

1. 学習理論に基づく リハビリテーション 医療の重要性

長谷公隆 慶應義塾大学医学部リハビリテーション医学教室

リハビリテーション医療は、運動療法や言語聴覚療法における学習の成果が治療効果を左右する点で、他の医療とは異なる治療体系を形成している。このことは、リハビリテーション医療の独自性と社会的ニーズを保障する反面、学習の手法の違いが必然的に治療効果の“ばらつき”をもたらしている。リハビリテーション医療が“学習”を治療に用いている限り、“学習”を治療にどのように適応し、それによってどのような効果が得られるのかを社会に提示していく義務がある。

神経疾患に起因する運動障害を治療するための学習が、スポーツや音楽などにおける運動スキル^{注1)}の学習と異なる点は、運動制御系に何らかの障害があるために、代償(compensation)による標的動作^{注1)}の最適化(optimization)によって、患者のパフォーマンス^{注1)}を改善しなくてはならないことである。運動学習に用いられる代償の方法には2通りある。1つは、補装具の適用や環境の整備などの外的代償手段によって課題の難易度を下げる場合であり、もう1つは、障害されていない神経機構を促通して、通常とは異なる運動制御の方法を学習させる場合である。運動療法の成果を高めるためには、運動学・神経生理学・障害医学の知識に基づいてこれらの代償手段を駆使し、標的動作の最適化を達成するための運動学習の場を作り出す能力が求められる。

それでは、学習理論に基づいたリハビリテーション医療を展開するために必要不可欠な以下の事項について、具体的に考えてみよう。

- (1) 患者が抱えている障害に対応した学習目標を設定すること
- (2) 学習能力に応じた治療環境を提供すること
- (3) 学習によって患者が習得した能力を医療効果として蓄積していくこと

注1) 本稿では、運動スキル、標的動作、パフォーマンスを以下のように定義して用いる。

運動スキル：目的を持った運動を行うために後天的に形成される行動単位。

標的動作：リハビリテーション治療（代償手段を含む）を用いることで達成させたい動作。

パフォーマンス：学習者が課題を行う際に、外部から観察することができる行動。



患者が抱えている障害に対応した学習目標の設定

脳機能解明へ向けた近年における数々の神経生理学的研究によって、学習における中枢神経の役割分担と学習モデルが示され、リハビリテーション治療の効果を高めるための学習方法が、臨床研究によって検証されてきている。しかし、運動制御系に障害を持つ患者に対する運動療法では、その障害を補うために用いざるを得ない代償と、学習によって新たに習得させなくてはならないスキルを同時に管理する必要がある、運動学習の目標をどのレベルに置くべきかに迷うことがある。臨床場面においては、設定した学習課題に対して患者がどのように適応していくかを見定めながら、課題の難度と代償の方法を調整して、標的動作の最適化を誘導していく技量が必要となる。その手続きは、表 1-1 に基づいている。神経疾患患者に対するリハビリテーション医療の現場から、特に強調したい事項は、運動療法を通じてどのような運動スキルの習得を目指すかを、常に患者と共有することである。

表 1-1 治療的運動学習の戦略

- 1) 患者が自らの内的環境の変化(運動麻痺など)に対して、どのような運動スキルを適応させているのかを把握すること。
- 2) 学習理論に裏付けられた治療手段を積極的に導入し、その治療的運動学習がどのような効果をもたらし得るのかを、障害医学に基づいて検証すること。

それでは、運動学習の目標を明らかにするために、脳梗塞発症後に片麻痺患者が初めて立位を1分間保持する課題を行った場合の姿勢制御の変化について、重心動揺と下肢筋活動のデータから検証してみよう。片麻痺患者自らが立位保持のために適応した姿勢制御の初期学習の過程は、予測できるように、麻痺側を“使用”して立位姿勢を保つ制御から、非麻痺側へ荷重をシフトすることによる姿勢制御への移行である。

図 1-1 は、右中大脳動脈領域の脳梗塞を発症して12日目の左片麻痺患者が、初めて介助なしで立位保持課題を行った際の重心動揺のデータを示している。2枚の床反力計から得られた重心動揺の軌跡であり、左右の下肢および身体全体の圧中心(center of pressure; COP)の1分間の軌跡が示されている。立位保持課題の条件は以下の通りである。

- (1) 立位姿勢：下腹部前方で麻痺側の手を非麻痺側で支え、目の高さにある目標を注視する。
- (2) 指示内容：倒れないように立位を保つ。
- (3) 課題のスケジュール：1分間の立位保持課題を、十分な休憩を入れて5回試行する。

立位保持課題の試行中や休憩の際には、姿勢のアライメントや荷重量などに関する特別な指示や誘導は行わず、患者自らの適応に任せて立位を保持させた結果である。1回目と5回目のCOP軌跡を比較して、ひと目で分かる変化は、前後方向における非麻痺側COP

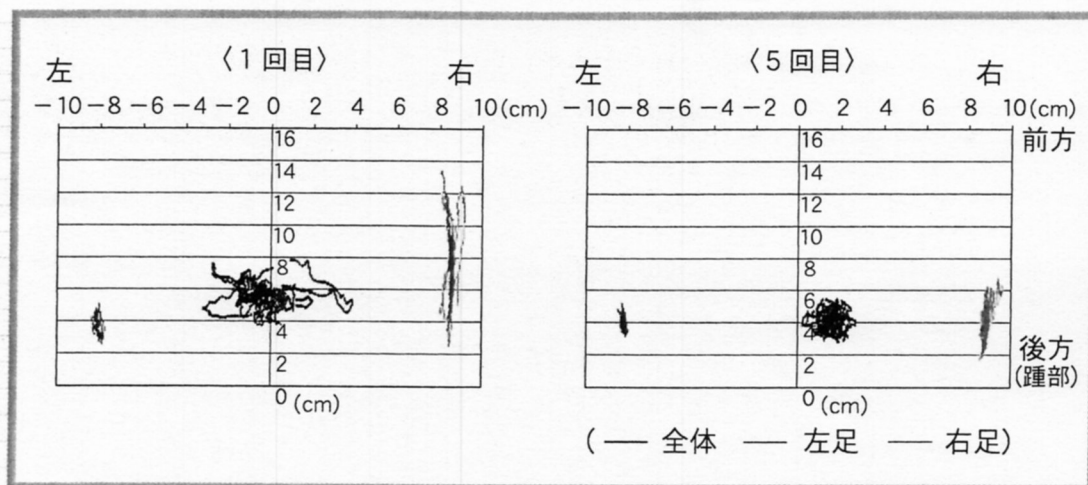


図 1-1 左片麻痺患者の立位制御 (62 歳の男性, 左下肢 SIAS-motor が 4-4-0, 軽度の深部感覚障害を有す) — 左右および全体の重心動揺軌跡 (1 分間)

動揺の大きさの違いであろう。1 回目の立位保持課題で大きく動揺していた非麻痺側の COP 軌跡が, 5 回目では 1/2 以下に安定している。同時に, 全体の COP 動揺が健側へ変位し, 1 回目でみられた左右方向への“ぶれ”がなくなってきれいな円形を呈している。立位制御の第一の目標である姿勢の安定が, 非麻痺側への重心移動によって達成されていることが明らかである。

以上の結果から, 「やはり患者に任せていると非麻痺側中心の制御を習得してしまうから, 適切なフィードバックや補装具などの外的代償を適用して麻痺側への荷重を誘導すべき」というように考える読者もおられるであろう。しかし, この問題を議論する前に, 中等度から軽度の片麻痺患者において観察される立位制御の適応は, どのような過程を経て達成されるのかを詳しくみてみよう。そのためには, 重心動揺の代表的なパラメータである平均速度と実効値がどのような意味を持つのかを確認しておく必要がある^{1,2)}。

平均速度 (mean velocity; MV) とは, どのくらいの速度で重心が動揺しているかを示し, 重心動揺の総軌跡長と同等の意味を持つ。立位を保持するために姿勢制御系が行っている活動量を反映する。また, **実効値** (root mean square distance; RMSD) とは, 重心動揺の中心からどの程度の範囲で重心を管理できているかを示し, 姿勢制御系が果たした姿勢調節の有効性を示している。

図 1-2, 3 は, 図 1-1 の患者と同様の条件で, 中大脳動脈領域に障害を持つ 8 名の片麻痺患者が, 脳卒中発症後初めての立位保持課題において, 姿勢制御を構築する過程での左右および前後方向の MV 値・RMSD 値の変化を表している。立位制御の適応過程において興味深いのは, MV 値の左右・前後両方向 (図 1-2) および RMSD 値の左右方向 (図 1-3 左) に関して, その値が 1 回目よりも 2 回目で大きくなる傾向を示していることであろう。言い換えれば, 2 回目の立位保持課題において 1 回目よりも改善する傾向を示したパラメータは, 前後方向の RMSD 値のみである。この結果から, 片麻痺となって初めて立位を保持するために患者が管理しようと試みる制御対象は, 前後方向における動揺の範囲である

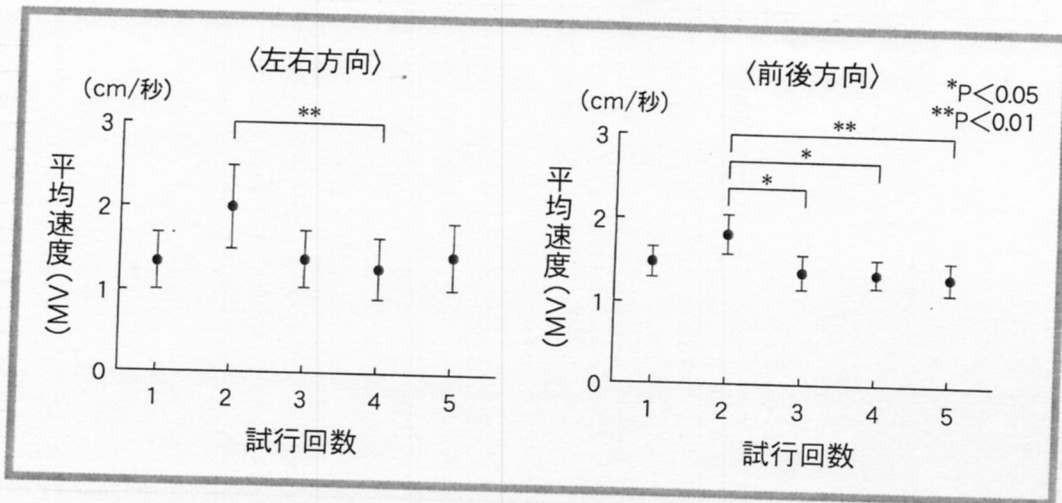


図 1-2 片麻痺患者の立位姿勢構築過程の平均速度の変化 (mean velocity : MV) (N = 8)

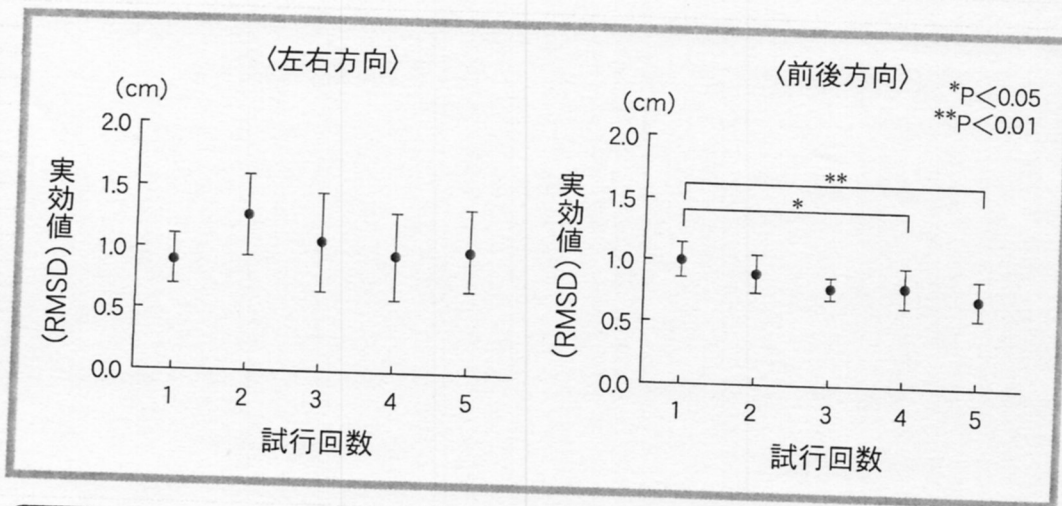


図 1-3 片麻痺患者の立位姿勢構築過程の実効値の変化 (root mean square distance : RMSD) (N = 8)

ことが推察できる。その制御過程は、データとして示してはいないが、初回立位制御時における非麻痺側の大腿二頭筋、前脛骨筋の過剰な筋活動の減少を伴う。つまり、2回目以降の立位制御では、左右方向の重心動揺の“ぶれ”の範囲や、前後・左右方向の“ぶれ”の速度が多少速くなっても、非麻痺側の前後方向における過剰な反応 (図 1-1 左, 右足) を適正化することで、姿勢制御を効率化していく過程が観察されていると言えよう。立位を保つために姿勢制御系が行う活動量 (MV 値) は、2回目に比べてそれ以降で減少 (図 1-2) し、結果として前後方向の RMSD 値は初回よりも4回目以降で十分に管理されるに至る (図 1-3 右)。麻痺側下肢での重心管理能力の低下を、非麻痺側で効率的に補うこの新しい姿勢制御のスキルは、重心動揺を管理する位置を非麻痺側へ変位させることで達成されるのである (図 1-4)。

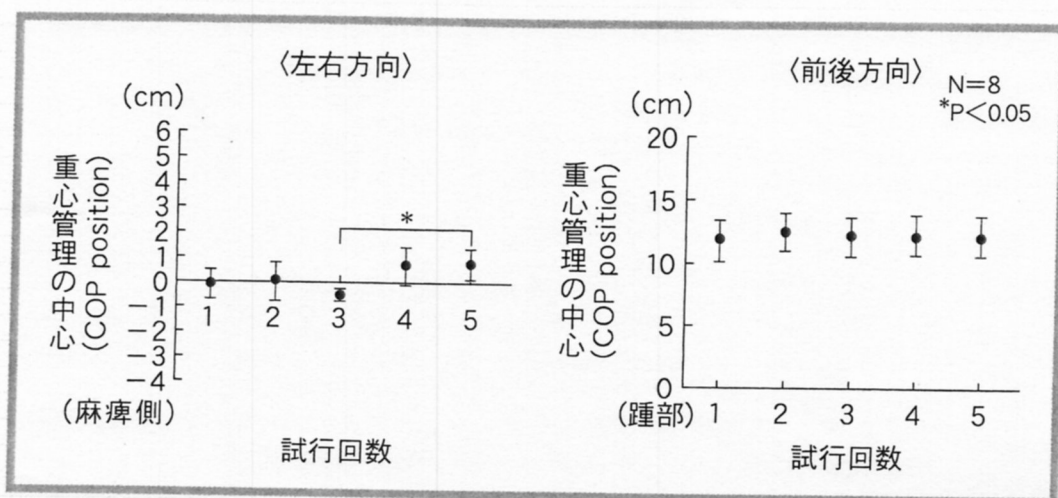


図1-4 片麻痺患者の立位姿勢構築過程；重心管理位置の変化

以上のように、何とか立位を保持することができる片麻痺患者は、決してはじめから非麻痺側だけで姿勢を保とうとしているわけではなく、均等な荷重（すなわち、左右下肢中央部；図1-4参照）での重心管理を試みた結果、前後方向における“不安定さ”と非麻痺側による代償の“大変さ”を緩和するために、力学的に安定した非麻痺側への重心移動を選択するのである。言い換えれば、麻痺側下肢に荷重して立位を保持することは決して難しいことではないが、非麻痺側を中心とした非対称的な姿勢制御は、中枢神経系がその内的環境の変化に対して姿勢制御の戦略を最適化した結果であり、麻痺側下肢への荷重の誘導は、逆に、非麻痺側での過剰な筋活動を招く可能性を有している。それでは、片麻痺患者の立位姿勢制御において、セラピストはどのような治療目標を設定すべきなのであるか？そして、どのような運動学習の場を提供すればよいのだろうか？

麻痺側下肢を用いて立位姿勢を制御しなくてはならない片麻痺患者が、安全かつ効率的な立位での動作を習得するためには、非対称的運動制御を基本とせざるを得ない。立位における動揺を制御できるようになった片麻痺患者に対しては、基本動作や歩行の準備段階として、非麻痺側ならびに麻痺側下肢を支点とした重心の動的管理を習得させるための運動学習へと展開する必要がある（76頁「3. 脳卒中：立位」参照）。

一方、患者自らの能力では、立位を保てない場合には、動的パフォーマンスの開始肢位である立位姿勢制御の習得に向けて、平行棒や補装具を併用し、ハンドリング、言語による教示、鏡による視覚フィードバックなどを用いて立位姿勢を再現し、その姿勢制御を経験させる必要がある。また、立位姿勢を安定して保てないからといって、リーチや歩行などによる動的バランスの運動学習に移行できないということではなく、患者の安全を管理する環境が整えられれば、動的な姿勢制御を要する課題を積極的に行うことが重要である。しかしながら、片麻痺患者が運動モーメントを出力するためには、非麻痺側への依存性を高めざるを得ないことに配慮し、麻痺が重度であるほどに、麻痺側下肢を用いた動的姿勢制御の習得は困難であることを念頭において、代償手段の適用を検討しなくてはならない。これらの詳細は、各論での症例検討によって明らかになるであろう。



学習能力に応じた治療環境の提供

さて、立位保持課題を反復する過程において制御対象に選択された前後方向の実効値 (RMSD 値) は、片麻痺患者自身がその内的環境の変化に対して課題を達成するために管理すべき“エラー”として認識したパラメータに他ならない^{注2)}。視覚、体性感覚などから得

注2) 運動学習の研究においてよく用いられている目標の追跡課題では、そのずれの大きさを積分値として算出する performance error ; RMSE (root mean square error) が、運動学習の指標として用いられる。

コラム 顕在学習と潜在学習

顕在学習と潜在学習の違いは、日本人が英語を習得する過程を考えると理解しやすい。日本語とは異なる文法体系を有する英語の習得には、英文法に関する知識を足場 (scaffolding) にして学習したほうが、全体としての学習時間を短縮できる。しかし、顕在学習 (explicit learning) によって学んできた英文法を、実際の会話のなかで使おうとすると、たとえば三人称単数で用いる現在形の動詞には“-s”を付けることなど、当たり前知っているごく簡単な文法でさえも、会話の流れのなかでは処理しきれずに間違えてしまう場合がある。そこで、特定の文法形式を学習している期間中は、同じ形式を含んだ文章を意識して、言葉として集中的に出力する期間が必要になる (運動学習でいうブロック練習)。このような顕在学習の初期においては、顕在化された知識 (explicit knowledge) を呼び起こすために時間を要し、特定の事象に意識がとらわれて会話するために、流暢性をはじめとした他のスキルが損なわれる場合が多い。

英会話の基本となる文法の知識をブロック練習によって学習したら、自由なコミュニケーションの場でそれらを応用できるようにするために、会話の流れのなかで同時に複数の規則を処理する能力を養う練習が必要になる。そこで、文法形式を意識させない英会話の場面 (環境) を持つこと (運動学習でいうランダム練習) が重要になる。ある文法形式を学習者が意識せずに用いることができるようになったときに、顕在知識は潜在知識 (implicit knowledge) へと変化し、母国語以外の中間言語 (interlanguage) として統合されるのである。

一方、潜在学習によって学習した日本語の文法を、日本人が会話のなかで考えることはない。日常生活活動におけるパフォーマンスは、そのほとんどが潜在学習 (implicit learning) あるいは手続き学習 (procedural learning) の結果として自動化されている。自動化されたパフォーマンスは、同時に対処すべき意識的な課題の処理に影響されにくいという大きな利点を有しており、例えば、我々は歩行リズムを乱すことなく人と会話しながら歩くことができるのである。

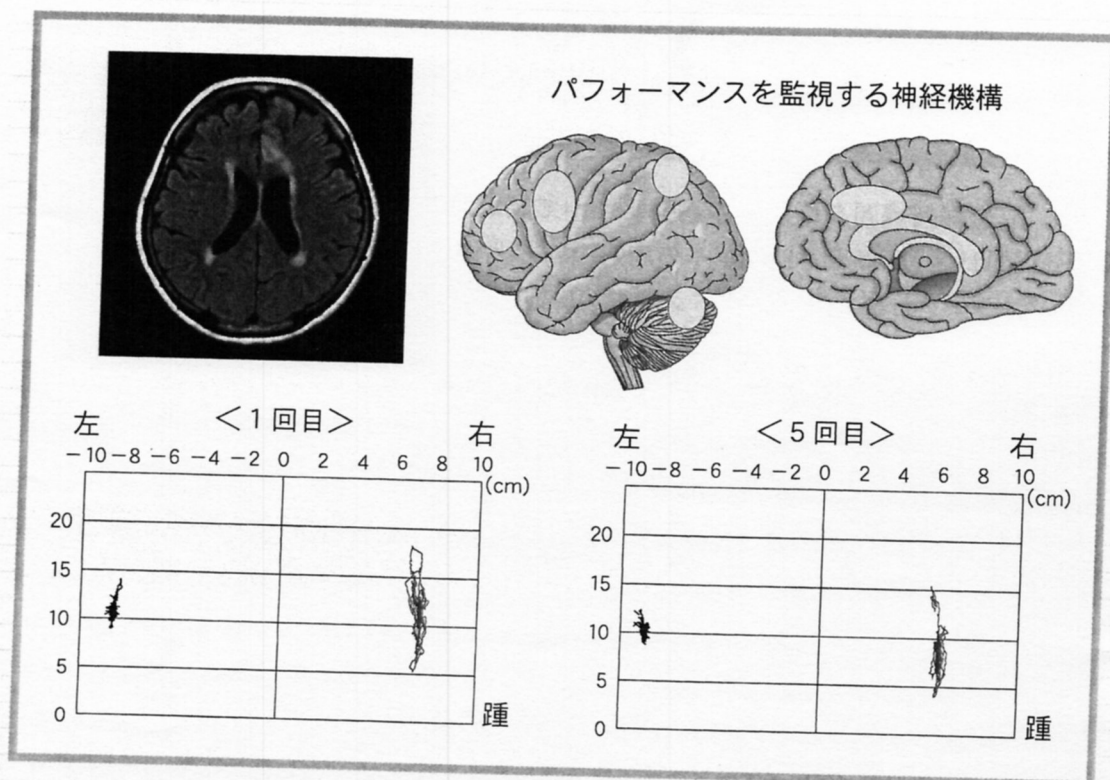


図1-5 帯状回病変患者における立位姿勢の構築過程

帯状回領域の脳梗塞患者では、麻痺が軽度であっても、立位姿勢におけるエラー制御が難しく、潜在学習によって安定した立位制御を得ることが困難な場合がある(床反力計からの COP 軌跡は、図 1-1 と同様に、立位保持課題を 5 回繰り返した際の変化を示す)。

られる情報をもとに、片麻痺という新たな条件下での立位制御における重心動揺の大きさを“エラー”として認識し、その値を小さくするために必要な運動スキルを患者自身が学習するのである。このように、運動スキルを獲得していく過程において、学習者自身が特定の意識を持たずに、ある制御対象を管理していく過程を**潜在学習 (implicit learning)**という。一方、課題における特定の規則や目標を提示して行わせる学習方法を**顕在学習 (explicit learning)**という(7頁、コラム「顕在学習と潜在学習」参照)。顕在学習では、課題を実行している際に起こる“エラー”を、意識的に同定しようとする動機付けがなされることになる³⁾。

いずれの方法にしても、運動スキルの習得過程においては、課題を通じて“エラー”を検出し、運動指令を書き換える能力が必要不可欠である。ところが、運動制御系に障害を持つ患者では、運動学習を司る神経回路の障害によって、“エラー”の同定や修正が困難な場合が少なくない。たとえば、図 1-5 に示すような前大脳動脈領域に病変を有する患者では、片麻痺のグレードは軽くても、重心動揺の管理を初日の立位保持課題のなかで学習することは困難である。その原因の1つとして、“エラー”を検出する中枢神経回路の障害が示唆される(14頁「2. 運動学習を支える神経機構」参照)。このような患者に対する運動学習の展開は、① 立位制御におけるエラー情報を顕在的に呈示し、顕在学習による立位バランス訓練の適用を検討すること、② 補装具を含めた外的代償の適用による、エラー情報

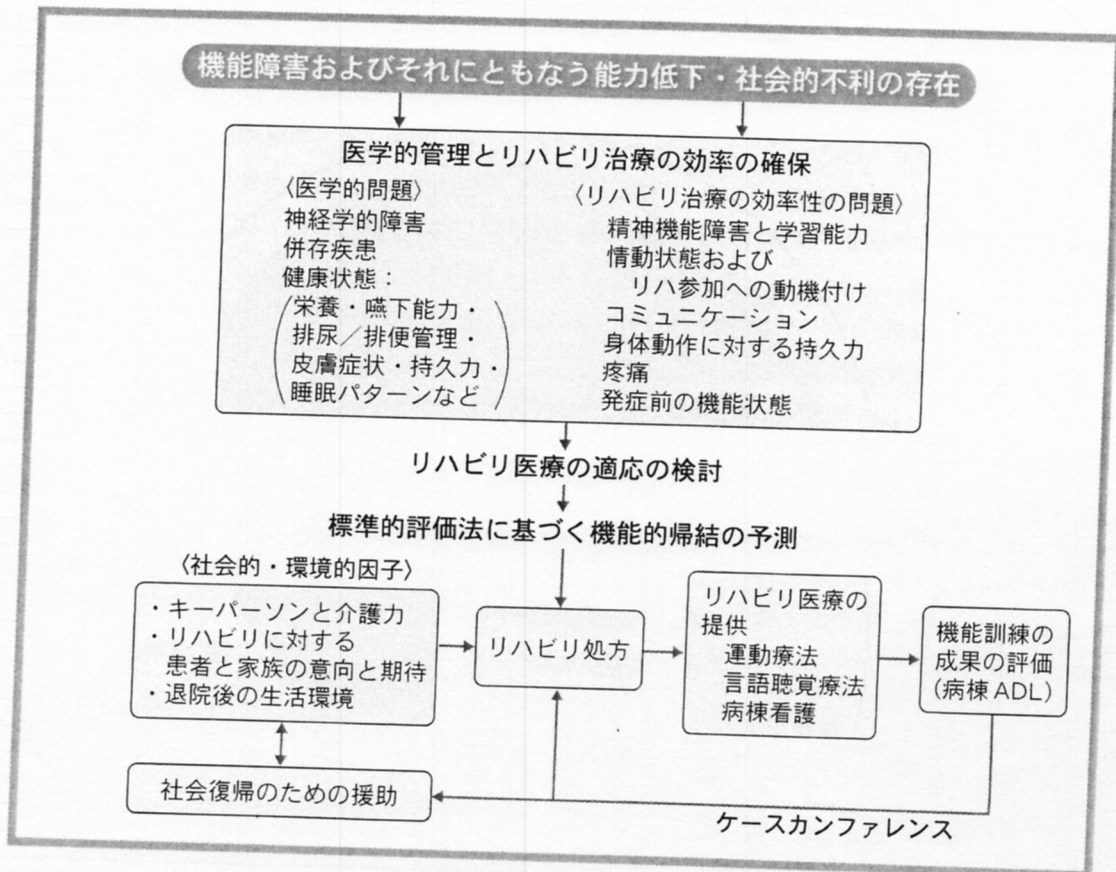


図 1-6 脳卒中リハビリテーション治療と評価 (米国医療政策研究局)

の管理に基づいて立位での動作訓練を実施すること，が必要になる。

図 1-6 は，米国医療政策局による脳卒中リハビリテーションのためのスクリーニング法をフローチャートに改変したものである⁴⁾。脳卒中患者に対するリハビリテーションは，医学的問題の管理と並んで，その効率性を担保する学習能力の評価がいかに大切であるかが示されている。セラピストは，その臨床経験に基づいて，患者の学習能力に対応した治療プログラムを柔軟に適用するが，その評価の体系化は，リハビリテーション医療の治療効果を提示していくうえでも，最重要事項であることは間違いない。

学習能力に応じた運動課題を設定し，運動療法の治療効果を高めていくためには，運動制御・学習に重要な役割を果たしている 2 つの**大脳皮質-皮質下回路**の機能評価が必要である (図 1-7)。1 つは，運動を遂行するうえでの順序や運動の組み合わせを制御する**基底核回路**であり，もう 1 つは，運動皮質からの情報と運動に関する末梢からの感覚情報を統合し，運動を適正化する**小脳回路**である。運動指令を形成する役割を担う運動皮質において，補足運動野は脳内に収められている情報に基づいた運動 (internally guided movements) の発現に，運動前野は視覚情報に基づいた運動 (externally guided movements) に関与し，前者は大脳基底核と，後者は小脳と，密接に関係している。したがって，自発的な運動開始や順序動作の習得が困難な線条体-補足運動野系の障害に対しては，頭頂葉-運動前野系を介する皮質-小脳回路を利用した運動学習が適用される。逆に，皮質-小脳回路の障

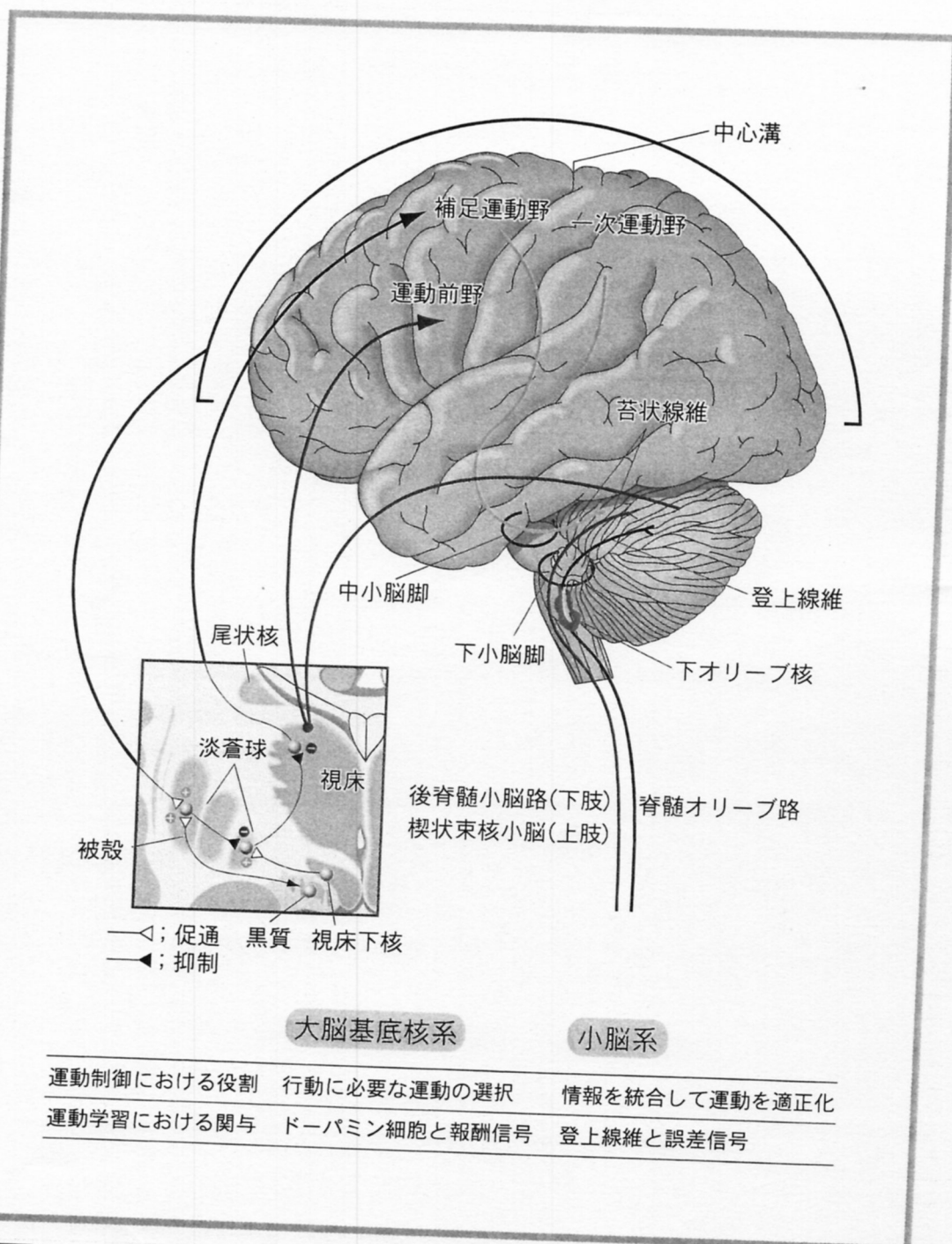


図1-7 運動学習における大脳皮質—皮質下回路

大脳皮質—基底核—視床—大脳皮質回路は、皮質から出力されたさまざまな運動指令を整理し、目的とする行動に必要な運動を機能的に選択する役割を担う。すなわち、運動の速度や力などの基本的なパラメータの設定には関与せず、学習された運動の順序を自動的に遂行することや、運動プログラムの抽出ならびにそれらの切り換えを行う。

小脳は、運動皮質からの指令と、運動に関する末梢からの感覚情報を統合し、運動を適正化する役割を担う。小脳が障害されると、運動の切り換えに必要な筋の収縮・弛緩が遅延し、多関節の協調運動や姿勢調節の異常、すなわち運動失調 (ataxia) となる。しかし、運動失調に対して運動療法を行う際には、随意運動における筋収縮のタイミングの調節 (timing device) や多関節運動の協調の制御 (coordinator) に関する障害と、運動学習における小脳機能 (learning device) の障害を、区別して評価する必要がある。両手の協調運動が学習によって自動化した時点においても、小脳ならびに被殻は継続的に活動しており、運動の長期記憶における両者の役割が示唆される。

コラム プリズム適応課題における小脳の役割

プリズム適応課題は、視覚情報に基づく運動学習を検証する1つの方法となる(図1-8)。ターゲットや粘土玉を標的に向けて投げる際に、プリズム眼鏡によって視覚情報が一方方向に変位させられた条件下では、誤った視覚情報に基づいた運動制御を、反対方向へ適応させる能力を必要とする。プリズム眼鏡下で課題を繰り返した後に、眼鏡をはずして投げると、今度は逆方向にずれて当たる現象を“after effect”と称し、これは視覚情報に基づいた運動が学習された結果としてとらえられている。Martinら⁵⁾は、後下小脳動脈領域の小脳梗塞患者では、失調症状が強いにもかかわらず、プリズム適応課題における運動学習が障害されていることを示し、下小脳脚を介した登上線維、中小脳脚を介した苔状線維および後下小脳動脈領域の小脳皮質が、視覚情報に基づく運動の適応に重要な役割を果たす(14頁「2. 運動学習を支える神経機構」参照)と結論している。

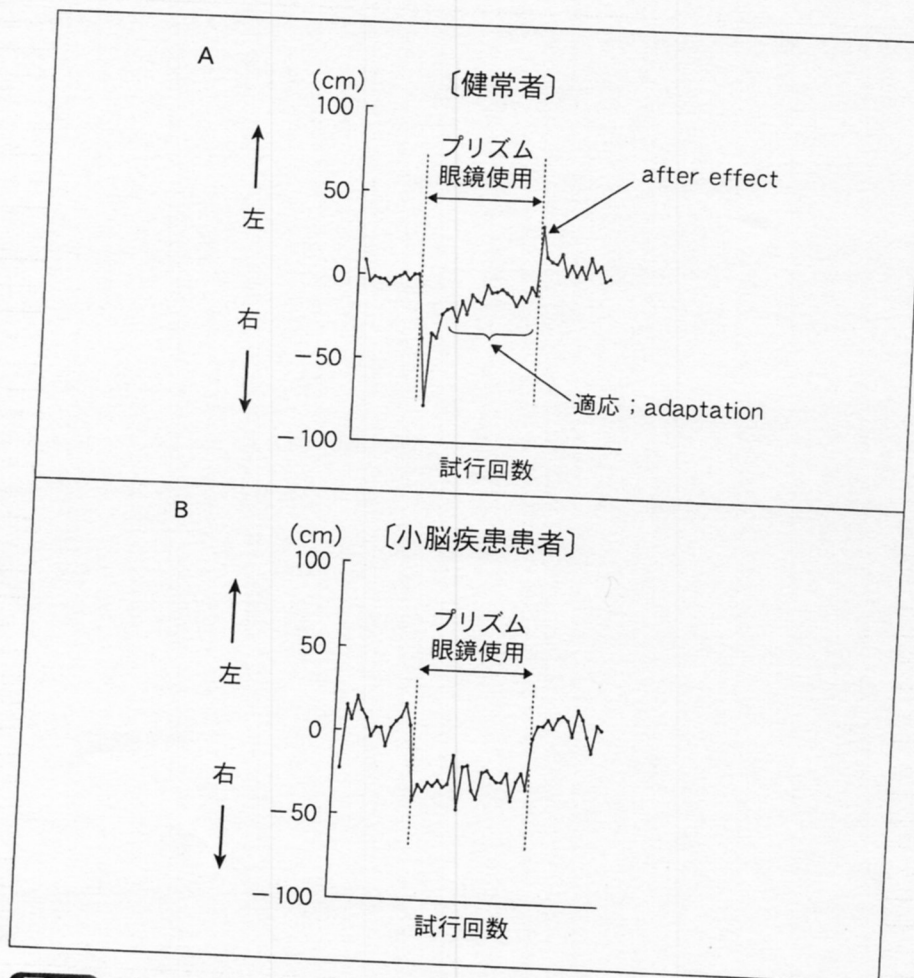


図1-8 プリズム適応課題における小脳疾患患者の学習障害⁵⁾

標的に向けて粘土玉を命中させる課題において、右方向へ視野をずらすプリズム眼鏡をかけた際に投げられた粘土玉の右方向へのずれの程度と、眼鏡をはずした後のずれの変化。小脳疾患患者では、プリズム眼鏡をかけて20回以上投げても、適応がみられず、はずしたあとの左方向へのずれ(after effect)も認められない。

害に対しては、姿勢調節や随意運動に必要な筋出力の方法を随意的な同時収縮やリラクゼーションによって管理することで、動作の学習がはかられる。しかしながら、これらの運動制御系に障害を有する患者の運動学習効果は限定的であると言わざるを得ず、運動学習能力に応じた学習目標とそのための課題選定を行わなくてはならない。



学習による治療効果の蓄積

運動療法の治療効果は、課題特異的 (task-specific effect) である。歩行、バランス、上肢リーチ動作などの課題を反復させることで、その課題に特異的な訓練効果が得られると同時に、その運動に関連した動作の改善、すなわち転移効果 (transfer effect) が期待できる。したがって、運動制御系の障害によって目的とする課題ができなければ、代償手段を駆使してそれを再現することが運動学習に基づく治療の原則となる。補装具や訓練機器を用いて患者自身では再現できなかった運動の方向やリズムを経験させることで、その課題に特有の治療効果が報告されてきている。

コラム

ポートフォリオ——治療スキルを支える貯蔵庫

リハビリテーション医療を施す際には、患者に運動学習を提供する教育者となるわれわれもまた、日常診療においては学習者である。さまざまな臨床課題を処理する過程で積み重ねられた診療記録や文献の束、すなわち個々の治療者のポートフォリオ (portfolio; ひとりの人間が学びのプロセスで生み出す「学習成果」) が、臨床上の判断を下すための核を形成する。しかしながら、確信していた結果が得られなかった場合にこそ、臨床における学習は大きく展開する。自らの判断基準を修正するために、ポートフォリオを紐解き、新たな結論を導き出すための論拠を模索する。この自己学習に基づいたポートフォリオにこそ、患者ならびにリハビリテーション医療の研修者を強力に牽引する力が与えられる。

ところが、リハビリテーション医療では、目前で起こっている事象の本質が見過ごされてしまっていることが多く、それは、治療とその成果の関係を追究する以前の問題として立ちはだかっている。その壁を打破するための1つの道筋が、障害が引き起こす学習過程の解明にある。患者が用いている代償運動の運動学的・神経生理学的機序は何か、代償的適応の結果は治療的運動学習の成果として妥当なものか、運動療法によって得られた成果は患者にどのような利益をもたらしたか、などの臨床的疑問に対する回答をポートフォリオに1つ1つ蓄えていくことが大切である。

一方で、運動制御系の障害のために課題を再現できない場合や、学習能力の障害によって課題を反復しても治療効果が限定的な場合が存在する。これらの患者に対して、どのような治療が適応になるのか、治療目標をどこに設定すべきなのかを明確にしていくことも、運動療法を治療手技として体系化していくための重要な作業である。

リハビリテーション医療において治療的運動学習を必要とする患者は、それぞれが多様な障害を有しているため、障害の程度に応じた課題の選択と難度の設定、動機付けによって個別的に治療を展開して行かざるを得ない面がある。セラピストは、治療者としてのプロフェッショナリズムに基づいて、患者各個人に対して最善の運動療法を施す義務がある。そして、同時に、運動学習に基づいた運動療法の効果を検証し、その成果をセラピストが共有するとともに、それらを社会に呈示していく責任がある。

中枢神経疾患における運動学習の治療効果の検証は、運動療法そのものの特性に起因する対照群の設定や盲検化の難しさなどの問題を有するが、主に海外での臨床研究によってさまざまな知見が得られつつある。そのほとんどが課題設定に関するデータであり、**同時フィードバック** (34 頁「3. 運動療法で展開される運動学習の戦略」参照) として、重心変位を呈示した場合の片麻痺患者に対するバランス訓練や、聴覚的刺激に基づいたパーキンソン病患者の歩行訓練についての研究などがその例である。また近年では、フィードバックのスケジュールや、顕在学習と潜在学習の比較などについても検証され始めている。これらのエビデンスを臨床に適用する際には、患者の**取り込み基準** (inclusion criteria) が目前の患者に適合しているかを、しっかりと確認することが大切である。

中枢神経系に可塑的変化をもたらす運動学習は、運動機能の再構築をはかるための治療手技として、重要な役割を担っていくことは間違いない。中枢神経疾患に伴う運動障害に対する治療的運動学習は、患者の認知・運動機能の評価に加えて、

- (1) 標的となる動作の分析と、患者が適用している代償手段の抽出
- (2) 動作分析に基づいた運動学習の目標設定
- (3) 外的代償の適用を含めた課題設定による標的動作の再現
- (4) フィードバックの呈示と、運動学習のスケジュール
- (5) 運動学習の効果の検証

という手続きが必要である。治療的運動学習の目標設定においては、機能障害のレベルにアプローチすることを忘れないことが重要であり (impairment-oriented training), そのための学習環境の構築こそが、リハビリテーション医療としての成果を飛躍させる道となろう。

文献

- 1) Hufschmidt, A. et al.: Some methods and parameters of body sway quantification and their neurological applications. *Arch Psychiatr Nervenkr* 228 : 135-150, 1980.
- 2) Maki, B E. et al.: Aging and postural control: A comparison of spontaneous-and induced-sway balance tests. *J Am Geriatr Soc* 38 : 1-9, 1990.
- 3) Ruesseler, J. et al.: Human error monitoring during implicit and explicit learning of a sensorimotor sequence. *Neurosci Res* 47 : 233-240, 2003.
- 4) 長谷公隆, 千野直一: 脳血管障害の臨床-回復期のリハビリテーション. 日本医師会雑誌特別号 125 : S 285-S 298, 2001.
- 5) Martin, T A. et al.: Throwing while looking through prisms I, focal olivocerebellar lesions impair adaptation. *Brain* 119 : 1183-1198, 1996.

2. 運動学習を支える神経機構

長谷公隆 慶應義塾大学医学部リハビリテーション医学教室

セラピストが普段から治療に用いているハンドリング、フィードバックなどの手技は、運動を制御している神経系への感覚入力そのものである。これらの感覚情報を学習者が認知し、運動出力に変更を加えて、新たな運動スキルを統合する過程は、神経細胞間の情報伝達の間である「シナプス」の伝達効率が、増強あるいは抑制されることによる神経回路の再構築に基づいている^{注1)}。運動学習を用いて治療を行うセラピストは、学習者にとって有益な運動スキルを制御する神経回路を強化するために、適切な運動課題を設定し、その課題の反復において学習者が行う感覚情報の処理、運動制御系の統合、運動記憶の固定という一連の過程を操作する必要がある。

しかしながら、運動制御系に障害を持つ神経疾患患者に運動学習を展開するうえで、セラピストは2つの問題に直面する。1つは、神経障害のために再獲得できない運動スキルが存在することである。したがって、セラピストは、その病態を見極めたうえで、患者のパフォーマンスを最適化 (optimization) するために、代償 (compensation) 手段を用いて治療しなくてはならない。もう1つは、運動学習を司る神経機構の障害によって、最適化へ導くための感覚入力を患者がうまく処理できない場合が存在することである。セラピストは、パフォーマンスに影響する運動出力の問題にばかりとらわれることなく、その患者が運動学習のために利用できる神経回路を理解し、どのような“感覚入力”を用いて学習を進めるべきかを、見極める能力を身に付けなくてはならない。

そこで本節では、運動学習において重要な役割を担う運動皮質-皮質下回路を概観し、運動スキルが運動記憶として定着するために必要な神経回路を理解しよう。

注1) 神経回路におけるシナプス伝達効率の長期増強 (long-term potentiation ; LTP) と長期抑圧 (long-term depression ; LTD) (図2-11 参照) は、「記憶・学習に関わるシナプス可塑性のモデル」とされている。繰り返して行われた運動に関する神経回路は強化され、その結果としてもたらされた皮質可塑性 (cortical plasticity) は、樹状突起やシナプスの形態学的変化によって裏付けられる¹⁾。神経麻痺や切断によって障害された上下肢の“不使用”が学習されると (learned non-use)、損傷部周辺の皮質における体部位支配領域も縮小するが、障害された肢を用いるような運動学習が行われることでその支配領域は再構築される¹⁾。



大脳皮質における運動学習の神経回路

I. 運動皮質が運動学習に果たす役割

一次運動野 (Brodmann 4 野: 電気刺激に対する閾値が低い) は、錐体路を介して随意運動を制御する司令塔であり、顔、手、足などの身体の各部位を支配する固有の領域 (体部位的局在) を有している。運動制御を担う運動皮質には、一次運動野のほかに、連合運動領野と呼ばれる運動前野 (Brodmann 6 野: 電気刺激で腕を伸ばすというような協調運動が起こる)、補足運動野 (Brodmann 6 野内側: 電気刺激で両側性の運動が起こる)、帯状運動野 (Brodmann 24 c' 野, 23 c 野: 皮質内微小電極によってはじめて運動を誘発できる) が含まれる (図 2-1 a)。これらの連合運動領野は、外界の状況や自らのパフォーマンスに関する情報を統合して、一次運動野に伝えるインターフェイスとしての役割を果たしている (図 2-1 b)²⁾。

1) 一次運動野 (primary motor cortex)

一次運動野の皮質細胞には課題特異的に発火する細胞があり、その課題に必要な運動制御と、運動の記憶に関与する固有の神経細胞が存在する³⁾。すなわち、特定のパフォーマンスを実行するために、その運動が強い筋収縮を必要とするのか、微細な運動を必要とするのかに応じて、運動に参加する筋をグループとして制御し、運動スキルの熟練とともにそれを記憶する。

2) 運動前野 (premotor area)

運動前野では、視覚座標系から運動座標系への情報変換が行われており、機能的に背側と腹側に区分される。背側運動前野 (dorsal premotor area) には運動の準備と視覚刺激に反応するニューロンが多く、例えば、運動とは関係のない感覚入力 (光刺激など) に対して、特定の運動を関係づける連想学習 (associative learning) に関与している。一方、腹側運動前野 (ventral premotor area) には、手で対象物を扱う際や顔の運動に反応するニューロンがあり、他者の動作や視覚情報をコードするミラーニューロン (mirror neuron) (図 2-2)⁴⁾として、模倣に基づく観察学習 (observation learning) に果たす役割が注目されている。

3) 補足運動野 (supplementary motor area)

補足運動野とその前部に位置する前補足運動野 (presupplementary motor area) における神経細胞の活動は、“インターバル選択的”であり⁵⁾、運動そのものよりもむしろ運動の順序をコードしている。前補足運動野は、運動順序に関する時間的な型板 (テンプレート) を形成し、補足運動野は、出力すべき運動順序を統合する。運動全体を見渡したうえで順序学習に関する情報は、基底核から入力されていると考えられている。

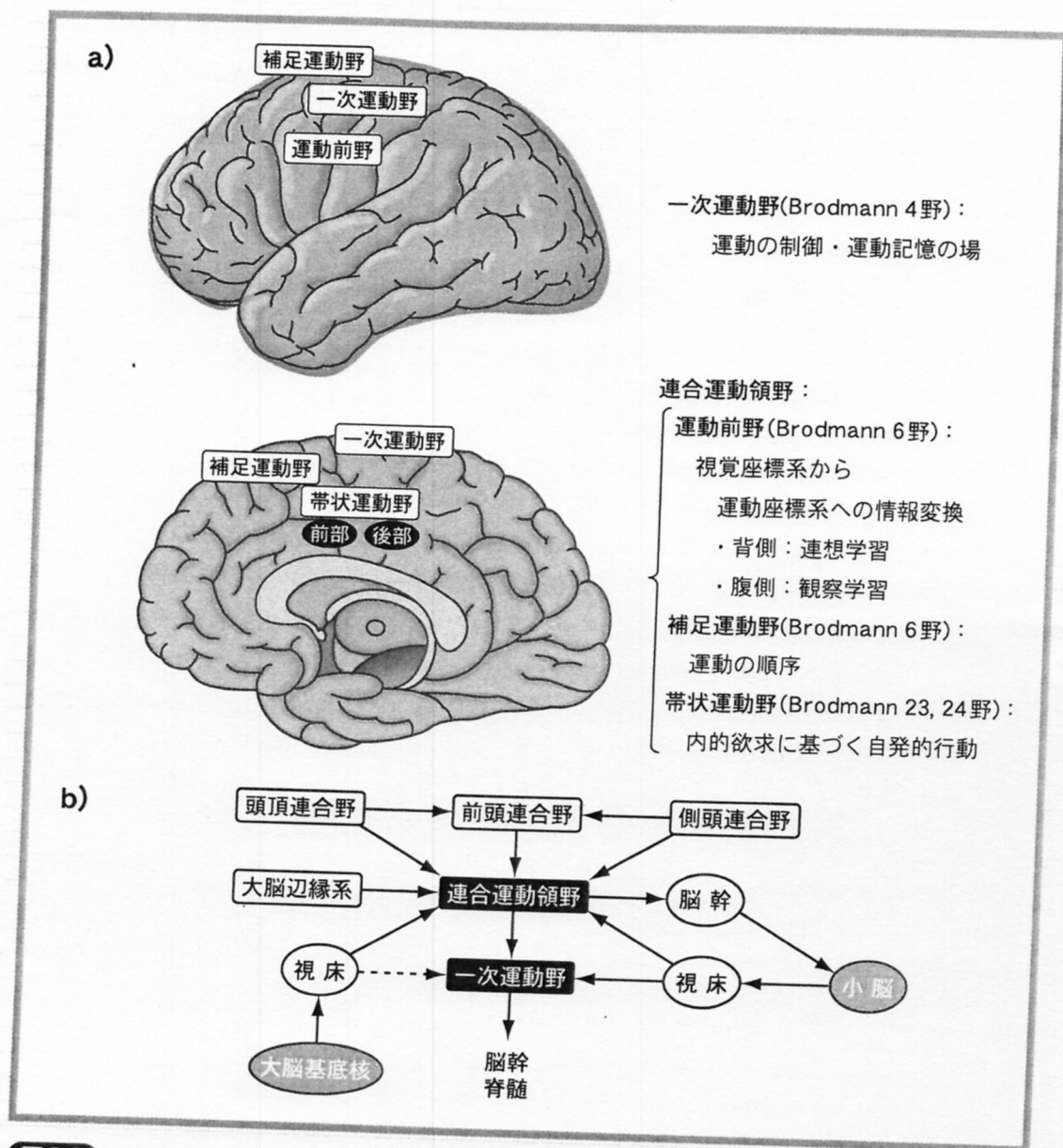


図 2-1 運動皮質の分布と関連

a) 運動皮質の分布とその役割 b) 運動制御に必要な脳回路²⁾

連合運動領野は大脳連合野、大脳基底核、小脳から、運動発現・調節のための情報入力と運動出力の情報形式を一次運動野に伝えるインターフェイスの役割を担う。

4) 帯状運動野 (cingulate motor area)

帯状運動野は前部帯状回の認知領域に位置し、体部位局在をもって脊髄や赤核へ投射するとともに、運動関連領野と密接に連絡している。認知領域における Brodmann 24 a', b' 野には、視床を介して痛覚情報が達するほか、前部帯状回の情動領域には扁桃体からの豊富な入力があり、エラーの検出や報酬への期待による動機付けに関わっている^{6,7)}(図 2-3)。

II. 運動学習における大脳皮質の役割

運動学習は、目的とする運動スキルを習得することで得られる成果を認知し(動機付け)、

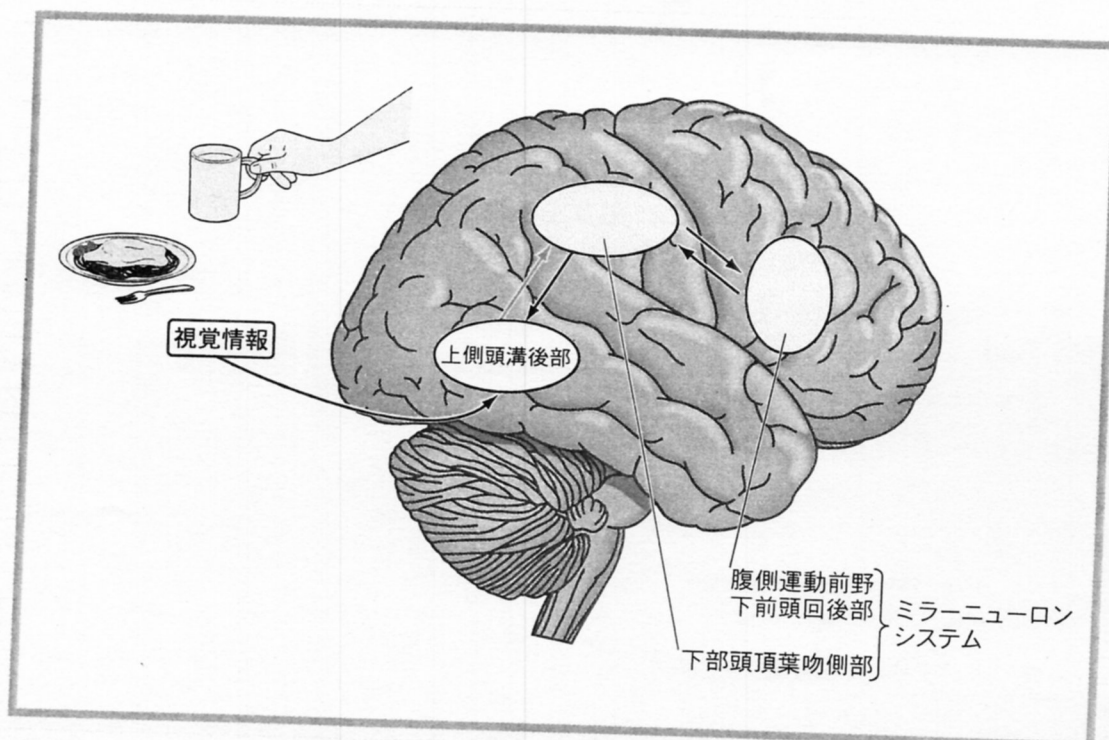


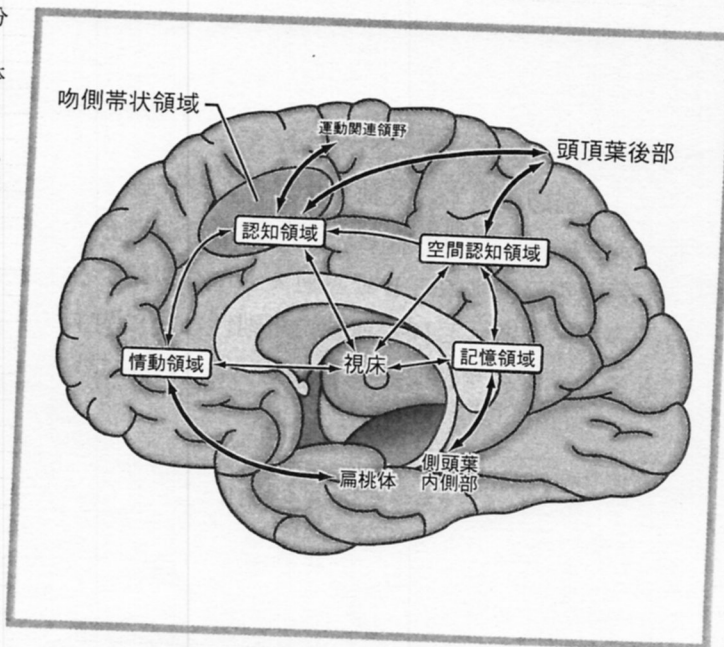
図2-2 ミラーニューロンシステム

下前頭回後部と隣接する腹側運動前野は、下部頭頂葉吻側部とともに、他者の動作や視覚情報をコードするミラーニューロンシステム (mirror neuron system; MNS) として機能している。模倣のための高次視覚表象に処理される。その情報は、上側頭溝 (superior temporal sulcus; STS) 後部から後頭頂皮質に入力されて、視空間情報が処理される。その情報は下部前頭葉に送られて、動作への変換がなされる。MNS は、口を開ける、つまむ、という運動の模倣コマンドは“efference copy”としてSTSに送り返されて、模倣のための動作のプランと観察された動作の視覚表現の比較が行われる⁴⁾。これらの機構は、模倣に基づく観察学習 (observation learning)、メンタルリハーサル (視覚的に運動の実行をイメージする) の場として注目されている。

図2-3 帯状回の機能解剖

帯状回は機能的に4つの領域に区分される。

- ・前部帯状回の情動領域は、扁桃体と密接に連絡して自律神経反応・本能行動を司る。
 - ・前部帯状回の認知領域は、視床からの痛覚情報を受け、運動関連領域と密接に関係して、運動の選択・監視を行う。
 - ・空間認知領域は、頭頂葉後部や前頭前野背側部と連絡し、空間認知に関するワーキングメモリに関与する。
 - ・記憶領域は、海馬を含む側頭葉内側部や前頭前野背側部と連絡し、脳梁膨大後領域はワーキングメモリ処理と長期記憶形成のインターフェイスとして機能するとされる。
- Brodmannの6, 8, 24, 32野にまたがって機能的に統合された吻側帯状領域 (rostral cingulate zone) は、パフォーマンスの監視・エラーの検出に関与する。



感覚フィードバックに基づいた運動の反復による初期学習を経て、最終的には無意識下でもその運動を正確に遂行できるようになることで完結する(automatization; 自動化)。大脳皮質は、課題を認識し、自らのパフォーマンスを監視しながら、成功したときの喜びや、うまくいかなかったときのくやしきといった情動と、情報収集やその多面的処理・統合を同時並列的に実行する機能がリンクし、融合することによって、運動スキルを形態化している。それでは、運動学習の各段階で機能している代表的な皮質回路を理解しよう。

1) 動機付け

運動学習は、運動スキルを習得することで得られる成果への期待によって動機付けられる。動物実験では、ジュースなどの“報酬”が動機付けに用いられる。報酬を得るために試行錯誤を繰り返しながら行動を修正していく強化学習に関与する神経機構として、報酬情報をコードするドーパミン入力を含んだ大脳皮質→基底核→視床→大脳皮質ループが重視されている(24頁「大脳基底核」の項を参照)。動機付けは情動との関係が深く、辺縁系を含んだループ回路(図2-4)が重要な役割を担う⁸⁾。前部帯状皮質は、扁桃体、腹側基底核、視床下部、眼窩前頭皮質との神経線維連絡に基づいて、長期的な報酬期待に関与すると考えられている。帯状回情動領域と密接な連絡を持つ眼窩前頭皮質は、行動や報酬関連情報の統合への関与は少なく、むしろ異なる報酬の相対的な動機付け、すなわち、過去の経験に基づいて不適切な応答を排除する意思決定(decision-making)過程に関与する⁹⁾。

2) 時系列行動の学習——顕在学習(explicit learning)と潜在学習(implicit learning)

車の運転などの時系列行動の学習は、運動の順序を記憶してその手順を自動化する過程である。外側前頭前野は、一時的な情報の記憶(ワーキングメモリ; 後述)と自分自身が行った応答の監視によって、教示内容(instruction)に準じた運動手順をプログラムする。前頭前野で計画された時系列行動の順序学習は、前補足運動野において進められる。すなわち、前補足運動野では、時系列情報に含まれる階層構造が同定され、各運動が要素ごとにグループ化されることで(chunking)^{注2)}(図2-5)、運動順序の時間的な規則性が構築される。形成されたこの運動順序の型板(テンプレート)は、運動皮質である補足運動野において統合され、運動として出力される。一次運動野は、自動化されたパフォーマンスに必要な筋群の制御に関する運動プログラムを貯蔵する場となる。

上記のように、運動手順などの規則が学習課題として明確に与えられ、学習者がそれを意識して課題を反復することで運動スキルを習得する方法を顕在学習(explicit learning)という。一方、課題における運動の規則性などに関する情報を知らずに、その課題を反復することでパフォーマンスを習得する方法を潜在学習(implicit learning)という(7頁:

注2) 分節化(chunking): スポーツや車の運転などでの時系列行動において、その階層構造を見出し、要素のまとまり(chunk: 分節)として整理する過程を分節化という。例えば、車の運転に際して、座席の位置合わせとミラーの調整は関連する動作としてまとめられ、ミラーを合わせてから座席をずらすと再度ミラー調整をしなくてはならなくなることを経験して、座席-ミラーの順序で行われるようになる。このように、時系列情報に含まれる階層構造をみつけて分節化する過程は、順序学習において極めて重要である。さらに、電話番号を覚えるときに数字を関連づけたり、語呂合わせなどによって“chunking”することで、記憶容量を増やすことが可能となる。

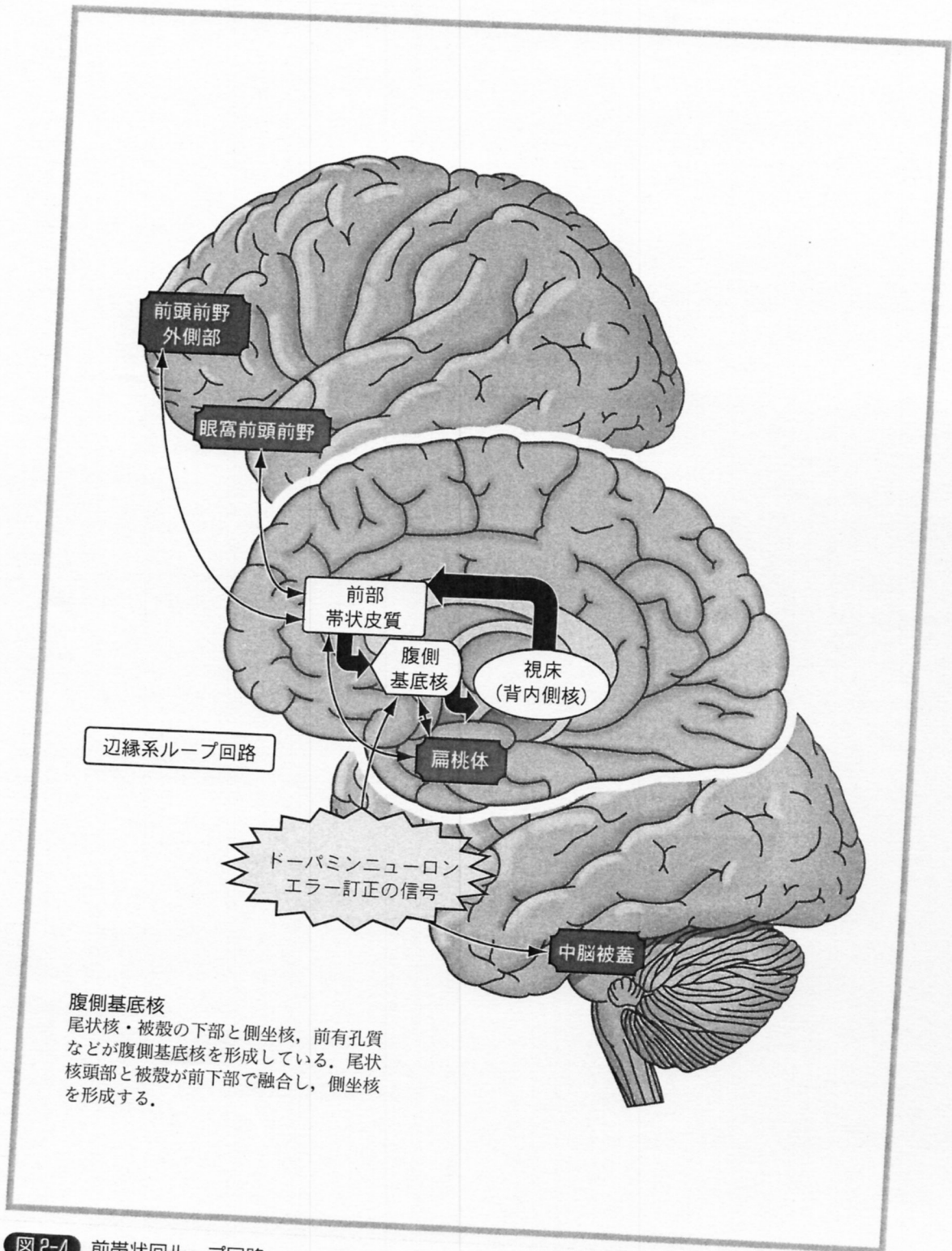


図2-4 前帯状回ループ回路

辺縁系を含む前帯状回ループ回路は、情動や動機付けに反応した運動の制御に深く関わっている。報酬予測に反した事象は中脳ドーパミン系によってコードされ、基底核において評価された信号が吻側帯状領域 (rostral cingulate zone) に運ばれてパフォーマンスの改善に利用される (強化学習)。

<ゴールへ向けた行動 (goal-directed behavior) の統合過程における中脳ドーパミン系と線条体の役割>

- ・中脳ドーパミン系；報酬予測に反した事象の検出に関与。
- ・線条体；条件刺激の提示、強化刺激の前後の各段階において、報酬が得られるか否かに反応するとともに、報酬予測に関与⁸⁾。

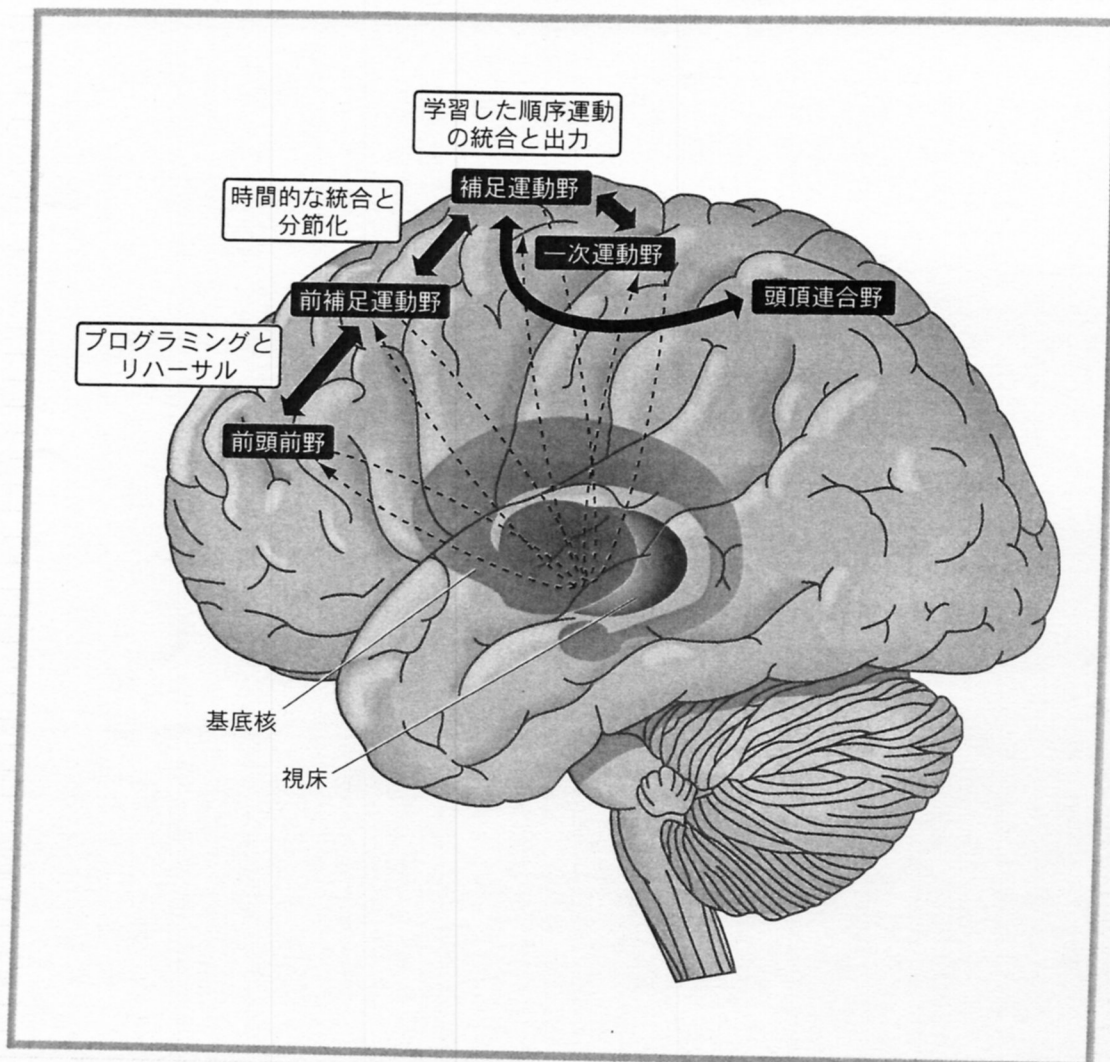


図2-5 順序学習における顕在学習と潜在学習

顕在学習 (explicit learning) では、教示内容 (instruction) が海馬を含む側頭葉知覚連合野において知識として記憶されるとともに、顕在知識をもとに前頭前野でプログラミングされた運動が前補足運動野において時間的統合 (temporal integration) あるいは分節化 (chunking) され、運動順序のテンプレートが補足運動野において統合される。

一方、潜在学習 (implicit learning) による順序学習では、その課題を繰り返すうちに、運動の時系列や分節化によるまとまりが意識されるようになり、最終的に前頭前野においてその順序が顕在化する場合がある。

これらに、複数の大脳皮質-基底核ループ回路が関わっている (24 頁「1. 大脳基底核」を参照)。

実際の運動療法場面で行われる運動学習では、顕在学習と潜在学習が同時に行われる場合が多く、また、学習が進むうちに両者がオーバーラップしてくる場合がある。

コラム「顕在学習と潜在学習」参照)。潜在学習で習得した学習の内容は言語化することはできないが、課題を繰り返していくうちにその規則性に気付き、知識として顕在化してくる場合がある⁵⁾。

3) パフォーマンスの監視とエラーの検出

運動学習において、自らのパフォーマンスを監視し、そこから得られる感覚情報と課題の目標との差をパフォーマンス・エラーとして検出する能力は、運動に修正を加えるうえ

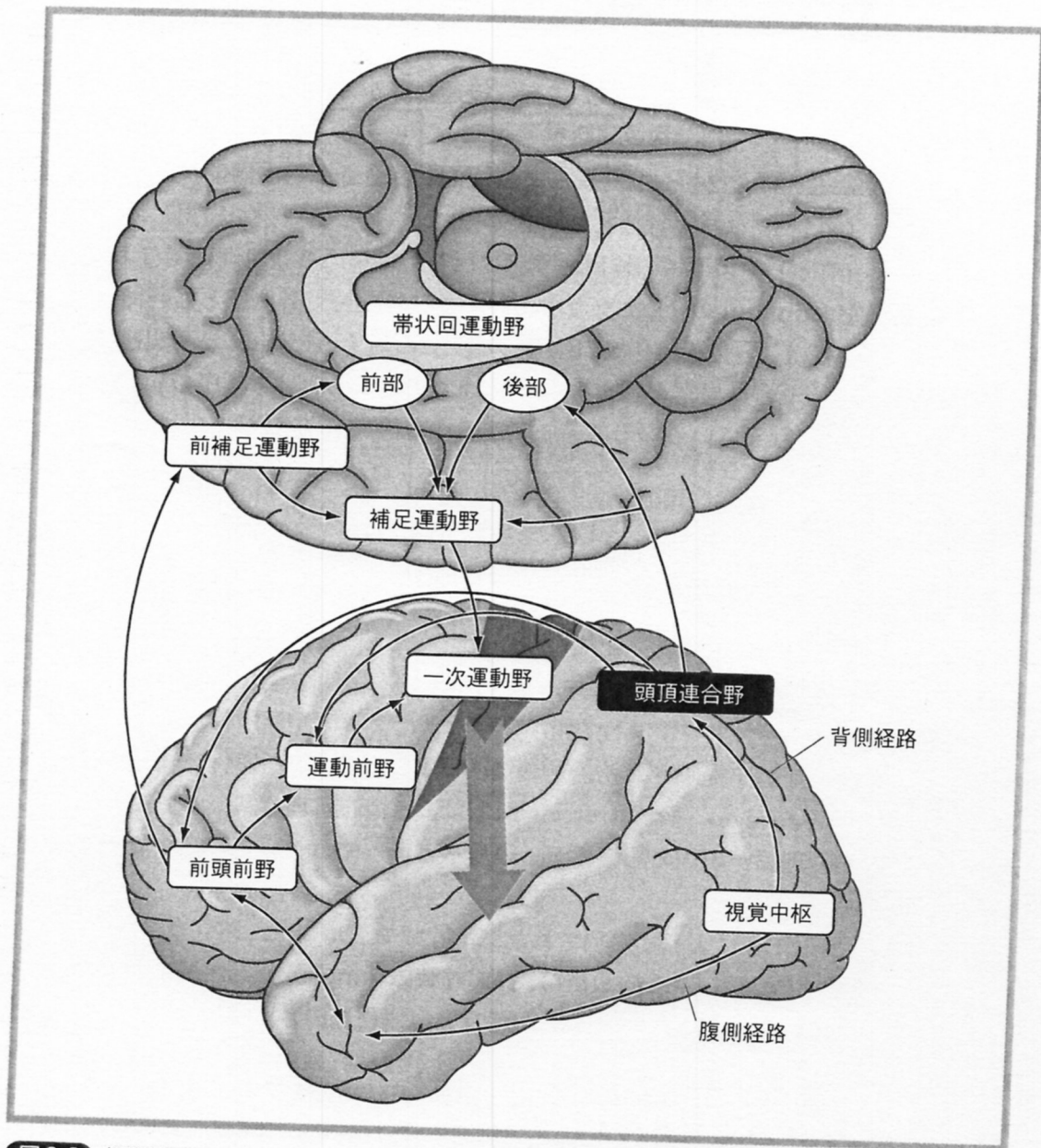


図2-6 視覚情報の皮質内伝導¹¹⁾

視覚情報は Brodmann 6, 9 野に向かう背側経路と 10 野に向かう腹側経路を介して、1つのまとまった行為の発現に關与する。背側経路は、空間的位置(what)や動き(how)に關する情報を、腹側経路は、対象認知(what)や情動に關する情報を伝達する。

で必須のシステムである。視覚運動追跡課題において、運動指標と自らが行ったパフォーマンスのずれの検出は、視覚情報処理に關わる両側頭頂葉、運動前野、吻側帯状回と小脳皮質が關与する¹⁰⁾ (8頁:図1-5参照)。

図2-6は、後頭葉の視覚領皮質(Brodmannの17野)に達した視覚情報が、背側・腹側の2つの経路で前頭葉に送られる様子を示している¹¹⁾。背側経路は、頭頂葉連合野(Brodmannの5, 7野)を介し、特に運動前野とのネットワークにおいて、状況に則した運動の企画(プログラミング)に貢獻する(図2-2参照)。一方、腹側経路は、側頭葉前方域を介

した前頭前野 (Brodmann の 10 野) への投射において、情動を含めた情報処理が行われ、背側経路系において準備された可能性のある運動の候補をその場の状況に則した形で取捨選択する。同様に、聴覚情報の伝達においても、後連合野から前連合野への背側・腹側神経路が存在する。

Brodmann の 6, 8, 24, 32 野にまたがって機能的に統合された吻側帯状領域 (rostral cingulate zone) (図 2-3) は、実行されたパフォーマンスによる成果を監視し、その応答に関する葛藤 (conflict) やエラーの検出、予測に反した結果の情報処理に関与する^{6) 注 3)}。吻側帯状領域は、Brodmann の 46, 9 野を中心とする前頭前野背外側部と強い神経線維連絡があり、同部の障害によって前頭葉後内側部のエラーに対する反応(エラー関連陰性波; error-related negativity)は異常を呈する^{12) 注 4)}。また、課題における順序の規則性を見出すために、頭在学习を行っている際のエラー関連陰性電位は、潜在学习におけるそれよりも大きい¹³⁾。

4) 記憶と運動学習

記憶のモデルは、ある情報を覚えて保持し、その内容を思い出すという、刺激と反応の連合 (S-R 理論) 過程に基づいた「記銘・保持・想起」という経過が想定される。しかし、この記憶モデルでは、注意や体制化といった能動的处理を説明できない。これに対して、知識として構造化されたスキーマ (schema) との照合によって記銘内容が変化し、学習が営まれるという認知理論が提唱された。その後、コンピュータの出現を背景に、「符号化 (encoding) ・貯蔵 (storage) ・検索 (retrieval)」による情報処理に基づいて記憶が形成されるという情報処理理論が現代の記憶モデルの基本となっており、能動的な情報処理過程が定義づけられるに至った。

Atkinson & Shiffrin によって提唱された二重貯蔵モデルでは、感覚登録器 (sensory registers), 短期貯蔵庫 (short-term store), 長期貯蔵庫 (long-term store) が仮定され、外界からの情報や抽出された過去の経験などが感覚登録器に登録され、その情報の中で選択的注意 (selective attention) を向けられたもののだけが短期貯蔵庫に移行し、そこでのリハーサル活動などによって長期貯蔵庫に保存されるという過程が想定されている (図 2-7)¹⁴⁾。

運動学習においても、課題の教示内容、課題に関わる経験、直前に行ったパフォーマンスに関する感覚情報などの記憶に基づいて情報が処理され、その結果として修正・統合された運動スキルが運動記憶として固定 (consolidation) されるという過程をたどる。これらの情報処理に関わる記憶が、脳の中で出会い、融合したり、削り取られたりすることによって、洗練された運動スキルを形成するのである。

運動学習の記憶形成の過程において、その情報処理能力が高まるように誘導するための手法については次章で述べることとし、ここではワーキングメモリと運動記憶について触

注 3) 強迫神経症とうつ病における帯状回の活動：前部帯状回皮質はエラー検出、誤反応への葛藤と関与しており、強迫神経症では前部帯状回皮質の活動が強く、一方、うつ病患者では減少しているという。

注 4) エラー関連陰性波 (error-related negativity)：課題施行時の誤反応の後に脳波上で認められる陰性電位で、反応の監視、エラー検出、誤反応への葛藤などに関連する事象関連電位成分と考えられている。

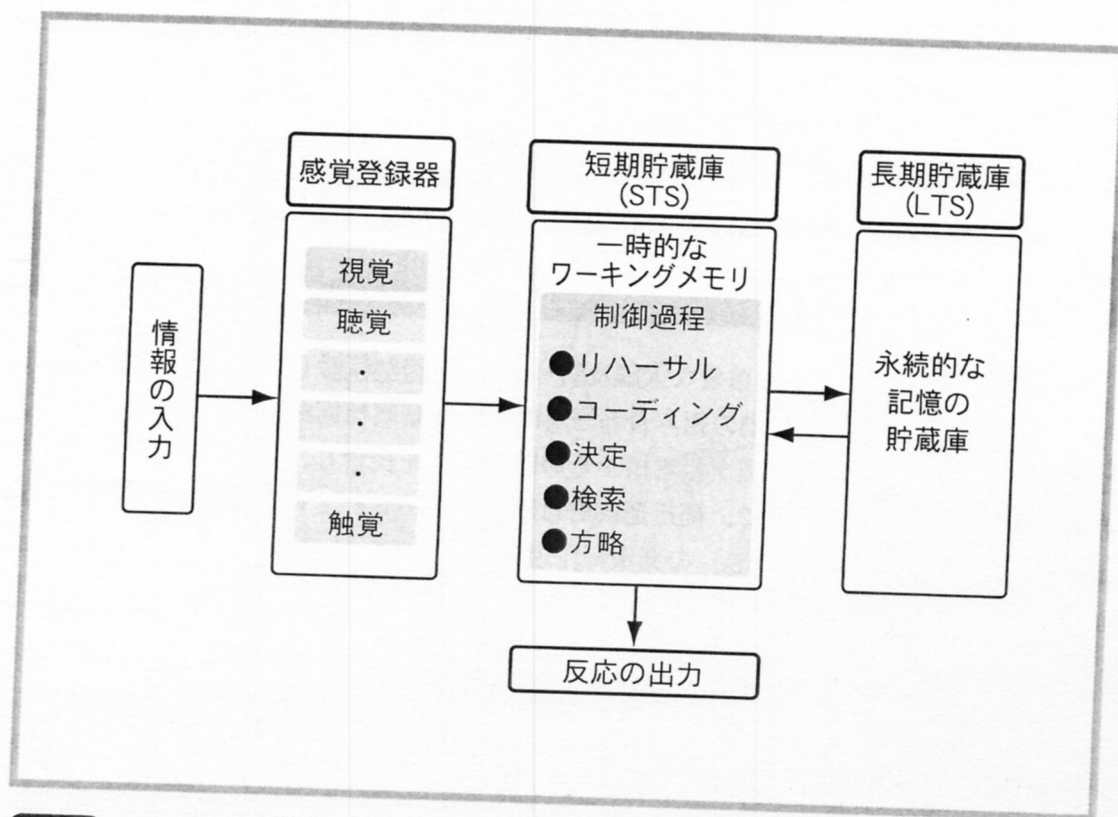


図2-7 記憶の二重貯蔵モデル (Atkinson&Shiffrin, 1971)¹⁴⁾

Atkinson & Shiffrin は、感覚登録器を加えて二重貯蔵モデルを情報処理モデルとして1つに統合した。情報はまず感覚登録器に一時的に保持され、注意が向けられて選択された情報だけが短期貯蔵庫に一定時間保持される。そしてリハーサルを受けた情報は長期貯蔵庫へ転送され、永続的に貯蔵される。短期/長期の別は単に保持時間の違いというだけでなく、その機能や情報処理様式、それを担う解剖学的部位の違いが想定されている。

感覚登録器 (Sensory Resister)

短期貯蔵庫 (Short Term Storage; STS)

長期貯蔵庫 (Long Term Storage; LTS)

れることとしよう。

- (1) ワーキングメモリ (working memory; 作業記憶)：ワーキングメモリとは、情報を保持しながら、それを処理する作業場であり、記憶すべき情報を一時的に書き留めておく「**こちらの黒板**」である¹⁵⁾。これまでみてきたように、運動手順を記憶しながら行う順序学習や、パフォーマンスを監視しながら運動に修正を加えていくスキル学習を進めていくには、情報を保持しながら同時並列的にそれを処理する機能が必要不可欠である。前頭前野は、ワーキングメモリを司る代表的な皮質とされるが、頭頂葉、側頭葉、帯状回皮質や辺縁系、さらに大脳基底核、小脳を含む脳全体の活動が、ワーキングメモリの機能に関与している¹¹⁾。
- (2) 短期記憶から長期記憶へ：入力された感覚情報はワーキングメモリに一時的に書き留められるが、情報処理が終了すれば消失してしまう。しかし、セラピストからのフィードバックやエラーとして抽出された特定の感覚情報は、短期記憶として貯蔵される。前頭頭頂葉皮質および帯状回皮質¹⁶⁾は、学習者自身の選択的注意が向けられた感覚情報の短期記憶形成に関与する。これらに基づいた運動指令の書き換えと運動の反復によって、運動記憶が形成されるのである。長期記憶は、言語などによって表現することが可能な顕在記憶

(宣言的記憶)と、表現することができない潜在記憶(手続き記憶)とに分類され、運動記憶は後者に属している。自動化した運動記憶は、小脳、基底核、運動皮質などに貯蔵され、と考えられている¹⁷⁾。



大脳皮質——皮質下回路と運動学習

運動制御・学習には、2つの重要な大脳皮質-皮質下回路が機能している。1つは、運動を遂行するうえでの順序や運動の組み合わせを制御する基底核回路であり、もう1つは、大脳皮質からの情報と運動に関する末梢からの感覚情報を統合し、運動を適正化する小脳回路である。運動皮質のなかで、補足運動野は脳内に収められている情報に基づいた運動(internally guided movements)の発現に、運動前野は視覚情報に基づいた運動(externally guided movements)に関与し、前者は大脳基底核と、後者は小脳と、密接に関係している。

I. 大脳基底核

1) 大脳基底核の神経回路

大脳基底核は、大脳深部に位置する尾状核と被殻(両者を線条体と呼ぶ)および淡蒼球、視床下核と中脳に存在する黒質で構成される。さらに淡蒼球は内節と外節に、黒質は緻密部と網様部に区分される(図2-8)。大脳基底核系は、皮質全域と神経回路を形成し、大脳皮質から出力されるさまざまな指令を整理して、行動に必要な運動を機能的に選択する役

コラム

系列反応時間課題: serial reaction time task ——系列学習における潜在学習効果の評価

視覚情報をもとに運動の手順を学習する視覚運動性手続き記憶の評価法に、系列反応時間課題がある。被験者は、パソコンのモニター上に提示された4つの箱のうちの1つに星印が現れたら、それに対応するボタンをできるだけ速く押すという課題を行う。誤ったボタンが押されても、正しいボタンが押されるまでは星印は消えず、その誤反応と反応時間が記録される。

たとえば100回の連続刺激を1試行として、練習後に第1試行目はランダムに提示される。その後の第2～5試行は、10回ごとに一定の系列(たとえばボタンを左から1-4と番号をふるとしたら、3-1-4-2-4-3-1-2-4-3というように)で試行させる。すると、この系列を学習し、反応時間の短縮と誤反応の回数が減少する。最後(第6試行目)に、またランダムな系列でボタン押し課題を行わせ、反応時間や誤反応が増えれば、第2～5試行における系列学習が確認できる。このとき重要なのは、被験者が10回ごとの系列に気付いていたかどうかで、気付いていなければ潜在学習による学習効果とみなすことができる。この系列反応時間課題における学習効果は、線条体-黒質系小脳、前頭前野、補足運動野などの損傷で低下する。

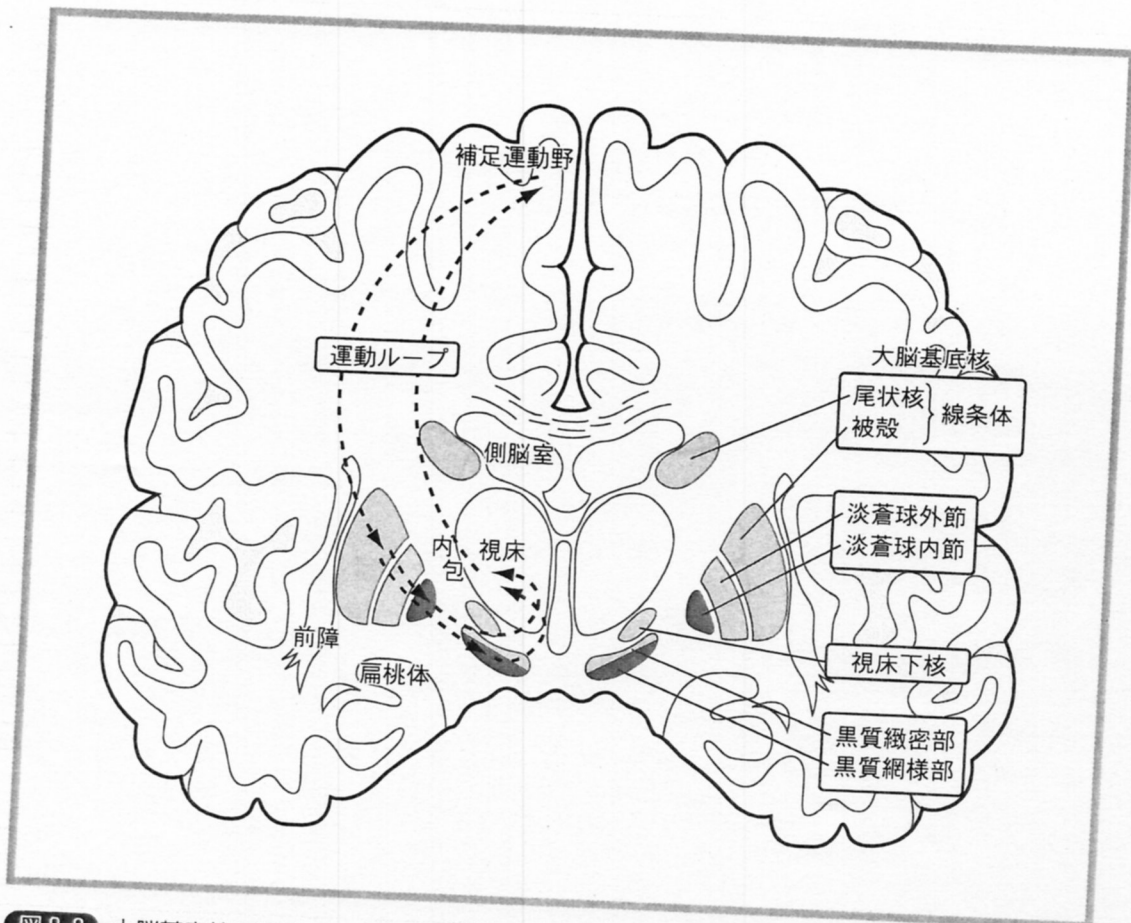


図 2-8 大脳基底核と運動ループ回路

皮質から線条体への投射は領域ごとにまとまっており、線条体は機能的に3つの領域に区分される。

1. 背外側部の感覚運動領野 (sensorimotor part); 運動ループ (上記)
2. 内側部の連合領野 (cognitive part); 背外側前頭前野ループ, 眼球運動ループなど
3. 腹外側部の辺縁領野 (emotional/motivational part); 前帯状回ループ (図 2-4 を参照)

大脳基底核には直接の感覚入力はなく、運動を遂行するうえでの文脈 (context) を制御する。

割を果たしている。その神経回路を理解するには、入力部 (線条体), 修飾部 (黒質緻密部および淡蒼球外節部と視床下核), 出力部 (淡蒼球内節と黒質網様部) に分けてとらえるとうわかりやすい。

(1) 入力部

尾状核, 被殻およびその腹側に位置する側坐核は, 大脳皮質の全域ならびに視床, 辺縁系, 扁桃体から興奮性入力を受けている。側坐核を含む線条体は, 入力を受ける部位によって3つの領域, すなわち,

- a. 運動野, 運動前野, 感覚野からの投射を受ける**感覚運動領野** (sensorimotor sector)
- b. 前頭葉, 側頭葉, 頭頂連合野からの投射を受ける**連合領野** (associative sector)
- c. 海馬, 扁桃, 傍海馬, 眼窩前頭皮質からの投射を受ける**辺縁領野** (limbic sector)

に分類され, 複数の大脳皮質-大脳基底核-視床-大脳皮質ループ回路が機能している (図 2-4, 5, 8)¹⁸⁾。図 2-9¹⁹⁾は, 線条体の投射ニューロンである中型有棘細胞 (medium-sized spiny neuron)¹⁹⁾である。棘 (spine) の頭部に入力された情報が, 中脳ドーパミンニューロ

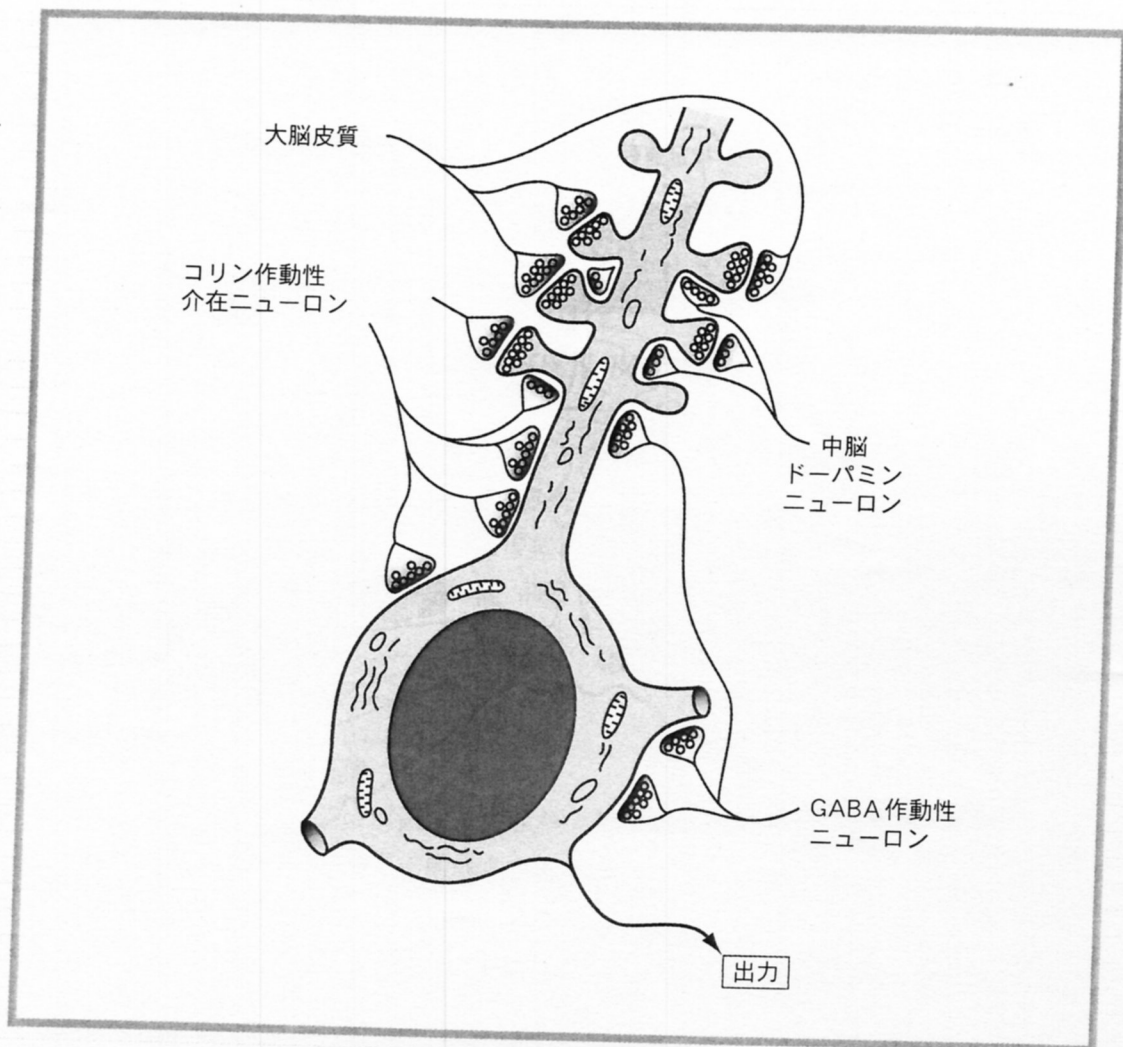


図2-9 中型有棘細胞 (medium-sized spiny neuron)

線条体の投射ニューロンである中型有棘細胞 (medium-sized spiny neuron) へは、皮質全体からの入力に加えて、視床、辺縁系、扁桃体から興奮性入力がある。皮質、扁桃体からの興奮性入力の終末は棘 (spine) の頭部に、黒質緻密部および腹側被蓋野からのドーパミン入力は棘の頸部 (spine neck) あるいは樹状突起柄部 (dendritic shaft) に、近接する有棘細胞や線条体介在ニューロンの終末は樹状突起の近位部に位置する。これらは、皮質からのグルタミン入力がドーパミンニューロンやコリン作動性ニューロンの修飾を受けてから出力される現象を解剖学的に支持している。

ンやコリン作動性介在ニューロンの影響を受けて、出力される解剖学的特徴に注目しよう。
(2) 修飾部と出力部

黒質緻密部および中脳腹側被蓋野におけるドーパミン細胞は、線条体の投射ニューロンである中型有棘細胞の細胞体に近接してシナプスを形成し、その出力を修飾している (図2-9)。出力部である淡蒼球内節／黒質網様部の神経活動は、高頻度 (60~100 Hz) の持続性発射に特徴づけられる^{20) 注5)}。その出力はGABA作動性で、視床や脚橋被蓋核、上丘に抑制的に作用している。

注5) 黒質緻密部のドーパミン作用が低下すると、視床から皮質への興奮性出力が減弱し、その結果として運動は緩徐化する (bradykinesia)。また、黒質緻密部のドーパミン神経は、注意・定位行動に深くかかわっており、すなわち、運動と認知／行動の関係において、ドーパミンは「門番的役割」"gating role"として機能している。