解 説

ロボットを昆虫で動かして、未来を眺める

安 藤 規 泰, 神 崎 亮 平

東京大学先端科学技術研究センター*

The Use of Insect-machine Hybrid Robot for Understanding of Neural Circuits in the Brain

Noriyasu Ando and Ryohei Kanzaki

Research Center for Advanced Science and Technology, The University of Tokyo*

概要

適応行動の神経基盤を明らかにすることは、神経科学の主要な目標の一つである。その中で移動ロボットは、神経科学の知見を検証するためのツールとして用いられてきた。また、神経系のモデルをロボットに実装することは、生物機能を模倣して工学的応用を目指すバイオミメティクスによるロボット開発に向けたステップとしても重要である。一方で、脳や神経系の解析は現在進行中であり、これらの完全なモデルでロボットを動かすには至っていない。我々は、生物とロボットを直接接続すれば、この最終目標を一足先に見ることができ、研究の推進に貢献できると考え、昆虫がロボットを直接操縦する「昆虫操縦型ロボット」を開発した。この昆虫操縦型ロボットを、将来実現する完全な神経回路モデルを実装したロボットと見なすことで、神経回路のメティクスによって実現する移動ロボットの性能を、「今」把握することができる。さらに、同一のロボットを、生物と神経回路モデル双方で動かすことで、両者の完全な比較検証が実現する。生物がロボットを動かすハイブリッドロボットは、従来の「神経系を調べてからロボットを動かす」移動ロボットの利用に対して、「ロボットを動かしながら神経系を理解する」ための研究手法を提供するもので、神経回路の完全理解と応用に向けたその意義は大きいと考える。

1. は じ め に

神経科学においてロボットは、得られた知見や解釈を検証する手段として用いられてきた。また、生物モデルを実装したロボットは、バイオミメティクス（生物模倣）によるロボット開発を目指す上でのプロトタイプでもある。一方で、神経科学におけるロボットの出番は、生物システムの解析や理解が前提であって、ロボットは実装すべきモデルが手に入るまで待ち続けなければならない。では、生物学を待つことなく、ロボットを動かさないだろうか、そしてロボットを動かしてより生物を理解することはできないだろうか。本稿では、我々が研究を進めてきた昆虫操縦型ロボットを中心に、生物の能力を知り、行動の背景にある神経回路の理解を確実なものとするためのハイブリッドロボットの役割について解説する。

2. 神経科学における移動ロボットの利用

2.1 神経回路モデルに身体を与える

神経科学、特に適応的な動物の行動の神経基盤を明らかにする神経行動学において、移動ロボットは重要な役割を果たしてきた。動物は時々刻々と変化する環境の中で、感覚情報を収集し、脳神経系で情報処理を行い、運動系へ適切な指令を出すことで、適応的に振舞うことができる。適応行動とは、この脳、身体、環境との相互作用の中で発現するが¹⁾、脳神経系の解析はその多くがこの相互作用から切り離された条件で実験せざるを得ない（例えば、解剖して取り出した脳標本を用いた実験）。移動ロボットとは、このような実験から得られた知見に身体を与えるものである。さらにその身体が実環境を移動することで、脳・身体・環境の相互作用を再構築することができる（図 1）。すなわち、移動ロボットを用いることで、脳神経系の解析が

* 〒 153-8904 東京都目黒区駒場 4 丁目 6 番 1 号

図1 ロボットは神経回路モデルに身体を与える。

ら得られた知見（モデル）が適応行動の発現に足りうるものかどうかを評価することができる^{2,3)}。多くのモデル動物の中でも、感覚入力と行動出力の対応が明瞭な昆虫を対象に、行動モデルや神経回路モデルを移動ロボットで検証した研究が報告されている。代表的な研究として、コオロギの音源定位行動⁴⁾、ハエやハチの視覚による飛行制御^{5,6)}、サバクバッタの衝突回避行動⁷⁾、ガの匂い源探索行動⁸⁾が挙げられる。さらに複数の感覚情報を組み合わせたサバクアリの帰巢行動⁹⁾、また最近では昆虫の運動制御に関わる脳領域である中心複合体の詳細な神経回路の解析に基づいた、ミツバチの経路統合によるナビゲーションが移動ロボットで検証されている¹⁰⁾。このようなボトムアップアプローチは、今、我々がどれくらい脳神経系の機能を理解できたかを測ることができるとともに、生物の理解を基にモノづくりを目指すバイオミメティクスの基本的なアプローチでもある。

生物モデルの検証のツールとして、コンピュータによるシミュレーションも挙げられる。ロボットに対するシミュレーションの利点を挙げれば、ロボットの物理的制約から解放されることである。ロボットを用いる利点は、モデルの生物が暮らす環境と同じ実環境で、ロボットという実体を動かしてモデルの妥当性を示することができる点である。逆に、ロボットは実在するものであるがゆえに、実在する構成部品の性能や大きさによる制約を受けてしまう。そのため、モデルが小さな昆虫である場合、実際の昆虫とロボットとのスケールの違いは無視できないものとなる。一方、シミュレーションであれば、仮想空間上の生物モデルを任意のパラメータで設定できるので、センサの応答特性や運動機能、そしてサイズについて昆虫と同等のスケールで実行が可能である。例えば小さな飛行昆虫の三次元空間での匂い源定位行動は、シミュレーションに頼らざるを得ない¹¹⁾。しかし、指定したパラメータで環境を定義できる点で高い再現性を持つものの、複雑な実環

境をシミュレーションで再現するには限界があり、その結果はあくまでも「シミュレーション環境での検証」であることに留意する必要がある。

2.2 検証手段としてのロボットの課題

さて、ロボットは生物の分析結果を実環境で検証する手段として地位を確立してきたが、両者の関係には二つ課題がある。一つは、生物の理解を前提とした移動ロボットの利用では、ロボットはモデルにつながる知見が得られるまで待たなくてはならない点である（図2A）。つまり、脳神経系というブラックボックスの中身がある程度明らかになるまではロボットは動くことができない。このことは、「生物の理解」という目的では当然で、モデルの検証という評価作業が最後に来るのは問題視すべきことではない。しかし、「ロボットへの応用」を目指した場合、この待ち時間は無視できない。さらに、生物の理解の暁に実現する生物模倣ロボットが具体的にどのような性能を発揮できるのか、既存の技術と比べることもできず、具体的な夢も語れない。もう一つは、行動の基盤である神経回路を解明した暁に動くロボットと、モデルとなった生物をどのように比較すべきか、という点である。前述の通り、すでに神経行動学において、いくつかの生物の行動モデルや神経回路モデルを実装したロボットが報告されているが、あくまでも定性的な評価にならざるを得ない。例えば、昆虫の行動のモデルは、サイズの大きな二輪式のロボットに実装され、昆虫とは特性の異なるセンサやアクチュエータを使わざるを得ない。生物とロボットが同じ環境に存在しても、これら入力と出力が異なれば感じる世界、すなわち「環世界¹²⁾」は当然異なってくる。何かを比較するためには、比較対象以外の条件を揃えるのは当然である。しかし、この場合、入力である環世界が異なる以上、脳神経系とそのモデルを直接比較することは難しい（図2B）。そのため、似ている・似ていない以上の評価を下すことは難しい。

3. 生物と機械をつなぐ

3.1 生物でロボットを動かすと未来が見える

前述の2つの課題は、生物の脳・身体・環境のループにロボットの身体を挿入すること、すなわち生物の脳が移動ロボットを制御する生物機械ハイブリッドロボットを作ることと解決できる。このロボットは、将来実現するであろう脳のモデルによって制御されるロボットと同じ性能を示すはずである（図3）。したがって、生物模倣ロボットの性能を具体的に世に示し、その将来像を具体的に語ることが可能になる。このことは、とりわけバイオミメティクスに必要な生物システ

図2 モデルの検証手段としての移動ロボットの課題。A) 脳の神経回路を理解するための研究スケジュールの例。B) 匂い源探索について昆虫とロボットを直接比較する際の課題。比較対象は中枢神経系とそのモデル（白矢印）であるが、感覚も運動も、さらには環境も異なるのでは比較は困難である。

図3 生物でロボットを動かすと未来が見える。

ムの理解を推進する上で、非常に重要なポイントである。さらに、生物の理解が進み、行動を制御する脳神経系モデルが得られれば、ロボット上の昆虫をモデルに差し替えることで、同一プラットフォーム、同一環境下で両者の比較が可能になる。生物とロボットを比較するのではなく、生物が制御するロボットとモデルが制御するロボットを比較するという発想である（図4）。

ハイブリッドロボットを作る上で最大の課題は、生物と機械のつなぎ方である。図5の閉ループを考えれば、脳から直接行動の制御情報を読み出すか、もしくは行動をそのまま移動ロボットの運動に反映させることである。

3.2 脳の神経活動と移動ロボットをつなぐ

神経活動と機械をつなぐ研究として、ブレイン・マシン・インタフェース（Brain Machine Interface, BMI）のように、脳神経系の活動を計測し、リアルタイムで機械を制御する研究が良く知られている^{13, 14)}。実環境を動き回る移動ロボットを神経活動から制御する研究として、脊椎動物ではヤツメウナギの平衡反射の神経系¹⁵⁾、ラットやサル^{16, 17)}の神経活動を用いた報告がある。無脊椎動物でも、応答特性が良く研究されている神経細胞からの応答を用いた研究が報告されており、ハエの視覚系にある動き検知神経¹⁸⁾やカイコガの巡回方向を示す頸運動神経¹⁹⁾を用いた研究例がある。ただし、神経活動ベースのBMIで生物と機械をつなぐためには、複雑な神経活動からロボットの制御に必要な運動を含む神経活動パターンを解読する必要がある。つまり、ロボットとつなぐ相手の脳神経系について、ある程度理解している必要があり、完全なブラックボックスでは難しい。一方昆虫脳には、運動との相関を持つ神経や、特定の行動を指令する「指令神

図4 同一プラットフォーム、同一環境下での生物とモデルの比較。匂い源探索ロボットの例。

経」が単一細胞レベルで同定されている。したがって、これらの神経活動と移動ロボットを直接接続することで、特定の運動を精度よくロボットで再現できることが期待できる。

ハエの視覚系、とりわけ動き検出に関わる神経回路は、神経レベルから行動までの解析が進んでいる系の一つである²⁰⁾。Ejaz らは、ハエの脳の視覚情報を処理する領域の一つである視小葉板 (lobula plate) に電極を刺入し、背景の左右の動き (optic flow) に選択的に応答する視覚介在神経である H1 神経の応答とロボットの左右の回転を結びつけた^{18, 21)} (図 5, Hybrid 1)。昆虫を始め多くの動物には、背景の動きに追従する視運動反応 (optomotor response) がある。これは自身の進む方向に対するずれを optic flow で検出し、補正する機構である。実験では移動ロボットに搭載した 2 つのカメラでとらえた周囲の縦縞模様を、ハエの左右の複眼の前に設置されたディスプレイに表示し、得られる H1 神経の発火頻度を任意の信号処理を介してロボット左右のモータの回転に変換し、閉ループでの視運動反応を再現した。より複雑な行動の例として、高嶋、峯岸らは、カイコガの脳の出力に相当する神経活動と移動ロボットを結び付け、風洞中での匂い源定位行動を再現した^{19, 22)} (図 5, Hybrid 2)。カイコガの匂い源探索行動は、感覚入力レベルから行動出力までの神経回路が詳しく調べられており、脳からの出力である下行性介在神経 (脳から胸部の運動中枢に運動指令を伝達する神経) が同定されている²³⁾。昆虫にとっての頭部の運動は、我々の眼球運動と同様、身体運動に密接に関わる。実際に頭部の運動を担う頸運動神経は、身体の運動を担う下行性介在神経と直接シナプス接続される²⁴⁾。研究では、ロボット上に固定したカイコガの頸運動神経の活動を吸引電極で計測し、発火頻度を基にロボットの左右のモータを制御することで、

匂い源定位が可能であることを実証した。

これらの研究は、行動学的・電気生理学的な十分な知見があり、左右の運動と関連する神経活動に、左右一対のモータを持つ移動ロボットを接続することで、狙い通りの行動を再現することに成功している。そして、この手法は、身体・環境との相互作用のある条件下で、接続した神経細胞の行動に対する機能を検証するツールとして有効である。また、脳からの行動指令情報が、運動中枢である胸部神経節においてどのように具体的な運動に変換されるのかは明らかになっていないため、これらの研究における信号処理機構の推測は、この問いに構成論的な解を与えるであろう。一方で、対象とする神経細胞の活動のみで閉ループを形成していること、そして他の BMI 同様、ロボットの運動がこの信号処理に依存するため、観察されたロボットの行動と実際の生物の行動とを同一視することは注意を要する。

3.3 昆虫操縦型ロボット：ロボットを「ブラックボックス」で動かす

一方、生物の運動を計測し、その通りに移動ロボットをリアルタイムに制御する方法は、行動解析の精度が十分であれば、人為的な信号処理を挟む必要がないため、生物の行動をそのまま移動ロボットで再現できる (図 5, Hybrid 3)。そして行動のみを接続の対象とするため、その背後にある脳神経系に関しては全くのブラックボックスでも構わない。逆に脳神経系がブラックボックスであっても、生物とロボットをつなぎ、移動ロボットを動かせる点がこの手法の利点である。やや乱暴な表現ではあるが、とにかく「昆虫の完全な神経回路モデルで動くロボットは、こう動くはずだ」と言えるのである。

ここでは、我々が開発した、昆虫の歩行運動でロボットを操縦する「昆虫操縦型ロボット」^{25, 26)}について紹介する。このロボットは、球状トレッドミルによる行動計測装置と、移動ロボットを組み合わせた構成が基礎になっている (図 6A)。ロボットを操縦する昆虫は、雄カイコガ成虫 (*Bombyx mori*) を用いる。雄カイコガは、普段は動くことなくじっとしているが、雌の性フェロモンの主成分であるボンビコール [bombykol, (E,Z)-10,12-hexadecadien-1-ol] を受容すると、「婚礼ダンス」と呼ばれるジグザグ歩行を繰り返して雌に定位する。したがって、雄カイコガで操縦されるロボットは、匂い源を探すロボットとして機能する。ロボットのcockpitの中では、背中を固定されたカイコガが、空気圧で浮上させたボール上を歩行してこれを回転させる。ボール後方に取り付けられた光学マウス

図5 昆虫とロボットとの接続の例。Hybrid 1はEjazら^{18, 21)}の, Hybrid 2は高嶋, 峯岸ら^{19, 22)}の接続例。神経系と接続するこの2例は, 神経活動を行動に変換するためのコントローラを考えなくてはならない。Hybrid 3は本稿で述べる昆虫操縦型ロボットの接続で, 行動を直接ロボットの運動に反映させる方式である。右図に昆虫の中枢神経系を示す。

図6 昆虫操縦型ロボット。A) ロボットの外観, B) 球状トレッドミルとロボット制御の概念図, C) 匂い取り込みのための流路。文献³³⁾を改変。

のセンサが, 前後・左右の回転運動を計測し, ロボット上のコントローラが左右の車輪を制御して昆虫の運動を忠実に再現する (図 6B)。ロボットの前面には匂いを吸入するためのフレキシブルチューブとファンが左右一対あり, 流路として機能するキャノピーを介して左右それぞれの触角に取り込んだ匂いを届けることができる (図 6C)。

4. 昆虫操縦型ロボットの利用

4.1 未来の昆虫ロボットを知る

それでは, ブラックボックスで動くこのロボットで, 未来の昆虫ロボットの姿を見てみよう。まず, カイコガが操縦するロボットが, 通常のカイコガの行動と同様に匂いを探することができるかを評価する。匂いの流れ (プルーム) が存在する風洞の中で, カイコガと, カ

図7 昆虫操縦型ロボットの匂い源探索行動. A) カイコガの匂い源探索行動の軌跡 (左図) と, 体軸の方向ベクトルの合成ベクトルの平均 (右図) ($N = 10$). 細矢印は各個体のベクトル, 太矢印は各個体のベクトルを合成したもの平均. 体軸方向が一定であれば, 長さ (R) = 1 となる. B) 左右の匂い受容チューブの間隔の狭い条件 ($d = 20$ mm) でのロボットの定位行動 ($N = 12$). C) チューブ間隔の広い条件 ($d = 90$ mm) でのロボットの定位行動 ($N = 12$). d , 左右の触角の先端の間隔 (A, $d = 15$ mm), もしくは, ロボットの匂いを吸入する左右のチューブの間隔 (B, C). 定位成功を判定するゴール範囲は, カイコガもしくはロボットの大きさで規定している. 文献³³⁾を改変.

イコガが操縦するロボットの軌跡を図7に示した. 匂い源から 600 mm 離れた位置からスタートし, 定位した個体の割合を評価すると, カイコガが 100% の定位成功率を示す条件であれば, カイコガが操縦するロボットも同様に 100% の成功率を示し, 匂い源へ到達するのに要した時間には有意差が見られなかった. ここで重要な点は, ロボットのサイズはカイコガに比べはるかに大きいものの, 実際のカイコガと遜色のない定位能力を示すことである. このことは, 将来明らかになるであろう昆虫の神経回路モデルを, スケールの異なる移動ロボットにそのまま実装しても, その能力を発揮できることを示すものである.

一方で, ロボットのサイズは, 定位行動に少なからず影響を与えることは事実である. 重要な要素の一つに, 左右の匂い受容の空間的距離が挙げられる. カイコガの匂い源定位行動は, 匂いを受容した際の前進 (サージ, surge), 匂いを失った際のジグザグ・回転歩行の2つの行動から構成される²⁷⁾. このうち, サージは左右の触角で検出した匂い濃度の高い側へ偏向することが

報告されている²⁸⁾. したがって, 左右の触角の間隔は, 匂い濃度勾配の検出精度に強く影響を与える. 図7B, Cには, 異なるチューブ間隔 (左右の匂いを受容する位置, 左右の触角の間隔に相当) での結果を示した. 両者の定位時間に有意差は見られないものの, 実際のカイコガの触角幅 (両先端の距離 $d = 15$ mm) と同等の間隔 ($d = 20$ mm) に対し, 広い間隔 ($d = 90$ mm) では, 定位時間が短く [(カイコガ, 59.7 s (50.8~80.4); ロボット $d = 20$ mm, 57.2 s (39.4~83.9); 同 $d = 90$ mm, 35.1 s (32.0~44.1); 中央値 (四分位範囲)], 軌跡がより直線的になる傾向が見られた [合成した方向ベクトルの平均長さ; カイコガ, $R = 0.56$; ロボット $d = 20$ mm, $R = 0.68$; 同 $d = 90$ mm, $R = 0.81$]. 生物の行動アルゴリズムをロボットに応用する上で, 生物とロボットのスケールの違いは避けて通れぬ大きな課題である. この生物にロボットを操縦させる実験を通して, 応用のための適切なプラットフォームの検討も可能になるであろう.

図8 ハイブリッドロボットで実現する、昆虫脳とそのモデルの直接比較、匂い源探索の例。A) 昆虫とモデルを実装したロボットの直接比較。ハイブリッドロボットを作ることは、点線矢印で示す経路を作り、両者のギャップを埋める作業である。B) 本稿で述べた昆虫操縦型ロボットと、触角を匂いセンサとしたロボットとの比較。C) ガスセンサを入力として昆虫が操縦するロボットとモデルで動くロボットとの比較。B, C いずれの例でも、入力と出力を共通化することで、同じ環世界を実現し、脳とそのモデルの直接比較が実現する（白矢印）。文献³⁴⁾を改変。

4.2 環世界の統一による生物とロボットの直接比較

一方、ロボット本体の物理的な特性で行動そのものが影響を受けることは、生物そのものの行動とモデルを実装したロボットとの比較が困難であることを示している。しかし、逆にハイブリッドロボットのように、生物とモデルが同じロボットを動かすことで、両者の直接比較が実現できると考えられる。実際の生物とその神経回路のモデルを直接比較するためには、比較対象以外の条件をすべて同一に揃えることが必須である。このことは、ユクスキュルの唱えた「環世界」¹²⁾をロボットと生物の間で統一することに他ならず、ハイブリッドロボットを作ることは、まさにその作業を指すのである。そのためには、図8Aに示すような、生物とロボットの間のギャップを、比較対象とする脳神経系（モデル）の前後の過程、すなわち入力レベル、出力レベル双方で統一する必要がある。例として匂い源探索

を考えると、我々の昆虫操縦型ロボットは、カイコガの触角で匂いを受容し、脳で情報処理を行い、ロボットの身体で実環境を移動する。したがって、比較対象は、同じロボットの身体を持ち、触角を匂いセンサとして用いた脳モデルで動くロボットである（図8B）。昆虫の触角の電氣的な匂い応答（触角電図）を匂いセンサの入力とした研究はすでに報告があるため^{8, 29)}、同一センサ、同一プラットフォーム上での比較は十分実現可能である。一方、ロボット上での触角電図の計測は振動や電氣的ノイズ、受容細胞の寿命といった課題も多いため、市販のガスセンサが使用できれば都合が良い。ただし、この場合の課題は、人工の感覚情報をいかに脳内の嗅覚系に伝達するかである。これに対しては、近年光遺伝学の技術を用いることで、カイコガの匂い源探索行動を発現するための入り口となるフェロモン受容細胞を、光刺激で選択的に興奮させることが

可能になった³⁰⁾。筆者らはこれを用いたハイブリッドロボット試作しており³¹⁾、ガスセンサを用いたロボット同士の比較も実現しつつある (図 8C)。

5. お わ り に

脳の重要な機能は、時々刻々と変化する実環境から感覚情報を受容し、適切な情報処理を行うことで適応的に振舞うための行動を出力することである。筆者の所属する研究室では、昆虫脳の全脳シミュレーションに向けて、単一神経細胞レベルからの解析が進んでいるカイコガのフェロモン情報処理と、匂い源探索行動を制御する脳内神経回路のリアルタイムシミュレーションに取り組んでいる³²⁾。そして、回路レベルのシミュレーションにとどまらず、ロボットの身体と接続し、実環境で動作させることで、初めて適応行動を発現する脳機能の再現と理解が実現すると考えている。生物にロボットを操縦させるハイブリッドロボットは、生物の適応行動発現機構を応用した生物模倣ロボットを具現化するとともに、生物と機械の物理的な違いを埋め、神経回路モデルと実際の脳・神経系との直接比較を実現するためツールとして重要である。一方、このハイブリッドロボットは、見方を変えれば操作可能なハイブリッド昆虫である。非侵襲で脳・身体・環境の相互作用を任意に操作し、その変化を解析できる利点があり、ブラックボックスの中身を行動学的に推定することも可能である。本稿では触れなかったが、筆者らはこのロボットを用いて、匂い源探索行動における嗅覚-視覚統合など感覚運動系の解析も行い、実験装置としての有用性も示してきた^{33, 34)}。ハイブリッドロボットは、従来の生物学的知見の検証としての移動ロボットの役割を越えて、ロボットを動かして生物のしくみをより深く知るための実験装置としても、その意義は大きいと考えている。

参 考 文 献

- Chiel, H.J., Beer, R.D. (1997): The brain has a body: adaptive behavior emerges from interactions of nervous system, body and environment, *Trends in Neurosciences*, Vol.20, No.12, pp.553-557.
- Webb, B. (2002): Robots in invertebrate neuroscience, *Nature*, Vol.417, No.6886, pp.359-363.
- Floreano, D., Ijspeert, A.J., Schaal, S. (2014): Robotics and neuroscience, *Current Biology*, Vol.24, No.18, pp.R910-920.
- Webb, B. (1995): Using robots to model animals: A cricket test, *Robotics and Autonomous Systems*, Vol.16, No.2-4, pp.117-134.
- Franceschini, N. (2014): Small brains, smart machines: From fly vision to robot vision and back again, *Proceedings of the IEEE*, Vol.102, No.5, pp.751-781.
- Srinivasan, M.V. (2006): Small brains, smart computations: Vision and navigation in honeybees, and applications to robotics, *International Congress Series*, Vol.1291, pp.30-37.
- Blanchard, M., Verschure, P.F.M.J., Rind, F.C. (1999): Using a mobile robot to study locust collision avoidance response, *International Journal of Neural Systems*, Vol.09, No.05, pp.405-410.
- Kanzaki, R., Nagasawa, S., Shimoyama, I. (2004): Bio-mechanisms of swimming and flying, Kato, N., Ayers, J., Morikawa, H., eds., Springer-Verlag, Tokyo, chap. 12, pp.155-170.
- Lambrinos, D., Moller, R., Labhart, T., Pfeifer, R., Wehner, R. (2000): A mobile robot employing insect strategies for navigation, *Robotics and Autonomous Systems*, Vol.30, No.1-2, pp.39-64.
- Stone, T., Webb, B., Adden, A., Weddig, N.B., Honkanen, A., Templin, R., Wcislo, W., Scimeca, L., Warrant, E., Heinze, S. (2017): An anatomically constrained model for path integration in the bee brain, *Current Biology*, Vol.27, No.20, pp.3069-3085 e3011.
- van Breugel, F., Dickinson, M.H. (2014): Plume-tracking behavior of flying *Drosophila* emerges from a set of distinct sensory-motor reflexes, *Current Biology*, Vol.24, No.3, pp.274-286.
- ユクスキュル, クリサート (2005): 生物から見た世界, 東京, 岩波書店.
- Chapin, J.K., Moxon, K.A., Markowitz, R.S., Nicolelis, M.A. (1999): Real-time control of a robot arm using simultaneously recorded neurons in the motor cortex, *Nature Neuroscience*, Vol.2, No.7, pp.664-670.
- Lebedev, M.A., Nicolelis, M.A.L. (2006): Brain-machine interfaces: past, present and future, *Trends in neurosciences*, Vol.29, No.9, pp.536-546.
- Reger, B.D., Fleming, K.M., Sanguineti, V., Alford, S., Mussa-Ivaldi, F.A. (2000): Connecting brains to robots: An artificial body for studying the computational properties of neural tissues, *Artificial Life*, Vol.6, No.4, pp.307-324.
- Rajangam, S., Tseng, P.H., Yin, A., Lehew, G., Schwarz, D., Lebedev, M.A., Nicolelis, M.A. (2016): Wireless cortical brain-machine

- interface for whole-body navigation in primates, *Scientific Reports*, Vol.6, p.22170.
- 17) Fukayama, O., Suzuki, T., Mabuchi, K. (2010): in *Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society (Embc)*, pp.4168–4171.
- 18) Ejaz, N., Peterson, K.D., Krapp, H.G. (2011): An experimental platform to study the closed-loop performance of brain-machine interfaces, *Journal of Visualized Experiments*, Vol.49, p.e1677.
- 19) Minegishi, R., Takashima, A., Kurabayashi, D., Kanzaki, R. (2012): Construction of a brain-machine hybrid system to evaluate adaptability of an insect, *Robotics and Autonomous Systems*, Vol.60, No.5, pp.692–699.
- 20) Borst, A. (2014): Fly visual course control: behaviour, algorithms and circuits, *Nature Reviews Neuroscience*, Vol.15, No.9, pp.590–599.
- 21) Ejaz, N., Krapp, H.G., Tanaka, R.J. (2013): Closed-loop response properties of a visual interneuron involved in fly optomotor control, *Front Neural Circuits*, Vol.7, p.50.
- 22) 高嶋淳，峯岸諒，倉林大輔，神崎亮平（2010）：脳-身体-環境の相互作用ループに能動的に介入する昆虫微小脳を用いた脳-機械融合系の構築，*日本ロボット学会誌*，Vol.28, No.4, pp.445–454.
- 23) Namiki, S., Iwabuchi, S., Pansopha Kono, P., Kanzaki, R. (2014): Information flow through neural circuits for pheromone orientation, *Nature Communications*, Vol.5, p.5919.
- 24) Wada, S., Kanzaki, R. (2005): Neural control mechanisms of the pheromone-triggered programmed behavior in male silkmoths revealed by double-labeling of descending interneurons and a motor neuron, *Journal of Comparative Neurology*, Vol.484, No.2, pp.168–182.
- 25) Emoto, S., Ando, N., Takahashi, H., Kanzaki, R. (2007): Insect-controlled robot—evaluation of adaptation ability, *Journal of Robotics and Mechatronics*, Vol.19, No.4, pp.436–443.
- 26) Ando, N., Emoto, S., Kanzaki, R. (2016): Insect-controlled robot: A mobile robot platform to evaluate the odor-tracking capability of an insect, *Journal of Visualized Experiments*, Vol.118, p.e54802.
- 27) Kanzaki, R., Sugi, N., Shibuya, T. (1992): Self-generated zigzag turning of *Bombyx mori* males during pheromone-mediated upwind walking, *Zoological Science*, Vol.9, No.3, pp.515–527.
- 28) Takasaki, T., Namiki, S., Kanzaki, R. (2012): Use of bilateral information to determine the walking direction during orientation to a pheromone source in the silkmoth *Bombyx mori*, *Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, Vol.198, No.4, pp.295–307.
- 29) Kuwana, Y., Nagasawa, S., Shimoyama, I., Kanzaki, R. (1999): Synthesis of the pheromone-oriented behaviour of silkworm moths by a mobile robot with moth antennae as pheromone sensors, *Biosensors & Bioelectronics*, Vol.14, No.2, pp.195–202.
- 30) Tabuchi, M., Sakurai, T., Mitsuno, H., Namiki, S., Minegishi, R., Shiotsuki, T., Uchino, K., Sezutsu, H., Tamura, T., Haupt, S.S., Nakatani, K., Kanzaki, R. (2013): Pheromone responsiveness threshold depends on temporal integration by antennal lobe projection neurons, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, Vol.110, No.38, pp.15455–15460.
- 31) 安藤規泰，片岡勇貴，神崎亮平（2014）：バイオフォトカプラーによる昆虫-機械ハイブリッド匂い源探索の実現，*ロボティクス・メカトロニクス講演会講演概要集*，2A1-X08.
- 32) 加沢知毅，宮本大輔，後藤晃彦，朴希原，福田哲也，神崎亮平（2015）：昆虫全脳シミュレーションへむけて—その構成技術と進展—，*日本神経回路学会誌*，Vol.22, No.3, pp.89–102.
- 33) Ando, N., Kanzaki, R. (2015): A simple behaviour provides accuracy and flexibility in odour plume tracking—the robotic control of sensory-motor coupling in silkmoths, *Journal of Experimental Biology*, Vol.218, No.23, pp.3845–3854.
- 34) Ando, N., Kanzaki, R. (2017): Using insects to drive mobile robots-hybrid robots bridge the gap between biological and artificial systems, *Arthropod Structure & Development*, Vol.46, No.5, pp.723–735.