

## 順序動作の学習・制御の脳内ネットワーク

中原 裕之<sup>1</sup>、銅谷 賢治<sup>2</sup>、彦坂 興秀<sup>3</sup>

- 1 : 理化学研究所 脳科学総合研究センター 脳数理研究チーム  
〒351-0198 和光市広沢 2-1 Email: [hiro@brain.riken.go.jp](mailto:hiro@brain.riken.go.jp)
- 2 : (株)国際電気通信基礎技術研究所 & 科学技術振興事業団、CREST  
〒619-0288 京都府相楽郡精華町光台 2-2-2  
Email: [doya@isd.atr.co.jp](mailto:doya@isd.atr.co.jp)
- 3 : 順天堂大学医学部第一生理研究室 〒113-0033 文京区本郷 2-1-1  
Email: [hikosaka@med.juntendo.ac.jp](mailto:hikosaka@med.juntendo.ac.jp)

要約： 本小論では、計算理論の立場から、順序動作の学習・制御に関わる脳内ネットワークについて概説する。我々は、実験・理論研究を合わせて行うことによって、順序動作の学習・制御のための脳内ネットワークに関する仮説（「多重表現仮説」）を提案した。本小論では、まず大脳皮質-基底核回路を中心にこの仮説を概説する。次に、大脳皮質-小脳回路も含めて議論する。また今後の研究課題についても触れる。

## §1 イントロダクション

運動の学習・制御に関与する大脳皮質-皮質下回路として、二つの重要な回路がある。一つは小脳の回路であり、もう一つが大脳基底核の回路である。この二つの回路は互いに補完しつつ、運動の学習・制御に貢献する。小脳の系は、個々の運動の学習・制御（‘in movement’）に貢献する一方、大脳基底核の系は、逐次的運動や様々な運動の組み合わせ（‘between movements’）に関わっていると以前から考えられてきた。現在においても、この観点は、粗い見方としては妥当であろう。

我々は、逐次系列運動（順序動作）・手続き記憶（procedural memory）の学習・制御を行う脳内ネットワークの解明を目指し、彦坂研究室で開発された逐次運動系列課題（‘2x5課題’）<sup>5)</sup>を用いた実験的研究と、大脳皮質基底核回路を主とする計算機におけるモデルシミュレーションを組み合わせ研究を行った。我々の提案する「多重表現仮説」<sup>16, 15, 8)</sup>は、2x5課題の実験で示された手続き記憶の様々な特徴を包括的に説明すると同時に、それを実現する脳内ネットワークについて手がかりを与えている。この小論では、この「多重表現仮説」について概説する。この仮説は、2x5課題の様々な実験結果やその他の系列課題の実験結果を元にシミュレーションなどを繰り返す中から形成されてきたので、本来ならば、2x5課題の実験結果と我々の仮説は区別して記述し、その上でシミュレーション結果を述べたいところである。しかし、紙数に限りがあるので、やや天下り的にはなるが、まず最初に仮説を説明し、実験結果とシミュレーションの対応については細かくは言及しない。関連する実験結果等の詳細については引用してある文献を参照してほしい（紙数の制限から、本小論では主として我々の研究の論文を引用するが他の文献については<sup>7)</sup>を参照のこと）。以下、まず2x5課題について説明する。次に、大脳皮質-基底核回路を中心に『多重表現仮説』について述べる。その上で、大脳-小脳回路を含めた順序動作・逐次系列運動のための脳内ネットワークについて述べる。最後に、今後の研究課題も含めて議論する。

## §2 2x5課題：逐次運動系列課題

我々人間の日常は、数多くのスキル・手続き記憶に支えられている。歯を磨く・洋服を着る・ハンを使うなど、特別に意識せずに我々が行う日常の活動も、元を正せば、幼少時から時間をかけて獲得されたスキルである。これらの無数の習熟したスキルによって普段の生活が営まれる一方で、我々は、例えば、ある日からテニスを学び始める、ワープロの使い方を学ぶなど、新しいスキルを学び始める。このように、我々は、生涯、絶えず新しい様々な課題をこなし、時には長い時間をかけて新しいスキルを獲得し、習熟したスキルについてはほとんど無意識に遂行できるようになる。これらは手続き記憶の重要な特徴である。これらの観察を念頭に、2x5課題は開発され（図1 A）、サル及び人間の実験が行われた。2x5課題<sup>5)</sup>では、五つの「セット」を一定の順番で並べた「ハイパーセット」と呼ばれる逐次系列が一つの実験単位になっている。個々のセットでは、16個のLEDボタンのうち二つが点灯し、被験者は、ある決まった順番でそのボタンを押さなければならない。一つのセットで間違えることなく押せると、次セットの二つのボタンが点灯する。個々のセットでのボタン押しの正しい順番は試行錯誤しながら見つけなければならない。五つのセット（計：2x5=10のボタン）を間違えることなく押せると、ハイパーセットが一試行成功したことになる。個々のセットの成功時にサルは少しずつ報酬を得るのだが、セットが進めば進むほど（例えば、第2セットよりも第3セットのときの方が）報酬が多い。そしてハイパーセットの成功時には最大の報酬が得られるようになっている。それが、サルがハイパーセットの第5セットまで課題をやる動機となっている。1ブロックの実験では、20回の成功試行をするまで、同じハイパーセットが続けて提示される。サルは、一日に約10-20個のハイパーセットを経験するが、その約半数は、その場限りで経験するだけである。

ハイパーセットのブロックでは始めは間違いが多いが、後半では成功試行が多くなっていく（図1 B 右）。またサルが経験する残りのハイパーセットは毎日同じものを経験する。何日もの経験の後で、これらの習熟したハイパーセットではほとんど間違いなくなった（図1 B 左）。実験では、これらのトレーニング期間中と、更にトレーニング後に、様々な実験操作を加え、サル（あるいは人間）のパフォーマンスを記録した。例えば、一つのハイパーセットを終了するまでに要した試行数は、パフォーマンスの一つの目安である。また、脳の各部位の神経細胞活動記録（人間の場合は、fMRI）が調べられた<sup>6, 22)</sup>。

この2×5課題では、絶えず新しい系列をこなしつつ、同時にいくつかの系列については毎日行う中で習熟していく。これは、我々が日常生活でスキルを獲得・実行していく状況をよく反映している。このような課題状況が成立するのは、2×5課題で作りうるハイパーセットの組み合わせが、膨大な数になるからである。また、この課題は、視覚入力で行動の選択肢が与えられているので視覚運動課題となっている。

### § 3 逐次運動のための様々な表現

逐次系列運動を学習・遂行するのに、我々は様々な表現を用いることができる（図1 C）。『多重表現仮説』は、この様々な表現の特性を脳内ネットワークが巧みに利用しているという仮説である<sup>16, 15, 8, 7)</sup>。本節では、視覚座標と運動座標の特性がどのように逐次系列運動の学習に利用されるのか概観する。次節以降で、これらの特性がどのように脳内ネットワークで利用されているのかを見る。（以下の記述は、自分が、2×5課題を解いているサルになったことを想像しながら読むと分かりやすいかもしれない。）学習の本当の初期には、系列よりもむしろ、視覚入力と運動出力の正しい対応そのものの学習が主となる（図2 A）。この対応がなければ系列の学習どころではない。正しい対応さえ知っていれば、視覚入力があるたびに運動を出力し、その系列をこなしていくことができる。しかし、この方法では、現在の入力に対して受動的に行動を起こすため、遂行時間がどうしてもかかってしまう。更に、今、上で「正しい対応さえ知っていれば」と述べたが、実は、異なる系列では同じ視覚入力に対して異なる行動が正解の時がある。例えば、図1 Aの例に出したハイパーセットの第2セットと同じ視覚パターンが、別のハイパーセットにも存在し、その時には、他方のボタンを最初に押さなければいけないかもしれない。もちろん、その時々に行っているハイパーセットに合わせて、視覚入力と運動出力の対応を覚えなおすことは可能だが、その場合、毎日経験するハイパーセットについて習熟していくということが不可能になる。つまり、系列学習でいくつかの系列について習熟していくには、現在の入出力関係を学習するだけでは不十分で、その系列のコンテキスト（例えば2×5課題のハイパーセットで言えば、現在のセットだけではなく過去のセットでの視覚入力・運動出力）を反映するような学習を行う必要がある。

さて、入出力関係がある程度学習できてくると、系列の学習ができるようになる。この時、視覚座標と運動座標の各々の座標系で、並列で系列学習をすることができる。これは後で述べる脳内ネットワークとの関係で重要な点である。注意してほしいのは、この段階では、系列の学習が主として視覚座標で形成される点である（図2 B）。これは、視覚座標での学習が、運動座標での学習より容易だからである。その一つの理由は、視覚座標で表現された到達点を運動座標で表そうとすると、いくつもの座標点（姿勢）でその位置が表現されるので、1対1対応で座標系が対応していないからである。これは視覚座標から運動座標への変換がいわゆる不良設定問題になっているからである。運動座標での学習は遅いため、運動座標で十分習得するためには、何度もその系列を経験する必要がある（図2 C）。ただ十分習得すれば、運動座標での学習に基づいて、逐次系列を遂行した方が、遂行時間が短くて済むし、エラーも少なく済む。なぜなら、視覚座標での記憶に基づき遂行する場合、動かす腕の軌道、腕の末端到達点を決定するために、視覚座標で決定された情報を運動座標に変換しなければならないのでエラーが生じやすく、また、遂行時間も

それだけかかることになるからである。

要約すると、同じ逐次系列運動が視覚座標と運動座標それぞれで学習可能であり、視覚座標系の方が学習に優れている一方で、運動座標系は、十分に習得さえすれば運動の遂行に優れているということが重要な点である。

#### § 4 大脳皮質—大脳基底核回路における多重表現仮説

多重表現を用いて系列運動の学習・制御を行うための脳内ネットワークである大脳皮質—基底核回路について、まず見ていくことにする。大脳基底核と小脳の学習形態の大きな違いは、前者は強化学習を主として用い、後者は教師付き学習を用いている点にある<sup>4)</sup>。教師付き学習とは、入力とそれに対応すべき出力のペアが与えられて、その入出力の関数を学習することである。それに対して、強化学習では、明確に対応すべき出力は与えられず、ネットワークが出した出力がどの程度良かったかという評価（強化信号）しか与えられない。一般に、系列学習の場合、途中で行った個々の選択がどの程度良かったかは、系列の最後になってみなければ分からないことが多い。それゆえ、強化学習は、系列学習に特に適した学習方式である。

大脳皮質—大脳基底核回路は、前節で述べた多重表現を用いた逐次系列の学習・制御に大変適した二つの特性を持っている。一つは、逐次系列の学習を行うのに適した信号、強化信号を与えることができるドーパミン細胞の存在であり、もう一つは、個々の座標系をある程度独立に利用できるような回路構造を持つということである。以下、手短かにこの二点について概観する。

##### § § 4. 1 ドーパミン細胞による報酬の予測誤差信号

大脳基底核内部の構造の特徴としては、ドーパミン細胞の線条体に及ぼす影響が非常に強いことが挙げられる。ドーパミン細胞が、食物などの様々な‘快’を与えるもの（総じて報酬信号と呼ばれる）に反応することは古くから良く知られていた。近年の研究は、更に、ドーパミン細胞の神経活動が報酬信号の予測誤差をコードしていることを示唆している<sup>26)</sup>。機械学習の分野で研究されてきた‘TD学習’と呼ばれる学習方式では、得られた報酬そのものではなく、将来予測される報酬の時間的变化 (Temporal Difference) の信号をもとに行動学習が行われる<sup>3, 10)</sup>。TD信号は、報酬の予測の学習自体に使われるだけでなく、系列学習における行動の強化信号としても用いられる。ドーパミン細胞の活動は、この報酬予測のTD信号の振舞いとほぼ等しいことが指摘されている。

##### § § 4. 2 大脳皮質—大脳基底核回路の構造

大脳皮質のほぼ全ての領野が大脳基底核に投射する。大脳基底核の入力核である線条体から、基底核内の回路を通じて、大脳皮質の神経活動の影響が出力核である淡蒼球内節部・黒質網様部に伝えられる。そして、一部は上丘などの脳幹の運動中枢に投射し、主には、視床を介して前頭葉に投射が返されている。注目されるのは、この回路系は、いくつかの分離された回路構造をしていることである(図3)<sup>1, 9)</sup>。例えば、運動ループと呼ばれる系では、運動関連領野から線条体後部(被殻)に投射し、そこから基底核の出力核→視床→補足運動野及び運動前野・第一次運動野へと返されている。一方、前頭前野ループと呼ばれる系では、前頭前野および一部の頭頂野からの投射は、線条体前部(尾状核)に到達し、前頭前野に投射が戻るような回路を形成する。他にもいくつかの系があり、例えば眼球運動に関連した領野によるループなどもある。これらの分離された系を束ねたような回路を大脳皮質・大脳基底核は形成している。これらの分離されたそれぞれの系に関連した領野の神経細胞の発火特性は、数多くの実験によって調べられている。興味深いのは、特に前

頭前野ループに関わる領野では視覚座標系に関連した発火が多く見られる一方で、運動ループでは運動座標系に関連した発火が多く見られることである。前節のドーパミン細胞を利用した強化学習と併せて考えると、この分離された系が、多重表現を用いて運動系列を学習するのに適した回路構造をしていることが分かる(図3)。更に、大脳基底核の神経細胞の数と、基底核に投射している皮質の神経細胞は、圧倒的に基底核の細胞数が少ない。この強い収束は、強化学習を通じて、皮質-基底核回路の多くの領野に手早く影響を与えるのに適している。

#### § 4. 3 順序動作の学習・制御のための大脳皮質-大脳基底核回路

足早に大脳基底核の特徴を見てきたが、では、これらの特徴は順序動作の学習・制御にどのように生かされているのだろうか？我々は、多重表現を用いた運動系列の並列学習が大脳皮質-基底核回路での強化学習を通じて行われていると考えている<sup>16, 8)</sup>。

具体的に述べると、大脳皮質-基底核回路の中で、前頭前野ループ・運動ループは、それぞれ視覚座標系・運動座標系を用いていると、我々は考えている(図4)。以後、前頭前野ループを視覚ループと呼び、議論を簡明にするために、この二つのループに限って議論する。ドーパミン細胞の信号を利用して、視覚・運動ループは、同じ運動系列を並列的に強化学習によって、学習する(図4)。視覚・運動ループは並列的に学習する一方で、運動の遂行にも並列的に関与する。ここで、それぞれのループで用いられている表現系の違いから、視覚ループは特に学習初期の系列の記憶の獲得に優れている一方、運動ループが学習後期の系列運動の遂行に優れていることに注意したい。また、視覚ループに属する前頭前野に存在する作業記憶(短期記憶)は、一時的に入出力関係を覚えておくことができるのだが、この特性は、視覚ループをより一層学習初期に優れた系にしている。さて、二つのループは並行して学習しつつ運動の遂行に関わるのだが、当然、二つのループが異なる遂行命令を出す状況が生じる。そのような時に両者の出力のバランスをとって最終的な遂行命令を出す必要があるが、その調整を行う機能を、ここではコーディネーターと呼ぶ。この機能は重要であり、それぞれのループを並行に働かせても、調整が十分に働かなければ、お互いの特性を打ち消し合うような運動出力しか出力できないことになる。我々は、このコーディネーター機能(あるいは少なくともその一部)は、前補足運動野に存在すると考えている(図4)。更に、注意すべきなのは、視覚ループの出力命令は視覚座標系を用いて与えられることになるが、実際に腕などを動かすためには運動座標系に変換される必要がある。この機能をトランスレーターと呼ぶ。トランスレーターが存在すると思われるのは運動前野(特に腹側部)である(図4, 5)。

より具体的に構築された計算機モデルについて触れておく<sup>18)</sup>。この計算機モデルは大脳皮質-基底核回路のモデルであり、後で述べられる大脳-小脳回路の部分は省略されている<sup>16, 15)</sup>。それでも、このモデルのシミュレーション結果は良く実験と一致し、今後の研究への大きな手がかりとなっている。図5には、各領野と機能の対応関係が示してある。二つのループそれぞれには、過去の入出力に依存して出力を決定するような、系列依存的な記憶を形成する機能が想定されている(context prediction)。視覚ループでは、更に、作業記憶の最も簡単なモデルとして、現在の視覚入力とそれに対する出力を一時的に記憶する機能がある(immediate visual mapping)。そして、コーディネーターにはこの機能の出力が渡され、それが運動ループに与えられることになる。詳細は別の機会に譲るが、これによっておそらく最も簡単な方法で、最終的な運動出力への二つのループの影響が自動的に調整されるようになる。

以下、手短かに計算機モデルの2 x 5課題のシミュレーション結果について見ておこう(これは同時に実験結果の要約でもある)。実験結果とシミュレーション結果は様々なデータで良く一致している。

複数の学習段階: 学習が進む段階として少なくとも二つの異なる学習段階が見られた

5)。これらの段階は、視覚座標・運動座標でそれぞれ学習速度が異なるため、それぞれの学習の進行に応じて複数の段階が表れたと考えられる。

学習の転移：順序動作などの手続き記憶（運動記憶）は、その運動部位に、一定程度依存して学習されると考えられる。実際、2x5課題で右手で習熟した系列を左手で、あるいは左手で習熟した系列を右手で行わせると、成績が悪くなる。その一方、全く新しい系列を行うよりは、少ない試行数で済ませることができる<sup>19, 2, 20)</sup>。この結果は、反対側の手を使うときには、運動ループの記憶は使用できなくなる一方で、視覚ループに蓄えられた記憶を使用することができるからだと考えられる。

系列に依存した記憶：手続き記憶の重要な特性として、その記憶が系列に依存して蓄えられていることが挙げられる。2x5課題でも、ある習熟された系列（ハイパーセット）をとりあげ、その系列内に提示するセットの順序を変えると、その成績は、新たな系列遂行時の成績とほとんど変わらない<sup>19)</sup>。これは、我々のモデルで、記憶は系列依存的に蓄えられる、つまり、出力が現在の感覚入力だけでなく、過去の入出力の履歴に依存して決定されることに対応している。

視覚ループと運動ループの機能の分化：サル<sup>2)</sup>の2x5課題の実験で、十分なトレーニングの後に、脳の各部位にムシモール（GABA agonist）を注入するという実験を行った。線条体前部と後部に別々に注入したときには、両者の結果を比較すると、前部注入は新しい系列の成績を悪くし、後部注入は習熟した系列の成績を悪くするという機能の分化が観察された<sup>14)</sup>。これは、多重表現仮説では、視覚座標系・運動座標系での学習の速度の違いに起因すると考えられる。

コーディネーターとしての前補足運動野：前補足運動野のムシモールの注入実験では、新しい系列のパフォーマンスのみ悪くなるのが観察されたが<sup>17)</sup>、モデルでも同様の現象が見られた。コーディネーターの基本的な役割は、新しい系列の遂行時には、運動ループでの学習がまだあまりできていないので、主に視覚ループに依存して出力命令が決定されるようにすることにある<sup>24)</sup>。

ドーパミン欠損のシミュレーション：シミュレーションで、ドーパミン細胞が線条体前部あるいは後部で欠損した場合を試した。すると、前部で欠損があった時のみに、新しい系列に対するパフォーマンスが低下した。この結果は、学習初期における視覚ループの重要性を示す一方、ドーパミン細胞から与えられる強化信号が学習に重要であることも示している。なお、この実験は行われていない。

作業記憶の役割：シミュレーションで作業記憶を一時的に働かなくすると、新しい系列の習得が阻害される。この結果は、初期段階での学習に作業記憶の役割が重要であることを示している。

## § 5 順序動作のための大脳皮質-小脳回路

紙面の制約のため、ここでは大脳-小脳回路の特徴について簡単にまとめておこう（本巻の今水論文参照<sup>9)</sup>）。まず第一に、小脳がリアルタイムの運動制御に関わることはよく知られているが、大脳基底核との比較では、小脳の学習方式が教師付き学習だというのは注目に値する。大脳基底核での強化学習に比べ、教師付き学習の方が、一度教師信号さえ与えられればより複雑な関数、より微細な実制御上のパラメーター（例えば筋運動）も含めた学習に適している。同時に、この特性は、小脳よりも基底核の回路のほうが系列順序そのものの学習には適していることを示唆する。第二に、小脳皮質の前・後部の機能分化が注目される。リアルタイムの運動制御において、様々な運動部位の多くの筋運動をタイミング良く発動する必要がある。このタイミングの調整に小脳後部が関与し、その一方、自動化されたリズム運動に関しては小脳前部が関与することが分かっている<sup>21, 23, 25)</sup>。これらの知見に基づいて、小脳後部と視覚座標系と関連する領野で形成される回路が、運動指令のタイミングの調整と視覚入力に依存した運動パラメーターの適応学習・制御に関わる一

方で、小脳前部と運動座標系に関連する領野で形成される回路では、運動座標で充分学習されたような系列運動での運動指令およびその指令をリズム良く自動的に発するのに関わると我々は考えている(図6)<sup>8)</sup>。実際、2×5課題でこの後者の回路に属する歯状核の背側・中心部にムシモールを注入すると、習熟された系列の遂行に障害が起きることが分かっている<sup>11)</sup>。

## § 6 ディスカッション

本小論では、大脳皮質-基底核回路を中心に<sup>16)</sup>、大脳-小脳回路も含めた逐次系列運動の学習・制御の脳内ネットワークに関する「多重表現仮説」について概説した<sup>8)</sup>。この仮説は、まだ謎の多い手続き記憶の脳内ネットワークを計算論的に解明する出発点の一つとして有望であると我々は考えている。同時に、未だ詰められていない点も多い。例えば、大脳皮質での補足運動野でのムシモール注入では、その結果は我々のモデルと必ずしも全て一致していない<sup>7, 17)</sup>。帯状皮質運動野の報酬予測に関連する神経活動<sup>27)</sup>と前補足運動野のコーディネーターの機能の関係も今後の課題である。また、現在までのところ、「多重表現仮説」について計算機モデルによる詳細な検討が行われたのは、大脳皮質-基底核回路のみであり、大脳-小脳回路も含めた計算機モデルの構築が肝要である。その際に特に大切なのは、リアルタイムの運動制御に関わるデータ(例えば、系列の習熟の度合いとその遂行時間の比較)を調べることである<sup>5, 8)</sup>。以下、特に重要な二つの今後の課題について、述べておこう。

一つの方向は、大脳-基底核回路での多重表現のモデルをより精緻にすることである。現在のモデルは、視覚座標では外在的なデカルト座標、運動座標では2次元の関節座標と比較的単純な座標系しか使用していない。実際の脳では視覚・運動のそれぞれで他にも多様な座標系が利用されている。特に、現在のモデルでは視覚ループと運動ループの二つしか入っていないが、眼球運動系ループを含めていかなければならない。眼球運動は、腕-眼協調運動を通じて、視覚座標に基づく速い学習と、運動座標に基づく遅い学習の橋渡しに重要な役割をしていると考えられる。また予測的眼球運動を通じて、コーディネーター機能にも貢献していると思われる。

もう一つの方向は、大脳-小脳回路での多重表現について具体的に考えていくことである<sup>13, 12)</sup>。近年の研究により、大脳-基底核回路同様、大脳-小脳回路でも分離された系によって回路が形成されていることが指摘されている。具体的には、例えば、前頭前野-小脳、第一次運動野-小脳、前頭眼野-小脳、運動前野-小脳などの系が挙げられる。この事実、基底核回路について議論した多重表現の特性の違いが小脳回路の各々の系でも成立していることを示唆する。第一に、基底核回路の各々の系同様に、小脳回路の各々の系でもそれぞれ異なる座標系が用いられていることが考えられる。第二に、基底核・小脳回路での学習形態の各々の特性を考えると、それぞれの座標系で、基底核回路が主として系列順序を学習しつつ、小脳回路が実制御変数の適応学習を主として行っていることが考えられる。第三に、小脳回路の系の中で興味深いのは、運動前野(腹側部)がトランスレーターとしての役割のみならず、運動前野-小脳の系がタイミング良く運動指令を出すことに関与していることが挙げられる<sup>25)</sup>。

以上、手早く順序動作のための脳内ネットワークに関する多重表現仮説について概説した。今後ともこの仮説の検討を続けていきたい。

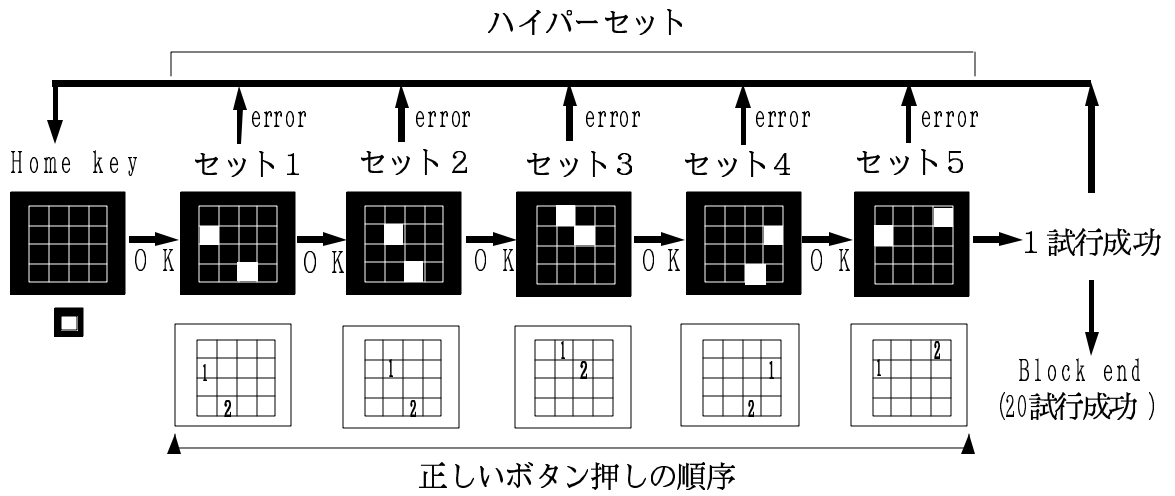
1. Alexander, G. E. and M. D. Crutcher, *Functional architecture of basal ganglia circuits: neural substrates of parallel processing*. Trends Neurosci. Vol. 13, 1990, 266-271.
2. Bapi, R. and K. Doya, *Evidence for effector independent and dependent representations and their differential time course of acquisition during motor sequence learning*. Experimental Brain Research 2000, 132: p. 142-162.

3. Barto, A. G., *Adaptive critics and the basal ganglia*, in *Models of information processing in the basal ganglia*, J. C. Houk, J. L. Davis, and D. G. Beiser, Editors. 1995, MIT Press: Cambridge, MA. p. 215-232.
4. Doya, K., *What are the computations of the cerebellum, the basal ganglia and the cerebral cortex?* *Neural Networks*, 1999. 12: p. 961-974.
5. Hikosaka, O., et al., *Learning of sequential movements in the monkey - Process of learning and retention of memory*. *Journal of Neurophysiology*, 1995. 74: p. 1652-1661.
6. Hikosaka, O., et al., *Activation of human presupplementary motor area in learning of sequential procedures: A functional MRI study*. *Journal of Neurophysiology*, 1996. 76: p. 617-621.
7. Hikosaka, O., et al., *Neural mechanisms for learning of sequential procedures*, in *The New Cognitive Neurosciences*, M. S. Gazzaniga, Editor. 1999, The MIT Press: Cambridge, MA. p. 553-572.
8. Hikosaka, O., et al., *Parallel neural networks for learning sequential procedures*. *Trends in Neurosciences*, 1999. 22: p. 464-471.
9. Hoover, J. E. and P. L. Strick, *Multiple output channels in the basal ganglia*. *Science*, 1993. 259: p. 819-821.
10. Houk, J. C., J. L. Adams, and A. Barto, *A model of how the basal ganglia generate and use neural signals that predict reinforcement*, in *Models of information processing in the basal ganglia*, J. C. Houk, J. L. Davis, and D. G. Beiser, Editors. 1995, MIT Press: Cambridge, MA. p. 249-270.
11. Lu, X., O. Hikosaka, and S. Miyachi, *Role of monkey cerebellar nuclei in skill for sequential movement*. *Journal of Neurophysiology*, 1998. 79: p. 2245-2254.
12. Middleton, F. A. and P. L. Strick, *Cerebellar output: motor and cognitive channels*, *Trends in Cognitive Science*, 1998, p. 348-354.
13. Middleton, F. A. and P. L. Strick, *Basal ganglia and cerebellar loops: motor and cognitive circuits*. *Brain Research Reviews*, 2000. 31: p. 236-250.
14. Miyachi, S., et al., *Differential roles of monkey striatum in learning of sequential hand movement*. *Experimental Brain Research*, 1997. 115: p. 1-5.
15. Nakahara, H., et al., *Multiple representations in the basal ganglia loops for acquisition and execution of sequential motor control*. *Society for Neuroscience Abstracts*, 1997. 23: p. 778.
16. Nakahara, H., et al., *Multiple representations in the basal ganglia loops for sequential decision making*. *Technical Report of IEICE*, 1997. NC97-24: p. 97-104.
17. Nakamura, K., K. Sakai, and O. Hikosaka, *Effects of local inactivation of monkey medial frontal cortex in learning of sequential procedures*. *Journal of Neurophysiology*, 1999. 82: p. 1063-1068.
18. Nakahara, H., *Benefit of Multiple Representations for Motor Sequence Control in The Basal Ganglia Loops*. BSIS Technical Report No. 98-5, 1998.
19. Rand, M. K., et al., *Characteristics of a long-term procedural skill in the monkey*. *Experimental Brain Research*, 1998. 118: p. 293-297.
20. Rand, M. K., et al., *Characteristics of sequential movements during early learning period in monkeys*. *Experimental Brain Research*, 2000. 131: p. 293-304.
21. Sakai, K., et al., *Separate cerebellar areas for motor control*. *NeuroReport*, 1998. 9: p. 2359-2363.
22. Sakai, K., et al., *Transition of brain activation from frontal to parietal areas in visuo-motor sequence learning*. *Journal of Neuroscience*, 1998. 18: p. 1827-1840.

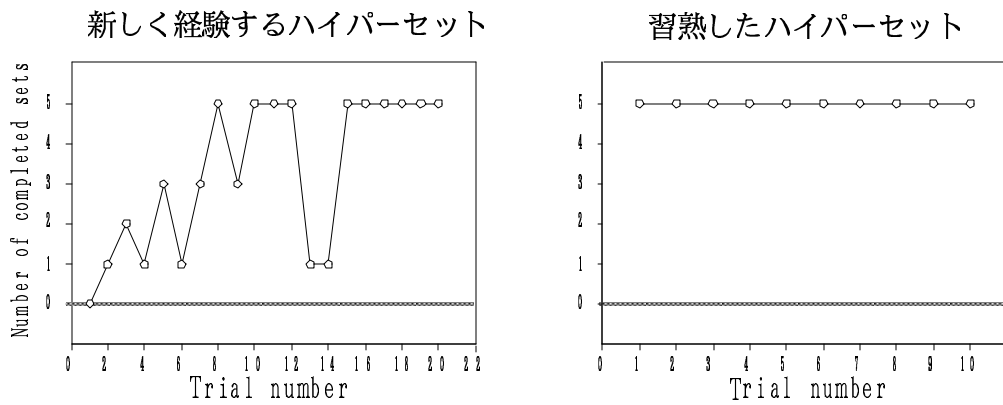


23. Sakai, K., et al., *Neural representation of a rhythm depends on its interval ratio*. Journal of Neuroscience, 1999. 19: p. 10074-10081.
24. Sakai, K., et al., *Pre-SMA activation during sequence learning reflects visuo-motor association*. Journal of Neuroscience, 1999. 19:RC1: p. 1-6.
25. Sakai, K., et al., *What and when: parallel and convergent processing in motor control*. Journal of Neuroscience, 2000. 20: p. 2691-2700.
26. Schultz, W., P. Dayan, and P. R. Montague, *A neural substrate of prediction and reward*. Science, 1997. 275: p. 1593-1599.
27. Shima, K. and J. Tanji, *Role for cingulate motor area cells in voluntary movement selection based on reward*. Science, 1998. 282: p. 1335-1338.

A



B



C

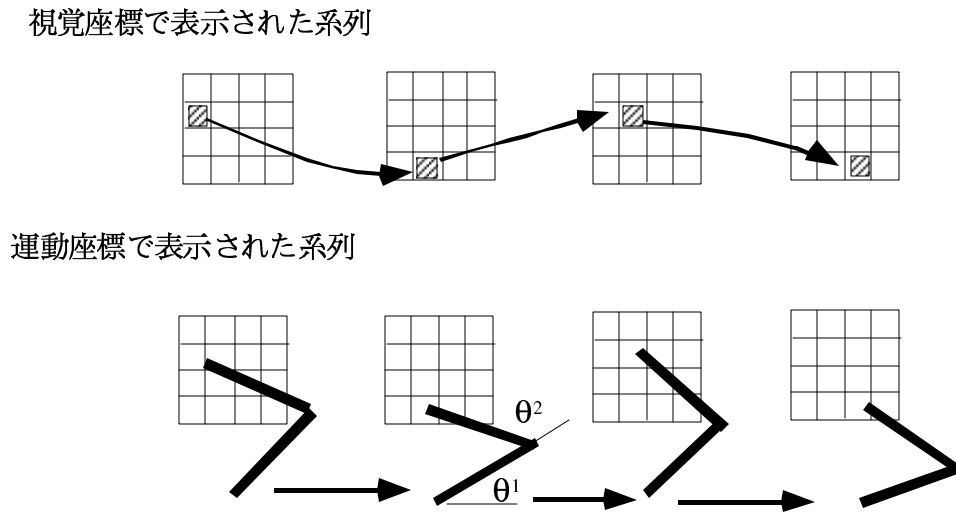


図 1 : 2x5 課題と視覚・運動座標で表示された系列.  
 A. 2x5課題 B. 新しいハイパーセットと習熟したもののパフォーマンス例 C. 視覚・運動座標で表示された系列

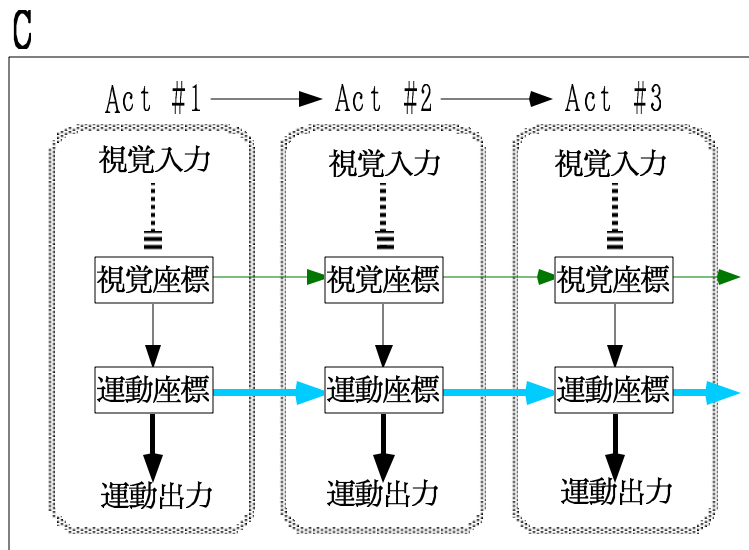
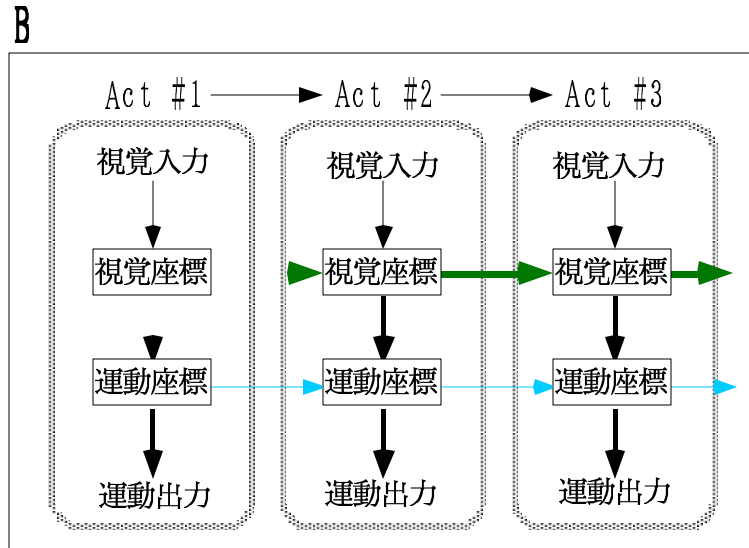
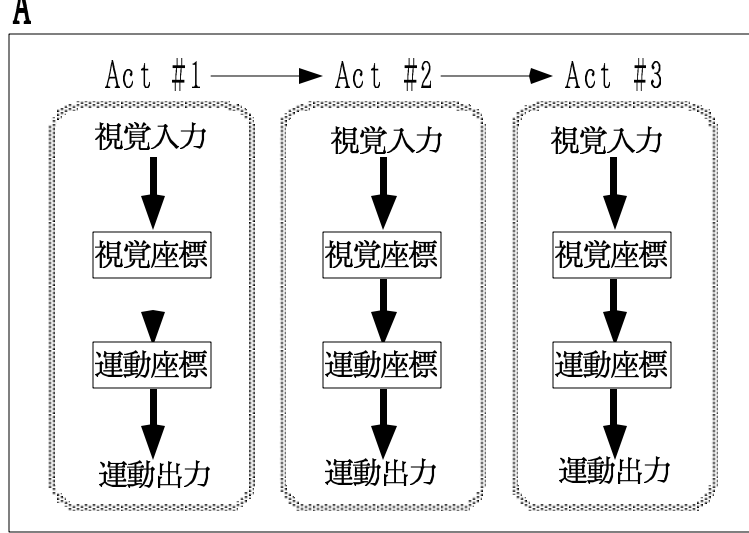
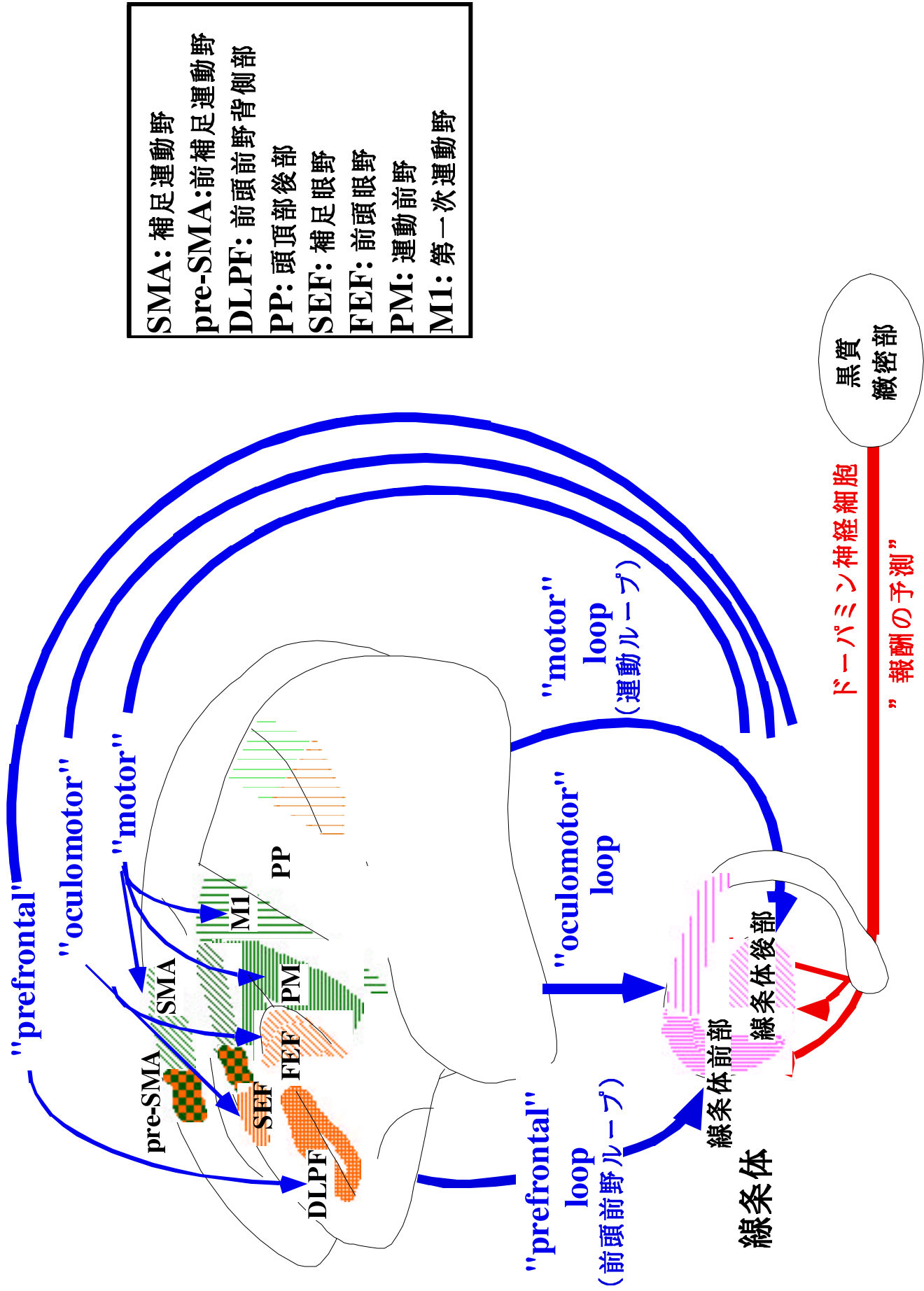


図2：視覚・運動座標を用いた逐次系列の遂行。  
 学習の最初のときには、各視覚入力と運動出力の組み合わせを学習する (A)。学習が進むと、系列のパターンそのものをコードできるようになるが、視覚座標での学習が先に現れ (B)、十分に学習が進むと運動座標でコードできるようになる (C)。この段階では、視覚入力にさほど頼らずに、記憶された運動の系列パターンに基づいて遂行が可能になる。



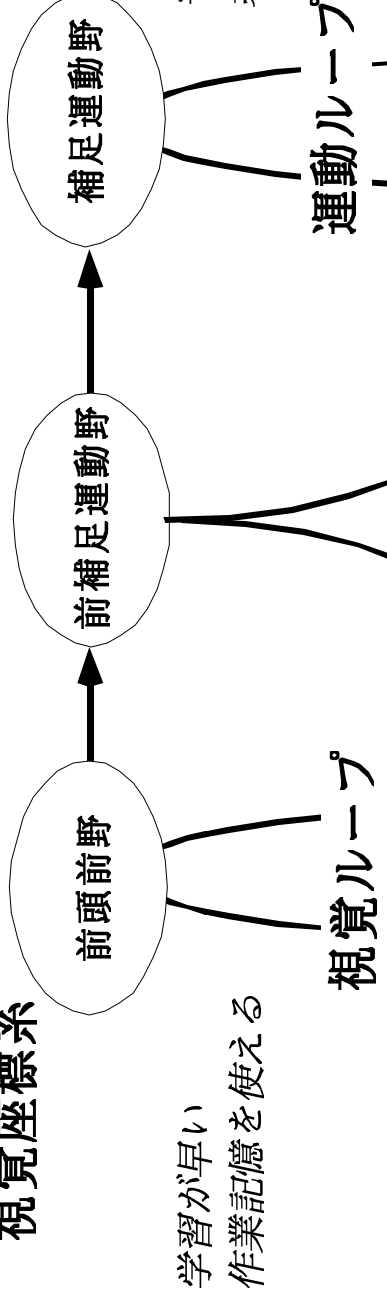
SMA: 補足運動野  
 pre-SMA: 前補足運動野  
 DLPF: 前頭前野背側部  
 PP: 頭頂部後部  
 SEF: 補足眼野  
 FEF: 前頭眼野  
 PM: 運動前野  
 M1: 第一次運動野

図3 大脳皮質－大脳基底核回路はいくつかの分離された系で構成されている

視覚ループと運動ループの  
コーディネーション

### 視覚座標系

### 運動座標系



学習が早い  
作業記憶を使える

学習は遅いが、一度覚えれば、  
素早くかつ確実に遂行できる

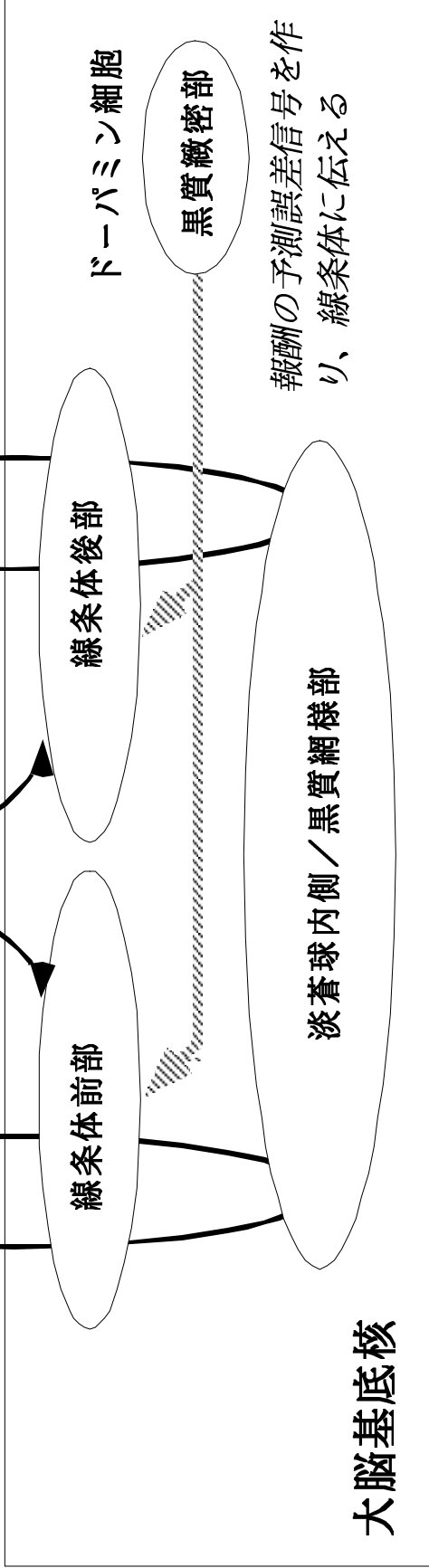


図4：逐次運動の学習・制御のための大脳基底核ループの機能

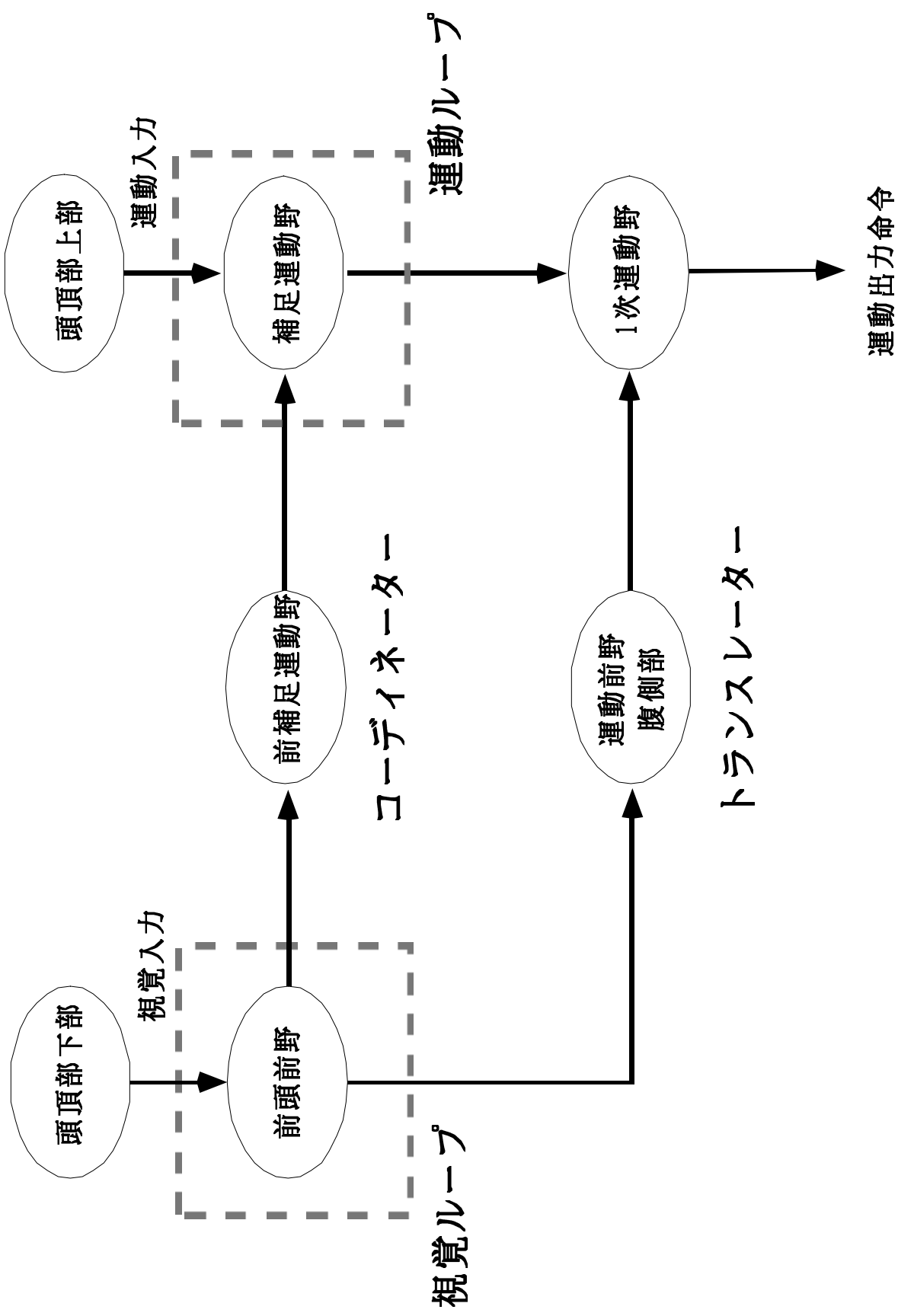


図5: 大脳皮質-基底核回路を中心とした系列運動の学習・制御のための脳内ネットワーク (大脳基底核とのループの部分は省略して表示)

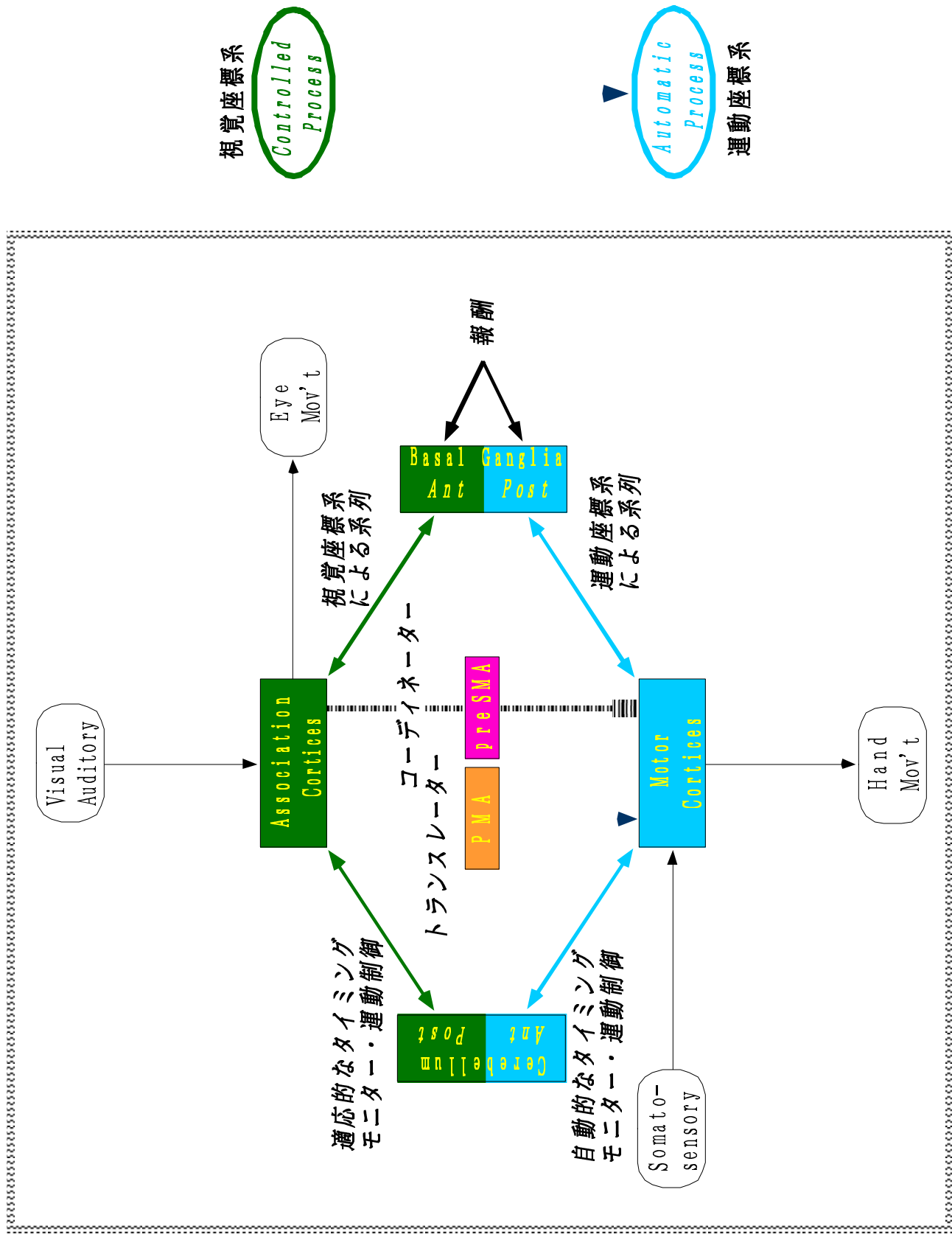


図6：逐次系列の学習・制御のための脳内ネットワーク