



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	随意運動制御の計算モデル
Author(s)	川人, 光男
Citation	電子科学研究, 1, 26-33
Issue Date	1993
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/24272
Type	departmental bulletin paper
File Information	1_P26-33.pdf



随意運動制御の計算モデル

並列分散処理研究分野 川 人 光 男

人や動物の速くて滑らかな運動はフィードフォワード制御で行われている。運動中の人腕の機械的剛性をダイレクト・ドライブ・マニピュレータを用いて計測すると、姿勢保持中と同じか小さいぐらいで、腕などの制御対象の内部モデルが脳内にあることが示唆される。小脳のマイクロゾーンのの一つ一つが制御対象の異なる運動での逆モデルを提供しているというモデルを提案した。眼球運動中のサルの小脳プルキンエ細胞の発火頻度を解析すると、このモデルを支持する結果が得られた。

1. はじめに

並列分散処理分野では脳の情報処理機能を明らかにしようとする計算論的神経科学の研究と、人工的なニューラルネットワークや並列計算機構の工学的応用の研究が行われている。本稿では前者のしかも随意運動制御の計算モデルについて紹介する。特に脳の中に制御対象の内部モデルが必要なのか、また学習でそれがどのように、どんな場所に獲得されるのかを中心に話を進めていく。

E. Saltzman や J. Hollerbach の先駆的な研究に基づいて、筆者らは随意運動制御に必要な計算を図1に示すように列挙した。この図ではいくつかの計算過程が直列的に並んでいるように描かれている。「机の上にある水の入ったコップを手を取る」という問題を例にこのモデルを説明する。まず、視覚系により位置が決定されているコップの位置までの無数に存在する軌道のうちからただ1つの軌道を、視覚系の作業座標で決定しなくてはならない。次にこのようにして決定された軌道を、筋肉の長さや関節角といった身体座標に変換する座標変換を行わなければならない。最後に身体座標で表現された軌道を実際に実現するためのトルク、筋の張力を発生する制御を行なう必要がある。以上のように随意運動の制御では、軌道決定、座標変換、制御の少なくとも3つの問題が解決されなければならない。これら3つの問題が解かれなければいけないことは確かだが、脳内でこれら3つの過程がきれいに分

かれ、かつ直列的に独立して解かれているかどうかは明らかではない。

図1の計算モデルでは、左から右に行くに従って、情報表現が視覚の作業座標系からより筋肉骨格系に固くむすびついた座標系へ、また目標点や運動の方向などよりキネマティックな量から筋肉の張力や関節のトルクのようなよりダイナミックな量へと変化している。

計算理論の用語である順ダイナミクス、逆ダイナミクス、順キネマティクス、逆キネマティクスを説明しよう。多関節の腕、体幹、調音器官などの運動制御対象の状態の時間変化は次のような非線形の常微分方程式系で表せる。

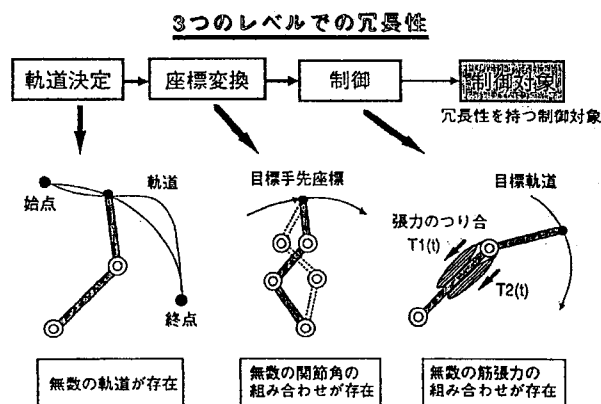


図1 随意運動の制御における3つのレベルでの冗長性

$$d\theta/dt = f(\theta, u)$$

ここで θ は制御対象の状態を表す n 次元ベクトル、 u は張力やトルクなどの制御入力を表す m 次元ベクトル、 f は n 次元の非線形ベクトル関数である。生体の運動制御の多くの場合、 m が n より大きくなっていて、ダイナミクスに冗長性があるという。例えば肘関節の運動を考えると、回転角の自由度 n は 1 であるが、肘の運動にかかわる単関節筋や 2 関節筋の数 m は 10 個前後もある。さて制御変数 u の時間経過を決めて、状態 θ の初期値を決めてやると、常微分方程式にしたがって状態 θ の時間経過がすべて決まる。このように運動指令 u から軌道 θ を決定する問題を順ダイナミクスと呼ぶ。逆に、望ましい軌道 θ が与えられたときそれを実現する制御変数 u を決定する問題を逆ダイナミクスと呼ぶ。この問題を解くには軌道 θ の時間微分と軌道 θ を上の常微分方程式に代入してやり、 u を未知数と考えて u に関する陰関数の方程式を解けばよい。以上の順ダイナミクスと逆ダイナミクスは制御対象のダイナミックな特性によって規定される計算問題である。

次にキネマティクスを定義しよう。制御対象の身体座標での状態が上と同様 n 次元ベクトル θ で表されているとする。これと同時に、作業座標で制御対象のある作用点の状態が k 次元ベクトル x で表現されているとする。例えば人の片腕で肩、肘、手首までの関節を考えれば $3 + 1 + 3 = 7$ 自由度が身体座標の状態 θ である。一方、手の三次元空間内での方向と位置を指定するには $3 + 3 = 6$ 自由度が必要で、これを表すのが作業座標 x である。運動制御の多くの問題では身体座標系の方が作業座標系よりも自由度が大きい $n > k$ 。このような制御対象をキネマティクスに冗長性をもつという。一般に身体座標の状態 θ を決めれば作業座標での作用点の状態 x は、次のキネマティクスの方程式にしたがって一意に決まる。

$$x = g(\theta)$$

上の方程式にしたがって θ から x を決める問題を順キネマティクスと呼ぶ。逆に x から θ を決める問題を逆キネマティクスと呼ぶ。運動制御で必要となるのは一般に、逆キネマティクスの問題である。例えば、机の上のコップをつかむ運動を考えると、コップの位置やコップの長軸の方向は視覚系によって計算され運動系に渡される。把持運動のためには、手の位置と方

向をコップの位置と長軸方向に合わせなければならない。このためには、逆キネマティクスの問題を解いて、それを実現できるような関節角や筋長を決めてやらなければならない。以上の順キネマティクスと逆キネマティクスは制御対象の幾何学的な(キネマティック)特性によって規定される問題である。

2 仮想軌道制御仮説

Bizzi らは正常なサルと求心性の体性感覚神経線維を切断したサルに肘の単関節運動を行なわせた。発光ダイオードで示された目標位置まで手先を動かすとジュースや水などの報酬がもらえる。十分訓練を繰り返すと正常なサルだけでなく脱求心線維の手術を施したサルでも、自分の手先を見ることができないような状況下で、課題が遂行できるようになる。手先の位置に関する視覚情報が与えられない条件下では、脱求心線維の手術を施されたサルは、自分の手先の位置を知る感覚情報は体性感覚も視覚も全くないことになる。目標位置の視覚情報は与えられるのだが、自分の手先位置は分からないのだからフィードバック制御は使えない。これは完全なフィードフォワード制御だけで肘の運動が行なえることを示している。しかも、肘の屈筋と伸筋の活動レベルを調節することで、平衡位置が決定されている。

このような制御は筋肉が持つバネ特性と、伸筋と屈筋の釣り合いによって可能となっている。簡単のために、図 2 に示すように、肘関節に 1 対の伸筋と屈筋だけがついているとして、A. Feldman, Bizzi らによって提案された平衡位置制御仮説を説明する。図 3 に伸筋と屈筋が発生する張力を肘の関節角度の関数として描いた。このような関係は所謂筋肉の長さ張力曲線に

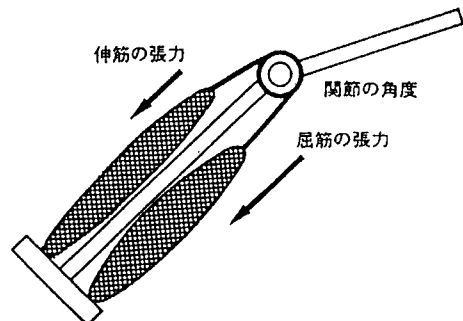


図 2 1 対の伸筋と屈筋だけがついた単関節のモデル

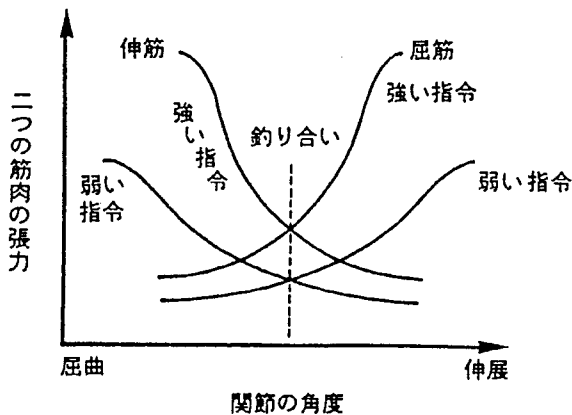


図3 伸筋と屈筋の張力と関節角

由来する。つまり、筋肉を支配している運動神経の発火頻度が同じであれば、筋肉の長さが伸ばされるほど、大きな張力が発生する。これが筋肉のバネ特性である。伸筋と屈筋では筋肉の長さが肘関節が曲がるにつれ、それぞれより大きく、また小さくなるから、図3では傾きが正負反対になっている。簡単のために、伸筋と屈筋の肘関節でのモーメントアームが等しいとすれば、肘関節は伸筋と屈筋の回転トルク、つまりこの簡単な場合は張力が釣り合ったところが安定な平衡位置となる。つまり図3で2つの張力曲線が交わる点での関節角度が安定な姿勢となる。この平衡姿勢より関節の曲がりが大きいと、屈筋はたわんで張力が小さくなり、逆に伸筋は伸ばされて張力が大きくなる。その結果、関節は伸ばされて平衡姿勢に戻る。関節がより伸ばされたときにも、逆の事態がおきて平衡姿勢が達成される。

さて図3の実線の交点で示される姿勢で張力が釣り合っているときに、屈筋を支配する神経の発火頻度が減少し、逆に伸筋を支配する神経の発火頻度が増加したとする。すると図4(A)の破線で示したように、屈筋の長さ張力曲線は全体として小さくなり下に移動する。それに対して、伸筋の長さ張力曲線は全体として大きくなり上に移動する。これは、同じ長さでは運動神経の活動度が高いほど張力は大きくなるからである。また長さ張力曲線の傾きは、筋肉が単位長さだけ伸ばされたときに、張力がどれほど大きくなるかという、機械的な剛性を表している。神経の活動度が上がれば、同じ長さでも剛性が増えるのである。これらの変化の結果、新しい平衡姿勢は、2つの破線の交点で

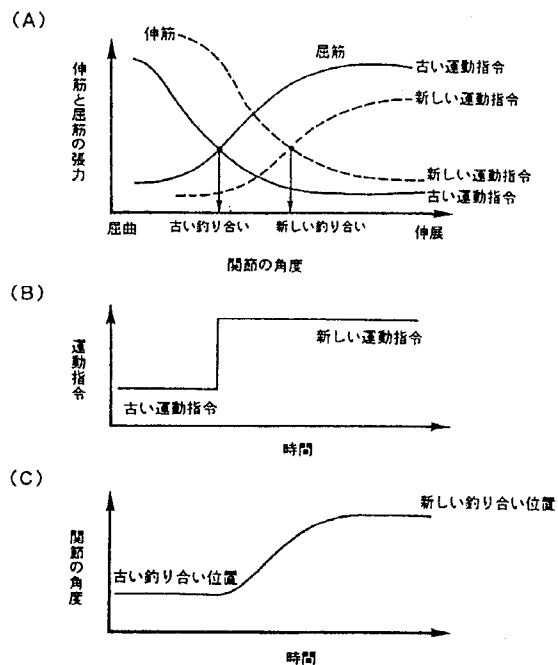


図4 前図と同じ関節について、今度は屈筋は運動指令を下げて、伸筋は運動指令が大きくなったとする(A)。このとき屈筋の張力は下がり、伸筋の張力は上がるから、新しい釣り合い位置は古い釣り合い位置に比べて、より関節が伸びたものになる。(B)：(A)に示したような運動指令の変化をある時刻に突然おこなっても、(C)：腕のもっている慣性や粘性のために、引きつづいて起こる手の運動はなめらかなものになり、観測される実際の運動と似たものになる。

示されるより伸展したものとなる。したがってたとえ自分の肘関節の位置が体性感覚や視覚情報で知ることができなくても、伸筋と屈筋に送る運動指令の組み合わせを適当に調節することによって任意の姿勢を実現できるのである。

Bizziはこのような方法が姿勢制御だけでなく、運動の制御にも使われていると考えて、図4に図解する終端位置制御仮説を提案した。このモデルでは、図4(A)の実線の交点から破線の交点へ移動するような運動を行なうとき、運動指令(筋肉を支配する神経の発火頻度)を、実線を規定するものから破線を規定するものへ図4(B)で示すように階段関数的に変化させる。腕には、慣性や粘性があるから、運動指令が瞬間的に変化しても、関節角は滑らかに図4(C)に示すように変化するのである。この仮説は、サルの前腕や頭部の運動中に瞬間的に、あるいは継続的に擾乱や力を加える実験に基づいて提案されたもので、大変魅力的であるが、現在では実験データに基づいて否定されている。第一に、こ

のモデルでは運動の開始時に力、ひいては加速度が不連続になる。ところが実験データによれば、加速度は運動の開始時にも連続的に変化する。

第2は Bizzi 自らのサルを用いた実験である。正常又は脱求心線維手術を施したサルの運動中に、肘を取付けたマニピュレータをサーボモータで強制的に目標位置まで持ってくる。サーボの動作を、正常の運動時間が終わる前に停止すると、手はいったん通常の軌道の途中まで戻りその後通常の軌道にそって目標位置まで近づいていく(図5参照)。もし終端位置制御仮説が正しいとすれば、サーボを切ったとき、手はすでに目標位置に到達しているのだから、それ以上変化を起こす力は存在せず、手は目標位置に留まるはずである。実験データが示しているのは、脳内で単に目標位置だけが指定されているのではなく、運動軌道全体が脳によって指定されていることを示している。これは図1で示した軌道が脳内に表現されていることを支持するデータである。ただしここでの軌道は視覚の座標系で表されているか、関節角や筋肉の長さなどの身体座標系で表されているかは分からない。Bizzi, Hogan, Mussa-Ivaldi らはこの実験に基づいて、終端位置制御仮説を発展させて、次に説明する仮想軌道制御仮説を提案した。このモデルでは、平衡位置が軌道として計画され、それが滑らかに変化する。実際の手の軌道はこの仮想軌道を追いかけるようにして実現される。

Feldman, Bizzi, Hogan, Mussa-Ivaldi, Flash といった研究者は、次式に示すように、脳は仮想軌道

$X_{virtual}$ を脊髄の運動制御中枢に送り、実際の軌道 $X_{realized}$ と仮想軌道 $X_{virtual}$ の差に手が持つ剛性行列 K_{hand} がかけられて力が発生し運動が実現されていると考えた。この剛性行列には筋肉のバネ特性による純粋に機械的な剛性だけでなく、脊髄内の負のフィードバック神経回路による寄与も含まれている。

$$F = K_{hand} (X_{virtual} - X_{realized})$$

これを仮想軌道制御仮説と呼び、制御対象の機械的インピーダンスを能動的に制御しようという方法とともに計算論的神経科学やロボティクスで主流の考え方になっていた。このモデルの魅力はダイナミクスの複雑な計算が必要でない点である。躍度最小モデルのような簡単な直線軌道で仮想軌道を計画しても、実現された軌道が人間のそれに近いなら、制御対象の内部モデルを獲得したりそれを用いて逆ダイナミクスを解くなどの複雑で困難な計算が不要となる。Flash はかなり大きな機械的剛性を仮定すると、これが可能であることを示した。しかし、D. Bennett や筆者らによる運動中の人腕の機械的剛性の測定によれば、剛性はかなり低く、姿勢制御中に比べて低いときもある。この測定データに基づいて、筆者らはヒト腕の2関節6筋モデルを制御し、仮想軌道がまがりくねらないと直線的な軌跡を再現できないことを示した。この研究によれば、仮想軌道制御仮説の意義がほとんどなくなる。曲がりくねった仮想軌道を計画し計算することは逆ダイナミクス問題を解くのと同じぐらい難しいし、広い見方をすれば逆ダイナミクス問題そのものであるとも言える。これらの研究は、逆ダイナミクス問題を解くために脳が制御対象のモデルを獲得しなければならないことを強く示唆している。

3 教師有り運動学習

逆ダイナミクスモデルを脳内に獲得するためには運動学習が必要である。教師有りの運動学習は、高等動物、特にヒトでは最も重要である。例えば、親が子に言葉の発音を教えたり、スポーツの初心者か熟練者の真似をするなどの例がある。ほとんどの場合に、教師は、生徒に運動司令つまり筋肉へ伝えられる神経パルス列を直接示すことはできない。お手本となる運動パターンは、視覚や聴覚を通して観測できる。しかし生徒(つまり運動制御を行う神経回路)は、実現された運動パターンのお手本からのずれはわかるが、運動司令

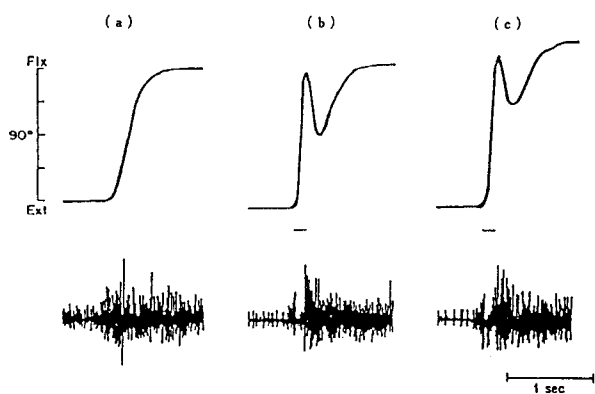


図5 サル肘関節運動のサーボ動作による擾乱実験。図上は肘関節角度を時間の関数としてプロットしている。図下は筋電図。(a)は正常の運動、(b)、(c)の横棒で示したところでサーボ動作により肘を目標点まで強制的に動かしている(Bizzi から引用)。

そのものの誤差を直接知ることにはできない。

従って、運動制御の場合には、たとえ教師有り学習でも、運動を制御する神経回路の出力について直接の教師信号が得られない。このような困難は運動の制御に特有の問題で、パターン認識の教師有り学習では生じない。これをどのように解決するかを中心に話を進めていきたい。

以下では筆者らが研究してきたフィードバック誤差学習を紹介した後で小脳の運動学習モデルとして議論を行なう。最後にサルの小脳腹側傍片葉のプルキンエ細胞の発火パターン解析から、小脳皮質に眼球プラントの逆ダイナミクスモデルの主要な部分があるという最近の成果も紹介する。

4 フィードバック誤差学習則

筆者らが提案した随意運動の制御モデルを図6に掲げる。連合領で目標軌道が計画され、これが運動領へ送られ、そこで筋張力を決定する運動司令となって筋骨格系へ送られて実際に運動が行われる。そしてこのとき実際に行われた運動は受容器が計測しトランスコーティカルループを介して再び運動領へフィードバックされる。ところがこのフィードバックループはループ遅れが非常に長く(100~300ミリ秒)、かつゲインが小さいので、これだけでは速くて滑らかで正確な運動を行うことはできない。小脳の中でも外側小脳と呼ばれる部分は連合野から目標軌道を受け取って出力を運動野へ送っていると考えられる。筆者らは外側小

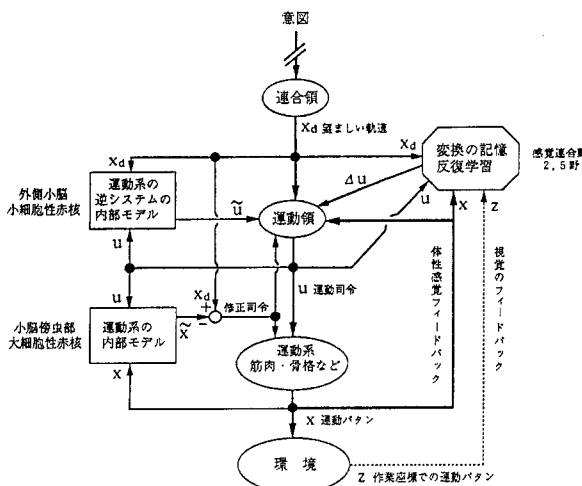


図6 随意運動制御のモデル

脳が運動野からフィードバック信号に関する情報を受けて、筋骨格系の逆ダイナミクスモデルを形成していると考えた。

図6から一部を取り出してブロック図で書き表したのが図7である。腕あるいはマニピレータのような制御対象に対して、まず最初はフィードバック制御を行う。つまり、目標とする関節角軌道と実際に測定された関節角軌道との差をとって、これにたとえばPID(比例:proportional, 積分:integral, 微分:differential)のゲインをかけてトルクを発生して制御を行う。しかしこれだけではフィードバック制御であるから目標軌道を完全に実現することはできない。そこでフィードバックループと並列にフィードフォワード制御を行う逆ダイナミクスモデルを重畳する。この逆ダイナミクスモデルは、フィードバックコントローラが出すフィードバックトルクを誤差信号としてモニターし、シナプス学習則を適用して形成されるもので、この逆ダイナミクスモデルから出力されるフィードフォワードのトルクとフィードバックトルクを足し合わせて制御対象に与えることにする。以上の学習則をフィードバック誤差学習と呼ぶ。

目標軌道 θ_d が図7に示すように、逆モデルとフィードバックコントローラの両者に与えられる。学習前には、制御は主に次式で与えられるフィードバックコントローラからの出力によって行われる。

$$\tau_{fb} = K_P(\theta_d - \theta) + K_D(\dot{\theta}_d - \dot{\theta}) + K_A(\ddot{\theta}_d - \ddot{\theta}) \quad (1)$$

基本的なフィードバックループの上に、フィードフォワードコントローラとしての、逆モデルが重畳されている。逆モデルは、シナプス荷重 w を可変パラメータとして持つ神経回路モデルの中に、制御と同時にシナプス荷重を学習によって変化させて獲得されて

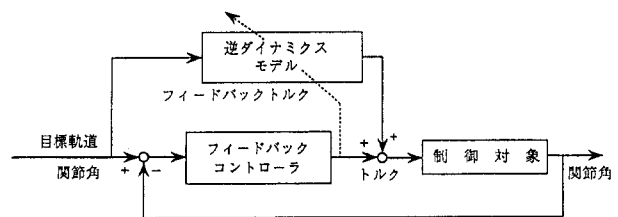


図7 フィードバック誤差学習のブロックダイアグラム

いく。

逆モデルは、目標軌道、速度、加速度入力から、そのときのシナプス荷重に基づいて、次式にしたがってフィードフォワード運動司令を計算して出力する。

$$\tau_{ff} = \varphi(w, \theta_d, \dot{\theta}_d, \ddot{\theta}_d) \quad (2)$$

関数 φ は、具体的にどのような神経回路モデルが逆モデルに使われるかに依存してきまる。つまりフィードバック誤差学習は逆モデルを具体的に構成する神経回路モデルより上のレベルの学習スキームである。

制御対象には、次式に示すようにフィードバックコントローラからのフィードバック運動司令と、逆モデルが計算するフィードフォワード運動司令の和が与えられる。

$$h(\theta, \dot{\theta}, \ddot{\theta}) = \tau_{fb} + \tau_{ff} \quad (3)$$

ここで、制御対象のダイナミクスを h で表した。逆モデルの獲得は、次式で表されるフィードバック誤差学習則によって行われる。

$$dw/dt = \varepsilon (\partial \tau_{ff} / \partial w)^T \tau_{fb} \quad (4)$$

この式を、教師有り学習則として良く知られている Widrow-Hoff 則などと比べると、フィードバック運動司令が、逆モデルを学習するための運動司令の誤差信号として働いていることがわかる。

フィードバック誤差学習は、関数空間の広義ニュートン法と見なせる⁽¹⁾。この見方からすれば、フィードバックコントローラは、制御対象の近似的で線形な逆モデルを提供しており、作業座標の軌道の誤差を運動司令の誤差に変換する役割をはたしている。

フィードバック誤差学習スキームでは、学習と制御が同時に行える。さらに、目標指向性を持っていることも証明できる⁽¹⁾。つまり、シナプス荷重は逆モデルを与えるという意味で最適の値に収束し、それと同時に、実現された軌道は目標軌道に収束することが証明できる。証明では、学習方程式を確率微分方程式と見なし、シナプス荷重の変化が軌道の変化と比べて十分遅いという仮定のもとにその平均化方程式を導き、それにリヤプノフの安定性理論を用いる。

またフィードバックコントローラが無数の解からただ一つを選んでくれるので不良設定な逆ダイナミクス、逆キネマティクスの問題も解ける。

5 小脳運動学習の計算モデル

フィードバック誤差学習は、図6に示したように、

元々は、小脳外側部と小細胞性赤核のモデルとして提案された。逆モデルは小脳外側部と小細胞性赤核に、フィードバックループはトランスコーティカルループに、フィードバックコントローラ及びフィードバック運動司令とフィードフォワード運動司令を足し合わせる部分は脳皮質運動野に対応する。

小脳は系統発生的にも解剖学的にも、前庭小脳、小脳虫部、小脳中間部、小脳外側部の4部位に分かれている。小脳半球は末梢からの直接のフィードバック情報を受け取らず、かなり純粋な形で前向き制御をしている。ところが、他の3部位はすべて末梢からフィードバック情報を受け取っている。入力と出力が画然と分かれているので、各部位で運動制御に果たす役割は異なっている。しかし一方で、小脳皮質内の神経回路網の細胞レベルでの構造は一樣であるから、本質的な情報処理原理は部位に依存しないと考えられる。

また伊藤正男らが発見した小脳皮質のプルキンエ細胞のシナプス可塑性“長期抑圧”は小脳部位によらない。これはプルキンエ細胞の主要な2入力、平行線維入力と登上線維入力と同時に発火すると平行線維入力の伝達効率が減少するというものである。小脳皮質プルキンエ細胞の長期抑圧と前庭動眼反射の適応的修飾に関する知見などから、筆者ら⁽²⁾は図8に示す小脳4部位の統一モデルを提案している。特に小脳半球について詳細な神経回路網を図9に示す。

ここで登上線維入力はフィードバックコントローラの運動司令を表現していると仮定する。筆者らは、フィードバック誤差学習スキームが、不安定制御対象を含む閉ループの、モデル規範形適応制御に適用できることを見いだした。その制御ダイアグラムは、図8に示すように、小脳虫部の姿勢制御の適応機構のモデルと見なせることも指摘されている。

小脳の適応機構で最も有名なのは、伊藤正男らの研究⁽³⁾と藤田昌彦のモデル⁽⁴⁾によって明らかにされた、前庭動眼反射を適応的に修飾する小脳片葉のシナプス可塑性であろう。このシステムには、神経回路としてのフィードバックループはないから、フィードバック誤差学習の枠組みでは理解できないように見える。視覚システムは、網膜上の像のプレから、頭と眼球の動きの和の速度を計測している。実はこれは、眼球運動にとって望ましい軌道、つまり頭の運動の符号をひっくり返した軌道から実際の眼球運動をひいて、時間微

ドバック誤差学習における、フィードバック制御器の出力に対応する。この誤差信号は、図 10 に示されているように、運動司令を生成する神経回路、すなわち脊髄・脳幹・大脳皮質運動野などで生成される。特定の小脳深部核とつながる小脳皮質のおのおののマイクロゾーンでは、先に説明した長期抑圧によって平行線維とプルキンエ細胞の間の信号伝達効率が変化する。その結果、環境との相互作用によって生ずるさまざまな感覚受容器からの入力、あるいは大脳皮質からの信号が、運動司令となって筋肉(Motor Unit)に伝わる際に、それを調整して、多種の円滑な運動を実現する。このスキームが以前のモデルに比べて発展した点は、皮質各部位における学習を統一的に「フィードバック誤差学習」で説明していること、一部の機能について、計算論的に実現可能であることを示していること、である。特に、小脳への誤差信号が、各運動系における運動司令座標系で表されていることを主張したことが、さまざまな運動に対する学習を統一的に計算論として扱うためのキーポイントであった。

ここで、モデルの中で学習のための誤差信号を表している、下オリブ核を介して送られる登上線維信号の生理学的側面を考えてみる。この信号は、非常に発火頻度が低いいため、誤差の方向性や大きさを表していないととられることが多い。また、Premotor network がそのような誤差を生成できるかという問題も完全に整理されているわけではない。しかし、小脳片葉に限っていえば、登上線維信号の統計的な性質が、運動司令誤差の方向性と大きさをコードしていることは、実験

的に示されている。さらに、その信号が網膜で検出され、網膜での像のぶれを表す信号であることも調べられている。これらの事実は、前庭動眼反射・視機性眼球反応の適応系において、フィードバック誤差学習による計算論的モデルと、神経回路・生理学的現象との対応を示す上で重要なデータとなった。

さて、姿勢制御や歩行制御に関しては、その適応調節機構と小脳との関係は古くから知られている。これらの部位では、おのおのの神経回路の様子から、主にフィードバック制御適応系を構成していると考えられる。これは、計算論的にも理にかなっており、姿勢・歩行は不安定制御系であるためフィードバック制御を必要とする。これらの運動の小脳での学習モデルに、前庭動眼反射適応モデルおよび随意運動学習モデルでの考え方を拡張すると、図 10 に示したように、下オリブ核からの情報が「運動司令誤差」を表す信号になってフィードバック誤差学習を行っているという推察ができる。しかし、それらの部位でのより詳細なモデルを構築するためには、今後の生理学的データと計算論的検討を待たなければならない。最近この点に関して大きな進歩が得られた。電子技術総合研究所の設楽・河野博士らと共同で⁽⁵⁾ 追従性眼球運動中のサル腹側傍片葉のプルキンエ細胞の発火パターンを、眼球運動に基づいて再構成した。その結果、小脳のこの部分が眼球プラントの逆ダイナミクスモデルの主要な部分をなしていることが明らかになった。この方向の研究のさらなる進展が望まれる。

【参考文献】

- [1] M. Kawato (1990). Feedback-error-learning neural network for supervised motor learning, In R.Eckmiller (Ed.), *Advanced Neural Computers*. North-Holland, Amsterdam, 365-372.
- [2] M. Kawato and H. Gomi (1992). The cerebellum and VOR/OKR learning models, *Trends in Neurosciences*, 15, 445-453.
- [3] M. Ito (1984). *The Cerebellum and Neural Control*, Raven Press, New York
- [4] M. Fujita (1982). Adaptive filter model of the cerebellum, *Biological Cybernetics*, 45, 195-206.
- [5] M. Shidara, K. Kawano, H. Gomi & M. Kawato (1993). Inverse-dynamics model eye movement control by Purkinje cells in the cerebellum, *Nature*, 365, 50-52.