体のヘビを用いた運動の計測を行った。

II. 二足ロボット:人間の下肢の筋構造を模したロボットによる実験(細田, 田熊)

A. 概要

ヒトの筋骨格系においては、複数の関節にまたがる二関節筋が関節間の連動などに重要な役割を果たしており、また冗長な駆動系がもたらす効果は、二足歩行を実現する上において無視できない。これらがもたらす冗長性が、上位の制御系と下位の制御系の役割分担や協調に大きな影響を与えていると考えることもでき

る。本年度は、昨年度試作した二関節筋を持つロボットを改良し、跳躍、二足3次元歩行などの動的ロコモーションについての調査や実験を行った。

B. 二関節筋を持つ二次元跳躍ロボット

二関節筋が動的なロコモーションにどのような影響を持つかを調べるため、二次元の跳躍ロボットを試作した(図1)。

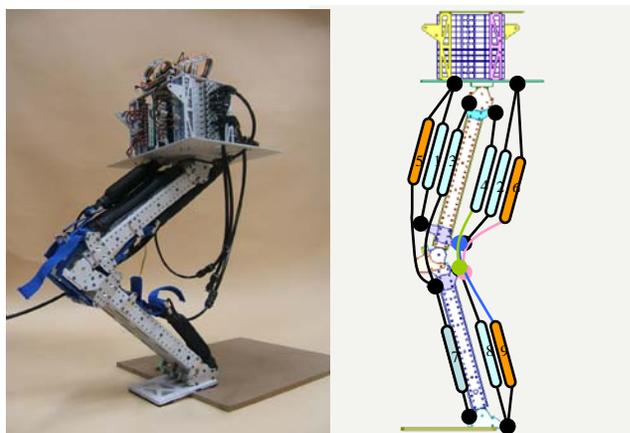


図1：二関節筋を持つ二次元跳躍ロボット

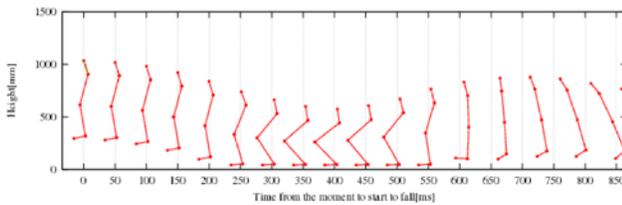
試作したロボットは胴体部・大腿部・下腿部・足部の4リンクからなり、三つの関節を6本(3対)の単関節マッキベン型空気圧人工筋と3本の二関節人工筋によって駆動する構造となっている。ロボットの状態は、人工筋に装備された圧力センサから計測され、その情報をもとに、各人工筋の駆動タイミングを制御する。試作したロボットを用いて、(1)静止状態から飛び上がる実験、(2)空中から着地する実験、(3)継続的に跳躍する実験など、跳躍に関する基礎的な実験を行い、二関節筋の役割などを確かめた。

C. 二関節筋の機能の調査

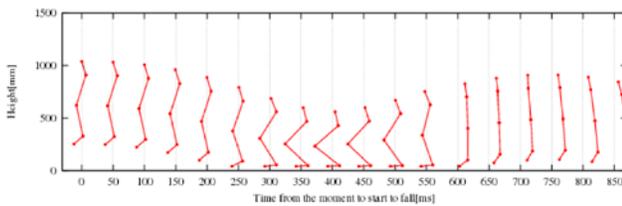
ロボットには、大腿直筋、ハムストリングス、腓腹筋の3つの二関節筋が装備されている。それぞれの筋肉は、股関節と膝関節、または膝関節と足首関節の連動をつかさどっており、他の一関節筋によって単独の関

節を駆動した場合にも、これらの二関節筋の影響によって、他の関節へと駆動力が伝達される。

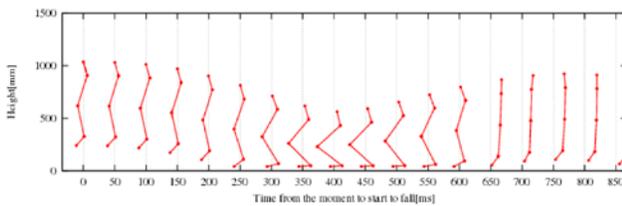
膝関節のみを駆動した場合、膝の伸展は腓腹筋を介して足首を駆動し、またハムストリングスを介して股関節を伸展させる。設計パラメータである各筋肉のモーメントアームにも影響を受けるが、図1のロボットの場合、これらの筋肉の緊張が大きくなるにしたがって、このような連動が起こり、結果的にロボットは回転を起こしにくくなることが実験的に示された。膝のみを駆動した場合に腓腹筋に空気を供給する時間を長くすることによって緊張を高めると、その強度にしたがってロボットの回転が抑えられる様子を図2に、腓腹筋の緊張と回転の関係を実験的に計測したデータを図3に示す。図3において、横軸は着地時の胴体のつま先に対する角度、縦軸は跳躍、離床後胴体がもっとも高い場所での角度を示している。この図より、腓腹筋の緊張が強まれば強まるほど、回転をほとんど起こさなくなることがわかる。



(a) 腓腹筋への吸気 0ms の場合



(b) 腓腹筋への吸気 10ms の場合



(c) 腓腹筋への吸気 150ms の場合

図2：腓腹筋への空気供給と跳躍の変化

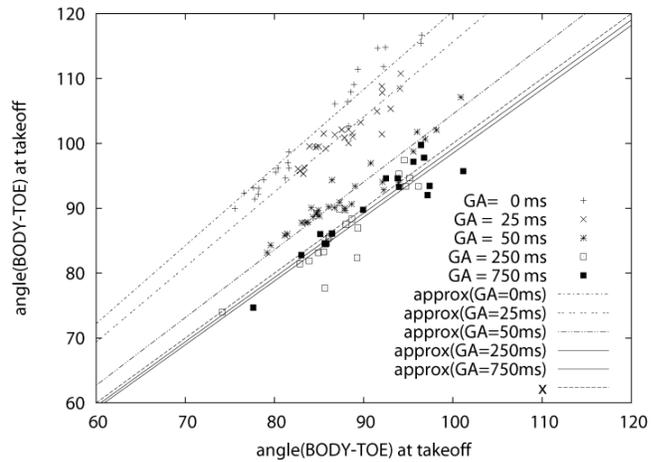


図3：腓腹筋への空気供給と回転に関する実験結果



図4：二関節筋を持つ三次元二足ロボット

D. 三次元二足ロボットによる跳躍・走行の実現

図1に示す一足ロボットでの実験の知見を利用し、昨年試作した三次元二足ロボットを改良した。特に走行を目指し、抗重力筋の並列化による強化や、人工筋肉の筋長の増加による関節可動域の拡大を図った。

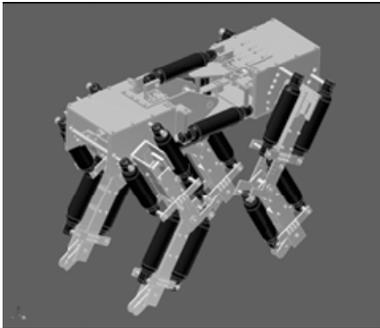
試作したロボットによって歩行、跳躍、走行の実験を行った。その結果、歩行時には腓腹筋が足首の背屈を促して床でのつまづきを避けることができること、上体が小さい図1のロボットに比べ、大きい状態を支えるために、腰の二関節筋である大腿直筋とハムストリングスの調整が敏感であることがわかった。

III. 四脚ロボットにおける胴体の可変剛性と歩行安定性に関する考察 (辻田)

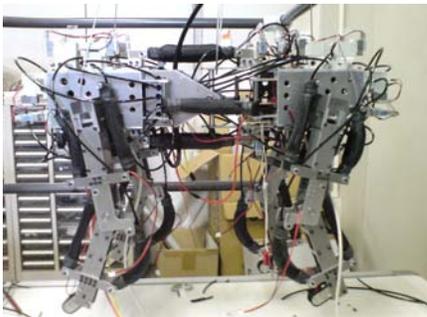
A. 概要

本研究では、空気圧アクチュエータで駆動される四脚ロボットに対して振動子型歩行制御系を設計し、その制御系を用いてロボット胴体の剛性の変化に対する歩行パターンの安定性を考察した。設計した制御系では、脚の周期的な運動は位相リセット機能を持つ振動子ネットワークにより生成され、かつ制御される。この種の制御器は歩行条件や環境の変化に対してロバストであると言われていたが、アクチュエータの応答の遅れや位置決め精度の低さ等の困難な条件下では、十分に安定性を持って動作するとは限らない。そこで、我々はそのような条件の下での位相リセット機能を持つ振動子型歩行制御系の有効性を検証した。

また、歩行運動の安定性はロボットの身体メカニズムの力学特性に強く依存し、特に関節などの身体剛性が歩行運動の安定性確保に重要な要因となっていることが明らかになりつつある。本研究では、ロボットの体幹の関節に空気圧アクチュエータを用いて、空気圧を変化させることにより体幹の剛性を変化させ、ウォークとトロットパターンにおける歩行の体幹の剛性の相違による安定性の相違を数値シミュレーションおよびハードウェア実験を通して検証した。その結果、それぞれのパターンにおいて、歩行運動が安定となる体幹の剛性が個別に存在することが明らかとなった。



(a) CAD図面



(b) 実機

図5：空気圧人工筋駆動四足ロボット

B. モデルと安定解析

本研究で開発したロボットを図5に示す。ロボットの歩行運動の安定性は次の変数を導入することにより、ポアンカレ写像の固有値 λ_k , ($k=1, \dots, 8$) を調べることにより検証した。

$$X = [\theta_1^{(0)} \quad \theta_2^{(0)} \quad \theta_p^{(B)} \quad \theta_y^{(B)} \quad \dot{\theta}_1^{(0)} \quad \dot{\theta}_2^{(0)} \quad \dot{\theta}_p^{(B)} \quad \dot{\theta}_y^{(B)}]^T$$

ここで、 $\theta_1^{(0)}$, $\theta_2^{(0)}$ はそれぞれ、胴体の姿勢ロール角と姿勢ピッチ角である。 $\theta_p^{(B)}$, $\theta_y^{(B)}$ はそれぞれ、体幹のピッチ角とヨー角である。

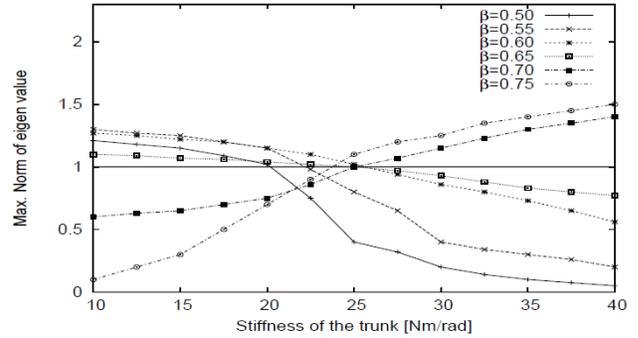


図6：ポアンカレマップの最大固有値

C. 結果

図6は、様々なデューティ比 β , および体幹の剛性 K_{sp} における歩行運動のポアンカレ写像の最大固有値を示したものである。 β が0.75 (ウォークにおける代表値) 付近では、体幹剛性が低い領域で歩行が安定なことが判る。一方、 β が0.50 (トロットにおける代表値) 付近では、逆に体幹剛性が高い領域において歩行は安定化している。体幹剛性が中程度の領域では、ウォーク、トロットいずれの歩行パターンでも安定な歩行は実現が難しいことが判る。これらのことから、それぞれのパターンにおいて、歩行運動が安定となる体幹の剛性が個別に存在することが明らかとなった。また、ロボットの歩行条件や環境に応じて体幹の剛性を意図的に変化させることにより、それぞれの条件下で安定な歩行パターンを遷移させるなど、多様な振る舞いを発現させることができる可能性を示唆している。

また、ハードウェア実験の結果、路面の僅かな凹凸などの影響により多少の変動はあるものの、ロボットは転倒することなくウォークとトロットの両方の歩行パターンにおいて安定な歩行を実現することが確認できた。このことから位相リセット機能を持つ振動子型制御系を用いて応答に遅れなどのある系においても有効に機能することが確認された。

IV. ヘビの筋骨格系を模倣するヘビ型ロボットの構築と制御・生体ヘビの観察 (井上)

A. 概要

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で推進を行う。その運動の様式は、二脚・四脚歩行動物とは質的に異なるものである。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、ヘビ型ロボットにおける適応運動を実現するために必要となるセンサの開発、実現した生物模倣型ヘビ型ロボットの柔軟性が持つ運動性能への影響の解析、および生体のヘビを用いた運動の計測を行った。

B. 適応運動のためのセンサの開発

ヘビが見せる環境に適応した運動を従来開発したヘビ型ロボット (図7) において実現・解析するため、運動過程における力学的相互作用を計測するセンサシステムを開発した。このロボットでは、アクチュエータとしてマッキベン型空気圧アクチュエータを用いることで、身体の生物的な粘弾性を実現している。蛇行運動の低次制御系において本質的な情報は、この人工筋の状態量と、ロボット・環境間に作用する力の情報であると考えられるため、ここではロボットと環境(地面)の間に作用する力(側方抗力および垂直抗力)を計測する外力センサ(体表の力覚感覚器に相当)、および人工筋の長さ(進展スピード)・張力を計測する筋センサ(筋内部の感覚器である筋紡錘・腱器官に相当)を設計・開発した。これまでに、それぞれのセンサの設計・試作を行い、予備実験に基づく設計の改良を施している。

これらのセンサを用いることにより、地面の凹凸に適切に身体を押しつけることによる効率的な推進運動や、状況に応じた身体の柔らかさの調節などが可能となる。

C. 粘弾性を有するヘビ型ロボットの運動性能の解析

開発したロボットにおける身体の粘弾性の運動制御や運動性能への寄与について解析・評価を行った。身体の粘弾性の優位点として第一に挙げられるのは、単純な制御で複雑な身体運動を制御可能であることである。そこで、一定のタイミングでそれぞれのアクチュエータへの高圧空気の注入・排出を切り替えるという単純な制御でなめらかな運動を実現可能であるかを検証した。その結果、そのような単純な制御にも関わ

らず、ヘビの見せる3種類の運動(蛇行運動・サイドワインディング運動・直線運動)がなめらかに実現可能であることを示した。

一方、従来多く開発されてきた電気モータを利用したヘビ型ロボットとの運動性能の比較をシミュレーション上で行い、粘弾性による受動的変形により、従来型のロボットよりも狭隘な環境において、より推進能力が高いことを示した(図8)。

D. 生体を用いた運動計測

生体のヘビ(コーン・スネーク, *Elaphe guttata*, 図9)を飼育し、運動の計測を行っている。現在までに、カメラによりヘビの背中に取り付けたマークをトラッキングするシステムを実現し、蛇行運動について運動軌跡の計測(図10)を行った。年度末までに、詳細な身体構造をCTスキャンを用いて撮影するとともに、特定の適応運動の過程における筋電計測を予定している。



図7: 空気圧アクチュエータを用いたヘビ型ロボット

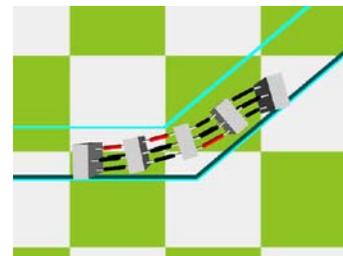


図8: 狭隘環境での運動性能のシミュレーション



図9: 実験動物 (*Elaphe guttata*)

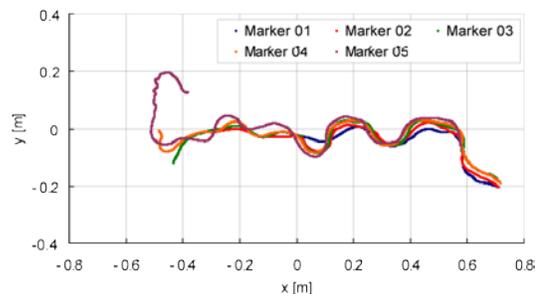


図10: 絨毯環境での蛇行運動のキネマティクス

歩行困難者補助のための反射運動系のモデル化に関する研究

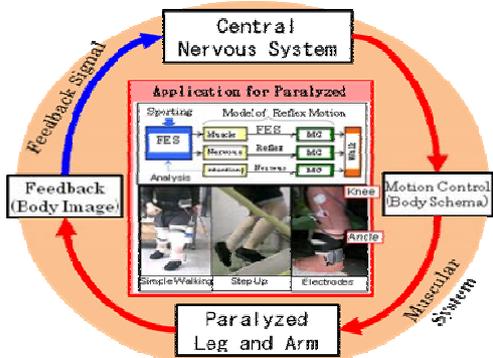
横井浩史, 瀧田正寿

概要—この報告書は、特定領域研究「移動知」B班の公募研究（横井, 瀧田）において、2009年度に実施された研究の成果についてまとめた報告書である。研究目的は歩行困難者のためのバイオフィードバックシステムの構築であり、この研究枠内でシステムを構成する主要な要素を整備することを目的とした。要素は、運動意図推定、筋群のアシスト、感覚フィードバックより構成されており、2009年度は特に筋群のアシストに注力して成果をまとめた。

I. 緒言

半身不随や下肢麻痺などの感覚運動系の疾患は、人の基本的移動手段を奪い、日常生活の利便性を大きく阻害する。本研究は、歩行困難者の歩行運動機能の再建に資することを目的として、運動意図推定のための感覚運動系の解明および機能再建スキームの構築を試みてきた。

我々のグループでは、「動物を用いた生理学的アプローチ」と、「人と機械の相互適応系を対象とする工学的アプローチ」を平行して行い、人の感覚運動系に適合する計測・制御システムに統合構築することを到達目標としているが、この報告書では、2009年度は特に、感覚運動系に対する電気刺激応答について詳しく調査し、まとめることができたので、その成果について報告する。



Concept of Bio-feedback system for Reflex Walk

II. 電気刺激によるバイオフィードバックを用いた反射運動誘発システムの開発

感覚運動系の疾患を持つ人の日常生活支援に応用するためには、利用者個人々の意図を反映した適応学習機能を有する姿勢制御と、利用環境の変化に柔軟に適応する動的安定性の確保が不可欠となる。

中枢神経系の損傷による上位運動ニューロン障害におい

横井浩史：東京大学大学院工学系研究科精密機械工学専攻、Tel03-5841-8549, Email hyokoi@robot.t.u-tokyo.ac.jp
 瀧田正寿：産業技術総合研究所・人間福祉医学研究部門・ニューロバイオニクスグループ、029-861-6632 FAX: 同-6633, E-mail: takita.m@aist.go.jp

ても、末梢神経系や筋肉は機能しているため、脊髄や脳からの指令の代替となるシステムさえあれば、これらの機能を利用することが可能となる。この原理に基づき、開発されたのが、電気刺激により生体の制御や補助を行う機能的電気刺激（FES）である。利用者の制御命令を入力とし、電気刺激を出力するシステムをFESシステムと呼ぶ。FESシステムの概念図をFig. 2に示す。

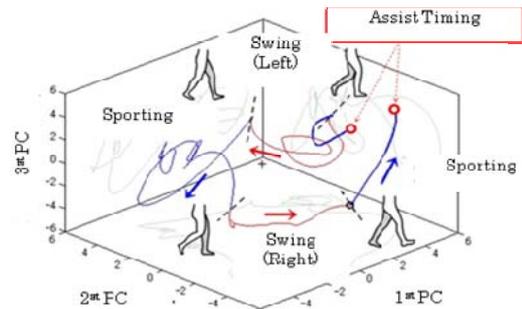


Fig.2. Component of Reflex Walking

このFESシステムを用いるためには、補助対象となる運動を誘発する場所に適切な電気刺激を印加することを要するため、運動と電気刺激との関係をモデル化する必要がある。

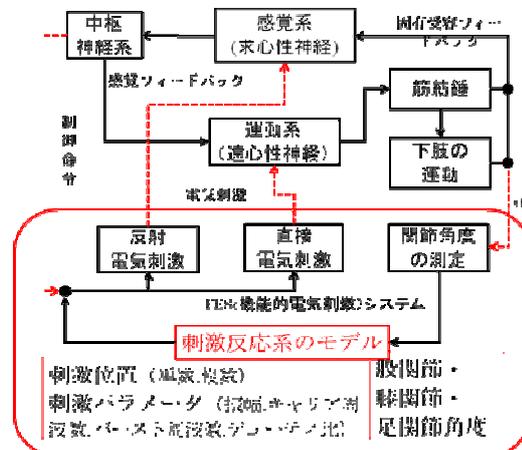


Fig.3. Modeling of Reflex Walk for FES System

FESシステムの出力する電気刺激は、Fig.4に示すように、双極性矩形波を基本波形とする低周波電気刺激であり、内部パラメータとして、振幅、キャリア周波数、バースト周波数、デューティ比を有する。内部パラメータは、利用者の制御入力に基づいて任意に調整可能である。この電気刺激を出力するために、アナログスイッチを16ビット組込マイクロコントローラにより制御する方式を用いて、専用デバイスFig5(a)を製作した。利用者は、このデバイスからの出力信号をFig5(b)に示す電極パッドにより、補助対象となる筋群の近傍か、または、神経組織の近傍に接着させる。

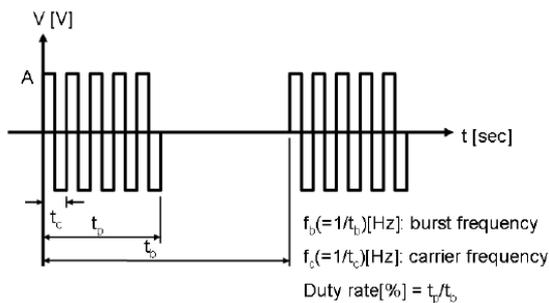
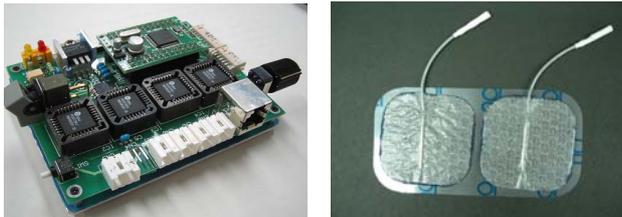


Fig. 4. Wave Form of Functional Electric Stimulation



(a) Developed Device (b) Surface Electrode
Fig. 5. FES System

III. 電気刺激一下肢関節運動の関係のモデル化

FESシステムを用いて、補助対象となる運動を誘発するために、運動と電気刺激との関係を示すモデルを作成する。以降では、内部パラメータ(振幅, キャリア周波数)の変化に対する特徴的な筋群の応答を調査したうえで、下肢の運動を作り出すためのモデル化を行う。

Table 1. Relation among stimulus amplitude and ankle joint

振幅 [V]	Vrms [V]	Irms [V]	Rrms [Ω]	足関節の動き	感覚	随意制御	限界角度に達するまでの時間 [s]
5	0.63	0.76	0.82	---	感じない	可	---
10	1.14	1.59	0.71	---	びりびり	可	---
15	1.63	2.46	0.66	指先のみ	指先のみ	可	---
17.5	1.4	2.88	0.48	背屈	びりびり	苦しいが可	5
20	1.55	3.3	0.46	背屈	びりびり	ほぼ不可	1.5
22.5	1.5	3.6	0.41	背屈	痛い	不可	0.3

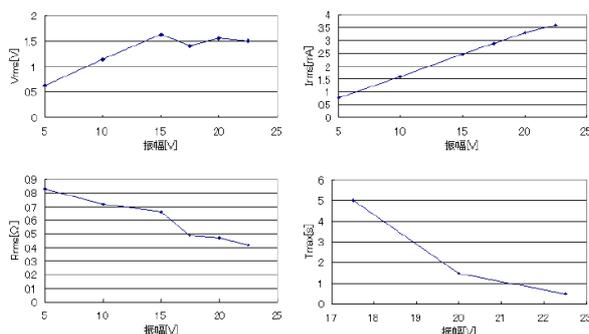


Fig. 6. Relation of strength of electric stimulus

III-a. 振幅に対する応答

Table1およびFig. 6に振幅を変化させたときの結果を示す。ただし、Vrms, Irmsはそれぞれ電気刺激のRMS値であり、RrmsはVrmsをIrmsで除算した値である。

振幅が5[v]のときは、足関節の動きはなく、感覚も生じなかったが、10[v]になると、感覚が生じ始め、15[v]では足の指先のみが背屈、17.5[v]以上で足の背屈が起こった。ま

た、17.5[v]までは電気刺激されている状態で、足を動かすことが可能であるのに対して、20[v]ではほぼ不可、22.5[v]では不可という結果が得られた。

III-b. キャリア周波数に対する応答

Fig. 7には、キャリア信号が運動に及ぼす影響を示す。ID1の結果において、1[kHz]では足が動かず、2[kHz]では足が底屈、3[kHz]～5[kHz]では腿上げの運動がみられた、すなわち股関節および膝関節の屈曲がみられた。1[kHz]において足が動かず、2[kHz]で足が底屈したことから、1[kHz]では、前脛骨筋を支配する神経を刺激されず、2[kHz]では前脛骨筋を支配する神経を刺激されたと考えられる。

ID2の結果において、2[kHz]では足が動かず、2[kHz]では腿上げの運動がみられたが弱く、4[kHz]および5[kHz]になると安定した腿上げの運動がみられた。ところが、より高い7[kHz]になると再び動きが弱くなった。このことから、安定した運動を行うには適切なキャリア周波数の範囲に設定する必要があるといえる。また、電流量をみると、ID1, ID2ともに足が動かない場合には40[mA]流れ、足が底屈あるいは上がるといった運動がみられた場合には50[mA]流れたことがわかる。

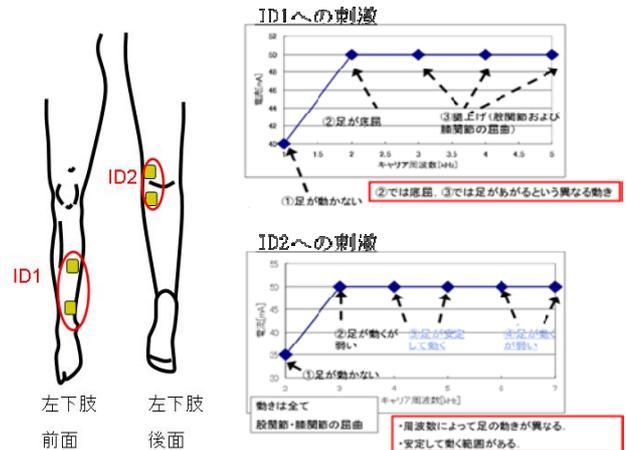


Fig. 7. Muscle activation on the FES parameter of carrier signal

これらのことから、電気刺激においてキャリア周波数を変更することは、刺激深度を変化させることに対応し、キャリア周波数が低い場合は浅部を刺激し、キャリア周波数を高くすることで、より深部への刺激が可能となることが明らかとなった。

III-c. 下肢筋群の反射運動系のモデル化

上記刺激パラメータを用いて、下肢筋群の反射運動系のモデル化を行った。神経支配と下肢筋群の運動の関係をTableとFig. 8に示す。刺激部位を、Fig. 10に示す。ID3を刺激した結果、膝の伸展がスムーズに行われた。これは、大腿直筋の腱部分の位置に当たり、腱内部の傷害受容器を刺激することで反射を誘発し、大腿直筋を駆動していると考えられる。被験者のコメントより、大腿直筋を直接刺激し駆動するよりも楽に膝が伸びるということであった。これより、筋肉よりも腱に刺激を与えた方が、補助への有効性、具体的には筋肉の駆動速度や効率が高い可能性があることを確認した。

ID1とID2に対して刺激した結果をFig. 10に示す。また、その際の股関節・膝関節・足関節の角度の推移をTable. 2に示

す。ID2 の結果、股関節・膝関節が伸展し、足関節が底屈した。これは、下肢が伸び上がる時の動作に対応するため、起立動作の補助に有効であると考えられる。ID1 の場合、両足股関節の屈曲において、ID2 とは大きく異なる現象がみられた。ID1 とID2 の刺激位置の間隔は、50[mm]であるが、この程度の刺激位置のずれで、大きく異なる現象がみられることは、適切な刺激位置を同定することの必要性を示唆しているといえる。下肢麻痺患者において、ID1 やID2 を刺激した結果、誘発された反射は、健常者においてはみられなかった。

一方、ID5 およびID6 を刺激した結果、腿上げ動作が起こった。関節運動としては、股関節および膝関節の屈曲である。この腿上げ動作は、歩行時に必要な動作であり、これらの刺激一関節運動の関係は、歩行の補助へ有効である。



Fig.8. Functional Electric Stimulation for Reflex Motion

Table 2. Nerve innervations

筋肉	股関節		膝関節		足関節		支配神経
	屈曲	伸展	屈曲	伸展	背屈	底屈	
大腿二頭筋		○	○				坐骨神経(L5, S1, 2, 3)
半腱様筋		○	○				坐骨神経(L5, S1, 2)
半腱様筋		○	○				坐骨神経(L5, S1, 2)
大腿直筋	○			○			大腿神経(L2, 3, 4)
縫工筋	○		○				大腿神経(L2, 3,)
恥骨筋	○						大腿神経(L2, 3, 4)
腸腰筋	○						大腿神経(L2, 3, 4), 腰神経
大腿筋膜張筋	○						脛骨神経(S1, 2)
腓腹筋			○			○	脛骨神経(S1, 2)
ヒラメ筋						○	浅腓骨神経(L4, 5, S1)
長腓骨筋						○	浅腓骨神経(L4, 5, S1)
短腓骨筋						○	深腓骨神経(L4, 5, S1)
第3腓骨筋					○		深腓骨神経(L4, 5, S1)
長し伸筋					○		深腓骨神経(L4, 5, S1)
長母し伸筋					○		深腓骨神経(L4, 5, S1)
前脛骨筋					○		深腓骨神経(L4, 5, S1)

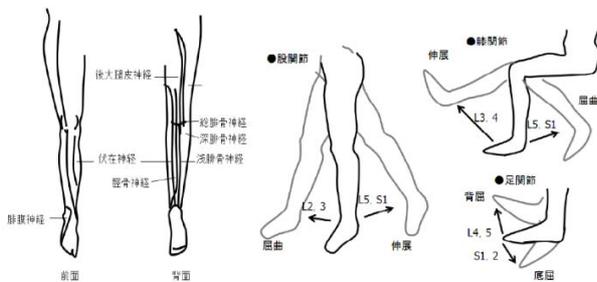


Fig. 9. Nerve innervations of Lower leg motion

Table.3. Candidate of stimulus position

ID	電極の位置	関節運動			反射を誘発する神経
		股	膝	足	
1	①-②	(屈曲) ¹⁾	(屈曲) ¹⁾	-	坐骨神経 (L4,5,S1,2,3)
2	②-③	(伸展)	(伸展)	(底屈)	大腿神経 (L2,3,4)
3	④-⑤	-	伸展	-	大腿神経 (膝蓋腱反射)
4	⑥-⑦	-	-	底屈	外側足皮神経 (S1,2)
5	⑧-⑨	屈曲	屈曲	-	脛骨神経 (L4,5,S1,2,3)
6	⑩-⑪	屈曲	屈曲	-	脛骨神経 (L4,5,S1,2,3)
7	⑫-⑬	屈曲	屈曲	底屈	脛骨神経 (L4,5,S1,2,3)

※ -は動きが無いことを示す。

※ 関節運動において括弧内は下肢麻痺者のみ

1) 右下肢に動きがみられた。

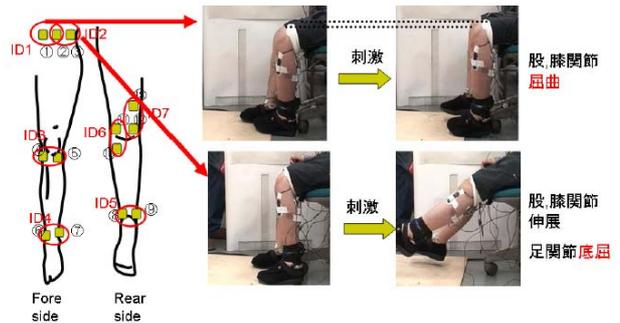


Fig.10. Stimulation effects of ID1 and ID2

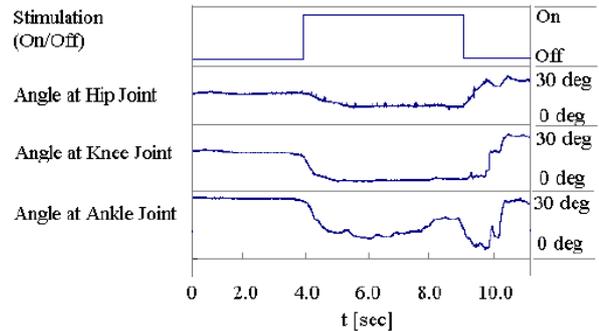


Fig.11. Stimulus timing for lower leg angle concerning on ID2

III-d. 多チャンネル刺激

多チャンネルによる電気刺激になると、1チャンネルの場合と比較して、電気刺激の効果が変わる。本節では、1チャンネル、2チャンネル、3チャンネルのそれぞれの場合における関節運動を調査した実験について説明する。

実験方法：被験者1名（60代健常男性）に対し、1チャンネル、2チャンネル、3チャンネルのそれぞれの場合における関節運動を調査した。本実験において、電気刺激する位置と刺激パラメータの条件をFig12に示す。

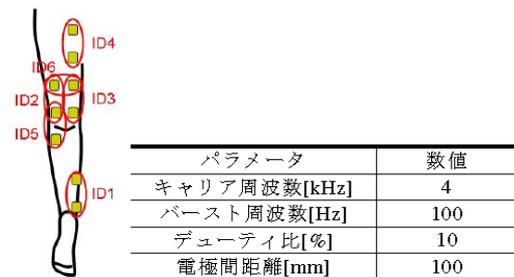


Fig.12. Position and parameters on multi-functional electric stimulation

Table 4. 1ch stimulation

ID	関節運動		
	股関節	膝関節	足関節
1	屈曲 3+	屈曲 2+	底屈+→背屈+
2	屈曲+～±	屈曲+～±	底屈+
3	屈曲+～±	屈曲+～±	底屈+
4	屈曲+～±	屈曲+～±	底屈+
5	屈曲+～±	屈曲+～±	底屈+
6	屈曲+～±	屈曲+～±	底屈+

Table 5. 2ch stimulation

ID	関節運動		
	股関節	膝関節	足関節
1と2	屈曲 2+～+	屈曲 2+～-	底屈+→背屈+
2と3	屈曲 2+～+	屈曲 2+～-	底屈+
1と4	屈曲 2+～+	屈曲 2+～-	底屈+
1と5	屈曲±～-	屈曲±～+	底屈+
1と6	屈曲 2+～+	屈曲 2+～-	底屈+

Table 6. 3ch stimulation

ID	関節運動		
	股関節	膝関節	足関節
1と2と3	屈曲 2+～±	屈曲+～-	底屈+
1と2と4	屈曲 2+	屈曲 2+	底屈+→背屈+
1と3と4	屈曲 2+	屈曲 2+	底屈+→背屈+

被験者の通常の起立動作に比べて、電気刺激による補助を行った場合、起立に要した時間は、5.4[s]から5.0[s]に減少し、7.0[%]減少した。また、1.8[s]から5.0[s]における関節角度の推移を図に示す。図をみると、刺激のない場合の起立動作に比べ、刺激による補助を行ったほうが緩やかに遷移しているのがみとれる。

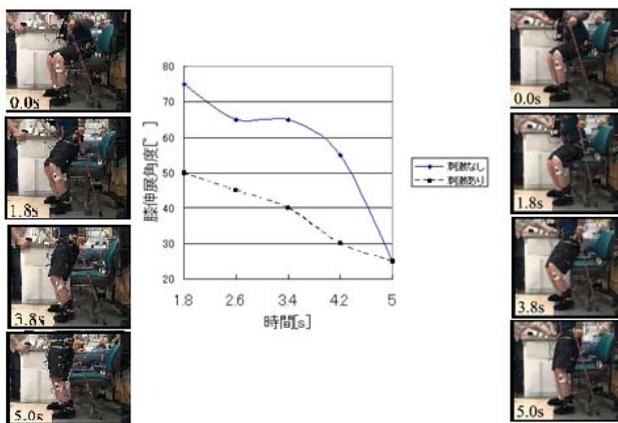


Fig.13. Time series data of knee angle of standing up motion

次に、歩行動作に対する補助を実施した。被験者の歩行において必要となる運動は、遊脚期における左下肢の尖足の改善を目的とした足関節の背屈運動および脚の持ち上げ動作、すなわち股関節および膝関節の屈曲運動である。

Table 1, 4, 5, 6に示した多チャンネルに対する刺激—運動のモデルを用いて、直接電気刺激と反射電気刺激を用いて、歩行動作を実現した。直接電気刺激では、前脛骨筋への直接電

気刺激を行い、足関節の背屈運動を生成し、また、反射電気刺激により、膝裏の大腿2頭筋部位下を通る脛骨神経を刺激し、脚の持ち上げ動作を生成した。これにより、被験者の運動意図を反映して、歩行速度を変更できることを確認した。最速の歩行速度は、健常人と同等の速度を実現した (Fig. 14)。さらに、階段昇降についても歩行と同様の刺激条件で行い、麻痺足が階段に引っかかることなく、階段昇降を実施することが可能となった (Fig. 15)。

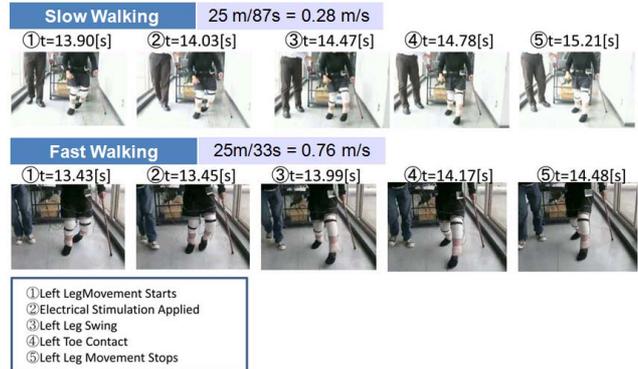


Fig.14. Reflex walking assist for arbitrary speed

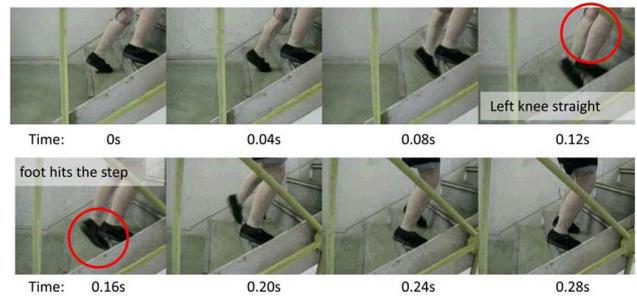


Fig.15. Reflex walking assist for climbing up steps.

IV. 結言

半身不随や下肢麻痺などの感覚運動系の疾患に対して、歩行運動機能の再建に資することを目的として、機能的電気刺激を用いた下肢の運動機能補助の方法を提案した。電気刺激と運動の関係を実験的に明らかにし、感覚運動系に対する電気刺激応答についてモデル化を行った。さらに、このモデルを用いて起立動作、歩行動作について運動機能補助の可能性を確かめた。

ACKNOWLEDGMENT

Grant-in-Aid for Scientific Research on Priority Areas "Emergence of Adaptive Motor Function through Interaction between Body, Brain and Environment - Understanding of Mobiligence by Constructive Approach -" from the Japanese Ministry of Education, Culture, Sports, Science and Technology.

REFERENCES

- [1] Alejandro Hernandez Arieta, Kato Ryu, Hiroshi Yokoi, Takashi Ohnishi, and Tamio Arai An fMRI Study on the Effects of Electrical Stimulation as Biofeedback. Proceedings of the 2006 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS), 1-4244-0259-X/06/\$20.00 ©2006 IEEE, pp 4336-4342, (2006)

ラット-マシン融合システムと多機能神経電極による 生体運動中枢の適応機能の解明

研究代表者 鈴木 隆文*, 分担研究者 満渕邦彦*

概要- 本研究では、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、さらに多機能神経電極を組み合わせて用いることによって、脳、特に運動中枢の環境適応特性を解明することを目指した。本年度は、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を構築し、神経信号からの歩行速度や歩行方向の推定を行うとともに、車体への接続時における神経発火の時間変化を解析するため、各神経ユニットと歩行速度との相関関係を表すモデルパラメータに着目した手法を提案し、実際にラットから計測した神経信号に対して適用できることを示した。また、多機能神経電極としては、マイクロダイアリスプローブ機能を備えた神経電極を開発中であり、これについても報告する。

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、さらに多機能神経電極と統合的に使用することによって、脳、特に運動中枢の環境適応特性の解明を図ることを目指して行われた。融合させる機械としては、ラットの運動野（あるいはそれ以外の部位）の神経情報によって制御される車両システム（以降ではRatCarシステムと呼ぶ）を想定した。このようなシステムにおいては、運動指令信号（計測した神経信号から推定したもの）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が容易に実現できるが、さらにこうしたシステムの中で、多機能神経電極（多点の神経信号計測機能に加えて、薬液注入のための微小流路とを備えた特殊な神経電極など）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PCのカーソルやあるいはロボットハンドなどの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。

以降では、まずRatCarシステムの概要について述べたあと、RatCarへの接続時における神経発火の時間変化を解析するため、各神経ユニットと歩行速度との相関関係を表すモデルパラメータに着目した手法を提案し、実際にラットから計測した神経信号に対して適用できることを示す。また、多機能神経電極としては、半透膜と微小流路を統合することによりマイクロダイアリスプローブ機能を備えた神経電極を開発中であり、これについても報告する。

II. 研究成果

A) RatCarシステム[1, 4, 5, 6]

ここではまずラットカーシステムの概要について述べる。RatCarシステムのBMIシステムとしての特徴は、車体上に操作者たるラット自身を搭載し、システム全体として移動することを目指している点である。このときラットには単にデバイスを操作するに止まらず、視覚、髭感覚、体性感覚を介して、あたかも自身の四肢を用いて移動するかのように感覚フィードバックを与えることが可能である[1]。本節では、このような環境下でラット脳が示すBMIへの適応・変化の様子を解明可能な実験系の構築について述べる。すなわちRatCarシステムの枠組みにおいて、歩行速度を内部状態として表現する状態空間表現モデルを用い、これをKalman filter型アルゴリズム[2]によって推定する。この際、個々の神経細胞の発火頻度と歩行速度との相関関係を事前に同定するが、ここでも逐次的なKalman filter型時間更新アルゴリズムを使用することによって、随時、両者の関係を観察することができる。ここでは、まず非車載時における両者の相関関係変化の様子を示す。この結果は、車体あるいはBMIとは無関係に生じる変化量すなわちコントロール群として用いられるものである。一方、車載時については、未だ信頼に足る結果を得ていないため、現在進めている実験の手法と課題について述べる。

■ 神経信号計測

*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

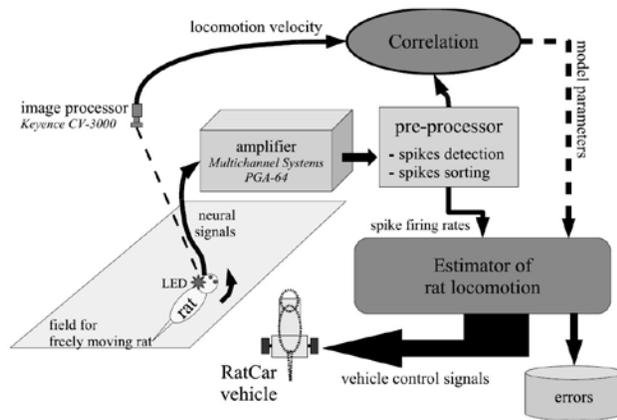


Fig. 1. RatCar system to estimate locomotion velocity of a rat by neural signals.

図1にRatCarのシステム構成を示す。RatCar システムでは、被験動物としてWistar 系ラット(オス)を用いている。ここでは、12 週齢前後のラット5 匹を用い、脳定位座標[3]に基づき、bregma 点から尾側0.7 mm, 右外側2.5 mm, 脳表深度1.6 mm の大脳皮質一時運動野に対して神経電極束を刺入した。この電極束は、直径40 μm のタングステン(W) 線にパリレンC(ポリクロロパラキシリレン)を厚さ5 μm 皮膜し、これを6 本束ねて作成した。この埋め込み手術は東京大学動物実験委員会の定めるガイドラインに基づき、ネンブタール麻酔下において行われた。

次に、埋め込み手術の後1~14日の間にかけて、図1に示す実験系の平面上を、およそ60 秒間自由に歩行させるセッションを行った。ここで、神経信号は生体アンブ(Multichannel Systems PGA-64) を通じて5,000 倍/ 300 Hz . 5 kHz に増幅/ 帯域制限され、A/D ボード(National Instruments PCI-6071E) を介して25kHz サンプリングにてコンピュータに取り込まれた。一方、ラット頭部にはLED が固定され、この発光を画像処理装置(Keyence CV-3000) によって計測し、フレーム毎差分をとることによって、ラット歩行速度の近似値を得た。

■歩行速度との相関付けアルゴリズム

神経信号およびラット歩行速度が同時入力されたコンピュータ上では、神経信号波形から個々の神経ユニットへの弁別、および $\Delta t = 100\text{ms}$ 毎の発火頻度の算出を行い、これをラット歩行速度と対応付けることによって、両者の対応関係を示すパラメータを得た。また、この対応関係を利用し、神経信号情報に基づき歩行速度を推定した。本アルゴリズムは、次の状態空間表現モデルを中心に構成される。

$$x(t+1) = Fx(t) + G\xi(t) \quad (1)$$

$$y(t) - \sum_{i=1}^p a_i y(t-i) = Hx(t) + \eta(t). \quad (2)$$

(ここでは $p = 2$)

ここで、 $x(t)$ は100 ms 毎の処理フレーム時刻 t における歩行状態を表し、実測されたラット歩行速度と、その1, 2 階フレーム差分からなるベクトルである。また、 $y(t)$ は、同じく100 ms 毎の神経発火頻度に対し、主成分分析による直交化と分散・期待値の規格化を施したものである。

さらに、状態遷移行列を

$$F \equiv \begin{pmatrix} 1 & \Delta t & 0 \\ 0 & 1 & \Delta t \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad (\Delta t = 100\text{ms (bin size)}), \quad (3)$$

とし、システム誤差変換行列 $G = I$ として固定値に設定し、逐次更新されるシステム誤差ベクトル、出力誤差ベクトルとして ξ, η を置いた。

このとき、式(1)は神経発火に無関係な歩行速度変化の特性を表す状態遷移方程式であり、式(2)はパラメータ a_i によって規定される神経発火頻度 y のユニット毎での自己回帰過程と歩行状態 x とを行列 H を介して関係づける出力方程式である。特に歩行状態の実測値 x と神経発火 y の値が揃って与えられるとき、 H および a_i は Kalman filter 型の観測更新アルゴリズムを用い、歩行速度の実測値と推定値の二乗誤差を最小化するようなモデルパラメータへと漸近的に最適化される。ただし、初期値は全て1 とした。同時に、歩行速度の推定値 $x(t)$ そのものについても、時間更新・観測更新によって $y(t)$ からオンライン推定される。

本発表では、このモデルに対する H, a_i および $y(t)$ が更新される経過を用い、特に H の1 列目に現れる神経発火頻度と歩行速度の相関関係に着目し、この時間的な変化を観察した。

■歩行推定に伴う神経活動評価

図2に、実験に用いたラットのうち1 匹について平面上を自由に歩行運動させたとき、(a) 歩行速度の実測値および神経発火頻度情報の同時入力によって更新されるモデルパラメータ H (そのうち歩行速度との対応を示す1 列目要素) の最適化過程、また(b) 同時に推定された歩行速度 x (実線) を実測値 (破線) とを併せて示す。まず(a) の全体的な傾向として、初期値1 から冒頭の5 秒間で激しいパラメータ値の変動が見られた後、時間経過につれて徐々に値が変化し、30~40 秒後には ± 0.1 程度の範囲内の変動に収束したことが分かる。

同経過を(b) で辿ると、冒頭の5 秒間では歩行速度の推定値と実測値とは全く無関係に変動しているが、徐々に同期を生じ、10~30 秒の区間では歩行開始および終了のタイミングが概ね一致した。40 秒以降の区間

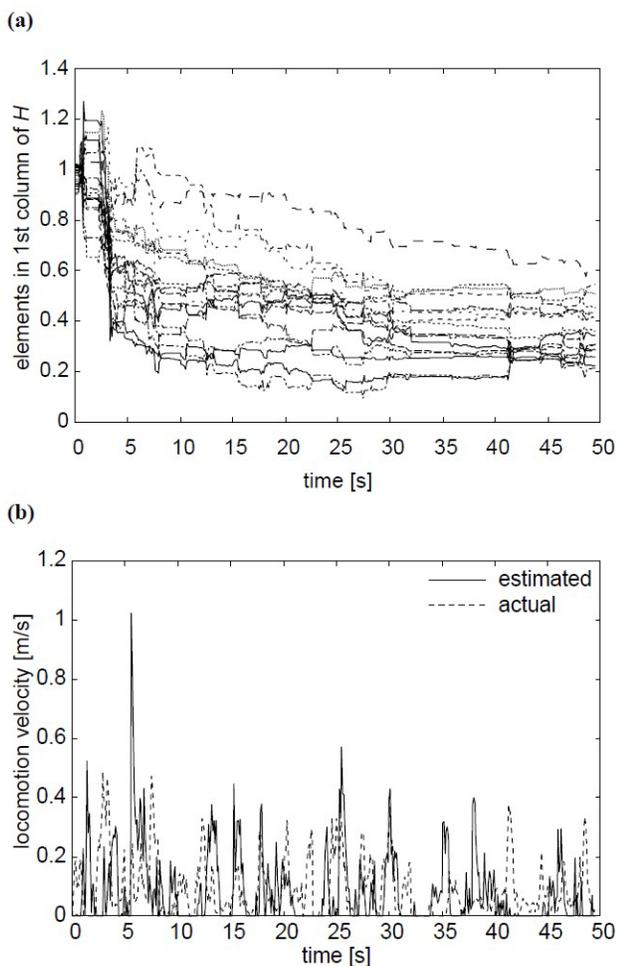


Fig. 2 (a) Identified model parameters to describe correlations between locomotion velocity and neural firing rates (each line corresponds to a sorted neural unit). (b) Estimated locomotion velocity (solid line) according to neural signals and optically recorded actual locomotion velocity (dashed line).

では同期が損なわれたが、このことは(a)において一度収束したパラメータが再び変化した様子にも見られる。なお、この区間でのラットの行動を観察すると、立ち上がりなど歩行とは異なる動作を示していた。他の試行・個体においても、パラメータの収束傾向や収束に要する時間の傾向は同様であったが、歩様・歩行以外の動作の有無に応じて、パラメータ変動の幅、歩行速度推定の精度は異なっていた。

本手法では、弁別された各神経ユニットと歩行速度との相関関係を歩行速度の推定と同時に連続して評価することが可能である。この関係が仮に時不変なものであれば、ラットの歩行速度によらず速やかに一定値へと収束することが予想される。図2(a)にも見られる通り、この関係が時間変化する様子は各ユニットによって異なり、比較的滑らかに推移するものや歩行以外の動作によって大きく変動するものも存在する。今後、

このような特性を利用し、各ユニットの歩行に関する統計的性質を明らかにし、電極埋め込みおよびBMI 接続からの時間経過に応じた特性変化の比較に用いるほか、歩行推定の目的に対して適切なユニットを事前に選別し、推定精度の改善を図る。

ところで、ラットを車載した場合、これまでの実験ではラットの車体への馴化が不十分であったため、ラットが車体上から逃走する、または逃走には至らないものの頭部の位置が車体上で著しく変化する等の問題があり、信頼に足る結果が得られなかった。対策として、ラットを安定して保定できる構造を有する新型車体の開発を進めている。

B 多機能神経プローブの開発

上述のRatCarシステムと統合して、脳の適応機能解明に用いるための多機能神経プローブの開発を行った。ここでは、半透膜と微小流路を統合することによりマイクロダイアリスプローブ機能を備えた神経電極の開発について報告する[7]。

この電極においては、単一のプローブによって脳内の電気生理学的応答と生化学的応答をともに計測することを目指し、神経電極へのマイクロダイアリス機能の付加を試みた。我々はこれまでに流路を備えた柔軟神経電極等の開発を行なってきており、その過程で培われたMEMS技術を用いた電極の作成方法を応用して本プローブが試作された。概念図を図3に示す。

本研究で作成した神経プローブは1つの流路と4つの電極から構成される。高分子材料であるパリレンC (ポリクロロパラキシレン) を用いて流路を形成し、その一部に半透膜を製膜した。一部に半透膜を有するこの流路は神経伝達物質の回収を可能とし、マイクロダイアリスプローブとして機能する。なお、本研究では半透膜として酢酸セルロース膜を採用した。4つの電極は流路の近傍に配置され、流路による神経伝達物質の回収とともに、その周囲の脳神経細胞の電気的な活動が計測できるように設計された。

作成した神経プローブの写真を図4に示す、往路、復路2本の流路と4つの電極を含むプローブの外形は幅1.2mm、コネクタ部を除いた長さは12mmである。流路のサイズは幅 $170\mu\text{m}$ 、高さ $30\sim 40\mu\text{m}$ 、プローブ先端で折り返している流路の総延長はおよそ15mmである。流路上へ貼られた半透膜の膜厚は約 $15\mu\text{m}$ であった。

III. おわりに

ラットー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、研究を行なった。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RatCarシステムにおける歩行状態推定精度の向上にむけて様々な推定モデルの有効性

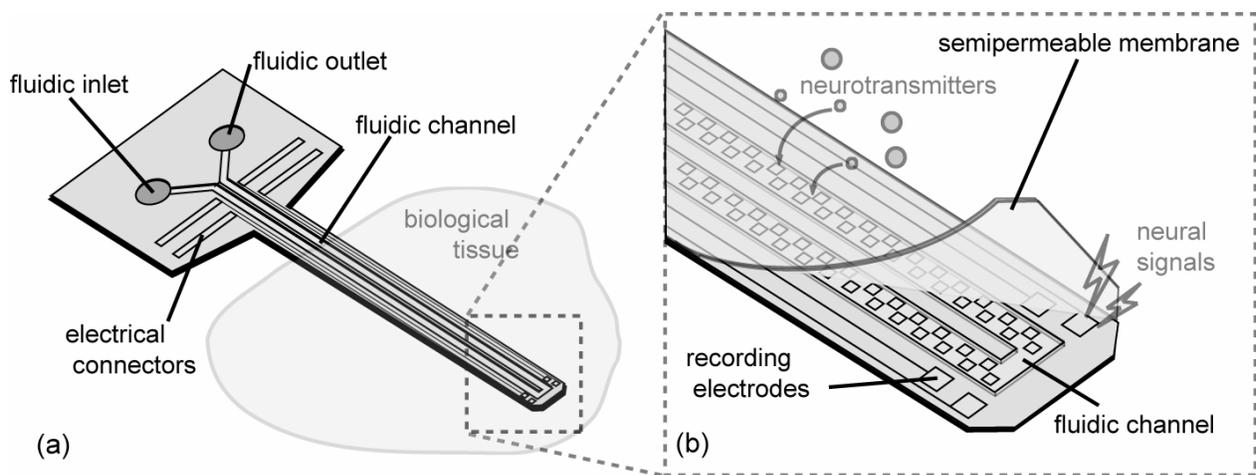


Fig. 3. Conceptual illustration of a probe. (a) Overview image of the probe. The probe is inserted into biological tissue. (b) Tip of the probe with recording electrodes and a fluidic channel. The fluidic channel is covered with a semipermeable membrane. When the probe is inserted into the brain, the microelectrodes record neural signals, and the fluidic channel collects neurotransmitter from the extracellular fluids around the point of interest.

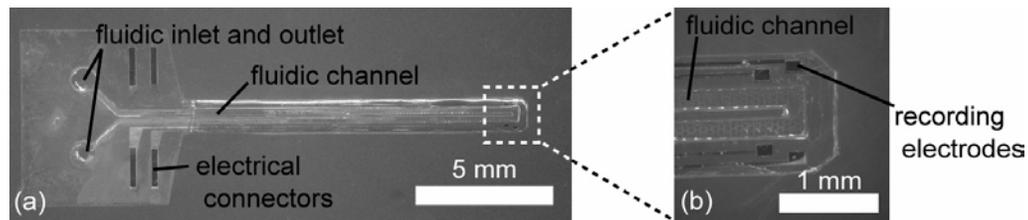


Fig.4 The probe was fabricated on a 25- μm -thick parylene C substrate. (b) The fluidic channel is U-shaped at the tip of the probe.

を評価するとともに、車体への接続時における神経発火の時間変化を解析するため、各神経ユニットと歩行速度との相関関係を表すモデルパラメータに着目した手法を提案し、実際にラットから計測した神経信号に対して適用できることを示した。また、多機能神経電極としては、マイクロダイアリシスプローブ機能を備えた神経電極を開発中であり、これについても報告した。

IV. 参考文献

[1] O. Fukayama, N. Taniguchi, T. Suzuki, K. Mabuchi, Control of a vehicle-formed BMI system for rats by neural signals recorded in the motor cortex, *Proc. 3rd International IEEE EMBS Conf. on Neural Eng.*, 2007, pp. 394 – 397.

[2] R. E. Kalman and R. S. Bucy, New Results in Linear Filtering and Prediction Theory, *Trans. ASME, J. Basic Eng.*, Vol. 83D, No. 1, 1961, pp. 95 – 108.

[3] G. Paxinos and C. Watson, *The Rat Brain in Stereotaxic Coordinates*, Compact Third Edition, 1997, Academic Press.

[4] O. Fukayama, N. Taniguchi, T. Suzuki, K. Mabuchi: Automatic Adaptation of Vehicle Controller to Time-Varying Neural Signals Recorded in RatCar System; A Vehicle-formed BMI, *Proc. of Joint 4th International Conference on Soft Computing and Intelligent Systems and 9th International Symposium on Advanced Intelligent Systems*, 253-256 (2008)

[5] O. Fukayama, N. Taniguchi, T. Suzuki, K. Mabuchi: RatCar system for estimating locomotion states using neural signals with parameter monitoring: Vehicle-formed brain-machine interfaces for rat, *Proc. of 30th Annual International Conference of the IEEE EMBS*, 5322-5325 (2008)

[6] 深山理, 谷口徳恭, 鈴木隆文, 満洲邦彦: 車体型BMI「ラットカー」搭載時におけるラット運動中枢神経活動の時間変化に関する基礎的検討, 第23回生体・生理工学シンポジウム論文集, 81-82 (2008)

[7] N. Kotake, T. Suzuki, K. Mabuchi, S. Takeuchi: A flexible parylene neural probe combined with a microdialysis membrane, *Proc. of microTAS 2008*, 1687-1689 (2008)

情報を表現する神経活動における身体の役割をBMI法で解析する

櫻井芳雄 京都大学大学院文学研究科

Abstract — 本研究は、脳の情報表現（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、昨年度に引き続き、ラットの海馬ニューロン活動がBMIに繋がり行動の代わりとして機能すると、短期間で発火頻度が大きく変化することがより明確となった。また、海馬では同期発火も変化し得ることもわかった。さらに、新たなBMI課題として目標操作課題を本格的に開始した。まだ予備的な結果であるが、ラットが自ら目標点へ接近する代わりに、海馬のニューロン活動で目標点を操作し接近させることが可能であることがわかり、その際発火頻度が大きく変化することが明らかになった。

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、それは脳独特の情報表現により初めて可能となる。脳の情報表現の実体は、かつて心理学者Hebbが提案したように、セル・アセンブリと呼ばれる神経細胞（ニューロン）の機能的集団の動的活動とその変化として記載可能であり（図1）、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こそ、脳独特の情報表現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。

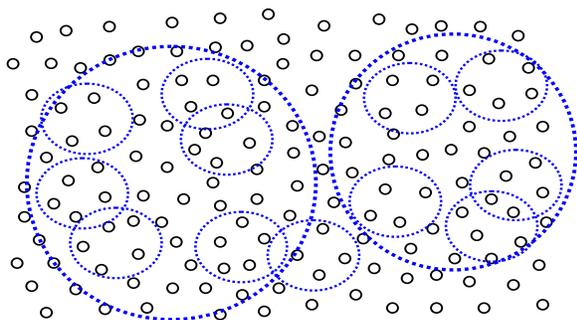


図1：セル・アセンブリの概念図。個々のニューロン（○）が同期することで、大きささまざまな機能的集団（点線の円）を動的に形成する。

II. 目的

昨年度に引き続き、すでに構築し改良を進めているブレインマシン・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表現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、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（多数）ニューロン活動を記録し解析する。そして、ニューロン活動の頻度や同期を両場面で比較することにより、情報表現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-辺縁系の相互連関に的を絞り、特に、記憶・学習を担う可塑的機能が明らかとなっている海馬体とその周辺領域から同時記録する。

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。脳の情報表現における身体性の役割に注目し、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

すでに昨年度までの研究により、マルチニューロン活動の長期間記録法を確立し、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・ソーティングのシステムRASICA (Realtime and Automatic Sorting with Independent Component Analysis) を開発済みである。これは特殊電極（ドデカロード）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であり、これをBMIの基本システムとして活用している。また、BMIとつなげるラット用学習課題をいくつか考案し、すでに提示刺激や反応時間等のパラメータを決定した。さらに、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し、同時に、BMIを活用することで、その同じマルチニューロン活動に行動の代わりとして課題を行わせた。そして、行動の代わりとなった場合のマルチニューロン活動の変化を解析した。

図2は最も基本的な課題である自由反応課題（free operant課題）におけるBMIシステムである。身体を使う場合、ラットは眼前にある小さな穴に鼻を入れる（ノーズポーク反応）ことで報酬を得ることが出来るが、BMI課題では、穴の前には透明なアクリル版があり、特殊電極で検出されたマルチニューロン活動が身体運動の代わりとなり、餌を得ることが出来る。

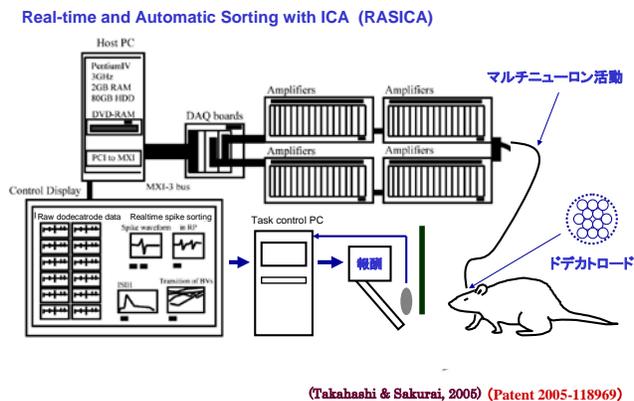


図2：自由反応課題におけるBMIシステム。特殊電極（ドデカトロード）と自動的スパイクソーティングシステム（RASICA）から構成されている。

BMI課題で行動の代わりとなるニューロン活動を神経コード（neuronal code）と呼ぶが、RASICAは2種類の神経コードをリアルタイムに検出することができる。1つは一定時間内の発火頻度の加算値であり（発火頻度コード）、もう1つは一定時間幅でのニューロン間の同期発火である（同期発火コード）。これら2つのコードのいずれが行動の代わりとしてより機能するのか、また、各コードの機能とニューロンの種類や数との関係はどうかについて、解析を進めた。図3は、RASICAによる発火頻度コードと同期発火コードの検出を示しており、特に複数ニューロンによるスパイクオーバーラップ問題を解決して同期発火を

検出できることに特徴がある。図4はRASICAによるBMIシステムを動作させている際のコンピュータ画面である。

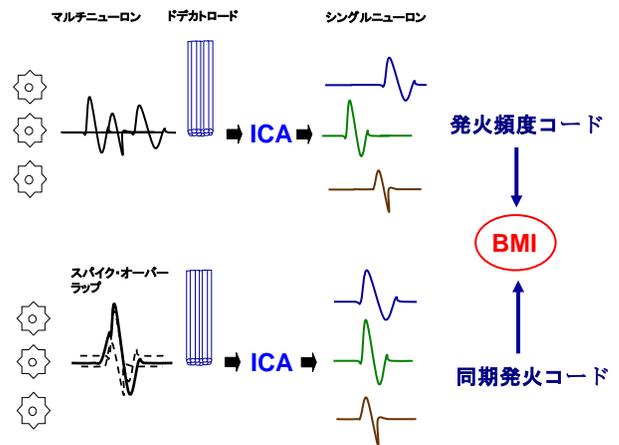


図3：RASICAによる発火頻度コードと同期発火コードの検出。ドデカトロードとICAを活用することで正確なスパイクソーティングと同期発火の検出が可能である。



図4：RASICAによるBMIシステムのコンピュータ画面。上は12本の電極上のスパイクとICAで分離された個々のニューロンのスパイク波形を表示しており、下は分離された16個のニューロンによる発火頻度の加算値（画面左下）と同期発火の検出（画面右下）を表示している。

V. 成果

昨年に引き続き、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を明確に検出した。まずラットに、壁の穴に鼻先を入れるとペレット（報酬）が出るノーズポーク反応課題を訓練した。次に、同時記録した多数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、発火頻度コードあるいは同期発火コードをノーズポーク反応の代わりとして報酬を与えた。

図5は、1日目に行動によるノーズポーク反応課題、2日目に発火頻度コードによるBMI課題、3日目に同期発火コードによるBMI課題を行わせた際にラットが得た報酬量の変化を示したものである。報酬量の増減は、反応や神経コードの出現の増減を示している。記録部位は新皮質（運動野または体性感覚野）である。2日目の発火頻度コードは有効であり、コードの出現が増大すると共に報酬量も増大した。しかし、3日の同期発火コードは有効でなく、コードの出現はほとんど増大しなかった。このことから、新皮質の神経活動については、発火頻度を用いる限りBMI用の神経コードとして有効であるが、同期発火は神経コードとして有効でないことがわかった。

Rats = 3, Electrode sites = 3 (each has 5-8 multiple neurons), Region = **NCx**

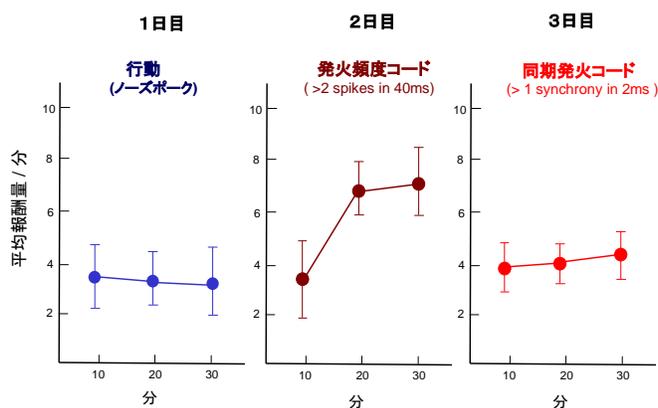


図5：行動と神経コードによる報酬量の変化。記録部位は新皮質。ラット3匹の結果を合わせている。発火頻度コードは、ニューロン集団（5～8個）が40ミリ秒間に2回以上発火すること、同期発火コードは、ニューロン集団内の2つ以上のニューロンが2ミリ秒以内に同期発火することである。

図6も同様のデータであるが、記録部位は海馬CA1である。2日目の発火頻度コードは有効であり、コードの出現が増大すると共に報酬量も増大した。また、3日の同期発火コードも有効であり、コードの出現は

はある程度増大した。このことから、海馬の神経活動については、発火頻度と同期発火共に、BMI用の神経コードとして有効であるがわかった。

Rats = 4, Electrode sites = 4 (each has 6-10 multiple neurons), Region = **HPC**

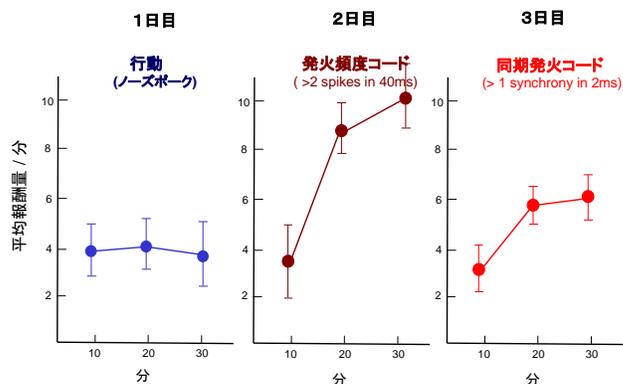


図6：行動と神経コードによる報酬量の変化。記録部位は海馬CA1。ラット4匹の結果を合わせている。発火頻度コードは、ニューロン集団（6～10個）が40ミリ秒間に2回以上発火すること、同期発火コードは、ニューロン集団内の2つ以上のニューロンが2ミリ秒以内に同期発火することである。

昨年開発した移動式反応ノーズポーク課題を改良した目標接近課題と、BMIによる目標操作課題をラットに訓練した。目標接近課題とは、ラットが反対側の壁へ移動して接近し、壁にある穴に鼻先を入れる（ノーズポーク）課題である。目標操作課題とは、同じ装置内で、ラットは自らが移動する代わりにBMIに繋がったマルチニューロン活動により壁を接近させノーズポークする課題である。訓練により、どちらの課題も学習可能であることがわかった。図7は目標操作課題の概略図であり、図8は、目標接近課題と目標操作課題を実際に行っている時のラットの写真である。

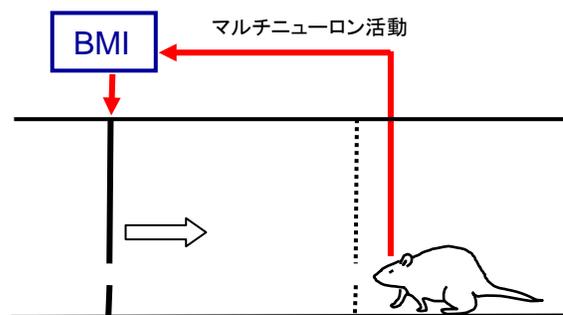


図7：目標操作課題の概略図。マルチニューロン活動とBMIシステムが作る神経コードにより、左側の黒い壁（ノーズポーク用の穴があいている）がラットの方へ接近する。



図8：上は目標接近課題を行っているラット。右側の壁から左側の壁へ移動し、点灯している穴に接近しノーズポークする。下はBMIによる目標操作課題を行っている同じラット。ニューロン活動による神経コードで右側の壁を接近させノーズポークする。

目標接近課題を行っている時と目標操作課題を行っている時の同じ海馬CA1のニューロン活動を解析した。目標接近課題ではそれらニューロン活動を記録しているだけであり、目標操作課題では、図5・6と同様の発火頻度コードにより壁を接近させた。図9に、それぞれの課題を2日間訓練した際の発火頻度の変化を示す。予備的な結果であるが、目標操作課題においてのみ発火頻度の増大が見られた。

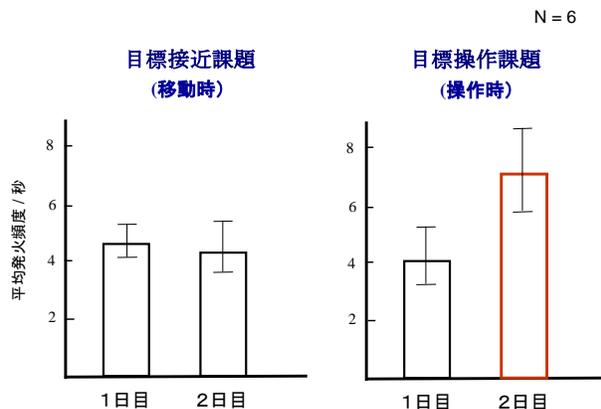


図9 目標接近課題と目標操作課題における海馬CA1ニューロンの発火頻度。目標操作課題では発火頻度コードにより壁を接近させた。

謝辞

本研究の実行と成果に関し、高橋晋氏（京都産業大学コンピュータ理工学部）、青柳富誌生氏（京都大学情報学研究科）、野村真樹氏（科学技術振興機構研究員）に感謝する。

文献

- (1) Sakurai, Y. and Takahashi, S.(2008) Dynamic synchrony of local cell assembly. *Reviews in the Neurosciences*, 19, 425-440.
- (2) 櫻井芳雄 (2008) 侵襲式BMI (ブレイン-マシン・インタフェース) の現状と課題. *日本機械学会誌*, 111, 916-919.
- (3) Hirokawa, J., Bosch, M., Sakata, S., Sakurai, Y. and Yamamori, T. (2008) Functional role of the secondary visual cortex in multisensory facilitation in rats. *Neuroscience*, 153, 1402-1417.
- (4) 櫻井芳雄 (2008) 脳の情報表現を見る. 京都大学学術出版会.
- (5) Takahashi, S. and Sakurai, Y. (2008) Hippocampal neuronal ensembles act as comparator during delayed non-matching to sample performance in rats. *38th Society for Neuroscience Annual Meeting Abstract*, November 16th.
- (6) Hirokawa, J., Sadakane, O., Sakata, S., Bosch, M., Sakurai, Y. and Yamamori, T. (2008) Superior colliculus differently mediates behavioral facilitations of speed and accuracy by audiovisual integration. *38th Society for Neuroscience Annual Meeting Abstract*, November 16.
- (7) Sakurai, Y. and Takahashi, S. (2008) Dynamic neuronal plasticity revealed by invasive brain-machine interfaces. *Neuroscience Research*, 61, s30.
- (8) Iijima, T., Hirose, H., Choi, K., Ttsutsui, K., Sakurai, Y. and Koike, Y. (2008) A brain-machine interface for realizing both target-reaching movement and target-holding posture. *Neuroscience Research*, 61, s30.
- (9) Takahashi, S. and Sakurai, Y. (2008) Hippocampal neuronal ensembles act as comparator during delayed non-matching to sample performance. *Neuroscience Research*, 61, s60.
- (10) Aoyagi, T., Sakurai, Y. and Nomura, M. (2008) Estimation of neuronal functional connectivity of cultured neuronal networks. *Neuroscience Research*, 61, s236.
- (11) Nomura, M., Hara, K., Sakurai, Y. and Aoyagi, T.(2008) Estimation of neuronal functional connectivity of rats' hippocampus CA1 during a conditional discrimination task. *Neuroscience Research*, 61, s251.

脳幹-中脳-基底核におけるやる気の生成、強化学習機構の解明

小林 康

大阪大学大学院・生命機能研究科・脳神経工学講座

概要 近年、報酬に基づく強化学習の神経生理学的研究の発展には、自律的に行動するロボットの開発、教育現場への応用、神経生理学に基づく新しい経済学理論の創発等に対して非常に強力なインパクトを与えるという期待の強まりをうけて、広い分野から注目が集まっている。強化学習理論では予測される報酬と実際に得られた報酬の差（報酬予測誤差）がどうやって計算されるかということが実験的、理論的に最も重要な問題の一つであると思われる。脚橋被蓋核（PPTN）は脳幹のもっとも主要なアセチルコリン性細胞の核であり、古くから睡眠覚醒の調節、運動制御、注意や学習と関係が深いと考えられてきたが、本年度はPPTNからの入力信号が、報酬予測誤差信号生成に重要な役割を果たしていることを示唆する生理実験データを得たので報告する。

はじめに

報酬に基づく強化学習[1, 2]の神経生理学的研究の発展には神経科学のみならず、自律的に行動するロボットの開発、教育への応用や脳科学に基づく新しい経済学理論の創発等に対して非常に強力なインパクトを与えるという期待の強まりから、広い分野から注目が集まっている。中脳の黒質緻密部や腹側被蓋野のドーパミン細胞（DAcell）は報酬との連合で学習された手がかり刺激や報酬に対して一時的なバースト応答をすることによって大脳皮質、基底核などに報酬予測誤差（報酬に対する予測と現実で得られた報酬の差）を送り、強化学習における大脳皮質、大脳基底核でのシナプス可塑性を制御していると考えられている[2]。強化学習機構を解明する上で、「報酬予測誤差がDAcellでどのように計算されているのかということ」が生理学的、計算理論的に最も重要な問題の一つであると考えられる[1, 3, 4]。DAcellはドーパミン放出によるシナプス可塑性の制御[5]という形で強化学習に重要な役割を果たしている。またDAcellはさまざまな部位から[6]興奮性、抑制性（最近ではhabenulaなど[7]）入力を受けているが、それぞれの入力信号の性質が計算論的に明らかにされていないために、いまだに報酬予測誤差の計算過程がわかっていない。さらに、DAcellに対して興奮性入力がなければDAcellはバースト応答をすることが困難であるため、特にDAcellに対する興奮性入力の重要性が浮かび上がってくる。脚橋被蓋核（PPTN）は脳幹のもっとも主要なアセチルコリン性細胞の核であり、古くから注意や学習と関係が深いと考えられてきた[8]。PPTNが報酬情報処理に関係した大脳基底核、大脳皮質などから入力を受け[9, 10]、また、DAcellに対してPPTNが強力な興奮性入力を供給していること[11, 12]から

PPTNからの興奮性入力が、DAcellにおける報酬予測誤差信号の生成に重要な役割を果たしていることが示唆される。最近、従来の視床下核を標的とした脳内深部刺激（Deep Brain Stimulation, DBS）のみならず、PPTNを標的としたDBSがパーキンソン氏病による運動障害の改善に効果がある[13]という報告が数多くなされている。また一方で、PPTNと学習や報酬情報処理[14, 15]の関係を示す知見が数多くなされている。これらの知見が相互に関係しているかどうかは今後の研究の発展を待たねばならないだろうが、ここでは特にPPTNの報酬情報処理機構に絞って議論したいと思う。

I. 脚橋被蓋核に対する古典的理解

数多くの解剖学的、生理学的所見より、アセチルコリンシステムは中枢神経系におけるもっとも重要な神経伝達調節系のひとつであり、特に選択的注意などによってダイナミックに変化する神経活動を制御していると考えられている[16]。脚橋被蓋核（PPTN）はアセチルコリン、グルタミン酸作動性細胞を含み[17]、脳幹のもっとも主要なアセチルコリン性細胞の核であり、古くから睡眠覚醒の調節、歩行制御、知覚、注意や学習と関係が深いと考えられてきた[8]。解剖学的にはPPTNは基底核群（視床下核、淡蒼球、黒質など）と双方性結合をもっている[10]。この基底核群との密接な結合関係から、最近ではPPTNが基底核群の一部として議論されることもある[10]。さらに、PPTNは脳幹のカテコールアミンシステム（青班核：ノルアドレナリン作動性、放線核：セロトニン作動性）とも双方向的に結合がある[18]。この「基底核-PPTN-カテコールアミンシステム複合体」が随意運動や、様々な選択的注意に関係した行動をトリガーしていると考えられている[9]。このように、高度な行動発現に対するPPTNの重要性を示す豊富な生理学、解剖学的知見に関わらず、PPTNの機能的な重要性はよく理解されていない。

II. 報酬情報処理と学習におけるPPTNの役割

解剖学的知見

解剖学的に、PPTNは大脳基底核[10]、視床下部外側野[19]、大脳皮質[20]、大脳辺縁系[21]などから報酬関連入力を受け取り、またDAcellに多くの投射線維を送る[22]ことが知られている。さらに、PPTNはDAcellに対して強力な興奮性シナプス入力を供給している[11]。また、PPTNの電気刺激によっておきるPPTNからのアセチルコリン放出によってDAcellのムスカリン受容体[23]、ニコチン受容体[24]の活性化が起こり、DAcellがphasicなバースト活動を引き起こすこと[25]などから、PPTNからの興奮性入力がDAcellにおける報酬情報処理過程に重要な役割を果たしていることが示唆される。

破壊、薬物投与、ニューロン記録実験

最近のげっ歯類を使用した破壊実験と薬物投与実験によって、PPTNがさまざまな報酬による強化過程（摂食調節、ニコチン嗜癖、強化学習）に関与していることが示されている[14, 26]。また、PPTNを破壊するとDAcellが機能しなくなる[27]ことが知られている。また、ネコを用いた生理実験によれば、PPTNが条件付けされた手がかり刺激や報酬に関係した活動を示し[28]、さらにリドカイン、ムシモルの局所注入によるPPTNの活動停止が一時的に動物の課題に対する動機付け（報酬への期待）を低下させることが示されている[15]。

III. 視覚誘導性サックード課題中のサルPPTNのニューロン活動

これらのさまざまな研究にも関わらず、報酬、動機付けに基づく行動の制御という側面から見たPPTNの機能についてはこれまで詳しく調べられていない。眼球運動課題、特にサックード課題では反応時間などが空間的注意や動機付けの影響を受けやすいので、動機付けに基づく行動の調節の解析に適していると思われる。そこで、我々は視覚誘導性サックード課題遂行中のサルのPPTNからニューロン活動を記録した[29, 30]。

報酬スケジュールの系統的変化が行動に及ぼす影響

視覚誘導性サックード課題において、サルは画面中央に呈示される注視刺激を一定時間注視し、その後注視刺激が消灯し画面周辺に標的が呈示されると、標的に向かってサックードを行う(Fig. 1A)。ただし一定時間注視し、正しくサックードが行われた場合にのみ液体報酬が与えられる。

我々は特に報酬による動機付けとの関連を調べるため、成功試行に対する報酬量を系統的に変化させ、課題遂行によって期待できる報酬量を変化させた。すると、連続した試行で報酬量が多いと成功確率は高くなり、逆に報酬量が少なくなると成功確率は減少した(Fig. 1B)[30]。

このように、動物の動機付け（報酬への期待）を変化させるとPPTNのニューロン活動はどのように変わるのだろうか。

注視刺激点灯時から始まる、課題遂行度に依存的な持続的ニューロン活動

PPTNの中に、成功試行において、課題が始まった直後（注視刺激点灯後約100 ms）から課題終了後（報酬時）にかけて持続的に発火するニューロンが見つかった(Fig. 1B)[29]。このような活動は記録されたニューロンの約30%で見られた。このニューロンの失敗試行における活動は成功試行と比べて非常に小さくなった。この注視刺激点灯後のニューロン活動と課題の成功確率との関係を調べると、成功確率が発火頻度の明確な増加形の飽和関数になる。また、課題中に報酬量を増加させ予測される報酬量を増やすと、PPTNの持続的なニューロン活動が上昇する(Fig. 1B)。逆に報酬量を減少させると、PPTNの持続的なニューロン活動が減少する(Fig. 1B)。また、失敗試行（おそらく動機付けは最も低い）においてニューロン活動はもっとも低いレベルであった(Fig. 1C)。この結果はこの持続的なPPTNのニューロン活動が、課題の成功確率や予測される報酬量つまり、課題遂行に対する動機付け、報酬への期待に関係していることを示唆していると思われる[30]。

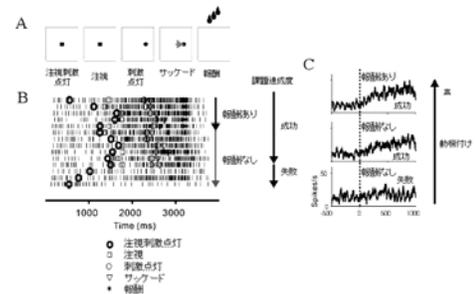


Fig. 1. 視覚誘導性サックード課題中のPPTNのニューロン活動 (A) 視覚誘導性サックード課題の時間経過。注視刺激が画面中央に現れサルが注視する。注視期間後(400–1000 ms)、注視刺激が消え、サックード刺激が画面の周辺に現れる。サルはサックード刺激に向かってサックードを行い、報酬としてジュースが与えられる。(B) 課題遂行中のニューロン活動。試行は上から順に報酬が与えられるものから、与えられないものへと移行する。(C) ニューロン活動と予測される報酬、課題達成度の関係。

与えられた報酬によって生じる一時的ニューロン活動

PPTNの約30%のニューロン(上記の持続的活動を示す30%のニューロンとは排他的な集団)で課題と無関係に報酬を与えた後、約200 msの潜時でニューロン活動の急激な上昇が見られた(Fig. 2A)。これらのニューロンで課題遂行中にも報酬後の反応がみられるが、そのニューロン活動はこの例のように、報酬が与えられた後、一過性の活動上昇として見られる(Fig. 2B)[29, 30]。なお、報酬反応の潜時(約100 ms)は報告されているDAcellの報酬反応の潜時(113 ms[31])よりやや短かった。またこの報酬反応は報酬の期待度や課題の達成度に無関係で、DAcellの報酬反応のように課題の進行に伴い反応が変化することがなかった。

まとめると、われわれが行った視覚誘導性サックード課題中のサルのニューロン活動解析[29, 30]によって、以下の2種類のニューロン活動が見つかった。

- 1) 課題の達成度、あるいはサルの報酬期待度によって大きさが変わる、注視刺激呈示から始まり、報酬時まで続く持続的応答(Fig. 1)
- 2) 報酬期待の度合いに無関係で一時的な報酬に対する直接の応答(Fig. 2)

が観察された。次に、これらのニューロン活動からPPTNにおける報酬情報処理について議論したい。

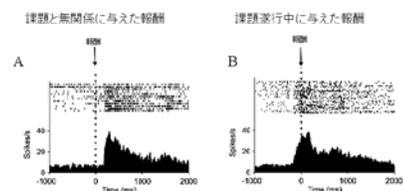


Fig. 2. 与えられた報酬に対する一時的なニューロン活動 報酬に対する一時的なニューロン活動。(A) 課題とは無関係に報酬のみを与えたときの反応、(B) 課題中の報酬反応（課題の進行に従って反応が変化することはない）。

IV. PPTNの報酬情報処理

PPTNで我々は動機付けに関係した（報酬予測的）ニューロン活動を記録した(Fig. 1)が、今後このニューロン活動が強化学習に必要な報酬予測信号のどの要素（手がかり刺激と報酬量の連合、正確な報酬量、報酬タイミングの予測）を満たしているのか詳細に調べる必要がある。

ところで、PPTNはどこから動機付け、報酬予測に関連した信号を受け取っているのだろうか。第一に興奮性信号は腹側線条体-腹側淡蒼球経路の二重抑制でやってくると思われる[10, 32-34]。この経路ではPPTNの興奮は二重抑制によって生じるとされる。

第二に興奮性信号源が扁桃体や視床下核[19]である可能性が考えられる。また、第三に興奮性信号源が大脳皮質であるという可能性が考えられる。最近松村はパーキンソン氏病との関連からPPTNに対する大脳皮質由来（特に運動野）の入力に着目している[20]。また、PPTNは帯状回や前頭葉から報酬予測信号を受け取っているのかもしれない。

また我々はPPTNで報酬予測には無関係で、与えられた報酬に関係したニューロン活動を記録した(Fig. 2)。この実報酬信号は視床下部外側野からやってくると思われる[35]。この経路は単シナプス性にPPTNを興奮させ[19]、一過性のバーストを生じさせる[28]。このPPTNでの一過性バーストがDAcellの「予期せぬ報酬に対する一時的な興奮性応答」を引き起こしているのかもしれない。今後このニューロン活動が強化学習に必要な実報酬信号のどの要素（報酬量の正確な計測、報酬予測との関連性）を満たしているのか詳細に調べる必要がある。

V. 報酬予測誤差の計算過程

報酬に基づく強化学習において、報酬に対する予測と実際に得られた報酬の差、「報酬予測誤差」は強化学習の非常に重要な要素であり、まさにそれが強化学習の教師信号であると考えられている。実際に、この報酬予測誤差を教師信号に使うことで自律的に学習するロボットが設計されている。最近のいくつもの生理学的研究から黒質のDAcellの活動がこの報酬予測誤差に関係しているということが示されてきた。それらの研究において、動物は刺激と報酬の条件付け学習を行っている。まず学習が初期の段階で、動物にとってある刺激による報酬の連合予測が不完全な状態では、DAcellは得られた報酬に対してのみ強力に反応する。また、条件刺激に対してはなんの反応も見られない(Fig. 3①)。

ところが学習が進行しある刺激による報酬の連合予測が完成していくと、DAcellにおける「与えられる量やタイミングが予測できる」、実際に与えられた報酬に対する反応がなくなり、さらに学習前には存在しなかった条件付け刺激に対する短潜時の一過性の応答が生じる[2] (Fig. 3②)。また、学習後、予期したはずの報酬が与えられない場合には報酬がもらえないはずの時点で抑制反応が見られる(Fig. 3③)。

このようにDAcellは、「ある刺激によって量的、時間的に予想できる報酬に対しては、抑制性の報酬予測信号によって得られた報酬に対する興奮性の報酬信号をうち消す」という形で予測報酬と実際に得られた報酬の差を検出している[36]。

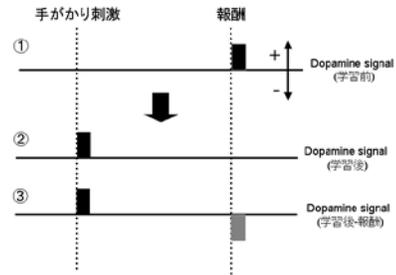


Fig. 3. 学習に応じて変化するDAcellの活動パターン

この、DAcellの特徴的な活動パターンはよく知られた計算モデルTD(temporal difference)理論で説明されている。TD理論においては、大脳基底核で生じた持続的な価値関数（手がかり刺激で生じ、報酬のタイミングで消滅するパルス上の報酬予測のワーキングメモリ(Fig. 4④)）が時間微分され、この時間微分された報酬予測信号（手がかり刺激によって一時的な興奮が起こり、報酬のタイミングで一時的な抑制が起きる）と興奮性の実報酬信号(Fig. 4③)が加算されて報酬予測誤差(Fig. 4①)としてDAcellで表現されていると考えられている[1, 3, 4]。従来の時間差分的なTDモデルでは、DAcellに対する時間的に進んだ（速い）興奮性（大脳基底核内の二重抑制）の持続信号(Fig. 4④)と、時間的に遅れた（遅い）大脳基底核由来[37]の抑制性の持続的信号(Fig. 4⑤)を加算することによって差分的に時間微分を実現している[3]。これまでに示したサケード中のサルのパPTNニューロン活動記録からわれわれは、DAcellに対する2種類の興奮性の信号（報酬予測信号(Fig. 4④)、実報酬信号(Fig. 4③)）が、PPTNからの直接の興奮性入力由来であると考えられる。

では報酬予測的な抑制性の持続的信号(Fig. 4⑤)が存在すると仮定すると、その信号はどこから来るのであろうか。理論上は線条体からこの持続的な報酬量とタイミングの予測に関係した抑制性入力がある一定の時間遅れでやってくると思われる[38]が実体はまだ不明である。最近DAcellが量的にもタイミング的にも正確な報酬予測誤差を検出しているという報告がなされている[39]。今後PPTNで報酬量とタイミング予測について詳細に調べ、報酬予測誤差計算過程においてPPTNが報酬量、タイミング予測に果たす役割について調べたい。

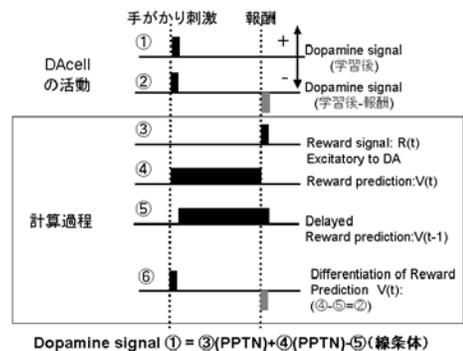


Fig. 4. DAcellの報酬予測誤差計算される過程

参考文献

- [1] R. S. Sutton and A. G. Barto, *Reinforcement Learning*. New York: The MIT Press, 1998.
- [2] W. Schultz, "Predictive reward signal of dopamine neurons," *J Neurophysiol*, vol. 80, pp. 1-27, 1998.
- [3] J. C. Houk, J. L. Adams, and A. G. Barto, "A model of how the basal ganglia generate and use neural signals that predict reinforcement," in *Models of Information Processing in the Basal Ganglia* New York: The MIT Press, 1995, pp. 249-270.
- [4] K. Doya, "Metalearning and neuromodulation," *Neural Networks*, vol. 15, pp. 495-506, 2002/// 2002.
- [5] J. N. J. Reynolds, B. I. Hyland, and J. R. Wickens, "A cellular mechanism of reward-related learning," *Nature*, vol. 413, pp. 67-70, 2001/// 2001.
- [6] A. A. Grace, S. B. Floresco, Y. Goto, and D. J. Lodge, "Regulation of firing of dopaminergic neurons and control of goal-directed behaviors," *Trends Neurosci*, vol. 30, pp. 220-7, May 2007.
- [7] M. Matsumoto and O. Hikosaka, "Lateral habenula as a source of negative reward signals in dopamine neurons," *Nature*, vol. 447, pp. 1111-5, Jun 28 2007.
- [8] D. B. Lindsley, "The reticular system and perceptual discrimination.," in *The reticular formation of the brain.*, vol. Boston, pp. Little, Brown & Co.:513-534, 1958.
- [9] E. Garcia-Rill, "The pedunculopontine nucleus," *Prog Neurobiol*, vol. 36, pp. 363-89, 1991.
- [10] J. Mena-Segovia, J. P. Bolam, and P. J. Magill, "Pedunculopontine nucleus and basal ganglia: distant relatives or part of the same family?," *Trends Neurosci*, vol. 27, pp. 585-8, Oct 2004.
- [11] T. Futami, K. Takakusaki, and S. T. Kitai, "Glutamatergic and cholinergic inputs from the pedunculopontine tegmental nucleus to dopamine neurons in the substantia nigra pars compacta," *Neurosci Res*, vol. 21, pp. 331-42, 1995.
- [12] J. Mena-Segovia, P. Winn, and J. P. Bolam, "Cholinergic modulation of midbrain dopaminergic systems," *Brain Res Rev*, vol. 58, pp. 265-71, Aug 2008.
- [13] A. P. Strafella, A. M. Lozano, B. Ballanger, Y. Y. Poon, A. E. Lang, and E. Moro, "rCBF changes associated with PPN stimulation in a patient with Parkinson's disease: a PET study," *Mov Disord*, vol. 23, pp. 1051-4, May 15 2008.
- [14] K. Nader, A. Bechara, and D. van der Kooy, "Neurobiological constraints on behavioral models of motivation," *Annu Rev Psychol*, vol. 48, pp. 85-114, 1997.
- [15] H. Conde, J. F. Dormont, and D. Farin, "The role of the pedunculopontine tegmental nucleus in relation to conditioned motor performance in the cat. II. Effects of reversible inactivation by intracerebral microinjections," *Exp Brain Res*, vol. 121, pp. 411-8, 1998.
- [16] E. Perry, M. Walker, J. Grace, and R. Perry, "Acetylcholine in mind: a neurotransmitter correlate of consciousness?," *Trends Neurosci*, vol. 22, pp. 273-80, 1999.
- [17] A. E. Hallanger and B. H. Wainer, "Ascending projections from the pedunculopontine tegmental nucleus and the adjacent mesopontine tegmentum in the rat," *J Comp Neurol*, vol. 274, pp. 483-515, 1988.
- [18] Y. Koyama and Y. Kayama, "Mutual interactions among cholinergic, noradrenergic and serotonergic neurons studied by iontophoresis of these transmitters in rat brainstem nuclei," *Neuroscience*, vol. 55, pp. 1117-26, 1993.
- [19] K. Semba and H. C. Fibiger, "Afferent connections of the laterodorsal and the pedunculopontine tegmental nuclei in the rat: a retro- and antero-grade transport and immunohistochemical study," *J Comp Neurol*, vol. 323, pp. 387-410, 1992.
- [20] M. Matsumura, "The pedunculopontine tegmental nucleus and experimental parkinsonism A review," *J Neurol*, vol. 252 Suppl 4, pp. iv5-iv12, Oct 2005.
- [21] T. Chiba, T. Kayahara, and K. Nakano, "Efferent projections of infralimbic and prelimbic areas of the medial prefrontal cortex in the Japanese monkey, *Macaca fuscata*," *Brain Res*, vol. 888, pp. 83-101, 2001.
- [22] M. Beninato and R. F. Spencer, "The cholinergic innervation of the rat substantia nigra: a light and electron microscopic immunohistochemical study," *Exp Brain Res*, vol. 72, pp. 178-84, 1988.
- [23] R. S. Scroggs, C. G. Cardenas, J. A. Whittaker, and S. T. Kitai, "Muscarine reduces calcium-dependent electrical activity in substantia nigra dopaminergic neurons," *J Neurophysiol*, vol. 86, pp. 2966-72, Dec 2001.
- [24] T. Yamashita and T. Isa, "Fulfenamic acid sensitive, Ca(2+)-dependent inward current induced by nicotinic acetylcholine receptors in dopamine neurons," *Neurosci Res*, vol. 46, pp. 463-73, Aug 2003.
- [25] S. J. Lokwan, P. G. Overton, M. S. Berry, and D. Clark, "Stimulation of the pedunculopontine tegmental nucleus in the rat produces burst firing in A9 dopaminergic neurons [In Process Citation]," *Neuroscience*, vol. 92, pp. 245-54, 1999.
- [26] W. L. Inglis, M. C. Olmstead, and T. W. Robbins, "Pedunculopontine tegmental nucleus lesions impair stimulus-reward learning in autoshaping and conditioned reinforcement paradigms," *Behav Neurosci*, vol. 114, pp. 285-94, Apr 2000.
- [27] C. D. Blaha and P. Winn, "Modulation of dopamine efflux in the striatum following cholinergic stimulation of the substantia nigra in intact and pedunculopontine tegmental nucleus-lesioned rats," *J Neurosci*, vol. 13, pp. 1035-44, 1993.
- [28] J. F. Dormont, H. Conde, and D. Farin, "The role of the pedunculopontine tegmental nucleus in relation to conditioned motor performance in the cat. I. Context-dependent and reinforcement-related single unit activity," *Exp Brain Res*, vol. 121, pp. 401-10, 1998.
- [29] Y. Kobayashi, Y. Inoue, M. Yamamoto, T. Isa, and H. Aizawa, "Contribution of pedunculopontine tegmental nucleus neurons to performance of visually guided saccade tasks in monkeys," *J Neurophysiol*, vol. 88, pp. 715-31, Aug 2002.
- [30] Y. Kobayashi and K. Okada, "Reward prediction error computation in the pedunculopontine tegmental nucleus neurons," *Ann N Y Acad Sci*, vol. 1104, pp. 310-23, May 2007.
- [31] J. Mirenowicz and W. Schultz, "Importance of unpredictability for reward responses in primate dopamine neurons," *J Neurophysiol*, vol. 72, pp. 1024-7, 1994.
- [32] W. Schultz, P. Apicella, E. Scarnati, and T. Ljungberg, "Neuronal activity in monkey ventral striatum related to the expectation of reward," *J Neurosci*, vol. 12, pp. 4595-610, Dec 1992.
- [33] O. Hikosaka, K. Nakamura, and H. Nakahara, "Basal ganglia orient eyes to reward," *J Neurophysiol*, vol. 95, pp. 567-84, Feb 2006.
- [34] P. Winn, "How best to consider the structure and function of the pedunculopontine tegmental nucleus: Evidence from animal studies," *J Neurol Sci*, Jun 7 2006.
- [35] K. Nakamura and T. Ono, "Lateral hypothalamus neuron involvement in integration of natural and artificial rewards and cue signals," *J Neurophysiol*, vol. 55, pp. 163-81, Jan 1986.
- [36] J. R. Hollerman and W. Schultz, "Dopamine neurons report an error in the temporal prediction of reward during learning," *Nat Neurosci*, vol. 1, pp. 304-9, 1998.
- [37] C. R. Gerfen, "The neostriatal mosaic: multiple levels of compartmental organization," *Trends Neurosci*, vol. 15, pp. 133-9, 1992.
- [38] J. Brown, D. Bullock, and S. Grossberg, "How the basal ganglia use parallel excitatory and inhibitory learning pathways to selectively respond to unexpected rewarding cues," *J Neurosci*, vol. 19, pp. 10502-11, 1999.
- [39] C. D. Fiorillo, W. T. Newsome, and W. Schultz, "The temporal precision of reward prediction in dopamine neurons," *Nat Neurosci*, vol. 11, pp. 966-973, Jul 27 2008.

把握運動の制御における脊髄神経回路の役割

自然科学研究機構・生理学研究所 武井智彦・関和彦

I. はじめに

随意運動制御の神経機構を理解する上で最も困難な問題が、生体の筋骨格系の有する高度な冗長自由度である(1)。例えば、ヒトの手は39種類の骨格筋と27種類の骨を有するため、物体を把握する際には目的物の形状や重さなどに応じて多数の筋の活動を同時に制御する必要がある。では、脳はこの高度な冗長自由度をどのように制御しているのだろうか?その仕組みの一つとして提唱されてきたのが「シナジー」、つまり上記の自由度がひとつの機能的単位として結合することによって多自由度の運動が制御されているという考え方である[1]。そのシナジーの一つとして、運動に関連した多数の筋の共同的活動を生み出す筋シナジーの存在が想定されてきた。例えば把握運動では把握の種類に応じて必要な筋シナジーが存在し、脳は把握運動を行うために、個々の筋ではなくこの筋シナジーを制御する。筋シナジーを用いることによって、膨大であった自由度が脳によって制御可能なレベルに減少させることができるという考え方である。しかし、シナジーを生成する具体的な神経機構については現在までほとんど明らかにされていない。我々はこのような筋シナジーの形成に脊髄神経回路が関わっているという仮説をもとに研究を進めている。この仮説は、以下の点で妥当であると考えている。

(a) 歩行運動の基本的運動出力は脊髄に存在する歩行中枢によって生成される事はすでに知られている。脊髄で生成されるのはリズム運動出力だけではない。目的とする歩行に応じた協調的筋活動パターン(歩行運動時の筋シナジー)も脊髄によって形成されている事が示唆されている。

(b) 脊髄反射回路は特定の末梢入力に応じて、特定の筋群を活性化させる。例えば、皮膚感覚神経入力によって駆動される屈曲反射回路は、複数の屈筋を同時に興奮させる(反射運動時の筋シナジー)。

II. 目的

このような背景から昨年度は、サルに把握運動を遂行させその際の脊髄局部フィールド電位と筋電図活動との相関を報告した。本年度は引き続きサルの把握運動における、

脊髄神経活動と筋活動との関連性を検討する。本年度は、第一に把握運動遂行中のサル頸随から単一神経活動を記録し、それらと筋電図活動との関連性を調べる方法論を確立する事を目的とする。第二にそれらを用いて、脊髄ニューロンによる筋シナジー形成に関する予備的な実験データを収集する事を目的とする。

III. 方法

本実験は3頭のニホンザルを対象として行なった。実験に際して、米国国立衛生研究所が作成したガイドライン「The National Institutes of Health Guidelines for the Care and Use of Laboratory Animals」を遵守し、さらに生理学研究所動物実験委員会の承認に基づいて実験を行った。

運動課題

サルには、左手の示指と母指で2本のレバーを把握する課題(精密把握課題)を訓練した。この課題のために特別に製作したマニピュランダムを使用した(Fig. 1A,B)。サル前方にはコンピュータディスプレイを設置し、各レバーの位置を画面上の2本のカーソルとして提示し、さらにターゲットとして二つの長方形を提示した(Fig. 1C)。まず初め

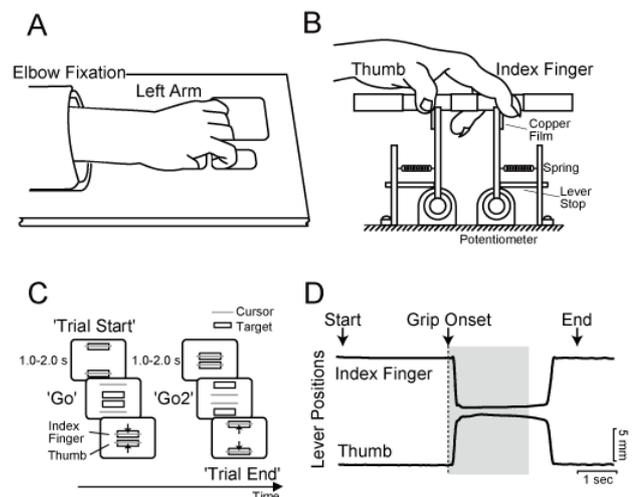


Figure 1.

Experimental setup. A,B: diagrams of the custom-made manipulandum for the precision grip task in top view (A) and lateral view (B). C: Sequence of a trial. Lever positions were reported to the monkey as two visual cursor signals on the computer display (gray bars). Two target boxes were also displayed (black rectangles). D: Example of finger movements during a single trial. Upper arrows indicate the time point of each task event. Two traces show lever positions (upper: index finger, lower: thumb). Shaded area indicates the time range where frequency analyses were performed (from 0 to 2.048 sec after 'Grip Onset').

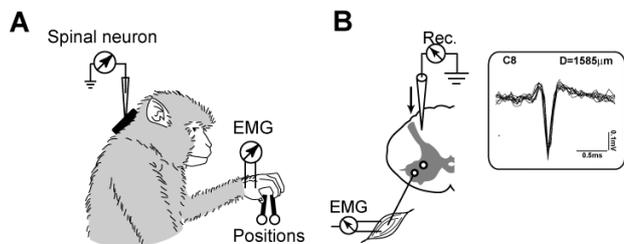


Figure 2 - A: Experimental setup for extracellular recording of spinal neurons from a monkey performing a precision grip task. The monkey squeezed spring-loaded levers with his index finger and thumb. Lever positions were recorded with muscular activities of hand/finger muscles and spinal neurons. B: Schematic diagram of recording procedure. A grass-insulated tungsten microelectrode was inserted into spinal cord by a hydraulic microdrive. Signal from the microelectrode was amplified and recorded, while EMG signals were simultaneously recorded. Inset: sample record of spinal neuron action potential (10 traces overlaid). Consistent waveform indicates the stable recording of action potentials. D, distance from the depth where the first neural activity were recorded in single penetration.

に二つのターゲットを画面の上下に提示し、サルにはレバーに触れるだけの状態を要求した (Rest, 1.0~2.0秒間)。その後、ターゲットを画面中央に移し (Go)、サルに対してレバーを掴むことを要求した (Grip)。この際に必要なレバーの移動距離は0.7~1.3cm (サルA) および0.3~0.8cm (サルU) で、それぞれ0.9~1.1 N (サルA) と0.4~0.6 N (サルU) のバネ負荷に相当した。このレバーを掴んだ状態を1.0~2.0秒間サルに保持させた後 (Hold)、画面上のターゲットを元の位置に戻し (Go2)、レバーを元の位置に戻すように要求した (Release)。これらの動作が指示通りに行なわれた場合、成功報酬としてアップルソースを与えた。サルが約80%の成功率で1500回/日の成功を行えるようになるまで訓練を続けた。

神経活動と筋電図の記録

課題訓練の終了後、まず、神経活動の記録中にサルの頭部が動くことを制限するため、二つのプラスチックチューブをチタニウムネジと歯科用セメントを用いてサルの頭蓋骨に固定した。実験中はプラスチック棒を用いて、このチューブをモンキーチェアに固定した。次に上肢筋群の筋電図 (electromyography, EMG) を記録するため、EMG用のステンレスワイヤ電極 (AS632, Cooner wire社) を上肢19個の筋肉に慢性的に埋め込んだ。対象となった筋は、第一背側骨間筋 (FDI)、母指内転筋 (ADP)、短母指外転筋 (AbPB)、小指外転筋 (AbDM)、浅指屈筋 (FDS)、深指屈筋橈側部および尺側部 (FDPr, FDPu)、橈側手根屈筋 (FCR)、尺側手根屈筋 (FCU)、長掌筋 (PL)、第二三指伸筋 (ED23)、総指伸筋 (EDC)、第四五指伸筋 (ED45)、橈側手根伸筋長頭および短頭 (ECR1, ECRb)、尺側手根伸筋 (ECU)、腕橈骨筋 (BRD)、円回内筋 (PT)、上腕二頭筋短頭 (BB) であった (Fig. 3)。サルが二つの手術から十分に回復した後、脊髓記録用チャンバーを装着する手術を行った。

データ解析

まず、個々のニューロンの把握運動遂行における発火頻度の変化パターンを類別化する。具体的には把握時・静的筋力維持時・脱力時に発火頻度を変化させるニューロンに分類した。次に脊髓介在ニューロンのスパイク活動 (Fig. 2) をトリガーにして、同時に記録される筋活動の加算平均を行った (spike-triggered averaging) [2]。脊髓介在ニューロンが運動ニューロンに対して興奮性の単シナプス結合をしている場合、介在ニューロンが発火すると運動ニューロンに興奮性シナプス後電位が起こるため、ニューロン発火の直後に運動ニューロンの発火確率が上昇する。そのため、筋活動の加算平均を行うと、脊髓神経活動から運動ニューロンへの神経結合を同定することが可能となる。

IV. 結果

3頭のサルの下位頸髄から、合計199個のニューロン活動が記録された。そのうち、大半のニューロンは運動に依存した発火頻度の変化を示した (n=160, 80%)。それらの変化が3つに大別できた。一つ目は動的運動時に発火頻度を変化させるタイプ (138/199, 69%)、二つ目は静的張力維持時に発火頻度を変化させるタイプ、そして三つ目に脱力相で発火頻度を変化させるタイプであった。199個のニューロンのうち、3つは運動ニューロンと同定された。本研究では脊髓介在ニューロンの活動を記録する必要があるので記録されたニューロンから運動ニューロンを同

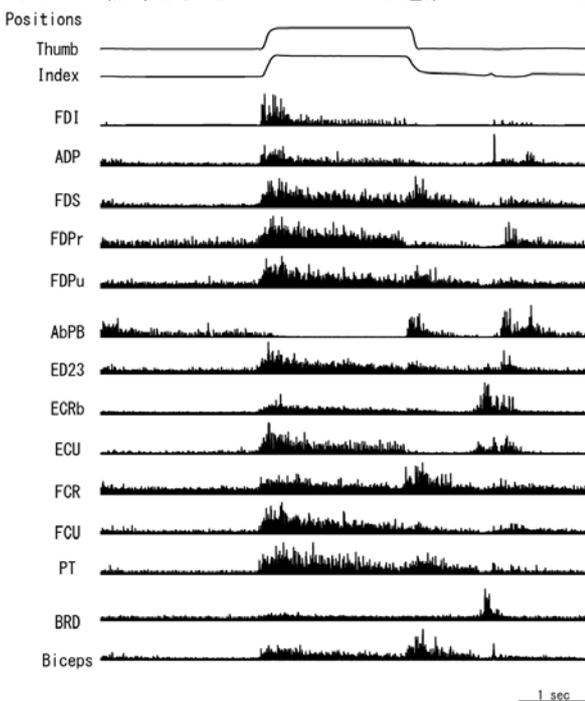


Fig.3. EMG recordings during precision grip task

V. 議論

定し、データセットから除外する必要がある。そこで運動ニューロンの同定には以下の方法を用いた。まず、任意のニューロンの活動電位50個をトリガーに非整流筋電図を加算した。50個のトリガーは経シナプスの出力効果を評価するには少なすぎる事がすでに知られている[2]。そこで、50個のトリガーで筋電図に興奮性の出力効果をもつニューロンは運動ニューロンとして解析から除外した。その結果、3つのニューロンが記録された一つの筋に対して明確な運動単位様特徴を示したため運動ニューロンと同定した。従ってそれらは解析から除外し、残りの196個を用いて次の解析を行った。また、以下の解析結果のうち、明らかに筋-筋間の電氣的クロストーク[3]に起因すると判断されたものは除外した。

次に、解析対象となったニューロンそれぞれの活動電位を用いて、整流筋電図のSpike triggered averaging (STA)を行った。このSTA解析は合計3920のニューロン-筋ペアに対して行われた。そのうち、30ニューロンが56の有意な筋出力を示した。その内訳は51ニューロンが促進効果、5ニューロンが抑制効果であった。さらにそれらの筋出力が純粋なスパイク後効果によるものか、または筋出力を示す他のニューロンの活動と単に同期しているだけなのかを調べた。両者はスパイク後効果の出現潜時および半減時間という二つの基準によって分類した[4]。21のニューロンによって生成された48のスパイク後効果がこの二つの基準を満たした。つまり、運動ニューロンに直接投射を持つニューロンにおけるスパイク後効果出現の最速潜時(脊髄への電気刺激(30 μ A以下)によって推定、手内筋4.7ms, 前腕筋3.7ms)より潜時が長く、さらに7ms以下の半減時間を示すスパイク後効果であった。これらのニューロンを我々は純粋な筋出力効果をもつpremotor介在ニューロンと定義した(PreM-INs)。

これら21 PreM-INsの多く(13ニューロン、62%)は一つ以上の筋に出力効果を示していた。筋フィールドのサイズ(2)(単一PreM-INが何個の筋に出力を持っているか)は平均2.3個であった。その大多数(n=19)は促進性出力であり、残りの2ニューロンが抑制性出力効果を示していた。単一ニューロンの筋フィールドは主に手内在筋(4/13ニューロン、46%)または手内在筋-外在筋間(4/13ニューロン、31%)において認められた。これらの筋は精密把握運動時に協調的に働く筋であった。以上の結果は脊髄ニューロン一つによっても、把握運動時に必要な筋群の共興奮を引き起こすことが可能なことを示唆していた。

本年度はサルに把握運動を行わせ、その際の脊髄介在ニューロンの活動様式を明らかにすること、またそれらの活動電位を用いてSpike-triggered averagingをおこなう事により、単一脊髄介在ニューロンの筋出力パターンを調べて、それぞれの筋フィールドを評価することを目的としていた。この目的は上述のように達成されたと考えられる。第一に、記録された大半(約80%)の脊髄ニューロンは把握運動の課題依存性変化を示していた。これまで、把握運動中の脊髄ニューロン活動を記録した報告は皆無である。本研究によって、覚醒動物の比較的間接自由度の多い運動課題(たとえば手首屈曲進展課題[5,6]と比較して)においても脊髄ニューロン活動の安定的な記録が可能になった。また、80%のニューロンが課題依存性変化を示したという事実は、脊髄介在ニューロンが単なる単一筋への筋出力やその増減だけでなく、様々な側面から把握運動制御に関わっている可能性を示唆していた。後述する筋シナジー形成への貢献はその一部に過ぎないと予想される。第二に、脊髄介在ニューロンの筋フィールドは主に手内在筋または手内在筋-手外在筋の中に存在していた。このことは、脊髄ニューロンが把握運動の主働筋・共働筋活動に関わるような筋シナジーの形成に関わっている可能性を示唆している。脊髄ニューロンの筋フィールドについては、これまで前腕筋(特に手首屈曲伸展に関連する筋群)については調べた報告[5]が存在するが、把握運動に関わる筋群についてはこれまで存在しなかった。今後、個々のニューロンの投射筋と把握運動中の活動パターンとの連関を詳細に調べることによって、脊髄ニューロンが筋フィールドを持つことの機能的な意義について調べる必要がある。第三に、脊髄ニューロンの筋フィールドは平均2.3個から形成されていた。これは、脊髄ニューロンの前腕筋群への筋フィールド[5]に比べて、筋肉数が多い傾向にある。このことは、脊髄ニューロンが手首運動よりも手指運動において、その筋シナジー形成に優れた貢献をしている可能性を示唆している。この点については、今後単一個体を手首、手指複合型運動を行わせ、その際の脊髄ニューロンの筋フィールドを検討する実験などで検証する必要がある。第四に、本研究において記録されたPreM-INsの多くは興奮性ニューロンであった一方、筋フィールドを持つ抑制性ニューロンは少なかった。この結果は脊髄による筋シナジーの形成は主に興奮性ニューロンによってもたらされた事実を反映しているのかもしれない。本研究で用いた方法では、抑制性ニューロンの筋出力降下を過小評価している可能性が高いため、興奮性ニューロンまたは抑制性ニューロンの優位性を論じることは難しい。むしろ、

我々は興奮性ニューロンがもつ筋フィールドを抑制性ニューロンが目的とする運動制御に適合させるように最適化するような、両者の相互作用によって機能的筋シナジーが形成されるのではないかと考えている。この仮説は、今後抑制性ニューロンの評価方法を工夫することによって検証してゆきたい。

VI. 今後の展望

本研究では脊髄の持つ筋フィールドが把握運動の筋シナジー形成における貢献について調べてきた。今後も同様な神経生理学的実験を行うことによって、これまで知られていなかった脊髄の随意運動への貢献が説明できると思っている。一方、把握運動の筋活動が脊髄ニューロンを経由する神経回路のみによって形成されるのではないことは自明である。たとえば皮質-運動ニューロン路の把握運動制御に対する貢献については多くの知見が確立している[7-9]。従って今後は、把握運動時の筋活動形成における大脳皮質と脊髄の役割を明らかにしてゆきたい。図4に我々の現在の作業仮説を示す。ここで2つの異なった筋シナジーが必要な運動課題を想定している。上段・下段はこの筋シナジーを形成する二つの戦略を示している。上段に示す戦略の場合、個々のPreM-INsは筋フィールドを持たず、単一筋の制御に関わる。従って異なった筋シナジーを形成するためには多くのPreM-INsが活動パターンを変化

させる必要がある。一方、下段に示す戦略はPreM-INsが行おうとする運動に要求される筋シナジーを反映した筋フィールドを持っているため、これら特定のPreM-INsの活動を変化させるだけで必要な筋シナジーを形成できる。本研究で言及している脊髄介在ニューロンの持つ筋フィールドは、上位中枢がより少ないコストで筋シナジーを形成するために用いられているのかもしれない。一方で、上段の戦略は筋シナジーの形成よりむしろ、上位中枢が把握運動時の個々の筋活動を微細に調節し、より精度の高い把握力制御を行う際に用いられているのかもしれない。次年度は、この仮説を検証できるような実験を行う予定である。

VII. 参考文献

- 1) Bernstein N. (1967) The co-ordination and regulation of movements. Oxford:Pargamon.
- 2) Fetz EE and Cheney PD (1980) Postspike facilitation of forelimb muscle activity by primate corticomotoneuronal cells. *J Neurophysiol* v44 pp751-72
- 3) Buys EJ, Lemon RN, Mantel GW and Muir RB (1986) Selective facilitation of different hand muscles by single corticospinal neurones in the conscious monkey. *J Physiol* v381 pp529-49
- 4) Schieber MH and Rivlis GJ (2005) A spectrum from pure post-spike effects to synchrony effects in spike-triggered averages of electromyographic activity during skilled finger movements. *Neurophysiol* v94 pp3325-41
- 5) Perlmutter SI, Maier MA and Fetz EE (1998) Activity of spinal interneurons and their effects on forearm muscles during voluntary wrist movements in the monkey. *J Neurophysiol* v80 pp2475-94
- 6) Maier MA, Perlmutter SI, Fetz EE (1998) Response patterns and force relations of monkey spinal interneurons during active wrist movement. *J Neurophysiol* v80 pp2495-513
- 7) Porter R and Lemon R. (1993) Corticospinal function and voluntary movement. Oxford University Press,
- 8) Muir RB and Lemon RN (1983) Corticospinal neurons with a special role in precision grip. *Brain Res* v261 pp312-6
- 9) Castiello U (2005) The neuroscience of grasping. *Nat Rev Neurosci* v6 pp726-36

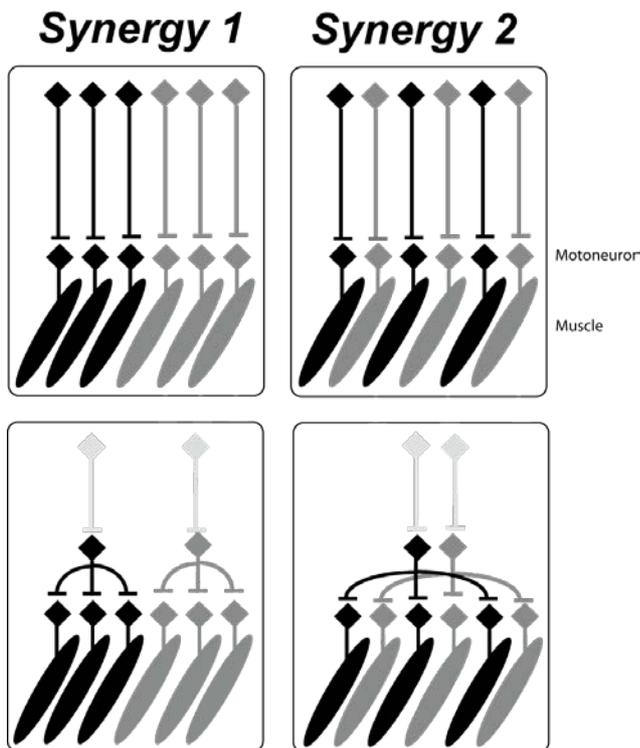


Fig.4 Independent and synergistic control of muscle activity

大脳基底核による最適運動制御-疾患モデルによる検討

南部 篤

要旨- 大脳基底核疾患のうち、ヒトDYT1ジストニアの原因遺伝子であるDYT1を組み込んだ遺伝子改変マウスの神経活動を調べた。このマウスは、持続的に回転運動をするなど行動が亢進している。筋電図を記録してみると、主動筋と拮抗筋の共収縮、持続的収縮などジストニアに特徴的な異常な筋活動を示した。覚醒下で大脳基底核から神経活動を記録すると、淡蒼球外節と内節において、バースト発射やポーズ（休止期間）を伴う発射頻度の減少が見られた。大脳皮質運動野を電気刺激すると、淡蒼球外節・内節において、正常例においては観察されない早い興奮とそれに引き続く長い抑制という応答が観察された。また、淡蒼球外節・内節の体部位局在も乱れていた。大脳皮質からの入力によって、淡蒼球内節に生じる長く続く抑制が、視床・大脳皮質を脱抑制することによって、不随意運動が起こっていると解釈できる。これらのことから大脳基底核は、不必要な運動を抑制し、必要な運動を必要とすべきのみ引き起こすことに役だっていると考えられる。

I. はじめに

大脳基底核に異常がある際、すなわち大脳基底核疾患の際、どのようなメカニズムで症状が出現するかを調べることで、大脳基底核の機能を明らかにできるのではないかと、という発想のもとで本実験を行った。

大脳基底核疾患のひとつであるジストニアは、不随意かつ持続的な筋肉の収縮と異常姿勢によって特徴づけられる神経疾患で、有病率はパーキンソン病の数分の一と稀ではない。しかし、症状の割には病理学的な変化が殆どなく、何らかの機能的な異常と考えられるなど、病態に関しても不明な点が多い。

一方、ジストニアの一部は遺伝性で、第9染色体上にあるDYT1遺伝子に欠損があり、その産生タンパク質であるtorsinAのグルタミン酸が失われることによって、発症することが解ってきた。それに伴って遺伝子改変技術によりマウスに同様な遺伝子異常を組み込み、疾患モデルが作られるようになってきたが、必ずしも症状が出ないなど、問題もあった。

今回用いたマウスは、米国マウントサイナイ医科大学のPullanipally Shashidharan博士が、ヒトDYT1ジストニア患者のDYT1遺伝子を組み込んで開発したもので

(Shashidharan et al., 2005)、必ずしもヒトの臨床症状とは同じではないが、それなりの症状も出ている。

本研究ではジストニアの病態を調べることにより、大脳基底核の正常な機能に迫りたい。

II. 実験方法

遺伝子改変技術によりヒトDYT1患者のDYT1遺伝子を組み込み、産生タンパク質である異常torsinAを過剰発現させたマウスから記録を行った (Chicken et al., 2008)。

大脳基底核疾患の際、大脳基底核ニューロンの発射頻度や発射パターンが変化し、これによって病態を説明しようと、議論されてきた。一方、動物実験において、全身麻酔をするとニューロンの発射頻度が減少したり、発射パターンが変わることが知られている。そのため、神経活動を記録し病態を調べるためには、麻酔の影響を排除し、できれば覚醒下で記録する必要がある。

図1に示すように、頭部固定と記録用のチェンバーを頭部に固定する手術を、麻酔下であらかじめ行っておく。また、大脳皮質一次運動野 (Motor cortex) の上肢領域と口腔顔面領域をマッピングしておき、それぞれに刺激電極を埋めておく。このような手術により、動物に痛みを与えることなく、頭部を固定することができ、十分、馴らしておけば、実験台の上で2-3時間は大人しくしていてくれる (図2左)。そして、金属電極 (ガラス被覆エルジロイ電極) を、チェンバーを通して、大脳基底核内に刺入し、単一ニューロン活動を記録した (図2右)。記録した部位は、淡蒼球外

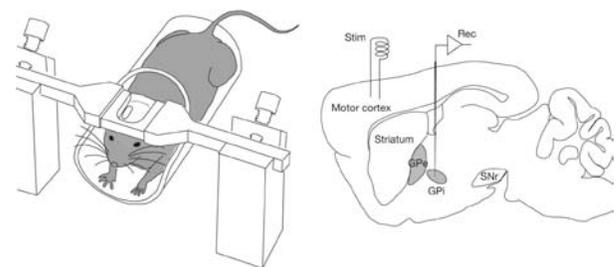


図1 実験のセットアップ。

左、動物の固定方法；右、刺激部位と記録部位を示す模式図。GPe, 淡蒼球外節；GPi, 淡蒼球内節；Motor cortex, 大脳皮質運動野；SNr, 黒質網様部；Striatum, 線条体

節 (external segment of the globus pallidus, GPe) と淡蒼球内節 (internal segment of the globus pallidus, GPi) (古典的には、げっ歯類では、それぞれ淡蒼球、脚内核というが、最近では霊長類との相同性を強調して、このまま呼ぶことも多い) であるが、両者とも良く似た変化を示したので、以下の実験結果は主に淡蒼球内節について述べる。また、細いワイヤー電極を上腕二頭筋と三頭筋に埋め込み、筋電図の記録も行った。

III. 筋電図活動

本モデルマウスはhyperactiveで、しばしばケージ内を回転運動している。回転運動はジストニアらしくないが、時として頸部にジストニア様症状も現れる。

まず、本モデルマウスがジストニアに特徴的な筋電図を示すのか調べた (図2)。正常マウスでは、主動筋と拮抗筋である上腕二頭筋と三頭筋が同時に収縮することはない (図2A)。一方、本モデルマウスでも多くの場合、正常マウスと同じような活動パターンを示した (図2B)。しかし、時として主動筋と拮抗筋が時間的に同期して収縮したり (共収縮、図2C)、10秒以上にわたるような持続的収縮 (図2D) を示した。このような主動筋と拮抗筋の共収縮や持続的収縮は、ジストニアに特徴的な筋電図所見である。

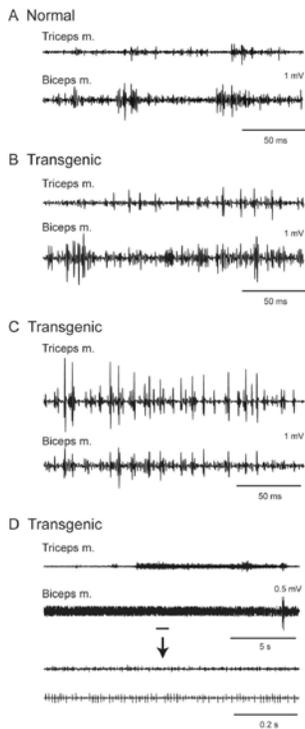


図2 上腕三頭筋 (Triceps m.) と上腕二頭筋 (Biceps m.) の筋電図。
A, 正常マウス ; B-D, ジストニアモデルマウス。

IV. 大脳基底核ニューロンの自発発射活動

次に電極を脳内に刺入し、大脳基底核のうち淡蒼球外節・内節の活動を調べた (図3)。正常マウスの淡蒼球内節ニューロンは50Hz前後の高頻度で休止期間なく発射をしている (図3A, C)。本モデルマウスでは約28Hzと発射頻度が減少していた (図3B, C)。また、短い時間に複数の発射が見られるバースト発射が増えたり、発射が暫くないポーズ (休止期間) が見られるなど、発射パターンも変わっていた (図3A, B)。このような異常発射は、正常マウスに比べて、本モデルマウスに有意に多く観察された。

これまでヒトジストニア患者に対し定位脳手術を施行する際、淡蒼球外節・内節からニューロン活動を記録したところ、発射頻度減少、発射パターンの変化などが報告されてきた。しかし、多くの場合プロポフォルなどの全身麻酔下で手術を行うので、このような観察結果が、麻酔の影響ではないかとの疑問があった。今回、本モデルマウスでもヒト患者と同等なニューロン活動の変化が観察されたことにより、このような異常活動は麻酔の影響ではなく、ジストニアの病態と関わっていることが示唆された。

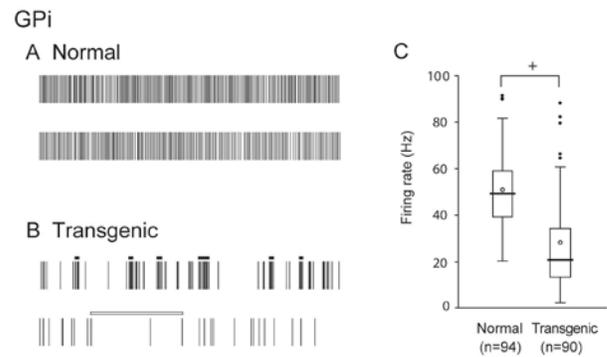


図3 淡蒼球内節 (GPi) ニューロンの自発発射活動。
正常マウス (A) とジストニアモデルマウス (B) における自発発射パターンを、パルス列で示す。C, 平均発射頻度の比較。

V. 大脳皮質刺激に対する応答と体部位局在

大脳皮質を電気刺激 (0.2msの単発刺激、20-50 μ A) すると、淡蒼球外節・内節のニューロンは、正常例では、早い興奮、抑制、遅い興奮の3相性のパターンで応答する (図4A)。これまでの霊長類を用いた実験などから、早い興奮は大脳皮質- 視床下核- 淡蒼球内節路 (ハイパー直接路)、抑制は大脳皮質- 線条体- 淡蒼球内節路 (直接路)、遅い興奮は大脳皮質- 線条体- 淡蒼球外節- 視床下核- 淡蒼球内節路 (間接路) を介した反応であることがわかっている。

本モデルマウスでは、一部、正常マウスと同じような反応も観察されたが、多くのニューロンにおいて、(2相性の)早い興奮とそれに引き続く長い抑制が観察された(図4B)。このような反応は、正常マウスでは観察されないものである。早い興奮と遅い興奮の由来は、現在のところ不明であるが、早い興奮の少なくとも第一成分は、正常の早い興奮の潜時と同じことから、ハイパー直接路を介していると考えられる。抑制が増強した成因としては、(1)直接路の興奮性増強、(2)視床下核から淡蒼球外節・内節への興奮性入力の変化(例えばイオンチャンネルの変化など)が考えられる。早い興奮がハイパー直接路を介しているとすれば、視床下核から淡蒼球外節・内節への投射も正常と考えられ、(2)の可能性は低い。また、線条体を刺激した予備的な実験でも、通常は観察されない長い抑制が淡蒼球外節・内節に観察されることから、(1)と(3)の可能性が高い。

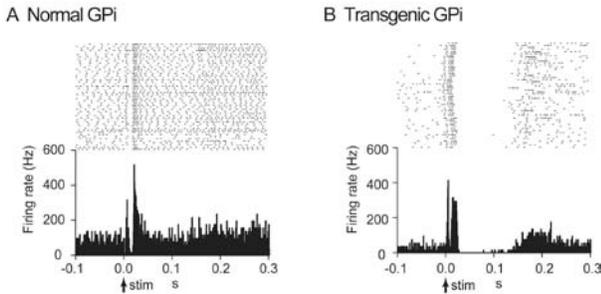


図4 淡蒼球内節ニューロンの大脳皮質運動野刺激に対する応答。正常マウス(A)とジストニアモデルマウス(B)における大脳皮質刺激に対する応答を、刺激前後時間ヒストグラム(peristimulus time histogram, PSTH; bin幅, 1ms; 100回加算)で示す。

大脳皮質運動野の上肢領域と口腔顔面領域を別々に刺激し、淡蒼球外節・内節ニューロンの反応を記録することにより、どの大脳皮質から入力を受けているのか同定することができる(図5)。

正常マウスの淡蒼球内節では、多くのニューロンが上肢領域の刺激に反応し、口腔顔面領域の刺激に反応したものの数は少数であった(図5A, Normal)。また、その両者から入力を受けるニューロンも少数であった。淡蒼球内節での分布を見てみると、上肢領域の刺激に応じるニューロンは淡蒼球内節の中央部に、口腔顔面領域の刺激に応じるものは、わずかに最外側部に観察された(図5B, Normal GPi)。また、最内側部は、何れの刺激にも反応しなかった。このことから、淡蒼球内節は非常に小さな核であるが、その中に体部位局在があることを示している。

一方、本モデルマウスを調べてみると、上肢領域の刺激に応答するニューロン以外に、口腔顔面領域に応

じるニューロンも多く観察され、とくに両者から入力を受けるニューロンの数が有意に増えていた(図5A, Transgenic)。淡蒼球内節での分布を見てみると、上肢領域の刺激に応じるニューロンは依然として核の中央部に存在するが、口腔顔面領域や、両者から入力を受けているニューロンが外側部だけではなく、中央部にも侵入していることがわかる(図5B, Transgenic GPi)。一方、最内側部には応答を示さない領域が残されていた。このように、本モデルマウスの淡蒼球外節・内節では体部位局在が乱れ、重なっていることがわかった。

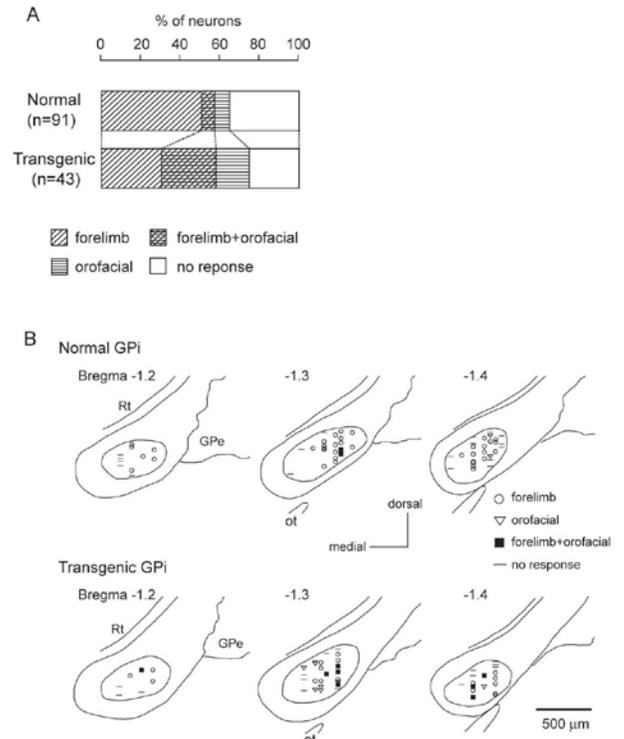


図5 淡蒼球内節ニューロンの大脳皮質運動野刺激に対する応答。

A, 大脳皮質運動野の上肢領域(forelimb)と口腔顔面領域(orofacial)から入力を受けるニューロンの割合を正常マウス(Normal)とジストニアモデルマウス(Transgenic)で示す。B, 大脳皮質運動野の上肢領域と口腔顔面領域から入力を受けるニューロンの淡蒼球内節における分布を、正常マウスとジストニアモデルマウスで示す。

VI. ジストニアの病態と大脳基底核の機能

以上、本モデルマウスの淡蒼球外節・内節において、
 1) 発射頻度減少、バースト発射や長いポーズなどの発射パターンの変化
 2) 大脳皮質刺激に対する興奮+長い抑制の反応
 3) 体部位局在の乱れ
 が観察された。

まず、最初に、このうちどれが第一義的な変化か考察してみたい。電気刺激と同様に、大脳皮質の自発神経活動が淡蒼球外節・内節に、早い興奮と長い抑制をもたらしているとすれば、それぞれバースト発射とポーズに対応すると考えられる。また、大脳皮質由来の抑制が増強すれば、淡蒼球外節・内節の発射頻度が減少する。さらに前節において、直接路の興奮性増強によって長い抑制が起こる可能性を考えたが、そのメカニズムのひとつとして、体部位局在が乱れていることから、ひとつの淡蒼球内節ニューロンが、多数の線条体ニューロンから多重支配を受けている可能性がある。したがって、3) → 2) → 1) という因果関係が考えられる。

つぎに、ジストニアの病態について考察してみたい。本モデルマウスでは、直接路を介した抑制が増強し、その結果、大脳皮質の小さな興奮が淡蒼球内節を広く、あるいは時間的に長く抑制することになる(図6B)。淡蒼球内節の過剰な抑制は、視床を脱抑制し、大脳皮質を過剰に興奮させ、その結果、不必要な運動が抑制されず、意図しない時間に引き起こされる。このようにしてジストニアでは不随意運動が起こっていると考えられる。また、淡蒼球内節において体部位局在が乱れていることから、例えば上肢の運動を行う際、淡蒼球内節において口腔顔面領域にも情報が伝わることを意味している(図6B)。これによって、意図した体部位以外の運動が起こり、ジストニア患者で観察されている筋電図のオーバーフロー現象に相当するのではないかと考えられる。

今後の課題としては、大脳皮質由来の抑制が増強しているメカニズムを明らかにすることが第一である。これが明らかになれば、病理所見が乏しいジストニアの病態の本質に迫れるし、また、何らかの方法で増強された抑制を除いてやれば、ジストニアの治療法に結びつくかもしれない。さらに、全身性ジストニア、とくにDYT1ジストニアに対して、淡蒼球内節に対する脳深部刺激療法(GPi-DBS)が著効を示し、治療の第一選択となりつつあるが、そのメカニズムは不明である。これら治療メカニズムに関しても、本モデルマウスを使うことにより明らかにしていきたい。

また、これらの観察から、直接路が必要な運動を引き起こし、間接路、ハイパー直接路が不必要な運動を抑制している(図6A)、すなわち正常な大脳基底核の機能としては運動の選択をしていると考えられる。

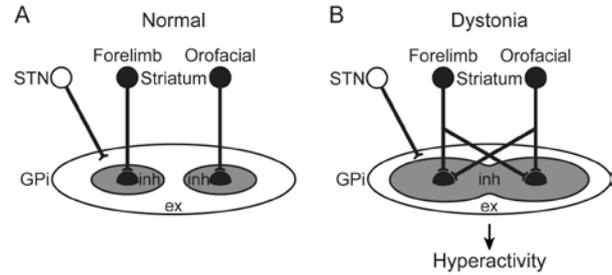


図6 正常(A)とジストニア(B)の大脳基底核の活動を示す模式図。
 STN, 視床下核

文献

- [1] Chiken S, Shashidharan P, Nambu A (2008) Cortically evoked long-lasting inhibition of pallidal neurons in a transgenic mouse model of dystonia. *J Neurosci* 28: 13967-13977
- [2] Shashidharan P, Sandu D, Potla U, Armata IA, Walker RH, McNaught KS, Weisz D, Sreenath T, Brin MF, Olanow CW (2005) Transgenic mouse model of early-onset DYT1 dystonia. *Hum Mol Genet* 14: 125-133.

手首運動における定量的異常運動評価システムの構築

寛 慎治, 李 鍾昊, 鏡原康裕

要旨- 本論文では、神経疾患における異常運動の病態を定量的に評価するため、関節の動きに加えて運動発現にかかわる筋活動を同時に分析する運動解析システムを構築した。このシステムを用いて、小脳疾患における手関節運動の解析を行い、その異常運動を定量的に評価した。実験課題として、健常者8人と小脳疾患患者8人に8方向のステップ型の手関節運動を行わせ、手関節の動きと手首の主動筋（ECR, ECU, FCR, FCU）の筋電図を同時記録した。小脳疾患における異常運動を、運動の正確さや速度について定量的に分析し、正常被検者と比較した。更に手首の動きから求めた手関節のトルクと4個の筋活動の線形和を最適近似し、小脳疾患における異常運動をその原因である運動指令の異常として精度良く（ $R=0.80-0.85$ ）再構成できた。

I. はじめに

従来、神経学における運動機能は症候学に基づいた神経学的診察手技により定性的に評価されてきた。しかし、このような評価法では検者の主観性や経験が影響するため、異なる被検者間の比較、或いは同じ被検者における病態の変化を評価するには正確さを欠く難点があった。近年、小脳疾患やパーキンソン病に対する定量的上肢運動機能評価システムがいくつか提案され、疾患による運動失調、振戦など、異常運動の「動き」の評価については定量性の向上が図られた^{1)~4)}。しかし神経疾患における病態生理解明の精度を高めるためには、異常な動きに加えて中枢からの運動指令の指標としての筋電図活動を同時記録し、分析することが必要である^{5)~7)}。そこで、我々は手首運動を用いて神経疾患における異常運動と筋活動の異常を分析できる定量的運動評価システムを構築した⁸⁾。そして手首の4個の主動筋の筋活動パターンの中に、手首の異常運動を十分に説明できる情報が含まれていることを確認した。しかしこのシステムでは、筋電図から筋張力を求めるのに使われたローパスフィルターの特性や、手

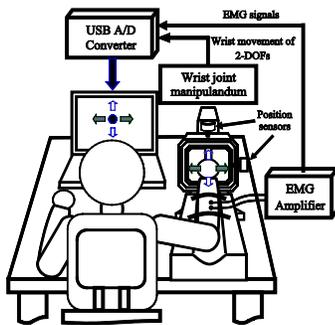


図 1. 実験の概要.

関節における非線形的性質¹²⁾を考慮しなかった点に問題があり、小脳患者の激しく突発的な異常運動では筋活動の分析精度が若干落ちた。そこで今回我々は、手首を動かす筋肉に最適なフィルターを導入し、さらに手首の非線形的性質を考慮した最適近似を行うことによ

り、異常運動を運動指令レベルでより高精度に分析できる定量的異常運動解析システムとして改良した。

II. 実験方法

A. システムの概要

手首運動を利用した定量的異常運動解析システムの概要を図 1に示す。このシステムは、人間用の手首マニピュラタム、ノートPC、小型軽量のUSB接続A/D変換インターフェース、表面筋電図測定装置の4点で構成されている。被検者は椅子に座り、前腕を支持台に載せ、右手で手関節マニピュラタムを操作する。マニピュラタムの2個の位置センサーにより手関節の2自由度の動きが計測され、被検者は手首の動きに連動する画面上のカーソルを上下左右に操作して実験課題を行う。この際、手関節の動きと4チャンネルの筋電図を2KHzのサンプリングレートで同時に記録・解析する。

このシステムでは、手関節マニピュラタムをいわばマウスとして用いて、多様な手首運動を行い、その際の異常運動とその原因である筋活動の異常の対応関係を分析できる点に特徴がある。

B. 対象と実験方法

対象は、臨床的に小脳失調症を有する患者8名（平均年齢59.5歳；遺伝性脊髄小脳変性症7名、多発性硬化症1名）と神経疾患の既往のない健康成人8名（同50.9歳）を動員した。小脳患者の罹病期間は2~9年であり、小脳性失調症により起立・歩行障害が存在していたが、全例とも上肢の運動失調は軽度から中等度であり、今回の実験課題を遂行することができた。実験に先立って内容を説明して理解していただき、口頭あるいは書面による同意を得た。本研究では8方向のステップ型の手関節運動（Step-Tracking Wrist Movement）¹⁰⁾を課題とした。被検者はモニターの中央に直径1cmの丸いターゲットが表示されると、手首を動かして連動するカーソルを丸いターゲットに保持し、モニター上の周辺（手関節の角度で18度に相当）に新しいターゲットが表示されたら、“できるだけ早く、できるだけ正確に”手首を動かしてカーソルを新しいターゲットの中に入れて指示された。その際、2自由度の手関節の位置と手首運動に関わる4個の主動筋（橈側手根伸筋（ECR）、尺側手根伸筋（ECU）、尺側手根屈筋（FCU）、橈側手根屈筋（FCR））の活動を同時に記録した。筋電図は、一對の銀塩化銀表面電極を用いて表面電位を双極誘導し、差動増幅した筋電図を2kHz、12bitでサンプリングした。電極の直径は5mmで、電極間の距離が10mmとなるように筋線維に沿って貼った。

III. 実験結果

A. 表面筋電図と運動指令

寛 慎治, 李鍾昊 @ (財) 東京都医学研究機構 東京都神経科学総合研究所 認知行動研究部門 (e-mail: kakei-sj@igakuken.or.jp). 鏡原康裕 @ 東京都立神経病院, 脳神経内科.

中枢神経系からの運動指令は脊髄運動ニューロンに到達し、筋肉を収縮させる。この筋肉収縮の興奮電位を皮膚上で計測したものが表面筋電図(以下筋電図)であり、この筋電図の大きさは筋張力と比例関係にあると報告されている⁹⁾。しかし、測定した筋電図は皮膚抵抗や電極位置により記録される信号の大きさが異なるため、そのままでは定量的な分析には適当でない。そこで筋電図の大きさを関節トルクの値に換算する正規化を行った。各筋肉の最大活動方向(Preferred direction)に基づいて等尺性収縮時の関節トルクが0.8Nmのときの筋電図が1になるように正規化した。さらに正規化された筋電図は、神経インパルスに対する筋収縮の遅れを補正するためにローパスフィルターを通す。このフィルターは神経生理学的な研究¹¹⁾から、2次のローパスフィルターで十分なことが知られており、本論文では手首を動かす筋肉に適切なフィルターとして、Cut-off 4Hz, 2次のButterworth filterを用いた。そして、ローパスフィルタリングされた各筋肉の筋電図の大きさ($\overline{ECR}, \overline{ECU}, \overline{FCU}, \overline{FCR}$)を脳から筋肉へ送られた運動指令としてみなして解析を行った。

B. 手首の動きと運動指令である筋活動の同定

手首運動に関係する4つの筋活動

($\overline{ECR}, \overline{ECU}, \overline{FCU}, \overline{FCR}$)から手首運動を精度よく解析できるように関節トルクによる最適近似を行った。

まず手首運動の軌道情報(角度, 角速度, 角加速度)から手関節トルクのX成分とY成分を、次の式(1)と式(2)の運動方程式を用いて各々求める。

$$I\ddot{\theta}_x(t) + \eta\dot{\theta}_x(t) + k\theta_x(t) = f_x(t) \quad (1)$$

$$I\ddot{\theta}_y(t) + \eta\dot{\theta}_y(t) + k\theta_y(t) + mgc \cos\theta_y(t) = f_y(t) \quad (2)$$

ここで、 $\theta_x(t)$ と $\theta_y(t)$ は手関節の角度のX成分とY成分であり、 $\dot{\theta}$ と $\ddot{\theta}$ は手首の角速度, 角加速度を表す。 I は慣性モーメントであり、手を鋼体と見なして求める。 H と k は粘性係数と弾性係数であり、今までに報告^{12), 13)}された値に基づいて $\eta=0.03\text{Nms/rad}$, $k=0.2\text{Nm/rad}$ にする。 M と c は手の質量と質量中心であり、手の体積を測って被験者毎に求める。 g は重力加速度($g=9.8\text{m/s}^2$)であり、 $f_x(t)$ と $f_y(t)$ は手首運動の軌道から求めた手関節トルクのX成分とY成分を示す。

4つの筋肉(ECR, ECU, FCU, FCR)の筋活動と手関節トルクとの関係は、各筋肉の機械的作用の方向(Pulling direction)¹⁰⁾に基づいて次の式(3)と(4)のようにX成分とY成分で分解して表現できる。

$$a_{1x}e_1(t) + a_{2x}e_2(t) - a_{3x}e_3(t) - a_{4x}e_4(t) = g_x(t) \quad (3)$$

$$a_{1y}e_1(t) - a_{2y}e_2(t) - a_{3y}e_3(t) + a_{4y}e_4(t) = g_y(t) \quad (4)$$

ここで、 $e_1(t), e_2(t), e_3(t), e_4(t)$ は、各4つの筋肉(ECR, ECU, FCU, FCR)のローパスフィルタリングされた筋電図の大きさ($\overline{ECR}, \overline{ECU}, \overline{FCU}, \overline{FCR}$)であり、 $g_x(t)$ と $g_y(t)$ は各筋電図の線形和で求めた手関節トルクのX成分とY成分を表す。

$a_{1x} - a_{4x}$ と $a_{1y} - a_{4y}$ は各筋肉の作用ベクトル(Pulling Vector)の各x成分とy成分であり、各筋肉の機械的作用の方向と手関節の非線形的性質を考慮して4個の筋電図から手関節トルクを求めるパラメータである($a_{1x} - a_{4x} > 0$,

$$a_{1y} - a_{4y} > 0).$$

式(3)と式(4)を用いて各筋電図の線形和 $g(t)$ が手関節トルク $f(t)$ と一番合うように最適近似を行い、各筋肉の作用ベ

クトル(Pulling Vector)の成分、 $a_{1x} - a_{4x}$ と $a_{1y} - a_{4y}$ を決める。これにより、4個の筋電図から手関節のトルクを求めることができる。

C. 異常運動における動きの解析

図2に実験課題として行った8方向の手首運動の実験結果の例を示す。健常被験者(図2a)は中心から各方向のターゲットへほぼ直線の運動軌道を描きながら手首運動を行っているのに対して、小脳疾患の患者(図2b)では最初からターゲ

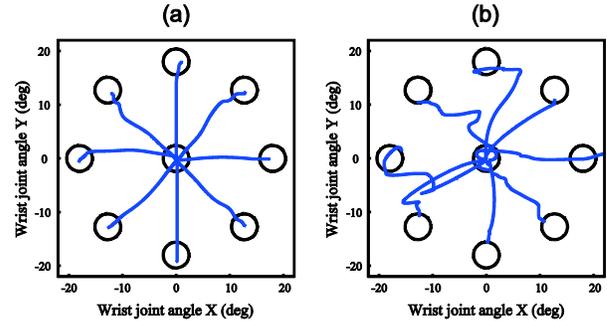


図2. step-tracking 手首運動の軌道。(a) 正常被験者, (b) 小脳疾患患者。

ットと異なる方向に手首が動き始める場合が多いなど運動軌道のバラツキが激しい。そこで、小脳疾患における異常運動に関して、運動の正確さや運動の方向性、速度成分について定量的に分析を行い、正常被験者と比較した(図3)。

1) 運動の正確さ

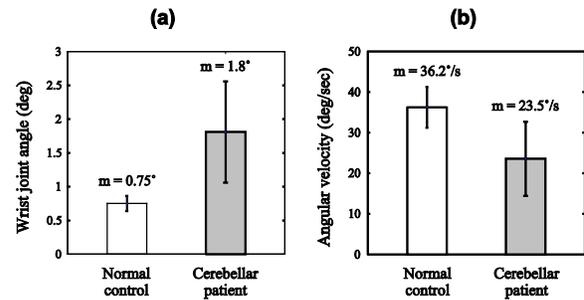


図3. 正常被験者と小脳患者における運動キネマティクスの比較。(a) 運動の正確さ, (b) 平均速度。

運動の正確さは、中央のターゲットと周辺のターゲットの中心を結ぶ直線(理想軌道)からの運動軌道のズレ(最短距離)と定義し、次式のように定量化して図3aに示した。

$$\text{運動の正確さ} = \frac{\sum_{i=1}^n D_{t_i}}{t} \quad (5)$$

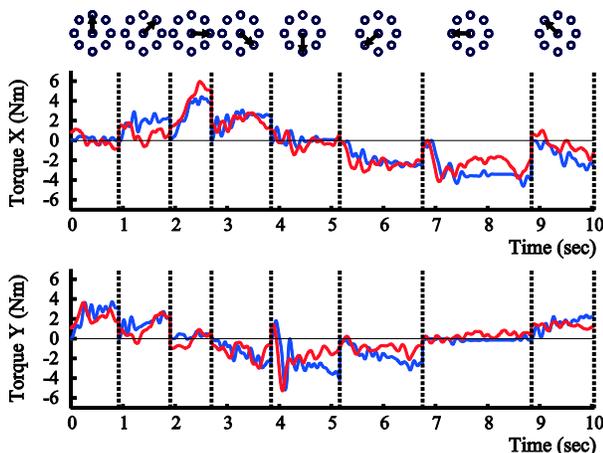


図4 小脳患者における手首運動のキネマティクスから推定された手関節トルク (青線) と4個のEMG信号の線形和 (赤線) の対応関係の一例. 上段は手首運動の方向を示す.

ここで、 t は運動時間であり、 D_{t_1} はある時刻 t_1 における手首位置の理想軌道からの距離を表している. 図2と図3aから分かるように小脳疾患の患者には軌道の乱れが多いので、平均角度値 ($m=1.8$ 度) が正常被検者 ($m=0.75$ 度) より3倍程度大きくて、さらに高度の有意差 ($p < 0.001$) があることが確認された.

2) 平均速度

8方向の手首運動における平均速度を図3bに示した. 図3bに示されたように小脳疾患の患者の場合、従来の報告で繰り返し確認されてきたように動きが遅く、平均速度 (平均値 $m=23.5$ 度/s) が正常被検者 (平均値 $m=36.2$ 度/s) より有意に低かった ($p < 0.001$).

以上の結果からみると、小脳障害で見られる典型的な異常運動の特徴³⁾が、本研究の実験課題の中でも明らかにしており、我々のシステムを用いて小脳疾患の異常運動 (動き) の特徴を定量的に分析できることが確認できた.

D. 異常運動における運動指令レベルでの解析

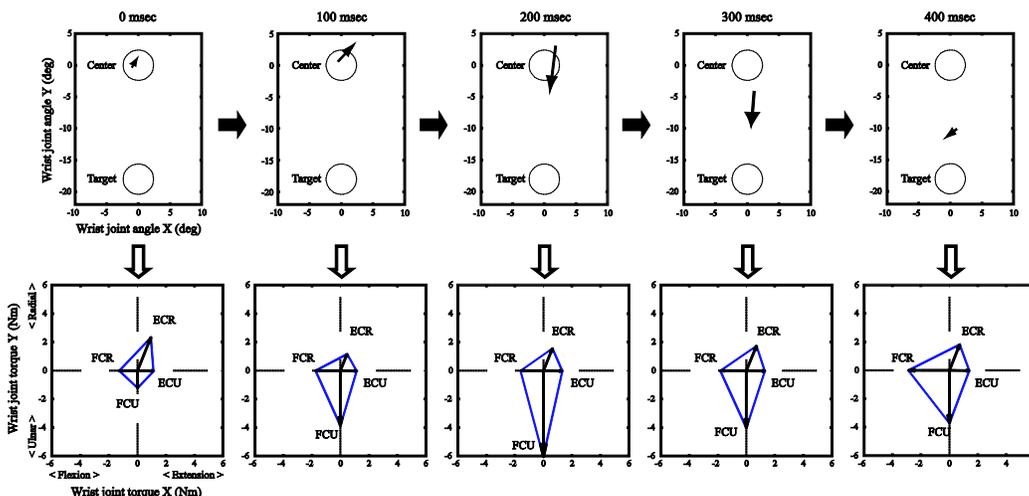


図5 小脳患者における4個の筋活動と突発的異常手首運動の因果関係. 上段のパネルは100msec おきの手首速度ベクトルを示す. 0msec は運動開始時点. 下段のパネルは対応する時刻における4個の筋活動を示す. 筋活動はベクトルとして表現されている.

図4に小脳疾患において8方向の手首運動における軌道から求めた手関節トルク (青い線) と筋活動から求めた手関節トルク (赤い線) の一致具合を示した. そして、正常被検者と小脳疾患の患者に対する最適近似の結果を表1に示した. 図4と表1に示したように健常者、患者の区別無く、手首のトルクと4つの筋活動の間に極めて高い相関 (相関係数 $R=0.80-0.85$) が見られた.

この結果は、4つの筋肉 (ECR, ECU, FCU, FCR) の筋活動に

表1 手関節トルクと筋活動の相関

	Correlation R of normal control	Correlation R of cerebellar patient
Torque X	0.81 ± 0.08	0.81 ± 0.09
Torque Y	0.84 ± 0.05	0.81 ± 0.05

基づいて手首の異常運動を運動指令レベルから精度よく解析できることを意味している. つまり、最適化によって決められた各筋肉の作業ベクトル (Pulling Vector) $a_{1x} - a_{4x}$,

$a_{1y} - a_{4y}$ を用いることにより、様々な手首の運動において

個々の筋肉の寄与の仕方 (各筋肉への運動指令) が詳細に分析でき、神経疾患における異常運動の中核メカニズムの推定も可能になる. その一例として、小脳疾患の激しく振れる異常運動 (jerky movement) における運動指令レベルからの解析を図5に示した. 上図は100msec毎の手首の動きをベクトルで表す. 下図は対応する上図の瞬間の各筋肉の寄与の程度を矢印の長さで示す. 図5の上図を見ると、小脳疾患の患者では手首が最初から目標と反対の方向へ動いたり、途中で止まって別の方向へ逸れたりする異常運動が生じている. 我々のシステムでは下図に示されているように、各瞬間の手首運動を主導している原因の運動指令を、各筋肉が出しているトルクの大きさとして分析できる. 例えば運動の最初 (0ms) に、本来抑制されるべき手首を上へ引っ張るECRに異常な運動指令が送られ、手首が上に動いてしまったことがわかる. その後、正しい運動指令が手首を下へ引っ張るFCUへ送られて本来の下向きの軌道に復帰したが (100ms)、その後 (400ms) でFCRに異常な運動指令が送られて手首が左へ引っ張られ、軌道が左に逸れつつあることがはっきりとわかる.

つまり、今までの神経疾患における異常運動の分析は、図

5の上図のような動きについての特徴のみを抽出して数値化

していたが、我々のシステムを使うことによって異常運動の原因である運動指令の異常までも詳細に分析できるようになる。

IV. 考察

従来神経疾患における上肢運動機能評価システムは専ら動きの情報を分析し、各疾患における上肢運動機能を評価してきた^{1)~4)}。村山ら²⁾はデジタイザーとパーソナルコンピュータを組み合わせて、デジタイザー上での描円運動の速度、加速度成分の分析により、小脳疾患の患者の上肢運動失調を定量的に評価するシステムを開発した。さらに、このシステムに反応運動や姿勢保持などの運動課題が組み込まれ、パーキンソン病の障害度の判別にも応用された⁴⁾。しかし、異常運動を捉えただけでは、その原因である関節の動き、更には筋活動(=運動指令)の異常にさかのぼることは原理的に不可能(不良設定性)であるため、動きをいくら高精度で分析しても異常運動の中核機序に迫ることはできない。つまり、神経疾患の病態をより根本的に評価するには、「動き」の原因である運動指令(筋活動)の異常を捉えることが必要である^{5)~7)}。我々が開発したシステムは手首運動とそれに関わる筋肉の筋活動を同時に分析することにより、神経疾患における異常運動とその原因の運動指令である筋活動の異常を同時に分析できるシステムである。従って、“脳からの運動指令がどのように乱れた結果、このような異常運動が起こるのか”など、神経疾患における異常運動の中核メカニズムの解明や、筋活動を指標にした全く新しいリハビリテーションにも応用できると期待される。

本システムに組み込まれた8方向の手首運動は、手関節による2自由度の全方向の動きが含まれている課題なので、手首運動に関係する4個の筋活動だけから2自由度の手首運動をどのぐらい説明できるかを確認できる重要な運動課題である。本論文では、手首運動に関係する4つの筋活動から手首運動を精度よく解析できるように関節トルクレベルで最適近似を行った。特に筋電図から筋張力を求めるのに使われたローパスフィルターとして、手首を動かす筋肉に適切なフィルター(Cut-off 4Hz, 2次のButterworth filter)を導入し、さらに各筋肉の機械的作用の方向(Pulling direction)¹⁰⁾と手関節の非線形的性質を考慮した各筋肉の作用ベクトル(Pulling Vector)を導入することにより、小脳患者の激しく突発的な異常運動(jerky movement)でも運動指令レベルから精度良く(相関係数 $R=0.80-0.85$)分析できる異常運動解析システムとして改良できた。

最後に、たった4個の筋活動で異常運動を運動指令レベルから精度よく分析できることは、このシステムの開発における大きな進歩であり、臨床現場の実用上特筆すべき利点である。つまり、手首運動に関与する前腕の筋肉は24個も存在するが、仮にその全ての活動を記録しなければ手首の動きが説明できないとすれば、本システムのように表面電極では済まず、苦痛を伴う多数の針電極の使用が不可避である。そうなれば筋肉を同定しながら電極を設置するだけで数時間を要し、臨床現場の実用的な検査とは到底なり得ず、繰り返して検査することも不可能である。しかし、本システムでは4個の電極を皮膚に貼り手首運動を行うだけで疾患における異常運動を運動指令レベルから分析できるので、臨床の現場で簡便に使える非侵襲的運動機能検査システムであると考えられる。

文献

- 1) 中村政俊ら: 2次元画面視標追跡による手の随意運動機能の記録処理法. 医用電子と生体工学 28-1: 9-17, 1990.
- 2) 村山伸樹ら: 臨床神経生理学への工学的アプローチ: 1. 上肢運動機能定量化システムの開発. 臨床脳波 41: 591-597, 1999.
- 3) Sanguineti V. et al: Cerebellar ataxia - Quantitative assessment and cybernetic interpretation. Hum Mov Sci. 22: 189-205, 2003.
- 4) 中西亮二ら: パーキンソン病における上肢運動機能の定量化- 反応運動, 姿勢保持, 変速描円運動による検討. 臨床神経生理学 18: 37-45, 2000.
- 5) Mario M: Pathophysiology of Cerebellar dysmetria - The imbalance between the agonist and the antagonist electromyographic activities. Eur Neurol 36: 333-337, 1996.
- 6) Brown P, Corcos DM, Rothwell JC: Does parkinsonian action tremor contribute to muscle weakness in Parkinson's disease?. Brain 120: 401-408, 1997.
- 7) Van Hilten JJ et al: A new approach in the assessment of motor activity in Parkinson's disease. Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry 54: 976-979, 1991.
- 8) Lee J, Kagamihara Y, Kakei S: Development of a quantitative evaluation system for motor control using wrist movements—an analysis of movement disorders in patients with cerebellar diseases. Rinsho Byori 55: 912-921, 2007.
- 9) Basmajian JV, De Luca CJ: Description and analysis of the EMG signal. Muscles Alive, Williams & Wilkins, Baltimore, 1985.
- 10) Haruno M, Wolpert DM: Optimal control of redundant muscles in step-tracking wrist movements. J. Neurophysiol 94: 4244-4255, 2005.
- 11) Mannard A, Stein R: Determination of the frequency response of isometric soleus muscle in the cat using random nerve stimulation. J. Physiology 229: 275-296, 1973.
- 12) Gielen GL, Houk JC: Nonlinear viscosity of human wrist. J. Neurophysiol 52: 553-569, 1984.
- 13) Grey MJ: Viscoelastic properties of the human wrist during the stabilization phase of a targeted movement(MS thesis). Simon Frazer University, British Columbia, Canada 1997.

多角的計測に基づく 歩行の環境適応メカニズムの計算論的理解： 平成20年度報告書

花川 隆、田中悟志、大須理英子

要約: (1) 歩行など運動課題中に計測される脳活動の解釈を深めるため、経頭蓋磁気刺激 (TMS)、表面筋電図 (sEMG) と機能的MRIの同時測定系を用いて、一次運動野 (M1) に様々な強度のTMSを与え、誘発筋電図とMRI信号変化を測定した。TMS刺激により、M1だけでなく刺激部位から離れた補足運動野などにおいても、TMS強度に対して非線形的に応答する脳活動が誘発されることを示した。(2) 一過性に脳機能を変化させる非侵襲脳刺激法である経頭蓋直流電気刺激 (tDCS) を用いて、下肢運動機能を向上させる予備的研究を開始し有望な結果を得た。

I. はじめに

ヒトの二足歩行は決して安定な移動形態とは言えない。疾病や加齢に伴い転倒の頻度は著明に増加し、大腿骨頸部骨折などによる寝たきりの原因となる。ところが療養施設での転倒防止は、現代においても介護従事者の労働に依存している。超高齢化社会を迎える日本において、マンパワーが一層不足していくのは明らかであり、転倒を予防する積極的手段を講じていくことが必要である。ところが、そのような目的に資すべき、加齢に伴う姿勢歩行障害の原因解明は遅れており、対策を作成する上の律速段階になっている。本研究は、床反力や筋電図など従来型の指標測定に加え、脳血流や脳波など脳活動の情報を同時測定することにより、姿勢歩行障害の原因を解明するとともに歩行の中樞神経制御の理解を深め、計算論的神経科学の方法を用いて歩行の中樞神経制御をモデル化し、歩行運動と環境の関わりを構成論的理解に寄与することを意図している。さらに、得られた知見を活かし、新しい神経リハビリテーション法の開発や脳活動に基づき装置や外部装置を制御する brain machine/computer interface (BMI/BCI) の開発につなげていく。

平成18-19年度には、(1) 歩行運動の観察や想像の課題

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—) の補助を受けた。

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

田中悟志 (研究協力者@東京大学・先端科学技術センター、〒153-8904 東京都目黒区駒場4丁目6-1)

を用いて、外側運動前野 (PMC) などの高次運動野が視覚情報に基づく歩行計画に関わる可能性を示した [1]。(2) 加齢に伴う虚血性白質障害患者の歩行分析と歩行時の脳血流測定を行い、歩行障害を持つ患者ではそうでない患者と比較して、補足運動野 (SMA) と視床で歩行中脳活動が低下し、右PMCは代償性の過活動を示すことを示した。これらは、パーキンソン病の歩行障害に伴う脳活動変化と共通であり、虚血性白質障害に伴う歩行障害がパーキンソン病による歩行障害と類似するという臨床的知識を説明するものである (投稿中)。(3) 磁気共鳴機能画像 (fMRI) 中に表面筋電図 (sEMG) と経頭蓋磁気刺激 (TMS) を同時に計測できるシステムを構築し、運動制御の出力を反映する脳活動と、運動に伴う体性感覚入力処理を反映する脳活動を区別する問題にアプローチすることを開始した。

本年度は、TMS-sEMG-fMRIの同時計測系を用いた研究と、経頭蓋直流電気刺激 (tDCS) により足の運動機能を促進する予備的研究の結果について報告する。

II. TMS-sEMG-fMRIの同時計測系を用いたTMS刺激強度と誘発筋電図・脳活動の量的関係の検討

A. 背景

TMSとfMRIの同時記録が可能になり、運動発生メカニズムの研究が進展すると期待されているが、運動閾値上のTMS刺激による誘発脳活動は、運動誘発の結果としての感覚処理に伴う脳活動を含むため、解釈には注意が必要である。本年度は、TMS-sEMG-fMRIの同時計測システムを用いて、単発TMSの刺激強度を運動閾値下から運動誘発電位 (MEP) を誘発する閾値上まで広い範囲で変化させ、刺激強度と誘発される脳活動の間の刺激反応関係を詳細に調べた研究 [2] を報告する。今後、計算論的アプローチを行う上で、運動出力と結果としての感覚入力処理に伴う脳活動を分離して解釈するために重要な基礎資料になると考えられる。

B. 方法

1) 対象: てんかん性疾患などの精神・神経疾患の既往がなく、薬剤投与を受けていない19名の健康な右利き被験者 (平均年齢31歳) が研究に参加した。

大須理英子 (連携研究者@国際電気通信基礎技術研究所・脳情報研究所、〒619-0288 京都府相楽群精華町光台2-2)

全員から書面によるインフォームドコンセントを得た。

- 2) TMS-sEMG-fMRI同時計測：外径70 mmのMRI専用8の字コイル (Magstim社製) を、Magstim Rapid刺激装置に接続した。撮像前に、左一次運動野へのTMS刺激を行いながら、右短母指内転筋 (APB) に生じるMEPsを記録した。sEMGは、銀・塩化銀シールド電極とSynAmp (Neuroscan社製) を用いて、サンプリングレート1 kHzで記録した。まずAPBのMEPが最大になるコイルの位置を同定し、撮像中に動かないように専用器具で固定した。固定後、MRI内でMEPをモニターしながら安静運動閾値 (rMT) を決定した。fMRIは3テスラMRI (Siemens社製Trio) と頭部送信・受信用コイルを用いて行った。T2*強調グラディエントエコー・エコープラナー撮像の一種であり、脳波など電気信号の同時記録の際に重畳するノイズを低減するよう設計されたstepping stone撮像法[3]を用いて、水平断スライスによりほぼ全脳の撮像を行った (TR/TE = 2700/30 ms、撮像間遅延時間 = 200 ms、フリップ角 = 90度、3×3×3.75-mmボクセル、30スライス)。3分9秒間の各fMRIラン中、単発TMS刺激を一定の強度で20回与えた (頻度0.07-0.125 Hz)。fMRIランの間で、TMS刺激強度を機械出力の30%から95%の強度 (7名の被験者では特殊なブースターを用いてオリジナル機械出力の110%の強度まで刺激した) で5%または10%刻みで変化させた。各被験者につき16回から21回のfMRIランを行った。
- 3) データ解析：MEPはScan4ソフトウェア (Neuroscan社製) を用いて解析し、刺激強度ごとに平均振幅を測定した。fMRIデータはSPM2とMATLABにより解析した。予備的処理として、スライス撮像時間の補正、頭部の位置補正、標準テンプレートに合わせた解剖学的正規化、6 mmのガウシアンフィルターによる空間的平滑化を行った。TMS刺激をイベントとみなし、TMS刺激のタイミングに一致して変化する血液動態関数でfMRI信号をモデルし、このモデルを説明変数として一般線形モデルに基づく統計解析を行った。最大強度刺激と最低強度刺激の条件間でベータ値の比較を行い、得られた

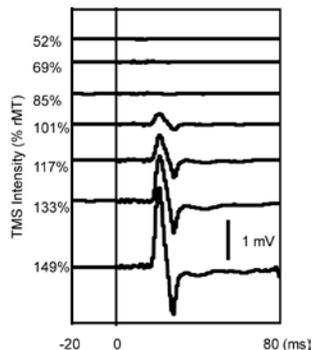


図1: sEMGの同時記録により、fMRI撮像中に記録されたMEPのTMS刺激強度依存性変化。代表的被験者のデータ。文献[2]のFigure 2を改変。

各ボクセルのベータ値の差分を個人レベルのマップとして書き出したのち、全員分のデータを用いてt検定を行い、統計値 (t値) マップを作成した。マップに基づいて代表的な活動領域に関心領域を置き、それぞれの刺激強度でTMS刺激に応答して生じるfMRI信号の大きさを計算し、TMS刺激強度の関数として評価した。TMS刺激強度として、TMS刺激の物理的強さ (%機械出力) と個人のRMTを考慮した生理的強さ (%rMT) の双方を考慮した。

C. 結果

- 1) MEP：単発刺激TMSによるMEPの刺激強度依存性変化 (図1) は、先行研究に[4]一致したパターンを示した。
- 2) fMRI活動分布：19名中3名の被験者は、十分なMEPが誘発されなかったなどの理由で解析から除外した。運動閾値上の単発刺激TMSにより誘発された脳活動は、刺激直下の一次運動野 (M1) や体性感覚野、SMAの腹側から尾側帯状回運動野 (SMAv/CCZ)、両側PMC、二次体性感覚野、視床、小脳などの体性運動関連領域に加え、聴覚野や、前頭前野、側頭葉の一部など体性運動に直接関連のない領域にも広く分布した (図2)。
- 3) fMRI活動のTMS強度依存性変化：直接刺激された左M1に加え、他の運動関連領域や聴覚野などから抽出したfMRI信号を、刺激強度の関数として評価した。左M1と遠隔運動領域であるSMAv/CCZに誘発されたfMRI信号を図3に示す。M1の活動は運動閾値レベルから急速に増加し、SMAv/CCZの活動は閾値下レベルの強度でも上昇を認めたが、共に刺激強度に対して非線形的な応答を示した。

D. 考察

運動課題に伴い運動関連領域に生じる脳活動を解釈する上で、感覚入力に伴って生じる活動の割合を明らかにしていく必要がある。TMSにより運動野に誘発される脳活動は刺激強度に対して非線形に応答していた。運動閾値での急激なM1活動増加の一部は、感覚入力処理に伴う神経活動増加に由来する可能性があるが、末梢神経刺激による筋活動の場合M1活動の増加は著明ではないことから、TMS刺激による神経活動の誘発が非線形的な過程、即ち興奮性が運動閾値付近で正規分布に従って分布しているような細胞集団を仮定すると、運動閾値付近の刺激は神経細胞集団を非線形に動員する現象を一部反映している可能性がある。遠隔領域であるSMAの脳活動が、直接刺激されたM1よりもむしろ弱いTMS刺激で発生するという知見は先行研究[5]の結果と一致する。この結果は、神経細胞の興奮に必要なエネルギーの一部がTMSにより外部として与えられるM1と比較して、神経伝達物質を介して生じる遠隔運動野の活動のほうが、より多くの局所エネルギー生成を要求することを意味すると考えられる。

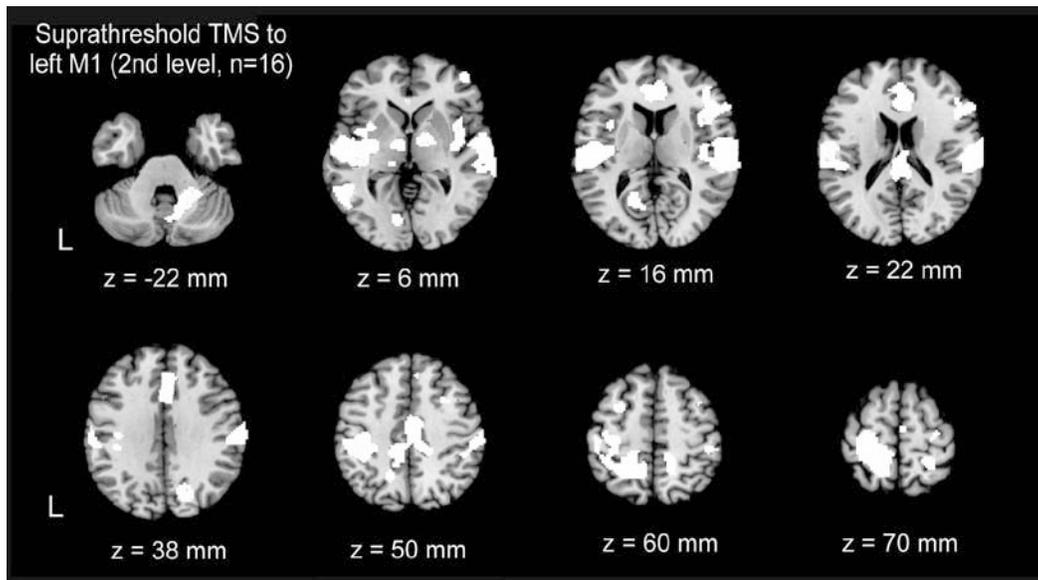


図2. 最も強い刺激条件（機械出力の95-110%）と弱い刺激条件（機械出力の30%）の比較により描出された、運動閾値上単発TMS刺激に伴う誘発脳活動。左一次運動野と体性感覚野、補足運動野、帯状回運動野、外側運動前野、視床、二次体性感覚野、聴覚野、小脳など多くの領域に活動を認める。文献[2]のFigure 3を改変。

III. 経頭蓋直流電気刺激による 下肢運動機能増強の試み

A. 背景

近年、反復刺激TMSに代わる脳機能修飾法として、1 mA程度の微弱な直流電流を経頭蓋的に通電すること

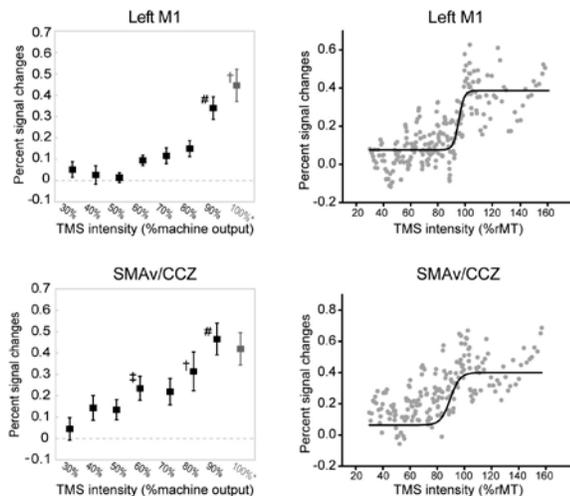


図3: 左一次運動野 (M1) と補足運動野腹側-尾側帯状回運動野 (SMAv/CCZ) から抽出したTMS強度依存性fMRI信号変化。TMS強度を機械出力の% (左パネル) として表し、機械出力の30%の強度の刺激で誘発された脳活動と比較すると、M1では運動閾値上の刺激でのみ脳活動の増加が見られたのに対し、SMAv/CCZでは閾値下の刺激でも信号増加がみられた ($\dagger P < 0.05$, $\ddagger P < 0.01$, $\# P < 0.001$)。TMS強度を安静時運動閾値の%として評価 (右パネル、灰色の点は個人の1刺激条件に対応する脳活動) すると、M1では運動閾値付近で急激に脳活動が増加する非線形性が著明なのに対し、SMAv/CCZでは閾値下レベルから信号増加が認められる。黒線はボルツマン関数による非線形フィッティングの結果。

で、電極直下の神経細胞群の興奮性を変化させるtDCSが注目を集めている [6,7]。tDCSはTMSに勝るいくつかの特徴を持っている。まずtDCSは刺激電極の極性によりその直下の脳機能を促進 (陽極: anodal tDCS) もしくは抑制 (陰極: cathodal tDCS) することが可能である。これまで痙攣等の重篤な副作用は報告されておらず、刺激中にはチクチクという弱い感覚が刺激の開始から数十秒ほど感じられる程度であり、不快感はTMSの半分程度とされている。これらの特徴によりtDCSはTMSより盲検条件での対照実験が行いやすい。また、装置本体の大きさは文庫本程度で携帯性に優れ、かつ価格はTMSよりも安価であることから、リハビリテーションへの応用を含め、一般臨床に広く普及するための条件を備えている。

これまでに、tDCSで上肢の運動機能を一時的に促進できたという報告がある。例えば、健常者と脳卒中患者のM1に1mAのtDCSを20分間与えると、標準的な上肢運動機能検査の成績が一時的に向上することが示されている [8, 9, 10]。これらの研究成果は、tDCSが運動障害からの機能回復を促進する有効なツールとなる可能性を示しており興味深い。歩行を含む下肢の運動機能に関しては未だ検討が行われていない。上肢のM1に比べて、下肢のM1は頭蓋から離れてやや深い位置にあるため、tDCSの効果がどの程度生じるかは不明である。今回、足指間挟力と反応時間という比較的単純な下肢運動機能についてtDCSの促進効果を検討した。

B. 方法

7名の健常被験者がインフォームドコンセントのもと実験に参加した。被験者はtDCSの施行前、施行中、施行30分後及び60分後に運動課題を行った。tDCSとして強度2mA、10分間の直流電気刺激を行った。食塩水を含ませたスポンジタイプの電極 (面積35 cm²) を、

右半球の下肢M1領域の直上と対側の額の上に置いた。運動課題として、指の挟力を計測する課題 (Pinch Force Task) と視覚ターゲット刺激に反応してボタンを押す早さを評価する反応時間課題 (Reaction Time Task) の2種類を用いた。被験者はそれぞれの課題を左下肢と左上肢で行った。

下肢の挟力課題では、左足母指と第2指を使って強く挟み込む足指間挟力を計測した (SHINKIKAKU SHUPPAN, Sokushi Checker, Tokyo, JAPAN)。上肢の挟力課題では、左母指と第2指の手指間挟力を計測した (BASELINE Hydraulic Hand Dynamometer, Irvington, USA)。挟力は3回計測し、そのうち最大値を測定結果とした。

反応時間課題では、被験者はコンピュータモニタ上に提示されるGOシグナル (赤色の刺激) をみたら、左足で踏んでいるペダルをできる限り速く離すように指示された。手の反応時間課題では、同じくGOシグナルをみたら、左親指で押しているボタンをできる限り速く離すよう指示された。

陽極刺激、陰極刺激及び最初の10秒間だけ刺激を行うシャム刺激 (偽刺激) の3種類の刺激セッションを設けた。セッション間には約一週間のインターバルをおいた。

C. 結果

足指間挟力については、陽極で足のM1を刺激している間に、刺激前に比べて有意な筋力の増強が認められた (図4)。効果は一時的であり、60分後には刺激前と差のない値にまで戻っていた。陰極刺激あるいはシャム刺激に関しては、統計的に有意な刺激効果は観察されなかった。また手指間挟力に関しても、統計的に有意な効果は認められなかった。反応時間課題に関しては、上肢下肢ともに、どの種類の刺激によっても統計的に有意な効果は認められなかった。

D. 考察

まだ被験者数が少ないため、予備的な結果ではあるが、下肢M1への陽極tDCSにより、足の筋力を一時的に促進しうることが初めて示された。一方、統制条件として

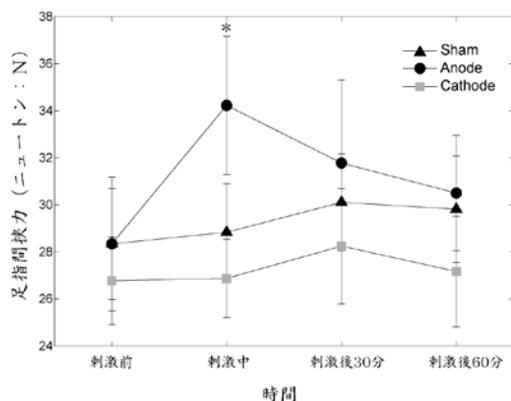


図4: tDCSの足指間挟力への影響。陽極刺激中に足指間挟力の有意な促進が認められた。* $p < 0.05$

設けた上肢の運動機能に影響を与えなかったことは、今回の刺激プロトコルでtDCSが体部位局在性に作用したことを意味する。本研究により、tDCSが上肢のみならず高齢者の転倒防止にも重要な下肢運動機能にも促進効果を及ぼすことが示され、tDCSが下肢運動機能障害及び歩行障害の機能回復を促進するために有効なツールとなる可能性が示唆された。まず被験者数を増やし、今回の研究から確実な結論を得たうえで、疾患への応用を考えたい。

IV. 結語

運動課題中に観察される運動野活動の一部が、運動の結果生じる感覚刺激の処理に関わる可能性は高い。現在、TMS-sEMG-fMRIの同時計測系を応用し、TMSによる誘発運動に自発運動、末梢神経電気刺激などの条件を加えて詳細な検討を行っている。今後、歩行課題中に測定される脳活動の解釈と計算論的研究に生かしていく。tDCSは健常者における予備的検討で有望な結果が得られたため、脳卒中後やパーキンソン病などの神経疾患に伴う歩行障害や下肢運動障害のリハビリテーション促進に应用することを計画している。

参考文献

- [1] K. Iseki, T. Hanakawa, J. Shinozaki, M. Nankaku, H. Fukuyama. "Neural mechanisms involved in observation and imagery of gait movement" *Neuroimage*, vol. 41, no. 3, pp. 1021-1031, July 2008.
- [2] T. Hanakawa, T. Mima, R. Matsumoto, M. Abe, M. Inouchi, S. Urayama, K. Anami, M. Honda, H. Fukuyama. "Stimulus-response profile during single-pulse transcranial magnetic stimulation to the primary motor cortex" *Cerebral Cortex* (in press)
- [3] T. Anami, T. Mori, F. Tanaka, Y. Kawagoe, J. Okamoto, M. Yarita, T. Ohnishi, M. Yumoto, H. Matsuda, O. Saitoh. "Stepping stone sampling for retrieving artifact-free electroencephalogram during functional magnetic resonance imaging," *Neuroimage*, vol. 19, no. 2, pp. 281-295, Jun 2003.
- [4] M. C. Ridding, J. C. Rothwell. "Stimulus/response curves as a method of measuring motor cortical excitability in man." *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, vol. 105, no. 5, pp. 340-344, Dec 1997.
- [5] S. Bestmann, J. Baudewig, H. R. Siebner, J. C. Rothwell, J. Frahm. "Subthreshold high-frequency TMS of human primary motor cortex modulates interconnected frontal motor areas as detected by interleaved fMRI-TMS," *Neuroimage*, vol. 20, no. 3, pp. 1685-1696, Nov 2003.
- [6] M. A. Nitsche, W. Paulus. "Excitability changes induced in the human motor cortex by weak transcranial direct current stimulation" *J Physiol* vol. 527, no. 3, pp. 633-639, Sep 2000.
- [7] S. Tanaka, K. Watanabe. "Transcranial direct current stimulation: A new tool for human cognitive neuroscience." *Brain Nerve*. vol. 61, no. 1, pp. 53-64, Jan 2009.
- [8] F. Hummel, P. Celnik, P. Giraux, A. Floel, W. H. Wu, C. Gerloff, L. G. Cohen. "Effects of non-invasive cortical stimulation on skilled motor function in chronic stroke" *Brain* vol. 128, no. 3, pp. 490-499, Jan 2005.
- [9] F. C. Hummel, B. Voller, P. Celnik, A. Floel, P. Giraux, C. Gerloff, L. G. Cohen. "Effects of brain polarization on reaction times and pinch force in chronic stroke." *BMC Neurosci* vol. 7, pp. 73, Jan 2006
- [10] P. S. Boggio, L. O. Castro, E. A. Savagem, R. Braitte, V. C. Cruz, R. R. Rocha, S. P. Rigonatti, M. T. Silva, F. Fregni. "Enhancement of non-dominant hand motor function by anodal transcranial direct current stimulation." *Neurosci Lett* vol. 404, no. 1-2, pp. 232-236, Aug 2006

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

生物に見られる多様な適応行動は、生物が長い時間をかけて進化させたひとつの形質といえる。C班では、生物が構成する集団や社会を一つの環境要因として捉え、生物が社会における適応を実現するメカニズムを明らかにすることを目的として研究を進めている。社会的適応行動の発現メカニズムの解明、社会構造の構築メカニズムの解明にあたり、Synthetic NeuroethologyとBrain-Machine Hybrid Systemの2つの方法論から研究を展開している。これらの方法論では、社会適応を実現する仕組みについて、生理学実験から得られた知見を連結・統合する動的モデルの構築や生体素子と人工的素子を組み合わせた統合システムを構築して、その挙動を解析し、行動学実験でその妥当性を検証している。

社会適応の基盤となるメカニズムともいえる個体間の競合行動による順位形成、個体間の情報伝搬、社会構築や維持などのメカニズム解明には昆虫を題材にして研究を進めている。また、高度な社会適応機能である個体間の優劣関係の形成、他者認識や他者理解、さらに社会における適応障害疾患などのメカニズムの解明には、ヒトを含めた脊椎動物を題材にしている。C班では、様々な階層において社会適応を実現する仕組みについて研究をすすめ、最終的には各階層で得られた知見をつなぎ合わせたマルチスケールモデルを構築し、社会適応のメカニズムの理解をめざしている。

II. 研究内容と展望

昆虫は、社会適応を生み出す基盤的なメカニズムを研究する上で有効な題材である。単独生活を営むコオロギやカイコと、社会性昆虫のミツバチやアリやシロアリなどの特徴的な社会的適応行動に注目し研究を進めた。昆虫は、哺乳類の脳に比べ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小規模な神経系をもつ。コオロギやカイコを使い、行動発現の動機づけ、闘争行動による優劣形成、交尾行動を司る神経システムの働きを調べている。さらに、社会性昆虫を使って、社会集団における情報の伝搬や共有、カーストの形成や維持、社会秩序の構築と維持などにかかわる分子機構から生理機構を調べている。これらの研究から得られた生物学的な知見を得た上で、動的なモデルの構築とシミュレーションを行いながら、モデルの修正を進めている。このようなアプローチにより昆虫の自律分散型システムといえる適応メカニズムは、新規の人工システム開発へとつながることが期待できる。

鳥類や哺乳類などの脊椎動物は、個体認識やコミュニケーションをはじめ、高度な社会を構築し維持している。情動、個体間のコミュニケーション、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である。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鳴禽類(song bird)を用い、また、社会的な地位形成に伴う行動決定の脳機能についてはニホンザルを用いている。さらに、人間社会における適応において重要な要素のひとつである他者理解の研究は、統合失調症等の発生過程の理解につながる重要な課題である。

C班では、個別研究を進める過程で計画班と公募班、生物学研究グループと工学研究グループが有機的に連携しあい共同で研究を進めている。

計画班の青沼、公募班の長尾らは、計画班の太田らとの共同研究では、クロココロギの闘争行動や交尾行動などを題材として、社会的な経験に基づく行動の選択と発現機構について異なる階層における知見、すなわち、個体の神経生理学的知見、個体間相互作用に関する知見、集団の挙動に関する知見等の統合的理解を目指している。闘争経験による行動選択、孵化後の幼虫期や成虫期における社会的な環境要因により可塑的に変容する行動などに伴う動機付けの神経生理機構の研究成果をもとに、行動レベルの動的モデルと、神経生理モデルを提案した。前年度に提案したモデルのシミュレーション結果をもとに、モデルの不具合について検証と検討を進め、特に、一酸化窒素や生体アミンなどの脳内作用物質の働き考慮した神経生理モデルにおいては、オープンループモデルに多重フィードバックを組み込みクローズドループモデルにすることで実際のココロギの行動を再現できることが示せた。この仮説に基づき、現在、生物学実験による検証を進めている。さらに、ココロギの内部モデル構築から集団挙動の再現を目指すボトムアップ的モデル化手法と、センサ系のマルチモダリティから内部構造を推定するトップダウン的モデル化手法、の二種類の研究を行い、相互に議論しながら全体像の構築を目指している。更には、ココロギの発達と成長過程における社会経験を考慮したモデル化の研究を進めている。

計画班の倉林らのグループでは、身体・脳および環境の相互作用が発揮する適応能について、行動面からの解析と、脳・神経系の電氣的・化学的作用からの解析の統合を目指している。個体行動を司る脳内神経回路において、適応的行動を支える機能的なネットワーク構造の存在が予想されている。そこで、情報処理および相互作用ネットワークの機能解析と工学的再構成を試みている。また、昆虫操縦ロボット・昆虫脳操縦ロボットと分子遺伝学的・生理学的

解析による適応能発現の解析を中心に、相対的に少数な神経細胞によってもたらされる情報処理機構および身体・環境との相互作用によって形成されるネットワークの機能的な作用解析等によって、身体・脳・環境の相互作用と適応能の連関について解明を進めている。

社会性昆虫のミツバチ、オオシロアリ、トゲオオアリを用いた研究により、分業、栄養交換、カースト形成などを基盤としたコロニー（社会集団）の構築と維持について、統合的な研究を公募班のグループを中心に進めている。

伊藤らのグループは、社会性昆虫であるミツバチの「8の字ダンス」を題材として、個体間の「コミュニケーション」によって、情報を共有し、知を蓄積し集団を維持する仕組みについて研究を進めている。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、巣内外の環境変化とミツバチのダンス行動や採餌行動を詳細に観察し、その結果を盛り込んだ数理モデルを構築し、それをもとにコンピュータ・シミュレーションを行うことで、最終的に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とコロニーの環境変化への適応性を検証することを目指している。

三浦らのグループでは、「超個体」とも呼ばれる社会性昆虫のコロニーにおける、カースト間の分業とコミュニケーションに基づいて社会行動に注目し、状況に応じた適切なカーストへ分化するシステムティックな制御の存在を想定している。オオシロアリを対象に形態形成・行動分化・生理機構・遺伝子発現などの解析を行った成果をもとに、シロアリの社会性の解釈に構成論的な視点を導入したモデル構築の試みを行った。更に分析・解析が必要な要素に焦点を絞った解析を推し進めるとともに、各カーストでの神経支配・統合についての神経行動学的解析も推進し、社会行動の制御機構への理解に取り組んでいる。また、竹内らを中心に、魚類のメダカの群れ行動に関わる脳機能に必要な要素群（遺伝子、神経回路、脳領域）を同定し、これと併行して構成論的手法によりメダカの群れ行動を可能にする脳情報処理過程を推定することを目指している。

辻らのグループでは、個体としては非力なアリが集団として高い機能を発揮する仕組みについて統合的な理解を進めている。アリのコロニーには個体の脳・神経ネットワークに相当する固定的な情報伝達処理システムは存在しない。にもかかわらず適切に集団行動が制御されるのは、ルールに内在するフィードバック機構が社会全体を「適応的状态」に自己組織化するためであることを示した。アリがコロニーサイズに依存し、適切に行動を切り替える化学生態学的基盤と自己組織化的制御機構の解明を行い、そのようなシステムを自然発生させた進化的機能的な考察を行なっている。また、これらの統合的な理解のため、シミュレーションおよび実ロボットによる制御機構のテストを行い、ロボット工学への直接的応用に資するであろう知見を集積する。また、自然選択で進化すると予測されるシステムと実アリ

のシステム、そしてロボットによるシステムの3者を比較し、社会の制御機構を進化させる「自然の設計原理」の解明を目指している。

岡らは、キンカチョウの雌雄のコミュニケーションを題材に、個体認識のメカニズムについて分子レベルから行動レベルの各階層における研究から統合的に理解を進めている。キンカチョウにおいて、情報の送り手であるオスに対して、情報の受け手であるメスキンカチョウがどのようにオスのさえずりを認識するのかのメカニズムに注目して研究を進めている。その結果、従来注目されていなかったメスの海馬体領域で神経活動をcatFISH法により検出することに成功した。海馬体での神経情報処理についてはいまだ十分な解剖学的な知見がないため、具体的なモデルづくりには神経回路についての網羅的な研究が必要と考え、pHイメージングによるさえずりに応答する神経回路の可視化、遺伝子銃と脂溶性蛍光色素を用いた網羅的な神経細胞可視化技術、という2つの可視化技術を併用することにより、「海馬体ではさえずり情報はどのように処理されているのか？」を明らかにするために研究を進めている。

藤井は、自分を取り巻く環境を適宜認知し、その中で自己の欲求実現を最大化できるような行動を無意識のうちに選択する仕組みに注目している。現実と直結した脳内部の仮想空間を介して、個体は環境を認知・操作し、行動を最適化し、社会的に正しい行動を行っていると考えた。社会的脳機能という我々の行動を大きく左右する根本的な機能でありながら、殆ど研究対象とされることの無かった未知の脳機能を明らかにすることを目指している。

加藤らは、他者の視線や表情の理解が、社会的信号認知の理解に重要であり、また意図理解や共感の起源であると考えて研究を進めた。統合失調症の研究から得られた知見を基に、社会適応能力を有する人工物やヒューマンインタフェイスの設計を考案した。社会的認知ができる人工物に必要な機能として、人の行為の認知行動特性を取り入れた。また、意志作用感とその障害を説明する認知モデルについて研究し、行為の自他帰属性解明へのフォワードモデルを提唱した。

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)

要旨—多くの生物は、刻一刻と変化する環境に応じて状況に応じた行動を選択し発現すること適応してきた。生物が構築する社会は、環境要因のひとつとみなすことができる。個体が複数集まり集団や社会を構築すると、動物は、その社会環境に応じて適応的に行動を発現している。この動物に特有の、社会適応機能を司る神経生理機構を明らかにするため、昆虫のクロコオロギにおける社会行動のひとつである闘争行動を題材に研究を進めている。コオロギの闘争行動は、体表のフェロモン物質により解発されるフェロモン行動のひとつである。闘争行動の発現機構を理解するため、コオロギの攻撃行動を誘発するフェロモン候補物質の同定と有機合成を行った。また、攻撃誘導フェロモンの情報処理機構、行動発現にかかわる脳内における一酸化窒素・オクトパミン系の働きについて薬理学・行動学的な研究と神経生理学的な研究を行った。個体間相互作用による行動発現や行動選択の神経機構の研究から得られた知見を用いて、工学研究グループと共同で動的モデルを構築し、そのシミュレーションを行い妥当性の検討と生物学研究による検証を進めている。

1. はじめに

生物は、変化する環境に適応するため、長い時間をかけて多様な適応機構を進化させてきた。そのひとつに脳神経系の働きがある。動物は、外界の環境要因により、行動の選択や決定、発現を適応的に行っている。個体が集団や社会の一員になると、そこには社会という新たな環境要因が生まれる。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。複数の個体が集まると個体間では相互作用が生じ、動物は、その状況に応じた適応的な行動を発現する。我々の班では、動物が、社会環境の中で状況に応じて行動を選択し発現するメカニズムの解明を目指し研究を進めている。

我々は、直翅目昆虫のクロコオロギで見られる社会行動のひとつである闘争行動に焦点をあて、動物が刻々と変化する社会環境の中で、実時間で行動を選択し発現するための神経生理機構を明らかにし、神経系の適応行動を司る神経系の設計原理や動作原理を理解しようとし

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。昆虫を実験材料に用いることで、細胞レベルから個体の行動レベルまでの各階層における一連の研究が可能である。さらに、研究で得られた知見をもとに、工学系のグループとの連携により、社会適応を司る神経生理機構の構成論的な理解を目指している。

2. 研究目的

ヒトを含む動物が状況に応じて適応的に行動を発現する仕組みを司る脳機能を理解するには、感覚情報の処理・統合過程、運動や行動パターンを創り出す過程における脳における内部状態の調節機構を明らかにすることが重要である。昆虫はダイナミックに変化する環境情報を微小な神経システムで処理し、運動系を適切に制御して環境変化に適応した行動を発現する。昆虫は外的な環境要因や内的な環境要因に依存して行動発現の閾値や行動パターンをダイナミックに変動させて、適応的に行動を発現する。特に、生殖行動や闘争行動などの社会的な経験は、引き続き起こる行動に大きな影響を与える⁽¹⁾。

本研究では、群や社会をひとつの環境要因として捉え、個体間の相互作用や社会的な経験に基づき、個体が適応的に行動を選択し発現する神経生理機構の解明を目指し、クロコオロギの闘争行動を題材に研究を進める。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闘争を開始する。一方、一度闘争に敗れた個体は、闘争の終結後しばらくの間、他のオス個体に遭遇しても攻撃行動は示さず、相手を避ける忌避行動を示す。コオロギの闘争行動を題材として、化学感覚情報の受容から、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に関わる神経機構の解明にせまる。さらに、行動学実験や生理学実験から得られた知見をもとに、太田班と共同で動的システムモデルの構築と計算機シミュレーションを進め、これまでに構築した行動モデルと神経生理モデルの修正と検証を進める。

3. 研究成果

社会的な経験に基づく柔軟な行動選択と行動発現を司る神経生理機構を明らかにするため、直翅目昆虫のクロコオロギの闘争行動を題材に研究を進めた。これまでに、個体自身の内部状態が行動の選択に影響を与えることが行動学実験と、モデル構築の研究から示唆された。そこで、攻撃行動を誘発する体表フェロモンの成分分析、誘発物質の有機合成、異なるモダリティの刺激が攻撃行動の発現に与える影響、一酸化窒素(NO)・オクトパミン(OA)系の攻撃行動発現に対する効果を調べた。また、それらの実験から得られた結果をもとに、もとに工学グループと共同で、構築した動的行動モデルと神経生理モデルの修正と妥当性の検討を進めた。

3-1 コオロギの攻撃誘発フェロモンと闘争行動

クロコオロギ(*Gryllus bimaculatus*)を実験材料に、社会的な経験や個体間相互作用に基づく適応的な行動選択の神経機構をしらべるため、クロコオロギのオスにおける闘争行動を題材に研究を展開した。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あい、どちらかが退かなければ、次第に激しい攻撃へと遷移して、闘争行動を開始する(図1)。オスコオロギが、他のオスに遭遇し、相手の体表物質を受容すると攻撃行動が発現される。これまでに、体表の炭化水素が主成分の物質が攻撃の誘発にかかわると考えられてきたが、どの成分が攻撃行動の誘発を引き起こすのかは不明であった。そこで、公募班の山岡(京都工芸繊維大学)とともに、生化学分析と行動検定を進め、候補物質のモノエンとジエンについて有機合成を行い、その合成物質を用いた行動検定を進めている。生物検定の結果をもとに、合成物質を用いた生理学実験に移り、攻撃行動を誘発する情報処理経路の特定を進める予定である。



図1. オスのクロコオロギ同士の闘争行動。体表物質を検出すると相手を威嚇し、次第に激しい攻撃行動へとかわる。

クロコオロギの触角からの感覚情報は、脳に入り化学感覚情報と機械感覚情報が別々の処理経路をたどり処理統合される。触角感覚神経から蛍光色素を導入して脳内の投射パターンを調べると、49個ある糸球体の形態は、個体差や雌雄差が非常に少ない。また、上位中枢への経路となる投射ニューロンでは、触角葉由来の投射ニューロンはキノコ体傘部の上方端と側角に、腹側域由来の投射ニューロンはキノコ体傘部や前大脳側部下側と上側に投射している。触角葉の糸球体の活動パターンで表現されている化学情報、腹側域の層で表現されている機械情報が、高次中枢においても空間的に表現されていることを示唆している⁽²⁾。このような、解剖学的な知見に基づき、合成した攻撃誘発フェロモンの情報処理経路について、今後さらに詳細に調査し、攻撃行動の発現にかかわる脳領域の特定を進める予定である。

3-2 闘争経験による行動選択と視覚・機械感覚入力

オスのコオロギ同士の闘争において、闘争が終結し、勝敗がつくと、勝者のコオロギは引き続き闘争性が高く相手を威嚇・攻撃するのに対し、敗者のコオロギでは、他のオス個体に対して忌避行動を示し、相手を感じるとその場から退く行動を示す。この歯医者個体の忌避行動は、敗退後しばらくの間続く。このクロコオロギの闘争行動と敗者の忌避行動の切り換えは、社会的な経験や個体間相互作用に基づく行動選択を司る神経機構の解明を研究するモデルシステムとして有効である。

コオロギは、体表の炭化水素を主成分とした化学物質を触角で相手の体表に触ることで検出し、相手がメスであれば求愛行動、オスであれば攻撃行動を発現する。オス同士の闘争に敗れた個体に他のオスの体表物質の抽出物を提示すると、忌避行動を示すことから触角からの感覚情報は攻撃行動や忌避行動を引き起こす段階で重要な鍵刺激となっていることが示唆される。しかし、闘争の際に触角が果たす役割については未だ十分に理解されていない。昨年度に引き続き、闘争行動における触角の役割を理解するため、左右の触角を除去した個体を用いて種々の条件下で闘争行動を観察した。左右両方の触角を除去した個体同士をアリーナに入れて対戦させると、相手に対して攻撃行動を示す個体の割合は触角を除去していない正常個体同士と比較して有意に低くなることから、オスコオロギが相手個体に攻撃行動を仕掛ける際には触角が必要であるということが示された⁽³⁾。そこで、触角を除去した個体では、闘争性が低くなるのかを確認するため、左右の触角を除去した個体と正常個体と対戦させた。その結果、

触角除去個体同士の場合と比較して有意に高い割合で攻撃行動を示した。さらに、触角を除去した個体と、正常な個体とを対戦させると、闘争行動の激しさのレベルは、正常個体同士の闘争行動と有意な差が見られない。すなわち、触角からの入力情報は、相手を感じ、攻撃を仕掛ける行動を発現するには必要であるが、相手から仕掛けられた攻撃にたいして応戦する際は触角からの感覚情報は必要ないことが示された。これらの結果から、オスコオロギの攻撃行動発現機構には、触角からの化学感覚入力や機械感覚入力を介する経路と触角から感覚入力を介さない経路の少なくとも2つあることが示唆された。さらに、触角除去個体は正常個体に対して、明条件下でも暗条件下でも同様な攻撃行動を示すことから、触角を介さない経路には、相手個体の触角による体表面への機械感覚刺激が関与していると考えられる。また、左右の触角を除去した個体を用いて、闘争での敗退経験が攻撃から忌避行動へ切り替わるがについて調べた。触角を除去した個体と正常な個体とを対戦させて、その闘争で触角を除去した個体が負けた場合、それぞれの個体を15分間それぞれ隔離して、その後、同じ相手と再び対戦させた時に、触角を除去した個体が示す行動を観察した。その結果、触角を除去した個体では正常個体と比較して2度目の対戦で攻撃行動を示す割合が有意に高くなった。このことから、闘争経験に基づく行動の切り替えには、上述の攻撃行動を発現する2つの経路のうち触角を介する経路が関与することが示唆された。では、異なるモダリティの感覚情報が、攻撃行動の発現にどのような重みで影響するのだろうか。現在、太田らの研究グループと、触角からの感覚情報や視覚情報を遮断した時の攻撃行動の発現について、新たにモデル構築を進めている。

3-3 闘争行動の発現と一酸化窒素が機能するタイミング

これまでに、コオロギの脳内におけるNO/cGMPシグナル系が、コオロギの闘争行動の発現に関与することを薬理行動学実験により示した。特に、最初の対戦ではNO/cGMPシグナル系を阻害しても通常と同様に逃走行動を示すが、その対戦に於いて、敗者の個体は、2度目の対戦でも有意に攻撃行動を示すことがわかっている。一方、触角を除去した個体でも、NO/cGMPシグナル系を薬理的に阻害したときと同様に、敗者は2度目の対戦でも攻撃行動を発現する割合が高くなった。このことから、触角を介して攻撃行動を発現する経路にNO/cGMPシグナル系が関わっている可能性が示唆された。そこで、NOシグナル系が、闘争行動のどの段階

で機能的に働くのかを調べるために、NO合成酵素阻害剤であるL-NAMEを最初の対戦前、もしくは、対戦後に投与し、NO産生のタイミングと闘争により敗退したあとの行動選択の関係を調べた。

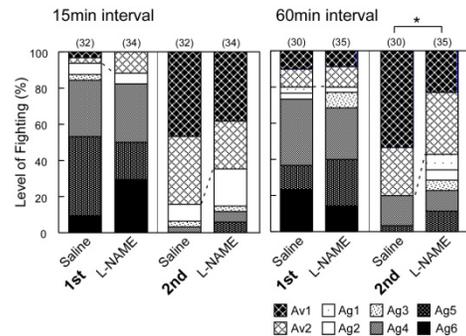


図2. NOS阻害L-NAMEによる攻撃行動の発現への影響。L-NAMEを投与してから1時間後に1回目、その15分後に2回目の対戦を行った。また、投与してから20分後に1回目、その1時間後に2回目の対戦を行った。*: P<0.05, Mann-Whitney U-test

NOは、脳内で10-100nM程度の濃度で放出され⁽⁴⁾、およそ100 μm/secの速さで拡散する神経修飾物質である。NOS阻害剤L-NAMEは、投与後、80分後に効果が表れることを確かめた(図2)。NOSを阻害すると、2度目の対戦時に、敗者の個体が攻撃行動を発現する割合が増えることから、NOが、どのタイミングで働く必要があるのか確かめるため、最初の対戦直後にNOSの活性を阻害したところ、敗者個体は攻撃行動を示さなかった(図3)。こ時もしくは、その前にNOが出る時間を従って、このことから、NOは、最初の対戦時に働くことで、敗者は、闘争における敗退経験を記憶し、他個体に対する忌避行動を示すようになることが示唆された。オスコオロギでは、オスの体表物質による刺激で脳の触角葉からNOが放出されることから、触角で他個体を感じて威嚇や攻撃行動を始める時に放出されるNOが、敗者では敗退経験によるオスに対する忌避行動を持続的に発現することにかかわると考えられる。

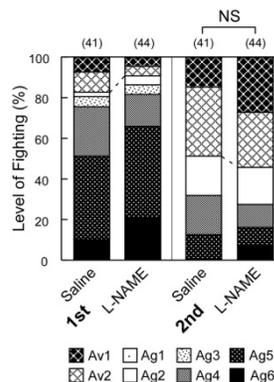


図3. 1回目闘争直後にL-NAMEを投与し、その80分後に2回目の対戦を行った。NS: 有意差なし, Mann-Whitney U-test

3-4 闘争行動の発現にかかわるオクトパミンの作用

昨年までの生化学実験で、NOは、脳内のオクトパミンレベルを低下させる効果があることを示した。また、闘争行動の前後で、コオロギの脳内の生体アミンレベルを比較すると、闘争の終結直後には、特に、オクトパミン(OA)レベルが低下する。また、アミンレベルの低下は、勝者と敗者の両者で見られるが、敗者では顕著にOAレベルが低下する。さらに、OAレベルの低下が闘争開始前の状態に戻るまでの時間は、敗者ではおよそ1時間程度かかり、勝者では敗者に比べて比較的早くもとの状態に戻る事が示唆された。そこで、OAが攻撃行動の発現や闘争性の強さにどのように影響を与えるか調べるため、薬理的にOAレセプター阻害を投与し攻撃行動を観察した。その結果、オクトパミン阻害剤を投与することで有意に攻撃性が低下することが分かった(図4)。このことから、闘争時のNOは、オクトパミンの働きを抑制する作用があり、それにより攻撃行動が抑えられ、敗者では他個体に対して忌避行動を発現することが示唆された。今後、NO供与剤とOA阻害剤を同時に投与し、攻撃行動の発現や、敗者の忌避行動への行動切り替えにかかわる影響を調べる予定である。

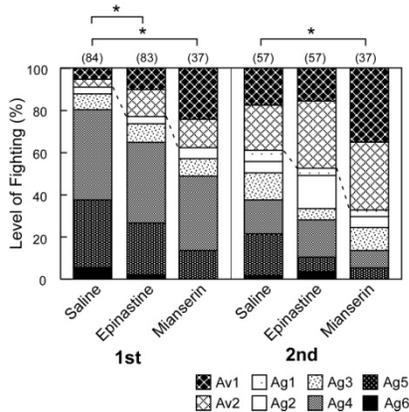


図4 オクトパミン阻害による闘争性に対する影響。オクトパミン阻害剤を投与してから1時間後に1回目、その6時間後に2回目の対戦を行った。*: P<0.05, Kruskal-Wallis test

4. 今後の研究計画

コオロギの闘争経験に基づく行動選択の神経生理機構について、生理・生化学実験と行動学実験により、ON/cGMP/OA系の働きについて調べてきた。また、これらの知見をもとに、工学系のグループとともに、動的行動モデル及び、神経生理学モデルの構築とシミュレーションによる妥当性の検討を進めてきた。その中で、個体密度にともなう行動選択のメカニズムを司る

内部状態として、NOやOAのような神経作用物質の役割を想定してきた。

現在、行動モデルから、個体密度を変化させた時に起こる個体行動の挙動が、実際のコオロギを使い行動実験した時と似た挙動を示すのかについて、検証実験を行っている。モデル上で、特定の密度以上の環境下では、1匹のオスが優位な個体となり攻撃性を示し、他の個体は他個体に対して忌避行動をとるような環境で、優位個体を抜き去ると、比較的早い時間で優劣関係が再構築される。そこで、コオロギを用いた実験で同様の状況を再現して検証したところ、同様の挙動を示す結果が得られた。このことから、他個体との相互作用により、内部状態が更新され、行動選択が起こることが示唆された。そこで、このときの内部状態としての神経系の働きについて生理学・生化学実験を行い調べていく予定である。

NO/OA系の働きをもとに構築した神経生理学モデルでは、オープンループモデルでは高密度状態の行動の挙動が説明できなかったため、感覚系への多重フィードバックを組み込んだところ、比較的よく行動を再現できるようになった。そこで、この多重フィードバックを創る神経機構について調べることでモデルから得られた仮説について生物学実験で検証する。

最終的に、他者との相互作用により更新される内部状態の仕組みが社会適応を創り出すメカニズムであり、その内部状態の更新には多重フィードバックが重要な働きをしていることを示す。

5. 参考文献

1. 青沼 仁志, 長尾 隆司, 太田 順, 川端 邦明. 浅間一 (2007) 社会的適応行動の動的モデリングと工学応用—コオロギの喧嘩行動を対象として—, 計測と制御 特集号「移動知: 生物の社会適応機能の解明とその工学的応用」46 (12) 903-909.
2. Yoritsune A and Aonuma H (2007) 3-D atlas of the cricket antennal lobe. Proc. International Symp. Mobiligence, 2: 187-190
3. Sakura M, Yoritsune A, and Aonuma H (2007) Fighting experiences modulate aggressive and avoidance behaviors in crickets against male cuticular substances. Proc. International Symp. Mobiligence, 2: 243-246
4. Aonuma H., Kitamura Y., Niwa K., Ogawa H. and Oka K. (2008) Nitric oxide-cGMP signaling in the local circuit of the cricket abdominal nervous system. *Neuroscience*.157: 749-761.

コオロギの喧嘩行動の多階層モデリング

東京大学 太田 順, 浅間 一, 理化学研究所 川端邦明

Multi-layered Modeling 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、コオロギの内部メカニズム、二匹のコオロギ間の喧嘩行動、コオロギ集団の挙動の関係についてモデリングを行っている。さらに、コオロギの発達と成長に関するモデリングも行っている。

Keywords: multi-agent robot systems, crickets, adaptive behavior

1. はじめに

本グループではクロコオロギの喧嘩行動を対象として、図1に示すように、(a)コオロギの内部モデル構築から集団挙動の再現を目指すボトムアップ的モデル化手法と、(b)センサ系のマルチモダリティから内部構造を推定するトップダウン的モデル化手法、の二種類の研究を行い、相互に議論しながら全体像の構築を目指している。更には、コオロギの発達と成長をも考慮したモデル化研究も行っている。以降2章において、クロコオロギ単体と集団的挙動との関係を表す行動モデル化について述べる。3章において、クロコオロギの神経生理モデルに基づいた群挙動の検証結果について述べる。4章において、クロコオロギの生育環境と成長の関係を表すモデル化について述べ、5章でまとめを述べる。

2. クロコオロギの行動モデル化[1]

本節では、モデリングの基礎となる行動実験を行う。具体的には、コオロギ二匹の喧嘩行動時において他者識別しているか調べる。

2.1 実験方法

具体的な実験方法を以下に示す。

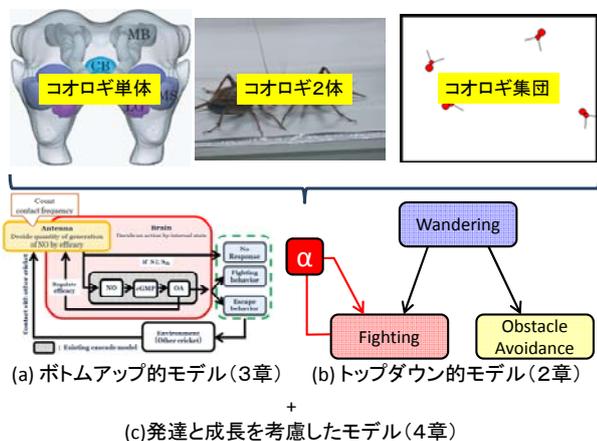


図1 三種類のモデリング

- (1) 3~4 日隔離したコオロギを、実験容器に仕切り板を隔ててそれぞれ1匹ずつ入れ、15 (min) 放置し、コオロギを落ち着かせる。
 - (2) 仕切り板をはずし、一回目の接触をさせる。
 - (3) 喧嘩の勝敗がつき、さらに 30 (s) 経過した後仕切り板をおろし、再び 15 (min) 隔離する。ここで、喧嘩行動を示さず、回避行動を示したペアは次の実験には使用しない。
 - (4) 負けた方の個体はそのままにし、勝った方の個体を実験容器ごと (a) 一回目に対戦した優位なコオロギ (Familiar dominant), (b) 未対戦の優位なコオロギ (Unfamiliar dominant), (c) 喧嘩経験のないコオロギ (Naïve), (d) 未対戦の劣位なコオロギ (Subordinate) が入った容器と交換し、対戦相手を代え二回目の接触をさせる。
- この実験で、一度負けた個体が対戦相手に応じて行動に違いが生じるかを調べる。

2.2 実験結果

2.2.1 一回目の接触

個体が示した行動を Fig. 2 に示す (N=126)。75% のペアが喧嘩行動を示したが、21%の個体は回避行動を示した。また、残りの4%のペアは5 (min) 経過しても接触せず、反応を示さなかった。

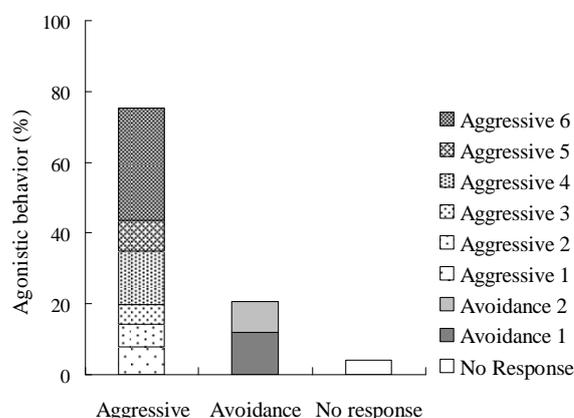


図2 一回目の喧嘩結果

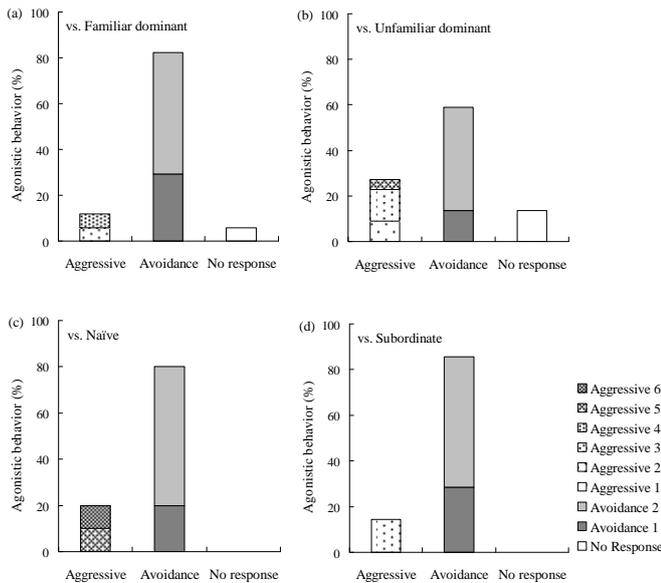


図3 2回目の喧嘩結果

2.2.2 2回目の接触

一回目の接触時に負けた個体が、対戦相手を変えたときに示した行動を Fig. 3 に示す。

(a) vs. Familiar dominant (N=17)

82%のペアは一回目に負けた個体が、即座に回避行動を示し、対戦相手は、回避した個体を追いかけまわす威嚇行動を示した。また12%のペアは再び喧嘩行動を示した。残りの6%のペアは5 (min) 経過しても接触せず、反応を示さなかった。

(b) vs. Unfamiliar dominant (N=22)

59%のペアは一回目に負けた個体が、即座に回避行動を示し、対戦相手は、回避した個体を追いかけまわす威嚇行動を示した。また27%のペアは再び喧嘩行動を示した。残りの14%のペアは5 (min) 経過しても接触せず、反応を示さなかった。

(c) vs. Naïve (N=10)

80%のペアは一回目に負けた個体が、即座に回避行動を示し、対戦相手は、回避した個体を追いかけまわす威嚇行動を示した。また残りの20%のペアは再び喧嘩行動を示した。

(d) vs. Subordinate (N=14)

86%のペアは先に他個体の存在に気づいた個体が先に回避行動を示した。このとき、このペアは喧嘩行動は行わなかったが、残った個体は逃げた個体を追いかけ、威嚇行動を示した。残りの14%のペアは再び喧嘩行動を示した。

2.3 結果の考察

以前の対戦経験の違いで、行動が変化しているかどうか調べるために (a) vs. Familiar dominant と (b) vs. Unfamiliar dominant を比べると、行動に有意な差は見られなかった ($P=0.169$)。また、対戦相手の優位

さの違いに応じて行動が変化しているかどうか調べるために、(b) vs. Unfamiliar dominant, (c) vs. Naïve, (d) vs. Subordinate を比べると、どの行動に対しても有意な差は見られなかった (b-c: $P=0.425$, b-d: $P=0.142$, c-d: $P=1.000$)。すなわちクロコオロギは、(i) 以前喧嘩で勝った相手・負けた相手の識別はしていない。また(ii) 対戦相手の優位さの識別もしていないことがわかった。すなわち、負けコオロギが他個体と接触し、喧嘩・回避行動の選択を行う際、他者情報を用いていないと解釈できる。

3. クロコオロギの神経生理モデル化

今年度は、個体間相互作用を考慮にいたれたモデルの構築とともに、このモデルを用いて複数個体環境下での計算機実験を行った。

昨年提案した個体間相互作用の影響を考慮にいたれたモデルとして、具体的に感覚入力感受性の状態 S を式(1)のように設定した。

$$\frac{dS}{dt} = -\rho S + aA - bF_m \quad (S \geq 1.0) \quad (1)$$

ここで、 A はOA量を示し、 F_m を接触による効果として、

ステップ上の入力が15秒程度持続するように設定した。また、各係数パラメータは、生物学実験において、15分おきに三回喧嘩行動を選択し、全てに勝ったコオロギの三回目の喧嘩後のOA量を測ったデータに合わせて設定した。シミュレータ上において設定されたパラメータは、それぞれ $\rho=0.8, a=2.0, b=1.0$ とした。このと

きのコオロギエージェントの内部状態を図4に示す。なお、グラフは上述の刺激を受けたコオロギエージェントの内部状態の推移と、触角からの感覚入力感受性の推移を表している。また、接触については1の時に接触、0の時に非接触を表す。実験では高頻度で他者と接触することで、コオロギエージェントがどのような行動選択をする状態になるか調べた。接触頻度は高密度環境を再現した時のコオロギの接触回数を参考に15秒間隔に50回連続で他者と接触する状態とした。

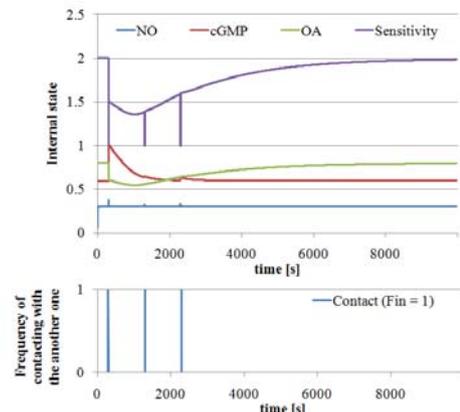


図4 接触頻度が低い場合の内部状態の変化

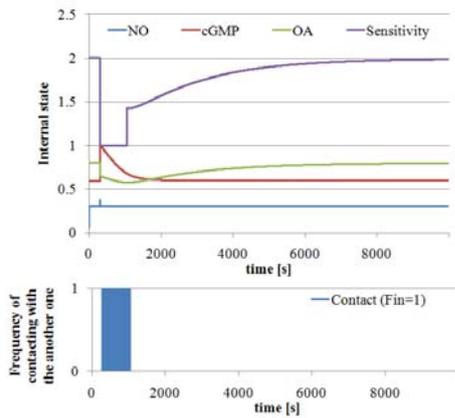


図5 接触頻度が高い場合の内部状態の変化

また、上記の条件で time=300 より接触させた際の実験結果を図 5 に示す。構築したモデルにより、コオロギエージェントは 1 度目の喧嘩以降、接触頻度が高いことから触角からの感覚入力感受性が下がり、喧嘩行動を選択しない。再び喧嘩行動を選択出来る状態になったのは、他者との接触がなくなった直後からであった。この結果は、クロコオロギの行動観察で見られた密度による行動の変容という生物学的な現象の基礎となるものと捉えることができる。

つづいて群レベルの挙動変容について確認するために、4 個体のコオロギエージェントが存在する環境で 4000 [sec]行い、アグレッシブな個体が何個体存在するか計数した。計算機実験の環境は人工コオロギの大きさを考慮に入れ、実際の環境と条件が等しくなるように設定した。高密度、中密度、低密度は各環境の大きさはそれぞれ 100×75[pixel], 200×150[pixel], 400×300[pixel]とした。喧嘩行動を選択する条件は OA が 0.5 且つ, S が 1.0 より大きい値を取るときとした。また、接触による抑制効果を接触後から 30[sec]と設定している。計算機実験の結果を図 6 に示す。なお、試行回数は各環境下で 50 回行った。

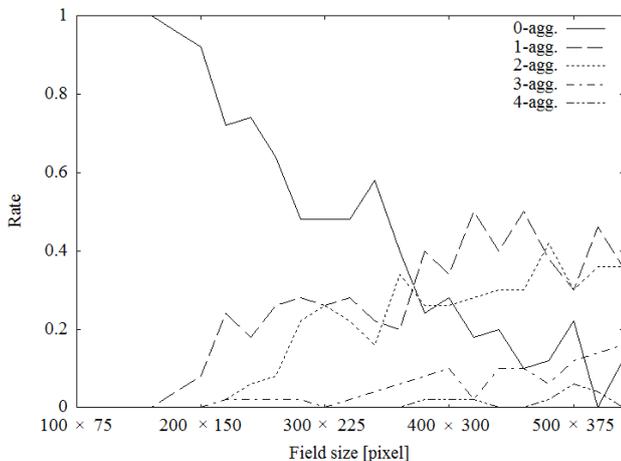


図6 群シミュレーションの結果

計算機実験の結果は高密度環境では全ての個体がアグレッシブな状態にならず、中密度環境では 0 もしくは 1 個体がアグレッシブになるという結果となった。また、低密度環境においては 1 個体あるいは 2 個体のコオロギがアグレッシブな状態となり、密度が低くなるにつれアグレッシブな個体が増えていくという生物学での知見を定性的に再現することを確認した。

この結果により、触角からの感覚入力感受性を導入したモデルは個体レベルで見せる行動の変容と群レベルで見せる行動の変容を同時に説明可能なモデルであることが確認できた。

4. 生育環境の影響による成長のモデル化

脊椎・無脊椎動物の多くで、幼齢期の隔離などによる社会的経験の欠如が、将来的な攻撃性を過剰に発達させると報告されている。ヒトも例外ではなく昨今“キレる子ども” などとして注目されている。このような攻撃性発達の詳細な研究は数種の脊椎動物でのみ行われてきた。一方、無脊椎動物研究の利点は神経系がシンプルかつ個体差が少ないことであり、コオロギ研究によって攻撃性の種間共通的知見の解明が期待される。

さて、生物の攻撃性は主に餌・雌といった資源競争に必要である。つまり攻撃性の変化は、例えば、採餌競争の結果である体重の時間発展に写像されていると考えられる。そこで本研究は体重の成長に着目した。まず隔離の実験から相互作用すなわち喧嘩の無い成長関数を構築した。これは Logistic 関数によってよく表された(図7)。図8 は集団飼育の平均成長曲線であり、隔離との差が相互作用の効果と考えられる。

喧嘩はBonabeau のモデルがよく研究されており、こ

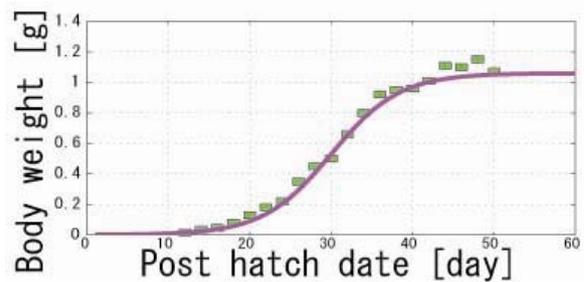


図7 実線が相互作用効果のない成長関数[2]

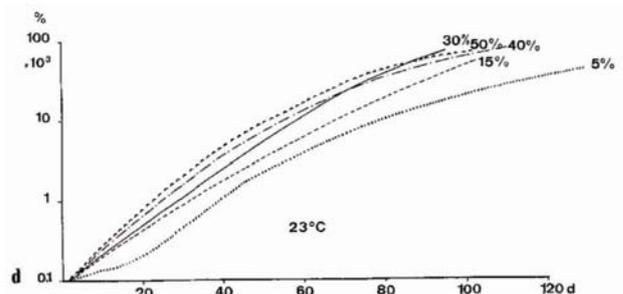


図8 集団飼育の成長曲線[3]

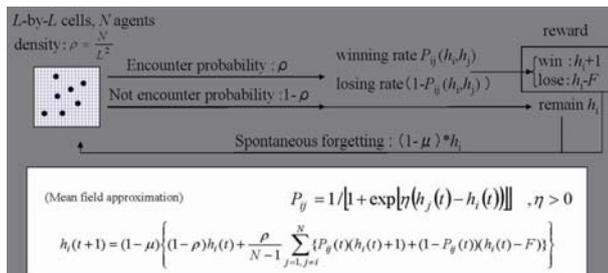


図9 相互作用を含む方程式系

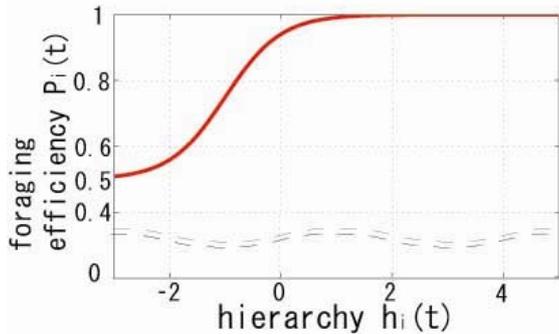


図10 強気度 h と採餌効率[4]

これを拡張して用いた。Bonabeau モデルは勝敗によって増減する強気度 h があり、この h が以後の勝敗に影響するモデルである。コオロギは喧嘩で勝つと一定時間次の喧嘩にも勝ちやすくなるため、妥当である。 h は勝つと“+1” 負けると“-F” され、勝ち負けの効果比が“1:F” となるよう F で調整できる。 h の減衰率、つまり忘却率は生物実験から算出した(図9)。また、生態学的知見から、強気度の高い個体ほど採餌効率が高くなるよう設定した(図10)。以上のモデルを用い、今回は勝ち負けの効果比“1:F” に関して定性的解析を行った。さて、図11は、隔離と集団の母集団から同じだけ個体数を集めた実際の体重分布である。集団では体重分布の分散が大きく、平均が小さくなることが分る。一方“F=0.5” と“F=2” で計算を行い、体重分布を確認したのが図12, 13 である。この結果および方程式系の解析的研究から、生物の知見に合うのは $F > 1$ が必要であることが分かった。つまり、コオロギは勝ちよりも負けを重視するということが確認された。展望として、“1:F” の F を、ダイナミクスを持った関数にした上で、定量的評価を行うことが期待される。

5. おわりに

さまざまな時空間階層におけるクロコオロギ喧嘩行動のモデルを構築し、シミュレーション等で評価を行った。今後は、より詳細なパラメータの導出、生物学実験によるモデルの詳細化、モデルの評価をする予定である。

参考文献

[1] M. Ashikaga, et al. Establishment of social status without individual discrimination in the

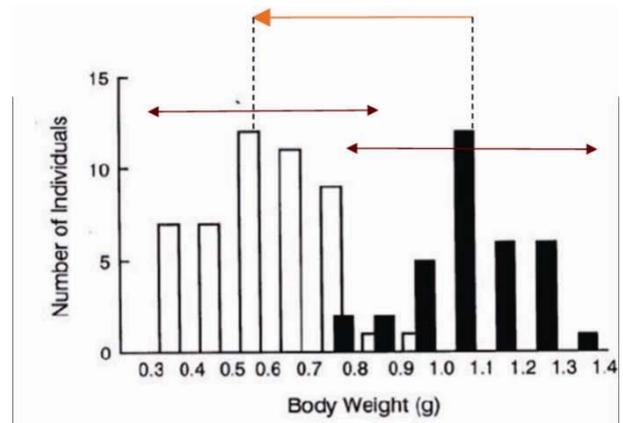


図11 白：集団の最終体重，黒：隔離の最終体重 [2]

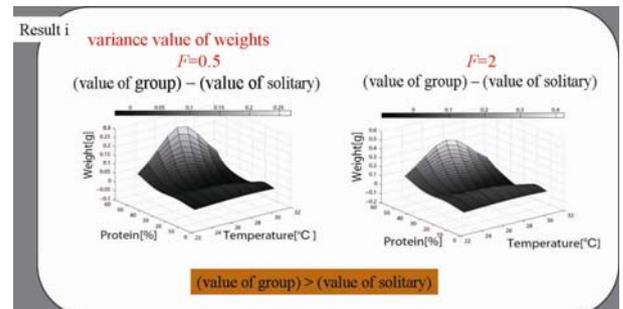


図12 $F=0.5$ or 2 における体重分布の（集団の分散 - 隔離の分散）(x 軸・y 軸は環境の温度・餌質)

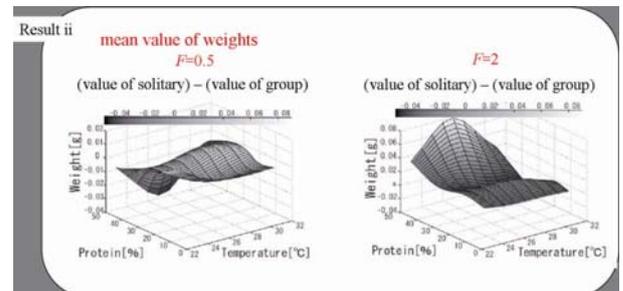


図13 $F=0.5$ or 2 における体重分布の（隔離の平均 - 集団の平均）

cricket, Advanced Robotics, to appear, (2009).

- [2] M. Iba et al., Effects of Population Density on Growth, Behavior and Levels of Biogenic Amines in the Cricket, *Gryllus bimaculatus*, *Zoological science*, 12, 6, 695/702, (1995).
 [3] G. Merkel, The effects of temperature and food quality on the larval development of *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera, Gryllidae), *Oecologia*, 30, 2, 129/140 (1977).
 [4] E.O. Wilson, *Sociobiology: The New Synthesis*, Harvard University Press, (1975).

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

C01-03 倉林大輔 神埼亮平

Adaptive behaviors emerged by functional structures in interaction networks

Daisuke Kurabayashi Ryohei Kanzaki

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 through novel approach called bio-machine hybrid systems. We focus on (i) insect-driven robot to see adaptabilities, (ii) cyborg contained by insect-brain and mechanical body, and (iii) network property to expose long-term responses.

Key Words: Bio-machine hybrid system, network, *Bombyx mori*

1 はじめに

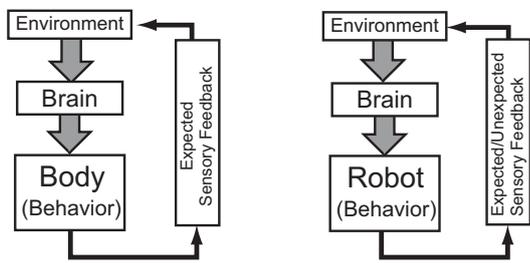
本研究では、生物の持つ多様な環境適応能の中で、行動の選択・切替過程について研究する。

生物が見せる巧みな適応行動は、環境と脳、そして身体を含めた三者の相互作用を介して進化してきた。生物行動の発現機構の研究はこれまで脳機能に重点がおかれ、構成素子たる神経細胞を要素還元論的に分析するアプローチが主であった。しかし脳を環境や身体から独立させて、その適応能を理解することは不可能である。つまり、脳を構成する素子・神経細胞からボトムアップに脳機能を推定しても、その機能の妥当性の評価・検証が困難で、適応的脳機能をとらえるには限界が生じる。

そこで我々は、このようなボトムアップアプローチを補完するための、適応能そのものを評価・検証できる新たなアプローチ昆虫-機械融合システムを軸に据え、実験システムを通じた知見の統合によって、微小脳における移動知発現メカニズムの理解を目指す。

すなわち、環境・脳・身体において、身体をロボットに置き換える(図1)。この置換により、我々が昆虫の移動により生じた感覚フィードバックを自由に操作できることになる。人為的なフィードバック操作もたらず行動変容を計測することによって、適応能の評価・検証ができるようになる。

本項では(1)昆虫操縦ロボットによる適応能解析,(2)



(a) Interaction among the brain-body and environment. (b) Replacement of the body by a robot.

Fig. 1: Bio-machine hybrid system

昆虫脳操縦ロボットによる適応能解析,(3)振動子回路網による機能構造モデルの検討,について本年度の進捗を述べる。

なお、本研究では、雌の性フェロモン刺激によって、明瞭な本能行動であるフェロモン源定位行動を発現する雄カイコガ(*Bombyx mori*)を主たるモデル生物とした。カイコガ雄は図2に示すように、雌の出す性フェロモンを感知すると、翅をはばたかせながら、まず少し前進(Surge)した後、左右に2,3回ジグザクに動き(Zigzag-Turn),最終的には回転(Loop)する。この一連の行動中に、再びフェロモン刺激を受けると、行動パターンをリセットし、再びSurgeから行動を開始する¹⁾。これらの解発に係る脳機能については、多くの分析研究知見の蓄積¹⁾⁻⁷⁾がある。

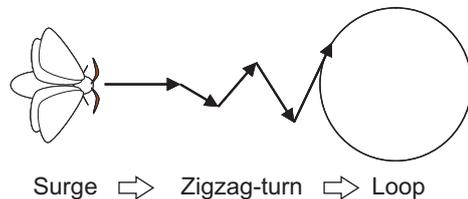


Fig. 2: Motion sequence of a silkworm moth.

2 昆虫操縦型ロボット

本章では、昆虫の歩行運動そのものをモニタし、実際のロボットの運動に変換する際の対応関係を人為的に操作可能とした実験プラットフォーム「昆虫操縦型ロボット」について述べる。昨年度は、ロボットのモータゲインの操作に対するカイコガの補償を解析し、視覚情報の役割を明らかにした。本年度は、このロボットを用いて、運動系の遅れに対するカイコガフェロモン源探索行動の適応性の評価を行い、嗅覚・視覚の統合機構を考察した。

2.1 運動系の時間遅れの設定

Fig. 3(a)に昆虫操縦型ロボットを示した³⁾。背中を固定された雄カイコガは、ロボット上のボールを歩行運動によって回転させる。光学センサによってこの回

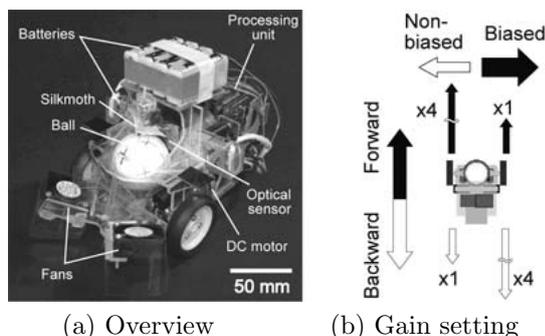


Fig. 3: Experimental setup of insect-controlled robot.

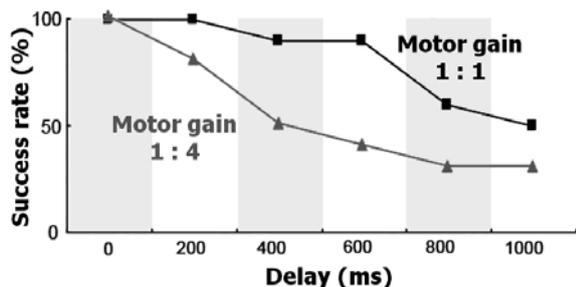


Fig. 4: Relationship between success rate and delay of motor control.

転は読み取られ、ロボットの運動として再現される。カイコガのフェロモン源定位戦略の適応性を評価するために、カイコガの歩行運動とロボットの運動との間に時間遅れ (0-1000 ms) を設定し、雌性フェロモン源に対する定位実験を行った。また、Fig. 3(b) に示すように、左右非対称なモータ回転のゲインを設定した条件でも同様の評価を行った。実験はそれぞれ 10 個体を用い、各時間遅れに対して 1 試行ずつ行い、適応性評価の指標として定位成功率を計算した。

Fig. 4 に、時間遅れに対する定位成功率の変化を示す。標準の左右対称なゲイン (1:1) の条件では、600 ms の時間遅れに対しても、80% の定位成功率を示した。また、1000 ms の遅れに対しても 50% の個体が定位に成功した。一方、左右非対称なゲイン (1:4) では、時間遅れに対して急激に成功率が低下し、400 ms の時間遅れで 50% にまで低下した

2.2 カイコガの適応能

標準のモータゲイン (1:1) の条件で、時間遅れに対しても高い成功率を示したことは、フェロモン源探索行動にとって、時間遅れに厳密な実時間フィードバックが重要でないことを意味する。空気中で匂い分子は離散的に分布するため、濃度勾配に依存した化学走性 (反射) による定位が難しいこと、そして、カイコガの定位行動プログラムが、反射 (実時間フィードバックによる行動) ではなく、定型的な本能行動であることは、この実験結果を強く支持する。一方、非対称なゲイン設定で、時間遅れに対する定位成功率が急激に低下したことは、この条件下では実時間フィードバックによる行動調節が強く働いていることを示唆する。これまでの研究から、Fig. 3(b) に示した非対称なゲイン

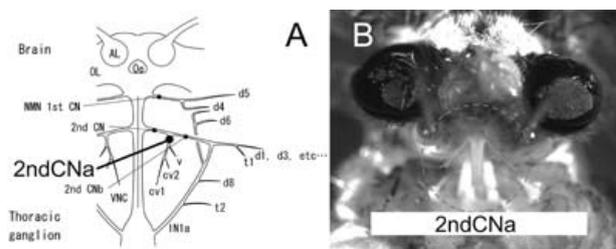


Fig. 5: Silkmoth moth's nerves and 2ndCNa.

設定の条件では、カイコガは視覚フィードバックを用いて補償することが示唆されている。したがって、今回の結果は、視覚情報が、反射のような高速な実時間フィードバックによって行動の修飾に機能することを支持するものである。

昨年度のモータゲイン操作の実験結果とともに、本年度の研究によって、本能行動であるフェロモン源探索行動と、反射である視覚フィードバックの 2 つの異なる感覚情報・行動発現機構が統合されることで、複雑な匂い環境や、身体性の変化に対しても高い定位能力を発揮することが示された。

2.3 今後の課題

これまでに、雄カイコガフェロモン源定位行動における複数感覚統合という "hard-wired" な適応性について明らかにした。今後は、神経系の可塑性に基づく適応性に焦点を当てて、昆虫操縦型ロボットを用いた学習実験の系を確立し、実験を進める予定である。

3 昆虫脳操縦ロボットによる適応脳解明

本章では、胸部神経節を介さずに機械身体を駆動する、昆虫脳操縦ロボットについて述べる。本年度は計測系・情報処理系・駆動系・電源の全てを内包する昆虫脳操縦ロボットを完成させ、神経パルスからの運動再構成および定型行動観測を達成した。

3.1 神経信号の計測と行動への変換則

本研究ではカイコガの頸運動神経 2ndCNa から運動指令を計測する。2ndCNa は左右それぞれ 5 本の神経からなり、それぞれ頸を左右に振る筋肉に接続されている (Fig. 5:A)。腹や胸の神経節から脳へ戻る神経は切断してしまうため、カイコガの体性感覚は脳にフィードバックされない。脳において体感覚よりも視覚や嗅覚の入力が主に出力を決定していると考え、このような計測手法をとった。

実験には 4 歳で約 30 分間麻酔したカイコガを用いる。腹、翅、脚を除去した上で仰向けに固定し、頸運動神経を露出させる。露出部にリンガー液を与え、先端を約 30 μm に尖らせたガラス管の内部に銀線を末端から通し、神経束を負圧をかけて吸引測定する。

無風状態で雄カイコガの片側または両側の触角に一過的なフェロモン刺激 (幅 0.1 秒) を一回だけ与えた場合の計測結果⁸⁾ を、行動再構築の基準として用いる。定型行動中のカイコガは、平均回転角速度は約 $\pi/9$ [rad/s]、最大回転角速度は約 $\pi/3$ [rad/s]、平均前進

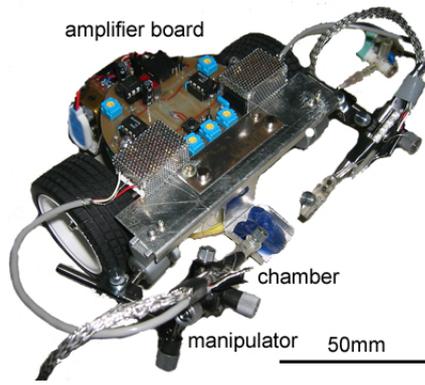


Fig. 6: Overview of the brain-machine hybrid system

速度は約 25[mm/s] , 最大前進速度は約 80[mm/s] とされている⁹⁾。

カイコガの行動観察結果から、頸の角度と体軸の角度変化はともに二値的であり中間値はほとんど取らないこと、頸の角度と体軸の角速度の変化量がよく一致していることがわかった。これらのことから、体軸角度を θ , 体軸に対する頸の角度を ϕ とすると、 $\dot{\theta} = a\dot{\phi} + C$ と表現できる。ここで a, C は定数である。

次いで、測定された神経パルス信号から行動への変換則を求める。カイコガの頸の最大曲げ角度 ϕ_{max} , パルス計数周期を 10[Hz] , 単位計測時間中の左右のパルス数をそれぞれ n_l, n_r とする。これらの値が二値的な値をとることから、適切なスレッシュホールドを h と設定し、スレッシュホールドを超えない範囲であればなめらかに変化することとする。

$$\phi = \begin{cases} \text{sig}(n_d) * \phi_{max} & (\text{if } |n_d| > h) \\ n_d * \phi_{max} & (\text{otherwise}) \end{cases} \quad (1)$$

式 (1) より、神経信号から体軸角度への変換を決定した。ここで $n_d \triangleq n_l - n_r$ である。

3.2 昆虫脳操縦システムの実装と実験

これまでの検討に基づき、カイコガ頭部・記録電極・アンプを含め、完全自律な移動神経計測システムを製作した (Fig. 6)。

この実験システム用いて、風洞にて実験を行った。風洞は幅 840[mm] , 長さ 1500[mm] , 高さ 240[mm] で、吸気側のスリットにより整流され、排気ダクトにより外部へ放出されている。風洞内でフェロモン単発刺激を与え、その行動軌跡を解析した。実験 15 例のうち、比較的良好な神経計測と走行結果が得られた 1 例を図 7 に示す。図中右側が風上であり、昆虫脳操縦ロボットは左端から行動を開始した軌跡である。行動軌跡から身体置換によるドリフト成分と考えられる要素を引いた結果を図 8 に示す。計測された神経信号から算出、実現した体軸角度は、細かい振動要素の他に、長い周期で正/負の間を行き来している。この点から、実物のカイコガで観測された体軸角度同様、ジグザグ走行を発現していると考えられる。これにより、カイコガの神経信号から行動変換は妥当であり、得られた移動結果はカイコガの行動を再現できていると考える。

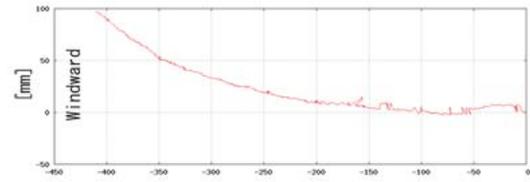


Fig. 7: An example of trajectory of the moth-borg.

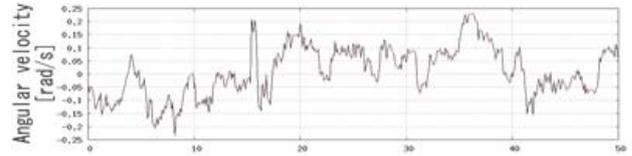


Fig. 8: The angle of body axis.

3.3 現状と今後の課題

現時点では実験例数が多くない。今後は条件を整え、実験例数を重ねることで、実験の再現性を高めるとともに、昆虫操縦ロボットおよび数理モデルとの統合によって適応脳発現メカニズムの理解を目指す。

4 振動子回路網による機能構造モデルの検討

カイコガのジグザグ歩行のように、生物は神経細胞単体の応答時間に比べ非常に長期の応答を発現できる。また、その神経系は複数の素子によって構成されている。このようなシステムを理解するために、振動子を素子とする回路網をモデルとし、構造によってもたらされる長期応答および応答切り替え機構の解析を試みた。

自律発火を表現する最も単純な素子として位相振動子に着目する。素子の出力を状態量 ϕ_i の関数 $f(\phi_i)$ と表す。本報では $f(\phi_j) = \cos^{20}(\frac{\phi_j}{2})$ とし、パルスに近い形状とした。

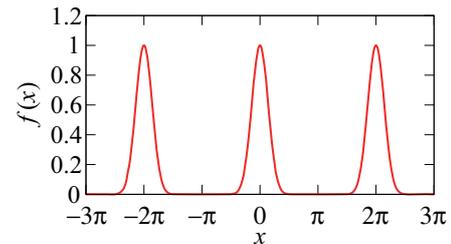


Fig. 9: An example of a 2π -periodic, single-peaked, non-negative function

複数の振動子からなる回路の出力 F を (2) とした。 N は素子の総数である。

$$F(\phi) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N f(\phi_i), \quad \phi = [\phi_1, \phi_2, \dots, \phi_N]^T \quad (2)$$

ここで、各振動子の運動方程式を (3) と設計する。 a_{ij} は素子 i と j が接続されているときに 1、それ以外で 0

となる係数で、接続関係を表現している。

$$\dot{\phi}_i = \omega + \frac{\kappa}{N_i} \sum_{j=1}^N a_{ij} f(\phi_j) g(\phi_i) + \alpha_i + \beta_i \quad (3)$$

ここで $g(\phi_i) = \sin(\phi_i)$ は入力感度を表す関数、 α_i および β_i は応答開始および停止を与える外部入力とする。

このシステムは、素子の位相が同期した状態から動作させると徐々に位相が分散していく。このため、出力 F の縫絡線 F_p は Fig. 10(a) に示すように一定時間高い値を保った後、低下するという長期応答を発現する。このとき、

$$\begin{aligned} \dot{\phi}_i &\approx \omega + \frac{\kappa}{2\pi N_i} \sum_{j=1}^N a_{ij} \sin(\phi_i - \phi_j) \\ &\approx \omega + \frac{\kappa}{2\pi N_i} \sum_{j=1}^N a_{ij} (\phi_i - \phi_j) \end{aligned} \quad (4)$$

と近似すると、ネットワークの接続関係を表すグラフラプラシアン L を用いてシステムの挙動を (5) と表すことができる。ただし $\mathbf{1}_N = [1, 1, \dots, 1]^T$ の意である。

$$\dot{\phi} = \omega \mathbf{1}_N + \frac{\kappa}{2\pi} L \phi \quad (5)$$

素子の位相差をシステム平均値からのずれ ψ_i (6) と考えると

$$\psi_i = \phi_i - \frac{1}{N} \mathbf{1}_N^T \phi \quad (6)$$

であり、その挙動は (7) となり、もはや素子の固有振動数 ω と無関係に、ネットワーク構造 L のみによって挙動が求まる。

$$\dot{\psi} = \frac{\kappa}{2\pi} \hat{L} \psi, \quad \hat{L} \equiv (I - \frac{1}{N} \mathbf{1}_N \mathbf{1}_N^T) L \quad (7)$$

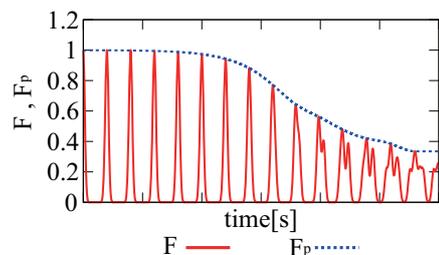
これらにより、応答時間、入力 α_i および β_i がグラフ上の制御理論を用いて解析・設計が可能となり、Fig. 10(b) のような長期応答、応答の再開、停止が発現可能となった。

5 おわりに

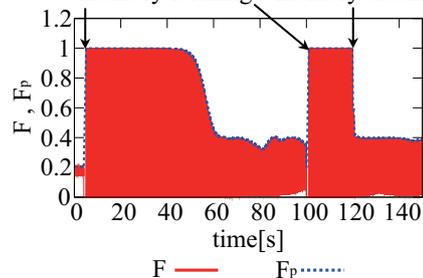
本年度までに、昆虫 - 機械融合システムの中核をなす実験システムを稼働させ、実験結果を得つつある。次年度は数理モデルを含む多面的な知見の統合を行い、移動知発現に対する機能構造からの理解を行う。

参考文献

- 1) R. Kanzaki, N. Sugi, and T. Shibuya: "Self-generated zigzag turning of *Bombyx mori* males during pheromone-mediated upwind walking", Zool. Sci., vol.9, pp.515-527, 1992.
- 2) L. Gatellier and R. Kanzaki: "Short and long term habituation of the male silkworm to female sex pheromone", In Abstracts of the 14th International Symposium on Olfaction and Taste, Kyoto, Japan, P-247, 2004.



(a) Time development memory forming memory erasing



(b) Switching by external inputs

Fig. 10: Transitions of F and F_p

- 3) S. Emoto, N. Ando, H. Takahashi, R. Kanzaki: "Insect- Controlled Robot -Evaluation of Adaptation Ability" - J. Robotics and Mechatronics, Vol. 19, pp. 436-443, 2007.
- 4) T. Mishima, R. Kanzaki. "Coordination of flipfopping neural signals and head turning during pheromone-mediated walking in a make silk-worm moth *Bombyx mori*", J. Comp. Physiol. A, vol. 183, pp. 273-282, 1998.
- 5) S. Wada, R. Kanzaki "Neural control mechanisms of the pheromone-triggered programmed behavior in male silkworms revealed by double-labeling of descending interneurons and the motor neuron", J. Neurol., vol.484, pp.168-182, 2005.
- 6) 神崎亮平 "昆虫の神経系と適応行動", 日本ロボット学会誌, vol.23(1), pp.27-31, 2005.
- 7) 神崎亮平 "昆虫の環境適応行動の発現機構", 計測と制御, vol.44(9), pp.615-620, 2005.
- 8) Ryohei Kanzaki and Tatsuya Mishima, "Pheromone-Triggered 'Flipfopping' Neural Signals Correlate with Activities of Neck Motor Neurons of a Male Moth, *Bombyx mori*", ZOOLOGICAL SCIENCE, 13, (1996), pp.79-87.
- 9) 長澤純人, "工学的再構成による昆虫の嗅覚情報処理モデルの評価", 博士論文, 東京大学, (2001).

社会行動を司る生理機能をモデルとした移動知研究

三浦徹¹・竹内秀明²・石川由希¹・服部章子¹・今田はるか²・末廣勇司²・池本有³・佐々木謙⁴・青沼仁志⁵・浅間一³

1 北大・地球環境, 2 東大・理, 3 東大・人工物セ, 4 金沢工大, 5 北大・電子研

要旨

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、複雑なコミュニケーションに基づく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、メダカに見られるような群れ行動においても個体間の相互作用が重要な役割を果たす。我々は、動物にみられる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を理解し、新たな生命システムを見いだすことを目的として、多角的に研究を進めている。本年度は、シロアリの行動分化を担う生体アミンの測定や、カースト特異的な形態形成を司るインスリンシグナリングの機構についていくつか新たな知見が得られた。また、メダカの群れ行動に関して、視運動反応による群れ行動の誘導系の確立、脳内の神経ペプチドの同定、視運動反応の数理モデルの作成などを行った。本稿ではそれらの成果と今後の展望について報告する。

緒言

生物の世界では、自己組織化や複雑系システム論で注目されているように、様々なレベルで個々のユニットが集合し、秩序ある総体を創り出す現象がしばしば見られる。本研究テーマでは、シロアリとメダカを用いた2つのサブテーマに関して研究を展開している。

サブテーマ1：オオシロアリのカースト分化と社会行動の制御

シロアリなどの社会性昆虫は、極めて秩序立った綿密な分業体制に基づく社会行動を行う [1]。コロニーには繁殖・非繁殖個体が存在し、さらに非繁殖個体は採餌・防衛などに従事する。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カーストと言い、「どのような発生機構でさまざまなカーストが生じるのか」「いかにしてカースト特異的な行動が発現されるのか」は、最も根本的な問題とされる。本稿ではオオシロアリの社会行動とカースト分化、更にそれらに基づく自己組織化機構に関する本年度の研究結果を報告する。

シロアリの社会行動は、血縁個体からなるカースト間の分業により精巧に組織化されている。各個体は発生過程で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 [2]。我々は、シロアリにおけるカースト分化と社会行動の仕組みを詳しく調べるために、オオシロアリ *Hodotermopsis sjostedti* を用いて、生態から神経生理、分子機構、さらには数理モデルに至る多面的なアプローチでこの問題に取り組んでいる。

本年度は、カーストごとの生体アミン濃度の測定や、幼若ホルモンやインスリンなどの内分泌因子の解析、また、これらの因子をパラメータとした形態形成モデルの構築など、様々な局面で飛躍的な成果が上げられた。

＜兵隊分化における生体アミンシステムの改変＞

社会性昆虫において、カーストの行動分化のメカニズムは社会行動やその進化を論じる上で重要であるにも関わらず、理解の遅れている分野である。これまでの我々の研究によって、シロアリのカーストのなかでも特徴的な形態・行動を示す兵隊の神経系で特殊化が起こっていることが示されている [3]。本年度は更に神経調節物質である生体アミンがどのようにこの行動分化に関わるのかを解析した。

まず、兵隊およびワーカーの脳Brain及び食道下神経節SOGにおける生体アミン濃度をHPLCを用いて測定した。ドーパミンDA、セロトニン5HT、オクトパミンOA、チラミンTAを計測したが、兵隊とワーカーに有意差はなかった (Fig.1)。オクトパミンの前駆体であるチラミンは兵隊で高い傾向が見られた。

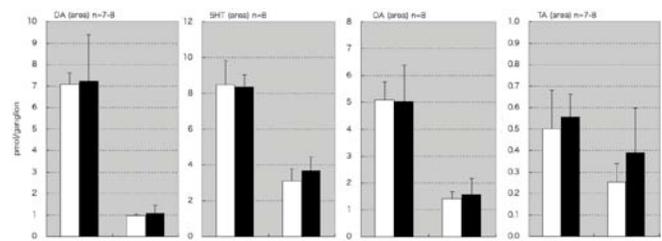


Fig.1. オオシロアリの兵隊とワーカーにおいて、脳内・食道下神経節内の生体アミン量に顕著な違いはなかった。

生体アミンをはじめとする神経調節物質は、放出部位で局所的にはたらき、近傍にあるシナプス感受性を調節することが知られている。しかし今回用いたような神経節ごとの測定では、局所的な差が存在しても検出できなかったと考えられる。そこで次に、生体アミン抗体で生体アミン合成細胞を可視化し、カースト間で比較することで、局所的な差異の検出を試みた。今回は単独性昆虫において攻撃性に関連すると考えられているオクトパミンに注目して解析を行った。免疫染色の結果、オクトパミン合成ニューロンは11個のクラスターに分かれて存在していた。兵隊とワーカーでこれらのニューロンを比較すると、DUM1, DUM2クラスターの最も大きいニューロン2個 (DUM1-L, DUM2-L) が兵隊で肥大化していることが分かった (Fig. 2A)。その他のニューロンに関しては大きさの差は認められなかった。DUM1-L, DUM2-Lニューロンに関して細胞内染色で観察したところ、その投射

部位には後大脳、大顎筋などが含まれていた (Fig.2 B) .

本研究から、シロアリの神経系においては、DUM1-L, DUM2-Lニューロンが兵隊特異的に肥大化しており、これらのニューロンが後大脳や大顎筋に大量のオクトパミンを放出することによって、兵隊の行動分化をもたらしている可能性が示唆された。今後はDUM1-L, DUM2-Lニューロン投射部位のさらなる解析やantagonistやagonist投与による機能解析によって、兵隊の行動分化における生体アミンの機能を明らかにする予定である。

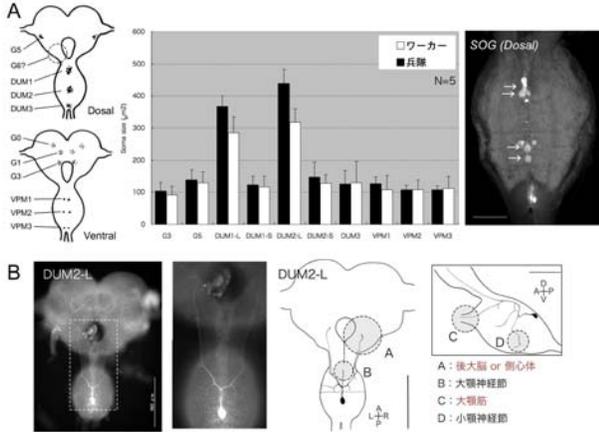


Fig. 2. オクトパミン合成ニューロンのうち、DUM1-L, 2-Lが兵隊において肥大化していた。これらのニューロンの投射部位には後大脳、大顎筋などが含まれていた。

＜神経系における遺伝子発現の解析＞

社会性昆虫の行動分化に関与する遺伝子は、これまで多くの興味を集めてきたが実際に明らかになった例は少ない。これまでの我々の研究で、兵隊シロアリ特異的な神経改変は兵隊分化の途中で起こることが明らかになっている [3]。このことは、シロアリの行動分化には生体アミンのような反応閾値を調節するような物質の変化だけでなく、神経ネットワークそのものの改変も重要であることを示唆している。このような、兵隊の行動分化の基盤となる神経改変をもたらす遺伝子は、兵隊分化過程で発現することが予想される。そこで我々は兵隊分化過程の脳と食道下神経節における遺伝子発現変動をスクリーニングすることで、兵隊シロアリの行動分化の分子基盤を探ろうと試みた。スクリーニングの結果、予想通り兵隊分化過程の神経系では多くの遺伝子が発現していることが示唆された。得られた候補配列を解析した結果、兵隊分化特異的に発現が上昇する11配列が得られた。これらにはニューロンの移動 (neuronal migration) に関連するシグナル分子14-3-3 epsilonやアクチンの重合を制御するCiboulot, 細胞骨格の構成因子であるβ-tubulinが含まれていた。14-3-3 epsilon, Ciboulot, β-tubulinは全てニューロンの形態変化に関連することが知られている。このことから、これらの遺伝子は兵隊分化過程で発現し、神経ネットワークをワーカー型から兵隊型に改変することで、兵隊の行動分化に寄与していると考えられる。今後は今回得られた遺伝子の発現部位解析や機能解析を行い、これらの遺伝子が兵隊分化に果たす役

割を詳細に明らかにしたい。

＜インスリンシグナリングによる形態形成の制御＞

シロアリの兵隊分化では攻撃行動を効率よく発揮できる特殊化した形態を備えている。オオシロアリの場合、兵隊分化の過程で大顎が伸長する[4]。近年、昆虫においてインスリンシグナリング経路が、相対的な部位の成長 (アロメトリー) を制御するという報告が相次いでいる。そこで本研究では、インスリン経路を担う因子をシロアリからクローニングし、その発現動態の解析およびRNA干渉法による機能解析を行った。インスリン受容体であるInRは、兵隊分化の過程で前兵隊へと脱皮する直前で発現が上昇することが明らかとなり、InRのRNA干渉法により、大顎の伸長が妨げられることが示された。以上の結果より、オオシロアリの兵隊分化ではインスリン経路が重要な役割を果たすことが示唆された。今後はもうひとつの重要な内分泌因子である幼若ホルモン (JH) との関わりなどについても詳しく検討していきたい。



Fig. 3. RNA干渉法によりインスリン受容体遺伝子 (InR) を阻害すると、兵隊分化時の大顎形成の程度が弱まることが示された。これにより、インスリンシグナリングの経路は少なからず大顎形成の過程に関与することが示唆された。

＜カースト分化における形態改変モデルの構築＞

シロアリのカースト分化の経路ではいろいろな発生および生理制御因子の作用により、形態や行動の変化が引き起こされる。これらの仕組みを理解するためには、個体の内分泌系、個体の行動、さらに群れ行動といったマルチレベルの振る舞いを総合的に取り扱う、数理モデリングからのアプローチが有効な手段となると考えられる。

これまでのシロアリのカースト分化研究では、体内の幼若ホルモン (JH) の変動により、どのカーストに分化するかの発生運命が決定することが分かっている。今回我々は、JHが個体の内部状態を決定するモデルを構築することにより、形態変化を伴うカースト分化を計算機上でシミュレーションすることを試みた。シミュレーションにより再現されたJHの変動パターンは、我々のグループにより実際に測定された実験結果と合致しており [5], JH類似体を投与したときに得られる実験結果 [6]とも同様の形態変化パターンを実現させる事も可能となった (Fig. 4)。このため、考案されたモデルの妥当性が評価され、JHが環境要因と内部状態のメディエーターとしての役割を果たすことが示唆された。

今後の課題として、本モデルは多くの仮定が含まれているため検証実験が必要であるが、JHの計測が極めて困難であることや、現象の複雑さを考慮すると、モデルによって得られた結果は、今後の検証実験のための現象予測になり得ると考えられる。この数理モデルは、カースト分化をシミュレート

することができた。さらに、複数の分化経路を表現可能であるため、実際のおオシロアリの分化経路に似ていると言える。また、係数を適切に設定すればより詳細な分化機構を設計することが可能であるため、分化の一般的モデルとして用いることが可能である。現在ではこのモデルに更に改良を加え、一般的に表現型多型が進化するメカニズムに迫ろうとする試みを行っている。

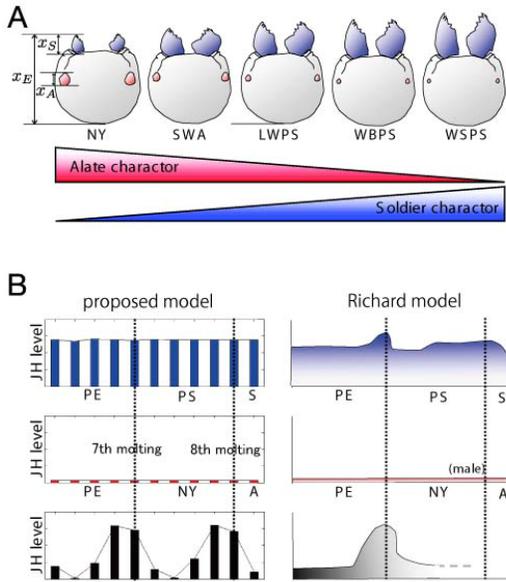


Fig. 4. カースト分化に関わるとされる内分泌因子などを想定し、カースト分化を再構成するモデルを考案した。シミュレーションの結果、実際にカーストを分化させることに成功し、パラメータの変化により大顎などの兵隊形質が変化することが分かった (A)。また、分化における幼若ホルモン濃度の変化も実際の測定結果に類似した変動を再現することができた (B)。

サブテーマ 2：メダカの群れ行動を可能にする脳情報処理過程の数理モデル化と分子神経基盤の解析。

本研究では分子遺伝学的手法を用いてメダカの群れ行動に関わる脳機能に必要な要素群（遺伝子，神経回路，脳領域）を同定し，これと併行して構成論的手法によりメダカの群れ行動を可能にする脳情報処理過程を推定することを目指している。最終的にはこれら 2つの手法を統合し，脳情報処理過程の各モジュールと脳機能に関わる各要素との関連を解明することを試みる。

<視運動反応を利用したメダカの群れ行動 (School) 実験系の確立>

メダカの群れ行動を可能にする脳情報処理過程及び神経・分子的基盤を解析するためには研究室内で再現性良くメダカの群れ行動を誘導する実験系が必須である。そこで本研究では視運動反応を利用してメダカの群れ行動を解析する新規行動実験系の確立を行った。視運動反応とは背景を動かすと、魚が視野を一定に保つように背景に追従して遊泳する反応であり、この性質により魚は水流や群れの中で定位置を保つことができる。固定した円形水槽の周りで縞模様を描かれた筒を回転させることで実験室内で視運動反応を誘導することが可

能であり、水槽内の魚は縞模様との相対位置を保つように周回遊泳する (Fig. 5A, B)。1970年代に大型水槽にタラなどの海水魚を集団で入れて視運動反応を誘導するとSchooling行動することが知られていた [7]。そこで、本研究では小型水槽の中にメダカ二匹を入れて視運動反応を誘導したところ、個体間距離が約2~4センチの間に保たれた状態で遊泳することを発見した (Fig. 5C)。また他の小型魚類 (小型淡水フグ) を用いて同じ実験を行ったところ、同様の傾向が見られた。一方で異種個体間 (小型フグとメダカ、ゼブラフィッシュとメダカ) の間では個体間距離は大きく変動した。以上の結果から、本実験系では同種認識を介した個体間相互作用を検出できると考えられる。魚類のSchooling行動においては同種で個体間距離を保ちながら集団で移動する性質があるので [8]、本実験系はSchooling行動の解析に使用できると考えている。

<メダカ脳に存在する神経ペプチド群を網羅的に同定>

メダカの行動制御に関わる分子として本研究では神経ペプチドに注目した。神経ペプチドは通常脳内に数十種類以上存在して、神経細胞上の受容体に結合して神経細胞の活動を制御する働きがある (神経修飾因子)。無脊椎動物から脊椎動物に至るまで特定の神経回路で機能し、様々な行動様式 (摂食行動、攻撃行動、配偶行動、社会性行動) に影響を与える。神経ペプチドは遺伝子にコードされているため、遺伝子操作によってメダカの神経ペプチド発現を制御できれば特定の神経回路を人工的に制御する良いツールになる。しかし、メダカではまだ神経ペプチドが同定されていなかったため、MALDI-TOF/MS法を用いて、メダカの終脳、視床下部、脳下垂体に存在するペプチドを合計16種類同定した [9]。終脳から同定されたペプチドの一つサブスタンスPをコードする遺伝子の発現様式を *in situ* hybridization で解析したところ、終脳の一部の領域と自律神経 (生理状態) の中枢である視床下部に発現が見いだされた (Fig. 6)。終脳はほ乳類の脳に対応する脳構造体である [10]。ほ乳類の脳では脳室周辺 (海馬や扁桃体など) は内側に存在するが、硬骨魚類は脳発生段階において脳室内側が外側に開くため、終脳表面部がほ乳類の脳室周辺 (海馬や扁桃体など) に対応している。さらに金魚では終脳表面部を部分切除すると空間記憶に異常が起こる事からほ乳類と機能的にも相同であることが示唆されている。また終脳は様々な感覚情報を統合する高次中枢であり [11]、社会性を持つ魚類で発達している傾向があることから [12]、行動目的の設定などの高次な情報処理を担うモジュールに対応すると予想している。つぎはこれらの神経ペプチドをコードする遺伝子を調節した遺伝子改変メダカを作成して終脳の機能を修飾することで、メダカの行動に異常が生じるか否かを検定していく。

<1匹の視運動反応の脳情報処理過程のモデル化>

本研究ではメダカの群れ行動 (Schooling) に関わる要素 (脳領域、遺伝子、化合物) の検索と併行して、メダカの群れ行動を可能にする脳情報処理過程をアルゴリズムとして記載し、シミュレーションにより群れ行動を再現しようと考えている。本実験系では視運動反応装置を用いることにより、背景の模様や動きなどの

実験条件を人為的にコントロールすることが可能である。これにより任意の条件下でシミュレーション上の魚の動きが実際の魚とどの程度一致しているかを検証し、アルゴリズムの妥当性を検討することが可能になったと考えている。最終的には微小脳領域に異常を持つ個体の行動異常をアルゴリズムの一部の処理過程を改変して再現することを検討し、アルゴリズムの素過程と脳神経回路を対応づけることを試みる。これまでに予備的な解析として、一匹のメダカの視運動反応について数理解析を行った結果、メダカは外界変化に厳密に反応せず、数秒おきに自発的に目標設定を生成・更新している可能性が考えられた。この仮説に従って数理解析を行った結果、実際のメダカの視運動反応のいくつかの行動特性をシミュレーションで再現することができた[13]。

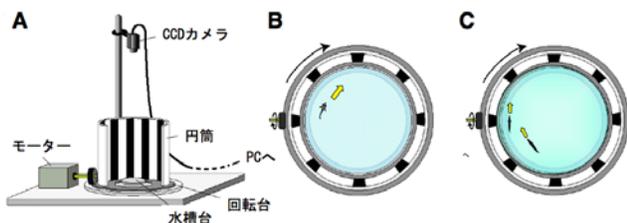


Fig. 5. 小型魚類の視運動反応及び群れ行動の行動アッセイ系 A. 実験装置を横から見た図。図中では円筒は正面を開けているが、実際は筒型に閉じている。水槽は水槽台に置いて固定されて動かない。B. Aの装置に、魚を入れた水槽を置いた状態を上から見た図。円筒が回転すると魚は外界が動いたと認識して縦溝を追従する行動をする(視運動反応)。C. ペアで視運動反応を誘導すると個体間距離が2~4 cmに保たれた状態で遊泳する(Schooling行動)。

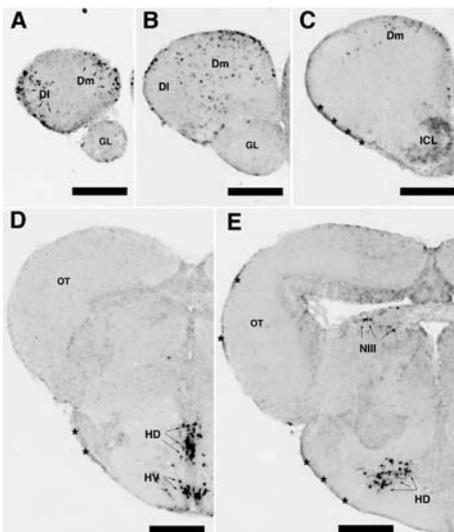


Fig. 6. Substance Pの前駆タンパク質をコードする遺伝子の発現様式。AからEはメダカ脳前部から後部にかけて調整したパラフィン切片。DL, Dm: 終脳。GL: 嗅球。OT: 視蓋。HD, HV: 視床下部。NIII: 動眼神経。発現部位を矢印で示す。*は非特異的のシグナル

<今後の展望>

今後、遺伝子操作個体を用いて同定したペプチドをコードする遺伝子の発現を脳内で人為的に制御することで、群れ行動に関わる要素群(遺伝子, 神経回路)を検索する。さらに

メダカの群れ行動を可能にする脳情報処理過程を数理モデルで再現する。最終的に当該数理モデルを改変することで遺伝子操作個体の行動異常を再現し、脳情報処理過程と各要素との関連を考察する。

展望

本稿では、シロアリと魚類における社会行動の基盤の解明を目指した研究成果を報告した。今年度は、シロアリにおける神経制御・形態形成などの知見、メダカの群れ行動に関する実験系の構築など様々な成果が得られた。今後はそれらの知見や実験系を駆使し、社会行動の総合的な理解につなげたい。更に、生工連携を実現した共同研究体制を敷き、包括的な社会システムの理解を目指し、新しい自律分散システムの設計など工学への応用的側面に関しても貢献していきたい。

文献

- [1] Wilson EO (1971) *Insect Societies*. Harvard.
- [2] Miura T (2005) Developmental regulation of caste-specific characters in social-insect polyphenism. *Evol Dev* 7: 122-129.
- [3] Ishikawa Y, Koshikawa S, Miura T (2007) Differences in mechanosensory hairs among castes of the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera: Termitidae). *Sociobiol* 50: 895-907.
- [4] Koshikawa S, Matsumoto T, Miura T (2003) Mandibular morphogenesis during soldier differentiation in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera: Termitidae). *Naturewissenschaften* 90: 180-184.
- [5] Cornette R, Gotoh H, Koshikawa S, Miura T (2008) Juvenile hormone titers and caste differentiation in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera, Termitidae). *J Insect Physiol* 54: 992-930.
- [6] Miura T, Koshikawa S, Matsumoto T (2003) Winged presoldiers induced by a juvenile hormone analogue in *Zootermopsis nevadensis*: implications for plasticity and evolution of caste differentiation in termites. *J Morphol* 258: 22-32.
- [7] Partridge BL, Pitcher TJ (1979) Evidence against a hydrodynamic function for fish schools. *Nature* 279: 418-419.
- [8] Partridge BL, Pitcher TJ, Cullen JM, Wilson J (1980) The three-dimensional structure of fish schools. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6: 277-288.
- [9] Suehiro Y, Yasuda A, Okuyama, Imada H, Kuroyanagi, Y, Kubo T, Takeuchi H (2009) Mass spectrometric map of neuropeptide expression and analysis of the gamma-prepro-tachykinin gene expression in the medaka (*Oryzias latipes*) brain. *Gen. Comp. Endocrinol.* in press.
- [10] Yamamoto N, Ishikawa Y, Yoshimoto M, Xue H-G, Bahaxar N, Sawai N, Yang CY, Ozawa H, Ito H (2007) A new interpretation on the homology of the teleostean telencephalon based on homology and a new version model. *Brain Behav. Evol.* 69: 96-104.
- [11] Finger TE. (1980) Nonolfactory sensory pathway to the telencephalon in a teleost fish. *Science* 210:671-673.
- [12] Pollen AA, Dobberfuhr AP, Scace J, Igulu MM, Renn SC, Shumway CA, Hofmann HA. (2007) Environmental complexity and social organization sculpt the brain in Lake Tanganyikan cichlid fish. *Brain Behav. Evol.* 70:21-39.
- [13] Suehiro Y, Imada H, Okuyama T, Kubo T, and Takeuchi H. (2007) Analysis of adaptive behaviors of small fishes by using combination of mathematical modeling and molecular biological approach. *Proceeding of the Second International Symposium on Mobilitance.* p219-222.

昆虫社会における自律分散制御機構の進化

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: 昆虫社会における自律分散的制御機構の進化力学に関する理論的研究を行った。性比、雄生産権、コロニー維持と繁殖、これらに係る利害対立が同時に働くハチ目社会で、生殖的分業を成立させる利己性相互抑制行動 (ワーカーポリシング) の進化条件を動的ゲーム解析によって予測した。

階層性の進化機構は生物学上の重要問題である (Maynard Smith and Szathmáry 1995)。ここでは下部ユニット間の対立を超え上部ユニットがいかに成立したのかが議論の焦点となる。近代進化生物学理論は超個体たる社会性ハチ目コロニーの内部においてさまざまな進化的利害対立が存在すると予測する。Pamilo (1991a) それらを主要な3カテゴリーに分類した: (1) 性比、すなわち繁殖カースト生産時の雌雄の比率に関するもの、(2) 雄生産権、すなわち誰が雄を産むかに関するもの、(3) 繁殖配分、すなわち繁殖 (繁殖カースト生産) かコロニーの維持 (ワーカー生産) かに関するもの。しかし、3つの対立を同時に考慮した現実的な理論モデルはない。そこで我々は3つが同時に働く条件下で女王とワーカーが達成し得る適応戦略を動的ゲーム解析により予測した (詳細は Ohtsuki and Tsuji 2009)。

モデル

単女王制、女王1回交尾の1年性の社会性ハチ目コロニー仮定する。ワーカーは交尾不能だが雄になる未受精卵を産めるとする。コロニーは時間 $t=0$ に1匹の女王と最少数 W_0 で創設されるとする。この仮定は非独立創設を意味しない。モデルでは子の成長期間をゼロとしたので創設女王が最初に産んだ仔が

ワーカー (あるいは時期繁殖虫) として最初から存在してしまうことによる。コロニーの寿命は T (一定) とした。すべての個体は時間 t と T を正確に認識できるとする。女王はコロニーの終わりまで常に存在し、ワーカーの死亡率も無視した。従ってモデルのコロニーのサイズが減少することはない。女王の交尾回数は k 。人口統計学的変数, $W = W(t)$, は時間 t におけるコロニーのワーカー数を示す。

ワーカー個体 i はどちらも時間の関数である生活史戦略 $s_i(t)$ と $p_i(t)$ を持つ。 $s_i(t)$ は社会戦略 $[0 \leq s_i(t) \leq 1]$ であり、労働と自己繁殖という2つの目的のどちらに多く努力を配分するかを表す。ワーカー産卵のコストゆえ、両者はトレードオフの関係にあると仮定した。ある時間 t においてワーカー個体 i は、全努力のうち $s_i(t)$ を養育などの労働に費やし残りの $[1 - s_i(t)]$ を自己繁殖に費やすとした。 $p_i(t)$ はポリシング戦略 $[0 \leq p_i(t) \leq 1]$ で単仲間ワーカーの産卵をどれくらい強く取り締まるかを表す。このモデルでは先行研究と違い p 自体が可変であり、ポリシングなし (平均 $p=0$) から完全ポリシング (平均 $p=1$) の間を制約なしに進化可能とした。ポリシング行動自体には行為者に対する直接のコストが存在しないとした。

女王は十分な数の雄 (半数) 卵と雌 (倍数)

卵を産み、ワーカーがそれらを雄、新女王、ワーカーに育てる（3者の養育コストは同じ）とした。卵の生産コストはゼロと仮定した。各カーストへの資源配分は2つのパラメータで決まり、 f は雌の生産に配分された資源の比率であり、従って $(1 - f)$ が雄生産に投入された資源の率である。 w は雌に向けられた資源のうちワーカー生産に費やされた率であり、よって $(1 - w)$ が新女王に向けられた率である。まとめれば、ワーカー、新女王、雄はそれぞれ fw 、 $f(1 - w)$ 、 $(1 - f)$ の資源配分を受けることになる。 f も w も時間の関数である。では、誰がこれらパラメータを制御するのか。 $f(t)$ に関して女王は1次性比だけを制御できると仮定した。すなわち女王は、「十分な数の雌卵だけ産む」「十分な数の雄卵だけ産む」「十分な数の両性の卵を産む」の3者のうち1つを選択できる。女王のこれら戦略をそれぞれ $r(t) = \text{diploid}$ 、 haploid 、 both と表記する。女王が $r(t) = \text{diploid}$ を時間 t において選択するとコロニーは自動的に $f(t) = 1$ になる。同様に $r(t) = \text{haploid}$ のときは $f(t) = 0$ となる。女王が $r(t) = \text{both}$ が選択したときは、ワーカーが各カテゴリーの女王由来卵への資源配分をコントロール可能である。 $f_i(t)$ [$0 \leq f_i(t) \leq 1$] をワーカー個体 i の資源配分戦略とし、そのコロニー平均が時間 t における各カーストへの資源配分を決定すると仮定した。 $w(t)$ ワーカーが100%制御すとした。すなわち $w_i(t)$ [$0 \leq w_i(t) \leq 1$] はワーカー個体 i のもう1つの資源配分戦略を示す。時間 t において雌卵のうちワーカー生産に利用される率 $w(t)$ は $w_i(t)$ のコロニー平均とした。以上を要約すれば、女王は戦略 $r(t)$ を有し、ワーカー個体 i は戦略 $v_i(t) = [s_i(t), p_i(t), f_i(t), w_i(t)]$ を持つ。

ワーカーの努力により幾つの卵が成虫に育つかが決まる。成虫羽化数はその時間におけるコロニーの実際の労働力に比例すると仮定した。我々はこの総労働力の示数を繁殖力 $\sigma = \beta \sum s_i$ とよぶ。ここで β は一定の比例係数である（以後しばしば簡単のため t

を章楽するが、表記を略しただけで時間の関数であることは変わらない）。

全ワーカーが100%コロニーのための労働に努力を向けるとき ($s_i = 1$)、女王は σ の子を作ることができる。しかしワーカーが努力の一部を自己繁殖に向けるとき、 σ は全産卵者の子に配分される。ここで単純 egg raffling、すなわち産卵速度に比例して配分され、より多く産卵している個体がより多く直接の子孫を残せると仮定した。

女王の潜在相対産卵速度 q は最大速度で産卵するワーカーに対する女王の産卵速度で表した。ワーカー i の実現繁殖速度は $(1 - s_i)(1 - p_i)$ で計算される。ここで p_i ワーカー i を除いたコロニーのワーカーの平均ポリシングの強度を表す。 $(1 - p_i)$ はワーカー個体 i の繁殖速度のポリシングによる減少分である。本モデルでは女王ポリシングは仮定しない。 f と w を考慮し以下のコロニー内人口動態が描かれる:

$$\frac{d}{dt} W(t) = \left(\frac{q}{C} \sigma \right) \cdot fw, \quad (1a)$$

$$\frac{d}{dt} G(t) = \left(\frac{q}{C} \sigma \right) \cdot f(1 - w), \quad (1b)$$

$$\frac{d}{dt} M(t) = \left(\frac{q}{C} \sigma \right) \cdot (1 - f), \quad (1c)$$

$$\frac{d}{dt} m_i(t) = \frac{(1 - s_i)(1 - p_i)}{C} \sigma, \quad (1d)$$

ここで $W(t)$ は時間 t までに生産された総ワーカー数、 $G(t)$ 、 $M(t)$ 、 $m_i(t)$ は総新女王数、総女王由来の雄数、ワーカー i 由来の雄数総数である。 C は規準化のための係数である。

女王とワーカーはそれぞれ独立に自身の包括的適応度の最大化させるべく戦略を選択すると仮定する。包括適応度は新女王、女王由来雄、ワーカー由来雄で直接・間接的に得られる。しかしこれらのカーストの包括適応度上の価値は血縁度が異なるゆえに立場によって異なり、時間と相手の出方に依

存する動的ゲーム状況である(詳しくは Ohtsuki and Tsuji 2009)。女王とワーカー*i* が最大化すべき目的変数である包括適応度はそれぞれ

$$\phi^Q = V_G^Q G(T) + V_M^Q M(T) + \sum_j V_{m_j}^Q m_j(T) \quad (2a)$$

$$\phi^{W_i} = V_G^{W_i} G(T) + V_M^{W_i} M(T) + \sum_j V_{m_j}^{W_i} m_j(T), \quad (i=1,2,\dots) \quad (2b)$$

であり、 V_A^B は個体 B (Q 女王、Wi ワーカー*i*) にとってコスト A (G 新女王、M 女王由来雄、mj ワーカー*j* 由来雄) に対する単位投資あたりに得られる包括適応度を表す血縁価である (Ohtsuki and Tsuji 2009) が、この価はコロニーの終了時に測られるとした。式(2) の包括適応度とは個体の次世代遺伝子プールへのインパクトの絶対的大きさを表す。簡単のため繁殖コストはコロニー終了時に同時に一斉放出されるとした。

上記の動的ゲームの単型 Nash 平衡解を解いた。デフォルトとして $k=1$ (女王 1 回交尾) で $q=1$ (女王とワーカーの潜在繁殖速度が同じ)、個体群性比、X:Y, のような人工統計学的パラメータは平衡状態にあると仮定した (他の条件下の解は Ohtsuki and Tsuji 2009 にある)。

結果

図 1 に 女王およびワーカーの 動的ゲームの Nash 平衡下の戦略を示した。時間 $t = 33.4$ でフェーズ転移が観察できる。 $t = 33.4$ までは全ワーカーが全ての努力を労働に費やし($s = 1$; 図 1ad)、女王は雌卵だけを産む($r = \text{diploid}$ $f = 1$; 図 1c), そしてこれら雌卵は全てワーカーに育つ ($w = 1$; 図 1c)。この時期ワーカーポリシングの強度が最強なので ($p = 1$; 図 1b)、ワーカー産卵が万一起こったらそのワーカーかあるいはワーカーが生んだ卵は他のワーカーに最も激しい罰を受けることになる。しかし、モデルはワーカー産卵行為自体が実際には生じないだろうと予測する (i.e., $s = 1$; 図 1a)。これに対しフェーズ転移後はワーカーは全努力の 85.7% を労働に費やし残

りの 14.3% ワーカー自身の繁殖に費やすだろうと ($s = 0.857$; 図 1a)予測される。このフェーズが過ぎても女王は雌卵だけを産み続けるが ($r = \text{diploid}$, $f = 1$; 図. 1c, 2e)、ワーカーはこれらを新女王に育てる ($w = 0$; 図 1c)。その結果、この時期のコロニーはワーカー由来の雄と新女王を生産すると予測される (図 1e)。この時期のワーカーポリシングは不完全である ($p = 0.933$; 図 1b)。平均ポリシング強度の減少はわずかだが ($p = 1.000$ から 0.933 への変化)、この減少によりコロニー全体としては多数のワーカー由来雄の羽化が起こる。なぜなら多数のワーカーが産卵を開始するからだ。しかし後述するように、この時期のポリシング行動は真のワーカーポリシングではなく、ワーカー間の単なる利己的競争である。他の結果については Ohtsuki and Tsuji(2009)を参照。

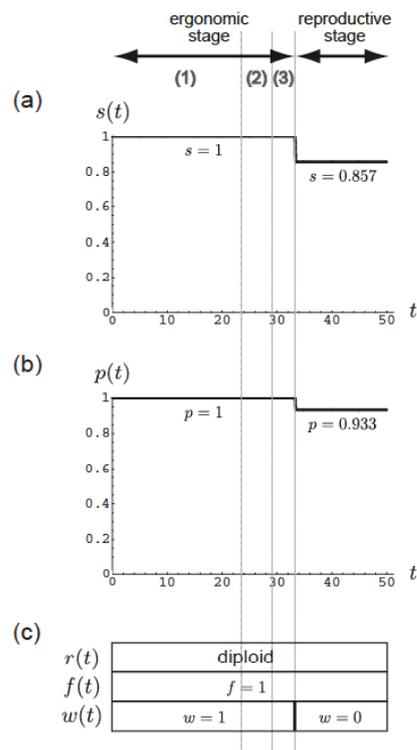


図 1. 動的ゲームの平衡解。それぞれの図は Nash 平衡下の戦略と人口統計学パラメータの値を示す。水平軸は時間, t で $t=0$ でコロニーが始まり 50 で終わる。劇的変化は $t=33.4$ で訪れる。説明しやすいように $t=33.4$ 以前を 労働ステージと呼び、 $t=33.4$ 以後を繁殖ステージと呼ぶ。これに加え労働ステージを 3 つのサブステージに分けた : (第一サブステージ) $t < 23.4$, (第二サブステージ) $23.4 < t < 29.2$, (第三サブステージ e) $29.2 < t < 33.4$ 。
(a) Nash 平衡下でのワーカーの社会戦略の平均値。s(t)は、労働ステー

ジで全ワーカーが努力を労働に費やし ($s=1$)、繁殖ステージではワーカーの努力の 85.7% がコロニーの労働に費やされ、14.3% がコロニーの繁殖に使われる

(b) ワーカーのポリシング強度の集団平均, $p(t)$ 。労働ステージではワーカーポリシング強度は最強($p=1$)である。繁殖ステージではワーカーポリシングは不完全($p=0.933$)で、約 6.7% のワーカー産卵由来の巣が羽化する。

(c) 各カーストへの資源分配。女王の平衡解は労働ステージだろうと繁殖ステージだろうと雌卵を産み続ける事である($r="diploid"$)。その結果女王は雌だけを産みコロニーからは雌が羽化する ($f=1$)。労働ステージではワーカーは雌卵からワーカーを育て($w=1$) 繁殖ステージ($w=0$)では新女王を育てる。

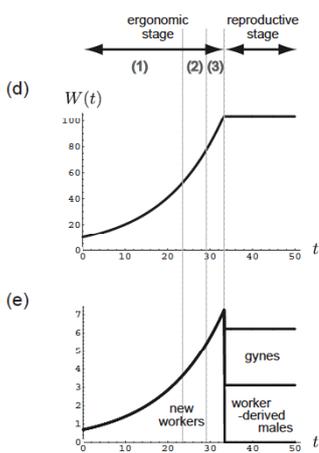


図 1(つづき).Nash 平衡下の人口統計学的パラメータ。横軸は時間 t を指す。(d)コロニー内ワーカー数 $W(t)$ の経時推移。 $W(t)$ は労働ステージでは指数的に増加するが、繁殖ステージでは増加が止まる(死亡率を無視しているので一定化)。(e)コロニーが生産した各カーストの数。縦軸は時間当たりの各カーストの生産数。労働ステージではワーカーだけが生産され、繁殖ステージでは新女王とワーカー由来雄だけが生産される。平衡下の個体群性比は雌:雄=1:1 (0.501:0.499)となるとモデルは予測する。

考察

本研究は社会性ハチ目における 3 つの進化的利害対立の研究に初めて動的ゲームモデルを導入した。仮定には依存するが、本研究は幾つかの新規な予測を導いた。最も重要なのは単女王性女王 1 回交尾のハチ目社会においてもワーカーポリシングが存在すると予測した点である。ワーカーポリシングはコロニーのステージに依存し、労働ステージの若いコロニーで特に強いポリシングを予測された。女王多数回交尾は女王 1 回交尾から派生した形質であることと、血縁度に関係なくワーカーポリシングが遍在するという観察事実から、本モデルから次の重要な新仮説が導かれる。ワーカーポリシングは血縁度非対称性にもとづいた血縁選択説を支持する最も強力な証拠の 1 つと近年信じられているが (Ratnieks et al. 2006) ワーカーポリシング行動は血縁度非対称ゆえでなく元来コロニーレベルの生産性維持のために進化し、あとで二次的に女王多回交尾下の血縁度非対称性によるワーカー間コンフリクトの精算に使われるよう

になったのではないかと。

一方、雄の由来に関する予測は血縁度ベースの理論 (Ratnieks et al. 2006) と一致した。すなわち、単女王性女王 1 回交尾のハチ目社会ではワーカーは自分自身で雄を直接生産するだろうと予測された。雌バイアスの性比は本モデルでは予測されなかった。モデルは多数のワーカーの集合的な利益がコロニーの意思決定に反映されるだろうと予測した。生産繁殖ステージにおいて雄はワーカーが全てを生産し、繁殖ステージ切り替えのタイミングもワーカーにとっての最適値となった。繁殖ステージでは女王はワーカー産卵の制御力を失い、自ら雄を産む事を諦めることが、自然選択で進化しうる女王の適応戦略であると予測された。

現在これらの予測とワーカーポリシングの化学生態学的機構を実アリで検証中である。

引用文献

- Maynard Smith, J. and E. Szathmáry. 1995. The major transitions in evolution. W. H. Freeman, Oxford.
- Pamilo, P. 1991a. Evolution of colony characteristics in social insects. 1. Sex allocation. The American Naturalist 137:83-107.
- Ratnieks, F. L. W., K. R. Foster, and T. Wenseleers. 2006. Conflict resolution in insect societies. Annual Review of Entomology 51:581-608.
- Ohtsuki, H., Tsuji, K. 2009. Adaptive reproduction schedule as a cause of worker policing in social Hymenoptera: a dynamic game analysis. The American Naturalist (in press).

生工連携的手法によるメス鳥さえずり受容・識別メカニズムの定量的理解

岡浩太郎、藤村彬、高山文博、岩崎麻衣、萩原将文*、伊澤栄一**
慶應義塾大学理工学部生命情報学科、情報工学科*、
社会学研究科**

〒223-8522 横浜市港北区日吉3-14-1
e-mail:oka@bio.keio.ac.jp

要旨 メスキカチヨウ脳内で異種さえずりがどのように情報表現されているのかを調べ、音声識別の定量的モデルを構築するために研究を進めている。昨年度までに最初期遺伝子発現と蛍光イメージング手法により、海馬体がさえずりにより神経応答することが明らかになった。本年度はこの海馬体の構造に焦点を絞り、その神経構築を明らかにする研究を進めた。特に種々の蛍光イメージング法を利用して、海馬体の神経構築を明らかにした。また神経活動を蛍光イメージングしたところ、海馬体表面において神経興奮領域が伝播するという新規な現象を見出すことができた。

1. 海馬体とさえずりとの関係

キンカチヨウはさえずり (Song) によってコミュニケーションを行っている。オスによる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さえずりを情報処理しているのか知ることは重要であるが、従来あまり研究されていない。そこで情報の受け手であるメス鳥が、その神経回路でどのように情報を処理し、歌を聞き分けているかに注目し、海馬体に狙いを定め、分子生物学的、ならび電気生理学的研究を行ってきた。

キンカチヨウなどの小鳥の海馬体は解剖学的、発生学的に哺乳類と相同性があり、空間記憶や性的刷り込みへの関与が知られている。我々の行った先行研究から、海馬体と聴覚回路との関連が示されており、海馬体で聞き分けが行われている可能性は高い。昨年までの研究から、メス鳥にさえずりを聴かせると高次聴覚野である NCM (caudomedial nidopallium)、CMM (caudomedial

mesopalliu) において神経活動が起きることを最初期遺伝子 *Arc* の発現パターンから明らかにした [1]。

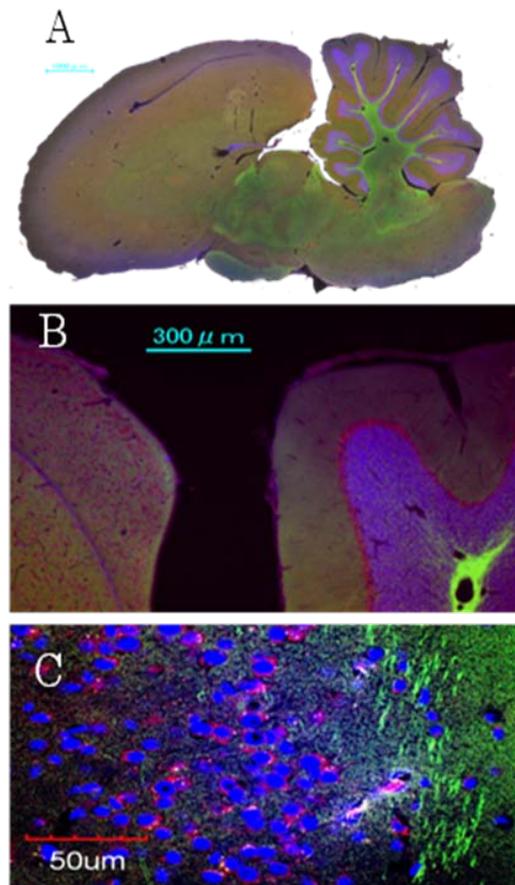


Fig. 1 メス鳥脳の断面図

A: ほぼ脳正中線での断面図 (4倍の対物レンズで取得した画像を16枚張り合わせて作成)。B: A図を強拡大したもの。海馬体は細胞の粗密で幾つかの領域を分けることができる。C: Bの海馬体部位の強拡大図。脳表層 (図の左側) にミエリンが観察できる。

さらに驚くべきことに海馬体でも神経活動が検出されたことである[1]。これらのことから海馬体での音声識別のメカニズムを探るべく研究を進めてきているが、海馬体の細胞構築等は不明な点が多かった。そこでまずこの海馬体の細胞構築を明らかにするために、組織染色による解剖学的な検討した。

2. 海馬体の細胞構築の網羅的調査

Fig. 1A はメスキカチョウ脳のスライス断面像を示している。この図は異なる3種類の蛍光色素により細胞構築の違いを明らかにしたものであり、青は細胞体を DAPI 染色したもので、赤は神経細胞をニッスル染色で示しており、緑はミエリンを蛍光染色している。これらの結果から脳深部ではミエリン化が進んでいることがわかる。またさらに小脳と海馬領域を強拡大して観察すると、その細胞構築が明らかとなってくる(Fig.1.B)。ハト海馬体の先行研究から海馬が小脳に接して脳内部に潜り込む箇所にはV字の構造が見られることが報告されており、この部位は哺乳類海馬の歯状回に対応するものと考えられている[2]。キンカチョウ海馬でもハトと同様な細胞構築が観察されている(Fig.1.B)。特に海馬体においては、その脳表面に強く緑色蛍光が見られることから、脳表面にミエリン化した神経線維が走行していることがわかる (Fig. 1C)。後述するように海馬脳表面では神経興奮領域が anterior-posterior の軸に沿って移動する現象が頻繁に観測されており、これら脳表に配向しているミエリン化した神経線維と興奮伝播との関連は海馬機能を理解するためにも重要であると考えられる。

3. 海馬体細胞構築の詳細な調査

海馬での細胞構築をより詳細に調べるためにはゴルジ染色などを用いることにより、個々の神経細胞の形態を調べることは重要である。しかしながらゴルジ染色法では染色された個々の神経細胞の形態を細部まで調べることが可能ではあるものの、神経細胞同士の接続状態までを調べることは難しい。それは個々の細胞を別個に識別することが困難であるためである。

そこで本研究では遺伝子銃と脂溶性蛍光色素を用いた網羅的な細胞蛍光染色方法により、海馬体における神経構築を調べることとした [3]。遺伝子銃とは元来生体組織や線虫などの小型の生物個体に物理的に遺伝子導入する方法のひとつであり、微細な金粒子に導入したい遺伝子

プラスミド等を付着させ、ショットガンのように金粒子を組織に打ち込むことで遺伝子導入する装置である。本研究では金粒子を脂溶性蛍光色素 DiI, DiO, DiD とその2つまたは3つの混合色素により染色し、その金粒子を直接海馬スライスに打ち込むことにより、海馬体での神経細胞構築を高速に検索するものである。

実際に用いた蛍光色素と、それを打ち込むことにより得られた蛍光像を示す (Fig. 2)。この実験には断頭して急速に脳を取り出した、組織固定していない海馬体スライス標本を用いている。遺伝子銃による色素導入後、30分程度で色素は金粒子がヒットした細胞を隅々まで染色することができることがわかった。また下図は実際に得られた蛍光像を共焦点レーザー顕微鏡で観察したものである (表層から 90 μm までの共焦点像を深さ方向に重ねて表示している)。この蛍光像より、海馬体には広く脳表に水平な方向に広がる長い樹状突起を有する神経細胞と短い線維をもつ神経細胞など、種々の構成神経細胞が存在することが初めて明らかにした。



Fig. 2 遺伝子銃と脂溶性蛍光色素による海馬細胞構築の詳細なイメージング

上図は用いた蛍光色素のサンプルを示している。下図はマルチカラーレーザー共焦点顕微鏡で観察した海馬体内部の神経細胞の様子。

4. pH イメージング法による海馬神経活動の可視化

4. 1 鳥の準備と実験方法

キンカチョウ（浅田鳥獣）は飼育室の鳥かごの中でえさと水が自由に摂取できる環境で飼育した。飼育室の温度は26℃で、6時から20時のあいだ太陽光に近いVITALITE (TL-ST, Light source, USA) が点灯するようにした。動物の扱いは慶應義塾大学動物実験ガイドラインに従った。

成鳥期のメスキカチョウ (11.0 ~ 15.0 g) の4個体を、実験前の30分間隔離を行った後、腹腔内にketamine (40 ml/kg) / xylazine (8 ml/kg) 混合液を約180 ~ 200 μ l 注射して麻酔し、完全に動かなくなるまで約30分間暗所に静置した。その際体温の低下を防ぐため、市販されている使い捨てカイロによりキンカチョウの体を温め続けた。麻酔後、後頭部の毛を取り除き、顕微鏡下に固定して開頭できるようにした。頭皮を切り、頭蓋をむき出しにした後、右海馬体（ブレグマより前方1 ~ 4 mm、側方1 ~ 4 mm）部分の頭蓋骨と硬膜を取り除いた。むき出しになった海馬体に neutral red (10 mM, pH 7.4) を滴下し、45分間染色した。その後、人工脳脊髄液で余分な neutral red を洗い落とした。蛍光実体顕微鏡 (MZ95, Leica, Germany) のステージ上に固定装置を用いて固定して、ソケット内を人工脳脊髄液で満たし測定を行なった (Fig. 3)。昨年度から pH イメージングを行ってきたが、大きなシグナルが計測できることを期待して蛍光色素であったにも関わらず、心拍等のノイズにより期待していたような SN を稼ぐことができなかった。ここで導入したソケットを用いたチャンバにより、飛躍的に SN を改善することができた。

観察には蛍光実体顕微鏡 (MZ95, Leica, Germany) を用いた。蛍光画像は顕微鏡にマウントされたリアルタイムイメージングシステム (MiCAM01, BrainVision Inc, Japan) を用い、視野範囲 4.5 × 3 mm で取得した。励起光源には 15 V, 150 W のハロゲンランプ (LM-150, MORITEX, JAPAN) を使用し、光学系には、565 nm のダイクロイックミラー、520-550 nm の励起フィルター、580 nm の吸収フィルターを用いた。データの取得には MiCAM01 解析用ソフト (BV-Analyzer, BrainVision Inc, Japan) を使用した。カメラの撮影は 15.0 Hz で合計 5461 フレームの画像を取得した (Fig. 3)。

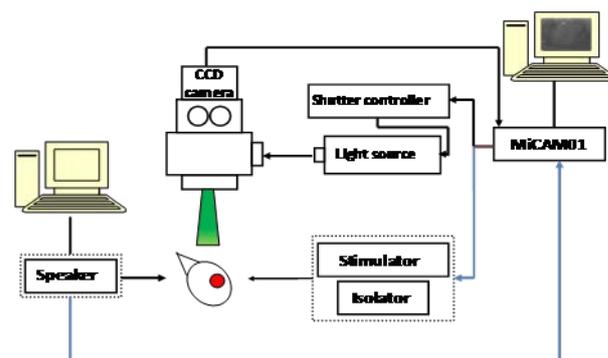


Fig. 3 pH イメージングのための光学系 (上図) と実際の実験の様子 (下図)

下図に示すような電気部品のソケットを利用したチャンバに人工脳脊髄液を充填し、そのソケットをクランプすることで計測の SN を飛躍的に向上させた。

4. 2 自発的な神経活動の計測

pH イメージングで観測することにより、無刺激状態において、しばしば海馬体表面で自発的な神経活動が見られた。このような自発応答の計測に成功したのは、導入したチャンバによる SN の改善によるものである。自発的に生じた活動は、その活動領域が伝播し、伝播速度は $44.9 \pm 25.4 \mu\text{m/s}$ となった。

またこの自発応答の波形は、蛍光変化量のピークが 3 ~ 6 % 前後、1 pixel あたりの応答の持続時間が 4 ~ 8 秒であった。この相対蛍光変化は、おおよそ pH は 7.4 から 7.3 の細胞内 pH 変化に対応している。活動領域の移動方向は、coronal セクションの lateral 方向を 0° としたとき、 $0^\circ - 90^\circ$ を緑色、 $90^\circ - 180^\circ$ を黄色、 $0^\circ - -90^\circ$ を青色、 $-90^\circ - -180^\circ$ を赤色で表した (Fig. 4)。このベクトル図によって、特定方向に興奮伝播する領域が海馬領域に存在することがわかった。

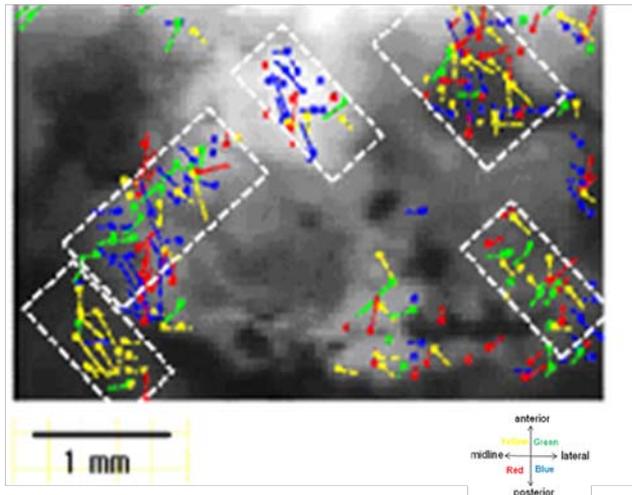


Fig. 4 海馬表面での神経興奮領域の伝播の様子
伝播方向に応じて4色に色分けしてある。

4. 3 さえずりに応答する領域の抽出

音刺激には、ホワイトノイズ、地鳴き、pure song、逆再生 song、複合的 song (複数の song を同時に流す) を用いた。音刺激後、応答を示さない場合と、直後に応答する場合があった。神経活動が観測できる場合でもそのタイプは大きく分けて興奮領域の伝播を伴うものと伴わないものの二種類に分類できた。具体的には、伝播は音刺激後から海馬体の広範な部分で蛍光変化量が変化するものと、自発的な神経活動と同様に活動領域の伝播が生じたものであった (Fig. 5)。

5. 考察

キンカチョウ海馬体について定量的な神経モデルを構築するためには、その要素である神経構築についての詳細な情報が必要である。しかしながらハト脳の海馬についてはそのような報告がある[2]ものの、キンカチョウについては皆無であった。そこで我々は網羅的に神経構築を調べるイメージング手法を利用してこれを明らかにすることを進めており、coronal および sagittal 方向の連続切片については、海馬と周辺領域との神経接続についての神経解剖学的研究の端緒となるものと期待している。また海馬体内部の神経接続の解析には遺伝子銃と脂溶性蛍光色素の併用が有効であることも示すことに成功した。

また pH 変化に着目した蛍光イメージングから、海馬表面には特異的な神経応答を示すユニット構造があり、そのユニット間を神経興奮の伝播より 100 倍程度遅い神経興奮が伝播していることが明らかとなった。海馬表面

のミエリン化した神経線維配向とこれらユニットとの関係についても今後検討が必要であり、将来モデル化を行う上でのキーとなることが期待される。

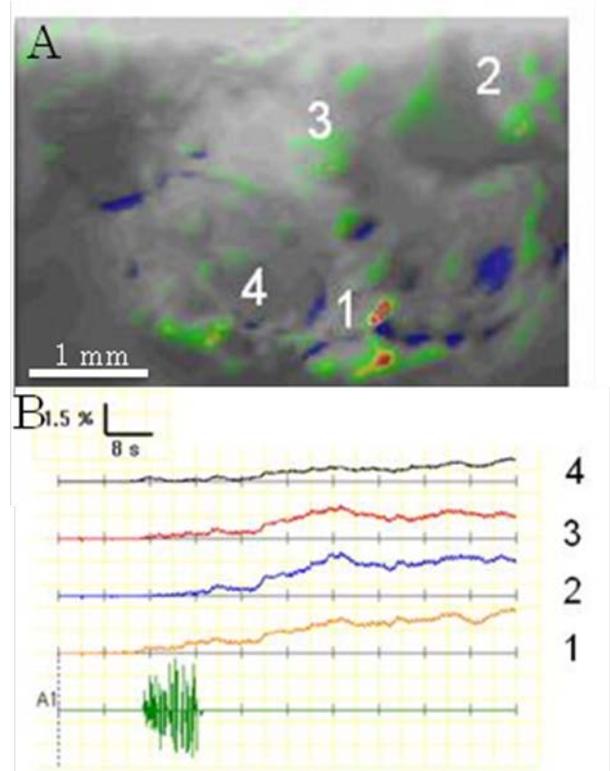


Fig. 5 音刺激伴う神経応答部位の位置 (A) と4つの部位における神経活動の経時変化 (B)

Bの一番下のトレースは音刺激を示している。

6. 結論

新規な蛍光イメージング法を利用することにより海馬体での神経構築について網羅的に調査するための方法を確立した。また海馬脳表で音刺激に対応する神経活動を昨年度より安定して計測できる系を構築し、神経活動部位が伝播する様子を観察することに成功した。

参考文献

- [1] Fujimura A, Hotta K, Oka K. 2007. Proceedings of the 2nd international symposium on mobiligence 215-218.
- [2] Atoji Y, Wild MJ. 2007. Limbic systems in birds: morphological basis. Watanabe S, Hofman MA (eds.) Integration of comparative neuroanatomy and cognitive. 97-123, Keio Univ.
- [3] Gan WB, Grutzendler J, Wong WT, Wong RO, Lichtman JW. 2000. Multicolor "DiOlistic" labeling of the nervous system using lipophilic dye combinations. Neuron. 27(2):219-25.

視線効果が注意の場に与える変化について : 特に加齢が視線認知に与える影響に関する研究

加藤元一郎⁽¹⁾、中本周平⁽²⁾、大武美保子⁽²⁾、浅間一⁽²⁾

(1) 慶応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

要旨

視線は人にとって重要な生物学的シグナルである。今回は、視線効果が注意の場に与える変化について検討し、さらに、その効果に加齢が与える影響を検討した。結果として、1. 高齢者は矢印方向よりも視線方向に強く注意が誘導される。2. 高齢者は若者よりもターゲットが出現することによる効果（出現効果）が小さいことがわかった。これらは、加齢にともなう脳変化が、視線認知に関係する脳機能に何らかの影響を与えることにより生じると考えられた。

1. はじめに

視線は我々の注意を強く引き付ける。視線の持つ力の一例である「視線効果」に関しては、これまで数多くの研究が行われてきた[Driver 99][Friesen 98]。この効果は、他者の視線の先に出現したターゲットには視線反対方向の刺激よりも早く反応できるという現象で、他者が見ているものに注意を向け、周囲の環境を効率よく把握するために必要である。

視線を処理する脳領域については、Akiyama らは、扁桃体や上側頭葉損傷により、他者の視線による注意の誘導効果が減少すること、さらには、上側頭溝を損傷すると視線方向の判断に困難を生じることを明らかにした[Akiyama 06a, 06b, 07]。しかし、視線の代わりに矢印を用いたタスクでは、いずれの患者も健常者との差が顕著ではなくなった。このことから、矢印と視線では処理を担う脳部位が異なっていることが示唆される。また、統合失調症の患者も、視線認知に関して、健常者とは異なった特性を持つとされている[Akiyama 08]。

加齢と注意の関係を調べた研究も行われている。例えば、McCalley らは注意の分布をうまく説明するモデルが若者と高齢者で異なることを示し

[McCalley 95]、Calder らは表情認知における加齢の影響が表情の種類によって異なることを示した[Calder 03]。しかし、視線認知実験において、モニタ全体にわたる範囲での加齢の影響を調べることは行われていなかった。

そこで本実験では、若者と高齢者の2 集団について、視線が注意の場に与える影響の違いを検討した。また、視線のコントロール刺激として、矢印という生物学的特徴を持たない手がかりを用いた検討を行った。と視線手がかりとの比較も行う。

2. 視線認知実験の方法

2.1 実験の構成と対象

ターゲット出現の直前に現れる図形（手がかり、Cue）は「手がかりなし」、「矢印（左・中立・右）」、「視線（左・中立・右）」の7 種類を用いた。手がかりなし条件は、モニタの中心に注視点を置いたときの注意の場、つまりもともと人間が持つ注意の特性を調べるものである。ターゲットへの反応時間に影響を与える要素は、矢印や視線が示す左右の方向情報による影響（誘導効果）だけではない。注視点から遠ざかるにつれて減少する視覚由来の注意特性や、手がかりが出現したこと自体による影響（出現効果）の存在も考えられる。さらにその出現効果も、モニタに図形が出現したことによる効果（「図形の出現効果」とする）と生物学的特徴を持つ手がかりが表れたことによる効果（「顔の出現効果」とする）に分けて考えることができる。図形の出現効果は矢印条件の反応時間から手がかりなし条件の反応時間を引くことで、顔の出現効果は視線条件の反応時間から矢印条件の反応時間を引くことで求めることができる（図1）。また、本研究の対象を表1に示す。

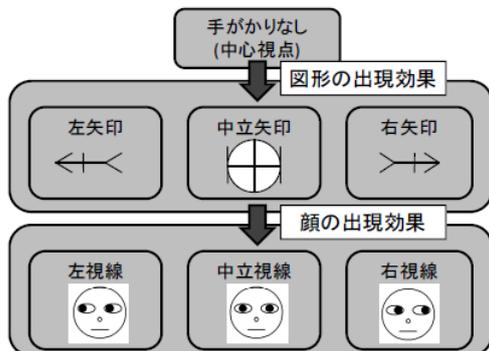


図1 実験のデザイン

	Young	Elderly
Age	23.0 ± 3.7	65.5 ± 10.8
Gender	M 22, F 7	M 11, F 12
Handedness	Right 20, Left 0	Right 21, Left 2

表 1: 実験の被験者 (Subjects)

2.2 実験の手順

本実験の基礎的な部分は、Posner Cueing Paradigm に基づくAkiyama らの手法と同様に行った。実験にはA4 サイズ (高さ210mm, 幅297mm) のノートPC を用いた。被験者はモニターから約50cm 離れたところに座り、キーボードを押す際には右手中指を用いた。実験用ソフトとしてMacromedia 社のFlash8 を用いて作成したプログラムを用い、それをフルスクリーンで表示した。実験は「手がかりなし」, 「矢印 (左・中立・右)」, 「視線 (左・中立・右)」の3 条件からなっており、それぞれの条件について被験者は1 分程度の休憩を挟み100 回の試行を2 セット行った (100 回× 3 条件× 2 セット=計600回)。矢印・視線条件において左・中立・右のうちどの方向手がかりが表示されるかはランダムである。さらに、3 条件の順番は被験者ごとに変え、条件の順番が偏らないようにした。

ターゲット出現範囲は、手がかりなし条件においては左右 $\pm 16.1^\circ$ 、上下 10.9° の範囲に、矢印・視線条件においては手がかり出現位置付近である左右 $0^\circ \sim \pm 2.0^\circ$ 、上下 $0^\circ \sim \pm 2.3^\circ$ を除く範囲とした (図2)

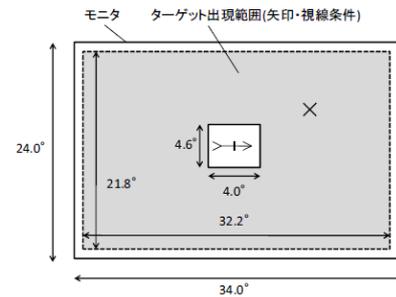


図 2: ターゲット出現範囲 (Range of Target Appearance)

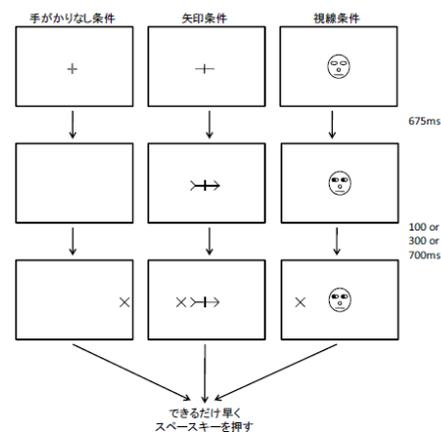


図 3: 実験の流れ (Flow of experiment)

実験の流れは図3 に示した通りである。まず、モニター中心に注視図形 (fixation point) が現れる。手がかりなし条件では十字型の図形、矢印条件では横に長い十字型の図形、視線条件では黒目が描かれていない顔である。そして675ms 後、左・中立・右方向のいずれかの手がかりが提示される。手がかりが現れてからターゲットが出現するまでの時間 (待機時間: SOA) は、100ms, 300ms, 700ms の3 種類からランダムに決定される。その後、後述する範囲におけるランダムな位置に×字型のターゲットが現れる。被験者はターゲットが現れたらできるだけ早く正確にスペースキーを押すように指示されており、押すことにより1 回の試行は終わり、同時に再び注視図形が表示される。この試行を100 回連続して行うことで1 セットが終了する。

2.3 解析方法

得られた反応時間に関してt 検定を行った。待機時間100ms のデータは誘導効果が得られにくいた

めに解析からは除外した。そして、視野を水平方向に5分割、垂直方向に3分割し、それぞれの範囲において平均反応時間を求めた。グラフでは反応時間の軸を反転し、反応時間の早さが注意の高さとして表れるようにしてある。グラフの軸は画面中央を原点として、xは右方向を正方向とするモニタのx軸を、yは下を正方向とするモニタのy軸を表す。

3. 視線認知における加齢の影響

3.1 高齢者と若者における注意の分布比較

全ての条件において高齢者は若者よりも約80ms反応が遅かった。さらに、両者ともにモニタ端に近づくにつれて反応が遅くなり、その度合いは高齢者のほうが大きくなる傾向が見られた。手がかりなし条件においては、若者・高齢者ともに左右視野の差は見られなかった [$t(4006) = -0.14, p = 0.88$] [$t(2707) = -0.50, p = 0.62$] (図4)。左矢印条件においては、若者・高齢者ともに有意な差は見られなかったが、若者はわずかに左視野のほうが反応が早かった [$t(1322) = -0.74, p = 0.46$] [$t(907) = -0.09, p = 0.93$] (図5)。右矢印条件においては、若者では有意に右視野のほうが反応時間が早かったが、高齢者では違いが見られなかった [$t(1299) = 2.82, p < 0.01$] [$t(925) = -0.06, p = 0.95$] (図6)。左視線条件においては、若者・高齢者ともに有意とまでは言えないが左視野のほうが反応時間が早かった [$t(1273) = -1.20, p = 0.23$] [$t(930) = -0.40, p = 0.69$] (図7)。右視線条件においては、若者では右視野のほうが反応時間が早く、高齢者も有意までではないが右視野のほうが反応が早かった [$t(1298) = 3.13, p < 0.01$] [$t(891) = 0.79, p = 0.43$] (図8)。

3.2 出現効果

本研究では図1の考えに基づき、矢印条件全体から手がかりなし条件の平均反応時間を引いたものを「図形の出現効果」、視線条件全体から矢印条件全体の平均反応時間を引いたものを「顔の出現効果」とし、若者と高齢者で比較した。なお、この値が正であれば反応を遅らせる効果、負であれば反応を早める効果となる。まず、図形の出現効果は若者が26.6ms、高齢者が21.0msとなり、手

がかりの出現がターゲットへの反応時間を遅らせる度合いは若者のほうが大きいことが分かった。また、顔の出現効果は若者が-7.6ms、高齢者が-1.2msとなり、生物学的特徴を持つ手がかりが反応時間を早める度合いも若者のほうが大きいことが分かった。

4. 考察

4.1 高齢者と若者における注意の分布比較

まず全条件における傾向から、加齢によって注意全体が低下し、注意の範囲も狭くなることが示された。矢印条件においては、若者では特に右矢印条件において指示方向における注意の高まりが見られたが、高齢者では見られなかった。一方視線条件においては、特に高齢者において、矢印条件よりも指示方向における注意の高まりが強い傾向がみられた。高齢者が視線に対して矢印よりも強く反応するという事は、矢印と視線では処理を担う部位が異なるという従来の知見から、脳部位によって加齢の影響の大きさが異なる可能性を示唆する。

なお、矢印条件で高齢者の注意が指示方向に誘導されなかったことは、高齢者でも誘導効果が見られた多くの先行研究と異なる [Akiyama 06b, 08]。これは、先行研究ではターゲット出現位置が左右の2点であったのに比べ、モニタ上のあらゆる場所に出現させた本実験では、はるかに広い範囲にわたる注意を必要となり、相対的に手がかりへの注意が減ってしまったことに由来すると考えられる。

4.2 出現効果

図形の出現効果はターゲットへの反応時間を遅らせ、顔の出現効果は反応時間を早めることが分かった。さらにその絶対値、つまり効果の大きさはともに高齢者のほうが小さいことが分かった。加齢が進むにつれて、ターゲットへの反応時間そのものが遅れるだけでなく、刺激が注意に与える影響も減少することは興味深い。

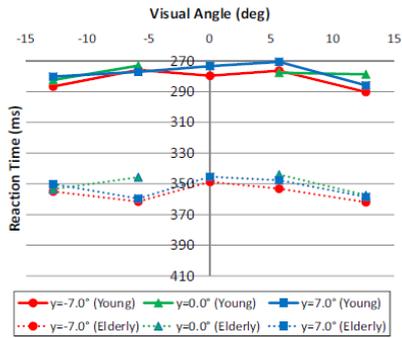


図 4: 手がかりなし条件の反応時間 (RTs without cue)

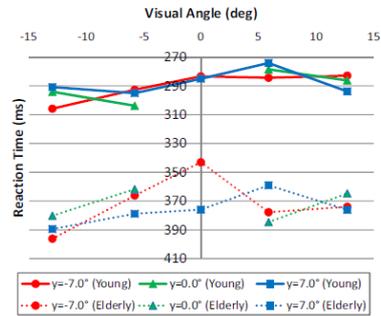


図 8: 右視線条件の反応時間 (RTs for right arrow cue)

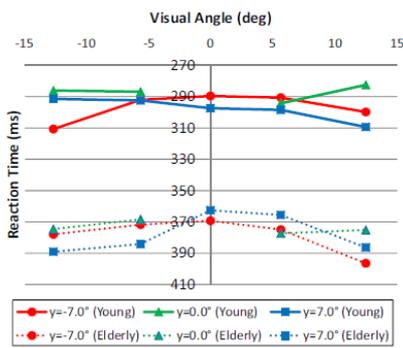


図 5: 左矢印条件の反応時間 (RTs for left arrow cue)

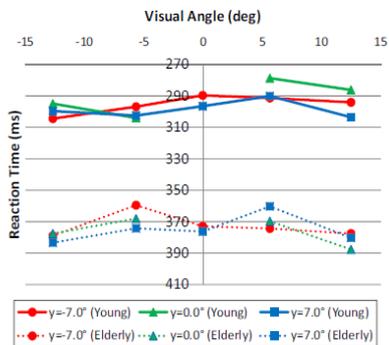


図 6: 右矢印条件の反応時間 (RTs for right arrow cue)

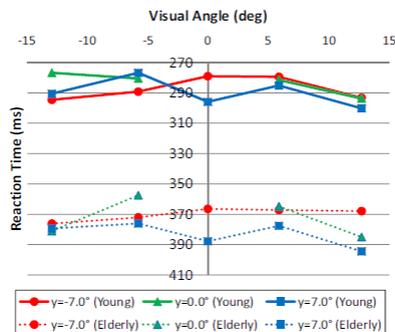


図 7: 左視線条件の反応時間 (RTs for left gaze cue)

文献

- Akiyama, T., Kato, M., Muramatsu, T., Saito, F., Nakachi, R., and Kashima, H.: A deficit indiscriminating gaze direction in a case with right superior temporal gyrus lesion, *Neuropsychologia*, Vol. 44, pp.161-170 (2006a)
- Akiyama, T., Kato, M., Muramatsu, T., Saito, F., Umeda, S., and Kashima, H.: Gaze but not arrows: A dissociative impairment after right superior temporal gyrus damage, *Neuropsychologia*, Vol. 44, pp.1804-1810 (2006b)
- Akiyama, T., Kato, M., Muramatsu, T., Umeda, S., Saito, F., and Kashima, H.: Unilateral Amygdala Lesions Hamper Attentional Orienting Triggered by Gaze Direction, *Cerebral Cortex*, Vol. 17, pp. 2593-2600 (2007)
- Akiyama, T., Kato, M., Muramatsu, T., Maeda, T., Hara, T., and Kashima, H.: Gaze-triggered orienting is reduced in chronic schizophrenia, *Psychiatry Research*, Vol. 158, pp. 287-296 (2008)
- Calder, A. J., Keane, J., Manly, T., Sprengelmeyer, R., Scott, S., Nimmo-Smith, I., and Young, A. W.: Facial expression recognition across the adult life span, *Neuropsychologia*, Vol. 41, pp. 195-202 (2003)
- Driver, J., Davis, G., Ricciardelli, P., Kidd, P., Maxwell, E., and Baron-Cohen, S.: Gaze Perception Triggers Reflexive Visuospatial Orienting, *Visual Cognition*, Vol. 6, pp. 509-540 (1999)
- Friesen, C. K. and Kingstone, A.: The eyes have it! Reflexive orienting is triggered by nonpredictive gaze, *Psychonomic bulletin & review*, Vol. 5, pp. 490-495 (1998)
- McCalley, L. T., Bouwhuis, D. G., and Juola, J. F.: Age changes in the distribution of visual attention, *The Journals of gerontology. Psychological sciences and social sciences*, Vol. 50, pp. 316-331 (1995)

コオロギの攻撃行動を調べるための新しいツールの開発 —オクトパミンが相互作用する細胞を殺すための人工的な標的毒素—

金沢工業大学 人間情報システム研究所

岸上 明生、佐々木 謙、田森 佳秀、長尾 隆司

要旨- コオロギの雄同士が出会うと、触角の触れ合いから始まって激しい攻撃へと至る一連の定型的な闘争行動を示す。この闘争行動は、Gタンパク質共役受容体を介して、神経ホルモン、神経調節物質、神経伝達物質として働いているオクトパミンの下で調節されている。この調節のしくみを明らかにするためには、中枢や末梢におけるオクトパミンの働きを細胞レベルで明らかにする必要がある。そこで我々は、オクトパミンが作用する細胞を特異的に阻害する細胞毒の開発を計画した。

I. 攻撃行動

動物の攻撃行動は、複雑な社会的相互作用の結果であり、多くの内因と外因によって影響される行動である。攻撃的な性質は、動物界において広く存在する。同種の個体間で敵対関係がとられることは、最も下等な原生動物からヒトまで、広く観察され、一般的な現象となっている[1]-[3]。哺乳動物では、内分泌系のノルアドレナリンは、攻撃行動の重要な調節因子である[4]。例えば、ノルアドレナリンの合成に関係する酵素ドーパミンβヒドロキシラーゼの遺伝子を破壊したノックアウトマウスは、攻撃的な性質を見せなくなる[5]。ノルアドレナリンの影響は単純ではない。血液中のアドレナリンの濃度が少し増加するとき、攻撃行動は促進される。一方、大きく増加した場合は、攻撃行動が抑えられる。節足動物において、ノルアドレナリンと化学構造が類似した生体アミンのオクトパミンは、ほ乳類におけるノルアドレナリンと同様の作用を持つ[6]。昆虫においても、オクトパミンによる神経修飾が攻撃

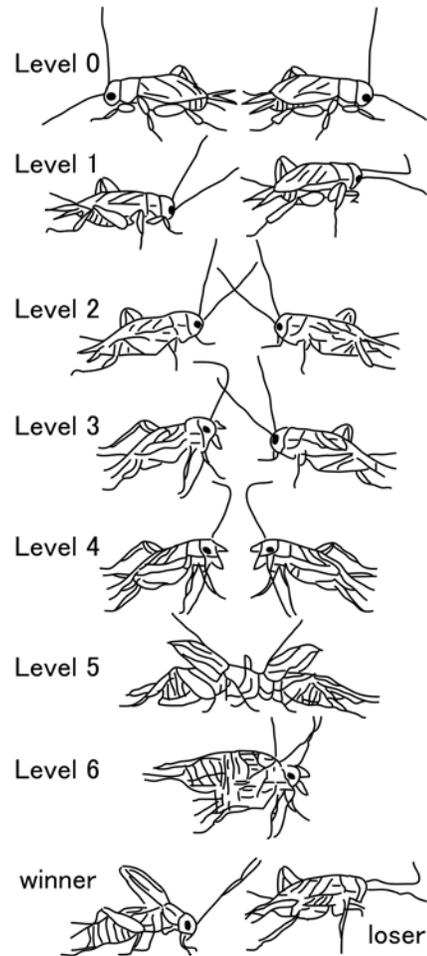


図1 雄コオロギ間の闘争で観察される典型的な攻撃行動 (レベル0-6)
攻撃行動は、レベル0からレベル6へと連続して、激しくなる。

行動に関係するので、昆虫は複雑で可塑的な行動の生理学的な基礎を理解するための実験モデルとなっている[7]、[8]。

II. コオロギの攻撃性

コオロギでは、性行動、闘争行動、逃避行動と生体アミンの関係が調べられている[9]-[11]。隔離した2匹

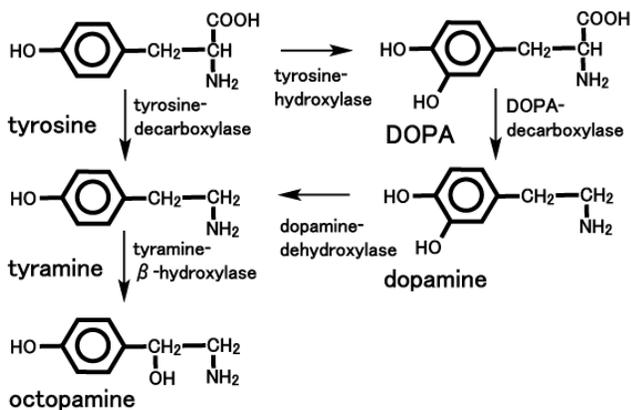


図2 オクトパミンの代謝経路

の雄コオロギを引き合わせると、最後に闘いへと発展するまでに、定型的な一連の行動を示す[12]。攻撃レベルを示す段階は、図1のように区別される[9]、[12]、[13]。レベル0は、どちらのコオロギも闘いをお互いに避ける状態であり、攻撃行動は認められない。レベル1は、一方が闘いになる前の優勢な状態であり、優勢な雄が近づくと、もう1匹は、退却する。レベル2は、対等な立場な状態で、触角を接触させ、お互いをむち打つ。レベル3では、1匹が他方に下顎を大きく広げ顔を向ける。その行為に引き続いて、レベル4では、2匹のコオロギが、お互いに下顎を広げて向き合う。下顎を広げることは、対等な同種間の遭遇において行われる。レベル5では、闘争中の2匹は、互いの広げた下顎を合わせて、それぞれが後ろ足で地面を踏ん張りながら前へ押し合う。レベル6では、2匹は全力を挙げて闘う。お互いに攻撃し、相手を噛もうとして、断続的に突撃し、お互いに合わせた下顎が外れても、また合わせなおし何回も対戦することになる。どの攻撃段階にあっても、1匹が退却することによって闘いは完結し、明らかな勝者と敗者が確定する。勝者は、体を揺する動きと共に闘争歌を発する。

コオロギの中樞神経系からオクトパミンやドーパミン

を激減させると、この攻撃性は減退する。しかし、セロトニンの減少には影響されなかった[10]。脳内のオクトパミン受容体を薬理的な方法で阻害的に操作することによって、コオロギの攻撃性が激しさを増しより長く闘うようになる理由は、オクトパミンが、敵から退却する判断の閾値を上げるためであり、その決定が遅れることになる結果、コオロギの攻撃性を促進させる主要な神経調節因子の役割をもつためであると提案されている[8]、[10]。

III. オクトパミンと昆虫のオクトパミン受容体

オクトパミン(p-hydroxyethanolamine)は、最初、タコ(*Octopus vulgaris*)の唾液腺で見つかった[14]。オクトパミンは、フェノール環の3位の水酸基の欠失によって、ノルアドレナリンと、区別することができる(図2)。どちらのフェノールアミンも、無脊椎動物や脊椎動物の中樞神経系と末梢神経系で、生理的に目立った働きを持っている。両化合物は、似たような効果を示すことから、脊椎動物におけるノルアドレナリンによる調節は、無脊椎動物では、オクトパミンによる調節に置換されていると考えられてきた[7]。末梢神経系、中枢神経系、そして、他の様々な昆虫組織で、オクトパミンは高い濃度で存在する[15]。オクトパミンは、昆虫の末梢神経系と中枢神経系の両方で神経伝達物質と神経調節物質として利用され、体内を循環している神経ホルモンとして機能している。末梢神経系では、オクトパミンは飛翔筋、脂肪体、卵管、血液細胞のような周辺器官、そしてほとんど全ての感覚器官を調節する。中枢神経系では、オクトパミンは欲求、感覚入力の脱感作、様々なリズム行動の開始と維持、学習と記憶に含まれる複雑な行動の調節に重要な役割を担っている。オクトパミンの調節機構は、無脊椎動物にお

いて、主要な機能であると考えられる。なぜなら、オクトパミン受容体は、脊椎動物では見つかっていない。オクトパミンが昆虫の行動を制御している主要な神経調節系であることは、多くの研究結果によって強く提示されている[7]、[8]、[15]。

オクトパミンが効果を発揮するのは、Gタンパク質共役受容体(GPCR)のスーパーファミリーに属し、7本膜貫通構造を持つ特別なタンパク質と結合するときである[8]。それは、オクトパミン受容体である。昆虫のオクトパミン受容体は、ショウジョウバエで単離されたオクトパミン受容体と脊椎動物のアドレナリン受容体との間で構造の特徴や情報伝達系の特徴の相似性に基づいて、3つのクラスに分類されている。オクトパミンと受容体の相互作用は、細胞内の様々なセカンドメッセンジャーの情報伝達系を導く[16]。そのセカンドメッセンジャーとは、Ca²⁺、cAMP、イノシトール 1,4,5 三リン酸、ジアシルグリセロールである。オクトパミンを介して作られたこれらのセカンドメッセンジャーは、細胞内応答の変化に連携し、昆虫の行動に影響する[17]、[18]。一般に、オクトパミン受容体のような GPCR がアゴニストによって活性化されるとき、Gタンパク質を介して効果器の酵素が活性化するだけでなく、GPCR の情報伝達を時間的に、また、空間的に調節するために、エンドサイトシスによる受容体の取り込みと輸送も開始する。エンドサイトシスとは、細胞が膜タンパク質を含む細胞膜の一部を細胞内部に取り込む過程のことである。取り込まれた膜タンパク質は、細胞内小胞から再利用されるために形質膜に戻される場合もあれば、分解経路のリソゾームへと運ばれることもある[19]。

IV. イムノトキシン

リボゾーム不活性化タンパク質(RIP)は、リボゾームに直接結合して不活性化させることによって、あるいは、タンパク質翻訳の段階、たいていは伸長の段階に関係する因子を修飾することによって、タンパク質合成を阻害する毒性タンパク質のファミリーである。これらの毒は、広い種類の植物で作られることが知られている。植物のRIPの例は、アブリン、リシン、ジェロニン、モモルディン、サポリンなどである[20]-[23]。I型のRIPは、毒性のサブユニット(A鎖)だけで構成されているのに対し、II型のRIPは、A鎖とレクチン様のサブユニット(B鎖)がジサルフィド結合でつながって構成されている。A鎖の毒性は、RNA-N-グリコシダーゼの酵素活性によるものである。この酵素活性により、28SリボゾームRNAの4324番目のアデニンを脱プリン化させる。この酵素活性は、翻訳時の移動の間に伸長因子が結合するためのステムループ構造が作られるのを妨げる。この活性が行き着く結果は、細胞内のタンパク質翻訳の完全な阻止である。B鎖の役割は、形質膜の糖タンパク質や糖脂質の糖に特異的に結合し、エンドサイトシスによって細胞内に取り込まれることによって、RIPの細胞内部への輸送を助けることである。細胞表面上にRIPが結合した後、エンドサイトシスの過程は、膜輸送システムのさまざまな輸送経路へと振り分けられて行く初期細胞内小胞へとRIPを運ぶ。輸送されたRIPは、ゴルジ体に運ばれ、そこからさらに小胞体(ER)へ運ばれる。RIP分子、あるいは、少なくとも酵素活性のある部分は、基質となるリボゾームに接するために、細胞質内に入らなければならない。リシンの場合、細胞質への移動は、ERで起こっている。いくつかのRIPが毒として働く過程で異なる役割を持つ2つの部分から構成されることが明らかになると、細胞表面

に結合する部分は、細胞表面の抗原に対する抗体のような他の結合部分に置き換えても毒として働くだろうという考えが現れた。特に、毒を結合させた抗体で構成される融合タンパク質は、イムノキシンと呼ばれ、ガン細胞、自己免疫細胞、ウィルス感染細胞を死滅させることに使われている[23]-[25]。関心のある対象細胞に作用させる毒を作るために、他にホルモンや成長因子のような物質も使われている。

V. 展望

コオロギの闘争行動におけるオクトパミンを介した神経調節の分子機構の理解を進めるために、行動生理学の解析と組み合わせて分子標的法で研究することが隠れた部分により光を当てることになると期待される。コオロギの神経系に特異的なオクトパミン受容体やタンパク質を持つ細胞の破壊による行動への影響を調べるために、我々は、細胞表面にオクトパミン結合タンパク質を含む細胞を標的とする毒の作成を試みている。我々は、ビオチン化したオクトパミンとアビジンを融合させたサポリンを調製した。2つを混ぜ合わせた後、特異性のある毒をカラム精製した。この毒について、コオロギに効果的な濃度や注入する場所などを試す予定である。特別なオクトパミン受容体やトランスポーターは、サポリンに融合させる候補である。それらは、コオロギの攻撃性の増減に関わるオクトパミンの空間的、時間的調節のしくみを説明するための強力なツールとなるだろう。

参考文献

[1] R.C.Brace and J.Purvey, "Size-dependent dominance hierarchy in the anemone *Actinia equina*." *Nature*, 273, pp752-753,1978.
 [2] I.Eibl-Eibesfeld, "Aggression in the Iko-bushmen." *Aggression*, vol.52, pp1-20, 1974.
 [3] D.J.Albert, M.L.Walsh, and R.H.Jonik, "Aggression in humans: what is its biological foundations?" *Neurosci. Behav. Rev.* vol.17, pp405-425, 1993.

[4] J.Haller, G.B.Makara and M.R.Kruk, "Catecholaminergic involvement in the control of aggression: hormones, the peripheral sympathetic and central noradrenergic systems." *Neurosci. Behav. Rev.*, vol.22, pp85-97, 1998.
 [5] M.D.Marino, B.N.Bourdlat-Parks, L.L.Cameron, and D.Weinshenker, "Genetic Reduction of noradrenergic function alters social memory and reduces aggression in mice." *Behav. Brain Res.* vol.161, pp197-203, 2005.
 [6] E.A.Kravitz and R.Hurber, "Aggression in invertebrates." *Cur. Opin. Neurobiol.* vol.13, pp736-743, 2003.
 [7] T.Toeder, "Octopamine in invertebrate." *Prog. Neurobiol.* vol.59, pp533-561, 1999.
 [8] T.Farooqui, "Octopamine-mediated neuromodulation of insect senses." *Neurochem.Res.* vol.32, pp1511-1529, 2007.
 [9] P.S.Stevenson, H.A.Hofmann, K.Schoch, and K.Schildberger, "The fight and flight responses of crickets depleted of biogenic amines." *J.Neurobiol.* vol.43, pp107-120, 2000.
 [10] P.A.Stevenson, V.Dyakonova, J.Rillich, and K.Schildberger, "Octopamine and experience-dependent modulation of aggression in crickets." *J.Neurosci.* vol.25, pp1431-1441, 2005.
 [11] S.A.Adamo, C.E.Linn, and R.R.Hoy, "The role of neurohormonal octopamine during 'fight or flight' behavior in the field cricket *Gryllus bimaculatus*." *J.Exp.Biol.* vol.198, pp1691-1700, 1995.
 [12] R.D.Alexander, "Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets (Orthoptera: Gryllidae)." *Behavior*, vol.17, pp130-223, 1961.
 [13] H.Hofman, P.A.Stevenson, "Flight restores fight in crickets." *Nature*, vol.403, pp613, 2000.
 [14] V.Erspamer, and G.Boretti, "Identification and characterization by paper chromatography of enteramine, octopamine, tyramine, histamine, and allied substances in extracts of posterior salivary glands of octopoda and in other tissue extracts of vertebrates and invertebrates." *Arch. Int. Pharmacodyn. Ther.* vol.88, pp296-332, 1951.
 [15] J.Axelrod, and J.M.Saaverdra, "Octopamine" *Nature*, vol.265, pp501-504, 1977.
 [16] P.D.Evans, and B.Maqueria, "Insect octopamine receptors: a new classification scheme based on studies of cloned *Drosophila* G-protein coupled receptors." *Invert. Neurosci.* vol.5 pp111-118, 2005.
 [17] W.Blenau, and A.Baoumann, "Molecular and pharmacological properties of insect biogenic amine receptors: lessons from *Drosophila melanogaster* and *Apis mellifera*." *Arch. Insect Biochem. Physiol.* vol.48, pp13-38, 2001.
 [18] W.Blenau, and A.Baoumann, "Aminergic signal transduction in invertebrates: focus on tyramine and octopamine receptors." *Recent Res. Dev. Neurochem.* vol.6, pp225-240, 2003.
 [19] A.C.Hanyalogu, and M.von Zastrow, "Regulation of GPCRs by endocytotic membrane trafficking and its potential implications." *Annu. Rev. Pharmacol. Toxicol.* vol.48, pp537-568, 2008.
 [20] F.Stripe, "Ribosome-inactivating proteins." *Toxicon* vol.44, pp371-383, 2004.
 [21] M.R.Hartley, and J.M.Lord, "Cytotoxic ribosome inactivating lectins from plants." *Biochim. Biophys. Acta.*, 1701, pp1-14. 2004.
 [22] S.Narayanan, K.Surendranath, N.Bora, A.Suroolia, A.A.Karande, "Ribosome inactivating proteins and apoptosis." *FEBS Let.* vol.579 pp1324-1331, 2005.
 [23] F.Stripe and M.G.Battelli, "Ribosome-inactivating proteins: progress and problem." *Cell.Mol.Life Sci.* vol.63, pp1850-1866, 2006.
 [24] O.W.Press, "Immunotoxins." *Biotherapy*, vol.3, pp65-76, 1991.
 [25] V.Ghetie, and E.S.Vitetta, "Chemical construction of immunotoxins." *Mol.Biotech.* vol.18. pp251-268, 2001.

社会性適応のための行動変容機構の研究

伊藤悦朗(徳島文理大学香川薬学部)・池野英利(兵庫県立大学環境人間学部)・
大橋瑞江(兵庫県立大学環境人間学部)・木村敏文(兵庫県立大学環境人間学部)・
岡田龍一(徳島文理大学香川薬学部)

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。

今年度は、昨年度構築した採餌行動の数理モデルの改良を行った。同時に、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。その結果、ダンスを聴いている追従バチのほとんどは高々2回しかダンスを聴いていなかった。また、追従バチは採餌飛行前に、複数のダンスバチのダンスに追従する可能性があることがわかった。さらに、巣内での歩行軌跡を解析したところ、巣内のほとんどのミツバチは歩行していないことがわかった。これらと平行して、効率よく行動パラメータを取得するために、ベクトル量子化法を用いた、ミツバチの自動追跡システムを開発した。また、ミツバチの行動は巣内外の環境に柔軟に適応して調節されるので巣内外の環境を自動で経時的に計測するためのシステムも同時に構築した。これらのことから得られる結果を組み合わせることで、ダンス行動によるコロニー維持の効果や情報の伝搬様式のさらに深い理解につながると期待される。

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)

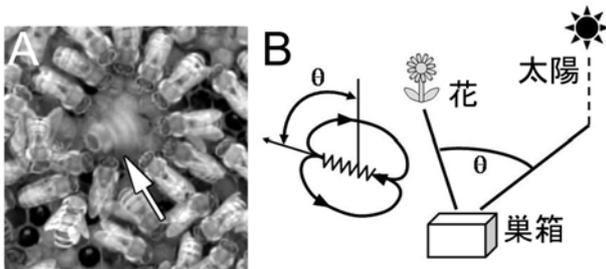


図1 8の字ダンスをするミツバチ(A)と、ダンスと餌場の関係(B)。

とぐ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)。

われわれは、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 [5, 6, 7]。

われわれはこれまで、(1)採餌行動のモデルを組み込んだシミュレーション実験で、ダンスによって花を訪れるミツバチの数が增加すること、(2)ミツバチの行動観察を行い、ダンスの位置がクラスター状に分布すること、(3)ダンスの情報に大きな誤差が含まれていることを見つけてきた [5, 6, 7]。

今年度は、これまでにわれわれが蓄積してきた生物データをもとにモデルを改良した。また、生物実験を継続させ、巣内のミツバチの歩行パターンおよびダンス情報を受け取る追従バチの行動パターンを解析した。さらに、生物データの迅速な取得のために、巣内ミツバチの自動追跡システム [8] と、巣内外の温度、湿度、CO₂濃度などの環境データの自動計測システム [9] を構築した。

2 結果

2-1 行動観察の結果

2006-2007年の8-10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)で每秒30フレームで撮影したあと、ダンス位置、追従バチの数などをひとこまずつ記録、解析した。

2-1-1 追従バチの行動パターンの解析

追従バチのダンスに関する行動パターンを知るために、4匹のダンサーを囲んでいたのべ355匹の追従バチが続いて追従した尻振り走行の数を数えたところ、80%の追従バチは高々2回しか続けて尻振り走行を追従せず、5回以上連続して追従したのは4%以下だった。さらに、1匹の追従

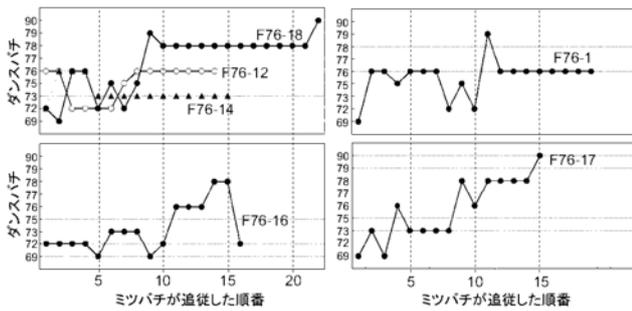


図2 追従バチ1匹が追従したダンサー。縦軸はダンサーの個体番号、横軸は追従バチが追従したダンスの順番。1匹の追従バチはある特定のダンサーを追従するのではなく複数のダンスバチを追従した。

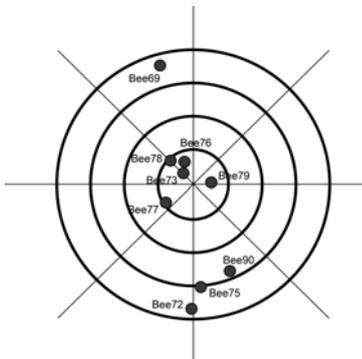


図3 それぞれのダンスバチが指し示していた餌場の相対的な位置。巣箱は中心にある。

バチに着目し、5分間に追従するダンサーを観察したところ、追従バチはある特定のダンサーだけを追従するのではなく、複数のダンサーに追従した(図2)。さらに、ダンサーの指し示す餌場の位置には無関係であった(図3)。追従バチがどのダンサーのダンス情報を利用するのか、またどのようにして利用するダンスを決定するのかは非常に興味深く、さらに実験が必要である。追従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っている。

2-1-2 巣内でのミツバチの歩行パターン

モデルやシミュレーションに不可欠な、巣内でのミツバチの歩行パターンをビデオから解析した。巣板の片面上にいる全753匹のミツバチの位置を1秒毎に10秒間追跡したところ、7530の歩行機会のうち約80%は0.4 cm以下の移動しかなかった。ダンスをしていないミツバチの1秒間の最大歩行距離は約2 cmであった。ここで、計測誤差を考慮に入れて2.5 mm以上の移動だけを「移動」と定義し、10秒間で2.5 mm以上移動したものをmover(492匹)、それ以下のものをstayer(232匹)と分類して、さらに詳細に解析した。10秒間の計測を1秒毎に10個の機会として、それぞれのミツバチが何回移動したかを数えたものが図4である。その結果、たとえmoverであっても10秒間ずっと歩行し続けることは非常にまれであることがわかった。また、ミツバチは短時間(1秒)では体軸の前方に移動する傾向があるものの、長時間(10秒)では360度にほぼランダムに移動していた。今後も解析を引き続き行い、数理モデルに反映させていく予定である。

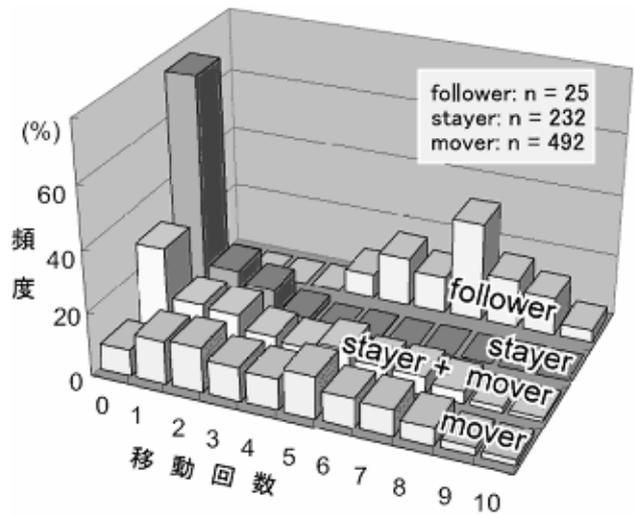


図4 巣内のミツバチをmover, stayer, followerに分類し、それぞれが10秒間に何回移動行動を示したかを示した。moverであっても10秒間ずっと移動行動し続けることはまれで、むしろ移動行動を起こさないことが多い。

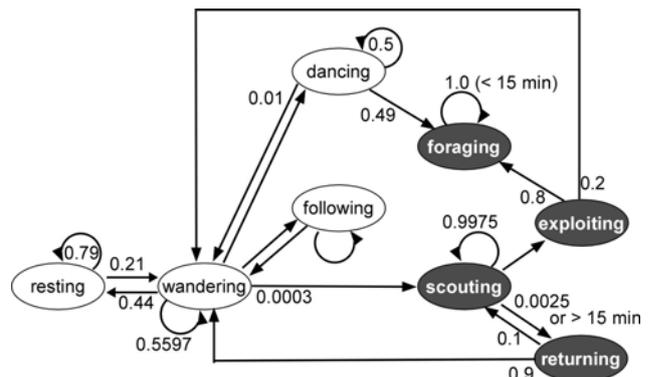


図5 シミュレーションに用いている行動遷移確率モデル。各個体の行動をダンスコミュニケーションと採餌行動に関わると考えられる8つの行動に分けている。それぞれの行動の遷移確率は行動実験的に取得している。

2-2 採餌行動のモデル化とシミュレーション

昨年度、われわれは8の字ダンスの効果を検証するために、ミツバチは休止、巣内歩行、採餌の3つの状態を確率的に遷移すると考え、個体ベースのシミュレーションプラットフォームを構築し、ダンスの重要性を示した[6, 7]。今年度、ミツバチの行動を細分化し、新モデルを構築した(図5)。新モデルでは、ミツバチは、巣内で休止(resting)、巣内を歩行(wandering)、餌場の探索飛行(scouting)、餌場発見の成功(exploiting)、餌場発見の失敗(returning)、成功後の採餌飛行(foraging)、ダンス(dancing)、ダンスの追従(following)の8つの状態を確率的に遷移し、巣内での歩行を経て、巣の中から外に出て採餌飛行の後、帰巢する。巣内のミツバチは、われわれが行動解析から取得した歩行に関するパラメータをもとに巣内を移動する。飛行中のミツバチの移動パターンは文献から引用した[10]。このモデル

をもとに実時間12時間相当の採餌行動のシミュレーションを行った。餌場を記憶することが出来るコロニーと記憶出来ないコロニーを比較した場合、餌場を記憶できるコロニーは約1.8倍の餌場訪問が観察された。これまでの研究で得られた状態遷移確率や行動に関するパラメータだけではまだ不十分なので、引き続き、行動実験とビデオ解析を行うと同時に、開発中の自動計測システムでのパラメータ取得を進め、モデルをさらに改良していく予定である。

2-3 巣内の複数のミツバチの自動追跡システムの構築

巣のミツバチの詳細な動きを知ることはモデル化やシミュレーションにとって不可欠な作業である。一般的にこの作業は、ビデオカメラで観察巣板上のミツバチの行動を記録し、手作業で解析しているため、多くの時間と労力を費やしている。そこで、われわれはこの作業の効率化を目的として、複数のミツバチを同時に自動追跡するシステムを開発した[8]。

われわれが開発したシステムは、次の3つの作業を自動で行う。1)画像上でミツバチと思われる領域とそれ以外を分離する、2)ミツバチの体の形と大きさを用いてミツバチの個体領域を抽出する、3)ミツバチ個体領域の時間的、空間的關係から個体の識別および追跡を行う。

10秒間(30fps)の映像を間引きせず解析したところ、全300フレームから無作為に選んだ3フレーム全てで、72%以上の個体(500個体以上)を自動で識別できた(図6)。さらに、各個体を300フレーム(10秒間)で自動追跡し、各個体の行動軌跡を抽出した。その結果、50%以上の個体の行動を追跡できた(図7)。次年度では、モデルやシミュレーションに必要なパラメータを自動で抽出できるように、このシステムをさらに発展させる予定である。

2-4 ミツバチ巣内外の環境自動観測システムの構築

ミツバチのダンスによる採餌行動は、巣内外の環境に対して適応的に変化する。そこで、環境に対する適応性を数理モデルに組み込むことを最終目標に、環境因子とミツバチの行動の同時観測システムを開発した(図8)。

観察巣箱の内部を、多孔性の薄型のアルミ板で2つに仕切り、ミツバチを片側に、もう片側に温度、湿度、CO₂センサーを置いた。同時に巣箱から約1m離れた場所の気温と湿度も測定した。ミツバチの行動をCCDカメラで、巣の出入りをフォトインタラプターで計測・記録した。全てのデータは巣の総重量とともに継続的に測定し、コンピュータに記録した。

図9と図10は2008年8月における巣内外の環境因子の典型的な変化を示している。重量は午前中に減少し、午後増加した。これはミツバチの採餌行動の活発化と蜜の消費に起因すると考えられた。巣内の温度は日中に増加し、夜間に減少した。夜間の巣内温度は巣外よりも約3℃高かった。外部の湿度が夜間に増加、日中に低下したのに対し、巣内の湿度の変化は極めて小さ

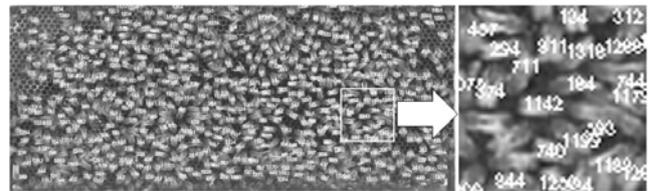


図6 事前にマークをしなかったミツバチの自動識別結果。右図は左図の四角で囲んだ領域の拡大図である。

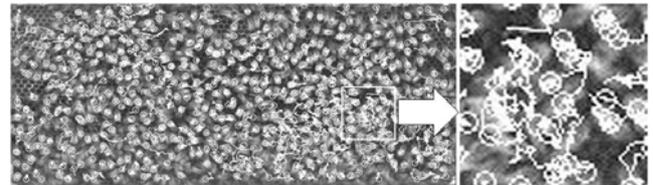


図7 ミツバチの行動を同時に自動追跡した結果。右図は左図の四角で囲んだ領域の拡大図である。

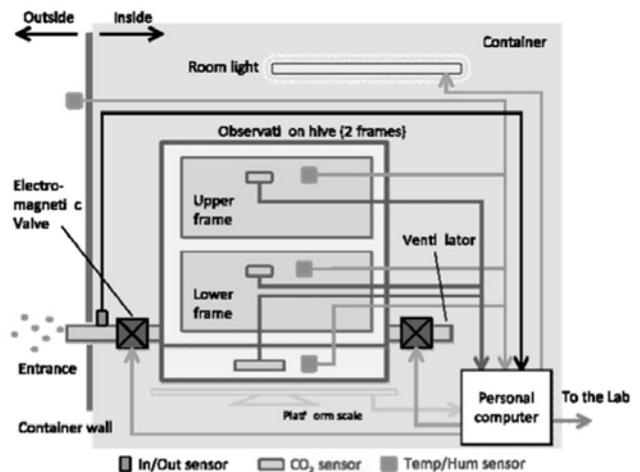


図8 ミツバチコロニー自動観測システム。巣箱の内部は薄いアルミ板で二つに仕切られており、片方には巣板が、もう片方には温度、湿度、CO₂濃度のセンサーが巣箱の3か所に取り付けられている。電磁弁は自動開閉し、巣箱内部のCO₂濃度の上昇率を測定する。また重量計で巣の重量を測定する。全てのデータは連続的に取得され、コンピュータに送られて自動的に記録される。

く、巣箱の湿度は常に外部より高かった。このように巣の内外での変動パターンが温度と湿度とで異なるのは、ミツバチがこれら2つの環境因子を別々のメカニズムで制御していることを示唆している。

巣内CO₂濃度は測定期間中、1日に2つのピークがあった。1つ目は明け方の大きなピーク、2つ目は夕方

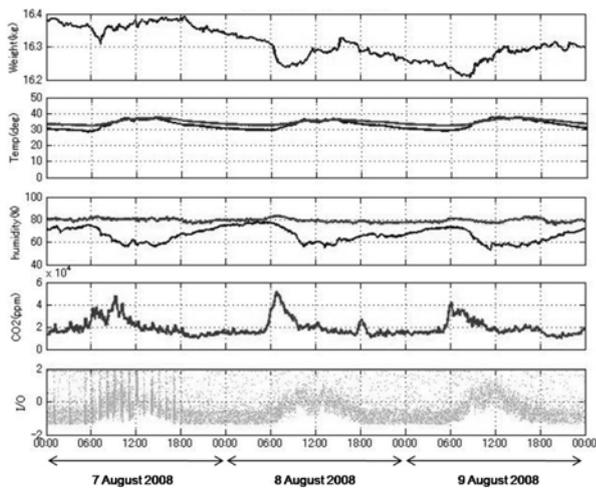


図9 コロニー環境観測結果。2008年8月7-9日のコロニー重量、巣内・巣外の温湿度とCO₂濃度。重量は夜間減少し、日中には回復した。温湿度は、巣内と巣外で差が認められた。巣内のCO₂濃度は明瞭な日変動が認められた。

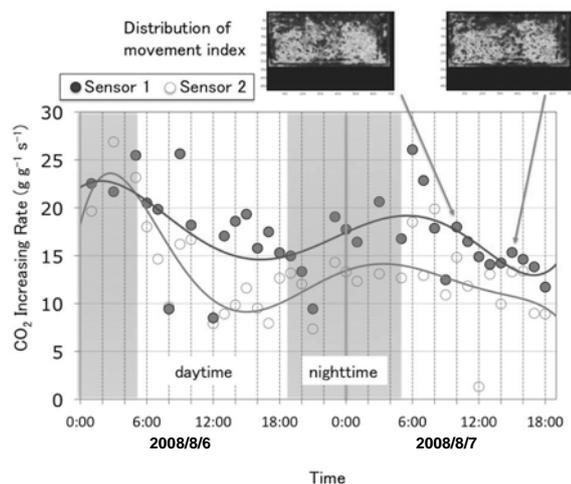


図10 CO₂生産量とコロニーの活動。2008年8月6-7日にかけて巣箱の上部と中部で測定されたミツバチコロニーのCO₂生産量は、明け方に増加する傾向が認められた。また、これらはミツバチの活動状態と関連をもつことが示唆された。

クであった(図9)。これらの急激な増加は、ミツバチの概日リズムに起因している可能性があると考えられた。巣箱のCO₂生産量は明け方に高く、午後に低下し、コロニーのミツバチ活動度の変化と一致した(図10)。早朝にCO₂生産量が増加したのはミツバチの活動量が高まったためと考えられる。さらにCO₂生産量とCO₂濃度の増加に続く巣箱重量の減少は、採餌バチが採餌のために巣を離れたことを示していると考えられる。

このシステムを用いて長期間の観測を行うことで、ダンス行動だけでなく、ミツバチの他の社会性行動のメカニズムについてもより深い理解が得られると期待される。

3 今後の計画と本研究の工学的貢献

ミツバチのダンスにかかわる行動は、1) 多くの追従バチは高々2回尻振りに追従してダンサーから離れる、2) 追従バチは複数のダンスバチのダンスを聴く、3) 巣内を歩行するミツバチは少なく、歩行も長時間継続することはまれである、という性質があるのがわかってきた。ミツバチのダンス情報には大きな誤差が含まれている[5, 6, 7]ので、採餌の失敗の確率が高いと予想されるが、採餌に向かうハチの数が多ければ、コロニーレベルでは結果として情報を平均化したのと同じことになる。ミツバチの場合、多くの仲間を採餌に動員することによって、情報の曖昧さを補っているのかもしれない。この点は、失敗が許されない工業製品の設計原理とは大きく異なる点である。

次年度は、行動実験を継続しながら、開発した2つの自動計測システムから得られる、多くのパラメータをモデルに組み込む。さらに、シミュレーション実験を完了させ、採餌行動におけるミツバチの適応的な行動メカニズムを提出することを目指す。

最後に、ミツバチの8の字ダンス行動は情報伝達だけでなく、コロニーの維持機構という点にも着目すると、例えば、多エージェントによって散在する鉱物資源の採取や災害時の瓦礫の撤去などに適用可能なアルゴリズムを創出するなど、システム工学に応用可能な要素を含んでいる。今後の研究で領域を超えるような発見や設計原理の提案に結び付けていきたい。

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] R. Okada, H. Ikeno, N. Sasayama, H. Aonuma, D. Kurabayashi, and E. Ito "The dance of the honeybee: how do honeybees dance to transfer food information effectively?", *Acta Biol Hung*, vol. 59 (suppl), pp. 157-162, 2008
- [6] H. Ikeno, N. Sasayama, R. Okada, E. Ito "Behavioral analysis of honeybee waggle dance and its effect on foraging", 2nd International Symposium on Mobiligence in Awaji, 223-226, 2007
- [7] R. Okada, H. Ikeno, H. Aonuma, and E. Ito "Biological insights into robotics: honeybee foraging behavior by waggle dance", *Adv Robotics* vol. 22, pp. 1665-1681, 2008.
- [8] T. Kimura, H. Ikeno, R. Okada, E. Ito. "A Study for identification and behavioral tracking of honeybees in the observation hive using vector quantization method", *Proc Measuring Behavior* 2008, pp. 165-166, 2008.
- [9] M. Ohashi, R. Okada, T. Kimura, H. Ikeno "Observation system for the control of the hive environment by the honeybee (*Apis mellifera*)", *Behav Res Methods*, in press, 2009.
- [10] M. Beekman, RL Fathke, and TD Seeley. "How does an informed minority of scouts guide a honeybee swarm as it flies to its new home?", *Anim Behav* vol. 71, pp. 161-171, 2006.

Social risk representation in primate caudate nucleus

Gustavo S Santos¹, Yasuo Nagasaka⁴, Kazuhito Takenaka³, Atsushi Iriki², Hiroyuki Nakahara^{1,5} and Naotaka Fujii⁴

Abstract—従来の報酬獲得行動に関する研究は、社会的文脈を伴わなかった。しかしながら、社会的行動中には、自分より上位の他者の影響により報酬獲得行動を抑制しなければならない事がある。我々は、その抑制の仕組みを理解するため、日本ザルに二つの行動課題を課し、神経細胞活動を記録した。課題1では、ヒトがサルの隣に座り、エサを巡って争う、課題2では、サルにエサを手渡すが、エサをとる瞬間に手を広げて手渡す、手を開かずエサを渡さない、エサを落とすの3種類の行動を行う。我々は、前頭前野、頭頂葉と尾状核から神経細胞活動を記録した。これらの領域の全てが報酬獲得行動に従って反応を見せたが、その他の領域と比べて尾状核の神経細胞活動は、社会的リスクの高さに応じて、高い活動を見せた。この活動様式は、尾状核が社会的認知機能における、社会的圧力情報表現に関与している事を示唆した。

I. INTRODUCTION

他動物種と比べて突出している我々ヒトの知性は、社会環境の中での戦略的行動選択の必要によって進化的に獲得したものであると考えられる。そのような知性は、社会的知性と呼ばれ、私たちは複雑な社会的行動（同盟やルールを作ったり壊したり、嘘をついたり、わざと惑わせたり）を戦略的に行う事が出来る。それらの社会行動は状況に応じて意図的に選択され、最大の効果が得られる瞬間に実行される。

しかしながら、我々の日常では通常戦略的行動を必要とされず、むしろ戦術的行動の方が重要である。社会的脳機能で最も重要な要素は、社会的意思決定である。社会的脳機能は、最小の社会的リスクで最大の利益を得ることを目指す、そのためある行動を起こすか起こさないかを決定する事が最も重要である。しかし、それを実現する神経機構はまだ明らかではない。

過去数年の間、我々は社会的脳機能を明らかにするための技術開発を行ってきた。その技術は、多次元生体情報記録手法 (MDR) と呼ばれ、慢性多電極神経活動記録とモーションキャプチャ技術を組み合わせたものである。それによって、自由行動中のサルの行動と、脳内多点からの神経細胞活動を同時に行う事ができるようになった。我々は、多次元生体情報記録手法を用いて、頭頂葉と前頭前野の神経細胞が、その瞬間の社会文脈に応じて反応特定を変化させる事を明らかにし

Food Grab task

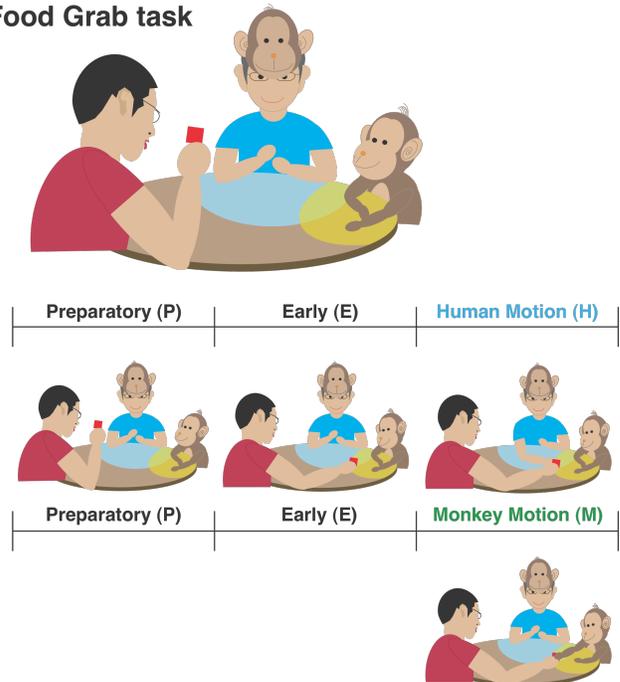


Fig 1. Monkey and human competitors sit side-by-side and get baits placed by experimenter. The human competes for the baits between himself and the monkey. Trials are segmented into 3 Periods according to the motion of experimenter, human and monkey.

た。[1-3] 頭頂葉細胞は、自己及び他者の運動への反応性を変化させ、一方前頭前野は上位のサルとして振る舞うか、下位のサルとして振る舞うかという行動タイプに応じてベースライン活動レベルを上下した。これらの結果を元に、従来殆ど手つかずであった社会的意思決定についての神経機構を理解する道筋を作ることが出来た。

一方、報酬獲得行動に関する従来の研究では、社会的要素が全く考慮に入れられていなかった。しかしながら、上下関係をもつサルは、上位のサルに対すると、報酬獲得行動を抑制することが知られおり、その神経機構は明らかではない。そこで、我々は、その点について、他者と競合中の日本ザルの神経活動を記録し、明らかにする事とした。

II. METHOD

今回の実験では、2頭の日本ザルを用いた。実験の前に、微小タングステン電極を、前頭前野、尾状核、頭頂葉に留置した。神経細胞活動はこれらの3カ所か

¹Integrated Theoretical Neuroscience Lab, RIKEN BSI, Japan, ² Symbolic Cognitive Development Lab, RIKEN BSI, Japan ³ ISI, School of Info. Science and Tech., U. of Tokyo, Japan, ⁴ Adaptive Intelligence Lab, RIKEN BSI, Japan, ⁵ Comp Intelli and Syst Sci., Tokyo Inst. of Tech., Japan

ら記録し、サルは記録中に餌取り課題と、GO/No-GO 課題を行った。(Figure 1 and 2)

本課題で用いられた餌取り課題 (Figure 1) は、以前の課題で用いられたものとはほぼ同じである。一点異なる

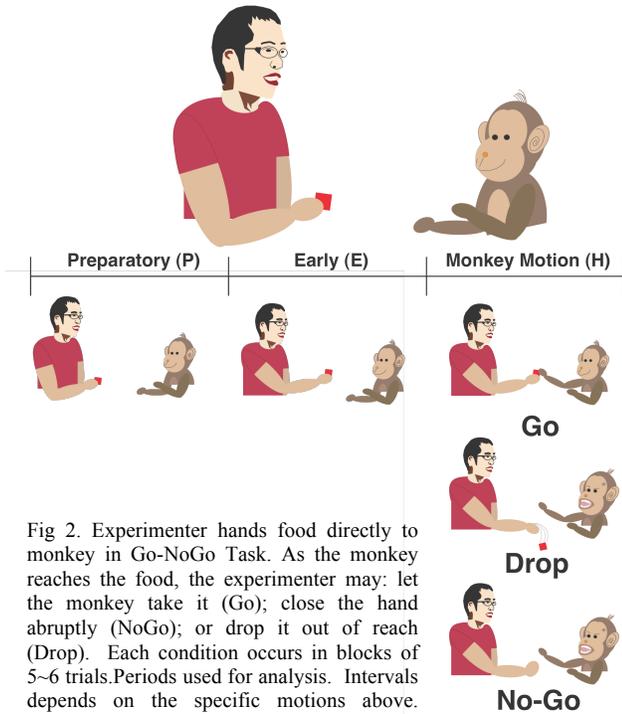


Fig 2. Experimenter hands food directly to monkey in Go-NoGo Task. As the monkey reaches the food, the experimenter may: let the monkey take it (Go); close the hand abruptly (NoGo); or drop it out of reach (Drop). Each condition occurs in blocks of 5~6 trials. Periods used for analysis. Intervals depends on the specific motions above. Monkey motion (M) period is defined in trials when the monkey makes a reward-reaching motion, independent of trial condition.

事は、以前の課題では、2頭のサルが競合していたのに対し、今回の課題では、サルとヒトが空間に関して競合関係を持つ。通常、2個体の身体空間が重なると、その場所に置かれるエサを巡って競合関係が生ずる。そのような環境では下位のサルに社会的抑制がかかるため、上位のサルがエサの殆どを獲得することになる。今回の実験では、餌取り課題のライバルとして、ヒトが参加する事になった。ヒトは状況に応じて上位のサルになったり、下位のサルになったりして、行動パターンを切り替えるようにした。もし、ヒトが上位モードの場合、ヒトは、常にエサ獲得に対して非常に積極的な態度を取る。一方、ヒトが下位モードだとすると、競合空間に置かれたエサに対する興味を見せず、エサをとろうとしない。サルは、このヒトの態度に応じて行動を切り替え、上位サルと下位サルの間を行ったり来たりする。この課題は、ヒトが自由に社会的地位を操作出来るので、以前の課題と比較して非常に簡便に社会的文脈を操作可能である。

GO/No-GO 課題 (Figure 2) は、餌取り課題のような社会的空間競合は発生しない。各試行では、実験者は片手にエサを握り、その手をサルに向かって差し出す。

GO 課題では、実験者はサルにエサを手渡す、しかし No-GO 課題では、実験者は差し出した手を決して開かず、閉じたままにする。そして、Drop 課題では、サルがエサに手を伸ばそうとした瞬間に実験者は意図的に指の間からエサを落とした。これらの3つの課題条件はブロックによって切り替えられた。

Recorded Area	Monkey A	Monkey B
PFC (Area 46)	75 (51)	53 (46)
Parietal (Area 5)	72 (59)	38 (34)
CN	118 (73)	59 (35)

TABLE 1

III. RESULTS

本実験で我々は、2頭のサルの前頭前野 (n=128)、頭頂葉 (n=110) and 尾状核 (n=177) の合計3カ所から神経細胞活動を記録し (Table 1)、ヒトとサルの行動の

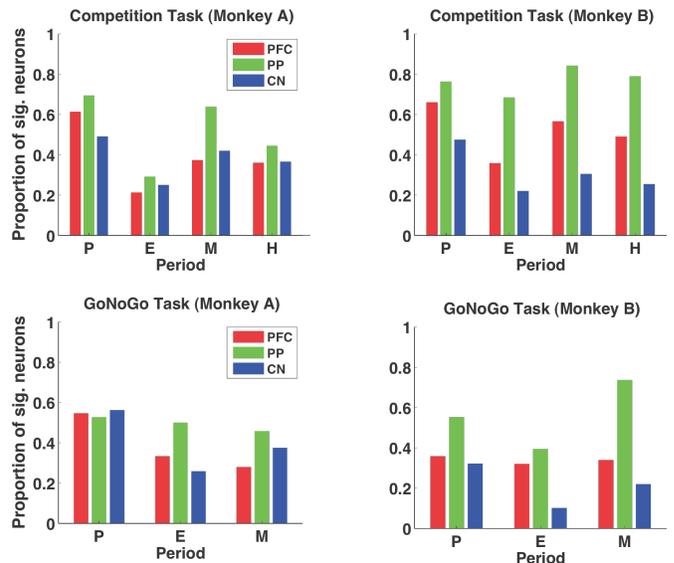


Fig 3. A sizeable ratio from all areas had significant activity relative to Inter-Trial Intervals (ITI) over all periods and tasks. Frames of significant motion were excluded from ITI.

うち、運動準備期間 ('pre-motion intervals') と運動期間 ('motion intervals') の二つの期間の神経細胞活動を解析の対象とした。

多くの尾状核神経細胞と、頭頂葉の神経細胞の両方で、ヒトが上位サルモードから下位のサルモードに行動を切り替えて、サルが競合空間でのエサをとるようになった時に、神経細胞活動が上昇する現象が運動期間において見られた。その反応には、ヒトがサルの左右どちらに座っているかは関係なかった。競合空間以外の場所に置かれたエサに向かう到達運動についても、

それらの神経細胞は反応を見せたが、個別のニューロンレベルでも、集団レベルでもそれほど強い反応性を見せなかった。競合空間への到達運動関連の反応と、非競合空間への到達運動への反応の差が一番大きかったのは、尾状核の神経細胞であった。

一方、前頭前野の神経細胞は、運動期間の反応性が異なっていた。前頭前野の神経細胞は、ヒトが記録領域から見て反対側に座っている時のヒトの競合空間での動きに強く反応を示し、一方で、同側へのサルの到達運動へは神経細胞活動を抑制していた。

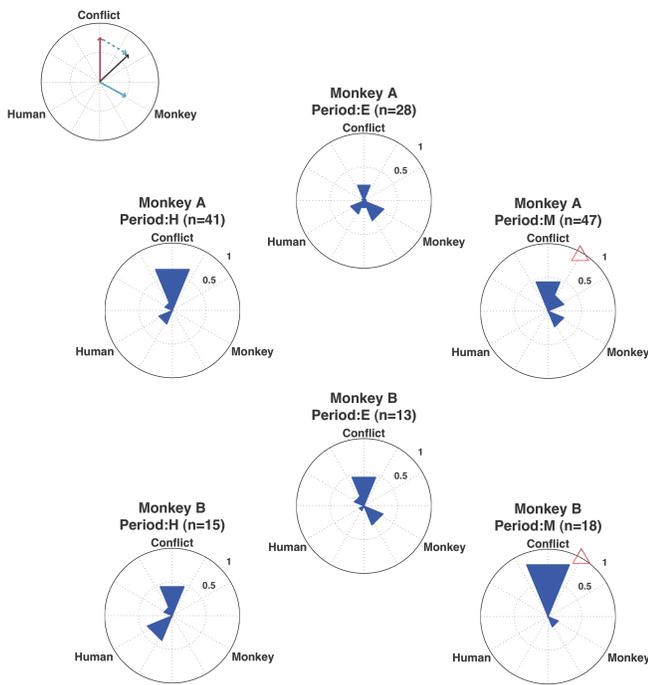


Fig 4. Histogram of net preference vectors for Food Location in Competition task. Note strong preference for Conflict location during Period M (indicated by \triangle).

運動準備期間の頭頂葉と尾状核の神経細胞は、エサの置かれる場所が、記録半球から見て反対側であった場合に強い反応を見せた。また、尾状核の神経細胞は、ヒトの位置に関しても、同じように反対側への選択性を見せた。これらの反応選択性は、競合ブロック、つまりヒトが上位の状態である間、保たれていた。このことより、尾状核の準備期間の活動は、報酬獲得に関連する社会的制限を反映し、サルの運動そのものには関係ないのではないかと考えた。

そこで我々は、社会的文脈によって神経細胞活動の課題選択性がどのようになっているかを調べてみる事にした。すると、競合空間への到達運動において、運動期間の神経細胞活動を観察すると、競合空間への反応性が、有意に非競合空間のそれと比較して高い事が明らかになった。この性質は、前頭前野と頭頂葉では見る事が出来なかった。

図の4は、尾状核の神経細胞が、競合空間への到達運動に対して、強い選択性を示していることを表している。この性質は、現在の状況が、ヒトとの間に社会的な競合が起きているかどうかというよりも、むしろ、到達しようとしている空間が、潜在的に社会的な競合を生み出す可能性があるか無いかという点が影響を与

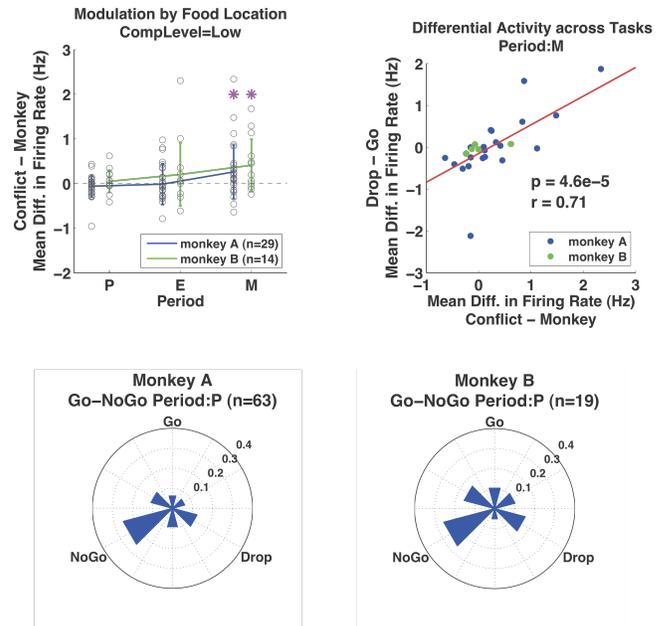


Fig 5. A) Differential activity of the neurons from Fig. 4 over different periods. Population preference for Conflict location becomes significant only in Period M. B) Relation between modulation in Period M of Fig. 4 and modulation between Drop and Go trials in Period M of Go-NoGo task. The strong correlation suggests a common function for the CN neurons across tasks. C) Strong CN neuron preference for NoGo condition during period P.

えているように見受けられた。そのことは、到達運動への反応性が、ヒト優位でヒトが競合空間でエサ取る時と、さらには、サル自身が優位で、競合空間へ到達運動を行っている時のどちらでも同じように活動を見せ、その他の課題条件では反応を殆どみせていないことから示唆される。この結果は、尾状核の神経細胞は、サルの社会的地位によらず、競合空間で発生している運動と、競合が起きていない場所での運動の弁別役に立つと考えられる。この場合の反応で強調すべきことは、尾状核の神経細胞が、競合空間での自分の運動だけではなく、他者の運動にも反応を示している点である。

さらにわれわれは、Go/No-Go 課題を用いて、尾状核神経細胞の反応性を調べた。すると、尾状核の神経細胞は、No-Go 課題において、より強い反応を示し、Go 課題、Drop 課題では殆ど反応を見せなかった。図5は尾状核の神経細胞が No-Go 課題に選択性を持っている様子を示している。この性質は2頭のサルで同じように示されている。

この結果と、図4に示す選択性を合わせると、尾状核の神経細胞は、社会的圧力が高い条件に対して強い選択性を持つと言える。しかし、尾状核は Drop と Go 課題では反応しなかった。

そこで、果たしてこの異なる種類の課題で生じた社会的競合が、神経細胞活動にどのように反映されるのかを調べるために、二つの課題間での神経細胞活動の相関をプロットしてみた。すると図5Bに見られるように、両者の間には、高い相関が見られた。(r=0.71)

IV. DISCUSSION

我々は、2頭のサルを用いて、二つの課題中の社会的行動と報酬獲得行動の関係性を探った。記録を行った脳領域は、前頭前野、頭頂葉、尾状核の3領域である。

解析の結果、3つの領域で多くの神経細胞が、様々な課題期間で様々な課題関連活動を見せた。特に尾状核の神経細胞は、競合空間における、ヒトの到達運動、サルの到達運動の両方で、強い反応を見せ、その他の非競合空間での運動には反応を見せなかった。

これらの結果は、尾状核が予測困難な社会環境において、社会的に正しい行動を行うために必要な、社会文脈の認知メカニズムに関与していることを示していると考えられた。

REFERENCE

- [1] [Fuji N](#), Hihara S and Iriki A. Social cognition in premotor and parietal cortex, *Social Neurosci.* 3(3-4):250-60, 2008
- [2] [Fuji N](#), Hihara S and Iriki A. Dynamic Social Adaptation of Motion Related Neurons in Primate Parietal Cortex, *PLoS ONE* Apr 25;2:e397, 2007
- [3] [Fuji N](#), Hihara S, [Nagasaka Y](#) and Iriki A. Social state representation in prefrontal cortex, *Social Neurosci.* May 23;1-12. 2009

D 班：移動知の共通原理

神戸大学 大須賀公一

1. はじめに

D 班では様々な生き物に見られる移動知の共通原理について考察する。そのためには、できるだけ客観的な表現で語らねばならない。すなわち、生物の内部で発生している様々な現象をできるだけ力学系（数学）の表現で記述することである。これまでにD班では、「階層構造」、「多重フィードバック構造」、「多重最適化」、「予測構造」などの作業仮説を示してきた。これらを力学系の言葉で統一的に表現できれば移動知の共通原理の一つがみえてくると考えられる。本稿では、それらについてD班内での役割について報告する。

2. D 班の構造

Fig.1 に現在のところD班で生まれてきている仮説とD班内の研究グループの関係を示す。以下、班毎にその研究概要を紹介する。

D 班の構造

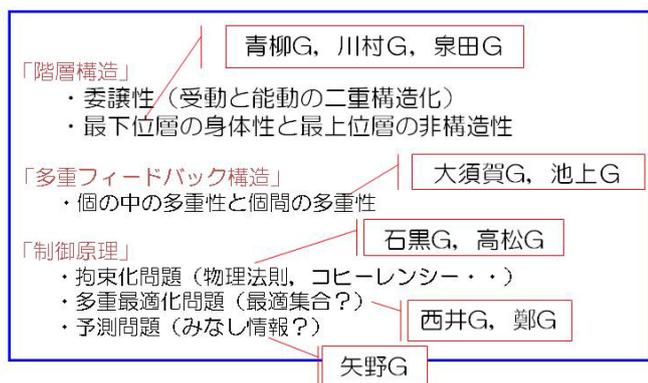


Fig.1 移動知構造と研究分担

D01-01 大脳皮質運動関連領域が創る「見なし情報」による随意運動制御 (研究代表者：矢野雅文・東北大学)

「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、腕到達運動制御に関し以下の研究を行った。

(1) 動き易さ優先化に基づく腕到達運動の自律分散的制御モデルの数理的解析を行った。制御モデルには相反する2つの制御モードが含まれていること、これらのモードが各関節の動き易さの評価に応じてリアルタイムに切り替わることを明らかにした。

(2) 腕到達運動解析装置であるマニピュラムの設計・開発を行った (Fig. 2)。本年度は、目標到達運動において、

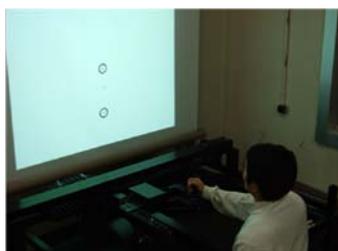


Fig.2 Manipulandum system

試行ごとに異なる回転座標変換を視覚的手先位置に加えることで、予測不可能に変化する環境に対する運動の適応過程を検討した。

D01-02 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— (研究代表者：大須賀公一・神戸大学)

移動知を考えるためには運動制御機能が不可欠になるという考えからスタートすることで、制御対象と制御則の「不可分問題」を考察した。その結果、制御則が制御対象（+環境）に埋め込まれているという図式を明示し、その具体例がこれまで当グループで研究していた受動的歩行にあることを示した。

D01-03 単純な運動機能を有する結合振動子系から探る移動知発現の力学的共通原理 (研究代表者：石黒章夫・東北大学)

平成20年度は効果的な実験を可能とするアメーバ様モジュラーロボット Slimebot の実機開発を目的とした。Slimebot 実機による予備的な実機実験の結果、モジュール間の結合の着脱が繰り返される状況下で頑健かつ安定なモジュール間通信、ならびに、モジュール間の結合トポロジーの改変に対して適応的な制御系と機構系の連関を伴うロコモーションの発現といった興味深い結果が確認された (Fig. 3)。

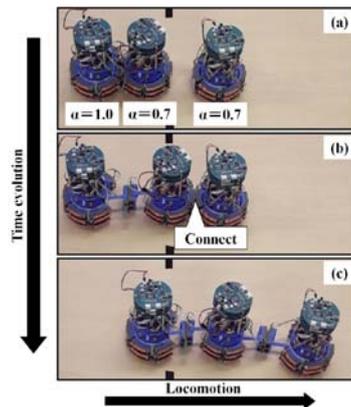


Fig.3 Slimebot

D01-11 生命の自律性解明のためのロボットの自律運動生成実験とハエの探索行動実験 (研究代表者：池上高志・東京大学)

生物学的ならびに人工的な自律性の研究を、ハエの探索行為とロボット MIURO の運動を観察することでおこなった。主な発見は次の3つである。1) カオスの履歴がどちらにもみられた、2) ハエの場合には異常拡散がみられる、3) 第3の時間スケールをロボットに導入することで、自律性とエージェンシーを両立させた。

D01-12 蝶の羽ばたき飛翔における環境創成による移動知発現のメカニズム (研究代表者：泉田啓・京都大学)

A. 生物学的アプローチ

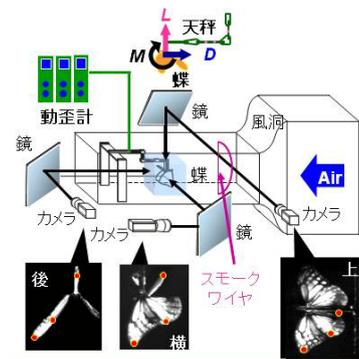


Fig.4 Experimental system

実験装置を構築して観測実験を行い、蝶の運動と空気を計測した。また、可能な能動的動作を知るために、マイクロCT画像を用いて解剖学的理解を進めている。

B. 工学的アプローチ

2次元数値モデルの姿勢を拘束することにより安定な飛行状態を実現した。また、3次元数値モデルを構築し、実験で得られた観測データと比較して、妥当性や精度を検討している。

D01-13 動的素子のネットワークに於ける環境に対する適用メカニズムの研究) (研究代表者：青柳富誌生・京都大学)

今年度は、神経系のネットワークに関して以下の二つの研究を行った。最初の研究は、周期発火しているニューロン集団を考え、その発火状態により結合強度が変化していく状況を非常に一般的な枠組みで研究した。解析の結果、3つの典型的な挙動を示すことがわかった。系の持つ機能性に関してヘブ的な学習ルールの場合には二値記憶と同等の記憶能力があり、STDP的な学習ルールではいろいろなタイミングや時間的シーケンスが記憶可能であることを示している。次に、エピソード記憶形成が如何に行われるかを理解するために、海馬のニューラルネットをモデル化し、海馬の役割に関する計算論的な研究を行った。モデルCA3では事象記憶の列が生成され、各事象記憶間を連結する軌道はカオス軌道であり、いわゆるカオスの遍歴が生じることが分かった。また、共同研究による実験により、ラット海馬がコントロールコーディングを行なっている可能性を強く示唆する結果が得られている。

D01-14 ばらつきを許容する生体の運動計画とその実現アルゴリズム (研究代表者：西井 淳・山口大学)

本年度は生体が運動時に自由度の(1)拘束と(2)活用をどのように行い、また、(3)どのように多自由度の運動を効率良く獲得しうるかを以下のように考察した。

(1) 後進歩行やサルやサルの遊脚運動についても消費エネルギー最小軌道に近い軌道をとっていることを確認した。(2) サルの二足歩行中の脚軌道のばらつきを分析したところ、遊脚終期においては腰に対する足先の位置のばらつきは小さくするような関節間の協調運動(シナジー)が強く生じている事がわかった(Fig. 5)。(3) 冗長アームの学習制御実験を行い、手首関節のスティフネスを運動の習熟度にあわせて徐々に解放していくことによって、タスク達成を早く実現する効率の良い学習を行えることを示唆する結果を得た。

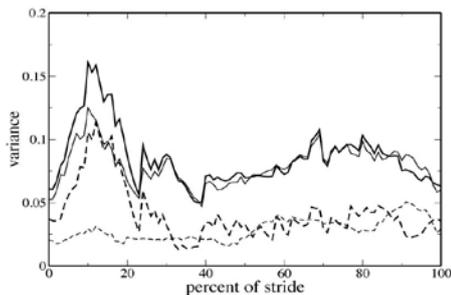


Fig. 5 Time profile of variability of joint angle during biped walking of Japanese monkey.

つきを分析したところ、遊脚終期においては腰に対する足先の位置のばらつきは小さくするような関節間の協調運動(シナジー)が強く生じている事がわかった(Fig. 5)。(3) 冗長アームの学習制御実験を行い、手首関節のスティフネスを運動の習熟度にあわせて徐々に解放していくことによって、タスク達成を早く実現する効率の良い学習を行えることを示唆する結果を得た。

D01-15 真正粘菌変形体の環境依存の動的ネットワーク形成による適応行動と機能創発 (研究代表者：高松敦子・早稲田大学)

真正粘菌変形体は多核単細胞の巨大なアメーバ様細胞である。これまで環境条件に依存して変化する管ネットワークの形態に着目し、管ネットワーク・トポロジーの構造解析を行ってきた。H20年度は、これをさらに発展させ、ネットワークの成長パターンについて、ノード・リンクで形成されるネットワークトポロジーだけでなく、ノードダイナミクス、リンクの詳細情報の取得を行い、誘引/忌避環境の動的ネットワーク構造の特徴を抽出した(Fig. 6)。

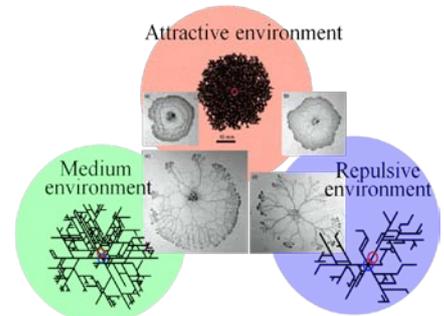


Fig.6 Network morphology

D01-16 生体の運動習熟過程の計測とモデル化 (研究代表者：川村貞夫・立命館大学)

生体の運動習熟過程の解明を目的とする。このために、次の二つのアプローチをとる。

[1] 数理モデルアプローチ

① 機械的弾性の適応調節により関節剛性を最適化して、アクチュエータの必要エネルギーを最小化する方法を提案した。

② 2関節6筋モデルにおいて、作業座標系のフィードバック制御、繰り返し学習制御等における作業空間から筋空間への非線形変換とその結果生じる筋群間の内力の関係を明らかにする。このために、2関節6筋のシミュレータを開発した。特に、筋空間から作業空間(極座標系)への変換は、線形変換となることを解明した。

[2] 生体計測アプローチ

手先に慣性、弾性等の負荷を与える装置を製作し、被験者が目標運動に習熟する過程を、上腕三頭筋外側頭、大胸筋、腕トウ骨筋、三角筋後部、上腕二頭筋長頭、上腕三頭筋長頭の6筋の活動を筋電によって計測できるシステムを実現した(Fig. 7)。

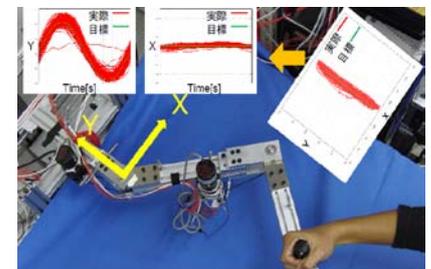


Fig 7 Measurement system

3. まとめ

本稿では移動知の共通原理をもとめて活動しているD班において明示化されつつある移動知機構の構造について述べ、その中において各班がどのような位置づけにあり、どのような結果を出しているかを紹介した。

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．本年度は腕到達運動制御に関し，1) 動き易さ優先化に基づく腕到達運動の自律分散的制御モデルの数理解析，2) 腕到達運動解析装置マニピュランダム設計・開発，を行った．

2 自律分散制御モデルの適応性の数理解析

環境や身体の変化に柔軟に適応するために，人間の腕は冗長な構造を持つが，冗長系を制御するためには，制御器は次の2つの不良設定の変換問題を解消する必要がある：(1) 目標の手先位置から手先変位，(2) 手先変位から関節変位．数理的には，何らかの変換行列を計算することでこれらの変換は実現できる．従って，制御器が適応性を有するためには，変換行列の計算が，自律的かつ実時間で行われなければならない．本研究グループでは，自律分散的手法に基づく新しい腕到達運動制御モデルを提案してきた [1]．本モデルでは，複数の制御器が，個々の関節に分散的に配置され，それぞれが自身の動き易さを評価しながら，この情報を制御器間で連絡することで，全体としての目標指令である目標手先速度を満たしながら，動き易い関節が優勢に働く運動パターンが発現する．この働きによって，環境や身体構造の変化に対し自律的かつ実時間に対応できる．

このモデルでは，制御器は分散的に記述されるため，変換行列全体は明示的に計算されないが，そこには何らかの形で，変換行列を自律的かつ実時間で巧みに計算する数理が含まれていると考えられる．この数理を明らかにするために以下では，個々の制御器をまとめ，

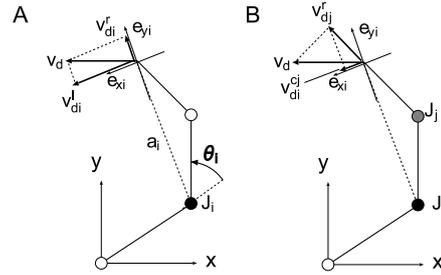


Fig. 1: Three-joint arm model. A: Definition of local vector for joint i and its residual vector. B: Definition of coupling term relating joint j and joint i .

集中型の制御器と直接比較できる行列式に変換した [2]．

2.1 自律分散制御モデル

2次元平面内 m 関節腕の自律分散的な制御モデルを次のように実装した．まず，変換 (1) を実時間で解消するために，目標手先速度を次のように生成した：

$$v_d = G_t(x_d - x), \quad (1)$$

ここで， x_d , G_t , x はそれぞれ，目標手先位置，時間ゲイン，現在手先位置である．

v_d を動き易い関節に分配するために，関節に対する速度指令 \tilde{v}_{di} を，次の自律分散的なネットワークに基づき決定した：

$$\tilde{v}_{di} = \prod_{j \neq i}^m (1 - k_j) v_{di}^l + \sum_{j \neq i}^m k_j v_{dj}^c, \quad (2)$$

ここで， v_{di}^l は， v_d に対して寄与できる最大のベクトル (局所ベクトル, Fig.1 A)， v_{dj}^c は，関節 i から関節 j に要請される指令 (カップリング速度, Fig.1 B) である． k_i はセンサ情報により更新される動き易さの指標であり，動き易い時に 1，動きにくいときに 0 に近づく：

$$k_i = \exp[-4 \ln 2 (\|v_{di}^l - v_i\|^2 + \epsilon_1) / (\|v_{di}^l\|^2 + \epsilon_2)], \quad (3)$$

ここで， v_i は関節 i の回転によって手先位置に生成される速度， ϵ_1, ϵ_2 は微小量である．

式 (2) によって与えた速度指令 \tilde{v}_{di} を，次式により目標関節角速度，目標トルクに変換した：

$$\dot{\theta}_{di} = \tilde{v}_{di} \cdot e_{xi} / \|a_i\|, \quad (4)$$

$$\tau_{di} = G_i(\dot{\theta}_{di} \quad \theta_{di}), \quad (5)$$

ここで， G_i は関節 i の比例ゲインである．

2.2 自律分散制御モデルの行列表現

自律分散的に表現された個々の制御器 (4) および (5) のそれぞれをまとめると目標角速度ベクトル $\dot{\theta}_d$ および目標関節トルク τ_d を次のような行列表現で表せる：

$$\dot{\theta}_d = [K_l D^{-1} J^T + D^{-1} J_{\perp}^T J D^{-1} K_c J_{\perp}^T] v_d. \quad (6)$$

$$\tau_d = \tilde{J}(\theta, \dot{\theta})^T G_t(x_d \quad x) \quad G\dot{\theta} \quad (7)$$

ただし、 $\dot{\theta}_d = [d_1, \dots, d_m]^T$ 、 $\tau_d = [d_1, \dots, d_m]^T$ 、 $G = \text{diag}[G_1, \dots, G_m]$ 、 $J = \partial x / \partial \theta$ 、 $J_{\perp} = R_{90} J (R_{90})^T$ (回転行列)、 $D = \text{diag}(J^T J)$ とおいた。また、 $\tilde{J}(\theta, \dot{\theta})$ は可変ヤコビアンとよび次式のように定義した：

$$\begin{aligned} \tilde{J}(\theta, \dot{\theta}) \\ \equiv [G K_l D^{-1} J^T + G D^{-1} J_{\perp}^T J D^{-1} K_c J_{\perp}^T]^T \end{aligned} \quad (8)$$

2.3 可変ヤコビアンの特徴

可変ヤコビアン (8) は、動き易さの指標 k_i の関数であり、運動中にはその性質は複雑に推移する。一方、以下に示す 2 つの極端なケースでは、明確で特徴的な挙動を示すことが解析的に分かった。

2.3.1 全ての k_i が 0 である場合

この条件では、式 (8) における K_l と K_c は、それぞれ単位行列と 0 行列である。よって、式 (8) は次のように書ける：

$$\tilde{J}(\theta, \dot{\theta}) = [G D^{-1} J^T]^T \quad (9)$$

従って、制御器 (7) は、

$$\tau_d = G D^{-1} J^T G_t(x_d \quad x) \quad G\dot{\theta}. \quad (10)$$

第 1 項に含まれる $D^{-1} J^T G_t(x_d \quad x)$ は、 $v_d = G_t(x_d \quad x)$ を各関節に対し関節位置、手先位置間の距離で重み付けすることで独立に分配したときの角速度を表している。よって、制御器 (10) は、手先が目標位置に向かうように全関節をパネ的に駆動させる。この意味から、式 (9) をパネ行列とよぶこととする。

2.3.2 全ての k_i が 1 である場合

この条件では、式 (8) における K_l と K_c は、それぞれ 0 行列と単位行列である。よって、式 (8) は次のよ

うに書ける：

$$\tilde{J}(\theta, \dot{\theta}) = [G D^{-1} J_{\perp}^T J D^{-1} J_{\perp}^T]^T \quad (11)$$

従って、制御器 (7) は、

$$\tau_d = G D^{-1} J_{\perp}^T J D^{-1} J_{\perp}^T G_t(x_d \quad x) \quad G\dot{\theta}. \quad (12)$$

と書ける。ここで、簡単な解析から、第 1 項における行列 $(D^{-1} J_{\perp}^T J D^{-1} J_{\perp}^T)$ が次のような性質を満たすことを証明できる：

$$\angle [J(D^{-1} J_{\perp}^T J D^{-1} J_{\perp}^T v_d)] = \angle v_d. \quad (13)$$

従って、項 $D^{-1} J_{\perp}^T J D^{-1} J_{\perp}^T v_d$ に従い各関節が動くとき、手先は正確に $v_d = G_t(x_d \quad x)$ の方向に移動することになる。

以上のことから、 k_i が全て 1 である極端なケースでは、可変ヤコビアンは、各関節が手先の直線性を保つように厳密な速度分配を実現する変換行列になるということができる。この意味から、式 (11) を方向調整行列とよぶこととする。

2.3.3 変換行列の自律的生成機構

運動中には k_i は 0 から 1 までの中間的な値をとり、さらに関節によって異なる値をとる。最も k_i の大きい関節では、 K_l の第 (i, i) 要素が他の要素よりも大きくなる。従って、最も k_i の大きな関節は、主に第 1 項のパネ行列 (9) に従って動き、それ以外の関節は、主に第 2 項の方向調整行列 (11) に従って動くこととなる。 k_i は関節の動き易さを実時間で評価した指標であり、動き易い関節ほど 1 に近い値をとる。従って、可変ヤコビアンは、より動き易い関節に優先的にパネ行列を割り当て、その他の関節に方向調整行列を割り当てる自律的な機能を持つ行列であるということができる。

以上の解析から、もしターゲット位置のシフト、運動に伴う姿勢の変化、部分的な関節の故障が突発的に起こったとしても、制御器 (7) は、可変ヤコビアンを変化させ、その場でより動き易い関節をパネ的に、その他の関節を直線性維持のための補助として使うように関節のパターンを変えることができる。この結果、制御器は、動きにくい関節を使うことを回避し、制御性能を維持することが原理的に可能とすることが分かった。

既存の集中型の制御器では、変換行列は一定の構造を持つことが多い。本制御器では、不良設定の変換問題 (1)(2) を解消するために必要となる変換行列をセンサ情報に基づき実時間で生成する。このような自律分散的な不良設定問題の解消方法は、予測不可能な環境変化に適應する有効な手段ととらえることができる。

3 マニピュランダム設計・開発

3.1 マニピュランダム設計

生物は予測不可能に変化する実環境内で運動目標を自ら設定し、その目標を達成するような運動を実現することができる。このようなゴール指向的な運動を随意運動と呼ぶが、なかでも重要なのが視覚誘導性の腕到達運動である。日常生活において視覚情報を頼りに手を伸ばす場面は多いが、目標が動く場合もあれば、視覚情報を頼りに仮の到達目標を生成しひとまずそこへ手を伸ばす場合もあり、柔軟な運動生成能力が必要となる。このように、視覚情報により得られる運動目標は運動中に変化しうるため、目標変化にリアルタイムに対応し運動の到達性や安定性を大域的に保証する機構が必要不可欠となる。

脳神経科学の分野では、マニピュランダムと呼ばれるマニピュレータにより生成された仮想的な動的環境に対して、被験者の適応・学習過程を調べることでさまざまな人の運動機能が研究されてきた。マニピュランダムを用いた従来の腕到達運動の研究では、主にトライアル間の学習過程現象を取り扱う事が多い。この学習スキームでは、タスク実行前後の Knowledge of Results に基づき、次トライアルで運動の修正が行われる。環境変化に対する学習は主に内部モデルの修正により行われ、トライアルを繰り返すことによりプログラミング系やフィードフォワード、フィードバック系が精密になることで環境適応を行う。

しかしながらこのスキームでは、動的な環境変化に対する即時的適応過程を理解することは困難である。

我々は新規環境に対するトライアル内での適応過程の解明を目的としている。到達運動中に様々な視覚的・力学的擾乱を加えた際の運動軌跡を計測することで、運動の初期・中期・後期における動的な環境適応過程を理解することができると思われる。

この動的適応過程を観測するために、被験者に対する力学的・認知的負荷を可能な限り低減した状態で腕到達運動を計測することが出来るマニピュランダムを開発した。機構の特徴は、位置追従制御と手先への負荷制御とが機構的に分離独立していることである。位置追従制御に伴い被験者が感じるフリクションは数 N 程度であり、被験者は手先追従時に余分な力を入れることなく運動することが可能である。また、ハーフミラーによる光学系を有するため、視覚座標系と身体座標系とのずれをもたない。これにより座標変換に関する認知・学習の影響を低減し、日常生活に近い自然な状態で運動を計測することが可能となった。

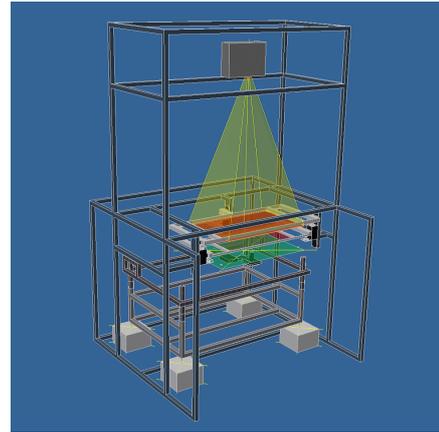


Fig. 2: Manipulandum setup.

3.2 マニピュランダム構成

本研究では、動的な環境適応過程を観測するためのマニピュランダムを開発した (Fig.2)。マニピュランダムは2つの機構、(1) 手先追従装置と (2) 視覚刺激提示装置とに分かれている。(1) 手先追従装置は水平面内を運動する被験者の手先に追従して運動軌道計測および手先負荷提示による力学的擾乱の生成を目的としている。サーボ機構全体は、位置追従サーボ機構 (XY 直交系) と外力提示用サーボ機構 (2 軸シリアルリンク系) に分かれており、XY 直交系の上に 2 軸シリアルリンク系が乗った 2 重座標系となっている (図 Fig.3)。

被験者はマニピュランダムのグリップを握り、提示された目標まで手先追従運動を行う。グリップ部はスカラロボットのような 2 軸シリアルリンク系となっており、このグリップの変位量 θ_1, θ_2 をゼロとするように XY 直交駆動系が追従動作する。また、シリアルリンク系の各軸には負荷提示用の小型モータが配置されている。このモータを駆動してシリアルリンク系を動かすと、グリップ部に変位が生じ、変位に応じて XY 直交駆動系が追従動作する。グリップを目標点に固定するためには、変位量をゼロにするような応力を被験者自身が発揮し続けなければならない。つまり、グリップを握った被験者に対して変位量に応じた外力を提示することが可能となる。

動作範囲はヒトの上肢可動範囲ほぼ全領域となる $1000mm \times 600mm$ をカバーできる。また、位置追従制御に伴い被験者が感じるフリクションは、グリップと台座との間に発生する滑り摩擦成分のみである。摩擦成分は数 N 程度であり、被験者は手先追従時に余分な力を入れることなく、自然な状態での運動が可能である。このように駆動機構を、位置追従サーボ機構と

Table. 1: Manipulandum specification

Strokes	$X = 1000\text{mm}, Y = 600\text{mm}$
Maximum hand speed	2m/s
Maximum hand acceleration	6m/s^2
Positional resolution	$12.5\mu\text{m}/\text{count}$
Hand force sensor	$\pm 60\text{N}(10\%)$
Hand force application range	$\pm 20\text{N}(\pm 5\%)$

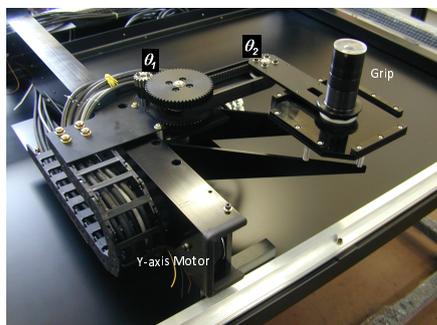


Fig. 3: Manipulator-slider mechanism.

外力提示用サーボ機構とに機械的に分けることで、慣性補償・低フリクション・高精度高速追従を実現した。手先追従装置仕様を Table.1 に示す。

(2) 視覚刺激提示装置はハーフミラーを有する光学系で構成され、被験者に対して視覚刺激と手先位置を提示する機能を有する。上部に設置されたプロジェクタからの視覚刺激情報は、光学系上面のフロストガラスに投影される。投影された視覚刺激はハーフミラーにより反射され被験者に到達する。マニピュランダムの手先位置はハーフミラーを透過して到達するため、視覚座標系と身体座標系のずれを原理的にゼロにすることができる。これにより座標変換に関する認知・学習の影響を低減することが可能となった。

3.3 マニピュランダムを用いた腕到達運動の計測

予測不可能的に環境が変化する場合の適応過程を検討するために、目標到達運動において、試行ごとに異なる回転座標変換を視覚的手先位置に加えたときの運動の計測を行った。マニピュランダムにより取得した手先位置はプロジェクターにより正立したスクリーンに投影した。スクリーン上に投影された始点から動目標まで手先位置を動かすことで、目標到達運動を実行する。始点は固定し、始点から 15cm、45 度間隔で離れた 8 つの円 ($\phi = 8\text{mm}$) を運動目標とした (Fig.4A)。視覚的手先位置の回転座標変換は、始点を中心とした 8 方位 (0, 45, ..., 315 度) とし、ターゲットへの到達

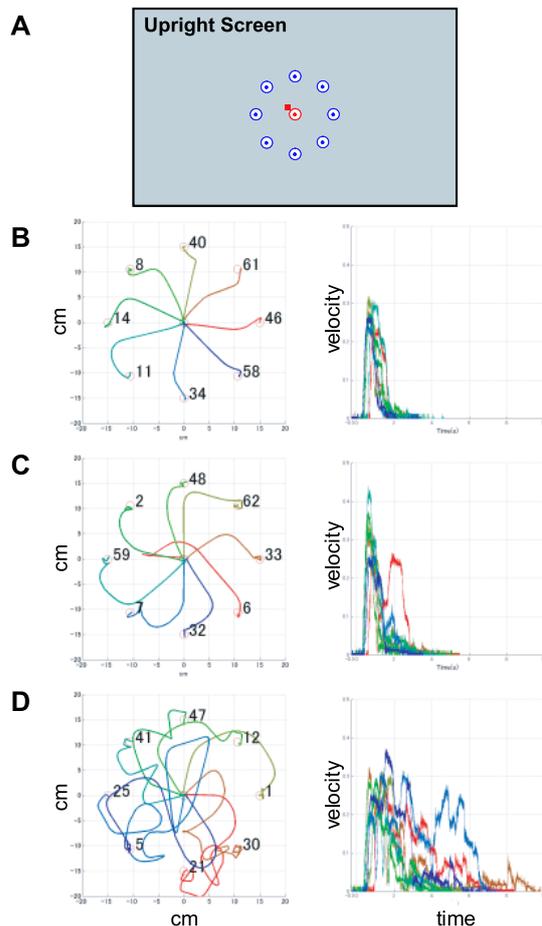


Fig. 4: Measurements of the arm reaching movements. A: Visual information. The starting point, the target position and the hand positions are presented on the upright screen. Red circle, starting point; blue circles, eight target positions; red square, hand position. B-C: Typical experimental results under three rotation conditions, 0 deg in B, 45 deg in C, and 90 deg in D. The trajectories and velocity profiles to the eight targets are shown in left and right panels respectively. Each color indicate the data obtained from respective target position.

運動のときのみ与え、始点へ戻る際には与えないものとした。被験者には出来るだけ速く目標円内に止まるよう教示した。1セッションは、8運動方向×8回轉變換の64試行で校正され、運動方向・回轉變換の呈示はランダムとした。3つの回轉變換条件における到達運動の測定例を Fig.4B-D に示す。回轉變換条件に依存して軌道及び速度プロファイルが変化することがわかる。回轉變換条件を固定した場合や、変更方法を変えた場合のデータと比較することで、適応制御メカニズムを明らかにすることが可能になると考えられる。

参考文献

- [1] Yoshihara Y, Tomita N, Makino Y, & Yano M (2007) Journal of Robotics and Mechatronics, 19, 4, 448-458
- [2] Yoshihara Y, Tomita N, Makino Y, & Yano M (2009) Proceedings of 21st SICE-DAS, 123-128(in Japanese)

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,
九州大学 大金邦成, 北海道大学 足立二郎, 東北大学 大脇大

Abstract—In this note, we discuss the stand point of research of passive dynamic walking in the research of Mobiligence. Concretely speaking, we formulate Embedded problem. This problem says that there is a possibility of existence of implicit control law in the dynamics of controlled object. To solve the problem, we introduce a problem of inseparability and a closed loop problem and show a way to solve the two problems.

Key Words: Passive dynamic locomotion, Mobiligence, Embedded problem, Implicit control law

1. はじめに

本報告は、受動的動歩行の研究が移動知研究において果たす役割について考察する。

受動的動歩行という現象が知られている¹⁾。これはアクチュエータを持たない多リンク型歩行機構が緩やかな坂道を歩き下る現象で、この受動的動歩行を行う歩行機械を受動的動歩行機(PDW: Passive Dynamic Walker)と呼ぶ (Fig.1 参照)^{2)~5)}。



Fig.1 Passive Dynamic Walkers

PDWは、全身フルコントロールの能動的な歩行であるZMP規範型歩行が行われている現在のほとんどの二足歩行ロボットとは対極の存在であり、歩行現象としては安定であるにもかかわらず、その歩行原理(安定化原理)は未だに完全に明確にされていない。歩行という運動を完全に理解するためには能動的歩行と同等程度に受動的動歩行の原理を理解しなくてはならないが、未だその目標は達成されていない。そんな中で、実験やシミュレーションあるいは理論解析によってPDWには歩行機械(制御対象)と斜面(環境)の干渉によって生まれている安定化制御則(さらには適応的機能)が埋め込まれていることが徐々に明らかになってきた^{6)~9)}のが現状である。これを筆者らはImplicit Feedback Structureと呼んでいる⁷⁾⁹⁾。

一方、生物は「移動知」を持っており、そのメカニズムの理解と応用についての研究が進められている¹⁰⁾。その能力は移動能力の存在が前提にされていることから「運動制御機能」の上に構築されているとみるべきであろう。すなわち、「移動知」に迫るためには「運動制御機能」のメカニズムを探るところから始める必要がある、すなわち、生物を「制御系としてシステム解析」を行うことの必然性に到達する。ところが本問題を考えはじめようとすると、(2章で述べる)「不可分問題」と「閉ループ問題」という二つの本質的な問題によって明確にすることが難しくなっている、「埋込問題」が表出する。すなわち、「移動知」を理解するためには、まず「埋込問題」を明確化しなくてはならないという考えに至る。

本報告では、2つの本質的な問題を回避した上で「埋込問題」を解明するための足がかりとして「受動的ロコモーション」が希有な例として捉えられることを示す。そしてそのことを足がかりに移動知の理解への示唆を与えるを試みる。

本稿の構成は次の通りである。2章で移動知システムの制御系について考察し、「不可分問題と閉ループ問題」およびその奥に存在する「埋込問題」の明示化を行う。3章では不可分問題と閉ループ問題の回避方策のイメージを示す。4章では3章で示した問題回避方策の一具体例が受動的ロコモーションになっていることを述べ、埋込問題に対する解の候補になり得る陰的制御則(Implicit Control Law)について考察する。最後に5章でまとめる。

2. 移動知システムの制御系

前章で述べたように移動知を理解するためには、生物を制御系として捕らえ、その中の「制御則を明確化する」必要がある。本章では、そのためにはさらに奥に存在している問題「埋込問題」を考える必要があることを述べる。

そこで、Fig.2のように制御工学で見られる制御系の一般構造を考え、様々な生物に対してこの図に要素を当てはめてみる。

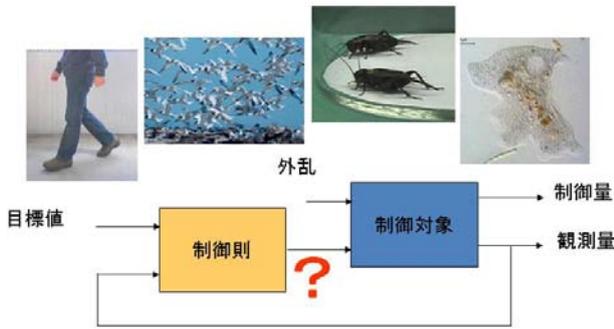


Fig.2 Traditional expression of control system

そうすると容易に次のような疑問が出てくる。

[Q1] 一個体をみたとき、その中のどこが制御対象で、どこが制御則なのだろうか？

[Q2] 制御対象と制御則の境界、あるいは環境との区別は明確にできるのだろうか？

このような疑問は、Fig.3のような除脳ネコの実験をみるとより深まる。この猫は脳が除去されている(すなわち素朴な意味での制御則が無い)にもかかわらず、トレッドミルの速度に応じて歩行パターンが変化する。その要因として残留神経系の中にCPG(central pattern generator)が残っており、それがパターン変化を生み出しているという類推が一般的である。しかし、近年、4脚受動的動歩行機が傾斜面の変化に応じて歩行パターンを変化させるシミュレーションが報告されている⁹⁾。これはある意味で制御則が無くても歩行が実現可能であることを示唆している。一方では、意味のある運動を行っているのであるから、何らかの制御則が存在しているとも考えられる。

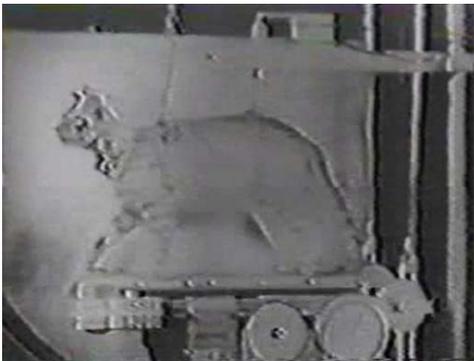


Fig.3 Decerebrate cat

以上の考察をふまえて、あえて生物を制御系として表現するとFig.4のように描ける。本図は概念図であるが、このような絵を描くことによって、制御則を理解するためには、制御対象と制御則の重なって見える部分の存在を明確にしなくてはならないことが再認識される。すなわち、次の問題が明確に意識される。

[埋込問題] 制御則の一部が制御対象に組み込まれている可能性を考察する問題(制御対象に制御則が埋め込まれているかどうか、さらに、埋め込まれているならばどのようなものか、を明確にする)。 □



Fig.4 Realistic expression of control system in living thing

したがって、結局、移動知を真に理解するためにはこの埋込問題に対する明解な解答を得なくてはならない、という結論が得られる。 Fig.5参照。

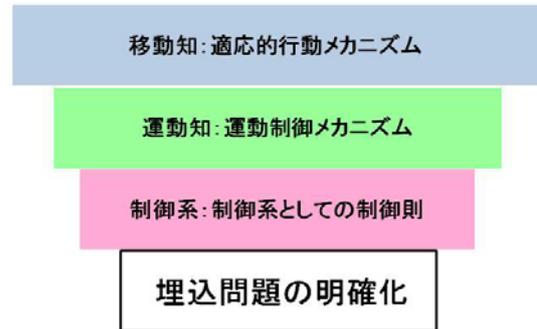


Fig.5 Structure of our question

ここで、本研究で取り扱う問題をまとめておくと次のようになる。

[問題] 次の仮説のもと、目標へと進むこと。

[仮説] 移動知システムにはFig.4のような構造が多く存在する。すなわち、「埋込問題」を考察する問題構造は移動知を考える上での共通構図である。

[目標] 「埋込問題」を解明した上、「制御則」を明らかにする。

3. 問題回避方策

「埋込問題」を解明するのに問題を難しくしている要因として、次の2つがあげられる。

[不可分問題] 生物の運動制御系では、制御則と制御対象が渾然一体となっており、両者の境界や役割分担が必ずしも明確ではない。 □

[閉ループ問題] 元来が閉ループ系になっているため内部信号の解析では原理的に制御則や制御対象自体を理解(同定)することはできない。 □

本章では、「不可分問題」と「閉ループ問題」を回避する方策について考察する。

まず、Fig.4のように制御則と制御対象(さらには環境)に重なりが見えるのは、真に交わりがある場合と、観察によって交わっている様に見える場合、の2つの可能性があると考えられる。そうであれば、もしも Fig.6

左図のように何らかの回転軸(に相当する視点の移動)が想定でき、かつ、その軸周りに有る角度回転させることができた結果、Fig.6 右図のように見えることがあったとすると、この重なりに対する不明瞭さは消失することになる。すなわち、「非干渉化」が達成される。さらに、もしもそのような事ができたにも関わらず、未だに制御対象の中にある種の制御則が埋め込まれていることがわかったら、それを「陰的制御則(Implicit Control Law)」と名付けよう。そして今後のため、図のように分離された(赤い)制御則のことを「陽的制御則(Explicit Control Law)」と呼んでおくことにする。

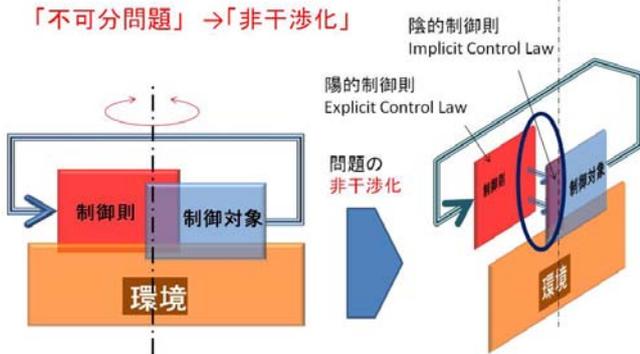


Fig.6 Transformation of problem: Decoupling

次に閉ループ問題を回避することを考える。そのためには何らかの方法でループを切断する必要がある。Fig.7 参照。この切断は物理的(解剖学的レベル)に切る方法と、運動の選択によってループを消滅させる方法が可能性としては考えられる。

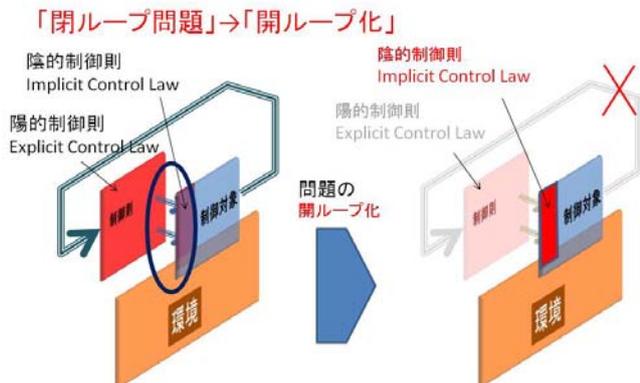


Fig.7 Closed loop to Open loop

いずれにしても、Fig.6~Fig.7 の操作ができれば、埋込問題を考えやすくなる。その方法は2段階でも、同時でもよい(Fig.8 参照)。

ただし埋込問題へのアプローチの難易度は、どのような対象・運動に注目するか依存することが予想でき、以下のようにレベルわけしておく。

[LabelA] 対象に分解や解剖学的操作などを施すことなく、何らかの環境における有意味な運動を実施することで非干渉閉ループ化が実現できる。

[LabelB] 対象を分解や解剖学的操作などを施せば非

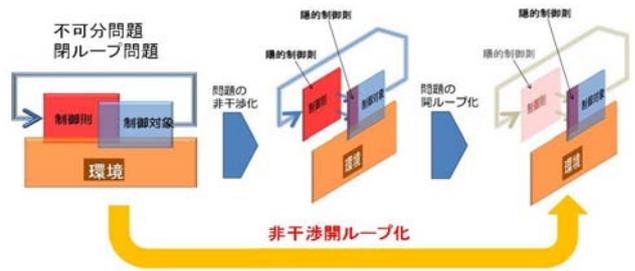


Fig.8 One-shot transformation

干渉閉ループ化が実現できる。

[LabelC] 対象に分解や解剖学的操作などを施すことが出来ず、非干渉閉ループ化が実現できない。

4. 受動的ロコモーション

本章では、埋込問題を考える上で(その第一段階として)上述の3レベルのうちで最も単純な LebelA について考察する。そのためには、様々な運動(状況)の中から、条件

[C1] ある状況でみられる意味のある運動であること。

[C2] その運動自体が安定であること。

を満たすものを見つける必要がある。それは唯一とは限らないが、少なくとも一つの例を見つけなくてはならない。検討の結果、筆者らは、「受動的ロコモーション」がその条件を満たす希有な例であると考え、次の命題を提案する。

[命題] 受動的ロコモーションは、非干渉閉ループ問題を回避し埋込問題を浮き彫りにすることができる運動例の単純化モデルになっている(LebelA 問題)。

[論証] なぜなら、(a)Fig.9 に示すように歩行という動作は現実的であり、それは坂道を歩き下ってもその状況は変化しない、(b)その状況を単純化した受動的動歩行は運動としては同じ分類にある、(c)しかも明らかに能動的な制御は必要としていない、すなわち、開ループであり安定な運動になっている、からである。

☆非干渉閉ループ化できる運動の例を探す!

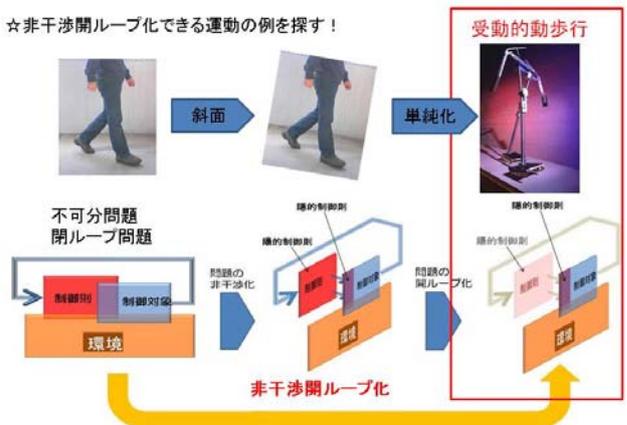


Fig.9 An example of the transformations

そこで、これまで受動的動歩行などに関する研究からわかってきた歩行に関する「陰的制御則」の候補を图示しておく (Fig.10) . 紙面の制約上ここでは詳細は省略するが, C1)~C3)⁶⁾⁹⁾までは受動的動歩行や受動的走行に関する数学モデルに基づく理論的帰結であり, C4)⁵⁾C5)¹¹⁾についてはシミュレーションや実験により, 4脚 PDW における陰的制御則の存在が示唆されているものであり, これらについての理論的検討は今後の課題である.

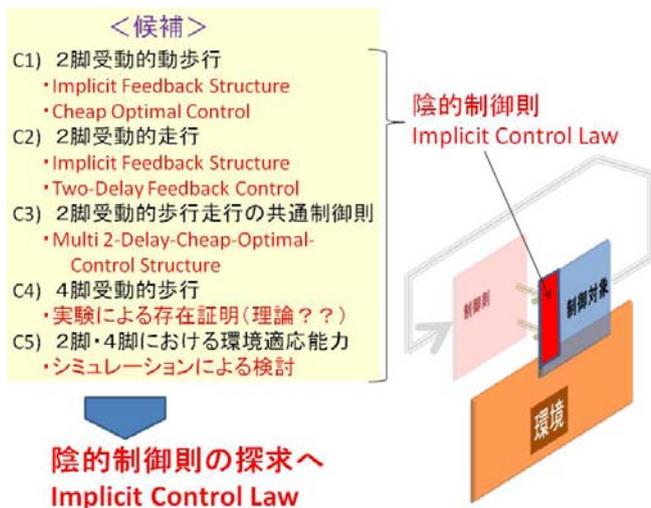


Fig.10 Candidates of Implicit Control Laws

5. おわりに

本稿では受動的動歩行の研究意義が, 移動知の核に関わる部分に深く関係しているという観点を述べた。以下に考察しておく。

まず, ここでは陰的制御則の存在を受動的動歩行という一例について考察したが, 移動知システムには陰的制御則の中身は異なるが, このような埋込問題は共通的に存在していると考えている。

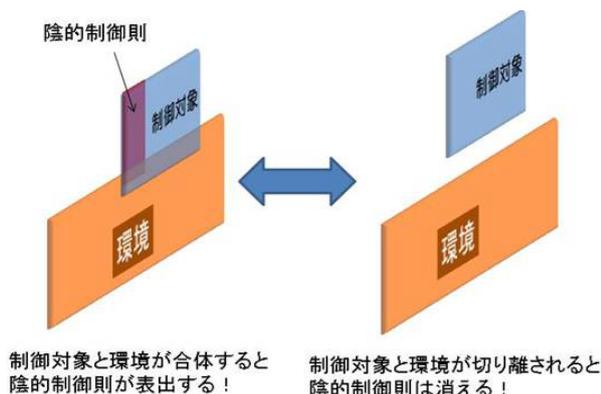


Fig.11 Appearance of Implicit Control Law

また, 本稿では「制御対象に埋め込まれた制御則」という表現を用いているが, より正確には「制御対象と環境の接触によって生まれる制御則」である。すなわち, Fig.11 右に示すように, 上で述べた陰的制御則は

一般には制御対象単独では現れず, 環境と制御対象が一体化して (Fig.11 左) はじめて表出するものである。したがって, 同じ制御対象であっても運動や状況によっては別の陰的制御則が現れることを示唆している。

次に今後の課題を3点述べておく。第一に, 陰的制御則が明確になった後, それと整合する陽的制御則を如何にして構築するかを探求することである。そしてそのような構造が生物の中に見られることを検証しなくてはならない。第二に, 本稿ではLebelAの問題を考察したが, LebelB, LebelCの問題を如何に取り扱うかを考えなくてはならない。第三に, ここでは最下層の制御則について考察したが, 移動知の全体へと進むには, さらに上層部を取り扱う必要がある。すなわち, 有る意味で「知能則」を考えなくてはならないが, この知能則と制御則にも「埋込問題」が存在している可能性があり, 今後は「多重埋込問題」を取り扱わねばならない。

最後に, 本稿では「陰的制御則がわかれば移動知がわかる」と述べているのではなく, 「移動知を理解するためには陰的制御を明確に理解しなくてはならない」ということを主張していることを明確にしておきたい。まだ陰的制御則の実態は完全には明らかにはなっていないが (スタート点についたと捉えている), 今後はこのような観点でこれまでの移動知研究で得られてきた個々の結果を再解析してゆきたい。

参考文献

- 1) T.McGeer : Passive Dynamic Walking, Int. J. of Robotics Research, 9-2, pp.62-82, 1990.
- 2) 大須賀, 藤谷, 小野: 8脚歩行ロボット Quartet の受動的動歩行, 日本機械学会ロボティクスメカトロニクス講演会 1998, CD-ROM, 2CIII-6, 1998.
- 3) 大須賀, 桐原: 受動的動歩行機械 QuartetII の歩行解析と歩行実験, 日本ロボット学会誌, 第 18 巻, 第 5 号, pp.737-742, 2000.
- 4) 大須賀, 猿田: 受動的動歩行に基づいた脚ロボット QUARTET-III の歩行制御, 第 8 回制御技術シンポジウム資料, pp.355-360, 2000.
- 5) 大須賀, 赤澤, 中谷: 多脚受動的動歩行について, 第 51 回システム制御情報学会学術講演会資料, pp.281-282, 2007.
- 6) 平田, 小亀: 状態にジャンプを有する線形システムの周期運動 - Compass Walking のモデリング, 安定解析, フィードバック制御, システム制御情報学会論文誌, Vol.17, No.12, pp. 553-560, 2004.
- 7) 杉本, 大須賀: 受動的動歩行の安定性に関する一考察 - ポアンカレマップの構造解釈からのアプローチ, システム制御情報学会論文集, Vol.18, No.7, pp.255-260, 2005.
- 8) 平田: 受動歩行に内在する安定化機構について, 第 8 回制御部門大会資料, 2008.
- 9) 大脇, 大須賀, 石黒: 受動走行の背後に潜む安定化メカニズムの解明, 第 26 回日本ロボット学会学術講演会, 3B1-09, 2008.
- 10) <http://www.arai.pe.u-tokyo.ac.jp/mobiligence/>
- 11) 入部, 大須賀: 適応的に歩容を安定化する機能を備えた受動的歩行ロボット, 第 13 回ロボティクスシンポジウム資料, pp. 358-363, 2008.

単純な運動機能を有する結合振動子系から探る移動知の発現原理

～実機実験に向けたアメーバ様ロボットの製作～

石黒 章夫, 清水 正宏, 郷原 一寿

Abstract—This paper discusses experimental verifications of a two-dimensional modular robot called “Slimebot”, consisting of many identical modules, each of which has simple motile functions. We have so far investigated a fully decentralized algorithm able to control the morphology of the modular robot in real-time according to the environment encountered. One of the most significant features of our approach is that we explicitly exploit “emergent phenomena” stemming from the interplay between control and mechanical systems. In order to verify our proposed control scheme, we have constructed real physical Slimebot. Preliminary experiments suggest that this robot enables real-time reconfiguration.

I. はじめに

移動知は、行動主体のロコモーションを介して自発的に顕在化する環境との相互作用なしには発現しえない知の形態である [1]。自然界には、様々なロコモーション様式が存在し、それぞれの種に対応した移動知が個々に存在していると考えられる。本研究では、意図的に最も原初的なロコモーション様式の一つであるアメーバ様ロコモーションに着目することで、多種多様な移動知に見られる共通の発現原理に関わる知見の抽出を試みる。自然界のアメーバ様の生物(粘菌等)は、自身の原形質を体内で流動させることによる形態変形を伴ったロコモーション(原形質流動)を行う。特筆すべきことは、ロコモーション制御は中枢神経系の介在無しに自律分散的に実現されている点である。そこで、本研究では、状況の変化に応じてモジュール間の相対位置関係を改変することにより、形態変形・移動を可能とするモジュラーロボットを用いてアメーバ様生物のロコモーションをモデル化する。

モジュラーロボットの従来研究においては、自律的な移動を可能とするモジュラーロボットが開発されてきた [2]-[7]。しかしながら、それらは中央集権的・計画的な制御方策や電磁的・機械的に剛性の高いモジュール間結合方策が採用されており、環境との相互作用を通して状況依存的な振る舞いが創発するような方策は採用されてはいなかった。また、設計論の観点からは、設計者が明示的に設計可能であるのは、制御系と機構系のみであるということに注意しなければならない。

上記の考察を通して筆者らは、これまで大自由度を有する二次元モジュラーロボット(Slimebot)を開発し、実時間かつ合目的に形態変形を可能とする制御系と機構系の設計方策に関する考察を進めてきた [8]。Slimebotはその制御系と機構系に(1)機能性素材の有する力学的特性の

活用、ならびに(2)非線形振動子の相互引き込み現象の活用という二つの工夫を主として導入した。そして、前者をモジュール間の受動的かつ自発的な着脱機構として、後者をロコモーションの生成機構として活用することにより、実時間適応性が発現することをシミュレーション、ならびに17個の空気圧駆動モジュールから構成されるSlimebotの実機実験により示した。しかしながら、これまでに開発したモジュール実機には以下の改良すべき問題点が存在していた:(問題1)空気圧アクチュエータの採用に起因してSlimebotの移動速度が低速である点;(問題2)モジュール間通信に採用していた赤外線センシティブな通信可能範囲に依存して通信が不安定となる点である。これらの問題点により、これまでは実機実験の遂行が容易ではなかった。

以上から、平成20年度は効果的な実験を可能とするアメーバ様モジュラーロボットSlimebotの実機開発を、目的とした。具体的には、次の工夫により上述の問題を解決した:問題1を解決するために、DCモータとラック・ピニオン機構によりアクチュエーションに関わる可動部分の増大と非可動部分の縮小を実現し、Slimebotの移動速度を高速化した;さらに、問題2を解決するために、モジュール間通信経路として I_2C バスをモジュール間で電氣的に直接接触させる手法を採用し、通信の安定化をはかった。新しく開発したSlimebot実機による予備的な実機実験の結果、モジュール間の結合の着脱が繰り返される状況下で頑健かつ安定なモジュール間通信、ならびに、モジュール間の結合トポロジーの改変に対して適応的な制御系と機構系の連関を伴うロコモーションの発現といった興味深い結果が確認されたので報告する。

II. 粘菌型モジュラーロボット SLIMEBOT

これまでの研究において、Slimebot(Fig. 1参照)は優れた環境適応性を示すことがシミュレーションにより確認された。しかしながら、本提案手法の妥当性を高い信頼性を持って確認するためには、シミュレーションのみならず実機を用いた検証実験が必要不可欠である。そこで、本研究では、新たにDCモータと接触型 I_2C 通信を実装したSlimebot実機を開発した。以下、Slimebotを構成する機構系、制御系について説明する。

A. 機構系

Fig. 2に開発したSlimebot実機を示す。この図は、3モジュールから構成されるSlimebot実機を示している。モジュールの機構系の写真ならびにCAD図をFig. 3に、また機構系を制御するための電子回路をFig. 4に示す。各モジュールは、DCモータとラック・ピニオン機構により伸縮可能な複数の腕と地面との接地摩擦の大きさを制御できる機構を有している。各モジュールの移動は、他モジュールと物理的に結合した腕の伸縮と地面との摩擦を活用す

石黒 章夫: 東北大学大学院工学研究科電気・通信工学専攻, 仙台市青葉区荒巻字青葉 6-6-05, ishiguro@ecei.tohoku.ac.jp

清水 正宏: 東北大学大学院工学研究科電気・通信工学専攻, 仙台市青葉区荒巻字青葉 6-6-05, shimizu@cmlpx.ecei.tohoku.ac.jp

郷原 一寿: 北海道大学大学院工学研究科応用物理学専攻, 北海道札幌市北区北13条西8丁目, Japan gohara@eng.hokudai.ac.jp

ることにより生成される。したがって、各モジュールは自走機能を持たず、複数のモジュールが協調してはじめてモジュールの移動が可能となる。そこで、モジュール間の協調を可能とするために物理的に結合したモジュール間において I₂C バスを介した局所通信機能を実装した。さらに、誘引刺激（すなわち、移動目的方向からの光）を検知するセンサも併せて実装した。また、実験結果のデータ採取は、ZigBee 無線通信モジュールを介して PC に送信されることで実現される。

Slimebot の形態変形を実現するためのモジュール間結合は、機能性素材（ペルクロテープ）を介して行われる（Fig. 5 参照）。そのため、接触すると互いが容易に結合し、剥離強さ以上の力がかかると自動的に離れるという、この素材自体が有する力学的特性を活用することで、形態制御に自発的かつ受動的特性が発現することが期待される。またこれは、従来のモジュラーロボットにおける機械的・電磁的に剛性の高い結合機構には見られなかった興味深い特性であることに注意されたい。

B. 制御系

本節では、モジュール群としてのコヒーレンシーを維持しながら合目的に形態を改変可能な制御方を述べる。ここで注意すべきことは、実装すべき制御方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、筆者らは、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。本研究では、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。以下、その制御方を端的に紹介する。

Active モードと Passive モード: 各モジュールは、自身が移動する「Active モード」と、自身は移動しない「Passive モード」と呼ばれる二つの基本動作モードを持つ。Active モードでは、各モジュールは結合している腕の伸縮を意図的に行うと同時に、地面との摩擦を低くすることで群内における移動を生成する。一方、Passive モードでは、各モ

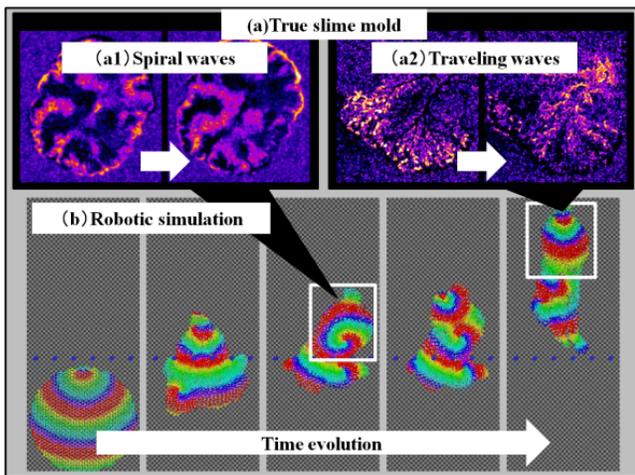


Fig. 1. : Representative data of qualitative agreements between the Slimebot and rhythmic protoplasmic movement in the true slime mold.

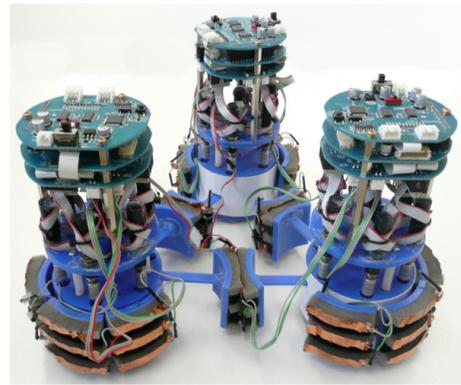


Fig. 2. : Real physical Slimebot consisting of 3 modules.

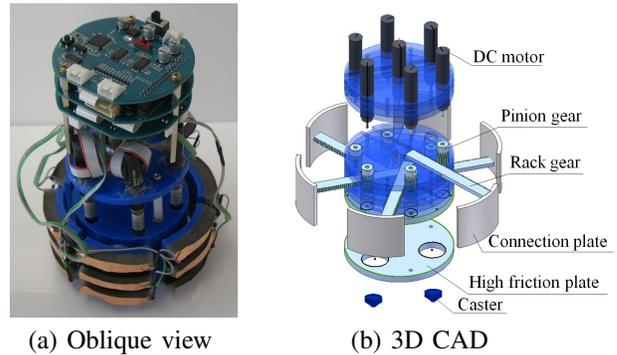


Fig. 3. : (a)Photo of the improved real physical module. (b)3D CAD data of the same module. The module has 7 DC motors, 6 motors of which are for extension/contraction of the arms, and the rest is for the ground friction control mechanism.

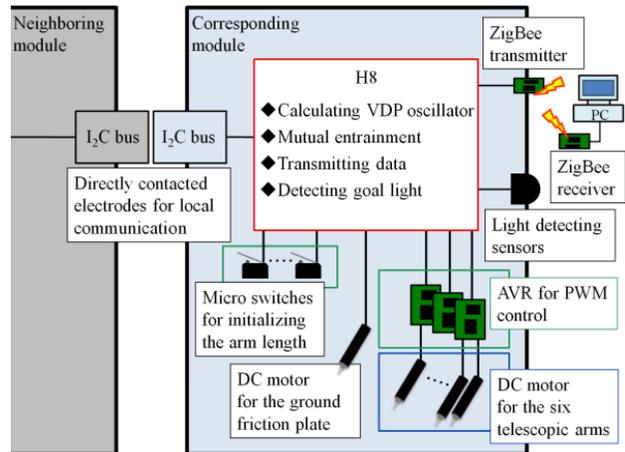


Fig. 4. : Schematic representation of the control system for the real physical Slimebot.

ジュールは腕を自然長に戻すと同時に地面との摩擦を高くするモードである。このモードにあるモジュール自身が動くことはないものの、Active モードにあるモジュール群が効率よく進むための支点として機能する。非線形振動子の引き込み現象による等位相面の構成: 二つの動作モード（Active モードと Passive モード）の切り替えタイミング生成のために、各モジュールに次式のような

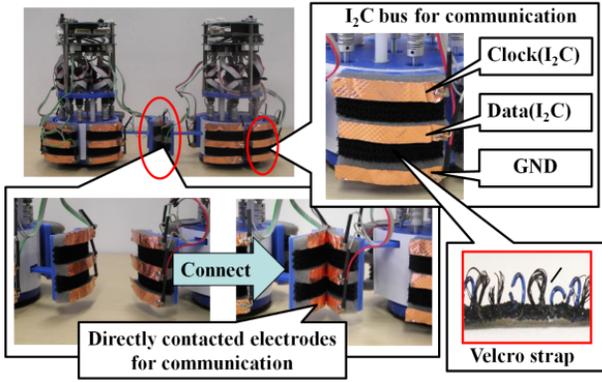


Fig. 5. : The physical connection control mechanism by exploiting genderless velcro straps.

VDP (van der Pol) 振動子を導入した：

$$\alpha_i \ddot{x}_i - \beta_i (1 - x_i^2) \dot{x}_i + x_i = 0 \quad (1)$$

ここで、 α_i は振動数を、そして β_i は非線形振動のリミットサイクルに収束する速度をそれぞれ規定するパラメータである。次に、結合した振動子間の互いの位相差を平均化するように作用する、単純な拡散的相互作用を採用する。説明の便宜上、相互作用前のモジュールの振動状態を x_i^{tmp} 、相互作用によって更新された状態を x_i と表すことにする。具体的に用いた式を以下に示す：

$$x_i = x_i^{\text{tmp}} + \varepsilon \left(\frac{1}{N_i} \sum_{j=1}^{N_i} x_j^{\text{tmp}} - x_i^{\text{tmp}} \right) \quad (2)$$

式中の N_i は、時刻 t においてモジュール i に隣接するモジュールの数を表している。隣り合うモジュール群が最密充填構造を形成したときに、もっとも多い $N_i = 6$ となり、結合しているモジュールが無い場合には、式 (2) は計算されない。従来の非線形振動子間の相互引き込みを議論する多くの研究においては、非線形振動子群のトポロジーは不変であるとされている。本稿においては、この点に関して多くの従来研究とは異なり、非線形振動子群のトポロジーが動的に変化する。ここで、複数の VDP 振動子が式 (2) に従って相互作用する際に、一部の振動子に対して式 (1) における α_i の値に変化を与えることで、振動子間に有意な位相分布を構成することができる。そこで、ロコモーションを状況依存的に発現させるために、次式のように α_i の値を改変するようなセンサフィードバックを導入した：

$$\alpha_i = \begin{cases} 0.7 & : \text{if the goal light is detected} \\ 1.3 & : \text{if the module is outer surface} \\ 1.0 & : \text{otherwise} \end{cases} \quad (3)$$

ロコモーションの生成: 効率的なロコモーションの生成のために、二つの動作モードの切り替えタイミングは、式 (1) による VDP 振動子の位相と対応づけられる。動作モード切り替えのタイミングが進行波としてモジュール群内部の位相が最も進んだ点 (VDP 位相勾配の頂上) からその周囲へ伝播する。この際、各モジュールの Active モードにおける腕の伸縮に必要な力を、最近接モジュールとの位相差に比例するように与える。この結果、各モジュールの実効

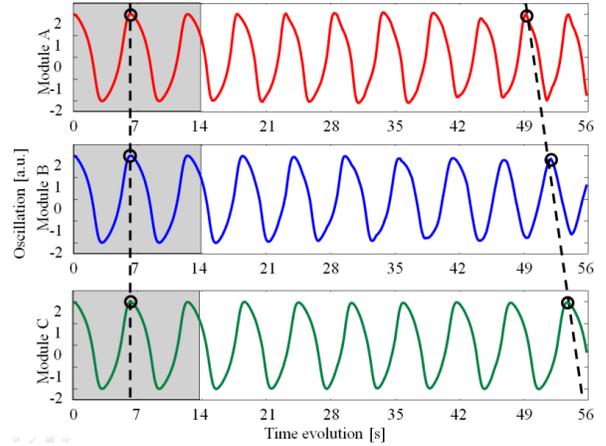


Fig. 6. : A verification of mutual entrainment among the VDP oscillators embedded into the modules.

的な腕の伸縮量は等位相面の法線方向で最も顕著となり、モジュールは VDP 位相勾配の頂上に向かって移動する。

III. 少数モジュールによる予備実験

以上の開発した新実機モジュールから構成される Slimebot 実機を用いて、モジュール間の相互引き込み、結合の着脱、ならびにロコモーションに関して予備的な実機実験を行った。以下にその結果を示す。

モジュール間の相互引き込み: ここでは、モジュール実機を直列に 3 個結合させた状態で VDP 振動子間の相互引き込み実験を行った。結果を Fig. 6 に示す。図中において、横軸は時間発展を、また縦軸は振動の状態を示す。灰色の領域では、全モジュールが $\alpha = 1.0$ に設定されているため、振動子間の相互引き込みを通して完全に同期するようすが見てとれる。白色の領域では、モジュール a のみ光センサ刺激により $\alpha = 0.7$ となることで、最終的に一樣な位相勾配が生成される様子を示している。

結合の着脱と動的な位相調整: Fig. 7 は、2 個のモジュール間において結合の着脱が繰り返される状況下で、モジュールに実装された VDP 振動子が頑健かつ安定に相互引き込みを行う様子を示している。これは、モジュール間の物理的な結合の着脱が起こり、VDP 振動子間のトポロジーが改変を受けても動的な位相調整が可能であることを意味している。

拡張性を有するロコモーションの発現: Fig. 8 は、初期状態において 2 個のモジュールが結合されている Slimebot が、モジュール数を 3 個に変化させながらロコモーションを発現している様子を示す。これは、モジュール群の結合トポロジーが改変を受けながらも、VDP 振動子群の相互引き込みを通して制御系と機構系が有機的に連関した結果である。また、モジュール数が異なってもロコモーションが発現していることから、Slimebot が拡張性を有することが見てとれる。

IV. まとめおよび今後の課題

平成 20 年度は、制御系と機構系に機能性素材の有する力学的特性の活用、ならびに非線形振動子の相互引き込み現象の活用という二つの工夫を主として導入した二次元モジュラーロボット (Slimebot) の実機開発を行い、新

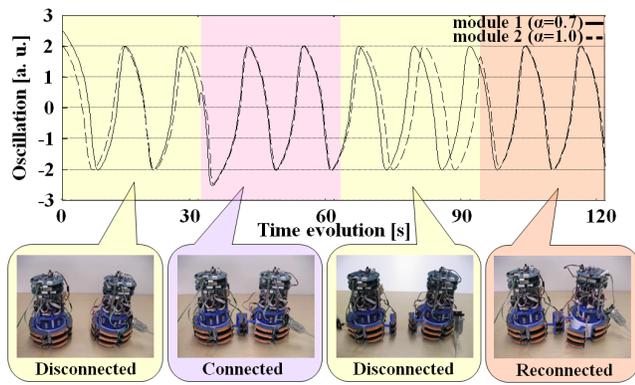


Fig. 7. : A verification of connection mechanism.

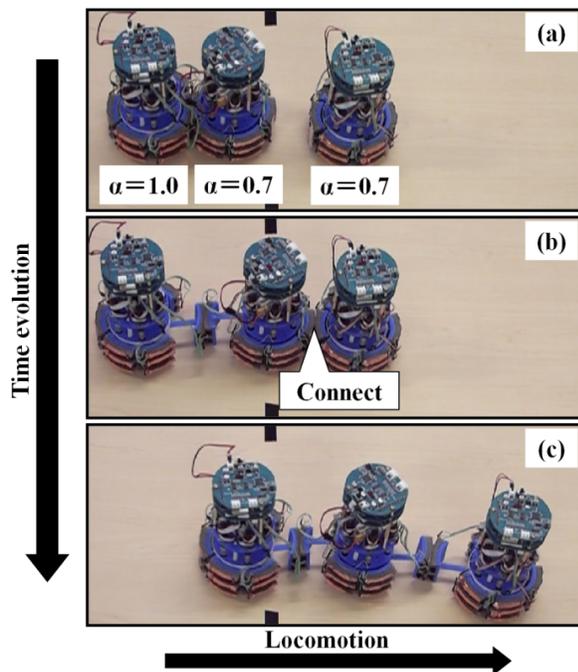


Fig. 8. : Experimental verification of locomotion with the change in the number of modules. See from (a) to (c).

型の実機モジュールによる予備的な検証を行った。新実機においては、DC モータと接触型 I₂C 通信を実装することにより、量産性の向上、Slimebot の移動速度の高速化、モジュール間通信の安定化をはかった。新実機による予備的な実機実験の結果、モジュール間の結合の着脱が繰り返される状況下における頑健かつ安定なモジュール間通信、ならびに、モジュール間の結合トポロジの改変に対して適応的な制御系と機構系の連関を伴うロコモーションの発現が確認された。現在は、新実機モジュールを量産中であり、今後はこれらを用いて実験を行い、Slimebot 実機の環境適応性、拡張性、耐故障性を検証をする予定である。

REFERENCES

- [1] H. Asama, et al.: "System Principle on Emergence of Mobiligence and Its Engineering Realization", in Proc. of the 2003 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems, pp.1715–1720, 2003.

- [2] T. Fukuda and Y. Kawauchi, *Cellular Robotic System (CEBOT) as One of the Realization of Self-Organizing Intelligent Universal Manipulators*, in Proc. of IEEE ICRA, pp.662–667, 1990.
- [3] A. Kamimura, S. Murata, E. Yoshida, H. Kurokawa, K. Tomita, and S. Kokaji, *Self-Reconfigurable Modular Robot – Experiments on Reconfiguration and Locomotion –*, in Proc. of 2001 IEEE/RSJ IROS, pp.590–597, 2001.
- [4] M. Dorigo, et al., *Evolving Self-Organizing Behaviors for a Swarm-bot*, Autonomous Robots, pp.223–245, 2004.
- [5] M. W. Jorgensen, E. H. Ostergaard and H. H. Lund, *Modular ATRON: Modules for a Self-Reconfigurable Robot*, in Proc. of 2004 IEEE/RSJ IROS, pp.2068–2073, 2004.
- [6] M. Yim, C. Eldershaw, Y. Zhang, and D. Duff, *Self-reconfigurable Robot Systems: PolyBot*, Journal of the Robotics Society of Japan, Vol.21, No.8, pp.851–854, 2003.
- [7] H. Yokoi, T. Nagai, T. Ishida, M. Fujii, and T. Iida, *Amoeba-like Robots in the Perspective of Control Architecture and Morphology/Materials*, Morpho-functional Machines: The New Species, Springer, pp.99–129, 2003.
- [8] A. Ishiguro, M. Shimizu, and T. Kawakatsu, *Don't Try to Control Everything!: An Emergent Morphology Control of a Modular Robot*, in Proc. of 2004 IEEE/RSJ IROS, pp.981–985, 2004.

生命の自律性解明のためのロボットの自律運動生成実験と八工の探索行動実験

池上高志, 嶋田正和
東京大学大学院、総合文化研究科、広域システム系

Abstract: ロボットの制作/シミュレーションと八工の自律運動の解析を通じて、人工と自然のシステムにおける自律性の意味を考える。今回の実験から、八工の自律運動にみられる異常拡散、運動を構成する実効的な自由度が時間的に変動すること、ロボットにおける第三の時間スケールの導入の必要性和エージェントについて、報告する。

1 研究目的

生命と無生命の違いのひとつに自律性の有無がある。自律性とは、自発的に動機付けをし、認識/行動をすることである。どんな複雑な機械も制作者が与えない限り、動機あるいは行動の目的を自分でつくることはできない。しかしどんな単純な生命システムもこの意味で自律的である。したがって生命とは何か、を考える上で自律性を理解することは重要かと思われる。このことに対し、国内外にロボット実験のアプローチがある。国外では R. ブロックスによって始められた「サブサンクションアーキテクチャー」や R. ファイファーらによるスタンピーなどがある。国内では、谷淳(理研)の巡航するロボットや國吉康夫(東大)の胎児のロボットである。一方生物実験的なアプローチとして、最近になって八工(Greenspanら)やヒル(Kristanら)を使った自発性の研究が報告されるようになってきた。しかしロボット、生物実験ともに自律性の理論的な指針はあまりみられない。ここでは自律性研究を新しく構築するもので

ある。

これまでに自律性の生成に関する理論的なアイデアとして、環境との相互作用を作ったり消したりする自律的相互作用のダイナミクス (autonomous coupling) = AC [7] や、新しいカオス的遍歴現象 (Embodied Chaotic Itinerancy =) ECI [6] を池上は提唱してきた。AC は、センサーと内部の神経ネットワークのコネクションの強さそのものを、内部のダイナミクスに応じてコントロールするというものだ。このことにより、環境との切り結びを自律的に行うエージェントが作り出せる。このエージェントを使って、光源の明滅の振動数を区別するエージェントを進化させることができる。次に内部に FitzHugh 南雲方程式をランダムに結びつけて作ったネットワークを持たせたエージェントをつかったモデルである。このネットワークに時間遅れの相互作用をもたせてやると、さきの AC と同様に、内部状態(カオスか周期的か)に応じて、エージェントは外からのセンサー情報を内部に取り入れたり取り入れなかったりする。その機構は、運動のスタイルが内部状態によるため、センサー入力にはいる信号の時系列が変動し、それに依存してセンサーが発火する場合とそうでない場合が生まれるからである。

これらの理論モデルをもとに、人工と自然の自律性に関して研究を進めて行くのが、本プロジェクトの目的である。ここで考える自律性は、単にカオス力学系のようなものとして捉えるだけでなく、身体を持って運動するという観点を取り入れ

た形で考えなくてはならない。身体性は単に物理的なサイズをもつことではなく、環境とのあいだで行為を自己組織化するための媒介性をもたなくてはならない。

本プロジェクトではこの理論をロボット実験とハエの実験を使って、実証的に展開していく予定である。具体的には、実験を2つ遂行中である。i) 自律移動ロボットを使った自律運動の生成実験を計画している。ひとつには Miuro (音楽を両脇のスピーカーから出しつつ、自分の運動パターンを変化させる特徴を持っている) を使って、どうい音楽に対し自律的にどのようにパターンを作り変遷させるかの研究。ii) ハエの実験では、1匹のハエの自律運動と2匹のハエを使った自律運動の比較実験を行なう。特に記憶に関する変異体のハエを使って、自律走行パターンのバリエーションをつくる実験を行ない、自律性の生物学的プロセスを明らかにする。

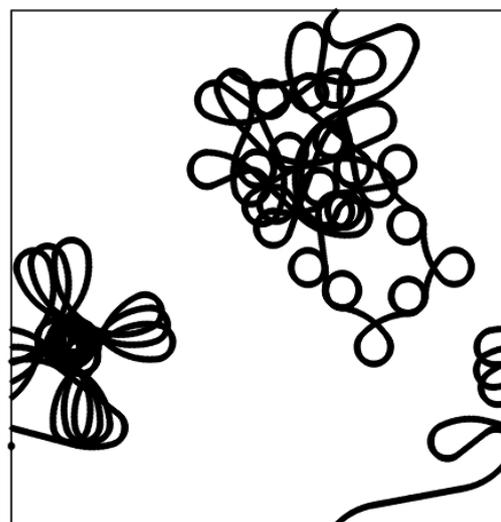
2 方法論

下図 a は ECI エージェントの、2次元の格子パターン上を運動する運動軌跡である。運動パターンが変遷する時には、内部のダイナミクスも変遷する。このアイデアを小型ロボット(下図1)に応用し、ipod から流れる音楽にあわせて、ダンススタイルを変遷させる自律運動を実際のロボット(図2)で生成した。こうした自律的なスタイルの変遷は、生物ではどうか。そこで、ハエを使った自律走行の行動解析実験を行なった(図3)。

そこで、初年度の計画として

1) 株式会社 ZMP のロボット「Miuro」(ミューロ)を用い、自律運動をするロボットをどのように作り出すかを研究する。Miuro は動くスピーカーとでもいうべきロボットで音楽と身体運動パターンを結びつけている。ECI を使って自律的に音楽と運動パターンを関係つけて行く仕組みをデザインする。できればその特徴つけも行う。

2) イエバエとショウジョウバエを用いたハエ



b) 50000-60000

Figure 1: この時間ステップでの ECI エージェントの示すトラジェクトリー [6]

の自律運動の動物行動実験を行なう。ケージの中にハエを一匹入れ、数カ所に砂糖水をたらして、ハエの探索パターンを定量的に調べる。記憶の変異体を持つショウジョウバエを使って記憶構造との関係をつける。次に2匹のイエバエを使って、個体間相互作用と自律運動の関係を解析する。

3 成果

3.1 ロボット実験

Miuro (ミューロ) は、円形で車輪を2つ持った自走型のロボットで、最大の特徴は両側にスピーカーを持っていることである。Miuro は頭に ipod を乗せて、ipod で演奏する音楽をスピーカーから流しながら、その音楽を入力として内部状態を変化させ、結果として「ダンス」の仕方を変化させることができる。また、CCD カメラによる視覚情



Figure 2: ロボット MIURO の外観 [1]

報や4つのIRセンサーや触覚センサーなども搭載している。このロボットにECIのプログラムを搭載し、音楽に合わせてダンスの仕方を自律的に変化させるロボットを発表した [1, 2]。このときに分かったこととして、3番目のロボット時間スケールを導入の必要性が認識された。神経ネットワークの状態遷移の時間スケールが約5msec、ロボットとコンピュータの通信が約100msec、このままやると音楽とまったく関係のない運動が生まれてしまう。そこで、約30msecごとに神経ネットワークの状態をサンプルし、それを使って運動をつくると、ダンスとして音楽と相関を作りつつ、それが自発的に壊れて行くパターン、カオスの遍歴をつくることができる。このサンプルする時間スケールをロボットの時間スケールとよぶ。またこのカオスの遍歴を相互情報量を使って計量することも行った [2]。

3.2 八工の自走実験

共同研究者の嶋田正和氏の研究室で、ビデオシステムやガラスケージなどを利用して八工の探索活動の観察実験を行なった。ケージ(47cm平方、深さ2cm)の中に砂糖水をばらまき、八工がどのようにケージの中を歩き回るかを撮影し、ソフトウェ

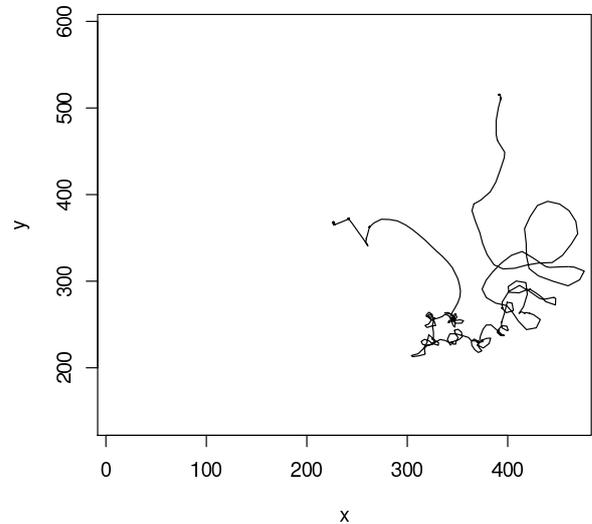


Figure 3: ケージの中のイエバエの軌跡 [4]

アRを用いることでその探索パターンを統計解析する。特に局所的なAutoregression(AR)法を用いることで、この軌跡の時系列データから、探索運動の自由度の変遷などを解析した結果、その探索行為に異常拡散(記憶効果のあるような)が観察され、さきのロボットと同じように最低2つの運動のスタイルを自発的にスイッチしながら運動することが分かった [4]。また今回、記憶能力が劣るようなショウジョウバエの変異体を用いることで、その拡散パターンがどう変わるか、運動パターンの変遷がどうなっているか、それを解析したが、記憶に関してはその運動の振る舞いを変化させることはなかった [3]。また、エサがあるなしに関わらず、八工は異常拡散を示すことが明らかとなった [4]。また現段階では、2匹の八工の実験は1匹と比べて明らかな違いは見つかっていない。このことの考察は次年度以降に持ち越される。

4 次年度に向けて

今年度はこのほかに、能動的な知覚に関する研究もすすめ [8, 9]、身体運動をどのように知覚にむすびつけるか、の研究が進んだ。これを進化的なコンテキストで展開し、例えば恒常性のダイナミック版 (homeodynamics) としてどのように異論をするめるか [5] あるいは、身体運動と知覚の共進化をどう見いだすか [10]、などが今後の研究の方向である。特に、次の2点に注目している。

1) 人工と自然のシステムにおける「ロバストネス (頑強性)」を考えることで、環境との調整機構としての行為の意味を議論する。

2) 人工と自然のシステムにおける「オンライン学習」を、よりオープンな環境で考えることで、開かれたダイナミクスとしての行為の構造について議論する。

References

- [1] Aucouturier, J.-J. and Ogai, Y. and Ikegami Using chaos to trade-off synchronization and autonomy in a dancing robot, Trends and Controversies, IEEE Intelligent Systems 23 2 74-85 2008.
- [2] Aucoutier, J.-J., Ogai, Y and Ikegami, T., Making a robot dance to music using chaotic itinerancy in a network of FitzHugh-Nagumo neurons, LNCS 4985 (Part II), 2007, pp. 647-656.
- [3] 堀部直人、「ショウジョウバエの記憶と学習にもとづく適応戦略: 歩行軌跡のモデル選択と時系列解析」(東京大学修士論文、2008)
- [4] Takahashi, H., Horibe, N., Shimada, M. and Ikegami, T., Analyzing the House Fly's Exploratory Behavior with Autoregression Methods, J. Phys. Soc. Japan. 77 84802 2008
- [5] Ikegami, T and Suzuki, K From Homeostatic to Homeodynamic Self, BioSystems 91 388-400 2008
- [6] Ikegami, T., Simulating Active Perception and Mental Imagery with Embodied Chaotic Itinerancy, Journal of Consciousness Studies Vol.14 (2007) pp.111-125.
- [7] Iizuka, H. and T. Ikegami Simulated autonomous coupling in discrimination of light frequencies, Connection Science, 17 (2004) pp.283-299.
- [8] Ogai, Y., Ikegami, T Microslip as a Simulated Artificial Mind Adaptive Behavior 16 2-3 129-147 2008
- [9] 大海 悠太, 池上 高志, "複雑系としてのマイクロスリップの数理的研究", 生態心理学研究, Volume 4, Number 1, 39-50, 2009
- [10] Suzuki, K and Ikegami, T. Shape and Self-movements in Protocell Systems Artificial Life 15 (2009) 59-70.

蝶の羽ばたき飛翔における環境創成による移動知発現のメカニズム

泉田 啓 (京都大学), 飯間 信 (北海道大学), 平井規央 (大阪府立大学)

1. はじめに

1.1 研究目標

蝶の羽ばたき飛翔は、生成される流場を環境とする、移動知の一例である。実際、(a)神経系-身体-環境の動的相互作用による運動形態である、(b)身体と環境の相互作用の力学的非線形性を利用して移動知を発現させている、等、他の移動知と本質的に同じ問題構造を持っている。ここでは特に、羽ばたきにより創成される渦列流場という環境が安定化とマヌーバに与える影響という観点から、飛翔における蝶の適応的行動能力を発現するメカニズムを解析する。これにより、環境創成による移動知という新領域を開拓しつつ、他の移動知にも共通する移動知発現の力学的共通原理の解明に貢献することを目指す。具体的には、(1) 生体の蝶の感覚器 (センサ) 入力および身体の応答動作との関係、(2) 蝶の安定飛行と状態間遷移飛行を実現する制御機構に環境 (流れ場) がどのように影響するか、という2点について、生体の蝶の実験観測による生物学的な解析と様々なモデルの構築をとおした工学的な実現というシステム論 (構成論) 的アプローチにより調査する。以上を研究期間にわたる目標とする。

1.2 研究の概要

「A. 生物学的アプローチ」と「B. 工学的アプローチ」として、今年度は以下の項目を実施した。関連する研究業績は文献[1]-[16]に示す。

A1. 飼育 アサギマダラ蝶を定期的に供給するため、野外から採集した雌成虫から採卵し、成虫になるまで大阪府立大学の飼育設備で飼育できるようにした。

A2. 実験観測 実験装置を構築して観測実験を行い、蝶の運動と空気力を計測した。観測データは、数値シミュレーションの妥当性評価用でもある。

A3. 解剖学的観測 可能な能動的動作を知るために、マイクロCTを用いて解剖学的理解を進めている。

B1. 2次元数値モデルによる検討 飛翔安定化およびマヌーバビリティ (状態遷移能力) を探るために2次元数値モデルを構築した。現在、安定な飛翔状態を実現して大摂動に対する回復過程を調査しており、状態遷移能力の解析に繋げる予定である。

B2. 3次元数値モデルによる検討 現実の蝶について、自由飛翔の安定性を解析する等の目的で、3次元数値モデルを構築している。実験で得られた観測データと数値シミュレーション結果を比較して、数値モデルの妥当性や精度を検討している。

2. 蝶の観測実験

図1に示す実験装置を構築し、蝶の運動と空気力を計測した。実験では、胸部を天秤に固定したアサ

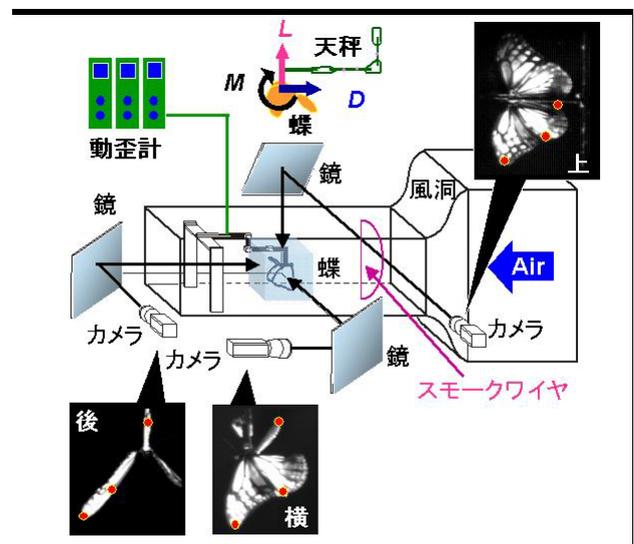


図1：羽ばたく蝶の運動と空気力の計測システム

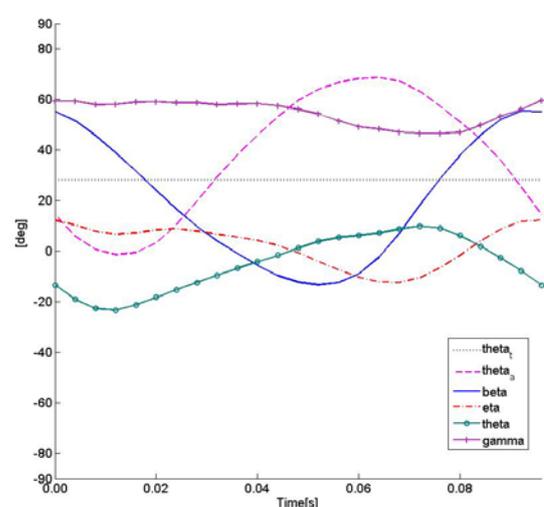


図2：運動の計測例 (主流 1.5m/s, 胸部仰角 30度)

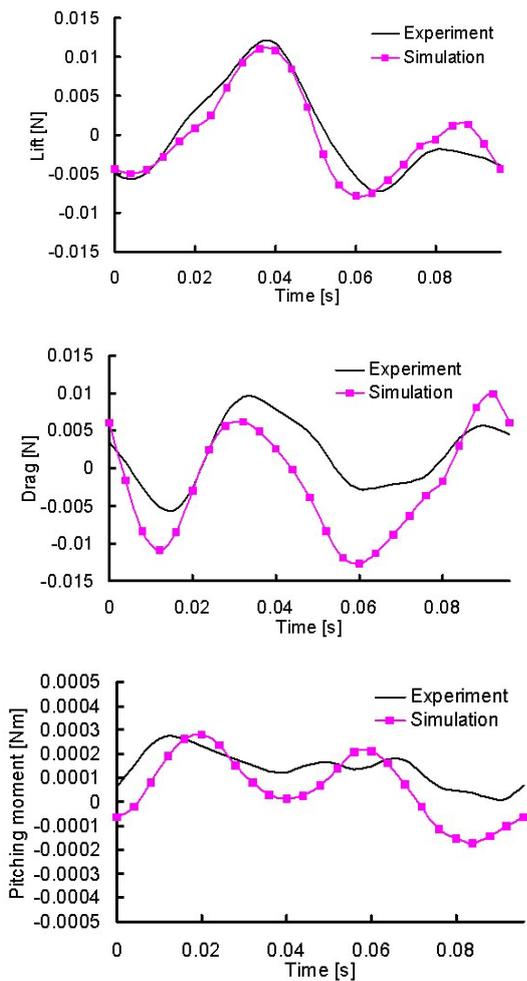


図3：空気力計測例 (主流 1.5m/s, 胸部仰角 30度)

ギマダラ蝶を風洞中に置き、一様流中で羽ばたかせる。その際の運動を高速ビデオカメラで3方向から撮影し、同時に蝶に働く空気力を天秤で計測する。撮影されたビデオ映像から身体上の特徴点位置を計測し、関節角といった運動学パラメータに変換する。

得られた羽ばたき一周期分の運動計測と力計測例(揚力, 抗力, ピッチング・モーメント)を図2と図3に示す。各計測条件において羽ばたき周期が概ね一定であること、翅を打ち下ろす運動は概ねコサイン曲線になり、腹部角は逆位相になることが解る。異なった個体と実験条件で複数のデータを得たが、この特徴は共通する。一方で、実験条件により変化することから、能動的に制御に用いると考えられるものもあった。

3. 蝶の解剖学的観測

アサギマダラの飛翔に関わる筋肉を明らかにし、可能な能動的動作を知るために、冷凍保存した標本を用いてマイクロCT装置 Comscantecno



図4：アサギマダラ蝶のマイクロCTによる撮影画像から合成された3D画像

ScanXmate-A080S を用いて撮影した。撮影条件は、解像度 18 μm 、管電圧 70 kV、管電流 90 μA である。ソフトウェア Analyze を用いて、撮影された画像をコンピュータ上で 3D 画像に合成した。図 4 は合成された画像で、翅はほぼ水平な状態である。

得られた画像を用いて、Emoto (1983) によるギフチョウの筋肉と胸部外骨格の構造を参考に各部の同定をおこなった。その結果、主な間接飛行筋である背縦走筋、背腹筋など比較的大型の筋肉が同定され、構造や付着点が明らかになった。また、直接筋についても比較的大型のものは同定可能であった。今後は、基翅節片周辺の直接筋等について、さらに細部の同定を進める予定である。

4. 2次元数値モデルによる検討

本年度は飛行安定化の解析およびマヌーバビリティ（状態遷移能力）解析についてのモデル構築及び検討を行った。これらの検討結果に基づき状態遷移能力の解析に有用なアイデアを得た。

昆虫飛行で特徴的なのは翼から生み出される渦により周囲に環境を生み出し、その環境と翼の相互作用により望む運動を実現する点にある。このような環境の特性を解析的な理論により明らかにすることが出来れば、有効に活用できることが期待できる。蝶を含む昆虫飛行は一般に渦の生成とその運動を伴う系であるので、一見このような解析的理論は実現困難であると思われるが、遠方場に注目することでその困難を解決することが可能である。これに関連してまず遠方場に注目した飛行理論の構築を行った [3], [7], [8]。

次に飛行安定化および状態遷移能力の解析に適したモデルの構築を行った。主に 2次元モデルを用いて重心運動と翼が生成する力を仮定した常微分方程式モデルを作成し、その不安定定常（周期）解を求めることで、安定化すべき状態を得ることができれば環境生成の意味を探る上での第一歩となる。いきなり解を求めることは簡単ではないと思われるので、自明と思われる解を与えるパラメータからスタートし、分岐解析ソフトを活用して分岐枝を延長することで適切な解を求めることを考えている。しかし現在の所、解の分岐が多数起きるためにパラメータを現実的な所まで延長することが出来ずにいる。対流の問題で対流セル間の強い相互作用を解析した際 [5]には相互作用を定める不安定解の候補を選ぶためにパラメータを変えたときの相互作用をしらべ、定性的結果が切り替わる場所に注目する、また空間対称性を課すなどの工夫により適切な不安定解を求めた。一方、2. で述べたように、蝶の自由飛行時に

おける飛行パラメータの幾つかは観測データ毎に大きな変動を見せ、なんらかの制御運動を示唆していることが分かった。このような事を勘案して、何らかの制限をモデルに加えることで安定飛行を実現し、その上で遷移ダイナミクスの特徴を考えるという方針をとることとした。

このような考えに基づいて安定飛行を可能とする 2次元数値モデルを構築した。このモデルにより渦とはばたき翼の相互作用による状態遷移能力の違いを見ることが可能となった。このモデルは定常翼近似を用いても周囲の渦運動を考えても重心運動は安定である。

現在このモデルに大摂動を加えた場合の回復過程について調べている途中である。予備的な結果として、渦運動を考慮した場合は大摂動からの回復が非

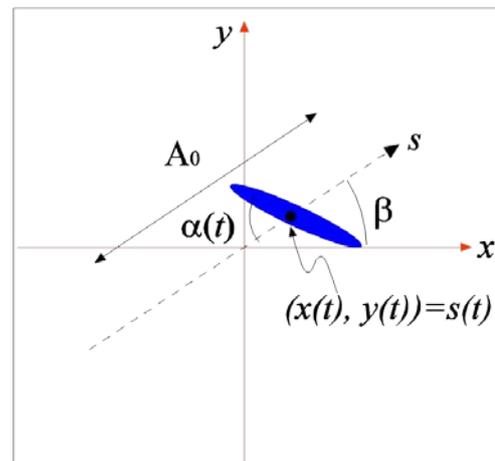


図 5: 2次元モデル。角度 α は与えられた運動を行い、位置 x, y は環境（渦）から決まる力に基づいて運動する。

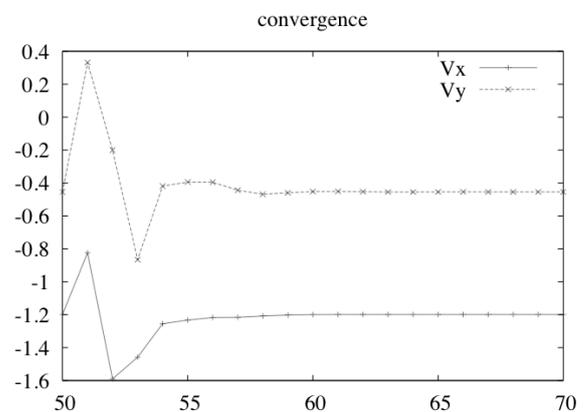


図 6: 安定性回復の一例。下から空気の固まりをぶつけた後、定常状態に収束する様子。数周期でほぼ基に戻っていることがわかる。

常に速やかであり渦が作り出す環境が確かに飛行の安定性回復に役立っているように思われる。現在実験との対応を良くするためにパラメータのチューニングを行っている最中である。

5. 3次元数値モデルによる検討

渦法的一种であるパネル法による3次元モデルを開発している。開発してきた計算コードで計算精度が低下する状況があったので、改善を加えて計算精度を向上させた。得られたモデルに図2の運動をさせたときの空気力を図3に実験結果とともに示す。数値シミュレーションによる計算結果は実験結果と比較的良好一致する。揚力に比べて抗力で若干誤差が大きいため、改善できないか継続的に検討する。

蝶を一樣流中で羽ばたかせ、スモーク・ワイヤーを用いて可視化した実験画像と対応する数値計算結果を図7に示す。実験結果から、羽ばたきによって後流中に放出される自由渦により、複雑な流れ場が形成されることがわかる。また、数値シミュレーションがその様子を概ね捉えている。

謝辞

京都大学大学院理学研究科動物学教室の荻原直道博士にはCT画像を撮影頂いた。記して感謝する。

参考文献

- [1] K. Senda, M. Sawamoto, M. Kitamura, T. Obara, Towards Realization of Stable Flapping-of-Wings Flight of Butterfly, International Symposium on Adaptive Motion in Animals and Machines, 2008, pp. 62-63.
- [2] K. Senda, M. Sawamoto, M. Kitamura, T. Obara, Effects of Flexibly Torsional Wings in Flapping-of-Wings Flight of Butterfly, World Automation Congress, 2008, pp. 1-6.
- [3] M. Iima, A paradox of hovering insect in two-dimensional space, Journal of Fluid Mechanics, vol. 617, 2008, pp. 207-229.
- [4] M. Iima and A. S. Mikhailov, Propulsion hydrodynamics of a butterfly micro-swimmer, Europhysics Letters, 2009. (accepted)
- [5] M. Iima and Y. Nishiura, Unstable periodic solution controlling collision of localized convection cells in binary fluid mixture, Physica D, vol. 238, 2009, pp. 449-460.
- [6] 飯間 信, 羽ばたき飛翔の数理, 昆虫ミメティクス --昆虫の設計に学ぶ--, エヌ・ティー・エス, 2008, pp. 672-277.
- [7] 飯間 信, 蝶の飛翔に潜む数理構造, 日本応用数理学会誌, vol. 18, no. 4, 2008, pp. 39-51.
- [8] 飯間 信, 2次元流体中で周期運動する翼に働く力の表式とその昆虫飛翔への応用, 日本流体力学会年会 2008 講演論文集, 2008.
- [9] 飯間 信, はばたき飛翔の流体力学, 日本物理学会誌, vol.

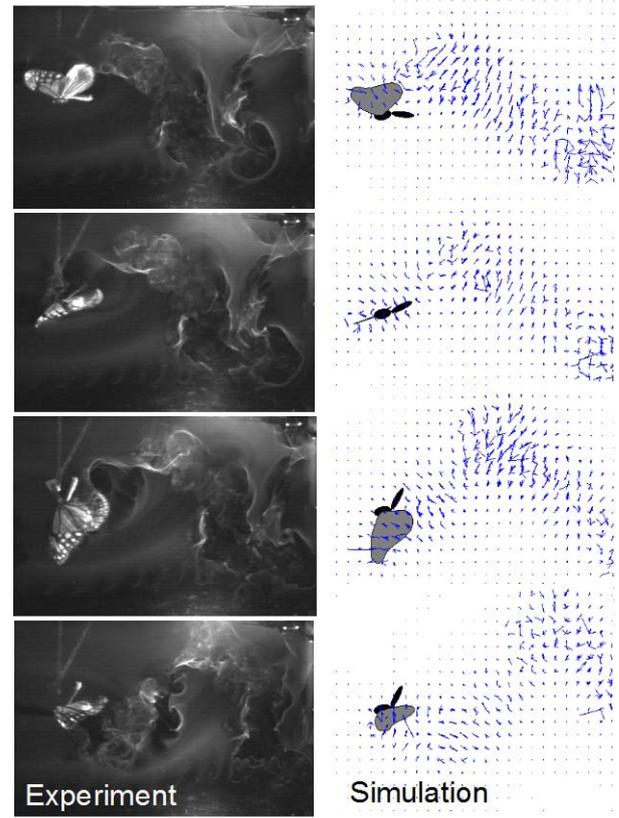


図7 : アサギマダラ蝶の羽ばたきの可視化実験(左)と3次元モデルによる計算結果(右)

63, no. 4, 2008, pp. 629-633.

- [10] M. Iima, Robustness of an insect's hovering: a transition of flapping free-flight, ICTAM 2008, 2008.
- [11] M. Ishii, N. Hirai and T. Hirowatari, The occurrence of an endangered lycaenid, *Zizina emelina* (de l'Orza), in the Osaka International Airport, central Japan, Trans. lepid. Soc. Japan, vol. 59, 2008, pp. 78-82.
- [12] M. Yago, N. Hirai, M. Kondo, T. Tanikawa, M. Ishii, M. Wang, M. Williams, R. Ueshima, Molecular systematics and biogeography of the genus *Zizina* (Lepidoptera: Lycaenidae), Zootaxa, vol. 1746, 2008, pp. 15-38.
- [13] 岩田 昇, 秋枝伸志, 平井規央, 石井 実, 大阪府堺市におけるウスバキトンボの季節消長, Tombo, 2009. (印刷中)
- [14] 黒田修司, 平井規央, 石井 実, 幼虫寄生蜂セセリオナガサムライコマユバチの発育に及ぼす寄主齢の影響, 応動昆, 2009. (印刷中)
- [15] 平井規央, 最近分布を拡大したチョウとガ, 昆虫と自然, vol. 43, no. 12, 2008, pp.13-16.
- [16] 横田 靖, 平井規央, 大阪府池田市でリュウキュウムラサキを目撃, 昆虫と自然, vol. 44, no. 1, 2009, p. 30.

動的素子のネットワークに於ける環境に対する適応メカニズムの研究

研究代表者 青柳 富誌生 京都大学情報学研究科
 研究分担者 津田 一郎 北海道大学電子科学研究所

Abstract—動物が外部環境に応じて高度な適応能力を発揮するのは、外部環境の情報をモニターしながら次の行動を決定し、能動的に環境に働きかけることが本質にある。それを可能にしているのは脳・神経系であり、その適応メカニズムの基本的プロセスを研究することは重要である。今年度は、神経系のネットワークに関して以下の二つの研究を行った。最初の研究は、周期発火しているニューロン集団を考え、その発火状態により結合強度が変化していく状況を非常に一般的な枠組みで解析した。このような系は神経活動が結合変化の影響を受ける一方、神経活動に依存して結合もまた時間変化することで多様な振る舞いを示す。解析の結果、3つの典型的な挙動を示すことがわかった。系の持つ機能性に関してヘブ的学習ルールの場合には二値記憶と同等の記憶能力があり、STDP 的な学習ルールではいろいろなタイミングや時間的シーケンスが記憶可能であることを示している。次に、エピソード記憶形成が如何に行われるかを理解するために、海馬のニューラルネットをモデル化し、海馬の役割に関する計算論的な研究を行った。モデル CA3 では事象記憶の列が生成され、各事象記憶間を連結する軌道はカオス軌道であり、いわゆるカオスの遍歴が生じることが分かった。また、共同研究による実験により、ラット海馬がコントロールコーディングを行っている可能性を強く示唆する結果が得られている。

き、どのような最終状態が出現するのか？また、機能として果たし得る役割は何があるのか？に的を絞り研究を行った。結果として、構造安定に3つの状態が出現することがわかった。もう一つの研究は、エピソード記憶の形成とカオス的アトラクターの関係についてである。海馬という大脳辺縁系に属する場所はエピソード記憶の形成に必須であると考えられてきた。また、近年では海馬が想像力とも関係があるとする臨床報告もなされている。本研究では、海馬 CA3 の数理モデルが創発するカオス遍歴的なダイナミクスのもとで記憶の連続想起を説明することを示し、海馬 CA1 の数理モデルが CA3 からの時系列出力をコントロール集合上に表現することを示した。さらに、コントロール集合が生成するためのルールとして縮小アフィン写像の組が自己組織されることを理論モデルで予測した。さらに、それらを確認する実験をラット海馬のスライスを用いて行い、縮小アフィン写像の存在と膜電位応答に階層的なクラスタリングを発見し、理論の予言を実証した。以上、2つの研究結果について、以下に説明する。

I. はじめに

神経ネットワークの最も顕著な特徴として、シナプス結合強度が活動パターンに応じて動的に変化する可塑性がある [1], [2]。これは、神経ネットワークの高度で柔軟な情報処理を実現するための学習や記憶の神経基盤であり、活発に研究が行われている。環境に対する適応メカニズムの基盤として、以上のことは極めて重要である。本年度は、大きく分けて二つの研究を行った。一つは、シナプス可塑性と結果として出現するダイナミクスを明らかにすることである。例えば、STDP などの結合の学習則を仮定して、周期的に発火しているニューロンがネットワークを形成したとき、最終的状态はどの様になるのか？こういった方向の研究が最近数多く行われるようになってきた。具体的に、シナプスの可塑性として STDP を仮定すると、同期しているニューロンがグループ化してグループ内の結合がゼロになる現象などが報告されている [3]。我々は、もう少し問題設定を一般化して、図 (1) のように結合の学習則は位相差に依存するある関数で決まっていると仮定したと

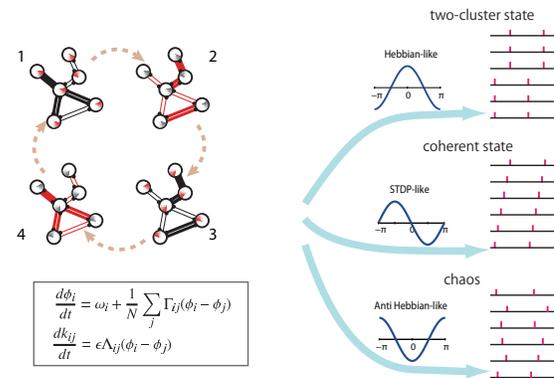


Fig. 1. 結合が前後の振動状態の位相に応じて変化する振動子ネットワーク。周期発火しているニューロンのネットワークと思えば、結合の変化は前後のニューロンの発火タイミングの関数として変化する学習則と見なせる。構造安定に出現する3つの状態は、結合の変化規則がヘブ則に近い場合は2クラスター状態(2状態の情報を保持)、STDPに近い場合はコヒーレント状態(位相関係の情報を保持)、反ヘブ則に近い場合はカオス状態を示す。

II. 結合が変化する位相振動子のモデル

結合が与えられたときの周期発火しているニューロンの力学系は、位相振動子モデルで本質的に記述できることが知られている。問題は、結合の変化規則であるが、前後の2ニューロンの位相差にのみ依存するルールを考える。これは、絶対的な時間ではなく、相対的な時間差が物理的に意味があることの反映である。学習ルールを規定する $\Lambda(\phi)$ や位相の結合関数 $\Gamma(\phi)$ の形に依存して、最終状態はどのような動的振る舞いが生じるか、系統的に調べておけば、個別的に調べられた今までの知見を見直し、今後の研究にも重要な指針を与えることができるであろう。興味深いことに、学習関数の形に応じて3つの典型的な状態が構造安定なものとして出現することがわかってきた [4]。学習ルールが Hebb 的、すなわち近い位相のニューロンの結合は正の方向へ強化し、異なる位相のニューロンの結合は負の方向へ強めるルールにすると、最終的に2クラスター状態に分かれる。2グループのニューロンの比は初期条件などに応じて色々な値を取り得る。学習ルールが非対称 STDP 的、すなわち位相差の符号に学習ルールが依存する場合、最終的にニューロン間の発火順序を保持するコヒーレントな定常状態に落ち着く。学習ルールは反 Hebb 的なルール、いつまでたっても定常状態に収束せず、カオス状態となる。上の3つの状態において、初期状態に設定した位相と最終状態との間の相互情報量を取ると、コヒーレントな状態が一番情報量が多く、次に2クラスター状態であり、ほぼゼロに近いカオス状態となる。ここから、Hebb 的な学習ルールは2値記憶と同等の連想記憶能力があり、STDP 的な学習ルールは色々なタイミングや時間的シーケンスが記憶可能であることを示している。

III. 海馬 CA3 のモデルとカオス

次に、エピソード記憶のメカニズムを調べるため、海馬 CA3 のモデルを構成した。この場合、記憶パターン間のカオスの遍歴 [5] を生み出すので、それを説明するアトラクター概念が必要になる。従来の幾何的アトラクターの定義を示し、それが適用できない力学系を示す。その場合をも説明できるようにアトラクター概念を拡張する。新しいアトラクター概念を使うことでカオスの遍歴のメカニズムを解明する。

a) : 定義 (幾何的アトラクター)

M をコンパクトで滑らかな多様体とする。 $f: M \rightarrow M$ を M 上の連続写像とする。補足領域 N を M の部分集合として、 $f(N) \subset \text{inter}(N)$ (ただし $\text{inter}(N)$ は N の内部) を満足する物とする。このような補足領域に対して、 $A = \bigcap_{n=0}^{\infty} f^{(n)}(N)$ は吸引集合を定義する。吸引集合の中で最小のものをアトラクターとい

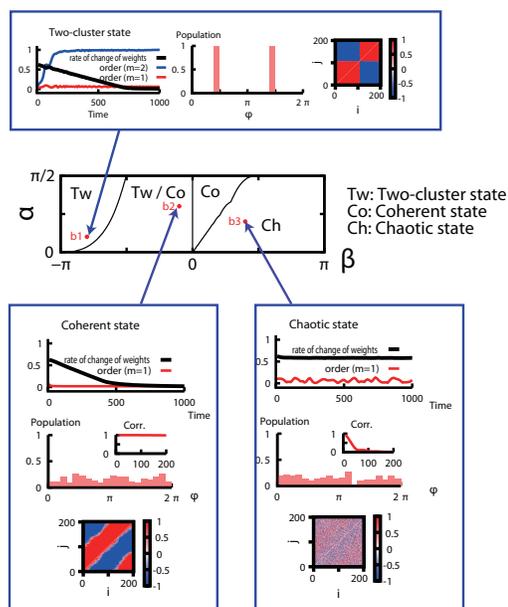


Fig. 2. 多体系における相図 ($N = 200$)。 α : シナプス伝達遅れ, β : 結合変化則の制御因子。定常状態は Two-cluster, coherent, chaotic states の3状態をとる。相図の3点における各定常状態を示した。Order parameter と結合変化量, 位相分布 ($t = 1000$) と位相パターンの自己相関関数, 結合行列 k_{ij} ($t = 1000$) を示した。Index は位相 ϕ_i の昇順に並べている。

う。あるいは、位相的に推移的な吸引集合をアトラクターという。この二つの表現は等価である。

b) : これは通常のアトラクターの定義であり、特に幾何的アトラクターということがある。しかしながら、このアトラクターの定義では ω -極限集合は必ずしもアトラクターにはならない。時間が正の無限大の極限で初期値がその集合に収束するにもかかわらずである。たとえば、次のような間欠性への臨界を考えよう。

c) : 間欠性への臨界 [6]

f を R の単位区間上で定義された C^1 写像とする。具体的に次の写像を考える。

$$x_{n+1} = f(x_n) \bmod 1 \quad (x_n \in [0, 1), \forall n \geq 0), \quad (1)$$

$$f(x) = x - \omega \cos(2\pi x) + \omega, \quad \omega = \frac{1}{2}. \quad (2)$$

不動点は幾何的アトラクターではない。不動点は不安定方向を持っているので、補足領域が定義できないからである。ところが任意の初期点はこの不動点に収束する。つまりアトラクターと呼んでよいように思われる。ミルナーはこのような力学的振る舞いもアトラクターとして認めるために次のようにアトラクターを拡張した。

d) : 定義 (ミルナーアトラクター [7])

M を相空間、 B を集合とする。 B の流域は次で定義される。 $\rho(B) = \{x | \omega(x) = B, x \in M\}$ 。ミルナーアト

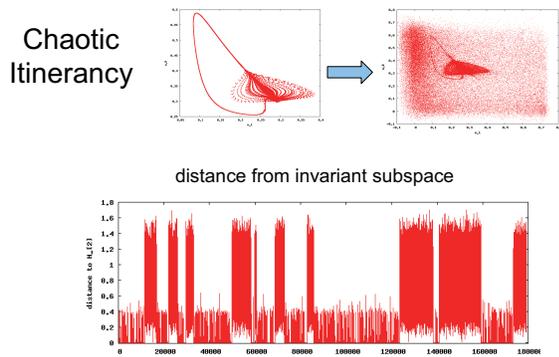


Fig. 3. μ モデルのギャップジャンクション結合系（拡散型結合）に典型的に見られるカオスの遍歴。上の左図は on-off 間欠性である。上の右図はそこから転移したカオスの遍歴。下の図はその時系列である。

ラクターは次の二条件を満足する集合 B として定義される。

1. $\mu(\rho(B)) > 0$, ただし μ はルベグ測度と等価な測度である。

2. $\mu(\rho(B) \setminus \rho(B')) = 0$ を満たす B の真部分集合 B' は存在しない。

e) : このように、幾何的アトラクターはミルナーアトラクターであるが、逆は必ずしも真ではない。

A. 神経回路のカオスの遍歴

神経回路でのカオスの遍歴もよく研究されているが、われわれが開発した μ モデル [8] の拡散結合によるカオスの遍歴をの典型例を図に示す（図 3 参照）。 μ モデルは以下のようなモデルである。 μ -model:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -y - \mu x^2 \left(x - \frac{3}{2} \right) + I \\ \frac{dy}{dt} = -y + \mu x^2. \end{cases} \quad (3)$$

これは、ホジキン・ハクスレーモデルの 2 次元還元がフィッツヒュー・南雲方程式であるのに対して、カノー方程式の二次元版である。リミットサイクル振動子が基本解としたときの拡散的結合（ギャップジャンクションの数学モデル）がリミットサイクルへの同期とそれからの脱同期を交互にカオス的に繰り返す振る舞いを生み出す。数学的にはもっと複雑で多様な内部構造が存在することがわかった。

B. CA3 におけるカオスの遍歴

CA3 は反回性回路を有するが、それは錐体細胞の軸策側枝が他の錐体細胞の樹状突起とシナプス結合をするためである。この確率分布は何であろうか。海馬における分布は知られていないように思われる。新皮質の錐体細胞に関する分布は知られているのでは

ぼガウス分布であるので空間的に相関がありほぼ全結合が保証されるような臨界幅が存在するだろう。それはガウス分布の標準偏差程度であると推定される。このように考えると、反回性回路のモジュール構造ができるだろう。モジュール間の結合は第ゼロ近似としては拡散型と考えるのが妥当だろう。それぞれのモジュールはヘブ学習によって連想記憶回路になると考えられる。 x_i をニューロン i の膜電位（あるいは同じことだが平均発火率）のような活動状態とする。ネットワークの状態をここのニューロンの状態を成分とするベクトル $X = (x_1, x_2, \dots, x_N)$ で表す。ここで、 N はニューロンの個数である。このベクトルは記憶状態を表すと仮定する。 μ 番目の記憶状態は $X^{(\mu)} = (x_1^{(\mu)}, x_2^{(\mu)}, \dots, x_N^{(\mu)})$ によって表現される。ここで、ヘブ学習は $w_{ij} = \sum_{\mu=1}^M x_i^{(\mu)} x_j^{(\mu)}$ によってニューロン i とニューロン j の間の結合強度 w_{ij} を決めることで与えられる。ただし、 M は記憶状態の数である。これは自己想起型の連想記憶モデルである。

このモデルに海馬 CA3 で発見されている抑制性細胞と中隔核の抑制性細胞からのシータリズムに同期した脱抑制の硬貨を入れると、連想記憶間のカオスの遍歴が現れる。我々はこの CA3 の動的遷移過程がエピソードの再生に相当するという予想を立てている。すると、CA3 で再生産されたエピソードが時系列として出力され、CA1 に入力する。CA3 での連想記憶部分はシグナルとして CA1 でコードされるが、それらをつなぐカオス部分は CA1 ではシグナルとしてコードはされず、入力時系列をよりよく学習するための連想記憶間の時間間隔の確保に当てられるだろうと考えている。以下の研究はこの仮定のもとでの CA1 におけるコントロールコーディングの研究である。

C. CA1 におけるコントロールコーディング

ニューロンモデルとして生理学的に洗練された Pinsky-Rinzel 型の 2 - コンパートメントモデル [9] を使い、不規則なパタン時系列の入力に対して、コントロールコーディング [10], [11] が可能かどうか、またそれらがどのようにデコードされるかを詳しく検討した [12]。その結果、CA1 錐体細胞の閾値下のダイナミクスに限らずパルス出力がある場合にも CA1 錐体細胞の膜電位にコントロール集合状のクラスターが形成され、その各要素クラスターはある有限の長さの入力パタン時系列であることが分かった。さらに、コントロールコーディングされた入力時系列がデコードされるかどうかを調べた。CA1 錐体細胞の膜電位分布を調べると、丁度ニューロンの閾値を堺に 2 双性の分布が得られた。これは、膜電位にコードされた時系列情報を出力パルスの有る無しの二値で再表現される可能性を表している。そこで、この二値からなる出力パルス時系列に入力の時系列情報が

どの程度残っているかを計算したところ、およそ8割がたの情報が残っていることが分かった。従って、入力時系列はCA1錐体細胞がパルスを出すか出さないかというパルス系列にデコードされ得るといふことである。

次にコントロール集合がどのようにして生成されたかを調べた。モデルCA1にランダムな入力時系列を入力したときの錐体細胞の応答を主成分解析すると、第一主成分、第二主成分に縮小型のアフィン変換が現れることを観察した。このように、少なくともモデルCA1のネットワークはアフィン変換を自ら生成することでコントロール集合を錐体細胞の膜電位に作り出し、入力時系列を表現しているということが分かった。

次に、このようなコントロールコーディングが海馬で行われているかどうかを確認するために、我々はラット海馬のスライス実験を行った。シャーファー側枝に空間パタンのランダムな時系列を入力し、CA1の錐体細胞の膜電位を観測した。その結果、深さ2-3程度の時系列の再帰的なクラスタリングが観測された[13]。さらに、このデータを解析して、縮小型のアフィン変換が実際に生成されていることを確認した[14]。このようにして、我々はエピソード記憶形成の機構に関する数学的な理論を進展させ、海馬のダイナミックモデルを提案した。さらに数学モデルから得られた結果から、海馬の機能の障害に関する仮説を追加しておく。

(a) 入力時系列はCA3ネットワークのカオスの遍歴的な活動状態によってCA3で再表現される。エピソード的な出来事は注意の機構により選択され記憶として残る。CA3のこの過程が傷害されれば、おそらく作話が起ころうと考えられる。

(b) カオスの遍歴はミルナーアトラクター間の遷移によって起こりうる。ミルナーアトラクターは学習過程においてシナプス結合の組にみられる冗長性のために普遍的に現れる。

(c) 入力時系列はCA1ネットワークの膜電位に自己組織される縮小アフィン写像が生成するコントロール集合によってコードされる。もしこのシステムが障害を受けると、言い間違いが起ころう。

(d) 入力時系列はCA1の出力のパルス列によってデコードされる。もし新皮質がこの情報を正しく受け取れないならば、想起に障害が起ころう。

IV. CONCLUSIONS AND FUTURE WORKS

本研究では、周期的発火状態に限定しているが、非常に一般的な条件で、様々な結合の変化規則(学習ルール)に対し、3つの典型的な状態が実現することを確認した。一つの結果として、Hebb的な学習ルールは2値記憶と同等の連想記憶能力があり、STD

P的な学習ルールは色々なタイミングや時間的シーケンス(すなわち位相情報)が記憶可能であることを示している。一方、反Hebb的な学習ルールの場合には、カオス状態が出現したが、この機能的役割や、現実との対応は今後の課題である。また、エピソード記憶形成の機構に関する数学的な理論を進展させ、海馬のダイナミックモデルを提案した。今後、これらの知見を基礎に、ブレインマシンインターフェイスや培養神経系の実験データの解析を行い、具体的に環境との相互作用や情報と移動の関係など、更に踏み込んだ研究を進めていく予定である。

V. 謝辞

本研究の成果に関して、共同研究者の野村氏(CREST研究員)、青木氏(CREST研究員)、田中氏(京大医博士課程)に感謝する。

REFERENCES

- [1] D. O. Hebb, *The Organization of behavior: A Neuropsychological Theory*. Wiley, New York, 1949.
- [2] 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, Dec. 1998.
- [3] H. Cateau and T. Fukai, "Local synchrony formed by spike-timing-dependent plasticity working on asynchrony-favoring neurons," *Neurosci. Res.*, vol. 58, p. S53, 2007.
- [4] T. Aoki and T. Aoyagi, "Co-evolution of phases and connection strengths in a network of phase oscillators," *Phys.Rev.Lett.* in press.
- [5] Kaneko, K. and Tsuda, I., eds.: *Focus Issue on Chaotic Itinerancy*. *Chaos* **13**: 926-1164, 2003.
- [6] Tsuda, I. and Umemura, T., Chaotic itinerancy generated by coupling of Milnor attractors. *Chaos* **13** (3) (2003) 937-946.
- [7] Milnor, J.: On the concept of attractor. *Comm. Math. Phys.* **99**: 177-195, 1985.
- [8] Tsuda, I., Fujii, H., Tadokoro, S., Yasuoka, T., and Yamaguti, Y. Chaotic Itinerancy as a Mechanism of Irregular Changes between Synchronization and Desynchronization in a Neural Network. *J. of Integrative Neuroscience* **3**(2004) 159-182.
- [9] Pinsky, P. F. and Rinzel, J., Intrinsic and network rhythmogenesis in a reduced traub model for CA3 neurons. *J. Comput. Neurosci.* **1** (1994), 39-60.
- [10] Tsuda, I. and Kuroda, S.: Cantor coding in the hippocampus. *Japan J. Indust. Appl. Math.* **18**: 249-258, 2001.
- [11] Tsuda, I.: Towards an interpretation of dynamic neural activity in terms of chaotic dynamical systems. *Behav. Brain Sci.* **24**: 793-847, 2001.
- [12] Yamaguti Y., et al. in preparation, 2008.
- [13] Fukushima, Y., Tsukada, M., Tsuda, I., Yamaguti, Y., and Kuroda, S., Spatial clustering property and its self-similarity in membrane potentials of hippocampal CA1 pyramidal neurons for a spatio-temporal input sequence. *J. Cogn. Neurodynamics* **1** (2007) 305-316.
- [14] Kuroda, S., et al, submitted to *J. Cogn. Neurodynamics*, 2008.

ばらつきを許容する生体の運動計画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

Abstract—高い自由度をもつ身体を有す生体になんらかの運動を行うとき、この自由度を如何に拘束するかが問題となる。その一方で冗長な自由度の活用によって生体は様々な環境に柔軟に対応することができる。本年度は生体が運動時に自由度の(1)拘束と(2)活用をどのように行い、また、(3)どのように多自由度の運動を効率良く獲得しうるかを以下のように考察した。(1)に関してはヒトの歩行時の遊脚運動は消費エネルギー最小軌道に近い軌道をとっていることを申請者らは示してきたが、本年度はさらに後進歩行やサル(サルの遊脚運動についても消費エネルギー最小化が強い拘束として働いていることを示唆する結果を得た。一方で、観測される運動軌道は一定ではなく若干のばらつきが観察される。そこで、(2)サルの二足歩行中の脚軌道のばらつきを分析したところ、遊脚期後半から両足支持期にかけて、腰に対する足先の位置のばらつきを小さくするような関節間の協調運動(シナジー)が生じている事がわかった。(3)に関しては、ヒトが運動習熟とともに関節スティフネスを低くしていくことに注目し、このように自由度の凍結と解放を行う学習シミュレーション実験を行ったところタスク達成を早く実現する効率の良い学習を行えることを示唆する結果を得た。

I. はじめに

高い自由度をもつ身体を有す生体になんらかの運動を行うとき、この自由度を如何に拘束するかが問題となる。その一方で冗長な自由度の活用によって生体は様々な環境に柔軟に対応することができる。20世紀前半に活躍したロシアの生理学者 Bernstein は、運動における重要な問題は自由度を操ることにあると考え「運動の巧みさ」と関連づけて議論した [1]。本年度は生体が運動時に自由度の(1)拘束と(2)活用をどのように行い、また、(3)どのように多自由度の運動を効率良く獲得しうるかを以下のように考察した。(1)は、生体がある運動を行うときに無数にとりうる運動軌道から特定の軌道をどのような基準で選択しているかという問題である。これは、運動学習のゴールはどこにあるかを知るためにも重要な問題である。(2)は、生体が様々な外乱下で運動するとき、どのように冗長な自由度を利用して運動を実現しているかという問題である。Bernstein が「熟練した鍛冶屋は正確に一定の位置を鎚で打つにも関わらずその関節軌道にはばらつきがある」と指摘したように、生体の運動には十分習熟していると思われる運動であってもある程度のばらつきが観察される。この運動の試行毎のばらつきの解析により生体が如何に自由度を拘束・活用しているかを知る事ができれば、生体が適応

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

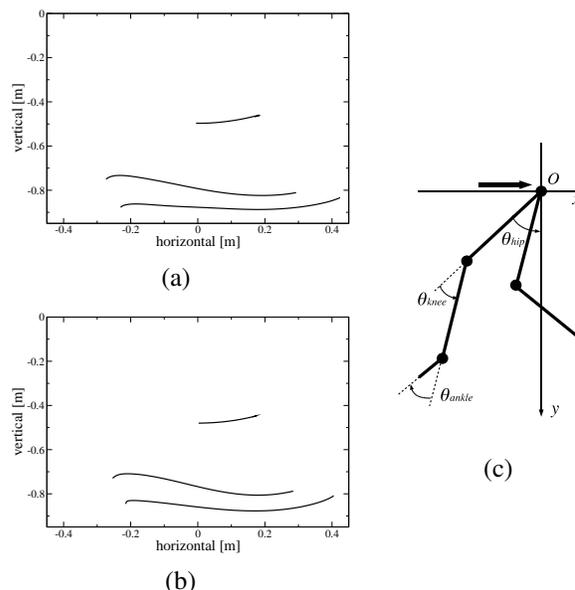


図1. ヒトの後進歩行における遊脚期の計測軌道と最適軌道。(a)は計測軌道、(b)は最適軌道を表す。各グラフ中上から順に膝関節、踝関節、足関節の位置を表しており、股関節位置を原点としている(図中(c)参照)。右が進行方向である。

的な運動を実現するために行っている制御メカニズムを知手がかりにもなる。

Bernstein は、ヒトは運動学習初期には関節スティフネスを高くして自由度を拘束することにより学習を促し、習熟とともに自由度を解放してより巧みな運動を獲得していると指摘した。(3)は、このように習熟度に応じた自由度の解放により熟練した運動を効率良く獲得できるかを検討するものである。以下にそれぞれの概要を述べる。

II. 自由度の拘束

申請者は先行研究により、歩行運動の平均的な特徴の多くが消費エネルギーの期待値最小化で説明できることを示唆する結果を得てきた [2], [3], [4]。本年度はさらに後進歩行やサルの遊脚運動について消費エネルギー最小化規範で説明できるかを検討した。Grasso らは、後進歩行は前進歩行の脚軌道を逆再生したような運動であると述べているが [5]、筆者らが後進歩行を計測した結果によると、着地や遊脚開始における脚姿勢が前進歩行の逆再生したものは若干異なるものとなっていた。また、計測された遊脚軌道の始点と終点をつなぐ消費エネルギー最小軌道を計算し

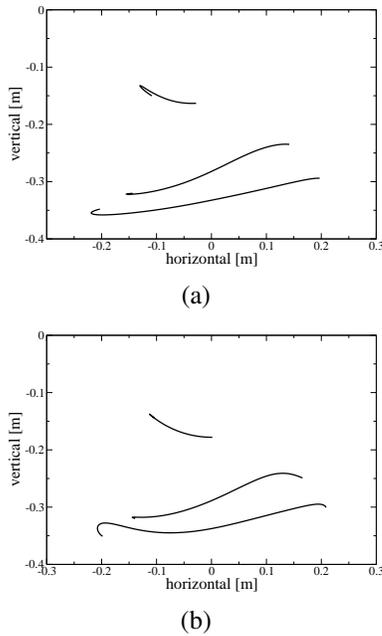


図 2. サルの二足歩行における遊脚期の計測軌道と最適軌道。(a)は計測軌道、(b)は最適軌道を表す。各グラフ中上から順に膝関節、踝関節、足関節の位置を表しており、股関節位置を原点としている進行方向は左側である。

たところ、その特徴は計測軌道の特徴とよく一致した(図1)。このことは、後進歩行においても少なくとも遊脚期は消費エネルギー最小化に基づく最適化がよく行われている事を意味する。歩行時の様々な特徴が消費エネルギー最小化でよく説明できるとする多くの報告があることを鑑みると、後進歩行についても消費エネルギーを低く抑える軌道が選択されており、単に前進歩行のキネマティクス情報の逆再生を行っている訳ではないと考えるのが自然なように思われる。

さらにニホンザルの二足歩行の遊脚軌道に関しても最適性の検討を行ったが、計測軌道では水平面方向の足の捻りが生じる遊脚終了付近をのぞけば、計測軌道と最適軌道の特徴はよく一致するものであった(図2)。このことも、消費エネルギー最小化が運動習熟における重要な拘束となっている事を示唆する。

A. 到達運動における運動計画

前節でもふれたように歩行運動に関してはその特徴を消費エネルギーの最小化で説明できる事を示唆する研究成果がこれまでに多く報告されてきた。一方で腕の到達運動については消費エネルギー最小規範とは異なった規範に基づくと考えられてきた[6], [7], [8]。そこで筆者らは、運動指令への生体ノイズの影響を考慮し、消費エネルギーの期待値を最小にする軌道を計算したところ、計測軌道とよく似た軌道が得られた[9]。到達運動の最適性に関する従来の研究においては、手先の速度波形がベル型になる1秒程度までの運動を対象に議論されてきたが、本研究結果では、

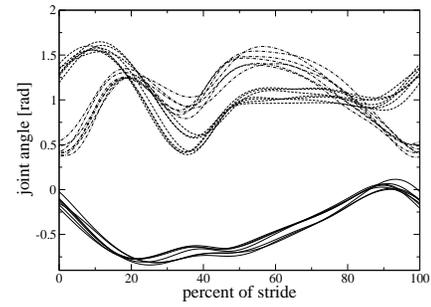


図 3. サルの二足歩行中の関節角度の時間推移。実線は股関節角度、破線は膝関節角度、一点鎖線は踝関節角度を示す。

ベル型の速度波形が崩れる長い運動時間の軌道の特徴も消費エネルギーの期待値最小規範により説明できることを示唆するものであった。観察される速度波形が運動時間が1秒を超える場合にベル型から崩れる要因の一つとして、遅い到達運動に対してはヒトが未習熟である可能性が考えられるため、約1週間に亘って到達運動の学習タスクを被験者に課し、練習とともに速度波形がベル型に近づくかどうか確認したが、速度波形の変化は見られなかった[10]。以上の結果は、到達軌道においても消費エネルギー最小化が軌道決定のための基本戦略である事を示唆する。また、消費エネルギー最小化が期待値に対して働くということは、過去の長期的な経験に基づいて運動が学習されている事を示唆している。

III. 自由度の活用

生体の運動は習熟しているように見えるタスクにおいてもしばしば試行毎にバラツキを示す。図3は8年間二足歩行の訓練を行った9才の芸ザル(ニホンザル)の二足歩行時の脚関節軌道である。このサルの歩行の様子を観察すると二足歩行に十分習熟しているように見え、また、その遊脚軌道は図2でも示したように消費エネルギーに基づいてよく最適化されている。しかし、図3を見ると関節軌道は一步毎にばらついていることがわかる。このような運動のばらつきにScholzとSchönerは注目し、Uncontrolled Manifold (UCM)[11]の概念を発表した。UCMとは、冗長な変数(関節角度等)がタスク達成という拘束下で作る多様体を指す。たとえば、仮に歩行中のある瞬間において腰に対する足先の位置を一定に保つ事が重要であったとすると、その位置関係を実現する関節角度の組み合わせは無数にあり(図4)、その組み合わせが作る空間をUCMと呼ぶ。生体の運動制御はなんらかの拘束条件に基づく一つの最適解のみを安定化しているというよりもむしろ、このUCMを安定化する一方でUCM上でのある程度の運動のバラツキは許容することにより冗長な自由度を活用した運動を実現していると考えられる[12]。

図5はニホンザルの2足歩行中において、どのように関節角度がばらついているかを示したものである。図中の σ_{\parallel}^x と σ_{\perp}^x はそれぞれ股関節に対する足先の x 座標位置(座

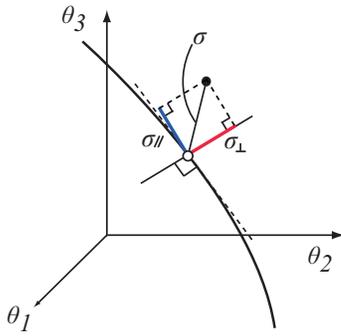


図4. UCM に注目したばらつきの解析。冗長アームである手先位置を実現する関節角度の組み合わせは無数にあり、多様体として表現される(図中の曲線)。図5の解析では、座標軸は脚の各関節角度を表す。また、白丸は歩行における着地等のある瞬間に各関節がとる角度の平均値を表し、曲線はその瞬間の股関節に対する足先の平均位置を実現する角度の組合せ(UCM)を表す。 σ_{\parallel} および σ_{\perp} は白丸で表す点における UCM の接線方向および接線に直交する方向の偏差をあらわす。前者は足先の位置には影響を与えない偏差であり、後者は影響を与える偏差である。

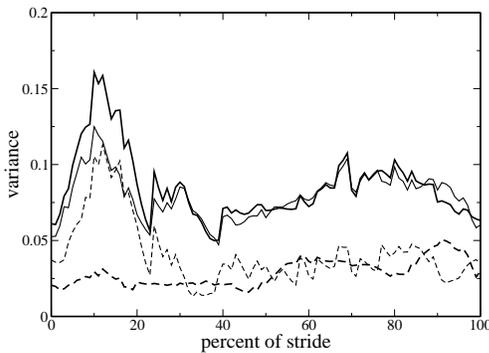


図5. ニホンザルの2足歩行における脚軌道のばらつき。時刻0%は遊脚開始時刻であり、時刻約37%で接地、時刻100%は接地終了時刻である。細い実線と破線はそれぞれ σ_{\parallel}^y と σ_{\perp}^y であり、太い実線と破線はそれぞれ σ_{\parallel}^x と σ_{\perp}^x である。

標軸の定義は図1(c)参照)とUCMに直交する向きの標準偏差を示している(図4)。 σ_{\parallel}^y と σ_{\perp}^y は同様に足先のy座標位置が一定になるようなUCM方向及びそれに直交する方向の標準偏差である。歩行の周期全体にわたって σ_{\perp}^y は低い値になっているが σ_{\parallel}^y は σ_{\perp}^y の数倍の値になっている。このことは、股関節位置に対する足先の高さのばらつきが小さくなるように関節間の協調(シナジー)が強く働いている事を示している。遊脚中期(時刻10-20%)には σ_{\perp}^y 以外の値はいずれも大きくなっている。すなわち、この期間においては足先の高さに影響を与えない関節角度のばらつきが増大している。しかし、遊脚終期(時刻30-37%)においては σ_{\perp}^x は急激に減少している。すなわちこの期間においては接地のために足先位置を正確に調節するような関節間の協調が働いている事がわかる。

IV. 自由度の凍結と解放

運動の習熟とはタスクを実現するためのUCMの発見と獲得に関連づけて捉える事ができる。多自由度の身体を持

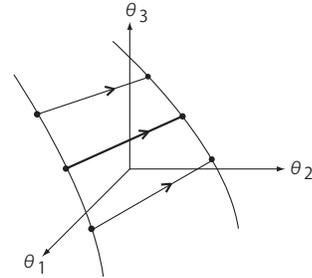


図6. 冗長アームによる2点間到達運動は、関節角空間では多様体間の移動として表現される。運動習熟における重要な要素の一つは、タスクを達成出来る様々な解を表す多様体の広がりを獲得することである。

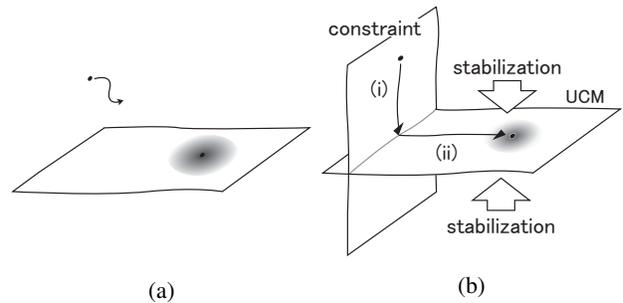


図7. 学習方法の模式図。図は関節角等の制御変数の空間を、局面はタスクを達成できる制御変数の組合せを表す多様体であるUCMを、UCM上の点は最適点を、点のまわりの陰で表した領域は許容される最適点からのズレを表す。アクチュエータの自由度が高い場合には、(a)従来の工学的手法でしばしば行われていたように始めから最適解を探索するよりも、(b)図のように学習初期には自由度の拘束により探索空間を狭め(矢印(i))、UCM上の点を発見した後には自由度を解放してUCMの探索をしながら最適解に近づく方が(矢印(ii))、タスクを早く実現できるという意味で良い習熟方法と考えられる。

つ場合にはタスクを達成できる解を表すUCMの大きさを広げることが出来るため適応能力の向上を期待できる。しかしその一方で、如何に学習の効率化を図るかが問題になる。Bernsteinは、ヒトは運動学習初期には関節スティフネスを高くして自由度を拘束することにより学習を促し、習熟とともに自由度を解放してより巧みな運動を獲得していると指摘した。

UCMに注目すると、このような運動の習熟過程には以下の4つの段階がありうることに気づく。

- 1) **UCMの発見:** あるタスクを達成できる身体座標や関節トルク等の組み合わせの作る多様体(UCMの形)上の点を発見する。言いかえるとタスクを実現できる一つの解を発見する。
- 2) **UCMの獲得:** UCMの形状を探索・学習していくことにより、タスクを達成できる様々な解を獲得していく(図6)。
- 3) **UCMの安定化:** 任意の初期状態もしくは外乱後の状態に応じて、タスクを達成するためのUCM上に(なんらかの意味で)効率よく移動できるようにUCMを安定化する(図7)。例えば初期姿勢に応じて、UCM

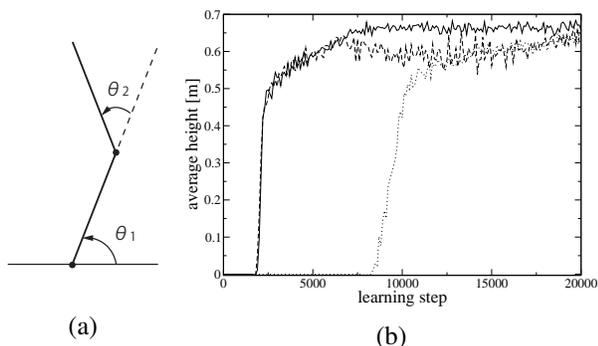


図8. 2関節アームの倒立学習。(a)は学習実験で用いた倒立振子を、(b)は学習結果を示している。横軸は学習ステップ数、縦軸は倒立で得られた高さの平均値を表している。各学習ステップ毎に倒立振子はランダムな初期姿勢からの起き上がりを行い、100ステップ毎に起き上がりの評価テストを100回行っている。さらにこのようなシミュレーションを10回行うことによって起き上がりで得られる高さの平均値を求めた。グラフ中の実線、点線、破線はそれぞれ、膝関節を凍結した場合、凍結しない場合、徐々に膝関節の凍結を解放した場合のグラフである。

上の最も近い姿勢に移動できる制御方法を獲得する。

- 4) **UCM上の最適化:** UCM上の(なんらかの意味で)より良い解を獲得する。例えばタスクを達成できる姿勢の中でも、より少ない消費エネルギーで実現できる姿勢を見つける。

Bernsteinが述べたような自由度の凍結は上記の1において有効に働くと考えられる。また、自由度を解放していく過程は上記の2から4を行う習熟段階に重要であろう。この自由度の解放の段階でタスクを達成しうる変数を表す多様体(UCM)を安定化しながら、そのUCMの広がりをも十分獲得できれば、あるタスクを達成できる様々な姿勢を学習したことになるので運動の巧みさは向上する。さらに身体パラメータや環境の変動に対して最適な運動パラメータが変化した場合にも適応しやすいシステムになると考えられる。ここで特に問題になるのは、(1)において自由度の拘束をどのように行うべきかという点と、自由度の解放をどのように行うかという点にある。

今年度はこのような考え方に基づく学習方法の有効性をシミュレーション実験により検討した。図8は強化学習によってこの倒立振子の起き上がりの学習を行った例である。はじめ膝関節を固定し、習熟度に応じて関節スティフネスを徐々に低くしていくことにより、はじめから膝関節の拘束が無い場合に比べて早い段階でタスクをある程度達成しつつ、学習をすすめることができている。

V. まとめ

生体の運動においてどのように自由度が拘束・活用されているかに関して研究を進めてきた。その結果、習熟した運動においては消費エネルギーの最小化が自由度の拘束に関して重要な基準であることを示唆するいくつかの結果を得た。実際の運動はその最適解の近辺でばらつくが、ニホンザルの歩行データ解析によって示したように、運動タスクのパフォーマンスを決定するなんらかの変数のばらつ

きを押さえるような関節間協調が強く生じるポイントが存在する。このようなポイントを知る事は生体が適応的な運動を実現する制御メカニズムを理解する重要な鍵になると考えられる。次年度はさらにヒトの歩行を含めた解析を進め、ヒトがどのような歩行制御を行っているかについて考察していく予定である。また、自由度の凍結と解放の手法は、上記のようにタスク達成という拘束条件の下で消費エネルギー最小化を効率よく行っていくための重要な手法と考えられる。来年度には、本年度構築した倒立振子モデルを拡張することで、歩行の学習制御のモデルを考察していく予定である。

謝辞

ニホンザルの歩行データ解析にご協力頂きました京都大学萩原直道氏に感謝いたします。

REFERENCES

- [1] N. A. ベルンシュタイン, **テクステリティ 巧みさとその発達** (訳: 工藤和俊, 佐々木正人), 金子書房, 2003.
- [2] J. Nishii, "Legged insects select the optimal locomotor pattern based on energetic cost," *Biol Cybern*, vol. 83, no. 5, pp. 435–442, 2000.
- [3] J. Nishii, "An analytical estimation of the energy cost for legged locomotion," *J Theor Biol*, vol. 238, pp. 636–645, 2006.
- [4] A. Fujii, H. Suenaga, Y. Hashizume, and J. Nishii, "Variability of leg swing trajectories and their optimality," *Proc of 4th International Symposium on Adaptive Motion in Animals and Machines*, pp. 173–174, 2008.
- [5] R. Grasso, L. Bianchi, and F. Lacquaniti, "Motor patterns for human gait: backward versus forward locomotion," *J Neurophysiol*, vol. 80, no. 4, pp. 1868–1885, 1998.
- [6] 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.
- [7] T. Flash and N. Hogan, "The coordination of arm movements: An experimentally confirmed mathematical model," *J. Neurosci.*, vol. 5, pp. 1688–1703, 1985.
- [8] C. M. Harris and D. M. Wolpert, "Signal-dependent noise determines motor planning," *Nature*, vol. 394, pp. 780–784, 1998.
- [9] Y. Taniia and J. Nishii, "Optimality of reaching movements based on energetic cost under the influence of signal-dependent noise," *Neural Information Processing, Lecture Notes in Computer Science*, vol. 4984, pp. 1091–1099, 2008.
- [10] 谷合 由章 and 西井 淳, "上肢到達運動の消費エネルギーに基づく最適性," **日本ロボット学会学術講演会**, pp. CD-ROM, 2008.
- [11] J. P. Scholz and G. Schöner, "The uncontrolled manifold concept: Identifying control variables for a functional task," *Exp Brain Res*, vol. 126, pp. 289–306, 1999.
- [12] M. L. Latash, J. P. Scholz, and G. Schöner, "Motor control strategies revealed in the structure of motor variability," *Motor control and motor variability*, vol. 31, no. 1, pp. 26–31, 2002.

真正粘菌変形体の環境依存の動的ネットワーク形成による 適応行動と機能創発

高松 敦子*¹, 伊藤 昌明¹, 岡本 力¹, 五味 拓真¹,
荒船智史¹, 渡邊 晋¹, 手老 篤史², 中垣 俊之²

¹ 早稲田大学 先進理工学部 電気・情報生命工学科,
〒112-0004 東京都新宿区大久保 3-4-1

² 北海道大学 電子科学研究所,
〒060-0812 北海道札幌市北区北 12 条西 6 丁目

Abstract—真正粘菌変形体 (*Physarum polycephalum*) は多核単細胞のアメーバ様細胞である。細胞の厚みを振動させながら環境中を這いまわり、環境からの情報を細胞の状態・形態にフィードバックしながら行動する。一見、特異な生物だが、「移動知」という概念から見た場合、生物実験系のモデル生物として最適な生物システムのうちの1つであろう。

この細胞は振動性の細胞であり、どの部分を人工的に切り取っても細胞の機能を失うことなく独立な細胞として振動し行動できるので、ほぼ同一の要素が集合した要素集団系（結合振動子系）として捉えることができる。この細胞全体を眺めて見ると管状構造のネットワークで構成されている。管内では原形質流動という往復流動が見られ細胞の部分間、つまり、要素間の相互作用はこの流動を通して行われている。興味深いことに、この細胞は環境の状況に応じてその形態（管ネットワークの形態）と振動周期を著しく変化させる。つまり、管ネットワークの幾何が生物としての機能に大きな影響を与えていることが予想される。これまで、管ネットワークのトポロジーに着目し、ネットワーク幾何と生物の機能の関係を明らかにするため、各環境におけるネットワーク構造の解析を行ってきた。本研究では、これをさらに発展させ、環境との相互作用まで視野に入れた動的ネットワーク構造と生物としての機能の解析を実験・理論の両側面から行い、動的ネットワークによる適応行動の実験事実に基づいたアルゴリズムの抽出を行う。それによって、要素集団系の「移動知」の共通原理の考察を行うことを目指す。

I. はじめに

生物は体中に酸素や栄養分を行き渡らせるために輸送管ネットワークを形成している。我々ヒトを含めた動物でいえば、血管ネットワークであり、植物でいえば葉脈や道管などである [1]。個体群にまで拡張すれば、蟻補食時のトレイルパターン [2] やヒトが作る道路網 [3]、さらには人工物として電力網なども含まれる。これら輸送管ネットワークの形態は生物の種、状況に応じて異なっており、その結果、何かしら生物としての機能差が生じているはずである。本稿では、真正粘菌変形体 *Physarum polycephalum* という巨大なアメーバ様の原生生物を例に輸送管ネットワークの形態による環境適応機構を探る。

II. 真正粘菌変形体から学ぶ

真正粘菌変形体（以降、単に粘菌と呼ぶ）細胞サイズが数ミリからメートル単位にまでおよぶ。この細胞を2つに切り分けても別々の個体として生存でき、逆に、2つの細胞を接触させておくと1つの細胞に融合して1個体として行動する。このような切り貼りが可能なのは、1つの細胞

*atsuko-ta@waseda.jp

に多数の核を含む多核単細胞生物だからである。単細胞としては非常に大きな細胞体を維持するために、粘菌は細胞自体が輸送管ネットワークであるという特殊な形態を発達させた。粘菌は細胞の厚みを振動させながら環境中を這い回り、拡がっていく。その際、ネットワーク状に張りめぐらされたチューブ状構造が形成される。このチューブの中では原形質流動という流れが生じており、細胞内小器官とともに栄養分、酸素などが細胞の隅々まで運搬される。

粘菌は変形菌と呼ばれるくらいであり細胞の形は自由自在に変化する。しかも、環境に応じてその形は特徴的である [4]。栄養分が豊富で培地の表面が足場として堅固な場合には、全体の形は薄いシート状となり、チューブネットワークの形を見るとメッシュ状 (Fig.1(a,b)) となっている。一方、忌避物質を含ませた足場の弱い軟らかい培地上では、樹状のチューブネットワークが形成される (Fig.1(d))。これらのネットワーク形態は、培地の条件（栄養分濃度、忌避物質濃度、培地の堅さ）に依存して連続的に変化し、培地に栄養分も忌避物質も含まず中程度の堅さの場合には両者の特徴を混合した中間的なもの、つまり、中心部はメッシュ状で周辺部は樹状の形態となる (Fig.1(c))。

外部環境に応じて輸送管ネットワーク形態が著しく変化する現象について、(1) このような環境依存の形態形成はどのような物理的メカニズムによって行われているか、(2) 環境適応の観点から生物機能がどのように機能的、効率的になっているか、ということ明らかにすることが最終ゴールである。そのためには、粘菌ネットワークの成長過程を数理モデル化し、モデルに基づいて機能的、効率性について議論を行うべきであろう。本稿では、まず各環境におけるネットワーク形態の定量化を行い (§III, §IV)、次に形態変化によってエネルギー効率はどう変化するか調べ各ネットワークの環境適応の有効性を考察し (§V)、最後に人工物への応用の試みを紹介する (§VI)。

III. ネットワークトポロジーの解析 (伊藤, 高松)

ここでは、粘菌の輸送管ネットワークのトポロジーを次のように定義した。チューブ構造のつながりにだけ注目し、チューブが合流する点（あるいは分岐する点）を頂点 (vertex)、合流点間を結ぶチューブ構造を辺 (edge) と定義して頂点間の連結情報を調べた (Fig.2(c), [10])。辺と定義したチューブ中では実際に原形質流動が見られ、頂点と定義した合流点では原形質の流れが合流する。

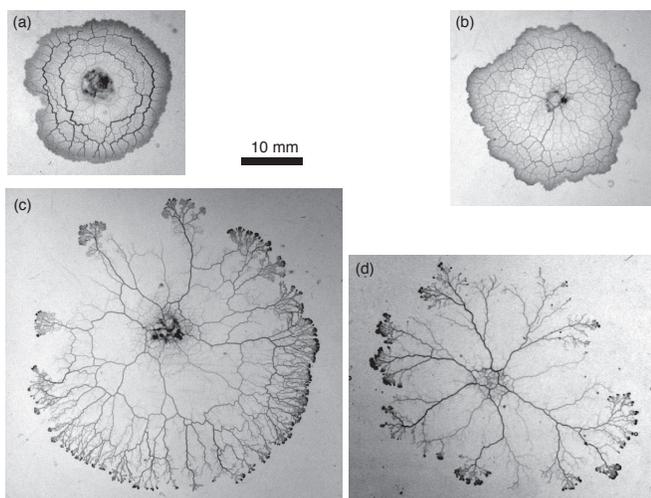


Fig. 1. Environment dependent morphology.(a) Concentric network, (b) mesh, (c) mixture of mesh and tree, (d) tree network. All plasmodia were cultured on 0.9 w/v% agar media including 10 w/v% oat meal extract (a, b), 10mM KCl (d). Pictures were taken at 470 min (a), 690 min (b), 710 min (c), 465 min (d) after sample set up.

これらの頂点とリンク情報から、粘菌輸送管ネットワークポロジについて、通常の複雑ネットワーク解析でよく用いられる平均次数 (mean degree; 隣接頂点数 (2 値画像の場合には各頂点の交差数に等しい) の平均値) $\langle k \rangle$ 、クラスター係数 (Clustering coefficient) C 、平均頂点間距離 (mean node-node distance) L [6]、2 次元上ネットワーク解析に有用であるメッシュ度 (Meshedness coefficient) M [7] を計算した。その結果の代表的なものを Fig.3 に示す。誘引環境 (餌であるオートミールを含む 1.5 w/v% 寒天培地) と忌避環境 (忌避物質である 10 mM KCl を含む 0.3 w/v % 寒天培地) の 2 つの環境条件についてネットワーク解析し、頂点数 n と、平均頂点間距離 L およびメッシュ度 M との関係を示している。

平均頂点間距離 L は、注目しているネットワークにおいて、全ての 2 頂点の組を結ぶ最短距離 (ここでは辺の数を数える) を平均したものであり、ネットワークがどれだけ拡がりをもっているかの目安となる。Fig.3(a) に頂点数 n と平均頂点間距離 L の関係を示している。誘引環境の場合には L はゆっくりとした増加傾向にあり、一方、忌避環境の場合には途中までは誘引環境とほぼ同じ増加傾向を示すが、ある時刻を境に急激に L をのぼしているのがわかる。

理想的な 2 次元格子状のネットワークでは $L \propto \sqrt{n}$ 、tree-graph 上のネットワークでは $L \propto \log n$ であることが知られている [8]。Cross-validation 法 [9] により線形も含めたモデル選択を行った結果、誘引環境では格子状の忌避環境では tree-graph 状のネットワーク成長をする傾向がある。しかしながら、大多数のサンプルは両モデルよりも線形モデルが最も良くフィッティングされることから粘菌ネットワーク成長は単純にその 2 つのモデルでは分類できないようである。

メッシュ度 M は 2 次元平面上のネットワーク内の任意の多角形面がつくるサイクル構造の密度を示す。2 次元平面上のサイクル構造の数はオイラーの定理を用いることで検出する。ある平面図形の頂点数を n 、辺の数を m 、面の

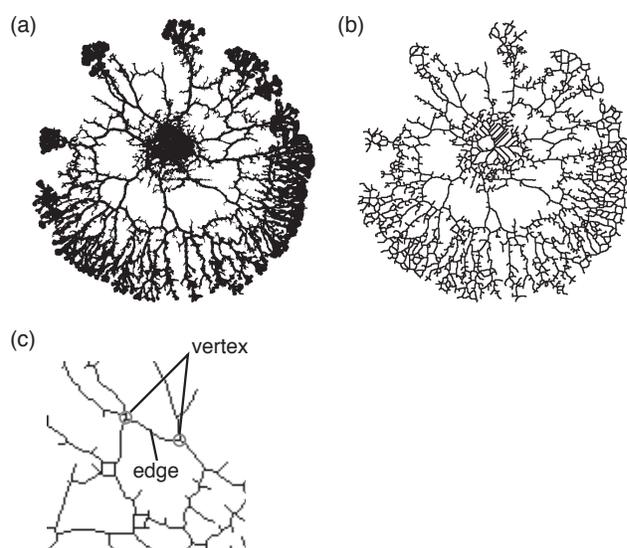


Fig. 2. Method for the network analysis.(a) Binary image of 1(c). (b) Skeletonized image of (a). Note that the thickness of the skeletons was dilated here for presentation. (c) Magnified picture of (b). The picture is original skeletonized one not but dilated one. All image processing were performed by an image processing software Image J [5]

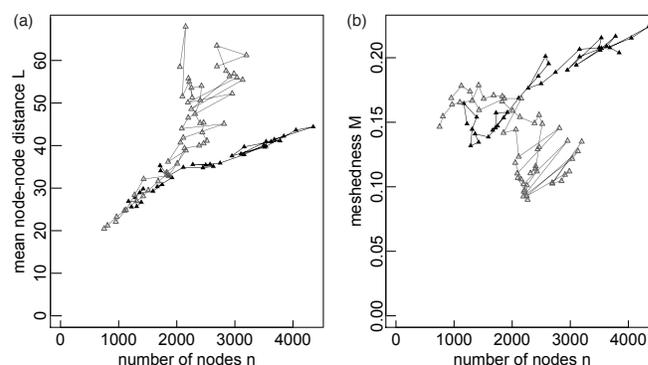


Fig. 3. Mean node-node distance and meshedness.(a) n - L plot. (b) n - M plot. Closed triangles and open triangles denote the data for 1.5 w/v% agar medium with 10 w/v% oat extract and 0.3 w/v % agar medium with 10 mM KCl, respectively. Lines are connected in order of time.

数を f とすると、オイラーの定理より、 $f = 1 - n + m$ が成り立つ。また、 n を固定したときそこに辺を加えて面を構成するとその最大値 $f_{max} = 2n - 5$ であることがわかっているため、メッシュ度を $M = f/f_{max}$ として定義する [7]。

Fig.3(b) に各条件における頂点数 n とメッシュ度 M の関係を示している。誘引環境 0.20 以上まで増加している。一方忌避環境では一旦増加するが、その後 0.05–0.10 と非常に小さい値まで減少している。

M はネットワークを構成するサイクルの構造がどのような多角形であるのかを見積もるのに直感的に役立つ。例えば、Tree-graph であれば $M = 0$ 、六角格子では 0.15–0.25、四角格子では 0.65–1.00 と見積もられる。このことから、粘菌輸送管ネットワークは六角格子と Tree-graph の中間の形状であり、誘引環境では六角格子に近く、忌避環境で Tree-graph に近いネットワークとなっていると言える。

IV. ネットワーク形態の解析 (岡本, 高松)

輸送管ネットワークの機能を考える上では、ネットワークポロジーだけでなく、チューブ径やチューブ実長さなどの情報が必要である。Fig.4にその一例としてネットワーク中のチューブ径分布を示した。誘因環境では、培養開始後3時間ではあまりはっきりとしたチューブ構造は形成されず、チューブ径の分布は小さいものから大きいものまで指数分布的な連続的分布をしている。培養開始後11時間では、太いチューブ(0.2–0.3mm)が分布のピークとして見えてくるサンプルもあるものの、連続的な分布を維持しているサンプルが大多数であった。一方、無栄養あるいは忌避環境では、培養開始後3時間では連続的な分布をしているものもあるが、太いチューブ(0.3mm前後)が既に形成されている。さらに11時間後では全てのサンプルで0.3–0.4mmにピークを持つ分布となっている。また、忌避環境のほうがより早く、より太いチューブが形成される傾向にある。

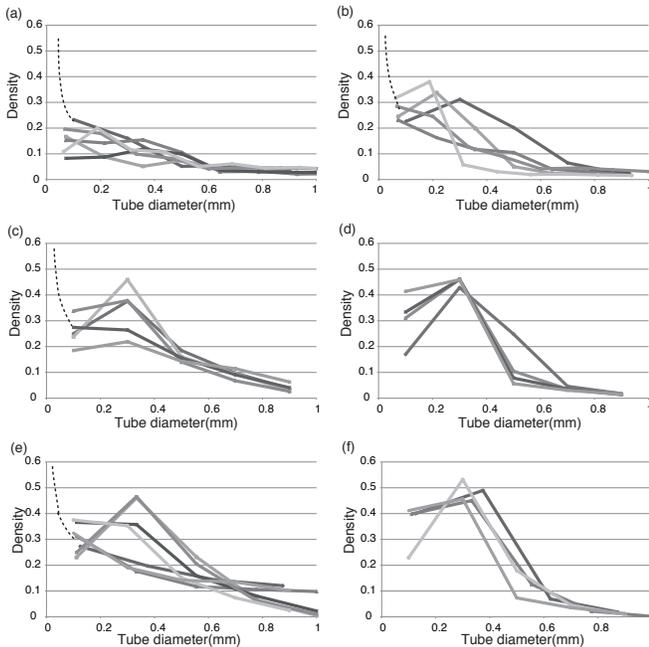


Fig. 4. Distribution of tube thickness in networks. (a,b) Conditions were 1.5 w/v% agar medium with 10 w/v% oat extract. (c,d) Conditions were 1.5 w/v% agar medium without chemicals. (e,f) Conditions were 0.3 w/v% agar medium with 10 mM KCl. (a,c,d) After 5-hr-cultivation. (b,d,f) After 11-hr-cultivation. Each line was obtained from single sample. 5–7 samples were tested for each condition. Dashed lines denote undetected extremely thin tubes by the image processing method illustrated in Fig.2.

V. ネットワークのエネルギー消費量 (五味, 高松)

忌避環境では、比較的太いチューブで構成される tree-graph 状に成長するネットワーク形状をしていることが前節で示された。誘因環境では、比較的細いチューブとシート状の構造で構成されるメッシュ状のネットワーク形状をしていることが示された。これらの各環境条件に応じて、つまり、ネットワーク形状に応じてエネルギー消費量が変化するか調べるために、単位時間あたりの酸素消費量を計測した。Fig.5にその結果を示している。誘因環境下の方が忌避環境下よりも変形体の酸素消費量が大きいことが示

された。この酸素消費量が形状だけで制御されているかどうかを調べることは今後の課題である。

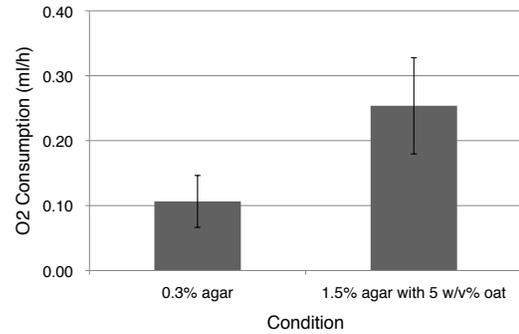


Fig. 5. Oxygen consumption in tree-structured plasmodium (0.3 % agar medium) and mesh-structured plasmodium (1.5 % with 5 w/v % oatmeal extract). Weights of plasmodium are 0.10 ± 0.01 (g). The value $p = 0.028 < 0.05$ in two sample one sided t-test and $p = 0.027 < 0.05$ in Wilcoxon rank sum one sided test. Variances were evaluated as equal by F-test (p -value = 0.15 > 0.05).

VI. 粘菌ネットワークアルゴリズムの応用

ここまで、環境依存する変形体の形態解析を通して、輸送管ネットワーク形状の重要性を見てきた。ネットワーク形状による環境適応のアルゴリズムの抽出は未完であるが、輸送管ネットワークに着目して、この機構が適用できそうなアプリケーションへの取り組みをいくつか紹介する。

A. アメーバロボットへの応用を目指した障害物通り抜けタスクの解析 (荒船, 高松; 東北大学 清水, 加藤, 石黒との共同研究)

石黒と清水 [11] によって開発された振動子モジュラーロボットで構成されるアメーバロボットは、前方から後方に向かって進行波を伝搬させながら前進する。障害物通り抜け時には振動の時空間パターンが螺旋状に変化し、前進速度が劇的に現象することがシミュレーションによって確かめられている。同様のタスクを変形体に課し時空間パターンを観察した結果を6に示す。その結果、障害物が小さい場合には、進行波パターンも進行速度もほとんど変化することなく通過し、障害物が大きい場合には螺旋波が観察されることがあったが、進行速度にはほとんど変化しなかった。別の実験で、輸送管が消失し小さな螺旋パターンを生じる場合には進行速度は劇的に現象する。一方 Fig.6 に見るような、輸送管ネットワークは障害物の有無に関わらず維持されることが障害物通り抜けタスクを効率化しているものと思われる。

B. 粘菌 Path finding アルゴリズム [12] による鉄道ネットワークの最適化 (渡邊, 手老, 高松, 中垣)

手老らは、真正粘菌を模した path finding アルゴリズムを開発した [12]。これは餌間を結ぶ管の原形質流量に着目したモデルに基づいている。ここでは、そのアルゴリズムを鉄道網に適用し現存の JR における乗客輸送量と比較した結果、Fig.7 に示したように良好な一致をみた。今後は、手老らのモデルが、本研究の環境依存ネットワーク形成の問題に適用可能か検討していく。

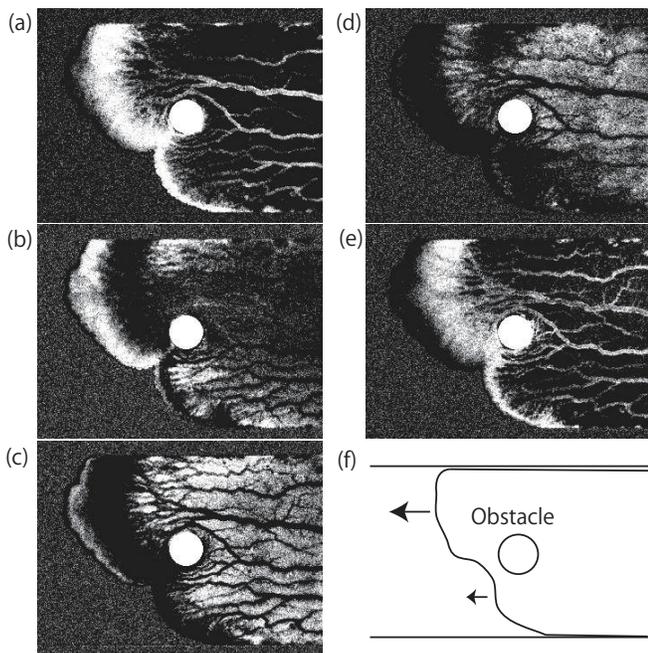


Fig. 6. Plasmodium passing through an obstacle and spiral waves. (a-e) Time-differential images. White/black image indicates decreasing/increasing thickness, respectively. Time intervals are 8 sec. Spiral waves are observed counterclockwisely. (f) Schematic diagram of experimental condition. Pass width is 15 mm, diameter of obstacle is 2.8 mm. Culture medium was 1.5w/v% agar and culture condition was 25°C, RH85%

VII. まとめと今後の課題

環境に依存して形態を変える粘菌輸送管ネットワークのトポロジーの定量的解析を行った。メッシュ度の解析結果から、誘引環境では六角格子状に近いネットワークを形成し、忌避環境では Tree-graph 状に近いネットワークを形成していることがわかった。しかし、頂点数と平均頂点間距離の関係の解析から格子または Tree-graph において頂点が一律に付け加えられて成長するようなネットワークではないことがわかった。頂点数の時系列データから、特に、忌避環境では途中から頂点が減少している様子が見られる。このことから、ネットワークの成長過程で頂点および辺が生成・消滅するような過程を考える必要があるかも知れない。

第 II 節で掲げた最終ゴール、(1) 環境依存の形態形成のメカニズム、(2) 各形態について環境適応の機能性、効率性を達成するために、それらの前段階として、各環境でのネットワーク成長の様子を定量化し、成長過程の規則についてある程度ヒントを得た。環境適応機能について定性的に次のように議論することはできる。たとえば、忌避環境にいる粘菌は限られた材料できるだけ触手を遠くまで伸ばしより良い環境を発見する最も効率の良い形状は Tree-graph 状である。一方、栄養培地にいる粘菌はできるだけそこから移動しないように、また、密度の高いネットワークを張りめぐらし効率よく栄養分を吸収するために格子状のネットワークを形成するのがよさそうである。しかしこのことを科学的に議論するには実際に移動効率はどうか、栄養分の吸収・輸送効率はどうか、異なる環境の発見確率は Tree-graph 状のとき本当に高いのか、という点について定量的に計測していく必要がある。それらの結果と比

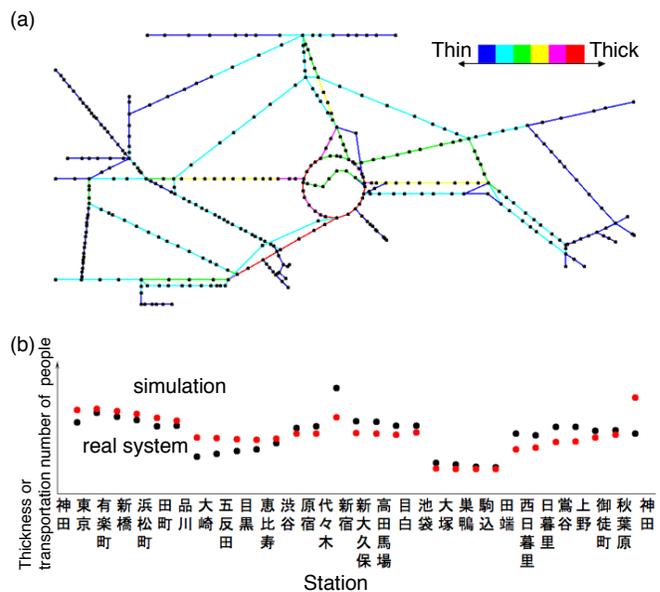


Fig. 7. Optimum thickness distribution in JR-line network calculated with a path finding algorithm by true slime mold [12]. (a) Simulation result. Dots denote stations and lines denote railroads. (b) Calculated thickness of transportation lines and transportation number of people in real system.

較可能なネットワーク形成の数理モデルを構築し、各環境における最適形態形成のメカニズムを探ることが今後の大きな課題である。

REFERENCES

- [1] Nelson, T. and Dengler N., Leaf cascular pattern formation. *The Plant Cell*, 9, 1121-1135 (1997).
- [2] Burton J. L., and Franks, N. R., The foraging ecology of the army ant *Ecton rapax* An Ergonomic enigma? *Ecol. Entomol.* 10, 131-141 (1985)
- [3] Barthélemy, M. and Flammini A., Modeling urban street patterns. *Phys. Rev. Lett.*, 100, 138702 (2008).
- [4] Takamatsu, A., Takaba, E. and Takizawa, G., Environment-dependent morphology in plasmodium of true slime mold *Physarum polycephalum* and a network growth model. *J. theor. biol.*, 256, 29-44 (2009).
- [5] Rasband, W. S., 1997-2008. ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>.
- [6] Newman M. E. J., *The Structure and Function of Complex Networks*, *SIAM Review*, 45, 167-256 (2003)
- [7] Buhl, J., Gautrais, J., Solé, R. V., Kuntz, P., Valverde, S., Deneubourg, J.L., Theraulaz, G. Efficiency and robustness in ant networks of galleries. *Eur. Phys. J. B* 42, 123-129 (2004).
- [8] 例えば、増田直紀, 今野紀雄, 複雑ネットワークの科学, 産業図書 (2005).
- [9] Stone, M., Cross-validators choice and assessment of statistical predictions. *J. Roy. Stat. Soc. B*, 36, 111-147 (1974).
- [10] 伊藤 昌明, 高松 敦子, 生物の輸送管ネットワークの環境適応機構から学ぶ, 第 51 回自動制御連合講演会予稿集, 336-340 (2008).
- [11] Ishiguro, A. and Shimizu, M., On the task distribution between control and mechanical systems., in 50 years of AI, *Festschrift, LNAI 4850*, Lungarella et al. Eds. pp. 144-153, Springer-Verlag Berlin Heidelberg (2007).
- [12] Tero, A., Kobayashi, R., Nakagaki, T., A mathematical model for adaptive transport network in path finding by true slime mold., *J. theor. Biol.* 244, 553-564 (2007).

生体の運動習熟過程の計測とモデル化

川村 貞夫, 満田 隆, 植村 充典, 関本 昌弘, 伊坂 忠夫 (立命館大学)

I. はじめに

本研究の最終的な目的は、人間の運動習熟過程を解明することである。特に、本研究では人間が習熟によって消費エネルギーの少ない運動を実現できることに注目する。スポーツや武道では、高速又は高精度な運動をするために、筋の力を抜くことが重要となることが知られている。このような運動の習熟過程を解明するために、本研究では以下の2通りのアプローチを行い、それらの有機的統合を検討する。

(1) 数理モデルによるアプローチ

本アプローチでは、人間の運動制御の数理モデルを考え、何が運動習熟にとって本質となるかを理論的に調べる。このとき、問題を明確化するために、人間は運動制御を行う際に運動学や動力学の詳細な情報を用いないという仮説を導入する。数理モデルとしては、2脚歩行モデルと2関節6筋を有するアームモデルを対象とする。

(2) 生体計測によるアプローチ

本アプローチでは、人間の運動習熟過程を生体計測によって直接的に観測する。我々はすでに、負荷の慣性や弾性が可変な運動計測システムを開発している。この計測システムでは、人間が運動パターンを学習する際の6筋（上腕二頭筋、上腕三頭筋外側頭、腕橈骨筋、大胸筋、三角筋後部、上腕三頭筋長頭）の筋活動を筋電により計測できる。

II. 数理モデルによるアプローチ

A. 二脚歩行モデル

(A-1) 関節剛性と運動パターンの同時適応制御

人間やロボットなどの多関節構造体では、ダイナミクスは非線形となり、自由度は複数となる。このような場合に、ロボットが省エネルギーな運動を生成する問題を考えると、一般には複雑な数値解法を用いる場合が多い。このような数値解法では通常、ロボットや環境を詳細にモデル化し、膨大な数値計算を用いる。しかし、生物のように新しい環境に適応することを目的とする場合、詳細なモデル化や膨大な数値計算は、その実現の障害となると考えられる。

一方で、ロボティクスの分野では、多関節構造体の特徴を生かした制御法が提案されつつある[1]。このような制御法では、非線形・多自由度のダイナミクスにもかかわらず、制御対象の詳細な情報や、複雑な数値計算を用いずに制御目的を実現する。よって、適応的な運動を実現するためには、ダイナミクスの特徴を生かす方法が重要と考える。

そこで、本研究では多関節構造体の最小トルク周期運動生成が、関節速度の線形フィードバックにより実現できることを利用する[2]。この性質は、我々の従来研究で明らかにしたものである。その上で、本研究ではロボットの関節剛性と運動パターンを適応的に調節[3]することで、最小トルクで歩行運動を生成する制御方法を提案する。運動パターンの調節には遅延フィードバックの構造[4]を用いた。

(A-2) 問題設定

本研究では、下記のようなロボットのダイナミクスを対象とする。

$$\mathbf{R}(\mathbf{q})\ddot{\mathbf{q}} + \left\{ \frac{1}{2} \dot{\mathbf{R}}(\mathbf{q}) + \mathbf{S}(\mathbf{q}, \dot{\mathbf{q}}) + \mathbf{D} \right\} \dot{\mathbf{q}} + \mathbf{g}(\mathbf{q}) - \mathbf{K}(\mathbf{q} - \mathbf{q}_e) = \boldsymbol{\tau} \quad (2A-1)$$

本研究では、周期運動を生成しながらアクチュエータトルクを最小化することが目的である。よって、評価関数 J は以下のように設定する。

$$J = b \int_0^T \boldsymbol{\tau}^T \mathbf{A}^{-1} \boldsymbol{\tau} dt \quad (2A-2)$$

(A-3) 最適アクチュエータトルク

式(2)の評価関数を最小化するアクチュエータトルク $\boldsymbol{\tau}_{\text{opt}}$ は、次式のように関節速度 $\dot{\mathbf{q}}$ の線形フィードバックで表せる[2]。

$$\boldsymbol{\tau}_{\text{opt}} = \mathbf{A} \dot{\mathbf{q}} \quad (2A-3)$$

この関係は、エネルギーに基づいた解析や、ハミルトン・ヤコビの方程式を用いた解法で示せる。

本解析結果は、速度の線形フィードバックにより最小トルクで周期運動を生成できるという意味で、従来の線形システムで用いられてきた共振と一致する。よって、本解析結果は従来の共振を多関節構造体に拡張したものとみなせる。

(A-4) 制御則

本研究では、以下のような制御則を提案する。

$$\tau = -K_v(\dot{q} - \dot{q}_d) + \hat{b}\Delta\dot{q} \quad (2A-4)$$

$$\hat{b} = -\gamma_a \dot{q}^T (\dot{q} - \dot{q}_d) \quad (2A-5)$$

$$\dot{q}_d(t) = (1 - \alpha)\dot{q}_d(t - T) - \alpha\dot{q}(t - T) \quad (2A-6)$$

$$\dot{k} = \Gamma Q(\dot{q} - \dot{q}_d) \quad (2A-7)$$

提案制御則は、式(2A-4)の $-K_v(\dot{q} - \dot{q}_d)$ と式(2A-6)の遅延フィードバックの構造と式(2A-5)、(2A-7)のパラメータ調節則により構成される。遅延フィードバックにより $\dot{q} \rightarrow \dot{q}_d$ となれば、式(2A-4)は式(2A-3)の最適制御と一致する。また、 $\dot{q} \rightarrow \dot{q}_d$ は周期運動を生成することも意味する。

よって、本制御則は制御対象の詳細な情報や複雑な数値計算を用いずに、周期運動を最小トルクで生成できる可能性がある。

(A-5) シミュレーション

提案方法の有効性を確認するため、数値シミュレーションを行った。シミュレーションモデルは、下図の様な歩行ロボットとした。ただし、本シミュレーションではロボットは転倒しないものとした。

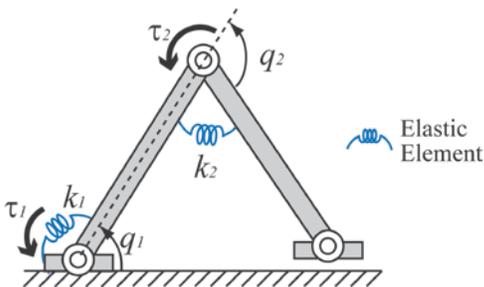


Fig.1 Simulation Model

シミュレーションの結果、提案制御則は周期運動を生成しつつ、アクチュエータトルクは式(2A-3)の状態になった。よって、最小トルクで歩行運動を生成できることが確認できた。

B. 2関節6筋アームモデル

ここで対象とする数理モデルは、Fig. 2のような2関節6筋のアームモデルである。ここでの最終目的は、人間の運動学習の過程を説明する数理モデルを構築することである。そのためには、センサー情報を用いたフィードバック制御が、どのように構築できるかを調べる事が重要となる。本報告では、以下の2つの項目について述べる。一つは、作業空間と筋空間のマッピングの線形性に関する報告である。もう一方は、ロ

バストなアーム制御法の提案と安定性解析に関する報告である。

(B-1) 筋骨格モデルにおける手先座標から筋長へのマッピングの線形性評価

人間の上肢随意運動研究において、視覚と運動のマッピングは重要な課題である。視覚目標へのリーチング動作は通常、アームの逆運動学、つまり目標位置のデカルト座標からアームの関節角度へのマッピングによって行われる。この変換は非線形式として表される。

一方、位置をデカルト座標ではなく視空間座標として表現すると、手先位置から関節角度への変換が線形式で近似できることが示されている[5]。マッピングが線形式としてあらわされると制御を単純化できる。本研究では、上記研究を筋骨格モデルに適用して、手先位置と筋長のマッピングの線形性を評価した。

視空間は、輻輳角と視線方向角で定義される。上肢は肩関節と肘関節で構成される2リンク2関節モデルとし、水平面を運動するものとする。本研究では以下3つのモデルを用いて筋長を計算した。

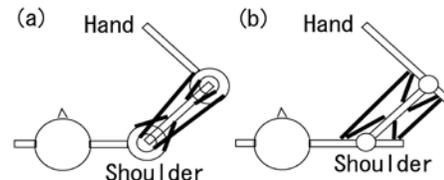


Fig.2 musculo-skeletal models

モデル1 プーリーモデル(Fig.2(a))

モーメントアームが一定としたモデル。多くの研究で用いられている。

モデル2 筋が骨格に直接付着したモデル (Fig.2(b))

モデル3 Pigeonらによる解剖モデル[6]

モデル1における単関節筋の長さは関節角度に比例するので、筋長と手先位置のマッピングは線形近似できる。また、モデル2とモデル3においても、単関節筋の筋長は特異姿勢を除いて、ほぼ関節角度に比例する。また、モデル2とモデル3では、上腕二頭筋の筋長が頭部からの距離のみで線形近似できることがわかった。人間の筋骨格モデルはタスクに特化した単純な座標系によって線形的に表されるのかもしれない。今後は筋骨格モデルを3次元に拡張し、上肢筋の運動学が線形化もしくは単純化できる座標系を調べることで随意運動発現モデル解明にアプローチしたい。

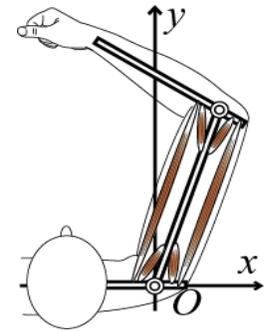


Fig.2 Arm Model

(B-2) ロバストセンサフィードバックによる運動制御

図2に見られるアームの関節トルク $\boldsymbol{\tau}$ (2x1) と筋張力 $\boldsymbol{\alpha}$ (6x1) の間には次式の関係が成り立つ。

$$\boldsymbol{\tau} = \mathbf{W}(\mathbf{q}) \boldsymbol{\alpha} \quad (2B-1)$$

ただし、 $\mathbf{W}(\mathbf{q})$ (2x6) は行列であり、 \mathbf{q} (2x1) は関節角度ベクトルである。

ここで、本研究では次のロバストセンサフィードバック制御則を提案する。

$$\boldsymbol{\alpha} = \mathbf{M} \{ \mathbf{K}_p (\mathbf{x}_d - \mathbf{x}) - \mathbf{K}_v \dot{\mathbf{x}} \} \quad (2B-2)$$

ただし、 \mathbf{M} (2x6) は適切な行列であり、 \mathbf{K}_p (2x2) はフィードバックゲイン行列、 $\mathbf{K}_p = k_p \mathbf{I}$ 、 k_p はフィードバックゲイン、 \mathbf{I} は単位行列、 \mathbf{K}_v (2x2) は速度フィードバック行列、 $\mathbf{K}_v = k_v \mathbf{I}$ 、 k_v はフィードバックゲイン、 $\mathbf{x}(t)$ (2x1) はアームの手先位置を表すベクトル、 \mathbf{x}_d (2x1) は手先の目標位置を表すベクトル、 $\dot{\mathbf{x}}$ は速度ベクトルである。ここでは、簡単化のため重力は無視する。

もし運動学的パラメータが正確に求まる場合、行列 \mathbf{M} は容易に次式のように設定できる。

$$\mathbf{M} = \mathbf{W}^+ \mathbf{J}^T \quad (2B-3)$$

ただし、 $\mathbf{W}^+ = \mathbf{W}^T (\mathbf{W} \mathbf{W}^T)^{-1}$ (6x2) は擬似逆行列であり、 \mathbf{J} (2x2) は関節座標系から作業座標系へのヤコビ行列である。制御系の安定性と目標位置 \mathbf{x}_d への収束性は理論的に示されている [7]。しかしながら、各座標間の関係が正確に求まらない場合、運動学パラメータは誤差が含まれる。パラメータ誤差に対する制御系のロバスト性は、人間の運動制御にとって非常に重要と考えられる。本研究では、ロバスト性が確保される条件として、次式の間関係を明らかにした。

$$\mathbf{W} \mathbf{M} \mathbf{J} > 0 \quad (2B-4)$$

安定性の証明は、スペースの都合により割愛する。シミュレーション結果でも、行列 \mathbf{M} の要素が定数であっても安定な動作が実現されることを確認している。具体的には、次式のような定数行列を設定した。

$$\mathbf{M} = \mathbf{W}_c \mathbf{J}(\mathbf{q}_d) \quad (2B-5)$$

ただし、 $\mathbf{J}(\mathbf{q}_d)$ は目標位置におけるヤコビ行列であり、

$$\mathbf{W}_c = \begin{bmatrix} -1 & 1 & 0 & 0 & -1 & 1 \\ 0 & 0 & -1 & 1 & -1 & 1 \end{bmatrix}^T \quad (2B-6)$$

である。手先は目標位置に収束し、各筋間の内力は適当な範囲に収まった。筋が収縮力しか発揮できないことを考慮し、本シミュレーションでは式(2B-2)の $\boldsymbol{\alpha}$ の各要素が負になったとき、筋力は 0 に設定した。

前章では、視空間と筋空間の線形性を明確にした。よって、式(2B-4)の安定条件を満足するような行列 \mathbf{M} は比較的広い範囲で存在すると考えられる。

III. 生体計測によるアプローチ

生体（筋骨格モデル）の運動習熟過程の制御モデルを構築するために、人間の上肢運動およびそのときの筋群の活動推移について調べる。弾性力場、粘性力場環境下における人間の運動学習を計測した結果は、すでに数多く報告されている [8]。しかし、本研究では、運動学習過程の力学特性を明らかにすることを目指しており、実験設定も含め、計測データを多方面から詳細に考察する必要がある。そのため、実際に、弾性力場でのパイロット実験を行った。

Fig.1に示すように、ここでは、人間の上肢平面運動を実験対象とする。手先運動負荷を与えるため、また、被験者の手先位置計測のために、平面内を動く2関節アーム（マニピュラタム）を製作した。実験中、被験者はアーム先端部にあるハンドルを把持しているが、アームの高度は、予め、被験者が運動のしやすい高度に調整された。弾性力場を与えるために、ロボットアームのそれぞれの関節部分にはバネ（バネ定数：4.52N/mm）が取り付けられており、運動中、このバネ弾性力が被験者の手先に加わる。また、被験者の手先位置は、アームの関節部分に取り付けられたロータリーエンコーダ情報とアームの幾何学情報から計算され、運動中、目標位置とともに、リアルタイムでディスプレイ上に表示される。ディスプレイ上の手先位置は、目標位置の半径4[cm]未満にあるときには青色、それ以外のときには赤色で表示され、運動中、被験者はそれを確認できるようになっている。さらに今回は、手先情報計測とともに、表面筋電計測装置 (ML880 PowerLab 16/30(AD instruments社製), DL-141(S&ME社製))を用いた、6つの筋：上腕二頭筋(Biceps brachii), 上腕三頭筋外側頭 (Triceps brachii, lateral head), 腕橈骨筋 (Brachioradialis), 大胸筋(Pectoralis major), 三角筋後部 (Deltoideus, posterior), 上腕三頭筋長頭(Triceps brachii,

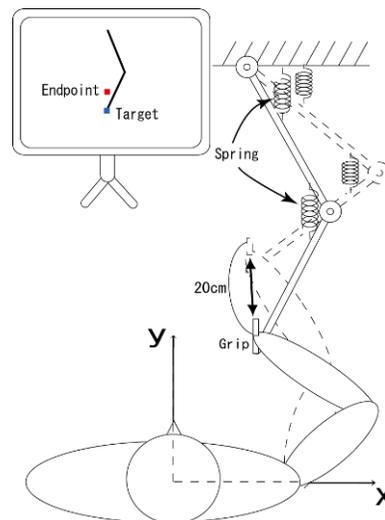


Fig. 4. An experimental setup

long head)の筋電図計測 (サンプリング : 4kHz) を行った。

目標運動は, Fig.1に示すようなy軸方向に0.2[m]離れた2点間の周期運動とし, 2[s]で1往復する正弦波が目標軌道関数として与えられた。実験は, 1往復の運動を1回の運動として全部で196試行, 試行毎に止めることなく, リズミカルに行われた。この実験では, 持続的な筋の緊張状態が続くため, 運動中の疲労を考慮し, 被験者の自己申告により途中で適度 (7~8回程度) の休憩を取った。

Fig.2は, 全試行のx軸・y軸方向それぞれの手先軌道の時間応答結果 (赤色) を目標軌道 (黄緑色) とともに示している。また, Fig.3は, 各筋の試行推移に対する筋電図の時間積分値の変化を示している。ここで, 筋電データは全波整流し, 5~1kHzのバンドパスフィルタをかけた後, 試行毎に積分された。これらの結果から, 試行を重ねるにつれて, 上腕三頭筋長頭, 大胸筋には有意な傾向は見られなかったものの, 上腕二頭筋, 腕橈骨筋, 上腕三頭筋外側頭には増加傾向, 三角筋後部には減少傾向が見られた。今後は, 運動学習過程において, 得られた結果が力学的にどのような意味を有するのか, 他の実験設定との結果の比較検討も含め, 調べていく。

IV. 結論

本報告では, 2つの基本的な数理モデルを設定した。一方は, 省エネルギーを実現する運動技能モデルであり, もう一方は筋冗長系に対する運動制御モデルである。両モデルとも, 生体運動との対応は明確になっていない。今後は, 計測した生体情報と提案モデルとの関係を調べる予定である。

REFERENCES

[1] 有本卓, "新版 ロボットの力学と制御", 朝倉書店, 2002

[2] 植村充典, 川村貞夫, "多関節ロボットの衝突を含む周期運動に対する共振の拡張", 第26回日本ロボット学会学術講演会, 3B1-06, 2008.

[3] M. Uemura, K. Kanaoka, S. Kawamura, "A New Control Method Utilizing Stiffness Adjustment of Mechanical Elastic Elements for Serial Link Systems", IEEE International Conference on Robotics and Automation 2007, pp.1437-1442, 2007.

[4] K. Pyragas, "Continuous Control of Chaos by Self-Controlling Feedback", Physics Letters A, Vol.170, No.6, pp.412-428, 1992.

[5] 満田隆, 丸典明, 富士川和延, 宮崎文夫, "視空間に基づくビジュアルサーボイング", 計測自動制御学会論文集, vol.33.no.1, pp.35-41, 1997

[6] Pascale Pigeon, L'Hocine Yahia and Anatol G. Feldman, "Moment arms and lengths of human upper limb muscle as functions of joint angles", J.Biomechanics, Vol.29, No.10, pp.1365-1370, 1996

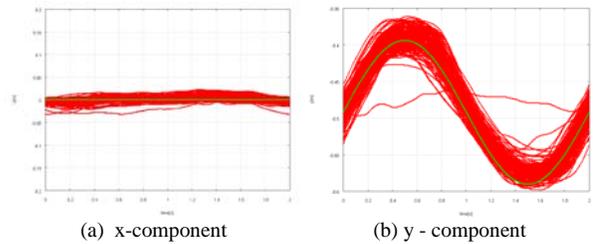


Fig. 5. Transient responses of endpoint position of the subject

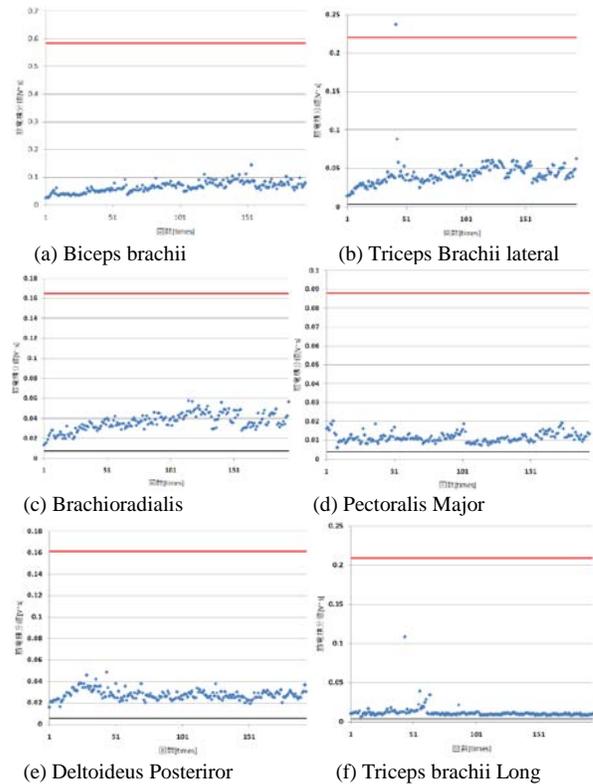


Fig. 6. Alteration of the EMG values for the six muscles according to increase of trials

[7] Kenji Tahara and Zhi-Wei Luo, "On Dynamic Control Mechanisms of Redundant Human Musculo-Skeletal System" pp.217-247 Advances in Robot Control, Springer 2006 (Editor S. Kawamura and M. Svinin)

[8] 近藤, 伊藤: 「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」, 平成19年度移動知研究成果報告書, pp.13-16, 2007.

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	伊藤 宏司	東京工業大学 大学院総合理工学研究科・教授	■
A01-01 分担者	郷古 学	東京工業大学 大学院総合理工学研究科・助教	■
A01-01 連携研究者	中原 裕之	理化学研究所 理論統合脳科学研究センター・チームリーダー	■
A01-02 代表者	近藤 敏之	東京農工大学 大学院共生科学技術研究院・准教授	■
B01-01 代表者	高草木 薫	旭川医科大学 医学部・准教授	■
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・客員准教授	■
B01-01 分担者	吉見 建二	順天堂大学 医学部・助教	■
B01-01 分担者	中隕 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・准教授	■
B01-01 分担者	柳原 大	東京大学 大学院情報学環・学際情報学府・准教授	■
B01-01 分担者	松山 清治	札幌医科大学 保険医療学部・教授	■
B01-01 分担者	小山 純正	福島大学 共生システム理工学類・教授	■
B01-01 分担者	奥村 利勝	旭川医科大学 医学部・教授	■
B01-02 代表者	荻原 直道	京都大学 大学院理学研究科・助教	■
B01-02 分担者	土屋 和雄	同志社大学 理工学部・教授	■
B01-02 分担者	杉本 靖博	神戸大学 大学院工学研究科・非常勤講師	■
B01-02 分担者	青井 伸也	京都大学 大学院工学研究科・助教	■
B01-02 分担者	中務真人	京都大学 大学院理学研究科・准教授	■
B01-03 代表者	細田 耕	大阪大学 大学院工学研究科・准教授	■
B01-03 分担者	井上 康介	茨城大学 工学部・助教	■
B01-03 分担者	木村 浩	京都工芸繊維大学 大学院工芸科学研究科・教授	■
B01-03 分担者	辻田 勝吉	大阪工業大学 工学部・准教授	■
B01-03 分担者	田熊 隆史	大阪工業大学 工学部・講師	■
C01-01 代表者	青沼 仁志	北海道大学 電子科学研究所・准教授	■
C01-02 代表者	太田 順	東京大学 大学院工学系研究科・准教授	■
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 川端知能システム研究ユニット・ユニットリーダー	■
C01-02 連携研究者	千葉 龍介	首都大学東京 システムデザイン学部・助教	■
C01-03 代表者	倉林 大輔	東京工業大学 大学院理工学研究科・准教授	■

C01-03	分担者	神崎 亮平	東京大学 先端科学技術センター・教授	■
D01-01	代表者	矢野 雅文	東北大学 電気通信研究所・教授	■
D01-01	分担者	坂本 一寛	東北大学 電気通信研究所・助教	■
D01-01	分担者	牧野 悌也	東北大学 電気通信研究所・助教	■
D01-02	代表者	大須賀 公一	神戸大学 工学部・教授	■
D01-02	分担者	鄭 心知	(財)京都高度技術研究所 研究部・主席研究員	■
D01-02	分担者	足立 二郎	北海道大学 大学院理学研究科	■
D01-02	分担者	大金 邦成	国立長寿医療センター研究所	■
D01-03	代表者	石黒 章夫	東北大学・大学院工学研究科・教授	■
D01-03	分担者	清水 正宏	東北大学・大学院工学研究科・助教	■
D01-03	分担者	郷原 一寿	北海道大学・大学院工学研究科・教授	■
評価		北村 新三	兵庫県立福祉のまちづくり工学研究所・所長	■
評価		鈴木 良次	金沢工業大学・特任教授	■
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	松島 俊也	北海道大学 大学院理学研究院・准教授	■
A01-12	代表者	小池 康晴	東京工業大学 精密工学研究所・准教授	■
A01-12	連携研究者	奥田 次郎	京都産業大学 コンピュータ理工学部・准教授	■
A01-12	連携研究者	神原 裕行	東京工業大学 精密工学研究所・助教	■
A01-12	連携研究者	松田 哲也	玉川大学 脳科学研究所・講師	■
A01-13	代表者	小川 正	京都大学 大学院医学系研究科・講師	■
A01-13	分担者	熊田 孝恒	産業技術総合研究所 人間福祉医工学研究部門・グループリーダー	■
A01-14	代表者	沢田 康次	東北工業大学 工学部・教授	■
A01-15	代表者	村田 哲	近畿大学 医学部・准教授	■
A01-16	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・准教授	■
A01-17	代表者	谷 淳	理化学研究所 脳科学総合研究センター・チームリーダー	■
A01-17	分担者	有江 浩明	理化学研究所 脳科学総合研究センター・助手	■
A01-17	分担者	菅野 重樹	早稲田大学 理工学術院・教授	■
B01-11	代表者	横井 浩史	東京大学 大学院工学系研究科・准教授	■
B01-11	分担者	瀧田 正寿	産業技術総合研究所 人間福祉医工学研究部門・主任研究員	■
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・講師	■
B01-12	連携研究者	満洲 邦彦	東京大学 大学院情報理工学系研究科・教授	■
B01-13	代表者	櫻井 芳雄	京都大学 大学院文学系研究科・教授	■
B01-14	代表者	小林 康	大阪大学 大学院生命機能研究科・准教授	■
B01-15	代表者	関 和彦	生理学研究所 発達生理学系・助手	■
B01-16	代表者	南部 篤	生理学研究所 統合生理研究系・教授	■

B01-17	代表者	筧 慎治	東京都医学研究機構 東京都神経科学総合研究所・研究員	■
B01-17	連携研究者	戸松 彩花	東京都医学研究機構 東京都神経科学総合研究所・流動研究員	■
B01-17	連携研究者	李 鍾昊	東京都医学研究機構 東京都神経科学総合研究所・流動研究員	■
B01-18	代表者	花川 隆	国立精神・神経センター 神経研究所・室長	■
B01-18	連携研究者	大須 理英子	国際電気通信基礎技術研究所 脳情報研究所・主任研究員	■
C01-11	代表者	三浦 徹	北海道大学 大学院地球環境科学研究院・准教授	■
C01-11	分担者	竹内 秀明	東京大学 大学院理学系研究科・助教	■
C01-11	連携研究者	浅間 一	東京大学 人工物工学研究センター・教授	■
C01-11	連携研究者	青沼 仁志	北海道大学 電子科学研究所・准教授	■
C01-12	代表者	辻 和希	琉球大学 農学部・教授	■
C01-12	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	■
C01-12	分担者	菅原 研	東北学院大学 教養学部・准教授	■
C01-13	代表者	岡 浩太郎	慶応義塾大学 理工学部・教授	■
C01-13	分担者	萩原 将文	慶応義塾大学 理工学部・教授	■
C01-13	分担者	伊澤 栄一	慶応義塾大学 大学院社会学研究科・特別研究准教授	■
C01-14	代表者	加藤 元一郎	慶応義塾大学 医学部・准教授	■
C01-14	連携研究者	大武 美保子	東京大学 人工物工学研究センター・准教授	■
C01-15	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	■
C01-15	分担者	田森 佳秀	金沢工業大学 人間情報システム研究所・准教授	■
C01-15	分担者	岸上 明生	金沢工業大学 人間情報システム研究所・准教授	■
C01-15	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	■
C01-16	代表者	伊藤 悦朗	徳島文理大学 香川薬学部・教授	■
C01-16	分担者	池野 英利	兵庫県立大学 環境人間学部・教授	■
C01-16	分担者	大橋 瑞江	兵庫県立大学 環境人間学部・准教授	■
C01-16	分担者	木村 敏文	兵庫県立大学 環境人間学部・助教	■
C01-17	代表者	藤井 直敬	理化学研究所 脳科学総合研究センター・チーフリーダー	■
D01-11	代表者	池上 高志	東京大学 大学院総合文化研究科・准教授	■
D01-11	分担者	嶋田 正和	東京大学 大学院総合文化研究科・教授	■
D01-12	代表者	泉田 啓	金沢大学 大学院自然科学研究科・教授	■
D01-12	分担者	飯間 信	北海道大学 電子科学研究所・助教	■
D01-12	分担者	平井 規央	大阪府立大学 大学院生命環境科学研究科・助教	■

D01-13	代表者	青柳 富誌生	京都大学 大学院情報学研究科・講師	■
D01-13	分担者	津田 一郎	北海道大学 電子科学研究所・教授	■
D01-14	代表者	西井 淳	山口大学 大学院理工学研究科・准教授	■
D01-15	代表者	高松 敦子	早稲田大学 理工学部・准教授	■
D01-15	分担者	中垣 俊之	北海道大学 電子科学研究所・准教授	■
D01-16	代表者	川村 貞夫	立命館大学 理工学部・教授	■
D01-16	分担者	満田 隆	立命館大学 情報理工学部・教授	■
D01-16	分担者	関本 昌紘	立命館大学 総合理工学研究機構・ポスドクトラルフェロー	■
D01-16	分担者	伊坂 忠夫	立命館大学 理工学部・教授	■
D01-16	分担者	植村 充典	立命館大学 理工学部・助教	■

研究業績・受賞・特許

研究業績

1. 高橋 光, 郷古 学, 伊藤 宏司, 運動想起フィードバック訓練による事象関連脱同期(ERD)出現の検証, システム制御情報学会論文集, 22, 5, in printing, 2009,
2. 登美 直樹, 郷古 学, 近藤 敏之, 伊藤 宏司, 力場環境下における内部モデルの不完全性とインピーダンス制御による補完, 計測自動制御学会論文集, 44, 11, 896-904, 2008
3. 高橋 光, 郷古 学, 伊藤 宏司, 機能的電気刺激(FES)による脚運動野における事象関連非同期(ERD)への影響, 計測自動制御学会論文集, 44, 9, 699-704, 2008
4. 櫻田 武, 五味 裕章, 伊藤 宏司, 体性感覚情報は左右指協調運動に影響を与える, 電子情報通信学会論文誌D, J91-D, 9, 2382-2393, 2008
5. 郷古 学, 伊藤 宏司, 環境変化の予測情報を利用するモジュール切り替え型行動生成モデル, 電子情報通信学会論文誌D, 91-D, 3, 813-822, 2008
6. 中原 裕之, 大脳基底核の計算モデル:報酬の予測と獲得のための強化学習, 分子精神医学, 8, 4, 307-313, 2008
7. 中原 裕之, 自分で自分に報酬を与える, 日経ビジネス Associe, 2008
8. Plessy, C., Fagiolini, M., Wagatsuma, A., Harasawa, N., Kuji, T., Asaka-Obam, A., Kanzaki, Y., Fujishima, S., Waki, K., Nakahara, H., Hensch, T, K., & Carninci, P., A Resource for Transcriptomic Analysis in the Mouse Brain, PLoS ONE, 3, 8, 2008
9. Nakahara, H., Shimono, M., Uchida, G. & Tanifuji, M., Stimulus-induced pairwise interaction can be revealed by information geometric approach, Springer Lecture Notes, in press, 2008
10. Bissmark, F., Nakahara, H., Doya, K., & Hikosaka, O., Combining modalities with different latencies for optimal motor control, Journal of Cognitive Neuroscience, 20, 11, 1966-1979, 2008
11. Santos, G, S., Nagasaka, Y., Takenaka, K., Iriki, A., Fujii, N., & Nakahara, H., Social modulation of the prefrontal cortex, parietal cortex, and caudate activity for reward-oriented behavior, Neuroscience Meeting Planner. Society for Neuroscience, Online., Program No. 93.11.T140, 2008
12. Takeshi Sakurada, Hiroaki Gomi, Koji Ito, Extrinsic reference frame during bilateral finger coordination, Neuroscience 2008, 2008
13. Manabu Gouko, Koji Ito, Action generation model for multiple tasks based on the ecological approach, Proceedings of the 2nd IEEE International Conference on Self-Adaptive and Self-Organizing Systems (SASO2008), 457-458, 2008
14. Naoki Tomi, Manabu Gouko, Koji Ito, Inaccuracy of internal models in force fields and complementary use of impedance control, Proceedings of the 2008 IEEE International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS 2008), 393-398, 2008
15. Naoki Tomi, Manabu Gouko, Koji Ito, Impedance control complements incomplete internal models under complex external dynamics, Proceedings of The 30th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society (EMBC2008), 5354-5357, 2008
16. Mitsuru Takahashi, Manabu Gouko, Koji Ito, Electroencephalogram (EEG) and Functional Electrical Stimulation (FES) System for Rehabilitation of Stroke Patients, Proceedings of The 21th IEEE International Symposium on Computer-Based Medical Systems (CBMS 2008), 53-58, 2008
17. Kaveri, S, R., Nakahara, H., Uncertainty and discounting of rewards for dopamine activity by dissociating internal and physical times, Neuroscience Meeting Planner. Society for Neuroscience, Online., Program No. 98.2.UU32., 2008
18. Santos, G, S., Nagasaka, Y., Takenaka, K., Iriki, A., Fujii, N., & Nakahara, H., Social Reward-Oriented Behavior in the PFC, CN, and Parietal Cortex, The 31st Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society (Neuroscience 2008), P2-r07, 2008
19. Kaveri, S, R., Nakahara, H., Timing in Temporal Difference Models of Dopamine, The 31st Annual Meeting of the Japan Neuroscience Society (Neuroscience 2008), P3-q12, 2008
20. Nakahara, H., Analyzing neural dynamics by considering higher-order interaction and also, the effect of time on reward prediction, EPSRC Workshop on Computational Neuroscience, 2008
21. Nakahara, H., Effects of internal time and context representation on dopamine activity and value-based decision making, Open Problems in Neuroscience of Decision Making, 2008
22. Nakahara, H., Computational modeling of Basal Ganglia, The 3rd APCTP-KAIST Summer School for Brain Dynamics, 2008
23. 中原 裕之, 脳の数理:情動・学習・意思決定, ヒューマンフォーラム 2008, 2008
24. 登美直樹, 郷古 学, 伊藤宏司, 力場環境下における内部モデルとインピーダンス制御の協調機構, 第21回自律分散システム・シンポジウム講演論文集, 299-304, 2009
25. 郷古 学, 伊藤 宏司, センサ情報の変化量を利用した移動ロボットによる環境識別, 第21回自律分散システム・シンポジウム講演論文集, 69-74, 2009
26. 櫻田 武, 五味 裕章, 伊藤 宏司, 内部・外部座標系に基づく両側指運動の相互作用と安定性, 脳と心のメカニズム 第9回 冬のワークショップ, 2009
27. 郷古 学, 伊藤宏司, センサ情報の変化に基づく環境のモデル化と識別, 第9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, 313-2, 2008
28. 井部 結子, 郷古 学, 伊藤 宏司, 表面筋電を用いた前腕義手の複合動作識別, 第29会バイオメカニズム学術講演会予稿集, 109-110, 2008
29. 伊藤 宏司, 移動知:適応的運動機能の発現とバイオメカニズム (特別講演), 第29会バイオメカニズム学術講演会予稿集, 1-6, 2008
30. 櫻田 武, 五味 裕章, 伊藤 宏司, 視覚フィードバック・姿勢により規定された協調運動を組み立てる座標系, 第23回生体・生理工学シンポジウム, 2008
31. 高橋 光, 郷古 学, 伊藤 宏司, 機能的電気刺激(FES)による感覚情報の事象関連非同期(ERD)への影響, 電子情報通信学会技術研究報告, NC2008-33, 7-12, 2008
32. 櫻田 武, 五味 裕章, 伊藤 宏司, 両指反復運動中の視覚と体性感覚フィードバックが対側へ与える影響, Neuro 2008, 2008
33. 郷古 学, 伊藤宏司, 知覚パターンの変化に基づく逐次学習型行動生成モデル, 第22回人工知能学会全国大会, 3J2-03(DVD), 2008
34. 伊藤宏司, 動的環境に対する予測適応と内部モデル (招待講演), 第52回システム制御情報学会研究発表講演会(SCI'08) 論文集, 2008
35. 郷古 学, 伊藤宏司, 状態パターンの変化に基づく行動生成モデルと逐次学習, ロボティクス・メカトロニクス講演会2008(ROBOMEC2008), 2P2-G12(DVD), 2008
36. 櫻田 武, 五味 裕章, 伊藤 宏司, 左右指運動中における体性感覚情報の役割と腕姿勢に依存した運動の協調性, 第2回Motor Control 研究会, 2008
37. 登美直樹, 郷古 学, 伊藤宏司, 力場環境下における内部モデルの不完全性とインピーダンス制御による適応, 第2回Motor Control 研究会, 2008
38. Toshiyuki Kondo, Daisuke Hirakawa, Takayuki Nozawa, Sustainability and Predictability in a Lasting Human-Agent Interaction, Proc. of the Eight International Conference on Intelligent Virtual Agents (IVA08), 505-506, 2008
39. Takayuki Nozawa, Toshiyuki Kondo, Information-theoretic characterization of relative and fluctuating system-environment distinction, Proc.

- of Artificial Life XI, 791, 2008
40. Toshiyuki Kondo, Yuya Kobayashi, Takayuki Nozawa, Effect of Successive Experiences on Simultaneous Learning of Conflicting Visuomotor Rotations, IROS2008 Full Day Workshop, 2008
 41. Toshiyuki Kondo, Osamu Amagi, Takayuki Nozawa, Proposal of Anticipatory Pattern Recognition for EMG Prosthetic Hand Control, Proc. of the 2008 IEEE International Conference on Systems, Man, and Cybernetics (SMC 2008), 897-902, 2008
 42. 小林裕也, 近藤敏之, 野澤孝之, 相反する回転変換の同時学習における試行の連続性の効果, 第9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(SI2008), 5-6, 2008
 43. Yuki Orii, Takayuki Nozawa, Toshiyuki Kondo, Web-based Intelligent Photo Browser for Flood of Personal Digital Photographs, Proc. of International Workshop on Web Intelligence (IWI08), 127-130, 2008
 44. 近藤敏之, 平川大介, 野澤孝之, 内発的動機づけを持续させる HAI システム, 人工知能学会第22回全国大会(JSAI2008), 1D24, 2008
 45. 阿部清明, 野澤孝之, 近藤敏之, 筋電信号を利用した運動技能獲得支援システムの提案, 第14回創発システム・シンポジウム, 115-118, 2008
 46. 天城統, 野澤孝之, 近藤敏之, 筋電義手のための状態予測型パターン識別法に関する研究, 第14回創発システム・シンポジウム, 119-120, 2008
 47. 阿部清明, 野澤孝之, 近藤敏之, 筋電信号を利用した運動技能獲得支援システムの提案, ヒューマンインタフェースシンポジウム2008, 909-914, 2008
 48. 米田宏之, 野澤孝之, 近藤敏之, バイオフィードバックを利用したエンターテインメントシステムに関する研究, ヒューマンインタフェースシンポジウム2008, 87-92, 2008
 49. 松島俊也, ヒヨコの経済学: 意思決定の神経生態学, 財団法人国際高等研究所 報告書#0802『ダイナミクスからみた生命的システムの進化と意義』(研究代表者: 津田一郎), 227-233, 2008
 50. Matsushima, T., Kawamori, A., and Ben-Sojka T., Neuro-economics in chicks: foraging choices based on delay, cost and risk, Brain Research Bulletin, 76, 245-252, 2008
 51. Yamaguchi, S., Fujii-Taira, I., Katagiri, S., Izawa, E.-I., Fujimoto, Y., Takeuchi, H., Takano, T., Matsushima, T., and Honma, K. J., Gene expression profile in cerebrum in the filial imprinting of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*), Brain Research Bulletin, 76, 275-281, 2008
 52. Yamaguchi, S., Fujii-Taira, I., Murakami, A., Hirose, N., Aoki, N., Izawa, E.-I., Fujimoto, Y., Takano, T., Matsushima, T., and Honma, K. J., Upregulation of microtubule-associated protein 2 accompanied by the filial imprinting of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*), Brain Research Bulletin, 76, 282-288, 2008
 53. Kawamori A, Matsushima T, Distinct patterns of risk sensitivity for amount and delay in foraging choices of week-old domestic chicks., Animal Cognition (in revision), 2009
 54. Matsushima T, Ecology meets neuroscience: neural mechanisms of profitability-based choices in the domestic chicks, International symposium on Evolutionary studies in behavioral neuroscience, June 26, 2008, Hayama, Japan, 2008
 55. Matsushima T, Ecology meets neuroscience: rationality of profitability-based choices in the domestic chicks, (invited seminar at the Department of Psychology), September 19, 2008, University of Otago, Dunedin, New Zealand, 2008
 56. Amita H, Matsunami S, Matsushima T, Impulsive choice in chicks: effects of competitive foraging and SSRI (fluvoxamine), The 31th Japan Neuroscience Meeting (Neuro2008), July 9-11, Tokyo, Japan, 2008
 57. Matsunami S, Amita H, Matsushima T, SSRI (fluvoxamine) elongates food-patch residence time in chicks, The 31th Japan Neuroscience Meeting (Neuro2008), July 9-11, Tokyo, Japan, 2008
 58. Kawamori A, Matsushima T, Risk-sensitive choice in chick, The 31th Japan Neuroscience Meeting (Neuro2008), July 9-11, Tokyo, Japan, 2008
 59. 松浪庄平, 松島俊也, 最適パッチ利用とセロトニン, 日本比較生理生化学会第30回大会(7月19-21日), 北海道大学, 札幌, 2008
 60. 網田英敏, 松島俊也, 競争採餌は衝動性を亢進する, 日本比較生理生化学会第30回大会(7月19-21日), 北海道大学, 札幌, 2008
 61. 川森愛, 松島俊也, 餌の量と近さは等価ではない, 日本比較生理生化学会第30回大会(7月19-21日), 北海道大学, 札幌, 2008
 62. 松島俊也, 衝動性を統制するもの: 利得率原則の合理性とその限界, 特定領域「移動知」AD合同班会議(7月23日), 北海道大学, 札幌, 2008
 63. 松浪庄平, 松島俊也, 最適パッチ利用とセロトニン系, 日本動物学会第54回北海道支部大会(8月9日), 北海道大学, 札幌, 2008
 64. 網田英敏, 松島俊也, 競争採餌は衝動性を亢進する, 日本動物学会第54回北海道支部大会(8月9日), 北海道大学, 札幌, 2008
 65. 川森愛, 松島俊也, リスク感受性選択: 階層ベイズモデルに基づく行動解析, 日本動物学会第54回北海道支部大会(8月9日), 北海道大学, 札幌, 2008
 66. 網田英敏, 松島俊也, 競争採餌は衝動性を亢進する, 日本動物行動学会第27回大会(9月24-26日), 金沢大学, 金沢, 2008
 67. 川森愛, 松島俊也, ニワトリ雛のリスク感受性選択: 階層ベイズモデルを用いた解析, 日本動物行動学会第27回大会(9月24-26日), 金沢大学, 金沢, 2008
 68. 網田英敏, 松島俊也, 競争採餌は衝動性を亢進する, 特定領域A班会議(11月7日), 一ツ橋学術総合センター, 東京, 2008
 69. 川森愛, 松島俊也, リスク感受性選択: 階層ベイズモデルを用いた解析, 特定領域A班会議(11月7日), 一ツ橋学術総合センター, 東京, 2008
 70. 小池康晴, 視覚と触覚の感覚統合, The Journal of Vision Society of Japan, 21, 1, 13-17, 2009
 71. Toshihiro KAWASE, Kazuo KURASHIGE, Masato WATANABE, Hiroyuki KAMBARA, Yasuharu KOIKE, Controller of Ultrasonic Motor for Rehabilitation Robot, ISEK2008, CD-ROM, 2008
 72. 小池康晴, 筋電信号から見た運動制御の方策, 第11回認知神経心理学研究会, 2008
 73. 川瀬利弘, 倉茂和雄, 渡邊将人, 神原裕行, 小池康晴, 関節の平衡を考慮したパワーアシストシステムの提案と試作, 日本神経回路学会第18回全国大会, CD-ROM, 2008
 74. 大石圭一, 川瀬利弘, 神原 裕行, 小池 康晴, 視覚と触覚による早植時刻予測, 第23回生体・生理工学シンポジウム, 109-112, 2008
 75. 渡邊将人, 神原裕行, 山本恭裕, 中小路 久美代, 小池康晴, 筋電信号から推定した力を入力とするインタフェースに関する研究—人の力制御の性能に関する解析と筋電インタフェースキャリブレーションへの応用, 第23回生体・生理工学シンポジウム, 179-182, 2008
 76. T. Ogawa, H. Komatsu, Condition-dependent and condition-independent target selection in macaque posterior parietal cortex, Journal of Neurophysiology, 2, in press, 2009
 77. 千歳雄大, 小川 正, 視覚探索における feature map 間の競合過程, 電子情報通信学会技術研究報告(ニューロコンピューティング, NC), 108, 130, 1-6, 2008
 78. 高地康弘, 村岡一信, 沢田康次, 太田博雄, 高齢運動者のカーブ走行時運動特性について—ドライビングシミュレーターによる走行実験分析—, 人間工学, 44, 3, 165-170, 2008
 79. 沢田康次, 石田文彦, 予測と行為 —主体的行為は「カメ」にして可能か—, 計測と制御 48 (2009), 60-65, 48, 60-69, 2009

80. 石田文彦, 林叔克, 高地康宏, 沢田康次, 手動追従運動制御における誤差フィードバックの漸続化と先行性との関係, 第21回自律分散システム・シンポジウム資料, 59-62, 2009
81. 沢田康次, 石田文彦, モデル先行制御におけるFB項とFFの必要条件, 科研費特定研究「移動知」班会議「モデル先行制御におけるFB項とFFの必要条件」H20年7月23日 北海道大学電子科学研究所, 2008
82. 林叔克, 沢田康次, 先行制御とリズムの自己生成の必要性, 日本物理学会 H20年9月19日, 岩手大学, 2008
83. 林叔克, 沢田康次, 追従運動におけるリズム生成の必要性, 科研費特定研究「移動知」班会議 H20年11月7日 国立情報学研究所, 2008
84. Murata A, Ishida H, Consciousness of body and mirror neuron system, Acta Medica Kinki University, 33, 1, 2, 9-21, 2009
85. 酒田英夫, 村田 哲, ミラーニューロン仮説をめぐって, 生体の科学, 59, 5, 442-443, 2008
86. 村田 哲, 脳の中にある身体 ソーシャル・ブレインズ 開一夫・長谷川寿一(編) 東大出版会, 79-108, 2009
87. Hiroaki Ishida, Kastumi Nakajima, Masahiko Inase, Akira Murata, Shared mapping of own and others' bodies in visuo-tactile bimodal area of the monkey parietal cortex, Journal of Cognitive Neuroscience (in press), 2009
88. Sakata H, Murata A, Tsutsui K, Visual space representation for action, In: Encyclopedia of Neuroscience (C. Binder MD, Hirokawa N, Windhorst U, Hirsch MC, eds) (Springer-Verlag Berlin and Heidelberg), 2008
89. Akira Murata, Hiroaki Ishida, Other's body representation referred to self body in the brain, The tenth international conference on the simulation of adaptive behavior SAB2008 Osaka, Japan, 2008
90. Ishida H, Inase M, Murata A., Shared representation of self and other's body parts in visuo-tactile bimodal area of the monkey parietal cortex, The 6th Forum of European Neuroscience. 2008 Geneva Switzerland, 4, 020.8, 2008
91. 村田 哲, 脳の中の身体 東北大学脳科学GCOE「第12回脳神経科学GCOE若手フォーラム」仙台, 2009
92. 石田裕昭, 稲瀬正彦, 村田 哲, 7b 野・VIP 野の多種感覚領ニューロンによる自己身体のマッチング機能, 第2回生理学研究所Motor Control研究会, 2008, 岡崎, 2008
93. 石田文彦, 清水崇司, 村田哲, 阪口豊, サルAIP野における手操作関連神経活動の情報量解析, 第2回生理学研究所Motor Control研究会, 岡崎, 2008
94. Shimizu, T., Ishida, F., Murata, A. and Sakaguchi Y, Information analysis of neuronal activities related to hand manipulation in the monkey parietal area AIP, Neuro2008 第31回神経科学大会 東京, 02. G10, 2008
95. 石田文彦, 村田哲, 阪口豊: 手操作運動中のサルF5-AIP野神経活動の情報量解析, 電子情報通信学会技術研究報告書 Vol.108, No.264: 43-48, 2008
96. 村田 哲, 自己と他者の身体認識の神経基盤, 第19回発達心理学学会大会委員会 企画シンポジウム 大阪, 2008
97. 清水崇司, 石田文彦, 村田哲, 阪口豊, 手操作運動に関わるサル AIP 野神経活動の情報量解析, 電子情報通信学会技術研究報告 NC 研究会, 町田, 107, 542, 203-208, 2008
98. 奥野敬丞, 稲邑哲也, 言語コミュニケーションに基づく他者の感覚運動情報の推定モデルの適応的獲得, 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, 3-4, 2008
99. 稲邑哲也, 奥野敬丞, ヒューマノイド間の対話に基づくミメシスモデルの適応的獲得, 第9回ロボティクスシンポジウム, 2009
100. 稲邑哲也, ヒューマノイドロボット間の対話に基づく感覚運動パターンの抽象化空間の適応的獲得, 情報論的学習理論ワークショップ(IBIS2008), 2008
101. Tetsunari Inamura and Keisuke Okuno, Adaptive acquisition of mimesis model based on communication between humanoid robots, International workshop on Imitation and Coaching in Humanoid Robots, 2008
102. Tetsunari Inamura, Multimodal Sensorimotor Integration and Behavior Induction Between Other and Self Based on Mirror Neuron Model, First France-Japan Research Workshop on Human-Robot Interaction, 2008
103. 稲邑哲也, ヒューマノイドロボットでの他者自己間行動誘発を実現する感覚運動情報の抽象化, 第2回移動知一般公開シンポジウム, 2008
104. J. Tani, R. Nishimoto, J. Namikawa, M. Ito, Codevelopmental learning between human and humanoid robot using a dynamic neural-network model, IEEE Trans. on Syst. Man and Cybern. Part B-Cybernetics, 38, 1, 43-59, 2008
105. R. Nishimoto, J. Namikawa, J. Tani, Learning Multiple Goal-Directed Actions Through Self-Organization of a Dynamic Neural Network Model: A Humanoid Robot Experiment, Adaptive Behavior, 16, 2/3, 166-181, 2008
106. J. Tani, R. Nishimoto, R.W. Paine, Achieving 'organic compositionality' through self-organization: Reviews on brain-inspired robotics experiments, Neural Networks, 21, 584-603, 2008
107. Y. Yamashita, J. Tani, Emergence of functional hierarchy in a multiple timescale neural network model: a humanoid robot experiment, PLoS Computational Biology, 4, 11, e1000220, 2008
108. M. Maniadakis, J. Tani, Acquiring rules for rules: neuro-dynamical systems account for meta-cognition, Adaptive Behavior, accepted
109. H. Arie, T. Endo, T. Arakaki, S. Sugano, J. Tani, Creating novel goal-directed actions at criticality: a neuro-robotic experiment, New Mathematics and Natural Computation, in press
110. R. Nishimoto, J. Tani, Development process of functional hierarchy for actions and motor imagery: a constructivist view from synthetic neuro-robotics study, Psychological Research, accepted
111. 有江浩明, 尾形哲也, 谷淳, 菅野重樹, 物体操作に関する脳の情報処理構造を参考にした運動学習モデル, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2008, 2P1-G06, 2008
112. 遠藤哲郎, 有江浩明, 尾形哲也, 谷淳, 菅野重樹, 神経回路モデルを用いたロボットの行動計画手法の提案 一視覚情報を含む行動のメンタルイメージの作成-, 第26回日本ロボット学会学術講演会, 202-02, 2008
113. 高草木 薫, 奥村 利勝, 小山 純正, 運動機能から見た哺乳類の睡眠制御メカニズム, 細胞工学, 27, 5, 448-455, 2008
114. 高草木 薫, 運動制御と姿勢制御 (前半), ボンバーズジャーナル, 31, 27-41, 2008
115. 高草木 薫, 運動制御と姿勢制御 (後半), ボンバーズジャーナル (印刷中)
116. 高草木 薫, 正常歩行・異常歩行において何が重要か, とれもろ, 31, 2, 2008
117. 高草木 薫, 網様体脊髄路, Clinical Neuroscience (印刷中)
118. 高草木 薫, 大脳基底核による運動制御とその異常, 臨床神経学 (印刷中)
119. 高草木 薫, 睡眠時の筋緊張制御機構, 「睡眠学」第1部 第3章-4 朝倉書店 (印刷中)
120. 高草木 薫, 大脳基底核-脳幹網様体-脊髄における姿勢制御機構, シリーズ: ヒトの動きの脳神経科学 1巻 姿勢の脳・神経科学 (印刷中)
121. Bando Y, Takakusaki K, Ito S, Terayama R, Kashiwayanagi M, Yoshida S., Differential changes in axonal conduction following CNS demyelination in two mouse models, European Journal of Neuroscience, 28, 1731-1742, 2008
122. Kumei S, Motomura W, Yoshizaki T, Takakusaki K, Okumura T., Troglitazone increases expression of E-cadherin and claudin 4 in human pancreatic

- cancer cells, *Biochemical and Biophysical Research Communications* (in press)
123. Takakusaki K, Tomita N, Yano M, Substrates for normal gait and pathophysiology of gait disturbances with respect to the basal ganglia dysfunction., *Journal of Neurology*, 255, suppl 4, 19-29, 2008
 124. Takakusaki K, Forebrain control of locomotor behaviors, *Brain Research Review*, 57, 192-198, 2008
 125. Okumura T, Takakusaki K, Role of orexin in central regulation of gastrointestinal functions, *Journal of Gastroenterology*, 43, 652-660, 2008
 126. Takakusaki K, Okumura T, Neurobiological Basis of Controlling Posture and Locomotion, *Advanced Robotics*, 22, 1629-1663, 2008
 127. 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 activities and airway reflexes in decerebrate cats, *Neuroscience Research* (in press)
 128. Takakusaki K, Substrates for execution for gait performance with respect to the basal ganglia function, *IROS2008 Full day Workshop*, September 26th 2008, Nice, France
 129. Takakusaki K, Basal ganglia efferents to the brainstem control postural muscle tone by modulating the activity of cholinergic PPN neurons via GABAA-receptors in cats, *SFN 2008*
 130. An Qi, Ikemoto Y, Asama H, Matsuoka H, Chugo D, Takakusaki K, Extraction of Behavior Primitives in Human Standing-up Motion for Development of Power Assisting Machine, *ROBIO 2008*
 131. 高草木 薫 運動機能から見た哺乳類の睡眠制御機構, 第33回 日本睡眠学会シンポジウム 睡眠研究と動物モデル
 132. 高草木 薫 行動発現の神経機構, ロボティクス・メカトロニクス講演会2008 ー認知から運動や行動の発現へー
 133. 高草木 薫 大脳基底核による運動制御とその異常, 第82回 日本神経学 北海道地方会 特別講演
 134. 高草木 薫 脳の働きとレット症候群, 16th 2008 レットサマーキャンプ in 北海道
 135. 高草木 薫 大脳基底核による運動制御とその異常, 第13回 パーキンソン病フォーラム
 136. 高草木 薫 運動制御の構成的理解, 第38回日本臨床神経生理学会学術大会
 137. 高草木 薫 筋緊張制御の脊髄神経機構, 第24回日本大脳基底核研究会
 138. Takakusaki K, Background excitability of spinal reflex arcs are modulated by muscle tone inhibitory system, *Neuroscience 2008*
 139. 高草木 薫 大脳基底核は中脳コリン作動系を修飾して姿勢筋緊張を制御する, 第85回日本生理学学会
 140. Ken-ichi Oshio, Atsushi Chiba and Masahiko Inase, Striatal Neurons Encoded Temporal Information in Duration Discrimination Task, *Experimental Brain Research*, 186, 671-676, 2008
 141. Atsushi Chiba, Ken-ichi Oshio and Masahiko Inase, Temporal Filtering by Prefrontal Neurons in Duration Discrimination, *European Journal of Neuroscience*, 28, 11, 2333-2343, 2008
 142. Atsushi Chiba, Ken-ichi Oshio and Masahiko Inase, Effects of Isotonic Contraction Excised vas Deferens of Guinea-Pigs under Pain-Related Drugs, 16th International Conference on Biomagnetism, 275-277, 2008
 143. 中崎克己, 森大志, 村田哲, 稲瀬正彦, ニホンザルのトレッドミル歩行に関連した一次運動野の神経細胞活動, *The Journal of Physiological Sciences*, 58, Suppl., S192, 2008
 144. 中崎克己, 森大志, 村田哲, 稲瀬正彦, 異なる速度で歩行するニホンザルの一次運動野における神経細胞活動, *Neuroscience Research*, 61, Suppl. 1, S98, 2008
 145. 千葉 惇, 生塩研一, 稲瀬正彦, 磁気刺激によるザリガニの歩脚位置学習, *The Journal of Physiological Sciences*, 58, Suppl., S95, 2008
 146. 千葉 惇, 生塩研一, 稲瀬正彦, 時間弁別課題中のサル線条体の時間処理, *Neuroscience Research*, 61, Suppl. 1, S196, 2008
 147. 千葉 惇, 生塩研一, 稲瀬正彦, ザリガニ歩脚位置学習における磁気刺激の効果, *日本生体磁気学会誌*, 21, 1, 204-205, 2008
 148. 千葉 惇, 生塩研一, 稲瀬正彦, 筋収縮を指標とした静磁場による除痛効果, 第3回日本磁気科学学会プログラム・要旨集, 71-72, 2008
 149. N. Wada, F. Mori, et al, Investigation and characterization of rat bipedal walking models established by a training program, *Brain Research*, 1243, 70-77, 2008
 150. T. Hosoido, F. Mori, et al, Characteristics of H- and M-waves recorded from rat forelimbs, *Neuroscience Letters*, 450, 239-241, 2009
 151. F. Mori, K. Nakajima and S. Aoi, Cortical motor areas in the postural and locomotor control, *XXV Barany Society Meeting*, 2008
 152. 森 大志, 歩行運動の中枢制御機構, 第67回日本めまい平衡医学会総会, 2008
 153. 柳原 大, ダンスの神経科学, *日経サイエンス (監修およびコラム)*, 38, 12, 68-75, 2008
 154. 柳原 大, 運動スキル, スキルトレーニングと小脳皮質, 身体トレーニングー運動生理学からみた身体機能の維持・向上, 30-39, 2009
 155. Shogo Endo, Fumihiko Shutoh, Tung Le Dinh, Takehito Okamoto, Toshio Ikeda, Michiyuki Suzuki, Shigenori Kawahara, Dai Yanagihara, Yamato Sato, Kazuyuki Yamada, Yutaka Kirino, Nicholas A. Hartell, Kazuhiko Yamaguchi, Shigeyoshi Itoharu, Angus Nairn, Paul Greengard, Soichi Nagao, and Masao Ito, Dual involvement of G-substrate in motor learning revealed by gene deletion, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, in press, 2009
 156. 柳原 大, 運動スキルの脳神経科学ー適応制御に関わる小脳機能ー, ロボティクス・メカトロニクス講演会2008 チュートリアル資料カテゴリ B, 28-37, 2008
 157. 柳原 大, 古田島浩子, 竹内絵理, 境 和久, 端川 勉, 恐怖条件付け心拍応答における下オリブ核ー登り線維系の役割, 第16回日本運動生理学会大会抄録集, 71, 2008
 158. 古田島浩子, 柳原 大, 鳴海 栄, 柚崎通介, 恐怖条件付け心拍応答における小脳 δ 2型グルタミン酸受容体の役割, 第16回日本運動生理学会大会抄録集, 69, 2008
 159. 竹内絵理, 柳原 大, 石田 綾, 柚崎通介, 歩行制御におけるCb1n1の役割, 第16回日本運動生理学会大会抄録集, 69, 2008
 160. 佐藤 和, 持永 新, 柳原 大, ラットの障害物回避歩行における下オリブ核ー登り線維系破壊の影響, 第16回日本運動生理学会大会抄録集, 70, 2008
 161. 柳原 大, 脳と運動・スポーツー運動が脳を育てるー, 第47回全国学校体育研究大会・特別講演, 2008
 162. Onuma Boonyarom, Naoki Kozuka, Kiyoji Matsuyama, Shinji Murakami, Effect of Electrical Stimulation to Prevent Muscle Atrophy on Morphological and Histological Properties of Hindlimb Suspended Rat Hindlimb Muscles, *American Journal of Physical Medicine & Rehabilitation*, 88, 印刷中, 2009
 163. Kiyoji Matsuyama, Masanori Ishiguro, Mamoru Aoki, Roles of supraspinal signals and sensory feedbacks in generation of coordinated quadrupedal locomotion in rabbits, *Journal of Physiological Sciences*, 58, Suppl, S195, 2008
 164. Matsuyama K, Takakusaki K, Organizing principles of axonal projections of the long descending reticulospinal pathway and its target spinal lamina VIII commissural neurons: with special reference to the locomotor function, *Handbook on Whieter Matter; Structure, Function and Changes*.

Nova Scientific Co. (in press)

165. Natori, S., Yoshimi, K., Takahashi, T., Kagohashi, M., Oyama, G., Shimo, Y., Hattori, N., Kitazawa, S., Subsecond reward-related dopamine release in the mouse dorsal striatum, *Neuroscience Research* (in press), 2008
166. Ono, F., & Kitazawa, S., The effect of marker size on the perception of an empty interval., *Psychonomic Bulletin & Review*, 16, 1, 182-189, 2009
167. G. Oyama, K. Yoshimi, S. Natori, Y. Chikaoka, Y. Shimo, S. Kitazawa, R. Takahashi, N. Hattori., Reduced dopamine release in the striatum of Parkin knockout mouse., *Movement Disorder Society Annual meeting*, 2008
168. Kitazawa S, Endo Y, Yamane M, Takahashi M., Temporo-spatial gaze patterns in autistic children., 38th Annual Meeting, Society for Neuroscience, 2008
169. G. Oyama, K. Yoshimi, S. Natori, Y. Chikaoka, Y. Shimo, S. Kitazawa, R. Takahashi, N. Hattori., Reduced dopamine release in the striatum of Parkin knockout mouse., 38th Annual Meeting, Society for Neuroscience, 2008
170. Shihoko Natori, Kenji Yoshimi, Genko Oyama, Yasushi Shimo, Nobutaka, Hattori, Shigeru Kitazawa., Reward-associated dopamine release in the striatum of behaving mice., 38th Annual Meeting, Society for Neuroscience, 2008
171. 名取司保子, 吉見建二, 大山彦光, 籠橋麻紀, 北澤茂, 下泰司, 服部信孝, ドパミン報酬応答の直接高速測定., 第49回日本神経学会総会, 2008
172. 吉見建二, 大山彦光, 近岡洋子, 下泰司, 高橋良輔, 北澤茂, 服部信孝., Parkin ノックアウトマウスにおける線条体ドパミン放出能の検討., 第49回日本神経学会総会, 2008
173. Shihoko Natori, Kenji Yoshimi, Maki Kagohashi, Genko Oyama, Yasushi Shimo, Nobutaka Hattori, Shigeru Kitazawa., Reward-associated dopamine release in the striatum of behaving mice., 第31回神経科学会, 2008
174. 名取司保子, 吉見建二, 大山彦光, 籠橋麻紀, 北澤茂, 下泰司, 服部信孝, マウス線条体における報酬誘発ドパミン放出, 脳と心のメカニズム第9回夏のワークショップ, 2008
175. 吉見建二, 大山彦光, 近岡洋子, 下泰司, 高橋良輔, 北澤茂, 服部信孝., Parkin ノックアウトマウスにおける線条体ドパミン放出能の検討., 脳と心のメカニズム第9回夏のワークショップ, 2008
176. 吉見建二, 大山彦光, 近岡洋子, 下泰司, 高橋良輔, 北澤茂, 服部信孝., Parkin ノックアウトマウスにおける線条体ドパミン放出能の検討., *Movement Disorder Society Japan (MDSJ)*, 2008
177. Kitazawa S. & Nishida S., Adaptive anomalies in conscious time perception., *Tutorial workshop in the 12th Annual Meeting of the Association for the Scientific Study of Consciousness.*, 2008
178. 北澤 茂, 侵襲型BMI (3), 多次元共同脳科学推進センター キックオフシンポジウム, 2008
179. 北澤 茂, Facilitation of development in autistic children and monkeys using applied behavior analysis., 第31回日本神経科学大会シンポジウム, *Towards the Neuroscience of Language and Sociability*, 2008
180. 北澤 茂, 到達運動の学習と制御の神経機構, ジストニア研究班夏季ワークショップ, 2008
181. 北澤 茂, 言語と社会性の起源~自閉症治療からの示唆~, 「言語の起源と進化」ワークショップ 日本進化学会第10回東京大会, 2008
182. 北澤 茂, 自閉症治療に挑む心理学と脳科学, 新塾塾 千里ライフサイエンス財団, 2008
183. 北澤 茂, 時間知覚の様々な例外~心と脳のなかの時間~ 感覚・知覚における時間の問題, 日本心理学会第72回大会シンポジウム, 2008
184. 北澤 茂, 触知覚メカニズムを考える (指定討論), 日本心理学会第72回大会ワークショップ身体と感覚の結びつき-ラバーハンドイリュージョンと四肢-, 2008
185. 北澤 茂, 自閉症児は目を見ないのか ~視線予測からわかること~, さきがけ懇話会 「知と構成2008」, 2008
186. 北澤 茂, 時間順序の知覚の脳内メカニズム, 第6回知と行動研究シンポジウム「知と行動研究のストラテジー-VI」, 2008
187. 北澤 茂, 独立成分分析を用いた脳機能イメージング, 第8回東京臨床脳画像解析研究会, 2008
188. 北澤 茂, 自閉症の脳科学, 多次元共同脳科学推進センターシンポジウム”総合的な脳科学を理解する人材育成に向けて”, 2008
189. 北澤 茂, 自閉症治療に挑む心理学と脳科学, 「脳とこころの発達」日本学術会議連携シンポジウム, 2008
190. 北澤 茂, 自閉症治療に挑む心理学と脳科学, 「脳科学と社会医学」第190回衛生学・公衆衛生学合同ゼミナール, 2008
191. 吉見建二, 秒速ドパミンモニター, 移動知C班会議, 2009
192. 小山純正 高橋和巳, 意識障害の基礎-覚醒の神経機構, *Clinical Neuroscience*, 26, 6, 615-617, 2008
193. 小山純正・高橋和巳・高草木薫, 過眠症の脳内機序, *睡眠医療*, 2, 2, 144-151, 2008
194. 小山純正 高橋和巳, 睡眠発現の神経機構, *日本臨床 (増刊号) 臨床睡眠学*, 66, 75-82, 2008
195. Juan Carlos Toledo Salas, Hiroshi Iwasaki, Eiichi Jodo, Markus H. Schmidt, Akihiro Kawauchi, Tsuneharu Miki, Yukihiko Kayama, Manabu Otsuki, Yoshimasa Koyama, Penile erection and micturition events triggered by electrical stimulation of the mesopontine tegmental area, *American Journal of Physiology*, 292, R102-R111, 2008
196. Gulia KK, Jodo E, Kawauchi A, Miki T, Kayama Y, Mallick HN, Koyama Y., The septal area, site for the central regulation of penile erection during waking and REM sleep in rats : a stimulation study, *Neuroscience*, 156, 4, 1064-1073, 2008
197. 小山純正・高橋和巳・香山幸彦, 視床下部における覚醒・歩行運動・血圧の調節, 第30回日本神経科学大会抄録集, 72, 2008
198. 小山純正, 動物を使った睡眠研究について, 第13回睡眠科学研究講座, 2008
199. 小山純正, 鍼刺療と睡眠・排尿, 第4回日本鍼灸師会全国大会 抄録集, 20-21, 2008
200. 高橋和巳・香山幸彦・小山純正・Jian-Shen Lin・酒井一弥, 覚醒機構としてのヒスタミン, 日本睡眠学会第33回定期学術集会 抄録集, 87, 2008
201. 高橋和巳・香山幸彦・小山純正・Jian-Shen Lin・酒井一弥, マウスオレキシンニューロンの睡眠・覚醒時の活動, 日本睡眠学会第33回定期学術集会 抄録集, 105, 2008
202. 高橋和巳・小山純正・阿部由佳・佐久間彩央・香山幸彦, 視床下部における筋緊張調節系について, 第41回東北生理談話会 抄録集, 10, 2008
203. 奥村利勝, 腸胃腸間からみた機能的胃腸症, *日本医事新報*, 4382, 66-70, 2008
204. 奥村利勝, 消化とホルモン, *臨床検査*, 52, 1337-1342, 2008
205. Motomura W, Yoshizaki T, Ohtani K, Okumura T, Fukuda M, Fukuzawa J, Mori K, Jang S-J, Nomura N, Yoshida I, Suzuki Y, Kohgo Y, Wakamiya N, Tissue distribution of a collectin CL-K1 in murine tissues., *J Histchem Cytochem*, 56, 243-252, 2008
206. Yamazaki M, Nakamura K, Mizukami Y, Ii M, Sasajima J, Sugiyama Y, Nishikawa T, Nakano Y, Yanagawa N, Sato K, Maemoto A, Tanno S, Okumura T, Karasaki H, Kono T, Fujiya M, Ashida T, Chung DC, Kohgo Y., Sonic hedgehog derived from human pancreatic cancer cells augments angiogenic function of endothelial progenitor cells, *Cancer Sci*, 99, 1131-1138, 2008

207. Tanno S, Nakano Y, Nishikawa T, Nakamura K, Sasajima J, Minoguchi M, Mizukami Y, Yanagawa N, Fujii T, Obara T, Okumura T, Kohgo Y., Natural History of Branch Duct Intraductal Papillary-Mucinous Neoplasms of the Pancreas without Mural Nodules: Long-term Follow-up Results, *Gut*, 57, 339-343, 2008
208. Okumura T, Takakusaki K, Role of orexin in central regulation of gastrointestinal functions, *J Gastroenterol*, 43, 652-660, 2008
209. Kumei S, Motomura W, Yoshizaki T, Takakusaki K, Okumura T, Troglitazone increases expression of E-cadherin and claudin 4 in human pancreatic cancer cells., *Biochem Biophys Res Commun* (in press)
210. 荻原直道, 初期人類の二足歩行運動の生体力学的復元: 現状と課題, *Anthropological Science (Japanese Series)*, 116, 2, 99-113, 2008
211. Ogihara, N., Makishima, H., Aoi, S., Sugimoto, Y., Tsuchiya, K., Nakatsukasa, M., Development of an Anatomically Based Whole-Body Musculoskeletal Model of the Japanese Macaque (*Macaca fuscata*), *American Journal of Physical Anthropology*, in press
212. Aoi, S., Ogihara, N., Sugimoto, Y., Tsuchiya, K., Simulating adaptive human bipedal locomotion based on phase resetting using foot-contact information, *Advanced Robotics*, 22, 1697-1713, 2008
213. Oishi, M., Ogihara, N., Endo, H., Asari, M, Muscle architecture of the upper limb in the orangutan, *Primates*, 49, 204-209, 2008
214. Kagaya, M., Ogihara, N., Nakatsukasa, M., Morphological study of the anthropoid thoracic cage: scaling of thoracic width and analysis of rib curvature, *Primates*, 49, 89-99, 2008
215. S. Aoi, Y. Sato, and K. Tsuchiya, Arc Feet Effects on Stability Based on a Simple Oscillator-Driven Walking Model, *Journal of Robotics and Mechatronics*, 20, 5, 709-718, 2008
216. Yasuhiro Sugimoto, Koichi Osuka, Hierarchical Implicit Feedback Structure in Passive Dynamic Walking, *Journal of Robotics and Mechatronics*, 20, 4, 559-566, 2008
217. Yasuhiro Sugimoto, Shinya Aoi, Naomichi Ogihara, Kazuo Tsuchiya, The Stabilizing function of musculoskeletal system for periodic motion, *Advanced Robotics*, in press
218. Kazuhiko Nakatani, Yasuhiro Sugimoto, Koichi Osuka, Demonstration and Analysis of Quadrupedal Passive Dynamic Walking, *Advanced Robotics*, in press
219. Ogihara, N., Aoi, S., Sugimoto, Y., Nakatsukasa, M., Tsuchiya, K, Computer simulation of locomotion in the Japanese monkey: A constructive approach towards understanding adaptive mechanism in primate locomotion, *IEEE/RSJ 2008 International Conference on Intelligent Robots and Systems Workshop*, Nice, France, 2008
220. Ogihara, N., Nakatsukasa, M., A computer simulation study of precision grip in human and chimpanzee based on an anatomically realistic hand musculoskeletal model, *IPS Post-Congress Symposium on Comparative Functional Morphology in Primates*, Durham, UK, 2008
221. Kagaya, M., Ogihara, N., Nakatsukasa, M., Clavicular length of hominoids: a comparison with the thoracic cage width, *IPS Post-Congress Symposium on Comparative Functional Morphology in Primates*, Durham, UK, 2008
222. Ogihara, N., Hirasaki, E., Nakatsukasa, M., Experimental and computational studies of bipedal locomotion in the bipedally-trained Japanese monkey, *The International Primatological Society XXII Congress*, Edinburgh, UK, 2008
223. Kagaya, M., Ogihara, N., Nakatsukasa, M., Morphological Study of the anthropoid thoracic cage: Rib orientation and its implication for orthograde postural behavior, *The International Primatological Society XXII Congress*, Edinburgh, UK, 2008
224. Ogihara, N., Aoi, S., Sugimoto, Y., Nakatsukasa, M., Tsuchiya, K, Synthetic study of quadrupedal/bipedal locomotion in the Japanese monkey, *4th International Symposium on Adaptive Motions of Animals and Machines*, Cleveland, OH, USA, 2008
225. S. Aoi, N. Ogihara, Y. Sugimoto, and K. Tsuchiya, Computer Simulation of Adaptive Human Bipedal Locomotion Based on Phase Resetting Using Foot Contact Information, *4th Int. Symp. on Adaptive Motion of Animals and Machines*, 64-65, 2008
226. S. Aoi, Y. Sato, and K. Tsuchiya, Stability Characteristics in Walking Behavior with Two Different Oscillatory Elements: Roles of Arc Foot and Internal Oscillator, *Proc. IEEE/RSJ Int. Conf. on Intell. Robots Syst.*, 3414-3419, 2008
227. Y. Sugimoto, S. Aoi, N. Ogihara, K. Tsuchiya, The role of the force-velocity relationship of muscle for the stability of periodic motions, *4th Int. Symp. on Adaptive Motion of Animals and Machines*, 2008
228. 荻原直道, 青井伸也, 杉本靖博, 土屋和雄, 中務真人, 二次元ニホンザル筋骨格モデルに基づく二足歩行運動の生成, 第62回日本人類学会大会, 2008
229. 荻原直道, 青井伸也, 杉本靖博, 中務真人, 土屋和雄, 筋骨格モデルを用いたニホンザルの歩行分析とシミュレーション, 第26回日本ロボット学会学術講演会, 2008
230. 大石元治, 荻原直道, 遠藤秀紀, 浅利昌男, チンパンジーとオランウータンの上肢の筋形状について, 第24回日本霊長類学会大会, 2008
231. 加賀谷美幸, 荻原直道, 中務真人, 霊長類の鎖骨の長さのプロポーシオン: 胸郭の幅との比較, 第25回日本霊長類学会大会, 2008
232. 荻原直道, 動作解析とシミュレーションから直立二足歩行の起源を探る, 滋賀県スポーツ医学会勉強会, 2008
233. 荻原直道, 数値モデルを用いた霊長類筋骨格系の機能評価学的解析, 第113回日本解剖学会総会・全国学術集会, 2008
234. 大石元治, 遠藤秀紀, 荻原直道, 浅利昌男, テナガザルの前腕部と手部の筋学的研究, 第145回日本獣医学会学術集会, 2008
235. 青井伸也, 土屋和雄, 荻原直道, 杉本靖博, ヒトの2次元神経筋骨格モデルに基づく歩行生成, 第20回自律分散システム・シンポジウム, 245-250, 2008
236. 青井伸也, 土屋和雄, 振動子に駆動される2次元5リンク2脚ロボットの安定特性, 第26回日本ロボット学会学術講演会, 2008
237. K. Hosoda, T. Takuma, A. Nakamoto, S. Hayashi, Biped Robot Design Powered by Antagonistic Pneumatic Actuators for Multi-Modal Locomotion, *Robotics and Autonomous Systems*, 56, 1, 46-53, 2008
238. K. Tsujita, T. Kobayashi and T. Masuda, A Feasibility Study on Stability of Gait Patterns with Changable Body Stiffness using Pneumatic Actuators in Quadruped Robot, *Advanced Robotics*, 23, 5, to appear, 2009
239. K. Tsujita, T. Inoura, T. Kobayashi and T. Masuda, A Study on Locomotion Stability by Controlling Joint Stiffness of Biped Robot with Pneumatic Actuators, *Motion and Vibration Control*, 305-314, 2008
240. T. Takuma, S. Hayashi, K. Hosoda, 3D Biped Robot for Multi-modal Locomotion Driven by Antagonistic Pneumatic Actuators, *Fourth International Symposium on Adaptive Motion of Animals and Machines*, CD-ROM, 2008
241. Koh Hosoda, Hitoshi Takayama, and Takashi Takuma, Jumping of an Anthropomorphic Robot Equipped with Biarticular Muscles, *Fourth International Symposium on Adaptive Motion of Animals and Machines*, CD-ROM, 2008
242. T. Takuma, S. Hayashi, K. Hosoda, 3D Bipedal Robot with Tunable Leg Compliance Mechanism for Multi-modal Locomotion, *IEEE/RSJ 2008 International Conference on Intelligent Robots and Systems*, 1097-1102, 2008

243. K. Hosoda, H. Takayama, T. Takuma, Bouncing Monopod with Bio-mimetic Muscular-Skeleton System, IEEE/RSJ 2008 International Conference on Intelligent Robots and Systems, 3083-3088, 2008
244. K. Tsujita, T. Kobayashi, T. Inoura and T. Masuda, Gait Transition by Tuning Muscle Tones using Pneumatic Actuators in Quadruped Locomotion, Proc. of IEEE/RSJ IROS2008, 2453-2458, 2008
245. K. Tsujita, T. Inoura, T. Kobayashi and T. Masuda, A Study on Locomotion Stability by Controlling Joint Stiffness of Biped Robot with Pneumatic Actuators, CD-ROM Proc. of Int. Conf. of Motion and Vibration Control, R01-1195, 2008
246. K. Tsujita, T. Kobayashi, T. Inoura and T. Masuda, A study on adaptive gait transition of quadruped locomotion by changing muscle tone, Proc. of SICE Annual Conference 2008, 2489-2494, 2008
247. K. Tsujita, T. Inoura, T. Kobayashi and T. Masuda, A Study on Locomotion Stability at the Variance of Joint Stiffness, Proc. of Int. Symp. on Adaptive Motion of Animals and Machines (AMAM) 2008, 58-59, 2008
248. 高山 仁志, 田熊 隆史, 細田 耕, 二関節筋を含めた筋骨格系をもつロボットによる連続跳躍の実現, ロボティクス・メカトロニクス講演会08, 2P2-117, 2008
249. 松田将志, 蘭卓真, 辻田勝吉, 増田達也, 盲導犬ロボットに向けた四脚ロボットのハーネシングによる誘導歩行, 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会'08 講演論文集, 1A1-D18, 2008
250. 小林敏也, 井之浦隆志, 辻田勝吉, 増田達也, 空気圧人工筋を用いた四脚歩行ロボットの関節剛性に対する歩行特性についての一考察, 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会'08 講演論文集, 2P2-120, 2008
251. C. Maufroy, H. Kimura and K. Takase, Towards a general neural controller for quadrupedal locomotion, NEURAL NETWORKS, 21, 4, 667-681, 2008
252. C. Maufroy, H. Kimura and K. Takase, Towards a general neural controller for 3D quadrupedal locomotion, Proc. of SICE Annual Conference 2008, 2495-2500, 2008
253. T. Masuda, H. Kimura and K. Takase, Emergence of a Quadrupedal Bound Gait as Interaction among the Brain, Body and Environment, Proc. of SICE Annual Conference 2008, 2501-2506, 2008
254. Y. Otda, H. Kimura and K. Takase, Adaptive Walking of a 2D Biped Robot during Splitbelt Treadmill, Proc. of SICE Annual Conference 2008, 2507-2512, 2008
255. H. Kimura, Robotics as a Tool for Gait AND Posture Study, Fourth International Symposium on Adaptive Motion of Animals and Machines, CD-ROM, 2008
256. C. Maufroy and H. Kimura, Towards a general neural controller for 3D quadrupedal locomotion, 第20回自律分散システム・シンポジウム予稿集, 251-256, 2008
257. K. Nakamura, W. Yoshinaga, K. Inoue, Development of a Biomimetic control system for a Snake-like Robot with Pneumatic Actuators, 4th International Student Conference at Ibaraki University, 66-72, 2008
258. 中村 海太, 吉永 航, 井上 康介, 空気圧アクチュエータを用いたヘビ型ロボットのための生物模倣型制御系の開発, 第26回日本ロボット学会学術講演会, 202-03, 2008
259. Yoshinori Izaki, Masatoshi Takita and Tatsuo Akema, Specific role of the posterior dorsal hippocampus-prefrontal cortex in short-term working memory, European Journal of Neuroscience, 27, 3029-3034, 2008
260. Takeshi Uejima, Toshiyuki Fujii, Hiroshi Yokoi Masatoshi Takita, Motion Classification by Epidural Potential Measurement of Rat for Low-Invasive Brain-Machine Interface, Proceedings of 2008 IEEE International Conference of Robotics and Biomimetics, 2009
261. Kojiro Matsushita, Hiroshi Yokoi, and Tamio Arai, Robotic Education for Human-Robot Interaction: Proposal of Two Robotic Developmental Kits that Bring Creativity, 2008 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS), Workshop Teaching Human-Robot Interaction to Humans, 2008
262. 松下光次郎, 横井浩史, 新井民夫, 準受動四脚移動ロボットの開発—1 駆動関節によるトロッコ歩容の実現—, 第14回ロボティクスシンポジウム, 2009
263. Hiroshi Yokoi and Kojiro Matsushita, Self-regulatory Hardware: Evolutionary Design for Mechanical Passivity on a Pseudo Passive Dynamic Walker, Artificial Life Models in Hardware (Ed. Andrew Adamatzky and Maciej Komosinski), Springer-Verlag, 2009
264. Kojiro Matsushita and Hiroshi Yokoi, Embodiment of Legged Robots Emerged in Evolutionary Design: Pseudo Passive Dynamic Walker, Frontiers in Evolutionary Robotics (Ed. Aleksandar Lazinica), I-Tech Education and Publishing, ISBN: 978-3-902613-19-6., 311-326, 2008
265. 横井浩史, 松下光次郎, メカトロニクス・ロボティクス総論: 実習編—PET ボトルを使ったロボット製作, 制御の実験的テキスト, 経済産業省 中小企業産学連携製造中核人材育成事業 メカトロニクスロボット分野, 2007年度版, 社団法人 日本機械学会, 2008
266. Naoki Kotake, Takafumi Suzuki, Kunihiko Mabuchi, Shoji Takeuchi, A flexible parylene neural probe combined with a microdialysis membrane, Proc. of microTAS 2008, 1687-1689, 2008
267. Osamu Fukayama, Noriyuki Taniguchi, Takafumi Suzuki, Kunihiko Mabuchi, Automatic Adaptation of Vehicle Controller to Time-Varying Neural Signals Recorded in RatCar System: A Vehicle-formed BMI, Proc. of Joint 4th International Conference on Soft Computing and Intelligent Systems and 9th International Symposium on Advanced Intelligent Systems, 253-256, 2008
268. Osamu Fukayama, Noriyuki Taniguchi, Takafumi Suzuki, Kunihiko Mabuchi, RatCar system for estimating locomotion states using neural signals with parameter monitoring: Vehicle-formed brain-machine interfaces for rat, Proc. of 30th Annual International Conference of the IEEE EMBS, 5322-5325, 2008
269. Takafumi Suzuki, Development of flexible neural probes and their applications to neuroprostheses, EDIS 2008 satellite symposium COE global seminar Advances in Neuroengineering, 2008
270. Noriyuki Taniguchi, Osamu Fukayama, Tatsuo Okubo, Takafumi Suzuki, Kunihiko Mabuchi, RatCar System: A vehicle-formed BMI system by neural signals recorded with implantable electrodes, Proc. of International Symposium on Biological and Physiological Engineering, 173-174, 2008
271. 鈴木隆文, 多機能神経電極とラット-マシン融合システムによる移動知研究, 第2回移動知公開シンポジウム, 2008
272. 小竹直樹, 深山理, 鈴木隆文, 竹内昌治, 満洲邦彦, MEMS テトロードの立体化の検討, 第23回生体・生理工学シンポジウム論文集, 51-52, 2008
273. 深山理, 谷口徳恭, 鈴木隆文, 満洲邦彦, 車体型BMI「ラットカー」搭載時におけるラット運動中枢神経活動の時間変化に関する基礎的検討, 第23回生体・生理工学シンポジウム論文集, 81-82, 2008
274. 五條理保, 鈴木隆文, 関和彦, Andrew Jackson, 武井智彦, 竹内昌治, 脊髄内微小電気刺激のためのバリレン柔軟電極, 電気学会研究会資料(バイオ・マイクロシステム研究会), 9-12, 2008
275. 谷口徳恭, 深山理, 鈴木隆文, 満洲邦彦, 大脳基底核信号が歩行速度推定に及ぼす影響, 平成20年 電気学会 電子・情報・システム部門大会 講演論

276. 鈴木隆文, デバイス技術から見たBMIの現状と将来, 日本生体磁気学会誌, 21, 1, 10-11, 2008
277. 深山理, 谷口徳恭, 鈴木隆文, 満洲邦彦, 車体型BMI「ラットカー」における運動皮質および大脳基底核の同時計測系, 第2回Motor Control研究会, 2008
278. 深山理, 谷口徳恭, 鈴木隆文, 満洲邦彦, 中枢神経信号によるラット搭載車制御システム「ラットカー」の開発: 広域多点神経信号からの自動発火弁別および選別法, 生体医工学, 46 suppl. 1, 478, 2008
279. 小竹直樹, 鈴木隆文, 竹内昌治, 満洲邦彦, マイクロダイアリス機能を付加した神経電極の試作, 生体医工学, 46 suppl. 1, 235, 2008
280. 小竹直樹, 鈴木隆文, 満洲邦彦, 竹内昌治, 神経電極へのマイクロダイアリス機能付加の試み, 電気学会研究会資料(医用・生体工学研究会), 19-20, 2008
281. 深山理, 谷口徳恭, 鈴木隆文, 満洲邦彦, ラット搭載車体型BMI「ラットカー」の開発: 広域多点神経電極による歩行関連情報の抽出, 電気学会研究会資料(医用・生体工学研究会), 21-24, 2008
282. 櫻井芳雄, ブレイン-マシン-インタフェースでわかる高嶺胡函の力, 脳を知る・創る・守る・育む. (クハプロ), 印刷中, 2009
283. 櫻井芳雄, 侵襲式BMI (ブレイン-マシン-インタフェース)の現状と課題, 日本機械学会誌, 111, 916-919, 2008
284. Sakurai, Y., Takahashi, S., Dynamic synchrony of local cell assembly, Reviews in the Neuroscience, 16, In press, 2008
285. Hirokawa, J., Bosch, M., Sakata, S., Sakurai, Y. and Yamamori, T., Functional role of the secondary visual cortex in multisensory facilitation in rats., Neuroscience, 153, 1402-1417, 2008
286. Takahashi, S., Sakurai, Y., Hippocampal neuronal ensembles act as comparator during delayed non-matching to sample performance in rats., 38th Society for Neuroscience Annual Meeting. 米国. (2008年11月), 2008
287. Hirokawa, J., Sadakane, O., Sakata, S., Bosch, M., Sakurai, Y., Yamamori, T., Superior colliculus differently mediates behavioral facilitations of speed and accuracy by audiovisual integration, 38th Society for Neuroscience Annual Meeting. 米国. (2008年11月), 2008
288. 廣瀬秀顕, 崔圭完, 筒井健一郎, 小池康晴, 櫻井芳雄, 飯島敏夫, A brain-machine interface for predicting target-reaching movement and target-holding posture, 東北大学-復旦大学Neuroscience workshop for young scientists, 中国 (2008年10月), 2008
289. 櫻井芳雄, ブレイン-マシン-インタフェースがしめす脳と機械の融合, 第2回移動知一般公開シンポジウム, 東京. (2008年10月), 2008
290. 高橋晋, 櫻井芳雄, 意図した方向を解釈し全方向移動車を操作するBMIの開発, 第18回日本神経回路学会全国大会, つくば (2008年9月), 2008
291. 櫻井芳雄, 高橋晋, 侵襲的ブレイン-マシン-インタフェースからわかる神経回路網の可塑性, 第31回日本神経科学学会大会, 東京. (2008年7月), 2008
292. 高橋宗良, Lauwereyns, J., 櫻井芳雄, 塚田稔, 静止状態におけるラット海馬ニューロンのシーケンス依存的活動, 第31回日本神経科学学会大会, 東京. (2008年7月), 2008
293. 高橋晋, 櫻井芳雄, 遅延非見本合わせ課題遂行中に海馬のニューロン集団はコンパレータとして振舞う, 第31回日本神経科学学会大会, 東京. (2008年7月), 2008
294. 飯島敏夫, 廣瀬秀顕, 崔圭完, 筒井健一郎, 櫻井芳雄, 小池康晴, 上肢の到達運動と姿勢制御を実現できるブレイン・マシンインターフェース, 第31回日本神経科学学会大会, 東京. (2008年7月), 2008
295. 高橋晋, 櫻井芳雄, 海馬ニューロン活動による全方向移動車の操作, CREST第5回領域内研究報告会, 豊中. (2008年3月), 2008
296. 廣瀬秀顕, 小池康晴, 筒井健一郎, 櫻井芳雄, 飯島敏夫, 上肢の到達運動および姿勢制御を実現できるブレイン・マシン・インタフェース, CREST第5回領域内研究報告会, 豊中. (2008年3月), 2008
297. 櫻井芳雄, ブレイン-マシン-インタフェースからわかる脳のダイナミクス, 国際高等研究所研究プロジェクト「生物進化の持続性と転移」第3回研究会, 京都 (2008年2月)., 2008
298. Yasushi Kobayashi, Ken-ichi Okada, Reward processing of the basal ganglia: Reward function of Pedunculopontine tegmental nucleus., Brain and Nerve, 61, 4, in press, 2009
299. Yasushi Kobayashi, Ken-ichi Okada, Different Pedunculopontine Tegmental Neurons Signal Predicted and Actual Task Rewards., The XXV Barany Society Meeting, Satellite symposium, Neural mechanism in control of eye, head and limb movements, P11, 2008
300. Yasushi Kobayashi, Pedunculopontine Tegmental Nucleus Neurons Signal Predicted and Actual Reward for Reinforcement Learning., 12th Annual meeting, Association for the Scientific Study of Consciousness, 121, 2008
301. Yasushi Kobayashi, Motivation and reward prediction error computation in the midbrain., Open Problems in Neuroscience of Decision Making OIST symposium, 2008
302. Ken-ichi Okada, Yasushi Kobayashi, Neural correlates of task performance of the visually guided saccade tasks in the primate pedunculopontine tegmental nucleus., Society for Neuroscience Abstarct, 88.8, 2008
303. 小林 康, 岡田研一, 河野憲二, 竹村 文, 小脳プルキンエ細胞におけるニューロン活動のregularityの解析, 第2回生理学研究所「Motor Control研究会」, 42, 2008
304. Ken-ichi Okada, Yasushi Kobayashi, Neural correlates of task performance in the primate pedunculopontine tegmental nucleus., Neuroscience Research, 61, Suppl 1, S60, 2008
305. Yuri Kitamura, Koshiro Maruyama, Ken-ichi Okada, Yasushi Kobayashi, Yuji Yahata, Syoji Kobashi, Ikuko Mohri, Masako Taniike, Using eye-movements as a research tool in children with autistic spectrum disorders., Neuroscience Research, 61, Suppl 1, S131, 2008
306. Tomohiko Takei, Kazuhiko Seki, Spinomuscular coherence in monkey performing a precision grip task., Journal of Neurophysiology, 99, 4, 2012-2020, 2008
307. Kazuhiko Seki, Tomohiko Takei, Activity of spinal interneurons mediating afferent inputs from forearm muscles in monkeys performing voluntary wrist movement, The 38th annual meeting of the Society for the Neuroscience, 860.20, 2008
308. Jackson, A., Baker, SN, Isa, T., Seki, K., Motor networks in the primate cervical spinal cord explored using intraspinal microstimulation, The 38th annual meeting of the Society for the Neuroscience, 860.19, 2008
309. Tomohiko Takei, Kazuhiko Seki, Spinomuscular coherence in monkey performing a precision grip task., The 38th annual meeting of the Society for the Neuroscience, 77.17, 2008
310. 五條理保, 鈴木隆文, 関和彦, Andrew Jackson, 武井智彦, 竹内昌治, 脊髄微小電気刺激のためのバリレン柔軟電極, バイオマイクロシステム研究会論文集 BMS-8-18, 2008
311. 武井智彦, 関和彦, 脊髄は手の運動をどのように制御しているのか?, 第2回生理学研究所MotorControl研究会, 2008
312. 関和彦, Andrew Jackson, 鈴木隆文, 竹内昌治, 武井智彦, 五條理保, 脊髄内微小電気刺激によって把握運動を誘発する, 第2回生理学研究所MotorControl研究会

- 研究会, 2008
313. 関和彦, 武井智彦, 随意運動時における脊髄ニューロンの活動と末梢感覚入力様式の相関, *Neuroscience Research*, 61, suppl, s62, 2008
 314. 関和彦, 随意運動の制御における脊髄の役割, 第二回身体運動の科学ワークショップ, 2008
 315. 武井智彦・関和彦, 随意運動の制御における脊髄介在ニューロンの役割, 特定領域研究「統合脳」夏の領域会議, 2008
 316. 武井智彦, 関和彦, Spinomuscular coherence in monkey performing a precision grip task., 第55回中部日本生理学会, 2008
 317. 関和彦, 脊髄型FES開発の現状と課題, 脳科学研究推進プログラムワークショップ多重電極開発分科会, 2008
 318. 武井智彦 関和彦, 把握運動制御の脳内機構, 第五回 手の研究会 信学技報, HIP2008, 107, 101-106, 2008
 319. 関和彦, 随意運動の制御における脊髄反射の機能を再定義する, 日本大学学術フロンティア推進事業 平成19年度研究会「神経生理と認知心理の接点」, 2008
 320. 関和彦, 随意運動の制御における脊髄介在ニューロンの役割, 特定領域研究「統合脳」冬の領域会議, 2008
 321. 関和彦, 随意運動の制御と脊髄神経回路, 計測制御学会システム・情報部門「移動知調査研究会」共催 動物の運動制御に関する研究討論会, 2008
 322. 関和彦, 随意運動の制御における脊髄の役割: 反射や歩行を越えて, 脳と心のメカニズム 第9回冬のワークショップ, 2009
 323. 関和彦, 随意運動のコントロールにおける脊髄の役割, 第八回茨城・栃木県活動分析研究会大会 教育講演, 2009
 324. Chiken S, Shashidharan P, Nambu A, Cortically evoked long-lasting inhibition of pallidal neurons in a transgenic mouse model of dystonia. , *Journal of Neuroscience*, 28, 51, 13967-13977, 2008
 325. Tachibana Y, Kita H, Chiken S, Takada M, Nambu A, Motor cortical control of internal pallidal activity through glutamatergic and GABAergic inputs in awake monkeys., *European Journal of Neuroscience*, 27, 1, 238-253, 2008
 326. Hatanaka N, Tokuno H, Nambu A, Takada M, Transdural doppler ultrasonography monitors cerebral blood flow changes in relation to motor tasks. , *Cerebral Cortex*, in press, 2009
 327. Nambu A, Seven problems on the basal ganglia. , *Current Opinion in Neurobiology*, 18, in press, 2008
 328. Nambu A, Basal ganglia: physiological circuits., *Encyclopedia of Neuroscience*, 2, 111-117, 2009
 329. 笥 慎治, 李 鍾昊, 新しい定量的運動指令解析システム, *医学のあゆみ*, 225, 3, 266-268, 2008
 330. 鏡原康裕, 李 鍾昊, 笥 慎治, 手首運動を利用した定量的異常運動解析システムの構築, *臨床神経生理学*, 36, 6, 633-641, 2008
 331. S. Tomatsu, Y. Someya, Y.W. Sung, S. Ogawa S, S. Kakei, Temporal features of BOLD responses varies with temporal patterns of movement. , *Neurosci Res*, 62, 160-167, 2008
 332. Y. Tsunoda, S. Kakei, Reaction time changes with the hazard rate for a behaviorally relevant event when monkeys perform a delayed wrist movement task., *Neurosci Lett*, 433, 152-157, 2008
 333. J.H. Lee, Y. Kagamihara, S. Kakei, Quantitative Evaluation of Movement Disorders in Neurological Diseases based on EMG Signals., *Conf Proc IEEE Eng Med Biol Soc*, 1, 181-184, 2008
 334. J.H. Lee, Y. Kagamihara, S. Kakei, Quantitative Evaluation of Cerebellar Ataxia based on EMG signals., *The second IEEE RAS / EMBS International Conference on Biomedical Robotics and Biomechanics*, in press, in press, 2009
 335. J.A. Ting, A. D' Souza, K. Yamamoto, T. Yoshioka, D.S. Hoffman DS, S. Kakei, Variational Bayesian least squares: An application to brain-machine interface data., *Neural Netw*, 21, 1121-1131, 2008
 336. S. Kakei, Cerebellar mossy fibers provide precise copies of cortical motor commands., *XXV Barany Society Meeting*, Kyoto, April 2008, 2008
 337. S. Kakei, Gain modulation and wrist motor control: from agonist selection to sensorimotor transformation., *Neuroscience Seminar*, Johns Hopkins University, Baltimore MD, Nov. 2008, 2008
 338. S. Tomatsu, Y. Tsunoda, S. Kakei, Temporal patterns of Golgi cell activities for execution of wrist movements in monkeys., *38th Annual Meeting of the Society for Neuroscience*, Washington DC, (2008年11月), 2008
 339. Y. Tsunoda, S. Kakei, Reaction time reflects anticipation of events in a simple reaction time task in the monkey., *38th Annual Meeting of the Society for Neuroscience*, Washington DC, (2008年11月), 2008
 340. S. Kakei, Cerebellar mossy fibers provide precise copies of cortical motor commands., 第31回日本神経科学学会大会, 東京 (2008年7月), 2008
 341. 笥 慎治, 手首運動に関する運動指令生成のアルゴリズムと小脳皮質内部モデルの入出力, 東北大学電気通信研究所共同プロジェクト研究研究会「動物の運動制御に関する研究討論会」, 東北大学電気通信研究所 2008年12月, 2008
 342. 笥 慎治, 小脳および基底核疾患における適応・制御異常の筋空間での定量的評価, 移動知ワークショップ「移動知の新展開」 東京大学 2008年4月, 2008
 343. S. Tomatsu, S. Kakei, Golgi cell activities for execution of wrist movements., 第31回日本神経科学学会大会, 東京 (2008年7月), 2008
 344. Y. Tsunoda, S. Kakei, Anticipation of a behaviorally relevant event in a delayed wrist movement task of macaques., 第31回日本神経科学学会大会, 東京 (2008年7月), 2008
 345. J. Lee, Y. Kagamihara, S. Kakei, Quantitative evaluation of motor commands in Parkinson's disease and cerebellar patients., 第31回日本神経科学学会大会, 東京 (2008年7月), 2008
 346. 笥 慎治, 李 鍾昊, 鏡原康裕, 手首運動を利用した定量的異常運動解析システムの改良と応用: 第2報, 第24回随意運動の調節機構とその病態生理研究会, 東北文化学園大学, 仙台 (2008年9月), 2008
 347. 李 鍾昊, 笥 慎治, 表面筋電信号に基づいた神経疾患における運動機能の定量的な評価に関する研究, 第2回 Motor Control 研究会, 岡崎コンファレンスセンター, (2008年5月), 2008
 348. 戸松彩花, 笥慎治, 手首運動における小脳Golgi細胞の活動と役割, 第2回 Motor Control 研究会, 岡崎コンファレンスセンター, (2008年5月), 2008
 349. 田中悟志, 花川隆, 本田学, 達人の脳内機構, *BRAIN and NERVE-神経研究の進歩*, 60, 3, 257-262, 2008
 350. 花川隆, 基底核と認知, *分子精神医学*, 8, 4, 41-47, 2008
 351. 本田学, 花川隆, 田中悟志, 思考の基盤となる脳内情報操作の神経機構, シリーズ脳科学 第3巻 言語と思考を生む脳, 甘利修一 監修 入来篤史 編 東京大学出版会, 東京, 210-220, 2008
 352. Hanakawa T, Dimyan MA, Hallett M, The representation of blinking movement in cingulate motor areas: a functional magnetic resonance imaging study., *Cerebral Cortex*, 18, 4, 930-937, 2008
 353. Iseki K, Hanakawa T, Shinozaki J, Nankaku M, Fukuyama H, Neural mechanisms involved in observation and imagery of gait movement., *Neuroimage*, 41, 3, 1021-1031, 2008
 354. Hanakawa T, Dimyan MA, Hallett M, Motor planning, imagery and execution: a time-course study with functional MRI., *Cerebral Cortex*, 18, 12, 2775-2788, 2008

355. Namiki C, Yamada M, Yoshida H, Hanakawa T, Fukuyama H, Murai T, High resolution MRI revealed small orbitofrontal traumatic lesions responsible for behavioral changes, *Neurocase*, 14, 6, 474-479, 2008
356. Yamamoto T, Takahashi S, Hanakawa T, Urayama S, Fukuyama H, Ejima Y, The stereokinetic effect reveals different roles of the lateral occipito-temporal and parietal cortex for 3-D perception from motion: An fMRI study, *Journal of Vision*, 8, 10:14, 1-17, 2008
357. Lerner A, Bagic A, Hanakawa T, Boudreau EA, Pagan F, Mari Z, Bara-Jimenez W, Aksu M, Sato S, Murphy DL, Hallett M, Is the insula responsible for suppression of natural urges?, *Cerebral Cortex*, 19, 1, 218-223, 2009
358. Matsumoto R, Okada T, Mikuni N, Mitsueda T, Taki J, Sawamoto N, Hanakawa T, Miki Y, Ikeda A, Hashimoto N, Fukuyama H, Takahashi R, Hemispheric asymmetry of the arcuate fasciculus in patients with unilateral language dominance defined by Wada test, *Journal of Neurology*, 255, 11, 1703-11, 2008
359. Tsubomi H, Ikeda T, Hanakawa T, Hirose N, Fukuyama H, Osaka N, Parieto-occipital connectivity predicts top-down attentional effect in visual masking: an fMRI study with individual differences approach, *Neuroimage*, in press
360. Toda H, Sawamoto N, Hanakawa T, Saiki H, Matsumoto S, Okumura R, M, Ishikawa M, Fukuyama H, Hashimoto N, A novel composite targeting method using high-field magnetic resonance imaging for subthalamic nucleus deep brain stimulation, *Journal of Neurosurgery*, in press
361. Abe M, Hanakawa T, Functional coupling underlying motor and cognitive functions of the dorsal premotor cortex, *Behavioural Brain Research*, 198, 1, 13-23, 2009
362. Hanakawa T, Mima T, Matsumoto R, Abe M, Inouchi M, Urayama S, Anami K, Honda M, Fukuyama H, Stimulus-response profile during single-pulse transcranial magnetic stimulation to the primary motor cortex, *Cerebral Cortex*, in press
363. Hanakawa T, Hallett M, Parallel basal ganglia-frontal cortical loops for the control of motor and cognitive agility, *Neuroscience 2008*, Online, 2008
364. Shitara H, Hanakawa T, Shinozaki T, Takagishi K, Honda M, Simultaneous measurement of fMRI, TMS and EMG with stepping stone sampling method, 14th Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping, Online, 2008
365. Tanaka S, Honda M, Hanakawa T, Cohen LG, Consolidation of motor memories encoded by different practice schedules, 14th Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping, Online, 2008
366. Hanakawa T, Hosoda C, Honda M, Does mental rotation of hands and feet involve somatotopically organized brain regions?, 14th Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping, Online, 2008
367. Hosoda C, Hanakawa T, Nariyai T, Ohno K, Honda M, Substrates of Switching of Phonology between the First and Second Languages, 14th Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping, Online, 2008
368. Matsumoto R, Sawamoto N, Urayama S, Mikuni N, Hanakawa T, Behrens T, Ikeda A, Takahashi R, Fukuyama H, In vivo tract tracing of cortico-cortical connections in humans: a combined study of CCEP and probabilistic diffusion tractography, 14th Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping, Online, 2008
369. 花川隆, Mark Hallett, 運動実行・認知処理速度に関わる基底核皮質活動, 第2回生理学研究所Motor Control 研究会, 2008
370. 設楽仁, 花川隆, 本田学, 磁気共鳴機能画像(fMRI), 筋電図(EMG), 経頭蓋磁気刺激(TMS)の同時計測に関する基礎的検討, 第2回生理学研究所Motor Control 研究会, 2008
371. 細田千尋, 花川隆, 系列歩行課題セットの切り替えに関わる脳活動, 第2回生理学研究所Motor Control 研究会, 2008
372. 設楽仁, 花川隆, 篠崎哲也, 高岸憲二, 本田学, fMRI-TMS-EMG同時計測システムを用いた運動強度と脳活動の関係解明, *臨床神経生理学*, 36, 5, 519, 2008
373. 細田千尋, 花川隆, 成相直, 大野喜久郎, 本田学, 第一言語と第二言語の音韻切り替えのメカニズム, *臨床神経生理学*, 36, 5, 518, 2008
374. 設楽仁, 花川隆, 篠崎哲也, 高岸憲二, 本田学, 磁気共鳴機能画像(fMRI), 筋電図(EMG), 経頭蓋磁気刺激(TMS)の同時計測に関する基礎的検討, *日本整形外科学会雑誌*, 82, 8, S1015, 2008
375. 花川隆, 多モダリティイメージングによる脳領域間連関計測へのアプローチ, *臨床神経生理学*, 36, 5, 394, 2008
376. 花川隆, めまいと前庭脊髄路系異常 病巣局在診断への貢献 歩行 中枢, *Equilibrium Research*, 67, 5, 380, 2008
377. 花川隆, Mark Hallett, 運動・認知実行速度に関わる脳活動とその加齢性変化, *臨床神経学*, 48, 12, 1134, 2008
378. 設楽仁, 花川隆, 篠崎哲也, 高岸憲二, 本田学, Stepping stone sampling法を用いたfMRI, TMS, EMG同時計測, 第31回日本神経科学大会, 2008
379. 細田千尋, 花川隆, 成相直, 大野喜久郎, 本田学, 第一言語と第二言語の音韻切り替えのメカニズム, 第31回日本神経科学大会, 2008
380. 細田千尋, 花川隆, 成相直, 大野喜久郎, 本田学, 第一言語と第二言語の音韻切り替えのメカニズム, 第10回日本ヒト脳機能マッピング学会プログラム集, 55, 2008
381. 花川隆, 脳機能イメージングによるヒト歩行・姿勢制御機構の解明, 第7回姿勢と歩行研究会抄録集, 44-47, 2008
382. 花川隆, 行動制御における大脳基底核・皮質系の役割: 脳機能イメージングからの知見, *ROBOMEC2008: チューリアル資料カテゴリーB*, 15, 2008
383. 青沼 仁志, 第4章: コントローラー 第3節昆虫の適応的行動選択, 昆虫ミメティクス-昆虫の設計に学ぶ (監修 下澤樞夫 針山孝彦) エヌ・ティエー・エス企画, 445-455, 2008
384. Ashikaga M, Sakura M, Kikuchi M, Hiraguchi T., Chiba R., Aonuma H. and Ota J., Establishment of social status without individual discrimination in the cricket, *Adv. Robotics.*, in press, 2009
385. Aonuma H., Kitamura Y., Niwa K., Ogawa H. and Oka K., Nitric oxide-cGMP signaling in the local circuit of the cricket abdominal nervous system, *Neuroscience*, 157, 749-761, 2008
386. Okada R., Ikeno H., Aonuma H. and Ito E., Biological insights into robotics: Honeybee foraging behavior by waggle dance, *Adv. Robotics.*, 22, 1665-1681, 2008
387. Ishikawa Y., Aonuma H. and Miura T., Soldier-specific modification of the mandibular motor neurons in termites, *PLoS ONE*, 3, 7, e2617:1-8, 2008
388. Yono O. and Aonuma H., Cholinergic neurotransmission from mechanosensory afferents to giant interneurons in the terminal abdominal ganglion of the cricket, *Gryllus bimaculatus*, *Zool. Sci.*, 25, 517-525, 2008
389. Funato T., Kurabayashi D., Nara M. and Aonuma H., Switching mechanism of sensor-motor coordination through oscillator network model, *IEEE Trans. Systems, Man and Cybernetics - Part B*, 38, 3, 764-770, 2008
390. Okada R., Ikeno H., Sasayama N., Aonuma H., Kurabayashi D., and Ito E., The dance of the honeybee: how do they dance to transfer the food information effectively?, *Acta Biol. Hung.*, 59, 157-162, 2008

391. Sakura M., Hiraguchi T., Ohkawara K., and Aonuma H., The Compartment structures of the antennal lobe in the ant *Aphaenogaster smaragdina*, *Acta Biol. Hung.*, 59, 183-187, 2008
392. Ikeno H., Kanzaki R., Aonuma H., Takahata M., Mizunami M., Yasuyama K., Matsui N., Yokohari F. and Usui S., Development of invertebrate brain platform: Management of research resources for invertebrate neuroscience and neuroethology, *Proceedings of 14th International Conference on Neural Information Processing 2007: Part II*, LNCS 4985, (Eds. Ishikawa M. et al.) Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 905-914, 2008
393. Aonuma H., Modelling of social interaction dependent behavior selection in the cricket, *Workshop on Dynamical Circuits in the Brain*, 2008
394. Ota J., Aonuma H., Asama H., Kawabata K. and Ashikaga M., Multidisciplinary contributions from neuroethology and engineering-Understanding experience dependent behavior selection in crickets, *IROS2008*, 54-59, 2008
395. Aonuma H., Experience dependent behavior selection in the cricket, *International Seminar: Evolutionary Studies in Behavioral Neuroscience*, 2008
396. Aonuma H. and Ota J., Synthetic neuronethological approach to understand experience dependent adaptive behavior in the cricket, *The 4th International Symposium on Adaptive Motion of Animals and Machines*, 2008
397. Aonuma H., Murakami J. and Nagao T., Nitric oxide mediated biogenic amine system underlying agonistic behavior in the crickets, *FENS2008*, 2008
398. Ashikaga M., Sakura M., Kikuchi M., Hiraguchi T., Chiba R., Ota J. and Aonuma H., Modeling of adaptive behavior of crickets in crowd, *FENS2008*, 2008
399. Kawabata K., Fujiki T., Fujii T., Aonuma H., Ikemoto Y., Ashikaga M., Ota J., Suzuki T. and Asama H., Towards synthetic understanding of neural system of adaptive behavior selection in the fighting behavior of male crickets, *FENS2008*, 2008
400. Aonuma H., Modelling of experience dependent behavior - Fighting among male crickets, *International Conference for Nonlinear Sciences SAPPORO WINTER SCHOOL*, 2009
401. 青沼 仁志, 佐倉 緑, 足利 昌俊, 藤木 智久, 藤井 喬, 川端 邦明, 太田 順, 浅間 一, 昆虫の社会的経験にもとづく行動選択のモデル化, 第18回インテリジェント・システム・シンポジウム, 305-310, 2008
402. 青沼 仁志, 太田 順, コオロギの社会的経験による行動の発現と切り替え行動のモデル化, 無脊椎動物神経生物学研究会, 2008
403. 岡田 龍一, 池野 英利, 木村 敏文, 大橋 瑞工, 青沼 仁志, 伊藤 悦朗, ミツバチの8の字ダンスにおける巣内でのダンスバチと追従バチの行動パターン, 無脊椎動物神経生物学研究会, 2008
404. 水野 達也, 佐倉 緑, 足利 昌俊, 青沼 仁志, 太田 順, ハンディキャップコオロギを用いたコオロギの内部メカニズムの解明, 無脊椎動物神経生物学研究会, 2008
405. 佐倉 緑, 頼経 篤史, 青沼 仁志, クロコオロギの攻撃行動発現における一酸化窒素シグナル系の関与, 日本動物学会第79回大会, 2008
406. 岡田 龍一, 池野 英利, 木村 敏文, 大橋 瑞工, 青沼 仁志, 伊藤 悦朗, 巣内での追従バチの行動パターン, 日本動物学会第79回大会, 2008
407. 藤井 喬, 川端邦明, 青沼仁志, 足利昌俊, 太田 順, 鈴木剛, 浅間 一, コオロギの適応的行動選択モデルに関する研究-触角感度調節機構のモデル化-, ロボティクス・メカトロニクス講演会'08 講演論文集, 2P1-B19, 2008
408. 船戸 徹郎, 奈良 維仁, 倉林 大輔, 青沼 仁志, 足利 昌俊, 振動子網を用いた昆虫規範ロボット群の挙動分化, 日本機械学会 ロボティクス・メカトロニクス講演会, 2008
409. 足利昌俊, 佐倉 緑, 菊地美香, 平口鉄太郎, 千葉龍介, 青沼仁志, 太田順, コオロギ群における社会的順位形成過程のモデル化, 第21回自律分散システムシンポジウム, 2008
410. 水野達也, 佐倉緑, 足利昌俊, 青沼仁志, 太田順, ハンディキャップコオロギを用いたコオロギの攻撃行動発現機構のモデル化, 第21回自律分散システムシンポジウム, 2008
411. 藤井 喬, 川端邦明, 青沼仁志, 鈴木 剛, 足利昌俊, 太田 順, 浅間 一, クロコオロギの行動選択機構のモデリングに関する研究-喧嘩行動実験による神経機構モデルの考察-, 第14回ロボティクスシンポジウム講演予稿集, 採択, 2009
412. 寺林賢司, 宮田なつき, 河内まき子, 持丸正明, 太田 順, 異なる大きさの手の体験可能性検証と視覚遅延の影響, 画像電子学会誌, 37, 1, 41-49, 2008
413. 金指 央樹, 宮田 なつき, 新井 民夫, 千葉龍介, 太田 順, 上肢作業姿勢生成のための評価関数推定-コネクタ差し込み姿勢の評価関数-, 精密工学会誌, 74, 12, 1335-1340, 2008
414. Norisuke Fujii and Jun Ota, Rearrangement Task by Multiple Mobile Robots with Efficient Calculation of Task Constraints, *Advanced Robotics*, 22, 2-3, 191-213, 2008
415. Kenji Terabayashi, Natsuki Miyata and Jun Ota, Grasp Strategy when Experiencing Hands of Various Sizes, *International Journal on Human-Computer Interaction*, 1, 4, 55-74, 2008
416. K. Nakajima, S. Morishita, T. Kazawa, R. Kanzaki, K. Kawabata, H. Asama, T. Mishima, Interpolation of binarized CLSM images for extraction of premotor neuron branch structures in silkworm moth, *Sensor Review*, in printing, 2008
417. Yusuke Ikemoto, Shingo Suzuki, Hiroyuki Okamoto, Hiroki Murakami, Hajime Asama, Soichiro Morishita, Taketoshi Mishima, Xin Lin, Hideo Itoh, Force sensor system for structural health monitoring using passive RFID tags, *Sensor Review*, in printing, 2009
418. J. Ota, H. Aonuma, H. Asama, K. Kawabata, Modeling of Adaptive Mechanism in Crickets by Means of Constructive Approach, *Workshop/Tutorial Proceedings of International Conference on Intelligent Robots and Systems*, 5, 988-991, 2008
419. Yewguan Soo, Masao Sugi, Hiroshi Yokoi, Tamio Arai, Tatsuhiro Nakamura, Rulin Du and Jun Ota, The Relationship between Changes in Amplitude and Instantaneous Mean Frequency at Low and High Frequency Bands during Dynamic Contraction, *Proceedings of the 2nd Int. Conference on Bioinformatics and Biomedical Engineering*, 02-06-04, 1-4, 2008
420. Yewguan Soo, Masao Sugi, Hiroshi Yokoi, Tamio Arai, Rulin Du and Jun Ota, Simultaneous Measurement of Force and Muscle Fatigue using Frequency-band Wavelet Analysis, *Proceedings of 30th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society*, 5045-5048, 2008
421. Ashikaga, M., Sakura, M., Kikuchi, M., Hiraguchi, T., Chiba, R., Ota, J., and Aonuma, H., Modeling of Adaptive Behavior of Crickets in a Crowd, *6th Forum of European Neuroscience Abstract Book (FENS Forum Abstracts)*, 4, 226.2, 2008
422. Hitoshi Aonuma, Modori Sakura, Mika Kikuchi, Masatoshi Ashikaga and Jun Ota, Synthetic neuroethological approach of understanding neuronal mechanisms of social adaptive behavior of crickets, *Prepr. 10th RIES-Hokudai International Symposium on aya*, 71-72, 2008
423. M. Otake, T. Takagi, H. Asama, Open Brain Simulator Estimating Internal State of Human through External Observation towards Human

424. M. Murabayashi, Y. Ikemoto, M. Otake, T. Maeda, M. Kato, H. Asama, Analysis of the Sense of Agency using a Tactile Device, 17th CISM-IFTOMM Symposium on Robot Design, Dynamics, and Control, 2008
425. Y. Ikemoto, S. Suzuki, H. Okamoto, H. Murakami, X. Lin, H. Itoh, H. Asama, Monitoring using Passive RFID Tags for Structural Health Monitoring, 2nd IEEE International Interdisciplinary Conference on Portable Information Devices, 2008
426. M. Ikeda, Y. Ikemoto, T. Miura, H. Asama, A Termite Internal State Model for Elucidating Caste Differentiation, 2008 SICE Annual Conference, 142-145, 2008
427. K. Nakajima, S. Morishita, T. Kazawa, R. Kanzaki, H. Asama, T. Mishima, Interpolation of the Cross-sectional Area of a Premotor Neuron in a Silkworm Moth Brain using the Ellipse Model, 2008 IEEE International Conference on Multisensor Fusion and Integration for Intelligent Systems, 2008
428. S. Yano, Y. Ikemoto, H. Aonuma, T. Nagao, H. Asama, Modeling of self-organized competition hierarchy with body weight development in larval cricket, *Gryllus bimaculatus*, Preprints 9th International Symposium on Distributed Autonomous Robotic Systems, 2008
429. Q. An, Y. Ikemoto, H. Asama, H. Matsuoka, D. Chugo, K. Takakusaki, Extraction of Behavior Primitives in Human Standing-Up Motion for Development of Power Assisting Machine, 2008 IEEE International Conference on Robotics and Biomimetics, 2009
430. 藤井 喬, 川端邦明, 青沼仁志, 鈴木剛, 淺間 一, コオロギの適応的行動選択モデルに関する研究-触角感度を考慮したコオロギの行動選択メカニズムのモデル化-, 第3回移動知シンポジウム・ポスターセッション, 627-628, 2008
431. 川端邦明, クロコオロギ行動選択の神経機構の構成論的理解に向けて, 平成20年度無脊椎動物神経生物研究会資料, 7, 2008
432. 井上 麗子, 藤井 紀輔, 高野 龍夫, 太田 順, マルチタスクロボットによる多数物体搬送作業の実現, 第20回自律分散システムシンポジウム資料, 221-224, 2008
433. 足利 昌俊, 菊地 美香, 平口 鉄太郎, 佐倉 緑, 千葉 龍介, 青沼 仁志, 太田 順, クロコオロギにおける他者識別能力の解析, 第20回自律分散システムシンポジウム資料, 325-330, 2008
434. 橋本 素直, 千葉 龍介, 加沢 知毅, 神崎 亮平, 太田 順, 進化的計算を用いたカイコガLAL神経回路ネットワークの推定, 第20回自律分散システムシンポジウム資料, 349-352, 2008
435. 青沼 仁志, 太田 順, 昆虫の社会行動のモデル化—コオロギの闘争行動, 平成20年度無脊椎動物神経生物研究会, 5, 2008
436. 藤井紀輔, 井上麗子, 武部芳弘, 太田順, 問題分割手法を用いた群ロボットによる多数物体再配置問題, 日本ロボット学会第26回学術講演会予稿集, RSJ2008AC302-02, 1-2, 2008
437. 井上麗子, 藤井紀輔, 高野龍夫, 太田順, マルチタスク機能を有するロボット群による多数物体搬送作業の実現, 日本ロボット学会第26回学術講演会予稿集, RSJ2008AC303-05, 1-4, 2008
438. 大武美保子, 高木利久, 淺間 一, オープンブレインシミュレータの開発, 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会2008, 2P2-I19(1)-(2), 2008
439. 池田雅紀, 池本有助, 三浦 徹, 淺間 一, シロアリのカーフト分化モデルと環境適応, 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会 2008, 2P2-I22(1)-(4), 2008
440. 村林正堂, 池本有助, 大武美保子, 前田貴記, 加藤元一郎, 淺間 一, 触覚の有無が自他帰属性に与える影響に関する研究, 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会2008, 2P2-I23(1)-(4), 2008
441. 池本有助, 三浦 徹, 淺間 一, シロアリの分業行動における幼若ホルモンの役割解明のための数理モデルからのアプローチ, 第18回インテリジェント・システム・シンポジウム, 299-304, 2008
442. 仲居雅明, 淺間 一, 大武美保子, 運動の特徴を提示可能なトレーニングシステムの開発, 第18回インテリジェント・システム・シンポジウム, 519-520, 2008
443. 大武美保子, 中本周平, 加藤元一郎, 淺間 一, 共想法における記憶課題による会話のテーマの評価, 第18回インテリジェント・システム・シンポジウム, 525-526, 2008
444. 村林正堂, 池本有助, 大武美保子, 前田貴記, 加藤元一郎, 淺間 一, 行動開始時点での表面筋電位の立ち上がり感が Sense of Agency に与える影響, 第9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, 2008
445. 安琪, 松岡洋樹, 池本有助, 中後大輔, 高草木薫, 淺間 一, 人の起立における動作プリミティブの役割, 第21回計測自動制御学会自律分散システムシンポジウム, 2009
446. 神崎亮平, 安藤規泰, 櫻井健志, 加沢知毅, 遺伝子・ニューロン・神経回路・ロボットで見る昆虫行動, 可視化情報学会誌, 28, 117-124, 2008
447. Tetsuro Funato, Daisuke Kurabayashi, Network Structure for Control of Coupled Multiple Non-Linear Oscillators, IEEE Transactions on Systems, Man and Cybernetics - Part B, 38, 3, 675-681, 2008
448. Herianto, Toshiaki Sakakibara, Tomoaki Koiwa, Daisuke Kurabayashi, Realization of Pheromone Potential Field for Autonomous Navigation by Radio Frequency Identification, Advanced Robotics, 22, 1461-1478, 2008
449. Tomoki Kazawa, Hidetoshi Ikeno, Ryohei Kanzaki, Development and application of a neuroinformatics environment for neuroscience and neuroethology, Neural Networks, 21, 8, 1047-1055, 2008
450. Kanako Nakajima, Taketoshi Mishima, Soichiro Morishita, Hajime Asama, Tomoki Kazawa, Ryohei Kanzaki, Kuniaki Kawabata, Interpolation of binarized images for form reconstruction of a neuron, Sensor Review, in press
451. Tomoko Yamagata, Takeshi Sakurai, Keiro Uchino, Hideki Sezutsu, Toshiaki Tamura, Ryohei Kanzaki, GFP labeling of neurosecretory cells with the GAL4/UAS system in the silkworm brain enables selective intracellular staining of neurons, Zoological Science, 25, 5, 509-516, 2008
452. Shigehiro Namiki, Ryohei Kanzaki, Reconstructing the population activity of olfactory output neurons that innervate identifiable processing units, Frontiers in Neural Circuits 2:1, 2, 1, 1-11, 2008
453. Shigehiro Namiki, Satoshi Iwabuchi, Ryohei Kanzaki, Representation of a mixture of pheromone and host plant odor by antennal lobe interneurons of the silkworm *Bombyx mori*, Journal of Comparative physiology A, 194, 501-515, 2008
454. Tomoki Kazawa, Shigehiro Namiki, Ryota Fukushima, Mitsuhiro Terada, Kajin Soo, Ryohei Kanzaki, Constancy and variability of glomerular organization in the antennal lobe of the silkworm, Cell and Tissue Research, accepted, accepted
455. Ryota Fukushima, Ryohei Kanzaki, Modular subdivision of mushroom bodies by kenyon cells in the silkworm, Journal of Comparative Neurology, 513, 315-330, 2008
456. Masaaki Iwano, Evan S. Hill, Akio Mori, Tatsuya Mishima, Tsuneko Kumagai, Kei Ito, Ryohei Kanzaki, Generation mechanism of flip-flop activity in the lateral accessory lobe and ventral protocerebrum of the insect brain, Journal of Comparative Neurology, accepted

457. Ryohei Kanzaki, Noriyasu Ando, Takeshi Sakurai, Tomoki Kazawa, Understanding and reconstruction of the mobiligence of insects employing multiscale biological approaches and robotics, *Advanced Robotics*, 22, 1605-1628, 2008
458. Takuro Moriyama and Daisuke Kurabayashi, An Oscillator Network with a Temporary Memory Function, *IEEE International Conference on Robotics and Biomimetics* (accepted, to be appeared), 2009
459. Daisuke Kurabayashi, Tatsuki Choh, Jia Cheng, Tetsuro Funato, Adaptive Formation Transition among a Mobile Robot Group based on Phase Gradient, *IEEE International Conference on Robotics and Biomimetics* (accepted, to be appeared), 2009
460. Herianto, Toshiki Sakakibara, Daisuke Kurabayashi, Realization of an Artificial Pheromone System by using Random Data Carriers for Navigation of Autonomous Robots, 5th International Conference on Uniquitous Robots and Ambient Intelligence, 329-334, 2008
461. Ryohei Kanzaki, Insect-Machine Hybrid System for Understanding and Evaluating the Motor Control by Sex Pheromone in *Bombyx mori*, *Janelia Farm Conference*, 2008
462. Ryohei Kanzaki, Insect-Machine Hybrid System for Understanding an Adaptive behavior, *The 10th International Conference on the Simulation of Adaptive Behavior (SAB'08)*, 2008
463. Kamiura N, Urata H, Saitoh A, Isokawa T, Ikeno H, Matsui N, Seki Y, Kanzaki R, On-map based classification of insect neurons using three-dimensional quantification, *SMC 2008*, 2008
464. Nakajima K, Asama H, Kanzaki R, Mishima T, Interpolation of the cross-sectional surface of a single neuron using the ellipse model, *IAS10*, 2008
465. Kurabayashi D, Kanzaki R, Minegishi R, Takashima A, Toriihara S, Bio-machine fusion system: novel synthetic methodology to investigate adaptive behaviors of insects, *IROS Workshop*, 2008
466. Noriyasu Ando, Shuhei Emoto, Hirokazu Takahashi, Ryohei Kanzaki, Adaptability of pheromone tracking behavior of the silkworm revealed by the insect-controlled robot, *AMAM 2008 conference abstract*, 60-61, 2008
467. Ryo Minegishi, Shigeru Toriihara, Daisuke Kurabayashi, Ryohei Kanzaki, Construction of a brain-machine fusion system to evaluate adaptability in an insect, *AMAM 2008 conference abstract*, 131-132, 2008
468. Ryohei Kanzaki, Insect-Machine Hybrid System for Understanding an Adaptive Control in Biological Systems, *AMAM 2008 conference abstract*, 24-25, 2008
469. Takeshi Sakurai, Hidefumi Mitsuno, Keiro Uchino, Hideki Sezutsu, Toshiki Tamura, Fumio Yokohari, Takaaki Nishioka, Ryohei Kanzaki, Activation of bombykol receptor neurons by ectopically expressed olfactory receptor triggers pheromone searching behavior in male silkworms, *ISOT2008 conference abstracts*, 189, 2008
470. Ryota Fukushima, Takeshi Sakurai, Keiro Uchino, Hideki Sezutsu, Toshiki Tamura, Ryohei Kanzaki, Anatomical and functional organization of Kenyon cells in the mushroom bodies of male *Bombyx mori*, *ISOT2008 conference abstract*, 95, 2008
471. Ikuko Nishikawa, Masayoshi Nakamura, Yoshiki Igarashi, Tomoki Kazawa, Hidetoshi Ikeno, Ryohei Kanzaki, Neural network model of the lateral accessory lobe and ventral protocerebrum of *Bombyx mori* to generate the flip-flop activity, *BMC Neuroscience*, 9, Suppl 1, 23, 2008
472. 高嶋淳, 峯岸諒, 倉林大輔, 神崎亮平, 昆虫の脳を用いた自律移動型脳-機械融合系の実現, 第14回ロボティクス・シンポジウム (採択済, 講演予定), 2009
473. 平口鉄太郎, 橋本純香, 倉林大輔, 適応行動発現を制御する振動情報と肢及び触角の運動, 第17回インテリジェント・システム・シンポジウム, 313-314, 2008
474. 瀬古圭介, 倉林大輔, 船戸徹郎, 振動子網を用いた生物規範型視覚情報処理モデル, 第26回日本ロボット学会学術講演会, 3A3-02, 2008
475. 森山拓郎, 船戸徹郎, 倉林大輔, 振動子網による一時記憶機構の実現, 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会, 2P2-I16, 2008
476. 奈良維仁, 船戸徹郎, 倉林大輔, 足利昌俊, 青沼仁志, 森山拓郎, 振動子網を用いた行動切替によるロボット群の挙動分化, 第13回ロボティクス・シンポジウム, 338-343, 2008
477. 藤原輝史, 加沢知毅, S. Shuichi Haupt, 福島亮太, 神崎亮平, 昆虫の複数の単一神経細胞の構造分析を可能とする Ca²⁺イメージング, *Bioimages (第17回日本バイオイメーキング学会学術集会)*, 2008
478. Masashi Tabuchi, Takeshi Sakurai, Hidefumi Mitsuno, Ryo Minegishi, Shuichi S. Haupt, Takahiro Shiotsuki, Keiro Uchino, Hideki Sezutsu, Toshiki Tamura, Kei Nakatani, Ryohei Kanzaki, Millisecond Photoactivation of Bombykol Receptor Neurons Expressing Channelrhodopsin-2 Triggers Pheromone Searching Behavior in Male Silkworms, 脳と心のメカニズム 第9回冬のワークショップ, P-16, 2009
479. 神崎亮平, 昆虫-機械融合システムによる適応行動の評価と理解, 第31回日本神経科学大会, 2008
480. 藤原輝史, 加沢知毅, Stepan S. Haupt, 福島亮太, 神崎亮平, 電気穿孔法による昆虫の単一神経細胞群のカルシウムイメージング, *電気学会研究会資料 医用・生体工学研究会*, 1-6, 2008
481. 藤原輝史, 加沢知毅, Stepan S. Haupt, 福島亮太, 神崎亮平, 電気穿孔法による昆虫触角葉の複数の単一神経細胞 Ca²⁺イメージング, *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 151, 4, 447, 2008
482. 安藤規泰, 江本周平, 高橋宏知, 神崎亮平, 昆虫操縦型ロボットを用いたカイコガフェロモン源定位行動の適応性の評価, *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 151, 4, 452, 2008
483. 峯岸諒, 高嶋淳, 倉林大輔, 山岸宏, 神崎亮平, 脳-機械融合システムを用いた昆虫の環境適応能の研究, *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 151, 4, 441, 2008
484. 神崎亮平, 昆虫とロボットで探る脳, *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 151, 4, 447-448, 2008
485. 五十嵐吉輝, 西川郁子, 加沢知毅, 池野英利, 神崎亮平, カイコガ前運動中枢のモデル化とシミュレーションによる行動発現メカニズムの解明, 第14回創発システムシンポジウム, 2008
486. 五十嵐吉輝, 西川郁子, 加沢知毅, 池野英利, 神崎亮平, カイコガ前運動中枢のモデル化とシミュレーション, 第27回日本シミュレーション学会, 2008
487. 勝又聡一郎, 安藤規泰, 神崎亮平, 昆虫匂い源探索アルゴリズム評価のための小型大気イオン源探索ロボット, 第26回日本ロボット学会学術講演会予稿集, RSJ2008AC3H1-02, 2008
488. Suehiro Y*, Yasuda A*, Okuyama, Imada H, Kuroyanagi, Y, Kubo T, Takeuchi H. † (2009) † corresponding author. *equal contribution, Mass spectrometric map of neuropeptide expression and analysis of the g-prepro-tachykinin gene expression in the medaka (*Oryzias latipes*) brain, *Gen. Comp. Endocrinol.*, in press, 2008
489. Nakaoka T, Takeuchi H † and Kubo T. † corresponding author., Laying workers in queenless honeybee (*Apis mellifera* L.) colonies have a physiologic state similar to that of nurse bees but opposite that of foragers, *J. Insect. Physiol.*, 54, 806-812, 2008
490. Cornette R, Koshikawa S, Miura T, Histology of the hormone-producing glands in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera,

- Termopsidae): A focus on soldier differentiation., *Insectes Sociaux*, 55, 2008
491. Ishikawa Y, Aonuma H, Miura T, Soldier-specific modification of the mandibular motor neurons in termites., *PLoS ONE*, 3, 7, e2617, 2008
492. Goto H, Cornette R, Koshikawa S, Miura T, Effects of precocenes on the corpora allata and the JH titer in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera: Termopsidae)., *Sociobiology*, 52, 345-356, 2008
493. Koshikawa S, Miyazaki S, Cornette R, Matsumoto T, Miura T, Genome size of termites (Insecta, Dictyoptera, Isoptera) and wood roaches (Insecta, Dictyoptera, Cryptocercidae)., *Naturwissenschaften*, 95, 859-867, 2008
494. Maekawa K, Mizuno S, Koshikawa S, Miura T, Compound eye development during caste differentiation of the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae)., *Zoological Science*, 25, 699-705, 2008
495. Cornette R, Goto H, Koshikawa S, Miura T, Juvenile hormone titers and caste differentiation in the damp-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera, Termopsidae)., *Journal of Insect Physiology*, 54, 922-930, 2008
496. Ishikawa A, Hongo S, Miura T, Morphological and histological examination of polyphenic wing formation in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera, Hexapoda)., *Zoomorphology*, 127, 121-133, 2008
497. Fujita A, Miura T, Matsumoto T, Differences in cellulose digestive systems among castes in two termite lineages., *Physiological Entomology*, 33, 73-82, 2008
498. Takeuchi H, "Analysis of Social Interactions Using Adult Medaka Fish", *Common Themes and New Concepts in Sensory Formation*, The 18th CDB Meeting., 2009
499. Takeuchi H, Analysis of Social Interactions Using Adult Medaka Fish, The 54th NIBB Conference, *New Frontiers for the Medaka Model*, Genome, Bioresources and Biology, 2008
500. Suehiro Y, Okuyama T, Imada H, Shimada A, Nakuru K, Takeda H, Kubo T and Takeuchi H, Modeling and molecular genetic analysis of neural mechanism for the optomotor response of the medaka fish, The 38th annual meeting of the Society for Neuroscience (Washington, DC), 2008
501. Okuyama T, Suehiro Y, Imada H, Shimada A, Naruse K, Takeda H, Kubo T and Takeuchi H, Analysis of the molecular and neural bases that underlie sexual preference in the small Medaka fish, UCSF Neuroscience retreat (Asilomar Conference Grounds), 2008
502. Okuyama T, Suehiro Y, Imada H, Shimada A, Naruse K, Takeda H, Kubo T and Takeuchi H, Analysis of the molecular and neural bases that underlie sexual preference in the small Medaka fish, NASA Ames Research Center セミナー (Lynn Rothschild Lab., NASA Ames Research Center), 2008
503. Okuyama T, Suehiro Y, Imada H, Shimada A, Naruse K, Takeda H, Kubo T and Takeuchi H, Modulation of Female mating receptiveness depending on visual information, using small fish medaka, Society for Neuroscience 2008 meeting (Washington D. C.), 2008
504. Miura T, Social evolution by gene duplication: soldier-specific lipocalin proteins and social communication in termites., *Evolution* 09, 67
505. Miura T, Okumura Y, Nakagawa Y, Ishikawa A, Regulations of polyphenic wing development in the vetch aphid *Megoura crassicauda*: morphogenesis, tradeoffs and gene expressions., *Pea Aphid Genome Annotation Workshop I: Workshop Program*, 32
506. Miura T, Ishikawa A, Brisson J, Jaubert S, Rispe C, Tagu D, Walsh T, Gene annotation for the endocrinological factors in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*, *Pea Aphid Genome Annotation Workshop I: Workshop Program*, 32
507. Okada Y., Tsuji K. and Miura T., Molecular and physiological aspects of behavioral-caste differentiation in the ponerine ant *Diacamma* sp., *Proceedings of 4th European Meeting of IUSSI*, 166
508. Takeuchi H, Analysis of information processing and neural/ molecular basis underlying adaptive behaviors (optomotor response and coordinated behavior) of small fish, 第18回インテリジェント・システム・シンポジウム, 2008
509. 末廣 勇司, 奥山輝大, 今田はるか, 島田敦子, 成瀬青, 武田洋幸, 久保健雄, 竹内秀明, メダカの視運動反応の情報処理過程とその神経基盤の解析, 第18回インテリジェント・システム・シンポジウム (広島), 2008
510. 末廣 勇司, 安田明和, 奥山輝大, 今田はるか, 島田敦子, 成瀬青, 武田洋幸, 久保健雄, 竹内秀明, 分子生物学的手法と数理モデルを併用した小型魚類の視運動反応の解析, 第31回日本分子生物学会年会・第81回日本生化学会大会 合同大会 (神戸), 2008
511. Okuyama T, Suehiro Y, Imada H, Shimada A, Naruse K, Takeda H, Kubo T and Takeuchi H, Mating acceptance of medaka depending on visual information and analysis of the neural basis, 理研CDB シンポジウム2008 Turning Neurons into a Nervous System (理研CDB), 2008
512. Okuyama T, Suehiro Y, Imada H, Shimada A, Naruse K, Takeda H, Kubo T and Takeuchi H, メダカにおける視覚情報依存的な交尾の受け入れとその神経基盤の解析, 41st Annual Meeting of JSDB (日本発発生物学会 徳島大学), 2008
513. 畔柳 佳子, 今田 はるか, 末廣 勇司, 奥山 輝大, 島田 敦子, 武田 洋幸, 久保 健雄, 竹内 秀明, メダカにおいて神経新生が生じる脳領域の同定及び生育環境・系統との関連の解析, 日本動物学会第79回大会 (福岡大学キャンパス), 2008
514. 畔柳佳子, 今田はるか, 末廣勇司, 奥山輝大, 島田敦子, 武田洋幸, 久保健雄, 竹内秀明, メダカ成体において神経新生が生じる脳領域のマッピング及び生育環境・系統が神経新生に及ぼす影響の検討, 第31回日本分子生物学会年会・第81回日本生化学会大会合同大会 (神戸ポートアイランド), 2008
515. Okuyama T, Suehiro Y, Imada H, Shimada A, Naruse K, Takeda H, Kubo T and Takeuchi H, メダカを用いた視覚情報依存的な交尾の受け入れの神経・分子基盤の解析, 第31回日本分子生物学会年会・第81回日本生化学会大会合同大会 (神戸ポートアイランド), 2008
516. 今田はるか, 末廣勇司, 奥山輝大, 島田敦子, 成瀬青, 武田洋幸, 久保健雄, 竹内秀明, 視運動反応実験系を用いたメダカの schooling 行動アッセイ系の開発, 第3回移動知シンポジウム (宮城県松島), 2008
517. 今田はるか, 末廣勇司, 奥山輝大, 島田敦子, 成瀬青, 武田洋幸, 久保健雄, 竹内秀明, 小型魚類の視運動反応実験系を用いた協調的行動の定量的解析, 日本動物学会第79回大会 (福岡大学), 2008
518. 今田はるか, 末廣勇司, 奥山輝大, 島田敦子, 成瀬青, 武田洋幸, 久保健雄, 竹内秀明, 視運動反応実験系を用いた小型魚類 schooling 行動の定量的解析, 第14回小型魚類研究会 (基礎生物学研究所), 2008
519. 今田はるか, 末廣勇司, 奥山輝大, 島田敦子, 成瀬青, 武田洋幸, 久保健雄, 竹内秀明, 小型魚類 schooling 行動の新規行動アッセイ系の確立, 第31回日本分子生物学会 (神戸ポートアイランド), 2008
520. 三浦徹, 発生の可能性は, 進化可能性となりうるか?, 第10回日本進化学会大会プログラム・要旨集, 145
521. 三浦徹, 社会性昆虫の母心 Evo-Devo 的課題, 第24回個体群生態学会プログラム・講演要旨集, 17
522. 後藤 寛貴・コルネット リチャー・越川 滋行・岡田 泰和・三浦 徹, クワガタの大顎サイズに環境が与える影響とその発生学的背景について, 日本昆虫学会 第68回大会 講演要旨2008, 57
523. 石川由希, 三浦徹, 兵隊シロアリの行動を決める遺伝子とは?, 第10回日本進化学会大会プログラム・要旨集, 65

524. 石川麻乃, 三浦徹, アブラムシの表現型多型を制御する遺伝子群の網羅的解析, 第10回日本進化学会大会プログラム・要旨集, 78
525. 石川麻乃, 三浦徹, アブラムシの表現型多型を制御する候補遺伝子群の探索, 社団法人 日本動物学会 第79回大会予稿集, 100
526. Yoshikatsu Hayashi, Mai Yuki, Ken Sugawara, Tomonori Kikuchi and Kazuki Tsuji, Analysis and modeling of ants' behavior from single to multi-body, *Journal of Artificial Life and Robotics*, 120-123, 2008
527. Kikuchi, T, Miuzaki, S., Ohnishi, S., Takahashi, J., Nakajima, Y., Tsuji, K, Small queens and big headed workers in a monomorphic ponerine ant, *Naturwissenschaften*, 95, 10, 963-968, 2008
528. Suwabe, M., Ohnishi, H., Kikuchi, T., Tsuji, K., Seasonal and daily activity patterns of tramp and endemic ants in the northern forest of Okinawa Island, *Ecological Research*, doi:10.1007/s11284-008-0534-9, 2008
529. Kikuchi, T., Nakagawa, T., Tsuji, K., Changes in relative importance of multiple social regulatory forces with colony size in the ant *Diacamma* sp. from Japan, *Animal Behaviour*, 76, 6, 2069-2077, 2008
530. Dobata, S., Sasaki, T., Mori, H., Hasegawa, E., Shimada, M., Tsuji, K, Cheater genotypes in the parthenogenetic ant *Pristomyrmex punctatus*, *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 276, 2, 567-574, 2009
531. Ohtsuki, H., Tsuji, K., Adaptive reproduction schedule as a cause of worker policing in social Hymenoptera: a dynamic game analysis., *The American Naturalist*, in press, 2009
532. Mai Yuki, Yoshikatsu Hayashi, Ken Sugawara, Analysis and Modeling of *Diacamma* workers' Behavior, *Proc. of 14th Int. Symp. on Artificial Life and Robotics 2009*, 2008
533. 菅原 研, アリロボットが示す適応的行動と自律分散制御, 日本進化学会第10回東京大会要旨集, 155, 2008
534. 八重樫和之, 林叔克, 菅原研, トゲオオハリアリの女王が示すパトロール行動解析とモデル化, 計測自動制御学会東北支部大会, 2008
535. 結城麻衣, 林叔克, 菅原研, 少数の働きアリによる行動解析とモデル化 トゲオオハリアリの行動解析一, 計測自動制御学会東北支部大会, 2008
536. 藤木悠里, 藤原直, 山岡亮平, 秋野剛治, 辻和希, 日本産トゲオオハリアリにおける gamergate の認識と体表炭化水素との関係, 第52回日本応用動物昆虫学会大会 講演要旨集, 141, 2008
537. 徳永琴音, 藤原直, 山岡亮平, 秋野剛治, 辻和希, 日本産トゲオオハリアリの縦列行進維持フェロモン, 第52回日本応用動物昆虫学会大会 講演要旨集, 142, 2008
538. 辻 和希, 菊地友則, 大西一志, 大槻久, アリjのコロニーサイズ依存的自律分散制御機構の進化とポリシング, I 日本進化学会第10回 東京大会要旨集, 155, 2008
539. 佐々木智基, 辻 和希, キイロヒメアリにおける完全単為生殖-低分散・局所適応仮説, 第52回日本応用動物昆虫学会大会 講演要旨集, 125, 2008
540. 林正幸, 佐々木智基, 辻 和希, キイロヒメアリ女王による栄養卵産卵, 第52回日本応用動物昆虫学会大会 講演要旨集, 124, 2008
541. 菊地友則, 中川敬之, 辻 和希, アリは如何にしてコロニーの大きさを認識するのか, 第52回日本応用動物昆虫学会大会 講演要旨集, 125, 2008
542. 下地博之, A, Sebastiean, 佐々木智基, 辻 和希, 日本産トゲオオハリアリ (*Diacamma* sp.) における産卵後 worker policing, 第52回日本応用動物昆虫学会大会 講演要旨集, 125, 2008
543. 畑野俊貴, 辻 和希, シロオビアゲハにおけるベイツ型擬態の進化と性淘汰のコスト, 第52回日本応用動物昆虫学会大会 講演要旨集, 178, 2008
544. 儀間朝直, 辻 和希, ウスキシロチョウの相変異: 幼虫の高密度化が与える幼虫・成虫形質への影響, 第52回日本応用動物昆虫学会大会 講演要旨集, 184, 2008
545. 辻 和希, 外来アリはなぜ侵略的になるのか, 第55回日本生態学会大会講演要旨集, 90, 2008
546. 菊地友則, 中川敬之, 辻 和希, アリは如何にしてコロニーの大きさを認識するのか, 第55回日本生態学会大会講演要旨集, 291, 2008
547. 下地博之, A, Sebastiean, 佐々木智基, 辻 和希, トゲオオハリアリにおける産卵後 worker policing, 第55回日本生態学会大会講演要旨集, 289, 2008
548. 儀間朝直, 辻 和希, ウスキシロチョウにおける翅型決定要因と密度高価, 第55回日本生態学会大会講演要旨集, 458, 2008
549. 森英章, 佐々木智基, 長谷川英祐, 土畑重人, 千葉聡, 辻 和希, 働かない働きアリの侵略-アミメアリの種内社会寄生は2度進化した?, 第55回日本生態学会大会講演要旨集, 291, 2008
550. 辻 和希, ブレイクスルーは個体群生態学にあり, 個体群生態学第24回年次大会プログラム・講演要旨集, 16, 2008
551. 伊澤栄一, 鳥類における大型脳について, 日本認知神経科学学会誌, 10, 3, 印刷中, 2009
552. Ei-Ichi Izawa, Socio-cognitive ability of crows: an attempt cognitive neuroethology, *International seminar 'Evolutionary studies in behavioural neuroscience'*, -, -, 33, 2008
553. 高山文博, 櫻谷卓朗, 藤村彬, 岩崎麻衣, 堀田耕司, 岡浩太郎, 音刺刺激により誘発されるメスキンカチオウ海馬体神経活動のpHiイメージング, 日本バイオイメージング学会 第17回学術集要旨集, 17, 2, 176-177, 2008
554. 藤村彬, 岩崎麻衣, 高山文博, 堀田耕司, 岡浩太郎, 最初期遺伝子 Arc を用いた catFISH 法によるメスキンカチオウ神経活動の可視化, 日本バイオイメージング学会 第17回学術集要旨集, 17, 2, 232-233, 2008
555. 伊澤栄一, 鳥類における大型脳と認知について, 第13回認知神経科学学会学術集要旨集, 10, 2, 178, 2008
556. 伊澤栄一, カラスは飛ぶ霊長類か?: 社会生態から見る認知機能, 日本比較生理生化学会第30回大会要旨集, -, -, 21, 2008
557. 伊澤栄一・岡浩太郎, カラスにおける他者とその行為の理解, 第18回インテリジェント・システム・シンポジウム講演概要集, -, -, 13, 2008
558. Ei-Ichi Izawa, Chemical neuroanatomy of the crow: do they have large prefrontal cortex?, *NeuroscienceResearch(Neuro2008 要旨集)*, 61, S1, S141, 2008
559. 加藤元一郎, アパシー (意欲障害) とは—精神科の立場から, 脳疾患によるアパシー (意欲障害) の臨床, 小林祥泰編集, 新興医学出版社, 9-16, 2008
560. 加藤元一郎, 脳卒中感音障害 (うつ・情動障害) スケール, 脳疾患によるアパシー (意欲障害) の臨床, 小林祥泰編集, 新興医学出版社, 39-49, 2008
561. 生駒一憲, 加藤元一郎, アパシー (意欲障害) の客観的評価, 脳疾患によるアパシー (意欲障害) の臨床, 小林祥泰編集, 新興医学出版社, 101-106, 2008
562. 加藤元一郎, ADHDの脳機能画像所見について, 子どもの注意欠陥・多動性障害 (ADHD) の診断・治療ガイドライン, 斎藤万比古, 渡部京太編集, じほう, 65-68, 2008
563. 森山泰, 村松太郎, 加藤元一郎, 秋山知子, 仲地良子, 三村将, 鹿島晴雄, アルツハイマー型認知症における表情認知と精神症状・行動障害との関与について, *臨床精神医学*, 37, 315-320, 2008
564. 船山道隆, 加藤元一郎, 三村 将, 地理的的定位錯誤から重複記憶錯誤に発展した右前頭葉出血の1例 ~重複記憶錯誤の成立過程について~, *高次脳機能研究*, 28, 4, 383-391, 2008
565. 斎藤文恵, 加藤元一郎, 村松太郎, 藤永直美, 吉野真理子, 鹿島晴雄, アルツハイマー病に出現した漢字の選択的失書について, *高次脳機能研究*, 28, 4, 392-403, 2008
566. 加藤元一郎, アルツハイマー病の診断—神経心理学的検査, *日本臨床*, 66, 増刊, 264-269, 2008

567. 加藤元一郎, アルツハイマー病の治療・管理—現実見当識訓練, 日本臨床, 66, 増刊, 383-386, 2008
568. 加藤元一郎, 林海香, 野崎昭子, アスペルガー症候群と統合失調症辺縁群における神経心理学的問題と脳画像所見, 精神科治療学, 23, 173-181, 2008
569. 加藤元一郎, 記憶錯誤, こころの科学, 138, 78-84, 2008
570. 加藤元一郎, 秋山知子, 顔, 表情, 視線の認知と扁桃体, Clinical Neuroscience, 26, 413-415, 2008
571. 船山道隆, 加藤元一郎, 前頭葉と自律性の障害—特に強制行動と病的収集活動について, 分子精神医学, 8, 2, 125-131, 2008
572. 大川原浩, 吉野文浩, 加藤元一郎, 変性認知症—アルツハイマー病について, Monthly Book Medical Rehabilitation, 91, 34-40, 2008
573. 林海香, 五十嵐一枝, 加藤元一郎, 神経心理学的観点から見た広汎性発達障害と統合失調症の差異—特にアスペルガー症候群における優れた推論能力について, 最新精神医学, 13, 3, 249-255, 2008
574. 加藤元一郎, 遂行機能障害とその検査, 神経内科, 68, S 5, 523-531, 2008
575. 加藤元一郎, 前頭葉機能障害の診かた, 神経心理学, 24, 96-108, 2008
576. 加藤元一郎, 記憶とその病態, 高次脳機能研究, 28, 206-213, 2008
577. 高畑圭輔, 加藤元一郎, 自閉性サヴァンと獲得性サヴァンの神経基盤, BARIN and NERVE, 60, 861-869, 2008
578. 加藤元一郎, アルコール依存症の診断基準とは?, 肥満と糖尿病, 7, 563-565, 2008
579. 渡邊 衡一郎, 田 亮介, 加藤 元一郎, うつ病の回復過程におけるドーパミンの役割, 臨床薬理の進歩, 29, 226-231, 2008
580. 渡邊 衡一郎, 田 亮介, 加藤 元一郎, 諸外国のうつ病治療ガイドライン・アルゴリズムにおける新規抗うつ薬の位置づけ—諸外国でもSSRI, SNRIは第一選択薬なのか, 臨床精神薬理, 11, 10, 1849-1859, 2008
581. 加藤元一郎, 田沢肇, 成人トウレット症候群における認知障害, 脳機能画像, 強自症状に関する研究, トウレット研究会誌 第14回研究会報告号, 3-10, 2008
582. 加藤元一郎, アスペルガー症候群の認知障害, 脳画像所見, 及び臨床症状の特徴について, 臨床精神病理, 29, 287-296, 2008
583. Toshiyuki Kurihara, Motoichiro Kato, Delays in seeking psychiatric care among patients with schizophrenia in Bali, Health Knowledge, Attitudes and Practices, eds by Patricia I. Eddington and Umberto V. Mastolli, Nova Biomedical Books, Nova Science Publishers, New York, 158-172, 2008
584. Tomoko Akiyama, Motoichiro Kato, Taro Muramatsu, Takaki Maeda, Tsunekatsu Hara, Haruo Kashima, Gaze-triggered orienting is reduced in chronic schizophrenia, Psychiatry Research, 158, 287-296, 2008
585. Hidehiko Takahashi, Masato Matsuura, Michihiko Koeda, Noriaki Yahata, Tetsuya Suhara, Motoichiro Kato, Yoshiro Okubo, Brain activations during judgments of positive self-conscious emotion and positive basic emotion: pride and joy, Cerebral Cortex, 18, 4, 898-903, 2008
586. Hidehiko Takahashi, Yota Fujimura, Mika Hayashi, Harumasa Takano, Motoichiro Kato, Hiroshi Ito, Tetsuya Suhara, Enhanced dopamine release by nicotine in cigarette smokers: a double-blind randomized, placebo-controlled pilot study, The International Journal of Neuropsychopharmacology, 11, 413-417, 2008
587. Ryosuke Arakawa, Hiroshi Ito, Akihiro Takano, Hidehiko Takahashi, Takuya Morimoto, Takeshi Sassa, Katsuya Ohta, Motoichiro Kato, Yoshiro Okubo, Tetsuya Suhara, Dose-finding study of paliperidone ER based on striatal and extrastriatal dopamine D2 receptor occupancy in patients with schizophrenia, Psychopharmacology, 197, 229-235, 2008
588. Hidehiko Takahashi, Tomohisa Shibuya, Motoichiro Kato, Masato Matsuura, Michihiko Koeda, Noriaki Yahata, Tetsuya Suhara, Yoshiro Okubo, Enhanced activation in the extrastriate body area by goal-directed actions., Psychiatry and Clinical Neurosciences, 62, 214-219, 2008
589. Hidehiko Takahashi, Motoichiro Kato, Masato Matsuura, Michihiko Koeda, Noriaki Yahata, Tetsuya Suhara, Yoshiro Okubo, Neural correlates of human virtue judgment., Cerebral Cortex, 18, 8, 1886-1891, 2008
590. Mika Hayashi, Motoichiro Kato, Kazue Igarashi, Haruo Kashima, Superior fluid intelligence in children with Asperger's disorder., Brain and Cognition, 66, 306-310, 2008
591. Sho Yagishita, Takamitsu Watanabe, Tomoki Asari, Hiroshi Ito, Motoichiro Kato, Hiroo Ikehira, Iwao Kanno, Tetsuya Suhara, Hideyuki Kikyo, Role of left superior temporal gyrus during name recall process: An event-related fMRI study, Neuroimage, 41, 1142-1153, 2008
592. Nobuyuki Matsuura, Yoshiyuki Shibukawa, Motoichiro Kato, Tatsuya Ichinohe, Takashi Suzuki and Yuzuru Kaneko, Ketamine, not fentanyl, suppresses pain-related magnetic fields associated with trigeminally innervated area following CO2 laser stimulation, Neuroscience Research, 62, 105-111, 2008
593. Hidehiko Takahashi, Motoichiro Kato, Harumasa Takano, Ryosuke Arakawa, Masaki Okumura, Tatsui Otsuka, Kodaka Fumitoshi, Mika Hayashi, Yoshiro Okubo, Hiroshi Ito, Tetsuya Suhara, Differential contributions of prefrontal and hippocampal dopamine D1 and D2 receptors in human cognitive functions, The Journal of Neuroscience, 28, 46, 12032-12038, 2008
594. Michitaka Funayama, Taro Muramatsu, Motoichiro Kato, Differential hand-neglect following a callosal lesion, Cognitive and Behavioral Neurology, 21, 4, 246-248, 2008
595. Akira Uno, Taeko N. Wydell, Motoichiro Kato, Kanae Itoh, Fumihiro Yoshino, Cognitive Neuropsychological and Regional Cerebral Blood Flow Study of a Japanese-English Bilingual Girl with Specific Language Impairment (SLI), Cortex, 45, 154-163, 2009
596. Hidehiko Takahashi, Motoichiro Kato, Sassa Takeshi, Michihiko Koeda, Noriaki Yahata, Tetsuya Suhara, Yoshiro Okubo, Diminished activation in the extrastriate body area during observation of sport-related actions in chronic schizophrenia, Schizophrenia Bulletin (in press)
597. Tatsuhiko Yagiashi, Motoichiro Kato, Kosuke Izumi, Rika Kosaki, Kaori Yago,
598. Kazuo Tsubota, Yuji Sato, Minoru Okubo, Goro Watanabe, Takao Takahashi, Kenjiro Kosaki, Adult Phenotype of Mulvihill-Smith Syndrome, American Journal of Medical Genetics Part A, 2008 (in press)
599. Shoko Nozaki, Motoichiro Kato, Harumasa Takano, Hiroshi Ito, Hidehiko Takahashi, Ryosuke Arakawa, Masaki Okumura, Yota Fujimura, Ryohei Matsumoto, Miho Ota, Fimihiko Yasuno, Akihiro Takano, Akihiko Otsuka, Yoshiro Okubo, Haruo Kashima, and Tetsuya Suhara, Regional Dopamine Synthesis in Patients with Schizophrenia using L-[β -¹¹C]DOPA PET, Schizophrenia Research, 2008 (in press)
600. Hidehiko Takahashi, Motoichiro Kato, Masato Matsuura, Dean Mobbs, Tetsuya Suhara, Yoshiro Okubo, When your gain is my pain and your pain is my gain: Neural correlates of envy and Schadenfreude, Science (in press)
601. 長尾 隆司, 昆虫行動の発現と発達調節, 昆虫ミメティクス—昆虫の設計に学ぶ—, (下澤樞夫・針山孝彦 監修), NTS 出版, 第3編・第4章・第8節, 912-920, 2008
602. 佐々木謙, 社会性昆虫のコースト転換と脳の再構成, 昆虫ミメティクス—昆虫の設計に学ぶ—, (下澤樞夫・針山孝彦 監修), NTS 出版, 第2編・第4章・第15節, 549-555, 2008

603. 佐々木謙 変身：生き残るためのモデルチェンジ, 動物の多様な生き方, 共立出版, 第2巻・第10章, in press
604. 小川宏人, 岡浩太郎, 光学計測法が明らかにするニューロン内情報処理機構, 昆虫ミメティックス – 昆虫の設計に学ぶ –, (下澤樺夫・針山孝彦 監修), NTS出版, 第3編・第1章・第5節, 650-656, 2008
605. 小川宏人, ミツバチの針刺し機構, 昆虫ミメティックス – 昆虫の設計に学ぶ –, (下澤樺夫・針山孝彦 監修), NTS出版, 第3編・第3章・第5節, 827-830, 2008
606. 佐々木謙 生体アミンの経口摂取による有用昆虫の行動操作, *New Food Industry*, 51, 76-82, 2009
607. 小川宏人, 神経生物学研究におけるイメージング技術の最近の動向, *比較生理生化学*, 25, 21-22, 2008
608. K. Harano, K. Sasaki, T. Nagao, M. Sasaki, Influence of age and juvenile hormone on brain dopamine level in male honeybee (*Apis mellifera*): association with reproductive maturation, *Journal of Insect Physiology*, 54, 848-853, 2008
609. K. Harano, M. Sasaki, T. Nagao, K. Sasaki, Dopamine influences locomotor activity in honeybee queens: implications for a behavioural change after mating, *Physiological Entomology*, 33, 395-399, 2008
610. K. Sasaki, Biogenic amines and division of reproduction in social insects, *Insect Physiology: New Research*, (Ed.) R.P. Maes, NOVA Science Publisher, Chapter 7, 2008
611. K. Sasaki, K. Yamasaki, K. Tsuchida, T. Nagao, Gonadotrophic effects of dopamine in isolated workers of the primitively eusocial wasp, *Polistes chinensis*, *Naturwissenschaften*, 96, in press, 2009
612. Ogawa, H., Cummins, G. I., Jacobs, G. A., Oka, K., Dendritic design implements algorithm for extraction of sensory information., *Journal of Neuroscience*, 28, 4592-4603, 2008
613. Aonuma, H., Kitamura, Y., Niwa, K., Ogawa, H., Oka, K., Nitric oxide-cyclic guanosine monophosphate signaling in the local circuit of the cricket abdominal nervous system., *Neuroscience*, 157, 749-761, 2008
614. T. Nagao, S. Kishigami, K. Sasaki, H. Tamori, Neurohormonal control of development and motivation of instinctive behavior in male crickets, 6th Asian Biophysics Association Symposium and 27th Hong Kong Society of Neuroscience Annual Meeting, Hong Kong, PS2-29, 2008
615. Ogawa, H., Oka, K., In vivo calcium imaging of mushroom body calyx in the tethered cricket for odor-taste conditioning, 2008 Neuroscience Meeting Planner. Washington, DC: Society for Neuroscience, Program No. 362.20, 2008
616. Shindo, Y., Ogawa, H., Hotta, K. Oka, K., Alteration of Mg²⁺ transport during 1-methyl-4-phenyl-pyridinium ion (MPP⁺) induced cell death in PC12 cells., 2008 Neuroscience Meeting Planner. Washington, DC: Society for Neuroscience, Program No. 140.16, 2008
617. Watanabe, K., Hase, S., Shimoi, T., Ogawa, H., Hotta, K. Oka, K., Expression of cyclic AMP responsive element binding protein 1 (CREB1) in long-term memory formation in the earthworm *Eisenia fetida*., 2008 Neuroscience Meeting Planner. Washington, DC: Society for Neuroscience, Program No. 793.10, 2008
618. 長尾 隆司, 原 正和, 岸上 明生, クロコオロギは求愛歌を発音できなくなっても交尾ができる, 第30回日本比較生理生化学会大会予稿集, 27, 2008
619. 岸上明生, 坂口菜朋子, 古家喜四夫, 曾我部正博, 弛緩操作で開始される細胞骨格の再構築過程, 日本動物学会第79回大会予稿集, 134, 2008
620. 宮竹貴久, 中山慧, 西優輔, 佐々木謙, 昆虫の死にまわす総時間を左右する行動生理学的要因, 第45回沖繩生物学会大会予稿集, 8, 2008
621. 佐々木謙 社会性昆虫のコースト転換における脳内アミンの役割, 第30回日本比較生理生化学会 大会予稿集, 18-19, 2008
622. 佐々木謙 阿部剛久, 吉田祐太郎, 朝岡潔, カイコガの形態形成突然変異系統における雄の羽ばたきパターン切替えの異常, 第30回日本比較生理生化学会 大会予稿集, 26, 2008
623. 佐々木謙 脳内物質を用いた社会行動の操作, 第27回日本動物行動学会 大会予稿集, 21, 2008
624. 朝岡潔, 阿部剛久, 吉田祐太郎, 佐々木謙, カイコ ENc 系統における雄成虫の交尾中の羽ばたきパターンの異常, 第79回日本蚕糸学会大会予稿集, in press, 2009
625. 佐々木謙 山崎和久, 土田浩治, 長尾隆司, フタモンアシナガバチの卵巣発達におけるドーパミンの役割, 第53回日本応用動物昆虫学会大会予稿集, in press, 2009
626. 赤坂真也, 佐々木謙, 長尾隆司, 原野健一, ミツバチ雄の繁殖行動におけるドーパミンの役割, 第53回日本応用動物昆虫学会大会予稿集, in press, 2009
627. Ogawa, H., Oka, K., Directional-dependent plasticity in wind sensitivity of the cricket giant interneurons, *Neuroscience Research*, 60, S1, S183, 2008
628. Ogawa, H., Oka, K., Conditioning-dependent calcium signals within the mushroom body calyx in the cricket, *生物物理*, 48, Suppl. 1, S163, 2008
629. 小川宏人, 岡浩太郎, 嗅覚-味覚連合学習前後におけるコオロギキノコ体傘部の in vivo カルシウムイメージング, 日本比較生理生化学会第30回大会予稿集, 28, 2008
630. 鈴木真美子, 木村哲也, 小川宏人, 堀田耕司, 岡浩太郎, 模様形成に関わるイカ色素胞ユニットの同定とそのダイナミクスの解析, 日本動物学会第79回大会予稿集, 85, 2008
631. 渡邊康佑, 長谷純崇, 下井利修, 小川宏人, 堀田耕司, 岡浩太郎, シマミズコにおける cAMP response element binding protein 1 (CREB1) の同定, 日本動物学会第79回大会予稿集, 103, 2008
632. Mizue Ohashi, Ryuichi Okada, Toshifumi Kimura, Hidetoshi Ikeno, Observation system for the control of the hive environment by the honeybee (*Apis mellifera*), *Behav Res Methods*, in press, 2009
633. Kanako Aono, Ayachika Fusada, Yorichika Fusada, Wataru Ishii, Yuji Kanaya, Mami Komuro, Kanae Matsui, Satoru Meguro, Ayumi Miyamae, Yurie Miyamae, Aya Murata, Shizuka Narita, Hiroe Nozaka, Wakana Saito, Ayumi Watanabe, Kaori Nishikata, Akira Kanazawa, Yutaka Fujito, Miki Yamagishi, Takashi Abe, Masafumi Nagayama, Tsutomu Uchida, Kazutoshi Gohara, Ken Lukowiak, Etsuro Ito, Upside-down gliding of *Lymnaea*, *Biol. Bull.*, 215, 272-279, 2008
634. Mizue Ohashi, Hidetoshi Ikeno, Toshifumi Kimura, Tadaaki Akamatsu, Ryuichi Okada, Etsuro Ito, Control of hive environment by honeybee (*Apis mellifera*) in Japan., *Proceedings of Measuring Behavior 2008*, 243, 2008
635. Toshifumi Kimura, Hidetoshi Ikeno, Ryuichi Okada, Etsuro Ito, A Study for identification and behavioral tracking of honeybees in the observation hive using vector quantization method., *Proceedings of Measuring Behavior 2008*, 165-166, 2008
636. Ryuichi Okada, Foraging strategy of the honeybee colony by waggle dance., *International Seminar on Current Issues in Social Insect Research -In Case of Honeybee and Ants-*, 2008
637. 木村敏文, 池野英利, 大橋瑞江, 岡田龍一, 伊藤悦朗, ベクトル量子化分類法を用いたミツバチ個体追跡のための基礎研究, *信学技法*, 2007-133 (2008-3), 113-116, 2008
638. 岡田龍一, 8の字ダンスによるミツバチコロニーの採餌戦略, *日本進化学会*, 2008

639. 伊藤悦朗, 岡田龍一, 池野英利, 社会性適応のための脳システム変容機構の研究, 第3回移動知シンポジウム, 2008
640. 木村敏文, 池野英利, 岡田龍一, 伊藤悦朗, ベクトル量子化法を用いた巣板上におけるミツバチ個体行動の追跡, 第3回移動知シンポジウム, 2008
641. 大橋瑞江, 池野英利, 木村敏文, 赤松忠明, 岡田龍一, 伊藤悦朗, ミツバチコロニーの環境適応機構に関する研究—冬季におけるコロニーおよび周辺環境の持続的信計測—, 第3回移動知シンポジウム, 2008
642. 池野英利, 岡田龍一, 大橋瑞江, 木村敏文, 赤松忠明, 伊藤悦朗, 巣内ミツバチ活動を評価するための時空間運動指標, 日本比較生理生化学会, 2008
643. 岡田龍一, 池野英利, 木村敏文, 大橋瑞江, 青沼仁志, 伊藤悦朗, 巣内ミツバチの歩行パターン, 日本比較生理生化学会, 2008
644. 木村敏文, 池野英利, 大橋瑞江, 岡田龍一, 伊藤悦朗, ミツバチの観察巣板内行動追跡システム, 日本比較生理生化学会, 2008
645. Fujii N, Hihara S, Iriki S., Social cognition in premotor and parietal cortex., Soc Neurosci., 3, 3-4, 250-60, 2008
646. Fujii N, Hihara S, Nagasaka Y, Iriki A., Social state representation in prefrontal cortex., Soc Neurosci., 4, 1, 73-84, 2009
647. Y. NAGASAKA, T. NOTOYA, A. IRIKI, N. FUJII, Amygdala, anterior cingulate, and orbital frontal cortices activity in Japanese macaques while watching emotional expressions with social context, Program No.883.2. 2008 Neuroscience Meeting Planner. Washington, DC: Society for Neuroscience, 2008. Online, 2008
648. G. S. SANTOS, Y. NAGASAKA, K. TAKENAKA, A. IRIKI, N. FUJII, H. NAKAHARA, Social modulation of the prefrontal cortex, parietal cortex, and caudate activity for reward-oriented behavior, Program No.93.11. 2008 Neuroscience Meeting Planner. Washington, DC: Society for Neuroscience, 2008. Online, 2008
649. Masafumi Yano, Hospitality Technology : The Place of Culture Technology, 季刊 iichiko, 101, 37-46, 2009
650. 伊藤仁, 小原桂二, 伊藤章則, 矢野雅文, “正弦波モデルに基づく高品質音声変調の検討”, 信学技報, EA2008-52, 41-4, 2008
651. Kaoru Takakusaki, Nozomi Tomita, Masafumi Yano, Substrates for normal gait and pathophysiology of gait disturbances with respect to the basal ganglia dysfunction, Journal of Neurology, 255, Suppl 4, 19-29, 2008
652. Sakamoto K, Mushiaki H, Saito N, Aihara K, Yano M, Tanji J., Discharge synchrony during the transition of behavioral-goal representations encoded by discharge rates of prefrontal neurons., Journal Cerebral Cortex, 18, 2036-2045, 2008
653. Hisanori Makinae, Yoshinari Makino, Tsukasa Obara, Masahumi Yano, Specific spatio-temporal activities in the cerebral ganglion of *Incilaria fruhstorferi* in response to superior and inferior tentacle nerve stimulation, Brain Research, 1231, 47-62, 2008
654. Kaoru Takakusaki, Nozomi Tomita, Masafumi Yano, Substrates for execution for normal gait performance with respect to the basal ganglia function, Proc. Of IEEE/RSJ 2008 International Conference on Intelligent Robots and Systems, September, 22-26, 2008
655. Yoshinari Makino, Makoto Yasuike, Yuki Naka, Haruki Miura & Masafumi Yano, A computational algorithm for odor representation using a spatiotemporal sequence, Neuroscience 2008, 2008
656. 伊藤仁, 小原桂二, 伊藤章則, 矢野雅文, “正弦波モデルに基づく非定常音声の分析と変調”, 日本音響学会秋季研究発表会講演論文集, 3-4-5, 2008
657. Y. Yoshihara, N. Tomita, Y. Makino, M. Yano, Autonomous Control for Voluntary Movement in the Real World—Online Load Estimation and Compensation using Two Parallel Redundant Actuators—, Tohoku University Global Brain Science 2008 Summer Retreat, 2008
658. 吉原佑器, 富田望, 牧野悌也, 矢野雅文, 動き易さの局所的最適化により生成される腕運動の大局的最適性の検討, 計測自動制御学会システム情報部門学術講演会, 211-214, 2008
659. 吉原佑器, 富田望, 牧野悌也, 矢野雅文, 上肢到達運動における Bernstein 問題への挑戦: 自律分散的視点からの解法 Autonomous Decentralized Method to Solve Bernstein's Problem in Multi-joint Reaching Movement, 計測自動制御学会第21回自律分散システム・シンポジウム, 123-128, 2009
660. Makino Y, Yasuike M, Naka Y, Miura H, Yano M, Principal characteristics in odor recognition naturally emerge from spatiotemporal coding., NEUROSCIENCE RESEARCH 61, S249, 2008
661. 牧野悌也, 安池誠, 中雄樹, 三浦治己, 矢野雅文, 「神経活動の時空間的順序により匂い情報を表現する計算論的アルゴリズム」, ブレインウェア工学研究会, 2008
662. 坂本一寛, 松坂義哉, 末永保, 渡辺博志, 虫元元, サル慢性神経活動記録のための半導体電極ホルダの試作, A novel silicon-microelectrode holder for chronic neural recording in monkeys, 第31回日本神経科学大会, 2008
663. 牧野悌也, 安池誠, 中雄樹, 三浦治己, 矢野雅文, 時空間パターンコーディングによる嗅覚認知機能の創発, Principal characteristics in odor recognition naturally emerge from spatiotemporal coding, 第31回日本神経科学大会, 2008
664. 吉原佑器, 富田望, 牧野悌也, 矢野雅文, 動き易さ規範によりリアルタイムに生成される腕到達運動の検討, 第3回移動知松島シンポジウム, 2008
665. 萩原龍馬, 富田望, 牧野悌也, 矢野雅文, 筋肉の自律性と冗長性を活用した環境適応的運動を可能とする二関節六筋アームロボットの開発, Development of an Arm Robot with Redundant Muscle System for Adapting to Indefinite Environment, 計測自動制御学会第20回自律分散システム・シンポジウム予稿集, 2008
666. 倉浦圭太, 深尾隆則, 大須賀公一, 石山健二, 竹原悦秀, 今井浩久, 不整地を想定した移動ロボットのロバスト制御, 日本機械学会論文集 (C編), 2008
667. S. Sakai, M. Iida, K. Osuka, M. Umeda, Design and control of a heavy material handling manipulator for agricultural robots, Auton Robot, DOI 10.1007/s10514-008-9090-y, 2008
668. K. Ohgane, K. Ueda, Instability-induced hierarchy in bipedal locomotion, Phys. Rev., E, 77, 51915, 2008
669. K. Ohgane, S. Ei, H. Mahara, Neuron phase shift adaptive to time delay in locomotor control, Applied Mathematical Modelling, 33, pp. 797-811, 2009
670. 衣笠哲也, 土師貴史, 吉田浩治, 大谷勇太, 大須賀公一, 天野久徳, 柔軟全周囲クローラ (FM) —クローラベルトの幾何学と移動特性—, 第13回ロボティクスシンポジウム, 212-217, 2008
671. 倉浦圭太, 深尾隆則, 大須賀公一, 石山健二, 竹原悦秀, 今井浩久, 不整地を想定した移動ロボットのロバスト制御, 第13回ロボティクスシンポジウム, 289-294, 2008
672. 入部正継, 大須賀公一, 適応的に歩容を安定化する機能を備えた受動的歩行ロボット, 第13回ロボティクスシンポジウム, 358-363, 2008
673. 中谷和弘, 大須賀公一, 杉本靖博, 赤澤智昭, 四脚受動的歩行の存在証明と歩容解析, 第13回ロボティクスシンポジウム, 364-369, 2008
674. 深尾隆則, 篤浪崇, 大須賀公一, 河野敬, 友井康人, 奥山政広, 中館正顕, 屋外型飛行船ロボットの制御系設計法, 第13回ロボティクスシンポジウム, 401-108, 2008
675. 吉田武史, 深尾隆則, 浦久保孝光, 大須賀公一, 小林滋, 高林年, 屋内型飛行船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'08, 1P1-F09, 2008

676. 澤田一奈, 昆陽雅司, 嵯峨智, 田所諭, 大須賀公一, 形状情報を用いた能動素状体の運動制御, 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会 '08, 2A1-G10, 2008
677. 平松敏史, 倉鋪圭太, 深尾隆則, 大須賀公一, 全方位カメラを用いた移動ロボットの画像に基づく制御, 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会 '08, 2P2-D09, 2008
678. 大須賀公一, 中川志信, 野口正孝, 和田貴志, 北田安輝, 上田明寿, 楠健志, 田中徹, フレキシブルセンサチューブ:FST-03の開発, 第26回日本ロボット学会学術講演会, 1M1-01, 2008
679. 宮島才訓, 深尾隆則, 大須賀公一, 河野敬, 屋外型飛行船ロボットの角度場制御に関する研究, 第26回日本ロボット学会学術講演会, 2B1-03, 2008
680. 諫山真吾, 大須賀公一, クローラ型担架構成連結ロボットDUCKSの制御に関する研究, 第26回日本ロボット学会学術講演会, 2I1-02, 2008
681. 入部正継, 大須賀公一, 受動的動歩行ロボットの受動的な歩容制御と安定解析, 第26回日本ロボット学会学術講演会, 3B1-08, 2008
682. 大須賀公一, ロボティクス・サイエンスの構成論的アプローチについて, 第26回日本ロボット学会学術講演会, 3B3-02, 2008
683. 倉鋪圭太, 深尾隆則, 大須賀公一, 非ホロノミック移動ロボットの画像に基づくロバスト軌道追従制御, 第26回日本ロボット学会学術講演会, 3C2-08, 2008
684. 大須賀公一, 神戸大学 大須賀研究室のRT—担架構成ロボット技術とFST(Flexible Sensor Tube)応用技術—, 第26回日本ロボット学会学術講演会, 3M2-01, 2008
685. 衣笠哲也, 大谷勇太, 土師貴史, 吉田浩治, 大須賀公一, 天野久徳, 柔軟全周囲クローラ RT-02 WORMY, 第9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, 1A3-3, 2008
686. 入部正継, 大須賀公一, コンパス型受動的動歩行ロボットの歩容解析力学モデルに忠実な実機の開発, 第9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, 1K1-3, 2008
687. 大須賀公一, 身体に埋め込まれた適応能力について, 第9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, 1K4-1, 2008
688. 天野久徳, 衣笠哲也, 大須賀公一, SLAMを利用した遠隔操縦の効率化に関する一提案, 第9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, 3I3-4, 2008
689. Akio Ishiguro, *Masahiro Shimizu, On the Task Distribution between Control and Mechanical Systems: A Case Study with an Amoeboid Modular Robot, 50 Years of Artificial Intelligence: Essays Dedicated to the 50th Anniversary of Artificial Intelligence (Eds. M. Lungarella, F. Iida, J. Bongard, and R. Pfeifer), Springer, 144-153
690. Masahiro Shimizu, Takuma Kato, Max Lungarella, *Akio Ishiguro, Adaptive Modular Robots Through Heterogeneous Inter-Module Connections, Journal of Robotics and Mechatronics, 20, 3, 386-393
691. Takuya Umedachi, Taichi Kitamura, *Akio Ishiguro, An Amoeboid Locomotion That Exploits Real-Time Tunable Springs and Law of Conservation of Protoplasmic Mass, Journal of Robotics and Mechatronics, 20, 3, 449-455
692. Wataru Watanabe, Toshihiro Kawakatsu, *Akio Ishiguro, Rapid and Cheap Learning by Exploiting Biarticular Muscles - A Case Study With a Two-Dimensional Serpentine Robot, Advanced Robotics Special Issue on Mobiligence (1), 22, 15, 1683-1696
693. Masaki Nomura, Daisuke Ito, Hiroki Tamate, *Kazutoshi Gohara, Estimation of functional connectivity that causes burst-like population activities, FORMA
694. J. Nishikawa and *K. Gohara, Automata on Fractal Sets Observed in Hybrid Dynamical Systems, International Journal of Bifurcation and Chaos, 18, 12
695. J. Nishikawa and *K. Gohara, Anomaly of fractal dimensions observed in stochastically switched systems, Physical Review E, 77, 036210-1-8
696. Masahiro Shimizu, Takuma Kato, Max Lungarella, *Akio Ishiguro, Adaptive Reconfiguration of a Modular Robot through Heterogeneous Inter-Module Connections, 2008 IEEE International Conference on Robotics and Automation proceedings, 3527-3532
697. Dai Owaki, Koichi Osuka, *Akio Ishiguro, On the Embodiment That Enables Passive Dynamic Bipedal Running, 2008 IEEE International Conference on Robotics and Automation proceedings, 341-346
698. Takuya Umedachi, Taichi Kitamura, *Akio Ishiguro, A Fully Decentralized Control of an Amoeboid Robot by Exploiting the Law of Conservation of Protoplasmic Mass, 2008 IEEE International Conference on Robotics and Automation proceedings, 1144-1149
699. Wataru Watanabe, Takahide Sato, *Akio Ishiguro, An Efficient Decentralized Learning by Exploiting Biarticular Muscles, 2008 IEEE International Conference on Robotics and Automation proceedings, 3826-3831
700. *Akio Ishiguro, Masatoshi Koyama, Dai Owaki, Jun Nishii, Increasing Stability of Passive Dynamic Bipedal Walking by Exploiting Hyperextension of Knee Joints, the fourth meeting of Adaptive Motion of Animals and Machines (AMAM 2008) proceedings, 164
701. Dai Owaki, Koichi Osuka, *Akio Ishiguro, Adaptive Gait Transition between Passive Dynamic Walking and Running, the fourth meeting of Adaptive Motion of Animals and Machines (AMAM 2008) proceedings, 160-161
702. *Akio Ishiguro, Understanding Mobiligence Through Amoeboid Locomotion — A Case Study with a Modular Robot —, the fourth meeting of Adaptive Motion of Animals and Machines (AMAM 2008) proceedings, 20-21
703. Dai Owaki, Koichi Osuka, *Akio Ishiguro, Gait Transition between Passive Dynamic Walking and Running by Changing the Body Elasticity, SICE Annual Conference 2008, 2513-2518
704. *Akio Ishiguro, Takuya Umedachi, Taichi Kitamura, Toshiyuki Nakagaki, Ryo Kobayashi, A Fully Decentralized Morphology Control of an Amoeboid Robot by Exploiting the Law of Conservation of Protoplasmic Mass, IEEE/RSJ 2008 International Conference on Intelligent Robots and Systems
705. Wataru Watanabe, Takuya Umedachi and Dai Owaki, Investigation of the Design Principles for Adaptive Intelligence, Proc. of The 1st Student Organizing International Mini-Conference on Information Electronics Systems, 221 F5P-35
706. D. Ito, H. Tamate, M. Nomura, T. Aoyagi, and *K. Gohara, Immunocytochemistry in low-density culture of neurons on multielectrode arrays is effective for identification of action-potential pathway, Proceedings of neuroscience 2008, 104948
707. D. Ito, H. Tamate, M. Nagayama, T. Uchida, and *K. Gohara, Multi-agent Robot Systems as Distributed Autonomous Systems, Proceedings of MEA Meeting 2008, 53-54
708. 清水 正宏, 加藤 拓真, *石黒 章夫, 適応的ロコモーションを発現するアメーバ様モジュラーロボットの実機開発, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2008 予稿集, 2P2-I15, 2008
709. 加藤 拓真, 清水 正宏, Lungarella Max, *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 - 複雑ネットワークの手法を用いた性能評価 -, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2008 予稿集, 2A1-G20, 2008
710. 北村 太一, 梅館 拓也, *石黒 章夫, 原形質量保存則を活用したアメーバ様ロボットの实機開発, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2008 予稿集

- 2A1-G01, 2008
711. 石田 怜, 松野 善幸, 大脇 大, 西井 淳, *石黒 章夫, 筋群の協働的励起パターンに基づく制御系と機構系の連関様式に関する考察, ロボティクス・メカトロニクス講演会2008 予稿集, 2P2-I14, 2008
712. 月館 統宙, 鈴木 雄也, 清水 正宏, *石黒 章夫, 結合振動子系を活用した自己組み立ての実験的検証, ロボティクス・メカトロニクス講演会2008 予稿集, 2A1-G22, 2008
713. 佐藤 貴英, 渡邊 航, *石黒 章夫, 多関節筋を活用した高効率学習の実験的検証 - 蛇型ロボット実機を用いた事例研究 -, ロボティクス・メカトロニクス講演会2008 予稿集, 2P2-G18, 2008
714. 坂井 善行, 渡邊 航, 西井 淳, *石黒 章夫, 成長に伴う身体特性の変化を活用した歩行獲得学習の安定化, ロボティクス・メカトロニクス講演会2008 予稿集, 2P2-G16, 2008
715. 北村 太一, 梅舘 拓也, *石黒 章夫, 可変弾性要素と原形質量保存則を活用したアメーバ様ロコモーションの実現, 第243回SICE 東北支部研究集会, 243-6
716. 清水正宏, 生物学と工学の融合 (講演), 日本比較生理生化学会第30回大会
717. 加藤 拓真, 清水 正宏, Max Lungarella, *石黒 章夫, 粘菌型ロボットから探る自律個間の相互作用様式のあり方に関する考察, 第244回SICE 東北支部研究集会, 無し
718. 大脇 大, 大須賀 公一, *石黒 章夫, 受動歩行と受動走行の違いは何か?, 第14回創発システム・シンポジウム「創発夏の学校2008」自律性と創発 講演資料集, 59-62, 2008
719. 石田 怜, 坂井 善行, 大脇 大, 手老 篤史, *石黒 章夫, 周波数と位相の自律的調整が可能なマルチリズムオシレータの提案 - 一次元ホッピングロボットの跳躍運動学習への適用 -, 第14回創発システム・シンポジウム「創発夏の学校2008」自律性と創発 講演資料集, 99-102, 2008
720. 小山 真理, 大脇 大, 西井 淳, *石黒 章夫, 膝関節の過伸張を活用した二脚受動歩行の安定化, 第14回創発システム・シンポジウム「創発夏の学校2008」自律性と創発 講演資料集, 63-66, 2008
721. 佐藤 貴英, 渡邊 航, *石黒 章夫, ヘビ型ロボットから探る自律分散システムの相互作用様式のあり方, 第14回創発システム・シンポジウム「創発夏の学校2008」自律性と創発 講演資料集, 67-69, 2008
722. 梅舘 拓也, 北村 太一, 武田 光一, 中垣 俊之, 小林 亮, *石黒 章夫, アメーバ様ロコモーションから探る自律分散制御, 第14回創発システム・シンポジウム「創発夏の学校2008」自律性と創発 講演資料集, 85-88, 2008
723. 清水 正宏, 加藤 拓真, 松澤 亮, *石黒 章夫, 粘菌様ロボットから発現する環境適応的な形態変形, 平成20年度無脊椎動物神経生物研究会, 8
724. 小山 真理, 山口 伸一, 大脇 大, 清水 正宏, *石黒 章夫, 分子動力学法に基づく受動歩行シミュレータの開発, 第26回日本ロボット学会学術講演会 予稿集, 103-01, 2008
725. 坂井 善行, 石田 怜, 大脇 大, 手老 篤史, *石黒 章夫, 多重リズム性を活用した周波数と位相の自律的調整が可能なオシレータモデルの提案 - 一次元ホッピングロボットの跳躍運動学習への適用 -, 第26回日本ロボット学会学術講演会 予稿集, 301-02, 2008
726. 松澤 亮, 加藤 拓真, 清水 正宏, *石黒 章夫, 粘菌様の適応的ロコモーションを発現するモジュラーロボットの実機開発, 第26回日本ロボット学会学術講演会 予稿集, 202-04, 2008
727. 加藤 拓真, 清水 正宏, Max Lungarella, *石黒 章夫, 粘菌型ロボットから探る情報的相互作用と物理的相互作用間のバランスの力学, 第26回日本ロボット学会学術講演会 予稿集, 302-07, 2008
728. 大脇 大, 大須賀 公一, *石黒 章夫, 受動走行の背後に潜む安定化構造の解明, 第26回日本ロボット学会学術講演会 予稿集, 3B1-09, 2008
729. 北村 太一, 梅舘 拓也, 武田 光一, 中垣 俊之, 小林 亮, *石黒 章夫, 原形質による大域的相互作用を活用したアメーバ様ロボットの自律分散制御, 第26回日本ロボット学会学術講演会 予稿集, 3H1-05, 2008
730. 加藤 拓真, 清水 正宏, Lungarella Max, *石黒 章夫, 粘菌型ロボットから探る自律分散システムにおける自律個間の相互作用様式, 計測自動制御学会SI部門講演会SI2008 予稿集, 15-16, 2008
731. 北村 太一, 梅舘 拓也, 武田 光一, 中垣 俊之, 小林 亮, *石黒 章夫, 真正粘菌から探る大自由度ロボットの自律分散制御方策, 計測自動制御学会SI部門講演会SI2008 予稿集, 139-140, 2008
732. 渡邊 航, 佐藤 貴英, *石黒 章夫, 制御系・機構系・環境間の齟齬に着目したヘビ型ロボットの自律分散制御, 計測自動制御学会SI部門講演会SI2008 予稿集, 137-138, 2008
733. 佐藤 貴英, 渡邊 航, *石黒 章夫, 脳・身体・環境間の齟齬に着目した適応的ロコモーションの発現メカニズム - ヘビ型ロボットによる事例研究 -, 第21回自律分散システム・シンポジウム, 2A1-2, 2009
734. 大脇 大, 大須賀 公一, *石黒 章夫, 受動歩行・受動走行に内在するリズム現象, リズム現象の研究会IV, Poster11
735. 清水 正宏, 加藤 拓真, 松澤 亮, *石黒 章夫, 身体の大きさに依存して遷移するアメーバ型ロボットの適応戦略, リズム現象の研究会IV, Poster1
736. 大脇 大, 大須賀 公一, *石黒 章夫, 受動歩行と受動走行に内在する力学的共通原理の解明, 第14回ロボティクスシンポジウム
737. H. Tamate, D. Ito, M. Nagayama, T. Uchida, and *K. Gohara, Analysis of neural-network dynamics using multi-electrode array, Sup. Neuroscience Research, 25, S86
738. M. Nomura, D. Ito, H. Tamate, *K. Gohara, and T. Aoyagi, Estimation of neuronal functional connectivity of cultured neuronal networks, Sup. Neuroscience Research, 25, S90
739. 池上高志, 複雑系科学とサウンドアート, 生存科学研究所, B18, 3, 37-50, 2008
740. Ono, N., Madina, D. and Ikegami, Origin of Life and Lattice Artificial Chemistry, Bridging Nonliving and Living Matter, ed by S. Rasmussen, L. Chen, N. Packard, M. Bedau, D. Deamer, P. Stadler and D. Krakauer, MIT Press, 197-212, 2008
741. Ogai, Y., Ikegami, T, Microslip as a Simulated Artificial Mind, Adaptive Behavior, 16, 2-3, 129-147, 2008
742. Hiroshi C. Ito, Masakazu Shimada and Takashi Ikegami, Coevolutionary dynamics of adaptive radiation for food-webdevelopment, Population Ecology, 51, 65-81, 2009
743. Hisanao Takahashi, Naoto Horibe, Masakazu Shimada, and Takashi Ikegami, Analyzing the House Fly's Exploratory Behavior with Autoregression Methods, J. Phys. Soc. Japan., 77, 84802, 2008
744. Aucouturier, J.-J. and Ogai, Y. and Ikegami, Using chaos to trade-off synchronization and autonomy in a dancing robot, Trends and Controversies, IEEE Intelligent Systems, 23, 3, 74-85, 2008
745. Ishii Y. and Shimada M., Competitive exclusion between contest and scramble strategists in Callosobruchus seed beetle modeling., Population Ecology, 50, 197-205, 2008
746. Ikegami, T and Suzuki, K, From Homeostatic to Homeodynamic Self, BioSystems, 91, 388-400, 2008

747. Suzuki, K and Ikegami, T., Shape and Self-movements in Proto-cell Systems, *Artificial Life*, in press, 2008
748. Ishii Y. and Shimada M., Predator's learning and search image promoting persistence of the insect prey-predator experiment system., *Population Ecology*, in review
749. Ikegami, T, Artificial Life is Dead, *International 10th Conference on Artificial Life (Keynote)*, 2008
750. Ikegami, T, Organizer, Agency Workshop/Satellite workshop at SAB, 2008
751. Ikegami, T, Self-moving droplets as emergence of a life system, *Japan-Slovenia Seminar on Nonlinear Science*, 2008
752. Nakajima, K and Ikegami, T, Considering the reconfiguration process of subjective temporal order by using recurrent neural networks, *International 10th Conference on Artificial Life (Keynote)*, 2008
753. Shimada M., Rapid adaptation: the new dimension of evolutionary ecology. (Opening Address), *24th Society of Population Ecology*, 2008
754. Iizuka, H and Ikegami, T, Simulating active touch with a simple embodied agent, *International 10th Conference on Artificial Life (Keynote)*, 2008
755. Suzuki, K. and Ikegami, T, Homeodynamics in the game of life, *International 10th Conference on Artificial Life (Keynote)*, 2008
756. Hanczyc, M. and Ikegami, T, Chemical basis for minimal cognition, *International 10th Conference on Artificial Life (Keynote)*, 2008
757. 池上高志, 自律運動からみる自然知性, *日本人工知能学会* (5月, 旭川), 2008
758. 池上高志, 意識の進化, *オーガナイズ*, *日本進化学会* (8月, 東京), 2008
759. 池上高志, オートポイエティックなシステム, *動的システム研究会* (12月, 東京), 2008
760. 堀部直人, 池上高志, 嶋田正和, 記憶力が適応戦略と与える影響: Levy or not Levy, that is the question, *日本生態学会第55回大会* (3月, 福岡), 2008
761. 堀部直人, 池上高志, 嶋田正和, Levy flightはLevy distributionする餌を効率よく探すか?, *第18回数理生物学会大会* (9月, 京都), 2008
762. 堀部直人, 池上高志, 嶋田正和, 最適な餌探索戦略に短期記憶は不要? ノイズ? カオス?, *日本動物行動学会第27回大会* (9月, 金沢), 2008
763. 堀部直人, 池上高志, 嶋田正和, 餌探索における記憶の効果の研究, *個体群生態学会第24回年次大会* (10月, 東京), 2008
764. 飯間 信, 羽ばたき飛翔の数理, *昆虫ミメティクス — 昆虫の設計に学ぶ —* (エヌ・ティー・エス), 672-277, 2008
765. 飯間 信, 蝶の飛翔に潜む数理構造, *日本応用数理学会誌*, 18, 4, 39-51, 2008
766. 飯間 信, はばたき飛翔の流体力学, *日本物理学会誌*, 63, 4, 629-633, 2008
767. 岩田 昇, 秋枝伸志, 平井規央, 石井 実, 大阪府堺市におけるウスバキトンボの季節消長, *Tombo*, 印刷中, 2009
768. 黒田修司, 平井 規央, 石井実, 幼虫寄生蜂セセリオナガサムライコマユバチの発育に及ぼす寄主齢の影響, *応動昆*, 印刷中, 2009
769. 平井規央, 最近分布を拡大したチョウとガ, *昆虫と自然*, 43, 12, 13-16, 2008
770. 横田靖, 平井規央, 大阪府池田市でリュウキュウムラサキを目撃, *昆虫と自然*, 44, 1, 30, 2009
771. M. Iima, A paradox of hovering insect in two-dimensional space, *Journal of Fluid Mechanics*, 617, 207-229, 2008
772. M. Iima and A. S. Mikhailov, Propulsion hydrodynamics of a butterfly micro-swimmer, *Europhysics Letters*, accepted, 2009
773. M. Iima and Y. Nishiura, Unstable periodic solution controlling collision of localized convection cells in binary fluid mixture, *Physica D*, 238, 449-460, 2009
774. Ishii, M., N. Hirai and T. Hirowatari, The occurrence of an endangered lycaenid, *Zizina emelina* (de l' Orza), in the Osaka International Airport, central Japan. *Trans. lepid. Soc. Japan*, *Trans. lepid. Soc. Japan*, 59, 78-82, 2008
775. M. Yago, N. Hirai, M. Kondo, T. Tanikawa, M. Ishii, M. Wang, M. Williams, R. Ueshima., Molecular systematics and biogeography of the genus *Zizina* (Lepidoptera: Lycaenidae)., *Zootaxa*, 1746, 15-38, 2008
776. K. Senda, M. Sawamoto, M. Kitamura, T. Obara, Towards Realization of Stable Flapping-of-Wings Flight of Butterfly, *International Symposium on Adaptive Motion in Animals and Machines*, 62-63, 2008
777. K. Senda, M. Sawamoto, M. Kitamura, T. Obara, Effects of Flexibly Torsional Wings in Flapping-of-Wings Flight of Butterfly, *World Automation Congress*, 176, 2008
778. M. Iima, Robustness of an insect's hovering: a transition of flapping free-flight, *ICTAM 2008*, 2008
779. 飯間 信, 2次元流体中で周期運動する翼に働く力の表式とその昆虫飛翔への応用, *日本流体力学会年会2008講演論文集*, 2008
780. 平井規央, 上羽賢憲, 坂本佳子, 矢後勝也, 山本治, 森地重博, 近藤伸一, 石井実, クロマダラソテツジミの大阪府と兵庫県における発生と生活史等の知見, *日本応用動物昆虫学会 (第52回大会) 講演要旨集*, 153, 2008
781. 上羽賢憲, 平井規央, 石井実, アカボシゴマダラ外来亜種の奄美大島への定着可能性, *第67回昆虫大会講演要旨集*, 41, 2008
782. 坂本佳子, 平井規央, 矢後勝也, 石井実, 日本各地のシルビアシジミの寄主植物嗜好性mtDNA多型, *第67回昆虫大会講演要旨集*, 55, 2008
783. 坂本佳子, 平井規央, 矢後勝也, 石井実, 日本各地におけるシルビアシジミの遺伝的多様性とWolbachia感染との関係, *第10回日本進化学会大会講演要旨集*, 67, 2008
784. 平井規央, 加藤義臣, 坂本佳子, 石井実, クロマダラソテツジミにおける幼虫の体色と成虫の季節型の決定要因, *日本鱗翅学会第55回大会講演要旨集*, 13, 2008
785. 石井実, 平井規央, 石谷正宇, 広渡俊哉, チャマダラセセリの生息地の現状, *日本鱗翅学会第55回大会講演要旨集*, 14, 2008
786. 青柳富誌生, 細胞集団の同期, *数理科学事典 (丸善)*, 5章, 2節, 印刷中
787. 青柳富誌生, 神経細胞の数理モデル, *数理科学事典 (丸善)*, 5章, 1節, 印刷中
788. 青柳富誌生, リズム活動と位相応答, *神経ダイナミクスと情報表現 (東大出版)*, 4章, 印刷中
789. 津田一郎, エピソード記憶: 海馬のカオスモデル, *応用数理*, 18, 3, pp.2-19, 2008
790. 津田一郎, エピソード記憶の数学的構造, *BRAIN and NERVE*, 60, 7, 771-782, 2008
791. T. Aoki and T. Aoyagi, Co-evolution of phases and connection strengths in a network of phase oscillators, *Physical Review Letters*, 印刷中
792. T. Tanaka, T. Aoyagi, Optimal weighted networks of phase oscillators for synchronization, *Physical Review E*, 78, 4, 046210-1~10, 2008
793. T. Tanaka, T. Kaneko, T. Aoyagi, Recurrent infomax generates cell assemblies, neuronal avalanches, and simple cell-like selectivity, *Neural Computation*, 印刷中
794. T. Tanaka, T. Aoyagi, Weighted scale-free networks with variable power-law exponents, *Physica D*, 237, 7, 898-907, 2008
795. T. Aoki, K. Ota, K. Kurata, T. Aoyagi, Ordering Process of Self-Organizing Maps Improved by Asymmetric Neighborhood Function, *Cognitive Neurodynamics*, 印刷中
796. X. Pan, K. Sawa, I. Tsuda, M. Tsukada and M. Sakagami, Reward prediction based on stimulus categorization in primate lateral prefrontal cortex., *Nature (Neuroscience)*, 11, 703-712, 2008

797. I. Tsuda, Number Created by the Interaction Between Consciousness and Memory: A Mathematical Basis for Preference, Integrative Psychological and Behavioral Science, 42, 153-156, 2008
798. I. Tsuda, Y. Yamaguti, S. Kuroda, Y. Fukushima and M. Tsukada, A Mathematical Model for the Hippocampus: Towards the Understanding of Episodic Memory and Imagination, Prog. Theor. Phys. Suppl., 173, 99-108, 2008
799. I. Tsuda, Hypotheses on the functional roles of chaotic transitory dynamics, Chaos, A Focus Issue on Chaos in immune and cognitive systems (ed. T. Arecchi) (accepted, Dec. 23, 2008), 印刷中
800. K. Matsumoto, H. Diebner, I. Tsuda and Y. Hosoi, Application of chaos theory to engine systems, Proc. of Small Engine Technology Conference, Society of Automotive Engineers, 32-0010-0016, 2008
801. 垣内田 翔子, 橋爪 善光, 荻原 直道, 西井 淳, ニホンザルの二足歩行における脚軌道制御の考察, 電子情報通信学会技術報告, in press, 2009
802. 末長 宏康, 田中 祥子, 西井 淳, 腱の弾性要素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, 2009
803. H. Cruse and V. Durr and J. Schmitz and (翻訳)西井 淳, 昆虫ミメティクス - 昆虫の設計に学ぶ -, NTS 出版, 878-884, 2008
804. A. Ishiguro and M. Koyama and D. Owaki and J. Nishii, Increasing stability of passive dynamic bipedal walking by exploiting hyperextension of knee joints, Proc of 4th International Symposium on Adaptive Motion in Animals and Machines, 164-165, 2008
805. A. Fujii and H. Suenaga and Y. Hashizume and J. Nishii, Variability of leg swing trajectories and their optimality, Proc of 4th International Symposium on Adaptive Motion in Animals and Machines, 173-174, 2008
806. Y. Tani ai and J. Nishii, Optimality of reaching movements based on energetic cost under the influence of signal-dependent noise, Neural Information Processing, Lecture Notes in Computer Science, 4984, 1091-1099, 2008
807. J. Nishii and Y. Tani ai, Evaluation of trajectory planning models for arm reaching movements based on energy cost, Neural Computation, in press, 2009
808. 坂井 善行, 渡邊 航, 西井 淳, 石黒 章夫, 成長に伴う身体特性の変化を活用した歩行獲得学習の安定化, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2008, 2P2-G16, 2008
809. 松瀬 千秋, 橋爪 善光, 西井 淳, 松島 俊也, ヒヨコの採餌選択に関わる神経機構の推定, 脳と心のメカニズム第9回夏のワークショップ, BM-25, 2008
810. 橋爪 善光, 西井 淳, 協調行動と共有語彙の発現に環境が及ぼす影響, 第10回日本進化学会大会, P-029, 2008
811. 谷合 由章, 西井 淳, 上肢到達運動の消費エネルギーに基づく最適性, 日本ロボット学会学術講演会, CD-ROM, 2008
812. 末長 宏康, 田中 祥子, 西井 淳, ヒトの遊脚軌道を決定する最適化規範の考察, 脳と心のメカニズム第9回冬のワークショップ, P-3, 2009
813. 福田 墨, 西井 淳, 自由度の凍結と解放による学習の効率化, 脳と心のメカニズム第9回冬のワークショップ, P-11, 2008
814. A. Takamatsu, E. Takaba, G. Takizawa, Environment-dependent morphology in plasmodium of true slime mold Physarum polycephalum and a network growth model, Journal of Theoretical Biology, 256, 29-44, 2009
815. A. Takamatsu, Environment-dependent morphology in plasmodium of true slime mold Physarum polycephalum, Gordon research conference on theoretical biology & biomathematics 2008, 2008
816. M. Ito, A. Takamatsu, K. Yokotani, Analysis on transportation network in plasmodium of true slime mold, 6th Asian Biophysics Association Symposium, 114-115, 2009
817. 高松 敦子, 細胞の形による適応戦略-真正粘菌変形体の艦橋依存形態のネットワーク解析-, 第52回システム制御情報学会研究発表講演会予稿集, 149-150, 2008
818. 伊藤 昌明, 高松 敦子, 生物の輸送管ネットワークの環境適応機構から学ぶ, 第51回自動制御連合講演会予稿集, 336-340, 2008
819. 高松 敦子, 環境依存の振動子ネットワーク形成による適応戦略, 創発機能ワークショップ第1回資料, 23-26, 2008
820. 高松 敦子, A network model for environment dependent morphology in plasmodial slime mold, 第18回日本数生生物学学会大会講演要旨集, 177, 2008
821. 高松 敦子, 細胞の形と時空間振動による適応戦略, 第2回 移動知一般公開シンポジウム, 2008
822. M. Ito, A. Takamatsu, R. Okamoto, 真正粘菌変形体における環境依存の輸送管ネットワーク解析, 日本生物物理学会第46回年会予稿集, s69, 2008
823. T. Hirai, T. Gomi, A. Takamatsu, 1次元形状で制御した真正粘菌変形体におけるアロメトリックスケール則, 日本生物物理学会第46回年会予稿集, s68, 2008
824. K. Yokotani, E. Takaba, K. Negishi, A. Takamatsu, 真正粘菌変形体が形成するパターンの時系列解析, 日本生物物理学会第46回年会予稿集, s68, 2008
825. 松本 秀明, 高松 敦子, 真正粘菌変形体結合振動子系の相互作用関数の定量化, 第1回定量生物の会 年会 資料, p016, 2009
826. 松本 秀明, 高松 敦子, 真正粘菌変形体結合振動子系に関する位相応答曲線, リズム現象の研究会 IV 資料, poster9, 2008
827. 高松敦子, 伊藤昌明, 岡本力, 環境依存の真正粘菌ネットワーク解析, 日本物理学会第64年次年会予稿集, 2009
828. 松本 秀明, 高松 敦子, 真正粘菌変形体の原形質流動を介した相互作用に関する位相応答曲線の測定, 日本物理学会第64年次年会予稿集, 2009
829. 植村充典, 金岡克弥, 川村貞夫, 機械的弾性要素を利用した周期運動用パワーアシストシステム - 理論的考察とロバスト性の実験的検証 -, 日本ロボット学会誌, 26, 3, 294-300, 2008
830. Masahiro Sekimoto, Suguru Arimoto, Sadao Kawamura, Ji-Hun Bae, Skilled-Motion Plannings of Multi-Body Systems Based upon Riemannian Distance, Proc. of the 2008 IEEE International Conference on Robotics & Automation, Pasadena, CA, USA, May 19-23, 2008, 1233-1238, 2008
831. Mitsunori Uemura, Guangqiang Lu, Sadao Kawamura, Shugen Ma, Passive Periodic Motions of Multi-Joint Robots by Stiffness Adaptation and DFC for Energy Saving, Proc. of SICE Annual Conference 2008, The University Electro-Communications, Japan, August 20-22, 2008, 2853-2858, 2008
832. 水野雅之, 秋月伸介, 関本昌紘, 川村貞夫, 基底運動合成に基づく多関節ロボットの動作生成, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2008 (ROBOMECH2008 in NAGANO) 講演論文集, 1A1-A19, 2008
833. 植村充典, 呂 広強, 川村貞夫, 馬 書根, Energy Saving Motion of Multi-Joint Robot Through Stiffness Adaptation and DFC, ロボティクス・メカトロニクス講演会 2008 (ROBOMECH2008 in NAGANO) 講演論文集, 1A1-A21, 2008
834. 坂上森彦, 伊坂忠夫, 植村充典, 川村貞夫, 両側同時筋力発揮における運動干渉の解析, ジョイント・シンポジウム 2008 (スポーツ工学シンポジウム/シンポジウム: ヒューマン・ダイナミクス), 381-385, 2008
835. 満田 隆, 川村 貞夫, 関本 昌紘, 植村 充典, 伊坂 忠夫, 筋骨格モデルにおける手先座標から筋長へのマッピングの線形性評価, 第9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(SI2008)論文集, 7-8, 2008
836. 植村充典, 川村貞夫, 歩行運動に対する拡張共振概念に基づいた関節剛性と運動パターンの同時適応制御法, 第9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(SI2008)論文集, 9-10, 2008

837. 関本昌紘, 有本 卓, 川村貞夫, リーマン距離に基づく慣性運動メジャー, 第9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(SI2008)論文集, 1199-1200, 2008

受賞

1. 花川隆: 第8回日本神経科学学会奨励賞, 「高次運動制御と認知制御を介在する神経機構の解明」., 平成20年7月9日, (http://www.jnss.org/japanese/invite/assist/syorei_top.html)
2. 青沼仁志 2008年9月 Zoological Science Award 2008, The Zoological Society of Japan 「Tsuji E., Aonuma H., Yokohari F. and Nishikawa M. (2007) Serotonin-immunoreactive neurons in the antennal sensory system of the carpenter ant, *Camponotus japonicus*. Zool. Sci., 24: 836-849.」
3. 石川麻乃, 三浦徹: 日本進化学会第10回大会, 優良ポスター賞, 「アブラムシの表現型多型を制御する遺伝子群の網羅的研究」, 2008年8月24日, 社団法人日本動物学会 第79回大会予稿集, p.100, 2008
4. 森英章, 佐々木智基, 長谷川英祐, 土畑重人, 千葉聡, 辻 和希: 第55回日本生態学会大会(福岡国際会議場), 優秀ポスター賞, 「働かない働きアリの侵略-アミアリの種内社会寄生は2度進化した?」, 2008年3月15日, 第55回日本生態学会大会講演要旨集, pp.291, 2008
5. 儀間朝直, 辻 和希: 第55回日本生態学会大会(福岡国際会議場), 優秀ポスター賞, 「ウスキシロチョウにおける翅型決定要因と密度高値」, 2008年3月17日, 第55回日本生態学会大会講演要旨集, pp.458, 2008
6. 佐々木謙: 第30回日本比較生理生化学会, 吉田奨励賞, 「社会性昆虫のカーブト転換における脳内アミンの役割」, 2008年7月20日, 第30回日本比較生理生化学会 大会予稿集, pp18-19, 2008
7. 神崎亮平: 日本比較生理生化学会 吉田記念賞「昆虫とロボットで探る脳」, 2008年7月20日, 第30回日本比較生理生化学会予稿集, p.18, 2008
8. 藤原輝史, 加沢知毅, Stephan S. Haupt, 福島亮太, 神崎亮平: 日本比較生理生化学会 ポスター賞, 「電気穿孔法による昆虫触角葉の複数の単一神経細胞Ca²⁺イメージング」, 2008年7月21日, 第30回日本比較生理生化学会予稿集, p.23, 2008
9. 坂本一寛: 日本神経回路学会 平成20年度「研究賞」 受賞対象 NC2007-39, 「サル前頭前野興奮性細胞・抑制性細胞における行動目標表現の遷移」
10. Dai Owaki, Koichi Osuka and Akio Ishiguro: ICRA2008, IEEE Robotics and Automation Society Japan Chapter Young Award, "On the Embodiment That Enables Passive Dynamic Bipedal Running", May 19-23, 2008, 2008 IEEE International Conference on Robotics and Automation proceedings, pp 341-346, 2008
11. 北村太一, 梅舘拓也, 石黒章夫: 第243回SICE東北支部研究集会, 優秀発表奨励賞, 「可変弾性要素と原形質量保存則を活用したアームノ様ロコモーションの実現」, 2008年6月20日, 2008
12. 加藤拓真, 清水正宏, Max Lungarella, 石黒章夫: 第244回SICE東北支部研究集会, 優秀発表奨励賞, 「粘菌型ロボットから探る自律分散個間の相互作用様式のあり方に関する考察」2008年7月2日, 2008
13. Dai Owaki, Koichi Osuka, Akio Ishiguro: SICE Annual Conference Young Author's Award of the SICE2008, "Gait Transition between Passive Dynamic Walking and Running by Changing the Body Elasticity", August 20-22, 2008, SICE Annual Conference 2008, pp 2513-2518, 2008
14. Dai Owaki, Koichi Osuka, Akio Ishiguro: Finalist in the SICE Annual Conference International Award, "Gait Transition between Passive Dynamic Walking and Running by Changing the Body Elasticity", August 20-22, 2008, SICE Annual Conference 2008, pp 2513-2518, 2008
15. 坂井善行, 石田怜, 大脇大, 手老篤史, 石黒章夫: 第245回SICE東北支部研究集会, 優秀発表奨励賞, 「周波数と位相の調整が可能なマルチリズムクオシレーターモデル —次元ホッピングロボットの跳躍学習への適用—」, 2008年10月24日, 2008
16. Toshiyuki Nakagaki, Hiroyasu Yamada, Ryo Kobayashi, Atsushi Tero, Akio Ishiguro, Ágotá Tóth: 2008 Ig Nobel Prize (Cognitive Science Prize), For discovering that slime molds can solve puzzles, October 2, 2008
17. 日本昆虫学会賞, N. Hirai and M. Ishii, A danaid butterfly, *Ideopsis similis*, overcomes parasitization by a tachinid fly, *Sturmia bella*.
18. Masahiro Sekimoto, Suguru Arimoto, Sadao Kawamura, and Ji-Hun Bae: 2008 IEEE International Conference on Robotics and Automation (ICRA2008), Best Manipulation Paper Award Finalist, "Skilled-Motion Plannings of Multi-Body Systems Based upon Riemannian Distance," Proc. of the ICRA2008, pp. 1233-1238, Pasadena, CA, USA, May 19-23, 2008.
19. 関本昌紘, 有本卓, Jin-Hun Bae, 川村貞夫: (社)計測自動制御学会システムインテグレーション部門 研究奨励賞 (2008年12月6日), 「歩行遊脚期における慣性作用と運動生成」, 第8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(SI2007)予稿集, pp.1051-1052, Dec. 20-22, 2007.
20. 植村充典, 川村貞夫 (社)計測自動制御学会システムインテグレーション部門2007優秀講演賞受賞「機械的弾性要素とアクチュエータの統合による省エネルギー制御法」第8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(SI2007)予稿集, pp611-612, Dec. 20-22, 2007.

特許

1. 筋骨格系モデル作成装置および該方法, 筋骨格系機構制御装置ならびに筋骨格系機構システム, 小池康晴, 川瀬利弘, 日本, 出願済, 2008.9.5, 特願2008-229026
2. 定量的運動機能評価システム, 笈 慎治, 李 鍾昊, 鏡原 康裕, 国際, 出願済, 2008.8.26, PCT/JP2008/053735

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 : 2008/3/17 9:00-19:00
場所 : 生理学研究所
名称 : 研究打ち合わせ(第5回) と実験
- 2 日時 : 2008/4/7 9:00-19:00
場所 : 生理学研究所
名称 : 研究打ち合わせ(第6回) と実験
- 3 日時 : 2008/4/14-16 9:00-19:00
場所 : 福島県立医科大学
名称 : PPN における GABA 放出量測定 の共同実験
- 4 日時 : 2008/4/15-16 10:00-17:00
場所 : 東京大学
名称 : D 班会議
- 5 日時 : 2008/4/15-16 10:00-17:00
場所 : 金沢大学
名称 : 蝶に関する移動知研究会
- 6 日時 : 2008/4/18-19
場所 : 兵庫県立大学環境人間学部
名称 : 社会性昆虫に関する国際セミナー
- 7 日時 : 2008/4/19 13:00-4/20 12:00
場所 : 山口大学連合獣医学研究棟会議室
名称 : CPG 研究会
- 8 日時 : 2008/4/25
場所 : 東京大学本郷キャンパス工学部 11 号館講堂
名称 : 移動知ワークショップ「移動知の新展開」
- 9 日時 : 2008/4/25 12:00-22:00
場所 : 兵庫県立大環境人間学部
名称 : 研究打ち合わせ
- 10 日時 : 2008/4/26 9:00-19:00
場所 : 兵庫県立大環境人間学部
名称 : ミツバチの巣箱の二酸化炭素濃度を測定するための共同予備実験
- 11 日時 : 2008/4/28 10:00-17:00
場所 : 東京大学
名称 : 移動知ワークショップ
- 12 日時 : 2008/4/28 12:00-18:00
場所 : 京都工芸繊維大学 山岡研究室
名称 : コオロギ研究会
- 13 日時 : 2008/5/12-15 9:00-17:00
場所 : 旭川医科大学生理学第二講座・神経機能分野
名称 : サルの歩行に関する脳幹の領域からの記録方法についての研究打ち合わせ
- 14 日時 : 2008/5/20-21 9:00-17:00
場所 : 旭川医科大学生理学第二講座・神経機能分野
名称 : サルの歩行に関する脳幹の領域からの記録方法についての研究打ち合わせ
- 15 日時 : 2008/6/3 8:30-19:30
場所 : Case Western Reserve University, Cleveland, Ohio, USA
名称 : OS "Mobiligence" at 4th International Symposium on Adaptive Motion of Animals and Machines
- 16 日時 : 2008/6/5 10:00-16:00
場所 : ビッグハット (長野市)
名称 : 日本機械学会 ロボティクス・メカトロニクス講演会 (Robomec 2008), 移動知チュートリアル : 「認知から運動や行動の発現へ」
- 17 日時 : 2008/6/9 13:00-20:00

- 場所： 金沢工業大学人間情報研究所
 名称： コオロギ研究会
- 18 日時： 2008/6/13 12:00-13:00
 場所： 京都駅ホテルロビー
 名称： 研究打ち合わせ(第7回)
- 19 日時： 2008/6/16 18:00-20:00
 場所： ビデオ会議
 名称： セミナー
- 20 日時： 2008/6/18-19 10:00-17:00
 場所： 大阪府立大学, 京都大学
 名称： 蝶に関する移動知研究会と撮影実験
- 21 日時： 2008/6/23 18:00-20:00
 場所： ビデオ会議
 名称： セミナー
- 22 日時： 2008/6/28 9:30~17:00
 場所： スイス連邦工科大学(ETHZ)
 名称： 国際会議ワークショップ "Control of locomotion: from animals to robots"
- 23 日時： 2008/6/30-7/5 13:00-19:00
 場所： 兵庫県立大環境人間学部
 名称： ミツバチのダンス行動に関する共同実験
- 24 日時： 2008/7/4 18:00-20:00
 場所： ビデオ会議
 名称： セミナー
- 25 日時： 2008/7/11-12
 場所： 京都 (関西セミナーハウス)
 名称： Agencyに関する国際ワークショップ
- 26 日時： 2008/7/15 18:00-20:00
 場所： ビデオ会議
 名称： セミナー
- 27 日時： 2008/7/22-23 13:00-18:00
 場所： 北海道大学電子科学研究所 講堂
 名称： 合同班会議
- 28 日時： 2008/7/25 18:00-20:00
 場所： ビデオ会議
 名称： セミナー
- 29 日時： 2008/8/6-7 9:00-19:00
 場所： 兵庫県立大環境人間学部
 名称： ミツバチの行動に関する共同実験
- 30 日時： 2008/8/6 16:00-17:30
 場所： 東京大学先端科学技術研究センター4号館5Fセミナー室
 名称： 移動知研究会
- 31 日時： 2008/8/12 13:00-18:00
 場所： 大阪大学生命機能研究科・脳神経工学講座・視覚神経科学研究室
 名称： サルの歩行に関する脳幹の領域からの記録方法についての研究打ち合わせ
- 32 日時： 2008/8/18 17:00-19:00
 場所： 兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部 (ビデオ会議)
 名称： セミナーと研究打ち合わせ
- 33 日時： 2008/8/21 13:15-15:15
 場所： 電気通信大学
 名称： SICE Annual Conference Organized Session オーガナイズドセッション "Biomimetic Approach on Robot Design and Control for Dynamic Locomotion"
- 34 日時： 2008/8/22 10:00~16:00
 場所： 東京大学 (駒場) 身体運動科学研究室
 名称： B 班研究会
- 35 日時： 2008/8/24-26 12:00-17:00
 場所： 旭川医科大第二生理
 名称： 二足歩行モデル研究打ち合わせ (第1回)
- 36 日時： 2008/8/28 13:00-16:00

- 場所： 東北大学大学院工学研究科石黒研究室
 名称： 自己組立システムに関する研究打ち合わせ
- 37 日時： 2008/9/13 10:00-12:00
 場所： 兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部（ビデオ会議）
 名称： セミナーと研究打ち合わせ
- 38 日時： 2008/9/10 12:30-14:30
 場所： 神戸大学 工学部
 名称： 第26回 日本ロボット学会学術講演会， 展開セッション「移動知」
- 39 日時： 2008/9/15 14:30-2008/9/7 13:00
 場所： 旭川市蔵囲夢デザインギャラリー
 名称： 無脊椎動物神経生物学研究会
- 40 日時： 2008/9/17
 場所： 大阪大学
 名称： B01-03 班会議
- 41 日時： 2008/9/20 13:00-15:00
 場所： 兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部（ビデオ会議）
 名称： セミナーと研究打ち合わせ
- 42 日時： 2008/9/22 14:00～17:00
 場所： 国立身体障害者リハビリテーションセンター
 名称： 二足歩行制御研究会
- 43 日時： 2008/9/25-10/7 9:00-19:00
 場所： 兵庫県立大環境人間学部
 名称： ミツバチの巣内行動に関する共同実験
- 44 日時： 2008/9/25 11:00-14:00
 場所： 東北大学大学院工学研究科石黒研究室
 名称： 自己組立システムに関する研究打ち合わせ
- 45 日時： 2008/9/25 19:30-21:00
 場所： 兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部（ビデオ会議）
 名称： セミナーと研究打ち合わせ
- 46 日時： 2008/9/26 9:00-18:00
 場所： Acropolis Convention Center, Nice, France
 名称： IROS2008 Full Day Workshop
- 47 日時： 2008/10/1-2
 場所： 東京（東京大学駒場キャンパス）
 名称： 国内ワークショップ "Artificial Life: Half way through"
- 48 日時： 2008/10/9-10 10:00-16:00, 10:00-14:00
 場所： 旭川医科大第二生理
 名称： 二足歩行モデル研究打ち合わせ（第2回）
- 49 日時： 2008/10/10 13:30～18:00
 場所： 京都大学宇治キャンパス風洞実験室
 名称： 文献紹介とディスカッション
- 50 日時： 2008/10/14-16 9:00-19:00
 場所： 福島県立医科大学
 名称： PPNにおけるGABA放出量測定の共同実験
- 51 日時： 2008/10/14 18:30-20:00
 場所： 兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部（ビデオ会議）
 名称： セミナーと研究打ち合わせ
- 52 日時： 2008/10/15 9:30-12:00
 場所： 京都工芸繊維大学
 名称： 共同研究に関する研究打ち合わせ
- 53 日時： 2008/10/17 13:30～18:00
 場所： 同志社大学京田辺キャンパス
 名称： 研究ディスカッション
- 54 日時： 2008/10/21 10:00-17:40
 場所： 東京大学先端科学技術研究センター4号館2F講堂
 名称： 第2回移動知一般公開シンポジウム
- 55 日時： 2008/10/22 9:30-16:00
 場所： 東京大学

- 名称： D 班会議
- 56 日時： 2008/10/23 18:00-20:00
場所： 兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部（ビデオ会議）
名称： セミナーと研究打ち合わせ
- 57 日時： 2008/10/24 13:00-17:00
場所： 東北大学
名称： 受動的動歩行の研究会
- 58 日時： 2008/10/24 13:30～18:00
場所： 同志社大学京田辺キャンパス
名称： 研究ディスカッション
- 59 日時： 2008/10/30 13:30～18:00
場所： 同志社大学京田辺キャンパス
名称： 研究ディスカッション
- 60 日時： 2008/10/31 18:30-20:00
場所： 兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部（ビデオ会議）
名称： セミナーと研究打ち合わせ
- 61 日時： 2008/11/6 13:00～18:00, 11/7 10:00～15:30
場所： 国立情報学研究所学術情報センター1208 会議室
名称： A 班第 2 回班会議
- 62 日時： 2008/11/8 15:00-17:00
場所： 兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部（ビデオ会議）
名称： セミナーと研究打ち合わせ
- 63 日時： 2008/11/7 13:30～18:00
場所： 同志社大学京田辺キャンパス
名称： 文献紹介とディスカッション
- 64 日時： 2008/11/14-15 10:00-17:00
場所： 九州大学
名称： 蝶の移動知研究会・日本鱗翅学会
- 65 日時： 2008/11/14 13:30～18:00
場所： 同志社大学京田辺キャンパス
名称： 文献紹介とディスカッション
- 66 日時： 2008/11/14 17:00-19:00
場所： 兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部（ビデオ会議）
名称： セミナーと研究打ち合わせ
- 67 日時： 2008/11/15 18:00-19:00
場所： ワシントン DC
名称： 研究打ち合わせ(第 8 回)
- 68 日時： 2008/11/17 15:15-16:45
場所： つくば国際会議場
名称： OS "Mobiligence" at The 9th International Symposium on Distributed Autonomous Robotic Systems (DARS2008)
- 69 日時： 2008/11/20 11:15-13:00
場所： 東北大学大学院工学研究科石黒研究室
名称： 自己組立システムに関する研究打ち合わせ
- 70 日時： 2008/11/21 13:30～18:00
場所： 京都大学宇治キャンパス風洞実験室
名称： 文献紹介とディスカッション
- 71 日時： 2008/11/21 13:30-18:00
場所： 東北大学 大学院工学研究科電気・通信工学専攻 石黒研究室
名称： 研究打ち合わせ： 真正粘菌変形体の適応機能におけるサイズ効果に関する議論
- 72 日時： 2008/11/21 19:00-21:00
場所： 兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部（ビデオ会議）
名称： セミナーと研究打ち合わせ
- 73 日時： 2008/11/26 15:15-17:20
場所： 姫路市国際交流センター
名称： 計測自動制御学会 システム・情報部門講演会において OS「移動知：随意運動と環境適応」
- 74 日時： 2008/11/27 15:00-17:00
場所： 東北大学大学院工学研究科石黒研究室

- 名称：自己組立システムに関する研究打ち合わせ
- 75 日時：2008/11/28 13:30～18:00
場所：同志社大学京田辺キャンパス
名称：研究ディスカッション
- 76 日時：2008/12/1 18:00-20:00
場所：兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部（ビデオ会議）
名称：セミナーと研究打ち合わせ
- 77 日時：2008/12/4 11:00-13:00
場所：東北大学大学院工学研究科石黒研究室
名称：自己組立システムに関する研究打ち合わせ
- 78 日時：2008/12/5 10:00-12:00
場所：長良川国際会議場
名称：計測自動制御学会システムインテグレーション部門学術講演会(SICE-SI2008) オーガナイズドセッション「身体・脳・環境の相互作用により適応的運動機能の発現」
- 79 日時：2008/12/5 13:30～18:00
場所：同志社大学京田辺キャンパス
名称：文献紹介とディスカッション
- 80 日時：2008/12/11 14:30-16:00
場所：東京(本郷)
名称：研究打ち合わせ(第9回)
- 81 日時：2008/12/15-16
場所：東京（東京大学駒場キャンパスおよび、統計数理研究所）
名称：「動的システムの情報論（8）ロボットにおける境界」に関する国内ワークショップ
- 82 日時：2008/12/16-17 10:00-17:00
場所：大阪府立大学
名称：蝶の移動知研究会
- 83 日時：2008/12/18 10:00-17:00
場所：東北大学
名称：研究討論会
- 84 日時：2008/12/18 13:00-20:00
場所：東京大学大学院理学系研究科細胞生理化学研究室
名称：群れ行動の計測とモデル化に関する研究紹介と議論
- 85 日時：2008/12/18 14:00-12/19 12:00
場所：東北大学 電気通信研究所
名称：東北大学電気通信研究所共同プロジェクト研究「生物における環境調和型適応システムの解明と工学応用」研究会
- 86 日時：2008/12/19 13:30-17:50
場所：東北大学 電気通信研究所
名称：動物の運動制御に関する研究討論会
- 87 日時：2008/12/25-26 9:00-19:00
場所：徳島文理大香川薬学部
名称：研究打ち合わせ
- 88 日時：2008/12/25 13:00-15:00
場所：東北大学大学院工学研究科石黒研究室
名称：自己組立システムに関する研究打ち合わせ
- 89 日時：2008/12/26 13:00-18:00
場所：早稲田大学 電気・情報生命工学科 高松研究室
名称：研究打ち合わせ：真正粘菌変形体の適応機能におけるサイズ効果に関する議論
- 90 日時：2009/1/5 13:00-19:00
場所：金沢工業大学人間情報研究所
名称：研究打ち合わせ
- 91 日時：2009/1/5 13:00-19:00
場所：金沢工業大学人間情報研究所
名称：研究打ち合わせ
- 92 日時：2009/1/5 13:30-1/6 11:00
場所：淡路夢舞台 国際会議場
名称：歩行に関するシンポジウム
- 93 日時：2009/1/8 18:30-20:00

- 場所： 兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部（ビデオ会議）
 名称： セミナーと研究打ち合わせ
- 94 日時： 2009/1/9 13:30～18:00
 場所： 同志社大学京田辺キャンパス
 名称： 研究ディスカッション
- 95 日時： 2009/1/12 13:00-17:00
 場所： 兵庫県立大学環境人間学部 音楽堂
 名称： 移動知セミナー「昆虫の社会性に関する生態と生理」
- 96 日時： 2009/1/13 9:30-18:00
 場所： 兵庫県立大学姫路新在家キャンパス 環境人間学部 音楽堂
 名称： C 班班会議
- 97 日時： 2008/1/14 15:00-20:00
 場所： 徳島文理大学香川薬学部
 名称： 共同研究に関する研究打ち合わせ
- 98 日時： 2009/1/16 13:30～18:00
 場所： 同志社大学京田辺キャンパス
 名称： 研究ディスカッション
- 99 日時： 2009/1/20 16:00-20:00
 場所： 東北学院大学教養学部
 名称： 自己組立システムに関する研究打ち合わせ
- 100 日時： 2008/1/23 13:00-16:45
 場所： とりぎん文化会館（鳥取県立県民文化会館）
 名称： 第 21 回 自律分散システム・シンポジウムにおいて OS「移動知」
- 101 日時： 2009/1/28 13:30～18:00
 場所： 同志社大学京田辺キャンパス
 名称： 研究ディスカッション
- 102 日時： 2009/1/28 18:00-20:00
 場所： 兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部（ビデオ会議）
 名称： セミナーと研究打ち合わせ
- 103 日時： 2009/2/03-04 10:00-17:00
 場所： 北海道大学
 名称： 蝶の移動知研究会
- 104 日時： 2009/2/4
 場所： 東京工業大学
 名称： 教科書の出版に関する検討会議
- 105 日時： 2009/2/4 17:30-18:30
 場所： 東京（東京大学駒場キャンパス）
 名称： セミナー
- 106 日時： 2009/2/7 13:00-15:00
 場所： 兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部（ビデオ会議）
 名称： セミナーと研究打ち合わせ
- 107 日時： 2009/2/13-2/19 9:00-19:00
 場所： 北海道大学電子科学研究所
 名称： 海外研究者の招聘と研究打ち合わせ等
- 108 日時： 2009/2/13 13:30～18:00
 場所： 同志社大学京田辺キャンパス
 名称： 研究ディスカッション
- 109 日時： 2009/2/13 17:00-19:00
 場所： 兵庫県立大環境人間学部/徳島文理大香川薬学部（ビデオ会議）
 名称： セミナーと研究打ち合わせ
- 110 日時： 2009/2/18 9:00-20:00
 場所： 生理学研究所
 名称： 研究打ち合わせ(第 10 回) と実験
- 111 日時： 2009/2/18
 場所： 北海道大学電子科学研究所
 名称： 無脊椎動物神経科学研究会
- 112 日時： 2008/2/19 10:30-13:30
 場所： 東北大学大学院工学研究科石黒研究室

- 名称： 自己組立システムに関する研究打ち合わせ
- 113 日時： 2009/3/2 13:40-3/4 12:00
場所： ホテル松島大観荘
名称： 第4回移動知シンポジウム
- 114 日時： 2009/3/11 13:30-17:30
場所： 早稲田大学 大久保キャンパス 63号館第3会議室
名称： 第6回 SICE 生物制御システム調査研究会&移動知合同研究会