

運動制御における高次の問題

— 到達運動と視覚運動変換を例にとって —

阪口 豊

電気通信大学大学院 情報システム学研究科
科学技術振興事業団 CREST

1 はじめに

前節までの議論からわかるように、小脳における内部モデル、情報表現、学習に関する研究はここ 10 年のあいだに大きく進んだ。ここでは、少し視点を変えて、これまでの研究では明確な形で議論されていない問題をいくつか取り上げてみたい。散逸的な内容の文章をテキストに載せるのはどうかとも思ったが、このスクールは「研究になるかならないのかよくわからない問題」を議論するのにちょうどよい機会でもあるので、あえて原稿としてまとめてみた。興味のもった方と共同研究をはじめるときかけになれば、筆者にとってはこの上ないことである。なお、筆者の勉強不足のために内容に誤りのある部分やすでに同種の研究が行なわれている部分があるかもしれないが、その場合はご指摘いただきたい。

2 到達運動のプリズム適応メカニズム

小脳における運動学習のメカニズムは、通常「教師あり学習」という枠組みで捉えられる。この考え方は、小脳パーセプトロン説からフィードバック誤差学習モデルまでの流れの中で一貫したものであり、今日誰もが認める小脳の姿であるといえよう。さて、小脳を「教師あり学習モジュール」とみなして運動系のモデルを組み立てようとしたとき、必ず明確にしないといけない問題として「小脳は何を学習しているのか」、「教師信号（誤差信号）はどのようにして与えられるのか」の二つが挙げられる。

この点で、OFR(ocular-following reflex)の適応モデルは美しく、また明快である。すなわち、小脳は、フィードバック制御回路から誤差信号を受け取ることにより眼球運動系の逆ダイナミクスを学習する（川人さんの節を参照）。それでは、上肢の到達運動における小脳の役割はどうであろうか？以下では、視覚的に与えられた目標に向けて手を動かす視覚誘導性到達運動を例にとって考える。

プリズム眼鏡などにより視覚環境が変形された状態で到達運動を行なうと、最初は正しく目標に到達することができないが、やがて正しく運動できるようになる（プリズム適応）。小脳に疾患のある患者ではプリズム適応が生じないことから、一般にプリズム適応には小脳が必要であると考えられている。さらに、小脳の複雑スパイク（教師信号に相当）に到達運動の誤差情報が含まれていること（北澤さんの節を参照）、マウス操作の学習において小脳に学習を反映する活動が現れること（今水さんの節を参照）から、視覚運動変換の適応や学習に小脳が関与していることはまず間違いがない。

しかし、以下で議論するように、到達運動の適応メカニズムは、OFRの適応メカニズムと比べるとはるかに複雑でわからない部分が多い。これは、上にあげた二つの問題がいずれも解決されていないからである。

2.1 小脳の部位と適応

この問題を議論するにあたり、まず、小脳が複数の部分から構成されていることを意識しておく必要がある。小脳は大きく、1) 脳幹や前庭器官と連絡して眼球運動や定位運動に関与している内側部（前庭小脳）、2) 脊髄や赤核などと連絡して身体の運動に係している中間部（脊髄小脳）、3) 大脳皮質と連絡し

て運動計画などに関与している外側部の三つに分けられる [1]。これらはその出力先も異なっている（順番に、室頂核、中位核、歯状核）ことから、それぞれ異なる役割を担っていると考えられている。ちなみに、OFRの研究では ventral paraflocculus と呼ばれる前庭小脳の一部、今水さんの研究では外側部、北澤さんの研究では中間部と外側部にまたがる領域においてそれぞれ神経活動を計測している。

脊髄小脳と前庭小脳は運動・感覚系と密接に連絡していることから、筋骨格の性質を反映したモデル（例えば、順・逆ダイナミクスモデル）を保持する場所として有力であろう。OFRのモデルは前庭小脳を対象としたものであり [2]、また、脊髄小脳に着目した到達運動のモデルも提案されている [3, 4]。一方、大脳皮質と相互に結合していること外側部は、より抽象度の高い機能に関与していると考えられる。例えば、マウスを自由自在に操るには自分の身体以外の因果関係を獲得する必要があるため、このような機能の獲得に小脳外側部がかかわっていることはうなづける。小脳が認知機能にも関わっているという近年の主張は、外側部がもつこのような高次の役割に着目したものであるといえる。

このような準備の下で、到達運動のプリズム適応を担っているのが小脳のどの部分であるかを考えてみよう。これにはいろいろな可能性があるが、おそらく小脳の異なる部位は視覚・運動変換の異なる段階に関与しているのではないだろうか。例えば、到達運動に関してキネマティクスとダイナミクスの学習が独立していることを示す心理実験 [5] が報告されているが、このような知見も上の考え方と整合する。もう少し具体的にいくつか可能性について考えてみよう。脊髄小脳は身体の内部モデルと関連が深いので関与している可能性が高いが、仮にダイナミクスモデルを保持しているだけならば、プリズム適応には（ダイナミクス自体は変化しないので）関与していないこともありうる。逆に、前庭小脳は、手先の運動に直接関与しないものの、到達運動の目標情報を得る上で眼位が重要なことや手の動きが姿勢制御と切り離せないことを考えると、間接的に関与している可能性がある。運動計画と密接に関係している外側部は、まず間違いなく関与しているであろう。このように、一口に「小脳が適応に関与している」といっても、その関与の仕方にはさまざまな可能性があり、プリズム適応における小脳の役割を理解するにはそれらを一つ一つ吟味しなければならない。

このような作業を実際に進めるには、到達運動の制御がどのような段階から構成されていて、小脳がどこに位置づけられるのかを示す計算モデルや仮説が必要である。以下では、このような計算モデルの構成にかかわる考察と実験の試みについて述べていきたい。

2.2 誤差信号の由来

次に、誤差信号はどのようにしてもたらされるのかについて考えよう。これは、小脳に対して教師信号を与えている下オリブ核に、どのようにして必要な情報がもたらされるのかという問題でもある。

当然のことではあるが、何が教師信号になるかは何を学習するかに依存して決まる。例えば、プリズム適応において小脳が「関節座標系から視覚座標系への順キネマティクス」を学習していると仮定しよう。すると、誤差信号は「自分の手先がどこに見えるかの予想値（つまり順キネマティクスモデルの出力）と実際に見える手先の位置との差」として与えられる。そのような情報を与える一つの候補は「視覚で捉えた到達点と目標のずれ」であるが（ここでは、目標位置が順モデルの出力で、到達点が正解であることに注意が必要である。正しく運動することに興味が向いてしまうと、手先位置が出力で目標位置が正解であると思ってしまう）、そのほかにも候補はある。運動前野には「手の位置に応じて視覚的な受容野の位置が変化する細胞」が存在するが [6]、このような細胞の出力が誤差情報を提供する役割を担っているかもしれない。このほか、到達運動では通常目標を注視することから、自分の手先が視野のどこに見えるか、という情報も誤差信号の源になりうる。

このように、必要な誤差信号がどのような経路で与えられるのかはそれほど自明な問題ではない。この問題を解き明かす上でも、計算モデルや心理学的な手法の役割は重要である。すなわち、計算モデルの手法を用いてさまざまな構造のモデルを仮想的に設定し、どのような情報が教師信号となりうるのかを検討したうえで、教師信号となりうる情報を統制して適応の進み方に生じる変化を調べる心理実験を行なうのが有効であろう。これらのスクリーニングを行なったうえで神経生理学的な実験を行なえば、適応メカニズムの中身を効率的に調べていくことができる。

2.3 教師あり学習と強化学習

次に、視点を小脳からさらに大きな範囲に広げて、「適応は教師あり学習だけで（つまり小脳だけで）実現されているのか」という問題を考えてみよう。

到達運動の実験やプリズム適応の実験に参加してみるとわかるが、自分の手先が思うように目標に届かないと、人間はどうやれば目標に正しく到達するかと考えて身体を動かすようになる。心理実験ではこのような恣意的な因子をできるだけ小さくするために、反応時間や運動時間に制約を課したり被験者への指示を工夫したりするが、「できるだけ正確に目標に到達したい」という意識が働く以上、試行錯誤的な要素を完全に排除することは不可能である。

「正しく目標に到達したかどうか」という結果の評価には、到達点と手先のずれという「誤差の評価」に加えて、うまくいったかいかなかったかという「報酬としての評価」も含まれる。ここで、「試行錯誤」と「報酬」という言葉の組み合わせから強化学習を思い出す方も多いただろう。さらに、教師あり学習 - 小脳、強化学習 - 大脳基底核という枠組み [7] を考えると、小脳よりも大脳基底核の働きを中心に考えた方がよいのではないかと、という気がしてこないでもない。

しかし、小脳疾患のある患者においてプリズム適応が生じないことを思い出せば、小脳が適応に関わっていることは間違いがない。これらを考えあわせると、「プリズム適応には教師あり学習による成分と強化学習による成分がある」、さらには、「小脳と大脳基底核が協調的に機能することで適応が実現される」と捉えるのが自然ではなからうか。

以下では、これら二つの学習がプリズム適応に関与しているという仮定の下で議論を進める。それでは、二つの学習はどのような関係にあるのであろうか？また、二つを分離して取り出すことは可能であろうか？

筆者は、小脳での教師あり学習はある決まった入出力関係を学習するために機能するのに対し、大脳基底核での強化学習は文脈における最適なセットを選択することを学習すると考えている（大脳基底核が文脈情報提供の役割を果たすという考え方は新しいものではなく、Thach ら [8] もこのような考え方をとっている）。プリズム適応のような視覚運動変換の実験を何度も繰り返すと、被験者は、通常的环境と変形された環境との運動を随意的に切り替えられるようになる。このことから、脳内には複数の運動セットが並列的に形成されることは間違いがないだろう。ここで問題になるのは、だれがそのセットを切り替えるのかということである。筆者の考えは、この切り替えの学習に強化学習が用いられているということである。

この問題は、モジュール型ネットワークの切替え問題の一例であると捉えられる。これまでに提案された有力モデルには、切り替えエキスパートを設ける方法 [9] と順モデル出力と結果の差に基づいて切り替える方法 [10] があるが、ここでは、大脳基底核が切り替えエキスパートの役割を果たしているというモデルを考えたい。小脳と大脳基底核の双方と連絡のある運動前野にムシモルを注入すると適応が起きなくなるという現象 [11] は、このような考え方で説明できるかもしれない。

さらに、この問題に関連して「教師あり学習は自動的に進行するが、強化学習は報酬を意識しないと進行しない」という仮説についても考えてみたい。反射運動である OFR の学習は被験者の意識とは無関係に進行することから、小脳における学習は被験者の意識とは無関係に進行するといえるだろう。これに対し、高次の強化学習は、被験者が報酬を明確に意識しなければ進行しないと思われる。プリズム実験で獲得した複数の環境は随意的に切り替えることができるが、成長して身体が大きくなったとき成長以前の環境での運動を思い出すことは不可能であることも、その違いを示す一例ではないだろうか。つまり、随意的な切り替えができる場合は、内部モデルの学習と内部モデルの切り替えの学習がともに起こり、切り替えができない場合は内部モデルの学習だけが起こるということである。

このように、意識と学習のあいだに関係があるとすれば、被験者に変化を意識させない状況を作り出すことで、強化学習が働かない（つまり教師あり学習だけが働く）状況を作り出し、それにより教師あり学習だけを取り出すことが可能になると考えられる。そのような実験の試みについては次節で紹介する。

この節の要点をまとめると、「適応は小脳だけで実現されている」のではなく、「小脳を含めた複合系によって実現されている」ということである。ここで述べた教師あり学習と強化学習の複合モデルの狙いは、銅谷さん [7] が提唱している小脳、大脳基底核、大脳皮質の学習上の役割分担の構図を土台にして、Thach ら [8] のモデルに見られるような小脳と基底核の計算上の役割分担を一緒に考えることにより、両者のダイナミックな関わりを議論することにある。

2.4 変換の知覚が適応に与える影響—心理実験

前節で述べた問題意識の下で、筆者らはプリズム適応の心理実験を始めたところである。ここでは、「プリズム偏位の存在に気づかない状況と気づく状況での適応の違い」を調べる試みを紹介する。また、予備実験の域を出るものではないが、詳しい内容に興味のある方は信学技報 [12] をごらんいただきたい。

この実験では、被験者は目標が提示され次第、できるだけ正確に目標まで手先を動かす運動を行なう。運動は水平面内で行なわれる。恣意的な動作をできるだけ排除するため、反応時間、運動時間には上限が設けられ、それを越えた試行はすべてキャンセルされる。

被験者の眼前には鏡がおかれているため、被験者は自分の手の動きを直接見るができないが、手先位置に応じて移動するレーザスポット光の投影像を鏡を通して観察することができる。ただし、手先位置は運動終了時点でのみ提示され、運動中は表示されない。ここで、スポット光の位置を人為的に操作することで、プリズム偏位と同様の環境を実現する（この実験では左右方向の平行移動のみ）。

被験者が偏位の存在に気づく条件と気づかない条件を作るため、この実験では、偏位量が不連続に増加するステップ型変換と徐々に増加するランプ型変換の二つを設定した。そして、偏位を加えた試行を数十回行なった後、スポット光なしで運動を行なったときの誤差の水平成分を測ることで適応の進み具合を評価した。また、実験終了後に実験中に感じたことを自由に報告してもらい、偏位の気づいたかどうかを調べた。

その結果、筆者らの事前の予想と反し、変換の種類を問わず、偏位の存在に気づく被験者と気づかない被験者がいることがわかった。さらに、変換の種類によらず、偏位の存在に気づいた被験者では適応が生じず、気づかない被験者では適応が生じることがわかった。被験者が偏位の存在に気づくか否かで適応の有無が決まったことは、偏位に気づいた被験者が二つの環境での運動を意図的に切り替えていたことを示唆している。

このほか、誤差の大きさを視覚情報ではなくシンボル情報（数値）として与えても適応が進行することがわかっている。この結果は、感覚系が直接参照できないような形で誤差情報を与えても適応が起こりうることを示しているが、このようにして起きた適応が、通常のプリズム適応と同質のものであるかどうかは議論の余地がある。ただ、先に述べたように、教師あり学習が自動的に生じるのであれば、仮に意識的に修正して行なった運動であっても、そのときの身体の動きから教師あり学習が無意識下で進行すると考えれば、両者が同質である可能性はある。いずれにせよ、相互転移の有無を調べることで、両者の性質を比較することが必要である。

3 軌道計画のメカニズム

ここで、話題を適応から軌道計画の問題に移そう。軌道計画は、到達運動制御に関わる重要な問題の一つである。

到達運動に関する計算理論では、目標軌道は陽に計算されているという考え方が有力である。軌道計画の問題に関しては、脳は運動の終点位置だけを指定しているという終点仮説が Bizzi の実験 [13] により否定され、その後、平衡点軌道（仮想軌道）仮説と逆ダイナミクス仮説のあいだで争いが続いてきたが、これまでに得られている実験結果を公平に判断すれば仮想軌道仮説は極めて不利である。ただ、逆ダイナミクス仮説に関しても、目標軌道が陽に計算されているということを裏付ける実験結果はないように思える（Bizzi の実験結果はフィードフォワード制御の考え方を支持するが、目標軌道の存在を必ずしも支持するものではない）。

目標軌道が陽に計算されるという計算理論の枠組みは、運動制御の過程を、座標変換、軌道計画、運動制御という三つのステップに分けた点と関連している。このような分類はあくまで理論的、概念的なものであり、計算理論は、脳がこれらの処理を独立した形で行なっているとは主張していない。しかし、躍度最小化、トルク変化最小化といった軌道計画規範や、目標軌道が外部から与えられることを仮定した制御系モデルが一人歩きしてしまい、両者の分離が議論の前提になってしまうのは危険である。

OFR に対する計算モデルと同様のレベルで、到達運動のモデルを構築するためには、このような概念上の区別よりも脳の部位と情報処理過程の対応付けを重視したモデルの方が望ましい。それは言い換えれば、

軌道がいつどこでどのようにして決定されているかを議論しなければならないということである。

ここでは、とりあえず「どこで」の問題には脇において、「いつ」「どのように」の二つの問題について少し議論してみたい。なお、到達運動における、小脳や基底核、運動前野の役割を具体的に議論したモデルとして、Houkら [14] のモデルは興味深い。

3.1 動的な軌道計画モデル

「いつ」の問題について議論するために、まず、到達運動の目標を運動開始後に変更したときの被験者の振舞いを紹介したい。到達運動では通常目標を注視するサッカードが生じるが、サッカード中の視覚能力が低下することを利用すると、被験者に悟られずに目標位置を変更することができる。手先が見えない環境で運動開始後に目標位置が変更された場合、手先が到達するのは変更前の目標であろうか、変更後の目標であろうか？

仮に、軌道計画が運動開始前に終了して、かつ、到達運動が完全にフィードフォワード制御で行なわれていれば、被験者の手先は変更前の目標に到達するであろう。しかし、実験の結果、手先は変更後の目標に到達することが明らかになった。このことから、Prablancら [15, 16] は、サッカード後に得られた目標情報を運動制御に反映させるフィードバック回路が脳内にあると述べている。このフィードバック回路の実体としては、体性感覚フィードバックが一つの可能性として考えられるが、感覚神経を切除した患者においても同じ結果が出たことから [17]、この考え方は成立しない。つまり、視覚フィードバック、感覚フィードバックのどちらも効かない場合でも、手先は新しい目標に到達するのである。

以上の事実から、目標が運動開始後に更新されたときの運動指令の修正は、フィードバック制御ではなく、フィードフォワード制御系に入力される軌道情報の変更によって実現されていると考えるのが自然であろう。ここで、1) 軌道計画処理を運動開始前に終了させてしまい、脳のリソースを軌道計画処理から解放してしまうと、軌道を修正するための処理を新たに立ち上げるオーバーヘッドが大きくなること、2) 軌道修正は、目標が途中で変更されるといった特別な事情がなくても、サッカード後の視覚情報を使って指令を微調整する処理は常時行なわれているはずであることを考えると、軌道計画は運動を遂行しながら動的に進められている可能性が高い。

感覚フィードバックに頼らずに軌道を修正するには、内的なフィードバック回路が必要であり、そのためには筋骨格系の順モデルが必要である。また、一連の運動指令パターンを発したときに、それがもたらす軌道を予測するマクロな意味での順モデルも必要であろう。ここでは、そのような二つの順モデル機構を利用して、将来の軌道を予測しつつ適切な運動指令を動的に選択する軌道計画アルゴリズムを考えてみたい。これは、一種の shooting であり、適当な運動指令を選んでそれを生成したときの将来軌道を予測し、その結果を目標位置と比較して運動指令を修正するというものである（トルク変化最小軌道を数値計算で使われる一般化ニュートン法も一種の shooting である）。軌道計画の初期段階である程度の絞り込みが済んでいて、かつ、運動指令の修正範囲に制約があることを仮定すれば（あくまで希望的観測ではあるが）探索問題の負荷はそれほど大きくなりませんと考える。

筆者らの研究室では、このような動的な軌道計画モデルの可能性を探っているところである。ここでは一つの案として、確率モデルを用いたアルゴリズムについて述べてみたい。まず、基本的な運動指令パターンの組があらかじめいくつか用意されていると仮定する。各指令パターンに対応して将来の予測軌道が計算されるが、そこには将来の不確実性が含まれており、不確実性の程度が確率モデルとして表されている。目標の情報が与えられると、当初の運動指令パターンが選択される（あるいは複数パターンの荷重和として表しておく）。選択されたパターンをもとに運動指令が出力されると、それを受け取った順ダイナミクスモデルがオンラインで軌道を計算し、それにより軌道が確定するとともに将来軌道の不確実性が減少する。軌道計画モジュールは、各時点で予測される到達点の分布を目標位置と比較し、目標への到達確率が高くなるように運動指令を微調整する。微調整の方法はまだ明確に定めていないが、例えば、複数の運動指令パターンの荷重を動的に調整することがあげられる。これにより、運動途中で目標が変更されても、荷重を変更することにより軌道を動的に変更することが可能である。

「どこ」の問題に関しては、順モデルに基づく腕位置の推定は小脳中間部、将来軌道を予測しつつ運動

指令を絞り込むのは小脳外側部，運動前野，頭頂連合野のネットワーク，文脈に応じて運動指令パターンのセットを切り替えるのが大脳基底核ということになる。

ここでの狙いは，軌道計画と運動制御を一体化したモデルを考えることで，動的な軌道計画修正を可能にし，かつ，Houkらのモデル [14] と同様のレベルで議論することにある．上記のアルゴリズムの是非について意見をいただければ幸いである．

3.2 2重課題パラダイムを用いたアプローチ

到達運動中の脳内過程を探るため，筆者らはこのほかにも次のような実験を行なっている．これは，到達運動中に別の認知課題（音高弁別課題）を実行し，その課題の成績（反応時間）が運動のフェーズごとにとどのように変化するかを調べるものである．

二つの弁別課題をほぼ同時に行なうと，二つの刺激の間隔が短くなるにつれて2番目の刺激に対する反応時間が長くなることから，脳内の弁別遂行過程にはボトルネックが存在することが指摘されている [18]．これに対し，到達運動課題と弁別課題を同時に行なった場合は，運動開始時と終了時に弁別課題の反応時間が若干長くなることが報告されている [19]．このような実験は，到達運動制御の過程が運動系内で閉じたものではなく，他の認知系と干渉する要素をもっていることを示している点で興味深い，これまでの研究の多くは運動制御と「注意」（ここでは脳中枢の情報処理資源という意味）の関係を問うもので，運動制御におけるオンライン計算メカニズムを調べることを目的としたものは少ない [20]．

ここでは，あらためてこのような実験を行なうことにより，運動中の脳内過程を探るための新しい手がかりが得られないかと考えた．従来の実験が試行数を抑えるため，運動の特定のフェーズでのみ音刺激を加えていたのに対し，ここでは音刺激を与える時刻をランダムに決めて，目標提示から運動終了までの過程で音弁別課題の反応時間がどのように変化するかを調べた．予備実験の結果を要約すると以下ようになる．

1. 音弁別の平均反応時間は運動開始から終了に向けて一様にゆっくり減少する．この傾向は，視覚フィードバックの有無によらない．
2. 目標注視のサッカーボールに先だって，音弁別の反応時間は増加する．
3. 運動終了直前に，反応時間の最小値が階段状に減少する．

新たにわかったことは，弁別課題の反応時間に影響を与える成分には眼球運動に関するものと到達運動に関するものが混じっていること，反応時間の平均値と最小値は異なる挙動を示すことである．

被験者の数が少ないので確定的なことはいえないものの，弁別課題の反応時間が運動のフェーズに応じて様々な変化を見せたという結果は，脳内の計算過程が時間的に交代する複数のプロセスから構成されている可能性を示唆している．すなわち，運動制御の脳内プロセスを考える際は，時間方向に一樣な構造ではなく，運動の進行とともに各プロセスの役割に起伏が生じるような構造を想定する必要があるといえる．

従来の計算理論では，空間方向のモジュール分解は議論されているものの，このような時間方向の役割分担の議論が抜け落ちているように見える．時間方向の処理の流れに関する議論を進展させることにより，軌道計画と運動制御のかかわりを説明する新たな計算モデルが構成できるものと考えている．

4 予測を含めた高次の運動計画

最後に，かつて筆者が提案した高次運動計画の計算モデル [21] について述べる．このモデルは以上の議論に比べてかなり抽象的であるが，上の議論と関連があるのでこの機会に紹介しておきたい．

いま「四角形の板のまわりを指が板からはずれないように注意してなぞる」という課題を考える．この課題を変形された視覚環境で行なうように指示されたとき，被験者はどのような行動をとるであろうか？

心理実験の結果によれば，最初のあいだは小さな運動を繰り返す（速度ピークが複数現れる）が，慣れるに従って一度の運動が大きくなり（速度ピークの数が増える），一気に頂点まで運動するようになる [22]．

このような運動様相の変化は，脳内に，運動指令と結果として現れる到達位置との関係を示す内部モデルが形成された結果生じたと考えられる．それでは，脳はどのようにして内部モデルの変化を運動指令の決

定に使っているのであろうか？

筆者のモデルはこの問題に対する一つの解答を示したものである。アイデアは単純である。まず、運動指令と結果として生じる到達位置との関係を表す確率モデルを用意しておく。この確率モデルは、脳がどの程度の確実さで運動系の性質を同定しているかを表すものである。運動指令選択モジュールは、この確率モデルを用いて手先が頂点を行き過ぎてしまうリスクを計算し、それが一定範囲に収まる運動指令のうち最も運動距離が長いものを選択する。実際に運動を行なったあとは、得られた因果関係を用いて確率モデルを更新する（確率分布が正規分布であると仮定すれば、これは一種のカルマンフィルタになる）。

環境の同定が進んでいないうちは、確率モデルの分散が大きく誤りを犯すリスクを大きめに見込むために、運動距離の小さな指令が選択され、結果として細かい運動を繰り返すことになる。しかし、運動を繰り返すうちに確率モデルの分散が小さくなり、適切な運動指令が選択されるようになるため、一度に大きな運動をするようになる。モデルが示すこのような振舞いは、人間の行動と定性的に一致する。

このモデルの要点は、「未知環境に対するリスクをある程度とった上でパフォーマンス最適化をはかる」という高次の運動計画アルゴリズムを組み立てたことである。このモデルを見て皆さんは何を考えるであろうか？どうすればこのモデルを生理学的知見と対比できるような形に発展させられるだろうか？筆者自身が考える話題をいくつか挙げておきたい。

1. リスクとパフォーマンスのバランスをはかるメカニズムは（仮にあるとすれば）脳の中に埋め込まれているのか？それとも、生まれてからの経験によって獲得されたものか？
2. このモデルでの運動指令選択モジュールは脳のどの部位に相当するのか？上の課題を実行するとき、被験者は意識的に細かい運動を行なうことから、ここでの運動選択は、前節で議論した軌道計画とは異なるレベルの問題である。反応選択という立場にたてば前頭前野かもしれないし、学習プロセスを強化学習と捉える立場からすれば大脳基底核や補足運動野が関与しているかもしれない。この問題は、行動選択と適応の関わりを取り扱っている点で、先に述べた強化学習と教師あり学習の関係と関連している。
3. ここでいう内部モデルは脳のどこにあるのか？小脳外側部なのか、それとも脳の別の部位なのか？
4. 確率モデルを神経モデルにインプリメントするにはどうすればよいか？最も単純な方法は、神経パターンの広がりて表すものであろう。すなわち、活動する神経細胞数が予想の不確定さを表す（つまり、学習が進めば関与する細胞が減りスパースになる）とすればよい。ほかにはどのような方法が考えられるか？
5. このような運動学習モデルと従来の適応学習モデルはどのような関係にあるのか？また、両者を統合することは可能か？そのような統合モデルすることで何が説明できるのか？

確率モデルを用いているという点で、このモデルから分散最小化規範に基づく軌道計画アルゴリズム [23] を思い出す方がいるかもしれない。しかし、分散最小化規範のアイデアは「結果の分散が最小になる運動指令を選択する」ことにある。「結果の分散」をリスクの大きさと読み替えれば、分散最小化はリスク最小化を目指していることになるので、一定リスク下でのパフォーマンス最大化を目指す本モデルとは本質的に異なることがわかる。このほかにも、両者は 1) 対象とする問題（高次の運動選択 vs. 低次の軌道計画）、2) 確率モデルの実体（モデルの不確定性を扱うための仮想的な量 vs. 神経雑音）、3) 運動変化の質（試行錯誤による変化 vs. 神経雑音による変化）の点でも明らかに異なっており、別々の問題を扱うモデルであると考えべきだろう。

5 むすび

小脳、予測、適応といったキーワードを手がかりに、到達運動に関わるいくつかの問題について議論してきた。以上の議論に対する質問、コメント、反論が多数いただけることを期待している。

なお、本研究の一部は、科学技術振興事業団・戦略基礎研究事業「脳を創る」の「感覚運動統合理論に基づく『手と脳』の工学的実現」（代表者：石川正俊）および「運動の学習制御における小脳機能の解明」（代表者：永雄総一）により行なっているものである。

参考文献

- [1] 虫明 元: 基底核, 小脳と大脳皮質の機能連関. 神経進歩, 39, 277–289, 1995.
- [2] Kawato M, Gomi H: The cerebellum and VOR/OKR learning models. Trends Neurosci, 15, 445–453, 1992.
- [3] Schweighofer N, Arbib MA, Kawato M: Role of the cerebellum in reaching movements in humans. I. Distributed inverse dynamics control. Eur J Neurosci, 10, 86–94, 1998.
- [4] Schweighofer N, Spoolstra J, Arbib MA, Kawato M: Role of the cerebellum in reaching movements in humans. II. A neural model of the intermediate cerebellum. Eur J Neurosci, 10, 95–105, 1998.
- [5] Krakauer JW, Ghilardi MF, Ghez C: Independent learning of internal models for kinematic and dynamic control of reaching. Nature Neurosci, 2, 1026–31, 1999.
- [6] Graziano MS, Yap GS, Gross CG: Coding of visual space by premotor neurons. Science, 266, 1054–57, 1994.
- [7] Doya K: What are the computations of the cerebellum, the basal ganglia and the cerebral cortex. Neural Networks, 1999.
- [8] Thach WT, Mink JW, Goodkin HP, Keating JG: Combining versus gating motor programs: Differential roles for cerebellum and basal ganglia? in Roles of the cerebellum and basal ganglia in voluntary movement, Eds. Mano N, Hamada I, DeLong MR, Elsevier, 235–245, 1993.
- [9] Jacobs RA, Jordan MI, Nowlan SJ, Hinton GE: Adaptive mixtures of local experts. Neural Computation, 3, 79–87, 1991.
- [10] Kawato M, Wolpert D: Internal models for motor control. Novartis Foundation Symposium, 218, 291–307, 1998.
- [11] Kurata K, Hoshi E: Reacquisition deficits in prism adaptation after muscimol microinjection into the ventral premotor cortex of monkeys. J Neurophysiol, 81, 1927–38, 1999.
- [12] 赤司裕一, 阪口 豊: 視覚運動変換におけるランプ型適応とステップ型適応の違い. 電子情報通信学会技術研究報告, NC99-174, 2000.
- [13] Bizzi E, Accornero N, Chapple W, Hogan N: Posture control and trajectory formation during arm movement. J Neurosci, 4, 2738–44, 1984.
- [14] Houk JC, Wise SP: Distributed modular architectures linking basal ganglia, cerebellum, and cerebral cortex: their role in planning and controlling action. Cerebral Cortex, 5, 95–110, 1995.
- [15] Prablanc C, Pelisson D, Goodale MA: Visual control of reaching movements without vision of the limb. I. Role of retinal feedback of target position in guiding the hand. Exp Brain Res, 62, 293–302, 1986.
- [16] Pelisson D, Prablanc C, Goodale MA, Jeannerod M: Visual control of reaching movements without vision of the limb. II. Evidence of fast unconscious processes correcting the trajectory of the hand to the final position of a double-step stimulus. Exp Brain Res, 62, 303–311, 1986.
- [17] Bard C, Turrell Y, Fleury M, Teasdale N, Lamarre Y, Martin O: Deafferentation and pointing with visual double-step perturbations. Exp Brain Res, 125, 410–416, 1999.
- [18] Pashler H: Dual-task interference in simple tasks: Data and theory. Psychological Bulletin, 116, 220–244, 1994.
- [19] Els JR: Analysis of temporal and attentional aspects of movement control. J Exp Psychol, 99, 10–21, 1973.
- [20] Ketelaars MAC, Khan MA, Franks IM: Dual-Task Interference as an Indicator of On-Line Programming in Simple Movement Sequences. J Exp Psychol:HPP, 25, 1302–1315, 1999.
- [21] 阪口 豊: 内部モデルの信頼度に基づく運動計画のアルゴリズム. 電子情報通信学会論文誌, J79-D-II, 248–256, 1996.
- [22] Akamatsu M: The influences of combined visual and tactile information on finger and eye movements during shape tracing. Ergonomics, 35, 647–660, 1992.
- [23] Harris CM, Wolpert DM: Signal-dependent noise determines motor planning, Nature, 394, 780–784, 1998.