

運動スキル学習に関する考察

－ 脳内経路の変化と記憶の固定をめぐって －

橋本圭子*

(平成19年10月31日受理)

A Consideration of Motor Skill Learning

－ Brain Pathway Shift and Memory Consolidation －

Keiko HASHIMOTO*

In motor skill learning, it is known that extensive practice produces a shift in the brain pathways, and that the existence of memory consolidation, especially, sleep-dependent consolidation, is clearly seen. This paper discussed motor skill learning based on some recent reports on these matters. Both of brain pathway shift and consolidation are not exclusive phenomena in motor skill learning, but they provide some keys to understand the nature of motor skill learning. In addition, it was suggested that declarative memory might have some involvements in motor skill learning processes.

Key Words : skill learning, motor learning, procedural memory, consolidation

1. はじめに

運動スキル学習は、記憶研究の分野では手続き記憶に分類される。記憶の分類には諸説あるが、手続き記憶と宣言的記憶に区別できることについては合意があると言ってよい^{1),2)}。宣言的記憶とは「ことばやイメージで表現することのできる、事実に関する記憶」を、手続き記憶とは「一定の認知活動や行動に組み込まれている記憶」をいう³⁾。つまり手続き記憶は、ことばで表現しにくいが行為として記憶され、行為として表現される記憶、いわゆる技能(スキル)の記憶である[†]。このような二分は、言葉による想起と行為による想起という特徴の他にも、記憶の検索時に想起意識を伴うかどうか(手続き記憶の場合は、記憶内容を意識的に思い出そうとするより実際に行動した方が早く、内容も損なわれずに正確である)、それぞれ独立に記憶障害が起こり得る、などの事実に基づいている。神経学的には、宣言的記憶には内側側頭葉、特に海馬、の関与が必須だが、手続き記憶は海馬依存ではないことが知られている^{4),5),6)}。手続き記憶は、学習成立に至る時間経過の面でも宣言的記憶と異なる⁷⁾。宣言的記憶は1回のエピソードでも成立し得るが、手続き的記憶の習得までには何回もの反復トレーニングが必要である。手続き記憶はさらに、認知的なもの(認知スキル)と運動に基づくもの(運動スキル)に分類され、前者には読み書きや計算

* 心理学 准教授

† ブライミングや一部の古典的条件づけも手続き記憶に含める説もある。

など、後者には自転車の乗り方、泳ぎ方、機器操作など身体運動を伴うものが含まれる。

本論文では、この手続き記憶のうちの特に運動スキルの記憶に注目する。運動スキルは、我々の日常生活における様々な作業、或いはスポーツや芸術、或いは職業上のものも含めた各種の特殊技能など多くの場面に存在する。こうした技がいかに学習されるかという問題は、こうしたスキルを教える者、習得しようとする者にとっても関心のもたれるところであろう。記憶の心理学的、神経科学的な研究の近年の進展の中で、運動スキル学習の幾つかの特性が示されている。例えば、十分にトレーニングを積んだ熟練したスキルでは、実行しているときの神経系の経路がそれ以前のものとは異なると指摘であり、またスキルが熟練した、安定したものになるには、反復トレーニングが必要なだけでなく、トレーニングが終わった後の何もしない期間が必要なのだという指摘である。以下では、この二点を切り口に、運動スキル学習に関する問題について考察したい。

2. スキル学習による神経回路のシフト

スキル学習においては、スキルの習熟前と習熟後では行為を支える神経ネットワークが異なることが指摘されている。習熟前の慣れない遂行から、十分なトレーニングを積んだ熟練した遂行の間で、神経回路のシフトが起こるといっているのである⁵⁾。

スキルの獲得がその行為に対応する大脳皮質の活動領域に変化をもたらすことは、実はよく知られている。動物実験において、トレーニング課題に関連する身体部分の感覚運動投射野が拡大すること、また人においても、点字使用者や弦楽器の演奏家では、そうでない人に比べてこれらのスキルに関わる指の体性感覚皮質が広いことが分かっている⁷⁾。さらに、学習前後で神経回路に変化が生じ得ることは、スキル学習以外でも指摘されている。既述のように、宣言的記憶では内側側頭葉、特に海馬、が関与するとされているが、エピソード記憶が長期記憶になる過程で海馬の役割は変化するという⁸⁾。海馬は記憶過程の初期において果たす役割が大きい、古い記憶は大脳皮質のシナプス変化として蓄えられ、海馬の活動とあまりかかわりをもたなくなると考えられている。

では、スキル学習における神経回路の変化に関してはこれまでにどのような報告があるのだろうか。本節冒頭の指摘⁵⁾の根拠にもなっている研究を中心に、次に紹介したい。

Jenkins ら (1994) は運動スキル学習と脳の活動の関係について、PET を用いて検討した⁹⁾。彼らが用いた運動スキル課題は、連続的に提示される 4 種の音にあわせて、対応すると思われる指でキーを押すというものである。ある指運びのパターンがトレーニング用の課題で、正誤のフィードバックを受け取りながら、被験者は試行錯誤を繰り返してエラーがなくなるまでこれを練習する。その後で、トレーニングしたものとは別の新しい指運びパターンが新課題として課される。こうして、習熟したスキルと未習熟のスキルを遂行しているときの脳血流量が比較された。この実験条件の特徴は、「この課題はどのような課題か」「どうしたらよいのか」については、被験者は最初のトレーニングセッションで既に学習していると言う点にある。つまり、新課題で被験者が学習すべきことは、ちょうどピアノで新しい曲を弾き始めるときのように、「今回は何をすべきか」ということである。実験

の結果、スキルの習熟前後で被殻や対側運動皮質など両条件に共通して活性化する領域と、それぞれに特異な活動領域があることが分かった。違いが見られた領域は以下のとおりであった。小脳は課題実行中に活性化するが、特に未習熟のスキルを実行しているときに、より活性化し、その範囲も広い。また、前頭前野は新課題の学習中にのみ活性化し、習熟したスキルではこの領域は安静時の活性化レベルと差が見られない。前運動野外側部は新課題の学習時に活性化し、補足運動野は逆に習熟したスキルの実行時により活性化する。頭頂連合野は習熟、未習熟とも運動課題実行中に活性化するが、未習熟スキル実行時により活性化した。

Karni ら (1995) は、運動スキル学習において活性化する脳の領域がスキルの獲得の前後で変化することを fMRI を用いて示した¹⁰⁾。彼らの用いた課題は、利き手ではない方の第 2 指から第 5 指を使う連続タッピング課題である。4 本の指に対応する番号が「4, 1, 3, 2, 4」のように示され、被験者はこの指示通りできるだけ早く、正確にキーをたたくというものである。一つのタッピングパターンをトレーニング課題として、1 日 10~20 分、数週間にわたって訓練する。その結果、トレーニングによってタッピングに要する時間は短縮し、これに伴い一次運動野の活性化領域に変化が見られた。fMRI データの詳細な分析から、スキル習得には以下のように短期と長期の二層の学習があると彼らは主張した。まず、タッピングの訓練開始後間もなく、反復遂行に伴って一次運動野に一種の慣れ効果が起こるが、その後この慣れ様の効果は見られなくなることが分かった。つまり、一次運動野の活性化の大きさには反復遂行による順序効果が出現するのだが、訓練開始後には反復に伴って活性化の低下が、後には反復の前半より後半の遂行で活性化する、という順序効果の逆転現象が現れる。これを Karni らは短期スケールの変化として注目した。彼らはこの現象は、スキルの要素となる運動がこの学習以前は持たなかった繋がりを持ち、ひとまとまりの運動となる過程で起こるものであり、この課題に関連するルーチンの獲得によるものであると考えている。トレーニングが進むと、これらの運動成分はばらばらの運動ではなく一つのスキルとして、「特別な行動的意義をもつ実体」を構成するようになるのではないかと⁷⁾。一方、長期スケールの学習 (スロー・ラーニング) とは、さらに何日も訓練を継続することによって起こるもので (Karni らの実験ではこの変化には 3 週間を要した) 課題に関連する一次運動野のシナプス結合が増強されることと関わるものではないかと考えられている。訓練を受けていないタッピングパターンを遂行しているときに比べて、訓練を受けたタッピングの遂行中には一次運動野の活性化領域が明らかに広くなり、これに対応してパフォーマンスの向上が認められた。

Poldrack ら (1998) は、視覚的認知スキルに関するものではあるが、脳回路のシフトについての興味深い結果を報告している¹¹⁾。彼等が用いたスキル課題は、鏡映文字で書かれた単語を読むというものである。鏡映文字の読みの習得には比較的時間がかかるが、一旦学習されると 1 年後にも学習効果が見られるなどの特徴がわかっているという。被験者はこのトレーニングセッションを 2 週間にわたり 3 回受けた。その結果鏡映文字の読みのパフォーマンスは、反復トレーニングを受けた単語については反応時間が短く、読みも正確になった。fMRI データの分析の結果、鏡映文字の読字中に活性化する脳の領域はトレ

ーニング前後で異なり、概して、トレーニング前は右頭頂の上部が活性化し、習熟後には左下側頭領域が活性化することが分かった。これらの領域はそれぞれ、視覚的・空間的処理に関わる領域、オブジェクト認知に関わるとされている領域である。スキル習熟前は鏡映文字を空間的に変換しながら読むという努力を要する作業であったものが、トレーニング後は左右反転文字を文字として想起するという認知的方略へと変化が起ったことを示す結果であるという。

Petersen ら (1998) は、迷路課題を実行しているときの PET 画像の分析からスキル・トレーニング時の脳活動について論じている¹²⁾。この課題は、ボードに刻まれた溝をペンで追跡し、ペンから手に伝わる感触のみを頼りに、行き止まりにぶつかれば戻って進む、というものである。スキル学習に伴う脳活動の変化は、トレーニングの前後の比較により、また十分に習熟した課題として単純な四角形の迷路追跡条件を設け、この課題との比較により、検討された。その結果、活性化する領域は、トレーニング前の右前運動野、右頭頂、左小脳から、習熟した課題では補足運動野と対側の一次運動野に移ることが分かった。彼らは認知スキル課題も含めた一連の実験の結果を基に、スキル習熟の前後での神経回路のシフトの問題は「スキップフォルディング 貯蔵」の概念で理解できると主張している。つまり、まだ習熟しておらず遂行に努力を要するスキルの場合、スキップフォルディング領域が使われ、訓練後神経回路が効果的に機能するようになったときには暗記プログラム（貯蔵領域）が使われる。神経生理学的な意味ではこの2つは異なる課題になる、というのである。彼らは、迷路課題で、単純な四角形の迷路追跡を「ゆっくりと」遂行しなければならない条件も設けているが、この条件では対側一次運動野の活性化の傾向は、習熟した課題よりもむしろトレーニング前のパターンに類似していた。従って、たとえ単純な迷路でも注意深く実行しなければならないような時には、スキップフォルディング領域が使われるのだという。スキップフォルディング領域、貯蔵領域はもちろんスキル課題の種類によって異なると考えられ、彼らの実験結果からは言語スキルの貯蔵領域としては鳥が、迷路スキルでは補足運動野が候補とされている。しかし、彼ら自身、この部位が直接の貯蔵領域であるかどうかの確証が得られたわけではないとも述べている。本来の貯蔵領域をコントロールする領域である可能性もあるからである。また、スキップフォルディング領域、貯蔵領域の関係について、彼らは、スキル学習においては両者が常にはたらいっており、そのバランスが変化するのではないかと考えているが、習熟によって完全に移行する関係にあるという可能性も否定はできないという。

Karni ら (1998) はスキル習熟に伴う神経回路のシフトの問題について、彼らの実験データや過去の研究報告をもとに次のように論じている⁷⁾。本論文でも既に述べたように、スキル学習の特徴はその時間経過にあり、Karni らのことばによれば、それは、ファースト・ラーニングとスロー・ラーニングの二層でとらえられる。スロー・ラーニングはトレーニングが終了した後に進行するもので、脳の可塑性のメカニズムを基礎にするのものであろうという*。運動スキル学習においてはこれらの二相の学習は一次運動野の活性化の特

* Karni らはかつて記憶研究でレミニセンスとして報告された現象は、このスロー・ラーニングの層でないかと述べている。

徴に反映されるというのが、彼らの主張である。幾つかの研究で運動スキルの習熟に伴って一次運動野の活性化領域が広がるという報告がなされていること、彼らの過去のデータ¹⁰⁾において、ファースト・ラーニングを示す反復遂行に伴う順序効果の逆転現象とほぼ同じタイミングで小脳や前頭前皮質の活性化の低下が観察されたことを挙げている。小脳や前頭前皮質は一次運動野への投射があることが分かっており、この領域の活性化が低下することは、ファースト・ラーニングが一次運動野への入力経路の変化と関わることを示しているという。また知覚学習に関して、知覚スキル獲得の前後で脳の活動領域が変化するという動物研究からの発見もこの主張を傍証するものとされている。

Karni らのファースト・ラーニングとは、スキル・トレーニングの開始後しばらくして、「どのようにこの課題を行うのが身体の動作として何となく掴めた」というような体験、に相当するものと解される。もちろん、これは明示的に課題が理解された状態ではないし、スキルの習熟とはまだいえないが、身体の運動要素をこのスキルにあわせて調整することが可能になり始めた状態といえるだろう。そのときに運動要素を反映する一次運動野のネットワークに変化が起こることは十分に考えられる。ただこれは脳の可塑性に基づく長期的な変化を伴うものではないので、スロー・ラーニングの層とは区別されるのである。

以上、スキル習熟に伴う脳の回路のシフトに関わる諸研究について概観した。Schacter ら⁵⁾の指摘にもあるように、これらの研究方法としてはスキル習熟前後の脳の活動領域を比較する手法がとられている。Jenkins ら⁹⁾は脳のほぼ全域に渡る PET 画像の分析から、運動スキル遂行の自動化に伴って小脳や前頭前皮質に関わる経路の活動が低下する可能性を、Petersen ら¹²⁾は迷路追跡スキルの習熟に伴い、主たる活動領域が右の前運動野 頭頂、左小脳から、補足運動野と一次運動野に移ることを示唆した。運動課題の遂行において、習熟前後でそのスピードは異なるにしても運動そのものが本質的に変わるわけではない。これらの研究で使用されたスキル・トレーニングは、最初は実行できなかった身体運動を身につける過程をたどるのでは決してない。従って、外見上は同様の行為でも習熟の前後で脳内過程が異なるという示唆は、スキル熟達の特徴を理解する上での重要な神経生理学的基盤を提供してくれるものと思われる。運動スキルの記憶に関する神経学からは、まだ確定的なことはいえないという意見はあるものの¹³⁾、小脳が関与するという報告が多い^{5),6),14),17)}。この小脳や前頭野の関与に変化が見られるという事実は、トレーニングの当初にはスキルを構成する運動要素を個々の要素としてコントロールしなければならないが、トレーニングを積むことでそれから解放され、それがスキル習熟につながることをうかがわせる点で、非常に興味深い。これが、意図的努力の要・不要、行為の自動化、注意の配分、といった特性とも関連してくるのかもしれない。

しかし、回路のシフトについてそれほど確かな証拠が揃っていないことも事実である。紹介した研究の中でも Poldrack¹¹⁾は読字スキルにおいて活性化領域が右頭頂上部から左下側頭にかわり、Karni ら¹⁰⁾は、運動スキルにおいて一次運動野の活性化領域が広がることを示したが、一部の領域の活性化傾向の変化に基づいて、特に一領域における活性化の面積の拡大に基づいて、回路の変化自体を結論付けることには無理もあるように

思われる。Karni は先に紹介した運動スキル学習の実験より以前に、視覚スキル学習においてファースト・ラーニングとスロー・ラーニングの脳過程が異なる可能性を論じ¹⁵⁾、また運動スキル学習についても同様の可能性があることを過去の研究例に基づいて報告しているが⁷⁾、神経生理学的に直接的な経路のシフトの証拠が得られているとは言いがたい。宣言的記憶に関しては海馬の関与の変化が長期記憶化の過程におけるひとつの鍵になるように、運動スキル課題では例えば小脳回路の関与が変化することが考えられるかもしれないが、現時点ではその点が十分明確になったとまではいえないだろう。

Karni らのファースト・ラーニングとスロー・ラーニングの概念にも象徴されるように、スキルの獲得には反復トレーニングが必要で時間がかかる。しかもトレーニング終了後に一定の期間をおくと学習効果をあげることが分かっている。すなわち記憶の固定の問題である。次節ではこの問題について考える。

3. 運動記憶の固定

記憶の固定の現象は、Stickgold によれば、古くは紀元前にローマの修辞学者クインティリアヌスが睡眠後に記憶が定着すると述べたことに遡るとい¹⁶⁾。また、1924 年に Jenkins と Dallenbach は、記憶の保持は夜間睡眠後の方が同じ時間を覚醒で過ごした後よりも良くなる¹⁷⁾。しかし、近年までこの現象が大きな注目を集めることはなく、また固定の定義自体も、もともとは干渉に耐えて記憶痕跡が残ることを指すだけであったようである¹⁶⁾。近年、学習後のトレーニングをしない期間、特に睡眠、が記憶の向上に積極的な役割を果たすことが分かり、行動レベルだけでなく神経生理学レベルでも、この現象に関して様々な研究が行われるようになったとい¹⁶⁾。Walker と Stickgold¹⁷⁾は様々な記憶課題と睡眠後の固定の問題についての論評で、記憶の固定の基礎には脳の可塑性のメカニズムがあるだろうと述べている。さらに、固定の効果は宣言的記憶については一定の傾向があるとは言えず、睡眠剥奪によって記憶が損なわれるという結果と、損なわれないという結果があり、一方、手続き記憶、特に運動スキルの記憶が睡眠によって固定することはほぼ明白であると述べている。

以下に、スキル学習における固定に関するこれまでの研究報告をまず紹介し、この問題について考えたいと思う。最初に、睡眠によらない固定現象について、次に睡眠による固定について述べたい。

運動記憶の休憩後の固定

Brashers-Krug ら (1996) は、運動スキル学習において、トレーニング終了後 24 時間後に実施されるパフォーマンステストの成績が、その間に課される干渉課題のタイミングによってどのように影響されるかを調べた¹⁸⁾。彼等が用いた運動スキル課題は、スクリーン上のカーソルをターゲットの位置まで指定の時間ちょうどで、かつ最短距離で移動させるというものである。カーソルはロボットアームアーム装置の動きに対応するようになっており、被験者はこのグリップ部を握って操作しなければならない。ただし、この装置に

は時計回り或いは反時計回りに負荷がかかるような変換が施されているので、スクリーンからの視覚情報と手の動きとの間には、日常的には体験できない「ずれ」があり、操作には一種のコツが必要になる。トレーニング終了後に行われる干渉課題は、学習した装置とは反対回りの負荷がかかるもので、トレーニング直後、或いは 5 分、1 時間、4 時間の休憩をおいて実施された。その結果、干渉課題の導入されないコントロール群及び 4 時間休憩群で、テスト時のパフォーマンスはトレーニング終了時のレベルを上回ることが明らかになった。このように、運動スキルの記憶は、トレーニング終了からそれ以上のトレーニングを行わなくても一定時間を経過することによってより安定した状態に変化した。この実験では 4 時間がその期間になる。

Shadmehr と Brasher-Krug (1997) は、同様のロボットアーム操作の学習において、最初のトレーニングから 5 時間半以上経過した後では、原課題は干渉課題の影響を受けないこと、またそうして記憶が固定した場合は、その後トレーニングを経験しなくても 1 週間後にも原課題の運動記憶は保持されていることを示した¹⁹⁾。あわせて、原課題のトレーニング終了後、時間をおかずに干渉課題を実施すると、原課題が干渉を受けるだけでなく、干渉課題のパフォーマンスもこれを初めて実施する場合に比べて低下する、という負の転移が起こることも明らかにした。一方、原課題のトレーニング後十分な時間をおいて（彼らの実験では 24 時間後）干渉課題を実施すると、干渉課題自体のパフォーマンスも原課題の影響を受けることなくナイーブなレベルが得られるという。しかし、この 24 時間後の干渉課題実施の直前に再び原課題を実施すると（原課題のトレーニング自体は 24 時間前に終了している）、干渉課題のパフォーマンスはナイーブなレベルよりも悪化するという。このように、原課題の学習がいつ達成されたかではなく、最後に実行したのはいつか、ということが新しい課題のパフォーマンスに影響するのだということも明らかになった。

Shadmehr と Brasher-Krug は、これらの結果から次のように提案している。トレーニング後にはスキルの定着が脆弱な一定の期間があり、その期間を超えると運動スキルの記憶は安定する。これはスキル習得を運動記憶の内的モデルの形成と考えることによって説明できるという。例えば、人は、見た目は重いレンガだが実際は軽量プラスチックで作られているというような、慣れない物体を持ち上げるとき、力を入れて持ち上げようとして驚くことがある。このような失敗は、レンガのような物体を持ち上げることに人々が持つ運動記憶の内的モデルと、現実とがずれるからである。スキルの習熟は、適切な運動記憶が長期記憶として形成される過程であり、記録後しばらくはこの運動記憶が脆弱で、類似の課題の干渉を受けやすいというのである。彼らがこのように考えた背景には、宣言的記憶において、初期の符号化段階と長期の貯蔵段階では脳の活性化する領域が異なるという事実があるという。この初期の過程で内側側頭皮質（特に海馬）が関与するらしいことは本論文の冒頭でも述べた通りで、このときに海馬に損傷を受けると最近の記憶は損なわれるが、古い記憶は損なわれないことが分かっている⁸⁾。スキル学習は内側側頭皮質に依存しないので、宣言的記憶に干渉効果を及ぼす要因が運動記憶を干渉するわけではない。しかし、手続き記憶の固定においてもこれに相当するようなプロセスが働いており、それを支える神経メカニズムがあるはずだと述べている。

運動記憶の睡眠による固定

Walker ら (2002) は、運動スキルのパフォーマンスが夜間睡眠後にスピード・アップすること、この固定効果は睡眠後半の睡眠段階 2 の量と相関があることを示した²⁰⁾。彼らの実験は、Karni ら^{7,10)}と同様の左手のタッピング課題を使って、トレーニング後の睡眠の有無が 12 時間後、或いは 24 時間後のパフォーマンスに及ぼす影響を調べる、というものであった。この実験における睡眠は夜間睡眠であり、覚醒は日中の覚醒である。従って、最初のトレーニングが実施される時間は実験条件によって朝、もしくは夜となる。実験の結果、トレーニング終了後覚醒状態を継続し 12 時間後にテストを行ってもパフォーマンスは向上しないが、トレーニング終了後睡眠をとり 12 時間後にテストをした条件では、スキルの精度を損なうことなく実行スピードが増し、パフォーマンスの向上が見られることが明らかになった。また、トレーニング後 12 時間覚醒の後ではパフォーマンスの向上が見られなかった被験者群も、その後睡眠をとって最初のトレーニングから 24 時間後にテストをするとパフォーマンスの向上が認められた。一方、トレーニング直後に睡眠をとってパフォーマンスの向上が見られた被験者群が、その後覚醒状態を 12 時間継続した場合には、睡眠後にみられたパフォーマンスレベル以上の向上は見られなかった。さらに彼らは、トレーニング後に覚醒状態にある場合、様々に手を動かすことが記憶の干渉効果をもたらす可能性も考えられることから、グローブで手を使えないようにした条件も設けて検討したが、トレーニング後の 12 時間の覚醒期間は手の使用、不使用にかかわらずスキル向上には結びつかないことが分かった。また、トレーニング後覚醒状態で 4 時間ごとにテストを繰り返した場合には、パフォーマンスは徐々にではあるが向上した。このように、4 時間程度の間隔を置いてトレーニングを繰り返す場合には覚醒状態でもパフォーマンスは向上するが、そうでない場合は睡眠をとることによって運動スキルが向上する。しかも睡眠は学習の直後でなくとも良いということが明らかになったという。

さらに、彼らは睡眠時の脳波記録の分析から、スキルの向上度と睡眠サイクル中に占める段階 2 の割合との間に正の相関があることを発見した。この傾向は特に第 4 サイクルの睡眠において顕著であった。睡眠段階 2 の特徴としては睡眠紡錘波があげられる。この脳波が出現している時には、皮質の錐体細胞で大量のカルシウム流入があることが知られており、この神経メカニズムがスキルの定着に何らかの関係があるのではないかと。これまでに視覚的手続きスキルの獲得が REM 睡眠や徐波睡眠の量と関係があるという報告があるが、睡眠段階 2 との関係についての報告はないという。Walker らは、手続きスキルの内容、複雑さによって重要な睡眠段階が違う可能性があるとして述べている。

Huber ら (2004) は、睡眠による運動記憶の固定が徐波睡眠と関わることを示した²¹⁾。彼らは運動適応課題と呼ばれる運動スキル課題を用いている。これは、ディジタイザータブレットを操作してスクリーン上のカーソルをターゲットの位置に移動させるというものだが、カーソルの動きは反時計回りに一定角度回転がかかっていて被験者の手の動きとずれるようになっている。しかし、そのことは被験者に知らされていない。この学習課題実施の一週間前と後に回転の負荷されない課題条件も実施し、この単純な課題を実施した後の睡眠脳波と、適応課題後の睡眠との比較、及び睡眠と適応課題のパフォーマンスとの関

係を調べた。トレーニング後の睡眠では、通常の睡眠に比べて右頭頂葉で第1サイクルの徐波のパワー密度が増加した。徐波睡眠の時間の長さには差はなかった。徐波のパワーが増加した右頭頂葉は、同じ運動適応課題を用いた他の実験において、この学習中に血流が増加することが確認されている部位であるという。パフォーマンスに対する影響は、学習後睡眠をとった被験者群ではエラーの減少が見られ、同時間覚醒した被験者群ではこうしたパフォーマンスの向上は見られなかったという。睡眠脳波とパフォーマンス向上の関係については、右頭頂の徐波のパワーとエラーの減少の間に相関があり、他の部位の徐波のパワーとの間には相関がなかったという。

Robertsonら(2004)は、睡眠による固定効果の本質はいわゆるオフラインでの固定効果であること示した²²⁾。運動スキル課題を顕在学習で行うか、潜在学習として行うかによって固定効果に違いが生じたのである。実験では、スクリーンに継時的に現れる視覚刺激の位置に対応する4つのボタンを4本の指で押す、というタッピング課題が使われた。顕在学習群にはこの課題が系列学習であることを明示するが、潜在学習群にはボタン押しの反応時間課題であると教示する。両群とも、ある反応系列が学習系列となり、これがその他のランダムな学習系列の試行の中に埋め込まれて、反復トレーニングを受けることになる。トレーニング後12時間の間隔においてテストが実施されるが、その間に睡眠が含まれるかどうかコントロールされた。その結果、顕在学習群は睡眠を含む12時間後のみパフォーマンスが向上したが、潜在学習群は睡眠の有無に関わらず12時間後にパフォーマンスが向上したという。つまり、パフォーマンスの向上は睡眠の有無に関わらず、意識的なりハースルが出来ない条件で見られた。さらに追加の実験条件で、潜在学習のトレーニング後15分でテストが行われた場合には、パフォーマンスの向上は見られなかった。従って、潜在学習群の12時間後のパフォーマンス向上は、一時的な休息による疲労回復によるものとは考えられないという。

Kuriyamaら(2004)は、系列タッピング課題を使って、睡眠による固定効果がパフォーマンスのどの側面に現れるかを調べた²³⁾。彼らの用いた課題はKarniら^{7),10)}の課題が基になっているが、両手指を使用する条件や系列を長くした条件を設けて、課題の複雑度を変えている。その結果、睡眠後に行われたテストでは、全ての課題条件で運動スキルのスピード、正確さともトレーニング終了時のレベルを上回った。しかも、実験条件のうち最も複雑な課題である、両手指を使った9系列のタッピング条件のパフォーマンス向上が最も顕著であったという。次に彼らは、このパフォーマンスの向上が系列タッピングの指運びのどこに現れるかを明らかにするために、一つ一つの系列の移行スピードを比較した。トレーニング中のパフォーマンスを見ると、どの被験者でも、一連のタッピングの中で、次の指のタッピングまでの移行が早い部分と遅い部分が現れた。もちろん、それが系列のどの部分であるかには被験者による個人差はあるが、素早い指運びの出来る容易な部分と、時間がかかる指運びの難しい部分(彼らはこれをプロブレム・ポイントと呼んでいる)とが必ず出てくるというのである。テスト時のパフォーマンスについてこの分析を行うと、睡眠後のパフォーマンスのスピード・アップは、このプロブレム・ポイントの時間が短縮されることによるものであることが分かった。つまり、タッピングには選択的な改善が起

こり，睡眠後のパフォーマンスでは系列全体の中で突出したプロブレム・ポイントというものがなくなるのである．スキルのトレーニング中にもパフォーマンスのスピード・アップは起こるが，このときのスピード・アップは選択的ではなく，プロブレム・ポイントの突出傾向を保ったまま全体的なスピード・アップが起こるといった特徴がある点で，睡眠後の固定効果とははっきり異なるという．また，トレーニング後に睡眠条件と同時間を覚醒で過ごした場合には，プロブレム・ポイントを含め，パフォーマンスのどの側面においても向上は見られなかったという．

運動スキル学習における固定効果に関するこれらの研究結果からも，スキルの定着には，トレーニング終了後のトレーニングをしない期間が重要な意味をもつことがわかる．運動記憶の固定に必要なこの期間が睡眠を含むべきかどうかについては，覚醒での数時間の休憩でも効果があるという報告もあるが^{18),19)}，これらの研究について考慮しても，やはり睡眠の役割は否定されないだろう．これらの研究では，トレーニング終了後から干渉課題が課されるまでの間は覚醒状態が保たれているが，テスト実施の 24 時間後までの間には睡眠が含まれているからである．干渉課題に耐え得るようになる数時間の期間に何らかの固定効果がある可能性はあるが，睡眠による固定効果を否定するものではない．もっとも，数時間の覚醒期間が記憶の固定に何らかの役割を果たすとしたら，その問題については睡眠との関係も含めて今後の解明が必要であろう．本論文では推測の域を出ないが，この問題については，Robertson ら²²⁾の指摘するオフラインでの固定効果が解決の手がかりになるかもしれない．この節で紹介した運動スキル課題には，大きく分けると系列タッピング課題とロボットアーム操作の 2 種のタイプがあった．この 2 つを比較すると，ロボットアーム操作は，指の系列運動に比べると，運動が複雑で微妙な調整を要するものといえるのではないだろうか．これに対して系列タッピング課題は，課題を明示的に把握できる余地があるように思われる．明示的に課題を把握しにくいスキルの場合，トレーニング後の覚醒休憩期間にも「オフライン」の固定が起こり得るのかもしれない．

睡眠による記憶の固定効果がどの睡眠段階と関わりが深いのかは，現在のところまだはっきりしない．紹介した諸研究に見られるように，徐波睡眠の関与を示すものや睡眠第 2 段階の関与を示すものがあり，一貫した傾向は見られない．手指によるタッピング課題でも REM 睡眠の量がパフォーマンスの向上とかわかるといって報告もあるという¹⁷⁾．このことについてはスキルの種類や課題の複雑さによって記憶の固定につながる睡眠段階が異なるのではないかと，という指摘もある^{16),20)}．また，宣言的記憶に関して睡眠による固定効果が見られるケースでは，徐波睡眠や REM 睡眠の関与が報告されているものが多く，また単純で無意味な記憶材料では睡眠による固定効果は見られないが，複雑で，情動価の高い宣言的記憶では固定効果が見られる傾向があるという¹⁷⁾．このように，睡眠による記憶固定効果は運動スキル学習においては明白ではあるが，運動スキル学習に限定された効果なのでは決してない．記憶の種類によって睡眠がそれぞれ特有のかかわり方をするのか，また記憶システム全般にわたる何か本質的な特徴が関わるのかは，残された問題だろう．

さらに最近，Rickard (2007) は，認知スキルの記憶固定に関して，睡眠後にパーフォー

マンスを再開した直後は前日のトレーニング終了時点のレベルを下回るが、その後再学習の効果が加速度的に現れる、という忘却と促進の二重効果を報告した²⁴⁾。彼は、学習後にトレーニングを行わない期間が記憶の固定に与える影響は単純にはとらえられない、と述べている。

4. スキル学習における意図のはたらき、観察の効果

Badets ら (2006) は、運動スキル学習における意図の効果について次のように論じている²⁵⁾。

意図は、近い将来のある時期にある行為を実行するのだ、という欲求や希望を持つことをいい、記憶研究の領域では展望記憶とも呼ばれる。この意図が記憶の中で特別な位置を占めることが近年、意図優勢効果といわれて、注目されるようになったという。これまでの研究で、言語提示されるスクリプトの記憶は、後にこれを実行するという意図があると、そのような意図を持たない場合に比べて記憶が高められることが示されている。それは、再認テストの反応潜時が短い、また記銘後の干渉課題の影響を受けにくい、などの形で反映されるという。そしてその行為が実行に移された後には、記憶パフォーマンスの向上を示す現象は起こらなくなるのだという。こうしたことから、意図優勢効果は、記銘時の符号化の問題ではなく、意図に関わる記憶が行為の遂行まで活性化が維持されることによるものであると考えられている。

Badets らはこの意図優勢効果が運動スキル学習においても見られることを実験によって示した。課題は、左右斜め方向の直線を組み合わせたギザギザパターンを、提示される見本の通りにキーボードの操作で描くというものである。被験者は2つのキーを左右の人差し指でそれぞれ操作して、ターゲットのパターンと同じになるように、斜め方向に進む直線の方をタイミングよく切り替えなければならない。実験の基本のスケジュールは、運動スキル・トレーニング 再認テスト (1回目) 運動スキルの再遂行 (保持テスト)

再認テスト (2回目) の4つの過程からなる。運動スキル・トレーニングにおいて学習するパターンは4つで、各20回をランダムにトレーニングする。再認テストは、トレーニングしていないものも含めてランダムに視覚提示されるパターンに対して、それがトレーニング時に提示されたパターンか否かの判断を求めるものである。これは運動スキルのトレーニング後と、再遂行後の2回実施された。この再認テストが実施されることはトレーニング前に予告されている。意図は実験スケジュールの様々なタイミングで介在させるように工夫され、運動スキルの再遂行を予告する教示を、実験1ではトレーニングの後、実験2ではトレーニングの開始前に、実験3ではトレーニング中にその都度、与え、意図に関わる教示を与えない条件との間で記憶に及ぼす影響が比較された。その結果、再遂行の意図を持った直線パターンに対して1回目の再認テストでは反応潜時が短くなるが、再遂行後の2回目の再認テストでは逆に反応潜時が長くなった。意図に関わる教示がトレーニングの前後であるか、最中であるかによる差は見られなかった。再認テストの正確さや運動再遂行時のパフォーマンスの正確さには、意図の有無による差は見られなかった。従

って、「後で実行しなければならない」という遂行の意図を持つことは、記憶内容自体を促進するのではなく、これに関連する活性化のレベルを高め、それが再認反応の速さに表れてくるのだという。

さらに彼らは、この一連の実験の中で観察学習における意図の効果についても検討している。実験3がこのために行われたのだが、この実験では運動スキル・トレーニングを受ける被験者とそれを観察するもう一人の被験者が同時に実験に参加する。トレーニング中には、やはり4種のパターンが提示されるが、ここではこのうち2つが再遂行の対象パターンとなり、そのことはこのパターンが提示されるたびにスクリーンに表示される。つまり、一方の被験者は直接に運動スキルを実行しながら、もう一方はそれを観察しながら、再遂行の予告教示を受けるのである。実験の結果、再認テストの反応潜時には両群とも同様の意図優勢効果が表れたが、スキルのパフォーマンスには観察学習群では直接運動群にはみられない効果が表れた。すなわち観察学習群では、後に遂行するという意図をもつと、意図をもたない場合に比べてエラーが少なくなったのである。これについてBadetsらは、運動スキルの直接学習と観察学習の学習メカニズムの違い、情報の処理過程の違いを示唆するものではないかと述べている。

このBadetsらの結果は、運動スキル学習を理解する上でのひとつの鍵を提供し、また我々の日常でのスキル習得に関連する幾つかの示唆があると思われる。次節でその点も含めて考察し、本論文のまとめとしたい。

5. まとめ

運動スキルの記憶について、習熟に伴う神経経路のシフトの問題、記憶の固定の問題との関連に注目して、この十年余りの間に報告された研究をもとに検討を進めてきた。

スキルに習熟すると習熟前の神経経路からの何らかのシフトが起こることは確からしいが、既に述べたようにどのようなシフトが起こるのかが明確になっているわけではない。Schacterらもシフトが起こることを指摘する一方で、課題自体にもかなり依存するであろうとコメントしている通りである⁵⁾。また、過去の報告例から考えても、このようなシフトはスキル学習に限定されるものではなく、宣言的記憶も含めて記憶の長期化過程で基本的に起こり得る現象だとも考えられる。睡眠による記憶の固定の効果は、運動スキル学習において顕著であることは確かなようである。Robertsonらのオフライン固定説²²⁾を考慮すれば、トレーニング後の睡眠はオフライン状態を得る最も典型的な手段であるため、一般にスキル記憶の固定に睡眠は有効なのだ、ということになるかもしれない。ただ、過去の研究報告から考えると、睡眠による記憶の固定効果もスキル学習に限らず、課題によるというのが正しいように思われる。

神経経路のシフトや固定の現象は、スキル学習に特有なものというよりも、記憶過程において基本的に働くメカニズムだと考えてもよいかもかもしれない。しかしそうだとすると、運動スキル学習とこれらの現象の問題をどう考えたらよいだろうか。もしトレーニング後

にオフライン状態を得ること - これは意識的なアクセスを絶つことと言い換えられるだろう - が、固定効果の本質ならば、記憶内容を言語的に表明しにくいスキルの記憶の場合、宣言的記憶に比べればトレーニング終了後にこの状態が得られやすいのではないだろうか。Badets らの実験で示されたように、「後でもう一度行わなければならない」「後でテストされる」という意図、動機づけはスキル・パフォーマンスの内容にはほとんど影響しないことは、そもそも運動スキルの上達は意図や意識の影響の及ぶにくいところで起きているのかもしれない。また、実験室では、本論文で紹介したように、装置の動きに加えられる負荷が左右で反転するといった運動スキルの干渉課題もありうるが、現実のスキル・トレーニングではトレーニング後に類似の紛らわしいスキルを導入することは少ないだろう(複数の指導者からあれこれ教えを受けることは、これに相当するかもしれない)。これに対して、言語に基づく宣言的記憶の場合、学習後に言語情報に触れる機会から逃れることは睡眠以外には難しい。日常的な環境を考えると、運動スキル学習には本来固定を可能にしやすい要素が含まれていると言うこともできる。一般に、スキルの記憶は何年ものブランクがあっても忘却されずに保持されているとよく言われるが、そのような要因がそれを可能にしているのかもしれない。

最後に、スキル学習における言語的な説明の役割について考えてみたい。運動スキル学習が行為の記憶であり、その内容は言語的には表現しにくいことは、例えば、外野手がフライをキャッチする時、その行為を言語で説明できるとしてもそれは二次的なものであって、言語的な説明が職人技の実行に役立っているわけではない²⁶⁾といった例によく表れている。しかし、スキル獲得の学習過程においては、明示的な説明が学習を促進することも十分考えられるはずである。これには、学習者自身が学習しているスキルに関する言語的な説明を試みる場合もあるし、スキルを教授する側から与えられる場合もあるが、その言語情報は宣言的記憶の対象になるものである。こういった情報が、トレーニング中の手がかりとして、或いは終了後にトレーニングの総括として与えられるような時に、学習効果、固定効果に影響を及ぼすかもしれない。また、Badets らの研究に示唆されるように、運動スキルの観察学習においても、スキルに関する言語情報は学習過程に影響を及ぼすかもしれない。この問題について明らかにしていくことは今後の課題であろう。これに関連しては、Walker ら¹⁷⁾も、宣言的記憶と手続き記憶の区分は有用ではあるけれども、現実の生活ではそれぞれが単独で機能することはまれであり、記憶研究者はそのことを忘れてはならない、と忠告している。

参考文献

- 1) 太田信夫：手続き記憶；箱田裕司（編），認知科学のフロンティア ，サイエンス社，pp.92-119，1992．
- 2) Tulving,E.& Craik,F.I.M： *The Oxford Handbook of Memory*；New York: Oxford University Press, 2000.

- 3) 中島義明 他編：心理学辞典；有斐閣，1999 .
- 4) Markowitsch,H.J. : Neuroanatomy of memory ; In Tulving, E.& Craik,F.I.M (Eds.), *The Oxford Handbook of Memory*, New York: Oxford University Press, pp.465-484, 2000.
- 5) Shacter,D.L., Wagner,A.D. & Buckner,R : Memory systems of 1999 ; In Tulving, E. & Craik,F.I.M (Eds.), *The Oxford Handbook of Memory*, New York: Oxford University Press, pp.627-643, 2000.
- 6) Fujiwara,E. & Markowitsch,H.J. : Brain correlates of binding processes of emotion and memory ; In Zimmer,H.D. et al.(Eds.), *Handbook of binding and memory*, New York: Oxford University Press, pp.379-410, 2006.
- 7) Karni,A., Meyer,G., Rey-Hipolito,C., Jezzard,P., Adams,M.M., Turner,R., & Ungerleider,L.G. : The acquisition of skilled motor performance Fast and slow experience-driven changes in primary motor cortex ; *Proceedings of the National Academy of Science USA*, **95** , 861-868, 1998 .
- 8) LeDoux,J. : *Synaptic self How our brains become who we are* ; New York:Penguin Books, 2003.
- 9) Jenkins,I.H., Brooks,D.J., Nixon,P.D., Frackowiak,R.S.J., & Passingham,R.E. : Motor sequence learning A study with positron emission tomography ; *The Journal of Neuroscience*, **14** , 3775-3790, 1994.
- 10) Karni,A., Meyer,G., Jezzard,P., Adams,M.M., Turner,R., & Ungerleider,L.G. : Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning ; *Nature*, **377**, 155-158, 1995.
- 11) Poldrack,R.A., Desmond,J.E., Glover,G.H. & Gabrieli,J.D.E. : The neural basis of visual skill learning An fMRI study of mirror reading ; *Cerebral Cortex*, **8**, 1-10, 1998.
- 12) Petersen,S., van Mier,H., Fiez,J.A., & Raichle,M.E. : The effects of practice on the functional anatomy of task performance ; *Proceedings of the National Academy of Science USA*, **95**, 853-860, 1998.
- 13) Mayes,A.R. : Selective memory disorders ; In Tulving, E.& Craik,F.I.M (Eds.), *The Oxford Handbook of Memory*, New York: Oxford University Press, pp.427-440, 2000.
- 14) Mandolesi,L., Leggio,M.G.,Graziano,A., Neri,P., & Petrosini,L. : Cerebellar contribution to spatial event processing: involvement in procedural and working memory components ; *European Journal of Neuroscience*, **14**, 2011-2022, 2001.
- 15)Karni,A. & Sagi,D. : The time course of learning a visual skill ; *Nature*, **365**, 250-252, 1993.
- 16)Stickgold,R. : Sleep-dependent memory consolidation ; *Nature*, **437**, 1272-1278, 2005

- 17) Walker,M.P. & Stickgold,R. : Sleep, memory, and plasticity ; *Annual Review of Psychology*, **57**, 139-166, 2006.
- 18) Brashers-Krug,T., Shadmehr,R., & Bizzi,E. : Consolidation in human motor memory ; *Nature*, **382**, 252-255, 1996.
- 19) Shadmehr,R., & Brashers-Krug,T. : Functional stages in the formation of human long-term motor memory ; *The Journal of Neuroscience*, **17**, 409-419, 1997.
- 20) Walker,M.P., Brakefield,T., Morgan,A., Hobson,J.A. & Stickgold,R. : Practice with sleep makes perfect Sleep-dependent motor skill learning ; *Neuron*, **35**, 205-211, 2002.
- 21) Huber,R., Ghilardi,M.F., Massimini,M. & Tononi,G. : Local sleep and learning ; *Nature*, **430**, 78-81, 2004.
- 22) Robertson,E.D., Pascual-Leone,A., & Press,D.Z. : Awareness modifies the skill-learning benefit of sleep ; *Current Biology*, **14**, 208-212, 2004.
- 23) Kuriyama,K., Stickgold,R., & Walker,M.P. : Sleep-dependent learning and motor-skill complexity ; *Learning & Memory*, **11**, 705-713, 2004.
- 24) Rickard,T.C. : Forgetting and learning potentiation Dual consequences of between-session delays in cognitive skill learning ; *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, **33** ,297-304,2007.
- 25) Badets,A., Blandin,Y., & Shea,C.H. : The intention superiority effect in motor skill learning ; *Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition*, **32**, 491-505, 2006.
- 26) Tulving, E. : Concepts of memory ; In Tulving, E.& Craik,F.I.M (Eds.), *The Oxford Handbook of Memory*, New York: Oxford University Press, pp.33-43, 2000.