

令和 2 年 6 月 10 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H02351

研究課題名(和文) マルチテレストリアルロコモーションから解き明かす生物の多様な振る舞いの発現機序

研究課題名(英文) Decoding Flexibility of Motor Control by Studying Amphibious Locomotion

研究代表者

石黒 章夫 (Ishiguro, Akio)

東北大学・電気通信研究所・教授

研究者番号：90232280

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 29,700,000円

研究成果の概要(和文)：動物は、運動パターンを柔軟に変化させることでさまざまな環境下で適応的に動き回ることができる。水陸両用ロコモーションで見られる運動パターンの劇的な遷移はその最たる例であろう。それゆえ、水陸両用ロコモーションに内在する制御原理を捉えることができれば、動物が示す柔軟な運動制御の発現機序の理解につながると期待される。本研究ではトビズムカデが示す水陸両用ロコモーションに着目した。その結果、遊泳と歩行の遷移においては、「脳からの運動指令が頭側から尾側に順に伝わるが、ある脚が地面から力を受けると、頭側から伝わってきた指令を上書きして歩行運動になる」という制御メカニズムが存在することを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

歩行と遊泳のように、異なる運動パターンを環境に応じて切り替える動物種は数多く存在する。この運動パターンの切り替えには、脳からの運動指令のみならず、脳より下位の神経ネットワークや、身体各所で得られた感覚情報の神経系へのフィードバックが重要な役割を果たしている。本研究で得られた知見は、これらの連関のありようの理解につながる成果であり、ムカデのみならずさまざまな動物種に共通する、環境に応じた運動パターンの遷移の機序解明につながると期待される。さらに、本研究で得られた高い環境適応能力の発現機序は、移動ロボットの稼働環境の著しい拡張化にもつながる基盤技術となることも併せて期待できる。

研究成果の概要(英文)：Amphibious animals traverse different environmental media by flexibly changing the coordination of body movements. However, the neural mechanisms underlying flexible motor control in amphibious locomotion remain elusive. Here, we focused on a centipede (*Scolopendra subspinipes mutilans*) and explore the interplay between central and peripheral control mechanisms during transition between walking on land and swimming in water. Based on the findings obtained through behavioral experiments, we hypothesized that walking or swimming signals generated in the brain are sent posteriorly via distributed neural networks belonging to the central nervous systems and located along the body; these brain signals, can be overridden by sensory signals felt by the peripheral nervous system of the legs when they touch the ground during waling. We described this mechanism mathematically, and well reproduced the behavior of centipedes in different situations through computer simulations.

研究分野：数理生物学, ロボティクス

キーワード：水陸両用ロコモーション 自律分散制御 ムカデ 歩行 遊泳

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

振る舞いの多様性と適応性は、生物とロボットを決定的に分け隔てる知の属性であると言っても過言ではない。現在のロボットの振る舞いは著しく単調かつ画一的であり、またそれゆえに環境変化に対して脆弱である。一方で生物は、身体が持つ膨大な自由度の間に状況変化に呼応した時空間的秩序を生み出すことで、多様かつ適応的な振る舞いを自己組織的に創り出している。この制御原理に関する普遍性の高いロジックが構築できれば、生物制御様式の理解の深化のみならず、ロボットの稼働環境領域や振る舞いの多様性を著しく拡張化するための基盤技術を生み出すこともできよう。

それではどのようなアプローチを採れば、生物が示す振る舞いの多様性と適応性を同時に説明しうる、核となる制御原理に迫ることができるのであろうか？ この鍵となる現象がある。それはマルチモーダルロコモーションである。例えば、両生類であるサンショウウオは、陸上では四肢を活用した歩行を、一方、水中では四肢をたたんで脊椎をヘビのようにくねらせることで泳ぐことが知られている。このような、周囲場の物理的特性の違いに呼応して、身体自由度の使い方を劇的に変化させる(図1)、マルチモーダルロコモーションが可能な生物には、振る舞いの多様性と適応性を同時に説明しうる制御原理のエッセンスが色濃く凝縮されているはずである。

マルチモーダルロコモーションに関する代表的研究として、スイス連邦工科大学の Ijspeert らの研究がある(*)。彼らは、サンショウウオが示すマルチモーダルロコモーションを、中央パターン発生器(CPG)と呼ばれる分散神経回路への上位中枢からの入力を変化させることにより実現している。しかしながら彼らのモデルは、「歩行用」と「遊泳用」の二つの神経回路が明示的に作り込まれており、それらが上位中枢からの入力により単純に切り替わる図式となっている。それゆえ、発現しうる振る舞いは必然的に定型的・予定調和的であり、十分な多様性と適応性を実現するには至っていない。加えて最近、サンショウウオは水深が浅い水中では、aquatic locomotion と呼ばれる、歩行と遊泳が混在した複雑なロコモーション様式を発現することが見出された。この生物学的知見は、彼らの図式ではマルチモーダルロコモーションの発現機序を十分に説明できないことを示している。

この現状を打破し、生物が示す振る舞いの多様性と適応性の背後にある制御原理の本質を掴むためには、扱いやすいモデル生物の発見も含めてゼロベースで再考し、最小限の基本論理設定から考察を進めていく方法論を考えることが有効であるとの着想に至った。

(*) A. J. Ijspeert et al., *Science* 315, 1416 (2007)

2. 研究の目的

これらの背景を踏まえ、本研究ではモデル生物としてムカデに着目する(図2)。以下に理由を述べる。多足類であるムカデとえば、地面を移動する際には多数の肢を驚くほど巧みに協調させて歩行する様を誰しも思い浮かべるであろう(図3a)。ところが最近、研究代表者らは興味深い現象を見出した。ムカデの一種であるトビズムカデを水槽に入れたところ、すべての肢を折りたたんでヘビのように身体をくねらせて泳ぎ始めたのである(図3b)。さらに、水中から陸上へと這い上がる際には、陸上に到達した身体部位にある肢は即座に展開されて歩行運動を示す一方で、水中にある身体部位は肢を依然として折りたたんだまま遊泳運動を示したのである。これは、前述のサンショウウオが示す現象と酷似している。つまり、ムカデという比較的身近な陸生動物に、マルチモーダルなロコモーションのエッセンスが内在していたのである。となると、ムカデは無脊椎動物ゆえに単純な神経系しか有していないので、マルチモーダルロコモーションを発現するシンプルベストな制御原理が内在されているはずである。さらにムカデは無脊椎動物なので、生物実験に関する制約もほとんどない。このため、脊椎動物であるサンショウウオでは困難であった、新奇かつ斬新な生物実験も行うことができるであろう。

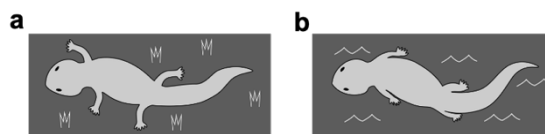


図1：両生類のサンショウウオが示すマルチモーダルロコモーションの概念図 (a) 陸上でのロコモーション(歩行)、(b) 水中でのロコモーション(遊泳)



図2：モデル生物のトビズムカデ (*Scolopendra subspinipes mutilans*)

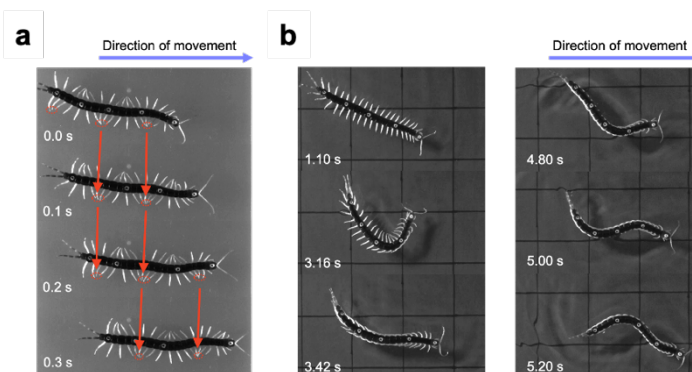


図3：ムカデの水陸両用ロコモーション (a) 陸上歩行、(b) 水中遊泳

以上を踏まえて本研究では、以下の3点について重点的に研究を進める：

- (1) 行動観察を通して、ムカデが示すマルチモーダルロコモーションのキネマティックデータを収集する。そして得られたデータに基づき、脚式と非脚式ロコモーション様式の拮抗という視座から、その発現機序の数理モデルを構築し、振る舞いの多様性と適応性を同時に説明しうる制御原理の核を自律分散制御の観点から解明する。
- (2) 大自由度を持つムカデ型ロボットを設計・製作して提案モデルの妥当性を検証するとともに、ロボットの稼働環境を著しく拡張化するための基盤技術の創成も目指す。
- (3) 行動観察ならびに解剖学的・神経生理学的実験を通して理論的基盤を検証する。

3. 研究の方法

ムカデは生物学においてはマイナーな生物種であり、それゆえその行動に関する学術的な報告はきわめて限定されているのが現状である。そこで、ムカデを採取して歩行や遊泳ならびに両者間の遷移といった行動観察を自らで行うことにした。さらに、水陸両用ロコモーションの発現機序の理解のさらなる深化を目指し、インタクティブな個体だけでなく、体節間を結ぶ神経を切断した際にどのように振る舞いに変容するのかについても観察した。これら実験結果に基づいて制御原理の数理モデリングを行い、シミュレーションによりその妥当性を検証するという構成論的アプローチを採った。以下の節では、本研究で得られた研究成果について詳細に説明する。

4. 研究成果

本節では、行動観察実験を通して得られた知見、その知見に基づいて構築した数理モデル、そしてシミュレーションの結果を説明する。

(1) 行動観察実験

① 歩行・遊泳間の遷移

水槽の一部をムカデが歩行できるように水位を浅くした実験環境をセットアップし、この環境にムカデ（トビズムカデ）を置いた際にどのような振る舞いを発現するかを観察した。具体的には、ムカデが陸上から水中へと移動、水中から陸上へと移動する際の運動パターンの遷移を観察し、キネマティックデータを取得・解析した。図4と図5に、陸上から水中への移動、水中から陸上への移動の様子（スナップショット）をそれぞれ示す。同図から、環境の変化に応じて、身体前方部から徐々に運動パターンが歩行から遊泳（遊泳から歩行）へと遷移することが分かった。また、脚が接地した体節は歩行運動が誘発されることが分かった。環境の変化に呼応して、歩行と遊泳という異なるロコモーション様式が自己組織化されていくさまを明確に見ることができ、きわめて興味深い。

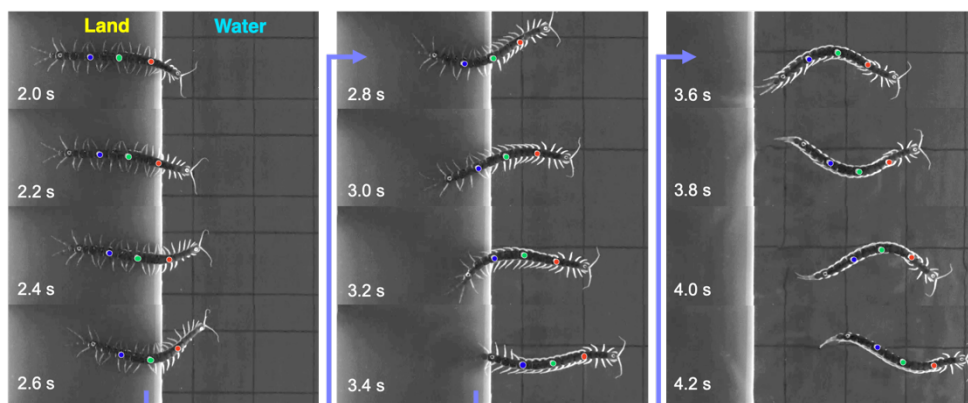


図4：陸上から水中へと移動する様子

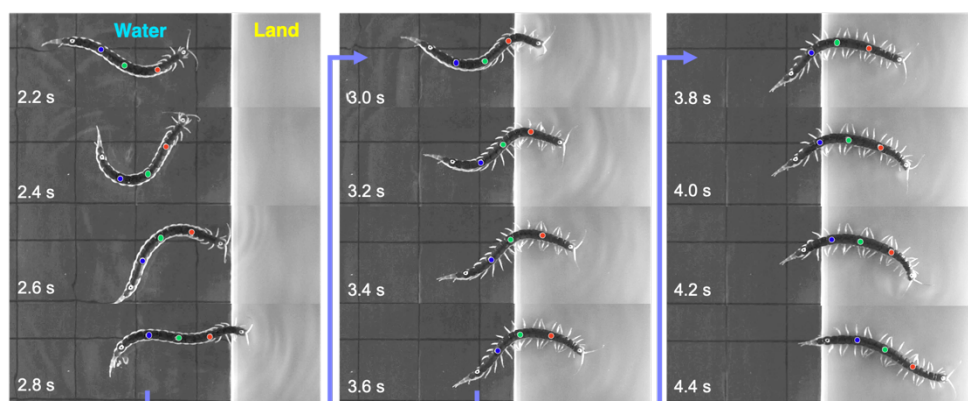


図5：水中から陸上へと移動する様子

② 神経切断実験

ムカデが示す環境適応的な振る舞いは、中枢からの制御と局所的な感覚フィードバックに基づく制御という二つの制御メカニズムによって表出していると考えられる。そのため、これら二つの制御メカニズムの連関様式を調べる必要がある。ムカデは同一構造を持つ体節が一次元的につながった構造を有しているため、この構造を最大限に活用した、以下のような実験を立案し実行した。

ムカデの胴体の体節には、それぞれ一つの神経節が存在する(図6)。神経節は、小さな脳として各体節におけるローカルな感覚情報の処理、運動制御の役割を担う。本実験では、胴体中央部で(12番目と13番目の体節間で)体節間の連絡を切断することで、上行性や下行性の神経シグナルの伝搬を遮断した(図7a)。そして陸上と水中で健常時と比べて振る舞いがどのように変容するかを観察した。以下にその結果を端的に示す。陸上では、身体前方部のみならず後方部においても健常時と似た(ほぼ変わらない)歩行パターンが観察された(図7b)。一方、水中では、身体前方部は遊泳パターンが観察されたが、後方部はほとんど動かさず、秩序だった運動パターンは見られなかった(図7c)。

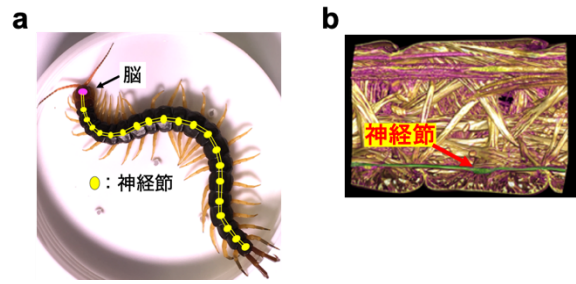


図6：ムカデの身体構造と神経系 (a) 概要図, (b) 胴体部 (side view) のマイクロCT画像

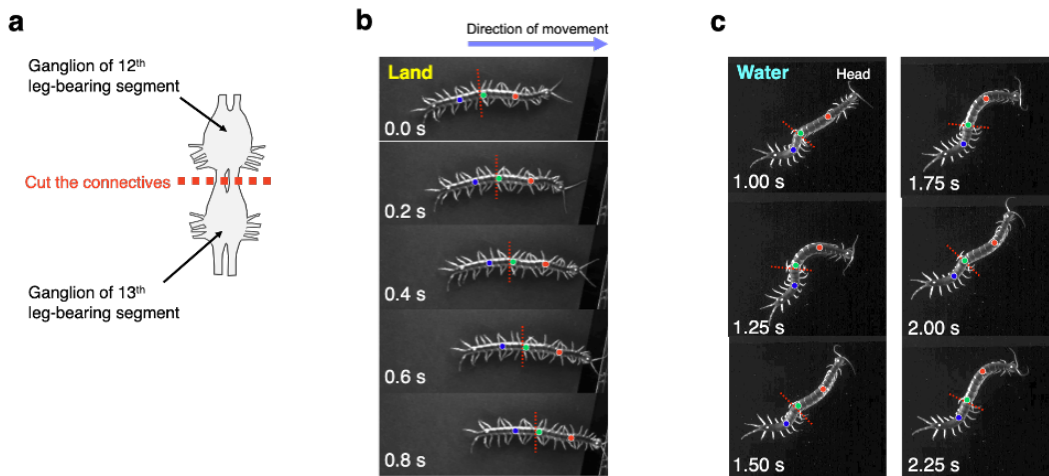


図7：神経切断実験 (a) 神経切断の概要, (b) 陸上での振る舞い, (c) 水中での振る舞い

③ 行動観察から得られた知見

上記の観察結果から得られた重要な知見をまとめると、以下の通りである：

- 1) 歩行運動は、上位中枢(脳)からの指令がなくとも発現し得る。
- 2) 遊泳運動は、上位中枢(脳)からの指令なしには発現し得ない。
- 3) 運動パターンの切り替えは、頭側から尾側に順に伝搬する。
- 4) 脚先が地面につくと、その部位が歩行運動に切り替わる。

ここで特筆すべきは、上位中枢による制御と感覚フィードバックによる制御の果たす役割が運動様式によって異なることである。歩行運動の生成には、局所的な脚の接地感覚フィードバックが働けば十分であるのに対し、遊泳運動の生成には、感覚フィードバックのみでは十分ではなく、上位中枢からの運動指令が必要であることが示唆された。これは、生物学的にも新規な知見であり大変興味深い。また、これらの知見から、ムカデの歩行・遊泳間の遷移現象は、上位中枢からの遊泳の運動指令と、局所的な脚の接地感覚フィードバックにもとづく歩行運動の生成という二つのメカニズムが連関することで実現されている可能性を見出すことができた。

(2) 数理モデリング

上述の行動観察実験の知見をもとに、以下のような作業仮説を立て、ムカデの運動制御構造を数理モデル化した：

- 1) 各体節は「歩行」か「遊泳」のどちらかを選択できる。
- 2) 上位中枢(脳)は「歩行」か「遊泳」の指令を下し、後ろの体節に伝えることができる。
- 3) 各体節は、前方の体節に倣うことで運動指令を身体後方に伝えていく。
- 4) 脚先の接地感覚に基づくフィードバックは、その体節の「歩行」を誘発し、「遊泳」の指令を上書きすることができる。

上記に基づいて構築した数理モデルの概要を図8に示す。詳細な数式に関しては、論文 (K. Yasui et al. *Sci. Rep.*, 2019) を参照されたい。本モデルの最大の特徴は、歩行と遊泳の二つの運動モードが体節ごとに分散的に制御されること、そして、どちらの運動モードが発現するかは上位中枢からの運動指令と局所的な脚の接地感覚フィードバックの双方を考慮することで決定されることである。この制御構造ゆえに、本モデルは、実際のムカデの歩行・遊泳間の遷移において観察されたような、各身体部位の置かれた環境に応じた柔軟な運動パターンの生成が可能になると期待される。

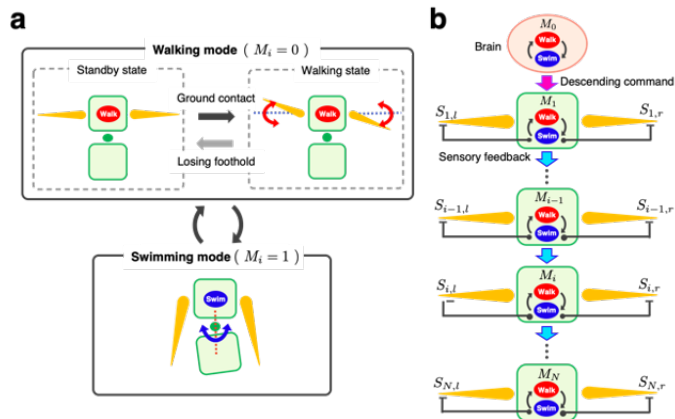


図8：構築した数理モデル (a) 運動モード (歩行/遊泳) の定義, (b) 制御構造の概要図

(3) シミュレーション結果

構築した数理モデルの妥当性を検証するため、行動観察実験と同様の状況においてシミュレーション実験を行った。まず、陸上から水中、水中から陸上へと遷移する際の振る舞いについて、結果を図9に示す。同図より、実際のムカデと同様に、環境変化に応じて運動パターンが身体前方から徐々に遷移していく様子が確認できる。さらに、胴体中央部で体節間の神経接続を切断した際の振る舞いについて、結果を図10に示す。同図において身体後方部に着目すると、水中では上位中枢からの遊泳指令が届かず運動が失われている一方で、陸上では脚の接地感覚フィードバックの働きにより歩行運動が生み出されている様子が確認できる。このように、提案モデルは、実際のムカデと定性的に同等な振る舞いを数多く再現することに成功しており、ムカデの適応的かつ多様なロコモーションに内在する運動制御メカニズムの本質を捉えたものと考えられる。

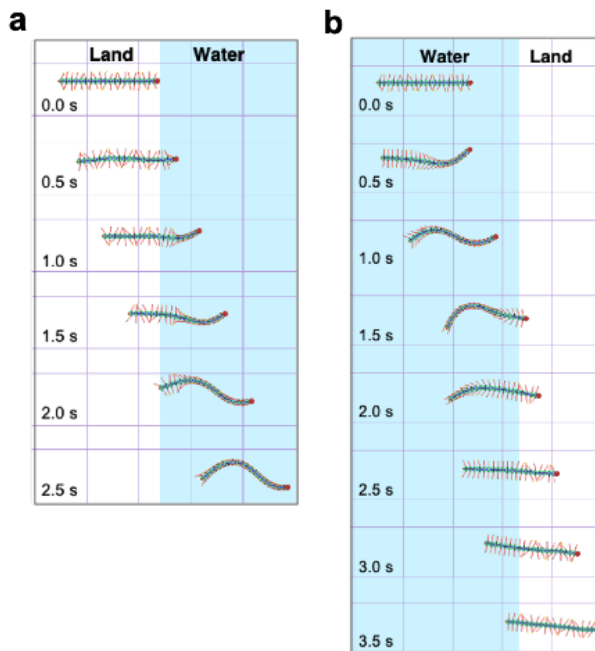


図9：提案モデルによるシミュレーション結果 (a) 陸上から水中への遷移, (b) 水中から陸上への遷移

本研究成果は、ムカデの水陸両用ロコモーションから、生物の適応的な運動生成における上位中枢制御と自律分散制御の有機的な連関の有りようを明らかにした点において、生物学的に大変意義深いものである。また、工学においては、環境に応じて柔軟に運動パターンを切り替えることで陸上でも水中でも自在に動き回れるロボットの実現に貢献しうると期待される。

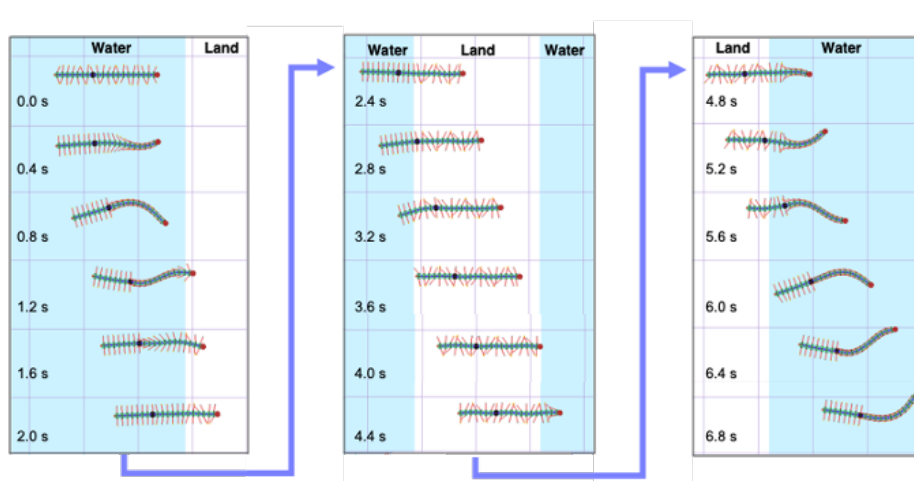


図10：提案モデルによる神経切断実験のシミュレーション結果

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Takeshi Kano	4. 巻 9
2. 論文標題 Body-limb coordination mechanism underlying speed-dependent gait transitions in sea roaches	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 2848
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-019-39862-3	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計14件（うち招待講演 0件/うち国際学会 2件）

1. 発表者名 古川和貴
2. 発表標題 胴体の屈曲運動を活用する自律分散型ムカデロボットの開発
3. 学会等名 ロボティクス・メカトロニクス講演会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Takeshi Kano
2. 発表標題 Decentralized Control Scheme for Multi-legged Robot That Enables Well-balanced Coupling between Peristaltic and Legged Motions
3. 学会等名 SICE Annual Conference（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 古川和貴
2. 発表標題 脚運動と胴体の屈曲運動の協調が可能なムカデ型ロボットの自律分散制御
3. 学会等名 第31回自律分散システム・シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 安井浩太郎
2. 発表標題 ムカデの歩行・遊泳間の遷移に内在する自律分散制御則
3. 学会等名 第31回自律分散システム・シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 秋山恭一
2. 発表標題 ヘビ型ロボットの稼働環境の拡張化に向けた自律分散制御に関する一考察
3. 学会等名 第31回自律分散システム・シンポジウム
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 菊池和気
2. 発表標題 胴体の柔らかさを活用した多脚ロボットの脚間協調制御則
3. 学会等名 日本機械学会ロボティクス・メカトロニクス講演会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kotaro Yasui
2. 発表標題 Decentralized Control Mechanism Underlying Interlimb Coordination of Centipedes
3. 学会等名 The 8th International Symposium on Adaptive Motion of Animals and Machines (AMAM2017) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 菊池和気
2. 発表標題 胴体の伸縮運動と脚運動の協調を可能とする多脚ロボットの自律分散制御則
3. 学会等名 第18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
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 池下義人
2. 発表標題 フナムシの高速ロコモーションに学ぶ胴体の自由度を活用した多脚ロボットの自律分散制御
3. 学会等名 第30回自律分散システム・シンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 佐々木瞭
2. 発表標題 脚運動と胴体の屈曲運動の協調を可能とする多脚ロボットの自律分散制御則
3. 学会等名 第30回自律分散システム・シンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 菊池和気
2. 発表標題 胴体の伸縮を活用する多脚ロボットの自律分散制御
3. 学会等名 第30回自律分散システム・シンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 安井浩太郎
2. 発表標題 ムカデが足並みの疎密波の向きを変えるメカニズム
3. 学会等名 第30回自律分散システム・シンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 安井浩太郎
2. 発表標題 ムカデとヤスデのロコモーションに通底する自律分散制御則に関する考察
3. 学会等名 第17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
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 安井浩太郎
2. 発表標題 ムカデの適応的ロコモーションに内在する自律分散制御則
3. 学会等名 第29回自律分散システム・シンポジウム
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	青沼 仁志 (Aonuma Hitoshi) (20333643)	北海道大学・電子科学研究所・准教授 (10101)	