

計算論的神経科学のすすめ

—脳機能の理解に向けた最適化理論のアプローチ—

田中 宏和

Computational Neurobiology Laboratory
The Salk Institute for Biological Studies

計算論的神経科学のすすめ¹

— 脳機能の理解に向けた最適化理論のアプローチ —

田中 宏和²

Computational Neurobiology Laboratory
The Salk Institute for Biological Studies

(2009年8月24日受理)

概要

脳の働きや人の心を理解したい、というのはすべての人に共通の好奇心であろう。この解説論文では、脳研究における新しいアプローチである「計算論的神経科学」という分野を物理のバックグラウンドがある人向けに紹介する。脳は、生物が数十億年にわたる生存競争の末に生み出した情報処理システムである。ゆえに脳の持ち主である生物もしくはその遺伝子が生き残る確率を最大にするようにデザインされてきたと想像されよう。まず、脳を理解する指導原理のひとつとして、与えられた拘束条件のもとでの最適化の原理、そしてその最適化問題を解くために変分原理が使えることを議論する。そして、脳のモデル化のケーススタディとして、身体運動の計算論について筆者の研究を交えて解説する。

目次

1 計算論的神経科学とは	145
1.1 いままでの実験的脳研究	145
1.2 ミクロな理解からマクロな理解へ	148
1.3 Marr の三つのレベル	150
1.3.1 計算理論のレベル	150
1.3.2 表現とアルゴリズムのレベル	151
1.3.3 ハードウェアへの実装のレベル	154
1.4 進化と最適化原理	155
1.5 この解説論文の構成	156
2 身体運動：到達運動を例として	157
2.1 身体制御の計算論	158
2.2 キネマティクスとダイナミクス：手を伸ばすのも簡単じゃない	158
2.3 到達運動の不定性：軌道形成問題	161
2.4 到達運動の不変的特徴：心理物理学実験の結果	161

¹本稿は、編集部の方から特にお願ひして執筆していただいた記事である。

²E-mail: hirokazu@salk.edu

3	軌道形成の最適化モデル	163
3.1	躍度最小モデル (Minimum Jerk Model)	163
3.2	トルク変化最小モデル (Minimum Torque-Change Model)	164
3.3	最小分散モデル (Minimum Variance Model)	166
4	運動時間を決める原理：最小時間モデル	168
4.1	Fitts の実験と Fitts の法則	168
4.2	眼球運動 (サッカード) と主系列 (Main Sequence)	169
4.3	最小時間モデル (Minimum Time Model)	170
4.4	到達運動：シミュレーション結果	173
4.5	眼球運動：シミュレーション結果	175
5	感覚フィードバック信号が到達運動に及ぼす影響	177
5.1	順逆の内部モデル	178
5.2	感覚運動統合とカルマンフィルタ	179
5.3	最適フィードバックモデル (Optimal Feedback Model)	181
6	運動適応の計算論的モデル	184
6.1	運動適応と運動学習、そしてダイナミカルとキネマティカルな運動適応	184
6.2	キネマティカルな運動適応の例：回転実験	185
6.3	ポピュレーションコーディングに基づく計算論的モデル	186
6.4	学習の汎化：適応後の汎化と施行毎の汎化	188
6.5	シミュレーション結果：学習曲線	190
6.6	シミュレーション結果：適応後の汎化	191
6.7	状態空間モデルを用いた施行毎の汎化の評価	193
6.8	モデルによる Paz & Vaadia の電気生理実験の解釈	194
6.9	モデルからの示唆：回転適応は脳のどこで処理されているのか？	196
7	これからの展望	199
7.1	運動適応・学習の記憶	199
7.2	強化学習と大脳基底核	200
7.3	柔軟な運動計画からのヒト高次認知機能の理解	201
7.4	感覚入力から運動計画へ、そして運動から知覚へ	202
A	最適推定問題：カルマンフィルタ (Kalman Filter)	203
B	非線形カルマンフィルタの一例：Unscented フィルタ	207
C	ダイナミックプログラミング (Dynamic Programming)	211
C.1	ダイナミックプログラミングの例：最短経路問題	213

D 最適制御 (Optimal Control)	215
E ダイナミックプログラミングによるハミルトン・ヤコビ方程式の一導出法	216
E.1 Hamilton-Jacobi-Bellman 方程式を用いた調和振動子の解法	218
F 経路積分の古典極限としてのダイナミックプログラミング	219
G 水平方向の眼球運動および上腕の単関節運動の運動方程式	220

1 計算論的神経科学とは

「計算論的神経科学」(Computational Neuroscience)という分野を初めて耳にしたとき、筆者はとても奇異に思ったことを覚えている。「計算」からイメージされるのは数学やコンピュータといったきちんと定義できるものであるのに対し、「神経科学」は神経細胞のノイジーな活動やサルの変動といった定義しがたいものを想起させるからだろう。この解説記事では、計算論的神経科学とはどういう背景のもとに生まれてきたのか、そして最終的には何を目指しているのかといったことを、筆者の研究を交えて、物理のバックグラウンドがある読者向けに紹介したい。物理学からの脳機能へのアプローチといえば、ニューラルネットやスピングラスなどといった統計力学的手法を用いたアプローチが思い起こされる。これらの話題については、すでに20年以上の歴史があり、優れた教科書(たとえば Hertz et al. (1991), Amit (1989) など)が出ているのでそちらを参照されたい。この解説記事では、むしろ、与えられた環境内でいかにタスクを達成するかという、最適化の観点を説明したい。このアプローチは、物理における最小作用の原理を学んだ人ならなじみやすい方法論だと思われるが、なぜか物理を修めた人向けに書かれた解説は少ないようなので、この解説が多少でも役に立てば幸いである。

計算論的神経科学は、サルを使った電気生理学やヒトの心理物理学と並んで脳研究の大きな柱の一つになりつつあり、新しい科学が生まれつつある胎動を感じることができる分野でもある。筆者がこの分野に魅力を感じている理由の一端を感じてもらえたら、この解説記事は大成功である。では計算論的神経科学の世界へようこそ。

1.1 いままでの実験的脳研究

脳研究においての計算論とは何かを説明する前に、これまで脳研究がどのように進められてきたかを非常に簡単に説明しよう。脳科学の実験的方法には、大きく分けて三つのアプローチ(電気生理学実験・損傷実験・脳機能イメージング)がある。詳しい解説に関しては入門書として、たとえば電気生理・損傷実験に関しては伊藤(1980)、脳機能イメージングに関しては Toga and Mazziotta (1996)を参照のこと。物理屋向けに書かれた脳科学一般の入門書としては篠本(1996)がある。本格的な解

説としては Kandel et al. (2000) を薦める。また、本論文では触れることのできなかつた視覚の心理物理学については、下條 (1995) や Gregory (1998) が秀逸なので、一読を薦めたい。

脳がどのように働くかについて教科書に書いてある知識の大部分は、ネコ・サルなどの実験動物を用いた電気生理学実験から得られたものである。電気生理の実験では、頭部に電極を差し神経細胞 (もしくはニューロンと呼ばれる) の活動を記録する。図 1 ではサルにある傾きを持った線分を提示した際、後頭葉にある第一次視覚野の神経細胞から記録する様子を模式的に示したものである。サルに与えた感覚刺激やサルが行う行動に相関してある神経細胞が活動電位³を発生すれば、この神経細胞は活動を引き起こした刺激や行動を脳において表現していると解釈するのである。要するに、神経活動と感覚入力もしくは運動出力との相関関係・因果関係を見つけるわけである。図 2 では、第一次視覚野の神経細胞が線分の方角に関してどのように活動を変化させるかを示した。このように、ある部位の神経細胞がもっとも活動する感覚入力や運動出力を見つけることで、その神経細胞が表現しているのは何かを探るわけである。

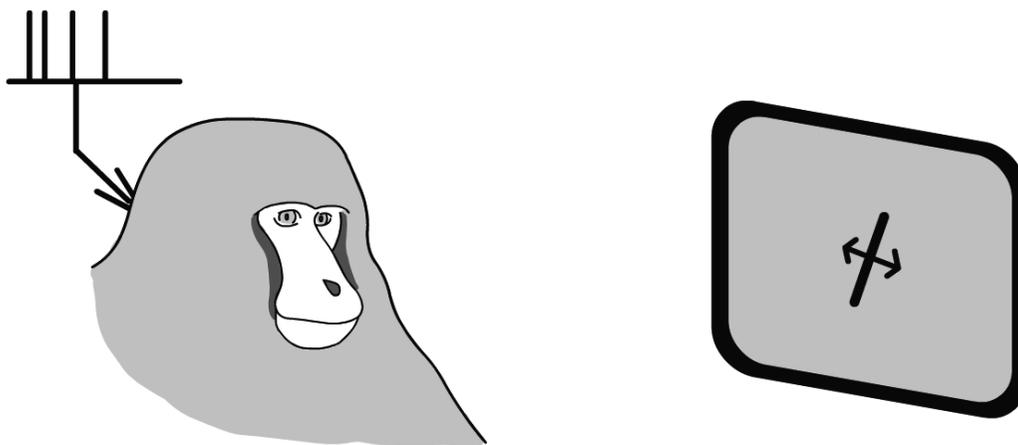


図 1: サルを用いた電気生理実験の概念図。サルが外部から何らかの感覚入力を受けた時、もしくは上腕や眼球などの身体運動を行なった時、神経細胞の活動を観察することでその特定の神経細胞がどのような機能を担っているかを推定する。図中では、ディスプレイ上に傾きを持った線分を提示した際、後頭部にある第一次視覚野の神経細胞がどのように活動するかを模式的に示した。第一次視覚野の細胞は静止した線分には反応しないので、直交方向に動かして反応を見る。サルの左上には、活動電位がいつ発生したかを横軸に時間をとって示してある。神経細胞の活動は活動電位の時系列 (神経細胞がいつ、そして幾つのスパイクを発生したか) で測られる。

このような実験を通して、脳の機能的構造について二つの大きな知見が得られた。まず一つには、脳とりわけ大脳新皮質は一樣な機能を担っているわけではなく、場所に応じて機能を分担していること (脳の機能分化性、もしくは脳のモジュール性) を見出された (Mountcastle, 1957; Mountcastle, 1997)。

³神経細胞は外部に対して通常-65mV 程度マイナスに荷電している。シナプス (synapse) を通した樹状突起 (dendrite) からの入力により神経細胞の電位が閾値 (-50mV 程度) を超えたとき、神経細胞は細胞体 (soma) で短時間 (1ms 以下) プラスに電位を急激に変化させる。このスパイク状の電位変化を活動電位 (action potential) もしくはその時間的形から単にスパイクと呼ぶ。細胞体で生じた活動電位は軸索 (axon) を通してほかの神経細胞の樹状突起に伝わり、そこで再びほかの神経細胞に活動電位を引き起こす。

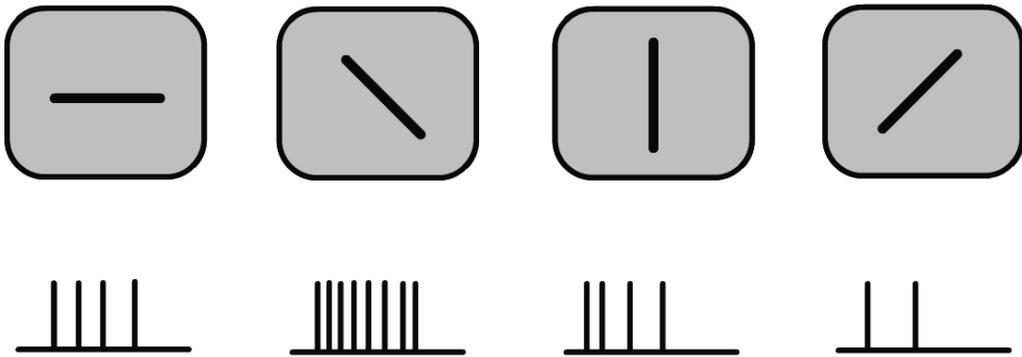


図 2: 後頭葉・第一次視覚野にある神経細胞の傾き選択性。上の行にはスクリーン上に示した傾きを持つ線分を、下の行にはそれぞれの線分に反応した神経細胞の活動を示した。神経細胞の活動は、横軸に時間をとったとき、いつそして何回神経細胞が活動電位を発生したかで測られる。この仮想的な神経細胞は、右肩下がりに 45 度に傾いた線分に対してもっとも高い活動を示し、線分の傾きが 45 度からずれるにつれてその活動は単調に減少する。このように、さまざまな視覚刺激を提示し同時に神経細胞の活動を測定することで、その神経細胞がどのような働きをもつか、調べることができる。

たとえば、後頭葉にある第一次視覚野のニューロンの多くは傾きを持つ線分に反応すること、前頭葉にある第一次運動野では手の筋活動や手先の運動方向を表現していること、などのように異なる部位では異なる機能が実装されているのである。二つ目は、それぞれの部位が独立に働いているのではなく、比較的簡単な情報処理を行う部位から、徐々に複雑な情報処理を行う部位への階層性があることである。視覚情報処理の例でいえば、新皮質で始めに視覚入力を受け取る第一次視覚野は、網膜の一部に映った線分の傾きを分析し局所的な特徴抽出を行う (Hubel and Wiesel, 1979)。対照的に、腹側視覚系路⁴の終点にあたる側頭葉 TE と呼ばれる領域では、ヒトの顔などといった複雑な図形に反応するニューロンが見つかった (Tanaka, 1995)。

脳に損傷を受けた患者や、人工的に脳の一部を損傷された実験動物において、どのような機能が阻害されているかを調べることも、脳科学の重要な手段の一つである (Ramachandran, 1998; 山鳥, 1985)。たとえば、日露戦争中に後頭葉に弾丸を受けた兵士が眼球に障害がないにも拘らず盲目になった例から、この部位が視覚処理に関与していることが明らかになった (Glickstein, 1988)。また、ひどい癲癇(てんかん)を治療するために両側の海馬を摘出された HM という患者が新しく物事を覚えられなくなったという症例から、記憶の固着に海馬が必要であると認識されたのも有名な例である (Milner, 1968)。同様に、前頭葉にあるブローカ野が言語を音声として発するのにも、また側頭葉にあるウェルニッケ野が聞いた言語の意味を理解するのに、それぞれ重要な役割を果たしていることもよく知られている (Geschwind, 1970)。これらの例から明らかのように、脳損傷患者の研究から、ある特定の部位の損傷がある特定の機能障害を引き起こすことが分かった。

⁴第一次視覚野から始まる情報処理の経路は、大きく分けて二つある (Mishkin et al, 1983)。ひとつは腹側視覚経路 (ventral visual pathway) で、主に色や形状といった、見ているものが何であるかについての情報処理が行われている。もうひとつは背側視覚経路 (dorsal visual pathway) で、場所や速度といった、空間に関する情報処理を行っている。標語的に、腹側視覚経路は "what pathway"、背側視覚経路は "where pathway" と呼ばれることも多い。

これら従来の手法に加えて、近年盛んになっている方法として非侵襲的脳機能イメージングがある (Toga and Mazziotta, 1996)。この手法には大きく分けて、脳内の血流の変化を測る方法と、神経集団の電気・磁氣的活動を測る方法の二つに大別される。前者の血流変化を測る方法の代表例としては、磁場パルスの緩和過程から測る機能的磁気共鳴イメージング (Functional Magnetic Resonance Imaging, fMRI) や、放射性同位元素の崩壊で生じる γ 線から測るポジトロン断層法 (Positron Emission Tomography, PET) がある。これらの方法では、脳のある部位が活動を示すとその部位に流入する血液が局所的に増加するという事実を用いて、血流の変化から間接的に脳の活動を推定する。後者の電気・磁氣的活動を測る方法の代表例としては、神経細胞が集団として活動した際に流れる電流から生じる微小磁場を測る脳磁図計測 (Magnetoencephalography, MEG) や、集団の電氣的活動である脳波計測 (Electroencephalography, EEG) がある。非侵襲的とは、電気生理や損傷実験とは異なり、脳に物理的に損傷を与えることなく (頭に穴を開けたり電極を刺す必要がない)、脳の活動を測れるという意味である。したがって、ヒトの脳活動を多くの実験が可能になり、それまではサルなどの比較的人間に近い動物の実験結果をもってヒトの脳について推考するしかなかったのが、基本的にヒトとサルが同じ脳機能を共有していることを確かめることができた。また、言葉や推論などといったヒトが特に優れている認知機能についても実験ができるようになり、それらヒト独自のさまざまな認知機能も脳のそれぞれ特定の部位に局在していることが示されている。

1.2 ミクロな理解からマクロな理解へ

ここにいま一つのコンピュータがあるとする⁵。誰が持っていったのか知らないが、なぜかディスプレイもキーボードもマウスも繋がっていない。そしていま手元にあるのは電圧計で、一箇所の電圧を測ることができる。その時、このコンピュータが、どのような計算をしているのか (OS は Windows か Linux か、また数値計算をしているのか、はたまたゲームで遊んでいるのか) を言い当てることができるだろうか？ 言い換えるなら、多数の素子のうち一つの素子の振る舞いを見るだけで、全体の働きを理解できるだろうか？ 答えは言うまでもなくノーである。なぜなら、観測できる自由度 (一つの素子の電圧) に比べて、系全体の自由度 (Pentium CPU の場合 10^8 のオーダー) がはるかに高いからである。勘のいい方なら、サルの電気生理実験がこのコンピュータの逆問題と本質的に同じ問題を抱えていることに気づくだろう。100 億個以上にも及ぶ神経細胞のうち、電気生理実験で測れるのは、多細胞同時記録法 (multi-unit recording) を用いても、せいぜい数十個である。

もうひとつ例を出してみよう。ある日突然、このコンピュータのハードディスクにおいていくつかクラスタが壊れたとする。壊れたクラスタ上にあるデータはもはや読み出すことが出来ない。我々は注意深くこのコンピュータを調べて、ハードディスクに異常があることを見出し、データの損失はハードディスクの故障によって引き起こされたと結論するだろう。この話は、脳損傷患者の機能障害を調べる場合とほとんど同じことをしていることに注意して欲しい。つまり、海馬を切り取られた患

⁵この解説記事では、コンピュータや物理の比喩を多用する。しかしコンピュータの喩えが脳を理解するのに不可欠かどうかには筆者には疑問が残る。というのは、興味深いことに、脳はその時代の最先端の技術にたとえられるからである。例えば、19 世紀には蒸気機関と脳のアナロジーが議論されたし、20 世紀初頭には脳の電話線の配線の例えも議論された。人間はどうもその時代にもっとも進んだ工学に自身の脳をなぞらえる傾向にあるらしい。したがって、ここで用いるコンピュータとのアナロジーは将来にも有用だとは思えないが、とりあえず話を進めるための手段として使うことにする

者が前行性の健忘症になったのは長期記憶の形成に海馬が必要であったからだ」と結論づけたように、コンピュータのデータが取り出せないのはハードディスクが長期記憶を蓄えるのに必要であると結論するのである。ただ、コンピュータの場合は人間が作ったものであるから、どの部品がどのように働いているか、たとえばどのように情報が蓄えられていてどこ部分と連携しているか、そして何をすれば直るか、といったことは設計図とにらめっこすればいずれ理解できるだろう。しかし脳の場合、脳損傷箇所と障害を比較するだけでは、その部位に情報はどのように表現されているのか、その部位が他の部位とどのように協調して働いているか、について理解することは難しい。

では、近い将来何らかの革新的技術ができて、脳にあるすべての神経細胞の活動がリアルタイムに測れるようになったときのことを想像してみよう。イメージングや電気生理の技術が進んで、すべての神経細胞の活動をリアルタイムに測れるようになれば、いままで見えていなかった構造(スパイクの統計的性質や領野間での活動の相関など)が見えてくるだろう。それはそれで素晴らしいことである。しかしながら、「脳はどのような計算をしているか?」というのは、たえずすべての神経活動が同時に測れたとしても、たぶんわからないのではないだろうか?先ほどのコンピュータの例を出せば、「すべての電圧・電流が与えられたときに、そのコンピュータがどのような計算をしているか決定できるか?」と問うのと同じである。以下に述べる理由で、この質問には意味がないと筆者には思われる。アーキテクチャがまったく異なる CPU でも、見た目には同じ計算ができるからである。この状況は、理想気体を、分子論的に記述する場合と、熱力学的に記述する場合に似ている。先の質問は、理想気体において N -個の分子の位置・速度を正確に測定し、 $6N$ -次元の位相空間で運動方程式を解くことに、理想気体のマクロな振る舞いを理解する上でどれだけ意味があるかを問うているように筆者には思える。それよりもスマートな方法は、ミクロな自由度はすべて積分し、マクロなスケールに効いてくる自由度のみを残すように粗視化して物理系を記述する熱力学の方法である。

物理学においては、マクロな視点である熱力学がまず最初に定式化され、それを補完・増強する形でミクロな視点の統計力学が作られた。面白いことに、現在の脳科学では状況はまったく逆である。すべての脳活動は一つ一つのニューロンが活動して生成されるという「分子論」が確立しているが、それらが集団的に何を計算しているかという、マクロな「熱力学」的視点がまだまだ理解されていないのである。自然を記述するのに物理学がこれほど有効だったのは、構成要素をバラバラにして最小単位を詳しく調べる還元論を追求したからであろう。だが、すべての物理現象を自然の最小構成要素から説明することは(少なくとも今のところは)できず、熱力学に代表される現象論での記述が必要である。第一原理から導かれる還元論的アプローチに比べて、経験則を積み重ねて構築される現象論は泥臭く見えるかもしれない。しかし、プランクが黒体放射から量子仮説を見出したように、優れた現象論はミクロで何が起きているかについての確かな洞察を与えることができる。理想気体に含まれる分子を拡大して観察すれば全くデタラメに動いているように見えるだろうが、熱力学の第二法則が唱えるところのエントロピーを最大にする分布に従って運動しているのである。個々の分子の運動を調べている限りは、ボルツマンが H 定理の証明で失敗した例や、ボルツマン分布からナビエ・ストークス方程式を厳密には導けない例から分かるように、エントロピー最大化といったマクロな原理は見えてこないだろう。同様に、脳科学においても、個々のニューロンをいくら詳細に調べても、全体として何を計算しているのかは分からない。脳科学にも、エントロピー最大化のような「熱力学的法則」

を見出す必要がある。

従来の実験的方法が本質的に解くことのできない逆問題を抱えているのにも拘らず、電気生理学・病理学が脳の働きを明らかにしてきたのは、驚くほかない。我々にとって幸運だったのは、前節で述べたように、脳が場所ごとに異なる機能を発展してきたことである。もし脳に機能分化がなかったとしたら、局所的な性質を調べる脳科学の手法は役に立たなかったであろう。しかし同時に、これら伝統的な方法とは本質的に異なる新しいアプローチが脳研究に必要とされているというのも事実である。電気生理により脳の部分的な働きが明らかになりながらも脳の全体像がつかめないというフラストレーションの中で、1970年代後半に計算論的神経科学は産声をあげた。その生みの親であるイギリスの天才・David Marr に登場願うことにする。

1.3 Marr の三つのレベル

個々の神経細胞の活動というミクロの視点と、神経細胞の集合が全体として処理している計算というマクロの視点の違いを初めて明確に指摘したのが、David Marr であった (Marr, 1982)。特に、マクロの視点である計算論は、(1) どのような目的・計算を脳はなすべきか (計算理論のレベル)、(2) その計算のためにはどのような表現・アルゴリズムを考えなくてはならないか (表現・アルゴリズムのレベル)、そして (3) その計算が物理的実態としてどのように処理されているか (ハードウェアへの実装のレベル)、という三つのレベルに分けられること、そしてこれらの三つのレベルは互いに緩やかに結びついてはいるが独立に研究できることを提唱した (Marr (1982)、神経科学全体の中で Marr のアプローチが果たした役割については Glimcher (2003) が詳しい)。

ここでは、David Marr の三つの計算レベルについて説明する。計算論的神経科学とは、「計算理論のレベル」、「表現・アルゴリズムのレベル」、そして「ハードウェアへの実装のレベル」のすべてのレベルにおける理解を差す。最終的には、実験的アプローチで見出された脳科学の知見を元に、ヒトや動物が行っている情報処理および運動制御を同じレベルで再現するヒューマノイドロボットを作り出すことを目指す (川人, 1996)。

1.3.1 計算理論のレベル

まず最初に議論すべきことは、神経系がどのような計算をしているかという点である。つまり、ある入力を与えられたとき、どのような計算をなすべきかということである。ミツバチであれば、今の太陽の位置と仲間のダンスから教えられた餌の位置を元に、どちらに飛んでいけば餌にありつけるのかを計算する必要がある (von Frisch and Lindauer, 1956)。例えば、ハエはトンネルを飛ぶ際に両側の壁にぶつからないために、左右に見える壁の速度 (オプティカルフロー) がほぼ同じになるように、舵をとることが知られている (Srinivasan and Zhang, 2004)。

Marr の唱えた計算理論では、どのような目的を脳は目指すべきか、その目的を果たすために脳はどのような計算をなすべきか、ということを議論する。Marr はその代表的な著書 “Vision” の中で、ほとんどを視覚系の計算論に費やしている。そこで彼は視覚系が行うべき計算論的目的を、「網膜における二次元の入力画像から、外界の三次元構造を推定すること」だと提唱している。

網膜上の二次元画像から背後にある三次元構造を推定することは、解が唯一に決定できないため、解くことができない。網膜に投影されることで奥行き次元が失われ、無数の三次元構造が同じ二次元画像を生じ得るからである (Qian, 1997)。このように解が一意に決まらない問題は、不良設定問題 (ill-posed problem) と呼ばれる。解の不定性は三次元推定問題といった特定の問題のみならず、手先の位置を決めたときにどのような姿勢をとるか、目標物を決めたときどのような軌道を取ればよいか、などといった脳が解くべき問題に普遍的に現れる困難である。

しかし解が無数にあるからといってすべての可能な解が同等にもっともらしいわけではない。我々の見ている世界はただランダムに生じたのではなく、物理学の法則にしたがって構成されているのである。脳が何を計算しているかを理解するためには、脳自身を調べるだけでなく脳を取り巻く環境を作り上げている法則を知る必要があることを Marr は明確に指摘した。

Marr の計算理論のレベルを要約すると、

脳の計算すべき目的とはなにか、そして外界の物理的な拘束条件が与えられたときにその目的を果たすためにはどのような計算が必要か

という主張である。

1.3.2 表現とアルゴリズムのレベル

計算理論のレベルでは、外界の制約条件のもと、どのような量を計算するのが目的か、を考えた。計算の具体的な方法や複雑さは、たとえば、微分方程式においてカーテシアン座標系と極座標系で方程式を書き下すときのように、入力と出力がどのように表現されるかに大きく依存する。うまい座標系をとれば簡単な計算ですむものも、下手な座標系では手に負えない計算に悩まされることもある。入力と出力がどのように表現されているかを問うことを、表現の問題と呼ぶ。また微分方程式における座標系の取り方から明らかのように、表現が違えば入力から出力を得る計算方法も大きく変わることだろう。これをアルゴリズムの問題と呼ぶ。どのような表現をとればいいのか、そしてその表現を用いて計算を行うにはどのようなアルゴリズムを使えばいいかを議論することを、Marr は表現・アルゴリズムのレベルと名づけた。これは計算論的神経科学では特に重要な話題なので、以下で少し紙面を割いて説明することにする。

例として、外界にある物体の位置を脳がどのように表現しているか、という問題を考えよう。ヒトも含めた霊長類では視覚系が特に発達していて、網膜上に映る画像を元にどこに何があるかを知覚することができる。問題は、網膜の画像は一定ではなく、いまどこを見ているかによって変化するということである (図 3)。その物体に手を伸ばして取るために必要な情報は、網膜に映っているその物体の位置ではなく、体に関してどの方向にその物体があるかということである。いま角度 ϕ の方向にある砂時計に視線を向けているとき (図 3 左上) に、コーヒーカップが角度 θ の方向に見えたとしよう (図 3 左下)。次に視線を多少ずらして ϕ' の方向にあるペンに視線を向けたとき (図 3 右上)、網膜上のカップの位置はもはや θ ではなく θ' に移る (図 3 右下)。図から明らかのように、身体に対してのカップの位置は網膜上の位置と視線方向の和

$$\theta + \phi = \theta' + \phi'. \quad (1.1)$$

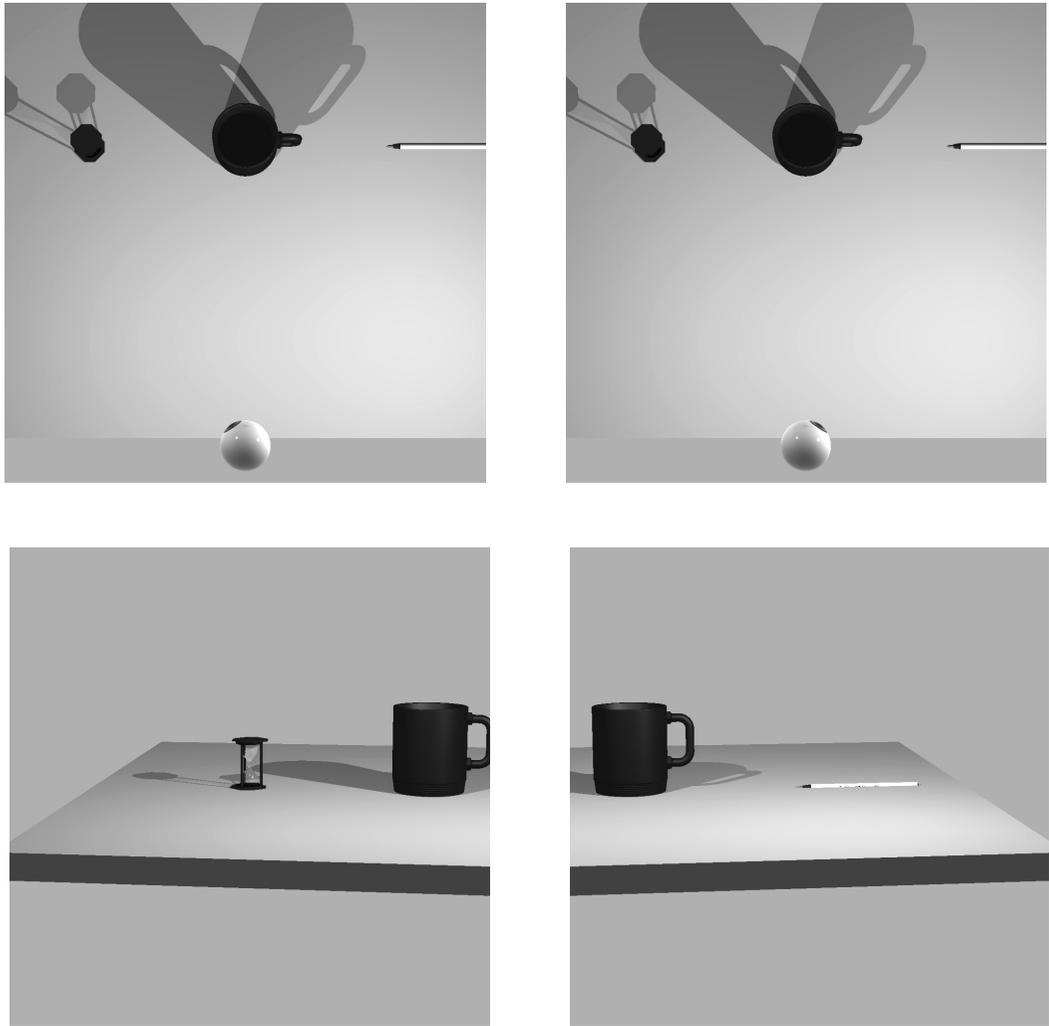


図 3: 視線方向を変えることで、網膜上の画像も変化する。砂時計に視線を向けているときには (左上)、網膜上にはコーヒーカップが右側に写される (左下)。ペンに視線を移したときには (右上)、もはやカップは網膜の同じ位置ではなく視線を移動した分だけ左に写される。網膜上の位置に関わらずカップに手を伸ばすことが出来るためには、網膜上の位置と眼球の視線方向を足しあげて身体に対してカップがどこにあるかを計算する必要がある。

で表される。この式を少し書き換えて $\theta' - \theta = -(\phi' - \phi)$ とすれば明らかなように、視線を動かした分 ($\phi' - \phi$) だけ反対向きに網膜上のカップの位置は動くことになる。体に関してどこにその物体があるかを計算するためには、網膜上の物体の位置と眼球の方向がともに必要である。このように方向を角度で表せば、単なる足し算である。以上の数値を使った表現はアナログ表現と呼ばれることもある。

脳の中で網膜上の位置は、アナログ表現ではなく、受容野表現 (receptive-field representation) と呼ばれる表現で記述されている。視覚野のニューロンは、網膜上の限られた一部に何か視覚刺激を提示されたときに活動を示す。あるニューロンが反応を示す視野の一部を受容野 (receptive field) と呼ばれる。網膜上の一点を受け持つニューロンと、網膜上で隣あう点を受け持つニューロンは、視覚野においても隣り合っておりとポグラフィックに投影している。網膜上の点 θ_1 を中心とした σ_1 の広がりをもつ受容野を持つニューロンは、点 θ 上に提示された視覚刺激に対して、

$$r(\theta; \theta_1, \sigma_1) = r_{max} f\left(\frac{\theta - \theta_1}{\sigma_1}\right) \quad (1.2)$$

の活動を示す。ここで r_{max} は最大の活動値、関数 f は通常ガウシアンのように一山の形をしている。ひとつのニューロンの活動は、視覚刺激がどれくらい受容野と重なりを持つかのみに依るので、ひとつのニューロンの活動からでは、視覚刺激がどこに位置するのかは決まらない。したがってさまざまな位置 $\{\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_N\}$ に受容野を持つニューロン群を用意し、それら全体の活動をもって視覚刺激の位置を指定するのである。これをポピュレーション・コーディングと呼ぶ (たとえば Pouget et al. (2003) などを参照のこと)。点 θ に視覚刺激がある場合のニューロン群の活動を、図 4 左下に示す。各ニューロンがどこに受容野の中心を持つかを横軸に示し、 θ にある視覚刺激にどれくらい反応するかを縦軸に示した。点 θ と同じところに受容野をもつニューロンは最大に活動し、視覚刺激と受容野が離れるにしたがって、活動は減少する様子が見られる。

眼球の方向も、受容野表現で表されている、つまり

$$r(\phi; \phi_i) = r_{max} g\left(\frac{\phi - \phi_i}{\sigma'_1}\right) \quad (1.3)$$

の形をしているとしよう。網膜にある物体の位置をポピュレーションの活動として表したように、眼球がどこに向いているかもこれらのニューロンが集団的に表現しているとしよう。図 4 右下は、眼球が ϕ を向いているときの集団活動を模式的に示したものである⁶。

問題は、網膜位置と眼球方向のポピュレーションコーディングを入力として、どのようにして頭部を原点とした方向を計算するか、ということである。当然、頭部に関する視覚刺激の位置も、図 4 上に示したように、受容野を用いて表現されていないといけない。これは、アナログ表現のときと違って、簡単な足し算で計算できるものではない。この例から明らかなように、計算の仕方 (アルゴリズム) は、どのような表現を用いるかに大きく依存する。電気生理学実験の結果と比較するためのモデルを作りたければ、脳が用いている受容野表現を採用しなくてはならない。具体的に受容野表現を用いて座標変換がどのように行われるかのアルゴリズムに関しては、バックプロパゲーションを用いた

⁶この図は実は正しくない。電気生理学の単一細胞記録で得られた結果によると、眼球運動をコードしているニューロンはむしろ $\max[0, \phi - \phi_0]$ というように閾値のある線形な活動を示す。ここでは図示を簡単にするために、少し不正確な表現を用いた。よく正確な議論は Zipser and Andersen (1988) や Pouget and Sejnowski (1995) に詳しい。

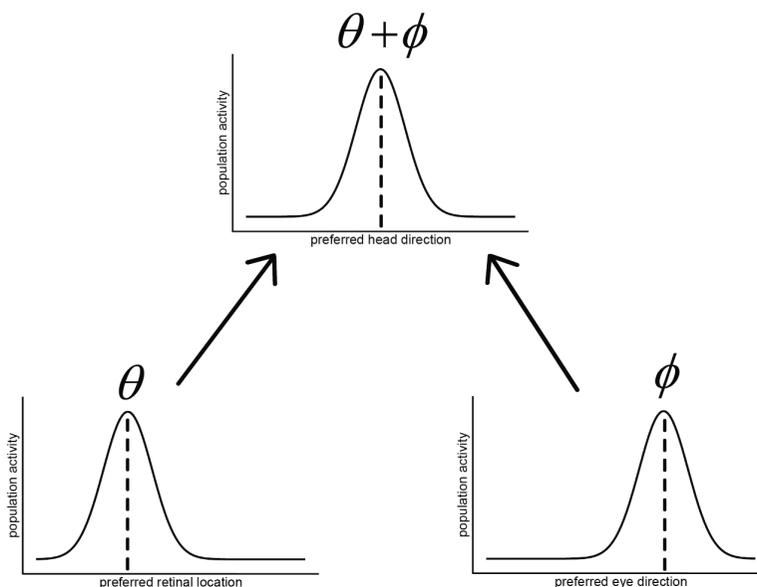


図 4: 受容野表現を用いた際の座標変換。網膜座標における物体の位置 (θ) と眼球方向 (ϕ) をコードしているニューロンの集団活動から、頭部座標における物体の位置 ($\theta + \phi$) をコードしているニューロンの集団活動を計算する必要がある。

Zipser and Andersen (1988) や、動径基底関数を用いた Pouget and Sejnowski (1995) などが詳しいので、これらを参照されたい。

要約すると、表現とアルゴリズムのレベルとは、

計算理論のレベルで定められた計算を遂行するためには、どのような表現を用いるべきか。またその表現のもとでの具体的な計算方法 (アルゴリズム) はなにか

ということを議論するレベルである。

1.3.3 ハードウェアへの実装のレベル

計算論のレベルと表現・アルゴリズムのレベルは、数式ないしシミュレーションでの理解であった。これらが絵空事で終わることなく実世界で確かに機能することを確認するには、ハードウェアに実装して実際にうまくいくかどうか確認する必要がある。このレベルを実装のレベルという。これにより、シミュレーションでは再現しにくい実世界での問題点を見極めることができる。

実装のレベルは単に計算論・表現のレベルをハードウェアに載せるというだけではなく、ハードウェアの制限から逆に計算論・表現についての枠組みに制限を与えるのである。たとえばミリ秒のオーダーで活動電位を発するニューロンには、マイクロ秒のオーダーの計算を要求する計算理論は実際の脳を無視した空論である⁷。同様に、脳が身体運動をどのように制御するかについての計算論は、身

⁷これにはいい例外があって、音源定位に関する聴覚野のニューロンは樹状突起の形状を二極性に伸ばすことで、50 μ s

体の骨格・筋肉そして運動神経系から課される制限を考慮する必要がある。このように、三つのレベルは大まかには独立であるけれども、最終的には大きな描像にまとめあげなければいけないことを常に意識しておく必要がある。

ハードウェアへの実装のレベルとは、

計算論のレベルで定められた計算の目的、そして表現・アルゴリズムのレベルで求められた具体的な計算法をハードウェア上に実現してそれが実世界でうまく働くかどうか

を検証するのである。

1.4 進化と最適化原理

前節では、David Marr の三つの計算論的レベルについて説明した。では、計算理論のレベルでは具体的にどのような指導原理を用いるべきだろうか？この答えは、脳科学とは直接繋がりのない少々意外なところにあると思う。

経済学における意思決定理論 (decision-making theory) は、確率的に振舞う環境のもとで利益を最大にするためにはどのように行動を決めればよいかということを議論する (von Neumann and Morgenstern, 1953)。意思決定理論においてしばしば、二人以上のプレイヤーが利益を奪い合うゲームを考えるので、意思決定理論はゲーム理論 (game theory) と呼ばれることもある。この分野により新しい数学の問題を産んで多くの数学者をヒトの行動学に振り向けさせ、また心理学者がいままで不可能と思われてきた行動のモデル化に数理的手法が使えることを見出し、多くの学際的研究がなされてきた。しかし、実際に意思決定理論をもととの問題である経済活動に応用するとうまくいかないという問題点も浮かび上がってきた。これは多分、人は金儲けだけに重きを置くのではなく、周りとの協調とか人生のゆとりとか、お金という一元的価値では測れない他の価値観があるからであろう。利益を最大にするように行動を決めるという意思決定理論の基礎は、ヒトの複雑な経済活動を説明するには少々短絡的だったのかもしれない。

Maynard Smith (1982) の功績は、ゲーム理論を複雑なヒトの行動にではなく、比較的単純と思われる動物・昆虫の行動に適用し説明したことである。ヒトに比べて動物や昆虫の場合にはより明確な指導原理がある。それはダーウィンの提唱した適者生存の原理である。つまり、自分の生き残る確率を高め、自分の子孫をなるべく多く残すことである。動物・昆虫の場合、ダーウィンの適応度が行動や戦略のよさを測る一元的尺度になっているのである。もちろんこれは Maynard Smith (1982) 以前にも明らかなことであったが、Maynard Smith (1982) ではゲーム理論で発展された数理的手法を用い定量科学として定式化したことである。これにより具体的には、性の比をどのようにすれば繁殖に最も効率的か、労力を無駄遣いせず得られるエサを最大にするには縄張りをどれくらいの範囲にとるべきか、そしてなるべく怪我を防いで縄張りを守るにはどのような戦略がいいのか、といった問題に定量的な答えを出したのである。それが動物・昆虫が実際に行う行動であるかどうかを、動物・昆虫を観測することで定量的に比較することが可能になったのである。そして、しばしばゲーム理論から期待される最適な戦略を動物や昆虫が選択することが観察された。

程度の左右の耳からの音の時差を計算できる (Konishi, 1993)。

動物行動学におけるゲーム理論の成功は、生物の一器官である脳の理解に対しても、ゲーム理論のような最適化のアプローチが有効であることを示唆しているように筆者には思える。行動を起こす際、脳は何らかの評価関数を最大化する、もしくはコスト関数を最小化する計算を行っていると思うのは自然だろう。問題はどのような目的に向かって脳が最適化を行っているかは、すぐには明らかではないことである。これは実験的観察と心理物理実験を通して推察するしかない。

しかし、脳の研究には進化の研究にはない利点がある。進化は既に起こってしまったことで再び実験を繰り返すことが出来ないが、脳はいまここに存在して実験的検証が可能なことである。脳がどのような目的関数を最適化しているか定量的なモデルを構築すること、そしてそのモデルからの予言が正しいかどうかを実験で確かめることで、最適化理論のアプローチが脳に対して有効かどうかを決めることが出来る。本論文では、筆者の信じるところである、最適化のアプローチは脳機能の理解に有効であり不可欠であるという信念を紹介したい。

1.5 この解説論文の構成

計算論的神経科学は、単一シナプスの詳細なモデリングから、システムレベルでの心理物理学実験を説明するマクロなモデリングまで、さまざまなアプローチを含む豊かな分野である。計算論的神経科学のさまざまな話題は Dayan and Abbott (2001) が、単一ニューロンのモデリングは Koch (1998) もしくは Rieke et al. (1997) がそれぞれ詳しいので、興味があればそちらも参照されたい。しかし、計算論的神経科学全体を鳥瞰することは、ここでの紙面と筆者の能力を大きく超えてしまうので、筆者の研究に基づいて「最適化の原理が脳が行っている情報処理・運動制御をどのように説明するか」という点に絞って話を進めていくことにする。最適化の原理は運動制御だけではなく、さまざまな脳機能にも適用され成功を収めてきた脳を理解する一般的な指導原理である。例えば視覚系では、Linsker (1988) の情報最大化原理 (Infomax principle) や Olshausen and Field (1996) の独立成分原理から、第一次視覚野にある神経細胞の特徴を説明することができる。また、視覚や聴覚といった異なる感覚系からの複数の情報源をどのように組み合わせるかをモデル化する際に、ベイズ統計がしばしば使われるが、これも誤差の期待値を最小にする最適化とみなすことができる (Ernst and Banks, 2002)。この解説論文では、最適化の原理が運動制御とりわけ到達運動をどのように説明するかを、Marr の計算理論と表現・アルゴリズムのレベルにおいて、筆者の研究を通して紹介したい。

まず第2章では、身体を制御するにおいて何が難しいのかを、主に到達運動を例に取り議論する。到達運動には、始点と終点を決めても途中の軌道が決まらないという軌道の不定性という問題があるが、ヒトはある一定の決まったパターンを示すことを説明する。第3章では、第2章で説明した到達運動の特徴の背後にどのような最適化原理が潜んでいるかを、代表的な三つの計算論的モデル (躍度最小モデル・トルク変化最小モデル・最小分散モデル) を例に説明し、これらが心理物理学実験で見出された到達運動の特徴をうまく再現することをみよう。第4章では、筆者が最近提案した最小時間モデルについて解説する。第3章で紹介した計算論的モデルでは、運動時間がどのように決まるかについては何も答えない。ここでは、終点の誤差を一定の範囲に保つという制限のもとで運動時間を最小化することを提案し、この最小時間問題が変分原理で解けることを示す。そしてこの最小時間モデルが、心理物理実験で計測された運動時間 (到達運動における Fitts の法則および眼球運動における

main sequence) を再現することを示そう。第5章では、感覚入力がどのように運動計画に用いられているかについてのモデリングを説明する。感覚入力は常に未知の外乱にさらされており、そのノイズのせいで実際の運動・身体の状態を正確に知ることは出来ない。このような感覚入力の不確かさのもと、脳がどのように状態を推定しているかを、最適推定理論および最適制御理論をもちいてモデル化する。第6章では、我々が状況に応じてどのように運動を修正するか、すなわち運動適応のとその最適化の計算論的モデルについて議論しよう。運動適応の一例として心理実験でよく調べられてきた回転実験を説明し、得られた二つの結果(適応の速度・未学習方向への汎化)を示す。回転実験を説明するために、ポピュレーションコードに基づいた計算論的モデルを提案し、実際に心理物理実験の結果を再現することを見る。この計算モデルの結果に基づき、回転実験が脳のどの部位で計算されているかについての制限を与えよう。最後に第7章では、今後の計算論的神経科学の見通しについて筆者なりの意見を述べよう。Appendix には、計算論的モデルで使われるさまざまな工学的理論(カルマンフィルター・ダイナミックプログラミング・最適制御)について簡潔にまとめたので、参考にされたい。

2 身体運動：到達運動を例として

前章で述べたように、David Marr は視覚系の目的は「与えられた網膜の二次元画像から三次元の構造を再構成すること」だと提唱した(Marr, 1982)。実際、このMarrのプログラムに沿って、両眼立体視⁸や陰影・運動視からの構造再現⁹といった研究が行われてきた。この背景には1980年代からのコンピュータビジョンの著しい発展によるところも大きい。

Marrのプログラムはたいへんな成功を収めてきたが、少し立ち止まってその生物学的な意味を鑑みてみよう。奥行きや形といった三次元構造を計算するのは何のためだろうか？三次元構造を計算するのが究極の目的だろうか？むしろ、生物にとって大事なものは、食べ物に手を伸ばしたり、障害物を避けたりといった行動のほうであり、奥行き知覚や形の知覚は運動計画の途中で必要とされる創発的性質(emergent properties)と思われる。動き回る必要のない植物に視覚処理が発達しなかったのは、たぶん運動系と切り離れた視覚処理には意味がないからであろう。運動系を考えない受動的な視覚処理のアプローチが、理想化されたコンピュータシミュレーションではうまくいくのに、現実的な問題に適用するのが難しいのは、視覚と運動を切り離れた弊害だと筆者は考えている。

この点(おそらく)初めて明確にしたのは、MITのロボット学者であるRodney Brooks¹⁰であった。彼は代表的な論文、Intelligence without Representations (Brooks, 1991)の中で、

I believe that mobility, acute vision and the ability to carry out survival-related tasks in a dynamic environment provide a necessary basis for the development of true intelligence.

と述べている。つまり、感覚とは運動と切り離して考えることの出来ないものであり、脳における感覚処理を理解するためには運動系も含めた理解が必要である。たとえば、見慣れない物体を見つけた

⁸同じ風景を、水平方向に少しずらした二箇所から取った画像を元に、三次元的な奥行きを計算すること(Qian, 1997)。

⁹動きや影の具合から三次元的な形を再現すること(Ullman, 1979; Ramachandran, 1988)。

¹⁰余談ではあるが、RoombaやScoobaといったロボットの掃除機を製造・販売しているiRobot社は彼の設立である。

らそれを見るだけではなく、手にとって触ってみることでよりその物体の形が分かるだろうし、奥行き感を得るためには両眼の向きを調節してしっかりと焦点を結ぶことが必要であろう。

この解説論文では、計算論的神経科学のケーススタディとして、到達運動(手を伸ばして何かをとる運動)の計算論を紹介することにしよう。到達運動は随意運動の中で最も簡単な例であり、加えて運動適応や運動学習についても詳しく調べられている運動である。到達運動ならびにより一般の運動に関する計算論については、川人(1996)が詳しいのでそちらを参照されたい。

2.1 身体制御の計算論

普段何も考えずに行っていること、たとえば横顔をさっと見るだけで人ごみの中から友人を見つけ出すことや、パーティのざわめきの中から隣の声を拾い出すことなど、一見簡単そうに思える事柄をどのように自分が行っているのかを改めて考えてみると、意外に分からないものだと思うだろう。実際我々が簡単だと思うことをアルゴリズムとして書き下しコードとして実装してみると、まったく役に立たないことが多い。

体を動かすというのもそのような一例である。ネコのすばやくてしなやかな動きや、蝶の頼りなさそうだけれどもちゃんと花びらにたどり着ける飛び方について、我々はどれだけ理解しているのだろうか? 運動と一言でいっても、昆虫からヒトまでといった異なるスケール・ダイナミクスを統一的に理解できるのはたぶん不可能だろう。しかし、ヒトのある種の運動に限れば、その裏にきれいなスケール則があり、そのまた背後に計算論的原理が隠れているのである。

2.2 キネマティクスとダイナミクス：手を伸ばすのも簡単じゃない

ここでは、水平面内に制限された上腕の運動を考えてみよう(図5)。手首は固定してあるとし、自由度は肩と肘の関節角二つである。手の状態を記述するには、手先のカーテシアン座標 (x, y) と関節角 (θ_1, θ_2) の二つの座標系がある。ロボティクスでは、これら二つの座標系の関係を、キネマティクスと呼ぶ。関節角(肩関節角 θ_1 , 肘関節角 θ_2) が与えられたときに、手先の位置 (x, y) を求めるのは幾何学の式

$$\begin{cases} x = L_1 \cos \theta_1 + L_2 \cos(\theta_1 + \theta_2), \\ y = L_1 \sin \theta_1 + L_2 \sin(\theta_1 + \theta_2) \end{cases} \quad (2.1)$$

から簡単に求まる。ここで L_1 と L_2 は長さである。この関係を、ロボティクスでは順キネマティクス(forward kinematics)と呼ぶ。反対に、 (x, y) が与えられたとき、 (θ_1, θ_2) を求めるのは少々面倒で、

$$\begin{cases} \theta_2 = \arccos\left(\frac{x^2 + y^2 - L_1^2 - L_2^2}{2L_1L_2}\right), \\ \theta_1 = \arctan\left(\frac{y}{x}\right) - \arctan\left(\frac{L_2 \sin \theta_2}{L_1 + L_2 \cos \theta_2}\right) \end{cases} \quad (2.2)$$

である。これは、容易に想像できるように、逆キネマティクス(inverse kinematics)と呼ばれる。

上の例では、水平面上に制限したため、 (x, y) と (θ_1, θ_2) の対応が一意につけることができた。一般には、図6で示したように手先の位置を決めても肘を回転できる自由度が残ることから、(カーテ

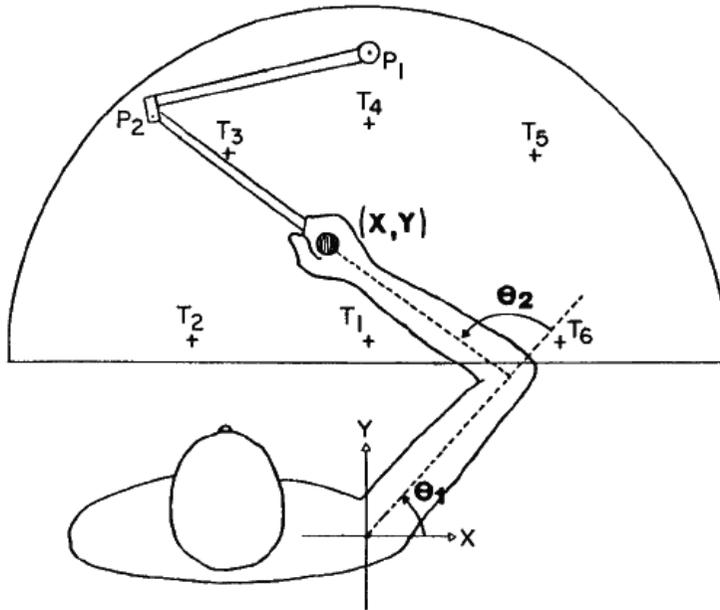


図 5: 到達運動の計測法。Flash and Hogan (1985) より許可を得て転載。図中の手先の位置を測るロボットアームは、マニピュランダム (manipulandum) と呼ばれる。

シアン座標系における手先の自由度 < (関節角の自由度) である。これをロボティクスの用語でキネマティクスの冗長性と呼ぶ。したがって、手先の位置を決めても関節角すなわち姿勢は一意に決まらない。これをキネマティクスの不定性と呼ぶ。

キネマティクスは、二つの座標系の静的な関係を記述する。運動を記述するためには、手先がどのように時間変化するかを知る必要がある。ロボティクスでいうところのダイナミクスとは、要するに、物理における運動方程式

$$\begin{cases} \tau_1 = (I_1 + I_2 + m_1 r_1^2 + m_2 r_2^2 + m_2 l_1^2 + 2m_2 l_1 r_2 \cos \theta_2) \ddot{\theta}_1 + (I_2 + m_2 r_2^2 + m_2 l_1 r_2 \cos \theta_2) \ddot{\theta}_2 \\ \quad - m_2 l_1 r_2 (2\dot{\theta}_1 + \dot{\theta}_2) \dot{\theta}_2 \sin \theta_2 + b_1 \dot{\theta}_1, \\ \tau_2 = (I_2 + m_2 r_2^2 + m_2 l_1 r_2 \cos \theta_2) \ddot{\theta}_1 + (I_2 + m_2 r_2^2) \ddot{\theta}_2 + m_2 l_1 r_2 \dot{\theta}_1^2 \sin \theta_2 + b_2 \dot{\theta}_2 \end{cases} \quad (2.3)$$

のことである。ここで I_i , m_i , r_i ($i = 1, 2$) は各リンクの始点回りに関する慣性モーメント、質量、重心の位置である。また粘性のある場合を考えて、粘性項 ($b_1 \dot{\theta}_1$ と $b_2 \dot{\theta}_2$) を入れてある。関節に働くトルク (τ_1, τ_2) が与えられたとき、関節角 (θ_1, θ_2) がどのように時間変化するかを、順ダイナミクスと呼ぶ。これは、通常の物理の問題である。逆に、どのように関節角を変化させていったらいいかが与えられていて (つまり、目標軌道 ($\theta_1^d(t), \theta_2^d(t)$) が時間の変数として与えられているとして)、それを実現するためには関節角にどのようなトルク (または筋張力) を与えるべきかを計算することを、ロボティクスでは逆ダイナミクスと呼ぶ。

キネマティクスにおける冗長性と同様に、ダイナミクスにおいても冗長性がある。上の例では二つの関節角を動かすのに肘と肩に働く二つのトルクを考えたため、トルクを一意に決めることが出来た

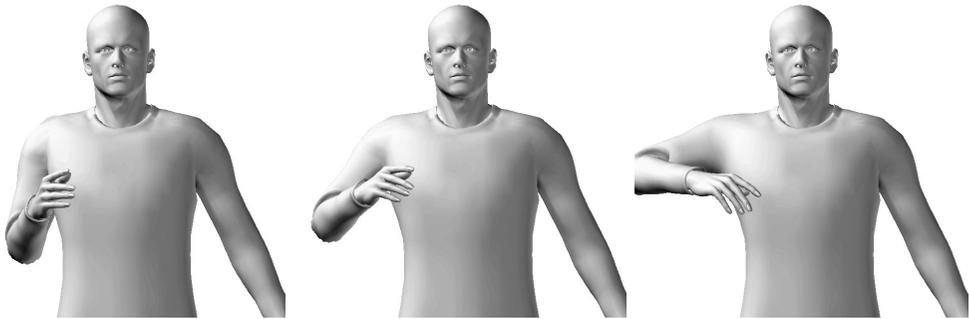


図 6: キネマティクスの冗長性。手先の位置は同じでも、肘を回す自由度は残る。

けれども、筋肉は引っ張ることができて押すことはできないので、実際の身体には関節の数より多い筋肉がある。このため、トルクが一意に決まっても、それらの筋活動は一意に決まらないのである (図 7)。

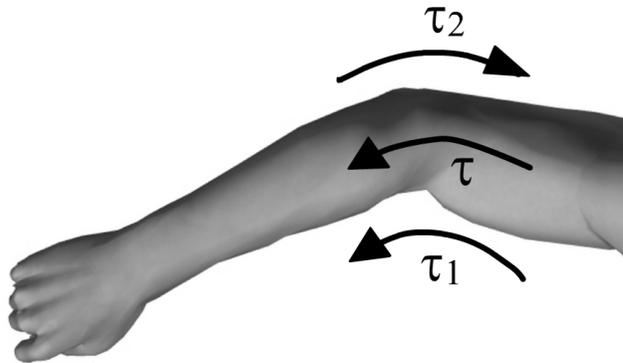


図 7: ダイナミクスの冗長性。作動筋と拮抗筋が作用するトルクをそれぞれ τ_1 , τ_2 とすると、肘関節に働くトルク $\tau = \tau_1 - \tau_2$ が一定である限り、個々の τ_1 , τ_2 は一意に決まらない。

本論文では水平面に制限された上腕の運動を考えるので、運動方程式は比較的簡単なもので済んだけれども、自由度の高い現実的なモデルを考えると運動方程式は途端に手におえるものではなくなる。より現実的な上腕のモデルとして、たとえば、7自由度(肩3、肘1、手首3)のモデルと考えると、運動方程式を書き下すだけでも数十ページにわたる式になってしまう。この類の運動方程式を導くのに市販のソフトウェアがあるくらいである (Pandy, 2001; Hodgins, 1998)。上腕7自由度の運動方程式ですらこのような煩雑なものになるのだから、身体全体を考えた時、200個程度の骨、そして400以上の骨格筋ではとても手に負えたものではない。身体を制御する際、脳がこのような込み入った運動方程式を解いているとは思えないので、何らかのトリックを用いて制御問題を簡略化しているに違いないのだが、それがどのようなものかは未解決の難問である (廣瀬, 2008; 今水, 2000)。ヒトの

ように歩く二足歩行のロボットを作るのが難しいのは、このためである。

一般 n -リンク系での運動方程式は、関節角座標系では煩雑で構造が分かりにくいものとなるが、空間カーテシアン座標系を用いることで構造化された簡略な方程式になることが示せる。もしかしたら、脳は空間座標表現をうまく使って逆ダイナミクスの計算を簡略化しているのかもしれない (Hinton, 1984)。

2.3 到達運動の不定性：軌道形成問題

到達運動とは、目標物に手を伸ばす運動である。ペンやコップを取ったりするときに行う、日常でもっともありふれた運動のひとつだろう。到達運動は随意運動の最も簡単な例であるが、同時に脳のさまざまな部位 (皮質運動野、小脳、大脳基底核) が関わるということが知られており、身体運動の計算論の対象として 1970 年代の後半から盛んに研究されてきた。また、到達運動はその単純さにも関わらず、後で説明する運動適応や運動学習で興味深い結果を生み出すことが知られている (教科書として Shadmehr and Wise (2005) を参照)。

到達運動において、始点と運動前の手先の位置、終点は目標物の位置と定めることが出来るが、途中に手先が取るべき軌道は決して一意には決まらない (図 8)。目標物に手を伸ばすのが目的なら、途中でどこを通過しても構わないからである。これを軌道の不定性と呼ぶ¹¹。実際に手を伸ばすときには、どうにかして途中どこを通るかを決めなくてはならない。これを軌道形成問題という。

2.4 到達運動の不変的特徴：心理物理学実験の結果

前節で述べたように、原理的には始点と終点を決めただけでは途中の軌道は一意に決まらないが、では実際にヒトはどのように途中の軌道を決めるのだろうか？毎回ランダムな軌道を取るのだろうか、それとも決まったパターンがあるのだろうか？この疑問に答えるべく、1970 年代後半から到達運動の心理物理学実験が行われた。

その結果によると、到達運動は主に二つの不変的特徴をもつことが明らかになった。到達運動を計測した典型的な心理実験の結果 (図 9) から明らかのように、始点と終点の取り方に依らず、(1) 手先の軌跡は始点と終点を結ぶおおよそ直線になること、(2) 手先の軌跡に沿った速度は運動開始にゆっくり立ち上がり、ほぼ中央で最大値を取り、終点に向けてゆっくり減速する釣鐘型の速度形状を取ること、が見出された。

上記の実験結果は、視覚系において到達運動が計画されていることを示唆している (Morasso, 1981)。手先のカーテシアン座標において始点と終点に依らず軌道がほぼ直線だけれども、関節角 (θ_1, θ_2) における軌道は、カーテシアン座標の軌道のような単純な特徴を示さないからである。式 (2.2) から明らかのように、カーテシアン座標での直線は関節角空間では始点と終点に依存してさまざまな曲線になる。

¹¹到達運動の心理物理およびモデリングでは、軌跡 (path) と軌道 (trajectory) を異なる意味で使うのでコメントしておきたい。到達運動における軌跡とは手先の通る道筋で、時間情報を含まない単なる曲線である。それに対し軌道とは、時間情報も含めた $x(t)$ のことをいう。

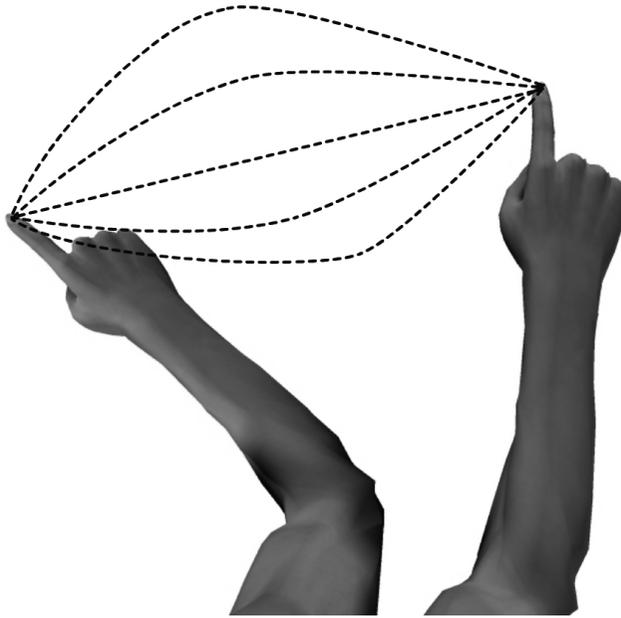


図 8: 軌道の不定性: 到達運動において、始めと終わりの姿勢を決定しても、それらをどう繋げるかについては無数の可能な経路がある。

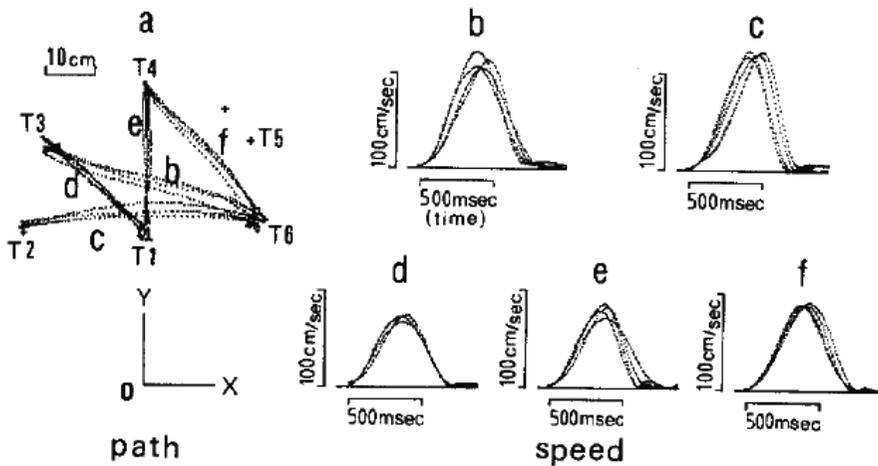


図 9: 実際に観測された手先の軌道 (a) と速度形状 (b,c,d,e,f)。Uno et al. (1989) より許可を得て転載。

3 軌道形成の最適化モデル

到達運動において、ほぼ直線の軌跡と釣鐘型の速度形状は、どのように選ばれるのであろうか？最小作用の原理において、二点を結ぶ無限に多くの経路から作用を最小にするもののみが実現するように、到達運動でも何らかの量が最適化されて手先の軌道が決まると考えることができるだろう。ただ、物理における最小作用の原理との違いは、どんな評価関数が最小化されるべきかは明らかではない、という点である。脳がどのような評価関数を最小化しているかは、その評価関数からの予想と実験結果と比較することで決定できるであろう。

このような考えに沿って、軌道形成の最適化モデルが多数提案されている。それらの違いは、どのような評価関数を用いるか、ということである。物理の場合には、系の対称性を用いて評価関数(すなわちラグランジアン)にあたりをつけることができるが、軌道形成問題の場合には心理物理実験を通して推定される、いわば、リバースエンジニアリングが必要である。ここでは、代表的な計算論のモデルを三つ(躍度最小モデル・トルク変化最小モデル・最小分散モデル)紹介することにする。躍度最小モデルとトルク変化最小モデルでは手先がなるべく滑らかに動くことを、最小分散モデルでは生物学的なノイズの元、運動をなるべく正確に遂行することを要請して、心理物理実験の結果を説明する。

非線形物理におけるパターン形成や自己組織化の立場からは、なぜエネルギーを最小化しないのか、どうして手先の滑らかさと運動の正確さを評価基準にするのかと、不思議に思うかもしれない。エネルギーの最小化は、長時間繰り返される運動、例えば歩行や走行を説明するには適しているかもしれない(杉本・有木, 2008)が、単発で行われる到達運動ではエネルギーは大して省く必要がないのではないだろうかと思う。実際に、エネルギーの最小化では到達運動の不変の特徴を説明することはできない(Nelson, 1983)。歩行や走行に関しては、筋肉の行う仕事を最小化することで、ヒトの歩き方や走り方のパターンを説明した研究(Srinivasan and Ruina, 2005)があるので、そちらも参照されたい。

3.1 躍度最小モデル (Minimum Jerk Model)

心理物理実験で得られた手先の軌道を見ると、始点と終点を結ぶ滑らかな軌道を取っていることがわかる。たとえば、手先は二点を結ぶほぼ直線沿いに、徐々に速度を上げて、真中で速度の最大値をとり、その後ゆっくりと減速して終点に達する。このことから、Flash and Hogan (1985) は、脳は手を動かす際に何らかの量をなるべく滑らかになるように軌道を選んでいるだろうと考えた。彼らは、軌道に沿った手先の加速度 (\ddot{x}, \ddot{y}) になるべく滑らかに変化すること、つまり加速度の時間微分である躍度 (\dddot{x}, \dddot{y}) の二乗の積分、

$$C_{MJ} = \int_0^{t_f} dt (\ddot{x}^2 + \ddot{y}^2) \quad (3.1)$$

が最小であることを提案した¹²。このモデルは躍度最小モデル (Minimum jerk model) と呼ばれる。ここで t_f は運動時間で、心理物理実験に合わせて決めるモデルのパラメタである¹³。運動は $t = 0$ にて始点 (x_0, y_0) から始まり、 $t = t_f$ で終点 (x_1, y_1) にて終わるものとする (二点間の到達運動)。この評価関数を $x(t)$ と $y(t)$ について変分すれば、運動方程式 (もしくはオイラー-ポアソン方程式¹⁴)、

$$x^{(6)} = y^{(6)} = 0 \quad (3.2)$$

を導くことができる。これは六階の微分方程式なので、6 個の境界条件が必要で、位置に関する境界条件に加えて、始点と終点における速度および加速度は 0 という要請をおけば、一意に解くことができる。始点と終点における境界条件を固定したので、部分積分で出てくる境界項は 0 になる。この境界条件を用いて運動方程式 (3.2) を解けば、簡単に導けるように $x(t)$ は時間に関しての五次の多項式になり、

$$x(t) = (x_1 - x_0) \left[10 \left(\frac{t}{t_f} \right)^3 - 15 \left(\frac{t}{t_f} \right)^4 + 6 \left(\frac{t}{t_f} \right)^5 \right] \quad (3.3)$$

と与えられる。 $y(t)$ に関して同様の解が得られる。この解から、最適軌道は、始点と終点の取りかたに依らず、手先が二点間を結ぶまっすぐな軌跡をとることが分かる (図 10)。この式を時間微分することで 4 次の多項式になることから、対称形をした釣鐘型の速度形状を持つことがわかり、心理物理実験での結果を説明できる (図 10)。

躍度最小モデルの成功は、二点間の到達運動のみにとどまらない。始点から終点に行く途中にもうひとつある点 (経由点) を与えて、その点を途中で通るタスクを考えよう (経由点問題)。点 A から点 B に行く途中に点 C を通りなさいという制約条件がつくので、計算は多少込み入るが、解析的に解くことができる。要するに、点 A から点 C までを記述する 5 次の多項式と、点 C から点 B までを記述する 5 次の多項式を、滑らかな境界条件を課してうまくつなげることで解を得ることができる。興味深い応用としては、書字運動 (hand writing) である。躍度最小モデルでは、無限大 ∞ や花びら模様も計算することができる (Viviani and Flash, 1995)。

躍度最小モデルの興味深い点は、身体座標 (θ_1, θ_2) をまったく考えることなしに、手先の躍度を最小にすることで心理実験の結果を説明したことである。これは、脳が到達運動の軌道を身体座標ではなく視覚座標系で計画していることを示唆している。

3.2 トルク変化最小モデル (Minimum Torque-Change Model)

躍度最小モデルでは、位置 (x, y) が上腕の手先の位置であることを何も使っていない。Uno et al. (1989) は、むしろ、手のダイナミクスに関連した何かが滑らかになるように運動計画がなされるべき、と考えた。躍度最小モデルでは加速度を滑らかにすることを要請したので、運動方程式において

¹²ここでは躍度の二乗積分を評価関数として採用したが、それはこの評価関数が与える解がたまたま心理実験の結果とよく合うからである。Flash と Hogan は滑らかさの基準としてさまざまな関数系を試したうえで、一番シンプルで実験をよく説明するものとして躍度を選んだのであろう。加速度の二乗積分や躍度より高次の微分の二乗積分では、実験とは異なる速度形状を示すことが知られている。

¹³以下で述べるトルク変化最小モデルと最小分散モデルにおいても t_f は実験結果に合わせて調節されるパラメタである。運動時間がどのように決まるかは、第 4 章の最小時間モデルを参照されたい。

¹⁴ラグランジアンが $x(t)$ に関しての一次導関数まで含む場合、変分で得られるのはオイラー-ラグランジュ方程式と呼ばれ、ラグランジアンが $x(t)$ に関して二次以上の導関数を含むときはオイラー-ポアソン方程式と呼ばれる。

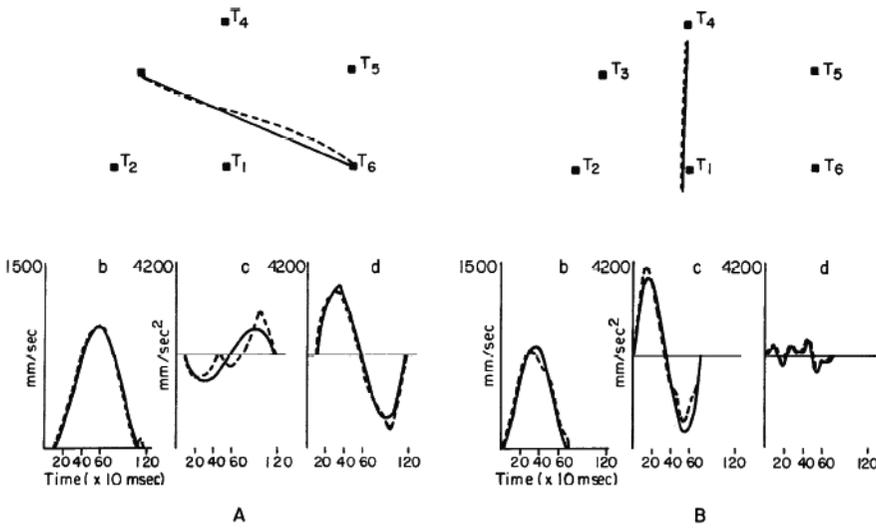


図 10: 実線は躍度最小モデルからの、破線は心理実験からの、(a) 軌跡、(b) 軌跡に沿った速度、(c) y-軸方向の加速度、そして (d) x-軸方向の加速度。Flash and Hogan (1985) より許可を得て転載。

加速度に関係する量、つまり力に関係する量を滑らかにすべきと考えたのである。もう一度運動方程式 (2.3) を眺めると、トルク τ_1, τ_2 がそれに対応する量であろう。そして、各関節におけるトルクの変化が最小になるように、次の評価関数、

$$C_{MTC} = \int_0^{t_f} dt (\dot{\tau}_1^2 + \dot{\tau}_2^2) \quad (3.4)$$

が最小になるように、到達運動が計画されていると提案した。これがトルク変化最小モデル (Minimum torque-change model) である。始点と終点が与えられたとき、運動方程式を制約条件として、トルク変化の二乗積分 C_{MTC} を最小にする軌道を求める。これがモデルの予言する到達運動の軌道である。運動方程式が非線形であることから、もはや解析解を求めることはできないので、数値計算に頼る必要がある。

上腕とキネマティクスとダイナミクスを考慮に入れたことで、躍度最小モデルに比べて、トルク変化最小モデルは以下の三つの実験結果を説明することができた。

- 手先の軌跡が、完全な直線ではなく、微妙に曲がっていること (図 11)。
- 手先が体に近いときに比べて、手先が体から離れているときには、到達運動の軌跡はより体から離れるように膨らむこと (Uno et al. (1989)、図 4)。
- 手先にバネをつけたときに、バネに引っ張られる方向に軌跡が曲がること (Uno et al. (1989)、図 6)。

運動方程式が線形の場合は、たとえば肩関節を固定して肘関節周りのみの運動を考えた場合 (図 14 右参照)、トルク変化最小モデルは解析的に解くことができる (Tanaka et al., 2004)。

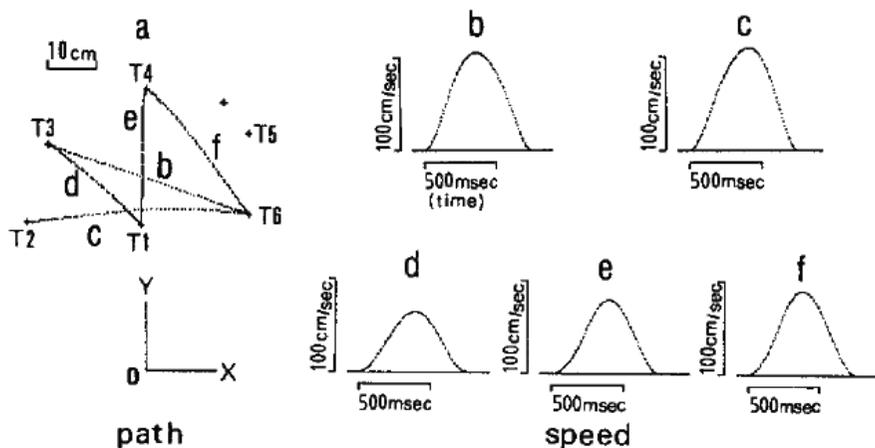


図 11: トルク変化最小モデルによる軌道 (a) と速度形状 (b,c,d,e,f)。Uno et al. (1989) より許可を得て転載。

3.3 最小分散モデル (Minimum Variance Model)

手先がなるべく滑らかに動かそうという要請は、いったいどのような生物学的な意味があるのだろうか？ 滑らかに動かすことによって、障害物にぶつかることを避けたり優雅な振る舞いをして見せたりすることができるだろう。また、滑らかな軌道は、複雑に入り組んだ軌道に比べて、次にどのように動くか予測しやすい (だから脳が計算を省くために採用している) というメリットもあるかもしれない。しかし、このような説明も、躍度最小モデルやトルク変化最小モデルがあまりにも成功したから、後付けでつけられた理由のような印象を受ける。

Harris and Wolpert (1998) は、筋肉や神経細胞の活動にある生物学的なノイズのもと、それらのノイズの影響を最小にするように到達運動が計画されているだろうと提案した。同じように到達運動を繰り返しているつもりでも、神経細胞や筋肉の反応は試行毎に異なるので、微妙に異なる軌道が現れることになる。Harris and Wolpert (1998) 以前のモデルでは、このばらつきは単なるノイズとして無視してきたが、彼らはこのばらつきをより積極的にとらえ、到達運動の計画は試行毎のばらつきの元でも望む位置に手が確実に届くことが重要であると考えた。ノイズ成分 ξ は運動指令に以下のように加法的に寄与し、

$$u_{noise} = u_{desired} + \xi \quad (3.5)$$

そのノイズの標準偏差は運動指令の絶対値に比例すること、

$$E[\xi] = 0, \quad E[\xi^2] = K u_{desired}^2 \quad (3.6)$$

を提唱した。ここで $u_{desired}$ は望ましい運動指令、そして $u_{desired}$ にノイズが加わった実際の運動指令を u_{noise} と書いた。Harris と Wolpert はこのノイズ ξ を制御信号依存性ノイズ (signal-dependent noise) と名づけた。直感的にいうと、小さい力ですむ運動にはそれほど誤差が生じないけれども、大きな力を要する運動には大きな誤差が伴うということである。

Harris and Wolpert (1998) の提案した最小分散モデル (Minimum variance model)¹⁵ では、信号依存性ノイズの影響下で、目標点の周りでの手先の分散を最小にすることを要請する。具体的には、運動が終わってしばらくの時間 t_p の間、手先の目標点周りでの分散、

$$C_{MV} = \int_{t_f}^{t_f+t_p} dt (\text{Var}[x(t)] + \text{Var}[y(t)]) \quad (3.7)$$

を最小化することを要請する。信号依存性ノイズの定義を用いれば、 C_{MV} は運動指令 u の二乗 (に何らかの因子がかかったもの) を積分したものであるため、終点での分散を最小化する運動は適度に u を節約したものになることが分かる。力をガチガチに入れた運動よりも、適度に力の抜けた運動のほうがより正確に目標物に手を伸ばすことができることから直感的にもっともらしいだろう。

このモデルは、手先の軌道をうまく再現する (図 12) だけではなく、眼球運動の速度形状も説明することが出来る。つまり、分散を最小にする運動計画は、手の到達運動だけでなく眼球運動にも使える普遍的な計画法であることを示した。興味深いのは、最小分散モデルでは、運動中の滑らかな手先の軌道は陽に要請されたものではなく、運動後終点での誤差を最小にすることから陰に生じているということである。また、Haruno and Wolpert (2005) では、手首の運動における筋活動を最小分散モデルから再現した。モデルから得られる筋活動と実験で記録された筋活動の見事な一致は、最小分散モデルが実際に脳で使われている運動計画法であることを強く示唆するものである。

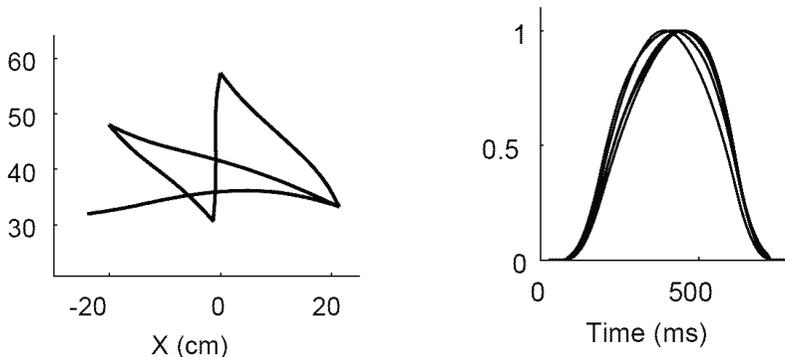


図 12: 最小分散モデルによる軌道 (左) と速度形状 (右)。Harris and Wolpert (1998) より許可を得て転載。

最小分散モデルは、系が線形微分方程式で記述できる際には、解析的に解くことができる (Tanaka et al., 2004)。このように線形に単純化された場合には、トルク変化最小モデルと最小分散モデルの解析解を得ることができ、どのような条件下でこれら二つのモデルが異なる予言を導くかを議論することができる。粘性や弾性といった外力を課した場合、最小分散モデルは歪んだ速度形状を生成するが、トルク変化最小モデルの生成する速度形状は外力のあるないに関わらず常に対称である。つまり

¹⁵制御理論では多少違った意味で最小分散制御 (minimum variance control) をいう用語を使うことがあるので、Harris-Wolpert のモデルには違う用語をあてがうのが本当はよいのだが、文献ではこの名前と呼ばれることが多いのでこの解説論文でも最小分散モデルと呼ぶことにする。最近では Wolpert らは最小分散モデルを含むより一般的な理論的枠組みとして、Task Optimization in the Presence of Signal-dependent noise (TOPS) という名前を使っているようである。

外力を加えてどのように速度形状が変化するかを計測することで、二つのモデルのどちらがより正しいかを実験的に検証することができるのである。

最小分散モデルの「手先がなるべく正確に目標値に届くように、到達運動は計画されている」との主張は、滑らかさを基準とした躍度最小モデルとトルク変化最小モデルの主張に比べて、もっともらしく思える。しかし、必要以上に正確さを求めることに果たして意味があるのだろうか？ 石を拾いたいときに、砂粒を拾うほどの正確さが必要なのであろうか？

4 運動時間を決める原理：最小時間モデル

解説記事とはいえ、他人の仕事を紹介してばかりではあまり楽しくない。ここでは到達運動や眼球運動において運動時間がどう決まるかということについて議論し、筆者らが提案した最小時間モデル (Minimum-time model) について説明したい (Tanaka et al., 2006)。

運動時間は運動のタスクに応じてスケールするものである。たとえば、遠くに置いてあるシュガーポットに手を伸ばすときには、近くに置いてあるコーヒーカップに手を伸ばすときよりも多少時間がかかるであろう。また、同じ距離に置いてあるものでも、より小さいもの、たとえばキャンディーに手を伸ばすときにはゆっくり手を動かして確実に手が届くようにするだろう。この経験事実は心理物理学では Fitts の法則として経験的に知られている。では、運動時間はどのような計算原理に基づいて決まるのだろうか？ 前章で紹介した三つの軌道形成のモデルでは、運動時間は実験結果に合うように選ばれるパラメタであることを思い出して欲しい。

ここでは、到達運動と眼球運動において運動時間とタスクの関係について知られている実験結果について説明し、最小時間モデル¹⁶ を提案する。このモデルでは、(名前の示すように) 運動時間が最小になるようにこれらの運動が計画されていると仮定し、実際の心理物理実験の結果が再現されることを示す。「最小時間」という名前はたぶん、光学におけるフェルマーの最小時間の原理やベルヌーイの最速降下曲線を想起させるであろう。

4.1 Fitts の実験と Fitts の法則

ケプラーの法則は後にニュートンが力学を形成する際に重要な洞察を与えた。到達運動の計算理論を構築するにあたって、我々は実験で見い出された演繹的法則から出発すべきであろう。これから説明するフィッツの法則はまさに到達運動におけるケプラーの法則で、計算理論を構築するうえで手がかりになる。

いまから半世紀前、Paul Fitts は到達運動における運動時間について、先駆的な実験を行った (Fitts, 1954)。被験者はテーブルの前に座り、スタイラスを持つよう指示される (図 13)。タスクは、スタイラスを始点からターゲットに動かすことである。そのとき、(1) なるべく速く、そして (2) 終点は

¹⁶最小分散モデルの脚注で述べたのと同様に、制御理論では最小時間制御 (Minimum time control) が教科書には載っている (Bryson and Ho, 1975) が、ここで述べる最小時間モデルとは異なるものである。ここで述べるモデルは、終端誤差制限付き最小時間モデル (end-point error constrained minimum time model) とでも読んだほうがより正確なのだろうが、長くて大変なので単に最小時間モデルで済ますことにする。

ターゲットの幅の中に、動かすことを要求される。フィッツは、運動距離 (D) とターゲットの幅 (W) を系統的に変化させて、運動時間 (t_f) を計測し、彼の名で知られる以下の関係

$$t_f = a + b \log_2 \frac{2D}{W} \quad (4.1)$$

を見出した (図 15 右も参照のこと)。ここで a, b は線形近似のパラメタである。 t_f は D と W の比のみに依存すること、またその比の対数の線形関数であることがわかる。

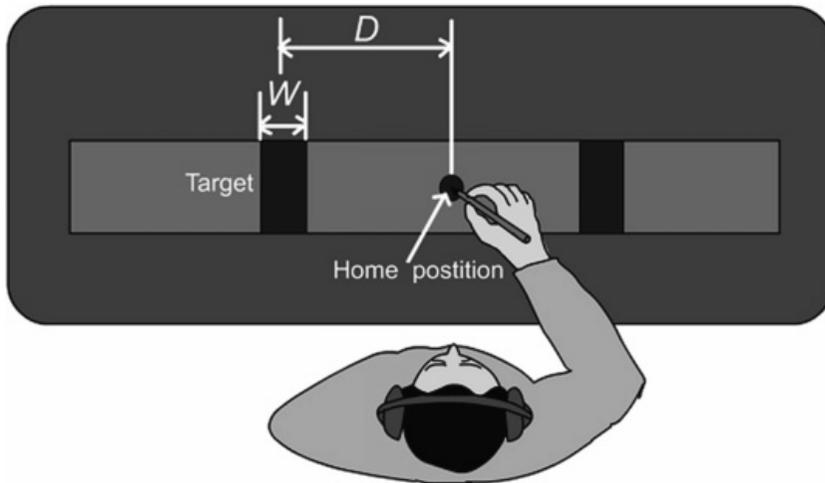


図 13: フィッツ (1954) の実験パラダイム。

フィッツの法則は、初めに見出された上腕の到達運動だけではなく、指先・手首・足先といった異なる部位の運動においても、また水中における到達運動 (Kerr, 1973) においても見出された。これはフィッツの法則が、特殊な状況下におけるある一部の運動にのみ当てはまる特別なものではなく、より普遍的な運動計画に関わることを示唆している。

4.2 眼球運動 (サッカード) と主系列 (Main Sequence)

目を動かすこと、それは視覚系に頼っている霊長類にとって、外界の情報を得るために不可欠な運動である。視野における解像度は一様ではない。解像度は中心窩 (fovea) と呼ばれる網膜上の中心部 (2度程度) で最も高く、中心窩から離れるにしたがって単調に減少する。したがって、より解像度の高い中心窩を興味のある物体に向ける運動を行う必要がある。この運動は、急速眼転運動、もしくはサッカード (saccade) と呼ばれる。通常では、ヒトはサッカードを毎秒三回程度行う。到達運動と同様に、サッカードはほぼベル型の速度形状といった、一定の特徴を示す。サッカードの速度形状は随意に操作することができず、始点と終点を決めれば一意に決まる。この不変的特徴から、到達運動と同様に、サッカードの運動計画もなんらかの最適化原理から導かれるのではないかと期待できる。

サッカードを行っている間は、網膜上のイメージがあまりにも速く動きすぎるので、我々はこの間物を見るができない。さらに、自分の動きによって生じる画像の動きと、外界の運動によって生

じる画像の動きを区別するために、脳はサッカードによって生じる画像のぶれを特異的に抑えるメカニズムがある。これにより、サッカードによりいくら画像が動いても、我々は周りが揺れ動いているとは感じないのである。また、サッカードの間に実質的に物が見えなくなることをサッカード抑制 (saccade suppression) (Bridgeman et al., 1975) と呼ぶ。

サッカードには、運動角度 ($\theta_f(\text{deg})$) と運動時間 ($t_f(\text{ms})$) の間に線形の関係

$$t_f = 2.1\theta_f + 22 \quad (4.2)$$

がある (図 17 右参照)。この関係は、天文学における恒星の主系列に倣って、サッカードの主系列 (main sequence) と呼ばれる (Bahill et al., 1975; Carpenter, 1988)。

4.3 最小時間モデル (Minimum Time Model)

フィッツの実験における到達運動とサッカードには共通点がある。それは、運動時間の短い運動が計画されているであろうということ、である。フィッツの実験では陽になるべく速い運動を行うように指示されていた。またサッカードの場合では、サッカード抑制により眼球運動中に物が見えなくなる。周りを見回して外界の情報を得たいが、サッカードがあまりに遅いと何も見えなくなってしまうだろう。そこで、なるべく速い、つまり時間の短いサッカードが必要となる。

これらの観察は、評価関数として運動時間を採用するのが適当であることを示唆している。同時に、終点においてターゲットを外さないように、ある程度の正確さも必要である。日常の経験から明らかのように、あまり運動を速く行くと、終点での誤差が大きくなり、ターゲットを外しかねない。このノイズ成分を、Harris and Wolpert (1998) に倣って、信号依存性ノイズを用いて記述することにする。要するに、ここで提唱する最小時間モデルの指導原理は、

到達運動における施行毎の誤差が信号依存性ノイズで記述されているとして、終点における誤差が与えられた範囲内であるような運動のなかで、もっとも運動時間が短い運動が実現される

ということである。最小分散モデルの場合とは異なり、終点での誤差を必要以上に減らす必要がないことに注意して欲しい。終点での誤差はターゲットをそれほど外さない程度であればよい。以下では簡単な計算により、最小時間モデルを定義して解析的に解けることを示そう。

上腕や眼球の運動を記述するにあたり、モデルが解析的に扱えるように、話を線形の運動方程式に限ることにする。これはかなりの単純化であるが、以下で見るように、現実的な上腕の単関節運動や水平方向の眼球運動について議論することができる。まず位置 $\theta(t)$ に関する運動方程式は、 n -次の微分方程式で書くことができ、

$$\theta^{(n)}(t) + \alpha_{n-1}\theta^{(n-1)}(t) + \dots + \alpha_0\theta(t) = \beta[u(t) + \xi(t)], \quad (4.3)$$

と与えられる。 θ は、眼球運動の場合水平方向の眼球方向を、上腕の到達運動の場合肘関節の角度をそれぞれ示しているものとする (図 14)。この式は、トルク τ によって動かされる位置 θ に関する二次の微分方程式と、運動指令 u のローパスフィルタとしてのトルク τ の式から、トルク τ を消去して得られる。係数 α_i , β は、運動プラントの力学的性質 (慣性モーメント、粘性係数、弾性係数など) と筋

肉の性質によって決まる係数で、眼球と上腕についてそれぞれ既に測られているので、それらの値を使うことにする。具体的な運動方程式に関しては、Appendix G にてまとめたので参照されたい。ここで、信号依存性ノイズ $\xi(t)$ は、期待値 0 で、その分散が運動指令 $u(t)$ の二乗に比例しているもの、

$$E[\xi(t)] = 0, \quad E[\xi(t)\xi(t')] = Ku^2(t)\delta(t-t') \quad (4.4)$$

とする。ここで、 K はノイズの大きさを決めるパラメタである。このノイズの性質は日常の経験にもあてはまる。大きい力を出そうと思えば、それに伴う誤差は大きくなるであろう。心理物理実験においても、上腕の出力する力の標準偏差は、その平均値にほぼ比例することが示されている。

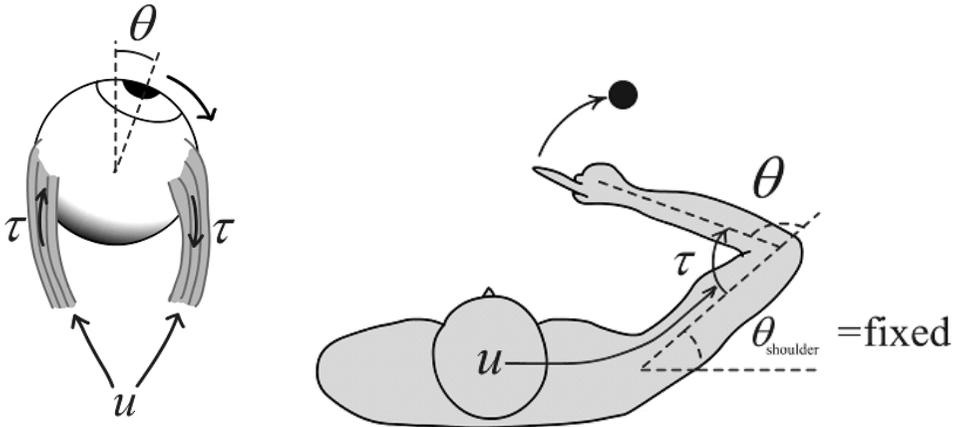


図 14: 水平方向の眼球運動 (左) と肘周りの単関節運動 (右)。

記法を簡潔にするために、 θ とその微分をまとめた n -次ベクトル $\mathbf{x} = (\theta, \dot{\theta}, \dots, \theta^{(n-1)})^T$ を導入しよう。 $x(t)$ を用いることで、式 (4.3) が、一階の微分方程式 $\dot{\mathbf{x}} = A\mathbf{x} + B(u + \xi)$ と書くことができる。ここで行列 A と B の成分は、式 (4.3) から決まる。初期位置 θ_i から終位置 θ_f への運動を考え、さらに運動開始と終了時には手先が静止しているとする、ベクトル表現では初期値 $\mathbf{x}_i = (\theta_i, 0, \dots)^T$ および終端値 $\mathbf{x}_f = (\theta_f, 0, \dots)$ となる。

運動終了後しばらくの間 (時間 t_p)、ターゲットを外さないように、二つの制約条件を課すことにする。まずひとつは、時間間隔 $[t_f, t_f + t_p]$ で終点における手先の平均位置がターゲットの中心にあること、

$$\mathbf{x}_f = E[\mathbf{x}(t)] = e^{At}\mathbf{x}_i + \int_0^t dt' e^{A(t-t')}Bu(t') \quad (t_f \leq t \leq t_f + t_p), \quad (4.5)$$

である。これにより、平均してタスクをこなすことができることを保証する。次に、試行毎のばらつきがタスクで要求される程度 (ターゲットの大きさ) であること、より正確には、運動終了後の時間間隔 $[t_f, t_f + t_p]$ における終点の分散の平均値がある値 V_f であること、

$$V_f = \frac{1}{t_p} \int_{t_f}^{t_f+t_p} dt \text{Var}[\theta(t)] = \frac{K}{t_p} \int_{t_f}^{t_f+t_p} dt \int_0^t dt' f(t'; t)u^2(t'), \quad (4.6)$$

を要請する。ここで $f(t'; t) \equiv \left(e^{A(t'-t)} B B^T e^{A^T(t'-t)} \right)_{1,1}$ を定義した。式 (4.6) の要請によりにより、試行毎のばらつきがあっても、そのばらつきは V_f の大きさ程度なので、タスクをほとんどの試行でこなすことができる。

これら二つの拘束条件のもとで、時間を最小にする問題を考える。拘束条件のあるときの最適化問題は、ラグランジュ未定乗数法を使うのが便利であるので、未定乗数 λ と μ を導入して、

$$C_{MT}[t_f; u(t); \lambda; \mu(t); 0 \leq t \leq t_f + t_p] = t_f + \lambda \left[V_f - \frac{1}{t_p} \int_{t_f}^{t_f+t_p} dt \text{Var}[\theta(t)] \right] + \int_{t_f}^{t_f+t_p} dt \mu^T(t) [\mathbf{x}_f - \mathbf{E}[\mathbf{x}(t)]], \quad (4.7)$$

と評価関数を書き下すことができる。ここで t_f が最適化される変数であることを再度強調しておきたい。前章で紹介したすべてのモデルでは、運動時間は固定されたパラメタである。系が線形の場合は、二つの拘束条件は運動指令 $u(t)$ に関して、一次と二次になるので、解析的に t_f を決める方程式と運動指令 $u(t)$ を同時に求めることができる。詳しい導出は Tanaka et al. (2006) に参照されたいが、基本的には、運動時間 t_f と運動指令 $u(t)$ に関して変分を考え、拘束条件を解けばよい。

まず、運動時間 t_f を決める方程式は、次式のように導くことができる。

$$\frac{V_f t_p}{K} = u_f^2 H(t_p) + (\mathbf{x}_f - e^{A t_f} \mathbf{x}_i)^T G^{-1}(t_f) (\mathbf{x}_f - e^{A t_f} \mathbf{x}_i). \quad (4.8)$$

二つのモデルパラメタ (K, t_p) と、タスクに応じて決められる初期条件 \mathbf{x}_i 、終条件 \mathbf{x}_f 、および V_f を決定すれば、唯一の未定変数は運動時間 t_f となる。したがってこの式を解けば、運動時間を決定することができる。ここで、行列 $G(t_f)$ の定義は、

$$G(t_f) \equiv \int_0^{t_f} dt \frac{e^{A(t_f-t)} B B^T e^{A^T(t_f-t)}}{F(t)}$$

で、この分子に現れる $F(t)$ は

$$F(t) \equiv \int_{t_f}^{t_f+t_p} dt' f(t'; t)$$

と定義した。また $H(t_p)$ は

$$H(t_p) \equiv \int_{t_f}^{t_f+t_p} dt \int_{t_f}^t dt' f(t'; t)$$

と導入し、 u_f は運動終了後に終点にとどまるために必要な運動指令である。この方程式は t_f に関して込み入った形をしていて、手で解くことは出来そうもない。したがって、以降の節にて、数値的手法でこの方程式を解いて、心理物理実験における結果を導けることを示すことにする。

式 (4.8) を解いて運動時間 t_f が決定すれば、運動指令 $u(t)$ も次のように決定することができる。

$$u(t) = \begin{cases} B^T e^{A^T(t_f-t)} G^{-1}(t_f) (\mathbf{x}_f - e^{A t_f} \mathbf{x}_i) / F(t) & (0 \leq t < t_f) \\ u_f & (t_f \leq t \leq t_f + t_p). \end{cases} \quad (4.9)$$

これは、 $t = t_f$ を除いて、 t に関して滑らかな関数である。ここで得られた最適運動指令は、同じ運動時間 t_f をとれば最小分散モデルで得られる運動指令と同じである。したがって、最小分散モデル

で説明できた速度形状といった運動の不変的特徴は最小時間モデルでも同様に説明できるのである。二つのモデルの違いは、最小分散モデルでは運動時間を手で固定しないとできなかったのだが、最小時間モデルでは最適化の結果として運動時間は自動的に決まることである。この運動指令が得られれば、式 (4.3) を解いて運動軌道を計算できる。

最小時間計画に基づいた到達運動と眼球運動のモデルは、これまでも幾つか提案されていたが、いずれも制御理論で教えるところのバンバン (bang-bang) 型となる。直感的に、時間を最小にしたければ (さらに終点の誤差を気にしなければ)、出しうる最大の出力で出発点から加速し、目標点に近づいたところで反対向きの最大の出力に切り替えればよいだろう。このような制御を、バンバン型の制御と制御理論では呼ぶ (制御理論の参考書、たとえば Bryson and Ho (1975) を参照のこと)。このようにある一方向の最大値から反対方向の最大値への瞬間的なスイッチは、筋肉の活動や運動野の神経活動からは見られない。したがって、最小時間計画は生物学的ではないと考えられてきた。ところが、我々のモデルでは、信号依存性ノイズの元での終点のある程度の正確さを要求しているため、必要以上に大きい運動指令を使うことは誤差を増すことになってしまうので得策ではない。ゆえにバンバン型ではない、滑らかな運動指令が得られたのである。

この最小時間モデルは Marr が唱えるところの計算論的モデルであり、この最適化計算がどのように脳で行われているかはここでは詳しく論じることはできないが、最小時間モデルは第3章で紹介した既存のモデルに比べて、表現の点で脳の使っているアルゴリズムに近いのではないかと想像できる。既存のモデルでは、入力変数として運動時間を陽に表現する必要があるが、運動時間をコードしているニューロンは知られていない。たとえば 0.5 秒の運動にのみ反応するニューロンは見つからないのである。また、滑らかさや終点の分散といった最適化される量は運動には直接必要とされないうし、脳内で滑らかさや終点の分散を表現しているニューロンは報告されていない。既存のモデルが実際に脳が行っている計算であるとすれば、入力変数である運動時間や出力変数である滑らかさ・分散といった量を表現しているニューロンが見つからないのは不自然である。

それに対して最小時間モデルでは、入力変数はターゲットの大きさによって決まる終点の分散の大きさである。ターゲットの大きさは視覚系で測ることができるから、必要とされる終点での分散も容易に定めることができるだろう。また、出力である運動時間は、運動信号の長さとして陰に含めることができ、神経系で陽に表現する必要がない。要するに、最小時間モデルの入力・出力変数は既によく知られている脳内での情報表現のみを用いて表すことができるのである。この表現に関する考察から、ニューラルネットの手法を用いて実際に最適化問題を実装する際、最小時間モデルは脳が行っている計算により近いのではないかと期待できる。

4.4 到達運動：シミュレーション結果

最小時間モデルでは、終点における分散を指定する必要がある。ここではタスクは図に示すように、終点において幅 w の指のどこかが、幅 W のターゲットに触ることを要請する。95%の確率においてタスクが成功することを要請すると、分散は

$$V_f = \frac{(W + w)^2}{r^2} \quad (4.10)$$

と与えられる。信号依存性ノイズはガウシアンであるので、終点の分布もガウシアンになり、95%の成功率を達成するため、 r^2 ($r = 1.96$) で割ってある。この分散を式 (4.8) に代入し数値的に解くことで、運動時間 t_f を一意に決定することが出来る。結果は図 15 に示しており、最小時間モデルが Fitts の法則をうまく説明することが示せる (図 15)。

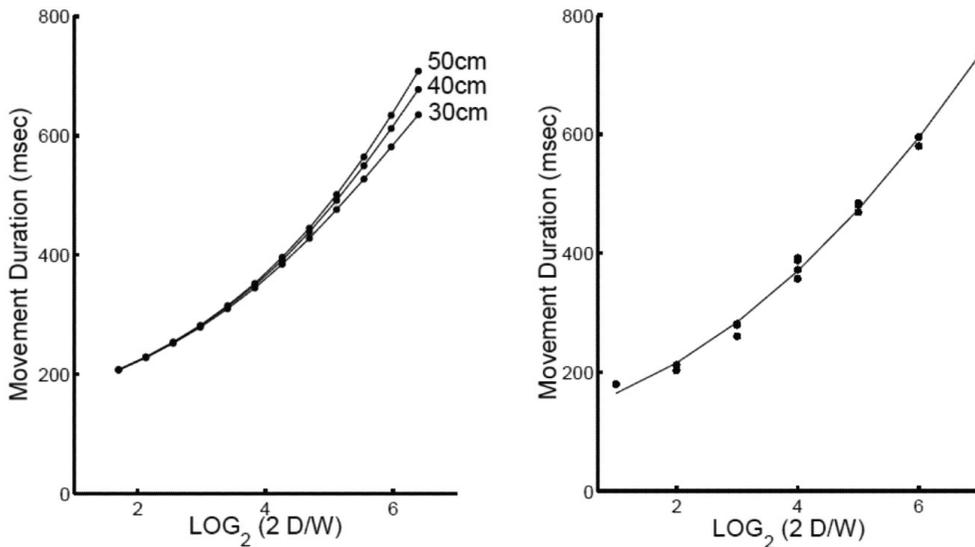


図 15: Index of difficulty ($\log_2(2D/W)$) の関数としての運動時間。(左) 最小時間モデルのシミュレーション結果、および(右) 心理物理実験の結果 (Fitts (1954) のデータよりプロットを作成)。実験結果との比較のため、このシミュレーションでは $K = 5.5 \times 10^{-4}$ と $t_p = 400(\text{ms})$ を用いたが、ほかのパラメタの値を用いても同様の振る舞いが見られる。

最小時間モデルにおいて、上腕の力学的性質が変化すれば (すなわち式 (4.3) において異なる係数 α_i, β を採用すれば)、運動時間も当然変化する。そこで、上腕に粘性の外力 (つまり速度に比例する抵抗力) を加えたとき、最小時間モデルの予言する運動時間がどのように変化するかを調べた。粘性の大きさを増すにつれて、運動時間が短くなることを最小時間モデルは予言する (図 16)。これは一見直感に反する予言である。なぜなら、抵抗力を加えることで運動が速くなると言っているからである。しかし、適切な量の抵抗力は運動の安定性を増し、速い運動下でも終点での誤差を減らす働きがあるのである。これは、氷の上を歩くときによく似ている。氷の上で滑って転ばないように歩くためには、土の地面を歩くときに比べてゆっくりと慎重に歩く必要がある。ここで示したシミュレーションにおける粘性や土の地面の摩擦といった抵抗力が系を安定化させることで、運動指令に伴うノイズが終点での誤差を増すのを防ぎ、それゆえ運動を速めるのに役に立つのである。

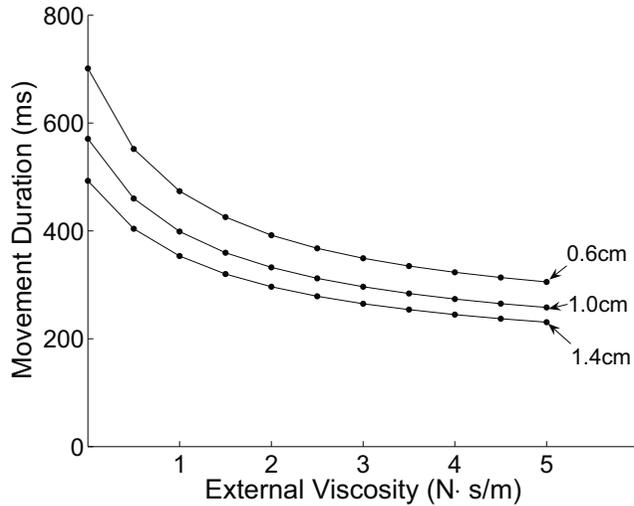


図 16: 外力として粘性場をかけたとき、運動時間がどのように変化するかについての最小時間モデルからの予言。ここでは運動距離を 25cm に固定し、三つの異なる大きさのターゲット (上から 0.6cm, 1.0cm, 1.4cm) への到達運動を考えたが、ほかの運動距離・ターゲットの大きさを考えたときも同様の結果が得られる。

4.5 眼球運動：シミュレーション結果

サッカードでは、終点誤差の大きさはサッカードの振幅 θ_f に比例することが知られている (van Opstal and van Gisbergen, 1989) ので、終点での標準偏差をターゲットの大きさとサッカードの振幅の線形和

$$V_f = (W + a\theta_f)^2 \quad (4.11)$$

として取るのがよいと思われる。ここでターゲットの大きさとして $W = 1.5(\text{deg})$ 、比例定数 a の値は心理実験の結果から 0.03 を採用した (van Opstal and van Gisbergen, 1989)。図 17 において、サッカード振幅の関数としての運動時間を、モデルから得られた結果 (左) と心理物理実験の結果 (右) を示した。図から明らかなように、比較的大きい振幅 ($> 5\text{deg}$) における線形関係が再現できるだけでなく、比較的小さい振幅 ($< 5\text{deg}$) では線形から下方にずれる様子まで、最小時間モデルは心理実験の結果をうまく説明できる。図 18 では、サッカード振幅の関数としてのサッカードの最大速度を、モデルからの結果 (左) と心理物理実験の結果 (右) を示した。今までのモデルでは、運動時間が任意のパラメタであったことから、速度の絶対値について予言が出来なかったのだが、最小時間モデルでは図から明らかなように、速度の値まで正しく再現する。

サッカードの運動時間は、サッカードの振幅だけでなく運動の初期位置にも依ることが知られていて、中心 (primary position, $\theta = 0$) から離れるサッカードは中心に向かうサッカードに比べて遅いことが実験的に示されている。実験結果 (Pelisson and Prablanc, 1988) との比較のため、サッカード振幅を 30deg に固定し、三つの異なる初期位置、(1) 0deg ($\theta_i = 0, \theta_f = 30$)、(2) 10deg ($\theta_i = -10,$

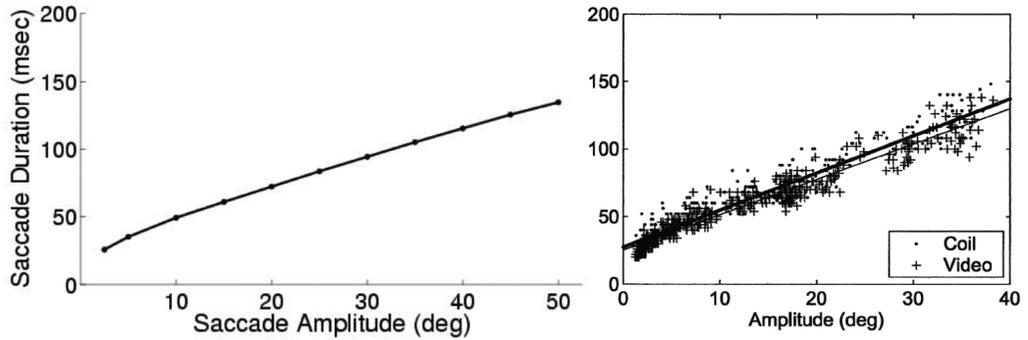


図 17: サッカード振幅の関数としての運動時間。(左) 最小時間モデルのシミュレーション、および (右) 心理物理実験の結果 (van der Geest and Frens (2002) より許可を得て転載)。この実験結果は、サーチコイル(ドット)とビデオによる眼球追跡(クロス)を用いて得られた。シミュレーションでは、 $K = 5.5 \times 10^{-4}$ と $t_p = 100(\text{ms})$ を採用したが、ほかのパラメタの値を用いても同様の結果が得られる。

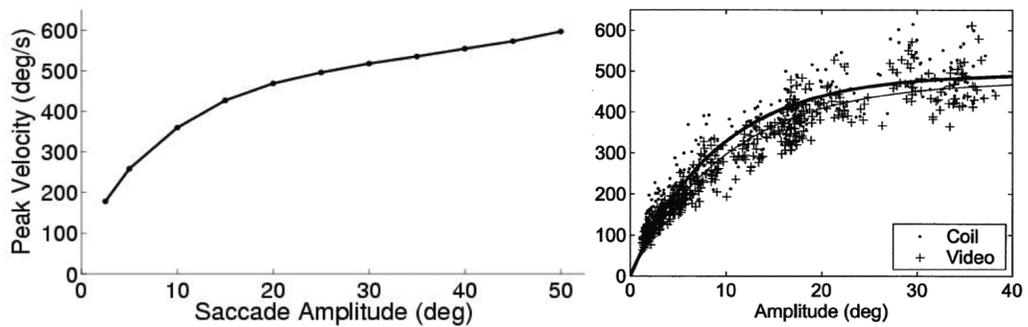


図 18: サッカード振幅の関数としてのピーク速度。(左) 最小時間モデルのシミュレーション、および (右) 心理物理実験の結果 (van der Geest and Frens (2002) より許可を得て転載)。この実験結果は、サーチコイル(ドット)とビデオによる眼球追跡(クロス)を用いて得られた。パラメタの値は、図 17 と同じ値を用いた。

$\theta_f = 20$)、そして (3) 20deg ($\theta_i = -20, \theta_f = 10$) を考えた。要求される分散は、

$$V_f = (W + a(\theta_f - \theta_i))^2 \quad (4.12)$$

で、 W と a の値は主系列のシミュレーションと同じ値を用いた。図 19 では、シミュレーションの結果 (左) と心理物理実験の結果 (右) を示した。明らかなように、実験で見出された二つの主要な結果をモデルは再現することが出来る。ひとつには、中心から離れるサッカードほど遅くなること、もうひとつには、中心から離れるサッカードほど対称形から外れた歪んだ速度形状を示すことである。

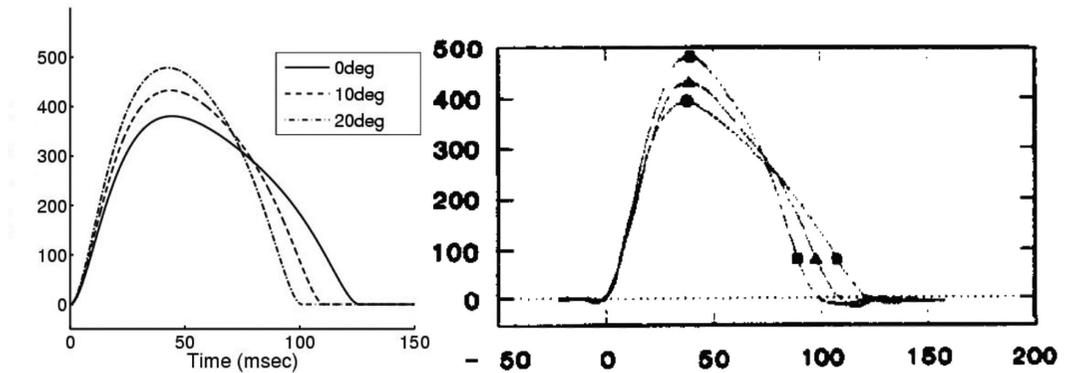


図 19: 眼球の初期位置を変えたときの速度形状。(左) 最小時間モデルのシミュレーション、および (右) 実験結果 (Pelisson and Prablanc (1988) より許可を得て転載)。実験結果において、●, ■, ▲ は、それぞれ 0, -10, -20deg からのサッカードを示している。

最小時間モデルにおいて、初期位置によるサッカード運動時間の違いは、眼球を原点 ($\theta = 0$) に引き戻そうとする弾性項で説明できる。眼球は筋肉や組織に包まれているため、常に原点に引き戻そうとする弾性力が働く。原点から離れる方向になされるサッカードは、この弾性力に逆らわないといけないため、比較的大きな運動指令を必要とし、ゆえに大きな信号依存性ノイズを伴う。そのため、終点での分散条件を満たすためには運動時間を長くして運動指令の大きさを小さくする必要がある。反対に、原点に向けてなされるサッカードでは、弾性の力が運動を手助けするので比較的小さい運動指令ですむ。ゆえに小さな信号依存性ノイズのもと、終点での分散条件を短い運動時間で満たすことが出来るのである。図 19 におけるモデルと実験の一致は、脳がノイズや眼球の力学的性質を考慮に入れて、終点誤差を制約条件とした最小時間制御を行っていることを強く支持している。

5 感覚フィードバック信号が到達運動に及ぼす影響

これまで扱ってきた計算論的モデルでは、運動が始まる前にすべての運動指令の時系列を決めてしまい、あとはそれに従って運動を行うというものであった。このような計画法をフィードフォワード型の運動計画とよぶ。視覚や感覚入力の信号が脳の関連部位に届くまで 50 ~ 100 ミリ秒程度の遅れがある。せいぜい数百ミリ秒ほどしかかからないサッカードや到達運動では、遅すぎる感覚入力に

頼っているのは制御が不安定になるので、運動計画は主にフィードフォワード的になされていると考えられる。

一方、感覚入力に遅れがあるとはいえ、感覚入力からの補正なくして運動を正確に遂行することはできない。速い運動では予測に基づいたフィードフォワード型の制御が有効だろうが、感覚入力を得られる時にも常にフィードフォワード的に体を動かしては、状況に応じた運動を取れないだろう。到達運動を行う際には、第3章や第4章で説明したように、毎回同じ到達運動を行おうとしても、神経細胞や筋肉の活動に含まれるノイズ成分のために、施行毎に少しづつ異なる運動が現れる。このずれを補正するためには、感覚のフィードバックを元に現在の状態を推定し、誤差を減らす方向に運動計画を修正する必要がある。感覚入力に基づいた制御をフィードバック制御という。

この章では、脳が現在の状態を推定したり身体を制御する際、感覚情報をどのように使っているかを議論する。まず、内部モデルと呼ばれる脳内の推定・制御の理論的枠組みについて説明する。内部モデルには、いまの身体の状態と運動指令から次の時刻に身体がどのような状態を取るかを計算する順モデルと、いまの身体の状態から次の時刻における望ましい身体の状態に移るためにはどのような運動指令が必要かを計算する逆モデルがあることを説明する。次に脳が手先の位置を推定する際、順モデルの予測と感覚入力をどのように用いるかについて Wolpert et al. (1995) の仕事を紹介する。ここでは、カルマンフィルタと呼ばれる工学の最適推定理論を用いて、脳が二つの異なる情報源をそれぞれの信頼度に合わせて重み付けして最適に推定していることを説明しよう。最後には、感覚入力を用いて運動中の誤差をどのように補正するかという Todorov and Jordan (2002) の最適フィードバックモデルを紹介する。

5.1 順逆の内部モデル

最小時間モデルの章で説明したように、我々は毎秒三回程度のサッカードを行う。そのたびに網膜上に映る画像は激しく変化するのだが、周りが動いているようには感じられない。これは、この画像の変化を、脳が自分が行ったサッカードによるものであり、外界が動いているのではないと解釈するからである (von Holst and Mittelstaedt, 1950)。よくテレビでヘルメットに取り付けたカメラの映像を見かけるが、ブレがひどく見るに耐えない。同じ画像を見ているはずなのに、撮影した本人にはブレて見えないのは、自分の運動がどれくらいかを脳が計算して差し引いているからである。現在の状態といま起こした行動により次にどのような状態が期待できるかを、脳は予測しているわけである。もうひとつ、卑近な例をあげよう。自分で足の裏をくすぐったときと、他人にくすぐってもらったときでは、同じように触っているにも関わらず感じ方がまったく異なる。他人にくすぐってもらった場合に比べて、自分でくすぐった場合には大してくすぐったくないだろう。後者では自分の行動によってどれくらいの感覚入力が期待できるかがわかれば、くすぐったさも半減するからである (Blakemore et al., 2000)。

上記で述べた予測のメカニズムは、順モデル (forward model) と呼ばれる脳内の内部モデル (internal model) で実現されていると考えられている。順モデルは、現在の状態と運動指令を元に、次の時刻にどのような状態が期待できるかを計算する (図 20 上)。順モデルには少なくとも次の三つのメリットがあると考えられる。まずは (1) 感覚フィードバック信号の遅れが補正できることである。それによ

り、フィードバックの遅れに頼ることなく現在の身体や運動状態を推定することができる。そして、(2) 自分の起こした行動によりどのような感覚入力が期待できるかを予測し、そして自分の運動により引き起こされた感覚入力を打ち消すことができる。最後に、(3) 運動の結果を内部モデルにより予測し、望ましい運動の結果に比べてどれくらいの誤差があるかを推定できるので、その誤差の推定値から運動を学習できる (Jordan and Rumelhart, 1992)。順モデルはいわば運動方程式を解く脳にあるメカニズムである。

順モデルは運動指令を与えたときに次の状態を計算するのに対し、逆モデル (inverse model) は望ましい状態が与えられたときにそれを実現するために必要な運動指令を計算する (図 20 下)。これは運動方程式を逆に解いて必要な運動指令を求めることから、逆モデルと呼ばれる。

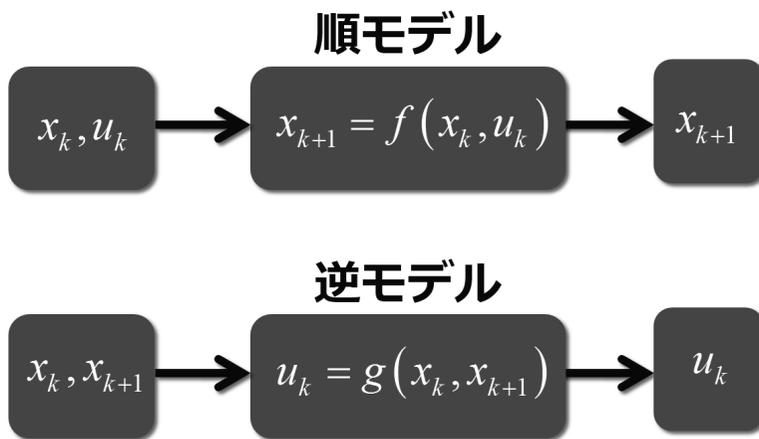


図 20: 順逆内部モデルの模式図。順モデル (上) は、現在の状態 x_k と運動指令 u_k が与えられたとき、次の時刻における状態 x_{k+1} を予測する。逆モデルは、現在の状態 x_k から次の時刻における望ましい状態 x_{k+1} が与えられたとき、運動指令 u_k を計算する。

5.2 感覚運動統合とカルマンフィルタ

順逆の内部モデルは、計算論の観点からは有用ではあるが、脳が実際そのような内部モデルを備えているかどうかは心理物理実験をしてみないと分からない。ここでは、手先の位置を推定する際に我々は順モデルの予測と感覚フィードバック信号を最適に組み合わせているということを示した Wolpert et al. (1995) を紹介しよう。

Wolpert et al. (1995) では、さまざまな運動時間の到達運動を手先が見えない状態で被験者にさせた後、被験者が自分の手先がどこにあるかを運動後に報告させることで、内部モデルの存在をしめした。この心理物理実験の概要を説明しよう。被験者はマニピュランダムを掴んで到達運動を行う (図 5)。このとき実際の手先は被験者から見えないようにスクリーンで覆い、スクリーン上に手先の位置を表すカーソルを提示する。運動開始前にカーソルを表示して被験者に現在の手先の位置を確認させ

た後、カーソルを消す。被験者はある一定の時間間隔のトーンに合わせて運動を行うが、運動中そして運動後もカーソルは消えたままなので手先の位置は見る事が出来ない。運動終了後にもう一方の手でトラックボールを使って、運動後の手先がどこにあると思うかを報告する。Wolpert et al. (1995) では、推定値の誤差が運動時間の関数としてどのように変化するかを調べ、運動時間が小さいときには誤差は単調に増加するが、運動時間が 1.5 秒を超えると誤差は一定の値に漸近することを見出した。

この実験を Wolpert et al. (1995) ではカルマンフィルタと呼ばれる最適推定法を用いてモデル化したので、以下に説明したい。時刻 k における身体の状態、たとえば腕の位置や速度などが、状態ベクトル x_k であらわされているとしよう。話を簡単にするために、線形確率差分方程式

$$x_{k+1} = Ax_k + Bu_k + \xi_k \quad (5.1)$$

で系が記述されていると仮定する。ここで u_k は時刻 k における運動指令、 ξ_k は未知の外乱である。簡単のため ξ は期待値 0 のガウシアン白色ノイズと仮定することが多いので、ここでもそのように仮定する。

問題は、次の時刻 $k+1$ に状態がどのようになっているかと推定したい、ということである。腕にどのような運動指令 u_k が働いたかを知っていれば、これは単に運動方程式を解いてノイズに関して期待値をとるだけである。

$$\tilde{x}_{k+1} = A\hat{x}_k + Bu_k \quad (5.2)$$

これは、現在の状態と運動指令から次の状態を計算するわけだから、まさしく順方向の内部モデルである。一般には、実際の上腕の力学的性質を表す行列 A, B と内部モデルのそれとは異なる場合があるかもしれないので、異なる記号 \bar{A}, \bar{B} を用いて

$$\tilde{x}_{k+1} = \bar{A}\hat{x}_k + \bar{B}u_k \quad (5.3)$$

を内部モデルの式とするのがよいだろう。

さて、時刻 $k+1$ に手先がどこにあるかについては、内部モデルによる予測 \tilde{x}_{k+1} に加えて、感覚からのフィードバック信号 z_{k+1} (この場合視覚信号は与えられていないので、自己受容性 (proprioceptive) からの信号である) がある。このフィードバック信号は状態 x_{k+1} そのものではなく、

$$z_k = Hx_k + \omega \quad (5.4)$$

のように状態 x に何らかの線形変換が働き、その後観測によるノイズ ω が作用したものとしよう。これら内部モデルの式と観測を表す式は、制御理論では状態空間モデル (state-space model) と呼ばれる。一般に $\text{rank } z \leq \text{rank } x$ である。さて、内部モデルの予測 \tilde{x}_{k+1} と感覚フィードバック z_{k+1} が与えられたとき、実際の状態 x_{k+1} を最適に推定するにはどうしたらいいだろうか？内部モデルのみに頼ってはいは外乱 ξ_k を補正できないし、感覚フィードバックのみに頼ってはいは ω_k を補正できない。

制御理論における最適推定法によれば、もっとも信頼できる推定値はこれら二つの寄与をうまく重み付けして和をとったもの、

$$\hat{x}_{k+1} = \tilde{x}_{k+1} + K_{k+1} (z_{k+1} - H\tilde{x}_{k+1}) \quad (5.5)$$

である。この表式に基づく状態推定方法をカルマンフィルタと呼ぶ。 K_{k+1} は、内部モデルの予言に対してフィードバック信号による補正にどれだけ重み付けするかを決めるもので、カルマンゲインと呼ばれる。内部モデルの予測値 \hat{x}_{k+1} と感覚フィードバック信号 z_{k+1} のどちらがより信頼のおける値かで、カルマンゲインの値は決まる。内部モデルが比較的正確であれば、感覚フィードバック信号からの補正は小さくするので、カルマンゲインは小さい値でよい。反対に、感覚フィードバック信号が内部モデルの予測よりも正確であれば、カルマンゲインの値を大きくして感覚フィードバック信号を主に用いて現在の状態を予測すればよい。カルマンフィルタの詳細と導出は Appendix A にまとめたので参照されたい。

実験で見られた誤差の運動時間依存性が、この最適推定値 \hat{x} から自然に説明できる。運動開始前に手先の位置をカーソルで明確に示していたので、運動開始直後の推定値は比較的正確と思われる。しかし、運動をしている間に運動方程式のノイズ ξ が蓄積されて内部モデルからの推定値の誤差は大きくなり、感覚フィードバック信号の誤差と同程度になる。二つの信号源における誤差が釣合ったとき、最適推定値 \hat{x} の誤差は一定値に落ち着くのである。

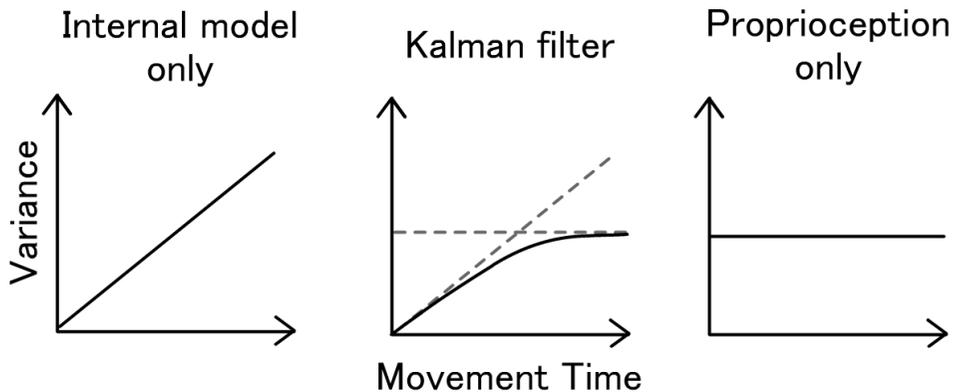


図 21: 三つの異なる状態推定法 (内部モデルのみ・感覚フィードバックのみ・カルマンフィルタ) において、推定値の分散が時間の関数としてどのように振舞うかを示した。

実験で見出された誤差の振る舞い (運動時間の関数として単調増加し、ある値に漸近的に落ち着く) は、内部モデルもしくは感覚フィードバックのどちらかのみを用いて推定しているとすると、説明できない。内部モデルのみに頼っていたとすると、一様に ξ を蓄積していった誤差は運動時間の関数として一定値に落ち着くことなく単調増加するだろう。一方、感覚フィードバック信号のみを用いて状態を推定したとすると、誤差は運動時間に依らず一定のはずである。Wolpert et al. (1995) の結果は、脳が二つの情報源を最適に組み合わせて身体状態を推定していることを明らかにしたのである。

5.3 最適フィードバックモデル (Optimal Feedback Model)

実際の運動では、現在の状態を推定しながら適切な運動指令を決める必要がある。つまり前節で述べた最適推定法と第章で述べた軌道形成のモデルを組み合わせることが要求される。ここで紹介する

Todorov and Jordan (2002) のモデルはその一例である。

Todorov and Jordan (2002) では運動方程式に信号依存性ノイズ ξ が作用している確率の場合

$$x_{k+1} = Ax_k + B(u_k + \xi_k), \quad (5.6)$$

を考え、また状態 x は直接観測できず感覚フィードバック信号 z

$$z_k = Hx_k + \omega_k, \quad (5.7)$$

を用いて推定する状況を考えて。

Todorov and Jordan (2002) と Todorov (2005) では、感覚フィードバックが与えられたとき、次の評価関数、

$$C_{FB} = E \left[\frac{1}{2} x_f^T Q_N x_f + \frac{1}{2} \sum_{k=1}^{N-1} (x_k^T Q_k x_k + u_k^T R_k u_k) \right] \quad (5.8)$$

を最小化していると提案した。これは最適フィードバックモデル (Optimal feedback model) と呼ばれる。 Q_k は状態ベクトル x_k のどの成分の誤差をどれくらい重み付けするか行列、 R_k は制御信号 u_k のコストがどれくらいであるかの行列である。ここで $E[\cdot]$ はすべてのノイズに関して期待値をとる操作を示す。この評価関数は、制御理論でよく使われる LQG (Linear-Quadratic-Gaussian) モデルと同じもの ((Bryson and Ho, 1975)) であるが、ノイズが制御信号に依存しているため、幾分込み入ったモデルとなっている。評価関数は x に関しての二次式と u に関しての二次式の和になっていて、状態 x に関する誤差を少なくしなさいという要請と制御信号 u をなるべく節約しなさいという要請のトレードオフになっている。この最適化問題は、Appendix に示したカルマンフィルタと最適制御の方法を用いて解くことが出来るが、導出の詳細は Todorov (2005) を参照されたい。

最適フィードバックモデルの導出は多少面倒だが、解自体は意外に単純な形をしている。導出の基本的なアイデアに関しては Appendix A と D を、導出の詳細については Todorov (2005) を参照して欲しい。まず、状態の推定においては、内部モデルの予測と感覚フィードバック信号をカルマンゲイン K_k で重み付けて足し上げたもの、

$$\hat{x}_{k+1} = A\hat{x}_k + Bu_k + K_k(z_k - H\hat{x}_k) \quad (5.9)$$

で状態を推定する。さらにこの推定値を用いて最適運動指令は、フィードバックゲイン L_k を推定値 \hat{x} に掛けたもの、

$$u_k = -L_k\hat{x}_k \quad (5.10)$$

というフィードバック制御となることを示せる。カルマンゲイン $\{K_k\}$ とフィードバックゲイン $\{L_k\}$ を定める逐次方程式は、それぞれカルマンフィルタと最適制御から求まるのだが、信号依存性ノイズがあるためこれらは結合し独立にならない。すなわち、状態の推定に制御信号に比例したノイズが載るため、推定問題と制御問題を切り離せなくなるわけである。

このモデルの一番面白いところは、感覚フィードバック信号を用いて運動中に誤差の補正が出来ることである (図 22)。ここでは、目標点に向けて運動している際、施行毎の軌道がどのようにばらつくかを示した。左に示したように、第 3 および 4 章で議論したフィードフォワード型の運動計画では、

運動を始めてしまう前にすべての運動指令を決めていて、運動中に外乱による誤差が生じても対処できない。それゆえ、誤差は積もり重なって単調に増加する。それに対して、右で示したフィードバックモデルの場合、運動中の誤差を検出して目標点からのズレを減らす方向に運動指令を取ることで、運動途中で生じた誤差が終点に向けて修正させるのがわかる。実際の心理物理実験における到達運動では、フィードバックモデルで予言されるような分散の時間発展がみられる。これは Todorov and Jordan (2002) のモデルを支持するものである。

最適フィードバックモデルは、運動開始前に理想軌道を必要としない点において第3章で紹介したフィードフォワード型モデルとは決定的に異なる。これは最適フィードバックモデルの運動指令が $u_k = -L_k \hat{x}_k$ と、現在の推定値によって決定されるため、運動開始前に理想軌道といった運動全体の計画を立てる必要がないことに起因している。一方、従来のフィードフォワードモデルでは、(1) 視覚座標での理想軌道形成、(2) 身体座標への変換、そして (3) 運動指令の生成、を主な枠組みとして提案しているので、運動開始前に運動全体の計画が必要である。したがって、「脳が理想軌道を持っているかどうか」、また「理想軌道が環境に依らず不変であるかどうか」という論点は、フィードバック型とフィードフォワード型の計算論的モデルに優劣をつける上で近年話題になっている。例えば、最適フィードバックモデルの枠組みにおいて運動適応前後で不変な理想軌道が存在しないことを示した Izawa et al. (2008) がある。

最適フィードバックモデルには幾つかの計算の成分があり、臨床および心理物理の知見から、それらがどのように脳機能部位で行われているかについて対応付けが試みられている (Shadmehr and Krakauer, 2008)。例えば、順モデルによる予測は小脳で、カルマンフィルタによる感覚融合は頭頂葉で、フィードバック制御は運動野で、評価関数は大脳基底核で、それぞれ行われていることが提案されている。これらは、将来の電気生理・心理物理実験を行う上で、一つの指針になるものと期待される。

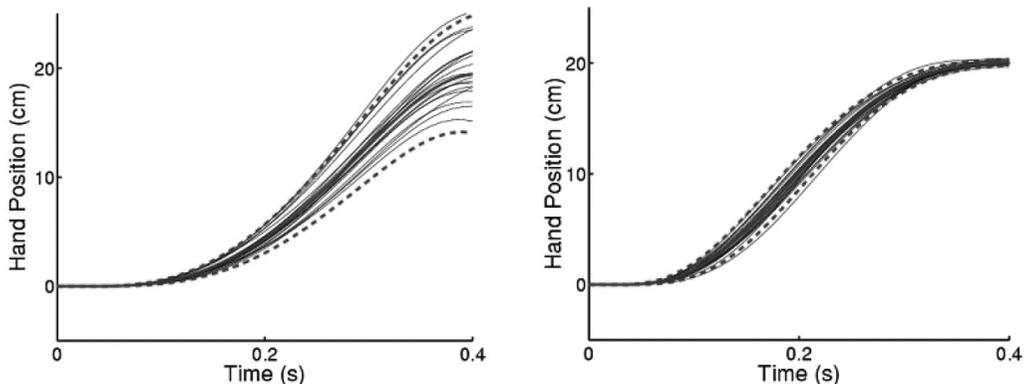


図 22: 感覚フィードバック信号に基づく運動中の誤差補正の効果 (Tanaka et al., 2004)。感覚フィードバック信号をオフにした場合 (左図)、運動中のノイズは補正されず手先の誤差は運動時間の関数として単調増加を示す。それに対し、感覚フィードバック信号が与えられたとき (右図) には、誤差は運動中に検出できるので、その誤差を補正し手先が終点を外さないように補正できる。横軸・縦軸はそれぞれ時間と位置で、それぞれの線は各試行の軌道を表す。

6 運動適応の計算論的モデル

子供の頃、何回も転びながらも自転車の乗り方を練習したことを覚えているだろうか？初めてのときはバランスがうまくとれずヨロヨロ走っていたのが、ひとたび乗れるようになれば、初めの苦労がウソのように簡単に乗れるようになる。また、宇宙飛行士が初めて宇宙に行った際には無重力化での運動に戸惑うが、ほんの数日の滞在で、地上とほぼ同じように運動ができるようになる。考えてみれば、これは不思議なことであろう。というのも、自転車が発明されたのも百数十年前だし、宇宙に行けるようになったのも高々半世紀前である（そして宇宙に行ける人は一握りである）。進化の途中で体験すらしなかったものに容易く適応できる能力を、ヒトはどのようにして獲得しえたのであろうか？

よくよく考えてみると、状況に応じて運動を学習ないし適応させることは、発達の過程で不可欠である。たとえば、生まれてから成人になるまでヒトの体重は数十倍程度増加するけれども、子供の頃と同じように、大人になっても歩いたり走ったりすることが出来る。これは、体の発達に合わせて、必要な筋力を調整する能力があるからである。運動の適応は、このように長期にわたるもののみならず、日常の短時間の間にも行う必要がある。たとえば、コンピュータのマウスを動かすとき、ノートパソコンの小さなディスプレイ上でカーソルを動かす際と、プロジェクトの大きなスクリーン上でカーソルを動かす際には、同じ手の運動がまったくスクリーン上では距離の異なる運動になってしまう。したがって、適切にカーソルを動かしたければ、実際のマウスの動きとスクリーン上のカーソルの動きを照らし合わせて調整する必要がある。

運動を状況に応じて適応もしくは学習する能力は、それほど当たり前ではない。たとえば、ニトリやイモリは、人為的に変化させた視覚入力に対してうまく運動計画を変更できないことが知られている (Sperry, 1943; Hess, 1956)。たとえば、視野をずらすプリズムを生まれてすぐのヒヨコに掛けさせたところ、一ヶ月以上も適応が見られなかったという。

今まで解説してきた到達運動の最適化理論では、この運動学習・適応の過程を説明することが出来ない。というのは、これまで説明してきた最適化のモデルでは、最適化された後の軌道を説明するだけで、それがどのように練習の結果として生じるかについては何も語らないからである。ここでは、視覚運動適応の例として、実際の手先の運動方向と手先の位置を示すカーソルの運動方向が異なる(回転実験)について説明し、それをモデル化した試み (Tanaka et al., 2006a; Tanaka et al., 2009) について説明したい。この計算論的モデルは、ヒトが状況に応じて運動を適応していく様子を、目標方向からの誤差を減らす最適化として記述できるのである。さらには、このモデルは脳のどの部位で運動適応の計算が行われているかについても制限をつけることを示そう。

6.1 運動適応と運動学習、そしてダイナミカルとキネマティカルな運動適応

状況に合わせて運動計画を学習していく過程には、大きく分けて二つ運動学習 (motor learning) と運動適応 (motor adaptation) がある (Shadmehr and Wise, 2005; Krakauer, 2009)。運動学習とは、今まで出来なかった運動ができるようになること (スキル学習、skill learning) のことを差し、たとえば先に挙げた自転車の練習がその一例である。運動学習では、新奇な運動制御 (筋活動) を習得する必要がある。それに対し運動適応とは、通常の状態下でできることを異なる状況下でも出来るように

運動を修正することである。運動適応では、新奇な運動制御を習得する必要はなく、今までに習得した運動制御を新たな状況に適用する。先ほどの例でいえば、宇宙飛行士が無重力化で自由に移動できるようになるのは、運動適応の一例である。

さらに分類すると、運動適応にはダイナミカル (dynamical) なものとキネマティカル (kinematical) なものがある。ダイナミカルな運動適応とは、外力を加えたり身体の体重を変化させたりして、運動方程式自体を変更した状況に対する適応である。宇宙飛行士の運動適応はこれにあたる。また、キネマティカルな運動適応とは、自分の起こした実際の運動と観察される運動が異なる場合に対する適応である。よく知られたプリズム順応や鏡像を用いた描画、そして以下で見る回転実験はキネマティカルな運動適応の例である。

このように多様な運動学習・運動適応を説明するには、多様なアプローチを取る必要がある (Tanaka and Kawato, 2008)。ここでは、キネマティカルな運動適応の一例である回転実験を説明する計算論的モデルを提案する (Tanaka et al., 2006a; Tanaka et al., 2009)。このモデルは心理物理学実験の結果を再現するだけでなく、脳のどの部位で運動適応が計算されているかについての示唆も与えることができる。

6.2 キネマティカルな運動適応の例：回転実験

ここでは、キネマティカルな運動適応の例として、Cunningham (1989) によって導入され、Imamizu et al. (1995) や Krakauer et al. (2000) によって調べられた回転実験について考察する。要求されるタスクは手先を動かしてカーソルをターゲットまで動かすことであるが、カーソルの運動方向を手先の運動方向から幾分回転させて被験者に提示するのである。これはたとえば、うまく調整されていないマウスを使うときに似ている。初めは意図した運動方向と実際に観察される運動方向が異なるので大きな誤差を生じるけれども、使っているうちに誤差を少なくする方向に手先の運動を修正し、最終的にはよく調整されたマウスを使うときのように自在にカーソルを動かせるようになる。

回転実験はCunningham以来、よく調べられた実験パラダイムであるが、ここでは特にKrakauer et al. (2000) の実験を紹介する。この実験では、30度の回転角、つまり手先の運動とカーソルの運動が30度ずれている場合で、(1) どのくらい速く被験者が回転に適応するか (学習曲線) と、(2) ある特定の方向を学習した後にその学習効果がほかの未学習方向にどれくらい汎化されるか (学習の汎化)、の二点を詳しく調べた。彼らは被験者を4つのグループ (1-, 2-, 4-, 8-方向の学習、図23) に分けて、それぞれのグループで学習曲線と汎化が異なるかどうか、異なるとしたらどのように異なるかを調べた。

Krakauer et al. (2000) では、フィードバックによる運動中の補正を防ぐため被験者になるべく早い運動を行うよう指示した。これにより、ほぼまっすぐの運動が実現でき、ターゲット方向とカーソル方向の誤差は運動終了後に測られることになる。

彼らの心理物理学実験による結果は次の二点に要約される。まず(1)については、誤差は試行を重ねるごとに指数関数的に減少すること (図28右)、学習したターゲットの数が増えるにしたがって学習速度は遅くなること (図29右) である。そして(2)については、一方向のみを学習した場合には汎化

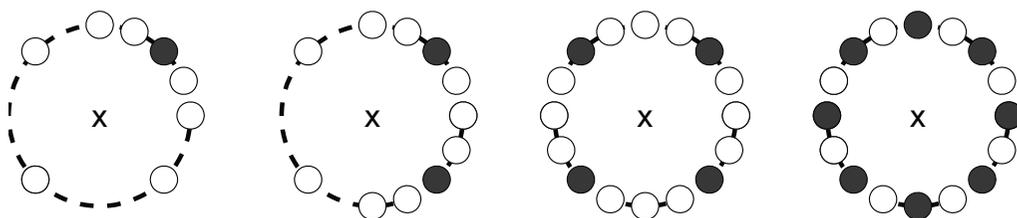


図 23: Krakauer et al. (2000) の訓練パラダイム。左から、1-, 2-, 4-, 8-方向の学習。黒丸は実際に学習された方向、白丸は学習後に汎化の度合いを調べた方向。真中の × は、運動の開始点を示している。

は学習方向の近傍に限られ、90 度以上離れた方向には学習の効果が及ばないこと (図 30 右)、また、学習したターゲットが多ければ多いほど、未学習方向への汎化が増加すること (図 31 右)、である。

6.3 ポピュレーションコーディングに基づく計算論的モデル

前節で述べた回転実験を説明する計算論的モデルを提案しよう (Tanaka et al., 2006a; Tanaka et al., 2009)。そのためには、二つの計算過程、(1) 視覚情報がどのように運動方向に変換されるか、そして (2) 運動適応がどのようになされるか、について考察する必要がある。

まず視覚系で処理されたターゲットへの方向 θ が、実際の手の運動方向 \vec{r} にどのように変換されるか、議論しよう。出力変数を運動方向のベクトル \vec{r} にとったのは、二つの理由がある。まず一つには、到達運動は視覚座標におけるベクトルとして計画されていることを支持する心理物理実験があることである (Gordon et al., 1994)。そして、視覚運動適応において、運動の終点といった変数ではなく、運動方向のベクトルが変化することを示した心理実験があることである (Wang and Sainburg, 2005)。これらより、運動方向のベクトルは回転実験における運動適応を記述するのに適当な出力変数であると考えられる。これまで見てきたように、上腕の運動は手の運動方向 \vec{r} を指定するだけではないのだが、ここでは話を簡単にするために、運動適応の問題をターゲットの方向 θ から手の運動方向 \vec{r} への写像として議論する。運動野のニューロンで手先の運動をコードしているものは、各々最もよく反応する手先の方向 (preferred direction: PD) が決まっており、運動方向が PD から外れるにしたがってニューロンの反応は弱くなる (Georgopoulos et al., 1982)。運動方向の関数としてのニューロンの活動を $g_i(\theta)$ と書くことにしよう。個々のニューロンの活動を観測しただけでは運動方向は一意に決まらないので、全体のニューロンの寄与を足し上げて計算する必要がある。

$$\vec{r} = \sum_{i=1}^N \vec{d}_i g_i(\theta) = \sum_{i=1}^N \vec{d}_i g(\theta - \theta_i). \tag{6.1}$$

これは、神経科学分野ではポピュレーションベクトル (population vector)、機械学習分野では動径基底関数 (radial basis function) と呼ばれる関数近似法である (Bishop, 1995)。このように、すべての素子からの寄与を足し挙げて出力変数を計算することを、ポピュレーションコーディングという。 \vec{d}_i は、 i -番目のニューロンが出力する手の運動方向である。ここで、関数 $g_i(\theta)$ はすべて同じガウシア

ンの形を仮定するが、それぞれのニューロンは異なる方向 (θ_i) に選択性を持つので、

$$g_i(\theta) = g(\theta - \theta_i) = \exp\left(-\frac{(\theta - \theta_i)^2}{2\sigma^2}\right) \quad (6.2)$$

とおくのがよいだろう。ここで σ は関数 g のチューニング幅を決めるパラメタである。図 24 で示したように、この計算論的モデルは運動中の感覚入力を無視したフィードフォワード型のモデルである。Krakauer et al. (2000) の実験では、なるべく速い運動 (out-back movement) を被験者に要求することで運動中の補正を防いだことから、このフィードフォワード型のモデルは適切と思われる。同様のフィードフォワード型のポピュレーションコーディングに基づくモデルは、頭頂葉における座標変換や第一次運動野における運動方向の計算を説明するに使われて、多くの心理物理・電気生理実験を説明している。ここでの運動適応の計算論的モデルでは、視覚座標で与えられたターゲットの位置を到達運動の運動方向に変換するのが目的であるから、ポピュレーションコーディングを用いるのは自然であろう。

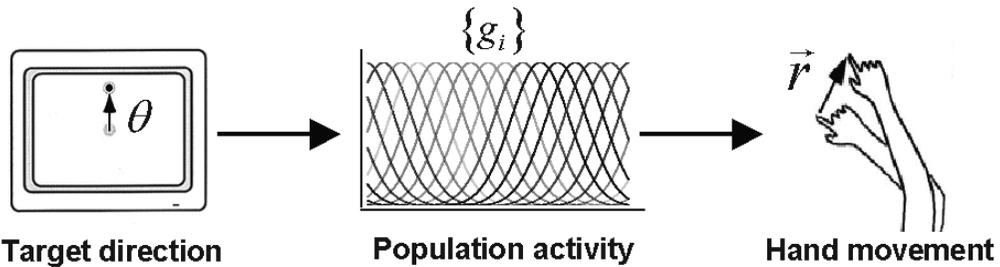


図 24: ポピュレーションベクターによる、ターゲット方向から運動方向への写像。ターゲットの方向が提示された時、個々のニューロンはターゲットの方向と自身の PD を比較して活動を決定する。実際の運動方向は、ニューロンの活動に \vec{d}_i を掛けたものの和として計算される。

次に、運動適応がどのようになされるかについて考えたい。視覚での入力はそのままで、運動の出力を変えたいのだから、個々のニューロンの運動出力方向 $\{\vec{d}_i\}$ を終点の誤差を減らすように変化させればよいだろう。終点での誤差は、それぞれの試行後に視覚系で計算された目標とする運動方向 $\vec{r}_d \equiv (\cos \theta, \sin \theta)^T$ とカーソルの運動方向 \vec{r}_c の誤差 $\Delta \vec{r}$ で定義できる (図 25)。回転実験において、運動適応の目的はカーソルの運動方向をターゲットの方向に近づけることだから、

$$\varepsilon \equiv \frac{1}{2} \|\Delta \vec{r}\|^2 = \frac{1}{2} \|\vec{r}_d - \vec{r}_c\|^2 \quad (6.3)$$

を最小化すべきコストとしてとればよい。この二乗誤差を減らす方向に \vec{d}_i を変化させるわけだが、ここでは一番簡単な最急降下法

$$\Delta \vec{d}_i = -\eta \frac{\partial \varepsilon}{\partial \vec{d}_i} = -\eta g_i(\theta) \Delta \vec{r} \quad (6.4)$$

を用いることにしよう。ここで、 η は適応の速さを決めるパラメタ (learning rate) であり、学習がどれくらいの速さで進むかを決める。一般に η の値は系統的に決められないので、心理実験における適応の速さと合うように、 η の値を決めることにする。

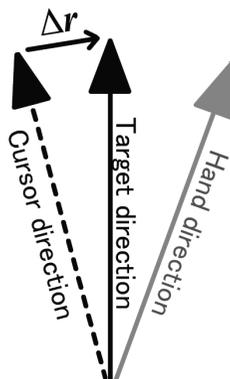


図 25: 黒の実線で示された方向にターゲットを提示された際、灰色の実線方向に動かしたとすると、カーソルは黒の点線方向に動く。被験者が見ることができるのは、ターゲットの方向とカーソルの運動方向であり、それらの誤差 Δr を小さくする方向に学習を行う。

すぐ後に見るように、この計算論的モデルは Krakauer et al. (2000) の実験で得られた結果をよく再現する。以下のシミュレーションでは、パラメタの値を $N = 15$, $\eta = 4.0$, $\sigma = 0.40$ と固定した。

6.4 学習の汎化: 適応後の汎化と施行毎の汎化

回転実験において、一方向のターゲットにおける回転を完全に学習し終えたとして、その学習効果は他の方向にどのように一般化されるだろうか？また、一回の施行で経験した誤差が次の運動にどのような影響を与えるのであろうか？これらの問いは、運動適応の汎化の問題として知られている。ヒトがどのように学習の効果を汎化するかを調べることによって、背後にどのようなメカニズムが潜んでいるかを推定することが可能になることを、以下では関数近似の例を用いて説明しよう。

図 26 では、灰色の丸で与えられたデータを三種の関数 (ガウシアン、多項式、正弦関数) で近似することを考えた。データは中央の領域 (trained area と書いた領域) でのみ与えられているとすると、この領域では三種のどの関数でもよく近似することができる。しかし、逆に言えばどの関数が一番データを説明するかはデータが与えられた領域を見ているだけではわからない。そのためには、これらの関数近似がデータが与えられていない領域 (untrained areas と書いた領域) でどのように振舞うかを計算し、実験と比較することが必要である。図から分かるように、三種の関数は両端の領域では非常に異なる振る舞いを示すので、すなわち異なる汎化のパターンを示す。

先に述べたように、運動適応の汎化を評価する方法としては二種類が考えられる。まず、一つのターゲットの方向への回転を完全に学習した後、どのように他の方向へ汎化するかを評価する方法である。ここではこの汎化を適応後の汎化 (post-adaptation generalization) と呼ぶことにする。もう一つには、適応の途中において、 k -番目の試行で生じた方向誤差が $(k + 1)$ -番目の試行にどのように汎化されるかを評価する方法である。ここではこの汎化を施行毎の汎化 (trial-by-trial generalization) と呼ぶことにする。ここで提案したポピュレーションコーディングに基づくモデルは、この二種類の

汎化を自然に再現することを以下で示そう。

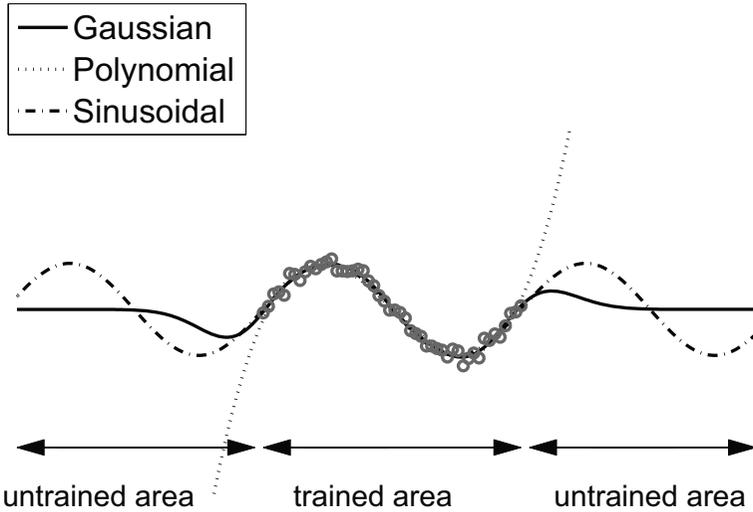


図 26: データ (灰色の丸) が与えられたときの、ガウシアン、多項式、そして正弦関数による近似。

これまでの、ポピュレーションベクトルの基底関数がガウシアン of の形をしていると仮定してきたが、関数近似の立場から言えば、完全系を張るかぎりどのような基底関数を用いてもよいはずである。ここでは、異なる基底関数系をとれば異なる汎化が見られることを示し、図 30 で見られた学習方向への局所的な汎化のための条件を示そう¹⁷。まず記法のために、式 (6.1) を行列形

$$\vec{r} = \sum_{i=1}^N \vec{d}_i g_i(\theta) = \mathbf{D} \mathbf{g}(\theta) \quad (6.5)$$

で書くことにする。ここで \mathbf{D} は $\{\vec{d}_i\}$ をまとめた $2 \times N$ 行列、

$$\mathbf{D} \equiv (\vec{d}_1, \vec{d}_2, \dots, \vec{d}_N),$$

$\mathbf{g}(\theta)$ は N 個のニューロンの活動 $\{g_i(\theta)\}$ をまとめた N -ベクトルである。

$$\mathbf{g}(\theta) \equiv (g_1(\theta), g_2(\theta), \dots, g_N(\theta))^T,$$

この行列記法を用いて、学習則 (6.4) は簡潔に

$$\Delta \mathbf{D} = -\eta \Delta \vec{r} \mathbf{g}(\theta) \quad (6.6)$$

と書ける。

ある試行で誤差 $\Delta \vec{r}$ が得られたとき、その誤差はほかのターゲット方向の学習にどのような影響を及ぼすかを考察してみよう。 k -回目の試行で $\theta^{(k)}$ -方向にターゲットを提示された際、誤差が $\Delta \vec{r}^{(k)}$ で

¹⁷ ロボットアームを用いた外力粘性場への力学的運動適応の場合において、Reza Shadmehr のグループが同様の解析を行っている (Thoroughman and Shadmehr (2000)、教科書として Shadmehr and Wise (2005) を参照)。

合ったとしよう。 k -回目の試行の際、 \mathbf{D} の値が $\mathbf{D}^{(k)}$ であったとする。この誤差に応じて行列 \mathbf{D} は

$$\Delta \mathbf{D}^{(k)} = -\eta \Delta \bar{r}^{(k)} \mathbf{g}(\theta^{(k)}) \quad (6.7)$$

といった修正を受ける。これより $(k+1)$ -回目の試行では、 \mathbf{D} は $\mathbf{D}^{(k+1)} = \mathbf{D}^{(k)} + \Delta \mathbf{D}^{(k)}$ となる。次に $(k+1)$ -回目にターゲットの方向 $\theta^{(k+1)}$ が提示されたとして、 \mathbf{D} の修正が $(k+1)$ -回目の試行にどのような影響を及ぼすか計算してみよう。

$$\mathbf{D}^{(k+1)} \mathbf{g}(\theta^{(k+1)}) - \mathbf{D}^{(k)} \mathbf{g}(\theta^{(k+1)}) = \Delta \mathbf{D}^{(k)} \mathbf{g}(\theta^{(k+1)}) = -\eta \Delta \bar{r}^{(k)} \mathbf{g}^T(\theta^{(k)}) \mathbf{g}(\theta^{(k+1)}). \quad (6.8)$$

ここで得られた式より、 k -回目の試行で得られた誤差 $\Delta \bar{r}^{(k)}$ が次の試行に及ぼす影響は、活動の重なり $\mathbf{g}^T(\theta^{(k)}) \mathbf{g}(\theta^{(k+1)})$ に比例していることが分かる。図 27 では、 $|\theta^{(k+1)} - \theta^{(k)}| = 90 \text{ deg}$ を考えて、基底関数がガウシアン ($\sigma = 30 \text{ deg}$) (左) とコサイン (右) の場合の活動の重なりを示した。ガウシアンでは重なりは比較的小さく、したがって 90 deg 離れた方向へは学習の効果は伝播しないのに対して、コサインでは比較的大きな重なりを持つので、 90 deg 離れた方向へも影響が見られることが分かる。

ここで示したのは、チューニング関数と施行後との汎化の関係である。適応後の汎化は、施行後との適応が積み重なってできた結果であるから、もしモデルが正しければ、施行後との汎化は同じパターンを示すはずである。以下では、このモデルからの予言が正しいことを示すことにしよう。

上の議論からわかるように、モデルの三つのパラメタ (N : ニューロンの個数、 η : 学習速度、 σ : ガウシアン幅) のうち、汎化の度合いを決定するのは σ である。他の二つ、 N と η は学習の速度のみに影響し、汎化には効かないことが示せる。

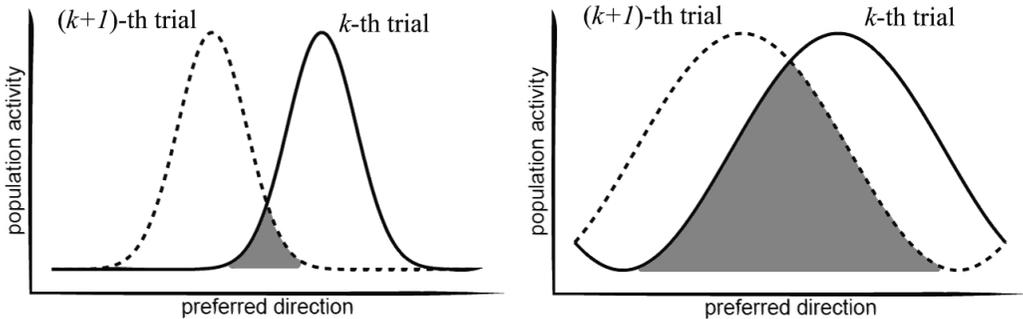


図 27: k 回目の試行と $k+1$ 回目の試行における集団活動の重なりを模式的に示した。ニューロンがガウシアンのように比較的局在したチューニングを示せば、異なるターゲット方向の活動では重なりは小さい。一方、コサインのように全方向に広がったチューニングの場合、重なりは大きい。

6.5 シミュレーション結果: 学習曲線

カーソルの運動方向を実際の手の運動方向から回転されて提示されると、始めはその回転角だけの誤差を生じる。試行を重ねるごとに、誤差を減らす方向に手の運動方向を調節して、カーソルが

ターゲットに直接届くようになる。誤差は指数的に単調減少することが見出されている (図 28 左)。ここで提案したモデルでこの実験を再現するために、同様の 8-方向の回転実験をシミュレートした (図 28 右)。ここで、8-方向のターゲットをランダムに提示し、心理物理実験で見られるノイズ成分を再現するため、運動方向に独立なノイズを加えた。計算論的モデルのシミュレーション (図 28 左) は、実験で見出された結果 (図 28 右) を正しく再現する。

次に、Krakauer et al. (2000) では、学習する方向が増えるにつれて学習の速度が遅くなることを見出した (図 29 右)。これは、適応すべき方向が増えればそれだけ時間がかかることを示しており、あるターゲット方向の学習が他の方向の学習に役立たないことがわかる。前節の議論から、回転の適応がある一方向から他の方向に転移しないということは、それだけ活動の重なりが小さい、つまりチューニング関数が狭いということが言える。したがって、ターゲットの個数を変えて学習速度を測った心理物理実験から、チューニング関数の幅に上限を課すことができる。

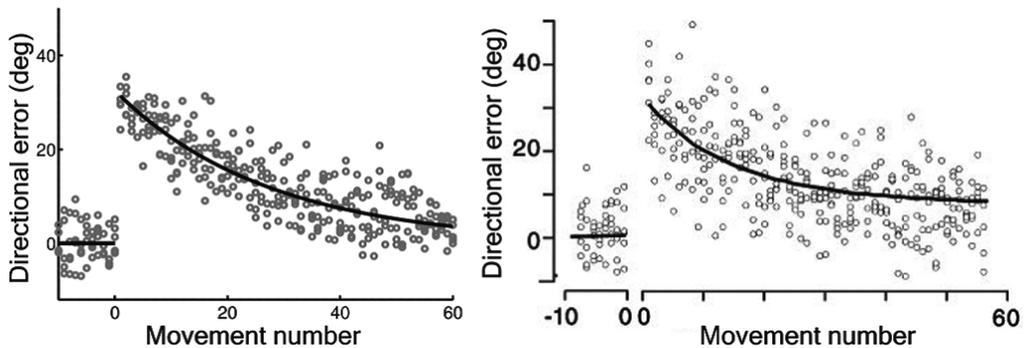


図 28: 8-方向を学習した場合における適応曲線。(左) モデルのシミュレーション、および (右) 心理物理実験の結果 (Krakauer et al. (2000) より許可を得て転載)。横軸は試行回数、縦軸はターゲット方向とカーソル方向の誤差を表す。灰色の丸は各試行で得られた誤差、黒の実線は指数関数でのフィットである。-10 ~ 0 の試行では視覚回転を導入していないコントロールの実験、そして 1 回目の試行からは 30 度の視覚回転を導入した。

6.6 シミュレーション結果: 適応後の汎化

次に回転実験の適応後の未学習方向への汎化について説明しよう。図 30 右では、1-方向のみ完全に適応した後、未学習の方向にどれくらい適応の効果が伝わるかを示しており、適応の効果は学習方向の近傍に局在しており、90 度以上離れた方向には影響しないことが分かる。図 30 左ではモデルの結果を示した。学習方向近傍の局所的な汎化が再現されていることが分かるだろう。

未学習方向にどれくらい適応の効果が汎化されるかは、いくつのターゲット方向に学習を重ねたかに依存する。図 31 右から明らかなように、学習する方向が増えれば増えるほど汎化の度合いは高くなり、8-方向への学習をすればすべての方向に汎化が見られることが分かる。この傾向をモデルの結果 (図 31 左) はよく再現している。この結果から、チューニング関数は狭いけれども、ごく近傍方向に

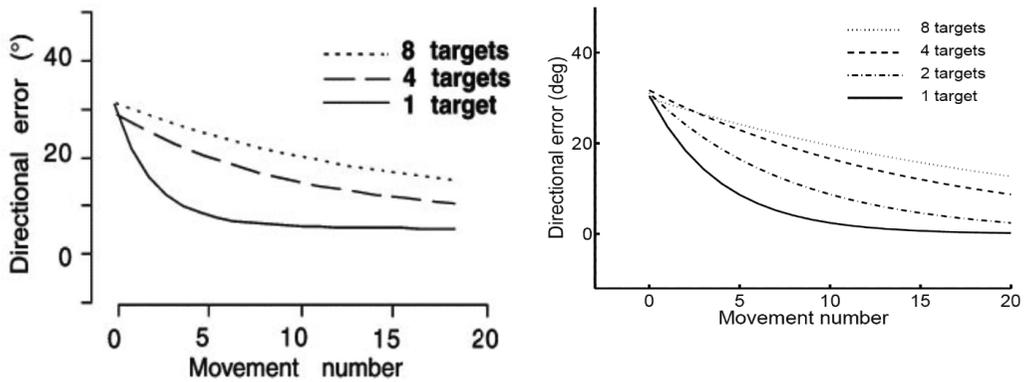


図 29: 1-, 2-, 4-, および 8-方向の運動適応における学習曲線。(左) モデルのシミュレーション、および (右) 心理物理実験の結果 (Krakauer et al. (2000) より許可を得て転載)。

学習の効果を伝える程度には広がりを持つことが示唆される。前節で見た学習速度の結果からチューニング関数の広がりには上限がつけられたが、ここで見た適応後の汎化のパターンからチューニング関数の広がりには下限をつけることができるのである。シミュレーションで用いられたチューニング関数の幅 ($\sigma = 0.40$ rad) は、このようにして決定することができる。

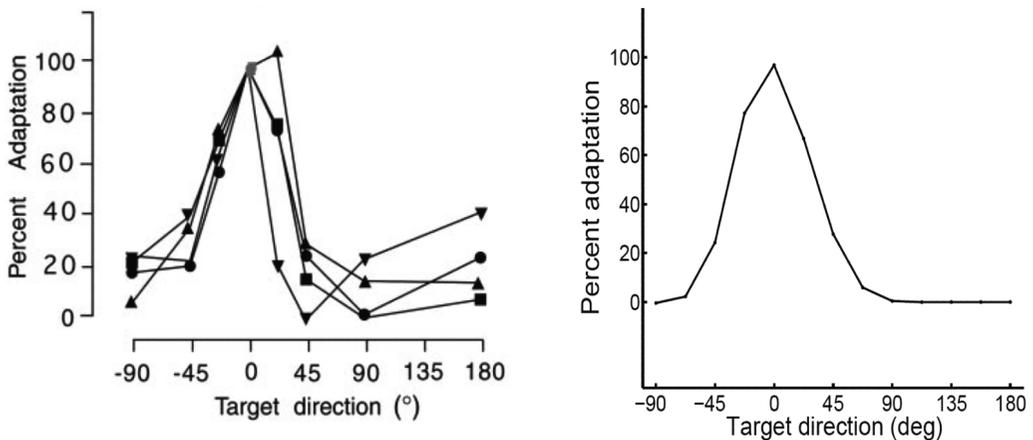


図 30: 1-ターゲットパラダイムにおける汎化曲線。(左) モデルのシミュレーション、および (右) 心理物理実験の結果 (Krakauer et al. (2000) より許可を得て転載)。横軸は学習した方向からの距離、縦軸は汎化の程度を示す。心理実験ではターゲットの学習方向を変えて汎化を調べたので、4つの結果が示されている。

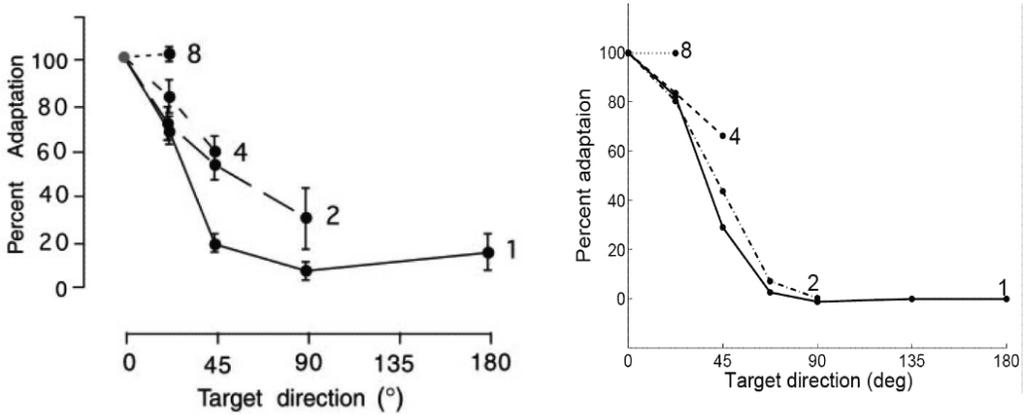


図 31: 1-, 2-, 4-, および 8-ターゲットパラダイムにおける未学習方向への汎化曲線。(左) モデルのシミュレーション、および (右) 心理物理実験の結果 (Krakauer et al. (2000) より許可を得て転載)。

6.7 状態空間モデルを用いた施行毎の汎化の評価

次に、 k -回目の試行で得られた運動方向の誤差が、次の $(k + 1)$ -回目の試行における運動方向にどのように影響を及ぼすかを調べてみよう。すでに見たように、誤差は試行回数の指数関数として減少するので、学習は現在の試行で得られた誤差のみによると考えられる (マルコフ性)。したがって、ここでは状態空間モデルを用いて、施行毎の汎化を評価することにする。同様の解析は、Thoroughman and Shadmehr (2000) で外力場に対してのダイナミカルな運動適応の場合がなされている。

施行毎の汎化を定量化するために、状態空間モデル (state-space model) を以下で導入しよう。状態変数 Φ は 8 次元のベクトルで、 i -番目の成分 $\phi^{(i)}$ は、 i -方向にターゲットが提示された際の手先の運動方向である。実際に k -回目の試行で実現されるのは 8 成分のうちの一つであるから。状態空間モデルは、次のシステム方程式と観測方程式からなる。

$$\Phi_{k+1} = \Phi_k + BH_k^T \Delta\phi_k, \tag{6.9}$$

$$\phi_k = H_k \Phi_k. \tag{6.10}$$

システム方程式では、運動方向の誤差 $\Delta\phi_k$ が生じた際、その誤差に応じて状態変数がどのように更新されるかを記述する。ここで B は 8×8 の行列で、あるターゲット方向で観測された誤差がほかのターゲット方向にどれくらい影響を及ぼすかを定める。また、観測方程式では、ターゲットが提示された際にどの運動方向が実現されるかを記述する。学習の影響はほかのターゲットに一様に及ぶわけではなく、 n -回目に提示されたターゲット方向からどれだけ離れているかに依存する。ここでは、方向の差異の関数としての汎化の度合いを汎化関数と呼ぶことにする。

ここで知りたいのは、 k -回目の試行で得られた誤差 $\Delta\phi_k$ が $(k + 1)$ -回目の状態変数にどのように影響を及ぼすか、つまり行列 B の値である。実験データ $\Delta\phi_k^{\text{data}}$ が与えられたとき、状態空間モデルがうまくこの実験データを説明できるように B の値を決定すればよい。データが与えられたときにシ

システムのパラメタを推定することは、工学ではシステム同定として知られている。ここでは、施行毎の誤差というデータが与えられたとき、汎化関数を推定するのである。行列 B の値は、データとして与えられる試行毎の誤差 $\{\Delta\phi_k^{\text{data}}\}$ と状態空間モデルから予測される施行後との誤差 $\{\Delta\phi_k^{\text{state-space}}\}$

$$\hat{B} = \operatorname{argmin}_B \sum_{k:\text{trials}} \left(\Delta\phi_k^{\text{data}} - \Delta\phi_k^{\text{state-space}} \right)^2 \quad (6.11)$$

が最小になるように決めることができる。これはシステム同定の分野で予測誤差法 (prediction error method) と呼ばれる方法である。

適応の速度と適応後の汎化に見られるパターンから、チューニング関数は狭く局在化したものではなくてはならないことを示した。ここでは、同じチューニング関数を用いて、施行毎の汎化も説明できることを示すことにする。まず、心理物理実験で得られたデータを状態空間モデルでフィットして汎化関数を計算しよう。図 32(A) では、実際のデータを黒色の実線で、状態空間でのフィットを灰色の破線で示した。状態空間モデルは適応誤差の時系列をよく説明できることがわかるだろう。図 32(B) では、汎化関数、すなわちデータを説明するように決定された行列 B を示した。灰色で示した信頼区間は、ブートストラップ法を用いて評価した (Efron, 1982)。施行毎の汎化関数は、中心に鋭いピークを持ち、45 度以上離れた方向ではほぼ 0 であることがわかる。これは、一方向で得られた方向誤差はその方向の学習を改善するためだけに使われ、他の方向には学習の効果が広がらないことを意味する。

ここで提案されたモデルで、この局所的な汎化のパターンが説明できることを以下で見よう。適応後の汎化を説明するために決定した同じガウシアン幅の値を用いて、モデルから施行毎の方向誤差を生成した (図 32(C)、黒の実線)。先の心理実験のデータの場合と同様に、このモデルデータに状態空間モデルを当てはめ (図 32(C)、灰色の破線)、汎化関数を計算した (図 32(D))。モデルから予言される汎化関数の形は、実験データから計算された汎化関数と同様に、狭く局在化した形を示している。ここでの計算論的モデルは、施行毎の汎化もよく説明することがわかる。

6.8 モデルによる Paz & Vaadia の電気生理実験の解釈

では、キネマティカルな運動適応の際、神経細胞の活動にはどのような変化が見られるのであろうか？イスラエルの Paz と Vaadia のグループが、サルに回転実験を学習させた際、第一次運動野 (M1) の神経活動を記録した研究を発表した (Paz et al., 2003; Paz and Vaadia, 2004)。彼らは、サルにそれぞれ -45 , -90 , 45 , 90 度の 1-ターゲットの視覚運動回転を学習させ、適応前後でどのように M1 のニューロンが活動を変化させるかを調べた。それによると、回転角度がどの値をとるかに関わらず、実際に運動がなされた方向に反応性を持つニューロンが活動を増加させることが見出された。

Paz と Vaadia が見出した M1 における活動の増加は、ここで提案したモデルからどのように理解できるだろうか？回転を学習する際に、モデルで変更を受けるのは出力ベクトル $\{\vec{d}_i\}$ であるから、これらのベクトルが学習前後でどのように変化するかを見ればよいだろう。その変化を見ることで、ターゲットの方向から手先運動ベクトルのマッピングをモデルがどのように学習したかが分かるはずである。彼らの実験結果を理解するために、計算論的モデルに -45 , -90 , 45 , 90 度の視覚運動回転を学

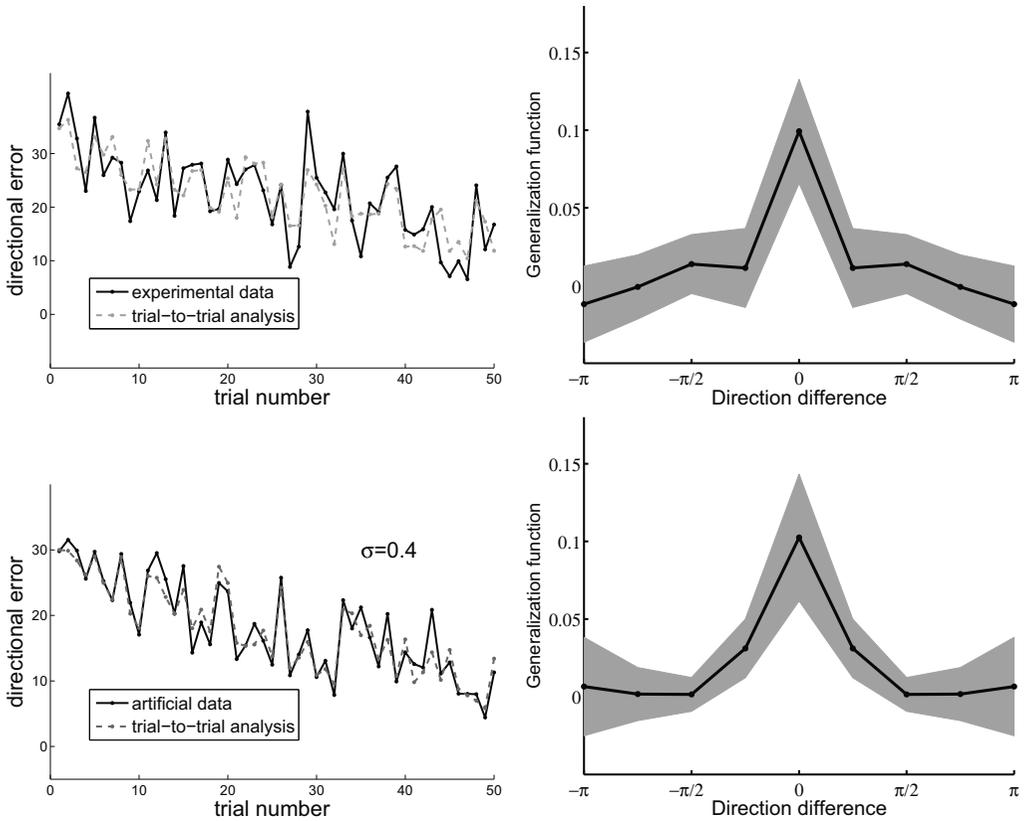


図 32: 施行毎の汎化とその汎化関数。(A) 心理物理実験で測られた方向誤差と状態空間モデルによるフィット、そして (B) 実験データから推定された施行毎の汎化関数。(C) 計算論的モデルで生成された方向誤差と状態空間モデルによるフィット、そして (D) モデルデータから推定された施行毎の汎化関数。汎化関数の図示において、灰色の部分は 95% の信頼区間を表す。

習させた。モデルは、以前示した 30 度の回転と同様、これらの回転角もよく学習することができる。図 33 から分かるように、回転実験の学習前は一樣に出力ベクトルが分布しているが、学習後には実際行われた手先の運動方向により多くの出力ベクトルが偏在していること分かる。

ここで見られた出力ベクトルの変化のパターンは、Paz と Vaadia の見出した M1 における活動の増加において、ひとつの解釈を与える。ポピュレーションコーディングのニューロンが、視覚寄りで運動計画をしている部位にあると仮定しよう。これらのニューロンは視覚座標系において運動を計画し、より運動寄りの部位に出力するとする。したがって、モデルにおける出力ベクトルは、視覚寄りの部位がどのように運動寄りの部位に投射しているかを記述している。回転学習前は、出力ベクトルはすべての方向に一樣に分布しているので、下流の運動寄りの部位は平均して同じ活動レベルを示すだろう。一方、回転学習後は、出力ベクトルは学習中になされた運動方向に偏在するので、その運動方向に反応性を持つ運動野のニューロンはより多くの入力を得ることになる。したがって、運動後にその運動方向に反応性を持つニューロンは、活動が増加することが分かる。要約すると、回転学習の前後で見られた活動の増大は、視覚部位から運動部位への結合の度合いが変化することを反映していると、モデルからは理解できる。

6.9 モデルからの示唆：回転適応は脳のどこで処理されているのか？

以上の解析とシミュレーション結果をまとめると、心理物理実験で見られた学習方向への局所的な汎化は、コサインのように全方向に活動が広がった関数では説明できず、ガウシアンのように局在化した”こぶ”のような形の基底関数でのみ説明できる。基底関数が局在化したものではなくてはならないというモデルからの制限は、脳のどこで回転実験の運動適応が起こっているかについて説明できるかもしれない。到達運動に関与する部位は、第一次運動野 (Primary motor cortex, M1)、前運動野 (Premotor cortex, PM)、補足運動野 (Supplementary motor cortex, SM)、頭頂運動野 (Parietal motor cortex)、小脳 (Cerebellum) など復習の領野が知られている。そしてこれらの部位では基底関数(もしくはチューニング関数と神経科学で呼ばれるもの)がそれぞれ異なる形をしていることが知られている。第一次運動野と前運動野ではコサイン型が (Georgopoulos et al., 1982; Fu et al., 1993)、小脳では二峰性のガウシアンとの和の型 (Coltz et al, 1999) が、それぞれ報告されている。これらの領野では、上記の解析から、局在化した汎化のパターンを説明できない。

電気生理学による直接の裏付けは得られていないが、筆者は頭頂葉がポピュレーションコーディングモデルの基底関数を計算しているのではないかと考えている。状況証拠は三つある。ひとつには、fMRI や PET をもちいた脳機能イメージングで、運動適応の際に頭頂葉での活動が見られることである。また、頭頂葉に損傷があると、線分の傾きを判断できるのにその線分に沿って手の平を揃えることができないという視覚性運動失調 (optic ataxia) といわれる症状が見られることである (Perenin and Vighetto, 1988)。最後に、モデルから示唆されたように頭頂葉のチューニング関数は正弦ではなくガウシアンに近いことである¹⁸。頭頂葉は、後頭葉にある視覚野から前頭葉にある運動野の中間に位置しており、視覚情報を運動指令に変換するのに適切な位置にある。これらから、頭頂葉がここで示した計算論的モデルの計算を行っているというのはもっともらしいと思われる。

¹⁸Richard Andersen, personal communication.

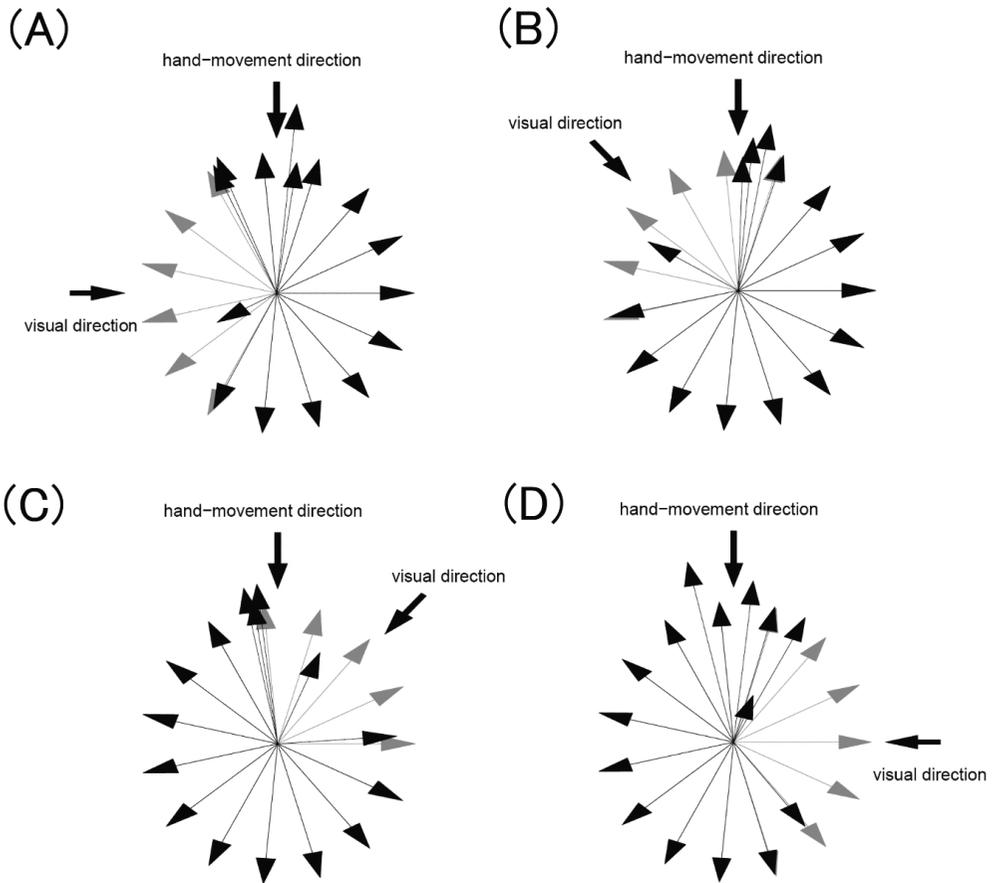


図 33: 学習前後の出力ベクトルの変化。それぞれ、 -45 , -90 , 45 , 90 度の場合を示した。灰色は学習前の、黒色は学習後の出力ベクトルである。どの場合にも、実際行われた手先の運動方向は 90 度、すなわち体から離れる方向になされるとした。

先に述べたように、Paz と Vaadia のグループは回転適応前後の第一次運動野 (M1) における反応性の変化を調べ、実際に行われた手先の運動方向に反応性を持つニューロンが活動を増すことを見出した (Paz et al., 2003)。この発見に基づいて、彼らは M1 がキネマティックな運動適応を学習する脳の部位であると主張した。さらに後の論文で、情報理論のアプローチを用いて、第一次運動野のニューロンの活動が実際に行われた運動方向に関するより多くの情報をエンコードしていることを示した (Paz and Vaadia, 2004)。しかし、これらの研究では、残念ながら、どのようにターゲットの方向から手先の運動方向への再マッピングがなされているかは知ることはできない。回転実験において学習すべきものは、実際の手先の運動方向ではなく、視覚から運動への再マッピングである。ここで提案した計算論的モデルでは、その再マッピングは、視覚寄りの部位 (おそらく頭頂葉) から運動寄りの部位 (おそらく第一次運動野) へのつながり具合を変化させることで得られる。そして、その変化が下流の運動野での活動の変化を引き起こすと提案する。こちらの解釈のほうが、どのようにマッピングが再構成されているかを具体的に示した点で優れていると思われる。

Paz と Vaadia の例のように、電気生理学の分野において学習に関連した脳部位を見つける際に、学習前後で脳活動を比較し、活動に変化が見られた部位を学習に関わる部位と特定する。しかし、ここで提案した運動適応のモデルにおいて、学習により変化を受けるのは頭頂葉から運動野への結合であって、運動野における活動の変化はその副産物にすぎない。その上、頭頂葉の神経活動は視覚空間でのターゲット位置を示しているので、学習の前後で不変であり、電気生理学の手法では運動適応における頭頂葉の寄与を見出すことができないであろう。運動適応において活動が変化しない領域がむしろ重要であるという点は一見逆説的ではあるが、ネットワークの観点からは自然であろう。

片方の手を用いて学習された運動適応がもう一方の手にどれくらい汎化されるか (両手間転移、intermanual transfer) を測ることで、どのレベルでその運動適応が計算されているかを推察することができる。もし両手間転移がなければ、運動適応はその手のみを直接制御している部位、すなわち運動野に近いところで起きているだろう。もし両手間転移があれば、両手に反応性がある部位や視覚性反応がある部位でその運動適応は計算されているだろう。ここで議論された回転実験の場合、かなりの度合いで両手間転移が観察されるのである (Krakauer, 2009)。このことは、より視覚に近い部位である頭頂葉で回転の再マッピングが起きているとするここでの主張を支持している。一方、M1 が回転の再マッピングを行っているとする Paz と Vaadia の主張は、M1 が反側性の反応性を示し、両側性の反応を示さないことから、無理があるように思われる。M1 はむしろ、筋力の微妙な制御を必要とする、片側の手指に関するダイナミカルな運動学習により関与していると思われる。

回転実験において見出された局所的な汎化のパターンは、ダイナミカルな運動適応で見出された広汎な汎化のパターンとは定性的に異なる (Thoroughman and Shadmehr, 2000; Donchin et al., 2003)。これらの異なる汎化のパターンは、キネマティカルとダイナミカルな運動適応において、異なる脳の部位が関与していることを示唆している。実際、心理物理実験において、キネマティカルな運動適応とダイナミカルな運動適応がどのように干渉するかを調べた実験で、これら二種の運動適応が独立であることが見出された。この実験から、運動適応はキネマティカルなものとはダイナミカルなものとを脳が独立に処理していることが示唆された。ここで得られた異なる汎化のパターンはこの心理実験を支持している。

ここではポピュレーションコードに基づく計算論的モデルを示し、それが心理実験の結果を再現することを説明した。つまり適当なチューニング関数 $g(\theta)$ の関数形を仮定して、適応中に運動方向の誤差が試行回数に関数としてどのように減少していくか、そして適応後に未学習方向へどれくらい汎化するか(適応後の汎化)を再現した。さらに、適応中に運動誤差がどのように減少するか(施行毎の汎化)が心理物理実験からの結果として与えられた時、チューニング関数がどのような形をしているかが推定できるだろうか？これは工学でシステム同定(system identification)として知られる問題で、十分なデータ量があれば背後に潜むチューニング関数について推定することができる(Tanaka et al., 2009)。このように、心理物理実験に基づく計算論的モデルは、脳の中でどのような計算が行われているかを知る上で強力な手段に成り得るのである。

7 これからの展望

ここまでは運動制御の計算理論を Marr の唱えるところの計算論および表現・アルゴリズムのレベルで議論してきた、最適化のアプローチが脳のモデル化に有効であるということを強調してきた。ここでは、今まで議論できなかったこと、さらに筆者がこれからやろうとしていることを幾つか議論してみたい。

7.1 運動適応・学習の記憶

よく知られているように、物事を覚える記憶には、短時間だけ覚えておいて用がなくなれば忘れてしまう短期記憶(作業記憶ともいう)と、長い期間にわたって保たれる長期記憶がある。ちょっとした用事で電話を掛ける際に電話番号を覚えて、掛け終わった後に忘れてしまうのは短期記憶の例である。短期記憶と長期記憶は独立ではなく、短期記憶から長期記憶への移行がある。たとえば、短期記憶にくり返し蓄えられた電話番号は、何度も掛けているうちに、電話を掛け終わった後も長期記憶として蓄えられる。

上記で述べた、電話番号や人の名前といったものを覚えるといった、いわゆる普通の会話で使う記憶(陳述的記憶と呼ばれる)に加えて、自転車の乗り方を覚えるといった体で覚える運動の記憶があることが知られている。そして、癲癇の治療のために海馬を切除した HM の実験から、陳述的記憶と運動記憶は脳の独立な部位で処理されることが示された(Corkin, 1968)。しかし、陳述記憶の膨大な心理物理実験に比べて、運動記憶がどのように蓄えられるかについての理解は比較的乏しく、近年になってようやく盛んになってきた分野である。

陳述記憶と同様に、運動記憶にも短期記憶や長期記憶があるのか、そしてその間の転移はあるのか、といった疑問を答える心理物理実験を行ったのは、Reza Shadmehr のグループであった(Brashers-Krug et al., 1996; Shadmehr and Holcomb, 1997)。彼らはロボットアームを用いて速度に依存する粘性外力場を生成し、被験者がどのように適応するかを調べた。その結果から、学習は単一過程ではなく、異なる時間スケールを持つ複数過程から成り立つことが示唆され、計算論モデルが提案されている(Smith et al., 2006; Kording et al., 2007)。これらのモデルでは、一見学習の効果が忘れ去ったように見える状態でも、複数過程に学習記憶が残っていることにより、速い再学習(rapid relearning)

や自発的回復 (spontaneous recovery) などといった現象を説明する。一方、これらのモデルは本質的に線形であり、長期学習の固定化 (long-term consolidation) は十分に説明できない。これらを非線形に拡張し、学習固定化を分岐現象としてみなす必要があるだろう。

7.2 強化学習と大脳基底核

大脳基底核は大脳の奥深くに散在しているいくつかの神経核のまとまりで、運動制御の中核として働くことが知られている。同じく運動制御の関係する小脳では、小脳のシナプス可塑性と教師あり学習 (supervised learning) とのきれいな対応が確立されている。しかし大脳基底核においては小脳のように美しい解剖学的構造がなく、多数の神経線維が雑多に詰め込まれているため、大脳基底核の計算論的理解は最近までほとんど進まなかった。大脳基底核について伊藤正男は 1980 年に著書の中で以下のように述べている (伊藤, 1980)。

その病変に際して現われる症状の著しいところから、臨床的・病理的な関心を集め、膨大な観察の蓄積されている大脳基底核であるが、そのニューロン活動の解析のうえでも、またその全体の働きの解釈のうえでも、小脳に比べてまだ何年も遅れている感が深い。しかし、それだけにこれからの発展が期待される新しい研究対象であり、そこには研究者の挑戦を誘う大きな魅力があるともいえる。

また続けて、

(大脳基底核には) とくに機械系と直接のアナロジーのできる対応物がないことは、制御理論的な観点からみても興味深いところである。

と述べ、大脳基底核が従来の工学理論の枠に当てはまらないことを示唆している。

1990 年代半ばから、Wolfram Schultz, Andrew Barto, Peter Dayan らにより、大脳基底核の一部である黒質のドーパミンニューロンの活動が、強化学習の Temporal Difference(TD) 誤差とみなせることが示されて以来、大脳基底核が強化学習の計算を行っていることが明らかになってきた。強化学習は、パブロフの古典的条件付け学習を説明するモデルとして、Sutton と Barto により提案された。そこでは、外界の不確定性 (たとえば unconditional stimulus と conditional stimulus の関係など) を推定しながら、得られる報酬を最大にするよう行動を決定していく。もらえる報酬を最大にする、というのはいかにも生物学的であり、大脳基底核が工学的制御理論に直接のアナロジーを持たないという 25 年以上前の伊藤からの引用は、驚くべき卓見である。

大脳基底核と強化学習の対応関係は、初期の興奮を乗り越えて、成熟したものになりつつある。銅谷賢治氏のグループでは、脳に広範に投影する神経修飾系が強化学習に現れるメタパラメタに対応することを提唱している (Doya, 2002)。例えば、セロトニン系はどれくらい未来の報酬を考慮に入れるか、ノルアドレナリン系は行動を選ぶ際にどれくらい不確かさが入るか、そしてアセチルコリン系は学習をどれくらい速く進めるか、というふうに強化学習の枠内で神経修飾系の働きが統一的に理解できるのである。

また、強化学習で行われている計算が神経細胞でどのように表現されているかも理解する必要がある。Samejima et al. (2005) では、大脳基底核の入力部である線条体にある神経細胞が、現在の行動と状態の関数である報酬の期待値 (いわゆる Q 値) をコードしていることが示された。

まだ理解されていない (と筆者が感じている) のは、大脳基底核が皮質・小脳といった他の脳構造とどのように相互作用しているかという点である。Doya (1999) では、皮質・小脳・基底核がそれぞれ machine learning における教師なし学習・教師あり学習・強化学習に対応することを提案している。実際これらがどのように相互作用しているか、この三つの異なる学習アルゴリズムを持つことがどのように役に立つのか、という点に関してはまだまだ理解がされていない。第 1 章でも述べたように、電気生理などの局所的な方法では脳の異なる部位がどのように連動するかは見て取れない。マクロな立場で脳を鳥瞰できる計算理論の立場こそ、皮質・小脳・基底核の役割分担を理解するのに適切ではないだろうか？

7.3 柔軟な運動計画からのヒト高次認知機能の理解

本論文で議論した運動計画は、ある感覚入力を与えられたときにある特定の運動指令を生成するのが目的であった。感覚入力と運動出力が一对一に対応している運動計画はいかにもメカニスティックで、最適化のアプローチが威力を発揮する場面でもある。しかし、ヒトの運動は常にこのような一对一の紋切り型ではなく、周りの状況やその時の気分によって柔軟に変化するものである。計算論的神経科学はこのような柔軟な運動計画にも切り込むことができるのだろうか？筆者は可能であると考えている。さらには、このような柔軟な運動計画を考えることで、注意・ワーキングメモリー・意思決定といったヒトの高次認知機能も自然に説明できるだろうと考えている。以下にその根拠を述べよう。

一つ注目すべき点は、時々刻々と変化する感覚入力に対して一つの運動出力を決める必要があることである。いくつかの視覚刺激が提示された時、すべての視覚刺激に同時に目を向けるのはできないので、どれか一つを選ぶ出さなくてはならない。卑近な例で言えば、飲茶を食べに行った場合が挙げられるだろう。いろいろな料理がカートに載って運ばれてくる時、その料理を取るかどうか、カートが通り過ぎる前に決める必要がある (意思決定)。そのためには、前回までに運ばれてきた料理がどのようなものだったかを覚えておき (ワーキングメモリー)、これらを食べた後の満足感を予測する必要がある。また、自分のお気に入りの料理があるかどうかを見つけるため、次に来るカートにも視線を向けて注意を払っておく必要がある。このように、さまざまな選択がある中から最適なものを選び出すには、意思決定・ワーキングメモリー・注意と心理物理学で呼ばれているものが必要であることが分かるだろう。

筆者は、このような柔軟な運動計画を説明する洗練された計算論的モデルを構築できれば、計算論の枠内でヒトの高次認知機能と呼ばれるものを説明することが可能だろうと思う。この観点は、フランスの心理物理学者 Alain Berthoz によって明確に示されている (Berthoz, 2000)。

I think that the highest cognitive functions are the results of an evolutionary thrust toward developing this ability to reorganize action according to unforeseen events. This ability requires developing a memory of the past, the faculty for predicting and simulating the future, and the metafaculty in a way, to mobilize all these capabilities rapidly,

because they must integrate with a perception-action cycle that sometimes lasts only a tenth of twentieth of a second.

この解説論文では主に運動計画のメカニスティックな面を強調したが、今まで心理物理学や哲学の領域と思われてきた分野にも計算論はメスを入れつつあるのである。

7.4 感覚入力から運動計画へ、そして運動から知覚へ

感覚入力から運動指令を生成する運動計画は、ヒトの運動の一側面に過ぎない。むしろ、外界の情報を得るために運動計画を立てる必要がある。例えば、第2章で説明したように、見慣れない物体が眼前にあるとき、それが手に取れるくらいの大きさであれば手で回転して観察するだろう。その際、それがどのような立体的構造をしているかを知りたいければ、三次元の情報がうまく引き出せる方向に回転してみるのが得策であろう。もう一つの例として、ノイズの中にターゲットが埋め込まれていてそのターゲットを探す時(視覚探索)、ヒトが行うサッカーの時系列、つまり何処に視線を移すかは、ターゲットを見つける確率を最大にするように計画されている(Najemnik and Geisler, 2005)。

現在まで行われてきた身体運動の計算論は、この解説論文で議論したように、与えられた感覚入力からどのように運動指令を生成するかに重点を置いてきた。しかし、どのように運動を計画すれば、今必要な情報をより正確に得られるかという点に関しては、具体的なモデルは提案されていない。感覚入力から運動指令への一方方向だけではなく、運動指令を用いて感覚入力を研ぎ澄ますという観点を考えることが必要だと筆者は考えている。感覚から運動計画へ、そして運動から知覚へという閉じたループを考えることで、感覚系と運動系を一体として理解できるのではないだろうか。伝統的な脳の機能区分では、感覚野と運動野そしてそれらを統合する連合野という大まかな区分があるが、それらは実はより大きな運動計画の一側面を見ているだけなのかもしれない。

おわりに

本論文では、脳機能の理解に向けた最適化のアプローチを紹介した。特に、「脳がどのように身体を制御しているか」といった問題を取り上げ、軌道形成(第3章)、運動時間(第4章)、感覚フィードバックの運動計画における影響(第5章)、そして運動適応(第6章)が最適化のモデルから説明できることを示した。脳のモデリングに最適化のアプローチが有効であることが伝わったことを期待したい。

謝辞

言うまでもなく、筆者の研究とこの解説記事は多くの良き理解者を得たおかげである。第4章での最小時間モデルは Ning Qian と John W. Krakauer、第6章での運動適応モデルは John W. Krakauer と Terrence J. Sejnowski との共同研究に基づくものである。この共同研究を通してたくさんのことを教えてもらったことを感謝したい。Ning Qian には計算論的神経科学のイロハを、そして視覚の計算論について多くを教えてもらった。また、John Krakauer には、うまくデザインされた心理物理実験は精密科学になりうること、また計算論のモデルは生物学に何らかの洞察を与えるものではなくて

はならないことを教えてもらった。Terry Sejnowski には、たびたび研究で行き詰まった際に的確なアドバイスを頂いた。Terry の博識とセンスのよさにはただ驚かされるばかりである。

北澤茂先生、最上嗣生さん、橘基さん、神原裕行さん、大前彰吾さん、古屋晋一さん、森村哲郎さんには草稿を読んでもらい、誤植ならびに勘違いなどを指摘していただいた。御多忙の中、時間を割いて拙い草稿を読んでいただいたことに感謝したい。物性研究編集長の村瀬雅俊先生には、予想外の高い評価と励ましのお言葉を頂いたことに感謝している。

物性研究刊行会の野坂京子さんには辛抱強く待っていただいたこと、原稿の遅れと筆者の怠慢を責めることなく励ましていただいたことを感謝したい。物理学でも生物学でも工学でもないこのような解説記事を掲載してもらえると、物性研究とは懐の深い雑誌だと再確認した次第である。

Appendix

物理は自然を記述する学問であるのに対して、工学はある目的を達成するために適した機械や情報を制御するための学問である。脳も、生存競争に打ち勝つべく発展してきた情報処理マシンであるだろうから、工学は脳をモデル化するために役立つアイデアの宝庫である。

この Appendix では、脳のモデル化によく使われる工学理論、とくに制御理論のいくつかの話題(カルマンフィルタ、最適制御、ダイナミックプログラミング)について簡単に説明する。また、本論文の内容とは直接関係ないが、ダイナミックプログラミングを用いたハミルトン-ヤコビ方程式の導出や、経路積分の古典極限としてのダイナミックプログラミングは、物理を専門とする人にはあまり知られていないと思うので、蛇足ではあるが付け加えておいた。ここではこれらの話題については本論文で必要な程度しか説明しないが、長い歴史を持つ理論・実践を兼ね備えた実に豊かな分野である。さらに詳しく知りたい場合は、教科書(たとえば Bryson and Ho (1975), Bellman (1957), Anderson and Moore (1979), Crassidis and Junkins (2004) など)をお勧めしたい。

A 最適推定問題：カルマンフィルタ (Kalman Filter)

カルマンフィルタは、運動方程式と観測方程式にノイズが入っているときに、系の状態(状態ベクトル)をオンラインで逐次的に最適推定する方法を与える(Kalman, 1960)。例として、航空機の位置推定問題について考えよう。現在の位置は GPS によって知ることができるとする。この GPS からの位置情報が正確であれば問題はないのだが、残念なことにあまり正確ではない。また、外乱がなければ運動方程式を用いて未来の位置を計算できるのだが、乱流などの未知の外乱があるため、その予測も正確にはならない。カルマンフィルタは、運動方程式を用いた予測を、観測値を用いてオンラインで補正する方法を与える。

話の見通しをよくするため、ここでは線形の運動方程式と観測方程式をもつ系を考えることにする。非線形への拡張は Appendix B で紹介する unscented フィルタなどがある。系の状態ベクトル x_k ($k = 1, 2, \dots$, 離散時間ステップ) と表したとき、運動方程式は以下のように書ける。

$$x_{k+1} = Ax_k + Bu_k + \xi_k. \quad (\text{A.1})$$

要するに、連続時間の運動方程式を適当な時間ステップで離散化した式である。ここで、 u_k は信号指令 (航空機の例でいうなら燃料の噴射量など)、 ξ_k は未知のノイズ (乱流など) を記述している。 u_k はこちらで指定する量なので既知とする。また、状態ベクトル x_k と実際に観測される量 z_k の関係を記述する方程式を観測方程式と呼び、次のようにあらわす。

$$z_k = Hx_k + \omega_k. \quad (\text{A.2})$$

ω_k は観測に伴うノイズ (GPS の誤差など) である。ここで、もともとの状態ベクトル x_k は直接観測できないことに注意してほしい。このため、 x_k は隠れ変数 (hidden or latent variable) とも呼ばれる。また、状態ベクトル x_k は一般に位置・速度・加速度などを成分として持つが、 z_k はその一部分のみ (もしくはその線形結合) を含む。つまり、 $\text{rank } x_k \geq \text{rank } z_k$ である。また、ノイズは簡単のためガウシアンと仮定し、これらは期待値 0 をもち、

$$\text{E}[\xi_k] = 0, \quad \text{E}[\omega_k] = 0, \quad (\text{A.3})$$

また共分散行列

$$\text{E}[\xi_k \xi_k^T] = \Omega^\xi, \quad \text{E}[\omega_k \omega_k^T] = \Omega^\omega, \quad (\text{A.4})$$

をとると仮定する。これらの共分散行列 $\Omega^\xi, \Omega^\omega$ は既知とする。

現在の時刻 (ステップ k) において、状態ベクトルの最適推定値 \hat{x}_k と実際の値からの分散

$$\hat{\Sigma}_k = \text{E}[(\hat{x}_k - x_k)(\hat{x}_k - x_k)^T] \quad (\text{A.5})$$

が与えられているとする¹⁹。推定値 \hat{x}_k とこの周りの分散は、観測値 $\{z_0, z_1, \dots, z_k\}$ が与えられた上での期待値なので、条件つき期待値、

$$\hat{x}_k = \text{E}[x_k | z_0, z_1, \dots, z_k], \quad (\text{A.6})$$

$$\hat{\Sigma}_k = \text{E}[(\hat{x}_k - x_k)(\hat{x}_k - x_k)^T | z_0, \dots, z_k], \quad (\text{A.7})$$

という意味である。

まず、観測値 (z_{k+1}) が得られる前に x_{k+1} を予測する問題を考えよう。 z_{k+1} が与えられる前の推定値を事前推定値 (prior estimate) と呼び、これは運動方程式の期待値をとることで得られる。

$$\tilde{x}_{k+1} = \text{E}[Ax_k + Bu_k + \xi_k] = A\hat{x}_k + Bu_k, \quad (\text{A.8})$$

右辺の \hat{x}_k と u_k は知られているものと仮定したので、左辺の事前推定値 (\tilde{x}_{k+1}) を計算することができる。ここでは、事前推定に関する量に $\tilde{\cdot}$ をつける。同様に、 x_{k+1} の、 \tilde{x}_{k+1} の周りでの分散も計算することができて、 $x_{k+1} - \tilde{x}_{k+1} = A(x_k - \hat{x}_k) + \xi_k$ に注意すれば、

$$\tilde{\Sigma}_{k+1} = \text{E}[(x_{k+1} - \tilde{x}_{k+1})(x_{k+1} - \tilde{x}_{k+1})^T | z_0, \dots, z_k] = A\hat{\Sigma}_k A^T + \Omega^\xi \quad (\text{A.9})$$

と示すのは簡単である。

¹⁹ここでは事前推定値に $\tilde{\cdot}$ 、事後推定値に $\hat{\cdot}$ をつける記法を用いる。教科書によっては、これらはそれぞれ $\hat{x}_{k|k-1}$ 、 $\hat{x}_{k|k}$ または \hat{x}_k^- 、 \hat{x}_k^+ などと書かれることもよくある。

問題は、観測値 z_{k+1} が与えられたとき、次の時刻ステップにおける最適推定値 \hat{x}_{k+1} を計算することである。信号処理の用語を使えば、新たに得られた z_{k+1} を用いて x_{k+1} に含まれているノイズを取り除くことをフィルタリングという。以下では、Kalman (1960) によって考案されたカルマンフィルタと呼ばれるフィルタリングの方法を説明する。

もし、運動方程式にも観測方程式にも決定論的でノイズがなければ、 $z_{k+1} = H\tilde{x}_{k+1}$ であろう。しかし、実際にはノイズによる不確定要素が入るので、 $z_{k+1} - H\tilde{x}_{k+1}$ は 0 ではない。この誤差の値が小さいときには事前推定値はそこそよかっただろうし、誤差の値が大きければ事前推定値はあまりよくなかったのであろう。したがって、もともとの事前推定値にこの誤差を線形に足しあげて、事後推定値 (posterior estimate) を計算するのが妥当であろう²⁰。

$$\hat{x}_{k+1} = \tilde{x}_{k+1} + K_{k+1}(z_{k+1} - H\tilde{x}_{k+1}) \quad (\text{A.10})$$

ここで誤差の前の係数行列 K_{k+1} は、事後推定値 \hat{x}_{k+1} を決める際に、事前推定値 \tilde{x}_{k+1} と誤差項 $z_{k+1} - H\tilde{x}_{k+1}$ をどのように重み付けるかを定める。もし運動方程式のノイズ (ξ) が大きければ、 K_{k+1} を大きくして観測値による補正の項に重み付けをするのがよいだろう。また観測方程式のノイズ (ω) が大きければ、観測値はあまり当てにならないので、 K_{k+1} を小さくして事前推定値に重み付けするのがよいだろう。 K_{k+1} を具体的に決めるためには、 x_{k+1} の \hat{x}_{k+1} の周りにおける分散を最小化すればよい。

$$\hat{\Sigma}_{k+1} = (1 - K_{k+1}H)\tilde{\Sigma}_{k+1}(1 - K_{k+1}H)^T + K_{k+1}\Omega^\omega K_{k+1}^T \quad (\text{A.11})$$

これから、最適な K_{k+1} は分散のトレースを最小にする、すなわち $\text{tr}(\hat{\Sigma}_{k+1})$ を最小化する、すなわち、 $\partial \text{tr}(\hat{\Sigma}_{k+1}) / \partial K_{k+1} = 0$ を満たすものとして、

$$K_{k+1} = \tilde{\Sigma}_{k+1}H^T(\Omega^\omega + H\tilde{\Sigma}_{k+1}H^T)^{-1} \quad (\text{A.12})$$

と求めることができる。この行列 K_{k+1} をカルマンゲインと呼び、これを用いて事後推定値を求める方法をカルマンフィルタと呼ぶ。ここで、観測方程式のノイズが大きい極限では、

$$\lim_{\Omega^\omega \rightarrow \infty} K_{k+1} = 0 \quad (\text{A.13})$$

となるから観測誤差による補正項は 0 になる。一方、運動方程式のノイズが大きい極限では

$$\lim_{\Omega^\xi \rightarrow \infty} K_{k+1} = \Omega^\omega H (H^T \Omega^\omega H)^{-1} \quad (\text{A.14})$$

である。式 (A.12) のカルマンゲインを用いて \hat{x}_{k+1} を推定すれば、対応する共分散行列は

$$\hat{\Sigma}_{k+1} = (1 - K_{k+1}H)\tilde{\Sigma}_{k+1} \quad (\text{A.15})$$

のように更新されることが分かる。

²⁰補正項が誤差に関して線形の形をしていることは、運動方程式が線形でノイズがガウシアンの場合、Bayes 統計の方法を用いてきちんと導くことができる。詳しくは、Gelb (1974) や Anderson and Moore (1979) といった教科書を参照のこと。

カルマンフィルタの簡単な例として、状態変数観測変数がともにスカラーである以下の系、

$$\begin{cases} x_{k+1} = ax_k + \xi_k \\ z_k = x_k + \omega_k \end{cases} \quad (\text{A.16})$$

を考える。ここで $a = 0.9$ と取ったので、減衰のあるランダムウォークである。ノイズの分散は、 $\Omega^\xi = 0.2, \Omega^\omega = 0.02$ と固定した。図 34 から分かるように、カルマンフィルタはノイジーな観測変数 z から状態変数 x をよく推定できる。

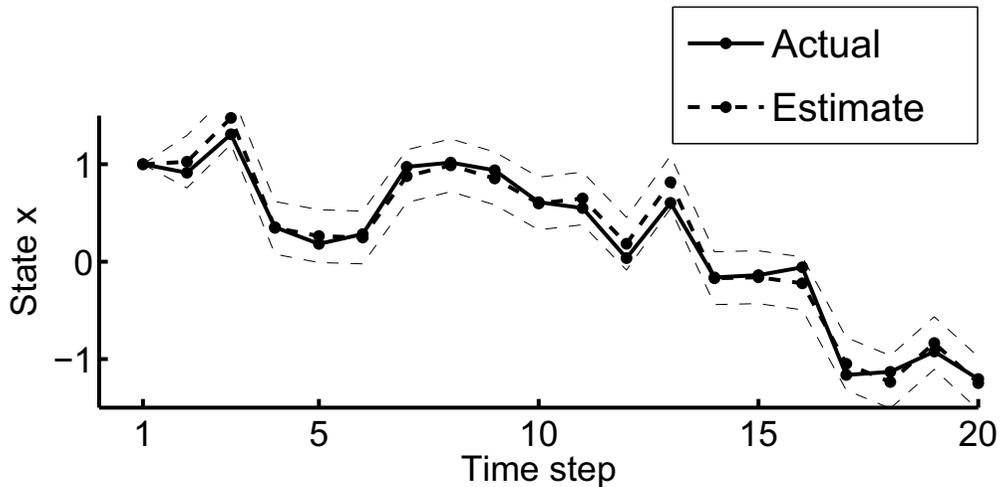


図 34: カルマンフィルタの例。

以下では、カルマンフィルタは事前推定値 \hat{x}_{k+1} と観測値 z_{k+1} を最適に組み合わせて、事後推定値 \hat{x}_{k+1} を計算していることをより明確に見ることにする。カルマンフィルタの式 (A.10) は、matrix inversion formula

$$(A + BCD)^{-1} = A^{-1} - A^{-1}B(DA^{-1}B + C^{-1})^{-1}DA^{-1} \quad (\text{A.17})$$

を用いて書き換えると、

$$\hat{x}_{k+1} = \hat{\Sigma}_{k+1} \left[\left(\hat{\Sigma}_{k+1}^{-1} \hat{x}_{k+1} + H^T (\Omega^\omega)^{-1} z_{k+1} \right) \right] \quad (\text{A.18})$$

となる。事後推定値は、事前推定値と観測値に分散の逆行列を掛けて和をとったものであることが分かる。分散が小さければ、状態に関して正確な情報を持っているはずなので、大きい重みを掛ければよい。反対に分散が大きければ、状態に関してあまり正確な情報を持っていないので、事後推定値にあまり影響を与えないようにすればよい。この式から分かるように、カルマンフィルタは事前推定値と測定値がどれくらい信頼できるかに基づいて重み付けし最適な推定値を求める方法である。

B 非線形カルマンフィルタの一例: Unscented フィルタ

前節のカルマンフィルタは、線形の運動方程式と観測方程式を仮定して導かれた。非線形系への拡張は、拡張カルマンフィルタ (extended Kalman filter)、パーティクルフィルタ (particle filter) などが提案されている。拡張カルマンフィルタは、非線形問題を逐次線形近似して線形カルマンフィルタを用いる方法で、計算コストは低い非線形性が強い場合には役に立たない。パーティクルフィルタは、モンテカルロ法を用いて多数の試行を重ねて推定する方法で、非線形が強い場合でも信頼できる推定値を出す、多数の計算を要するため数値計算に頼らなければならない。ここでは、比較的最近提案された、unscented フィルタと呼ばれる推定方法について解説したい (Julier et al., 2000; Julier and Uhlmann, 2004)。この方法は、分布の代表点を上手にサンプリングすることで、少数個の点で比較的信頼できる推定を行える。脳のモデリングの手法というよりは工学の推定問題の手法であるが、脳のモデリングにも使われ始めていること (たとえば Hamilton and Wolpert (2002), Li et al. (2009) など)、ここでまとめておくことは多少の役には立つかもしれないと期待する。

例として、一般的な非線形の運動方程式、

$$x_{k+1} = f(x_k) + \xi_k, \quad (\text{B.1})$$

および非線形の観測方程式

$$z_k = h(x_k) + \omega_k, \quad (\text{B.2})$$

を考えることにする。オリジナルの Julier et al. (2000) では、運動方程式としてより一般的な $x_{k+1} = f(x_k, \xi_k)$ の形を仮定したが、ここではノイズが単純に加法的に作用する形を仮定した。これにより導出が幾分簡単になる。

今、時刻 k における状態の事後期待値が、

$$\hat{x}_k = \text{E}[x_k | z_1, \dots, z_k] \quad (\text{B.3})$$

で与えられているとし、その分散が

$$\hat{\Sigma}_k = \text{E}[(x_k - \hat{x}_k)(x_k - \hat{x}_k)^T | z_1, \dots, z_k] \quad (\text{B.4})$$

であるとする。アイデアは、状態の分布を少数のサンプル (シグマ点と呼ぶ) で近似することである。 n を状態 x の次元としたとき、unscented フィルタでは中心の一点と分散に沿って散らばっている $2n$ -個の計 $(2n+1)$ -個の点を取る。

$$\begin{cases} X_k^{(0)} = \hat{x}_k \\ X_k^{(i)} = \hat{x}_k + \sqrt{n + \kappa} \sigma_i & (i = 1, \dots, n) \\ X_k^{(n+i)} = \hat{x}_k - \sqrt{n + \kappa} \sigma_i & (i = 1, \dots, n) \end{cases} \quad (\text{B.5})$$

ここで $\{\sigma_i\}$ は共分散行列の平方根における各列ベクトル、

$$\hat{\Sigma}_k^{1/2} = [\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_n] \quad (\text{B.6})$$

と定義する。すぐ後に説明するように、 κ は分布の尖り具合を決めるパラメタである。状態が2次元ベクトルの場合に5つの点をサンプリングした様子を図35左に示した。この $\{X_k^i (i = 0, \dots, 2n)\}$ を以下の係数、

$$\begin{cases} W_0 = \kappa / (n + \kappa), \\ W_i = 1/2(n + \kappa) \end{cases} \quad (\text{B.7})$$

で重み付けして共分散行列を計算すれば、

$$\sum_{i=0}^{2n} W_i (X_k^{(i)} - \hat{x}_k) (X_k^{(i)} - \hat{x}_k)^T = \sum_{i=0}^n \sigma_k \sigma_k^T = \hat{\Sigma}_k \quad (\text{B.8})$$

で、もともとの共分散行列を再現することが分かる。重み付け係数から分かるように、 κ は周辺のサンプル $\{X_k^{(i)}, i = 1, \dots, 2n\}$ に対して中心点 $X_k^{(0)} = \hat{x}_k$ にどれだけ重みをつけるかの係数で、 κ が大きければ分布は中心がとがった形、小さければ分布はつぶれた広がった形をしていることが分かる。実際 $n + \kappa = 3$ の時には Gaussian、 $n + \kappa > 3$ では super-Gaussian、そして $n + \kappa < 3$ では sub-Gaussian になることが示せる。

時刻 $k + 1$ での観測量 z_{k+1} が与えられたとき、事前推定値 \tilde{x}_{k+1} にどのような補正を加えて事後推定値 \hat{x}_{k+1} を得るかということを考える。最も簡単な形として、線形の場合と同様に、線形の補正項を考えるのが自然だろう。

$$\hat{x}_{k+1} = \tilde{x}_{k+1} + K_{k+1} (z_{k+1} - \tilde{z}_{k+1}) \quad (\text{B.9})$$

ここで、 \tilde{z}_{k+1} は観測量 z_{k+1} の事前推定値、 K_{k+1} はカルマンゲインである。この式を用いて、時刻 $k + 1$ における事後共分散行列は、

$$\hat{\Sigma}_{k+1} = \tilde{\Sigma}_{k+1}^{xx} - K_{k+1} \tilde{\Sigma}_{k+1}^{zx} - \tilde{\Sigma}_{k+1}^{xz} K_{k+1}^T + K_{k+1} \tilde{\Sigma}_{k+1}^{zz} K_{k+1}^T \quad (\text{B.10})$$

となることが簡単な計算で示せる。ここで導入した共分散行列、

$$\begin{cases} \tilde{\Sigma}_{k+1}^{xx} \equiv \text{E} [(x_{k+1} - \tilde{x}_{k+1})(x_{k+1} - \tilde{x}_{k+1})^T | z_1, \dots, z_k] \\ \tilde{\Sigma}_{k+1}^{zz} \equiv \text{E} [(z_{k+1} - \tilde{z}_{k+1})(z_{k+1} - \tilde{z}_{k+1})^T | z_1, \dots, z_k] \\ \tilde{\Sigma}_{k+1}^{xz} \equiv \text{E} [(x_{k+1} - \tilde{x}_{k+1})(z_{k+1} - \tilde{z}_{k+1})^T | z_1, \dots, z_k] \\ \tilde{\Sigma}_{k+1}^{zx} \equiv (\tilde{\Sigma}_{k+1}^{xz})^T \end{cases} \quad (\text{B.11})$$

が既知であるとすれば、 Σ_{k+1} を最小化するカルマンゲインは簡単に求まり、

$$K_{k+1} = \tilde{\Sigma}_{k+1}^{xz} (\tilde{\Sigma}_{k+1}^{zz})^{-1} \quad (\text{B.12})$$

これで共分散は、

$$\hat{\Sigma}_{k+1} = \tilde{\Sigma}_{k+1}^{xx} - \tilde{\Sigma}_{k+1}^{xz} (\tilde{\Sigma}_{k+1}^{zz})^{-1} \tilde{\Sigma}_{k+1}^{zx} \quad (\text{B.13})$$

と求まることが分かる。したがって、事後推定値を計算するためには \hat{x} と Σ_k が与えられたとき、事前推定値 \tilde{x}_{k+1} 、 \tilde{z}_{k+1} そして $\tilde{\Sigma}_{k+1}^{xx}$ 、 $\tilde{\Sigma}_{k+1}^{zz}$ 、 $\tilde{\Sigma}_{k+1}^{zx}$ が計算できればよい。

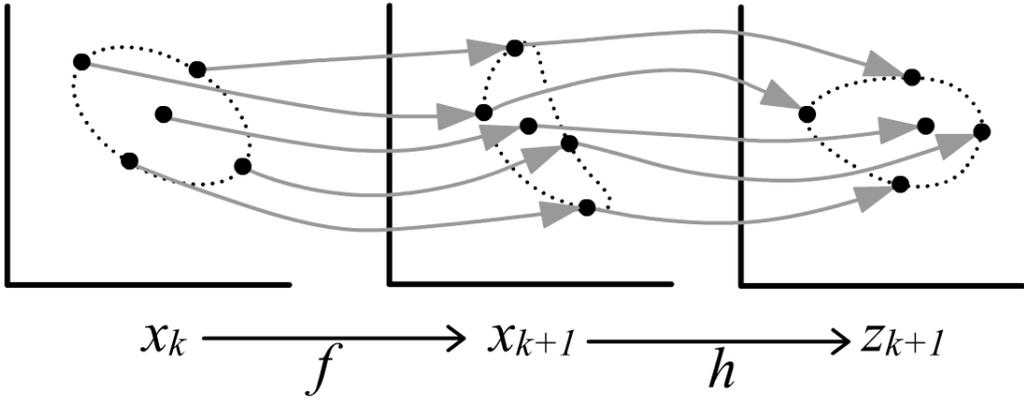


図 35: unscented フィルタにおけるシグマ点の写像を模式的に示した。

基本的なアイデアは、サンプリングされた $(2n + 1)$ 個のシグマ点を運動方程式もしくは観測方程式を用いて写し、写された点を用いて平均と共分散行列を計算することである。 x_{k+1} がどのように分布しているかを見るために、 $\{X_k^{(i)}\}$ を運動方程式で写した点

$$\tilde{X}_{k+1}^{(i)} = f(X_k^{(i)}) \quad (i = 0, \dots, 2n) \quad (\text{B.14})$$

を考えよう。図 35 において左から中央の図で、どのようにサンプリングされた点が写像されていくかを示した。関数 f によって写された点の集合 $\{\tilde{X}_{k+1}^{(i)}\}$ は、 x_{k+1} の分布を代表していると期待できるから、これらの点を用いて x_{k+1} の事前期待値、

$$\tilde{x}_{k+1} = \sum_{i=0}^{2n} W_i \tilde{X}_{k+1}^{(i)} \quad (\text{B.15})$$

と共分散行列

$$\tilde{\Sigma}_{k+1}^{xx} = \sum_{i=0}^{2n} W_i \left(\tilde{X}_{k+1}^{(i)} - \tilde{x}_{k+1} \right) \left(\tilde{X}_{k+1}^{(i)} - \tilde{x}_{k+1} \right)^T + \Omega^\xi \quad (\text{B.16})$$

を計算すればよい。右辺の Ω^ξ は運動方程式に現れた加法的ノイズ ξ の寄与である。これから \tilde{x}_{k+1} と $\tilde{\Sigma}_{k+1}^{xx}$ が得られた。

さらに $\{\tilde{X}_{k+1}^{(i)}\}$ を観測方程式 $z_{k+1} = h(x_{k+1}) + \omega_{k+1}$ をもちいて写せば、

$$\tilde{Z}_{k+1}^{(i)} = h(\tilde{X}_{k+1}^{(i)}) \quad (i = 0, \dots, 2n) \quad (\text{B.17})$$

の $(2n + 1)$ 個の点を得る。図 35 の中央から右の図では、 x_{k+1} から z_{k+1} の写像を示した。 \tilde{x}_{k+1} と $\tilde{\Sigma}_{k+1}^{xx}$ を求めたときと同様に、これらの代表点 $\{\tilde{Z}_{k+1}^{(i)}\}$ から \tilde{z}_{k+1}

$$\tilde{z}_{k+1} = \sum_{i=0}^{2n} W_i \tilde{Z}_{k+1}^{(i)} \quad (\text{B.18})$$

そして共分散行列

$$\tilde{\Sigma}_{k+1}^{zz} = \sum_{i=0}^{2n} W_i \left(\tilde{Z}_{k+1}^{(i)} - \tilde{z}_{k+1} \right) \left(\tilde{Z}_{k+1}^{(i)} - \tilde{z}_{k+1} \right)^T + \Omega^\omega \quad (\text{B.19})$$

が求まる。 x_{k+1} と z_{j+1} の相互相関行列も同様に、

$$\tilde{\Sigma}_{k+1}^{xz} = \sum_{i=0}^{2n} W_i \left(\tilde{X}_{k+1}^{(i)} - \tilde{x}_{k+1} \right) \left(\tilde{Z}_{k+1}^{(i)} - \tilde{z}_{k+1} \right)^T \quad (\text{B.20})$$

で、これで \tilde{x}_{k+1} , \tilde{z}_{k+1} , $\tilde{\Sigma}_{k+1}^{xx}$, $\tilde{\Sigma}_{k+1}^{zz}$, $\tilde{\Sigma}_{k+1}^{xz}$ が求まったので、カルマンゲインを式 (B.12) で決定できることが分かった。

unscented フィルタの一例として、Hénon 写像にノイズが加わったもの、

$$\begin{pmatrix} x_{n+1} \\ y_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - \alpha x_n^2 + y_n \\ \beta y_n \end{pmatrix} + \xi_n \quad (\text{B.21})$$

を考えよう。ここで $\alpha = 1.4$, $\beta = 0.3$ と標準的な値を採用することにする (Hénon, 1976)。この写像は、カオスの振る舞いをすることが知られており、観測による補正なしでは正しく状態を推定することはできない。ここで、 y_n のみ観測可能、すなわち

$$z_n = y_n + \omega_n \quad (\text{B.22})$$

とし、この観測値が与えられた時に x_n を unscented フィルタで推定してみる。ノイズの分散は、 $\Omega^\xi = \text{diag}[3 \times 10^{-4}, 3 \times 10^{-4}]$ および $\Omega^\omega = 5 \times 10^{-4}$ を採用した。図 36 から見て取れるように、このように非線形の系でも unscented フィルタはよい推定値を与えることができる。

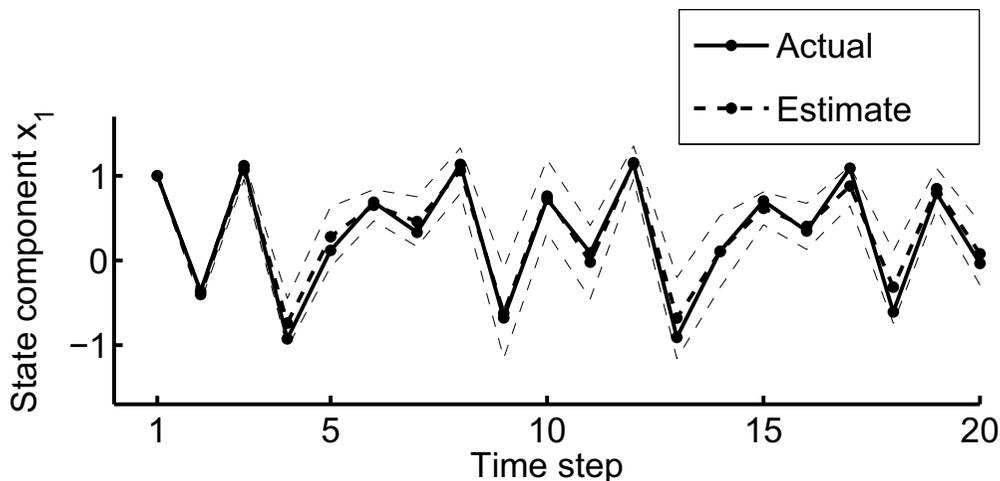


図 36: unscented フィルタの Henon 写像への応用例。太い実線は実際の値、太い点線は推定値、細い点線は 95% の分布を示している。

unscented フィルタは、拡張カルマンフィルタと同程度の計算量で、より高精度の推定値を与えることが示されている (Julier et al., 2000; Julier and Uhlmann, 2004)。アイデアは、少数個のサンプル点で分布を近似し、系の非線形性を保ってサンプル点を写像することであった。しかし、導出と図 35 から明らかのように、確率分布がガウシアンからそれほど離れていない時、そして系の非線形性が

それほど強くない時にのみ有効である。系が非線形性を持ち分布がガウシアンとはみなせない場合、例えばピークが一山ではなく二山以上あるような場合には、より計算機に頼ったパーティクルフィルタを用いる必要がある。この方法は、多数の代表点 (パーティクル) を用いて分布の時間発展を逐次推定する、逐次的モンテカルロ法 (Sequential Monte Carlo Method) である。詳細は、教科書 (Ristic et al., 2004)、もしくはオリジナルの論文 (Gordon et al., 1993; Kitagawa, 1996) を参照して欲しい。

C ダイナミック プログラミング (Dynamic Programming)

ある汎関数が与えられたとき、極小を求めるためには、物理では変分法がよく使われる。ここでは、たいへん有効な最適化法であり、しかし物理を専門とする人には意外と知られていないと思われる、Richard Bellman (Bellman, 1957) によって提案されたダイナミックプログラミングについて解説する²¹。この手法を用いることで、ハミルトン-ヤコビ方程式の直感的に導出できたり、変分法では解くことのできない最適化問題を解いたりすることができる。ダイナミックプログラミングは、たとえばゲーム理論における意思決定理論に用いられていたり、強化学習のある特殊な場合として用いられたりして、脳のモデリングに欠かせない手法の一つになっている。

まず、簡単な問題から始めることにしよう。話を単純にするために、離散時間で決定論的な運動方程式 (非線形でもかまわない)、

$$x_{k+1} = f(x_k, u_k) \quad (\text{C.1})$$

を考える。ここで x_k は状態ベクトル、 u_k は制御信号とする。評価関数は、離散時間ステップに関する和、

$$J[\{u\}] = \sum_{k=1}^N g(x_k, u_k) \quad (\text{C.2})$$

とし、 $g(x, u)$ は x と u に関する凹関数とする。評価関数の中の和において、 x は u によって決まるので独立変数ではなく、したがって J は $\{u_1, \dots, u_N\}$ の関数である。この最小化問題は決して特殊なものではなく、後で見ると、簡単な変数変換を行うことで通常の物理の教科書で議論されるような、最小作用の原理の形に変形することができる。

もしこの最小化問題を変分法 (この場合偏微分だけれども) で解くとしたら、どのような方法が考えられるだろうか。もし、運動方程式における関数 f が比較的取り扱いやすい形であれば、すべての x を u の関数として解き、 $J[u]$ を u に関して陽な形に書き下すことができよう。そうすれば、あとは力技で、 $\partial J[u] / \partial u_k = 0$ ($k = 1, \dots, N$) を解ければ、「原理的には」最小解を求めることができる。もし、運動方程式が込み入っていて、 x を u の関数としてあからさまに書くことが難しい場合には、運動方程式を拘束条件とみなし、ラグランジュの未定乗数法を用いることもできるだろう。その場合には、未定乗数 $\{\lambda_k\}$

$$J'[u, x, \lambda] = \sum_k \{g(x_k, u_k) - \lambda_{k+1}^T (x_{k+1} - f(x_k, u_k))\} \quad (\text{C.3})$$

²¹制御理論でよく使われるもうひとつの最適化法として、Pontryagin の最小化 (最大化) 原理という方法がある。これは変分法の発展であり、特に制御信号のとりうる値に制限がある場合などに有用である。たとえば Bryson and Ho (1975) など参照のこと。

を (x, u, λ) について変分すれば、「原理的には」解くことができる。

「原理的には」と書いたのは、実際には解くことが難しいからである。変分法では、 N 個の非線形連立方程式を与える。これは非常に特殊な場合(たとえば、線形の運動方程式と二次の評価関数の場合)を除いて、解析的に解くことは不可能である。また、数値解を求める場合にも、 N 次元空間における最小解を求めるのは、一般的に難しい。これから説明するダイナミックプログラミングは、この最小化問題を、 N -個の一次元方程式を逐次解く問題に還元する。一次元方程式であれば、多少の非線形性があっても解けることがあるのである。

ここで、次の関数、

$$V_n[x_n] \equiv \min_{u_n, u_{n+1}, \dots, u_N} \left(\sum_{k=n}^N g(x_k, u_k) \right) \quad (C.4)$$

を導入する。途中の離散時間ステップ n から最終ステップ N まで最適化された関数で、cost-to-go 関数と呼ばれる。ダイナミックプログラミングにおいて、中心的な役割を果たす関数である。

ダイナミックプログラミングのアイディアは、ステップ n とそれ以降のステップの最適化を分けて逐次的に最適化することである。右辺における $\{u_n, u_{n+1}, \dots, u_N\}$ に関する最小化を、 u_n に関する部分とそれ以外に関する部分に分けると、

$$\begin{aligned} V_n[x_n] &= \min_{u_n, \dots, u_N} \left(\sum_{k=n}^N g(x_k, u_k) \right) \\ &= \min_{u_n} \left\{ g(x_n, u_n) + \min_{u_{n+1}, \dots, u_N} \left(\sum_{k=n+1}^N g(x_k, u_k) \right) \right\} \end{aligned} \quad (C.5)$$

右辺第二項は、定義により $V_{n+1}[x_{n+1}] = V_{n+1}[f(x_n, u_n)]$ であるから、

$$V_n[x_n] = \min_{u_n} \{ g(x_n, u_n) + V_{n+1}[f(x_n, u_n)] \} \quad (C.6)$$

となる。この方程式は、 $(n+1)$ -ステップの cost-to-go 関数が与えられたときに、一つ前の n -ステップの cost-to-go 関数を逐次的に決める式であり、Bellman の最適方程式と呼ばれる。終端条件として、 $V_N(x_N)$ を

$$V_N(x_N) = \min_{u_N} g(x_N, u_N) \quad (C.7)$$

で決定できれば、最適方程式をステップごとに解いていくことで、最適解を与える $\{u_i, i = 1, \dots, N\}$ を決定することができる。ここでは終点から始点にむけての最適化問題を考えたので、特にバックワード・ダイナミックプログラミング (backward dynamic programming) と呼ばれる。

ダイナミックプログラミングには、変分法に比べて、いくつかの優れた点がある。

1. N -個の未知変数を逐次的に最適化するので、一度に行う最適化は一変数についてのみである。言い換えるなら、変分法では N -次元の連立方程式を解く必要があったのだが、ダイナミックプログラミングでは N -個の一次元方程式を繰り返し解けばよく、解析的にも数値計算的にも取り扱いが容易になる。
2. 制御変数の取りうる値に制限があるとき(たとえば、出しうる力に上限があるとき)、つまり $u_{min} \leq u_k \leq u_{max}$ ($k = 1, \dots, N$) の場合を考えよう。変分法ではすべての変数に制限がつく

ため、変分にも制限がつくことになり、解くことが難しい。しかし、ダイナミックプログラミングであれば、一変数の制限つき最適化に帰着するので、比較的扱いやすい。

3. ここでは運動方程式が決定論的な場合を示したが、運動方程式が確率論的な場合にも簡単に拡張できる。
4. すぐ後の Appendix C.1 の例で見ると、状態変数・制御変数が離散値をとる場合でも適用できる。
5. 最小値を与える制御変数を与えるだけでなく、評価関数の最小値も V_1 として自動的に計算される。

要するに、ダイナミックプログラミングは、逐次的な一次元最適化問題に落とすことで、変分法では容易でない最適化問題を解くことができるのである。

最後に、ダイナミックプログラミングについて時々誤った記述を見かけるので、蛇足ではあるけれども、一言コメントをしたい。たとえば、強化学習の有名な教科書である Sutton and Barto (1998) には、ダイナミックプログラミングについて以下の記述がある。

The term dynamic programming (DP) refers to a collection of algorithms that can be used to compute optimal policies given a perfect model of the environment as a Markov decision process (MDP).

不幸なことに、ダイナミックプログラミングは最適問題を解くアルゴリズムと誤解されているふしがある。しかし、以下に見るように、ダイナミックプログラミングは、Hamilton-Jacobi 方程式を導くことができるし、変分法では解けない最適化問題を解析的に解くこともできる。そういった意味で、ダイナミックプログラミングは最適化問題を解くための理論的枠組みである。想像するに、名前の「プログラミング」という部分が、いかにもコンピュータサイエンスの一方法という印象を与えてしまったのであろう。なにか新しいことを提唱するときに名前付けがいかにか大切かということ思い起こさせる一例である²²。

C.1 ダイナミックプログラミングの例：最短経路問題

ダイナミックプログラミングの例として、図に示すような最短経路問題を解くことにする。問題は、始点 A から終点 H に行くのにもっとも短い距離である経路を見つけること、つまり

$$J[P_2, P_3] = L(A, P_2) + L(P_2, P_3) + L(P_3, H) \quad (\text{C.8})$$

を最小値にする中間点 P_2, P_3 を求めることである。ここで、 $L(P, Q)$ は二点 P と Q を結ぶ経路長とする。特に終点から始点に向けて解くバックワード・ダイナミックプログラミングを用いるが、始点から終点に向けて解くフォワード・ダイナミックプログラミングでも同様に解ける。この最短経路問

²²ダイナミックプログラミングという名前の由来については、Bellman の自伝 (Bellman, 1984) および Dreyfus (2002) にある逸話が興味深い。それによると、Bellman は数学嫌いの役人から自分のやっている研究を隠すために、わざとこの名前を使ったとのことである。

題を解くため、最適方程式 (C.6) を少し書き換えよう。 n -ステップにおける cost-to-go 関数 $V_n(P)$ を点 P から終点までの最短経路とすると、最適方程式は、

$$V_n(P) = \min_{P' \in \mathcal{P}_{n+1}} \{L(P, P') + V_{n+1}(P')\} \tag{C.9}$$

と書くことができる。ここで右辺の最小化は、 $(n + 1)$ -ステップにおける全ての点の集合 \mathcal{P}_{n+1} について行われる。以下ではダイナミックプログラミングによる解法をステップごとに見てみよう。

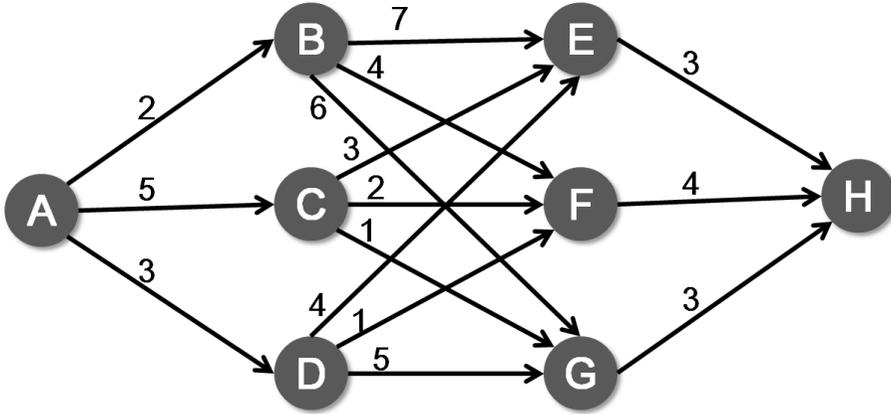


図 37: 最短経路問題の例。線分につけられた数字は、その線分がどれくらいの距離を持つかを示している。

まず、終点 H における cost-to-go 関数は、終点に既にいるので、

$$V_4[H] = 0 \tag{C.10}$$

である。これから 1 ステップ前では、

$$\begin{cases} V_3[E] = \min [3 + V_4[H]] = 3 \\ V_3[F] = \min [4 + V_4[H]] = 4 \\ V_3[G] = \min [3 + V_4[H]] = 3 \end{cases} \tag{C.11}$$

となる。さらに続けて、

$$\begin{cases} V_2[B] = \min [7 + V_3[E], 4 + V_3[F], 6 + V_3[G]] = 8 \\ V_2[C] = \min [3 + V_3[E], 2 + V_3[F], 1 + V_3[G]] = 4 \\ V_2[D] = \min [4 + V_3[E], 1 + V_3[F], 5 + V_3[G]] = 5 \end{cases} \tag{C.12}$$

となるのがわかる。ここでの最適化では V_3 のみを知っていればよく、 V_4 を知る必要がないことに注意してほしい。ダイナミックプログラミングでは、前回の最適値のみが必要なので、最適解を与える経路を覚えておく必要がないので、メモリーを効率よく使える。そして始点に向けての最適化は、

$$V_1[A] = \min [2 + V_2[B], 5 + V_2[C], 3 + V_2[D]] = 8 \tag{C.13}$$

となり、経路の最短値は8であること、その経路はA→D→F→Hであることがわかる。ダイナミックプログラミングの特徴として、最短経路だけではなく、経路の最小値も与えることが挙げられる。これは後で経路積分の古典極限としてダイナミックプログラミングを導くときに重要となる。

D 最適制御 (Optimal Control)

ダイナミックプログラミングのひとつの応用例として、最適制御問題を考えることにする。ここでは特に解析的に解ける場合として、評価関数が x と u に関して二次の場合、

$$J[\{u\}] = \frac{1}{2}x_f^T Q_N x_f + \frac{1}{2} \sum_{k=0}^N (x_k^T Q_k x_k + u_k^T R_k u_k), \quad (\text{D.1})$$

そして運動方程式が線形の場合、

$$x_{k+1} = Ax_k + Bu_k, \quad (\text{D.2})$$

を考えることにする。

ダイナミックプログラミングではまずステップ N における cost-to-go 関数を考えることから始める。評価関数には u_N が含まれないので、単に x_f に関する二次形、

$$V_N[x_f] = \frac{1}{2}x_f^T Q_N x_f \quad (\text{D.3})$$

になる。Bellman の最適方程式を用いて、一つ前のステップ $N-1$ における cost-to-go 関数は

$$\begin{aligned} V_{N-1}[x_{N-1}] &= \min_{u_{N-1}} \left\{ \frac{1}{2} (x_{N-1}^T Q_{N-1} x_{N-1} + u_{N-1}^T R_{N-1} u_{N-1}) + V_N[x_f] \right\} \\ &= \min_{u_{N-1}} \left\{ \frac{1}{2} (x_{N-1}^T Q_{N-1} x_{N-1} + u_{N-1}^T R_{N-1} u_{N-1}) \right. \\ &\quad \left. + \frac{1}{2} (Ax_{N-1} + Bu_{N-1})^T Q_N (Ax_{N-1} + Bu_{N-1}) \right\} \quad (\text{D.4}) \end{aligned}$$

これは x_{N-1} に関しても u_{N-1} に関しても二次なので、 u_{N-1} に関して最小化したものは x_{N-1} に関して二次になり

$$V_{N-1}[x_{N-1}] = \frac{1}{2}x_{N-1}^T (Q_{N-1} + A^T Q_N A - A^T Q_N B L_{N-1}) x_{N-1} \quad (\text{D.5})$$

と与えられる。最適解を与える制御信号は

$$u_{N-1} = -L_{N-1} x_{N-1}. \quad (\text{D.6})$$

のように現在の状態 x_{N-1} に比例する形をしており、このような制御をフィードバック制御と呼ぶ。係数行列 L_{N-1} は

$$L_{N-1} \equiv (R_{N-1} + B^T Q_N B)^{-1} B^T Q_N A, \quad (\text{D.7})$$

で与えられる。

ステップ N から $N - 1$ の計算で cost-to-go 関数は x に関して二次の式に留まることが示せたから、同様の計算を繰り返すことで一般のステップ k に関しても cost-to-go 関数は x の二次式になることが帰納的にわかる。ステップ $k (k = 1, \dots, N - 1)$ における二次の係数行列を S_k と書くことにすれば、

$$V_k[x_k] = \frac{1}{2} x_k^T S_k x_k \quad (\text{D.8})$$

として、Bellman の optimality equation に代入すれば、 S_k に関する漸化式、

$$S_k = Q_k + A^T S_{k+1} (A - B L_k) \quad (\text{D.9})$$

を得る。定義により $S_N = Q_N$ である。

$$L_k = (R_k + B^T S_{k+1} B)^{-1} B^T S_{k+1} A \quad (\text{D.10})$$

最適解を与える制御信号は、状態 x_k に比例したフィードバック型をしていて

$$u_k = -L_k x_k \quad (\text{D.11})$$

となる。このため L_k はフィードバックゲインと呼ばれることもある。 S_k に関する漸化式を終点 N から始めて始点まで時間を逆向きに解くことで $\{S_k | k = 1, \dots, N\}$ が求まり、さらにフィードバックゲイン $\{L_k | k = 1, \dots, N\}$ も決まる。このように最適化を最初のステップまで繰り返して得られた cost-to-go 関数 $V_1[x_1]$ は、評価関数 (D.1) の最小値でもある。

$$V_1[x_1] = \min_{u_1, \dots, u_N} J[\{u\}] = \frac{1}{2} x_1^T S_1 x_1. \quad (\text{D.12})$$

ここで述べた最適制御の導出は、Appendix A で述べたカルマンフィルターの導出に似ている。どちらも線形の運動方程式で、二次の評価関数を最小化するようにゲインを決めたわけである。これは単に似ているというだけでなく、実はこれらは同じ最適化問題として書くことができるのである (Crassidis and Junkins, 2004)。これにより、カルマンフィルターで発展された方法を最適制御に応用したり、その逆も可能になる。

E ダイナミックプログラミングによるハミルトン・ヤコビ方程式の一導出法

解析力学において、ハミルトン・ヤコビ方程式の導出は (少なくとも筆者にとって) 明らかではない。正準変換や角・作用変数、可積分性などの議論を経たあと、ようやくハミルトン・ヤコビ方程式にたどり着けるのである (Goldstein et al., 2002)。そして苦勞して得られたハミルトン・ヤコビ方程式には、物理的・直感的意味を汲み取ることに難しいし、そこに現れる正準変換の母関数が実は作用であることを直感的ではない。ところが、ダイナミックプログラミングを使えば、ハミルトン・ヤコビ i 方程式がするすると導けてしまうのである。

ここでは、ダイナミックプログラミングを用いてハミルトン・ヤコビ方程式を導出することにする。最小化すべき量は、ラグランジアン $L[x, \dot{x}]$ の積分である作用、

$$S = \int_{t_0}^{t_f} dt L[x, \dot{x}], \quad (\text{E.1})$$

で、これはある瞬間毎の和であるからダイナミックプログラミングを適用できる。ここでは導出を簡単にするため、ラグランジアンが陽に時間に依らない場合を考えたが、時間に依存する場合も同様に取り扱える。速度 \dot{x} は位置 x とは独立であり、かつ次の時刻における位置を決めるわけだから、制御変数とみなすことができる。

$$S = \int_{t_0}^{t_f} dt L[x, u], \quad \dot{x} = u \quad (\text{E.2})$$

基本的なアイデアは、時刻 t と微小な ϵ だけずれた時刻 $t + \epsilon$ において Bellman の最適方程式を書き、 $\epsilon \rightarrow 0$ の連続極限をとることである。ダイナミックプログラミングにおいてまず始めにすることは cost-to-go 関数 $V[x, t]$ を定義することである。

$$V[x(t), t] \equiv \min_{u(\tau), t \leq \tau \leq t_f} \int_t^{t_f} d\tau L[x, u] \quad (\text{E.3})$$

これから、Bellman の optimality equation は、

$$\begin{aligned} V[x(t), t] &= \min_{u(\tau), t \leq \tau \leq t_f} \int_t^{t_f} d\tau L[x, u] \\ &= \min_{u(\tau), t \leq \tau \leq t_f} \left\{ \int_t^{t+\epsilon} d\tau L[x, u] + \int_{t+\epsilon}^{t_f} d\tau L[x, u] \right\} \\ &= \min_{u(\tau), t \leq \tau \leq t+\epsilon} \left\{ \epsilon L[x(t), u(t)] + \min_{u(\tau), t+\epsilon \leq \tau \leq t_f} \int_{t+\epsilon}^{t_f} d\tau L[x, u] \right\} \end{aligned} \quad (\text{E.4})$$

と導くことができる。最後の式において、右辺第二項は定義により $V[x(t + \epsilon), t + \epsilon]$ なので、

$$V[x(t), t] = \min_{u(t)} \{ \epsilon L[x, u] + V[x(t + \epsilon), t + \epsilon] \} \quad (\text{E.5})$$

を得る。ここから、連続極限 $\epsilon \rightarrow 0$ をとって $\mathcal{O}(\epsilon)$ の項のみ残せば

$$-\frac{\partial V[x, t]}{\partial t} = \min_u \left[L[x, u] + \frac{\partial V^T}{\partial x} \dot{x} \right] \quad (\text{E.6})$$

が導かれる。

右辺に現れる cost-to-go 関数の $x(t)$ による偏微分は、解析力学での運動量であること、

$$\frac{\partial V[x, t]}{\partial x(t)} = -p(t) \quad (\text{E.7})$$

は以下のようにして分かる。偏分 $x(\tau)$ ($t \leq \tau \leq t_f$) を与えると、

$$\delta \int_t^{t_f} d\tau L[x, \dot{x}] = \int_t^{t_f} d\tau \left[\frac{\delta L}{\delta x} - \frac{d}{d\tau} \frac{\delta L}{\delta \dot{x}} \right] \delta x(\tau) + \left. \frac{\delta L}{\delta \dot{x}} \delta x \right|_t^{t_f} \quad (\text{E.8})$$

となるから、 $V[x, t]$ の $x(t)$ における偏微分は上式の表面項から得られて、

$$\frac{\partial V[x, t]}{\partial x} = -\frac{\partial L}{\partial \dot{x}} \quad (\text{E.9})$$

となり、解析力学では $p = \partial L / \partial \dot{x}$ であることを思い起こせば、式 (E.7) を得る。

ゆえに、ハミルトニアンを解析力学の場合と同じように、ラグランジアン のルジャンドル変換、

$$H[x, p, u] \equiv p^T \dot{x} - L[x, u] \quad (\text{E.10})$$

として定義しよう。これはまさに式 (E.6) なので、

$$\frac{\partial V[x, t]}{\partial t} = \max_u H[x, p, u] \quad (\text{E.11})$$

が得られる。これは解析力学でのハミルトン・ヤコビ方程式 (で符号を変えたもの) である²³。ここで導かれた右辺における u に関する最大化は解析力学のハミルトン・ヤコビ方程式には陽には書かれていないが、解析力学のハミルトン・ヤコビ方程式は最適軌道上で定義されたものであるから、陰に軌道に関する最適化は含まれているのである。以上のようにダイナミックプログラミングから導かれたハミルトン・ヤコビ方程式を、導出者の Richard Bellman に敬意を表して Hamilton-Jacobi-Bellman (HJB) 方程式と呼ぶことがある。

E.1 Hamilton-Jacobi-Bellman 方程式を用いた調和振動子の解法

ここでは HJB 方程式を用いた調和振動子の解法を説明する。振動数 ω の調和振動子のラグランジアンは

$$L[x, \dot{x}] = \frac{1}{2}\dot{x}^2 - \frac{\omega^2}{2}x^2 = \frac{1}{2}u^2 - \frac{\omega^2}{2}x^2 \quad (\text{E.12})$$

と与えられる。ここで前節と同様に \dot{x} を制御信号 u と見なした。ラグランジアンは x と u に関して二次なので、cost-to-go 関数も x に関して二次の形

$$V[x, t] = \min_{u(\tau), t \leq \tau \leq t_f} \int_t^{t_f} d\tau L[x(\tau), u(\tau)] = \frac{1}{2}M(t)x^2 \quad (\text{E.13})$$

を仮定してよいだろう。 $V[x, t]$ において x と t は独立変数と見なせるので、それぞれの変数に関する偏微分は

$$\frac{\partial V}{\partial t} = \frac{1}{2}\dot{M}x^2, \quad \frac{\partial V}{\partial x} = Mx$$

と与えられる。これを HJB 方程式 (E.6) に代入して

$$-\frac{1}{2}\dot{M}x^2 = \min_u \left[\frac{1}{2}u^2 - \frac{\omega^2}{2}x^2 + Mxu \right] \quad (\text{E.14})$$

を得る。右辺の u に関する最小化から、

$$u = -Mx, \quad (\text{E.15})$$

を導けるからこれより M に関する微分方程式

$$\frac{dM}{dt} = M^2 + \omega^2 \quad (\text{E.16})$$

²³ここで符号が通常のハミルトン・ヤコビ方程式と異なるのは、cost-to-go 関数において時間 t を積分の下限値として定義したからである。Appendix の他の部分と整合性を保つため、このような定義を用いたが、

$$V[x(t), t] \equiv \min_{u(\tau), t_0 \leq \tau \leq t} \int_{t_0}^t d\tau L[x, u]$$

という定義を用いてフォワード・ダイナミックプログラミングを用いれば、通常のハミルトン・ヤコビ方程式を導くことができる。

が得られる。 $M(t_f) = 0$ の境界条件のもと $M(t)$ は簡単に解けて、

$$M(t) = \omega \tan [\omega(t - t_f)] \quad (\text{E.17})$$

となる。

$M(t)$ が求まったので、 $x(t)$ を求めるのも簡単である。 x の満たす微分方程式は

$$\dot{x} = u(t) = -M(t) \cdot x(t) = \omega \tan [\omega(t - t_f)] x(t),$$

なので、これを $x(t_0) = x_0$ の境界条件で解けば

$$x(t) = x_0 \frac{\cos [\omega(t_f - t)]}{\cos [\omega(t_f - t_0)]} \quad (\text{E.18})$$

が求まる。

F 経路積分の古典極限としてのダイナミックプログラミング

ここでは、ダイナミックプログラミングが経路積分の古典極限 ($\hbar \rightarrow 0$) として現れることを示そう。時刻 $t = t_i$ で位置 $x = x_i$ にある粒子が時刻 $t = t_f$ で位置 $x = x_f$ に移る遷移振幅を経路積分で計算しよう。実際に計算するために、時間 t を N -個の離散時間 ($\{t_i, t_i + \Delta t, t_i + 2\Delta t, \dots, t_f = N\Delta t\}$) で分割する。通常、始点 x_i から始めて終点 x_f に向けて遷移振幅を計算するのだが、backward DP の式を導きたいので、ここでは終点から始点に向けて遷移振幅を計算したい。もし離散時間間隔 Δt が十分小さければ、 $(N - 1)$ -ステップでの位置 x_{N-1} から終点での位置 x_N への遷移確率 $\psi(x_{N-1}, x_N)$ は、Dirac-Feynman の処方に従い、

$$K_{N-1}[x_{N-1}] \equiv \psi(x_{N-1}, x_f) = e^{\frac{i}{\hbar} S(x_{N-1}, x_N)} \quad (\text{F.1})$$

と、作用の指数関数としてかける。ここで $S(x_{N-1}, x_N)$ は始点と終点を固定したときの作用の値、

$$S(x_{N-1}, x_N) = \int_{t_{N-1}, x(t_{N-1})=x_{N-1}}^{t_N, x(t_N)=x_N} dt L[x, \dot{x}] \quad (\text{F.2})$$

である。いま、終点は位置 x_f に固定してあるので、 $\psi(x_{N-1}, x_N)$ は実質的に x_{N-1} のみの関数であるから、それを強調するために $K_{N-1}[x_{N-1}]$ と書くことにする。

$(N - 2)$ -ステップにおける位置 x_{N-1} から終点までの遷移確率を計算するには、 $\psi(x_{N-2}, x_{N-1})$ と $\psi(x_{N-1}, x_N)$ を掛けて、中間位置である x_{N-1} についてすべて和をとればよいから、

$$\begin{aligned} K_{N-2}[x_{N-2}] &= \int_{-\infty}^{\infty} dx_{N-1} \psi(x_{N-2}, x_{N-1}) \psi(x_{N-1}, x_N) \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} dx_{N-1} e^{\frac{i}{\hbar} S(x_{N-2}, x_{N-1})} K_{N-1}[x_{N-1}] \end{aligned} \quad (\text{F.3})$$

となる。ここで K_{N-1} から K_{N-2} が得られたことに注意してほしい。同様に、ステップ n での x_n から終点 x_f への遷移振幅 $K_n[x_n]$ は、

$$\begin{aligned} K_n[x_n] &= \int_{-\infty}^{\infty} \cdots \int_{-\infty}^{\infty} dx_{n+1} \cdots dx_{N-1} \psi(x_n, x_{n+1}) \cdots \psi(x_{N-1}, x_N) \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} dx_{n+1} e^{\frac{i}{\hbar} S(x_n, x_{n+1})} K_{n+1}[x_{n+1}] \end{aligned} \quad (\text{F.4})$$

のように、 $K_{n+1}[x_{n+1}]$ から逐次的に計算できることがわかる。

ここでは位相成分に着目したいので、遷移振幅を

$$K_n[x_n] \equiv (\text{const.}) \times e^{\frac{i}{\hbar} V_n[x_n]} \quad (\text{F.5})$$

と書くことにすれば、式 (F.4) は、

$$K_n[x_n] = (\text{const.}) \times \int_{-\infty}^{\infty} dx_{n+1} e^{\frac{i}{\hbar} (S(x_n, x_{n+1}) + V_{n+1}[x_{n+1}])} \quad (\text{F.6})$$

と書ける。ここで、古典極限 $\hbar \rightarrow 0$ を考えると、鞍点法から x_{n+1} の積分で停留値が主要な寄与を与えるから、

$$K_n[x_n] = (\text{const.}) \times \exp \left[\frac{i}{\hbar} \min_{x_{n+1}} \{S(x_n, x_{n+1}) + V_{n+1}[x_{n+1}]\} \right] \quad (\text{F.7})$$

となる。指数関数の肩に着目すれば、

$$V_n[x_n] = \min_{x_{n+1}} \{S(x_n, x_{n+1}) + V_{n+1}[x_{n+1}]\} \quad (\text{F.8})$$

が得られる。これは正に Bellman の最適方程式 (C.6) (で最適化変数を u_n から x_{n+1} に置き換えたもの) である。経路積分ではすべての経路について足し上げる必要があったが、古典極限をとることで作用の最小値をとる経路のみが生き残るのである。経路積分の古典極限が最適方程式を導くことを見たが、反対にダイナミックプログラミングから量子力学のシュレディンガー方程式を導くこともできる (Rosenbrock, 1985; Rosenbrock, 1995)。ダイナミックプログラミングは、解析力学におけるハミルトン・ヤコビ方程式を見通しよく導け、また量子力学への繋がりも直接的である。

G 水平方向の眼球運動および上腕の単関節運動の運動方程式

最小時間モデルを説明する際に、本文ではなるべく一般的な式 (4.3) を用いたが、ここでは具体的に水平方向の眼球運動と上腕の単関節運動の運動方程式の具体的な表式を説明することにする。

まず、水平方向における眼球の運動方程式は、二つの時間定数 t_1, t_2 を持つ二次の微分方程式、

$$\ddot{\theta} + \frac{t_1 + t_2}{t_1 t_2} \dot{\theta} + \frac{1}{t_1 t_2} \theta = \tau \quad (\text{G.1})$$

と書くことができる。右辺の τ は、眼球に作用するトルクである。時間定数は実験的に計測することができて、実験結果によれば $t_1 = 224\text{ms}$, $t_2 = 13\text{ms}$ とおくことができる。またトルク τ は運動指令 u の一次のローパス信号として近似できて、

$$\left(1 + t_3 \frac{d}{dt}\right) \tau = u \quad (\text{G.2})$$

となる。ここで t_3 は 10ms とおくことにする。これらの式からトルク τ を消去すれば、 $n = 3$ とした運動方程式 (4.3) が得られる。また係数は、

$$\begin{cases} \alpha_2 = \frac{1}{t_1} + \frac{1}{t_2} + \frac{1}{t_3}, & \alpha_1 = \frac{1}{t_1 t_2} + \frac{1}{t_2 t_3} + \frac{1}{t_3 t_1} \\ \alpha_0 = \frac{1}{t_1 t_2 t_3}, & \beta = \frac{1}{t_3}. \end{cases} \quad (\text{G.3})$$

と決まる。

上腕において肩関節を固定した場合の肘関節の周りの単関節運動は、 θ を肘の角度として、

$$I\ddot{\theta} + b\dot{\theta} = \tau \quad (\text{G.4})$$

と書くことができる。ここで I は慣性モーメント、 b は粘性係数であり、それぞれの値は $0.20\text{kg}\cdot\text{m}^2$ 、 $0.25\text{kg}\cdot\text{m}^2/\text{s}$ と固定した。運動指令 u からトルク τ を与える式は二次のローパスフィルタ、

$$\left(1 + t_a \frac{d}{dt}\right) \left(1 + t_e \frac{d}{dt}\right) = u. \quad (\text{G.5})$$

を用いた。ここで $t_a = 30\text{ms}$ 、 $t_e = 40\text{ms}$ を使った。これらから τ を消去すれば、運動方程式 (4.3) で $n = 4$ とした式が得られ、係数は

$$\begin{cases} \alpha_3 = \frac{b}{I} + \frac{1}{t_a} + \frac{1}{t_e}, & \alpha_2 = \frac{1}{t_a t_e} + \left(\frac{1}{t_a} + \frac{1}{t_e}\right) \frac{b}{I} \\ \alpha_1 = \frac{b}{t_a t_e I}, & \alpha_0 = 0, \\ \beta = \frac{1}{t_3} \end{cases} \quad (\text{G.6})$$

と定まる。

参考文献

伊藤 正男 (1980) 「脳的设计図」、中央公論社。

今水 寛 (2000) 「大脳皮質の情報表現」、「脳科学大事典」甘利・外山 (編) 朝倉書店。

川人 光男 (1996) 「脳の計算理論」、産業図書。

篠本 滋 (1996) 「脳のデザイン」、岩波書店。

下條 信輔 (1995) 「視覚の冒険 -イリュージョンから認知科学へ-」、産業図書。

杉本 徳和, 有木 由香 (2008) -オータムスクール ASCONE07 脳科学への数理的アプローチ- 田中宏和 ASCONE2007 講義録「ロコモーションの計算理論-生物とロボットの接点-」日本神経回路学会誌 **15**(4) 298-311.

廣瀬 智士 (2008) -オータムスクール ASCONE07 脳科学への数理的アプローチ- 山本憲司先生 ASCONE2007 講義録「運動生理実験超入門~From Neuron to Newton~ 脳は $F = ma$ をどのように表現するか」日本神経回路学会誌 **15**(2) 136-144.

山鳥 重 (1985) 「神経心理学入門」、医学書院。

Amit D. (1989) *Modeling Brain Function: The world of attractor neural networks*, Cambridge, U. K., Cambridge University Press.

- Anderson B. D. O., Moore J. B. (1979) *Optimal Filtering*, Englewood Cliffs, New Jersey, Prentice-Hall Inc.
- Bahill A. T., Clark M. R., Stark L. (1975) “The main sequence, a tool for studying human eye movements,” *Mathematical Biosciences* **24**, 191–204.
- Bellman, R. E. (1957) *Dynamic Programming*, New Jersey, Princeton University Press.
- Bellman, R. E. (1984) *Eye of the Hurricane*, World Scientific Publishing Company, Singapore.
- Berthoz, A. (2000) *The Brain’s Sense of Movement*, Massachusetts, Harvard University Press.
- Bishop C. M. (1995) *Neural Networks for Pattern Recognition*, The Oxford University Press.
- Blakemore S-J., Wolpert D. M., Frith C. (2000) “Why can’t you tickle yourself?” *NeuroReport* **11**, R11–R16.
- Brashers-Krug T., Shadmehr R., Bizzi E. (1996) “Consolidation in human motor memory,” *Nature* **382**, 252–255.
- Bridgeman B., Hendry D., Stark L. (1975) “Failure to detect displacement of visual world during saccadic eye movements,” *Vision Research* **15**, 719–722.
- Brooks R. A. (1991) “Intelligence without representation,” *Artificial Intelligence* **47**:139–160.
- Bryson A. E., Ho Y. C. (1975) *Applied Optimal Control*, New York, Hampshire.
- Carpenter R. H. S. (1988) *Movements of the Eyes*, Pion Ltd; 2nd edition.
- Coltz J. D., Johnson M. T. V., Ebner T. J. (1999) “Cerebellar Purkinje cell simple spike discharge encodes movement velocity in primates during visuomotor arm tracking,” *Journal of Neuroscience* **19**, 1782–1803.
- Corkin, S. (1968) “Acquisition of motor skill after bilateral medial temporal-lobe excision,” *Neuropsychologia* **6**, 255–265.
- Crassidis J. L., Junkins J. L. (2004) *Optimal Estimation of Dynamical Systems*, Chapman & Hall/CRC.
- Cunningham H. A. (1989) “Aiming error under transformed spatial mappings suggests a structure for visuo-motor maps,” *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performances*, **15**: 493–506.
- Dayan P., Abbott L. (2001) *Theoretical Neuroscience*, The MIT Press.

- Donchin O., Francis J. T., Shadmehr R. (2003) “Quantifying generalization from trial-by-trial behavior of adaptive systems that learn with basis functions: Theory and experiments in human motor control,” *Journal of Neuroscience* **23**, 9032–9045.
- Doya K. (1999) “What are the computations of the cerebellum, the basal ganglia and the cerebral cortex?” *Neural Networks* **12**, 961–974.
- Doya K. (2002) “Metalearning and neuromodulation,” *Neural Networks* **15**, 495–506.
- Dreyfus S (2002) “Richard Bellman on the birth of dynamic programming,” *Operations Research* **50**, 48–51.
- Efron B. (1982) *The jackknife, the bootstrap and other resampling plans*, Society for Industrial and Applied Mathematics.
- Ernst M. O., Banks M. S. (2002) “Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion,” *Nature* **415**, 429–433.
- Fitts P. (1954) “Information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement,” *Journal of Experimental Psychology* **47**, 381–391. See also Fitts P. & Patterson (1964) “Information capacity of discrete motor responses,” *Journal of Experimental Psychology* **67**, 103–112.
- Flash T, Hogan N (1985) “The coordination of arm movements: an experimentally confirmed mathematical model,” *Journal of Neuroscience*, **5**, 1688–1703.
- Fu Q. G., Suarez J. I., Ebner T. J. (1993) “Neuronal specification of direction and distance during reaching movements in the superior precentral premotor area and primary motor cortex of monkeys,” *Journal of Neurophysiology* **70**, 2097–2116.
- Gelb A. (1974) *Applied Optimal Estimation*, Massachusetts, The MIT Press.
- Georgopoulos A. P., Kalaska J. F., Caminiti R., Massey J. T. (1982) “On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex,” *Journal of Neuroscience* **2**, 1527–1537.
- Geschwind N. (1970) “The organization of language and the brain,” *Science* **170**, 940–944.
- Glickstein M. (1988) “The discovery of the visual cortex,” *Scientific American* **259** (3), 118–127.
- Glimcher, P. W. (2003) *Decisions, Uncertainty, and the Brain—The Science of Neuroeconomics—*, Massachusetts, The MIT Press.
- Gordon J, Ghilardi MF, Ghez C (1994) “Accuracy of planar reaching movements. I. Independence of direction and extent variability,” *Experimental Brain Research* **99**, 97–111.

- Gordon N., Salmond D., Smith A. F. M. (1993) “Novel approach to nonlinear and non-Gaussian Bayesian state estimation,” *IEE Proceedings-F* **140**, 107–113.
- Goldstein H., Poole C. P., Safko J. L. (2002) *Classical Mechanics*, 3rd Edition, Addison Wesley.
- Eye and Brain: The Psychology of Seeing*, 5th Edition, Princeton University Press.
- Hamilton A. F. de C., Wolpert D. M. (2002) “Controlling the statistics of action: obstacle avoidance,” *Journal of Neurophysiology* **87**, 2434–2440.
- Harris C. S. (1963) “Intermanual transfer of adaptation to prisms,” *Science* **246**, 1054–1057.
- Harris C., Wolpert D. M. (1998) “Signal-dependent noise determines motor planning,” *Nature* **394**, 780–784.
- Haruno M., Wolpert D. M. (2005) “Optimal control of redundant muscles in step-tracking wrist movements,” *Journal of Neurophysiology* **94**, 4244–4255.
- Hénon M. (1976) “A two-dimensional mapping with a strange attractor,” *Communications in Mathematical Physics* **50**, 69–77.
- Hertz J., Krogh A., Palmer R. G. (1991) *Introduction to the Theory of Neural Computation*, Perseus Books Group.
- Hess E. H. (1956) “Space perception in the chick,” *Scientific American* 71–80.
- Hinton G. (1984) “Parallel computations for controlling an arm,” *Journal of Motor Behavior* **16**, 171–194.
- Hodgins J. K. (1998) “Animating human motion,” *Scientific American* **278**, March, 64–69.
- Hollerbach, J. M. (1982) “Computers, brains and the control of movement,” *Trends in Neuroscience* **5**, 189–192.
- Hubel D., Wiesel T. (1979) “Brain mechanisms of vision,” *Scientific American* **241**, September 1979, 150–162.
- Imamizu H., Uno Y., Kawato M. (1995) “Internal representation of the motor apparatus: implications from generalization in visuomotor learning,” *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* **21**, 1174–1198.
- Izawa J., Rane T., Donchin O., Shadmehr R. (2008) “Motor adaptation as a process of reoptimization.” *Journal of Neuroscience* **28**, 2883–2891.
- Jordan M. I., Rumelhart, D. E. (1992) “Forward models: supervised learning with a distal teacher,” *Cognitive Science* **16**, 307–354.

- Julier S. J., Uhlmann J. K. (2004) “Unscented filtering and nonlinear estimation,” *Proceedings of the IEEE* **92**, 401–422.
- Julier S., Uhlman J., Durrant-Whyte H. F. (2000) “A new method for the nonlinear transformation of means and covariances in filters and estimators,” *IEEE Transactions on Automatic Control* **45**, 477–482.
- Takei S., Hoffman, D. S., Strick P. L. (2003) “Sensorimotor transformations in cortical motor areas,” *Neuroscience Research* **46** 1–10.
- Kalman R. E. (1960) “A new approach to linear filtering and prediction problems,” *Transactions of the ASME–Journal of Basic Engineering* **82D**, 35–45.
- Kandel E. R. , Schwartz J. H. , Jessel T. M. (2000) *Principles of Neural Science*, 4th Edition, McGraw-Hill Medical.
- Kerr R. (1973) “Movement time in an underwater environment,” *Journal of Motor Behavior* **5**, 175–178.
- Kitagawa G. (1996) “Monte Carlo filter and smoother for non-Gaussian nonlinear state space models,” *Journal of Computational and Graphical Statistics* **5**, 1–25.
- Koch C. (1998) *Biophysics of Computation: Information Processing in Single Neurons*, The Oxford University Press.
- Konishi M. (1993) “Listening with two ears,” *Scientific American* **268** (4), 66–73.
- Kording K. P., Tenenbaum J. B., Shadmehr R. (2007) “The dynamics of memory as a consequence of optimal adaptation to a changing body,” *Nature Neuroscience* **10**, 779–786.
- Krakauer J. W. (2009) “Motor Learning and Consolidation: The Case of Visuomotor Rotation,” *Progress in Motor Control: A Multidisciplinary Perspective, Advances in Experimental Medicine and Biology*, Vol. 629, Springer.
- Krakauer J. W., Ghilardi M. F., Ghez C. (1999) “Independent learning of internal models for kinematic and dynamic control of reaching.,” *Nature Neuroscience* **2**, 1026–1031.
- Krakauer J. W., Pine Z. M., Ghilardi M. F., Ghez C. (2000) “Learning of visuomotor transformations for vectorial planning of reaching trajectories,” *Journal of Neuroscience* **20**, 8916–8924.
- Li Z., O’Doherty J. E., Hanson T. L., Lebedev M. A., Henriquez C. S., Nicolelis M. A. S. (2009) “Unscented Kalman Filter for Brain-Machine Interfaces,” *PLoS One* **4**, e6243.
- Linsker R. (1988) “Self-organizing in a perceptual network,” *IEEE Computer* **21**, 105–117.

- Luh J. Y. S., Walker M. W., Paul R. P. C. (1988) "On-line computation scheme for mechanical manipulators," *Trans. ASME J. Dynamic Systems, Measurement & Control* **102**, 69-76.
- Marr D. (1982) *Vision*, San Francisco, W. H. Freeman.
邦訳：「ビジョン—視覚の計算理論と脳内表現—」、乾敏郎、安藤広志訳、産業図書。
- Maynard Smith J. (1982) *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge, Cambridge University Press.
邦訳：「進化とゲーム理論—闘争の論理—」、寺本英、梯正之訳、産業図書。
- Milner B. (1968) "Further analysis of the hippocampal amnesic syndrome: 14-years follow up study of H.M.," *Neuropsychologica* **6**, 215-234.
- Mishkin M., Ungerleider L. G., Macko K. A. (1983) "Object vision and spatial vision—Two cortical pathways," *Trends in Neuroscience* **6**, 414-417.
- Morasso P. (1981) "Spatial control of arm movements," *Experimental Brain Research* **42**, 223-227.
- Mountcastle V. B. (1957) "Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex," *Journal of Neurophysiology* **20**, 408-434.
- Mountcastle V. B. (1997) "The columnar organization of the neocortex," *Brain* **120**, 701-722.
- Najemnik J., Geisler W. S. (2005) "Optimal eye movement strategies in visual search," *Nature* **434**, 387-391.
- Nelson W. L. (1983) "Physical principles for economics of skilled movements," *Biological Cybernetics* **46**, 135-147.
- Olshausen B. A., Field D. J. (1996) "Emergence of simple-cell receptive field properties by learning a sparse code for natural images," *Nature* **381**, 607-609.
- Pandy M. G. (2001) "Computer modeling and simulation of human movement," *Annual Reviews of Biomedical Engineering* **3**, 245-273.
- Paz R., Boraud T., Natan C., Bergman H, Vaadia E. (2003) Preparatory activity in motor cortex reflects learning of local visuomotor skills. *Nature Neuroscience* **6**, 882-890.
- Paz R., Vaadia E. (2004) Learning-induced improvement in encoding and decoding of specific movement directions by neurons in the primary motor cortex. *PLoS Biology*, **2**, 0264-0274.
- Pelisson D., Prablanc C. (1988) "Kinematics of centrifugal and centripatal saccadic eye movements in man," *Vision Research* **28**, 87-94.
- Perenin M. T., Vighetto A. (1988) "Optic ataxia: a specific disruption in visuomotor mechanism. I. Different aspects of the deficit in reaching for objects," *Brain* **111**, 643-674.

- Pouget A., Dayan P., Zemel R. S. (2003) “Inference and computation with population codes,” *Annual Reviews of Neuroscience* **26**, 381–410.
- Pouget A., Sejnowski T. J. (1995) “Spatial transformation in the parietal cortex using basis functions,” *Journal of Cognitive Neuroscience* **9**, 222–237.
- Qian N. (1997) “Binocular Disparity and the Perception of Depth,” *Neuron* **18**, 359–368.
- Ramachandran V. S. (1988) “Perceiving shape from shading,” *Scientific American* **256** (6), 76–83.
- Ramachandran V. S. (1998) *Phantoms in the Brain*, Harper Perennial.
- Rieke, F., Warland D., van Stevenick R. R. D., Bialek W. (1997) *Spikes: Exploring the Neural Code*, Massachusetts, The MIT Press,
- Ristic B., Arulampalam S., Gordon N. (2004) *Beyond the Kalman Filter: Particle Filters for Tracking Applications*, Artech House Publishers.
- Rosenbrock H. H. (1985) “A variational principle for quantum mechanics,” *Physics Letters* **110A**, 343–346.
- Rosenbrock H. H. (1995) “A stochastic variational principle of quantum mechanics,” *Proceedings of the Royal Society London A* **450**, 417–437.
- Samejima K., Ueda Y., Doya K., Kimura M. (2005) “Representation of action-specific reward values in the striatum,” *Science* **310**, 1337–1340.
- Schmidt R. A., Zelaznik H., Hawkins B., Frank J. S., Quinn J. T. (1979) “Motor-output variability—Theory for the accuracy of rapid motor acts,” *Psychological Review* **86**, 415–451.
- Schultz W., Dayan P., Montague P. R. (1997) “A neural substrate of prediction and reward,” *Science* **275**, 1593–1599.
- Shadmehr R., Holcomb H. H. (1997) “Neural correlates of motor memory consolidation,” *Science* **277**, 821–825.
- Shadmehr R., Krakauer J. W. (2008) “A computational neuroanatomy for motor control,” *Experimental Brain Research* **185**, 359–381.
- Shadmehr R., Wise S. P. (2005) *The Computational Neurobiology of Reaching and Pointing*, Massachusetts, The MIT Press.
- Smith M. A., Ghazizadeh A., Shadmehr R. (2006) “Interacting adaptive processes with different timescales underlie short-term motor learning,” *PLoS Biology* **4**, e179.

- Sperry R. W. (1943) “Effect of 180 degree rotation of the retinal field on visuomotor coordination,” *Journal of Experimental Zoology* **92**, 263–279.
- Srinivasan M., Ruina A. (2005) “Computer optimization of a minimal biped model discovers walking and running,” *Nature* **439**, 72–75.
- Srinivasan M. V., Zhang S. (2004) “Visual motor computations in insects,” *Annual Reviews of Neuroscience* **27**, 679–696.
- Stengel R. F. (1986) *Stochastic Optimal Control*, New York, Wiley.
- Sutton R. S., Barto A. G. (1998) *Reinforcement Learning*, Massachusetts, The MIT Press.
- Tanaka K. (1995) “Inferotemporal cortex and object vision,” *Annual Reviews of Neuroscience* **19**, 109–139.
- Tanaka H., Kawato M. (2008) “Theories on motor learning,” *Encyclopedia of Neuroscience*, 4056–4060.
- Tanaka H., Krakauer J. W., Mazzoni P., Qian N. (2004) “Effects of sensory feedback on movement velocity profiles in the extended LQG model of motor control,” in Annual Meeting for the Society for Neuroscience, San Diego.
- Tanaka H., Krakauer J. W., Qian N. (2006) “An optimization principle for determining movement time,” *Journal of Neurophysiology* **95**, 3875–3886.
- Tanaka H., Sejnowski T. J., Krakauer J. W. (2006a) “A local tuning mode predicts adaptation rate and degree of generalization of visuomotor rotation learning,” *Computational and Systems Neuroscience* 2006.
- Tanaka H., Sejnowski T. J., Krakauer J. W. (2009) “Adaptation to visuomotor rotation through interaction between posterior parietal and motor cortical areas,” To appear in *Journal of Neurophysiology*.
- Tanaka H., Tai M., Qian N. (2004) “Different predictions by the minimum variance and the minimum torque-change models on the skewness of movement velocity profiles,” *Neural Computation* **16**, 2021–2040.
- Thoroughman K. A., Shadmehr R. (2000) “Learning of action through adaptive combination of motor primitives,” *Nature* **407**, 742–747.
- Todorov E. (2005) “Stochastic optimal control and estimation methods adapted to the noise characteristics of the sensorimotor system,” *Neural Computation* **17**, 1084–1108.

- Todorov E., Jordan M. I. (2002) “Optimal feedback as a theory of motor coordination,” *Nature Neuroscience* **16**, 1226–1235.
- Toga A. W., Mazziotta J. C. (1996) *Brain Mapping: The Methods*, Academic Press.
- Ullman S. (1979) “The interpretation of structure from motion,” *Proceedings of Royal Society London B* **203**, 405–426.
- Uno Y., Kawato M., Suzuki R. (1989) “Formation and control of optimal trajectory in human multijoint arm movement: Minimum torque-change model,” *Biological Cybernetics* **61**: 89–101.
- van der Geest J. N., Frens M. A. (2002) “Recording eye movements with video-oculography and scleral search coils: a direct comparison of two methods,” *Journal of Neuroscience Methods* **114**, 185–191.
- van Opstal A. J., van Gisbergen J. A. M. (1989) “Scatter in the metrics of saccades and the properties of the collicular motor map,” *Vision Research* **29**, 1183–1196.
- Viviani P., Flash T. (1995) “Minimum-jerk, two-thirds power law, and isochrony: Converging approaches to movement planning,” *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* **21**, 32–53.
- von Frisch K., Lindauer M. (1956) “The ”language” and orientation of the honey bee,” *Annual Reviews of Entomology* **1**, 45–58.
- von Holst, E., Mittelstaedt, H. (1950) “Das reafferenzprinzip,” *Naturwissenschaften* **37**, 464–476.
- von Neumann J., Morgenstern M. J. (1953) *Theory of Games and Economic Behavior*, Princeton University Press.
- Wang J, Sainburg RL (2005) “Adaptation to visuomotor rotations remaps movement vectors, not final positions,” *Journal of Neuroscience* **25**, 4024–4030.
- Wolpert D. M., Ghahramani Z., Jordan M. I. (1995) “An internal model for sensorimotor integration,” *Science* **269**, 1880–1882.
- Zipser D., Andersen R. A. (1988) “A back-propagation programmed network that simulates response properties of a subset of posterior parietal neurons,” *Nature* **331**, 679–684.