

June 3, 2020

小脳の内部モデルと運動学習

1715038 清水 豪士

富山県立大学 情報基盤工学講座

June 3, 2020

われわれがのどの渴きをいやすために、コップまで手を伸ばすときにも実は脳神経系は困難な計算問題を短時間で解いている。

このときに軌道計画の問題、座標変換の問題、制御の問題が解かれている。

しかし、この3つの問題がすべて解が一意に定まらないという意味で不良設定問題となっている。

軌道計画問題：運動時間と始点終点の位置があっても、起動は無数に存在する。

座標変換問題：ヒトの腕のように身体座標の自由度が大きい制御対象に対しては、座標変換は解が無数にあり一意に解けない。

制御問題：動物の筋骨格系のようにダイナミクスの冗長性をもつ制御対象に対しては、主働筋群、拮抗筋群の張力の組み合わせは無数に存在するため、解が一意に定まらない。

運動計画と制御に許される短い時間の間にこのような計算を行うためには、制御対象と外界の相互作用系の座標変換やダイナミクスな順方向のモデルと逆方向のモデルの両者が必要となる。

運動制御の問題だけを取り上げても、脳神経系が制御対象の内部モデルを学習で獲得してい常に使用しなければならない。

ヒト腕の前向き運動制御を説明する計算モデルには、

(1)「筋骨格系の粘弾特性を利用して逆ダイナミクスの計算が脳内では必要ないと主張する仮説」と、

(2)「運動学習によって脳神経系は制御対象の内部モデルを獲得し、それを用いて前向き制御を行う」という仮説が対立してきた。

神経系が逆ダイナミクスのような複雑な計算はできないだろうということによって学界の主流となっている。

しかし、ここ数年この2つの仮説に疑問が出され始めた。

最近の人工的神経回路モデルの研究で前向き結合だけをもつ簡単な多層神経回路モデル内に逆モデルが、巡回結合神経回路モデル内に順モデルが学習で獲得できることが示されて 2 の仮説の理由は根拠のないことがわかった。

運動中のダイナミックな腕スティフネスを計測すると姿勢制御中と同程度か、かえって低いことがわかり、それに基づいたシミュレーションなどで、必要なトルクを生成するためには仮想軌道が曲がりくねった複雑な形にならなければいけないことがわかり、1 の理由も否定された。

したがって前向き運動制御のためには、脳神経系は制御対象の内部モデルをもっていなければならないことが結論される。

制御対象と同じ入出力方向をもつ順モデルがあれば

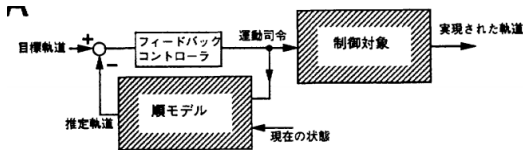


図1：順モデルを用いた内部フィードバック制御

のように内部フィードバック経路を構成できる。

外界を通るフィードバックに不可避な大きな時間遅れを避けれるので、フィードバック制御の性能を改善できる。

しかし神経系の伝達処理にも遅れが伴うのでより完全な制御のためには



図 2：逆モデルを用いた前向き制御

のように制御対象の入出力方向とまったく逆の入出力方向を持つ逆モデルを前向き制御器として使うのが望ましい。

逆モデル学習の困難さ

7/1

前向き制御に有効な逆モデルは遺伝的に与えられているとは考えられない。

たとえばヒトでは成長にともなって身体の物理的性質は数十倍も変化するから、逆モデルもそれに伴って激しく変化しなければならない。

ところが逆モデルの学習による獲得には計算論的な困難が伴う。

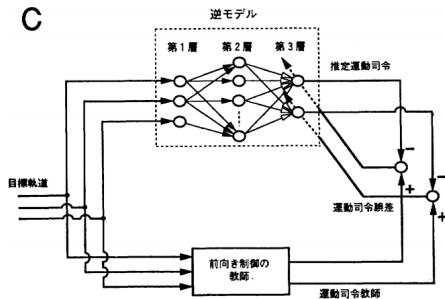


図3：運動司令の教師による逆モデルの学習

もし図3に示したように、目標とする運動パターンから正しい運動司令を計算してくれる教師が存在すれば、逆モデルとなるべき神経回路の出力をその教師信号と比較して誤差を計算し、この誤差によって神経回路内のシナプス荷重を変更すればよい。

逆モデル学習の困難さ

9/1

しかし図3のような教師は生物の運動学習では存在しない。
それが脳内に存在しているならそもそも運動学習の必要がないし、
外界にも存在しえない。

たとえば子供が言葉の発音を学ぶ時、親は調音器官の筋肉に伝えら
れる運動指令を直接見せれるわけではない。
親が示せるのは音響空間での正しいターゲットや外から見える調音
器官の動きである。

つまり逆モデルを構成しようとする神経回路は、このような運動軌
道に関して与えられた教師情報を何らかの方法で運動司令の誤差信
号に変換しなければならない。

c. フィードバック誤差学習

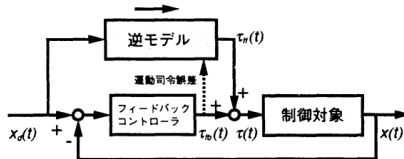


図4：教師あり運動学習のスキーム

運動学習の計算理論研究では、逆モデル学習の困難を解決するために図4のフィードバック誤差学習が提案されてきた。生物の逆モデル獲得のスキームとしてはフィードバック誤差学習が最も優れている。

$x_d(t)$ は目標軌道、 $x(t)$ は実現された軌道を表している

逆ダイナミクスモデルが脳内に獲得されているとすれば小脳がその座としては最も可能性が高い。

小脳に逆ダイナミクスモデルが存在するという最も確実な証拠は前庭動眼反射（VOR）と視機性眼球運動（OKR）の適応の座である小脳片葉で得られている。

前庭動眼反射（VOR）

頭部の回転を三半規管で検出して、その動きと逆方向に眼球を回転させて網膜上の像のぶれを抑える前向き制御

視機性眼球運動（OKR）

像のぶれを網膜上の動きとして検出して、フィードバック制御で眼球を回転させて像のぶれを抑える運動

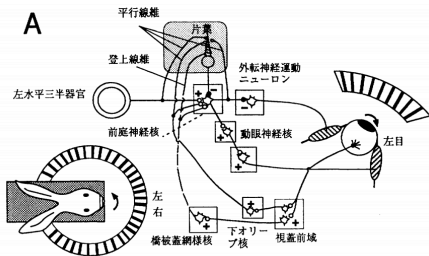


図 5：ウサギの VOR・OKR に関わる神経回路

三半規管から前庭核を通して外眼筋の運動ニューロンにつながるのが VOR の直接経路

網膜から視蓋前域、橋被蓋網様核、前庭核を通して運動ニューロンにつながるのが OKR の直接経路

VOR・OKR 適応のブロック図

13/1

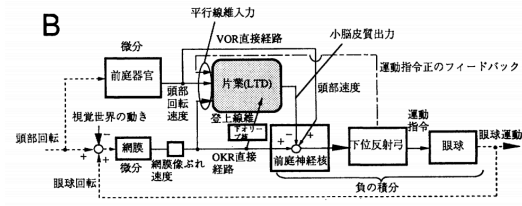


図6：ブロック図

図5の神経回路をフィードバック誤差学習と対応させてブロック図に表した。

いくつかの点に注意すれば、このシステムが完全にフィードバック誤差学習として理解できる。

第一に、反射のもとになる頭部回転は符号をひっくりかえせば、眼球運動の目標軌道、つまり図4でいえば $X_d(t)$ を与えている。

第二に、網膜上の像のぶれは、視覚世界が静止しているとすれば、頭部回転と眼球回転の和になっているが、これは図4でいえば目標軌道と実現軌道の誤差 $X_d(t) - X(t)$ を与えている。

第三に、実験的に網膜から送られる資格情報はある範囲で像のぶれの速度になっていることが知られているから、前庭核に伝えられる情報は近似的には、 $\dot{x}_d(t) - \dot{x}(t)$ であり、OKR 直接経路は微分型フィードバック制御器とみなせる。

第四に、眼球の逆ダイナミクスモデルを構成しているのは、三半規管から直接経路と小脳片葉の二手にわかれ、前庭核と運動ニューロンまでである。

第五に、OKR に使われる視覚フィードバック情報は登上繊維としてだけではなく、平行繊維入力としても小脳片葉に入ってきて、このシナプス荷重の変化が OKR 適応の素過程となっている。

小脳各部位の統一モデル

15/1

小脳は入出力の神経結合を解剖学的に分類して、前庭小脳、小脳虫部、小脳中間部、小脳外側部の4つの部位に分かれる。

それぞれの部位はさらに幅 500 μ m、長さ 50mm 程度の矢状帯域マイクロゾーンに細分化される。

ヒトの小脳には約 5000 のマイクロゾーンがあり、各マイクロゾーンが、眼球、手や足などの特定の制御対象の特定の運動に関する逆モデルを提供している。

つまり、前庭小脳、小脳虫部、小脳中間部、小脳外側部のそれぞれで役割が違っている

小脳運動学習モデルの歴史

16/1

小脳モデル、運動計算理論についての実験データを歴史的に振り返ってみても、1970 年前後に提案された異シナプス可塑性が生理学的に証明されるまでに 10 年かかっている。また、理論的予測がのちに実験的に証明されている。

小脳運動学習モデルの今後の課題

17/1

工学では制御対象に対する逆モデルは1つでするのが普通である。
しかし小脳では同じ眼球という制御対象についても、VOR,OKR などと複数の逆モデルが別々のマイクロゾーン内に用意されるモジュール性がある。

運動ごとに制御対象の状態空間の限られた領域だけが使われるのならこれはごく理にかなった設計である。

しかしこれらの運動が混在している場合モジュールの統合は線形和かそれとも抑圧が生じているのだろうか。

またそれらをどうやって同時に学習するのだろうか。

VOR の視覚抑圧などがこの問題を研究する良いテーマになるだろう。

小脳運動学習モデルの今後の課題

18/1

最近の研究によるとヒト小脳外側部は言葉の連想、運動の想像、暗算などの認知的高次機能に積極的に役立っているらしい。

現在の理論はこのような高次機能に拡張できるのであろうか。

もし小脳に順モデルもあるとすれば、最適な軌道パターンを生成することもできる。