

4-3 人間の運動機能の維持・向上を支える脳情報処理の理解

4-3 *Understanding of Brain Information Processing that Underlies the Maintenance and Improvement of Human Motor Function*

池上 剛

IKEGAMI Tsuyoshi

人間が健康で快適な生活を送るためには、環境の変化や、疲労、発達、加齢といった身体の変化に柔軟に適応し、運動を正確に制御する能力を維持する必要がある。このような運動適応の基盤となる脳情報処理を理解することは、運動疾患メカニズムの解明、疾患や老化による運動機能の低下を改善するための技術開発の開発に不可欠である。本稿では、運動適応に関する我々の最新の研究を紹介し、動作の失敗の後に素早く動作を改善することを可能とする脳情報処理について議論する。我々の研究結果は、脳が階層的な情報処理構造を利用して、動作の効率を犠牲にしても、課題の成功を優先するように動作を修正していることを示した。

Our ability to maintain accurate control of movements is essential to our health and comfort in our lives. We achieve this ability through motor adaptation to changes in our surrounding environment and our bodies due to fatigue, development, and aging. Understanding the brain information processing that underlies such motor adaptation is essential for elucidating motor disease mechanisms and developing technologies to ease the decline in motor function caused by disease or aging. In this study, we present our recent findings on motor adaptation and discuss how the brain improves movement after movement failure. We show that the hierarchical information processing structure of the brain modifies behavior to prioritize task success at the expense of motor efficiency.

1 はじめに

人間が健康で快適な生活を送るためには、環境の変化や、疲労、発達、加齢といった身体の変化に適応し、運動を正確に制御する能力を維持する必要がある [1][2]。脳は、運動エラー (実際の運動と計画した運動の差) の情報を利用して、様々なタイムスケールで運動を常に調整している [3]。新しい道具を使用するときや、新しいスポーツ動作を学習するときは、最初は意図した動作を実現できず、比較的大きな運動エラーを経験する。このような運動誤差は意識に上りやすく、しばしば認知システムの助けを借りながら、動作は素早く修正・改善される [4]。一方、疲労、発達、加齢に伴う運動誤差は比較的小さい。このような小さな誤差は、認知システムに頼らず、運動システムによって無意識のうちに処理されることが多い。このような動作の修正は、比較的長いタイムスケールの運動適応として実現される [5]。

複雑なスポーツ動作や職人技のような高度な運動技術の習得は別にして、日常生活を送るうえで、我々は

いともたやすく運動適応を実現しているように感じる。しかし、我々が病気や怪我によって脳に障害を抱えたとき、快適な日常生活のみならず、生存にとっても運動適応機能がいかに重要であるかを実感する。例えば、小脳変性症、ハンチントン病は運動適応に重大な障害をもたらす [6]-[8]。我々の研究室では、運動適応の脳内情報処理の理解を通じて、運動疾患メカニズムの解明、疾患や老化による運動機能の低下を改善するための技術開発の開発を目指して研究を行っている。本稿ではこれらの研究の一環として行った運動適応に関する最新の研究 [9] を紹介する。

2 失敗を素早く修正するための階層的運動学習機構

失敗や罰を避け、成功や報酬を求めるための行動選択は人間の生存にとって必須である。我々は、失敗の有無に依存して運動適応の仕方が異なることを経験的に知っている。例えば、あなたがゴルフの練習場でグリーンにボールを乗せる練習をしている状況を例にあ

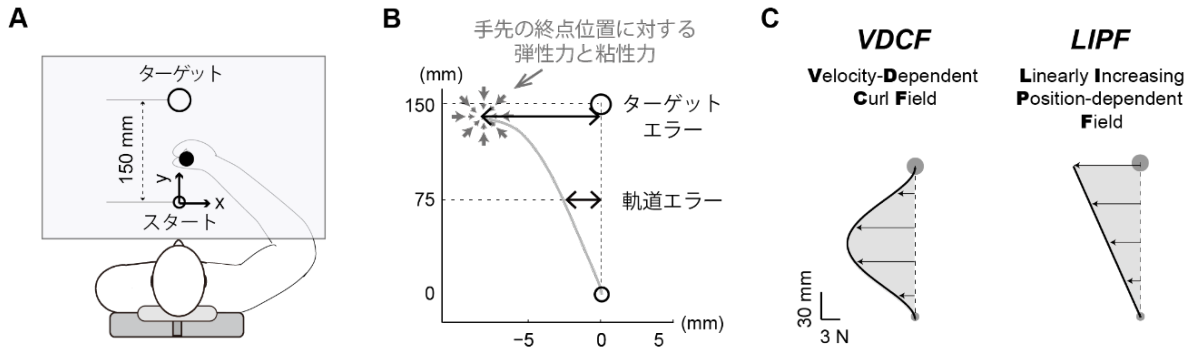


図1 到達運動課題と力場 (A): 実験協力は右手でロボットマニピュランダムを操作し、画面上のカーソルをターゲットに命中させる。右腕はテーブルの下にあり、実験協力は自分の腕を直接見ることはできない。スタートの合図後できるだけ素早く運動を開始する。(B): 運動終端において手先の速度が 20 mm/s 以下になると、強力なバネ力が手先にかかり、手先がその位置に固定される。これにより、確実にターゲットエラーを生じさせることができる。(C): ターゲットエラーが生じない速度依存力場 (VDCF) と生じる位置依存力場 (LIPF)。手先がターゲットへの直線軌道を描くと仮定し、力場によって手先に負荷される力が影付き図形で示されている。

げる。あなたが打ったボールは、意図した軌道からは逸脱してしまったが、それでもグリーン上に落ちたとする。この場合、あなたはボール軌道の誤差を考慮し、次のショット動作を修正するだろう。しかし、もしボールがグリーンの外に落ちた場合、次のショットの修正は先の例と異なる可能性が高い。あなたはショット動作を修正するだけでなく、ボール軌道に関する運動計画を大きく修正するであろう。ゴルフにおいてグリーンを外すことは、多くの場合、追加のアプローチショットが必要になるため、失敗とみなすことができる。このように失敗が存在する場合は、動作の“実行” (ゴルフの例では、計画したボール軌道を実現するための運動指令)だけでなく“計画”(ボール軌道の計画そのもの)の修正を伴うことが多い。しかし、過去の運動学習研究では、失敗が存在しない状況下の適応行動に主な焦点が当てられてきた。よって、失敗の存在下における脳の運動適応機構については理解が進んでいなかった。

運動適応は、ロボットマニピュランダム(運動中の手先に任意の力を付加することができるアーム型実験装置)を利用した新奇な力場環境下の到達運動課題を用いて盛んに研究されてきた[10][11]。最も一般的な速度依存力場(VDCF: velocity-dependent curl field)(図1C)の環境下では、実験協力がターゲットに向かって手を伸ばすと、手先の速度に比例した大きさの外力が手先の運動方向と直交する向きに発生する。手先の速度は、運動途中で最大値を示すベル型の変化を示す[12]。よって、実験協力の手先には運動途中で最大の力が負荷され、手先軌道はスタート地点からターゲットを結ぶ直線軌道から大きく逸れてしまう。しかし、試行を繰り返すにつれて、実験協力は直線的な軌道を学習する。このような運動適応を調べることによって、脳が新奇環境の物理モデル(内部モデル)を学習し、運動指令を試行ごとに更新する計算機序が

明らかにされてきた[13][14]。ここで注意すべきことは、VDCFの適応過程では、手先がターゲットに近づくにつれて、手先は減速し、外力が小さくなることである。そのため、手先軌道は運動の半ばで乱されるものの、運動中の修正によって手先はターゲットに到達することができる。つまり、この力場課題では、失敗の存在下における運動適応は調べることができない。

我々は、失敗が運動適応に与える影響を調べるために、新しい力場課題を開発した(図1C)。この力場は、スタート地点からの手先位置に比例した大きさの力場が横方向(x軸方向に)発生する。よって、Linearly increasing position-dependent force field (LIPF)と名付けられた。LIPFはターゲット付近で最大の外乱を発生させるため、大きなターゲットエラー、つまり失敗を生じさせる。我々は、失敗が存在する運動適応には、これまで主に研究されてきた内部モデルの学習だけでなく、別の学習過程、具体的には軌道計画に関連する学習の存在が反映されると予想し、実験を行った。

結果、課題が失敗した場合にのみ観察される2つの興味深い現象を発見した。1つ目は、LIPFの学習・脱学習過程において、手先軌道の変化が非単調の変化を示すこと。2つ目はLIPFの脱学習後(力場なし環境)の手先軌道が曲線軌道に収束すること。これらの現象は、課題が常に成功するVDCFでは生じなかった。この2つの現象について以下で説明する。

2.1 失敗の存在下で生じる非単調な手先軌道の変化

我々は、ロボットマニピュランダムを使った腕到達運動課題(図1A)を用いて、失敗を生じない力場(VDCF, 図1C)と失敗を生じさせる力場(LIPF)の運動適応・脱適応過程を比較した。運動適応の指標として、軌道エラーとターゲットエラーを用いた(図1B)。

VDCFの適応では、力場がかけられた直後、実験協

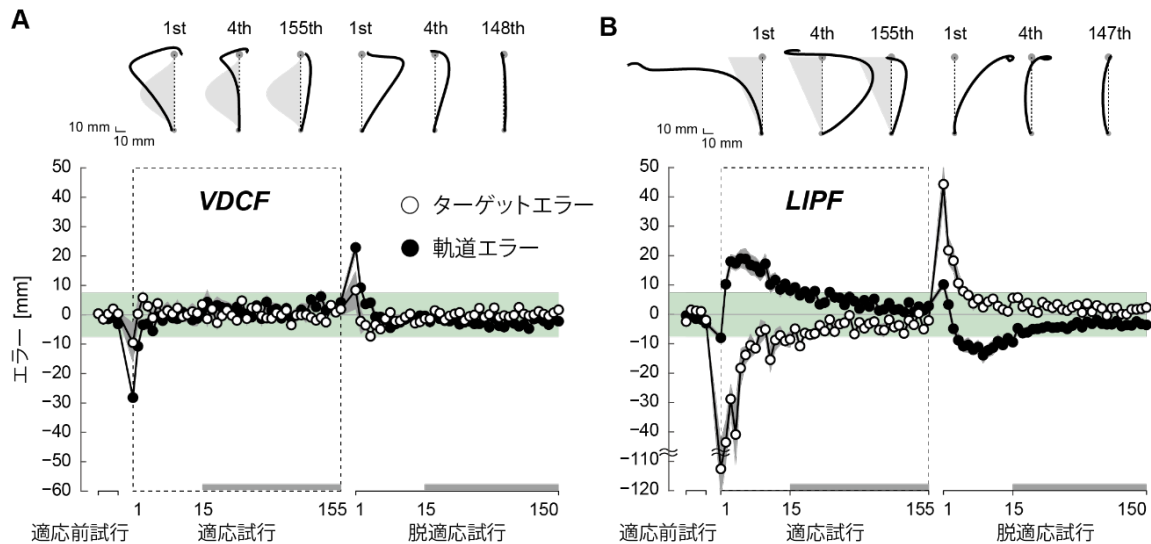


図2 ターゲットエラー(○)と軌道エラー(●)の学習曲線: VDCF (A)とLIPF (B)における学習曲線の実験協力者平均と各条件の代表的実験協力者の手先軌道の変化。手先軌道の背後にある影付き領域は力場の模式図である。適応と脱適応の初期期間における軌道変化を見やすくするために、最初15試行とそれ以後(灰色の横線区間)ではx軸のスケールが異なることに注意。最初15試行は1試行ごとに、以後は5試行ごとに描画されている。学習曲線の実線周りの灰色領域は標準誤差を示している。明るい緑の帯はターゲット幅(半径7.5 mm)を示している。

力者の手先軌道は大きく左向きの弧を描いてターゲットに到達した(図2 A、1st 適応試行)。このように、軌道エラーは力場方向に生じたが、ターゲットエラーはほとんど生じなかった(ターゲット幅以下の大きさ)。試行を繰り返すにつれて、実験協力者は徐々に力場を補償する動作を学習し、直線的な軌道を獲得した(155th 適応試行)。その後、脱適応過程を調べるために、環境は学習前と同じ力場なし条件に戻された。すると今度は、軌道エラーが力場と逆方向(右)に生じた(1st 脱適応試行)。この現象はアフターエフェクトと呼ばれ、実験協力者が適応過程において力場に適應していたことを反映している[10][11]。重要なことは、VDCFの適応・脱適応過程では、一貫してターゲットエラーが生じないことである(図2 A、学習曲線○)。また、VDCFの適応過程と脱適応過程は、どちらも軌道エラーの単調的変化によって特徴づけられた(図2 A、学習曲線●)。このような学習指標の単調的変化は、典型的な学習曲線と一致する[15]。

ところが、LIPFの適応過程はVDCFとは大きく異なった。力場がかけられた直後、実験協力者の手先軌道はターゲット付近で最も大きく力場方向(左)に乱され、課題は失敗した(図2 B、1st 適応試行)。続く数試行において、実験協力者の手先軌道は、力場を“過補償”し、それまでとは逆方向の右向きの弧を描いて大きく軌道を修正した(4th 適応試行)。ターゲットエラーがターゲットサイズに減少するまで、手先軌道の右方向への修正が続いた。その後、手先軌道は右方向から徐々に中央方向に変化し、軌道エラーも徐々に減少した(155th 適応試行)。このように、ターゲットエラーは

単調的変化を示した(図2 B、学習曲線○)一方、軌道エラーは非単調的変化を示した(図2 B、学習曲線●)。同様の軌道修正が、エラーの符号を逆にして、脱適応過程でも確認された。

2.2 失敗の存在下で生じる曲がったままの脱適応軌道

非単調な手先軌道の変化に加え、課題が失敗した場合の脱適応過程において、更に興味深い現象が確認された。VDCFの場合、脱適応過程(力場なし)に移行して10試行以内に、手先軌道は、適応前と同様のほぼ直線的な軌道に戻った(図2 A、図3)。ところが、LIPFの場合、150試行(約20分)も力場なし環境で試行を繰り返しているにも関わらず、手先軌道は曲がったままの状態を維持した(図2 B、図3)。つまり、VDCFと違って、手先軌道は適応前の軌道に戻らなかった。

この現象の頑健性を確認するために、同様の実験を異なる力場を用いて追試した(データは[9]を参照)。具体的には、VDCFとは異なる種類のターゲットエラーが生じない力場とLIPFとは異なる種類のターゲットエラーが生じる力場が用いられた。結果、後者の力場でのみ、曲がったままの脱適応軌道が確認された。よって、失敗の存在が、曲がったままの脱適応軌道を生じさせることが強く示唆された。この結果によって、運動適応の前後の同一環境(力場なし)において、異なる運動計画によって運動が実行された可能性が示唆された。

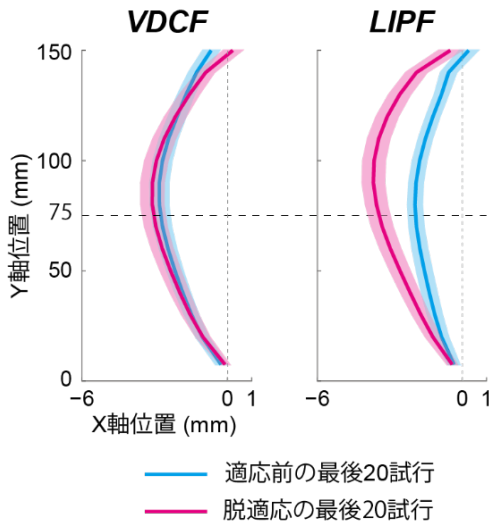


図3 適応前と脱適応後の手先軌道：VDCFとLIPFにおける、適応前の最後20試行（シアン）と脱適応の最後20試行（マゼンタ）の手先軌道の比較。実線は実験協力者間平均値を、周りの影付き領域は標準誤差を示している。x軸とy軸のスケールが異なることに注意。適応前と脱適応では、力場がかかっていない同一環境であるにもかかわらず、LIPFグループでは2つの軌道の間に有意な差が認められた。

2.3 階層的運動学習機構

これまでの多くの運動学習研究 [13][16]–[18] は、運動適応を内部モデルの変化として説明してきた。一方、上述した2つの現象は内部モデルの変化だけで説明することは困難である。内部モデル学習は、力場の物理特性に関する知識を徐々に獲得する過程として記述される [19][20]。例えば、LIPFの場合、手先にかかる力

$$\begin{bmatrix} F_x \\ F_y \end{bmatrix} = K \begin{bmatrix} 0 & -1 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} P_x \\ P_y \end{bmatrix}$$

として記述される。このとき、

F は力 (N)、 P はスタート地点からの手先の位置 (m)、 K は係数 (60 N/m)。この場合、学習によって獲得された力場の知識は、予測される手先の力 $\hat{F} = \alpha F$ として記述される。このとき、 α は学習係数であり、 $\alpha = 0$ は力場を全く学習していないことを、 $\alpha = 1$ は力場を完全に学習したことを意味する。よって、 α を0から任意の値まで増加させることによって適応過程を、 α を減少させることによって脱適応過程を説明することができる。実際に、このモデルはVDCFの運動適応を上手く説明する [19]。しかし、このモデルは α の単調な増減のみを示すため、我々が確認した手先軌道の非単調的な変化は説明できない。また、脱適応後、 α は0となり、学習前の軌道に収束する。つまり、このモデルでは曲がったままの脱適応軌道も説明できない。よって、我々の実験結果は、内部モデルの学習以外の学習過程の必要性を強く示唆する。

そこで、我々は、階層運動学習モデルを新たに提案した (図4)。このモデルの特徴として、内部モデル学習 (図4 A、シアン box) の階層的上位に、失敗によ

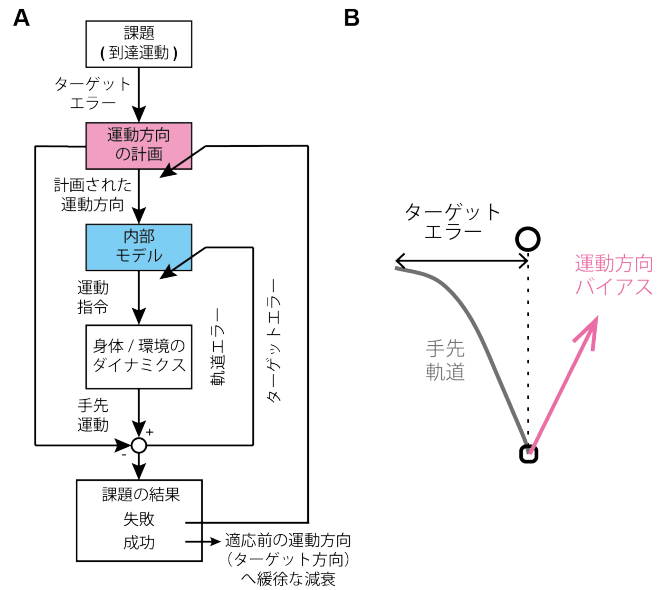


図4 階層運動学習モデルの概念図 (A)：このモデルは2つの学習モデルから構成される。階層的上位に、運動方向に関する運動計画の学習が位置する。この学習はターゲットエラーによって駆動される。階層的低位に、内部モデルの学習が位置する。この学習は軌道誤差によって駆動される。本研究で定義した軌道誤差は、一般的に“感覚予測誤差”と呼ばれている [9][25]。課題が失敗した場合 (ターゲットエラーがターゲット幅より大きい)、運動計画の学習が活性化し、運動方向を変更する。課題が成功した場合、計画される運動方向は、適応前の運動方向 (ターゲット方向) へゆるやかに減衰する。(B)：計画される手先の運動方向は、運動方向バイアス (マゼンタの矢印) によって表現される。課題が失敗した場合、方向バイアスはターゲットエラーを打ち消す方向に素早く修正される。

て変調する運動計画の学習 (図4 A、マゼンタ box) が位置づけられている。この運動計画の学習は、課題の失敗時に活性化し、ターゲットエラーと逆方向に“方向バイアス”を変化させ、運動方向を調整する (図4 B)。課題が成功すると、運動計画の学習は不活性化し、方向バイアスは適応前の方向 (前方) にゆっくりと減衰する。さらに、この方向バイアスの減衰は、内部モデルの完全な脱適応後 ($\alpha = 0$) に停止する。これらの仮定の下、階層運動学習モデルは、我々の実験で得られた2つの特徴を上手く再現した (モデルの詳細は [9] を参照)。

LIPFの適応時に大きなターゲットエラーが生じると、右方向に方向バイアスが生じる。課題が成功するまで、方向バイアスの時計回り方向の角度が増加する。その後、方向バイアスはターゲット方向に徐々に減衰する。同時に進行する内部モデルと方向バイアスの学習の相互作用の結果、手先軌道が試行ごとに生じる。結果的に、方向バイアスの非単調な変化が主要な要因となり、手先軌道の非単調な変化が上手く説明された。

この方向バイアスは、LIPFの脱適応で生じるターゲットエラーを素早く減少させるように働く。結果として、脱適応過程においても手先軌道の非単調な変化が生じる。一方、内部モデルは10～30試行で素早く

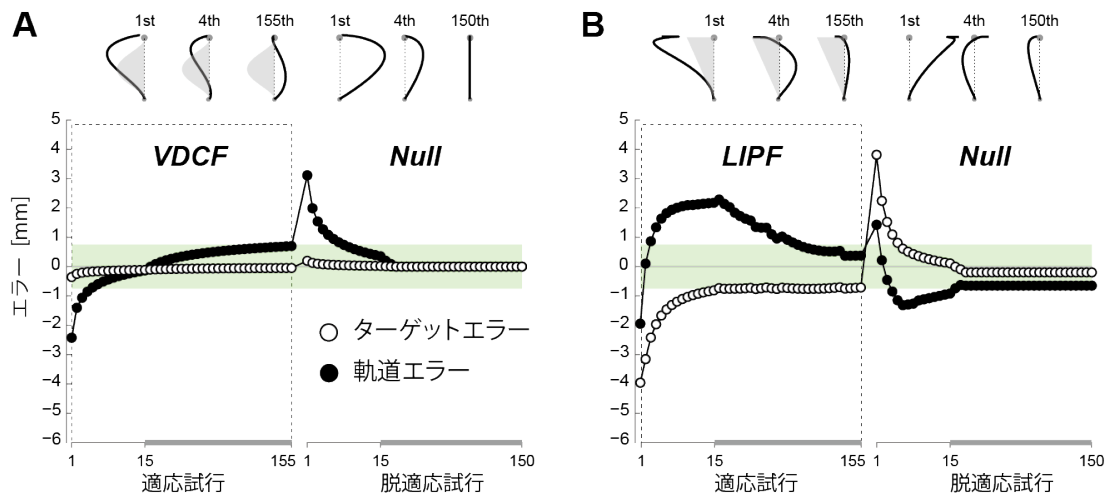


図5 階層運動適応モデルによるシミュレーション: VDCF (A) と LIPF (B) に関する、ターゲットエラー (○) と軌道エラー (●) の学習曲線。モデルによってシミュレートした手先軌道が各パネルの上部に描画されている。モデルによって実験で確認された失敗の存在下 (B) における2つの特徴が再現できた: 1) 軌道エラーの非単調な変化、2) 曲がったままの脱適応軌道 (ターゲットエラーと軌道エラーが重なっていないことに注目)。

脱適応することが知られている [10][21]。よって、30 試行目で内部モデルの脱適応が終了し、方向バイアスの減衰が停止する。この時の手先軌道は、脱適応初期で生じるターゲットエラー (アフターエフェクト) と反対方向に曲がっている。方向バイアスが傾きをもった状態で停止するため、曲がったままの脱適応軌道が生じる。以上より、階層運動学習モデルは我々の実験結果を上手く説明した。

2.4 おわりに

本稿では、失敗が生じた後、脳がどのように運動を修正するかという運動適応の脳情報処理について議論した。先行研究の多くは、内部モデル (環境の物理特性) の学習によって運動適応を説明してきた。しかし、内部モデルの学習だけでは、我々の実験で観察された、失敗の存在下における2つの現象は説明できなかった (“非単調な手先軌道の変化”と“曲がったままの脱適応軌道”)。我々は、内部モデル学習の階層的上位に運動方向に関する運動計画の学習が位置する階層運動学習モデルを提案し、実験結果を説明した。

我々は、このような階層的な運動適応の仕組みが、様々な環境に素早く適応することを可能とする根源的な脳内メカニズムだと考えている [22][23]。素早く危険や失敗を避け、より多くの報酬や成功を求めることは、人間の生存にとって重要である。これらは動作の効率性を犠牲にしても、優先すべきものである。実際、我々の結果は、脳が動作の効率より、失敗の回避や報酬の獲得を優先していることを示していた。失敗が生じた直後の手先軌道は、直線に比べてエネルギーコストが高い大きな弧を描きながら、ターゲットエラーを素早く減らしていた。一方、一旦報酬が得られた (課

題が成功した) 後は、内部モデルの学習によって、動作はより効果的 (直線的) になった。このように、各階層はそれぞれの下位目標を有しているが、脳は上位階層の目標により高い価値を置いていると考えられる。

脳は階層的な情報処理構造を有しており [13][24]、我々が提案する階層的運動学習を実装するために適している。今後の研究では、この階層的学習がどのように脳で実装されているのかを明らかにしていきたい。それが明らかにすることは、運動適応障害のメカニズムの理解や、運動機能の維持・向上のための技術開発につながると考えられる。

謝辞

本研究を行うにあたって、実験を補助していただいた古川由香さん、片桐奈央さんに感謝いたします。また、プログラミングコードを提供していただいた筑波大学 井澤淳博士と Singapore A *STAR Institute for Infocomm Research の Keng Peng Tee 博士に感謝いたします。本研究は日本学術振興会、科研費 #26750387 によって支援されたものです。

【参考文献】

- 1 J. W. Krakauer, A. M. Hadjiosif, J. Xu, A. L. Wong, and A. M. Haith, "Motor Learning," *Compr. Physiol.*, vol.9, no.2, pp.613–663, March 14 2019.
- 2 M. Berniker and K. Kording, "Estimating the sources of motor errors for adaptation and generalization," *Nat. Neurosci.*, vol.11, no.12, pp.1454–1461, Dec. 2008.
- 3 M. A. Smith, A. Ghazizadeh, and R. Shadmehr, "Interacting adaptive processes with different timescales underlie short-term motor learning," *PLoS Biol.*, vol.4, no.6, p.e179, June 2006.
- 4 J. A. Taylor, J. W. Krakauer, and R. B. Ivry, "Explicit and Implicit Contributions to Learning in a Sensorimotor Adaptation Task," *The Journal*

- of Neuroscience, vol.34, no.8, pp.3023–3032, 2014.
- 5 P. A. Vaswani et al., "Persistent residual errors in motor adaptation tasks: reversion to baseline and exploratory escape," J. Neurosci, vol.35, no.17, pp.6969–6977, April 29 2015.
 - 6 M. A. Smith, J. Brandt, and R. Shadmehr, "Motor disorder in Huntington's disease begins as a dysfunction in error feedback control," Nature, vol.403, no.6769, pp.544–549, Feb. 3 2000.
 - 7 M. A. Smith and R. Shadmehr, "Error correction and the basal ganglia. Response to Lawrence (2000)," Trends Cogn. Sci, vol.4, no.10, pp.367–369, Oct. 1 2000.
 - 8 A. S. Therrien, D. M. Wolpert, and A. J. Bastian, "Effective reinforcement learning following cerebellar damage requires a balance between exploration and motor noise," Brain, vol.139, no.Pt 1, pp.101–114, Jan. 2016.
 - 9 T. Ikegami, G. Ganesh, T. L. Gibo, T. Yoshioka, R. Osu, and M. Kawato, "Hierarchical motor adaptations negotiate failures during force field learning," PLoS Comput. Biol., vol.17, no.4, p.e1008481, April 2021.
 - 10 R. Shadmehr and F. A. Mussa-Ivaldi, "Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task," J. Neurosci., vol.14, no.5 Pt 2, pp.3208–3224, May 1994.
 - 11 R. Shadmehr and S. P. Wise, "The computational neurobiology of reaching and pointing," Cambridge, Massachusetts: The MIT Press, 2005.
 - 12 P. Morasso, "Spatial control of arm movements," Exp. Brain. Res., vol.42, no.2, pp.223–237, 1981.
 - 13 M. Kawato, K. Furukawa, and R. Suzuki, "A hierarchical neural-network model for control and learning of voluntary movement," Biol. Cybern., vol.57, no.3, pp.169–185, 1987.
 - 14 M. Kawato and D. Wolpert, "Internal models for motor control," Novartis Found. Symp., vol.218, pp.291–304; discussion 304-7, 1998.
 - 15 R. A. Schmidt and T. D. Lee, Motor control and learning : a behavioral emphasis, 4th ed. Champaign, IL: Human Kinetics, 2005, pp.vi, 537 p.
 - 16 H. Imamizu et al., "Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool," Nature, vol.403, no.6766, pp.192–195, Jan. 13 2000.
 - 17 K. A. Thoroughman and R. Shadmehr, "Learning of action through adaptive combination of motor primitives," Nature, vol.407, no.6805, pp.742–747, Oct. 12 2000.
 - 18 O. Donchin, J. T. Francis, and R. Shadmehr, "Quantifying generalization from trial-by-trial behavior of adaptive systems that learn with basis functions: theory and experiments in human motor control," J. Neurosci., vol.23, no.27, pp.9032–9045, Oct. 8 2003.
 - 19 J. Izawa, T. Rane, O. Donchin, and R. Shadmehr, "Motor adaptation as a process of reoptimization," J. Neurosci., vol.28, no.11, pp.2883–2891, March 12 2008.
 - 20 M. Mistry, E. Theodorou, S. Schaal, and M. Kawato, "Optimal control of reaching includes kinematic constraints," J. Neurophysiol., vol.110, no.1, pp.1–11, July 2013.
 - 21 J. R. Lackner and P. Dizio, "Rapid adaptation to Coriolis force perturbations of arm trajectory," J. Neurophysiol., vol.72, no.1, pp.299–313, July 1994.
 - 22 M. Kawato and K. Samejima, "Efficient reinforcement learning: computational theories, neuroscience and robotics," Curr. Opin. Neurobiol., vol.17, no.2, pp.205–212, April 2007.
 - 23 M. M. Botvinick, "Hierarchical models of behavior and prefrontal function," Trends Cogn. Sci, vol.12, no.5, pp.201–208, May 2008.
 - 24 J. Merel, M. Botvinick, and G. Wayne, "Hierarchical motor control in mammals and machines," Nat. Commun., vol.10, no.1, p.5489, Dec. 2 2019.
 - 25 R. Shadmehr, M. A. Smith, and J. W. Krakauer, "Error correction, sensory prediction, and adaptation in motor control," Annu. Rev. Neurosci., vol.33, pp.89–108, 2010.



池上 剛 (いけがみ つよし)

未来 ICT 研究所
脳情報通信融合研究センター
主任研究員
博士 (教育学)
運動制御・学習
【受賞歴】

- 2021年 第15回 Motor Control 研究会 ベストプレゼンテーション賞
- 2012年 第6回モーターコントロール研究会 優秀発表賞
- 2010年 第4回モーターコントロール研究会 優秀発表賞