Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

バイオメカニズム学会誌，Vol. 25, No. 4（2001）

解　説

感覚運動学習から高次認知機能へ
～「回転マウス」を使った行動実験・脳機能計測実験～

今　水　　寛*

要旨

人間は目や耳を通して外部世界から情報を得て，適切な情報処理を行い，外部世界の対象物に働きかけている．言語や思考など，人間に特有と考えられている高度な脳機能や知性は，氷山の一角で，海面下でそれらを支えているのは，他の動物にも遍く備わる感覚情報処理機能や運動制御機能である．特に感覚と運動を統合する機能は重要であると考えられる．筆者らは，コンピュータマウスと対応するカーソルの間に回転変換を入れて，わざと使いにくくしたマウス（回転マウス）の操作を，被験者がどのように学習するかを詳細に調べた．その結果は，感覚運動統合を学習する脳の仕組みと，感覚運動統合を基礎とした高次認知機能を解明する糸口となった．

1．はじめに

１５年前のことである．プログラムを書くことを学び始めた筆者は，ある本で，マウスからの信号を受けて，画面のカーソルを移動させるサンプルプログラムを見つけた．早速，プログラムをそのまま入力してコンパイルすると，（あたりまえだが）カーソルが動くではないか！　試しに，横方向の入力信号の符号をマイナスにすると，マウスを右に動かしたとき，カーソルは左に動き，マウスを左に動かしたときに，カーソルは右に動いた（左右反転：図１参照）．上下反転，上下左右反転と試して，最後に横方向の入力信号と縦方向の入力信号を入れ替えてみた（９０° 回転）．すると，これまでの変換とは比べものにならないほど，カーソルを望み通りに動かすことが難しくなったのである．「回転マウス」の誕生であった．

2．回転変換の角度とカーソル操作の難しさ

上下左右反転は１８０° 回転変換と同じことであるが，これは意外にカーソルを動かしやすかった．それならば，回転角度を連続的に変化させたとき，動かし難さがどのように変化するか調べて見た[1]．画面の中心をスタート地点として，周辺の８方向のいずれかにターゲットを表示した．スタートとターゲットの間の距離は一定にして，被験者がターゲットに到達するまでの時間を「課題完了までの時間」とした．カーソルが動かしにくいほど課題完了までの時間は多くなるはずである．回転変換の角度を０° から１８０° まで３０° 刻みに変化させて，課

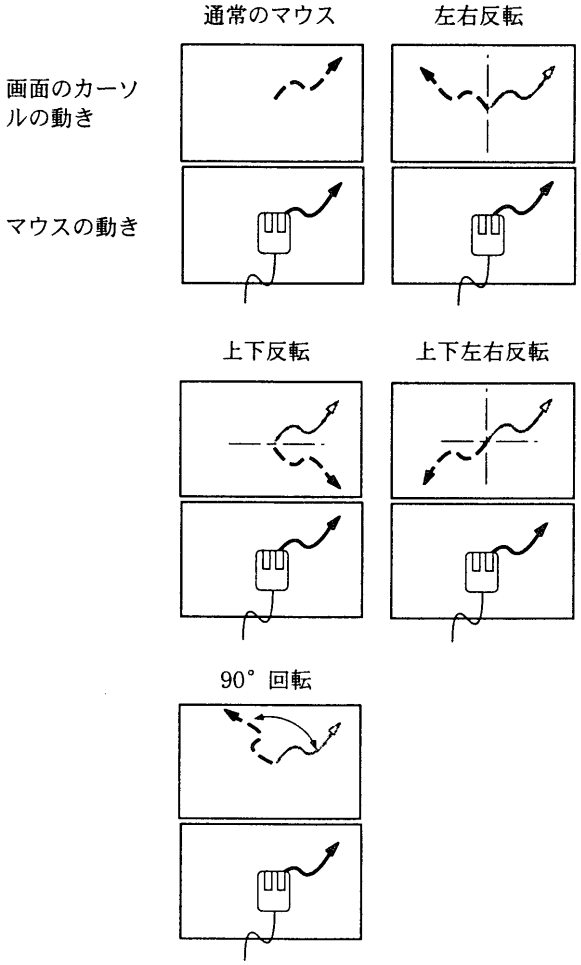


図１　コンピュータマウスとカーソルの間のさまざまな変換

2001年8月20日受付
*科学技術振興事業団川人学習動態脳プロジェクト
〒619-0288　京都府相楽郡精華町光台2?2
Tel：0774-95-1220，Fax：0774-95-3001
E-mail：imamizu@erato.atr.co.jp
キーワード：感覚運動学習，認知機能，内部モデル，行動実験，機能的磁気共鳴画像

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

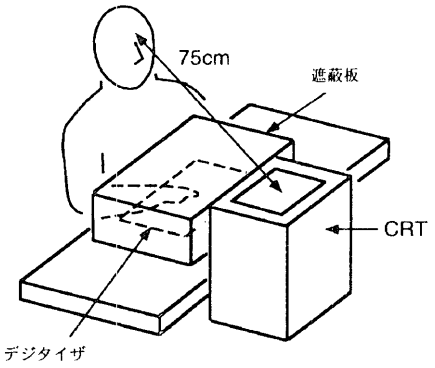


図2　実験装置の配置図．被験者を斜め前から見たところ．デジタイザと被験者の手先の上に遮蔽版を置き，被験者が自分の手先を見えないようにした．図中に示すように被験者の目と画面の中心との距離は75cmであった．CRTモニタは画面がほぼ水平となるように置いた．被験者の肩の位置が動かないように，背もたれの高い椅子に深く座らせた．被験者はデジタイザの上に人さし指を置き，指先を動かすことで画面上のカーソルを動かした．

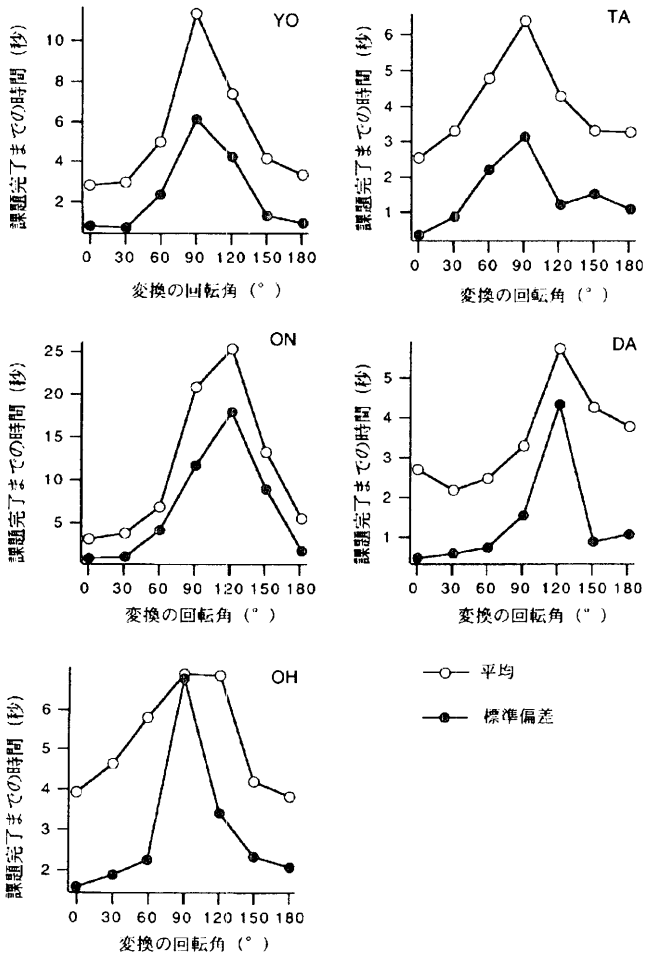


図3　変換の回転角ごとの課題完了までの時間の平均と標準偏差(n=20)を，被験者ごとに表わした図．横軸は変換の回転角，縦軸は課題完了までの時間を示す．課題完了までの時間は，スタートの合図(クリック音)から，カーソルがターゲットに着くまでの時間である．変換の回転角は0°から180°までの7種類で，1試行毎ランダムに決めた．

題完了までの時間を計測した．マウスの向きが変わると，回転変換の角度が変わってしまうので，この実験では，デジタイザを用いて被験者の手先の位置を計測した(図2)．図3は，5人の被験者について，回転変換の角度と課題完了までの時間を示している．課題完了までの時間は，90°～120°で最も長く，180°では，0°の時と同じくらい短いという結果が得られた．

認知心理学では，心的回転(mental rotation)という課題が良く知られている[2]．例えば，画面に3次元図形の2次元投影図を対にして提示する．3次元図形は同一の場合と，一部異なる場合があり，被験者はどちらであるか判断する．2つの図形は，3次元空間内でさまざまな角度で回転して提示される．判断するまでにかかる時間は，2つの図形の回転角度差に比例していて，回転角度が180°のときに最も時間がかかる．これは，被験者が回転して提示された図形を心的(イメージの中で)回転して方向を一致させ，同一かどうかの判断をしていると言われている．回転マウスの操作は，変換によって生じたマウスとカーソルの動きのずれを心的に補正すれば，すぐに操作できるように思われるが，もっとも時間を要する回転角度が異なるので，心的回転とは異なるメカニズムも含んでいることを示唆している．

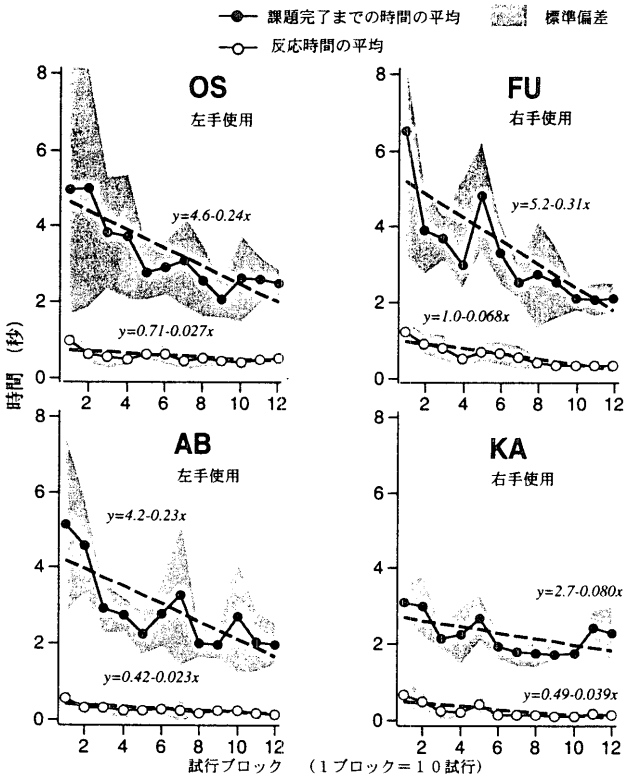


図4　90°回転変換条件下で繰り返し到達運動の訓練を行ったときの学習過程．試行ブロックごとの課題完了までの時間および反応時間の平均と標準偏差(n=10)を示す．課題完了までの時間はスタートの合図からカーソルがターゲットに着くまでの時間，反応時間はスタートの合図から手先が動き始めるまでの時間である．図中の破線は，ブロックごとの平均値について，最小自乗法を用いて求めた回帰直線を示す．どの被験者も右手利きであるが，OSとABは左手を，FUとKAは右手を用いて到達運動を行った．

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

次に，最も操作し難い回転角度のひとつである９０°で繰り返し練習した場合，学習できるかどうかを調べた．図４が被験者４人の結果である．試行数が増えるにつれて課題完了までの時間は減少し，学習が進んでいたことを示している．

３．学習の汎化(般化)

「一を聞いて十を知る」と言うが，ある限られた範囲で学習したことが，まだ学習していない範囲にも効果を及ぼすことを「学習の汎化(般化)」と言う．前節で述べた回転マウス(デジタイザ)について，２つの観点から学習の般化を調べた．ひとつの観点は，一方の手を使って学習したことが，他の手を使って操作する場合にどれくらい役に立つかという，「両手間転移効果」である．もうひとつの観点は，ひとつの方向のターゲットに到達することだけを繰り返し練習した場合，練習していない他のターゲットに対する到達運動にどのような影響を与えるかということである．

(１)両手間転移効果

両手間転移効果は，次のような方法で調べた[1]．まず，被験者が，片方の手を使ってどれくらいの「課題完了までの時間」でターゲットに到達できるかを調べる(プレテスト)．次に，反対側の手を使って，繰り返し練習を行う(トレーニング)，最後に，プレテストで使った手で，トレーニング効果を調べる(ポストテスト)．右手利きの被験者のみを集めて２群に分けた．一方の群(Ａ群)の被験者は，右手でトレーニングを受け，左手でプレテストとポストテストを受けた．他方の群(Ｂ群)の被験者は，左手でトレーニングを受け，右手でプレテストとポストテストを受けた．プレテストとポストテストをあまり長くすると，テスト中に学習が進行してしまうので，１０試行のみに留めた．トレーニングは試行数の制限をつけず，連続する１０試行のうち９試行において，課題完了までの時間が３秒以下になるまで続けられた．トレーニング中の試行回数は，全被験者の平均で92.25 回であった．

両手間転移効果の定量化は以下のような方法で行った．プレテスト，ポストテストにおける課題完了までの時間の平均値をそれぞれ，P1，P2 とする．トレーニング開始時と終了間際の１０試行における「課題完了までの時間」の平均値を T1，T2 とする．両手間転移の指標(IMT)として，

$$IMT = (P1 - P2)/(T1 - T2)$$

を計算した．P1 − P2 はプレテストとポストテストの差で，両手間転移効果による学習量であり，T1 − T2 はトレーニング中の学習量である．両手間転移効果がない場合，プレテストとポストテストの値はほとんど等しいので，IMT は０に近いが，転移効果が高ければ高いほど，IMT は１に近くなると考えられる．

結果は，Ａ群では IMT の値が 1.57 に，Ｂ群では 0.91 となり，非常に高い両手間転移効果が見られた．ただし，Ａ群とＢ群では，トレーニング中の学習量(IMT の分母)に差が見られ，Ｂ群(左手トレーニング)の被験者の方が，Ａ群(右手トレーニング)の被験者よりも 1.68 倍の学習量であった．これは，右手利きの被験者のみを集めたので，普段は比較的使わない左手の方が，より大きな学習効果があったと考えられる．この違いを補正するために，Ａ群の被験者の分母を 1.68 倍すると，IMT は 0.93 となり，Ｂ群の IMT(0.91)と同等の値となった．いずれにしても，ほぼ１に近い IMT であった．

(２)高い両手間転移効果の意味

Saltzman[3]は，視覚に誘導される運動のプログラミングを，多くの階層的なレベルをもつ複雑な構造として捕えている．Saltzman によると，運動のプログラミングは大きく３つの段階に分けることができる．第１の段階では，外部座標において運動軌道が計画される．第２の段階は，どのような効果器(effector)を用いて運動を実現するかが決定される．手を伸ばして押すか，足で蹴飛ばすか，鼻で押すかこの段階で決定される．最後の段階は，計画された軌道を実現するために，選ばれた効果器をどのように動かすかを決定する段階である．

このように，効果器に依存しない外部座標での運動のプランニングと，効果器に依存する身体座標での運動のプランニングの両方が必要であるという考え方は，Hollerbach[4]にも見受けられる．彼は，ロボットの腕を動かすには，「タスクレベル」と「マニピュレータレベル」という２つのレベルにおけるプログラミングが必要であると述べている．例えば，人間と同様な仕組みの目と腕を備えたロボットがあるとしよう．ロボットはまず視覚で目標物の位置を知る．つぎに，手先の現在位置から目標物までの軌道を，外界のデカルト座標系において計画する．このような軌道計画のやり方は「タスクレベル」の運動プログラミングである．しかし，タスクレベルの運動プログラムは，それだけでは実際の制御の役には立たない．次に，そのような軌道を実現するためには腕のどの関節をどれくらい曲げればよいか，どの関節でどれくらいの力を発生させればよいかを計算しなくてはならない．このように関節の角度やトルクなどの身体座標で表わされた軌道計画を，「マニピュレータレベル」のプログラミングという．

上記のような高い両手間転移効果は，関節の角度やトルク，筋の張力といった身体座標のレベル＝マニピュレータレベルで学習がおきているのではなく，外部座標のレベル＝タスクレベルで学習がおきていることを示唆している．

(３)学習効果の空間的汎化

次に，ひとつの方向のターゲットに到達することだけを繰り返し練習した場合，練習していない他のターゲットに対する到達運動にどのような影響を与えるかを調べた[5]．基本的な実験手続きは，両手間転移効果を調べたときの手続きと同じであるが，被験者は右手だけを使って課題を行った．図５に示すように，プレテストとポストテストでは，８方向のターゲットに到達運動を行い，トレーニングでは，１方向の狭い範囲に限定された９つのターゲットに対して繰り返し到達運動のトレーニングを行った．トレーニング中にターゲットを完全にひとつに限定しなかったのは，被験者が自己受容感覚に基づき特定の運動パターンを単純に記憶することを避けるなどの理由がある．ま

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

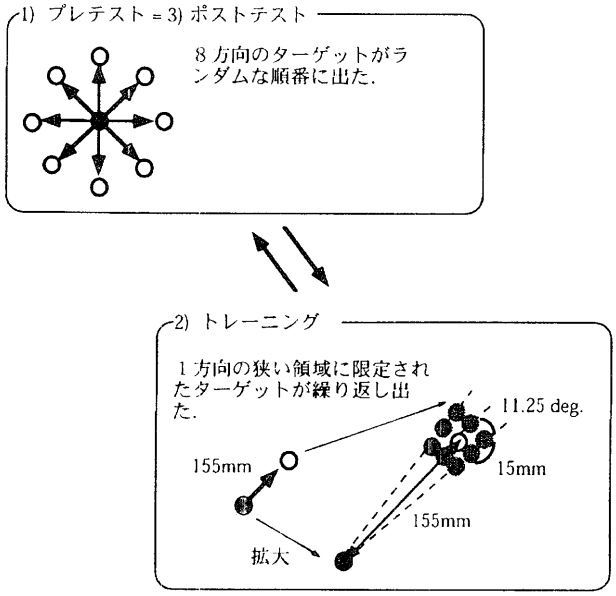


図5　学習効果の空間的汎化を調べる一般的な手続きを示す図．白丸(○)はターゲット，黒丸(●)はスタート地点，矢印は手先の運動方向を示す．上図のように始めに8方向の大域的なターゲットを用いて，初期の遂行成績を調べる(プレテスト)．次に下図のように8つのターゲットのいずれかひとつの周辺の狭い領域に限定された9つのターゲット(灰色に塗りつぶされた丸と白丸)を用いて繰り返しトレーニングを行う．最後にプレテストと全く同じことを行い(ポストテスト)その結果を，プレテストと比較することにより，学習の汎化の様子を調べる．

た，回転変換の角度は，90°よりもカーソルを操作しやすい75°にして，学習にかかる時間を短くした．手先の位置を計測するのには，デジタイザではなくOPTOTRAK(Northern Digital; Canada)という時間・空間解像度のよい計測装置を用いた．実験状況は図2とほぼ同じでる．

図6は，プレテストとポストテストにおける課題完了までの時間を示している．被験者ごとにトレーニングの方向は異なっていて，□でターゲットを囲んだのがトレーニング方向である．

表1　トレーニング方向からの角度差とプレテスト／ポストテスト間の有意差

	トレーニング方向からの角度差(°)							
有意水準	−135	−90	−45	0	45	90	135	180
$p<.10$	n.s.	*	*	*	*	*	*	*
$p<.05$	n.s.	n.s.	*	*	*	*	n.s.	n.s.
$p<.01$	n.s.	n.s.	*	*	*	*	n.s.	n.s.

n.s.　有意差無し　*　有意差有り

表1は，トレーニング方向からの角度差に応じて，プレテストとポストテストで有意差があったかどうかを，さまざまな有意水準で示している．以上の結果は，トレーニングした方向以外のかなり広い範囲で学習効果が見られたが，その効果は一様ではなく，トレーニングした方向からのずれが大きくなるにつれて，学習効果は弱くなった．

(4)広い範囲に及ぶが，一様ではない空間的汎化の意味

上記のような学習効果の空間的汎化は，学習中に獲得されたと考えられる「手先とカーソルの位置関係」の内部表現(内部モデル)が，どのような方法で表現されているかを推測する重要な手掛かりとなる．

計算理論では，内部モデルの構成する方法がいくつか提案されているが，それは2つの極端な方法に分けられる[6][7]．ひとつは，物理パラメータを推定して筋骨格系や外部環境の構造に関する物理モデルを構成する方法である．上記の実験のように，カーソルを回転した位置に表示した場合，画面の座標系(X, Y)から手先の座標系(x, y)への変換は，

と表わすことができる．ただし，aは回転変換の回転角，(b_1, b_2)

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \cos a & \sin a \\ -\sin a & \cos a \end{pmatrix}^{-1} \begin{pmatrix} X - b_1 \\ Y - b_2 \end{pmatrix}$$

は画面の原点が手先座標に移される点である．各試行の開始時点で，手先とカーソルはそれぞれの座標系の原点に位置するので，(b_1, b_2)を推定することは容易であるが，これまでの実験結果が示唆するように，回転変換に対応する内部表現を獲得するのには時間がかかる．しかし，このように画面の位置(X, Y)から手先の位置(x, y)への構造的な関係がきっちり表現されていれば，どのような(X, Y)が入力されたときでも(x, y)を出力することができる．このように筋骨格系や外界の物理構造を反映した表現を構造モデル(structured model)という．一方，そのような物理構造はいっさい知らずに，入力(X, Y)と出力(x, y)の対応関係をひとつひとつ記憶し，入出力関係の表を構成することによっても，内部表現は獲得できる．このような表現の仕方を表モデル(tabular model)と言う．

構造モデルと表モデルはそれぞれに短所長所がある．構造モデルは筋骨格系や外界の物理的な構造やパラメータの値が解らなくては使いものにならない．普通，このような構造やパラメータの値は始めから陽(explicit)に与えられるものではない．したがって，何らかの方法でこれらを推定することが必要になってくる．しかし，一度正しい推定が行われたならば，そのモデルは空間内のあらゆる場所への到達運動に使うことができる．構造モデルにおいては，ある特定の場所に対する到達運動だけを訓練しても，その間に構造とパラメータが正しく推定されていれば，あらゆる場所に対する到達運動もうまくできるようになるはずである(大域的な汎化)．一方，表モデルでは，筋骨格系や外界の物理的な構造やパラメータの値は必要がない．しかし，入力と出力の対応関係をひとつひとつ学習して行かなければならないので，ある場所への到達運動を訓練しても，その場所以外への到達運動はうまくはならない(局所的な汎化)．

これまでに提案された方法のすべてが，2つの方法に分類できるわけではない．これらを，混合させたような方法や，中間的な方法も提案されている．そのような中間的な方法の代表例として，connectionist representation がよく知られている．connectionist representation では，入力信号と出力信号の関係は，

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

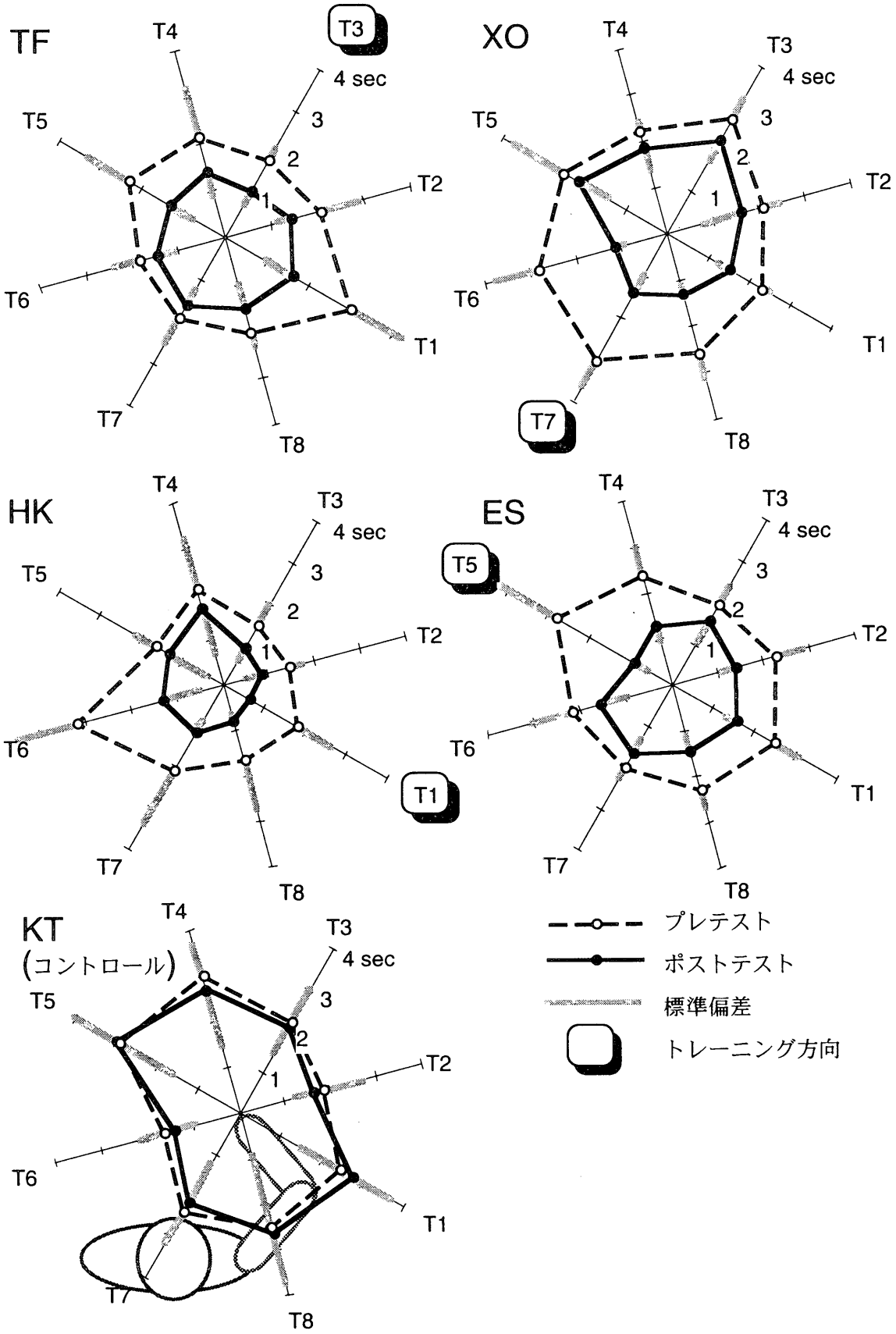


図6　プレテストおよびポストテストにおける課題完了までの時間の平均と標準偏差(n=7)を，ターゲットの方向ごとに示した図．レーダー図の軸の方向は，手先座標におけるターゲットの方向に対応している(一番下の図を参照)．四角で囲まれた軸の方向が，各被験者のトレーニング方向である．上の4人の被験者は一方向の狭い範囲に限定されたターゲットへの到達運動のトレーニングを受けたが，下の被験者(KT)はコントロールとして受けなかった．

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

神経細胞を模した非線形な計算要素の組み合わせで表現されている[8]．structured representation のように物理パラメータを陽(explicit)に表現することはしないが，シナプス荷重の状態という形で陰(implicit)に表現している．局所的な連合ではないという点で表モデルとは異なっている．また connectionist representation は，限られた入出力関係を学習したとき，まだ学習していない信号を入力されても正しい値を出力できることがある．すなわち，学習を汎化させることができる．汎化の特性は，シナプス荷重の数によって変化するが，ある程度の範囲で汎化がおきるという点で表モデルとは異なり，しかし，その汎化は一様なものではないという点で構造モデルとは異なる．上記の実験で得られた，「広い範囲に及ぶが，一様ではない空間的汎化」は，connectionist representation の汎化特性とよく一致している．筆者らは，ごく単純な connectionist representation のモデル(多層パーセプトロン)を用いて，実験の計算機シミュレーションを行ったが，その結果は定性的に良く一致していた[5]．

4．回転変換の学習と脳機能非侵襲計測

以上のような回転変換の学習中に人間の脳ではどのような変化がおきているのであろうか？　筆者らは，機能的磁気共鳴装置(fMRI)を用いて，学習中の脳活動を計測した[9]

(1)実験方法と結果

fMRIを用いて脳活動を計測する場合，いろいろな制約が生じるため，これまでと全く同じ条件で実験をすることは難しい．主な変更点は以下の通りであった．1)MRI 装置は，被験者が仰向けに寝た状態で検査するように作られているので，被験者は図7に示すように寝た状態で課題を行った，2)大きな装置は

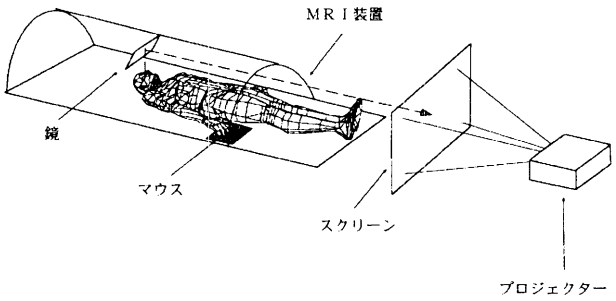


図7　fMRI 装置内でマウスを操作する様子

持ち込むことができない，頭の動きを最小限にとどめるなどの理由から，これまでの実験で用いたデジタイザや OPTOTRAK は使わず，なるべく小さなコンピュータマウスを使って手先の位置を計測した．3)被験者が課題を行うことで，MR の信号値が上昇するが，その上昇率はせいぜい数パーセントと言われている．これまでの実験では，試行の始めにターゲットが提示され，スタートの合図とともに，ターゲットに向かって到達運動を行う課題を用いて来たが，被験者に単位時間あたりになるべく多くの課題を行ってもらうため，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トラッキング課題を行ってもらった．

ここで調べたいのは，回転マウスの学習に伴う脳活動の変化であるが，回転マウスを操作する場合，手や腕の筋肉の制御や，画面を見ることによる視覚情報処理に関係する脳活動も生じてしまう．そこで，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，通常マウスを使ってトラッキング課題を行い，テスト条件で撮像した画像からベースライン条件で撮像した画像を引き算することで，回転マウスの操作に関連する脳活動を調べた．脳活動の撮像範囲は，動物を被験体とする電気生理実験などから，感覚運動学習にもっとも関連の深いと考えられる小脳に限った．

被験者は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８Ａ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８Ｂ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．

(2)小脳活動は何を反映しているか

学習とともに減少する活動が何を反映しているのであろうか．まず考えられるのは，回転マウスを操作するときのトラッキング誤差も次第に下がっているので，誤差の情報を反映しているのではないかということである．

そこで，次のような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間の関係を推定した．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８Ｃは，誤差の統制実験におけるトラッキング誤差を，図８Ｄ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．

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

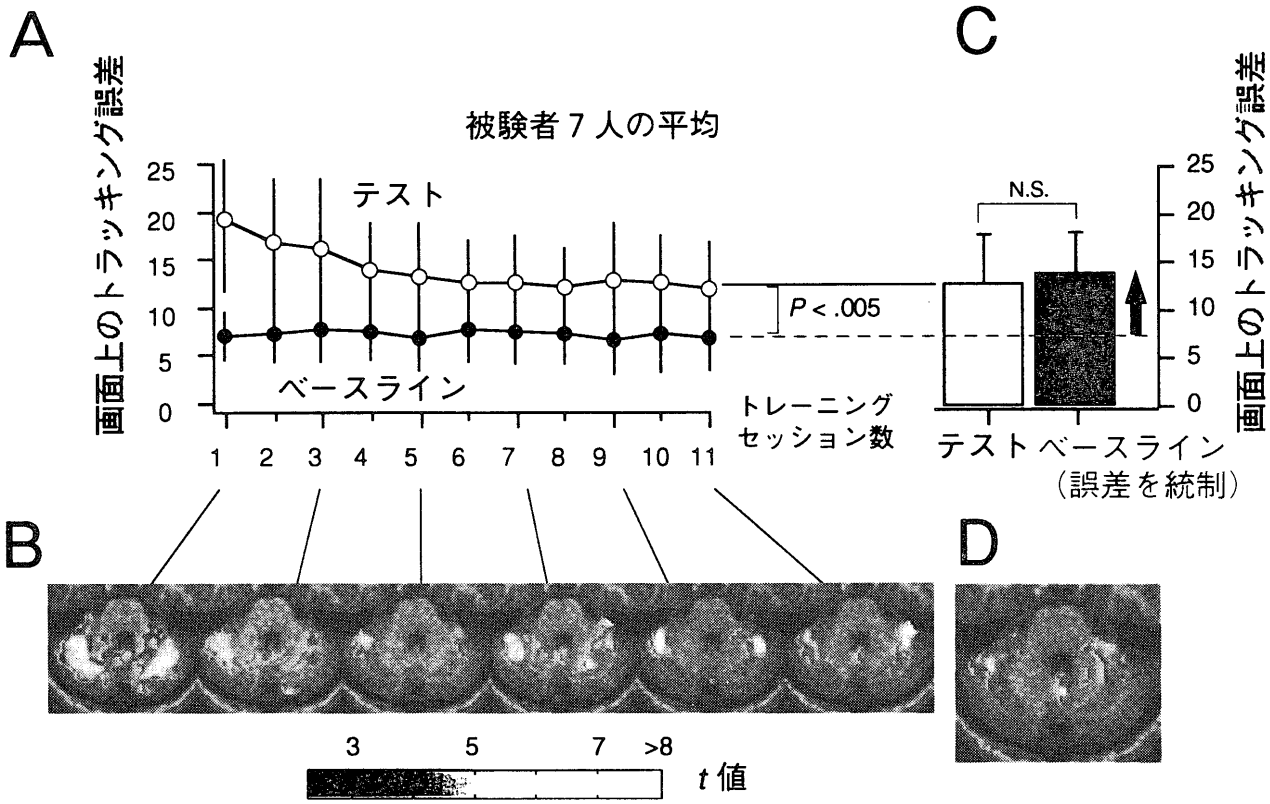


図８　学習に伴う小脳活動の変化(A, B)と，学習後，誤差のレベルを揃えたときの小脳活動(C, D)(Imamizu et al. 2000)
A：　トレーニング中に測定したトラッキング誤差.
B：　奇数番目のトレーニングセッションにおいて計測した小脳活動．テスト条件でベースライン条件よりも有意に高い信号が計測された領域($p < .05$ 多重比較の補正)を示す．小脳後上溝付近の水平断面.
C：　学習後，誤差のレベルを揃えたときのトラッキング誤差を示す．(N.S.：有意差なし)
D：　学習後，誤差のレベルを揃えたときの小脳活動.
トラッキング誤差，脳活動ともに被験者７人の平均結果.

（３）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９Ａの白く塗りつぶした領域)」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９Ａの破線で囲んだ領域)」とした.

図９Ｂ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．「誤差を反映する活動領域」では，破線と黒丸で示すように，学習とともに信号値が急速に低下していた．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，内部モデルを反映する活動領域では，誤差を反映する活動領域ほど低下していなかった(実線と白丸)．トラッキング誤差との相関も誤差を反映する活動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，「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」の信号上昇率の間で，有意差が見られた($p<.05$)．これは，内部モデルを反映する活動領域の信号値は，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．実線の曲線から破線の曲線をさし引くことで，その成分が求められる(図９Ｂの太い一点鎖線)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.

（４）計算論モデル

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[10)11)]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．例えば，新しい運動を学習するとき，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．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，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．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，

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

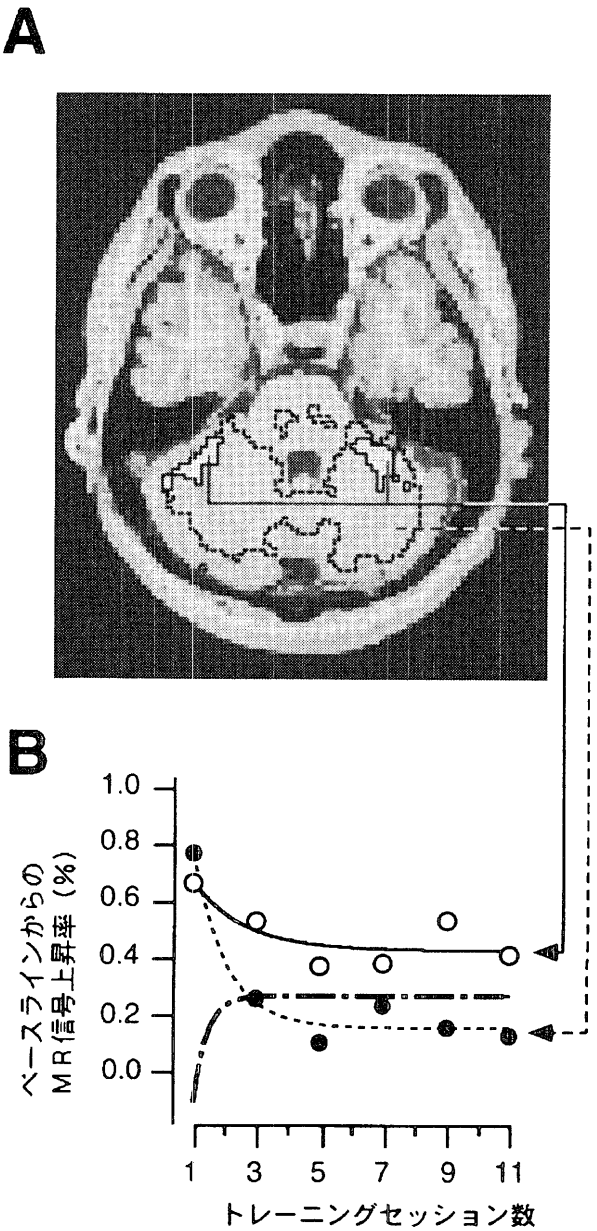


図９　誤差を反映する活動と内部モデルを反映する活動（Imamizu et al. 2000）

A：　破線で囲んだ領域は，トレーニングセッションにおいてトラッキング誤差と信号値の間で相関が有意であった領域を示す．白く塗りつぶした領域は，誤差の統制実験において，内部モデルの活動と信号値の間で相関が有意であった領域を示す．

B：　破線と黒丸は，図９Ａの破線で囲んだ領域における信号値の変化を，実線と白丸は，図９Ａの白く塗りつぶした領域における信号値の変化を示す．一点鎖線の曲線と丸は，実線の曲線から破線の曲線を差し引いた値を示す．

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．

今回の実験で得られた結果は，このフィードバック誤差学習スキーマによる内部モデルの獲得メカニズムに良く一致する．学習の始め広い範囲で観察された活動は，学習を誘導する役目を果たす誤差信号を反映していて，誤差を統制してもなお残った活動は，学習の結果，獲得された内部モデルを反映すると考えられる．

5．認知学習の内部モデル

フィードバック誤差学習スキーマの説明では，例として身体運動の学習における内部モデルの獲得について述べた．しかし，以下のような事柄が，回転マウスの操作を学習する際に獲得された内部モデルは，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，テスト条件で回転マウスを，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．誤差の統制実験では，ターゲット速度を上げたため，むしろベースライン条件での方がマウスの運動量は大きかった．さらに，単純な身体の動きで活動する主な小脳領域は，動かしている身体と同側の小脳前葉であるが学習に関連した活動はすべて後葉外側部でみられた(詳細な比較は別稿[13]参照)．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．第２節で述べたように，行動レベルの実験で[1]，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．

ここで学習された内部モデルが表現しているのは，マウスが動く方向とカーソルが動く方向の対応関係という外界の規則であり，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．ただし，心的回転を実現する内部モデルと同じでないことは，前にも述べた通りである．玉田ら[14]は回転マウスの学習前後で，大脳と小脳の活動の左右差を調べた．その結果，内部モデルが獲得されたと考えられる小脳領域と，大脳皮質の下前頭回三角部および弁蓋部(島回を含む)の機能的な結合性が，学習後に増加していることが明らかにされた．大脳皮質のこの領域は，ブローカ野に代表されるように，高次認知機能に関わっていることが知られている．

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，トレーサーを用いた解剖学的研究技術の進歩は[15][16]，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．従って，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生じる(モジュール性)．また，ある内部モデルが

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

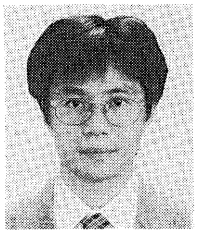
他の内部モデルを要素として参照する必要も生じる(埋め込みによる階層構造)．最近の計算論的研究では，小脳とその周辺の神経回路で，内部モデルのモジュール的な学習と選択[17]や埋め込みによる階層構造[18]を実現できることが明らかにされている．

6．おわりに

本稿では，「回転マウス」を使った行動実験・脳機能計測実験について述べた．人間を被験者にした実験は，動物実験ほど大変ではないが，被験者の拘束時間などの制約がある．回転マウスは，2～3時間で学習が進み，図4や図8Aに示すように比較的きれいな学習曲線が得られることが，実験のための「道具」として最大の利点であると考えられる．また，本文でも述べた通り，単純な身体運動の学習ではなく，身体を動かしながら，操作対象物の入出力特性を学習するという特徴がある．この特徴は，言語や思考など，人間の高次脳機能そのものだけを対象とするのではなく，他の動物にも備わる感覚運動変換のメカニズムとの共通点を見出し，そこからどのように進化したかを調べるという最近の研究動向[18]に合致して，良い実験モデルとなり得る．

参考文献

1) Imamizu, H., and 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), 719-733 (1995)
2) Shepard, R. N., and Metzler, J.: Mental rotation of three-dimensional objects, *Science, 171*(972), 701-703 (1971)
3) Saltzman, E.: Levels of sensorimotor representation, *Journal of Mathematical Psychology*, 20, 91-163 (1979)
4) Hollerbach, J. M.: Fundamentals of Motor Behavior. In Osherson, D. N. et al. (Eds.) *Visual Cognition and Action Vol.2*, Cambridge, Mass: MIT Press, 153-182 (1990)
5) Imamizu, H., Uno, Y., and Kawato, M. : Internal representations of the motor apparatus: implications from generalization in visuomotor learning, *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 21(5), 1174-1198 (1995)
6) Hollerbach, J. M.: Computers, brains and the control of movement, *Trends in Neurosciences*, 56(6), 189-192 (1982)
7) Atkeson, C. G.: Learning arm kinematics and dynamics, *Annual Review of Neuroscience*, 12, 157-183 (1989)
8) Rumelhart, D.E.: Parallel Distributed Processing, Cambridge MA : MIT Press (1986)
9) Imamizu, H., Miyauchi, S., Tamada, T., Sasaki, Y., Takino, R., Putz, B., Yoshioka, T., and Kawato, M. : Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool, Nature 403 (6766), 192-5 (2000)
10) Kawato, M., Furukawa, K., and Suzuki, R. : A hierarchical neural-network model for control and learning of voluntary movement, Biol Cybern 57(3), 169-85 (1987)
11) Kawato, M., and Gomi, H. : A computational model of four regions of the cerebellum based on feedback-error learning, Biol Cybern 68(2), 95-103 (1992)
12) Nitschke, M.F., Kleinschmidt, A., Wessel, K., and Frahm, J. : Somatotopic motor representation in the human anterior cerebellum. A high-resolution functional MRI study, Brain 119(Pt 3), 1023-9 (1996)
13) Imamizu, H., Miyauchi, S., Tamada, T., Sasaki, Y., Takino, R., Puetz, B., Yoshioka, T., and Kawato, M. : An internal model of a novel tool: a functional MRI study, Kawato Dynamic Brain Project Technical Report vol. KDB-TR98 (1998)
14) Tamada, T., Miyauchi, S., Imamizu, H., Yoshioka, T., and Kawato, M. : Cerebro-cerebellar functional connectivity revealed by the laterality index in tool-use learning, Neuroreport 10(2), 325-31 (1999)
15) Middleton, F.A., and Strick, P.L. : Anatomical evidence for cerebellar and basal ganglia involvement in higher cognitive function, Science 266(5184), 458-61 (1994)
16) Strick, P.L., Hoover, J.E., and 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, 171-180 (1993)
17) Wolpert, D., and Kawato, M. : Multiple paried forward and inverse models for motor, Neural Networks 11, 1317-1329 (1998)
18) 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，194-208 (1997)



今水　寛（いまみず　ひろし）

1992年東京大学大学院人文科学研究科博士課程単位取得退学．1995年博士(心理学)．1992年ＡＴＲ人間情報通信研究所奨励研究員．1998年より現在まで，科学技術振興事業団川人学習動態脳プロジェクト計算心理グループリーダー．人間の感覚運動学習メカニズムと，それを基礎とする高次脳機能を心理学，計算理論，脳活動非侵襲計測の手法を組み合わせて研究している(www.erato.atr.co.jp/~imamizu/jp.html)．日本心理学会，北米神経科学会会員．

NII-Electronic Library Service