



Title	運動適応における自律神経系の調節機構
Author(s)	野上, 素子
Citation	大阪大学, 2026, 博士論文
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.18910/105596
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

<https://ir.library.osaka-u.ac.jp/>

The University of Osaka

博士論文

運動適応における

自律神経系の調節機構

Autonomic Modulation Mechanisms
in Human Motor Adaptation

大阪大学大学院生命機能研究科生命機能専攻

野上 素子

2026 年 3 月修了

Abstract

[Background] The autonomic nervous system (ANS) is a crucial system that not only maintains physiological homeostasis but also interacts with neural information processing to support adaptive motor behavior in response to the external environment. While autonomic indices such as pupil diameter and heart rate can non-invasively reflect mental states during motor execution, research systematically examining the role of the ANS in the motor "learning" process remains extremely scarce. Therefore, this study aimed to clarify the characteristics of autonomic responses to motor errors and investigate their impact on the motor learning process.

[Methods] A single-trial adaptation task involving arm-reaching movements was conducted with healthy young adults to examine the relationship between autonomic responses to unexpected motor errors and motor learning. Proprioceptive errors were induced via a mechanical perturbation in Experiment 1, and visual errors were induced via visuomotor rotation in Experiment 2, with nine magnitude-direction combinations presented in each. During the task, pupil diameter, skin conductance, and electrocardiography (ECG) were measured simultaneously to evaluate autonomic response amplitudes and learning rates. Furthermore, structural equation modeling (SEM) was employed to examine the latent relationships between autonomic activities and learning rates.

[Results] In both experiments, all autonomic indices exhibited common response characteristics that varied according to error magnitude, regardless of the sensory modality. SEM analysis revealed that in Experiment 1, the elevation of autonomic activity induced by errors partially mediated the decrease in the learning rate. In Experiment 2, however, no such mediation effect was observed.

[Discussion] These results suggest that autonomic responses reflect internal states, such as surprise or uncertainty that fluctuate according to the magnitude of motor errors. Furthermore, the finding that autonomic activity may regulate learning rates suggests that the motor learning process updates internal models by utilizing not only physical error information but also the psychological and cognitive states associated with those errors. This study demonstrates that measuring autonomic indices is an effective method for objectively evaluating internal states in human behavioral experiments, and proposes a new conceptual framework that incorporates the internal states into conventional motor learning theories.

要旨

【背景】自律神経系は、生理的恒常性の維持にとどまらず、脳の情報処理と連動して外部環境に適応した行動を支える重要なシステムである。瞳孔径や心拍などの自律神経指標は、運動遂行に関わる精神状態を非侵襲的に反映し得るが、運動「学習」過程における自律神経系の役割を体系的に検討した研究は極めて少ない。そこで本研究は、運動誤差に対する自律神経応答の特性を明らかにするとともに、それらが運動学習プロセスに及ぼす影響を検討することを目的とした。

【方法】健常若年成人を対象に、腕の到達運動を用いた単一試行適応課題を実施し、予期せぬ運動誤差に対する自律神経応答と運動学習の関係を検討した。実験 1 では力場による固有感覚誤差、実験 2 では視覚運動回転による視覚誤差を誘発し、それぞれ 9 段階の誤差強度を提示した。課題中に瞳孔径、皮膚電気活動、心電図を同時に測定し、誤差に対する自律神経応答および学習率を評価した。さらに構造方程式モデリング (SEM) を用いて、自律神経活動と学習率の潜在的な関係を統合的に検討した。

【結果】両実験において、すべての自律神経指標は感覚モダリティの種類に依存せず、誤差の大きさに応じて変化するという共通した応答特性を示した。SEM 解析の結果、実験 1 では誤差によって誘発された自律神経活動の亢進が、学習率の低下を部分的に媒介することが示された。一方、実験 2 では同様の効果は認められなかった。

【考察】本結果は、自律神経応答が運動誤差の大きさに応じて変動する内部状態（驚きや不確実性など）を反映する可能性を示唆している。さらに、自律神経活動が学習率を調節する可能性が示唆されたことから、運動学習プロセスは物理的な誤差情報のみならず、誤差に対する心理・認知状態を利用して内部モデルを更新している可能性が考えられる。本研究は、ヒトを対象とした行動実験において、内部状態を客観的に評価する手法として自律神経指標の測定が有効であることを示すとともに、従来の運動学習理論に内部状態という視点を加えた新たな概念的枠組みを提案するものである。

目次

第1章 序論.....	6
1.1 自律神経系と運動機能の相互作用.....	6
1.2 中枢神経活動を反映する自律神経応答.....	7
1.3 運動学習メカニズムの解明における課題.....	8
1.4 本研究の位置づけ.....	9
1.5 本論文の構成.....	10
第2章 運動学習.....	12
2.1 運動記憶.....	12
2.2 運動記憶研究の転換点：健忘症患者 H.M.の症例.....	13
2.3 運動学習研究の展開.....	14
2.4 代表的な運動学習課題.....	15
2.4.1 力場適応課題.....	16
2.4.2 視覚運動回転課題.....	17
2.4.3 誤差修正としての運動学習.....	18
2.5 運動学習の計算論的枠組み：内部モデル (internal model).....	19
2.6 運動学習における意識的プロセスの関与.....	20
第3章 自律神経応答による内部状態の評価.....	22
3.1 自律神経系の概要.....	23
3.2 主要な自律神経指標とその生理学的意義.....	24
3.2.1 瞳孔径.....	24
3.2.2 皮膚電気活動.....	25
3.2.3 心拍・心拍変動.....	25
3.3 自律神経応答を用いた運動学習研究.....	26
3.4 本研究の目的.....	31
第4章 実験1：固有感覚誤差に対する自律神経応答と運動学習.....	32
4.1 目的.....	32
4.2 方法.....	32
4.2.1 被験者.....	32
4.2.2 実験装置.....	33
4.2.3 実験手順.....	34
4.2.4 データ解析.....	36
4.2.5 統計解析.....	40
4.3 結果.....	42

4.3.1	一過性自律神経応答の時系列変化	42
4.3.2	誤差サイズと自律神経応答の定量的関係	45
4.3.3	誤差サイズに伴う運動学習の変化	47
4.3.4	自律神経活動と学習率の関係：構造方程式モデリングによる検討	48
第5章	実験2：視覚誤差に対する自律神経応答と運動学習	53
5.1	目的	53
5.2	方法	53
5.2.1	被験者	53
5.2.2	実験装置	54
5.2.3	実験手順	54
5.2.4	データ解析	56
5.2.5	統計解析	57
5.3	結果	58
5.3.1	一過性自律神経応答の時系列変化	58
5.3.2	誤差サイズと自律神経応答の定量的関係	61
5.3.3	誤差サイズに伴う運動学習の変化	62
5.3.4	自律神経活動と学習率の関係：構造方程式モデリングによる検討	64
第6章	考察	69
6.1	運動誤差に対する自律神経応答の生理学的解釈	69
6.1.1	交感神経系と副交感神経系の動態	69
6.1.2	誤差モダリティによる応答の差異	70
6.2	自律神経活動と運動学習の抑制	71
6.2.1	学習率の誤差サイズ依存性	71
6.2.2	自律神経活動による学習抑制のメカニズム	72
第7章	総括と展望	74
7.1	本研究の総括	74
7.2	本研究の限界と課題	74
7.3	今後の展望	75
7.4	結語	76
補足資料		77
1.	自律神経状態を仮定したモデル選択	77
2.	主解析モデルの妥当性検証	79
引用文献		81
業績		91
謝辞		92

第1章 序論

1.1 自律神経系と運動機能の相互作用

自律神経系は、体温、血圧、呼吸などの生理機能を調整し、外部環境の変化に応じて体内の恒常性を維持する役割を担うことが広く知られている (Cannon, 1929; Wehrwein et al., 2016)。しかし、その機能は生理的安定を保つことにとどまらず、運動機能にも影響を与える。例えば、大勢の前でスピーチを行うなど不安を感じる状況では、心拍数の上昇や発汗といった自律神経活動の変化が生じると同時に (Kreibig, 2010; Nieuwenhuys & Oudejans, 2012; Seery, 2011)、手の震えや身体の強張りなど運動機能の変化も観察される (Cooke et al., 2010; Yoshie et al., 2009)。このように、心理的状态の変化に伴う自律神経活動の変動が、運動パフォーマンスに影響を及ぼすことは、日常的な経験からも明らかである。

自律神経活動と運動機能の関係は古くから研究されており、その代表例として「闘争・逃走反応 (fight-or-flight response)」が挙げられる (Cannon, 1915; Jansen et al., 1995)。生物が予測不能な危険に直面した際、交感神経系が活性化し、心拍数や血圧の上昇、瞳孔の拡大などの生理的变化を瞬時に引き起こす。この反応には、筋出力の増加や反応時間の短縮といった運動機能の変化も含まれ、状況に応じて「闘う」あるいは「逃げる」という行動を迅速に選択できるようにする。このような一連の反応は、外部環境の急激な変化に適応し、生存を維持するために備わった生得的な防衛機構である。

以上のように、自律神経系は単に生理機能の恒常性を維持するだけでなく、外部環境に適応した運動行動を可能にするための重要なシステムである。

1.2 中枢神経活動を反映する自律神経応答

運動遂行における生理学的覚醒の影響を説明するモデルとして、ヤーキーズ・ドットソンの法則(Yerkes & Dodson, 1908)に端を発する「逆 U 字仮説」が広く用いられている(Gröpel & Mesagno, 2019; Murphy et al., 2016)。この仮説に基づき、複雑な運動課題では中程度の覚醒レベルが最適となる一方で、単純な課題や筋力が主導する課題では、より高い覚醒レベルが遂行を促進させることが示唆されてきた(Hogg et al., 2022; Hong et al., 2022)。

近年、この関係性はより神経科学的な視点から再解釈されており、自律神経系が運動制御に関わる中枢神経活動を反映する指標として機能することが明らかになりつつある。特に、瞳孔径や心拍といった自律神経指標は、単なる生理的調整への応答にとどまらず、脳内の情報処理プロセスと密接に連動している。例えば、瞳孔径の変動は脳幹の青斑核-ノルアドレナリン (LC-NE) 系の活動を反映しており(Aston-Jones & Cohen, 2005; Joshi et al., 2016)、これが注意の配分や探索行動、運動の切り替えといった意思決定プロセスの調整に寄与すると考えられている(Gilzenrat et al., 2010; Nassar et al., 2012)。また、心拍変動は、前帯状皮質などの内側前頭前皮質における活動と同期することが示されており(Critchley, 2005; Nassar et al., 2012)、運動におけるエラー検知や、認知的負荷のモニタリングといった高次機能を反映している可能性がある。

これらの知見は、末梢で計測される自律神経応答が、運動制御を司る脳内ネットワークの活動状態を非侵襲的に捉えるための有効な指標となり得ることを示唆している。

1.3 運動学習メカニズムの解明における課題

自律神経系が運動に及ぼす影響については、覚醒レベルとパフォーマンスの関係や、特定の中枢神経領域との相互作用に関して、多くの知見が蓄積されてきた(Aston-Jones & Cohen, 2005; Critchley, 2005; Perrey & Besson, 2018; Yerkes & Dodson, 1908)。しかし、運動の「学習」という側面に着目し、自律神経系との関連を体系的に検討した研究は極めて限られている。

運動学習については第2章で詳述するが、運動学習とは、新たな運動技能を獲得し、動作の精度や効率を高めるための適応的プロセスである。このプロセスは、中枢神経系 (central nervous system; CNS) が感覚フィードバックを利用して、運動指令を逐次的に更新することで進行すると考えられている。

この運動指令の更新において、中核的な役割を果たすのが運動誤差 (motor error) の処理である。運動誤差とは、実際の運動結果と目標値とのずれを指す(Wolpert et al., 2011)。運動学習のプロセスにおいて、中枢神経系は過去の経験に基づき生成した運動指令によって身体を動かし、その結果として得られた感覚フィードバックを目標値と比較することで誤差を検出する(Kawato, 1999; Miall & Wolpert, 1996)。そして、その誤差信号 (error signal) に基づいて運動指令を修正・更新していく(Shadmehr et al., 2010) (図 1-1)。この一連のプロセスが繰り返されることで、動作の精度や効率が向上し、正確な運動が獲得される。したがって、運動誤差に対する脳の情報処理メカニズムを詳細に検討することは、運動学習の理解において極めて重要である。

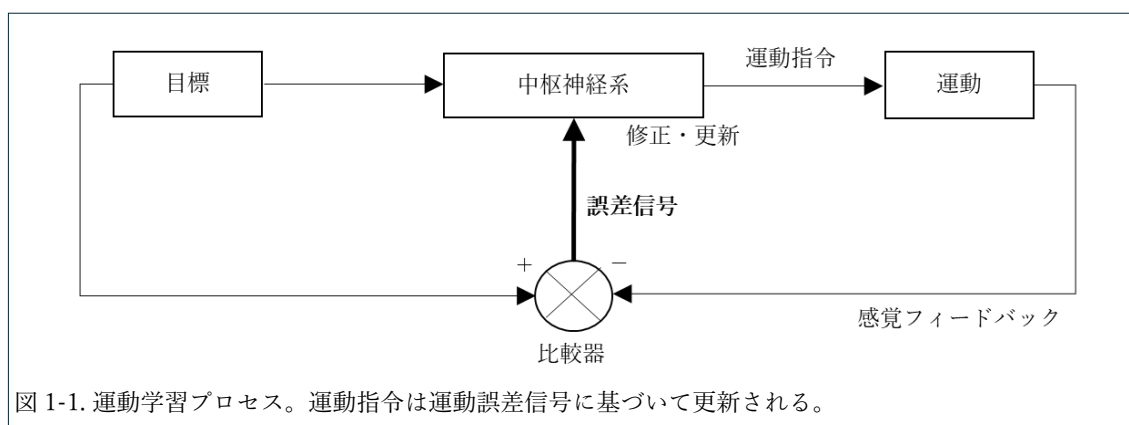


図 1-1. 運動学習プロセス。運動指令は運動誤差信号に基づいて更新される。

しかし、誤差が生じた際に、それを処理する脳や身体の生理的状态がどのように変化するのかについては、未だ十分に解明されていない。先行研究では、誤差が運動をどのように修正するかという計算論的な側面に焦点が当てられてきたが、その背景にある生理的な覚醒変動や認知的負荷といった内部状態のダイナミクスは、十分に検討されてこなかった。

そこで本研究では、自律神経応答に着目することで、運動誤差処理に伴う内部状態の変化を明らかにすることを目指す。運動学習中の自律神経活動を詳細に分析することで、学習プロセスにおける脳の活動状態を客観的に把握できると考えられる。さらに、自律神経活動と学習の関係を体系的に検討することで、運動学習の生理学的メカニズムに新たな視点から迫ることが可能になる。

1.4 本研究の位置づけ

前節までに述べたように、自律神経系は生理機能の調整だけでなく、運動パフォーマンスやその背後にある心理的・認知的状態と密接に結びついている。しかし、運動そのものの「適応」や「学習」に着目したとき、自律神経系がどのような役割を果たしているのかについては、これまでほとんど明らかにされてこなかった。特に、運動誤差が生じた際に脳がどのように情報処理を行い、その内部状態の変化が自律神経応答としてどのように表れるのかという点は、従来の研究が十分に扱えていない領域である。

従来の運動学習研究では、主に行動指標（軌跡、力、学習曲線など）から誤差処理や内部モデルの更新過程を推定してきた。しかし、行動指標だけでは、誤差が生じた際に脳内でどのような情報処理が行われているのかを捉えるには限界がある。この点において、自律神経応答は、主観報告に依存せず、かつ運動中の脳活動状態を反映する生理指標として、運動学習研究に新たな視点を提供する可能性がある。

一方で、運動学習における自律神経系の研究は十分に進んでおらず、誤差処理と自律神経活動の関係を体系的に捉えた研究はほとんど存在しない。そのため、運動学習という適応プロセスの理解に自律神経系の知見を組み込むことは、学術的な意義をもつ。

本研究は、このような背景から、運動誤差に対する脳状態の変化を、自律神経応答を手がかりに明らかにすることを目的とする。これにより、行動指標だけでは捉えきれなかった誤差処理のダイナミクスを、生理学的な側面から補完し、運動学習メカニズムについてより包括的な理解を得ることが期待される。

1.5 本論文の構成

本論文は全7章で構成される。

第1章では、自律神経系と運動機能の一般的な関係について概説し、自律神経応答と運動制御に関する先行研究を整理した。その中で、現在の運動学習研究が抱える課題を明確にし、本研究の学術的な意義について述べた。

第2章では、運動学習に関する基礎的背景を詳述する。運動記憶研究の歴史的転換点、計算論的枠組みにおける内部モデルの重要性を説明するとともに、近年注目されている意識的・無意識的プロセスの関与について整理する。

第3章では、自律神経応答による内部状態の評価手法に焦点を当てる。瞳孔径、皮膚電気活動、心拍・心拍変動といった主要指標の生理学的意義を解説し、本研究の背景となった運動学習中の自律神経応答に関する先行研究(Yokoi & Weiler, 2022)について詳しく紹介する。これらを踏まえ、章末で本研究の具体的な目的を明確にする。

第4章および第5章では、本研究で行った2つの実験を報告する。第4章(実験1)では、力場適応課題により「固有感覚誤差」を誘発した際に生じる自律神経応答と学

習について、その具体的な方法と結果を詳述する。続く第5章（実験2）では、視覚運動回転課題によって「視覚誤差」を誘発した際の自律神経応答と学習について、同様に報告する。

第6章では、第4章と第5章で得られた知見を統合し、運動誤差に対する自律神経応答の生理学的解釈を行う。特に、自律神経活動と運動学習における抑制プロセス、さらに文脈推論の役割に関する議論を深める。

最後の第7章では、本論文の総括と今後の展望を述べる。

第2章 運動学習

運動学習は、生物が新しい環境に適応し、効率的かつ正確に行動するために不可欠な機能である(Krakauer, 2019; Wolpert et al., 2011)。感覚運動システムは、環境や身体の変化に伴って入力される感覚情報を継続的に更新し、それに応じて運動出力を調整することで、外的環境への適応を実現している(Shadmehr et al., 2010; Wolpert & Flanagan, 2010)。本章では、運動学習に関する歴史的背景とその分類を概説するとともに、運動学習を理解するために開発された実験的手法とその成果、研究の発展によって明らかになってきた知見、さらには運動学習の理解における現在の課題について整理する。

2.1 運動記憶

自転車の乗り方や楽器の演奏といった運動技能は、一度獲得すると長期間にわたって失われにくいという特徴をもつ(Shadmehr & Brashers-Krug, 1997)。これらの技能は、獲得された運動パターンとして脳内に保持され、長期記憶として蓄積される。長期記憶は、言語的に想起できる「陳述記憶 (declarative memory)」と、言語化が困難な「非陳述記憶 (non-declarative memory)」に大別される(Cohen & Squire, 1980; Squire, 2004)。運動記憶は後者に分類される「手続き記憶 (procedural memory)」に属し(Squire & Zola, 1996)、反復学習によって形成され、獲得後は自動的に実行可能になるという特性をもつ(Doyon & Benali, 2005; Fitts & Posner, 1967)。したがって、運動学習とは、この運動記憶が形成される過程を指すものであり、反復練習を通じて効率化・自動化されていくプロセスである。

2.2 運動記憶研究の転換点：健忘症患者 H.M.の症例

運動記憶研究における大きな転換点となったのは、重度の健忘症患者 H.M. (Henry Molaison) を対象とした古典的研究である (Milner et al., 1998; Scoville & Milner, 1957)。H.M.は、難治性てんかんの治療として、「陳述記憶」の形成に重要な役割をもつ海馬を含む両側内側側頭葉を外科的に切除された。その結果、新たな出来事や事実を長期的に記憶できない前向性健忘を呈し、出会った人物や場所に関する情報を保持できなくなった。

しかし、運動技能の学習を評価する代表的課題である鏡映描写課題（鏡に映った星形の輪郭をペンでなぞる課題; 図 2-1(A)) を連日実施したところ、H.M.は課題を実施したこと自体を翌日に意識的に想起できないにもかかわらず、パフォーマンスは日を追うごとに着実に向上した (図 2-1(B))。この結果は、運動記憶が意識的な想起を必要とする「陳述記憶」とは本質的に異なる性質をもち、海馬とは別の神経機構によって支えられていることを明確に示している。

この発見により、運動記憶は無意識的に形成される「非陳述記憶」の一種として明確に位置付けられた (Cohen & Squire, 1980; Squire, 2004)。以降の研究では、運動学習が主に無意識的なプロセスによって進行する現象として理解されるようになった。

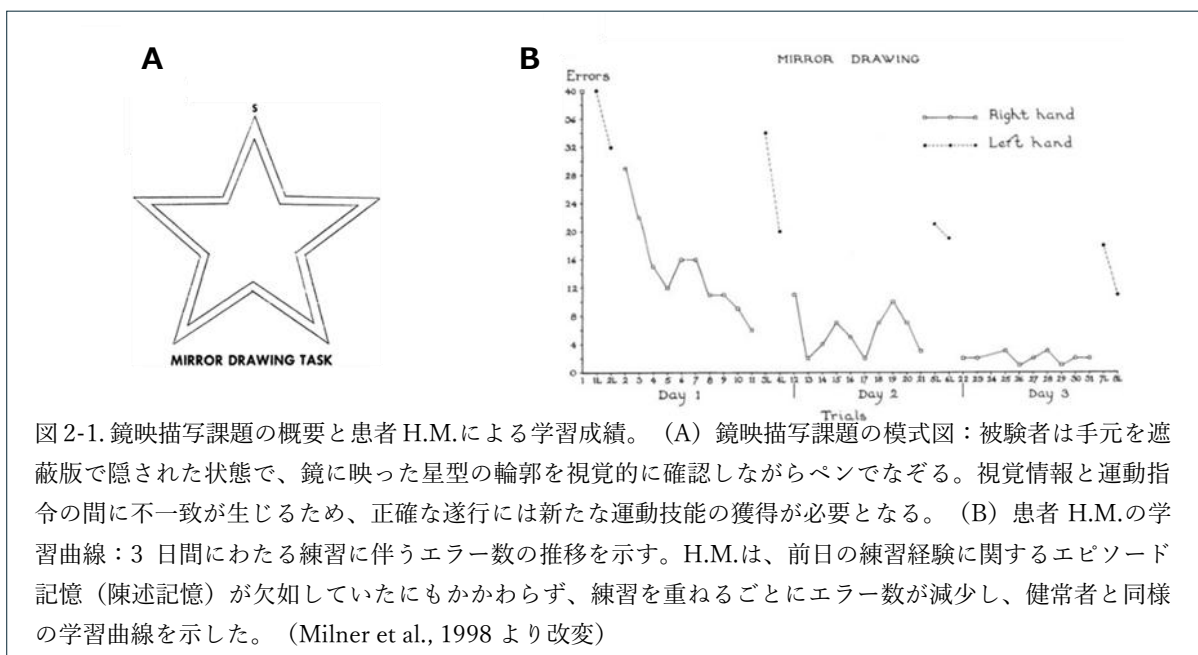


図 2-1. 鏡映描写課題の概要と患者 H.M. による学習成績。(A) 鏡映描写課題の模式図：被験者は手を遮蔽版で隠された状態で、鏡に映った星型の輪郭を視覚的に確認しながらペンでなぞる。視覚情報と運動指令の間に不一致が生じるため、正確な遂行には新たな運動技能の獲得が必要となる。(B) 患者 H.M. の学習曲線：3 日間にわたる練習に伴うエラー数の推移を示す。H.M. は、前日の練習経験に関するエピソード記憶（陳述記憶）が欠如していたにもかかわらず、練習を重ねるごとにエラー数が減少し、健常者と同様の学習曲線を示した。(Milner et al., 1998 より改変)

2.3 運動学習研究の展開

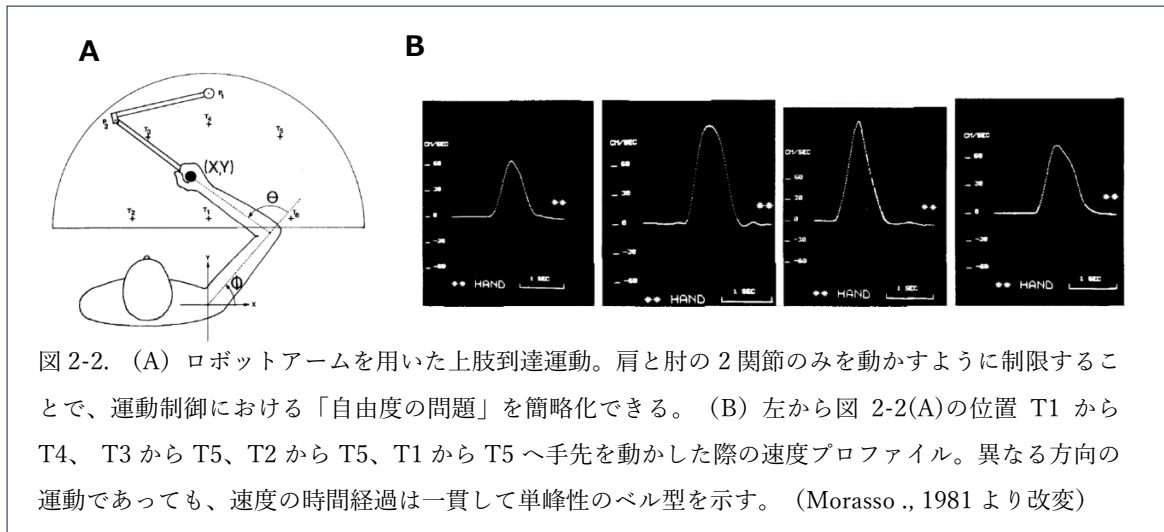
健忘症患者 H.M.の研究以降、運動学習を定量的に調べるための実験的手法が開発され、運動学習の神経メカニズムを探る研究が多く行われてきた。

運動制御の研究において大きな課題となるのが、「自由度の問題 (degrees of freedom problem)」(Bernstein, 1967)である。人間の身体は多数の関節と筋肉から構成されており、単一の動作を実現するためにも理論上無限の運動の組み合わせが存在する。脳はこの膨大な選択肢の中から、目標を最も効率的に達成する運動指令を生成しなければならない。

この複雑な自由度の問題を簡略化し、運動制御の原理を明らかにするための実験的アプローチとして、ロボットアームを用いた上肢到達運動課題が広く利用されてきた (Morasso, 1981; Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994) (図 2-2(A))。上肢の運動は比較的単純な物理法則に基づいて制御されるため、その運動学 (kinematics) や動力学 (dynamics) を数理的に定式化しやすい。実験では、参加者がロボットアームのハンドルを握り、手首の動きを固定することで、肩と肘の 2 関節のみを動かすように制限する。このような設定により、運動制御の基本原則を、計算論的アプローチを通じて検討することが可能となった (Wolpert et al., 2011)。

こうした研究から、到達運動には共通した特徴が存在することが明らかになっている。例えば、運動方向が異なっても、手の軌道はほぼ直線を描き、速度はベル型の滑らかな時間経過を示す (Flash & Hogan, 1985; Morasso, 1981) (図 2-2(B))。このような一貫した運動特性は、身体の構造的自由度の多さにもかかわらず、脳内に運動制御を支える一定の原理や内部表現が存在することを示唆している (Kawato, 1999)。

次節では、上肢到達運動を用いた代表的な運動学習課題を取り上げ、それぞれの特徴と得られてきた知見について概説する。さらに、これらの課題を通して発展してきた計算論的視点から、運動学習メカニズムを説明する理論的枠組みとして重要な「内部モデル」の概念について述べる。



2.4 代表的な運動学習課題

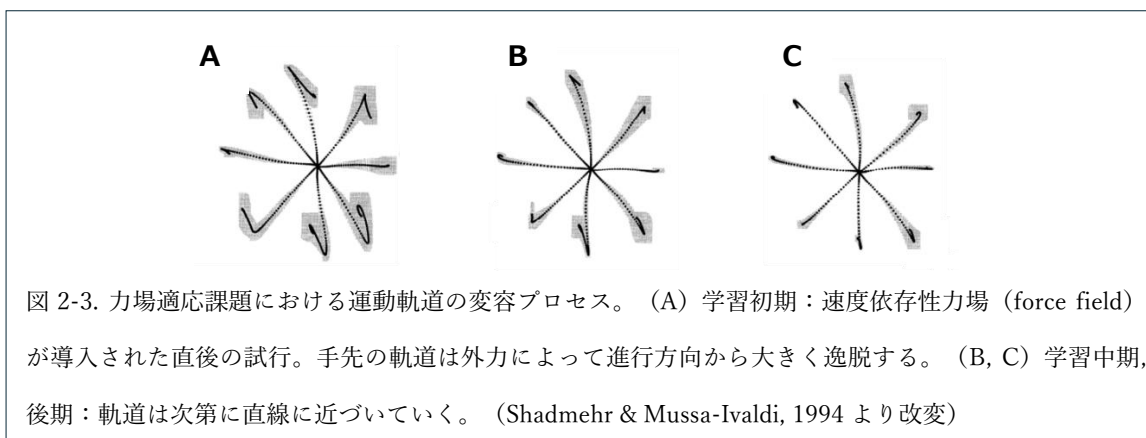
運動学習研究では、上肢到達運動 (reaching movement) を用いた実験課題が広く用いられてきた。この課題は、外界の力学的条件や視覚的フィードバックを実験的に操作することで、学習に伴う運動変容を定量的に評価することが可能である。代表的な課題には、手先に外力を加えることで運動ダイナミクスを変化させる力場適応課題 (force-field adaptation task) (Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994) や、視覚フィードバックを操作してカーソルの動きを意図的にずらす視覚運動回転課題 (visuomotor rotation task) (Krakauer et al., 1999) が挙げられる。

これらの課題では、外乱 (perturbation) が導入された直後、参加者は操作された環境下で目標に正確に到達できず、大きな運動誤差が生じる。中枢神経系はその誤差信号を利用して運動出力を調整する。その結果、試行を追って運動誤差は小さくなり、最終的には正確な動作が再び実現されるようになる。この一連の過程は、外界との相互作用を通じて誤差を修正しながら適応が進む学習プロセスとして理解される (Shadmehr et al., 2010; Wolpert et al., 2011)。

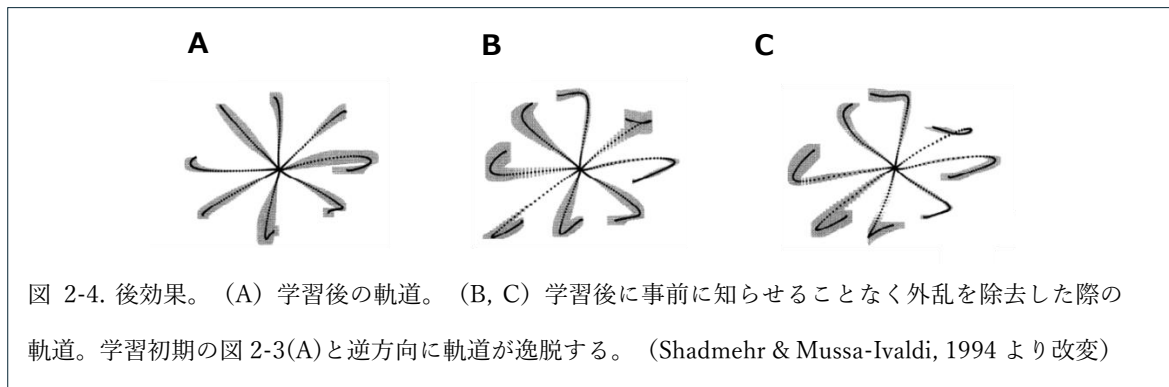
本節では、これら代表的課題の概要、操作される誤差の性質、および学習指標として用いられる測定項目を整理し、これまでに蓄積されてきた知見について概説する。

2.4.1 力場適応課題

力場適応課題は、運動の力学的特性に対する適応を評価するために用いられる。一般的な実験では、参加者がロボットアームのハンドルを把持し、目標に向かって手を動かす際、手先に速度依存性の外力（例：運動方向に対して垂直に働く力）を加える。この外力（force field）により、学習初期では手先の運動軌道が外力方向へ大きく逸脱するが、試行を重ねるにつれて中枢神経系は外力を予測し、それに対抗する力を事前に生成できるようになる。その結果、運動軌道は直線へと近づいていく(Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994)(図 2-3(A-C))。この過程は、外力によって生じた固有感覚誤差（proprioceptive error）を利用して、新しい力学的環境に適応する学習プロセスを反映している(Ostry & Gribble, 2016; Scheidt et al., 2000)。



さらに、学習後に被験者に事前に知らせることなく外乱を除去すると、学習した外力とは反対方向に軌道が偏る後効果（after-effect）が観察される（図 2-4(A-C)）。この後効果の存在は、学習が単なる一時的な修正ではなく、環境の力学的特性を内部に再構築した結果であることを示唆している(Kawato, 1999; Shadmehr & Brashers-Krug, 1997)。



2.4.2 視覚運動回転課題

視覚運動回転課題は、視覚フィードバックと運動出力の対応関係を評価する。実験では、ハンドルと連動するカーソルを操作して目標に到達させる際に、カーソルの位置を実際の手の位置から一定角度（例：30° 反時計回り）回転させて表示する（Krakauer et al., 1999）（図 2-5(A)）。このとき、初期試行ではカーソルが目標から一貫して回転方向にずれるため、到達運動にも同様の方向誤差が生じる。しかし、試行を重ねるにつれて参加者は、この視覚的ずれを補正するような運動を徐々に生成できるようになり、カーソルは再び目標へ正確に向かうようになる（図 2-5(B)）。このプロセスは、視覚誤差に基づく運動出力の再校正を反映しており、外界と身体の対応関係（視覚-運動マッピング）の再学習として理解されている。

さらに、回転を除去した後に、一時的に回転とは反対方向への偏り、後効果が観察されることから、学習が単なる意識的な補正ではなく、内的な運動表現の更新を伴うことが示唆されている（Krakauer et al., 2000; Mazzoni & Krakauer, 2006）。

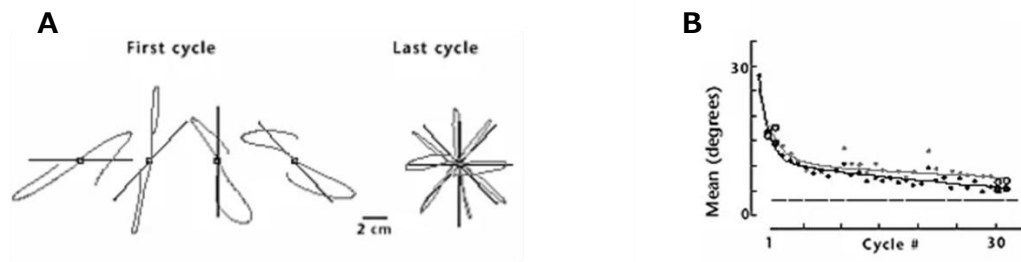


図 2-5. (A) 視覚運動回転課題における 8 方向へのカーソル軌道の変化。左図 (First cycle) は第 1 サイクル (学習初期) の軌道であり、図を分かりやすくするため、8 つのターゲットへの軌道を 2 つずつ 4 組に分割して示している。右図 (Last cycle) は最終サイクル (学習後期) の軌道であり、ターゲットに対してほぼ直線的な軌道が示されている。(B) 視覚運動回転課題における学習曲線。外乱導入直後に生じた大きな誤差は、試行数に伴って指数関数的に減少し、最終的に定常状態に達する。

(Krakauer et al., 1999 より改変)

2.4.3 誤差修正としての運動学習

これらの課題に共通するのは、学習が誤差情報に基づいて進行するという点である。運動中に生じる誤差は、外界の変化や自身の動作のずれを反映する重要な信号であり、脳はこの誤差信号を基に内部表現を更新し、次の試行でより正確な運動を生成する。このように、運動学習は、誤差の修正過程として定義され、誤差信号の検出・評価・修正という一連の情報処理を通じて実現されている (Shadmehr et al., 2010; Wolpert et al., 2011)。

力場適応課題および視覚運動回転課題から得られた知見は、脳が身体や外界の物理的特性を「内部モデル (internal model)」として表現し、それに基づいて予測的に運動を制御しているという考えを強く支持している (Kawato, 1999; Wolpert et al., 1995)。

次節では、こうした誤差修正の学習を支える理論的枠組みとして、計算論的アプローチから提案されてきた「内部モデル」の概念について説明する。

2.5 運動学習の計算論的枠組み：内部モデル (internal model)

運動学習の計算論的理解を発展させる上で中心的な概念となってきたのが、「内部モデル (internal model)」である。内部モデルとは、脳が身体および外界の特性を内的に表現し、その予測に基づいて運動を制御する仕組みを指す(Kawato, 1999; Wolpert et al., 1995)。この枠組みによれば、運動は単なる感覚入力への反射的応答ではなく、予測と誤差修正を繰り返す動的な過程として理解される。

内部モデルには大きく分けて、「順モデル (forward model)」と「逆モデル (inverse model)」の2種類がある。順モデルは、運動指令からその結果生じる身体状態や感覚フィードバックを予測する機構であり、外界の遅延やノイズの影響を受ける前に、運動結果を事前に推定することを可能にする(Miall & Wolpert, 1996)。一方、逆モデルは、目標とする運動結果を達成するために必要な運動指令を生成する役割を担う(Kawato, 1999)。これら2つのモデルは相互に補完的に働き、運動の計画・実行・修正を円滑に進める基盤を形成している。

この内部モデルの枠組みは、予測誤差 (prediction error) の最小化によって学習が進むことを説明している(Shadmehr et al., 2010; Tseng et al., 2007)。実際の感覚フィードバックと順モデルによる予測との間に誤差が生じた場合、その誤差情報をもとにモデルの内部パラメータが更新され、次の運動ではより正確な予測と制御が行われるようになる。この過程は、力場適応課題や視覚運動回転課題で示されているように、意識的な関与を介さずに進行する、自動的かつ無意識的な適応プロセスとして特徴づけられてきた(Mazzoni & Krakauer, 2006)。

このように、内部モデル理論は、運動学習を「誤差の予測と修正」という統一的な原理で説明し、神経計算論的な枠組みとして広く受け入れられてきた。しかし近年、この自動的な適応過程に加えて、意識的な戦略や推論といった高次の認知プロセスが学習に関与することが明らかになりつつある(Taylor et al., 2014)。

次節では、このような意識的プロセスの関与に焦点を当て、従来の内部モデルに基

づく推論だけでは説明しきれない運動学習の新たな側面について述べる。

2.6 運動学習における意識的プロセスの関与

内部モデル理論は、これまで運動学習を主に無意識的・自動的な誤差修正過程として説明してきた。実際、力場適応課題や視覚運動回転課題などでは、学習が意識的な関与や言語的戦略を伴わずに進行することが多く、運動の再校正は主に誤差に基づく自動的な更新によって生じると考えられてきた。こうした背景から、運動学習は長らく「非陳述的記憶」の一形態として位置づけられてきた。

しかし近年の研究では、運動学習には意識的な推論・戦略・再評価といった高次の認知プロセスが関与することが明らかになってきた(Mazzoni & Krakauer, 2006; Taylor et al., 2014)。例えば、視覚運動回転課題においては、学習プロセスを「無意識的な適応 (implicit adaptation)」と「意識的な戦略 (explicit strategy)」という対照的な 2 つの要素に分解して捉えることができる。

従来のモデルが重視してきた「無意識的な適応」は、運動指令から予測される感覚結果と実際のフィードバックとのずれ、すなわち感覚予測誤差 (sensory prediction error) に基づき、内部モデルを徐々に、かつ自動的に再校正するプロセスである (Tseng et al., 2007)。

これに対して、「意識的な戦略」は、カーソルがターゲットに命中したかどうかというパフォーマンス誤差 (target error, performance error) によって駆動される。参加者は「カーソルが右にずれるから、意図的に左を狙おう」といったように、狙いを能動的に変更することで誤差を小さくするよう調整を行う (Taylor et al., 2014; Taylor & Ivry, 2012)。

特に学習の初期段階においては、この意識的な戦略による急速な誤差修正がパフォーマンスの改善に大きく寄与するが、試行を重ねるにつれて無意識的な適応が進行し、

意識的な制御への依存度は徐々に減少していく (McDougle et al., 2015)。すなわち、運動学習は単一の無意識的プロセスではなく、明示的な戦略探索と暗黙的なモデル更新が並行して機能し、動的に相互作用しながら進行する複合的なプロセスとして理解する必要がある (Albert et al., 2022)。

さらに、意識的プロセスの関与は、学習の速度や柔軟性だけでなく、観測された誤差が「学習すべき情報か否か」という解釈にも重要な役割を果たしている。例えば、サッカーのシュートが外れた場面を考えると、その原因が自身のフォームの乱れといった内部要因によるものだと判断された場合、脳はその誤差情報を信頼し、次の試行に向けて運動指令を修正しようとする。一方で、シュートの瞬間に他の選手がぶつかってきたり、突風が吹いたりするなど外部要因が原因であると意識的に認識された場合、その誤差は「学習に値しないノイズ」と解釈され、内部モデルの更新は抑制される (Berniker & Kording, 2008)。

このように、脳は単に誤差の大きさだけでなく、その誤差に対する主観的な信頼度や確信度に応じてモデルをどの程度更新するかを柔軟に調整しており、このプロセスには「驚き (surprise)」や「不確実性 (uncertainty)」といった認知的・情動的な要素が深く関わっている (Nassar et al., 2012)。こうした観点から、運動学習を理解するためには、単なる誤差修正の計算論モデルにとどまらず、学習者の内部状態 (internal state) や認知的関与を捉える新たな枠組みが求められる。

次章では、こうした内部状態を反映する指標として注目されている自律神経応答に着目し、運動学習における認知・情動的側面との関連について検討する。

第3章 自律神経応答による内部状態の評価

運動学習研究は、これまで主に運動出力や誤差修正の動作を通して学習過程を捉えてきた。第2章で述べたように、内部モデル理論に基づく計算論的枠組みは、脳が運動誤差を利用して予測を更新し、環境に適応していく過程を定量的に説明してきた。しかし近年、運動学習は単なる自動的な誤差修正にとどまらず、意識的な推論や戦略の選択、予測の確信度、驚きといった主観的要素が学習過程に影響を及ぼすことが明らかになっている(McDougle et al., 2016; Taylor et al., 2014)。こうした知見は、学習中の認知的・情動のプロセスを含む「内部状態 (internal state)」を考慮する重要性を示唆している(Nassar et al., 2012; Yokoi & Weiler, 2022)。

しかし、これらの内部状態は、行動指標や自己報告だけでは直接的に把握することが難しい。学習者が誤差をどのように受け取り、どの程度の驚きや不確実性を経験しているのかを客観的に評価するためには、脳や身体の自律神経系 (autonomic nervous system; ANS) の反応を利用することが有効である。自律神経系は、認知的負荷、感情、注意、驚きといった心理的状态の変化に伴い即時的に活動が変化することが知られており(Bradley et al., 2008; Kreibig, 2010)、近年では、これらの変化が脳の情報処理過程を反映する生理指標として注目されている(Aston-Jones & Cohen, 2005; Critchley, 2005)。特に、瞳孔径、皮膚電気活動、心拍といった指標は、運動課題中の覚醒水準や注意状態の変化、さらには誤差検出に伴う反応を捉えることができる(Hajcak et al., 2003)。これらの応答を解析することで、学習者の内部状態を客観的に評価し、運動学習における認知的・情動的側面の役割を明らかにすることが可能となる。

本章では、まず自律神経系の構造と機能の概要を述べ、次に各生理指標が示す心理・神経生理学的意味を整理する。そのうえで、これらの指標を運動学習研究に応用した先行研究を紹介し、自律神経応答が学習過程のどの側面を反映しているのかを検討する。

3.1 自律神経系の概要

自律神経系（ANS）は、体温、呼吸、心拍、血圧など、身体の内部環境を恒常的に調節する神経系であり、主に交感神経系と副交感神経系から構成される（Cannon, 1929）。これらは互いに拮抗的に作用し、環境変化や内部状態に応じて生理機能を動的に調整する役割を担っている。例えば、ストレス刺激に直面した際には、交感神経活動が亢進し、心拍数や血圧の上昇、瞳孔径の拡大、皮膚電気活動の増加といった反応が引き起こされる（Kreibig, 2010）。一方、副交感神経系は休息や回復の過程で優位となり、これらの生理反応を基準状態へと戻す働きをもつ（Porges, 2007）。

自律神経系の活動は、従来は無意識的で反射的なものと考えられていたが、近年の研究では、情動・注意・意思決定といった高次の認知過程とも密接に関連することが示されている（Aston-Jones & Cohen, 2005; Critchley & Harrison, 2013）。このことは、自律神経応答が単なる反射的反応ではなく、内部状態を反映する重要な指標であることを示唆している。特に、課題実行中に生じる自律神経応答は、予測や驚き、覚醒などの内的変化を反映し、外界への適応や行動制御の基盤として機能していると考えられている（Bradley et al., 2008; Nassar et al., 2012; Preuschoff et al., 2011）。

こうした観点から、自律神経活動を運動学習研究に導入することは、内部状態の理解を深める上で有望なアプローチである。近年では、誤差信号や注意・覚醒状態など、学習過程に関わる内部状態を自律神経応答から推定しようとする研究が報告され始めており（Yokoi & Weiler, 2022）、これらの指標を用いることで、従来は捉えにくかった内部状態の変化を定量的に評価できる可能性がある。本章では、まず自律神経系の構成と主要な生理指標を概説し、続いてこれらの応答を運動学習研究へ応用する枠組みとその意義について論じる。

3.2 主要な自律神経指標とその生理学的意義

自律神経系の活動は、瞳孔径、皮膚電気活動、心拍など、末梢の生理反応を通して間接的に評価される(Boucsein, 2012; Cacioppo et al., 2007)。これらの指標は、それぞれ異なる神経経路と時定数を持ち、注意、覚醒、不確実性、驚きなど多様な認知状態を反映することが認知神経科学の領域で明らかにされてきた(Aston-Jones & Cohen, 2005; Nassar et al., 2012)。本節では、各指標の生理学的背景と認知領域での主要な知見を整理する。

3.2.1 瞳孔径

瞳孔径 (pupil diameter) は、虹彩中央にある開口部の大きさであり、主に網膜に入る光の量を調節する役割を担う。瞳孔は、交感神経系が支配する瞳孔散大筋と、副交感神経系が支配する瞳孔括約筋の作用によって調整され、光刺激に応じて反射的に変化する(Loewenfeld, 1993)。

一方で、光量が一定であっても、瞳孔径は認知的・情動的状态によって動的に変化し、精神的努力、認知的負荷、注意、驚きといった内部状態の変化に伴い、一過性に散大することが知られている(Kahneman & Beatty, 1966)。この非光学的な瞳孔変化は、青斑核-ノルアドレナリン (LC-NA) 系の活動と密接に関連する(Aston-Jones & Cohen, 2005; Joshi et al., 2016)。LC-NA 系は覚醒調節や注意の切り替えを担う神経機構であり、瞳孔径はその活動量を反映する生理指標として位置づけられる。近年の学習研究において、瞳孔反応は「学習率の調整」や「意思決定バイアス」を反映する重要な指標として位置づけられている。例えば、Nassar ら(2012)は、環境の不確実性が高い状況や、大きな予測誤差が生じた直後には瞳孔径が顕著に増大し、その変化量が直後の学習率(信念の更新量)と正の相関を示すことを報告した。また、Urai ら(2017)は、瞳孔径が大きい、すなわち覚醒水準が高い状態では、過去の選択へのバイアスが弱ま

り、より柔軟な意思決定が行われることを示している。これらの知見から、瞳孔径は単なる覚醒の指標にとどまらず、学習過程における内部モデルの更新量を反映する重要な生理学的パラメータであることが示唆される。

3.2.2 皮膚電気活動

皮膚電気活動 (electrodermal activity; EDA) は、皮膚表面の発汗量に伴う電気伝導性の変化を計測したもので、交感神経活動の指標とされる。発汗腺は交感神経系 (コリン作動性) の支配を受けており (Sato et al., 1989)、覚醒や情動、驚きなどによって活動が上昇する (Boucsein, 2012; Dawson et al., 2017)。特に、刺激後 1-3 秒で出現する一過性の皮膚コンダクタンス反応 (skin conductance response; SCR) は、新奇性や誤差の検出といった内的過程を反映する (Dawson et al., 2017)。認知学習の文脈において、SCR は「誤差に対する驚き」や「フィードバック処理」の指標として活用されている。Hajcak ら (2003) は、エラー直後に SCR が上昇し、その反応が脳波で観察されるエラー関連陰性電位 (error-related negativity; ERN) と相関することを示した。また、環境の変化に対する適応過程では、予測と結果の不一致が大きいほど SCR が上昇することも報告されている (Nassar et al., 2012)。これらの知見から、SCR は学習者が誤差をどの程度「驚き」として受け取ったかを定量化する有効な指標であると考えられる。

3.2.3 心拍・心拍変動

心拍 (heart rate; HR) およびその周期的な変動である心拍変動 (heart rate variability; HRV) は、交感神経系と副交感神経系のバランスを反映する指標である。一般に、精神的努力や情動喚起は交感神経優位による心拍上昇を引き起こすが (Kreibig, 2010)、近年の研究では、HRV が前頭前野の認知制御や情動調整機能を反映する指標として重要視されている (Thayer et al., 2012)。

学習や注意課題の文脈において特に注目されるのが、フィードバック時に生じる「一過性の心拍低下 (cardiac deceleration)」である。Lacey ら(1970)は、心拍の低下が、外部からの感覚情報を正確に取り込むために、身体ノイズを抑制した準備状態を反映すると提唱した。実際、Palser ら(2021)は、課題におけるフィードバックやエラー提示の直後に一過性の R-R 間隔の上昇 (心拍低下) が観察され、この反応が誤差検出や注意資源の再配分といった中枢プロセスと密接に関連していることを報告した。すなわち、心循環系の反応は、単なる代謝的な変動ではなく、認知的負荷への適応や誤差情報処理に関連する脳活動を非侵襲的に評価する指標として機能することが示唆される。

以上の通り、瞳孔径、皮膚電気活動、心拍・心拍変動といった自律神経指標は、それぞれ異なる神経基盤を持ちながらも、学習における「不確実性の推定」「誤差処理」「戦略の切り替え」といった計算論的な内部状態を反映する共通の特性を有している。先行研究の多くは、確率的意思決定課題や知覚課題においてこれらの有用性を示してきたが、運動学習プロセスにおいても同様のメカニズム (意識的戦略の修正や内部モデルの更新) が働いていると考えられる。したがって本研究では、これらの多角的な自律神経指標を用いることで、行動データだけでは可視化が困難であった運動学習中の内部状態のダイナミクスを明らかにすることを目指す。

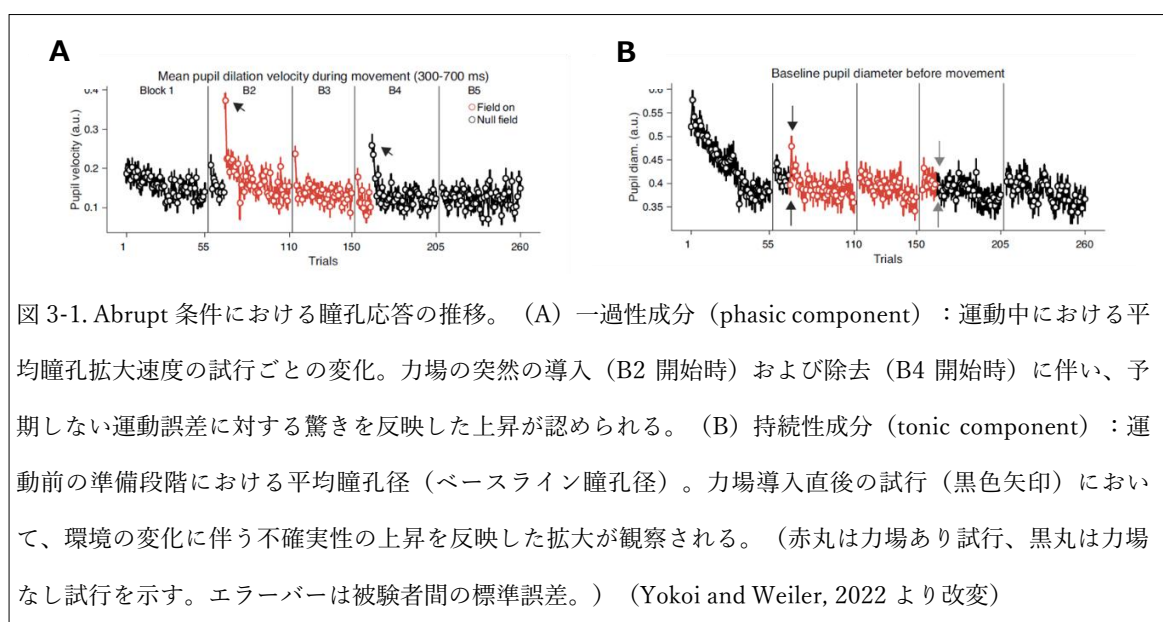
3.3 自律神経応答を用いた運動学習研究

自律神経応答は、注意、覚醒、不確実性、驚きといった内部状態を反映する生理指標として認知学習研究で広く利用されてきた。しかし、運動学習において自律神経指標を計測し、その機能的意義を体系的に検討した研究は極めて限られている。その中で、Yokoi and Weiler(2022)は、運動適応中の瞳孔径 (pupil diameter) の動態を詳細

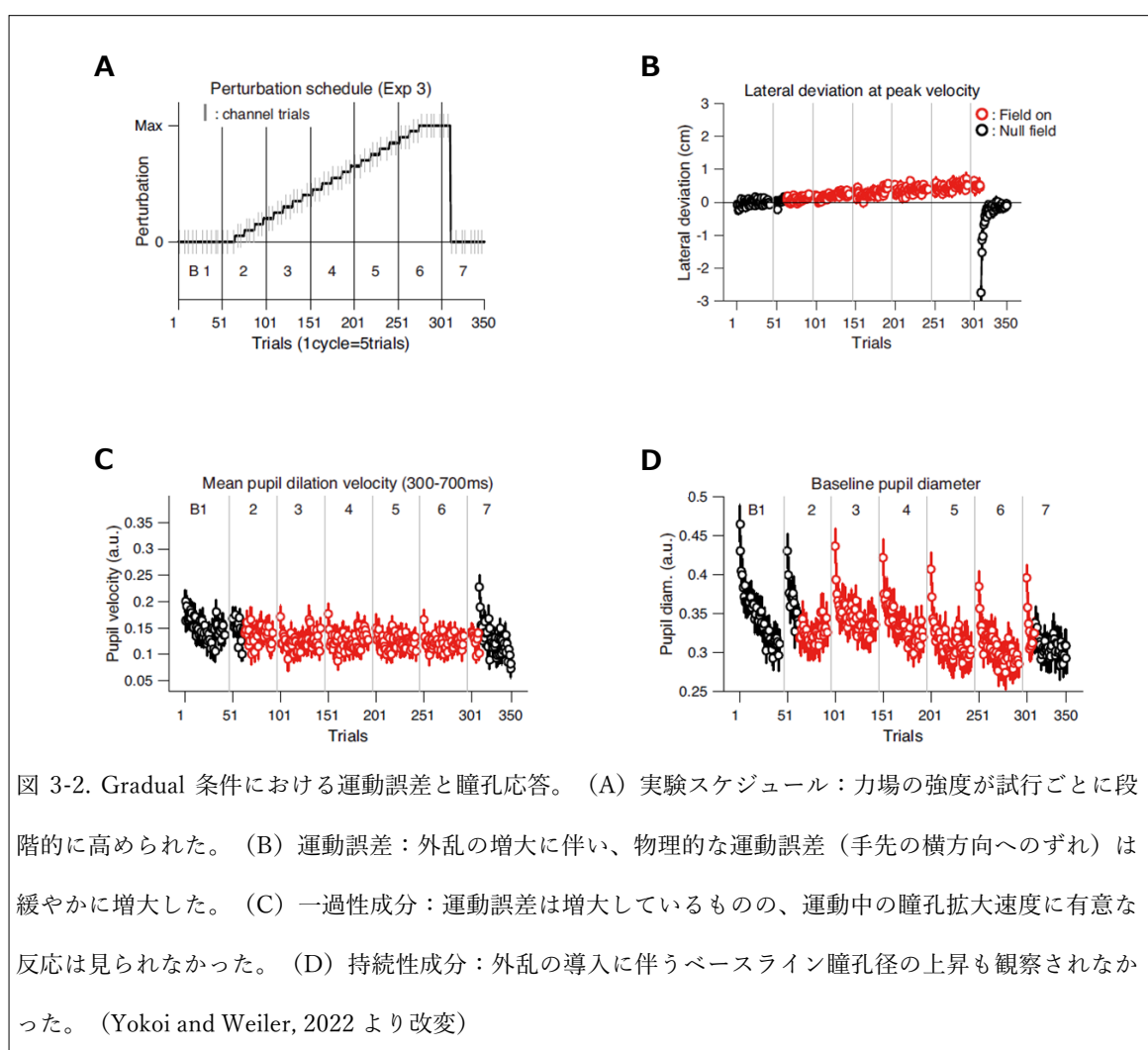
に分析し、運動学習における内部状態の推定に瞳孔径を用いる可能性を初めて示した。

同研究では、ロボットアームを用いた力場適応課題において、運動誤差と瞳孔径の変化の関係を精緻に捉えるため、3つの適応条件（Abrupt, Gradual, Switching）を設定した。この際、瞳孔反応は時間的特性に基づき、2つの成分に分離して解析された。一つは、運動開始前の準備段階における平均瞳孔径である持続性成分（tonic component; ベースライン瞳孔径）であり、もう一つは、運動中に生じる瞳孔径の変化速度や振幅を示す一過性成分（phasic component）である。

解析の結果、Abrupt 条件において力場を突然導入し、大きな予期せぬ誤差を生じさせた直後の試行では、運動中に一過性の瞳孔拡大（phasic dilation）が観察された。これは、予期しない誤差に対する驚き（surprise）を反映していることが示唆された。また、同試行においては運動前のベースライン瞳孔径も拡大しており、これは環境の不安定化に伴う不確実性（uncertainty）の上昇を反映していると考えられている（図 3-1）。



Gradual 条件では、外乱が徐々に強くなるよう設定され、参加者が環境変化に気づかない形で誤差が生じるパラダイムであった。この場合、誤差自体は存在するものの、急激な瞳孔拡大やベースラインの上昇は観察されなかった。この結果は、脳が緩やかな変化を環境のノイズとして処理し、驚きや不確実性の上昇を引き起こさなかったと解釈される。つまり、瞳孔径は物理的な誤差量そのものではなく、誤差がどれほど予測と異なるかという認知的評価を反映する指標であることが示された（図 3-2）。



Switching 条件では、力場の向きがランダムに切り替わる試行が繰り返されるパラダイムとなっており、切り替え時には一過性の瞳孔拡大が観察された。しかし、切り替えが繰り返されるにつれて、誤差の大きさは変わらないにもかかわらず、瞳孔拡大の反応は徐々に減衰した。これは、参加者が環境のランダムな切り替わりという規則性を学習したことで、環境の変化自体が驚きを誘発しなくなったことを示している。これらの結果から、瞳孔径は運動誤差そのものに直接反応するのではなく、誤差に対する認知的プロセスや内部状態（驚き、不確実性、内部モデルの更新など）を反映する指標であることが示唆される（図 3-3）。

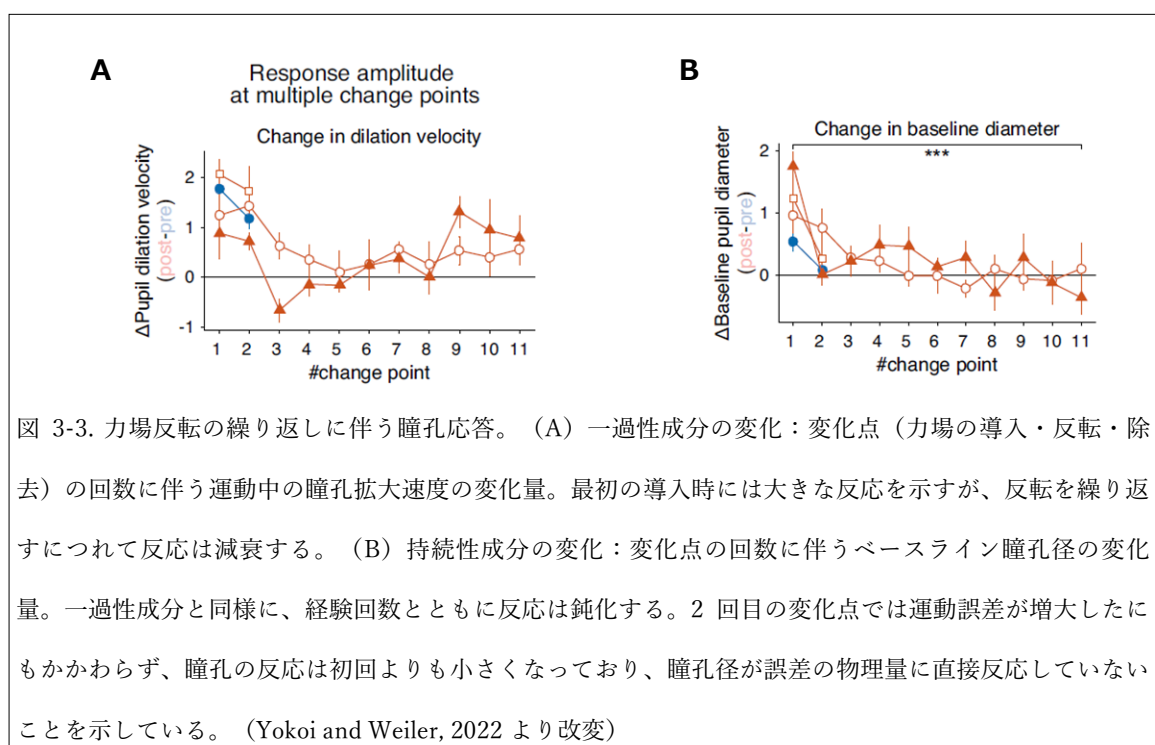


図 3-3. 力場反転の繰り返しに伴う瞳孔応答。(A) 一過性成分の変化：変化点（力場の導入・反転・除去）の回数に伴う運動中の瞳孔拡大速度の変化量。最初の導入時には大きな反応を示すが、反転を繰り返すにつれて反応は減衰する。(B) 持続性成分の変化：変化点の回数に伴うベースライン瞳孔径の変化量。一過性成分と同様に、経験回数とともに反応は鈍化する。2 回目の変化点では運動誤差が増大したにもかかわらず、瞳孔の反応は初回よりも小さくなっており、瞳孔径が誤差の物理量に直接反応していないことを示している。（Yokoi and Weiler, 2022 より改変）

Yokoi and Weiler(2022)は、運動学習研究における自律神経指標の活用に新たな枠組みを提示した点で重要な研究である。しかし、この研究には依然として解決すべき課題が残されている。第一に、誤差処理メカニズムと学習の関係をより精緻に理解できていないという点である。本研究で用いられたパラダイムは、力場を連続的に導入す

る適応課題であり、誤差の発生とそれに基づく修正が連続的に生じるため、それぞれの誤差に対する生理応答と、その直後の学習量を正確に定量して対応づけることが困難であった。誤差情報がどのように処理され、具体的な動作に変換されるのかを明らかにするためには、単発的に誤差を生じさせるパラダイムを設定し、誤差発生直後の自律神経応答と、その誤差に基づく単発の学習率の両方を評価・比較する必要がある。

第二に、視覚誤差に対する自律神経応答が不明である。同研究の実験では、運動中のカーソルフィードバックが消去されていたため、運動中に生じる誤差情報は固有感覚に基づくものであった。そのため、視覚誤差が自律神経系にどのような影響を及ぼすかは依然として明らかではない。運動学習の多くは視覚情報に強く依存するため、視覚運動回転課題のように明確な視覚誤差を操作できるパラダイムを設定し、これに対する応答を明らかにする必要がある。

第三に、多角的な指標による検討が不足している。同研究で測定されたのは瞳孔径に限られており、皮膚電気活動や心拍といった他の指標は測定されていない。瞳孔径は交感神経系と副交感神経系の複雑な相互作用の影響を受けるため、単独では自律神経活動の全体像を把握するには不十分である。複数の指標を併用し、それぞれの異なる時定数や神経経路を統合的に分析することで、誤差処理に伴う内部状態の変化をより詳細に理解できると考えられる。

このように、Yokoi and Weiler(2022)は運動学習中の内部状態を瞳孔径から可視化する新たな研究枠組みを提示したが、単発誤差に対する学習率との関連、感覚モダリティの違い、さらに複数の自律神経指標を用いた包括的評価といった点には未解決の課題が残されている。これらの課題を克服することは、運動学習における誤差処理メカニズムをより深く理解し、内部状態の変化を生理学的観点から明らかにするために重要である。

3.4 本研究の目的

本研究の目的は、運動学習中に生じる自律神経応答を明らかにするとともに、それらの自律神経応答が運動学習とどのように関連するのかを検討し、運動学習における自律神経系の役割を解明することである。

本研究では、運動学習課題中に、瞳孔径、皮膚電気活動、心拍といった複数の自律神経指標を同時に測定し、誤差に対する自律神経応答を多角的に評価する。これにより、従来の瞳孔径のみを用いた研究(Yokoi & Weiler, 2022)では捉えきれなかった、誤差処理に伴う自律神経活動の多様な側面を評価できると考えられる。

さらに本研究では、単発的に誤差を生じさせる実験パラダイムを導入し、誤差発生直後の自律神経応答を直接的に評価する。このパラダイムは、力場適応課題と視覚運動回転課題で用いられ、固有感覚誤差と視覚誤差という異なる感覚モダリティが自律神経系に及ぼす影響を比較検討することを可能にする。

加えて、本研究では、複数の生理指標および行動指標の関係を統合的に理解することを目指す。観測された複数の指標の背後にある潜在的な内部状態をモデル化し、自律神経活動が学習率の調整にどのように寄与するのかを検討することで、学習プロセスにおける生理学的メカニズムの解明に迫る。

本章までに、本研究の背景となる運動学習と自律神経応答の関連性について説明し、本研究の目的を述べた。次章以降では、本研究の目的に基づき実施した 2 つの実験について詳述する。本研究は、誤差の感覚モダリティの違いを検討するため、力場適応課題を用いて固有感覚誤差を操作する実験 1 と、視覚運動回転課題を用いて視覚誤差を操作する実験 2 から構成される。第 4 章では実験 1、第 5 章では実験 2 の方法と結果をそれぞれ報告し、第 6 章では、両実験で得られた自律神経応答の特性、および学習率との関連について考察する。

第 4 章 実験 1：固有感覚誤差に対する自律神経応答と運動学習

第 3 章で述べた本研究全体の目的に基づき、本章では、力場適応課題を用いて固有感覚誤差を操作した実験 1 の方法および結果について詳述する。

4.1 目的

本章の目的は、力場適応課題において外力によって生じる固有感覚誤差に対し、自律神経応答の特性を明らかにすることである。具体的には、瞳孔拡大速度、皮膚コンダクタンス反応、心拍間隔という複数の生理指標を用い、これら一連の応答が固有感覚誤差の大きさに応じてどのように変化するかを評価する。さらに、構造方程式モデリングを適用することで、自律神経活動が学習率の調整にどのように関与しているのかを検証する。

4.2 方法

4.2.1 被験者

実験 1 には 41 名が参加した。サンプルサイズは、複数の自律神経指標を用いた先行研究(de Berker et al., 2016)を参考に設定した。参加者は全員、FLANDERS 利き手テスト(Nicholls et al., 2013; Okubo et al., 2014)により右利きであることが確認され、また神経学的疾患の既往がないことを自己申告した。本研究は情報通信研究機構の倫理委員会の承認を受けて実施され、すべての参加者から事前に書面によるインフォームド・コンセントを取得した。自律神経指標の計測において技術的な問題が生じたため、2 名を解析から除外した。その結果、最終的な解析対象は 39 名となった（平均年齢 ± 標準偏差: 22.5 ± 2.65 歳、男性 27 名・女性 12 名、利き手スコア: 9.74 ± 0.60）。

4.2.2 実験装置

図 4-1 に実験セットアップを示す。参加者は LCD モニターの前に設置された椅子に
着席し、顎台に顎を乗せた状態で課題を行った。右手でロボットマニピュランダム
(Phantom Premium HF 1.5, 3D Systems, Inc.) のハンドルを把持し、モニターに提示
される視覚刺激に応じて運動を実行した。参加者の腕は直接見えないように遮蔽され
た。モニター下部にはアイトラッカー (EyeLink 1000, SR Research Inc., Ontario,
Canada) が設置され、瞳孔径を測定した。モニターと顎台の距離は 44 cm であった。
手の位置を表すカーソル、開始位置、ターゲット位置といった視覚刺激は x-y 平面上
に提示されたが、マニピュランダムによる手の運動は x-z 平面内に物理的に拘束され
た。課題中の輝度変化が瞳孔径に及ぼす影響を最小化するため、すべての視覚刺激の
色は輝度がほぼ均一になるように調整した(Yokoi & Weiler, 2022)。

他の自律神経指標として、心電図 (electrocardiogram; ECG) および皮膚電気活動
(electrodermal Activity; EDA) を多チャンネル生体信号記録装置 (BIOPAC MP160,
BIOPAC SYSTEMS Inc.) により測定した。ECG 電極は左右の鎖骨下および左肋骨部
の 3 点に装着し、EDA 電極は非利き手である左手の中指と示指に装着した。さらに追
加の指標として、指尖容積脈波 (photoplethysmogram; PPG) の計測も併せて実施し
た。参加者 41 名中 19 名から、左手薬指に装着したパルスオキシメータセンサーを用
いてデータを取得した。ただし、PPG は他の自律神経指標に比べて十分なサンプルサ
イズが確保できなかったため、本研究の解析対象からは除外した。

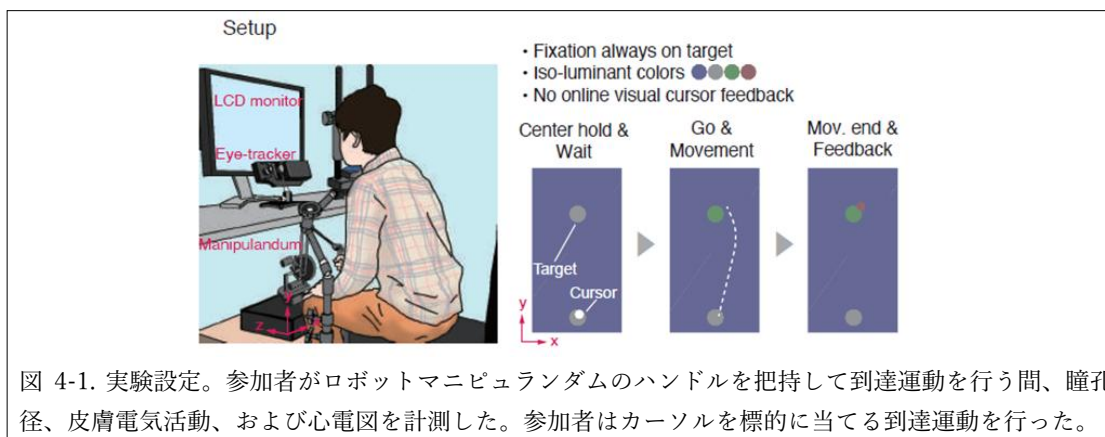


図 4-1. 実験設定。参加者がロボットマニピュランダムのハンドルを把持して到達運動を行う間、瞳孔径、皮膚電気活動、および心電図を計測した。参加者はカーソルを標的に当てる到達運動を行った。

4.2.3 実験手順

4.2.3.1 到達運動の手順

参加者は、開始位置からターゲット（どちらも灰色の直径 16mm の円）の中心に向かって、カーソル（白色の直径 5mm の円）をできるだけ直線的に動かすよう指示された。開始位置とターゲット位置の距離は 10cm であった。カーソルがターゲットに到達した後は、試行終了までカーソルをターゲット上に保持するよう求められた。

参加者には、常にターゲットを正確に狙うこと、視線をターゲットに固定して顔の動きを最小限に抑えること、さらに皮膚電気活動および瞳孔径計測のノイズを低減するために、運動中は左手を動かさず、まばたきを可能な限り抑えるよう指示した。

各試行は、参加者がターゲットを 1.0 秒間安定して注視し、かつハンドルを開始位置に保持した後に開始された。その後、1500-1900ms のランダムな遅延を経て、ターゲットが緑色に変化する GO キューが提示された。運動開始と終了は、ハンドル速度がそれぞれ 3.5 cm/s を超えた時点、ならびに 0.1 cm/s を下回った時点と定義した。運動時間が 1.5 秒を超えた場合には、「Too Slow!」という視覚的メッセージで警告した。

運動終了後には、事象発生から 1.5-3.0 秒後にピークに達する皮膚電気活動を確実に測定するため、3.0 秒間の終点フィードバックを提示した(Dawson et al., 2017)。フィードバック終了後、マニピュランダムハンドルのハンドルは自動的に開始位置へ戻り、1 試行が完了した。

4.2.3.2 実験パラダイム（単一試行学習）

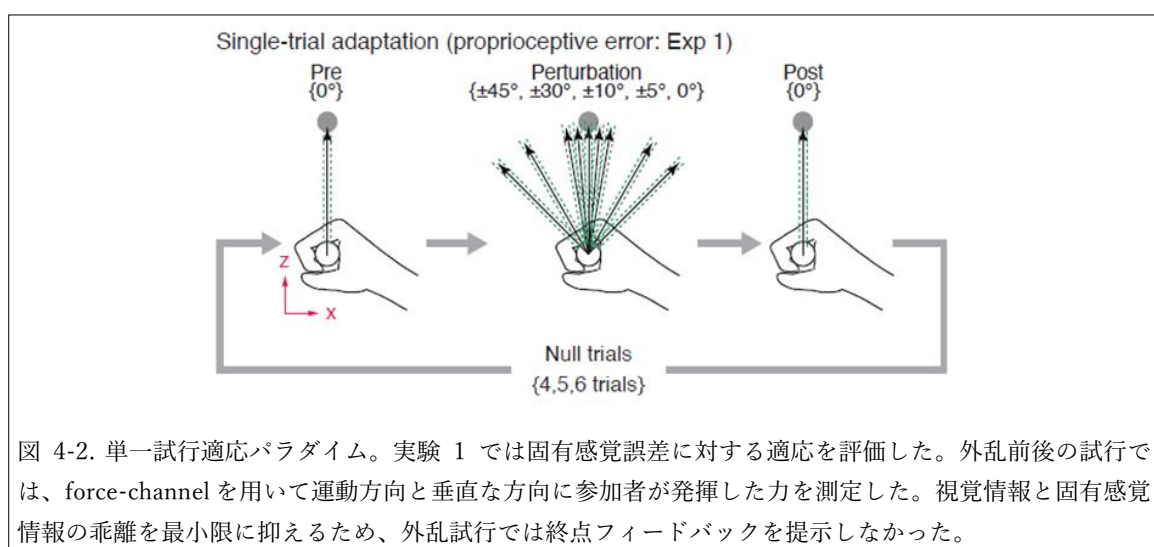
本研究では、運動誤差に対する自律神経応答と、誤差に基づいた学習を正確に測定するため、単一試行適応パラダイム（single-trial adaptation paradigm; 図 4-2）を採用した(Marko et al., 2012)。外乱のない通常の到達運動を 4-6 試行（null 試行）行うごとに、学習評価のための 3 試行（トリプレット）のセットが挿入された。このトリプレットは、1 回の外乱試行（perturbation）を、その直前（pre-perturbation）と直後（post-perturbation）のプローブ試行で挟む形で構成され、外乱によって誘発された

単一試行学習は、この前後 2 つのプロープ試行における運動出力を比較することによって定量化された。外乱の大きさは、9 段階の誤差サイズ (0° , $\pm 5^\circ$, $\pm 10^\circ$, $\pm 30^\circ$, $\pm 45^\circ$) からランダムに選択された。そのため、参加者は、外乱の大きさやタイミングを事前に予測することはできなかった。

4.2.3.3 固有感覚誤差の導入方法とフィードバック条件

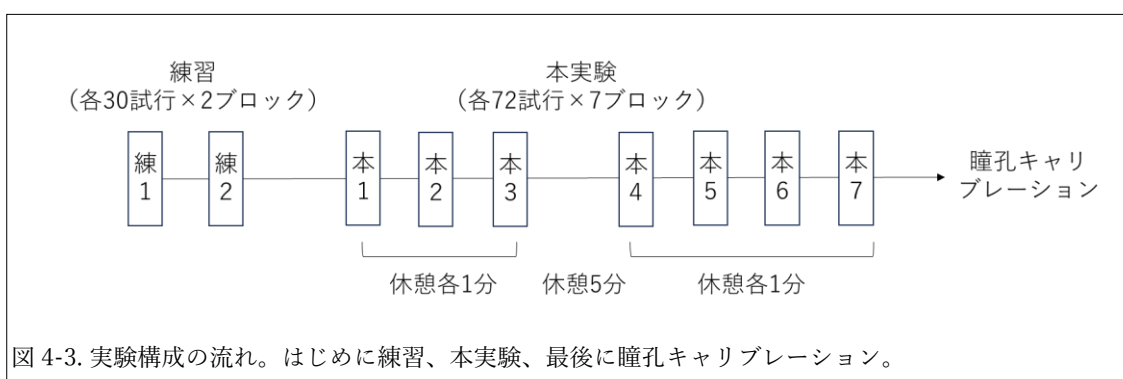
実験 1 では、運動誤差として固有感覚誤差 (proprioceptive error) を導入した。この誤差は、ロボットマニピュランダムを用いた force-channel 法 (Scheidt et al., 2000) により生成した。具体的には、ハンドルの軌道を特定の角度 (0° , $\pm 5^\circ$, $\pm 10^\circ$, $\pm 30^\circ$, $\pm 45^\circ$ のいずれか) に機械的に拘束することで、参加者の手先を強制的にその方向へ誘導する手法である。参加者はターゲットに向かって真っすぐ手を伸ばそうとするが、マニピュランダムが生成する力場により、手先は設定角度の軌道へと強制的に誘導される。その結果、参加者が意図した運動と実際の運動の間にずれが生じ、これを固有感覚誤差と定義した。force-channel の剛性は 23N/m 、粘性は $0.2\text{N}/(\text{cms}^{-1})$ に設定した。

フィードバック条件として、視覚情報と固有感覚情報の不一致を最小限に抑えるため、トリプレット内では終点フィードバックを提示しなかった。オンラインカーソルフィードバックは全試行で提示しなかった (図 4-2)。



4.2.3.4 実験構成

実験構成の流れを図 4-3 に示す。参加者は、本実験に先立ち、外乱のない条件で継続的なカーソルフィードバックを伴う練習を 2 ブロック（各 30 試行）行った。本実験は 1 ブロック 72 試行の計 7 ブロックで構成した。休憩時間は、各ブロック終了後に 1 分間、3 ブロック終了後には 5 分間とした。本実験終了後には、瞳孔のキャリブレーションが行われた。これは、モニターの背景色を水色から白（高輝度）または黒（低輝度）に変化させることで対光反射を誘発し、本実験環境における各参加者の瞳孔径の最大値と最小値を測定するものである。得られた瞳孔径の範囲を用いて、各参加者内で瞳孔データを正規化し、データ解釈の一貫性を確保した(Yokoi & Weiler, 2022)。



4.2.4 データ解析

すべての解析には MATLAB R2015b (MathWorks, Natick, MA, USA)を使用した。実験を通して、マニピュランダムスのデータ（x-z 位置、x-z 速度、ハンドルの x-z command force）およびアイトラッカーのデータ（x-y 視線位置、瞳孔径）は 200Hz でサンプリングした。また、その他の自律神経応答（皮膚電気活動、心拍）については、1000Hz でサンプリングを行った。

4.2.4.1 運動学的データの解析

到達運動の運動学的データは、まず半値全幅 (Full Width at Half Maximum; FWHM) 35ms のガウスカーネルで平滑化した。運動開始は、各試行においてハンドル速度がピーク速度 10%を初めて超えた時点と定義した。同様に、運動終了は、運動開始後にハンドル速度が初めてピーク速度の 10%を下回った時点と定義した。

単一試行における運動出力の誤差依存的な変化と、誤差に対する感受性（すなわち学習率）を評価するため、以下の式を用いた。

$$\delta(p)^i = O_{post}(p)^i - O_{pre}(p)^i \quad (1)$$

$$LR(p) = \frac{\text{median}[\delta(p)^i]}{\text{median}[e(p)^i]} \quad (2)$$

ここで、 $\delta(p)^i$ は、外乱条件 p ($p = \{\pm 45^\circ, \pm 30^\circ, \pm 10^\circ, \pm 5^\circ, 0^\circ\}$)における i 番目の実験ブロック ($i=1,2,\dots,7$) での運動出力の変化（試行間修正量）を表す。 $O_{post}(p)^i$ と $O_{pre}(p)^i$ は、それぞれ i 番目のブロックにおける外乱試行後および前の運動出力を表す。

$LR(p)$ は、単一試行における学習率を表し、 $e(p)^i$ は i 番目のブロックにおける外乱条件 p における運動誤差を表す。分母がゼロに近い場合に、推定値が数値的に不安定になることを避けるため、 0° の外乱条件を学習率の計算から除外した。同様の理由で、学習率の推定値が、理論上の範囲 $[0,1]$ 外になった場合には、欠損値として扱った。

実験 1 では、先行研究(Hayashi et al., 2020; Makino et al., 2023)に従い、 O_{pre} 、 O_{post} 、および e の指標として力積を用いた。力積値は、手のピーク速度に達するまでの 200ms-window において、ハンドルの軌道が拘束されたとき側面に加えられた力の時間積分として定義し、単位は $[\text{N}\cdot\text{ms}]$ であった。外乱試行における力積は、固有感覚誤差 e （式(2)）の指標として使用した。単一試行の学習率は、全ブロックの試行間修正量の中央値を、全ブロックの固有感覚誤差の中央値で除算することで、外乱サイズごとに算出した（式(2)）。

4.2.4.2 瞳孔径データの処理

アイトラッカーで取得した視線位置および瞳孔径は、まず瞬きの 100ms 前から 150ms 後までを除外し、PCHIP (Piecewise cubic Hermite interpolating polynomial) を用いて補間した。視線位置は、フレーム長 55ms の 2 次 Savitzky-Golay フィルターで平滑化して眼球速度を導出し、 $30^\circ/\text{s}$ を閾値としてサッカードを検出した。瞳孔径は、FWHM235ms のガウスカーネルで平滑化した後、本実験終了後のキャリブレーション試行で測定された最小値・最大値を用いて、各参加者内で正規化した。さらに、複数試行にわたるベースラインの緩やかな変化（持続性成分）を除去するため、数値微分 (diff 関数) により一過性指標としての「瞳孔拡大速度」を算出した。時系列データは、運動開始時刻を基準に揃えた(Yokoi & Weiler, 2022)。

4.2.4.3 皮膚電気活動データの処理

皮膚電気活動 (EDA) から、ベースラインの変動を示す皮膚電気レベル (skin conductance level; SCL)、および一過性の変化を示す皮膚電気反応 (skin conductance response; SCR) を算出した。SCL は、Window size 300ms の 2 次 Savitzky-Golay フィルターを用いて平滑化した。SCR は、この平滑化された SCL の数値微分として定義することで、持続性成分の影響を排除した。その後の解析のため、SCL および SCR は 200Hz にダウンサンプリングを行い、瞳孔径データとの一貫性を保つため運動開始時刻に揃えた。

4.2.4.4 心電図データの処理

心電図 (ECG) は、Window size 30ms の 3 次 Savitzky-Golay フィルターで平滑化した後、時間微分を推定して R 波ピークのタイミング検出に使用した。その後、先行研究(Task Force of the European Society of Cardiology the North American Society of Pacing Electrophysiology, 1996)の基準に基づき、連続する R 波ピーク間の時間間隔 (j 番目と $j+1$ 番目の時間差) を R-R 間隔 (R-R interval; RRI) として再構築した (図 4-

4)。得られた不均一な RRI は、0 次 hold interpolation による補間を行い、200Hz でリサンプリングした。検出された R 波イベントの範囲外のデータについては、両端の値を用いて外挿処理を行った。最終的な RRI は、FWHM235ms のガウスフィルターで平滑化した後、各参加者内で z 変換（標準化）を適用した。誤差に関連する心拍変化はフィードバック後の評価を反映することが示唆されているため (Di Gregorio et al., 2024)、RRI は運動終了時刻を基準として揃え、各試行における運動終了時点の値を用いてベースライン補正を行った。

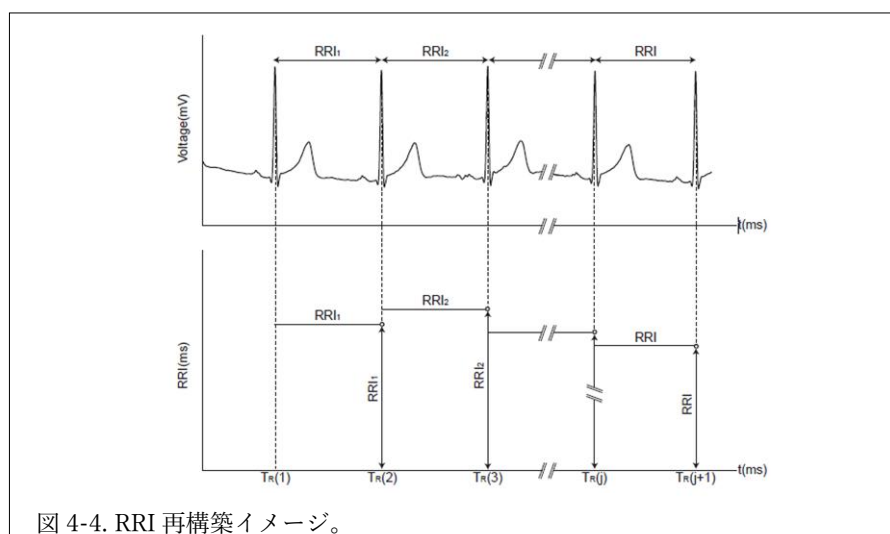


図 4-4. RRI 再構築イメージ。

4.2.4.5 一過性自律神経応答の抽出

各試行の一過性自律神経応答の代表値を決定するため、まず全参加者の平均時系列データに対し、cluster-based permutation test (Maris & Oostenveld, 2007) を適用した。小さい誤差 ($|p| \leq 10\%$; Small) 試行と大きい誤差 ($|p| \geq 30\%$; Large) 試行の間で有意差が認められた時間枠を関心領域 (ROI) として定義した。各試行の代表値は、この ROI 内の平均値として算出した。最終的な解析変数として、外乱試行 (perturbation) とその直前の試行 (pre-perturbation) の代表値の差分 (Δ 瞳孔拡大速度、 Δ SCR、 Δ z-RRI) を算出した。各指標の算出において、Go cue 提示前の運動準備期間における平均値をベースラインとし、このベースライン値を各試行のデータから減算した。

これにより、持続性成分の影響を除外し、一過性応答の純粋な変化量を抽出した。

以上の処理により算出された一過性自律神経応答、および運動学的データを用いて、次節（4.1.5）で述べる統計解析を実施した。

4.2.5 統計解析

本研究では、誤差に対する自律神経応答の動的変化、および自律神経活動と運動学習との関係を明らかにするため、以下の 2 段階の統計解析を行った。まず、外乱サイズが自律神経応答の時系列データに及ぼす影響を検討した（4.1.5.1）。次に、自律神経活動と学習率との関係を説明する仮説的メカニズムの妥当性を検証するため、構造方程式モデリングを用いた解析を実施した（4.1.5.2）。

4.2.5.1 時系列比較

外乱サイズが自律神経応答の時系列データに及ぼす影響を検討するため、小さい誤差 ($|p| \leq 10^\circ$; Small) 条件と大きい誤差 ($|p| \geq 30^\circ$; Large) 条件の比較を行った。

統計検定には、時系列データの多重比較問題を考慮し、cluster-based permutation test (Maris & Oostenveld, 2007) を適用した。有意水準は $p < 0.05$ 、クラスター形成のための閾値は $p < 0.01$ とし、両側検定にて 10^4 回のランダム並び替え (permutation) を実施した。解析には MATLAB 実装 (permutest.m; Gerber, 2019) を用いた。

補足的な解析として、偽発見率 (false discovery rate; FDR, $q < 0.05$) に基づく多重比較補正 (Benjamini & Hochberg, 1995) を適用した mass t-test (各時間フレームにおける t 検定の連続) も実施した。FDR 補正には、MATLAB 実装 (fdr_bh.m; Groppe, 2015) を用いた。

その結果、本実験では、先行研究 (Yokoi & Weiler, 2022) と同様に、有意な時間領域の特定において両検定手法が整合した結果を示したことから、統計的判定の妥当性が確認された。

4.2.5.2 構造方程式モデリング (SEM)

誤差に対する一過性自律神経応答と学習率との関係を評価するため、構造方程式モデリング (Structural Equation Modeling; SEM) を適用した。自律神経応答が学習率に影響を与えるという仮説に基づき、複数のモデルを事前に設定した。これらには、潜在変数の構成や自律神経指標間の相互作用 (交感神経・副交感神経の独立性など) の違いを反映した 5 種類のパスモデルが含まれる。各モデルの適合度を比較した結果、単一の自律神経状態を仮定した最も単純なモデル (OneANS モデル) が、他の生理学的に複雑なモデルよりも、両実験において一貫して良好な適合度を示したため、これを主解析モデルとして採用した (各モデルの詳細は巻末の補足資料を参照)。

モデルの構成について、観測変数 (manifest variables) には、外乱サイズごとに平均化された自律神経応答 (Δ 瞳孔拡大速度、 Δ SCR、 Δ z-RRI)、誤差サイズ (Err)、および学習率 (LR) を用いた (0° 条件は数値的不安定性のため除外)。潜在変数 (latent variables) として、自律神経状態 (ANS)、予測誤差の内部表現 (PE)、および学習率 (LR) を定義した。測定モデルについては、PE を観測変数 Err によって規定される形成指標 (formative indicator) とし、ANS および LR は反映指標 (reflective indicator) として設定した。

解析には、形成指標を含むモデルに適しており、かつデータの非正規性に対しても頑健な Partial Least Square SEM (PLS-SEM) approach (Vinzi et al., 2010) を用いた。実装には MATLAB 用 PLS-SEM Toolbox (Aria, 2016) を使用した。各パス係数および因子負荷量の 95% 信頼区間は、参加者単位のブートストラップ法 (5,000 回のリサンプリング) により推定した。

4.3 結果

本節では、実験1における力場適応課題中の固有感覚誤差に対する結果を述べる。まず、誤差によって誘発された自律神経応答および運動学習率の動態をそれぞれ示し、続いて両者の関係性について検討した結果を報告する。自律神経応答の算出方法の詳細については、本章「4.1 方法」の「4.1.4 データ解析」を参照されたい。具体的には、まず各自律神経指標の一過性応答の結果を示し、次いで運動学習率の結果を報告する。最後に、自律神経活動と学習率との関係に関する仮説的因果構造の検証結果を記述する。

4.3.1 一過性自律神経応答の時系列変化

固有感覚誤差によって誘発された一過性自律神経応答の時系列変化について、各自律神経指標（ Δ 瞳孔拡大速度、 Δ SCR、 Δ z-RRI）の解析結果を報告する（算出方法の詳細は 4.1.4.5 参照）。統計解析には、前述の cluster-based permutation test (Maris & Oostenveld, 2007) を用い、誤差のない Null 条件、小さい誤差 ($|p| \leq 10^\circ$) の Small 条件、および大きい誤差 ($|p| \geq 30^\circ$) の Large 条件の 3 条件間における差異を検証した。その結果、全指標において、誤差サイズに依存した特徴的な時間的応答パターンが確認された（図 4-5）。以下に、各指標の詳細な解析結果を述べる。

4.3.1.1 瞳孔拡大速度

瞳孔拡大速度については、運動開始（Onset）を基準とした解析の結果、Small 条件と Large 条件の間に 3 つの有意なクラスターが検出された（図 4-5(A), 表 4-1）。まず、Large 条件は Small 条件と比較して、運動中の早い段階である 170-775ms の区間（ROI 1）において、有意に大きな瞳孔拡大を示した（ $p < 0.001$ ）。これは、生じた誤差に対する迅速な反射的反応であると考えられる。続いて、1090-1360ms の区間（ROI 2）においても、再び有意な瞳孔拡大が観察された（ $p = 0.014$ ）。その後、

1545-2255ms の区間 (ROI 3) では、逆に Large 条件において有意な瞳孔縮小 (負の拡大速度) が認められた ($p < 0.001$)。以上の結果から、瞳孔径の応答は誤差の大きさに応じて、時間的に多相的な変化パターンを示すことが明らかになった。

4.3.1.2 皮膚コンダクタンス反応 (SCR)

皮膚コンダクタンス反応 (SCR) については、運動開始 (Onset) を基準とした解析の結果、Small 条件と Large 条件の間に有意なクラスターが検出された (図 4-5(B), 表 4-1)。Large 条件は Small 条件と比較して、1595-3495ms の区間において有意に高い応答を示した ($p < 0.001$)。SCR は刺激提示から応答の開始までに 1-3 秒程度の潜時を伴うことが知られている (Dawson et al., 2017)。本結果で得られたクラスターの出現タイミングはこの知見と整合しており、この応答は運動中に生じた誤差に対する一過性の反応であると考えられる。発汗は交感神経線維によってのみ支配されていることから、この Δ SCR の上昇は、誤差サイズに依存した交感神経活動の亢進を直接的に反映したものである。

4.3.1.3 心拍間隔 (RRI)

心拍間隔 (RRI) については、運動終了 (Offset) を基準とした解析の結果、Small 条件と Large 条件の間に有意なクラスターが検出された (図 4-5(C), 表 4-1)。Large 条件は Small 条件と比較して、運動終了後の 1020-1665ms の区間において有意に高い値、すなわち一過性の心拍低下を示した ($p = 0.028$)。この反応は、選択反応課題における誤反応や反応遅延の直後に生じる心拍低下を報告した先行研究 (Hajcak et al., 2003) の知見と整合する。したがって、本研究で観察された運動終了後の Δ z-RRI の上昇は、大きな誤差に対するフィードバック処理、あるいは事後的な評価プロセスに伴う迷走神経 (副交感神経) 活動の亢進を反映している可能性がある。

以上の結果から、固有感覚誤差の提示は、瞳孔拡大速度、皮膚コンダクタンス、および心拍間隔といった複数の自律神経指標において、誤差サイズに依存した特徴的な一過性応答を引き起こすことが示された。次節では、誤差サイズと自律神経応答との定量的関係をより詳細に検討するため、各指標で同定された有意なクラスター区間における平均応答量（ Δ 瞳孔拡大速度、 Δ SCR、 Δ z-RRI）と、実験で設定した 9 段階の誤差サイズ（ 0° , $\pm 5^\circ$, $\pm 10^\circ$, $\pm 30^\circ$, $\pm 45^\circ$ ）との関係を評価する。

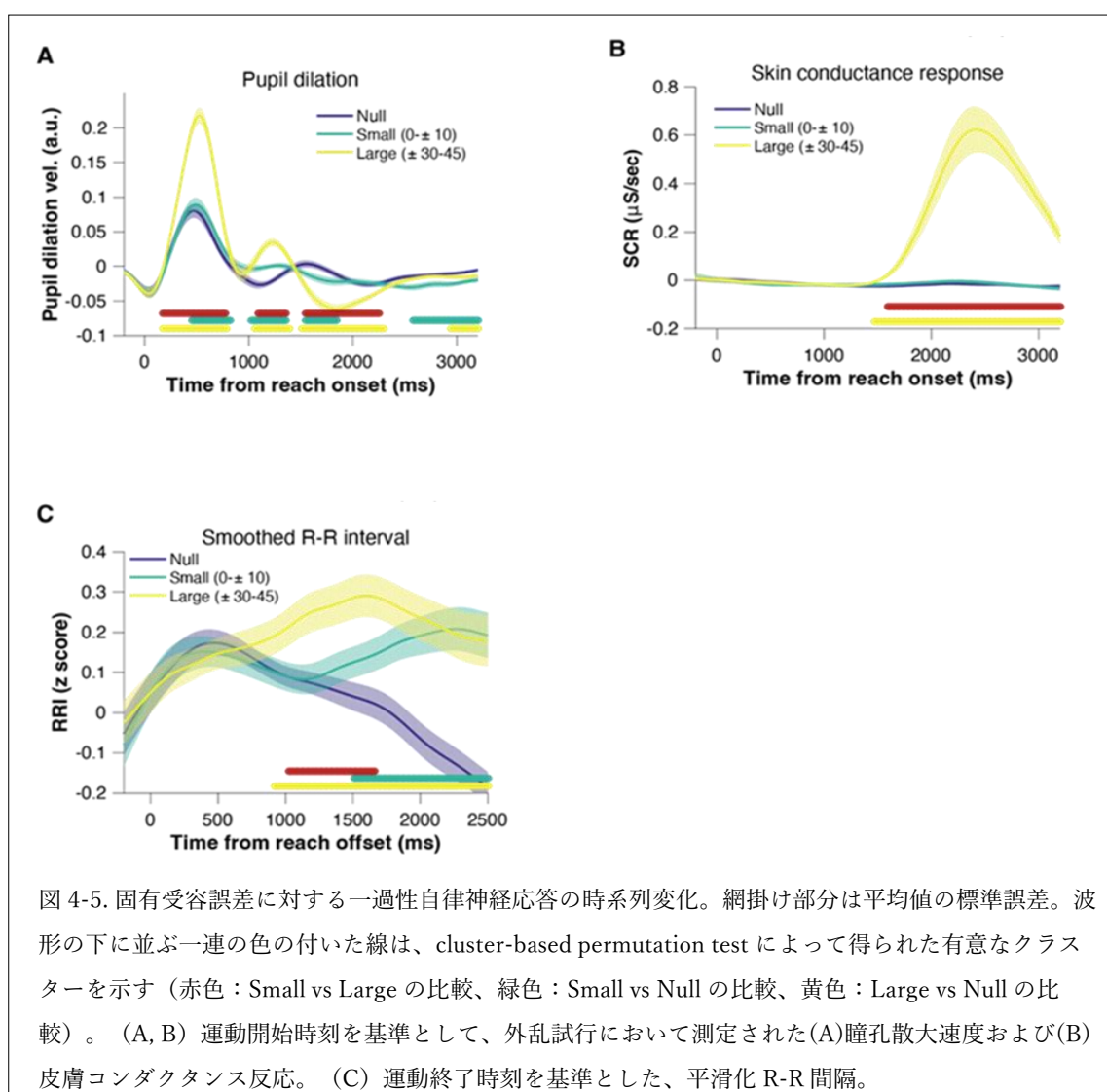


表 4-1. 固有感覚誤差に対する一過性自律神経応答の時系列データにおいて検出された、有意な効果を示す時間的関心領域 (ROI)

Variables	Comparison	Start	Center	End	Extent	p-Values
Pupil velocity	Null vs. Large	170	480	790	620	1.00×10^{-4}
		1510	1900	2295	785	1.00×10^{-4}
		2940	3235	3535	595	0.002
		1060	1225	1395	335	0.002
	Null vs. Small	2575	3050	3525	950	1.00×10^{-4}
		455	635	820	365	0.003
		1025	1190	1360	335	0.004
		1545	1695	1845	300	0.022
	Small vs. Large	170	470	775	605	1.00×10^{-4}
		1545	1900	2255	710	1.00×10^{-4}
		1090	1225	1360	270	0.014
SCR	Null vs. Large	1465	2455	3445	1980	1.00×10^{-4}
	Small vs. Large	1595	2545	3495	1900	1.00×10^{-4}
RRI	Null vs. Large	915	1870	2830	1915	1.00×10^{-4}
	Null vs. Small	1505	2165	2830	1325	0.0003
	Small vs. Large	1020	1340	1665	645	0.028

4.3.2 誤差サイズと自律神経応答の定量的関係

前節の比較により、特定の誤差条件下で一過性自律神経応答が生じることが確認された。本節では、これらの応答が誤差の大きさに応じてどのように変化するかをより詳細に検討した。

具体的には、前節で同定された各指標の ROI における平均応答量 (Δ 瞳孔拡大速度、 Δ SCR、 Δ z-RRI) を算出した。図 4-6 に示すように、横軸の誤差サイズは、外乱試行中に手に加わった外力のピーク速度までの時間積分値 (物理的な誤差量) として定義し、9 段階の誤差条件 (0° , $\pm 5^\circ$, $\pm 10^\circ$, $\pm 30^\circ$, $\pm 45^\circ$) と対応付けた。

解析の結果、すべての指標において、誤差サイズの増大に伴い応答振幅が一貫して増加する傾向が認められた。瞳孔拡大速度については、初期の拡大 (ROI 1) 、それに続く第 2 相の拡大 (ROI 2) 、およびその後の縮小 (ROI 3) のいずれも、誤差が大

きくなるほどその振幅（絶対値）が増大した。また、SCR および RRI についても同様に、大きな誤差に対してより強い応答を示した。

さらに、これらの応答には左右方向の非対称性が観察された。右腕の生体力学的特性の影響により、同じ角度設定であっても、左方向より右方向（正值）において実際の物理的な誤差量が大きくなる傾向がある。各自律神経指標の応答強度はこの物理的誤差の非対称性と一致していた。

以上の結果は、一過性自律神経応答が外乱の角度設定といった外乱のカテゴリ（種類）に基づいて生じるのではなく、手にかかる力の予測値と実測値の差、すなわち実際に生じた物理的な誤差の大きさに依存して連続的に変化する「量依存的（dose-dependent）」な特性を持つことを示唆している。

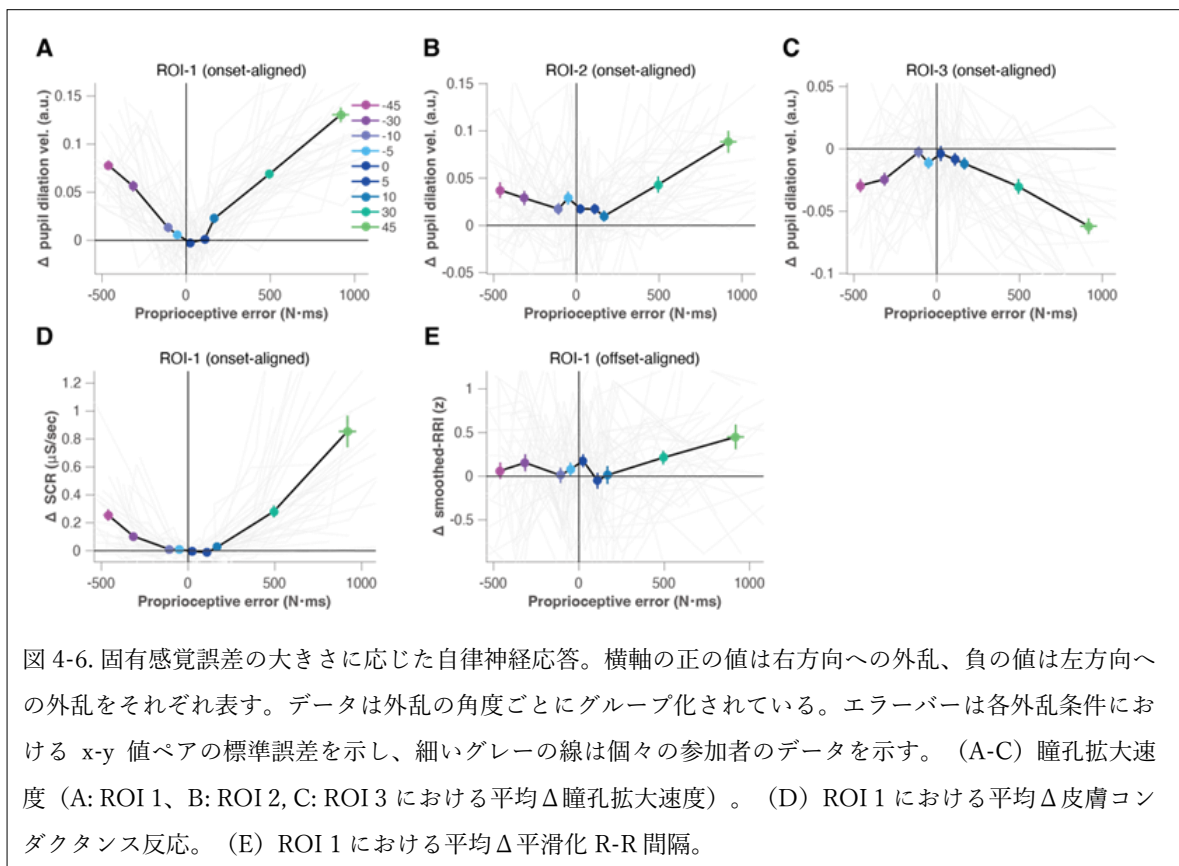


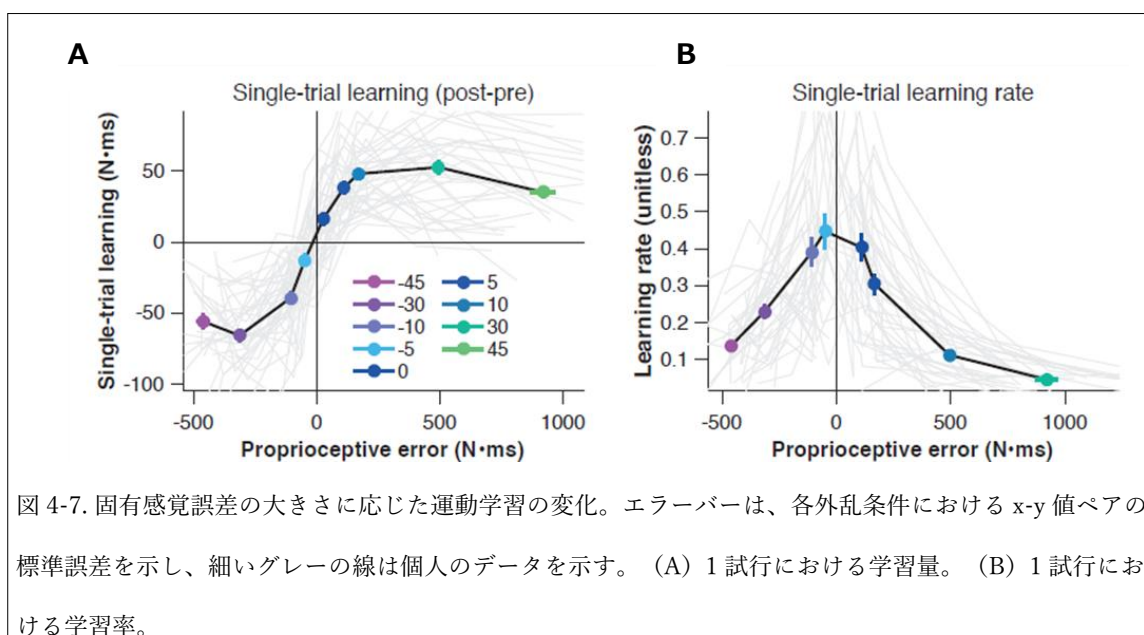
図 4-6. 固有感覚誤差の大きさに応じた自律神経応答。横軸の正の値は右方向への外乱、負の値は左方向への外乱をそれぞれ表す。データは外乱の角度ごとにグループ化されている。エラーバーは各外乱条件における x-y 値ペアの標準誤差を示し、細いグレーの線は個々の参加者のデータを示す。（A-C）瞳孔拡大速度（A: ROI 1, B: ROI 2, C: ROI 3 における平均 Δ 瞳孔拡大速度）。（D）ROI 1 における平均 Δ 皮膚コンダクタンス反応。（E）ROI 1 における平均 Δ 平滑化 R-R 間隔。

4.3.3 誤差サイズに伴う運動学習の変化

本節では、固有感覚誤差に対する単一試行の運動適応（single-trial reach adaptation）の結果を述べる。外乱試行の直前と直後の試行における運動出力の差分を修正量（single-trial learning）と定義し、これを物理的な誤差量で割った値を学習率（learning rate）、すなわち誤差に対する感度として算出した。

修正量と誤差サイズの関係を図 4-7(A)に示す。誤差が小さい範囲（ $\pm 5^\circ$ ， $\pm 10^\circ$ ）では、誤差の増大に伴い修正量も線形に増加したが、大きな誤差（ $\pm 30^\circ$ ， $\pm 45^\circ$ ）に対しては修正量の増加が飽和する傾向が確認された。この関係を学習率の観点から評価すると、誤差が小さい条件で学習率は最も高く、誤差サイズ（絶対値）が大きくなるにつれて学習率が有意に低下するという、非線形な感度の減衰が示された（図 4-7(B)）。

大きな誤差に対する学習率の低下は、脳が大きな誤差を、運動指令の不備ではなく、外部環境の一時的な変動として処理し、適応への寄与を抑制するためであると解釈されている (Hayashi et al., 2020; Marko et al., 2012)。本研究で観察された固有感覚誤差に対する学習特性も、これら視覚情報や力学的情報を用いた従来知見と整合するものであった。



以上の行動データの解析から、固有感覚誤差に対する運動学習は誤差サイズに対して一様ではなく、大きな誤差に対してはその修正効果が抑制されるという特性が確認された。次節以降では、この学習率の変化と、前節で述べた一過性自律神経応答との関連性について検討を行う。

4.3.4 自律神経活動と学習率の関係：構造方程式モデリングによる検討

本節では、誤差によって誘発される一過性自律神経活動が運動学習率に影響を及ぼすという仮説を検証するため、構造方程式モデリング（SEM）を用いた解析の結果を述べる。解析は二段階で行った。まず、複数の自律神経指標を包括的に扱ったモデル（OneANS モデル）により、全身的な自律神経状態と学習率の関連を検討した。次に、特定の生理学的メカニズムをより詳細に評価するため、交感神経活動に着目したモデル（Sym モデル）を構築し、結果の頑健性を検証した。

4.3.4.1 包括的な自律神経状態（OneANS モデル）による検討

主解析モデルでは、予測誤差の内部表現（PE）、自律神経状態（ANS）、および学習率（LR）の3つの潜在変数間の因果関係を仮定してモデルを構築した（図 4-8）。実験 1 のデータに対するモデル適合度を評価した結果、Standardized Root Mean Square Residual (SRMR) は 0.040、Tucker-Lewis Index (TLI) は 0.992 となり、本モデルがデータに対して良好な適合を示すことが確認された。

SEM の結果、モデル内の主要なパスにおいて統計的に有意な関係性が認められた（図 4-8, 表 4-2, 4-3）。まず、PE から ANS へのパスは、有意な正の値を示した（標準化係数 $[\beta] = 0.752$, 95%信頼区間[95%CI]: $[0.697, 0.805]$ ）。この結果は、運動中に生じた誤差が大きいほど、自律神経系の反応も強まることを示している。次に、本研究の主要仮説に関わる ANS から LR へのパスは、有意な負の値を示した（ $\beta = -0.163$, 95%CI: $[-0.277, -0.051]$ ）。すなわち、誤差によって高まった自律神経系の活性が、

その後の学習率を抑制する方向に作用することが明らかとなった。さらに、PE から LR への直接的なパスについても、有意な負の値が認められた ($\beta = -0.443$, 95%CI: [-0.539, -0.351])。これは、自律神経応答を介さない直接的な経路においても、誤差サイズが大きくなるにつれて学習率が抑制されることを示している。

以上の結果を総合すると、誤差によって誘発される自律神経活動は、誤差サイズに依存した学習率の低下に対して部分的な媒介効果 (partial mediation) を有することが示唆された。すなわち、誤差に伴う一過性の自律神経応答が、学習率を低下させる生理学的な一因として機能するという本研究の仮説が支持された。

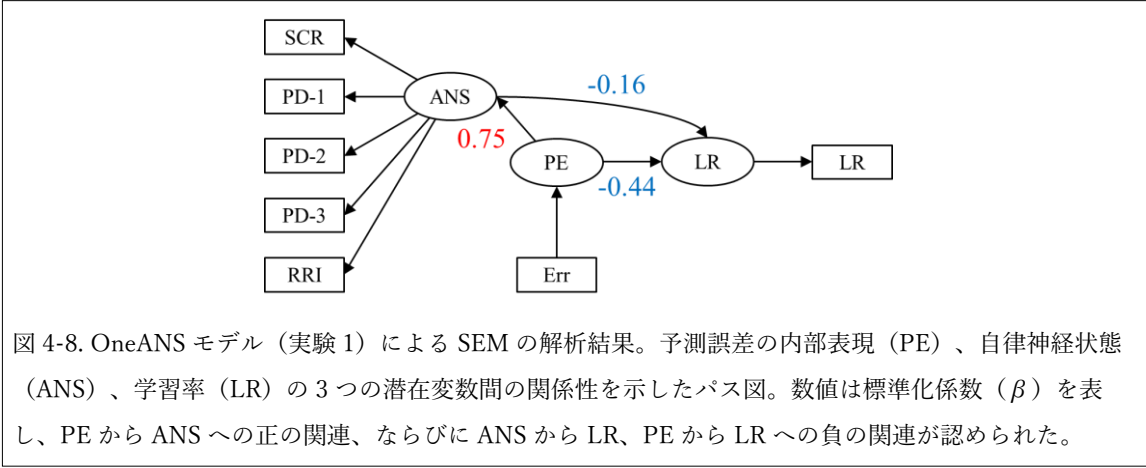


表 4-2. OneANS モデル（実験 1）における SEM の結果 (path coefficients)

Paths	Sample estimates	Bootstrapped 95% CIs
PE to ANS	0.752	[0.697, 0.805]
PE to LR	-0.443	[-0.539, -0.351]
ANS to LR	-0.163	[-0.277, -0.051]

表 4-3. OneANS モデル（実験 1）における SEM の結果 (loadings)

Variables	Sample estimates	Bootstrapped 95% CIs
SCR	0.845	[0.799, 0.884]
PD-1	0.833	[0.787, 0.872]
PD-2	0.602	[0.49, 0.704]
PD-3	-0.677	[-0.759, -0.577]
RRI	0.204	[0.053, 0.356]

4.3.4.2 交感神経活動に着目した追加検証

前項のモデル（OneANS モデル）では複数の自律神経指標を包括的に扱ったが、生理学的な背景を考慮すると、誤差によって誘発されるこれらの一過性応答は、主に青斑核 - ノルアドレナリン（LC-NA）系を介した交感神経活動の亢進を反映している可能性が高い(Joshi et al., 2016; Nieuwenhuis et al., 2005)。実際、瞳孔径や皮膚電気活動は交感神経系の支配を強く受ける指標であり、これらは覚醒レベルの上昇と密接に関連している(Bradley et al., 2008)。そこで、前項の結果が特に交感神経活動によって駆動されていることを検証し、その解釈をより強固なものとするため、交感神経指標に着目した追加モデル（Sym モデル）を構築し、同様の解析を行った（図 4-9）。

Sym モデルでは、自律神経状態を表す潜在変数を「交感神経活動（Sympathetic Activity; Sym）」とし、その観測変数には交感神経活動を反映する指標である瞳孔拡大速度（PD-1, PD-2, PD-3）および皮膚コンダクタンス反応（SCR）を採用した。一方、副交感神経活動の影響が比較的大きいと考えられる心拍間隔（RRI）は、本モデルから除外した。予測誤差（PE）および学習率（LR）の構成は、OneANS モデルと同一とした。

Sym モデルにおける解析の結果、OneANS モデルと同様の傾向が確認された（図 4-9, 表 4-4, 4-5）。具体的には、PE から Sym へのパスは、有意な正の値を示した（ $\beta = 0.744$, 95%CI: [0.686, 0.798]）。また、本解析で着目した Sym から LR へのパスは、有意な負の値を示した（ $\beta = -0.151$, 95%CI: [-0.258, -0.042]）。さらに、PE から LR への直接的なパスについても、有意な負の値が認められた（ $\beta = -0.454$, 95%CI: [-0.545, -0.367]）。これは、交感神経応答を介さない直接的な経路においても、誤差サイズが大きくなるにつれて学習率が抑制される可能性を示唆している。

以上の結果は、OneANS モデルの知見と整合的であり、誤差によって誘発される交感神経活動（LC-NA 系が関与する一過性の覚醒応答）が、運動学習率の調整に関与している可能性を示唆している。

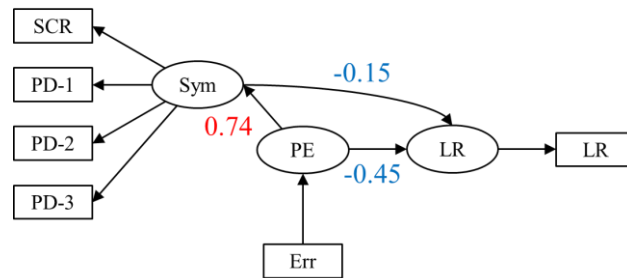


図 4-9. Sym モデル（実験 1）による SEM の解析結果。予測誤差の内部表現（PE）、交感神経活動（Sym）、学習率（LR）の 3 つの潜在変数間の関係性を示したパス図。数値は標準化係数（ β ）を表し、PE から Sym への正の関連、ならびに Sym から LR、PE から LR への負の関連が認められた。

表 4-4. Sym モデル（実験 1）における SEM の結果（path coefficients）

Paths	Sample estimates	Bootstrapped 95% CIs
PE to Sym	0.744	[0.686, 0.798]
PE to LR	-0.454	[-0.545, -0.367]
Sym to LR	-0.151	[-0.258, -0.042]

表 4-5. Sym モデル（実験 1）における SEM の結果（loadings）

Variables	Sample estimates	Bootstrapped 95% CIs
SCR	0.844	[0.799, 0.883]
PD-1	0.833	[0.787, 0.875]
PD-2	0.626	[0.516, 0.726]
PD-3	-0.681	[-0.764, -0.577]

4.3.4.3 主解析モデルの妥当性検証

本研究の仮説である自律神経活動が学習率に及ぼす影響の妥当性を検討するため、モデル比較による検証を行った。本研究の主解析モデル（OneANS モデルおよび Sym モデル）は、自律神経状態から学習率へのパス（ANS→LR および Sym→LR）を想定している。そこで、このパス自体の必要性を評価するため、当該パスを除外したモデル（OneANS_noANS-LR モデルおよび Sym_noSym-LR モデル）を別途構築し、主解析モデルとの適合度を比較した。

適合度の詳細は、巻末の補足資料「2. 主解析モデルの妥当性検証」に示している。評価の結果、OneANS_noANS-LR モデルの適合度 (SRMR=0.040, TLI=0.993) は、主解析モデル (SRMR=0.040, TLI=0.992) とほぼ同等の値を示した。また、Sym_noSym-LR モデル (SRMR=0.046, TLI=0.981) についても、Sym モデル (SRMR=0.047, TLI=0.979) と近い値を示した。

このように、自律神経活動から学習率への影響を仮定した場合と、その影響が存在しないと仮定した場合との間で、適合度指標に顕著な差は認められなかった。この結果は、適合度指標の観点からは、自律神経活動が学習率に及ぼす影響が極めて限定的であることを示唆するものと解釈され得る。しかしながら、一般に、構造方程式モデリングにおいて高い適合度を示すことは、それ自体が真の因果構造を保証するものではなく、統計的に同等の適合度を示す代替モデルが存在し得る点に留意する必要がある (Cooper et al., 2012; Pearl, 2010)。

さらに補足的検討として、他のパスを個別に除外した比較モデルについても適合度を評価したところ、主解析モデルとの適合度差はいずれも同程度に小さいことが確認された (詳細は補足資料「2. 主解析モデルの妥当性検証」参照)。これらの結果は、適合度指標のみに基づいて各パス構造を明確に区別することが困難であることを示唆している。

以上を踏まえると、構造方程式モデリングにおいては、適合度指標の比較のみに基づいてモデルの妥当性を判断するのではなく、先行研究や理論的背景に基づいた構造的仮定を併せて慎重に検討することが不可欠である。したがって、本研究で採用した主解析モデルは、誤差入力 (PE→LR) の存在を前提とし、自律神経活動 (ANS および Sym) から学習率への影響の大きさを直接推定するものである。この点において、本モデルは仮説検証の目的に即した妥当な構造であり、今後さらなる検討を進める上で有益であると考えられる。

第5章 実験2：視覚誤差に対する自律神経応答と運動学習

前章の実験1では、固有感覚誤差に対する自律神経応答を確認した。この結果を踏まえ、本章では、感覚モダリティの違いが自律神経系に及ぼす影響を検討するため、視覚運動回転課題を用いて視覚誤差を操作した実験2について報告する。

5.1 目的

本章の目的は、視覚運動回転課題を用いて視覚誤差を操作し、その誤差に対する自律神経応答の特性を明らかにすることである。具体的には、瞳孔拡大速度、皮膚コンダクタンス反応、心拍間隔という複数の生理指標を用い、これら一連の応答が視覚誤差の大きさに応じてどのように変化するかを評価する。さらに、構造方程式モデリングを適用することで、自律神経活動が学習率の調整にどのように関与しているのかを検証するとともに、実験1の結果と比較することで、誤差の感覚モダリティの違いが自律神経活動と運動学習との関係に及ぼす影響について検討する。

5.2 方法

5.2.1 被験者

実験2には44名が参加した。サンプルサイズは、実験1と同様に、複数の自律神経指標を用いた先行研究(de Berker et al., 2016)を参考に設定した。参加者は全員、FLANDERS 利き手テスト(Nicholls et al., 2013; Okubo et al., 2014)により右利きであることが確認され、また神経学的疾患の既往がないことを自己申告した。本研究は情報通信研究機構の倫理委員会の承認を受けて実施され、すべての参加者から事前に書面によるインフォームド・コンセントを取得した。自律神経指標の計測において技術的

な問題が生じたため、5 名を解析から除外した。その結果、最終的な解析対象は 39 名となった（平均年齢 $\pm$ 標準偏差: 22.1 ± 2.16 歳、男性 28 名・女性 11 名、利き手スコア: 9.69 ± 0.95 ）。

5.2.2 実験装置

実験装置および測定指標は、原則として第 4 章 (4.2.2) と同様である。参加者は顎台に固定された状態でロボットマニピュランダム (Phantom Premium HF 1.5) を操作し、アイトラッカー (EyeLink 1000) および生体信号計測システム (BIOPAC MP160) を用いて、運動中の瞳孔径、SCR、ECG を測定した。なお、実験 1 と同様、一部の参加者 (29 名) からは指尖容積脈波 (PPG) を計測したが、解析に十分なサンプルサイズが確保できなかったため、本実験においても解析対象からは除外した。その他の視覚刺激の提示環境や輝度変化への配慮についても、実験 1 と同一の条件で実施した。

5.2.3 実験手順

実験手順は、基本的に実験 1 (4.2.3) と同様である。本節では、実験 1 との主な相違点である視覚誤差の導入方法およびフィードバック条件を中心に記述する。

5.2.3.1 到達運動の手順

第 4 章「4.2.3.1 到達運動の手順」と同様である。

5.2.3.2 実験パラダイム (単一試行学習)

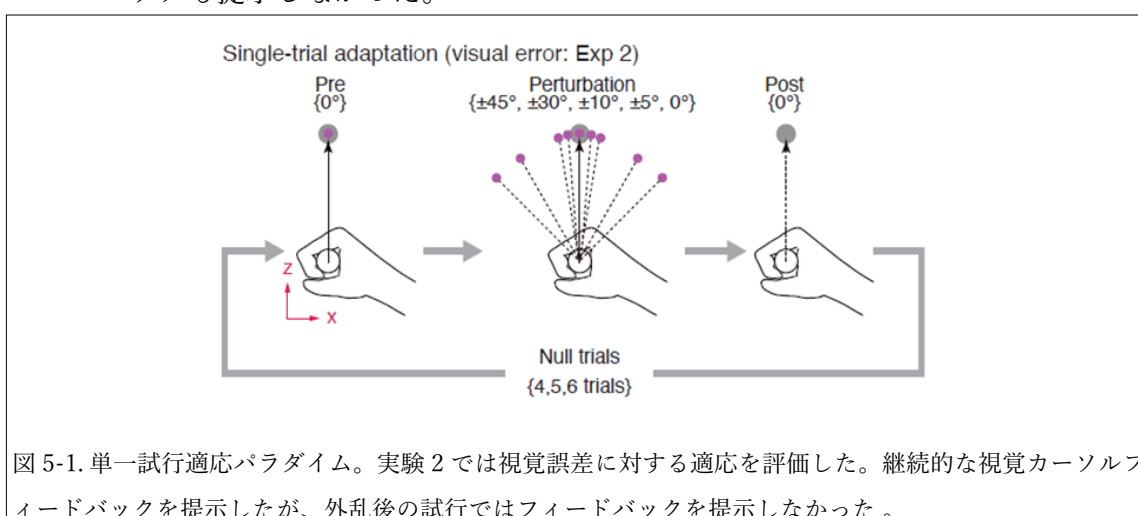
第 4 章「4.2.3.2 実験パラダイム (単一試行学習)」と同様である。

5.2.3.3 視覚誤差の導入方法とフィードバック条件

実験 2 では、運動誤差として視覚フィードバックの回転（visual rotation）を導入した。実験 1 ではロボットマニピュラタムによる物理的な力の介入を用いたが、本実験ではカーソルの軌道をターゲットに対して特定の角度で回転させることで視覚誤差を生じさせた（図 5-1）。

フィードバック条件は、視覚誤差に対する運動学習および自律神経応答を検討するため、以下の通り設定した。

- ・ 通常試行（null）および外乱前試行（pre-perturbation）：オンラインフィードバック（運動中のカーソル表示）と、終点フィードバック（運動終了後の位置の表示）の両方を提示した。
- ・ 外乱試行（perturbation）：視覚誤差を利用可能にするため、オンラインフィードバックのみを提示した。また、運動終了後の視覚情報については、視覚誤差を提示しなかった実験 1（固有感覚誤差条件）と条件を揃えるため、運動後の終点フィードバックは提示しなかった。
- ・ 外乱後試行（post-perturbation）：オンラインおよび終点のいずれのフィードバックも提示しなかった。



5.2.3.4 実験構成

第4章「4.2.3.4 実験構成」と同様である。

5.2.4 データ解析

使用したソフトウェア、サンプリング周波数、および前処理を含むデータ解析の手順は、基本的に実験1（4.2.4）と同様である。本節では、実験1との主な相違点である運動学的データの解析手法を中心に記述する。

5.2.4.1 運動学的データの解析

実験2では、実験1で用いた力のインパルスに代わり、運動出力の指標として手の運動角度を用いた。 O_{pre} および O_{post} （式(1)）は、手の速度がピークに達した時刻 T_{peak} におけるターゲット方向に対する手の位置ベクトルの相対角度 θ_{hand} として定義された。

$$\theta_{hand} = \left(\frac{x(T_{peak})}{y(T_{peak})} \right) \quad (3)$$

ここで、 x と y は、開始位置に対するハンドルの x 座標および y 座標を表す。また、視覚運動誤差 e （式(2)）は、ターゲット方向に対するカーソルの角度偏差、すなわち手の角度+回転角度として定義された。

学習率（誤差感度） $LR(p)$ の算出方法、および 0° 外乱条件の除外と理論範囲外の値の欠損値処理については、実験1（4.2.4）と同様である。

5.2.4.2 瞳孔径データの処理

第4章「4.2.4.2 瞳孔径データの処理」と同様である。

5.2.4.3 皮膚電気活動データの処理

第 4 章「4.2.4.3 皮膚電気活動データの処理」と同様である。

5.2.4.4 心電図データの処理

第 4 章「4.2.4.4 心電図データの処理」と同様である。

5.2.4.5 一過性自律神経応答の抽出

第 4 章「4.2.4.5 一過性自律神経応答の抽出」と同様である。

5.2.5 統計解析

本実験における統計解析の手順は、実験 1 と同様である。解析の二段階構成（時系列データの比較および構造方程式モデリング）を含む詳細については、第 4 章（4.2.5）を参照されたい。

5.2.5.1 時系列比較

第 4 章「4.2.5.1 時系列比較」と同様である。

5.2.5.2 構造方程式モデリング（SEM）

第 4 章「4.2.5.2 構造方程式モデリング（SEM）」と同様である。

5.3 結果

本節では、実験 2 の視覚運動回転課題における視覚誤差に対する結果を述べる。

5.3.1 一過性自律神経応答の時系列変化

視覚誤差によって誘発された一過性自律神経応答（ Δ 瞳孔拡大速度、 Δ SCR、 Δ z-RRI）の解析結果を報告する。統計解析には実験 1 と同様に cluster-based permutation test を用い、視覚外乱のない Null 条件、小さい視覚誤差（ $|p| \leq 10^\circ$ ）の Small 条件、および大きい視覚誤差（ $|p| \geq 30^\circ$ ）の Large 条件の 3 条件間における差異を検証した。

その結果、視覚誤差においても、全指標で誤差サイズに依存した特徴的な応答パターンが確認された（図 5-2）。以下に各指標の詳細な結果を述べる。

5.3.1.1 瞳孔拡大速度

瞳孔拡大速度について、運動開始（Onset）を基準とした解析の結果、Small 条件と Large 条件の間に 3 つの有意なクラスターが検出された（図 5-2(A), 表 5-1）。

まず、運動開始後の 405-785ms の区間（ROI 1）において、Large 条件は Small 条件と比べて有意に大きな瞳孔拡大を示した（ $p < 0.001$ ）。実験 1（固有感覚誤差条件）では運動開始後 170ms から有意な拡大が認められたのに対し、実験 2（視覚誤差条件）ではその出現が約 230ms 遅延した。

続いて、890-1125ms の区間（ROI 2）では、Large 条件において有意な瞳孔縮小（負の拡大速度）が観察された（ $p = 0.031$ ）。その後、1265-1665ms の区間（ROI 3）に、再び有意な瞳孔拡大が認められた（ $p = 0.0017$ ）。

以上の結果から、視覚誤差に対する瞳孔径の応答も、実験 1 と同様に誤差の大きさに依存した多相的な変化パターンを示すことが確認された。ただし、実験 1 と比較すると、各 ROI における応答の振幅は全体的に減衰しており、誤差の種類（モダリティ）によって自律神経系の反応強度や時間特性が異なることが示唆された。

5.3.1.2 皮膚コンダクタンス反応 (SCR)

皮膚コンダクタンス反応 (SCR) については、運動開始 (Onset) を基準とした解析の結果、Small 条件と Large 条件の間に有意なクラスターが検出された (図 5-2(B), 表 5-1)。Large 条件は Small 条件と比較して、2000-3220ms の区間において有意に高い応答を示した ($p = 0.001$)。

SCR は刺激提示から応答開始までに 1-3 秒程度の潜時を伴うことが知られているが (Dawson et al., 2017)、本結果で得られたクラスターの出現タイミングは、先行研究の知見および実験 1 の結果と概ね整合していた。実験 1 と比較して応答の振幅は全体的に小さかったものの、誤差サイズに依存して Δ SCR が上昇した点は共通しており、これは視覚誤差の増大に伴う交感神経活動の亢進を反映していると考えられる。以上の結果から、視覚誤差においても、固有感覚誤差と同様に、誤差サイズに応じた交感神経系の活性が生じることが示された。

5.3.1.3 心拍間隔 (RRI)

心拍間隔 (RRI) については、運動終了 (Offset) を基準とした解析の結果、Small 条件と Large 条件の間に有意なクラスターが検出された (図 5-2(C), 表 5-1)。Large 条件は Small 条件と比較して、運動終了後の 1000-1870ms の区間において有意に高い値、すなわち一過性の心拍低下を示した ($p = 0.016$)。この反応は、実験 1 と同様、フィードバック処理や事後的な評価プロセスに伴う迷走神経 (副交感神経) 活動の亢進を反映していると考えられる。

以上の結果から、視覚誤差の提示は、固有感覚誤差と同様に、瞳孔拡大速度、皮膚コンダクタンス、および心拍間隔といった複数の自律神経指標において、誤差サイズに依存した特徴的な一過性応答を引き起こすことが明らかになった。ただし、実験 1 と比較すると、その応答振幅は全体的に小さく、また瞳孔応答の出現が遅延するといった視覚処理特有の時間的特性も認められた。

次節では、これら自律神経応答と誤差サイズとの定量的関係をより詳細に検討するため、各指標の有意なクラスター区間における平均応答量と、実験で設定した9段階の誤差サイズ（ 0° , $\pm 5^{\circ}$, $\pm 10^{\circ}$, $\pm 30^{\circ}$, $\pm 45^{\circ}$ ）との関係性を評価する。

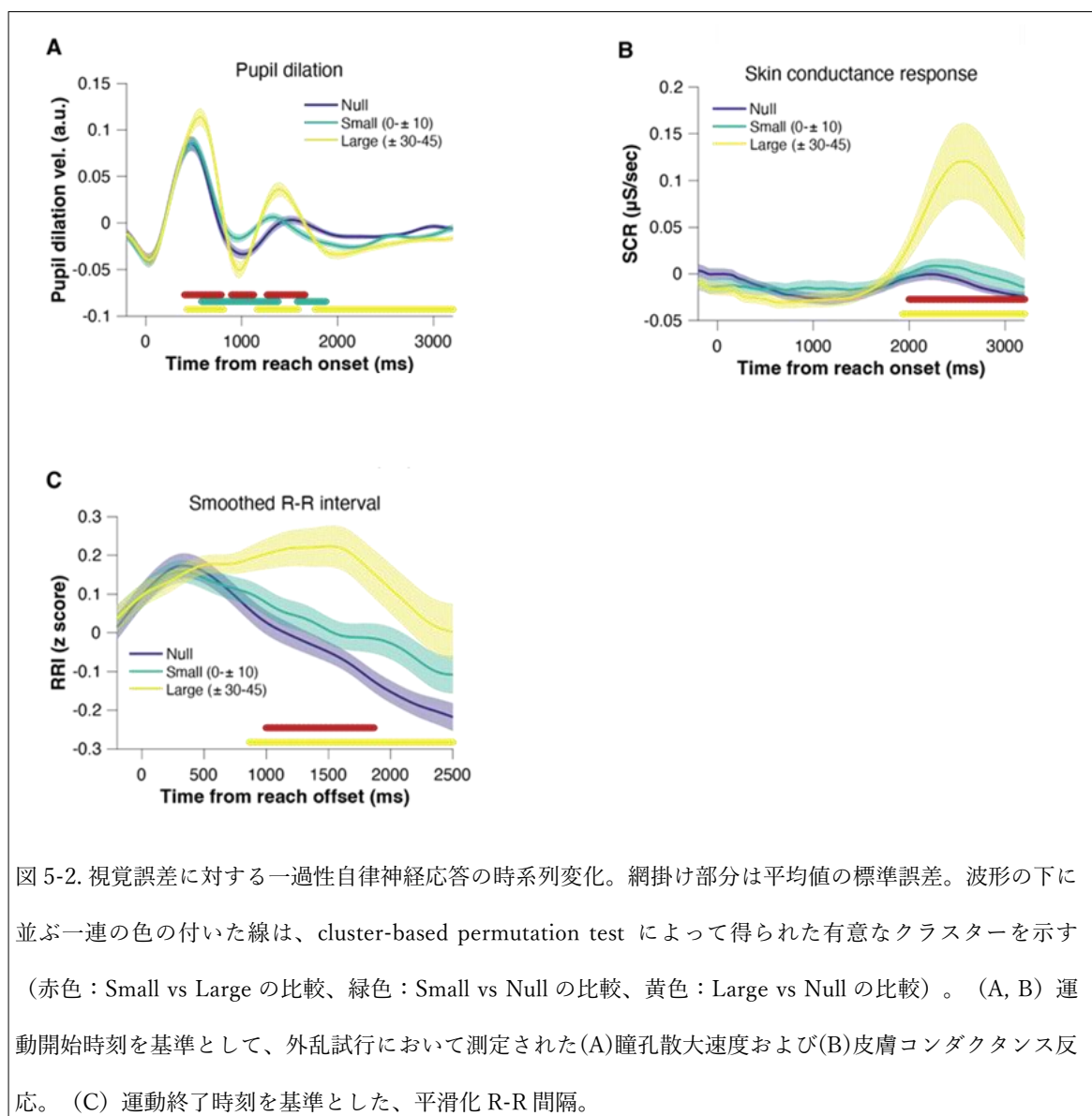


表 5-1. 視覚誤差に対する一過性自律神経応答の時系列データにおいて検出された、有意な効果を示す時間的関心領域（ROI）

Variables	Comparison	Start	Center	End	Extent	p-Values
Pupil velocity	Null vs. Large	1765	2535	3310	1545	1.00×10^{-4}
		425	620	815	390	6.00×10^{-4}
		1155	1370	1590	435	2.00×10^{-3}
	Null vs. Small	580	980	1385	805	1.00×10^{-4}
		1575	1725	1875	300	3.06×10^{-2}
	Small vs. Large	405	595	785	380	1.00×10^{-4}
		1265	1465	1665	400	1.70×10^{-3}
		890	1005	1125	235	3.13×10^{-2}
SCR	Null vs. Large	1930	2630	3330	1400	6.00×10^{-4}
		-930	-645	-360	570	3.93×10^{-2}
	Null vs. Small	-725	-470	-210	515	4.76×10^{-2}
	Small vs. Large	2000	2610	3220	1220	1.00×10^{-3}
RRI	Null vs. Large	860	1845	2830	1970	5.00×10^{-4}
	Small vs. Large	1000	1435	1870	870	1.55×10^{-2}

5.3.2 誤差サイズと自律神経応答の定量的関係

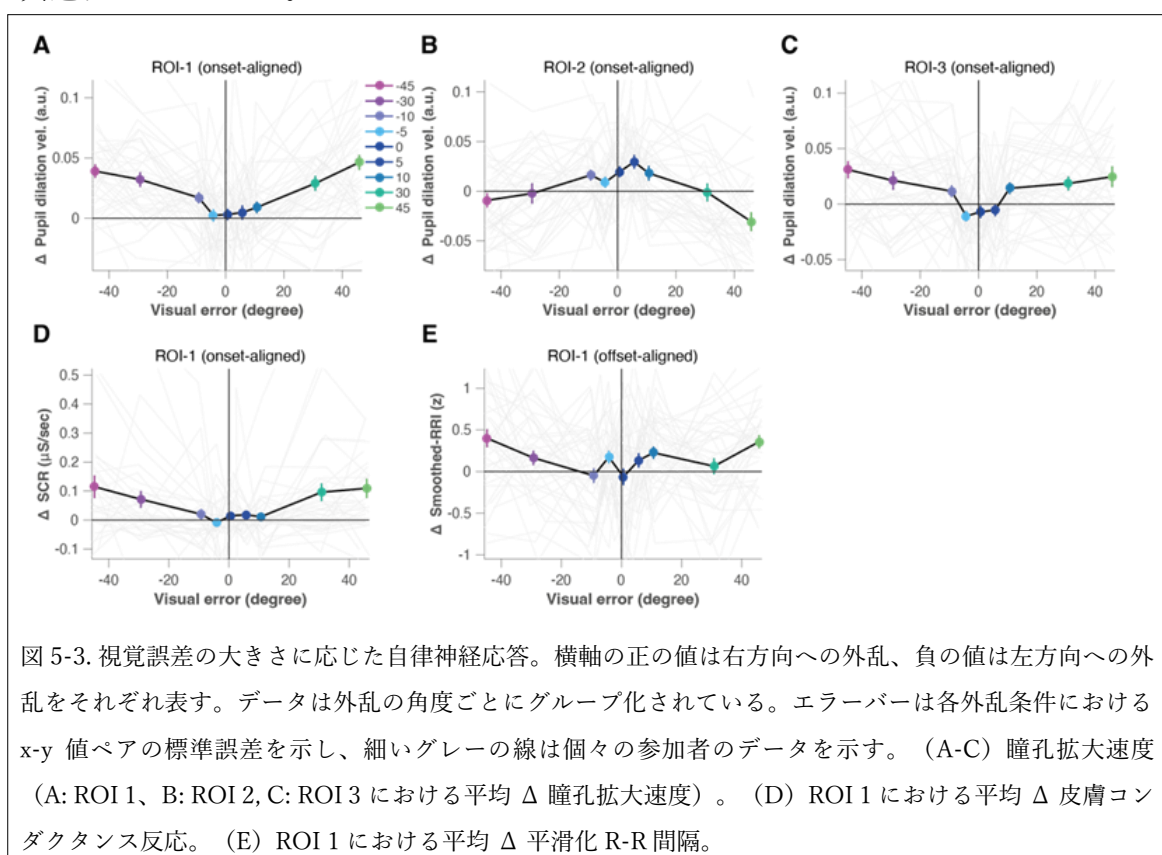
前節の比較により、特定の誤差条件下で一過性自律神経応答が生じることが確認された。本節では、これらの応答が誤差誤差の大きさに応じてどのように変化するのかをより詳細に検討した。

具体的には、前節（5.3.1）で同定された各指標の ROI における平均応答量を算出した。図 5-3 に示すように、横軸の誤差サイズは、ターゲット方向に対する実際のカーソルの角度偏差（視覚誤差量）として定義し、9 段階の誤差条件（ 0° ， $\pm 5^\circ$ ， $\pm 10^\circ$ ， $\pm 30^\circ$ ， $\pm 45^\circ$ ）と対応付けた。

解析の結果、すべての指標において、誤差サイズの増大に伴い応答振幅が一貫して増加する傾向が認められた。瞳孔拡大速度については、初期の拡大（ROI 1）、縮小（ROI 2）、およびその後の再拡大（ROI 3）のいずれにおいても、視覚誤差が大きくなるにつれてその振幅（絶対値）が増大した。また、SCR および RRI についても同様に、大きな視覚誤差に対してより強い応答を示した。実験 1 と比較して各指標の応答

量（マグニチュード）自体は全体的に小さかったものの、誤差サイズに対する応答の増大パターンは類似していた。

以上の結果は、視覚誤差に対する一過性自律神経応答が、単なる回転角度カテゴリに基づいているのではなく、視覚的な予測値と実測値の差、すなわち生じた視覚誤差の大きさに依存して連続的に変化する「量依存的（dose-dependent）」な特性を持つことを示唆している。これは、固有感覚誤差を扱った実験 1 で見られた特性と質的に共通するものである。

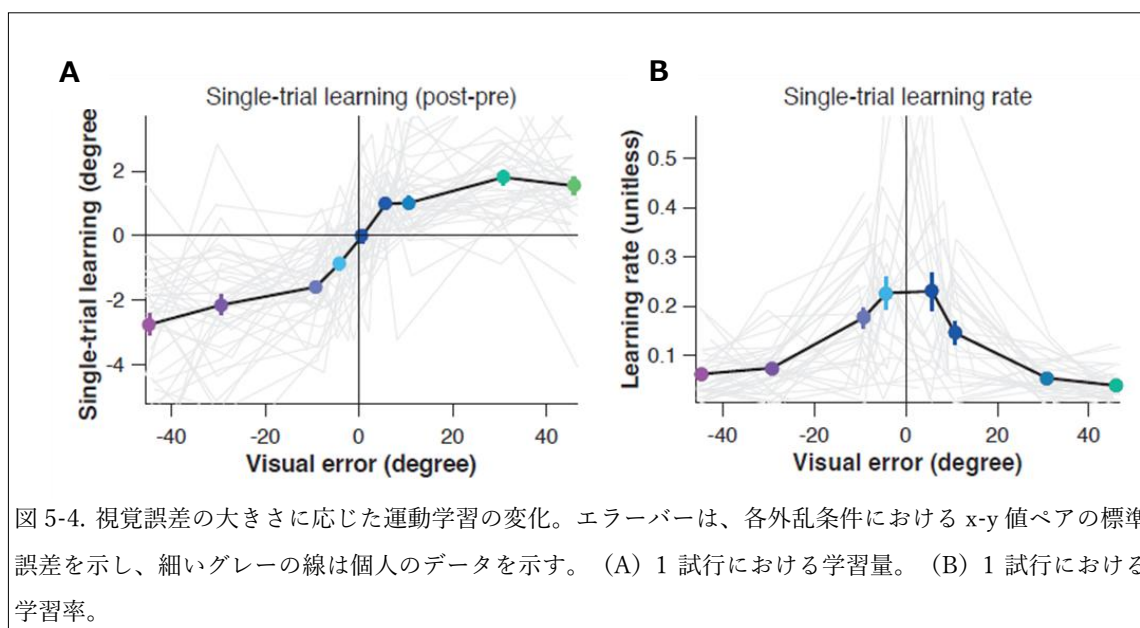


5.3.3 誤差サイズに伴う運動学習の変化

本節では、視覚誤差に対する単一試行の運動適応（single-trial reach adaptation）の結果を述べる。実験 1 と同様に、外乱試行の直前と直後の試行における運動出力の差分を修正量（single-trial learning）と定義し、これを実際に生じた視覚誤差量で割った値を学習率（learning rate）、すなわち誤差に対する感度として算出した。

修正量と誤差サイズの関係を図 5-4(A)に示す。誤差が小さい範囲 ($\pm 5^\circ$, $\pm 10^\circ$) では、誤差の増大に伴い修正量も線形に増加したが、大きな誤差 ($\pm 30^\circ$, $\pm 45^\circ$) に対しては修正量の増加が飽和する傾向が確認された。この関係を学習率の観点から評価すると、誤差が小さい条件で学習率は最も高く、誤差サイズ (絶対値) が大きくなるにつれて学習率が有意に低下するという、非線形な感度の減衰が示された (図 5-4(B))。

大きな誤差に対する学習率の低下は、脳が大きな誤差を自身の内部モデルの不備ではなく、外部環境の一時的な変動として処理し、適応への寄与を抑制するためであると考えられている (Hayashi et al., 2020; Marko et al., 2012)。研究で観察された視覚誤差に対する学習特性は、実験 1 の固有感覚誤差に対する結果と一致しており、誤差のモダリティにかかわらず共通の学習抑制メカニズムが働いていることを示唆している。



以上の行動データの解析から、視覚誤差に対する運動学習は誤差サイズに対して一様ではなく、大きな誤差に対してはその修正効果が抑制されるという特性が再確認さ

れた。次節では、この学習率の変化と、前節で述べた一過性自律神経応答との関連性について、構造方程式モデリングを用いて検討を行う。

5.3.4 自律神経活動と学習率の関係：構造方程式モデリングによる検討

本節では、視覚誤差によって誘発される一過性自律神経活動が運動学習率に影響を及ぼすという仮説を検証するため、実験 1 と同様の手順で構造方程式モデリング (SEM) を用いた解析を行った。解析は、複数の指標を統合した包括的モデル (OneANS モデル) および交感神経活動に特化したモデル (Sym モデル) の二段階で実施し、視覚誤差条件下における自律神経活動の媒介効果を検討した。

5.3.4.1 包括的な自律神経状態 (OneANS モデル) による検討

主解析モデルは、予測誤差の内部表現 (PE)、自律神経状態 (ANS)、および学習率 (LR) の 3 つの潜在変数間の因果関係を仮定して構築した (図 5-5)。実験 2 のデータに対するモデル適合度を評価した結果、Standardized Root Mean Square Residual (SRMR) は 0.042、Tucker-Lewis Index (TLI) は 1.028 となり、本モデルがデータに対して非常に良好な適合を示すことが確認された。

SEM の結果、一部のパスにおいて実験 1 と共通の有意な関係性が認められた (図 5-5, 表 5-2, 5-3)。まず、PE から ANS へのパスは、有意な正の値を示した (標準化係数 $[\beta] = 0.500$, 95%信頼区間[95%CI]: [0.414, 0.581])。この結果は、視覚誤差の増大に伴い自律神経系の反応も強まるという、前節までの知見を改めて支持するものである。次に、PE から LR への直接的なパスについても、有意な負の値が認められた ($\beta = -0.501$, 95%CI: [-0.596, -0.409])。これは、自律神経応答を介さない経路においても、視覚誤差のサイズに依存して学習率が抑制されることを示している。

しかしながら、本研究の主要仮説である ANS から LR へのパスについては、実験 1 とは異なり、有意な関係性は認められなかった ($\beta = -0.035$, 95%CI: [-0.153, 0.109])。

以上の結果を総合すると、視覚誤差を用いた実験 2 においては、誤差サイズに応じた自律神経応答の上昇および学習率の低下はそれぞれ確認されたものの、自律神経活動が学習率を抑制するという媒介効果 (mediation effect) は検出されなかった。この実験 1 との結果の違いは、視覚誤差によって誘発された自律神経応答の強度が、固有感覚誤差と比較して弱かったことなどが要因として考えられる。

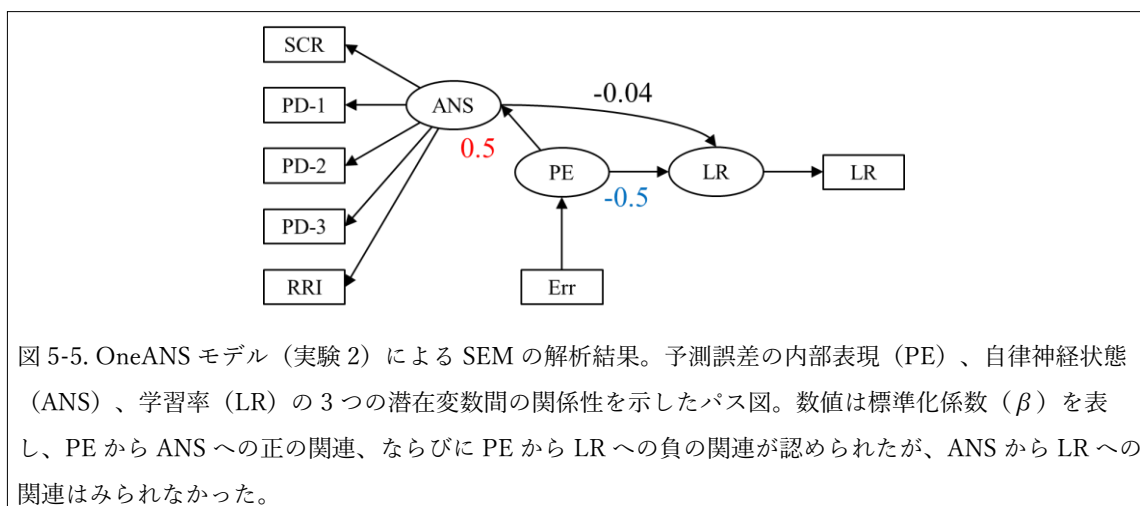


図 5-5. OneANS モデル (実験 2) による SEM の解析結果。予測誤差の内部表現 (PE)、自律神経状態 (ANS)、学習率 (LR) の 3 つの潜在変数間の関係性を示したパス図。数値は標準化係数 (β) を表し、PE から ANS への正の関連、ならびに PE から LR への負の関連が認められたが、ANS から LR への関連はみられなかった。

表 5-2. OneANS モデル (実験 2) における SEM の結果 (path coefficients)

Paths	Sample estimates	Bootstrapped 95% CIs
PE to ANS	0.5	[0.414, 0.581]
PE to LR	-0.501	[-0.596, -0.409]
ANS to LR	-0.035	[-0.153, 0.109]

表 5-3. OneANS モデル (実験 2) における SEM の結果 (loadings)

Variables	Sample estimates	Bootstrapped 95% CIs
SCR	0.638	[0.377, 0.813]
PD-1	0.808	[0.663, 0.906]
PD-2	-0.306	[-0.682, 0.161]
PD-3	0.55	[0.278, 0.741]
RRI	0.072	[-0.248, 0.391]

5.3.4.2 交感神経活動に着目した追加検証

前項の OneANS モデルの結果を踏まえ、誤差によって誘発される自律神経応答が主に交感神経活動（LC-NA 系）を反映しているという生理学的背景に基づき、交感神経活動に特化した追加モデル（Sym モデル）による検証を行った。

Sym モデルの構成は実験 1（4.3.4.2）と完全に同一とした。具体的には、自律神経状態を表す潜在変数を「交感神経活動（Sym）」とし、その観測変数には交感神経系を反映する指標である瞳孔拡大速度（PD-1, PD-2, PD-3）および SCR を採用した。一方、副交感神経活動の影響が比較的大きいと考えられる RRI は、実験 1 と同様にモデルから除外した。また、予測誤差（PE）および学習率（LR）のモデル構成も OneANS モデルと同一とした。

解析の結果、Sym モデルにおいても OneANS モデルと同様の傾向が確認された（図 5-6, 表 5-4, 5-5）。PE から Sym へのパスは有意な正の値を示し（ $\beta=0.483$, 95%CI: [0.396, 0.565]）、視覚誤差の増大に伴って交感神経活動も亢進することが示された。また、PE から LR への直接的なパスについても有意な負の値が認められた（ $\beta=-0.493$, 95%CI: [-0.585, -0.406]）。しかしながら、Sym から LR へのパスについては、統計的に有意な関係性は認められなかった（ $\beta=-0.053$, 95%CI: [-0.163, 0.076]）。

以上の結果は、OneANS モデルの結果と一貫している。すなわち、視覚誤差によって誘発される一過性の交感神経活動（覚醒応答）は、誤差サイズに応じて増大するものの、実験 1（固有感覚誤差）とは異なり、今回の実験条件下では学習率を抑制する主要な決定因子としては検出されなかった。

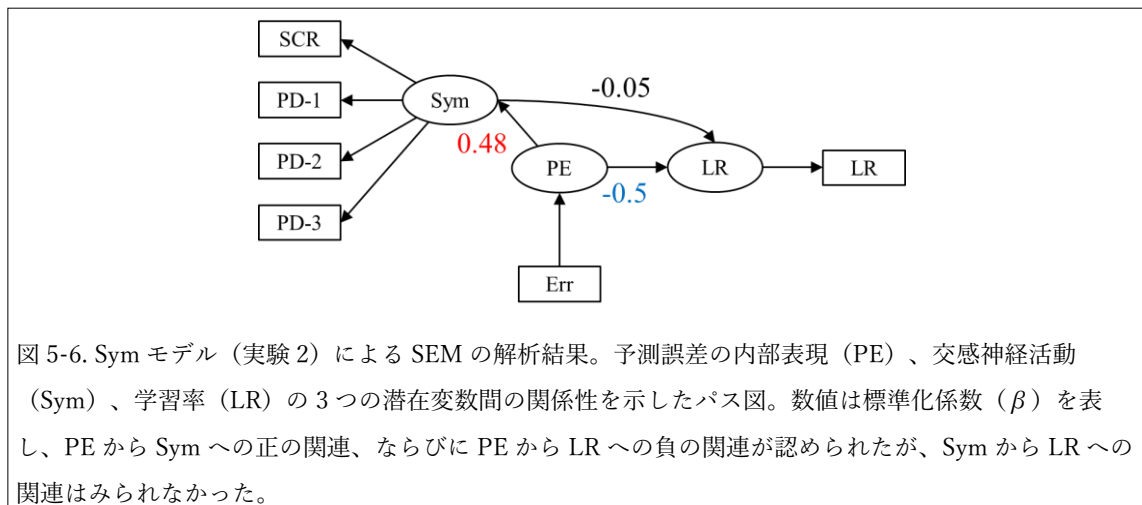


図 5-6. Sym モデル（実験 2）による SEM の解析結果。予測誤差の内部表現（PE）、交感神経活動（Sym）、学習率（LR）の 3 つの潜在変数間の関係性を示したパス図。数値は標準化係数（ β ）を表し、PE から Sym への正の関連、ならびに PE から LR への負の関連が認められたが、Sym から LR への関連はみられなかった。

表 5-4. Sym モデル（実験 2）における SEM の結果（path coefficients）

Paths	Sample estimates	Bootstrapped 95% CIs
PE to Sym	0.483	[0.396, 0.565]
PE to LR	-0.497	[-0.585, -0.406]
Sym to LR	-0.048	[-0.163, 0.076]

表 5-5. Sym モデル（実験 2）における SEM の結果（loadings）

Variables	Sample estimates	Bootstrapped 95% CIs
SCR	0.659	[0.421, 0.822]
PD-1	0.815	[0.675, 0.907]
PD-2	-0.292	[-0.683, 0.184]
PD-3	0.554	[0.284, 0.754]

5.3.4.3 主解析モデルの妥当性検証

実験 2 においても、自律神経活動が学習率に及ぼす影響の妥当性を検討するため、実験 1 と同様にモデル比較による検証を行った。本研究の主解析モデル（OneANS モデルおよび Sym モデル）は、自律神経状態から学習率へのパス（ANS→LR および Sym→LR）を想定している。そこで、当該パスの必要性を評価する目的で、同パスを除外したモデル（OneANS_noANS-LR モデルおよび Sym_noSym-LR モデル）を別途構築し、主解析モデルとの適合度を比較した。

適合度の詳細は、補足資料「2. 主解析モデルの妥当性検証」に示している。評価の結果、OneANS_noANS-LR モデルの適合度（SRMR=0.039, TLI=1.040）は、主解析モデル（SRMR=0.042 TLI=1.028）と極めて近い値を示した。また、Sym_noSym-LR モデル（SRMR=0.041, TLI=1.035）についても、Sym モデル（SRMR=0.042, TLI=1.033）との間に顕著な差は認められなかった。

このように、実験 2 においても、自律神経活動から学習率への影響を仮定した場合と、その影響が存在しないと仮定した場合との間で、適合度指標に顕著な差は認められなかった。さらに、他のパスを個別に除外した比較モデルとの間においても、主解析モデルとの適合度差はいずれも同程度に小さいことが確認された（詳細は補足資料「2. 解析モデルの妥当性検証」参照）。

以上の結果は、実験 2 の課題条件下においても、実験 1 と同様に、適合度指標のみに基づいて各パス構造を明確に区別することが困難であることを示している。したがって、本研究で採用した主解析モデルは、誤差入力（PE→LR）の存在を前提とし、自律神経活動（ANS および Sym）から学習率への影響の大きさを直接推定するものであり、実験 2 においても仮説検証の目的に即した妥当な構造であると考えられる。

第6章 考察

本研究では、単一試行適応パラダイム (single-trial adaptation paradigm) を用いて、運動中に生じる予期せぬ誤差に対する複数の自律神経指標（瞳孔径、皮膚コンダクタンス、心電図）を包括的に測定し、それらの応答および運動学習との関連性を検討した。実験1（固有感覚誤差）および実験2（視覚誤差）の結果、自律神経応答は誤差の大きさに応じて増加するという、一貫したパターンが確認された。

また、構造方程式モデリング (SEM) を用いた解析により、誤差によって誘発された自律神経活動の亢進が、学習率の低下を部分的に媒介している可能性が示された。この知見は、詳細なモデル比較を通じて、学習率の規定要因として自律神経状態を組み込んだモデルの構造的妥当性が確認されたことから、信頼性の高いものと考えられる。

本章では、これらの結果が生理学的にどのような意味をもつのか、また運動学習のメカニズムにおいて自律神経系がどのような役割を果たしている可能性があるのかについて考察する。

6.1 運動誤差に対する自律神経応答の生理学的解釈

6.1.1 交感神経系と副交感神経系の動態

本研究で観察された一連の自律神経応答は、運動誤差に対して交感神経系と副交感神経系が相互に変化するダイナミクスを反映していると考えられる。瞳孔散大筋への交感神経入力（あるいは副交感神経抑制）は、青斑核 (LC) の活動と同期することが知られており (Joshi et al., 2016)、さらに汗腺は交感神経によって制御されている。これらの生理学的特徴を踏まえると、誤差発生直後に観察された迅速な瞳孔散大、および誤差発生から約 1-3 秒後に生じた SCR の増加は、いずれも LC 活性を介した交感神経系の興奮を反映していると考えられる。

一方、運動終了後に観察された RRI の増加（すなわち心拍低下）は、副交感神経活動の亢進を示唆するものである。心拍に対する交感神経の影響は比較的遅い動態を示

すため(Berger et al., 1989; Ng et al., 2001)、本研究で確認された運動直後の変化は迷走神経を介した副交感神経反応である可能性が高い。このような運動後の心拍低下は、パフォーマンス評価やフィードバック処理に関連する生理反応であることが先行研究(Crone et al., 2004; Palser et al., 2021)においても示唆されており、本研究の結果もこれらの知見を支持している。

6.1.2 誤差モダリティによる応答の差異

実験 1 (固有感覚誤差) と実験 2 (視覚誤差) を比較すると、誤差サイズに応じて自律神経応答が増大するという応答パターンは、両実験において定性的に一致していた。しかしながら、実験 2 では自律神経応答の振幅(特に交感神経成分)が全体的に弱く、瞳孔応答のピーク潜時も実験 1 (170ms) と比較して大きく遅延していた(405ms)。これらの差異は、誤差入力モダリティに依存した顕著性および神経入力経路の違いが、自律神経応答、特に青斑核(locus coeruleus; LC)の駆動様式に影響した可能性を示唆している。

実験 1 における固有感覚誤差は、身体に直接作用する外乱として与えられるのに対し、実験 2 の視覚誤差は、カーソル位置のずれとして提示される外界情報に基づく誤差であった。この違いにより、誤差に対する主観的な驚きや知覚される強度は、実験 2の方が相対的に低下していた可能性が考えられる。さらに、実験 2 では誤差が中心視野から離れた周辺視野に提示されていたため、中心視野と比較して視覚情報の顕著性が低下し(Carrasco, 2011; Strasburger et al., 2011)、誤差入力に対する注意そのものが弱まっていた可能性がある。

このような主観的顕著性の差は、LCを駆動する感覚入力経路の違いと密接に関連していると考えられる。固有感覚情報は、脊髓投射を介して比較的直接的にLCへ到達することが知られており(Aston-Jones et al., 1986; Schwarz et al., 2015)、突発的な身体外乱は迅速かつ強力にLC活動を引き起こし得る。一方、視覚情報は、皮質および皮

質下構造を含む複数の中継核を経由した間接的な経路を通じて LC に入力される (Joshi et al., 2016)。このような入力経路の段階的処理は、視覚誤差信号の時間的遅延や減衰を伴い、結果として LC の一過性活性化が弱まり、瞳孔反応の振幅低下およびピーク潜時の遅延として現れた可能性が高い。

重要な点は、誤差のモダリティ、主観的顕著性、ならびに LC への入力経路が異なるにもかかわらず、両実験において誤差サイズに応じた自律神経応答の増大という一貫した現象が確認されたことである。この結果は、自律神経応答が特定の感覚モダリティに依存するのではなく、誤差の大きさや予測誤差に伴う驚きといった内部状態を連続的に反映する頑健な指標であることを示唆している。

6.2 自律神経活動と運動学習の抑制

6.2.1 学習率の誤差サイズ依存性

行動データの解析から、誤差が大きくなるにつれて学習率が低下する現象が確認された。これは、視覚誤差や力場適応を用いた先行研究 (Robinson et al., 2003; Wei & Körding, 2009) の結果と一致している。

ベイズ推定の枠組みを用いた先行研究 (Wei & Körding, 2009) によれば、脳は観測された誤差が、自分の運動指令の誤り（内部要因）に起因するものか、あるいは環境の変化やノイズ（外部要因）によるものかを統計的に推論している。誤差が極端に大きい場合、脳はその誤差を自分に帰属しない「関連性の低い誤差 (irrelevant error)」と判断する。このプロセスは、外れ値の影響を排除するために学習率を適応的に抑制するメカニズムとして解釈されている (Berniker & Körding, 2008)。本研究の SEM 解析の結果は、この「誤差の関連性 (relevance of error)」の判断、あるいは学習の低下プロセスの一部が、誤差によって誘発される自律神経活動の活性（覚醒状態の亢進）によって媒介されている可能性を示している。

さらに、生理的覚醒とパフォーマンスの関係については、ヤーキーズ・ドッドソン

の法則に代表される逆 U 字型モデルが広く知られている (Aston-Jones & Cohen, 2005)。このモデルは、課題遂行中の持続的な覚醒水準とパフォーマンスとの関係を捉え、過度な覚醒状態ではパフォーマンスが低下することを示している。本研究で用いた自律神経指標は、運動誤差に対して生じる一過性の自律神経応答を捉えたものであり、覚醒水準そのものを操作・評価したものではない。そのため、逆 U 字型モデルを本研究結果に直接適用することはできない。しかし、誤差が大きい条件において一過性の自律神経応答が強く生じる場合には、覚醒状態が一時的に過覚醒側へ偏る可能性が考えられる。この観点から、本研究で観察された学習率の低下は、逆 U 字型モデルにおけるパフォーマンス低下に対応する現象として、条件付きではあるが整合的に解釈することが可能である。このことから、誤差に伴う一過性の覚醒反応が、運動学習を抑制する可能性が示唆される。

6.2.2 自律神経活動による学習抑制のメカニズム

自律神経活動の亢進が運動学習を抑制するメカニズムについて、生理学的処理と認知的処理の観点から考察する。まず、生理学的処理について述べる。小脳の運動学習理論では、プルキンエ細胞における複雑スパイクが誤差信号として機能し、それに基づくシナプス荷重の修正を通じて、目標とする運動パターンが獲得され则认为されている (Ito, 2001; Kitazawa et al., 1998)。交感神経活動の亢進に伴って放出されるノルアドレナリンは、この誤差信号の生成段階および受容段階という二つの段階に作用する可能性がある。

誤差信号の生成段階に関しては、ノルアドレナリンが下オリーブ核ニューロンの活動を調整することが知られており (Kolasiewicz et al., 2011)、その発火や振動活動を抑制する可能性が示唆されている (Libster & Yarom, 2013)。複雑スパイクは下オリーブ核由来の登上線維入力によって生じることから、ノルアドレナリンの下オリーブ核への作用は、誤差信号の生成自体を抑制する経路を反映していると考えられる。

また、誤差信号の受容段階に関しては、ノルアドレナリンが登上線維からのグルタミン酸放出を抑制し、プルキンエ細胞における複雑スパイクに伴うカルシウム信号を低下させることが報告されている(Carey & Regehr, 2009)。このことから、ノルアドレナリンは小脳皮質内において登上線維終末に作用し、下オリーブ核から伝達される誤差信号の入力強度を低下させる可能性がある。

以上の知見から、ノルアドレナリンは、下オリーブ核における誤差信号の生成段階と、小脳皮質における受容段階において、誤差信号を減衰させる可能性が考えられる。こうした抑制機構は、交感神経活動の亢進が運動学習の効率を低下させる生理学的メカニズムの一つであることを示唆している。

次に、認知的処理の観点から学習抑制について考察する。大きな運動誤差に対する自律神経系の反応は、単なる生理的反射にとどまらず、驚きや文脈の変化といった認知的過程の検出を反映していると考えられる。認知的な学習理論において、顕著な誤差の検出は明示的な戦略の駆動や注意の再配分を促すが、これらはしばしば無意識的な運動学習と拮抗関係にあることが知られている(Benson et al., 2011; Mazzoni & Krakauer, 2006)。すなわち、大きな誤差の検出は、既存の内部モデルの更新を慎重に扱う必要性を示す信号として機能し、中枢神経系の制御を介して無意識的な適応プロセスを一時的に抑制した可能性がある。

以上より、自律神経活動の亢進による運動学習の抑制は、誤差信号の生成および受容を低下させる生理学的機構と、認知的制御を介した間接的な抑制過程という、複数の階層に及ぶメカニズムによって生じる可能性が示唆される。

第 7 章 総括と展望

7.1 本研究の総括

本研究は、運動学習中に生じる誤差に対して、瞳孔径、皮膚電気活動、心拍といった複数の自律神経指標が一過性に応答し、その応答振幅が誤差の大きさに応じて変化することを明らかにした。さらに、これらの自律神経応答の大きさが、その後の運動学習率の低下と関連している可能性を示した。

これらの結果は、運動学習が誤差を機械的に修正する過程ではなく、誤差に対する驚きや不確実性といった中枢神経系の活動を介して動的に調整されるプロセスであることを示唆している。さらに、自律神経応答は、こうした中枢神経系の活動の一端を反映していると考えられる。すなわち、自律神経系は運動に伴って受動的に変化するのみならず、運動誤差の意味付けや学習更新量の調節に関与する、運動学習プロセスの重要な構成要素である可能性が示された。

7.2 本研究の限界と課題

本研究の結果を解釈そして一般化するにあたっては、いくつかの限界と、それに基づく今後の課題が存在する。

第一に、感覚モダリティによる効果の非対称性である。固有感覚誤差を用いた実験 1 では、自律神経活動が学習率低下を媒介する効果が認められた一方、視覚誤差を用いた実験 2 では同様の効果は統計的に有意ではなかった。この差異は、視覚誤差に対する自律神経応答が相対的に微弱であったことに加え、感覚入力処理経路や情報の信頼性の違いに起因する可能性がある。特に、視覚情報は固有感覚情報に比べて信頼性が低かった可能性があり、その結果として学習率低下との関連が明確に検出されなかったと考えられる。今後は、カーソルの視認性を操作するなどして視覚情報の信頼性を統制し、自律神経応答および学習率との関係を検証する必要がある。

第二に、神経生理学的な因果関係の解明である。本研究で用いた構造方程式モデリ

ングは、観測データ間の共分散構造に基づく推論手法であり、因果の方向性を直接特定するものではない。自律神経活動の亢進が学習率低下を直接引き起こしたのか、あるいは誤差に対する認知過程が並行して両者に影響したのかについては、本研究のデザインのみから切り分けることは困難である。

第三に、学習率低下の計算論的解釈に関する課題である。本研究で観察された誤差感受性の低下が、内部モデル更新の効率低下を反映しているのか(Smith et al., 2006)、あるいは誤差情報の信頼性低下に基づく処理の変化によるものなのか(Körding & Wolpert, 2004; Wei & Körding, 2009)については、本研究の結果のみからは区別できない。自律神経応答がこれらのどのプロセスに関与しているのかを明らかにするためには、計算モデルと実験操作をより精密に組み合わせた検証が求められる。

7.3 今後の展望

これまでの課題を踏まえ、今後の展望として二つの方向性を提示する。

一つ目は、自律神経活動の因果的役割の解明である。今後は、自律神経系を単なる反射的反応としてではなく、運動学習を制御する内部状態の要素として捉え、実験的に操作する必要がある。具体的には、非侵襲的迷走神経刺激 (tVNS) によってノルアドレナリン系の中枢である青斑核を活性化する手法(Frangos et al., 2015; Van Leusden et al., 2015)や、プロプラノロールなどの β 遮断薬を用いてノルアドレナリンの作用を薬理的に遮断する手法が挙げられる(Cahill et al., 1994)。

このような実験的操作を通じて自律神経活動を制御し、学習率や誤差処理過程の変化を評価することで、自律神経系と運動学習との因果関係をより直接的に検証できると期待される。

二つ目は、文脈推論の枠組みにおける理論的発展である。本研究で示された、誤差の大きさに応じた自律神経応答は、脳が誤差を単なる数値的なずれとしてではなく、その意味や文脈を評価する過程を反映している可能性がある。

近年提案された理論的枠組みである文脈推論（contextual inference）モデル(Heald et al., 2021)では、上位プロセスが現在の環境の文脈を推論し、その推論結果に基づいて下位の運動記憶の学習や検索が制御されると考えられている。青斑核－ノルアドレナリン（LC-NA）系や、その上位中枢である内側前頭前皮質を含む中枢自律神経網（central autonomic network; CAN）は、予測誤差や不確実性を処理し、文脈の切り替えを検出する上で重要な神経基盤であると考えられている (Benarroch, 1993; Yu & Dayan, 2005)。

本研究で得られた知見は、自律神経応答が、このような文脈に関する潜在的な認知状態を外部から捉えるための有力な指標となり得ることを示唆している。今後は、自律神経指標を文脈推論に関わるパラメータとして計算モデルに組み込むことで、計算論的運動学習モデルに生理状態や身体性の要素を統合する新たな展開が期待される。

7.4 結語

本研究は、運動学習中に複数の自律神経指標を同時に測定することで、運動誤差に対して生じる自律神経応答を包括的に明らかにした。一連の実験を通じて、自律神経応答は運動誤差の大きさに応じて変化することが示された。これらの結果は、運動誤差によって誘発される驚きや不確実性といった内部状態の動的変化を、自律神経応答が反映している可能性を示している。したがって、運動学習における自律神経指標の測定は、内部状態を推定するための有効な手法であると考えられる。

さらに、自律神経活動が運動学習率の抑制に関与している可能性が示唆されたことから、運動学習は物理的誤差を機械的に修正する過程ではなく、身体の生理的状态を介して学習の更新量が調整されるプロセスである可能性が示唆される。

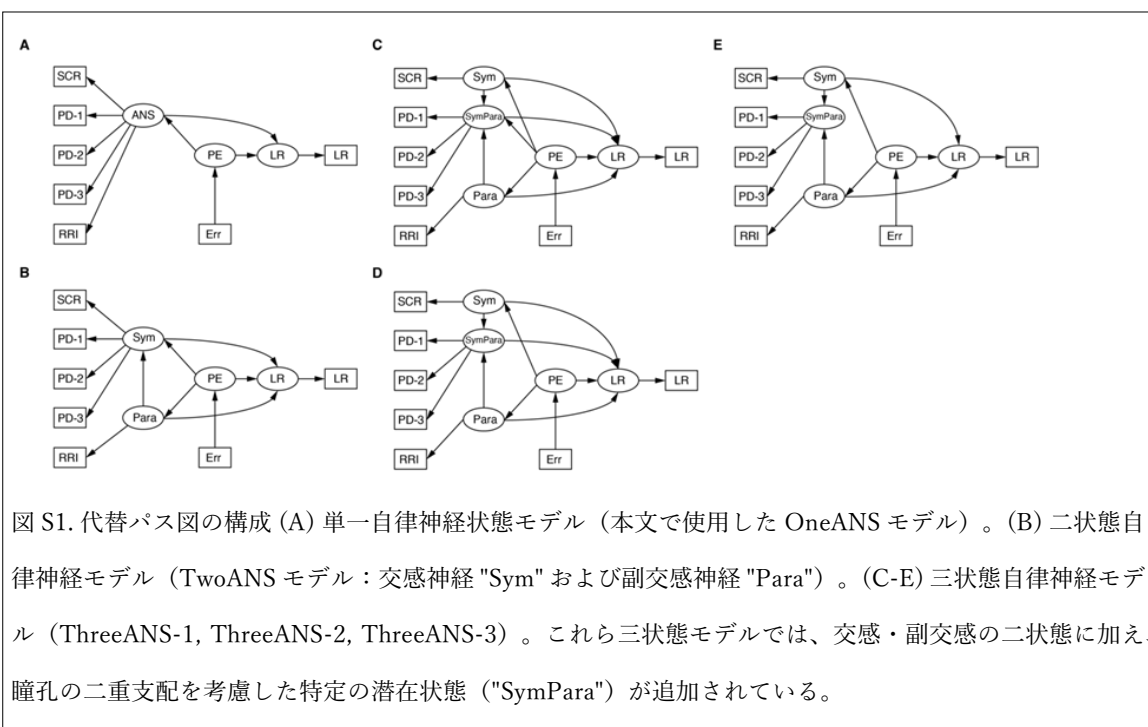
本研究で得られた知見は、行動実験における新たな評価手法を提示するとともに、従来の計算論的運動学習モデルに身体性の要素を統合するための理論的發展に向けた基盤を提供するものである。

補足資料

1. 自律神経状態を仮定したモデル選択

本研究では、計測された複数の自律神経指標（瞳孔径、皮膚コンダクタンス反応、心拍間隔）の背後にある潜在的な構造を検討するため、複雑度の異なる 5 つのパスモデル（図 S1 A-E）を構築し、それらの適合度を比較した。モデルの評価にあたっては、Hu & Bentler (1999)が推奨する 2 指標評価基準に基づき、Tucker-Lewis Index(TLI)および Standardized Root Mean Square Residual(SRMR)を用いた。一般に、TLI が 0.95 以上、SRMR が 0.08 以下であれば、良好なモデル適合を示していると判断される。

各モデルの適合度指標を比較した結果（図 S2, 表 S1）、モデルが複雑になるにつれて適合度の改善は見られず、むしろ悪化する傾向が確認された。これに対し、単一の自律神経潜在状態を仮定した最も簡潔なモデル（図 S1 A; OneANS モデル）は、実験 1 および 2 の両方において上述の適合基準を一貫して満たした。したがって、本研究ではモデルの簡潔性と適合度の両面から、この OneANS モデルを最終的な解析モデルとして採用した。



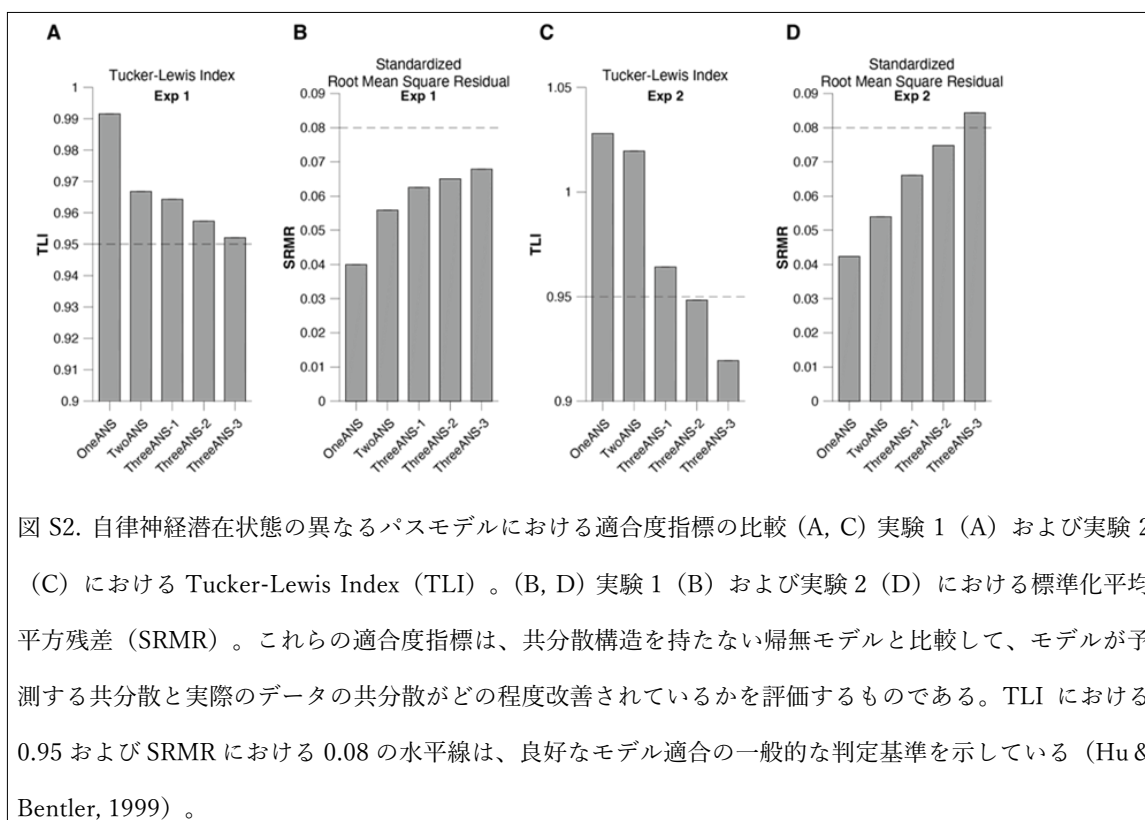


表 S1. 図 S1 に示す各代替モデルの適合度指標一覧（実験 1 および実験 2）。

Experiments	Models	SRMR	TLI
Exp 1	OneANS	0.040	0.992
	TwoANS	0.056	0.967
	ThreeANS-1	0.063	0.964
	ThreeANS-2	0.065	0.957
	ThreeANS-3	0.068	0.952
Exp 2	OneANS	0.042	1.028
	TwoANS	0.054	1.020
	ThreeANS-1	0.066	0.964
	ThreeANS-2	0.075	0.948
	ThreeANS-3	0.084	0.919

2. 主解析モデルの妥当性検証

主解析モデル（OneANS モデルおよび Sym モデル）の妥当性を検証するため、主解析モデルと潜在変数間のパスを個別に除外したモデルとの適合度を比較した。以下に、OneANS モデルおよび Sym モデルそれぞれの検証結果を順に示す。

1. OneANS モデルの妥当性検証

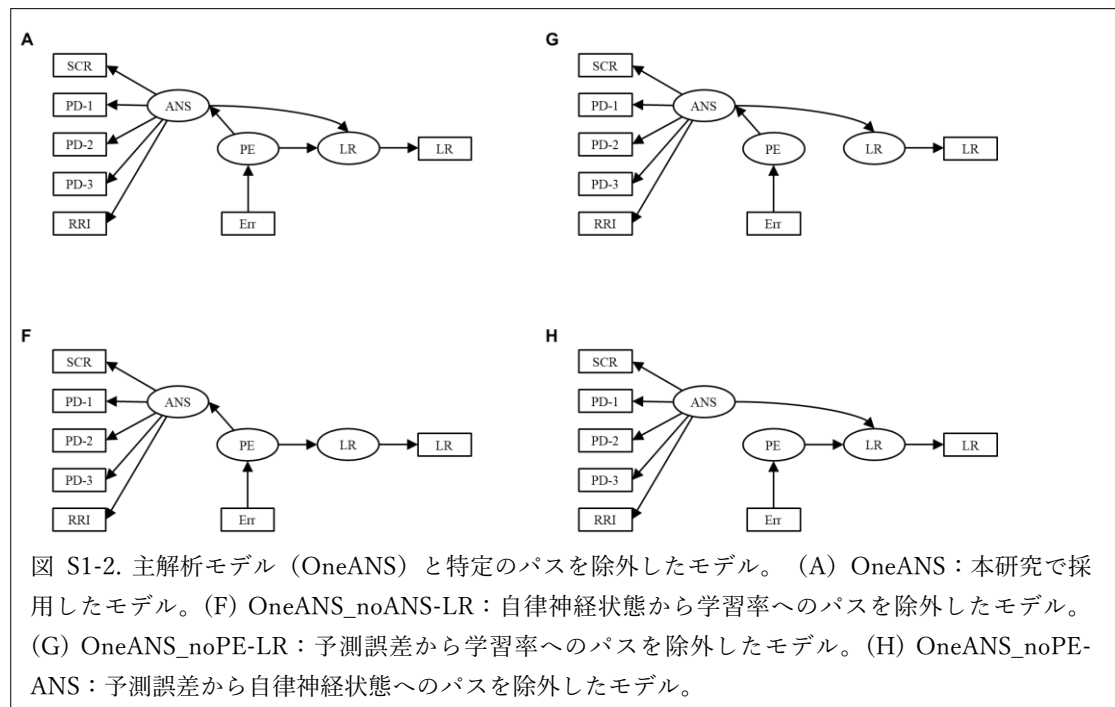


表 S1-2. 図 S1-2 に示す各代替モデルの適合度指標一覧（実験 1 および実験 2）。

Experiments	Models	SRMR	TLI
Exp 1	OneANS	0.040	0.992
	OneANS_noANS-LR	0.040	0.993
	OneANS_noPE-LR	0.040	0.992
	OneANS_noPE-ANS	0.041	0.986
Exp 2	OneANS	0.042	1.028
	OneANS_noANS-LR	0.039	1.040
	OneANS_noPE-LR	0.042	1.028
	OneANS_noPE-ANS	0.060	0.968

2. Sym モデルの妥当性検証

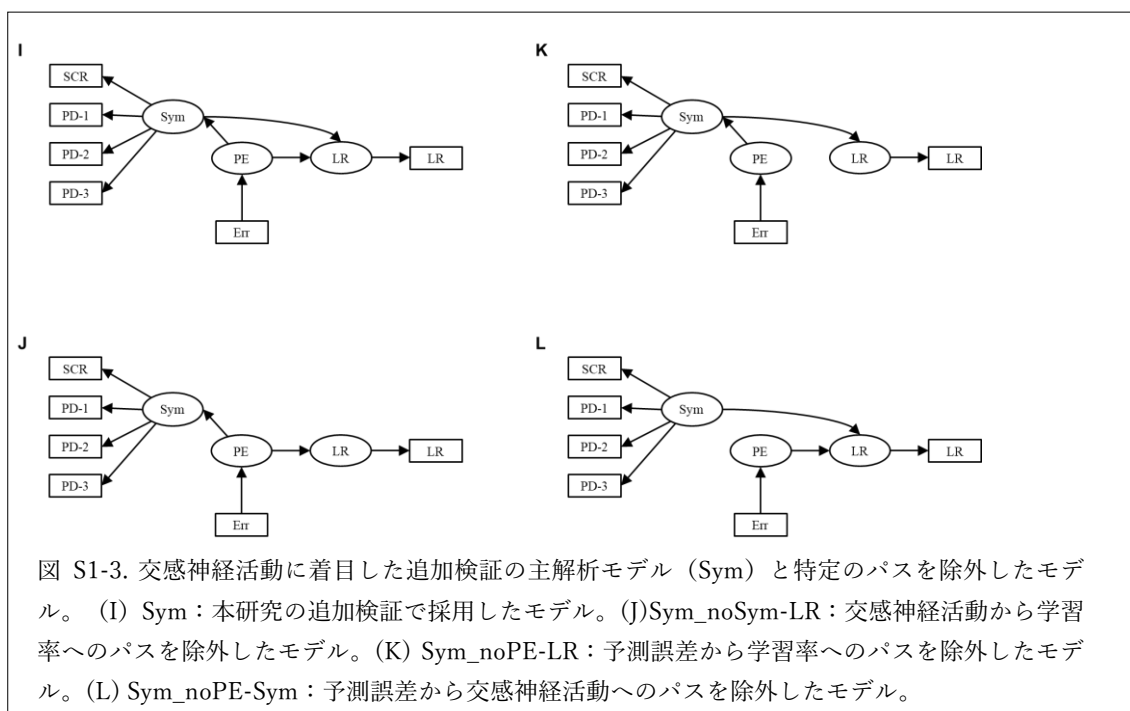


表 S1-3. 図 S1-3 に示す各代替モデルの適合度指標一覧（実験 1 および実験 2）。

Experiments	Models	SRMR	TLI
Exp 1	Sym	0.047	0.979
	Sym_noSym-LR	0.046	0.981
	Sym_noPE-LR	0.047	0.979
	Sym_noPE-Sym	0.049	0.972
Exp 2	Sym	0.042	1.033
	Sym_noSym-LR	0.041	1.035
	Sym_noPE-LR	0.042	1.033
	Sym_noPE-Sym	0.048	1.017

引用文献

- Albert, S. T., Jang, J., Modchalingam, S., 't Hart, B. M., Henriques, D., Lerner, G., Della-Maggiore, V., Haith, A. M., Krakauer, J. W., & Shadmehr, R. (2022). Competition between parallel sensorimotor learning systems. *eLife*, *11*, e65361. <https://doi.org/10.7554/eLife.65361>
- Aria, M. (2016). *Structural Equation Model through Partial Least Squares approach (PLS-SEM)* [Computer software]. <https://jp.mathworks.com/matlabcentral/fileexchange/54147-pls-sem-toolbox>
- Aston-Jones, G., & Cohen, J. D. (2005). An integrative theory of locus coeruleus-norepinephrine function: Adaptive gain and optimal performance. *Annual Review of Neuroscience*, *28*, 403–450. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.28.061604.135709>
- Aston-Jones, G., Ennis, M., Pieribone, V. A., Nickell, W. T., & Shipley, M. T. (1986). The Brain Nucleus Locus Coeruleus: Restricted Afferent Control of a Broad Efferent Network. *Science*, *234*(4777), 734–737. <https://doi.org/10.1126/science.3775363>
- Benarroch, E. E. (1993). The Central Autonomic Network: Functional Organization, Dysfunction, and Perspective. *Mayo Clinic Proceedings*, *68*(10), 988–1001. [https://doi.org/10.1016/S0025-6196\(12\)62272-1](https://doi.org/10.1016/S0025-6196(12)62272-1)
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, *57*(1), 289–300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- Benson, B. L., Anguera, J. A., & Seidler, R. D. (2011). A spatial explicit strategy reduces error but interferes with sensorimotor adaptation. *Journal of Neurophysiology*, *105*(6), 2843–2851. <https://doi.org/10.1152/jn.00002.2011>
- Berger, R. D., Saul, J. P., & Cohen, R. J. (1989). Transfer function analysis of autonomic regulation. I. Canine atrial rate response. *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology*, *256*(1), H142–H152. <https://doi.org/10.1152/ajpheart.1989.256.1.H142>
- Berniker, M., & Kording, K. (2008). Estimating the sources of motor errors for adaptation and generalization. *Nature Neuroscience*, *11*(12), 1454–1461. <https://doi.org/10.1038/nn.2229>
- Bernstein, N. A. (1967). *Bernstein, N.A. (1967) The Co-Ordination and Regulation of*

Movements. Pergamon Press, Oxford.
<https://www.scirp.org/reference/referencespapers?referenceid=2129198>

Boucsein, W. (2012). *Electrodermal Activity*. Springer US. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-1126-0>

Bradley, M. M., Miccoli, L., Escrig, M. A., & Lang, P. J. (2008). The pupil as a measure of emotional arousal and autonomic activation. *Psychophysiology*, 45(4), 602–607. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2008.00654.x>

Cacioppo, J. T., Tassinary, L. G., & Berntson, G. (Eds.). (2007). *Handbook of Psychophysiology* (3rd ed.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511546396>

Cahill, L., Prins, B., Weber, M., & McGaugh, J. L. (1994). β -Adrenergic activation and memory for emotional events. *Nature*, 371(6499), 702–704. <https://doi.org/10.1038/371702a0>

Cannon, W. B. (1915). *Bodily changes in pain, hunger, fear and rage: An account of recent researches into the function of emotional excitement* (pp. xiii, 311). D Appleton & Company. <https://doi.org/10.1037/10013-000>

Cannon, W. B. (1929). Organization for physiological homeostasis. *Physiological Reviews*, 9(3), 399–431. <https://doi.org/10.1152/physrev.1929.9.3.399>

Carey, M. R., & Regehr, W. G. (2009). Noradrenergic Control of Associative Synaptic Plasticity by Selective Modulation of Instructive Signals. *Neuron*, 62(1), 112–122. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.02.022>

Carrasco, M. (2011). Visual attention: The past 25 years. *Vision Research, Vision Research 50th Anniversary Issue: Part 2*, 51(13), 1484–1525. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2011.04.012>

Cohen, N. J., & Squire, L. R. (1980). Preserved Learning and Retention of Pattern-Analyzing Skill in Amnesia: Dissociation of Knowing How and Knowing That. *Science*, 210(4466), 207–210. <https://doi.org/10.1126/science.7414331>

Cooke, A., Kavussanu, M., McIntyre, D., & Ring, C. (2010). Psychological, muscular and kinematic factors mediate performance under pressure. *Psychophysiology*, 47(6), 1109–1118. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2010.01021.x>

Cooper, H., Camic, P. M., Long, D. L., Panter, A. T., Rindskopf, D., & Sher, K. J. (Eds.). (2012). *APA handbook of research methods in psychology, Vol 2: Research designs: Quantitative, qualitative, neuropsychological, and biological* (pp. x, 701). American

- Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/13620-000>
- Critchley, H. D. (2005). Neural mechanisms of autonomic, affective, and cognitive integration. *Journal of Comparative Neurology*, 493(1), 154–166. <https://doi.org/10.1002/cne.20749>
- Critchley, H. D., & Harrison, N. A. (2013). Visceral Influences on Brain and Behavior. *Neuron*, 77(4), 624–638. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.02.008>
- Crone, E., Jennings, J., & van der Molen, M. (2004). Developmental Change in Feedback Processing as Reflected by Phasic Heart Rate Changes. *Developmental Psychology*, 40, 1228–1238. <https://doi.org/10.1037/0012-1649.40.6.1228>
- Dawson, M. E., Schell, A. M., & Filion, D. L. (2017). The electrodermal system. In *Handbook of psychophysiology, 4th ed* (pp. 217–243). Cambridge University Press.
- de Berker, A. O., Rutledge, R. B., Mathys, C., Marshall, L., Cross, G. F., Dolan, R. J., & Bestmann, S. (2016). Computations of uncertainty mediate acute stress responses in humans. *Nature Communications*, 7(1), 10996. <https://doi.org/10.1038/ncomms10996>
- Di Gregorio, F., Steinhäuser, M., Maier, M. E., Thayer, J. F., & Battaglia, S. (2024). Error-related cardiac deceleration: Functional interplay between error-related brain activity and autonomic nervous system in performance monitoring. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 157, 105542. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2024.105542>
- Doyon, J., & Benali, H. (2005). Reorganization and plasticity in the adult brain during learning of motor skills. *Current Opinion in Neurobiology, Cognitive Neuroscience*, 15(2), 161–167. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2005.03.004>
- Fitts, P. M., & Posner, M. I. (1967). *Human Performance*. Brooks/Cole.
- Flash, T., & Hogan, N. (1985). The coordination of arm movements: An experimentally confirmed mathematical model. *Journal of Neuroscience*, 5(7), 1688–1703. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.05-07-01688.1985>
- Frangos, E., Ellrich, J., & Komisaruk, B. R. (2015). Non-invasive Access to the Vagus Nerve Central Projections via Electrical Stimulation of the External Ear: fMRI Evidence in Humans. *Brain Stimulation: Basic, Translational, and Clinical Research in Neuromodulation*, 8(3), 624–636. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2014.11.018>
- Gerber, E. M. (2019). *Cluster based permutation test for time series data* [Computer software]. <https://jp.mathworks.com/matlabcentral/fileexchange/71737-permutest>

- Gilzenrat, M. S., Nieuwenhuis, S., Jepma, M., & Cohen, J. D. (2010). Pupil diameter tracks changes in control state predicted by the adaptive gain theory of locus coeruleus function. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 10(2), 252–269. <https://doi.org/10.3758/CABN.10.2.252>
- Gröpel, P., & Mesagno, C. (2019). Choking interventions in sports: A systematic review. *International Review of Sport and Exercise Psychology*, 12(1), 176–201. <https://doi.org/10.1080/1750984X.2017.1408134>
- Groppe, D. (2015). *Benjamini & Hochberg/Yekutieli false discovery rate control procedure for a set of statistical tests* [Computer software]. https://jp.mathworks.com/matlabcentral/fileexchange/27418-fdr_bh
- Hajcak, G., McDonald, N., & Simons, R. F. (2003). To err is autonomic: Error-related brain potentials, ANS activity, and post-error compensatory behavior. *Psychophysiology*, 40(6), 895–903. <https://doi.org/10.1111/1469-8986.00107>
- Hayashi, T., Kato, Y., & Nozaki, D. (2020). Divisively Normalized Integration of Multisensory Error Information Develops Motor Memories Specific to Vision and Proprioception. *Journal of Neuroscience*, 40(7), 1560–1570. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1745-19.2019>
- Heald, J. B., Lengyel, M., & Wolpert, D. M. (2021). Contextual inference underlies the learning of sensorimotor repertoires. *Nature*, 600(7889), 489–493. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-04129-3>
- Hogg, J. A., Riehm, C. D., Wilkerson, G. B., Tudini, F., Peyer, K. L., Acocello, S. N., Carlson, L. M., Le, T., Sessions, R., Diekfuss, J. A., & Myer, G. D. (2022). Changes in dual-task cognitive performance elicited by physical exertion vary with motor task. *Frontiers in Sports and Active Living*, 4. <https://doi.org/10.3389/fspor.2022.989799>
- Hong, X., Xu, A., Shi, Y., Geng, L., Zou, R., & Guo, Y. (2022). The Effect of Red and Blue on Gross and Fine Motor Tasks: Confirming the Inverted-U Hypothesis. *Frontiers in Psychology*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2021.744913>
- Hu, L., & Bentler, P. M. (1999). Cutoff criteria for fit indexes in covariance structure analysis: Conventional criteria versus new alternatives. *Structural Equation Modeling: A Multidisciplinary Journal*, 6(1), 1–55. <https://doi.org/10.1080/10705519909540118>
- Ito, M. (2001). Cerebellar Long-Term Depression: Characterization, Signal Transduction, and Functional Roles. *Physiological Reviews*, 81(3), 1143–1195. <https://doi.org/10.1152/physrev.2001.81.3.1143>
- Jansen, A. S. P., Van Nguyen, X., Karpitskiy, V., Mettenleiter, T. C., & Loewy, A. D. (1995).

- Central Command Neurons of the Sympathetic Nervous System: Basis of the Fight-or-Flight Response. *Science*, 270(5236), 644–646. <https://doi.org/10.1126/science.270.5236.644>
- Joshi, S., Li, Y., Kalwani, R. M., & Gold, J. I. (2016). Relationships between Pupil Diameter and Neuronal Activity in the Locus Coeruleus, Colliculi, and Cingulate Cortex. *Neuron*, 89(1), 221–234. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.11.028>
- Kahneman, D., & Beatty, J. (1966). Pupil Diameter and Load on Memory. *Science*, 154(3756), 1583–1585. <https://doi.org/10.1126/science.154.3756.1583>
- Kawato, M. (1999). Internal models for motor control and trajectory planning. *Current Opinion in Neurobiology*, 9(6), 718–727. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(99\)00028-8](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(99)00028-8)
- Kitazawa, S., Kimura, T., & Yin, P.-B. (1998). Cerebellar complex spikes encode both destinations and errors in arm movements. *Nature*, 392(6675), 494–497. <https://doi.org/10.1038/33141>
- Kolasiewicz, W., Kuter, K., Nowak, P., Pastuszka, A., & Ossowska, K. (2011). Lesion of the Cerebellar Noradrenergic Innervation Enhances the Harmaline-Induced Tremor in Rats. *The Cerebellum*, 10(2), 267–280. <https://doi.org/10.1007/s12311-011-0250-9>
- Körding, K. P., & Wolpert, D. M. (2004). Bayesian integration in sensorimotor learning. *Nature*, 427(6971), 244–247. <https://doi.org/10.1038/nature02169>
- Krakauer, J. W. (2019). *Motor Learning*. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/j.2040-4603.2019.tb00069.x?saml_referrer
- Krakauer, J. W., Ghilardi, M.-F., & Ghez, C. (1999). Independent learning of internal models for kinematic and dynamic control of reaching. *Nature Neuroscience*, 2(11), 1026–1031. <https://doi.org/10.1038/14826>
- Krakauer, J. W., Pine, Z. M., Ghilardi, M.-F., & Ghez, C. (2000). Learning of Visuomotor Transformations for Vectorial Planning of Reaching Trajectories. *Journal of Neuroscience*, 20(23), 8916–8924. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.20-23-08916.2000>
- Kreibig, S. D. (2010). Autonomic nervous system activity in emotion: A review. *Biological Psychology, The Biopsychology of Emotion: Current Theoretical and Empirical Perspectives*, 84(3), 394–421. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2010.03.010>
- Lacey, J. I., & Lacey, B. C. (1970). *SOME AUTONOMIC-CENTRAL NERVOUS SYSTEM*

- INTERRELATIONSHIPS*. 205–227. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-102850-3.50016-5>
- Libster, A. M., & Yarom, Y. (2013). In and out of the loop: External and internal modulation of the olivo-cerebellar loop. *Frontiers in Neural Circuits*, 7. <https://doi.org/10.3389/fncir.2013.00073>
- Loewenfeld, I. E. (1993). *Loewenfeld, I.E. and Lowenstein, O. (1993) The Pupil Anatomy, Physiology, and Clinical Applications. Iowa State University Press.* <https://www.scirp.org/reference/referencespapers?referenceid=2071826>
- Makino, Y., Hayashi, T., & Nozaki, D. (2023). Divisively normalized neuronal processing of uncertain visual feedback for visuomotor learning. *Communications Biology*, 6(1), 1286. <https://doi.org/10.1038/s42003-023-05578-4>
- Maris, E., & Oostenveld, R. (2007). Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data. *Journal of Neuroscience Methods*, 164(1), 177–190. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2007.03.024>
- Marko, M. K., Haith, A. M., Harran, M. D., & Shadmehr, R. (2012). Sensitivity to prediction error in reach adaptation. *Journal of Neurophysiology*, 108(6), 1752–1763. <https://doi.org/10.1152/jn.00177.2012>
- Mazzoni, P., & Krakauer, J. W. (2006). An Implicit Plan Overrides an Explicit Strategy during Visuomotor Adaptation. *Journal of Neuroscience*, 26(14), 3642–3645. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5317-05.2006>
- McDougle, S. D., Boggess, M. J., Crossley, M. J., Parvin, D., Ivry, R. B., & Taylor, J. A. (2016). Credit assignment in movement-dependent reinforcement learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(24), 6797–6802. <https://doi.org/10.1073/pnas.1523669113>
- McDougle, S. D., Bond, K. M., & Taylor, J. A. (2015). Explicit and Implicit Processes Constitute the Fast and Slow Processes of Sensorimotor Learning. *Journal of Neuroscience*, 35(26), 9568–9579. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5061-14.2015>
- Miall, R. C., & Wolpert, D. M. (1996). Forward Models for Physiological Motor Control. *Neural Networks, Four Major Hypotheses in Neuroscience*, 9(8), 1265–1279. [https://doi.org/10.1016/S0893-6080\(96\)00035-4](https://doi.org/10.1016/S0893-6080(96)00035-4)
- Milner, B., Squire, L. R., & Kandel, E. R. (1998). Cognitive Neuroscience and the Study of Memory. *Neuron*, 20(3), 445–468. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(00\)80987-3](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(00)80987-3)

- Morasso, P. (1981). Spatial control of arm movements. *Experimental Brain Research*, 42(2), 223–227. <https://doi.org/10.1007/BF00236911>
- Murphy, P. R., Moort, M. L. van, & Nieuwenhuis, S. (2016). The Pupillary Orienting Response Predicts Adaptive Behavioral Adjustment after Errors. *PLOS ONE*, 11(3), e0151763. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151763>
- Nassar, M. R., Rumsey, K. M., Wilson, R. C., Parikh, K., Heasly, B., & Gold, J. I. (2012). Rational regulation of learning dynamics by pupil-linked arousal systems. *Nature Neuroscience*, 15(7), 1040–1046. <https://doi.org/10.1038/nn.3130>
- Ng, G. A., Brack, K. E., & Coote, J. H. (2001). Effects of direct sympathetic and vagus nerve stimulation on the physiology of the whole heart—A novel model of isolated Langendorff perfused rabbit heart with intact dual autonomic innervation. *Experimental Physiology*, 86(3), 319–329. <https://doi.org/10.1113/eph8602146>
- Nicholls, M. E. R., Thomas, N. A., Loetscher, T., & Grimshaw, G. M. (2013). The Flinders Handedness survey (FLANDERS): A brief measure of skilled hand preference. *Cortex*, 49(10), 2914–2926. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2013.02.002>
- Nieuwenhuis, S., Aston-Jones, G., & Cohen, J. D. (2005). *Decision making, the P3, and the locus coeruleus-norepinephrine system*. https://core.ac.uk/reader/15456351?utm_source=linkout
- Nieuwenhuys, A., & Oudejans, R. R. D. (2012). Anxiety and perceptual-motor performance: Toward an integrated model of concepts, mechanisms, and processes. *Psychological Research*, 76(6), 747–759. <https://doi.org/10.1007/s00426-011-0384-x>
- Okubo, M., Suzuki, H., & Nicholls, M. E. R. (2014). [A Japanese version of the FLANDERS handedness questionnaire]. *Shinrigaku Kenkyu: The Japanese Journal of Psychology*, 85(5), 474–481. <https://doi.org/10.4992/jjpsy.85.13235>
- Ostry, D. J., & Gribble, P. L. (2016). Sensory Plasticity in Human Motor Learning. *Trends in Neurosciences*, 39(2), 114–123. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2015.12.006>
- Palser, E. R., Glass, J., Fotopoulou, A., & Kilner, J. M. (2021). Relationship between cardiac cycle and the timing of actions during action execution and observation. *Cognition*, 217, 104907. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2021.104907>
- Pearl, J. (2010). An Introduction to Causal Inference. *The International Journal of Biostatistics*, 6(2), 7. <https://doi.org/10.2202/1557-4679.1203>
- Perrey, S., & Besson, P. (2018). Studying brain activity in sports performance: Contributions and issues. In *Progress in Brain Research* (Vol. 240, pp. 247–267). Elsevier.

<https://doi.org/10.1016/bs.pbr.2018.07.004>

- Porges, S. W. (2007). The polyvagal perspective. *Biological Psychology, Special Issue of Biological Psychology on Cardiac Vagal Control, Emotion, Psychopathology, and Health*, 74(2), 116–143. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2006.06.009>
- Preuschoff, K., 't Hart, B. M., & Einhauser, W. (2011). Pupil Dilation Signals Surprise: Evidence for Noradrenaline's Role in Decision Making. *Frontiers in Neuroscience*, 5. <https://doi.org/10.3389/fnins.2011.00115>
- Robinson, F. R., Noto, C. T., & Bevans, S. E. (2003). Effect of Visual Error Size on Saccade Adaptation in Monkey. *Journal of Neurophysiology*, 90(2), 1235–1244. <https://doi.org/10.1152/jn.00656.2002>
- Sato, K., Kang, W. H., Saga, K., & Sato, K. T. (1989). Biology of sweat glands and their disorders. I. Normal sweat gland function. *Journal of the American Academy of Dermatology*, 20(4), 537–563. [https://doi.org/10.1016/S0190-9622\(89\)70063-3](https://doi.org/10.1016/S0190-9622(89)70063-3)
- Scheidt, R. A., Reinkensmeyer, D. J., Conditt, M. A., Rymer, W. Z., & Mussa-Ivaldi, F. A. (2000). Persistence of Motor Adaptation During Constrained, Multi-Joint, Arm Movements. *Journal of Neurophysiology*, 84(2), 853–862. <https://doi.org/10.1152/jn.2000.84.2.853>
- Schwarz, L. A., Miyamichi, K., Gao, X. J., Beier, K. T., Weissbourd, B., DeLoach, K. E., Ren, J., Ibanes, S., Malenka, R. C., Kremer, E. J., & Luo, L. (2015). Viral-genetic tracing of the input–output organization of a central noradrenaline circuit. *Nature*, 524(7563), 88–92. <https://doi.org/10.1038/nature14600>
- Scoville, W. B., & Milner, B. (1957). Loss of Recent Memory After Bilateral Hippocampal Lesions. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 20(1), 11–21. <https://doi.org/10.1136/jnnp.20.1.11>
- Seery, M. D. (2011). Challenge or threat? Cardiovascular indexes of resilience and vulnerability to potential stress in humans. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews, Resilience and Adaptive Aspects of Stress in Neurobehavioural Development*, 35(7), 1603–1610. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.03.003>
- Shadmehr, R., & Brashers-Krug, T. (1997). Functional Stages in the Formation of Human Long-Term Motor Memory. *Journal of Neuroscience*, 17(1), 409–419. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.17-01-00409.1997>
- Shadmehr, R., & Mussa-Ivaldi, F. A. (1994). Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task. *Journal of Neuroscience*, 14(5), 3208–3224. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.14-05-03208.1994>

- Shadmehr, R., Smith, M. A., & Krakauer, J. W. (2010). Error Correction, Sensory Prediction, and Adaptation in Motor Control. *Annual Review of Neuroscience*, 33(Volume 33, 2010), 89–108. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-060909-153135>
- Smith, M. A., Ghazizadeh, A., & Shadmehr, R. (2006). Interacting Adaptive Processes with Different Timescales Underlie Short-Term Motor Learning. *PLOS Biology*, 4(6), e179. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040179>
- Squire, L. R. (2004). Memory systems of the brain: A brief history and current perspective. *Neurobiology of Learning and Memory, Multiple Memory Systems*, 82(3), 171–177. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2004.06.005>
- Squire, L. R., & Zola, S. M. (1996). Structure and function of declarative and nondeclarative memory systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(24), 13515–13522. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.24.13515>
- Strasburger, H., Rentschler, I., & Jüttner, M. (2011). Peripheral vision and pattern recognition: A review. *Journal of Vision*, 11(5), 13. <https://doi.org/10.1167/11.5.13>
- Task Force of the European Society of Cardiology the North American Society of Pacing Electrophysiology. (1996). Heart Rate Variability. *Circulation*, 93(5), 1043–1065. <https://doi.org/10.1161/01.CIR.93.5.1043>
- Taylor, J. A., & Ivry, R. B. (2012). The role of strategies in motor learning. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1251(1), 1–12. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06430.x>
- Taylor, J. A., Krakauer, J. W., & Ivry, R. B. (2014). Explicit and Implicit Contributions to Learning in a Sensorimotor Adaptation Task. *Journal of Neuroscience*, 34(8), 3023–3032. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3619-13.2014>
- Thayer, J. F., Åhs, F., Fredrikson, M., Sollers, J. J., & Wager, T. D. (2012). A meta-analysis of heart rate variability and neuroimaging studies: Implications for heart rate variability as a marker of stress and health. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 36(2), 747–756. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.11.009>
- Tseng, Y., Diedrichsen, J., Krakauer, J. W., Shadmehr, R., & Bastian, A. J. (2007). Sensory Prediction Errors Drive Cerebellum-Dependent Adaptation of Reaching. *Journal of Neurophysiology*, 98(1), 54–62. <https://doi.org/10.1152/jn.00266.2007>
- Urai, A. E., Braun, A., & Donner, T. H. (2017). Pupil-linked arousal is driven by decision uncertainty and alters serial choice bias. *Nature Communications*, 8(1), 14637. <https://doi.org/10.1038/ncomms14637>

- Van Leusden, J. W. R., Sellaro, R., & Colzato, L. S. (2015). Transcutaneous Vagal Nerve Stimulation (tVNS): A new neuromodulation tool in healthy humans? *Frontiers in Psychology*, 6. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00102>
- Vinzi, V. E., Trinchera, L., & Amato, S. (2010). PLS Path Modeling: From Foundations to Recent Developments and Open Issues for Model Assessment and Improvement. In V. Esposito Vinzi, W. W. Chin, J. Henseler, & H. Wang (Eds.), *Handbook of Partial Least Squares: Concepts, Methods and Applications* (pp. 47–82). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-32827-8_3
- Wehrwein, E. A., Orer, H. S., & Barman, S. M. (2016). Overview of the Anatomy, Physiology, and Pharmacology of the Autonomic Nervous System. *Comprehensive Physiology*, 6(3), 1239–1278. <https://doi.org/10.1002/j.2040-4603.2016.tb00714.x>
- Wei, K., & Körding, K. (2009). Relevance of Error: What Drives Motor Adaptation? *Journal of Neurophysiology*, 101(2), 655–664. <https://doi.org/10.1152/jn.90545.2008>
- Wolpert, D. M., Diedrichsen, J., & Flanagan, J. R. (2011). Principles of sensorimotor learning. *Nature Reviews Neuroscience*, 12(12), 739–751. <https://doi.org/10.1038/nrn3112>
- Wolpert, D. M., & Flanagan, J. R. (2010). Motor learning. *Current Biology*, 20(11), R467–R472. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.04.035>
- Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. I. (1995). An Internal Model for Sensorimotor Integration. *Science*, 269(5232), 1880–1882. <https://doi.org/10.1126/science.7569931>
- Yerkes, R. M., & Dodson, J. D. (1908). The relation of strength of stimulus to rapidity of habit-formation. *Journal of Comparative Neurology and Psychology*, 18(5), 459–482. <https://doi.org/10.1002/cne.920180503>
- Yokoi, A., & Weiler, J. (2022). Pupil diameter tracked during motor adaptation in humans. *Journal of Neurophysiology*, 128(5), 1224–1243. <https://doi.org/10.1152/jn.00021.2022>
- Yoshie, M., Kudo, K., Murakoshi, T., & Ohtsuki, T. (2009). Music performance anxiety in skilled pianists: Effects of social-evaluative performance situation on subjective, autonomic, and electromyographic reactions. *Experimental Brain Research*, 199(2), 117–126. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1979-y>
- Yu, A. J., & Dayan, P. (2005). Uncertainty, Neuromodulation, and Attention. *Neuron*, 46(4), 681–692. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2005.04.026>

業績

学術雑誌等に発表した論文

- ・ Nogami M., Hagura N., Yokoi A. (2025) Autonomic responses to proprioceptive and visual errors during single-trial reach adaptation. *Journal of Neurophysiology*. 134, 1912-1926. DOI: <https://doi.org/10.1152/jn.00263.2025>

国際学会における発表

Poster

- ・ ○Motoko Nogami, Nobuhiro Hagura, Atsushi Yokoi, Autonomic responses to visual and proprioceptive errors during motor learning. The 33rd Annual Neural Control of Movement Society Meeting, Dubrovnik, Croatia, April 15–19, 2024.

国内学会等における発表

ポスター発表（最新順）

- ・ ○野上素子, 羽倉信宏, 横井惇. 運動学習中の誤差に対する自律神経応答. 第 43 回日本生理心理学会, 福井, 2025 年 5 月 25 日.
- ・ ○野上素子, 羽倉信宏, 横井惇. 運動学習中の視覚および固有感覚誤差に対する自律神経応答. 第 18 回 Motor Control 研究会 (The Japanese Society for Motor Control), 大阪, 2024 年 8 月 24 日.

口頭発表

- ・ ○野上素子, 羽倉信宏, 横井惇. 運動学習中の誤差に対する自律神経応答. 第 78 回日本自律神経学会総会, 愛知, 2025 年 10 月 24 日.

謝辞

本論文の完成にあたり、多くの方々から多大なるご支援を賜りました。ここに深く感謝の意を表します。

はじめに、情報通信研究機構 脳情報通信融合研究センター（CiNet）主任研究員の羽倉信宏さん、横井惇さんに心より感謝申し上げます。お二人の懇切丁寧なご指導がなければ、博士課程において運動制御の研究に取り組むことはできませんでした。運動制御について基礎からご教示いただくとともに、研究に向き合う姿勢を教えてくださったことに深く感謝しております。

学位論文審査において主査を務めていただいた北澤茂先生、副査の中野珠実先生、七五三木聡先生には、建設的なご指摘とご助言を賜りました。先生方のご指導により、本論文の内容をより洗練されたものへと改善することができました。心より御礼申し上げます。

CiNet Motor Control Unit の皆様、ならびに羽倉グループに在籍された皆様、そして CiNet で出会った方々に感謝いたします。日々の議論や有益なアドバイス、温かく迎え入れてくださった環境のおかげで、最後まで研究を続けることができました。また、切磋琢磨し合える同期をはじめ、学生部屋で共に過ごした仲間の存在は、私にとって大きな支えとなりました。

本研究に携わってくださったすべての皆様に、心より感謝申し上げます。ありがとうございました。