

サッカー系における運動学習

藤田 昌彦

郵政省 通信総合研究所 通信科学部 信号処理研究室
〒184 東京都小金井市貫井北町 4-2-1

1. まえがき

サッカーが前向き制御系であり、このシステムには適応的な制御機能があることが実験的に明らかにされてきた。サッカーの最中に視標の系統的なステップが生じて誤りが繰り返されると、最初の視標に向かうサッカーの振幅に次第に適応が生じて、ステップ後の視標を見るようになる。前庭動眼反射系において文脈依存性の適応が生じることが80年代に分かってきた。選択的な適応をサッカー系において初めて示したのは Erkelens であり、また Deubel は反射性のサッカーと随意性のサッカーの独立性を調べている。我々は3種類のサッカーについて同一の手法で適応実験を行ってこれらがやはり選択的であることを見出した。サッカーには突然に現れたものに直ちに向かうもの（視覚依存外発性サッカー、visually-guided externally-triggered saccade）、前から見えているものに向かうもの（視覚依存内発性サッカー、visually-guided internally-initiated saccade）、記憶にたよって見当をつけて見に行くもの（記憶依存性サッカー、memory-guided saccade）などがあり、それぞれ運動の特性が異なる。視標のステップバックによる適応はそれぞれに独立に生じること、その結果、同じ位置の対象に向かうサッカーでも、視標の現れ方によって異なる振幅となることが分かった。また、適応がいつどのような機構で生じるかの検討をつけるために、修正視標の提示を遅らせてみた。すると適応は小さくなるが、最大 400 ms あたりまで適応が生じることが分

かった。これらはサッカー系における空間地図あるいは運動地図が3種類以上あるらしいこと、また運動学習の機構一般に興味ある問題を示唆している。

2. サッカー（跳躍性眼球運動）の制御

バーベルを持って腕を前に差し出して肩の高さで止めてみよう。腕を引き上げる力とともに、つぎに重力に抗して保持するために加減した力を要する。眼球の場合、拮抗する3対6本の筋（外眼筋）によって3自由度の回転が可能となっている。回転モーメントは僅かであるが、筋や支持組織の粘弾性の抗力がある。しかしサッカーなどで動かし眼を保持するために意識的努力を要しない。これは運動神経に到達する運動指令信号のパルスの総和に比例する信号が並列して送り込まれ、これが運動指令信号の消失後も残って筋の状態を適度に保つからである。このような機能を果たす神経積分器が存在すると早くから予言されていたが¹⁾、近年その実態の解明が生理学、解剖学から進んでいる²⁾。積分作用を受ける運動指令は逆に速度指令とみなされるだろう。

サッカーに際して運動神経にパルスステップ状の高頻度の神経インパルス列が中枢より送られて、主動筋を収縮させ、拮抗筋は抑制を受ける。この信号は小脳で調整を受けている。サルの小脳皮質の虫部（V～VII）を微小電流で刺激すると刺激と同じ側に向かうサッカーが生じる。小脳皮質を切除すると、中心に戻るサッカーの振幅が過大となり、周辺に向か

うサッカードの振幅が過小となり、いわゆる推尺異常が起さる。皮質虫部とそこから出力を受ける室頂核を一時的に冷却して神経の活動を止めても、同様なサッカードの異常が現われる。これらは眼球運動の眼窩での開始点と向きによって中枢の信号は修正を受けていること、逆に言うと、眼球系は外眼筋自体の粘弾性、支持組織の抵抗によって、眼窩内の位置と回転の向きに依存した非線形な抵抗を受けていて、そのため小脳が中枢からの信号を補正していることを示唆する。このような小脳による補償作用は適応という形式でもっとダイナミックに現れる。

2.1 サッカード系の適応制御

サルの前眼の外直筋の腱を一部切除して、この向きのサッカードを弱める。正常眼を眼帯で覆う。10度の視標に対して3度しか、腱切除した眼は回転しないので、サルは修正のためのサッカードを数回繰り返して目標を捉える。眼帯で覆われた正常な眼は、1回めに正しく10度だけ動いているが、修正サッカードごとに回転が増して、最終的に約30度の位置に到達する。腱切除眼のサッカードのゲイン（サッカードの振幅/視標の変位）は徐々に増大して、3～5日後には1回のサッカードで正しく視標を捉えるようになる。前もって小脳皮質の虫部、傍虫部のサッカードに関連する領野と室頂核を除去すると、このような振幅の適応は現れない³⁾。

H. Deubel^{4,5)}は、注視点から6度～12度の視標に向かってサッカードを被験者が開始した直後（眼球速度が50度/秒に達した時点）に、視標を小さく一定の割合（30%など）でステップバックさせた。被験者はできるだけ速く正しく視標を捉えるように指示されているので、サッカードの誤りを知覚すると、修正サッカードを行なう。試行を数百回繰り返すうちに、第1視標に向かってサッカードをしているにも関わらず、ゲインが減少して、はじめから第2視標に視線が到達して修正サッカードを伴わなくなる。視標がステップすることに気がつ

かない被験者にも適応は生じる。サルもこのような適応を示す。あらかじめ小脳核の該当部分を除去するとサッカードの適応は生じないことがわかっている⁶⁾。

2.2 適応の独立性

サッカードにはいくつかの種類があり、運動特性（潜時や速さ）が異なる。生成する中枢や関係する組織の活動の差異と考えられる。Erkelens⁷⁾はあらかじめ視野内に見えている視標に向かうサッカードの最中に、視標をシフトさせて適応を生じさせた。この適応の効果はジャンプする視標（実験室では2個のLED（light-emitting diode）の点灯を瞬時に切り替えて実現する）を追跡するサッカードには転移しないことを見出している。このように予め見えている視標に対するサッカードを、視覚依存内発性サッカード（visually-guided internally-initiated saccade）とよび、ジャンプする視標に対するサッカードを視覚依存外発性サッカード（visually-guided externally-triggered saccade）と呼ぶことにする。視覚依存外発性サッカードの適応のゲイン変化は、異なる色や形の視標に対するサッカード、また音刺激に対するサッカードに転移するが、予測的なサッカード（見当をつけた場所へ飛ばすサッカード）に転移しないことをDeubelが見出している⁸⁾。記憶によって見当をつけて見に行くもの（記憶依存性サッカード、memory-guided saccade）と呼ぶ。

サッカードの独立性について我々は組織的な実験を進めた。異なる2種類のサッカードについて片方にゲイン（50%）を要請する適応をかけて、その前後での残りのサッカードのゲイン変化を調べる。あるいは同時に同方向に異なるゲイン（50%、140%）を要請する適応をかけるという実験を行った。上記の3種類のサッカードが選択的な適応を示すことを確認した^{9,10,11)}（図1）。最近、Deubelは点列をスキャンするサッカード時に適応をかけたところ、ここで言う記憶依存性サッカードや視覚依存内発性サッカードに適応の転移が現れたが、視覚依存外発性サッカードに転移しないことを見出してい

る¹²⁾。我々の結果に照らすと、随意性の高い二つのサッカードの適応機構が同じというよりも、スキャンサッカードには二つの型のサッカードが混在していたのであろうと推定している¹³⁾。

サッカードの適応には小脳が必須の機能を果たしているが、このようなサッカードの種類による適応の独立性は、何を意味するのであろうか。種類が違っても同じ振幅でも最高速度や正確さに違いのあることが分かっている。そしてこれは、サッカードの種類によってそれを生成する中枢や末端への伝達経路に差異があることも意味していると言えるかもしれない。小脳への入力にもこのような生成と伝達の回路の差異が現れて独立な効果をもたらしたと推定できる。

神経生理学的な研究は、視覚依存内発性、外発性でどのような違いがあるのか明らかにしていない。しかし記憶依存性サッカードについては視覚依存性サッカードと異なる生成機構が推測されている。上丘への大脳基底核系からの恒常的な抑制が一時的に外されて(脱抑制)、お

そらく前頭眼野からの興奮性信号とも相まって、サッカードを生成する上丘の活動が開始すると考えられている¹⁴⁾。我々の推定は、小脳には機能局在があるが、サッカードに関係する部位にもかなり多様な入力信号が到来しており、小脳は文脈や状況を入力信号の違いとして読み取り、その各々に対するプルキンエ細胞群の感受性を変化させることで学習を実現しているというものである。

2.3 修正視標を遅延提示したときの適応

適応はいつの時点で何を契機に進行しているのだろうか。これについて我々が見出した適応の独立性は重要な示唆を与える。小脳皮質の唯一の出力細胞であるプルキンエ細胞の樹状突起と平行線維の間のシナプス伝達効率に強弱の変化が現れる^{15,16)} (Long-term depression, 長期減弱。以後, LTD と略す)。生化学的なメカニズムまで研究が進んでいるが、これが小脳による運動学習を実現すると考えられる。具体的には、平行線維の信号は運動の生成実行に関係しており、登上線維信号はプルキンエ細胞の学習

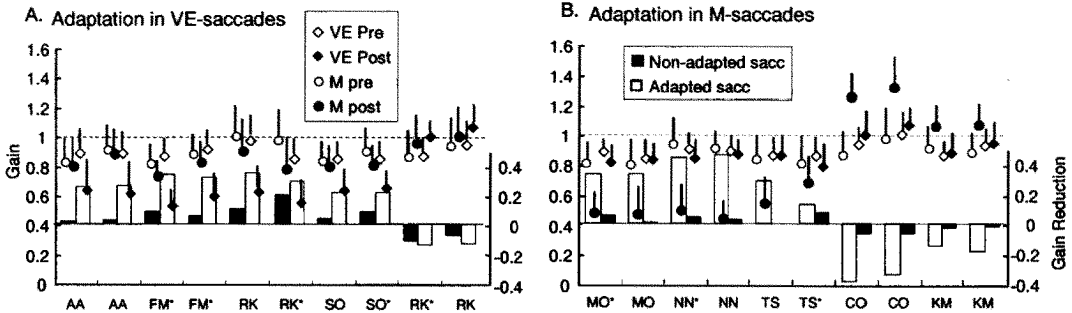


図1 サッカードの選択的適応。A. 視覚依存外発性サッカードの適応前後(50%ゲイン減少を要請)での記憶依存性サッカードのゲイン(記号マーク)及びゲイン減少量(棒グラフ)。B. 記憶依存性サッカード適応前後(50%ゲイン減少を要請)の視覚依存外発性サッカードのゲイン及びゲイン減少量。被験者のイニシャルの右肩に星印があるのは、統計的に有意な変化があるとき(5%)。C. 3種類のサッカードに2組づつ異なるゲインを同時に同方向に要請して適応させた時のゲイン減少量。ゲイン減少は視覚依存外発性サッカードのみ75%、その他は50%を要請。ゲイン増大は共通に約140%の適応。選択的に異なるゲインの適応が進んでいることが分かる。

のための教師信号として、運動の誤差評価あるいは運動の修正のための指標を与えている^{16,17,18}。この2者が同時にプルキンエ細胞に到達すると、パーセプトロン流の学習が生じてLTDが生じると考えられている。

この考えをサッカードの適応に当てはめてみよう。記憶依存性と視覚依存外発性サッカードで修正サッカードは共通に、ステップバックした視標に誘導された視覚依存外発性サッカードと言えるだろう。したがって修正サッカード中の信号だけで、独立な適応を生み出すことはできない。すると誤差の知覚が、一番目のサッカードを生成する信号とプルキンエ細胞上で相互作用を生み出す機構がなければならない。誤差を知覚して、それが登上線維信号としてプルキンエ細胞に到達した時に、どれくらい遡って、すでに消失した平行線維信号と干渉を起こし得るだろうか。将来もっと長い時間が確認されるかも知れないが、現在のところ50 msとか250 msほどという予測がある^{16,20}。

これに関連して我々は第2の実験を行った²¹。すなわち、視標のステップバックをサ

カードの開始、または終了と同時にするのではなく、終了から200 ms, 400 msと遅らせて適応が現れるかどうかテストした。被験者にも依るが、修正視標の提示を400 ms遅らせて、サッカードの誤差知覚が少なくとも400 ms以上遅れても、適応が生じることが分かった(図2)。ただしゲイン減少の速さは遅くなり、減少量も小さくなるようである。このような遅れ時間の長さは遡っての干渉の可能性の範囲を現時点では越えている。このような長い遅れでも成立する学習方式を推定すると、サッカード誤差の評価が記憶されて、次回に同様な振幅、方位の視標が現れたときに、サッカードを指令する信号とともに過去の評価が想起され、これが小脳に送られて登上線維信号となり、自動的な適応修正が意識下で進むというシエーマが考えられる¹⁰。

もっと一般に言えば、随意的な運動では運動の事後に評価が定まることが多いだろう。うまくいった、いかないの評価が運動学習にどのように生きてくるのだろうかという疑問に、サッカードの適応学習は簡単なモデルを提供してい

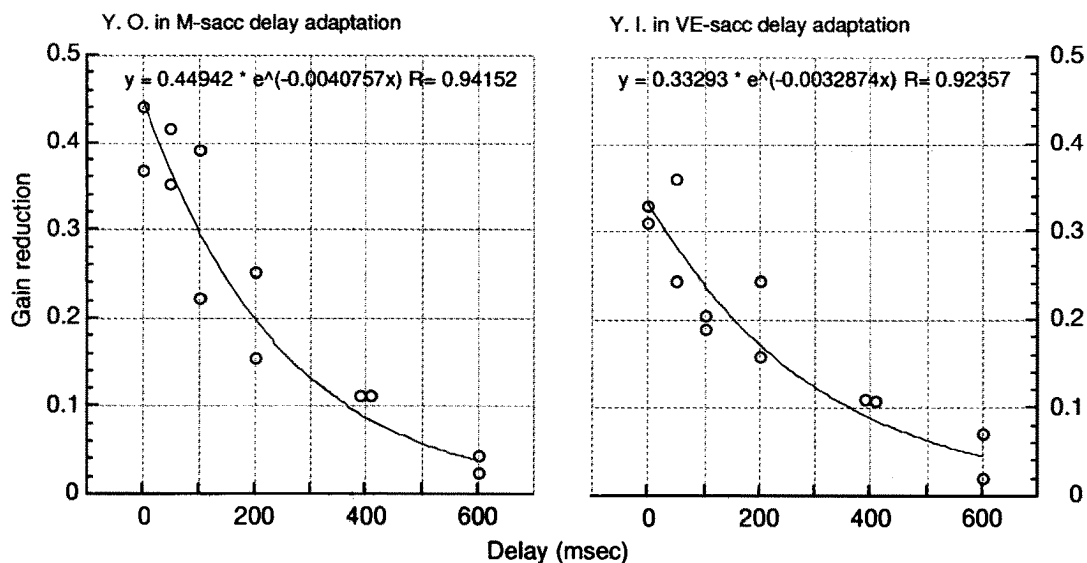


図2 遅延学習時のゲイン減少。サッカード終了後、0, 50, 100, 200, 400, 600 msの遅延をおいてから修正視標の提示(50%のゲイン減少を要請)を行った。記憶依存性サッカード、視覚依存外発性サッカードいずれにおいても適応が進行していることがわかる。600 msでの遅延は統計的に有意ではない(5%)。

るといえる。このような誤差の評価と想起に關係するのは前頭連合野だろう。記憶作業課題と関連して空間作業記憶仮説が神経生理学者によって研究が進められているが^{22, 23)}、これにさらに動作の評価という要素が加わったものが前頭の機能として存在すると考えるのはむしろ自然なことであろう。

視標シフトによるサッカードの適応はきわめて速やかに進行する。5分、10分のオーダーである。小脳による運動学習はきわめて速やかだと推測する。ところで、たとえば自転車に乗れるというような運動能力は子供の時代に一度獲得されれば長期間自転車に乗らなくてもいつまでもうまいものである。一般に運動の学習は体に染み着いて離れないもので、すぐに「勘が戻る」。このような長期に持続する運動能力の記憶現象と、文脈依存性できわめて柔軟性に富む学習能力が、ともに小脳によるのかよらないのかも含めて、脳の中でどのようにうまく調和して実現されているか、興味深い問題を提供している。

3. むすび

我々がもっとも日常的に行っている眼球運動、サッカードの生成機構や適応的な制御についても、その神経回路や、おそらく小脳と予測される制御の様式などで不明な点が未だ多い。しかしながらその適応の性質を探ることで、わずかではあるが、随意的な運動学習についてより広い枠組みの中で議論を進める手がかりが得られてきた。大脳皮質とくに前頭連合野を軸として小脳を有力な適応機構として辺縁系などもシステムに組み込んだ運動学習系が考えられる。このようなシステムが非常に長期に安定的な運動学習の記憶機構がある一方で、非常に柔軟な適応も実現しているのではないだろうか。総説として文献^{24, 25)}を掲げる。

文 献

- 1) D. A. Robinson: Oculomotor control signals. *P. Bach-y-Rita and G. Lennerstrand (eds): Basic mechanisms of ocular motility and their clinical implications (Wenner-Gren Center International Symposium Series vol. 24)*. Pergamon, Oxford, pp. 337-374, 1975.
- 2) K. Fukushima and C. R. S. Kaneko: Vestibular integrators in the oculomotor system. *to appear in Neuroscience Research*, 22, 249-258, 1995.
- 3) L. M. Optican and D. A. Robinson: Cerebellar-dependent adaptive control of the primate saccadic system. *Journal of Neurophysiology*, 44, 1058-1076, 1980.
- 4) H. Deubel and W. Wolf: Adaptive gain control of saccadic movements. *Human Neurobiology*, 5, 245-253, 1986.
- 5) H. Deubel: Adaptivity of gain and direction in oblique saccades. *J. K. O'Regan, and A. Levy-Schoen (eds): Eye Movements From Physiology to Cognition*. Elsevier, Amsterdam, pp. 181-190, 1987.
- 6) M. Goldberg, S. Musil, E. Fitzgibbon, M. Smith, and C. Olson: The role of the cerebellum in the control of saccadic eye movements. *N. Mano, I. Hamada and M. Delong (eds): Role of the cerebellum and basal ganglia in voluntary movement*. Elsevier, Amsterdam, pp. 203-211, 1993.
- 7) C. J. Erkelens and J. Hulleman: Selective adaptation of internally triggered saccades made to visual targets. *Experimental Brain Research*, 93, 157-164, 1993.
- 8) H. Deubel: Context-specificity of saccadic adaptation. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 34, 1498, 1993.
- 9) M. Fujita, F. Minakawa, A. Amagai and T. Ogawa: Different processes of adaptation in visually guided and memory-guided saccades. *Neuroscience Research*, 19 (Supplement), 1611, 1994.
- 10) 藤田昌彦, 雨海明博, 皆川双葉: サッカードの適応独立性と随意運動の学習様式. 電子情報通信学会技術研究報告, NC94-146, 1995.
- 11) 雨海明博, 藤田昌彦, 皆川双葉: 定常視標に対する視覚依存性サッカードの適応が記憶依存性サッカードに及ぼす効果. 電子情報通信学会技術研究報告, NC94-147, 1995.
- 12) H. Deubel: Separate adaptive mechanisms for the control of reactive and volitional saccadic eye movements. *Vision Research*, 35, 3529-3540, 1995.
- 13) A. C. Smit and J. A. M. van Gisbergen: A short-latency transition in saccade dynamics during square-wave tracking and its significance for the

- differentiation of visually-guided and predictive saccades. *Experimental Brain Research*, 76, 64-74, 1989.
- 14) 彦坂興秀: 大脳基底核. *神経科学レビュー*, 1, 36-85, 1987.
- 15) M. Ito: *The cerebellum and neural control*. Raven Press, New York, 1984.
- 16) M. Ito: Long-term depression. *Annual Review of Neuroscience*, 12, 85-102, 1989.
- 17) J. S. Albus: A theory of cerebellar function. *Mathematical Bioscience*, 10, 25-61, 1971.
- 18) M. Fujita: Adaptive filter model of the cerebellum. *Biological Cybernetics*, 45, 195-206, 1982.
- 19) D. Marr: A theory of cerebellar cortex. *Journal of Physiology (London)*, 202, 437-470, 1969.
- 20) R. F. Thompson and D. J. Krupa: Organization of memory traces in the mammalian brain. *Annual Review of Neuroscience*, 17, 519-549, 1994.
- 21) 皆川双葉, 藤田昌彦, 雨海明博: 修正視標の提示遅延がサッカードの適応に及ぼす効果. *電子情報通信学会技術研究報告*, MEB94-125, 1995.
- 22) S. Funahashi and K. Kubota: Working memory and prefrontal cortex. *Neuroscience Research*, 21, 1-11, 1994.
- 23) T. Sawaguchi and P. S. Goldman-Rakic: D1 dopamine receptors in prefrontal cortex: involvement in working memory. *Science*, 251, 947-950, 1991.
- 24) 藤田昌彦: 眼球運動系の神経回路モデル. *神経科学レビュー*, 7, 105-121, 1993.
- 25) 藤田昌彦: 第4章. 眼球運動のモデル. *岩波講座認知科学*, 第4巻「運動」. 岩波書店, pp. 107-159, 1994.