

到達運動の最適化と誤差の信号

北澤 茂 (電子技術総合研究所、情報科学部)

1. はじめに

ここでは、物に手をのばす、というありふれた運動を話題にする。感動とは無縁にみえて、この運動が意外にも奥深いのである。実は物に手を伸ばすたびに、私達は「最もなめらかな運動」を実現していたのである (Flash & Hogan, 1985; Uno et al., 1989)。宇宙のようなマクロな世界や、素粒子のようなミクロの世界ならいざ知らず、等身大のありふれた動作のなかに、たった一言で表すことのできる原理が隠されていたという事実、大学院に入ったころの私は深く感動した。こんなきれいな原理が、屋根の上に屋根を重ねてきた神経系の、どこにどうやって入り込むことができたのか？

鍵を握るのは小脳である。実際、小脳を失うと「最もなめらかな運動」もたちどころに失われる。また、乳児の到達運動は初めはジグザクなので、「最もなめらかな運動」は学習によって獲得されるはずだが、小脳には学習にうってつけの構造と可塑性が備えられている。10年前の感動と問に答を求めて、私は小脳で運動学習の研究を続けてきた。

2. 到達運動の美しさ

目標に手を伸ばす到達運動の目的は、許される誤差の範囲内で手を目標の傍に運ぶことだが、目標に達するための運動は数限りなく存在する。実際に実現しているのはどんな運動なのか。実際に手の軌跡を計測すると、始点と終点を結ぶ直線に近い緩やかな曲線である (図 1b)。速度曲線はいわゆるベル型である (図 1c)。

a. 躍度最小モデル (Flash と Hogan, 1985)

この軌道の持つ意味について、Flash と Hogan は 1985 年に「躍度最小モデル」を提案した。彼らは、実際の手の運動が、手先の位置を時間で 3 回微分した「躍度」の 2 乗を運動の開始から終了まで積分した量 (評価関数) が最小になるような軌道でよく近似できることを発見した。手先の位置座標を (x, y) とすると、最小にすべき評価関数は

$$C_J = \frac{1}{2} \int_0^{t_f} (\ddot{x})^2 + (\ddot{y})^2 dt$$

と書ける。但し、 t_f は運動時間である。位置を時間で 1 回微分すると速度、2 回で加速度だから、3 回微分した「躍度」は加速度の時間変化率、ということになる。手が石ころのような物だとすれば、力は加速度に比例するから、「躍度」は力の時間変化率と比例し、躍度最小モデルから得られる軌道は、力の変化率がなるべく小さくなるような軌道ということになる。

このモデルから得られる軌道は、始点と終点を結ぶ直線で、速度は中点で最大となる 4 次関数である。たったこれだけの単純な原理で、到達運動の主要な性質をほぼ説明する。

b. **トルク変化最小モデル** (Uno ら, 1989)

しかし、手は決して石ではない。腕の先についていて、運動の指令は腕の筋肉に対して送られる。Uno ら (1989) は評価関数が腕の力学的性質を反映すべきであると考え、トルク変化最小モデルを提案した。これは、次式のような関節各々に作用するトルク (力のモーメント) の時間変化の 2 乗和の積分を評価関数として選んだ。

$$C_T = \frac{1}{2} \int_0^{t_f} \sum_i (\dot{\tau}_i)^2 dt$$

但し、 τ_i は i 番目の関節に作用するトルクである。

トルク変化を最小とするような運動は、到達運動の始点、経由点、終点の位置に応じた曲がり具合やバネに抗して行う運動の曲がり具合にいたるまで、実際の運動を驚くほどよく再現する。

c. **終点誤差分散最小モデル** (Harris と Wolpert, 1998)

運動を滑らかにすることのメリットは何だろうか。関節への負担が減って怪我をしにくくなるかもしれない。しかし、滑らかに最適化された運動を作り出すには計算時間などの相応のコストを払わなければならない可能性がある。従って、生存競争を勝ち抜くのに有利になるかどうか、直感的には明らかではない。生物学的にもっともらしい目的に基づいて滑らかな運動を説明することができるに越したことはない。

最近 Harris と Wolpert (1998) は到達運動の目的に立ち返るとともに、神経系の情報伝達で避けることのできないノイズの性質を使って、実現されている滑らかな運動に対して見事な説明を与えることに成功した。彼らは「到達運動の目的は終点での誤差を小さくすることにある」とし、さらに神経系の制御信号には平均 0 で制御信号の大きさに比例した標準偏差のランダムなノイズが入ると仮定した。この仮定は運動ニューロンの平均発火頻度と平均発火頻度からのずれとの関係に留まらず、大脳視覚野のニューロンなど神経系一般に観察される実験事実である。時刻 t における腕の状態 (位置、速度、加速度など) をまとめて x_t 、時刻 t における制御信号 (各筋肉への運動指令) をまとめて u_t 、加わるノイズを w_t と書くと、系の運動方程式を離散時間に直した状態方程式は適当な行列 A , B を用いて、

$$x_{t+1} = Ax_t + B(u_t + w_t)$$

の形に書くことができる。彼らはさらに各時刻のノイズ w_t が互いに独立であると仮定して、終点 (時刻 T) からある程度の時間幅 (R) の区間の手の位置の誤差の分散 (V_t) の和

$$C_T = \sum_{t=T}^{T+R} V_t$$

を最小にするような制御 u_t と実現される運動 x_t を求めた。この終点での誤差の分散を最小化するような運動が、なんと現実の運動、即ち滑らかな運動とよく一致したのだ。直感的に言えば、

大きい信号は大きいノイズを伴い、終点に大きな誤差を生むのでできるだけ避ける。もう少し詳しく言えば、運動開始時の制御信号のノイズは後々まで積分されて大きな誤差を生むから運動始めの指令には、より大きなペナルティーを課す。このようにして大きい信号を避けるということは信号の上昇とその後の下降の幅が小さいということにつながる。つまりは信号の変化率が少くなり、結局のところ「滑らかさ」もかなりの程度実現される。

Harris と Wolpert のモデルによって、到達運動の目的である「手を正確に目標に運ぶ」と「優雅に運ぶ」ことが結びついた。生体の抱える「ノイズ」という負の宿命が「優雅さ」と「正確さ」を結び付けているところがまことに趣深い。もう一つこのモデルが優れている点は、生体は終点の誤差だけを気にしていればよい、ということである。運動全域での滑らかさを確保するために緩和計算や繰り返し計算をする必要はなくなる。このモデルは、終点付近の誤差分散を減らすような学習を続けることができれば、それだけで優雅な運動に近づいていくことを保証する。しかし、このような学習が可能であるかどうか、また脳で実際にどうやって実現しているのか、という難しい問題が解決されたわけではない。以下1つ1つ問題点を洗い出していこう。

3. どこで？

きっと小脳である。少なくとも小脳が深く関わっているだろう。古典的な「小脳症状」としてよく知られているように、小脳に障害があると手は目標を外し(測定障害、dysmetria) 運動は協調性を失う。「正確さ」だけでなく「優雅さ」も失われてしまうのである。これは前節の評価関数を用いて定量的に示すこともできる。例えば、小脳の中位核と歯状核を破壊したネコでは、躍度を用いた評価関数の値が破壊前の10倍にも大きくなる。また、「プリズム順応」と呼ばれる到達運動の再学習過程は小脳の異常で著しく障害されるので、到達運動の学習場所としての必要条件も満たしている。ここでは、小脳で到達運動の終点誤差分散を減らすような学習が行なわれていると仮定することにしよう。では、どうやって？

4. どうやって？

小脳皮質の唯一の出力細胞であるプルキンエ細胞には2系統の興奮性入力が入る(図2a)。一つは苔状線維、顆粒細胞の平行線維を経る入力でプルキンエ細胞に数十から数百ヘルツの頻度の単純スパイクを生じさせる(図2b)。一方、もう1つの入力系、下オリーブ核からの登上線維を経る入力はプルキンエ細胞に平均発火頻度1Hz未満の複雑スパイクを生じさせる(図2c)。プルキンエ細胞の細胞外から微小電極で電気活動を記録すると、単純スパイクとは全く異なる「複雑な」波形を示すので単純スパイクと区別することができる。

Ito (1970)は30年も前に平行線維からの入力が運動の制御に用いられ、登上線維からの入力は運動の誤差を与えて制御信号の改善に寄与すると推定していた。そして、登上線維経由の入力は平行線維経由の入力と相互作用して、平行線維とプルキンエ細胞の間のシナプス効率を長期にわたって変化させることが学習の実体であると仮定した(Marr, 1969; Ito, 1970; Albus, 1971)。この仮定の下では、登上線維経由の信号が運動の「結果」を与え、「原因」を作った平行線維と

プルキンエ細胞の間のシナプス結合を修正することによって学習が進行するということになる。その後これら 2 種類の入力の相互作用に基づくシナプス効率の長期的な変化が実在し、抑制性であること（長期抑圧）が証明された(Ito ら, 1982)。この枠組みに則れば、到達運動の制御は単純スパイクが担い、複雑スパイクは到達運動の誤差を表現して学習に寄与するはずである。単純スパイクの発火を上肢運動の制御信号と関連付けることに基本的に異論はない。しかし、複雑スパイクの役割に関しては、誤差を伝えて学習に寄与するという学習説の他にも対立する仮説が提唱されてきた。複雑スパイクの発火頻度が運動の開始時に上昇するというデータから、運動の学習というよりむしろ制御に役立っているのだ、という説である。

a. 複雑スパイクは誤差か行く先か？

到達運動の学習に貢献するなら、登上線維信号は到達運動の誤差、それも運動開始時ではなく運動の終点での誤差を表現してほしい。しかし、過去の研究を調べるほどに、むしろ運動の開始時に行く先に応じて出現して運動の制御をオンラインで補助する可能性も浮かび上がってきた。そこでわれわれは、視覚目標に対して手を伸ばして触れる到達運動をサルに訓練して行わせ、その運動の間に、小脳のプルキンエ細胞の電気活動を記録して、複雑スパイクが運動の行く先を表現するのか、運動の終点の誤差を表現するのか調べることにした(Kitazawa ら, 1998)。

サルの目の前にはサルの視覚情報を制御するために液晶シャッターを置いた。サルが目の下 20cm に固定されたボタンを指で押えると、液晶シャッターが開き(図 3a、試行開始)、予告音に引き続いて眼の前方 20 cm に置いた画面上 5x5cm の範囲内のランダムな位置に十字の目標が現われる(目標提示)。サルは目標提示から 240 msec 以内に指を乗せていたボタンから手を離し(運動開始)手を離してから 300 msec 以内に画面に触れ(運動終了)なければならない。できるだけ早く反応し、限界に近いスピードで運動しないと間に合わない条件を課した。さらにボタンを離すと同時に眼前の液晶シャッターを閉鎖し、視覚情報なしに到達運動を行なわせた。シャッターは指が画面に触れると同時に再び開き(開)、到達位置を保持したままの手と目標の位置(運動の誤差)が 300 ms の間視覚情報として与えられた。試行の終了時には、報酬として誤差の量に反比例した量のジュースを与えた。正確に目標を捉えた場合には、たくさんのジュースがもらえるが、はずれてしまうと急激にジュースの量は減る。約 30cm の距離を最高約 2m/s の速度で行なう厳しい条件の到達運動であるが、終点の誤差の標準偏差は約 5 mm と極めて正確な運動が実現された。

図 3b にはこの運動の前後のどんなタイミングで単純スパイクや複雑スパイクが出たのか、第 V 小葉の 1 個のプルキンエ細胞から記録した 20 試行分のデータを示した。縦線が単純スパイク、丸が複雑スパイクの出現を示している。この細胞の単純スパイクは運動の終了直前に減って、直後に急増している。ところが、複雑スパイクは、1 試行中に 1 回でるかでないか、出ても 2 回までである。なんとも頼りなく、きまぐれな出現の仕方である。こんな気紛れな信号に行く先や誤差の情報が含まれているとは一見すると信じがたい。

複雑スパイクはなかなか出ない。これが謎の原因である。ならば、十分な数が出るまで記録し

続けるまでである。図 3b にデータを示した細胞からは 1382 回記録を続けた。この 1382 回の記録の、運動の開始時の 100 ms に注目すると、133 回の試行で複雑スパイクが出現していた。目標はスクリーン上のランダムな場所に出現するので 1382 回の試行でサルが触った点（運動の行く先）は、四角い領域を万遍なく覆っている（図 4a、点）。ところが、運動の開始時に複雑スパイクが出た 133 回の試行に限って丸をつけると、丸は右下に集中していた。丸の数を数えると、左上の第 2 象限には 14 個しかないが、右下の第 4 象限には 56 個あるので、運動の開始時に複雑スパイクが出た場合には、サルがスクリーンの右下に触れる確率が高い、ということになる。従って、運動開始時に複雑スパイクが出たら、多分行く先は右下だろうと予想できる。つまり、運動開始時の複雑スパイクは行く先の情報をもっている。

次に、同じ細胞で、運動の終了直後の 100 ms に注目しよう。この時間内には 92 回の試行で複雑スパイクが生じていた。今度はサルが目標をどれくらいはずしたか、運動の誤差に注意する。1382 回の試行の誤差は、目標のまわりにどの方向にもほとんど均等に分布していた（図 4b、点）。ところが、運動終了直後に複雑スパイクが出現した 92 回の試行に限って見ると、誤差は左上に集中していた（図 4b、丸）。従って、運動の終了時に複雑スパイクが出た場合には、サルが目標を左上にはずしただろう、と想像できる。つまり誤差に関する情報が得られるわけだ。同じ細胞の複雑スパイクが、出る時機に応じて行く先と誤差の両方の情報をそれぞれ伝えていたのである。

この行く先と誤差に関する情報は、ビット単位で定量化することができる。図 5a にこの細胞の複雑スパイクが表現していた行く先（灰色線）と誤差（黒線）に関する情報量の時間変化を示す。運動開始時に行く先の情報が 1 つピークを作り（行く先）、運動終了直前から直後に誤差の情報（黒線）が 2 個のピーク（誤差 1, 2）を作っている。

図 5b には同様の解析を行なった 50 個の細胞の情報量を加算した結果を示した。50 個の細胞の 7 割（34 個）が 3 つのピークの少なくとも 1 つに貢献していた。単純スパイクの発火頻度の変化はそれぞれまったく異なる変化を示したにもかかわらず、「行く先」（灰色線）、または「誤差」（黒線）に関する情報量が現われるタイミングは驚く程再現性が高かった。すなわち、「行く先」の情報は運動開始直後から運動前半にかけて 1 個のピークを形成し、一方「誤差」の情報は運動終了直前から直後 250 msec にかけて 2 個のピーク（誤差 1, 2）を形成した。小脳の複雑スパイクは運動の開始時には「行く先」を、終了直前直後には「誤差」を表現していたのである。つまり、誤差も行く先も、というのが私たちの得た解答である。

b. 終点の誤差は時間を遡るか

われわれはこうして、到達運動の終点の誤差が、小脳の登上線維信号で表現されていることを知った。これで「どうやって？」に対する大まかな答えが描けるかもしれない。つまり、登上線維が表現する終点の誤差の情報（複雑スパイク）が平行線維入力と相互作用して、平行線維入力とプルキンエ細胞のシナプス効率に可塑的な変化（長期抑圧）を起こし、終点の誤差分散を最小化するような制御信号（単純スパイク）を作り出すことによって、優雅な運動の制御が実現される、という筋書きである。

しかし、こうもうまく学習が進むものか。終点の誤差の情報が、「原因」を作ったシナプスを時間を遡って探し出し、さらには正しい方向（終点の誤差を減らす方向）に矯正しない限り、優雅な運動に近づくことはできないだろう。少なくとも、遅れて戻ってくる登上線維信号が、先行して入ってきた平行線維入力とプルキンエ細胞の間のシナプス効率を変化させることができないなければならない。

小脳スライス標本を用いた Chen と Thompson(1992)によると、登上線維入力は平行線維の入力より 250 ms 遅れても長期抑圧を生じさせるという。さらに興味深いことには、125 ms の遅れでは 250 ms の遅れの場合の約 3 分の 1 の抑圧しか生じず、同時刺激（0 ms）と登上線維の 250 ms 先行刺激または 750ms 遅れた刺激もほとんど長期抑圧を生じなかった。彼らの得た結果は、250ms 程度遅れて戻る登上線維信号がむしろよく長期抑圧を起こすことを示唆している。

では、運動の誤差を伝える登上線維信号は、実際の運動からどれくらい遅れて戻ってくるのだろうか。もう一度図 5 を見る。誤差の情報量には 2 つの成分（図 5b）があった。先行する成分（誤差 1）は、視覚入力遮断されている運動の終了前から運動終了直後にかけて、2 つ目の成分（誤差 2）は運動終了後約 100 ms 後から 300ms 後にかけて出現した。シャッターを開いて誤差を見せるタイミングを遅らせると 2 つ目の成分は視覚入力の遅れの分だけ移動した。従って、この成分（誤差 2）は視覚性に検出された誤差の成分と考えられる。立ち上がり潜時は 100 ms、ピークまでの潜時は 180 ms であった。一方、先行する誤差成分（誤差 1）は視覚由来ではない。これは体性感覚と運動司令の遠心性コピーを入力として予測的に作られる誤差の情報だろうと考えている。

Chen and Thompson(1992)に基づいて、これらの誤差成分を時間軸上で 250 ms 溯らせてみよう。極めて大雑把ではあるが、これら 2 つの誤差情報成分は全体として十分に運動制御の期間を覆いうる。しかし、視覚性の（誤差 2）成分は主に運動の後半を覆うのみである。従って、到達運動の終点で与えた視覚性の誤差情報だけでは運動の前半を制御するシナプスの効率を効果的に変化させることはできないだろう。つまり、運動の前半の制御を向上させるためには予測性の誤差成分（誤差 1）が極めて重要な役割を果たしているはずだ。

予測性の誤差成分（誤差 1）はどこから来るのか。小脳自身が有力な候補の 1 つである。実際、まだ数は少ないが、到達運動の途中で終点の誤差の情報を持った単純スパイク（複雑スパイクではないことに注意）を出すプルキンエ細胞を見出している。誤差を予測するプルキンエ細胞の単純スパイクの出力が歯状核、小細胞性赤核、下オリーブ核を経て登上線維信号として再び小脳に入力して、運動の制御に関わるプルキンエ細胞の学習に使われている可能性もある。

シナプスレベルの遡り能力に加えて、誤差を予測する機能を使えば、到達運動終点の誤差の情報を運動制御の時間全体に遡って行き渡らせることができるだろう。

5. 到達運動に到達できるか？

ごくありふれた到達運動は、滑らかさにおいてほぼ「最適化」された運動だった(Flash と Hogan, 1985; Uno ら, 1989)。その「最適化」は終点の誤差を小さくしようとする生物学的に合

理的な目的に適う、あるいはむしろ終点の誤差を小さくしようと脳が努めた結果として「最適化」がもたらされた、と考えられることが示された(Harris と Wolpert, 1998)。そして、最適化された運動制御と学習による獲得の鍵を握る小脳で、運動中には極端に寡黙な登上線維信号に確かに終点の誤差の情報が含まれていること、しかも予測性の成分も含まれていることが明らかにされた(Kitazawa ら, 1998)。あとはこの登上線維信号を使って誤差を減らすような学習をするだけである。とはいえ、本当に終点の誤差(分散)が減る方向へ、終には最小化する運動制御を実現するように学習は進んでいくのだろうか。また、その学習は小脳だけで行ないけるのだろうか。

小脳に運動の「目標軌道」が入力し、登上線維信号として運動の誤差を補正するフィードバック誤差信号が入力するならば、小脳は目標軌道を実現するような運動制御信号を出力するように学習することは、極めて明快に理論化されており(フィードバック誤差学習)、また現実のロボット制御でも華麗な成功を収めている(川人, 1996)。この過程で小脳には目標軌道を運動出力に変換する「逆モデル」が獲得される。

では、到達運動において小脳に入力する「目標軌道」は何か。「終点誤差分散最小軌道」が実現されている以上、小脳に正確な「逆モデル」があるならば、逆モデルへ入力するのは「終点誤差分散最小軌道」そのものとなる。ということは、すでに脳のどこかが「終点誤差分散最小軌道」を知っていることになる。では「終点誤差分散最小軌道」を獲得するのはどこか。軌道計画と制御をロボット制御のようにシリアルに行なうと仮定する限り、阪口らが指摘するように賢い軌道計画を行なう場所と仕組みを探す必要が生じる。

Wada と Kawato(1993)は軌道計画と制御を同時に行い、トルク最小軌道を生成する目的で逆モデルと順モデル(制御信号を腕の軌道に変換するモデル)をループ状につないだ巡回型の神経回路(図6)を提案した。実際の制御に先行してこのループを回して運動制御信号の最適化を図った上で制御信号を出力する、というのが元々のアイデアである。ここでは運動開始前にループを回す最適化計算を放棄してみる。ループを回し始めると同時に制御を開始するのである。この場合には、もはや運動制御に先行する軌道計画は存在せず、ループ全体として「誤差分散最小制御」を獲得できればよいことになる。

さらに「逆モデル」に目標の位置が運動の制御期間に亘って定常的に入力し、この目標の入力と同時に制御が始まると仮定する。もはや「目標軌道を運動出力に変換する」という厳密な定義からははずれるので、「逆モデル」を制御ユニットと呼びかえる(図6)。こうしてできた図6を素朴に読むと、1)制御ユニットに目標位置が入力して制御開始、2)腕の初期状態と目標位置を元に始めの運動制御信号を出力、3)運動制御信号を入力として順モデルによって腕の状態を更新、4)更新された腕の状態と不変な目標位置を使って次の制御信号を出力、という具合に巡回型のネットワークで運動制御のための信号時系列が生成されていく。そしてこの制御ユニットが登上線維信号に基づいて学習を進めるのである。

図6のモデルでは登上線維信号に「誤差」と書かず「目標と手の差」が入力するとしたことにも注意されたい。終点近くでは目標と手の差は誤差そのものである。一方、運動開始時の「目標と手の差」は手から「行く先」へ向かうベクトルである。つまり、われわれが得た行く先の情報

と誤差の情報は「目標と手の位置の差」として統一的に理解することができる。図4の細胞では行く先の適方向は右下(図4a)で、誤差の適方向は左上(図4b)とほぼ逆を向いていた。しかし、手から目標へのベクトル誤差として見直すと、いずれも右下を向いて方向が一致する。この関係は行く先と誤差の情報両方を持つ他の細胞でも基本的に満足されていたので、登上線維信号が終始一貫して手と目標位置の差を知らせ続けていると考えうる。

知りたいのはこの巡回型のネットワークの中に、ベクトル誤差を伝える登上線維信号だけに頼って終点の誤差分散を最小にするような制御を自動的に埋め込むことができるか、という問題に対する答えである。直感的にはとても筋が悪い気がする。誤差の平均が0になる方向へ降りていくとしても、分散が小さくなって、しかも最小に収束するなどということは考えがたい。でもでも、「収束」をあきらめてしまえば道が開けるのではないか。終点の誤差の平均が0であるような無数のシステムの中で考えると、ランダムノイズのおかげで生み出される終点の誤差に応じてシステムはブラウン運動するだろう。となると、終点の誤差分散できっと拡散係数のようなものが定義できて、拡散係数の小さいシステム(終点誤差分散の小さいシステム)付近の滞在時間が長くなる、なんていうことは言えるのではないか? ノイズのおかげで必ず local minimum から脱出することができて、しかも好ましい制御のあたりで動きにくくなるという、天然の simulated annealing が実現されている、などというのは実験屋の妄想か? いかがでしょう、理論の方々。

文献

- 1) Albus, J.S.: *Math. Biosci.*, **10**, 25-61, 1971.
- 2) Chen, C. and Thompson, R.F.: *Learn. Memory*, **2**, 185-198, 1995.
- 3) Flash, T. and Hogan, N.: *J. Neurosci.*, **5**, 1688-1703, 1985.
- 4) Harris C.M. and Wolpert, D.M.: *Nature*, **394**, 780-784, 1998.
- 5) Ito, M.: *Int. J. Neurol.*, **7**, 162-176, 1970.
- 6) 川人光男 : 脳の計算理論, 産業図書, 東京, 1996.
- 7) Kitazawa, S., Kimura, T. and Yin, P.B.: *Nature*, **392**, 494-497, 1998.
- 8) Marr, D.: *J. Physiol.*, **202**, 437-470, 1969.
- 9) Uno, Y., Kawato, M. and Suzuki, R.: *Biol Cybern*, **61**, 89-101, 1989.
- 10) Wada, Y. and Kawato, M.: *Neural Netw.*, **6**, 919-932, 1993.

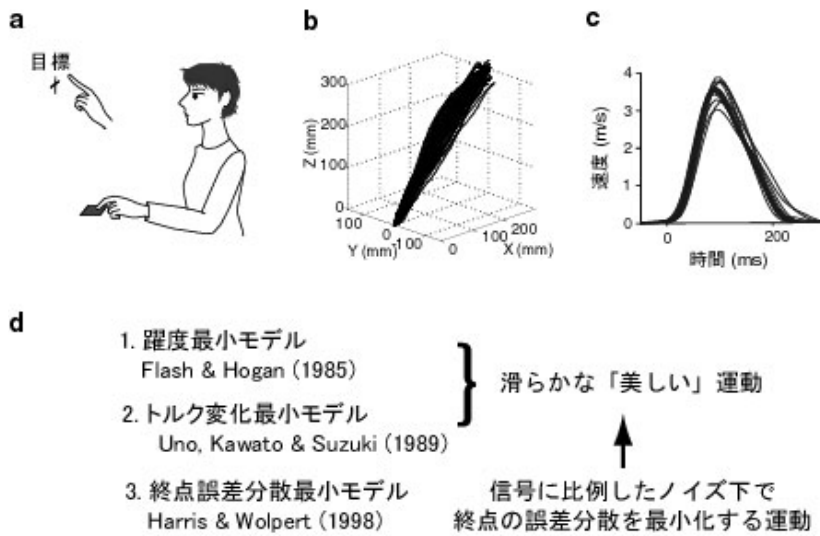


図 1 到達運動とそのモデル

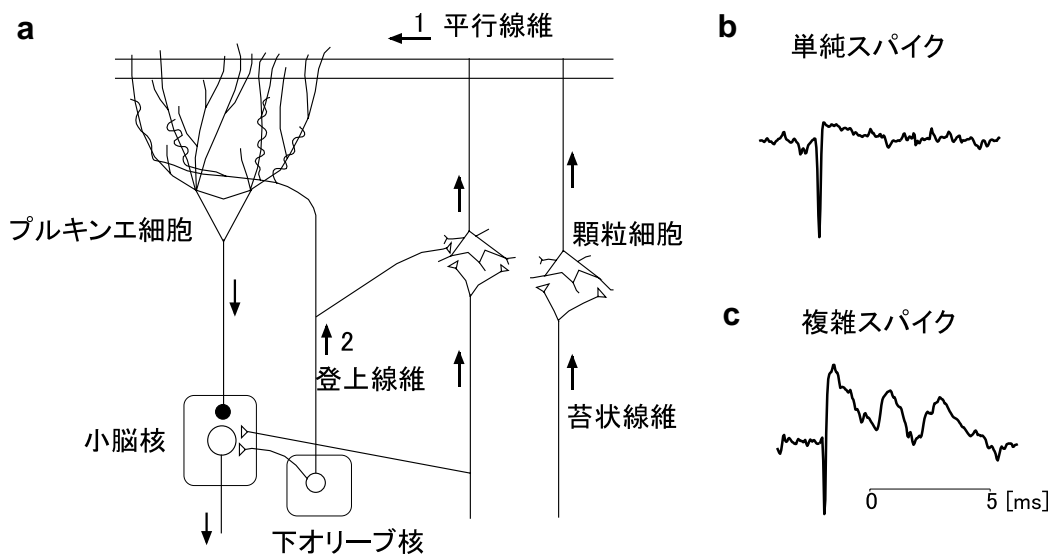


図 2 小脳プルキンエ細胞への 2 種類の興奮性入力とスパイク波形

a : プルキンエ細胞を中心とする小脳の神経回路。興奮性入力に限って簡略に示した (Optican, 1998 改変)。平行線維(1)からの入力は単純スパイク(b)を、登上線維(2)からの入力は複雑スパイク(c)を発生させる。

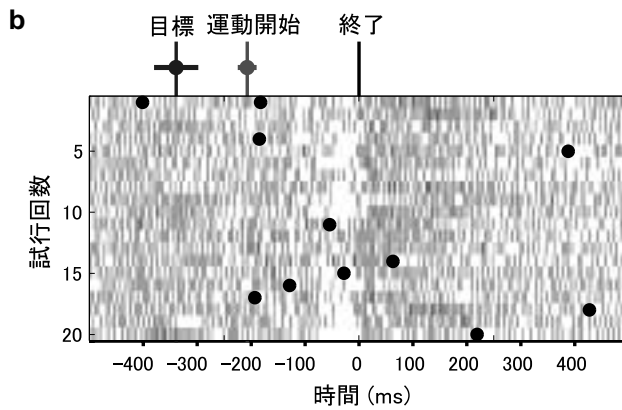
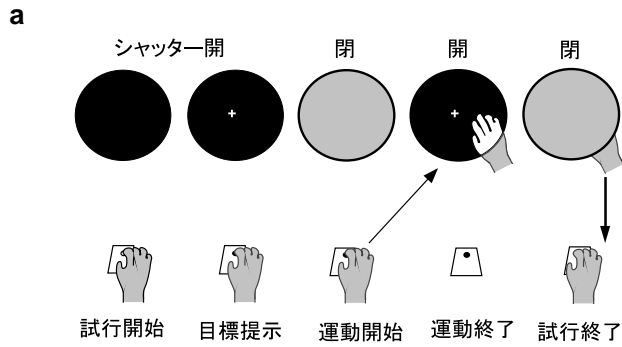


図3 到達運動中のサルの小脳の電気活動

a : 到達運動課題。 b : 第 V 小葉の 1 個のプルキンエ細胞から記録した単純スパイク(縦線)と複雑スパイク(黒丸)。 20 試行分。

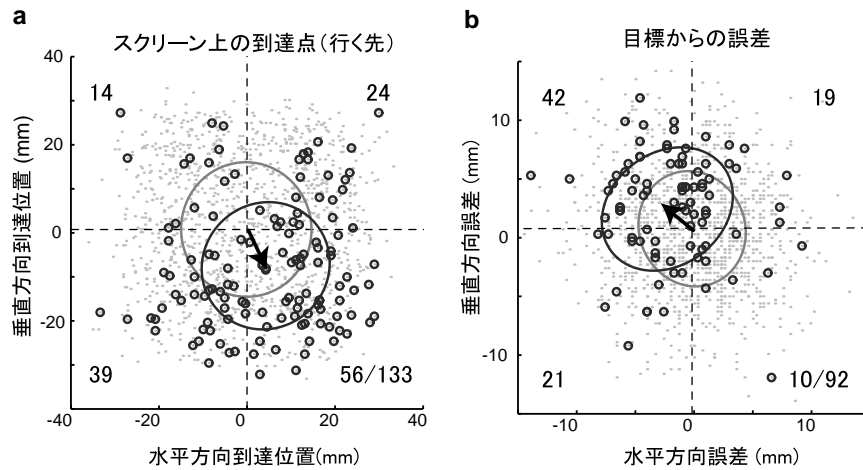


図4 到達運動の行く先と誤差の分布 (1382 試行分)

1 個のプルキンエ細胞(図 1.4b と同じ細胞)から記録を行なった 1382 回の試行の行く先(a; 点)と誤差 (b) のうち、運動開始時に複雑スパイクが生じた試行(133 試行)の行く先 (a) と、運動終了直後に複雑スパイクが生じた試行(92 試行)の誤差(b)を黒丸で囲んだ。黒丸の分布の偏りに注目。

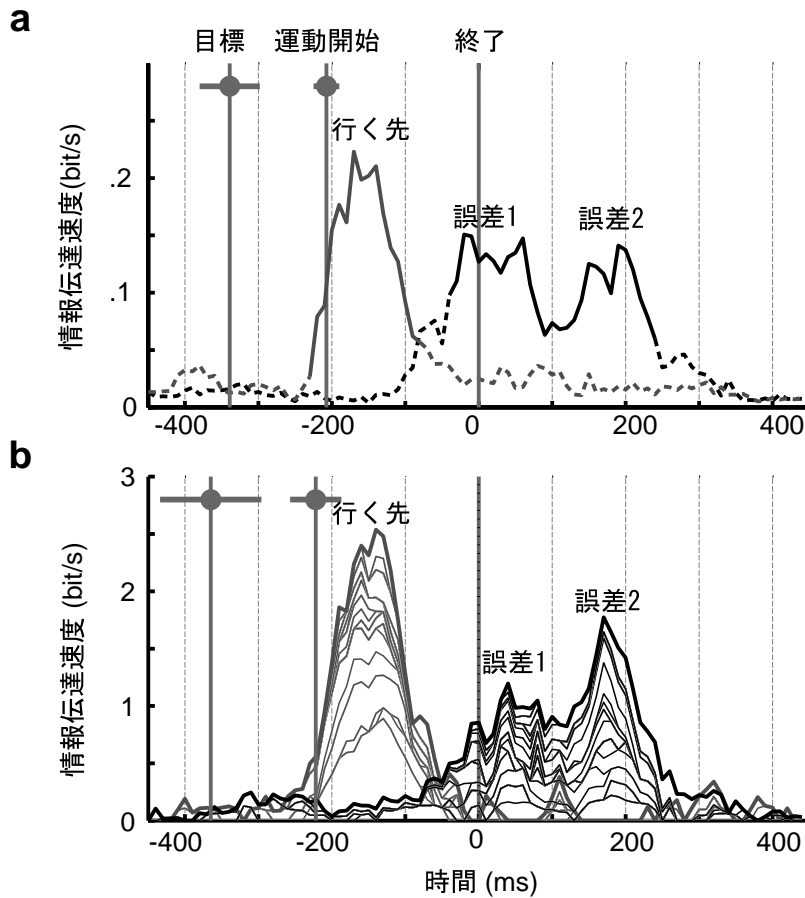


図5 複雑スパイクが表現する行く先と誤差の情報

a:1個のプルキンエ細胞(図1.5と同じ細胞)の表現する情報の時間変化。b:50個の細胞の情報の和。運動開始時に行く先(灰色線)、終了時に誤差(黒線)の情報がピークを作る。平均発火頻度ではないことに注意。

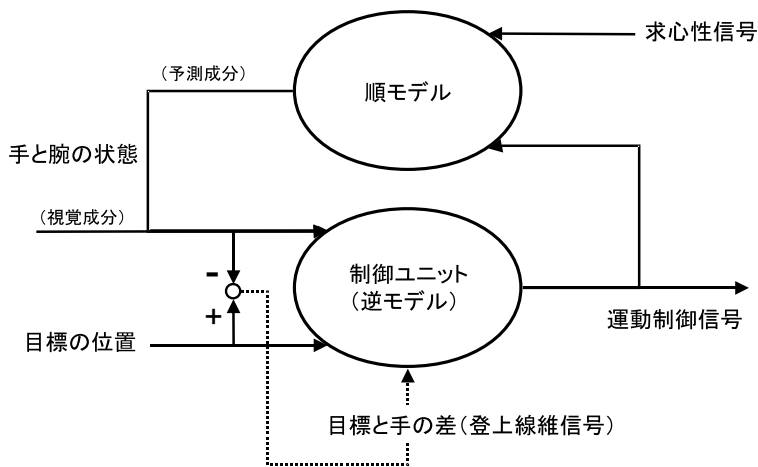


図6 美しい到達運動を獲得するための神経回路モデル