

論文 / 著書情報  
Article / Book Information

題目(和文)	ヒトの運動実行における視覚情報に基づく身体状態推定の考察
Title(English)	
著者(和文)	伊藤翔
Author(English)	Sho Ito
出典(和文)	学位:博士(学術), 学位授与機関:東京工業大学, 報告番号:甲第12788号, 授与年月日:2024年3月26日, 学位の種別:課程博士, 審査員:小池 康晴,中本 高道,金子 寛彦,小尾 高史,長谷川 晶一
Citation(English)	Degree:Doctor (Academic), Conferring organization: Tokyo Institute of Technology, Report number:甲第12788号, Conferred date:2024/3/26, Degree Type:Course doctor, Examiner:,,,,,
学位種別(和文)	博士論文
Type(English)	Doctoral Thesis

ヒトの運動実行における  
視覚情報に基づく身体状態推定の考察

伊藤 翔

# 目次

目次.....	2
図目次.....	4
第1章 序論.....	5
1.1. 研究背景.....	5
1.2. 本論文の目的.....	6
1.3. 本論文の構成.....	7
第2章 視覚情報による運動実行時の身体状態推定.....	8
2.1. 随意運動における身体状態推定.....	8
2.2. 感覚予測誤差による身体状態推定の可能性.....	9
2.3. 反射制御の調整基盤としての身体状態推定.....	11
第3章 感覚予測誤差による自己の身体状態推定.....	13
3.1. はじめに.....	13
3.2. 実験設定.....	13
3.2.1. 実験装置.....	13
3.2.2. 課題.....	15
3.2.3. 実験1.....	16
3.2.4. 実験2.....	17
3.2.5. 解析手法.....	18
3.3. 結果.....	20
3.3.1. 実験1の結果.....	20
3.3.2. 実験2の結果.....	25
3.4. 考察.....	27
第4章 反射制御を支える状態推定への視覚情報の関与.....	32
4.1. はじめに.....	32
4.2. 実験設定.....	32
4.2.1. 参加者.....	32
4.2.2. 実験装置.....	32
4.2.3. 実験1.....	35
4.2.4. 実験2.....	36
4.2.5. 実験3.....	38

4.2.6.	実験 4.....	40
4.2.7.	実験 5.....	41
4.2.8.	データの収集と解析手法.....	43
4.2.9.	統計解析.....	44
4.3.	結果.....	44
4.3.1.	実験 1 の結果.....	44
4.3.2.	実験 2 の結果.....	48
4.3.3.	実験 3 の結果.....	51
4.3.4.	実験 4 の結果.....	54
4.3.5.	実験 5 の結果.....	55
4.4.	考察.....	58
第 5 章	総合考察.....	63
第 6 章	結論.....	65
参考文献	.....	66
研究業績	.....	76
付録	先行視覚フィードバックの生成手法.....	77
謝辞	.....	80

## 図目次

図 3-1. 実験手続き .....	14
図 3-2. 実験 2 の手順 .....	18
図 3-3. 実験 1 の結果 .....	21
図 3-4. 伸筋の EMG の中央周波数 .....	22
図 3-5. 運動プロファイルの解析結果 .....	24
図 3-6. 先行視覚フィードバックの評価 .....	26
図 3-7. 実験 2 の結果 .....	27
図 4-1. 実験セットアップ、および実験 1 の課題設定 .....	34
図 4-2. 実験 2 の課題設定 .....	37
図 4-3. 実験 3 および実験 4 の課題設定 .....	39
図 4-4. 実験 5 の課題設定 .....	42
図 4-5. 実験 1 の結果 (Agonist 群) .....	46
図 4-6. 実験 1 の結果 (Antagonist 群) .....	47
図 4-7. 実験 2 の結果 .....	50
図 4-8. 実験 3 の結果 .....	53
図 4-9. 実験 4 の結果 .....	54
図 4-10. 実験 5 の結果 .....	57

# 第1章 序論

## 1.1. 研究背景

人間は、刻一刻変化する環境の中、正確かつ安定した動作を行うことができる。特段、意識されることは少ないものの、日常生活における基本的な動作から、スポーツにおいて数十ミリ秒単位の動作の精度を争う極限的な状況からまで、あらゆる場面における人間の行動は常に変動しうる外環境の下で実行されており、ロバストでありながら柔軟な調整を可能とする運動制御の機能があって初めて成り立つものである。一例としてキャッチボールを行っているシーンを考えると、僅かな時間の間に飛んでくるボールの軌道を捕え、到達位置に正確に一致するようにクラブを動かし、同時に全身の姿勢や力の入れ具合を的確に制御することでボールを捕ることができる。ボールの軌道は回転の条件や風の影響等によって刻一刻変化しうるが、自己位置や姿勢を素早く適切に調整することにより、安定して補球することが可能となる。このような正確な運動制御のためには、視覚情報をはじめとする感覚入力による観測を行い、運動を調整する仕組みの関与が必要不可欠である。

人間の視覚系には、自己から離れた対象であってもその位置や動きの情報を高い空間解像度で認識する機能が備わっており、外界の状況を精度良く観測することが可能である。すなわち、運動目標の位置や動きを捕捉したり、周囲の環境を認識することによって、これらの変動に対応した運動実行や調整を可能とすることから、視覚情報は人間の正確な運動制御に本質的な役割を果たすといえる。さらに、外部環境の情報を取り入れるだけでなく、自己の位置や姿勢、動きの様子といった身体状態を把握することによっても、運動実行に大いに寄与していると考えられる。一見すると、自己の身体動作に限れば視覚情報を必要とせずに実行できると思われるかもしれない。しかし、人間の運動制御は神経系のノイズ等に由来する不確かさを内包するため、前向き制御のみによって産業用ロボットのような高い再現性を持って動作を繰り返すことはできない。さらに、環境とのインタラクションによって意図しない姿勢変化が生じる可能性もある。したがって、運動計画に対する身体の位置や速度の誤差を常に観測し、刻一刻、運動指令を修正することによって運動の精度を高める、いわば生体におけるフィードバック制御が行うことが、人間の安定した運動実行を支えるうえで重要だと考えられる。このようなフィードバック制御に必要な身体状態のモニタリングにも、視覚情報は少なからず寄与しうる。上記のキャッチボールの例で言えば、視覚情報によってボールの軌道や回転の様子を観測するだけでなく、自己の立ち位置、捕球するための腕の位置や角度、といった情報を視覚で捉えることで、ボールの到達位置に合わせて運動を正しく調整することが可能になる。

生体におけるフィードバック制御を考える際には、感覚器や神経伝達に不可避な種々のノイズ、および情報伝達や情報処理の時間遅れといった要素を考慮する必要がある。なぜなら、これらの要素は理想的なフィードバック制御が可能な状況と比較して制御の性能

を低下させ、運動実行を不安定にする可能性があるからである。これに対し、人間の感覚-運動制御においては、単一の感覚入力による観測情報だけでなく様々な情報との統合によって得られた状態推定値を利用することで、上記の要素による影響を低減する情報処理が行われていると考えられている。例えば、視覚入力には前述の通り、高い空間分解能を持ち、身体から離れた情報も観測が可能であるという優れた特徴がある一方、他の感覚モダリティの情報と比較して、オクルージョンの影響を受けやすい、情報処理に必要な時間が長い、といった特性が挙げられる。このような視覚入力の特性に対しても、体性感覚や前庭感覚といった他の感覚入力情報と統合する処理を仮定すれば、観測ノイズやオクルージョンに由来する不確かさの影響を低減し、外界や身体の状態をロバストに推定することが可能になる。また、種々の先行研究が示すように、内部モデルに基づいて状態を予測する情報処理を仮定すると、生体の感覚-運動制御ループに存在する時間遅れによる影響を抑制し、安定したフィードバック制御が可能になると考えられる。このとき、予測される状態と実際の感覚入力による観測値の誤差である「予測誤差」の情報を用いて逐次状態を更新することで、視覚情報のように処理時間が無視できない感覚入力についても、安定性を保ちながら観測値をフィードバック制御に反映することができる。このような、多感覚情報の統合、および状態予測との組み合わせによる処理は「状態推定」と呼ばれ、人間のフィードバック制御を支える上で不可欠な情報処理と考えられている。

運動実行に伴う状態推定については、先行研究において到達運動や歩行運動などの随意運動に関わる情報処理を中心に調査され、運動制御への寄与の一端が報告されている。本研究では、これまでの研究によって明らかになった身体状態推定の仕組みを一般化し、人間の運動実行に関わる情報処理の中で果たす役割に関して更なる理解を得ることを目指す。特に、視覚情報が他の感覚情報や運動に伴う予測と統合されて身体状態推定に寄与しているという仮定の元、視覚情報を操作することで他の情報との間に誤差を生じさせ、それによって運動出力や知覚生成にどのような影響が現れるかを調べる。

## 1.2. 本論文の目的

本論文では、人間の運動実行を支える身体状態推定の理解を目指し、視覚情報が他のモダリティの感覚情報、および運動指令による感覚予測情報との統合を介して状態推定に寄与する情報処理について明らかにする。特に、これまで示されてきた随意運動のための身体状態推定プロセスを元に、より幅広い範囲の感覚-運動制御に関与する可能性を検証することで、運動制御を支える脳情報処理のさらなる理解を目指す。まず、従来の感覚予測誤差の機能についての考え方を拡張し、直接観測することが困難な内的な身体状態についても、視覚情報が予測誤差の検出を介して推定に寄与している可能性を検証する。そのような内的な状態量の一つとして筋疲労を取り上げ、視覚情報によって与えられる予測誤差が筋疲労の知覚過程に寄与するという仮説を実験によって検討する。さらに、素早く、無

意識に行われるフィードバック制御である「反射」の調整基盤となる身体状態を推定する情報処理が、随意運動と同様、多感覚統合を経て得られている可能性を検証する。そのため、体性感覚性の反射である伸張反射の調整に、視覚情報が関与しているか否かを実験により調査する。

### 1.3. 本論文の構成

本論文は6章より構成される。第1章は序論としての位置づけであり、本研究の背景と目的を説明し、論文の構成について述べる。第2章では、先行研究によって明らかになった身体状態推定のプロセスや機能について説明した後、本研究で取り組む課題について整理する。第3章では、自己の内的な身体状態について、運動実行に付随する感覚予測誤差情報が関与して状態推定が行われている可能性について議論する。対象として内的な身体状態の一つと考えられる筋疲労を取り上げ、知覚される筋疲労を評価する行動実験を通して、視覚情報によって検出される感覚予測誤差が筋疲労の推定に関与している可能性を検証する。第4章では、無意識かつ素早いフィードバック制御の機構である反射の調整に身体状態推定がどのように関与するかを議論する。反射の調整基盤である身体表現が、随意運動と同様に複数モダリティの感覚統合を介して得られている可能性を検証するため、体性感覚入力によって駆動される反射である伸張反射に着目し、視覚情報を操作する実験によって、運動中の伸張反射の調整にどのような影響が現れるかを調査する。第5章では、総合考察として第4章までの内容を整理し、運動実行における身体状態推定の新たな側面について議論する。最後に第6章で、本研究によって分かったことを結論としてまとめる。



## 第2章 視覚情報による運動実行時の身体状態推定

### 2.1. 随意運動における身体状態推定

序論でも述べたとおり、人間の運動は神経処理の内部ノイズ (van Beers et al., 2004; Apker and Buneo, 2011) や身体と環境との相互作用 (Lacquaniti and Maioli, 1989; Lackner and Dizio, 1994)、不完全な運動学習 (Shadmehr and Mussa-Ivaldi, 1994) などにより、常に意図した通りに実行できるとは限らず、計画した軌道から逸れる可能性を含んでいる。したがって、目的や意図に沿った運動を実現するためには、運動実行に伴って常に身体の状態を観測し、状態の変化に応じて運動を修正するフィードバック制御が不可欠である (Scott et al., 2015)。さらに、このようなフィードバック制御を安定に保つためには、生体内の情報処理に含まれるノイズや時間遅れの影響を抑制しながら身体状態をモニタリングし続ける必要があり、そのために神経系が行っていると考えられる情報処理の仕組みを状態推定 (State estimation) と呼ぶ (Shadmehr and Mussa-Ivaldi, 2012)。

状態推定を特徴づける仕組みが、複数の情報の統合である。単一の感覚入力のみを利用した観測では感覚情報に存在するノイズの影響を受けることや、より大きな刺激によって観測値がマスクされてしまうことなどによって、対象の状態を正確に追跡することが困難になってしまう。これに対し、同一の対象を複数モダリティの感覚入力によって観測し、得られた観測値を統合して状態の真値を推定することで、ノイズの影響を低減し、また、前述のオクルージョンやマスキング等による観測の失敗を防ぎながら対象の状態を観測し続けることが可能になる。実際、先行研究によって、さまざまな人間の感覚-運動制御プロセスにおいてこのような複数の感覚情報の統合が行われていることが報告されており、それぞれの感覚入力の統計的な性質を考慮し、最も確からしい推定値が得られるような重み付けの下で情報統合が行われていると考えられている (Ernst and Banks, 2002; van Beers et al., 2002; Ernst and Bühlhoff, 2004; Körding and Tenenbaum, 2007; Angelaki et al., 2009)。

さらに、感覚-運動ループの中に存在する時間遅れの影響を回避するメカニズムとして、脳は運動指令 (あるいはその遠心性コピー) と身体の内部モデルを用いて状態の予測を行っていると考えられている (Sperry, 1950; von Holst, 1954)。例えば、体性感覚入力 that 皮質経路で運動制御に反映されるまでにかかる時間は 50ms 以上、視覚入力であれば 70ms 程度以上かかると考えられる。これだけの時間遅れが存在すると人間の素早い運動実行を行うための入力情報としてはあまりに遅く、単純なフィードバック制御によって運動を安定化することは困難である。これに対し、運動指令と内部モデルによって計算される状態の予測値を用いて運動制御を行えば、観測情報の遅れに妨げられることなく運動指令値を更新することができる。ただし、予測値のみに基づく制御を続けると状態推定値が真値から乖離してしまうため、予測値および感覚入力によって得られた観測値の誤差情報を用いて状態を逐次更新する処理を行い、観測された情報が反映された状態推定を保つことが必要にな

る。このような内部予測と観測による更新を組み合わせた状態推定のモデルは、到達運動をはじめとする人間の運動の挙動をよく説明することが先行研究によって示されている (Wolpert et al., 1995; Todorov and Jordan, 2002; Körding and Wolpert, 2004; Saunders and Knill, 2004; Izawa and Shadmehr, 2008)。また、運動実行中に小脳の処理を磁気刺激で妨げること、「遅れた」状態について運動制御が行われることが報告されており (Miall et al., 2007)、小脳が予測と観測を統合する状態推定の処理に関与し、運動制御に寄与していることの直接的な証拠とみなすことができる。

このような身体状態推定は、運動に関与する自己の状態量を正しく推定することを可能にし、運動を安定に行うためのフィードバック制御の基盤として不可欠なものと考えられてきた。本研究においては、こうした状態推定の考え方について、従来よりも適用範囲を拡張することで、より様々な脳情報処理の理解につながるのではないかと考えた。第一に、これまでの研究では、身体状態推定の対象を直接観測可能な身体の位置や速度といった情報に限局することが多かった。しかし、予測誤差を利用した情報処理の仕組みを考慮すると、必ずしも直接観測ができない状態量についても推定できる可能性がある。第二に、これまでの研究では随意運動における状態推定については調べられてきた一方、意識を介さない反射の制御への状態推定の関与は明らかになっていない。反射も人間の安定な動作を支えるフィードバック制御の仕組みの一つと考えられるため、随意運動と同様に状態推定が寄与する可能性は十分にある。本研究では、視覚情報を操作する実験によって、これらの可能性を検証できると考える。次節以降で詳細を述べる。

## 2.2. 感覚予測誤差による身体状態推定の可能性

ここまで説明してきたとおり、自身の運動に伴い予測される結果と観測値との誤差情報は身体状態推定の更新において重要な役割を持つ。また、運動に伴う誤差情報は運動学習のための手がかりとしても中心的な機能を果たすと考えられている (Shadmehr and Wise, 2004; Mazzoni and Krakauer, 2006)。このような運動制御における本質的な役割に加え、感覚予測誤差が外界からの物理的影響の検出や推定にも重要な役割を果たしていることを示唆する証拠も増えている。例えば多くの研究から、私たちは自己の運動に伴う感覚入力を、他者から生じる刺激よりも弱いものとして知覚することが示されている (Blakemore et al., 1998; Shergill et al., 2003)。このような自己生成刺激の感覚減衰 (Sensory attenuation) は、自己の行動の結果生じた感覚入力情報を抑制することで、外界の事象に注意を向けるためのメカニズムであると考えられている (Blakemore et al., 1998; Lally et al., 2011)。この感覚減衰は、自身の行動とその結果のフィードバックの間に空間的または時間的なミスマッチを加えることで、観察されなくなることが報告されており (Blakemore et al., 1999; Bays et al., 2005; Kiltner et al., 2019)、このことは脳が感覚予測誤差を利用して、外界の事象と自己の引き起こした感覚入力とを識別しているためだと解釈される。このような考え方と一致する

実験結果として、意図した動作の結果と、実際に観測される動作の結果との間に空間的・時間的なミスマッチがあると、自己の動作に対して感じる行為主体感 (Sense of agency) が弱まることが知られている (Farrer et al., 2008; Haggard, 2017)。さらに、運動に伴う感覚予測誤差は、外部の物体や環境の物理的特性の推定に関わることが示唆されている。随意運動に伴う視覚的フィードバックを変化させると、把持している物体の重さ (Dominjon et al., 2005; Diedrichsen et al., 2007; Honda et al., 2013) や力学的パラメータ (Takamuku and Gomi, 2015)、環境の機械的インピーダンス (Wu et al., 1999; Di Luca et al., 2011) についての推定値が変化する。このような知覚上の変化は、感覚予測誤差を外界の物体の特性の変化に帰着させる結果生じたものであると解釈されている。

上述の先行研究による知見から、人間は感覚予測誤差を外在的要因に関連付ける情報処理を行っているという見解が導かれる。しかし、本研究ではこのような従来の考え方を更に拡張することで、これまでに明らかになっていない脳情報処理について検討したい。予測誤差はより一般的には自分自身の内在的な状態の変化によっても引き起こされうると考えられる。人間の運動機能は、身体の成長や加齢 (Hunter et al., 2002)、怪我の影響 (Raineteau and Schwab, 2001)、直前の筋収縮の状況 (De Havas et al., 2017)、疲労 (Gandevia, 2001; Enoka and Duchateau, 2008) など、自己の状態に関連するさまざまな要因によって影響を受け変動しうる。これらの自己由来の変化が生じ場合、十分な適応に基づき身体の内モデルが脳内で更新されるまでの間、実行された運動の結果は予測された動作と一致せず、予測誤差が生じうる。したがって、運動実行に伴い視覚情報を含む種々の感覚入力によって検出された予測誤差は、外因性の変化を検出するだけでなく、自己の身体状態の変化を推定することに寄与している可能性がある。このような考え方は、近年の内受容感覚の生成に関する理論研究 (Stephan et al., 2016; Barrett, 2017; Sennesh et al., 2022) とも方向性を一致するものの、直接的に仮説の正しさを示した研究は乏しく、実験による検証が必要だといえる。

本研究では、自己の内在的な状態量の一つとして、運動機能の急峻な低下を引き起こす筋疲労に注目した。筋疲労は、運動の持続によって引き起こされる力発揮能力の低下と定義され (Enoka and Duchateau, 2008)、運動実行時のパフォーマンスに明確な影響を与えうる (Kluger et al., 2013; Taylor et al., 2016)。したがって、筋疲労下において感覚入力情報によって検出された予測誤差は、筋疲労による運動出力の低下の程度を推定する情報を含み、状態推定の手がかりとなりうる。すなわち、感覚予測誤差は筋疲労の推定に関与しうのではないだろうか。もしこの考え方が正しければ、運動課題中に知覚される筋疲労の強さは予測誤差の影響を受けて変化すると予想される。このような仮説を検証するため、運動中に与えられる視覚フィードバックを操作することで感覚予測誤差を生じさせ、筋疲労の推定値にどのような影響が見られるかを調べる実験を行う。この実験の内容については 3 章で報告する。

### 2.3. 反射制御の調整基盤としての身体状態推定

人間のフィードバック制御には、意識を介した運動修正だけでなく、反射に代表される、より素早く潜在的な感覚運動プロセスが重要な役割を果たすと考えられる。一例として、体性感覚入力によって引き起こされる反射である伸張反射は、運動誤差を素早く修正するフィードバック制御の機能を持つと考えられる (Marsden et al., 1972)。この現象は、筋紡錘によって姿勢変化に伴う筋の伸張を検出すると、随意運動とは異なる感覚-運動ループを介して運動指令が生成され、不随意で素早い筋収縮を引き起こし、意図しない姿勢変化を補正することができる。伸張反射は随意運動の反応時間 (約 150ms 以上) と比較して短潜時で起こる (約 30~100ms) ため、突発的な姿勢変化をより効果的に修正することに役立っていると考えられる。特に、伸張反射における長潜時の応答成分 (約 50~100ms) は、主に経皮質ループの処理を介して生成されることが示されており (Evarts and Tanji, 1976; Kimura et al., 2006; Pruszynski et al., 2011) 運動目的や状況に応じて応答の大きさが調整されることが報告されている。例えば、課題指示 (Hammond et al., 1956; Evarts and Tanji, 1976; Shemmell et al., 2009)、外部から与えられる力場の方向 (Kimura et al., 2006; Kimura and Gomi, 2009)、運動目標と自己身体の空間的な関係性 (Nashed et al., 2014)、身体のダイナミクス (Kurtzer et al., 2008) など、様々な条件に応じた反射応答の調整が見られる。一方、視覚入力によって引き起こされる反射応答もまた、素早いフィードバック制御にも寄与すると考えられる。自己位置を示す視覚カーソルの移動や背景の運動によって誘発される素早い修正応答が意識を介さない反射的な応答であり、随意運動と比較して高速な運動修正を可能とすることが、先行研究によって示されている (Day and Lyon, 2000; Saijo et al., 2005; Franklin and Wolpert, 2008)。これらの視覚性の反射応答についても、上述の伸張反射と同様、運動文脈に応じて機能的な調節が見られることが報告されている (Franklin and Wolpert, 2008; Abekawa and Gomi, 2010; Knill et al., 2011)。

このような反射によるフィードバック制御を適切に実行するためには、運動が行われている文脈に加えて、姿勢や四肢の動作などのオンラインの身体状態を考慮してフィードバックゲインを調整する必要がある。人間の運動実行におけるフィードバック制御の計算論的側面を説明する理論として、最適フィードバック制御 (OFC: Optimal Feedback Control) と呼ばれる考え方が提案されている (Todorov and Jordan, 2002; Scott, 2004)。この理論では、身体状態に応じた最適なフィードバック則を介して運動指令を生成し続けることで、刻一刻変化する状況においても、目的に沿った運動が実行できると提唱しており、そのための基盤として、感覚入力と状態予測を組み合わせることによって状態推定を継続的に行い、運動実行中も身体の状態をモニタリングし続けることで、適切なフィードバック制御が実現できるとされている (Liu and Todorov, 2007; Izawa and Shadmehr, 2008; Wagner and Smith, 2008; Dimitriou et al., 2013)。実験データにおいて、運動実行中も身体状態に応じた反射応答の調整が見られる (Dimitriou et al., 2013; Nashed et al., 2014) ことから、オンラインでの反

射の調整基盤として身体状態推定が関与していることが示唆されているが、その詳細は明らかになっていない。特に、随意運動においては、複数モダリティの感覚情報を統合した身体状態表現 (van Beers et al., 2002; Ronsse et al., 2009) が運動制御に関与していることが報告されている一方、反射制御については、同様の多感覚統合に基づいて応答が調整されているのか、それとも単一モダリティの信号のみによって応答が生成されているのか、議論が続いている(Cluff et al., 2015; Oostwoud Wijdenes and Medendorp, 2017)。

上述の点について検討するため、本研究では、体性感覚性の反射である伸張反射が視覚情報による身体表現の影響を受けるかどうかを調べる。このような目的のため、実験において、運動実行中の視覚フィードバックを操作することで実際の身体状態および体性感覚入力との間に誤差を生じさせ、その状況下で誘発される伸張反射応答が変化するかを評価する。もしも反射の調整が単一モダリティに基づく身体表現に依存して行われるのであれば、視覚情報の操作は伸張反射に影響を与えないという結果が予想される。一方、随意運動で見られるような多感覚統合を介した状態推定が反射調整の基盤として関与しているとすると、視覚情報と体性感覚情報の誤差によって伸張反射応答に何らかの変化が生じることが予想される。よって、本実験を行うことで、意識を介さないフィードバック制御である反射の調整に身体状態推定がどのように関わっているかを明らかにすることが期待できる。この実験の内容については4章で報告する。

## 第3章 感覚予測誤差による自己の身体状態推定

### 3.1. はじめに

感覚予測誤差は、感覚入力外部に起因するものなのか、それとも自己行動の結果なのかを識別するために不可欠であり、自己運動の予測との誤差を検出することによって外界の安定した知覚や行為主体性の構築に寄与すると考えられてきた。一方、2.2節で述べたように、感覚予測誤差は身体内部の状態の推定においても有意な役割を果たしうると予想されるが、実際に人間の感覚-運動制御にどの程度寄与しているかについては未解明である。この点を明らかにするために、本章では、予測誤差が筋疲労の知覚強度に影響するかを調査する。予測誤差を与えるために、実験1では自己動作のオンライン視覚フィードバックに時間的な遅延を挿入し、持続的な運動課題を行いながら知覚される筋疲労の大きさに影響があるかを評価する。さらに、予測誤差の向きが知覚にどのように結びつくかを検証するため、反対方向への時間的シフト、すなわち視覚フィードバックの「負の遅延」の効果を検証する。このため、反復運動の特性と人間の周期的運動の予測アルゴリズム (Matsubara et al., 2010) を元に、実際の指運動に先行する視覚フィードバックを生成する。実験2においては、この先行視覚フィードバックのもとで筋疲労知覚の評価がどのように変化するかを調べる。これらの実験を通して、筋疲労のような直接観測ができない身体内部の状態について、視覚情報と運動実行に伴う感覚予測を統合することで状態推定に寄与しうるといふ仮説を検証する

### 3.2. 実験設定

合計 28 人の参加者が、2つの実験のいずれかに参加した（女性 21 人、男性 7 人、年齢範囲 20~42 歳、平均  $30 \pm 6.0$ 、すべて右利き）。このうち 14 人が実験1に、残りの 14 人が実験2に参加した。いずれの実験も、NTT コミュニケーション科学基礎研究所の倫理委員会の承認を得て実施された。

#### 3.2.1. 実験装置

参加者は椅子に座り、右腕を肘掛けに置いて、垂直に固定されたハンドルを握った（図 3-1a）。この時、モニター（LCD-MF221X、アイ・オー・データ機器、解像度：1920×1080ピクセル、リフレッシュレート：60Hz）が手の上方に水平に設置され、手を直接見ることはできない状態であった。参加者の頭部の位置は、顎台によって目とモニターの距離が約 30cm になるように保持された。手の視覚情報の代わりに、手のアバター映像（右手の示指を伸ばした状態の絵）をモニターに表示した。アバターの表示位置は、参加者の視覚上で実際の手の位置と一致するように調整した。参加者の示指の MP 関節の屈曲角度をモーションキャプチャシステム (ProReflex, Qualisys Co.) によって計測（サンプリング周期：60Hz）

し、PCに取り組みすることで、アバターの指の角度が実際の指の動きと同期するように表示を行った。指の動作がアバターの動きとしてディスプレイ表示に反映されるまでの時間をフォトダイオードを用いて計測したところ、表示の遅延時間は  $57 \pm 1.1 \text{ms}$  であった。

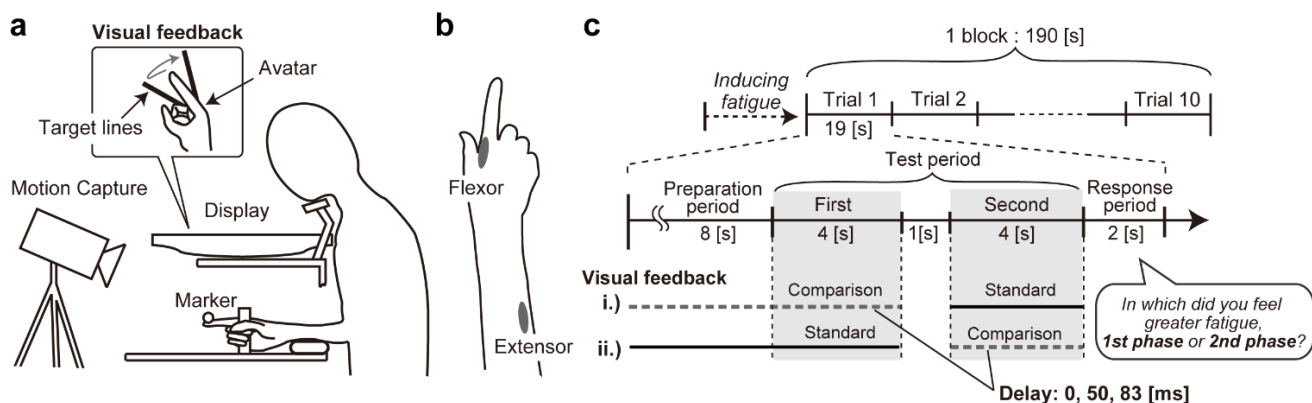


図 3-1. 実験手続き

**a.** 実験セットアップ。 **b.** EMG 電極の配置図。 **c.** 実験 1 の手順。各実験ブロックは、参加者が急激な指運動を行うことで十分な筋疲労が生じた直後に開始した。参加者は、10 回の連続した試行からなる実験ブロックの間、2.14Hz の周期で指の屈曲と伸展を休みなく繰り返す運動課題を継続した。参加者は、各試行終了時の Response period において、直前の Test period の前半/後半を比較して、どちらで筋疲労をより強く感じたかを回答するよう求められた。すべての試行の Preparation period において、指運動のペースを合わせるためのメトロノームのビーブ音が提示された。全体の半分の試行では、ビーブ音はテスト期間中にも提示された (Sound-on 試行) が、もう半分の試行では取り除かれた (Sound-off 試行)。指の動きの視覚フィードバックについて、i) Preparation period および Test period の前半、または、ii) Test period の後半、のいずれかで遅延を加えて表示させた。遅延の大きさは 0, 50, 83 ms のいずれかであった。Test period の前後半の間、および、Response period においては、視覚フィードバックは提示されなかった。追加セッションにおいて、参加者は同一の手順で視覚フィードバックの遅延について判定する課題を課され、Test period の前後半どちらで視覚フィードバックの遅延がより大きく感じられるかを選択するよう求められた。

### 3.2.2. 課題

運動課題として、実験参加者は示指の DIP 関節、および PIP 関節を伸展させた状態で、MP 関節の屈曲と伸展を周期的に繰り返すことを求められた。運動振幅を一定に保つため、MP 関節の回転中心から引かれた 2 本の目標線分を越えて示指を動かすように指示した。このとき、2 本の目標線分の角度 (38~55°) は、実験を通して適度な疲労レベルが保たれるように参加者ごとに調整した。具体的には、実験に先立ち、参加者に実際の実験時と同一の手順で十分な筋疲労を誘発したうえで運動課題を実施させ、感じる筋疲労の傾向 (筋疲労が増加するか、減少するか、一定か) を尋ねた。得られた回答に応じて目標線の角度を調整し (例えば、疲労が急激に増加して課題を継続できない場合は角度を減少させた)、実験ブロックを通して各参加者が適度な疲労を感じるようになるまで手順を繰り返した。

周期運動のペースを一定に保つため、ビーブ音を周期 2.14Hz で提示し、参加者は一音ごとに指の屈曲から伸展までを行うように指示された。疲労知覚へのビーブ音の影響を調べるため、一部の試行では音が提示されない期間があったが、参加者はビーブ音の有無にかかわらず、同じペースで動作を繰り返すよう指示された。実験における視覚刺激および音刺激は MATLAB (Mathworks Inc, Natick, MA) および Cogent graphics toolbox (John Romaya, Welcome Trust Centre for Neuroimaging and Institute of Cognitive Neuroscience development team, UCL) によって制御した。

右手の示指の屈筋 (FDI) と伸筋 (ED) から、表面電極を用いて筋電信号 (EMG) を記録した (図 3-1b)。電極の位置は、示指の屈曲・伸展時に筋腹を触診して決定した。これらの信号は増幅 (EMG-021、原田電子工業) され、フィルタリング (10-1000Hz) された後、500Hz のサンプリングレートで記録された。デジタル化された信号は、バンドパスフィルター (20-240Hz、4 次の Butterworth フィルター) を通過後に整流され、解析に用いられた。この周波数帯域を選択するにあたっては、EMG パワーは 100 Hz を超えると急速に減少し 250 Hz 付近では極めて小さくなる (< -20dB) こと (Shweddyk et al., 1977; Hogan and Mann, 1980; Stulen and DeLuca, 1981; Mengotti et al., 2013)、および、この帯域には筋疲労の程度をモニタリングするための中央値周波数 (~120 Hz 未満) を算出するのに十分な信号が含まれていること (Stulen and De Luca, 1982) を考慮した。実験 1 において 1 名、実験 2 において 2 名の参加者について、電極の状態が不適切であったため、すべての筋電図解析から除外した。

実験に先立ち、参加者に筋疲労の感覚を明確に提示させる目的で、可能な限り素早く示指の屈曲と伸展を繰り返させ、指の動きが陽に遅くなるまで (おおよそ数十秒程度) 運動を続けさせた。その際、示指についての感覚を自由に記述させ、「だるさを感じる」、「指が重い」、「指が硬く感じる」など、参加者ごとの回答を得た。実験では、ここで各参加者が報告した感覚を疲労知覚の指標とし、疲労感を評価する際にその感覚に注意を向けるよう指示した。



### 3.2.3. 実験 1

各実験ブロックの開始前に、筋疲労を誘発する目的で、参加者は右手の示指の屈曲・伸展をできるだけ速く繰り返し行うことを指示された。参加者が筋疲労を明確に感じたことを口頭により報告した時点で、示指の運動をビープ音のペースに合わせて行うよう指示し、その後、直ちに実験ブロックを開始した。1つの実験ブロック（190秒間）は連続した10試行で構成され（図 3-1c）、参加者は実験ブロックの間、指示された指の動きを休みなく続けることが求められた。各試行（19秒間）は、Preparation period（8秒間）、Test period（9秒間）、Response period（2秒間）から構成された。

Preparation period においては、参加者が指の動作周期を一定に保てるよう、ビープ音が提示された。参加者は、Test period の前半（4秒間）で知覚された疲労と、後半（4秒間）で知覚された疲労を比較するよう指示された。その後続く Response period において、参加者は、左手で2つのキーのどちらかを押すことにより、強制2択法によって前後半どちらでより大きな疲労を感じたかを選択するよう求められた。Test period の前半と後半は、目標線の色の变化（赤または青、色の順序は参加者内でカウンターバランスされた）によって示された。全体の半分の試行について（順序は無作為）、Test period においてビープ音は提示されず（Sound-off 試行）、残りの半分の試行（Sound-on 試行）においては提示された。Test period の前半または後半いずれかにおいて、表示される指のアバターの動きに遅延が加えられ（比較刺激、0、50、83 [ms]）、もう一方においては、指のアバターは実際の指と同期して動いた（標準刺激）。遅延を加える・取り除く際に視覚フィードバックが不連続に表示されることを避けるため、Test period の前半と後半の間の期間（1秒間）にはアバターは表示されなかった。なお、視覚遅延が前半に与えられる試行においては、遅延は Preparation period の最初から加えるものとした。

予備実験において、視覚フィードバックの遅延下で指の運動振幅が大きくなる傾向が観察された。この傾向は、手の状態のフィードバックの遅れにより、目標位置をオーバーシュートしてしまったことに起因する可能性がある (Botzer and Karniel, 2013)。このような運動振幅の変化が筋疲労の知覚に影響する可能性を排除するため、視覚遅延を加える際には目標線分間の角度をわずかに減少させる操作を行った（50ms 遅延において-3.6%、83ms 遅延において-6%）。実験終了後、参加者全員が目標線分の変化に気づいていないことを口頭による質問で確認した。

各実験ブロックにおいて、Sound-on 試行と Sound-off 試行をそれぞれ5回ずつ提示した。どちらについても比較刺激（視覚遅延）の条件に関する5種類の異なる試行をすべて含むものとした（前半で50ms 遅延、後半で50ms 遅延、前半で83ms 遅延、後半で83ms 遅延、前後半いずれも0ms 遅延）。これら10試行の順序は無作為であった。参加者のうち13名が15ブロックを実施、1名が12ブロックを行った。

ここまで説明した筋疲労知覚の評価実験の後、同一の手順で、視覚刺激の遅延を参加

者がどの程度検出できるかについても測定した。この追加セッションにおいては、Test period の前後半どちらで視覚フィードバックがより遅れて感じるかを選択するよう参加者に指示した。このセッションでは、参加者全員が 12 回の実験ブロックを行った。

#### 3.2.4. 実験 2

実験 2 では、予測誤差の向きの情報がどのように身体状態の推定に反映されるかを明らかにするために、運動に先行する視覚フィードバックが疲労知覚に及ぼす影響も検証した。人間の周期的運動に対する予測手法（詳細は「付録」を参照）を用いて、進行中の指運動に先行する視覚フィードバックを提示した。実験手続きは、いくつかの小さな変更点を除いて、実験 1 とほぼ同一であった（図 3-2）。実験 2 では、各試行の準備時間を短くする目的で、実験ブロックの長さを実験 1 よりも短縮した（180 秒間）。Test period の前半または後半のいずれか一方についてアバターの動きに正または負の遅延を加え（比較刺激、-50、-33、0、+33、+50 ms）、もう一方では、アバターの動きは遅延量の操作をすることなく表示された（標準刺激）。ここで、負の遅延量は視覚フィードバックが運動に先行する条件を意味する。実験 1 と同様に、Test period の前後半どちらでより大きな筋疲労を感じるかを参加者に選択させた。各実験ブロックにおいて、すべての比較刺激（-50、-33、0、+33、+50ms）を Test period の前後半ともに 1 回ずつ、ランダムな順序の試行として呈示した。すべての参加者が 15 ブロックの計測を行った。

実験 2 では、視線状態を制御するために、アバターの表示位置の 9.5cm 左側に fixation cross を表示し、参加者は実験ブロックを通してこの fixation cross を注視するように指示された。また、指運動の振幅を制御するために、比較刺激が表示されたときの目標線分間の角度を変化させた（50ms 遅延で-2.4%、33ms 遅延で-1.6%、-50ms 遅延で+2.4%、-33ms 遅延で+1.6%）。先行視覚フィードバックを提示した条件において、指の動きのばらつきが大きかったために、先行フィードバックの予測精度が十分でない試行があった。そこで、予測精度が閾値（状態変数  $\omega_t < 0.05$ 、詳細は「付録」を参照のこと）より低くなった試行を解析から除外した。この処理により、先行フィードバックを提示した試行全体のうち 7.0% を除外した。

実験 1 と同様に、追加セッションにおいて、本実験と同様の手順を用いて、視覚フィードバックの正負の遅延がどの程度正確に検出されるかを調べた。被験者には、視覚フィードバックと自身の動作とのずれを Test period の前後半でより大きく感じるかを選択させた。比較刺激として 7 段階の視覚フィードバックの時間方向の操作（-50、-33、-17、0、+17、+33、+50ms）を与えた。参加者全員が 14 試行からなる 10 回の実験ブロックを行った。なお、このセッションでは、各実験ブロックの前に筋疲労を誘発させるための運動は行わなかった。

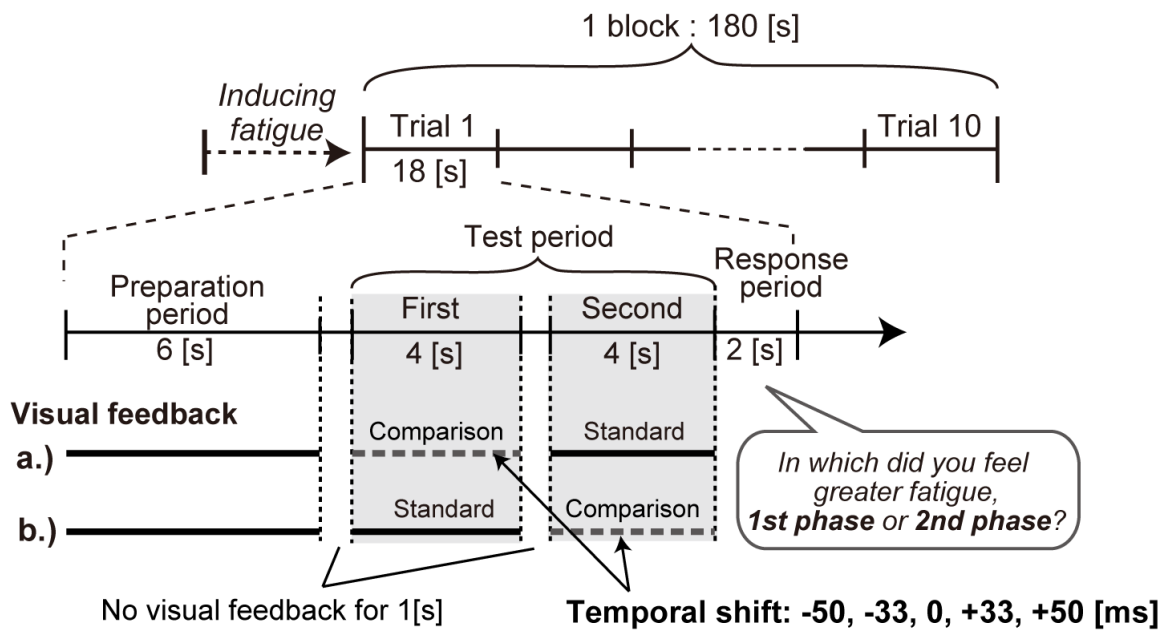


図 3-2. 実験 2 の手順

実験 1 と同様、十分な筋疲労を導入した後、各実験ブロックが開始された。参加者は継ぎ目なく続く 10 回の試行 (各 18 秒) からなる実験ブロックを通して、周期的な指運動 (2.14Hz) を継続した。各試行において、参加者は Test period の前後半を比較することにより、知覚された筋疲労の強さを評価するよう求められた。Test period の前半/後半いずれかにおいて、遅延した、あるいは運動に先行した視覚フィードバック (-50、-33、0、+33、+50ms) が提示された (比較刺激)。Test period のもう一方の期間においては、視覚的フィードバックは操作を加えることなく表示された (標準刺激)。視覚フィードバックは、Preparation period と Test period の間、Test period の前後半の間、および Response period においては表示されなかった。運動のペースを提示するためのピープ音は、Preparation period と Response period では提示されたが、Test period においては提示されなかった。

### 3.2.5. 解析手法

筋疲労の評価および、追加セッションにおける視覚遅延の評価について、比較刺激の選択確率を算出した。試行内における刺激の提示順序によるバイアスを除去するために、比較刺激が Test period の前半・後半で提示された条件の回答を合わせて解析した。これらの値に Bonferroni-Holm 補正を行った後、t 検定により chance level と比較した。視覚遅延の量および回答対象 (筋疲労の知覚 vs 視覚遅延の検出) を因子とする二元配置反復測定分散分析を実施し、セッション間の回答確率を比較した。また、視覚遅延および音の有無 (Sound-on 試行 vs Sound-off 試行) の因子を用いた二元配置反復測定分散分析を行い、筋疲労の評

価におけるビーブ音の影響を調べた。

実験 1 における疲労知覚および遅延弁別の視覚遅延に対する感度を推定するために、それぞれの反応曲線の傾きを計算した。両者の応答について、視覚遅延量に対して比較刺激を選択した確率を、プロビット回帰を用いてシグモイド曲線に当てはめた。参加者全体の傾向と各参加者固有の反応のばらつきを考慮するために、一般化線形混合モデル (GLMM) をフィッティングに適用した (Moscatelli et al., 2012)。このとき、参加者  $i$  の反応は次式で表される

$$P_i(x) = \Phi(\alpha + \alpha_i + (\beta + \beta_i)x), \quad (1)$$

ここで、 $P_i$  は反応確率、 $x$  は視覚遅延量、 $\Phi$  は標準正規分布の累積分布関数、 $\alpha$  と  $\beta$  はそれぞれバイアス、および曲線の傾きに相当する固定効果パラメータ、 $\alpha_i$  と  $\beta_i$  はそれぞれ参加者固有のバイアスと曲線の傾きを決定するランダム効果パラメータである。フィッティングには MATLAB 関数 'fitglm' を使い、パラメータ 'Laplace' で推定方法を選択した。データをフィッティングした後、参加者ごとの傾きパラメータ ( $\beta + \beta_i$ ) に関して、筋疲労知覚の評価と視覚遅延弁別についての回答の間に相関があるかどうかを検証した。

さらに、GLMM を用いて、筋疲労評価課題の反応パターンが視覚遅延弁別課題の反応パターンによってよりよく説明されるかどうかを検証した。まず、(1) 式のモデルを用いて、予測変数として視覚遅延量  $x$  を用いて筋疲労評価課題における反応確率のフィッティングを行った (モデル 1)。同様に、遅延弁別課題の反応確率を予測変数として、同じデータのフィッティングを行った (モデル 2)。このモデルは以下のように記述される：

$$P_i(x) = \Phi(\alpha + \alpha_i^d + (\beta^d + \beta_i^d)P_i^d(x)). \quad (2)$$

ここで、 $P_i^d(x)$  は遅延弁別課題における反応の確率、 $\alpha$  と  $\beta^d$  はバイアスと曲線の傾きを表す固定効果パラメータ、 $\alpha_i^d$  と  $\beta_i^d$  はバイアスおよび曲線の傾きを表すランダム効果パラメータである。さらに、視覚的遅延量  $x$  と遅延弁別課題における反応  $P_i^d(x)$  の両方を用いて、以下のように筋疲労評価課題における反応のフィッティング (モデル 3) を行った。

$$P_i(x) = \Phi(\alpha + \alpha_i + \alpha_i^d + (\beta + \beta_i)x + (\beta^d + \beta_i^d)P_i^d(x)), \quad (3)$$

(3) 式は  $x$  と  $P_i^d(x)$  の固定効果とランダム効果を入力として含む。これら 3 つのモデルの予測性能を評価するために、モデル間で赤池情報量規準 (AIC) を比較した。

筋疲労の程度を電気生理学的に評価するために、EMG の中央周波数を算出した。この値は、筋疲労の進行とともに減少することが知られており (Merletti et al., 1990)、本実験においては Test period において比較刺激を提示している時間帯の EMG から計算した。算出

した中央周波数において、各視覚遅延条件における平均値を求め、分散分析で比較した。

運動の変化を評価するために、運動のデータからいくつかの指標を計算した。Test period の前後半それぞれで得られたデータについて、運動振幅（各運動周期における指屈曲角度の最大ピークと最小ピークの差）、速度、運動周期（示指が屈曲時に2本の目標線分の間を通過するタイミング間の間隔）、および RMS-EMG の平均値を算出した。視覚フィードバックの遅延を与えたり取り除いたりすることが、運動にどのような影響を与えるかを評価するため、各試行におけるこれらの指標の変化を以下のように計算した。

$$\Delta I = \frac{I_{comparison} - I_{standard}}{I_{baseline}}. \quad (4)$$

ここで、 $I_{comparison}$  と  $I_{standard}$  は、それぞれ比較刺激と標準刺激が提示された際に得られた各指標の値を表す。正規化因子  $I_{baseline}$  は、Preparation period における各指標を平均することにより、参加者ごとに算出した。各指標について、視覚遅延条件ごと平均化した後、反復測定分散分析を用いて  $\Delta I$  を比較した。

実験2では、先行視覚フィードバックの精度を評価するために、実際の指の動きと先行視覚フィードバックとの間の相互相関を計算した。Test period において、-33ms と -50ms の先行視覚フィードバックを提示している際のデータを評価した。相互相関のピーク値とその相対遅延を各試行について計算し、平均値を算出した。

### 3.3. 結果

#### 3.3.1. 実験1の結果

視覚フィードバックが遅延した条件（比較刺激）を遅延のない条件（標準刺激）と比較して、筋疲労をより強く感じたと回答した確率をプロットした（図 3-3a）。50ms および 83ms の遅延のいずれにおいても、比較刺激の選択確率がチャンスレベルよりも有意に高く（ $p < 0.01$ ）、遅延視覚フィードバックのもとで参加者がより大きな疲労感を感じていたことが示唆された。各比較刺激は、各実験ブロックにおいて無作為な順序で提示されているため、観察された疲労知覚の増加は、時間経過に伴う実際の筋疲労の変化とは無関係であると考えられる。この仮定を検証するために、指の伸筋の EMG について、筋疲労の指標として広く用いられている中央値周波数を評価した。算出された中央周波数は時間の経過とともに下方にシフトする傾向が見られ、最初の実験ブロックと最後の2つの実験ブロックの間に有意差が認められた（ $t_{(11)} = 2.77, p = 0.018, d = 0.80$ ）ことから、実験中に筋疲労が徐々に進行していたことが示唆される（図 3-4a）。一方、この指標について異なる視覚遅延条件間で比較したところ、有意な差は見られなかった（図 3-4b、 $p = 0.30$ ）。したがって、疲労知覚の増加は、実際の筋疲労の変化によるものではないと結論付けられる。

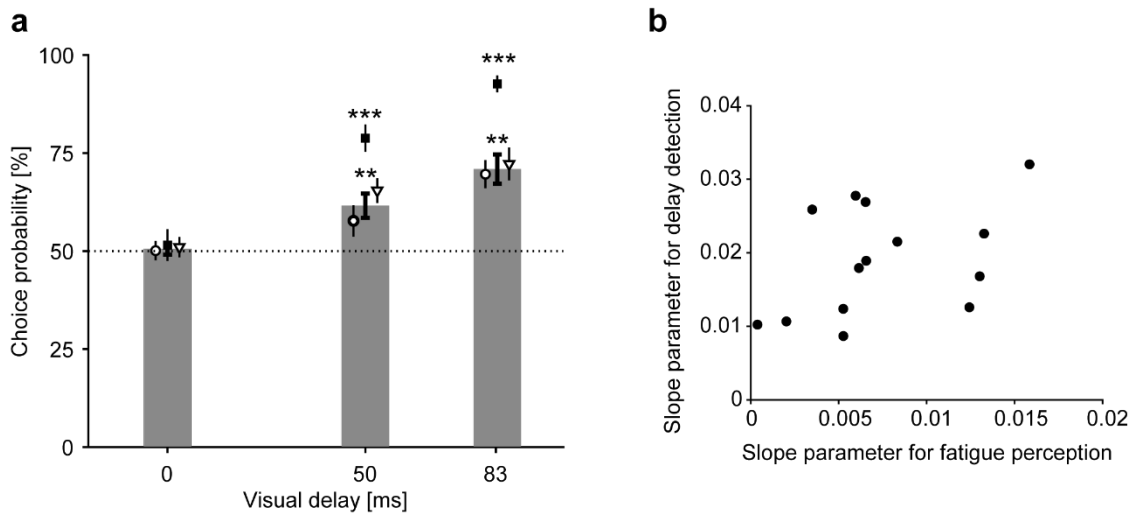


図 3-3. 実験 1 の結果

**a.** 比較刺激の選択確率。棒グラフは疲労評価セッションの全条件における回答結果であり、遅延視覚フィードバック（比較刺激）を提示した際に遅延のない視覚フィードバック（標準刺激）よりも筋疲労を強く感じた確率を示している。白三角：Sound-on 試行のみの結果。白丸：Sound-off 試行のみの結果。黒四角は遅延検出セッションの回答結果であり、比較刺激を標準刺激より遅延していると判断した確率を示している。なお、各データ点は、Test period 前半/後半両方に比較刺激が提示された条件を含んでおり、試行内の映像の提示順序によって生じるバイアスの影響を排除していることに留意されたい。各エラーバーは参加者間の標準誤差を示す。アスタリスクは、Bonferoni-Holm 調整後の chance level との有意差を示す (\*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ )。 **b.** 疲労感（Sound-off 試行）と遅延知覚の感度の参加者間相関。感度は、映像遅延量に対する反応を、プロビット回帰を用いてフィッティングすることによって計算された。各データ点は 1 人の参加者を表す。2 種類の感度の間に有意な相関は認められなかった ( $r = 0.42$ ,  $p = 0.13$ )。

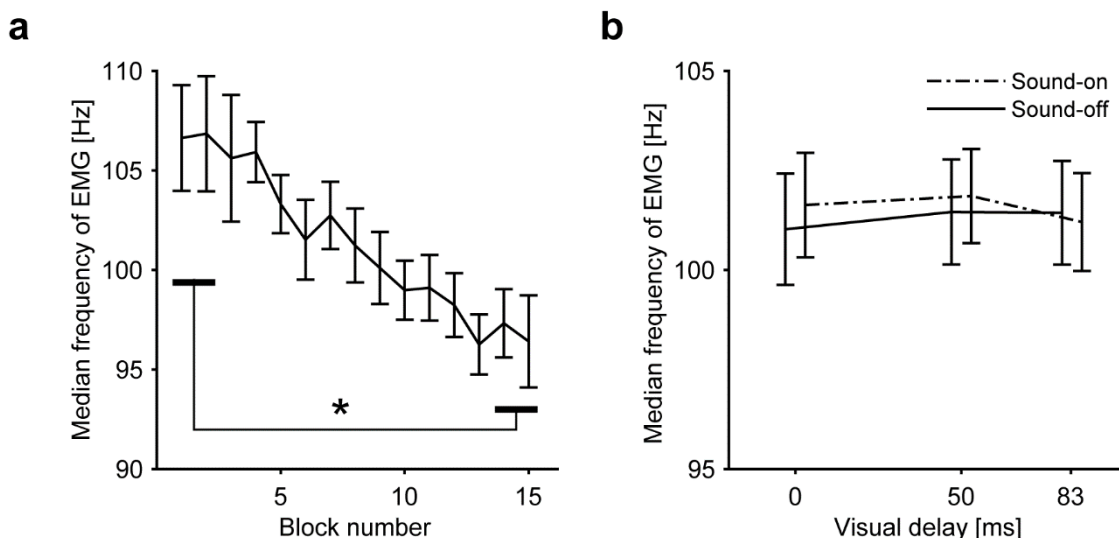


図 3-4. 伸筋の EMG の中央周波数

**a.** 各実験ブロックにおける平均値。値は Preparation period の EMG データから算出した。最後の 2 ブロックの平均値は、最初の 2 ブロックにおける値よりも有意に低かった ( $t_{(11)} = 2.77, p = 0.018, d = 0.80, \text{paired t-test}$ )。 **b.** 各視覚遅延条件における平均値。値は Test period において比較刺激を提示した時間帯の EMG から算出した。実線：Sound-off 試行、破線：Sound-on 試行。エラーバーは参加者間の標準誤差を表す。二元配置分散分析を行ったところ、視覚遅延 ( $F_{(2,24)} = 1.28, p = 0.30$ ) および音の有無 ( $F_{(1,12)} = 0.99, p = 0.34$ ) による有意な効果は認められなかった。

また、参加者が筋疲労の知覚を評価する代わりに、視覚フィードバックの時間的なずれ（非同期性）の知覚に従って回答を行った可能性が考えられる。この可能性を検証するために、疲労感を回答するセッションの後で、視覚フィードバックの遅延を検出する能力についても測定した。もし参加者が、疲労感を回答するセッションにおいても単に映像遅延を評価していたのであれば、2 つ目の課題でも同一の回答結果が得られるはずである。しかし、視覚フィードバックの遅延を評価する課題での選択確率は、疲労知覚の選択確率とは大きく異なることがわかった（図 3-3a）。50ms ( $t_{(13)} = 3.81, p = 0.0022, d = 1.02$ ) と 83ms ( $t_{(13)} = 7.97, p = 2.3 \times 10^{-6}, d = 2.13$ ) のそれぞれについて、視覚遅延の選択確率は疲労知覚の選択確率よりも有意に高かった。さらに、視覚フィードバックの遅延量に対する、疲労間評価セッション、および遅延弁別セッションそれぞれの反応を、プロビット回帰と GLMM によってフィッティングすることで、心理物理曲線を計算した。心理測定曲線の傾きを表すパラメータ ( $\beta + \beta_i$ ) を参加者間で解析したところ、疲労知覚の傾きと遅延検出課題の傾きの間で有意な相関がみられなかった（図 3-3b,  $r = 0.42, p = 0.13$ ）。この結果は、

視覚的な遅れをよく検出した参加者が、必ずしも疲労感の回答をより大きく変化させたわけではないことを意味している。したがって、観察された疲労感の変化は、参加者が自分の運動と視覚フィードバックのずれを検出して単純に回答に反映した結果ではないと考えられる。

さらに、疲労感の増大が映像遅延の知覚に起因するかどうかを検討するために、2つの回帰モデルを用いたフィッティングによる解析を試みた。物理的な映像遅延の量に応じて知覚される疲労の強さが増加するという当初の仮説（モデル1）に対して、疲労感の変化が映像遅延の弁別確率に依存すると仮定したモデル（モデル2）、さらに、疲労感が映像遅延の量とその弁別確率の両方に影響されると仮定するモデルも検証した（モデル3）。3つのモデルの予測性能を比較したところ、モデル1（AIC = 206.4）は他のモデル（モデル2、AIC = 217.4、モデル3、AIC = 214.4）よりもデータをよく説明するという結果が得られた。このことは、疲労感の回答パターンが、遅延視覚の弁別率ではなく、物理的な映像遅延の量に応じて得られていたことを示唆している。このことから、観察された筋疲労知覚の変化は視覚フィードバックの遅延知覚によって生じているわけではないことを示している。

さらに、運動強度の変化によって疲労感の回答がバイアスされた可能性についても検証した。例えば、視覚的フィードバックの遅延により実際の指の動きの振幅が大きくなっていたとすると、その運動強度の変化に影響を受け、より疲労を感じる方向に回答がバイアスされた可能性がある。この可能性を検討するために、視覚遅延の条件間で指の動きの振幅を比較した（図 3-5）。視覚遅延量を要因とする分散分析を行ったところ、動きの振幅に統計的な違いは見られなかった（ $F_{(2,26)} = 0.48, p = 0.62$ ）。また、運動強度の指標として、EMGの平均振幅が視覚遅延によって異なるかどうかを検証したところ、屈筋（ $F_{(2,26)} = 0.45, p = 0.51$ ）、伸筋（ $F_{(2,26)} = 0.34, p = 0.71$ ）ともに、視覚遅延による有意な効果は見られなかった。これらの結果から、視覚遅延の条件間で運動強度の違いは見られず、観察された疲労知覚の変化は運動強度の変化によっては説明できないといえる。



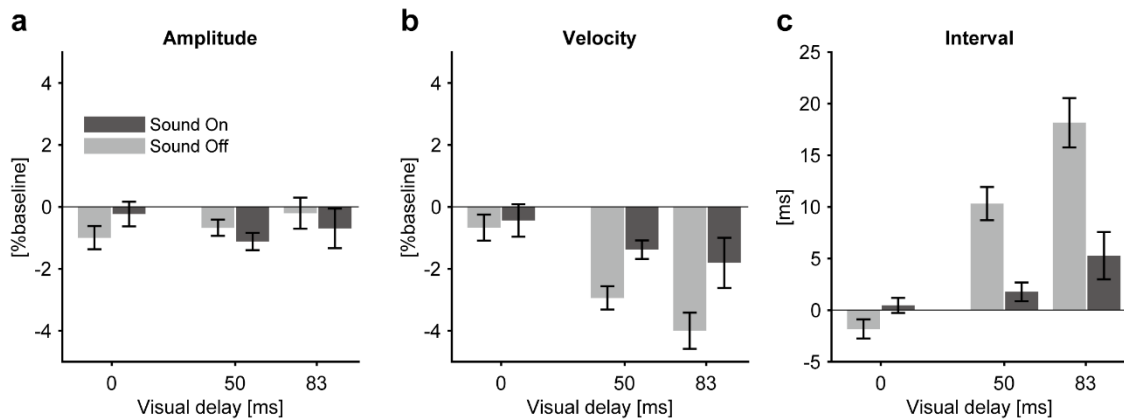


図 3-5. 運動プロファイルの解析結果

Sound-on 試行（濃い灰色）と Sound-off 試行（薄い灰色）における Test period 中の運動関連指標の変化 ( $\Delta I$ )。各指標について、比較刺激を提示した時間帯での値から標準刺激を与えた時間帯で得られた値を引くことによって差を算出し、さらにベースライン（視覚遅延が加わっていない Preparation period）における値で正規化した。エラーバーは参加者間の標準誤差を示す。 **a.** 運動振幅。二元配置分散分析（視覚遅延×音の有無）を適用したところ、視覚遅延 ( $F_{(2,26)}=0.48, p=0.62$ ) および音の有無 ( $F_{(1,13)}=0.07, p=0.79$ ) の有意な効果は認められなかった。 **b.** 運動の速度。二元配置分散分析によって、視覚遅延の有意な効果 ( $F_{(2,26)}=9.00, p=0.0011, \text{partial } \eta^2=0.41$ ) および音による有意な効果 ( $F_{(1,13)}=17.76, p=0.0011, \text{partial } \eta^2=0.58$ ) が認められた。視覚遅延と音の交互作用は有意ではなかった ( $F_{(2,26)}=3.05, p=0.065$ )。 **c.** 運動周期。二元配置分散分析によって、視覚遅延 ( $F_{(2,26)}=22.98, p=1.8 \times 10^{-6}, \text{partial } \eta^2=0.64$ )、音の有無 ( $F_{(1,13)}=44.22, p=1.6 \times 10^{-5}, \text{partial } \eta^2=0.77$ )、および視覚遅延と音の交互作用 ( $F_{(2,26)}=27.97, p=3.3 \times 10^{-7}, \text{partial } \eta^2=0.68$ ) が有意に影響することがわかった。

また、指の運動速度について解析したところ、視覚遅延が大きくなるにつれて速度の低下 ( $F_{(2,26)}=9.00, p=0.001, \text{partial } \eta^2=0.41$ )、および運動周期の延長 ( $F_{(2,26)}=22.98, p=1.8 \times 10^{-6}, \text{partial } \eta^2=0.64$ ) が認められ、視覚フィードバックの遅延下では指の運動が遅くなることがわかった。しかし、運動速度の低下は、視覚遅延条件における疲労知覚の上昇を説明することはできない。ビープ音が提示された条件 (sound-on 試行) と提示されなかった条件 (sound-off 試行) の間で、視覚遅延に伴う速度の低下および運動周期の増大について比較したところ、いずれも sound-on 試行では、sound-off 試行と比較して運動への影響が小さいことがわかった。すなわち、速度 ( $F_{(1,13)}=17.76, p=0.001, \text{partial } \eta^2=0.58$ )、運動周期 ( $F_{(2,26)}=27.97, p=3.3 \times 10^{-7}, \text{partial } \eta^2=0.68$ )、それぞれについて視覚遅延の効果と音の

有無の効果の有意な交互作用が認められた。対照的に、視覚遅延による疲労感の増加については、sound-on 試行と sound-off 試行の間で有意な差がみられなかった（音の有無による効果:  $F_{(1,13)} = 2.73, p = 0.12$ 、視覚遅延と音の有無の交互作用:  $F_{(2,26)} = 1.27, p = 0.30$ ）。さらに、これらの変数が疲労知覚の変化を説明するか否かについてより直接的に確認するために、運動速度および運動周期を追加の説明変数として加えた GLMM を用いて疲労知覚のフィッティングを行った。その結果、運動速度 ( $t_{(81)} = 1.08, p = 0.28$ )、運動周期 ( $t_{(81)} = 1.09, p = 0.28$ ) のいずれについても係数が 0 と有意に異なっておらず、どちらも疲労知覚の有意な説明変数とはみなせないことがわかった。これらの結果から、疲労感の増加が指の運動速度の変化によって生じているという仮説は否定される。

### 3.3.2. 実験 2 の結果

実験 1 の結果より、感覚予測と実際の感覚フィードバックの誤差が知覚疲労を増加させることが示唆された。しかし、疲労知覚が常に感覚予測誤差の大きさとともに増加するのか、あるいは予測誤差の方向が逆であれば知覚の抑制が見られるのかは不明である。この点を調べるため、実験 2 では、遅延視覚フィードバックと対照的な操作として、運動に先行する視覚フィードバックも与えることとした (図 3-2)。この目的のため、周期的運動に対する予測手法 (「付録」参照) を用いて、指の運動をオンラインで予測し、視覚フィードバックとして提示した (図 3-6a)。実際の参加者の運動軌道と先行視覚フィードバックの間の相互相関を計算したところ、適切な相対遅延量においてピーク値を示し (図 3-6b、-33ms 遅延試行では  $-33.2 \pm 1.1\text{ms}$ 、-50ms 遅延試行では  $-47.2 \pm 1.1\text{ms}$ )、また、高い相関値 (-33ms 遅延試行では  $0.98 \pm 0.00067$ 、-50ms 遅延試行では  $0.96 \pm 0.014$ ) が得られた。これらの結果から、先行視覚フィードバックは、被験者の動きを適切な精度で予測し、正しいタイミングで表示できることがわかった。

実験 1 と同様の手続きによって、先行視覚フィードバックが疲労知覚に及ぼす影響を調べた (図 3-2)。その結果、先行視覚フィードバックによって知覚疲労は有意に減少することが示された (図 7、-50ms と -83ms について比較刺激の選択確率がチャンスレベルより有意に低下、 $p < 0.05$ ) 一方、視覚フィードバックの遅延は実験 1 と同様に知覚疲労を増加させた (+50ms と +83ms において選択確率がチャンスレベルより有意に上昇、 $p < 0.05$ )。このことは、先行視覚フィードバック下では、疲労知覚の抑制が引き起こされることを示唆している。なお、EMG の中央周波数を解析したところ、視覚フィードバックの条件間で差がないことが確認されており (視覚フィードバックの効果、 $F_{(4,11)} = 0.59, p = 0.67$ )、実際の筋疲労の状態は条件間で差が認められなかった。

さらに、視覚フィードバックの操作によって、参加者が予測誤差をどのように知覚していたかを検証するため、映像が自分の指の動きと同期しているかどうかを評価させた。その結果、図 7 に示すように、参加者は標準刺激 (遅れの無い視覚フィードバック) と比

較して、先行視覚フィードバックおよび遅延視覚フィードバックの両方で「自分の動きとずれている」と回答した。このことは、視覚フィードバックが遅延する場合だけでなく、実際の運動に先行する場合でも感覚予測誤差が生じることを示唆している。興味深い点として、いずれの種類の見覚フィードバックも、参加者に「ずれている」ものとして知覚されたが、視覚フィードバックが先行する場合と遅延する場合で疲労知覚への影響は逆方向であったことである。

実験 1 と同様の手法で、負の遅延（つまり、視覚フィードバックが先行する場合）を含む視覚遅延量に対して疲労知覚および遅延そのものの知覚の回答パターンをフィッティングし、感度を比較した。傾きを表すパラメータについて参加者間で解析したところ、疲労知覚と遅延知覚の間に有意な相関が認められなかった ( $r = 0.16, p = 0.58$ ) ことから、本実験の結果についても、疲労知覚の変化は、知覚に上る視覚遅延を介して生じているものではないと考えられる。

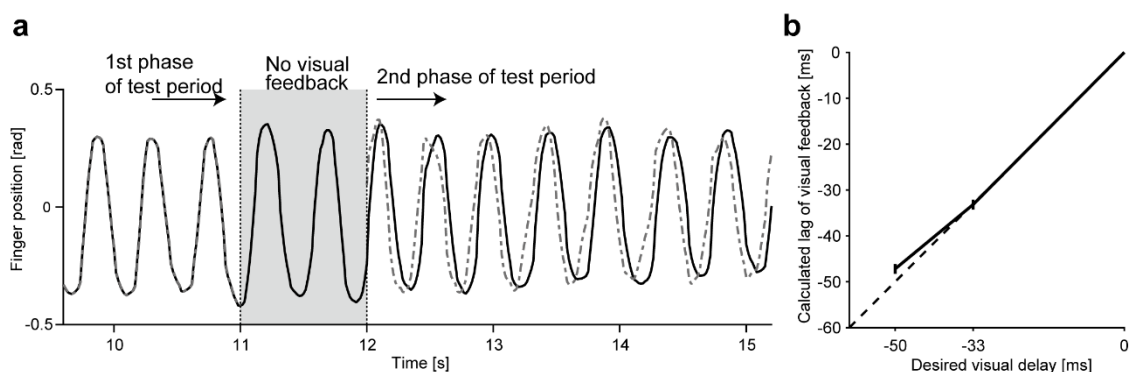


図 3-6. 先行視覚フィードバックの評価

- a. 実験2における典型的な指の軌道(実線)と提示された先行視覚フィードバック(破線)。
- b. 実際の指の動きと実験 2 で提供された先行フィードバックの間の相互相関を最大化することによって推定された、実際の指の動きに対する先行視覚フィードバックの相対遅延量。エラーバーは参加者間の標準誤差を表す。

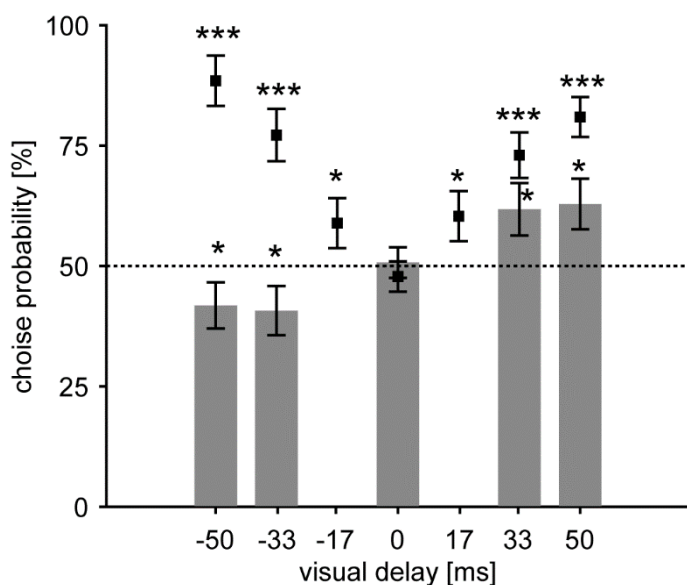


図 3-7. 実験 2 の結果

棒グラフは疲労評価セッションの結果を示しており、標準刺激よりも比較刺激の方がより強く筋疲労を感じると回答した確率である。ここで、視覚遅延における負の値は、運動に先行する視覚フィードバックが提供されたことを意味する。黒四角は遅延検出セッションの結果を示しており、標準刺激よりも比較刺激の方がより視覚フィードバックが実際の運動と同期していないと回答した確率である。エラーバーは参加者間の標準誤差を示す。アスタリスクは、Bonferoni-Holm 調整後の chance level との有意差を示す。\*  $p < 0.05$ 、\*\*\*  $p < 0.001$ 。

### 3.4. 考察

本章では、視覚情報によって与えられる運動出力の誤差情報が筋疲労の状態推定に関与しているという仮説を検証するため、指の反復運動中の視覚フィードバックに時間方向のシフトを加え、知覚される筋疲労にどのような影響が見られるかを調べた。実験 1 において、視覚フィードバックに遅延を加えることで知覚される筋疲労の強度が増加することが示された。この疲労評価の変化は、筋疲労の生理学的状態や運動強度のレベルとは無関係であることが確認され、観察された疲労感の変化が知覚レベルで生じていることが示された。さらに、実験 2 では運動と視覚フィードバックとの間に負の遅延量を擬似的に与える先行視覚フィードバックを提示することによって、知覚される筋疲労の強度が減少することが明らかになった。したがって、本章の実験の結果、筋疲労の知覚は自己運動の視覚フィードバックに挿入される誤差情報によって変調されることを示した。これらの結果は、視覚的に与えられた感覚誤差情報を自己の内在的な状態である筋疲労に結びつけ、状態推定に用いていることを示唆している。

筋疲労は運動機能に直接的な関与をおよぼす身体内部状態の一つと考えられるが、本章の結果は、筋疲労を知覚するメカニズムについての示唆を与えるものといえる。筋疲労は、持続的な運動に由来する筋出力の低下を特徴としており、筋線維の代謝状態の変化、神経筋伝達の効率の低下、さらに皮質レベルでの運動指令の変化など、複合的なメカニズムによって引き起こされ、最終的に運動誤差を引き起こし、課題遂行能力を低下させることが明らかにされている (Gandevia, 2001; Allen et al., 2008; Boyas and Guével, 2011; Taylor et al., 2016)。いくつかの研究によって、運動性疲労に伴う主観的な感覚をつかさどる皮質領域が示されているが (Meyniel et al., 2013; Zenon et al., 2015; Hogan et al., 2020)、疲労の知覚生成に関する計算論的な説明は十分に行われていない。本研究の結果は、実際の筋疲労状態の変化とは独立に、知覚される筋疲労の強度が運動出力のフィードバックにおける予測誤差によって影響を受けることを示した。したがってこの知見は、筋疲労の推定において、筋からの求心性信号やその他の内受容感覚情報によって身体の生理的状态をモニターすることだけではなく、視覚情報を含む感覚入力を運動実行に伴う予測と統合する処理を経て運動出力の低下を検出する状態推定のプロセスが関与していることを示唆している。先行研究において、筋疲労の知覚プロセスには中枢性の運動指令の大きさを反映する「努力感 (sense of effort)」が関与するという仮説が提案されている (Enoka and Stuart, 1992)。一方、最近の近年の研究では、筋疲労知覚の生成には、内受容信号 (Iodice et al., 2019) やその予測誤差 (Stephan et al., 2016) に加えて、運動予測と実際の運動出力との誤差が関与している可能性が提唱されている (Kuppuswamy, 2017; Hogan et al., 2020)。本研究においては運動強度や筋疲労を変化させることなく、視覚フィードバックに誤差を加える操作によって、知覚される筋疲労の強度が変調することを示した。したがって、本研究の結果は後者の考えと一致するもので、筋疲労の知覚に感覚入力情報における予測誤差が寄与していることを支持するものである。

従来の研究において、感覚予測誤差は、外界から与えられた刺激と自分の行動の感覚的結果を識別する上で重要な役割を果たすことが示唆されてきた (Blakemore et al., 1999; Lally et al., 2011)。それだけでなく、予測誤差に含まれる情報から逆推定を行うことで、脳が誤差の原因となる外的要因の特性を計算することも提案されている (Lécuyer, 2009; Honda et al., 2013; Takamuku and Gomi, 2015)。これらの研究では、環境や他者といった外的要因による影響を推定する際に予測誤差が機能することが示されているが、近年の内受容感覚の情報処理過程に関する研究 (Seth and Friston, 2016) によると、予測された身体内部の状態と内受容信号との誤差が、身体状態の推定や調節に寄与する可能性が示唆されている (Barrett, 2017; Sennesh et al., 2022)。しかし、脳が外受容信号や固有受容信号から計算された予測誤差を内在的要因の変化にも帰着させるかは未解明のままであった。本研究では、適切な文脈において、適当な範囲の予測誤差が検出される状況では、その予測誤差に基づき怪我や疲労など、運動出力に影響を与える内在的な状態の変化を推定する状態推定が行わ

れるという仮説を立てた。実際、今回の実験では、視覚フィードバックの遅延が知覚疲労を増加させることが示されており、この結果は、脳が予測誤差を筋疲労の進行による運動パフォーマンスの低下に関連づけ、推定された筋疲労の状態を反映するように筋疲労知覚が変化したという説明を支持するものである。

運動制御において、予測誤差を適切な原因に帰属させることは、運動学習が効果的に行われるうえでも重要な処理といえる。なぜなら、運動学習に伴って、内部モデルをどのように更新すべきか（あるいは更新せずに保持すべきか）についての最適な戦略は、与えられた予測誤差がどのような要因に由来するかに大きく依存するからである (Cothros et al., 2006; Berniker and Kording, 2008; Kluzik et al., 2008)。例えば、到達運動のエラーが身体ダイナミクスの変化によって引き起こされた場合と、手に持って使用する道具の特性を誤って推定したことによって引き起こされた場合とでは、適切な学習戦略は異なるだろう。このような状況における情報処理を説明するため、観測された誤差について文脈情報やその統計的特性等を考慮することで予測誤差を生じさせた原因を推定し、その結果に応じて運動学習における内部モデルの更新方針を決定する計算モデルが提案されている (Berniker and Kording, 2008; Wei and Körding, 2009)。今回、対象としている感覚予測誤差を身体状態の推定に結びつける処理過程においても、予測誤差を画一的に外的要因のみに帰着させるのではなく、上記の運動学習で仮定されているような計算処理を経て予測誤差を引き起こした要因を決定したうえで、状況に応じた状態推定が行われている可能性がある。特に本研究では、運動課題の開始直前に強度の高い運動を行うことで実際の筋疲労度を高め、また、参加者の指がいかなる物体にも触れないようにした。このような実験上のコントロールを通じて、その他の要因の関与をできるだけ排除し、筋疲労が運動パフォーマンスに影響を与える可能性が高い状況を参加者に提示しようと試みた。このような文脈上の手がかりの影響を受けて、感覚予測誤差を自身の筋疲労状態と関連付ける処理が行われると考えられる。

人間が置かれた状況によっては、感覚予測誤差とその尤もらしい原因との関連付けを容易に行えないこともあり得る。例えば、反射等の不随意運動には、皮質における運動指令の計算プロセスを経ずに実行されるものがある。このような運動は運動指令の遠心性コピーを伴わないため、外的要因や内的な状態の変化による身体動作への影響が存在しない状況であったとしても、感覚予測誤差が生じることが示唆されている (Ghosh and Haggard, 2014; De Havas et al., 2015, 2016)。興味深いことに、このような潜在的に実行される運動は、時に説明の難しい奇妙な感覚をもたらすことが報告されている (Fukui et al., 2009; Gomi et al., 2014)。上で述べた仮説に従えば、このような奇妙な感覚が生じる理由は、脳が予測誤差を結びつける対象をうまく推測できていないという解釈で説明できるかもしれない。すなわち、不随意的な運動によって生じた感覚予測誤差については、内的状態の変化にも、また外的要因においても尤もらしい要素を見つけることが困難であるため、脳は

観察された誤差を適切な知覚上の変化として処理することができず、その結果、説明のつかない感覚が生じてしまうのかもしれない。

過去の多くの実験において、自己の動作とその感覚フィードバックのミスマッチを誘発する方法として、フィードバック情報に遅延を加える操作が用いられてきた。特に、運動実行時の視覚フィードバックの遅延はオンラインの身体状態の推定に誤差を与えるため、運動制御を困難にすることが知られている (Miall et al., 1985)。実際、先行研究 (Takamuku and Gomi, 2019; Takamuku et al., 2021)で報告された傾向と同様、本研究においても、遅延視覚フィードバック下では、運動の様子にわずかながら有意な変化（運動速度の低下と運動周期の延長）が観察された。運動速度の低下は、筋疲労のない状況でも観察されたことから、筋疲労に由来する変化ではなく、遅延視覚フィードバックと運動制御システムとの相互作用によって生じたものと考えられる。解析の結果、この運動の変化は筋疲労知覚の変化を説明し得ないことが示され、観察された筋疲労知覚の変化が運動様態の変化に由来する可能性は否定された。

一方、実験手法上の難しさもあり、感覚フィードバックが随意運動に先行する状況を人間の知覚系がどのように処理するかはあまり明らかになっていない。先行研究において、感覚刺激が自己の動作タイミングに先行して与えられる条件下では、遅延フィードバック条件と同様に、人間は刺激を外部から発生したものとして知覚する傾向があることが示されている (Bays et al., 2006)。一方、本研究では信号予測技術を利用した手法によって、自己運動に先行するオンライン視覚フィードバックを生成し、実験に用いた。その結果、先行する視覚フィードバックが知覚疲労の強さに影響することが示された。このことは、本研究の実験セットアップにおいて、誤差の方向が遅延フィードバックと逆であっても、脳は予測誤差を筋疲労に関連付けることを示唆している。

興味深い点として、知覚される筋疲労の強度は、遅延視覚的フィードバックによって大きくなった一方、先行視覚的フィードバックの提示によって弱まることを認められた。これらの結果は、疲労知覚の変調が、予測誤差の大きさだけでなくその方向にも影響されることを示している。おそらく、身体動作の感覚フィードバックが予測より遅れている場合、脳は観測された予測誤差を運動出力の低下とみなし、その結果、筋疲労知覚が上方修正され、逆に、感覚入力情報によって身体動作が予測より先行することが検出される状況では、観測された予測誤差は疲労状態を過大に推定していたため、という解釈に結びつき、結果として筋疲労知覚の下方修正が生じているのだと考えられる。先行研究によって示されているように、人間は視覚的に提示される物体の運動の情報からそこに加わる力の大きさを計算し推定する能力を持っていることを考慮すると (Takamuku and Gomi, 2015)、脳は感覚予測と実際のフィードバックとの間の時間的な誤差を単に検出するのではなく、予測誤差の時空間パターンを筋状態の変化と関連付ける計算を行うことによって、筋疲労を推定していると考えられる。今後の研究の方向性の一つとして、予測誤差の時空間パターン

におけるどのような成分（例えば、位置、速度、加速度の誤差）が筋疲労の状態推定に寄与するかを明らかにし、詳細な計算論的説明を試みるべきであろう。

本章の結論として、本実験で得られた結果は、運動実行時に視覚入力によって得られた予測誤差に含まれる情報が、筋疲労を含む内在的な身体状態推定に用いられていることを示唆している。この知見は、視覚情報が手の位置や姿勢のように直接観測できる身体状態の観測のみならず、運動予測等の情報との統合を行うことで様々な身体状態推定に寄与し、人間の運動実行を支えている可能性を示すものである。



## 第4章 反射制御を支える状態推定への視覚情報の関与

### 4.1. はじめに

視覚や体性感覚などの感覚入力によって、意識を介することなく筋活動を引き起こす「反射」は、運動の誤差に対する素早い修正を可能とし、人間の安定な動作の実現に不可欠な役割を果たす。これまでに多くの研究が、反射応答がそれぞれの感覚モダリティの文脈に依存して調整されることを実証してきたが、異なる感覚モダリティの情報が反射調整にどのように寄与するかについてははっきりとわかっていない。本章では、体性感覚入力によって引き起こされる反射である「伸張反射」に寄与する状態推定が、体性感覚情報のみによって表現されるのか、視覚を含む多感覚統合によって表現されるのかを検討した。多くの先行研究とは異なり、運動課題に変化を与えることなく、視覚-運動変換の操作を加えることや、視覚フィードバックを取り除くことによって、視覚情報による身体表現が伸張反射にどのような影響を与えるかを調査する。さらに、伸張反射の大きさが、身体状態推定の不確かさに応じて調整されるという仮説を検証するため、運動中のカーソルの情報をオンラインで操作し、伸張反射への影響を考察する。

### 4.2. 実験設定

#### 4.2.1. 参加者

合計 68 人の健康な参加者（男性 24 人、女性 44 人、年齢範囲 20~49 歳、平均 31.8 ± 9.1 歳）が一連の実験に参加した。全参加者のうち、4 人が 3 つの実験に、7 人が 2 つの実験に、残りは 1 つの実験に参加した。実験 1 において、35 人中 7 人について前提条件を満たさなかったため、解析から除外した（詳細については「4.2.8 データの収集と解析手法」を参照）。参加者はすべて右利きであった。実験は NTT コミュニケーション科学基礎研究所倫理委員会の承認を得て行われた。

#### 4.2.2. 実験装置

参加者は水平に設置されたスクリーンの前に座り、図 4-1A に示すように、右手を手首関節計測用のマニピュランダム（最大トルク 7.0Nm）にしっかりと固定した。参加者の右前腕はアームレストに静置し、ベルトでしっかりと固定された。マニピュランダムによって、手の動きは 1 自由度の運動（水平面内での手関節の屈曲と伸展）に制限された。マニピュランダムはデジタルシグナルプロセッサ（iBIS DSP7101A、MTT）により 2000Hz の制御周期で制御された。参加者の実際の手の視覚情報は、手の上に置かれたスクリーンによって遮られた。手の動きのフィードバックは、プロジェクター（K335, Aser Inc, New Taipei City, Taiwan）によってスクリーン上に表示される手首の角度に応じて動くカーソルとして

提示された。各試行の開始前に、運動のスタート位置が小さな四角形で表示された。参加者が視覚カーソルをスタート位置に移動させると、運動目標(スタート位置と同じ長方形)が現れ、動作のタイミングを知らせるビープ音 (ITI=750ms) が 3 回提示された。参加者は、2 回目のビープ音で運動を開始し、3 回目のビープ音で目標位置にカーソルを停止する到達運動を行うよう指示された。運動速度をコントロールするため、試行開始後 375 ミリ秒より早く手が屈曲の中間点に達した場合は試行を止めし、やり直すこととした。また、開始後 750ms より遅れて手の動きが停止した場合は、スクリーンに警告メッセージが表示された。視覚・聴覚刺激は、MATLAB (Mathworks Inc, Natick, MA, USA) と Cogent graphics toolbox によって制御された。

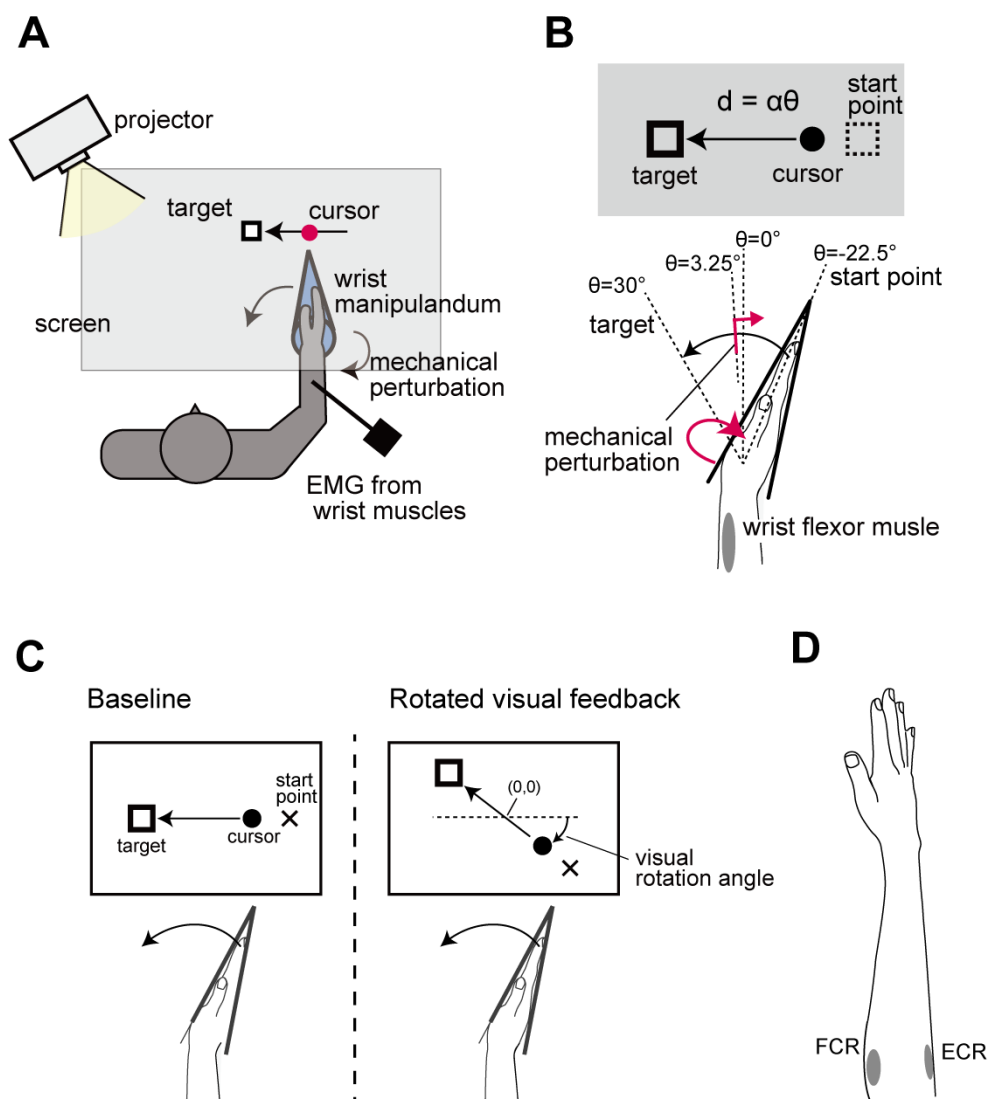


図 4-1. 実験セットアップ、および実験 1 の課題設定

(A) 参加者の右手は手首関節計測用のマニピュランダムに固定され、手首関節の屈曲・伸展運動のみが可能である。視覚フィードバックは水平にセットされたスクリーンに表示された。(B) 運動課題の設定。手の運動の視覚的フィードバックは、直線上に動くカーソルの変位としてスクリーンに表示された。カーソル位置  $d$  は、 $d = \alpha\theta$  の式に従って、手首を真っ直ぐに伸ばした姿勢を基準とした手首の屈曲角度  $\theta$  から計算された。 $\alpha$  (0.44cm/deg) は視覚フィードバックゲインである。(C) 実験 1 における条件設定。ベースライン条件では、手首の屈曲はカーソルの  $x$  軸に沿った左向きの動きとして表示された ( $x = -d$ )。回転視覚フィードバック条件では、カーソル、スタート位置、運動目標の位置はすべて作業空間の中心 ( $[x, y] = [0, 0]$ ) を中心に回転した。(D) EMG 計測の電極配置。

### 4.2.3. 実験 1

実験の目的は、視覚フィードバックの操作が伸張反射の振幅に及ぼす影響を調べることであった。手の運動の視覚フィードバックは、手首の屈曲角度に応じたカーソルの直線上の動きとして表示された。ここで、カーソルの変位  $d$  は、計算式  $d = \alpha\theta$  に従って計算された(図 4-1B)。なお、 $\theta$  は手をまっすぐ伸ばした姿勢からの手首の屈曲角度、 $\alpha$  (0.44cm/deg) はカーソル位置への変換ゲインである。座標の原点は、マニピュランダム回転軸上の点から画面上向きに 25cm 離れた位置とした。ベースライン条件において、カーソルの表示位置は  $x$  軸に沿った左右方向の変位として表示された ( $[x, y] = [-d, 0]$ )。

参加者は、手首を屈曲させ、視覚カーソルをスタート位置 ( $x = -10.0$  cm、 $\theta = -22.5^\circ$ ) から目標位置 ( $x = -10.0$  cm、 $\theta = 30^\circ$ ) に向かって移動させる到達運動を行った。実験は 5 種類のブロックに分かれており、各ブロックにおいて、座標の原点を中心に、 $0^\circ$ 、 $45^\circ$ 、 $90^\circ$ 、 $135^\circ$ 、 $180^\circ$  のいずれかの角度にカーソルの移動方向が回転させる操作を加えた (図 4-1C)。このとき、同時にスタート位置、及び視覚目標の表示位置もカーソルの移動方向と対応して回転させた。つまり、課題において必要な手の動きは一定であるが、視覚情報がブロックに応じた回転して提示される設定であった。試行の間、カーソルは、到達運動 (手首の屈曲) 中および、その後の復帰運動 (手首の伸展) を通じて常に表示された。

伸張反射を誘発するために、機械的摂動 (50ms 持続し、ピーク値 2.0N の半正弦波状のトルク) を無作為に選ばれた 25% の試行で適用した。この摂動は、参加者の半分のグループ (Agonist グループ、 $n = 18$ ) では運動の主動筋である屈筋からの伸張反射を誘発するために手首の伸展方向に加えられ、もう一方のグループ (Antagonist グループ、 $n = 10$ ) では対抗筋である伸筋からの伸張反射を誘発するために反対方向に加えられた。摂動の印加は、手があらかじめ定義されたトリガー位置 ( $\theta = +3.75^\circ$ ) を通過したときに開始された。なお、実験装置のシステム遅延のため、摂動が加えられたときの実際の手の位置はトリガー位置よりもわずかに屈曲した位置であった (条件間の平均  $\pm$  SD :  $11.03^\circ \pm 0.14^\circ$ )。すべての実験ブロックにおいて、摂動を加える手首の角度に統計的な差はなかった (Agonist グループ、 $p = 0.34$ ,  $F_{(4, 17)} = 1.16$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.064$ 、Antagonist グループ、 $p = 0.15$ ,  $F_{(4, 9)} = 1.78$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.17$ )。被験者が視覚的フィードバックを利用せずに運動課題を実行することを避けるため、到達運動の中間点でカーソル位置が突然 ( $\pm 12^\circ$ ) 移動する Catch 試行が含まれた。参加者は、このカーソル位置の移動に対して、できるだけ素早くカーソルを目標に合わせるよう運動を修正することを求められた。

各実験ブロックは 20 試行で構成された (機械的摂動およびカーソルシフトのない試行 : 5 試行、機械的摂動の加わる試行 : 5 試行、カーソルが前方にシフトする試行 : 5 試行、カーソルが後方にシフトする試行 : 5 試行。すべての試行はランダムに提示された)。視覚情報の回転角度が異なる 5 つの実験ブロックが 5 回ずつ含まれ、ランダムな順序で試行が行われた。

#### 4.2.4. 実験 2

実験 2 の目的は、伸張反射が 2 つの異なるタイプの回転視覚-運動変換によってどのような影響を受けるかを調べることであった。第一の操作として、参加者は頭を回転させながら視覚フィードバック回転下で到達課題を行うよう指示された。伸張反射が、腕の動きと視覚フィードバック間のマッピングを変化させることによって調節されるかどうかを検証するために、2 つの姿勢条件 (Standard configuration、および Head-rotated configuration) の間で伸張反射を比較した。第二の操作として、視覚座標系に対して生じる視覚フィードバックの回転操作の効果を調べるために、視覚フィードバック回転の有無による 2 条件間 (Horizontal-VF および Vertical-VF) でも伸張反射を比較した。

手の位置の視覚フィードバックは、実験 1 と同一の変換によって直線的に動くカーソルとして提供され、スタート位置 ( $\theta = -22.5^\circ$ ) から目標位置 ( $\theta = +30^\circ$ ) へと手を到達させることが要求された。(図 4-1B)。

第一の操作として、視覚座標におけるフィードバックの表現を一定に保ちながら、腕の動きと視覚フィードバックの空間的關係を変化させた。そのために、視覚フィードバックの回転とそれに対応する頭部の回転を同時に導入した。参加者は、1) 視覚フィードバックが体の正面に表示される条件 (Standard configuration、図 4-2A) および、2) 頭を左に 90 度回転させながら視覚フィードバックが体の左側に表示される条件 (Head-rotated configuration、図 4-2B) の下でリーチング課題を行った。Head-rotated configuration においては、視覚情報全体が被験者の頭部中心を軸に 90° 回転しており、2 種類の姿勢条件間で参加者の視覚中心座標に対する視覚情報の配置が変化しないようにした。これらの条件は、2 組のプロジェクターとスクリーンを切り替えることによって変更された。

もう 1 種類の操作として、視覚座標に対する視覚フィードバックの回転の効果を検証した。この目的のために、参加者はさらに、各姿勢条件において、2 つの異なるカーソルの移動方向のもとで試行を行うよう求められた。一方の条件では、手の位置のフィードバックは参加者から見てカーソルの左右方向の変位として与えられ (Horizontal-VF 試行、図 4-2 において青色で提示)、もう一方の条件では、手の位置はカーソルの前後方向の変位として表された (Vertical-VF 試行、図 4-2 にてマゼンタで提示)。

4 つの実験条件 (2 つの姿勢条件  $\times$  2 つのカーソル方向) は、異なる実験ブロックとして提示された。そのうち、50% の試行では、視覚目標の表示位置は試行を通して同一に保たれた (Test 試行)。Test 試行のうち無作為に選択された半分の試行において機械的摂動が加えられ、伸張反射を誘発した。Test 試行ではない残りの 50% の試行では、被験者が視覚情報なしに課題を行うことを防ぐため、手が一定の位置 ( $\theta = +3.25^\circ$ ) を通過するとき、等確率で運動目標を前方または後方に突然移動させ ( $\pm 22.5^\circ$  の角度変化に相当)、被験者は移動した目標位置に手を到達させることを要求された (Catch 試行)。運動解析の結果、Catch 試行の運動終端は、移動後の目標位置に向かって適切にシフトしており (前方移動の試行

において元の目標から  $+22.45 \pm 0.027^\circ$ 、後方移動の試行において  $-22.06 \pm 0.027^\circ$ )、実験参加者がオンラインの視覚情報を用いて到達運動を実行していることが示された。参加者は、4つの実験条件(順序はランダム)のもとで実験ブロック(それぞれ12回のテスト試行と12回のキャッチ試行を含む)を順次行い、短い休憩を挟んでこれを4回(合計384試行)繰り返した。

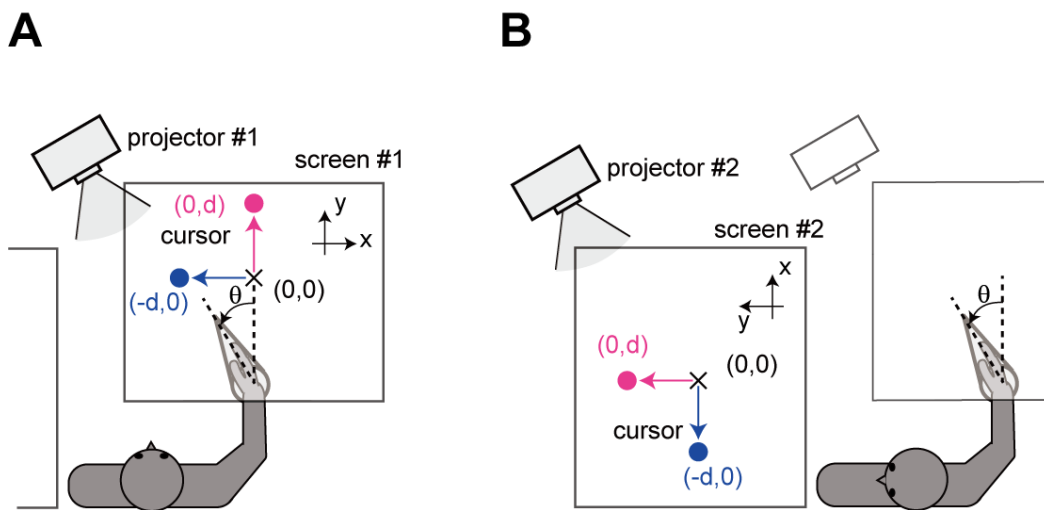


図 4-2. 実験 2 の課題設定

(A) Standard configuration。手首の動きは、Horizontal-VF 試行においてはカーソルの水平方向の変位(青)、Vertical-VF 試行では垂直方向の変位(マゼンタ)として表示された。

(B) Hear-rotated configuration。参加者は首を回転させ、体の左側を見ながら課題を行った。このとき、作業空間全体の視覚情報が参加者の頭部を中心に  $90^\circ$  回転して表示され、視覚中心座標において、視覚フィードバックは Standard configuration と同一に保たれた。

Standard configuration と同様、運動のフィードバックは Horizontal-VF 試行においては実験参加者から見てカーソルの水平方向の変位(青)、Vertical-VF 試行では実験参加者から見て垂直方向の変位(マゼンタ)として表示された。

#### 4.2.5. 実験 3

この実験では、伸張反射の調整に対するオンラインの視覚フィードバックの寄与を調べた。この目的のために、視覚フィードバックの方向転換に加えて、試行の半分で視覚カーソルを表示しないという操作を加えた。カーソルの表示位置は参加者の実際の指先の位置と一致するよう、手首の屈曲角に応じて半径 15cm の円弧に沿って移動するように表示された。

これまでの実験と同様、参加者 (n = 10) は手首の屈曲による視覚到達運動を行った。カーソルの移動方向が異なる 2 種類の実験ブロックを実施した (図 4A)。1 種類目の実験のブロックでは、実験 1 の 0°条件と同様に、視覚フィードバックは実際の手の動きと同じ方向に動いた (Normal block)。もう一種類の実験ブロックでは、実験 1 における 180°条件と同様、手の動きと反転した向きに動くカーソルが表示された (Mirror block)。

いずれの条件でも、開始時の手の姿勢は一定 ( $\theta = -22.5^\circ$ ) であったが、目標位置は 3 種類のうちからランダムに表示された (Std:  $\theta = +22.5^\circ$ , Near:  $\theta = +16.5^\circ$ , Far:  $\theta = +28.5^\circ$ )。Mirror 条件においては、スタート位置および目標位置も反転して表示され、Normal 条件と同一の運動が要求された。各目標位置に対する試行について、半分の試行においては、手の位置を示すカーソルが試行中、常に表示された (Show 試行)。残りの半分の試行では、カーソルは運動開始 ( $0 \geq 30 \text{deg/s}$ ) を検出した直後に消去され、運動停止 ( $0 \leq 30 \text{deg/s}$ ) 後に再び現れた (Hide 試行)。Std 目標位置に対する Show 試行および Hide 試行において、それぞれ無作為に選択された 40% の試行で、手がトリガー位置 ( $\theta = 0^\circ$ ) を通過する際に機械的摂動によって手首が伸展され、伸張反射が誘発された。残りの 60% の試行では、機械的摂動は適用されなかった。各実験ブロックは 40 試行 (摂動なし Std 12 試行、摂動あり Std 8 試行、Near 10 試行、Far 10 試行) で構成され、その半分が Hide 試行であった。Normal block と Mirror block の組み合わせ (順序はランダム) を 6 回繰り返した。各ブロック内の全試行の順序はランダムに提示された。試行の条件を表 4-1 にまとめた。

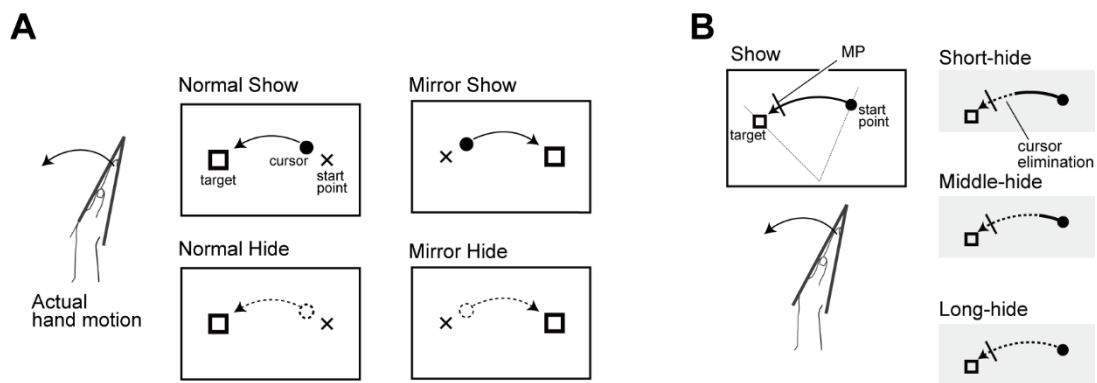


図 4-3. 実験 3 および実験 4 の課題設定

(A) 実験 3 の課題設定。カーソルの移動方向について、実際の動作方向と一致する条件 (Normal 条件) および、左右方向に反転した条件 (Mirror 条件) を異なる実験ブロックとして提示した。加えて、カーソルが表示される条件 (Show 試行) と運動開始直後に非表示となる条件 (Hide 試行) が各ブロック内でランダムに現れた。(B) 実験 4 の課題設定。ベースラインとなる試行条件において、視覚カーソルは試行を通して表示された (Show 条件)。3 種類のカーソル消去条件 (Hide 条件) における試行では、手が定められた位置 (右図の点線で表示) を通過するとカーソルは消去され、運動終了まで表示されなかった。機械的摂動はすべての条件において一定の位置で加えられた。



表 4-1. 実験3の試行条件

ブロック (方向)	運動目標	カーソルの表示	機械的摂動	試行回数	
Normal	Std	Show	Yes	4	
			-	6	
		Hide	Yes	4	
			-	6	
		Near	Show	-	5
			Hide	-	5
	Far	Show	-	5	
		Hide	-	5	
	Mirror	Std	Show	Yes	4
				-	6
			Hide	Yes	4
				-	6
Near			Show	-	5
			Hide	-	5
Far		Show	-	5	
		Hide	-	5	

#### 4.2.6. 実験4

この実験においては、伸張反射の調整に対するオンライン視覚フィードバックの不確かさの寄与を調べるため、カーソルの表示時間を操作した。実験3と同様、カーソルの表示位置は参加者の実際の指先の位置と一致するように表示された。

他の実験と同様に、参加者 (n=10) は、図 5A に示すように、開始点 ( $0 = -22.5^\circ$ ) から視覚目標 (標準目標: Std、 $\theta = 45^\circ$ ) まで手首屈曲課題を行った。ベースラインとなる視覚フィードバック条件 (Show) では、運動の間中、視覚カーソルが与えられた。他の3つのカーソル消去条件 (Short-hide、Middle-hide、Long-hide) では、図 5A に描かれているように、手が特定の位置 (Short-hide では屈曲角 $+33.8^\circ$ 、Middle-hide では屈曲角 $+16.9^\circ$ 、Long-hide では開始点から屈曲角 $+1.0^\circ$ ) を通過すると視覚カーソルが消去され、動作停止後に運動終端位置に表示された。ランダムに選択された試行 (各条件の 40%) において、手が一

定の位置（開始点から+50.6°屈曲した位置）に達したときに機械的摂動によって手首の伸展が起こり、伸張反射を誘発した。残りの60%の試行では、機械的摂動は加えられなかった。

参加者が目標の位置を記憶することで視覚情報を用いずに運動課題を実行することを避けるため、さらに2種類の運動目標（Near target,  $\theta = 39^\circ$ と Far target,  $\theta = 51^\circ$ ）に対して到達運動を行う試行を設定した。それぞれの目標位置について Show と Long-hide の条件を設定した。これらの試行において機械的摂動は加えなかった。80 施行からなる実験ブロック（Std target に対する Show 条件および、3つの Hide 条件を各 10 試行、Near target に対する Show と Long-hide 条件を各 10 試行、Far target に対する Show と Long-hide 条件を各 10 試行）が 6 回繰り返された。各ブロックの試行条件を表 4-2 にまとめた。

表 4-2. 実験 4 の試行条件

運動目標	カーソルの表示	機械的摂動	試行回数
Std	Show	Yes	4
		-	6
	Short-hide	Yes	4
		-	6
	Middle-hide	Yes	4
		-	6
Long-hide	Yes	4	
	-	6	
Near	Show	-	10
	Long-hide	-	10
Far	Show	-	10
	Long-hide	-	10

#### 4.2.7. 実験 5

実験 5 の目的は、視覚カーソルに加えて、運動目標の状態の不確実性が、伸張反射の調整にどのように影響するかを検証することであった。このため、カーソルおよび運動目標を消去する 4 種類の試行を行い、伸張反射を評価した。実験 3, 4 と同様、運動の視覚フ

ードバックは参加者の実際の指先の位置と一致するカーソルとして与えられた(図 2A)。参加者は、スタート位置 ( $\theta = -22.5^\circ$ ) から目標位置まで手を屈曲させた。

50%の試行 (Test 試行) では、視覚的目標は一定の位置 ( $\theta = +45^\circ$ ) に表示された。Test 試行のうち、無作為に選ばれた 50%の試行において、機械的摂動が加わり伸張反射が誘発された。Test 試行ではない残りの試行 (Catch 試行) では、被験者が視覚情報を用いることなく記憶した位置への到達運動を行うことを避けるため、視覚目標はランダムな位置 (一様分布から選択:  $\theta \in [+57^\circ +33^\circ]$ ) に表示された。

実験 4 と同様、自己状態の不確実性が伸張反射に及ぼす影響を調べるために、50%の試行において、運動開始後 (手が開始点から  $1^\circ$ 以上動いたとき) にカーソルを消去した (Cursor-off 試行)。また、目標位置の不確実性の効果を検証するため、50%の試行において、試行開始時に視覚的目標を一定時間 (100ms) 提示した後、運動が完了するまでそれを消去した (Target-off 試行)。これらの操作の効果は、 $2 \times 2$  の要因計画 (Cursor-on/off  $\times$  Target on/off) に沿って 4 種類の試行を用いてテストされた (図 2B)。実験ブロックは、4 つの試行タイプ (各 24 試行) すべてを含む 96 試行で構成され、各試行には 12 試行のテスト試行と 12 試行のキャッチ試行が含まれた。条件の順序は、各実験ブロック内で無作為化された。各参加者は、短い休憩をはさみながら、実験ブロックを 4 回 (すなわち合計 384 試行) 行った。

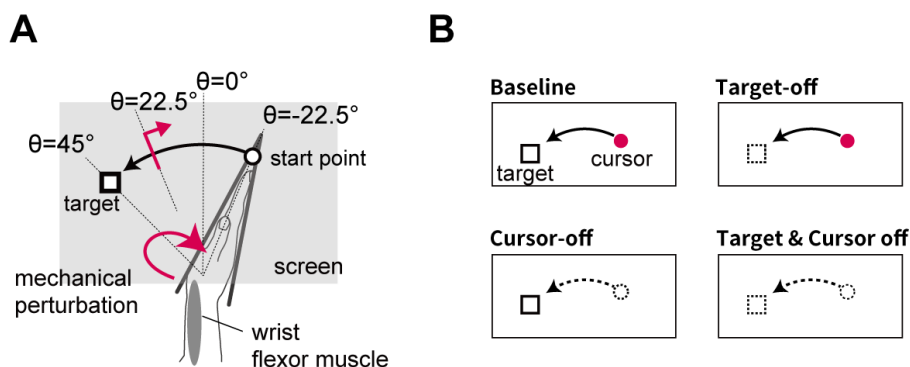


図 4-4. 実験 5 の課題設定

(A)運動課題および視覚刺激の空間構成。手の動きの視覚フィードバックは、指先位置に表示されるカーソルとして与えられた。(B) 視覚フィードバック条件の模式図。カーソルおよび運動目標の表示有無をそれぞれ操作することによる、4 種類の試行のもと、伸張反射への影響を計測した (Cursor-on/off  $\times$  Target-on/off)。

#### 4.2.8. データの収集と解析手法

マニピュランダムに取り付けたロータリエンコーダ（分解能 0.0055°）によって手首の角度を計測し、500Hz でサンプリングした。速度および加速度は、各サンプリングフレームにおける屈曲角度の差を計算し、ローパスフィルタ（4次 Butterworth フィルタ、カットオフ周波数 40Hz）を適用して求めた。運動精度や運動時間を評価するために、各試行における手の運動の開始および終了地点を記録した。運動開始を手の速度がピーク速度の 5% を超えた時点、運動終了を手の速度がピーク速度の 5% 以下となり、その後この値を 300ms 下回り続ける時点と定義した。また、運動精度の指標として、運動終端の標準偏差を算出した。

筋電図（EMG）データは、表面電極（Ag-AgCl ディスポーザブル電極、GE ヘルスケア・ジャパン）を用いて、右手の手関節屈筋（FCR : Flexor carpi radialis）と伸筋（ECR : Extensor carpi radialis）から測定した（図 4-1D）。信号は、フィルタリング（0.53 – 1000Hz）および増幅（MME-3116、日本光電）を行った後、2000Hz でサンプリングされた。デジタル化した信号について、ハイパスフィルタ（ゼロ位相遅れ、4次 Butterworth フィルタ、カットオフ周波数 50Hz）によってモーションアーチファクトを除去し、整流した。整流された EMG（rEMG）について、機械的摂動の開始タイミングでアラインした後、試行間平均を計算した。伸張反射成分の振幅を評価するため、先行研究（Lee and Tatton, 1982; Cluff and Scott, 2013）を参考に、摂動開始から一定の時間窓における平均筋活動（背景筋活動：-50~0ms、短潜時成分：30~50ms、長潜時成分：50~100ms）を算出した。被験者間のばらつきを定量化するため、実験開始前に 1Nm のトルクに対する等尺性収縮時の筋活動を記録しておき、その値を用いて rEMG の振幅を正規化した。筋活動の可視化する目的で、rEMG にローパスフィルタ（カットオフ周波数 100Hz のゼロ位相遅れ 4次 Butterworth フィルタ）を適用し、時間パターンをプロットする際に使用した。

伸張反射と運動精度の関係を調べるために、それぞれの指標の間の相関係数を評価した。すなわち、各条件において、長潜時伸張反射の平均振幅、および摂動を加えなかった試行における運動終端の標準偏差を算出し、これらの値の相関係数を参加者ごとに計算した。相関係数の群平均の統計的有意性は、ブートストラップ再標本化法による信頼区間を用いて評価した。

実験 1 では、視覚フィードバックの操作に応じて共収縮レベルが変化し、背景筋活動が変化する傾向を示した参加者がいた。伸張反射の振幅は、背景筋活動に依存して変化的ことが報告されており（Bedingham and Tatton, 1984）、共収縮レベルの変化が伸張反射の振幅に影響を与える可能性がある。この可能性を排除するため、いずれかの視覚条件において背景筋活動の平均値が条件全体の平均値の±25%の範囲外であった参加者は解析から除外した（n = 7）。

外れ値を除去するために、背景筋活動、または長潜時伸張反射の時間平均が、各条件

の中央値から2標準偏差以上離れている試行を分析から除外した。さらに、機械的摂動を加えなかった試行について、運動時間または終端位置が各条件の中央値から絶対偏差の中央値の3倍以上離れていた場合にも、解析から除外した。

#### 4.2.9. 統計解析

すべてのデータ解析は、参加者内での対応のある解析を用いて行われた。条件間のデータの統計的有意差を検定するために、反復測定分散分析を実施した。実験1の結果は、視覚フィードバックの回転角度を因子とする一元配置分散分析を行い、下位検定としてTukey-HSD検定を行った。実験2の結果は、頭部回転(StandardまたはHead-rotated configuration)と視覚フィードバックの回転(Horizontal-またはVertical-VF)を因子とした二元配置分散分析にて解析を行った。実験3の結果は、カーソルの移動方向(NormalまたはMirror)とカーソルの表示有無(ShowまたはHide)を因子とする二元配置反復測定分散分析によって解析した。実験4の結果は、視覚的フィードバックを消去する場所を因子とする一元配置分散分析により解析し、下位検定としてTukey-HSD検定を行った。実験5の結果は、カーソル(Cursor-on/off)と視覚目標(Target on/off)の表示有無を因子とした二元配置分散分析で解析し、有意な交互作用効果が認められた場合は、下位検定としてTukey HSD検定を行った。

### 4.3. 結果

#### 4.3.1. 実験1の結果

この実験では、視覚フィードバックに回転変換を加えることで、視覚-運動マッピングの歪みが伸張反射に影響を与えるかを調べた。実験参加者は、手首の屈曲による到達運動課題を行い、手の位置を表すカーソルを視覚目標に向かって動かした(図4-1B)。各実験ブロックでは、カーソルの動きに特定の角度回転(0°、45°、90°、135°、180°)が導入された(図4-1C)。重要な点として、スタートおよび目標の位置にも対応する回転が加わることで、課題遂行に必要な手の動き(手首の屈曲)は常に同一に保たれるようにした。

主動筋である手首の屈筋の伸張反射に関して、視覚回転変換の影響を調べるため、Agonist群(n=18)の参加者に対し、屈曲運動の途中で手関節を伸展させる機械的摂動を加えた(図4-5A 図4-1)。まず、摂動を加えなかった試行の運動を解析した結果、回転角度が大きい条件において、運動終端位置のばらつきが有意に増加することが示された(図4-5B)。すなわち、一元配置分散分析において回転角度の有意な効果 $p=3.65 \times 10^{-5}$ ,  $F_{(4,17)}=7.67$ ,  $\text{partial } \eta^2=0.31$  が認められ、下位検定によって135°と180°条件において、0°条件との有意差( $p<0.05$ )がみられた。一方、平均運動プロファイル(運動時間、運動終端の平均値、ピーク速度)については、視覚回転を加えた試行において、ベースライン条件(0°)と有意差は見られなかった。なお、Catch試行において運動終端位置が正しくシフトしてい

ること、すべての回転条件の Catch 試行でカーソルのシフトに対する反応時間が短いこと ( $198 \pm 16.1\text{ms}$ ) から、参加者がカーソルによる視覚フィードバックを用いて運動を行っていることが確認された。図 2C は、 $0^\circ$ 、 $90^\circ$ 、 $180^\circ$  の 3 つの回転条件における手首屈筋の筋活動 (rEMG) の時間パターンを示す。機械的摂動を加えた試行について、3 つの条件すべてにおいて、摂動開始後 30-100ms で EMG の増加がみられたが、その振幅には差が見られた。伸張反射の変化を詳しく調べるため、短潜時成分と長潜時成分の EMG を別々に定量化した (図 4-5D の中央と右のパネル) ところ、長潜時伸張反射の振幅について、視覚情報の回転角度に応じた有意な変化が認められた (一元配置分散分析、 $p = 5.45 \times 10^{-9}$ ,  $F_{(4, 17)} = 24.77$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.59$ )。下位検定の結果、より大きな視覚回転 ( $\geq 90^\circ$ ) 条件において、長潜時伸張反射は、ベースライン ( $0^\circ$ ) 条件と比較して有意に小さくなることが示された ( $p < 0.05$ )。これは、実際の手の動きと視覚的カーソルの動きの間に大きな方向のずれが生じた際に伸張反射のゲインが減少したことを示唆する。このとき、背景筋活動 (図 4-5D の左パネル) に条件間の有意差は見られなかった ( $p = 0.087$ ,  $F_{(4, 17)} = 2.13$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.11$ ) ことから、観察された伸張反射の変化は、背景筋活動に依存したものとしては説明できない。また、 $90^\circ$  および  $135^\circ$  条件の短潜時伸張反射成分は、ベースライン条件よりも有意に小さいことがわかった (一元配置分散分析:  $p = 6.07 \times 10^{-4}$ ,  $F_{(4, 17)} = 5.58$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.25$ 、下位検定において  $0^\circ$  条件との有意差:  $p < 0.05$ )。

また、伸筋 (拮抗筋) における伸張反射への影響を調べるために、Antagonist 群の参加者 ( $n = 10$ ) に対して、運動中に手首を屈曲させる方向に機械的摂動を適用した (図 4-6A)。Agonist 群で観察されたように、摂動が加わらなかった試行における運動終端位置のばらつきは、回転角度が大きい条件 ( $135^\circ$  および  $180^\circ$ ) においてベースラインから有意に増加した (図 4-6B、一元配置分散分析:  $p = 1.27 \times 10^{-4}$ ,  $F_{(4, 9)} = 7.78$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.46$ 、下位検定において  $0^\circ$  条件との有意差:  $p < 0.05$ )。一方、平均運動プロファイルについて、視覚回転の条件間での有意差は見られなかった。図 4-6C は、 $0^\circ$ 、 $90^\circ$ 、 $180^\circ$  の 3 つの視覚回転条件における手首伸筋活動 (rEMG) の時間パターンの一例を示す。Agonist 群と同様に、視覚回転の角度に依存して長潜時伸張反射の振幅について有意な変化 (一元配置分散分析、 $p = 0.011$ ,  $F_{(4, 9)} = 3.83$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.30$ ) が観察された (図 4-6D)。下位検定の結果、長潜時伸張反射の振幅は、回転角度が大きいほど ( $\geq 90^\circ$ )、ベースラインから有意に減少した。背景筋活動の大きさ ( $p = 0.68$ ,  $F_{(4, 9)} = 0.572$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.060$ )、短潜時伸張反射の大きさ ( $p = 0.30$ ,  $F_{(4, 9)} = 1.26$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.12$ ) には、視覚回転の角度による有意差は認められなかった。まとめると、主動筋・拮抗筋の両方について、視覚回転に応じた長潜時伸張反射の振幅の減少がみられ、視覚フィードバックの変化によって、筋の作用方向にかかわらず体性感覚性の反射ゲインの低下を引き起こすことが示唆された。

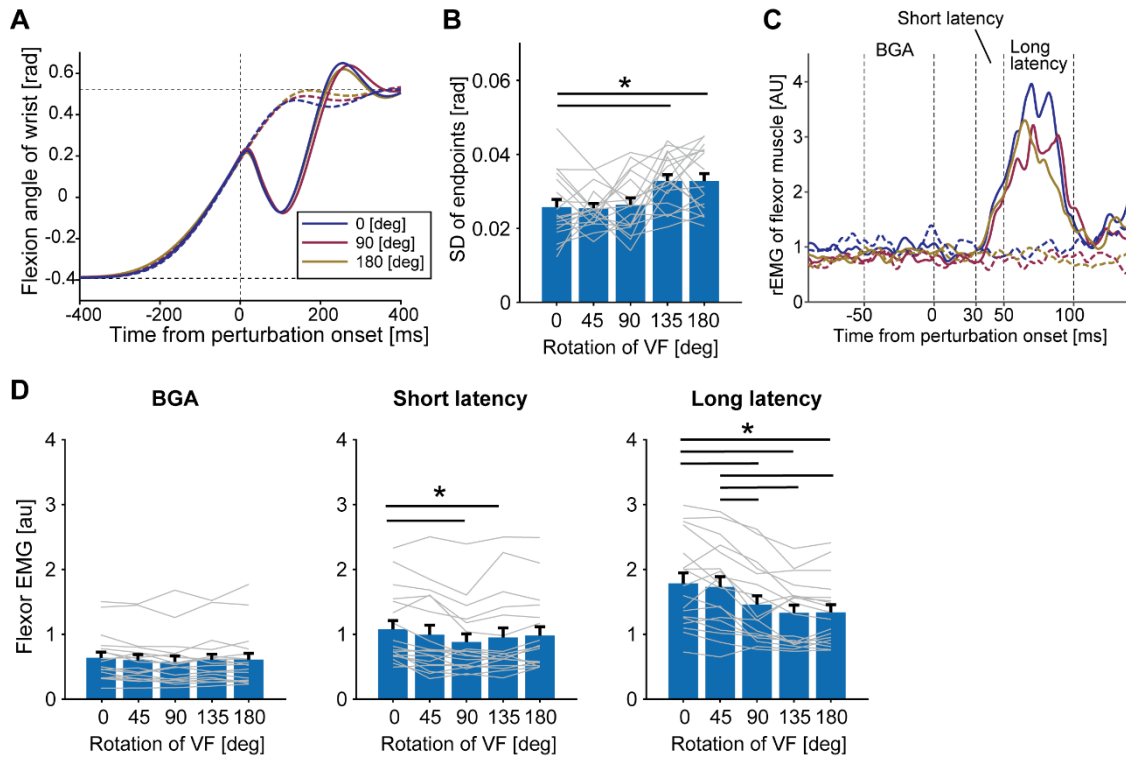


図 4.5. 実験 1 の結果 (Agonist 群)

(A) 異なる視覚フィードバック条件における手首運動の時間プロファイル (代表的な参加者のデータ)。機械的摂動が加えられた時間を基準に揃えたデータ。点線は摂動の加わっていない試行、実線は摂動の加えられた試行のデータを示す。青、マゼンタ、黄色の曲線は、それぞれ 0°、90°、180°の視覚回転を加えた試行を示す。(B)摂動の加わっていない試行の運動終端のばらつき (標準偏差)。(C)手関節屈筋 (FCR) の EMG パターン (代表的な参加者のデータ)。各実線は摂動の加わった試行、点線は摂動の加わっていない試行の平均データを示す (色の表記はパネル A と同じ)。BGA は背景筋活動を計算した区間を示す。(D)それぞれの視覚フィードバック条件での各時間窓 (背景筋活動、短潜時伸張反射、長潜時伸張反射)における手首屈筋の EMG の振幅。灰色の線は個々の参加者のデータを示す。棒グラフとエラーバーは、参加者全体の群平均と標準誤差を示す。アスタリスクは有意差 ( $p < 0.05$ ) を示す。

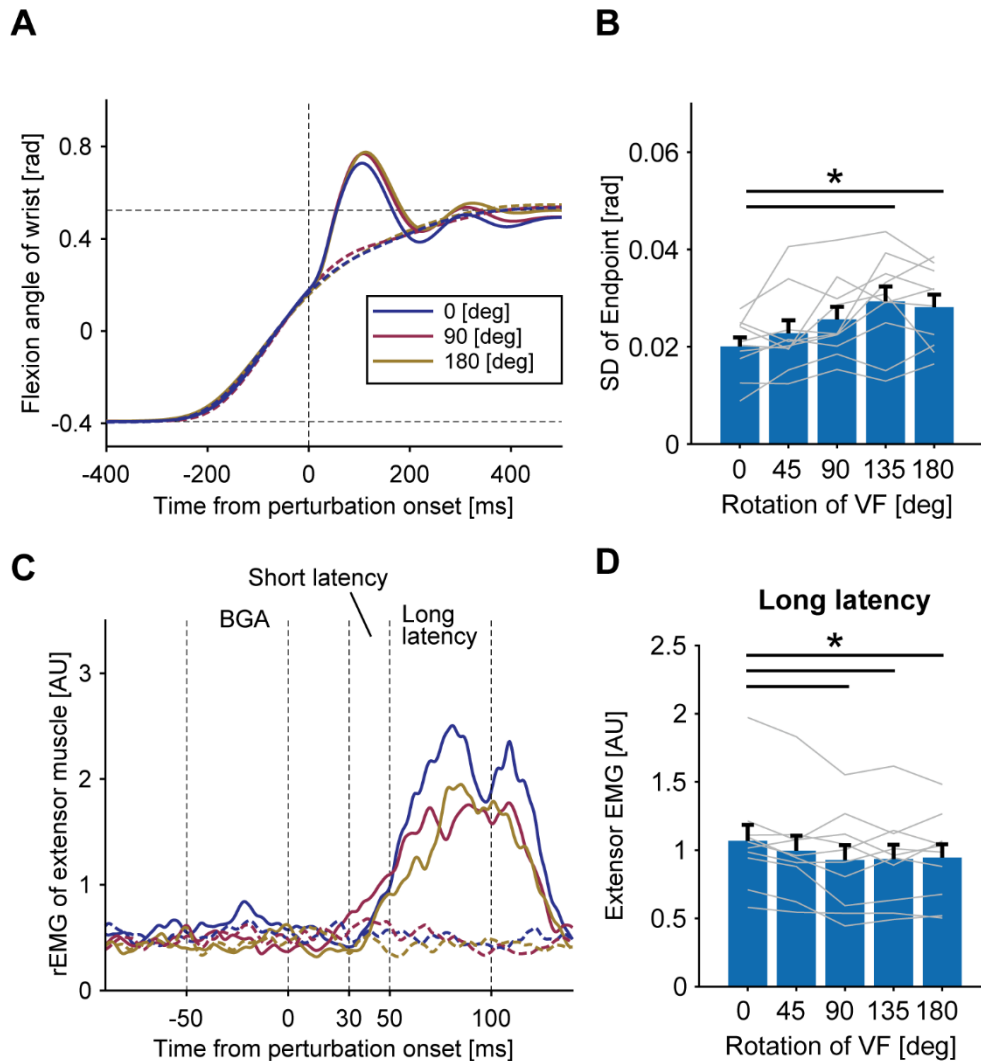


図 4-6. 実験 1 の結果 (Antagonist 群)

(A) 異なる視覚フィードバック条件における手首運動の時間プロファイル (代表的な参加者のデータ)。点線は摂動の加わっていない試行、実線は摂動の加えられた試行のデータを示す。青、マゼンタ、黄色の曲線は、それぞれ 0°、90°、180°の視覚回転を加えた試行を示す。(B) 摂動の加わっていない試行の運動終端のばらつき (標準偏差)。(C) 手関節伸筋 (ECR) の EMG パターン (代表的な参加者のデータ)。各実線は摂動の加わった試行、点線は摂動の加わっていない試行の平均データを示す (色の表記はパネル A と同じ)。(D) それぞれの視覚フィードバック条件での長潜時伸張反射の振幅 (平均値 ± 標準誤差)。灰色の線は個々の参加者のデータを示す。アスタリスクは条件間の有意差を示す ( $p < 0.05$ )。



#### 4.3.2. 実験 2 の結果

この実験は、2 つの異なるタイプの視覚運動変換が伸張反射に与える影響を調べることを目的としている。第一に、頭部の回転と視覚フィードバックの回転を同時に与えることで、視覚座標におけるフィードバックの構成を維持したまま、腕の動きと視覚フィードバック間のマッピングを変化させる操作の影響を検証した (Standard configuration と Head-rotated configuration)。第二に、視覚中心座標に対する視覚フィードバックの回転を加えることによる影響を調べた (Horizontal-VF vs. Vertical-VF)。

4 つの異なる視覚フィードバック条件下で、参加者は手首の屈曲による到達運動を行った。このとき、機械的摂動が加わらなかった試行の運動軌道は、どの視覚条件でも同様であった (図 4-7A、点線のデータ)。運動終端の平均位置 (図 4-7B) を二元配置分散分析によって解析したところ、頭部回転 ( $p = 0.096$ ,  $F_{(9, 1)} = 3.46$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.28$ ) および、視覚フィードバック回転 ( $p = 0.24$ ,  $F_{(9, 1)} = 1.57$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.018$ ) の影響は見られなかった。一方、運動精度については視覚フィードバック条件の影響が観察された (図 4-7C)。二元配置分散分析の結果、運動終端の標準偏差について視覚フィードバック回転の有意な効果を示し ( $p = 4.7 \times 10^{-3}$ ,  $F_{(9, 1)} = 13.94$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.61$ )、運動終端のばらつきは、Horizontal-VF 試行よりも Vertical-VF 試行において有意に大きいことが示された。しかし、運動終端の標準偏差に対する頭部の回転 ( $p = 0.87$ ,  $F_{(9, 1)} = 0.030$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.034$ ) および視覚フィードバック回転と頭部回転の交互作用 ( $p = 0.28$ ,  $F_{(9, 1)} = 1.33$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.13$ ) の効果は統計的に有意ではなかった。すなわち、視覚座標に対する視覚フィードバックの回転が運動の精度に影響を与えたことを示す一方、頭部回転を伴うことによる視覚座標に対する視覚フィードバックの表現が保たれる視覚回転操作においては、明確な運動への影響は観察されなかった。

無作為に選ばれた試行において、手首を伸展させる機械的摂動を加えた。この摂動は手首の屈筋の急激な伸張を引き起こし、実験 1 と同様、伸張反射を誘発した (図 4-7D)。条件間で伸張反射の大きさを比較すると、長潜時反射の振幅について視覚条件に応じた変調が見られた (図 4-7E)。二元配置分散分析により、長潜時反射の大きさについて視覚フィードバック回転の有意な効果が示され ( $p = 0.024$ ,  $F_{(9, 1)} = 7.39$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.45$ )、Vertical-VF 試行における反射の振幅が Horizontal-VF 試行と比較して統計的に小さいことが示された。一方、長潜時反射に対する頭部回転の有意な効果は見られず ( $p = 0.26$ ,  $F_{(9, 1)} = 1.44$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.14$ )、視覚フィードバック回転と頭部回転の交互作用効果も有意ではなかった ( $p = 0.16$ ,  $F_{(9, 1)} = 2.32$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.20$ )。これらの結果から、長潜時の伸張反射の振幅は、視覚フィードバックが視覚座標に対して回転することで小さくなった一方で、視覚座標上のフィードバック表現を維持したまま視覚運動変換を行った場合には影響を受けないことが示唆された。

観察された伸張反射の変化が、視覚情報の操作に由来する背景筋活動の変化に起因し

て生じた可能性を検討するために、背景筋活動を条件間で比較した。Head-rotated configuration における背景筋活動が Standard configuration と比較して有意に小さかった ( $p = 0.024$ ,  $F_{(9, 1)} = 7.27$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.45$ ) ものの、Vertical-VF と Horizontal-VF の条件間での統計的な差は認められず ( $p = 0.12$ ,  $F_{(9, 1)} = 2.88$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.24$ )、観察された長潜時伸張反射の変化パターンを説明するものではない。また、伸筋の背景筋活動については、Standard configuration と Head-rotated configuration ( $p = 0.30$ ,  $Z = 1.05$ ,  $r = 0.23$ )、および、Horizontal-VF と Vertical-VF 試行 ( $p = 0.91$ ,  $Z = 0.11$ ,  $r = 0.025$ ) の間に有意差は認められず、伸張反射の変調は共収縮パターンの変化では説明できないことが示唆された。さらに、いずれのタイプの視覚操作についても、短潜時伸張反射の大きさへの有意な効果は見られなかった (Standard vs Head-rotated configuration,  $p = 0.88$ ,  $Z = 0.15$ ,  $r = 0.033$ ; Horizontal-VF vs Vertical-VF 試行,  $p = 0.33$ ,  $Z = 0.97$ ,  $r = 0.22$ )。

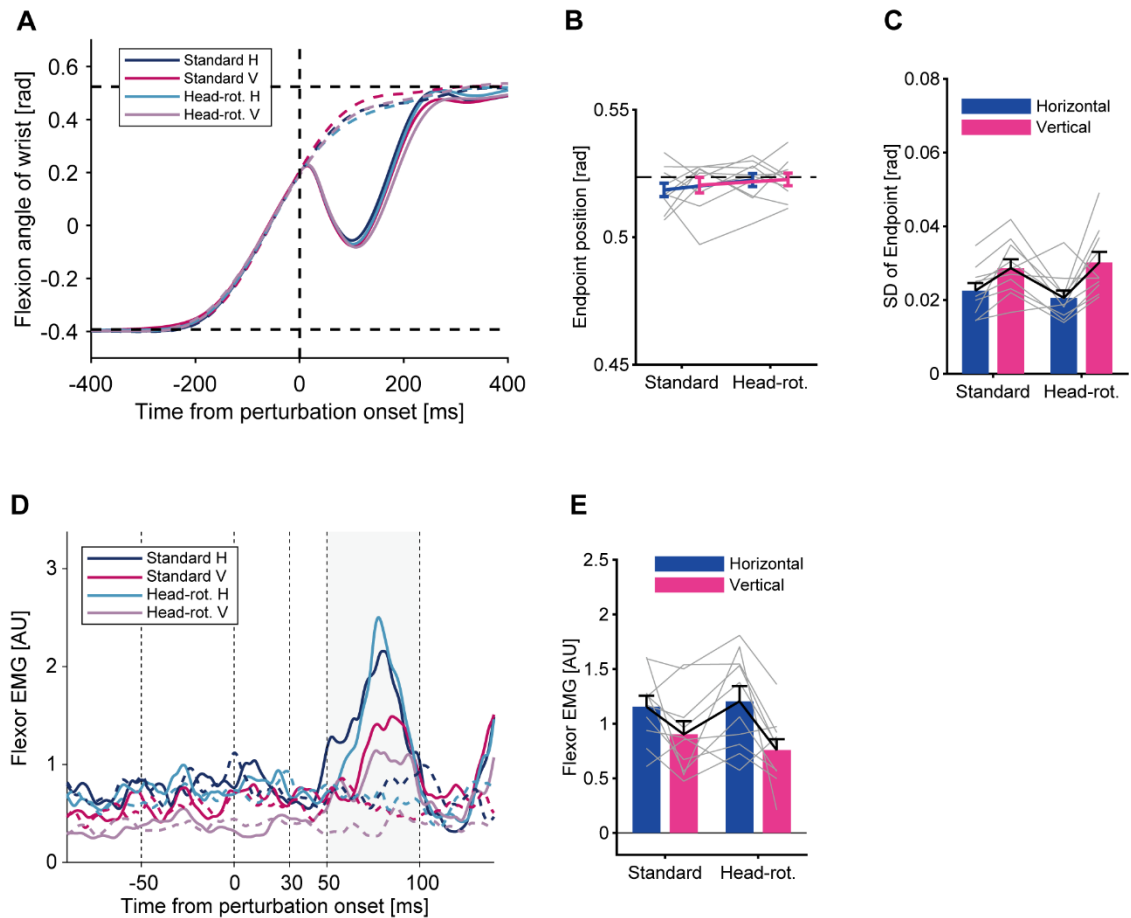


図 4-7. 実験 2 の結果

(A) 代表的な参加者の手の時間プロファイル。機械的摂動を加えたタイミングでデータを揃え、各試行条件における平均データを算出した。実線：摂動ありの試行。点線：摂動なしの試行。2本の水平な点線はスタート位置と運動目標位置を示している。(B) 摂動なし試行の運動終端。棒グラフは群平均 ( $n=10$ )、灰色線は各参加者のデータ。エラーバーは平均値の標準誤差。水平の点線は運動目標位置を表す。二元配置分散分析の結果、頭部回転 ( $p=0.096$ )、視覚フィードバック回転 ( $p=0.24$ ) のいずれにも有意な効果は見られなかった。(C) 運動終端の標準偏差 (群平均 $\pm$ 標準誤差)。二元配置分散分析の結果、視覚フィードバック回転の有意な効果が示された ( $p=4.7 \times 10^{-3}$ )。頭部回転の効果 ( $p=0.87$ ) および2つの因子の交互作用 ( $p=0.28$ ) は有意ではなかった。(D) 機械的摂動によって誘発された屈筋 (FCR) の EMG パターン (代表的な参加者のデータ)。摂動あり (実線)、摂動なし (点線) の各視覚条件における平均値を示す。(E) 長潜時伸張反射の振幅 (群平均 $\pm$ 標準誤差)。二元配置分散分析によって、視覚フィードバック回転の有意な効果 ( $p=0.024$ ) が示されたが、頭部回転の効果 ( $p=0.26$ ) やこれらの因子間の交互作用は有意ではなかった ( $p=0.16$ )。

### 4.3.3. 実験 3 の結果

この実験では、伸張反射の変調に対する、オンライン視覚フィードバックの寄与を検証した。参加者 (n=10) は、独立した実験ブロックにおいて、通常の視覚フィードバック (Normal ブロック) および左右反転した視覚フィードバック下 (Mirror ブロック) で手首屈曲課題を行った (図 4-3A)。さらに、各ブロックにおいてランダムに選ばれた 50% の試行では、図 4-3A の下のパネルに示すように、運動開始直後に視覚カーソルを消去した。

機械的摂動の加わらない試行 (図 4-8A の破線) の平均運動軌道について、視覚フィードバックの方向の変化、および、視覚カーソルの有無による明確な違いは見られなかった。実際、二元配置分散分析によってピーク速度を比較したところ、視覚フィードバックの方向 ( $p = 0.57$ ,  $F_{(1, 9)} = 0.35$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.037$ ) やカーソルの有無 ( $p = 0.68$ ,  $F_{(1, 9)} = 0.18$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.020$ ) のいずれの要因についても、有意な効果は認められなかった。運動終端の分散に対する視覚操作の効果を調べた (図 4-8B) と、二元配置分散分析によって、反転視覚フィードバック ( $p = 2.8 \times 10^{-3}$ ,  $F_{(1, 9)} = 16.51$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.64$ ) および視覚カーソルの消去 ( $p = 8.5 \times 10^{-6}$ ,  $F_{(1, 9)} = 81.13$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.90$ ) の両方が運動終端の分散を有意に増大させたことが明らかになった。また、これら 2 つの要因の交互作用は有意ではなかった ( $p = 0.10$ ,  $F_{(1, 9)} = 3.26$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.27$ )。

図 4-8C は、機械的摂動によって誘発された筋活動応答の EMG データを示しており、長潜時伸張反射について条件間で明確な変化が観察された (図 4-8D)。二元配置分散分析の結果、長潜時伸張反射の振幅に対する視覚フィードバックの方向による有意な主効果が示され (Normal vs Mirror,  $p = 6.0 \times 10^{-4}$ ,  $F_{(1, 9)} = 26.53$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.74$ )、反転視覚フィードバック下において反射の振幅が通常のフィードバック下よりも有意に小さくなることが示された。また、長潜時伸張反射の振幅に対するカーソルの表示有無による有意な主効果 (表示 vs 非表示,  $p = 1.6 \times 10^{-3}$ ,  $F_{(1, 9)} = 19.67$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.69$ ) が認められたことから、オンラインの視覚カーソルを排除することによって、長潜時伸張反射のゲインが減少することも示された。さらに、運動終端の分散と同様、視覚フィードバックの方向とカーソルの表示有無の有意な交互作用は認められなかった ( $p = 0.41$ ,  $F_{(1, 9)} = 0.75$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.077$ )。つまり、視覚-運動マッピングの操作とオンラインカーソルの消去が、それぞれ独立に伸張反射ゲインの変化に寄与することが示唆された。特に、本実験においてカーソルを消去する操作は運動の開始後に加えられていることを考慮すると、カーソルの表示/非表示による効果が見られたことは、伸張反射のオンライン調整に視覚フィードバックが寄与していることを示唆する結果だと言える。

なお、カーソルの消去および反転によって、運動の持続時間と運動終端の平均値には条件間で小さいが有意な差が見られたが、視覚フィードバックのタイプ ( $p = 0.61$ ,  $F_{(1, 9)} = 0.27$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.029$ )、カーソルの表示有無 ( $p = 0.091$ ,  $F_{(1, 9)} = 3.58$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.28$ ) のいずれも、背景筋活動の大きさには有意な影響を与えなかった。また、機械的摂動を適用

する直前の運動速度を解析したところ、これらの視覚操作による有意差は認められなかった（視覚フィードバックの方向,  $p = 0.47$ ,  $F_{(1, 9)} = 0.57$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.060$ ; カーソルの表示有無,  $p = 0.31$ ,  $F_{(1, 9)} = 1.18$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.12$ )。したがって、観察された長潜時伸張反射の変化が、背景筋活動の差や条件間の運動ダイナミクスの違いによって引き起こされた可能性は棄却される。

実験 1 および本実験の解析に一貫して、視覚-運動マッピングの変化やカーソルの消去に応じて長潜時伸張反射の振幅が小さくなり、同時に、運動終端のばらつきが増加することが観察された。実際、反射振幅の変化と運動終端分散の間の負の相関を計算したところ、実験 1 の Agonist 群（平均  $r = -0.46$ , 1000 bootstrap 95% CI [-0.62, -0.26]）および実験 3（平均  $r = -0.73$ , 1000 bootstrap 95% CI [-0.79, -0.66]）において統計的に有意であった。運動終端のばらつきの増加は、視覚情報の操作によって手の状態推定の不確かさが増加したために起こったと考えられ、状態推定の不確かさが伸張反射ゲインの減少を引き起こした可能性を示すものである。

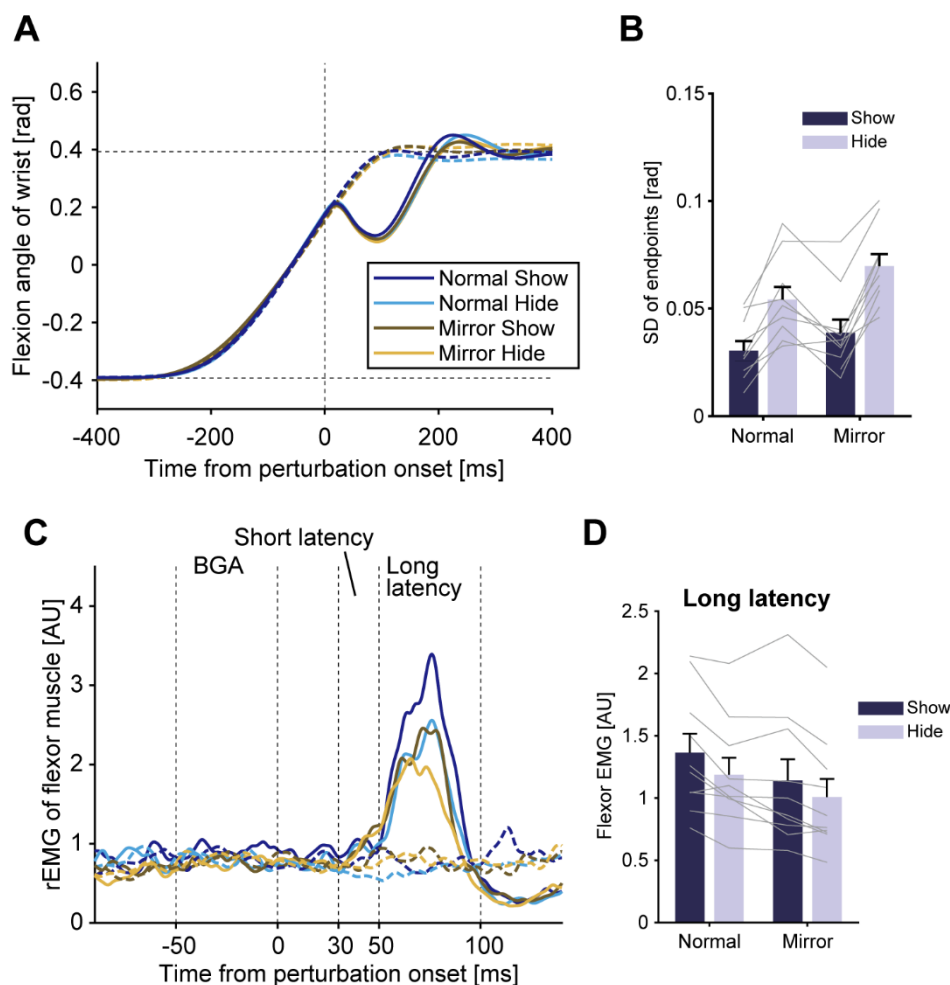


図 4-8. 実験 3 の結果

(A) 手首の動きの時間プロファイル (代表的な参加者)。摂動を加えた試行 (実線) と加えない試行 (点線) のデータをプロット。(B) 運動終端の標準偏差 (群平均±標準誤差)。濃い青 : Show 試行のデータ、薄い青 : Hide 試行のデータ。灰色の線は個々のデータを表す。二元配置分散の結果、視覚フィードバックの方向 (Normal vs Mirror) およびカーソルの表示有無 (Show vs Hide) による有意な効果が示された。2つの要因の交互作用の効果は有意ではなかった ( $p=0.10$ )。 (C) 機械的摂動によって誘発された屈筋の EMG パターン (代表的な参加者のデータ)。実線は摂動のある試行、点線は摂動のない試行のデータを示す。(D) 長潜時伸張反射の振幅 (群平均±標準誤差)。二元配置分散分析の結果、視覚フィードバックの方向 (Normal vs Mirror、 $p=6.0 \times 10^{-4}$ ) とカーソルの表示有無 (Show vs Hide、 $p=1.6 \times 10^{-3}$ ) の両方に有意な効果が認められた。2つの要因の交互作用の効果は有意ではなかった ( $p=0.41$ )。

#### 4.3.4. 実験4の結果

視覚的フィードバックを除去することで、理論上、運動実行中の状態推定の不確かさは徐々に増加すると考えられる (Wolpert et al., 1995)。本実験 (n=10) では、伸張反射の大きさが状態推定の不確かさに応じて変動するという仮説をさらに検証するために、カーソルの消去時間を段階的に変化させた。図 4-3B に示すように、ベースラインの試行条件 (Show) ではカーソルが運動実行を通じて表示されていた一方、他の 3 つの試行条件 (Short-hide、Middle-hide、Long-hide) においては、手が決まった場所を通過した際にカーソルを消去する操作を行った。図 4-9A に示すように、3 つのカーソル消去条件間で、カーソルが消去されてから機械的摂動が加わるまでの時間は適切に変化した。その結果、カーソル消去の時間が長くなるにつれて、運動終端のばらつきが有意に増加することが認められた (図 4-9B、 $p = 1.3 \times 10^{-7}$ ,  $F_{(3, 9)} = 23.00$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.72$ )。なお、運動時間、運動終端の平均位置、ピーク速度、および背景筋活動に条件間での有意な差はみられなかった。一方、長潜時伸張反射の振幅は、カーソルの消去時間が長くなることで有意に減少した (図 4-9C、 $p = 2.6 \times 10^{-3}$ ,  $F_{(3, 9)} = 6.11$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.40$ )。さらに、反射振幅と運動終端分散との間に統計的に有意な相関が見られた (平均  $r = -0.62$ 、1000 ブートストラップ 95%CI [-0.83 0.33])。この負の相関は、前述の解釈、すなわち、伸張反射ゲインの調整にオンラインの視覚フィードバックが用いられ、特に手の状態推定の不確かさに依存して反射ゲインが調整されているという考え方を支持する結果である。

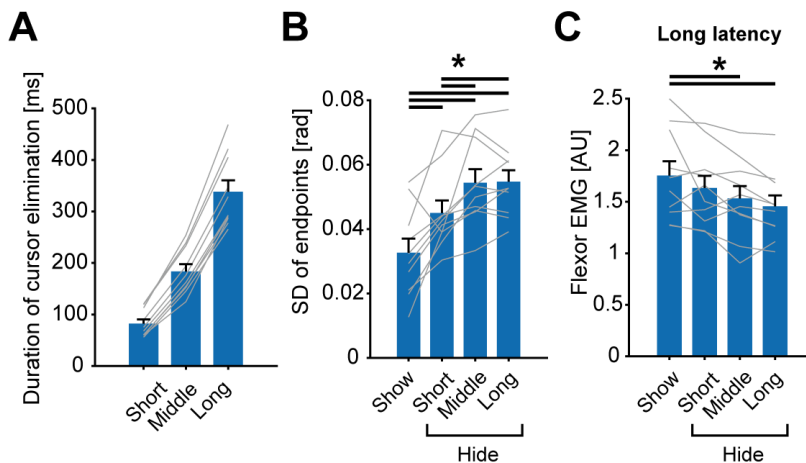


図 4-9. 実験4の結果

(A) Hide 条件において、視覚カーソルが消失してから機械的摂動が加わるまでの経過時間。(B) 摂動の加わらない試行における運動終端の標準偏差。(C) 長潜時伸張反射の振幅。それぞれのパネルにおいて、折れ線は各参加者のデータ、棒グラフとエラーバーは群平均と標準誤差を表す。実線の横棒とアスタリスクは対応する条件間の有意差 ( $p < 0.05$ ) を表す。

#### 4.3.5. 実験 5 の結果

実験 5 では、視覚カーソルに加えて、目標位置の不確かさが伸張反射の変調に影響を与えるか否かを検証した。カーソルおよび目標位置それぞれの不確かさを操作するため、これらの視覚情報を試行ごとに表示/消去する操作を行った。摂動を加えない試行における平均軌道について、これらの視覚条件による明確な変化は見られなかった (図 4-10A)。視覚カーソル、目標位置の表示条件を因子とする二元配置分散分析を行ったところ、運動終端の平均値に対して目標位置の表示有無による有意な効果は認められなかった (図 4-10B,  $p = 0.18$ ,  $F_{(9, 1)} = 2.12$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.19$ )。視覚カーソルの消去によって運動終端の平均値にわずかながら有意差がみられた ( $p = 0.019$ ,  $F_{(9, 1)} = 8.11$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.47$ ) が、運動持続時間 ( $p = 0.53$ ,  $Z = 0.63$ ,  $r = 0.14$ ) やピーク速度 ( $p = 0.057$ ,  $Z = 1.90$ ,  $r = 0.43$ ) には有意な影響が認められなかった。さらに、これらの視覚情報が運動精度に及ぼす影響も評価した (図 4-10C) と、カーソル ( $p = 1.7 \times 10^{-3}$ ,  $F_{(9, 1)} = 19.30$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.68$ ) と目標 ( $p = 0.39$ ,  $F_{(9, 1)} = 5.81$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.39$ )、および両者の交互作用 ( $p = 3.6 \times 10^{-3}$ ,  $F_{(9, 1)} = 15.24$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.63$ ) が運動終端の標準偏差に有意な影響を与えることがわかった。下位検定の結果、Cursor-off 試行と Target-off 試行において、ベースライン試行と比較して運動終端のばらつきが有意に大きいことが示された。この結果は、視覚カーソルとターゲットの不確かさが増加すると、運動の精度が低下することを示している。なお、カーソルとターゲットの両方を取り除いた試行においても運動終端のばらつきが有意に大きくなることが示されたが、ベースライン試行に対する増加量はそれぞれの要因を別々に取り除いた試行と有意に変わらなかった。このことは、天井効果によって説明できると考えられる。

伸張反射の大きさについても、視覚的フィードバックの条件に応じた振幅の変化が見られた (図 4-10D)。長潜時伸張反射の振幅を比較すると、Cursor-off 試行における反射応答の大きさは Cursor-on 試行と比較して小さかったが、Target-off 試行と Target-on 試行における応答の大きさは同程度であった (図 4-10E)。統計的にも、長潜時伸張反射の振幅に対するカーソルの表示有無の有意な効果がみとめられた ( $p = 0.039$ ,  $F_{(9, 1)} = 5.82$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.39$ ) 一方、目標位置の表示有無による効果は有意ではなく ( $p = 0.27$ ,  $F_{(9, 1)} = 1.37$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.13$ )、また、これらの要因間の交互作用 ( $p = 0.53$ ,  $F_{(9, 1)} = 0.42$ ,  $\text{partial } \eta^2 = 0.045$ ) についても有意な効果はみられなかった。このことから、実験 4 の結果と同様、自己状態に関する視覚情報の不確かさの増加による伸張反射の抑制が見られた一方で、目標位置の視覚的な曖昧性は伸張反射の振幅に影響を与えないことが示唆された。

背景筋活動について、屈筋 (カーソルの効果、 $p = 0.0072$ ,  $Z = 2.69$ ,  $r = 0.60$ 、運動目標の効果、 $p = 0.82$ ,  $Z = 0.22$ ,  $r = 0.050$ )、伸筋 (カーソルの効果、 $p = 0.68$ ,  $Z = 0.41$ ,  $r = 0.092$ 、運動目標の効果、 $p = 0.94$ ,  $Z = 0.075$ ,  $r = 0.017$ ) とともに、どちらの視覚操作によっても統計的な差は見られなかった。これらの結果から、観察された伸張反射の変化は、背景筋活動や屈筋-伸筋感の共収縮レベルの変化によるものではないことが示唆される。短潜時伸張反射の振



幅について、カーソルの表示有無 ( $p = 0.91, Z = 0.11, r = 0.025$ )、および運動目標の表示有無 ( $p = 0.16, Z = 1.41, r = 0.32$ ) による有意な影響は認められなかった。

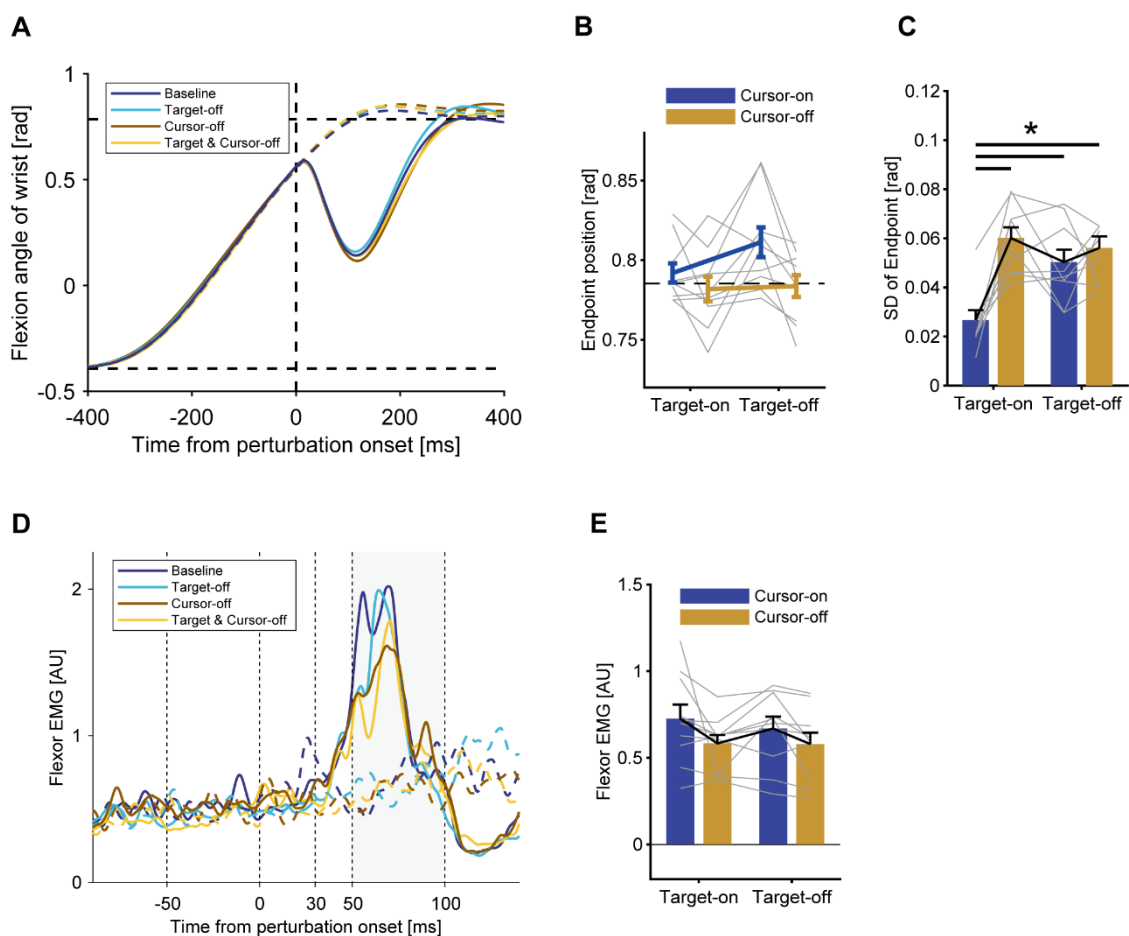


図 4-10. 実験 5 の結果

(A) 代表的な参加者の手の時間プロファイル。機械的摂動を加えたタイミングに合わせ、各試行条件におけるデータを平均した。実線：摂動ありの試行。点線：摂動なしの試行。2本の水平な点線はスタート位置と運動目標位置を示している。(B) 摂動のない試行における運動終端（群平均±平均誤差）。二元配置分散分析の結果、カーソル表示有無の効果は有意であった ( $p=0.019$ ) 一方、運動目標の表示有無の効果 ( $p=0.18$ ) およびこれら2要因の交互作用 ( $p=0.08$ ) の効果は有意ではなかった。(C) 運動終端の標準偏差（群平均±標準誤差）。二元配置分散分析により、カーソルの表示 ( $p=1.7 \times 10^{-3}$ )、運動目標の表示 ( $p=0.039$ )、およびこれらの要因の交互作用 ( $p=3.6 \times 10^{-3}$ ) が有意であることが認められた。アスタリスクは下位検定で見つかった有意差 ( $p<0.05$ ) を示している。(D) 屈筋のEMGパターン（代表的な参加者のデータ）。実線：摂動あり試行、点線：摂動なし試行のデータ。(E) 長潜時伸張反射の振幅（群平均±標準誤差）。二元配置分散分析の結果、カーソル表示の効果は有意であった ( $p=0.039$ ) 一方、運動目標の表示 ( $p=0.27$ ) およびこれらの要因の交互作用 ( $p=0.53$ ) の効果は有意ではなかった。

#### 4.4. 考察

本研究では、伸張反射のゲイン調整に対する視覚フィードバックの寄与を評価した。実験1では視覚フィードバックに回転変化を加える操作による伸張反射への影響を調査した。視覚情報の回転角度が大きい条件において、運動のばらつきが優位に増大すること、長潜時伸張反射の振幅を有意に減少することを示した。実験2では、実験1の結果をさらに詳しく検証するため、視覚座標系に対する相対関係を考慮したうえで視覚運動変換が伸張反射に与える影響を調べた。その結果、視覚フィードバックに視覚座標に対する回転が加わると、長潜時伸張反射の振幅の低下および運動精度の低下が見られる一方、視覚フィードバックが視覚座標上で維持されている場合には、回転変換は伸張反射や運動パフォーマンスに影響を及ぼさなかった。実験3では、視覚的フィードバックの反転変換に加えて、運動中のカーソルを消去する操作を加え、いずれの操作も運動の精度、および長潜時伸張反射の振幅を有意に減少させることが示された。第4の実験では、カーソル消去後の反射ゲイン低下について詳しく調べ、カーソルの消去時間が長くなるほど運動のばらつきが増大し、同時に伸張反射の振幅が小さくなることを示した。実験5では、手の状態に加えて、運動目標位置の視覚情報における不確かさが伸張反射振幅に影響を及ぼすかどうかを、運動中の視覚カーソルおよび運動目標を取り除く操作によって検証した。その結果、カーソルの消去は伸張反射振幅の減少をもたらしたが、目標の消去は伸張反射に影響を与えなかった。これらの結果は、視覚フィードバックの操作によって体性感覚性の反射である伸張反射の振幅が影響を受けることを明確に示しており、反射調整の基盤となる身体表現に、多感覚統合を介する状態推定が関与していることを示唆する結果である。またこの現象の解釈として、視覚情報の操作によって視覚情報の不確かさが高まり、自己の身体状態推定の信頼度が低下したことで伸張反射ゲインの抑制を引き起こしたと考えられる。

視覚フィードバックの回転や反転などの操作を用いて、視覚情報による素早い運動修正応答の生成過程における視覚-運動変換の寄与を調べた研究が行われてきた (Gritsenko and Kalaska, 2010; Kasuga et al., 2015)。しかし、視覚情報の操作が視覚由来の反射のみに影響を与えるのか、それとも他の感覚情報によって駆動される反射の制御にも関与するのかについては不明であった。本研究では、視覚フィードバックの操作が伸張反射のゲインを低下させることを示し、視覚情報が体性感覚由来の反射の調整にも寄与していることを示唆した。また、同時に、視覚フィードバックを変化させることで、運動終端の空間的な分散が増加することを示した。視覚カーソルの消去によって運動終端の分散が増大し (Elliott, 1988; Proteau, 1992)、状態推定の不確かさが増加することは示されてきた (Wolpert et al., 1995) 一方、多くの視覚回転変換を用いた先行研究 (例えば、Mazzoni and Krakauer, 2006; Cressman and Henriques, 2009; Saijo and Gomi, 2010, 2012) において、二次元運動中の運動終端のシフトに焦点が当てられてきた。本研究において、視覚フィードバックを回転させた条件では、ベースライン条件と比較して運動終端の偏りは観察されなかった。これは、先

行研究で用いられた二自由度の運動よりも、本実験における一自由度の運動の方がはるかに単純な課題であったためと考えられる。一般に、大きな角度の視覚回転変換を加えると、視覚フィードバックの反転操作を加えた際と同様、運動開始や修正の反応時間が長くなる (Saijo and Gomi, 2010; Telgen et al., 2014)。このことは、これらの複雑な視覚運動変換の下では、神経系が視覚情報と体性感覚情報のミスマッチを容易に調整できないことを示唆している。その結果、ある程度の時間、運動学習を行った上でであっても、視覚-運動変換の変化に対応しきれず、運動のばらつきが大きくなってしまうと考えられる (Buch et al., 2003)。これらの考察から、大きな角度での視覚回転条件下では、視覚情報と体性感覚情報の統合がうまくいかず、手の状態推定の精度が低下し、結果、運動終端のばらつきが増大したものと解釈される。

一方、異なる説明の余地として、先行研究で示唆されているように、視覚情報と体性感覚情報の空間的なミスマッチが体性感覚入力之感覚抑制を引き起こす可能性が考えられる (Jones et al., 2001; Bernier et al., 2009)。この点について検証するため、実験 2 では、2 つの異なるタイプの視覚運動回転を適用し、それらが伸張反射に及ぼす影響を調べた。どちらのタイプの操作でも、手の動きとカーソルの間に 90° の回転による空間的なミスマッチが加えられた。ここで、一方の操作では、頭部の回転を伴うことによって視覚座標における視覚フィードバック表現が維持されたのに対し、もう一方の操作では、視覚座標に対する視覚フィードバックの回転が生じた。前者の操作 (すなわち、頭部回転を伴う視覚フィードバック回転) では、視覚操作のない条件と比較して、運動精度が変化することはなかった (図 4-7C)。この結果から、この条件では、実験参加者は視覚フィードバックを用いて手の状態推定をうまく更新し、問題なく運動課題を遂行できたことが示唆される。このことは、視覚カーソルの移動方向が視覚座標上で維持されている場合においては、人間は頭部の回転によって生じる身体と視覚情報の空間的なミスマッチを補償することで、既に学習した視覚運動変換を維持できることを示唆している。先行研究によって、視覚到達運動においては、目標と手の位置が視覚座標上でエンコードされ、その表現が運動計画に用いられることが示されている (Buneo et al., 2002; Bernier and Grafton, 2010)。さらに、この視覚座標上の状態表現は、視覚フィードバックと運動指令に基づく予測を統合することによって、手の状態を推定するために用いられると考えられる (Buneo and Andersen, 2006)。このような運動計画と状態推定における視覚座標の重要な役割を考えれば、上述の結果は妥当であると考えられる。注目すべきは、この条件では伸張反射の振幅に有意な変化が見られなかったことである (図 3E)。このことは、脳内で視覚運動マッピングが確立されている限り、視覚座標上で実際の手の位置とは異なる位置に視覚フィードバックが与えられても伸張反射に影響がないことを示唆している。

対照的に、もう一つのタイプの視覚操作 (視覚座標に対する視覚回転) は、運動のばらつきを有意に増加させた (図 4-7C)。多くの運動学習研究が示しているように、視覚回

転変換の下では、十分な適応を経て視覚-運動マッピングが更新されるまで、運動を正確に行うことは困難である (Buch et al., 2003; Saijo and Gomi, 2010; Henriques and Cressman, 2012)。よって、本実験条件においても、視覚-運動マッピングが未学習であり、視覚フィードバックを手の状態推定に有効に活用できなかったものと推測される。実験 1 と同様、この条件下では伸張反射の振幅が減少するという結果が得られており、本研究で観察された伸張反射の変調は、単に視覚情報と体性感覚情報の空間的な不一致が原因なのではなく、未学習の視覚運動変換に由来する状態推定の不確実性によって引き起こされている、という考え方を支持する結果だといえる。

先行研究で、視覚到達運動のオンライン制御において、手の位置を示すカーソルと運動目標情報の両方が重要な役割を果たすことが示されている (Soechting and Lacquaniti, 1983; Day and Lyon, 2000; Saunders and Knill, 2004)。実際、実験 5 では、これらの視覚刺激を消去することで、運動終端の分散が有意に増加することが示され (図 4C)、視覚フィードバックと運動目標の位置の不確かさがともに運動のパフォーマンスを損なうことが示された。しかし、これらの操作が伸張反射の振幅に及ぼす影響は対照的であった (図 4E)。視覚カーソルを消去する条件では、実験 3、4 と同様、長潜時伸張反射の振幅が減少することが認められた。これは、視覚や他の感覚情報から推定される身体状態の信頼性に依拠して、脳が反射ゲインを調整するという考え方を支持するものである。一方、運動目標の視覚情報を取り除いても、伸張反射の振幅には有意な影響がみられないことがわかった。いくつかの先行研究では、運動目標の表示位置や大きさを課題達成に直接影響する形で変更すると、それに依拠して伸張反射の変調が見られることが示されている (Mutha et al., 2008; Yang et al., 2011; Nashed et al., 2012)。一方、本研究では、課題要件を明示的に変更することなく、運動目標の提示時間を操作してその不確かさを増加させた結果、運動目標位置の不確かさが、伸張反射の調整に対して身体状態の不確かさとは異なる寄与をしている可能性が示唆された。おそらく、伸張反射の重要な機能が意図しない姿勢変化に対して身体状態を維持することであることを考慮すると、身体状態に関する情報の方が伸張反射制御にとってより重要な意味を持つのではないかと考えられる。

本実験において視覚情報の操作によって示された伸張反射の変調は、手の状態に関する視覚情報が伸張反射のゲイン調整に寄与していることを示す結果である。しかし、観察された伸張反射振幅の減少について、既存の理論から予想されるような、不確かさに依拠して視覚情報と体性感覚情報の統合の重み付けが変化した、という説明は当てはまらない。理論上、最適な感覚統合が行われていると仮定すると、視覚情報が信頼できない状況では感覚統合における体性感覚情報の比重が大きくなると予想される (Ernst and Banks, 2002; van Beers et al., 2002)。しかし、本研究の結果は体性感覚性の反射である伸張反射のゲインがむしろ減少したことを意味している。

今回の結果は、信頼性の低い状態推定に基づき、誤った運動修正を行ってしまうリス

クを低減するために、フィードバックゲインを減少させた結果と解釈できる。実際、オンラインの運動制御において、状態推定の不確実性がフィードバックゲインに影響を与えることが、いくつかの先行研究において示されている。例えば、Izawa ら(2008) は、目標位置情報の曖昧さを系統的に操作し、視覚情報によって推定される状態の不確実性が増加することで視覚-運動修正のフィードバックゲインが減少することを示した。他の研究においても、視覚目標位置のジャンプ (Dimitriou et al., 2013) やサックード (Abekawa and Gomi, 2015) による視覚情報の更新の直後に視覚-運動反射の応答ゲインが低下することが示されており、やはり視覚情報の動的な更新によって状態推定値の不確かさ高まったことにより反射ゲインの低下が引き起こされることを示唆している。これらの結果と同様に、本実験においても、視覚フィードバックの操作によって視覚情報の不確かさが増大し、結果、身体状態推定の信頼度が低下したと考えられる (Wei and Körding, 2010; Saijo and Gomi, 2012)。理論上、視覚フィードバックの信頼度が低下すると、視覚情報と体性感覚情報を統合して得られる状態推定の結果の信頼度も低下する。このような状況において、フィードバックゲインを大きくすると、状態推定のエラーによって間違った運動応答を発生させ、運動誤差を拡大してしまう危険性が高まるため、小さなフィードバックゲインがより望ましいと考えられる。したがって、伸張反射の生成に複数の感覚モダリティの統合による身体状態推定が関与しているという仮定のもと、視覚フィードバックの不確かな条件では、伸張反射の振幅が低下することは理にかなった調整だといえる。

興味深いことに、Franklin ら(2012) は、力場の学習中には視覚性の反射応答が増加することを示し、身体や環境のダイナミクスの不確実性が反射ゲインの上昇を引き起こすことを示唆している。この結果と本実験の結果を考慮すると、「不確かさ」が何に由来して生じるかによって、ゲイン調節の最適な戦略は異なっているのかもしれない。身体の力学ダイナミクスに不確かさがある状況や、環境の変化が予測できないという意味での不確かさが存在する状況では、これらの要素による不確実な状態遷移が引き起こす運動誤差を素早く修正するために、フィードバックゲインを高めることが重要となる (Franklin and Wolpert, 2008; Franklin et al., 2012)。しかし、今回の実験のように、感覚入力 (観測値) に不確かさが存在する場合、信頼性の低い状態推定値に基づいて誤った応答を生成することは有益ではないため、ゲインを小さくすることが望ましいと考えられる (Körding and Wolpert, 2004; Izawa and Shadmehr, 2008)。いずれにせよ、状態推定の不確かさは、反射のゲイン調整を行う上で重要な要素であることは明確である。

本研究では、視覚フィードバックが伸張反射の調節に寄与していることを明らかにした。この結果は、随意運動の制御で見られるように、複数モダリティ間の感覚統合によって得られた状態推定表現が反射の調整に関与していること、そして状態推定の不確かさがフィードバック制御の調整に深く関与していることを示唆している。2章で触れたように、反射による素早いフィードバック制御は人間の運動を安定化する上で不可欠であるため、

状態推定と反射調整の情報処理過程やその計算原理を理解することは大きな意味を持ち、本章の結果はそこに重要な示唆を与えるものである。

## 第5章 総合考察

本論文では、従来研究で示されてきた状態推定の考え方を元に、より多様な感覚-運動情報の処理過程に身体状態推定がどのように関与しているかを調査し、運動実行に伴う脳情報処理を理解することを目指した。特に、視覚情報を操作することで他の情報との間に誤差を生じさせ、その影響を知覚や運動の変化として評価するアプローチを取り、身体状態推定の新たな側面について明らかにすることを目指した。

3章では運動実行における感覚予測誤差が筋疲労知覚の処理に関与していることを示した。これまで、感覚予測誤差は他者の検出や外界の認識に寄与することが示されてきた一方、自己の状態推定への関与は不明であったが、本研究により、予測誤差情報が自己の内部状態の推定にも寄与することが示唆された。特に、筋疲労という視覚によって直接観測できない状態量の推定においても、感覚予測値との誤差情報を介することで、視覚情報が状態推定に関与するという示唆の結果が得られた。さらに4章では、視覚情報が体性感覚性の反射である伸張反射の調整に関与していることを示した。これまで、反射制御の調整基盤がどのような身体表現に基づくかは明らかでなかったが、本研究により、視覚情報と他の感覚情報とを統合して得られる身体状態に基づき、反射制御の調整が行われている可能性が示唆された。

本研究で扱ったいずれの事象においても、単一の感覚情報のみによって状態を観測するのではなく、その他の情報を統合することで状態推定を行っていることが明らかになった。序論で述べたように、視覚情報は外部状態の観測において優れた特性をもつ一方、単独の情報源とみなした場合には観測の精度や安定性に限界がある。本研究で明らかになったように、自己の内部状態の推定においては、運動実行に伴う状態の予測値との誤差を検出することで、視覚情報だけでは観測できない内部状態を推定することが可能になる。また、複数モダリティにまたがる感覚情報を統合することで、得られる推定値の精度を高め、また、安定した観測を可能とする。本研究において、このような情報処理は随意運動を支えているだけでなく、より素早い運動制御である反射の生成にも寄与していることが明らかになった。このように、身体状態推定の処理の特徴である様々な情報の統合により、自己身体の状態を精度良くロバストに観測することが可能となり、さまざまな状況における人間の行動への寄与につながるものが、本論文によって示唆された。

さらにここでは、今後検証すべき問題点について述べておきたい。本研究によって、随意運動のための情報処理に限らず、筋疲労の知覚生成や反射制御に関する処理においても身体状態推定の特徴が認められた。本論文の限界として、これらの処理の計算論的な情報処理過程の理解が不十分である点、また、どのような神経基盤で処理が行われているかについては十分な議論ができていないという点が挙げられる。今後、これらの点を考慮した追加研究を行うことで、身体状態推定の脳内情報処理についてさらに理解を深めること



が可能になり、特に様々な階層の運動制御に共通して状態推定が実行される計算過程や神経基盤を明らかにすることが期待できるだろう。

最後に、限られた知見に基づく推論になるが、状態推定に関する神経基盤について、考えられることを捕捉しておきたい。4章の実験を通して、多くの先行研究と同様、伸張反射の長潜時成分の反応振幅に変調が見られた一方、短潜時成分の変化は限定的であった (Doemges and Rack, 1992; Kurtzer et al., 2008; Nashed et al., 2014)。長潜時伸張反射は、一次運動野や感覚野 (Evarts and Tanji, 1976; Kurtzer, 2014; Scott et al., 2015) および、脊髄の神経回路 (Soteropoulos and Baker, 2020) を含む経皮質ループの処理によって生成されることが示されている。特に一次運動野は、運動課題や身体のダイナミクスに応じた長潜時伸張反射に関与していることが知られている (Evarts and Tanji, 1976; Kimura et al., 2006) ため、この領域が観察された視覚依存の調整を行う神経メカニズムに関与している、と仮定するのは不自然ではない。さらに、運動前野や頭頂皮質といった高次の感覚運動関連領域も、観察された反射ゲインの調整に関与している可能性がある。最近の研究では、頭頂葉第5野が状態推定に大きく関係しており、一次運動皮質と組み合わせられたゲイン迅速フィードバックの制御に関与している可能性が示唆されている (Takei et al., 2021)。この第5野を含む後部頭頂皮質が状態推定における視覚情報の統合に関与しているという見方 (Buneo and Andersen, 2006; Medendorp and Heed, 2019) を考慮すると、これらの領域も視覚フィードバックに依存して伸張反射の調節に寄与しているという仮説が成り立つ。さらに3章で扱った筋疲労の知覚生成過程については、最近の先行研究により小脳が関与していることが報告されており (Casamento-Moran et al., 2023)、本研究の結果、および状態推定における小脳の役割 (Miall et al., 2007)を考慮すると興味深い。これらの知見に基づき、身体状態推定を可能とする詳細な神経生理学的メカニズムを明らかにするためには、今後、脳イメージング手法や動物を用いた実験と計算モデルを用いた解析検討を統合した更なる研究が必要であろう。

## 第6章 結論

本研究では、運動実行に伴う身体状態推定のための視覚情報の関与について調査した。視覚情報を操作することで運動指令に基づく予測値や他の感覚情報の間に誤差を生じさせた結果、身体状態の推定結果が影響を受け、自己の内部状態に関する知覚の変化や、意識を介さないフィードバック制御の変化として観察されることを示した。このことにより、随意運動において見られる視覚情報とその他の情報を統合した身体状態推定が、処理の階層や時定数が異なる情報処理においても同様に行われ、人間の運動実行に寄与していることを明らかにした。

## 参考文献

- Abekawa, N., and Gomi, H. (2010). Spatial Coincidence of Intentional Actions Modulates an Implicit Visuomotor Control. *J. Neurophysiol.* 103, 2717–2727. doi: 10.1152/jn.91133.2008.
- Allen, D., Lamb, G., and Westerblad, H. (2008). Skeletal muscle fatigue: cellular mechanisms. *Physiol. Rev.*, 287–332. doi: 10.1152/physrev.00015.2007.
- Angelaki, D. E., Gu, Y., and DeAngelis, G. C. (2009). Multisensory integration: psychophysics, neurophysiology, and computation. *Curr. Opin. Neurobiol.* 19, 452–458. doi: 10.1016/j.conb.2009.06.008.
- Apker, G. A., and Buneo, C. A. (2011). Contribution of execution noise to arm movement variability in three-dimensional space. *J. Neurophysiol.* 107, 90–102. doi: 10.1152/jn.00495.2011.
- Barrett, L. F. (2017). The theory of constructed emotion: an active inference account of interoception and categorization. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* 12, 1–23. doi: 10.1093/scan/nsw154.
- Bays, P. M., Flanagan, J. R., and Wolpert, D. M. (2006). Attenuation of self-generated tactile sensations is predictive, not postdictive. *PLoS Biol.* 4, e28. doi: 10.1371/journal.pbio.0040028.
- Bays, P. M., Wolpert, D. M., and Flanagan, J. R. (2005). Perception of the consequences of self-action is temporally tuned and event driven. *Curr. Biol.* 15, 1125–1128. doi: 10.1016/j.cub.2005.05.023.
- Bedingham, W., and Tatton, W. G. (1984). Dependence of EMG Responses Evoked by Imposed Wrist Displacements on Pre-existing Activity in the Stretched Muscles. *Can. J. Neurol. Sci. / J. Can. des Sci. Neurol.* 11, 272–280. doi: 10.1017/S0317167100045534.
- Bernier, P. M., Burle, B., Vidal, F., Hasbroucq, T., and Blouin, J. (2009). Direct evidence for cortical suppression of somatosensory afferents during visuomotor adaptation. *Cereb. Cortex* 19, 2106–2113. doi: 10.1093/cercor/bhn233.
- Bernier, P. M., and Grafton, S. T. (2010). Human posterior parietal cortex flexibly determines reference frames for reaching based on sensory context. *Neuron* 68, 776–788. doi: 10.1016/j.neuron.2010.11.002.
- Berniker, M., and Kording, K. (2008). Estimating the sources of motor errors for adaptation and generalization. *Nat. Neurosci.* 11, 1454–61. doi: 10.1038/nn.2229.
- Blakemore, S.-J., Frith, C. D., and Wolpert, D. M. (1999). Spatio-Temporal Prediction Modulates the Perception of Self-Produced Stimuli. *J. Cogn. Neurosci.* 11, 551–559. doi: 10.1162/089892999563607.
- Blakemore, S.-J., Wolpert, D. M., and Frith, C. D. (1998). Central cancellation of self-produced tickle sensation. *Nat. Neurosci.* 1, 635–40. doi: 10.1038/2870.
- Botzer, L., and Karniel, A. (2013). Feedback and feedforward adaptation to visuomotor delay during reaching and slicing movements. *Eur. J. Neurosci.* 38, 2108–23. doi: 10.1111/ejn.12211.

- Boyas, S., and Guével, A. (2011). Neuromuscular fatigue in healthy muscle: Underlying factors and adaptation mechanisms. *Ann. Phys. Rehabil. Med.* 54, 88–108. doi: 10.1016/j.rehab.2011.01.001.
- Buch, E. R., Young, S., and Contreras-Vidal, J. L. (2003). Visuomotor adaptation in normal aging. *Learn. Mem.* 10, 55–63. doi: 10.1101/lm.50303.
- Buneo, C. a., and Andersen, R. a. (2006). The posterior parietal cortex: Sensorimotor interface for the planning and online control of visually guided movements. *Neuropsychologia* 44, 2594–2606. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2005.10.011.
- Buneo, C. A., Jarvis, M. R., Batista, A. P., and Andersen, R. A. (2002). Direct visuomotor transformations for reaching. *Nature* 416, 632–6. doi: 10.1038/416632a.
- Casamento-Moran, A., Mooney, R. A., Chib, V. S., and Celnik, P. A. (2023). Cerebellar Excitability Regulates Physical Fatigue Perception. *J. Neurosci.* 43, 3094–3106. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1406-22.2023.
- Cluff, T., Crevecoeur, F., and Scott, S. H. (2015). A perspective on multisensory integration and rapid perturbation responses. *Vision Res.* 110, 215–222. doi: 10.1016/j.visres.2014.06.011.
- Cluff, T., and Scott, S. H. (2013). Rapid feedback responses correlate with reach adaptation and properties of novel upper limb loads. *J. Neurosci.* 33, 15903–15914. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0263-13.2013.
- Cothros, N., Wong, J. D., and Gribble, P. L. (2006). Are there distinct neural representations of object and limb dynamics? *Exp. Brain Res.* 173, 689–697. doi: 10.1007/s00221-006-0411-0.
- Cressman, E. K., and Henriques, D. Y. P. (2009). Sensory Recalibration of Hand Position Following Visuomotor Adaptation. *J. Neurophysiol.* 102, 3505–3518. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19828727>.
- Day, B. L., and Lyon, I. N. (2000). Voluntary modification of automatic arm movements evoked by motion of a visual target. *Exp. Brain Res.* 130, 159–168. doi: 10.1007/s002219900218.
- De Havas, J., Ghosh, A., Gomi, H., and Haggard, P. (2015). Sensorimotor organization of a sustained involuntary movement. *Front. Behav. Neurosci.* 9. doi: 10.3389/fnbeh.2015.00185.
- De Havas, J., Ghosh, A., Gomi, H., and Haggard, P. (2016). Voluntary motor commands reveal awareness and control of involuntary movement. *Cognition* 155, 155–167. doi: 10.1016/j.cognition.2016.06.012.
- De Havas, J., Gomi, H., and Haggard, P. (2017). Experimental investigations of control principles of involuntary movement: a comprehensive review of the Kohnstamm phenomenon. *Exp. Brain Res.* 235, 1953–1997. doi: 10.1007/s00221-017-4950-3.
- Di Luca, M., Knörlein, B., Ernst, M. O., and Harders, M. (2011). Effects of visual-haptic asynchronies and loading-unloading movements on compliance perception. *Brain Res. Bull.* 85, 245–59. doi: 10.1016/j.brainresbull.2010.02.009.

- Diedrichsen, J., Verstynen, T., Hon, A., Zhang, Y., and Ivry, R. B. (2007). Illusions of force perception: the role of sensori-motor predictions, visual information, and motor errors. *J. Neurophysiol.* 97, 3305–13. doi: 10.1152/jn.01076.2006.
- Dimitriou, M., Wolpert, D. M., and Franklin, D. W. (2013). The Temporal Evolution of Feedback Gains Rapidly Update to Task Demands. *J. Neurosci.* 33, 10898–909. doi: 10.1523/JNEUROSCI.5669-12.2013.
- Doemges, F., and Rack, P. M. (1992). Task-dependent changes in the response of human wrist joints to mechanical disturbance. *J. Physiol.* 447, 575–585. doi: 10.1113/jphysiol.1992.sp019019.
- Dominjon, L., Lécuyer, A., Burkhardt, J.-M. J. M., Richard, P., Richir, S., Lecuyer, A., et al. (2005). Influence of control/display ratio on the perception of mass of manipulated objects in virtual environments. in *Virtual Reality, 2005. Proceedings. VR 2005. IEEE (IEEE)*, 19–25. doi: 10.1109/VR.2005.1492749.
- Elliott, D. (1988). The influence of visual target and limb information on manual aiming. *Can. J. Psychol.* 42, 57–68. doi: 10.1037/h0084172.
- Enoka, R. M., and Duchateau, J. (2008). Muscle fatigue: what, why and how it influences muscle function. *J. Physiol.* 586, 11–23. doi: 10.1113/jphysiol.2007.139477.
- Enoka, R. M., and Stuart, D. G. (1992). Neurobiology of muscle fatigue. *J. Appl. Physiol.* 72, 1631–48. doi: 10.1152/jappl.1992.72.5.1631.
- Ernst, M. O., and Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature* 415, 429–33. doi: 10.1038/415429a.
- Ernst, M. O., and Bühlhoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends Cogn. Sci.* 8, 162–9. doi: 10.1016/j.tics.2004.02.002.
- Evarts, E. V., and Tanji, J. (1976). Reflex and intended responses in motor cortex pyramidal tract neurons of monkey. *J. Neurophysiol.* 39, 1069–1080. doi: 10.1152/jn.1976.39.5.1069.
- Farrer, C., Bouchereau, M., Jeannerod, M., and Franck, N. (2008). Effect of distorted visual feedback on the sense of agency. *Behav. Neurol.* 19, 53–7. doi: 10.1155/2008/425267.
- Franklin, D. W., and Wolpert, D. M. (2008). Specificity of reflex adaptation for task-relevant variability. *J. Neurosci.* 28, 14165–14175. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4406-08.2008.
- Franklin, S., Wolpert, D. M., and Franklin, D. W. (2012). Visuomotor feedback gains upregulate during the learning of novel dynamics. *J. Neurophysiol.* 108, 467–478. doi: 10.1152/jn.01123.2011.
- Fukui, T., Kimura, T., Kadota, K., Shimojo, S., and Gomi, H. (2009). Odd sensation induced by moving-phantom which triggers subconscious motor program. *PLoS One* 4, e5782. doi: 10.1371/journal.pone.0005782.
- Gandevia, S. C. (2001). Spinal and supraspinal factors in human muscle fatigue. *Physiol. Rev.* 81, 1725–89. doi: 10.1152/physrev.2001.81.4.1725.

- Ghosh, A., and Haggard, P. (2014). The spinal reflex cannot be perceptually separated from voluntary movements. *J. Physiol.* 592, 141–52. doi: 10.1113/jphysiol.2013.260588.
- Gomi, H., Sakurada, T., and Fukui, T. (2014). Lack of motor prediction, rather than perceptual conflict, evokes an odd sensation upon stepping onto a stopped escalator. *Front. Behav. Neurosci.* 8, 77. doi: 10.3389/fnbeh.2014.00077.
- Gritsenko, V., and Kalaska, J. F. (2010). Rapid online correction is selectively suppressed during movement with a visuomotor transformation. *J. Neurophysiol.* 104, 3084–104. doi: 10.1152/jn.00909.2009.
- Haggard, P. (2017). Sense of agency in the human brain. *Nat. Rev. Neurosci.* 18, 197–208. doi: 10.1038/nrn.2017.14.
- Hammond, P. H., Merton, P. A., and Sutton, G. G. (1956). Nervous gradation of muscular contraction. *Br. Med. Bull.* 12, 214–8. doi: 10.1093/oxfordjournals.bmb.a069553.
- Henriques, D. Y. P., and Cressman, E. K. (2012). Visuomotor adaptation and proprioceptive recalibration. *J. Mot. Behav.* 44, 435–444. doi: 10.1080/00222895.2012.659232.
- Hogan, N., and Mann, R. W. (1980). Myoelectric signal processing: optimal estimation applied to electromyography--Part II: experimental demonstration of optimal myoprocessor performance. *IEEE Trans. Biomed. Eng.* 27, 396–410. doi: 10.1109/TBME.1980.326653.
- Hogan, P. S., Chen, S. X., Teh, W. W., and Chib, V. S. (2020). Neural mechanisms underlying the effects of physical fatigue on effort-based choice. *Nat. Commun.* 11, 4026. doi: 10.1038/s41467-020-17855-5.
- Honda, T., Hagura, N., Yoshioka, T., and Imamizu, H. (2013). Imposed visual feedback delay of an action changes mass perception based on the sensory prediction error. *Front. Psychol.* 4, 1–6. doi: 10.3389/fpsyg.2013.00760.
- Hunter, S. K., Ryan, D. L., Ortega, J. D., and Enoka, R. M. (2002). Task differences with the same load torque alter the endurance time of submaximal fatiguing contractions in humans. *J. Neurophysiol.* 88, 3087–96. doi: 10.1152/jn.00232.2002.
- Iodice, P., Porciello, G., Bufalari, I., Barca, L., and Pezzulo, G. (2019). An interoceptive illusion of effort induced by false heart-rate feedback. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 116, 13897–13902. doi: 10.1073/pnas.1821032116.
- Izawa, J., and Shadmehr, R. (2008). On-line processing of uncertain information in visuomotor control. *J. Neurosci.* 28, 11360–11368. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3063-08.2008.
- Jones, K. E., Wessberg, J., and Vallbo, Å. (2001). Proprioceptive feedback is reduced during adaptation to a visuomotor transformation: Preliminary findings. *Neuroreport* 12, 4029–4033. doi: 10.1097/00001756-200112210-00035.
- Kasuga, S., Telgen, S., Ushiba, J., Nozaki, D., and Diedrichsen, J. (2015). Learning feedback and

- feedforward control in a mirror-reversed visual environment. *J. Neurophysiol.* 114, 2187–2193. doi: 10.1152/jn.00096.2015.
- Kilteni, K., Houborg, C., and Ehrsson, H. H. (2019). Rapid learning and unlearning of predicted sensory delays in self-generated touch. *Elife* 8, 1–17. doi: 10.7554/eLife.42888.
- Kimura, T., and Gomi, H. (2009). Temporal development of anticipatory reflex modulation to dynamical interactions during arm movement. *J. Neurophysiol.* 102, 2220–2231. doi: 10.1152/jn.90907.2008.
- Kimura, T., Haggard, P., and Gomi, H. (2006). Transcranial magnetic stimulation over sensorimotor cortex disrupts anticipatory reflex gain modulation for skilled action. *J. Neurosci.* 26, 9272–81. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3886-05.2006.
- Kluger, B. M., Krupp, L. B., and Enoka, R. M. (2013). Fatigue and fatigability in neurologic illnesses: Proposal for a unified taxonomy. *Neurology* 80, 409–416. doi: 10.1212/WNL.0b013e31827f07be.
- Kluzik, J., Diedrichsen, J., Shadmehr, R., and Bastian, A. J. (2008). Reach adaptation: what determines whether we learn an internal model of the tool or adapt the model of our arm? *J. Neurophysiol.* 100, 1455–64. doi: 10.1152/jn.90334.2008.
- Knill, D. C., Bondada, A., and Chhabra, M. (2011). Flexible, Task-Dependent Use of Sensory Feedback to Control Hand Movements. *J. Neurosci.* 31, 1219–1237. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3522-09.2011.
- Ko, J., and Fox, D. (2008). GP-BayesFilters: Bayesian filtering using Gaussian process prediction and observation models. *2008 IEEE/RSJ Int. Conf. Intell. Robot. Syst.* 27, 3471–3476. doi: 10.1109/IROS.2008.4651188.
- Körding, K. P., and Tenenbaum, J. B. (2007). Causal inference in sensorimotor integration. *Adv. Neural Inf. Process. Syst.*, 737–744. doi: 10.7551/mitpress/7503.003.0097.
- Körding, K. P., and Wolpert, D. M. (2004). Bayesian integration in sensorimotor learning. *Nature* 427, 244–7. doi: 10.1038/nature02169.
- Kuppuswamy, A. (2017). The fatigue conundrum. *Brain* 140, 2240–2245. doi: 10.1093/brain/awx153.
- Kurtzer, I. L. (2014). Long-latency reflexes account for limb biomechanics through several supraspinal pathways. *Front. Integr. Neurosci.* 8, 99. doi: 10.3389/fnint.2014.00099.
- Kurtzer, I. L., Pruszynski, J. A., and Scott, S. H. (2008). Long-latency reflexes of the human arm reflect an internal model of limb dynamics. *Curr. Biol.* 18, 449–453. doi: 10.1016/j.cub.2008.02.053.
- Lackner, J. R., and Dizio, P. (1994). Rapid adaptation to Coriolis force perturbations of arm trajectory. *J. Neurophysiol.* 72, 299–313. doi: 10.1152/jn.1994.72.1.299.
- Lacquaniti, F., and Maioli, C. (1989). The role of preparation in tuning anticipatory and reflex responses during catching. *J. Neurosci.* 9, 134–148. doi: 10.1523/JNEUROSCI.09-01-00134.1989.
- Lally, N., Frenzo, B., and Diedrichsen, J. (2011). Sensory cancellation of self-movement facilitates

- visual motion detection. *J. Vis.* 11. doi: 10.1167/11.14.5.
- Lécuyer, A. (2009). Simulating Haptic Feedback Using Vision: A Survey of Research and Applications of Pseudo-Haptic Feedback. *Presence Teleoperators Virtual Environ.* 18, 39–53. doi: 10.1162/pres.18.1.39.
- Lee, R. G., and Tatton, W. G. (1982). Long latency reflexes to imposed displacements of the human wrist: Dependence on duration of movement. *Exp. Brain Res.* 45–45, 207–16. doi: 10.1007/BF00235780.
- Liu, D., and Todorov, E. (2007). Evidence for the flexible sensorimotor strategies predicted by optimal feedback control. *J. Neurosci.* 27, 9354–9368. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1110-06.2007.
- Marsden, C. D., Merton, P. A., and Morton, H. B. (1972). Servo action in human voluntary movement. *Nature* 238, 140–3. Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1309044&tool=pmcentrez&rendertype=abstract><http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1011138>.
- Matsubara, T., Hyon, S.-H., and Morimoto, J. (2010). On-line Stylistic Prediction for Human Periodic Motions. *Neurosci. Res.* 68, e217–e218. doi: 10.1016/j.neures.2010.07.2533.
- Mazzoni, P., and Krakauer, J. W. (2006). An implicit plan overrides an explicit strategy during visuomotor adaptation. *J. Neurosci.* 26, 3642–5. doi: 10.1523/JNEUROSCI.5317-05.2006.
- Medendorp, W. P., and Heed, T. (2019). State estimation in posterior parietal cortex: Distinct poles of environmental and bodily states. *Prog. Neurobiol.* 183, 101691. doi: 10.1016/j.pneurobio.2019.101691.
- Mengotti, P., Ticini, L. F., Waszak, F., Schütz-Bosbach, S., and Rumiati, R. I. (2013). Imitating others' actions: Transcranial magnetic stimulation of the parietal opercula reveals the processes underlying automatic imitation. *Eur. J. Neurosci.* doi: 10.1111/ejn.12019.
- Merletti, R., Knaflitz, M., and De Luca, C. J. (1990). Myoelectric manifestations of fatigue in voluntary and electrically elicited contractions. *J. Appl. Physiol.* 69, 1810–1820. doi: 10.1152/jappl.1990.69.5.1810.
- Meyniel, F., Sergent, C., Rigoux, L., Daunizeau, J., and Pessiglione, M. (2013). Neurocomputational account of how the human brain decides when to have a break. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 110, 2641–2646. doi: 10.1073/pnas.1211925110.
- Miall, R. C., Christensen, L. O. D., Cain, O., and Stanley, J. (2007). Disruption of state estimation in the human lateral cerebellum. *PLoS Biol.* 5, e316. doi: 10.1371/journal.pbio.0050316.
- Miall, R. C., Weir, D. J., and Stein, J. F. (1985). Visuomotor tracking with delayed visual feedback. *Neuroscience* 16, 511–520. doi: 10.1016/0306-4522(85)90189-7.
- Moscattelli, A., Mezzetti, M., and Lacquaniti, F. (2012). Modeling psychophysical data at the population-level: The generalized linear mixed model. *J. Vis.* 12, 1–17. doi: 10.1167/12.11.26.



- Mutha, P. K., Boulinguez, P., and Sainburg, R. L. (2008). Visual modulation of proprioceptive reflexes during movement. *Brain Res.* 1246, 54–69. doi: 10.1016/j.brainres.2008.09.061.
- Nashed, J. Y., Crevecoeur, F., and Scott, S. H. (2012). Influence of the behavioral goal and environmental obstacles on rapid feedback responses. *J. Neurophysiol.* 108, 999–1009. doi: 10.1152/jn.01089.2011.
- Nashed, J. Y., Crevecoeur, F., and Scott, S. H. (2014). Rapid online selection between multiple motor plans. *J. Neurosci.* 34, 1769–80. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3063-13.2014.
- Oostwoud Wijdenes, L., and Medendorp, W. P. (2017). State estimation for early feedback responses in reaching: intramodal or multimodal? *Front. Integr. Neurosci.* 11, 1–8. doi: 10.3389/fnint.2017.00038.
- Proteau, L. (1992). Chapter 4 On The Specificity of Learning and the Role of Visual Information for Movement Control. *Adv. Psychol.* 85, 67–103. doi: 10.1016/S0166-4115(08)62011-7.
- Pruszynski, J. A., Kurtzer, I., Nashed, J. Y., Omrani, M., Brouwer, B., and Scott, S. H. (2011). Primary motor cortex underlies multi-joint integration for fast feedback control. *Nature* 478, 387–390. doi: 10.1038/nature10436.
- Raineteau, O., and Schwab, M. E. (2001). Plasticity of motor systems after incomplete spinal cord injury. *Nat. Rev. Neurosci.* 2, 263–273. doi: 10.1038/35067570.
- Rasmussen, C. E., and Williams, C. K. I. (2006). *Gaussian Processes for Machine Learning*. MIT Press Available at: <http://www.gaussianprocess.org/gpml/> [Accessed February 12, 2013].
- Ronsse, R., Miall, R. C., and Swinnen, S. P. (2009). Multisensory integration in dynamical behaviors: maximum likelihood estimation across bimanual skill learning. *J. Neurosci.* 29, 8419–8428. doi: 10.1523/jneurosci.5734-08.2009.
- Saijo, N., and Gomi, H. (2010). Multiple motor learning strategies in visuomotor rotation. *PLoS One* 5, e9399. doi: 10.1371/journal.pone.0009399.
- Saijo, N., and Gomi, H. (2012). Effect of visuomotor-map uncertainty on visuomotor adaptation. *J. Neurophysiol.* 107, 1576–1585. doi: 10.1152/jn.00204.2011.
- Saijo, N., Murakami, I., Nishida, S., and Gomi, H. (2005). Large-field visual motion directly induces an involuntary rapid manual following response. *J. Neurosci.* 25, 4941–51. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4143-04.2005.
- Saunders, J. a, and Knill, D. C. (2004). Visual feedback control of hand movements. *J. Neurosci.* 24, 3223–34. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4319-03.2004.
- Scott, S. H. (2004). Optimal feedback control and the neural basis of volitional motor control. *Nat. Rev. Neurosci.* 5, 532–546. doi: 10.1038/nrn1427.
- Scott, S. H., Cluff, T., Lowrey, C. R., and Takei, T. (2015). Feedback control during voluntary motor actions. *Curr. Opin. Neurobiol.* 33, 85–94. doi: 10.1016/j.conb.2015.03.006.

- Sennesh, E., Theriault, J., Brooks, D., van de Meent, J. W., Barrett, L. F., and Quigley, K. S. (2022). Interoception as modeling, allostasis as control. *Biol. Psychol.* 167. doi: 10.1016/j.biopsycho.2021.108242.
- Seth, A. K., and Friston, K. J. (2016). Active interoceptive inference and the emotional brain. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 371. doi: 10.1098/rstb.2016.0007.
- Shadmehr, R., and Mussa-Ivaldi, S. (2012). *Biological Learning and Control: How the Brain Builds Representations, Predicts Events, and Makes Decisions*. Available at: [http://www.amazon.com/Biological-Learning-Control-Representations-Computational/dp/0262016966/ref=pd\\_sim\\_b\\_30?ie=UTF8&refRID=1E9EKDQWA5PCGKMZ4THQ](http://www.amazon.com/Biological-Learning-Control-Representations-Computational/dp/0262016966/ref=pd_sim_b_30?ie=UTF8&refRID=1E9EKDQWA5PCGKMZ4THQ).
- Shadmehr, R., and Wise, S. P. (2004). *The Computational Neurobiology of Reaching and Pointing*. Bradford Books.
- Shemmell, J., An, J. H., and Perreault, E. J. (2009). The differential role of motor cortex in stretch reflex modulation induced by changes in environmental mechanics and verbal instruction. *J. Neurosci.* 29, 13255–63. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0892-09.2009.
- Shergill, S. S., Bays, P. M., Frith, C. D., and Wolpert, D. M. (2003). Two eyes for an eye: the neuroscience of force escalation. *Science (80-. )*. 301, 187. doi: 10.1126/science.1085327.
- Shwedyk, E., Balasubramanian, R., and Scott, R. N. (1977). A nonstationary model for the electromyogram. *IEEE Trans. Biomed. Eng.* 24, 417–24. doi: 10.1109/TBME.1977.326175.
- Soechting, J. F., and Lacquaniti, F. (1983). Modification of trajectory of a pointing movement in response to a change in target location. *J. Neurophysiol.* 49, 548–64. doi: 10.1152/jn.1983.49.2.548.
- Soteropoulos, D. S., and Baker, S. N. (2020). Long latency responses to a mechanical perturbation of the index finger have a spinal component. *J. Neurosci.* 40, JN-RM-1901-19. doi: 10.1523/jneurosci.1901-19.2020.
- Sperry, R. W. (1950). Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 43, 482–489. doi: 10.1037/h0055479.
- Stephan, K. E., Manjaly, Z. M., Mathys, C. D., Weber, L. A. E., Paliwal, S., Gard, T., et al. (2016). Allostatic self-efficacy: A metacognitive theory of dyshomeostasis-induced fatigue and depression. *Front. Hum. Neurosci.* 10. doi: 10.3389/fnhum.2016.00550.
- Stulen, F. B., and De Luca, C. J. (1982). Muscle fatigue monitor: a noninvasive device for observing localized muscular fatigue. *IEEE Trans. Biomed. Eng.* 29, 760–8. doi: 10.1109/TBME.1982.324871.
- Stulen, F. B., and DeLuca, C. J. (1981). Frequency parameters of the myoelectric signal as a measure of muscle conduction velocity. *IEEE Trans. Biomed. Eng.* 28, 515–23. doi:

- 10.1109/TBME.1981.324738.
- Takamuku, S., and Gomi, H. (2015). What you feel is what you see: inverse dynamics estimation underlies the resistive sensation of a delayed cursor. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20150864. doi: 10.1098/rspb.2015.0864.
- Takamuku, S., and Gomi, H. (2019). Better grip force control by attending to the controlled object: Evidence for direct force estimation from visual motion. *Sci. Rep.* 9, 1–12. doi: 10.1038/s41598-019-49359-8.
- Takamuku, S., Ohta, H., Kanai, C., Antonia, A. F., and Gomi, H. (2021). Seeing motion of controlled object improves grip timing in adults with autism spectrum condition: evidence for use of inverse dynamics in motor control. *Exp. Brain Res.* 239, 1047–1059. doi: 10.1007/s00221-021-06046-3.
- Takei, T., Lomber, S. G., Cook, D. J., and Scott, S. H. (2021). Transient deactivation of dorsal premotor cortex or parietal area 5 impairs feedback control of the limb in macaques. *Curr. Biol.* 31, 1476–1487.e5. doi: 10.1016/j.cub.2021.01.049.
- Taylor, J. L., Amann, M., Duchateau, J., Meeusen, R., and Rice, C. L. (2016). Neural Contributions to Muscle Fatigue: From the Brain to the Muscle and Back Again. *Med. Sci. Sports Exerc.* 48, 2294–2306. doi: 10.1249/MSS.0000000000000923.
- Telgen, S., Parvin, D., and Diedrichsen, J. (2014). Mirror Reversal and Visual Rotation Are Learned and Consolidated via Separate Mechanisms: Recalibrating or Learning De Novo? *J. Neurosci.* 34, 13768–13779. doi: 10.1523/JNEUROSCI.5306-13.2014.
- Todorov, E., and Jordan, M. I. (2002). Optimal feedback control as a theory of motor coordination. *Nat. Neurosci.* 5, 1226–1235. doi: 10.1038/nn963.
- van Beers, R. J., Haggard, P., and Wolpert, D. M. (2004). The Role of Execution Noise in Movement Variability. *J. Neurophysiol.* 91, 1050–1063. doi: 10.1152/jn.00652.2003.
- van Beers, R. J., Wolpert, D. M., and Haggard, P. (2002). When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Curr. Biol.* 12, 834–7. doi: [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(02\)00836-9](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(02)00836-9).
- von Holst, E. (1954). Relations between the central Nervous System and the peripheral organs. *Br. J. Anim. Behav.* 2, 89–94. doi: 10.1016/S0950-5601(54)80044-X.
- Wagner, M. J., and Smith, M. A. (2008). Shared internal models for feedforward and feedback control. *J. Neurosci.* 28, 10663–73. doi: 10.1523/JNEUROSCI.5479-07.2008.
- Wei, K., and Körding, K. (2009). Relevance of error: what drives motor adaptation? *J. Neurophysiol.* 101, 655–64. doi: 10.1152/jn.90545.2008.
- Wei, K., and Körding, K. (2010). Uncertainty of feedback and state estimation determines the speed of motor adaptation. *Front. Comput. Neurosci.* 4, 11. doi: 10.3389/fncom.2010.00011.
- Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., and Jordan, M. I. (1995). An internal model for sensorimotor

integration. *Science* (80-. ). 269, 1880. doi: 10.1126/science.7569931.

Wu, W. C., Basdogan, C., and Srinivasan, M. A. (1999). Visual, haptic, and bimodal perception of size and stiffness in virtual environments. in *ASME International Mechanical Engineering Congress and Exposition*, 19–26. Available at: <https://doi.org/10.1115/IMECE1999-0003>.

Yang, L., Michaels, J. A., Pruszynski, J. A., and Scott, S. H. (2011). Rapid motor responses quickly integrate visuospatial task constraints. *Exp. Brain Res.* 211, 231–242. doi: 10.1007/s00221-011-2674-3.

Zenon, A., Sidibe, M., and Olivier, E. (2015). Disrupting the Supplementary Motor Area Makes Physical Effort Appear Less Effortful. *J. Neurosci.* 35, 8737–8744. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3789-14.2015.

## 研究業績

### 学術論文

- [1] Ito, S., and Gomi, H. (2020). Visually-updated hand state estimates modulate the proprioceptive reflex independently of motor task requirements. *Elife* 9, 1–23. doi: 10.7554/eLife.52380.
- [2] Ito, S., Kimura, T., and Gomi, H. (2022). Attribution of sensory prediction error to perception of muscle fatigue. *Sci. Rep.* 12, 1–12. doi: 10.1038/s41598-022-20765-9.
- [3] Ito, S., and Gomi, H. (2024). Modulations of stretch reflex by altering visuomotor contexts. *Front. Hum. Neurosci.* 18. doi: 10.3389/fnhum.2024.1336629.

## 付録 先行視覚フィードバックの生成手法

ここでは、第3章の実験で用いた、指の周期運動に対する先行視覚フィードバック（負の遅延条件における視覚フィードバック）をオンラインで生成する方法について説明する。人間の周期的動作のリアルタイム予測手法 (Matsubara et al., 2010) を若干の修正のもと使用した。

予測器の学習データとして、指の動き（示指の関節角度）を  $m (> n)$  サンプルだけ記録したものを  $\mathbf{y} = [y_1 \cdots y_m]^T$  とする。ここで  $T_s$  はサンプリング周期、 $nT_s$  は指運動の周期である。学習データ  $\mathbf{y}$  の周期性を考慮して、周期的な状態変数  $\mathbf{x}_i$  を以下のように定義する。

$$\mathbf{X} = [\mathbf{x}_1 \cdots \mathbf{x}_m],$$

$$\mathbf{x}_i = [\cos(i\omega_0) \quad \sin(i\omega_0)]^T (i = 1, 2, \dots, m), \quad (1)$$

ここで、 $\omega_0 = 2\pi/n$  とする。このとき、データ  $y_i$  は状態変数  $\mathbf{x}_i$  および平均 0、分散  $\sigma_n^2$  のガウス分布に従うノイズ  $\epsilon$  によって  $y_i = f(\mathbf{x}_i) + \epsilon$  として生成されると仮定する。 $\mathbf{y}$  と  $\mathbf{X}$  の関係性をガウス過程回帰 (Rasmussen and Williams, 2006) によってフィッティングすることで、任意の入力  $\mathbf{x}_*$  に対する出力  $y_*$  の予測分布を以下の正規分布として記述できる。

$$p(y_* | \mathbf{x}_*) = N(\mu_{y_*}, \Sigma_{y_*}) \quad (2)$$

このとき、平均値、分散は以下の通りである。

$$\mu_{y_*}(\mathbf{x}_* | \mathbf{X}, \mathbf{y}) = \mathbf{k}_*^T [\mathbf{K}(\mathbf{X}, \mathbf{X}) - \sigma_n \mathbf{I}]^{-1} \mathbf{y}, \quad (3)$$

$$\Sigma_{y_*}(\mathbf{x}_* | \mathbf{X}, \mathbf{y}) = k(\mathbf{x}_*, \mathbf{x}_*) - \mathbf{k}_*^T [\mathbf{K}(\mathbf{X}, \mathbf{X}) - \sigma_n \mathbf{I}]^{-1} \mathbf{k}_*. \quad (4)$$

ここで、ガウスカーネル  $k$  およびベクトル  $\mathbf{k}_*$  はそれぞれ、 $k(\mathbf{x}, \mathbf{x}') = \sigma_f \exp\left(-\frac{1}{2l^2} \|\mathbf{x} - \mathbf{x}'\|^2\right)$ 、 $\mathbf{k}_* = [k(\mathbf{x}_*, \mathbf{x}_1) \cdots k(\mathbf{x}_*, \mathbf{x}_n)]^T$  とする。また、グラム行列  $\mathbf{K}(\mathbf{X}, \mathbf{X})$  を  $K[p, q] = k(\mathbf{x}_p, \mathbf{x}_q)$  と定義する。なお、 $\sigma_f, l, \sigma_n$  はハイパーパラメータである。

各実験ブロックの間に運動パターンの形状が大きく変化することはないと仮定すると、記録された学習データに続く周期的な指の動きの分布は、式(3)と式(4)によって記述されるはずである。ただし、運動を繰り返すうちに、運動パターンが空間的・時間的に変動すると考えられるため、それらの変化を記述する状態変数を導入する。時間  $t$  における状態ベクトルを以下のように定義する。

$$\boldsymbol{\theta}_t = [\phi_t \quad \omega_t \quad a_t \quad b_t]^T \quad (5)$$

$$\mathbf{x}_t = [\cos(\phi_t) \quad \sin(\phi_t)]^T. \quad (6)$$

式(5)において、状態変数  $\phi_t$  は位相を表し、式(6)によって運動パターンの周期性を規定する。状態変数  $\omega_t$  は位相の遷移速度を表し、出力には直接影響しない。また、状態変数  $a_t$  および  $b_t$  はそれぞれ振幅とバイアス量であり、運動パターンの時間変動における空間方向のスケーリングおよびシフト量を記述する変数である。式(5)、(6)の下、指の運動  $\mathbf{z}_t$  は状態ベクトル  $\boldsymbol{\theta}_t$  を用いて以下の正規分布に従うと仮定する。

$$p(\mathbf{z}_t | \boldsymbol{\theta}_t) = N(\mu_{z_t}, \Sigma_{z_t}), \quad (7)$$

ここで、分布の平均、分散はそれぞれ状態変数  $a_t$  と  $b_t$  を用いて以下のように記述される。

$$\mu_{z_t} = a_t \cdot \mu_{y_*}(\mathbf{x}_* | \mathbf{X}, \mathbf{y}) \Big|_{\mathbf{x}_* = \mathbf{x}_t} + b_t \quad (8)$$

$$\Sigma_{z_t} = a_t^2 \cdot \Sigma_{y_*}(\mathbf{x}_* | \mathbf{X}, \mathbf{y}) \Big|_{\mathbf{x}_* = \mathbf{x}_t}. \quad (9)$$

なお、式(7) は式(2) の線形変換である。

式(5) の状態変数は直接観測できないが、カルマンフィルターを導入し、各時刻における  $z_t$  を用いることで、それぞれの状態変数の推定や予測が可能である。状態変数  $\theta_t$  の離散時間における遷移モデルを以下のように仮定する。

$$\theta_t = \mathbf{F}\theta_{t-1} + \mathbf{w}_t \quad (10)$$

$$z_t = \mathbf{H}_t\theta_t + \mathbf{v}_t, \quad (11)$$

このとき、状態遷移行列  $\mathbf{F}$  を以下とする。

$$\mathbf{F} = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}.$$

式(10) において、 $\mathbf{w}_t$  はプロセスノイズであり、正規分布  $N(0, \mathbf{Q})$  に従う。このとき、共分散行列  $\mathbf{Q}$  は状態変数の重み付けを定めるものであり、適切な値を設定することでカルマンフィルターのチューニングを行うことができる。また、 $\mathbf{v}_t$  は観測ノイズであり、平均  $\mathbf{0}$ 、分散  $\mathbf{R}_t = \Sigma_{z_t}$  の正規分布に従う。式(8)において、状態ベクトル  $\theta_t$  から出力  $z_t$  への変換は非線形であるため、式(8)の代わりにヤコビ行列を計算し、カルマンフィルターにおいて用いる (Ko and Fox, 2008)。すなわち、式(8)を線形化することで  $\mathbf{H}_t$  が次のように得られる。

$$\mathbf{H}_t = \frac{\partial \mu_{z_t}}{\partial \theta_t} = \begin{bmatrix} \frac{\partial \mu_{z_t}}{\partial \mathbf{x}_t} \cdot \frac{d\mathbf{x}_t}{d\phi_t} & 0 & \mu_{y_*}(\mathbf{x}_* | \mathbf{X}, \mathbf{y}) \Big|_{\mathbf{x}_* = \mathbf{x}_t} & 1 \end{bmatrix}. \quad (12)$$

適当な初期値の下、式(10)と式(11)にカルマンフィルターを用いることで、各時刻で得られたサンプル  $z_t$  について状態推定と1ステップ先の予測を繰り返すことができる。また、式(10)を用いることで、多ステップ先の予測も可能である。時刻  $t$  の情報に基づいて時刻  $t+s$  の予測運動データは次式で得られる。

$$\hat{z}_{t+s|t} = a_t \cdot \mu_{y_*}(\mathbf{x}_* | \mathbf{X}, \mathbf{y}) \Big|_{\mathbf{x}_* = \hat{\mathbf{x}}_{t+s|t}} + b_t, \quad (13)$$

このとき、

$$\hat{\mathbf{x}}_{t+s|t} = [\cos(\phi_t + s\omega_0) \quad \sin(\phi_t + s\omega_0)]^T.$$

である。すなわち、式(13)における指の位置  $\hat{z}_{t+s|t}$  を用いて、先行視覚フィードバックを実現することができる。

実験においては、各ブロック開始直前にビーブ音に合わせた指運動を行い、3周期分のデータを記録した。この運動データを用いて、 $T_s = 0.0167$  [s],  $n = 28$ ,  $m = 3n$  なるパラメータのもと、実験ブロックにおける予測機を駆動させた。また、状態ベクトルの初期値  $\theta_0 = [0 \quad \omega_0 \quad 1 \quad 0]^T$ 、プロセスノイズの共分散行列  $\mathbf{Q} = \text{diag}([2 \times 10^{-4} \quad 10^{-1} \quad 2 \times 10^{-1} \quad 10^{-2}])$ 、ハイパーパラメータ  $(\sigma_f, l, \sigma_n) = (2, 0.5, 0.5)$  と設定した。

また、状態変数 $\omega_t$  の推定値が極めて小さな値に陥ってしまった場合に、状態ベクトルが正しく推定できないことがわかった。したがって、 $\omega_t$ が閾値 ( $\omega_t < 0.055$ ) より小さい値となった試行については、以降の解析対象から取り除いた。



## 謝辞

本論文を執筆するにあたり、多くの方々からご指導、お力添えを頂きました。ここに心より感謝の意を表します。

指導教官である小池康晴 教授（東京工業大学 科学技術創成研究院）には丁寧なるご指導、ご教示を賜りました。ここに謹んで感謝の意を表します。また、東京工業大学 工学院情報通信系 金子寛彦 教授、中本高道 教授、長谷川晶一 准教授、小尾高史 准教授には、有益なご討論、ご意見を頂きました。厚く御礼申し上げます。

五味裕章 博士（NTT コミュニケーション科学基礎研究所 上席特別研究員）には、入所以来、長きに渡って研究をご指導いただきました。今日の研究者としての筆者があるのはひとえに氏のお陰です。心より感謝申し上げます。また、木村聡貴 博士（NTT コミュニケーション科学基礎研究所 主任研究員）には、直接指導者として、研究者としての基礎をご教授いただき、また、多くのご助言を頂きました。深く感謝申し上げます。

NTT コミュニケーション科学基礎研究所の皆様には、日頃より研究の機会を与えて頂き、また、研究活動全般における様々なご支援を頂きました。研究者の皆様、とりわけ人間情報研究部、感覚運動研究グループのメンバーには本研究の途上において議論を交わして頂き、沢山のご示唆を頂きました。心より感謝いたします。

勤務先である日本電信電話株式会社 研究開発マーケティング本部の皆様には日頃より多岐に渡ってご援助いただきました。特に、大森久美子 部長、林聡志 部長、中村美穂 部長には、学位取得に関するご理解と業務における多大なご配慮、暖かい励ましを頂きました。心より御礼申し上げます。

最後に、家族の理解と支援に感謝します。特に、ずっと暖かく応援してくれる父 淳、母 百合子、いつも私を支え、励ましてくれる妻 今日子と4人の娘たちに深く感謝します。

令和6年2月