

14. The differential response of excitatory and inhibitory cells can be justified physiologically. (i) As a function of the injected current, the firing rate in inhibitory cells increases twice as fast as that in pyramidal cells [D. A. McCormick, B. W. Connors, J. W. Lighthall, D. A. Prince, *J. Neurophysiol.* **54**, 782 (1985)]. (ii) Inhibitory cells in vitro adapt only weakly (*ibid.*). (iii) Successive excitatory post-synaptic potentials (EPSPs) from pyramidal cells onto inhibitory interneurons are potentiated, whereas successive EPSPs from pyramidal cells onto pyramidal cells are depressed [A. M. Thomson and D. C. West, *Neurosci.* **54**, 329 (1993); A. M. Thomson, J. Deuchars, D. C. West, *ibid.*, p. 347]. (iv) Long-range connections terminate in the more distal regions of the dendritic tree of pyramidal cells [L. J. Cauler and B. W. Connors, in *Single Neuron Computation*, T. McKenna, J. Davis, Z. Zornetzer, Eds. (Academic Press, San Diego, 1992), pp. 199–299], and conductances in these regions of high dendritic input resistance are more likely to saturate, or to be shunted [Ö. Bernander, C. Koch, R. J. Douglas, *J. Neurophysiol.* **72**, 2743 (1994)].
15. J. A. Hirsch and C. D. Gilbert, *J. Neurosci.* **11**, 1800 (1991).
16. K. Wiesenfeld and F. Moss, *Nature* **373**, 33 (1995).
17. Signal detection depends on the discrimination between the signal plus noise and noise alone. To first order, the probability of correct classification is proportional to the difference in firing rates $f(I) - f(0)$, where $f(I)$ is the firing rate of the cell in the presence of a center stimulus, and $f(0)$ is the firing rate in its absence. To second order, detection depends on the probability distribution of spike counts over a finite time window. Given a near-threshold center stimulus and a fixed observation time window, the detection probability will peak at an optimal noise level; this peak is termed the "stochastic resonance."
18. For an integrate-and-fire cell, additional input variance results in an increased response to weak sub-threshold stimuli, but only a negligible effect on strong stimuli. Integrate-and-fire models capture many of the key features of the discharge curves of real cells in response to noisy current injections [Z. F. Mainen and T. J. Sejnowski, *Science* **268**, 1503 (1995); A. Zador, personal communication]. In these studies, it has been shown that increasing the input variance linearizes the discharge response curve at low firing rates, so that the cell fires even in response to subthreshold input. The fluctuations in the lateral cortico-cortical input current are significant because of the irregularity in the spiking of surround cells. If the surround provides a signal of constant variance and small negative mean, at low stimulus contrast the variance effect will dominate and lower the threshold for detection, whereas at high stimulus contrast the negative mean current will result in the suppression of redundant information in a high-contrast texture background.
19. M. Cannon and S. Fullenkamp, *Vision Res.* **33**, 1685 (1993).
20. D. C. Somers *et al.* have independently developed a model similar to ours [D. Somers, S. Nelson, M. Sur, *Soc. Neurosci. Abstr.* **20**, 1577 (1994)] and verified some of these predictions experimentally [D. C. Somers *et al.*, in *Lateral Interactions in the Cortex*, J. Sirosh and R. Miikkulainen, Eds. (University of Texas, Austin, in press)].
21. Supported by the Howard Hughes Medical Institute, the National Institutes of Mental Health (grants MH47566 and MH45156), the Office of Naval Research, the Air Force Office of Scientific Research, the National Science Foundation, the Center for Neuromorphic Systems Engineering as a part of the National Science Foundation Engineering Research Center Program, and by the Office of Strategic Technology of the California Trade and Commerce Agency. We thank J. Knerim, K. Grieve, F. Wörgötter, and C. Koch for discussions; A. Zador, U. Polat, and M. Sur for access to unpublished data; G. Blasdel for providing the orientation map underlying Fig. 1; and C. Koch and J. McClelland for a stimulating work environment.

3 April 1995; accepted 27 July 1995

An Internal Model for Sensorimotor Integration

Daniel M. Wolpert,* Zoubin Ghahramani, Michael I. Jordan

On the basis of computational studies it has been proposed that the central nervous system internally simulates the dynamic behavior of the motor system in planning, control, and learning; the existence and use of such an internal model is still under debate. A sensorimotor integration task was investigated in which participants estimated the location of one of their hands at the end of movements made in the dark and under externally imposed forces. The temporal propagation of errors in this task was analyzed within the theoretical framework of optimal state estimation. These results provide direct support for the existence of an internal model.

The notion of an internal model, a system that mimics the behavior of a natural process, has emerged as an important theoretical concept in motor control (1). There are two varieties of the internal model: (i) forward models, which mimic the causal flow of a process by predicting its next state (for example, position and velocity) given the current state and the motor command; and (ii) inverse models, which invert the causal flow by estimating the motor command that caused a particular state transition. Forward models have been shown to be of potential use for solving four fundamental problems in computational motor control. First, the delays in most sensorimotor loops are large, making feedback control too slow for rapid movements. With the use of a forward model for internal feedback, the outcome of an action can be estimated and used before sensory feedback is available (2, 3). Second, a forward model is a key ingredient in a system that uses motor outflow (also called efference copy) to anticipate and cancel the sensory effects of movement (also called refference) (4). Third, a forward model can be used to transform errors between the desired and actual sensory outcome of a movement into the corresponding errors in the motor command, thereby providing appropriate signals for motor learning (5). Similarly, by predicting the sensory outcome of the action without actually performing it, a forward model can be used in mental practice to learn to select between possible actions (6). Finally, a forward model can be used for state estimation in which the model's prediction of the next state is combined with a reafferent sensory correction (7). Although shown to be of theoretical use, the existence of an internal forward model in the central nervous system (CNS) is still a topic of debate.

When we move an arm in the absence of visual feedback, there are three basic methods the CNS can use to obtain an estimate of the current state—the position and velocity—of the hand. The system can make use of sensory inflow (the information available from proprioception), it can make use of integrated motor outflow (the motor commands sent to the arm), or it can combine these two sources of information by use of a forward model. To test between these possibilities, we carried out an experiment in which participants, after initially viewing one of their arms in the light, made arm movements in the dark. Three experimental conditions were studied, involving the use of null, assistive, and resistive force fields. We assessed the participants' internal estimate of hand location by asking them to localize visually the position of their hand at the end of the movement (8). The bias of this location estimate, plotted as a function of movement duration, shows a consistent overestimation of the distance moved (Fig. 1). This bias shows two distinct phases as a function of movement duration: an initial increase reaching a peak of 0.9 cm after 1 s followed by a sharp transition to a region of gradual decline. The variance of the estimate also shows an initial increase during the first second of movement after which it plateaus at about 2 cm². External forces had distinct effects on the bias and variance propagation. Whereas the bias was increased by the assistive force and decreased by the resistive force, the variance was unaffected.

These experimental results can be fully accounted for if we assume that the motor control system integrates the efferent outflow and the reafferent sensory inflow. To establish this conclusion, we developed an explicit model of the sensorimotor integration process, which contains as special cases all three of the methods referred to above (9). This model is based on the observer framework (7) from engineering in which the state estimator (or observer) has access to both the inputs and outputs of the system. Specifically, the input to the arm is the

Department of Brain and Cognitive Sciences, Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, MA 02139, USA.

*Present address to which correspondence should be addressed: Sobell Department of Neurophysiology, Institute of Neurology, Queen Square, London WC1N 3BG, UK.

motor command and the output is the sensory feedback that, in the absence of vision, consists solely of proprioception. On the basis of these two sources, the observer produces an estimate of the state of the system. In particular, we chose to use a Kalman filter (10) observer, which is a linear dynamical system that produces an estimate of the location of the hand by using both the motor outflow and sensory feedback in conjunction with a model of the motor system. Using these sources of information, the model estimates the arm's state, integrating sensory

and motor signals to reduce the overall uncertainty in its estimate.

The model is a combination of two processes that together contribute to the state estimate. The first process (upper part, Fig. 2A) uses the current state estimate and motor command to predict the next state by simulating the movement dynamics with a forward model. The second process (lower part, Fig. 2A) uses a model of the sensory output process to predict the sensory feedback from the current state estimate. The sensory error—the difference between actual

and predicted sensory feedback—is used to correct the state estimate resulting from the forward model. The relative contributions of the internal simulation and sensory correction processes to the final estimate are modulated by the Kalman gain so as to provide optimal state estimates. By making particular choices for the parameters of the Kalman filter, we were able to simulate motor outflow-based estimation (11), sensory inflow-based estimation, and forward model-based sensorimotor integration. Moreover, to accommodate the observation that participants generally tend to overestimate the distance that their arm has moved, we set the gain that couples force to state estimates to a value that is larger than its veridical value (12). All other components of the internal model were set to their veridical values.

The Kalman filter model demonstrates the two distinct phases of bias propagation observed (Fig. 2, B through E). By overestimating the force acting on the arm, the forward model overestimates the distance traveled, an integrative process eventually balanced by the sensory correction. The model also captures the differential effects on bias of the externally imposed forces. By overestimating an increased force under the assistive condition, the bias in the forward model accrues more rapidly and is balanced by the sensory feedback at a higher level. The converse applies to the resistive force. The pattern of variance propagation is also captured by the model. The variance of the state estimate derives from two sources of variance in the system: the first is the variability in the response of the arm to the motor commands and the second is the noise in the subsequent sensory feedback. Initially, when the hand is in view, the state estimate is assumed to be accurate. The accuracy of the prediction from the forward model component of the Kalman filter depends on the accuracy of the current state estimate (one of its inputs). Therefore, during the early part of the movement, when the current state estimate is accurate, the sensorimotor integration process weights heavily the contribution of the forward model to the final estimate. However, in the later stages of the movement, when the current state estimate is less accurate, the sensory feedback must be relied on to correct for inaccuracies in the forward model. In the Kalman filter, the relative weighting shifts from the forward model toward sensory feedback over the first second of movement and then remains approximately constant, resulting in the asymptote of the variance propagation. In accord with the experimental results, the model predicts no change in variance under the two force conditions.

We have shown that the Kalman filter is able to reproduce the propagation of the

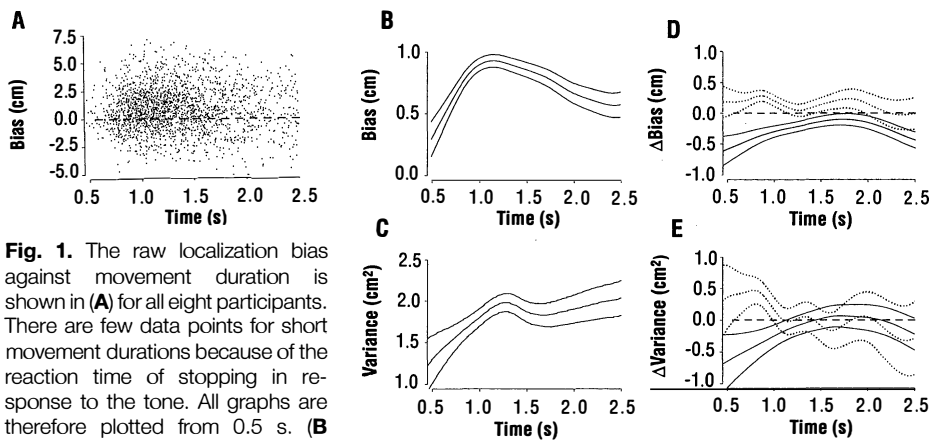
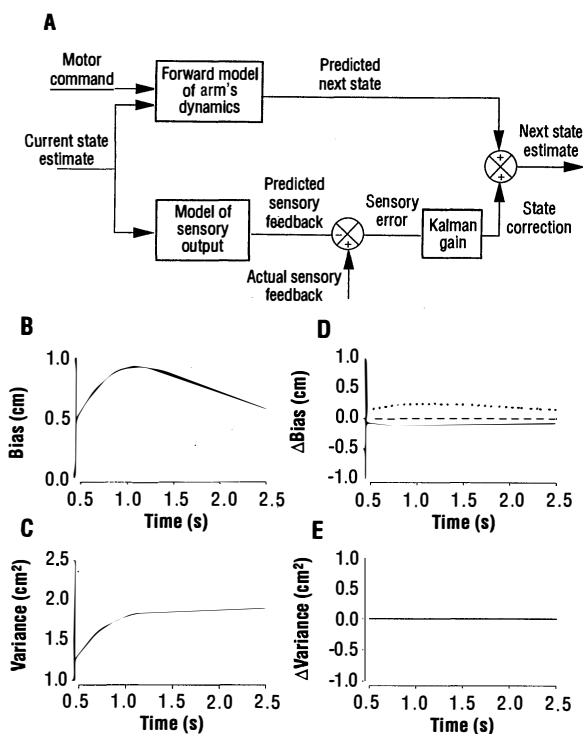


Fig. 1. The raw localization bias against movement duration is shown in (A) for all eight participants. There are few data points for short movement durations because of the reaction time of stopping in response to the tone. All graphs are therefore plotted from 0.5 s. (B through E) The main effect fits of the generalized additive model to the data. The propagation of the (B) bias and (C) variance of the state estimate is shown, with outer standard error lines, against movement duration. The differential effects on (D) bias and (E) variance of the external force, assistive (dotted lines) and resistive (solid lines), are also shown relative to zero (dashed line). A positive bias represents an overestimation of the distance moved. The difference in variance propagation between the resistive and assistive fields was not significant over the movement; the difference in bias was significant at the $P = 0.05$ level.

Fig. 2. (A) The Kalman filter model is shown schematically, consisting of two processes. The first (upper part) uses the motor command and the current state estimate to achieve a state estimate using the forward model to simulate the arm's dynamics. The second process (lower part) uses the difference between expected and actual sensory feedback to correct the forward model state estimate. The relative weighting of these two processes is mediated through the Kalman gain. (B through E) Simulated bias and variance propagation, in the same representation and scale as Fig. 1, B through E, from the Kalman filter model of the sensorimotor integration process.



bias and variance of estimated position of the hand as a function of both movement duration and external forces. The Kalman filter model suggests that the peaking and gradual decline in bias is a consequence of a trade-off between the inaccuracies accumulating in the internal simulation of the arm's dynamics and the feedback of actual sensory information. Simple models that do not trade off the contributions of a forward model with sensory feedback, such as those based purely on sensory inflow or on motor outflow, are unable to reproduce the observed pattern of bias and variance propagation (13). The ability of the Kalman filter to parsimoniously model our data suggests that the processes embodied in the filter—namely, internal simulation through a forward model together with sensory correction—are likely to be embodied in the sensorimotor integration process. We feel that the results of this state estimation study provide evidence that a forward model is used by the CNS in maintaining its estimate of the hand location. Furthermore, the state estimation paradigm provides a framework to study the sensorimotor integration process in both normal and patient populations. The model predicts monotonically increasing bias and variance, if the afferent signal is eliminated, and undershoot rather than overshoot in bias propagation if the forward model is eliminated. These specific predictions can be tested in both patients with sensory neuropathies, who lack proprioceptive reafference, and patients with damage to the cerebellum, a proposed site for the forward model (3).

REFERENCES AND NOTES

- M. I. Jordan, in *Handbook of Perception and Action: Motor Skills*, H. Heuer and S. Keele, Eds. (Academic Press, New York, 1995); M. Kawato, K. Furawaka, R. Suzuki, *Biol. Cybern.* **56**, 1 (1987).
- M. Ito, *The Cerebellum and Neural Control* (Raven, New York, 1984).
- R. C. Miall, D. Weir, D. M. Wolpert, J. Stein, *J. Mot. Behav.* **25** (3), 203 (1993).
- C. Gallistel, *The Organization of Action: A New Synthesis* (Erlbaum, Hillsdale, NJ, 1980); D. Robinson, J. Gordon, S. Gordon, *Biol. Cybern.* **55**, 43 (1986).
- M. I. Jordan and D. Rumelhart, *Cognit. Sci.* **16**, 307 (1992).
- R. Sutton and A. Barto, *Psychol. Rev.* **88**, 135 (1981).
- G. Goodwin and K. Sin, *Adaptive Filtering Prediction and Control* (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, 1984).
- The experimental setup consisted of a planar, virtual visual feedback system [described in D. M. Wolpert, Z. Ghahramani, M. I. Jordan, *Exp. Brain Res.* **103**, 460 (1995)] in conjunction with a planar, two degree-of-freedom manipulandum driven by two torque motors [described in I. Faye, thesis, Massachusetts Institute of Technology (1986)]. Each participant gripped a manipulandum on which his thumb was mounted. The manipulandum was used to accurately measure the position of the participant's thumb and also, using the torque motors, to apply forces to the hand. The hand was constrained to move along a straight line passing transversely in front of the participant. The virtual visual feedback system was used to project computer-controlled images into the plane

of the movement. Eight untrained male participants, who gave their informed consent, performed 300 trials each. Each trial started with the participant visually placing his thumb at a target square projected randomly on the movement line. The arm was then illuminated for 2 s, thereby allowing the participant to perceive visually his initial arm configuration. The light was then extinguished, leaving just the initial target. The participant was then required to move his hand slowly either to the left or right, as indicated by an arrow in the initial starting square. This movement was made in the absence of any visual feedback of the participant's arm configuration. The participant was instructed to move until he heard a tone, at which point he stopped. The timing of the tone was controlled to produce a uniform distribution of path lengths from 0 to 30 cm. During this movement, the participant moved either in a randomly selected null or constant assistive or resistive force field of 3 N generated by the torque motors. Although it is not possible to directly probe a participant's internal representation of the state of his arm, we examined a function of this state: the estimated visual location of the thumb. The relation between the state of the arm and the visual coordinates of the hand is known as the kinematic transformation [J. Craig, *Introduction to Robotics* (Addison-Wesley, Reading, MA, 1986)]. Therefore, once at rest the participant indicated the visual estimate of the unseen thumb position using a trackball, held in his other hand, to move a cursor projected in the plane of the thumb along the movement line. The discrepancy between the actual and visual estimate of thumb location was recorded as a measure of the state estimation error. The bias and variance propagation of the state estimate were analyzed as a function of movement duration and external forces. A generalized additive model (GAM) [T. Hastie and R. Tibshirani, *Generalized Additive Models* (Chapman and Hall, London, 1990)] with smoothing splines (five effective degrees of freedom) was fit to the bias and variance as a function of final position, movement duration, and the interaction of the two forces with movement duration, simultaneously for main effects and for each participant. Errors related to the final position factor represent movement-independent inaccuracies in visually locating the hand and can be attributed to the kinematic transformation, which relates the state estimate of hand position to the perceived visual location. As these static distortions of the kinematic transformation are not relevant to our study of movement-related errors, they were factored out by the GAM fit. Although distance moved was correlated with movement duration ($r^2 = 0.35$), its inclusion as an additional factor in the model had a minimal effect on the component fits of duration and external force.

- The system dynamics of the hand were approximated by a damped (coefficient β) point mass m , moving in one dimension acted on by a force $u = u_{int} + u_{ext}$, combining both internal (int) motor commands and external (ext) forces. Representing the state of the hand at time t as $\mathbf{x}(t)$ (a 2×1 vector of position and velocity) and its time derivative by $\dot{\mathbf{x}}(t)$, the system dynamic equations can be written in the general form of

$$\dot{\mathbf{x}}(t) = A\mathbf{x}(t) + B\mathbf{u}(t) + \mathbf{w}(t)$$

where

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ -\beta/m & 0 \end{bmatrix} \text{ and } B = \begin{bmatrix} 0 \\ 1/m \end{bmatrix}$$

and the vector $\mathbf{w}(t)$ represents the process of white noise with an associated covariance matrix given by $Q = E[\mathbf{w}(t)\mathbf{w}(t)^T]$. The system has an observable output, the sensory information, representing the proprioceptive signals (for example, from muscle spindles and joint receptors). This output, $\mathbf{y}(t)$, is linked to the actual hidden state $\mathbf{x}(t)$ by $\mathbf{y}(t) = C\mathbf{x}(t) + \mathbf{v}(t)$, where the vector $\mathbf{v}(t)$ represents the output white noise, which has the associated covariance matrix $R = E[\mathbf{v}(t)\mathbf{v}(t)^T]$. We represent the internal estimate of the state at time t by $\hat{\mathbf{x}}(t)$. We assumed that this system is fully observable and chose C to be the identity matrix. At time $t = 0$, the participant was given full view of his arm and, therefore, started with an estimate $\hat{\mathbf{x}}(0) = \mathbf{x}(0)$ with zero bias and variance; we assumed that vision calibrates the system. At this time, the light was extinguished and the participant had to rely on the inputs and outputs to estimate the system's state. Using a model of the system \hat{A} , \hat{B} , and \hat{C} , the Kalman filter provides an optimal linear

estimator of the state given by

$$\hat{\mathbf{x}}(t) = \underbrace{\hat{A}\hat{\mathbf{x}}(t) + \hat{B}\mathbf{u}(t)}_{\text{Forward model}} + \underbrace{K(t)[\mathbf{y}(t) - \hat{C}\hat{\mathbf{x}}(t)]}_{\text{Sensory correction}}$$

where $K(t)$ is the recursively updated gain matrix. This state estimate combines an estimate from the internal model of the system dynamics together with a sensory correction modulated by the Kalman gain matrix $K(t)$. We used this state update equation to model the bias and variance propagation and the effects of the external force. The parameters in the simulation, $\beta = 3.9 \text{ N}\cdot\text{s m}^{-1}$, $m = 4 \text{ kg}$, and \mathbf{u} were chosen on the basis of the mass of the arm and the observed relation between time and distance traveled. Specifically, the total force \mathbf{u} was chosen to be linearly related to the average velocity under each of the three force conditions: 1.3, 1.5, and 1.9 N, corresponding to the average movement velocities of 10.8, 12.8, and 16.6 cm s^{-1} for the resistive, null, and assistive conditions, respectively. To end the movement, the sign of the force acting on the hand was reversed until the arm was stationary. To simulate the overestimation of distance traveled, \hat{B} was set to

$$\begin{bmatrix} 0 \\ 1.4/m \end{bmatrix}$$

while both \hat{A} and \hat{C} accurately reflected the true system. Noise covariance matrices of $Q = 9.5 \times 10^{-5} I$ and $R = 3.3 \times 10^{-4} I$ were used, where I is the identity matrix. This represents a standard deviation of 1.0 cm for the position output noise and 1.8 cm s^{-1} for the position component of the state noise. The parameters \hat{B} , Q , and R were chosen by trial and error to show that this model is able to qualitatively capture the data. The increasing and plateauing nature of the variance was robust to changes in these parameters. This behavior is a basic feature of Kalman filter models and was observed in all the simulations run. The rate of rise and plateau level of the variance is determined by the relative variances Q and R . Provided \hat{B} is chosen to be larger than the true value of B , the bias shows a typical increasing phase followed by a slow decline. The exact rate of rise and peak of the bias depend on the particular choice of \hat{B} . However, in general, as long as the basic components of the Kalman filter are maintained the shapes of the simulation plots are not particularly sensitive to the choice of parameters.

- Kalman and R. S. Bucy, *J. Basic Eng.* **83D**, 95 (1961).
- Estimation based purely on motor outflow is also known as "dead reckoning." This uses the rate of change of a variable, as estimated by a forward model, to update the current estimate. This term derives from its usage by sailors in navigation, who would estimate the position of their ship at sea on the basis of their previous position, time elapsed, and their estimated velocity over the ground. By effectively internally modeling the ship's dynamics, the sailors would learn to estimate the velocity based on the observed heading of the ship, the sails set, the force and wind direction, and the currents. For a review of dead reckoning in animal behavior, see C. Gallistel, *The Organization of Learning* (MIT Press, Cambridge, MA, 1990), chap. 4.
- This setting is consistent with the independent data that participants tend to under-reach in pointing tasks, which suggests an overestimation of distance traveled [J. Soechting and M. Flanders *J. Neurophysiol.* **62**, 582 (1989)].
- A model based purely on motor outflow (dead reckoning) produces a monotonically increasing bias and variance. Models based purely on sensory inflow (reafference) cannot model the differential effects of the external forces on the bias propagation.
- We thank P. Dayan for suggestions about the manuscript. This project was supported by grants from the McDonnell-Pew Foundation, ATR Human Information Processing Research Laboratories, Siemens Corporation, and the U.S. Office of Naval Research. D.M.W. and Z.G. are McDonnell-Pew Fellows in Cognitive Neuroscience. M.I.J. is a NSF Presidential Young Investigator.

27 March 1995; accepted 7 August 1995

An Internal Model for Sensorimotor Integration

Daniel M. Wolpert

Zoubin Ghahramani

Michael I. Jordan

1995-09-29

Stable URL: <http://links.jstor.org/sici?sici=0036-8075%2819950929%293%3A269%3A5232%3C1880%3AAIMFSI%3E2.0.CO%3B2-Q>

概要

計算論研究に基づいて、中枢神経系は計画、制御、学習における運動系の動的挙動を内部的にシミュレートしていると提案されています。しかし、そのような内部モデルの存在と利用については、まだ議論の余地がある。本研究では、暗闇の中で外力を加えた運動の終了時に、片方の手の位置を推定する「運動統合課題」を検討した。この課題における誤差の時間的伝播、最適状態推定の理論的枠組みの中で分析した。この結果は、内部モデルの存在を直接的に支持するものである。

内部モデルとは、自然のプロセスの動作を模倣したシステムのことです。運動制御の重要な理論的概念として注目されている(1)。内部モデルには2つの種類がある。(1)現在の状態と運動指令が与えられたときに、次の状態(例えば位置や速度)を予測することで、プロセスの因果関係の流れを模倣する「順モデル」と(2)逆モデル:特定の状態遷移を引き起こした運動指令を推定することで、因果関係の流れを反転させる。順モデルは計算機上の運動制御における4つの基本問題を解決するために使用可能であることが示されている。第一に、ほとんどの感覚運動ループの遅延は大きく、フィードバック制御が遅すぎて速い動きができない。内部フィードバックに順モデルを用いれば、感覚フィードバックが得られる前に行動の結果を推定して利用することができる(2,3)。第2に順モデルは、運動の流出(参照コピーとも呼ばれる)を利用して、運動による感覚的な影響(再認とも呼ばれる)を予測し、相殺するシステムの重要な要素である(4)。3つ目は順モデルを用いて、運動の望ましい結果と実際の感覚的な結果との間の誤差を、それに対応する運動司令の誤差に変換し、運動学習に適切な信号を提供することである(5)。同様に、実際に動作を行わずに感覚的な結果を予測することで、順モデルをメンタルトレーニングに利用し、可能な動作の選択を学習することができる(6)。また、状態推定の際には、次の状態を予測し、それを感覚的に補正することができる(7)。理論的には有用であることが示されているものの中枢神経系(CNS)に内部フォワードモデルが存在するかどうかは、いまだに議論の対象となっている。

視覚的なフィードバックがない状態で腕を動かす場合、CNSが手の現在の状態(位置と速度)を推定するために使用できる基本的な方法は3つある。それは、感覚の流入(プロプライオセプションから得られる情報)を利用する方法、統合

された運動の流出(腕に送られる運動コマンド)を利用する方法、あるいは、順モデルを用いてこれら2つの情報源を組み合わせる方法である。これらの可能性を検証するために私たちは参加者が最初に明るいうちで片方の腕を見た後暗いところで腕の動きをするという実験を行いました。実験条件は無効な力場、補助的な力場抵抗的な力場の3種類を用意した。参加者には、運動終了時の手の位置を視覚的に定位させることで、手の位置の内的推定を評価した(8)。この位置推定の偏りを運動時間の関数としてプロットすると移動距離を一貫して過大評価していることがわかる(図1)。このバイアスは移動時間の関数として2つの異なるフェーズを示している。すなわち最初の増加は1秒後に0.9cmのピークに達しその後急激に変化して徐々に減少する領域に移行する。推定値の分散も運動開始後1秒間に最初の増加が見られその後約2cm²でプラトーに達する。外力はバイアスと分散の伝播に異なる影響を与えた。バイアスは補助力で増加し、抵抗力で減少するのに対し、分散は影響を受けなかった。

これらの実験結果は、運動制御システムが放出性感覚の流入と再帰性感覚の流入を統合していると仮定すれば、完全に説明できる。この結論を確立するために、我々は感覚と運動の統合プロセスの明示的なモデルを開発した。このモデルは、上述の3つの方法を特別なケースとして含んでいる(9)。このモデルは、状態推定者(または観察者)がシステムの入力と出力の両方にアクセスできるという、工学的な観察者の枠組み(7)に基づいている。具体的には腕への入力(運動指令)であり、出力は、視覚がない場合はプロプライオセプションのみからなる感覚フィードバックである。この2つの情報をもとに、観察者はシステムの状態を推定する。特に、カルマンフィルタ(10)を使用した。カルマンフィルタは運動流出と感覚フィードバックの両方を、運動システムのモデルと組み合わ

せて使用することで、手の位置の推定値を生成する線形力学モデルである。このモデルは、これらの情報をもとに、感覚信号と運動信号を統合して腕の状態を推定し、推定値の全体的な不確実性を低減し、推定することができる。

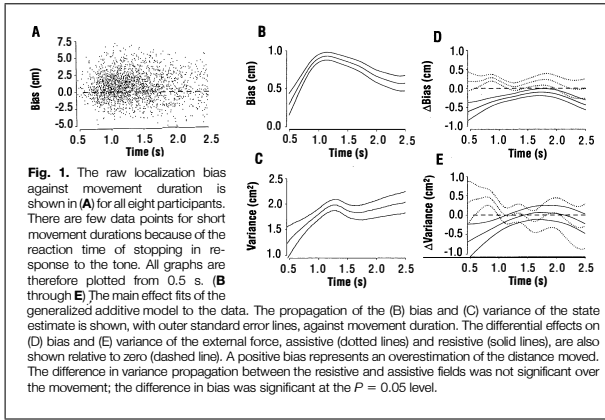


図1 (A) は8人の参加者全員について移動時間に対する定位バイスを示す。音に反応して停止する反応時間のため短い動作時間のデータポイントが少ない。そのためすべてのグラフは0.5秒からプロットされている。(B~E)一般化加法モデルの主効果のデータへの適合性。運動時間に対する(8)バイスと(C)状態推定値の分散の伝播、外側の標準誤差線とともに示している。また、外力の(D)バイスと(E)分散に対する補助力(点線)と抵抗力(実線)の影響の違いを、ゼロ(破線)と比較して示した。正のバイスは、移動距離の過大評価を表しています。抵抗型とアシスト型の分散伝播の違いは、移動距離に応じて有意ではなかった。バイスの差は、 $P = 0.05$ レベルで有意であった。

このモデルは、状態推定に寄与する2つのプロセスを組み合わせたものです。1つ目のプロセス(図2A上)は現在の状態推定値と運動指令を用いて、順モデルによる動作系のシミュレーションを行い、次の状態を予測します。第2のプロセス(図2A下)では感覚出力プロセスのモデルを用いて、現在の状態推定値から感覚フィードバックを予測します。感覚誤差(実際の感覚フィードバックと予測感覚フィードバックの差)は、順モデルから得られた状態推定値を修正するために使用される。最終的な推定値に対する内部シミュレーションと感覚補正プロセスの相対的な貢献度は、カルマンゲインによって調整され、最適な状態推定値が得られるようになっている。カルマンフィルタのパラメータを工夫することで運動出力に基づく推定(11)、感覚流入に基づく推定、フォワードモデルに基づく感覚運動統合のシミュレーションが可能になりました。また一般に被験者は腕の移動距離を過大評価する傾向があるため、力と状態の推定値を結合するゲインが、事実上の値よりも大きくなるように設定した(12)。内部モデルの他の構成要素はすべて内部モデルの他の構成要素は、すべて検証値に設定した。

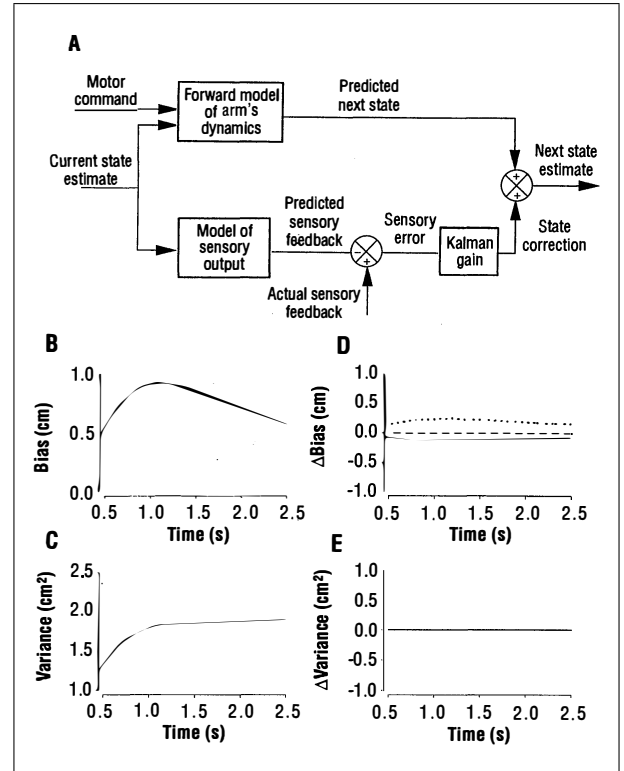


図2 (A) カルマンフィルタのモデルを模式的に示しており、2つのプロセスで構成される。1つ目のプロセス(上)は運動指令と現在の状態推定値を用いて、順モデルによる状態推定値を実現し、腕のダイナミクスをシミュレートする。2つ目のプロセス(下)は期待される感覚フィードバックと実際の感覚フィードバックの差を利用して順モデルの状態推定値を修正する。この2つのプロセスの相対的な重み付けは、カルマンゲインを介して行われます。(B~E)センサー運動統合過程のカルマンフィルタモデルによる偏りと分散の伝播を、図1のB~Eと同じ表現と縮尺でシミュレートしたもの

カルマンフィルタモデルでは偏りの伝播に2つの異なる段階が見られます(図2 B-E)。順モデルは腕にかかる力を過大評価することで移動距離を過大評価します。この統合プロセスは、最終的には感覚補正によってバランスをとります。また、このモデルは、外力による偏りの影響の違いも捉えています。アシスト状態で力を過大評価することで、順モデルのバイスはより早く発生し、より高いレベルの感覚フィードバックによってバランスされます。その逆は、抵抗性の力の場合です。また、分散の伝播パターンもモデルで把握することができます。状態推定値の変動は、システムの2つの変動要因から生じます。1つ目は、運動指令に対する腕の反応のばらつき、2つ目はそれに続く感覚フィードバックのノイズです。手が見えている最初の段階では、状態推定値は正確であると仮定します。カルマンフィルタの順モデル成分による予測精度は、現在の状態推定値(その入力の一つ)の精度に依存します。そのため、運動の初期段階では、現在の状態推定値が正確な場合、感覚運動統合プロセスは、最終的な推定値に

対する前方モデルの寄与を大きく加重します。しかし、現在の状態推定値の精度が低い運動の後半では、感覚フィードバックを頼りにフォワードモデルの不正確さを補正する必要があります。カルマンフィルタでは、相対的な重み付けが、運動の最初の1秒間で順モデルから感覚フィードバックに移行しその後はほぼ一定に保たれるため分散伝搬の漸近値が得られる。実験結果と一致するように、このモデルは2つの力の条件で分散の変化を予測しませんでした。

我々は、カルマンフィルタが、運動時間と外力の両方の関数として、手の推定位置の偏りと分散の伝搬を再現できることを示した。カルマンフィルタモデルは、腕の動きの内部シミュレーションで蓄積される不正確さと、実際の感覚情報のフィードバックとの間のトレードオフの結果として、バイアスがピークに達し、徐々に減少することを示唆している。フォワードモデルと感覚フィードバックの寄与をトレードオフしない単純なモデル、たとえば、純粹に感覚の流入に基づくモデルや運動の流出に基づくモデルでは、観察されたバイアスと分散の伝播パターンを再現することはできません(13)。カルマンフィルタの能力データを解析的にモデル化できるということはカルマンフィルタが今回のデータを解析的にモデル化することができたのは、カルマンフィルタに具現化されたプロセス、すなわちフォワードモデルによる内部シミュレーションモデルによる内部シミュレーションと感覚の補正感覚運動統合プロセスに具現化されている可能性があります。感覚運動統合プロセス今回の状態推定研究の結果は、中枢神経系が手の位置の推定を維持するために前方モデルを使用していることを示す証拠となると考えています。さらに、この状態推定パラダイムは、健常者と患者の両方の集団における感覚運動統合プロセスを研究するための枠組みを提供している。このモデルでは、求心性信号が除去された場合、バイアスと分散が単調に増加し、前方モデルが除去された場合、バイアスの伝播がオーバーシュートではなくアンダーシュートになることが予測される。これらの具体的な予測は、自己知覚の再確認ができない感覚神経障害の患者と、前方モデルの設置場所として提案されている小脳の損傷を受けた患者の両方で検証することができる(3)。

1 文献と注

1. M. I. Jordarn, in Handbook of Perception and Action: Motor Skills, H. Heuer and S. Keele, Eds. (Academic Press, New York, 1995); M. Kawata, K. Furawaka, R. Suzuki, Biol. Cybern. 56, 1 (1987).
2. M. Ito, The Cerebellum and Neural Control (Raven, New York, 1984).
3. R. C. Miall, D. Weir, D. M. Wolpert, J. Stein, J.

Mot. Behav. 25 (3), 203 (1993).

4. C. Gallistel, The Organization of Action: A New Synthesis (Erlbaum, Hillsdale, NJ, 1980); D. Robinson, J. Gordon, S. Gordon, Biol. Cybern. 55, 43 (1986).
5. M. I. Jordan and D. Rumelhart, Cognit. Sci. 16, 307 (1992).
6. R. Sutton and A. Barto, Psychol. Rev. 88, 135 (1981).
7. G. Goodwin and K. Sin, Adaptive Filtering Prediction and Control (Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, 1984).
8. 実験装置は、平面型の仮想視覚フィードバックシステム [D. M. Wolpert, Z. Ghahramani, M. I. Jordan, Exp. Brain Res. 103, 460 (1995)に記載] と、2つのトルクモーターで駆動する平面型の2自由度マニピュランダム [I. Faye, thesis, Massachusetts Institute of Technology (1986)に記載] で構成されていた。参加者は、親指が取り付けられた操縦桿を握った。操縦桿は、親指の位置を正確に測定するとともに、トルクモーターを使って手に力を加えるために使用された。手は、参加者の前方を横切る直線に沿って動くように拘束されていた。また、バーチャル・ビジュアル・フィードバック・システムを用いて、コンピュータ制御された画像を運動面に投影した。インフォームド・コンセントを得た8人の男性被験者が、それぞれ300回の試行を行った。各試行は、参加者が親指を動作ライン上にランダムに投影された目標の正方形に視覚的に置くことから始まった。その後、腕に2秒間光を当てて腕の内側の配置を視覚的に認識させた。その後、照明を消して、最初のターゲットだけを残した。その後、参加者は、最初のスタート地点にある矢印で示された通りに、手をゆっくりと左または右に動かすことを求められた。この動作は、参加者の腕の構成に関する視覚的なフィードバックが一切ない状態で行われた。参加者は、音が鳴るまで手を動かすように指示され、その時点で手を止めた。音が鳴るタイミングは、経路の長さが0-30cmの間で一様に分布するように制御した。その間、参加者は、ランダムに選択されたヌル力場かトルクモーターによって生成された3Nの一定の補助力場または抵抗力場のいずれかに移動した。腕の状態に関する参加者の内部表現を直接調べることはできないが、この状態の関数である親指の視覚的位置の推定値を調べた。腕の状態と手の視覚座標との関係は、運動学的変換として知られている [J. Craig, Introduction to Robotics (Addison-Wesley, Reading,

MA, 1986)]. そのため、参加者は静止した状態で、もう一方の手に持ったトラックボールを使って、目に見えない親指の位置の視覚的な推定値を指示し、親指の平面に投影されたカーソルを移動線に沿って移動させた。親指の位置の実際の推定値と視覚的な推定値の間の不一致を、状態推定誤差の指標として記録した。また、状態推定値の偏りと分散の伝播を、動作時間と外力の関数として分析した。一般化加法モデル (GAM) [T. Hastie and R. Tibshirani, Generalized Additive Models (Chapman and Hall, London, 1990)] を平滑化スプライン (5 有効自由度) を用いて主効果と各参加者について同時に、最終位置、移動時間、および 2 つの力と移動時間の相互作用の関数として、バイアスと分散に適合させた。最終位置に関連する誤差は、手の位置を視覚的に確認する際の動きに依存しない不正確さを表しており、手の位置の状態推定値と視覚的な位置の認識とを関連付ける運動学的変換に起因すると考えられる。このような運動学的変換による静的な歪みは、今回の運動関連エラーの研究には関係しないため GAM 適合によって相殺された。移動距離は移動時間と相関していたが ($r^2 = 0.35$) モデルに追加要素として含めることで移動時間と外力の成分適合にはほとんど影響しなかった。

9. 手のシステムダイナミクスは、減衰 (β) 点質量 m で近似され、一次元に動く力 $u = u_{int} + u_{ext}$ によって作用される。+ これは、内力と外力の両方を組み合わせたものです。時刻 t における手の状態を $x(t)$ (位置と速度の 2×1 ベクトル) で表しその時間微分を $\dot{x}(t)$ で表すと、システムの力学方程式は次のような一般的な形で書くことができる。

$$\dot{x}(t) = Ax(t) + Bu(t) + w(t)$$

ここで

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 0 & \beta/m \end{bmatrix}$$

かつ

$$B = \begin{bmatrix} 0 \\ 1/m \end{bmatrix}$$

またベクトル $w(t)$ はホワイトノイズの過程を表し関連する共分散行列 $Q = E[w(t)w(t)^T]$ で与えられる。この系は感覚情報という観測可能な出力があり、(例えば、筋紡錘や関節受容器からの) 固有感覚信号を表している。この出力 $y(t)$ は実際の隠れ状態 $x(t)$ と $y(t) = Cx(t) + v(t)$ で関連している。 $R = E[v(t)v(t)^T]$ となる。また、時刻 t における状態の内部推定値を $\hat{x}(t)$ で表します。ここでは、このシ

ステムが完全に観測可能であると仮定し、 C を恒等行列としました。時刻 $t = 0$ には、参加者は自分の腕が完全に見えていたので、バイアスと分散がゼロの $\hat{x}(0) = x(0)$ という推定値でスタートしたことになります。視覚によってシステムが校正されていると仮定しました。この時、照明は消えており、参加者は入力と出力を頼りにシステムの状態を推定することになる。このとき、システムのモデルである $\hat{A}, \hat{B}, \hat{C}$ を用いると、カルマンフィルターによって、次のような最適な状態の線形推定値が得られます。

$$\hat{x}(t) = \underbrace{\hat{A}\hat{x}(t) + \hat{B}u(t)}_{\text{Forward model}} + \underbrace{K(t)[y(t) - \hat{C}\hat{x}(t)]}_{\text{Sensory correction}},$$

ここで $K(t)$ は再帰的に更新されるゲイン行列である。この状態推定値はシステムダイナミクスの内部モデルからの推定値とカルマンゲイン行列 $K(t)$ によって変調された感覚的な補正値を組み合わせたものである。この状態更新式を用いて、バイアスと分散の伝播および外力の影響をモデル化した。シミュレーションのパラメータである $\beta = 3.9N \cdot sm^{-1}$, $m = 4 \text{ kg}$, u は、腕の質量と、観測された時間と移動距離の関係に基づいて選択した。 u は腕の質量と観測された時間と移動距離の関係から選んだ。具体的には、1.3, 1.5, 1.9 N の 3 つの力条件で、それぞれ平均速度が 10.8, 12.8, 16.6 $text{cms}^{-1}$ になるように、総力 u を選択した。また、運動を終了させるために、手に作用する力の符号を、腕が静止するまで反転させた。また移動距離の過大評価をシミュレートするために、 $\hat{\beta}$ を次のように設定した。

$$\begin{bmatrix} 0 \\ 1.4/m \end{bmatrix}$$

一方 \hat{A} と \hat{C} は真のシステムを正確に反映している。雑音の共分散行列は $Q = 9.5 \times 10^{-5}I$ and $R = 3.3 \times 10^{-4}I$ とした。ここで I は恒等写像(単位行列)である。これは、位置出力ノイズの標準偏差が 1.0 cm 状態ノイズの位置成分の標準偏差が 1.8cms^{-1} に相当する。パラメーター $\hat{\beta}, Q, R$ は試行錯誤して選び、このモデルがデータを定性的に捉えることができることを示した。分散の増加とプラトーの性質はこれらのパラメータの変化に対してロバストであった。この挙動はカルマンフィルターモデルの基本的な特徴であり、実行したすべてのシミュレーションで観察された。分散の上昇率とプラトーレベルは相対的な分散 Q と R によって決まる。 B の真の値よりも大きな値を Bis に設定した場合、バイアスは典型的な上昇局面を示し、そ

の後ゆっくりと減少します。バイアスの正確な上昇率とピークは、 $\hat{h}\alpha$ の選択に依存する。しかし一般的には、カルマンフィルターの基本的な構成要素が維持されている限りシミュレーションのプロットの形状はパラメータの選択に特に影響されない。

10. 純粋に運動溢れ(流出)に基づく推定は、「推測航法」dead-reckoning としても知られている。これは順モデルによって推定された変数の変化率を使用して現在の推定値を更新する。この用語は航海中の船員による使用法に由来する。船乗りは以前の位置経過時間および地上での推定速度に基づいて海上での船の位置を推定する。動物行動学における推測航法については C. Gallistel, *The Organization of Learning* (MIT Press, Cambridge, MA, 1990), chap. 4.
11. この設定は、ポインティング課題において参加者が過小に到達する傾向があり、それは移動距離の過大評価

を示唆しているという独立したデータと一致する [J. Soechting and M. Flanders *J. Neurophysiology* 62, 582 (1989)]。

12. 純粋に運動アウトフロー (dead reckoning) に基づいたモデルでは、単調に増加するバイアスと分散が発生する。純粋に感覚の流入 (reafference) に基づいたモデルではバイアスの伝搬に対する外力の差動効果をモデル化することができない。
13. We thank Peter Dayan for suggestions about the manuscript. This project was supported by grants from the McDonnell-Pew Foundation, ATR Human Information Processing Research Laboratories, Siemens Corporation, and the U.S. Office of Naval Research. D.M.W. and Z.G. are McDonnell-Pew Fellows in Cognitive Neuroscience. M.I.J. is an NSF Presidential Young Investigator.