

氏 名 佐々木 章宏

学位（専攻分野） 博士（理学）

学位記番号 総研大甲第 1438 号

学位授与の日付 平成 23 年 3 月 24 日

学位授与の要件 生命科学研究科 生理科学専攻
学位規則第 6 条第 1 項該当

学位論文題目 Neural network of action representation

論文審査委員 主 査 教授 柿木 隆介
教授 定藤 規弘
教授 南部 篤
准教授 飯高 哲也 名古屋大学

動作表象とは動作がどのように考えられ、計画され、意図され、組織され、理解され、学習され、模倣されるか、そのされ方のことを指す (Jeannerod, 2006)。また動作表象は「動作の隠れた部分であるので、動作表象が形成されたときには既に動作が進行中である」 (Jeannerod, 2006)。これまで行動実験により、動作表象は動作の知覚的表象と緊密な関係にあることが示唆されている。さらにヒトを対象とした機能的磁気共鳴画像法 (fMRI) を用いた実験では、運動関連の脳領域が他者の動作観察を行うことで賦活することを報告している。サルを用いた研究では、運動前野 (F5) と後部頭頂葉 (PF) において動作の観察と遂行の両方に関連し発火を示すミラーニューロンが報告されており (Rizzolatti & Craighelo, 2004), ヒトの下前頭回 (IFG) や下頭頂小葉 (IPL) が同様の特徴を示すことが fMRI 実験から明らかになっている。

技能化された動作の遂行は、身体の制御と制御の結果を予測することを必要とする。結果の予測は運動指令を予期される感覚的な結果へと変換することで行われ、制御は求められる結果を運動指令へと変換することで行われる。この予測と制御のもとにある神経プロセスはそれぞれ順モデル、逆モデルと称されている。Carr ら(2003)は、順・逆モデルとミラーシステムの知見を基に、上側頭溝 (STS) から PF を介し F5 へ向かうネットワークが動作の視覚的表象を運動指令へと変換する逆モデルを構成し、F5 から PF を介し STS へと向かうネットワークが順モデルを構成すると提唱している。しかし、この提唱に対するヒトを対象とした実証的なデータはいまだ示されていない。

そこで動作表象を担う神経ネットワークの動的な関係性が運動関連領域と視覚関連領域の間の有効結合の方向性によって表現されると仮説をたて、fMRI を用いた脳領域間結合解析に検証した。運動遂行により順モデルのネットワークを表象する運動系から感覚的な運動表象を担う後部上側頭溝 (pSTS) への有効結合が増強する一方で、動作観察によっては逆モデルを表象する感覚系から運動指令の表象を担う腹側運動前野 (PMv) への有効結合が増強することが予測された。

本研究では事前に2つの球を回す運動 (Matsumura et al, 2004) についてトレーニングを行った24名の成人を対象として fMRI 実験を行った。fMRI の計測中に他者が球の回転運動を行う動画、又は球が自動的に回転する動画を呈示した。実験参加者は呈示された動画を観察し、球の回転速度が変化した回数を回答する変化検出課題を2つの条件下で行った。運動条件では呈示された球の回転速度と同じ速さで球回し運動をしながら課題を行い、観察条件では球回し運動は行わずに変化検出課題を行わせた。

運動遂行と他者の動作観察の両方に際して賦活を示し、かつ運動遂行と他者動作の観察の交互作用を示した賦活領域は IPL と aIPS において認められた。一次感覚運動野 (primary sensory-motor cortex, S/M1), PMv は運動条件の主効果のみを示し、STS, MT/V5 を含む後頭側頭領域においては他者の動作観察の主効果のみが認められた。さらに IPL, aIPS, S/M1, PMv, STS, MT/V5 に加えて初期視覚領域にあたる中後頭回を関心領域として脳領域間結合解析を行った。その結果、運動遂行時には運動関連領域間 (S/M1, PMv, IPL, aIPS) に加え、IPL から pSTS への有効結合が増強することが示され、動作観察時には感覚関連領域間 (MT/V5, pSTS, IPL, aIPS) 及び、IPL と aIPS から PMv への有効結合の増強が認

められた。また運動遂行と他者の動作観察の相互作用によっては、IPL と aIPS から S/M1 への有効結合の増強することが明らかとなった。

課題に関連した脳活動の解析から、IPL と aIPS が動作遂行と動作観察に共通して賦活を示し、また動作遂行と観察の交互作用を示すことが明らかとなった。先行研究では IPL の損傷により動作の内的な表象を適切な運動として産出することに困難が見られる観念運動失行が生じることが知られている。このことから、IPL が動作の心的表象を生成することに関わることが示唆される。一方、aIPS については、経頭蓋磁気刺激法を用いた実験から動作のオンラインモニタリングに関わることが示唆されている。

脳領域間結合解析の結果からは動作遂行によって IPL から pSTS の有効結合が増強し、他者の動作観察によって IPL と aIPS から PMv への有効結合が増強することが示された。これらの結果は本研究で予測したとおり、運動遂行時には運動指令が IPL を介した pSTS への逆モデルのネットワーク通じて視覚的な動作情報へと変換されることを示唆する。他者動作の観察時には動作の視覚的表象が IPL, aIPS を介した PMv への順モデルネットワークにより運動指令へと変換されることを示唆する。さらに動作遂行と観察の交互作用により IPL と aIPS から S/M1 への有効結合が増強することが示されたことから、動作表象が運動ネットワークの中に埋め込まれていることが示唆される。

このことから本研究では、手指の動作は後部頭頂葉皮質を核とした感覚系と運動系との間の動的な交互作用により表象されると結論づけた。

博士論文の審査結果の要旨

出願者の博士論文は以下のような内容であった。

動作表象とは動作がどのように考えられ、計画され、意図され、組織され、理解され、学習され、模倣されるかそのされ方を指す。これまでの行動実験や機能的磁気共鳴画像法 (fMRI) の実験から、動作表象は自己の行動遂行と他者の行動観察を結びつける心理表象であることが示唆されている。このことから動作表象は運動指令を入力として運動結果を出力する順モデルと、運動結果を入力としてそれに対応する運動指令を出力する逆モデルの組み合わせで表現できる。本研究では、動作遂行と動作観察のいずれでも賦活化される領域である後部頭頂葉皮質を介して、動作遂行時には運動系から感覚的な運動表象を担う上側頭溝 (STS) への結合性の増強 (順モデル) が、動作観察時には感覚系から運動指令の表象を担う腹側運動前野 (PMv) への結合性の増強 (逆モデル) が起こると予測し、fMRIを用いて検証した。

fMRI計測中に他者が球の回転運動を行う動画、又は球が自動的に回転する動画を提示した。実験参加者は提示された動画を観察し、球の回転速度が変化した回数を回答する課題を2つの条件下で行った。運動条件では提示された球の回転速度と同じ速さで球回し運動をしながら、観察条件では球回し運動を行うことなく変化検出課題を行わせた。

動作遂行と他者動作の観察の両方に際して賦活を示し、かつ動作遂行と他者動作の観察の交互作用を示した賦活領域は下頭頂小葉 (IPL) と頭頂間溝前方部 (aIPS) において認められた。これらの領域に加え、一次感覚運動野 (S/M1)、PMv、pSTS、MT/V5と中後頭回を関心領域として脳領域間結合解析を行った。その結果、動作遂行時には運動関連領域間 (M/S1、PMv、IPL、aIPS) に加え、IPLからSTSへの結合性の増強が認められた。動作観察時には感覚関連領域間 (MT/V5、STS、IPL、aIPS) に加え、IPLとaIPSからPMvへの結合性の増強が認められた。

本研究では、後部頭頂葉皮質に位置する IPL と aIPS が動作遂行と観察に共通する有意な賦活領域として示された。またこれらの領域を介した感覚系から運動系への結合は他者の動作観察により増強され、運動系から感覚系への結合は動作遂行により増強されることを明らかにした。これらの結果は本研究で予測した通り、運動系から後部頭頂葉皮質を介した pSTS へ結合が逆モデルのネットワークとして機能し、感覚系から後部頭頂葉皮質を介した PMv への結合が順モデルのネットワークとして機能することを示唆している。このことから本研究では、手指の動作は後部頭頂葉皮質を核とした感覚系と運動系との間の動的な交互作用により表象されると結論づけた。

学位論文の内容の一部は、既に出願者が第1著者としてまとめ、英文原著論文として投稿中である。研究内容は非常にすぐれており、国際的にも高いレベルであると、審査委員全員が判断した。