

論文の内容の要旨

Visuomotor Map as a Common Foundation
for Human Motor Control and Learning

(ヒト運動制御・学習の共通基盤としての視覚運動写像)

Takuji Hayashi

林 拓志

背景 手を伸ばす、歩く、物を操作する、会話するなど、身体運動は我々のもっとも身近な脳機能であるといっても過言ではない。身体運動がいかに制御・獲得されるのかという問いに対する近代的な研究はおよそ 100 年前から始まったとされ (Woodworth, 1899)、その後現在に至るまで身体運動の制御・学習機序の解明に向け多くの研究が行われている。Marr による計算理論の重要性が指摘されてからは (Marr, 1982)、その機序に対して様々な計算理論が提案され、それを実証すべく行動科学・神経科学との融合的アプローチが試みられている。

従来のヒト身体運動理論研究により、身体運動の制御にはフィードフォワード制御とフィードバック制御の両方が重要な役割を担っていることが明らかにされた。バッティングを例に挙げると、バッターがヒットを打つためには、狙った位置に正確にバットを振る能力を要する。計画した動作に必要な運動指令を予測的に出力する制御の仕組みがフィードフォワード制御である (Kawato et al., 1987)。しかしフィードフォワード制御は万能ではない。外界の予測できない変化 (e.g. ボールの変化) や、神経的・生理的ノイズ (e.g. 疲労や情報処理過程に内在するノイズ) による動作のずれを補正する必要がある。このように動作や目標にズレが生じたときに、実行中の動作を適切に修正する仕組みがフィードバック制御である (Scott et al., 2015)。また、ボールに対するバットの位置がずれた場合には、次の動作を正確に実行できるよう修正すべきである。このようにフィードフォワード制御器自体を修正する仕組みをここでは運動学習と呼ぶこととする。

このように、予測的な運動指令の生成 (フィードフォワード制御)、動作中の運動指令の修正 (フィードバック制御)、次の動作時の運動指令の修正 (運動学習) の 3 つの仕組みが同時並行的に働くことによって、正確かつ安定した動作の制御が可能になっていると考えられる。しかし、運動指令の生成と修正が互いにどのように絡み合っているかについては、これまで十分検討されてこなかった。例えば、動作中および次動作における運動指令修正過程が、予測的な運動指令生成過程とどのように関連しているのだろうか？

あるいは、次の動作時のための運動指令の修正は、次動作中の運動指令の修正にどのような影響を及ぼすのだろうか？本研究は、これらの相互関連を調べることにより、ヒト運動制御・学習の背景に存在する共通メカニズムを明らかにすることを目的とした。

研究 1: ヒト運動制御・学習の共通基盤としての視覚運動写像 脳は「内部モデル」と呼ばれる、目標動作と運動実行間の写像関係を有していると考えられている (Wolpert and Kawato, 1998)。例えば、ボールの高さがいつも同じではないように、バッターはボール位置に応じて、適切にバットをコントロールする能力を要する。このような、視覚情報 (e.g. ボールの高さ) と運動実行 (e.g. バットの長さ) の内部モデルを視覚運動写像と呼び、フィードフォワード制御に必要な不可欠な要素だと考えられてきた (Wolpert et al., 1998)。しかし、フィードフォワード制御に限らず、視覚誤差に基づいて動作を修正するフィードバック制御・運動学習にとっても、視覚情報と運動実行の内部モデルは不可欠である。これらのことから、本研究では、視覚運動写像がフィードバック制御・運動学習にも共通して活用されているという仮説を立て、これを検証した。

被験者はロボットアームのハンドルを握り、そのハンドルの動きが反映された画面上のカーソルをスタート位置からターゲット位置まで動かす腕到達運動課題を行った。この腕到達運動では、視覚情報 (ターゲット) と運動実行 (運動方向) の対応関係、すなわち視覚運動写像を測定することができる。さらに、カーソルの運動と手の運動を任意に変えることによって、この視覚運動写像の形状を変形させることができる (回転変換)。このように新たに獲得された視覚運動写像が、フィードフォワード制御 (実験 1)、フィードバック制御 (実験 2)、運動学習 (実験 3) に、共通した影響を及ぼすか検証することで、視覚運動写像が身体運動制御・学習の共通基盤になっていることを明らかにした。

実験 1 では、回転変換によって、フィードフォワード制御、すなわち視覚運動写像がどのように歪むのかを検証した (図 1)。内側適応グループは右上 (左上) にターゲットが現れた時、時計回り (反時計回り) の回転変換に徐々に適応し、実際の手の運動を「内側に」変化させた (図 1A) (Hirashima and Nozaki, 2012)。一方、外側適応グループは反対方向に与えられた回転変換に徐々に適

応し、実際の手の運動を「外側に」変化させた (図 1B)。その後、様々なターゲット位置へカーソルが見えないまま運動を行うと、この左右ターゲットへの回転変換の学習効果が汎化し、内側 (外側) 適応グループではターゲット方向の変化に対して運動方向の変化

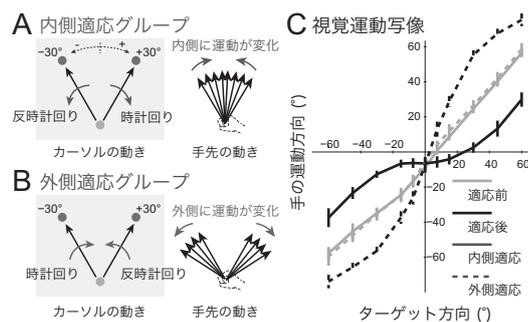


図 1: 視覚運動写像の変形

が小さく(大きく)なった(図1C)。特筆すべきことは、 0° ターゲットへの手の運動が、回転変換前後で変わらないことである(図1C)。これは、左右のターゲットで反対向きの回転変換に適応するため(図1A,B)、 0° ターゲットではそれぞれの学習効果が打ち消し合い、回転変換前後で同一のフィードフォワード制御が保たれているからである。実験2,3では 0° ターゲットへの運動中のフィードバック制御・運動学習を測定することで、フィードフォワード制御が一定の状態、視覚運動写像がフィードバック制御・運動学習に与える影響のみを定量化することを可能にした。

実験2では、実験1で行った回転変換前後で(図1A,B)、 0° ターゲットへの動作中にターゲット位置を不意に移動させ、それに対する運動方向のフィードバック修正量を調べた(図2A)。この時、カーソルを参照できないよう消すことで、自身の手の位置がどこにあるのかわからないようにした。フィードバック制御の結果、内側(外側)適応グループは手の位置を新たなターゲット位置に合わせたつもりでも、実際には大きなずれがあり、このずれは視覚運動写像を歪めた方向、すなわち

有意に小さく(大きく)なることが明らかとなった(図2A)。実験3では、実験1で行った回転変換前後で(図1A,B)、 0° ターゲットへの動作中に不意にカーソルにずれを与え、次の試行で観察される運動方向修正量(運動学習量)を調べた(図2B)。試行をまたいだ修正量は、フィードバック修正量と同様に、内側(外側)適応グループは、視覚運動写像を歪めた方向、すなわち有意に小さく(大きく)なることが明らかとなった(図2B)。

上記の結果は、フィードフォワード制御を司る視覚運動写像が(図1C)、フィードバック制御(図2A)・運動学習(図2B)の共通基盤となっているために、内側(外側)に歪められた視覚運動写像に影響され、フィードバック制御、運動学習が小さく(大きく)変化したことが示唆された。

研究2:運動プリミティブの再構成によって生じる動的な運動学習 研究1で示したような、運動中に外乱を加えたときに生じる試行毎の運動修正(運動学習)動態は、これまで神経回路網モデルを用いて再現できることが分かっている(Thoroughman and Shadmehr, 2000)。従来のモデルでは、運動実行は各運動プリミティブの活動量と重み付けの荷重和によって決定され、運動学習はこの重み付けが運動誤差をもとに更新していくことで成立する。この運動プリミティブの活動量は運動学習量を決定する上で重要な役割を担うが、運動学習によってその活動量は変化しないと想定されているため、

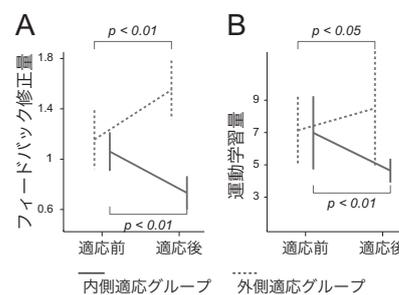


図2: 視覚運動変換の形状に応じたフィードバック制御・運動学習量の変化

運動学習量は常に一定であり、研究1の結果を再現できない(図1C, 図2B, 図3A,B)。そこで、この神経回路網モデルに新たな要素を導入することが必要になった。

神経回路網モデルは、神経生理学的知見に基づいている。例えば、各運動プリミティブは一次運動野の神経細胞のようにそれぞれ固有の至適方位をもち (Georgopoulos et al., 1982)、各運動プリミティブの活動量はターゲット方向に対するガウス関数を用いてモデル化されている。この一次運動野の神経細胞が示す至適方位は、常に一定ではなく、運動学習によって回転することが知られている (Shen and Alexander, 1997; Li et al., 2001)。しかし、この「至適方位の回転」の効果は従来のモデルには反映されていなかった。本研究では、至適方位が運動誤差に応じて回転することで、各運動プリミティブの活動量が変化し、それが運動学習量に影響を及ぼしているのではないか、という仮説を数値シミュレーションで検証した(図3C,D)。その結果、内側(外側)適応グループでは、 0° ターゲット方向に至適方位を持つ運動プリミティブ数が減少(増加)し、 0° ターゲット周りで疎(密)な分布に変化することが明らかとなった(図3D)。また、このような疎(密)な分布により、運動学習量が小さく(大きく)なり、実験結果をよく再現できることが明らかとなった(図3C,D)。以上の結果より、運動プリミティブの至適方位が運動学習によって動的に再構成されることで、運動学習量が変化していることが示唆された。

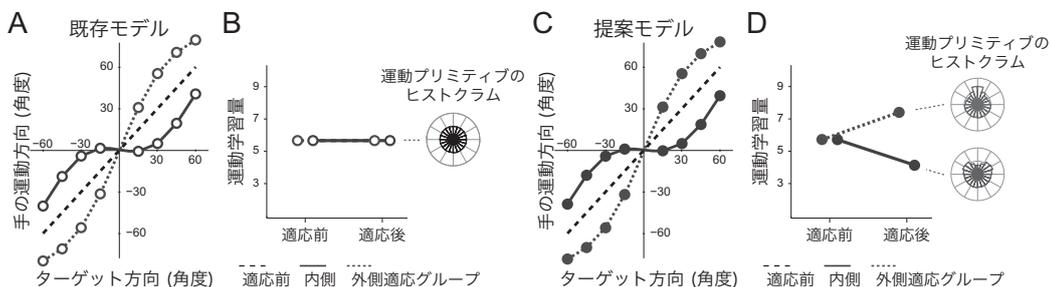


図3: 至適方位の回転による運動学習量の変化の再現

結論 以上研究1,2より、視覚運動写像が、予測的な運動指令の生成(フィードフォワード制御)、動作中の運動指令の修正(フィードバック制御)、次の動作時の運動指令の修正(運動学習)の共通基盤になっている可能性が示唆された。本研究結果により、これまで同時並行的に働くと考えられてきたフィードフォワード制御・フィードバック制御・運動学習を、視覚運動写像を介して統一的に捉えるという、新たな視点をもたらされた。さらに、運動学習量の変化には、運動プリミティブの至適方位が回転し、その分布が学習に伴って動的に再構成されることが関わっていることを明らかにした。運動学習によって獲得される新しい視覚運動写像は、「どのように運動するか」を定めると同時に、視覚運動写像それ自体が運動学習によってどのように変形するか、つまり「どのように運動を学習するのか」を規定するのである。