

論文の内容の要旨

On the Neural Mechanism of Flexible Bimanual Movement Control

柔軟な両腕運動制御を実現する計算論的神経機構

横井 惇

【背景】我々の身体運動はどのように制御および獲得されるのか、という疑問は、体育、スポーツ、リハビリテーションなどの分野に携わる人々のみならず、広く一般の人々にとってなじみの深い問いでもある。この問いに対して、20世紀初頭の Sherrington らによる単関節運動を中心とした脊髄回路の神経生理学研究を皮切りに、Marr による計算論的神経科学の誕生を経てロボティクス等の工学的手法を取り込みつつ、上肢運動を中心とした運動制御の神経メカニズムに関する研究が集中的に行われてきた。このような運動制御メカニズムの研究は、脳疾患などの病態の理解や早期発見 (Smith et al., 2000)、あるいは脳活動から適切に運動意図を解読して、四肢麻痺や閉じ込め症候群などの、意識は正常であるが自分の意志で身体を動かす事が困難な人々が再び身体を動かす事が可能となるための技術開発を可能にした (Hochberg et al., 2006)。

一方で、上記のような理解は単一の身体部位 (例: 片腕) の運動に限られており (Green & Kalaska, 2011)、複数の身体部位間の協調運動に関する理解は不十分である。我々の日常生活や種々の文化的活動を構成する運動の大部分が複数の身体部位の協調運動 (例: 両腕動作) である事を考えると、この事実は大いに問題である。上の例に照らして言えば、現状では、両腕の運動情報の脳内表現を解読する事はおろか、2台のロボット義手に協調運動を行わせる事もままならない、という事になる。両腕協調運動の制御は、①動作目標の具体化 (目標を達成するのに必要な2つの具体的動作への分解)、②役割分担 (個々の動作の左右の腕への最適な割り当て)、③複雑な力学的干渉下での動作制御など、片腕運動の研究のみからは発生しない問題を含んでおり、複数の身体部位の協調運動を研究するための対象として適当であるといえる。そこで、本論文では両腕運動の制御メカニズムについて以下に示す2つの研究を行った。

【研究1：両腕運動における左右の腕の運動情報の乗算的統合表現】両腕を同時に動かす際の脳内情報表現を明らかにすることは、柔軟な両腕動作を行う能力を理解する上で必要不可欠である。これまでの片腕運動を用いた研究で、脳は内部モデル (Wolpert & Kawato, 1998) とよばれる「目標運動↔運動指令」の写像 (入出力) 関係を構築している事が知られている。多くの行動実験結果から、これらの入出力関係は、目標運動空間に「受容野」を持つ多数の神経素子の線形和で表現されており [図1]、素子の重みの調整により新たな環境に適応していると考えられている (Thoroughman & Shadmehr, 2000)。しかし、両腕運動時には各々の腕の運動の間には身体や道具などを介した力学的相互作用が生じるため、一方の腕に出力すべき運動指令はその腕の目標運動だけでは決定できない。このような相互作用の下で各々の腕の内部モデルが互いの腕の運動を考慮して運動を遂行するためには、内部モデルは両方の腕の目標運動情報を持つ必要がある。つまり、構成要素たる素子のレベルで左右の腕の運動が同時に表現されているかどうか、柔軟な両腕動作を行う能力を理解する上での鍵となる。

両腕運動中の運動情報が素子によってどのように表現されているかを調べるために、実験1,2では運動学習の汎化パターンに着目した [図1]。先行研究から、運動学習の汎化パターンに素子の情報表現が反映されることが知られている。例え

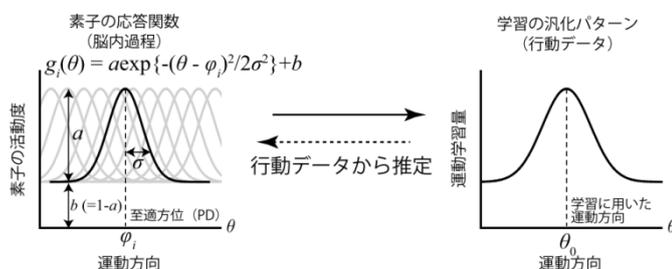


図1. 素子の特性と汎化パターンの関係

ば、図1の汎化パターンからは個々の素子が運動方向に対して単峰性の応答を示すことが読み取れる。つまり、両腕運動の場合も、ある両腕運動方向の組み合わせで学習を行った後に、学習効果が別の運動方向の組み合わせにどのように汎化するかを詳細に調べることで、両腕の運動方向に関する脳内表現を、間接的にはあるが行動データから推定する事が可能となる。以上の事を調べるために、到達運動を用いた運動学習実験パラダイムを用いた。

被験者 (16名) は、両腕でロボットアームを操作して、画面上に表示されるカーソルを左右それぞれの標的へ到達させる課題を行った [図2A]。上記課題中に、被験者の左腕 (もしくは右腕) に新奇な負荷を与え、十分に負荷に適応した後に、それぞれの腕の標的の方向を系統的に変化させることで、学習の汎化パターンが左右の腕の運動方向の関数としてどのように表

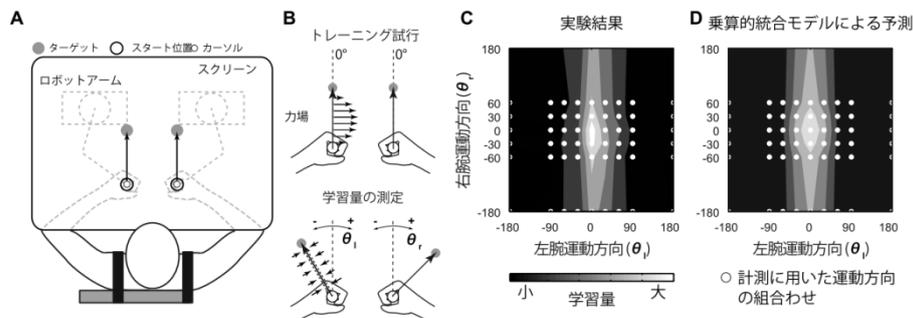


図2. (A, B) 両腕到達運動学習課題. (C) 被験者の示した汎化パターン. (D) 数理モデルによる再現.

されるか詳細に調べた [図2B]。その結果、汎化パターンは両方の腕の運動方向に応じて変化した [図2C]。

これは、神経素子は両腕の運動方向を表現している事を示唆している。

次に、内部モデルを模したニューラルネットワークモデルを用いて、得られた汎化パターンを再現可能な素子の活動パターンを推定した。その結果、行動データを説明するには、神経素子が左右の腕の運動方向を乗算的に統合する事が必要である事が示唆された [図 2D]。2つの情報を乗算的に統合する素子（足し算ではだめ）は、その線形和によって任意の入出力関係を構成可能であること (Pouget & Sejnowski, 1997) が知られており、このような素子の特徴は、「それぞれの腕の運動に応じて変化する力学的干渉を適切に補償できる」ためには望ましい特性であると言える。

実験 3-5 では、実際に被験者が左右の腕の運動方向に応じて非線形に変化する負荷に適応可能かどうか、新たに 18 名の被験者に対して同様に実験を行って確かめた。その結果、実際に被験者はこのような負荷に容易に適応できた。さらに、実験 1 の結果を用いてパラメータ推定を行ったモデルは、これらの実験における被験者の学習成績をも高い精度で予測した。以上により、神経素子が両腕の運動方向を乗算的に統合しているという予想の妥当性が示された。

【研究 2：素子の情報表現の左右差から導かれる両腕運動における非利き腕の優位性】両腕協調動作を行う際、利き腕が主要な作業を行い非利き腕はそれを支える、という一貫した傾向が存在する。古典的には、このような役割分担は利き腕の優位性の結果であると考えられてきたが、その具体的メカニズムは明らかでなかった。そこで、研究 2 では内部モデルを構成する素子の応答関数の左右差に着目して、両腕運動中の左右の腕の能力差について検証を行った。

実験 1 では、研究 1 と同様の方法を用いて 16 名の右利き被験者を対象に素子の応答関数の推定を行った [図 3A,B]。8 名の被験者が左腕で力場に適応した後、右腕の運動方向を系統的に変化させ、得られた汎化関数からは左腕内部モデルの素子の右腕運動に関する応答関数が推定された（残り 8 名は右腕で力場に適応、以下全て逆）。その結果、応答関数の振幅および幅 [図 1 参照] に明確な左右差が観察された [図 3C]。

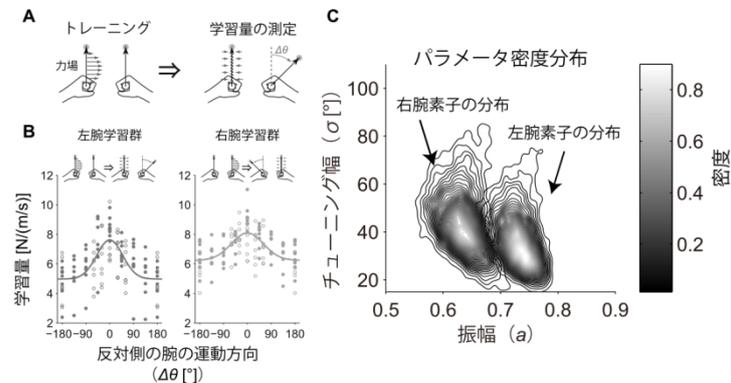


図 3. (A, B) 反対側の運動方向に関する運動学習の汎化.

(C) B のデータから推定した素子のパラメータ分布

ニューラルネットワークモデルを用いた考察から、意外にも、このような左右差から両腕運動中は左腕（非利き腕）の方が反対側の腕によって生じる外乱に素早く適応できるという優位性が示唆された。この予測を検証するため、実験 2 では 20 名の右利き被験者に両腕到達運動課題を行わせ、一方の腕の運動方向（4 方向のうちどれか：0,90,180,270°）に応じて反対側の腕に時計回り（CW）または反時計回り（CCW）の力場が加えられる環境に適応させた [図 4A]。その結果、左腕で学習を行った群（n = 10）が右腕学習群（n = 10）と比べて有意に高い学習量

を示した [図 4B,C]。また、実験 1 で推定されたパラメータを用いたモデルは実験 2 の結果を良く予測したことから [図 4B] モデルの妥当性が示された。反対側の腕によって生じる外乱を予測的に補償する能力は両腕協調に本質的に重要であることから、このような能力にお

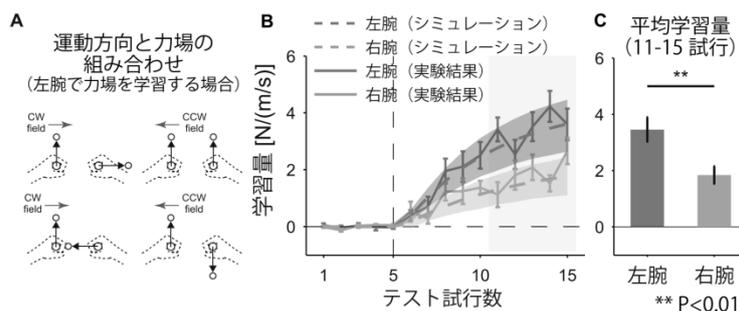


図 4. (A) 反対側の腕の運動によって変化する力場環境. (B) 被験者の示した学習量(mean±S.E.)およびモデルによる予測値(mean±95%C.I.). (C) 平均学習量(mean±S.E.).

ける非利き腕の優位性は、両腕協調動作における役割分担を決定づけている可能性が高いと考えられる。

【まとめ】以上、本研究で得られた知見をまとめると図 5 のようになる。一方の腕の内部モデルを構成する素子が反対側の腕の運動情報を乗算的に統合することで、各々の腕の運動を考慮した任意の入出力関係を学習可能であることを示した研究 1 は、冒頭に述べた両腕運動制御における③複雑な力学的干渉下での動作制御の問題の解決に寄与した。素子の左右差から両腕運動中の非利き腕の優位性が創発する事を示した研究 2 は、両腕運動制御における②役割分担を決定する要素の一つを明らかにした。これらの結果は、従来のような片腕運動 (部分) のみを対象とした研究からは導かれ得ない、本研究によって初めて明らかになった知見である。さらに、従来は両腕干渉の原因として、抑制されるべきであると考えられてきた (Swinnen, 2002; Rokni et al., 2003) 一方の制御系に入力するもう一方の腕の運動情報が、乗算的統合によって両腕運動に本質的な役割を果たしている点や、両腕運動中に非利き腕が利き腕を上回る能力を発揮するという知見は、既存の常識を覆す意外性を有すものと考えられる。

今後の展開として、両腕運動制御における②役割分担の問題の計算論的理解および、①動作目標の具体化の問題に対するアプローチや、姿勢制御などの全身協調運動研究への発展、さらに機能的磁気共鳴画像を用いた神経基盤の同定などが期待される。

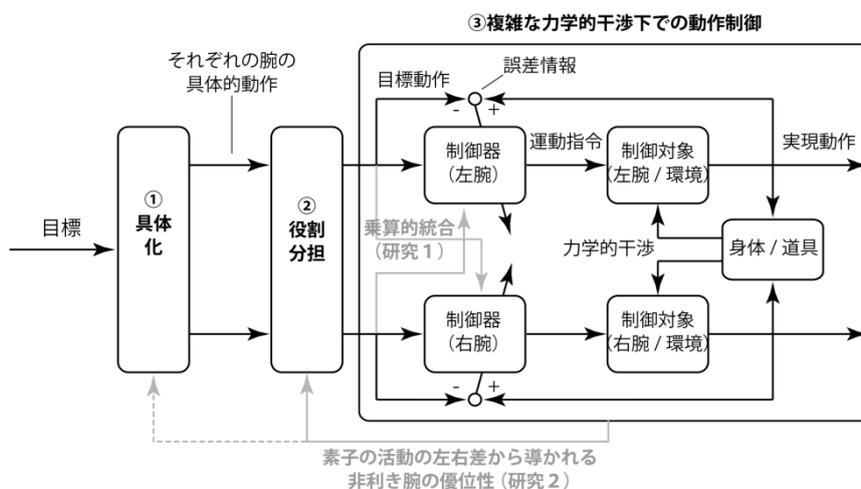


図 5. 本論文によって示唆された両腕運動制御模式図.