

この本の前のパートでは、異なる感覚系からの情報を統合して、脳がいかにか世界についての内部表現を作り上げているのかを見てきた。そのような感覚表現は、目的のある運動を行うための運動系の計画、調節、運動計画を実行する枠組みである。この本のこのパートでは、脳と脊髄の運動系がどのようにしてバランスや姿勢を維持したり、身体や手足、目を動かしたり、発話やしぐさで意思疎通するのを可能にするかを学ぶ。物理的なエネルギーを神経信号に変換する感覚系とは対照的に、運動系は神経信号を筋の収縮性の力に変換することによって運動を作り出す。

物理刺激を検出し、分析し、重要性を推測する感覚系の能力を反映した我々の知覚能力と同様に、我々の運動の機敏さと器用さは、運動を計画、調節し、実行する運動系の能力を反映する。熟練したバレエダンサーのつま先を軸にした旋回、テニスプレーヤーの力強いバックハンド、ピアニストの運指技術、何かを読む人の協調した目の動き、これら全てはロボットには真似できないすぐれた運動スキルを要求する。しかし、ひとたび訓練されると、運動系はそれらのスキルそれぞれのための運動計画を容易く実行し、そのほとんどは無意識的である。

人が認知的な課題を行っている間でも、熟練した運動を実行できる能力——たとえば、道具を使いながら考えたり、歩きながらしゃべるといったこと——は柔軟性を要求し、他の動物にはない技能である。運動機能の著しい側面は、最も複雑な運動課題を、要求される実際の動きの接続や筋の収縮を考えると実行するのに努力を要しないことである。車を運転するといった課題を行う意思を意識的に持ち、ある行動のつながりを計画し、特定の瞬間に行動を決定することに気付いていたとしても、我々の行動の細部は一般的には無意識的に起こるように思われる。テニスプレーヤーは、サーブをバックハンドで返すのにどの筋肉を収縮させたり、ボールを捕えるために頭や身体の部分のどのように動かさなければならないのかを、意識的に決定する必要はない。事実、動く前にそれぞれの身体の動きについて考えると、選手の動作は混乱する。従って、瞬間ごとの動作の制御には、意識的な処理は必要ではない。

優美で努力を要しない通常の運動の性質は、運動系に対する、視覚・体性感覚・姿勢情報の連続的な流れとは独立に、無意識に行われる。視覚や体性感覚、前庭の入力からの感覚情報の連続的な流れが運動系から奪われると、通常の運動制御の「努力を要しない」性質はしばしば失われる。視覚は、運動を導き、物体の位置と形に関する重大な知覚情報を供給するのに特に重要である。目の見えない人は、より長い処理である、触覚や運動感覚の手掛かりを用いて空間を探索しなければならない。物体の位置の表象を、目の見える人よりもより記憶に頼らなければならない。同様に、体性感覚が手足から失われ、姿勢が変化すると、運動は不正確で姿勢は不安定になる。また、前庭入力が失われると、平衡と方向を維持する能力を損なう。

運動階層の連続して高いレベルは、運動課題のますますより複雑な側面を規定する。運動表現のこの階層性は、対応する感覚入力の階層性に依存する；脊髄から運動皮質への各レベルにおいて、

より複雑な感覚入力引き出される。運動系の要素は階層的に組織されているという非常に重要な洞察は、18世紀に、脳幹と前脳から切断された脊髄に、組織化された運動の能力があることを示した研究によって初めて得られた。これらの比較的機械的な行動は、膝蓋腱や咳のような反射と同様に、呼吸やランニングといった律動的な運動を含む。感覚刺激に対するパターン化された反応は、横切された神経軸索の高さによって異なる。従ってこの違いは、障害のレベルや、求心性・遠心性の経路のレベルについての、有用な臨床的指標になる。

これらの運動は、随意運動の際限ない多様性とは対照的に、とても決まりきったものなので、反射と随意運動はもともと、性質上異なる神経機構によって制御されていると考えられていた。しかし、20世紀初頭、イギリスの Charles Sherrington は、随意運動は脳によって同時に関連付けられた反射反応の連鎖を表すのではないかと提案した。これは正しくないが、脊髄は反射を調節する局所回路を持っており、それらの同じ回路は、高次の脳中枢によって支配されるより複雑な随意運動に与する。

この章ではまず、運動と行動のさまざまな種類を制御する原理を概観する。運動心理物理学の研究が、意図した行動と動作間の関係をどのように記述するかを学ぶ。ちょうど、感覚心理物理学の研究が、量的な方法によって感覚経験と物理刺激を関係付けるのと同様である(Chapter 2)。それらの研究から分かる法則性に富んだ関係性は、運動系がどのように働くかについて重大な洞察をもたらす。最後に、局所的な脊髄反射回路から、単純な筋収縮を調節して目的のある精巧な行動を作り出す脳幹と大脳皮質のシステムまでの運動系全体の解剖学的組織化を概観する。

運動系は反射的・律動的・随意的な運動を生成する

明確な感覚のモダリティーがあるように、運動には3つの明確な範疇がある：
反射的・律動的・随意的である。

反射的・律動的運動は筋収縮の定型的なパターンによって作られる

反射は、末梢の刺激によって誘発された、不随意的な筋の収縮と弛緩の調節されたパターンである。それらは典型的には、高次の脳中枢から脊髄までの運動経路を切除された動物（そのような動物を、除脳動物 (decerebrate)、または、切断するレベルに応じて、脊髄と脳を分断した (spinal) 動物と呼ぶ) によって特定される。筋収縮の時空間パターンは異なる反射において変化し、刺激される感覚受容器の種類に依存する。痛覚受容器が引っ込める反射を作るのに対し、筋にある受容器は伸展反射を作り出す。反射において、刺激に応じて収縮する特定の筋は、刺激の位置によって異なる。この現象を **local sign** と言う。外的な状態が同じであれば、与えられた刺激は同じ反応を何度も引き起こす。しかし、反応の強度と反射の **local sign** はどちらも、求心性ファイバーから、脊髄介在ニューロンや行動の文脈から独立した運動ニューロンとのつながりのパターンを変える機構によって調節され得る。反射については、35章でより詳しく考察する。

脊髄反射において、入力があるようにして出力につながるのか理解するのは重要だ。なぜなら、運動系は、目的のある複雑な運動において、筋を調節するためにこの回路を利用しているからである。また、異なる脊髄反射は、求心性・遠心性の経路が無傷であると診断し、障害の場所を捜し当てるために、臨床的に検査される。

繰り返しの律動的運動パターンは、四足歩行運動における、身体の両側にある屈筋と伸筋の交互の収縮と同様に、咀嚼や飲み込み、引っかくことを含む。それらの繰り返す律動運動パターンの回路は、脊髄と脳幹にある。このパターンは同時に起こるにもかかわらず、これらは通例、内在する回路を作働させる抹消の刺激によって引き起こされる。

Figure 33-1 フィードフォワード、フィードバック制御回路

A. フィードバック系において、センサーからの信号は、比較器によって参照信号と比較される。その差異、すなわちエラー信号は制御器に送られ、作働器への出力における比例した変化を引き起こす。たとえば、肘を与えられた角度に保つという課題の場合、筋が作働器であり、制御系が肘である。参照信号は、関節を決められた角度に維持するために要求される筋収縮を特定する。現在の肘の角度に関する自己受容や視覚の情報は、フィードバックを与える。現在の角度と参照角度との差異が、どの屈筋や伸筋を動作させるかの度合を決定する。

B. フィードフォワード制御は、フィードバックセンサーが働く前に得られる情報に基づいており、この機構は速い運動のためになくしてはならない。たとえば、ボールを捕ろうとしている人は、捕球のための正確な反応を開始するため、ボールの軌道を予測しようと、ボールの初期方向についての視覚情報を用いる。正確さは、投げられたボールの軌跡についての前持った知識や、投げた人によってつけられたボールの回転といった、軌跡に影響を与える要因を必要とする。図においては、フィードバック反応は、センサーによって拾われたまさにこの外乱に直接影響する。これはフィードバック制御において、いつもそうとは限らない。

随意運動は目的指向的であり、フィードバック、およびフィードフォワードの機構の結果として、訓練により上達する

反射とは対照的に、随意運動は特定の目的を達成するために始められる。随意運動は、もちろん、外的事象によって引き起こされる——信号が赤に変われば立ち止まるし、飛んでいるボールを捕ろうと走る。身体を混乱させる周囲の障害を推測し修正することを学ぶことによって、随意運動は訓練で上達する。

神経系はそのような外乱を二種類の方法で修正することを学ぶ。まず第一に、感覚信号を監視し、手足自体で直接行動するためにこの情報を用いる。この瞬間瞬間における制御はフィードバックと呼ばれる。第二に、神経系は、差し迫った障害を検知し、経験に基づいて先を見越した行動戦略を開始するために、同じかまたは異なる感覚を用いる——たとえば、視覚、聴覚、触覚などである。

この推測方式は、フィードフォワード制御と呼ばれる。これら2つの形式の制御に必要な計算を理解することは、運動系が姿勢と運動をどのように制御しているかの理解の中心となる。

フィードバック制御（サーボ制御とも呼ばれる）においては、感覚からの信号は、参照信号によって表現される望ましい状態と比較される。その差異、すなわち誤差信号は、出力を調節するのに用いられる（Figure 33-1A）。負帰還、または比例フィードバック系においては、計算された誤差は直ちに、出力において補正の変化を作り出す。この系は閉じたループを形成するので、フィードバック系の出力それ自体は、参照信号の変化によって変わり得る。たとえば、室温の自動調節では、計器が周囲の温度を監視し、サーモスタット上に設定された望ましい値と比較する。室温が望ましい値よりも低くなるとヒーターがつき、高すぎればヒーターは消える。

フィードバック系はゲインによって特徴付けられる。高ゲイン系は、最適の目標状態からのずれを最小化しよう力強く動作する。しかし、高ゲイン系はループに沿って大きな遅延があると不安定になる場合がある。たとえば、感覚ニューロンから介在ニューロンを通り、運動ニューロン、そして筋に至る、収縮性の変化である。系の入力と出力の間の遅れは、位相遅延と呼ばれる。遅延が長く、外部状態の変化が速いと、特定のフィードバック補正は、それらが実行される頃には適切でなくなっているかもしれない。多くのフィードバック系において、状態が変わった場合に補正が大きな誤差を作り出さないように、ゲインは比較的強く保たれる。しかし、低ゲイン系では、小さな補正が繰り返されるため、外乱はゆっくり補正される。

フィードバックは、手足の位置や持っている物体に掛ける力を維持するのに特に重要である。筋にあるとても繊細な機械受容器（筋紡錘について36章で考察する）や、指先にある皮膚求心性神経は、それらの仕事のために重大なフィードバック信号を作り出す。姿勢や運動の著しい障害は、この情報を失った患者において起こる。この情報は、機械受容器からの信号を伝達する直径の太い繊維が損傷されると途絶される。冒された患者は、自分の関節の動きを感じることも、指で触って物体を検知することもできない。彼らは、手をひとつの場所に維持したり、物体を握り続けることができない。気付かれていない筋線維の局所的な集まりの疲れにより、2、3秒後には力と肢の位置が“逸れ”始める。

フィードバック系とは違い、フィードフォワード制御は外乱に先立って動作する。我々は家に入ったとき、風邪を引かないよう、すぐに火をつけたり窓を閉めたりできる。この制御形式はしばしば、フィードバック感覚信号が反応のタイミングに直接影響しないということを強調するため、オープンループ制御と呼ばれる。しかしこの言葉は、この方法で制御された行動が感覚信号と独立であることを示唆するので、いくぶん誤解されている。事実、フィードフォワード制御は、正確に操作するには、経験に加えてセンサーからの多くの情報に依存しなければならない（Figure 33-1B）。従って、予測制御がより適切な言葉である。

フィードフォワード制御は、姿勢と運動を制御するために、運動系において幅広く用いられている。立っているときに腕を持ち上げるには、重心の移動によって倒れないように、腕の前に足の

筋を収縮させる。たとえ足の動きがなかったとしても、息を吸ってる間に起こる重心の変化を補正するために、足の筋の収縮が連続的に調節され始めている。

経験はフィードフォワード制御において重要である。ボールを捕ることは、視覚的に引き起こされるフィードフォワード反応である。我々は、ボールの経路を予測するため、ボールの軌跡の最初の部分に関する視覚情報を用いる。ボールが手に当たり、手の位置が動いたすぐ後、手の位置を調節するためフィードバックが始まる。フィードフォワード機構は、ボールのぶつかる時間を計算し、ボールが到達する直前に対抗する腕の筋を収縮させることを可能にする (Figure 33-2)。興味深いことに、この予測制御は、ボールが落ちてくるのが見える高さに依らず、いつも同じ時間だけぶつかるよりも先立つ。このことは、捕球者が正確な筋収縮の時間を合わせるため、経験 (ボールは重力によって一定に加速されるという知識) を使っていることを示す。

衝突の後に何が起こるのか？通常、筋の急速な伸張が、脊髓回路によって制御される反射を引き起こす：伸ばされた筋が収縮し、拮抗筋が弛緩する。しかし、落ちてくるボールを捕ろうと予期したとき、ボールがぶつかったことによる突然の筋伸張は、主動筋と拮抗筋の両方の収縮を引き起こす。これらの収縮は、肘の関節をこわばらせ、関節の動きを一時的に低下させる。脊髓回路だけが、そのような急速なフィードバック調節を調停することができる。

ボールを捕球は、運動のフィードバック制御における3つの鍵となる原理を示す。まず第一に、フィードフォワード制御は、速い行動にはなくてはならない。第二に、それは神経系が、ボールがどこに落ちるだろうかといった、感覚的な事象の連続を予測する能力に依存している。第三に、フィードフォワード機構は、脊髓のフィードバック機構の操作を修正することができる。

Figure 33-2 ボールの捕球は、フィードフォワードとフィードバック制御を要求する

A. 捕球の実験のための設定。ボールは実験者の設定した任意の高さから落とすことができる。

B. 0.8mの高さから落としたボールを捕るときの被験者の平均的な反応。上から下に並んだ記録は、肘の角度 (α)、手首の角度 (β)、そして、二頭筋、三頭筋、橈側手根屈筋 (FCR)、橈側手根伸筋 (ECR) の補正 EMG 活動に対応する。ボールがぶつかる前の予測制御は、二頭筋と三頭筋の共同活動からなる (矢尻が示す)。ぶつかった後、さらなる屈筋と伸筋の共同活動と共に、(代償的な抑制と言うよりは) 伸展反射の一時的な調節が見られる。

Figure 33-3 身体のままさまざまな部分を使って書くことができる

ここでの例は、A：右手 (利き手)、B：手首を固定した右腕、C：左手、D：歯の間に挟んだペン、E：足に付けたペンで書かれたものである。異なる運動が同じ振る舞いを達成できる能力は、運動の等価性と呼ばれる。

Figure 33-4 脳は手の軌跡として到達運動を計画する

A. 実験設定。被験者は半円形のイタの前に座り、手の位置を記録するため、平面上を動く、二つの関節のついた装置の柄を掴む。被験者はさまざまなターゲットに手を動かすよう指示される。

B. ひと続きのターゲットに手を動かしたときに記録された、ある被験者の軌跡。

C. Bで示された手の軌跡 c、d、e に関する運動学的データ。すべての経路は大まかに真っ直ぐであり、すべての手の速さ特性は、距離に比例して同じ形とスケールを持つ。対照的に、肘と肩の角度に関する特性は、3つの手の軌跡において異なる。真っ直ぐな手の軌跡と速さが共通な特性は、手を参照して計画されたことを示唆する。なぜなら、それらのパラメータが線形にスケールされているからである。関節を参照した計画では、関節の角度を非線形に組み合わせて計算する必要がある。

随意運動は心理物理学の原理に従う

運動系に課せられた仕事は、感覚系の果たす仕事のひっくり返しである。感覚処理は世界や身体の状態についての内的表現を作り出すが、運動の処理は内的表現、すなわち、運動の望ましい結果から始まる。それにもかかわらず、感覚系の能力と限界について教えてくれる、感覚処理についての心理物理学的分析と同様に、運動作業についての心理物理学的分析は、脳がいかにか随意運動を作り出すかについて重大な情報を与えてくれる。

心理物理学の研究は、典型的には、信号に対してある特定の課題（ボタンを押したり、指差したり、物体に手を伸ばしたり）を被験者にさせる。反応を遅らせたり変化させるため、被験者に指示を与える光や音の刺激が使われる。振る舞いを調節する生理学的回路は、神経画像化法や、覚醒し、動いている霊長類の一つのニューロン ("single unit") からの細胞内記録法と共に、心理物理学研究と組み合わせて理解されるだろう。

心理物理学の研究は、随意運動が学習によって調節され得る、ある法則によって左右されることを明らかにする。それら3つの法則は、特別な実証的な重要性があるため、広く研究されて来た。第一に、脳は、用いられた特定の効果器や達成された行動の特定の手法とは独立に、運動作用の結果を表現する。第二に、刺激に対する反応にかかる時間は、課題を達成するために処理される必要のある情報の量に依存する。第三に、運動の速さと正確さの間にはトレードオフがある。これらの随意運動に関する法則をそれぞれ、順番に議論して行く。

随意運動は、ある不変な特徴を持ち、運動計画によって管理される

1950年代初め、心理学者の Donald Hebb は、個々の動作は異なる方法でなされたとしても、重要な特徴を共有していることに気が付いた。たとえば、我々の筆跡は、文字の大きさや、書くのに用いる肢や身体の部分に依らず、ほとんど同じように現れる (Figure 33-3)。Hebb はこれを運動の等価性と呼んだ。

運動の等価性は、目的のある運動は、一連の関節の動きや筋収縮としてよりは、いくらか抽象的な形式で脳内に表現されていることを示唆する。ターゲットに伸ばす手の経路はいつも、比較的真っ直ぐで、それは開始点や終点に依らない。ターゲットに到達するため、手の速さはまず増加し、そしてゼロへと減衰する。対照的に、一連の (肩や肘、手首の) 関節の動きは複雑で、最初の位置と最後の位置とで大きく異なる。一つの関節における回転は、手における弧を作り出すので、真っ直ぐな軌道を作り出すためには、肘と肩の関節は両方同時に回転しなければならない。ある方向においては肘は肩よりもより動くし、別の方向では反対のことが起こる。手が身体のある側から別の側へ移動すると、一つまたは両方の関節が、進路の途中で逆転しなければならない (Figure 33-4)。

Figure 33-5 到達運動における加速度と速度は、ターゲットの距離の関数となる

プロットは、被験者が開始点から 2.5、5、10、20、30cm 離れたランダムに表示されるターゲットに手を伸ばしているときの、手の動きの平均の加速度と速度を表す。被験者は動かす間、自分の手を見ることはできない。加速度と速度の特性は、ターゲットの距離の関数として線形に描かれている。ピークが一つとなることは、動きの大きさが実際の運動の前に特定されていることを示す。もしそうでなければ、一つ目のピークがすべてのターゲットの距離において同じとなり、二つ目のピークがフィードバック調節を表現するのが見られたらう。

もし脳が運動を実行する前にその表現を形成しているとすると、脳は運動の大きさを計画しているのか、あるいは、連続的に手とターゲットの間の距離を見積もり、ターゲットに到達したら動きを止めるために視覚情報を用いているのだろうか？もし脳が停止のために主に視覚に依存していれば、手の初期速度は、異なる大きさの運動においても比較的類似するだろう。そうではなく、手の動きの速度と加速度の両方は、ターゲットの距離に比例したものとなる (Figure 33-5)。このことは、運動の大きさが、運動の開始される前に計画されていることを意味する。運動のためのこの計画の表現のことを、運動計画と呼ぶ。運動計画は、運動の特別な特徴と関節が動く角度を規定する。それらはひとまとめにして、動きの運動学 (movement kinematics) と呼ばれる。この計画は、望ましい運動を作り出すため、関節を回転するのに必要な力 (トルク) をも特定しなければならない。これは、動きの力学 (movement dynamics) として知られている。

運動計画は、動きの運動学と力学の特徴を指定するだけでなく、感覚情報の特定のパターンに対

してどのように反応すべきかを神経系に教えもする。親指と人差し指の間に物体を持ち上げるとき、我々はフィードフォワード制御を用いて、予測される物体の滑りやすさや重さと調和するような握力と手の加速を設定する。もし皮膚受容器の活動が滑りが起きていることを示せば、脊髓回路を通る急速なフィードバック制御によってすぐに握力を強くする。この回路は、手が静止しているときに同じ受容器が刺激されると、そのような反応なしに、持ち上げている間ずっと“ゲート制御”されていると言われている (Figure 33-6)。

Figure 33-6 滑りやすい物を持ち上げているときは、フィードバック制御とフィードフォワード制御の両方が使われる

A. 被験者は試験体をテーブルから持ち上げる。感覚受容器は、重力と慣性に打ち勝つために物体に与える荷重力、握力、そして垂直運動を測る。異なる感覚受容器の解放は、末梢神経の同定された感覚軸索の中に挿入された微小電極によって記録される。この方法は微小神経細胞記録法 (microneuronography) と呼ばれる。

B. 被験者があらかじめ物体の重さを知っている場合、入れる力は物体を持ち上げるのに適切である。トレースの3つの集合 (24 試行を重ね合わせた) は、被験者が異なる重さ (200、400、800 g) の3つの物体を持ち上げたときの、荷重力、握力、そして位置である。握力は物体の重さに比例して増加する。これは前もって決められた力特性を測ることで行った。(特性が同じ形であるが、振幅が異なることに注意せよ。)

C. 予想よりも重さが大きいと、被験者は物体の滑りに反応する。400 g の物体での数回の試行 (破線で示す) の後、被験者は 800 g の物体を与えられる (実線で示す)。400 g の物体の各試行では、握力が一定の間に、持ち上げる段階の開始のきっかけとなるパチニ小胞 (Pacinian corpuscle) の活性により、求心性軸索においてアクションポテンシャルのバーストが起こる。800 g の物体が示されたときは、滑りのためにバースト反応が起こらず、運動 (持ち上げ) が始まるまで力のゆっくりな増加を引き起こす。

神経系は複雑な行動を、大いに型にはまった時空間特性を持つ単純な動きに分解する。たとえば、8の字の図形を描く動きは外観上は連続的だが、図形の大きさに関わらず、持続時間の間は一定の、不連続な動きの分節からなる (Figure 33-7)。運動の単純な時空間要素のことを、**movement primitives**、または **movement schemas** と呼ぶ。コンピュータグラフィックプログラムにおける単純な直線や楕円、円のように、**movement primitives** はちょうどよい大きさやちょうどよい時に設計される。捕捉、書くこと、タイピングや描くことなどといった複雑な行動の神経表現は、単純な時空間要素の集合として蓄えられていると考えられる。

Figure 33-7 複雑な運動は不連続な分節から作られる

A. 被験者によって描かれた8の字の図形。

B. 8の字を描く連続的な動きは、手の角度の動きにおける規則的な増加と減少からなる。角運動におけるこれらの変化は、手がほとんど等しい角度で描いている間の規則的な間隔で起こる。この特徴は *isogony* と言う。それぞれの手の動きの持続期間は、手の経路長に関わらず同じである。この特徴は *isochrony* と呼ばれる。ランダムに連続的に書いている間になされる動きのような、より複雑な運動の研究でも、同様の分節化が見られる。そのような研究は、手の動きの速さと手の経路の曲率の間の調和した関係をも明らかにする：速度は曲率の $2/3$ 乗の連続的な関数として変化する。この $2/3$ 乗則は、仮想的にすべての運動を支配し、より曲がったり、真っ直ぐな分節での速さを上げた動きの分節の間じゅう、手の強制的な減速を表現する。

反応時間は処理される情報量によって変化する

反応時間、すなわち、刺激の呈示と随意反応の開始との間の時間は、刺激と反応の間に行われる神経処理の量を示す。反応時間は、神経伝達距離や刺激のモダリティーを含む、いくつかの要素によっても変化する。

随意反応時間は、比較できる刺激によって引き起こされた反射反応の潜在期よりも、有意に長い。たとえば、自己受容刺激に対する随意反応の反応時間は、80 - 120ms までの範囲である。一方、比較できる筋伸張に対する単シナプス反射反応の最も短い潜在期は、たったの 40ms 程度である。随意反応にかかる時間が長いのは、求心性入力と運動出力の間にはさまれる付加的なシナプスに起因する。従って、視覚刺激に対する反応は、網膜におけるシナプス中継の多さのために、よりいっそう多くの時間（150–180ms）を要求する。不運なことに、シナプスの加重時間は大いに変化しやすいので、運動を引き起こすのに関わっているシナプスの数を反応時間から計算することはできない。

刺激が呈示されたときになすべき反応を被験者が知っているとき反応時間は最も短くなり、異なる反応の中から選ばなければならないときに反応時間は長くなる。たとえば被験者は、さまざまな運動を意味するいくつかの刺激のうちの一つを呈示されるかもしれない。特定の反応を選ぶために必要な付加される時間のことを、選択効果と呼ぶ。反応時間は、可能な選択の数とともに規則正しく増加する（Figure 33-8A）。複雑な課題では、反応時間は 0.5～1 s になる。反応時間における選択効果の分析は、随意反応は、選択肢の中から適切な反応を選ぶ処置を含む、段階ごとに処理されるという考えを生じさせる（Figure 36-8B）。情報処理率を定量化しようとする努力は、情報ビットごとに 100–150ms の遅れを生み出すことを明らかにした。この割合は、小さなパソコンよりもっと遅い。

しかし現在は、複合的な刺激と反応は並行な経路で処理できることが知られている（Box 33-1）。

並行処理は、連続的な神経処理の遅さを克服する。続けて学習すると、この並行処理の効率は向上する。

Figure 33-8 反応時間は選択の自由によって増加し、学習によって減少する

A. 反応時間は、被験者にとって可能な反応の選択肢の数につれ、非線形に増加する。

B. 時代遅れではあるが依然有用なこの情報処理モデルにおいて、刺激呈示と運動反応の間に3つの段階が起こる：刺激の同定、刺激に対する反応の選択、そして、選択した反応のプログラミング。

C. 反応時間は、刺激が予測可能になるにつれ、学習とともに減少する。各ブロックにおけるプロットは、連続10試行を10回反復したものを表す。各試行では、4箇所のうち1箇所に光が現れ、被験者は光の下のボタンを押すように指示される。被験者のある集団(a)では、同じ連続10試行は一つの区画を繰り返した。この集団の反応時間は劇的に減少した。その他の集団(b)は、光の位置を各試行でランダムにした。この集団では、反応時間に有意な減少は見られない。

随意運動は、速さと正確さを交換する

1890年代、心理学者の Robert Woodworth は、速い運動は遅い運動よりも正確さで劣ることを示した。これは部分的には、速い動きではフィードバック修正のための時間が少ないからである。事実、最も速い動きは、反応時間それ自体よりも短い。しかし、修正のための時間の欠如は、なぜ速い運動が正確さに劣り、遅いものよりも変化しやすいかを十分に説明しない。視覚フィードバックのなしに作られる速い運動も、大きさと速さの両方でより変化しやすい。

速さの変動性の増加にはさまざまな要素が寄与する。その一つは、力の急速な増加を作り出す運動ニューロンの付加的な増加である。なぜなら、運動ニューロンの興奮性は、ランダムに変動しやすいからである。力の一定の漸増は、運動ニューロンの数が漸次少ないことによって作り出されることは次の章で見る。従って、力の増加につれ、運動ニューロンの数の変動は、力、すなわち速度の比例的に大きな変動を導く。この比例関係は、接触力のほとんどの範囲に渡って維持され、運動の速さ (Figure 33-10) とターゲットの距離による変動性の比例的な増加に対応する。速さと正確さのトレードオフの傾きは Figure 33-10 に見られ、感覚の分解能を特徴付ける Weber-Fechner 則と類似している。

Figure 33-10 運動の正確さは運動の速さに直接比例して変動する

被験者は自動記録計器の針を持ち、針を動かした方向と垂直な直線をねらって打つ。被験者は自分の手を見ることができないので、運動を修正することはできない。被験者の腕の運動の動きに

B. 反応の平均的な力の軌跡。左のトレースは、ターゲットの力が指定された 200ms 以上後に開始された反応である。このような反応は、実行する前に十分あらかじめ計画されている。軌跡の形は大いに典型的でターゲットの振幅に合っており、間違っただけ（低いよりも高い）に反応したものはない。右のトレースは、ターゲットの呈示から 0–100ms 後、すなわち、運度の大きさや方向に関する情報が処理され得るよりも前に開始された反応である。半分は正しい方向、半分は間違っただけである。それにもかかわらず、そのような“デフォルト”の軌跡の形は、あらかじめ十分計画された反応のそれと類似しており、それらの振幅は範囲の中心に密集している。真ん中のトレースは、刺激呈示から 100–200ms 後に開始された反応である。正しい方向への反応は、ある程度一定の割合で始まっていて：小／大振幅のターゲットの力に対する反応は、中間のターゲットに対する反応よりもより小さい／大きい。しかし、二番目の興味深い点は、間違っただけの方向の反応においてもこのスケールが等しく明白であることである。このことは、振幅と方向が独立に指定されていることを明らかにする。(Hening et al. 1988)

運動計画（たとえば、方向や大きさ）が十分に指定されるには、どれくらい時間がかかるだろうか？その答えは、個々のパラメータが処理の逐次的な段階で指定されるか、並行する経路で指定されるかに依存する。この問題は、期待される反応に関する部分的な情報を被験者に与えることで、選択反応時間における遅れが短くなり得るかを決定する実験において、David Rosenbaum によって初めて取り組まれた。

この実験では、被験者が可能な選択は、どちらの手を動かすかと、動かす方向、動かす距離である。予想通り、被験者が前もった情報を何も持っていないときに反応時間が最も長く、情報が与えられる程、次第に短くなった。このことは、運動を実行する前に、脳が動きの個々の特徴を計画していることを示す。

しかし、このような実験は、進行中の行動の間、運動の個々の特徴を別々にではなく並行した経路で処理され得るかどうかという疑問は扱わない。そのような特徴が十分に指定される前に、被験者は反応を開始できるのか、つまり、どれかのパラメータが分からないときに異なる戦略を取り得るだろうか？運動の大きさと方向が別々にではなく、並列の経路で計画され得るかどうか、そして、そのような特徴を計画するにはどのくらい時間がかかるのかを決定するため、与えられた特徴を指定するのに可能な時間の関数として、どのように反応が変化するか調べる必要がある。これは、タイミング合わせ反応パラダイム (Figure 33-9A) を用いて行われた。被験者は、予測できる聴覚刺激（ダンスのときに起こるような）に合わせて単純な反応を開始するよう訓練される。彼らは、それぞれの反応の振幅と方向に関する視覚刺激も与えられる。聴覚刺激とともに反応を開始するよう被験者を訓練することで、視覚刺激が反応を開始させるのではなく、振幅と方向に関する情報を与えるだけであることを保障する。

運動の軌跡の特徴における処理時間の影響は、運動の振幅と方向についての情報の呈示と運動の開始との間の時間を系統的に変化させることによって評価された。被験者がどの反応をすべきか

知る前に行動しなければならないとき、彼らは予測に基づいて振幅と方向をデフォルト値に設定した。二つの方向が同じくらいもってもらいたいときは、反応は両方向について等しく分布した。視覚刺激が提示され、運動の大きさと方向についての情報が処理できる後、約 200ms に渡って特定化が起こる。興味深いことに、正しい方向と間違った方向の両方の運動で、振幅は徐々に指定される。従って、運動の大きさと方向の特定化は、並行して処理される。速さ特性がベル型で、直線性があり、運動時間がデフォルト反応と同じで、部分的に指定された反応と十分に指定された反応 (Figure 33-9B) から、これらの運動は実質上、実行の間に調節されるのではない。似た結果は、空間中の手の動きにおいても得られている。

運動系は階層的に組織化される

脊髄、脳幹、前脳は連続してより複雑な運動回路を含む

運動系は、その機能的な組織化の二つの特徴によって、速くて正確に多くのさまざまな運動課題——反射的、律動的、そして随意的な——を実行できる。第一に、感覚入力や運動ニューロンと筋への指令の処理は、脊髄、脳幹、前脳の階層的な相互に連結した領域に分布している。それぞれのレベルは、入力と出力の接続を通して、複雑な運動反応を組織化したり調節したりできる回路を持つ。第二に、運動に関連した感覚情報は、並行に操作される異なる系によって処理される。運動系の階層的な組織化は Figure 33-12 に図示される。

Figure 33-12 運動系は、連続的かつ並行的に組織化された、3つの制御レベルをもつ：脊髄、脳幹、前脳である

大脳皮質の運動野は、直接または脳幹の下行系を通して、脊髄に影響を与えることができる。運動系の3つのレベルはすべて、感覚入力を受け取り、また、2つの独立な皮質下系の影響下にある：大脳基底核と小脳である。(大脳基底核と小脳は、視床にある中継核(明快にするため、図では省略してある)を通して、大脳皮質上で働く。)

この階層的組織化の一番低いレベルは脊髄である。脊髄は、いろいろな反射や、歩行や引っ掻くことといった律動的な自動性の調節をする神経回路を含む。顔や口の反射運動を支配する同様の回路は脳幹にある。最も単純な神経回路は、単シナプス回路である。それは一次感覚ニューロンと運動ニューロンだけからなる。しかし、多くの反射は2つ以上のシナプスの関与する回路によって調節される。そこでは、一次感覚ニューロンと運動ニューロンの間に1つ以上の介在ニューロンが挟まれている。

介在ニューロンと運動ニューロンは、高次の中枢から下行する軸索からの入力も受け取る。それらの上脊髄信号は、介在ニューロンの異なる分布を促進または抑制することによって、末梢の刺激に対する反射反応を調節できる。それらは、これらの介在ニューロンを通して、動作を調整もする。たとえば、関節を伸ばすとき、伸筋を駆動する下行性の指令は、伸展反射の間に活性する同じ抑制性の介在ニューロンを通して、拮抗する屈筋を抑制もする。それにもかかわらず、すべての運動指令は、やがては、軸索が骨格筋を神経支配する脊髄または脳幹に出て行く運動ニューロンに収束する。従って、Sherrington の言葉では、運動ニューロンはすべての動作にとって、“final common pathway” である。

運動階層の次のレベルは、脳幹にある。脳幹ニューロンの2つの系、すなわち、内側と背側は、大脳皮質と皮質下の核からの入力を受け取り、脊髄に投射する。脳幹の内側下行系は、視覚、前庭、体性感覚情報の統合によって姿勢の制御に貢献する。背側下行系は、より遠位の肢筋を制御し、従って、特に腕と手の目的指向運動にとって重要である。その他の脳幹回路は目と頭の運動を制御する。

大脳皮質は運動制御の最高レベルである。一次運動野といくつかの運動前野は、皮質脊髄経路を通して直接脊髄に投射し、脳幹から始まる運動経路を調節もする。運動前野は複雑な一連の動きを調節し計画するのに重要である。運動前野は、後頭頂皮質や前頭前連合皮質（19章を見よ）からの情報を受け取り、脊髄と同様に一次運動野に投射する。

脊髄と脳幹のさまざまな反射回路は、大脳皮質が下位のレベル送るべき指示を単純化する。ある回路を促進し、それ以外を抑制することによって、高次のレベルは低いレベルにおける感覚入力に、発展する運動の時間的な詳細を支配させることができる。主動筋と拮抗筋の活性化のタイミングは脊髄回路に固有で、従って、下行性の信号自体は正確な時間を必要としない。脊髄回路における調節パターンは比較的型どおりである。頸髄を切断されたネコは、身体の支持があれば、動くトレッドミルの上歩くことができ、障害物にぶつかった後、それをよけて足を運ぶことができる。しかし、脊髄と脳を分断したネコは、無傷な動物ならできる、障害物にぶつかる前に前足を上げることができない。なぜなら、この運動は視覚情報を用いて、四肢の制御を必要とするからである。同様にこの予測制御は、通常の歩き方を調節する振動回路を抑制する運動皮質による介在を必要とする。

小脳と大脳基底核は、大脳皮質と脳幹の運動系に影響する

3つの階層レベル——脊髄、脳幹、大脳皮質——に加え、脳他の2つの部分もまた、運動の計画と実行を調整する。小脳と大脳基底核は、大脳皮質と脳幹の運動領域を調節するフィードバック回路を与える：それらは、大脳皮質のさまざまな領野から入力を受け、視床を通して大脳皮質の運動野に投射する。これら2つの構造のループ回路は、視床の分離された領域を通り、大脳皮質の異なる領野へとめぐる。

同様に、大脳皮質からそれらへの入力もまた、分離される。小脳と大脳基底核は、脊髄へ重要な出力を送らないが、脳幹の運動ニューロンに直接働く。

小脳と大脳基底核の動作への正確な寄与はいまだ不確かだが、両方はなめらかな動きと姿勢に必要である。どちらかの構造を損傷すると、重大な臨床的効果がある。パーキンソン病やハンチントン病といった、大脳基底核の退行性の病気は、不随意運動や姿勢の異常、そして、最近の研究によれば、認知処理において大きな障害を生じる。従って、大脳基底核は、動機や適応的な行動計画の選択とますます関係付けられて来た（43章）。血管障害やある家族性の退行的状態による小脳の損傷は、肢の動きの調節と正確さを損なうことが特徴である、小脳失調を生じる。小脳回路は、進行中の運動のタイミングと調整、運動技能の学習に関わっている（42章）。

運動系路の障害は、ポジティブおよびネガティブな兆候を作り出す

19世紀の神経学者である John Hughlings Jackson（彼の臨床的洞察が、大脳皮質のさまざまな領域についての初期の理解に大きく貢献した：19章）は、神経系の障害はポジティブとネガティブ両方の徴候に帰着することを初めて認識した。ネガティブな徴候は、損傷を受けた系によって通常は制御されていた特定の能力の損失を反映する。たとえば、力が失われるなど。ポジティブな徴候（または解放現象とも呼ばれる）は、行動を調整する神経回路からの持続性の抑制の中止によって説明される、異常で型どおりの反応である。ネコにおいて脳幹の脳制御の接続を絶つと、通常のと頭の動きが、無傷な動物では起こらない別な具合の姿勢反射を作り出す。

人間では、大脳皮質や脳幹からの下行経路を中断する障害は、随意運動を弱くし（ネガティブ徴候）、同時に、痙直の臨床的な描像として鍵となる特徴である、筋の緊張を増加する。この状態では、除脳硬直によって、伸展反射が異常に活性する。臨床医は患者の衰弱が、大脳皮質や脳幹から運動ニューロンに至る下行系に影響する病気によるのか、または、運動ニューロンやそれらの軸索に直接影響する病気によるものであるか、しばしば決定しなければならない。両方の状態は、筋への神経入力を減少することによって衰弱を作り出すが、それらを区別する3つの重要な違いがある。まず第一に、下行経路に影響する病気は痙直を引き起こすが、運動ニューロンの病気では起こらない。第二に、運動ニューロンに影響する病気は直接、除神経萎縮を引き起こし筋量を減らす。これは下行経路の障害では起こらない。第三に、下行系への障害は、肢や顔の筋により広く分布する傾向にあり、しばしば、筋の大きな集団、たとえば屈筋に影響する。対照的に、運動ニューロンの局所的な集団における退化は、一様でない方法で影響する傾向があり、一つの筋だけに限られることもある。神経障害は、個々の神経の既知の分布を反映した衰弱を引き起こす。

さて、運動階層の3つのレベル——脊髄、脳幹、大脳皮質——の組織化と、それらが近位と遠位の筋をどのように制御するか考える。

脊髄運動ニューロンは運動を実行する

皮膚からの一次求心繊維と深末梢受容器（22章）は、脊髄灰白質のさまざまな層に終端する前に豊富に分岐する。脊髄灰白質では、4種類のニューロンの接続を形成する：（1）局在介在ニューロン、その軸索は同じかまたは隣接する脊髄節に閉じ込められる、（2）脊髄固有ニューロン、その軸索終末は遠く離れた脊髄節に届く、（3）投射ニューロン、その軸索は高次の脳中枢へ上行する、（4）運動ニューロン、その軸索は神経系から出て、筋を神経支配する。まず運動ニューロンに関心に向け、続いて、運動制御に重要な介在ニューロンや脊髄固有ニューロンを見る。

個々の筋を神経支配する運動ニューロンの細胞体は、運動ニューロン溜まり、すなわち運動核（1つから4つの脊髄節に渡って広がる縦のコラムを形成する）に密集する。異なる運動核の脊髄組織化は、近位 - 遠位則に従う。この法則により、最も近位の筋を神経支配する運動核は、脊髄内で一番内側に位置し、より遠位の筋を神経支配する運動核はより外側に連続的に分布する。従って、腕において、軸、肩帯、肘、手首、指の筋を神経支配する運動核は、内側から外側へと配置される（Figure 33-13）。軸筋と近位の筋を神経支配する運動ニューロンの、指の筋を神経支配する運動ニューロンからの分離は、脊髄中いたるところで維持される。

Figure 33-13 脊髄の運動核は機能に応じて、内側 - 外側軸に沿って配置される

内側核は、頸と背中の中核を神経支配する運動ニューロンを含む。外側核の中で、最も内側の運動ニューロンは近位の筋を神経支配し、最も外側の運動ニューロンは遠位の筋を神経支配する。内側運動核は、長い軸索を持つ脊髄固有ニューロンによって、脊髄のいくつかの分節に沿って相互に連結される。一方、外側核は、短い軸索を持つ脊髄固有ニューロンによって、ほんの少数の分節に沿って相互に連結される。

内側・外側運動核の機能的特化は、脊髄の局在介在ニューロン組織化の反映でもある。脊髄の中間領域の最も内側部にある介在ニューロンは、身体の内側の軸筋を制御する内側運動核に投射する。より外側に位置する介在ニューロンは、同側の肩帯筋を神経支配する運動ニューロンにだけ投射する。最も外側の介在ニューロンは、最も遠位の同側の筋を神経支配する運動ニューロンにシナプスを形成する（Figure 33-13）。

脊髄固有ニューロンの軸索は、脊髄の白質を上へ下へめぐり、細胞体から遠く離れたいくつかの分節に位置した介在ニューロンや運動ニューロン上に終端する（Figure 33-13）。内側の脊髄固有ニューロンの軸索は、腹側と内側のコラムの中を走る。それらは広く分岐する長い軸索を持つ。軸索のいくつかは、頸や骨盤の運動を調節するため、脊髄の全長を端から端まで伸びている。この組織化は、たくさんの脊髄節から神経支配される軸筋が、姿勢調整のときに容易に調節するのを可能にする。

より外側に位置する脊髄固有ニューロンは、少ない数の分節を相互に連結し、広がりの少ない終末を持つ。このことは、より遠位の筋の行動が大変独立であることを説明し、筋の活性パターンの大きな多様性を可能にする。肩と肘の筋は、異なる方向にある物体に直接手を伸ばすのに使われるが、肩と肘の動きは、手首や肘の動きに比べ、より型通りで多様性に乏しい。指の制御は、最も多い区別の度合いを必要とする。一本の指の動きでさえ、多くの異なる筋収縮を大変正確に区別し、調節しなければならない (38 章)。

脳幹は脊髄運動回路の動作を調節する

脳幹は、顔筋を調整する運動核に加え、脊髄灰白質に投射するたくさんのニューロンの集団からなる。それらの投射は、オランダの神経解剖学者 Hans Kuypers によって 2 つの主要な系に分類された：内側脳幹経路と外側脳幹経路である。

内側経路は、大脳皮質運動野がより高度に区別された運動の組織化ができる基本的な姿勢制御系を提供する。それらは系統発生的には下行運動系の最も古い要素であり、3 つの主要な経路から構成される：前庭脊髄路 (内側と背側)、網膜脊髄路 (内側と背側)、そして、視蓋脊髄路である。これらの経路は、脊髄の同側の腹側コラムの中を下行し、大部分は中間領域の腹内側にある介在ニューロンや長い脊髄固有ニューロンに終端する (Figure 33-14A)、従って、軸筋や近位の筋を神経支配する運動ニューロンに影響を与える。これらはいくつかの運動ニューロン、特に軸筋を神経支配する内側細胞集団のそれに直接終末もする。個々の軸索が広い範囲に終末することは、機能的に関係したいろいろな運動核を分配制御するのに重要である。

外側脳幹経路は、到達運動や手で巧みに扱う運動といった、目的指向の手足の動きにより関係する。それらは脊髄灰白質の背外側部の介在ニューロンに終末し、従って、手足の遠位の筋を制御する運動ニューロンに影響する。脳幹からの主要部をなす外側下行路は赤核脊髄路であり、中脳赤核の巨大細胞部分に起源する。赤核脊髄繊維は、延髄を通過して脊髄の外側コラムの背側部に下行する (Figure 33-14B)。ネコとサルでは、赤核脊髄路は、物体を巧みに操作するために使う遠位の手足の筋の制御に重要である。類人猿や人間では、この機能は皮質脊髄系によって大きく引き受けられている。

Figure 33-14 脳幹からの内側と外側下行路は異なるニューロンの集団と異なる筋の集団を制御する

A. 内側路の主要な要素は、背側コラムに下行する、網膜脊髄路、内側と外側前庭脊髄路、そして視蓋脊髄路である。これらの経路は、脊髄灰白質の腹内側領域に終末する。

B. 主要な外側路は赤核脊髄路であり、赤核の巨大細胞部分に起源する。赤核脊髄路は反対側の背外側コラムの中を下行し、脊髄灰白質の背外側部に終末する。

大脳皮質は脳幹と脊髄の運動ニューロンの働きを調節する

複雑な動作を統合し、正確に精巧な動きを実行する能力は、大脳皮質の運動野からの制御信号に依存する。皮質運動指令は2つの経路を下行する。皮質延髄繊維は顔筋を動かす脳幹の運動核を制御し、皮質脊髄繊維は胴体と手足の筋を神経支配する脊髄運動ニューロンを制御する。加えて、大脳皮質は、脳幹下行路上で働くことにより、間接的に脊髄運動活動に影響する。

大脳皮質は直接、間接の両方で脊髄運動ニューロンに働く

19世紀の終わり、Gustav Fritsch と Eduard Hitzing は大脳皮質の電気刺激が、身体の反対側の動きを作り出すことを発見した。霊長類の大脳皮質表面の系統的な刺激は、前頭野にある体の体性感覚地図を明らかにした。それに加えて、運動皮質における腕や足の領域の障害が、それぞれ、脊髄の頸と腰のレベルにおける軸索退化を引き起こした。このことは、脊髄内の予想されるターゲットに投射する体性感覚領域を示す。一次運動野は、ブロードマン野4の前中心回に沿ってある。いくつかの他の運動地図は、6野、すなわち運動前皮質にも定義できる。(これらの地図と運動制御への貢献は、38章に随意運動の文脈で記述される。) 脊髄に投射する皮質ニューロンの軸索は、皮質脊髄路、すなわち、約100万の軸索を含むどっしりとした線維束の中で一つになる。それらの約三分の一は、前頭葉の前中心回に起源する。他の三分の一は6野に起源する。残りの三分の一は、体性感覚皮質内の3、2、1野に起源し、後角を通して求心入力 of 伝達を調節する。

皮質脊髄繊維は、内包の後肢を通して皮質延髄繊維と一つになり、中脳の腹側部に到達する。それらは橋で、橋核の間をめぐる小さな繊維束に分かれる。そして、延髄で再び集まり、延髄の腹側表面上の目立つ目印である延髄錐体を形成する。皮質脊髄繊維の約四分の三は、延髄と脊髄のつながりにある錐体交叉の中心線を横切る。交差した繊維は脊髄の外側コラムの背側部(背外側コラム)の中を下行し、外側皮質脊髄路を形成する。交差しない繊維は、背側異質脊髄路として、背側コラムの中を下行する (Figure 33-15)。

Figure 33-15 大脳皮質は、2つの下行路を通じて、脊髄内の運動ニューロンを直接制御する

A. 背側皮質脊髄路は主に、ブロードマン野6と、頸と胴体を制御する4野の中の領域の運動前ニューロンに起源がある。下行する繊維は両側性で終端し、脳幹から内側路へ側枝を送る。

B. 外側皮質脊髄路は2つの運動野(ブロードマン野4と6)と3つの感覚野(3、2、1)に起源を持つ。これは錐体交叉において交差し、背外側コラムを下行し、脊髄灰白質に終端する。感覚皮質からの繊維は主に後角の内側部に終端する。しかし、側枝繊維は背側円柱核に投射する。これらの終末は、脳が感覚信号を動的に調整するのを可能にする。

大脳皮質は、皮質延髄路を通じて脳幹運動ニューロンに働く

頭と顔の筋を制御する皮質延髄繊維は、脳幹の中の運動と感覚（脳神経）核に終端する。人間では、皮質延髄繊維は、三叉、顔面、舌下神経核の中の運動ニューロンと単シナプス結合を形成する。三叉運動神経核と顔面神経核は、両半球からの皮質投射を受ける。顔の上の部分の筋を神経支配する運動ニューロンは、両半球からほとんど同じ数の軸索投射を受け、顔の下部分の筋を神経支配する運動ニューロンの大部分は、反対側の繊維からの投射を受ける。その結果、片側の皮質延髄繊維を損傷すると、反対側の顔の下部分の筋だけに衰弱が生じる。目の運動は異なる系によって制御される（41章）。

運動皮質は、皮質、皮質下の入力の間によって影響される

皮質の運動野への主要な皮質入力は、前頭、頭頂、側頭連合野からである。それらは主に、運動前皮質と補足運動野に集中する。しかし、一次感覚皮質から一次運動皮質へのつながりが存在する。その他の皮質間入力は、反対半球から生じ、脳梁を通る。脳梁繊維は、二つの半球の相同な領野を相互に接続する。しかし、左の指と右の指の表現は脳梁繊維の投射を受けず、従って、機能的にはお互いに独立である。41、42、43章で見ると、運動野への主要な皮質下入力は、分離した核が大脳基底核と小脳からの入力を分離する視床からである。

全体的な概観

脳において行われる複雑な情報の処理と蓄積の主たる目的は、環境と相互作用するのを可能にするためである。我々の果てしなくさまざまな目的のある運動のふるまいは、脳のいくつかの運動系の統合された動作によって統制されている。それにもかかわらず、動作の神経機構に関する最初の洞察は、脊髄や脳幹が脳から切断されたり、局所的な損傷の後に残る運動能力の分析によって得られた。脊髄反射の発見は、脊髄が単純で調和した運動の生成のための神経回路を含むことを示した。

反射は、かつて考えられたように、基本的には随意運動から区別できない。反応の場所と強さが刺激の位置と強度に対して適切であるように、反射は特定の感覚入力によって作り上げられる。しかし、これらの感覚と運動の関係は不変ではなく、36章で見ると、脊髄回路を通じて作られた反射のパターンは、神経系の高次のレベルからの信号によって、ある運動の集合から別のものへ転換可能である。随意運動が著しく融通が利く一方、反射もはっきりした法則によって統制されている。

運動指令は階層的に組織化されている。脳幹は脊髄反射を、姿勢と歩行を制御するさまざまな不随意運動へと統合する。脳幹の下行系や脊髄それ自体に投射する相互に接続したいくつかの皮質野は、我々のより複雑な随意運動を開始し、制御する。低いレベルの運動系とは違い、皮質運動野は、末梢感覚入力だけでは影響されず、蓄えられた知識と現在の感覚情報統合する感覚連合野や前頭野からの重大な情報を受け取りもする。付け加えて、皮質の運動野は、大脳基底核と小脳という2つの皮質下構造によって調節される。

皮質脊髄路と皮質延髄路は、それによって大脳皮質が筋を神経支配する運動ニューロンを制御できる、ほとんど直接的で強力な経路である。大脳皮質は、脳のさまざまな下行系に影響することを通じて、間接的に脊髄運動ニューロンを調節する。この冗長性は、損傷した場合の重要な機能回復を可能にする。対照的に、それによって大脳皮質が手や指の筋を制御できる唯一の経路は、一次運動野から遠位の運動ニューロンへの直接の投射を通してである。従って、それらの繊維への損傷は、我々が小さな物体を巧みに操作するときを使う、熟練した運動をすべて恒久的に失う結果となる。

運動階層の3つの特徴は、特に重要である。第一に、各要素への入力はおおまかな身体の体性感覚地図を作り、この体性感覚性の組織化はそれぞれの要素の出力において保存される。たとえば、手を制御する一次運動皮質の領域は、運動前皮質の手を制御する領域の丹生六を受け取り、手の動きに影響をおよぼす下行性の脳幹経路の繊維に影響する。第二に、運動制御の各レベルは、そのレベルにおいて運動出力を調節するのに使われる末梢感覚情報を受け取る。同時に、各レベルは、感覚中継核と、視床と小脳を含む他の構造に並行に投射するニューロンの異なる集団を含む。それらの反回性の経路は、進行中の運動指令についての情報を感覚系と他の処理系に与え、高次の運動中枢がそこに到達した情報を処理するのを可能にし、与えられた課題に関連性があるかもしれないような情報だけを運ぶ。

第三に、運動計画は学習によって絶え間なく洗練される。機能的画像法や行動学的研究は、運動のふるまいが進み、学習によって目新しいことが習慣的になるにつれ、運動計画表現の解剖学的な位置が変化し移動することを明らかにした。運動学習が主に訓練を通して達成されるとしても、熟練した振る舞いはしばしば、学習したことが何であるかを表現できない。従って、運動学習は「非明示的」な学習として言及され、世界についての既述として典型的に表現される知識の「明示的な」獲得とは対照的である。

Claude Ghez

John Krakauer