

[研究助成 (A)]

Motion Hacking を用いた運動への介入から紐解く昆虫の適応能力

Motion Hacking Intervention Reveals Adaptation Mechanism in Insects

2231006



研究代表者

東北大学 大学院工学研究科

准教授

大 脇 大

[研究の目的]

昆虫は、環境変化のみならず自身の身体構造が変化しても移動を可能とする適応能力を有している。この能力の解明は、生物学に貢献するだけでなく昆虫にも比肩しうる能力を有するロボットの工学的実現への基盤技術となり、人間社会に調和的に機能する生物規範ロボットの知能化に資する。このような昆虫の有する知的適応能力は、脚間の運動を協調させることで移動を可能とする脚間協調制御が深く関わっているが、その機序解明には至っていない。本研究では、この現状を打破するため、これまでにない斬新なアプローチを採用する。すなわち、著者らが開発した、昆虫自身の感覚運動機能を残存させた状態で、筋への電気刺激により、脚の運動をハッキングする Motion Hacking 法を用いることで、介入者の意図通りに脚の運動を制御したときの昆虫自身の神経系による脚間協調過程を観察することで、その背後に隠れた知的適応能力を解明する。

[研究の内容, 成果]

研究項目 1: 電気刺激—筋出力特性のモデル化

(1) 実験動物

20 匹のナナフシ (*Carausius morosus*) を使用した。実験はすべて室温 (20~24℃) で行った。20 匹の実験を通して、各筋肉について 10

匹 (N=10) からデータを収集した。

(2) 電気刺激装置

筋肉を刺激するための特注の電気刺激装置を開発した (図 1A 左)。Raspberry Pi 3 B+ (Raspberry Pi Foundation) 用に拡張回路基板を設計し、絶縁された 8 チャンネルの PWM 信号出力を搭載した。PWM 信号のパラメータ、周波数 (1~120 Hz)、デューティ比 (0~100%) は、Raspberry Pi の python プログラムに

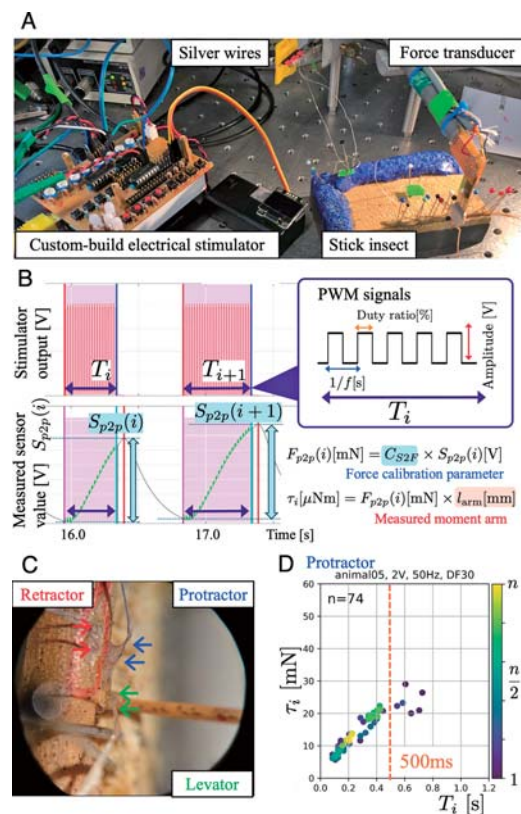


図1 電気刺激実験

よって変更した。出力電圧の振幅 (0~9 V) は、回路基板上のアナログ可変抵抗を用いて変化させ、これらのパラメータが筋刺激によるトルク発生に及ぼす影響を調べた。本研究では、PWM パルスのバーストによって誘発される筋収縮によって発生する関節トルクを系統的に解析した。

刺激実験の 1 試行では、PWM 信号の周波数、デューティ比、振幅 (電圧) を固定し、PWM 信号のバースト持続時間 T_i を変更した (図 1B 上)。昆虫の筋肉は活性化ダイナミクスが遅いため、バースト持続時間は等尺性筋収縮力を制御するための重要なパラメーターである。

一对の刺激電極を、クチクラにあけた 2 つの小さな穴から各筋肉に接触するように挿入した。穴は虫ピンで開け、ワイヤーは歯科用接着剤 (UV レジン) で固定した (図 1C)。刺激電極は銀ワイヤ (A-M Systems 社製、テフロン絶縁体付き直径 178 μm (絶縁体なし 127 μm) を使用した。銀ワイヤの先端の絶縁体を除去し、ワイヤーを挿入した。刺激電極の他端は電気刺激装置の出力に接続した。電極挿入の確実性については、対応する筋肉の ThC 関節と CTr 関節の負荷運動に対する反応であるトリガー抵抗反射によって確認した。

(3) 関節トルクの測定

脚の運動は関節トルクに影響されるため、電気刺激の関数として関節トルクを測定した。本研究では、ナナフシの中脚の近位 2 関節に着目した。昆虫は背側を上にして木製の支柱の上に固定し、右中脚の尾骨が端から脚が出るようにした (図 1A 右)。電気刺激には 3 つの脚筋 (前脚筋 (protractor), 後脚筋 (retractor), 挙筋 (levator)) を選択した (図 1C)。ナナフシの歩行において、遊脚期には脚を前方に振るために前脚筋を、立脚期には脚を後方に動かすために後脚筋を、立脚から遊脚への移行を開始するために挙筋を使用する (Bässler and Wegner, 1983)。さらに、前脚筋と後脚筋の共収縮は、全体的な荷重分布に基づいて変化することが知

られており、関節の硬さを調節することにより姿勢制御に重要である (Dallmann et al. 2019)。したがって、前脚筋と後脚筋を電気刺激することで、胸郭-胸郭 (ThC) 関節の前方および後方運動が発生した。挙筋を刺激すると、胸郭-転子 (CTr) 関節で上方への動きが生じた (Dallmann et al. 2016)。関節から既知の距離で大腿骨に固定したひずみゲージを用いて発生力を計測した。実験に先立ち、0.2~5 g の重りを用いて、力センサーの値 [V] から測定力 [mN] を校正した。ひずみゲージの先端に取り付けた 2 本の小さな虫ピンで、中脚の大腿骨の中央部を保持した (図 1A 右)。ThC 関節または CTr 関節と大腿骨の取り付け部との間の長さを測定し、トルク計算のためのモーメントアームとして使用した。

図 2A は、10 頭 ($N=10$) の動物から得た、後脚筋 (前脚筋、挙筋については、文献[1] を参照) に対する PWM バースト持続時間と発生関節トルクの関係を示している。PWM 信号のパラメータは 2.0 V, 50 Hz, デューティ比 30% とした。1 回の試行中に、固定した PWM パラメータで 1 つの筋を n 回刺激し、対応する関節で発生したトルクを測定した。

その結果、入出力関係 (バースト持続時間と発生トルク) は、指数 1.0 未満の一次関数またはべき乗関数に対応することがわかった。さらに、この関係はすべての動物でバースト持続時間が 500 ms まで維持され、これは中速から速歩のナナフシにおける遊脚相と立脚相の持続時間に相当する (Dürr et al. 2018)。ThC 関節と CTr 関節の最大トルクは 60 μNm , 120 μNm , 40 μNm であった (Dallmann et al. 2019)。PWM パラメータセットについて、発生トルク特性は、同一条件下でのすべての刺激においてほぼ一定であり、少なくとも $n=50$ 回の刺激において筋疲労またはウォームアップの影響が無視できることを示唆した。さらに、実験前後の関係により筋特性に有意な変化が生じないことを確認した。

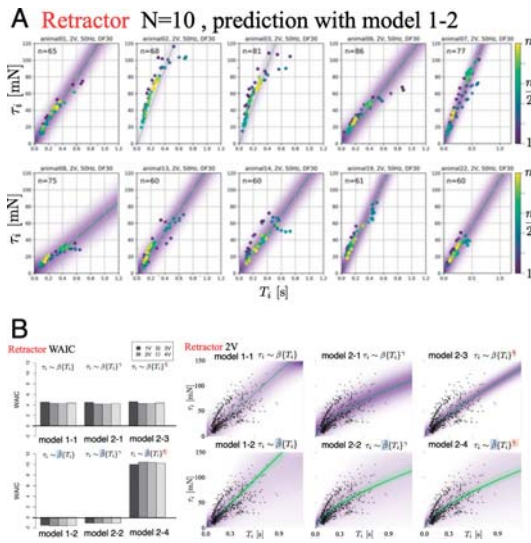


図2 電気刺激実験結果とベイズモデル推定

(4) ベイズ統計モデリング

筋生理学の個体差を考慮しながら、筋刺激によって生成される関節トルク特性を調査するために、ベイズ統計分析とモデリングの枠組みを使用した。ベイズモデルの確率的性質は、個体間変動によってもたらされる「不確実性」のモデリングに適している (Gelman et al. 2013)。ベイズ推定は、観測データを使用し、モデル内の分布を更新することで、未知の観測対象をエンコードする確率的分布 (モデル) を推定するために使用できる。さらに、階層モデルには、ハイパーパラメータを含めることができ、選択するパラメータをさらに別の確率分布から引き出すことができる。われわれは、個体間差を考慮するために階層モデルを使用した (Watanabe, 2018)。

本研究では、電気刺激のバースト持続時間と発生する関節トルクの間を、6つの変種を持つ単一のモデル (べき乗関数) を用いてモデル化した (詳細は文献[1]を参照)。すべてのモデルは、Stan (Stan Development Team, 2023) によって開発された確率的プログラミング言語でモデル化した。ここでは、特に断りのない限り、パラメータ (β , γ , σ) に非情報的一様事前分布を用いた。推定には数値マルコフ連鎖モンテカルロ (MCMC) 法を用い、R (v. 4.1.3; R

Development Core Team, 2023) でモデルをスクリプト化し、Stan のコードは R パッケージ「rstan」(Stan Development Team, 2023) を用いてコンパイル・実行した。このソフトウェアは、No-U-Turn Sampler (NUTS; Hoffman and Gelman, 2014) を用いて事前分布からのサンプリングを実行した。サンプリングの収束は、トレース・プロットと定量的 Gelman-Rubin 収束統計量 $\hat{R}$ (Gelman and Rubin, 1992) によって検出され、 $\hat{R} < 1.10$ であった。

(5) モデルの予測能力の比較

WAIC を用いて、6つのモデルの予測性能を比較した。図 2B 左は、各印加電圧 (1.0~4.0 V) とモデル 1-1~2-4 の WAIC 値を示している。図 2B は後脚筋の結果を示している (その他の筋は文献[1]を参照)。3つの筋の刺激実験それぞれについて、 β の個体差を表すパラメータを階層化したモデル (モデル 1-2, 2-2) が最も WAIC が低く、したがって予測性能も最も高かった。逆に、 β と γ の両方に個人差を持たせたモデル (モデル 2-4) は予測性能が最も低く、 γ の個体差はモデル推定値を向上させないことが示された。

(6) 与えられたバースト時間に対する発生トルクのベイズ推定

図 2B 右は、6つのモデルのベイズ事後分布を用いた新しい動物のデータに対する予測分布を示す。結果は、電圧 2.0 V, 周波数 50 Hz, デューティ比 30% の条件を示す。その結果、 β パラメータの階層モデル (モデル 1-2 およびモデル 2-2) は、すべての動物について、Protractor, Retractor, および Levator トルクに関する実験結果の範囲をうまく適切に捉えることができることが示された。このことは、他のモデルと比較して、階層モデルが未知の新しい動物の筋特性の個体間変動を適切に説明できることを示唆している。図 2A は、示した実験データを重ね合わせることで、各個体について線形階層モデル (モデル 1-2) によって予測される分布を描いたものである。

研究項目 2：歩行中の Motion Hacking を用いた位相応答解析による歩行リズム調整機序のモデル化

生物のリズム生成，周期的な運動生成を司るメカニズムを明らかにする目的で，外乱に対する位相応答曲線（Phase Response Curve, PRC）を用いた解析が行われてきた（Schultheiss et al 2012）。しかしながら，これまでの位相応答に着目した研究では，人工的な実験環境や精度の低い機械的な外乱付加による解析がほとんどであった。そこで本研究では，著者らが開発した筋への電気刺激により脚の運動をハッキングする Motion Hacking 法を，昆虫の歩行中の位相応答解析に適用した。外部から脚の運動自身を制御し，それによる脚運動の変化に対する位相応答解析を行うことで，外乱に対する昆虫の適応的な脚間および脚内協調メカニズムの抽出を試みた。

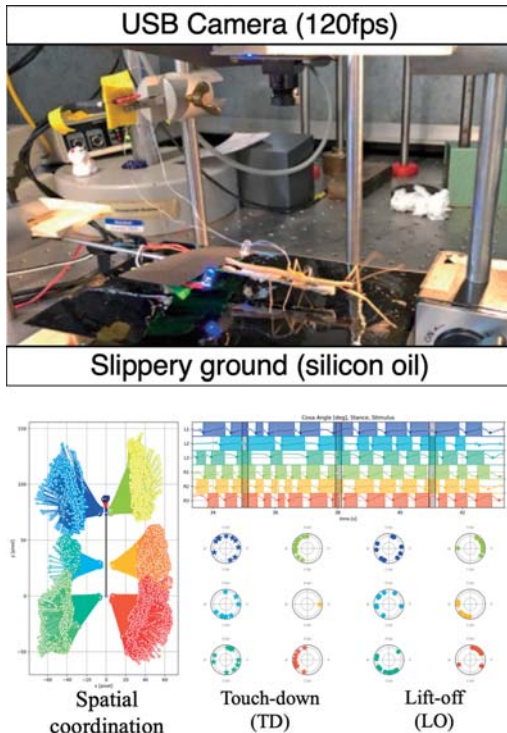


図3 位相応答曲線のモデル化実験

(1) 実験環境

歩行中の位相応答曲線を抽出するための実験環境として，シリコンオイルを塗布した平面

(slippery ground) 上にナナフシの各脚が接地する高さに胸部のみを固定し，自発的に歩行させた。上部から USB カメラ（120 fps）で動画を撮影し，脚運動の解析データを記録した（図3上）。Raspberry Pi から刺激タイミングと同期したデジタル出力信号を用いて LED を点灯させ，筋への刺激タイミングの識別信号とした。

記録した動画から脚の運動を定量化するための手段として，オープンソースツールボックスである DeepLabCut（Mathis et al. 2018, 深層学習を用いたマーカレス姿勢推定アルゴリズム）を使用した。動画から，歩行中のナナフシの頭部，各体節，各脚の関節位置を推定し，その幾何学的情報から，固定された体軸と Femur セグメント間の角度を計算することで各脚の前後運動を数値化した（図3下）。脚が後方に運動している期間を支持脚期（Stance phase），脚が前方に運動している期間を遊脚期（Swing phase）と近似し，各脚の運動位相 ϕ_i と歩行周期 T を算出した。

(2) 位相応答曲線のモデル化と実験結果

本実験では，ナナフシの歩行中に，右中脚の Protractor と Retractor それぞれを電気刺激し，外部から脚運動を変化させた際の位相応答曲線の抽出を試みた。電気刺激した右中脚の運動位相を ϕ_{RM} とし，脚運動ダイナミクスは次式のように単純化する：

$$\dot{\phi}_{RM} = \omega + Z(\phi_{RM}) I_i(t) \quad (1)$$

ここで， ω は脚運動の固有周波数（通常歩行時の歩行周波数）， $I_i(t)$ が筋刺激による脚運動への外乱（ i は刺激回数）， $Z(\phi_{RM})$ が $I_i(t)$ に対する位相応答関数である。位相応答関数 $Z(\phi_{RM})$ は，次式で記述されるシンプルなインパルス法（直接法，Imai et al. 2016, Funato et al. 2016）により推定した：

$$Z(\phi_{RM}) = \frac{2\pi}{\mu} \Delta_i = \frac{2\pi}{\mu} \frac{T - \tau_i}{\tau_i} \quad (2)$$

ここで， T は通常歩行時の右中脚の平均歩行周

期 (0.8036 ± 0.2526 s, 415 周期のデータで平均), τ_i は i 番目の筋刺激により変化した歩行周期, μ は刺激強度に応じたスケールパラメータを示す。

図 4 は m1 個体の歩行中の Protractor (3 秒毎に 300 or 400 ms 間刺激, $n=79$ 回刺激), Retractor (3 秒毎に 200 or 300 ms 間刺激, $n=111$ 回刺激) それぞれに対する位相応答曲線を示す。ナナフシの歩行は自発的に発現するため、周期的に刺激を入力することで歩行周期中のランダムなタイミング (位相) で脚運動に対する外乱が生成される。図中の $\phi_{RM}=0, 2\pi$ は、Swing phase から Stance phase への遷移タイミング (接地) を示す。赤の縦線は、Stance

phase から Swing phase への遷移タイミング (離地) の平均を示している。

同図の位相応答関数から Retractor への刺激においては強い位相依存性が確認できるが、Protractor への刺激に対しての位相依存性は弱いことがわかる。

今後は、多個体 ($N=11$) での解析 (共通性や個別性)、右中脚への筋刺激が他の脚の位相応答関数に及ぼす効果 (脚間協調) の解析, などを実施し、論文として公表する予定である。

研究項目 3 【発展的研究】：ミズクラゲの浮遊運動制御への応用

現在、これまでの成果を基盤とすることで、ミズクラゲの Motion Hacking による浮遊運動の制御への応用研究に展開している。今後、成果を公表していく。

[成果の発表, 論文など]

- [1] Dai Owaki, Volker Dürr, Josef Schmitz: A hierarchical model for external electrical control of an insect, accounting for inter-individual variation of muscle force properties, *eLife* 12, 10.7554/elife.85275, 2023.
- [2] Ryo Sugai, Shintaro Maeda, Ryosuke Shibuya, Yusuke Sekiguchi, Shin-Ichi Izumi, Mitsuhiro Hayashibe, Dai Owaki: LSTM Network-Based Estimation of Ground Reaction Forces During Walking in Stroke Patients Using Markerless Motion Capture System, *IEEE Transactions on Medical Robotics and Bionics*, 10.1109/tmrb.2023.3310196, 2023.
- [3] 大脇大：動物の人工物化から紐解く適応能, 第 36 回自律分散システム・シンポジウム, 2B1-3, p. 87, 2024.

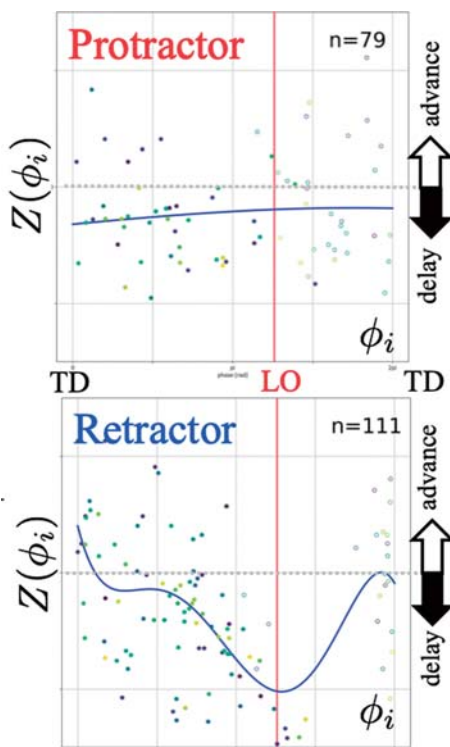


図 4