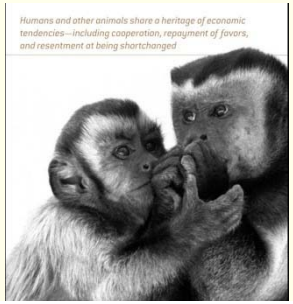


感情の進化

ーサルとイヌに見られる感情機能ー

藤田和生（京都大学文学研究科）

第7回全脳アーキテクチャ勉強会
「感情」～我々の行動を支配する価値の理解にむけて～
2014年9月22日（月）　グラントウキョウサウスタワー

題目：感情の進化ーサルとイヌに見られる感情機能

藤田和生（京都大学文学研究科）

ヒトは感情の動物だといわれる。もちろんこれは、ヒトの行動を支配しているのは結局のところ感情だ、理屈ではわかっていてもどうにもならない、という嘆きを表現したものであるが、文字通りに受け取ると、これはヒトの感情過程の多様性を表したものともいえる。実際ヒトは、喜び、悲しみ、怒りなど、ある程度の生理的な裏付けのある基本的な感情の他に、愛、慈しみ、思いやり、恨み、妬みなどの種々の高次感情を示す。感情はまたヒトの大切なコミュニケーションのツールでもあり、ヒトどうしの関係構築の基本部分として機能している。この話題提供では、フサオマキザルとイヌに見られる他者の感情の読み取りならびにその適応的利用と、優しさや妬み、感謝などの高次（社会的）感情、及び第3者のやり取りの感情的評価などについて、実証的データを踏まえて考察する。

目次

イントロダクションー動物たちの感情世界をどうとらえるか

実験的アプローチ

感情コミュニケーション

イヌにおける飼い主の感情認識（Morisaki & Fujita, in prep）

フサオマキザルにおける他個体の感情認識と行動調節（Morimoto & Fujita, 2011; 2012）

高次感情

フサオマキザルにおける不公平感嫌悪（Brosnan & de Waal, 2003）

フサオマキザルにおける「思いやり」と感謝（Takimoto, et al., 2010; Takimoto & Fujita,2011）

フサオマキザルにおける第三者の感情的評価（Anderson, et al., 2013a,b）

イヌにおける第三者の感情的評価（Chijiiwa, Kuroshima, Hori, Anderson, & Fujita, submitted）

まとめ

動物の感情研究は難しい？

言語がない

感情特有の問題ではない

主観的体験

行動に現れるとは限らない

そもそも感情があるのか？

ヒトと同じ感情があるとは限らない

われわれにはない感情があるかもしれない

(･_･、、、)

作業仮説として、

動物に、どのような感情を
仮定すればいいのか？

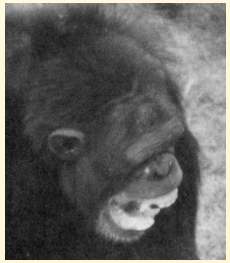
感情

基本感情

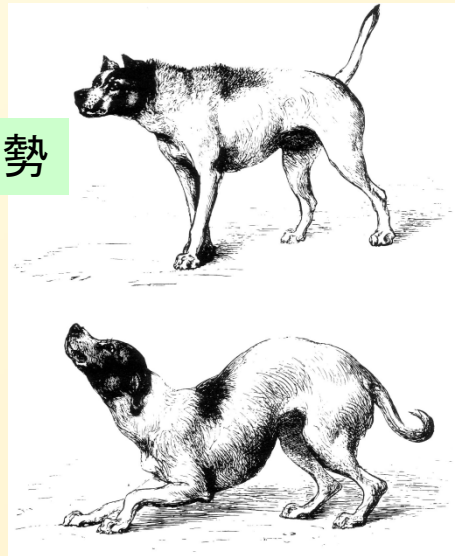
（Ekman & Friesen, 1975）

ヒト以外の動物にもおそらく存在

表情



姿勢

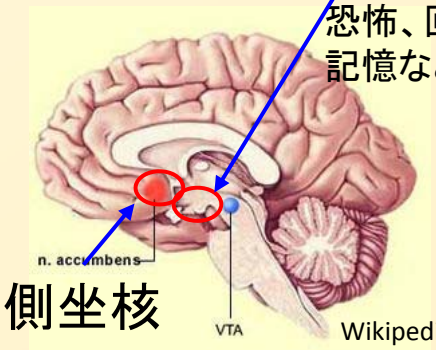


生理学的基礎

※この断面では見えていません

扁桃体

恐怖、回避学習、記憶などに関連



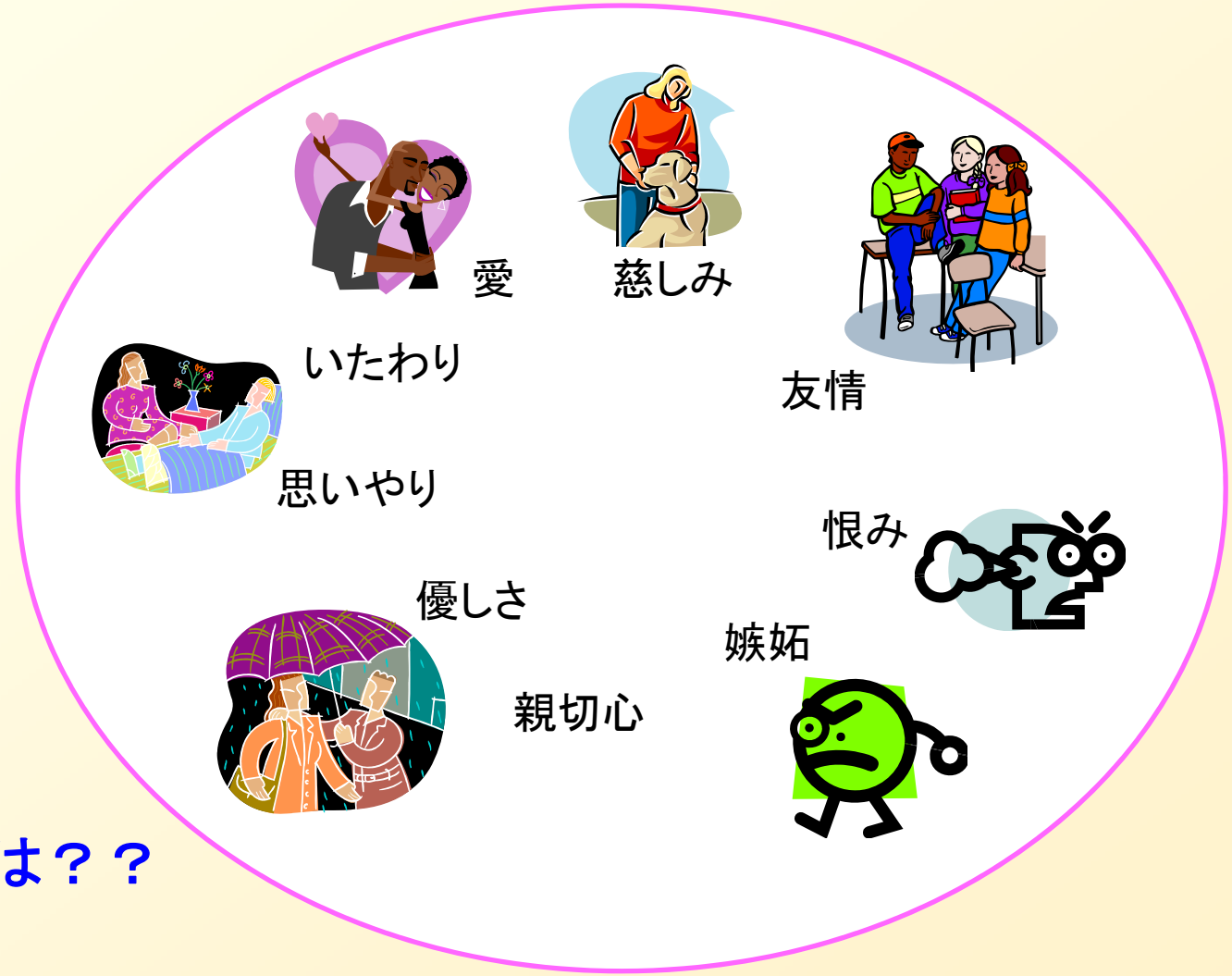
Wikipedia改変

側坐核

報酬、快感、嗜癖、などに関連

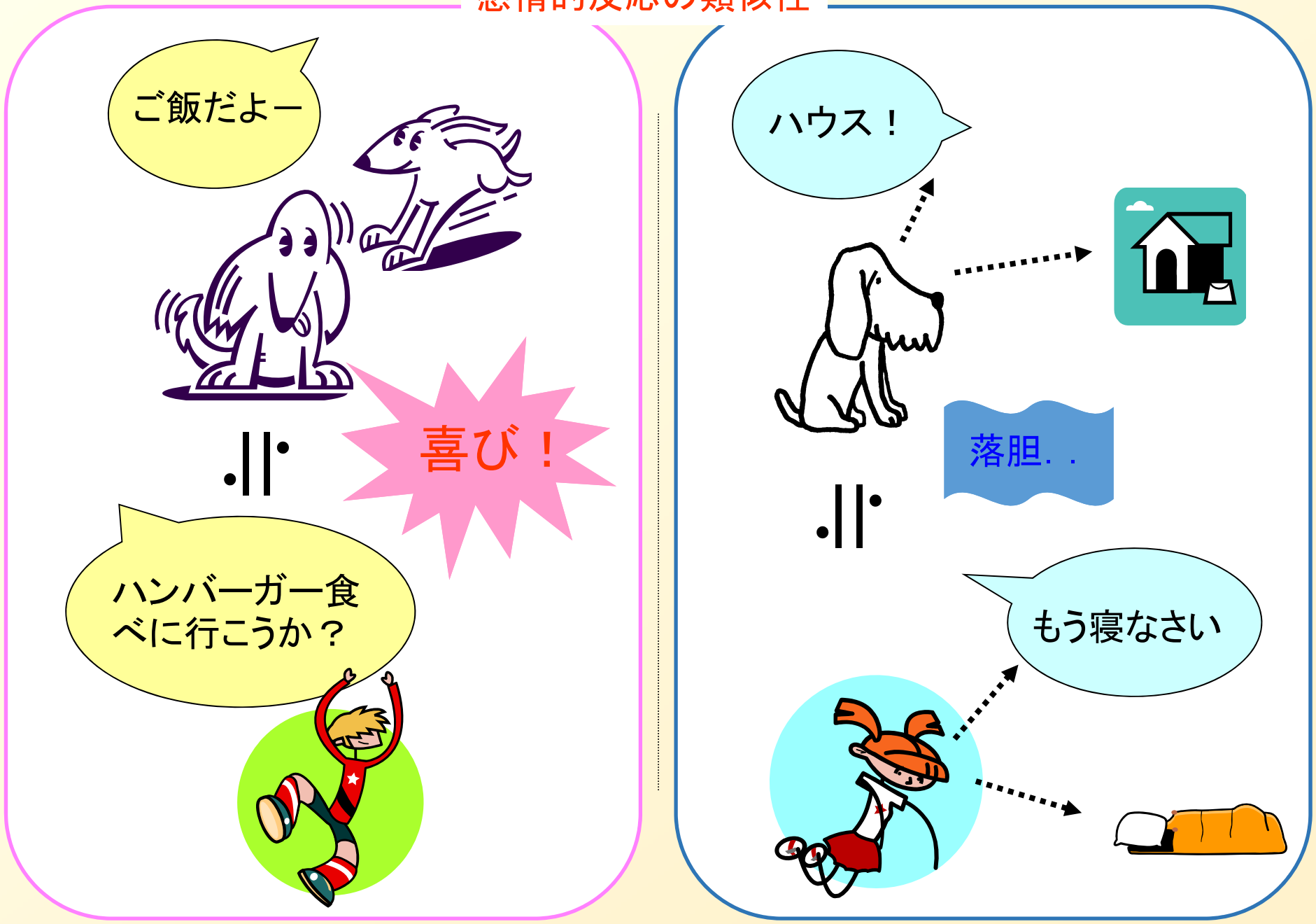
（いずれも両側一対）

高次感情



ヒト以外の動物には？？

感情的反応の類似性



当たり前のようにおもうかもしれませんが、

・はしゃぐ
・しぶる

→ ご褒美の遅延

ー学習では説明しにくい
ー必然性のない行動

はしゃぐことに適応的意義はあるのか
しぶることに適応的意義はるのか

そもそも. . .

感情のないイヌやネコを想像できますか？

私にはできません. . .

動物の感情過程はヒトに似ていることを前提に

Q　どのような感情、特に高次感情があるか

Q　その性質にはどのような種差があるか

Q　感情はどのような機能を持つか

など、を問いとしたい

目次

イントロダクションー動物たちの感情世界をどうとらえるか

実験的アプローチ

感情コミュニケーション

イヌにおける飼い主の感情認識（Morisaki & Fujita, in prep）

フサオマキザルにおける他個体の感情認識と行動調節（Morimoto & Fujita, 2011; 2012）

高次感情

フサオマキザルにおける不公平感嫌悪（Brosnan & de Waal, 2003）

フサオマキザルにおける「思いやり」と感謝（Takimoto, et al., 2010; Takimoto & Fujita,2011）

フサオマキザルにおける第三者の感情的評価（Anderson, et al., 2013a,b）

イヌにおける第三者の感情的評価（Chijiiwa, Kuroshima, Hori, Anderson, & Fujita, submitted）

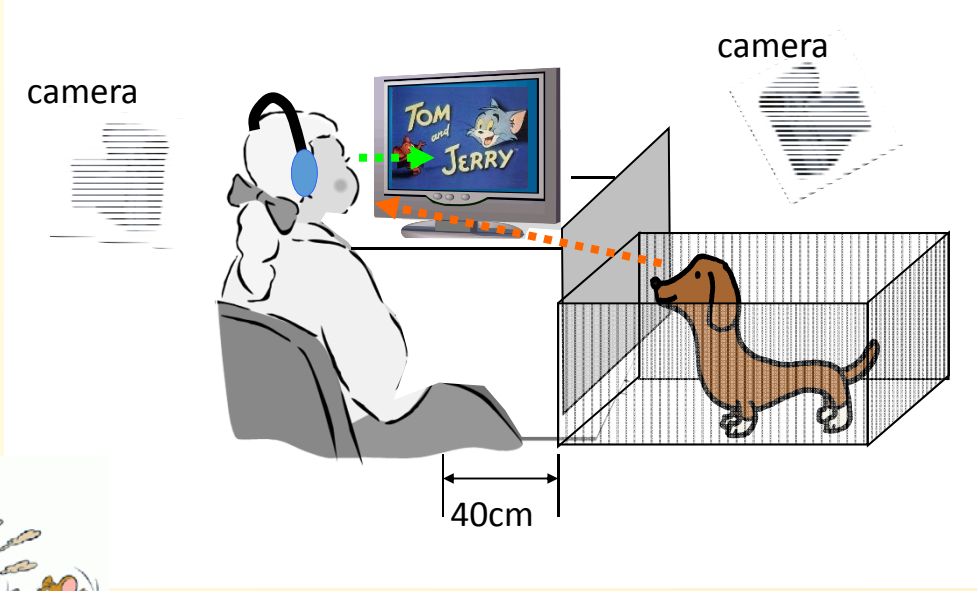
まとめ

イヌにおける飼い主の感情認識（Morisaki & Fujita, in prep）

被験体

41頭の家庭犬

- 成体オス18頭、メス23頭、平均4.07歳
- 雑種、ミニチュアシュナウザー、トイプードル、柴、レトリーバー、テリアなど。すべて室内飼い。
- 飼い主は男性9名、女性32名。



手続き

飼い主に3分間のビデオ

楽しいアニメ
（トムとジェリー）

or

悲しいアニメ
（フランダースの犬）

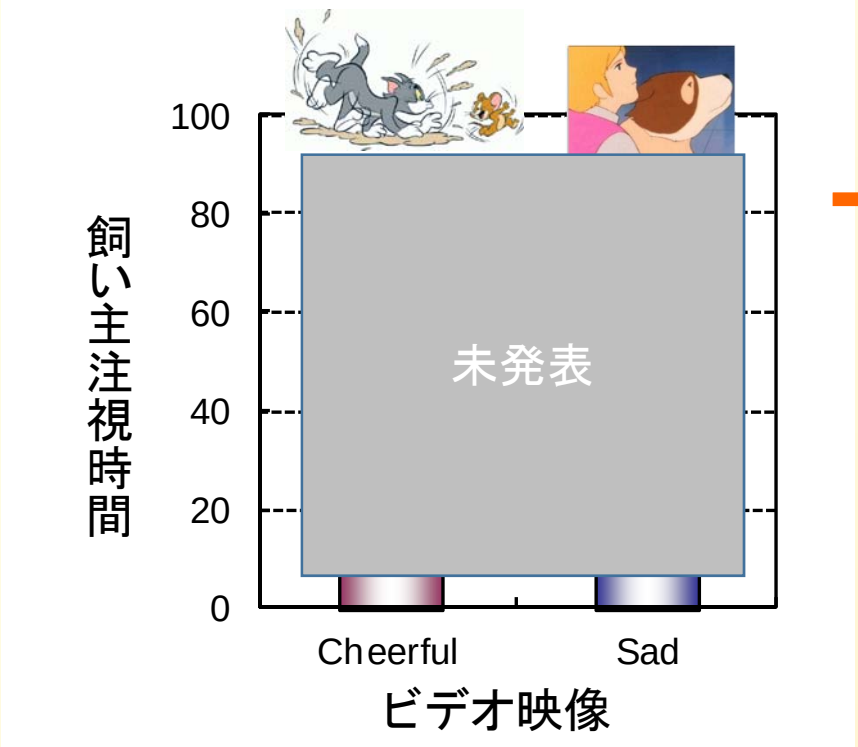
飼い主を見ているイヌの反応

Folk仮説　　イヌは飼い主の感情に共感を示すため、悲しいビデオを見ている飼い主に対してより働きかけをする

Kyoto University

結果

ビデオ提示中の飼い主への注視時間の総計（sec）



イヌは楽しそうな飼い主の方により注意を向ける

Folk仮説にはあわないが、飼い主の感情的反応の違いを認識している

1-wayANOVA(映像の種類）

$F(1, 40)=6.03, p=.02$

Kyoto University

目次

イントロダクションー動物たちの感情世界をどうとらえるか

実験的アプローチ

感情コミュニケーション

イヌにおける飼い主の感情認識（Morisaki & Fujita, in prep）

フサオマキザルにおける他個体の感情認識と行動調節（Morimoto & Fujita, 2011; 2012）

高次感情

フサオマキザルにおける不公平感嫌悪（Brosnan & de Waal, 2003）

フサオマキザルにおける「思いやり」と感謝（Takimoto, et al., 2010; Takimoto & Fujita,2011）

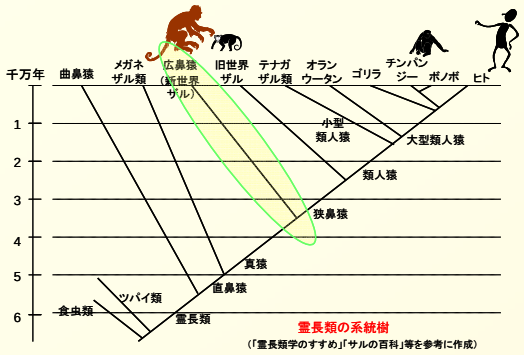
フサオマキザルにおける第三者の感情的評価（Anderson, et al., 2013a,b）

イヌにおける第三者の感情的評価（Chijiiwa, Kuroshima, Hori, Anderson, & Fujita, submitted）

まとめ

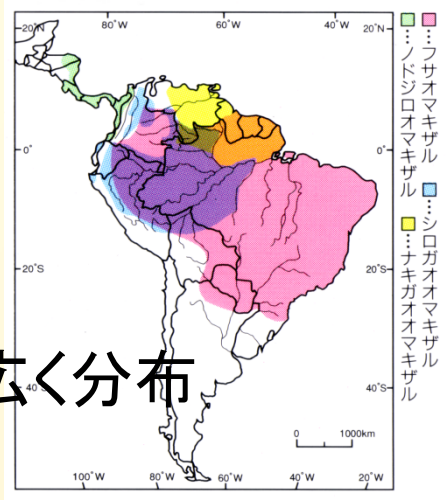
参考

フサオマキザル（*Cebus apella*）



約3500万年前に分岐

南米の熱帯雨林中心に広く分布

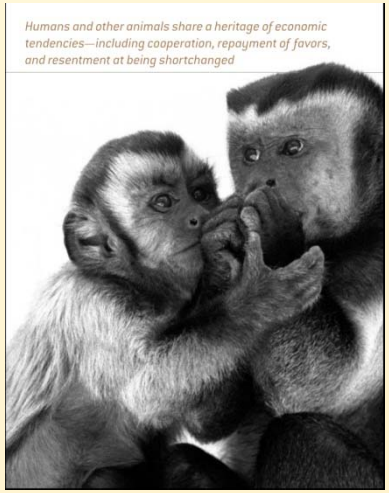


樹上性が強い

果実、昆虫を中心とした雑食

複雄群

社会的に寛容



手操作性高い

高度な知性

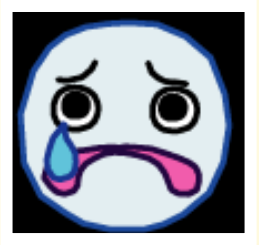
介助ザル

（*Helping Hands* HPより）

フサオマキザルにおける他個体の感情認識と行動調節（Morimoto & Fujita, 2011）

Q. 情動を示す表情 ? → 情動を引き起こした事物

怖い表情



→

怖い出来事

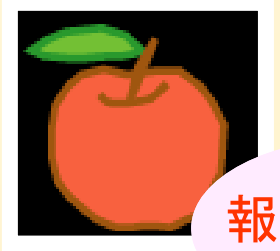
危険の回避

?

うれしい表情

→

うれしい出来事



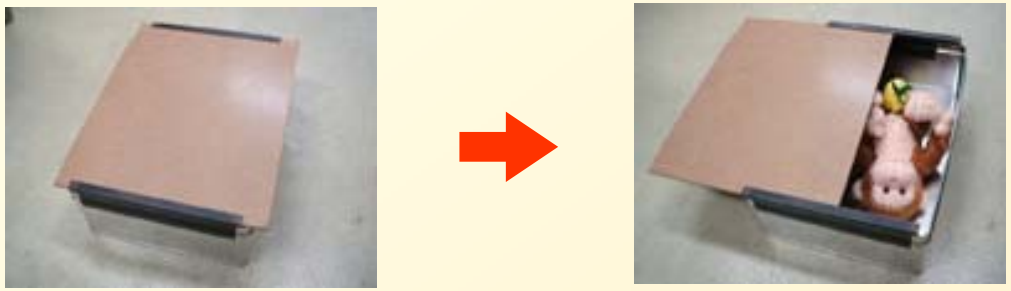
報酬の入手

被験体　フサオマキザル6頭（＋1デモ個体）

装置

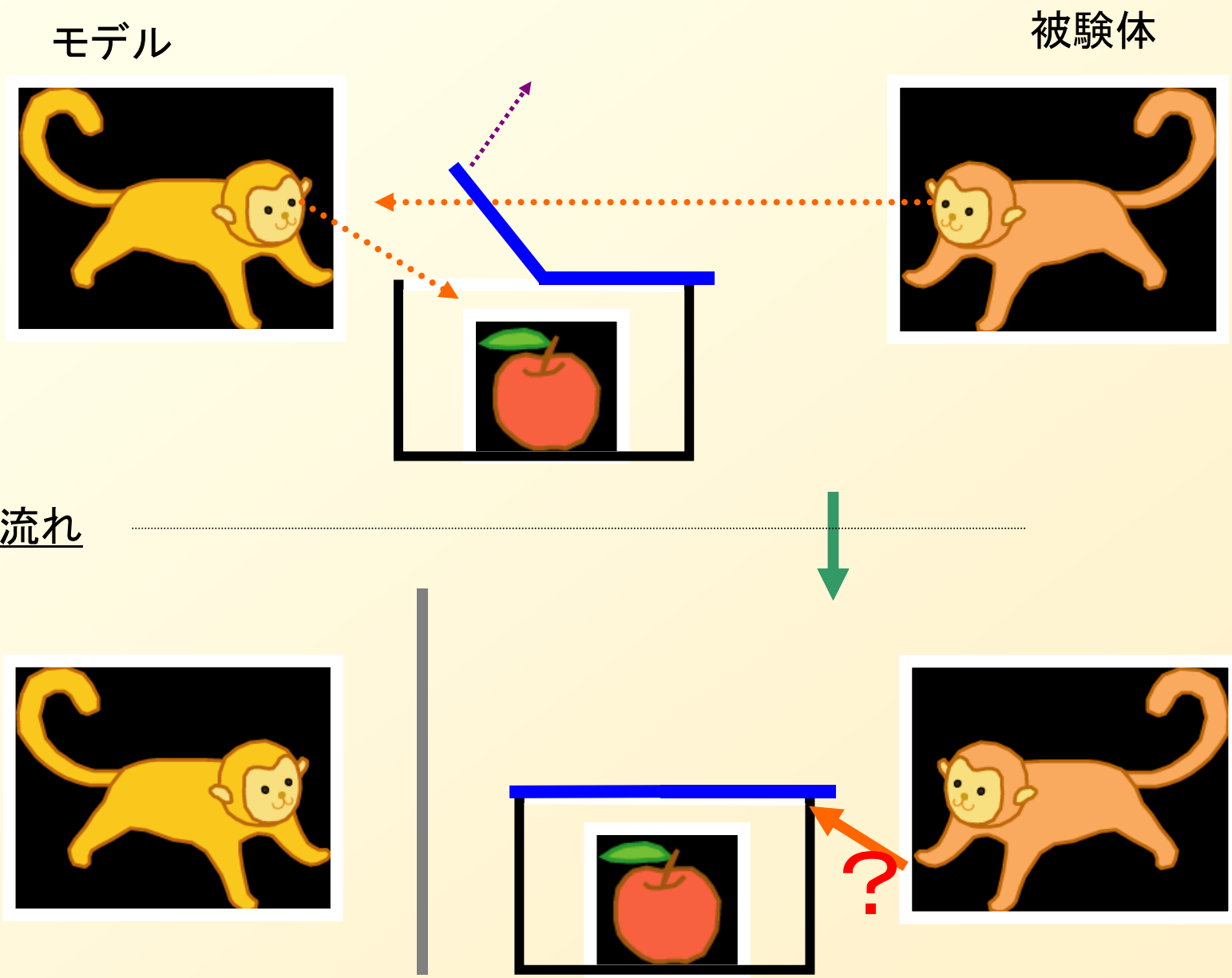
フタの開けられる箱

Positive/Netural/Negative



実験場面

フサオマキザルにおける他個体の感情認識と行動調節（Morimoto & Fujita, 2011）



実験的アプローチ

フサオマキザルにおける他個体の感情認識と行動調節（Morimoto & Fujita, 2011）

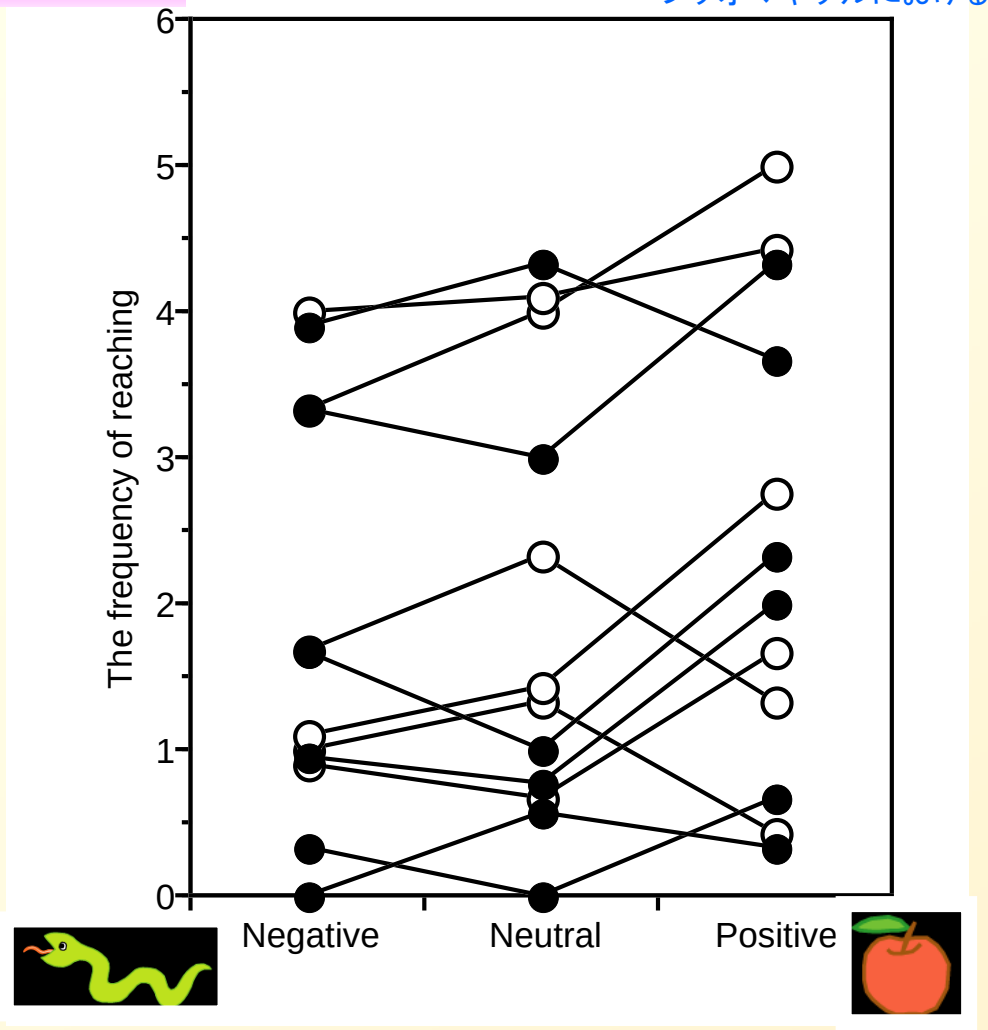
positive

negative

反応例

フサオマキザルにおける他個体の感情認識と行動調節（Morimoto & Fujita, 2011）

結果



○ 知識なし
● 知識あり

情動
↓
情動喚起物体

in 新世界ザル

しかし．．．

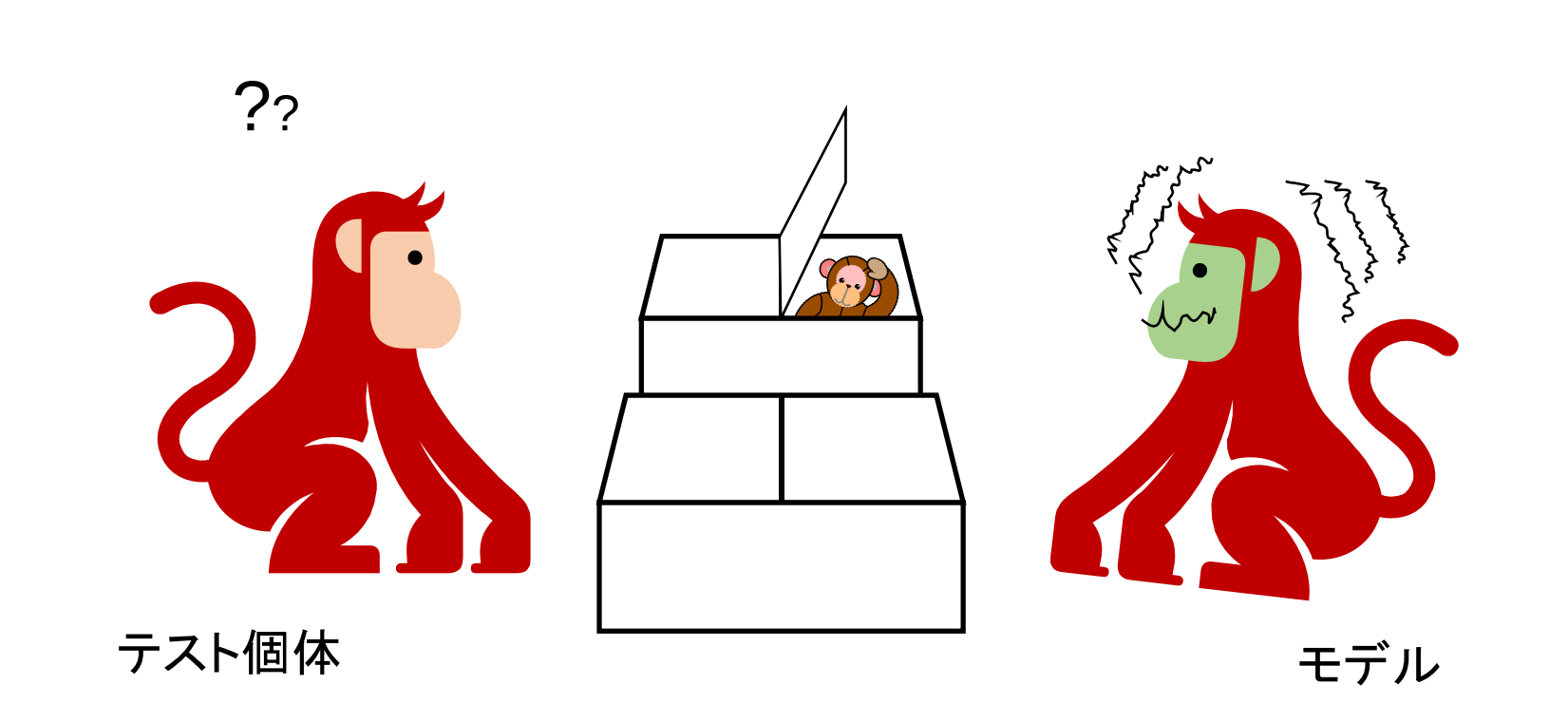
単なる情動伝染かも？？

Repeated-measures ANOVA　情動（3）×知識（2）　(n=6)

- 情動　$F(2,10)=8.72$　$p<0.01$
- 知識　$F(1,10)=3.11$　$p=0.14$
- 情動×知識　$F(2,10)=0.27$ $p=0.76$

フサオマキザルにおける他個体の感情認識と行動調節（Morimoto & Fujita, 2012）

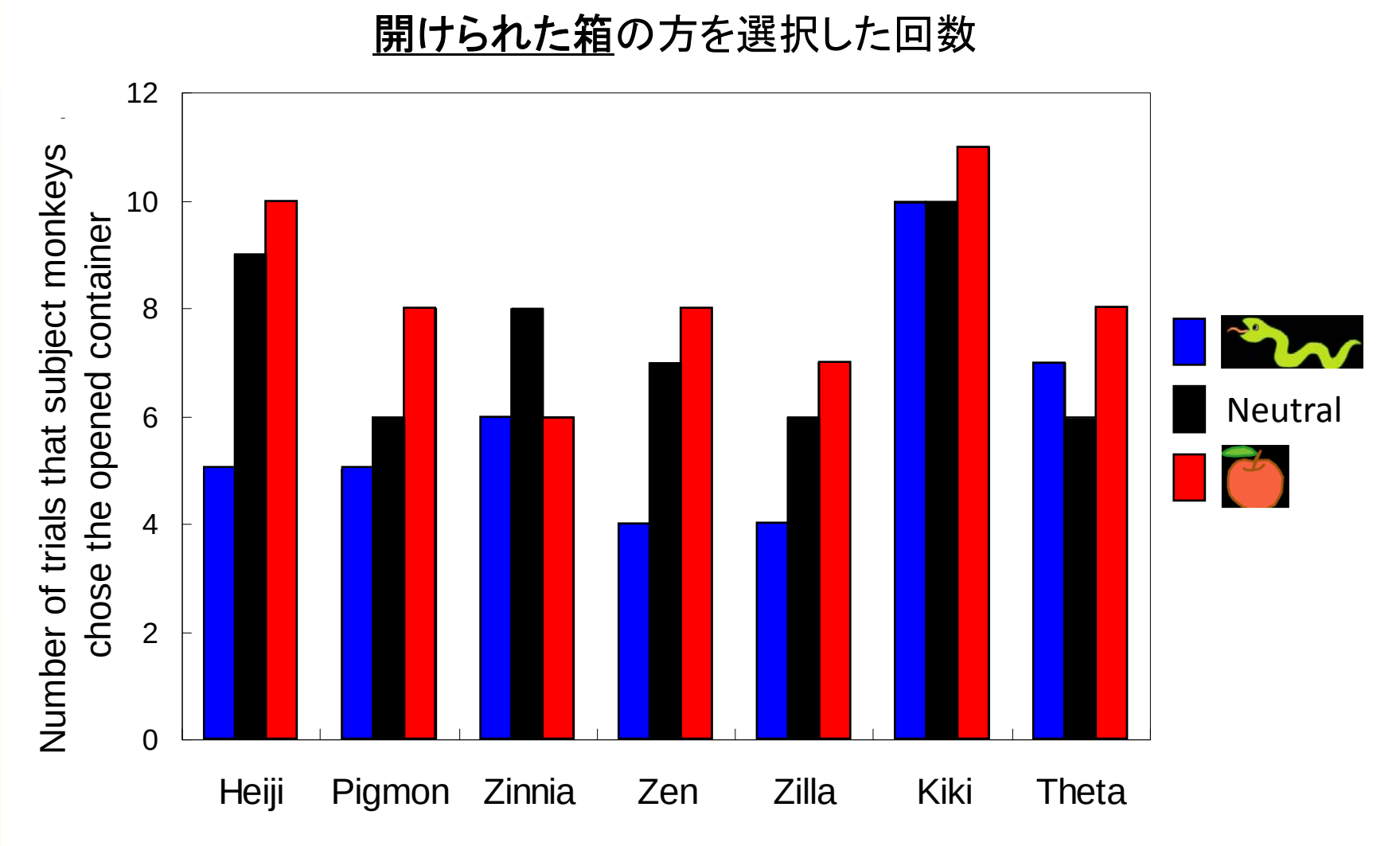
情動伝染の可能性を排除する2選択場面



一方に怖い物体／他方にうれしい物体

実験的アプローチ

フサオマキザルにおける他個体の感情認識と行動調節（Morimoto & Fujita, 2012）



フサオマキザルは同種他個体の情動状態を認識し、その原因を推理して、自身の適応的行動調節に利用することができる

目次

イントロダクションー動物たちの感情世界をどうとらえるか

実験的アプローチ

感情コミュニケーション

イヌにおける飼い主の感情認識（Morisaki & Fujita, in prep）

フサオマキザルにおける他個体の感情認識と行動調節（Morimoto & Fujita, 2011; 2012）

高次感情

フサオマキザルにおける不公平感嫌悪（Brosnan & de Waal, 2003）

フサオマキザルにおける「思いやり」と感謝（Takimoto, et al., 2010; Takimoto & Fujita,2011）

フサオマキザルにおける第三者の感情的評価（Anderson, et al., 2013a,b）

イヌにおける第三者の感情的評価（Chijiiwa, Kuroshima, Hori, Anderson, & Fujita, submitted）

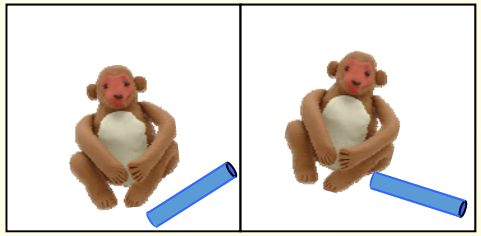
まとめ

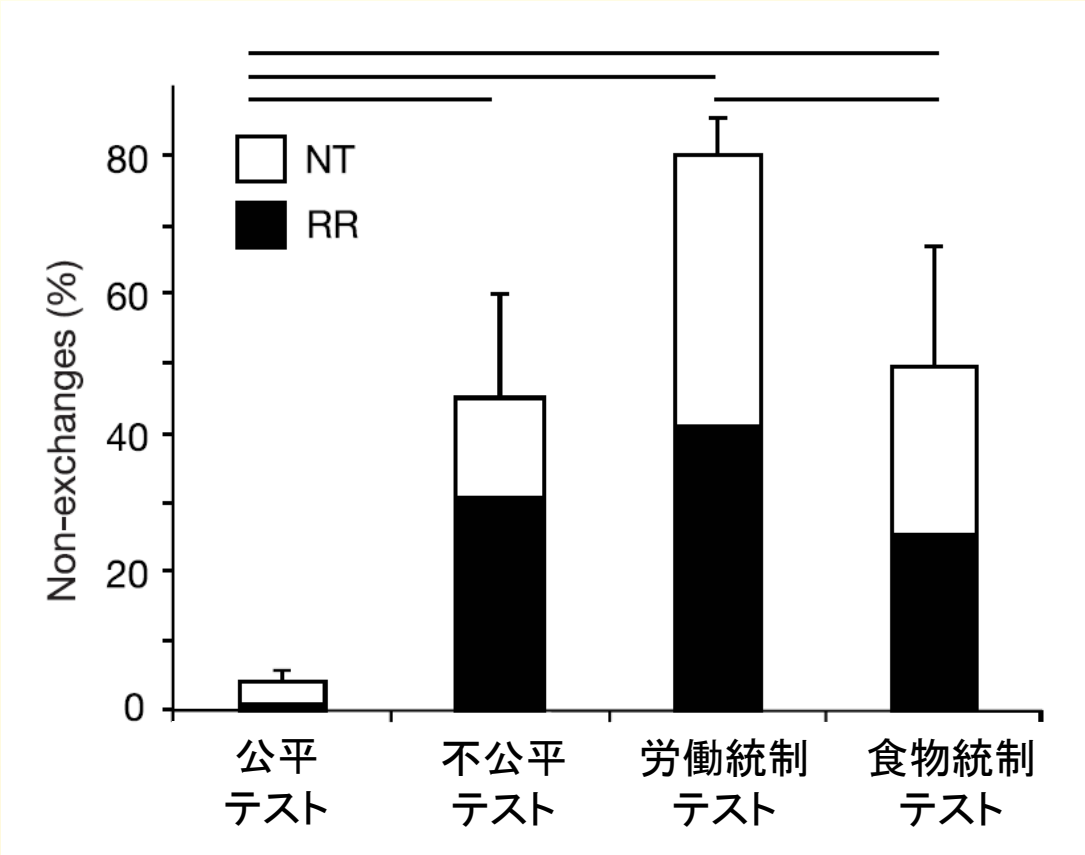
フサオマキザルにおける不公平感嫌悪

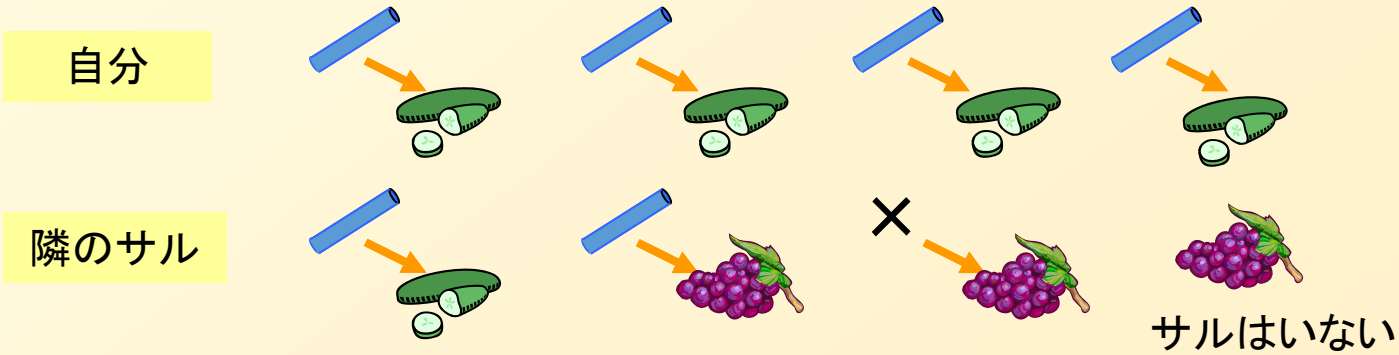
実験的アプローチ

Brosnan & de Waal (2003)

被験体：メス5頭



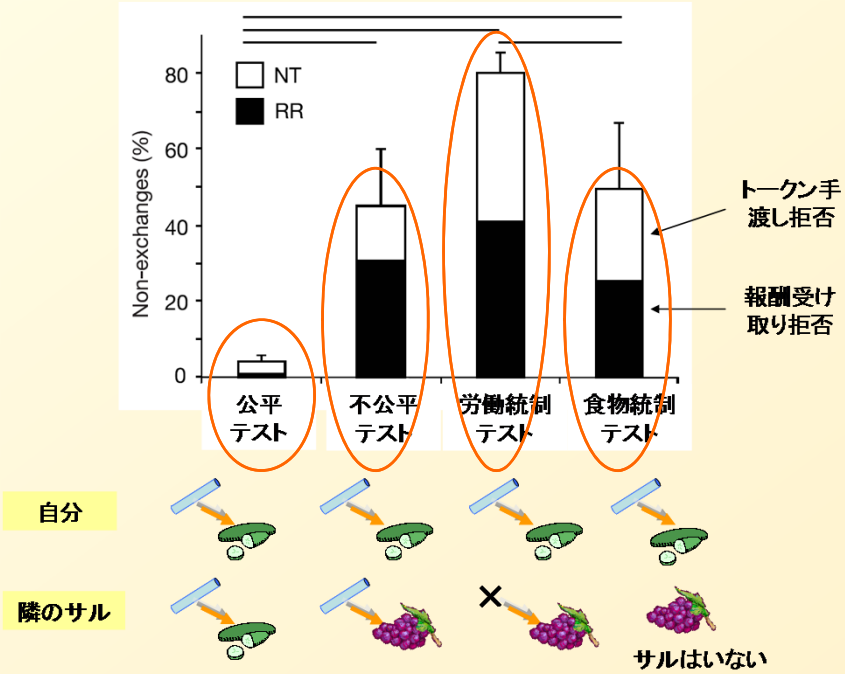




実験的アプローチ

フサオマキザルにおける不公平感嫌悪（Brosnan & de Waal, 2003）

- 自他ともにトークンを渡してキュウリをもらっていれば、キュウリで満足
- 他者がブドウをもらうと反発して、キュウリの受け取り拒否、トークン手渡し拒否が増える。
- 他者が不労所得でブドウをもらうとさらにこの行動は増強
- 隣のケージにブドウが積まれていくだけだと、この行動は減る



→ 不公平感の認識、不公平の拒絶

ねたみ、やっかみ、などに類似の感情？

※チンパンジーでも同様の結果（Brosnan, Schiff, & de Waal, 2005）

目次

イントロダクションー動物たちの感情世界をどうとらえるか

実験的アプローチ

感情コミュニケーション

イヌにおける飼い主の感情認識（Morisaki & Fujita, in prep）

フサオマキザルにおける他個体の感情認識と行動調節（Morimoto & Fujita, 2011; 2012）

高次感情

フサオマキザルにおける不公平感嫌悪（Brosnan & de Waal, 2003）

フサオマキザルにおける「思いやり」と感謝（Takimoto, et al., 2010; Takimoto & Fujita,2011）

フサオマキザルにおける第三者の感情的評価（Anderson, et al., 2013a,b）

イヌにおける第三者の感情的評価（Chijiiwa, Kuroshima, Hori, Anderson, & Fujita, submitted）

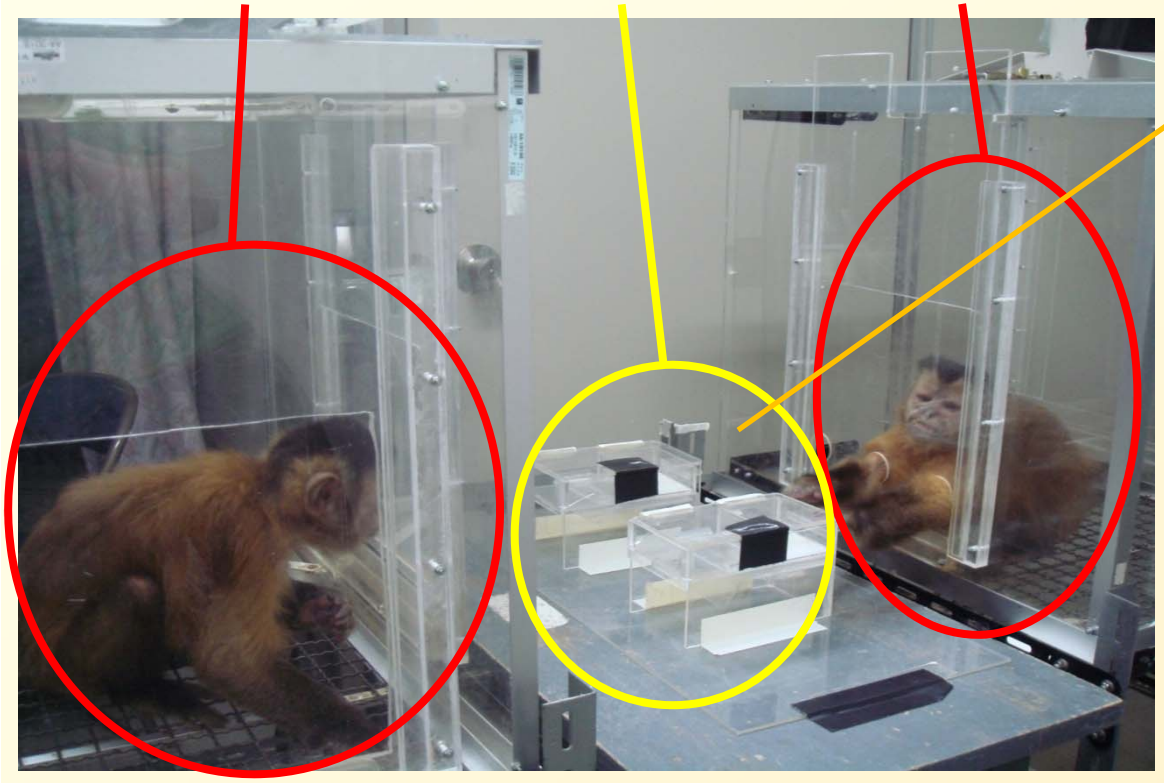
まとめ

実験的アプローチ

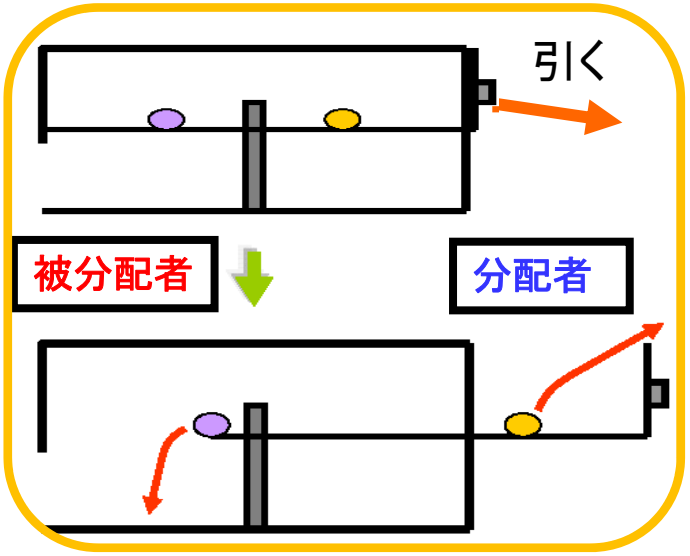
フサオマキザルにおける思いやりと感謝

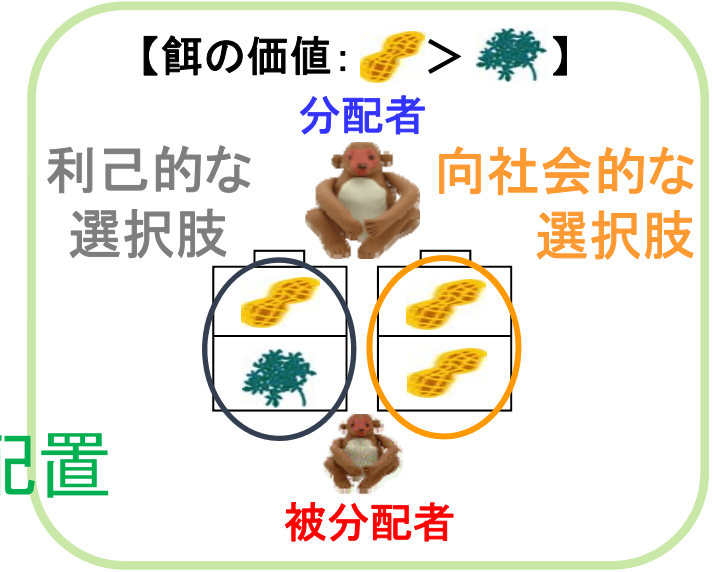
（Takimoto, Kuroshima, & Fujita, 2010）

被分配者　　2つの餌箱　　分配者



餌箱の仕組み



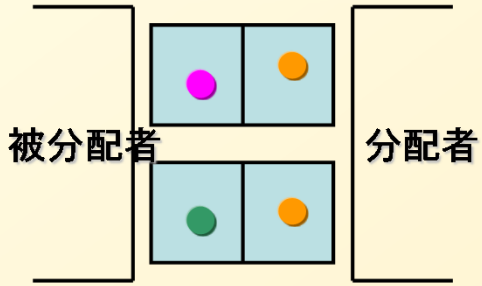


報酬の配置

実験の様子

被分配者（Heiji）　　分配者（Pigmon）

予測



● もし、分配者が相手の取り分には無関心なら. . .

➡ 分配者は左右でたらめに選択するだろう

● もし、分配者が相手の取り分に関心があるなら. . .

分配者は被分配者の不労所得を快く思わない

➡ 分配者は自分の嫌いな餌を被分配者に与えるだろう

. . . いやがらせ？

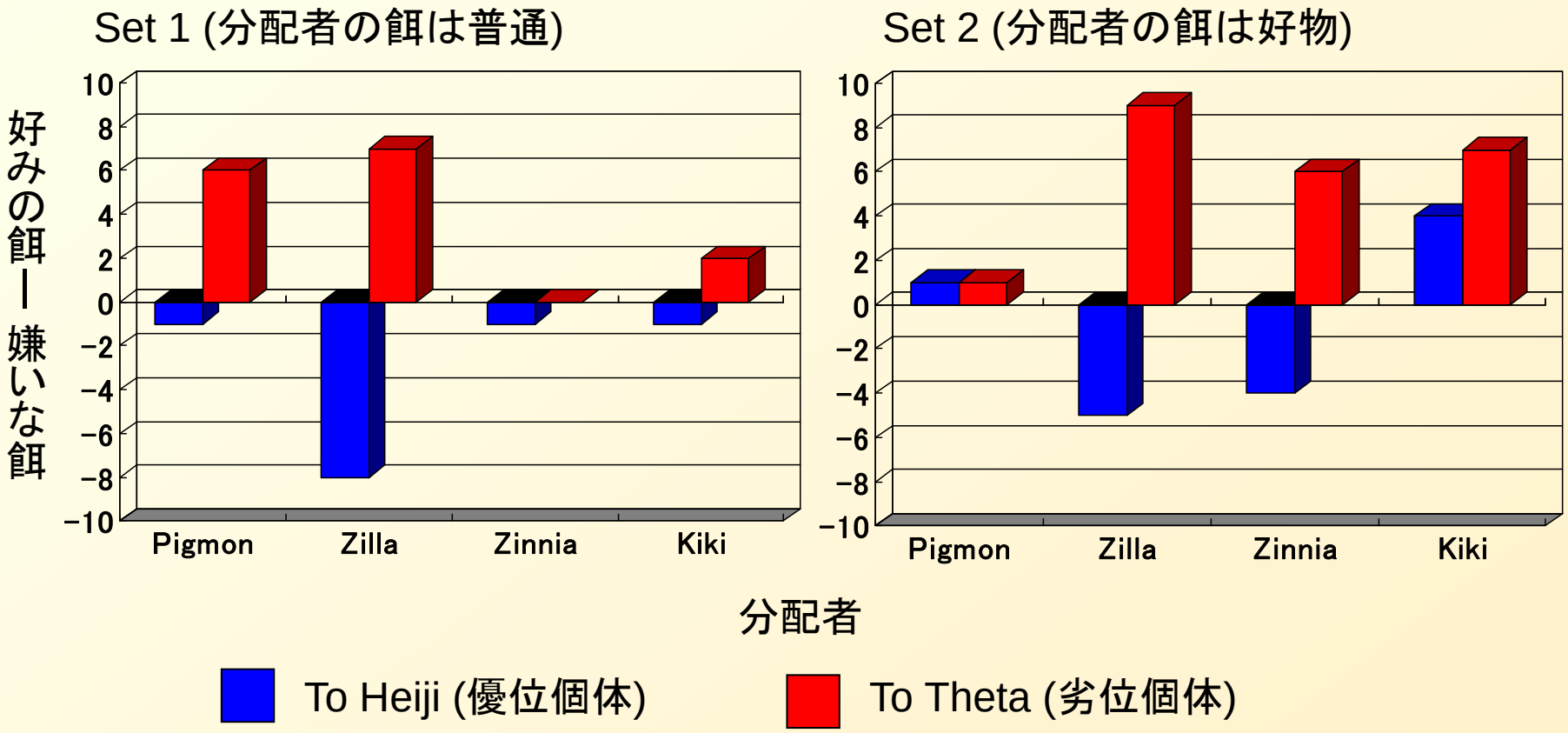
この行動は自分の得るエサが好みのものであるときには弱いだろう
（Set 1、Set 2で、分配行動に違いが見られる）

. . . 満足感？

この行動は相手が優位個体であれば弱くなるだろう
（相手がThetaかHeijiかで、分配行動に違いが見られる）

. . . おべんちゃら？

結果　相手のいない時に比べて、どれくらい好みのエサを与える数が増えるか？



★　優位個体に対してーおおむねでたらめに引く

★　劣位個体に対してー好きなエサの選択肢をより多く引く

＼(◎o◎)／
ワオ！

フサオマキザルにおける「思いやり」と感謝（Takimoto, et al., 2010; Takimoto & Fujita,2011）

→ 予測はすべて外れ

↓

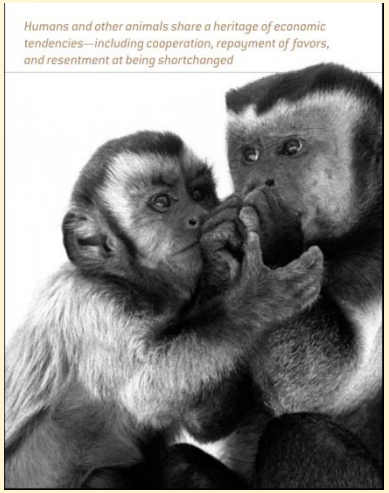
フサオマキザルは、弱者に対して、「思いやり」「優しさ」を見せる？

実は、フサオマキザルは. . .

社会的に寛容

食物を仲間で分配する

食物の積極的分配も見られる



？　自発的なもの

？　他者のリクエストに対する応答

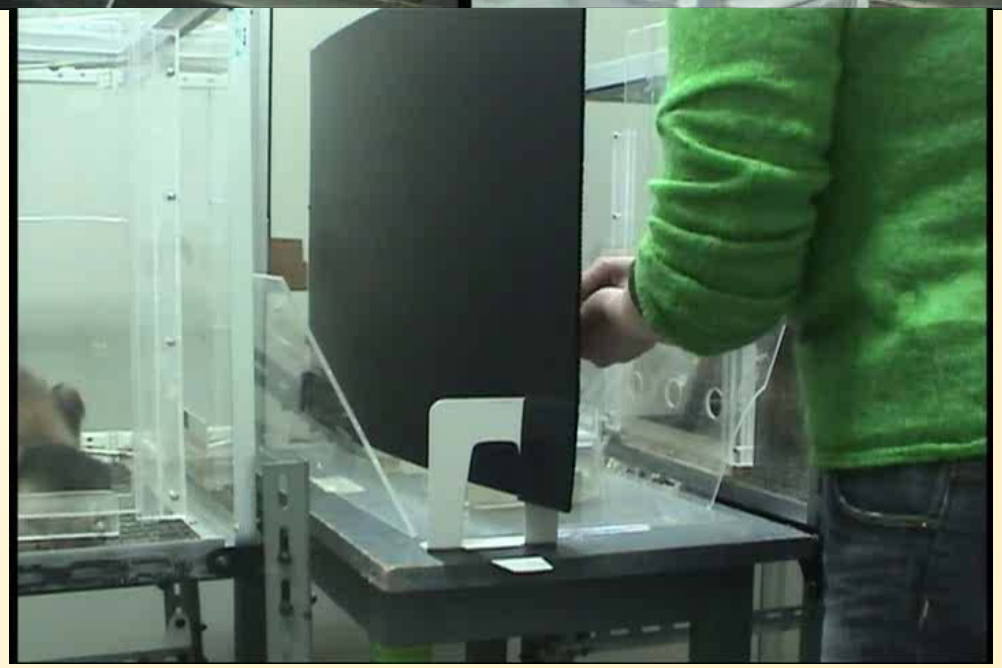
→ 視覚的接触をなくしてテスト（実験3）

おねだり

Theta（劣位）

Heiji（優位）

相手の姿が見えないと、どうなるか？

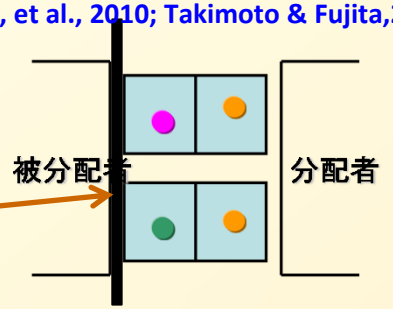


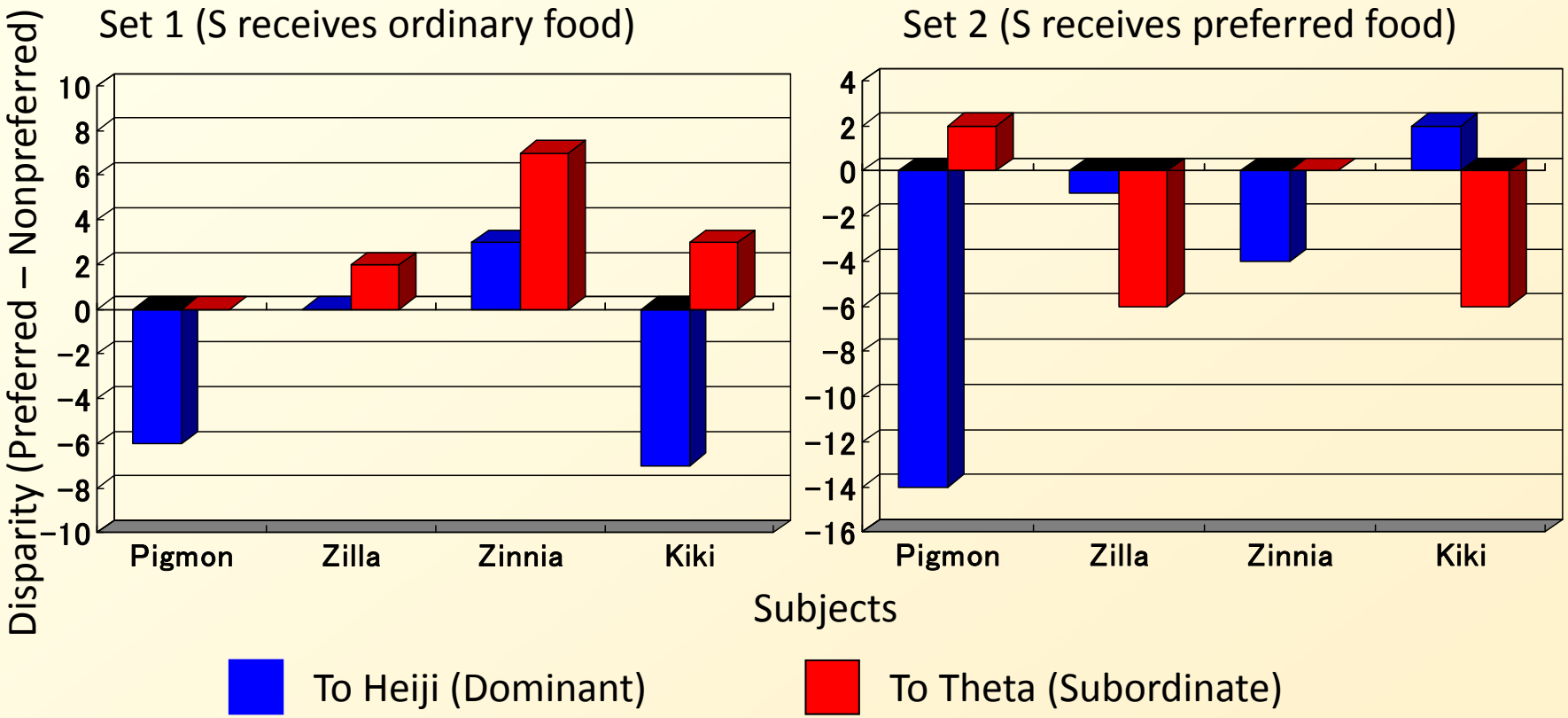
実験的アプローチ

フサオマキザルにおける「思いやり」と感謝（Takimoto, et al., 2010; Takimoto & Fujita,2011）

結果（Exp.3: with no visual contact)

非分配者側についたて





To Heiji (Dominant)　　To Theta (Subordinate)

★ 全体にまずい餌の方にシフト

★ Thetaに対して－全体として差なし

★ Heijiに対して－まずい餌を渡すことが増加

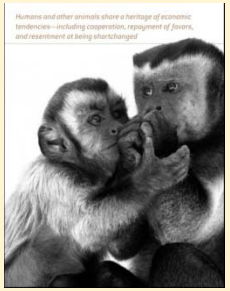
実験的アプローチ

フサオマキザルにおける「思いやり」と感謝（Takimoto, et al., 2010; Takimoto & Fujita,2011）

視覚的接触をなくすと「思いやり」は消えて、「非寛容」な選択が増加する

☆ フサオマキザルは他者の取り分に感受性を持つ

☆ フサオマキザルの他者に対する行動は、状況によって自在に変化する



リッチに解釈すると．．．（あくまでお話ですが）

- 優位な他者が良い餌を手に入れるのは面白くない
- しかし優位個体を怒らせるのは得策ではない
- 優位個体が見えるときにはランダムに選択して無関心を装う
- 優位個体が見えないときには自身の感情をぶつける
- 劣位個体が良い餌を手に入れるのは許容範囲である
- 劣位個体がリクエストするなら良い餌を渡しても良い
- 劣位個体が見えない時は他者の取り分に頓着しない

実験的アプローチ

フサオマキザルにおける「思いやり」と感謝（Takimoto, et al., 2010; Takimoto & Fujita,2011）

→ フサオマキザルは、いつも弱者に対して、「思いやり」「優しさ」を見せるのではない？

相手が見えない
催促行動がない
→
不公平感を表出する
ねたみ、やっかみ．．．

「優しさ」と「ねたみ」の 表裏一体 の関係？

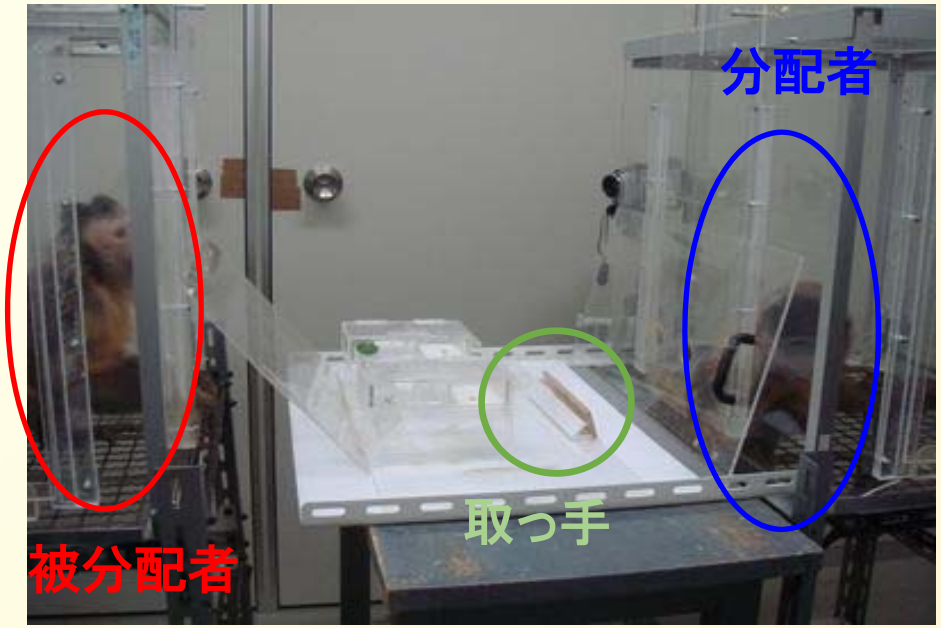
複雑な高次感情の働き？

高次感情の起源？

感謝を表す　被分配者の協力の必要性を操作

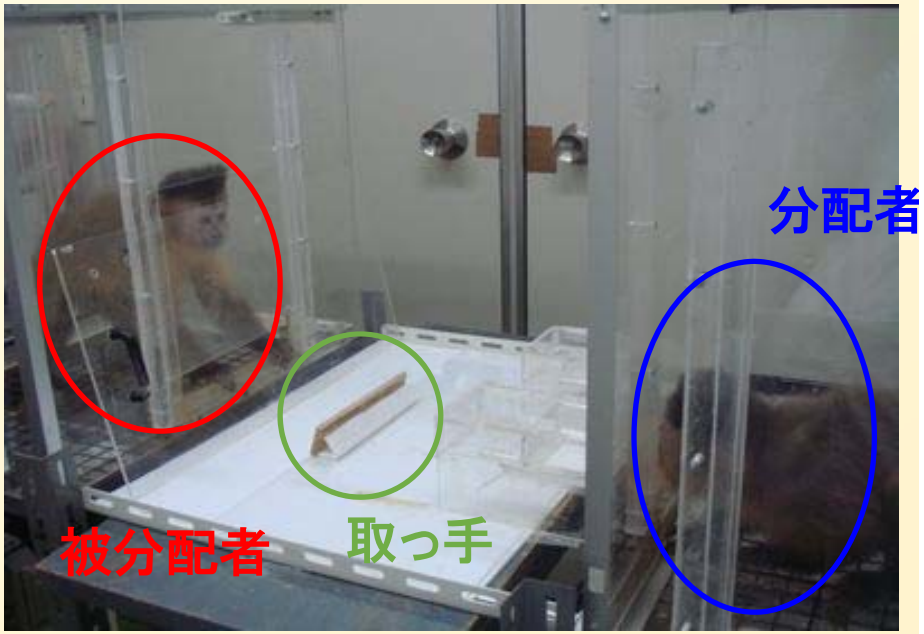
Takimoto & Fujita (2011)

独力条件



分配者は自分で取っ手を引いて、餌箱を開けることができる

協力条件



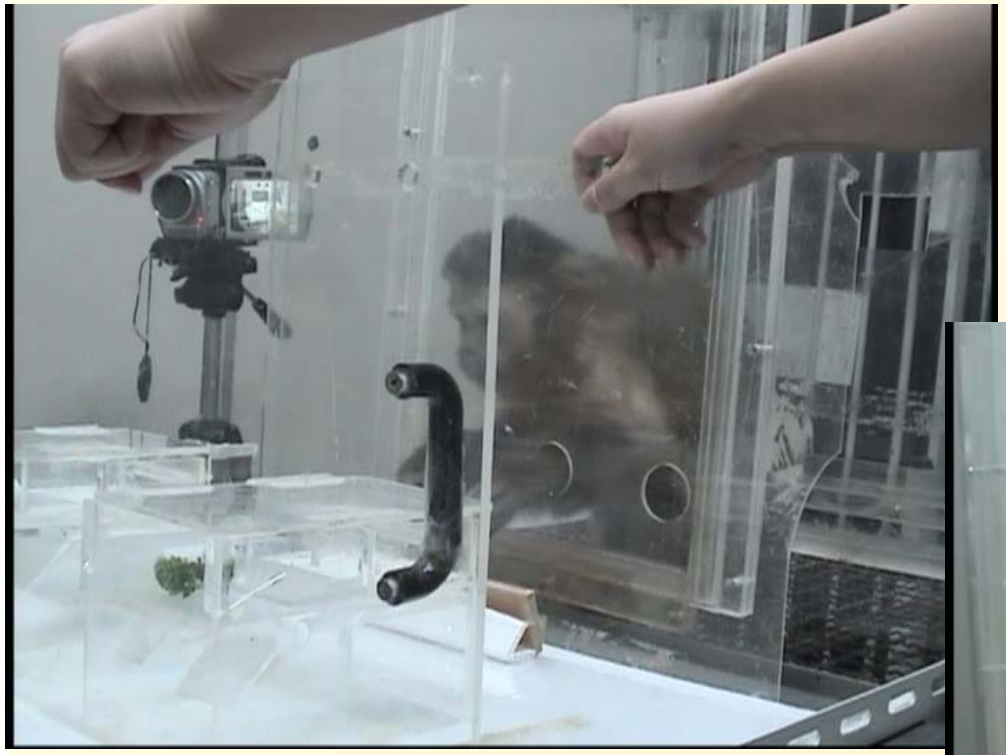
被分配者に取っ手を引いてもらわないと、分配者は餌箱を開けられない

実験的アプローチ

フサオマキザルにおける「思いやり」と感謝（Takimoto, et al., 2010; Takimoto & Fujita,2011）

独力条件

分配者



被分配者

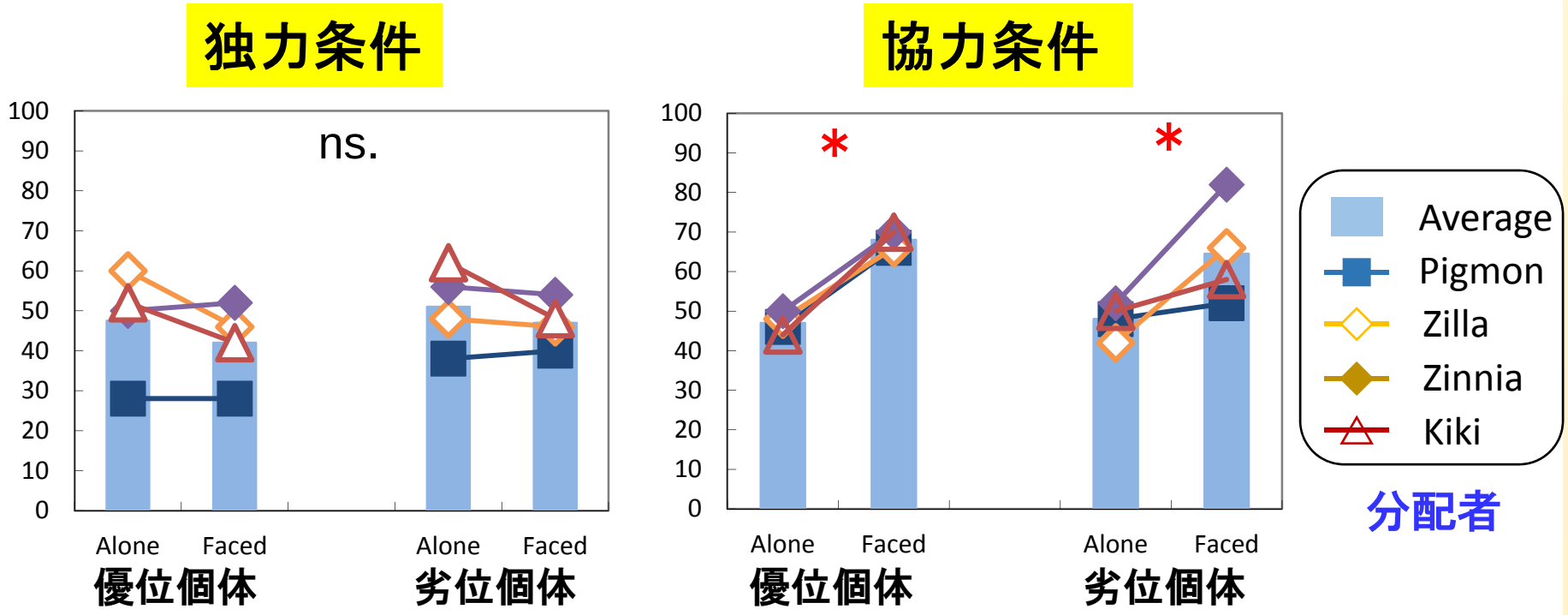
協力条件

分配者

被分配者

フサオマキザルにおける「思いやり」と感謝（Takimoto, et al., 2010; Takimoto & Fujita,2011）

相手に良い餌が渡る箱を引いた割合（相手のいるときFacedといない時Aloneの比較）



――被分配者――

3要因の反復測定(n=4)
被分配者の有無(2)
×被分配者の社会的順位(2)
×セッション(5)

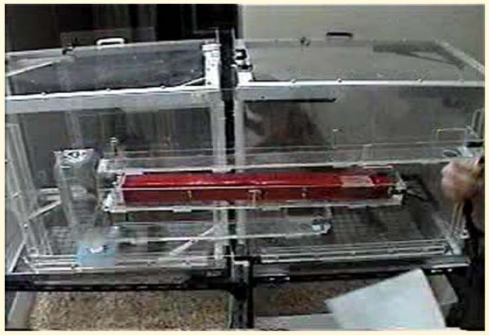
3要因の反復測定(n=4)
被分配者の有無(2)　＊
×被分配者の社会的順位(2)
×セッション(5)

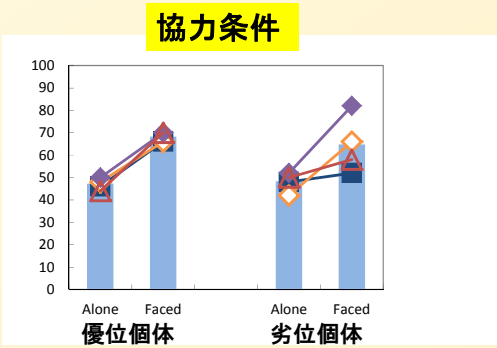
つまり. . .

動物は他者に協力することができる

動物は利他的に振る舞うことがある

動物は協力に対する感謝を示すこともある





動物は自分のことだけを考えているのではない

動物は他者の福祉にも感受性を持っている

目次

イントロダクションー動物たちの感情世界をどうとらえるか

実験的アプローチ

感情コミュニケーション

イヌにおける飼い主の感情認識（Morisaki & Fujita, in prep）

フサオマキザルにおける他個体の感情認識と行動調節（Morimoto & Fujita, 2011; 2012）

高次感情

フサオマキザルにおける不公平感嫌悪（Brosnan & de Waal, 2003）

フサオマキザルにおける「思いやり」と感謝（Takimoto, et al., 2010; Takimoto & Fujita,2011）

フサオマキザルにおける第三者の感情的評価（Anderson, et al., 2013a,b）

イヌにおける第三者の感情的評価（Chijiiwa, Kuroshima, Hori, Anderson, & Fujita, submitted）

まとめ

フサオマキザルにおける第三者の感情的評価（Anderson, et al., 2013a,b）

直接自分に向けられた行為

→ 感情的応答

たぶん動物も．．．

感情の動物ーヒト

感情的評価

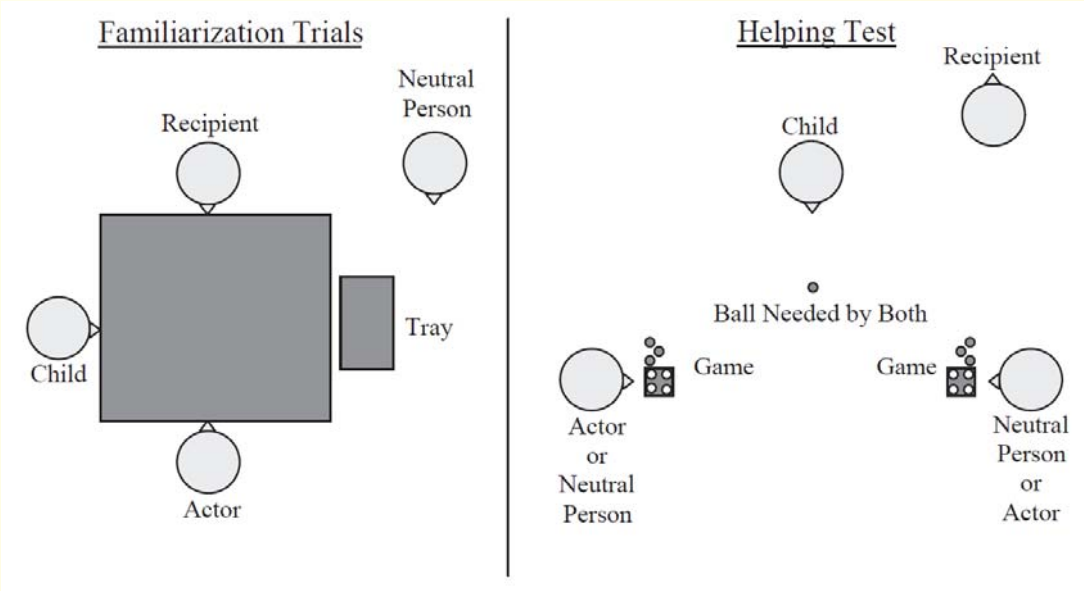
自分に関係のない第３者間のやり取り

感情的応答

なんてひどい！
許せない！

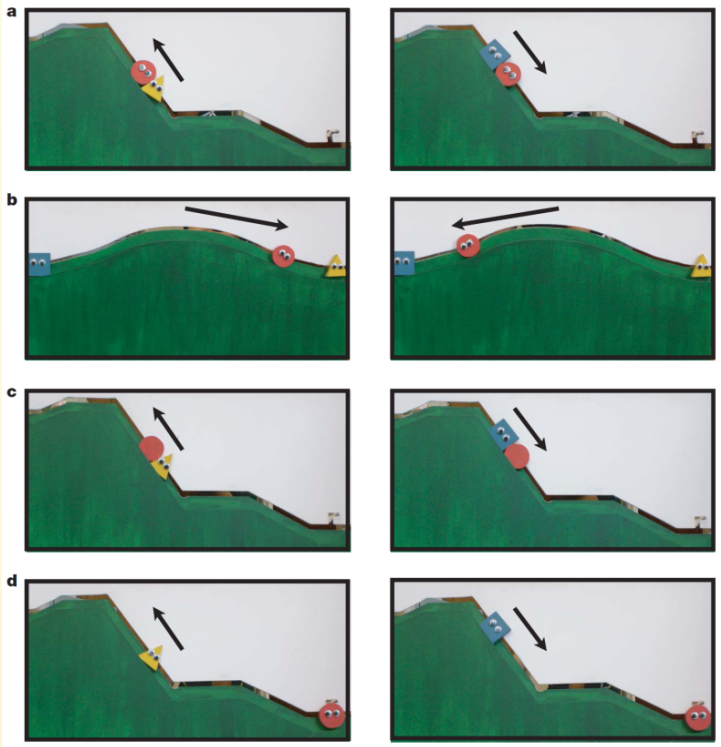
かっこいい！
いいやつ！

ヒトは発達初期から嫌らしい人物を避ける



Vaish et al. (2010)　　3歳児

他者が机に置いた所有物を奪ったり壊したりするおとな、あるいは他者が落として壊れた所有物を直してくれるおとなを見せたあとで、中立のおとなとこれらの演技者の一方を対面させ、いずれかに、ゲームに必要なボールを手渡すよう子どもに働きかけると、3歳児は奪ったり壊したりするおとなを避けて、中立のおとなを援助する



Hamlin et al. (2007)　6-10ヶ月児

一方が坂道を上るのを助けるキャラクターや妨害するキャラクターを見せられると、乳児はそのあと、妨害するキャラクターを助けるキャラクターや中立のキャラクターよりも嫌う

実験的アプローチ

フサオマキザルにおける第三者の感情的評価（Anderson, et al., 2013a,b）

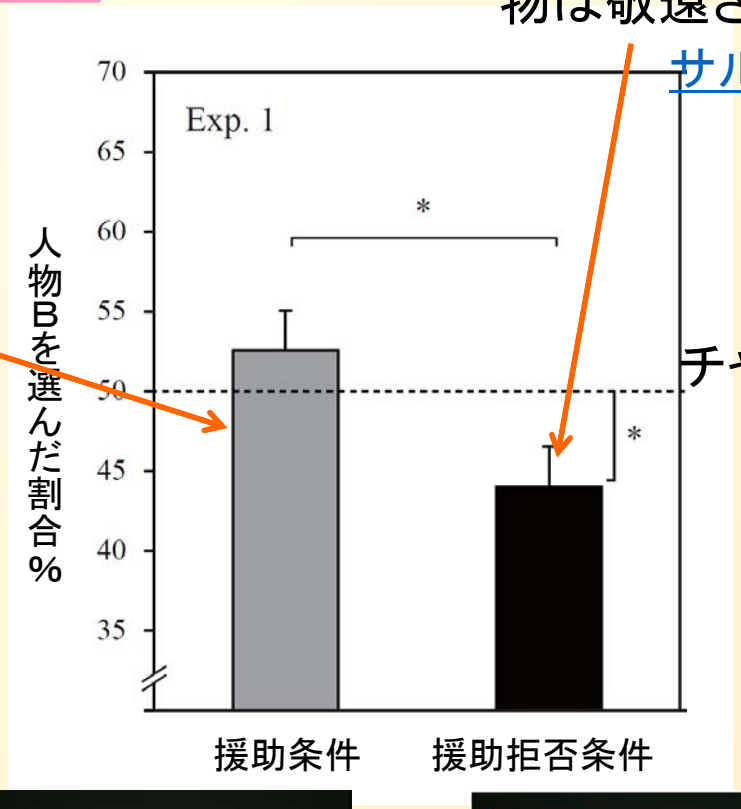
援助行動

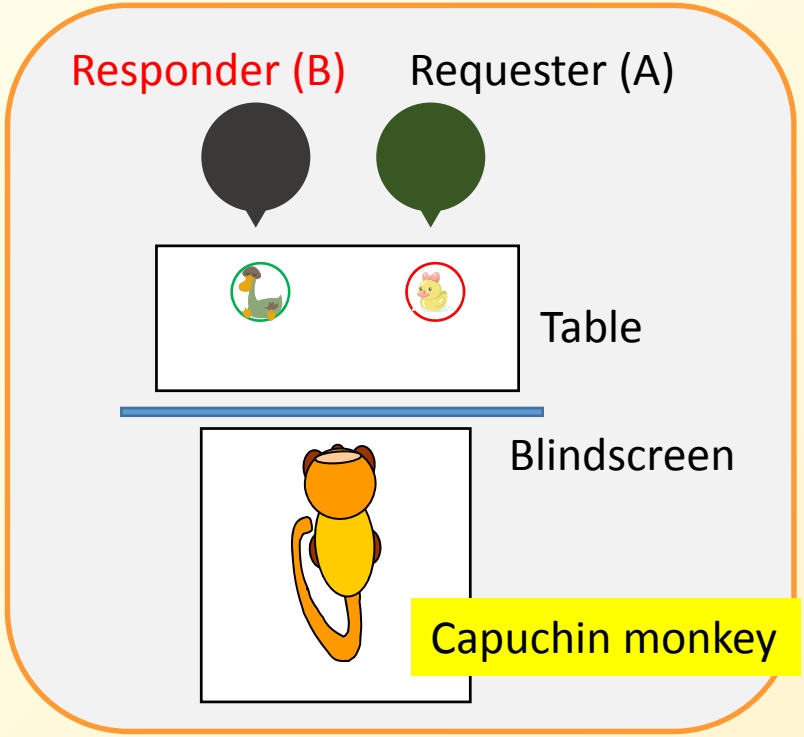
サルの感情的第三者評価
ー嫌な人物を敬遠するー

Anderson, Kuroshima, Takimoto, & Fujita (2013)

援助に応えた人物は敬遠されない
サルの反応

援助に応えない人物は敬遠される
サルの反応





B　A

援助条件

B　A

援助拒否条件

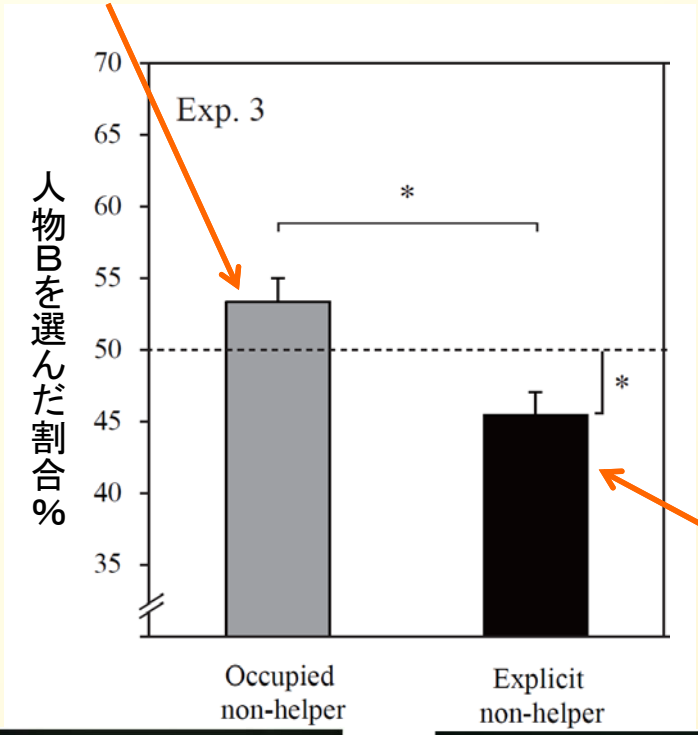
実験的アプローチ

フサオマキザルにおける第三者の感情的評価（Anderson, et al., 2013a,b）

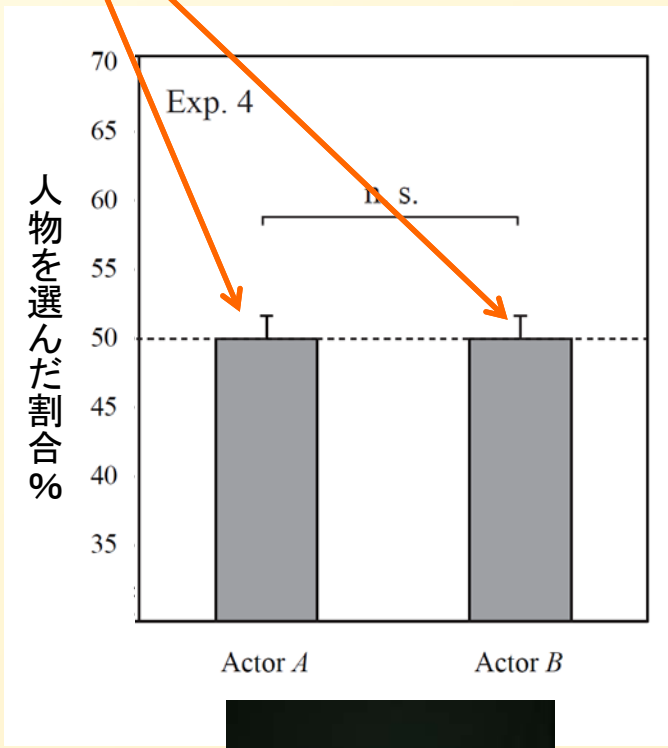
援助に応えなくても、自身の行為に集中している時は敬遠されない

顔の向きの変化の効果ではない

援助行動



横を向いて拒否すると敬遠される



B A

作業夢中条件

B A

作業＆援助拒否条件

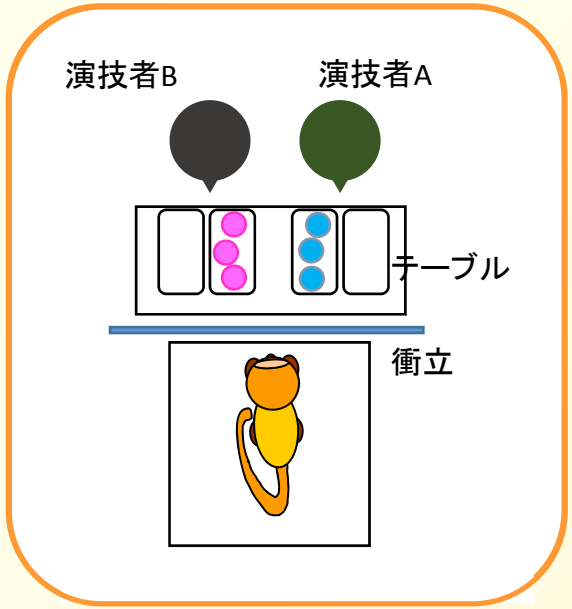
B A

顔向き変化条件

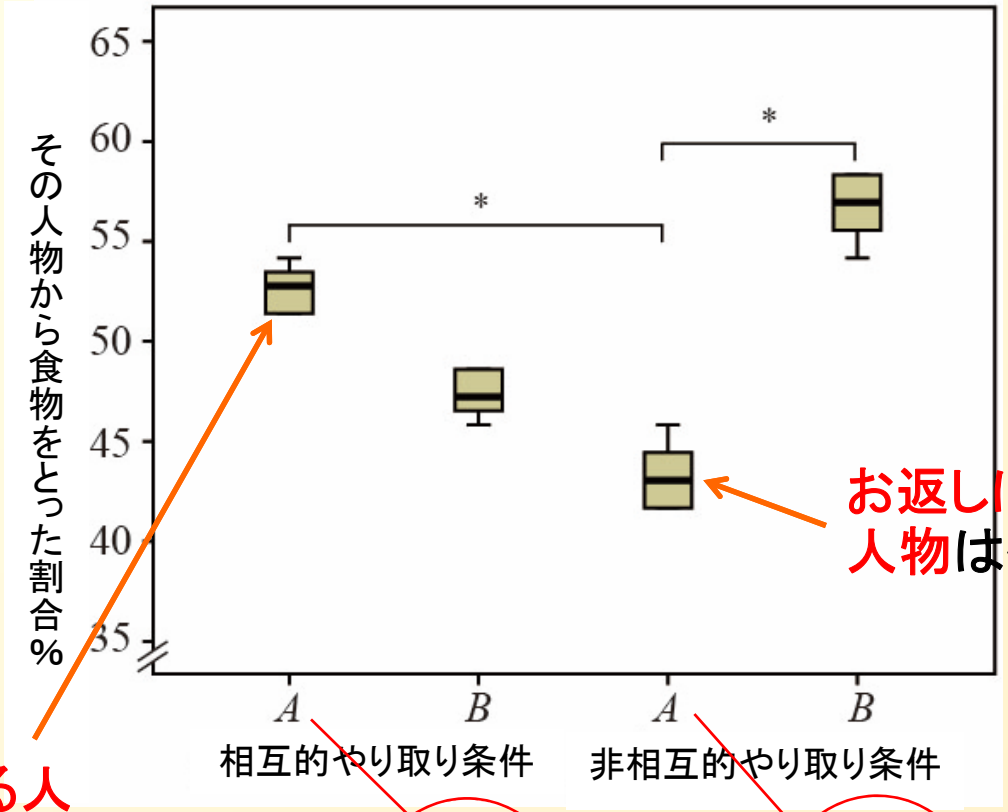
実験的アプローチ

フサオマキザルにおける第三者の感情的評価（Anderson, et al., 2013a,b）

相互的やり取り



Anderson, Takimoto, Kuroshima, & Fujita (2013)



お返しに応じない人物は敬遠される

お返しに応じる人物は敬遠されない

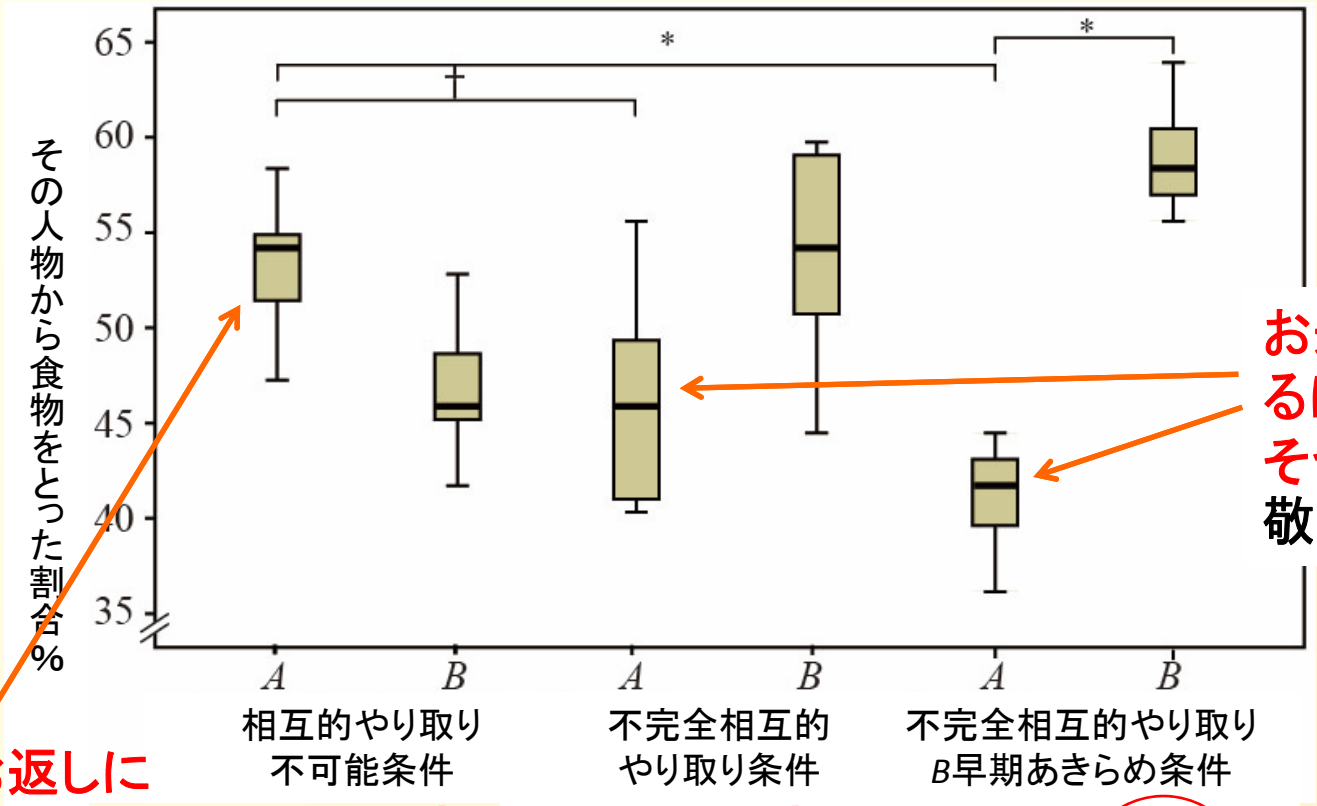
相互的やり取り

非相互的やり取り

実験的アプローチ

フサオマキザルにおける第三者の感情的評価（Anderson, et al., 2013a,b）

相互的やり取り



お返しに応じられるにもかかわらずそうしない人物は敬遠される

精一杯お返しに応じる人物は敬遠されない

B A　B A　B A

相互的やり取り不可能　不完全相互的やり取り　不完全相互的やり取り2

フサオマキザルにおける第三者の感情的評価（Anderson, et al., 2013a,b）

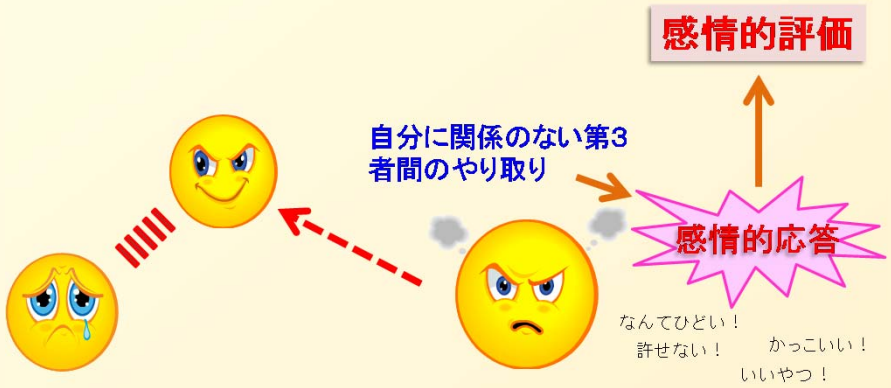
フサオマキザルは、自身がかかわらない第3者間のやり取りに注目し、そのやり取りから、あたかも「値踏み」をするかのように、それら人物に対する好みを形成し、働きかけの仕方を変える

自身の利益に無関係なやり取り → 自身の利益に対する選好ではない

どちらの人物を選択しても報酬は同じ → 理性に基づく選好ではない
学習では説明できない

感情的応答

感情的評価



第3者の感情的評価

1 ヒト観の改訂を迫る

自身に直接的利害のない第3者間のやり取りから、当事者の感情的評価をするのは、ヒトだけの特徴ではない

→ 感情面におけるヒトと動物の連続性を示す

2 「ヒトに向かう向上進化」観を否定する

類人ではなく、ヒトにつながる系統から3500万年以上前に分岐した新世界ザルの1種でこれが示された

3 協力社会の進化の解明の糸口

第3者を評価する能力 → 評判の形成 → 間接互恵性

第3者評価能力の起源を示すもの？

↓

発達した協力社会が突如として人類にだけ出現したのではない可能性を示す

目次

イントロダクションー動物たちの感情世界をどうとらえるか

実験的アプローチ

感情コミュニケーション

イヌにおける飼い主の感情認識（Morisaki & Fujita, in prep）

フサオマキザルにおける他個体の感情認識と行動調節（Morimoto & Fujita, 2011; 2012）

高次感情

フサオマキザルにおける不公平感嫌悪（Brosnan & de Waal, 2003）

フサオマキザルにおける「思いやり」と感謝（Takimoto, et al., 2010; Takimoto & Fujita,2011）

フサオマキザルにおける第三者の感情的評価（Anderson, et al., 2013a,b）

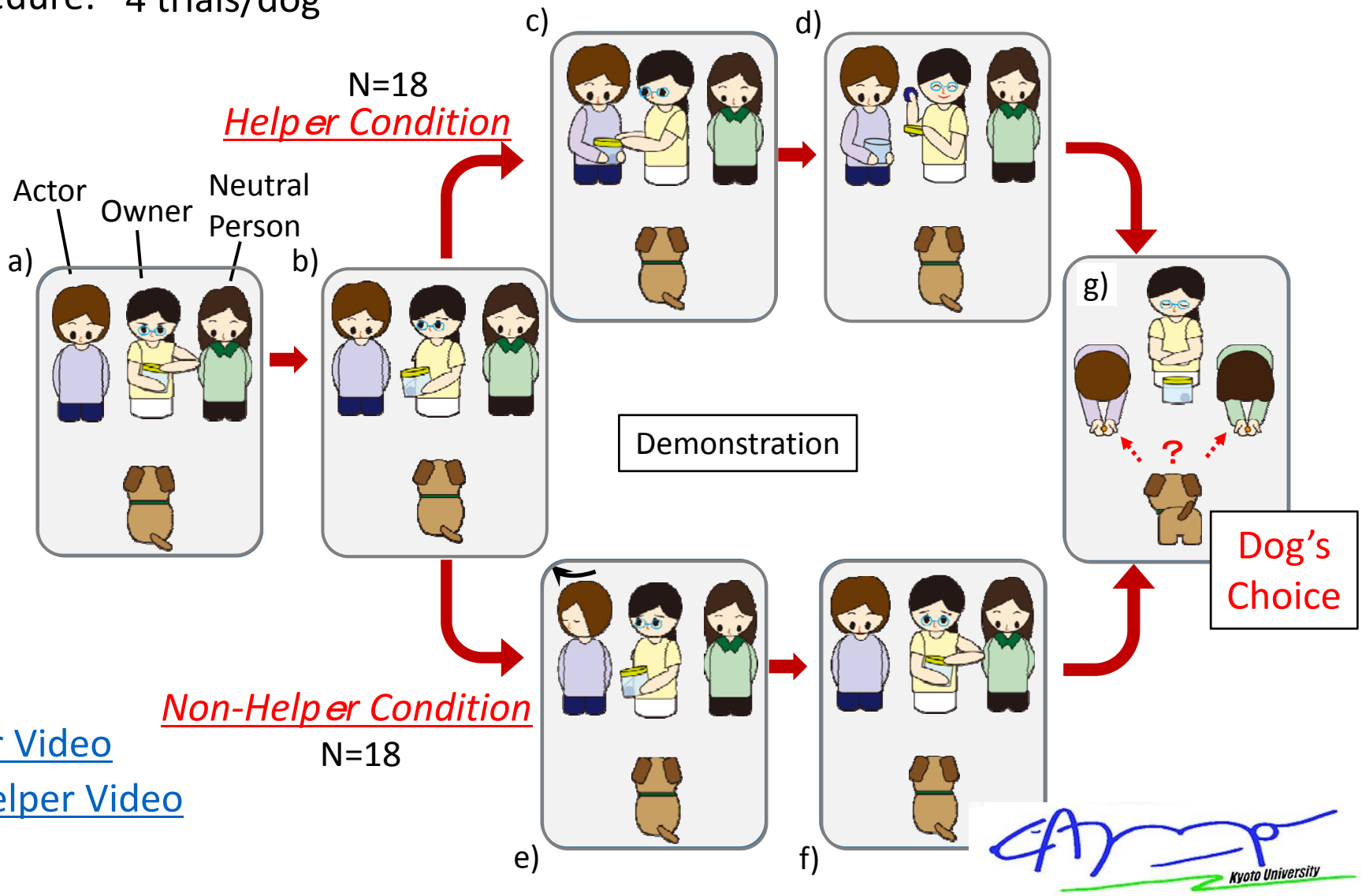
イヌにおける第三者の感情的評価（Chijiiwa, Kuroshima, Hori, Anderson, & Fujita, submitted）

まとめ

イヌにおける第三者の感情的評価（Chijiiwa, et al., submitted）

Subjects: 36 dogs (*Canis familiaris*)

Procedure: 4 trials/dog

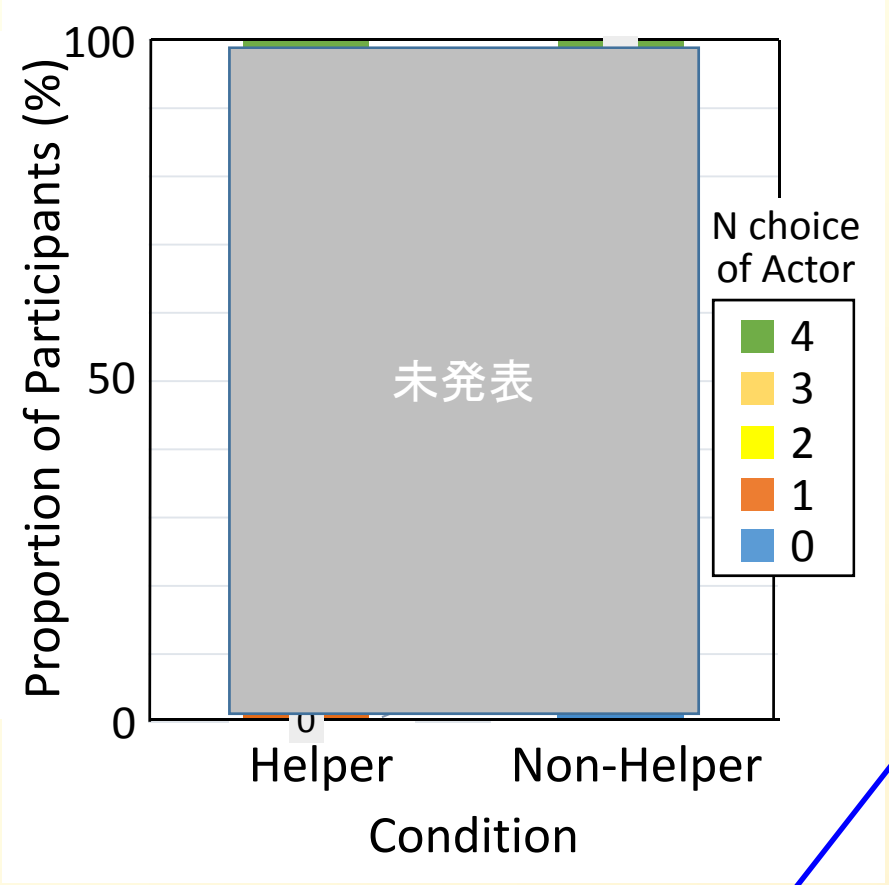


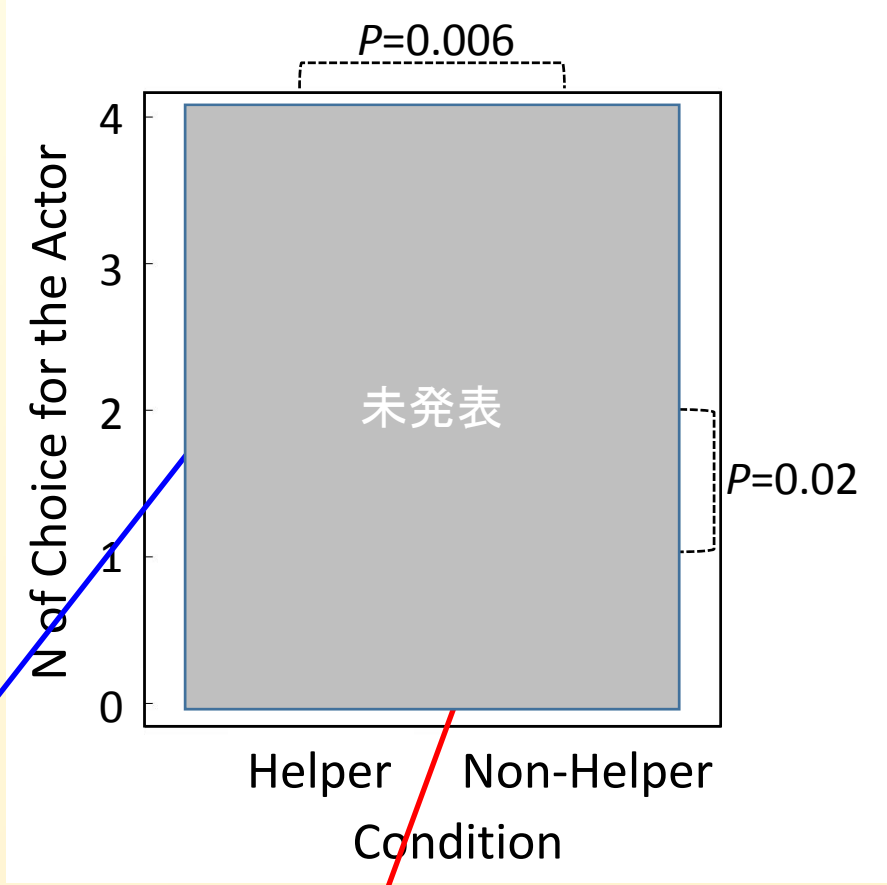
Helper Video

NonHelper Video

イヌにおける第三者の感情的評価（Chijiiwa, et al., submitted）

イヌによる演技者選択数（max=4）





援助者を中立者より好むと言うことは特にない

被援助者は中立者より避けられる

Kyoto University

イヌにおける第三者の感情的評価（Chijiiwa, et al., submitted）

フサオマキザルと同じように、イヌは被援助者を避けた

援助者を好むことは特にない

⇩

ヒト乳幼児、フサオマキザルの第3者評価と同じ特徴

→ ヒト、サル、イヌで相同な過程？

目次

イントロダクションー動物たちの感情世界をどうとらえるか

実験的アプローチ

感情コミュニケーション

イヌにおける飼い主の感情認識（Morisaki & Fujita, in prep）

フサオマキザルにおける他個体の感情認識と行動調節（Morimoto & Fujita, 2011; 2012）

高次感情

フサオマキザルにおける不公平感嫌悪（Brosnan & de Waal, 2003）

フサオマキザルにおける「思いやり」と感謝（Takimoto, et al., 2010; Takimoto & Fujita,2011）

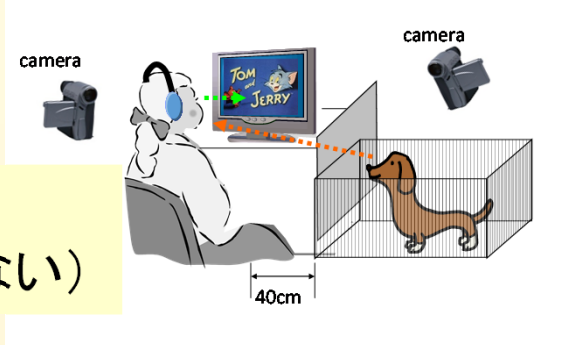
フサオマキザルにおける第三者の感情的評価（Anderson, et al., 2013a,b）

イヌにおける第三者の感情的評価（Chijiiwa, Kuroshima, Hori, Anderson, & Fujita, submitted）

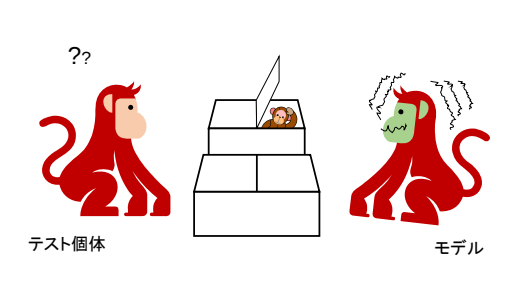
まとめ

話題まとめ

感情コミュニケーションについて



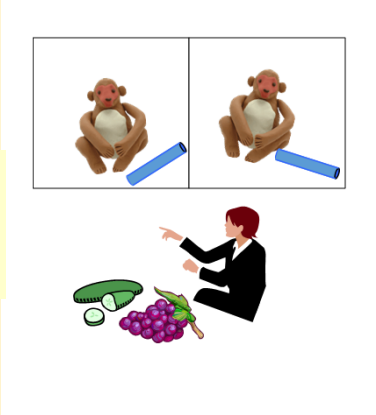
イヌは飼い主の感情的状態を認識している
（ただし、なぐさめに来るのではないかもしれない）



フサオマキザルは同種他個体の情動状態を認識し、その原因を推理して、自身の適応的行動調節に利用することができる

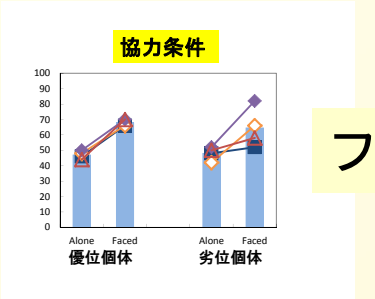
高次感情について

フサオマキザルは、他者に対する不公平感を持ち、不公平な扱いを拒絶することがある



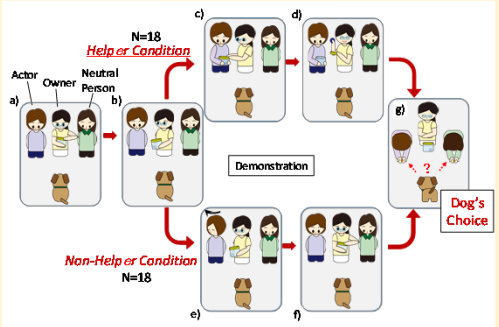
高次感情について（続き）

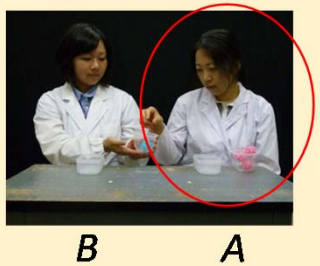
フサオマキザルは、他者の福祉に感受性を持ち、場面によって思いやりを見せたり、非寛容に振る舞ったりする



フサオマキザルは、他者の協力に対する感謝を示す

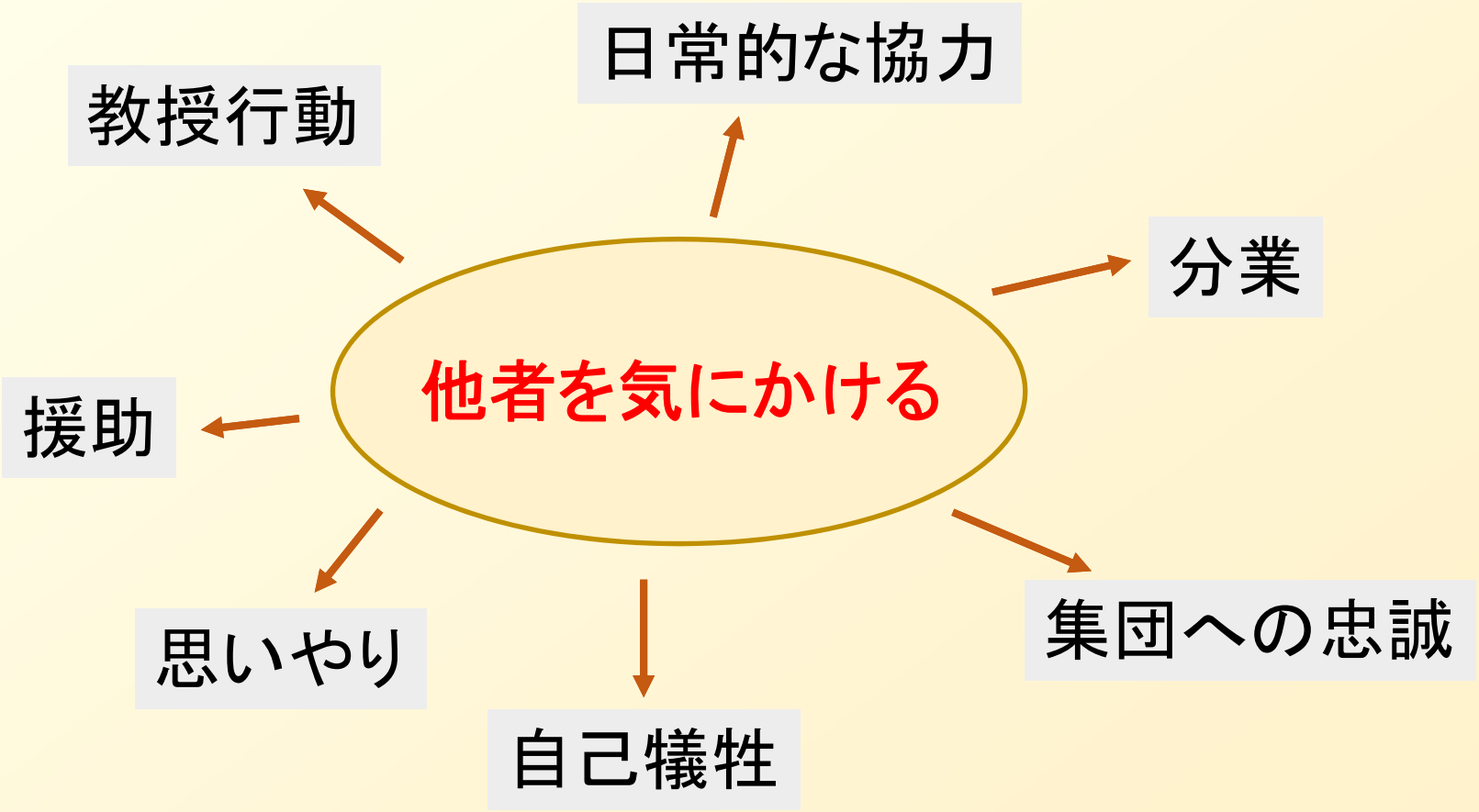
フサオマキザルやイヌは、自分の利害に無関係な第3者間のやり取りに注目し、値踏みをするかのような感情的応答をする。





論議

ヒトの一大特徴：協力社会 ← ? 自身の利害を理性的に斟酌する



感情の進化
ーサルとイヌに見られる感情機能ー

動物たちも. . .

種々の感情、特に高次感情を持つ

他者の感情を巧みに利用している

自身の損得だけではなく、他者の福祉も気に掛けている

自身の利害に無関係な第3者間のやり取りも気になる

他者を気にかける

協力社会

?

自身の利害を理性的に斟酌する

感情をもとにした協力社会の成立

結論

妬み　優しさ

★ 動物たちにも豊かな感情世界がある！

身勝手嫌悪

➡ 感情面におけるヒトとの進化的連続性

★ 他者に対する感情的な感受性がある！

援助

➡ 協力社会を形作る基礎

分業

感謝

思いやり

共同研究者（出演順）

森崎礼子
森本　陽
瀧本彩加
黒島妃香
James Anderson
千々岩眸
堀　裕亮

ありがとうございました

Photos by C. Hiramatsu

Financial Supports from:

JSPS Grant-in-Aide (S) 20220004 to K.F.
JSPS Grant-in-Aide (A) 25240020 to K.F.
JSPS Grant-in-Aide for Priority Areas 4501

CAMP-WAN