

『感覚運動学習から高次脳機能へ』

計算心理グループ

グループリーダー 今水 寛

1. はじめに

心とは何か。ヒトをヒトらしくしているものは何か。人間はどこから来てどこへ行くのか。現代の脳科学を支えている原動力は、人間が自分自身の心を知りたいという抑えがたい欲求である。私たちは、人間以外の動物の脳にもあまねく備わり、最も心とは遠いと思われる「身体の運動制御機能」から出発して、人間知性の根源を解き明かそうとした。その試みは5年間で到底完了するものではないが、大きな一歩を踏み出すことができた。

5年間の仕事をまとめるキーワードは「内部モデル」である。随意運動における内部モデルとは、「ある運動司令がどのような動作を引き起こすか」（順モデル）、あるいは「ある動作を行いたいときに、どのような運動司令を出せばよいか」（逆モデル）という対応関係の内部表現であると考えられる。このような対応関係が、運動開始前から解っていれば、感覚フィードバックに頼らなくても、速く正確な運動制御が行える。

私たちは、まず、身体運動の制御を学習するときに、内部モデルがどのように使われているのか、どのような時に使われないのかを調べた。次に、身体運動の枠組みを越えて、「道具を使う」という人間で最も良く発達した機能において、どのように内部モデルが使われているのかを調べた。

2. 身体の運動制御を学習するメカニズム：ステイフネスの適応制御

私たちは、例えば新しいスポーツを習うとき、始めはぎこちなく硬い運動をしているが、学習が進むにつれて、滑らかで柔軟な運動になることを経験的に知っている。大須ら(Osu et al. submitted)は、人間が、運動学習を行っているときの腕の筋電位を計測し、学習中に腕の剛性（ステイフネス）がどのように変化するかを詳細に調べ、その経験を科学的に解明した。その結果、内部モデルが不完全なときには、ステイフネスを上げて、

運動の安定性を保ち、内部モデルが獲得されるに従い、ステイフネスを下げ、疲労を防ぎ、より効率的な運動を行っていることが解った。筋電位からステイフネスを推定するという新しい手法を生み出したのも、この研究の大きな成果である (Osu and Gomi, 1999)。

さらに、大須らは Etienne Burdet らと共同で (Burdet, Osu, Franklin, Milner and Kawato, submitted)、内部モデルを獲得できないような不安定な状況で、人間がどのように運動を学習しているかを調べた。道具を用いたりするときなどに、対象物と不安定な相互作用が発生することがある。たとえば、ドライバーをねじ穴に保ったまま力を入れてねじを回転させたり、のみで凸になった面を削ったりするときなど、手先の力の小さな誤りによって、まっすぐいくべきところを大きく前後、あるいは左右に逸脱してしまう。このように、不安定な状態では、気づかないような小さな誤り (ノイズ) が予想もできない方向に拡大されてしまう。内部モデルは、同じような運動をすれば同じような結果になる、すなわち多少のノイズに関わらず、ほぼ予測通りの結果が得られる安定な状況では有用であるが、結果が予測できない不安定な状況ではあまり役に立つとは考えられない。しかし、人間はこのような状況でも、徐々にうまく目的通りの操作ができるようになる。

大須らは、「拡散力場」という運動学習の新しいパラダムを考案し、このような不安定な状況に、被験者がどのように適応するか調べた。拡散力場では、図 1 に示すように、手先を x 軸に沿って前 (y 軸方向) へまっすぐに動かすと手先に外力がかからないが、手先が少し右にずれるとさらに右へ、左にずれるとさらに左へ手先をもっていくような外力が働く。パラメータの値を、力場がない状態 (零力場、安定) での手先ステイフネスの値より大きくすることで、不安定な環境を作り出すことができる。被験者に、拡散力場での運動を繰り返し練習してもらおうと、手先の軌道は、学習が進むにつれて、力場がないとき (零力場、図 1 a) と同様のほぼまっすぐな軌道を生成するようになった (図 1 c 左、中)。学習後のステイフネス楕円体は、零力場でのステイフネス楕円体に比べて、形と方向が変化しており、不安定な x 方向には大きくなっていたのに対し、 y 方向には余り変化していなかった (図 2)。すなわち、ステイフネスは不安定な方向に選択的に上昇していることがわかった。また、ステイフネスの測定期間には、実際には力場はかかっていないので、このステイフネスは、外力に反応して発生したものではなく、予測的に制御されていたと考えられる。このときの手先力は零力場の手先力とほとんど変わらないため、ステイフネスは手先力と独立に制御されたことがわかる。このことか

ら、人間は、手先のスティフネスを最適な方向と大きさに調節することで、不安定な状況を安定化させていることが明らかになった。

3. 身体の運動学習から高次認知機能へ：道具の内部モデル

3-1. 理論的な枠組み

内部モデルが、どのような仕組みで学習されるかということに関して、川人ら (Kawato, Furukawa and Suzuki 1987; Kawato and Gomi 1992) は「フィードバック誤差学習スキーマ」というモデルを提唱した (図3 A)。運動のはじめは、感覚フィードバックに頼ってぎこちない運動をしている (aのループ) が、フィードバック制御システムの出力を「誤差信号」として、内部モデルをトレーニングする (bの矢印)。繰り返し練習することで、内部モデルは、意図した動作から、それを実現するための運動司令への変換ができるようになり (cのルート)、感覚フィードバックに依存しなくても、速くて正確な制御ができるようになる。

上記のスキーマでは、小脳皮質のプルキニエ細胞が内部モデルとして重要な役割を果たしている (図3 B)。プルキニエ細胞には、主に平行線維入力と登上線維入力という2種類の入力がある。例えば、随意運動の逆モデルを学習する場合、このスキーマでは、平行線維入力は「意図した軌道 (動作)」を表現し、登上線維入力は「意図した軌道」と「実現した軌道」のずれ (誤差信号) を表現していると考えられる。プルキニエ細胞からの出力は「運動司令」である。学習のはじめ、誤差が大きいときには、登上線維を伝って誤差信号が盛んに入力される。誤差信号はプルキニエ細胞のシナプスの伝達効率を変化させ、最終的には小脳皮質において、「意図した軌道」からそれを実現させる「適切な運動司令」への変換ができるようになる。

登上線維入力によって複雑スパイクが、平行線維入力によって単純スパイクが引き起こされることが知られている (図3 B左)。上記のスキーマは、複雑スパイクは誤差信号を反映し、単純スパイクは内部モデルの出力である運動司令を反映すると予測する。実際、サルを用いた神経生理学的な実験で、この予測が確かめられている (複雑スパイクに関しては、Kobayashi, et al. 1998 ; Kitazawa, Kimura and Yin 1998 : 単純スパイクに関しては、Shidara, et al. 1993 ; Gomi, et al. 1998) 。

3-2. 内部モデル理論と非侵襲計測脳活動

以上のような内部モデル理論は、学習中の小脳において2つのタイプの活動が計測できると予測する。第一の活動は誤差信号を反映し（図4 A赤い曲線）、第二の活動は学習によって獲得される内部モデルの活動を反映する（図4 B水色の曲線）。誤差を反映する活動は、学習の初期に誤差が大きいとき、広い範囲で信号値（PETやfMRIの測定値）の上昇として確認できるはずである。一方、内部モデルの活動は、学習が進むにつれて上昇すると考えられる。

これまでの脳活動非侵襲計測実験では、ある新しい課題を学習するとき、初期には小脳の広い範囲で強い活動の上昇が見られ、学習が進むに従って、活動の範囲も強度も減少すると言われてきた。Raichleら（1994）は名詞から動詞を連想する課題で、Flamentら（1996）はジョイスティックを用いた視覚運動課題で、小脳活動が学習とともに減少する様子を報告している。内部モデル理論の枠組みで考えると、これらの先行研究は、主に第一の活動（誤差信号を反映する活動）を見ていると思われる。しかし、これらの結果は、「小脳皮質は学習の初期にのみ重要な役割を果たし、練習によって獲得された記憶は、脳の別な場所に蓄えられる」という説（例えばRaymond, et al. 1996）を支持し、小脳が記憶の座である（例えばIto and Kano 1982）という説を否定しているように考えられてきた。本当であろうか？

内部モデル理論の妥当性を検証するには、第二のタイプの活動（内部モデルを反映する活動）が計測できるかどうかを確認する必要がある。しかし、単純なイメージングの方法では計測できない。なぜならば、誤差の情報は内部モデルが獲得される場所（図4 Bのオレンジの領域）にも入力されるはずであり、観測できるのは第一の活動と第二の活動の和（図4 Aのオレンジの曲線）である。そこで、筆者らは、テスト条件とベースライン条件で、第一の活動レベルが同じになるような実験的操作を行い、第二の活動を計測することを試みた。

3-3. fMRIを用いた小脳活動の計測

具体的な実験としては、被験者が新しい道具の使い方を学習しているときの小脳活動を計測した（Imamizu et al., 2000）。基本的な実験課題はコンピュータマウスを操作して、画面上をランダムに動き回るターゲットを追跡することであった（トラッキング課

題)。ただし、テスト条件では、画面上のカーソルが120°回転した位置に表示された(回転マウス:図5B)。ベースライン条件では、そのような変換は行わなかった(通常マウス:図5A)。被験者はまず11セッションのトレーニングを受けた。1セッションは9分23秒で、35.2秒ごとに、テスト条件とベースライン条件が交替した。トレーニング中、奇数番目のセッションでは、fMRIで小脳活動を記録した。

行動レベルのデータとしては、ターゲットカーソルの間の距離を4.4秒間(小脳活動のスキャン間隔と同じ時間)積算した値を記録した。この値は「トラッキング誤差」であり、完璧にターゲットを追跡できれば、0になる。図6Aは、トレーニング中にトラッキング誤差がどのように変化したかを示している。ベースライン条件では、ほぼ一定であったのに対し、テスト条件では次第に減少し、学習が進んでいることを示唆している。

図6Bは、同時に計測した小脳活動を統計解析した結果である。テスト条件で有意に信号値が上昇した場所を赤—黄色で示している。学習の始めは、小脳の広い範囲で信号値の増加が見られたが、学習が進むにつれて、活動領域は限定された。

3-4. 活動領域は消えるのか?

ここまでは、学習とともに小脳活動が減少するという先行研究の結果と一致している。問題は、テスト条件とベースライン条件で誤差を同じにしても(=誤差を反映する活動をベースラインとして、さし引いても)活動は残るかということである。

筆者らは次のような方法で誤差の統制実験を行った。まず、ベースライン条件でのトラッキング誤差は、ターゲット速度に比例することが経験的に解っていた。そこで、通常のマウスを用いて、様々なターゲットの速度でトラッキングを行ってもらい、被験者ごとに、ターゲット速度とトラッキング誤差の関係性を推定した。これによって、先行するテスト条件のトラッキング誤差に応じて、ベースライン条件でのターゲット速度を調節し、両者の誤差を同じにすることができる。

図6Cは、誤差の統制実験におけるトラッキング誤差を、図6Dは、同時に計測した脳活動を示す。テスト条件とベースライン条件でトラッキング誤差に有意な差がないにも関わらず、テスト条件で有意に信号値が上昇する小脳領域が存在していた。この活動は、誤差の要因では説明できない。また、ベースライン条件でのターゲット速度の方が速く(平均2.71倍)、マウスの移動量(手の動き)・目の動き・視覚刺激の速さ・注意

など、被験者に対する認知的・運動的な負荷は、ベースライン条件の方が大きかった。従って、この活動は、純粋に回転マウスの操作に必要な内部モデルの活動を反映していると考えられる。

3-5. 領域ごとの活動の時間変化

内部モデルを反映する活動領域と、誤差を反映する活動領域を調べた。テスト条件で1、ベースライン条件で0となるステップ関数と、上記の誤差の統制実験で計測した小脳活動の間で回帰分析を行い、回帰係数が有意に0よりも大きい領域 ($p < .05$, 多重比較の補正あり) を、「内部モデルを反映する活動領域 (図7Bの赤い領域)」とした。また、トレーニング中に計測した小脳活動とトラッキング誤差の間で回帰分析を行い、回帰係数が有意に0よりも大きい領域を「誤差を反映する活動領域 (図7Bの青い領域; オレンジの領域は、赤と青の共通領域)」とした。

図7A・Cは、それぞれの領域における信号値の上昇率 (テスト条件において、ベースライン条件から何%上昇したか) を示している。赤・オレンジの領域では、学習とともに信号値が急速に低下していた (図7A)。信号値の上昇率と、トラッキング誤差の上昇率の間で相関を調べると、有意な相関が見られた ($r^2 = .082$, $p < .005$)。一方、青・オレンジの領域では、赤い領域ほど低下していなかった (図7C)。トラッキング誤差との相関も赤い領域ほど高くはなく、有意ではなかった ($r^2 = .025$)。トレーニング期間全体で、赤・オレンジ領域と青・オレンジ領域の信号上昇率の間で、有意差が見られた ($p < .05$)。これは、青・オレンジ領域の信号値は、誤差だけでは説明できない成分を含んでいることを示唆している。赤い曲線からオレンジの曲線をさし引くことで、その成分が求められる (図7Cの水色の曲線) が、学習開始とともに上昇している様子がわかる。この成分は、学習によって獲得された内部モデルの活動を反映していると考えられる。

3-6. 道具使用の学習と大脳-小脳連関

小脳で、以上のような変化がおきているとき、大脳ではどのような活動の変化がおきているのであろうか? 玉田ら (Tamada, et al. 1999) は、回転マウスの学習初期と後期で、小脳を含めた全脳の活動を調べた。テスト条件では回転マウスを使い、ベースラ

イン条件では通常のマウスを使ってトラッキング課題を行ったこと、学習後期の計測では、ベースライン条件のターゲット速度を調節し、トラッキング誤差を同じにする操作をしたことなど、先の実験と同様の方法を用いた。

図 8 A は学習初期の、図 8 B は後期の計測で、テスト条件で有意に活動した領域を示している。図 6 に示した先の実験結果と同様、小脳活動に関しては、1) 学習初期では外側部の広い範囲に活動が見られた、2) 後期に誤差のレベルを揃えたときには、外側部の限局した範囲で活動が見られた。大脳活動に関して、学習初期と後期で違いが見られたのは、有線前野・中心前回深部上前頭溝接合部・中前頭回・下前頭回三角部および弁蓋部（島回を含む）の 4 つの領域であった。この領域では、統計的に有意な ($p < .001$) 活動ピクセル数が、学習初期よりも後期で有意に少なくなっていたことが分散分析の結果わかった ($p < .05$)。

これら 4 つの大脳領域に関して、小脳との機能的結合性を、次のような方法で調べた。左右両半球の神経活動の大きさ（ここでは有意な活動ピクセル数）をそれぞれ L、R としたときの神経活動の左右差；

$$(L-R)/(L+R)$$

を左右差指数とする。4 つの大脳領域と学習後期に活動が見られた小脳外側部のそれぞれについて、左右差指数を求める。ところで、小脳は入力・出力とも反側の大脳皮質と結ばれているので、機能的結合性のある領域では、左右差指数に負の相関が見られるはずである。例えば、左の小脳外側部により大きな活動がみられたとき、結合性のある大脳領域では、右半球により大きな活動がみられると予測できる。4 つの大脳領域のうち、学習後期の下前頭回三角部および弁蓋部（島回を含む）の左右差指数だけが、小脳外側部の左右差指数と、有意な負の相関が見られた ($p < .01$)。つまり、回転マウスの使い方を学習した後、この大脳領域と小脳外側部に機能的な結合性が増加したと考えられる。

解剖学的にも、下前頭回三角部および弁蓋部と小脳外側部との間で結合性があることがわかっている。小脳皮質外側部からの出力は、歯状核（外側核）から反側の大脳皮質運動野および前頭葉に送られる。サルを被験体としたさらに詳細な研究 (Middleton and Strick 1994; Strick, et al. 1993) によれば、歯状核の背内側部からは第一次運動野へ、中間部からは腹側運動前野、腹外側部からは Brodmann 46 野へという固有の投射経路がある。サルの腹側運動前野はヒトのブローカ野と相同であると考えられ、ブローカ野は解剖学的には、下前頭回三角部および弁蓋部とほぼ一致する。

3-7. 古い小脳と新しい小脳：運動制御から認知機能へ

図9は小脳皮質を平たく広げて示した図である。中心付近の濃い灰色の部分は、虫部・中間部と呼ばれていて、系統発生的に古い部分である。この部分は、運動の制御に直接関わっていると考えられる。解剖学的に見ても、この部分には、前庭器官や脊髄を通して、内耳器官や筋肉中の機械受容器（筋紡錘など）で検出された、体や手足の姿勢に関する情報が入力されている。図に描かれている身体地図は、体のいろいろな部位に触刺激を与えて、小脳皮質で誘発される電位変化を調べて得られたものである。詳細に調べると、体の同じ部位が小脳では重複して表現されていたり、体では隣り合う部位が小脳では離れた位置に存在しているなど、必ずしも忠実な「地図」ではないと言われている。しかし、おおむねこのような身体地図があることは、ウサギ、ネコ、イヌ、サルなどの哺乳動物で確認されていて、人間の小脳にも存在すると考えられている。一方、虫部・中間部の外側に広がる部分は、外側部と呼ばれていて、系統発生的にも新しい部分である。人間もサルも、同じような小脳の形をしているが、最も異なるのは外側部の大きさである。外側部は、主な入力は大脳皮質で、末梢からの感覚入力は受けていない点で、虫部・中間部とは大きく異なる。

筆者らの実験でも、被験者にテスト条件では通常マウスを用いたトラッキング課題を行ってもらい、ベースライン条件では動き回るターゲットを目で追いかけるだけで、手やマウスを動かさないようにしてもらおうことを試みた。テスト条件の脳活動からベースライン条件の脳活動を引き算すると、通常のマウス操作のために手や腕を動かすことに関連した活動が見られるはずである。テスト条件とベースライン条件で、統計的に有意な差が見られた領域は、まさに図9の手や腕が描かれている領域であった。右手でマウスを操作したときには、右小脳の手の領域が、左手でマウスを操作したときには、左小脳の手の領域で活動が見られた。大脳皮質では、右手を動かすと左半球の運動野で活動が見られるが、小脳の場合は、動かした手と同側の活動が見られる。

今回の実験で、回転マウスの内部モデルが獲得されたと考えられる領域（図7のオレンジ色の領域）の大体の位置を図9に示すと、斜線の領域のようになる。身体地図があると言われている領域よりも外側に位置する。先に述べたようにこの領域は、運動前野背側部（下前頭回三角部および弁蓋部）や頭頂連合野と機能的に結合していると考えられる。

小脳が運動制御以外の認知的な課題でも活動することが最近になって解ってきた。先

に述べたレイクルらの「名詞から動詞を連想する課題」が最も良く知られている。その他、数多くの研究が報告されているが、撮像装置の空間解像度などの関係で、小脳皮質のどの部位が活動しているか、はっきりわかるものは意外に少ない。場所が比較的限定されている例を挙げると、アレンらの視覚的注意課題 (Allen et al., 1977)、デズモンドらのワーキングメモリー課題 (Desmond et al., 1997) がある。アレンらの視覚的注意課題では、丸、四角、三角形が、赤、緑、青色でつぎつぎに提示された。被験者は指示された次元 (形または色) に着目して、条件にあてはまるものがいくつ提示されたかを、口や手は動かさないように頭の中で数える。ワーキングメモリー課題では、6つのアルファベット文字が短時間 (1.5 秒間) 提示されて消え、5 秒後に現れたひとつの文字が、先に提示された6つの文字に含まれているかどうかを判断した。図9に示すように、これらの研究で報告された活動領域は、いずれも系統発生的に新しい小脳外側部に属している点で共通している。

小脳皮質の神経回路構造は一様であるから、計算原理はどの部分でも共通であると考えられる。一方、解剖学的研究技術の進歩は、前頭葉、頭頂葉、後頭葉の一部を含む広範な領域から小脳への投射と、小脳から前頭連合野の広範な領域への投射を明らかにした。小脳は内部モデルを獲得することで、運動制御に限らず、言語や思考を始めとする高次認知脳機能においても、速く正確な情報処理を可能にしていると考えられる。

高次脳機能を支える内部モデルとして機能するためには、複数の内部モデルを混乱なく学習したり、適切な内部モデルを選択する必要がある (モジュール性)。また、ある内部モデルが他の内部モデルを要素として参照する必要も生じる (埋め込みによる階層構造)。最近の計算論的研究では、小脳とその周辺の神経回路で、内部モデルのモジュール的な学習と選択 (Wolpert and Kawato 1998 など) や埋め込みによる階層構造 (川人, 1997) を実現できることが明らかにされている。

3-8. 内部モデルのモジュール構造

人間以外の動物を被験体とする解剖実験や電気生理実験では、小脳のモジュール構造が知られている。例えば、平行線維入力に関しては、ラットの小脳の系統発生的に古い部分 (脊髄小脳) において、「身体地図」が構成されている。ただし、この地図は、先にも述べた通り、体の同じ部位が小脳では重複して表現されていたり、体では隣り合う部位が小脳では離れた位置に存在しているなど、必ずしも忠実な「地図」ではない。ま

た、登上線維入力と小脳からの出力に関しては、「マイクロコンプレックス」と呼ばれる機能的・構造的単位が存在する。前庭動眼反射では、異なるマイクロコンプレックスが水平方向・垂直方向の成分に対応していることが知られている (Ito, Orlov and Yamamoto, 1982)。しかし、このようなモジュール構造は、小脳の身体運動機能について知られていることである。認知機能については、図9に示したように、大まかな機能分化が存在すると推測できるが、個々の微細な部分が、どの程度独立して、認知機能に貢献しているのか解っていない。

そこで、回転マウスの実験で開発したパラダイムを用いて、小脳における認知機能のモジュール性を検討した。被験者には、回転マウスの他に、「速度制御マウス」の使い方を学習してもらった。速度制御マウスとは、カーソルの速度が、マウスの位置によって決まるようなマウスである。どちらのマウスを使っても、スムーズにトラッキング課題を遂行できるようになるまで、十分に練習してもらってから、小脳活動を計測した。回転マウスを使ったトラッキング課題、または、速度制御マウスを使ったトラッキング課題をテスト条件、通常マウスを使ったトラッキング課題をベースライン条件として、それぞれのテスト条件で撮像した脳機能画像から、ベースライン条件で撮像した画像を差し引いた。典型的な被験者2人の結果を図10に示す。赤・青で示した領域は、それぞれ、回転マウス・速度制御マウスを用いたときに有意に活動した領域である。どちらのマウスを使っても活動した領域は、赤と青の重なり（紫）で示してある。異なる道具に応じて、小脳の異なる場所が活動している様子がわかる。実験に参加した7人の被験者について、活動領域の体積を調べると、回転マウス・速度制御マウスのどちらでも活動した領域は、全活動領域のわずか2.12%（平均値）であり、残り97.88%は、ほぼ半分ずつ、回転マウス、速度制御マウスだけに関連しており、それぞれのマウスを操作するためのモジュールが如何に独立しているかを示している。

3-9. 道具の使用：運動制御と認知機能の狭間

回転マウス・速度制御マウスという新奇な道具の学習において、小脳外側部に獲得された内部モデルが表現しているのは、マウスの動き方とカーソルの動き方の対応関係という外界のルールであり、単純な身体運動の学習というよりは、認知的な学習であると考えられる。

さらに以下のような事実が、単純な身体運動の学習ではないことを示唆している。第

一に、ここで紹介した一連の研究では、テスト条件で変換マウス（回転マウス、速度制御マウス）を、ベースライン条件で通常マウスを使い、単純な身体運動による活動を差し引いた結果を、学習に関連した活動として議論している。先に述べたように、マウスを操作することに必要な手や腕の動きで生じる小脳活動と、回転マウスの内部モデルの活動では、場所が異なっていた（図9）。第二に、学習に関連した活動は多くの場合、両側の外側部でみられた。行動レベルの実験（Imamizu and Shimojo 1995）で、同様の回転変換学習において、非常に高い両手間転移効果（片方の手を使って学習したことが、他方の手を使った課題遂行に影響を及ぼすこと）が知られているが、このことと両側性の活動は矛盾していない。ともに、特定の運動器官に固有の学習ではないことを示唆している。

一方で、変換マウスの学習には、純粹に認知的とは言い切れない要素を含んでいる。実験開始前に、マウスとポインタの対応関係（回転変換規則、速度制御規則）について十分言葉で説明し、被験者は「頭では（認知的には）」理解できているにも関わらず、始めから上手に操作ができるわけではない。図6Aの学習曲線からわかるように、実際にマウスを動かして、試行錯誤の経験を積むことで、徐々に操作できるようになる。この点は、他の多くの道具と同じである。例えば、はしやはさみの使い方をいくら言葉で説明されても、上手に使えるようにならない。しかし、いちど使い方を覚えるとなかなか忘れない。

このように道具の使い方の学習は、試行錯誤の練習が必要という感覚運動学習の側面と、言語や思考に共通する抽象的なルールの学習という側面を含んでいる。系統発生的にみれば、小脳は身体運動を速く滑らかに行うための神経機構であったと考えられる。道具の内部モデルを、道具の目的に応じた使い分け、複数の道具の組み合わせ、内部モデルのモジュール性という観点から、さらに詳細に調べることで、どのような経緯で小脳が言語や認知的な情報処理に関わるようになったのか解明できると考えられる。そのとき、知性の進化のメカニズムが、ひとつ明らかにされるであろう。

《引用文献》

- Allen, G., Buxton, R. B., Wong, E. C., & Courchesne, E. (1997). Attentional activation of the cerebellum independent of motor involvement. *Science*, 275(5308), 1940-1943
- Burdet E, Osu R, Franklin DW, Milner TE, Kawato M The CNS Skillfully Stabilizes Unstable Dynamics by Learning Optimal Impedance (submitted)
- Desmond JE, Fiez JA : Neuroimaging studies of the cerebellum: language, learning and memory. *Trends in Cognitive Science* 2(9):355-362, 1998
- Flament D, Ellermann JM, Kim SG, Ugurbil K, Ebner TJ : Functional magnetic resonance imaging of cerebellar activation during the learning of a visuomotor dissociation task. *Human Brain Mapping*, 4(3) :210-226, 1996
- Gomi H, Shidara M, Takemura A, Inoue Y, Kawano K, Kawato M : Temporal firing patterns of purkinje cells in the cerebellar ventral paraflocculus during ocular following responses in monkeys I. Simple spikes. *J Neurophysiol* 80(2): 818-31, 1998
- Imamizu H, Miyauchi S, Tamada T, Sasaki Y, Takino R, Putz B, Yoshioka T, Kawato M : Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool. *Nature* 403(6766):192-5, 2000
- Imamizu H, Shimojo S : The locus of visual-motor learning at the task or manipulator level: implications from intermanual transfer. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 21(4):719-33, 1995
- Ito M, Kano M : Long-lasting depression of parallel fiber-Purkinje cell transmission induced by conjunctive stimulation of parallel fibers and climbing fibers in the cerebellar cortex. *Neurosci Lett* 33:253-58, 1982
- Ito, M., Orlov, I., & Yamamoto, M. Topographical representation of vestibulo-ocular reflexes in rabbit cerebellar flocculus. *Neuroscience*, 7(7), 1657-1664, 1982
- 川人光男 : 小脳外側部の内部モデル, ヒトの知性の計算エンジン : 想像, コミュニケーション, 言語, 思考, 意識, 別冊数理科学, 特集 : 脳科学の最前線-数理モデルを中心として, サイエンス社, 1997, pp194-208
- Kawato M, Furukawa K, Suzuki R : A hierarchical neural-network model for control and learning of voluntary movement. *Biol Cybern* 57(3):169-85, 1987
- Kawato M, Gomi H : A computational model of four regions of the cerebellum based

- on feedback-error learning. *Biol Cybern* 68(2):95-103, 1992
- Kitazawa S, Kimura T, Yin PB : Cerebellar complex spikes encode both destinations and errors in arm movements. *Nature* 392(6675):494-7, 1998
- Kobayashi Y, Kawano K, Takemura A, Inoue Y, Kitama T, Gomi H, Kawato M :
Temporal firing patterns of purkinje cells in the cerebellar ventral paraflocculus during ocular following responses in monkeys II. Complex spikes. *J Neurophysiol* 80(2): 832-48, 1998
- Middleton FA, Strick PL : Anatomical evidence for cerebellar and basal ganglia involvement in higher cognitive function. *Science* 266(5184): 458-61, 1994
- Osu R, Gomi H Multi-joint muscle regulation mechanisms examined by measured human-arm stiffness and EMG signals. *J Neurophysiol* 81:1458-1468, 1999.
- Osu R, Kato H, Gomi H, Domen K, Yoshioka T, Kawato M (submitted) Short-term and Long-term Changes in Joint Stiffness Associated with Motor Learning as Revealed from Surface EMG Signals
- Purves, D. (Ed.). *Neuroscience* (Second ed.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. 2001
- Raymond JL, Lisberger SG, Mauk MD : The cerebellum: a neuronal learning machine? *Science* 272(5265):1126-31, 1996
- Shidara M, Kawano K, Gomi H, Kawato M : Inverse-dynamics model eye movement control by Purkinje cells in the cerebellum. *Nature* 365(6441): 50-2, 1993
- Strick PL, Hoover JE, Mushiake H : Evidence for "output channels" in the basal ganglia and cerebellum. *Role of the Cerebellum and Basal Ganglia in Voluntary Movement*, Elsevier Science BV, 1993, pp 171-180
- Tamada T, Miyauchi S, Imamizu H, Yoshioka T, Kawato M : Cerebro-cerebellar functional connectivity revealed by the laterality index in tool-use learning. *Neuroreport* 10(2):325-31, 1999
- Raichle ME, Fiez JA, Videen TO, MacLeod AM, Pardo JV, Fox PT, Petersen SE : Practice-related changes in human brain functional anatomy during nonmotor learning. *Cereb Cortex* 4(1):8-26, 1994
- Wolpert D, Kawato M : Multiple paried forward and inverse models for motor control. *Neural Networks* 11: 1317-1329, 1998