

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

リズムカルで遅れのない運動遂行のためにはタイミングの予測機能が必要である。例えばリーチング運動の場合、手先と目標物の誤差をリアルタイムで視認し、手の位置を修正するフィードバック制御により正確な運動が可能になる。しかし、振り子運動中の目標物に対してリーチングをする場合、現在の目標物と手の位置の間の誤差を小さくするのではなく、一定時間後の目標物の位置を予測して手を動かす必要がある。こうした予測性運動遂行のためには、現時刻や過去の誤差信号によらない制御が必要であり、これは、小脳を経由するフィードフォワード制御により行われていると考えられている[1]。小脳は運動の制御や学習の中核を担っており[2]、また、運動の時間感覚にも寄与している[3]など、運動のリズムやタイミングなどの学習において重要な部位であると考えられている。そこで我々は、運動におけるタイミング予測と小脳の間を評価するために、視運動性眼球運動の周期同調に着目した。

視運動性眼球運動(Optokinetic response: OKR)は視界全体が動いた時に、眼球がそれと同方向に動く反射性の眼球運動であり、網膜像のブレを低減して視野を安定化する機能を果たす。ステップ速度状の視覚刺激に対する OKR は、刺激に対する眼球速度の立ち上がり急峻な Direct 成分と、眼球速度を徐々に上昇させる Indirect 成分に分けられる[4]。Indirect 成分は眼球の運動速度を蓄積する速度蓄積機構により生じると考えられている。ステップ速度状の視覚刺激を繰り返すと Direct 成分の眼球速度が上昇し、Indirect 成分の時定数が短くなる。この時、刺激の持続時間が一定の場合、刺激の終了タイミングを予測するように眼球速度が徐々に低下する現象が現れる。これが OKR の周期同調と呼ばれ、刺激の停止タイミングを予測するように学習する運動学習の一種であると考えられている。周期同調は初めに金魚で発見され[5]、その後コイやヒトでも報告されている[6]。周期同調は、一般に刺激停止後の網膜像のブレを低減するために生じると考えら

れている。もしそれが正しければ、同様に、刺激開始直後の網膜像のブレを低減するような予測性の眼球速度上昇が学習により獲得される可能性がある。そこで本研究では、刺激開始を予測する OKR の発生の有無を確認するとともに、OKR の刺激開始、終了タイミングの学習と小脳の間を、金魚を用いて評価した。

2. 実験

2.1. 被験体と実験装置

実験には体長 10~12cm の和金(*Carassius auratus*)を用いた。金魚は実験の2日以上前までに、ヘッドポストを取り付ける手術を麻酔下(MS222, Sigma, USA)で行った。

実験中、金魚はヘッドポストと専用固定台で直径 30cm の円筒形水槽に固定された。水槽中央上部に設置されたプラネタリウムが水槽壁面にランダムドットを投影し、サーボモータがプラネタリウムを回転させることで、水平方向に回転する視覚刺激が金魚に与えられた。金魚の角膜には予めアイコイル(直径 5mm, 40 回巻; IET inc., Switzerland)を縫付し、サーチコイル法により眼球位置を計測した。左右の眼のアイコイル出力は、眼球運動測定装置(DNI inc., USA)において、水平と垂直眼球運動成分に分解され、眼球角度データへと変換される。眼球運動測定装置から出力される眼球角度データ、プラネタリウムに接続されたポテンシオメータからの視覚刺激角度データは、AD/DA 変換装置(Power1401; CED inc., UK)を介し、PC 内にサンプリング周波数 1kHz で記録した。プラネタリウム駆動用サーボモータは、Power1401 を介して PC から速度指令を与えることにより回転させた。これらの各データ計測ならびに機器制御は、Spike2(CED inc., UK)により行った。

2.2. 実験概要

実験に用いる視覚刺激は、一方向への定速回転と停止を繰り返す片方向矩形波速度状刺激を用いた。回転方向は時計回り(CW)方向、刺激の速度は 20deg/sec とした。刺激の回転時間 8 秒、停止時間 8 秒で構成される“周期刺激”と、その刺激を元に刺激停止時間を 1~15

秒でランダムに変化するようにした“刺激開始ランダム刺激”，ならびに刺激回転時間を1~15秒でランダムに変化するようにした“刺激停止ランダム刺激”の3種類を実験に用いた．以下本稿では，各々の刺激を用いた実験を「周期刺激」実験，「刺激開始ランダム」実験，「刺激停止ランダム」実験と呼ぶ．正常の金魚を用いるこれらの実験に加え，「周期刺激」実験前に小脳を切除した個体による「学習前小脳切除」実験と，正常個体で「周期刺激」を学習させた後，その場で急性に小脳を切除し，再度学習刺激を提示する「学習後小脳切除」実験を行った．学習時間はそれぞれ180分とし，「学習後小脳切除」実験では，180分の学習後に小脳を切除した後，5分間学習刺激を再提示した．

これらの実験は，「周期刺激」実験で8匹，「刺激開始ランダム」実験で6匹，「刺激停止ランダム」実験で8匹，「学習前小脳切除」実験で5匹，「学習後小脳切除」実験で6匹のそれぞれ異なる被験体で実施した．

2.3. 小脳切除

「学習前小脳切除」実験に用いる金魚では，ヘッドポスト手術と同時に小脳切除を行った．ヘッドポストを取り付けるための麻酔下で，金魚の小脳上部の頭蓋を切り取った後，吸引器を用いて小脳を切除した．その後，脳内に人工脳脊髄液を充填し，切り取った頭蓋を被せ，デンタルセメントにより接着した．

「学習後小脳切除」実験に用いる金魚では，水槽に金魚を固定した後に予め頭蓋を切り取り，その状態で「周期刺激」により学習を行わせた．学習が終了した後，吸引器で小脳を切除した．この小脳切除は3分程度で終了し，準備等を含めて学習終了から小脳切除後の刺激再提示まで5分程度であった．

これらの小脳切除金魚は，小脳切除後にOKRが生じることを確認した後実験に用いた．

2.4. 解析方法

本研究では，刺激開始後に生じるOKRのDirect成分とIndirect成分に加え，刺激開始前に生じる眼球速度上昇と刺激停止前に生じる眼球速度低下をそれぞれInitiation成分，Termination成分と定義し，これら4つの成分を以下のように定量的に評価した．Initiation成分は刺激開始前500ミリ秒間の平均眼球速度，Direct成分は刺激開始直後から500ミリ秒までの眼球速度上昇量，Indirect成分は刺激開始直後から4秒までの眼球速度波形から推定される時定数，Termination成分は刺激停止の4秒前から刺激停止までの眼球速度を最小二乗法により直線近似し，その傾きとした．

「刺激開始ランダム」，「刺激停止ランダム」はそれぞれ刺激回転時間，刺激停止時間が8秒以上のものを解析対象とし，それより短い区間は解析から外した．

3. 実験結果

3.1. 学習中の眼球運動

「周期刺激」実験，「刺激開始ランダム」実験，「刺激停止ランダム」実験，「学習後小脳切除」実験では，学習開始直後と比較し，学習終了直前では全体的な眼球速度の上昇が確認された．「学習前小脳切除」実験では，学習前後で眼球速度に大きな変化がないことが示された．

3.2. 刺激開始・停止タイミングの予測

「周期刺激」，「刺激開始ランダム」，「刺激停止ランダム」各実験の結果から，2.4節で述べた方法で各成分を定量化した．

Initiation成分は，「周期刺激」，「刺激停止ランダム」の学習開始直後と比較し，各々の学習終了直前では有意に上昇していた．このInitiation成分の上昇は，右眼と比較し左眼の方が大きい傾向が見られた．「刺激開始ランダム」実験では，学習によるInitiation成分の変化は見られなかった．これらのことから，刺激開始タイミングが一定の刺激条件（「周期刺激」，「刺激停止ランダム」）では，刺激の開始タイミングを学習し，予め眼球が刺激動作方向へ動き始める予測性のInitiation成分が生じるのに対し，刺激開始タイミングがランダムで予測困難な刺激条件ではInitiation成分が現れないといえる．

Direct成分は，学習前後で全ての刺激条件において有意に増加した．各実験間の学習終了直前のDirect成分を比較すると，「刺激開始ランダム」では他2つの刺激時と比較し，学習後の値が小さい．これらのことから，Direct成分は刺激の周期性によらず学習により増加するものの，刺激開始タイミングが一定の刺激では，開始タイミングがランダムな刺激と比較し，学習がより進むといえる．

Indirect成分は，すべての学習で学習開始直後と比較し，学習終了直前において小さく（眼球速度変化の時定数が短く）なっている．しかし，Direct成分と同様に，「刺激開始ランダム」条件では他の刺激条件と比較して変化が小さく，刺激開始タイミングが一定の刺激においてより学習が進んでいるといえる．

Termination成分は，すべての刺激条件で学習開始直後と比較し，学習終了直前において小さくになっていることが確認できる．ただし，「刺激停止ランダム」実験では，他の刺激条件と比較してTermination成分の変化量が小さい．このことから，刺激の終了タイミングが一定の刺激では，刺激の終了タイミングを予測して予め眼球速度を低下させていることが確認できる．また，刺激の終了タイミングがランダムに変化する刺激においても，刺激終了タイミングで眼球速度が僅かに減少

していることから、正確な終了タイミングを予測できなくても、ある程度の時間幅(本研究では 1~15 秒)で刺激が停止することを学習し、眼球速度を低下させていると考えられる。

3.3. 小脳と OKR 各成分の変化の関係

「学習後小脳切除」実験の学習開始直後と学習終了直前では、正常金魚を用いた「周期刺激」実験と同様の傾向が確認された。小脳切除後では、Direct 成分と Termination 成分の学習による変化分が消失し、学習開始直後の値まで戻ったのに対し、Indirect 成分は、学習終了直前と差がなく、Initiation 成分は左眼においてのみ学習開始直後より大きく低下した。

「学習前小脳切除」実験では、Initiation, Direct, Indirect, Termination 成分の全てにおいて、正常金魚を用いた「周期刺激」実験で確認された学習の傾向は見られなかった。

4. 考察

4.1. 刺激の開始・終了タイミングと左右眼差

「周期刺激」実験、「刺激開始ランダム」実験、「刺激停止ランダム」実験の結果から、刺激開始タイミングが一定の場合、刺激開始を予測して Initiation 成分の上昇が生じることが明らかとなった。刺激開始後の Direct 成分と Indirect 成分は刺激の周期性によらず学習が生じるが、刺激開始タイミングがランダムで非周期的な場合と比較し、刺激開始タイミングが一定で周期的であると、より学習が促進された。刺激開始タイミングが一定である方が Direct 成分と Indirect 成分の学習が促進される理由について、Smooth pursuit 中の Perturbation [7]のように、Initiation 成分によって眼が既に動いている最中に Direct 成分と Indirect 成分が始まることで、眼球速度上昇量が増加した可能性が考えられる。しかしながら、「周期刺激」実験における Initiation 成分では左右眼で差が見られたのに対し、Direct 成分と Indirect 成分では左右眼差が殆ど無いことから、Direct 成分と Indirect 成分の増加は Initiation 成分に依存したのではなく、両成分の生成機構そのものが予測性の OKR を獲得したものと考えられる。

Initiation 成分の増加量には左右眼で大きな差異が見られた。一方向(本実験では CW 方向)への学習に対する左右眼の差は、眼の鼻側、耳側方向への運動の差であることから、Initiation 成分は鼻側方向の運動において耳側よりも学習量が大きくなるといえる。Direct, Indirect, Termination 成分には殆ど左右眼の差が見られず、鼻・耳側方向への学習の選択性は殆ど無いものと考えられる。Termination 成分の獲得には神経積分器により表現される眼球速度蓄積機構が関与することが示唆されている[6]。一方、眼球速度信号を位置信号に変換する神経積分器は鼻側、耳側で独立に存在すること

が知られている[8][9]。このことから、Initiation 成分の鼻側、耳側の差は、神経積分器の差が現れたものであり、Initiation 成分の獲得には速度蓄積機構のみならず、神経積分器が関与している可能性が考えられる。

4.2. 小脳と予測性眼球運動

「学習前小脳切除」実験では、Initiation, Direct, Indirect, Termination 成分の全てで、「周期刺激」実験において確認された学習の傾向は見られなかったことから、これら全ての学習に小脳が関与しているものと考えられる。また、「学習後小脳切除」実験では、小脳切除後に、Direct 成分と Termination 成分が学習開始直後の値まで戻ったことから、これら 2 つの成分の学習の記憶は小脳に保持されていることが示唆される。Indirect 成分は、学習終了直前と小脳切除後で差がなかったことから、その記憶は小脳外に保持されていると考えられる。Initiation 成分は小脳を切除すると学習開始直後より値が低下した。学習後の眼球速度を確認すると、刺激開始タイミングで眼球速度が低下しているのではなく、刺激タイミングによらず全体的に刺激とは逆方向へ眼球速度の直流分が変化しているように見える。また、「学習前小脳切除」実験でも、学習後では刺激とは逆方向へ僅かに眼球速度のバイアスが生じている。これらのことから、小脳外の部分で刺激動作方向とは逆方向に眼球速度の直流成分を生じさせる機構が存在すると考えられる。また、この眼球速度のバイアスにも左右眼で差異が見られ、特に耳側方向で強い傾向が見られた。今回解析した中で左右眼に顕著な差が見られるのは、通常個体の Initiation 成分の鼻側方向への増加と、小脳切除個体の耳側方向への増加であり、鼻側耳側で逆の関係になっている。これらの現象から、小脳切除時に生じる刺激方向とは逆方向への眼球速度バイアスの発生が、Initiation 成分の学習に関与していると推測される。

5. まとめ

本研究では、学習による予測性の運動の獲得と小脳の関係性を評価するために、金魚 OKR の周期同調に着目し、行動実験を実施した。その結果、刺激開始タイミングが一定の刺激を繰り返し与えると、刺激停止中に刺激開始を予測するような眼球速度上昇が見られるようになることが明らかになった。また、OKR の Direct 成分と Indirect 成分にも予測性の機構が存在することを示唆する結果も得た。Initiation, Direct, Termination 成分については、小脳が学習の獲得と記憶の保持に関与しているのに対し、Indirect 成分の学習の獲得には小脳が必要であるものの、その保持には小脳は関わらないことが示された。

文 献

- [1] 川人光男, 脳の計算理論, 産業図書, 1996

- [2] Ito M., The cerebellum and neural control., Raven Press, New York, 1984
- [3] Ivry RB., Spencer RM., Zelaznik HN., Diedrichsen J., The cerebellum and event timing., Ann NY Acad Sci, pp.302-317, 2002
- [4] Cohen B, Matsuo V, Raphan T., Quantitative analysis of the velocity characteristics of optokinetic nystagmus and optokinetic after-nystagmus., J Physiol., Vol. 270, No. 2, pp.321-344, 1977
- [5] Marsh E., Baker R., Normal and adapted visuoculo-motor reflexes in goldfish, J. Neurophysiol, Vol. 77, No. 3, pp.1099-1118, 1997
- [6] 三木俊太郎, 浦瀬康平, Baker R., 平田豊, ヒトと魚における周期的視覚刺激に対する予測性眼球運動の獲得, 信学技報, Vol.94, No. 226, pp.49-54, 2014
- [7] Ono S., The neuronal basis of on-line visual control in smooth pursuit eye movements., Vision Res., Vol. 110, Part B, pp257-264, 2015
- [8] Debowy O., Baker R., Encoding of eye position in the goldfish horizontal oculomotor neural integrator., J. Neurophysiol., Vol. 105, No. 2, pp.896-909, 2011
- [9] 岡村直樹, Baker R., 平田 豊, 眼球運動積分器の単眼性と眼位依存性の評価, 信学技報, Vol. 111, No. 483, pp.221-226, 2012