

運動制御の神経回路と試行錯誤学習

山 口 峻 司

理工学研究科 生体センシング機能工学専攻

Brain system for motor control and motor learning through trial-and-error

Takashi Yamaguchi,

HSAFE, Grad Sch Sci Eng, Yamagata Univ

(平成21年11月20日受理)

Abstract

Even though physiological and anatomical studies on animals and humans have accumulated a large amount of knowledge about the brain system, the basic conceptual frame that unifies various types of motor control from lower vertebrates to humans is still equivocal. Here, at first, I briefly summarize neuronal function of the brain for control of posture and movement, including the spinal cord, the pontobulbar region, the cerebellum, the midbrain, the basal ganglia, and the cerebral cortex. Secondly, I attempt to construct a basic frame to understand motor control as well as motor learning on the basis of trial-and-error, and consider the cerebellum and the basal ganglia as trial-and-error machines. Finally, I consider motor skill learning in humans, and discuss the knack discovered during repetitive trial-and-error learning under the proposed working frame.

1. 緒 言

被捕食動物（草食動物）の赤ん坊は生後すぐに立ち上がり走り出す。捕食動物（肉食）の赤ん坊はそれに比べると未熟である。特に、ヒトは全く未熟な運動能力を持って生まれてくる。起立し、歩き、走り、跳ぶなど、基本となる運動能力の獲得でさえ、生後数年にわたる長期の運動学習を必要とする。このことは運動を制御するシステム（神経系）が高度な可塑性を有していることを示す。高度な可塑性があるが故に1つの運動に種々のあり様が可能となり、美しい所作・動作が尊ばれることになる。

美しい所作・動作はどのように獲得され制御されているのか。ヒトが四足動物から進化したことを考えると、基本となる神経回路は全く異なるものとは考えにくい。実際、脳神経系の構造は、神経核、神経連絡などヒトと四足動物でよく対応し

ている¹⁾。とすれば、神経回路のハードウェアは類似でも回路の定数などの確定には生後の学習が必要となるのであろう。

未熟な神経回路を運動学習によって成熟させる機構とはどんなものであろうか。幼児の運動学習は、成人の動作の真似と試行錯誤が中心である。四足動物と基本的に類似した神経回路を、ヒトはどのように試行錯誤学習するのか。本稿では四足動物の運動制御に関わる神経機構を概観し、その神経回路を試行錯誤学習する枠組みについて論じる。

2. 運動制御の神経機構²⁻⁷⁾

脊椎動物の神経機構は階層構造をなしている (Fig. 1参照)。四肢・体幹の筋収縮は脊髄にある運動神経の興奮によって引き起こされる。運動神経の興奮を最終的かつ直接的に制御するのはその細胞体が局在する脊髄 (spinal cord) 節の脊髄運

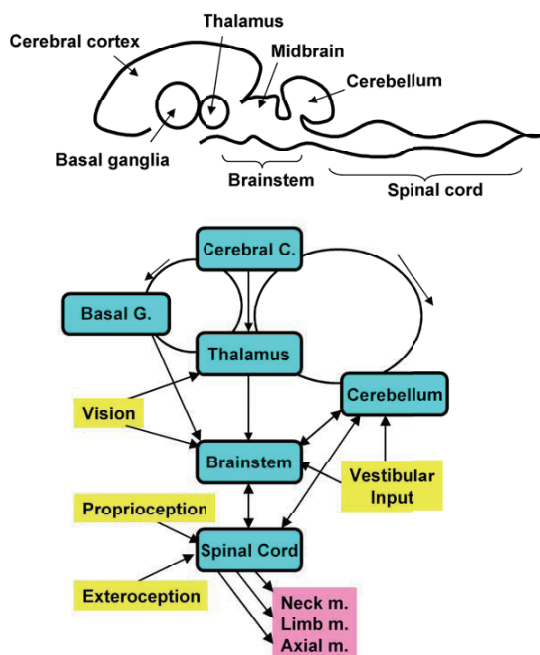


Fig. 1. Motor control system in the brain. Upper panel: relative positions of representative structures. Lower panel: hierarchical brain networks (blue) with various sensory input (yellow) and motor output (pink). Abbreviations: C., cortex; G., ganglia; m., muscles.

動中枢である。四肢、頭部・体幹の運動協調の結果、統一された身体運動が実現される。この協調の基礎的構造が脳幹（brain stem）運動中枢である（脳幹は尾側から延髄・橋・中脳の3つの部分から構成されるが、協調に主として関与するのは橋・延髄である）。協調を補佐するように、脳幹の背側には小脳（Cerebellum）が位置する。中脳（midbrain）は脳幹の最上位で、起立、定位などの基本姿勢と歩行などの移動運動を統括している。随意運動には大脳皮質（Cerebral Cortex）を中心とする神経機構が意図、企画、実行に関わる。フォアグラウンドで実行される随意運動には、バックグラウンドで働く姿勢調節が欠かせないが、これに関与する構造として、終脳の皮質下に存在する大脳基底核（Basal Ganglia）が考えられる。基底核は大脳皮質と相互作用し、しかも、下位の運動中枢に投射する。大脳皮質は小脳とも相互作用する。間脳の視床核（Thalamus）はこれら相互作用の要に位置する。

2.1 脊髄運動中枢

ヤツメウナギ（脊索動物）は体軸の波打ち運動

によって泳ぐ。Grillner等^{8,9)}はその神経回路を詳細に解析した。その結果、①各脊椎節に比較的少数の介在ニューロン群と運動ニューロンからなる神経回路が存在すること、②脳幹に起始する網様体脊髄路がその下行性軸索を介して神経回路を駆動すること、③左右の神経回路間には相互抑制結合があることが示された。リズム発生にはこれらのニューロン要素と回路が重要である。さらに、前後する脊椎節の神経回路間には神経結合があり各神経節の生成する振動は一定の位相で遅れ、その結果波打ち運動は後方に向かう進行波となり動物は前進泳行することも示された。この脊髄のリズム形成機構は中枢パターン発生器（Central Pattern Generator; CPG）と呼ばれた。

陸棲動物になると重力に抗して起立し歩行・走行することが必要となるが、同様の神経機構が存在する^{8,10)}。大部分の四足動物は四肢をリズムクに伸展屈曲することによって歩行する。一肢のリズム的な屈伸の筋活動パターン、すなわち伸筋と屈筋の交代性活動は脊髄の神経回路が作り出す。左右の前肢間あるいは後肢間に、また、前後の四肢の間に神経結合があり、左右で交代する足踏み運動のパターンあるいは左右で同期するホッピング（ギャロップ）運動のパターンを作り出すことができる。しかし、前後左右の四肢を適切な位相で適切な筋活動レベルで屈伸させることはできない。脊髄には左右前後のバランスを制御する機構はない。

高位脊髄を離断したカエルにおいて、一肢に侵害刺激を加えると、刺激されていない後肢は刺激を払いのける運動を示す（払いのけ反射）。標的となる刺激物はかなりの高い精度で払いのけられる¹¹⁾。標的に到達する機構は末梢の運動器の粘弾性と脊髄内の神経回路によって形成された平衡場によるとされている。ネコ、イヌでも同様な反射機構、引っ掻き反射がある。引っ掻き反射は高位脊髄動物の耳介、頸部皮膚などの刺激により後肢のリズム的な引っ掻き運動（後肢の屈伸運動）として誘発されるが、カエルと違って、標的への到達はよくない¹²⁾。

脊髄を離断した動物の前（後）肢に侵害刺激を加えると、刺激された肢には屈曲反射が誘発される。刺激が強くなれば、対側前（後）肢の伸展（交叉性伸展反射）、同側の後（前）肢の伸展、対

側後（前）肢の屈曲が誘発される。この左右前後の関係は四足歩行時の離地着地パタンと相同で、重心を体躯の対角線上に保持しようとする機能的意味を示唆する。すなわち、屈曲反射は侵害刺激を回避し、それによって転倒することを防止し、更には侵害刺激から逃走する意味があるが、ここでも脊髄の機能は不十分で、それだけで侵害を回避できないし重心を正しく保持できない。

以上のように、イヌ、ネコなど哺乳類では、四肢の屈曲、伸展、引っ掻き、払いのけ、歩行、そして四肢間の協調などの基本的な運動の神経回路は存在している。しかし、脊髄それ自身ではほとんど用をなさず、反射回路や中枢パタン発生器のゲイン（利得）やタイミングを適切に働かせる調節が有って初めて生物学的意味を実現できる。ヒトにおいてもこれらの装置は生得的に準備されているであろう。しかし、新生児における未調整の度合いは、イヌ、ネコに比してずっと大きく、まさに未完の利器である。

上記の種々の反射、中枢パタン発生器の神経回路の実体はいまだに不明な部分も多い。反射回路では、それを引き起こす感覚（末梢）入力と運動ニューロンの反射性応答の関係、すなわち入出力の関係が比較的線形に近く、末梢刺激に対する脊髄ニューロンの応答（インパルス応答や周波数応答）から、反射回路を構成するニューロンは多く同定されてきた。しかし、中枢パタン発生器は、緊張性興奮を入力してリズムが誘発されるなど、極めて強い非線形性を示すことから、それを構成するニューロンの同定はほとんどなされていない。ただ、幾つかの端緒的実験結果は得られている。パタン発生器の出力、すなわち伸筋と屈筋運動ニューロンの交代性バースト発火を生成する回路には、反響回路の存在が示唆されている¹³⁾。反響回路では、ニューロン結合が正帰還を形成するため興奮が回帰する。条件によっては構成ニューロンの全てが興奮状態に入り制御不能となる。そうならないように上位脳は反響回路をうまく制御する必要がある。

脊髄運動中枢には、今までに触れていない“反射”回路がある。筋紡錘（Ia群線維、II群線維）、Golgi腱器官（Ib群線維）、静的および動的ガンマ運動ニューロンが関与する固有受容器反射群である。

筋紡錘は筋の長さのセンサーであり、腱器官は筋張力のセンサーである。ガンマ運動ニューロンは筋紡錘内の錘内筋線維を神経支配し筋紡錘のセンサー感度を修飾する。固有受容器反射群は、その入力の特異性と出力の寡シナプス性のため詳しく研究され、介在ニューロン群（Ia抑制介在ニューロン、Ibニューロン、II群線維介在ニューロンなど）も同定されている。さらに、運動ニューロンの反回性側枝から主要な興奮性入力を受け運動ニューロンを負帰還抑制するRenshaw細胞はIa抑制ニューロンからも抑制を受け固有受容器反射群と密接に関係している。固有受容器反射群は、その配置から筋収縮と不可分で、筋長、筋張力の負帰還特性も有し、筋緊張を制御していると考えられる。

2.2 脳幹（橋・延髄）運動中枢

四肢の伸展、屈曲、頭部・体幹の背屈、腹屈、側屈、回転など個々の動き、あるいは複数の連動した一部の動きは前節に述べたように脊髄運動中枢によって生成される。しかし、身体の一・調和した運動の実現には、個々の運動中枢の活動を適切に駆動し調節する必要がある。

さらに、進化の過程で四足動物が陸上生活をするにあたり、重力に逆らって重心を高く維持し起立する、また、重心を高く保ち移動（歩行・走行）する必要が生じた。起立姿勢では、長時間、四肢を伸展し重心を高く維持するが、四肢・体幹の伸筋、頭部や尾部の挙上筋そして顎の挙上・咬筋など抗重力筋群は緊張性に収縮することが強いられる。抗重力筋群には前述の筋緊張の制御装置、固有受容器反射群がよく発達しているのも理にかなっている。全身の抗重力筋群の緊張性収縮は、橋延髄の吻側で脳脊髄軸を切断した除脳ネコで出現する。この状態は除脳固縮と呼ばれ、あたかも、起立しているように見えるが、筋緊張は過剰であり、転倒を惹起させる外乱に対して全く対応できない。しかし、重要なことは、全身の抗重力筋群の共同した興奮を引き起こす装置、神経回路が橋・延髄に存在していることである。感覚入力を用いて、この装置を制御することにより起立・歩行・走行時の高い重心位置が実現されると考えられる。

陸上での姿勢と運動を制御するということは、外界と接触する身体部位を支点として、鉛直軸（重力軸）に対して身体配置を定めることである。そ

のためには、身体と重力軸の関係、外界と身体との関係を知ることが重要と思われる。身体と重力の関係は、内耳の耳石器と頸部固有受容器によって知る。耳石器は重力軸に対する頭部の傾きを検知し、延髄吻側にある（外側）前庭核に投射する。外側前庭核には外側前庭脊髄路細胞が起始し、外側前庭脊髄路は主として同側性に脊髄の伸筋運動ニューロンを興奮させる。このため、前段の抗重力筋群の共同興奮において、外側前庭核は、重要な役割を果たすと考えられている。頭部は体幹と頸部で接続しているので、体幹に対する頭部の位置は頸部固有受容器入力によって知ることができる。内耳の耳石器と頸部固有受容器の感覚入力は、それぞれ、緊張性迷路反射と緊張性頸反射を引き起こす。緊張性迷路反射では、頭部が天地逆転している時（仰臥位）抗重力筋群の緊張は最大となり、腹臥位では最小となる。また、台上に四足起立している動物の頭部と体幹の相対位置を固定し（頸反射が誘発されない）、台を傾ける時、谷側になる肢が伸展し山側になる肢が屈曲する。緊張性頸反射では、体幹に対して頭部を屈曲させる時、前屈（後屈）では後（前）肢の伸展と前（後）肢の屈曲が見られ、また、頭部を体幹に対して長軸周りに回転させると顎先が向いた側の前肢後肢が伸展し、それらと対側の前肢後肢が屈曲する。緊張性迷路反射も緊張性頸反射も、抗重力筋群の筋緊張を発生する神経回路に重畳し、抗重力筋群の筋緊張のバランスを調節していると考えられる。これを統括している神経実体は明らかではない。

外界と身体の関係は種々多様である。例えば、ヒトであれば壁にもたれる、椅子に腰掛ける、机に肘をつくなど、四足動物であれば、後肢を屈曲し前肢を伸展し頭部を挙上した座位姿勢にある等々いろいろな姿勢がとられる。外界と身体の関係は、皮膚に分布する触受容器、圧受容器など外受容器と身体配置を検知する固有受容器（おそらく筋紡錘）で知る。橋・延髄の抗重力筋緊張調節系に対して、皮膚の外受容器入力あるいは関節角度などをコードする固有受容器入力がどのように投射し、どのように筋緊張を修飾しているのかよく分かっていない。

橋・延髄は脊髄運動中枢の上位中枢であり、どの脊髄運動中枢が働けばよいのか（空間パターン）、

何時働けばよいのか（時間パターン）、どの程度の活動性で働けばよいのか（活動の大きさ）などを指示する。そのために脊髄下行路が脊髄運動中枢に投射している。1つは前述の外側前庭脊髄路である。そのほかに、内側前庭脊髄路、網様体脊髄路、縫線核脊髄路、青斑核脊髄路などが橋・延髄から起始する。なかでも網様体脊髄路は重要であり、歩行の中枢パターン発生器の励起、四肢の屈曲、伸展の制御、四肢間協調の制御など多様に関わっている。しかし、脳幹に起始する下行路が脊髄の反響回路をどのように調節しているのか不明である。反響回路の活動性はそれを構成するニューロン群の非線形特性に強く影響されることが予想される。これに関連して、セロトニン作動性脊髄下行路が脊髄ニューロンの非線形性（プラトー電位）を制御しているとする報告¹⁴⁾は重要であろう。

2.3 小脳

橋・延髄の背側に小脳が覆いかぶさっている。その病変は、運動協調の分解、推尺異常、起立時振戦、酔っ払い歩行、随意運動の異常（運動範囲、速度、規則性、筋緊張）など運動制御に重大な影響を与える。小脳は小脳皮質と深部の小脳核からなる。小脳への入力は、苔状線維と登上線維の2種類あり、各入力は小脳核と小脳皮質に送られる。皮質で処理された信号はPurkinje細胞を介して小脳核へ送られ小脳核細胞を抑制する。ここで、苔状線維は、顆粒細胞にシナプス結合し、顆粒細胞の軸索が平行線維としてPurkinje細胞を興奮させる。1つの平行線維は数多くのPurkinje細胞樹状突起と交差し興奮性シナプス結合する。一方、登上線維入力は延髄腹側の下オリーブ核ニューロンに由来する。下オリーブ核ニューロン1ヶの軸索は1ヶのPurkinje細胞の樹状突起に巻きつくように登上する。すなわち、登上線維入力はPurkinje細胞への強力な興奮性入力となっている。登上線維入力と平行線維入力は干渉し、それらの入力のタイミングによって、平行線維入力（興奮性シナプス電位）は長期減弱という可塑的变化を受ける。この可塑的变化が運動の適応学習の基盤となっていると考えられている。

小脳の内側部、小脳虫部皮質と室頂核（内側核）は脊髄小脳とも言われ、脊髄からの情報、四肢・体幹の外受容器や固有受容器情報が入力される。

それらは、脊髄小脳路を介して苔状線維として直接入力される場合と外側網様体核を経由する脊髄網様体小脳路の苔状線維として入力される場合がある。中枢パターン発生器など脊髄の内部状態に関する情報も脊髄小脳路を介して苔状線維として入力される。脊髄から下オリーブ核にも入力があり、脊髄オリーブ小脳路として登上線維入力をなす。室頂核細胞は前庭核や網様体と相互に神経結合しているため、条件によっては、そこに反響回路が形成されうる。そして、網様体脊髄路、外側前庭脊髄路の活動に大きな影響を与える。

小脳の外側部、小脳半球と外側核は大脳小脳とも言われ、大脳皮質からの入力が橋核を経由して入力され、外側核からの出力は視床核を経て大脳皮質へ送られる。小脳の中間部、小脳傍虫部、中位核は中脳と密接な関係を有する。

小脳皮質は、高度に折り畳まれており、それを広げたときの面積は大脳皮質よりも広大であり、しかも見事な規則構造を持つ。運動協調に本質的な脳部位であることは疑うべくも無いが実際の運動協調における小脳機序はよく分かっていない。最も単純な小脳機構モデルは、前庭眼反射の適応調節について提出された。前庭眼反射は、頭部が回転した時、外界の視覚像がぶれないように、眼球は逆方向に回転する現象である。この前庭眼反射のニューロン回路は、頭部回転を検知する前庭半規管ニューロン、前庭核ニューロンそして外眼筋運動ニューロンの3つのニューロン連鎖からなる。前庭半規管ニューロンは小脳にも投射しPurkinje細胞は前庭核ニューロンを抑制するので、この反射回路の利得（ゲイン）を調節することができる。そこで、網膜上の像の“すべり”が誤差信号として下オリーブ核に入り、このエラーが無くなるようにゲインが調節されるとするモデルである。これを一般化して、小脳は、Feedback誤差学習を媒介にして、Feed-forward制御に必要な内部モデルを構築する場と考えるモデルも提出されている¹⁵⁾。どのような運動制御に小脳が関与しているのか、誤差信号はどのように作られるのか、誤差信号から運動制御系の調節にどのように変換されるのか、起立、歩行など体全体の協調が必要となる運動・動作における小脳調節機構はよく分かっていない。

小脳は運動制御のみならず認知機能にも関係する。たとえば、ウサギの角膜に空気を吹き付けると瞬目反射が誘発される。これを無条件反射とし、音刺激など条件反射を先行させると音刺激に対して眼を閉じるようになる。この古典的条件反射学習に小脳が関与する¹⁶⁾。無条件刺激は瞬目反射を引き起こす経路とは別に下オリーブ核を経由して小脳に入力される。一方、条件刺激（音刺激）は苔状線維として小脳に入力される。何回かの学習の後、条件刺激に対して瞬目が誘発されるように連合が成立すると考えられている。どのような小脳機構の原理から、上記の適応学習と古典的条件学習が導かれるのか、あるいは、両方の学習がどのように統一して理解されるのか明確でない。

2.4 中脳運動中枢

両生類など“下等”脊椎動物において、視蓋は、脳・脊髄軸の最先端近くに位置する。それらの動物においては、視蓋は基底核とともに行動発現の最高次の統合中枢であり、攻撃、逃避の判断、それら動作の実行に関わっている¹⁷⁾。“高等”動物においても攻撃、逃避における頭部体幹の指向・定位運動のプログラムは中脳四丘体の上丘にある。上丘浅層には視覚入力があり網膜地図が形成され、網膜上に出現した新奇な対象に向かって眼球、頭部を定位しそれを網膜、頭部正面に捕捉する。網膜上に出現した大きな対象は外敵・捕食動物かもしれない。それらからの逃避行動も上丘が指揮している。聴覚、体性感覚に基づく定位運動も上丘が指揮する。上丘深層からは視蓋網様体脊髄路が起始する。攻撃など正の定位運動には交叉性視蓋網様体脊髄路が、逃避など負の定位運動には非交叉性視蓋網様体脊髄路が関与するといわれている。

ネコなどの哺乳類では、中脳前縁で脳・脊髄軸を離断した中脳動物において、立ち直り反射が誘発される¹⁸⁾。すなわち、重力場で正立位から強制的に偏倚させると動物は自律的に正立位に復帰する。たとえば、動物を仰臥位の状態から空中を落下させると空中で半回転して正立（腹臥）位になり着地する（空中立ち直り反射）。あるいは、床面上に仰臥位にすると直ちに体を捻って回転し腹臥位に復帰する（表面立ち直り反射）。立ち直り反射の発現は2重の意味を持つ。1つは体軸の屈曲・回転の運動プログラムが中脳に存在すること。も

う1つは重力軸からのズレを知り、起立姿勢制御の指揮を取る中枢が存在することである。視蓋腹側の中脳被蓋を電気刺激すると眼球運動、頭部回転、体幹の回転など誘発される。中脳に起始する運動指令は内側縦束を下行し、橋・延髄網様体脊髄路を励起し、体軸の屈曲、回転を引き起こすのであろう。中脳被蓋には上小脳脚を通して小脳中位核からの入力がある。中脳被蓋から下オリーブ核、外側網様核に投射があり、両者から小脳核、小脳皮質へ投射されるので、中脳被蓋・延髄網様体・小脳核の閉回路（反響）が形成される可能性がある。この反響回路の中に重力軸からのズレを知り、起立姿勢制御の指揮する中枢があるのかもしれない。

中脳は歩行運動の制御にも深く関わっている。除脳ネコで中脳被蓋、脚橋被蓋核の一部を連続電気刺激するとネコはトレッドミル（踏み車）上で四足歩行を開始する。その部位を中脳歩行誘発野と呼んでいるが、その部位から脊髄中枢パタン発生器に直接投射する脊髄下行路はない。歩行の運動指令は橋・延髄網様体脊髄路を介して脊髄に伝えられる。中脳が十分健常である除脳動物は、条件がよければ静止床面上をバランスを保ち歩くこともできる。起立姿勢制御の回路と中脳歩行誘発野が適切に励起されているのであろう。移動（歩行）方向の操舵、あるいは開始と停止は自立的には制御できず更に高次の中脳の指揮を必要とする^{19, 20)}。

中脳被蓋腹側には赤核が存在する。そこから赤核脊髄路が起始する。赤核脊髄路は、赤核を出て直ちに交叉し対側脊髄側索を後述の皮質脊髄路とともに下行し、脊髄運動中枢を制御する。赤核脊髄路ニューロンは前述の小脳核入力を受け小脳へFeedbackできる位置にもあるので、精細な運動に向いているようである。例えば、定位運動の後、食餌などを入手するためにすばやく四肢を伸展（到達運動）、捕捉、屈曲し口に運ぶことなどに関与するのかもしれない。赤核脊髄路は大細胞性赤核に局在するがその周辺には小細胞性赤核と呼ばれる区画がある。小細胞性赤核は中心被蓋路の起始核であり前述の下オリーブ核投射の重要な構成員である。またその部分は動的ガンマ運動ニューロンの活動修飾にも関係するといわれている。到

達・捕捉運動、下オリーブ核を経由する神経回路、動的ガンマ運動ニューロンの活動修飾の関連は明らかではない。

赤核の腹側、大脳脚に隣接し黒質、脚橋被蓋核が存在する。黒質は網様部と緻密部の2つの分画からなる。黒質網様部は脚内核とともに終脳大脳基底核の出力部を構成する。上行性出力は視床核に投射し大脳へ至る。下行性出力は上丘、脚橋被蓋核に投射する。これらの出力はいずれも抑制性である。黒質緻密部と腹側被蓋野はドーパミンを伝達物質とするニューロンを含みそれらニューロンは大脳基底核に投射し基底核の機能を調節する。このように中脳被蓋は大脳基底核との関係でも重要な役割を担う。特に、大脳皮質が起立や歩行、定位や到達運動のプログラムにアプローチする時、大脳基底核の下行性出力を利用できることを意味する。

2.5 大脳皮質、大脳基底核、視床核

ヒトなど“高等”哺乳類において、大脳皮質運動野は、皮質網様体路、皮質脊髄路を介して、随意運動、意図した動作の指令を出力する。この直接下行する系のほかに2つの出力が知られている。1つは小脳ループである。大脳皮質出力は橋核を介して小脳半球に送られ、小脳で情報処理され、小脳外側核から視床核そして大脳皮質へもどってくる。もう1つは大脳基底核ループである。皮質出力は基底核の入力段、線条体（尾状核・被核）に投射し、淡蒼球、黒質をへて視床核、そして大脳皮質にもどってくる。前節に述べたように出力すなわち黒質網様部と淡蒼球内節（脚間核）の投射は抑制性であり、視床核では小脳ループの一部を抑制する可能性がある。しかし大脳基底核と小脳の投射部位が異なることから直接視床核で抑制するというよりも、大脳皮質運動野レベルで間接的にループを抑制すると考えたほうがよい。小脳皮質の出力も抑制性であるがそれは小脳核を抑制するのであり小脳ループの中に入り込んでいない。

大脳基底核の病変は重篤な運動失調を引き起こす。黒質緻密部のドーパミンニューロンの変性によるパーキンソン病では、寡動、静止時振戦、筋緊張亢進、すくみ足歩行や前屈み起立姿勢などが生じる。ハンチントン舞蹈病では四肢を投げ出すような大きな不随意運動が生じる。このように大

脳基底核が運動発現に重要な役割を持つことは間違いないが、健常であるとき、運動調節にどのように関わっているのか明確ではない。覚醒サルを用いた眼球運動や上肢の到達運動などから、運動プログラムの選択、あるいは、連続する順序動作のプログラミングおよびその学習への関与など考えられている。線条体ニューロンの活動を制御する黒質ドーパミン細胞が報酬予測誤差をコードしていることから、小脳の運動学習と対比して、教師なし学習の本体であるという考えもある。しかし、このようなモデルは、パーキンソン病やハンチントン病などの病態生理と大きく解離しているように思われる。その病態生理は2.4で述べた基底核の下行性出力の異常に関係するように見える²⁰⁾。

3. 運動中枢の調整と操作

運動制御の神経機構は、脊髄レベルでは身体各部の運動節に対応して分散的に配置され、それを協調させるため多重に中枢を積み上げてきた（階層構造）。それを全く白紙の状態から十全に働かせるためには膨大な調整が必要と考えられる。おそらくヒトはそのような調整を新生児期から幼児期にわたる長期の運動学習（発達）の中で行うのであろう。この項では調整のロジックを検討する。

神経機構（ハードウェア）が用意されている場合、それを調整する最も単純な方法は試行錯誤である。たとえば、腕を伸ばして何か物をつかもうとすることを考える。腕を伸ばす神経回路は用意されているので、とにかく、その神経回路を駆動して運動を起させよう。その結果は目的とした運動なのかどうか評価するだろう。もしそうでない時は神経機構の可変部を調整して再度試みる。これを目的とする運動が実現できるまで（標的に到達するまで）繰り返せばよい。この方法では目標とする運動が与えられなければならない。目標は腕を伸ばす神経回路の外にある。そして、目標に近づいたかどうか評価するシステムが必要である。これも腕を伸ばす神経回路の外にある。図2に試行錯誤による調整を図式化した。運動プログラム（Motor Program）は何か触発されて駆動される。触発するもの、それがトリガー（Trigger）である。反射などのような外因性の刺激や内因性の“意図”などいろいろあるだろう。運動プログラムを実行

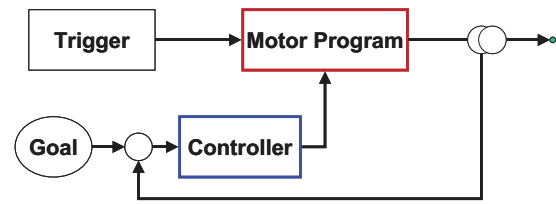


Fig. 2. Schema of trial-and-error learning. Motor program for an action evoked by a trigger could be an innate, specific neuronal pathway, or prepared by route selection through versatile network. To obtain good performance a result after an action have to be fed back to evaluate the error, which readjusts motor program for the next action through a controller. Duplicated circles indicate that the feedback signal is not provided real time, but obtained from the last action.

した結果は調整器（Controller）が目標（Goal）と比較して調整量を決める。運動プログラムを調整して次回の実行に役立てる。実行結果を検知するところが2重丸になっているのは前回の結果を調べることを意味する。

試行錯誤学習は結果をFeedbackして運動プログラムを調整する。運動プログラムは、鍛えられていない未熟な状態で、すでに用意されていると考える。どの程度の数の運動プログラムがあるのか分からないが、おそらく機能的に協働して働く筋群の数ぐらいはあるだろう。しかし、個々の動物種には、種固有に、複数の協働筋群はさらにまとまって種独特の運動・行動すると考えられる。そのようなまとまりが大きく強固であれば運動制御は非常に容易となる。しかし、それは運動の自由度が無い、ステレオタイプの運動しかできないことを意味する。いずれにしろ、相当な数の運動プログラムがあるはずである。数多くの運動プログラムには数多くの調整器が必要となる。小脳回路の並列規則的構造は、この要請によく合致するよう思える。

協働筋群はハードウェアによる運動の自由度の制限である。ソフトウェアによる運動の自由度の制限もありうる。高度に協調が必要な場合、たとえば歩行を考えよう。その時どのような求心性信号が入力されているだろうか。歩行が滑らかに規則正しく行われていると、頭部・体幹の位置が高く保たれ（頸求心線維の信号が、頭部が体幹に対して挙上された状態にあることを示す）、頭はほぼ

正中を向きあまりふれず（左右の耳石器入力（頭部が重力に対して真直ぐになっていることを示す）、進行方向にほぼ一定の速度で進み（進行方向の直線加速度が歩調に合わせて一定の増減を繰り返している）、着地している肢が適切に体重を支え（足底の圧受容器、伸筋Ia群、Ib群求心性線維群は適切な興奮レベルを示している）、遊脚は正しく前方に振り出され（屈筋のIa群、Ib群求心性線維群は遊脚運動に応じた興奮を伝える）、四肢の交代性運動が適切な位相で起こっている（四肢の末梢入力全体が適切な時間関係を示す）。おそらくもっと多くのリズム的な末梢入力が調整器に入ってくるはずだ。歩行の調整が未熟な時は運動パラメータが上記のように制御されず、運動パラメータが個別に調整されるかもしれない。しかし、調整が進んでくると各運動のレベル、タイミングが定まってきて、エラーの情報も“整備”され、エラーに対する反応も“整備”されてくるだろう。すなわち、試行錯誤学習によって、エラー情報が体制化（組織化）され、それに対する反応も体制化（組織化）される。このような組織化には並列する要素的刺激反応系に横方向の相互作用が不可欠である²¹⁾。小脳皮質の平行線維の広がりによる横の結合がこの要請に応えるかもしれない。

4. 試行錯誤学習における小脳と大脳基底核の役割（仮説）

3. では、小脳が試行錯誤の調整器として働く可能性を示唆した。ここでは更に論を進めて、試行錯誤学習機械としての小脳を考える。さらに大脳基底核についてもその可能性を検討する。

最も単純な屈曲反射のゲインを調節することを考える。図3に、小脳がどのように組み込まれるか、1つの可能性を示す。図2に準拠して模式化している。侵害刺激は屈曲反射求心性線維（FRA）を刺激し、脊髄節反射（FR）と脊髄・脳幹・脊髄反射（SBS）を誘発する。屈曲の度合いは網様体脊髄路で調節されるが、網様体は小脳核と相互作用するので小脳核を介して運動プログラムを構成している。小脳皮質は運動プログラムの側路を構成し小脳核を含む運動プログラムの主流をFeed forward抑制している。目標とすべき屈曲反射はよく分からないが、おそらく侵害刺激を避けるこ

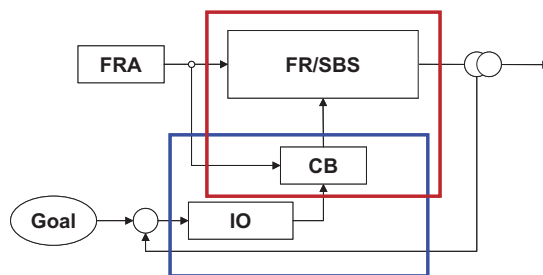


Fig. 3. Cerebellar network as a trial-and-error learning machine. Flexion reflex is evoked by stimulation of flexion reflex afferent. The controller (blue box) adjust motor program (red box) to avoid the noxious source purposefully. Abbreviations: FRA, flexor reflex afferent; FR, flexion reflex; SBS, spino-bulbo-spinal reflex; IO, inferior olive; CB, cerebellum.

とが出来たかどうかの判断・評価に関係するであろう。とにかく、それと試行の結果を比較し下オリブ核（IO）が小脳皮質のFeed forward抑制を調整する。よって、このモデルでは、小脳（CB）は運動プログラムであると同時に調整器にもなっている。

運動プログラム主流を構成する小脳核が、運動プログラムの側路を構成する小脳皮質によって抑制される関係は、予測制御の観点からも興味ある。Feed forwardあるいはFeedback抑制はうまく調整すれば時間微分特性を持たせることが可能である。ある量の将来の予測値は、現在量とその変化率すなわち微分値から1次近似的に求められる。この情報処理機構はゲイン調整のみならずタイミングの予測的調整も可能とする。

大脳基底核も運動プログラムの側路を形成する。図4AとBにその模式図を示した。図4Aでは大脳基底核の上行性出力について模式化している。大脳皮質連合野（ACx）に起始する運動意図によりトリガーされる高次の運動プログラムは大脳皮質運動野（MCx）と側路の大脳基底核（BGGL）によって構成され、運動プログラムの側路は黒質緻密部に起始するドーパミンニューロン（DA）によって調整される。図4Bでは大脳基底核の下行性出力について模式化している。大脳皮質運動野（MCx）によりトリガーされる運動プログラムは脳幹（BS）と大脳基底核（BGGL）の並行構造を有し、上行性と同様にDAニューロン系によって調節を受ける。

小脳の場合と同様、大脳基底核は運動プログラ

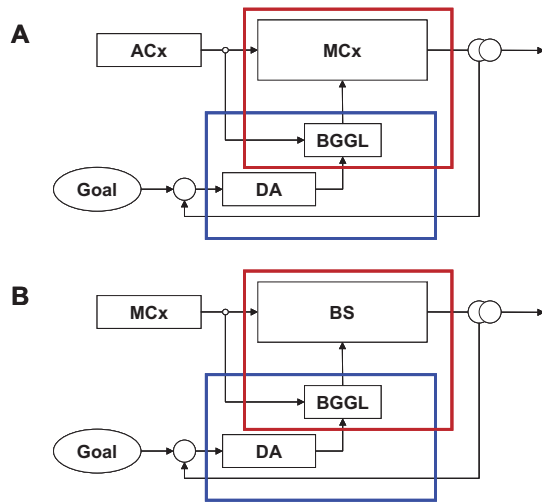


Fig. 4. Basal ganglia network as a trial-and-error learning machine. A, for ascending system. B, for descending system. Abbreviations: ACx, association cortex; MCx, motor cortex; BGGL, basal ganglia; DA, dopaminergic neurons; BS, brain stem.

ムでもあり調整器にもなっている。しかし、大脳基底核には小脳で見られるような規則的な繰返し構造が無い。この構造的差異は要素的運動を協調させるような調整には不向きと思われる。また、上行性出力と下行性出力では試行錯誤学習の種類が異なることも十分考えられる。大脳皮質は陸棲動物が四肢を操作するようになって出現する。大脳基底核からの上行性出力もそれに伴って出現する系統発生的に新しいシステムである。一方、下行性出力は脳幹に存在する動作プログラムに投射している。四肢の随意運動はバックグラウンドで実行される基本的な要素動作と巧く協調されねばならないだろう。基底核は、上行性と下行性の両方の出力を有し、大脳皮質の運動プログラムと中脳以下の基本動作プログラムの両方を調節することができる。フォアグラウンドの運動プログラムに対する試行錯誤学習、バックグラウンドの運動プログラムに対する試行錯誤学習、そしてフォアグラウンドとバックグラウンドの連関に対する試行錯誤学習を統合的に行なっているのが大脳基底核であろう。

5. おわりに

小脳は、多くの要素プログラムを時空間的に組織化する。大脳基底核は、比較的少数のある程度組織化された動作の組み合わせを調整する（高度

に組織化する）。すなわち小脳は“横”の組織化を、大脳基底核は“縦”の組織化を担っている。

精細で柔らかい楽器演奏、舞踏の華麗な身の捌き、サーカスの見事なバランス演技、一瞬の隙を逃さない相撲の投げ技、狙い澄ましたヴォレーシュート……ヒトの柔軟な、可塑性に富む脳システムは、既存の運動プログラム、ある程度組織化された動作プログラムを新規で高度に組織化することができる、すなわち、技、身体動作を創作しそれに熟達する。新しく組織化された技、身体動作を身に着けるためには、それをセンスする組織化された感覚、知覚を身に着ける必要がある。つまり、ヒトの運動・動作の試行錯誤学習はきわめて認知的過程である。自転車に乗る学習、鉄棒の逆上がりなどの学習など考えてみると、試行錯誤を繰り返す中で、ふとしたキッカケでそれらができるようになった気がする。一度成功すると、以後、比較的容易にできるようになり、ついには無意識下でも実行できるようになる。「こつ」を掴む。」という。「開眼した」ともいう。「掴む」、「開眼する」は認知することである。「こつ」の1つの側面が組織化された“知”であり、もう1つの側面が組織化された“動き”である。すなわち車の両輪である。「こつ」を習熟し無意識下で実行できるようになると、制御はバックグラウンドで実行される。大脳基底核がフォアグラウンドとバックグラウンドの両方の制御に関与できる立場にあることは、「こつ」を掴み習熟しバックグラウンドで実行できるようにする、一連のプロセスに深く関わっていると考えられるかもしれない。小脳における“横”の相互作用と大脳基底核の“縦”の相互作用の共同が“こつ”を発見するのであろう。

“こつ”を掴むのは一瞬の出来事のような。この一瞬のために、ヒトは日夜試行錯誤を繰り返しているのかもしれない。

あとがき

本稿は著者が山形大学を去るに際しての卒業論文である。1996年4月に米沢に赴任して以来2009年度まで研究をともにし、議論した100名の卒業生諸氏に対して、著者の到達点を明らかにしておくことが責務と考えた。この間、伊豆田義人(1999-2001)、高倉 啓(2003-2010) 両氏には

昼夜を分かつお世話になった。また、両氏とは継続的な議論をさせていただいた。本稿はそれらに対する私なりの帰結でもある。独断的で大雑把な推論の積み重ねであるが、お許し願いたい。ここに、卒業生諸氏、そして、伊豆田義人、高倉啓両氏に深く感謝する。

文 献

- 1) Gray's anatomy, 36th ed, Williams PL, Warwick R, ed (Churchill Livingstone, Edinburgh, 1980)
- 2) 標準生理学第6版, 第5章運動機能, 本郷利憲, 広重 力, 豊田順一監修 (医学書院, 2005) pp. 319-403
- 3) Fundamental Neuroscience, 2nd ed, Squire LR, Bloom FE, McConnell SK, Roberts JL, Spitzer NC, Zigmond MJ, ed (Academic Press, London, 2003)
- 4) 脳神経科学, 第5章システムの構造と機能, 篠田義一編 (三輪書店, 2003) pp. 371-625
- 5) Berthoz A: The brain's sense of movement, (Harvard Univ, Cambridge, 2000)
- 6) 松波謙一, 内藤栄一: 運動と脳: 体を動かす脳のメカニズム (サイエンス社, 2000)
- 7) 丹治 順: 脳と運動: アクションを実行させる脳 (共立出版, 1999)
- 8) Orlovsky GN, Deliagina TG, Grillner S: Neuronal control of locomotion: From Mollusc to man (Oxford Univ, New York, 1999)
- 9) Grillner S, Buchanan JT, Wallen P, Brodin L: Neural control of locomotion in lower vertebrates: From behavior to ionic mechanisms. In Neural control of rhythmic movements in vertebrates, Cohen AH, Rossignol S, Grillner S, ed (Wiley, New York, 1988) pp. 1-40
- 10) Grillner S: Control of locomotion in bipeds, tetrapods, and fish. In Handbook of Physiology, Sect 1, vol II: Motor control, Brooks VB, ed (Amer Physiol Soc, Bethesda, Maryland, 1981) pp. 1179-1236
- 11) Fukson OI, Berkinblit MB, Feldman AG: The spinal frog takes into account the scheme of its body during the wiping reflex, Sci, 209, pp. 1261-1263 (1980)
- 12) Gelfand IM, Orlovsky GN, Shik ML: Locomotion and scratching in tetrapods. In Neural control of rhythmic movements in vertebrates, Cohen AH, Rossignol S, Grillner S, ed, (Wiley, New York, 1988) pp 167-199
- 13) Yamaguchi T: The central pattern generator for forelimb locomotion in the cat. In Progress in Brain Research, vol 143, Brain mechanisms for the integration of posture and movement, Mori S, Stuart DG, Wiesendanger M, ed, (Elsevier, Amsterdam, 2004) pp 115-122
- 14) Hultborn H: Plateau potentials and their role in regulating motoneuronal firing. In Progress in Brain Research, vol 123, Peripheral and spinal mechanisms in the neural control of movement, Binder MD, ed, (Elsevier, Amsterdam, 1999) pp 39-48
- 15) 川人光男: 脳の計算理論 (産業図書, 東京, 1996) pp 192-233
- 16) Christian KM, Thompson RF: Neural substrates of eyeblink conditioning: Acquisition and Retention, Learn Mem, 10, pp. 427-455 (2003)
- 17) Ewert JP: Stimulus perception. In The behavior of animals: mechanisms, function, and evolution, Bolhuis I, Giraldeau LA, ed, (Blackwell, Malden, 2004) pp. 13-40
- 18) Magnus R: Animal posture. The Croonian lectur. Proc Roy Soc London, 98, pp. 339-353 (1925)
- 19) Shik ML, Orlovsky GN: Neurophysiology of locomotor automatism. Physiol Rev, 56, pp. 465-501 (1976)
- 20) 高草木 薫: 歩行の神経機構, Brain Medical, 19, pp. 307-315 (2007)
- 21) ハーケンH: 協同現象の数理: 物理, 生物, 化学的系における自律形成, 牧島邦夫, 小森尚志訳 (東海大学出版, 1981)