

道具使用の学習と脳活動の変化 ——リハビリテーションへの応用の可能性——

今水 寛*

要旨：箸やハサミのような道具は、初めは使いこなすのに苦労するが、繰り返し練習することで自在に使えるようになる。このような道具を使うスキルが人間の小脳に獲得される過程や、異なるスキルが小脳の異なる場所に獲得される様子を調べた脳活動計測実験について解説する。また、獲得された複数のスキルを、状況に応じて適切に選択するメカニズムの特性について調べた行動実験について解説する。一連の実験結果は、1) スキルの学習には誤差の情報が重要な役割を果たすこと、2) 互いに干渉するスキルを適切に読み出すには、スキルの意識的な理解が重要であることを示していた。以上のような脳のメカニズムに関する研究から、行為や運動のリハビリテーションでの効率的なトレーニング方法に示唆できることを考察する。

Key Words：内部モデル、小脳、モジュール性、スキルの獲得、切り替え

はじめに

速く滑らかに道具を使うためには、1) 道具に対してどのような働きかけをすれば、どのような結果が得られるか、また逆に、2) ある結果を得るためには、道具に対してどのような働きかけをすれば良いかを知る必要がある。例えば、使い慣れたコンピュータマウスならば、私たちは、1) どの方向にマウスを動かせば、カーソルがどの方向に動くか（操作→結果）、2) カーソルをある方向に持って行きたいと思ったときに、どの方向にマウスを動かせば良いか（望ましい結果→必要な操作）を、マウスを操作する前に予測することができる。道具などの対象物の操作特性を模倣したり、シミュレーションできる神経機構（内部モデル）が脳内に獲得されることで、このような予測が可能になると考えられている（Kawato, 1999; Wolpert, et al., 1995）。

本稿では、このような内部モデルが、人間の小脳に獲得される様子を、機能的磁気共鳴画像法（fMRI：functional Magnetic Resonance Imaging）で明らかにした研究と行動実験による研究を紹介

し、リハビリテーションにおける効率的なトレーニング方法との関連について議論を進めたい。

1. 小脳に獲得される新しい道具の内部モデル

私たちは、これまでの神経科学や計算理論の研究結果（Ito, 1984; Kawato, et al., 1987; Kitazawa, et al., 1998; Shidara, et al., 1993）を踏まえて、脳の後頭部下方にある小脳に焦点を絞って、内部モデルが獲得される過程を画像で捕らえることを試みた（Imamizu, et al., 2000）。

被験者はfMRIの中でコンピュータマウスを操作した。脳活動の計測実験では、テスト条件とベースライン条件を設けて、注目する脳活動の他は、2つの条件間で脳活動がなるべく同じになるようにする。この実験では、被験者にテスト条件で「回転マウス」を使い、ベースライン条件で「通常のマウス」を使ってもらった。回転マウスでは、カーソルが画面に通常表示される位置から120°回転した位置に表示される（図1）。例えば、被

Change of brain activity related to tool-use learning：Implications for sensorimotor rehabilitation

* ATR脳情報研究所 Hiroshi Imamizu：ATR Computational Neuroscience Laboratories

験者がマウスを右の方向に動かしたときに、カーソルは、被験者の手の動きとは、反対に左斜め上の方向に動く（図1A）。上の方向に動かしたときには左斜め下に動き（図1B）、左の方向に動かしたときには、右斜め下の方向に動く（図1C）、と言った具合である。被験者は、始めは操作するのに苦労するが、何回も練習するうちに次第に、速く滑らかに操作できるようになる。

被験者の課題は、テスト条件でもベースライン条件でも、画面上を動き回るターゲットを追跡することであった。どれくらい上手く追跡できたかは、ターゲットとカーソルの間の距離を、一定時間平均した値で評価した（これを追跡誤差と名付ける）。上手く追跡できればできるほど、追跡誤差は0に近づく。

図2Aの下のグラフは、トレーニングセッション数が増えるにつれて、どのように追跡誤差が変化したかを示している。テスト条件での追跡誤差（○）は、次第に減少し、学習が進んでいたことを示唆していた。一方、通常マウスを使うベースライン条件での追跡誤差（●）は、ほぼ一定のレベルを保っていた。普段からマウスを使い慣れている被験者を選んだので、通常マウスの操作は、始めから速く滑らかに操作できた。同時に計測した小脳活動を図2Aの上のパネルに示す。テスト

条件で撮像した脳活動から、ベースライン条件で撮像した脳活動を差し引いて、統計的に有意に残った活動を色で表示している。学習が進むとともに、活動が徐々に減少している様子がわかる。

テスト条件での追跡誤差が、次第に減少しているので、上のパネルの脳活動は、誤差を反映するの考えるのが自然な解釈であるが、小脳活動が誤差だけを反映しているのではないことを図2Bが示している。図2Bは、別に行った追加実験の結果であるが、追加実験では、ベースライン条件でのターゲットの速度を速くして、ベースライン条件でも、テスト条件と同じだけ誤差が生じるようにした（下の棒グラフ）。ところが、上のパネルに示すように、テスト条件からベースライン条件を差し引いても、有意な脳活動が残った。この活動は誤差では説明できない脳活動である。

誤差を反映する活動と、残った活動の関係を調べるために、図3に示すような解析を行った。図3Aの白く塗りつぶした部分は、学習の始め（第1セッション）に広い範囲で活動が見られた部分である。この部分の活動が、トレーニング中にどのように変化していたかを、図3Bの中央のパネルに示す。横軸はセッション数（脳活動を計測したのは奇数セッションのみ）、縦軸はベースライン条件と比較したときの、脳活動（MR信号値）

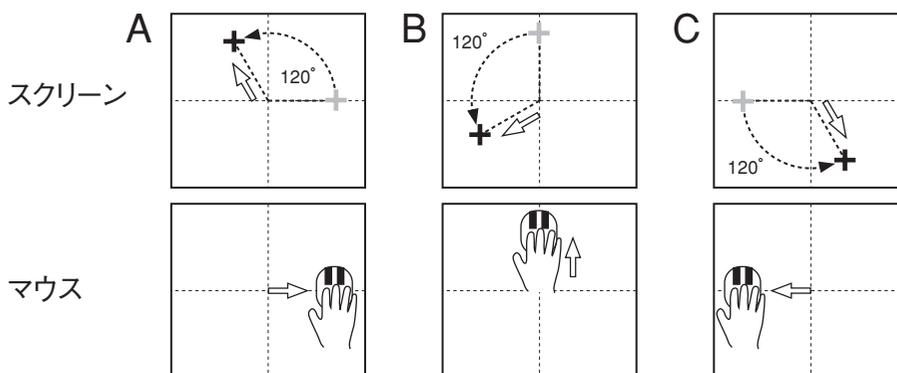


図1 回転マウスでのマウスの位置（下の図）とカーソル（上の図の黒い十字）の関係。Aは右方向に、Bは上方向に、Cは下方向にマウスを動かした場合。灰色の十字は、通常マウスのカーソルが表示される位置を示す。

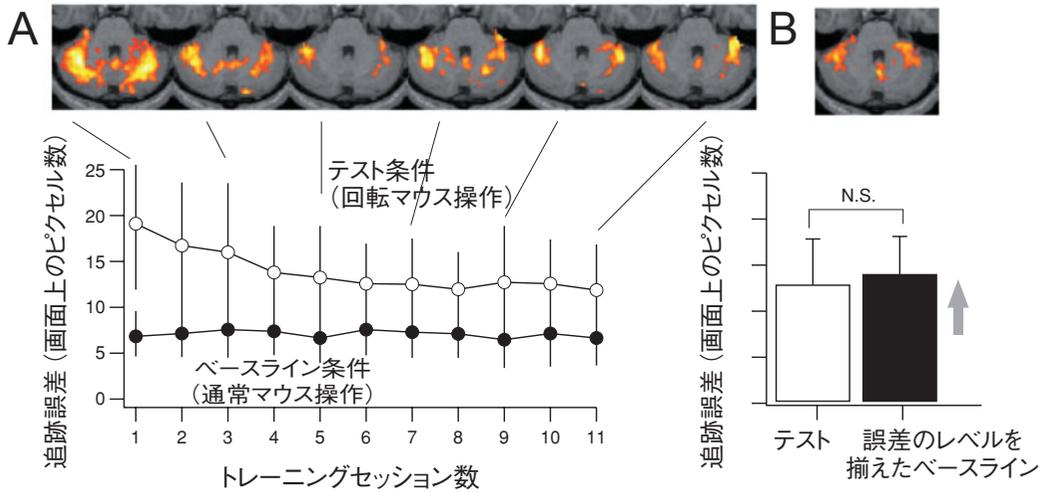


図2 学習とともに減少する小脳活動 (A) と、誤差のレベルを揃えても残る小脳活動 (B)。A：上のパネルは、テスト条件からベースライン条件を差し引いて有意に活動が残った領域を、小脳の中央付近の水平断面上に重ねて示している。下の図は、トレーニング中の追跡誤差をトレーニングセッション数の関数として示す (平均±標準偏差)。B：上のパネルは、誤差のレベルを揃えたときの小脳活動。下の図は、同じセッションでの追跡誤差を示す。N.S.：有意差なし。

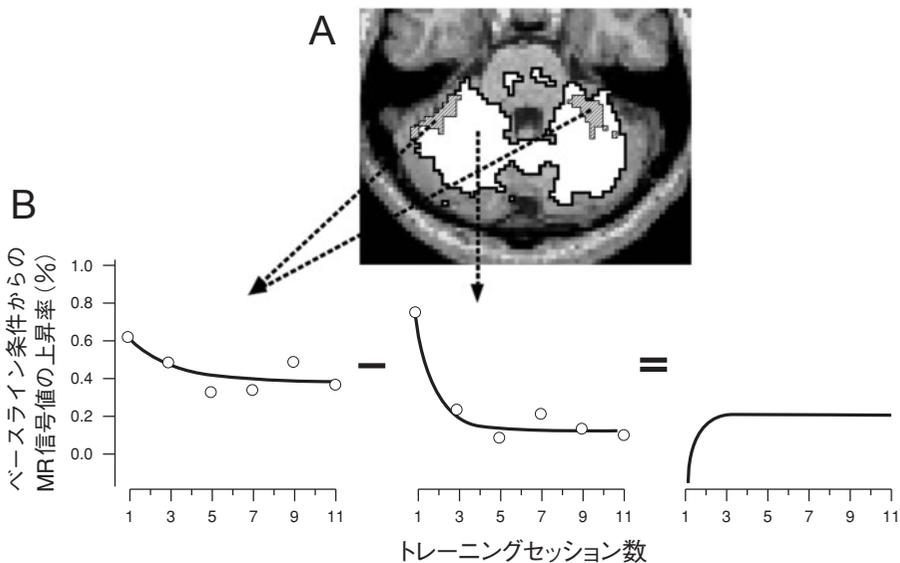


図3 A：学習の始めに強い脳活動が見られた領域 (黒い線で囲まれた白い部分) と誤差のレベルを揃えても活動が残った領域 (斜線の部分) B：左のパネルは図3Aの斜線の部分が、中央のパネルは白い部分の活動が、トレーニング中にどのように変化したかを示す。それぞれの曲線は○にあてはめた指数曲線。右のパネルの曲線は、左の曲線から、中央の曲線を差し引いて、残った成分を示す。

の上昇率である。図からわかるように、トレーニングが進むとともに、急激に活動が減少している。相関解析を行うと、追跡誤差と非常に相関が高いこともわかった ($r^2 = 0.82$)。一方、図3Aの斜線で塗りつぶした部分は、誤差のレベルを揃えても活動が残った部分である。この部分の活動は、図3Bの左側のパネルに示した通り、トレーニングが進んでもあまり、活動は減少しなかった。追跡誤差との相関を調べても、相関が低い ($r^2 = 0.25$) こともわかった。やはり、この部分の活動は、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。

誤差だけでは説明できない成分が、トレーニング中にどのように変化していたかは、図3B左の曲線から、中央の曲線を差し引くことで抽出できる。右のパネルは差し引いた結果を示す。誤差で説明できない成分は、トレーニングが始まると急激に上昇し、高いレベルを保っていることがわかる。おそらく、この活動が、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。

2. 小脳に獲得される多重内部モデル

誤差のレベルを揃えても小脳に残った活動が、道具の操作特性を反映する内部モデルの活動ならば、道具の操作特性を変化させたときに、小脳の活動パターンも変化するのではないか。そのよう

な期待のもとに行った実験が、次に紹介する実験である (Imamizu, et al., 2003)。

この実験で、被験者は回転マウスの他に速度制御マウスという、もうひとつの新しいマウスを操作することを学習した。速度制御マウスでは、マウスの位置によってカーソルの速度が決まる。マウスが最初に存在していた位置 (原点) から、遠ざかれば遠ざかるほど、カーソルの速度は速くなる。カーソルの速度は、原点からマウスの現在位置へのベクトルで決まるので、マウスの位置を変えれば、カーソルの方向も制御できる。速度制御マウスは、回転マウスと操作特性が非常に異なるにも関わらず、操作の難しさや、上手く操作できるようになるまでにかかる時間や練習量は、ほぼ同じという特徴があり、脳活動を比較するためには、非常に都合が良い特性を持っている。

被験者に、予め回転と速度制御マウスの使い方を、十分に学習してもらった後で脳活動を計測した。実験は2回行い、ひとつの実験は、テスト条件で回転マウスを使い、ベースライン条件は通常マウスを使う。もうひとつの実験では、テスト条件で速度制御マウスを、ベースライン条件で通常マウスを使う。それぞれの実験では、ベースライン条件でターゲットの速度を速くすることによって、誤差のレベルが同じになるようにした。

図4は、2つの実験結果をひとつの3次元マップに重ね書きしたものである。灰色のワイヤフレームは小脳の外形を示している。黄色の部分は、回転マウスを使っているときの脳活動から、通常

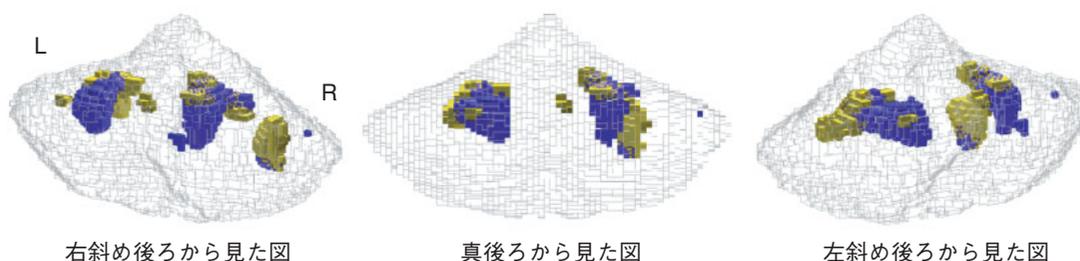


図4 回転マウス (黄色), 速度制御マウス (青) に特有な小脳活動。灰色のワイヤフレームは小脳の外形を示す。それぞれのパネルは小脳を違う角度から見た投影図を示す。

マウスを使っているときの脳活動を引き算して有意に残った脳活動、青色の部分は速度制御マウスから通常マウスを使っているときの脳活動を差し引いた脳活動である。同じような位置で活動が見られるが、活動の場所は異なっていることがわかる。図4は、被験者間で平均した脳活動なので、個人差の要因で活動範囲が広がり、回転と速度制御のそれぞれに特有な脳活動には重なりが多いように見られる。しかし、被験者ひとりひとりの脳活動で重なりを調べると、ほとんど重ならないこともわかった。

このように、脳の異なる場所が異なる機能を分担する仕組みは、モジュール性と言われている。もし、小脳の同じ場所が、すべての道具の操作特性を学習しているならば、異なる道具を使うたびに、以前に使っていた道具の内部モデルを破壊して、新しく学習し直さなくてはならない。人間はたくさん道具を混乱なく、続けざまに使うことができる。このようなことが可能であるのは、小脳の内部モデルがモジュール的に構成されているためと考えられる。

複数の内部モデルが存在するときには、それらを、状況に応じて適切に選択する仕組みが必要であるが、その後の我々の研究により、内部モデルの選択や切り替えには、小脳外側部、頭頂葉（頭頂間溝周辺領域）、前頭前野（ブロードマン46野）が重要な役割を果たすことが明らかになった（Imamizu, et al., 2004）。

この実験で示されたモジュール性は、運動記憶の要素という意味での「運動エングラム」とも関連していると考えられる。しかし、回転マウスや速度制御マウスを操作するスキルが、記憶の構成単位とは考えにくく、いくつかの構成単位の集まりである可能性が高い。このことは、図4で小脳の広い範囲で活動が見られることとも関連している。複雑な操作スキルを、複数の記憶単位の組み合わせで表現することにより、限られた脳の資源であっても、ほぼ無数のスキルを表現することができると考えられる。この実験では、ひとつひとつの構成要素が、どのようなものであるかは明らかではなく、今後の研究課題である。

3. 複数内部モデルの同時学習と意識的理解

同じような状況で、異なる行動やスキルが要求されるとき、行動の干渉が起こりやすい。私事であるが、自宅の台所の水道レバーは、下げると水が出て、上げると水が止まる。実家の水道レバーはその逆で、実家に滞在するときは必ず混乱する。また、多くの外国車はウインカーとワイパーのレバーが、国産車と左右逆についているため、普段外国車に乗っている人が、国産車を運転するとき、頭ではわかっているが、交差点でワイパーを動作させてしまう経験があると思う。

このような行動の干渉の原因のひとつは、既に獲得したスキルを適切に選択できないことにあると考えられる。上の例のように「頭ではわかっているが」防ぎようのないことのように思われる。しかし、意識的な認識や理解が、どの程度スキルの選択に影響を及ぼすのか、定量的に調べられた研究は、筆者らの調べた範囲では存在しなかった。そこで、行動の干渉が起こりやすい状況で、意識的な理解が、複数の内部モデルの獲得と切り替えに、どのような影響を及ぼすか、行動実験で調べた（Imamizu, et al., 2007）。

実験では図5Aに示すような装置を使った。被験者のひとさし指の先に位置計測装置のマーカーを取り付ける。前腕はストラップで台に固定し、指はテープで巻いてあるので、被験者は手首の関節を動かしてマーカーを動かすことになる。マーカーの現在位置を前額平行面（図のx-y平面）に投影し、投影された位置を平行移動して、左側の画面のカーソルが表示される位置とする。遮蔽板によって、被験者からは、自分の指先は直接に見えないようになっている。

出発点は常に画面の中央で、1試行では8方向のターゲットのいずれかひとつが提示された（図5A左の拡大図）。ターゲットが画面に現れるのを合図に、被験者はなるべく速く人差し指を動かして、ターゲットへの往復ポインティング運動を行った。カーソルが表示される位置は、時計回りに40°回転した位置にカーソルを表示する場合と、反時計回りに回転した位置に表示する場合があった（図5B）。120回のポインティングを1ブロッ

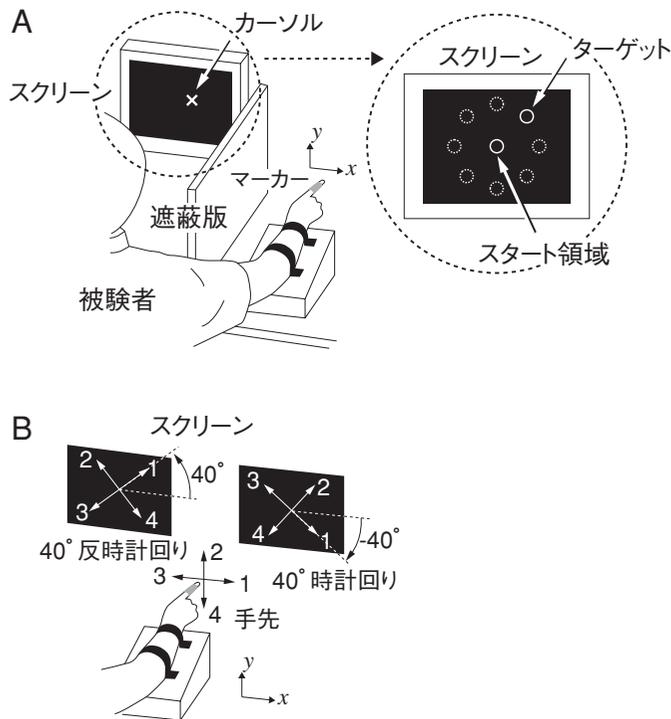


図5 複数内部モデルの同時学習と意識的理解を調べる実験装置 (A)。指先に位置記録装置のマーカーを付け、被験者の前額平行面 (x-y 平面) に投影した指先の位置を反映するカーソルを、コンピュータ画面に表示する。右の拡大図はターゲットの位置を示す。ずれの方向は40° 時計回りの場合と、反時計回りの場合がある (B)。被験者が黒い番号の矢印の方向に指先を動かしたときに、スクリーン上のカーソルは対応する白い番号の矢印の方向に動く。実際に表示されるスクリーンはひとつ。

クとして、各被験者は10ブロックのポインティングを行った。各ブロック内では、ずれの方向は一定であるが、1ブロックずつ交互に反対方向にずれるようにした。ブロックとブロックの間では2分の休憩を入れた。

被験者は教示群と非教示群に分けて、教示群被験者には図5Bと同じイラストを見せて、指先の運動方向とカーソルの運動方向が40° 時計回りにずれる場合と、40° 反時計回りにずれる場合があることを始めに教え、学習すべきことを明示した。また、各ブロックの開始前にどちらの方向にずれるかを告げた。非教示群被験者に対しては、

そのような教示は行わず、なるべく速く正確にポインティングを行うことだけを要求した。

被験者がどれくらい正確にポインティングができたかは、最初に指先が動いた方向とターゲット方向との角度差の絶対値で測り、角度誤差と呼ぶことにした。図6AとBは、実験中に角度誤差がどのように変化したかを、教示群・非教示群の代表的な被験者ひとりずつについて示している。ブロックの変わり目で、角度誤差が一時的に大きくなるのがまが目につく。これは、ブロック毎に反対方向の回転に適応しているためで、先に述べた「干渉」がおきていることを示している。プロ

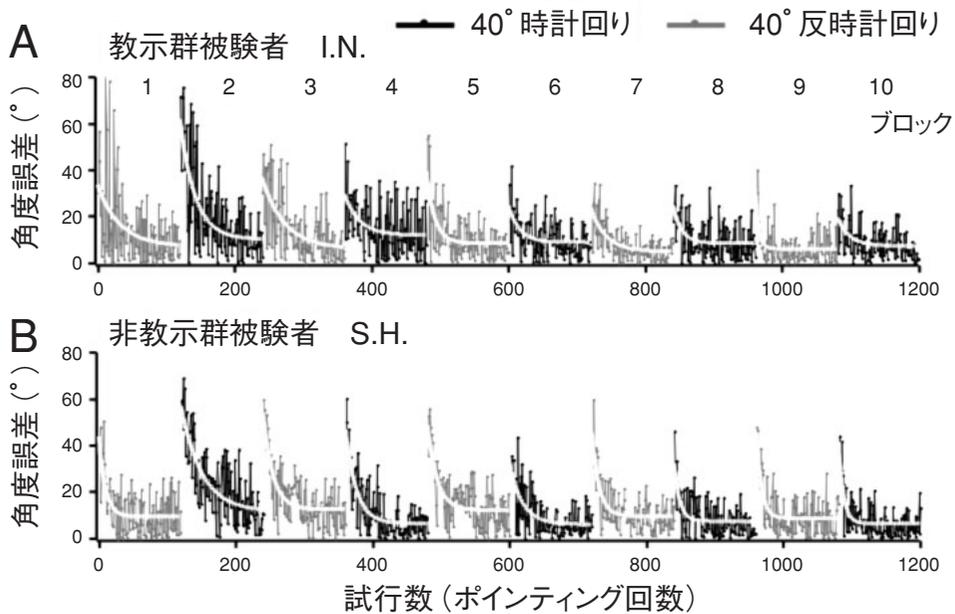


図6 40° 時計回りの回転と反時計回りの回転に交互に適応したときの角度誤差。代表的な教示群被験者 (A) と非教示群被験者 (B) の角度誤差を試行数の関数として示す。被験者は時計回り (黒) と反時計回り (灰色) に交互に適応した。

ック内ではポインティングの回数が増えるに連れて次第に角度誤差が減少しており、ブロック内では短期的な適応がおきていると考えられる。このようなパターンは教示群でも非教示群でも同様に見られた。

実験終了後、非教示群被験者に対してインタビューを行うと、指先が動く方向とカーソルが動く方向が人為的にずらされていたことに気がついた被験者はほとんどいなかった。ブロックの変わり目で誤差が大きくなったことに関しては、ブロック間の休憩中に、「コツ」や「感覚」を忘れたのではないかと答えた。非教示群被験者の適応は、ほとんど無意識のうちに生じていたと考えられる。

教示を与え、学習すべきことを意識的に理解させることが、適応のどのような局面に影響を及ぼしているのかを定量的に調べるため、図6に示した各ブロックの適応曲線に指数関数を当てはめ、

教示群と非教示条件で推定されたパラメータに違いがあるかどうかを調べた。図7Aに示すように、aの値は適応曲線の漸近線レベルに、bの値は各ブロック始めの角度誤差の増加分に、cの値は適応曲線の曲がり具合、すなわち適応速度に対応している。

図7B-Dは、ブロック間・被験者間で平均したパラメータの値を示している。教示群と非教示群の間で、最も顕著な差が見られたのはパラメータbの値 (図7C) で、教示群の方が有意に小さかった ($p < 0.0011$)。aの値 (図7B) も教示群の方が有意に小さかった ($p < 0.017$)。しかし、教示群と非教示群とでcの値に有意差は見られなかった (図7D)。この結果は、教示による意識的理解は、必要とされるスキルが変わった直後の誤差の増加は減少させることに効果がある (ゼロにできるわけではない) が、短期的な適応速度を向上させることには効果がないことを示唆していた。

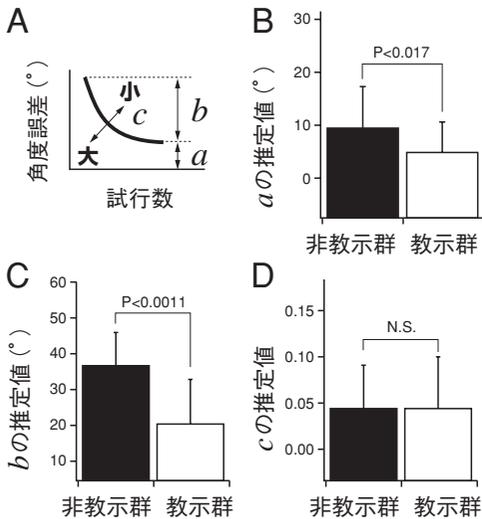


図7 図6に示したブロック毎の角度誤差に当てはめた指数関数と、そのパラメータの意味を示した図(A)。推定されたパラメータをブロック間と被験者間で平均した値(±標準偏差)を示す(B-D)。

以上の結果は、動作やスキルの切り替えには2種類の要素があることを示唆している。第一の要素は、教示による認知的な文脈情報に基づく切り替えで、第二の要素は、実際に運動をした結果得られるフィードバックに基づく切り替えである。学習すべきことの意識的な理解は、第一の種類の切り替えには効果があるが、第二の種類の切り替えには、効果が見られなかった。この節の始めに述べた、「頭でわかっているけど…」という例は、第一の種類の切り替えには限界がある(干渉をゼロにすることはできない)ことに対応すると考えられるが、本研究の結果は、教示による意識的な理解は、要求されるスキルが変化した直後の予測的な切り替えには効果があることを示している。また、aの値に対応する漸近線レベルは、教示条件の方が有意に低く、記憶も良く保持されていたと考えられる。

4. 行為や運動のリハビリテーションへの応用の可能性

以上に紹介した一連の実験結果から、効率的な行為や運動のリハビリテーションやトレーニングへの応用の可能性について考えてみたい。

第一に、内部モデルを獲得するときには、誤差の活動が小脳の広い範囲で見られていた。過去の神経科学的な研究からも、小脳に内部モデルが獲得されるときには、誤差の情報が学習を誘導する役目を果たすことが知られている。リハビリテーションやトレーニングでも、誤差の情報をなるべく早く適切にフィードバックするようなトレーニングが、効率の良いトレーニング方法であると考えられる。プリズム順応(被験者の目のまえにプリズムを置き、視覚フィードバックを並行移動させた状況でポインティングを行う)を用いた適応課題では、誤差のフィードバックを0.15秒遅らせるだけで、適応ができなくなることが知られている(Kitazawa, et al., 1995)。リハビリテーションでのトレーニングは、プリズム順応のような速さや正確さは要求されないので、一概に1秒以下の遅れで学習が困難になるとは考えられないが、適切な誤差のフィードバックは重要なことは確かである。

第二に、最後に紹介した実験結果から、複数のスキルを同時に獲得するときには、学習すべき内容を意識的に理解することが重要であると考えられる。特に、互いに干渉するような複数のスキルを同時に学習するときには、干渉を無くすことはできないが、切り替えを早くして内部モデルの破壊を防ぎ、記憶を保持することに役立つと考えられる。大須ら(Osu, et al., 2004)は、運動中の手先にロボットアームが物理的な摂動を与える行動実験で、これまで同時に学習することは困難と考えられてきた、反対方向の摂動への適応が、2つの工夫によって可能になることを示した。2つの工夫とは、1) ロボットアームがどちらの方向の摂動を発生するかを、画面の背景色や、摂動の方向を示すイラストで被験者に明示する、2) ランダムな順番で提示するということである。ランダムに提示することが、どのようなメカニズムで同時学習に良い効果をもたらしているのか、いまの

ところ解明されていないが、種類の摂動を連続して学習する場合と比較すると、1) の工夫と同様に、2つの摂動の違いや、学習すべきことをより意識的に認識させる効果があると考えられる。始めに意識的に理解することで、第2節で紹介したように、小脳の異なる場所に異なる内部モデルが割り当てられ、モジュール性が促進されると考えられる。

おわりに

本稿で紹介した一連の研究は、道具を使うスキルの脳内における獲得メカニズムを明らかにしてきた。脳活動計測により、道具などの制御対象の操作特性を反映する内部モデルが小脳に獲得される過程を画像で捕らえ、操作特性に応じて複数の内部モデルが獲得されることを明らかにした。行動実験は、複数の内部モデルの予測的な切り替えと同時学習には、スキルの意識的理解が重要であることを示唆していた。

一連の研究を、行為や運動のリハビリテーションに応用しようとするとき、日常生活ではあまり馴染みのない実験パラダイムであるために、限界があることも確かである。第一に、回転変換という特殊な感覚運動課題による限界である。特殊であるために、どの被験者も日常生活で経験がなく、一樣な条件で学習課題を行うことができるのだが、一般的な道具を使うスキルとどの程度共通しているのかという点は、まだ明らかではない。道具使用に関わる脳のメカニズムは遙かに複雑だが、その一部を成すスキルの学習の仕組みを解明したという意味はあると思われる。

第二に、道具を使うためには、使い方を含めた意味知識が重要であるが、一連の実験では、この意味知識には一切変更を加えていない。例えば、回転マウスは、「画面上のカーソルを制御するための道具」という意味は変わらず、マウスの動きとカーソルの動きを変更しただけである。意味知識は既に獲得された状態で、その道具を如何に上手に使うかという能力に関する研究である。樋口らの研究 (Higuchi, et al., 2007) は、箸やハサミなど、一般的な道具を使うことに関与する内部モデルが小脳に獲得されることを示唆しているが、

頭頂葉など他の脳部位との関わりについては、次の実験に期待されている。

このような限界は、定量的な脳活動計測や行動計測を優先させたために生じたことではあるが、神経心理学で長年研究されてきた観念運動失行などの症例研究との繋がりを見えにくくさせている。今後の研究の方向性としては、損傷研究との共同で、一般的な道具の使い方を学習するメカニズムを、より広い野で捕らえることを試みて行きたい。

謝 辞

本稿で紹介した一連の研究は、吉岡利福氏、杉本徳和氏、大須理英子氏、川人光男氏 (以上ATR脳情報研究所)、黒田朋枝氏 (滋賀医科大学)、宮内哲氏 (情報通信機構) との共同研究の成果である。有意義な議論と長年の協力に深く感謝したい。

文 献

- 1) Higuchi S, Imamizu H, Kawato M : Cerebellar activity evoked by common tool-use execution and imagery tasks : an fMRI study. *Cortex* 43 (3) : 350-358, 2007.
- 2) Imamizu H, Kuroda T, Miyauchi S, et al.: Modular organization of internal models of tools in the human cerebellum. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100 (9) : 5461-5466, 2003.
- 3) Imamizu H, Kuroda T, Yoshioka T, et al.: Functional magnetic resonance imaging examination of two modular architectures for switching multiple internal models. *J Neurosci* 24 (5) : 1173-1181, 2004.
- 4) Imamizu H, Miyauchi S, Tamada T, et al.: Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool. *Nature* 403 (6766) : 192-195, 2000.
- 5) Imamizu H, Sugimoto N, Osu R, et al.: Explicit contextual information selectively contributes to predictive switching of internal models. *Exp Brain Res*, 2007.
- 6) Ito M : *The cerebellum and neural motor control*. New York : Raven Press, 1984.
- 7) Kawato M : *Internal models for motor control and*

- trajectory planning. *Curr Opin Neurobiol* 9 (6) : 718-727, 1999.
- 8) Kawato M, Furukawa K, Suzuki R : A hierarchical neural-network model for control and learning of voluntary movement. *Biol Cybern* 57 (3) : 169-185, 1987.
 - 9) Kitazawa S, Kimura T, Yin PB : Cerebellar complex spikes encode both destinations and errors in arm movements. *Nature* 392 (6675) : 494-497, 1998.
 - 10) Kitazawa S, Kohno T, Uka T : Effects of delayed visual information on the rate and amount of prism adaptation in the human. *J Neurosci* 15 : 7644-7652, 1995.
 - 11) Osu R, Hirai S, Yoshioka T, et al. : Random presentation enables subjects to adapt to two opposing forces on the hand. *Nat Neurosci* 7 (2) : 111-112, 2004.
 - 12) Shidara M, Kawano K, Gomi H, et al.: Inverse-dynamics model eye movement control by Purkinje cells in the cerebellum. *Nature* 365 (6441) : 50-52, 1993.
 - 13) Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI : An internal model for sensorimotor integration. *Science* 269 (5232) : 1880-1882, 1995.