

上肢到達運動制御の計算モデルとその課題

阪口 豊

電気通信大学大学院 情報システム学研究所
〒182-8585 調布市調布ヶ丘 1-5-1

1. はじめに

目標に向かって手を伸ばす到達運動は、我々が日常的に特に意識することなく行っている基本的な運動であり、一見至極単純な運動であるかのようにみえる。しかし、到達運動の発現に関与する脳の部位は多岐にわたり、到達運動が遂行される際に脳の中で行われる処理の内容はいまだほとんど明らかにされていない。

本稿では、到達運動に関わる計算論的な考え方を紹介しながら、その成果と課題について議論する。本誌の主な読者である視覚研究者にも抵抗なく読んでいただけるよう、制御等に関する詳細な議論は避けて、できるだけ考え方に重点をおいて話を進めていきたい。なお、この本稿の執筆には筆者自身の知識の整理という意味合いもこめたため、冗長な文章になってしまったことをお許しいただきたい。

2. 到達運動の計算モデル研究

2.1 計算理論とその特徴

Marr¹⁾ は、視知覚の計算論的研究を進める中で、計算モデルには計算理論 (computational theory)、アルゴリズム・表現 (representation and algorithm)、実装 (hardware implementation) の三つのレベルがあること、また、なかでも、機能を実現する上で脳が解くべき問題を原理的に明らかにする理論レベルが特に重要であることを指摘した。例えば、「空を飛ぶ」機能を実現するには「揚力と推進力を得る」ことが必要であるが、このことは鳥にも飛行機にも共通して成立する基本原理である。Marr の主張は、このような原理を明らかにしてこそ視覚メ

カニズムを理解できる、というものであった。

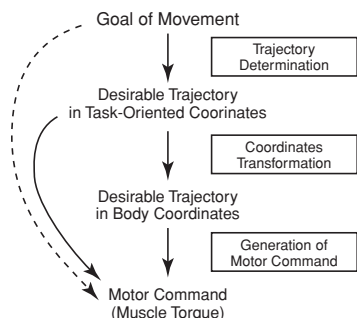
Marr のアプローチに見られるもう一つの特徴はモジュールの考え方である。これは、システムの機能を、個別の機能を担う要素モジュールの組み合わせによって理解しようとする考え方である。視覚研究における「方位、運動、色などの特徴を独立して処理したのち、それらの結果を統合する」という枠組みは、この考え方に沿ったものである。

Marr が視覚研究の中で示したこれらの考え方は、運動制御のモデル研究においても同様に見られる。このことは、先に述べた「鳥と飛行機」の関係を「人間とロボット」に置き換えて考えればわかりやすい。実装レベルでは、人間は筋、ロボットはモータを動力源とするが、多関節の腕や手を持ち、対象を手で操る点で両者は同じ機能を有する。したがって、「ロボットと人間に共通する多関節腕の制御問題」を考えることが、理論レベルでの到達運動の研究ということになる²⁾。

このことをいち早く論じたのが Hollerbach²⁾ である。彼は人間と機械ロボットを対比させて腕の運動制御のあり方を考察し、ロボット工学の考え方が腕の運動制御を理解する上で重要であることを指摘した (図 1a)。また、Kawato et al.³⁾ は、腕の運動制御において脳が解くべき問題は「座標変換」「軌道計画」「制御」という三つの要素から構成されていることを指摘した (図 1b)。川人らのその後の研究⁴⁾ は、これら三つの要素問題を解決するための計算理論の構築にあったとあってよい。例えば、Uno et al.⁵⁾ による「トルク変化最小規範」は軌道計画のための理論であり、また、Kawato & Gomi⁶⁻⁸⁾ に



a. 文献²⁾より引用, 改変



b. 文献³⁾より引用, 改変

図1 到達運動の計算理論の枠組み.

よる「フィードバック誤差学習モデル」は、目標軌道が与えられたときにそれを遂行するための制御器を作るための理論である。これらの理論は合理的かつ実験事実と符合しており、1990年代の大きな成果として評価すべきものである。

このように、運動制御の計算理論は脳の運動制御メカニズムに関して見通しのよい議論を与えてきた。しかし、とはいえ、このような理論研究が完全無欠であるというわけではない。その理由は、理論レベルの研究は対象としている現象がどのようなメカニズムにより生じたのかについて具体的に語らないからである。

例えば、軌道計画の計算理論では、何らかの評価関数を設定した上でその評価関数の最適解として目標軌道を与える。このようにして求められた軌道は実際の手先軌道とよく一致しており、軌道の性質を理解するという意味で計算理論は有益な議論を提供してきたといえる。しかし、計算理論が説明しているのは「運動の結果としての軌道」であって、「そのような軌道を生む運動指令を脳がどのようにして決定しているか」ではない。つまり、最適軌道を実現する運動指令を脳はどのようにして求めているのか、脳は軌道をどのように表現しているのかとい

た問いに対して、計算理論は答えを与えていないのである。

このほか、これらの理論には、現実の状況を照らし合わせて必ずしも自然とはいえない前提が含まれている場合もある。例えば、先にあげた評価関数は運動中の時間積分として与えられるので、その値を計算するには事前に運動時間を決めなくてはならないが、理論の多くはその運動時間をどのようにして定めるかを明らかにしていない*1（理論を検証する実験では、運動時間をあらかじめ指定して被験者に運動してもらおうが、このような状況は運動の自然な有様とはいえない）。

このように、軌道計画の最適化理論は観測された現象の説明には成功したといえるが、脳がどのようにして運動指令を決定しているかは十分に説明できていない。同様のことは、多かれ少なかれ、座標変換や制御の理論においてもいえることである。

2.2 アルゴリズムレベルの研究：重要性と難しさ

Marr¹⁾は、理論の次のレベルとして「表現とアルゴリズム」の研究を挙げている。このレベルは、脳がどのような情報表現とアルゴリズムを用いて与えられた問題を解いているのかを議論するものである。同じ問題であっても、それに対して解を与える手段は複数存在しうる。「鳥と飛行機」の例に戻れば、「揚力を得る」という問題を解くために、鳥は羽ばたくという手段を用い、飛行機は翼の形状を工夫するという手段を用いている*2。腕の運動制御においても、剛性が低くゆらぎの大きなハードウェアをもつ人間と、剛性が高く動作の再現性も高い機械システムであるロボットとでは、異なるアルゴリズムが用いられていてもおかしくない。このように、人間の実体に即した実践方法を考えるの

*1 運動時間も変数とする評価関数を設定すれば、この問題は解消されるかもしれない。

*2 これらの手段は必然的に利用できる材料の影響を受けるので、アルゴリズムレベルの研究は実装レベルの研究から完全に独立であるわけではない。

がアルゴリズムレベルの研究である。

前節で計算理論の限界について述べたが、筆者は、この限界を超えるためにはアルゴリズムレベルでの研究が必要であると考えている⁹⁾。ただし、このレベルの研究は「云うは易し行なうは難し」の典型である。それは、制御上の必然性に基づいて組み立てられた計算理論と異なり、アルゴリズムレベルの研究には確固とした制約が少ないために、一步間違えると研究者の脳観や哲学が一人歩きしてしまう危険性をはらんでいるからである。今後、運動表現に関わる生理学的知見が増えてくれば、現象と密接に対応のとれたモデルが生まれてくるであろうが、それまでのあいだ、研究者は実験事実と裏付けられた部分と研究者が仮定した部分とを明確に区別しながら慎重に議論を積み上げていかなければならない。

2.3 到達運動研究の難しさ

前節ではアプローチとしてのアルゴリズム研究の難しさを指摘したが、ここでは、到達運動というテーマもまた取扱いの難しい問題であることに触れておきたい⁹⁾。

視覚研究でのたとえ話をすれば、到達運動研究の難しさは中期・後期視覚研究の難しさと通じる。初期視覚は、対応する生理学的知見が豊富で情報の流れもある程度明らかになっているため、計算モデル研究と心理、生理実験研究がうまく整合している。運動制御研究において初期視覚に相当するのは眼球運動系である。眼球は動特性が線形に近く素直な性質をもっているうえ、制御に関わる神経経路がよくわかっていて、脳の制御メカニズムに関心のある研究者は好んで眼球運動系を研究対象としてきた¹⁰⁾。「フィードバック誤差学習」の検証に追従眼球運動が用いられたこと¹¹⁻¹³⁾もこのことをよく表している。

これに対し、到達運動は非線形性の高い多関節腕を対象とする複雑な問題であるだけでなく、その発現には視覚野から連合野を経て運動野に至る多数の部位が関連している。さらに、それぞれの部位における情報表現様式もよくわから

ず（1次運動野だけをとっても筋力表現¹⁴⁾や運動方向表現¹⁵⁾の間の論争が続いている）、それらの役割分担も明らかではない。このため、アルゴリズムや表現を具体的に考えようにも、何を足場にしていけばよいのかわからない。同じようなことは、種々の情報を統合し対象の表象を形成する中期・後期視覚の研究についてもいえるのではないであろうか？

話が少し脱線したが、到達運動の計算論をめぐる一般論は以上で終わりとし、次節より具体的な議論に入る。3節ではまず座標変換や位置の内部表現の問題について議論し、続いて4節、5節において軌道計画と制御の問題についてそれぞれ議論する。最後に、6節において筆者らの研究室で最近行っている（行おうとしている）研究内容を紹介する。

3. 脳における位置の表現と座標変換

3.1 位置表現と座標系

到達運動メカニズムにおける重要な問題の一つは、目標や手先がどのような座標系で表現されているかという問題である¹⁶⁾。

例えば、目標は目で捉えた時点では網膜座標系で表されているが、そのままの表現では腕への運動指令を計算するのにふさわしくない。したがって、網膜像情報に視線や顎の向きの情報を合成して自己中心座標系に変換し、さらに、腕の姿勢を表す関節座標系に変換することが必要になる。空間内の位置を表現する枠組み（frame of reference）としては、より一般的に、外界（作業）座標系、網膜座標系、眼球運動座標系、頭中心座標系、身体中心座標系、関節座標系、手先中心座標系など、さまざまなものが考えられる。

目で捕らえた目標位置から運動指令を計算する過程を扱う計算理論では、複数の座標系間の相互関係に直接対応した形で、網膜座標系→眼球中心座標系→頭中心座標系→自己中心座標系→...といった順序だった座標変換機構を考へることが多い。しかし、脳がこのような段階を経て運動指令を決定しているかどうかは必ずし

も自明ではない。目標を見てから運動を始めるまでの短い時間に、本当に何層もの座標変換が順次的に行われているのであろうか？ そもそも、このような変換過程は、異なる座標系間で位置表現を変換する単なる「座標変換」としてとらえてよいのであろうか？ このような本質的な問いに対して真正面から挑んだ計算モデル研究は、筆者の知る限りまだ行われていないようである。

次節では、この議論からいったん離れて位置表現における眼位の働きについて議論し、その後、3.3節で上で述べた変換プロセスに対する筆者の考えを述べたい。

3.2 眼位の働きと眼球中心座標系

運動に関わる位置の情報がどのような座標系で表現されているかという問題についてはさまざまな議論があるが¹⁷⁻²¹⁾、ここでは、筆者の個人的な関心から眼球中心座標系をとりあげる。筆者が眼位や視線の働きに関心をもつ理由は、到達運動時に目標を注視するサッカドがほぼ確実に生じるという単純な事実にあるが、そのほかにも、頭頂連合野のLIPに近い領域（この付近では注視ニューロンが多数見られる）に神経活動を抑える薬剤であるムシモルを注入すると到達運動が障害されること²²⁾、サッカド適応をかけるとその影響が一部ではあるが到達運動に転移すること²³⁾、注視点に依存して到達運動の終点が変わること²⁴⁾もまた理由としてあげられる。以下では、到達運動における目標あるいは手先位置が眼を中心とする球面座標系で表現されていることを示唆する実験データを紹介する。

Vetter et al.²⁵⁾ は、3次元空間内に36点の目標を設け、被験者に各点に対して到達運動を行わせた。次に、手先の見えの位置を少しずつずらしながら、そのうちの1点に対して50回繰り返し到達運動を行わせた。その後、再び36個の目標に対して到達運動を行わせ、特定の1点に与えた適応の影響が他の点に対してどのように現れるかを計測した。

いま、変形を与えた点での変位量が変形を加

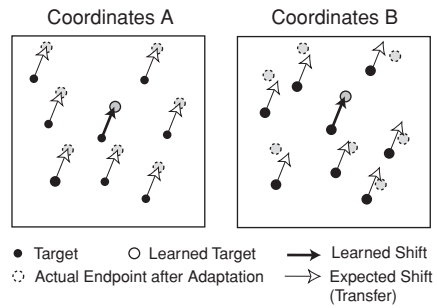


図2 異なる座標系における転移の効果。

えていない目標に対しても完全に転移するとすれば、変形を加えていない目標に対する適応後の運動終点を予測することができる。ただし、その予測位置は、目標（あるいは手先位置）をどのような座標系で表すかに依存して変化する。そのため、ある座標系で予測した終点は実際の終点と一致する（図2の座標系A）が、別の座標系で予測した終点は実際の終点とは異なる（図2の座標系B）ことが考えられる。このことから逆に、予測終点と実測終点のずれが小さい座標系を探すことにより、脳がどのような座標系で位置を表現しているかについて情報を得ることができる。

Vetter et al.は、数種類の座標系において予想される終点と実際の終点を比較し、cyclopean eyeを中心とする球面座標系（つまり、二つの目の中点から目標までの距離と方向の組み合わせ）が最適な結果を生むことを見いだした。ちなみに、比較対象として用いられた座標系は、肩を中心とする球面座標系、関節座標系、cyclopean eyeを中心とする直交座標系、肩を中心とする直交座標系で、近似の性能はこの順に悪くなっていた。

このほかにも、3次元の到達運動における終点でのばらつきの分布から手先位置が球面座標系で表現されていることを示唆する報告²⁶⁾や、頭頂連合野の5野で手先位置が自己を中心とする球面座標系で表されていることを示唆する報告²⁷⁾がある。

以上で紹介した実験事実をふまえると、3次元空間内の到達運動においては、視線の向きと

目標までの距離が重要なパラメータであることが推察できる。すなわち、脳は、どの方向にどの程度手を伸ばすか（つまり、自己を中心とする放射方向の運動）を基本にしているようである。

このような性質がある一方で、従来の計算モデル研究では、肩と同じ高さの水平面内の運動を対象としているものが多い。これは、腕の運動を肩の回転自由度1、肘の回転自由度1の合計2自由度の回転運動に制約して制御モデルを単純にするための方策である。このような問題の単純化は、制御の仕組みを具体的に議論するうえで避けられないものであるが、視覚と運動の関係を議論するうえでは必ずしも適切な設定ではない。上で紹介した cyclopean eye を中心とする球面座標系に関する実験事実を考えると、少なくとも視覚と運動の関係を論じる計算モデルは、自己を中心とした「本来」の到達運動を対象としたものでなければならないといえるであろう。

3.3 目標の内部表現と動的な情報統合メカニズム

さて、目標位置の脳内表現を定めるうえで眼位が重要な要素であると考えられるならば、目標の脳内表現は眼位に応じて常に動的に変化していると考えるのが自然である。実際、目標に向けてのサッカードを行った場合と行わない場合の到達点分布を比較すると、サッカード後に目標が見えなくても（つまりサッカード後に新たな情報が得られなくても）、到達点に違いが生じ

る²⁸⁾。

このように考えると、目標位置の座標変換は運動を始める前に一度だけ行われるものではなく、運動を通じて随時行なわれていると考えるべきではなからうか？ また、この過程には、眼位や網膜情報などの感覚情報だけでなく、脳内で生成された情報（つまり記憶や予測）も関与しているに違いない。以上のことから、筆者は、座標変換の問題は、ある座標系から別の座標系への静的な変換機構としてではなく、時間の流れとともに変化する動的な情報統合機構としてとらえるべきと考えている。筆者自身、この問題の解の具体的なイメージをもっているわけではないが、少なくともこの問題は奥の深い重要な問題であり、計算モデル研究者が積極的に取り組むべき課題であるといえる。

4. 軌道計画の計算理論とその課題

4.1 軌道計画モデルの歴史

脳が到達運動遂行時に軌道計画を行っていると考えられるようになったのは、ここ20年ほどのことである。それ以前は、脳が目標位置に対応する筋の長さを指定すれば、筋のもつバネ的な性質により力が生じ目標に向かって手が動いていくという終点制御仮説（endpoint control hypothesis）²⁹⁾ が有力であった。しかし、運動開始後に外力により強制的に手先を目標まで運んだときに、腕がもとの軌道にいったん戻ってから再び目標に向かって動き出す現象が報告された³⁰⁾ 後は、脳は運動中の手先軌道を連続的に

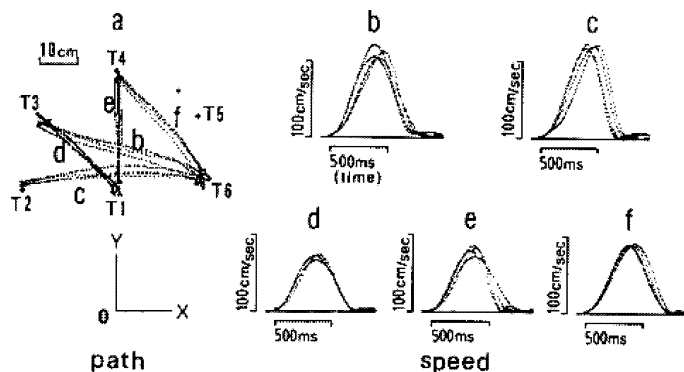


図3 手先軌道が示す普遍的な特徴（文献⁵⁾より引用，改変）。

指定している（つまり、目標軌道が計画されている）という考え方が主流になった。脳が軌道を計画していると考ええるもう一つの理由は、広い範囲の到達運動に対して、手先位置の軌道が一貫して特徴的な性質を示すことである（図3）。具体的には、手先は外界座標系においてほぼ直線的な軌道を描くこと、外界座標系における手先速度が時間方向にほぼ対称的なベル型を示すこと、運動の始点と終点では加速度がゼロになることである^{5,31)}。

始点から終点に至る軌道は無数にあるにもかかわらず、脳が一定の性質を充たす軌道を生成するのはなぜか^{*3}？ この問いに対して、計算論者は「脳は何らかの評価関数を設定してそれが最適値をとる軌道を選択しているのではないか」と考え、軌道がどのような意味で最適であるのかを調べる研究を始めた（先に触れたように、この研究は肩と同じ高さの2次元平面内の運動に対して行われた）。

その中の代表的な評価関数が躍度（加速度の時間微分、すなわち、手先位置の3回微分）の2乗積分である。Flash & Hogan¹⁸⁾ は、以下の評価関数を最小化する軌道が先に示した条件を満たすことを示した。

$$E_J = \int_0^T \|\ddot{\mathbf{x}}\|^2 dt = \int_0^T \left(\left(\frac{d^3x}{dt^3} \right)^2 + \left(\frac{d^3y}{dt^3} \right)^2 \right) dt$$

この評価関数を最小にする軌道は解析的に求めることができ、手先位置と時間の関係は次式で表される。

$$x(t) = x_0 + (x_1 - x_0)(6s^5 - 15s^4 + 10s^3)$$

$$y(t) = y_0 + (y_1 - y_0)(6s^5 - 15s^4 + 10s^3)$$

ここで、 s は物理的な時間 t を全運動時間 T で割った正規化時間、 (x_0, y_0) は始点の座標、 (x_1, y_1) は終点の座標である。この規範の特徴は軌道が外界座標系で与えられることにあるが、このことは、軌道の直線性やベル型速度波形が

^{*3} 運動制御の計算理論では、このように解が一意に定まらない問題を「不良設定問題 (ill-posed problem)」と呼んでいる。

外界座標系で表現したときに現れることを考えると納得のいくものである。

これに対し、Uno et al.⁵⁾ は、脳が腕のダイナミクスを考慮した形で軌道を計画していると考え、躍度最小化規範に変わる評価関数として、関節まわりのトルクの時間変化の2乗積分を評価関数とする考え方を提案した。

$$E_T = \int_0^T \|\dot{\boldsymbol{\tau}}\|^2 dt = \int_0^T \sum_j \left(\frac{d\tau_j}{dt} \right)^2 dt$$

運動方程式により力と加速度が関係づけられることを考慮すれば、加速度の時間微分である躍度をトルクの時間微分におきかえたトルク変化最小化規範は、躍度最小化規範に近い性質をもつことが想像される。さらに、トルク変化最小化仮説は、ゆるやかに外側に湾曲する軌道や外力が作用している条件での軌道、経由点を通る際の軌道など、躍度最小化仮説では説明できない軌道の特徴を説明することにも成功した。この仮説は、その後、筋張力変化最小化仮説、筋長変化最小化仮説、筋指令変化最小化仮説などへ展開されたほか、指令トルク変化最小化仮説³²⁾ として精密化され、現在に至っている。

近年、このような幾何学的、力学的な観点での評価関数ではなく、タスク達成度という新たな観点からみた評価関数も提案されるようになった。その代表例が Harris & Wolpert³³⁾ により提案された終点分散最小化仮説である。

到達運動の終点は運動のたびにばらつくが、その原因の一つに神経系内部で発生するノイズが考えられる。タスク達成度という立場からみれば、ばらつきをもたらすノイズを抑えることが望ましいが、物理的に発生するノイズを脳が自分で抑えることはできない。ただし、ノイズが終点に与える影響の大きさは運動指令の選び方によって変わりうる。そこで、Harris & Wolpert は、「脳はノイズが運動終点に与える影響が最小になるような軌道を選択しているのではないか」と考えた。つまり、ノイズそのものから逃れることはできないが、その影響を最小限に抑えられるような運動指令を選択すること

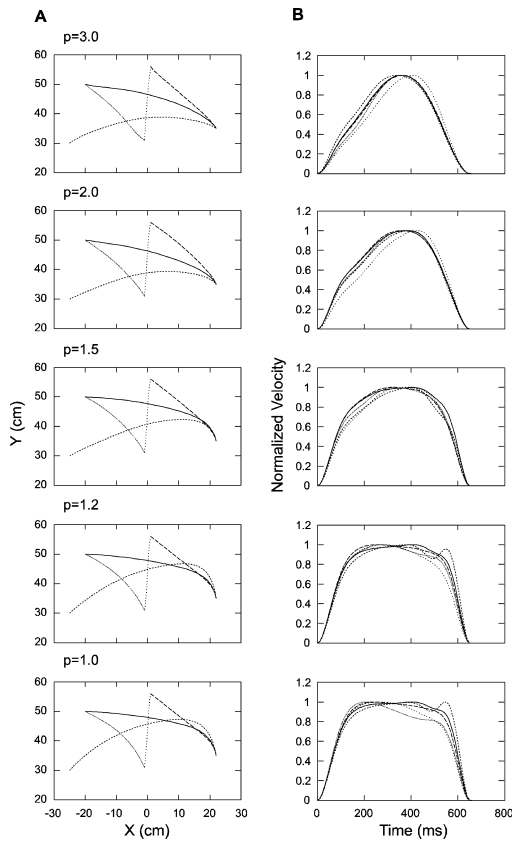


図4 終点分散最小軌道のべき指数依存性（文献⁴⁰より引用，改変）。

はできるというわけである。そして、彼らは、ノイズの大きさが運動指令の大きさに比例している（正確にはノイズの分散が運動指令の2乗に比例している）という仮定の下で、終点分散最小化軌道が実験データとよく一致することを示した。なお、信号に比例するノイズの下でタスク達成度を最適化するという哲学は、TOPS（Task Optimization in the Presence of Signal dependent noise）モデルとして一般化されている³⁴。

ただし、この仮説の前提である「ノイズの分散が運動指令の2乗に比例している」という仮定の妥当性はまだ明らかではない。筋力のばらつきが平均筋力の2乗に近いことを示す報告³⁵がある一方で、神経発火頻度の分散は平均発火頻度の1.0–1.2乗であるという電気生理学的実

験の報告^{36–39}もある。また、終点分散最小軌道はべき乗数の値が2より小さくなると実際の軌道からはずれていくことも報告されている⁴⁰（図4）。したがって、この仮説の妥当性を検証するには、ノイズと運動指令の関係についてさらに実験的評価を重ねる必要がある。

4.2 軌道計画モデルの課題

以上で述べてきたように、軌道計画の計算理論は最適化問題の枠組みの中で発展してきた。前節で紹介した最適化規範はいずれも哲学として筋が通っており、また、広範囲の現象を説明できることから妥当性の高い理論であるといえる。

しかし、現象（つまり結果）としての軌道が最適化規範の下でうまく説明できることと、脳が最適化問題を解いて軌道を計画していることは別問題である。冒頭でも述べたように、脳は軌道を本当に計画しているのか、もしそうならばどのようにして軌道を表現しているのか、といった基本的問題も含め、軌道計画・運動指令決定のメカニズムには不明な部分が多い。つまり、軌道計画の問題は、計算理論レベルではすでに十分なレベルまで到達しているが、アルゴリズムレベルではまだ五里霧中の状態にあるといえる。

筆者は、仮に最適化規範が正しいとしても、脳はそれをオンラインで解いているのではなく、運動に習熟する過程で規範を充たす運動指令を発見していくのではないかと考えており、また、後述するように、そのような学習メカニズムに関心をもっている（このような研究として、終点分散最小軌道を試行錯誤学習により求める試み⁴¹がある）。このようなモデルを構築するには運動指令や軌道の表現様式を陽に定める必要があるため、軌道の脳内表現を具体的に議論するきっかけとしてもそのような研究の重要性は高い。

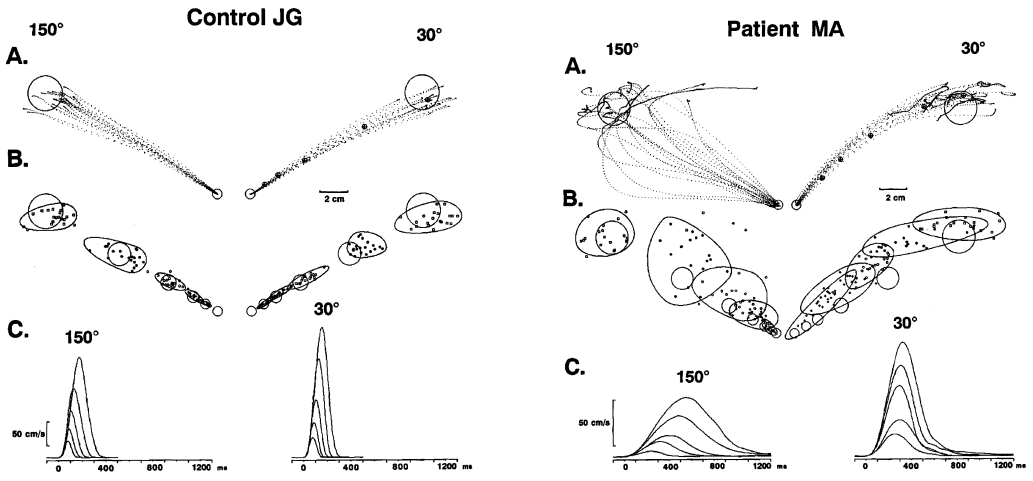


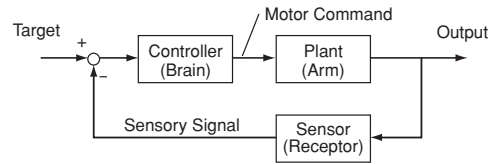
図5 健常者と体性感覚を失った患者の軌道 (文献⁴²⁾より引用, 改変).

5. 到達運動の制御と感覚信号の役割

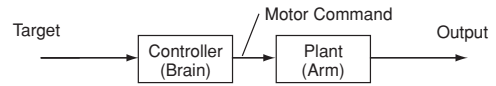
5.1 到達運動と感覚フィードバック

脳が感覚信号を制御に用いる際の最大の問題は信号伝達の遅れである²⁾。例えば、筋紡錘でとらえられた筋長の情報が脊髄を経由して大脳に至り、再び脊髄を経由して筋指令として出力されるまでには70–100 msの時間がかかる。到達運動が通常数百msで終了することを考えれば、このような時間遅れが致命的に遅いことはよく理解できるであろう²⁾。同様に、視覚情報についても網膜や視覚野での伝達遅れを考えると、やはりその情報をオンラインで利用することは難しい。したがって、機械システムにおける制御回路と同じような形で、脳が感覚フィードバック情報を用いることは実質的に不可能であるといつてよい。

逆に、到達運動においてオンラインの感覚情報が必ずしも必要でないことは、体性感覚を失った患者を対象とした行動実験データからもわかる(視覚情報が不可欠でないことは目をつぶっても到達運動ができることから明らかだろう)。図5にそのようなデータの一例を示す⁴²⁾。この図は、手先が見えない条件で到達運動を行



a. フィードバック制御



b. フィードフォワード制御

図6 フィードバック制御とフィードフォワード制御。

なった際の健常者と体性感覚切除 (deafferented) 患者の手先軌道を示したもので、右斜め方向(30度方向)と左斜め方向(150度方向)の二つの運動について手先軌道が描かれている。右斜め方向の軌道を見るとわかるように、患者の手先は、終端付近で若干ドリフト*4しているもののほぼ目標に到達しており、また、手先速度波形も速度の絶対値が小さいことを除けば健常者とほぼ同じ形状をしている。もちろん、患者は健常者と全く同じように運動ができるわけではなく、左斜め方向の運動の例からもわかるように大きな誤差が生じることもある。ただし、このような誤差は視覚情報を与えて数回運

*4 ドリフトの原因は、姿勢を維持する反射の仕組みが働かないことにあると思う。

動すればすぐに改善される⁴²⁾ことから、目標位置と運動指令の関係のマッピングさえ整えば、運動自体は正しく行えることになる。以上のことをあわせて考えると、少なくとも運動の主要部分は体性感覚情報なしで遂行できるといえる。

5.2 フィードフォワード制御と内部モデル

前節で述べた状況証拠から、到達運動の遂行においては、感覚信号を参照しながら制御信号を定めるフィードバック (feedback) 制御 (図 6a) ではなく、感覚信号に頼らずに制御信号を定めるフィードフォワード (feedforward) 制御 (図 6b) が本質的であると考えられてきた^{11,43-45)}。ただし、フィードフォワード制御では、いったん運動を始めてしまうと系の状態に応じて運動指令を修正することができない (このため、大砲の弾の制御にたとえられることが多い) ため、この制御方式をうまく機能させるには腕の幾何学的、力学的性質をあらかじめ知っておく必要がある。具体的には、腕の姿勢 (関節角の組み合わせ) と手先位置 (外部座標系での座標値) の関係 (運動学 kinematics)、関節に与えるトルクとそのトルクを与えたときの軌道の関係 (動力学 dynamics) の情報が重要である。

脳の計算モデルでは、対象が示す性質や入出力関係を模擬する (つまり対象のシミュレータ、逆シミュレータの役割をする) 脳内機構のことを内部モデル (internal model) と呼ぶ。先に述べた運動学や動力学については、因果関係との関係に応じてそれぞれ二つの内部モデル、すなわち、順運動学 (姿勢から手先位置)、逆運動学 (手先位置から姿勢)、順動力学 (トルクから軌道)、逆動力学 (軌道からトルク) の四つの内部モデルが考えられる。

このような内部モデルの存在を仮定すると、少なくとも図 7 に示した二つの形でフィードフォワード制御を行なうことができる (ただし、目標軌道が外部から与えられることが前提である)。一つは腕の逆動力学モデルを用いる方法である (図 7a)。この場合、逆動力学モデルで与えられた目標軌道を運動指令 (あるいはトル

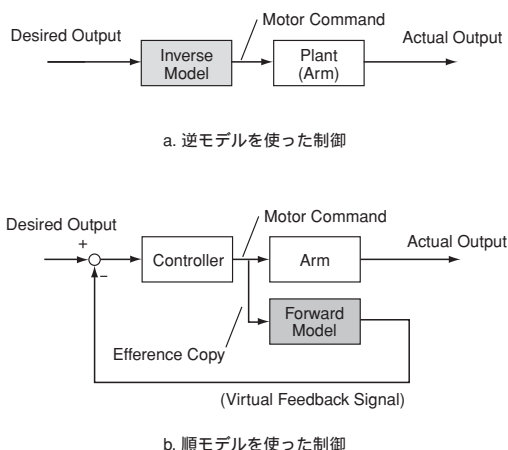


図 7 内部モデルを用いたフィードフォワード制御。

ク)に変換し、これを腕に対して送り出せば腕は目標軌道と同じ軌道を描くことになる。もう一つは腕の順動力学モデルを用いる方法で、腕に対して出力した運動指令のコピーを順動力学モデルに与え、その出力を利用して擬似的にフィードバック制御を行うものである (図 7b)。当然のことながら、後者の方式が機能するためには内部モデルの出力が時間遅れなく制御部分に戻ってこなければならない。

これらの枠組みはいずれも可能性を示しただけのもので、脳が実際にこのような様式を用いているかどうかは明らかでない。ただし、追従性眼球運動¹²⁾の制御に関しては、図 7a の枠組みを発展させたフィードバック誤差学習モデル⁶⁻⁸⁾を支持する実験データが報告されている^{11,13)}。

以上では、感覚信号の伝達遅れのため脳は必然的にフィードフォワード制御を行わざるをえないこと、また、フィードフォワード制御を行うには内部モデルが必要であることを述べてきた。これらのことから、脳の中に内部モデルがあることは理屈としては理解できる。それでは、脳に内部モデルがあることを示す証拠はあるのだろうか？

この問いに関してしばしば引用される実験結果を二つ紹介しておく。一つは、二つの対向する指で物体を挟んで持ち上げる実験を用いた研

究⁴⁶⁻⁴⁸⁾である。この研究では、物体を挟む指の力が物体の動きと関連してどのように変化するかを調べている。物体を挟んで加速する際に、指から物体がすべり落ちないようにするためには、物体をより大きな力で挟む必要がある。もし、指から物体がすべり落ちようとするのを検出してから挟む力を大きくするならば、挟む力の増加は物体の動きに遅れて観察されるであろう。しかし、逆に、脳が物体の動きとそれに必要な把持力の関係を知っているならば（つまり、そのような内部モデルをもっているならば）、物体を持ち上げるのに先立って挟む力を増加させるに違いない。実験の結果は後者の考え方を支持するものであった。

もう一つの実験結果は、腕の関節間相互作用トルクに関するものである⁴⁹⁾。いま、肩と肘の2関節を動かす平面内の運動を考える。このとき、上腕を動かさずに（つまり肩関節を回さずに）肘関節を回転させるには、肘関節に作用する筋を収縮させるだけでは不十分である。これは、肘を回転させようとするとその反動（interaction torque）で肩関節が回転してしまうからである。したがって、肘の位置を保つには、その反動に抗するために肩関節周りの筋も収縮させなくてはならない。同様にして、肘関節の角度を保ちながら肩関節だけを回すためには、肩関節周りの筋だけでなく肘関節周りの筋も収縮させる必要がある。Gribble & Ostrey⁴⁹⁾は、これらの課題を行う際に、回転する関節に直接関与しない筋（最初の例では肩関節周りの筋）が収縮するタイミングを調べた。実験の論理は先の例と同じである。そのような筋の収縮が肘関節の回転運動に先立って始まるのであれば、脳が関節間の相互関係に関する内部モデルをもっていることを示唆する。実験結果はこの考え方に沿うものであった。

以上の知見から、計算モデルの領域では、脳が腕の動力学に関する内部モデルを利用してフィードフォワード制御を行っていることは広く受けいられている。なお、感覚信号はそのような内部モデルの学習に必要な信号を提供し

ていると考えられている⁴⁵⁾。つまり、感覚情報は、制御そのものではなく制御の土台となる内部モデルの構築において本質的な役割を果たしていると考えられる。

5.3 到達運動における視覚情報の働き

運動制御における視覚の働きは、しばしば「視覚フィードバック」という言葉で表現される。しかし、その中身（つまり、どのような情報がどのような経路を経てどのようにして運動に反映されるのか）が具体的に議論されることは少ない。到達運動において視覚は目標と手先の二つの情報をもたらすが、以下では、この二つに関する視覚情報がそれぞれ運動開始前と運動中にどのような役割を果たすかについて議論したい。運動終了後に得られる視覚情報は、体性感覚と同様に運動学習・適応に利用されると考えられる（プリズム適応がよい例である）が、ここでは議論しない。また、運動開始前の目標情報は運動指令を決める最も重要な要素であるが、その情報が運動情報に変換されるプロセスが不明であることはすでに3節で指摘したので、この問題についても議論しない。

運動中の目標情報の働きについては、Prablancら⁵⁰⁻⁵³⁾により巧妙な実験が行われている。この実験は、運動中に目標位置を変化させたときに運動結果にどのような影響が生じるかを調べたものである。目標変更による軌道変化の様相から視覚フィードバックの仕組みを探ろうとするdouble step実験は以前から行われていたが、彼らの実験の特徴は、被験者に手先の視覚情報を与えず、かつ、被験者に目標変更を知覚させないようにした点である⁵⁵⁾。

彼らの問いは、目標の移動を知覚できず、かつ、手先が見えない（つまり、手先と目標のずれを知ることができない）条件で到達運動を行ったとき、手先は新旧どちらの目標に到達するかということであった。仮に、移動前の目標

⁵⁵⁾ 具体的には、目標の移動を被験者が目標を注視するサッカードを行っている最中に行うことで、サッカード抑制により目標移動を知覚しにくいようにしている。

に到達するのであれば、運動指令は運動開始前に得られた情報だけから決定されていることになる。逆に、移動後の目標に到達するのであれば、運動開始後に得られた目標の視覚情報が運動指令に反映されていることになる。実験結果は後者の考え方を支持するものであった。

その後、体性感覚を失った患者においても同じ結果が報告された⁵⁴⁾ことから、運動指令の修正は、新たな目標情報が体性感覚情報を比較して行われたのではなく、何らかの内部回路により実現されたことが示唆される。さらに、近年、運動開始後のあるタイミングで頭頂連合野のIPS領域にTMS (Trans Cranial Stimulation) を印加すると、手先が新しい目標に移動しなくなることが報告されている^{44,55)}。このことは、目標の内部コードの更新においてIPSが重要な役割を果たしていることを示している。また、順序行動における運動前野の働き⁵⁶⁾やプリズム適応時の運動前野の働き⁵⁷⁾を併せて考察すると、IPSによって更新された目標情報が運動前野で保持されている可能性が推察される。

次に、手先の視覚情報が果たす役割について述べる。運動開始前の手先の視覚情報については、運動開始前に手先を見ることにより到達点の精度が向上することが知られている⁵⁸⁻⁶¹⁾。これは、運動始点において体性感覚と視覚の対応関係についての情報が得られる（つまり、キャリブレーションが行われる）ためと考えられている。

一方、運動中の手先の視覚情報の役割については、古典的な考え方として「運動の初期はフィードフォワード制御で修正が効かないが、運動終盤に手先と目標のずれの情報を用いてフィードバック制御する」という議論がある。ただし、この場合のフィードバック制御は「運動終了間際に到達点と目標のずれに気づいて修正運動を起動する」というタイプであって、一続きの運動をオンラインで修正する本来のフィードバック制御とは異なるものである。実際、このタイプの修正運動では、手先の速度プロファイルが最初の弾道的運動と別の山を形成

する（つまり、ベル型の波形が一山でなくなる）ので、二つの運動が相次いで行われていると考えるべきであろう。

一続きの運動内での視覚情報の役割は、運動中の視覚情報を制限して終点の誤差やばらつきを調べる実験⁶²⁻⁶⁴⁾や、運動中に手先の視覚情報を変形したときに軌道に現れる影響を調べる実験^{65,66)}により検討されており、これらの結果から、視覚情報の影響が軌道に現れるまでの時間遅れは150-200 ms程度と推定されている。このことを考えれば、脳は手先の視覚情報を運動に反映させることができるが、その時間遅れが大きいために結果として軌道が修正されるのは終点近くになってからということになる。そのような現象面だけをとらえれば、「フィードバック制御は運動終盤でのみ作用する」ということは一概に誤りとはいえない。

このように、到達運動における視覚情報の働きについては、行動実験データの蓄積により、その役割が少しずつ理解されるようになってきている。これらのデータをもとに、視覚情報が運動指令に反映される具体的な仕組みの検討が進むことを期待したい。

6. 筆者らの試み

最後に、筆者の研究室で現在行っている試みの一部を紹介したい。いずれも現在進行中のもので完全なものではないので、内容についてコメントがいただけると幸いである。

6.1 筋肉の力学的特性をふまえた運動指令生成メカニズムの検討

人間の腕において関節周りのトルクを生む原動力は筋収縮力である。筋は長さが短くなる方向にしか力を発することができないので、一つの関節には少なくとも一対の屈筋（関節を屈曲させる方向の収縮力を生じる筋）と伸筋（関節を伸展させる方向の収縮力を生じる筋）があり、それらが生成するトルクの差によって関節周り

*6 これは、制御における不良設定問題（解が一意に決まらない問題）の一つである。

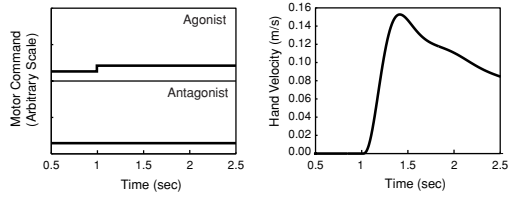
のトルクが発生する。

したがって、腕の運動においては、対になる筋の一方のみを収縮させても、両方を同時に収縮（同時収縮、同時活性化という）させても、差し引きした正味のトルクが等しければ同じ運動が生じることになる。このことは、ある一定の運動を実現するための筋指令の組は無数に存在することを意味しているが、このような解の不定性は筋指令を定める側からするとやっかいな問題になる*6。

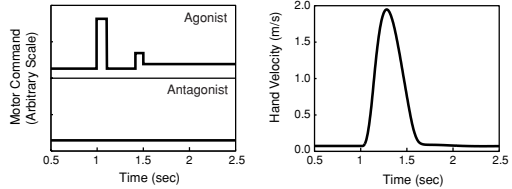
そこで、多くの計算モデルでは、とりあえず筋のことは棚にあげて、関節トルクを直接扱うことにより筋指令の不定性を回避している。しかし、このような単純化したモデルでは、筋が本来もっている性質を組み込まずに運動指令の性質を議論しているため、筋骨格系の性質がもたらす影響を見落としている可能性がある。もしかしたら、直線的な軌道やベル型の速度波形といった手先軌道の特徴の中には、最適化規範を持ち出すまでもなく筋の動特性から自然に説明できてしまうものが含まれているかもしれない。

このような問題意識から、筆者の研究室では、筋モデルを含んだ腕のモデルを構成し、これに種々の指令を加えたときに生じる軌道の性質を調べている^{67,68}。

図8にそのようにして生成した軌道の一例を示す⁶⁷。図8aは、肘の単関節運動において、運動始点でのつりあいを実現する筋指令と運動終点でのつりあいを実現する筋指令を切り替えたときの手先の速度波形である。この図からわかるように、二つの姿勢に対応する運動指令を切り替えると、ベル型に近い速度波形が得られる。ただし、この設定では、手先が目標に到達するのに10秒以上の時間がかかり、実際の運動からはほど遠い状況である。次に、矩形波状



a. 始点と終点の釣り合い指令を切り替えた場合



b. 過渡的な指令を加えた場合

図8 筋モデルと矩形波運動指令による単関節運動軌道。

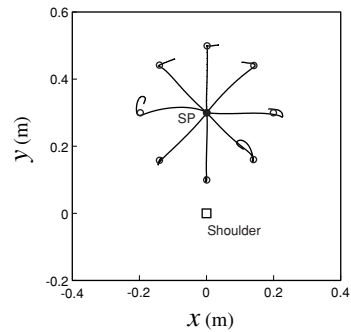


図9 筋モデルと矩形波運動指令による2関節運動軌道。

の運動指令の範囲でより現実に近い運動を実現する波形を与えると、図8bのような速度波形⁶⁸が得られる*7（二つの図を比較すると、図8aの設定では手先速度が非常に遅く、現実の運動とかけはなれていることがはっきりする）。この図に示した結果より、矩形波という不連続性の高い指令パターンを与えても、筋特性を考慮したモデルを考えることで、滑らかな速度変化が再現できることがわかる。

図9は肩と肘の2関節運動の例で、一つの始点から放射状に8方向の運動を行ったときの手

*7 この図では、主動筋だけに指令パルスを与える条件での結果を示したが、もちろん拮抗筋にも指令パルスを与えてもよく、実際その方が現実に近い。指令パルスの形状の決め方はどのような条件や範囲の中で指令波形を探すかに依存している。

先の軌跡を表している。この図からわかるように、終点付近で余計な運動が生じる欠点はあるものの、運動中に限れば直線に近い軌道を実現することができる。このように、筋の動特性を考慮したモデルと矩形波状の運動指令を組み合わせは、現実の手先軌道が示す特徴をある程度再現するだけの能力をもっている。その一方で、この二つの組み合わせだけでは軌道の直線性を説明できない（つまり、軌道の特徴を実現するのに十分な能力はもっているが、軌道の特徴の必然性は説明できない）こともわかっている。

ここで紹介したモデルは発展途上のもので、検討すべき問題点を数多く含んでいる。しかし、このようなモデルを出発点として議論を始めることは、従来の計算理論とは異なる始点から到達運動のメカニズムを考えるという意味で重要であると考えている。例えば、上で述べたように運動指令が矩形波の組み合わせで記述できるのであれば、連続的な指令パターンを与えなくても、波の立ち上がり時刻、立ち下がり時刻、振幅の三つのパラメータを指定するだけで運動指令を表現できることになる。このような形で運動指令をパラメタライズできれば、目標と手先の初期位置に対してそのパラメータ表を作成することにより、目標の視覚情報と現在の姿勢情報から運動指令への変換を表引き形式で⁶⁹⁻⁷¹⁾で行えるようになる。

ここでは単純さという理由から矩形波を用いる例を示したが、矩形波を使わなければならない必然性はなく（矩形波しか使っていないために生じる制限もある）、区分1次関数などより連続的の高い波形を用いてもよい。また、本来、そのような波形のクラスは神経系が作り出せる信号の性質を反映して定めるべきものであろう。ただ、波形のクラスがどのようなものであれ、基本的な指令パターンとその重みづけという枠組みで運動指令の表現を陽に議論しようとするのが、この試みの本質であることを理解いただきたい。

6.2 運動指令の表現とその圧縮

身体中に多数存在する骨格筋はすべてが独立

に機能しているわけではなく、互いに協調して動作している。このことは、脳は、筋骨格系のもつ自由度をすべて利用しているのではなく、より少ない次元の情報に基づいて運動を表現していることを示している⁷²⁾。

身体の複数の部分を一つのまとまった単位としてとらえる考え方はシナジー (synergy) と呼ばれる。近年、d'Avella et al.⁷³⁾ は、カエルの脚の筋電位を解析し、swim, kick, jumpなどの運動中に観察される複数の筋の筋電位が、少数の基本的パターンの組み合わせで表現できることを見いだした。

筆者らは、同様のことが到達運動の指令生成においても成立するのではないかと考えている。例えば、基本的パターンを生成する複数のパターンジェネレータをそれぞれどのようなタイミングで駆動・停止するかを決めることにより種々の運動パターンを生成・調整するモデルが構築できれば面白いのではなからうか？

6.3 運動のばらつきと安定化

終点分散最小化仮説³³⁾を紹介する中ですでに述べたように、手先の軌道は運動を行うたびに変動する。しかし、運動に習熟するにつれてそのばらつきは小さくなっていくものと想像される。実際、熟練者の運動においては、課題遂行上重要な箇所での軌道のばらつきが他の部分でのばらつきに比べて小さいことが知られている^{72,74)}。

このように、運動のばらつきを抑えることは運動学習の重要な一面であるにもかかわらず、この問題を正面から議論する研究はあまり行われてこなかった。近年、終点分散最小化仮説³³⁾や最適フィードバック制御理論⁷⁴⁾など確率論に基づく運動制御モデルが提案されるようになり、ばらつきに関する議論は盛んになってきたが、ばらつきの大きさを学習により抑えるメカニズムについては一部⁴¹⁾を除いてあまり議論されていない。

筆者の研究室では、この問題に対していくつかの方向からアプローチを試みているところである。一つは、同じ運動を繰り返したときに軌

道がどのようにばらつくのか、また、ばらつきがどのようにして変化していくのかを実際に計測することである。その一方で、神経回路レベルでばらつきが生じるメカニズム⁷⁵⁾や、運動のばらつきを抑える概念レベルでの議論も行っている⁷⁶⁾。今後、行動実験や数値実験を通じてこれらのアプローチを集約できればと考えている。

6.4 プリズム適応と誤差情報

プリズム眼鏡等により変形された視覚環境において運動を行っている時、人間はやがて変形された環境においても視覚目標に対して正しく手を伸ばすことができるようになる。プリズム適応と呼ばれるこの現象については、行動実験や生理実験による種々の報告がなされており、運動終了直後の視覚情報が重要であること⁷⁷⁾、運動速度ごとに独立して適応が生じること⁷⁸⁾、小脳⁷⁹⁾や運動前野⁵⁷⁾に障害があるとプリズム適応が生じないことなどがすでに明らかにされている。

以上の状況証拠から、運動直後の視覚情報が運動前野に保持された運動情報とともに小脳に与えられることで適応が生じることが予想される。それでは、視覚情報に含まれるどのような信号がどのようにして学習に利用されるのだろうか？ この問いに答える手がかりを探すために、筆者の研究室では、運動終了後の視覚情報の与え方を統制してプリズム適応の進み方にどのような変化が生じるかを調べている⁸⁰⁾。現時点では、手先の視覚情報の代わりに代用マーカを提示した場合や運動終了後に目標の視覚情報を消去した場合でも適応が進むことなどが明らかになっている（VR環境でのプリズム適応については文献81も参照）。錯視現象等を利用して、脳内に保持された目標位置と手先位置の比較を妨害することなどができれば新たな手がかりが得られるのではないかと思うが、このあたりは視覚研究者の知恵を拝借したいところである。

6.5 運動中の視線計測

各社からさまざまな視線計測装置が市販されているが、その多くは頭部を動かさずに画面上

の刺激を観察することを前提として設計されている。このため、例えば、到達運動中視線は対象や手先とどのような3次元的位置関係にあるのか、運動遂行中視線はどのように動くか、輻輳情報は到達運動の遂行にどの程度役立っているのかといったように、運動中の視線の動きを計測するためには必ずしも使いやすくない。

このような用途に向けて、筆者の研究室では、頭の位置や向きと頭中心座標系における視線の向きを同時に測定して、3次元空間内で両眼の視線を実時間で推定するシステムの開発を試みている⁸²⁾。試作中のシステムは、既製の3次元位置計測装置（Optotrak 3200, Northern Digital）と眼球運動測定装置（Eyelink, SMI）を改造したものを組み合わせたもので、現時点で、人が手を伸ばした程度の距離において数cmの誤差で視線が推定できるようになっている。今後は1メートル先で1-2cm（視角で1度）程度の誤差で計測ができるように改良を進めたいと考えている。

7. む す び

以上、到達運動に関わる諸問題について議論してきた。とりとめのない文章ではあるが、読者諸兄の参考になれば幸いである。

文 献

- 1) D. Marr: Vision. W. H. Freeman & Company, San Fransisco, 1983.
- 2) J. Hollerbach: Computers, brains and the control of movement. *Trends in Neuroscience*, **5**, 189-192, 1982.
- 3) M. Kawato, K. Furukawa and R. Suzuki: A hierarchical neural-network model for control and learning of voluntary movement. *Biological Cybernetics*, **57**, 169-185, 1987.
- 4) 川人光男: 脳の計算理論. 産業図書, 1996.
- 5) Y. Uno, M. Kawato and R. Suzuki: Formation and control of optimal trajectory in human multijoint arm movement. Minimum torque-change model. *Biological Cybernetics*, **61**,

- 89–101, 1989.
- 6) H. Gomi and M. Kawato: Neural network control for a closed-loop system using feedback-error-learning. *Neural Networks*, **6**, 933–946, 1993.
 - 7) H. Gomi and M. Kawato: Adaptive feedback control models of the vestibulocerebellum and spinocerebellum. *Biological Cybernetics*, **68**, 105–114, 1992.
 - 8) M. Kawato and H. Gomi: A computational model of four regions of the cerebellum based on feedback-error learning. *Biological Cybernetics*, **68**, 95–103, 1992.
 - 9) 阪口 豊：運動制御における高次の問題。川人光男，銅谷賢治，五味裕章，阪口豊（編）：脳の計算機構。朝倉書店，印刷中。
 - 10) 藤田昌彦：眼球運動のモデル。岩波認知科学3 運動，第4章，岩波書店，東京，1994。
 - 11) M. Kawato: Internal models for motor control and trajectory planning. *Current Opinion in Neurobiology*, **9**, 718–727, 1999.
 - 12) K. Kawano: Ocular tracking: Behavior and neurophysiology. *Current Opinion in Neurobiology*, **9**, 467–473, 1999.
 - 13) A. Takemura and K. Kawano: Sensory-to-motor processing of the ocular-following response. *Neuroscience Research*, **43**, 201–206, 2002.
 - 14) E. V. Evarts: Relation of pyramidal tract activity to force exerted during voluntary movement. *Journal of Neurophysiology*, **31**, 14–27, 1968.
 - 15) A. P. Georgopoulos, J. F. Kalaska, R. Caminiti and J. T. Massey: On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *Journal of Neuroscience*, **2**, 1527–1537, 1982.
 - 16) Y. E. Cohen and R. A. Andersen: A common reference frame for movement plans in the posterior parietal cortex. *Nature Reviews Neuroscience*, **3**, 553–562, 2002.
 - 17) R. C. Miall and P. N. Haggard: The curvature of human arm movements in the absence of visual experience. *Experimental Brain Research*, **103**, 421–428, 1995.
 - 18) T. Flash and N. Hogan: The coordination of arm movement: An experimentally confirmed mathematical model. *Journal of Neuroscience*, **5**, 1688–1703, 1985.
 - 19) H. Imamizu and S. Shimojo: The locus of visual-motor learning at the task or manipulator level: Implications from intermanual transfer. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **21**, 719–733, 1995.
 - 20) D. M. Wolpert, Z. Ghahramani and M. I. Jordan: Are arm trajectories planned in kinematic or dynamic coordinates? An adaptation study. *Experimental Brain Research*, **103**, 460–470, 1995.
 - 21) R. Shadmehr and F. A. Mussa-Ivaldi: Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task. *Journal of Neuroscience*, **14**, 3208–3224, 1994.
 - 22) V. Gallese, A. Murata, M. Kaseda, N. Niki and H. Sakata: Deficit of hand preshaping after muscimol injection in monkey parietal cortex. *Neuroreport*, **5**, 1525–1529, 1994.
 - 23) J. B. de Graaf, D. Pelisson, C. Prablanc and L. Goffart: Modifications in end positions of arm movements following short-term saccadic adaptation. *Neuroreport*, **6**, 1733–1736, 1995.
 - 24) P. van Donkelaar: Eye-hand interactions during goal-directed pointing movements. *Neuroreport*, **8**, 2139–2142, 1997.
 - 25) P. Vetter, S. J. Goodbody and D. M. Wolpert: Evidence for an eye-centered spherical representation of the visuomotor map. *Journal of Neurophysiology*, **81**, 935–939, 1999.
 - 26) J. McIntyre, E. V. Gurfinkel, M. I. Lipshits, J. Droulez and V. S. Gurfinkel: Measurements of human force control during a constrained arm motion using a force-actuated joystick. *Journal of Neurophysiology*, **73**, 1201–1222, 1995.
 - 27) F. Lacquaniti, E. Guigon, L. Bianchi, S.

- Ferraina and R. Caminiti: Representing spatial information for limb movement: Role of area 5 in the monkey. *Cerebral Cortex*, **5**, 391–409, 1995.
- 28) Y. Sakaguchi: What determines the endpoint of reaching movement to a visual target? 28th Annual Meeting of Society of Neuroscience, 420, 1998.
- 29) E. Bizzi, A. Polit and P. Morasso: Mechanisms underlying achievement of final head position. *Journal of Neurophysiology*, **39**, 435–444, 1976.
- 30) E. Bizzi, N. Accornero, W. Chapple and N. Hogan: Arm trajectory formation in monkeys. *Experimental Brain Research*, **46**, 139–143, 1982.
- 31) P. Morasso: Spatial control of arm movements. *Experimental Brain Research*, **42**, 223–227, 1981.
- 32) E. Nakano, H. Imamizu, R. Osu, Y. Uno, H. Gomi, T. Yoshioka and M. Kawato: Quantitative examinations of internal representations for arm trajectory planning: Minimum commanded torque change model. *Journal of Neurophysiology*, **81**, 2140–2155, 1999.
- 33) C. M. Harris and D. M. Wolpert: Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature*, **394**, 780–784, 1998.
- 34) 宮本弘之, 中野恵理, ダニエル M. ウォルパート, 川人光男: 運動指令の大きさに依存した雑音のもとで最大タスク達成軌道修正モデル. 電子情報通信学会論文誌, **J85-D-II**, 940–949, 2002.
- 35) K. E. Jones, A. F. Hamilton and D. M. Wolpert: Sources of signal-dependent noise during isometric force production. *Journal of Neurophysiology*, **88**, 1533–1544, 2002.
- 36) A. F. Dean: The variability of discharge of simple cells in the cat striate cortex. *Experimental Brain Research*, **44**, 437–440, 1981.
- 37) C. J. McAdams and J. H. Maunsell: Effects of attention on the reliability of individual neurons in monkey visual cortex. *Neuron*, **23**, 765–773, 1999.
- 38) E. M. Maynard, N. G. Hatsopoulos, C. L. Ojakangas, B. D. Acuna, J. N. Sanes, R. A. Normann and J. P. Donoghue: Neuronal interactions improve cortical population coding of movement direction. *Journal of Neuroscience*, **19**, 8083–8093, 1999.
- 39) D. Lee, N. L. Port, W. Kruse and A. P. Georgopoulos: Variability and correlated noise in the discharge of neurons in motor and parietal areas of the primate cortex. *Journal of Neuroscience*, **18**, 1161–1170, 1998.
- 40) 井口尚彦, 阪口豊, 石田文彦: 生体ノイズ特性に基づく終点分散最小規範の再検討. 電子情報通信学会論文誌, **J87-D-II**, 999–1007, 2004.
- 41) S. Kitazawa: Optimization of goal-directed movements in the cerebellum: A random walk hypothesis. *Neuroscience Research*, **43**, 289–294, 2002.
- 42) R. L. Sainburg, M. F. Ghilardi, H. Poizner and C. Ghez: Control of limb dynamics in normal subjects and patients without proprioception. *Journal of Neurophysiology*, **73**, 820–835, 1995.
- 43) M. Kawato and D. Wolpert: Internal models for motor control. *Novartis Foundation Symposium*, **218**, 291–304; discussion 304–297, 1998.
- 44) M. Desmurget and S. Grafton: Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends in Cognitive Science*, **4**, 423–431, 2000.
- 45) P. N. Sabes: The planning and control of reaching movements. *Current Opinion in Neurobiology*, **10**, 740–746, 2000.
- 46) J. R. Flanagan and A. M. Wing: The role of internal models in motion planning and control: Evidence from grip force adjustments during movements of hand-held loads. *Journal of Neuroscience*, **17**, 1519–1528, 1997.
- 47) J. R. Flanagan and A. M. Wing: The stability of precision grip forces during cyclic arm

- movements with a hand-held load. *Experimental Brain Research*, **105**, 455–464, 1995.
- 48) J. R. Flanagan and J. R. Tresilian: Grip-load force coupling: A general control strategy for transporting objects. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **20**, 944–957, 1994.
- 49) P. L. Gribble and D. J. Ostry: Compensation for interaction torques during single- and multijoint limb movement. *Journal of Neurophysiology*, **82**, 2310–2326, 1999.
- 50) M. A. Goodale, D. Pelisson and C. Prablanc: Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. *Nature*, **320**, 748–750, 1986.
- 51) C. Prablanc, D. Pelisson and M. A. Goodale: Visual control of reaching movements without vision of the limb. I. Role of retinal feedback of target position in guiding the hand. *Experimental Brain Research*, **62**, 293–302, 1986.
- 52) D. Pelisson, C. Prablanc, M. A. Goodale and M. Jeannerod: Visual control of reaching movements without vision of the limb. II. Evidence of fast unconscious processes correcting the trajectory of the hand to the final position of a double-step stimulus. *Experimental Brain Research*, **62**, 303–311, 1986.
- 53) C. Prablanc and O. Martin: Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *Journal of Neurophysiology*, **67**, 455–469, 1992.
- 54) C. Bard, Y. Turrell, M. Fleury, N. Teasdale, Y. Lamarre and O. Martin: Deafferentation and pointing with visual double-step perturbations. *Experimental Brain Research*, **125**, 410–416, 1999.
- 55) M. Desmurget, C. M. Epstein, R. S. Turner, C. Prablanc, G. E. Alexander and S. T. Grafton: Role of the posterior parietal cortex in updating reaching movements to a visual target. *Nature Neuroscience*, **2**, 563–567, 1999.
- 56) M. Ohbayashi, K. Ohki and Y. Miyashita: Conversion of working memory to motor sequence in the monkey premotor cortex. *Science*, **301**, 233–236, 2003.
- 57) K. Kurata and E. Hoshi: Reacquisition deficits in prism adaptation after muscimol microinjection into the ventral premotor cortex of monkeys. *Journal of Neurophysiology*, **81**, 1927–1938, 1999.
- 58) C. Prablanc, J. F. Echallier, E. Komilis and M. Jeannerod: Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. I. Spatio-temporal characteristics of eye and hand movements and their relationships when varying the amount of visual information. *Biological Cybernetics*, **35**, 113–124, 1979.
- 59) C. Prablanc, J. E. Echallier, M. Jeannerod and E. Komilis: Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. II. Static and dynamic visual cues in the control of hand movement. *Biological Cybernetics*, **35**, 183–187, 1979.
- 60) Y. Rossetti, G. Stelmach, M. Desmurget, C. Prablanc and M. Jeannerod: The effect of viewing the static hand prior to movement onset on pointing kinematics and variability. *Experimental Brain Research*, **101**, 323–330, 1994.
- 61) Y. Rossetti, M. Desmurget and C. Prablanc: Vectorial coding of movement: Vision, proprioception, or both? *Journal of Neurophysiology*, **74**, 457–463, 1995.
- 62) W. Spijkers and P. Lochner: Partial visual feedback and spatial end-point accuracy of discrete aiming move. *Journal of Motor Behavior*, **26**, 283–295, 1994.
- 63) M. A. Khan and I. M. Franks: Online versus offline processing of visual feedback in the production of component submovements. *Journal of Motor Behavior*, **35**, 285–295, 2003.

- 64) W. Spijkers and S. Spellerberg: On-line visual control of aiming movements? *Acta Psychologica (Amsterdam)*, **90**, 333–348, 1995.
- 65) L. G. Carlton: Processing visual feedback information for movement control. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **7**, 1019–1030, 1981.
- 66) J. A. Saunders and D. C. Knill: Humans use continuous visual feedback from the hand to control fast reaching movements. *Experimental Brain Research*, **152**, 341–352, 2003.
- 67) 和田克巳, 阪口 豊: 骨格筋モデルに基づく到達運動制御メカニズムの考察. 電子情報通信学会技術研究報告, NC2001-203, 2002.
- 68) 村上敏之, 和田克巳, 阪口 豊: 筋特性に基づく上肢到達運動の運動指令生成モデル. 第12回日本神経回路学会全国大会, 339–342, 2002.
- 69) J. Albus: A new approach to manipulator control: The cerebellar model articulation controller (cmac). *Transactions of the ASME, Journal Dynamic Systems, Measurement and Control*, **97**, 220–227, 1975.
- 70) J. Albus: Mechanisms of planning and problem solving in the brain. *Mathematical Biosciences*, **45**, 247–293, 1980.
- 71) M. H. Raibert: A model for sensorimotor control and learning. *Biological Cybernetics*, **29**, 29–36, 1978.
- 72) N. Bernstein: The coordination and regulation of movements. Pergamon, Oxford, 1967.
- 73) A. d'Avella, P. Saltiel and E. Bizzi: Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nature Neuroscience*, **6**, 300–308, 2003.
- 74) E. Todorov and M. I. Jordan: Optimal feedback control as a theory of motor coordination. *Nature Neuroscience*, **5**, 1226–1235, 2002.
- 75) 井口尚彦, 阪口 豊: パルス型細胞モデルに基づく signal dependent noise 発生機構の検討. 電子情報通信学会技術研究報告, NC2002-176, 2003.
- 76) 井口尚彦, 阪口 豊: 運動の安定化に関する一考察. 電子情報通信学会技術研究報告, NC2001-202, 2002.
- 77) S. Kitazawa, T. Kohno and T. Uka: Effects of delayed visual information on the rate and amount of prism adaptation in the human. *Journal of Neuroscience*, **15**, 7644–7652, 1995.
- 78) S. Kitazawa, T. Kimura and T. Uka: Prism adaptation of reaching movements: Specificity for the velocity of reaching. *Journal of Neuroscience*, **17**, 1481–1492, 1997.
- 79) T. A. Martin, J. G. Keating, H. P. Goodkin, A. J. Bastian and W. T. Thach: Throwing while looking through prisms. I. Focal olivocerebellar lesions impair adaptation. *Brain*, **119** (Pt 4), 1183–1198, 1996.
- 80) 阪口 豊: プリズム適応における視覚情報の役割. 第13回日本神経回路学会全国大会, 200–201, 2003.
- 81) S. A. Norris, B. E. Greger T. A. Martin and W. T. Thach: Prism adaptation of reaching is dependent on the type of visual feedback of hand and target position. *Brain Research*, **905**, 207–219, 2001.
- 82) 遠藤さやか, 阪口 豊: 運動制御解析にむけた3次元視線計測システム. 計測自動制御学会第3回システムインテグレーション部門講演会論文集 (II), 209–210, 2002.