

予測動作を実現する脳内情報処理理解と ロボット制御への応用

Understanding information processing that achieves predictive motion and its application to robot control

平田 豊
Yutaka Hirata

中部大学工学部ロボット理工学科
Dept. Robotic Science and Technology, Chubu University College of Engineering

1. まえがき

新たな運動技能を獲得したり、一旦獲得した技能を筋骨格系の経時・経年変化に応じて保持したりする過程は運動学習と呼ばれ、小脳がその中核を担っている[1]。小脳は、正確な運動動作を実現するために、理想の動きと実際の動きの差を減らすように運動を修正する役割を持つと考えられている。小脳は部位によらない一様構造を持つことから[1]、運動学習の基本メカニズムは運動の種類によらず共通であると考えられている[2]。小脳における運動学習には、プルキンエ細胞とそこへ入力する平行線維ならびに登上線維の活動が深く関与している[2]。登上線維から運動の誤差に関する情報がプルキンエ細胞へ入力されると、平行線維-プルキンエ細胞間シナプスの伝達効率が変化し、平行線維からプルキンエ細胞への入力が増加する[3]。このシナプス可塑性が小脳における運動学習の基礎過程であると考えられている。

最近我々は、こうした小脳が関わる運動学習のうち、ヒトのリーチング動作のプリズム適応と金魚の眼球運動積分器学習を例に、過重力環境下において学習が促進されることを示した[4][5]。しかしながら、この学習促進の詳細なメカニズムは不明である。一つの仮説として、小脳への定常的な入力増加によるプルキンエ細胞活動の定常的な上昇 (up-regulation) が平行線維-プルキンエ細胞間のシナプス可塑性を促進した可能性が考えられる。すなわち、過重力環境下においては、小脳の広い範囲に直接的・間接的に投射する耳石器からの感覚入力が定常的に増加するはずであり、その結果プルキンエ細胞も up-regulate され、これが何らかのメカニズムにより平行線維-プルキンエ細胞間のシナプス可塑性を促進した可能性がある。この仮説が正しければ、過重力以外でもプルキンエ細胞の定常的な発火頻度を増加させることができれば、その小脳部位が関与する運動学習を促進させることができると予測される。

リスザルでは、眼球運動に関わる小脳片葉内のプルキンエ細胞が視覚刺激の輝度により定常的な発火頻度を変化させることが示されている[6]。このことは、金

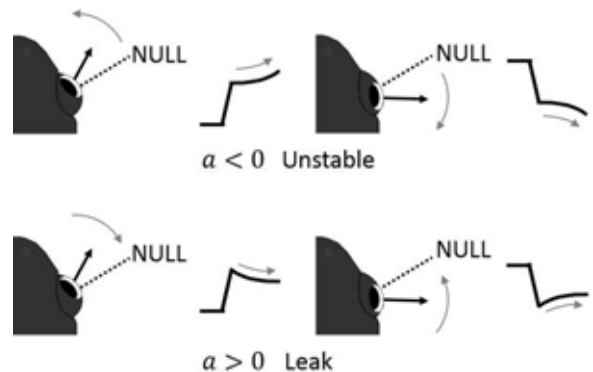


図1 積分器の Unstable と Leak 特性

魚の眼球運動に関わる前庭小脳内のプルキンエ細胞についても我々の予備実験により確認している。そこで本研究では、過重力実験[5]と同様に、金魚の眼球運動積分器学習を用い、視覚刺激の明るさが運動学習に与える影響を評価する。視覚刺激には高輝度と低輝度の2種類を用い、輝度値による学習量の差を比較する。また、過重力下の実験結果とも比較し、運動学習が促進される仕組みについて考察する。

2. 実験

2.1. 眼球運動積分器とその学習

我々は、サッカードと呼ばれる急速な眼球運動による視線移動後に、暗闇においても空間内の一点に視線を保持することができる。これは眼球運動積分器 (Neural Integrator: NI) により実現されている[7]。サッカードが生じる際、脳内ではその速度プロファイルに関連した信号が生成され、それが眼球筋肉系に伝えられるが、これだけでは眼球筋肉系が持つ粘弾性の時定数に従い眼位が元の位置 (Null position) まで戻ってしまう。実際のサッカード時にこのようにならないのは、眼球速度信号の他に、それを積分した眼球位置信号が眼球筋肉系に入力されるからである。この眼球速度信号を位置信号に変換する神経機構が NI である。金魚はヒトと同様、暗闇で自発的なサッカードを発生させ、その後視線を保持できることから、NI の研究対象として広く用いられている。金魚では、Area I と呼ばれる部位の細胞群が、積分後の眼球位置信号を出力

していることが示されている[8]. この NI の特性は視覚フィードバック学習と呼ばれる学習パラダイムにより変化させることができる[9]. すなわち, 眼球位置の Null position を基準とし, サッカード後に眼位に比例した速度で Null position から離れるような視覚刺激を与えるパラダイムにより Unstable 学習が誘発され(図 1 上段), 暗闇において自発的サッカード後に眼位が Null position から離れるようになる. 逆に, 視線移動後に原点に向かう視覚刺激を与えるパラダイムにより Leak 学習が誘発され, 学習後, 暗闇においてサッカード後に眼位が原点に近づくようにドリフトするようになる(図 1 下段). 一般に, NI の特性はラプラス変換領域において式(1)で表される.

$$F(s) = \frac{1}{s+a} \quad (1)$$

Unstable 学習により a の値は負に, Leak 学習では正になり, それぞれの学習が進むにつれて a の絶対値 $|a|$ は大きくなる. $|a|$ の値が大きいほど, 視線移動後の眼位のドリフトが急峻となる. つまり視線移動後のドリフトの急峻さにより学習量を定量化することができる. これらの学習は, 眼位を鼻側(Nasal)と耳側(Temporal)に分け, 耳側を Unstable, 鼻側を Leak に学習させるなど, 複雑な学習も可能であるが[10], 本研究では, 過重力実験と同様, 学習が進みやすい鼻側耳側 Unstable 学習を行った.

2.2. 実験方法

実験には, 過重力実験[5]と同様, 体長約 8-10cm の姉金 (*Carassius auratus*) を用いた. 実験の 2 日以上前に麻酔 (MS222, Sigma) 下において, 金魚を実験水槽に固定するためのヘッドポスト手術を施した. 実験ではまず, 金魚を専用固定台に固定した後, 直径 30cm の透明な円柱型水槽の中央に設置した. 水槽の周囲に

は 4 台の LCD モニタを配置し, このモニタから視覚刺激を呈示した. 水槽上部に固定した CCD カメラにより金魚の両眼を撮影し, パターンマッチングにより水平眼球位置を 60fps で算出した. 眼球位置の計測と, 視覚刺激の呈示は LabVIEW (National Instruments) により作成したシステムにより行われ, その中で, 視覚刺激の生成・呈示用に MATLAB (Mathworks) Psychophysics toolbox を用いた.

2.2.1 視覚刺激

学習刺激には白い背景に黒いドットの高輝度刺激 (Brighter stimulus), ならびに黒い背景に白いドットの低輝度刺激 (Darker stimulus) の 2 種類を用いた. ドットの大きさは金魚の視角約 3.2deg であり, 高輝度・低輝度で同じ大きさとした. これらの環境下で金魚が実際に見る視野内の明るさを計測したところ, 高輝度・低輝度刺激でそれぞれ 150lux, 1lux であった. また, ガラス微小電極を用いて金魚の小脳プルキンエ細胞の活動を計測したところ, これらの視覚刺激の明るさの差が小脳プルキンエ細胞の定常的な発火頻度を変化させることが確認された. また, これらの視覚刺激で誘発される眼球運動 (視運動性眼球運動: OKR) は, 多くの個体において低輝度刺激の方が高輝度刺激に比べ追従性が高いことが判明した. こうした刺激追従性の差異は学習時の誤差信号 (網膜像のスリップ) の差異となり, それに依存して学習量が変化する可能性があるため, 低輝度刺激のドットの明るさを背景の明るさに近づけることでコントラストを下げ, OKR の追従性を高輝度刺激時と同等にする調節を行った.

2.2.2 学習パラダイム

実験は高輝度刺激実験, 低輝度刺激実験の順で間隔を 3 日以上開けて実施した. 各実験では, Unstable 学習パラダイムを 120 分間実施し, 20 分ごとに視覚刺激

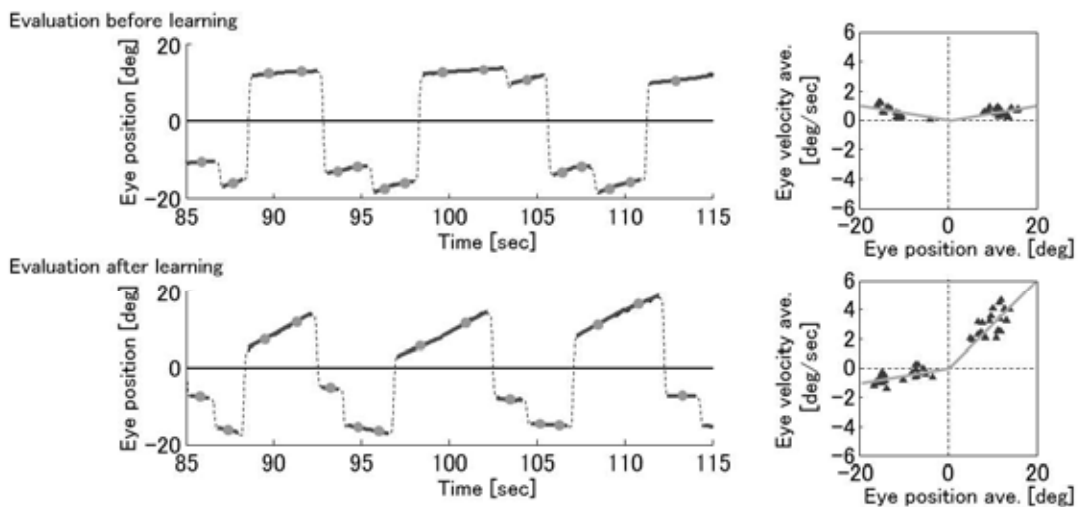


図 2 Unstable 学習前, 学習後の眼球運動と解析例

を消灯し、2 分間暗所で眼球運動を計測した。また、これらの実験の前に 6 秒周期の矩形波状速度視覚刺激を与え、学習刺激に対する OKR の追従性を調べた。低輝度刺激実験では、先行して実施した高輝度刺激実験時と同等の OKR が得られるよう、この時にドットの明るさを調節した。

2.3. 解析方法

NI の学習量は式 (1) の a の変化で定量化される。本研究では、 a を以下の方法で推定した。式 (1) の特性を持つ NI にサッカード速度プロファイルを近似したデルタ関数 $\delta(t)$ が入力されるとその出力は、

$$p(t) = e^{-at} \quad (2)$$

となる。これがサッカードとその後の近似的な眼球位置プロファイルとなる。これを微分することにより、近似的な眼球速度プロファイルは

$$v(t) = \frac{dp(t)}{dt} = -ae^{-at} = -ap(t) \quad (3)$$

となることから、眼球位置 $p(t)$ と眼球速度 $v(t)$ の散布図 (p - v プロット) に直線を当てはめ、その傾きを求めれば a が推定されることになる。ただし、計測された眼球位置データを微分して速度データを求める場合、適当な低域微分処理を行っても大きな雑音の影響を受ける場合がある。そこで、サッカード後の眼球位置データを 2 秒毎に切り出し、これに直線を当てはめ、この間の平均的な眼球速度値とした。またその時の眼球位置はこの 2 秒間の平均眼球位置とした (図 2)。こうした平均眼球速度と眼球位置の p - v プロットにおいて、以下の式により、直線を当てはめ、 a を推定した。

$$a = \frac{\sum_{t=0}^n p(t)v(t)}{\sum_{t=0}^n p(t)^2} \quad (4)$$

ここで、眼球位置が Null position (眼球位置 0) にある場合、眼球速度は 0 になるという制約を設け、回帰直線は p - v プロットの原点を通るものとした (図 2)。

3. 結果

実験には、8 匹の金魚を用い、各々が高輝度、低輝度刺激実験に 1 回ずつ用いられた。

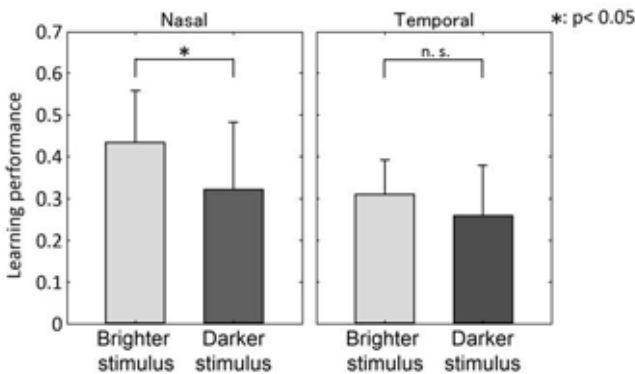


図 3 Unstable 学習後の学習パフォーマンス

3.1. 評価中暗所における眼球運動

低輝度刺激実験における学習前と学習後評価中の典型的な眼球運動 (眼球位置) を図 2 に示す。学習後評価では、学習前評価と比較し、サッカード後の眼位が原点 (Null position) から離れる方向にドリフトしており、NI が Unstable 特性を学習していることが確認できる。

3.2. 学習量比較

高輝度・低輝度刺激による Unstable 学習後の学習量の比較を図 3 に棒グラフで示す。図 3 において、灰色の棒が高輝度刺激、黒色の棒が低輝度刺激を用いた際の学習量である。ここで、学習量とは、Unstable パラダイム学習前後における暗所評価時の a の変化量を全金魚 (N=8) にわたり平均した値であり、図 3 中のエラーバーは標準偏差を表す。また、これまでの知見と同様、本実験においても、眼位が鼻側と耳側にある場合で NI の特性に明らかな差異が見られたことから、鼻側と耳側の学習量を分けて示している。この結果より、低輝度刺激と比較し、高輝度刺激時の学習量が大きくなっており、特に鼻側 NI では有意な差となっている (t-test, $p < 0.05$)。

3.3. 過重力実験との比較

過重力環境における実験データ [5] の眼位のドリフトの傾きを評価した結果、1G 環境下に比べ、1.5G 環境下における Unstable パラダイム学習時の学習量が鼻側 NI において、有意に増加していることが確認された。

4. まとめ

本研究では、過重力環境下における運動学習の促進が、小脳に入力される耳石器情報の定常的な増加によるプルキンエ細胞の up-regulation によると仮定し、金魚において過重力と同様に前庭小脳プルキンエ細胞の発火頻度を増加させる高輝度視覚刺激を用いた眼球運動積分器 (NI) 学習実験を実施し、この仮定の真偽を評価した。その結果、低輝度刺激に比べ高輝度刺激では、NI の学習が促進されることが示された。また、この時、特に鼻側の NI における高輝度刺激による学習促進が有意であることが見出され、眼位のドリフトの傾きを評価した過重力 (1.5G) と通常重力 (1G) 間の比較においても、同じ鼻側 NI において有意な学習促進効果が得られることが確認された。これらの結果から、高輝度刺激による学習の促進は、過重力による学習の促進と同一のメカニズムによる可能性が示唆される。

眼球運動積分器の学習は、自発的に生じるサッカード後に眼位に応じて提示される視運動性刺激 (Optokinetic stimulus: OKS) により誘発されるものである。具体的には、OKS に対して生じる視運動性眼球

運動 (OKR) とその際の網膜像スリップが学習をドライブする主要素と考えられる。本研究では、高輝度と低輝度刺激時の OKR が等価になるよう刺激コントラストを調節し、これらの要素に差がない条件下で実験を実施した。リスザル小脳片葉における結果[6]ならびに金魚前庭小脳における本研究の予備実験により、高輝度視覚刺激下では低輝度下に比べプルキンエ細胞の DC 発火頻度が増加することが示されており、NI 学習の促進は、このプルキンエ細胞の up-regulation による可能性が高い。up-regulate されたプルキンエ細胞のシナプスにおいて、長期増強や長期減弱の誘発効率が高まるという直接的な知見は今のところない。今後は薬理的な手法等を導入し、さらなる検討を進める予定である。

文 献

- [1] M. Ito, *The cerebellum and neural control*, Raven Press, New York, 1984.
- [2] 川人光男, *脳の計算理論*, 産業図書, 東京, 1996.
- [3] M. Ito, "Long-term depression", *Ann. Rev. Neurosci.*, vol.12, pp.85-102, 1989.
- [4] T. Kashima, Y. Wada, T. Inui, Y. Hirata, "Effect of gravity on learning and memory of prism adaptation", *Proc. IEEE EMBS*, pp.3568-3572, 2011.
- [5] 高木悠喜, 三浦祥平, 平田豊, "重力が眼球運動中枢積分器の学習と記憶保持に与える影響", 包括脳夏のワークショップ, 2010.
- [6] Y. Hirata and S. M. Highstein, "Acute Adaptation of the Vestibuloocular Reflex: Signal Processing by Floccular and Ventral Parafloccular Purkinje Cells", *J Neurophysiol*, vol.85, no.5, pp.2267-2288, 2001.
- [7] B. Cohen and V. Henn, "Unit activity in the pontine reticular formation associated with eye movements", *Brain Res.*, vol.46, pp.403-410, 1972.
- [8] E. Aksay, R. Baker, H. S. Seung and D. W. Tank, "Anatomy and Discharge Properties of Pre-Motor Neurons in the Goldfish Medulla That Have Eye-Position Signals During Fixations", *J. Neurophysiol*, vol.84, no.2, pp.1035-1049, 2000.
- [9] G. Major, R. Baker, E. Aksay, B. Mensh, H. S. Seung and D. W. Tank, "Plasticity and tuning by visual feedback of the stability of a neural integrator", *Proc. Natl. Acad. Sci.*, vol.101, no.20, pp.739-7744, 2004.
- [10] N. Okamura, R. Baker, Y. Hirata, "Monocular eye position specificity in the oculomotor neural integrator", *Computational Neuroscience Meeting*, no.12, pp.151-152, 2011.