

【Best Articles of the Year】

リズムに合わせて動くための小脳の神経活動

岡田 研一 竹谷 隆司 田中 真樹

北海道大学大学院医学研究院神経生理学教室

私たちは音楽のリズムに合わせて踊ったり手拍子をしたりすることができる。音を聞いてから体を動かしていたのではリズムに遅れてしまうため、私たちは無意識のうちにリズムを予測し、それに基づいて運動し、リズムと運動のズレを検出して予測を更新する、といった一連の情報処理を行っている。これには脳の広範な部位が関係すると考えられるが、これまでに小脳に損傷のある人では正確にリズムに同期することができなくなることが報告されている。小脳には行うべき運動に必要な運動指令を予測したり運動の結果を予測したりする内部モデルが存在し、これによって運動の制御や誤差の検出を行っていると考えられている。また近年の研究により、小脳は外界の感覚刺激を予測する内部モデルを学習によって生成することも示唆されている。しかし、リズムに合わせた運動に寄与する小脳の神経活動が具体的にどういったものか、よくわかつていなかった。

今回の研究ではリズム同期運動を訓練したサルを用い、小脳の出力部である歯状核から単一ニューロン活動を記録した。ニューロン活動のリズム同期への寄与を調べるために、周期的に現れる刺激に合わせて眼を動かす同期課題と(図1A)、ランダムなタイミングで現れる刺激に反応して眼を動かす反応課題での活動を比較した(図1B)。その結果、記録した小脳核ニューロンの多くは同期運動の前に大きな活動変化を示し、さらにその活動の大きさは次の運動

のタイミングとよく相關していた。特定の方向への運動前に活動する一群のニューロンは同期課題でも反応課題でも運動タイミングとよく相關して活動し、運動の制御に直接かかわっていると考えられた(図1B, Unilateral)。一方で運動の方向によらず活動するニューロン群は同期課題の際に反応課題よりも大きな活動変化を示した(図1B, Bilateral)。またその活動は眼球運動そのものよりも周期的に現れる標的に対するタイミング予測と一致しており、標的の内部モデルを表象していると考えられた。また別のニューロン群は運動の後に標的と運動の時間ずれ(エラー)とよく相關した活動を示し、同期運動の時間誤差を検出することに関与していると考えられた(図1B, Postsaccade)。

これらのニューロンが実際に同期運動のタイミング制御に関係していることを確かめるために、記録部位に電気刺激による外乱を与えたところ、刺激する部位やタイミングに応じて次の運動タイミングが変動した(図1C)。この運動タイミングの変化は、上記3種類のニューロンに様々な割合で外乱が加わったと仮定した線形モデルでよく説明でき、これらのニューロンの同期運動への寄与が示唆された。小脳核ニューロンの多くは視床を介して大脳皮質に広く信号を送っていることから、小脳核ニューロンは同期運動を行う際の運動制御信号とともに、標的の内部モデルや運動の誤差信号を大脳の異なる領野に送ることで、同期運動のタイミング調節を行っていると考えられる。

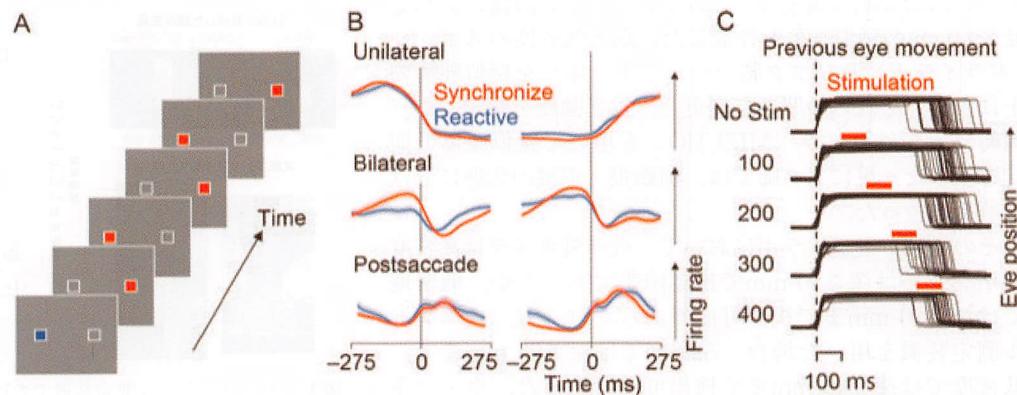


図1. A) 同期運動課題。モニターの左右に四角い目印を表示し、同期課題では標的を一定間隔で、反応課題ではランダムなタイミングで交互に呈示した。サルは最初の注視点の色に応じて同期運動か反応運動を行なうように訓練した。B) 同期課題(赤)と反応課題(青)での小脳の3種類のニューロン活動。C) 電気刺激による同期運動タイミングの変化。運動から様々なタイミングで刺激し、次の運動への効果を調べた。