

形態と機能の概観

もし私たちが自分の生理的な過程を1つ1つ意識的に統制しなければならないとすれば、人間の生命がいかにすばらしいものであり、いうまでもなく実に短いものであるが、想像する余裕などないであろう。最近、自分の呼吸について意識したのはいつだったろうか。この一見単純な作業の複雑さは、運動中や仕事になると、人間の想像を超えて指数関数的に増大する。トレーニング中に、どの筋にどのように血流を増してやるのが判断しなければならないとしたらどうだろう。呼吸数や心拍を上げることまで、自分で判断しなければならないことになる。1分間にどれくらい心拍数を上げてやるのかを、自分で計算しなければならない。血液の酸素供給能力をどうやって増大させるのか、どうやって血液の酸性度を減らすのか、どうやって筋収縮の代謝副産物を処理するのかを見極めなければならない。明らかに宇宙の創造主は、私たちがどうやって呼吸するかを会得することよりも、人間の精神にはもっと重要なことがあるということを知っていた。幸運にも、無意識にできる呼吸と同じように、運動の多くは意識的な注意をそれほど必要としない場合が多い。大部分の運動は、たとえそれが学習された運動であっても、高度に自律的なのである。

「動け！」—たいていの人にはそれで十分である。先生の質問に対する答が分かっただら、あなたは手を挙げ自分の考えを声に出す。意識的な努力をせずとも、ちょっと考えればすぐに答を出せる。しかしながら、こんなことがどうして起こるのかはほとんど説明できていないので、優秀な人々がこの課題に努力を傾けているのである。

全ての運動は、筋の収縮で発生した力の結果として生じる。求められた運動が腕を挙げるという動作であろうと声帯の振動であろうと、このことは事実である。あなたの脳が「動け」と指示を出し、筋が実行するのだ。脊髄や脳幹の運動ニューロンが筋を制御し、整然と協調を保ちながら順々に筋を収縮させる。そうなると今度は、これらのニューロンを統御するものに興味を引かれる。大脳皮質は脊髄運動ニューロンに直接投射をするので、これが必要とされる全てであると考えたくなるかもしれない。私の脳が「動け」といって脊髄にメッセージを送り、そして脊髄がその情報を筋まで伝達する。さて、もしあなたが水の入った鍋を持ち上げて、それが煮えたくいほど熱いということが解ったとしたら、何が起こるだろうか。きっとあなたは鍋を落とすに違いない。いかなる思考もここには含まれていない。ただ反射しかない。事実、あなたは「手を離せ」と自分の手にいいはしなかった。痛みは皮膚の感覚受容器によって感

知され、脊髄感覚ニューロンと介在ニューロンへと伝達されたのである。これらのニューロンは入ってくる感覚情報を処理し、そしてメッセージを運動ニューロンへ送った。その運動ニューロンは筋に働きかけて、あなたの手を開かせ鍋を落とさせた。それと並行して感覚受容器から送られてくる信号は、より高次の中枢に送られ、ずっと後になってからそこで意識的な痛みを感じたのである。もし痛み刺激から手を守るためには脳に頼るしかないとしたら、きっと手に大火傷を負っていたに違いない。感覚情報を脳に伝える作業は、神経伝達の観点から見れば極めて遅い現象なのである。

さて、生後10カ月の子供がハイハイをしながらレンジの方へ近寄って来た瞬間に、沸騰したこの同じ鍋を持ち上げると仮定してみよう。沸騰したお湯が、子供の上にこぼれたらどうなるかを意識的に自覚すれば、手を開くのミリ秒単位で遅らせたりして、反応の行程を変更できるだろう。このことによって、ひょっとすると手の通院治療を必要とするかもしれないが、大した事故を起こさずに鍋をレンジの上に戻すことができたに違いない。明らかに、周囲の環境や状況を認識することによって、反応は変化しうるのである。意識的な思考と反射との間の相互作用は、運動制御の研究の最も興味深い側面である。

1. 自律運動と非自律運動：反射運動の話

反射は、感覚刺激に対して、大部分が自律的で首尾一貫した予測可能な反応である。反射はしばしば固定回路であると考えられている。しかし単シナプス性反射でさえも、完全に不変的なものではない。反射反応は調整（あるいは調教）することが可能であり、それは環境の変化に適應する神経系の能力に帰すべき特徴である。熱い鍋を落とすという先程の例は、ある反射の1例である。ある特定の感覚刺激を与えると、予測可能な運動反応が誘発される。医者が患者の膝を軽く叩くと、患者の足が伸びる。これはとても単純な反射の1例（伸張反射）である。軽い打撃が筋肉を伸ばす。この伸張は感覚受容器（筋紡錘）によって感知され、直接運動ニューロンへと伝達される。感覚求心性線維から運動ニューロンまで、たった1つのシナプスしか含まれていない。だから「**単シナプス性** (monosynaptic)」という用語は、典型的には**伸張反射** (stretch reflex) を記述するために用いられる（図2-1）。伸張反射は単シナプス性であると呼ばれるのだが、筋紡錘から延びる感覚求心性線維は、介在ニューロンや感覚ニューロン

と、また視床などの高次中枢に投射するニューロンとも結合している。そこで処理された情報は運動ニューロンへと戻り、より長く並行した反射弓を形成するのである。それ故に、伸張反射はまた**多シナプス性** (polysynaptic)（つまり2つ以上のシナプスを含んでいる）成分をも持っている。

どんなに単純であろうが全ての反射は、脳から送られてくる信号によって修正されることがある。熱い鍋を子供の上に落とさなかった話は、脳が反射を修正している事例である。脳を直接必要としない複雑な運動に関して、実生活の体験例をとりあげてみよう。

私は今までの人生で、数多く屋外パーベキューやキャンプファイヤーのパーティーに参加してきた。偶然に熱い炭の上を裸足で踏んでしまったら、その痛みを發した足が二度と不愉快な炭に触らないように、すぐ足を引っ込めて周りを飛び跳ねない人はいないだろう。この反応全体、つまり痛い方の足を引いて、もう一方の足で飛び跳ねるために足を伸ばすのは、一種の反射（交叉性伸張反射）である。しばしばこの反射の後に続く呪いの言葉は、反射ではない。しかしながら、痛みのメッセージが脳に受け取られていたというのがよく分かる。このよく目にする夏の光景は、反射経路と脳

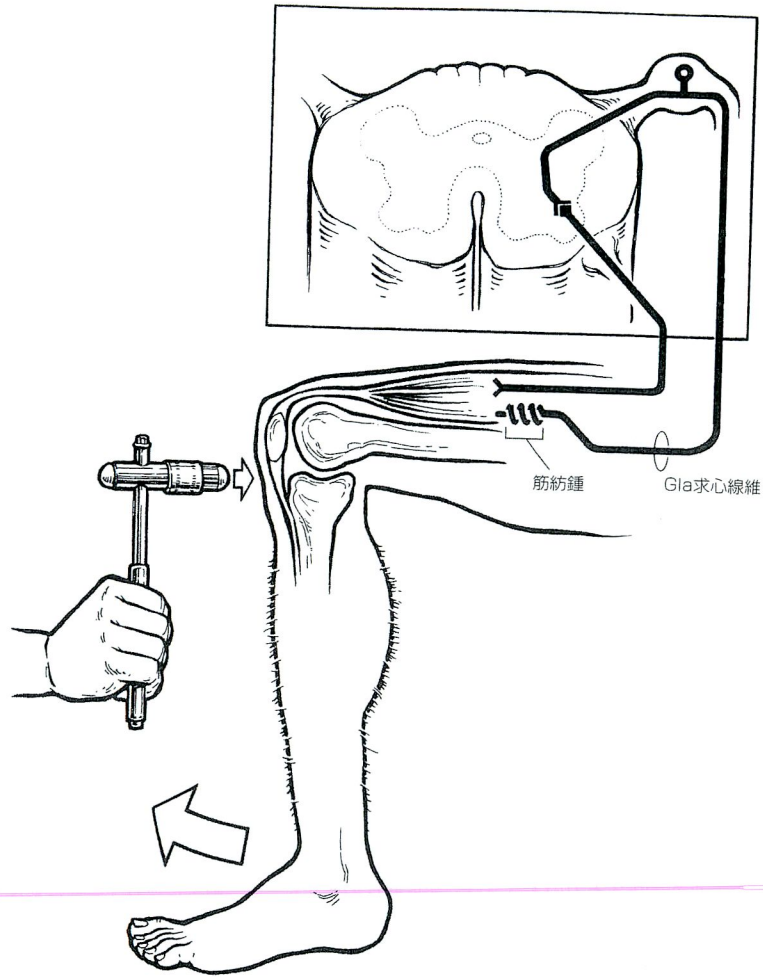


図2-1 伸張反射：検査用ハンマーで大腿四頭筋の腱を叩いて筋伸張を起す。筋紡錘はGla求心性線維經由で大腿四頭筋の α 運動ニューロンにこの情報をシナプス伝達し、結果として大腿四頭筋収縮が起こる。

との統合を含んだ、ある興味深い神経学上の現象を思い起こさせてくれる。『神経系の行動』というミステリー小説を読み解くために、以下のシナリオを考えてみよう。

熱い炭を敷き詰めたその上を自分の意志でまわいで歩き、そのような状況から反射的に立ち退かないでいられる人たちの話を聞いたことや、あるいは映像を見たことが読者にはあるだろう。これ

がどうしてできるのかということが、ずっと科学者たちの間の推測や議論的であった。ある物理学者の理論によれば、不安は足の裏に過度の発汗を促し、そしてこの汗の層はすぐに蒸発する防御性のバリアを提供するらしい。おそらくこの意見は正しいのかも知れない。しかし、著者はびくびくしながら火の上を歩く人なんて見たことがない。著者が見た映像では、火の上を歩く人たちは極めて冷静な一団であることが示されている。神経科学者である筆者は、少しばかり違った解釈を持っている。火の上を歩く人の行為を、足から到達するいかなる痛覚信号も意識的に無視することの出来る能力である、と説明したい。これはおそらく、エンドルフィン（Endorphin）の分泌を伴う神経ホルモンの反応によって遂行されると思われる。エンドルフィン類とは、体内で作られる鎮痛剤である。このエンドルフィンの放出は、交感神経系によって制御される。刺激を与えると、交感神経系つまり「闘争か逃避か」のシステムは、エンドルフィンの放出を引き起こす。興味深いことに、交感神経系の刺激はまた過度の発汗をも引き起こす。

となると、聡明な読者にはもうお分かりだろう。おそらく発汗作用は蒸発性の防御バリアに貢献しており、皮膚の水膨れを防止する。そしてエンドルフィンが痛みを止めるのだ。結局のところ、物理学者たちは「当たらずといえども遠からず」なのかもしれない。神経科学者として筆者は神経科学的な解決を求める傾向にある。一連の異なる教育で育った物理学者は、どこか他のところを見る。しばしばいわれるように、「もし人間の唯一の道具が金槌であったなら、全ては釘のように見え始める」のだ。生物物理学と内分泌学は、神経科学と複雑に絡み合った2つの学問大系なのである。

脳が反射活動を修正できる程度には限界がある。「ぐるぐる回り」という子供のゲームを考えてみよう。最も勇敢な火の上を歩く人でさえ、取って試みようとはしない活動があったのだ。10m足らずを走って印を付けた地点まで行くことから、そのゲームは始まる。そこで参加者は、1つ

の円の中で、垂直に立てたバットの上に頭をつけて、20回ぐるぐる走り回る。自分の回転運動で生じためまいが十分になると、訓練中の宇宙飛行士はスタート地点へ戻る道を探そうとする。いくらがんばって意識的な努力をしても、帰りの飛行の際に自分自身をまっすぐに保つことができない。事実、ゲームの際中に、母親の手づくしのランチが、再度ぶしつけに飛び出すところが見受けられることもある。いくつかの行動は脳によって統御されるが、できないこともあるのだ。

上記の逸話の目的は、運動コントロールにとって、大脳皮質から脊髄運動ニューロンへ送られる「やれ」という命令以外に、多くのものが存在するという例証することである。時には意識的な介入が必要であり、それがまさに妨げとなる時もある。時には運動が純粹に反射であり、また別の時には意識的な制御が反射活動を修正することも可能である。大脳皮質や脳幹・小脳・内耳・視覚系・脊髄それに筋自身からやってくる多重の神経経路は、運動中に果たすべき重要な役割を持っている。それらの役割は、しばしば運動が起こる状況に依存している。初めの身体の位置や心的動機・望ましい運動出力に関する知識・運動に伴う求心刺激の型・バイオメカニクス的な制限など、これら全てのものが反応に貢献しているといふことも、明らかになってきている。しかしこれらがどんな意味を持っているのかを知る前に、まず神経系の様々な構成要素の機能を理解しなければならない。

この章のここからは、運動制御に貢献している主な構成要素について手短かに論じるつもりである。まず筋やその受容器から始めて、大脳皮質まで論じることにする。チーム内全ての選手の個人的な特質や能力を知ることが、まさにコーチがチームをシーズン優勝させる秘訣であるように、神経系の構成要素やその相互作用についての知識は、人間が巧みに・効果的に動く仕組みを理解することに役立つだろう。

2. 筋

一流選手であるか観戦派であるかに関わらず、誰においても運動の個性的なスタイルややり方が見られるのは、運動が筋肉に依存しているからである。筋肉、この工学・分子生物学上の驚異は、人間が設計したいかなるものよりも遙かに効率的に、化学エネルギーを機械作業へと転換する。筋収縮を管理・統制・分離させて、運動の効果的なパターンにすることのできる程度によって、達成される身体的技能や洗練度のレベルがほぼ決定される。古典的な解剖学の教科書である『グレイの解剖学 (Gray's Anatomy)』²⁾という本は、ヒトに関する326以上の筋を列挙しており、ただしその中には血管や腸管内壁にある平滑筋や心筋あるいは個々の多羽状筋は含まれていない。それぞれの筋は、何百何千の筋線維によって構成されている。1本の筋線維は1つの円柱状の細胞である。

骨格筋とは、随意的に制御することができる筋である。全ての筋線維は、脊髄運動ニューロンか

らそれぞれ神経支配を受けている。骨格筋(横紋筋または随意筋とも呼ばれる)を支配するニューロンは、**α運動ニューロン** (alpha motoneuron) と呼ばれている。軸索が枝分かれしているために、1つのニューロンはいくつかの筋線維(または**錘外線維**: extrafusal fiber)を神経支配していることになる。α運動ニューロンとそれが支配している筋線維は、あわせて**運動単位** (motor unit) と呼ばれている(図2-2)。それぞれの筋は、通常複数の運動単位から構成されている。神経線維と筋線維の比率(神経支配比)は、要求される運動の精度によって様々である。きわめて正確で良く調整されていない眼球運動は、1対10から1対50の範囲の比率を持つ外眼筋によって制御されている。つまり1本の運動ニューロンの軸索が、10から50本の筋線維を支配しているのだ。会話や嚥下や嘔吐などの一部に関わる喉頭筋に関しては、その比率はわずかに高い。手は1対100くらいであり、大きな脚の筋肉では、1つの運動ニューロンが200から2000の筋線維を支配しているようだ。

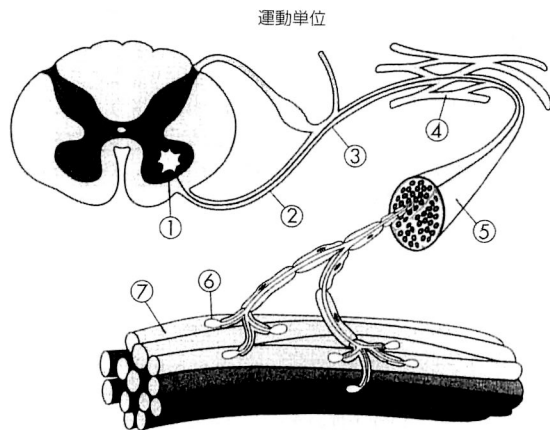


図2-2 運動単位は、α運動ニューロンとそれが神経支配する全ての筋線維からなる。1. 前角細胞；2. 神経根；3. 脊髄神経；4. 神経叢；5. 末梢神経；6. 神経筋接合部；7. 筋線維。(Dumitru D. Electrodiagnostic Medicine. Philadelphia: Hanley & Belfus, 1995より)

全ての運動は筋収縮を必要とする。しかし各々の運動には異なる収縮力が必要とされる。ともかくヒトは、非常に制御の利いた正確な仕方です筋収縮を起こす能力自体ができるように進化してきたのであり、その結果、タイプライターを打つことや顕微鏡下の外科手術・楽器演奏・針に糸を通すことなどのような巧みな作業ができるようになった。

これらの様々な運動技術にとって、制御と筋収縮力の度合いは全く異なっている。筋が発生できる力の量は、新しく動員された運動単位の数や、そこに含まれる筋線維の型、運動ニューロンの発火頻度などに依存する。活動中の運動単位の数を、**運動単位の動員** (motor unit recruitment) と呼んでいる。筋の種類や筋収縮のタイプ(短縮性収縮・伸張性収縮・等尺性収縮)によって、いくつか例外はあるようだが、ほとんどの運動単位はある予測可能な順番で動員される。動員の順序はほぼ**サイズの原理** (size principle) に従っている。最も小さい細胞体を持つα運動ニューロン(疲労抵抗性遅筋線維を支配しているもの)は、一般的にシナプス入力に対して最も低い閾値を持っているために最初に動員される。そしてより大きなα運動ニューロン(大きな力を発生できる疲労性速筋線維を支配しているもの)が続いて動員される。ある仕事に大きな力が必要とされる場合は、動員される運動単位の数が増えるのである。

筋が発生する力の大きさは、発火頻度の変化によっても変えることができる。運動ニューロンは、神経筋接合部に送る活動電位の数を変えることができる。活動電位の発火頻度が増大すれば、大きな力が生み出される。

どれ位強く筋収縮すればよいのかを神経系がどうして知っているのか、若干疑問の残る部分もあるが、個々の筋や腱の中に組み込まれた小さな感覚受容器が発見されて、この問題にいくばくかの光明を見出すことができた。筋線維の中には、**筋紡錘** (muscle spindle) と呼ばれる受容器が存在する。筋紡錘は、筋の伸張に反応する特別なセン

サーである。もう1つの特別な受容器は、**ゴルジ腱器官** (Golgi tendon organ) であり、主に筋-腱接合部に位置している。腱器官は、筋で発生する力の量、すなわち張力に関する情報を供給している。これらの末梢受容器の機能は、筋収縮の制御に絶対に欠かせないものである。腱器官に関しては、この章の後半で論じることにして、当面の課題としては、まず筋紡錘の機能に焦点を当ててみることにする。

3. 筋紡錘

筋の実際の長さやその変化率(速度)に関して、筋紡錘は神経系に情報を供給している。その機能の1例として、あの恐怖の柔軟体操を思い起こせば十分だろう。つまり膝屈曲筋(下肢2頭筋などのグループ)の伸張運動である。全ての運動選手、特にフットボール、バレーボール、スプリント競技のような瞬発力を必要とする選手は、ハムストリングス(大腿後面の筋)のストレッチが重要だと知っている。身体の硬い人が跳躍や短距離走のときのように急激に足を伸ばそうとしたら、ハムストリングス剥離という痛みにあつて競技ができなくなることも間違いなしである。そのためにほとんどの選手はストレッチ運動をして、ハムストリングスの柔軟性を高めるのである。床に背を付けて横たわっているときに、誰かがまっすぐ伸びた足を急に持ち上げると、その足は反射的にその動きに逆らうことに気付くだろう。足を急激に動かされると、ハムストリングスの伸張が起こり伸張反射を誘発する。その結果がハムストリングスの収縮である。これを引き起こすのが筋紡錘であり、より明確に言えば、筋長の変化を検出する**一次求心性線維** (primary afferent)、別名**Gla求心性線維** (Group Ia afferent) の働きである。ストレッチの間、伸ばそうとしている筋が収縮することは、明らかに非効率的である。だからこそ全ての伸張運動は、ゆっくりやらなければならないのである。緩やかなストレッチをすると、あるタイプの筋紡錘の求心性線維による影響が減少し、

上手な運動ができるようになって、足の柔軟性も取り戻せるのである。急激な筋伸張運動は、おもに筋紡錘線維の1タイプである、大きな直径を持つ速い伝導速度のGⅠa求心性線維だけに関係していることに注意しておこう。

筋紡錘は、錘内筋線維・感覚終末・運動ニューロンの軸索から構成されている。1個の筋紡錘は、何本かの筋線維と感覚終末を含んでおり、特殊な運動ニューロンによって神経支配を受ける。その特殊な運動ニューロンは、しばしば**紡錘運動ニューロン** (fusimotor neuron) と呼ばれることもある。現在、3つの型の錘内筋線維 (**核袋1・核袋2・核鎖**) が同定されている。これらの錘内筋線維を、**動的核袋・静的核袋・核鎖**と呼ぶ場合もある。

2タイプの感覚求心性線維終末が筋紡錘の情報伝達する。一次終末と二次終末である。一次終末は大きい直径を持つGⅠa求心性線維と結合し、二次終末はより小さい直径のGⅡ求心性軸索と結合している。神経線維の直径が大きいほど、より速く活動電位を伝導することになる。だからGⅠa線維は速く伝導するし、GⅡ線維は相対的にゆっくりと伝導する。

一次終末は、特に筋の長さの変化率に対応し、速度を感受する。一次終末は伸張の変化に大変迅速に反応するので、筋が長い状態の時と同様に、短い状態の時にも敏感でなければならない。一次終末は、筋が伸張し始めるときに発火頻度を増す傾向にある。筋長の急激な変化を一刻も早く知る必要がある。一次終末の情報は高速の求心性線維で伝達しなければならない。最も太く高速のGⅠ求心性線維が、核袋線維の情報を脊髄へ伝えるのである。

静的核袋2線維と核鎖線維は、筋肉の実際の長さを感知するのに一役買っている。これらの線維から送られてくる感覚情報は、グループⅡ求心性線維によって伝達されるが、太いGⅠ求心性線維に比べると伝導速度はわずかに遅い。GⅠa線維もまたこれらの線維に一次終末を形成しているので、GⅠa求心性線維は速度の情報を提供している

だけでなく、位置感覚や絶対的な伸張に関与していることになる (図2-3)。

筋紡錘の最も興味深い性質の1つは、そして末梢受容器の中でも極めて特殊な位置づけをされる特性とは、中枢神経系からの入力をそれらの筋紡錘が受け取っているという事実である。筋紡錘の感受性は中枢の支配下にあるので、調節可能である。筋紡錘への入力、脊髄内の紡錘運動ニューロンからくる、紡錘運動ニューロンの主な機能は、動的伸張に対するGⅠa線維の感受性を統御することである。紡錘運動ニューロンは、大半が小型の**γ運動ニューロン**である。これらは、錘内線維だけを支配している。ある種の紡錘運動ニューロン (**β運動ニューロン**) は、紡外筋線維と錘内筋線維の両方を支配する。機能的には、(γとβの両方の) 紡錘運動ニューロンは、動的遠心性線維か静的遠心性線維のいずれかに分類される。

動的紡錘運動ニューロン (Dynamic fusimotor neuron) は、GⅠa線維だけを統御し、動的伸張に対して大変敏感に反応する。**静的紡錘運動ニューロン**は、一次求心性線維と二次求心性線維の両方に作用する (図2-3)。静的紡錘運動ニューロンは、GⅠaの背景発火を制御して動的伸張に対する一次求心性線維の感受性を減少させ、二次求心性線維を安定させるのである。

読者はきっと分かりづらいこれらのことに少しばかり困惑を覚えるに違いない。しかし心配しなくても大丈夫である。筋紡錘の生理学自体が現在進行中の話なのだ。これは、複雑な研究分野であり、章末の参考文献や推薦図書には、更に詳細な分析が加えてあるので、そちらを参照していただきたい。

筋紡錘は、脊髄・小脳・脳幹の網様体賦活系・運動野に情報を送る。筋紡錘の機能は、手足の位置 (**固有受容**: proprioception) を私たちが認識するのに必要不可欠である。なぜなら、筋が伸ばされる度合いは、関節角度の変化を示すからである。筋紡錘は運動を検出するだけではなく、筋緊張 (muscle tone) をあらかじめ設定することやその調整にも貢献している。

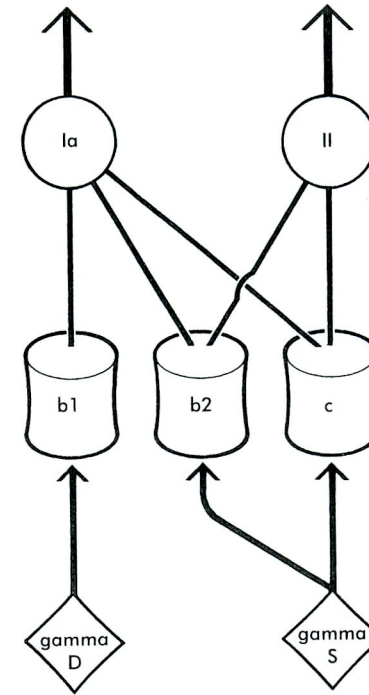


図2-3 γ運動ニューロンから筋紡錘へ送られる駆動力と、筋紡錘の情報を伝える求心性線維との関係。GⅠa一次求心性線維は、3種類の筋紡錘すべてから中枢神経系へ情報を伝える。二次求心性線維は、核袋2と核鎖筋紡錘から情報を伝える。gamma D: 動的γ運動ニューロン、gamma S: 静的γ運動ニューロン、b1: 核袋1筋紡錘、b2: 核袋2筋紡錘、c: 核鎖筋紡錘、Ia: GⅠa一次求心性線維、II: 二次求心性線維 (Manuel Hülligerに基づく概念図)。

緊張 (tone) というのは、筋を制御する運動ニューロンプールの興奮性レベルや、錘外筋の本来備わっている堅さ (バネのような性質)、反射の感受レベルによって決定される。緊張は、筋伸張に対する抵抗度を測ることで臨床的に評価される。緊張は、速度依存的 (動的) 要素と尺度依存的 (静的) 要素に分けることができる。静的緊張の増大は、運動ニューロンの異常な持続性活動によって特徴づけられる。動的緊張増大は、亢進した動的伸張反射にはっきりと現れる。「緊張」が臨床的な概念であるということを理解することは

大切である。理由がいくつかあるが、緊張の臨床的な評価は我々の要求を満たせるほど正確ではない。

その理由の第1番目は、緊張の変化が運動ニューロンの興奮性や反射の感受性の変動に帰因しているのに、筋の機械的な特性 (つまり伸張に対する抵抗) を観察することによって評価されてしまうことである。第2に、反射反応の亢進は、運動ニューロン興奮性の増大 (シナプス入力の感受性増大) によるのかもしれないし、紡錘運動ニューロンが極度に興奮しているからかもしれない。臨

床検査の手続きでは、これらの重要な違いを確定することができない。第3に、緊張は病理学的状態によって変化しうるものである。ニューロン特性の様々な変化によって緊張の変動が起こりうるが、現在の臨床検査の手続きでは、これらのタイプが確定できない。最後に、中枢神経系の障害や病気の後に起こる筋緊張の異常が、伸張反射経路の極端な亢進だけによるものだとすることを示唆する証拠は何もない。他の反射経路も同じく影響を受けているのかもしれないが、今のところは典型的な診断が下されているわけではない。

一定量の緊張は、座業が専門の人にとってさえ必要とされる。例えばこの本を読んでいるとき、座った姿勢やリクライニングの姿勢を維持したりできるのは筋緊張のおかげである。活動によってかなりの緊張増大が必要となる。凍った道を歩いている時に足や胴体で必要とされる筋緊張は、同じダンスの振り付け中に必要とされる筋緊張とはかなり違っている。凍りついた道を横切る人は、いつ何時起るかかわからない予期せぬ平衡喪失に対して備えが必要である。そのために、どの方向からくるか分からない伸張を素早く検出するために、筋紡錘は感受性を高めておく必要がある。筋紡錘が緊張のごくわずかな変化にも敏感であるためには、動的紡錘運動ニューロンからの入力がかじり増大していなければならない。この見解に従えば、筋紡錘の活動は増大し、それゆえ筋緊張が高まるのだろう。

この筋書きとは対照的に、ダンスの型練習では、ある程度筋緊張を前もって設定する必要があるといえる。振り付けダンスの型練習では、特殊な動きのために何百時間もの練習が必要になる。手足を伸ばすことは、ダンサーにとって大変重要なことである。ダンサーなら誰もが、筋を最大限に伸ばした姿を実現させたいと望んでいる。例えば脚を最大限に伸ばすためには、ダンサーは膝屈曲筋からの抵抗を最小限に抑えたいと望むだろう。だから筋緊張は、膝屈曲筋よりも大腿四頭筋の方が高く設定されることになる。膝屈曲筋の紡錘感受性と緊張は、低下させるべきである。この変化は

運動学習を反映している。この見解は直接検証されたわけではないが、実際のところ筋紡錘系は、それぞれの動作に必要とされる最も有利な筋緊張を予知することを学ぶようである。 α - γ 協調(alpha-gamma coactivation)・サーボ補助機構理論(servo-assistance theory)・筋紡錘準備(fusimotor set)などの用語や理論がある。このような理論は、筋紡錘の感受性・筋緊張・錘外筋線維の随意的な活動と、これらの変数を協調させるにあたって、紡錘系が状況に適した事前設定をしていることと関係している。筋緊張や固有受容に対して貢献することだけが、筋紡錘の機能ではない^{29, 51}。たとえ筋紡錘が1800年代から世界各地で研究されているとしても、科学者は今でもこの興味深い器官の新しい側面を発見し続けており、その正確な機能について議論しているのである。

運動制御に対する重要性といえば、筋紡錘は筋収縮を調節したり円滑にしたりすることにも重要な役割を果たしている。例えば、コップの飲料水を取ろうとテーブル越しに手を伸ばすとき、到達運動ができるように一群の筋が収縮する。大変重要なことに、この動きに抗するあらゆる筋(拮抗筋: antagonist muscle)は弛緩するのである。これは滑らかな運動を可能にしてくれる。筋紡錘の活動変化は、これができるように貢献しているのだろう。いついかなる瞬間においても、中枢神経系は情報の集中砲火を浴びている。入力には優先順位が必要となる。その時の状況や求められた課題によって、特定の感覚情報は他より重要となる。時には情報が矛盾していることも当然起こるに違いない。ばらばらの情報が適切に統合されなければ、結果として起こる運動が効果的ではなくなるだろう。筋紡錘を制御する紡錘運動ニューロンは、脳や脳幹・末梢感覚受容器から送られてくる様々な信号を統合するために良い位置を占めていて、要求される運動に対して必要かつ適切な筋緊張を提供している。このことが、運動制御や円滑な運動の達成にかなり貢献しているのである(図2-4)。

筋紡錘は、筋長変化の状態を神経系に次々へと

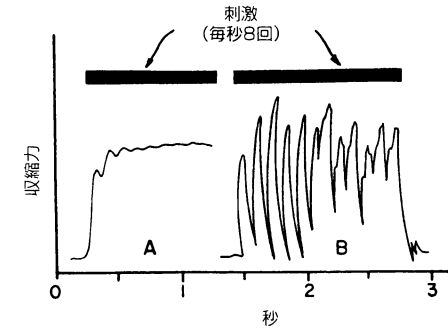


図2-4 筋収縮力に対する筋紡錘の効果。Aは健常時に刺激された筋を示す。Bは筋紡錘入力が神経遮断された筋を示す (Guyton AC. Textbook of Medical Physiology. Philadelphia: WB Saunders Co., 1981より)

フィードバックしている。おそらく筋紡錘は運動の修正を補助したり、求められた課題に対して運動が適切であることを確実にしたりしている。筋紡錘なしでは運動失調が起こり、外乱に対して適切な補正を行う能力を失うことになるだろう。また筋紡錘は、別の仕方でも運動技能を最適化することにも役立っている。

ここでちょっと休日のショッピングについて考えてみよう。クリスマスイブの日に、あなたは地元のショッピングセンターへ行く用事があるとしてよう。人間の考えることはみな同じで、イブの日にお出かけするのはあなた1人ではないから、とんでもなく離れたところに駐車せざるを得なくなる。数時間後、手にいっぱい袋を持って駐車場に戻ってくる。車に戻るまでのどこかの地点で腕の筋は疲れてきて、袋の重荷を支え続けようとする上腕二頭筋の能力を超え始めることになる。もはや肘を曲げていられなくなって、上腕二頭筋がまだ最大限に収縮し続けていたとしても、上腕二頭筋は伸び始める運命にある。筋の伸張は、伸張反射を引き起こす筋紡錘を活動させる。反射活動は骨格筋を更に興奮させ、骨格筋の収縮力を増大させることになる。このように筋紡錘は、脳からの指令とは関係なく、より強い収縮を発生させるために反射を引き起こして、筋疲労をいくぶんなりとも補っているのかもしれない。このタイプの

反射的補償には限度がある。また動機づけもある役割を果たし、脳がますます関係するようになるのである。体力を使い果たして、もはや精神力に頼らなければならない状態の「壁」は、単にマラソン選手の現象なのではない。さて、凍りついた駐車場を歩いている、重荷にさいなまれて疲れはてた買い物客のこと考えてみよう。そうすれば事情が分かるだろう。筋紡錘は驚くほど複雑な構造を有しているが、その控え目な大きさ(約5mm)のために筋紡錘の途方もない役目が見えにくくなっている。これらの受容器とヒトの神経系の不思議さを理解できるようになるには、まだまだ論じることがある。

ここに来て、筋紡錘の駆動力や伸張反射を意識的に制御することが可能なのだろうか、読者は疑問を感じるかもしれない。長い間科学の通説では、筋紡錘の感受性は意識的に制御することができないというものであった。しかし今ではそれが真実ではないように思われる。ヒトはどうやら伸張反射の感受性を調節することができるのである。

ニューヨーク州・アルバニーのWolpawの研究室では、精神的かつエレガントな一連の研究を続けており、条件づけと筋電図のフィードバック技法を使って、サルが伸張反射の増幅率を変える能力を持っているということを証明した^{12, 63}。もし

サルを上手く動機づけてきたなら、運動ニューロンの興奮性を増加させることも減少させることも訓練できるだろうと彼は仮定した。彼は正しかった。バイオフィードバックを使って、報酬の食べ物⁹²を受け取るために、運動ニューロンの興奮性を増減させることをサルは学んだ。彼らの研究は、このタイプの学習に関連するシナプス前膜とシナプス後膜の変化を同定するところまで発展した。運動学習 (motor learning) は、神経系全体の神経結合・細胞膜・伝達物質の貯蔵と放出などの可塑性 (plasticity: 変化または適合性) を伴っているように思われる⁹³。

ヒトの場合はサルよりかなり有利である。ヒトの α 運動ニューロンや γ 運動ニューロンは、サルをはじめとするどんな哺乳類よりも、大脳皮質からより直接的な (理論的にはより強力な) 神経支配を受けている。この違いは、ヒトが大脳が未発達な動物よりも、筋収縮や姿勢緊張を調節するための優れた能力を発達させてきたことを示唆している。事実、Emory大学のWolfとSegalは、ヒトが伸張反射を意識的に変える能力を持っていることを実証した。筋電図のバイオフィードバックを用いて、Wolpawのサルよりも短い時間で、被験者は伸張反射を調整することができるようになった^{94,95}。反射活動を制御する能力は、中枢損傷患者のリハビリテーションに将来役立つかもしれない。

大脳皮質は、筋紡錘や筋の機能にとって、非常に重要であるように思われる。脳卒中の発作後、影響を受けた筋は麻痺 (部分麻痺) する。速筋 (FT) 運動単位が萎縮し、運動単位の動員が弱まる (つまり運動単位の発火頻度による調節が消失する)。これは単に筋を使わないせいではない。筋活動の調整には、大脳皮質のような高次中枢が重要であることを反映しているように思われる。

伸張反射の人体への応用は、すでに他の分野から始まっている。力の出力を増加させるために、伸張反射を利用するトレーニング技術が発達してきている。プライオメトリクス (plyometrics) は、随意収縮が始まる前に筋肉を素早く伸張させ

るスポーツ訓練技術である。予備研究によると、他のより伝統的な訓練方法よりも、この技術を使うと筋力の増加が早く起きることが分かった。この技術はたぶん伸張反射を含有しており、ほぼ間違いなく筋と腱組織のバイオメカニクス特性を利用している。実際にこの技術は、様々な神経疾患の患者を治療するために、理学療法士がかつて利用していた療法を応用したものである。随意収縮の力を増大させるために、理学療法士はしばしば麻痺筋に対して急激な伸張を用いている。

紡錘運動ニューロンの駆動力や筋紡錘活動を調整する神経系の能力は、筋紡錘や他の末梢受容器から受ける求心性フィードバックに依存している。適切なフィードバックがなければ、筋力の調節は混乱し、筋疲労の影響を軽減する代償機構は損なわれることになる^{96,97}。

これらの結果は、運動選手や療法士および患者に、筋収縮をこれまで正しいと思い込んでいたものと違ったやり方で制御できる希望を与える。現在考えられているように、筋紡錘が運動に備えて筋緊張の背景活動を事前に調節しているならば、そしてこの過程をもっと意識的に制御できるとしたら、状況に応じて筋の伸張反射の増幅率を変えることができるという証拠の一端を得たことになる。痙性 (脳卒中・脳性麻痺・脊髄損傷などから起きる筋緊張の増加) の患者は、 α 運動ニューロンや γ 運動ニューロンの活動を变化させることができるかもしれない。それによって運動を損なう痙性の効果を減らすことができるだろう。

他の部分から運動ニューロンへの投射がもっと分かるようになれば、なぜ優雅に動ける人がいたり、いかなる見かけの調和にも欠ける人がいたりするのか、なぜ感情が競技の成績に直接影響を与えるのか、なぜある技術がリハビリの効力を高める利点があるのかということに関して、光明を与えてくれる興味深い話が見えてくる。

ただし筋紡錘は、運動に必要な情報を供給する受容器の一種にすぎない。姿勢や運動を制御するためには、筋の長さだけでなく、筋緊張をモニターすることも必要になる。

4. ゴルジ腱器官とIb線維

この章ですでに記したように、ゴルジ腱器官は筋張力に反応する。筋を伸張させても、筋自体が収縮しても筋張力は生じる。1つの腱器官には、筋線維が多数つながっているが、10~15本が典型的である。1運動単位からは1本の筋線維だけが腱器官に作用している (図2-5)、1腱器官は10~15の異なる運動単位から筋線維を1本ずつ受け取っていることになる。つまり腱器官全体としては、個々の筋線維の張力を細かく感知するよりは、全体の筋緊張 (より具体的には全筋緊張の一部) をモニターするのである⁹⁸。1つの筋全体が発揮する力の情報を拾うためには、各筋部分に由来する腱器官全体の総和情報を、中枢神経系は利用しているのだろう。

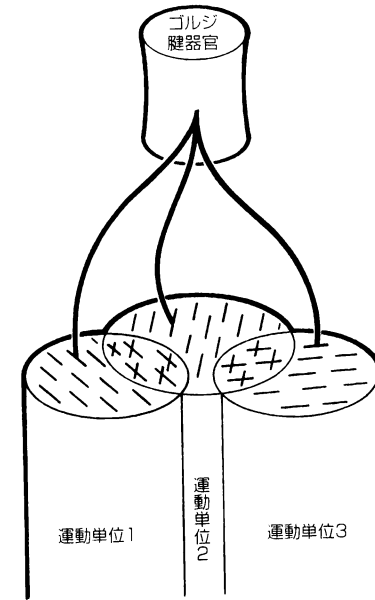


図2-5 1個のゴルジ腱器官は、数個の運動単位の筋張変化を感知する。ゴルジ腱器官は、各運動単位から1本ずつ筋線維の変化をモニターすることになる (Manuel Hulligerに基づく概念図)。

収縮によって生じる筋張力の変化に対する腱器官の閾値は低く (つまりわずかな変化に反応しやすく)、筋を伸張したときに発生する張力に対する閾値は高い。実際、筋を伸張しても必ずしもゴルジ腱器官は興奮しないが、筋収縮が起これば必ずこの受容器は興奮する。遠心性収縮 (伸張性収縮: eccentric) や受動的な伸張よりも、求心性収縮 (短縮性収縮: concentric) に対してゴルジ腱器官はずっと鋭敏であると報告している研究者がいる。一方で、遠心性収縮で腱器官の活動が増すという報告もある⁹⁹。求心性・遠心性筋活動の両方で、紡錘運動系の活動レベルが静止状態よりも上昇することが報告されている。腱受容器によって検出された感覚情報は、GIb求心性線維を経由して伝送される。

腱器官のGIb線維は、非相反抑制 (nonreciprocal inhibition) を仲介している。これは自律抑制

(autogenic inhibition) とも呼ばれていて、主役である**主働筋** (agonist: 主動筋・作動筋など様々な用語が使われている: 訳者注) とその**共同筋** (synergist: 協働筋・協力筋などとも呼ぶ: 訳者注) への抑制入力のことを指し、拮抗筋への興奮入力を伴っている (図2-6)。Gib 介在ニューロンによって、主働筋を支配する運動ニューロン群が抑制され、拮抗筋を支配する運動ニュー

ンが興奮する。腱器官は筋が緊張することで興奮するから、この緊張シグナルはGib線維を通じてGib 介在ニューロンに伝わり、Gib 介在ニューロンは主働筋と拮抗筋を支配するα運動ニューロンを、それぞれ抑制させたり興奮させたりすることになる。Gib 介在ニューロンは促進性と抑制性の2通りあるので、腱器官が興奮すると、非相反支配だけでなく他にもいろいろな反応を生じてしま

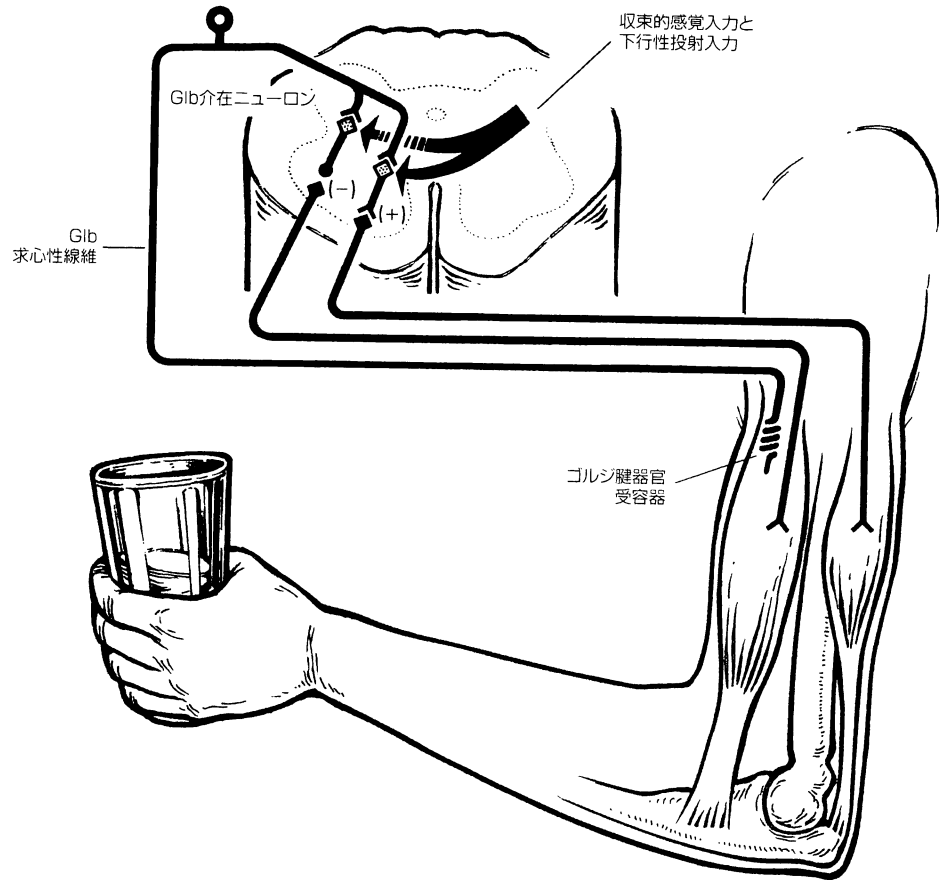


図2-6 非相反抑制 (自律抑制)。ゴルジ腱器官の受容器は筋力の変化を感知する。Gib 線維はこの情報をGib 介在ニューロンに伝達することで、収縮中の筋収縮を抑制し拮抗筋を興奮させる。

うのである。筋張力が次第に増加していくと主働筋が抑制されるという現象は、腱器官とGib線維に起因している機能だが、これが間違っただけを生んでしまったのである。

筋が収縮したり引っ張られたりするとき生じる筋張力が、機械的な許容量を超えないように保護する反射に、腱器官が関与していると考えられたことがある。張力が危険なレベルに達すると、損傷を防ぐため、腱器官が筋に神経抑制を開始するものと思われたのだ。折りたたみナイフ反射 (clasp-knife reflex) もまた、腱器官の機能として考えられていた。この異常な反射は痙縮の患者によく見られ、一般的に皮質脊髄路が障害されている徴候である。折りたたみナイフ反射とは、筋が受動的伸張に対し最初は抵抗するものの、ジャックナイフの刃のように途中から突然抵抗をしなくなる現象である。腱器官とGib線維が筋張力をモニターする役割を果たし、主働筋運動ニューロン群を抑制できることを考えあわせると、腱器官とGib線維が過剰な筋張力増大に反応して、筋の弛緩を引き起こすと、科学者や臨床医が仮定したのも無理はない。しかしこの筋緊張を解放する防御反応に関連があるのは、腱器官よりも、**自由神経終末** (主に直径の小さなGIII, GIV線維であろう) と今日では考えられている。これは腱器官が関わっていないという意味ではない。事実、Gib 介在ニューロンには腱器官からの入力に加えて、上位中枢や多感覚器の末梢求心性経路からの豊富な入力が集まっており、腱器官とGib線維は、非

相反抑制だけでなく様々な反射的・非反射的な感覚運動行動に関連していることがうかがえる。

Gib 介在ニューロンは、GIIa線維・異名筋由来のGib線維・皮膚や関節からの求心性線維や、GIII・GIV線維から入力を受ける。表2-1に感覚受容器とそれに対応する求心性線維が一覧になっている。この求心性入力というのは、同名筋の運動ニューロンや単一関節由来の線維からの入力に限られているわけではない。一側肢全体に由来する多感覚入力が、Gib経路に影響を及ぼしている。Gib 介在ニューロンは、小脳核 (室頂核)・小脳前葉および脳幹領域だけでなく、赤核脊髄路・前庭脊髄路・皮質脊髄路からも上位性の入力を受けている。上位中枢からの入力はGib経路の活動を調節し、状況に合った適切な筋力を出力させる。この説を支持する事実として、Gib線維は脊髄介在ニューロンに投射して筋力の反射的制御に介在しているだけでなく、脊髄小脳路の起始細胞にも投射していることが挙げられる。この経路あるいは別の経路で伝えられる情報は、最終的に大脳皮質に到達し、筋張力の意識的知覚に関わっているのだろう。

腱器官とGib線維が制御していると思われる運動行為の例として、あやうく大惨事になりかけた筆者の体験について考えてみたい。先日、私は机に手を伸ばしてコップを取ろうとした。そのコップには飲み物が半分しか入っていないことを忘れていて、コップは満杯だと思い込んでいた。だから予想よりもコップはかなり軽かった。コップを

表2-1 感覚受容器の分類

求心性線維	受容器	伝導速度 (m/sec)
GIIa	筋紡錘一次終末	70-120
GIIb	ゴルジ腱器官	70-120
GII	被包性終末: 筋紡錘二次終末 マイスナー受容器・メルケル受容器	30-70
GIII	毛・内臓・温度感覚・痛覚受容器	5-30
GIV	主に侵害受容器 (痛覚) 筋後自律神経線維・内臓受容器 機械受容器	0.5-2

(Nolte J. The Human Brain, 3rd ed. St. Louis: Mosby-Year Book, 1993 より)

つかんで持ち上げるのに必要な力を出す命令を脳は筋に送ったが、筋受容器、とりわけ筋紡錘と腱器官は「おい、そんなに重くはないぞ、力を弱めろよ!」と叫びだした。肘の屈曲筋はコップを持ち上げるのに必要以上の力を出したので、腱器官の活動がこの食い違いに反応し、反射的に肘屈曲筋の出力を適切なレベルまで抑制したと推測できる。肘伸筋(拮抗筋)の筋紡錘も確実にこの反応に関わっており、予想外の急激な伸展が拮抗筋に生じたことを中枢神経系に伝えている。腱器官や筋紡錘の迅速な反応がなかったら、必要以上の力を出し続けてコップを顔にぶち当て、膝がコップの中身を飲みほすはめになっていただろう。

まだ直接検証された訳ではないが、腱器官と筋紡錘は到達運動や把握運動のような課題中に活動しているに違いない。これらの運動を調べた非常に面白い研究が数例ある。手を伸ばして物体をつかもうとすると、あなたもそれがすでに学習された課題であるかのように、上肢の共同作業が形成される^{17, 20}。手がゴール地点に到達する前から、指先は物体の大きさと重さに適するよう握力を、経験によって出し始めるのである。この学習では、筋受容器をあらかじめ調節しておく必要がある。

筋収縮をするために、中枢神経系は一通りの選択に答えなくてはならない。状況に応じてどの筋を興奮させるか、どの運動単位をどれくらいの量興奮させるか、運動単位や筋収縮をどれくらい持続させるかを選択しなければならない。そして腱器官は、この選択過程に関わっている。しかし、腱受容器は他の受容器とも協調して運動出力をモニターし、制御しなくてはならない。例えば、GIbとGIa線維は同じ介在ニューロンに収束し、手のような例外を除けば、筋紡錘と腱器官の数の間にも密接な関係がある。これらの事実、筋長と筋力は別々に制御されているのではないことを示している。むしろ固有受容感覚に要求されるものと同様、他の感覚線維の並行処理と同時に、GIa線維とGIb線維の同時並行処理とフィードバックが生じているに違いない。上位中枢からIb

介在ニューロンへの入力には、ここに入力される刺激をフィルターにかけると、筋疲労などの状況次第では、特定の受容器からこの介在ニューロンへの入力を強めたり弱めたりする役目があるのかもしれない^{10, 25, 12, 14, 53, 57}。腱器官に関する論述には推測の域を出ないものが多いが、それは腱器官の正確な機能がまだわかっていないからである。技術的な制約があるために、腱器官の機能研究は非常に困難を極めている。依然として誤解が多いのではあるが、新技術が開発されるに従って、神経科学者はこの複雑な姿を徐々に解き明しつつある。腱器官は抗重力筋(足や背中・首の伸筋)により多く存在していることがわかっており、これらの筋、特に近位筋はまた、前庭核(vestibular nucleus)からも豊富な入力を受けている。重力に関する筋緊張をモニターしながら、前庭入力を組み合わせることで、腱器官は空間上の頭と体の方位を調節しているのだろう。しかし、腱器官が詳細に研究されているのはネコの後肢であることに注意しておくなくてはならない。四足歩行のネコの抗重力筋は二足歩行のヒトのそれとは異なるので、短絡的に比較することはできないからだ。神経科学や運動制御研究の専門家達によって、中枢神経系の機能には、種特異性があることが次第に明らかにされている。

これまでの話をまとめてみると、実験データとじっくりくのは、腱器官の受容器は脊髄に入力を送ることで、運動出力、特に筋力特性を反射的に制御することに関わっているという見方である。腱器官の入力は上位中枢にも伝達され、そこでは意図的な力の調節に用いられているのだろう。腱器官は筋収縮の円滑な収縮調節に役立っているようだ。腱器官単独あるいは腱器官の入力と他の感覚入力統合されることで、筋線維が別々に制御されるのではなく、手足の様々な筋群間の力が調律され、身体運動の要求に答えているのである。腱器官の活動は、力に対して線形的に増加するわけではない。腱器官が力に比例してフィードバック抑制を強めたら、意図した運動単位の動員がずっと困難になってしまう(つまり収縮力が

強まると、Ib線維を介した非相対的抑制も強まるので、負荷を持ち上げるのに必要な運動単位の増加が難しくなる)。ヒトが運動している時の、運動単位あるいは筋全体の収縮力と腱器官の発火頻度との間の関係はまだ分かっていない。この他にも腱器官に関する問題がいくつも残っている。Ib線維がIa線維と同じ介在ニューロンに収束する可能性があるからには、Ib線維はγ運動ニューロンに影響を及ぼして、筋紡錘の感受性を変化させるのだろうか。腱器官が力をモニターしているのなら、うまく機能するためには筋力の正確な制御が欠かせない手やあごの筋肉で、この受容器がなぜ欠落しているのだろうか。腱受容器の機能に関する問題が解決しても、さらにそこから3つの問題が派生してしまう。ヒトの神経系に関連していれば、どこの場所でもこの手のことがいえるか、この研究がいかに人を病み付きにさせるか、そろそろお分りになったのだろうか。

5. 脊髄

筋と筋受容器は、運動を行うための機械だと見なされる場合がある。これからこの“機械”を我々はどう制御しているのか、調べてみることにしよう。脊髄は、脳からの信号と末梢受容器からの信号とが行き交う高速道路に例えられる。ところが実際には、脊髄は単純な通り道ではなく、高次中枢から独立しながら、反射やリズム運動のパターン生成を自前でできる回路網である。また研究が進むにつれて、脊髄は、歩行や走行などのより複雑な運動に関わる回路も含んでいると思われるようになった。

筋を直接支配する運動ニューロンは、脊髄と脳幹だけに存在している。また脊髄は自律神経系の迷走神経を含むと同時に、多様な感覚入力を身体各所から受け取っている。これらの感覚入力の処理は、脊髄と脳幹で始まるのである。この処理過程はまだよく分かっていないが、ここでは信号の線形的な加重と、ある特定の経路における信号伝達の調整や開閉などの非線形的な処理とが行

われている。これらの機能は、ひっくり返って統合と定義されることがある。この感覚と運動の統合は、動作をうまく行う上で不可欠である。脊髄では、刻々受け取る求心性入力に基づいて運動出力を変化させるといった、かなり自律的な制御を維持している。末梢からの感覚入力を統合することに加え、この感覚入力をさらに統合するために、脊髄は小脳・脳幹・大脳皮質などの高次の統合中枢にも感覚情報を送らなければならない。逆に、中枢からの情報を脊髄の回路に運ぶという役割もある。これは比較的単純な生理的機構によるものである。脊髄の複雑さと見事なまでの制御のやり方は、我々の運動レパートリーの多様さからも一目瞭然であるが、これは無限に近い回路結合とその可塑性、そして状況に応じて迅速に機能を変化させる能力によるものである。

脊髄の灰白質と白質は、局在的(topographical)に構成されている。灰白質は主にニューロンの細胞体を含み、白質は上行路系と下行路系を形成する軸索を含んでいる。灰白質の中では、特定の細胞はかなり限局された特定の場所に配置されている(図2-7)。

また行路系(tract system)も同様に組織化されている(図2-8)。例えば、皮質脊髄路は脊髄側索の特定の場所を占有しているし、脊髄視床路はそれよりも腹側部を占めている。ほとんどの行路系はかなり明確に区別できる神経束を形成しているが、同時にかなりの重複も存在する。それぞれの行路系には、腕の再現と胴体と足の領域を分離できるような層構造が存在し、このような構造を体性局在(somatotopy)という。この構造についてはこの章では詳しく述べないが、体性局在についてより詳しく知りたい読者は、この章末に挙げた基礎的な神経解剖学の教科書などを参照されたい。この脊髄内部の局在構成は、特に臨床医学や神経病理学に興味を持つ人にとっては、決して些細なことではない。脊髄の損傷位置は、結果として起こる兆候や症状・障害を教えてくれるからである。本節の残りの部分では、脊髄に位置する細胞の種類とその機能を簡潔に述べることにす

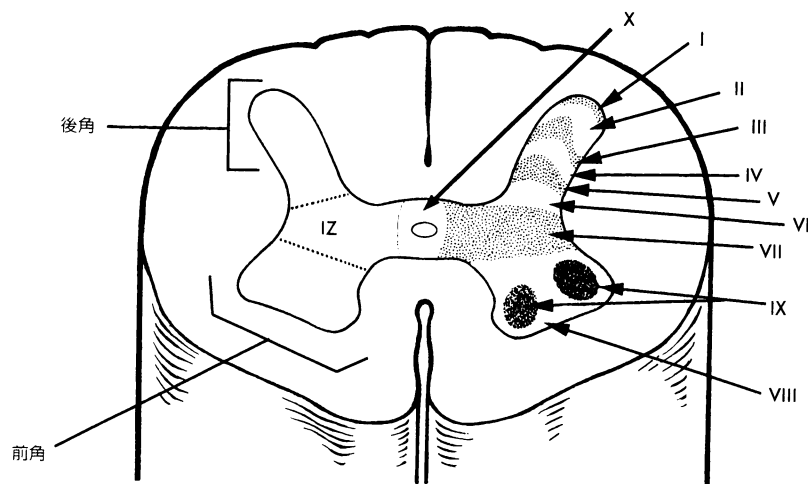


図2-7 脊髓の灰白質には細胞体があり、白質には上行路と下行路両方の軸索がある。特定の細胞は灰白質の特定の場所に位置する (I~X層)。感覚ニューロンは主に後角に、運動ニューロンは前角にある。介在ニューロンは中間層 (IZ) にある。

る。脊髓の細胞構築の知識は、脊髓の回路と機能を理解するために必要な第1段階である。

脊髓の灰白質は、前角 (ventral horn)・中間層 (intermediate zone)・後角 (dorsal horn) に区別することができる。この区別はさらに I~X の番号をつけた層に細分化される (図2-7)。後角には介在ニューロンと、何種類かの上行感覚路の起始ニューロンがある。中間層は脊髓のブラックホールとでもいうべきもので、ここには無数の既知の介在ニューロンがあり、未知の介在ニューロンもほぼ間違いなく存在している。前角には主に運動ニューロンがある。

運動制御に関係する脊髓の機能は、大きく次の3つに分類できる。

1. 感覚情報の処理と統合
2. 運動の出力 (分節性反射とリズム活動を促進する回路)
3. 自律神経系の出力

感覚情報の処理はまず上行線維の入口で始まり、主に後根を経由して後角に入る (図1-3)。これ

らの求心性線維は、末梢の受容器から受け取った様々な情報を運ぶ。筋紡錘と腱器官については既に述べたが、他にも触覚・圧力・温感・冷感や侵害刺激などの情報を後角に伝える受容器もある。感覚性求心性線維は後角に入ったところで枝分かれし、1つの感覚受容器が数百のニューロンに影響を与えていると考えられている。後角にあるニューロンのほとんどは介在ニューロンである。感覚情報の処理は、この介在ニューロンから始まる。というのも各介在ニューロンは、複数の受容器由来の感覚神経から感覚情報を受け取っているからである。その後介在ニューロンは、脊髓内の他のニューロンに投射するものもあれば、軸索が上行感覚路を形成し、より高次の中枢へとシナプス結合する (脊髓小脳路・脊髓視床路など) 場合もある。他の求心性線維 (特にG1a線維) は、後角のニューロンを迂回して前角の運動ニューロンと直接シナプス結合し、単シナプス性反射弓を形成している (伸張反射など、図2-1)。脊髓のニューロンと求心性線維は、直接または間接的に上位中

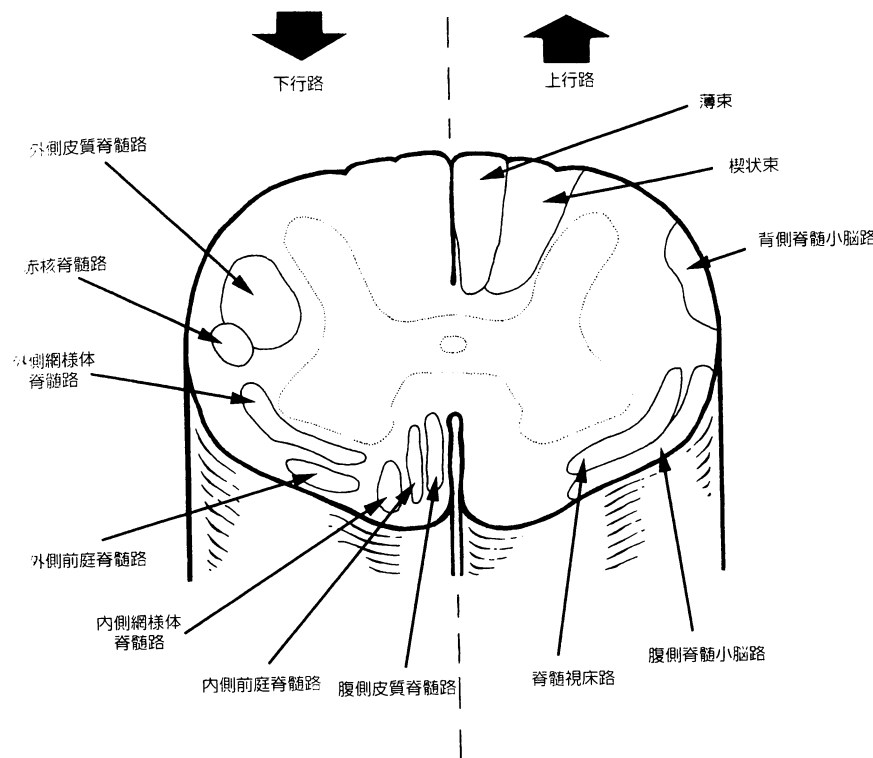


図2-8 各脊髓路のおよその位置。説明のため左側に下行路、右側に上行路を示す。実際には上行路と下行路は両側にあり、一部は重複している。

根から下行性入力を受け取っている。この下行性入力は、ニューロンの感覚入力に対する感受性に影響したり、感覚線維の軸索終末からの神経伝達物質の放出に影響したりする。ある求心性線維は、他の感覚神経にシナプス前結合をしており、神経伝達物質の放出に影響している (3章参照)。このように求心性感覚入力・介在ニューロンの活動・脳幹や大脳皮質からの下行性入力などが感覚処理を調節しており、結局のところ環境に対する我々の知覚を調節しているのである。

運動出力には、脊髓 (分節) 反射反応とリズム

運動の創出、そして随意運動などがある。筋収縮を支配する運動ニューロンは、脊髓の前角に位置している。 α 運動ニューロンは錘外 (随意) 筋線維に投射しており、やや小型の γ 運動ニューロンは錘内 (筋紡錘) 筋線維に投射する。両生類で最初に発見された β 運動ニューロンは、錘外・錘内両方の筋線維に投射しており、人間にも存在していると考えられている。運動ニューロンの軸索は、前角から出て前根を通る。そしてここから末梢神経 (運動性遠心性線維と感覚性求心性線維の両方を含む) を形成し、それぞれの標的筋まで続いて

いる。運動ニューロンは、感覚線維・介在ニューロン・下行経路から広範な投射を受けている。これらの入力のあるものは興奮性であり、あるものは抑制性である。運動ニューロンはこの入力を処理しながら、個々の筋収縮または筋群の協調的な収縮をガイドするために利用している。

脊髄（分節）反射は運動出力の1種である。反射とは、特定の感覚入力に対する高度に自動化された運動応答だと定義される。反射には単シナプス性結合（伸張反射など）や、多シナプス性（屈曲引込め反射など：3章参照）のものがある。ある反応に関与する回路の結合状態が複雑になって、他の回路も巻き込むようになってくると、それらの活動で起こる運動行為はもはや反射と呼ぶべきではなく、リズム運動の発生または筋の共同作業と呼ぶべきものになる。中枢パターン発生器（central pattern generator）という言葉は、例えば呼吸・咀嚼・爪掻（痒いところを後脚で引っ掻くこと）・歩行など、リズム運動に関係する哺乳類の脊髄や脳幹の神経回路を表現するために使われる。単純な単シナプス性反射を含む場合にも、複雑な中枢パターン発生器間の相互作用の場合にも、上位からの下行性入力と求心性入力の両方とも運動出力に影響を及ぼす。このような反射回路の調節には、ある場合には単一で、ある場合には共同で働くような、様々な機構が関与している可能性がある。例えば、G1a線維と α 運動ニューロンだけが含まれる伸張反射でさえも、様々な影響を受けているのである。

G1a線維は、下行路や他の求心性線維から、シナプス前段階で抑制性の入力を受けている。シナプス前抑制（presynaptic inhibition）とは、神経伝達物質が前シナプスから放出される量が減少することをいう。一方シナプス前興奮（presynaptic excitation）とは、それとはやや異なる機構で、神経伝達物質の放出量が増加することをいう。シナプス前興奮・前抑制による神経伝達物質の増加・減少は、どちらもシナプス後ニューロン（この場合は α 運動ニューロン）に影響を与える。伸張反射の反応性は、 α 運動ニューロンの興奮性の

影響も受ける。他の感覚入力または介在ニューロンで α 運動ニューロンに収束するものは、G1a線維の入力に対する応答性を増減させていると考えられる。IPSPとEPSPの時間加重と空間加重について、読者は多少とも知っておく必要がある（3章に要約がある）。

すなわち、反射は読者が思うほど典型的なものではないのである。その具体例として、人間の幼児における伸張反射の実験報告がある^{11,12}。もし赤ちゃんが満足げで幸福な状態ならば、反射は低緊張性（すなわち受動的な伸張に対する抵抗の減少）となる傾向が見られる。母乳による授乳中はこの減弱が顕著になる。一方、もし同じ赤ちゃんが動揺した状態であれば、伸張反射は強くなる。このような時に腿を軽くたたいてやると、激しい過緊張性の反応が起こっただけではなく、近傍の筋にまで反応が広がってしまう。同じ求心性入力によって、まったく異なった運動応答が起こったのである。感情の違いも、感覚情報の通過に影響を与えているようだ。読者も同じような経験をしたことがあるだろう。暗い部屋で不意に肩を軽くたたかれるのと、明るい場所で同じことをされるのでは、全然違う反応をするのではなかろうか。前者の肩たたきでは驚愕反応を起こす一方、後者では刺激の方向に頭を向けることになるだろう。

脊髄の3番目の主要な機能は、自律神経系の出力である。自律神経系は交感神経系と副交感神経系・腸管神経系からできており、主に身体の内臓（恒常性）と関係している。専門外の人達にとって自律神経出力は、運動の制御に直接関係があるとは考えられないのが普通であろう。しかし前の段落で述べたように、背景にある感情の状態と全身の生化学的変化というものは、運動行為に劇的な影響を与えることが可能である。自律神経の節前ニューロンの多くは、脊髄中間層の特定の領域に局在している。臨床医は、自律神経系には特に注意を向ける必要がある。というのも、脊髄の損傷は自律神経の機能不全を起こし、心臓の機能や体温調節・排尿機能・消化機能・性的機能に影響するからである。

感覚線維と介在ニューロン・運動ニューロンは脊髄内で相互作用し、単純なものから複雑なものまで様々な回路を形成している。脊髄反射は、読者が考えている以上に多種類の運動に関係しているのである。脊髄反射は3章の主題となる。本章で次に紹介するのは脳幹である。

6. 脳幹

教授も学生も、判で押したように脳幹の講義を嫌がる。脳幹は脊髄の吻側の先端部にある複合体であるが、その複雑さはもう神秘的域に達している。この領域の研究が困難なのは、いくつもの因子が組み合わさっているからだ。脳幹は脳のひたひたの下に隠れ、濃いジャングルを埋め尽くす群衆によって覆われた大蛇のごとくである。その境界内部には多様な神経核や神経伝達物質が含まれ、脳神経およびその神経核は脳幹から始まっている。さらに、脳幹には脊髄から上行する神経路、大脳や小脳由来の経路も含まれている。また脳幹の構造や機能には、種によって非常に多くの変異があり、これが事をさらに複雑にしている。

脳幹自身は、自動的な姿勢反射に関与しているだけでなく、脊髄反射経路の介在ニューロンへ入力を送ることによって、脊髄の機能を劇的に変容させている。脊髄反射は下行性入力によって調節されて、感覚刺激に対する反射反応が変化し、時には無視されることすらある。行動条件によっては、脳幹からの投射が様々な反射回路を接続したり遮断したりすることまで可能になっている。大脳皮質は脳幹に直接投射しているのだから、おそらく意識活動は反射行動をも変化させるのだろう。

脳幹に位置する神経核と神経回路は、呼吸や心臓血管機能・胃腸機能・眼球運動・平衡反応・姿勢反応、それに何種類もの反射反応のような、実に多様な機能の制御に関わっている。脳幹の構造は、歩行運動や平衡・視覚追従・聴覚入力に対する頭と眼球の定位、そしてそのほか多くの動作にも深く関わっている。脳幹吻部を切断した動物でも、ほぼ健康に近い歩行が可能である。脊髄を切

断した動物が歩行するには、体重を支えてやりながら動いているトレッドミルに乗せなくてはならないが、脳幹吻部を切断した動物は平衡反応を維持しながら地上を歩行できる。壁のような障害物に遭遇しない限り、シロウト目には歩行運動に何の障害もなさそうに見える。この動物が壁にぶつかった場合、頭を壁に押しつけたまま歩行しつづける。いい換えれば、動物は歩行のために必要な全ての要素を保持しているが、歩行自体が全く無目的な行為になってしまうのである。運動のための基本動作のメニューを脳幹は持っているように思えるし、また脳幹は脊髄内のパターン発生器を賦活する駆動力なのかもしれない。しかし脳幹は、運動行為の意味づけをすることができないのである。この重大な限界にもかかわらず、脳幹は運動にとって必須であるので、その複雑な性質を解明するのは意義深いことである。この複雑な脳幹を幾分なりとも調べるためには、その構造と神経核の一部を取り出して考えなくてはならない。脳幹由来の下行系は実に多様な効果を運動に与えているが、十分に書くことができないので、本稿では運動に直接関わる機能についてのみ論じることにする。脳幹内の構造としては、中脳の赤核・前庭核・網様体・視蓋脊髄路・中脳と橋の歩行運動部位・脳神経核などが特に注目に値する。

脳幹の主要な部分を解剖学的に区分すると、橋・延髄・中脳になる（図1-2参照）。それぞれには神経核がいくつもあるのだが、一部の核は複数の解剖学的領域にまたがって存在している。その1つで、脳幹の吻部から尾部までのほぼ全体にまたがって、やや散漫にニューロンがまとまっているのが、網様体（reticular formation）とよばれる部分である。

(1) 網様体

脳幹の中でも、最も複雑で理解されていない構造の1つから話を始めよう。網様体は、脳幹の上部から下部にまたがっており、多様な機能や投射先を持った介在ニューロンと神経線維の寄せ集めである。網様体は、運動野を初めとして大

脳皮質の幅広い領域からの入力を受けている。網様体はまた、脊髄や脊髄視床路（痛みに関与している経路）の側枝・視床下部（情動や動機付け・内分泌機能）・辺縁系（情動・内分泌機能）・前庭核（平衡）・小脳（協調）・大脳基底核（運動の開始）・皮膚受容器（触覚と圧覚）、それに上丘（眼球運動に関連する領域）からの入力を受けている。

網様体への感覚入力の特徴としてもう一つ挙げたいのは、入出力が著しく発散したり、収束したりしていることである。網様体内のどのニューロンも、身体をどこを刺激しても反応するだろう。一見全く違った入力がかほとんどここに収束している事実を考えると、網様体の全貌を神経科学者が今だに解明できないのも当然であろう。求心性線維が非常に多様なため、機能を特定するのが困難だからである。遠心性の投射についても、事情は同じである。網様体は、小脳や脊髄・大脳基底核・視床、それに（ほとんどは視床経由の間接投射であるが）大脳皮質に投射している。このように投射が非常に発散しているため、網様体は神経系のほとんど全域に影響を与えることが可能である。

網様体で運動に特に関連しているのは、覚醒（wakefulness）・感覚入力の修正・運動制御の3つの機能である。

①覚醒：網様体の1番目の機能は、我々が油断せず注意深い状態を保つことに関わっている。網様体の内部には、網様体賦活系（reticular activating system）と呼ばれる細胞集団がある。これらの細胞は視床に投射し、そこから大脳皮質の幅広い領域へ投射される。この経路は我々を覚醒させることと、睡眠と覚醒のサイクルを調節することに関与していると考えられている。脳幹のこの領域の損傷は、昏睡状態を引き起こす。どうやら網様体賦活系によって大脳皮質を活動させ、注意を集中させることができるようだ。

仕事や運転中に睡眠を克服するのは、網様体賦活系が機能している1例である。高速道路の運転を想像してみよう。遠いモンタナ州まで出かけ

て貴重な休暇を最大に楽しもうと、とにかく倒れるまで運転しようと思つたとする。睡眠は敵で、重要なのは目的地である。眠気は手ごわい相手で、速度無制限のモンタナの高速道路で寝てしまったらどうなるかよく分かっていても、眠気を克服するのは難しいことだ。そこで網様体賦活系の助けが必要となるのである。ヒトを用いたPET（陽電子放射断層撮影法）による実験で、中脳網様体が覚醒や警戒（ビジランス）に関わることが確認された³⁹。網様体賦活系を興奮させて、大脳皮質をたたき起こさなくてはならない。網様体軍団に喝を入れるためには、当然ながら刺激を与えるとか、注意を払わないといけない課題を与えるなどの処置が必要である。この賦活系は、求心性の入力があつて活動するのである。だから眠気を克服するためには、注意を払うこと、自身に刺激を与えることだ。定期的に見るものを変えてみたり、自分をつねったり、髪に風を当てたり、音楽を聴いたり、反応時間課題を自分で工夫してみたりするとよい。いろんなことをすることと、強くやるのがキーポイントである。同様の、しかももっと激しい方法が、昏睡の治療のために一部の医療機関で用いられている。

②脊髄運動ニューロンに投射している求心性感覚入力を調節する機能：大脳皮質への広汎な投射だけではなく、網様体は脊髄にも投射している。前にも述べたように、感覚入力によって様々な脊髄反射が引き起こされ、修正を施されている。網様体はその感覚入力を修正するので、事態はさらに複雑になる。網様体は、感覚入力を取捨選択しているのだから、結局運動出力を修正することになるのである。網様体出力の脊髄内の投射先は、前庭の脊髄投射と似ていて、主に介在ニューロンと近位筋の運動ニューロンである。このことが、次に論じるべき3番目の機能へとつながっていく。

③運動制御：網様体の機能として最後に論じたかと思つているのは、運動出力をうまく方向づける役割についてである。この役割は、有能な運動選手が高ストレスを受けて、不安な状態に陥ったときにしばしば経験するチョーク現象（失錯）

をうまく乗り切るために、理論的な根拠を与えてくれそうな気がする。網様体は、筋や筋紡錘を制御する運動ニューロンへ投射しているため、四肢の筋緊張に相当な影響を与えている。情動とそれに伴う生理的変化を司る視床下部と大脳辺縁系から、網様体はかなりの入力を受けていることを思ひ出してほしい。競技の前に感情的に奮い立って出ると、しばしば自分が通常出している記録を超えるような気になるのはなぜだろう。ゲームの勢いで選手のプレーが影響されるのは、誰もが目撃していることではないか。反対の場合も残念ながら起こりうる。神経過敏や不安がバランスを失わせ、選手生活を駄目にしてしまうのだ。

自宅の裏庭のコートで1人練習するときは、バスケットのフリースローに関しては世界で1番だとしても、試合の日には競技場に圧倒されて、シーズン開始の月は1点も得点できないなんてことは珍しくない。試合の当日に神経過敏になって細い体が興奮し、いつもの練習のときと異なるレベルに筋紡錘と筋緊張が設定されてしまうのだろう。裏庭で行った運動学習は、観衆の前とは異なる条件で行われたものである。運動学習には、初めの身体の位置や緊張の度合い、運動出力の量、結果としての求心性フィードバックなどの全てが、適切にマッチしていることが必要なのである。運動種目でよい記録を出すためには、試合の日とできる限り同じ条件と筋緊張を作って練習に臨む必要がある（運動学習に影響を与える因子については7章で論じる）。

競技の記録と運動技術獲得に情動が果たしているこの役割は、決して架空の産物ではない。網様体は辺縁系と脊髄運動ニューロンのつなぎ役であり、情動が運動実行に際して大きな役割を演じるために、文字通りの線維連絡役となっている。さらに、神経過敏によって運動実行に影響を受けるのは、網様体脊髄路だけのせいではない。大脳基底核や小脳・視床・大脳皮質・その他前庭系のような脳幹内の核、これらの間の相互連繋によって、他のシステムが影響力を発揮できる機会が与えられているのである。

(2) 前庭系

複雑な感覚系である前庭系（vestibular system）は、身体平衡や頭の位置制御、眼球追従課題に必須である。前庭感覚受容器は内耳に位置していて、その末梢受容器は半規管・卵形囊・球形囊に含まれている。この末梢感覚系（別名迷路系：labyrinthine system）の受容器は、前述した他の受容器に比べるとかなり巨大である。迷路系は頭の位置や角加速度の変化を感知する。これらの情報は、前庭動眼反射を通じて眼球運動、特に動く物体の眼球追従をしているときの制御に役立っている。この情報は第8脳神経を經由して、主に脳幹の延髄部にある前庭核へ伝達される。一部は前庭核以外に、小脳や網様体・視床・大脳皮質へ投射している。

前庭核は、末梢の迷路受容器をはじめとして、網様体や小脳からも入力を受ける。前庭核からの出力は、主に脊髄運動ニューロンに、それも近位筋と首や背中の筋（体位筋）の筋紡錘を支配している脊髄運動ニューロンへ投射している。前庭核は、小脳から送られてくる情報と、迷路や網様体からの入力を統合するのに重要な働きをしている。小脳は直接脊髄には投射せず、前庭核と赤核脊髄路系を通じて、あるいはもっと間接的に小脳-大脳皮質回路を經由して、脊髄の神経機能に影響を及ぼしている。

神経線維の入出力結合をこれ以上深く議論するよりも、日常生活を例にとったほうが前庭機能は理解しやすいだろう。両腕に買物袋を抱えて、スーパーマーケットから出てきたとしよう。車に轢かれずに道路を渡ろうと注意していて、バナナの皮をうっかり見逃してしまった。しかしバナナの方は、こちらの靴底を見逃してくれなかった。こうなったら、自分を助けてくれるのは前庭系だけなのだ。足が滑って地面から離れた時には、迷路受容器や筋と関節の固有受容器などの末梢感覚受容器が、お尻を守ろうとして様々な筋を動員する過程に入っている。受容器は脳をすつとばし、まず前庭核に警告を送る。前庭核が最初にやることは、筋肉、近位の抗重力筋とその筋紡錘を興奮

させることである。筋紡錘は筋緊張を増大させ、筋の伸張に反応する身体能力を上昇させる。最初に興奮するのは腕や脚の筋ではなく、背中や体幹の筋である。これらの体位筋が収縮すれば、じたばたしている手と足を支える土台ができる。じたばたするのは、自分の両足の間に重心を持ってこようとするからだ。幸運なことに、我々はこんなことをいちいち考える必要がない。もしそんなことを考えていたら、反応が非常に遅くなるから、転倒して屈辱と痛みを感じるのが日常となるだろう。

バランスの喪失に対して最初に反応するのは、前庭系なのか関節の固有受容器なのか、あるいは眼球の位置変化が最初に重要な役割を果たしているのか、これらについての論争が続いている。最初にどちらが反応するかなんて、転倒しかけている時にわざわざ時間をかけて憂慮することではないが、平衡反応を研究している神経科学者にとっては大問題である。とりあえず知っておくべきことは、前庭系はすばやく反応するシステムであって、主に姿勢筋を制御することで平衡維持を助けているということである。

上丘および視蓋脊髄路と同様に、前庭系は眼球追従課題に重要な役割を果たしている。物体に対する視覚像を固定しつづけるために、眼球運動は頭部の動きと協調しなくてはならない。これは明らかに眼球と手の協調運動にも不可欠なことで、5章で詳しく扱うことにする。頭が静止したまま動く物体を注視し続ける場合と、頭が動いている状態で注視を続ける場合のいずれの場合においても、前庭動眼反射が関わっている。

例えば先ほどのバナナの皮で転倒するケースを、今一歩進めて考えてみよう。転倒する瞬間に、友人が混みあった地下鉄の駅に降りていくのをたまたま視野の片隅でとらえたとする(図2-9)。友達と会えるこの機会を逃したくないので、雑踏の中の彼を見失うまいとしてその友達を注視する。これは意識的な行為であるが、前庭動眼反射によって反射的に処理されたのである。この例では、眼球追従課題を行いながら直立した姿勢を維

持するのに、この前庭核が関わっているのである。

(3) 赤核

赤核 (red nucleus), は脳幹の中脳に存在している(図2-10)。姿勢筋(例えば腹部や首・背中の筋)を活動させる前庭脊髄系とは異なり、赤核脊髄路の投射は腕や足を支配する運動ニューロンを興奮させる。ある目的を達成するために違ったシステム同士が相互作用を起こしているが、前庭核と赤核の投射の違いをその実例をもとに示したい。バランスを失った場合に重心を維持するためには、腕や足を伸展させるにせよ屈曲させるにせよ、姿勢筋が緊張し安定していることが望ましい。前庭核は姿勢筋を賦活するのに対して、赤核脊髄路を経由する赤核など他のシステムでは、四肢の筋を制御する。赤核脊髄路から脊髄への投射路は、運動野から下行してくる経路(皮質脊髄路)の投射と類似しており、共通する部分がある。感覚運動野(sensorimotor area: 体性感覚野と運動野を合わせた領域をいう: 訳者注)と同様に、赤核は運動に先行して神経活動を起こす。赤核のニューロン活動は、特に遠位の指の力・速度・運動方向に関連している。おそらく今後の研究によって、赤核脊髄路が皮質脊髄路の効果を補強していることが示されるだろう。

皮質脊髄路は、他の動物に比べてヒトではかなり拡張されている。ヒトの皮質脊髄路の肥大化に伴い、赤核脊髄路のサイズも役割も相対的に小さくなってしまった。一般的に皮質脊髄路が肥大化すると、赤核脊髄路は縮小してしまう。おそらくこの投射の系統発生的変化は、ヒトでは運動機能の制御が、より意識的に行われていることを表しているのだろう。自動的な反応のために脳幹-脊髄投射がまだ維持されているが、ヒトは意識的に行動を指令できる能力を発展させてきた。何種類かの運動課題をやらせると、各システムが選択的に活動することを示唆する研究者もいる。ユニークな未学習の運動をやらせると、皮質脊髄路が最も活動する。一方赤核脊髄路がより深く関わっているのは、運動の手順が学習されたとき、また

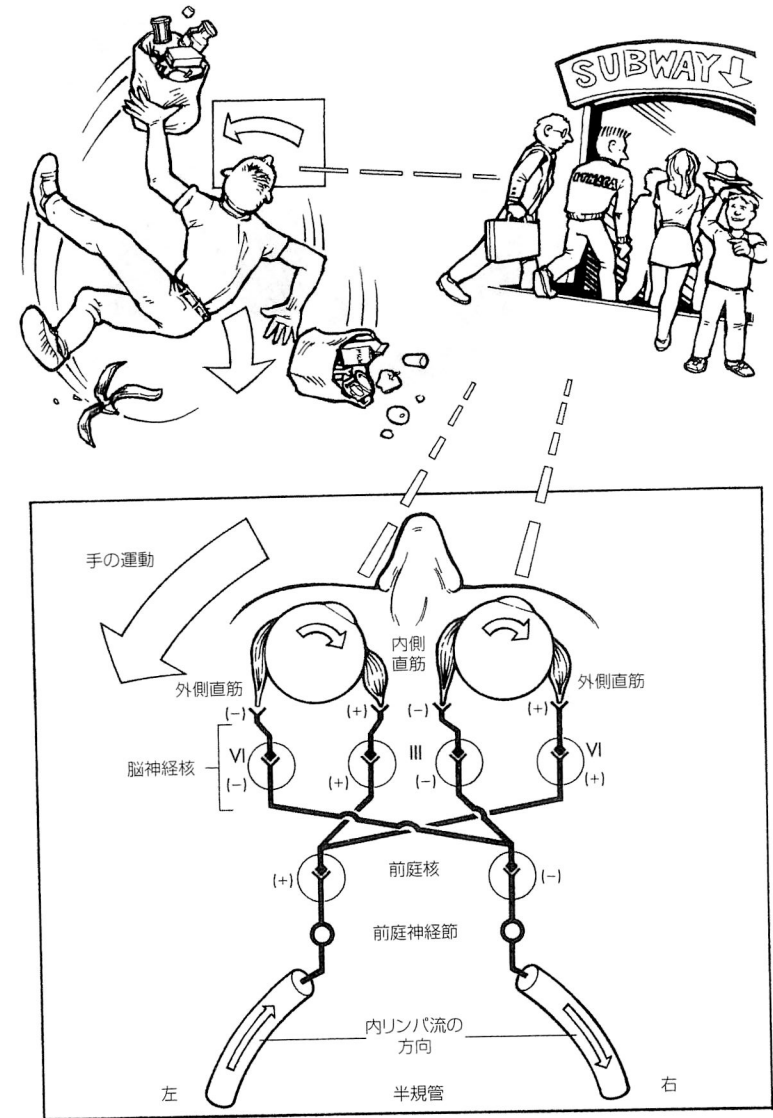


図2-9 前庭動眼反射は、前庭系と眼球運動を協調させる。この反射によって、頭が動いていても物体への視線を維持することが可能になる。+ : 興奮性シナプス, - : 抑制性シナプス。

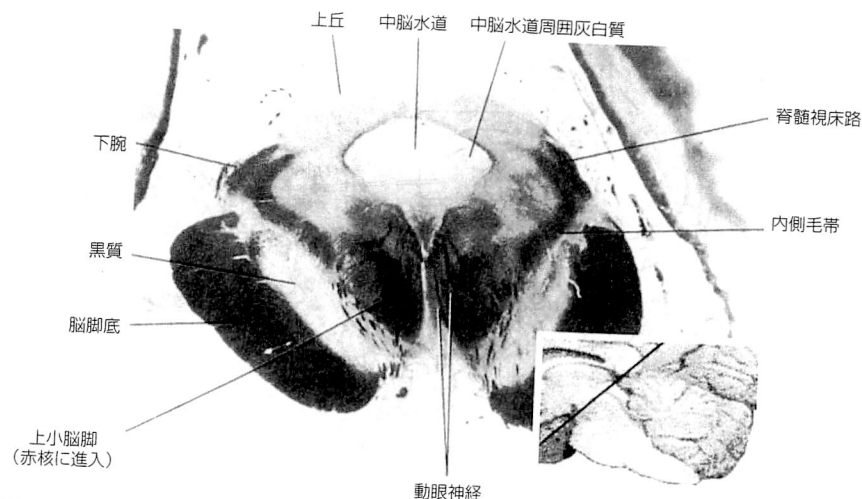


図2-10 赤核の高さで切断した脳幹。脳脚底 (basis pedunculi) には大脳から脳幹や脊髄へ下行する線維が含まれている。スケールマーク = 1 cm。(Nolte J. The Human Brain, 3rd ed. St. Louis: Mosby-Year Book, 1993より)

は運動が自動的な反応であるときである。この仮説は赤核が運動学習に関わっていることを示唆している。しかし赤核が直接運動学習課題に関わっているのなら、なぜヒトの赤核はこんなに小さいのだろうか。

動物と同程度の大脳損傷であっても、ヒトでは完全に回復することがないのだが、それは赤核のサイズとその投射規模が縮小したことが原因ではなからうか。動物では赤核脊髄路が皮質脊髄路の障害を補償しているが、ヒトではこの替わりの経路が得られないのだろう。

感覚運動野およびその投射路の損傷も、赤核に影響を及ぼす。通常、感覚運動野は同側の赤核に投射する。子ネコの感覚運動野を片側だけ除去すると、正常側の皮質から通常は見られない両側性の皮質赤核投射が生じる¹⁰。脊髄レベルで皮質脊髄路を損傷すると、赤核ニューロンに変化が生じる⁷。これらの実験で証明されたのは、赤核脊髄路と皮質脊髄路の機能がお互いに関連しているということだが、今後さらに正確に確認する必要がある。

ある。

7. 大脳基底核

大脳基底核 (basal ganglia) は神秘的な謎の領域なので、一流のSF作家に格好の素材を提供している。大脳基底核は神経組織が複雑に集まったもので、脳という海綿状の外被の奥深くに潜み、不気味な一大要塞を築いている (図2-11)。基底核は未知の影響をもっている。10冊以上のSFやスリラー小説が、似たりよったりの筋書きで物語をはじめている。神経科学者はこの神秘を解明し始めたが、この神秘にとって代わったのは、驚きと少なからぬ混乱と矛盾であった。

(1) 大脳基底核の用語体系

大脳基底核とは**尾状核** (caudate nucleus) ・ **淡蒼球** (globus pallidus) ・ **視床下核** (subthalamic nucleus) ・ **被殻** (putamen) ・ **黒質** (substantia nigra) の総称である (図2-11~13)。基

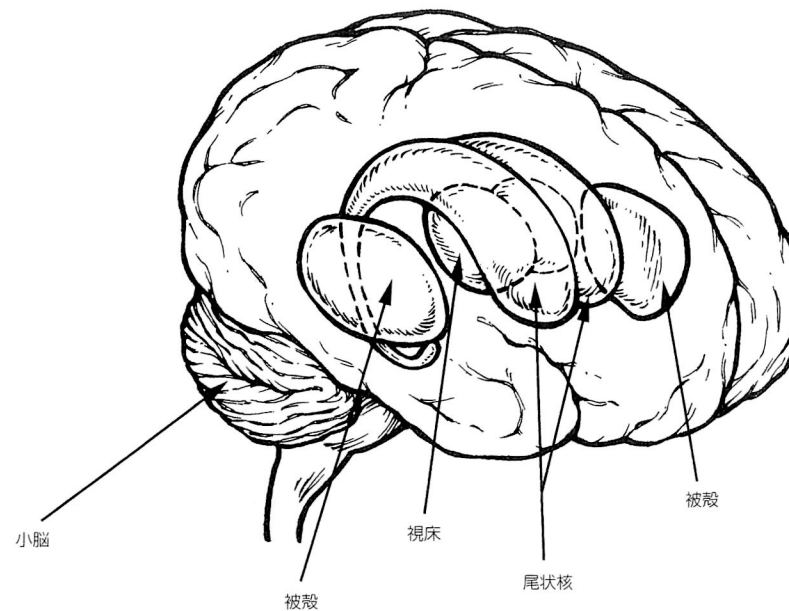


図2-11 大脳基底核と視床は大脳皮質の奥深くにある。馬蹄型の構造をしているのが尾状核で、その外側に被殻が、内側に視床が位置する。

底核は運動系につながっているものと、長い間考えられてきた。それが簡略化しすぎであることが、最近の研究でわかってきたのである。現段階では、基底核の様々な要素を、解剖学的用語ではなく機能に関連した用語で記述したほうがいいように思える。例えば**扁桃核** (amygdala) は、解剖学的には尾状核とつながっているので基底核の1つと考えられてきたが、辺縁系や嗅覚系とより密接な関係があり、恐怖の感情に特に関連しているため、今では別ものと見なされている。他にも尾状核のような組織は、運動制御よりも情動と認知に関わっていることが分かってきている。大脳基底核の究極の分類法や用語体系が決まるのは、まだまだ先のようなだ。大脳基底核の用語は間に合わせのようではあるが、機能に関連する文献を理解しようとすれば、もう少し用語を知っておく必要があるだろう。

被殻と淡蒼球はまとめて**レンズ核** (lenticular nucleus) といい、尾状核と被殻は**線条体** (striatum) と呼ぶ。皮質線条体視床皮質経路とは、基底核内の主要な解剖学的・機能的回路を表現するのに使われる用語である。用語で混乱するのはまだ序の口である。基底核の線維連絡と機能を定義するのは本当に大変だ。この混乱は簡単には解決しない。なぜなら基底核の研究は、技術的にとても困難だからである。

(2) 大脳基底核機能の検査方法

大脳基底核の結合や機能を決定するのに用いられる方法は、神経解剖学的トレーシング技術を初めとして様々なものがある。PETと**機能核磁気共鳴イメージング** (fMRI) の両者は、特定部位のニューロンの代謝活性を測定し、それを組織部位と対応させるために脳画像と組み合わせる技術

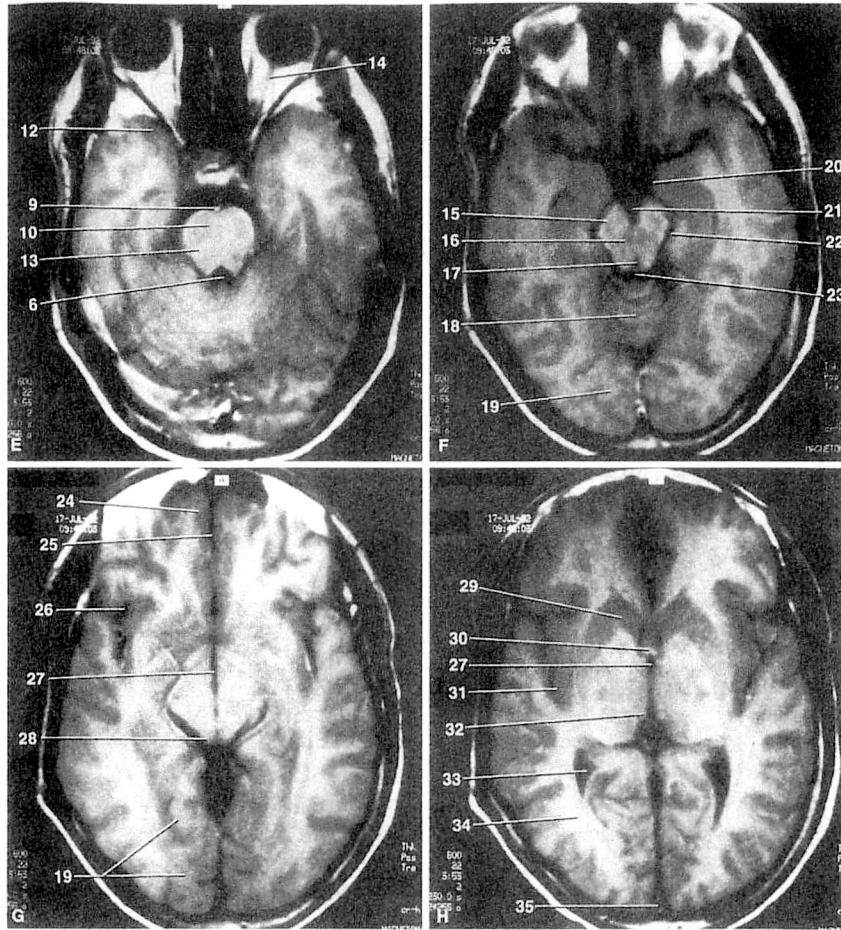


図2-12 磁気共鳴イメージングによる脳内部構造の水平断面画像。6, 第4脳室; 9, 脳底動脈; 10, 橋底部; 12, 側頭葉; 13, 橋背部; 14, 視神経; 15, 大脳脚; 16, 赤核; 17, 中脳水道; 18, 小脳虫部; 19, 後頭葉; 20, 海馬鉤; 21, 脚間槽; 22, 大脳大静脈槽; 23, 四丘体槽; 24, 前頭葉; 25, 大脳縦裂; 26, 外側溝; 27, 第3脳室; 28, 上丘; 29, 尾状核頭部; 30, 脳弓; 31, 島; 32, 手綱核; 33, 側脳室後角; 34, 視路; 35, 上矢状洞。

(Jennes L, Traurig HH, Conn PM. Atlas of the Human Brain. Philadelphia: JB Lippincott, 1995より)

である。損傷研究では、大脳基底核の特定の核や細胞群の破壊によって行動がどう影響を受けるのかを研究するし、ニューロン活動の細胞内あるいは

細胞外記録は、様々な機能課題や感覚入力時におけるニューロン活動の変化を測定する技術である。剖検（死体解剖）は、パーキンソン病やハン

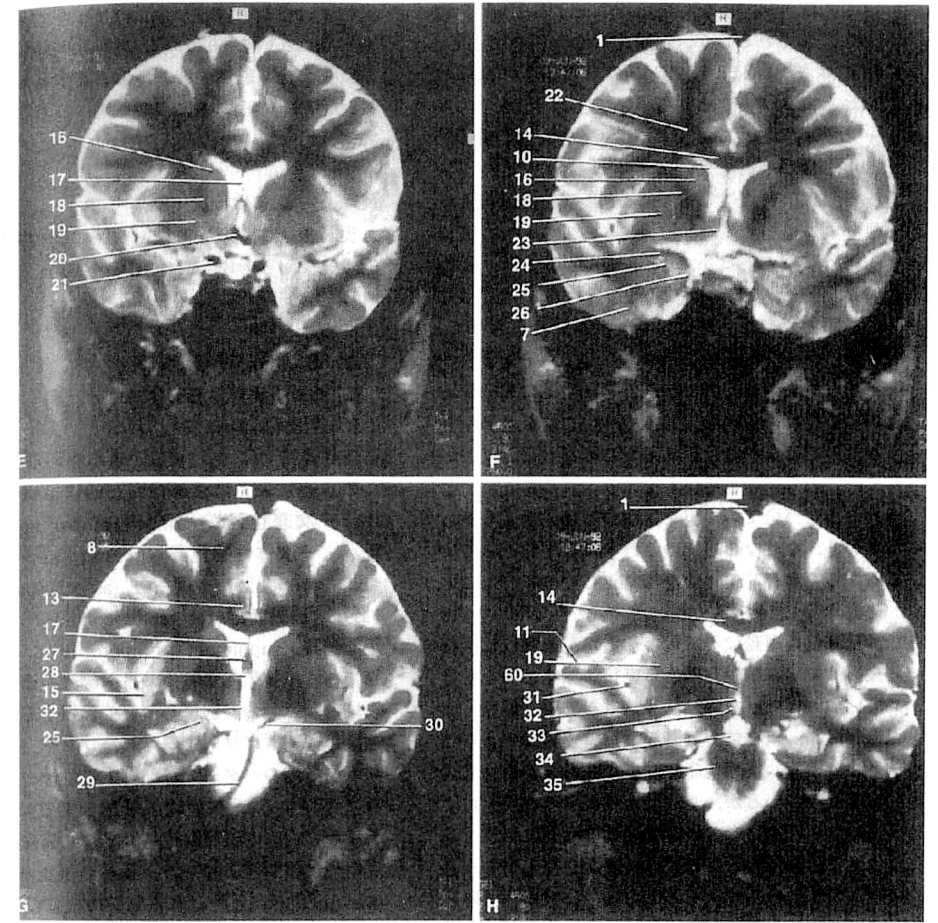


図2-13 磁気共鳴イメージングの冠状断面画像。1, 上矢状洞; 7, 側頭葉; 8, 前頭葉; 10, 前大脳動脈; 11, 外側溝; 13, 帯状回; 14, 脳梁; 15, 島皮質; 16, 尾状核頭部; 17, 透明中隔; 18, (内包) 前脚; 19, 被殻; 20, 前大脳動脈; 21, 内頸動脈; 22, 放線冠; 23, 傍嗅回; 24, 中大脳動脈; 25, 扁桃核; 26, 鉤; 27, 脳弓; 28, モンロー室間孔; 29, 脳底動脈; 30, 後大脳動脈; 31, 中大脳動脈, シルビウス枝; 32, 第3脳室; 33, 視床下部; 34, 脚間槽; 35, 橋底部; 60, 中間質。

(Jennes L, Traurig HH, Conn PM. Atlas of the Human Brain. Philadelphia: JB Lippincott, 1995より)

チントン舞踏病などの、基底核の障害を伴う病気の死後分析技法である。これらの方法は、神経系のほかの領域にも応用できる。各技術にはそれぞれ欠点や限界がある。基底核の損傷研究は、基底

核内の回路結合網が非常に豊富かつ多様なので、特に解釈が難しい。基底核損傷後に観察される症状は、損傷部位の機能が欠損したから起こっているのか、損傷によって視床・皮質・その他の基底

核内の核へ入力があったことによる2次的影響から生じているのか、決定するのが困難である。PETスキャンによって、様々な課題中の基底核をヒトで調べることができる。しかしPETスキャンでは解像度に限界がある。基底核内で隣接した小さな細胞群を区別できるほど、まだPETスキャンは高精度ではない⁸。基底核の機能識別が難しいのに加えて、動物種によってもかなり変異があるようだ。ヒトのPET研究の多くは、動物の損傷研究にぴったり関連しているわけではない。矛盾点や相容れない発見があまりにも多く、誰かのデータや仮説を書きもらして気分を害してしまう恐れがあるので、機能を統合的に要約するのにややためらいを感じるくらいだ。故意に割愛したのではないことをあらかじめおわびしておいて、この未知の世界へ足を踏み入れることにしよう。また『全ての事実を説明する理論は必ず誤っている。なぜなら事実のどれかは必ず間違っているからだ』とF. Crickが繰り返していたことを覚えておくとよい。

基底核は運動に不可欠であるが、脊髄には直接投射せず、末梢受容器から直接に感覚情報を受けているわけでもない。基底核は、皮質脊髄路・赤核脊髄路・網様体脊髄路の活動に影響を与えることができる。実際視床は全身からあらゆる感覚入力を受けているが、基底核から視床への投射によって、潜在的に全ての感覚運動の活動に影響を及ぼすことができる。基底核は皮質や視床から求心性入力を受けるが、その入力は主に線条体で終わる。基底核の主要な遠心性線維は、主に感覚運動野領域へ情報を中継する視床核に投射する。さらに、基底核の様々な組織間には、豊富でかつ多様な、言語を絶するような結合がある(図2-14)。基底核の回路はあまりにも複雑すぎるので、既存の結合を語(そら)んじている神経科学者に私は出会ったことがない。できるわけもなからう。ほとんど毎週のように新たなデータが現れては既知の回路網に加えられ、機能に関する現在の定説に挑戦している。これに加え、各々の経路によって異なる神経伝達物質が用いられているが、神経伝

達物質は組織や経路が違えば及ぼす効果も異なるかもしれないので、理解がさらに困難になってくる。まずは基底核の機能理解の初歩として、神経投射路やその投射先について調べることからはじめよう。

(3) 皮質線条体視床皮質ループ

皮質線条体視床皮質投射回路は5つの明白な機能ループから形成される(図2-15)。

1. 運動経路(図2-16)
2. 動眼経路
3. 前頭前野背外側部経路
4. 前頭眼窩野外側部経路
5. 辺縁系経路

運動経路では、主に被殻が求心性入力を受ける。この求心性入力は体部位局的に組織されていて、一次運動野(primary motor cortex: 4野)・一次体性感覚野(primary sensory cortex: 3, 1, 2野)・連合野(association cortex: 5野)・運動前野(premotor cortex: 6野)・補足運動野(supplementary motor area: 6野)由来である。被殻内で特定の投射線維の標的となる領域は、行動の種別に基づいて分類することもでき、目標位置に反応するニューロンや、四肢の運動・筋活動のパターンに反応するニューロンが被殻に存在する¹。被殻は淡蒼球・黒質に投射し、そこから視床内の運動核(つまり大脳皮質運動関連領域に投射する核)や、橋核(pedunculopontine nucleus)と呼ばれる脳幹の核に投射が行われる。この核は小脳機能と関連があり、大脳と小脳との間の線維結合を形成する。感覚運動野領域へ再び視床から投射することで、皮質線条体視床皮質ループが完成する。運動情報と感覚情報や多種感覚系からの入力は、線条体の内部でかなりの収束が起こっている。

(4) 運動に関連したニューロン活動

例外は少しあるが、基底核ニューロンのほとんどは運動開始後や、補足運動野と一次運動野が活動した後に興奮する。しかしここから話が面白く

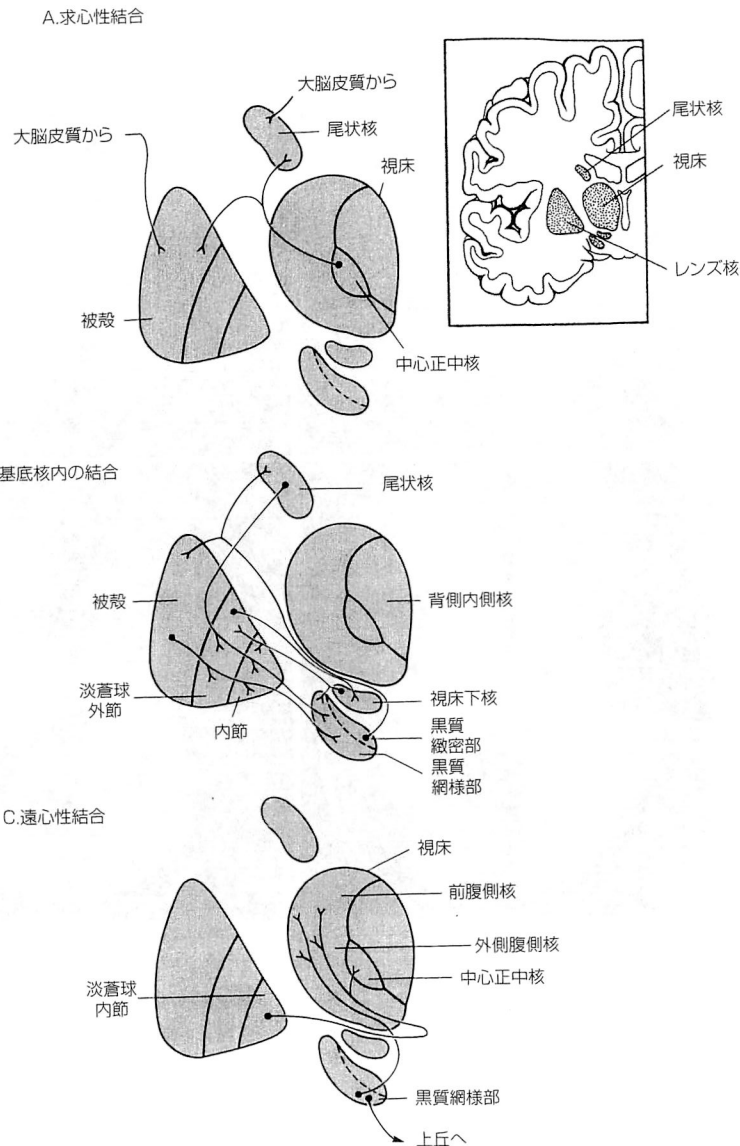


図2-14 大脳基底核の複雑な結合。(Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM. Essentials of Neural Science and Behavior. Norwalk: Appleton & Lange. 1995より)

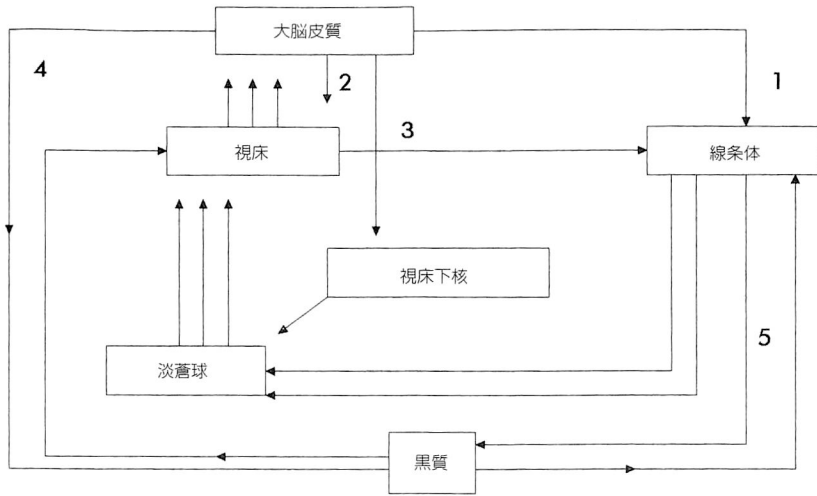


図2-15 大脳基底核の結合は、皮質線条体視床皮質ループと呼ばれる機能的回路を形成している。この略図は現在定義されている5つのループを示している(本文参照)。(Afifi AK. J Child Neurol 1994; 9: 353より)

なる。基底核内のニューロンは、それぞれ行動課題ごとに違う機能を果たしているのである^{14, 47, 48}。そして特定の行動課題中に、実行している運動に直接関係する感覚入力にだけ反応するニューロンや、感覚刺激が運動記憶に結びつくときにだけ反応するニューロンが存在する¹⁴。特定の感覚入力を繰り返し受けると、基底核のニューロンの機能特性が変化する。線条体の介入ニューロンは、経験した報酬に基づいて反応するようになる²³。基底核には、持続的な活動はせず運動時にだけ活動するニューロンもあれば、視床下核のように持続的に活動しながら運動時にさらに出力を上げるニューロンもある。尾状核のニューロンは、持続的に活動もしなければ、運動によって活動レベルを変化させもしない。その他の基底核ニューロンは、学習した熟練動作の実行前に活動する²³。

基底核を簡潔に説明すれば、いかに神経科学者を当惑させることになるか、たぶんお分かりいただけたかと思う。基底核は多様なニューロン群からなり、全てが異なる機能を果たしているようで

ある。さらに複雑なことに、その機能が課題によって、また課題に情動が附加されることによって、あるいは課題に記憶を伴うことによって変化するのである。

(5) 機能の理論的展望

データに基づいて、基底核の機能をいくらか推測してみよう。例えば、尾状核ニューロンは運動中に活動レベルを変化させないという事実から、尾状核は運動経路に含まれておらず、その他の機能に使われていることが示唆される。一方視床下核は、淡蒼球(基底核から視床へ出力する線維の主要な出发点)へ投射しているという性質と、ニューロン活動のパターンから、基底核の出力を調節する場所であるように思える²。そうすると明らかに次に問題となるのは、この基底核からの出力は何をしていて、大脳皮質からの大量の入力と併せてどのように働いているのかということである。しかし現時点では、話を聞く相手によって、機能の研究手法によってその答えはまちまちであ

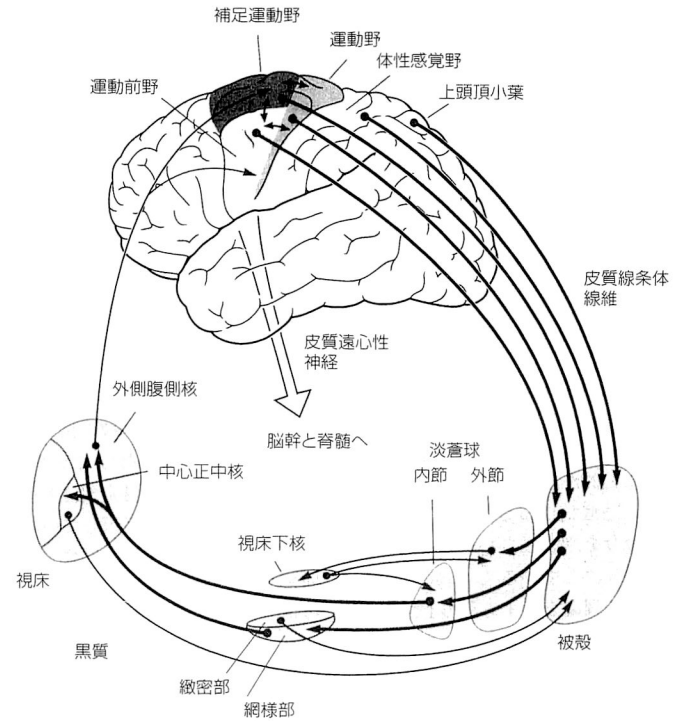


図2-16 大脳基底核運動ループの解剖学的構造と結合。(Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM. Essentials of Neural Science and Behavior. Norwalk: Appleton & Lange, 1995より)

る。しかし見解に違いがあるとはいうものの、基底核の全体像はほんやりとではあるが浮かび上がりがつつある。

基底核は、運動の認知や動機づけに関連しているようだ。その回路は望ましい運動行動を強化し、避けたい行動を抑制する。基底核の機能は、皮質・脳幹・錐体外路・小脳の機能と密接に関わっている。間違いなく基底核は筋緊張を調節しており²、状況によって求められるものに応じて、また情動や注意の状態に応じて、運動の生成・切り替え・終了にも関わっている⁶。基底核は記憶された運動課題中に選択的に活動しており²³、それゆえ学習された運動企画の自動実行に関連してい

ることが^{1, 34}何例か報告されている。初めての課題では、学習された課題ほどには基底核は活動しない。面白いことに、課題の実行イメージ(内的イメージ)をしている最中にも、実行中と同様に基底核は活動する⁸。それゆえに運動準備とか、次々と遷移する課題の要求に応じて筋緊張を変化させることは、基底核が関わる重要な機能であろう。基底核は皮質入力を分散型の別々のモジュールにフォーマットし直し、運動実行に最適化するために、構成単位の配列を時系列的に組織することが示唆されている²³。ヒトのPETデータは、これらの仮説に矛盾する証拠を与えているが、逆にある程度の支持をしているものもある。

複雑な指の運動学習に関するヒトのPET研究によって、基底核は運動技能の獲得や連続運動の促進には関わっていないと、研究者達は結論付けた³⁰。サル基底核ニューロンの細胞活動記録やヒトのPET研究によると、運動技能が獲得中のものであろうか記憶から再現されたものであろうか、力の大きさ・運動頻度・負荷・速度・運動方向の決定などと、基底核ニューロンの活動は無関係であることが示された^{31,37}。感覚運動野や小脳はこれらの運動パラメータを決定するのに重要であるが、基底核はそうではなかった³⁸。

既存のデータと矛盾がなさそうな理論では、大脳皮質や小脳のような上位中枢が運動や連続動作を開始すると述べてある。この過程がいったん始まると、基底核は筋活動のパターンを最適化し、要求された目的が最も効率よく達成されるようにしている。基底核は望ましくない運動を抑制し、下行する命令を連続してモニターしてその結果をフィードバックしている³⁹。基底核の機能に関するこの包括的理論を試す方法の1つは、基底核損傷による臨床的徴候と症状が、この理論と一致しているかどうかを調べることである。

(6) 基底核損傷患者から得る知見

基底核損傷患者は、運動を制御できないケースが多い。安静にしているときでも、手・腕・顔は振戦 (tremor) しており、いつも不随意運動

(involuntary movement) が出現している。いささか逆説的ではあるが、随意運動 (voluntary movement) ができないのが共通するもう1つの徴候である。基底核障害に侵されると、手は常に一定の運動をしているが、コップの水に手を伸ばそうとしても何も起こらない。さらに、狂おしい努力の末運動を何とか開始しても、しばしば適切な停止ができない。例えば、部屋の端から端まで歩きたいとする。多分背中を軽く押してやることで患者は歩き始める。しかし部屋の端で止まらずに、物理的に拘束しない限り隣の部屋まで歩いていってしまうかもしれない。脳卒中を起こした後、弛緩性麻痺 (flaccid paralysis) になる患者がいる。レンズ核の損傷によってこの重篤な障害が生じるようだ³²。この他にもいくつかの機能障害は、基底核の特定部位の損傷や、特定の神経伝達物質の異常に起因している可能性がある (表2-2)。

パーキンソン病では、線条体へのドーパミン作動性入力が失われる。関連する詳しい回路や生化学の話は省略するが、結果として基底核と視床のニューロンが抑制される (より正確には脱抑制が減少する)。そのため動きが緩慢になり貧弱になる。ボクシングのモハメッド・アリや女優のキャサリン・ヘップバーンの症例では、パーキンソン症に類似の症状がみられた (著者の理解によると、どちらもパーキンソン病とは診断されていないが、基底核損傷が原因となる障害を示している)。

表2-2 大脳基底核の障害と臨床的・病理学的相関。

障害	臨床的障害	病態生理学
パーキンソン病	安静時振戦、固縮、無動、運動緩徐	黒質と線条体を結合する経路の変性 特定神経伝達物質の減少 (ドーパミン・セロトニン・ノルエピネフェリン)
ハンチントン病	舞蹈病、筋の緊張減少、痴呆 (後期の症状)	尾状核や被核内の特定ニューロンの変性
パリズム	自発的で無秩序な痙攣、四肢の不随意運動	視床下核の損傷
ツレット症候群	多発性のチック、不随意の運動・発声、多動症	線条体と淡蒼球を結合する経路が関連 ドーパミン摂取の変動

(Adams RD, Victor M. Principles of neurology. 5th ed. New York: McGraw-Hill, 1993; Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, eds. Principles of neural science. 3rd ed. Norwalk: Appleton & Lange, 1991 より)

著者の意見では、モハメッド・アリは全時代において最も優れた、最も活力のあるスポーツマンの1人であった。子供のころ夜遅くまでおきていて、ソニー・リストンとの最初のタイトル戦をラジオで聞いたことを今でも覚えている。彼の戦いぶりを聞くだけでワクワクしたものだ。実況解説者の言葉からイメージしたままの写真が掲載されることが分かっていたので、父が購読していたスポーツ雑誌の次号が待ちどおしかった。彼の肉体的な優雅さがはっきりと写っていたので、動きのない写真でもがっかりはしなかった。全時代を通じて最も優れたスポーツ写真の1つは、彼が倒れたリストンにまたがって立っているときの、力と感情をむき出しにした生々しい写真だった。このイメージを今のアリと比べてみるとよい。蝶のような舞は、まるで足かせをはめられたような、引きずった歩行と成り果てた。感情的で生き生きしていた顔は、どんよりとした目つきに変わり、彼の闘争心を隠してしまった。

感情表現の欠落が、パーキンソン病の特徴の1つである。基底核が脳の情動中枢と結合しており、それが顔面筋へ影響を及ぼしているからだろう。だがここで顔面表情が欠落しているアリと、パーキンソン病のような徴候を示しているキャサリン・ヘップバーンを比べてみよう。キャサリン・ヘップバーンは安静時に振戦があり声もふるえているが、著者が見たインタビューでは顔や目は感情で輝きつづけていた。おそらく役者としての訓練のためか、顔面の情動表現を介する特定の経路が彼女の病気に関与していないためだろう。このような推測をすると、神経科のパンドラの箱を開けることになり、簡単に答えられない問題となる。

ハンチントン舞蹈病は、線条体ニューロンが欠損し、神経抑制が弱まることが原因である。臨床的には、この欠損によってただためで不規則な揺れや、不随意運動・顔のゆがみが生じる。ウッディ・ガスリーは有名なフォークソングのシンガーソングライターであったが、ハンチントン舞蹈病の話題になると決まって頭に浮かぶ人物である。

病気が初期段階のころ、彼は薬物の乱用に苦しんでいると思われていた。不明瞭な発音やチック・平衡障害が、ハンチントン舞蹈病の初期徴候である。しかし、時を経てもこの徴候は悪くなる一方で、身体運動はますます制御不能となり、身体障害者への道をたどることになる。

(7) 基底核障害の治療

70年代から80年代に始まった基底核障害の治療は、基底核で通常分泌されている神経伝達物質をまねる薬物の開発に集中していた。例えばパーキンソン病では、黒質がドーパミンを産生できなくなっている。それゆえ様々な薬物を投与して、ドーパミンの合成を増やそうとした。これらの薬物は現在においても有効であるが、パーキンソン病やハンチントン舞蹈病のような進行性の障害では、基底核の細胞が次々と死んでいき、病気は進行する。薬理学的治療は改良に改良を重ねており、特定の神経伝達物質や受容器を標的にした、新たな投薬方法が引き続き開発されている。淡蒼球切断 (淡蒼球の損傷を外科的に作り出す方法) のような、神経外科的な技術も基底核障害の治療に用いられている。これらの方法は、特定の経路を活性化させたり、非活性化させたりすることを目指している。

健常胎児の大脳基底核細胞を罹病 (りびょう) 領域に移植するというのは将来有望な技術で、神経科学の専門家によって現在開発中である。胎児の細胞は成長し分裂して、病気のニューロンがもはや産生不可能な神経伝達物質を分泌する。この開発中の技術は、病気の進行を止めるだけでなく、正常な運動能力を取り戻す可能性をも秘めている。この技術は基底核に用いられるだけでなく、脊髄損傷の影響を緩和することができないかとテストされている。胎児の中枢神経系移植は、非特定の伝達物質放出の代理領域としてのみ働くのか、機能的結合を確立するのに貢献できるのか、科学者にはまだまだ解決しなくてはならない課題が残されている。

残念なことに、胎児や胚細胞を用いることは倫

理的・政治的にデリケートな問題であり、この先駆的な研究のための連邦資金は、合衆国連邦議会によって削減、最悪の場合は無条件禁止の対象にされやすい。基底核障害の治療の開発は続くだろうし、系統発生の時間を経て基底核が進化してきたように、治療法も進化していくだろう。

(8) 基底核と小脳の進化

2つの皮質下構造（大脳基底核と小脳）は、霊長類の進化の過程で大きくなってきた^{4, 38}。両者は間接的に結合しており、運動制御に密接な関連がある。運動技術の最適化や情動を加味した調整にも基底核は関わっている。これらの活動がこの器用な賢い動物を特徴づけるのに役立っており、大脳基底核が霊長類の進化に伴って拡大したことは驚くことではない。しかし引き続き起きたヒト科の進化の過程で、基底核はそれほど膨張したわけではなさそうだ。それに対して小脳はヒトの進化で膨張しつづけた³⁸。この惑星に生息するどの生物にもなかった大きな小脳と、その複雑さを必要とするヒトの運動とは何なのだろうか。そしてヒトの行動にとって必須の小脳機能とは何なのだろうか。

8. 小脳—内部教師

(1) ミステリーへの招待

小脳の研究はこれまで精力的に行われてきた。小脳の回路は十分に解明されているし、小脳ニューロンは形態学的・神経生理学的に特徴づけられている。小脳の各部位の機能と求心性・遠心性の投射についても十分に分かっている。小脳のことについてはかなりの知見が得られているのに、小脳の動作原理についてはいまだ謎のままである。数学者やコンピューターの専門家も加わってこの問題に取り組んでいるが、未だに小脳が行うすばらしい筋制御を記述したモデルができあがるに至っていない。まずは運動制御に密接に関係した小脳回路をざっと説明し、次にヒト特有の小脳機能について論じることにしよう。

小脳は脊髄運動ニューロンと直接結合を持たないが、その活動には小脳の制御が相当加わっている。小脳の損傷は大きな運動障害を引き起こす。小脳の傷害によって、運動はぎこちなくなり運動の協調性が損なわれる。筋収縮のタイミングや力の発生も異常になる。随意運動を試みようとしても、いつも不随意運動や振戦が起こる。

小脳は脳幹内の神経核（主に前庭核）や視床へ投射し、前庭核・脊髄受容器（紡錘錘・皮膚受容器・関節受容器など）や網様体・大脳皮質（主に運動野・体性感覚野）から入力を受ける。小脳に末梢の情報を送るのは脊髄小脳路であり、筋収縮の強さ・発生した筋張力・身体的位置やその運動量・身体に働いた外力についての情報が、この経路によって運ばれる。その伝導は秒速100mを越え、中枢神経系では最も速い。小脳はその機能を最もよく表したものとして、別名“比較器”とか“教師”と呼ばれている。仮説に過ぎないのではあるが、小脳は末梢の感覚情報を処理し、これを運動野で作られた運動指令と比較していると授業では教えられている。このように実際に行われた運動と脳の計画した運動を比較することで、小脳は運動の誤りを訂正する何らかの役割を持っている。小脳はフィードバック系だけでなくフィードフォワード系でもある。随意運動のなかでも、時間や練習とともに早く正確になってゆくような、学習運動や熟練運動の計画に関与しているようだ。小脳はある種の運動中に反射増幅率を調節できるし、経験に基づいて長い時間をかけ運動を変化させることもできる。運動開始前に、ある特定の行為に対して身体を準備させる。このように小脳は、運動計画や運動学習に関与している。小脳回路を勉強すれば、小脳がこれらの機能をどのように実行しているのか、多少なりとも分かるようになるだろう。

(2) 解剖学的分類と機能的分類

小脳部位の解剖学的・機能的分類は混乱を招きやすい。というのは、それぞれの部位が様々な基準で分類できるからである。小脳の表面は小脳葉

(folia) とよばれる水平の脳回に覆われていて、ここにはニューロンの細胞体が存在している（ここにはニューロンの細胞体が存在している）。小脳には大脳および他の部分の合計よりも多くのニューロンが存在しているため、ヒトの小脳の表面は拡大せざるをえなかった⁴⁸。小脳は、水平溝が拡大してできた深い小脳回によって3つの葉、前葉・後葉・片葉小節葉に分けることができる。片葉小節葉（flocculonodular lobe）は、系統発生的に最も古い小脳領域である。2つの垂直方向の窪みが、正中部にある虫部（vermis）と左右対称な小脳半球（cerebellar hemisphere）を分けている（図2-17）。半球の中でも虫部に近い部位は、小脳中間部（intermediate zone）と呼ばれる。この中間部の外側部分は小脳外側部と呼ばれ、系統発生的には最も新しい領域である。このような縦向きに解剖学的に区分された各領域は機能的にも異なり、求心性入力と遠心性出力もかなり異なっている。

虫部は、前庭核や赤核など脳幹下行路上の部位から入力を受けて、再び脳幹の核に投射し、近位筋や姿勢筋の制御に関与している。

小脳中間部は大脳皮質や脳幹の神経核と結合を持ち、遠位筋の運動制御に関与している（図2-18）。

小脳外側部は運動野・運動前野・前頭前野（prefrontal cortex）から入力を受け、視床を介してこれらの領域に投射する（図2-18）。このような経路は随意運動の計画に重要であると考えられており、運動学習や運動技能獲得の際に運動速度の向上に不可欠である。

求心性入力の違いによっても、異なる小脳の機能的部位を分類することができる。前庭核・脊髄小脳路を介した末梢受容器・大脳皮質が主要な小脳入力である。これらの入力は小脳内で局在構成を持ち、3つの機能的単体を形成している。これらの小単位は、解剖学的に分けられた領域（虫部・小脳中間部・小脳外側部）に類似している。しかしながら小脳への入力や機能の幾分かは、解剖学的部位間で重複がある。3つの機能小単位は

前庭小脳路・脊髄小脳路・大脳小脳路を含んでいる。

前庭小脳系は前庭核から入力を受け、前庭核に直接投射している。虫部と片葉小節葉がこれらの経路上にある解剖的部位である。ここは小脳皮質が直接目標部位（前庭核）へ投射する唯一の経路でもある。他の小脳皮質は深部小脳核へいったん投射するため、小脳からの直接経路は他にはないことが本書を読むうちに分かってくるだろう。前庭小脳系は唯一の例外である。前庭小脳系は、眼球運動の制御やバランスの制御に関与している。

脊髄小脳系は、脊髄小脳路から虫部と小脳中間部への投射で構成されている。虫部と小脳半球は深部小脳核に投射し、結局は四肢の運動制御に関与する。

大脳小脳系は、系統発生的に最も新しく最も分かっていない経路であり、大脳皮質・橋核・下オリーブ核から直接もしくは間接的な入力を小脳外側部に送っている。小脳外側部は、深部小脳核から視床を経て間接的に運動野・運動前野に投射している。反論があるかもしれないが、ここでは話を簡単にするために、大脳小脳系は運動選択や計画に関与しているものとしておく。

以上まとめると、これらの機能的に分類された経路は、目標運動を達成するために多感覚入力を処理しているといえる。小脳の正確な機能を理解できるようになるには、求心性入力と遠心性出力の構成についてもう少し詳しく見ておく必要がある。たとえば、求心性入力は小脳皮質のニューロンが受けるが、小脳出力は小脳皮質からではなく深部小脳核から出ている。もう1つ小脳の機能を理解する上で重要な点は、求心性入力には2種類（苔状線維と登上線維）が存在することである。

(3) 深部小脳核

深部小脳核には3種類あって、室頂核（fastigial nucleus）・中位核（interposed nucleus）・歯状核（dentate nucleus）と呼ばれている（図2-19）。これらの核は小脳の全出力をひとまとめにしている。室頂核は、片葉小節葉と虫部から入

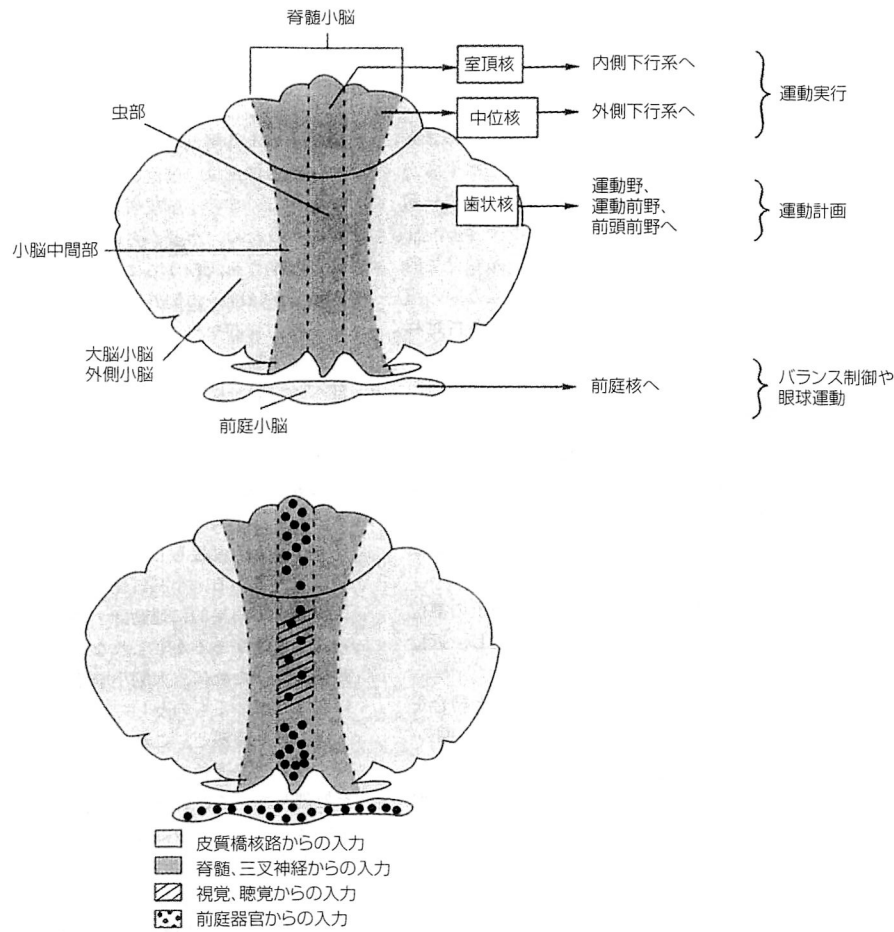


図2-17 小脳の各部位は、解剖学的にも機能的にも分類可能なため、命名法は複雑である。解剖学的には、虫部・小脳中間部・小脳外側部に分類できる。機能的には、前庭小脳路・脊髓小脳路・大脳小脳路に分類可能である。この図は解剖学的命名法と機能的命名法との関係を図示している（上段は出力経路、下段は入力経路）。（Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM. Essentials of Neural Science and Behavior. Norwalk, Conn: Appleton & Lange, 1995より）

力を受け、前庭核・網様核に投射する。中位核と歯状核は、小脳中間部と小脳外側部から入力を受け、網様核・赤核・下オリブ核・視床に投射する。中位核からは赤核への、歯状核からは視床へ

の投射が多い。

小脳核については読者の好奇心をそそる特色がある。小脳核が小脳皮質のただ1種類のニューロンから入力を受けていることである。この細胞が

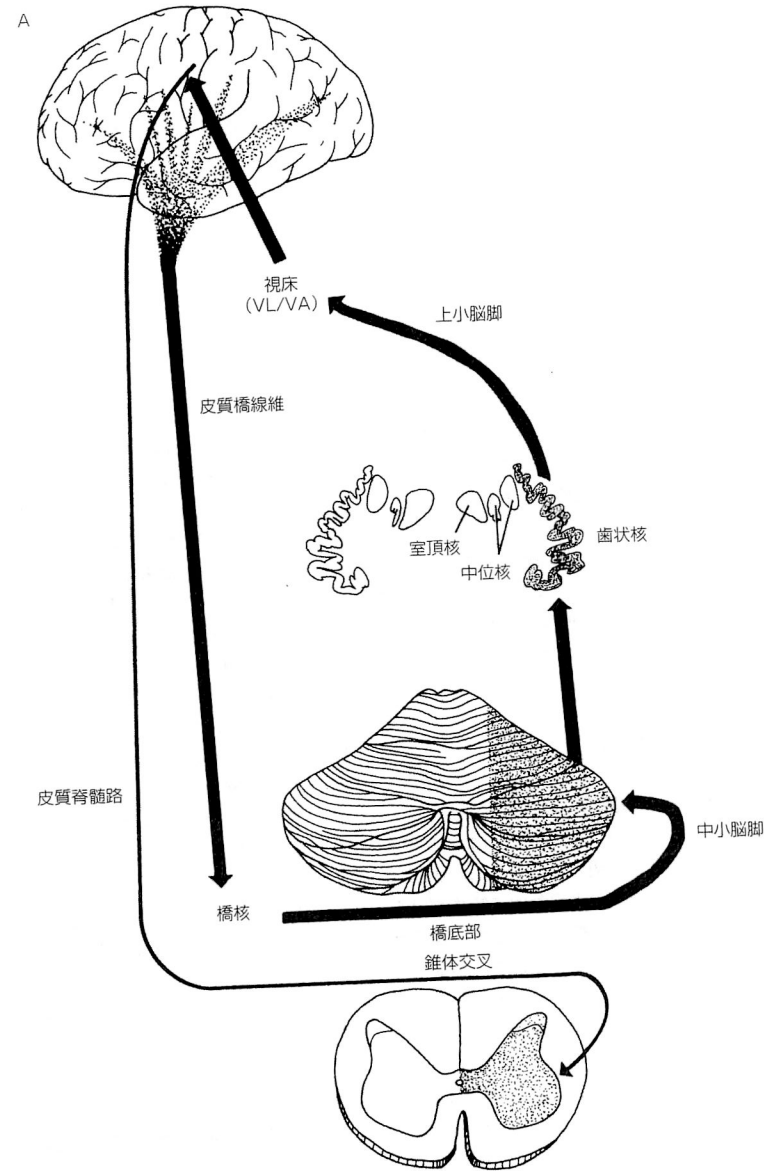


図2-18 主要な小脳の投射。小脳皮質の異なる領域は、それぞれ別の深部小脳核に投射する。主要な小脳遠心路は小脳核由来である。A：小脳中間部の主要な投射経路

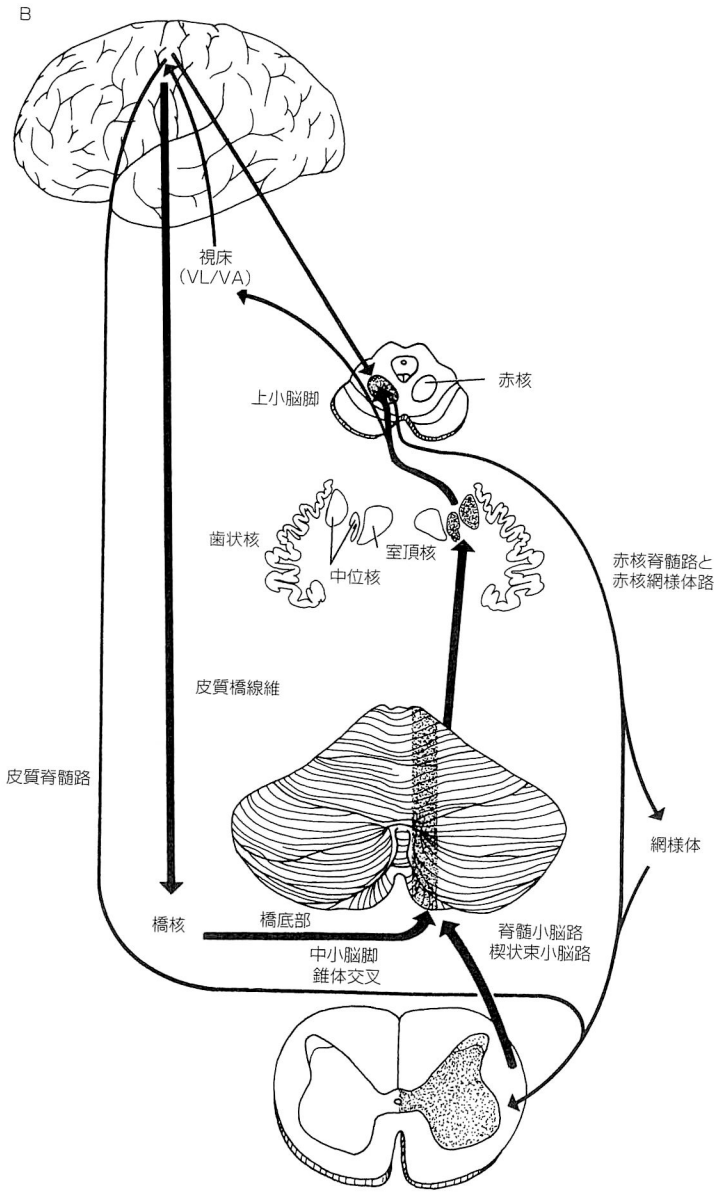


図2-18 B : 小脳半球の主要な投射. (Nolte J. The Human Brain, 1st ed. St. Louis: Mosby-Year Book, 1981より)

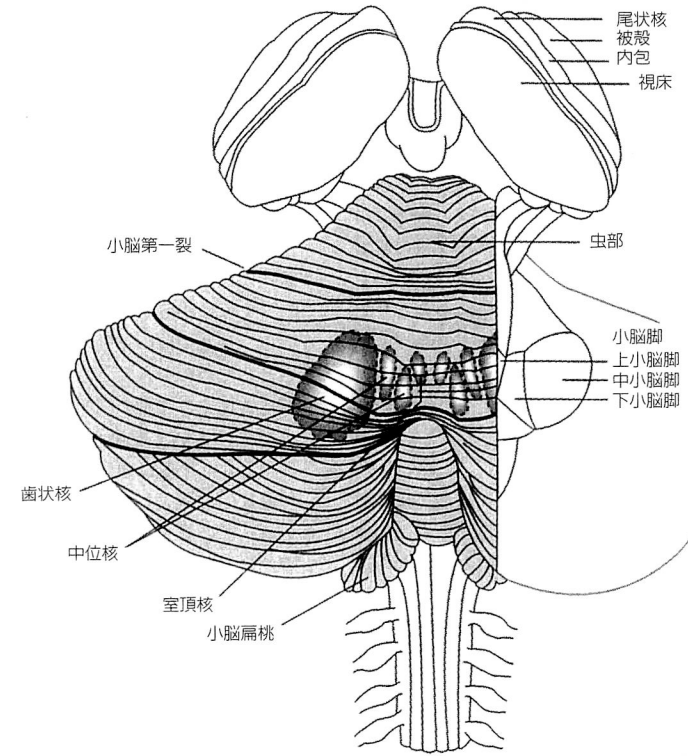


図2-19 小脳核は小脳の深いところに存在する。この図は、その位置と小脳・視床・大脳基底核との解剖学的な関係を示している。(Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM. Essentials of Neural Science and Behavior. Norwalk, Conn: Appleton & Lange, 1995より)

プルキンエ細胞 (Purkinje cell) で、小脳核へ常に持続的かつ抑制性の入力を送っている。プルキンエ細胞がどのくらい深部小脳核を抑制するかは、プルキンエ細胞への求心性入力 (苔状線維と登上線維) に依存している。

小脳皮質への感覚入力は、大部分が苔状線維 (mossy fiber) からのものである。苔状線維入力は、脳幹のいろいろな部位や脊髄からの投射で構成されている。苔状線維はプルキンエ細胞には直接シナプスを作らず、小脳皮質の別の層 (詳しくは神経解剖学の教科書を参照すること) にある顆

粒細胞 (granule cell) などに終末している。顆粒細胞は、多くの苔状線維から緻密な入力を受けている。顆粒細胞は、抑制性と興奮性のどちらも介してプルキンエ細胞にシナプスを作る。1個のプルキンエ細胞は、200,000個もの顆粒細胞から入力を受けているのだ。

顆粒細胞 (苔状線維) からは200,000もの入力がある一方で、登上線維 (climbing fiber) からはわずか1つの入力しかない。しかしプルキンエ細胞と登上線維の間のシナプス結合は、全神経系の中で最も強力な部類に入る¹⁹。1本の登上線維

は1~10個のプルキンエ細胞を神経支配しており、その入力も脊状線維入力を劇的に変調する。どちらの線維も、計画された運動に関する情報や、実行された運動や環境状態の変化に関する求心性フィードバック情報を運んでいる。脊状線維は延髄の下オリーブ核 (inferior olivary nucleus) 由来である。下オリーブ核へは、大脳皮質・赤核・脊髄からの入力が多い。下オリーブ核の機能は小脳と密接な関係があるので、下オリーブ核の解剖学と生理学とをもう少し詳しく述べてみたいのだが、読者の負担を軽減し勉学心に委ねるつもりで章末に挙げた参考文献やMEDLINE (訳者注: インターネット上の医学関連文献検索サイト, 例えば <http://www.nlm.nih.gov/>) によって、この本にも出てない最新の情報を勉強してほしいものだ。

今までのところ、下オリーブ核の機能には幅広い仮説があり、熟練した運動の小脳出力を調節する役割があるとか⁴⁵、運動中の前後の関係から赤核や大脳皮質を選択的に活動させる源泉として働いている³⁴などといわれている (赤核投射は皮質脊髄路と同じ脊髄領域に終末しているのだから、覚えておくこと)。

(4) 小脳の機能

小脳の動作原理や下オリーブ核などへの結合様式に関して、多くの疑問が残されているにもかかわらず、小脳の機能の中には既に広く受け入れられたものがある。小脳は視覚追従課題や、身体外で起こる運動を予測する際の手助けをしている。例えば、速球がホームベースを横切るのにどのくらい時間がかかるかを予測し、球の速度や軌道も予測し、球をうまく当てるのに必要な運動プログラム作りの手助けをする。このフィードバック制御は、以前の経験や練習 (すなわち学習) に依存している。

全ての学習が意識的に行われるわけではない。小脳には学習能力があるようだが、それは無意識に行われる。未知の重量の物体をA地点からB地点へ運ぶように指示されたとしたら、最初は正確

な運動ができないだろう。練習を重ねると、運動は早くなり誤りも少なくなる。しかし小脳を損傷すると、練習による改善は起こらない。

小脳は運動と運動の間をスムーズにつなぐ役割も持つ。この働きは筋の協調が必要な運動に重要である。小脳核のニューロン活動は、ある瞬間の筋収縮のパターンよりも、次に行うべき運動の方向を反映していることが分かっている。体操選手・ボクサー・ダンサー・ミュージシャンは、次々に運動を続けていく。ある運動が開始されると、すぐに小脳が次の運動に向けて身体を準備させる。ひとつ前の運動が、小脳に次の運動を開始させるための引き金として働いているようだ。大脳皮質は主に運動の開始時に活動していて、運動の結果によって駆動されているようには見えない。しかし小脳は運動中あるいは運動の系列の中で継続的に発火しており、その出力も修正されている。その結果、我々は環境の変化にすばやく効率的に適応できるのだ。

小脳の機能や他の領域との結合に関する知識は、fMRIやPETなどの新しく開発された撮像技術によって大きく広がった。小脳に関する伝統的な学説は、神経解剖学的マッピング (解剖地図作成技法)・単一ニューロン記録や行動学的実験と結びついたこれらの技術によって塗り替えられている。小脳が運動機能にのみ関与するという伝統的な概念も、最近の発見によって一掃されてしまった。脳機能イメージング技術によると、ヒトの小脳は認知課題や言語課題中にも活動することが示唆されている^{3,38}。また小脳の歯状核と前頭前野との間に結合があることも分かった³⁹。前頭前野はいろいろな課題中に働いているが、運動計画にも関与している。これらの発見によって、情報処理・言語性学習・非言語性活動・言語生成と小脳との関わりについての研究が加速している。

小脳が最も活動する場所は、運動課題と認知課題とは異なっている³²。例えば小脳は認知課題である pegboard puzzle (釘差し盤を使ったパズル) を解く際に活動する。この認知課題では、両側の歯状核が活動した³²。小脳は提示された名詞

に対応する動詞を見つける課題中にも活動する。この課題中に代謝的に活動した領域は、課題が手慣れてしまうと変わっていく。面白いことに、PET実験によると課題の学習による小脳の活動領域の変化は、わずか15分の間に起こっていた³²。

前頭葉のブローカ野は小脳から投射を受けている。ブローカ野は、発声と言語生成を制御している筋を協調させるのに関わる特異的な領域である。小脳は運動の速度や課題の自動化に重要だと長い間考えられてきた。どの筋をどのように素早く使うかは、言語技能の獲得に不可欠なことである。このように小脳とブローカ野の間の結合は、直感的に意味のあることである。小脳から視床を経て前頭前野やブローカ野へ投射するのは、ヒト特有の回路である。おそらくこの結合の存在が、言語獲得の前提条件であろう。手話や記号言語で会話するチンパンジーで、小脳と言語中枢間に似たような結合があるかどうか調べてみた面白いだろう。長2-3に認知課題と小脳の関係について、今までに分かってきたものをまとめてみた。

歯状核から運動野と前頭前野への投射と、運動学習における小脳の役割について関連づけようとした興味深い仮説がある。歯状核が前頭前野か運動野のどちらに投射するのは、その時の課題に依存しているというのである³⁸。もし課題が新規なもので、運動についての決定が必要な場合、歯状核は適切な情報を前頭前野に送る。十分に学習

された課題では前頭前野は必要ないので、歯状核からの情報は直接運動野に送られる。小脳は筋活動の組み合わせを学習し、それを行動状況に結びつけているようだ。以前経験したことがあるという状況下では、行動は自動的に開始される。バスケットボールで活躍するマイケル・ジョーダンがこの良い例である。この男の身体制御も素早い反応も、とてもこの世のものとは思えない。

確かにマイケル・ジョーダンは天才選手である。しかし彼は、練習なくして今の技能レベルに達したわけではない。刻々と変わるバスケットボールのコートの状況に応じて彼の小脳が素早く反応できるのは、練習あってのものだ。特に同僚選手に比べ抜きん出ているのは、マイケルの空中での反応である。練習には意識的な努力が必要だが、その結果増強された小脳の機能を発揮する場合には、意識的な努力は必要ない。彼の小脳は、全自動パイロットのように彼を操縦する。ゆっくりとした大脳皮質の決断過程を飛ばして処理できるので、彼は敵よりも数ミリ秒抜きん出た行動が可能となる。筆者の想像では、優れた音楽家も彼の同類であろう。

(5) 小脳の損傷

小脳は、随意運動のタイミングにも関係しているようだ。迅速な運動をしている最中に運動速度の評価をしたり、身体や四肢が目標位置に到達するのにかかる時間を計算したりしているらしい。

表 2-3 小脳と認知課題。

課題	小脳の活動部位
触覚学習	外側部
言語学習 (名詞に対応する動詞の生成)	外側部
空間的問題解決	歯状核
聴覚性言語記憶	外側部および正中部
視覚性記憶課題	外側部
心的イメージ	外側部

(Leiner HC, Leiner AL, Dow RS. The underestimated cerebellum. Hum Brain Map 1995; 2: 244-54.)

一旦目標地点に到達すると、今度は小脳が運動野に働きかけて、共同筋の活動を抑制し拮抗筋を活動させる。こうして運動にブレーキがかかるのだ。運動が速くなれば、拮抗筋の活動も早くから起こる。運動を実行しつつ同時にエラーの訂正も行うという処理は、あまりに速い過程のため運動野では行えないのだろう。小脳に損傷がある人は、このブレーキがかからないため目標位置を通りすぎてしまう。コップに手を伸ばしたとき、小脳損傷患者は瞬時に手を止めることができないので、コップを倒してしまうことになる。静かに座っていることはできるのだが、運動を開始するやいなや振戦が起こってしまう。これによって、損傷が小脳にあるのか大脳基底核にあるのか見分けることができる。小脳損傷患者には安静時の振戦がない。振戦は運動時にだけ起こる。大脳基底核損傷の場合は、振戦が安静時にも起こるのである。小脳損傷患者は、運動と同時に進行するエラー訂正ができない。最終的にはうまくいくこともあるが、それは試行錯誤の結果でしかない。小脳損傷がある場合でも、大脳皮質による意識的な制御によって目標を通りすぎないようにすることは可能である。しかしこの制御は緩慢でぎこちなく、かなりの集中を要する。

小脳損傷によって現れる障害は、損傷位置によって異なっている。片葉小節葉や小脳前葉の損傷では、姿勢制御の障害が起こる¹⁵。しかし小脳前葉は、片葉小節葉ほどには常に平衡維持業務に関わっているようには見えない。むしろここは経験に基づいて姿勢調節を行っている²⁶。いい換えれば、環境の状況に応じて姿勢制御反応の大きさを調節しているのである。小脳前葉がなければ、上下左右に揺れる船上では、それに慣れるためにつらい時を過ごすはめになっただろう。小脳外側部の損傷では、姿勢や歩行には目だった障害は起きない。大きく影響を受けるのは、腕や手の運動のタイミング調整とその協調運動である²⁷。

虫部・小脳前葉・片葉小節葉の損傷では、近位の身体部分の安定性が失われる。遠位の四肢の運動は、近位の安定性が失われることによって、や

はり運動失調になるようだ。臨床の場で小脳損傷が正中線上の領域にあるのか外側部にあるのかを見分けるには、近位の身体部位を安定させてやった場合に、患者がどのような反応をするのか調べるのも1つの手である。外側部に問題のある患者では運動が改善しないが、小脳の正中線上に問題がある場合にはかなりの改善が見られるはずだ。

小脳は多関節にわたる共同筋の時系列を制御したり^{28, 29}、分節化した中枢パターン発生器を最適な組み合わせで制御したりしている^{5, 28}。小脳の活動は、これら中枢パターン発生器の活動によって常に変化している⁵。中枢パターン発生器由来の情報は、脊髓小脳路で運ばれる。それゆえにこの経路が損傷を受けると、歩行・到達運動・咀嚼など、中枢パターン発生器の活動に関係がある運動が障害されるのである^{32, 38, 40}。

小脳は認知課題にも関与しているため、小脳の損傷によりこれらの機能も影響を受ける。小脳損傷後に支障をきたす可能性がある認知課題としては、練習に関係した学習（エラーの探知）・系列運動の計画・感覚入力に応じた反応の変化・視空間課題・空間記憶・軌道速度の決定などが挙げられる。

小脳は複雑なフィードバック・フィードフォワード制御を行っており、そのメカニズムは完全には解明されていない。それは神経科学者の想像力を駆り立てて離さない。偉大な運動選手や音楽家たちがファンの想像力を駆り立て、感嘆の念を抱かせるのとおなじである。小脳は、脊髓や運動野に直接の投射なしに、多くの運動や認知課題を行っている。その出力の大部分は、まず視床に送られる。視床を通じて初めて、小脳は外界に大きな影響力を発揮できる。視床に依存しているのは小脳だけではない。ヒトの感覚系や運動系は、全て視床に投射しているのである。

9. 視床

視床は美しい構造をしている。視床によって我々は外界を知覚できるし、それに意味を付加す

ることもできる。視床がなければ我々の世界に美はないし、やさしい愛撫を受けても愛情と結びつけることができないだろう。視床は身体のすべての感覚系から入力を受ける。視床は感覚情報を受け取って処理し、情報解釈の出発点として機能している。そしてその入力に対する知覚を形成したり変化させたりもできる。記憶や情動のような認知過程と、感覚入力とを統合している。視床は入力した感覚の意識的処理に関わる最初の場所ともいえる。

(1) 視床の進化

視床は、大脳皮質とともに進化してきた。ヒトの視床と大脳皮質の中で、最も劇的に拡大したのは連合領域であった。連合領域は文字通りの働きをしている。すなわちいろいろな刺激を連合し、解釈し、蓄積した情報を皮質一次領野に送るのである。その結果、連合領域の下した解釈が意味のあるものになる(図2-20)。

ラットの視床や大脳皮質で、このような連合機能に関わる領域は非常に小さい。ラットが感覚刺激に対して決まりきった反応をするのも当然である。一方、ヒトの大脳皮質と視床は、連合領域が優性である。これらの領域は、感覚入力に対して多種多様な解釈を与える。したがってヒトは複雑

な反応をするのである。ヒト同士で誤解が生じやすいのもうなずけることだ。

(2) 構造と機能

視床の実体は、間脳と呼ばれる構造体の一要素である。間脳は、視床(視床背側部)・視床上部・視床下部・視床腹部からなる。本節でふれるのは視床(視床背側部)のみである。

視床は、第三脳室にまたがった左右対称な構造体である(図2-21)。視床の半分は左半球にもう片方は右半球に覆い隠されている。その片方の大きさは親指程度である。視床にはたくさんの神経核があって、それぞれの核が求心性の入力を受け取り、特定の大脳皮質領域に投射している(図2-22)。表2-4にこれらの入出力経路をまとめてある。

体性感覚情報は、基本的に2つの経路を通じて視床に運ばれる。後索-内側毛帯路と脊髓視床路である。後索-内側毛帯路は、関節や皮膚や筋の受容体からの情報を運ぶ。接触・圧力・関節位置などの感覚は、主にこの系路上に再現されている。脊髓視床路は身体への侵害刺激や温度に関する情報を運んでいる。顔に関する同様の情報は、三叉神経視床路が運ぶ。痛みや温度ほど注目を集めていないが、かゆみやくすぐったさも脊髓視床路や

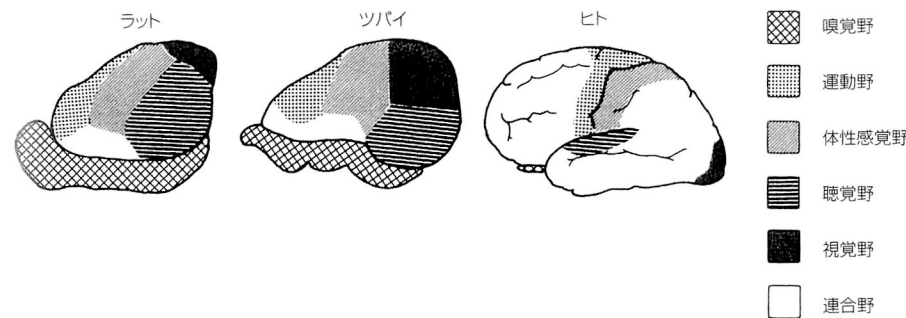


図2-20 大脳皮質連合野はヒトで大きく拡大した。同じサイズで示されたラット・ツバイ(原猿)・ヒトの脳を見ると、連合野がヒトで大きく拡大したのがわかる。(Nolte J. The Human Brain, 3rd ed. St. Louis: Mosby-Year Book, 1993より)

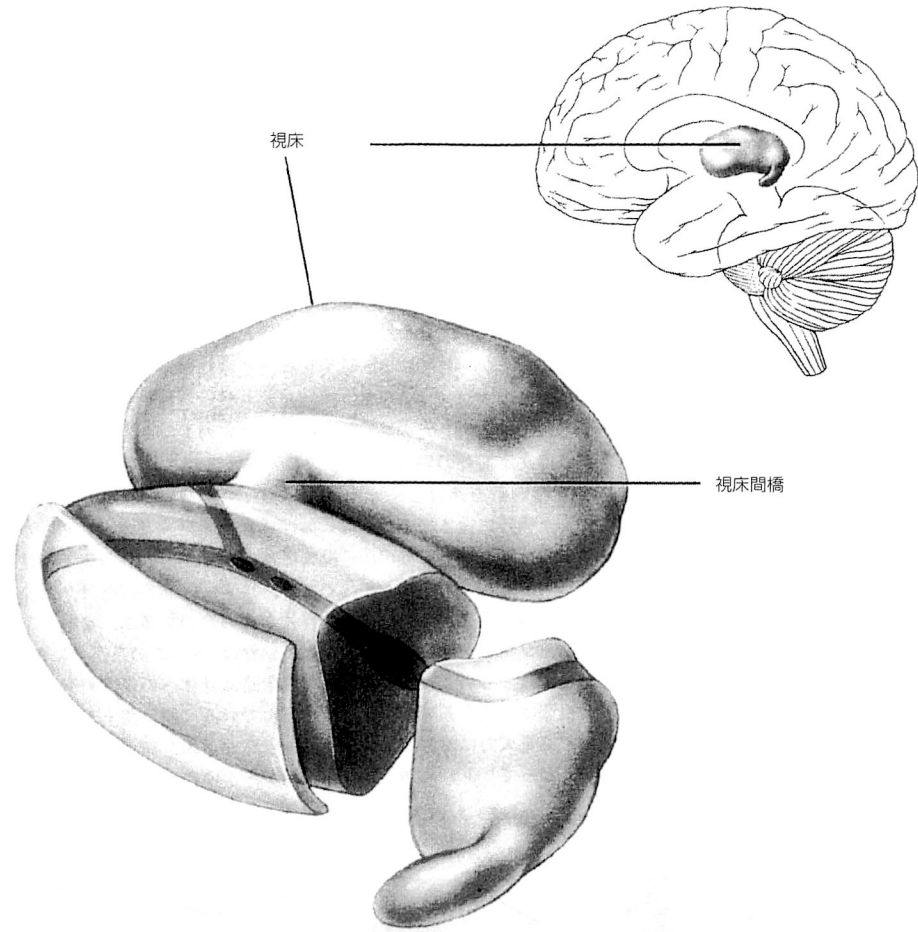
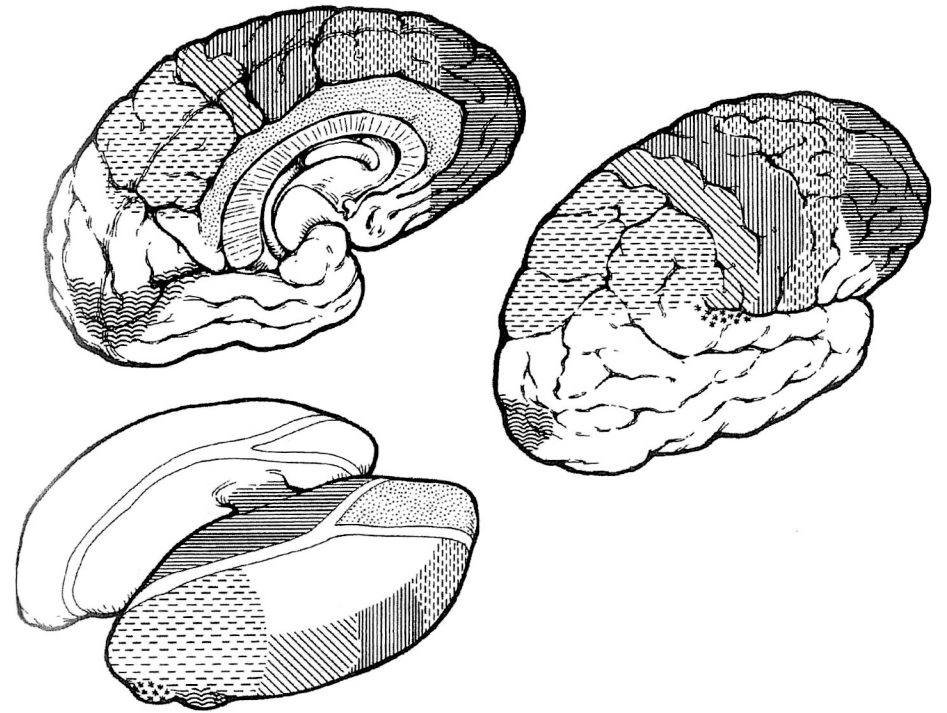


図2-21 視床は、大脳皮質の深部に位置した両側性の構造体である。視床は第三脳室によって分離され、2つの塊を形成している。この図から視床の3次元構造と大脳皮質との位置関係がわかる。(Martin JH, Neuroanatomy: Text and Atlas. Norwalk, Conn.: Appleton & Lange, 1989より)

三叉神経視床路が運ぶ⁵¹。

視床と大脳皮質の間には相互結合がある。例えば感覚運動野由来の投射は、視床の腹外側核内に終末することになる。この核は感覚運動野に逆投射することになる。視床内には大脳皮質に対応し

た部位が存在する。これら皮質視床—視床皮質間の相反結合の機能はよく分かっていないが、それらの結合を利用して大脳皮質が自分自身の求心性入力を制御しているようである。おそらく余分な情報を無視して、ある特定の課題中に最も重要な



視床核	皮質領域	視床核	皮質領域
 内側核	前頭葉	 前腹側核	運動前野
 前核	帯状回	 後外側腹側核	体性感覚野
 外側腹側核	運動野	 外側膝状体	視覚野
 視床枕	後頭頂葉	 内側膝状体	聴覚野

図2-22 視床には多くの核があり、その各々が特定の求心性入力を受け取り、大脳皮質の特定の領域に投射している。視床と投射先の大脳皮質の関係は、同じパターンで示されている。

表 2-4 視床の核への入力と出力。

核の名称	皮質下入力	主要な出力	機能
外側膝状体	視索	視覚野	視覚
内側膝状体	下丘	聴覚野	聴覚
後外側腹側核	体性感覚経路 後柱 / 内側毛帯 脊髄視床路	体性感覚野	感覚 (体)
後内側腹側核	三叉神経視床路	体性感覚野	感覚 (顔)
外側腹側核と前腹側核	小脳、基底核、赤核	運動野 / 運動前野	運動
前核	乳頭視床路	帯状回	辺縁系
視床枕	網膜、上丘	頭頂連合皮質	感覚
後外側核	上丘	頭頂連合皮質	感覚
背側外側核	帯状回	帯状回	感情
腹側外側核	扁桃体、嗅覚皮質	前頭前野	辺縁系
髄板内核	その他の視床核、網様体、 小脳、体性感覚経路	その他多くの皮質	?
網様体核	視床	視床	視床の調節

(Nolte J. The human brain, 3rd ed. St. Louis : Mosby-Year Book, 1993 と Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, eds. Principles of neural science, 3rd ed. Norwalk : Appleton & Lange, 1991 より)

情報を取り出すために使われているのだろう。視床網様核(脳幹網様体と混同しないように：訳者注)がこの仕事をするのに最適な位置にあり、大脳皮質と視床間の情報ゲートになっているといえる³⁶。

視床本来の機能は、感覚入力とそのさまざまな入力に対する皮質の注意機構とを統合することである。視床の核はもともと大脳皮質の全領域へ投射しているため、特定の皮質領域の注意機構を促進したり、意識に関与することも可能であろう³⁹。視床は痛みが引き起こす情動的・感情的側面にも関与しているようだ³⁹。

痛みに対する反応は、過去の経験によって条件づけられている。友人(それも親友に限る!)を相手に次の実験をしてみよう。友人の手を掴んでテーブルの上に押えつけ、アイスピックに手を伸ばそう。おそらく友人は大きな全身反応を起こし、力づくで手を引っ込めるだろう。この全身反射は、痛覚刺激に対する脊髄視床系の特徴的反応である。この実験パラダイムでは、実際の痛みを伴っていない。アイスピックを見たことと、それが自分の手の甲に勢いよく突き刺さるという成り行き

を知っていることによって、十分にこのような反応がおこるのだ。これは認知と過去の経験に条件づけられた反応である。

視床に特定の機能を割り付けるのは難しい。損傷研究から得られるのは限られたものでしかない。視床の損傷は様々な経路に影響を与え、また1つの核にのみ限定されて起こるのは稀だからである。もちろん個々の視床核には、他の核と共通した機能のほかにその核固有の機能がある。ヒトの視床損傷はたいてい脳血管障害によるものであり、ほとんど全ての場合、視床とは別の構造にも損傷がある。今後いろいろな撮像技術の解像度が上がれば、個々の視床の機能が解明できるに違いない。しかし今でも臨床の現場では、視床が損傷した場合に起こる感覚障害や運動障害を、ある程度予想することができる。

(3) 視床の障害

視床の損傷はたいてい感覚障害を生じる。いろいろな感覚刺激の種類や強度を区別できなくなることもある。刺激位置を特定する際にも問題が生じる。視床の損傷によって、視床痛症候群(thal-

amic pain syndrome) が起こる場合もある。この不幸な感覚障害が起こると、あらゆる刺激が痛みの感覚になってしまう。臨床心理学上の問題や片側味覚消失も、視床損傷の後遺症である³⁶。

視床の損傷では運動障害も生じる。症例として失調症(dystonia)・舞踏病(chorea)、感覚性運動失調(sensory ataxia)・振戦・運動異常症(dyskinesia)がある。これらの障害の中には、視床の損傷による感覚入力欠如に起因する場合や、内包(internal capsule)や大脳基底核など運動機能をもつ近接領域の障害に起因する場合もある。視床症候群は臨床用語であり、自発痛や味覚消失や感覚性運動失調など視床の損傷によって起こる複合症状を記述するために使われる。

視床は他の神経系と非常に密な結合を持っているが、その統合的機能や知覚機能について皆目分かっていないといえる。親指ほどしなかい領域で行われている全機能をまず想像してみよう。そして今度は、進化により肥大したために頭蓋骨の許容体積を越えてしまい、幾重にも折り重なる構造を持つに到った器官の機能を想像してみよう。もちろん大脳皮質のことである。統合能力・複雑さ・神秘性、どれを取ってみても中枢神経系の中

にあって、視床は大脳皮質に比べ見劣りがする。

10. 大脳皮質

(1) 進化そしてアリストテレスの誤り

大脳皮質は、神経系の中でも最も新しく進化し拡大した領域である。視点によっては、王国を治める皇帝であったり、有権者の要望に従う奴隷であったりする。とにかくそれは2500cm²のすばらしい謎である。

今まで運動制御に関わる主要な登場人物の動きを見てきた。読者は、その解説がそれぞれの構造と大脳皮質(一般に脳と呼ばれる神経系の一組織)との関係に着目して行われてきたことに気づくだろう(図2-23)。大脳皮質が関与しない身体や生理学的機能を考えることは不可能である。大脳皮質の運動への関与はヒトではかなり大きく、多分どの動物種と比較しても群を抜いている。

神経科学者は、運動野(全大脳皮質の5%を占める部分)を刺激すると、体の反対側に運動が起こることを昔から知っていた。またこの領域のニューロンが、運動前に活動することも分かっていた。しかしこれは、小脳と大脳基底核にもあては

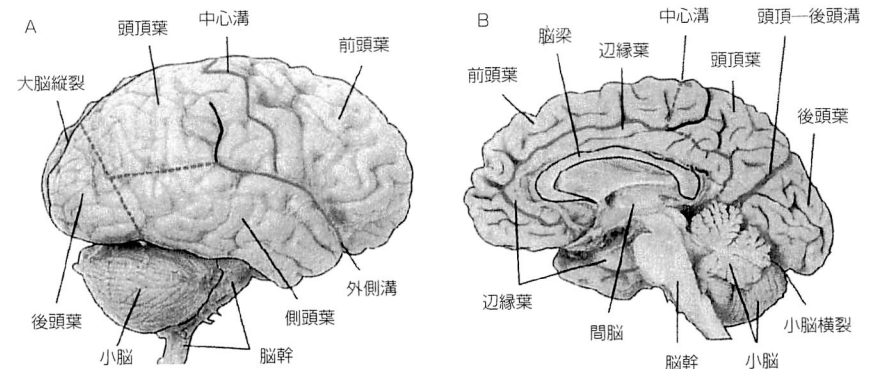


図 2-23 大脳皮質は葉に分割され、各々の葉は異なる求心性入力を持ち、異なる機能を持つ。Aは外側面から、Bは内側面から見た脳である(半対側の半球は省略してある)(Nolte J. Angevine J. The Human Brain in Photographs and Diagrams. St. Louis: Mosby-Year Book, 1995より)。

まることである。単細胞生物から系統樹をたどって両生類・爬虫類・鳥類まで、全ての生物は大脳皮質がなくても運動や移動を行うことができる。唯一哺乳類だけが脳皮質を進化させた。この際アリストテレス流の考え方「哺乳類やヒトは放熱のためだけに脳皮質を進化させた」²⁴を度外視するならば、運動に関する脳皮質の正確な機能を考えることが残された課題となる。

脳の連合野 (association cortex) はヒトの脳で最も新しく、最も拡大した領域である。言語や認知や視覚に関する連合野は、ヒトで極端に大きくなった。皮質脊髄路投射の数も、原猿類から真猿類・類人猿・ヒトになるにつれて次第に増加してきた。系統発生の初期には、皮質脊髄路は主に脊髄後角の感覚ニューロンに終末しており、脊髄ニューロンへ入力する感覚情報の調節をしていた。進化が進むと皮質脊髄路投射は増加したが、ヒトを含む類人猿にまで高度に進化すると、皮質脊髄路は中位や遠位の四肢筋を制御する運動ニューロンに直接投射するようになった (図2-24)。蹠行



図2-24 軸索が頸部脊髄内で枝分れしている様子。この軸索は、サル運動野で手を支配している部位にある1個のニューロンに由来している。ヒトを含めた霊長類では、他の種に比べて大脳皮質から脊髄運動ニューロンへの直接投射が多い。(Shinodaら, Neurosci. Lett. 1981; 23: 7-12より)

性2足歩行は、この運動野の拡大に何らかの関係があるのだろうか。ヒトの脳進化の議論も、「卵が先か鶏が先か」の問題に直面している。運動野は、認知能力の要求基準に見合うように拡大したのだろうか。あるいは運動のレパートリーが増加したから (環境を探索し知覚する能力が向上したから)、認知能力が拡大したのだろうか。

神経系の研究は知のフロンティアであり、そのフロンティアの中でも大脳皮質の研究は最も深く暗いジャングルである。大脳皮質は、今まで述べてきた全ての神経組織から情報を受け取り、逆にこれらの組織に投射している。運動制御に関与する全てのシステムに影響を与え支配するほど、ヒトの大脳皮質は大きな力を持っている。その重要性を考えて、4章全部を使って大脳皮質について詳しく説明したいと思う。しかし4章へ進む前に、運動制御に直接関わる皮質下の神経回路について論じた次章を読んでもらいたい。次章は局所的な単シナプス性の脊髄反射弓の話から始まり、大脳皮質も含めた結合様式の話へと進んでいく。

推薦図書・文献

- Adams RD, Victor M. Principles of neurology, 5th ed. New York: McGraw-Hill, 1993.
- al Falah NA, Nagaoka M, Vallbo AB. Dual response from human muscle spindles in fast voluntary movements. *Acta Physiol Scand* 1991;141:363-71.
- Albright TD. My most true mind thus makes mine eye untrue. *Trends Neurosci* 1995;18:331-3.
- Anastasijsjevic R, Vuco J. Activity pattern of muscle stretch receptors at the beginning of muscular reflex contraction and its relation to the silent period. *Exp Neurol* 1982;76:528-37.
- Appenteng K, Prochazka A. Tendon organ firing during active muscle lengthening in awake, normally behaving cats. *J Physiol (Lond)* 1984;353:81-92.
- Baldissera F, Hultborn H, Illert M. Integration in spinal neuronal systems. In: Brooks VB, ed. *Handbook of physiology: the nervous system II*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1981:509-95.
- Bastian JJ, Thach WT. Cerebellar outflow lesions: a comparison of movement deficits resulting from lesions at the levels of the cerebellum and thalamus. *Ann Neurol* 1995;38:881-92.
- Becker WJ, Morrice BL, Clark AW, Lee RG. Multi-joint reaching movements and eye-hand tracking in cerebellar incoordination: investigation of a patient with complete loss of Purkinje cells. *Can J Neurol Sci* 1991;18:476-87.
- Bloddel JR, Bracha V, Larson PS. Real time operations of the cerebellar cortex. *Can J Neurol Sci* 1993;20:7-18.
- Bogen JE. On the neurophysiology of consciousness: part II. Constraining the semantic problem (see comments). *Conscious Cogn* 1995;4:137-58.
- Boyd IA. The isolated mammalian muscle spindle. In: Everts E, Wise S, Bousfield D, eds. *The motor system in neurobiology*. Amsterdam: Elsevier, 1985:154-67.
- Brooks DJ. Parkinson's disease—a single clinical entity? *Q J Med* 1995;88:81-91.
- Burchiel KJ. Thalamotomy for movement disorders. *Neurosurg Clin N Am* 1995;6:55-71.
- Burgess PR, Wei JY. Signaling of kinesthetic information by peripheral sensory receptors. *Ann Rev Neurosci* 1982;5:171-87.
- Burke D. Critical examination of the case for or against fusimotor involvement in disorders of muscle tone. *Adv Neurol* 1983;39:133-50.
- Burke D. Muscle spindle function during movement. In: Everts EV, Wise SP, Bousfield D, eds. *The motor system in neurobiology*. Amsterdam: Elsevier, 1985:168-72.
- Burke D, Gandevia SC, McKeon B. The afferent volleys responsible for spinal proprioceptive reflexes in man. *J Physiol (Lond)* 1983;339:535-52.
- Burke D, Gandevia SC, McKeon B. Monosynaptic and oligosynaptic contributions to human ankle jerk and H-reflex. *J Neurophysiol* 1984;52:435-48.
- Burke D, Gracies JM, Mazevet D, Meunier S, Pierrot-Deseilligny E. Convergence of descending and various peripheral inputs onto common propriospinal-like neurones in man. *J Physiol (Lond)* 1992;449:655-71.
- Burke RE. Control systems operating on spinal reflex mechanisms. *J Neurosci Res Prog Bull* 1971;9:60-85.
- Burke RE. On the central nervous system control of fast and slow twitch motor units. *New Dev Electromyogr Clin Neurophysiol* 1973;3:69-94.
- Calabresi P, Pisani A, Mercuri NB, Bernardi G. The corticostriatal projection: from synaptic plasticity to dysfunctions of the basal ganglia. *Trends Neurosci* 1996;19:19-24.
- Carp JS, Wolpaw JR. Motoneuron plasticity underlying operantly conditioned decrease in primate H-reflex. *J Neurophysiol* 1995;72:431-42.
- Contreras Vidal JL, Stelmach GE. A neural model of basal ganglia-thalamocortical relations in normal and Parkinsonian movement. *Biol Cybern* 1995;73:467-76.
- Cote L, Crutcher MD. The basal ganglia. In: Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, eds. *Principles of neural science*, 3rd ed. Norwalk: Appleton & Lange, 1991.
- Denise P, Darlot C. The cerebellum as a predictor of neural messages—II. Role in motor control and motion sickness. *Neuroscience* 1993;56:647-55.
- Dominey P, Decety J, Broussolle E, Chazot G, Jeannerod M. Motor imagery of a lateralized sequential task is asymmetrically slowed in hemi-Parkinson's patients. *Neuropsychologia* 1995;33:727-41.
- du Lac S, Lisberger SG. Eye movements and brainstem neuronal responses evoked by cerebellar and vestibular stimulation in chicks. *J Comp Physiol* 1992;171:629-38.
- Edin BB, Vallbo AB. Dynamic response of human muscle spindle afferents to stretch. *J Neurophysiol* 1990;63:1297-1306.
- Ferster D, Spruston N. Cracking the neuronal code. *Science* 1995;270:756-7.
- Fournier E, Katz R, Pierrot-Deseilligny E. Descending control of reflex pathways in the production of voluntary isolated movements in man. *Brain Res* 1983;288:375-7.
- Gandevia SC, Burke D. Does the nervous system depend on kinesthetic information to control natural limb movements? *Behav Brain Sci* 1992;15:614-32.
- Gandevia SC, McCloskey DI, Burke D. Kinesthetic signals and muscle contraction. *Trends Neurosci* 1992;15:62-5.
- Gao J, Parsons LM, Bower JM, Xiong J, Li J, Fox PT. Cerebellum implicated in sensory acquisition and discrimination rather than motor control. *Science* 1996;272:545-7.
- Ghez C, Shinoda Y. Spinal mechanisms of the functional stretch reflex. *Exp Brain Res* 1978;32:55-68.
- Glickstein M, Voogd J, Lodewijk Bolk and the comparative anatomy of the cerebellum. *Trends Neurosci* 1995;28:206-10.
- Gottlieb GL, Agarwal GC. Modulation of postural reflexes by voluntary movement. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 1973;36:529-39.

- Griffiths RI. Shortening of muscle fibres during stretch of the active cat medial gastrocnemius muscle: the role of tendon compliance. *J Physiol (Lond)* 1991;436:219-36.
- Heimer L, Switzer RD, van Hoesen GW. Ventral striatum and ventral pallidum. In: Evars EV, Wise SP, Bousfield D, eds. Amsterdam: Elsevier, 1985:259-69.
- Horak FB, Nashner LM. Central programming of postural movements: adaptation to altered support-surface configurations. *J Neurophysiol* 1986;55:1369-81.
- Houk JC. Regulation of stiffness by skeletomotor reflexes. *Ann Rev Physiol* 1979;41:99-114.
- Houk JC, Henneman E. Responses of Golgi tendon organs to active contraction of the soleus muscle of the cat. *J Neurophysiol* 1967;30:466-81.
- Iacono RP, Lonser RR, Oh A, Yamada S. New pathophysiology of Parkinson's disease revealed by posterovenral pallidotomy. *Neurol Res* 1995;17:178-80.
- Inglis JT, Frank JS, Inglis B. The effect of muscle vibration on human position sense during movements controlled by lengthening muscle contraction. *Exp Brain Res* 1991;84:631-4.
- Jahnke MT, Struppeler A. Responses of human muscle spindle afferents during isotonic position holding and active movements. *Brain Res* 1990;515:181-6.
- Jami L. Golgi tendon organs in mammalian skeletal muscle: functional properties and central actions. *Physiol Rev* 1992;72:623-66.
- Jankowska E. Interneuronal relay in spinal pathways from proprioceptors. *Prog Neurobiol* 1992;38:335-78.
- Jankowska E, Edgley S. Interactions between pathways controlling posture and gait at the level of spinal interneurons in the cat. *Prog Brain Res* 1993;971:161-71.
- Lackner JR. Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain* 1988;111:281-97.
- Lee MS, Marsden CD. Movement disorders following lesions of the thalamus or subthalamic region. *Mov Disord* 1994;9:493-507.
- Leigh RJ, Brandt T. A reevaluation of the vestibulo-ocular reflex: new ideas of its purpose, properties, neural substrate, and disorders. *Neurology* 1993;43:1288-95.
- Loeb GE, Duysens J. Activity patterns in individual hindlimb primary and secondary muscle spindle afferents during normal movements in unrestrained cats. *J Neurophysiol* 1979;42:420-40.
- Loeb GE, He J, Levine WS. Spinal cord circuits: are they mirrors of musculoskeletal mechanics? *J Motor Behav* 1989;21:473-91.
- Lundberg A. Control of spinal mechanics from the brain. In: Tower DB, ed. *The nervous system*. New York: Raven Press, 1975:253-65.
- Lundberg A, Malmgren K, Schomburg ED. Reflex pathways from group II muscle afferents. *Exp Brain Res* 1987;65:294-306.
- Macefield G, Hagbarth KE, Gorman R, Gandevia SC, Burke D. Decline in spindle support to alpha motoneurons during sustained voluntary contractions. *J Physiol (Lond)* 1991;440:497-512.
- Malin'ar Z, Blakemore C. How do thalamic axons find their way to the cortex? *Trends Neurosci* 1995;18:389-97.
- Marsden CD. The mysterious motor function of the basal ganglia. *Neurology* 1982;32:514-39.
- Marsden CD. The enigma of the basal ganglia and movement. In: Evars EV, Wise SP, Bousfield D, eds. *The motor system in neurobiology*. Amsterdam: Elsevier, 1985:277-84.
- Marsden CD, Obeso JA. The functions of the basal ganglia and the paradox of stereotaxic surgery in Parkinson's disease. *Brain* 1994;118:822.
- Masino T. Brainstem control of orienting movements: intrinsic coordinate systems and underlying circuitry. *Brain Behav Evol* 1992;40:98-111.
- Matthews PBC. Evidence from the use of vibration that the human long-latency stretch reflex depends upon spindle secondary afferents. *J Physiol (Lond)* 1984;348:383-415.
- McCrea DA. Spinal cord circuitry and motor reflexes. In: Pandolf KB, ed. *Exercise and sport science reviews*, vol 14. New York: Macmillan, 1986:105-41.
- McCrea DA. Can sense be made of spinal interneuron circuits? *Behav Brain Sci* 1992;15:633-43.
- Messaros A. Age-induced adaptations to the motor unit. *Neurol Rep* 1994;18:22-5.
- Moore JC. The Golgi tendon organ: a review and update. *Am J Occup Ther* 1984;38:227-36.
- Murphy PR, Martin HA. Fusimotor discharge patterns during rhythmic movements. *Trends Neurosci* 1993;16:273-8.
- Ojakangas CL, Ebner TJ. Purkinje cell complex spike activity during voluntary motor learning: relationship to kinematics. *J Neurophysiol* 1994;72:2617-30.
- Paskavitz JF, Lipka CF, Hamos JE, Pulaski Salo D, Drachman DA. Role of the dorsomedial nucleus of the thalamus in Alzheimer's disease. *J Geriatr Psychiatry Neurol* 1995;8:32-7.
- Pastor AM, Delacruz RR, Baker R. Eye position and eye velocity integrators reside in separate brainstem nuclei. *Proc Natl Acad Sci USA* 1994;91:807-11.
- Pearson KG, Collins DF. Reversal of the influence of group Ib afferents from plantaris on activity in medial gastrocnemius muscle during locomotor activity. *J Neurophysiol* 1993;70:1009-17.
- Pearson KG, Ramirez JM, Jiang W. Entrainment of the locomotor rhythm by group Ib afferents from ankle extensor muscles in spinal cats. *Exp Brain Res* 1992;90:557-66.
- Proske U. The Golgi tendon organ. *Trends Neurosci* 1979;2:7-8.
- Reinkling RM, Stephens JA, Stuart DG. The tendon organs of cat medial gastrocnemius: significance of motor unit type and size for activation of Ib afferents. *J Physiol (Lond)* 1975;250:491-512.
- Rispal-Padel L, Harnois C, Troiani D. Converging cerebellofugal inputs to the thalamus. *Exp Brain Res* 1987;68:47-58.
- Rolls ET. Neurophysiology and cognitive functions of the striatum. *Rev Neurol Paris* 1994;150:648-60.
- Rossignol S, Lund JP, Drew, T. The role of sensory inputs in regulating patterns of rhythmical movements in higher vertebrates. A comparison between locomotion, respiration and mastication. In: Cohen AH, Rossignol S, Grillner S, eds. *Neural control of rhythmic movements in vertebrates*. New York: John Wiley & Sons, 1988:201-84.
- Rothwell JC, Gandevia SC, Burke D. Activation of fusimotor neurones by motor cortical stimulation in human subjects. *J Physiol (Lond)* 1990;431:743-56.
- Ryding E, Decety J, Sjöholm H, Stenberg G, Ingvar DH. Motor imagery activates the cerebellum regionally. A SPECT rCBF study with 99mTc-HMPAO. *Brain Res* 1993;1:94-9.
- Saint Cyr JA, Taylor AE, Nicholson K. Behavior and the basal ganglia. *Adv Neurol* 1995;65:1-28.
- Sanes JN, Dimitrov B, Hallett M. Motor learning in patients with cerebellar dysfunction. *Brain* 1990;113:103-20.
- Schafer SS. Regularity in the generation of discharge patterns by primary and secondary muscle spindle afferents, as recorded under a ramp-and-hold stretch. *Exp Brain Res* 1994;102:198-209.
- Scholz JP, Campbell SK. Muscle spindles and the regulation of movement. *Phys Ther* 1980;60:1416-23.
- Schwmidt PC. Control of motoneuron output by pathways descending from the brain stem. In: Towe AL, Luschei ES, eds. *Handbook of behavioral neurobiology: motor coordination*. New York: Plenum Press, 1981:139-230.
- Scott SH, Loeb GE. The computation of position sense from spindles in mono- and multiarticular muscles. *J Neurosci* 1994;14:7529-40.
- Shumway-Cook A, Woollacott MH. *Motor control: theory and applications*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1995.
- Simard CP, Spector SA, Edgerton VR. Contractile properties of rat hindlimb muscles immobilized at different lengths. *Exp Neurol* 1982;77:467-82.
- Solodkin M, Jimenez I, Rudomin P. Identification of common interneurons mediating pre- and postsynaptic inhibition in the cat spinal cord. *Science* 1984;224:1453-6.
- Stelmach GE, Phillips JG. Movement disorders—limb movement and the basal ganglia. *Phys Ther* 1991;71:60-7.
- Turker KS, Brodin P, Miles TS. Reflex responses of motor units in human masseter muscle to mechanical stimulation of a tooth. *Exp Brain Res* 1992;100:307-15.
- Vallbo AB, al Falahe NA. Human muscle spindle response in a motor learning task. *J Physiol (Lond)* 1990;421:553-68.
- Welsh JP, Lang EJ, Sughara I, Rodolfo L. Dynamic organization of motor control within the olivocerebellar system. *Nature* 1995;374:453-7.
- Westmoreland BF, Benarroch EE, Daube JR, Reagan TJ, Sandok BA. *Medical neurosciences*. Boston: Little Brown & Co, 1994.
- Wolpaw JR, Maniccia DM, Elia T. Operant conditioning of primate H-reflex: phases of development. *Neurosci Lett* 1994;170:203-7.

参考文献

- Afifi AK. Basal ganglia: functional anatomy and physiology. Part 2. *J Child Neurol* 1994;9:352-61.
- Albin RL, Young AB, Penney JB. The functional anatomy of disorders of the basal ganglia. *Trends Neurosci* 1995;18:63-4.
- Allen G, Buxton RB, Wong EC, Courchesne E. Attentional activation of the cerebellum independent of motor involvement. *Science* 1997;275:1940-3.
- Armstrong E. A comparative review of the primate motor system. *J Motor Behav* 1989;21:493-517.
- Arshavsky YI, Gelfand I, Orlovsky GN. The cerebellum and the control of rhythmical movements. In: Evars EV, Wise SP, Bousfield D, eds. *The motor system in neurobiology*. Amsterdam: Elsevier, 1985:87-97.
- Barinaga M. Social status sculpt activity of crayfish neurons. *Science* 1996;271:290-1.
- Bregman BS, Goldberger ME. Infant lesion effect. III. anatomical correlates of sparing and recovery of function after spinal cord damage in newborn and adult cats. *Dev Brain Res* 1983;9:137-54.
- Brooks DJ. The role of the basal ganglia in motor control: contributions from PET. *J Neuro Sci* 1995;128:1-13.
- Burke D, Hagbarth K, Lofstedt L. Muscle spindle activity in man during shortening and lengthening contractions. *J Physiol (Lond)* 1978;277:131-42.
- Carew TJ. Descending control of spinal circuits. In: Kandel ER, Schwartz JH, eds. *Principles of neural science*. New York: Elsevier, 1981:312-22.
- Carp JS, Wolpaw JR. Motoneuron properties after operantly conditioned increase in primate H-reflex. *J Neurophysiol* 1995;73:1365-73.
- Chen XY, Wolpaw JR. Operant conditioning of H-reflex in freely moving rats [abstract]. *J Neurophysiol* 1995;73:411-5.
- Connolly CI, Burns JB. A new striatal model and its relationship to basal ganglia diseases. *Neurosci Res* 1993;16:271-4.
- Connor NP, Abbs JH. Sensorimotor contributions of the basal ganglia: recent advances. *Phys Ther* 1990;70:864-72.
- Dichgans J, Diener HC. Different forms of postural ataxia in patients with cerebellar diseases. In: Igarashi M, Black FO, eds. *Disorders of posture and gait*. Amsterdam: Elsevier, 1986:207-13.
- Evatt ML, Wolf SL, Segal RL. Modification of human spinal stretch reflexes: preliminary studies. *Neurosci Lett* 1989;105:350-5.
- Forsberg H, Eliasson AC, Kinoshita H, Westling G, Johansson RS. Development of human precision grip. IV. Tactile adaptation of isometric finger forces to the frictional condition. *Exp Brain Res* 1995;104:323-30.
- Garland SJ, McComas AJ. Reflex inhibition of human soleus muscle during fatigue. *J Physiol (Lond)* 1990;429:17-27.
- Ghez C, Gordon JG. An introduction to movement. In: Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM. *Essentials of neural science and behavior*. Norwalk: Appleton & Lange, 1995:485-500.
- Gordon AM, Forssberg H, Iwasaki N. Formation and lateralization of internal representations underlying motor commands during precision grip. *Neuropsychologia* 1994;32:555-67.
- Gray H, Bannister LH, Berry MM. *Gray's anatomy: the anatomical basis of medicine and surgery* (British ed), 38th ed. Edinburgh: Churchill Livingstone, 1996.
- Graybiel AM. The basal ganglia. *Trends Neurosci* 1995;18:60-2.
- Graybiel AM, Aosaki T, Flaherty AW, Kimura M. The basal ganglia and adaptive motor control. *Science* 1994;265:1826-32.
- Gross CG. Aristotle on the brain. *Neuroscience* 1995;1:245-50.
- Holmqvist B, Lundberg A. Differential supraspinal control of synaptic actions evoked by volleys in the flexion reflex afferents in alpha motoneurons. *Acta Physiol Scand* 1961;54:5-51.
- Horak FB, Diener HC. Cerebellar control of postural scaling and central set in stance. *J Neurophysiol* 1994;72:479-93.
- Hore J, Wild B, Diener HC. Cerebellar dysmetria at the elbow, wrist and fingers. *J Neurophysiol* 1991;65:563-71.
- Houk JC. Cooperative control of limb movements by the motor cortex, brain stem and cerebellum. In: Cotterill RMJ, ed. *Models of brain function*. London: Cambridge University Press, 1989:309-25.
- Hulliger M. Fusimotor control of proprioceptive feedback during locomotion and balancing: can simple lessons be learned for artificial control of gait. *Prog Brain Res* 1993;97:173-80.
- Hulliger M, Sjolander P, Windhorst UR, Otten E. Force coding by populations of cat Golgi tendon organ afferents: the role of muscle length and motor unit pool activation strategies. In: Taylor A, Gladden MH, Durrbaba R, eds. *Alpha and gamma motor systems*. New York: Plenum Press, 1995:302-8.
- Kennedy PR. Corticospinal, rubrospinal and rubro-olivary projections: a unifying hypothesis. *Trends Neurosci* 1990;13:474-9.
- Kim SG, Ugurbil K, Strick PL. Activation of a cerebellar output nucleus during cognitive processing. *Science* 1994;2265:949-51.
- Kimura M. Physiological bases of involuntary movement. *Rinsho-Shinkeigaku Clin Neurol* 1994;34:1241-2.
- Kimura M. Role of basal ganglia in behavioral learning. *Neurosci Res* 1995;22:353-8.
- Kinomura S, Larsson J, Gulyas B, Roland PE. Activation by attention of the human reticular formation and thalamic intralaminar nuclei. *Science* 1996;271:512-4.
- Kumral E, Kocaer T, Ertubey NO, Kumral K. Thalamic hemorrhage. A prospective study of 100 patients. *Stroke* 1995;226:964-70.
- Lance JW, McLeod JG. A physiological approach to clinical neurology. London: Butterworths, 1975.
- Leiner HC, Leiner AL, Dow RS. The underestimated cerebellum. *Human Brain Mapping* 1995;2:244-54.
- Lenz FA, Gracely RH, Romanoski A, Hope EJ, Rowland LH, Dougherty PM. Stimulation in the human somatosensory thalamus can reproduce both the affective and sensory dimensions of previously experienced pain. *Nature Med* 1995;1:885-7.
- Leonard CT, Goldberger ME. Consequences of damage to the sensorimotor cortex in neonatal and adult cats. II. Maintenance of exuberant projections. *Dev Brain Res* 1987;32:15-30.
- Leonard CT, Hirschfeld H, Moritani T, Forssberg H. Myotatic reflex development in normal children and children with cerebral palsy. *Exp Neurol* 1991;111:379-82.
- Leonard CT, Kane J, Perdaems J, Frank C, Graetzer DG, Moritani T. Neural modulation of muscle contractile properties during fatigue: afferent feedback dependence. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1994;93:209-17.
- Leonard CT, Matsumoto T, Diedrich P. Human myotatic reflex development of the lower extremities. *Early Hum Dev* 1995;43:75-93.
- Lundberg A, Voorhoeve P. Effects from the pyramidal tract on spinal reflex arcs. *Acta Physiol Scand* 1962;56:201-19.
- McCormick DA. The cerebellar symphony. *Nature* 1995;374:412-3.
- Middleton FA, Strick PL. Anatomical evidence for cerebellar and basal ganglia involvement in higher cognitive function. *Science* 1994;266:458-61.
- Mink JW, Thach WT. Basal ganglia motor control. I. Nonexclusive relation of pallidal discharge to five movement modes. *J Neurophysiol* 1991;65:273-300.
- Mink JW, Thach WT. Basal ganglia motor control. II. Late pallidal timing relative to movement onset and inconsistent pallidal coding of movement parameters. *J Neurophysiol* 1991;65:301-29.
- Mink JW, Thach WT. Basal ganglia motor control. III. Pallidal ablation: normal reaction time, muscle cocontraction, and slow movement. *J Neurophysiol* 1991;65:330-51.
- Newman J. Thalamic contributions to attention and consciousness [comment]. *Conscious Cogn* 1995;4:172-93.
- Nolte J. *The human brain*. St. Louis: Mosby-Year Book, 1988.
- Pantano P, Formisano R, Ricci M, et al. Prolonged muscular flaccidity after stroke. Morphological and functional brain alterations. *Brain* 1995;118:1329-38.
- Prochazka A, Hulliger M. Muscle afferent function and its significance for motor control mechanisms during voluntary movements in cat, monkey, and man. In: Desmedt JE, ed. *Motor control mechanisms in health and disease*. New York: Raven Press, 1983:93-132.
- Prochazka A, Hulliger M, Zangger P, Appenteng K. "Fusimotor set": new evidence of alpha-independent control of gamma-motoneurons during movement in the awake cat. *Brain Res* 1985;339:136-40.
- Raichle ME, Fiez JA, Vidcen TO, et al. Practice-related changes in human brain functional anatomy during non-motor learning. *Cereb Cortex* 1994;4:8-26.
- Raos VC, Savaki HE. Functional anatomy of the thalamic reticular nucleus as revealed with the [¹⁴C]deoxyglucose method following electrical stimulation and electrolytic lesion. *Neuroscience* 1995;68:287-97.
- Schomburg ED. Spinal sensorimotor systems and their supraspinal control. *Neurosci Res* 1990;7:265-340.
- Segal RL, Wolf SL. Operant conditioning of spinal stretch reflexes in patients with spinal cord injuries. *Exp Neurol* 1994;130:202-13.
- Shibasaki H, et al. Both primary motor cortex and supplementary motor area play an important role in complex finger movement. *Brain* 1993;116:1387-98.
- Thach WT, Goodkin HP, Keating JG. The cerebellum and the adaptive coordination of movement. *Ann Rev Neurosci* 1992;15:403-42.
- Wolf SL, Segal RL. Reducing human biceps brachii spinal stretch reflex magnitude. *J Neurophysiol* 1996;75:1637-46.
- Wolpaw JR, Herchenroder PA. Operant conditioning of H-reflex in freely moving monkeys. *J Neurosci Methods* 1990;31:145-52.
- Wolpaw JR, O'Keefe JA. Adaptive plasticity in the primate spinal stretch reflex: evidence for a two-phase process. *J Neurosci* 1984;4:2718-24.