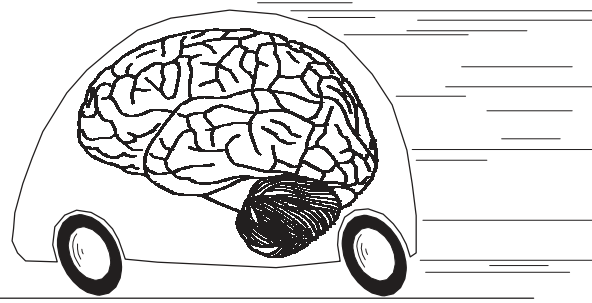


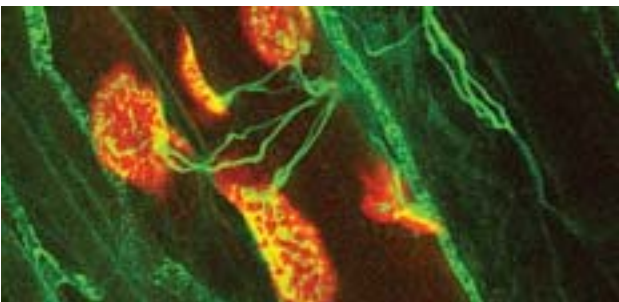
運動



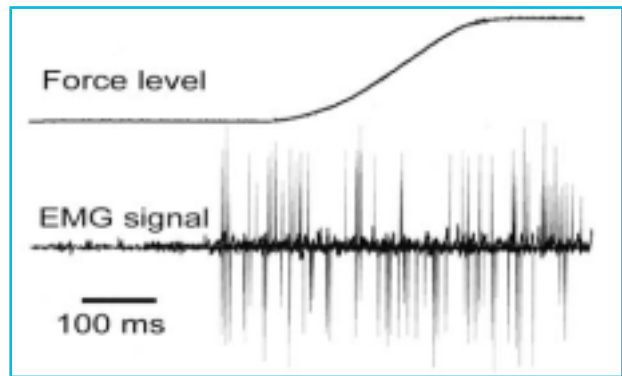
ボールを捕球することを考えてみましょう。簡単？その様に見えるが、しかし、この簡単な運動でさえ行うためには、あなたの脳は、ある注目すべきことを行わなければならない。私たちは、それを全て当然の事と思っているが、まだ、その上に計画がある：ボールは軽いのか重いのか？どの方角から来るのか、そして、どれくらい速く飛んでくるのか？同調がある；どのようにして、捕球のために四肢を自動的に同調させるのか、そして、どんな方法が最良なのか？そして、実行がある：あなたの腕は正しい場所に達しているか、そして、あなたの指は、適切な時期に閉じるか？神経科学者は、今や、それらに關与する多くの脳の領域があることを知っている。これらの領域における神経活性は、大脳皮質および基底核から小脳や脊髄に至る緩い命令の連鎖「運動支配体制」を形成するために組み合わさっている。

神経筋接合部

運動支配体制の最も低位の末端部、脊髄において、運動ニューロンと呼ばれる何百もの特殊化された神経細胞が、その発火の速さを増している。これらのニューロンの軸索は、収縮性の筋線維を活性化しようとする筋肉に投射している。各々の運動神経の終末枝は、一つの筋肉内で限られた数の筋線維と特殊化された**神経筋接合部**を形成する（下図、参照）。運動神経の各々の活動電位は、神経終末からの神経伝達物質の遊離を引き起こし、筋線維において対応する活動電位を発生させる。これは、各々の筋線維内部の細胞内貯蔵部位から Ca^{2+} イオンを遊離させ、その結果、筋線維の収縮を惹起して張力および運動を生み出す。



筋肉と接触するために、神経は、神経筋接合部において、個々の筋線維と特殊化された接触を形成する。それらの発達に伴って、多数の神経線維が各々の筋線維に向かうが、しかし、ニューロン間の競合により、一本を除いて全ての神経が除去される。そして、最終的に成功した神経だけが、その神経伝達物質であるアセチルコリンを、**運動終盤**（赤色に染色）にある特殊化された分子検出器に向かって遊離するために残される。この画像は、共焦点顕微鏡を用いて作られた。



筋肉に關連した電氣的活動の記録（電氣的筋運動活性）。

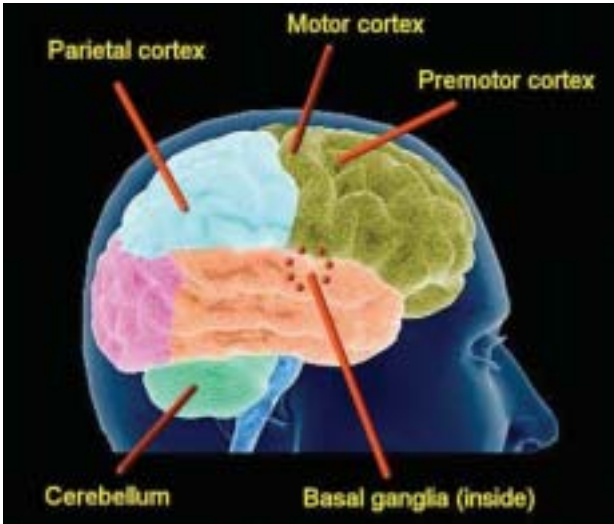
腕の筋肉における電氣的な現象は、皮膚を通して、増幅器を用いて記録することが可能であり、そして、これらの電氣的筋運動記録法（EMGs）は、各々の筋の活動の水準を測定するのに用いられている（上図、参照）。

脊髄は、幾つかの異なる反射経路を介して、筋肉の制御において重要な役割を演じている。これらの中で、あなたを鋭い物や熱い物から保護している屈筋反射、および姿勢に關わっている伸筋反射がある。一般に良く知られている「膝蓋腱反射」は、たった二種の神経細胞「動きを起こす運動ニューロンと、シナプスを介して繋がり筋の長さの信号を送る知覚ニューロン」が關与しているに過ぎないところから、むしろ特別であると言える伸筋反射の一例である。これらの反射は、歩く時あるいは走る時の四肢の律動的な動きのように、多かれ少なかれ完全な行動を組織している脊髄回路において、一緒に組み合わせ、さらに複雑なものとなる。これらは、運動ニューロンの同調した興奮および抑制に關与している。

運動ニューロンは、あなたの骨を動かす筋肉への**最終共通経路**である。しかしながら、脳は、これらの細胞の活性を制御することにおいては重大な問題を抱えている。ある特定の行動を遂行するためには、どの筋肉を、どのくらい、そしてどの順番で動かすべきか？

支配組織の頂点 - 運動皮質

運動支配組織の反対側の端では、大脳皮質において、動きの個々の要素に対し、極めて多数の細胞により途方も無い数の計算が行われなければ成らない。これらの計算は、動きが円滑に巧みに行われることを確かにするものである。大脳皮質および脊髄の運動ニューロンとの間に



動作の制御に関与する脳の幾つかの領域

において、脳幹部の重要な領域が、脊髄から上行してくる四肢および筋肉に関する情報と大脳皮質から下行する情報とを結合する。

運動皮質は、体性感覚皮質（12ページ、参照）の直前に存在する、脳の表面を横切って走る薄くて細長い組織片である。ここに、体の完全な地図がある：（脊髄運動神経との結合を介して）異なる四肢の動きを起こす神経細胞は、局所解剖学的に配置されている。記録電極を使用することによって、ニューロンは、おそらく、この地図のいかなる部分でも見出され、それらは、適当な筋肉における活動の約 100 ミリ秒前に活性化される。運動皮質において正確に何が暗号化されているかについては、長期に渡る議論がある。皮質にある細胞は、人が行いたいと望む活動、あるいは、それを行うために収縮しなければならぬ個々の筋肉を暗号化している。この疑問に対する答えは、少々、異なる。個々のニューロンは、いずれをも暗号化していない。その代わりに、活動がニューロンの総体の発火によって規定されている集団暗号が、使用される。

運動皮質の直ぐ前に、動作の計画や動くための脊髄回路の準備、および、動作を見ることと身振りを理解することの間の結び付きを確立する過程に関与している重要な前 - 運動領域が在る。目覚しい新知見には、サルが手の動きを見た時、および、動物がそれと同じ動作を行った時、の両方に応答する鏡ニューロンのサルにおける発見がある。鏡ニューロンは、行動の模倣および理解において重要なようである。運動皮質の後、頭頂皮質においては、多数の異なる皮質領域が、私たちの身体や周囲の視覚的および聴覚的な対象物の空間的な描写に関わっている。それらは、私たちの四肢がある所や私たちにとって興味のある対象物がある場所の地図を持っているように思われる。この領域の損傷は、例えば脳卒中後などの、対象物に達することに失敗



動きの実験

誰が私を動かすのか？友人と一緒に、この実験を試してみてください。あなたの右手の掌に、かなり重い本を載せて下さい。さて、左手を使って右手から本を持ち上げて下さい。あなたの仕事は、右手を静止状態に保つことです。あなたは、これが容易であることを見出すでしょう。では、もう一度、試してみよう。あなたの友人が手から本を持ち上げる間、あなたの手を完全に静止した状態に保ってください。これが出来る人は僅かしか居ない。ご心配無く；あなた自身が行う時には容易であることを知っている動作に近づくことが出来るようになるまで、多くの回数の試技が必要です。

この実験は、他人が行動のきっかけを与えてくれるのを見ている時よりも、あなた自身で全てを行うことによって、あなたの脳の知覚運動領域が、より多くの知識を得られることを示す。



したり、私たちの周りの世界の部分的な無視や拒絶さえも引き起こす。いわゆる**頭頂性無視**の患者は、対象物（しばしば、彼らの左側のものに対して）に気付くことに失敗し、あるものは彼ら自身の体の左側さえも無視することがある。

基底核

基底核は、大脳半球の深部、皮質の下に局在する相互連結領域の集まりである。どの様にして働いているかと言うことは全く解明からは程遠い状態であるが、それ

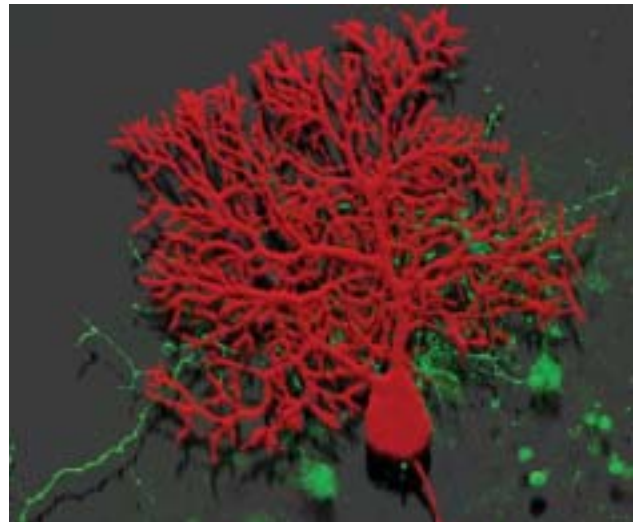
“...鏡ニューロンは、DNAが生物学に対して行ったことを、心理学に対して行うであろう：それらは、統一的な枠組みを提供し、そして、これまでは実験にとっては神秘的で近づき難いものとして残されていた精神的な能力の主人役を説明する助けとなるであろう。それらは、霊長類の脳の発達に向っての偉大な跳躍である”。
V.S. ラマチャンドラン

らは、行動の開始には極めて重要である。基底核は、むしろ、複雑なフィルターのように働いているようであり、皮質の前半分（知覚、運動、前前頭および辺縁系領域）から受け取る莫大な量の様々な入力の中から情報を選択している。基底核の出力は、運動皮質領域にフィードバックされる。

一般的なヒト運動異常、パーキンソン病、は、振戦と運動開始困難を特徴とする。それは、あたかも基底核にある選択フィルターが塞がれたようなものである。問題は、黒質と呼ばれる（いわゆる、外見が黒いことから）脳の領域において、長く投射される軸策が神経伝達物質であるドーパミンを基底核に向けて遊離しているニューロンの退縮である（下の研究の最先端領域箱、参照）。基底核におけるドーパミン軸策の標的ニューロンに対する正確な配列は、非常に込み入ったものであり、異なる神経伝達物質の間の重要な相互作用を示唆している。脳内でドーパミンに変換される薬物L-ドーパを用いた治療は、ドーパミンの含量を回復させ、そして運動を回復させる（第16章、参照）。

基底核は、また、報酬に導く行動の選択を可能にする学習において、重要であると思われる。

いるということが分かる。全ての段階において、あなたは、筋肉に導かれる信号の流れの中に、知覚情報を統合することが必要であろう。



樹状突起の広範囲の「枝分かれ」を示す小脳のプルキンエ細胞。これは、私たちが学習する熟練した動きの正確なタイミングに必要な無数の入力を受け取ることに役立っている。

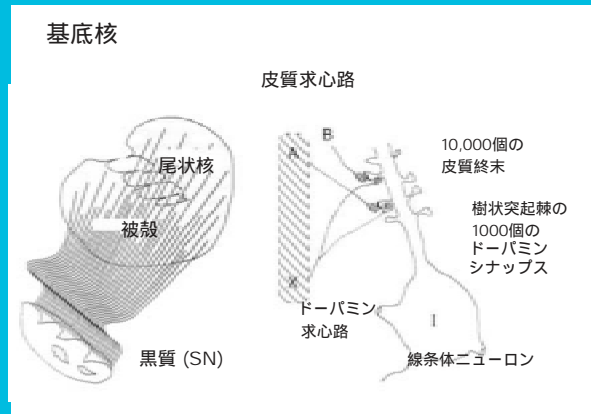


小脳

小脳は、上手な滑らかな動きには極めて重要である。それは、その複雑な細胞構造が極めて詳細に地図上で表されている美しいニューロンの機構である。基底核と同様に、それは、運動制御に関連して皮質領域と、そして、脳幹の構造とも広範囲にわたって相互に連結している。小脳の損傷は、同調性の乏しい運動、平衡の消失、不明瞭な言語および数々の認識困難に導く。良く知っていることのように聞こえる。アルコールは、小脳に対する強力な作用を有している。

小脳は、また、運動の学習や順応にとって不可欠である。ほとんど全ての自発的な行動は、運動回路の細かい制御を頼みにしており、そして、小脳は、例えば、タイミングに関してなど、それらの最適の調節に重要である。それは、非常に規則的な皮質の配列を有しており、知覚系、皮質運動領域、脊髄そして脳幹からの膨大な量の情報を統合するために進化したように思われる。熟練した動きの獲得は、ある種のシナプス結合の強さを減弱させる長期抑制(LTD)と呼ばれる細胞の学習機構に依存している（可塑性の章、参照）。小脳の機能に関する幾つかの説がある；その多くは、それが、あなたの頭の中に、どの様にして運動系が働いているかという“モデル”あなた自身の体の仮想現実模擬装置のようなものを作り出すという考えを含んでいる。それは、複雑なネットワークに組み込まれたシナプスの可塑性を用いて、このモデルを構築する。では、もう一度、そのボールを補給してみよう、そして、動いている視覚的目標に関連した動作の計画、あなたの四肢の動きのプログラミング、および、あなたの腕の姿勢反射の調整から、殆んど全てのレベルの運動の階層が関与して

研究の最先端領域



ドーパミンの予期せぬ話。

動作や習慣の基となっている化学は、それが代謝刺激性受容体（第3章）に作用する場である基底核において、ニューロンに向けて遊離される神経伝達物質ドーパミンを意味している。そこでは、それは、活動を誘引するものとして、そして適切な活動に対する報奨の信号として両方の働きをしている。興味ある新発見は、報奨が期待されていない時にドーパミンの遊離が最も高くなることである。それは、正しい出力を引き起こすために運動系の強化を本当に促がそうとする時、学習段階において、ドーパミンニューロンは最も強く発火することである。そして、行動は、ドーパミンの連続爆発的な遊離を介して、順々に繋ぎ合わせられる。その後、もし複雑な動きが習慣的になるならば、そのシステムは、ドーパミンの報奨なしで自由活動を行う。この時点で、特に、もし動きが正確に時間で規定されなければならないなら、小脳は役割を果たし始める。