Title	運動制御と感覚処理の最適理論
Author(s)	田中，宏和
Citation	日本ロボット学会誌，35(7): 500-505
Issue Date	2017
Type	Journal Article
Text version	author
URL	http://hdl.handle.net/10119/15278
Rights	Copyright (C) 2017 日本ロボット学会. 田中宏和，日本ロボット学会誌，35(7)，2017，500-505. http://dx.doi.org/10.7210/jrsj.35.500
Description	

解　説

運動制御と感覚処理の最適理論 (ver.1.0 2017 年 5 月 31 日版）

Optimal theories of motor control and sensory processing (ver.1.0 2017. 5. 31)

田　中　宏　和* 　*北陸先端科学技術大学院大学
Hirokazu Tanaka* 　*Japan Advanced Insitute of Science and Technology

はじめに ー脳は最適に設計されているかー

計算論的神経科学という分野では，感覚処理・意思決定・運動制御において脳が用いている計算原理やアルゴリズムの解明を目的とする．運動制御や感覚処理ではヒトや動物の行動を定量化できるという実験的な利点と，制御理論や推定理論といったモデルの道具立てがそろっているという理論的な利点があり，実験と理論が両輪となり分野を支えている．運動制御における「目的を達成するために最も効率の良い制御則は何か」という問題や，感覚処理における「部分的でノイズを含む観測値から最も正確な推定法は何か」という問題は，外部環境と相互作用する系であれば人工物・生物の如何に関わらず，解かなければいけない問題である．制御理論や推定理論は元来人工物の設計を目的として作られた理論的枠組みであるが，ヒトの行動を理解するのにも役立つのである．ここでは，ヒトの運動制御と感覚処理をモデル化するのに制御理論や推定理論がどのように使われるかを解説する（第 1 節，第 2 節）．これは Marr の唱える計算論の三レベルのうち,「脳の計算すべき目的とはなにか，そして外界の物理的な拘束条件が与えられたときにその目的を果たすためにはどのような計算が必要か」という計算原理のレベルである．加えて，制御・推定問題が脳内でどのような表現とアルゴリズムで解かれているかに関して解説する（第 3 節）．これは Marr の「計算理論のレベルで定められた計算を遂行するためには，どのような表現を用いるべきか．またその表現のもとでの具体的な計算方法 (アルゴリズム) は何か」の表現とアルゴリズムのレベルである．

1．最適制御 ー最も効率よく運動するためにー

様々な心理物理実験の結果から，ヒトの運動は決してランダムではなく法則性を持っていることが示されている．例えば二点間の到達運動でみられる真っすぐな軌跡と釣鐘型の速度形状や，描画運動時の曲率と速さの間の冪乗則などである．無数にある可能な運動のうちある特別な運動だけが選択されるということは，光の経路は必要とする時間を最小化するように決まるというフェルマーの原理と同様,ヒトの運動もなんらかの最適原理が働いて決定されていると考えることができよう．最適制御はある評価関数を最適化するような制御則を求めるルールである．以下に見るようにヒトの運動も最適制御の問題として定式化でき，実験結果との定量的比較が可能となる．ここではまず系がノイズを含まない決定論的最適制御と，そしてノイズを含む確率論的最適制御のモデルを紹介しよう．

1.1　決定論的最適制御 ー脳は滑らかさを好むー

手先の運動に見られる滑らかな軌道は，何らかの「滑らかさ」を評価関数として運動を最適化している可能性を示唆している．このような考えに基づき，Flash と Hogan は手先位置の三階微分である躍度を最小とするような軌道が選ばれるとし，躍度最小モデルを提案した [1]．運動時間を t_{f} とした際に評価関数は

$$J_{\mathrm{MJ}} = \int_0^{t_{\mathrm{f}}} \left[\left\{ \frac{d^3 x\,(t)}{dt^3} \right\}^2 + \left\{ \frac{d^3 y\,(t)}{dt^3} \right\}^2 \right] dt \qquad (1)$$

となる．変分法を用いた軌道の満たす方程式は軌道の 6 階時間微分が 0，すなわち軌道は時刻に関する 5 次の多項式となる．始点 x_{i} と終点 x_{f} を与えたとき，始点と終点で速度と加速度が 0 とする境界条件を課すと，x-方向の躍度最小モデルの解は

$$x\,(t) = x_{\mathrm{i}} + (x_{\mathrm{f}} - x_{\mathrm{i}}) \left[6\left(\frac{t}{t_{\mathrm{f}}}\right)^5 - 15\left(\frac{t}{t_{\mathrm{f}}}\right)^4 + 10\left(\frac{t}{t_{\mathrm{f}}}\right)^3 \right] \qquad (2)$$

と与えられる．y-方向の解も同様である．もっとも簡単な二点間到達運動に加えて，始点 x_{i} と終点 x_{f} の間に経由点を通る到達運動でも解析解を得ることができる．ちなみに，試してみると分かるように，躍度の代わりに加速度を滑らかさの評価基準とすると，運動開始と終了時で加速度が 0 という境界条件を満たすことができない．したがって，躍度最小モデルは実験データを説明する最も単純で経済的な

原稿受付　2017 年 5 月 31 日
キーワード：Optimal models, Neural representations
*石川県能美市旭台 1-1
*1-1 Asahida, Nomi, Ishikawa

モデルである．

最適制御モデルの多くが数値解に頼る一方，躍度最小モデルは様々な運動条件に対して解析解の得られる稀有なモデルである．数値解はパラメタの特定の値や実験条件などに依存するため，詳細によらない一般的な結論を得るのは難しい．解析解はパラメタに依らないより一般的な状況での洞察を与える．また，躍度最小モデルは運動の力学法則に依らず，手先の位置のみに依る．このため，力学法則はそのままで手先の視覚的位置に摂動を加えると，その摂動を打ち消して真っすぐの軌道になるように修正することが予言される．手先の視覚的位置を実験的に操作すると，その操作された視覚空間で手先軌道がまっすぐになるように適応することから，視覚空間での滑らかさの最適化を支持する [2]．なぜか脳は滑らかな運動を好むようである。躍度最小モデルは発表からすでに 30 年以上が経つが，最近このモデルを支持するモデル論文がソーク研究所のグループから二編発表された．一つには様々な条件での描画運動における冪乗側と [3]，もう一つにはヒト運動における保存則である [4]．このような単純なモデルであるが，その単純さゆえに確固たる予言ができる．躍度最小モデルは本質をとらえたモデルであることを再確認させてくれる．

1.2 確率論的最適制御 ー脳はばらつきを考慮するー

ヒトは同じ運動を繰り返しても，まったく同じ軌道にはならず，多少の試行毎のばらつきが生じる．この施行毎のばらつきは，ゆっくりと動くときよりも速く動くときのほうが誤差が大きいことから，標準偏差が運動指令の大きさに比例する信号依存性ノイズとしてモデル化できる [5]．このようなノイズの下で身体の状態を推定しながら最適に制御する問題を解く必要がある．t-ステップにおける身体の状態を $\mathbf{x}_t$，制御信号を $\mathbf{u}_t$，そして感覚情報を $\mathbf{z}_t$ とすると状態空間モデルは

$$\begin{aligned}\mathbf{x}_{t+1} &= \mathbf{A}\mathbf{x}_t + \mathbf{B}\mathbf{u}_t + \xi_t \\ \mathbf{z}_t &= \mathbf{C}\mathbf{x}_t + \eta_t\end{aligned} \tag{3}$$

で与えられる．ここで ξ_t と η_t はそれぞれ信号依存性ノイズと観測ノイズである．運動方程式は身体運動を，観測方程式は感覚処理をモデル化したものと考えられる．Todorov と Jordan はこのような条件下で制御と推定の問題を同時に解く最適フィードバックモデルを提案した [6]．状態空間モデルとして，信号依存性ノイズを含む状態方程式と観測過程を考え，状態と制御信号の二乗誤差を評価関数として定式化した．導出はやや煩雑だが，得られる結果は簡単であり，$\mathbf{L_t}$ をフィードバックゲインとして制御信号 $\mathbf{u_t}$ は状態の推定値 $\hat{x}$ の関数，

$$\mathbf{u}_t = -\mathbf{L_t}\hat{\mathbf{x}}_t. \tag{4}$$

となる．ここで制御則に現れる状態 $\hat{\mathbf{x}}_t$ は制御器が持っている推定値であり，実際の値 $\mathbf{x}_t$ ではないことに注目してほしい．内部順モデルの予測を感覚入力で補正するカルマンフィルタによって，各時刻の状態は推定される．現在の推定値が与えられていたとすると，次の時刻での推定値は力学法則から予測できる（予測ステップ）．一方，その力学法則は完全に決定論ではなく予期できないノイズが含まれていたとすると，予測値は実際の値からずれる．それを補正するために，観測データである感覚情報を用いて補正すればよい．具体的には予測値から期待される感覚情報から実際の感覚情報を引いた感覚予測誤差を用いて，推定値を修正する（フィルタステップ）．このように，予測ステップとフィルタステップを繰り返して時間変化する外界の状態を推定する方法は，発明者に因んでカルマンフィルタと呼ばれる．

最適フィードバックモデルの示唆するのは，うまく制御するためにはうまく推定する必要がある，つまり制御と推定は切っても切れない関係にある，という点である．最適フィードバックモデルは最適制御・順モデル・カルマンフィルタを含む包括的な理論的枠組みを提供する．最適フィードバックモデルは，運動中のばらつきの時間変化や外的摂動に対する運動補正などをうまく説明できる．

1.3 制御則と内部モデル ー順か逆かー

制御理論において，フィードフォワード制御とフィードバック制御とは制御信号がそれぞれ時刻 t または状態 $\mathbf{x}$ の関数であるような制御のことである．一見技術的な違いのように思えるが，脳内でどちらの制御則が用いられているかは身体制御の計算論における核心的問題の一つである．もしノイズのない決定論的な系を考える場合には，状態 $\mathbf{x}$ が時刻 t の関数として一意に定まるため，両者は等価である．一方，ノイズを含む確率論的な系では二つの制御則は一般に同じにならない．運動中に外乱が課された場合，フィードフォワード制御では外乱による逸脱を修正することなく運動を続けるが，フィードバック制御ではその時々の状態によって制御信号を決めるため修正可能である．フィードフォワード制御では運動開始前に運動の理想軌道全体が計画されており，その理想軌道を逆モデルによって制御信号に写像するという描像である．例えば，躍度最小モデルで得られた時間の関数である理想軌道が与えられたとして，その理想軌道を実現する制御信号を計算するのが逆モデル計算である．一方，フィードバック制御では運動開始前に全体の理想軌道を計画する必要がなく，むしろ現在の状態を時々刻々推定して制御信号を生成するという描像である．この場合，予め決められた理想軌道は必要なく，現在の状態（もしくはその推定値）をもとに制御信号を生成する．

身体を制御するためには現在の身体の状態を知る必要がある．しかしこれは簡単な問題ではない．なぜなら，身体の状態を伝える視覚・体性・固有受容感覚には 100 ミリ秒程度

の伝導の遅れが生じるからである．つまり脳は常に身体と外界の過去を見ていることになる．このような時間遅れを補償するメカニズムとして，二つの考え方がある．一つは理想軌道と呼ばれる意図する運動をあらかじめ作っておき，それを運動指令に変換する方法であり，フィードフォワード制御に対応する．与えられた運動から力を計算するのは運動方程式の因果関係を逆転するので，この計算は「逆モデル」と呼ばれる．もう一方には，過去の状態と運動指令（遠心性コピー）から現在の状態を予測する方法である．この計算は運動方程式の因果関係を順に解くので,「順モデル」と呼ばれる．ひとたび状態の予測値が与えられれば，制御信号をフィードバック制御から生成することができる．話を単純化すると，フィードフォワード制御には逆モデルが，フィードバック制御には順モデルを必要とすると考えてよい．では，脳の中で実際に行われている内部モデルは順モデルと逆モデルのどちらであろうか．様々な行動実験の結果は，運動の試行毎の内的なばらつきや実験で課される外乱に対して，課題の目的に応じた運動補正を行うことが示されている．これらの結果は最適フィードバックモデルを支持しており，脳内で確率的制御とそれに伴う順モデル計算の側に分があるようである．

2. 最適推定 ー感覚入力から外界を推定するー

感覚処理とは推定問題である．我々は空間が三次元の世界に住んでいる．一方，得られる視覚情報は二次元の網膜上に写る画像に限られる．したがって，脳は常に二次元の視覚情報から三次元の空間情報を再構成する逆光学問題を解く必要がある．しかしある二次元の視覚情報を生成する三次元の空間情報は唯一に決まらない．三次元の世界から二次元の画像を生成する過程を順光学といい，二次元の画像から三次元の世界を推定する問題を逆光学という．ノイズを含む部分的観測から外界を推定する問題は，視覚に限らず感覚一般に遍く存在する問題である．逆光学に代表される推定問題を扱う理論的道具として，最適推定がある．ここでは最適推定の方法がヒト感覚処理の理解，特に多感覚統合問題・窓問題・運動錯視の計算論にどのように役立つかを見てみよう．

2.1 最尤推定 ー多感覚統合問題ー

外界を知覚する際に，視覚・聴覚・触覚などの複数の感覚情報が得られることがある．脳はこれらの異なる情報源をどのように用いて推定問題を解いているのであろうか．Ernst と Banks は,「物体の厚みを推定したいとき，視覚情報（目で見る厚み）と触覚情報（指で挟んで感じる厚み）が与えられたとして，どのように感覚統合をすべきであろうか」という問題を問うた [8]．一つの考え方としては，一方の情報源が他方に比べて正確であれば，より正確な方のみを使い，不正確な方を捨てるという方策が考えられる．この方策は単純であるが，複数の情報源が得られるときでも一番正確な情報源より正確な推定をすることはできないため，非効率である．むしろ，複数の情報源から得られた推定値を捨てることなくうまく統合して推定値を改善すべきであろう．古典推定の一方法である最尤法では，確実性（もしくは不確実性である分布の分散）に応じて情報源を重み付けし，最適な推定値を導くことができる．視覚反応を $z^{(\mathrm{v})}$, 触覚反応を $z^{(\mathrm{t})}$ と書き，実際の厚みを x と書けば，尤度は

$$p\left(z^{(\mathrm{v})}, z^{(\mathrm{t})}\,|x\right) = p\left(z^{(\mathrm{v})}\,|x\right) \cdot p\left(z^{(\mathrm{t})}\,|x\right) \qquad (5)$$

と表される．話を簡単にするため，視覚と触覚は独立性を仮定すると，尤度はそれぞれの積として表される．$z^{(\mathrm{v})}$ と $z^{(\mathrm{t})}$ は与えられているので，尤度は x の関数である．尤度は外界の情報である厚み x が与えられた際の感覚反応の分布であるから，順光学をモデル化したものである．最尤法では尤度を最大にするような x を推定値，

$$x_{\mathrm{ML}} = \arg\max_{x} p\left(z^{(\mathrm{v})}, z^{(\mathrm{t})}\,|x\right) \qquad (6)$$

として求め，その x_{ML} を最尤推定値と呼ぶ．尤度がガウス分布の時には，視覚と触覚における尤度の分散をそれぞれ $\sigma^{(\mathrm{v})2}$, $\sigma^{(\mathrm{t})2}$ として

$$x_{ML} = \frac{z^{(\mathrm{v})}/\sigma^{(\mathrm{v})2} + z^{(\mathrm{t})}/\sigma^{(\mathrm{t})2}}{1/\sigma^{(\mathrm{v})2} + 1/\sigma^{(\mathrm{t})2}} \qquad (7)$$

のように，分散の逆数での重み付け和として求められる．この式から分かるように，最尤推定値は視覚が触覚より正確な場合は視覚の推定値に，反対の場合には触角の推定値に近くなることがわかるだろう．このように，最尤推定では複数の推定値をそれぞれの確実性（すなわち分散の逆数）で重み付けすることで，最適な推定値を得る．さらに最尤推定値の分散 σ_{ML}^2 は

$$\frac{1}{\sigma_{\mathrm{ML}}^2} = \frac{1}{\sigma^{(\mathrm{v})2}} + \frac{1}{\sigma^{(\mathrm{t})2}} \qquad (8)$$

となり，視覚もしくは触覚単独で推定する場合に比べて小さく（つまりより正確に）なる．Ernst と Banks の研究では，被験者に視覚情報もしくは触覚情報のみを与えた実験から $p\left(z^{(\mathrm{v})}\,|x\right)$ と $p\left(z^{(\mathrm{t})}\,|x\right)$ を推定することができ，式を使って最尤推定値を計算できる．特に，ヘッドマウントディスプレイを用いて視覚情報の不確実性を操作することで，視覚と触覚の相対的な正確さを操作できる．そのような実験条件で，被験者の回答はまさに最尤推定の予言するところと一致する．この結果は，脳が複数の情報源を最適に統合して外界を推定していることを示している．

2.2 最大事後確率推定 ー運動知覚の窓問題ー

最尤推定で用いた尤度関数は外界におけるあるパラメタ

x（上記の例では物体の実際の厚み）が与えられたときの感覚反応 z の確率分布であり，いわば「感覚反応の生成モデル」といえよう．加えて，推定したい外界のパラメタに関する知識があれば，それを用いない手はないだろう．その知識を事前分布と呼ぶ．事後分布は感覚反応 z が与えられたときの外界のパラメタ x の確率分布であり，尤度とは逆過程を表している．ベイズの定理を用いれば，尤度と事前分布から事後分布

$$p(x|z) = \frac{p(z|x)\,p(x)}{p(z)} \tag{9}$$

を計算することができる．最尤法では尤度のみ用いるが，ベイズの定理では尤度に事前分布を掛けることで，事後分布，すなわち逆過程をモデル化していることになる．つまり，尤度は原因から結果への順過程を，事後確率は結果からの逆過程を記述し，事前分布を用いてベイズの定理は原因と結果の因果律を逆転する．感覚反応が与えられた際に外界のパラメタを推定するには，事後確率を最大化するようなパラメタの値を求めればよいだろう．すなわち，

$$x_{\mathrm{MAP}} = \arg\max_x p(x|z) = \arg\max_x p(z|x)\,p(x) \tag{10}$$

を最大事後確率 (maximum a posteriori もしくは MAP) 推定値と呼び，この推定法を MAP 推定と呼ぶ．ベイズの定理は外界に関する事前知識が仮定できるような感覚処理のモデル化に有効である．それが以下で述べる運動知覚における窓問題である．

運動知覚において,「局所的に観測された複数の運動方向をいかに統合して全体の運動方向を計算するか」という問題がある．小さな小窓が幾つかあって，各小窓での局所的な運動方向を観察して，どのように物体全体の運動方向を計算するかということから，窓問題と言われる．複数の局所的な運動と矛盾しない全体の運動は無数にあるので，窓問題は唯一の解を持たない不良設定問題である．脳内の窓問題の解法として，各運動方向の平均をとる「ベクトル平均法」と各運動方向から制約を受ける「制約線の交差法」が提唱されており，ある実験条件ではベクトル平均法が，他の実験条件では交差法を支持するデータが得られていた．したがって脳がどのように窓問題を解いているかに関して，状況に応じて二種の異なる計算が行われていると考えられていた．一方，どの条件でどちらの計算が用いられているかは明らかではなかった．

窓問題を MAP 推定問題として見事に定式化したのが Weiss らの仕事である [9]．そこではベクトル平均法と交差法は MAP 推定の特別な場合として現れる．「物体はほとんどの場合止まっている」という外界に対する仮定を，速度が平均 0 のガウス分布として事前分布に取り込んだ．物体のコントラストが高くはっきり見える場合には，事前分布を無視して感覚入力に重きを置けばよい．この場合，尤度は複数の局所的運動で制限される制約線上に乗るため，MAP 推定値 x_{MAP}

$$x_{\mathrm{MAP}} \approx \arg\max_x p(z|x) = x_{\mathrm{ML}} \tag{11}$$

は最尤推定値 x_{ML} とほぼ同じになり，交差法で計算したものと同じになる．一方，物体のコントラストが低くぼんやりとしか見えない場合には，頼りにならない感覚入力を補うべく事前分布を頼りにするしかないため，MAP 推定 (10) を使わなくてはならない．このとき，事後分布は事前分布に引きずられて原点のほうに寄り，MAP 推定を計算するとベクトル平均法で計算したものと同じになる．このように，ベクトル平均法と交差法が対立するものではなく，コントラストの違いにより，それぞれが MAP 推定の特別な場合として導かれる点が実に見事である．脳は異なる条件で異なる計算法を用いているのではなく，一つの最適推定法が条件に応じて異なる計算法のようにみえる，という可能性が示される．ちなみに MAP 推定はベイズの定理を用いているが，ベイズ推定ではなく古典推定の一例とみなすべきものである．古典推定では「外界のパラメタは真の値を一つ持っている」という信念のもとに，観測値が与えられた際に何らかの基準で推定値を一つ定める．一方ベイズ推定では「外界のパラメタは何らかの分布を持っている」という信念のもとに，与えられた観測値から分布を求める．つまり，一つの推定値を求めるか分布を求めるかの違いであり，外界に対しての信念の違いであると言ってよい．

3. 脳の感覚・運動表現

最適制御と最適推定は与えられた問題を最適に解く理論的な枠組みを与え，ヒトの行動データを原理的に説明する．一方，神経活動データを説明するためには，最適制御や最適推定がどのように表現されどのようなアルゴリズムで処理されているかを議論する必要がある．ここでは表現とアルゴリズムの問題に関して解説する．例として，第一次運動野が状態推定値からどのように関節トルクを計算するか，そしてどのような神経回路で最適推定を計算するか，という問題を考えよう．

3.1 空間表現モデル －身体運動の脳内表現－

大脳皮質における運動出力部位である第一次運動野 (M1) は，19 世紀に大脳皮質における機能局在が初めて見いだされた部位である．しかし，M1 が身体運動をどのように表現し，どのようなアルゴリズムで身体を制御しているかは 21 世紀の今日でも意見の一致は見られない [10]．M1 の神経活動と運動の何が最も相関しているかを調べたサル電気生理実験から，主に M1 が手先の運動方向を表現しているとするキネマティクスの立場と，筋活動を表現していると

するダイナミクスの立場がある．この意見の混乱は，運動方向とダイナミクスがどのように表現され，それらがどのように変換されるかの理論的枠組みが十分でないことに起因する．

標的の視覚情報から身体の運動指令への視覚運動変換は，標的の視覚情報 → 外部座標系での身体運動 → 関節角などの身体座標系での運動 → 筋活動などの運動指令，という一連の計算が行われていると考えられてきた．身体座標系での運動からダイナミクスの計算は，運動方程式を逆に解くことである．最適フィードバックモデルで状態推定値の線形変換としての制御信号は，線形の近似であり，実際には上腕の力学は開リンク系の非線形な運動方程式である．関節角の運動から運動指令を計算するのは，オイラー・ラグランジュ法に基づく複雑な運動方程式を解く必要がある．関節角を用いた運動方程式を明確に書き下してみると，ほんの数リンクですら込み入った複雑なものとなることから，運動方程式を解く計算が脳内で行われていないだろうと考えられてきた．一方，関節角を用いずに外部座標系での運動を用いて運動方程式を導くニュートン・オイラー法も知られている．オイラー・ラグランジュ法では簡潔な関節角を用いる代わりに運動方程式が複雑になり，ニュートン・オイラー法では運動方程式が簡単になる代わりに冗長なベクトルの集合を用いる．従来考えられてきた関節角を用いた視覚運動変換ではなく，ベクトルを用いた視覚運動変換が脳内で行われている可能性はないだろうか．ニュートン・オイラー法はキネマティクス量である外部運動とダイナミクス量である関節トルクを直接結び付ける運動方程式を与えるため，M1 の表現論争を理解するために有用であると考えられる．実際にニュートン・オイラー法での運動方程式を書き下すと（簡単のため水平面上の運動に制限する），i-番目の関節トルクは

$$\begin{aligned}\tau_i = \Bigg[&\sum_{j\geq i}^{n}\left(m_j\mathbf{X}_{j,i-1}\times\mathbf{A}_{j,0}+\frac{I_j}{r_j^2}\mathbf{X}_{j,j-1}\times\mathbf{A}_{j,j-1}\right)\\ &+B_i\left(\frac{\mathbf{X}_{i,i-1}\times\mathbf{V}_{i,i-1}}{r_i^2}-\frac{\mathbf{X}_{i-1,i-2}\times\mathbf{V}_{i-1,i-2}}{r_{i-1}^2}\right)\Bigg]_Z\end{aligned} \tag{12}$$

となる．ここで $\mathbf{X}$, $\mathbf{V}$, $\mathbf{A}$ はそれぞれ姿勢，速度，加速度ベクトルである．記号の正確な定義は原著論文を参照していただくとして，運動方程式が簡単に書けることがわかる．左辺にあるダイナミクス量の関節トルクが，右辺ではキネマティクス量である位置・速度・加速度ベクトルの外積の和として書ける．ここで，M1 の神経活動が右辺の外積項を表現していると仮定すると，M1 神経活動で知られている様々な性質（正弦的な運動方向選択性・姿勢の変化に伴う最適方向の変化・最適方向の非一様分布・ポピュレーションベクトルの時空間的性質）が自然に説明できる．また，外積項を用いると，筋張力の計算も単純化されることが示される．このモデルに従えば，M1 の神経活動は純粋なキネマティクスもしくはダイナミクスではなく，それらの中間表現であるベクトル外積を用いて，状態の推定値から制御信号への変換を行っていると考えられる．ある問題を解くのに適切な表現を選べば，問題はずっと解きやすくなる．ロボット学でニュートン・オイラー法が提案される遥か以前に，脳はそのことに気づいていたようである．

3.2　最尤推定のネットワークモデル

最尤推定が行動をうまく説明することを解説したが，この計算は標準的なニューラルネットワークで計算できることを以下で示そう [12]．ある感覚入力 s が与えられたとき，N 個の神経細胞の活動 $\{r_i\}$ $(i=1,\cdots,n)$ が得られたとする．ここでは，これらを感覚神経細胞と呼ぼう．この神経活動から感覚入力の最尤推定 $\hat{s}_{ML}$ の計算を考えよう．2.1 節で説明したように，尤度は与えられた感覚入力 s に対する反応の分布をモデル化する．実験的に知られているように，i-番目の神経細胞の活動が平均 $f_i(s)$ のポアソン分布

$$\begin{aligned}p\left(r_i\,|s\right) &= \log\frac{\mathrm{e}^{-f_i(s)}(f_i(s))^{r_i}}{r_i!}\\ &= r_i\log f_i\left(s\right)-f_i\left(s\right)-\log r_i!\end{aligned} \tag{13}$$

とモデル化できる．また各神経細胞の活動はほかの細胞の活動とは互いに独立であるとすると，N-個の集団活動の対数尤度は各細胞の対数尤度の積

$$\begin{aligned}\log p\left(\{r_i\}\,|s\right) &= \log\prod_i p\left(r_i\,|s\right)\\ &= \sum_i r_i\log f_i\left(s\right)-\sum_i f_i\left(s\right)+\cdots\end{aligned} \tag{14}$$

となる．したがって，各神経細胞の活動を $\log f_i(s)$ の係数で重み付けしたものを様々な s について計算し，この重み付け和が最大になるような s を見つければ，その値が最尤推定値となる．この計算のためには，感覚神経細胞層を読み取る「読み出し層 (readout layer)」を付け加えればよい．読み出し層の j-番目の神経細胞は外界のパラメタのある値 s_j に反応するとすると，i-番目の感覚神経細胞から $\log f_i(s_j)$ の重みで入力を受け取ればよい．このようにして，読み出し層で活動が最大になる神経細胞の最適パラメタが最尤推定値と一致する．

引き続き最尤推定の問題として，再度，複数感覚入力の統合問題を考えよう．この問題も簡単なニューラルネットワークで実現できる [13]．神経細胞の活動の平均値 $f_i(s)$ が平均 s_i，分散 σ_0^2の ガウス関数であるとすると，対数尤度は

$$\begin{aligned}\log p\left(\{r_i\}\,|s\right) &= -\sum_{i=1}^{N} r_i\frac{(s-s_i)^2}{2\sigma_0^2}+\cdots\\ &= -\frac{(s-\mu)^2}{2\sigma^2}+\cdots\end{aligned} \tag{15}$$

と再び正規分布になる．ここで平均 μ と分散 σ^2 は

$$\mu = \frac{\sum_i r_i s_i}{\sum_i r_i},\ \ \sigma^2 = \frac{\sigma_0^2}{\sum_i r_i} \tag{16}$$

で与えられる．視覚と触覚を最尤法で統合するためには，二つの尤度を掛ければよいので，

$$\log\left[p\left(\left\{r_i^{(\mathrm{v})}\right\}|s\right)\cdot p\left(\left\{r_i^{(\mathrm{t})}\right\}|s\right)\right] \tag{17}$$

となる．この尤度は，視覚と触覚に反応性を持つ神経細胞集団から入力を受ける神経細胞の神経活動の確率密度である．ガウス分布 $p\left(\left\{r_i^{(\mathrm{v})}\right\}\middle|s\right) = \mathcal{N}\left(\mu_{\mathrm{v}},\sigma_{\mathrm{v}}^2\right)$ と $p\left(\left\{r_i^{(\mathrm{t})}\right\}\middle|s\right) = \mathcal{N}\left(\mu_{\mathrm{t}},\sigma_{\mathrm{t}}^2\right)$ を仮定すると，この尤度から最尤推定値は

$$\left.\frac{\mu_{\mathrm{v}}}{\sigma_{\mathrm{v}}^2}+\frac{\mu_{\mathrm{t}}}{\sigma_{\mathrm{t}}^2}\right/\frac{1}{\sigma_{\mathrm{v}}^2}+\frac{1}{\sigma_{\mathrm{t}}^2} \tag{18}$$

となり，この神経細胞の平均発火率となる．これは 2.1 節で求めたものである．ここで見たように最尤推定は標準的なニューラルネットワークで計算可能である．

上記の例はニューラルネットワークで最適推定が可能であることを示した一方，脳の中で同様の計算が行われているかは残された問題である．最適推定の計算が行われている脳部位の候補の一つとして，後頭頂葉が考えられている．例えば，Yang と Shadlen の研究では，様々な図形を見せて左右どちらかの標的に眼球運動をさせる課題をサルに行わせた [14]．その際，各図形には右もしくは左が正解である確率が密かにつけられている．サルは順々に呈示される図形を見て，左右どちらかの標的を見るべきか，推論するのである．その際の神経細胞は図形が示される毎に，その図形が左右どちらの正解を示しているかに応じて活動を変化させ，その神経活動は左右の対数尤度比と解釈できるものであった．この結果から，サル頭頂葉の神経細胞は意思決定の際に必要となる対数尤度比を表現していると考えられる．

おわりに ー脳と最適性の蜜月関係ー

この小論では，感覚処理や運動制御の脳内メカニズムの理解に関して，最適制御や最適推定の枠組みが強力な道具立てを与えることを解説した．統制条件下でのヒトの感覚処理や運動制御は意外なほどの規則性を示し，最適理論の予測と一致する．今回は触れられなかったが，意思決定問題においてもベルマン最適性や強化学習といった理論的枠組みが実験結果をうまく説明できることが示されている．工学や統計学で発展した最適制御や最適推定が脳の理解に役立つことはただただ驚くしかない．最適理論の予言がより自然な状況下で成立するかどうか，脳がどのような最適性の評価関数を用いているか，そして最適理論が脳のどの部位でどのように解かれているかを明らかにすることは，今後に残された課題であろう．限られた紙面で記号や導出の説明は省いたため，詳細は原著論文もしくは日本語の解説を参照されたい [15]〜[17]．

参 考 文 献

[1] T. Flash, and N. Hogan: "The coordination of arm movements: an experimentally confirmed mathematical model," *Journal of Neuroscience*, **5**(7), pp. 1688-1703, 1985.

[2] D. M. Wolpert, Z. Ghahramani and M. I. Jordan: "Are arm trajectories planned in kinematic or dynamic coordinates? An adaptation study," *Experimental Brain Research*, **103**(3), pp. 460-470, 1995.

[3] D. Huh and T. J. Sejnowski: "Spectrum of power laws for curved hand movements," *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**(29), pp. E3950-E3958, 2015.

[4] D. Huh and T. J. Sejnowski: "Conservation law for self-paced movements," *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201608724, 2016.

[5] C. M. Harris and D. M. Wolpert: "Signal-dependent noise determines motor planning," *Nature*, **394**(6695), 780-784, 1998.

[6] E. Todorov and M. I. Jordan"Optimal feedback control as a theory of motor coordination," *Nature Neuroscience*, **5**(11), pp. 1226-1235, 2002.

[7] J. Y. Nashed, F. Crevecoeur and S. H. Scott: "Rapid online selection between multiple motor plans," *Journal of Neuroscience*, **34**(5), pp. 1769-1780, 2014.

[8] M. O. Ernst, and M. S. Banks: "Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion," *Nature*, **415**(6870), pp. 429-433, 2002.

[9] Y. Weiss, E. P. Simoncelli and E. H. Adelson: "Motion illusions as optimal percepts," *Nature neuroscience*, **5**(6), pp. 598-604, 2002.

[10] H. Tanaka: "Modeling the motor cortex: Optimality, recurrent neural networks, and spatial dynamics," *Neuroscience Research*, **104**, pp. 64-71, 2016.

[11] H. Tanaka and T. J. Sejnowski: "Computing reaching dynamics in motor cortex with Cartesian spatial coordinates," *Journal of Neurophysiology*, **109**(4), pp. 1182-1201, 2013.

[12] M. Jazayeri and J. A. Movshon: "Optimal representation of sensory information by neural populations," *Nature Neuroscience*, **9**(5), pp. 690-696, 2006.

[13] W. J. Ma, J. M. Beck, P. E. Latham and A. Pouget: "Bayesian inference with probabilistic population codes," *Nature Neuroscience*, **9**(11), pp. 1432-1438, 2006.

[14] T. Yang, and M. N. Shadlen: "Probabilistic reasoning by neurons," *Nature* **447**(7148), pp. 1075-1080, 2007.

[15] 田中宏和: "計算論的神経科学のすすめ: 脳機能の理解に向けた最適化理論のアプローチ," 物性研究, **93**(2), pp. 143-229, 2009.

[16] 田中宏和: "脳を理解するとはどういうことか—ある計算論的神経科学者の頭の中," *BRAIN and NERVE*-神経研究の進歩, **68**(11), pp. 1379-1384, 2016.

[17] 田中宏和: 計算論的神経科学 youtube チャンネル, https://www.youtube.com/user/ht2022columbia.

田中宏和（Hirokazu Tanaka）

京都大学大学院 理学研究科 物理学宇宙物理学専攻にて博士（理学）を取得．現在は北陸先端科学技術大学院大学 情報科学系 准教授．計算論的神経科学，脳機能イメージング信号処理，ヒト心理物理などを専門とする．