

- implicit and explicit knowledge. *Science* 1994;263:1287-8.
100. 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.
  101. 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.
  102. Peat M, Dubo HI, Winter DA, Quanbury AO, Steinke T, Grahame R. Electromyographic temporal analysis of gait: hemiplegic locomotion. *Arch Phys Med Rehabil* 1976;57:421-5.
  103. Peiper A. Cerebral function in infancy and childhood. New York: Consultants Bureau, 1963.
  104. Perry J. Gait analysis: normal and pathological function. Thorofare: Slack, 1992.
  105. Porter R. Corticomotoneuronal projections: synaptic events related to skilled movement. *Proc R Soc Lond [Biol]* 1987;231:147-68.
  106. Prechtl HFR. Ultrasound studies of human fetal behaviour. *Early Human Dev* 1985;12:91-8.
  107. 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.
  108. Robinson GA, Goldberger ME. The development and recovery of motor function in spinal cats. I. The infant lesion effect. *Exp Brain Res* 1986;62:373-86.
  109. Robinson GA, Goldberger ME. The development and recovery of motor function in spinal cats. II. Pharmacological enhancement of recovery. *Exp Brain Res* 1986;62:387-400.
  110. Rossignol S, Barbeau H, Julien C. Locomotion of the adult chronic spinal cat and its modification by monoaminergic agonists and antagonists. In: Goldberger ME, Gorio A, Murray M, eds. Development and plasticity of the mammalian spinal cord. New York: Fidia Research Series, 1984:323-45.
  111. Rossignol S, Gauthier L. An analysis of mechanisms controlling the reversal of crossed spinal reflexes. *Brain Res* 1980;182:31-45.
  112. Sarnat HB, Netsky MG. Evolution of the nervous system. London: Oxford University Press, 1974.
  113. Schomburg ED. Spinal sensorimotor systems and their supraspinal control. *Neurosci Res* 1990;7:265-340.
  114. Schwartz JH. Chemical basis of synaptic transmission. In: Kandel ER, Schwartz JH, eds. Principles of neural science. Amsterdam: Elsevier, 1981:106-20.
  115. Shik ML, Severin FV, Orlovsky GN. Control of walking and running by means of electrical stimulation of the mid-brain. *Biofizika* 1966;11:659-66.
  116. Shik ML, Yagodnitsyn AS. The pontobulbar "locomotion strip." *Neurophysiol USSR* 1977;9:72-4.
  117. Shipman P. Climbing the family tree: what makes a hominid a hominid? *J Zool (Lond)* 1995;7:50-5.
  118. Shurrager PS, Dykman RA. Walking spinal carnivores. *J Comp Psychol* 1951;44:252-62.
  119. Stanhope SJ. A procedure for evaluating gait analysis system performance. *Gait Post* 1994;2:54.
  120. Stern JT, Randall LS. The locomotor anatomy of Australopithecus afarensis. *Am J Phys Anthropol* 1983;60:279-317.
  121. Sutherland DH. Gait analysis in cerebral palsy. *Dev Med Child Neurol* 1978;20:807-13.
  122. Sutherland DH, Olshen RA, Biden EN, Wyatt MP. The development of mature walking. Philadelphia: MacKeith Press, 1988.
  123. Sutherland DH, Olshen RA, Cooper L, Woo SY. The development of mature gait. *J Bone Joint Surg [Am]* 1980;62:336-53.
  124. Thach WT. A cerebellar role in acquisition of novel static and dynamic muscle activities in holding, pointing, throwing, and reaching. In: Bloedel JR, Ebner TJ, Wise SP, eds. The acquisition of motor behavior in vertebrates. Cambridge, Mass: The MIT Press, 1996:223-34.
  125. Thomas A, Autgaerden S. Locomotion from pre- to post-natal life. In: Thomas A, Autgaerden S, eds. Locomotion from pre- to post-natal life. London: Medical Books Ltd, 1966.
  126. Thompson RF, Clark GA, Donegan DH, et al. Neuronal substrates of learning and memory: a "multiple trace" view. In: Lynch G, McGaugh JL, Weinberger NM, eds. Neurobiology of learning and memory. New York: Guilford Press, 1984:137-64.
  127. White T, Suwa G, Asfan B. Australopithecus ramidus, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 1994;371:306.
  128. White TD. Evolutionary implications of pliocene hominid footprints. *Science* 1980;208:175-6.
  129. Winter DA, Sienko SE. Biomechanics of below-knee amputee gait. *J Biomech* 1988;21:361-7.
  130. Yang JF, Stein RB, James KB. Contribution of peripheral afferents to the activation of the soleus muscle during walking in humans. *Exp Brain Res* 1991;87:679-87.
  131. Yoon CK. New hominid species was bipedal 3.9-4.2 million years ago. *J NIH Res* 1995;7:30-2.

## 6章

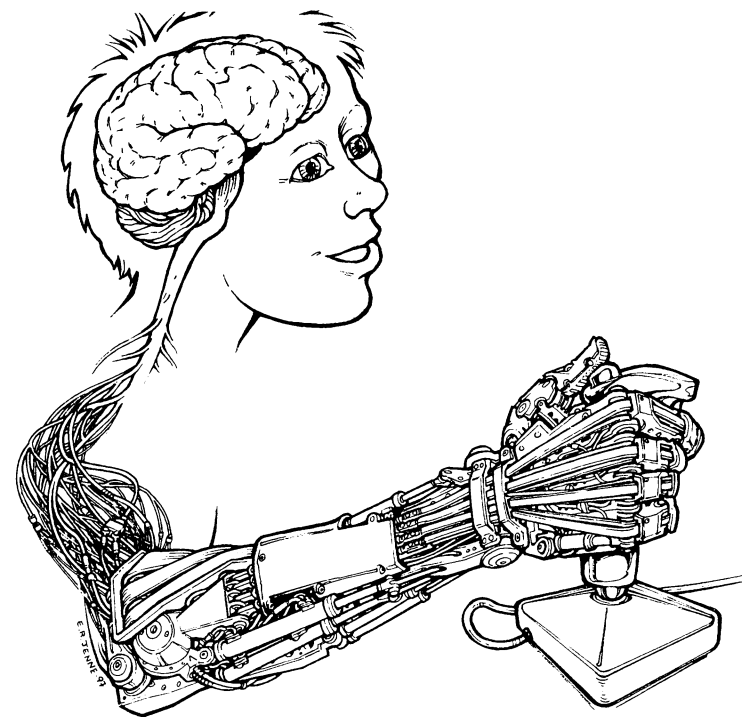
# 頭部・眼球・上肢協調の神経制御

息子はコンピュータやビデオゲームで夢中になって遊びほうけているが、私はいつになったら終わるのかなどと必要以上に心配するタイプの親ではない。むしろ、それは息子にとっては将来の備えになるし、私にとっては教育について考える格好の題材であるとする。息子は3歳になってしばらくした頃、そうしたゲームを覚えはじめたが、その時は上手にやることができなかつた。ましてや、色鮮やかな毒キノコを食べると死んでしまうことや、スーパーヒーローをカーソル操作で雲のなかにジャンプさせれば報酬が貰えることなど知る由もなかつた。不幸なことに、彼の父親もゲームに馴染めず、ゲームに関する知識もなかつた。父親と違って息子はずっとゲームを続け、7歳になった今日では、息子のマウス操作のレベルは武道でいえば黒帯に匹敵するほどになった。息子の遊びの上達過程を見ていると、将来における人間と機械の関わり合いについて考えさせられる。著者にいわせれば、野球や楽器演奏に必要な巧みさおよび眼球と手の協調などは、コンピュータゲームをマスターするのに要求される手首と指の協調の巧妙さ、視覚追跡技術、あるいはその素早さに比べればとるに足らないものである。それは、視覚覚を正確な運動行動に変換する究極のテストといえる。先を見越した反応と細やかな運動技術は、まさに驚異という他はない。

もちろん、コンピュータゲームに、多くの運動選手に必要な体力、すなわち筋力・柔軟性・スタミナといった要素は必要でない。しかし、コンピュータで結ばれた今の世代は、正確で優れた運動技術や素早い反応を必要とする活動に関しては、過去の世代の技術レベルよりもはるかに優れている。将来は、コンサートピアニスト、戦闘機のパイロット、巧みに手先で人を騙す物売りといった人々が、職がなくて街にあふれているだろう。タイピストは1分間にとんでもないワード数を打つことができなければ、ほかの仕事を探すことになるだろう。コンピュータ技術は人類進化の次の局面を迎えようとしている。つまり右下がりのフィッツの法則が平坦に変化する時代を迎えようとしているのである。フィッツの法則とは、速さと正確さの間の相反性、つまり動作が速ければ速いほどその動作の正確さは低下するというものである(図6-1)。コンピュータゲームは、ますます速さと正確さを要求している。トミー社のピンボールゲームがテレビゲームの一大傑作などと未だに思っているような人は時代遅れである。視覚追跡運動と上肢の到達反応の速さは、目標物の動きの速さによって変化する<sup>17)</sup>。動いている目標物が速ければ速いほど、動作も速くなる。コンピュータゲームの

技術革新と人々のゲームへの挑戦のおかげで、次の世代の眼球と手の速さと正確さは例外的なものとなるであろう。今日のヒトの手と上肢は、まさに足とは異なる特別なものなのである。つまり、手を器用な足程度に考えてはならないのである。

下肢と違って、上肢は体重を支えることはほとんどない。そのような面倒な仕事は、文字通り細やかな操作が可能な上肢よりも、下半身にくっついている下肢が担当する。ヒトの上肢は驚くべきほど多芸で適応性がある。書き物をしていたかと思うと、ちょっと庭仕事をして、そして今度は、近場のBitterroot国有林のごつごつした岩場に出かけて行き、友人たちに合流してロッククライミングを行う。その後食事を準備し、長いこと手つかずにしておいた裁縫をしたり、息子にAsterix（ヨーロッパの人気漫画キャラクター：訳者注）のゲームを挑んだりする（息子は1日中家の中で練習しており、私が7歳の子供に負けるのは時間の問題である）。著者も読者も、主に遺伝的に受け継いでいる神経系やバイオメカニクス構造の恩恵によって、上記のような多様な手の行動を成し遂げることができる。ヒト以外のどの霊長類も、これほどの適応性はない。我々ヒトの適応性は、単に認知能力だけによるものではない。我々は、高度な要求をかなえるために神経回路を進化させてきた。脚が主に運動に使われるのと違って、腕と手は、運動に使われるのと同じくらい感覚的探知にも使われる。指の先端は、体幹と下肢を全部あわせた受容器の数よりも、圧倒的に多くの皮膚受容器を備えている。触覚刺激を知覚しそれに反応する能力において、指先に匹敵するのは唇と生殖器だけである。ヒトの視覚系は感覚認知の最も主要な様式であるが、我々はまばたきをしている時も感覚認知を運動に変換することができる。この章では、これらの神経結合と、眼球・頭部・手の驚くべき協調性に焦点をあてて記述する。



## 1. 感覚と運動の協調

### (1) 感覚認知

健常の視覚機能を持つ人にとって、上肢を使う運動課題のほとんどは、腕や手から遠くはなれた受容器の活動から始まる。眼球の網膜の受容器は、周囲の状況の変化を察知し、視覚系路に沿って網膜受容器からの情報を伝達して、我々が周囲の世界を知覚し反応できるようにしている。視覚系路は多岐に分かれており、複雑で興味深い経路である。視覚経路についてはこの章では詳しく扱わないので、視覚系の回路結合と生理学についてより詳しく学びたい読者は、いくつかの優れた神経科学のテキストを参照することを薦める。

上肢の機能は視覚経路と密接に結びついているが、我々は視覚と独立して上肢を使うこともでき

る。我々は、動作を行うのに固有受容感覚、聴覚、あるいは触覚に頼ることができる。正確な到達運動と把握運動を実行するには、目標物に対する腕と手の位置、および身体を基準とした腕と手の位置に関する情報を処理する必要がある。課題の意図・計画・実行に関する上位中枢からの入力、種々の受容器から来る求心性入力と円滑に統合されなければならない。

知覚と運動の協調は知覚することから始まる。知覚とは、受容器での実際の物理的反応特性およびこれらの電気化学的反応に対するヒトの認知判断を意味する。受容器入力に対する認知判断は個人差が大きく、そのときまでの身体的外的および内的環境に対する経験に依存する。腱に振動を与えて筋紡錘のフィードバック特性を変化させる実験、あるいは視覚入力を乱すプリズム眼鏡を用いた実験などが行われている。それによると、受容

器入力に正確に伝わらなければ、あるいは経験したことのない感覚入力があれば、上肢の協調運動はたちまち崩れてしまうことが明らかになっている。

運動の遂行における筋紡錘入力の重要性を知るには、試しに次の実験をやってみるとよい。その実験は、イギリスのMatthewsとその同僚たちが最初に行った古典的な実験で、固有受容感覚の錯覚に基づくものである<sup>1)</sup>。私はこの特別実験を“鼻つつき”実験と呼んでいる。この実験には、パイプレーターと友人（おそらくは2章で述べたアイスピックの実験であなたを手伝ってくれた友人と同じくらい理解力がある友人）が必要である。目を閉じて腕を伸ばしていったん指先を身体から離し、それから、肘を曲げて指先で鼻を触る。こ

の課題が簡単に思えるまで何回か繰り返す。次に、目を閉じて腕を伸ばしたまま、友人に手伝ってもらって、上腕三頭筋の腱の上にしばらくパイプレーターを密着させて振動刺激を与えてもらう。そして、パイプレーターで刺激を与えたままの状態、指の先端で鼻を触るとどうなるか。もしあなたがひねくれ者でなければ、鼻まで届かないところで指を止めることだろう。これは、上腕三頭筋の腱を振動することによって、突然鼻が長くなったと感じたために起きた現象なのだろうか。確かに興味深い仮説ではあるが、本当の理由は以下の通りである。

上腕三頭筋の腱を振動させることにより、まず筋紡錘の一次終末が興奮する。筋紡錘は主に筋の動的な伸張に対して反応し、神経系は筋紡錘の求

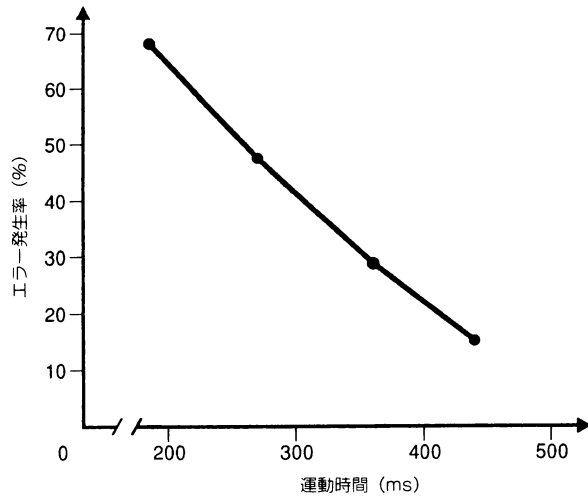


図6-1 速さと正確さの相反性に関するフィッツの法則の実験例。視覚誘導性指差し課題中のエラー率を、動作時間に対して示して示してある。動作が速ければ速いほど、エラー率が高くなる (Keele SW, Posner MI. J Exp Psychol 1968; 77: 155-8より)。

心性活動が生じたときに、筋が伸張されたと解釈する。長年、鼻を指先で触る経験を通じて、鼻の位置に指先をびたっと持つてくるときの上腕三頭筋の伸張の程度を身体で覚えているのである。したがってバイプレーターにより筋紡錘の活動が過度に引き起こされると、まだ鼻にたどり着いていないのに鼻にたどり着いたと感じてしまう。実際に鼻に触っていないのに鼻にたどり着いたと感じる感覚の不一致に対して、どのように反応するかを検討するのも興味深い。指先と鼻にある触覚受容器がまだ触れていないと知らせてくれるので、自分の指は鼻に触れていないと認知できる。したがって、すこし遅れて、筋紡錘が示す肘の角度情報に反してさらに肘を曲げ続けることになる。このとき、人によってはあたかも指が頭の中をすり抜けていくような異様な感覚を抱くだろう。読者をからかっているのではない。ウソだと思ふのであれば、試してみるとよい。

神経系がいかに素早く感覚情報の変化に適応す

るかには驚かされる。もしあなたが上述の実験を続けていくと、何回かするうちに不可解な感覚はなくなり、振動刺激を与えられてもそれが無いときと同じくらい正確に指先を鼻に持つていくことができるようになる。これとは別の古典的な感覚認知の実験だが、被験者に対象物の空間位置の視知覚を変化させるプリズム眼鏡を装着させると、最初のうち被験者は対象物まで正確に手を伸ばして掴むことができない。しかし被験者は数回これを繰り返すうちに適応し、到達課題を上手に遂行できるようになる。

すべては知覚することから始まるが、行動を作らない知覚だけではうまくゆかない。知覚を何とかして運動に変換しなければならぬのである。知覚過程が完了する前から、もう身体は行動の準備をしているのである。

## (2) 視覚運動反応

どのように我々が周囲の状況と相互作用して行

動するかは、知覚によって決まる。視覚と運動の協調は、視知覚に依存するところが大きい。視知覚が運動を出力する。視覚系は対象物の特徴を検出する。これらの特徴には、大きさ・形・構造・他の対象物との位置関係、自分の手の身体からの距離と位置などが含まれる<sup>57</sup>。視知覚は、刺激を受け、経験することを通じて発達する<sup>58</sup>。例えば、図6-2を御覧頂きたい。図6-2のAにおいて網膜の受容器がみているものは、一並びの線である。しかし図6-2のBでは、我々は経験に基づき、前後関係の手がかりを利用して立方体の形を認識する。すなわち、立方体の線分が部分的に遮断されていると無意識的に知覚している。次に、図6-3を御覧頂きたい。この図は、一見適当に散らばったインクのシミのように見えるかもしれない。しかし、見続けているうちにキリンの頭部と首の輪郭が見えてくるだろう。もし今までにキリンの絵を全く見たことがなければ、果たしてキリンが見えるだろうか。視覚系は経験を通じて、受容した視覚情報パターンと対象物の認識が結びつくように学習する。

パターン認識の発達において、早期経験が重要であることを劇的に示した一連の古典的な実験がある。それはノーベル賞受賞者のHubelとWieselによる実験で、彼らは、光がまったくない環境、あるいは視覚の特徴(線分・色など)が見あたらない環境の中で、生まれたばかりの動物を育てた<sup>42, 54, 57</sup>。このようにして育てられた動物は、与えられなかった視覚入力を大脳皮質で判別することが永久にできなかった。網膜受容器は視覚の手がかりには反応するが、大脳皮質視覚野は、それらに対して意味を付与することはなかった。発育の大事な時期に視覚刺激に曝されることがなければ、本来の知覚能力は永久に得られない。刺激に曝され、経験を重ねることが、少しずつではあるが、一生を通じて知覚に影響を与え続ける。経験によって、まだ見たことがない対象物が何であるかを知る方法を確実に学んでゆくのである。

対象物の有する属性は、それが直接知覚されないものであっても動作に影響を与える。ある対象物のサイズや構造を見て、物がどんな特性を有しているかを学んでゆく。例えば、我々は1箱の穀

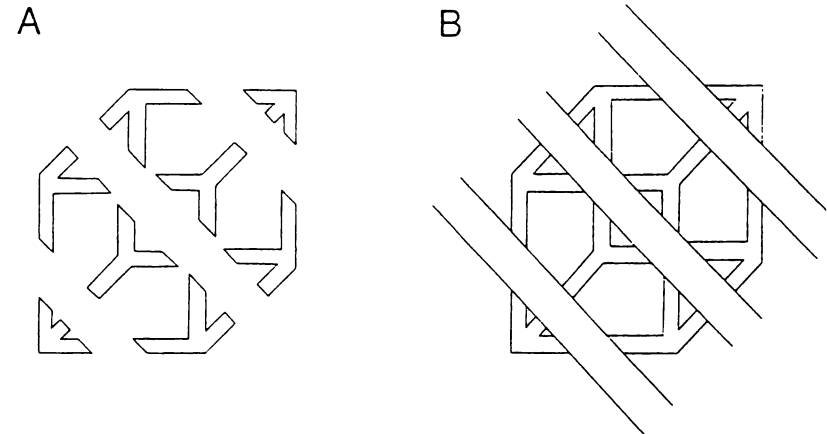


図6-2 Aでは立方体に見えない。一方Bでは、対象物が部分的に遮断されていて、無意識のうちに線分を補って知覚するので、立方体に見える。これは、知覚に関する視覚的経験が果たす役割の例である。(Kanizsa G. Organization of Vision. Westport, Conn: Greenwood Pub. 1979より)



図6-3 おそらくキリンの頭と首の輪郭が見えるだろう。視覚経験のおかげで、絵と背景との識別ができるのである。(Bortoft H. Goethe's Scientific Consciousness. Kent, England: Institute for Cultural Research, 1986より許可を得て改変)

物が同じ大きさのコンクリートの固まりより軽いことは知っている。視覚的および触覚的経験を通じて、穀物とコンクリートの比重の違いを知覚する能力が我々には備わっている。しかし、これは比重の違い自体に関する視覚情報を得て判断しているのではない。ある物を見てそれを持ち上げようとする運動プログラムが、対象物の比重と重さをどのように知覚するかによって決まる。例えば、物に腕を伸ばして掴む課題では、腕は一般に目標物に向かって加速していき、目標物に近くなると減速する。ヒトは電球のように壊れやすいものに手を伸ばすときには、優しく掴むために減速に要する時間が長くなる。視覚は下肢の反応も変化させる。ヒトは壊れやすい障害物をまたぐときには、明らかに頑丈なものをまたぐときよりも高く脚を挙げた傾向があることが実験によって示されている<sup>67</sup>。

上肢の動作の軌跡も、視覚情報が課題遂行中に得られるかどうかによって変化する。視覚情報が得られない条件では、腕を動かし始める位置が腕の軌跡の方向性を決める<sup>68</sup>。このとき視覚情報が得られれば、この腕の軌跡の偏向はなくなる。腕の到達運動の軌跡は、腕や手の固有受容器からの

情報とともに、目標物の位置と大きさ、構造などの内的特性に関する視覚情報の処理に依存するようである。この章の後半で、視覚と固有受容器からの求心性入力統合的な働きについてより詳しく検討する。次節では、知覚の記述からいったん離れて、視覚入力に対する身体の様々な部分の協調的メカニズムについて検討する。まず頭部の動きと眼球運動の協調からみていこう。

## 2. 頭部と眼球の協調

読者の皆さんにやってもらいたい実験がある。まずこの本を読みやすい距離だけ離しておき、次の2つのことを試して頂きたい。最初は、頭部を動かさずに、本だけを左右に素早く動かす。果たして本を素早く動かしているときに本を読むことが出来ただろうか。おそらく、まったくといっていいくらい読めなかったであろう。今度は、本を動かさずに頭部を左右に動かしてみるとどうだろうか。おそらく、先程の場合よりましであろう。これはどうしてだろうか。その答えと考察を次の段落で紹介しよう。

「手と眼球の協調」という用語は、視覚刺激を

腕の正確な到達運動に結びつける能力に対してしばしば用いられる。しかし、「手と眼球の協調」は「頭部と眼球の協調」から始まる。視野の周辺部では、ヒトは細部を見分けることはできない。無意識下で生じる反射によって、見ようとする対象物が中心窩 (fovea) と呼ばれる視野の中心部に来るように眼球を回転させることによって見ることができる。中心窩は最も視力が鋭敏なところであり、網膜の直径約1mmの範囲をいう。したがって、物をはっきりと見るには、あるいは時速90マイルの速さで向かってくるボールを目で追うには、眼球運動に関与する筋を巧みに制御する必要がある。眼球は左右それぞれ6つの筋に支配されている。これらの筋は、眼球があらゆる方向に動くように協調しながら活動する。サッケード (saccades; 衝動性眼球運動) とは、眼球の追跡運動や視線の移動課題中に生じる素早く跳び移る眼球の動きを指す用語である。眼球が動いている対象物を追いかけるとき、やや行き過ぎてしまう傾向がある。このときサッケードによって眼球を素早く対象物まで戻すことによって修正しているのである。サッケードはヒトの筋系が生み出す中で最も素早い動きである。読者がこの文章を読んでいる今も、眼球は1秒間に2、3回サッケードを行っている。眼球の動きの速さは、ヒトの身体の中でオリンピックのスプリンターに匹敵するものであるが、ただし、視覚刺激に対して目が必ずしも最も早いタイミングで反応するのではない。

目標が予測できる時や、目標の位置が身体を中心線から離れているときにまず動くのは、首や頭部である<sup>69</sup>。首と頭部の筋収縮によって頭部が安定し、高速の眼球運動を可能とする安定基盤が作られる。いったん目標物を中心窩で捉えると、そのとき頭部が動き続けていても、視野の中心に目標物を保持し続ける。本を固定して頭部を左右に動かした時に本を読むことができたのはそのためである。頭部を動かさずに本を動かした時は、頭部を動かさずに追跡運動課題を行うようなもので、このときには文字が周辺視野に入ってしまうために、本を読むことが難しかったのである。

対象物を固視し続けるための神経メカニズムはサッケードだけではない。前庭動眼反射 (vestibulo-ocular reflex; VOR) によって、急速な頭部の動作中でさえも、目標を固視し続けることができる。視運動性反射 (optokinetic reflex; OKR) によって、対象物が動く条件や頭部を動かし続ける条件において視覚追跡運動を遂行することができる。円滑追跡眼球運動 (smooth-pursuit eye movement) は、動いている対象物を中心窩で捉え続けるときに用いられる。滑動性追跡運動は、対象物が動く速さを計算しそれに応じた眼球運動の速さを調節する神経系の能力によって実現される。

前庭動眼反射・視運動性反射・サッケード・円滑追跡眼球運動は、かなり複雑で、様々な点で相互に作用し合っている。こうしたことを理解するには、次の実験が役立つであろう。

被験者は椅子に座り、実験の間、体幹を動かさず静止している。実験は3段階に分かれている。第1実験では、被験者は対象物が眼球の前を水平に動く間、頭部を動かさないようにする。第2実験では、被験者は頭部を動かし、対象物は固定しておく。第3実験では、被験者は動いている対象物と同じ方向に同じ速さで頭部を動かす。実験者のあなたは、注意深く被験者の眼球を観察し、眼球の動きと頭の動きの両者に注目するとよい。

第1実験では、頭部を固定した被験者は眼球を動いている対象物と同じ方向に動かしていることがわかる (これは視覚追跡運動の中でも遅い運動といわれる)。この種の視覚追跡課題は視運動性反射 (OKR) によって制御されている。この場合眼球は、目標物を少し追い越してしまう傾向があるが、すぐにサッケードによって戻る。

頭部を動かし対象物は固定しておく第2実験では、眼球は第1実験と同じように動く。眼球は、固定した対象物を固視し続けるために、頭部と反対方向にゆっくり動く。この動きは、前庭動眼反射 (VOR) によって制御されている。眼球が目標物を少し追い越した場合、ここでも、対象物の固視が維持できるように反対方向に急速なサッケ

ードが起きる。

対象物の動きと同じ方向に同じ速さで頭部を動かす第3実験では、頭部の動きを差し引くと眼球自体の動きは最も小さい。この場合、前庭動眼反射は抑制され、視運動性反射によって、固視は完全に維持される。

残念ながら、動いている対象物を素早く正確に追従したり、動いているものを素早く固視したりする能力が我々すべてに等しく備わっているわけではない。天賦としかいえない優れた視覚追跡能力を持った人がいる。

前述のように、前庭動眼反射は眼球と頭部の動作を協調させる。これは、信じがたいような素早い反射である。前庭系が頭部の位置変化を察知してから眼球の反応が起きるまでに10mm秒とかからない。野球選手のように非常に高い運動技能を持った人の頭部と眼球の協調は優れている。野球選手は一般の人と比べて、眼球の追跡運動課題をしている間に頭部を大きく動かす。彼らは対象物を見る場合、眼球運動に依存する割合に比べて頭部を動かす割合が大きい<sup>14)</sup>。それ故、眼球は目標物に焦点を当てるために大きく動かす必要がない。この種の頭部運動の利点は、先述した3番目の実験によっても明らかである。

エリート野球選手は、頭部を大きく動かすだけでなく、頭部を正確な位置に持って行くのである。彼らは、素早く正確に頭部を目標物へ動かす。頭部を動かして指先で到達目標にタッチする課題のエラーが、頭部を動かさないでタッチする場合のエラーに比較して小さいことが示されている<sup>7)</sup>。あるいは、我々の最近の実験から推測すれば、頭部の動きが大きい程、打者は投げられたボールに対してより上手に打つことができる。頭部を大きく動かせば誰でもメジャーリーガーになれるということはないが、嬉しいことに、ヒトの視覚追跡運動の技術は、この地球上の他のどの生き物よりも優れているのである。

ヒトの眼球は、一旦目標物を中心窩で捉えたと、わずかな動きも見逃さない。一方シカの場合は、離れたところにある物はそれが動かなければまっ

たくとっていいくらい見ることができない。そのため、物音をたてずにその場でじっとしていれば、野生のシカにかなりの距離まで近づくことができる。ネコの眼筋の活動性はヒトのそれよりも劣っているので、ネコは絶えず顔を動かすことで補わなければならない<sup>36)</sup>。ネコがかわいらしく頭部を動かす様はネコの強い知的好奇心を思わせるが、実は飼い主のあなたをもっと良く見ようとしている行為なのである。ネコであれヒトであれ、視覚能力は対象物に目を向け焦点を合わす能力に依存している。頭部の動きはこの課題に不可欠となる。

正確な視覚追跡運動には、頭部と眼球が的確に協調する必要がある。頭部と眼球の協調はかなりの正確性を要するため、同一の運動制御系から頭部と眼球のそれぞれの運動回路に神経入力を送られると推測する研究者もいる。中脳の背部側に位置する上丘 (superior colliculus) の細胞は、視覚・体性感覚・聴覚情報の統合に関わっている。上丘内のそれぞれの神経回路は、頭部と眼球の協調とサッケードに関与している<sup>36)</sup>。動きの検出に特異的に関わる他の脳部位の存在も実験的に確かめられている。視覚野と外側膝状体 (視覚に関連する視床内の神経核) には、動きのみに、あるいは特定方向への動きのみに反応する一群の細胞が存在する。視覚追跡運動中に特異的に反応する部位が、頭頂一側頭葉<sup>37)</sup>と小脳<sup>38)</sup>に存在する。

注視行動は正確な到達運動に不可欠であるが、頭部の筋と眼筋を制御する神経回路が強力に結びつくことで、注視行動が生成されるものと思われる。課題によっては、それぞれの脳幹神経核が頭部と眼球の動きを別々に制御しているように思われる。頭部と眼球運動の関連性を調べれば調べるほど、眼球と腕の動きは並列して活動すると考えられるようになった。眼球と腕の動きはしばしば同時に起き<sup>1)</sup>、頭部と眼球の動きが終わってから腕の動きが始まるなどということはない。ということで、話題は「手と眼球の協調」に移る。

### 3. 手と眼球の協調

視覚追跡運動において要求される目的は注視である。注視行動は、眼球と手の協調の第一段階でもある。前述のように注視行動は、頭部と眼筋の協調の基になり立っている。実際に伸ばした手が対象物に正確に触れるためには、眼球と手の協調が必要である。網膜に写った像は内的空間座標に変換する必要があり、そこでは対象物の位置は身体座標系として特定されている。動いている四肢の固有受容器からの情報は、自分の四肢の位置と対象物の位置が一致するかあるいは釣り合うように、この同じ身体座標系と重ね合わせる必要がある<sup>15)</sup>。ただし、この課題を成し遂げる神経処理機構は明らかになっていない。

眼球と手の協調はしばしばvisuomanual pursuit tracking (眼球と手による追跡運動) とも呼ばれるが、様々な中枢神経系の領域間の協調を必要としている<sup>16)</sup>。視覚を手がかりとして動作を行っている間には、中枢神経系は後頭一頭頂葉の視覚関連領域で生じた情報を、目標物へ手を伸ばすための筋活動パターンに変換しなければならない<sup>16)</sup>。興味深いことに、目標物を注視することは、到達運動中の腕の位置どりを決めるだけでなく、腕の動作の速さにも影響を与えるようである。デンマークのCollewijnのグループは、コンピュータースクリーン上を動く目標物を、手に持った針でできるだけ速く指すように被験者に指示した。すべての試行で、被験者はできるだけ速く指そうと意図したにもかかわらず、腕の速さは目標物の移動速度に依存した<sup>17)</sup>。目標物が視野を横切る速さによって、腕の反応の速さは決まるのである。小脳のプルキンエ細胞が、この速度感受性の感覚一運動変換に関わっていると言われている<sup>18)2)</sup>。

前述したように、眼球と手の動きは非常に綿密に関わっているので、眼球と手の動きは、頭部と眼球の協調に用いられる神経入力と同様に、共通の入力によって制御されると考えられている。視覚追跡動作における頭部と眼球の制御において

は、共通の神経入力とは、前庭動眼反射回路や、上丘<sup>36)17)</sup>・小脳<sup>38)</sup>などの内部に存在する脳幹中枢のことである。

しかしながら、手と眼球を協調させる神経回路は、頭部と眼球を協調させる神経回路とは全く異なっているようである。眼球と手の動作を別々に分けて実行することは、頭部と眼球の動作を別個に行うことより簡単にできる。例えばラグビー選手は、ある方向を見ながらでも、全く別の方向にボールをパスすることができる。映画に夢になっている最中に、ポップコーンを見なくても手を伸ばすことができる。これらの例は、視覚は運動にとって二次的な感覚であることを示している。したがって、眼球と手を協調させる回路は、頭部と眼球を協調させる回路に比べて、より柔軟で可塑性を有している。協調 (coordination) ということ、すなわち、より正確にいうなら様々な神経処理過程の間に生じる相互作用ということが、最も重要であるということを再度強調しておきたい。

キャッチボールほど眼球と手の協調を示すのに格好の運動技能はない。この運動をじかに経験したことがない人はいないだろう。では、これは賭けてもいいが、何故キャッチボールができるのか、その最大の要因が何なのかと考えた人などまじくないと思う。キャッチボールの成功には、いくつかの要因が考えられる。その1番目は、動いている目標物を固視するのにかかる時間である。2つ目の要因は、目標物の固視から手とボールとの接触までにかかる時間である。一般に、飛んでくるボール、あるいはどんな投射物であっても、少なくとも240mm秒以上の間はその物体を見なければ正確に反応することはできない。しかも、少なくとも240mm秒の間ボールを見る必要があるだけでなく、捕球の300mm秒も前に注視しておかなければならないのである。ボールを見る時間の長さや捕球のタイミングは、上手くボールを捕るうえで決定的な変数なのである。キャッチボール技術の上達には、もう1つ重要なことを忘れてはいけない。それは、視覚的手がかりに対して反応する際の、腕と手の協調能力である。これまでは、

頭部と手の協調と眼球と手の協調について論じてきた。これらの協調のおかげで、対象物を眼球で捉え、その方向に動くことができる。しかしそれだけでは、対象物を手で触れるのか、拾い上げるのか、あるいはキャッチするのかは決まらない。これを果たすためには、また別の統合された活動が必要となる。つまり、到達運動と把握運動である。

#### 4. 到達運動と把握運動

到達運動と把握運動は、固く統合された一続きの動作である。指を開くタイミングと閉じるタイミングは、手を伸ばす動作と協調して決まるだけでなく、掴む対象物の大きさ・形・構造によっても異なってくる。対象物の大きさにちょうど合わせた指の動きと、予測した重さに見合う力を発揮することは、到達運動の最中に始まっている。到達運動は、視覚運動変換を含んだ予測の反応である。到達運動と把握運動は、入力された視覚情報を並列処理する典型例なのだ。対象物に手を伸ばすのとはほぼ同時に、手は対象物の形の模倣を始める。それは、触覚の手がかりがないまま行われる。とにかく、視覚的に判断された対象物の内在的な属性（大きさ・形・構造）は、手の筋組織へ伝えられる。腕は、対象物の位置とその置かれている向きについての視覚の手がかりに反応する。一方、手は対象物の大きさと視覚から推定された重さに反応する。

到達運動と把握運動の協調について多くの疑問がある。対象物までの距離に合わせて、活動させる筋の選択をどのようにしているのだろうか。コップを握りボールをキャッチするのに、手を開くタイミングをどのようにして知るのだろうか。重い岩を拾う場合とか、壊れやすい卵を拾い上げる場合に、筋収縮力を強めたり弱めたりする難しい計算をどうやって行うのだろうか。これらの意識的な活動は、すなわちそれを実行する出力回路は、一旦始まったら後は自動的に活動するのだろうか。本書においても、あるいはどこかの研究室に

おいても、これらの難問について決定的な答えを導き出せることはしばらくはないものと思われる。上肢の到達運動と把握運動の協調を説明する解剖学的根拠と生理学的原理を突き止めるために、この分野において今後多くの研究が行われるだろう。

到達運動は、一般的に、3相性の筋活動パターンとそれに伴う3相性の加速一減速パターンを含んでいる。3相性の筋活動パターンは、動作を始める主動筋の収縮が起き、続いて動作を減速する拮抗筋の収縮がみられ、目標に向かって手を伸ばすための主動筋の最終放電から成る。視覚フィードバックの有無に関わらず、3相性の筋活動パターンは生じるものであり、このことは、上肢の運動プログラムを反映しているようだ。

複数の研究者が、下肢の歩行運動に関する回路と同様に、到達運動に関わる固有の回路が脳幹と脊髄に存在すると提唱している。大脳皮質の様々な領域が到達運動の様々な局面に関連するが、一次運動野が到達運動課題のほとんどの局面に関連して働くようである。到達運動の動作は運動野から始まるが、脊髄固有ニューロンを含む脊髄回路は、到達運動の動作に必要な共同筋作用を生み出すようだ<sup>27</sup>。その脊髄回路は、頸部の脊髄固有ニューロンと脳幹網様体核の間に存在する神経結合によって成り立っており、そこから小脳へも投射すると考えられている。小脳は視覚追跡運動に関わっており<sup>18, 21</sup>、小脳からは視床を経由して運動野へ再び投射する。

一次運動野が到達運動に関わっていることは疑いようもない。しかし興味深いことに、到達運動課題には様々な要素があり、それぞれこの一次運動野内の別の小領域が関わっている。脳内活動のイメージスキャンの技術により、一次運動野と運動前野の特定の小領域（フィールド）における活動が、筋収縮の遠心性制御に関係していることが示された。それ以外に2つの小領域も確認されている。1つは、到達運動に必要なとされる姿勢準備動作に関わる領域である。もう1つは到達運動に関する特定の課題を学習した後だけに活動する領

域である<sup>19</sup>。さらに、掴む物に固有の属性に関係している視覚の手がかりは、距離や方向に関係する視覚の手がかりとは別の神経経路を経由するようだ<sup>17</sup>。神経系による手の方向性の制御は、手の力発揮の機能とは異なる制御をすることを示した実験的事実がある<sup>34</sup>。これらの知見は、人の神経系が並列処理をする優れたものであることを示している。

到達運動に関わる脳の構造を突き止めても、どのようにヒトの神経系が把握運動と到達運動を協調させるかについては依然としてわからない。この統合的動作を制御するために、神経系はどんな戦略を用いるのであろうか。上肢運動が妨害された場合や、負荷が予想に反する場合には、把握運

動と到達運動の遂行に対して、どの感覚様式が用いられるのであろうか。世界中の研究者達は、絶えずこれらの疑問に答えるべく日夜新たな研究を行っている。オレゴン州ポートランドのCordoとそのグループは、手と腕の協調運動の1つであるフリスビー投げについてその神経科学上の謎を解決した。大学生やフリスビー選手なら誰でも知っているように、フリスビーを投げるコツは手首のスナップにある。手と指は最大の回転と距離を得るために、ちょうど良いタイミングで正確に開く必要がある（図6-4）。Cordoとそのグループは精巧な実験装置を開発し、手を開くタイミングは腕の速度と肘の関節角度の変化に依存することを示した<sup>11</sup>（図6-4）。彼らは、腕と手で生じる多関節

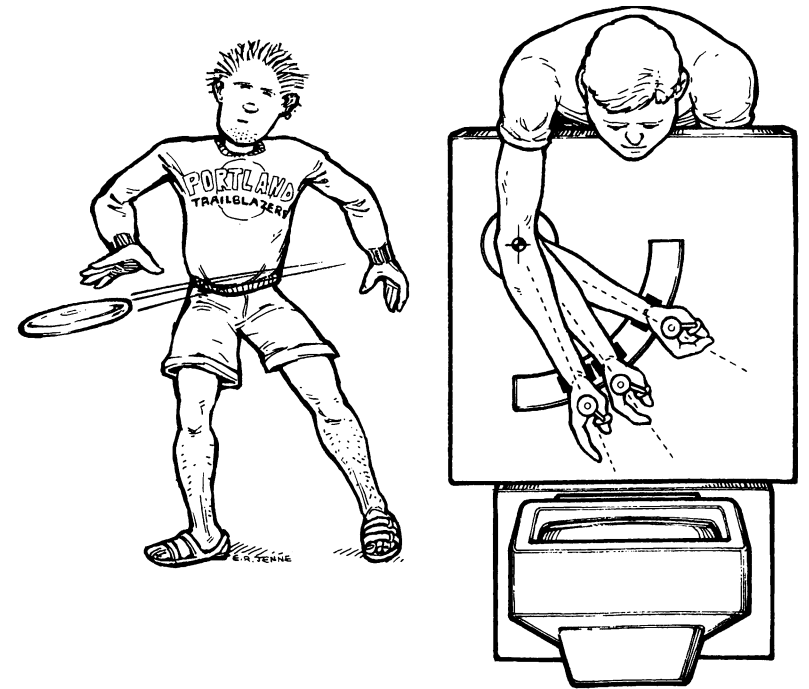


図6-4 左：フリスビー投げから運動制御の創造的な実験が閃いた。右：実際の実験設備。（Cordo P, Carlton L, Bevan L, Carlton M, Kerr GK. J Neurophysiol 1994; 71: 1849を改変）

節運動の制御において、神経系が固有受容感覚の助けを得ていることを示した。さらに、彼らは筋紡錘が固有受容入力のもっとも重要なセンサーであることを示した<sup>12</sup>。

Cordoの研究は、腕と手の協調に貢献する感覚様式を明らかにした。しかし、腕と手は、到達運動と把握運動の遂行時に、動作速度と到達距離をどのように知るのだろうか。

次第に見えてきたことであるが、正確な到達運動と把握運動は、神経系内部に1つの座標系を創ることによって成り立つというものである。この座標系は以下のように創られる。視覚のような求心性刺激は、神経系に最終的な目標物の位置についての情報を与える。固有受容性入力によって得られる動作前の最初の手の位置の知覚によって、神経系は目標物までの距離と腕と手の動きの大きさについて知る。このようにして多関節運動の戦略が内部に生成され、目標物への正確な到達が可能となる。この対象物内的再現と自分との位置関係をどう捉えるか次第で、1つの関節の移動軌跡や1つの筋の出力が、他の身体部位の動きに応じて変化する。駆動力となる変数は、もちろん目標物を捕捉することである。肩のような近位の部分が、より遠位の手の動作を命令していると考えている研究者<sup>13</sup>がいる一方、手の位置がより近位の動作を導くと考えられる研究者もいる<sup>14</sup>。距離と方向の制御には、2つの手がかりが使われることを示した研究がある。到達運動中の距離変数の制御では、肩の位置が座標系の原点となり、方向の制御には、視覚的手がかりが最も重要だと思われる<sup>15</sup>。もし到達運動を制御する神経回路が他の運動に関連する神経回路と類似しているなら、制御の変数は、おそらく運動課題によって変わるだろう。おそらく、多様な照合ポイントは課題によって変わるだけでなく、動作パターンの好み・感覚の前後関係・被験者への教示内容によっても変化するであろう<sup>16</sup>。内的座標系という仮説を持ち出すことで、到達運動などの自由度の多い複雑な多関節運動に関連する中枢神経系制御機構を解明することが可能になってきた。

ニューヨークのコロンビア大学のGetzとロンドングアイランド大学のGordonは、内的座標系に関連する感覚様式を明らかにする実験を行った<sup>17</sup>。末梢の太い軸索群に神経障害を有する患者は、末梢感覚が麻痺している。彼らには、触覚や位置感覚、および伸張反射がない。さらに彼らは、対象物に腕を伸ばして掴むときに目を閉じると、動いている腕からフィードバック情報が入らないので、正確な到達運動ができない。さらに興味深いことに、彼らは到達運動の計画(planning)ができないことがGetzとGordonによって報告されている。前述したが、固有受容器からの情報は協調的動作の実行に貢献する。GetzとGordonは、固有受容器からの情報は、肢の状況を内的に再現しそれを刻々更新することに貢献すると主張した。この絶え間ない更新がないと、動作を導くのに使われるこの座標系は機能障害を起こし、正確な到達運動はもはや不可能になってしまう。固有受容感覚という1つの感覚様式は、おそらく2つの異なる機能を持っている。

## 5. 上肢運動の制御における 感覚情報の役割

### (1) 多関節制御

上肢の制御は、主として4つの要素に分けられる。

1. 運動指令の下行
2. 感覚情報の取り入れ
3. 下行情報と感覚情報の内部表現
4. 動作の発現

上記の4項目の中に明白に書かれていないが、当然のことながら運動指令の下行に対して感覚入力が役割を果たす。感覚入力は、反射機能と関わりがあるだけでなく、上位中枢からの下行入力を修飾し変化を与える。2章と3章に戻って、シナプス前抑制など感覚入力の持つ潜在的なメカニズムを見直してみるとよい。

上肢の制御において、感覚系のフィードフォワードとフィードバックの役割は、注目すべきであ

る。多種多様に整備された感覚入力が、上肢の動きの制御に貢献している。上肢の制御に貢献する視覚情報の符号化には、視覚関連の様々な求心性入力の収束が必要になる。視覚関連の求心入力には、網膜受容信号や眼球の位置に関する情報、および身体に対する頭部や腕や手の位置の情報などが含まれている<sup>18</sup>。筋や皮膚や関節等にある多くの固有受容器からのそれぞれ異なる入力が、各々重要な役割を果たす。次に、視覚と固有受容性感覚の関わりあいについて記述する。

### (2) 視覚と固有受容性感覚

視覚あるいは固有受容感覚のどちらか一方が無くても、上肢を動かすことが可能なことは明らかである。視覚障害を持つ人も、腕と手の協調動作をすることができる。感覚神経障害を有する人も、随意運動の遂行が可能である。しかしながら精巧な実験により、特に複雑な多関節運動では、視覚障害・感覚障害のどちらの場合でも、何らかの不都合が生じることが報告されている。習熟したシンプルな動作であれば、感覚入力なしでも、中枢運動プログラムが働くことで十分足りるが、外乱からの回復調整が要求される入り組んだ動作や運動学習の最初の段階に対しては、感覚フィードバックが必要である<sup>19</sup>。我々がこれらの動作を遂行する場合、視覚と固有受容感覚に各々どの程度依存しているかとなると、議論の別れるところである。これまでの知見によれば、ある特定の感覚入力に依存しているかどうかは、その課題に特異的である。

誰もが行う日常的な腕の動きは、視覚的に制御されている。しかしながら、視覚的誘導ができないほど動作速度が速くなると、他の感覚入力に依存するようになる。すなわち速い動作では、視覚が果たす役割は減少し、固有受容性のフィードバックがより重要となる。上肢動作を正確に行うには視覚的フィードバックが必要であるが、それにはおよそ190mm秒から260mm秒を要する<sup>20</sup>。しかし、固有受容性入力の潜時はそれよりかなり短い。上肢の伸張反射の潜時は20mm秒以下である。

伸張された筋に対する随意的な反応にかかる時間も、100mm秒以下である。したがって、素早い上肢の動作に対する感覚情報は、眼球からではなく動いている腕からきているのである。動作時間が長ければ長いほど、視覚情報が用いられる割合が大きくなる。

上記のことは、固有受容性情報が遅い動作中に用いられないということを意味するのではない。視覚が速い動作中には用いられないことを意味するものでもない。例えば、筋紡錘の活動は、視覚誘導性の課題中にも視覚を遮断した課題中と同じくらい活動する<sup>21</sup>。またこれは、視覚と筋紡錘が共同的に活動しないということを示しているのもない。独創的かつ創造的な実験により、動作の制御における視覚と固有受容感覚の相互依存的関係が示されている<sup>17</sup>。

この実験では、被験者には絶えず位置が変化する点滅光を指で差すことを要求した。光刺激に対する注視は、指示動作に先行して起きる(すなわち、光がつくと被験者はまず光の方向を注視し、それから光を指さすのである)。最初は、注視する方向のエラーが生じることもある(行き過ぎたり方向を誤ったりする)。しかしすぐにこうしたエラーの程度は小さくなる。被験者はその課題をすぐに学習したのである。つぎに、被験者は光を見るだけで、指差して触れないように要求された。見るだけで腕の動作がない場合は、それぞれの光刺激を注視するまでの時間が長くなり、注視する方向のエラーが増え、その課題の学習にかかる時間も長くなった。これらの結果は、上肢の固有受容性感覚が視覚追跡運動の学習と精度に貢献することを示す証拠といえる。さらに付け加えると、複数の感覚入力があると、正確さ・動作速度・運動学習の能力が高まるのである。

### (3) 動作速度と正確さ

フィッツの法則は、四肢の動作速度が増すと、動作の精度が減少するというものである(図6-1参照)。これは直感的に分かることであり、多くの研究がこの概念を説明している。固有受容性入

力だけに依存する動作において、エラーの数が増える傾向があるのは驚くことではない。対照的に、視覚誘導による到達運動は、より正確なパフォーマンスをもたらす。しかし視覚に全面的に依存すると、動作速度が遅くなってしまふ。それは、視覚入力への反応潜時が、固有受容性入力に対する反応潜時よりもかなり長いからである。

お気に入りの斜面を滑走するダウンヒルモーグルは、運動時に視覚と固有受容感覚の別々のフィードバック入力が入り、しかも協調的に作用することを示す格好の例である。この場合、上肢の制御についてのみ論じるわけにはゆかない。難しい地形をすべり降りる時には、スキーの先端を見ようと思う人はいない。これから滑り降りる坂の下方に視線を向けて、滑降戦略を立ててゆかねばならない。絶えず変化する地形と足下の雪の状況に対応するためには、素早い反応をする下肢の固有受容器に依存しなければならない。視覚入力は、第1に運動プログラミングに、そしておそらくは姿勢調整にも貢献するのに対して、固有受容性入力は体の平衡バランスを無意識に修正している。

もちろん、スキーに含まれる動作は四肢の1つだけに限られているのではない。実際、たいいてい機能動作は単関節だけで遂行されるのではなく、むしろ多くの関節と筋の制御を含んでいる。肢運動の正確さの制御と多関節運動の協調的制御は、かなりの論議を要する問題である。この論議の中心に、平衡点仮説というものがある。

#### (4) 平衡点仮説

1965年に最初に平衡点仮説を発表したのは、ロシアの物理学者で神経科学者でもある Feldman であった。多関節運動は、筋のバネ特性・末梢の反射、および（複雑な計算による脳の関与がない）フィードバックループによって実行される、とその仮説では述べられている<sup>19-21</sup>。

ヒトの上肢の到達運動に関するデータの一部分は、この理論を支持している<sup>23, 29</sup>。筋のしなやかなバネ特性が運動制御に関係しているのは間違い

ない。しかし熱い論争になっているのは、上位中枢からの入力がなくとも末梢の神経筋系だけでも正確な動作を生み出せるのか、という点である。平衡点仮説からすると、身体（脳）はそれが感じることのみを制御できるということになる。

この前提には重大な矛盾がいくつかある。まず第1に、求心路遮断（感覚入力の破壊）後でも、正しく制御できる動作が依然としてあること。また、速いバリスティック（ballistic：爆発的）なタイプの動作中においては、求心性のフィードバック情報はその課題遂行の速さに間に合わないこと。さらに、非常によく訓練された動作は、感覚入力にほとんど（あるいは全く）依存していないこと。最後に、1つの変数の制御は、全く別の感覚に依存することもありうる（つまり、歩行における遊脚期の脚の動作は、脚への荷重がなくなることで、股関節の伸展、あるいは伸展筋の筋出力の増加などによって引き起こされる）<sup>22</sup>。

平衡点仮説の検証に挑んだ実験として、京阪奈学研都市の五味と川人の研究がある。上肢の到達運動における平衡点の計算からは、腕の実際の軌跡を引き出せないことを彼らは証明した<sup>30</sup>。五味と川人は、脳は行おうとする動作の内的モデルを視覚情報に基づいて発達させていることを示唆した。この方法では、脳は、対象物に手を伸ばすための最終的な関節角度と筋の長さを計算しているのである。このことは、正確な到達運動の獲得においては、運動学習が最も重要な役割を果たしており、反射は二次的な役割であることを意味している。これらのデータは、子供たちの到達運動と把握運動の正確さは、学習を積んだ大人の動作の正確さにくらべると劣っているという報告とも関連がある<sup>18, 22</sup>。

多関節運動の制御に関する論議は、著者の寿命を超えて続くであろう。この困難で複雑な分野は、最も創造的な運動制御研究の数々の実験を生み出した。他に興味ある分野として、上肢運動の動作前に生じる姿勢反応がある。

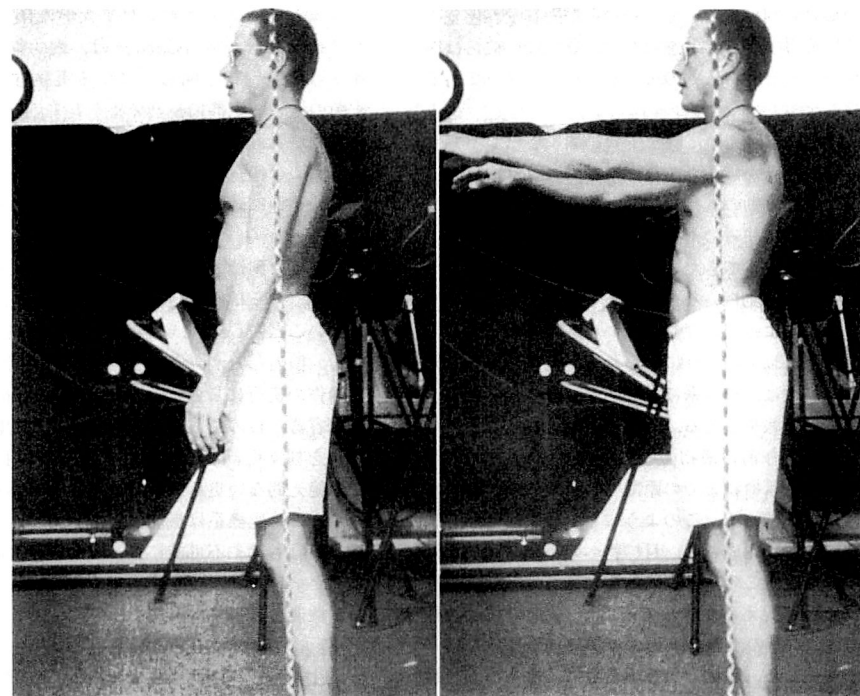


図6-5 腕を前方に上げると、足にかかる重心位置を一定に保つために身体を若干後傾する。写真上に描いた垂直ラインの後方に頭（耳）が移動していることに注目。

## 6. 上肢の随意運動に対する姿勢調節

安定した姿勢は、正確な上肢運動を行うために不可欠である。どのような上肢運動でも、身体重心は移動する（図6-5）。この運動と反対向きの動きが、上肢運動によって生じる重心移動を打ち消さない限り、重心バランスは崩れてしまう。物理学を習う高校生なら皆、全ての作用には反作用があることを知っている。作用と反作用の法則を考えれば、上肢の随意運動と姿勢調節の関係を理解しやすい。上肢運動を行うと身体重心が動揺する。そこで重心バランスが崩れるのを防ぐためには、他の部位を筋収縮によって動かす必要がある。

随意運動と姿勢調節が連動していることに関して興味を引かれるのは、筋収縮の時系列問題である。

重心バランスの崩れを避けることを可能にする神経系は、上肢運動による重心バランスの崩れを予測できるようなものである。神経系はこのバランスの崩壊に反応するというよりも、むしろ、重心バランスを予測した先行的活動を果たす。上肢の随意運動に対する姿勢反応の多くは、実際には上肢運動を開始する前に起きる。水の入ったグラスを手で持ち上げる場合、まず最初に動かす腕に運動指令が送られると考えるのが普通である。しかし実際には、腕を動かす運動指令が送られる前に、姿勢に関わる筋（首・背・脚）が活動し、その後生じる腕の動きによるバランスの崩れを未然に防いで



いるのである。こうしてみると、身体重心の変化を打ち消すために生じる姿勢反応が、まるで上肢の運動指令に含まれているように思われる。上肢運動に対する姿勢調節が前もってプログラムされることは、実験的証拠によっても裏づけられている<sup>6,25</sup>。これらの研究によると、姿勢調節に関与する筋活動は常に上肢の運動に先行して起こり、姿勢調節は前もって予測され、運動課題に依存して変化する。誰でも分かることであるが、姿勢反応は動作前の身体姿勢によっても影響を受ける<sup>13</sup>。

姿勢変化が動作前の身体姿勢と動作課題に依存しているということは、非常に重要なことである。上肢運動に先行する姿勢調節筋の活動潜時とその時系列をみると、姿勢の崩れを補償するのに最もエネルギー効率と機械的効率が良くなるように仕組まれているように見える。例えば、腕運動や小さな外乱を加えた時の姿勢反応では、多くの場合近位筋の活動に先行して遠位筋の活動が起きる<sup>63</sup>。小さな遠位筋の活動は、大きな近位筋の活動に比べ、エネルギー効率が高い。ヒトの神経系はどうも生物物理学的およびバイオメカニクスの原理に基づき、その活動を調節できるようである。重心変化や四肢の加速度を検出できる末梢受容器はないが、神経系がこれらの情報を得ておくことは多関節運動の制御に役立つことである。上肢運動と姿勢制御の神経メカニズムを解明するのは容易ではないが、立位の被験者が上肢の到達運動課題を行う際の姿勢反応を観察することで何かが見えてくる。上肢到達運動中の姿勢反応の研究を進めている研究はいくつかある。立位姿勢での上肢到達運動に先立つ姿勢変化としては、両脚や体幹<sup>66</sup>、反対側の腕<sup>68</sup>や同側の脚<sup>71</sup>の活動がある。面白いことに、上肢到達運動に先行する姿勢調節は、地面動揺（重心バランスの崩れ）によって生じる姿勢反応と同じ特徴を有している<sup>13</sup>。したがって、姿勢反応が上肢運動に伴って生じるか、あるいは外乱（地面動揺）に対する反応として起きるのかの違いはあるにしても、姿勢の安定性を制御するために同じ神経回路が使われている可能性が示唆

される<sup>13</sup>。さらに、これらの姿勢制御に関連する神経回路には、脊髄固有経路が含まれることも推測される<sup>66,70</sup>。これらの経路の活動は、上位中枢からの下行性入力も異なっている、すなわち感覚運動野からの運動指令でも前庭核からの入力でも、毎回一定の運動応答を示す。したがって、入力起源が異なっても同じ運動出力が生じる。いずれにしても、共通する特徴は姿勢の安定を保つことである。

固有脊髄路は分散型で、脊髄の至る所で上行および下行連絡がみられることは記憶に止めておくといよい。それらは幅広く配置されたニューロンや機能的なニューロングループ（例えば脊髄傍核（nucleus paraspinalis）を神経支配している運動ニューロン）を活動させる。このようにして、特定の下行性入力あるいは感覚求心性入力に応じて種々の異なる筋が共同的に活動する。おそらく脊髄固有路は、姿勢と上肢運動の協調に必要な多関節制御の仕組みを理解する上で鍵となるだろう。あるいは、そうではないという考えもある。すなわち、外乱に対する姿勢反応や随意運動に先行して生じる姿勢反応は、独立した神経過程によって制御される可能性もある<sup>21</sup>。

身体姿勢と課題特異性だけが、姿勢反応と上肢運動のカップリングを決める要因ではない。被験者への教示内容・経験・不安などの心理状態や学習などの要因が、姿勢反応に影響を与える<sup>3,8,9,21,69</sup>。水の入ったグラスを持つといった簡単なことでさえ、他の身体部位の初期位置が同じであっても、重心動揺に対する姿勢反応は異なることがある。ある動作課題の遂行や姿勢動揺をくり返して経験すると、被験者の反応は変化する。小脳に損傷がない限り、同じ姿勢動揺を繰り返し経験すると被験者の姿勢反応はますます効率的になり、その予測的動作を学習する。小脳に損傷がある人は、経験や学習に基づいた姿勢反応の調節ができないようである<sup>81</sup>。姿勢反応と上肢運動を結びつける調節能力は、柔軟性の少ない脊髄固有路の神経回路網の概念では説明できないようにも思われる。むしろ、認知要因や動作状況の前後関係によって

姿勢反応が変化するということは、目的志向的な姿勢調節を事前にプログラムする随意運動の内的表現を意味するものと考えられる。これは、フィードフォワード機構と関連していて、大脳基底核と小脳が関わっていると思われる<sup>9,21,25,39</sup>。

これらの問題は、運動の神経制御における他の多くの問題と同様に、未だ解明されていない。姿勢反応と随意運動、および自動的応答と随意運動の関係を理解することは、患者から動作を引き出し改善することに携わる臨床医にとって重要である。例えば随意運動の開始のためには、患者の動きを誘導する際のある種の指示内容が他のものよりも効率がよかったり、動作開始前に取らせた身体姿勢が他の姿勢よりも好ましかったり、ということがありうる。

そこで以下に、随意運動に対する姿勢反応に関する主な特徴を4点記述する。

1. 姿勢反応は随意動作に先行して起きるものであり、随意運動中の身体の移動を最小限にしようとするものである。
2. 姿勢反応は周囲の状況や動作の前後関係に応じて変化する。
3. 姿勢反応は個人の意志や感情の状態に影響される。
4. 姿勢反応は学習や経験によって修正される。

## 7. 両手の協調

### ：右手は左手のことが分かる？

あなたは、自分の頭部を叩きながら同時に腹部をさすことができますか。この程度の課題なら、はじめはぎこちなくても、少し練習をすればかなり上手に出来るようになりますね。では次のテストとして、両手の掌を下に向けてテーブルの上に置き、利き手の人差し指と中指で交互にタッピングを始めてみて下さい。タッピングの速度をできるだけ速くします。そして反対の手でも同じ指で交互にタッピングをします。こちらが何の指示もなければ、おそらく両手のタッピングは同期する筈です。すなわち、両手の人差し指が同時にテ

ーブルを叩き、その時中指は上がっている。逆もまた然りです。どのくらい速さまでこの交互タッピングが可能か試してみてください。

次に、非同期性のタッピングに切り換える。つまり、右手の人差し指と左手の中指を同時にタッピングし、次に右手の中指と左手の人差し指を同時にタッピングし、これをくり返すのである（図6-6）。突然これを行おうとしても簡単には出来ない。どうしてこのようになるのだろうか。この場合、左と右の手でそれぞれ異なる筋を使うことができないからである。姿勢の安定性は変わっていない。実際に変ったのは活動させる指の順番だけである。中枢神経系が左右両側肢を同期させようとする傾向は、音楽家や競技者たちにとっては邪魔であり、彼らはそれを乗り越えようと日々格闘している。身体の片側の運動を制御する能力は、身体の両側を協調させる能力とは異なる。身体の両側を異なる速度やリズムで動かすことは難しい。筋力発揮においても同様のことがあり、両側肢同時に発揮した筋力は、一側で発揮した筋力に比べて低下する<sup>28,64</sup>。

次の段落では、一側肢および両側肢課題の神経制御における違いに焦点を当てる。ここで少し述べておくが、上肢制御の一側制御（unimanual）と両側制御（bimanual）は脳の異なる領域で制御されている可能性がある。

脳の神経結合を調べることは、しばしば、脳の機能を理解するための鍵となる。両側肢の協調運動は誤解されているようである。以前に確立された説では、両側肢課題はあたかも一側肢課題を行っているかのように制御され<sup>4</sup>、左右半球の同部位によって、すなわち左右大脳半球を結合する脳梁を介して結ばれている左右の部位によって、同時に制御されているというものであった。しかしながら、神経解剖学的研究によると、左右半球それぞれの一次運動野の手関連領域では、脳梁によって結合されている部分は非常に少ないという報告がある<sup>15</sup>。このことは、左右それぞれの手は独立して制御されるということを示唆する。しかしながら、他の神経結合の戦略として、一側大脳半

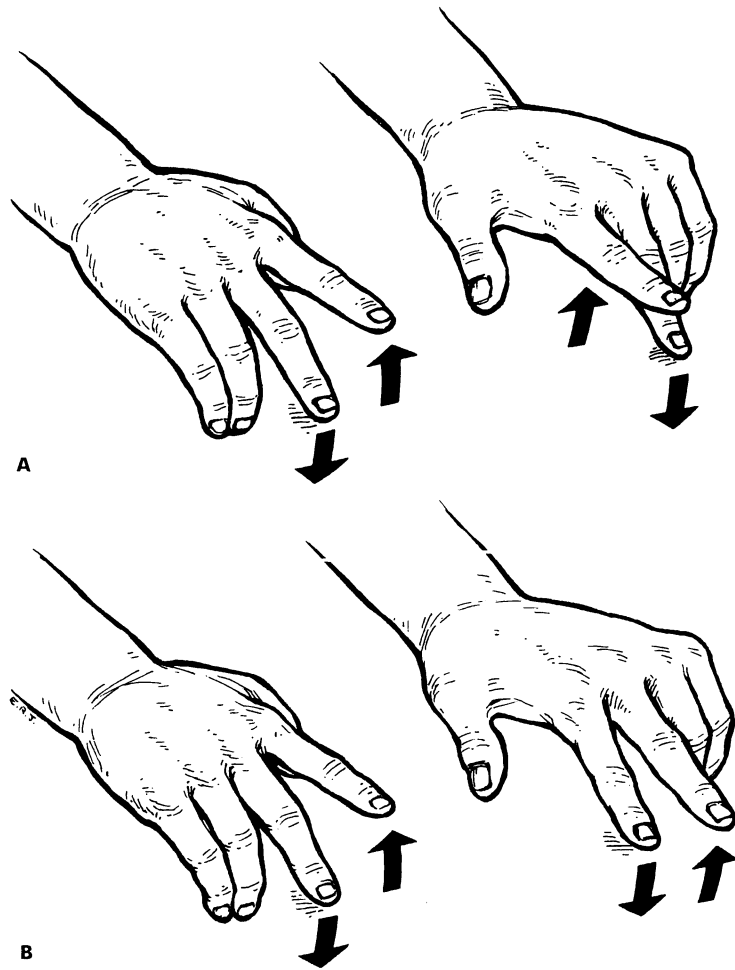


図6-6 A：同期性タッピングと、B：非同期性タッピング。同期性タッピングの方が簡単だが、タッピング速度が上がると非同期性タッピングは徐々に維持するのが難しくなる。

球が左右両側上肢を制御することもあり得る。

大脳皮質ニューロンは、脳幹細胞と脊髄固有ニューロンに投射し、これら脳幹細胞と脊髄固有ニューロンは、脊髄内で両側性結合している。したがって、ある大脳皮質領域は、この脳幹および脊

髄への投射の性質によって、身体の左右両側を制御する可能性がある。他の研究によっても、両側肢運動が一個大脳半球の皮質から生じる事実が報告されている。一次運動野の手の領域内に、両側肢運動を実施したときだけ活動する領域が存在す

る<sup>2</sup>。一次運動野と違って高次運動野は、密度の高い両側結合をしている<sup>32</sup>。また、一侧の大脳皮質が両側肢の運動を制御しているという先行研究も見られる。LiuとChambersは、一侧大脳半球の運動野が左右両側の体幹筋および近位筋を制御することを報告した<sup>36</sup>。

しかしながら、これらの研究に関して明白かつ重要な点は、この種の神経結合に関する研究は、サルなどヒト以外の動物を対象として行われたことである。前述したことであるが、ヒト以外の動物の研究を、ヒトの神経組織や行動に直接関係づけるには問題がある。それゆえここでは、ヒトにおける行動学的研究を取り上げ、ヒト以外の動物実験のデータとどのような相関や類似性が存在するのかを検討することにする。

科学は人間の直観や常識を証明しようとして、やっきになっているといえるかもしれない。このセクションのはじめの段落で、左右上肢が同期して動く両側運動は非同期の運動より制御しやすいという、分かりやすい実験的データを示した。しかし、素晴らしいことに、運動学習によって生来の同期性パターンから抜け出すことができる。運動を素早くかつ正確に行う能力は、運動技術の習得の程度を示す良い指標となる。

運動課題の学習とは通常、感覚入力を処理し、この入力に対し適切な運動反応を起こす過程を意味する。これは一側肢運動あるいは両側肢運動のいずれにおいても当てはまる。成人になれば、物体の重さ感覚などのように、一側肢から得られた感覚情報を反対側肢の運動制御に転移して用いることができる<sup>33</sup>。一方、一側肢からの感覚入力、必ずしも反対側肢の運動技術を妨害しないことを示す報告もある<sup>7</sup>。では、どのような種類の感覚あるいは運動パラメーターが、両側肢の活動を制御するのであろうか。ニューイングランド地方のDelaware大学のScholzがこの問題に注目し、興味深い一連の研究を行った。Scholzによると、ヒトは左右の指を同期させて動かす傾向があるが、非同期的な活動も可能である。しかし例外もあって、運動の周波数（運動速度）が増すと、

我々は非同期的パターンを維持できなくなる<sup>72</sup>。このことは、両側肢による非同期的課題を正しく行うには、他の動きに比べて、上位中枢への感覚フィードバックにより強く依存しなければならないことを示唆している<sup>73</sup>。しかし両側性運動の速度が速くなると、動きの変化や混乱をフィードバックする感覚系の処理速度を超えてしまう。したがって、速度の速い両側性運動の動きは、回路が固定されている皮質下の制御に委ねられ、左右同期運動に（先祖帰りのように）戻ってしまう。一方、非同期的両側肢運動は、上位中枢による感覚情報処理に依存して遂行されるものと考えられる。したがって、それらは多くの集中力を必要とし、ゆっくりとした動きになる。同期性両側肢運動は一側肢運動とは異なり、大脳皮質に依存していない可能性もある<sup>14</sup>。

上記の知見は、理学療法士が脳損傷や脳卒中中の患者に運動訓練をさせる場合に、同期性両側肢運動を用いればその訓練効果が上がるということの意味するのであろうか。様々な運動課題における神経制御の違いを探り、示唆に富む臨床的意味を考察してゆくことによって、興味深い推測と検証可能な仮説が導かれる。ヒトの脳の画像イメージング技術が発達したので、今後様々な訓練治療を受けた人の機能テストを続けてゆけば、そう遠くない未来に両側性運動と機能訓練の関係に関する問題が解明されるであろう。既に、ヒトの運動機能の画像イメージング法により、ヒトの特化した運動機能に対して脳の異なる領域が特異的に働くことがわかっている（4章のこの分野のデータを参照）。

## 8. 子供の四肢運動制御の発達

上肢の到達運動や把握運動の活動を協調させるのには、様々な階層における神経制御が必要であることを考えれば、上肢の運動制御が大変難しいものであっても何ら驚くことはない。左右肢間の協調運動には、生来備わっているものもあるが<sup>18, 28, 73</sup>、上肢の運動制御においては、かなり高度な

学習過程を必要とする。10歳代の子が、掴んだものを落として壊してしまうのであれば、その親は、その状態は永遠に直らないだろうと思うだろう。実際、上肢感覚系の統合に必要な成熟過程には通常5~7年を要するが<sup>24</sup>、これらの成熟過程はかなり早い年齢段階から始まる。

忙しい合間にも時間を見つけて乳児を観察してみるとよい。その場合、先入観を持たずに冷静な目で見るのが大切である。仰向けに寝ている赤ん坊が、いかによく動いていることか。両手・両足は一定の動きをしているように見える。目が覚めて何かに集中している時ほど、手足がよく動く。これらの動きは、目的のない動き、あるいは自発的な反射活動と捉えられるかもしれない。しかしこれにも意味がある。乳児は自分と周囲の環境との関係を確立していこうとしているのである。次に、親戚や近所の人達が赤ん坊のおどけたしぐさが可愛いとあだこうだとはしゃいでいるとき、彼らをつかまえて、「赤ん坊は手足を動かすことによって、その結果生じる求心性フィードバック情報を比較照合し、それによって内的身体座標系を形成しているんだ」などとお硬い学術的用語で教えてあげるとよい。そうすればあなたは、次に赤ん坊が産まれたときのプレゼントを何にするか、などといった心配をする必要がなくなる。あなたは出産祝いに招待されないからである。

そんなことをいうと情が薄いと思われるかもしれないが、このことは事実には違いない。赤ん坊は腕を動かして自分の手を自分の視野の中に入れてようとする傾向がある<sup>75</sup>。生後4、5カ月の乳児の

到達運動と把握運動には目的がないが、対象物と自分との距離のなかで、腕がどれくらい長さなのかを判断しようとしているのである<sup>75</sup>。乳児は腕が届く範囲がどれくらいかを学習する必要がある。ヒトの幼児の成長が速いことがさらに問題を大きくしている。子どもの体が大きくなると、それに応じて絶えず新たな内的座標を再構築する必要に迫られる。それ故、視覚障害を持った子どもや、視覚や運動を伴う探索動作に支障がある子どもは、将来的に感覚運動障害に発展する可能性がある<sup>55,75</sup>。

小児科医は、子どもの動作を観て、上肢発達の手指標を見つけることに長けている(表6-1、図6-7)。もし、ある指標となる動作が、ある年齢になっても現れないのであれば、何らかの支障があることを意味する。神経科学者たちの研究によって、神経系の成熟と結合は身体活動に依存していることが次々と明らかにされてきている<sup>54,54,77</sup>。

小児科医は、子どもの動作を観れば、動きの質の低下あるいは運動遅延が起きていることが分かる。運動が発現しない子どものことや、通常の動きと異なる上下肢運動について、小児科医は絶えず議論している。経験を積み直観的観察力を磨いた臨床医が運動欠損を認めてきたにもかかわらず、最近まで、幼児の動作の問題点と潜在的な発達障害の関連性を認める研究は行われていなかった。現在では、こうした臨床医の観察を追認し、定量化する研究がこの分野で行われている<sup>10,68</sup>。

運動と遊びは幼児の発育発達の鍵となる。前述

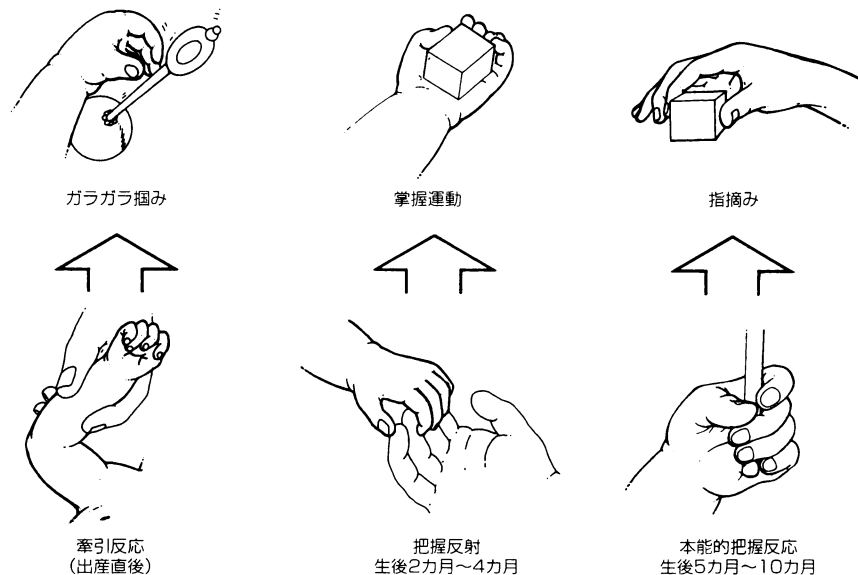


図6-7 手の発達指標。(Twitchell TE: Growth and Development: an Anthology. Washington: American Physical Therapy Association, 1975より)

表6-1 手と上肢の発達に関する指標。

行動 (Motor behavior)	開始年齢	統合の時期
牽引反射	誕生時	2~5カ月
掌握運動	誕生~2カ月	4~6カ月
本能的把握運動	4~11カ月	永続
両手運動 (50%以下の時間)	4~5カ月	永続
指掴み (母指とその他の指)	8~9カ月	永続
指掴み (母指と人差指)	8~9カ月	永続
ページめくりとブロック積み	12~15カ月	永続
クレヨンを立てて絵を描く模倣	16~18カ月	永続

したように、到達運動と把握運動は他の運動機能と切り離せない。到達運動と把握運動の発達は、先を見越して生じる姿勢反応のような運動技能の発達に依存している。

生後約4、5カ月に始まる到達運動および把握運動が、首が座る時期に発現するのは決して偶然ではない。乳児の姿勢制御の発達に伴って、手足を伸ばすためのより安定した土台ができてくる。もし土台が不安定なら、遠位の腕と手の動きは正確さに欠ける。首の強さとその制御が未発達な乳児は、到達運動が困難である。その場合、例えば親の手によって首を支えてやれば、乳児は上手に到達運動を行うことができる。

乳児にとって到達運動の成功体験は重要である。到達運動は姿勢制御の発達を促進する。腕を動かすと、サポートの土台が不安定になるので、乳児はこの不安定さをうまく姿勢制御して補わなければならない。最初に起きる姿勢の適応は反応

性のものであるが<sup>37,39,63</sup>、時が経ち経験を積むにしたがって、姿勢反応は先行性のもとなり、随意運動の前に起きるようになる。到達運動を通して、幼児は指で操作する技術を習得する。指で操作することは、両手の協調能力を発達させ、物体の構造・大きさ・重さなどに依存した内的再現能力を発達させる。これらの技能は、子どもが物を正確に掴む能力と明らかに関係がある。

我々は一般的に何かに手を差し出しそれを掴む。一度物を掴めば、それを持ち上げようとする。掴む力と対象物の重さ(それを持ち上げるために必要な力)の間には直線関係がある。対象物が重くなればなるほど、それを強く掴む必要があり、持ち上げるために大きな力を発揮しなければならない。大人は視覚を手がかりとして対象物の大きさと重さを判断するのに優れている。

大人は、既知の物に手を差し出して掴むとき、腕を対象物に向かって伸ばしながら、適切な幅に

手を開いてゆく。対象物に手が届くと、持ち上げる段階で手から落ちない程度の力でそれを掴む(図6-8A)。これらの動作は単に触覚的入力に依存しているわけではない。なぜなら、それらの動きは物に触れる前から既に始まるからである。大人は、掴んだことのない物に対する把握力および持ち上げ力の調節にも優れている。

子どもは、物の構造や大きさと握る力を関係づけて調節するということができない。視覚誘導による到達運動においてみられる指を開く動きは、生後約20週まで発達しない<sup>11)</sup>。1, 2歳までに子どもは対象物の構造に合わせて把握力の調節能力を身につけるが、この能力は完璧なものではない。2歳以下の子どもは必要以上に大きな力で握りがちである(図6-8B)。この傾向は、安全限界が高いといわれている<sup>22)</sup>。子ども達は、物を掴んでもそれをすぐに持ち上げようとしない。それどころか、物体を押しつけてから持ち上げる。この場合、掴む力と持ち上げる力は直線関係にならない。彼らは試行錯誤によって持ち上げようとする。どのような運動学習においても見られるように、個人間で、あるいは同一個人の見聞で大きなバラツキが見られる。2歳を過ぎると、握力と持ち上げる力の協調作用が現れ、大人らしくなる<sup>23)</sup>。そして、3歳までに子どもは視覚的な手がかりを用いることによって、対象物の重さを判断することができるようになる。6~8歳までに、子どもの反応は大人の反応にかなり近づく。感覚運動野に損傷がある子どもは、これらの技術習得が遅れる<sup>15, 16)</sup>。

2歳の時点で、子どもはこれまで述べてきたものとはまた別の上肢の協調運動を獲得する。それは、左右の手が1つの目的のために協調する運動である。両手協調運動(bimanual coordination)の発達のプロセスは、発達の予測がつきやすい経過を辿る。生後2, 3カ月の乳児が、仰臥位で横たわっているとき物に手を伸ばすのは両手である<sup>19)</sup>。このことは、乳児の段階における初期的なニューラルネットワークが、両手の多関節運動の制御が可能ないように仕組みられていることを意味

する。生後6カ月になると、両手の協調動作ができるようになり、片手で物に手を伸ばすことも好んで行うようになる<sup>19)</sup>。生後9カ月までに両手は目的志向的にあたかも1つのユニットのように働く。しかしながら、その動きには時間的調節が整っておらず、左右が同期する傾向がある<sup>18)</sup>。生後9~12カ月になると、左右の同期があまりみられなくなり、連続的な動きが増える。これは、例えば片手を支えとして反対の手を伸ばして何かを掴んだり、さらに成長してくると、片手で箱のふたを開け反対の手で中の物に手を伸ばす場合のように、1つの課題を成し遂げるために左右の手が別々の機能を成す運動の兆しが見えてくる。1歳から2歳で子どもはこれらの両手技能をかなり熟達させる。この「恐るべき2歳児(terrible two: 何をしてもかすか分からないので目を離すことができない2歳児をこう呼ぶ: 訳者注)」にも良いところがあるとすれば、歩行運動を成立させるだけでなく、両手両指の細かい運動技能をもたらすからである。両手動作の成熟には、姿勢制御・遠位の手制御・物を手指で操作する機会の増大、あるいは大脳半球間および脊髄内の神経結合の成熟が必要となる<sup>18)</sup>。

上肢の協調運動は、神経系を成熟させ、運動からのフィードバック(運動学習)をもたらすことになる<sup>18, 24)</sup>。上肢運動の発達は、生得的に備わっている基本的な共同筋活動パターンとともに始まるようである。これらの活動パターンは、経験や運動学習を通して修正および調節され、多くの新しい運動プログラムができて上がる。子どもの頃に行う身体活動と遊び次第で、運動レパートリーの最終的な数が決まってしまう。後天的要因、すなわち形態や機能の発現に関わるゲノムに働きかける環境的要因すなわち運動学習が、子どもの上肢運動の発達において重要な役割を果たす。こうした後天的要因は、大人の私たちに当てはまる話のように見えるが、子どももまさに長時間をかけて両手の協調運動という困難な作業に従事し、いかにしてこの世界に適合するかを文字通り学習しているのである。

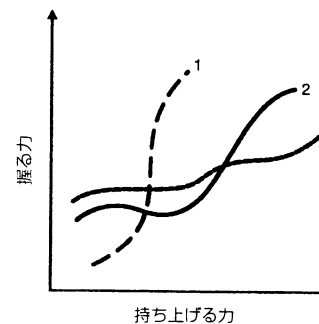
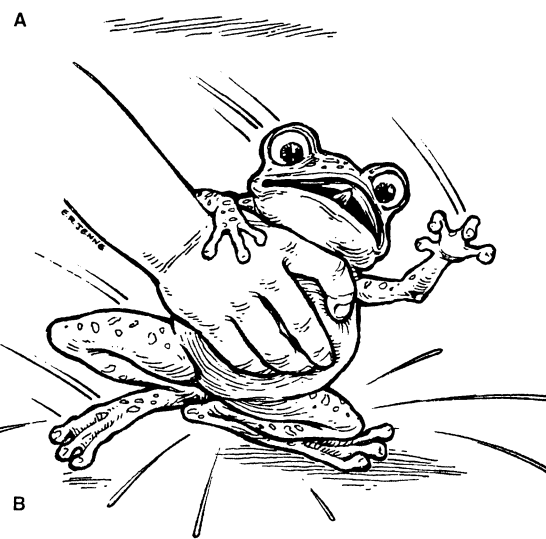
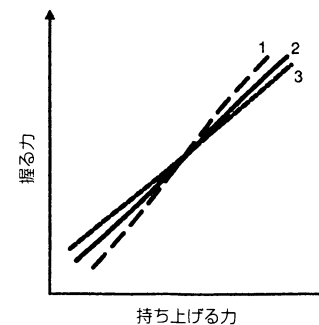
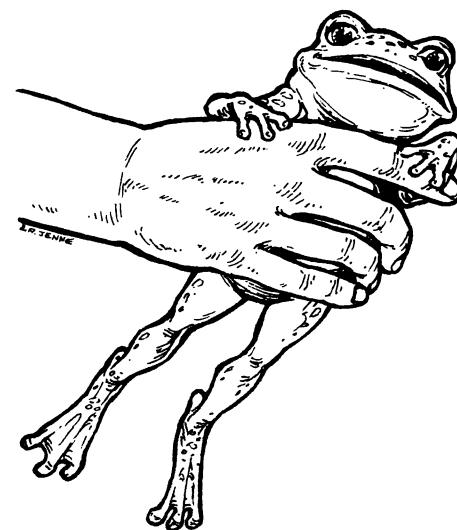


図6-8 A:大人は成熟した握力と対象物の重さの協調作用を習得して、物を持ち上げる際にも適切な力を発揮し、強すぎることも弱すぎることもない。図は握る力と持ち上げる力が直線関係であることを3試行について示している。B:子どもは握力と対象物の重さの協調作用が成熟しておらず、必要以上の力で握り、持ち上げる前に下に押し付ける。図は握る力と持ち上げる力の間に直線関係がみられないことを示しており、また試行ごとにばらつきが大きいことを示している。

## 推薦図書・文献

- Abrams RA, Pratt J. Rapid aimed limb movements: differential effects of practice on component submovements. *J Motor Behav* 1993;25:288-98.
- Albright TD. My most true mind thus makes mine eye untrue. *Trends Neurosci* 1995;18:331-3.
- Badke MB, Di Fabio RP. Effects of postural bias during support surface displacements and rapid arm movements. *Phys Ther* 1985;65:1490-5.
- Bennett KMB, Lemon RN. Corticomotoneuronal contribution to the fractionation of muscle activity during precision grip in the monkey. *J Neurophysiol* 1996;75:1826-42.
- Bizzi E. Intermediate representations in the formation of arm trajectories. *Curr Opin Neurobiol* 1993;3:925-31.
- Blouin J. On-line versus off-line control of rapid aiming movements. *J Motor Behav* 1993;25:275-9.
- Carson RG, Goodman D, Chua R. Asymmetries in the regulation of visually guided aiming. *J Motor Behav* 1993;25:21-32.
- Cordo P, Bevan L, Gurfinkel V, Carlton L, Carlton M, Kerr G. Proprioceptive coordination of discrete movement sequences: mechanism and generality. *J Pharm Pharmacol* 1995;73:305-15.
- Decety J, Kawashima R, Gulyas B, Roland PE. Preparation for reaching: a PET study of the participating structures in the human brain. *Neuroreport* 1992;3:761-4.
- Donkelaar P, Lee RG, Gellman RS. Control strategies in directing the hand to moving targets. *Exp Brain Res* 1992;91:151-61.
- Eden GF, VanMeter JW, Rumsey JM, Masiog JM, Woods RP, Zeffiro TA. Abnormal processing of visual motion in dyslexia revealed by functional brain imaging. *Nature* 1996;382:66-9.
- Fetz EE. Cortical mechanisms controlling limb movement. *Curr Opin Neurobiol* 1993;3:932-9.
- Flament D, Fortier PA, Fetz EE. Response patterns and post-spike effects of peripheral afferents in dorsal root ganglia of behaving monkeys. *J Neurophysiol* 1992;67:875-89.
- Forssberg H, Hirschfeld H. Postural adjustments in sitting humans following external perturbations: muscle activity and kinematics. *Exp Brain Res* 1994;97:515-27.
- Gahery Y, Massion J. Co-ordination between posture and movement. *Trends Neurosci* 1981;378:199-202.
- Gentilucci M, Jeannerod M, Tadini B, Decety J. Dissociating visual and kinesthetic coordinates during pointing movements. *Exp Brain Res* 1994;102:359-66.
- Georgopoulos AP. Current issues in directional motor control. *Trends Neurosci* 1995;18:506-10.
- Ghez C, Gordon J, Ghilardi MF. Impairments of reaching movements in patients without proprioception. II. Effects of visual information on accuracy. *J Neurophysiol* 1995;73:361-72.
- Ghez C, Gordon J, Ghilardi MF. Programming of extent and direction in human reaching movements. *Biomed Res* 1993;14:1-5.
- Ghez C, Gordon J, Ghilardi MF, Christakos CN, Cooper SE. Roles of proprioceptive input in the programming of arm trajectories. In: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1990:837-47.
- Ghez C, Hening W, Gordon J. Organization of voluntary movement. *Curr Opin Neurobiol* 1991;1:664-71.
- Gordon J, Ghilardi MF, Ghez C. In reaching, the task is to move the hand to a target. *Behav Brain Res* 1992;15:337-8.
- Gottlieb GL. The generation of the efferent command and the importance of joint compliance in fast elbow. *Exp Brain Res* 1994;97:545-50.
- Gottlieb GL, Latash ML, Corcos DM, Liubinskas TJ, Agarwal GC. Organizing principles for single joint movements. V. agonist-antagonist interactions. *J Neurophysiol* 1992;67:1417-27.
- Haas G, Diener CH, Bacher M, Dichgans J. Development of postural control in children: short-, medium-, and long latency EMG responses of leg muscles after perturbation of stance. *Exp Brain Res* 1986;64:127-32.
- Hashimoto M, Ohtsuka K. Transcranial magnetic stimulation over the posterior cerebellum during visually guided saccades in man [abstract]. *Brain* 1995;118:1185-93.
- Henn V. Neuronal control of eye movements. In: Berthoz A, ed. *Multisensory control of movement*. Oxford: Oxford University Press, 1993:7-26.
- Hogan N, Winters JM. Principles underlying movement organization: upper limb. In: Winters JM, Woo SL-Y, eds. *Multiple muscle systems: biomechanics and movement organization*. New York: Springer-Verlag, 1990:182-94.
- Jeannerod M, Arbib MA, Rizzolatti G, Sakata H. Grasping objects: the cortical mechanisms of visuomotor transformation. *Trends Neurosci* 1995;18:314-20.
- Lacquaniti F, Carrozzo M, Borghese N. Feedback and feed-forward mechanisms for the control of multijointed limbs. In: Berthoz A, ed. *Multisensory control of movement*. Oxford: Oxford University Press, 1993:341-62.
- Lacquaniti F, Carrozzo M, Borghese N. The role of vision in tuning anticipatory motor responses of the limbs. In: Berthoz A, ed. *Multisensory control of movement*. Oxford: Oxford University Press, 1993:379-93.
- Lee TD, Swinnen SP, Verschueren S. Relative phase alterations during bimanual skill acquisition. *J Motor Behav* 1995;27:263-74.
- Levin MF, Feldman AG, Milner TE, Lamarre Y. Reciprocal and coactivation commands for fast wrist movements. *Exp Brain Res* 1992;89:669-77.
- Loeb GE. Past the equilibrium point. *Behav Brain Sci* 1992;15:774.
- Martin JH, Ghez C. Differential impairments in reaching and grasping produced by local inactivation within the forelimb representation of the motor cortex in the cat. *Exp Brain Res* 1993;94:429-43.
- Pennisi E. Tilting against a major theory of movement control. *Science* 1996;272:32-3.
- Prochazka A. Comparison of natural and artificial control of movement. *IEEE Trans Rehab Eng* 1993;1:7-17.
- Redding GM. Adaptive coordination and alignment of eye and hand. *J Motor Behav* 1993;25:75-88.
- Roucoux A, Crommelinck M. Orienting gaze: a brief survey. In: Berthoz A, ed. *Multisensory control of movement*. Oxford: Oxford University Press, 1993:130-49.
- Schmied A, Ivarsson C, Fetz EE. Short-term synchronization of motor units in human extensor digitorum communis muscle: relation to contractile properties and voluntary control. *Exp Brain Res* 1993;97:159-72.
- Sidaway B, Sekiya H, Fairweather M. Movement variability as a function of accuracy demand in programmed serial aiming responses. *J Motor Behav* 1995;27:67-75.
- Smeets JBJ, Erkelens CJ, Denier Van Der Gon JJ. Perturbations of fast goal-directed arm movements: differential behavior of early and late EMG responses. *J Motor Behav* 1995;27:77-88.
- Theeuwes M, Miller LE, Gielen CCAM. Are the orientations of the head and arm related during pointing movements? *J Motor Behav* 1993;25:242-50.
- Theeuwes M, Miller LE, Gielen CCAM. Is the orientation of head and arm coupled during pointing movements? *J Motor Behav* 1993;25:242-50.
- van Ingen Schenau GJ, Boots PJ, deGroot G, Snackers RJ, van Woensel WW. The constrained control of force and position in multi-joint movements. *Neuroscience* 1992;46:197-207.
- Vandonkelaar P, Fisher C, Lee RG. Adaptive modification of oculomotor pursuit influences manual tracking responses. *Neuroreport* 1994;5:2233-6.
- Viviani P, Stucchi N, Laissard G. Issues in perceptuo-motor coordination. In: Berthoz A, ed. *Multisensory control of movement*. Oxford: Oxford University Press, 1993:394-423.
- Wierzbicka MM, Wiegner AW. Effects of weak antagonist on fast elbow flexion movements in man. *Exp Brain Res* 1992;91:509-19.

## 参考文献

- Abeele SV, Crommelinck M, Roucoux A. Frames of reference used in goal-directed arm movement. In: Berthoz A, ed. Multisensory control of movement. Oxford: Oxford University Press, 1993:63-78.
- Aizawa H, Mushiake H, Inase M, Tanji J. An output zone of the monkey primary motor cortex specialized for bilateral hand movement. *Exp Brain Res* 1990;82:219-21.
- Allum JHJ, Honegger F. Synergies and strategies underlying normal and vestibular deficient control of balance: implication for neuroprosthetic control. *Prog Brain Res* 1993;97:331-58.
- Bernstein N. The coordination and regulation of movements. Oxford: Pergamon Press, 1967.
- Bizzi E, Polit A, Morasso P. Mechanisms underlying achievement of final head position. *J Neurophysiol* 1976;39:435-44.
- Bouisset S, Zattara M. A sequence of postural movements precedes voluntary movement. *Neurosci Lett* 1981;22:263-70.
- Bullen AR, Brunt D. Effects of tendon vibration on unimanual and bimanual movement accuracy. *Exp Neurol* 1986;93:311-9.
- Burleigh A, Horak F. Influence of instruction, prediction, and afferent sensory information on the postural organization of step initiation. *J Neurophysiol* 1996;75:1619-28.
- Burleigh AL, Horak FB, Malouin F. Modification of postural responses and step initiation: evidence for goal-directed postural interactions. *J Neurophysiol* 1994;72:2892-902.
- Corbetta D, Thelen E. A method for identifying the initiation of reaching movements in natural prehension. *J Motor Behav* 1995;27:285-93.
- Cordo P, Carlton L, Bevan L, Carlton M, Kerr GK. Proprioceptive coordination of movement sequences: role of velocity and position information. *J Neurophysiol* 1994;71:1848-61.
- Cordo P, Gurfinkel VS, Bevan L, Kerr GK. Proprioceptive consequences of tendon vibration during movement. *J Neurophysiol* 1995;74:1675-88.
- Cordo PJ, Nashner LM. Properties of postural adjustments associated with rapid arm movements. *J Neurophysiol* 1982;47:287-302.
- Elbert T, Pantev C, Wienbruch C, Rockstroh B, Taub E. Increased cortical representation of the fingers of the left hand in string players. *Science* 1995;270:305-7.
- Eliasson A, Gordon AM, Forssberg H. Impaired anticipatory control of isometric forces during grasping by children with cerebral palsy. *Dev Med Child Neurol* 1992;34:216-25.
- Eliasson AC, Gordon AM, Forssberg H. Tactile control of isometric fingertip forces during grasping in children with cerebral palsy. *Dev Med Child Neurol* 1995;37:72-84.
- Epelboim U, Steinman RM, Kowler E, et al. The function of visual search and memory in sequential looking tasks. *Vision Res* 1995;35:3401-22.
- Fagard J. Manual strategies and interlimb coordination during reaching, grasping, and manipulating throughout the first year of life. In: Interlimb coordination: neural, dynamical, and cognitive constraints. New York: Academic Press, 1994:439-60.
- Feldman AG. Control of the length of the muscle. *Biofizika* 1974;19:749-53.
- Feldman AG. Superposition of motor programs. I. Rhythmic forearm movements in man. *Neuroscience* 1980;5:81-90.
- Feldman AG. Superposition of motor programs. II. Rapid forearm flexion in man. *Neuroscience* 1980;5:91-5.
- Forssberg 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.
- Forssberg H, Nashner LM. Ontogenetic development of postural control in man: adaptation to altered support and visual conditions during stance. *Neuroscience* 1982;2:545-52.
- Frank JS, Earl M. Coordination of posture and movement. *Phys Ther* 1990;70:855-63.
- Friedli WG, Cohen L, Hallett M, Stanhope S, Simon SR. Postural adjustments associated with rapid voluntary arm movements. II. Biomechanical analysis. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 1988;51:232-43.
- Gandevia SC, Burke D. Does the nervous system depend on kinesthetic information to control natural limb movements? *Behav Brain Sci* 1992;15:614-32.
- Georgopoulos AP, Grillner S. Visuomotor coordination in reaching and locomotion. *Science* 1989;245:1209-10.
- Ghilardi MF, Gordon J, Ghez C. Learning a visuomotor transformation in a local area of work space produces directional biases in other areas. *J Neurophysiol* 1995;73:2535-9.
- Glencross DJ, Piek JP, Barrett NC. The coordination of bimanual synchronous and alternating tapping sequences. *J Motor Behav* 1995;27:3-15.
- Gomi H, Kawato M. Equilibrium-point control hypothesis examined by measured arm stiffness during multi-joint movement. *Science* 1996;272:117-9.
- Goodwin GM, McCloskey DI, Matthews PBC. The contribution of muscle afferents to kinaesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by effects of paralyzing joint afferents. *Brain* 1972;95:705-48.
- Gordon AM, Forssberg H, Iwasaki N. Formation and lateralization of internal representations underlying motor commands during precision grip. *Neuropsychologia* 1994;32:555-67.
- Gordon J, Ghilardi MF, Cooper SE, Ghez C. Accuracy of planar reaching movements. II. Systematic extent errors resulting from inertial anisotropy. *Exp Brain Res* 1994;99:112-30.
- Gordon J, Ghilardi MF, Ghez C. Accuracy of planar reaching movements I. Independence of direction and extent variability. *Exp Brain Res* 1994;99:97-111.
- Gordon J, Ghilardi MF, Ghez C. Impairments of reaching movements in patients without proprioception. I. Spatial errors. *J Neurophysiol* 1995;73:347-60.
- Guitton D. Control of eye-head coordination during orienting gaze shifts. *Trends Neurosci* 1993;16:214-8.
- Hirschfeld H, Forssberg H. Development of anticipatory postural adjustments during locomotion in children. *J Neurophysiol* 1992;68:542-50.
- Hirschfeld H, Forssberg H. Epigenetic development of postural responses for sitting during infancy. *Exp Brain Res* 1994;97:528-40.
- Hirschfeld H, Forssberg H. Phase-dependent modulations of anticipatory postural activity during human locomotion. *J Neurophysiol* 1991;66:12-9.
- Horak FB, Diener HC. Cerebellar control of postural scaling and central set in stance. *J Neurophysiol* 1994;72:479-93.
- Horak FB, Diener HC, Nashner LM. Influence of central set on human postural responses. *J Neurophysiol* 1989;62:841-53.
- Hubel D, Wiesel T. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol (Lond)* 1962;160:106-54.
- Jeannerod M. A neurophysiological model for the directional coding of reaching movements. In: Paillard J, ed. Brain and space. Oxford: Oxford University Press, 1991:49-69.
- Jeannerod M. The neural and behavioural organization of goal-directed movements. Oxford: Oxford Science Publications, 1990.
- Jones EG. Connectivity of the primate sensory-motor cortex. In: Jones EG, Peters A, eds. Cerebral cortex. New York: Plenum Press, 1986:113-83.
- Kalaska JF, Crammond DJ. Cerebral cortical mechanisms of reaching movements. *Science* 1992;255:1517-23.
- Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM. Principles of neural science, 3rd ed. Norwalk: Appleton & Lange, 1991.
- Kawano K, Shidara M. Information representation by Purkinje cells in the cerebellum during ocular following responses. *Neurosci Res* 1994;21:13-7.
- Kawashima R, Roland PE, O'Sullivan BT. Fields in human motor areas involved in preparation for reaching, actual reaching, and visuomotor learning: a positron emission tomography study. *J Neurosci* 1994;14:3462-74.
- Keele SW, Posner MI. Processing of visual feedback in rapid movements. *J Exp Psychol* 1968;77:155-8.
- Kocsis JD. Competition in the synaptic marketplace: activity is important. *Neuroscientist* 1995;1:185-7.
- Kunzle H. Cortico-cortical efferents of primary motor and somatosensory regions of the cerebral cortex in Macaca fascicularis. *Neuroscience* 1978;3:25-39.
- Latach ML. Control of human movement. Champaign: Human Kinetics, 1993.
- Le Vay S, Wiesel TN, Hubel DH. The development of ocular dominance columns in normal and visually deprived monkeys. *J Comp Neurol* 1980;191:1-51.
- Leonard CT. Motor behavior and neural changes following perinatal and adult-onset brain damage: implications for therapeutic interventions. *Phys Ther* 1994;74:753-67.
- Liu CN, Chambers WW. An experimental study of the cortico-spinal system in the monkey (Macaca mulatta). The spinal pathway and pre-terminal distribution of degenerating fibers following discrete lesions of the pre- and postcentral gyri and bulbar pyramid. *J Comp Neurol* 1964;123:257-84.
- Livingstone M, Hubel D. Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science* 1988;240:740.
- Marsden CD, Merton PA, Morton HB. Anticipatory postural responses in the human subject. *J Physiol (Lond)* 1977;275:47-8.
- Massion J. Postural changes accompanying voluntary movements. Normal and pathological aspects. *Human Neurobiol* 1984;2:261-7.
- Mazevet D, Pierrot-Deseilligny E. Pattern of descending excitation of presumed propriospinal neurones at the onset of voluntary movement in humans. *Acta Physiol Scand* 1994;150:27-38.
- McCarthy G, Spicer M, Adrignolo A, Luby M, Gore J, Allison T. Brain activation associated with visual motion studied by functional magnetic resonance imaging in humans. *Human Brain Mapping* 1995;2:234-43.
- McCloskey DI, Prochazka A. The role of sensory information in the guidance of voluntary movement: reflections on symposium held at the Twenty-Second Annual Meeting of the Society of Neuroscience. *Somatosens Mot Res* 1994;11:69-76.
- Nashner LM, Forssberg H. Phase-dependent organization of postural adjustments associated with arm movements while walking. *J Neurophysiol* 1986;55:1382-94.
- Oda S, Moritani T. Maximal isometric force and neural activity during bilateral and unilateral elbow flexion in humans. *Eur J Appl Physiol* 1994;69:240-3.
- Ohtsuka K, Noda H. Discharge properties of Purkinje cells in the oculomotor vermis during visually guided saccades in the macaque monkey. *J Neurophysiol* 1995;74:1828-40.
- Pal'tsev YI, El'ner AM. Preparatory and compensatory period during voluntary movement in patients with involvement of the brain of different localization. *Biofizika* 1967;12:142-7.
- Patla AE, Rietdyk S, Martin C, Prentice S. Locomotor patterns of the leading and the trailing limbs as solid and fragile obstacles are stepped over: some insights into the role of vision during locomotion. *J Motor Behav* 1996;28:35-47.
- Prechtl HFR. Qualitative changes of spontaneous move-

- ments in preterm infants are a marker of neurological dysfunction. *Early Hum Dev* 1990;23:151-9.
69. Rochat P. Hand-mouth coordination in the newborn: morphology, determinants, and early development of a basic act. In: Savelsbergh GJP, ed. *The development of coordination in infancy*. Amsterdam: Elsevier, 1992.
70. Roll JP, Roll R. From eye to foot: a proprioceptive chain involved in postural control. In: Amblard B, Berthoz A, Clarac F, eds. *Posture and gait: development, adaptation and modulation*. Amsterdam: Elsevier, 1988:155-64.
71. Rossetti Y, Tadini B, Prablanc C. Optimal contributions of head and eye positions to spatial accuracy in man tested by visually directed pointing. *Exp Brain Res* 1994;97:487-96.
72. Scholz JP, Kelso JAS. A quantitative approach to understanding the formation and change of coordinated movement patterns. *J Motor Behav* 1989;21:122-44.
73. Shidara M, Kawano K, Gomi H, Kawato M. Inverse-dynamics model eye movement control by Purkinje cells in the cerebellum. *Nature* 1993;365:50-2.
74. Traub MM, Rothwell JC, Marsden CD. Anticipatory postural reflexes in Parkinson's disease and other akinesic-rigid syndromes and in cerebellar ataxia. *Brain* 1980;103:393-412.
75. van der Meer ALH, van der Weel FR, Lee DN. The functional significance of arm movements in neonates. *Science* 1995;267:693-5.
76. Wessberg J, Vallbo AB. Human muscle spindle afferent activity in relation to visual control in precision finger movements. *J Physiol (Lond)* 1995;482:225-33.
77. Westerga J, Gramsbergen A. The effect of early movement restriction: an EMG study in the rat. *Behav Brain Res* 1993;59:205-9.
78. Wiesendanger M, Wicki U, Rouiller E. Are there unifying structures in the brain responsible for interlimb coordination? In: Swinnen S, Hever H, Massion J, Caesar P, eds. *Interlimb coordination: neural, dynamical, and cognitive constraints*. New York: Academic Press, 1994:179-207.
79. Won J, Hogan N. Stability properties of human reaching movements. *Exp Brain Res* 1995;107:125-36.

## 7章

# 運動学習の神経科学

**運動学習** (motor learning) とは、ただ1つのことを表す言葉ではない。運動学習には、知覚、知覚を動作に移行する過程、熟練行動が含まれている<sup>49</sup>。感覚処理・運動制御・**運動スキル** (motor skill) の獲得・様々な状況下でスキルを実行する能力、さらには獲得したスキルの記憶・保持もまた運動学習に含まれる。スキルの実行は学習とは異なり、また学習は記憶とは異なる。あるスキルの実行とは典型的な運動制御に関連したものであり、つまりは課題の遂行である。運動学習とは経験による動作の修正であり、記憶とはこれらの修正を保持することである。現在、これらの過程をそれぞれ評価しようと、多くの研究者が挑戦中である。

## 1. 運動学習の概念

### (1) 定義

運動学習にはいくつもタイプがあって、適応・条件反応 (連合学習)・非連合学習・スキル学習などが挙げられる。**適応** (adaptation) とは、変化する感覚入力に対して運動の出力を修正する個体の能力のことをいう。これは意識的な努力によって行われるか、または多くの場合自動的に、脊髄と脳幹の反射経路を介して無意識的に行われる。**前庭動眼反射** (vestibulo-ocular reflex: VOR) による修正は、適応学習の良い例である。前庭動眼反射は対象物に視線を固定しつづけるために、眼球と頭の動きを統合している。眼球運動というのは、頭の動きと関連しているのである。眼球運動の方向と大きさは、静止時の頭の位置・頭の動く速さ・対象物と目の位置関係に依存している<sup>50</sup>。状況の変化に即座に対応する前庭動眼反射の能力は、適応学習を反映したものとなってい

る。**条件反応** (conditioned response) とは、適応的・自動的ともいえる学習の一形態である (連合学習: associative learning の一種としても分類される: 訳者注)。パブロフの犬はベルの音が食餌と関係のあることを学習した結果、ベルの音で唾液が出るように条件づけされたのである。

条件反応はまた非連合性でもある。**非連合学習** (nonassociative learning) は繰り返される刺激に対する**慣れ** (habituation) や**感作** (sensitization) を含んでいる。刺激に対する反応の減弱を慣れといい、刺激 (主に痛み) に対する反応の増強を感作という。慣れと感作とは、異なった神経機構によるものと思われる。実際にはどんなタイプの学習でも、それぞれ異なったメカニズムを介したり、同じメカニズムを共有したりして実現されている。そしてそれらはすべて、この章で焦点となっている運動学習の一形態、**運動スキル学習**の一因となっているのである。運動スキル学習とは、課題の速度・精度・正確さ・効率を上げるために、今までにない新しい動きを組み立てることであ